ბიოლოგია



ნ. კემპბელი ჯ. რაისი

ბიოლოგია. ნილ კემპბელი, ჯეინ ბ. რისი, მე-7 გამოცემა

Biology. Neil A. Campbell, Jane B. Reece, 7th Ed.

ნილ კემპბელისა და ჯეინ რისის 'ბიოლოგია' განუმეორებელია, როგორც ბიოლოგიის ყველაზე წარმატებული სახელმძღვანელო მსოფლიოში. მან 4 მილიონზე მეტი სტუდენტი დააინტერესა ამ დინამიური და აუცილებელი დისციპლინით. ავტორებმა ყოველი თავი ხუთი-ექვსი დიდი იდეის კონცეპტუალურ ჩარჩოზე ააგეს. მიმოხილვა სტუდენტთა ინტერესს იწვევს და თავის დარჩენილი ნაწილის გასაცნობად საფუძველს ამზადებს. თავის ბოლოს შესამოწმებელი კითხვები მოსწავლეს ცოდნის შემოწმების საშუალებას აძლევს. აქვე მოცემულია კითხვა მეცნიერული კვლევისათვის, რომელიც სტუდენტებისაგან მეცნიერული კვლევის უნარ-ჩვევების კონკრეტული თავის შინაარსთან მიმართებაში გამოყენებას მოითხოვს.

Authorized translation from the English language edition, entitled BIOLOGY, 7rd Edition, ISBN 080537146X, by CAMPBELL NEIL A., and REECE, JANE B., published by Pearson Education, Inc, publishing as Benjamin Cummings, Copyright © 2005

All rights reserved. No part of this book may be reproduced or transmitted in any form or by any means, electronic or mechanical, including photocopying, recording or by any information storage retrieved system, without permission from Pearson Education, Inc. GEORGIAN language edition published by ILIA CHAVCHAVADZE STATE UNIVERSITY, Copyright © 2007.

ყველა უფლება დაცულია. დაუშვებელია Pearson Education, Inc.-ის ნებართვის გარეშე წიგნის რომელიმე ნაწილის ნებისმიერი ფორმით გამოყენება. ქართულ ენაზე გამოიცა ილია ჭავჭავაძის სახელმწიფო უნივერსიტეტის მიერ, საავტორო უფლება © 2007.

წიგნის თარგმანი დაფინანსდა საქართველოს მეცნიერებისა და განათლების სამინისტროს პროგრამით - 'საუნივერსიტეტო სახელმძღვანელოების განვითარება' და ილიას სახელმწიფო უნივერსიტეტის მიერ.
წიგნი მომზადდა ილიას სახელმწიფო უნივერსიტეტის მიერ.

ISBN 978-9941-9116-4-4

ილიას სახელმწიფო უნივერსიტეტის გამომცემლობა
ქაქუცა ჩოლოყაშვილის 3/5, თბილისი, 0162, საქართველო
Ilia State University Press
3/5 K. Cholokashvili Ave., Tbilisi, 0162, Georgia



ბიოლოგია

ნილ კემპბელი

ჯეინ რისი

ილიას სახელმწიფო უნივერსიტეტი

თბილისი 2009

შ ი ნ ა ა რ ს ი

თავი 1. სიცოცხლის შესწავლა 4

ნაწილი I ცოცხალი ორგანიზმების ქიმია 36
თავი 2. სიცოცხლის ქიმიური გარემო 40
თავი 3. წყალი და სიცოცხლისთვის შესაბამისი გარემო 59
თავი 4. ნახშირბადი და სიცოცხლის მოლეკულური მრავალფეროვნება 73
თავი 5. მაკრომოლეკულების სტრუქტურა და ფუნქცია 85

ნაწილი II უჯრედი 114
თავი 6. სიცოცხლის შესწავლა 118
თავი 7. მემბრანის სტრუქტურა და ფუნქცია 156
თავი 8. მეტაბოლიზმი. შესავალი 162
თავი 9. უჯრედული სუნთქვა, ქიმიური ენერგიის დაგროვება 186
თავი 10. ფოტოსინთეზი 211
თავი 11. უჯრედული კომუნიკაცია 235
თავი 12. უჯრედის სასიცოცხლო ციკლი 256

ნაწილი III გენეტიკა 278
თავი 13. მეიოზი და სქესობრივი ცხოვრების ციკლი 282
თავი 14. მენდელი და მისი შეხედულება გენებზე 298
თავი 15. მემკვიდრულობის ქრომოსომული საფუძველი 326
თავი 16. მემკვიდრულობის მოლეკულური საფუძველი 349
თავი 17. გენიდან ცილამდე 369
თავი 18. ვირუსებისა და ბაქტერიების გენეტიკა 400
თავი 19. ეუკარიოტული გენომის ორგანიზაცია, რეგულაცია და ევოლუცია 432
თავი 20. დნმ-ის ტექნოლოგია და გენომიკა 466
თავი 21. განვითარების გენეტიკური საფუძვლები 501

ნაწილი IV ევოლუციის მექანიზმები 532
თავი 22. სახეცვლილი შთამომავლობა 536
თავი 23. პოპულაციების ევოლუცია 555
თავი 24. სახეობათა წარმოშობა 578
თავი 25. ფილოგენეზი და სისტემატიკა 601

ნაწილი V ბიოლოგიური მრავალფეროვნების ევოლუციის თეორია. ორგანიზმების ქიმია 624
თავი 26. სიცოცხლის ხე და შესავალი ბიოლოგიურ მრავალფეროვნებაში 627
თავი 27. პროკარიოტები 652
თავი 28. უმარტივესები (Protista) 670
თავი 29. მცენარეთა მრავალფეროვნება I. როგორ განსახლდნენ მცენარეები ხმელეთზე 698
თავი 30. მცენარეთა მრავალფეროვნება II. თესლოვანი მცენარეების ევოლუცია 719
თავი 31. სოკოები 740
თავი 32. შესავალი ცხოველთა მრავალფეროვნებაში 759

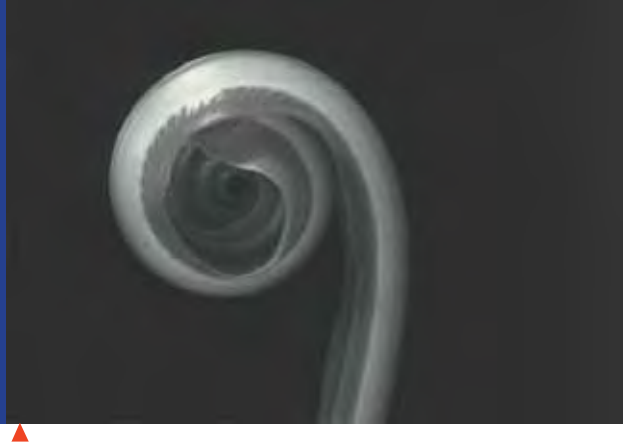
თავი 33. უხერხემლოები 773
თავი 34. ხერხემლიანები 811

ნაწილი VI მცენარის ფორმა და ფუნქცია 858
თავი 35. მცენარეთა სტრუქტურა, ზრდა და განვითარება 861
თავი 36. ტრანსპორტირება ჭურჭლოვან მცენარეებში 892
თავი 37. მცენარის კვება 914
თავი 38. ანგიოსპერმის რეპროდუქცია და ბიოტექნოლოგია 932
თავი 39. მცენარის რეაგირება შიდა და გარე სიგნალებზე 953

ნაწილი VII ცხოველების ფორმა და ფუნქციები 990
თავი 40. ცხოველის ფორმებისა და ფუნქციების ძირითადი ასპექტები 993
თავი 41. ცხოველთა კვება 1025
თავი 42. სისხლის მიმოქცევის სისტემა და აირთა ცვლა 1051
თავი 43. იმუნური სისტემა 1086
თავი 44. ოსმორეგულაცია და გამოყოფა 1115
თავი 45. ჰორმონები და ენდოკრინული სისტემა 1139
თავი 46. ცხოველთა გამრავლება 1164
თავი 47. ცხოველთა განვითარება 1191
თავი 48. ნერვული სისტემა 1219
თავი 49. სენსორული და მოტორული მექანიზმები 1259

ნაწილი VIII ეკოლოგია
თავი 50. შესავალი ეკოლოგიასა და ბიოსფეროში 1300
თავი 51. ქცევის ეკოლოგია 1336
თავი 52. პოპულაციების ევოლუცია 1377
თავი 53. კომუნიკაციური ეკოლოგია 1407
თავი 54. ეკოსისტემები 1439
თავი 55. კონსერვაციული ბიოლოგია და აღდგენითი ეკოლოგია 1470

1 სიცოცხლის შესწავლა



სურათი 1.1
ბიოლოგია სიცოცხლის შემსწავლელი მეცნიერებაა.

ძირითადი კონცეფციები

1.1 **ბიოლოგები იკვლევენ სიცოცხლეს მიკროსკოპუ ლიდან გლობალურ დონემდე**
1.2 **ბიოლოგიური სისტემა გაცილებით რთულია, ვიდრე მისი შემადგენელი ნაწილების ჯამი**
1.3 **ბიოლოგები სიცოცხლეს სახეობათა მთელ მრავალფეროვნებაში იკვლევენ**
1.4 **ევოლუციის შედეგია, რომ სიცოცხლე ერთიანია და ამავე დროს მრავალფეროვანი**
1.5 **ბიოლოგები სიცოცხლის შესასწავლად კვლევის სხვადასხვა მეთოდს მიმართავენ**
1.6 **თემები, რომლებიც ბიოლოგიური კონცეფციების საფუძველს ქმნიან**

შესავალი

წარმატების ეპოქა ბიოლოგიაში

გაეცანით ბიოლოგიას — სიცოცხლის შემსწავლელ მეცნიერებას. მისი დაუფლება მოგიწევთ ბიოლოგიის ყველაზე წარმატებულ ეპოქაში. პირველად ბიოლოგიის ისტორიაში მკვლევარების მრავალრიცხოვანი და საუკეთესოდ აღჭურვილი ჯგუფები იწყებენ ამოუცნობად მიჩნეულ ბიოლოგიურ საიდუმლოებებში ჩაწვდომას. მკვლევარები თანდათან უახლოვდებიან იმის ახს-ნას, როგორ ვითარდება რთული აგებულების მცენარე თუ ცხოველი თვალით უხილავი მიკროსკოპული უჯრედიდან; როგორ გარდაქმნის მცენარე მზის სინათლის ენერგიას საკვების ქიმიურ ენერგიად; როგორ მუშაობს ადამიანის გონება; როგორ უკავშირდებიან ერთმანეთს სიცოცხლის სხვადასხვა ფორმები ბიოლოგიურ საზოგადოებებში, მაგალითად, ტყეში ან მარჯნის რიფებში; როგორ განვითარდა პირველი მიკრობებიდან დედამიწაზე სიცოცხლის ასეთი მრავალფეროვნება. რაც უფრო მეტი ვიცით სიცოცხლის შესახებ, მით უფრო მომხიბვლელი წარმოჩნდება იგი. ერთი საკითხის შესწავლის პროგრესს თან სდევს მრავალი ახალი შეკითხვა და ასე დაატყვევებს მრავალ ცნობისმოყვარე გონებას საუკუნეების მანძილზე. ბიოლოგია უმთავრესად სიცოცხლის არსის შესახებ ამოუწურავ შეკითხვებზე პასუხის ძიებაა.

დიდია თანამედროვე ბიოლოგიის გავლენა სხვა მეცნიერებებზე. გენეტიკასა და უჯრედულ ბიოლოგიაში ჩატარებული კვლევები ცვლის ჩვენს შეხედულებას მედიცინასა და სოფლის მეურნეობაზე. მოლეკულური ბიოლოგია ქმნის კვლევის ახალ საშუალებებს ისეთ განსხვავებულ სფეროებში, როგორიცაა ანთროპოლოგია და კრიმინალისტიკა. ევოლუციური ბიოლოგია და ნეირობიოლოგია ცვლის შეხედულებებს ფსიქოლოგიასა და სოციოლოგიაზე. ახალი მოდელები ეკოლოგიაში ეხმარება საზოგადოებას გარემოს დაცვითი ღონისძიებების ჩატარებაში, და ბუნების ისეთი მოვლენების წინასწარმეტყველებაში, როგორიცაა გლობალური დათბობა, მისი მიზეზები და შედეგები. ეს მხოლოდ რამდენიმე მაგალითია, თუ რა როლს ასრულებს ბიოლოგიის ცოდნა ჩვენს ყოფაში.

ფენომენი, რომელსაც სიცოცხლეს ვუწოდებთ, ერთი შეხედვით მარტივი გამოსაცნობია. თითქმის ყველა ბავშვმა იცის, რომ ძაღლი, მწერი ან მცენარე, კერძოდ, გვიმრა, რომელიც ამ წიგნის გარეკანს ამშვენებს (სურათი 1.1), არის ცოცხალი, ქვა კი — არაცოცხალი. ჩვენ ვცნობთ ცოცხალ ორგანიზმს მის ქცევაზე დაკვირვების საშუალებით 1.2 სურათზე გამოხატულია ზოგიერთი ის თვისება და პროცესი, რომელიც ჩვენში სიცოცხლის ცნებასთან ასოცირდება).

რადგან მიზნად დავისახეთ სიცოცხლის შესწავლა, უნდა ვიცოდეთ, რა გაკეთდა დღევანდლამდე ამ მიმართულებით. მომდევნო თავში განხილულია, თუ რა არის ბიოლოგია, რა არის სიცოცხლის მრავალფეროვნება, განმარტებულია ბიოლოგიის სხვადასხვა მიმართულება, მაგალითად, ევოლუცია, რომელიც ბიოლოგიის ყველა სხვა მიმართულებას მოიცავს. აღწერილია აგრეთვე კვლევის სხვადასხვა მეთოდი, რომლებსაც ბიოლოგები სიცოცხლის შესასწავლად იყენებენ.

კონცეფცია 1.1

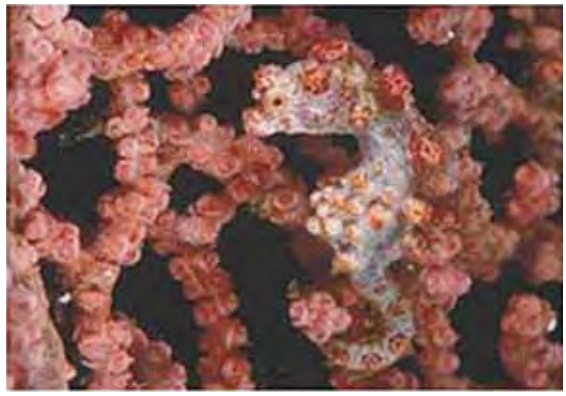
ბიოლოგები იკვლევენ სიცოცხლეს მიკროსკოპიდან გლობალურ დონემდე

სიცოცხლის შესწავლა იწყება ორგანიზმის შემადგენელი მოლეკულებისა და უჯრედების დონიდან და ვრცელდება მთელ პლანეტაზე სიცოცხლის შესწავლის დონემდე. დავყოთ ეს დიდი მასალა ბიოლოგიური ორგანიზაციის სხვადასხვა დონეებად.

ბიოლოგიური ორგანიზაციის იერარქია. წარმოიდგინეთ, რომ ვუყურებთ დედამიწას კოსმოსიდან, სულ უფრო ვა-



(ა) მზესუმზირის ყვავილის გადიდებულ სურათზე ასახულია სიცოცხლისთვის დამახასიათებელი მაღალ ორგანიზებული სტრუქტურა



(ბ) ევოლუციური ადაპტაცია. სურათზე ჩანს რამდენად ძნელია ზღვის ცხენის დანახვა ბუნებრივ საარსებო გარემოში. ასეთი ადაპტაცია თაობათა განმავლობაში იმ ინდივიდების წარმატებული რეპროდუქციის მეშვეობით ყალიბდებოდა, რომელთა მემკვიდრეობითი ნიშან-თვისებები საუკეთესოდ იყო საარსებო გარემოსთან მისადაგებული.



(გ) პასუხი გარემოს ზემოქმედებაზე. ვენერას ბუზიჭერიას ფოთოლი მწერებისთვის ხაფანგია. ეს ფოთოლი სწრაფად იკეცება გარემო ფაქტორის გავლენის საპასუხოდ. ამ შემთხვევაში გაშლილ ფოთოლზე ნემსიყლაპიას დაჯდომის გამო.



(დ) რეგულაცია. ბოცვერს გრძელი ყურების სისხლძარღვებში სისხლის მიმოქცევის რეგულირება გარემოსთან სითბოს მიმოცვლის რეგულაციაში ეხმარება. ამ მექანიზმის მეშვეობით ბოცვერის სხეული მუდმივ ტემპერატურას ინარჩუნებს.



(ე) ენერგიის მიმოქცევა. ეს კოლიბრი „საწვავს“ (საკვებს) ყვავილებიდან იღებს, ნექტრის სახით. იგი საკვების ქიმიურ ენერგიას ფრენისთვის და სხვა სამუშაოს შესასრულებლად იყენებს.



(ვ) ზრდა და განვითარება. გენებში ჩაწერილი მემკვიდრეობითი ინფორმაციით კონტროლდება ორგანიზმის ზრდისა და განვითარების მიმდინარეობა, მათ შორის, ამ ახლადგამოჩეკილი ნილოსის ნიანგისაც.



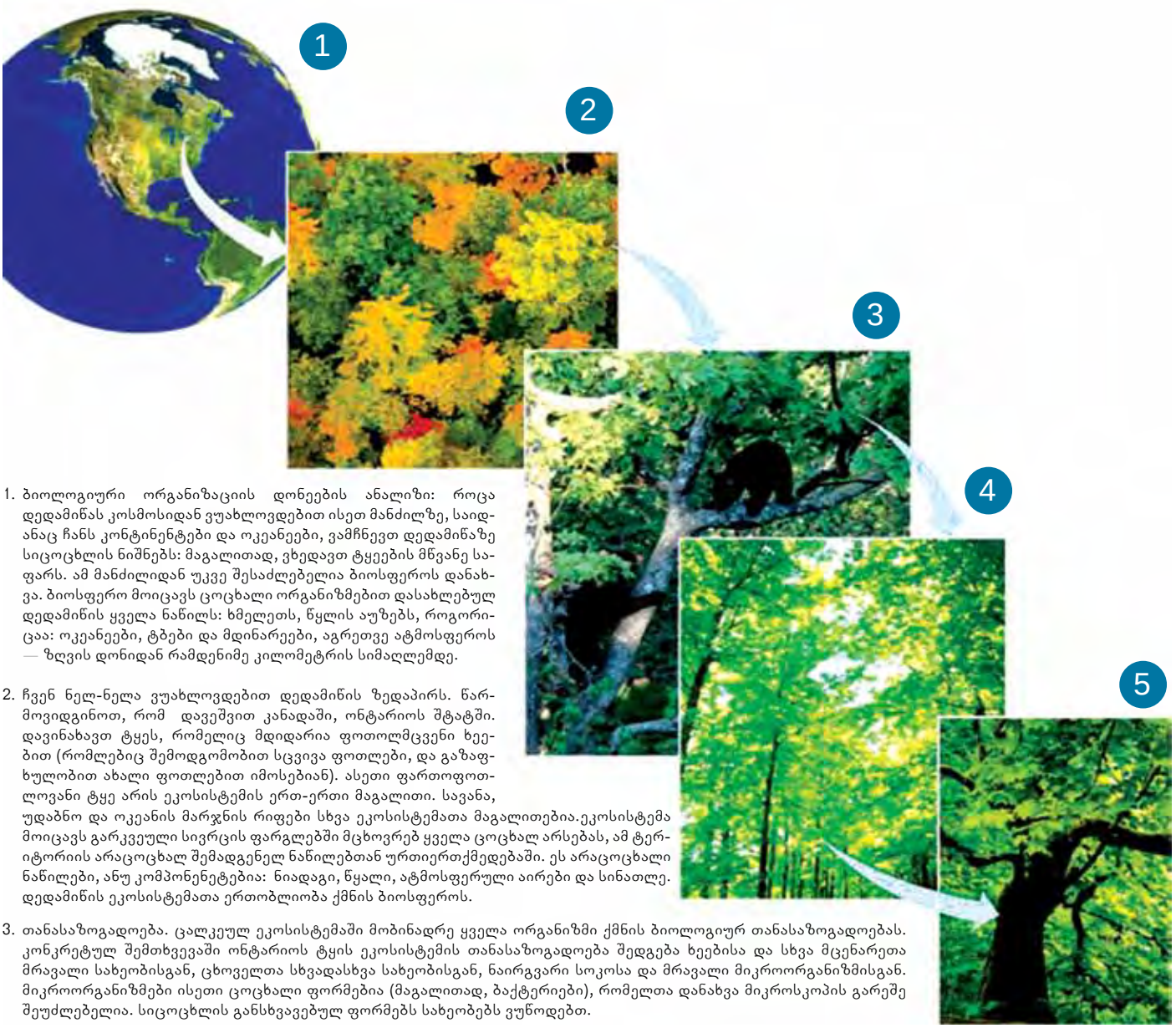
(ზ) გამრავლება. ორგანიზმებისთვის დამახასიათებელია გამრავლების უნარი. სურათზე გამოსახულია საიმპერატორო პინგვინი, რომელიც თავის ნაშიერს უვლის.

▲ *სურათი 1.2* **ორგანიზაცია**

დიდებთ ჩვენ წინ გადაშლილ სურათს, რათა უფრო ახლოს დავინახოთ სიცოცხლე დედამიწაზე. ჩვენი სამიზნეა კანადა, კერძოდ ონტარიოს ტყე. მიკროსკოპისა და სხვა ხელსაწყოების მეშვეობით უნდა შევისწავლოთ ნეკერჩხლის ფოთლის აგებულება მოლეკულურ დონემდე. **სურათი. 1.3.** ფოტოილუსტრაციები და დანომრილი ტექსტები ასახავს ამ მოგზაურობას სიცოცხლის უმცირეს დონემდე. ისინი გაგვიძღვებიან ბიოლოგიური ორგანიზაციის დონეების სიღრმისკენ.

დავაცქერდეთ (1.3) სურათებს. პირველ სურათზე მოცემულია, თუ როგორ გამოიყურება დედამიწა და მისი მწვანე საფარი კოსმოსიდან. თუ სურათის მასშტაბს თანდათან გავზრდით (იხილეთ მომდევნო სურათები), დავინახავთ ქლოროფილის ცალკეულ მოლეკულასა და მის აგებულებას.

დასაწყისისათვის შევჩერდეთ სიცოცხლის ორ სტრუქტურულ დონეზე — ეკოსისტემურსა და უჯრედულზე.



1. ბიოლოგიური ორგანიზაციის დონეების ანალიზი: როცა დედამიწას კოსმოსიდან ვუახლოვდებით ისეთ მანძილზე, საიდანაც ჩანს კონტინენტები და ოკეანეები, ვამჩნევთ დედამიწაზე სიცოცხლის ნიშნებს: მაგალითად, ვხედავთ ტყეების მწვანე საფარს. ამ მანძილიდან უკვე შესაძლებელია ბიოსფეროს დანახვა. ბიოსფერო მოიცავს ცოცხალი ორგანიზმებით დასახლებულ დედამიწის ყველა ნაწილს: ხმელეთს, წყლის აუზებს, როგორიცაა: ოკეანეები, ტბები და მდინარეები, აგრეთვე ატმოსფეროს — ზღვის დონიდან რამდენიმე კილომეტრის სიმაღლემდე.

2. ჩვენ ნელ-ნელა ვუახლოვდებით დედამიწის ზედაპირს. წარმოვიდგინოთ, რომ დავეშვით კანადაში, ონტარიოს შტატში. დავინახავთ ტყეს, რომელიც მდიდარია ფოთოლმცვენი ხეებით (რომლებიც შემოდგომობით სცვივა ფოთლები, და გაზაფხულობით ახალი ფოთლებით იმოსებიან). ასეთი ფართოფოთლოვანი ტყე არის ეკოსისტემის ერთ-ერთი მაგალითი. სავანა, უდაბნო და ოკეანის მარჯნის რიფები სხვა ეკოსისტემათა მაგალითებია.ეკოსისტემა მოიცავს გარკვეული სივრცის ფარგლებში მცხოვრებ ყველა ცოცხალ არსებას, ამ ტერიტორიის არაცოცხალ შემადგენელ ნაწილებთან ურთიერთქმედებაში. ეს არაცოცხალი ნაწილები, ანუ კომპონენტებია: ნიადაგი, წყალი, ატმოსფერული აირები და სინათლე. დედამიწის ეკოსისტემათა ერთობლიობა ქმნის ბიოსფეროს.

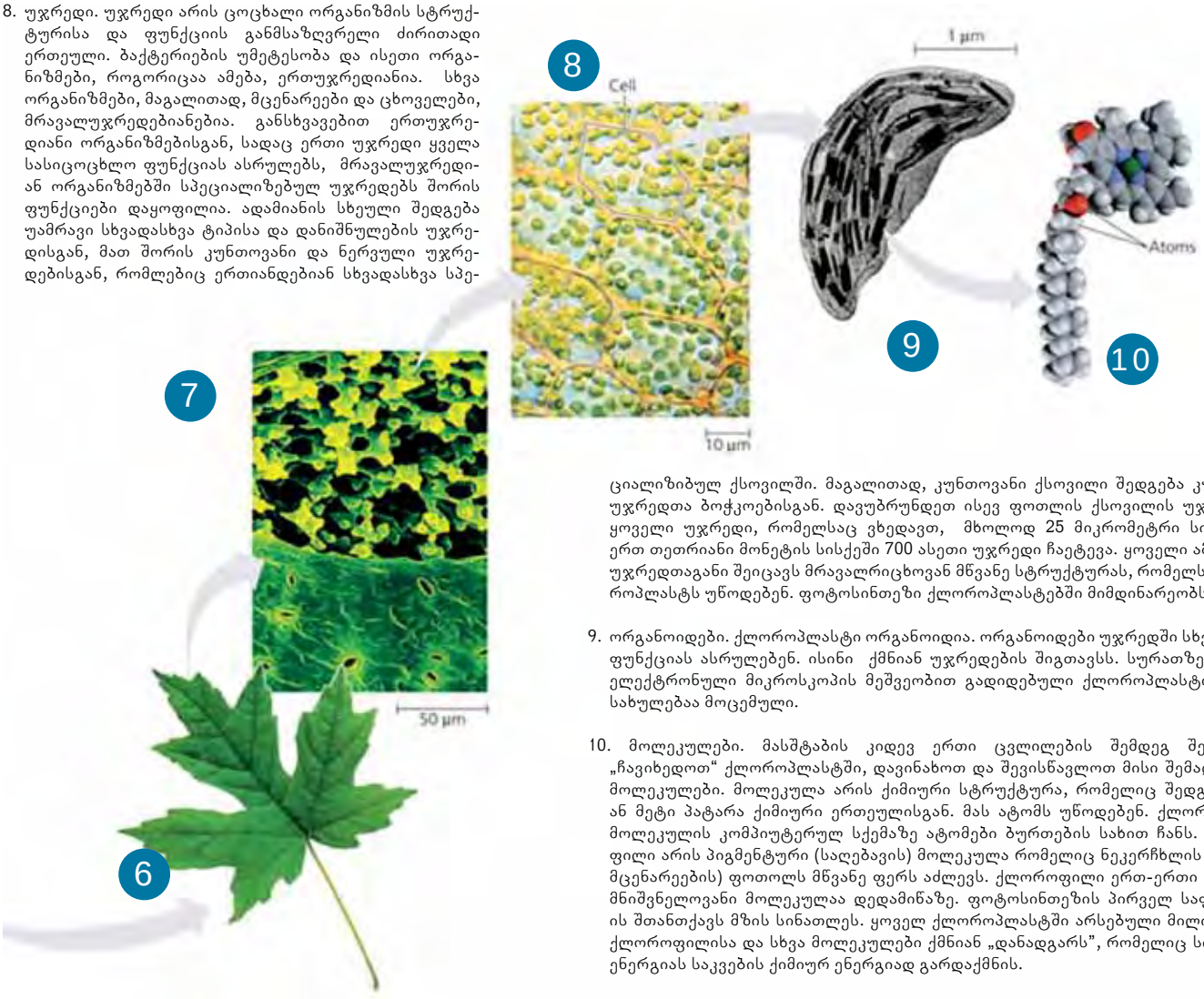
3. თანასაზოგადოება. ცალკეულ ეკოსისტემაში მობინადრე ყველა ორგანიზმი ქმნის ბიოლოგიურ თანასაზოგადოებას. კონკრეტულ შემთხვევაში ონტარიოს ტყის ეკოსისტემის თანასაზოგადოება შედგება ხეებისა და სხვა მცენარეთა მრავალი სახეობისგან, ცხოველთა სხვადასხვა სახეობისგან, ნაირგვარი სოკოსა და მრავალი მიკროორგანიზმისგან. მიკროორგანიზმები ისეთი ცოცხალი ფორმებია (მაგალითად, ბაქტერიები), რომელთა დანახვა მიკროსკოპის გარეშე შეუძლებელია. სიცოცხლის განსხვავებულ ფორმებს სახეობებს ვუწოდებთ.

4. პოპულაცია: პოპულაცია შედგება ერთი და იგივე სახეობის ყველა ინდივიდისგან, რომელსაც გარკვეული ტერიტორია უჭირავს. მაგალითად ონტარიოს ტყეში გვხვდება შაქრიანი ნეკერჩხლის პოპულაცია და ამერიკული შავი დათვების პოპულაცია. ახლა შეგვიძლია დავაზუსტოდ თანასაზოგადოების განმარტება: თანასაზოგადოება იმ პოპულაციების ერთობლიობაა, რომლებიც განსაზღვრულ ტერიტორიაზე ბინადრობენ.

5. ინდივიდუალურ ცოცხალ არსებებს ორგანიზმებს უწოდებენ. ნეკერჩხლის ცალკეული ხე ან სხვა ნებისმიერი მცენარე არის ორგანიზმი. ტყის ყოველი ბინადარი ასევე არის ორგანიზმი, მაგალითად, ბაყაყი, ციყვი, დათვი, მწერი. ნიადაგი უხვად არის დასახლებული მიკროორგანიზმებით, მაგალითად, ბაქტერიებით.

6. ორგანოები და ორგანოთა სისტემები. რთული ორგანიზმების აგებულების შესწავლისას ვამჩნევთ სიცოცხლის სტრუქტურულ იერარქიას. ნეკერჩხლის ფოთოლი - ორგანოს მაგალითია. მისი სხეული ორი ან მეტი ქსოვილისგან შედგება (კერძოდ, თუ რომელი ქსოვილებისგან, შემდგომ გავეცნობით). ღერო და ფესვი ასევე მცენარის ორგანოებია. ადამიანის ორგანოების მაგალითებია: ტვინი, გული, თირკმელები. ადამიანისა და სხვა რთული აგებულების ცხოველებში ორგანოები ქმნიან ორგანოთა სისტემებს. ყოველი სისტემა შედგება ორგანოთა ერთობლიობისგან, სადაც ყველა ერთად, განსაზღვრულ ფუნქციას ასრულებს. მაგალითად ადამიანის საჭმლის მომნელებელი სისტემა შედგება ისეთი ორგანოებისგან, როგორიცაა: ენა, კუჭი, ნაწლავები და სხვ.

7. ქსოვილები. შემდეგ საფეხურზე ფოთლის ქსოვილების დასანახად გვჭირდება მიკროსკოპი. ფოთოლი (მარცხენა ნახატზე) განივადაა გადაჭრილი. ფოთლის შიგნით ჩანს უჯრედოვანი ქსოვილი (სურათის ზედა ნაწილი), რომელიც ფოტოსინთეზის მთავარი ადგილია. ფოტოსინთეზი არის პროცესი, რომლის დროსაც სინათლის ენერგია გარდაიქმნება შაქრის ან სხვა საკვების ქიმიურ ენერგიად. ფოთლის ჭრილზე დაკვირვებისას ასევე შეგვიძლია დავინახოთ მოზაიკური ქსოვილი, რომელსაც „ეპიდერმისს“ უწოდებენ (სურათის ქვედა ნაწილი) — ეს არის ფოთლის ზედაპირის „კანი.“ ეპიდერმისს გააჩნია ფორები. ფორების საშუალებით ნახშირორჟანგი აღწევს ფოთლის შიგნით — ქსოვილში, სადაც ფოტოსინთეზი მიმდინარეობს. ამ მასშტაბით გადაღებულ ფოტოზე ჩანს, რომ ყოველ ქსოვილს უჯრედული სტრუქტურა აქვს. ნებისმიერი ქსოვილი მსგავსი უჯრედების ერთობლიობაა.



8. უჯრედი. უჯრედი არის ცოცხალი ორგანიზმის სტრუქტურისა და ფუნქციის განმსაზღვრელი ძირითადი ერთეული. ბაქტერიების უმეტესობა და ისეთი ორგანიზმები, როგორიცაა ამება, ერთუჯრედიანია. სხვა ორგანიზმები, მაგალითად, მცენარეები და ცხოველები, მრავალუჯრედებიანებია. განსხვავებით ერთუჯრედიანი ორგანიზმებისგან, სადაც ერთი უჯრედი ყველა სასიცოცხლო ფუნქციას ასრულებს, მრავალუჯრედიან ორგანიზმებში სპეციალიზებულ უჯრედებს შორის ფუნქციები დაყოფილია. ადამიანის სხეული შედგება უამრავი სხვადასხვა ტიპისა და დანიშნულების უჯრედისგან, მათ შორის კუნთოვანი და ნერვული უჯრედებისგან, რომლებიც ერთიანდებიან სხვადასხვა სპეციალიზებულ ქსოვილში. მაგალითად, კუნთოვანი ქსოვილი შედგება კუნთოვან უჯრედთა ბოჭკოებისგან. დავუბრუნდეთ ისევ ფოთლის ქსოვილის უჯრედებს. ყოველი უჯრედი, რომელსაც ვხედავთ, მხოლოდ 25 მიკრომეტრი სიგანისაა. ერთ თეთრიანი მონეტის სისქეში 700 ასეთი უჯრედი ჩაეტევა. ყოველი ამ პატარა უჯრედთაგანი შეიცავს მრავალრიცხოვან მწვანე სტრუქტურას, რომელსაც ქლოროპლასტს უწოდებენ. ფოტოსინთეზი ქლოროპლასტებში მიმდინარეობს.

9. ორგანოიდები. ქლოროპლასტი ორგანოიდია. ორგანოიდები უჯრედში სხვადასხვა ფუნქციას ასრულებენ. ისინი ქმნიან უჯრედების შიგთავსს. სურათზე ძლიერი ელექტრონული მიკროსკოპის მეშვეობით გადიდებული ქლოროპლასტის გამოსახულებაა მოცემული.

10. მოლეკულები. მასშტაბის კიდევ ერთი ცვლილების შემდეგ შეგვიძლია „ჩავიხედოთ“ ქლოროპლასტში, დავინახოთ და შევისწავლოთ მისი შემადგენელი მოლეკულები. მოლეკულა არის ქიმიური სტრუქტურა, რომელიც შედგება ორი ან მეტი პატარა ქიმიური ერთეულისგან. მას ატომს უწოდებენ. ქლოროფილის მოლეკულის კომპიუტერულ სქემაზე ატომები ბურთების სახით ჩანს. ქლოროფილი არის პიგმენტური (საღებავის) მოლეკულა რომელიც ნეკერჩხლის (და სხვა მცენარეების) ფოთოლს მწვანე ფერს აძლევს. ქლოროფილი ერთ-ერთი ყველაზე მნიშვნელოვანი მოლეკულაა დედამიწაზე. ფოტოსინთეზის პირველ საფეხურზე ის შთანთქავს მზის სინათლეს. ყოველ ქლოროპლასტში არსებული მილიონობით ქლოროფილისა და სხვა მოლეკულები ქმნიან „დანადგარს“, რომელიც სინათლის ენერგიას საკვების ქიმიურ ენერგიად გარდაქმნის.

ახლოს გავეცნოთ ეკოსისტემას

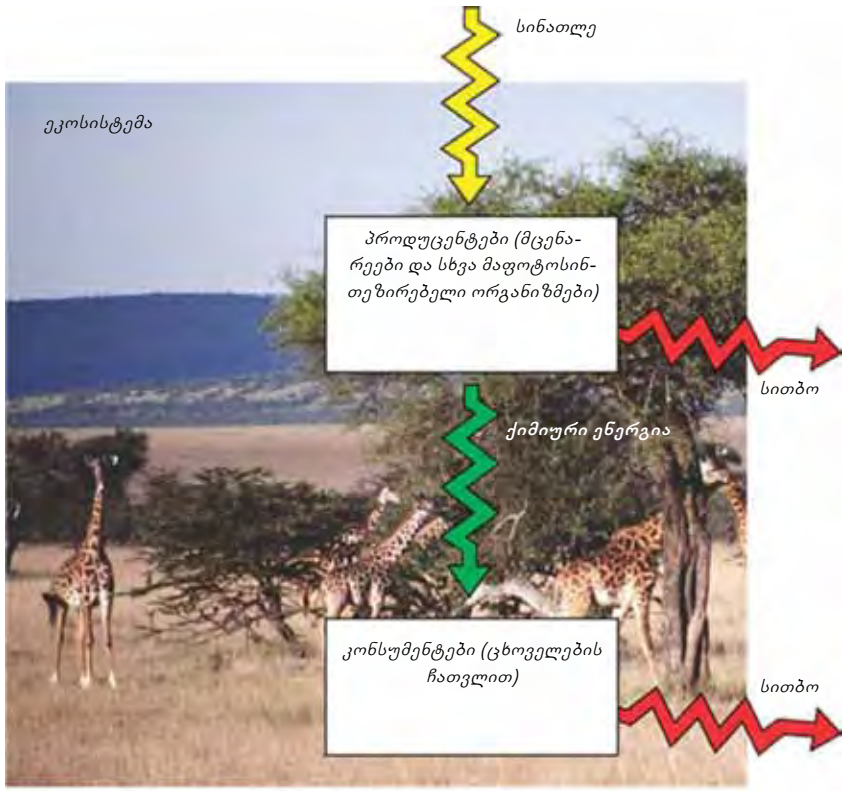
სიცოცხლე ვერ იარსებებს სიცარიელეში. ყოველი ორგანიზმი მუდმივად ურთიერთქმედებს გარემოსთან, რომელშიც ის არსებობს. იმავე გარემოში ბინადრობენ სხვა ცოცხალი ორგანიზმებიც და არსებობენ არაცოცხალი ფაქტორებიც. მაგალითად ხის ფესვები იწოვს ნიადაგიდან წყალს და მინერალურ ნაერთებს; ფოთლები შთანთქავენ ნახშირორჟანგს ჰაერიდან; ფოთლებში არსებული ქლოროფილის მოლეკულები ითვისებს მზის ენერგიას; მზის ენერგიის სინათლის მეშვეობით ხორციელდება ფოტოსინთეზი; ფოტოსინთეზის დროს წყალი და ნახშიორორჟანგი გარდაიქმნება შაქრად და ჟანგბადად. ხის ფოთლები ჰაერში გამოყოფს ჟანგბადს, ფესვები კი შლის ქანებს და გარდაქმნის მათ ნიადაგად. ორივე - ხე და გარემო — მუდმივ ურთიერთქმედებაშია ერთმანეთთან. ამავე დროს ხე კავშირშია სხვა ცოცხალ ორგანიზმებთან. მაგალითად, მის ფესვებთან მობინადრე ნიადაგის მიკროორგანიზმებთან და იმ ცხოველებთან, რომლებიც მისი ფოთლებითა და ნაყოფით იკვებებიან.

ეკოსისტემის დინამიკა

ყოველი ეკოსისტემის დინამიკა მოიცავს ორ მთავარ პროცესს. ერთი არის საკვები ნივთიერებების მიმოქცევა, მაგალითად, მცენარეების მიერ შთანთქმული მინერალური ნივთიერებები საბოლოოდ უბრუნდებიან ნიადაგს მიკროორგანიზმების დახმარებით, რომლებიც შლიან ჩამოცვენილ ფოთლებს, მკვდარ ფესვებსა და სხვა ორგანულ ნარჩენებს. მეორე მთავარი პროცესია მზის სინათლის ენერგიის პროდუცენტებიდან კონსუმენტებზე გადაცემა. პროდუცენტები არიან მცენარეები და სხვა ორგანიზმები, რომლებიც ახდენენ ფოტოსინთეზს ანუ გარდაქმნიან მზის ენერგიას ქიმიურ ენერგიად. მაგალითად, კონსუმენტებია ცხოველები, რომლებიც იკვებებიან პროდუცენტებით და სხვა კონსუმენტებით.

ენერგიის გარდაქმნა

მოძრაობა, ზრდა, გამრავლება და სიცოცხლის სხვა გამოვლინება ორგანიზმისგან გარკვეული მუშაობის შესრუ-



▲ *სურათი 1.4. ენერგიის მიმოქცევის ძირითადი სქემა ეკოსისტემაში და მის ფარგლებს გარეთ.*

ლებას მოითხოვს. მუშაობა დამოკიდებულია ენერგიის წყაროზე. ენერგიის მიმოცვლა ორგანიზმსა და საარსებო გარემოს შორის ხშირად გულისხმობს ერთი სახის ენერგიის გარდაქმნას სხვა სახის ენერგიად. მაგალითად, ფოთოლში შაქრის წარმოქმნისას, მზის ენერგია გარდაიქმნება შაქრის მოლეკულების ქიმიურ ენერგიად. როცა ცხოველის კუნთი მოძრაობის შესასრულებლად იყენებს შაქარს, გარდაქმნის შაქრის მოლეკულების ქიმიურ ენერგიას კინეტიკურ (მოძრაობის) ენერგიად. ორგანიზმის მუშაობისას ენერგიის გარკვეული ნაწილი გარდაიქმნება თერმულ (სითბურ) ენერგიად, რომელიც სითბოს სახით გარემოში გამოიყოფა. ქიმიური ნაერთებისაგან განსხვავებით, რომელთა მიმოქცევა მხოლოდ ეკოსისტემის ფარგლებში აღინიშნება, ენერგია ეკოსისტემაში გარედან აღწევს და იფანტება ისევ მის ფარგლებს გარეთ. ის, ჩვეულებრივ, ეკოსისტემაში სინათლის სახით შემოდის და გამოიყოფა სითბოს სახით.

ახლოს გავეცნოთ უჯრედს

სიცოცხლის სტრუქტურულ იერარქიაში უჯრედი ყველა სასიცოცხლო ფუნქციის მფლობელი სიცოცხლის უმცირესი დონეა. მაგალითად, უჯრედებს აქვს გაყოფის უნარი, რის შედეგადაც ორი ახალი უჯრედი წარმოიქმნება. უჯრედის ეს უნარი საფუძვლად უდევს მრავალუჯრედიანი ორგანიზმების ზრდას, მათი ქსოვილების განახლებასა და ორგანიზმთა გამრავლების ყველა ფორმას. **(სურათი 1.5)**. ადამიანის მოძრაობისა და ფიქრის უნარი დამყარებულია კუნთოვანი და ნერვული უჯრედების აქტივობაზე. ისეთი რთული პროცესი, როგორიცაა ნახშირბადის მიმოქცევა (სიცოცხლისთვის აუცილებელი ქიმიური ელემენტი), უჯრედების აქტივობის შედეგია. სიცოცხლისთვის უმნიშვნელოვანესი პროცესი — ფოტოსინთეზი მიმდინარეობს მცენარის ფოთლის უჯრედებში არსებულ ქლოროპლასტებში თანამედროვე ბიოლოგიის მთავარი ამოცანაა, თუ როგორ ცხოველქმედებს უჯრედი.

უჯრედის მემკვიდრული ინფორმაცია

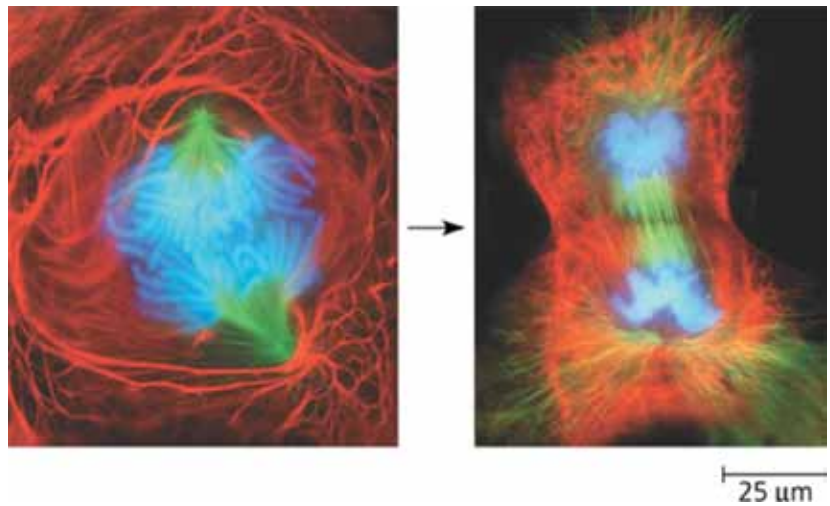
ისევ დავხედოთ გაყოფის პროცესში მყოფ უჯრედებს **(სურათი 1.5)** — უჯრედებში მოჩანს სტრუქტურები, რომლებსაც ქრომოსომებს უწოდებენ. 1.5-ზე სურათზე ისინი კარგად მოჩანან, რადგან ციტოპლაზმა მანათობელი საღებავით არის შეღებილი. ქრომოსომები შედგება ქიმიური ნაერთისგან რომელსაც დეზოქსირიბონუკლეინმჟავას ან მოკლედ — **დნმ**-ს უწოდებენ. **დნმ** შეიცავს გენებს. გენი მემკვიდრეობის ერთეულია, რომლითაც მემკვიდრული ინფორმაცია მშობლებიდან შთამომავლობებს გადაეცემა. მაგალითად, სისხლის ჯგუფი (A,B, AB ან O) ჩვენ მშობლებისგან მემკვიდრეობით განსაზღვრული გენების მეშვეობით მივიღეთ.

ყოველი ქრომოსომა შედგება **დნმ**-ის ძალიან გრძელი მოლეკულისაგან. ამ გრძელი მოლეკულაში გასწვრივად ასეულობით და ათასეულობით გენია განლაგებული. როცა უჯრედი გაყოფისთვის ემზადება, ქრომოსომების შემადგენელი **დნმ** ორმაგდება. ამ პროცესს რეპლიკაცია ეწოდება. **დნმ**-ის გაორმაგების შემდეგ უჯრედი იყოფა. გაყოფის შედეგად წარმოქმნილი ორივე შვილეული უჯრედი საწყისი უჯრედიდან მემკვიდრეობით იღებს გენების მთლიან კომპლექტს.

ყოველი ჩვენგანი სიცოცხლეს ერთი უჯრედიდან იწყებს. ეს უჯრედი შეიცავს მშობლებისგან მემკვიდრეობით მიღებულ **დნმ**-ს. უჯრედების დაყოფის შედეგად ორგანიზმი იზრდება და **დნმ** თავისი გენებით ხვდება ორგანიზმის ყველა უჯრედში. **დნმ**-ის მოლეკულის გენებში ჩაწერილია უჯრედის შემადგენელი სხვადასხვა მოლეკულების ასაშენებლად საჭირო ინფორმაცია. ამ ინფორმაციის მეშვეობით **დნმ** მართავს მთელი ორგანიზმის ცხოველმოქმედებას და განვითარებას **(სურათი 1.6)**.

დნმ-ის მოლეკულური სტრუქტურა უზარმაზარი ინფორმაციის წყაროა. **დნმ**-ის ყოველი მოლეკულა შედგება, ერთმანეთში ჩახვეული ორი გრძელი ჯაჭვისაგან და ეგრეთ წოდებულ ორმაგ სპირალს ქმნიან. ჯაჭვის ყოველი რგოლი ნუკლეოტიდია. ნუკლეოტიდი ქიმიური ნაერთია. **დნმ**-ის ჯაჭვში გვხვდება 4 განსხვავებული ნუკლეოტიდი **(სურათი 1.7)**. **დნმ**-ში უჯრედის შესახებ ინფორმაცია იმავე პრინციპ-

ითაა ჩაწერილი ნუკლეოტიდების მეშვეობით, რა პრინციპითაც ვაწყობთ ანბანის ასოებს სხვადასხვა მნიშვნელობის მქონე სიტყვების მისაღებად. მაგალითად, სიტყვა ია და სიტყვა აი შედგება ერთი და იმავე ასოებისგან, მაგრამ ამ სიტყვებს სხვადასხვა მნიშვნელობა აქვთ. ბიბლიოთეკებში ინახება უამრავი ინფორმაცია, რომელიც კოდირებულია (ჩაწერილია) წიგნებში ანბანის ასოების მეშვეობით. ნუკლეოტიდები შეგვიძლია წარმოვიდგინოთ, როგორც მემკვიდრული ინფორმაციის ჩასაწერად არსებული ასოები. ოთხი განსხვავებული ნუკლეოტიდი ოთხი ასოს როლშია. ამ ასოების გადაჯგუფების მეშვეობით გენში ჩაწერილია გარკვეული ინფორმაცია. გენი შეიძლება ასეულობით ან ათასეულობით ნუკლეოტიდს შეიცავდეს. ბაქტერიული უჯრედის ერთ–ერთ გენში ჩაწერილი ინფორმაცია შეიძლება გადაითარგმნოს, როგორც „შექმენი წითელი პიგმენტი“. ადამიანის ერთ-ერთ გენში ჩაწერილია ჰორმონ ინსულინის ასაგებად საჭირო ინფორმაცია.

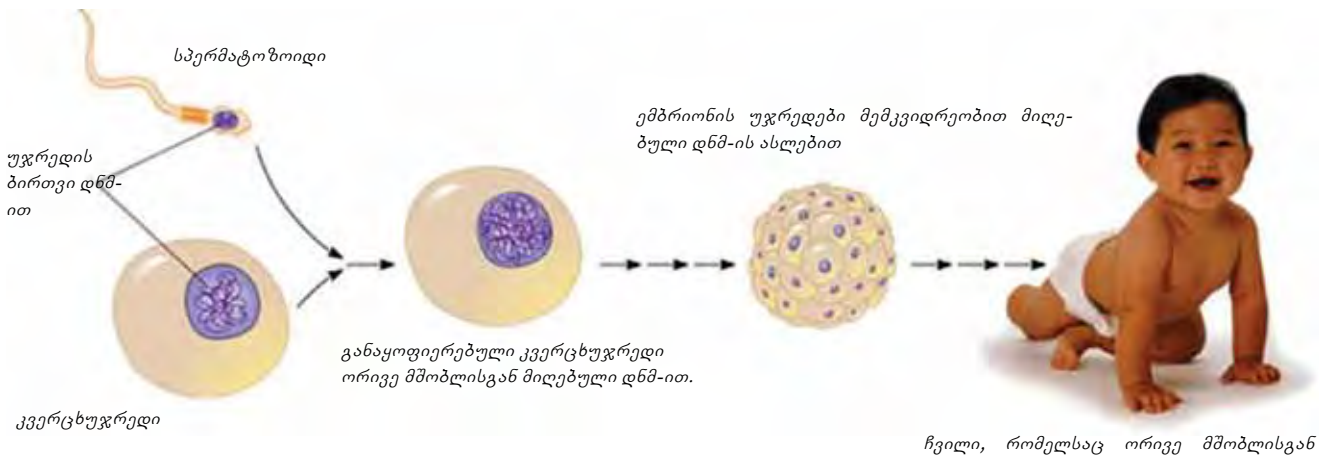


▲ *სურათი 1.5 ტრიტონის ფილტვის უჯრედი იყოფა ორ უფრო მცირე უჯრედად, რომლებიც გაზრდის შემდეგ ისევ დაიყოფიან.*

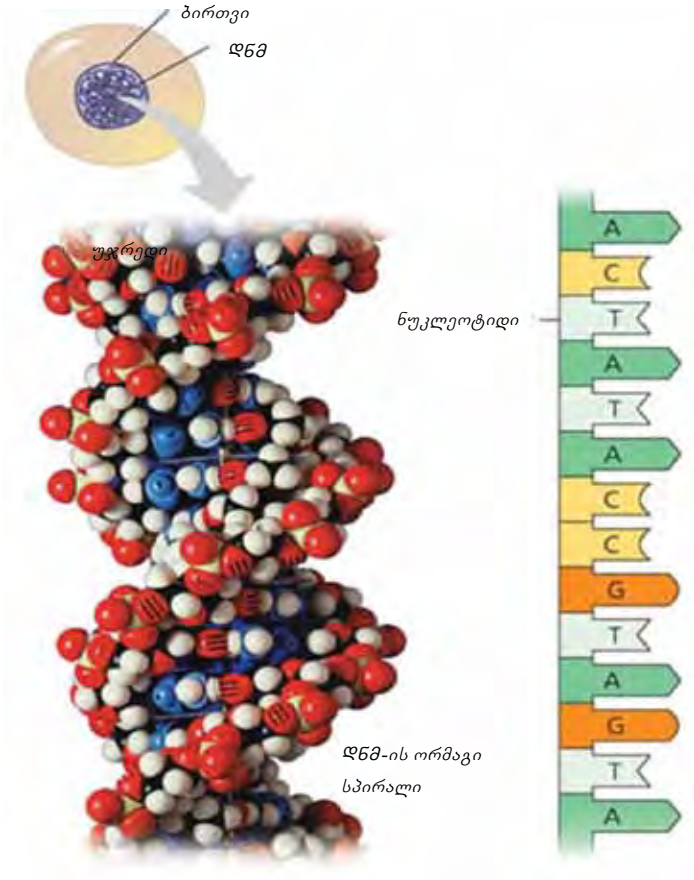
ზოგადად რომ ვთქვათ, გენების უმეტესობა ფლობს ინფორმაციას ცილების დიდი მოლეკულების, აგების შესახებ. უჯრედი მთლი სიცოცხლის მანძილზე უამრავ ცილის მოლეკულას აშენებს. გენის გასწვრივ განლაგებული ნუკლეოტიდების გარკვეული თანმიმდევრობა კოდია ცალკეული ცილის მოლეკულისთვის. ყოველ ცილას უჯრედში მხოლოდ მისთვის ნიშანდობლივი ზომა და ფუნქციები აქვს. ერთ-ერთი ცილა შედის კუნთოვანი უჯრედის შეკუმშავი აპარატის შედგენლობაში, მეორე ანტისხეულია (ორგანიზმის დამცავი სისტემის ნაწილი, რომელიც იცავს მას სხვადასხვა დაავადებებისგან). ზოგი ცილა ენზიმია, (კატალიზატორი ანუ უჯრედებში მიმდინარე ქიმიური რეაქციების დამაჩქარებელია). უჯრედის თითქმის ყველა სასიცოცხლო ფუნქცია ერთი ან რამდენიმე ცილის მონაწილეობით ხორციელდება. ᲓნᲐ მემკვიდრული ინფორმაციის მფლობელია, მაგრამ ცილები უჯრედის საშენები მასალაა. უჯრედის ფუნქციონირებაც ცილებზეა დამოკიდებული.

სიცოცხლის ყველა ფორმა ერთი და იმავე პრინციპითაა კოდირებული. ნუკლეოტიდების გარკვეული თანმიმდევრობა სხვადასხვა ორგანიზმისთვის ერთი და იმავე ინფორმაციის მატარებელია. ორგანიზმების განსხვავებას განაპირობებს ნუკლეოტიდების თანმიმდევრობის სხვადასხვაობა. იმის გამო, რომ გენეტიკური კოდი უნივერსალურია, შესაძლებელია ერთი სახეობის უჯრედმა შექმნას ისეთი ცილა, რომელსაც ჩვეულებრივ სხვა სახეობის უჯრედი ქმნის. ერთ-ერთი ასეთი ცილა, რომელიც ხელოვნურად მიიღეს სამედიცინო მიზნებისთვის იყო, ადამიანის ინსულინი. ადამიანის ინსულინის შესაქმნელად გამოიყენეს ბაქტერია, რომელშიც შეიყვანეს ადამიანის ინსულინის გენი.

გენეტიკური ინფორმაციის მთელ „ბიბლიოთეკას“ რომელსაც ორგანიზმი მემკვიდრეობით იღებს გენომს უწოდებენ. ადამიანის ყოველი უჯრედის ქრომოსომები ქმნიან გენომს, რომლის სიგრძე დაახლოებით $3X10^9$ ნუკლეოტიდური წყვილის ტოლია. ერთი ნუკლეოტიდი სიდიდით ანბანის ასოს ტოლი რომ ყოფილიყო, გენეტიკური კოდის ჩასაწერად და-



▲ *სურათი 1.6 მემკვიდრეობით მიღებული დნმ წარმართავს ორგანიზმის განვითარებას.*



სურათზე გამოსახულია დნმ-ის ორმაგი სპირალის მოკლე მონაკვეთი და მისი შემადგენელი ატომები. დნმ-ის მილეკულის გრძელი ჯაჭვი აგებულია საშენი ბლოკებისაგან, რომლებსაც ნუკლეოტიდებს უწოდებენ. დნმ-ის მოლეკულას აქვს 3-განზომილებიანი ორმაგი სპირალის ფორმა.

◀ *სურათი 1.7.* ***დნმ-ის გენეტიკური მასალა***

დნმ-ის მოლეკულის ერთი ჯაჭვი.
სურათზე გამოსახულია დნმ-ის მოლეკულის გრძელი ჯაჭვის პატარა მონაკვეთი. გეომეტრიული ფიგურები და ასოები შესაბამისი ნუკლეოტიდების აღმნიშვნელი სიმბოლოებია. გენეტიკური ინფორმაცია ჩაწერილია 4 ტიპის ნუკლეოტიდის გარკვეული თანმიმდევრობით განლაგების მეშვეობით. ნუკლეოტიდების შემოკლებული აღნიშვნებია — A, T, C და G.

გვჭირდებოდა 600 დიდი წიგნი. გენომის ნუკლეოტიდური თანმიმდევრობის „ბიბლიოთეკა“ მოიცავს გენებს, როიმლებშიც ჩაწერილია ინფორმაცია დაახლოებით 75.000 სხვადასხვა სახის ცილაზე. ამ ცილებს განსხვავებული ფუნქციები აქვთ.

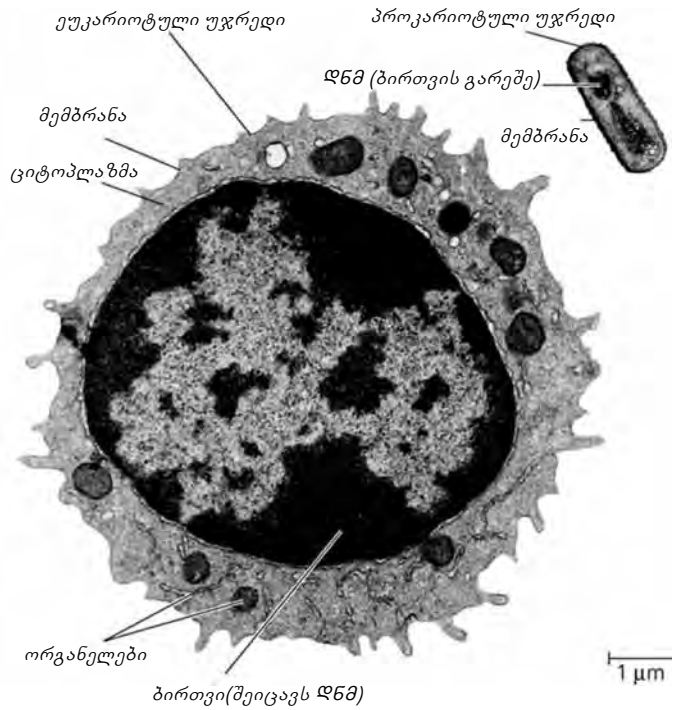
უჯრედების ორი მთავარი ფორმა

ყოველ უჯრედს განსაზღვრული აგებულება აქვს. მაგალითად, ყველა უჯრედი შემოფარგლულია მემბრანით, რომელიც არეგულირებს ნივთიერებათა მიმოცვლას უჯრედსა და მის გარემოს შორის. ყველა უჯრედი იყენებს დნმ-ს და მასში ჩაწერილ გენეტიკურ ინფორმაციას.

განასხვავებენ უჯრედების ორ მთავარ ტიპს: პროკარიოტულსა და ეუკარიოტულს. ორგანიზმების ორი ჯგუფის — ბაქტერიებისა და არქეობაქტერიების უჯრედები პროკარიოტულია. დანარჩენი ცოცხალი ფორმების უჯრედები, მცენარეებისა და ცხოველების ჩათვლით ეუკარიოტულია.

ეუკარიოტული უჯრედები. ეს ისეთი უჯრედებია, რომლებშიც ბირთვი და ორგანოიდები (ქლოროპლასტების ჩათვლით სურათი1.3) შემოსაზღვრულია მემბრანით. უჯრედების ეს ტიპი გვხვდება უმარტივესებში, სოკოებში, მცენარეებში და ცხოველებში. ამ ორგანიზმებს ეუკარიოტებს უწოდებენ. ეუკარიოტული უჯრედების უმეტესობაში ყველაზე დიდი ორგანოიდი არის ბირთვი, რომელიც შეიცავს უჯრედულ დნმ-ს ქრომოსომების სახით. დანარჩენი ორგანოიდები განლაგებულია ციტოპლაზმაში (ციტოპლაზმა არის მთელი სივრცე უჯრედის ბირთვსა და უჯრედის გარე მემბრანას შორის).

პროკარიოტული უჯრედები უფრო პატარა ზომისაა, ვიდრე ეუკარიოტული უჯრედები და გაცილებით მარტივი აგებულებისაა. **(სურათი 1.8)** დნმ არ არის უჯრედის დანარჩენი შიგთავსისგან მემბრანით გამოცალკევებული. პროკარიოტულ უჯრედებში სხვა ორგანოიდების მემბრანებიც ნაკლებადაა განვითარებული.



▲ ***სურათი 1.8.*** *სურათზე ჩანს პროკარიოტულ და ეუკარიოტულ უჯრედებს შორის სხვაობა უჯრედის ზომასა და აგებულების სირთულეში*

ზემოთ ჩვენ ვისაუბრეთ (1.3) ბიოლოგიურ მრავალფეროვნებაზე. პროკარიოტები და ეუკარიოტები ამ მრავალფეროვნების მაგალითია.

ახლა გადავხედოთ ბიოლოგიური რიგების იერარქიას ბიოლოგიის იმ მიმართულების გამოყენებით, რომელსაც სისტემურ ბიოლოგიას უწოდებენ.

კონცეფცია შემოწმება 1.1

1. დაწერეთ წინადადება 1.3-სურათზე გამოსახული ყოველი ბიოლოგიური დონისთვის, რომელშიც შედის უფრო „დაბალი" დონე. მაგალითი — თანასაზოგადოება შედგება სხვადასხვა სახეობათა პოპულაციებისგან, რომლებიც გარკვეულ არეალში ბინადრობენ.
2. რა ნათესაური კავშირია დნმ-ს, გენსა, ქრომოსომებს შორის?
3. ახსენით, უჯრედულ დონეზე მცენარეებს რატომ აქვთ მეტი საერთო ნიშნები ცხოველებთან, ვიდრე ბაქტერიებთან.

კონცეფცია 1.2

ბიოლოგიური სისტემა გაცილებით რთულია, ვიდრე მისი შემადგენელი ნაწილების ერთობლიობა

„მთელი უფრო რთულია, ვიდრე მისი შემადგენელი ნაწილების ჯამი" - ცნობილი გამოთქმაა. მთელის შემადგენელი ნაწილების ურთიერთგანლაგება ქმნის რთულ სტრუქტურას, რომელსაც სისტემას უწოდებენ. ბიოლოგიური სისტემის მაგალითებია უჯრედი, ორგანიზმი და ეკოსისტემა. იმის გასაგებად, როგორ მუშაობს ასეთი სისტემა, საკმარისი არ არის გვქონდეს მისი შემადგენელი ნაწილების სრული ჩამონათვალი. ბიოლოგიის მომავალი იმის შეცნობაშია, თუ როგორ ფუნქციონირებენ (მოქმედებენ) მთლიანობაში ბიოლოგიური სისტემები.

ბიოლოგიური სისტემის ახალი (სისტემური) თვისებების წარმოშობა

ისევ გადავხედოთ სიცოცხლის ორგანიზაციულ დონეებს 1.3 სურათზე. სიცოცხლის ერთი დონიდან მეორეზე გადასვლისას ჩნდება ახალი (სისტემური) თვისებები, რომლებიც წინა დონეზე არ აღენიშნება. ეს სისტემური თვისებები დამოკიდებულია სისტემის შემადგენელი ნაწილების ურთიერთგანლაგებასა და ურთიერთქმედებაზე. მაგალითად, ფოტოსინთეზი ვერ განახორციელდება ქლოროპლასტის შემადგენლობაში შემავალი ქლოროფილისა და სხვა მოლეკულების მექანიკური ნარევის მეშვეობით. ფოტოსინთეზისთვის საჭიროა დაუზიანებელი ქლოროპლასტი და მისი შემადგენელი ქლოროფილი და სხვა მოლეკულები, რომლებიც განსაზღვრული თანმიმდევრობითაა განლაგებული. მეორე მაგალითი: თუ სერიოზული ტრამვა დააზიანებს ტვინის რთულ აგებულებას, იგი გამართულად ვერ იმუშავებს, თუნდაც მისი ყველა შემადგენელი ნაწილი დაუზიანებელი იყოს. მეხსიერებისა და აზროვნების უნარი ნერვული უჯრედების რთული ქსელის სისტემური თვისებაა.

ბიოლოგიური ორგანიზაციის უფრო მაღალ დონეზე – ეკოსისტემურ დონეზე – ნახშირბადის მიმოქცევა დამოკიდებულია სხვადასხვა ორგანიზმის ურთიერთკავშირზე, რომლებიც ურთიერთქმედებენ ერთმანეთთან, ნიადაგთან და ჰაერთან.

სისტემური თვისებები მარტო სიცოცხლისთვის არ არის დამახასიათებელი. ჩვენ შეგვიძლია შევამჩნიოთ ნებისმიერი მანქანის ან ინსტრუმენტის დეტალების ურთიერთგანლაგების მნიშვნელობა მარტივ მაგალითზე: შევადაროთ ყუთი, სადაც ველოსიპედის ყველა დეტალი დევს და თვით ველოსიპედი. გრაფიტი და ალმასი ორივე ნახშირბადისგან შედგება, მათი თვისებები კი — სავსებით განსხვავებული. ეს იმითაა გამოწვეული, რომ ნახშირბადის ატომების განლაგება ნახშირსა და ალმასში განსხვავებულია. არაცოცხალი ბუნებისგან განსხვავებით, ცოცხალი ბიოლოგიური სისტემები ძალიან რთულია. ამის გამო ცოცხალი ბუნების სისტემური თვისებები განსაკუთრებით საინტერესოა შესასწავლად.



სურათი 1.9. ***თანამედროვე ბიოლოგია ინფორმაციული მეცნიერებაა.*** *სექვენირება-თანმიმდევრობის დადგენის მეთოდი. ავტომატური დნმ სექვენატორები და მძლავრი კომპიუტერები ეხმარებიან მკვლევარებს ადამიანის გენომის პროექტზე მუშაობაში. ლაბორატორია კემბრიჯში, გაერთიანებული სამეფო, იყო ერთერთი ლაბორატორია, რომელიც ჩართული იყო ამ საერთაშორისო პროექტზე მუშაობაში.*

რედუქციონიზმის სიძლიერე და სისუსტე

სიცოცხლის რთული ორგანიზაციის გამო, მეცნიერები, რომლებიც ბიოლოგიურ სისტემებს სწავლობენ, აწყდებიან პრობლემას. ერთი მხრივ არ შეიძლება რთული ორგანიზმი შევისწავლოთ მისი ნაწილებად დაშლის მეთოდით. თუ მას დავშლით, ის შეწყვეტს ფუნქციონირებას ანუ დაიღუპება. შემადგენელ ნაწილებად დაშლილი უჯრედი, უჯრედი აღარაა. ნაწილებად დაშლილი ცოცხალი სისტემის მეშვეობით ვერ შევისწავლით მის ფუნქციონირებას. მეორე მხრივ, ისეთი რთული სისტემის, როგორიცაა ორგანიზმი ან უჯრედი, შესწავლა შეუძლებელია, თუ მის შემადგენელ ნაწილებს არ შევისწავლით. ამ პრობლემის გადაწყვეტაში გვეხმარება რედუქციონიზმი. რედუქციონიზმი – რთული სისტემის დაყვანაა უფრო მარტივ, (გამოსაკვლევად უფრო ადვილ) შემადგენელ ნაწილებამდე. ბიოლოგიურ კვლევაში ასეთი ხერხი შედეგიანია. მაგალითად, ჯეიმს უოტსონმა და ფრენსის კრიკმა 1953 წელს უჯრედიდან გამოყვეს ДНმ-ის მოლეკულა. ამ მოლეკულის შესწავლისას მივიდნენ დასკვნამდე, რომ ის მემკვიდრეობითობის ქიმიური საფუძველია.

უოტსონისა და კრიკის აღმოჩენიდან თითქმის ნახევარი საუკუნის შემდგომ, 2001 წელს, მკვლევართა საერთაშორისო გუნდმა გამოაქვეყნა ადამიანის გენომის შემადგენელი 3.10^9 ნუკლეოტიდური წყვილის თანამიმდევრობა **(სურათი 1.9)**. მათ მრავალი სხვა სახეობების გენომის გაშიფრვაც ანუ ნუკლეოტიდების თანამიმდევრობის დადგენაც მოახერხეს) პრესამ და მსოფლიო ლიდერებმა აღიარეს ადამიანის გენომის პროექტი, როგორც ყველა დროის უდიდესი მეცნიერული მიღწევა. მაგრამ განსხვავებით ადრინდელი მიღწევებისაგან, როგორიცაა ასტრონავტების მთვარეზე დაშვება, ადამიანის გენომის გაშიფრა, მხოლოდ უდიდესი სამუშაოს დასაწყისია. კვლევები გრძელდება, მეცნიერები სწავლობენ ათასობით გენის ფუნქციონირებას და ფუნქციონირების შედეგად მიღებულ ცილებს. ამჟამად მკვლევარები იკვლევენ მილიარდობით მოლეკულის კოორდინირებულ მოქმედებას უჯრედისა და მთლიანი ორგანიზმის განვითარების და ცხოველმოქმედების უზრუნველყოფაში. ამ კვლევების ქვაკუთხედია სისტემური ბიოლოგია.

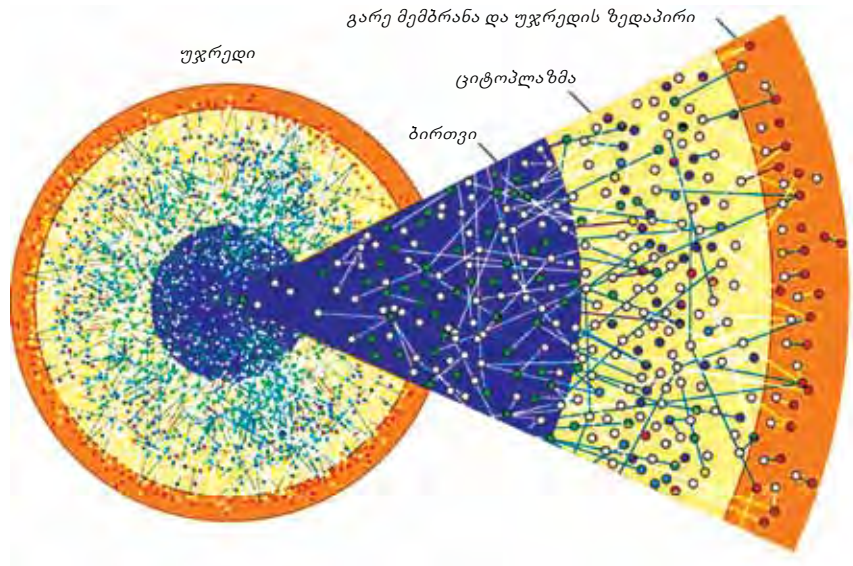
სისტემური ბიოლოგია

ბიოლოგია გადადის განვითარების ახალ საინტერესო ეტაპზე. მრავალი მკლევარი სიცოცხლის სისტემური თვისებების ამოსახსნელად მიმართავს კვლევის ახალ სტრატეგიებს. მეცნიერები იღრმავებენ ცოდნას ბიოლოგიური სისტემის შემადგენელი ნაწილების, მაგალითად, უჯრედების ფუნქციურ კავშირზე. კვლევის პრინციპის ასეთი ცვლილება შეიძლება მარტივ მაგალითს შევადაროთ: ვთქვათ, ქუჩის კუთხეში ვდგავართ და ვაკვირდებით მოძრაობას. ერთი ქუჩის კუთხიდან მოძრაობაზე დაკვირვებით ვერ გამოვიტანთ დასკვნას მოძრაობაზე მთელ ქალაქში. თუ მოძრაობას დავაკვირდებით იმ სიმაღლიდან, საიდანაც მოჩანს მთელი ქალაქის ქუჩები, ამ ქუჩებზე მომხდარი უბედური შემთხვევები, განათება, მოძრაობის მარეგულირებელი ნიშნები, შევძლებთ ქალაქში ტრანსპორტის მოძრაობის ერთიანი სურათის დადგენას. სისტემური ბიოლოგიის მიზანია მთლიანი ბიოლოგიური სისტემების ცვალებადი ქცევის მოდელირება. კარგი მოდელი ბიოლოგებს საშუალებას მისცემს იწინასწარმეტყველონ, თუ როგორ იმოქმედებს სისტემის ერთი ან მეტი შემადგენელი ნაწილის ცვლილება მთელ სისტემაზე და მის შემადგენელ სხვა ნაწილებზე. მაგალითად, როგორ იმოქმედებს კუნთის უჯრედში კალციუმის კონცენტრაციის ოდნავი ზრდა იმ ცილებზე, რომლებიც არეგულირებენ კუნთის შეკუმშვას? როგორ იმოქმედებს წნევის დამწევი წამალი ადამიანის ორგანიზმის სხვა ორგანოების ფუნქციონირებაზე? იქნებ მას უარყოფითი ეფექტიც აქვს და ის აზიანებს სხვა ორგანოებს? როგორ იმოქმედებს მარცვლოვანი კულტურების გადაჭარბებული მორწყვა მცენარეების მიერ ნიადაგიდან საჭირო მინერალების შეთვისებასა და ადამიანის კვებისთვის აუცილებელი ცილების მარაგის შექმნაზე? როგორ შეცვლის ეკოსისტემას და მთელ ბიოსფეროს ატმოსფეროში ნახშირორჟანგის კონცენტრაციის თანდათანობითი ზრდა? სისტემური ბიოლოგიის მიზანია ამ გლობალურ კითხვებზე პასუხის გაცემა.

სისტემურმა ბიოლოგიამ უნდა შეისწავლოს სიცოცხლე ყველა ორგანიზაციულ დონეზე. ამ დარგის პიონერები იყვნენ ეკოსისტემის მკლევარები, რომლებმაც 1960 წელს მლაშე ჭაობებისა და სხვა ეკოსისტემების შემადგენლობაში შემავალი სახეობების და ბუნების არაცოცხალი კომპონენტების ურთიერთმოქმედების მოდელი შექმნეს. უფრო ადრე, ბიოლოგები, რომლებიც ადამიანის და სხვა ორგანიზმების ფიზიოლოგიას (ფუნქციონირებას) სწავლობდნენ, შექმნეს სხვადასხვა ორგანოების მიერ სისხლში შაქრის კონცენტრაციის რეგულირების მოდელი. ორგანიზმებისა და ეკოსისტემების ასეთი მოდელების შექმნა იმისთვის არის საჭირო, რომ წარმოვიდგინოთ ამ სისტემების რეაქცია ცვალებად პირობებზე.

თანამედროვე სისტემური ბიოლოგიის მეშვეობით და გენომის გაშიფრვის შედეგად მკვლევარებმა შეძლეს სიცოცხლის შესწავლა უჯრედულ და მოლეკულურ დონეზე. დაგროვდა დიდძალი მასალა გენომის შედგენლობისა და ცილების ფუნქციონირების შესახებ. მაგალითად, 2003 წელს მკვლევართა დიდმა ჯგუფმა გამოაქვეყნა ცილების ურთიერთქმედების სქემა დროზოფილას (ხილის ბუზის, კვლევის პოპულარული ობიექტის) უჯრედებში. მოდელი ეფუძნება მონაცემთა უზარმაზარ ბაზას - ათასობით შესწავლილ ცილასა და მათი ურთიერთქმედების მექანიზმებს სხვა ცილებთან. მაგალითად, ცილა მართავს და ცვლის C და D ცილების აქტივობას, რომლებიც შემდეგ მოქმედებენ სხვა ცილებზე.

სისტემური სტრატეგიის საფუძვლები საკმაოდ მარტივია. უპირველეს ყოვლისა, საჭიროა მთელის რაც შეიძლება მეტი შემადგენელი ნაწილის, მაგალითად, ყველა შესწავლილი გენისა და უჯრედული ცილის აღწერა. შემდეგ საჭიროა იმის დადგენა, როგორ მუშაობს ამ სისტემაში მისი თითოეული შემადგენელი ნაწილი სხვა ნაწილებთან ურთიერთკავშირში. დროზოფილის უჯრედთა ცილების შემთხვევაში ჯერ უნდა შევისწავლოთ ყველა ცილა, შემდეგ ამ ცილების ურთიერთკავშირები. კომპიუტერისა და თანამედროვე პროგრამების მეშვეობით შესაძლებელია მრავალი მკვლევარის მონაცემების გაერთიანება და სისტემური ქსელის მოდელის შექმნა **(სურ. 1.10)**.



სურათი 1.10 . ***უჯრედული ცილების ურთიერთმოქმედების სისტემური სქემა.*** *ამ დიაგრამაზე ასახულია 3500 პროტეინი (წერტილი) და მათი ურთიერთქმედების სქემა (ხაზები აკავშირებენ ცილებს) ბიოლოგიური სისტემის შემსწავლელი მეცნიერები, მონაცემთა უზარმაზარ ბაზაზე დაყრდნობით, ქმნიან უჯრედის შემადგენელი ცილის მოლეკულებისა და უჯრედში ამ მოლეკულების ურთიერთქმედების მოდელებს. ამ მოდელების შექმნის მთავარი მიზანია პროგნოზი, თუ როგორ აისახება, მაგალითად, ერთი ცილის აქტივობის ზრდა უჯრედის სხვა მოლეკულებზე და რა დამატებით ცვლილებებს გამოიწვევს ის. ასეთი მოდელების შექმნის ერთ–ერთი სასარგებლო შედეგი არის სამკურნალო პრეპარატების მოქმედების ეფექტების პროგნოზი.*

მართალია, სისტემური ბიოლოგიის ძირითადი იდეა მარტივია, მაგრამ თვით ბიოლოგიური სისტემები ძალიან რთულია. მკვლევარებმა ბიოლოგიური სისტემების შესასწავლად შეარჩიეს სამი მთავარი მეთოდი:

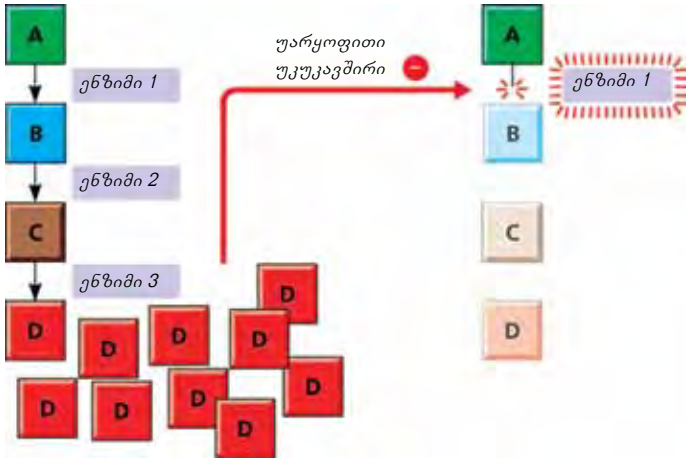
- **მაღალტექნოლოგიური მეთოდი.** წარმატება სისტემურ ბიოლოგიაში დამოკიდებულია დიდი მოცულობის მონაცემების მიღების შესაძლებლობასა და ამ მონაცემების დამუშავების სისწრაფეზე. მეგამონაცემების — კოლექციის შეგროვებისა და დამუშავების ასეთ მეთოდს „მაღალტექნოლოგიურს“ უწოდებენ. ДНმ-სეკვენატორები, დანადგარები, რომელთა დახმარებითაც ადამიანის გენომის პროექტი განხორციელდა მაღალტექნოლოგიური დანადგარების მაგალითია (ნახეთ სურათი 1.9)
- **ბიოინფორმატიკა** – მონაცემთა უზარმაზარი ბაზები შეიქმნა მაღალი ტექნოლოგიების დახმარებით. ამ მონაცემთა დამუშავება ხდება კომპიუტერის, თანამედროვე პროგრამებისა და მათემატიკური მოდელირების მეშვეობით. ამ ხელსაწყოებისა და მეთოდების გარეშე თანამედროვე ბიოლოგიაში სრული ქაოსი იქნებოდა. ბიოინფორმატიკის ახალი მიმართულების მეშვეობით მიღებული მონაცემებიდან ხდება სასარგებლო ინფორმაციის გამოყოფა სიმრავლიდან მათი დამუშავების შედეგად. ამ მიმართულების მეშვეობით სწავლობდნენ ДНმ–ში ნუკლეოტიდურ თანმიმდევრობას და ადგენენ ცილების ურთიერთქმედების სქემას. ინტერნეტის საშუალებით შესაძლებელი გახდა გაფანტული მონაცემების თავმოყრა.
- **სხვადასხვა მეცნიერული დისციპლინის წარმომადგენლების გაერთიანება საერთო მიზნისთვის**. 2003 წელს ჰარვარდის სამედიცინო სკოლაში შეიქმნა სისტემური ბიოლოგიის დეპარტამენტი. ეს პირველი დეპარტამენტი იყო, რომელიც შეიქმნა ბოლო ოცი წლის განმავლობაში. მასაჩუსეტის ტექნოლოგიურ ინსტიტუტში სხვადასხვა დეპარტამენტის 80 წევრი გაერთიანდა ფაკულტეტის ახალი პროგრამის (სისტემური ბიოლოგიისა და გამოთვლითი ბიოლოგიის) ფარგლებში. სისტემური ბიოლოგიის მკვლევართა ამ და სხვა ჯგუფებში ხდება სხვადასხვა სპეციალობის მქონე მკვლევარების: ინჟინრების, მედიკოსების, ქიმიკოსების, ფიზიკოსების, მათემატიკოსების, პროგრამისტებისა და ბიოლოგების გაერთიანება რთული კვლევების ჩასატარებლად.

ბევრი ცნობილი მეცნიერი აწარმოებს კვლევებს სისტემურ ბიოლოგიაში. მაგრამ დღემდე მოლოდინი ჭარბობს რეალურ მიღწევებს. ამავე დროს სისტემური ბიოლოგია თანდათანობით იკრეფს ძალას. ის გავლენას ახდენს კითხვებზე, რომლებიც მეცნიერებს კვლევის დროს უჩნდებათ და თვით ამ კვლევებზე. მეცნიერები ბიოლოგიური სისტემების ფუნქციონირების ახსნას ცდილობდნენ დიდი ხნით ადრე, სანამ გაჩნდებოდა თანამედროვე ტექნოლოგიები. ათწლეულების წინ ბიოლოგები სწავლობდნენ იმ გზებს, რომელთა მეშვეობით ხდება ისეთი რთული სისტემების, როგორიცაა უჯრედი, ორგანიზმი ან ეკოსისტემა, ფუნქციონირების რეგულაცია.

მიოლოგიური სისტემის რეგულაცია უკუკავშირის მეშვეობით

ზოგიერთი ბიოლოგიური სისტემების მუშაობისას მოქმედებს საბაზრო ეკონომიკის მსგავსი მოდელი. მაგალითად, როცა თქვენ ვარჯიშობთ კუნთოვან უჯრედებს სჭირდება მეტი ენერგია, ვიდრე მოსვენებულ მდგომარეობაში. კუნთის უჯრედებში იზრდება შაქრის მოლეკულების მოხმარება, რაც მათთვის ენერგიის წყაროა. პირიქით, როცა თქვენ ისვენებთ, სხვა ქიმიური რეაქციების მეშვეობით ზედმეტი შაქარი გარდაიქმნება ნივთიერებად, რომელიც საწვავი მარაგის (ენერგიის წყაროს) სახით გროვდება ორგანიზმში.

ისევე, როგორც უჯრედში მიმდინარე ქიმიური რეაქციების უმეტესობას, რეაქციებს, რომლეთა შედეგად ხდება შაქრის



▲ *სურათი 1.11* ***უარყოფითი უკუკავშირი.*** *სამსაფეხურიანი ქიმიური რეაქციების შედეგად A ნივთიერება გარდაიქმნება D ნივთიერებად. გარკვეული ენზიმი აჩქარებს ყოველი რეაქციის მსვლელობას. რეაქციების საბოლოო D პროდუქტის სიჭარბე რეაქციების დასაწყებად საჭირო ენზიმს ბლოკავს. ეს ანელებს D პროდუქტის ჭარბ სინთეზს.*



▶ *სურათი 1.13* ***მრავალფეროვნების „ყუთები"*** *– აქ ასახულია პეპლების სახეობების უზარმაზარი კოლექციის პატარა ნაწილი. კოლექცია ინახება აშშ-ში, ვაშინგტონში, საბუნებისმეტყველო ისტორიის ეროვნულ მუზეუმში.*

დაშლა ან შენახვა აჩქარებს ანუ კატალიზატორის როლს ასრულებენ სპეციალური ცილები. მათ ენზიმებს (ფერმენტებს) უწოდებენ. სხვადასხვა ენზიმი სხვადასხვა ქიმიური რეაქციის კატალიზატორია. ხშირად ეს ერთმანეთთან დაკავშირებული ჯაჭვური რეაქციებია. რეაქციის ყოველი ნაბიჯის კატალიზატორია განსაზღვრული ენზიმი. როგორ ახერხებს უჯრედი სხვადასხვა რთული ქიმიური რეაქციების კოორდინაციას? მაგალითად, უჯრედი როგორ ახერხებს შაქრის რაოდენობის რეგულირებისას, შაქრის შეთავაზება-მოთხოვნის მართვას? როგორ ხდება. უჯრედში შაქრის მოხმარებისა და შენახვის – ერთმანეთის საპირისპირო პროცესების რეგულაცია? პასუხი: ბევრი ბიოლოგიური პროცესი თვითრეგულაციის მექანიზმის საშუალებით იმართება. ამ მექანიზმს უკუკავშირი ეწოდება.

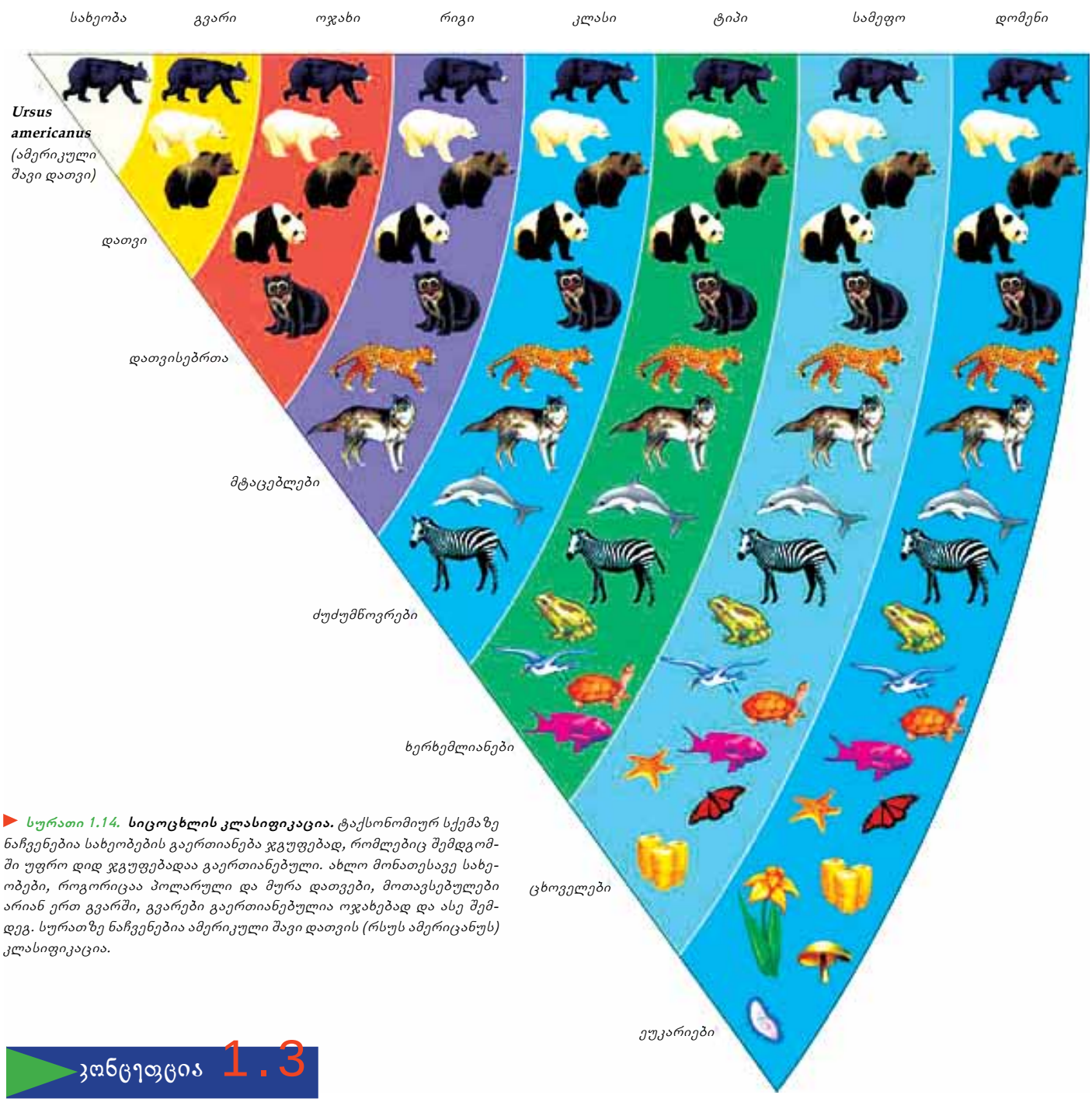
უკუკავშირის მეშვეობით რეაქციის (პროცესის) რეგულაციის დროს რეაქციის (პროცესის) საბოლოო პროდუქტი მოქმედებს ამ რეაქციაზე (პროცესზე). ცოცხალ ორგანიზმებში პროცესების რეგულაციის ყველაზე ჩვეულებრივი ფორმა არის ნეგატიური ანუ უარყოფითი უკუკავშირი. უარყოფითი უკუკავშირის დროს რეაქციის საბოლოო პროდუქტის ჭარბი რაოდენობა უარყოფითად მოქმედებს რეაქციაზე ანუ ანელებს მას **(სურათი 1.11).** მაგალითად, უჯრედში შაქრის დაშლისას მიღებული ქიმიური ენერგია ინახება ქიმიური ნივთიერების — ატფ-ის სახით. ატფ-ის ჭარბი რაოდენობა უჯრედში მოქმედებს ატფ-ის სინთეზზე და ბლოკავს ენზიმს, რომლის გარეშე მისი სინთეზი არ იწყება.

არსებობს ბიოლოგიური პროცესები, რომელთა რეგულაცია ხდება დადებითი უკუკავშირის მეშვეობით. ეს უფრო იშვიათი მოვლენაა, ვიდრე უარყოფითი უკუკავშირი. დადებითი უკუკავშირის დროს რეაქციის საბოლოო პროდუქტი აჩქარებს რეაქციის მსვლელობას. სისხლის თრომბის წარმოქმნა ჭრილობის ადგილას ამის მაგალითია. სისხლძარღვის დაზიანებისას სისხლის ფორმიანი ელემენტები, რომლებსაც თრომბოციტებს უწოდებენ ჭრილობასთან გროვდება. ნივთიერება, რომელსაც თრომბოციტები გამოყოფს იზიდავს სხვა თრომბოციტებს. თრომბოციტების გროვა იწვევს რთულ პროცესს, რომლის შედეგად ჭრილობას ეცობა თრომბი, ანუ შედედებული სისხლი — კოლტით. **1.12 სურათ**-ზე გამოსახულია დადებითი უკუკავშირის მარტივი მოდელი.

უკუკავშირი სიცოცხლის ყველა დონეზე — მოლეკულური დონიდან ბიოსფეროს დონემდე მოქმედებს, როგორც მარეგულირებელი მექანიზმი. უკუკავშირი იმის მაჩვენებელია, რომ ცოცხალი სისტემა გაცილებით რთული რამ არის, ვიდრე მისი შემადგენელი ნაწილების ერთობლიობა.

კონცეფცია შემოწმება 1.2

1. სისტემური თვისებების პრინციპის გამოყენებით ახსენით კავშირი წინადადებასა და მის შემადგენელ ანბანის ასოებს შორის.
2. როგორ უწყობს ხელს მაღალპროდუქტიული ტექნოლოგიები ბიოინფორმატიკას?
3. როცა ტუალეტის წყლის ავზი წყლით ივსება, წყალი აღწევს გარკვეულ დონეს და სარქველი, რომელიც იცავს ავზს გადავსებისგან ავტომატურად იხურება. რა ტიპის რეგულაციასთან გვაქვს საქმე ამ არაცოცხალ სისტემაში?



► *სურათი 1.14.* ***სიცოცხლის კლასიფიკაცია.*** *ტაქსონომიურ სქემაზე ნაჩვენებია სახეობების გაერთიანება ჯგუფებად, რომლებიც შემდგომში უფრო დიდ ჯგუფებადაა გაერთიანებული. ახლო მონათესავე სახეობები, როგორიცაა პოლარული და მურა დათვები, მოთავსებულები არიან ერთ გვარში, გვარები გაერთიანებულია ოჯახებად და ასე შემდეგ. სურათზე ნაჩვენებია ამერიკული შავი დათვის (რსუს ამერიცანუს) კლასიფიკაცია.*

კონცეფცია 1.3

მიღოგემი სიცოცხლეს სახეობათა მთელ მრავალფეროვნებაში იკვლევენ

წარმოვიდგინოთ, რომ ცოცხალი სამყარო შესასწავლად ორგანზომილებიან სკალაზე მოვათავსეთ. ვერტიკალურ განზომილებაზე მოთავსებულია შესასწავლი ობიექტები დაწყებული მოლეკულებიდან დამთავრებული ბიოსფეროთი. ეს განზომილება ამ თავის პირველ ორ კონცეფციაში განვიხილეთ. ჰორიზონტალურ განზომილებაზე მოვათავსეთ ცოცხალი ორგანიზმების ყველა ცნობილი სახეობა, რომელიც არსებობდა დედამიწაზე სიცოცხლის გრძელი ისტორიის განმავლობაში.

მრავალფეროვნება დამახასიათებელია სიცოცხლისთვის. ბიოლოგებმა აღწერეს და სახელი დაარქვეს ცოცხალი ორგანიზმების 1.8 მილიონ სახეობას. მათ შორის პროკარიოტების დაახლოებით 5.200 ცნობილ სახეობას, 100000 სოკოს, 290000 მცენარეს, 52000 ხერხემლიანს (ცხოველები, რომლებსაც ხე-

რხემალი აქვს) და 1000000 მწერს (ისინი სიცოცხლის ცნობილი ფორმების ნახევარზე მეტს შეადგენენ). მკვლევარები ყოველ წელს ათასობით სახეობებს აღწერენ. სავარაუდოთ სახეობების საერთო რაოდენობა 10-დან 20 მილიონამდე მერყეობს. სიცოცხლის დიდი მრავალფეროვნება აფართოებს ბიოლოგიური კვლევის ფარგლებს **(სურათი 1.13).**

სახეობათა გაერთიანება ჯგუფებად. მთავარი იდეა

როგორც ჩანს სხვადასხვა საგნების დაჯგუფება მსგავსი ნიშნების მიხედვით ადამიანის თვისებაა. მაგალითად, მუსიკალური ჩანაწერები შეიძლება დავალაგოთ შემსრულებლების გვარების მიხედვით. შემდეგ სხვადასხვა შემსრულებლები გავაერთიანოთ უფრო ფართო კატეგორიებში, როგორიცაა: საცეკვაო მუსიკა, სავარჯიშო მუსიკა, საოპერო მუსიკა, თანამედროვე მუსიკა. მსგავსი სახეობების გაერთიანება ჯგუფებად ბიოლოგიაშიც იმავე პრინციპით ხდება. როცა ვამბობთ ციყვი ან პეპელა, გვესმის, რომ თითოეული მოიცავს მრავალ სახეობას. ეს ცნებები შეგვიძლია გავაერთიანოთ უფრო ფართო კატეგორიებად, როგორიცაა მღრღნელები (რომლებშიც შედის ციყვი) ან მწერები (რომლებშიც შედის პეპელა). ტაქსონომია ბიოლოგიის განხრაა, რომელიც სახეობებს სახელებს არქმევს და სისტემაში მოჰყავს ისინი, აერთიანებს უფრო ფართო ჯგუფებად საერთო ნიშნების მიხედვით **(სურათი 1.14)**. ტაქსონომიაზე დაწვრილებით ვისაუბრებთ 25-ე თავში. ახლა შემოვიფარგლოთ კლასიფიკაციის ყველაზე დიდი ერთეულებით — სამეფოებითა და დომენებით.

სიცოცხლის სამი დომენი

ბოლო ათწლეულებამდე მიღებული იყო ტაქსონომიური სქემა, რომლის მიხედვით სიცოცხლის მრავალფეროვნებას ყოფდნენ ხუთ სამეფოდ, მცენარეთა და ცხოველთა სამეფოების ჩათვლით. მაგრამ კვლევის ახალმა მეთოდებმა, როგორიცაა სხვადასხვა სახეობების დნმ-ის თანმიმდევრობის შედარება, აჩვენა, რომ საჭიროა სამეფოების რაოდენობის თავიდან გაანალიზება და მათ შორის ახალი საზღვრების გავლება. მკლევარები კამათობენ სამეფოების რაოდენობის შესახებ. ზოგი მიიჩნევს, რომ ცოცხალი ორგანიზმები ექვს სამეფოდ უნდა დაიყოს, ზოგი კი რამდენიმე ათეულ სამეფოს გამოყოფს. სანამ გრძელდება კამათი სამეფოების რაოდენობაზე, სრული თანხმობაა სამეფოთა გაერთიანების თაობაზე კლასიფიკაციის უფრო მაღალ ერთეულებში, რომლებსაც დომენებს უწოდებენ. გამოყოფილია სამი დომენი. ესენია: ბაქტერია, არქეა და ეუკარიოტი.

პირველ ორი დომენში — ბაქტერიასა და არქეაში გაერთიანებულია პროკარიოტები (პროკარიოტული უჯრედებისგან შემდგარი ორგანიზმები). მათი უმეტესობა ერთუჯრედიანი, მიკროსკოპული ორგანიზმებია. ხუთსამეფოიან სისტემაში ბაქტერიები და არქეები გაერთიანებულები იყვნენ ერთ სამეფოში, ვინაიდან ორივე პროკარიოტული ორგანიზმებია. ამ სამეფოს მონერა ერქვა. ახალმა გამოკვლევებმა ცხადყო, რომ ბაქტერია და არქეა მიეკუთვნებიან პროკარიოტული ორგანიზმების ორ საკმაოდ განსხვავებულ ფორმას. დაწვრილებით სხვაობა მათ შორის განხილული იქნება 27-ე თავში.

ყველა ეუკარიოტულ ორგანიზმს (ორგანიზმი, რომელიც ეუკარიოტული უჯრედებისგან შედგება) ამჟამად აერთიანებენ რამდენიმე სამეფოდ — ეუკარია დომენის ფარგლებში **(სურათი 1.15.)** ხუთ სამეფოდ დაყოფისას ერთუჯრედიან ეუკარიოტებს — პროტოზოებს აერთიანებდნენ ცალკე სამეფოში, რომელსაც პროტისტა ერქვა. ბევრი ბიოლოგი თვლიდა, რომ ამ სამეფოში უნდა შედიოდეს მრავალუჯრედებიანი ფორმებიც, მაგალითად, ზღვის წყალმცენარეები, რომლებიც ზოგი ერთუჯრედიანი პროტისტების ახლო ნათესავებია. ბოლო ტაქსონომიური გამოკვლევების შედეგად მივიდნენ იმ დასკვნამდე, რომ პროტისტების სამეფო უნდა დაიყოს კიდევ რამდენიმე სამეფოდ. პროტისტას ამ სამეფოებთან ერთად, დომენი ეუკარია მოიცავს მრავალუჯრედიანი ეუკარიოტების კიდევ სამ სამეფოს. ეს სამეფოებია: მცენარეები, სოკოები და ცხოველები. ამ სამ სამეფოს ერთმანეთისგან ასხვავებენ სხვადასხვა ნიშნის, მაგალითად, კვების ტიპის მიხედვით. მცენარეები ფოტოსინთეზის გზით თვითონ წარმოქმნიან საკუთარ შაქარს და სხვა მათთვის საჭირო საკვებს. სოკოების უმეტესობა რედუცენტია ანუ ორგანიზმები, რომლებიც საკვებს იღებენ მკვდარი ორგანიზმებისა და ორგანული ნარჩენების (როგორიცაა დაცვენილი ფოთლები და ცხოველთა ექსკრემენტები) დაშლის შედეგად.

ცხოველები ითვისებენ საკვებს მონელების შედეგად. საჭმლის მომნელებელი სისტემის მეშვეობით საკვები ორგანიზმში ხვდება. ცხოველთა სამეფოს ჩვენც მივეკუთნებით.

ერთიანობა სიცოცხლის მრავალფეროვანი ფორმების მსგავსება

მიუხედავად მრავალფეროვნებისა იყოს სიცოცხლის ფორმების ასეთი, მისთვის დამახასიათებელია მსგავსება, განსაკუთრებით უჯრედულ და მოლეკულურ დონეზე. ამის მაგალითია დნმ-ის უნივერსალური „ენა“, რომელიც ერთია ისეთი განსხვავებული ორგანიზმებისთვის, როგორიცაა ბაქტერია და ცხოველი. ეუკარიოტებს შორის მსგავსება ჩანს უჯრედის შემადგენელ სტრუქტურებშიც.

როგორ შეგვიძლია შევაფასოთ ცოცხალი ორგანიზმების მსგავსებისა და მრავალფეროვნების ორმაგი ბუნება? ევოლუციის პროცესი (რომლის შესავალი მოცემულია შემდეგ კონცეფციაში) ასახავს დედამიწიწაზე არსებული სიცოცხლის ფორმების მსგავსებასა და განსხვავებას.

სურათი 1.15.

სიცოცხლის სამი დომენის ანალიზი



1 ***ბაქტერიები*** — *ყველაზე მრავალფეროვანი და ფართოდ გავრცელებული პროკარიოტები. ამჟამად ისინი რამდენიმე სამეფოდაა დაყოფილი. ამ ფოტოზე გამოსახული წაგრძელებული ფორმის სტრუქტურები ბაქტერიებია.*

2 *პროკარიოტების დიდი ნაწილი ბინადრობს ექსტრემალურ პირობებში, მაგალითად, მლაშე ტბებსა და მდუღარე წყლებში.* ***დომენი არქეა*** *მოიცავს რამდენიმე სამეფოს. ფოტოზე გამოსახულია კოლონია, რომელიც მრავალი უჯრედისგან შედგება.*

3 ***პროტისტები*** *(უმარტივესები — რამდენიმე სამეფო) — ერთუჯრედიანი ორგანიზმები და მათი (შედარებით მარტივი აგებულების) მრავალუჯრედიანი ნათესავები. ამ სურათზე გამოსახულია გუბეში მცხოვრები რამდენიმე ტიპის პროტისტა. მეცნიერები კამათობენ, თუ რა პრინციპით უნდა დაიყოს პროტისტები რამდენიმე სამეფოდ ისე, რომ უკეთ აისახოს პროტისტების ევოლუცია და მრავალფეროვნება.*

4 ***სამეფო სოკოები*** *– ამ სამეფოს წარმომადგენლებს ნაწილობრივ აერთიანებენ მათი კვების ტიპის მიხედვით. მაგალითად, ეს სოკოა, რომელიც იკვებება ორგანული ნივთიერებების დაშლის შედეგად მიღებული საკვებით.*

5 ***მცენარეთა სამეფო.*** *ამ სამეფოში შედიან მრავალუჯრედებიანი ეუკარიოტები, რომლებიც ფოტოსინთეზს (ანუ სინათლის ენერგიის გარდაქმნას საკვებად) ახდენენ.*

6 ***ცხოველთა სამეფო.*** *ეს სამეფო შედგება მრავალუჯრედიანი ეუკარიოტებისგან, რომლებიც სხვა ორგანიზმებით იკვებებიან.*

კონცეფცია შემოწმება 1.3

1. რა ანალოგია არსებობს საფოსტო მისამართსა და იერარქიულ ტაქსონომიურ სისტემას შორის?
2. რომელია ძირითადი განმასხვავებელი ნიშნები დომენ (ქართული შესატყვისი) ეუკარიოტსა და დანარჩენ ორ დომენს შორის?



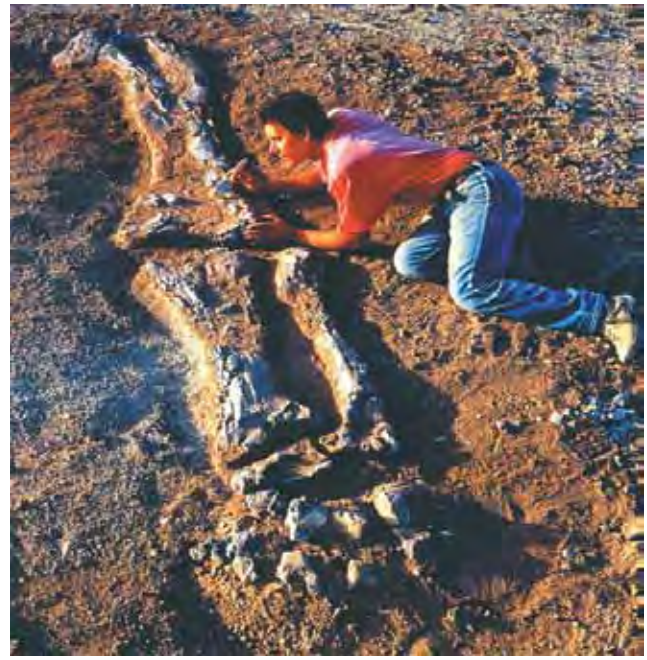
პარამეციუმის წამწამი — *მათი მეშვეობით უჯრედი მოძრაობს წყალში.*

პარამეციუმის წამწამის განივკვეთი, გადიდებული ელექტრონული მიკროსკოპის საშუალებით.



ადამიანის ტრაქეის წამწამი — *ადამინის ტრაქეის გარსის უჯრედებს აქვს წამწამები, რომელთა მეშვეობით ფილტვები გარეთ გამოდევნიან ჭუჭყის შემცველ ლორწოს. ამ მექანიზმის მეშვეობით ხდება ფილტვების გასუფთავება ჭუჭყისგან.*

▲ *სურათი 1.16.* ***ერთიანობის მაგალითი, რომელიც საფუძვლად უდევს სიცოცხლის მრავალფეროვნებას:*** *ეუკარიოტებში წამწამის აგებულება. წამწამი უჯრედის გამონაზარდია, რომელსაც მამოძრავებელი ფუნქცი ააქვს. წამწამი გვხვდება ისეთ განსხვავებულ ეუკარიოტულ ორგანიზმებში, როგორიცაა, ერთი მხვრივ, — ერთუჯრედიანი პარამეციუმი და, მეორე მხვრივ — ადამიანი. ასეთ განსხვავებულ ორგანიზმებშიც კი წამწამის აგებულება მსგავსია. წამწამებს აქვს მილაკების ფაქიზი სისტემა, რომლის განივკვეთი ნაჩვენებია ამ სურათზე.*



▲ *სურათი 1.17.* ***წარსულის გამოკვლევა.*** *პალეონტოლოგი პაულ სერენო ფრთხილად ასუფთავებს ნამარხი დინოზავრის კიდურის ძვლებს. აფრიკა, ნიგერია.*

კონცეფცია 1.4

სიცოცხლის ერთიანობა და მრავალფეროვნება — ევოლუციის შედეგი

სიცოცხლის ისტორია. ნამარხებისა და სხვა ფაქტების მეშვეობით დასაბუთებული სიცოცხლის ისტორია, მოთხრობაა დედამიწაზე რამდენიმე მილიარდი წლის განმავლობაში მიმდინარე ცვლილების შესახებ. ამ ხნის განმავლობაში დედამიწა დასახლებული იყო ცოცხალი ფორმებით, რომლებიც ევოლუირებდნენ (სურათი 1.17). სიცოცხლის ევოლუციის შესახებ შეხედულება ყურადღების ცენტრში მოიქცა მას შემდეგ, რაც 1959 წლის ნოემბერში ჩარლზ დარვინმა გამოაქვეყნა უმნიშვნელოვანესი ნაშრომი. მისმა წიგნმა სათაურით „სახეობათა წარმოშობა ბუნებრივი გადარჩევის გზით“ დიდი კამათი გამოიწვია და თითქმის მაშინვე გახდა ბესტსელერი. „დარვინიზმი“ მალე გადაიქცა ევოლუციური მოძღვრების სინონიმად (სურათი 1.18).

„სახეობათა წარმოშობაში“ ყურადღება ორ მთავარ იდეაზეა გამახვილებული. პირველი: — დარვინმა წარმოადგინა მონაცემები იმ იდეის დასასაბუთებლად, რომ თანამედროვე სახეობები წინაპრებისგან მათი თანმიმდევრული ცვლილებების შედეგად წარმოიქმნა. (ევოლუციური მოძღვრების შესახებ დაწვრილებით 22-ე თავში ვისაუბრებთ). დარვინმა

სახეობათა ევოლუციურ ცვლილებებს „სახეცვლილი მემკვიდრეობის გადაცემა“ უწოდა..

ეს სახელწოდება მოიცავს სიცოცხლის ორმაგი ბუნების — მსგავსებისა და მრავალფეროვნების ცნებას. მსგავსება გამოიხატება იმ ნიშან-თვისებების ერთიანობაში, რომელიც სახეობებმა შთამომავლობით საერთო წინაპრისგან მიიღეს, მრავალფეროვნება კი — სახეობებს შორის განსხვავებები, რომელიც თანდათან ღრმავდებოდა ევოლუციის გზაზე (სურათი 1.19). დარვინის მეორე მთავარი იდეა არის სახეცვლილების მემკვიდრეობით გადაცემის მექანიზმი. (შთამომავლობაში ისეთი ცვლილებების წარმოქმნა, რომელთა შედეგად ახალი სახეობები ყალიბდება). დარვინმა ამ მექანიზმს ბუნებრივი გადარჩევა უწოდა.

ბუნებრივი გადარჩევა

დარვინმა ბუნებრივი გადარჩევის თეორია შეიმუშავა იმ დაკვირვებებიდან, რომლებიც თავისთავად არც ახალი რამე იყო და არც დიდ სიბრძნეს მოითხოვდა. მოზაიკის შემადგენელ იმ ნაწილებზე, რომლებისგანაც დარვინმა მთელი სურათი ააწყო, სხვა მკვლევარებსაც მიუწვდებოდათ ხელი, მაგრამ დარვინმა დაინახა, როგორ შეიძლებოდა სრული სურათის მიღება. იგი მივიდა ბუნებრივი გადარჩევის არსებობის შესახებ ლოგიკურ დასკვნამდე ცოცხალი ორგანიზმების ორი, ადვილად შესამჩნევი თვისების გაერთიანების გზით.



▲ *სურათი 1.18 ჩარლზ დარვინი 1859 წლის ნოემბერში, როცა გამოვიდა „სახეობათა წარმოშობა“*

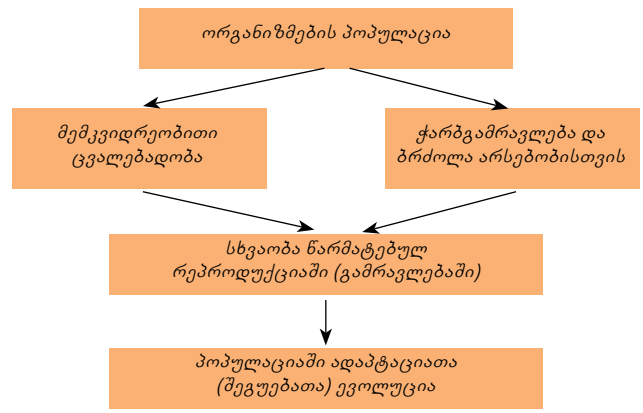
მეცნიერული დაკვირვების შედეგი: **ინდივიდური ცვალებადობა** — სახეობაში გაერთიანებული ნებისმიერი პოპულაციის შემადგენელი ინდივიდები ერთმანეთისგან მემკვიდრეობით მიღებული ნიშნებით განსხვავდებიან.

მეცნიერული დაკვირვების შედეგი: **ჭარბგამრავლება და არსებობისათვის ბრძოლა** — ნებისმიერი სახეობის პოპულაციას უნარი აქვს დატოვოს ბევრად მეტი შთამომავლობა, ვიდრე რეალურად შეიძლება გადარჩეს და ისევ გამრავლდეს. როცა ინდივიდების რაოდენობა ბევრად მეტია საარსებო გარემოს ტევადობაზე, გარდაუვალია კონკურენცია ანუ ბრძოლა არსებობისათვის.

დასკვნა: **განსხვავებული წარმატებული გამრავლება** — დარვინმა მიაქცია ყურადღება ორგანიზმების მემკვიდრეობით ცვალებადობასა და ჭარბგამრავლების უნარს და დაასკვნა, რომ ინდივიდებს გადარჩენისა და გამრავლების განსხვავებული ალბათობა აქვთ. ის ინდივიდები, რომელთა მემკვიდრეობით მიღებული ნიშან-თვისებები საუკეთესოდაა მისადაგებული მათ საარსებო გარემოსთან, სხვებთან შედარებით გაცილებით მეტ ჯანსაღ და ნაყოფიერ შთამომავლობას ტოვებენ.

დასკვნა: **ევოლუციური შეგუება** — ინდივიდთა განსხვავებული წარმატებული გამრავლება ხელს უწყობს პოპულაციის შეგუებას კონკრეტულ საარსებო გარემოსთან. დროთა განმავლობაში პოპულაციის ფარგლებში მატულობს ისეთი ინდივიდების რაოდენობა, რომელთა ნიშან-თვისებები გადარჩენისა და შთამომავლობის დატოვების ალბათობას ზრდის. პოპულაცია თანდათანობით იცვლება.

დარვინმა ევოლუციური შეგუების ამ მექანიზმს ბუნებრივი გადარჩევა უწოდა, რადგანაც ბუნებრივი გარემო გამრავლების პროცესში გარკვეულ ნიშან-თვისებებს „არჩევს“.1.20



▲ *სურათი 1.20 ბუნებრივი გადარჩევის სქემა.*



◀ *სურათი 1.19.* ***ერთიანობა და მრავალფეროვნება ორქიდეების ოჯახში:*** *ეს სამი „წვიმის ტყის“ ორქიდეა წარმოშვა საერთო ყვავილოვანი წინაპრის ცვლილების შედეგად. მათ საერთო ნიშნები აქვს. მაგალითად, ყოველ ყვავილს აქვს ტუჩის მსგავსი ფურცელი, რომელიც ეხმარება მას ყვავილის დასამტვერად მწერების მიზიდვაში და იმავდროულად ამ მწერების „დასაჯდომ ბილიკსაც“ წარმოადგენს.*

სურათზე მოცემულია დარვინის ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედების **სქემა. 1.21** სურათიდან ჩანს, როგორ „არჩევს“ პოპულაცია იმ მემკვიდრეობით ცვლილებებს, რომლებიც გარემოსთან უკეთაა მორგებული. ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად მატულობს ორგანიზმის შეგუება მის საარსებო გარემოსთან და სიცოცხლის სხვადასხვა გამოვლენასთან **(სურათი 1.22)**.

სიცოცხლის (გენეალოგიური) ხე

კიდევ ერთხელ დავაკვირდეთ ღამურის წინა კიდურების ძვლების აგებულებას — 1.22. სურათზე ღამურას წინა კიდურები ფრენასაა შეგუებული, მაგრამ, ამავე დროს, მათ ყველა ის ძვალი, ნერვი თუ სისხლძარღვი აქვს, რომლებიც შედიან ადამიანის ხელის, ცხენის წინა კიდურისა თუ ვეშაპის ფარფლის შედგენილობაში. აქდან შეიძლება დავასკვნათ, რომ ყველა ძუძუმწოვარის წინა კიდურს ერთნაირი აგებულება აქვს. სხვადასხვა სახეობის ორქიდეის ყვავილის აგებულება **(სურათი 1.19)** განსხვავებულია. ეს განსხვავებული ყვავილები ორქიდეების საერთო წინაპრის ყვავილის სახეცვლილებებია. ორივე განხილულ შემთხვევაში არსებობდა საერთო წინაპარი, რომლის ევოლუციის შედეგად გაჩნდა ახალი სახეობები. ამ მაგალითებიდან ჩანს კავშირი სიცოცხლის „მსგავსება მრავალფეროვნებაში“ დარვინის მოძღვრებასთან „მემკვიდრეობითობა ცვალებადობით“. კიდურების აგებულების მსგავსება ძუძუმწოვრებში გამოწვეულია იმით, რომ მათ საერთო წინაპარი, ძუძუმწოვრების „პროტოტიპი“ ჰყავდათ, რომლისგან ყველა ძუძუმწოვარი წარმოიშვა. ამ წინაპრის კიდურების აგებულებას ჰგავს ყველა ძუძუმწოვრის კიდურების აგებულება. კიდურების აგებულებაში განსხვავება ბუნებრივი გადარჩევის შედეგია, რაც ცვალებად გარემო პირობებში მილიონობით თაობაში აღინიშნებოდა. ნამარხებსა და სხვა მასალებზე დაყრდნობით მეცნიერები ამტკიცებენ ძუძუმწოვრების აგებულების ერთიანობას და საერთო წინაპრისგან წარმოშობას.

დარვინი თვლიდა, რომ ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედება დროის ხანგრძლივი მონაკვეთის განმავლობაში წინაპარ სახეობას „ყოფს“ ორ ან მეტ შთამომავალ სახეობად. ეს პროცესი შეიძლება მიმდინარეობდეს ერთ პოპულაციაში, რომელიც იზოლაციის ფაქტორის მოქმედების გამო დაყოფილია რამდენიმე სუბპოპულაციად. თუ ამ სუბპოპულაციათა საარსებო გარემო პირობები განსხვავებულია, ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად ერთი სახეობის მაგივრად თანდათან ჩამოყალიბდება მრავალი სახეობა. გეოგრაფიულად იზოლირებული სუბპოპულაციები მრავალი თაობის განმავლობაში ეგუებიან განსხვავებულ გარემო პირობებს. 1.23სურათზე ასახულია მთიულას 14 სახეობის „გენეალოგიური ხე“. ეს შეგუებითი რადიაციის (ნაირგვაროვნების ზრდის) საყოველთაოდ ცნობილი მაგალითია. მთიულას ერთი საერთო წინაპარი სახეობიდან გეოგრაფიული იზოლაციის შედეგად 14 სახეობა წარმოიქმნა. 1835 წელს გალაპაგოსის კუნძულებზე ყოფნისას დარვინი აგროვებდა ამ ფრინველების ნიმუშებს. გალაპაგოსის კუნძულები 900 კილომეტრითაა დაშორებული სამხრეთ ამერიკის წყნარი ოკეანის სანაპიროსგან. ეს შედარებით ახალგაზრდა, ვულკანური წარმოშობის კუნძულები, მცენარეთა და ცხოველთა ბევრი სახეობის სამშობლოა. ეს სახეობები არსად მსოფლიოში სხვა ადგილას არ ბინადრობენ. თუმცა გალაპაგოსის სახეობები ნათესავები არიან სამხრეთ ამერიკის კონტინენტის სახეობებისა. რამდენიმე მილიონი წლის წინა ვულკანური ამოფრქვევის შედეგად წარმოიქმნა გალაპაგოსის კუნძულები, მთიულები განსახლდნენ ამ კუნძულებზე. წინაპარი სახეობა, რომელიც არქიპელაგიდან კუნძულებზე შემთხვევით მოხვდა, განიცდიდა ცვლილებებს იმის მიხედვით, რა პირობებში უხდებოდა მას ცხოვრება. გავიდა წლები მერე, რაც დარვინმა თავისი კოლექცია შეაგროვა. მკვლევარებმა დაიწყეს მუშაობა მთიულების სახეობათა შორის ნათესაური კავშირების დასადგენად. ჯერ სწავლობდნენ მთიულების აგებულებას (ანატომიას) და გეოგრაფიულ გავრცელებას. თანამედროვე ტექნოლოგიების განვითარებასთან ერთად მოხერხდა Dნმ-ის თანმიმდევრობების შედარება.

ბიოლოგების მიერ შედგენილი დიაგრამები, რომლებზეც ევოლუციური ნათესაური კავშირებია ასახული, ძირითადად



1 პოპულაციის ინდივიდები მემკვიდრეობითი ცვალებადი ნიშნებით.



2 გარკვეული (არახელსაყრელი) ნიშნების მქონე ინდივიდების განადგურება.



3 გადარჩენილი ინდივიდების (რომლებსაც სხვა ნიშნები აქვს) გამრავლება.



4 იმ ნიშნების გავრცელება და დამკვიდრება პოპულაციაში, რომლებიც უზრუნველყოფენ გადარჩენას და ნაყოფიერი შთამომავლობის დატოვებას.

▲ *სურათი 1.21. ხოჭოების ეს წარმოსახვითი პოპულაცია ბინადრობს ტყის ნიადაგზე. ბოლო ხანძრის შემდეგ ნიადაგი გაშავდა. ხანძრის შემდეგ პირველ ხანებში პოპულაციის ინდივიდები მემკვიდრეობით მიღებული შეფერილობით ერთმანეთისგან განსხვავებულები იყვნენ. პოპულაციაში იყო ღია ნაცრისფრიდან მუქ შავ ფერამდე ხოჭოები. მშიერი ფრინველებისთვის, რომლებიც ხოჭოებით იკვებებიან, ღია ფერის ხოჭოების დანახვა მუქი ფერის ნიადაგზე უფრო ადვილია, ვიდრე მუქი ხოჭოებისა. ამის შედეგად ღია ფერის ხოჭოები განადგურდნენ და შთამომავლობა დატოვეს მუქი ფერის ხოჭოებმა. პოპულაციის ინდივიდების შეფერილობა თანდათან შეიცვალა (გადაშენდნენ ღია ფერის ხოჭოები).*

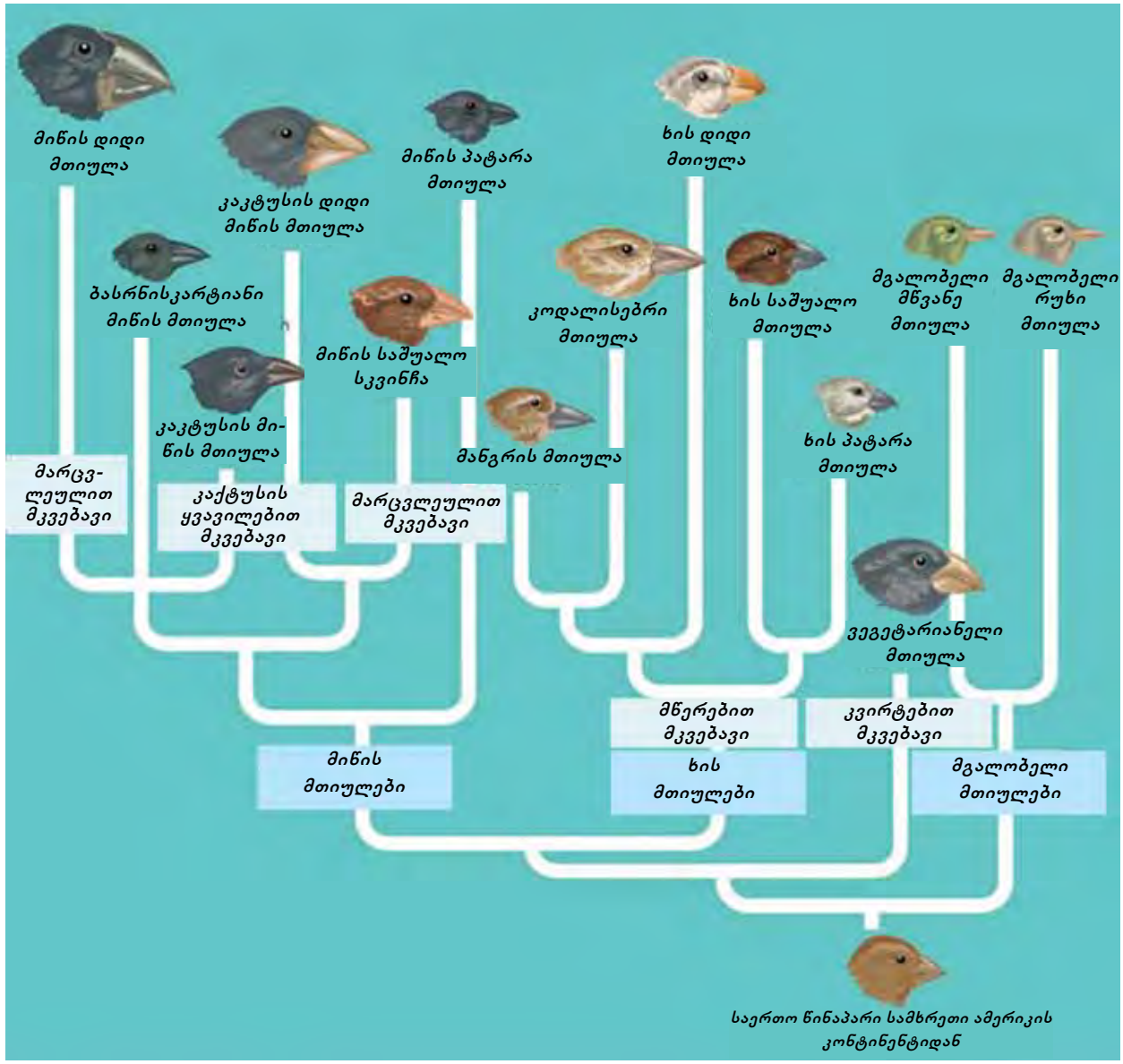


▲ *სურათი 1.22. ფუნქციის შესაბამისად ფორმის შეცვლა. ღამურის (ძუძუმწოვრები, რომლებიც აქტიურად დაფრინავენ) წინა კიდურების თითები ძალიან დაშორებულია ერთმანეთისგან. ამ თითებს შორის აპკია გადაჭიმული. კიდურების ასეთი აგებულება ღამურას ფრენაში ეხმარება. დარვინის აზრით, ეს ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად წარმოქმნილი შეგუებაა.*

ხის ფორმისაა. ამას თავისი მიზეზი აქვს. მრავალტოტიან გენეალოგიურ ხეზე ყოველი სახეობა გამოსახულია ხის ერთი ტოტის სახით. რაც უფრო მეტი დროითაა დაცილებულია წინაპარი თანამედროვე სახეობისგან, მით უფრო მეტი მანძილია მათ შორის გენეალოგიურ ხეზე. ახლო მონათესავე სახეობებს, როგორიცაა გალაპაგოსის მთიულები, ან სახეობებს, რომლებიც არც ისე დიდი ხანია დასცილდნენ ერთმანეთს, ჰყავთ საერთო წინაპარი, რომელიც გენეალოგიური ხის შედარებით ახლო ტოტზეა განთავსებული. იმ წინაპრით, რომელიც დიდი ხნის წინათ ცხოვრობდა, მთიულები ენათესავებიან მერცხალს, ქორს, პინგვინსა და სხვა ფრინველებს. ამავე დროს ყველა ხერხემლიან ცხოველს, ძუძუმწოვრებს, ფრინველებსა და ა. შ. ჰყავს საერთო წინაპარი. ნათესაურ კავშირებს თუ ჩავუღრმავდებით, ვნახავთ, რომ ყველა ეუკარიოტულ ორგანიზმს საერთო ნიშნები ახასიათებს. მაგალითად, ყველა ეუკარიოტული ორგანიზმის წამწამის აგებულება მსგავსია (ნახეთ **სურათი 1.16**.). თუ შევისწავლით, როგორი იყო სიცოცხლე დედამიწაზე ძალიან დიდი ხნის წინ, მაგალითად, 3-4 მილიარდი წლის წინ, აღმოვაჩენთ პირველყოფილი პროკარიოტების არსებობის ნიშნებს. პროკარიოტული ორგანიზმებისა და ჩვენი ორგანიზმის უჯრედებს შორისაც არის მსგავსება, მაგალითად, **DNA**-ის უნივერსალური კოდი. ევოლუციის გრძელი ისტორიის განმავლობაში სიცოცხლის ყველა ფორმა არის ერთმანეთთან დაკავშირებული.

კონცეფცია შემოწმება 1.4

1. ახსენით მეტაფორა: „რედაქტირება“ ჯობს „დაწერას (შექმნას)“. მაგალითისთვის გამოიყენეთ ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედების მექანიზმი პოპულაციის მემკვიდრეობით ცვალებადობაზე.
2. სამი დომენი, რომელთაც გაეცანით 1.3 კონცეფციაში, გენეალოგიურ ხეზე წარმოდგენილია სამი ძირითადი ტოტის სახით. სამი ქვეტოტი ეუკარიოტულ ტოტზე არის მცენარეების, სოკოებისა და ცხოველების სამეფოები. აშკარაა, რომ სოკოები და ცხოველები უფრო ენათესავებიან ერთმანეთს, ვიდრე მცენარეებს. დახაზეთ განშტოების მარტივი სქემა, რომელიც გამოხატავს ნათესაობას ამ სამ ეუკარიოტულ სამეფოს შორის.



▲ *სურათი 1.23.* ***ცვალებადი შთამომავლობა.*** *გალაპაგოსის კუნძულების მთიულების შეგუებითი რადიაცია. ყურადღება მიაქციეთ ნისკარტის ფორმას, რომელიც იცვლება იმის მიხედვით, რა სახის სარჩოს მოპოვება უხდება ფრინველს სხვადასხვა კუნძულზე.*

კონცეფცია 1.5

მეცნიერები სიცოცხლის შესწავლისას კვლევის სხვადასხვა მეთოდს მიმართავენ

მეცნიერება ცოდნის შეძენის გზაა. ის განვითარდა ჩვენი ცნობისმოყვარეობის შედეგად, შევიცნოთ საკუთარი თავი, სიცოცხლის სხვა ფორმები, ჩვენი პლანეტა და მთლიანად სამყარო — ეს არის ჩვენი შინაგანი მოთხოვნილება.

მეცნიერების „გული“ არის კვლევა — ინფორმაციის მოძიება და ახსნა. კვლევისას ცდილობენ პასუხის მოძებნას კონკრეტულ საკითხებზე. ცნობისმოყვარეობა და ინტერესი ბუნების მიმართ ამოძრავებდა დარვინს მის კვლევებში. იგი ეძებდა პასუხს იმაზე, როგორ ხდება სახეობების შეგუება გარემოსთან. ცნობისმოყვარეობა ამოძრავებს გენეტიკოსებსაც, როცა ისინი DNA-ის ანალიზზე მუშაობენ. მათი კველვა გვეხმარება სიცოცხლის ერთიანობისა და მრავალფეროვნების შესწავლაში მოლეკულურ დონეზე. სწორედ ასეთი ცნობისმოყვარე გონება განაპირობებს პროგრესს ბიოლოგიაში.

არ არსებობს წარმატებული მეცნიერული კვლევის მზა რეცეპტი. არც ერთი მეცნიერული მეთოდი არ არის სახელმძღვანელო, რომელსაც მკვლევარმა მკაცრად უნდა მისდიოს.

ყველა მეცნიერულ კვლევაში - კვლევის კარგად დაგეგმვასთან, წინააღმდეგობების დაძლევასთან, მოთმინების უნართან, ლოგიკასთან, თანამშრომლობასთან და შეჯიბრთან ერთად ბევრია შემთხვევითი მოვლენა, სურპრიზი და თავგადასავალი. ამ მრავალფეროვნების გამო მეცნერება გაცილებით ნაკლებად „დალაგებულია“, ვიდრე ადამიანების უმეტესობა თვლის. შევჩერდეთ იმ თვისებებზე, რომლითაც მეცნიერული მიდგომა განსხვავდება ბუნების აღწერისა და ახსნის სხვა გზებისგან.

ბიოლოგიაში შერწყმულია მეცნიერული კვლევის ორი მთავარი მიმართულება: აღწერითი მეცნერება და ჰიპოთეზებზე აგებული მეცნერება. აღწერითი მეცნიერება ძირითადად ბუნების აღწერაზეა დაფუძნებული. ჰიპოთეზებზე აგებული მეცნიერება, ძირითადად ბუნების ახსნაზეა დაფუძნებული. მეცნიერულ კვლევათა უმეტესობა ამ ორი სახის კვლევის შერწყმაზეა აგებული.

აღწერითი მეცნიერება

მას ხანდახან თვალსაჩინოებების მეცნიერებას ეძახიან. აღწერითი მეცნიერება აღწერს ბუნებრივ სტრუქტურებს და პროცესებს იმ მაქსიმალური სიზუსტით, რომლის შესაძლებლობასაც იძლევა დაკვირვებები და მიღებული შედეგების ანალიზი. მაგალითად, აღწერითი მეცნიერების მეშვეობით თანდათან ჩამოყალიბდა ჩვენი წარმოდგენა უჯრედის აგებულებაზე. აღწერითი მეცნერების მეშვეობით თანდათან ივსება მონაცემთა ბაზა სხვადასხვა სახეობის გენომის შესახებ.

მონაცემების ტიპები

დაკვირვება არის აზროვნების უნარის გამოყენება ინფორმაციის შეგროვებაში პირდაპირი ან არაპირდაპირი (სხვადასხვა ინსტრუმენტების, მაგალითად, მიკროსკოპის მეშვეობით) გზით. ხელსაწყოები ჩვენი თვალსაწიერს აფართოებენ. მონაცემები არის დაფიქსირებული დაკვირვებები. მონაცემი ინფორმაციის ერთეულია, რომელსაც ეყრდნობა მეცნიერული კვლევა. მონაცემები ბევრ ადამიანს წარმოუდგენია ციფრების ან დიაგრამების სახით. მაგრამ ბევრი მონაცემი აღწერითი ხასიათისაა ანუ თვისობრივი მონაცემებია. მაგალითად, ჯეინ გუდალი გამბიის ჯუნგლებში ათწლეულების განმავლობაში აკვირდებოდა შიმპანზეების ქცევას. საველე დაკვირვებები მან დღიურებში ჩაწერა (სურათი 1.24). მან თავისი დაკვირვებები ასევე დააფიქსირა ფოტოების და ფილმების მეშვეობით. ეს თვისობრივი და არა რაოდენობრივი მონაცემები იყო. თვისობრივ მონაცემებთან ერთად გუდალმა კვლევისას ცხოველის ქცევაზე უამრავი რაოდენობრივი მონაცემი გამოიყენა. რაოდენობრივი მონაცემები მის დღიურებში გაზომვების სახითაა წარმოდგენილი. გადახედეთ თქვენი უნივერსიტეტის ბიბლიოთეკაში ნებისმიერ მეცნიერულ ჟურნალს და ნახავთ ტაბულებისა და დიაგრამების სახით რაოდენობრივი მონაცემების უამრავ მაგალითს.

ინდუქცია აღწერით მეცნიერებაში

აღწერითი მეცნიერების მეშვეობით ვაკეთებთ დასკვნებს, რომლებიც დაფუძნებულია ლოგიკური აზროვნების გარკვეულ ტიპზე. მას ინდუქცია ან ინდუქციური აზროვნება (ლოგიკის ნაირსახეობა, სადაც განზოგადება ხდება კონკრეტული დაკვირვებების დიდ რიცხვზე დაყრდნობით) ეწოდება. ინდუქციის მაგალითია: — „მზე ყოველთვის ამოდის აღმოსავლეთიდან“, ან - „ყველა ორგანიზმი უჯრედებისგან შედგება“. ბოლო განზოგადება დამყარებულია ორსაუკუნოვან დაკვირვებებზე. უჯრედზე დაკვირვებები დაიწყო იმ პერიოდიდან, როცა ბიოლოგებმა მიკროსკოპის მეშვეობით პირველად აღმოაჩინეს უჯრედები სხვადასხვა ორგანიზმში. აღწერითი მეცნიერების შემადგენელი ნაწილებია — გულმოდგინე დაკვირვება და მონაცემთა ანალიზი. ინდუქციურ განზოგადებასთან ერთად ისინი ბუნების შესწავლის საფუძველია.



▲ *სურათი 1.24.* ***ჯეინ გუდალი შიმპანზეს ქცევაზე ხარისხობრივი მონაცემების შეგროვების დროს.*** *გუდალი იწერდა დაკვირვებებს საველე დღიურებში. ხშირად იხატავდა ცხოველთა ქცევის ამსახველ სურათებს.*

ჰიპოთეზებზე დაფუძნებული მეცნიერება

დაკვირვებისა და ინდუქციის მეშვეობით აღწერით მეცნიერებაში ხდება ბუნებრივი მოვლენების მიზეზებისა და ახსნის მოძიება. ცნობისმოყვარე გონებას ებადება კითხვები. მაგალითად, რა არის გალაპაგოსის მთიულების მოდიფიკაციების მიზეზი? რა აიძულებს მცენარის ფესვებს გაიზარდოს სიღრმეში, ღეროს კი — სიმაღლეში? რითი აიხსნება ის, რომ მზე ყოველთვის აღმოსავლეთიდან ამოდის? მეცნიერებაში ასეთ კითხვებს, როგორც წესი, თან სდევს ჰიპოთეზური ახსნა და ამ ჰიპოთეზის ტესტირება (შემოწმება).

ჰიპოთეზის როლი კვლევაში

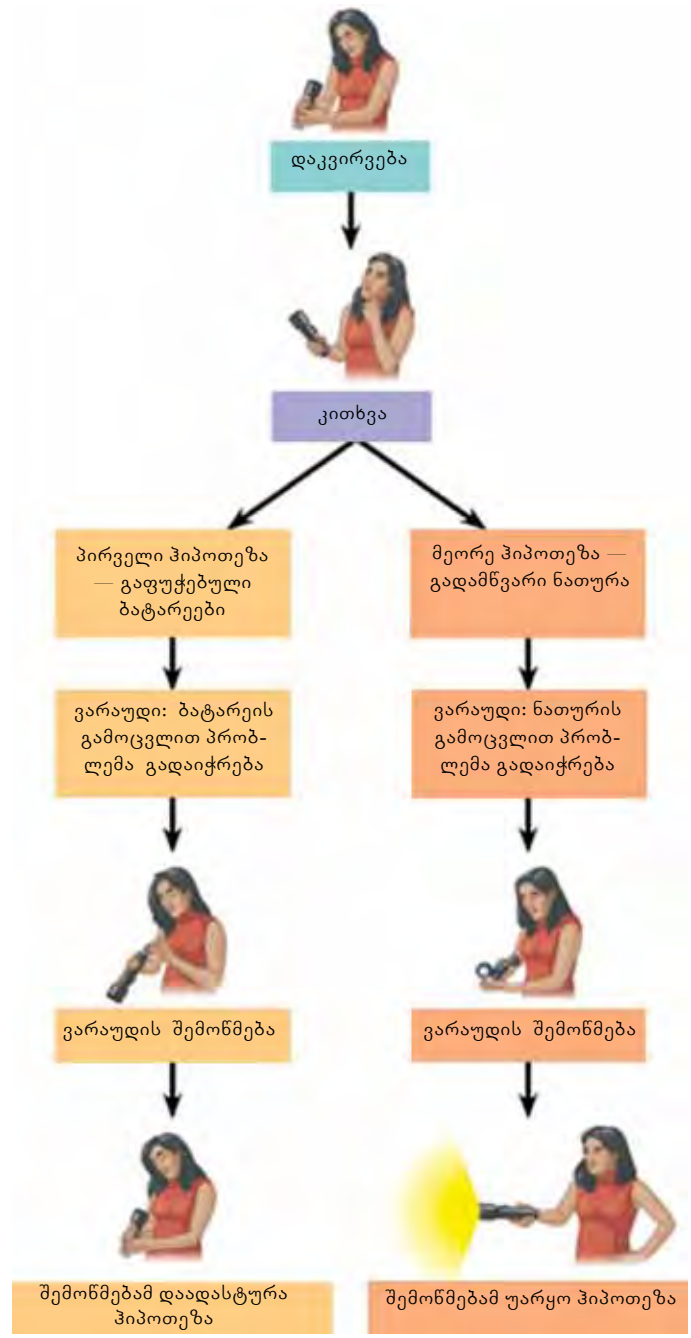
მეცნიერებაში ჰიპოთეზა არის კარგად შედგენილ კითხვაზე

სავარაუდო პასუხი ანუ სავარაუდო ახსნა. როგორც წესი, ეს კარგად დამუშავებული პოსტულატია, რომელიც ეყრდნობა აღწერილობითი მეცნიერებისთვის მისაწვდომ მონაცემებს და წარსულ გამოცდილებას. მეცნიერული ჰიპოთეზების მეშვეობით კეთდება პროგნოზები, რომელთა შემოწმება შეიძლება დამატებითი დაკვირვებებით ან კარგად დაგეგმილი ექსპერემენტებით.

ყოველდღიური პრობლემების გადასაჭრელად ყოველი ჩვენგანი იყენებს ჰიპოთეზებს. მაგალითად, თქვენი ფარანი გაფუჭდა ველზე მუშაობის დროს. ეს არის დაკვირვება. კითხვა ნათელია: რატომ არ მუშაობს ფარანი? არსებობს ამის ორი რეალური ჰიპოთეზა, რომელიც წარსულ გამოცდილებას ეყრდნობა. პირველი: ფარანის ბატარეები გაფუჭდა, და მეორე: ნათურა გადაიწვა. ორივე ვარიანტის მეშვეობით ხდება სიტუაციის წინასწარი გააზრება. ორივე სავარაუდო ვარიანტი შეიძლება ექსპერიმენტით შევამოწმოთ. მაგალითად, ჰიპოთეზიდან გაფუჭებული ბატარეის თაობაზე გამომდინარეობს, რომ ბატარეის გამოცვლით პრობლემა გადაიჭრება. 1.25. სურათი ასახავს ამ სიტუაციას. რა თქმა უნდა, რეალურ ცხოვრებაში, როცა გვიწევს პრობლემის გადაწყვეტა ჰიპოთეზების, პროგნოზებისა და ექსპერიმენტების მეშვეობით, იშვიათად ვაანალიზებთ სიტუაციას ასეთი თანმიმდევრობით. ჰიპოთეზებზე დაფუძნებული მეცნიერება ეყრდნობა ადამიანის თვისებას, სხვადასხვა ხერხებით ახსნას მოვლენები და წარმოქმნილი სირთულეების გადაჭრას.

დედუქცია ჰიფოთეზებზე აგებულ მეცნიერებაში მიღებული „თუ..... მაშინ“ ლოგიკაა.

ჰიფოთეზებზე აგებული მეცნიერება მოიცავს ლოგიკის ნაირსახეობას რომელსაც დედუქციას ეძახიან. დედუქცია ინდუქციის საპირისპიროა. ინდუქციური ლოგიკა არის კონკრეტულ დაკვირვებაზე დაყრდნობით განზოგადებული დასკვნების გამოტანა. დედუქციური დასკვნების გაკეთებისას, ლოგიკა მოქმედებს საპირისპირო მიმართულებით — განზოგადოებულიდან კონკრეტულამდე. განზოგადებული ვარაუდის ექსტრაპოლაციას (გავრცელებას) ვახდენთ კონკრეტულ შედეგზე. თუ ვარაუდი სწორი იყო, ვიღებთ მოსალოდნელ შედეგს. თუ ყველა ორგანიზმი უჯრედული აგებულებისაა (ვარაუდი 1) და ადამიანი კი ორგანიზმს წარმოადგენს (ვარაუდი 2), მაშინ ადამიანიც უჯრედული აგებულებისაა (დედუქციური დასკვნა კონკრეტული შემთხვევისთვის). ჰიპოთეზებზე აგებულ მეცნიერებაში დედუქცია, როგორც წესი, წინასწარმეტყველების ფორმითაა მოცემული ანუ ხდება იმის წინასწარმეტყველება, რა შედეგებს უნდა ველოდოთ ექსპერიმენტების ან დაკვირვებების ჩატარების შემდეგ, თუ კონკრეტული ჰიპოთეზა (ვარაუდი) სწორი იყო. შემდეგ ხდება ჰიპოთეზის ექსპერიმენტული შემოწმება (ტესტირება) იმის გასარკვევად, მივიღებთ თუ არა მოსალოდნელ შედეგს. დედუქციურ აზროვნებას აქვს „თუ-მაშინ“ ლოგიკის ფორმა. ფარანის მაგალითის შემთხვევაში: თუ ჰიპოთეზა გაფუჭებულ ბატარეაზე მართალია და ბატარეას შევცვლით, მაშინ ფარანმა უნდა იმუშაოს.



▲ *სურათი 1.25. ჰიპოთეზებზე დაფუძნებული კვლევის მაგალითი*

ახლოს გავეცნოთ ჰიპოთეზებს მეცნიერულ კვლევებში

ფარანის მაგალითი მეცნიერული ჰიპოთეზების ორი მნიშვნელოვანი თვისების კარგ ილუსტრაციაა:პირველი, ჰიპოთეზის შემოწმებაა შესაძლებელი უნდა იყოს: უნდა არსებობდეს იდეის ვარგისიანობის შემოწმების რაღაც გზა. მეორე: უნდა შეიძლებოდეს ჰიპოთეზის იყოს უარყოფა (ფალ-



◀ *სურათი 1.26*
ნესტრიანი ფუტკარი და უნესტრო ყვავილის ბუზი, რომელიც ჰგავს ფუტკარს

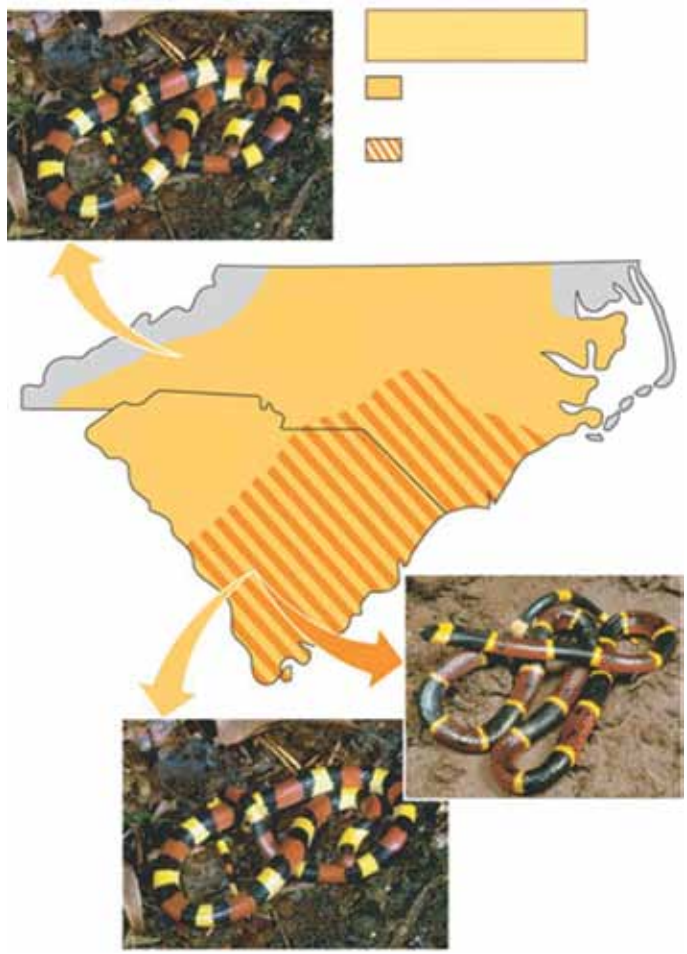
სიფიცირება); უნდა არსებობდეს რაღაც დაკვირვება ან ექსპერიმენტი, რომელიც გვიჩვენებს, რომ ეს იდეა სინამდვილეს არ შეესაბამება. ჰიპოთეზა, რომ გაფუჭებული ბატარეა არის ფარანის გაფუჭების ერთადერთი მიზეზი, შეიძლება უარვყოთ ძველი ბატარეების ახლით შეცვლით. მაგრამ შეეცადეთ გამოიმუშავოთ ტესტი შემდეგი ჰიპოთეზის უარყოფისთვის: უხილავმა მოჩვენებებმა გააფუჭეს თქვენი ფარანი. უარყოფს თუ არა მოჩვენებების ჰიპოთეზას ფარნის შეკეთება ნათურის გამოცვლის გზით? არა, თუ ცელქი მოჩვენებები აგრძელებენ თავის ხრიკებს.

ფარანის მაგალითი ჰიპოთეზებზე დაფუძნებული მეცნიერების მეორე მთავარი თვისების ილუსტრაცია არის. იდეალურია ორი ან მეტი ალტერნატიული ჰიპოთეზის შედგენა და ისეთი ექსპერიმენტების დასახვა, რომლეთა საშუალებით გამოირიცხება შესაძლებელი ვარაუდები. იმ ორ ჰიპოთეზასთან ერთად, რომელთა შემოწმება ნაჩვენებია 1.25 სურათზე, შეიძლება არსებობდეს ჰიპოთეზა, რომ გაფუჭდა ბატარეებიცა და ნათურაც. ამ დამატებითი ჰიპოთეზის შემოტანის მერე რა უნდა ვივარაუდოთ 1.25 სურათზე გამოსახული ექსპერიმენტის შემთხვევაში? რა დამატებითი ექსპერიმენტები უნდა დავსახოთ, რომ შევამოწმოთ ფარნის გაფუჭების მრავალი მიზეზი?

ფარანის მაგალითიდან გამომდინარეობს კიდევ ერთი მნიშვნელოვანი დასკვნა ჰიპოთეზებზე დაფუძნებული მეცნიერების შესახებ. მიუხედავად იმისა, რომ ნათურის გადაწვის ჰიპოთეზა ჩვენთვის ყველაზე მისაღებია, უნდა ვიცოდეთ, რომ ტესტი ადასტურებს არა ამ ჰიპოთეზის სისწორეს, არამედ არ ახდენს მის უარყოფას. იქნებ ძველი ნათურა სულაც არ ყოფილა გადამწვარი და უბრალოდ არასწორედ იყო ჩაყენებული, ახალი კი სწორად დავაყენეთ. შეგვიძლია ვცადოთ ამ ჰიპოთეზის უარყოფა, თუ ვსინჯავთ შემდეგ ექსპერიმენტს – მოვხსნით ძველ ნათურას და შევეცდებით მის სწორად დაყენებას. მაგრამ ექსპერიმენტების სიმრავლე ვერც ერთ ჰიპოთეზას ვერ დაადასტურებს ისე, რომ საეჭვო აღარ იყოს ნებისმიერი ჰიპოთეზის შემოწმება ექსპერიმენტის მეშვეობით შეუძლებელია. ჰიპოთეზა სარწმუნოა, თუ რამდენიმე ტესტით ვერ მოხერხდა მისი გამორიცხვა (უარყოფა), მაშინ, როცა სხვა ჰიპოთეზები ამ ტესტირებით გამოირიცხა.

მითი მეცნიერულ მეთოდზე

გაფუჭებული ფარნის შემთხვევაში მოქმედებების თანმიმდევრობა (სურათი 1.25) გამოხატავს მეცნიერული კველვის იდეალიზებულ პროცესს, რომელსაც მეცნიერულ მეთოდს უწოდებენ. შეგვიძლია შევნიშნოთ ამ პროცესის ელემენტები



▲ *სურათი 1.27.* ***კაროლინას სამეფო გველისა და მარჯნის გველის გავრცელების გეოგრაფიული რეგიონი.*** *ალისფერი სამეფო გველის (Lampropeltis triangulum) მიერ შხამიანი აღმოსავლეთის მარჯნისფერი ასპიტის გამაფრთხილებელი შეფერილობის (Micrurus fulvius) მიმიკრია. ეს ორი გველი ჩრდილოეთი და სამხრეთი კაროლინის ბევრ რეგიონში ბინადრობს. ამავე დროს სამეფო გველის გეოგრაფიული რეგიონი ჩრდილოეთით და დასავლეთით სცდება მარჯნისფერი ასპიტის გავრცელების გეოგრაფიული რეგიონის ფარგლებს.*

მეცნიერულ ნაშრომთა უმეტესობაში, მაგრამ ასეთი მკვეთრად გამოხატული ფორმით, იშვიათად. ძალიან ცოტაა ისეთი მეცნიერული კვლევა, რომელიც მკაცრად მისდევს ამ ნაბიჯების თანმიმდევრობას ანუ მეცნიერული მეთოდების „სახელმძღვანელოს“. მაგალითად, მეცნიერმა შეიძლება დაგეგმოს ექსპერიმენტი, მაგრამ უკან დაიხიოს, როცა დაინახავს, რომ კარგი ექსპერიმენტის განსახორციელებლად მეტი დაკვირვების ჩატარებაა საჭირო. სხვა შემთხვევებში დაკვირვებების შედეგად კარგად ჩამოყალიბებული კითხვების დასმას შეიძლება დიდი დრო დასჭირდეს, სანამ ამ მიმართულებით ჩატარებული სხვა კვლევების მეშვეობით სხვა კუთხით დავინახავთ ადრინდელ დაკვირვებებს. მაგალითად, დარვინი აგროვებდა გალაპაგოსის მთიულების სახეობათა კოლექციას. გავიდა წლები, სანამ დამკვიდრდა ბუნებრივი გადარჩევის იდეა და ბიოლოგებმა შეძლეს ამ ფრინველების ისტორიაზე მნიშვნელოვანი საკითხების ჩამოყალიბება.

მეტიც, მეცნიერები ზოგჯერ ცვლიან კვლევის მიმართულებას, როცა ხვდებიან, რომ „სხვა ხეს უვლიდნენ“ საკითხის არასწორი დაყენებით. მაგალითად, მე-20 საუკუნის დასაწყისში შიზოფრენიისა და მანიაკალურ — დეპრესიული ფსიქოზის (ახლა ორპოლუსიან ფსიქოზს უწოდებენ) შესწავლისას მკვლევარები არასწორი გზით მიდიოდნენ. ყურადღებას ამახვილებდნენ ცხოვრების მანძილზე გადატანილ სტრესებზე, რომლებიც მკვლევართა აზრით, ამ დარღვევის ჩამოყალიბებას იწვევდა. ამ დაავადებების გამომწვევი მიზეზებისა და მკურნალობის გზების დადგენა მოხერხდა, როცა შეძლეს საკითხის სხვაგვარად დაყენება: როგორ მოქმედებს დაავადების განვითარებაზე ტვინის მუშაობის კონკრეტული ქიმიური დარღვევები. პატიოსნად რომ ვთქვათ, ისტორიული პერსპექტივიდან უკეთ ჩანს ასეთი „შებრუნებები“ მეცნიერულ კვლევებში. არსებობს მეორე მიზეზი, რატომ არ უნდა მივყვეთ კვლევის ჩატარების ყველა საფეხურს, თუ სამეცნიერო კვლევისას კარგი შედეგების მიღება გვინდა. უმეტეს შემთხვევაში აღწერით მეცნიერებაში შთამბეჭდავ შედეგებს აღწევდნენ ეგრეთ წოდებული „მეცნიერული მეთოდის“ საფეხურების გავლის გარეშე.

ლაბორატორიული კვლევის დროს, რა თქმა უნდა, მნიშვნელოვანია ექსპერიმენტის ჩატარება მეცნიერული მეთოდის გათვალისწინებით, მაგრამ ასევე მნიშვნელოვანია არ მივყვეთ სტერეოტიპებს მეცნიერებაში ანუ მეცნიერული კვლევის მკაცრ სისტემას.

ცალკეულ მაგალითებზე დაფუძნებული მეცნიერული კვლევა: გვლის პოპულაციაში მიმიკრიის შესწავლა

ახლა, როცა განვიხილეთ აღწერითი მეცნიერებისა და ჰიპოთეზებზე დაფუძნებული მეცნიერების ძირითადი ნიშნები, შევძლებთ იმის გარკვევას, კვლევის რომელ მეთოდს მივმართავთ კონკრეტული საკითხის შესწავლის დროს.

ეს ისტორია დაიწყო აღწერითი მეცნიერებისთვის დამახასიათებელი დაკვირვებებისა და განზოგადოებების გამოტანით. შხამიანი ცხოველები ხშირად არიან მკვეთრი შეფერილობის. ამ ცხოველებს ისეთი გარეგანული ნიშნები ახასიათებს, რომლებიც ადვილად შესამჩნევია მათ საარსებო გარემოში.

ასეთ შეფერილობას გამაფრთხილებელს უწოდენებ, ის „სახიფათო სახეობების“ გამაფრთხილებელი სიგნალია პოტენციური მტაცებლისთვის. მაგრამ ბუნებაში არსებობს მიმიკრია (მიმსგავსება). ეს მატყუარები გარეგნულად ისევე გამოიყურებიან, როგორც შხამიანი სახეობები, მაგრამ სინამდვილეში უვნებლები არიან. მაგალითისთვის გამოდგება ყვავილის ბუზი, მას არ გააჩნია ნესტარი, არ არის შხამიანი, მაგრამ შეფერილობით ფუტკარს ჰგავს **(სურათი 1.26)**.
რა არის ასეთი მიმიკრიის (მსგავსების) ფუნქცია? რა უპირატესობას აძლევს ის ცხოველს? 1862 წელს ბრიტანელმა მეცნიერმა ჰენრი ბეითსმა წამოაყენა ჰიპოთეზა, რომ ასეთი მიმსგავსება, როგორიც ყვავილის ბუზს აქვს, სასარგებლოა ამ ბუზებისთვის. მტაცებელი მას ერიდება, რადგანაც თვლის ,რომ ის შხამიანია. სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, ეს „ეშმაკობა“ შეიძლება ევოლუციური ადაპტაცია იყოს, რომელიც ამცირებს მიმიკრიული ცხოველის დაღუპვის რისკს. ეს ინტუიციური ჰიპოთეზა იყო. მისი შემოწმება ექსპერიმენტულად, განსაკუთრებით საველე ექსპერიმენტების მეშვეობით, იმ დროს ძნელი იყო. მაგრამ 2001 წელს ბიოლოგებმა დავით და კერინ ფენინგებმა უილიამ ჰერკომბთან ერთად, რომელიც მაშინ ჩრდილოეთ კაროლინის უნივერსიტეტის ბაკალავრი იყო, დაგეგმეს მარტივი, მაგრამ დახვეწილი საველე ექსპერიმენტი. ამ ექსპერიმენტით მოხერხდა მიმიკრიის შესახებ ბეითის ჰიპოთეზის შემოწმება.

მეცნიერებმა შეისწავლეს მიმიკრიის მიზეზები ჩრდილოეთი და სამხრეთი კაროლინის გველებში. შხამიან გველს, რომელსაც მარჯნისფერი ასპიტი ჰქვია (აშშ-ს აღმოსავლეთითაა გავრცელებული), აქვს გამაფრთხილებელი შეფერილობა: მონაცვლეობითი მკვეთრი წითელი, ყვითელი და შავი ფერის რგოლები. მტაცებლები იშვიათად ესხმიან თავს ამ გველს. როგორც ჩანს, არა იმიტომ, რომ გამოცდილებით სწავლობენ, ის სახიფათოა (ასეთი გამოცდილების მიღება შეუძლებელია, ვინაიდან ამ გველის პირველივე ნაკბენი სასიკვდილოა), არამედ იმიტომ, რომ ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად გაიზარდა მემკვიდრეობითი ინსტინქტის მქონე მტაცებლების რიცხვი. ინსტინქტი კარნახობს მტაცებლებს, რომ ამ შეფერილობას უნდა მოერიდო.

უშხამო გველი, რომელსაც სამეფო გველი ჰქვია, მარჯნის გველის მსგავსი შეფერილობისაა. ორივე, სამეფო გველიც და მარჯნისფერი ასპიტის ბინადრობს კაროლინაში, მაგრამ სამეფო გველის გეოგრაფიული რეგიონი უფრო ფართოა. ის ბინადრობს იმ რეგიონებშიც, სადაც მარჯნისფერი ასპიტი არ არის გავრცელებული.

კაროლინაში გველების გეოგრაფიული გავრცელების მეშვეობით მოხერხდა მიმიკრიის ჰიპოთეზის ძირითადი ვარაუდის შემოწმება. მიმიკრიამ უნდა დაიცვას სამეფო გველი მტაცებლებისგან, მაგრამ მარტო იმ რეგიონებში, სადაც მარჯნისფერი ასპიტიც არის გავრცელებული. მიმიკრიის ჰიპოთეზიდან გამომდინარეობს, რომ მტაცებელი უფრო ხშირად თავს დაესხმის სამეფო გველს იმ არეალში, სადაც არ არის მარჯნისფერი ასპიტი და იშვიათად იქ, სადაც მარჯნისფერი ასპიტიც არის გავრცელებული.

ხელოვნური გველების მეშვეობით ჩატარებული საველე ექსპერიმენტები

მიმიკრიის ჰიპოთეზის შესამოწმებლად ჰერკომბმა მავთულისგან გააკეთა ასეულობით ხელოვნური გველი. მავთული დაფარული იყო თიხისმაგვარი ნივთიერებით — პლასტილინით. მან ხელოვნური გველის ორი მოდელი შექმნა: ექსპერიმენტული ჯგუფი სამეფო გველისთვის დამახასიათებელი წითელი, შავი და ყვითელი რგოლებით და საკონტროლო ჯგუფი რომელშიც მარტო ყავისფერი გველები შედიოდა. საკონტროლო ჯგუფი შესადარებლად გამოიყენეს.

მკვლევარებმა ხელოვნური გველების ეს ორი ჯგუფი (თითოეულ ჯგუფში გველების თანაბარი რაოდენობა იყო) მოათავსეს სამხრეთი და ჩრდილოეთი კაროლინის ბუნებრივ პირობებში. გველები იმ ადგილებშიც მოათავსეს, სადაც მარჯნისფერი ასპიტი არ ბინადრობს (იხილეთ სურათი 1.27). ოთხი კვირის შემდეგ მეცნიერებმა შეაგროვეს ხელოვნური გველები და აღრიცხეს მტაცებლების კლანჭებისა და კბილების ანაბეჭდების რაოდენობა. ამით დაადგინეს, რომელ გველებზე და რამდენჯერ მოხდა თავდასხმა. ყველაზე ხშირად გველებს თავს ესხმოდნენ მელიები, კოიოტები და მაჩვები, მაგრამ შავმა დათვმაც რამდენჯერმე სცადა ხელოვნური გველების დაჭერა (სურათი 1.28).

ამ მონაცემებმა დაადასტურა მიმიკრიის ჰიპოთეზის ძირითადი ვარაუდი. იმ რეგიონებში, სადაც მარჯნისფერი ასპიტია გავრცელებული, მტაცებლები რგოლებიან ხელოვნურ სამეფო გველებს იშვიათად ესხმოდნენ თავს ყავისფერ ხელოვნურ გველებთან შედარებით. 1.29 სურათი ამ საველე ექსპერიმენტის შემაჯამებელია. მომავალში სამეცნიერო ექსპერიმენტის საილუსტრაციოდ გამოვიყენებთ 1.29 სურათის მსგავს ფორმას.



(ა) ***ხელოვნური სამეფო გველი***



(ბ) ხელოვნური ყავისფერი გველი, რომელზეც თავდასხმა იყო მტაცებლის მხრიდან

▲ *სურათი 1.28.* ***ხელოვნური გველები, რომლებიც მიმიკრიის ჰიპოთეზის შესამოწმებლად გამოიყენეს საველე ექსპერიმენტში.*** *შეიძლება დაინახოთ შავი დათვის კბილების ანაბეჭდი (ბ).*

კონტროლირებადი ექსპერიმენტების დაგეგმვა

გველის მიმიკრიაზე ჩატარებული ექსპერიმენტი იმის მაგალითია, როგორ გეგმავენ მეცნიერები ექსპერიმენტს ერთი ცვლადის შესამოწმებლად და სხვა არასასურველი ცვლადების, ჩვენს შემთხვევაში მტაცებლების რიცხვის გასანეიტრალებლად. ასეთ ექსპერიმენტს საკონტროლო ექსპერიმენტს უწოდებენ. ხელოვნური სამეფო გველები (ექსპერიმენტული ჯგუფი) შედარებულია საკონტროლო ჯგუფთან (ყავისფერი ხელოვნური გველები). იდეალურია, თუ ექსპერიმენტული და საკონტროლო ჯგუფი განსხვავდება ერთი ნიშნით, რომლის მოქმედების გამოსავლენად იგეგმება ექსპერიმენტი – ჩვენს შემთხვევაში გველის შეფერილობის გავლენა მტაცებლების ქცევაზე.

რა მოხდება, თუ მკვლევარი ვერ შეძლებს ექსპერიმენტის კონტროლს? საკონტროლო ჯგუფის გარეშე (ყავისფერი ხელოვნური გველები), სხვადასხვა გეოგრაფიულ რეგიონში თავდასხმების რაოდენობა ხელოვნურ სამეფო გველებზე არაფრის მთქმელია. ვერ გამოვიტანთ დასკვნას, როგორ მოქმედებს სხვადასხვა რეგიონში მობინადრე გველის შეფერილობა მტაცებლის ქცევაზე. იქნებ აღმოსავლეთ და სამხრეთ რეგიონებში ბინადარი გველებს მტაცებელი თავს ნაკლებად ესხმიან უბრალოდ იმიტომ, რომ იქ ნაკლებია მტაცებლები; ან იქნებ უფრო თბილი კლიმატის გამო ამ რეგიონებში მტაცებლები ნაკლებად მშივრები არიან. ხელოვნური ყავისფერი გველების საშუალებით მკვლევარებმა აიცილეს მტაცებლების სიმჭიდროვისა და კლიმატის გავლენის ფაქტორები. ამ ფაქტორებს უნდა ჰქონოდათ ერთნაირი ეფექტი საკონტროლო და ექსპერიმენტულ ჯგუფებზე. სამხრეთ და აღმოსავლეთ რეგიონებში მტაცებლები მეტად ესხმოდნენ ყავისფერ ხელოვნურ გველებს, ვიდრე სამეფო გველებს. კარგად დაგეგმილმა ექსპერიმენტმა გვაჩვენა, რომ შეფერილობა ერთადერთი ფაქტორია, რომლის გამო მტაცებლები ნაკლებად ესხმიან სამეფო გველის შეფერილობის მქონე ხელოვნურ გველებს, რომლებიც მოათავსეს მარჯნისფერი ასპიტის საცხოვრებელ რეგიონში. დათვლილი იყო არა თავდასხმათა აბსოლუტური უმართებულოა, რომელიც განხორციელდა ხელოვნურ სამეფო გველებზე, არამედ სხვაობა ხელოვნურ ყავისფერ და ხელოვნურ სამეფო გველებზე თავდასხმებს შორის.

მართებული არა არია ვიფიქროთ, რომ გამოთქმა — კონტროლირებადი ექსპერიმენტი ნიშნავს, რომ მეცნერი ექსპერიმენტს აბსოლუტურად აკონტროლებს, ყველა თვისება, გარდა ერთისა, რომლის შემოწმებაც უნდა მეცნიერს, უცვლელი რჩე-

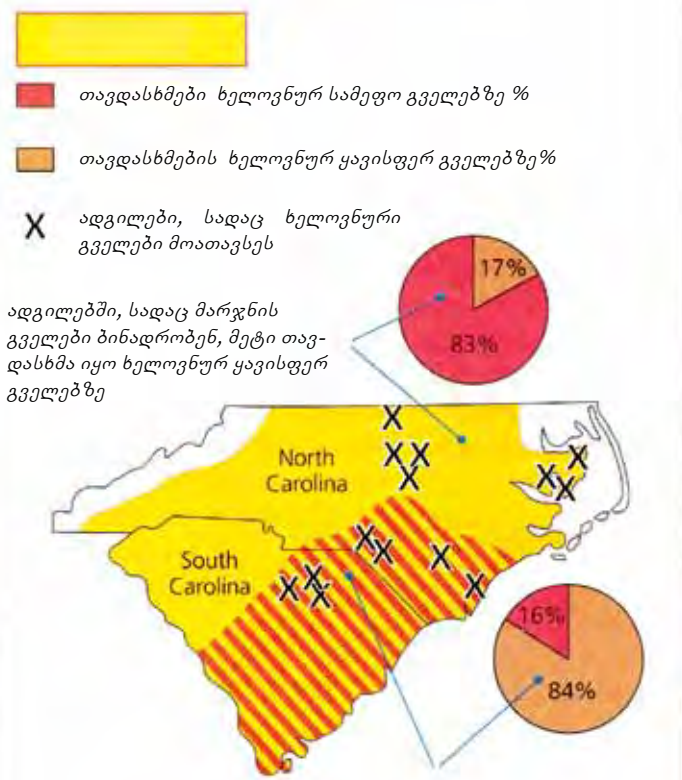
სურათი 1.29.

ექსპერიმენტი:

დევიდ ფენინგმა და მისმა კოლეგებმა დაამზადეს ხელოვნური გველები მიმიკრიის ჰიპოთეზის იმ ვარაუდის შესამოწმებლად, რომ სამეფო გველებისთვის მიმიკრიას სარგებლობა მოაქვს მარტო შხამიანი მარჯნისფერი ასპიტის გავრცელების რეგიონებში. რუკაზე X-ით აღნიშნულია ის რეგიონები, სადაც მკვლევარებმა მოათავსეს ხელოვნური სამეფო გველების (ექსპერიმენტული ჯგუფი) და ხელოვნური ყავისფერი გველების (საკონტროლო ჯგუფი) თანაბარი რაოდენობა. მკვლევარებმა ოთხ კვირაში შეაგროვეს ხელოვნური გველები და აღრიცხეს თავდასხმების რაოდენობა კლანჭების და კბილების ანაბეჭდების რაოდენობის მიხედვით. (სურათი 1.28)

შედეგები:

მარჯნისფერი ასპიტის გავრცელების რეგიონებში მტაცებლები გაცილებით იშვიათად ესხმოდნენ ხელოვნურ სამეფო გველს, ვიდრე ხელოვნურ ყავისფერ გველს. იმ რეგ თავს იონებში, სადაც მარჯნის გველი არ ბინადრობს „სამეფო გველის" გამაფრთხილებელ შეფერილობას დიდი ეფექტი არ ჰქონდა. პირიქით, ამ რეგიონებში ხელოვნურ სამეფო გველზე მეტი თავდასხმები იყო, ვინაიდან მკვეთრი შეფერილობის გამო მისი დანახვა მტაცებელს უადვილდებოდა.



ადგილებში, სადაც მარჯნის გველები არ ბინადრობენ, მეტი თავდასხმა იყო ხელოვნურ სამეფო გველებზე.

დასკვნა:

საველე ექსპერიმენტი ადასტურებს მიმიკრიის ჰიპოთეზას და ადასტურებს (არ უარყოფს) მთავარ ვარაუდს, რომ მარჯნისფერი ასპიტების იმიტაცია სასარგებლოა მარტო მათი გავრცელების არეალში. ექსპერიმენტით ასევე შემოწმდა ალტერნატიული ჰიპოთეზა, რომ მტაცებლები საერთოდ ერიდებიან მკვეთრად შეფერილრგოლებიან გველებს იმისდა მიუხედავად ცხოვრობენ თუ არა ამ რეგიონში იმავე შეფერილობის შხამიანი გველები. ეს ჰიპოთეზა გამოირიცხა ხელოვნურრგოლებიან გველებზე თავდასხმების დიდი რაოდენობით იმ რეგიონებში, სადაც შხამიანი მარჯნისფერი ასპიტები არ ბინადრობენ.

◀ *შეკითხვა: ახდენს თუ არა გავლენას შხამიანი მარჯნისფერი ასპიტების ყოფნა რეგიონში მათ მსგავს სამეფო გველებზე თავდასხმების რაოდენობაზე?*

ბა. ეს შეუძლებელია არა მარტო საველე კვლევების დროს, არამედ უფრო რეგულირებად ლაბორატორიულ პირობებში. მკვლევარები აკონტროლებენ არასასურველ ცვალებად ეფექტებს არა მათი გამორიცხვით გარემოს ფაქტორების რეგულაციის მეშვეობით, არამედ მათი გავლენის გამორიცხვით საკონტროლო ჯგუფების მეშვეობით.

რა ზღუდავს მეცნიერულ კვლევას

მეცნიერული კვლევა ბუნების შესწავლის მძლავრი იარაღია, მაგრამ არსებობს შეზღუდვებიც. გარკვეულ საკითხებს კვლევა ვერ პასუხობს. ეს შეზღუდვები გამოწვეულია მეცნიერების მოთხოვნით, რომ შესაძლებელი იყოს ჰიპოთეზების შემოწმება და უარყოფა. დაკვირვებები და ექსპერიმენტები კი განმეორებადი უნდა იყოს.

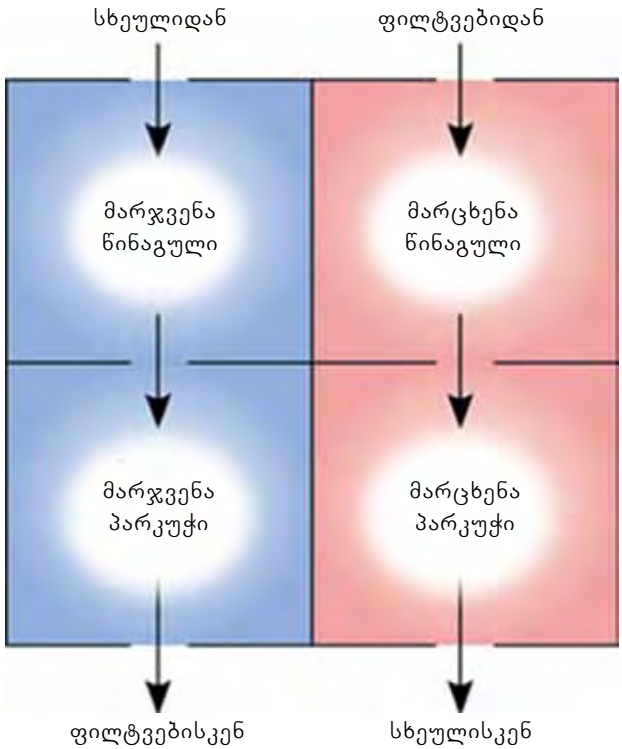
დაკვირვება, რომლის დამტკიცებაც შეუძლებელია, საინტერესო და შტამბეჭდავი შეიძლება იყოს, მაგრამ მეცნიერულად დადასტურებულად არ ჩაითვლება. სარეკლამო ფარებმა შეიძლება დაგვაჯერონ, რომ ხანდახან ძაღლისთავიანი ადამიანები იბადებიან ან თქვენი კლასელები უცხოპლანეტელები არიან.

მოწმის დაუდასტურებელი ჩვენება ან კომპიუტერული კოლაჟი შტამბეჭდავია, მაგრამ არასარწმუნო. მეცნიერებაში ექსპერიმენტებისა და დაკვირვებების შედეგები მარტო მაშინ არის სარწმუნო, თუ გამეორების კრიტერიუმს აკმაყოფილებს. მეცნიერებმა, რომლებიც კაროლინაში გველის მიმიკრიას იკვლევდნენ, მსგავსი მონაცემები მიიღეს, როცა მარჯნისფერი ასპიტისა და სამეფო გველის სახეობებზე ექსპერიმენტები გაიმეორეს არიზონაში. თქვენც უნდა შეძლოთ მსგავსი მონაცემების მიღება, თუ ამ ექსპერიმენტს გაიმეორებთ.

და ბოლოს, შეზღუდვები მეცნიერებაში გამოწვეულია მისი სწრაფვით რეალიზმისკენ — ის ეძებს ბუნებრივ მიზეზს ბუნების ფენომენების ასახსნელად. მეცნიერებას არ შეუძლია არც დაადასტუროს და არც გამორიცხოს ჰიპოთეზა, რომ კეთილი ანგელოზები თუ ავი, სულები ,ან მოჩვენებები არიან შტორმის, ცისარტყელას, დაავადების ან განკურნების მიზეზი. ასეთი ზებუნებრივი ახსნა, მარტივად რომ ვთქვათ, სცდება მეცნიერების საზღვრებს.

მეცნიერული თეორიები

„ეს, უბრალოდ, თეორიაა" — თეორიის ცნების ყოველდღიური გამოიყენება ხშირად შეუმოწმებელ სპეკულაციებს უკავშირდება. მაგრამ ცნებას „თეორია" აქვს სულ სხვა დატვირთვა მეცნიერებაში. რა არის მეცნიერული



▲ *სურათი1.30* ***სისხლის მიმოქცევის მოდელირება ადამიანის ოთხსაკნიან გულში***

თეორია და რითი განსხვავდება ის ჰიპოთეზისა ან ჩვეულებრივი სპეკულაციისგან?

პირველი, მეცნიერული თეორია გაცილებით უფრო ფართო ცნებაა, ვიდრე ჰიპოთეზა. ჰიპოთეზაა: „მიმიკრია უშხამო გველებში არის ადაპტაცია, რომელიც იცავს მათ მტაცებლებისგან“. თეორიაა: „ევოლუციური ადაპტაციები ბუნებრივი გადარჩევის შედეგია“. დარვინის ბუნებრივი გადარჩევის თეორია მოიცავს ადაპტაციების უამრავ ნაირგვარობას მიმიკრიის ჩათვლით.

მეორე, თეორია საკმაოდ განზოგადებული უნდა იყოს, რომ მისგან განვითარდეს მრავალი ახალი, კონკრეტული, შემოწმებადი ჰიპოთეზა. მაგალითად, პეტერ და როზმარი გრანტებმა, პრინსტონის უნივერსიტეტის თანამშრომლებმა, დარვინის ბუნებრივი გადარჩევის თეორიის გავლენით შეამოწმეს გალაპაგოსის მთიულების ნისკარტების ფორმის ცვლილების კონკრეტული ჰიპოთეზა. ნისკარტები იცვლებოდა იმისდა მიხედვით, რა საკვების მოპოვება უხდებოდათ ფრინველებს ამა თუ იმ კუნძულზე.

და მესამე, ნებისმიერ ჰიპოთეზასთან შედარებით, თეორიას, როგორც წესი, ადასტურებს გაცილებით მეტი თვალსაჩინოება (ფაქტი). მეცნიერებაში მიღებული თეორიები (მაგალითად , ბუნებრივი გადარჩევის თეორია) დაფუძნებულია დაკვირვებათა მრავალფეროვნებაზე და დადასტურებულია მრავალი ფაქტით. დაკვირვება ზოგად თეორიებზე დღესაც გრძელდება კონკრეტული უარყოფადი ჰიპოთეზების შემოწმებით, რომლებსაც ეს თეორიები წარმოშობენ.

მიუხედავად მონაცემების სიმრავლისა, რომლებიც ადასტურებენ ფართოდ აღიარებულ თეორიებს, მეცნიერები ხანდახან ცვლიან ან უარყოფენ თეორიებს, თუ მათ კვლევის ახალი მეთოდების საშუალებით მიღებული მონაცემები არ ადასტურებს. მაგალითად, ცოცხალი ორგანიზმების 5 სამეფოდ დაყოფის თეორია ახალი მეთოდების გამოყენების შემდეგ შეიცვალა. ამ მეთოდების მეშვეობით შესაძლებელი გახდა კვლევები უჯრედულ და მოლეკულურ დონეზე და ნათესაობის დადგენა ორგანიზმებს შორის მოლეკულურ დონეზე. თუ არსებობს “სიმართლე“ მეცნიერებაში, ის პირობითია და დამყარებულია ამ მომენტისთვის ჩვენთვის მისაწვდომ მონაცემებზე.

მოდელირება მეცნიერებაში

ბიოლოგიის კურსის გავლისას შეიძლება მუშაობა მოგიწიოთ მოდელირებაზე. იქნებ დაგჭირდეთ ქრომოსომებზე დაყრდნობით უჯრედის გაყოფის მოდელირება ან მოგიწიოთ ბაქტერიის პოპულაციათა ზრდის წინასწარი დაგეგმვა მათემატიკური მოდელების მეშვეობით. მეცნიერები აგებენ მოდელებს, რომლებიც მათი იდეების ნაკლებად აბსტრაქტული გამოხატვაა. მაგალითად, თეორიების ან ისეთი ბუნებრივი ფენომენების, როგორიცაა ბიოლოგიური პროცესები. მეცნიერულ მოდელებს ბევრი ფორმა აქვს: დიაგრამები, გრაფიკები, სამგანზომილებიანი ობიექტები, კომპიუტერული პროგრამები ან მათემატიკური ტოლობები.

მოდელის ტიპის შერჩევა

მოდელის ტიპის შერჩევა დამოკიდებულია იმაზე, როგორ ვაპირებთ მის გამოყენებას ობიექტის, იდეის ან პროცესის ასახსნელად და წარსადგენად. ზოგიერთი მოდელი ძალიან მიახლოებულია სინამდვილესთან. სხვა მოდელების გამოყენება უფრო ადვილია, თუ ისინი სიმბოლური და სქემატურნია. მაგალითად, 1.30 სურათზე მოცემული მარტივი სქემა ადამიანის გულის საკნებში სისხლის მიმოქცევის მოდელია. მისი დახმარებით შეგვიძლია ცოცხალი ადამიანის გულს არ შევეხოთ. მეცნიერებმა გულის მუშაობის მრავალი მოდელი შექმნეს, რომლებიც ქირურგს ოპერაციის მომზადებაში ეხმარება.

რასაც არ უნდა გამოხატავდეს მოდელი, მისი დანიშნულებაა მისაწვდომი მონაცემების ასახვა, ახალი დაკვირვებების შედეგების თავმოყრა, სამომავლო ექსპერიმენტების შედეგების წინასწარმეტყველება და იმ პროცესის ეფექტური ასახვა და წარდგენა, რომელსაც მოდელი გამოსახავს.

მეცნიერების კულტურა

მხატვრული და ანიმაციური ფილმები ხანდახან მეცნიერებს წარმოგვიდგენენ მარტოხელა სულების სახით, რომლებიც იზოლირებულ ლაბორატორიებში მუშაობენ. სინამდვილეში მეცნიერება ფრიად სოციალური სამუშაოა. მეცნერთა უმეტესობა ჯგუფებად მუშაობს. ამ ჯგუფებში შედიან როგორც ბაკალავრები, ისე მაგისტრები.

მეცნიერებაში წარმატების მისაღწევად კარგია, თუ მეცნიერს უადვილდება ურთიერთობა (სურათი 1.31). კვლევის



◀ *სურათი 1.31.* ***მეცნიერება და სოციალური პროცესი.*** *ნიუ-იორკის უნივერსიტეტის ლაბორატორიის უფროსი ბოტანიკოსი გლორია კორუჩი ასწავლის თავის ერთ-ერთ სტუდენტს მოლეკულური ბიოლოგის მეთოდებს. შეღებილი მასალა, რომელსაც ამ სურათზე ხედავთ, დნმ-ის ფრაგმენტია. მისი თვისებები სხვადასხვა ადამიანში განსხვავებულია.*

შედეგები არ იქნება აღიარებული, ვიდრე მას სხვა მეცნიერებს არ გააცნობენ სემინარების, პუბლიკაციებისა და ვებსაიტების მეშვეობით.

სამეცნიერო საზოგადოებისთვის დამახასიათებელია კოოპერაცია და შეჯიბრი. მეცნიერები, რომლებიც ერთ საკითხზე მუშაობენ, ხშირად ამოწმებენ ერთმანეთის შედეგებს დამატებითი დაკვირვებებით ან ექსპერიმენტებით. როცა რამდენიმე მეცნიერი იკვლევს ერთ და იმავე საკითხს, სახეზეა შეჯიბრის ყველა შემადგენელი ნაწილი. მეცნიერებს ახარებს, თუ პირველებმა მიაღწიეს შედეგებს მნიშვნელოვანი ექსპერიმენტის ან აღმოჩენის დროს.

ბიოლოგების საზოგადოება მეცნიერთა დიდი საზოგადოების ნაწილია. ის დროის შესაბამისად იცვლება. მაგალითად, კარიერის გაკეთების შესაძლებლობების გაზრდამ გაზარდა ბიოლოგიაში მომუშავე ქალების რიცხვი, რაც, თავის მხვრივ, მოქმედებს ზოგ მეცნიერულ მიმართულებაში კვლევების ხასიათზე. რამდენიმე ათწლეულის წინათ ბიოლოგები ცხოველების რეპროდუქციული ქცევის შესწავლისას ძირითადად იკვლევდნენ მამრების კონკურენციას მდედრის დასაუფლებლად. ბოლო კვლევებში კი ხაზგასმულია მდედრის მნიშვნელოვანი როლი მამრის შერჩევაში. მაგალითად, ფრინველთა მრავალ სახეობაში დედლები ირჩევენ მამლებს მათი კაშკაშა შეფერილობის მიხედვით. მკვეთრი შეფერილობა გამრავლების კარგი უნარისა და სიჯანსაღის მაჩვენებელია, რაც მდედრისთვის ჯანსაღი შთამომავლობის გაჩენის გარანტიაა.

ზოგიერთი ფილოსოფოსი ამტკიცებს, რომ მეცნიერება მოიქცა კულტურისა და პოლიტიკის გავლენის ქვეშ და „ბუნების შემეცნების“ სხვა გზებთან შედარებით დაკარგა ობიექტურობა. მეორე მხარეს არიან ექსტრემისტები რომელთა აზრით მეცნიერული თეორია დაკანონებული უნდა იყოს და ბუნების შემეცნების სხვა გზები უნდა გამოირიცხოს. სინამდვილეში რეალობა სადღაც შუაშია – მეცნიერება იშვიათად არის ობიექტური ან უეჭველი, მაგრამ ის განაგრძობს განვითარებას ექსპერიმენტებზე, დაკვირვებებსა და ჰიპოთეზებზე დაყრდნობით.

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

კავშირი მეცნერებასა დასაზოგადოებას შორის უფრო მკაფიო ხდება, თუ ამ სურათში ტექნოლოგიებს ჩავრთავთ. მეცნეიერება და ტექნოლოგიები ზოგჯერ კველვის მსგავს მეთოდებს მიმართავენ, მაგრამ მათი მიზანი განსხვავებულია. მეცნიერების მიზანია ბუნების ფენომენის გაგება. ტექნოლოგიები კი იყენებენ მეცნიერულ მიღწევებს კონკრეტული მიზნებისთვის. ბიოლოგები და სხვა მეცნიერები საუბრობენ აღმოჩენებზე, ტექნოლოგები კი — გამოგონებებზე. ამ გამოგონებებით სარგებლობენ მეცნიერები. ისინი იყენებენ ახალ ტექნოლოგიებს თავიანთ მუშაობაში. სისტემურ ბიოლოგიაში ინფორმაციული ტექნოლოგების მნიშვნელობა ამის ერთ-ერთი მაგალითია. ასე რომ მეცნიერება და ტექნოლოგიები ერთმანეთზეა დამოკიდებულები.

მეცნიერებისა და ტექნოლოგიის მყარი ერთიანობას უდიდეს გავლენას ახდენს საზოგადოებაზე. მაგალითად, 50 წლის წინ უოტსონის და კრიკის მიერ ДНმ-ის სტრუქტურის



▲ *სურათი 1.32.* ***ДНმ ტექნოლოგიები და დანაშაულის გამოძიება.*** *გამომძიებლებს დანაშაულის გამოძიებისას შეუძლიათ მსხვერპლის ან დამნაშავის სისხლიდან ან სხეულის ქსოვილებიდან გამოყონ დნმ და მიიღონ მოლეკულური „ანაბეჭდები”. შეღებილი „ზოლები”, რომლებსაც ამ სურათზე ხედავთ, დნმ-ის ფრაგმენტებია. ამ ფრაგმენტების სტრუქტურა ყველა ადამიანში განსხვავებულია.*

დადგენამ და ДНმ-ის გენების გაშიფრვამ შექმნა ახალი მიმართულება — საინჟინრო გენეტიკა, რომელმაც შეცვალა მრავალი მიმართულება: მედიცინა, სოფლის მეურნეობა და მეტყევეობა (სურათი 1.32). უოტსონი და კრიკი ალბათ ფიქრობდნენ, რომ მათ აღმოჩენას დიდი გავლენა ექნებება ცხოვრებაზე, მაგრამ ძნელი წარმოსადგენია სცოდნოდათ ამ გავლენის მასშტაბები. ტექნოლოგიების განვითარების მიმართულებები იმდენად არ არის დამოკიდებული ცნობისმოყვარეობაზე, რომელიც განაპირობებს ფუნდამენტური მეცნიერების განვითარებას, რამდენადაც ადამიანების მოთხოვნებსა და საზოგადოების მდგომარეობაზე დროის კონკრეტულ მონაკვეთში. დებატები ტექნოლოგიაში ძირითადად ეხება იმას „უნდა გავაკეთოთ ეს, თუ არა“, ვიდრე „შეიძლება თუ არა ამის გაკეთება“. ტექნოლოგიურ მიღწევებთან ერთად გაჩნდა რთული არჩევანი. მაგალითად, რა შემთხვევებში შეიძლება ДНმ-ის ტექნოლოგიის გამოყენება ადამიანის მემკვიდრეობითი დაავადებების გამოსავლენად? ეს ტესტირება ყოველთვის ნებაყოფლობითი უნდა იყოს, თუ არსებობდეს ისეთი შემთხვევები, როცა ის სავალდებულო უნდა გახდეს? სადაზღვევო კომპანიებს და სამსახურის ხელმძღვანელობას უნდა ჰქონდეს თუ არა უფლება ამ ინფორმაციის გამოყენებისა, ისევე როგორც სხვა ინფორმაციის ჯანმრთელობის შესახებ?

ეს ეთიკური პრობლემები ისევე ეხება პოლიტიკას, ეკონომიკასა და კულტურას, როგორც მეცნიერებასა და ტექნოლოგიებს. მეცნიერებსა და ინჟინრებს ევალებათ პოლიტიკოსების, ბიუროკრატების, კორპორაციის ლიდერებისა და სხვა ადამიანების განათლება იმაზე, თუ როგორ მუშაობს მეცნიერება და რა პოტენციური საშიშროება და პოტენციური წარმატება მოაქვს კონკრეტულ ტექნოლოგიებს. მეცნიერება-ტექნოლოგია-საზოგადოებას შორის რთული კავშირის განხილვა ნებისმიერი ბიოლოგიის კურსის მნიშვნელობას ზრდის.

კონცეფცია შემოწმება 1.5

1. დაწერეთ წინადადება რომელიც აკავშირებს ორ თემას „მეცნიერული კვლევა“ და „მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება“.

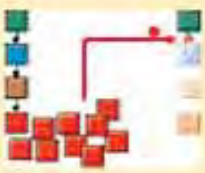
კონცეფცია 1.6

თემები, რომლებიც ბიოლოგიურ კონცეფციათა საფუძვლს ქმნიან

ბიოლოგია სხვა მეცნიერებებთან შედარებით მეტ დისციპლინათა ცოდნას ითხოვს, ნაწილობრივ ცოცხალი სისტემების სირთულის გამო, ნაწილობრივ კი იმიტომ, რომ ბიოლოგიაში გაერთიანებულია რამდენიმე მეცნიერება. ბიოლოგისთვის აუცილებელია ქიმიის, ფიზიკის ადა მათემატიკის ცოდნა. თანამედროვე ბიოლოგია მრავალდარგიან სპორტს მოგვაგონებს (ათჭიდს?) საბუნებისმეტყველო მეცნიერებებში. სხვა მეცნიერებებთან შედარებით ბიოლოგია ყველაზე უფრო დაკავშირებულია ჰუმანიტარული და სოციალურ მეცნიერებებთან. თუ შესასწავლად ბიოლოგიას აირჩევთ, თქვენ ნამდვილად „საჭირო ადგილზე საჭირო დროს“ აღმოჩნდებით.

არა აქვს მნიშვნელობა, რამ მოგიყვანათ ბიოლოგიაში, თქვენ ყველა შემთხვევაში აღმოაჩენთ, რომ სიცოცხლის შესწავლა საოცრად მიმზიდველი და საინტერესოა. მაგრამ ეს მუდმივად ცვალებადი საგანი ხანდახან პროფესიონალ ბიოლოგებსაც აშინებს. როგორ უნდა შეძლოს დამწყებმა სტუდენტმა სიცოცხლეზე ლოგიკური წარმოდგენის ჩამოყალიბება იმის მაგივრად, რომ უიმედოდ შეეცადოს ამ საგნში არსებული მრავალი დეტალის დამახსოვრებას? ერთი გამოსავალია ნასწავლი მასალის თემებად გაერთიანება, (რომლებიც მთელ ბიოლოგიაზე ვრცელდება) და სიცოცხლეზე ბიოლოგიური (მეცნიერულ) აზროვნების ჩამოყალიბება. ეს გამოგადგებათ ათწლეულების მერეც, როცა სახელმძღვანელოებში დაფიქსირებული კონკრეტული ინფორმაცია დაძველდება და დავიწყებას მიეცემა. 1.1 ტაბულაზე მოცემულია ზოგადი თემების ჩამონათვალი, რომლებზეც ამ თავშიც იყო ლაპარაკი. ამ თემებს ჩვენს წიგნში კვლავ დავუბრუნდებით. მათი გაცნობა სიცოცხლის შესწავლაში და სიცოცხლის შესახებ საკუთარი კითხვების ჩამოყალიბებაში დაგეხმარებათ.

ცხრილი 1.1 თერთმეტი თემა რომელიც ბიოლოგიის საფუძველს ქმნის

თემა	აღწერა	თემა	აღწერა
უჯრედი 	უჯრედი ყველა ორგანიზმის ძირითადი სტრუქტურისა და ფუნქციის ერთეულია. არსებობს უჯრედის ორი ძირითადი ტიპი: პროკარიოტული უჯრედები (ბაქტერია და არქეა) და ეუკარიოტული უჯრედები (პროტისტები, მცენარეები, სოკოები და ცხოველები)	ერთიანობა და მრავალფეროვნება 	ბიოლოგიური სიცოცხლის მრავალფეროვნებას სამ დომენში აერთიანებენ: ბაქტერია, არქეა და ეუკარია. სიცოცხლის მრავალფეროვნების მიუხედავად აშკარაა სიცოცხლის ერთიანობა, როგორიცაა უნივერსალური გენეტიკური კოდი. რაც უფრო ახლოს ენათესავებიან ერთმანეთს სახეობები, მით უფრო მეტი საერთო ნიშნები აქვთ.
მემკვიდრეობით მიღებული ინფორმაცია 	სიცოცხლის გაგრძელება დამოკიდებულია მემკვიდრეობით ბიოლოგიურ ინფორმაციაზე, რომელიც ᲓᲜᲛ-ის მოლეკულებშია ჩაწერილი. ეს გენეტიკური ინფორმაცია დნმ-ში ნუკლეოტიდური თანმიმდევრობების სახითაა ჩაწერილი\ა.	ევოლუცია 	ევოლუცია, ბიოლოგიის ძირითადი თემაა, მისი მეშვეობით ცდილობენ სიცოცხლის მრავალფეროვნების და ერთიანობის ახსნას. დარვინის ბუნებრივი გადარჩევის თეორია აღწერს პოპულაციის ადაპტაციას თავის საარსებო გარემოსთან, რასაც ხელს უწყობს შეცვლილი ინდივიდების განსხვავებული რეპროდუქციული წარმატება.
ბიოლოგიური სისტემების ახალი თვისებების წარმოქმნა 	ცოცხალ სამყაროს იერარქიული ორგანიზაცია ახასიათებს, რომელიც ვრცელდება მოლეკულურიდან ბიოსფეროს დონემდე. ყოველ დონეზე გადასვლასთან ერთად ჩნდება ახალი სისტემური თვისებები (ემერჯენტული თვისებები). იგი წინა დონის სისტემის კომპონენტების ურთიერთქმედების შედეგია.	სტრუქტურა და ფუნქცია 	ფორმა და ფუნქცია ურთიერკავშირშია ბიოლოგიური ორგანიზაციის ყველა დონეზე.
რეგულაცია 	უკუკავშირის მექნიზმის მეშვეობით ბიოლოგიური სისტემების რეგულაცია ხორციელდება. ზოგიერთ შემთხვევაში რეგულაციის მეშვეობით ხდება ზოგი შინაგანი ფაქტორის, მაგალითად, სხეულის ტემპერატურის სტაბილურობის შენარჩუნება.	მეცნიერული კვლევა 	მეცნიერულ პროცესში შედის დაკვირვებებზე დაფუძნებული აღწერა და მიღებული შედეგების ტესტირება ჰიპოთეზებზე აგებული კვლევის მეშვეობით. მეცნიერული კვლევა სარწმუნოა, თუ დაკვირვებებისა და ექსპერიმენტების გამეორების შემთხვევაში იმავე შედეგებს ვღებულობთ.
გარემოსთან ურთიერთქმედება 	ორგანიზმები ღია სისტემებია, რომლებიც ახორციელებენ ნივთიერებათა და ენერგიის ცვლას გარემოსთან. ორგანიზმების საარსებო გარემოში შედიან სხვა ორგანიზმები და არაცოცხალი ფაქტორები.	მეცნიერება, ტექნოლოგიები და საზოგადოება 	ბევრი ახალი ტექნოლოგიის შექმნა მიზანმიმართული მეცნიერული კვლევის შედეგია. ბოლო დროს მეცნიერებისა და ტექნოლოგიების კავშირი საზოგადოებასთან უფრო მჭიდროა და მნიშვნელოვანი, ვიდრე ოდესმე ყოფილა.
ენერგია და სიცოცხლე 	ყველა ცოცხალი ორგანიზმი სამუშაოს ასრულებს, რასაც სჭირდება ენერგია. მზის სინათლის ენერგიას იყენებენ მცენარეები (პროდუცენტები), რომლებითაც იკვებებიან ცხოველები (კონსუმენტები).		

ძირითადი კონცეფციების შეჯამება

კონცეფცია 1.1

მიოლოგიი იკვლევენ სიცოცხლეს მიკროსკოპულიდან გლობალურ დონემდე მიოლოგიური ორგანიზაციის იერარქია

- **სიცოცხლის იერარქია შემდეგი თანმიმდევრობისაა:** ბიოსფერო> ეკოსისტემა>თანასაზოგადოება>პოპულაცია>ორგანიზმი>ორგანოთა სისტემა>ორგანო>ქსოვილი>უჯრედი>ორგანოიდი>მოლეკულა>ატომი.
- **უფრო ახლოს გავეცნოთ ეკოსისტემას**
  საკვები ქიმიური ნივთიერებები წრე ბრუნავს ეკოსისტემის ფარგლებში, ენერგია კი შემოდის ეკოსისტემაში გარედან და ისევ გარეთ გაედინება.
- **ახლოს გავეცნოთ უჯრედს**
  უჯრედი სიცოცხლის უმცირესი ერთეულია, რომელსაც ცოცხალის ყველა დამახასიათებელი თვისება აქვს. უჯრედი შეიცავს დნმ, რომლის სიგრძეზე გენებია განლაგებული. დნმ კოდია ცილებისთვის, რომელთა სინთეზი უჯრედში მიმდინარეობს. დნმ-ის მეშვეობით ხდება მემკვიდრეობითი ინფორმაციის გადატანა მშობლებიდან შთამომავლობებზე. ეუკარიოტულ უჯრედებში არის მემბრანით შემოფარგლული ორგანოიდები და მემბრანით შემოფარგლული ბირთვი, რომელშიც დნმ-ია განლაგებული. პროკარიოტულ უჯრედებში ასეთი ორგანოიდები არ არის.

კონცეფცია 1.2

მიოლოგიური სისტემა მყარად რთულია, ვიდრე მისი შემადგენელი ნაწილები

- **ბიოლოგიური სისტემის ახალი (სისტემური) თვისებების გაჩენა**
  ბიოლოგიური იერარქიის ყოველი შემდგომი დონე წინა დონესთან შედარებით გაცილებით რთულია. ამ გართულებასთან დაკავშირებით ყოველ მომდევნო დონეზე ჩნდებიან ახალი სისტემური თვისებები.
- **რედუქციონიზმის სიძლიერე და სისუსტე**
  რედუქციონიზმი — რთული სისტემიდან მისი შემადგენელი მარტივი კომპონენტების გამოყოფაა. ეს მეთოდი აადვილებს რთული სისტემების შესწავლას.
- **სისტემური ბიოლოგია**
  სისტემური ბიოლოგიის მეშვეობით მეცნიერები ცდილობენ მთლიანი ცოცხალი სისტემების ფუნქციონირების მოდელების შექმნას. ამ მოდელების დახმარებით მეცნიერებს შეუძლიათ ივარაუდონ, როგორ იმოქმედებს სისტემის ერთი შემადგენელი ნაწილის ცვლილება სხვა შემადგენლებზე.
- **რეგულაცია ბიოლოგიური სისტემაში უკუკავშირის მეშვეობით**
  უარყოფითი უკუკავშირისას ქიმიური რეაქციის შედეგად მიღებული პროდუქტის ჭარბი რაოდენობა ანელებს რეაქციას, რის შედეგადაც ეს პროდუქტი აღარ წარმოიქმნება. დადებითი უკუკავშირისას რეაქციის საბოლოო პროდუქტი აჩქარებს რეაქციას.

კონცეფცია 1.3

მიოლოგიი სიცოცხლეს სახეობათა მთელ მრავალფეროვნებაში იკვლევენ

- **სახეობების გაერთიანება ჯგუფებად. მთავარი იდეა**
  ტაქსონომია ბიოლოგიის განხრაა, რომელიც სახელს არქმევს სახეობებს და აერთიანებს მათ უფრო ფართო კატეგორიებში.
- **სიცოცხლის სამი დომენი**
  დომენ არქეასა და დომენ ბაქტერიში პროკარიოტებია გაერთიანებული. დომენი ეუკარია შედგება ეუკარიოტებისგან, მასში შედის პროტისტების რამდენიმე სამეფო და მცენარეთა, სოკოების და ცხოველების სამეფოები.
- **ერთიანობა სიცოცხლის მრავალფეროვნებაში**
  რაც არ უნდა მრავალფეროვანი იყოს სიცოცხლე, ნათლად ჩანს მსავსება (ერთიანობა) ყველა ცოცხალ ორგანიზმს შორის.

კონცეფცია 1.4

ევოლუციის გამოა, რომ სიცოცხლე ერთნაირი და ამავე დროს მრავალფეროვანია

- **ბუნებრივი გადარჩევა**
  დარვინმა სახეობების ევოლუციას უწოდა „სახეცვლილი მემკვიდრეობის გადაცემა“. მან პოპულაციების გარემოსთან შეგუებისას ევოლუციური ადაპტაციების გაჩენის ასახნელად შემოგვთავაზა ბუნებრივი გადარჩევის მექანიზმი. ბუნებრივი გადარჩევა ევოლუციური

პროცესია, რომლის დროს მემკვიდრეობითი ცვალებადობებიდან გარემოს ფაქტორების მოქმედების შედეგად რჩება ის ნიშან-თვისებები, რომლებიც ჯანსაღი და ნაყოფიერი შთამომავლობის წარმოქმნას უზრუნველყოფენ.

- **მეცნიერული კვლევა: როგორ მოქმედებს გარემოს ცვლილება პოპულაციაზე.**
- **სიცოცხლის (გენეალოგიური) ხე**

მრავალტოტიან გენეალოგიურ ხეზე ყოველი სახეობა გამოსახულია ხის ერთი ტოტის სახით. დროში რაც უფრო დაცილებულია წინაპარი თანამედროვე სახეობისგან, გენეალოგიურ ხეზე მით უფრო მეტი მანძილია მათ შორის. კავშირი ყველა ცოცხალ ორგანიზმს არსებობს შორის ევოლუციის ისტორიის განმავლობაში.

კონცეფცია 1.5

მიოლოგები სიცოცხლის შესწავლისას კვლევის სხვადასხვა მეთოდს იყენებენ

- **აღწერითი მეცნიერება**

აღწერით მეცნიერებაში მკვლევარები ცდილობენ სამყაროს შემადგენელი ნაწილებისა და თვისებების აღწერას და ინდუქციურ ლოგიკაზე დაყრდნობით ზოგადი დასკვნების გამოტანას.

- **ჰიპოთეზებზე დაფუძნებული მეცნიერება**

დაკვირვებებზე დაყრდნობით მეცნიერები აგებენ ჰიპოთეზებს, სავარაუდო დასკვნებს და ექსპერიმენტულად ამოწმებენ ჰიპოთეზების ვარგისიანობას. დედუქციური ლოგიკა ჰიპოთეზის ტესტირებაშიც გამოიყენება: თუ ჰიპოთეზა მართებულია და ჩვენ მას შევამოწმებთ, მაშინ უნდა მივიღოთ მოსალოდნელი შედეგი. ჰიპოთეზის შემოწმება და უარყოფა უნდა იყოს შესაძლებელი.

- **ცალკეულ მაგალითებზე დაფუძნებული მეცნიერული კვლევა: გველის პოპულაციაში მიმიკრიის შესწავლა**

ექსპერიმენტი უნდა დაიგეგმოს ერთი ნიშნის გავლენის შესამოწმებლად ექსპერიმენტული და საკონტროლო ჯგუფების გამოყენებით, რომლებიც მარტო ამ ნიშნით განსხვავდებიან.

- **რა ზღუდავს მეცნიერულ კვლევას**

მეცნიერებას არ შეუძლია ზებუნებრივ ფენომენებზე რეაგირება, ვინაიდან მეცნიერული ჰიპოთეზის შემოწმება და უარყოფა (ფალსიფიცირება)შესაძლებელი უნდა იყოს და დაკვირვებები და ექსპერიმენტების შედეგები კი — განმეორებადი.

- **მეცნიერული თეორიები**

მეცნიერული თეორიის ფარგლები ფართოა, მისგან ახალი ჰიპოთეზები წარმოიქმნება, და ის დასაბუთებულია მრავალი თვალსაჩინოებით.

- **მოდელირება მეცნიერებაში**

იდეების, სტრუქტურების და პროცესების მოდელირება გვეხმარება მათ გაგებაში და მეცნიერული კვლევის მოსალოდნელი შედეგების წინასწარმეტყველებაში.

- **მეცნიერების კულტურა**

მეცნიერება სოციალური აქტივობაა, რომლისთვის დამახასიათებელია ორივე: თანამშრომლობა და შეჯიბრი.

- **მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება**

ტექნოლოგია მიმართავს მეცნიერებას კონკრეტულ შემთხვევებში.

კონცეფცია 1.6

თემები, რომლებიც მიოლოგიურ კონცეფციათა საფუძველს ქმნიან

- **ხაზი გაუსვით ბიოლოგიის გაგებისთვის აუცილებელ ძირითად თემებს.**

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშემოწმება

1. თქვენს ირგვლის არსებული ორგანიზმების ერთობლიობა ქმნის:
   ა) ეკოსისტემას, ბ) თანასაზოგადოებას
   გ) პოპულაციას, დ) ექსპერიმენტალურ ჯგუფს
   ე) ტაქსონომიურ დომენს
2. სიცოცლის იერარქიული დონეების სწორი თანმიმდევრობა, თუ დავიწყებთ მთელი ორგანიზმიდან და მივყვებით მის შემადგენელ ქვედა დონეებს, არის:
   ა) ტვინი, ორგანოთა სისტემა, ნერვული უჯრედი, ნერვული ქსოვილი
   ბ) ორგანოთა სისტემა, უჯრედების პოპულაცია, ნერვული ქსოვილი, ტვინი
   გ) ორგანიზმი, ორგანოთა სისტემა, ქსოვილი, უჯრედი, ორგანო
   დ) ნერვული სისტემა, ტვინი, ნერვული ქსოვილი, ნერვული უჯრედი
   ე) ორგანოთა სისტემა, ქსოვილი, მოლეკულა, უჯრედი
3. დარვინის ბუნებრივი გადარჩევის თეორია არ არის დაფუძნებული დაკვირვებებსა და დასკვნებს:
   ა) ცუდად ადაპტირებული ინდივიდები არასდროს არ ტოვებენ შთამომავლობას
   ბ) ინდივიდებს შორის არსებობს მემკვიდრეობითი ცვალებადობა
   გ) ჭარბგამრავლების გამო არსებობს შეჯიბრი ლიმიტირებული რესურსებისთვის
   დ) ინდივიდები, რომელთა ინდივიდუალური თვისებები საუკეთესოდაა მორგებული საარსებო გარემოს, მეტ შთამომავლობას ტოვებენ
   ე) პოპულაციების ადაპტაცია ხდება მათ საარსებო გარემოსთან

4. სისტემური ბიოლოგია ძირითადად მცდელობაა, რომ:
   ა) შევისწავლოთ ყველა დონის ბიოლოგიური ორგანიზაციის (მოლეკულიდან ბიოსფერომდე) ერთობლივი მოქმედება
   ბ) დავიყვანოთ სისტემა უფრო მცირე და მარტივ კომპონენტებამდე და ამით გავამარტივოთ მისი შესწავლა
   გ) შევისწავლოთ ბიოლოგიური ორგანიზაციის დაბალი დონეები და ამის საფუძველზე შევქმნათ უფრო მაღალი დონის მოდელი
   დ) მრავალი ბიოლოგიური მონაცემის ასახსნელად გამოვიყენოთ სისტემური მეთოდები
   ე) დავაჩქაროთ მეცნიერული ცოდნის გამოყენება ახალი ტექნოლოგიების შექმნაში
5. პროტისტები და ბაქტერიები სხვადასხვა ჯგუფში მოათავსეს ვინაიდან:
   ა) პროტისტები იკვებებიან ბაქტერიებით
   ბ) ბაქტერიები არაუჯრედული აგებულებისაა
   გ) ბაქტერიულ უჯრედს არ გააჩნია ბირთვი
   დ) ბაქტერია შლის პროტისტას
   ე) პროტისტებს ფოტოსინთეზის უნარი აქვს
6. ორგანიზმების ერთიანობას საუკეთესოდ ასახავს?
   ა) ᲓᲜᲛ-ის ნუკლეოტიდური თანმიმდევრობების შედარება
   ბ) სახეშეცვლილი შთამომავლობა
   გ) ᲓᲜᲛ-ის სტრუქტურა და ფუნქცია
   დ) ბუნებრივი გადარჩევა
   ე) სისტემური თვისებები
7. თვისობრივი მონაცემების მაგალითია?
   ა) ტემპერატურა 25 დან 15 გრადუსამდე დაეცა
   ბ) მცენარის სიმაღლე 25 სანტიმეტრია (სმ)
   გ) თევზი ირიბად დაცურავს
   დ) ექვს წყვილ გულწითელას საშუალოდ სამ-სამი ბარტყი ჰყავს
   ე) კუჭის შიგთავსის არევა ხდება ყოველ 20 წამში ერთხელ
8. ჰიპოთეზებზე დაფუძნებული მეცნიერული ლოგიკის ასახსნელად საუკეთესოა?
   ა) თუ მე შევქმენი შემოწმებადი ჰიპოთეზები, რომლებიც ტესტებმა და დაკვირვებებმა ისინი უნდა დაადასტურონ
   ბ) თუ ჩემი ვარაუდი მართებულია, შევძლებ შემოწმებადი ჰიპოთეზის შექმნას
   გ) თუ ჩემი დაკვირვება ზუსტია, ის ჩემს ჰიპოთეზას დაადასტურებს
   დ) თუ სწორი ჰიპოთეზა შევქმენი, მისი შემოწმებისას კონკრეტულ და მოსალოდნელ შედეგს მივიღებ
   ე) თუ ჩემი ექსპერიმენტი წორად არის ჩატარებული, მისი მეშვეობით შევძლებ ჰიპოთეზის სისწორის შემოწმებას
9. კონტროლირებადი ექპერიმენტი:
   ა) საკმაოდ ნელა მიმდინარეობს იმისთვის, რომ მეცნიერმა შეძლოს ექსპერიმენტის შედეგების ზუსტი დაფიქსირება
   ბ) იგი უნდა შეიცავდეს ექსპერიმენტულ და საკონტროლო ჯგუფებს, რომელთა შემოწმება პარალელურად უნდა მიმდინარეობდეს
   გ) მრავალჯერ უნდა გავიმეორით, რომ დავრწმუნდეთ მიღებული მონაცემების სიზუსტეში
   დ) მისი ჩატერების დროს გარემოს ყველა ცვალებადი ფაქტორი მუდმივი რჩება
   ე) მას გამოცდილი მეცნიერი უნდა აკონტროლებდეს
10. ჰიპოთეზებსა და მეცნიერულ თეორიებს შორის სხვაობა საუკეთესოდ ჩანს?
   ა) თეორიები დამტკიცებული ჰიპოთეზებია
   ბ) ჰიპოთეზა ვარაუდია, თეორია კი — ზუსტი პასუხი.
   გ) ჰიპოთეზა თეორიასთან შედარებით ვიწრო ფარგლებშია მოქცეული
   თეორია ჰიპოთეზასთან შედარებით მეტ კითხვაზე გვაძლევს პასუხს
   დ) თეორია და ჰიპოთეზა ნამდვილად ერთი და იგივეა
   ე) თეორიები ყველა შემთხვევაში მართლდება, ჰიპოთეზების უარყოფა ხშირია მათი ექსპერიმენტული შემოწმების შედეგად

ევოლუციური კავშირი

ტიპური პროკარიოტული უჯრედის დნმ-ში დაახლოებით 3 000 გენია განლაგებული. ადამიანის უჯრედში 25 000 გენია. ამ გენების 1% ორივე ტიპის უჯრედებში საერთოა. გამოიყენეთ ევოლუციის თეორია და ახსენით, რატომ აქვს ასეთ განსხვავებულ ორგანიზმებს საერთო გენები.

მეცნიერული კვლევა

გამოიყენეთ გველის მიმიკრიის შესწავლის შედეგები და წარმოადგინეთ ამის ასახსნელად სხვა ჰიპოთეზები, რომელზეც მომავალში მეცნიერები მუშაობას შეძლებენ.

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

ველური პომიდორის ნაყოფი კულტურული პომიდორის ნაყოფთან შედარებით პატარა ზომისაა. ამას განაპირობებს გაკულტურებულ მცენარეთა ნაყოფში უჯრედების დიდი რაოდენობა. ბოტანიკოსებმა მოლეკულური გენეტიკის მეშვეობით აღმოაჩინეს გენები, რომლებიც აკონტროლებენ პომიდორის უჯრედების გაყოფას. რითია მნიშვნელოვანი ეს აღმოჩენა სხვა ბოსტნეულის და ხილის წარმოებისთვის? ადამიანის განვითარებისა და დაავადებათა გამოსაკვლევად? იმისათვის, რომ უკეთესად გავიგოთ ბიოლოგიის საფუძვლები?

თავი

1 ცოცხალი ორგანიზმების ქიმია



ინტერვიუ

ლიდია მაქუმუსთან

ლიდია მაქუბუ, ბოლო დრომდე, ვიდრე გადადგებოდა, სვაზილენდის უნივერსიტეტის ვიცე კანცლერი (ამერიკული ტერმინოლოგიით – პრეზიდენტი) და ამასთანავე, ქიმიის პროფესორი იყო. უმაღლესი განათლება მიიღო ლესოთოში და ალბერტასა და ტორონტოს უნივერსიტეტებში, სადაც სამედიცინო ქიმიის განხრით ფილოსოფიის დოქტორის წოდება მიენიჭა. დოქტორ მაქუბუმ, როგორც მეცნიერმა, გამორჩეული როლი შეასრულა ჯანმრთელობისა და ტრადიციული მედიცინის სფეროში, როგორც ხელმძღვანელმა – უმაღლეს განათლების საქმეში, ხოლო როგორც მეცნიერების, ტექნოლოგიისა და განვითარების ექსპერტმა – აფრიკასა და სხვა განვითარებად რეგიონებში. იგი მუშაობდა მრავალ საერთაშორისო ორგანიზაციაში, მათ შორის კონსულტანტად გაერთიანებული ერების ორგანიზაციის რამდენიმე სააგენტოსა და მეცნიერების განვითარების ამერიკულ ასოციაციაში, თავმჯდომარეობდა ბრიტანეთის თანამეგობრობის უნივერსიტეტთა ასოციაციას. ჯეინ რისი მას პარიზში შეხვდა, სადაც მაქუბუ იუნესკოს, გაერთიანებული ერების ორგანიზაციის საგანმანათლებლო, სამეცნიერო და კულტურული ორგანიზაციის აღმასრულებელი დირექტორატის სხდომას ესწრებოდა.

გთხოვთ ცოტა რამ მოგვითხრობთ სვაზილენდსა და მის სალხზე

სვაზილენდი პატარა, კონტინენტური ქვეყანაა, რომლის ფათობი მხოლოდ 17 400 კვადრატული კილომეტრია (უფრო ნაკლებია ვიდრე ნიუ-ჯერსი). აღმოსვლეთიდან მას მოზამბიკი, ხოლო დასავლეთიდან და სამხრეთიდან – სამხრეთი აფრიკა ესაზღვრება. ქვეყნის ტერიტორიის სიმაღლე ზღვის დონიდან მაღლიდან დაბლისაკენ იცვლება და იგი ორგანიზმების, განსაკუთრებით მცენარეთა დიდი მრავალფეროვნებით ხასიათდება. დედაქალაქი მბაბანე მდებარეობს ეკოლოგიურ ზონაში, ზედა ველდში, რომლის სიმაღლე ზღვის დონიდან დაახლოებით 1800 მეტრია. შუა ველდში, სადაც სოფლის მეურნეობისათვის განსაკუთრებით ნოყიერი ნიადაგებია, სიმაღლე მკვეთრად მცირდება. მოზამბიკის მიმართულებით, ზღვისკენ, ხმელეთი დაბლობში, ქვედა ველდში გადადის. კლიმატი და მცენარეთა და ცხოველთა სახეობები სიმაღლესთან ერთად იცვლება.

დღევანდელი თვალსაზრისით, სვაზილენდი უჩვეულო სახელმწიფოა, ვინაიდან იგი არის სამეფო, რომლის აღმასრულებელ ხელისუფლებაშია მეფე. მოსახლეობა დაახლოებით 1 მილიონია, არის მხოლოდ ერთი ეთნიკური ჯგუფი – სვაზები, ასე რომ, ჩვენთან არ არის კონფლიქტები, რაც ზოგიერთ აფრიკულ ერს აღელვებს. სვაზილენდი იყო ბრიტანეთის კოლონია, რომელმაც დამოუკიდებლობა 1968 წელს მოიპოვა. ამჟამად, ეკონომიკა არ არის ისეთი ძლიერი, როგორც ადრე იყო; ნაწილობრივ იმიტომ, რომ ჩვენთან ძლიერი გვალვებია და ძირითადად, სოფლის მეურნეობაზე ვართ დამოკიდებული.

რამ განაპირობა მიმიქიმიკოსი რომ გახდით?

ახალგაზრდობაში, ჩემი მშობლები მასწავლებლები იყვნენ, მაგრამ შემდეგ, მამაჩემმა სამსახური ჯანმრთელობის სამინისტროში განაგრძო. მუშაობდა სანიტრად სამედიცინო კლინიკაში. ჩვენ კლინიკაში ვცხოვრობდით და შემეძლო მენახა, როგორ სინჯავდა იგი ავადმყოფებს მაშინ, როცა ექიმები უფრთხოდნენ. სანიტარს ბევრი მოვალეობა ჰქონდა. იმ პერიოდში ექიმობა მინდოდა. დავასრულე ქიმიის კურსი კოლეჯში, ლესოთოში. იქიდან გავემგზავრე კანადაში, სადაც მაგისტრისა და დოქტორის ხარისხები დავიცავი. ქიმია მომწონდა, რადგანმიმაჩნდა, რომ მას ჰქონდა საფუძველი – ავურევთ ამა თუ იმ ნივთიერებას და ჩნდება პროდუქტი. დავინტერესდი ორგანული ქიმიით, შემდგომში ჩემს არჩევანზე, ალბათ, იმოქმედა იმან, რომ ჩემს თემაში სამკურნალო საშუალებების მნიშვნელობამ. ავირჩიე სამედიცინო ქიმია და ორგანიზმზე წამლების გავლენის შესწავლა.

რას გულისხმობთ გამონათქვამში „ჩემი თემის სამკურნალო საშუალებები“?

ჩემი ხალხის ტრადიციულ სამკურნალო საშუალებებს. ლესოთოში, კოლეჯში, სტუდენტები ტრადიციული სამკურნალო

საშუალებების შესახებ ვკამათობდით ხოლმე. ზოგიერთის აზრით, ეს სრული ნონსენსი იყო, სხვებს – სჯეროდათ ამის. ასე რომ, როდესაც კანადიდან დავბრუნდი, დაუყოვნებლივ მოვძებნე ტრადიციული მკურნალები, მათ შორის ზოგიერთი ჩემი ნათესავიც იყო. მათ მაჩვენეს რამდენიმე სამედიცინო პრეპარატი, რომლებსაც ისინი იყენებდნენ. მუშაობა ლაბორატორიაში დავიწყე და შევეცადე დამედგინა, რას შეიცავდა ეს წამლებში.

სამხრეთ აფრიკის სხვა ქვეყნებში ტრადიციული მკურნალები ასოციაციებში არიან გაერთიანებული და კლინიკებიც კი აქვთ შექმნილი. მაგრამ ბრიტანეთმა, ჯადოქრობის შესახებ 1901 წლის აქტით სვაზილენდში ტრადიციული სამკურნალო საშუალებები აკრძალა და ეს კანონი ჯერ კიდევ არ გაუუქმებიათ. თვით ის ხალხიც, რომელთაც ხელი მიუწვდებოდათ თანამედროვე კლინიკებზე, აგრძელებდნენ ტრადიციულ მკურნალებთან სიარულს და ეს დღემდე გრძელდება.

გვითხარით ჯვლევის შესახებ, რომელიც მცენარეზე — Phytolacca dodecandra მიმდინარეობს და მისი საშუალებით დაავადების პრევენციის შესაძლებლობაზე.

ეს მცენარე, რომელსაც აგრეთვე ჭიაფერას ან საპნის ხეს უწოდებენ, ჩვეულებრივი ბუჩქია აფრიკაში. ერთხელ, 1964 წელს, ეთიოპიელი მეცნიერი ადის—აბების უნივერსიტეტიდან, აწ განსვენებული ალკილუ ლემმი, პატარა მდინარესთან სეირნობდა, როდესაც დაინახა ქალი, რომელიც სარეცხს რეცხავდა. იქვე მკვდარი ლოკოკინების დიდი გროვა შენიშნა. ამ სახის ლოკოკინა დაავადება შისტოსტომოზის გადამტანია. მან ქალს ჰკითხა: „რას ხმარობ საპნად?“ და შეიტყო, რომ იგი *Phytolacca*-ს კენკრას ნაყოფს იყენებდა. შემდეგ მან ნაყოფი, ცოცხალ ლოკოკინებთან ერთად ლაბორატორიაში წაიღო და აღმოაჩინა, რომ ნაყოფის ექსტრაქტი ლოკოკინებს კლავდა.

რა არის შისტოსტომოზი?

მას ბილჰარციას ანუ ლოკოკინის ცხელებასაც უწოდებენ. ეს გამომფიტველი დაავადებაა, რომლითაც 200 მილიონზე მეტი ადამიანია დაავადებული მსოფლიოში. ის განვითარებადი სამყაროს ერთ-ერთი ყველაზე დიდი პრობლემაა. დაავადებას პარაზიტული ბრტყელი ჭია (trematoda) იწვევს, რომელიც წყლის ლოკოკინას, როგორც მასპინძელს, თავისი განვითარების ციკლში იყენებს (იხილე ნახ. 33.11). ტრემატოდის ლარვა, რომელიც ტოვებს ლოკოკინას, აღწევს წყალში მყოფი ადამიანის კანში და ასნებოვნებს მას. თქვენ შეგიძლიათ შეებრძოლოთ შისტოსტომოზს – მოსპოთ პარაზიტები ქიმიკატების მეშვეობით ან გაანადგუროთ ლოკოკინები სინთეზური მოლუსციდებით, მაგრამ ორივე ეს საშუალება მეტისმეტად ძვირადღირებულია აფრიკაში.

მას შემდეგ ხომ არ გამოიყენება *Phytolacca*?

დიახ, *Phytolacca*-ს ნაყოფის გამოყენება, ნებისმიერ სხვა სინთეზურ ქიმიკატთან შედარებით, შისტოსტომოზთან ბრძოლის საუკეთესო მეთოდია აფრიკაში, ვინაიდან ხალხს ადვილად შეუძლია ამ მცენარის მოყვანა და მისი ნაყოფების

„თქვენ შეგიძლიათ შეებრძოლოთ შისტოსტომოზს – მოსპოთ პარაზიტები ქიმიკატების მეშვეობით ან გაანადგუროთ ლოკოკინები სინთეზური მოლუსციდებით, მაგრამ ორივე ეს საშუალება მეტისმეტად ძვირადღირებულია აფრიკაში... Phytolacca-ს ნაყოფი ბრძოლის ერთ-ერთი საუკეთესო მეთოდია..., რადგან ხალხს იოლად შეუძლია მცენარის გაზრდა“.



შეგროვება. ქიმიკოსებმა გამოყვეს *Phytolacca*-ს ქიმიური რეაგენტი, რომელიც ლეტალურია ლოკოკინებისათვის, თუმცა, მისი მოქმედება ჯერ კიდევ ზუსტად არ არის შესწავლილი. მკვლევარებმა აღმოაჩინეს, რომ ქიმიური რეაგენტი ზოგიერთ სხვა პარაზიტსაც კლავს, რომელიც აფრიკის მდინარეებში ბინადრობს, მათ შორის კოღოს ლარვასაც (რომელსაც მალარია გადააქვს). თანაც გარემოზე, მავნე ზემოქმედებას არ ახდენს, ვინაიდან ქიმიური რეაგენტი სწრაფად იშლება.

სვაზილენდის უნივერსიტეტში მივიღეთ *Phytolacca*-ს თესლი ეთიოპიიიდან, გავზრდეთ მცენარე და შევაგროვეთ ნაყოფი. ეთიოპელებმა გვასწავლის, როგორ უნდა გაგვეკეთებინა ეს ყველაფერი. ეს ნამდვილი თანამშრომლობა იყო სვაზი და ეთიოპიელ მეცნიერებს შორის ზოგიერთი ზიმბაბველისა და ამერიკელის ხელშეწყობით. ლაბორატორიაში მუშაობისას დავადგინეთ ნაყოფის ექსტრაქტის კონცენტრაცია, რომელიც კლავდა ლოკოკინებს, შემდეგ ველზე გადავინაცვლეთ შემდგომი ექპერიმენტებისათვის. შევარჩიეთ ადგილი სვაზილენდში, სადაც შისტოსტომოზი ძალიან გავრცელებულია. იქ ადამიანებთან ვმუშაობთ, ვასწავლით, როგორ უნდა მოიყვანონ და გამოიყენონ *Phytolacca*. ვიმედოვნებთ, რომ მომავალი წლიდან. ისინი თვითონ შესძლებენ ამ დაავადებასთან ბრძოლას.

რა სდემა თქვენს უნივერსიტეტთან არსებულ ტრადიციული სამკურნალო საშუალებების ინსტიტუტში?

ამ ინსტიტუტში, (ოფიციალურად „ტრადიციული სამკურნალო საშუალებების, სამკურნალო და ადგილობრივი საკვები მცენარეების სვაზილენდის კვლევითი ინსტიტუტი“) მულტიდისციპლინური გუნდი ტრადიციული სამკურნალო საშუალებების ყველა ასპექტს შეიწავლის. ტრადიციული მკურნალები გუნდის მთავარი წევრები არიან, რადგან მათ იციან სამკურნალო მცენარეები და მათი გამოყენება. რამდენიმე სემინარი ჩავატარეთ ტრადიციულ მკურნალებთან და ვცილობდით მათ დარწმუნებას ჩვენთვის თავიანთი ცოდნა გაეზიარებინათ, ვინაიდან ყველა ჩვენგანის მსგავსად, ისინი მოკვდავნი არიან და მათი ცოდნა შესაძლოა მალე დაიკარგოს. თუმცა მკურნალები, თვით ჩემი ნათესავებიც კი, უარს ამბობდნენ დახმარებაზე. ისინი ფიქრობენ: „თქვენ ჩემი ცოდნითა და თქვენი თეთრი ხალათებით უამრავი ფულის გაკეთებას აპირებთ“. რწმენის სისტემა კიდევ ერთი დაბრკოლებაა, რადგან მკურნალებს სჯერათ, რომ მათ კურნების ძალა თავიანთი წინაპრებისაგან მიენიჭათ და ეს ცოდნა მხოლოდ საკუთარ შვილებს უნდა გადასცენ. უმეტესწილად ეს უნდობლობაა. თქვენ იცით, რომ მათ დიდი ხნისგანმავლობაში, ჯადოქრებს უწოდებდნენ და ზოგიერთ ხანდაზმულს ჯერ კიდევ აწუხებს ეს. ისინი მეკითხებიან: „როდის აპირებთ ჯადოქრობის შესახებ აქტის გაუქმებას?“ – თითქოს მე დამეწეროს იგი! მაგრამ თანდათან ვახერხებთ მათ დარწმუნებას. გვსურს, რომ ისინი ხანგრძლივად ჩაერთონ ამ პროცესში, არა მარტო მცენარეები გვაჩვენონ და გვასწავლონ, როგორ გავზარდოთ ისინი, არამედ იმისათვის, რომ მოვიდნენ ლაბორატორიაში და გვასწავლონ თუ როგორ მზადდება წამალი, რათა რაოდენობრივად შევძლოთ ყველაფერის განსაზღვრა. მაგრამ ეს იოლი არ არის.

ჩემის აზრით, მნიშვნელოვანია მკურნალთა სულიერი რწმენის შესწავლაც, ვინაიდან მთელი სისტემა ამ რწმენაზეა დაფუძნებული. მათი თქმით, მცენარეებს სიზმარში თავიანთი წინაპრების სულები უჩვენებენ, ხოლო დიაგნოზს კამათლების აგდებით სვამენ და ტრანსში ვარდებიან, რა დროსაც სულები ელაპარაკებიან.

რა მდგომარეობაშია გარემო და მიოლოგიური მრავალფეროვნება სვაზილენდში?

არც თუ ისე კარგში. ვფიქრობ, ძირითადი პრობლემა ისაა, რომ ხალხი მეტისმეტად დამოკიდებულია ბუნებრივ პირობებზე, განსაკუთრებით მცენარეულ რესურსებზე. ბევრ ადგილას სოფლად, ხალხი ხეებს ჭრის შეშისათვის და მთლიანად ჩეხავს ტყეს. მათ არ იციან, როგორ გააშენონ ხელახლა მცენარეები, ხოლო მათი ბალახისმჭამელი ცხოველები, როგორიცაა მსხვილფეხა რქოსანი საქონელი, ხშირად ყველანაირ მცენარეს ჭამს და ალბათ, მკურნალებიც დიდი რაოდენობით აგროვებენ ველურ სამკურნალო მცენარეებს. ამიტომ ბევრი სახეობა გაქრობის პირასაა.

ბიომრავალფეროვნების დაცვა გარემოს დაცვასთან ერთად ხდება. ამგვარად, თქვენ ნახავთ, რომ სვაზილენდის ნაწილში, ცალკეული ცხოველები გადაშენდა, ვინაიდან მცენარეები, რომლებზეც ბინადრობდნენ, ისინიც გადაშენდა. კლიმატიც შეიცვალა. მაგალითად, სვაზილენდის ტყიან მაღალ ველდში უხვი ნალექი მოდიოდა ხოლმე. მაგრამ მცენარეთა გაქრობასთან ერთად, ნალექებმაც იკლო.

სხვა საკითხია ის ზიანი, უკავშირდება ეკონომიკური განვითარების პროექტებს, როგორიცაა საბადოების დამუშავება და დამბების მშენებლობა. კომპანიებს, რომლებიც დიდ პროექტებს ახორციელებენ, მხოლოდ ბოლო დროს ეკისრებათ გარემოზე ზრუნვა.

რა პრობლემების წინაშე დგას საგანმანათლებლო საქმიანობა აფრიკაში?

ჩვენ არ გვაქვს საკმარისი რესურსები შესაფერისი სამეცნიერო ცენტრების ასაშენებლად და არ გვყავს საკმარისი მეცნიერ-პედაგოგები. აფრიკაში კიდევ ერთი სერიოზული პრობლემა ისაა, რომ ქალები არ არიან წარმოდგენილნი მეცნიერებაში, რაც განსაკუთრებით ცუდია. ამ მხრივ, ქალები ჩამორჩებიან. მეცნიერება, განსაკუთრებით მედიცინა, არ მიიჩნევა ქალებისათვის განკუთვნილ სფეროდ. ბევრი ადამიანი ფიქრობს, რომ თუ ქალები ძალიან შორს წავლენ, ისინი ვერ გათხოვდებიან. მაგრამ სიტუაცია თანდათან იცვლება.

თქვენ მესამე სამყაროს ორგანიზაციის — ქალები მეცნიერებაში (მსოფმ) — პრეზიდენტი ხართ. რას საქმიანობას იწყებ ეს ორგანიზაცია?

ჩვენ ვუნიშნავთ სტიპენდიას ასპირანტებს და ვიღებთ დახმარებას ორგანიზაციული ბენეფიციარებისგან. სტიპენდიანტები ჩვეულებრივ იგზავნებიან კარგ უნივერსიტეტებში, განვითარებად ქვეყნებში, მაგალითად, სამხრეთ აფრიკასა ან პაკისტანში, სადაც არსებული თანხა გრძელ გზას გადის. მსოფმ აგრეთვე ხელს უწყობს განვითარებადი ქვეყნებს უკვე ჩამოყალიბებულ მეცნიერ ქალთა თანამშრომლობას.

მაგრამ გადამწყვეტი დაწყებითი სკოლის ყველაზე ადრეული საფეხურია. მკვლევარებმა იციან, რომ თუ გოგონები მეცნიერების დაუფლებას იწყებენ, ისინი კარგად სწავლობენ. მაგრამ მათ, მასწავლებელთა მხრიდან წახალისება სჭირდებათ. თუ არის ხელსაწყო, მას ბიჭები იყენებენ, გოგონების როლი კი მხოლოდ შედეგების აღნუსხვაა. ამრიგად, ჩვენ ბევრს ვმუშაობთ მეცნიერი ქალების წახალისებაზე და მათ ჩართვაზე განათლების ყველა საფეხურზე და ვცდილობთ დავარწმუნოთ მასწავლებლები, რომ გოგონებს შეუძლიათ გახდნენ მეცნიერები.

2 სიცოცხლის ქიმიური გარემო



სურათი 2.1 ***ხოჭო-ბომბარდირი ქიმიურ ნაერთს თავდასაცავად იყენებს***

ძირითადი კონცეფციები

2.1 მატერია შედგება სუფთა და შერეული ქიმიური ელემენტებისაგან, ამ უკანასკნელს ნაერთი ეწოდება

2.2 ელემენტების თვისებები მათი ატომების სტრუქტურაზეა დამოკიდებული

2.3 მოლეკულების წარმოქმნა და ფუნქციონირება დამოკიდებულია ატომებს შორის ქიმიურ ბმათა წარმოქმნაზე

2.4 ქიმიური რეაქციებისას წარქმოიქმნება და იშლება ქიმიური ბმები

შესავალი

ბიოლოგიის ქიმიური საფუძვლები

ხვა ცხოველების მსგავსად, ხოჭოებს განვითარებული აქვს თავდასხმისაგა ნდამცავი სტრუქტურები და მექანიზმები. ნიადაგში მობინადრე ხოჭო-ბომბარდირს განსაკუთრებით ეფექტური მექანიზმი აქვს ჭიანჭველებისაგან დასაცავად. როგორც კი ხოჭო თავის სხეულზე ჭიანჭველას აღმოაჩენს, მუცელზე მდებარე ჯირკვლებიდან გამოყოფს ცხელ, მდუღარე სითხის ნაკადს და პირდაპირ ჭიანჭველას უმიზნებს (სურათი2.1 ხოჭო ნაკადს მეცნიერის პინცეტისაკენ მიმართავს). გამოყოფილი სითხე შეიცავს გამაღიზიანებელ ქიმიურ ნივთიერებებს,, რომლებიც ქიმიკატების ორი ნაკრების რეაქციის დროსწარმოიქმნება და ჯირკვლებში ცალ-ცალკე ინახება. რეაქციას თან სდევს სითბოს გამოყოფა და ხმოვანი სიგნალი.

ხოჭო-ბომბარდირზე ჩატარებული გამოკვლევებისას გამოყენებულია არა მარტო ბიოლოგიური, არამედ ქიმიური, ფიზიკური და საინჟინრო მეთოდებიც. ეს არ არის გასაკვირი, რადგან კოლეჯის კურსის სასწავლო პროგრამისაგან განსხვავებით, ბუნება არ არის აკურატულად „დაფასოებული“ ცალკეულ საბუნებისმეტყველო მეცნიერებებად. ბიოლოგები დასპეციალებულები არიან სიცოცხლის შესწავლაში, ორგანიზმები და სამყარო კი, სადაც ისინი ცხოვრობენ, ბუნებრივი სისტემებია, სადაც ქიმიისა და ფიზიკის ძირითადი კანონები მოქმედებს. ბიოლოგია მულტიდისციპლინური მეცნიერებაა.

ამ განყოფილებაში მიმოხილულიაქიმიის ძირითადი პრინციპები, რომლებიც მთელი კვლევის განმავლობაში იქნება გამოყენებული. ჩვენ მათ I თავში წარმოდგენილ თემებს დავუკავშირებთ. ერთ-ერთი ამ თემათაგანია სიცოცხლის ორგანიზება იერარქიულ და სტრუქტურულ დონეზე იმ დამატებით თვისებებთან ერთად, რომლებიც თითოეულ შემდგომ საფეხურზე მჟღავნდება. ამ განყოფილებაში გავიგებთ, როგორ მიესადაგება ეს ახალი (ემერჯენტული) თვისებები ბიოლოგიური ორგანიზაციის უმდაბლეს დონეს — ატომების წესრიგს მოლეკულებში და ამ მოლეკულების ურთიერთქმედებას უჯრედის შიგნით. სადღაც, მოლეკულებიდან უჯრედებზე გადასვლისას, გადავკვეთთ ბუნდოვან საზღვარს ცოცხალსა და არაცოცხალს შორის. დავიწყებთ ქიმიური ელემენტების განხილვით, რომელთა შედგება მთელი მატერია. როგორც ლიდია მაქუბუმ აღნიშნა თავის ინტერვიუში (გვ. 30—31), ქიმია ბიოლოგიის განუყოფელი ასპექტია.

კონცეფცია 2.1

მატერია შედგება სუფთა და შერეული ქიმიური ელემენტებისაგან შერეულ ფორმას ნაერთი ეწოდება

ელემენტები და ნაერთები

ორგანიზმები შედგება **მატერიისგან**, ანუ რაღაცისგან, რაც მოცულობას იკავებს და მასა აქვს.1 მატერია მრავალი განსხვავებული ფორმით არსებობს, რომელთაგან თოთოეულს თავისი თვისებები ახასიათებს. ქანები, მეტალები, ნავთობი, გაზი და ადამიანი მხოლოდ რამდენიმე მაგალითია მატერიის უსასრულო ჩამონათვალიდან.

მატერია ელემენტებისაგან შედგება. **ელემენტი** არის სუბსტანცია, რომელიც ქიმიური რეაქციის შედეგად არ შეიძლება

1 ზოგჯერ ტერმინს „წონა“ მასით ვანაცვლებთ, თუმცა ეს ორი ტერმინი იდენტური არ არის. მასა არის მატერიის რაოდენობა საგანში, საგნის წონა კი ის, გრავიტაციულად რამდენად ძლიერად მიიზიდება მასა. მთვარეზე მოსიარულე ასტრონავტის წონა, დედამიწაზე მისი წონის დაახლოებით 1/6-ია, მასა კი იგივეა. თუმცა, დედამიწაზე, საგნის წონა მისი მასის საზომია. აქედან გამომდინარე, ყოველდღიურ მეტყველებაში ჩვენ ამ ტერმინებს ურითიერმონაცვლეობით ვიყენებთ.



ნატრიუმი ქლორი ნატრიუმის ქლორიდი

◀ *სურათი 2.2* ***ნაერთის ემერჯენტული თვისებები.*** *მეტალი ნატრიუმი რეაქციაში შედის ქლორთან, მომწამვლელ აირთან და საკვებად ვარგის ნაერთს — ნატრიუმის ქლორიდს ანუ სუფრის მარილს ქმნის.*

სხვა სუბსტანციად დაიშალოს. დღესდღეობით, ქიმიკოსები ბუნებაში 92 ელემენტის მაგალითად ოქროს, ნახშირბადისა და ჟანგბადის არსებობას აღიარებენ. თითოეულ ელემენტს აქვს სიმბოლო, ჩვეულებრივ, სახელწოდების პირველი ან პირველი ორი ასო. ზოგიერთი სიმბოლო ლათინური ან გერმანული სახელწოდებებისგან წარმოდგება. მაგალითად, ნატრიუმის სიმბოლო Na, ლათინური სიტყვიდან — *natrium* მოდის.

ნაერთი არის ნივთიერება, რომელშიც ორი ან მეტი ელემენტის კომბინაციაა. ფიქსირებული თანაფარდობით. მაგალითად, სუფრის მარილი (NaCl) არის ნაერთი, რომელიც ნატრიუმისა (Na) და ქლორის (Cl) ელემენტებისაგან შედგება, 1:1 თანაფარდობით. სუფთა ნატრიუმი მეტალია, ხოლო სუფთა — ქლორი მომწამვლელი აირია. თუმცა, როდესაც ქიმიურ რეაქციაში შედიან ერთმანეთთან, ნატრიუმი და ქლორი საკვებად ვარგის ნაერთს წარმოქმნიან. ეს ორგანიზებული მატერიის მარტივი მაგალითია, რომელსაც ემერჯენტული თვისებები აქვს. ნაერთს, თავისი შემადგენელი ელემენტებისაგან განსხვავებული თვისებები აქვს **(სურათი 2.2)**.

სიცოცხლის არსებითი ელემენტები

92 ბუნებრივი ელემენტიდან დაახლოებით 25 ელემენტი სიცოცხლისათვის არსებთადაა მიჩნეული. მხოლოდ ოთხი მათგანი – ნახშირბადი (C), ჟანგბადი (O), წყალბადი (H) და აზოტი (N) – ცოცხალი მატერიის 96%-ს შეადგენს, ხოლო ფოსფორი (P), გოგირდი (S), კალციუმი (Ca), კალიუმი (K) და რამდენიმე სხვა ელემენტი — ორგანიზმის წონის დარჩენილი 4%-ის უდიდეს ნაწილს. 2.1. ადამიანის ორგანიზმის ცხრილში მოცემულია ელემენტების პროცენტული შემცველობა. პროცენტული მაჩვენებელები სხვა ორგანიზმებისთვისაც მსგავსია. 2.3ა სურათზე მარცხნივ ასახავს მცენარეში არსებითი ელემენტის — აზოტის ნაკლებობის შედეგი.

მიკროელემენტები ორგანიზმს მხოლოდ უმცირესი რაოდენობით ესაჭიროება. მაგალითად, ზოგიერთი მიკროელემენტი, როგორიცაა რკინა (Fe), სიცოცხლის ყველა ფორმისათვის აუცილებელია; სხვა მიკროელემენტები მხოლოდ გარკვეული სახეობებისათვისაა საჭირო. მაგალითად, ხერხემლიანებში იოდი (I) აუცილებელი ელემენტია, როგორც არსებითი ინგრედიენტი ფარისებრი ჯირკვლის ჰორმონის წარმოსაქმნელად. , ადამინის ფარისებრი ჯირკვლის ნორმალური ფუნქციონირებისათვის ყოველდღიურად საკმარისია მხოლოდ 0.15 მილიგრამი (მგ) იოდის მიღება. საკვებში იოდის დეფიციტი ფარისებრი ჯირკვლის გადიდებას იწვევს. ამ მდგომარეობას ჩიყვი ეწოდება **(სურათი 2.3ბ)**. სადაც კი ხელმისაწვდომია იოდიზირებული მარილი, ჩიყვის შემთხვევები ნაკლებია.

სურათი 2.1 ადამიანის ორგანიზმში მუნჯმრივად არსებული ელემენტები

სიმბოლო	*ელემენტი*	*ატომური რიცხვი (იხ. გვ. 34)*	*ადამიანის სხეულის წონის პროცენტული შედგენილობა*
O	ჟანგბადი	8	65.0
C	ნახშირბადი	6	18.5
H	წყალბადი	1	9.5
N	აზოტი	7	3.3
Ca	კალციუმი	20	1.5
P	ფოსფორი	15	1.0
K	კალიუმი	19	0.4
S	გოგირდი	16	0.3
Na	ნატრიუმი	11	0.2
Cl	ქლორი	17	0.2
Mg	მაგნიუმი	12	0.1

მიკროელემენტები (0.01%-ზე ნაკლები): ბორი (B), ქრომი (Cr), კობალტი (Co), სპილენძი (Cu), ფთორი (F), იოდი (I), რკინა (Fe), მანგანუმი (Mn), მოლიბდენი (Mo), სელენი (Se), სელენი (Si), კალა (Sn), ვანადიუმი (V), და თუთია (Zn).



(ა) აზოტის დეფიციტი



(ბ) იოდის დეფიციტი

▲ *სურათი 2.3* ***არსებითი ელემენტების დეფიციტის ეფექტი***

(ა) *ამ ფოტოზე ნაჩვენებია აზოტის დეფიციტის შედეგი მარცვლეულზე. ამ საკონტროლო ექსპერიმენტში მცენარეები, რომლებიც გამოსახულია მარცხნივ, იზრდებოდნენ ნიადაგში, რომელსაც აზოტის შემცველი ნივთიერებებით ანოყიერებდნენ, მაშინ როცა, მარცხნივ გამოსახული ნიადაგი განიცდიდა აზოტის ნაკლებლობას.*

(ბ) *ჩიყვი, გადიდებული ფარისებრი ჯირკვალი, მიკროელემენტ იოდის დეფიციტის შედეგია. ეს მალაიზიელი ქალი შესაძლებელია განიკურნოს ჩიყვისაგან იოდის დამატებით.*

კონცეფცია შემოწმება 2.1

1. ახსენით, რატომ არის სუფრის მარილი ნაერთი, ხოლო ჟანგბადი, რითაც ვსუნთქავთ – არა.
2. რომელი ოთხი ქიმიური ელემენტი ჭარბობდა თქვენ მიერ გუშინ მიღებულ საკვებში?

სავარაუდო პასუხები იხილე ***A*** *დანართში*

კონცეფცია 2.2

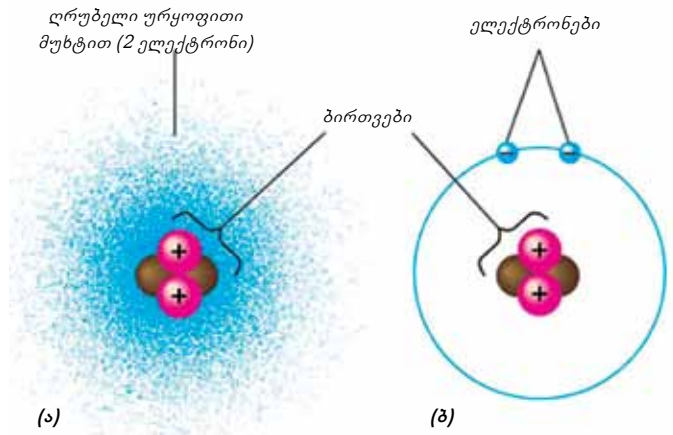
ელემენტების თვისებები მათი ატომების სტრუქტურაზეა დამოკიდებული

თითოეული ელემენტი შედგება განსაზღვრული სახის ატომებისაგან, რომლებიც ნებისმიერი სხვა სახის ელემენტის ატომებისგან განსხვავდება. ატომი მატერიის უმცირესი ერთეულია, რომელიც ჯერ კიდევ ინარჩუნებს ელემენტის თვისებებს. ატომი იმდენად მცირეა, რომ დაახლოებით მილიონი ატომია საჭირო, რომ წინადადების ბოლოს დაბეჭდილ წერტილს გასწვდეს. ატომებს იმავე შემოკლებული აღნიშვნებით გამოვსახავთ, რითაც ამ ელემენტებისაგან შემდგარ ატომებს; ამრიგად, C აღნიშნავს როგორც ელემენტ ნახშირბადს, ასევე ნახშირბადის ერთ ატომს.

სუბატომური ნაწილაკები

ატომი უმცირესი ერთეულია, რომელსაც ელემენტის თვისებები აქვს, მაგრამ, თავის მხრივ, ეს ციცქნა ნაწილაკები შედგება უფრო მცირე ნაწილებისაგან, რომელთაც სუბატომური (ქვეატომური) ნაწილაკები ეწოდება. ფიზიკოსებმა ატომი ასზე მეტი ტიპის ნაწილაკად გახლიჩეს, მაგრამ მათგან მხოლოდ სამი ტიპია საკმაოდ სტაბილური, რომელთაც ამ შემთხვევაში მნიშვნელობა ენიჭებათ. ესენია: **ნეიტრონები, პროტონები** და **ელექტრონები.** ნეიტრონები და პროტონები ერთმანეთთან მჭიდროდაა ჩალაგებული და ატომის ცენტრში ქმნის კომპაქტურ ცენტრს ანუ ატომის ბირთვს. ელექტრონები, რომლებიც დაახლოებით სინათლის სიჩქარით მოძრაობენ, ბირთვის ირგვლივ ღრუბელს წარმოქმნიან. 2.4. სურათზე ნაჩვენებია ჰელიუმის ატომის სტრუქტურის ორი მოდელი.

ელექტრონები და პროტონები ელექტრულად დამუხტუ-



(ა) *ამ მოდელში ელექტრონები წარმოდგენილია როგორც უარყოფითი მუხტის ღრუბელი, თითქოს 2 ელექტრონის მრავალი მომენტალური ფოტო იყოს გადაღებული დროის განმავლობაში; თოთოეული წერტილი ელექტრონის მდებარეობას აღნიშნავს დროის ერთ გარკვეულ მომენტში.*

(ბ) *ამ კიდევ უფრო გამარტივებულ მოდელში, ელექტრონები ნაჩვენებია ორი მცირე ცისფერი სფეროს სახით ბირთვის ირგვლივ წრეზე.*

▲ *სურათი 2.4.* ***ჰელიუმის (He) ატომის გამარტივებული მოდელი.*** *ჰელიუმის ბირთვი შედგება 2 ნეიტრონისაგან (ყავისფერი) და ორი პროტონისაგან (ვარდისფერი). ორი ელექტრონი (ლურჯი) სწრაფად მოძრაობს ბირთვის გარშემო. ეს მოდელები მასშტაბს არ შეესაბამება, რადგან ბირთვის ზომა ელექტრონული ღრუბლის ზომას ბევრად აღემატება.*

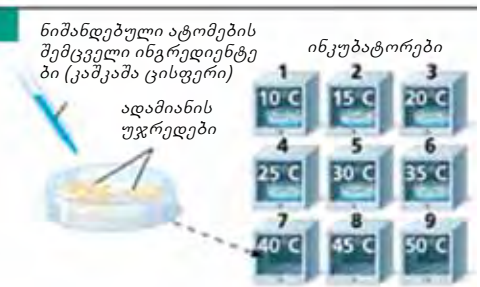
სურათი 2.5

კვლევის მეთოდი: რადიოაქტიური ნიშანდებული ატომები

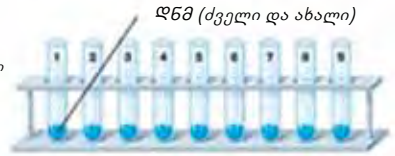
გამოყენება

მეცნიერები რადიოაქტიურ იზოტოპებს გარკვეული ქიმიური ნივთიერებების მოსანიშნად იყენებენ, ქმნიან ნიშანდებულ ატომებს, რომლებიც შესაძლოა გამოყენებულ იქნეს მეტაბოლურ პროცესებზე დაკვირვების ან ორგანიზმში ნივთიერების ლოკალიზაციის დადგენის მიზნით. ამ მაგალითში რადიოაქტიური ნიშანდებული ატომები უჯრედში დნმ-ის ასლების წარმოქმნის სიჩქარეზე ტემპერატურის გავლენის განსასაზღვრად გამოიყენება.

მეთოდი



1 *დნმ-ის მისაღებად ადამიანის უჯრედებს ინგრედიენტები ემატება. ერთი ინგრედიენტი წყალბადის რადიოაქტიური იზოტოპით – ^{3}H-ით არის მონიშნული. უჯრედების ცხრა ფირფიტის ინკუბაცია სხვადასხვა ტემპერატურაზე ხდება. უჯრედები წარმოქმნიან ახალ დნმ-ს, რომელშიც ჩართულია რადიოაქტიური ნიშანდებული ატომი – ^{3}H.*



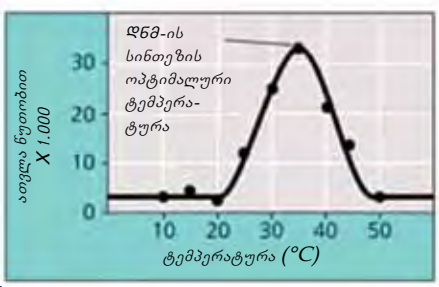
2 *უჯრედები საცდელ სინჯარებში თავსდება; მათი დნმ გამოიყოფა, ხოლო გამოუყენებელი ინგრედიენტები სცილდება.*



3 *საცდელ სინჯარებს ემატება ხსნარი, რომელსაც სცინტილაციური სითხე ეწოდება და სცინტილაციურ მთვლელეში თავსდება. ვინაიდან ^{3}H ახლადწარმოქმნილ დნმ-ში იშლება, იგი ასხივებს რადიაციას, რის შედეგად აღიგზნება სცინტილაციური სითხის რეაქტივები და ეს იწვევს ნათებას. სინათლის გაელვებას სცინტილაციური მთვლელი აღრიცხავს.*

შედეგები

ნათების სიხშირე, რომელიც აღირიცხება როგორც იმპულსი /წთ-ში, არსებული რადიოაქტიური ნიშანდებული ატომების რაოდენობის პროპორციულია და ახალი დნმ-ის რაოდენობაზე მიუთითებს. ამ ექსპერიმენტში, სადაც გრაფიკზე გამოსახულია ტემპერატურის მიმართება იმპულსთან/წთ-ში, ცხადია, რომ ტემპერატურა გავლენას ახდენს დნმ-ის სინთეზის სიჩქარეზე – დნმ-ის უდიდესი ნაწილი 35°C-ზე წარმოიქმნება.

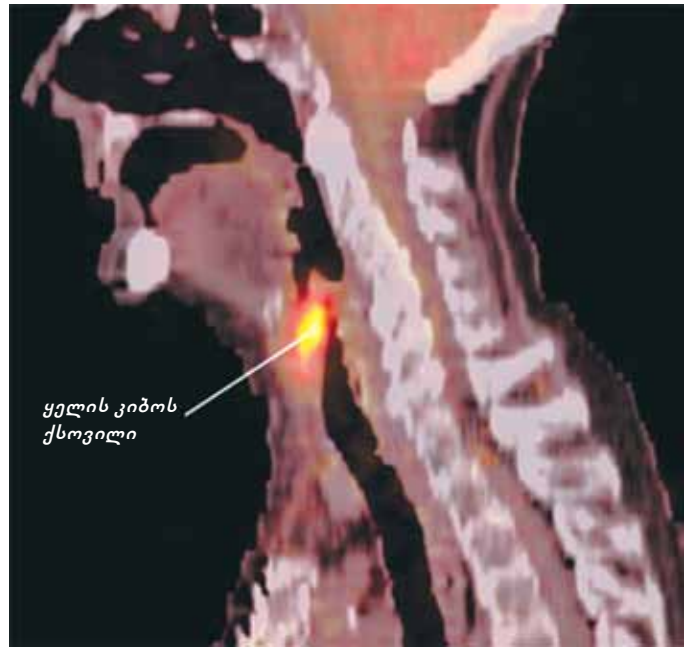


ლია. თითოეულ ელექტრონს უარყოფითი მუხტის ერთი ერთეული აქვს, ხოლო თითოეულ პროტონს — ერთი ერთეული დადებითი მუხტი. ნეიტრონი, როგორც მისი სახელწოდება გვიჩვენებს, ელექტრულად ნეიტრალურია. პროტონები ბირთვს დადებით მუხტს ანიჭებენ, ხოლო ურთიერთსაწინააღმდეგო მუხტების მიზიდულობა სწრაფად მოძრავ ელექტრონებს ბირთვის სიახლოვეს ინარჩუნებს.

ნეიტრონებისა და პროტონების მასა თითქმის იდენტური დაახლოებით 1.7×10^{-24} გრამია (გ). გრამი და სხვა ტრადიციული ერთეულები პრაქტიკული არ არის ასეთი მცირე ობიექტების მასის აღსანიშნავად. ამრიგად, ატომებისა და სუბატომური ნაწილაკებისათვის (აგრეთვე მოლეკულებისთვისაც) ვიყენებთ საზომ ერთეულს, რომელსაც ბრიტანელი მეცნიერის, ჯონ დალტონის პატივსაცემად **დალტონი** ეწოდება. მან 1800-იან წლებში ხელი შეუწყო ატომური თეორიის განვითარებას (დალტონი იგივეა, რაც *ატომური მასის ერთეული* ანუ *ამუ* (*amu*), რომელიც შესაძლოა სადმე შეგხვედრიათ). ნეიტრონებისა და პროტონების მასა მიახლოებით 1 დალტონია. ვინაიდან ერთი ელექტრონის მასა ნეიტრონის ან პროტონის მასის მხოლოდ 1/2-ია, ატომის მთელი მასის გამოთვლისას ელექტრონები შეგვიძლია უგულებელვყოთ.

ატომური რიცხვი და ატომური მასა

სხვადასხვა ელემენტის ატომები თავიანთი სუბატომური ნაწილაკების რიცხვით განსხვავდებიან. ცალკეული ელემენტის ყველა ატომს ბირთვში პროტონების იგივე რაოდენობა აქვს. პროტონების ამ რიცხვს, რომელიც უნიკალურია ელემენტისათვის, **ატომურ რიცხვს** უწოდებენ, ხოლო მისი აღმნიშვნელი სიმბოლო ელემენტის მარცხნივ, ინდექსის სახით იწერება. მაგალითად, აბრევიატურა $_{2}He$ გვიჩვენებს, რომ ელემენტ ჰელიუმის ატომს ბირთვში 2 პროტონი აქვს. თუ სხვაგვარად არ არის მითითებული, ატომის ელექტრონული მუხტი ნეიტრალურია ანუ მისი პროტონების რაოდენობა ელექტრონების ტოლია. აქედან გამომდინარე,



► *სურათი 2.6. პეტ-**სკანოგრამა. რადიოაქტიური იზოტოპების სამედიცინო გამოყენება.** პეტ-ი, პოზიტრონ-ემისიური ტომოგრაფის აკრონიმია, რომელიც სხეულში ინტენსიური ქიმიური აქტივობის ლოკალიზაციას ადგენს. თავდაპირველად, პაციენტში ისეთი საკვები შეჰყავთ, როგორიცაა რადიოაქტიური იზოტოპით ნიშანდებული გლუკოზა, რომელიც სუბატომურ ნაწილაკებს გამოყოფს. ამ ნაწილაკების შეჯახება ელექტრონებთან შესაძლებელი ხდება ორგანიზმში მიმდინარე ქიმიური რეაქციების საშუალებით. პეტ-სკანერი ამ შეჯახებებისას გამოთავისუფლებულ ენერგიას აღმოაჩენს და აღრიცხავს „ცხელ წერტილებს“ – ორგანოს უბნებს, რომლებიც ამ დროისათვის ქიმიურად ყველაზე აქტიურია. გამოსახულების ფერი იქ არსებული იზოტოპის რაოდენობის მიხედვით იცვლება. კაშკაშა ყვითელი შეფერილობა აქ საყლაპავის ავთვისებიანი ქსოვილის „ცხელ წერტილს“ აღნიშნავს.*

ელექტრონულად ნეიტრალურ ატომში, ატომური რიცხვი პროტონების რიცხვი და ელექტრონების რიცხვი ერთნაირია.

ნეიტრონების რიცხვი შეგვიძლია დავადგინოთ მეორე სიდიდიდან — **მასური რიცხვიდან,** რომელიც ატომის ბირთვში პროტონებისა და ნეიტრონების ჯამის ტოლია. მასური რიცხვი ინდექსის სახით ელემენტის სიმბოლოს მარცხნივ იწერება. მაგალითად, ეს სტენოგრაფიული აღნიშვნა შეგვიძლია გამოვიყენოთ ჰელიუმის ატომისათვის — $^{4}_{2}\mathrm{He}$. ვინაიდან ატომური რიცხვი პროტონების რიცხვს შეესაბამება, შეგვიძლია განვსაზღვროთ ნეიტრონების რიცხვიც, თუ ატომურ რიცხვს მასის რიცხვს გამოვაკლებთ. $^{4}_{2}\mathrm{He}$-ის ატომს ორი ნეიტრონი აქვს. ნატრიუმის ატომს, $^{23}_{11}\mathrm{Na}$ – 11 პროტონი, 11 ელექტრონი და 12 ნეიტრონი. ყველაზე მარტივი წყალბადის $^{1}_{1}\mathrm{H}$ ატომია, რომელსაც ნეიტრონები არ აქვს. ის შედგება მხოლოდ პროტონისაგან, რომლის ირგვლივაც ერთი ელექტრონი მოძრაობს.

თითქმის მთელი ატომური მასა მის ბირთვშია კონცენტრირებული, რადგან, როგორც ზემოთ იყო აღნიშნული, ელექტრონების მასის წილი უმნიშვნელოა. ვინაიდან თითოეული ელექტრონისა და პროტონის მასა თითქმის ერთი დალტონია, მასური რიცხვი უდრის მთელი ატომის მასის საშუალო სიდიდეს, რასაც ატომური მასა ეწოდება. ამრიგად, შეგვიძლია ვთქვათ, რომ ნატრიუმის ატომური მასა ($^{23}_{11}\mathrm{Na}$) 23 დალტონია, უფრო ზუსტად — 22.9898 დალტონი.

იზოტოპები

მოცემული ელემენტის ყველა ატომს პროტონების თანაბარი რიცხვი აქვს, მაგრამ ზოგიერთ ატომს უფრო მეტი ნეიტრონი აქვს, ვიდრე ამავე ელემენტის სხვა ატომებს და შესაბამისად, მისი მასაც უფრო მეტია. ელემენტის ამ სხვადასხვა ატომურ ფორმას **იზოტოპებს** უწოდებენ. ბუნებაში ელემენტი იზოტოპების ნარევის სახით გვხვდება. მაგალითად, განვიხილოთ ნახშირბადის ელემენტის სამი იზოტოპი, რომლის ატომური რიცხვია 6. ყველაზე ფართოდ გავრცელებული იზოტოპია ნახშირბადი — 12, $^{12}_{6}\mathrm{C}$, რომელიც ბუნებაში არსებული ნახშირბადის დაახლოებით 99%-ს შეადგენს. მას 6 ნეიტრონი აქვს. ნახშირბადის დარჩენი 1% შეიცავს $^{13}_{6}\mathrm{C}$ იზოტოპს, 7 ნეიტრონით. მესამე, კიდევ უფრო იშვიათი იზოტოპია $^{14}_{6}\mathrm{C}$, რომელსაც 8 ნეიტრონი აქვს. აღსანიშნავია, რომ სამივე ამ იზოტოპს 6 პროტონი აქვს, წინააღმდეგ შემთხვევაში, ისინი ნახშირბადი არ იქნებოდა. მიუხედავად იმისა, რომ იზოტოპებს ოდნავ განსხვავებული მასა აქვს, ქიმიურ რეაქციაში იდენტურად მოქმედებენ (რიცხვი, რომელიც, ჩვეულებრივ, ელემენტის ატომური მასის მაჩვენებელია მაგალითად, 22.9898 დალტონი ნატრიუმისათვის, ფაქტობრივად, ბუნებაში ამ ელემენტის არსებული ყველა იზოტოპის საშუალო ატომური მასაა).

როგორც $^{12}\mathrm{C}$, ასევე $^{13}\mathrm{C}$, სტაბილური იზოტოპია, რაც იმას ნიშნავს, რომ მათ ბირთში არ აღინიშნება ნაწილაკების დაკარგვის ტენდენცია. თუმცა, იზოტოპი $^{14}\mathrm{C}$ არასტაბილური ანუ რადიოაქტიური იზოტოპია. **რადიოაქტიურია იზოტოპი,** რომელშიც ბირთვი სპონტანურად იშლება და გამოყოფს ნაწილაკებსა და ენერგიას. როდესაც დაშლა პროტონების რიცხვის ცვლილებას იწვევს, იგი ატომს სხვა ელემენტის ატომად გარდაქმნის. მაგალითად, რადიოაქტიური ნახშირბადი იშლება და აზოტი წარმოიქმნება.

რადიოაქტიურ იზოტოპებს გამოკვლევებისათვის ხშირად გამოიყენებენ ბიოლოგიაში. 26-ე თავში შეიტყობთ, როგორ იყენებენ მკვლევარები რადიოაქტიურ გაზომვებს ნამარხი რელიქტების ასაკის განსაზღვრა. რადიოაქტიური იზოტოპები, ნიშანდებული ატომების სახით გამოიყენება მეტაბოლიზმშიც – ორგანიზმის ქიმიურ პროცესებში ატომებისათვის თვალის მისადევნებლად. უჯრედები რადიოაქტიურ ატომებს ისევე იყენებენ, როგორც ამავე ელემენტის არარადიოაქტიურ იზოტოპებს, მაგრამ რადიოაქტიური ნიშანდებული ატომების აღმოჩენა ადვილად შესაძლებელია. სურათი 2.5 ასახულია როგორ იყენებენ ბიოლოგები რადიოაქტიურ ნიშანდებულ ატომებს ბიოლოგიური პროცესების მონიტორინგისათვის უჯრედების მიერ თავიანთი დნმ-ს ასლების წარმოქმნის შემთხვევაში.

რადიოაქტიური ნიშანდებული ატომები მნიშვნელოვანი სადიგნოსტიკო საშუალებაა მედიცინაში. მაგალითად, თირკმლების ზოგიერთი დაავადების დიაგნოსტირება შესაძლებელია სისხლში რადიოაქტიური იზოტოპების მცირე დოზის

შემცველი ნივთიერებების შეყვანით და შემდეგ შარდში გამოყოფილი ნიშანდებული ატომების რაოდენობის განსაზღვრით. რადიოაქტიური ნიშანდებული ატომები აგრეთვე ისეთ რთულ წარმოსახვით ინსტრუმენტში გამოიყენება, როგორიცაა პეტ-სკანერი, რომლის საშუალებითაც შესაძლებელია ავთვისებიან ზრდაში ჩართული ქიმიური პროცესების მონიტორინგი იმგვარად, როგორც ეს ფაქტობრივად, ხდება ორგანიზმში (სურათი 2.6).

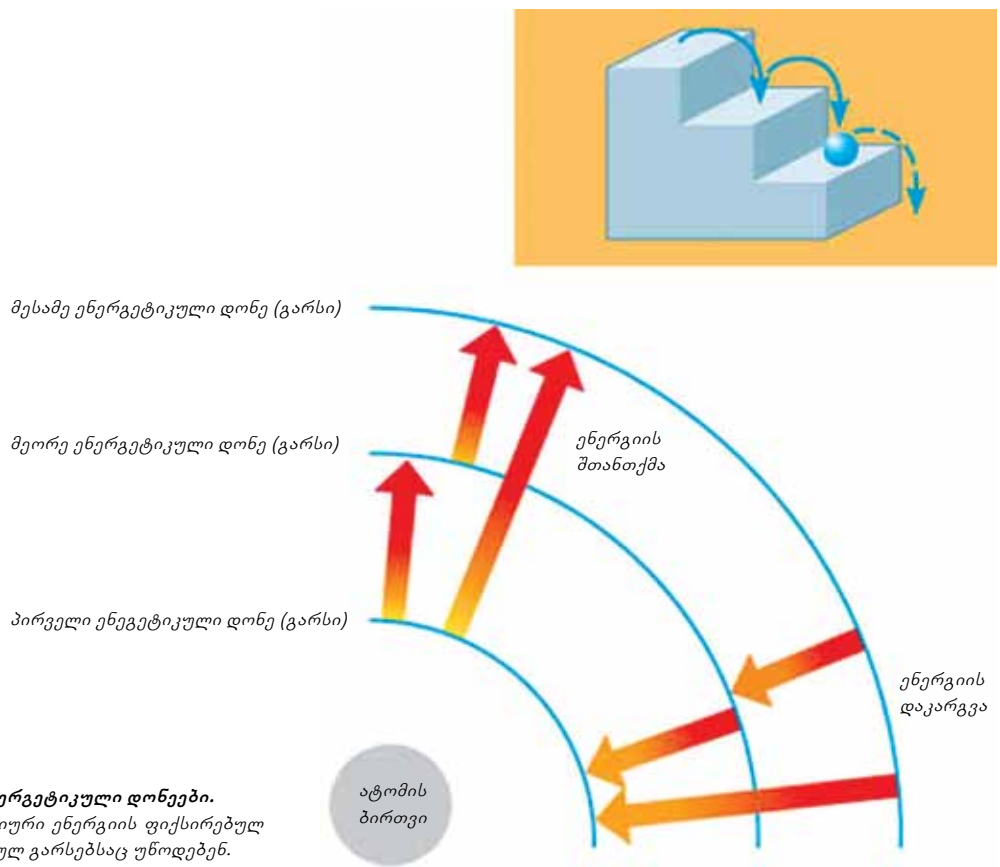
მიუხედავად იმისა, რომ რადიოაქტიური იზოტოპები საჭიროა ბიოლოგიური კვლევებისა და მედიცინისათვის, იზოტოპების დაშლით გამოწვეული რადიაცია, უჯრედების მოლეკულების დაზიანების გამო, სიცოცხლისათვის სახიფათოცაა. დაზიანების სიმძიმე დამოკიდებულია ორგანიზმში აბსორბირებული რადიაციის ტიპსა და რაოდენობაზე. რადიოაქტიური ნარჩენების გაჟონვა ბირთვულ რეაქტორზე ავარიისას, ერთ-ერთი ყველაზე უფრო სერიოზული ეკოლოგიური საფრთხეა. თუმცა, იზოტოპების უმრავლესობის დოზა, რომელიც სამედიცინო დიაგნოსტიკაში გამოიყენება, შედარებით უსაფრთხოა.

ელექტრონების ენერგეტიკული დონეები

2.4 სურათზე გამოსახულ ატომის გამარტივებულ მოდელზე ბირთვის ზომა ბევრად უფრო გადიდებულია მთელი ატომის მოცულობასთან შედარებით. ჰელიუმის ატომი იანკის სტადიონისოდენა რომ ყოფილიყო, ბირთვის ზომა მხოლოდ მოედნის ცენტრში მდებარე საშლელის ტოლი თუ იქნებოდა. უფრო მეტიც, ელექტრონები ემსგავსებოდნენ ციცქნა კოღოებს, რომლებიც დაწუიან სტადიონის ირგვლივ. ბირთვი და ელექტრონები ატომში ძალიან პატარა სივრცეს იკავებენ დანარჩენში სივრცე ცარიელია

როდესაც ქიმიური რეაქციისას ორი ატომი უახლოვდება ერთმანეთს, მათი ბირთვები საჭირო მანძილზე არ უახლოვდება ერთმანეთს ურთიერთქმედებისათვის ზემოთ განხილული სამი ტიპის სუბატომური ნაწილაკებიდან, ატომებს შორის ქიმიურ რეაქციებში უშუალოდ მხოლოდ ელექტრონებია ჩართული.

ატომის ელექტრონები განსხვავდება იმ ენერგიის რაოდენობით, რომელსაც ისინი ატარებენ. **ენერგია** განისაზღვრება, როგორც ცვლილების გამოწვევის უნარი, მაგალითად, სამუშაოს შესრულების გზით. **პოტენციური ენერგია** არის ენერგია, რომელიც აქვს მატერია სგამომდინარე თავის ადგილმდებარეობიდან და სტრუქტურიდან. მაგალითად, წყალს მთაზე მდებარე წყალსაცავში, თავის სიმაღლის გამო, პოტენციური ენერგია აქვს. როდესაც წყალსაცავის დამბების რაბები ღიაა და წყალი ქვემოთ მიედინება, ენერგია შესაძლებელია გამოყენებულ იქნეს ისეთი სამუშაოს შესასრულებლად, როგორიცაა გენერატორების ბრუნვა. რადგან ენერგია იხარჯება, წყალს მთის ძირში უფრო ნაკლები ენერგია აქვს, ვიდრე წყალსაცავში. მატერიას აქვს ბუნებრივი ტენდენცია, იმოძრაოს პოტენციური ენერგიის ყველაზე დაბალი შესაძლო მდგომარობისაკენ. იმისათვის, რომ აღდგეს წყალსაცავის ბუნებრივი ენერგია, უნდა შესრულდეს მუშაობა წყლის გადასანაცვლე-



▲ *სურათი 2.7* ***ატომის ელექტრონების ენერგეტიკული დონეები.*** *ელექტრონები არსებობს, მხოლოდ პოტენციური ენერგიის ფიქსირებულ დონეებზე, რომელთაც აგრეთვე ელექტრონულ გარსებსაც უწოდებენ.*

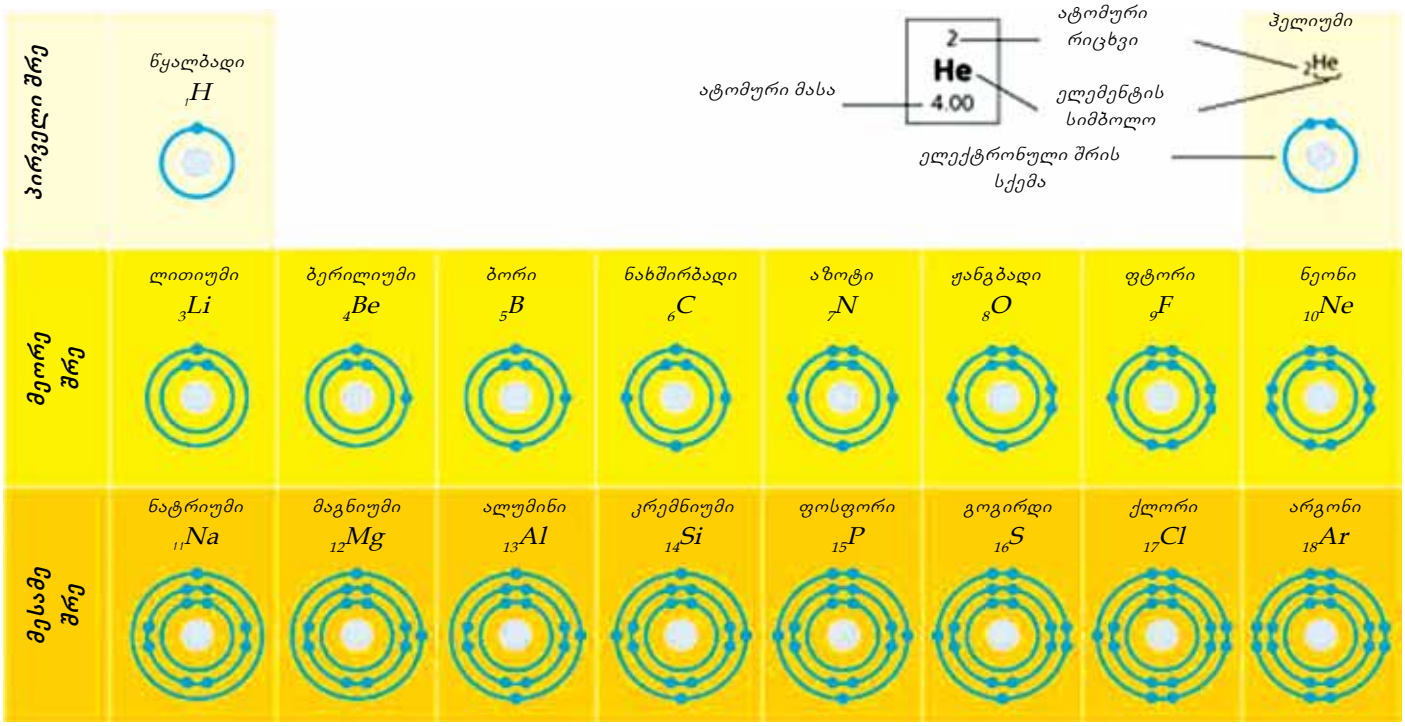
(ა) *ბურთი, რომელიც კიბეზე „მოხტის“ ელექტრონების ენერგეტიკული დონეების ანალოგია, ვინაიდან ბურთს შეჩერება მხოლოდ ცალკეულ საფეხურზე შეუძლია და არა საფეხურებს შორის.*

(ბ) *ელექტრონს ერთი დონიდან მეორეზე მხოლოდ იმ შემთხვევაში შეუძლია გადაადგილება, თუ ენერგია, რომელსაც ის იძენს ან კარგავს, ზუსტად ენერგიების დონეთა სხვაობის ტოლია. ისრები, პოტენციური ენერგიის ზოგიერთ შესაძლო ნახტომისებურ ცვლილებაზე მიუთითებს.*

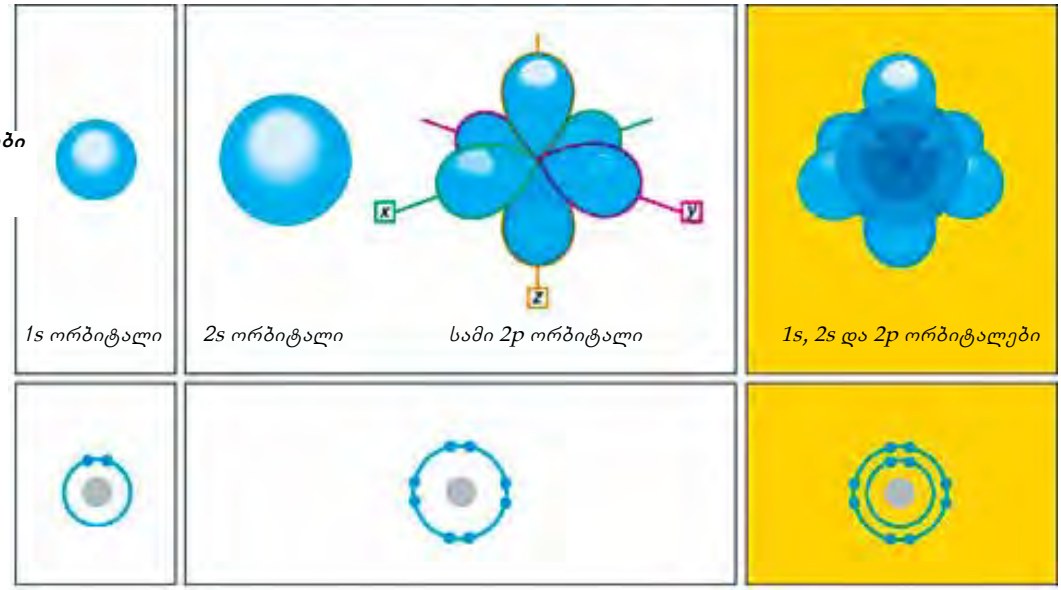
ბლად გრავიტაციის საწინააღმდეგოდ.

ატომის ელექტრონებსაც აქვს პოტენციური ენერგია იმის მიხედვით, როგორ არიან ისინი ორგანიზებული ბირთვის ირგვლივ. უარყოფითად დამუხტულ ელექტრონების მიიზიდავს დადებითად დამუხტული ბირთვი. ელექტრონის ბირთვიდან მოსაცილებლად მუშაობის შესრულებაა საჭირო. ამრიგად, რაც უფრო დიდია მანძილი ელექტრონებსა და ბირთვს შორის, მით მეტია მათი პოტენციური ენერგია. მთიდან წყლის გამუდმებული დინებისაგან განსხვავებით, ცვლილებები ელექტრონების პოტენციურ ენერგიაში მხოლოდ ფიქსირებული რაოდენობის საფეხურებზე გვხვდება. ელექტრონი, რომელსაც ენერგიის გარკვეული დისკრეტული რაოდენობა აქვს, ზოგჯერ კიბეზე მოძრავ ბურთს ჰგავს (სურათი 2.7ა). შესაძლოა, ბურთს ჰგონდეს განსხვავებული რაოდენობის პოტენციური ენერგია, იმისდა მიხედვით, კიბის რომელ საფუხურზეა, მაგრამ იგი დიდხანს არ ჩერდება საფეხურებს შორის. ელექტრონსაც არ შუძლია დიდი ხნით არსებობა პოტენციური ენერგიის ფიქისირებულ მდგომარეობებს შორის.

პოტენციური ენერგიის სხვადასხვა მდგომარეობას, რაც ელექტრონებს აქვს ატომში, **ენერგეტიკულ დონეებს** უწოდებენ. ელექტრონების ენერგეტიკული დონე კორელაციაშია ბირთვიდან მის საშუალო მანძილთან. საშუალო მანძილი სიმბოლურად **ელექტრონული გარსითაა** (სურათი 2.7 ბ) წარმოდგენილი. პირველი გარსი ბირთვთან ყველაზე ახლოსაა, ამ გარსზე მყოფ ელექტრონებს კი ყველაზე დაბალი პოტენციური ენერგია აქვს. მეორე გარსზე ელექტრონებს უფრო მეტი ენერგია აქვს, მესამეზე — კიდევ უფრო მეტი და ა. შ. შესაძლოა ელექტრონმა შეიცვალოს გარსი, რომელიც მას უკავია, მაგრამ მხოლოდ იმ რაოდენობის ენერგიის შთანთქმის ან დაკარგვის შედეგად, რომელიც ძველი და ახალი გარსების პოტენციურ ენერგიათა სხვაობის ტოლია. როდესაც ელექტრონი შთანთქავს ენერგიას, ის ბირთვიდან უფრო დაცილებულ გარსზე გადაინაცვლებს. მაგალითად, სინათლის ენერგიას შეუძლია აღაგზნოს ელექტრონი უფრო მაღალი ენერგეტიკული დონისაკენ (მართალაც, ეს პირველი საფეხურია, როდესაც მცენარეთა ფოტოსინტეზის პროცესში ნახშირორჟანგიდან და წყლიდან საკვები წარმოიქმნება და ამისათვის მზის ენერგიას იყენებენ). როდესაც ელექტრონი ენერგიას კარგავს იგი „უკან ვარდება“ ბირთვთან უფრო ახლომდებარე გარსზე, ხოლო დაკარგული ენერგია, ჩვეულებრივ, გარემოში სითბოს სახით გამოიყოფა. მაგალითად, მზის სინათლე მუქი მანქანის საღებავის ელექტრონებს უფრო მაღალ ენერგეტიკულ დონეებამდე აღაგზნებს. როდესაც ელექტრონები უბრუნდებიან თავიანთ თავდაპირველ დონეებს, მანქანის ზედაპირი თბება. შესაძლოა ეს თერმული ენერგია გადაეცეს ჰაერს ან თქვენ ხელს, თუ მანქანის ზედაპირს შეეხებით.



▲ *სურათი 2.8.* ***ქიმიური ელემენტების პერიოდული სისტემის პირველი 18 ელემენტის ელექტრონული გარსის სქემები.*** *ამ სტანდარტულ პერიოდულ ცხრილში ინფორმაცია თითოეული ელემენტის შესახებ იმგვარადაა წარმოდგენილი, როგორც ეს მოცემულია ჩანართზე ჰელიუმისათვის. ამ მოდიფიცირებული ცხრილის სქემებზე ელექტრონები ლურჯი წერტილების სახითაა ნაჩვენები, ხოლო ელექტრონული შრეები (რომლებიც ენერგეტიკულ დონეებს წარმოადგენს) – კონცენტრული რგოლების სახით. სქემას – ელექტრონი–შრე, ძალზე მოსახერხებელია ელექტრონულ შრეთა შორის ატომის ელექტრონების განაწილების საილუსტრაციოდ. მაგრამ გახსოვდეთ, რომ ეს გამარტივებული მოდელებია. ელემენტები მწკრივებადაა ორგანიზებული, თითოეულ მათგანს ელექტრონული შრეშევსებული აქვს. ელექტრონების დამატებისას, ისინი არსებულიდან ყველაზე უფრო დაბალ შრეს იკავებენ.*



ელექტრონის ორბიტალები
თითოეული ორბიტალი ორ ელექტრონს იტევს

1s ორბიტალი | *2s ორბიტალი* | *სამი 2p ორბიტალი* | *1s, 2s და 2p ორბიტალები*

ელექტრონული შრის დიაგრამა
თითოეულ შრეზე ნაჩვენებია დაწყვილებული ელექტრონების მაქსიმალურირაოდენობა.

ა) პირველი შრე *(მაქსიმუმ 2 ელექტრონი)*

ბ) მეორე შრე *(მაქსიმუმ 8 ელექტრონი)*

გ) ნეონი, ორი შევსებული შრით *10 ელექტრონი)*

▲ *სურათი 2.9.* ***ელექტრონული ორბიტალი.*** *ნახაზის ზედა ნახევარში სამგანზომილებიანი ფორმები ელექტრონების ორბიტალებ — სივრცის მოცულობა, სადაც ატომის ელექტრონები სავარაუდოდ ყველაზე ხშირად გვხვდება. თითოეული ორბიტალი მაქსიმუმ ორ ელექტრონს იტევს. ნახაზის ქვედა ნახევარში შესაბამისი ელექტრონული შრისდიაგრამაა ნაჩვენები:* ***ა)*** *პირველ ელექტრონულ შრეს ერთი (s) ორბიტალი აქვს, აღინიშნება 1s-ით;* ***ბ)*** *მეორე და ყველა სხვა უფრო მაღალ შრეზე თითოეულს უფრო დიდი s ორბიტალი აქვს (აღინიშნება როგორც 2s, მეორე გარსისთვის, პლიუს ჰანტელისებური ფორმის ორბიტალები, რომელთაც p ორბიტალები ეწოდება (2p მეორე შრისათვის). ატომის სამი 2p ორბიტალი x-, y-, z- წარმოსახვით ღერძებზე ერთმანეთის მიმართ მართი კუთხითაა განლაგებული. თითოეული 2p ორბიტალი განსხვავებული ფერითაა გამოსახული.* ***გ)*** *ელემენტ ნეონის ელექტრონულ შრეს, რომელსაც მთლიანად 10 ელექტრონი აქვს, სიმბოლურად გამოვსახავთ, როგორც პირველი შრის 1s ორბიტალს, მეორე გარსის 2s და სამ 2p ორბიტალებს.*

ელექტრონების კონფიგურაცია და ქიმიური თვისებები

ატომის ქიმიური თვისებები მისი ელექტრონების კონფიგურაციით ანუ ატომის ელექტრონულ გარსში ელექტრონების განაწილებით არის განპირობებული. დავიწყოთ წყალბადით, უმარტივესი ატომით, მაშინ სხვა ელემენტთა ატომების აგებულება შეგვიძლია წარმოვიდგინოთ ერთ ჯერზე 1 პროტონისა და 1 ელექტრონის დამატებით (ნეიტრონების შესაბამის რიცხვთან ერთად). **2.8. სურათზე** რომლის შემოკლებულ ვერსიას *ელემენტების პერიოდულობის ცხრილა* ეწოდება, პირველი 18 ელემენტისათვის — წყალბადიდან ($_{1}$H) არგონამდე ($_{18}$Ar), ნაჩვენებია ელექტრონების განაწილება. ელემენტები სამ მწკრივად ანუ პერიოდად არის ორგანიზებული, რაც მათ ატომებში ელექტრონული შრეების რაოდენობას შეესაბამება. მარცხნიდან მარჯვნივ ელემენტების თანმიმდევრობა, თითოეულ მწკრივში ელექტრონების (და პროტონების) მომდევნო მატებას შეესაბამება.

წყალბადის 1 ელექტრონი და ჰელიუმის 2 ელექტრონი პირველ შრეზეა ლოკალიზებული. ყველა მატერიის მსგავსად, ელექტრონები არსებული პოტენციური ენერგიის ყველაზე დაბალი დონის დაკავების ტენდენციას ამჟღავნებენ, რაც მათ პირველ შრეზე აქვთ. თუმცა, პირველ შრეს მხოლოდ ორი ელექტრონის დატევა შეუძლია: ამრიგად, ცხრილის პირველ რიგში მხოლოდ ორი ელემენტია (წყალბადი და ჰელიუმი). ატომმა, რომელსაც 2 ელექტრონზე მეტი აქვს უფრო მაღალი შრე უნდა გამოიყენოს, ვინაიდან პირველი შრე შევსებულია. მომდევნო ელემენტს, ლითიუმს 3 ელექტრონი აქვს. ამ ელექტრონთაგან ორი პირველ შრეს ავსებს, ხოლო მესამე ელექტრონი მეორე შრეზეა. მეორე შრეს მაქსიმუმ 8 ელექტრონის დატევა შეუძლია. ნეონს, მეორე რიგის ბოლოში, მეორე შრეს 8 ელექტრონი აქვს, ჯამში – 10 ელექტრონი.

ატომის ქიმიური თვისებები უპირატესად მის გარე შრეზე მყოფი ელექტრონების რიცხვზეა დამოკიდებული. ამ გარეთა ელექტრონებს **სავალენტო ელექტრონებს** უწოდებენ, ხოლო გარეთა ელექტრონულ გარსს **სავალენტო გარსს.** ლითიუმს მხოლოდ ერთი სავალენტო ელექტრონი აქვს, ხოლო მეორე შრე – სავალენტო შრეა. ატომები, რომელთაც სავალენტო შრე ატომების ერთნაირი რაოდენობა აქვს, მსგავს ქიმიურ თვისებებს ამჟღავნებენ. მაგალითად, ფთორსაც (F) ქლორსაც (Cl) 7 სავალენტო ელექტრონი აქვს და ორივე ურთიერთმოქმედებს ელემენტ ნატრიუმთან და წარმოქმნის ნაერთებს (იხ. ნახ. 2.2). ატომი, რომელსაც დასრულებული სავალენტო შრე აქვს, არარეაქციულია, რაც ნიშნავს, რომ იგი ადვილად არ ურთიერთქმედებს სხვა ატომებთან შეჯახებისას. პერიოდული ცხრილის უკიდურეს მარჯვენა მხარესაა ჰელიუმი, ნეონი და არგონი.

2.3 ნახაზზე ნაჩვენებია მხოლოდ ეს სამი ელემენტი, რომელთა სავალენტო შრეები შევსებულია. ამ ელემენტებს *ინერტულს* უწოდებენ, რაც იმას ნიშნავს, რომ ისინი ქიმიურად არაქტიურია. 2.8 ნახაზზე ასახული ყველა სხვა ატომი ქიმიურად აქტიურია, ვინაიდან მათი სავალენტო შრე დაუსრულებელია.

ელექტრონის ორბიტალები

მე-20 საუკუნის დასაწყისში, ატომის ელექტრონულ შრეებს მზის ორბიტაზე მოძრავი პლანეტების მსგავსად, ბირთვის ირგვლივ ორბიტაზე მოძრავი ელექრონების კონცენტრული ბილიკების სახით გამოსახავდნენ. ახლაც, ელექტრონული შრეების სიმბოლურად გამოსახვის მიზნით, როგორც ეს 2.8 სურათზეა მოცემული, მოსახერხებელია ორგანზომილებიანი კონცენტრული წრეების სქემების გამოყენება, თუ მხედველობაში მივიღებთ, რომ ელექტრონული შრე ბირთვიდან ელექტრონის დაშორების საშუალო მანძილზეა. ეს მხოლოდ მოდელია, იგი არ იძლევა ატომის რეალურ სურათს. სინამდვილეში, არასოდეს გვეცოდინება ელექტრონის ზუსტი გზა. ჩვენ შეგვიძლია აღვწეროთ მხოლოდ სივრცე, რომელშიც ელექტრონი ყველაზე მეტხანს იმყოფება. სამგანზომილებიან სივრცეს, სადაც ელექტრონი დროის 90% დაჰყოფს, **ორბიტალი** ეწოდება.

თითოეული სავალენტო შრე განსხვავებული ფორმისა და ორიენტაციის ორბიტალების გარკვეულ რაოდენობას შეიცავს (სურათი 2.9).

ორბიტალი მიიჩნევა ელექტრონული შრის ნაწილად (შეგახსენებთ, რომ ელექტრონული გარსი ენერგიის განსაზღვრულ დონეს შეესაბამება). პირველ ელექტრონულ შრეს მხოლოდ ერთი სფერული s ორბიტალი ($1s$) შეესაბამება, მაგრამ მეორე შრეს ოთხი ორბიტალი აქვს: ერთი დიდი სფერული s ორბიტალი ($2s$) და სამი ჰანტელისებური p ორბიტალი($2p$). თითოეული $2p$ ორბიტალი მართ კუთხეს ქმნის დანარჩენ $2p$ ორბიტალთან (იხილე სურათი 2.9). (მესამე და უმაღლეს ელექტრონულ შრეს, ისევე, როგორც უფრო რთული ფორმის ორბიტალებს, აგრეთვე s და p ორბიტალები აქვს).

ერთი ორბიტალი არაუმეტეს 2 ელექტრონს იტევს. პირველ ელექტრონულ გარსს თავის s ორბიტალზე მაქსიმუმ 2 ელექტრონის მოათავსება შეუძლია. წყალბადის ერთადერთი ატომი, ისევე როგორც ჰელიუმის 2 ელექტრონი $1s$ ორბიტალს იკავებს. მეორე ელექტრონული გარსს შეუძლია მაქსიმუმ 8 ელექტრონის დატევა. თითოეულ ამ ოთხ ორბიტაზე ელექტრონებს დაახლოებით ერთნაირი ენერგია აქვთ, მაგრამ ისინი სივრცის სხვადასხვა მოცულობაში მოძრაობენ.

ატომების რეაქციისუნარიანობა მათი სავალენტო შრის ერთ ან მეტ ორბიტალზე გაუწყვილებელი ელექტრონების არსებობითაა გამოწვეული. შევნიშნავთ, რომ ელექტრონების კონფიგურაციას 2.8 ნახაზზე თითოეული 1 ელექტრონის დამატება განაპირობებს. სიმარტივისათვის, ჩვენ გარეთა შრის თითოეულ მხარეს 1 ელექტრონს ვათავსებთ, ვიდრე შრე სანახევროდ არ შეივსება, ხოლო შემდეგ ელექტრონებს ვაწყვილებთ შრის შევსებამდე. როდესაც ატომები თავიანთი სავალენტო შრეების შესავსებად ურთიერთქმედებენ, ამაში სწორედ *გაუწყვილებელი* ელექტრონები მონაწილეობენ.

კონცეფცია შემოწმება 2.2

1. ლითიუმის ატომს 3 პროტონი და 4 ნეიტრონი აქვს. რას უდრის მისი ატომური მასა დალტონებში?
2. აზოტის ატომს 7 პროტონი აქვს, ხოლო აზოტის ყველაზე უფრო გავრცელებულ იზოტოპს – 7 ნეიტრონი. აზოტის რადიოაქტიურ იზოტოპს 8 ნეიტრონი აქვს. რას უდრის აზოტის ამ რადიოაქტიური იზოტოპის ატომური რიცხვი და მასური რიცხვი? დაწერეთ ქიმიური სიმბოლოს სახით, ქვედა და ზედა ინდექსებით.
3. დააკვირდით. 2.8 სურათს და განსაზღვრეთ მაგნიუმის ატომური რიცხვი. რამდენი პროტონი და ელექტრონი აქვს მას? რამდენი ელექტრონული შრე აქვს? რამდენი სავალენტო ელექტრონია სავალენტო შრეზე?
4. ფოსფორის ელექტრონული შრის სქემაზე რომელ შრეზე აქვს ელექტრონებს ყველაზე მეტი პოტენციური ენერგია? ყველაზე ნაკლები პოტენციური ენერგია?
5. რამდენი ელექტრონი აქვს ფთორს? რამდენი ელექტრონული შრე აქვს? დაასახელეთ დაკავებული ორბიტალები. რამდენი გაუწყვილებელი ელექტრონი აქვს ფთორს?

სავარაუდო პასუხები იხ. A დანართში

კონცეფცია 2.3

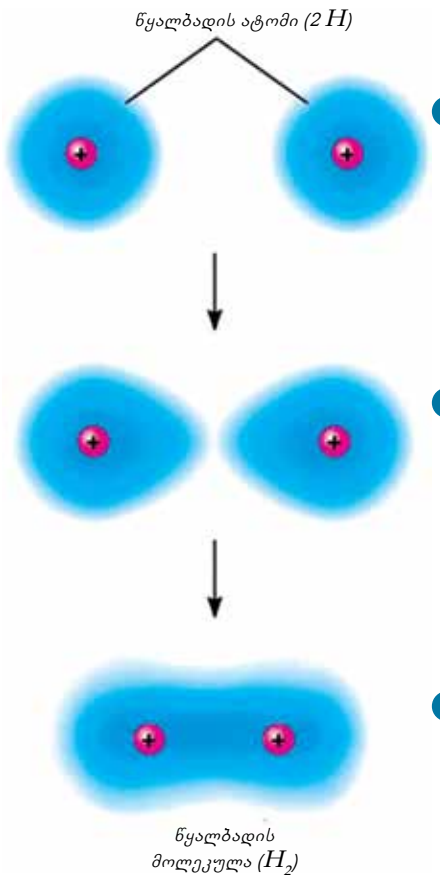
მოლეკულების წარმოქმნა და ფუნქციონირება ატომებს

შორის ქიმიურ მმყბჭყა დამოკიდებული

ახლა, როცა ატომების სტრუქტურას გავეცანით, გადავინაცვლოთ ორგანიზაციის იერარქიის შესწავლაზე და ვნახოთ, როგორ ერთიანდებიან ატომები მოლეკულებისა და იონური ნაერთების წარმოსაქმნელად. ატომებს, არასრული სავალენტო გარსი, შეუძლია ურთიერთქმედება გარკვეულ სახის სხვა ატომებთან იმგვარად, რომ თითოეული პარტნიორი ასრულებს მის სავალენტო გარსს. ატომები ან ინაწილებენ, ან გასცემენ სავალენტო ელექტრონებს. ჩვეულებრივ, ამ ურთერთქმედების შედეგად, ატომები ერთმანეთის სიახლოვეს რჩებიან, მათ მიზიდულობა აკავებ, რასაც **ქიმიური ბმა** ეწოდება. ქიმიური ბმების ყველაზე მტკიცე სახეებია კოვალენტური ბმა და იონური ბმა.

კოვალენტური ბმა

კოვალენტური ბმა არის ორ ატომს შორის სავალენტო ელექტრონების წყვილის განაწილება. მაგალითად, განვიხილოთ რა ხდება, როდესაც წყალბადის ორი ატომი ერთმანეთს უახლოვდება. შეგახსენებთ, რომ წყალბადს, პირველ შრეზე



◀ *სურათი 2.10.* ***კოვალენტური ბმის წარმოქმნა***

1 სავალენტო ელექტრონი აქვს, მაგრამ შრის ტევადობა 2 ელექტრონია. როდესაც წყალბადის ორი ატომი საკმაოდ უახლოვდება ერთმანეთს, მათი 1*s* ორბიტალები ერთმანეთს გადაფარავს და ელექტრონები მათ შორის ნაწილდება **(სურათი 2.10).** ახლა, წყალბადის თითოეულ ატომს 2 ასოცირებული ელექტრონი აქვს, რაც სავალეტო გარსს ასრულებს. **სურათ 2.11ა**-ზე ელექტრონული შრის სქემაა ნაჩვენები.

ორი ან მეტი ატომი, რომელიც ერთმანეთთან კოვალენტური ბმებით არის დაკავშირებული, **მოლეკულას** შეადგენს. ამ შემთხვევაში წყალბადის მოლეკულა წარმოიქმნება. შეგვიძლია შევამოკლოთ ამ მოლეკულის სტრუქტურა, H–H სახით, სადაც ხაზი ერთმაგ კოვალენტურ ბმას, ან მარტივად, **ერთმაგ ბმას ასახავს** ანუ ელექტრონების წყვილი საზიაროა. ასეთ აღნიშვნას, სადაც წარმოდგენილია როგორც ატომები, ასევე ბმები, **სტრუქტურული ფორმულა** ეწოდება. უფრო მეტადაც შეგვიძლია მისი შემოკლება H_2 აღნიშვნით – **მოლეკულური ფორმულით,** რომელიც უბრალოდ მიუთითებს, რომ მოლეკულა წყალბადის ორი ატომისაგან შედგება.

ჟანგბადს, რომელსაც მეორე ელექტრონულ შრეზე 6 ელექტრონი აქვს, სავალენტო გარსის შესავსებად კიდევ 2 ელექტრონი ესაჭიროება. ჟანგბადის ორი ატომი, ორი სავალენტო ელექტრონული წყვილის გაზიარებით მოლეკულას წარმოქმნის **(სურათი 2.11 ბ)**. ატომების ამგვარ კავშირს ორმაგი კოვალენტური ბმა, ანუ მარტივად, **ორმაგი ბმა** ეწოდება.

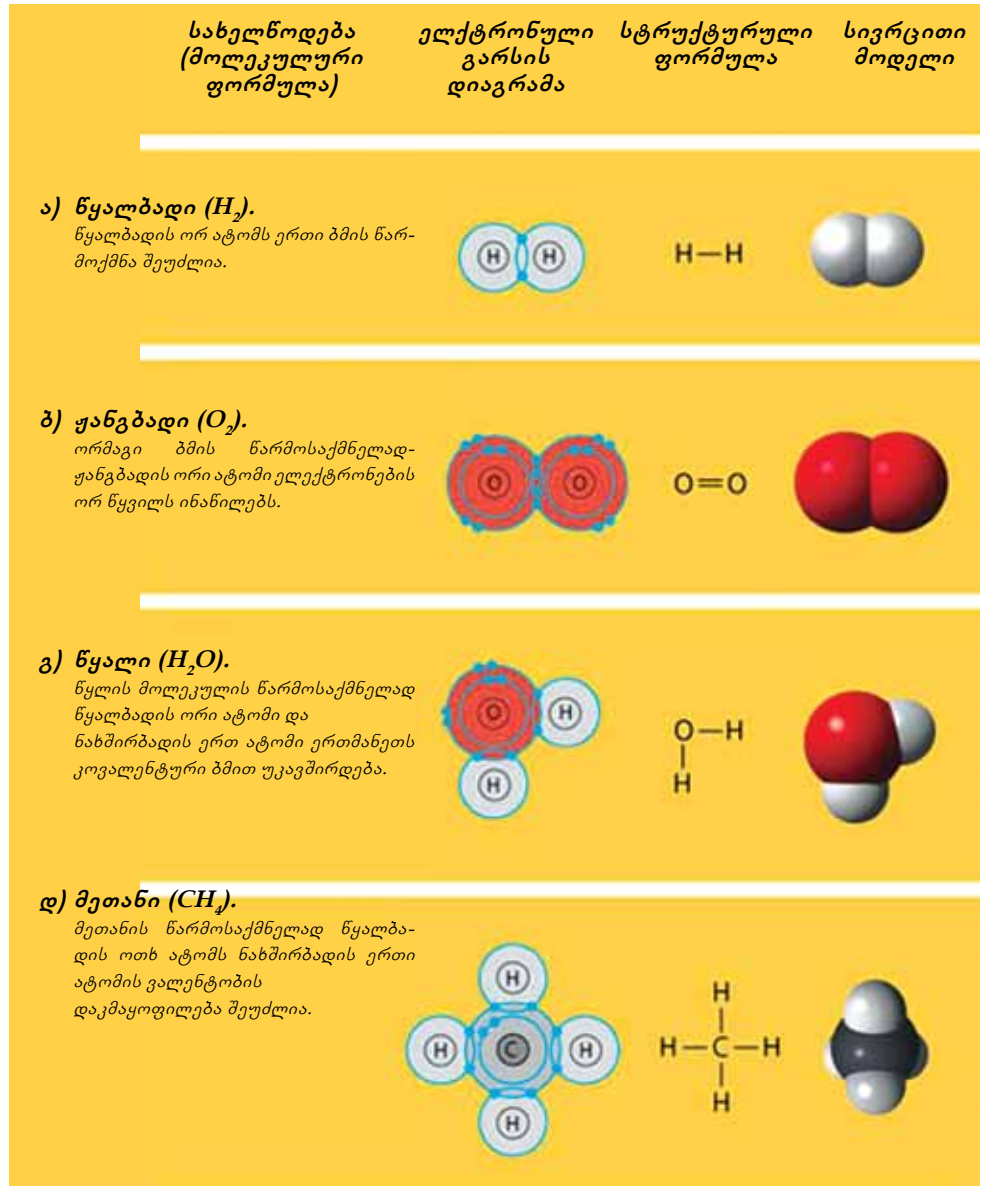
ყოველ ატომს, რომელსაც სავალენტო ელექტრონების გაზიარება შეუძლია, ბმების წარმოქმნის უნარი აქვს, რაც კოვალენტური ბმების იმ რაოდენობას შეესაბამება, რამდენიწარმოქმნაც ატომს შეუძლია. როდესაც ბმები წარმოიქმნება, ატომები სავალენტო შრეზე ელექტრონების სრულ ნაკრებს იღებენ. მაგალითად, ჟანგბადის ბმის წარმოქმნის უნარი 2-ის ტოლია. ბმის წარმოქმნის ამ უნარს **ვალენტობას** უწოდებენ და იგი ჩვეულებრივ, ატომის გარეთა (სავალენტო) შრეზე გაუწყვილებელი ელექტრონების რიცხვის ტოლია.

შესაძლებელია თუ არა განსაზღვროთ წყალბადის, ჟანგბადის, აზოტისა და ნახშირბადის ვალენტობა 2.8 სურათზე გამოსახული ელექტრონების კონფიგურაციის მიხედვით. გაუწყვილებელი ელექტრონების დათვლით შეგიძლიათ დაადგინოთ, რომ წყალბადის ვალენტობა არის 1, ჟანგბადისა — 2, აზოტისა — 3, ხოლო ნახშირბადისა — 4. უფრო რთული შემთხვევაა ფოსფორი (P), სიცოცხლისათვის მნიშვნელოვანი კიდევ ერთი ელემენტი. ფოსფორის ვალენტობა შეიძლება იყოს 3, რისი განსაზღვრაც წინასწარ შესაძლებელია მისი 3 გაუწყვილებელი ელექტრონის მიხედვით. თუმცა, სავარაუდოდ, ბიოლოგიურად მნიშვნელოვანი მოლეკულის ვალენტობა, რომელიც სამ ერთმაგ და ერთ ორმაგ ბმას წარმოქმნის, 5-ის ტოლი უნდა იყოს.

H_2-ის და O_2-ის მოლეკულები სუფთა ელემენტებია და არა ნაერთები (შეგახსენებთ, რომ ნაერთი ორი ან მეტი *სხვადასხვა* ელემენტის კომბინაციაა). ნაერთის მოლეკულის მაგალითია წყალი, რომლის მოლეკულური ფორმულაა H_2O. მასში წაყალბადის ორი ატომია საჭირო, რათა ჟანგბადის ერთი ატომის ვალენტობა დააკმაყოფილოს. **2.11 გ სურათზე** ნაჩვენებია წყლის მოლეკულის სტრუქტურა. წყალი იმდენად მნიშვნელოვანია სიცოცხლისათვის, რომ მე-3 თავი მთლიანად მის სტრუქტურასა და თვისებებს ეთმობა.

კიდევ ერთი მოლეკულა, რომელიც ნაერთია არის მეთანი – ბუნებრივი გაზის ძირითადი კომპონენტი, რომლის მოლეკულური ფორმულაა CH_4 **(სურათი 2.11 დ)**. იგი, ნახშირბადის ატომის შესავსებად, რომლის ვალენტობა 4-ის ტოლია, წყალბადის 4 ატომს (თითოეული ვალენტობა კი 1-ის ტოლია) იერთებს. ნახშირბადის მრავალ სხვა ნაერთს მე-4 თავში გავეცნობით.

კოვალენტური ბმის ელექტრონების მიერ განსაზღვრული სახის ატომის მიზიდულობას **ელექტროუარყოფითობას** უწოდებენ. რაც უფრო ელექტროუარყოფითია ატომი, მით უფრო ძლიერ ეწევა იგი საზიარო ელექტრონულ წყვილს თავისკენ. კოვალენტური ბმაში ერთი და იმავე ელემენტის ორ ატომს შორის „ბაგირის გადაწევის“ შედეგი, ჩვეულებრივ, ელექტრონებისათვის საყაიმოა – ორივე ატომი თანაბრად ელექტროუარყოფითია. ისეთი ბმა, სადაც ელექტრონები



► *სურათი 2.11* ***ოთხი მოლეკულის კოვალენტური ბმა.*** *ერთმაგი კოვალენტური ბმა ერთი წყვილი საზიარო ელექტრონისაგან შედგება. ელექტრონების რიცხვი,რომელიც საჭიროა ატომის სავალენტო შრის დასრულებისათვის, ჩვეულებრივ, განსაზღვრავს რამდენი ბმის ფორმირება შეუძლია ამ ატომს. აქ ნაჩვენებია მითითებული ბმების სამი ხერხი; სივრცითი მოდელი მოლეკულის ფაქტობრივფორმასთან ყველაზე მიახლოვებულია (იხილე აგრეთვე სურათი 2.16).*

თანაბრადაა განაწილებული, არის **არაპოლარული კოვალენტური ბმა**. მაგალითად, H_2-ის კოვალენტური ბმა, O_2-ის ორმაგი ბმის მსგავსად — არაპოლარულია. თუმცა, სხვა ნაერთებში, სადაც ერთი ატომი მეორე უფრო ელექტროუარყოფით ატომს უკავშირდება, ბმის ელექტრონები თანაბრად არ ნაწილდება. ამ ტიპის ბმას **პოლარულ კოვალენტურ ბმას** უწოდებენ. ასეთ ბმაში პოლარობა ცვალებადია, რაც ორი ატომის ფარდობით ელექტროუარყოფითობაზეა დამოკიდებული. მაგალითად, მეთანის (CH_4) ცალკეული ბმები მცირედ პოლარულია, ვინაიდან ნახშირბადისა და წყალბადის ელექტროუარყოფითობა დიდად არ განსხვავდება. სხვა უფრო მკაფიო მაგალითში წყლის მოლეკულაში, ჟანგბადისა და წყალბადის ატომებს შორის ბმები საკმაოდ პოლარულია **(სურათი 2.12)**.

92 ელემენტს შორის ჟანგბადი ერთ-ერთი ყველაზე უფრო ელექტროუარყოფითია, რომელიც ელექტრონების საზიარო წყვილს გაცილებით უფრო ძლიერად იზიდავს თავისკენ, ვიდრე წყალბადი. კოვალენტურ ბმაში ჟანგბადსა და წყალბადს შორის ელექტრონები მეტ დროს ატარებენ ჟანგბადის ბირთვის ახლოს, ვიდრე წყალბადის ბირთვთან. ვინაიდან ელექტრონებს უარყოფითი მუხტი აქვს, წყალში ელექტრონების არათანაბარი განაწილების შედეგად ჟანგბადის ატომს ნაწილობრივ უარყოფითი მუხტი აქვს (აღინიშნება δ ლათინური ასოთი მინუს ნიშნის წინ ანუ δ —, ან „დელტა მინუსით“), ხოლო წყალბადის ყოველ ატომს — ნაწილობრივ დადებითი მუხტი (δ+ ან დელტა პლიუსი“).

იონური ბმები

ზოგიერთ შემთხვევაში ორი ატომი იმდენად განსხვავდება თავიანთი სავალენტო ელექტრონების მიზიდულობით, რომ უფრო ელექტროუარყოფითი ატომი მთლიანად ართმევს ელექტრონს თავის პარტნიორს. ასე ხდება, როდესაც ნატრიუმის ($_{11}Na$) ატომი ქლორის ($_{17}Cl$) ატომს ეჯახება **(სურათი 2.13)**. ნატრიუმის ატომს სულ 11 ელექტრონი აქვს, მათგან ერთი სავალენტო ელექტრონი მესამე ელექტრონულ შრეზეა. ქლორის ატომს მთლიანად17 ელექტრონი აქვს, ხოლო სავალენტო გარსზე _ 7 ელექტრონი. როდესაც ეს ორი ატომი ხვდება ერთმანეთს, ნატრიუმის ერთადერთი სავალენტო ელექტრონი ქლორის ატომისაკენ გადაინაცვლებს და ორივე ატომი ასრულებს თავის სავალენტო შრეს (რადგან ნატრიუმს უკვე აღარ აქვს ელექტრონი თავის მესამე გარსზე და ახლა უკვე მეორე გარსია სავალენტო).

ორ ატომს შორის ელექტრონის გადაცემისას უარყოფითი მუხტის ერთი ერთეული ნატრიუმიდან ქლორზე გადადის. ნატრიუმს ახლა 11 პროტონი და მხოლოდ 10 ელექტრონი აქვს და მისი შედეგობრივი ელექტრონული მუხტია 1+. დამუხტულ ატომს (ან მოლეკულას) **იონი** ეწოდება. როდესაც მუხტი დადებითია, იონს, **კათიონს** უწოდებენ, და პირიქით, ქლორის ატომს, რომელმაც დამატებითი ელექტრონი შეიძინა, ახლა 17 პროტონი და 18 ელექტრონი აქვს და მისი ჯამური ელექტრონული მუხტია 1—. იგი ქლორის იონად — **ანიონად** ანუ უარყოფითად დამუხტულ იონად გადაიქცა. თავიანთი საწინააღმდეგო მუხტების გამო კათიონები და ანიონები მიიზიდავენ ერთმანეთს; ამ მიზიდულობას **იონური ბმა** ეწოდება. ელექტრონების გადაცემა არ ნიშნავს ბმის ფორმირებას; უფრო სწორად, იგი შესაძლებლს ხდის ბმის ფორმირებას, რის შედეგადაც ორი იონი წარმოიქმნება.

ნაერთებს, რომლებიც იონურ ბმებს წარმოქმნის, **იონურ ნაერთებს** ანუ **მარილებს** უწოდებენ. ჩვენთვის ცნობილია იონური ნაერთი — ნატრიუმის ქლორიდი (NaCl), როგორც სუფრის მარილი **(სურათი 2. 14).** ბუნებაში მარილები ხშირად გვხვდება სხვადასხვა ზომისა და ფორმის კრისტალების სახით, თითოეულ მათგანში კათიონებისა და ანიონების უზარმაზარი რაოდენობაა თავმოყრილი, რომლებიც ერთმანეთს ელექტრული მიზიდულობით უკავშირდება და სამგანზომილებიან ბადედ არის ორგანიზებული. მარილის კრისტალი არ შეიცავს მოლეკულას იმ აზრით, როგორც ეს კოვალენტურ ნაერთშია, რადგან კოვალენტური ბმებით დაკავშირებულ მოლეკულას განსაზღვრული ზომა და ატომების რაოდენობა აქვს. იონური ნაერთის ფორმულა, როგორიცაა NaCl, მხოლოდ ელემენტების თანაფარდობას მიუთითებს მარილის კრისტალში. „NaCl“ მოლეკულა არ არის.

ყველა მარილს არა აქვს კათიონებისა და ანიონების თანაბარი რაოდენობა. მაგალითად, იონურ ნაერთს მაგნიუმის ქლორიდს (MgC_{l2}) მაგნიუმის თითოეულ იონზე ქლორის ორი იონი აქვს. მაგნიუმმა ($_{12}Mg$) უნდა დაკარგოს გარეთა 2 ელექტრონი, რათა ატომს ჰქონდეს დასრულებული სავალენტო გარსი; ამრიგად, იგი ამჟღავნებს კათიონად გადაქცევის ტენდენციას, შედეგობრივი მუხტით 2+ (Mg^{2+}). აქედან გამომდინარე, მაგნიუმის ერთ კათიონს შეუძლია წარმოქნას იონური ბმა ქლორის ორ იონთან.

ტერმინი *იონი* აგრეთვე მთლიან მოლეკულას მიესადაგება, რომელიც ელექტრულად არის დამუხტული. მაგალითად, მარილში ამონიუმის ქლორიდი (NH_4Cl) ანიონი ქლორის ერთი იონია (Cl^-), მაგრამ კათიონი არის ამონიუმი (NH^{4+}), სადაც აზოტის ერთი ატომი კოვალენტურადაა დაკავშირებული წყალბადის 4 ატომთან. მთელი ამონიუმის იონის ელექტრული მუხტია 1+, ვინაიდან მას ერთი ელექტრონი აკლია.

გარემო ზემოქმედებას ახდენს იონური ბმის ძალაზე. მარილის მშრალ კრისტალში ბმები იმდენად ძლიერია, რომ კრისტალის ორად გასაპობად ჩაქუჩი და ღოჯი არის საჭირო. თუმცა, თუ იმავე კრისტალს წყალში მოათავსებთ — მარილი გაიხსნება, რადგან იონებს შორის მიზიდულობა მცირდება. შემდეგ თავში შეიტყობთ როგორ ხსნის წყალი მარილებს.

სუსტი ქიმიური ბმები

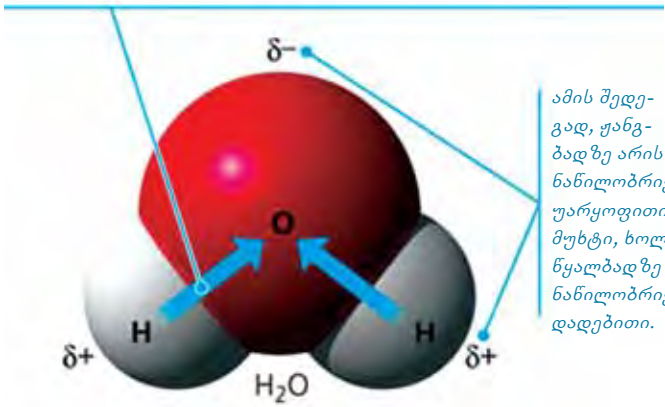
ცოცხალ ორგანიზმებში ყველაზე უფრო ძლიერი ქიმიური ბმები კოვალენტური ბმებია, რომლებიც ატომებს უჯრედის მოლეკულების წარმოსაქმნელად აკავშირებს. მაგრამ უჯრედში სრულიად აუცილებელია უფრო სუსტი შიდამოლეკულური და მოლეკულათაშორისი ბმებიც, რაშიც სიცოცხლის თვისებები ასეთი ურთიერთქმედებისას იჩენს თავს. ყველაზე უფრო მნიშვნელოვანი დიდი ბიოლოგიური მოლეკულები თავიანთ ფუნქციურ ფორმას სუსტი ბმით ინარჩუნებენ. ამას გარდა, როდესაც უჯრედში ორი მოლეკულა შედის კონტაქტში, ისინი შეიძლება სუსტი ბმებით დროებით მიემაგროს ერთმანეთს. შესაძლოა სუსტი ბმების წარმოქნის შექცევადობას უპირატესობაც ჰქონდეს: ორი მოლეკულა ერთად იყოს, რაიმე სახით რეაგირებდეს ერთმანეთთან, ხოლო შემდეგ დასცილდეს ერთმანეთს.

ცოცხალი ორგანიზმებისათვის რამდენიმე ტიპის სუსტი ქიმიური ბმა არის მნიშვნელოვანი. ერთ-ერთია იონური ბმა, რომელიც ახლახანს განვიხილეთ. სხვა ტიპის სუსტი ბმა, რომელიც აგრეთვე მნიშვნელოვანია სიცოცხლისათვის, ცნობილია როგორც წყალბადური ბმა.

წყალბადური ბმები

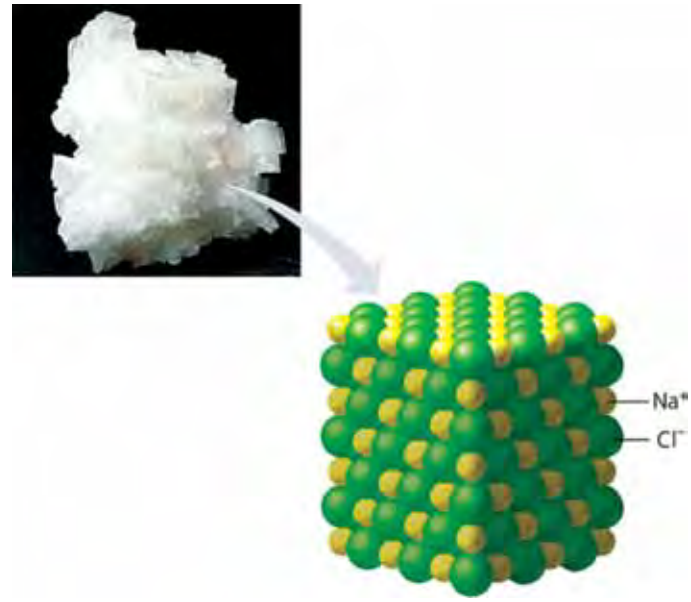
სუსტი ქიმიური ბმების მრავალ სახეობას შორის წყალბადური ბმები იმდენად მნიშვნელოვანია ცოცხალი ორგანიზმების ქიმიისათვის, რომ ისინი განსაკუთრებით საყურადღებოა. წყალბადური ბმა მაშინ წარმოიქმნება, როდესაც წყალბადის ატომი, რომელიც კოვალენტური ბმითაა დაკავშირებული ერთ უარყოფითად დამუხტულ ატომთან, აგრეთვე მეორე უარყოფითად დამუხტული ატომის მიერ მიიზიდება.

ვინაიდან ჟანგბადი (O) უფრო ელექტროუარყოფითია, ვიდრე წყალბადი (H), საზიარო ელექტრონები უფრო მეტად ჟანგბადისკენაა გადახრილი.



ამის შედეგად, ჟანგბადზე არის ნაწილობრივ უარყოფითი მუხტი, ხოლო წყალბადზე — ნაწილობრივ დადებითი.

▲ *სურათი 2.12. პოლარული კოვალენტური ბმები წყლის მოლეკულაში*



▶ *სურათი 2.14* ***ნატრიუმის ქლორიდის კრისტალი.*** *ნატრიუმის იონები (Na^+) და ქლორის იონები (Cl^-) ერთად კავდება იონური ბმების საშუალებით. ფორმულა NaCl გვეუბნება, რომ Na^+ და Cl^- -ის შეფარდებაა 1:1.*

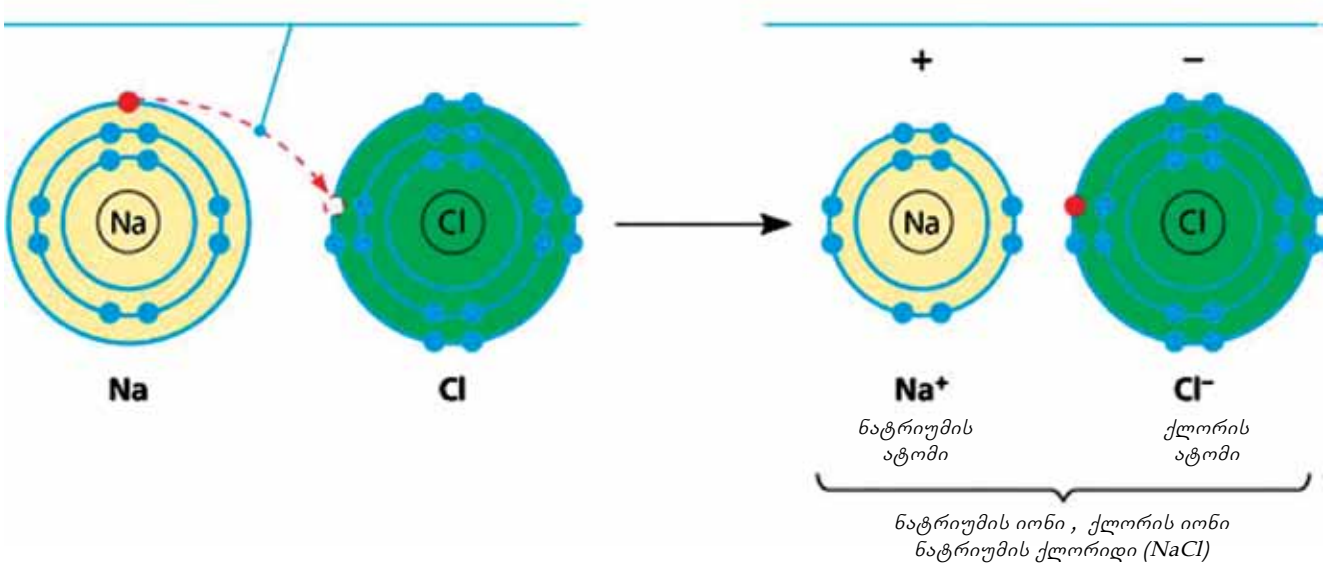
ცოცხალ უჯრედში, უარყოფითად დამუხტული პარტნიორები, ჩვეულებრივ, ჟანგბადის ან აზოტის ატომებია. დააკვირდით **2.15 სურათს**, რომელზეც ასახულია წყალბადური ბმების წარმოქმნის მარტივი მაგალითი წყალსა (H_2O) და ამონიუმს (4) შორის. შემდეგ თავში ვნახავთ, როგორ ხდის შესაძლებელს წყლის მოლეკულებს შორის წყალბადური ბმები ზოგიერთი მწერის წყალზე სიარულს.

ვან დერ ვაალსის ურთიერთქმედების ძალები ატომებსა და მოლეკულებს შორის

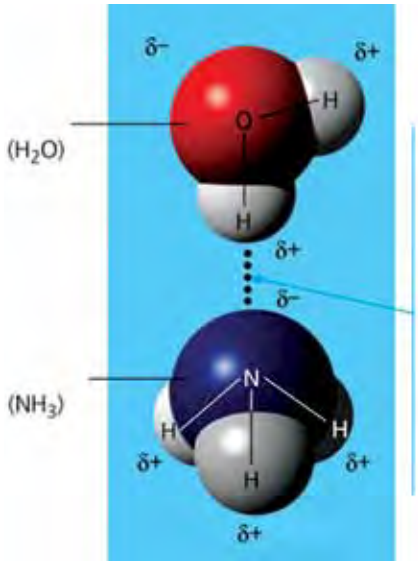
თვით არაპოლარული კოვალენტური ბმების მქონე მოლეკულებს შეიძლება ჰქონდეს დადებითად ან უარყოფითად დამუხტული უბნები. ვინაიდან ელექტრონები გამუდმებულად მოძრაობენ, ისინი ყოველთვის სიმეტრიულად არ არიან განაწილებული მოლეკულაში; რაღაც მომენტში, მათ შემთხვევით შეიძლება თავი მოიყარონ მოლეკულის ერთ ან მეორე ნაწილში, რის შედეგადაც მიიღება გამუდმებით ცვალებადი დადებითი და უარყოფითი მუხტის „ცხელი წერტილები“, რომლებიც შესაძლებელს ხდის ყველა ატომისა და მოლეკულის ერთმანეთთან შეწებებას. **ვან დერ ვაალსის ურითერთქმედება** სუსტია და მხოლოდ მაშინ აღინიშნება, როცა ატომები და მოლეკულები ძალზე ახლოს არიან ერთმანეთთან. მიუხედავად მათი სისუსტისა, ახლახანს ნაჩვენები იქნა, რომ ვან დერ ვაალსის ურითერთქმედება განაპირობებს ხვლიკ გეკონის (მარცხნივ) უნარს – ავიდეს კედელზე. გეკონს ყოველი ფეხის თითზე ასობით ათასი ციცქნა ქერცლი აქვს. თვით ქერცლს წვერზე მრავალრი-

1 *ნატრიუმის ატომის ერთადერთი სავალენტო ელექტრონი გადაადგილება, რათა მიუერთდეს ქლორის ატომის 7 სავალენტო ელექტრონს.*

2 *თითოეულ მიღებულ იონს დასრულებული სავალენტო შრე აქვს. იონური ბმის წარმოქმნა შესაძლებელია უარყოფითად დამუხტულ იონებს შორის.*



▲ *სურათი 2.13.* ***ელექტრონის გადაცემა და იონური ბმის წარმოქმნა.*** *პირისპირ დამუხტული ატომების ანუ იონების მიზიდვის შედეგია იონური ბმა. შესაძლოა იონური ბმა წარმოიქმნას ნებისმიერ ორ საპირისპიროდ დამუხტულ იონს შორის, მაშინაც კი, როდესაც ისინი არ წარმოქმნილან ერთი ელემენტიდან მეორეზე ელექტრონების გადაცემის შედეგად.*



◀ *სურათი 2.15.* **წყალბადური ბმა**

წყალბადური ბმა შედეგია იმ მიზიდვის, რომელიც წარმოიქმნება ნაწილობრივად დადებითი მიხტის მქონე წყლის წტალბადის ატომსა და ამონიუმის ნაწილობრივ უარყოფითი მუხტის მქონე აზოტის ატომს შორის

ცხოვანი გამონაზარდები აქვს, რომლებიც შეხების ზედაპირს ზრდის. როგორც ჩანს, ვან დერ ვაალსის ურთიერთქმედება ქერცლის ზედა ნაწილის მოლეკულებსა და კედლის ზედაპირის მოლეკულებს შორის იმდენად მრავალრიცხოვანია, რომ მიუხედავად მათი ინდივიდუალური სისუსტისა, ერთად მათ გეკონის სხეულის წონის შეკავება შეუძლია.

ვან დერ ვაალსის ურთიერთქმედება, წყალბადური ბმები, იონური ბმები და სხვა სუსტი ბმები შეიძლება წარმოიქმნას არა მარტო მოლეკულებს შორის, არამედ ერთი დიდი, მაგალითად, ცილის მოლეკულის სხვადასხვა უბნებს შორისაც. მიუხედავად იმისა, რომ ცალკე ეს ბმები სუსტია, მათი ერთობლივი მოქმედებით დიდი მოლეკულის სამგანზომლებიანი ფორმის გაძლიერება მიიღწევა. სუსტი ბმების მეტად მნიშვნელოვანი ბიოლოგიური როლის შესახებ უფრო მეტს შეიტყობთ მე-5 თავში.

მოლეკულის ფორმა და ფუნქცია



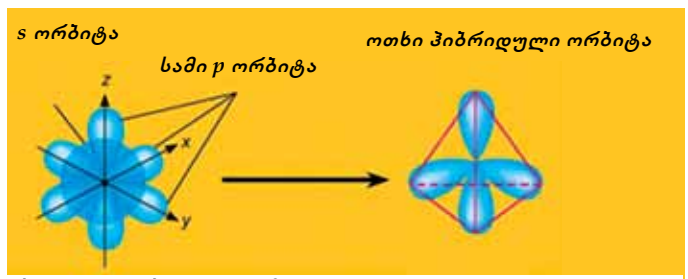
მოლეკულას დამახასიათებელი ზომა და ფორმა აქვს. მოლეკულის ზუსტი ფორმა, ჩვეულებრივ, მეტად მნიშვნელოვანია მისი ცოცხალ უჯრედში ფუნქციონირებისათვის.

ორი ატომისაგან შემდგარი მოლეკულა, როგორიცაა მაგალითად H_2 ან O_2, ყოველთვის ერთ ხაზზეა, მაგრამ მოლეკულას, რომელიც ორ ატომზე მეტს შეიცავს, უფრო რთული სტრუქტურა აქვს.

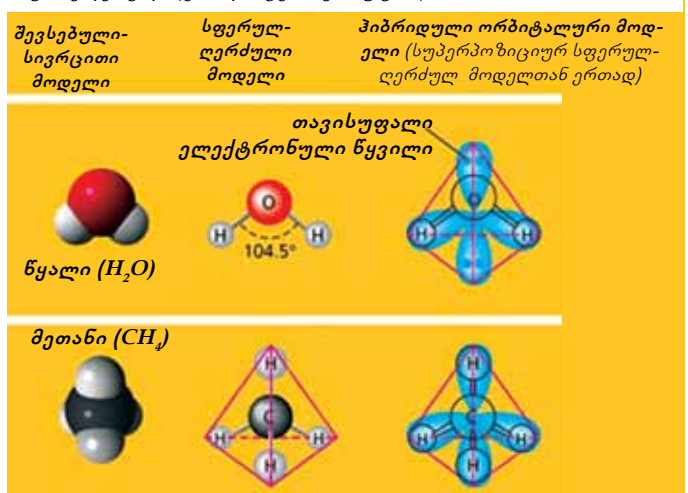
ეს ფორმები ატომთა ორბიტების მდებარეობითაა განპირობებული. როდესაც ატომი კოვალენტურ ბმას ქმნის, ორბიტები თავიანთ სავალენტო შრე გადაადგილდება. ატომებში, რომელთაც სავალენტო ელექტრონები ორივე *s* და *p* ორბიტაზე აქვს (სურათი 2.9), ერთი *s* და ერთი P ორბიტა განიცდის ჰიბრიდიზაციას და წარმოქმნის 4 ახალ ჰიბრიდულ ორბიტას, რომელთაც ატომის ბირთვის უბნიდან წაგრძელებული, იდენტური წვეთების ფორმა აქვს **(სურათი 2.16ა)**. თუ წვეთების წაგრძელებულ ბოლოებს ხაზებით შევაერთებთ, მივიღებთ პირამიდის მსგავსი გეომეტრიული ფიგურის — ტეტრაედრს, კონტურს.

წყლის მოლეკულაში (H_2O) ჟანგბადის ატომს, ორი ჰიბრიდული ორბიტიდან საზიარო სავალენტო გარსი აქვს წყალბადის ატომთან **(სურათი 2.16 ბ)**. შედეგად მიიღება მოლეკულა, რომელსაც დაახლოებით V-ს მაგვარი ფორმა აქვს, მისი ორი კოვალენტური ბმა 104.5^0-იან კუთხეს ქმნის.

მეთანის მოლეკულას (CH_4) დასრულებული ტეტრაედრის ფორმა აქვს, რადგან ნახშირბადის ოთხივე ჰიბრიდული ორბიტა საზიაროა წყალბადის ატომთან **(სურათი 2.16 ბ)**. ნახშირბადის ატომი ცენტრშია, ხოლო მისი ოთხი კოვალენტური ბმა

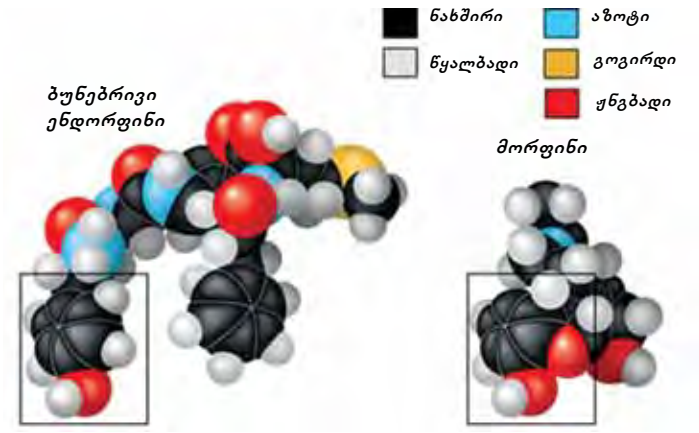


ა) ორბიტების ჰიბრიდიზაცია. *სავალენტო გარსის ერთი s და სამი p ორბიტა კოვალენტური ბმის წარმოქმნაში მონაწილეობს და ერთობლივად ტეტრაედრის ფორმის ჰიბრიდულ ორბიტას ქმნის. ორბიტები წარმოსახვითი ტეტრაედრის ოთხი კუთხისაკენაა წაგრძელებული (ვარდისფერი კონტური).*

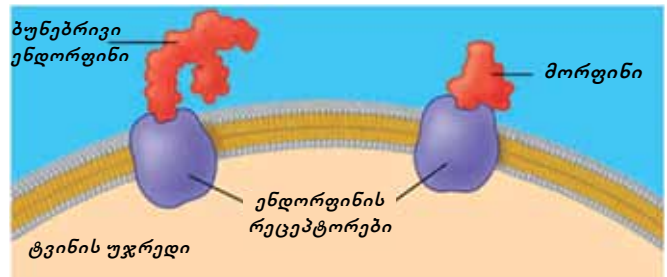


ბ) მოლეკულის ფორმის მოდელები. *სამი მოდელი, რომლებიც მოლეკულის ფორმაა, ნაჩვენებია ორ მაგალითზე: წყლისა და მეთანის. ჰიბრიდული ორბიტების მდებარეობა მოლეკულების ფორმას განსაზღვრავს.*

▲ *სურათი 2.16* **ჰიბრიდული ორბიტების შესაბამისი მოლეკულების ფორმები.**



ა) ენდორფინისა და მორფინის სტრუქტურები. *ენდორფინის მოლეკულის ჩარჩოში ჩასმული ნაწილი (მარცხნივ) ტვინში სამიზნე უჯრედებს, რეცეპტორის მოლეკულას უკავშირდება. მორფინის მოლეკულის ჩარჩოში ჩასმული ნაწილი (მარჯვნივ) მისი ახლო ანალოგია.*



ბ) ენდორფინის რეცეპტორებთან დაკავშირება. *ენდორფინის რეცეპტორები ტვინის უჯრედების ზედაპირზე უკავშირდებიან როგორც ენდორფინს, ასევე მორფინს.*

▲ *სურათი 2.17* ***მოლეკულური იმიტაცია.*** *მორფინი, ტვინის ბუნებრივ ენდორფინთან მსგავსების გამო, მოქმედებს ტკივილის შეგრძნებასა და ემოციურ მდგომარეობაზე.*

წყალბადის ბირთვებს ტეტრაედრის კუთხეებში რადიალურად უკავშირდება. უფრო დიდ მოლეკულებს, რომლებიც ნახშირბადის მრავალრიცხოვან ატომებს შეიცავენ, უფრო რთული ფორმა აქვს. მათ შორის მრავლადაა მოლეკულები, რომელთანაც ცოცხალი მატერია შედგება. თუმცა ხშირად ოთხ სხვა ატომთან დაკავშირებული ნახშირბადის ატომი, რომელსაც ტეტრაედრის ფორმა აქვს, ასეთი მოლეკულების განმეორებადი მოტივია.

მოლეკულის ფორმა ბიოლოგიაში გადამწყვეტია, რადგან ის განსაზღვრავს, როგორ ცნობენ ერთმანეთს და იძლევიან სპეციფიკურ საპასუხო რეაქციას ბიოლოგიური მოლეკულები. მხოლოდ მოლეკულებს, რომელთაც კომპლემენტარული ფორმა აქვს, შეუძლია ერთმანეთთან დაკავშირება სუსტი ბმებით. ტკივილის კონტროლის მექანიზმი ამ სპეციფიკურობის მაგალითია. ბუნებრივი სასიგნალო მოლეკულები, რომელთაც ენდორფინები ეწოდებათ, ტვინის უჯრედების ზედაპირზე სპეციფიკურ მოლეკულას — რეცეპტორს უკავშირდება და ეიფორიასა და ტკივილის გაყუჩებას იწვევს. ირკვევა, რომ მოლეკულებს, რომელთაც ენდორფინების მოლეკულის მსგავსი ფორმა აქვს, ანალოგიური ეფექტი ახასიათებს. მორფინი, ჰეროინი და სხვა ოპიატიური საშუალებები, მაგალითად, იმიტაციური ენდორფინები, ენდორფინის რეცეპტორებს ტვინში უკავშირდება **(სურათი 2.17)**. მოლეკულის ფორმის მნიშვნელობა ტვინის ქიმიაში ილუსტრირებულია სტრუქტურისა და ფუნქციის დამოკიდებულების მაგალითზე. ეს ბიოლგიის ერთ-ერთი უნიფიცირებული თემაა.

კონცეფცია შემოწმება 2.3

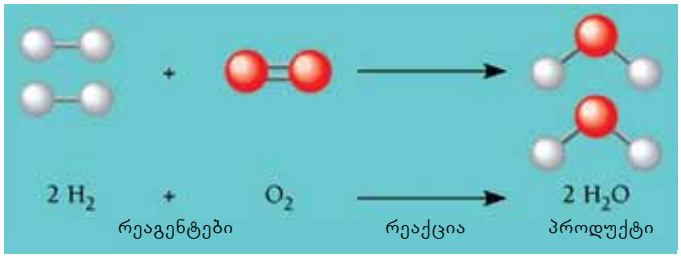
1. რატომ არის შეუძლებელი ასეთი ქიმიური სტრუქტურის არსებობა? H-C=C- H
2. განმარტეთ რა აკავებს ატომებს ერთად მაგნიუმის ქლორიდის ($MgCl_2$) კრი,სტალში.

კონცეფცია 2.4

ქიმიური რეაქციებისას წარმოიქმნება და იხლიჩება ქიმიური ბმები

ქიმიური ბმების წარმოქმნასა და გახლეჩას სდევს მატერიის შემადგენლობის ცვლილებები, მათ **ქიმიურ რეაქციებს** უწოდებენ. ამის მაგალითია რეაქცია წყალბადსა და ჟანგბადს შორის, რის შედეგადაც წყალი მიიღება.

ამ რეაქციის შედეგად იშლება H_2-ისა და O_2-ის კოვალენტური ბმები და H_2O-ს ახალი ბმა წარმოიქმნება. როდესაც ქიმიურ რეაქციას ვწერთ, საწყისი ნივთიერების, რომელსაც **რეაგენტი** ეწოდება, **პროდუქტად** გარდაქმნის აღსანიშნავად, ისარს ვიყენებთ. კოეფიციენტი მონაწილე მოლეკულების რიცხვზე მიუთითებს. მაგალითად, H_2-ის წინ კოეფიციენტი 2 ნიშნავს, რომ რეაქცია წყალბადის ორი მოლეკულით იწყება. შევნიშნავთ, რომ პროდუქტში რეაგენტების ყველა ატომი იგულისხმება. მატერია ქიმიურ რეაქცი ინახება. რეაქციას მატერიის შექმნა ან



დაშლა კი არა, მხოლოდ მისი რეორგანიზაცია შეუძლიათ.

ფოტოსინთეზი, რომელიც მწვანე მცენარეების უჯრედებში აღინიშნება, განსაკუთრებით მნიშვნელოვანი მაგალითია იმისა, როგორ ხდება მატერიის რეორგანიზაცია ქიმიური რეაქციის დროს. ადამიანები და სხვა ცხოველები, საბოლოოდ, დამოკიდებულნია ფოტოსინთეზისას წარმოქნილ საკვებსა და ჟანგბადზე და ეს პროცესი თითქმის მთელი ეკოსისტემების საფუძველია. ფოტოსინთეზის პროცესს აჯამებს შემდეგი ქიმიური სტენოგრაფიული ჩანაწერი:

$$6\,CO_2 + 6\,H_2O \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2$$

ფოტოსინთეზის ნედლეულია ნახშირორჟანგი (CO_2), რაც ჰაერიდან მიიღება და წყალი (H2O), რომელიც ნიადაგიდან შეიწოვება. მზის სინათლის მოქმედებით მცენარის უჯრედში ხდება ამ კომპონენტების გარდაქმნა შაქრად, რომელსაც გლუკოზას ($C_6H_{12}O_6$) უწოდებენ და ჟანგბადის მოლეკულად (O_2) — თანაპროდუქტად, რასაც მცენარე გარემოში გამოყოფს **(სურათი 2.18)**. მიუხედავად იმისა, რომ ფოტოსინთეზი ფაქტობრივად, მრავალი ქიმიური რეაქციის თანმიმდევრობაა, საბოლოოდ, მაინც იმავე სახისა და რაოდენობის ატომებს ვიღებთ, რაც დასაწყისში გვქონდა. უბრალოდ მატერიამ რეორგანიზაცია განიცადა მზის სინათლის მიერ მიწოდებული ენერგიის შთანთქმის შედეგად.

ზოგიერთი ქიმიური რეაქცია დასრულებულ სახეს იღებს ანუ მთელი რეაგენტები პროდუქტებად გარდაიქმნება. მაგრამ რეაქციათა უმრავლესობა — შექცევადია, წინამორბედი რეაქციის პროდუქტები შებრუნებული რეაქციის რეაგენტები ხდება. მაგალითად, წყალბადისა და აზოტის მოლეკულებს შეუძლია რეაქციაში შესვლა ამიაკის წარმოქმნა, მაგრამ ამიაკი იშლება კიდევაც და აღდგება:

$$3\,H_2 + N_2 \leftrightarrow 2\,NH_3$$

ურთიერთსაპირისპირო ისრები რეაქციის შექცევადობაზე მიუთითებს.

ერთ-ერთი ფაქტორი, რომელიც რეაქციის სიჩქარეზე ზემოქმედებს, რეაგენტების კონცენტრაციაა. რაც მეტია რეაგენტების მოლეკულათა კონცენტრაცია, მით უფრო ხშირად ეჯახებიან ისინი ერთმანეთს და შესაძლებლობა აქვთ რეაქციაში შევიდნენ ერთმანეთთან და წარმოქმნიან პროდუქტს. პროდუქტებზეც იგივე შეიძლება ითქვას. პროდუქტების აკუმულაციასთან ერთად, შეჯახებები, რომელთაც შედეგად შექცევადი რეაქცია მოსდევს, გაცილებით ხშირია. საბოლოოდ, პირდაპირი და საპირისპირო რეაქციები ერთი და იმავე სიჩქარით მიმდინარეობს, ხოლო პროდუქტებისა და რეაგენტების ფარდობითი კონცენტრაცია აღარ იცვლება. წერტილს,



▲ *სურათი 2. 18.* ***ფოტოსინთეზი: მატერიის რეორგანიზაციაა მზის ენერგიის საშუალებით.*** *მტკნარი წყლის მცენარე წყლის ჭირი (Elodea), ქიმიურ პროცესში, რომელიც ცნობილია როგორც ფოტოსინთეზი, ნახშირორჟანგისა და წყლის ატომების რეორგანიზაციით შაქარს წარმოქნის; პროცესი მზის სინათლის მეშვეობით მოდის მოქმედებაში. შაქრის დიდი ნაწილი შემდეგ სხვა საკვებ მოლეკულებად გარდაიქმნება. მოლეკულური ჟანგბადი (O2), ფოტოსინთეზის გვერდითი პროდუქტია; ყურადღება მიაქციეთ, ჟანგბადის ბუშტუკებს, რომლებიც ფოთლებიდან გამოიყოფა.*

რომელზეც რეაქციები ათანაბრებენ ერთმანთს, **ქიმიური წონასწორობა** ეწოდება. ეს დინამიკური წონასწორობაა, რეაქციები მაინც გრძელდება, მაგრამ პროდუქტებსა და რეაგენტებზე შედეგობრივი ეფექტის გარეშე. წონასწორობა იმას კი არ ნიშნავს, რომ რეაგენტები და პროდუქტები თანაბარი კონცენტრაციითაა, არამედ იმას, რომ მათი კონცენტრაცია სტაბილიზებულია გარკვეული თანაფარდობით. რეაქცია, რომელშიც ამიაკი მონაწილეობს წონასწორობას აღწევს, როდესაც ამიაკი იშლება იმავე სისწრაფით, რა სისწრაფითაც წარმოიქმნება. ამ შემთხვევაში, გაცილებით მეტია ამიაკი, ვიდრე წონასწორობაში მყოფი წყალბადი და ჟანგბადი.

ქიმიური რეაქციების თემას კვლავ დავუბრუნდებით სიცოცხლისათვის მნიშვნელოვანი სხვადასხვა ტიპის მოლეკულების დეტალური შესწავლის შემდეგ. მომდევნო თავში ყურადღებას გავამახვილებთ წყალზე ნივთიერებაზე, რომელშიც ცოცხალი ორგანიზმის ყველა ქიმიური პროცესები მიმდინარეობს.

კონცეფცია შემოწმება 2.4

1. წყალბადსა და ჟანგბადს შორის, წყლის წარმოქმნის რეაქცია სფერულ-ღერძული მოდელის სახითაა ნაჩვენები 44-ე გვერდზე. დახაზეთ ამ რეაქციის ამსახველი ელექტრონული გარსის დიაგრამა.
2. როდის უფრო სწრაფად მიიღწევა წონასწორობა, რეაგენტებიდან პროდუქტების წარმოქმნისას თუ პირიქით პროდუქტებიდან რეაგენტებისას?

(პასუხები იხილე ***A*** *დანართში)*

ძირითადი კონცეფციების შემოწმებაა:

კონცეფცია 2.1

მატერია შედგება ქიმიური ელემენტებისაგან სუფთა და შერეული სახით. შერეულ ფორმას ნაერთი ეწოდება.

- **ელემენტები და ნაერთები.** ელემენტები ქიმიურად არ იშლება სხვა ნივთიერებებად. ნაერთი შეიცავს ორ ან მეტ ელემენტს ფიქსირებული შეფარდებით.
- **სიცოცხლის ძირითადი ელემენტები.** ნახშირბადი, ჟანგბადი, წყალბადი და აზოტი ცოცხალი მატერიის დაახლოებით 96%-ს შეადგენს. გამოკვლევა. *როგორ აკეთებენ კოსმოსური გრუნტის ანალიზს სიცოცხლის ნიშნების არსებობაზე?*

კონცეფცია 2.2

ელემენტთა თვისებები მათი ატომების სტრუქტურაზეა დამოკიდებული

- **სუბატომური ნაწილაკები.** ატომი ელემენტის უმცირესი ერთეულია. ატომს აქვს ბირთვი, რომელიც დადებითად დამუხტული პროტონების, დაუმუხტავი ნეიტრონებისა და უარყოფითად დამუხტული ელექტრონების გარემომცველი ღრუბლისაგან შედგება.
- **ატომური რიცხვი და ატომური მასა.** ელექტრონულად ნეიტრალურ ატომში ელექტრონების რიცხვი პროტონების რიცხვის ტოლია.
- **იზოტოპები.** ელემენტების უმრავლესობას ორი ან მეტი იზოტოპი აქვს, ნეიტრონების განსხვავებული რიცხვით, შესაბამისად, მათი მასაც განსხვავებულია. ზოგიერთი იზოტოპი არასტაბილურია და ნაწილაკებსა და ენერგიას გამოყოფს რადიოაქტიური სახით. რადიოაქტიური ნიშანდებული ატომები ბიოლოგებს ბიოლოგიური პროცესების მონიტორინგში ეხმარება.
- **ელექტრონების ენერგეტიკული დონეები.** ატომში ელექტრონებს სპეციფიკური ენერგეტიკული დონეები უკავია, რომელთაგან თითოეული ამ ატომის ელექტრონული გარსით შეიძლება იყოს წარმოდგენილი.
- **ელექტრონის კონფიგურაცია და ქიმიური თვისებები.** ელექტრონის კონფიგურაცია ატომის ქიმიურ ქცევას განაპირობებს. ქიმიური ქცევა სავალენტო ელექტრონების – ყველაზე განაპირა შრის ელექტრონების რიცხვზეა დამოკიდებული. არასრული სავალენტო შრის მქონე ატომი ქიმიურად აქტიურია.
- **ელექტრონის ორბიტები.** ელექტრონები მოძრაობენ ორბიტებზე, სპეციფიკური ფორმის სამგანზომილებიან სივრცეში დათანმიმდევრულ შრეებზეა ლოკალიზებული.

კონცეფცია 2.3

მოლეკულის ფორმირება და ფუნქციონირება ატომებს შორის ქიმიურ მმყობლა

დამოკიდებული

- **კოვალენტური ბმა.** როდესაც ატომები ურთიერთქმედებენ და ასრულებენ თავიანთ სავალენტო შრეს, წარმოიქმნება ქიმიური ბმები. ცალკეული კოვალენტური ბმა ორ ატომს შორის სავალენტო ელექტრონების წყვილის განაწილებაა. მოლეკულები ორ ან მეტ კოვალენტურად დაკავშირებულ ატომებს შეიცავს. პოლარული კოვალენტური ბმის ელექტრონები მეტად ელექტროუარყოფითი ატომისაკენ უფრო ახლოს მიიზიდება. კოვალენტური ბმა არაპოლარულია, თუ ორივე ატომი ერთი და იგივეა და აქედან გამომდინარე, ერთნაირად ელექტროუარყოფითიც.
- **იონური ბმები.** ორი ატომი შეიძლება იმდენად განსხვავდებოდეს ელექტროუარყოფითობის მიხედვით, რომ ერთი ან მეტი ელექტრონი შეიძლება ფაქტობრივად ერთი ატომიდან მეორეზე გადავიდეს. შედეგად მიიღება უარყოფითად დამუხტული იონი (ანიონი) და დადებითად დამუხტული იონი (კათიონი). საპირისპიროდ დამუხტულ ორ იონს შორის მიზიდულობას იონური ბმა ეწოდება.
- **სუსტი ქიმიური ბმები.** წყალბადური ბმა არის სუსტი მიზიდულობა ერთ ელექტროუარყოფით ატომსა და წყალბადის ატომს შორის, რომელიც კოვალენტურადაა დაკავშირებული მეორე ელექტროუარყოფით ატომთან. ვან დერ ვაალსის ურთიერთქმედებას აღინიშნება მაშინ, როდესაც მოლეკულის დადებითი და უარყოფითი უბნები მყისიერად მიიზიდავენ ერთმანეთს. სუსტი ბმები უფრო მტკიცეს ხდის დიდი მოლეკულების ფორმას და ხელს უწყობს მოლეკულების ერთმანეთთან მიმაგრებას.
- **მოლეკულის ფორმა და ფუნქცია.** მოლეკულების ფორმა მათი ატომების სავალენტო ორბიტალების მდებარეობითაა განპირობებული. როდესაც კოვალენტური ბმა წარმოიქმნება, *s* და *p* ორბიტალები ატომის

სავალენტო გარსში შესაძლოა გაერთიანდნენ და წარმოქმნან ოთხი ჰიბრიდული ორბიტა, რომლებიც წარმოსახვითი ტეტრაედრის კუთხეებისკენაა წაგრძელებული. ამგვარი ორბიტალები განაპირობებს H_2O-ის, CH_4-ის და მრავალი სხვა უფრო რთული ბიოლოგიური მოლეკულის ფორმას. ფორმა, ჩვეულებრივ, ერთი ბიოლოგიური მოლეკულის მიერ მეორის ცნობის საფუძველია.

კონცეფცია 2.4

ქიმიური რეაქციებისას იქმნება და იშლება ქიმიური ბმები

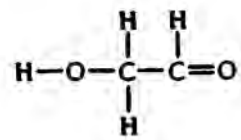
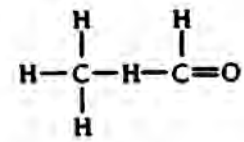
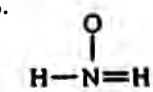
ქიმიური რეაქციებისას რეაგენტები გარდაიქმნება სხვა ნივთიერებად, მაშინ როცა მატერია ინახება. ქიმიური რეაქციების უმრავლესობა შექცევადია. ქიმიური წონასწორობა მიიღწევა მაშინ, როდესაც პირდაპირი და საპირისპირო რეაქციის სიჩქარეები თანაბარია .

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშემოწმება

1. ელემენტი იგივეა ---- სათვის, რაც ორგანო ----- სათვის.
   ა) ატომი, ორგანიზმი
   ბ) ნაერთი, ორგანიზმი
   გ) მოლეკულა, უჯრედი
   დ) ატომი, უჯრედი
   ე) ნაერთი, ორგანელა
2. ტერმინში მიკროელემენტი *მიკრო* ნიშნავს:
   ა) ელემენტი საჭიროა ძალიან მცირე რაოდენობით;
   ბ) ელემენტი შეიძლება გამოყენებულ იქნეს როგორც მარკერი ატომების მოსანიშნად ორგანიზმის მეტაბოლიზმის პროცესში;
   გ) ელემენტი ძალიან იშვიათია დედამიწაზე;
   დ) ელემენტი აუმჯობესებს ჯანმრთელობას, მაგრამ არ არის შეუცვლელი ორგანიზმის ხანგრძლივი ცხოველქმედებისათვის;
   ე) ელემენტი სწრაფად გამოიყოფა ორგანიზმიდან.
3. ^{31}P რადიოაქტიურ იზოტოპ ^{32}P-თან შედარებით აქვს:
   ა) განსხვავებული ატომური რიცხვი;
   ბ) ერთი ნეიტრონით მეტი;
   გ) ერთი პროტონით მეტი;
   დ) ერთი ელექტრონით მეტი;
   ე) განსხვავებული მუხტი.
4. ატომები შეიძლება გამოვსახოთ პროტონების, ნეიტრონებისა და ელექტრონების რაოდენობის ჩამოთვლით. მაგალითად, $2p^+$; $2n^0$; 2^{e-} – ჰელიუმისათვის. რომელი ატომია ჟანგბადის ^{18}O იზოტოპი?
   ა. $6p^+$; $8n^0$; 6^{e-}
   ბ. $8p^+$; $10n^0$; 8^{e-}
   გ. $9p^+$; $9n^0$; 9^{e-}
   დ. $7p^+$; $2n^0$; 9^{e-}
   ე. $10p^+$; $8n^0$; 9^{e-}
5. გოგირდის ატომური რიცხვია 16. გოგირდი რეაგირებს წყალბადთან კოვალენტური ბმის საშუალებით და წარმოქმნის ნაერთს — გოგირდწყალბადს. გოგირდის ელექტრონული კონფიგურაციის საფუძველზე შეიძლება წინასწარ ვივარაუდოთ, რომ ნაერთის მოლეკულური ფორმულა იქნება:

   ა. HS; ბ. HS_2; გ. H_2S; დ. H_3S_2; ე. H_4S.
6. განიხილეთ ნახშირბადის, ჟანგბადის, წყალბადისა და აზოტის ვალენტობა და განსაზღვრეთ, ამ მოლეკულებიდან რომლის არსებობის ალბათობაა უფრო მაღალი?

   ა. 
   ბ. 
   გ. 
   დ. 
7. ატომის რექციისუნარიანობა დამოკიდებულია:
   ა. ბირთვიდან გარეთა ელექტრონული შრის დაცილების საშუალო მანძილზე;
   ბ. სავალენტო შრეში გაუწყვილებელი ელექტრონების არსებობაზე;
   გ. ყველა ელექტრონული შრის პოტენციური ენერგიების ჯამზე;
   დ. სავალენტო შრის პოტენციურ ენერგიაზე;
   ე. *s* და *p* ორბიტათა ენერგიებს შორის სხვაობაზე.
8. ყველა ანიონური ატომისათვის სწორი დებულებებაა?
   ა. ატომს მეტი ელექტრონები აქვს, ვიდრე პროტონები;
   ბ. ატომს მეტი პროტონები აქვს, ვიდრე ელექტრონები;
   გ. ატომს ნაკლები პროტონები აქვს, ვიდრე იმავე ელემენტის ნეიტრალურ ატომს;
   დ. ატომს მეტი ნეიტრონები აქვს, ვიდრე პროტონები;
   ე. შედეგობრივი მუხტია 1—.
9. ტირეების ნაცვლად კოეფიციენტები უნდა მოვათავსოთ ისე, რომ ყველა ატომი პროდუქტად იქნეს მიჩნეული:

$$C_6H_{12}O_6 \rightarrow ___ C_2H_6O + ___ CO_2$$

ა. 1; 2 ბ. 2; 2 გ. 1; 3 დ. 1; 1 ე. 3; 1

10. s ნებისმიერ ქიმიურ რეაქციას, რომელმაც წონასწორობას მიაღწია,სწორად აღწერ დებულება?
ა. პროდუქტის კონცენტრაცია რეაგენტის კონცენტრაციის ტოლია;
ბ. პირდაპირი რეაქციის სიჩქარე საპირისპირო რეაქციის სიჩქარის ტოლია;
გ. როგორც პირდაპირი, ასევე საპირისპირო რეაქციები შეწყვეტილია;
დ. რეაქცია ახლა შეუქცევადია;
ე. რეაგენტები არ არის დარჩენილი.

საკონტროლო კითხვარის პასუხები იხილეთ დანართში.

დამატებითი კითხვებისათვის იხელმძღვანელეთ ვებსაიტით ან CD-ROM-ით.

ყოლექციური კაკში

ტექსტში ხაზგასმულია, რომ ბუნებრივად არსებული ელემენტების პროცენტული შემცველობა, რომლებისგანაც შედგება ადამიანის ორგანიზმი (იხ. ცხრილი 2.1), სხვა ორგანიზმებში აღმოჩენილი ელემენტების პროცენტული შემცველობის მსგავსია. როგორ ახსნით ამ მსგავსებას ორგანიზმთა შორის?

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

მდედრობითი აბრეშუმის ჭიის პეპლები (*Bombyx mori*) მამრებს იზიდავენ ქიმიური სიგნალის გამოყოფით, რომელიც ჰაერში ვრცელდება. ასეულობით მეტრით დაცილებულ მამრს შეუძლია აღმოაჩინოს ეს მოლეკულა და მისი წყაროსკენ გაფრინდეს. სენსორული ორგანოები, რომლებიც განაპირობებენ



ქცევას, სავარცხლის მსგავსი ანტენებია, რომლებიც ფოტოზე ჩანს. ანტენის თითოეული ფილამენტი აღჭურვილია ათასობით რეცეპტორული უჯრედით, რომელიც სასქესო ატრაქტანს აღმოაჩენს. წარმოადგინეთ ჰიპოთეზა იმაზე დაყრდნობით, რაც ამ თავში შეისწავლეთ და რათა ახსენით მამრი პეპლის უნარი – აღმოაჩინოს სპეციფიკური მოლეკულა ჰაერში მრავალი სხვა მოლკულის არსებობისას. რით დაასაბუთებთ თქვენს ჰიპოთეზას? შეიმუშავეთ ექსპერიმენტი ერთერთი ამ მტკიცებულების შესამოწმებლად.

მეცნიერული კვლევა

ერთხელ, ნაომი კემპბელმა, აეროპორტში ცდისას ყური მოჰკრა ასეთ განცხადებას: „პარანოია და უვიცობაა წუხდე მრეწველობასა და სოფლის მეურნეობაზე, რომელიც გარემოს თავისი ქიმიური ნარჩენებით აბინძურებს. ბოლოს და ბოლოს, ეს ნაყარნუყარიც ხომ იმავე ატომებისაგან შედგება, რაც უკვე არსებობს გარემოში“. როგორ ახსნით ამ მოსაზრებას?

3 წყალი და სიცოცხლისთვის შესაბამისი გარემო



სურათი 3.1 *დედამიწის ხედი კოსმოსიდან, რომელზეც ჩვენს პლანეტაზე წყლის სიჭარბეა ნაჩვენები*

ძირითადი კონცეფციები

3.1 **წყლის მოლეკულების პოლარობის შედეგი წყალბადური ბმებია.**

3.2 **წყლის ოთხი ემერჯენტული თვისება ხელს უწყობს დედამიწაზე სიცოცლისათვის შესაბამისი გარემოს შექმნას.**

3.3 **წყლის მოლეკულების დისოციაციას მჟავა და ფუძე პირობებამდე მივყავართ, რაც გავლენას ახდენს ცოცხალ ორგანიზმებზე.**

შესავალი

მოლეკულა, რომელიც სიცოცხლეს განაპირობებს

ასტრონომები, ახლად აღმოჩენილი პლანეტების, შორეულ ორბიტებზე მოძრავი ვარსკვლავების შესწავლისას იმედოვნებენ, რომ მზის სისტემას დაშორებულ ამ სხეულებზე, წყლის კვალს მიაგნებენ; ვინაიდან, როგორც ცნობილია, წყალი არის ნივთიერება, რომელიც აქ, დედამიწაზე, შესაძლებელს ხდის სიცოცხლის არსებობას. ყველა ჩვენი მსგავსი ორგანიზმი ძირითადად წყლისაგან შედგება და ცხოვრობს გარემოში, სადაც წყალი დომინირებს. დედამიწაზე, და შესაძლოა სხვა პლანეტებზეც, წყალი ბიოლოგიური გარემოა.

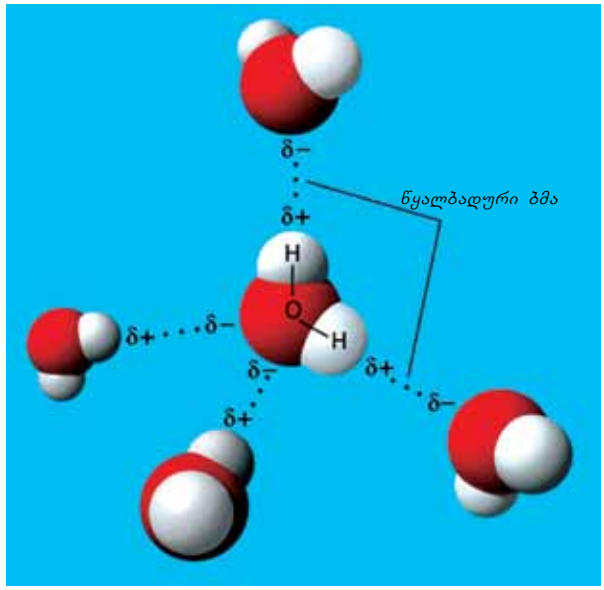
დედამიწაზე სიცოცხლე წყალში დაიწყო და ვიდრე ხმელეთზე გავრცელდებოდა, იქ 3 მილიარდი წლის განმავლობაში ვითარდებოდა. თანამედროვე სიცოცხლე, თვით ხმელეთზე სიცოცხლეც (ხმელეთის ბინადართათვის), წყალთან დაკავშირებული რჩება. ყველა ცოცხალ არსებას, ნებისმიერ სხვა ნივთიერებაზე მეტად წყალი ესაჭიროება. მაგ. ადამიანს საკვების გარეშე შეუძლია გაძლოს რამდენიმე კვირის მანძილზე, მაგრამ უწყლოდ მხოლოდ ერთ კვირას ან დაახლოებით ამდენს ძლებს. წყლის მოლეკულები მონაწილეობას იღებს ბევრ ქიმიურ რეაქციაში, რომლებიც სიცოცხლის შესანარჩუნებლადაა საჭირო. უჯრედების უმრავლეოსობა წყლით არის გარემოცული, ხოლო თვით უჯრედების 70-90% წყალი შეადგენს. დედამიწის ზედაპირის სამი მეოთხედი წყლითაა დაფარული (სურათი 3.1). თუმცა, წყლის უდიდესი ნაწილი თხევადი ფორმით არსებობს, იგი დედამიწაზე აგრეთვე ყინულისა და ორთქლის სახითაცაა წარმოდგენილი. წყალი ბუნებრივ გარემოში არსებული ერთადერთი ჩვეულებრივი ნივთიერებაა, რომელიც მატერიის სამივე ფიზიკურ მდგომარეობაში – მყარში, თხევადსა და გაზობრივში, გვხვდება.

წყლის სიჭარბე დედამიწის დასახლების მთავარი მიზეზია. კლასიკურ წიგნში, რომელსაც *გარემოს ადექვატურობა* ეწოდება, ეკოლოგი ლოურენს ჰენდერსონი აშუქებს სიცოცხლისათვის წყლის მნიშვნელობას. აღიარებს რა, რომ სიცოცხლე განიცდის გარემოსადმი ადაპტაციას ბუნებრივი სელექციის გზით, ჰენდერსონი ხაზს უსვამს იმ ფაქტს, რომ სიცოცხლის არსებობისათვის გარემო, პირველ რიგში, შესაფერისი საცხოვრებელი უნდა იყოს. ამ თავში, თქვენ შეიტყობთ თუ როგორ იძლევა წყლის მოლეკულის სტრუქტურა სხვა მოლეკულებთან, მათ შორის წყლის სხვა მოლეკულებთან, სუსტი ქიმიური ბმების წარმოქმნის საშუალებას. ეს უნარი განაპირობებს უნიკალურ თვისებებს, რომლებიც ხელს უწყობს და უზრუნველყოფს ცოცხალი სისტემების არსებობას ჩვენს პლანეტაზე. ამ თავში თქვენი ამოცანაა, განავითაროთ კონცეპტუალური გაგება იმისა, თუ როგორ უწყობს წყალი ხელს დედამიწაზე სიცოცხლისათვის შესაბამისი გარმოს შექმნას.

კონცეფცია 3.1

წყლის მოლეკულების პოლარობის შედეგი წყალბადური ბმაა

წყალი იმდენად ჩვეულებრივია, რომ იოლია მხედველობიდან გამოგვრჩეს ის ფაქტი, რომ იგი განსაკუთრებული ნივთიერებაა, მრავალი ექსტრაორდინარული თვისებით. მივყვეთ ემერჯენტული თვისებების თემას, ჩვენ შეგვიძლია თვალი გავადევნოთ წყლის უნიკალურ ქცევას, მის სტრუქტურასა და მოლეკულების ურთიერთქმედებას.



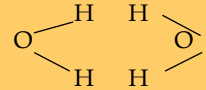
▲ *სურათი 3.2* ***წყლის მოლეკულებს შორის არსებული წყალბადური ბმები.*** *წყლის პოლარული მოლეკულის დამუხტული უბნები მეზობელი მოლეკულების საწინააღმდეგოდ დამუხტული ნაწილების მიერ მიიზიდება. თითოეულ მოლეკულას წყალბადური ბმის შექმნა მრავალ პარტნიორთან შეუძლია, ხოლო ეს ასოციაცია გამუდმებით იცვლება. ნებისმიერ შემთხვევაში, თხევად წყალში, 37°C-ზე (ადამიანის სხეულის ტემპერატურა) მოლეკულების დაახლოებით 15% ოთხ პარტნიორთან, ხანმოკლე კლასტერებში არის დაკავშირებული.*

ცალკე აღებული წყლის მოლეკულის შესწავლა თითქოს იოლია. წყალბადის ორი ატომი ჟანგბადის ატომს ერთი კოვალენტური ბმით უკავშირდება. ვინაიდან ჟანგბადი უფრო ელექტროუარყოფითია ვიდრე წყალბადი, პოლარული ბმის ელექტრონები მეტ დროს ჟანგბადის ატომის სიახლოვეს ატარებენ. სხვა სიტყვებით, ბმები, რომლებიც წყლის მოლეკულაში ატომებს ერთმანეთთან აკავშირებს, პოლარული კოვალენტური ბმებია. წყლის მოლეკულას V-მაგვარი ფორმა აქვს, იგი პოლარული მოლეკულაა, რაც იმას ნიშნავს, რომ მოლეკულის საპირისპირო ბოლოებს საწინააღმდეგო მუხტი აქვთ. ჟანგბადის უბანს მოლეკულაში ნაწილობრივ უარყოფითი მუხტი (δ–) აქვს, ხოლო წყალბადისას – ნაწილობრივ დადებითი (δ+) (იხ. სურათი 2.12).

წყლის ანომალური თვისებები ამ პოლარულ მოლეკულებს შორის მიზიდულობითაა გამოწვეული. მიზიდულობა — ელექტრულია; ერთი მოლეკულის სუსტად დადებითი წყალბადი ახლომყოფი მოლეკულის სუსტად უარყოფითი ჟანგბადის მიერ მიიზიდება. ამგვარად, ორი მოლეკულა ერთმანეთს წყალბადური ბმით უკავშირდება **(სურათი 3.2)**. თუმცა, თხევადი წყლის ნიმუშში მოლეკულების ორგანიზება გამუდმებით იცვლება; ნებისმიერ მოცემულ მომენტში, ბევრი მოლეკულა მრავალრიცხოვანი წყალბადური ბმითაა დაკავშირებული. ემერჯენტული თვისებები წყლის ექსტრაორდინარული თვისებებია, რაც წყალბადური ბმების შედეგია. იგი მოლეკულების სტრუქტურული ორგანიზაციის უფრო მაღალ საფეხურს განაპირობებს.

კონცეპტი შემოწმება 3.1

1. რა არის ელექტროუარყოფითობა და როგორ მოქმედებს იგი წყლის მოლეკულებს შორის ურთიერთქმედებაზე?
2. რატომ არის ნაკლებად სარწმუნო, რომ წყლის ორი მეზობელი მოლეკულა ამგვარად იყოს ორგანიზებული?



სავარაუდო პასუხები იხილე დანართში

კონცეპტი 3.2

წყლის ოთხი ემერჯენტული თვისება ხელს უწყობს დედამიწაზე სიცოცხლისათვის შესაფერისი გარემოს

ჩვენ განვიხილავთ წყლის ოთხ თვისებას, რომლებიც ხელს უწყობს დედამიწის, როგორც სიცოცხლისათვის შესაფერისი გარემოს ჩამოყალიბებას. ესენია: წყლის შეჭიდულობის თვისება, ტემპერატურის რეგულირების უნარი, მისი გაფართოება გაყინვისას და მისი, როგორც გამხსნელის მრავალფეროვნება.

შეჭიდულობა

წყალბადური ბმების შედეგად წყლის მოლეკულები ერთმანეთის მიმართ მჭიდროდაა განლაგებული. როდესაც წყალი თხევად მდგომარეობაშია, მისი წყალბადური ბმები ძალზედ სუსტია; მათი სიმტკიცე კოვალენტური ბმების დაახლოებით ერთ მეოცედს შეადგენს. ისინი ძალიან მაღალი სიხშირით წარმოიქმნება, იშლება და ხელახლა ფორმირდება. თითოეული წყალბადური ბმა მხოლოდ წამის რამდენიმე მეტრილიონედის განმავლობაში არსებობს, მაგრამ მოლეკულები გამუდმებით წარმოქმნიან ახალ ბმებს პარტნიორებთან. ამრიგად, ნებისმიერ შემთხვევაში, წყლის მოლეკულების დიდი პროცენტი დაკავშირებულია თავის მეზობელ მოლეკულასთან, რაც წყალს, ბევრ სხვა სითხესთან შედარებით უფრო მეტ სტრუქტურულობას ანიჭებს. მთლიანობაში, წყალბადური ბმები ნივთიერებას ერთად აკავებს. ამ ფენომენს **შეჭიდულობა** ეწოდება.

შეჭიდულობა, წყალბადური ბმების გამო, მცენარეებში ხელს უწყობს წყლისა და გახსნილი საკვები ნივთიერებების ტრანსპორტირებას მიზიდულობის საწინააღმდეგოდ **(სურათი 3.3)**. ფესვებიდან ფოთლებამდე წყალი წყლის-გამტარი უჯრედების ქსელის საშუალებით აღწევს.



◀ *სურათი 3.3* ***წყლის ტრანსპორტირება მცენარეებში.*** *ფოთლებიდან წყლის აორთქლებისას წყალი, წყლის-გამტარი უჯრედების საშუალებით, რომლებიც ამ შემთხვევაში, ხის ზროშია განლაგებული, ფესვებიდან ზემოთ ადის. წყალბადური ბმებით განპირობებული შეჭიდულობა, ხელს უწყობს უჯრედში წყლის სვეტის ერთად შეკავებას. წყლის მოლეკულების ადჰესია უჯრედის კედელთან ეხმარება მათ დედამიწის მიზიდულობის ძალის დაძლევაში. ამ თვისებების გამო, ყველაზე მაღალ ხეებს შეუძლიათ წყლის ტრანსპორტირება 100 მეტრზე (მ) უფრო მეტ სიმაღლეზე, რაც დაახლოებით, ნიუ-იორკ სიტიში „ემფაია სთეით ბილდინგის“ სიმაღლის ერთ მეოთხედს შეადგენს.*

ფოთლიდან წყლის აორთქლებასთან ერთად, წყალბადური ბმები აიძულებს წყლის მოლეკულებს დატოვოს ბოჭკოები, რათა მოლეკულებმა ქვემოთ იმოძრაონ, ხოლო აღმა სვლა კი, ფესვებიდან მთელ სიგრძეზე, წყლის-გამტარი უჯრედების საშუალებით ხდება. **ადჰესია,** ერთი ნივთიერების მეორის მიმართ ჩაჭიდება, აგრეთვე თამაშობს გარკვეულ როლს. წყლის შეჭიდულობა უჯრედების კედლებთან ხელს უწყობს წინ აღუდგეს დედამიწის მიზიდულობის ძალას.

წყლის შეჭიდულობასთან არის დაკავშირებული **ზედაპირული დაჭიმულობა** — საზომი იმისა, თუ რამდენად ძნელია სითხის ზედაპირის გაჭიმვა ან დარღვევა. წყალს, ყველა სხვა სითხესთან შედარებით უფრო დიდი ზედაპირული დაჭიმულობა აქვს. წყალსა და ჰაერს შორის სივრცის შუალედში არის წყლის მოლეკულების კანონზომიერი წყობა, რომელიც ერთმანეთსა და წყლის ქვედა ფენას წყალბადური ბმებით აკავშირებს. ამითაა განპირობებული წყლის მოქმედების ხასიათი, თითქოს იგი უხილავი აპკით იყოს დაფარული. თქვენ შეიძლება დაუკვირდეთ წყლის ზედაპირულ დაჭიმულობას, თუ ჭიქას ოდნავ გადაავსებთ წყლით; წყალი კიდეს ასცდება. მოვიყვანოთ სხვა მაგალითი ბიოლოგიიდან: ზოგიერთ ცხოველს შეუძლია იდგეს, იაროს, ან ირბინოს წყალზე მისი ზედაპირის დაურღვეველად (სურათი 3.4).

ტემპერატურის რეგულირება

წყალი არეგულირებს ჰაერის ტემპერატურას, რადგან იგი, უფრო თბილი ჰაერიდან შთანთქავს სითბოს, ხოლო დაგროვილ სითბოს უფრო გრილ ჰაერში გამოჰყოფს. წყალი მოქმედებს როგორც სითბოს ბანკი, ვინაიდან მას შუძლია შედარებით დიდი რაოდენობით სითბოს შთანთქმა და გამოჰყოფა, რომლის დროსაც საკუთრივ მისი ტემპერატურა უმნიშვნელოდ იცვლება. წყლის ამ უნარის გასაგებად, ჩვენ ჯერ მოკლედ უნდა გავეცნოთ სითბოსა და ტემპერატურას.

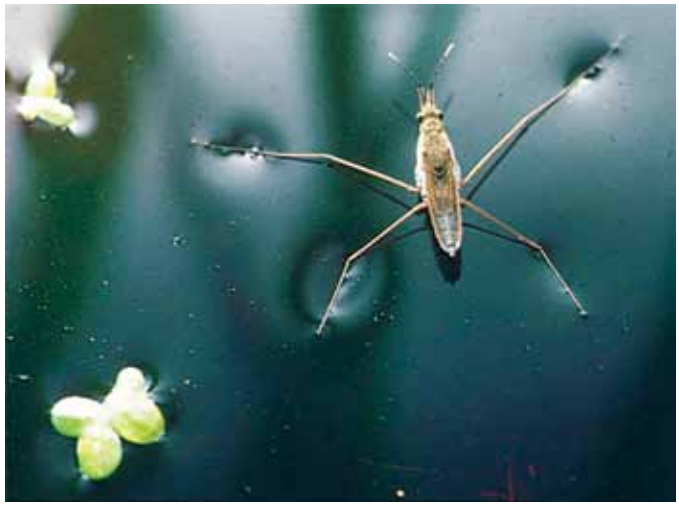
წყალი და ტემპერატურა

ყველაფერს რაც მოძრაობს **კინეტიკური ენერგია,** ანუ მოძრაობის ენერგია გააჩნია. ატომებსა და მოლეკულებს კინეტიკური ენერგია აქვთ, რადგან ისინი ყოველთვის მოძრაობაში არიან, თუმცა აუცილებლად ერთი გარკვეული მიმართულებით არ მოძრაობენ. რაც უფრო სწრაფად მოძრაობს მოლეკულა, მით მეტია მისი კინეტიკური ენერგია. **სითბო** არის *მთელი* კინეტიკური ენერგიის რაოდენობის საზომი, რაც მატერიის სხეულში მოლეკულური მოძრაობითაა გამოწვეული. **ტემპერატურა** არის სითბოს ინტენსივობის საზომი, რომელიც მოლეკულების *საშუალო* კინეტიკური ენერგიითაა განპირობებული. როდესაც იზრდება მოლეკულების საშუალო სიჩქარე, თერმომეტრი მას ტემპერატურის მომატებით აღრიცხავს. სითბო და ტემპერატურა ერთმანეთთანაა დაკავშირებული, მაგრამ ერთი და იგივე არ არის. მოცურავის ტემპერატურა, რომელიც ლა-მანშის სრუტეში მიცურავს, უფრო მაღალია ვიდრე წყლის, მაგრამ ოკეანე, მისი მოცულობის გამო, გაცილებით მეტ სითბოს შეიცავს.

როდესაც განსხვავებული ტემპერატურის ორ საგანს ერთად ათავსებენ, სითბო უფრო თბილი საგნიდან უფრო გრილს გადაეცემა, ვიდრე ორივე საგნის ტემპერატურა ერთმანეთს არ გაუტოლდება. უფრო გრილ საგანში, მოლეკულებს სიჩქარე უფრო თბილი საგნის კინეტიკური ენერგიის ხარჯზე ემატებათ. ყინულის კუბი სასმელს აცივებს არა სითხისათვის სიცივის დამატებით, არამედ იმის გამო, რომ იგი სითხიდან სითბოს შთანთქავს, საკუთრივ ყინულის დნობისას.

ამ წიგნში, ჩვენ ტემპერატურის მაჩვენებლად **ცელსიუსის სკალას** გამოვიყენებთ (ცელსიუსი შემოკლებით ^{o}C-თი აღინიშნება). ზღვის დონეზე წყალი 0^{o}C-ზე იყინება და დუღს 100^{o}C-ზე. ადამიანის სხეულის ტემპერატურა საშუალოდ 37^{o}C-ია, ხოლო კომფორტული ოთახის ტემპერატურა დაახლოებით 20-25^{o}C.

სითბოს ერთეული, რომელიც მოსახერხებელია გამოსაყენებლად და ამ წიგნშია მოცემული, არის **კალორია (კალ).** კალორია არის სითბოს ის რაოდენობა, რომელიც საჭიროა 1 გ წყლის 1^{o}C-ით გასაბობად. და პირიქით, კალორია აგრეთვე არის სითბოს ის რაოდენობა, რომელიც გამოიყოფა 1 გ წყლის 1^{o}C-ით გაცივებისას. **კილოკალორია (კკალ),** 1 000 კალ, არის სითბოს ის რაოდენობა, რომელიც საჭიროა 1 კილოგრამი (კგ) წყლის ტემპერატურის 1^{o}C-ით ასაწევად. (საკვების პაკეტებზე აღნიშნული „კალორიები“, ფაქტიურად კილოკალორიებია). კიდევ ერთ ენერგიის აღმნიშვნელი ერთეული, რომელიც ამ წიგნში გამოიყენება არის **ჯოული (ჯ).** ერთი ჯოული 0.239 კალორიის ტოლია; ერთი კალორია 4.184 ჯოულს უტოლდება.



◀ *სურათი 3.4* ***წყალზე სიარული.*** *წყლის მაღალი ზედაპირული დაჭიმულობა, წყალბადური ბმების ერთობლივი ძალის შედეგია, რაც საშუალებას აძლევს წყლის მზომელებს იარონ გუბურის ზედაპირზე.*

წყლის მაღალი კუთრი თბოტევადობა

წყლის უნარი მოახდინოს ტემპერატურის სტაბილიზაცია მისი შედარებით მაღალი კუთრი თბოტევადობის შედეგია. ნივთიერების **კუთრი თბოტევადობა** განისაღვრება როგორც სითბოს რაოდენობა, რომლის შთანთქმა ან დაკარგვა უნდა მოხდეს 1 გ ამ ნივთიერების ტემპერატურის $1^{o}C$-ით შესაცვლელად. ჩვენთვის უკვე ცნობილია წყლის კუთრი თბოტევადობა, რადგან ჩვენ კალორია განვსაზღვრეთ როგორც სითბოს რაოდენობა, რომელიც იწვევს 1 გ წყლის ტემპერატურის $1^{o}C$-ით შეცვლას. აქედან გამომდინარე, წყლის კუთრი თბოტევადობა არის 1 კალორია/გ/გრადუს ცელსიუსზე, აბრავიატურა – 1 კალ/გ/^{o}C. ბევრ სხვა ნივთიერებასთან შედარებით, წყალს უჩვეულოდ მაღალი კუთრი თბოტევადობა აქვს. მაგალითად, ეთილის სპირტის (სპირტის სახეობაა ალკოჰოლურ სასმელებში) კუთრი თბოტევადობაა 0.6 კალ/გ/^{o}C, რაც იმას ნიშნავს, რომ მხოლოდ 0.6 კალორიაა საჭირო 1 გ ეთილის სპირტის ტემპერატურის $1^{o}C$-ით ასაწევად.

მაღალი კუთრი თბოტევადობის გამო წყლის ტემპერატურა, სხვა ნივთიერებებთან შედარებით, ნაკლებად იცვლება, როდესაც იგი შთანთქავს ან კარგავს სითბოს მოცემულ რაოდენობას. იმის მიზეზი, რომ თქვენ შეიძლება თითი დაგეწვათ ქურაზე მდგარი ქვაბის ლითონის სახელურზე ხელის შეხებისას, მაშინ როცა წყალი ქვაბში ჯერ კიდევ ნელთბილია, ისაა, რომ წყლის კუთრი თბოტევადობა ათჯერ აღემატება რკინისას. სხვა სიტყვებით, მხოლოდ 0.1 კალ საჭირო 1 გ რკინის ტემპერატურის $1^{o}C$-ით ასაწევად. კუთრი თბოტევადობა შეიძლება ჩაითვალოს იმის საზომად, თუ რამდენად კარგად ეწინააღმედეგება ნივთიერება საკუთარი ტემპერატურის ცვლილებას, როდესაც იგი შთანთქავს ან გამოჰყოფს სითბოს. წყალი ეწინააღმდეგება ტემპერატურის ცვლილებას; ხოლო როდესაც ტემპერატურას იცვლის, იგი შთანთქავს ან გამოჰყოფს შედარებით დიდი რაოდენობით სითბოს ყოველი გრადუსით ცვლილებისას.

წყლის მაღალ კუთრ თბოტევადობას, მის ბევრ სხვა თვისებათა მსგავსად, წყალბადურ ბმებამდე მივყავართ. სითბო, წყალბადური ბმების დაშლისას შთაინთქმება, ხოლო წყალბადური ბმების წარმოქმნისას – გამოიყოფა. ერთი კალორია სითბო წყლის ტემპერატურის შედარებით ნაკლებ ცვლილებას იწვევს, ვინაიდან, ვიდრე წყლის მოლეკულები უფრო სწრაფად მოძრაობას დაიწყებენ, სითბოს უდიდესი ნაწილი წყალბადური ბმების გასახლეჩად გამოიყენება. როდესაც წყლის ტემპერატურა მცირედ დაბლა იწევს, მრავალი დამატებითი წყალბადური ბმა წარმოიქმნება და ენერგიის მნიშნელოვანი რაოდენობა სითბოს სახით გამოთავისუფლდება.

რა მიმართებაშია წყლის მაღალი კუთრი თბოტევადობა დედამიწაზე არსებულ სიცოცხლესთან? წყლის დიდ მოცულობას შეუძლია შთანთქოს და დააგროვოს დიდი რაოდენობით მზის ენერგია დღისით, ზაფხულის პერიოდში, და მხოლოდ რამდენიმე გრადუსით გათბეს. ხოლო ღამით, და ზამთრის პერიოდში, წყალს, რომელიც თანდათან ცივდება, შეუძლია ჰაერის გათბობა. ეს არის მიზეზი იმისა, რომ სანაპიროზე, ჩვეულებრივ, უფრო რბილი კლიმატია, ვიდრე ხმელეთის შიდა რეგიონებში. წყლის მაღალი კუთრი თბოტევადობა აგრეთვე ამჟღავნებს ტენდენციას მოახდინოს ოკეანის ტემპერატურის სტაბილიზაცია, ქმნის ხელსაყრელ გარემოს წყალქვეშ სიცოცხლისათვის. ამრიგად, მისი კუთრი თბოტევადობის გამო წყალი, რომელიც დედამიწის უდიდეს ნაწილს ფარავს, ინარჩუნებს ტემპერატურის ფლუქტუაციებს წყალში და ხმელეთზე, სიცოცხლისათვის დასაშვებ ფარგლებში. ამასთან, იმის გამო, რომ ორგანიზმები უპირატესად წყლისაგან შედგება, მათ უფრო მეტად შესწევთ უნარი წინ აღუდგნენ თავიანთი საკუთარი ტემპერატურის ცვლილებას, ვიდრე იმ შემთხვევაში, ნაკლები თბოტევადობის სითხისაგან რომ შედგებოდნენ.

გაცივება აორთქლებით

ნებისმიერი სითხის მოლეკულები ერთმანეთის მიმართ ახლოს რჩებიან, ვინაიდან ისინი მიიზიდავენ ერთმანეთს. მოლეკულები საკმაოდ სწრაფად მოძრაობენ, რათა გადალახონ ეს მიზიდულობა; მათ შეუძლიათ გამოეყონ სითხეს და შეურთდნენ ჰაერს გაზის სახით. სითხის ამ ტრანსფორმაციას სითხიდან გაზში ორთქლის წარმოქმნა ან *აორთქლება* ეწოდება. შეგახსენებთ, რომ მოლეკულების მოძრაობის სიჩქარე ვარირებს და რომ ტემპერატურა, მოლეკულების *საშუალო* კინეტიკური ენერგიაა. თვით დაბალ ტემპერატურაზეც კი ყველაზე სწრაფი მოლეკულა შეიძლება ჰაერში აღმოჩნდეს. ზოგიერთი აორთქლება ნებისმიერ ტემპერატურაზე მიმდინარეობს; მაგალითად, ჭიქა წყალი ოთახის ტემპერატურაზე საბოლოო ჯამში აოთქლდება. თუ სითხეს შეათბებობენ, მოლეკულების საშუალო კინეტიკური ენერგია გაიზრდება და სითხე უფრო სწრაფად აორთლდება.

აორთქლების სითბო არის სითბოს ის რაოდენობა, რომელსაც შთანთქავს 1 გ სითხე, თხევადი მდგომარეობიდან გაზობრივში გარდაქმნისას. ამავე მიზეზით, წყალს მაღალი



▲ *სურათი 3.5* ***ყინული – კრისტალური სტრუქტურა და მოტივტივე ბარიერი.*** *ყინულის სამგანზომილებიან კრისტალში, თითოეული მოლეკულა წყალბადური ბმითაა დაკავშირებული ოთხ მეზობელთან. ვინაიდან კრისტალი მოცულობითია, ყინულს ნაკლები მოლეკულები აქვს, ვიდრე იმავე მოცულობის თხევად წყალს. სხვა სიტყვებით, ყინული ნაკლებად მკვრივია ვიდრე თხევადი წყალი. მოტივტივე ყინული ხდება ბარიერი, რომელიც იცავს თხევად წყალს უფრო ცივი ჰაერისაგან. აქ ნაჩვენებ ზღვის ორგანიზმს* ***euphausid*** *ხამანწკას უწოდებენ; ფოტო გადაღებულია ანტარქტიკის ყინულქვეშ.*

კუთრი თბოტევადობა აქვს, და ამასთან, სითხეების უმრავლესობასთან შედარებით — მაღალი აორთქლების სითბო. 25°C-ზე, 1 გ წყლის ასაორთქლებლად დაახლოებით 580 კალ სითბოა საჭირო — თითქმის ორჯერ მეტი, რაც საჭიროა 1 გ სპირტის ან ამიაკის ასაორთქლებლად. მაღალი აორთქლების სითბო წყლის კიდევ ერთი ემერჯენტული თვისებაა, რომელიც განპირობებულია წყალბადური ბმებით, რომლებიც უნდა დაირღვეს, ვიდრე მოლეკულები შესძლებენ სითხიდან გამოსვლას.

წყლის მაღალი აორთქლების სითბო ხელს უწყობს დედამიწაზე ზომიერი კლიმატის შექმნას. მზის სითბოს მნიშვნელოვანი ნაწილი, რომელსაც ტროპიკული ზღვები შთანთქავს ზედაპირული წყლის აორთქლებისას იხარჯება. შემდეგ, ტენიანი ტროპიკული ჰაერი ცირკულირებს პოლუსების მიმართულებით, კონდენსირებისას გამოჰყოფს სითბოს და წვიმას წარმოქმნის.

სითხის აორთქლებასთან ერთად, სითხის ზედაპირი, რომელიც რჩება, ცივდება. ამ შემთხვევაში **აორთქლებით გაცივებას** აქვს ადგილი, ვინაიდან „ყველაზე ცხელი“ მოლეკულები, რომელთაც ყველაზე მაღალი კინეტიკური ენერგია აქვთ, როგორც ჩანს, გადავლენ გაზობრივ მდგომარეობაში. თითქოს კოლეჯის ასი ყველაზე სწრაფი მორბენალი სხვა სკოლაში გადავიდა; ხოლო დარჩენილი სტუდენტების საშუალო სიჩქარე კი – შემცირდა.

წყლის აორთქლებით გაცივება ხელს უწყობს ტემპერატურის სტაბილურობას ტბებში და წყალსაცავებში და ამასთან, წარმოადგენს მექანიზმს, რომელიც ახდენს ხმელეთის ორგანიზმების პრევენციას გადახურებისაგან. მაგალითად, წყლის აორთქლება მცენარის ფოთლებიდან, ხელს უწყობს ფოთლის ქსოვილების დაცვას მზის სინათლეზე მეტისმეტი გათბობისაგან. ოფლის აორთქლება ადამიანის კანიდან განაბნევს სხეულის სითბოს და ხელს უწყობს გადახურებისაგან პრევენციას ცხელ დღეს, როდესაც დაძაბული მოქმედებისას ჭარბი სითბო გამომუშავდება. სიცხეში ჭარბი ტენიანობა დისკომფორტს აძლიერებს, რადგან წყლის მაღალი კონცენტრაცია, რომელიც ჰაერში ორთქლდება, სხეულიდან ოფლის აორთქლებას აინჰიბირებს.

წყლის მასის იზოლაცია მოტივტივე ყინულის მიერ

წყალი იმ მცირერიცხოვან ნივთიერებებს მიეკუთვნება, რომელიც მყარ მდგომარეობაში ნაკლებად მკვრივია, ვიდრე თხევადში. სხვა სიტყვებით, ყინული ტივტივებს თხევად წყალზე. მაშინ როცა სხვა ნივთიერებები გამყარებისას იკუმშება, ამ დროს წყალი ფართოვდება. ამ ეგზოტიკური ქცევის მიზეზი, კიდევ ერთხელ, წყალბადურ ბმებია. 4°C-ზე უფრო მაღალ ტემპერატურაზე, წყალი სხვა სითხეების მსგავსად იქცევა, ფართოვდება გათბობისას და იკუმშება გაცივებისას. წყალი გაყინვას იწყებს, როდესაც მისი მოლეკულები საკმარისად ენერგიულად აღარ მოძრაობენ საკუთარი წყალბადური ბმების გასახლეჩად. როდესაც ტემპერატურა 0°C-მდე ეცემა, წყალი კრისტალურ მესერში ემწყვდევა, წყლის თითოეული მოლეკულა წარმოქმნის ბმებს ოთხ პარტნიორთან (სურათი 3.5). წყალბადური ბმები მოლეკულებს ერთმანეთისაგან საკმაოდ დაცილებით, „ხელის გაწვდენაზე“, ამყოფებენ, რის გამოც, 4°C-ზე, ყინული დაახლოებით 10%-ით უფრო ნაკლები სიმკვრივისაა (10%-ით ნაკლები მოლეკულებია იმავე მოცულობაში), ვიდრე თხევადი წყალი. როდესაც ყინული შთანთქავს საკმარისი რაოდენობით სითბოს, და მისი ტემპერატურა 4°C-ის ზევით ადის, მოლეკულები თავისუფლდებიან და უახლოვდებიან ერთმანეთს. 4°C-ზე წყალი მაქსიმალურ სიმკრივეს აღწევს

და შემდეგ გაფართოებას იწყებს, რადგან მოლეკულები უფრო სწრაფად მოძრაობენ. დაიმახსოვრეთ, რომ თვით თხევად წყალშიც კი მოლეკულები ერთმანეთთან დაკავშირებული არიან წყალბადური ბმებით, თუმცა, მხოლოდ დროებით: წყალბადური ბმები გამუდმებით იშლება და ხელახლა წარმოიქმნება.

ყინულის წყალზე ტივტივის უნარი, მისი გამყარების პროცესში გაფართოების გამო, გარემოს ადექვატურობის მნიშვნელოვანი ფაქტორია. ყინული რომ იძირებოდეს, ამის შედეგად ყველა გუბურა, ტბა და ოკეანეებიც კი გაიყინებოდა და გამყარდებოდა, ხოლო სიცოცხლე დედამიწაზე, როგორც ვიცით, შეუძლებელი გახდებოდა. ზაფხულის პერიოდში ოკეანის მხოლოდ ზედა ფენა გალღვებოდა რამდენიმე გოჯის სიღრმეზე. ამის ნაცვლად, როდესაც წყლის ღრმა მასა ცივდება, მოტივტივე ყინული ახდენს მის ქვემოთ მყოფი თხევადი წყლის იზოლაციას და იძლევა სიცოცხლის არსებობის შესაძლებლობას გაყინული ზედაპირის ქვეშ, როგორც ეს ნახ. 3.5 გამოსახულ ფოტოზეა ნაჩვენები.

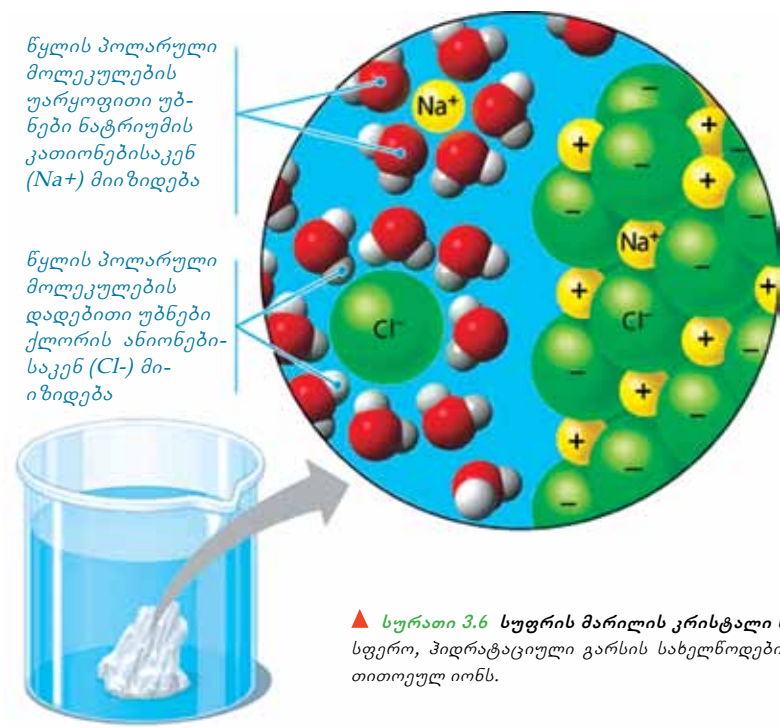
სასიცოცხლო ხსნარი

ჭიქა წყალში მოთავსებული შაქრის ნატეხი იხსნება. რის შემდეგაც ჭიქა შაქრისა და წყლის ერთგვაროვან ნარევს შეიცავს, გახსნილი შაქრის კონცენტრაცია ნარევში ყველგან ერთი და იგივე იქნება. სითხეს, რომელიც ორი ან მეტი ნივთიერების მთლიანად ჰომოგენური ნარევია, **ხსნარი** ეწოდება, ხოლო ნივთიერებას, რომელიც გახსნილია მასში, **გახსნილი ნივთიერება**. ამ შემთხვევაში, წყალი არის გამხსნელი, ხოლო შაქარი — გახსნილი ნივთიერება. **წყალხსნარი** არის ხსნარი, სადაც წყალი გამხსნელია.

შუა საუკუნეების ალქიმიკოსები ცდილობდნენ აღმოეჩინათ უნივერსალური გამხსნელი, რომელიც ყველაფერს გახსნიდა. მათ ნახეს, რომ წყალზე უკეთ არაფერი მოქმედებს. თუმცა, წყალი არ არის უნივერსალური გამხსნელი; ეს რომ ასე ყოფილიყო, იგი გახსნიდა ნებისმიერ ჭურჭელს, რომელშიც ის ინახება, მათ შორის ჩვენს უჯრედებსაც. მაგრამ წყალი ძალიან მრავალფეროვანი გამხსნელია; ეს არის თვისება, რომელსაც წყლის მოლეკულის პოლარობასთან მივყავართ.

მაგალითად დავუშვათ, რომ იონური ნაერთის, ნატრიუმის ქლორიდის (NaCl) კრისტალი მოთავსებულია წყალში (სურათი 3.6). კრისტალის ზედაპირზე ნატრიუმისა და ქლორის იონები გამხსნელისაკენ არის მიმართული. ამ იონებსა და წყლის მოლეკულებს აქვთ ორმხრივი აფინურობა ელექტრონული მიზიდულობის გამო. წყლის მოლეკულის ჟანგბადის უბნები უარყოფითად არის დამუხტული და ნატრიუმის კათიონებს ეჭიდებიან. წყლის მოლეკულის წყალბადის უბნები კი დადებითადაა დამუხტული და ქლორის ანიონის მიერ მიიზიდება. ამის შედეგად, წყლის მოლეკულები გარს ერტყმის ნატრიუმისა და ქლორის ცალკეულ იონებს, აცალკევებს და იცავს ერთმანეთისაგან. წყლის მოლეკულის სფეროს, თითოეული გახსნილი იონის ირგვლივ, **ჰიდრატაციული გარსი** ეწოდება. მარილის კრისტალის ზედაპირიდან მის სიღრმეში მომუშავე წყალი საბოლოოდ ყველა იონს ხსნის. ამის შედეგია ორი გახსნილი ნივთიერება – ნატრიუმის კათიონები და ქლორიდის ანიონები, რომლებიც ჰომოგენურადაა შერეული წყალში, გამხსნელში. სხვა იონური ნაერთებიც აგრეთვე იხსნება წყალში. მაგალითად, ზღვის წყალი, ცოცხალი უჯრედების მსგავსად ძალიან მრავალფეროვან გახსნილ იონებს შეიცავს.

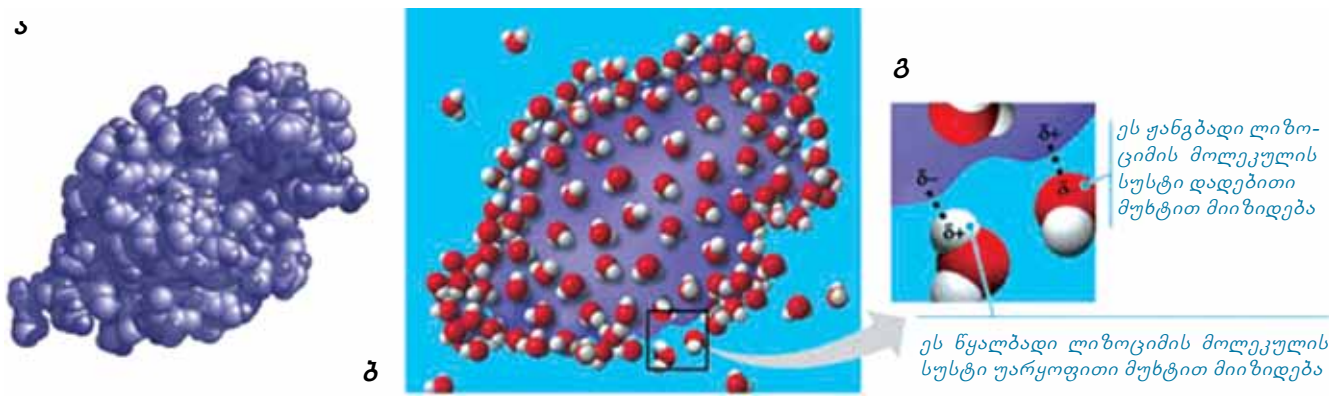
წყალში რომ გაიხსნას არ არის აუცილებელი, რომ ნაერთი იონური იყოს; ნაერთები, რომლებიც არაიონური პოლარული მოლეკულებისაგან შედგება, როგორც მაგ. შაქრები, აგრეთვე წყალში ხსნადია. თვით ისეთი დიდი მოლეკულებიც კი როგორც ცილებია, შეიძლება წყალში გაიხსნას თუ მათ ზედაპირზე იონური და პოლარული უბნები აქვთ (სურათი 3.7). პოლარული ნაერთის ბევრი სახეობა (იონურთან ერთად), როგორიცაა ბიოლოგიური სითხეები — სისხლი, ცნებარის წვენი და უჯრედული სითხე — წყალში იხსნება. წყალი სასიცოცხლო გამხსნელია.



▲ *სურათი 3.6* ***სუფრის მარილის კრისტალი წყალში გახსნისას.*** *წყლის მოლეკულების სფერო, ჰიდრატაციული გარსის სახელწოდებით, გარს ერტყმის გახსნილი ნივთიერების თითოეულ იონს.*

ჰიდროფილური და ჰიდროფობური ნივთიერებები

წყლის მიმართ აფინურ ნებისმიერ ნივთიერებას, იქნება იგი იონური თუ პოლარული, **ჰიდროფილურს** უწოდებენ (ბერძნულად *hydro* ნიშნავს წყალს, ხოლო *philios* – მოყვარულს). ზოგიერთ შემთხვევაში, ნივთიერებები შეიძლება ჰიდროფილური იყოს და ფაქტიურად არ იხსნებოდეს. მაგალითად, უჯრედის



(ა) ლიზოციმის მოლეკულა უწყლო გარემოში
(ბ) ლიზოციმის მოლეკულა (მეწამული) ისეთ წყლიან გარემოში, როგორიცაა ცრემლები ან ნერწყვი
(გ) ცილის ზედაპირის პოლარული უბნები წყლის მოლეკულებს იზიდავს

▲ *სურათი 3.7* ***წყალში ხსნადი ცილა.*** *ამ სურათზე ნაჩვენებია ადამიანის ლიზოციმი – ცილა, რომელიც ცრემლსა და ნერწყვში გვხვდება და ანტიბაქტერიული მოქმედება აქვს.*

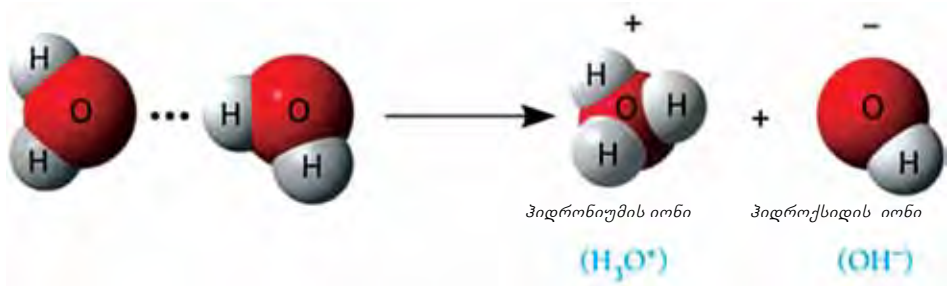
ზოგიერთი კომპონენტი ისეთი დიდი მოლეკულაა (ან მრავალი მოლეკულის კომპლექსია), რომ ისინი არ იხსნება. ამის ნაცვლად, ისინი სუსპენდირებული რჩებიან უჯრედის წყლიან სითხეში. ასეთი ნარევი არის **კოლოიდი**, ნატიფი ნაწილაკების სტაბილური სუსპენზია სითხეში. ჰიდროფილური ნივთიერების სხვა მაგალითი, რომელიც არ იხსნება, არის ბამბა – მცენარეული პროდუქტი. ბამბა ცელულოზის გიგანტური მოლეკულებისაგან შედგება, ნაერთისაგან, რომელსაც მრავალრიცხოვანი ნაწილობრივ დადებითად და ნაწილობრივ უარყოფითად დამუხტული უბნები აქვს, რომლებიც ერთმანეთს პოლარული ბმებით უკავშირდება. წყალი ეკვრის ცელულოზის ბოჭკოებს. ამრიგად, ბამბის პირსახოცი დიდ სამუშაოს ასრულებს სხეულის შემშრალებისას და ამასთან, სარეცხის მანქანაში არ იხსნება. ცელულოზა, მცენარის წყლის გამტარი უჯრედების კედლებშიც გვხვდება; თქვენ უკვე წაიკითხეთ თუ წყლის ადჰესია ჰიდროფილურ კედლებზე როგორ აძლევს წყალს ტრანსპორტირების საშუალებას.

რა თქმა უნდა, არის ნივთიერებები, რომლებიც არ არიან აფინური წყლის მიმართ. ნივთიერებები, რომლებიც არაიონური და არაპოლარულია, ფაქტიურად განდევნის წყალს. ამ ნივთიერებებს უწოდებენ (ბერძნულად *phobos* – შიში). მაგალითი სამზარეულოდან — მცენარეული ზეთი – რომელიც, როგორც თქვენთვის ცნობილია, მტკიცედ არ ერევა წყლისფუძიან ნივთიერებებს, მაგალითად ძმარს. ზეთის მოლეკულების ჰიდროფობური ქცევა ძირითადად, შედარებით არაპოლარული ბმების, ამ შემთხვევაში, ნახშირბადსა და წყალბადს შორის ბმების არსებობის შედეგია, რომლებიც ელექტრონებს თითქმის თანაბრად ინაწილებენ. ზეთის მონათესავე ჰიდროფობური მოლეკულები უჯრედის მემბრანის მთავარი ინგრედიენტებია (წარმოიდგინეთ რა დაემართებოდა უჯრედს მისი მემბრანა ხსნადი რომ ყოფილიყო).

გახნილი ნივთიერების კონცენტრაცია წყალხსნარებში

ბიოლოგიური ქიმია „სველი“ ქიმიაა. ორგანიზმში, რეაქციების უმრავლესობაში წყალში გახნილი ნივთიერებები მონაწილეობს. ქიმიური რეაქციების გასაგებად, უნდა ვიცოდეთ თუ რამდენი ატომი და მოლეკულაა ჩართული მასში. ამრიგად, მნიშვნელოვანია გავიგოთ თუ როგორ უნდა გამოვთვალოთ წყალხსნარში წყალში გახსნილი ნივთიერების კონცენტრაცია (გახსნილი ნივთიერების მოლეკულების რიცხვი ხსნარის მოცულობაში).

ექსპერიმენტის ჩატარებისას, მოლეკულების რიცხვის გამოსათვლელად, მასას ვიყენებთ. ჩვენთვის ცნობილია თითოეული ატომის მასა მოცემულ მოლეკულაში, ასე რომ, შეგვიძლია გამოვთვალოთ მისი **მოლეკულური მასა**, რომელიც უბრალოდ, მოლეკულაში მისი ყველა ატომის მასების ჯამის ტოლია. მაგალითისათვის, გამოვთვალოთ შაქრის (საქაროზის) მოლეკულური მასა, რომლის მოლეკულური ფორმულაა $C_6H_{12}O_6$. ნახშირბადის ატომის მასა, დამრგვალებული დალტონებში 12-ია, წყალბადის ატომის მასა – 1, ხოლო ჟანგბადის ატომის მასა კი — 16. ამრიგად, საქაროზის მოლეკულური მასა 342 დალტონია. რა თქმა უნდა, მოლეკულების მცირე რაოდენობის აწონვა არაპრაქტიკულია. ამის გამო, ჩვენ ნივთიერებებს ჩვეულებრივ იმ ერთეულებში ვზომავთ, რომელთაც მოლი ეწოდება. ისევე როგორც დუჟინი ყოველთვის ნიშნავს 12 საგანს, ერთი **მოლი (მოლ)** წარმოადგენს ობიექტების ზუსტ რიცხვს — 6.02×10^{23}, რომელსაც ავოგადროს რიცხვი ეწოდება. გამომდინარე იქიდან, თუ როგორ იქნა თავდაპირველად განსაზღვრული ავოგადროს რიცხვი და *დალტონის* ერთეული, 1 გრამში 6.02×10^{23} დალტონია. ეს მნიშვნელოვანია, რადგან ჩვენ ერთხელ განვსაზღვრეთ ისეთი მოლეკულის მოლეკულური მასა როგორიც საქაროზაა. ჩვენ შეგვიძლია იგივე რიცხვის გამოყენება (342), მაგრამ *გრამის*



ერთეულში, საქაროზის 6.02×10^{23} მოლეკულის მასის, ანუ ერთი მოლი საქაროზის (მას ზოგჯერ *მოლარულ მასას* უწოდებენ) წარმოსადგენად. ამრიგად, ლაბორატორიაში ერთი მოლი საქაროზის მისაღებად 342 გ უნდა ავწონოთ.

მოლებში ქიმიური ნივთიერებების რაოდენობის გაზომვის პრაქტიკული უპირატესობა იმაში მდგომარეობს, რომ ერთი ნივთიერების მოლი მოლეკულების ზუსტად იმდენივე რიცხვს შეიცავს, რამდენსაც ნებისმიერი სხვა ნივთიერების ერთი მოლი. თუ A ნივთიერების მოლეკულური მასა 342 დალტონია, ხოლო B ნივთიერების — 10 დალტონი, მაშინ A ნივთიერების 342 გ-ში მოლეკულების იგივე რიცხვი იქნება, რაც B ნივთიერების 10 გ-ში. ეთილის სპირტის (C_2H_5O) ერთი მოლი აგრეთვე შეიცავს 6.02×10^{23} მოლეკულას, მაგრამ მისი მასა მხოლოდ 46 გ-ია, ვინაიდან ეთილის სპირტის მოლეკულური მასა საქაროზის მოლეკულურ მასაზე ნაკლებია. მოლებში გაზომვა მოსახერხებელია ლაბორატორიაში მომუშავე მეცნიერებისათვის ნივთიერებების მოლეკულების ფიქსირებული თანაფარდობით შესარევად.

როგორ შეგვიძლია მოვამზადოთ ერთი ლიტრი (ლ) ხსნარი, რომელიც 1 მოლ წყალში გახსნილ საქაროზას შეიცავს? ამისათვის უნდა ავწონოთ 342 გ საქაროზა, თანდათან დავუმატოთ წყალი და ვურიოთ, ვიდრე შაქარი მთლიანად არ გაიხსნება. შემდეგ დავუმატოთ საკმარისი რაოდენობით წყალი ისე, რომ ხსნარის მთელი მოცულობა 1 ლ-მდე შევავსოთ. ამ კუთხით, ჩვენ გვაქვს საქაროზის 1-მოლარული (1 *M*) ხსნარი. **მოლარობა** — გახსნილი ნივთიერების მოლების რაოდენობა ხსნარის ერთ ლიტრში — არის კონცენტრაციის ერთეული, რომელსაც ბიოლოგები წყალხსნარებისათვის ყველაზე ხშირად იყენებენ.

კონცეფცია შემოწმება 3.2

1. აღწერეთ თუ როგორ უწყობს ხელს წყლის თვისებები ხეში წყლის აღმა მოძრაობას.
2. განმარტეთ პოპულარული გამონათქვამი: „ეს სითბო კი არა, ტენია“.
3. როგორ შეიძლება წყლის გაყინვამ რიყის ქვები გაბზაროს?
4. როგორ დაამზადებდით 0.5 მოლარულ (0.5 *M*) ნატრიუმის ქლორიდის (NaCl) ხსნარს? (Na-ის ატომური მასა 23 დალტონია, ხოლო Cl-ის — 35.5 დალტონი).

სავარაუდო პასუხები იხილე *A* დანართში

კონცეფცია 3.3

წყლის მოლეკულების დისოციაციას მივყავართ მჟავა და ფუძე გარემომდე, რაც გავლენას ახდენს ცოცხალ ორგანიზმებზე

წყალბადის ატომი, რომელიც წყლის ორ მოლეკულას შორის წყალბადურ ბმაში იღებს მონაწილეობას, შემთხვევით შეიძლება ერთი მოლეკულიდან მეორისაკენ გადაადგილდეს. როდესაც ეს ხდება, წყალბადის ატომი ტოვებს ელექრონს და ფაქტიურად **წყალბადის იონად**, ცალკეულ პროტონად გარდაიქმნება, რომლის მუხტია 1+. წყლის მოლეკულამ, რომელმაც პროტონი დაკარგა, ახლა ჰიდროქსიდის იონად (OH^-) გარდაიქმნება, რომლის მუხტია 1—. პროტონი წყლის სხვა მოლეკულას უკავშირდება და მას ჰიდრონიუმის მოლეკულად (H_3O^+)გარდაქმნის. ქიმიური რეაქცია ჩვენ შეგვიძლია ამ გზით გამოვსახოთ.

თუმცა, ფაქტიურად ასე ხდება, ჩვენ შეგვიძლია პროცესი გამარტივებული გზით წარმოვიდგინოთ – როგორც წყლის მოლეკულის დისოციაცია (სეპარაცია) წყალბადისა და ჰიდროქსიდის იონებად.

$$H_2O \leftrightarrow \underset{\text{წყალბადის იონი}}{H^+} + \underset{\text{ჰიდროქსიდის იონი}}{OH^-}$$

როგორც ორმხრივი ისრები მიუთითებს, ეს შექცევადი რეაქციაა, რომელიც დინამიურ წონასწორობას აღწევს, როდესაც წყალი იმავე სიჩქარით დისოცირდება, რა სიჩქარითაც ხელახლა წარმოიქმნება H^+-დან და OH^--დან. როგორც ეს ტოლობა მიუთითებს, წყლის მოლეკულების კონცენტრაცია ბევრად აღემატება H^+-ისა და OH^- -ის კონცენტრაციებს. ფაქტიურად, სუფთა წყალში, ყოველი 554 მილიონიდან მხოლოდ წყლის ერთი მოლეკულა დისოცირდება. თითოეული იონის კონცენტრაცია სუფთა წყალში არის 10^{-7} *M* (25°C). ეს ნიშნავს, რომ 1 ლიტრ სუფთა წყალში არის მოლის მხოლოდ ერთი ათმემილიონედი წყალბადის იონი და ჰიდროქსიდის იონის იგივე რაოდენობა.

მიუხედავად იმისა, რომ წყლის დისოციაცია შექცევადი და სტატისტიკურად იშვიათია, იგი სიცოცხლის ქიმიაში უკი-

დურესად მნიშვნელოვანია. წყალბადისა და ჰიდროქსიდის იონები ძალიან რეაქციისუნარიანია. მათი კონცენტრაციების ცვლილება მკვეთრად მოქმედებს უჯრედის ცილებზე და სხვა რთულ მოლეკულებზე. როგორც ვნახეთ, H^+ და OH^- კონცენტრაციები სუფთა წყალში ტოლია, მაგრამ გარკვეული ტიპის ხსნარების დამატება, რომელთაც მჟავა ან ფუძე ეწოდება არღვევს ამ წონასწორობას. ბიოლოგები ე. წ. pH სკალას იყენებენ, იმის განსასაზღვრად თუ რამდენად მჟავა ან ფუძეა (მჟავას საპირისპირო) ხსნარი. ამ თავში თქვენ შეიტყობთ მჟავების, ფუძეების, pH-ის შესახებ და თუ რატომ მოქმედებს შეუქცევადად ორგანიზმებზე pH-ის ცვლილება.

pH-ის ცვლილებით გამოწვეული ზემოქმედება

pH-ის სკალის განხილვამდე განვიხილოთ რა არის მჟავები და ფუძეები და როგორ ურთიერთქმედებენ ისინი წყალთან.

მჟავები და ფუძეები

რა იწვევს წყალხსნარში H^+-ის და OH^- -ის იონების კონცენტრაციის წონასწორობის დარღვევას? როდესაც ნივთიერებები, რომელთაც მჟავებს უწოდებენ წყალში იხსნება, მათ დამატებითი H^+ შეაქვთ წყალში. განმარტების თანახმად, რომელსაც ბიოლოგები ხშირად იყენებენ, **მჟავა** არის ნივთიერება, რომელიც ხსნარში წყალბადის იონების კონცენტრაციას ზრდის. მაგალითად, როდესაც წყალს მარილმჟავა (HCl) ემატება, ქლორიდის იონიდან წყალბადის იონები დისოცირდება.

$$HCl \rightarrow H^+ + Cl^-$$

H^+-ის დამატებითი წყაროს (წყლის დისოციაცია სხვა წყაროა) შედეგად მიიღება ხსნარი, რომელიც მეტ H^+-ს შეიცავს ვიდრე OH^- -ს. ასეთი ხსნარი ცნობილია როგორც მჟავა ხსნარი.

ნივთიერებას, რომელიც ხსნარში წყალბადის იონების კონცენტრაციას ამცირებს, **ფუძე** ეწოდება. ზოგიერთი ფუძე პირდაპირ ამცირებს H^+-ის კონცენტრაციას წყალბადის იონების მიღებით. მაგალითად, ამიაკი (NH_3) მოქმედებს როგორც ფუძე, როდესაც არასაზიარო ელექტრონული წყვილი აზოტის სავალენტო გარსზე ხსნარიდან მიიზიდავს წყალბადის ატომს, რის შედეგადაც ამონიუმის იონი ($NH4^+$) წარმოიქმნება:

$$NH_3 + H^+ \leftrightarrow NH_4^+$$

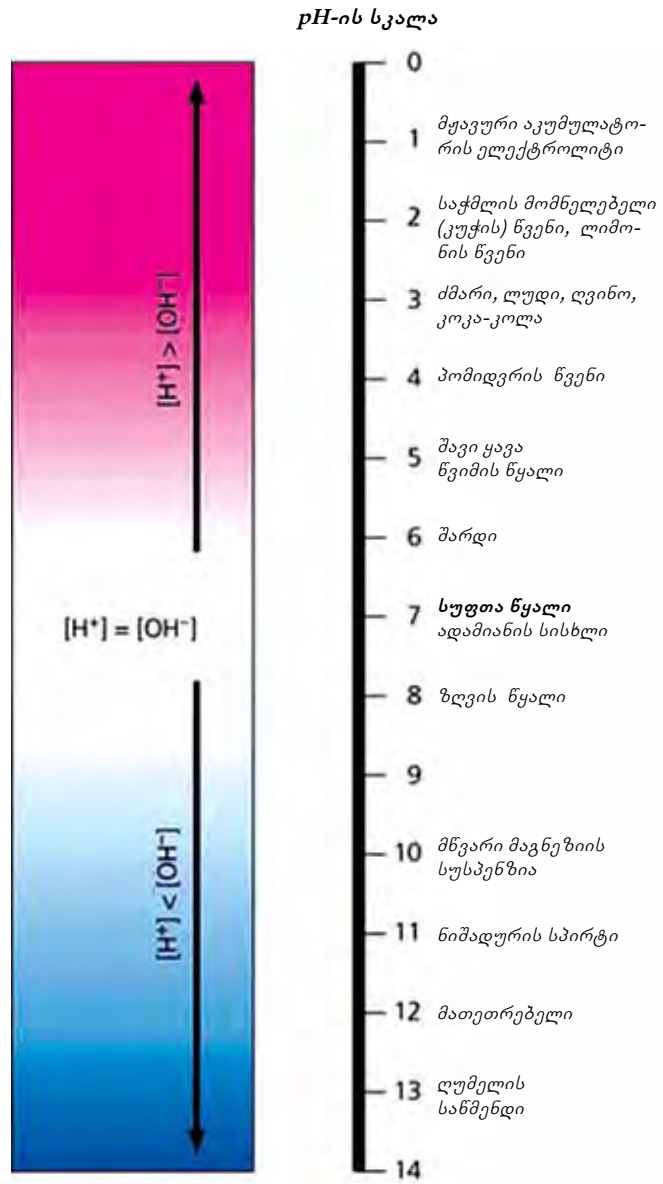
სხვა ფუძეები არაპირდაპირ, დისოციაციის გზით, ჰიდროქსიდის იონის წარმოქმნით ამცირებენ H+-ის კონცენტრაციას, რომელიც შემდეგ, ხსნარში წყალბადის იონთან ურთიერთქმედებს, წყლის წარმოქმნით. ერთი ფუძე, რომელიც ამ გზით მოქმედებს ნატრიუმის ჰიდროქსიდია (NaOH), რომელიც წყალში იონებად დისოცირდება:

$$NaOH \rightarrow Na^+ \ OH^-$$

სხვა შემთხვევაში, ფუძე ამცირებს H^+-ის კონცენტრაციას. ხსნარს, რომელშიც H^+-ის და OH^--ის კონცენტრაციები ტოლია, ნეიტრალურს უწოდებენ.

შევნიშნავთ, რომ HCl-ის და NaOH-ის რეაქციებისათვის ერთმაგი ისარი გამოიყენება. ეს ნაერთები წყალში შერევისას სრულად დისოცირდებიან და აქედან გამომდინარე, მარილმჟავას ძლიერ მჟავას უწოდებენ, ხოლო ნატრიუმის ფუძეს (ჰიდროქსიდს) ძლიერ ფუძეს. ამის საპირისპიროდ ამონიუმი შედარებით სუსტი ფუძეა. ორმაგი ისრები ამიაკის რეაქციაში მიუთითებს, რომ წყალბადის იონების შებოჭვა და გამოთავისუფლება შექცევადი რეაქციაა, თუმცა წონასწორობა აქ ფიქსირებული თანაფარდობითაა NH_4^+ -დან NH_3 –კენ.

არსებობს აგრეთვე სუსტი მჟავები, რომლებიც შექცევადად გამოათავისუფლებენ და უკან იბრუნებენ წყალბადის იონებს. მაგალითად, ნახშირბადის მჟავა, რომელსაც არსებითი ფუნქცია აქვს მრავალ ორგანიზმში:



► *სურათი 3.8* ***pH-ის სკალა და pH-ის მნიშვნელობები ზოგიერთი წყალხსნარისათვის.***

$$H_2CO_3 \leftrightarrow HCO_3^- + H^+$$

ნახშირმჟავა — *ბიკარბონატის იონი* — *წყალბადის იონი*

როდესაც წყალს ნახშირმჟავა ემატება, რეაქციის წონასწორობა მარცხნივ იხრება. ერთ ჯერზე მოლეკულების მხოლოდ 1% დისოცირდება. და მაინც, ეს საკმარისია იმისათვის რომ H^+ -ის და OH^--ის წონასწორობა ნეიტრალურიდან გადაიხაროს.

pH-*ის სკალა*

ნებისმიერ წყალხსნარში 25°C-ზე, H^+ -ისა და OH^--ის კონცენტრაციები მუდმივია და 10-14-ის ტოლია. ეს შეიძლება ასე დაიწეროს:

$$[H^+]\,[OH^-] = 10^{-14}$$

ამ ტოლობაში ფრჩხილებში მასში ჩაწერილი ნივთიერების მოლური კონცენტრაციაა მითითებული. ნეიტრალურ ხსნარში ოთახის ტემპერატურაზე (25°C), $[H^+]$ = 10-7 და $[OH^-] = 10^{-7}$, ამრიგად, ამ შემთხვევაში, 10-14 მათი ნამრავლია — $10^{-7} \times 10^{-7}$. თუ ხსნარს საკმარისი მჟავა ემატება $[H^+]$-ის 10^{-5} *M*-მდე გასაზრდელად, მაშინ $[OH^-]$ ექვივალენტური რაოდენობით 10-9 *M*-მდე მცირდება (შევნიშნავთ, რომ $10^{-5} \times 10^{-9} = 10^{-14}$). ეს მუდმივი დამოკიდებულება გამოხატავს მჟავებისა და ფუძეების ქცევას წყალხსნარებში. მჟავა არა მარტოუმატებს წყალბადის იონებს ხსნარს, არამედ ართმევს ჰიდროქსიდის იონებსაც, ვინაიდან H^+ ურთიერთქმედებს OH^- -თან, წყლის წარმოქმნით. ფუძეს საპირისპირო გავლენა აქვს, ზრდის OH^--ის კონცენტრაციას, მაგრამ ამცირების H^+-ისას, წყლის წარმოქმნით. თუ წყალს საკმარისი რაოდენობით ფუძე ემატება OH^--ის კონცენტრაციის 10^{-4} *M*-მდე ასაწევად, ეს იწვევს H^+-ის კონცენტრაციის 10^{-10} *M*-მდე დაცემას. თუ ჩვენთვის ცნობილია წყალხსნარში H^+-ის ან OH^--ის კონცენტრაცია, შეგვიძლია მეორე იონის კონცენტრაცია დავადგინოთ.

ვინაიდან ხსნარების H^+-ის და OH^- -ის კონცენტრაციები 100 ტრილიონი, ან უფრო მეტი კოეფიციენტით შეიძლება იცვლებოდეს, მეცნიერებმა აღმოაჩინეს ამ ცვლილების გამოსახვის უფრო მოსახერხებელი გზა ვიდრე მოლ/ლიტრში. pH-ის სკალა **(სურათი 3.8)** H^+-ისა და OH^- -ის კონცენტრაციების დიაპაზონია ლოგარითმის გამოყენებით. ხსნარის **pH** განისაზღვრება როგორც წყალბადის იონის კონცენტრაციის უარყოფითი ლოგარითმი (ფუძე 10):

$$pH = -\log [H^+]$$

ნეიტრალური წყალხსნარისათვის $[H^+]$ 10^{-7} *M*-ია, რაც ტოლია:

$$-\log 10^{-7} = -(-7) = 7$$

შევნიშნავთ, რომ H+-ის კონცენტრაციის *ზრდასთან* **ერთად** pH *მცირდება*. **აღსანიშნავია აგრეთვე, რომ მიუხედავად იმისა, რომ** pH-ის სკალა დამოკიდებულია H^+-ის კონცენტრაციაზე, იგი OH^--ის კონცენტრაციასაც გულისხმობს. ხსნარში, რომლის pH-ია 10, წყალბადის იონთა კონცენტრაცია 10^{-10} *M*-**ია, ხოლო ჰიდროქსიდის იონთა კონცენტრაცია** – 10^{-4} *M*.

25°C-ზე ნეიტრალური წყალხსნარის pH 7-ია, სკალის შუაწერტილი. pH-ის სიდიდე, რომელიც 7-ზე ნაკლებია, აღნიშნავს მჟავა ხსნარს: რაც უფრო დაბალია ციფრი, მით უფრო მჟავა ხსნარია. ფუძე ხსნარებისათვის pH 7-ზე ნაკლებია. ბიოლოგიური სითხეების უმრავლესობის pH დიაპაზონი 6-8. თუმცა, არის რამდენიმე გამონკლისი, მათ შორის ადამიანის კუჭის წვენის ძლიერი მჟავა, რომლის pH დაახლოებით 2-ის ტოლია.

შეგახსენებთ, რომ pH-ის თითოეული ერთეული H^+-ისა და OH^--ის ათჯერად სხვაობას წარმოადგენს. სწორედ ეს მათემატიკური თვისება ხდის pH სკალას ასე კომპაქტურს. ხსნარი, რომლის pH-ია 3, ორჯერ უფრო მჟავე კი არ არის ხსნარზე, რომლის pH-ია 6, არამედ ათასჯერ უფრო მჟავე. როდესაც ხსნარის pH მცირედ, H^+-ის და OH^--ის კონცენტრაციები ფაქტიურად არსებითად იცვლება.

ბუფერები

ცოცხალი ორგანიზმების უმრავლესობის შიდა pH ახლოსაა 7-თან. pH-ის მცირეოდენი ცვლილებაც კი შესაძლოა საზიანო აღმოჩნდეს, რადგან უჯრედის ქიმიური პროცესები ძალიან მგრძნობიარეა წყალბადისა და ჰიდროქსიდის იონების კონცენტრაციების მიმართ.

ბუფერების არსებობა ბიოლოგიურ სითხეებში შესაძლებლობას იძლევა შენარჩუნებულ იქნას შედარებით მუდმივი pH, მიუხედავად მჟავის ან ფუძის დამატებისა. **ბუფერები** ნივთიერებებია, რომლებიც ხსნარში მინიმუმამდე ამცირებს H^+-ისა და OH^--ის კონცენტრაციების ცვლილებებს. მაგალითად ბუფერები, ჩვეულებრივ ადამინის სისხლის pH-ს ძალიან ახლოს 7.4-თან ინარჩუნებენ, რაც სუსტი ფუძეა. ადამიანს არ შეუძლია რამდენიმე წუთზე მეტ ხანს გაძლება, თუ მისი სისხლის pH 7-მდე დაეცემა ან 7.8-მდე აიწევს. ნორმალურ პირობებში, სისხლის ბუფერული თვისებები ასეთი მერყეობის პრევენციას ახდენს.

ხსნარიდან ბუფერი, წყალბადის იონებს მათი სიჭარბისას იღებს და ხსნარს მათი ნაკლებობისას გადასცემს. ბუფერული ხსნარების უმრავლესობა სუსტ მჟავას და მის შესაბამის ფუძეს შეიცავს, რომელიც შექცევად რეაქციაში შედის წყალბადის იონთან. რამდენიმე ბუფერია, რომელთაც წვლილი შეაქვთ ადამინის სისხლისა და ბევრი სხვა ბიოლოგიური ხსნარის pH-ის სტაბილურობაში. ერთ-ერთი, როგორც უკვე აღინიშნა, არის ნახშირმჟავა (H_2CO_3), რომელიც ბიკარბონატის იონისა და წყალბადის იონის წარმოქმნით დისოცირდება:

$$H_2CO_3 \underset{\text{პასუხი pH შემცირებაზე}}{\overset{\text{პასუხი pH მომატებაზე}}{\rightleftharpoons}} HCO_3^- + H^+$$

H^+-ის დონორი (მჟავა) — *H^+-ის აქცეპტორი (ფუძე)* — *წყალბადის იონი*

ქიმიური წონასწორობა ნახშირმჟავასა და ბიკარბონატს შორის მოქმედებს როგორც pH-ის რეგულატორი, რეაქციის გადახრა მარცხნივ ან მარჯვნივ, ისევე როგორც ხსნარში მიმდინარე სხვა პროცესები, უმატებს ან აცილებს წყალბადის იონებს. თუ სისხლში H^+-ის იონების კონცენტრაცია კლებას



◀ *სურათი 3.9* ***მჟავე წვიმები და მათი გავლენა ტყეებზე.*** *მჟავე წვიმები ანადგურებენ ხეებს ტყეებში. აქ გამოხატულია ჩეხეთის რესპუბლიკის სოჭნარი.*

იწყებს (ანუ pH იმატებს), რეაქცია მარჯვნივ გადაიხრება და მეტი კარბონმჟავა დისოცირდება და ავსებს წყალბადის იონებს. მაგრამ როდესაც სისხლში H^+-ის კონცენტრაცია მატებას იწყებს (როდესაც pH კლებულობს), რეაქცია მარცხნივ გადადის, HCO_3^- (ფუძე) ხსნარს წყალბადის იონებს აცილებს და H_2CO_3-ს წარმოქმნის. ამრიგად, კარბონმჟავა-ბიკარბონატული ბუფერული სისტემა შედგება ერთმანეთთან წონასწორობაში მყოფი მჟავისა და ფუძისაგან. სხვა ბუფერების უმრავლესობა აგრეთვე მჟავა-ფუძე წყვილია.

მჟავური ნალექის საშიშროება

იქიდან გამომდინარე, რომ მთელი სიცოცხლე წყალზეა დამოკიდებული, მდინარეების, ტბების და ზღვების დაბინძურება გარემოს დაცვის მწვავე პრობლემაა. ერთ-ერთი ყველაზე უფრო სერიოზული დარტყმა, რაც წყლის ხარისხზე აისახება, მჟავა ნალექია. დაუბინძურებელი წვიმის წყლის pH დაახლოებით 5.6-ია – სუსტი მჟავა, რაც ნახშირორჟანგიდან და წყლიდან ნახშირმჟავას (კარბონჟავას) წარმოქმნითაა განპირობებული. **მჟავური ნალექი** ეხება წვიმას, თოვლს ან ნისლს, რომლის pH ნაკლები ან მეტია 5.6-ზე.

მჟავა ნალექი უპირატესად ატმოსფეროში გოგირდისა და აზოტის ოქსიდების – გაზობრივი ნაერთების არსებობითაა გამოწვეული, რომლებიც ჰაერში რეაქციაში შედიან წყალთან და წარმოქმნიან ძლიერ მჟავებს, რომლებიც დედამიწას წვიმის ან თოვლის სახით უბრუნდება. ამ ოქსიდების ძირითადი წყარო ნამარხი საწვავის (ქვანახშირი, ნავთობი და გაზი) წვაა ქარხნებსა და ავტომობილებში. ელექტროსადგურები, რომლებიც წვავენ ქვანახშირს, უფრო მეტ ამ პოლუტანტს წარმოქმნიან, ვიდრე ნებისმიერი სხვა ცალკეული წყარო. ქარი ფანტავს ამ პოლუტანტებს და მჟავური წვიმები შესაძლოა სამრეწველო ცენტრებიდან ასეულობით კილომეტრის დაშორებით მოვიდეს. პენსილვანიისა და ნიუ-იორკის ცალკეულ რაიონებში 2001 წლის დეკემბერში მოსული ნალექის pH საშუალოდ 4.3 იყო, რაც დაახლოებით 20-ჯერ აღემატება ნორმალური წვიმის pH-ს. მჟავური ნალექი ბევრ სხვა რეგიონშიც მოდის, მათ შორის აღმოსავლეთ კანადაში, წყნარი ოკეანის ჩრდილო-დასავლეთის კასკადურ მთაგრეხილზე და ევროპისა და აზიის გარკვეულ რეგიონებში **(სურათი 3.9)**.

მჟავურმა ნალექმა შესაძლოა ზიანი მიაყენოს სიცოცხლეს ტბებსა და მდინარეებში. ამას გარდა, მჟავური ნალექი მიწაზე დაცემისას ჩარეცხავს კალციუმისა და მაგნიუმის იონებს, რაც ჩვეულებრივ, ნიადაგის ბუფერული ზონის შექმნას უწყობს ხელს და მცენარეთა ზრდისათვის აუცილებელ საკვებს წარმოადგენს. ამავე დროს, სხვა მინერალები, როგორიცაა მაგ. ალუმინი, ტოქსიკურ კონცენტრაციას აღწევს, რადგან შემჟავება ზრდის მათ ხსნადობას. მჟავური ნალექების გავლენას განიცდის როგორც ჩრდილოეთ ამერიკის, ისე ევროპის ზოგიერთი ტყის მასივი (იხილე სურათი 3.9). თუმცა, გამოკვლევები გვიჩვენებს, რომ ჩრდილოეთ ამერიკის ტყეების უმრავლესობა ამჟამად არ იმყოფება მჟავური ნალექების ზემოქმედების ქვეშ.

წარმატება, რომელსაც ჩვენ მივაღწიეთ მჟავური ნალექების შემცირებაში, იძლევა ოპტიმიზ მის საფუძველს, რომ მომავალში წყლის რესურსების ხარისხი შენარჩუნდება (იხილე თავი 54). ეს ყოველივე მხოლოდ ხალხზეა დამოკიდებული, რომელიც ზრუნავს გარემოს დაცვაზე. აუცილებელია იმ გადამწყვეტი როლის გაცნობიერება, რომელსაც წყალი ასრულებს გარემოს შესაბამისობის უზრუნველსაყოფად დედამიწაზე სიცოცხლის გასაგრძელებისთვის.

კონცეპტუალური შემოწმება 3.3

1. ფუძე ხსნართან შედარებით, რომლის pH-ია 9, იმავე მოცულობის მჟავა ხსნარს, რომლის pH-ია 4, ___ ჯერ მეტი წყალბადის იონი (H^+) აქვს.
2. HCl ძლიერი მჟავაა, რომელიც წყალში მთლიანად დისოცირდება: $HCl \rightarrow H^+ + Cl^-$. რა არის 0.01 *M* HCl-ის pH?

მე-3 თავის შემოწმება

ძირითადი კონცეფციების შემოწმებაა:

კონცეფცია 3.1

წყალბადური ბმები წყლის მოლეკულების პოლარობის შედეგია

- წყალბადური ბმა წარმოიქმნება, როდესაც წყლის ერთი მოლეკულის ჟანგბადი ელექტრულად მიიზიდება წყალბადის მეზობელი მოლეკულის მიერ. წყლის მოლეკულებს შორის წყალბადური ბმები წყლის უჩვეულო თვისებების საფუძველია

  აქტივობა: წყლის პოლარობა

კონცეფცია 3.2

წყლის ოთხი ურთიერთქმედი თვისება ხელს უწყობს დედამიწაზე სიცოცხლისთვის ხელსაყრელი გარემოს შექმნას

- **შეჭიდულობა.** წყალბადური ბმები ერთმანეთთან ახლოს ინარჩუნებს წყლის მოლეკულებს, ხოლო შეჭიდულობა, მცენარის მიკროსკოპულ ბოჭკოებში, ხელს უწყობს წყლის გადაადგილებას ქვემოდან ზემოთ. წყალბადური ბმები აგრეთვე განაპირობებს წყლის ზედაპირულ დაჭიმულობას.

  აქტივობა: წყლის შეჭიდულობა.

- **ტემპერატურის რეგულირება.** წყალბადური ბმები ანიჭებს წყალს კუთრ თბოტევადობას. წყალბადური ბმების დაშლისას სითბო აბსორბირდება, ხოლო წარმოქმნისას – გამოთავისუფლდება, რაც ხელს უწყობს ტემპერატურული ფლუქტუაციების მინიმუმამდე დაყვანას. ეს პროცესი ქმნის სიცოცხლისთვის ხელსაყრელ გარემოს. გაცივება აორთქლებით წყლის მაღალი აორთქლების სითბოთია განპირობებულია. წყლის მოლეკულებს უნდა ჰქონდეთ შედარებით მაღალი კინეტიკური ენერგია წყალბადური ბმების გასახლეჩად. წყლის მოლეკულების ეს ენერგეტიკული აორთქლების დანაკარგი აცივებს ზედაპირს.

- **წყლის მასის იზოლაცია მოტივტივე ყინულით.** ყინული ნაკლებ მკვრივია, ვიდრე თხევადი წყალი, ვინაიდან მისი უფრო მეტად ორგანიზებული წყალბადური ბმები კრისტალური ფორმის გაფართოებას იწვევს. ნაკლები სიმკვრივე განაპირობებს ყინულის ტივტივს, რაც ტბებისა და პოლარული ზღვების გაყინული ზედაპირის ქვეშ სიცოცხლის არსებობის საშუალებას იძლევა.

- **სასიცოცხლო სითხე.** წყალი უჩვეულოდ მრავალფეროვანი სითხეა, ვინაიდან მისი პოლარული მოლეკულები დამუხტული და პოლარული ნივთიერებებისკენ მიიზიდება. წყლის მოლეკულებით გარშემორტყმულ იონები ან პოლარული ნივთიერებები იხსნება და მათ **გახსნილი ნივთიერებები** ეწოდებათ. ჰიდროფილური ნივთიერებები წყლის მიმართ აფინურები არიან: ჰიდროფობური ნივთიერებები კი – არა. მოლარობა, ხსნარის ერთ ლიტრში გახსნილი ნივთიერების მოლების რაოდენობა, გამოიყენება როგორც გახსნილი ნივთიერების საზომი ხსნარში. მოლი არის ნივთიერების მოლეკულების განსაზღვრული რიცხვი. ნივთიერების მოლის მასა გრამებში იგივეა რაც მოლეკულური რიცხვი დალტონებში.

კონცეფცია 3.3

წყლის მოლეკულების დისოციაციას მივყავართ მჟავა და ფუძე გარემომდე, რაც უარყოფით გავლენას ახდენს ცოცხალ ორგანიზმებზე

- ***pH*-ის ცვლილების გავლენა.** წყალი H+-ის და OH^--ის იონებად დისოცირდება. H^+-ის კონცენტრაცია გამოიხატება როგორც pH, სადაც pH = - log $[H^+]$. მჟავები წყალხსნარებში გასცემენ დამატებით H^+-ს; ფუძეები გასცემენ OH^--ს ან იღებენ H^+-ს. ბუნებრივ ხსნარებში 25°C-ზე $[H^+] = [OH^-] = 10\text{-}7$ *M*, ხოლო pH = 7. მჟავა ხსნარში $[H^+]$ მეტია ვიდრე $[OH^-]$, ხოლო pH ნაკლებია 7-ზე. ფუძე ხსნარში, $[H^+]$ ნაკლებია ვიდრე $[OH^-]$ და pH 7-ზე მეტია. ბიოლოგიურ სითხეებში ბუფერები ეწინააღმდეგება pH-ის ცვლილებებს. ბუფერი შედგება მჟავა-ფუძე წყვილისაგან, რომელიც შექცევადად შედის რეაქციაში წყალბადის იონებთან.

  აქტივობა: წყლის მოლეკულების დისოციაცია
  აქტივობა: მჟავები, ფუძეები და pH

- **მჟავური ნალექის საშიშროება.** მჟავური ნალექი, არის წვიმა, თოვლი ან ნისლი, რომლის pH 5.6-ზე ნაკლებია. ხშირ შემთხვევაში, იგი ჰაერში, წყლის ორთქლსა და გოგირდის ან აზოტის ოქსიდებს შორის რეაქციის შედეგია, რომლებიც ნამარხი საწვავის წვისას წარმოიქმნება.

  გამოკვლევა: როგორ გავლენას ახდენს მჟავური ნალექი ხეებზე?

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშემოწმება

1. რა არის საუკეთოსო განმარტება ფრაზისა „გარემოს ადექვატურობა?“, როგორც ამ თავშია გამოყენებული?
   ა. დედამიწის გარემო მუდმივია.
   ბ. ფიზიკური გარემოა ცვალებადი და არა სიცოცხლე.
   გ. დედამიწის გარემო სიცოცხლისადმია ადაპტირებული.
   დ. სიცოცხლე, როგორც ჩვენთვის ცნობილია, დედამიწის გარკვეულ გარემო პირობებზეა დამოკიდებული.
   ე. წყალი და დედამიწის გარემოს სხვა ასპექტები იმიტომ არსებობს, რომ ისინი, პლანეტას სიცოცხლისათვის უფრო ხელსაყრელს ხდიან.
2. მრავალი ძუძუმწოვარი თავის სხეულის ტემპერატურას ოფლის გამოყოფით აკონტროლებს. წყლის რომელი თვისება განაპირობებს უშუალოდ სხეულის ტემპერატურის შემცირების უნარს?.
   ა. წყლის სიმკვრივე კონდენსირებისას იცვლება
   ბ. წყალს აქვს ჰაერში მოლეკულების გახსნის უნარი
   გ. წყალი გამოათავისუფლებს სითბოს წყალბადური ბმების წარმოქმნისას
   დ. წყალი შთანთქავს სითბოს წყალბადური ბმების გახლეჩისას
   ე. წყლის მაღალი ზედაპირული დაჭიმულობა
3. კონტანქტში მყოფი ორი მატერიალური სხეულიდან სითბო ყოველთვის გადადის:
   ა. სხეულიდან, რომელსაც მეტი სითბო აქვს, სხეულზე, რომელსაც ნაკლები სითბო აქვს.
   ბ. სხეულიდან, რომლის ტემპერატურა უფრო მაღალია, სხეულზე, რომლის ტემპერატურაც ნაკლებია.
   გ. უფრო მკვირივი სხეულიდან ნაკლებად მკვრივ სხეულზე.
   დ. სხეულიდან, რომელიც მეტ წყალს შეიცავს, სხეულზე, რომელიც ნაკლებ წყალს შეიცავს.
   ე. უფრო დიდი სხეულიდან, უფრო მცირე სხეულზე.
4. პიცის ნაჭერი შეიცავს 500 კკალ-ს. თუ ჩვენ დავწვავთ მას და მთელ სითბოს გამოვიყენებთ 50 ლ-იანი ცივი წყლის კონტეინერის გასათბობად, საშუალოდ რა გრადუსით მოიმატებს წყლის ტემპერატურა? (შენვიშნავთ, რომ ერთი ლიტრი ცივი წყალი იწონის დაახლოებით 1 კგ-ს).
   ა. 50°C-ით ბ. 5°C-ით
   გ. 10°C-ით დ. 100°C-ით ე. 1°C-ით
5. ბმები, რომლებიც იხლიჩება წყლის აორთქლებისას არის
   ა. იონური ბმები
   ბ. ბმები წყლის მოლეკულებს შორის
   გ. ბმები წყლის მოლეკულების ცალკეულ ატომებს შორის
   დ. პოლარული კოვალენტური ბმები
   ე. არაპოლარული კოვალენტური ბმები
6. რომელი მათგანია ჰიდროფობური ნივთიერების მაგალითი?
   ა. ქაღალდი ბ. სუფრის მარილი
   გ. ცვილი დ. შაქარი
   ე. მაკარონი
7. რას შეიცავს თანაბარი რაოდენობით ერთი მოლი შაქარი და ერთი მოლი ვიტამინი C:
   ა. მასა დალტონებში ბ. მასა გრამებში
   გ. მოლეკულების რაოდენობა დ. ატომების რაოდენობა
   ე. მოცულობა
8. რამდენ გრამ ძმარმჟავას ($C_2H_4O_2$) იყენებთ 10 ლ 0.1 *M* ძმარმჟავას წყალხნარის დასამზადებლად? (*შენიშვნა:* ატომური მასა დალტონებში არის დაახლოებით 12 ნახშირბადისათვის, 1 წყალბადისათვის და 16 ჟანგბადისათვის).
   ა. 10.0 გ ბ. 0.1 გ გ. 6.0 გ
   დ. 60 გ ე. 0.6 გ
9. მჟავურმა ნალექმა კონკრეტული ტბის pH 4.0-მდე დასწია. როგორია წყალბადის იონების კონცენტრაცია ტბაში?
   ა. 4.0 *M* ბ. 10-10 *M* გ. 10-4 *M*
   დ. 104 *M* ე. 4%
10. როგორია ჰიდროქსიდის იონის კონცენტრაცია მე-9 კითხვაში აღწერილ ტბაში?
    ა. 10-7 *M* ბ. 10-4 *M* გ. 10-10 *M*
    დ. 10-14 *M* ე. 10 *M*

დამოუკიდებელი გამოკითხვის პასუხები იხილე დანართში.
მიმართეთ ვებ-საიტს ან *CD-ROM* დამატებითი კითხვებისათვის.

ყოლუციური კავშირი

პლანეტა მარსის ლანდშაფტის მრავალი თავისებურება დედამიწაზე წყლის დინების შედეგად წარმოქმნილ ლანდშაფტს მოგვაგონებს, მათ შორის დაკლაკნილი არხები და გამორეცხილი ტერიტორიები. მარსიდან გამოგზავნილი ბოლოდროინდელი სინჯებით დასტურდება, რომ ერთ დროს, მის ზედაპირზე თხევადი წყალი არსებობდა. დღესდღეობით მარსის პოლუსებზე არის ყინული; ზოგიერთი მეცნიერი ვარაუდობს, რომ შესაძლოა გაცილებით მეტი წყალი იყოს მარსის ზედაპირის ქვეშ. რატომ არის ასეთი დიდ ინტერესი მარსზე

წყლის არსებობის მიმართ? მარსზე წყლის არსებობიდან გამოდინარე, შესაძლებელია თუ არა ვივარაუდოთ, რომ რომ სიცოცხლე იქ განვითარდა?

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

1. შეიმუშავეთ საკონტროლო ექსპერიმენტი ჰიპოთეზის შესამოწმებლად, რომლის თანახმადაც ნალექი აინჰიბირებს *Elodea*-ს – ფართოდ გავრცელებული მტკნარი წყლის მცენარის განვითარებას.
2. ფერმერები დიდ ყურადღებას აქცევენ ამინდის პროგნოზს. ღამის ყინვების გამოცხადებისას ისინი მოსავალს ყინვისაგან დასაცავად წყალს ასხურებენ. ამ ფაქტის ასახსნელად გამოიყენეთ წყლის თვისებები. აუცილებლად აღნიშნეთ, თუ რატომ არის წყალბადური ბმები ამ ფენომენზე პასუხისმგებელი.

მეცნიერული კვლევა

სოფლის მეურნეობა, მრეწველობა და ქალაქის მზარდი მოსახლეობა – ყველანი იბრძვიან წყალზე სახელმწიფო გავლენის მოსაპოვებლად. თქვენ რომ პასუხისმგებელი იყოთ არიდულ რეგიონში წყლის რესურსებზე, რა იქნებოდა ყველაზე პრიორიტეტული სხვადასხვა საჭიროებისამებრ შეზღუდული წყლის მარაგის განაწილებისას? როგორ შეეცდებოდით კონსენსუსის მიღწევას სხვადასხვა ინტერესის მქონე ჯგუფებს შორის?

4 ნახშირბადი და სიცოცხლის მოლეკულური მრავალფეროვნება



სურათი 4.1 **სიცოცხლე ეფუძნება ნახშირბადს**

ძირითადი კონცეფციები

4.1 ორგანული ქიმია არის სწავლება ნახშირბადის ნაერთების შესახებ.

4.2 ნახშირბადის ატომებს შეუძლიათ მრავალგვარი მოლეკულების წარმოქმნა ოთხ სხვა ატომთან დაკავშირების საშუალებით.

4.3 ფუნქციონალური ჯგუფები მოლეკულების ნაწილია, რომლებიც ქიმიურ რეაქციებშია ჩართული.

შესავალი

ნახშირბადი — მიოლოგიური მოლეკულების ხერხემალი

თუმცა, წყალი დედამიწაზე სიცოცხლისათვის უნივერსალური არეა, ცოცხალი ორგანიზმები, ყველა მცენარისა და **სურათ 4.1-ზე** გამოსახული ლოკოკინის ჩათვლით, შედგება ნივთიერებებისაგან, რომელთა საფუძველს, ძირითადად, ელემენტი ნახშირბადი წარმოადგენს. ბიოსფეროში ნახშირბადი მცენარეთა მოქმედების შედეგად ხვდება, რომლებიც მზის ენერგიას, ატმოსფეროში არსებული CO_2-ის სიცოცხლის მოლეკულებად გარდასაქმნელად იყენებენ. შემდეგ, ეს მოლეკულები ცხოველებს გადაეცემა, რომლებიც მცენარეებით იკვებებიან; მაგალითად, ფოტოზე გამოსახულ ლოკოკონას. ქიმიურ ელემენტებს შორის ნახშირბადს დიდი, რთული და მრავალფეროვანი მოლეკულების წარმოქმნის უნარით ვერცერთი მათგანი ვერ შეედრება, ხოლო ეს მოლეკულური მრავალფეროვნება შესაძლებელს ხდის დედამიწაზე განვითარებული ორგანიზმების მრავალფეროვნებას. დნმ, ნახშირწყალბადები და სხვა მოლეკულები, რომლებიც განასხვავებენ ცოცხალ მატერიას უსულო მატერიისაგან, ყველა ერთმანეთთან დაკავშირებული ნახშირბადისა და სხვა ელემენტების ატომებისაგან შედეგება. წყალბადი (H), ჟანგბადი (O), აზოტი (N), გოგირდი (S) და ფოსფორი (P) ამ ნაერთების სხვა ინგრედიენტებია, მაგრამ სწორედ ნახშირბადი (C) განაპირობებს ბიოლოგიური მოლეკულების დიდ მრავალფეროვნებას.

ცილები და სხვა ძალიან დიდი მოლეკულები მე-5 თავის ძირითადი თემაა. ამ თავში კი, მოლეკულური სტრუქტურის რამდენიმე კონცეპტის საილუსტრაციოდ უფრო მცირე მოლეკულების თვისებებს განვიხილავთ, რომლებიც სიცოცხლისათვის ნახშირბადის მნიშვნელობას უსვამს ხაზს. განვიხილავთ აგრეთვე თემას ემერჯენტული თვისებების შესახებ, რომლებიც ცოცხალი ორგანიზმების მატერიის ორგანიზაციაა განპირობებული.

კონცეფცია 4.1

ორგანული ქიმია არის სწავლება ნახშირბადის ნაერთების შესახებ

ნაერთები, რომლებიც ნახშირბადს შეიცავს ორგანულადაა მიჩნეული, ხოლო ორგანული ნაერთების შესწავლაზე სპეციალიზებულ ქიმიის დარგს, **ორგანული ქიმია** ეწოდება. ორგანული ნაერთების სპექტრი მარტივი მოლეკულებიდან, როგორიცაა მაგალითად, მეთანი (CH_4), უზარმაზარ მოლეკულებამდე, მაგალითად, ცილებამდე იცვლება, რომლებიც ათასობით ატომს შეცავს, ხოლო მოლეკულური მასა 100 000 დალტონს აღემატება. ორგანული ნაერთების უმრავლესობა, გარდა ნახშირბადის ატომებისა, წყალბადის ატომებსაც შეიცავს.

სიცოცხლის ძირითადი ელემენტების – C-ის, H-ის, O-ის, N-ის, S-ისა და P-ის – მთლიანი პროცენტული შედგენილობა ერთი ორგანიზმიდან მეორემდე, საკმაოდ ერთგვაროვანია. თუმცა, ნახშირბადის მრავალფეროვნების გამო, ატომთა სამშენებლო ბლოკების ეს შეზღუდული, დაახლოებით ერთი და იგივე პროპორციით აღებული ასორტიმენტი, შესაძლოა არნახულად მრავალფეროვანი ორგანული მოლეკულების ასაგებად იქნეს გამოყენებული. ორგანიზმთა სხვადასხვა სახეობები და ინიდივიდები სახეობის შიგნით, ორგანული მოლეკულების ვარიანტებით განსხვავდება.

კაცობრიობის ისტორიის დასაბამიდანვე ადამიანი სხვა ორგანიზმებს ფასეული ნივთიერებების წყაროდ – საკვებად, წამლად და ქსოვილად იყენებდა. ორგანული ქიმია, როგორც მეცნიერება ამ პროდუქტების გაწმენდისა და მათი გამოსავლის გაუმჯობესების მიზნით დაფუძნდა. მე-19 საუკუნის დასაწყისში, ქიმიკოსებმა მრავალი მარტივი ნაერთის მიღება ისწავლეს ლაბორატორიაში, ელემენტების შესაბამის პირობებში ურთიერთქმედებით. თუმცა, ცოცხალი მატერიიდან გამოყოფილი

რთული მოლეკულების ხელოვნური სინთეზი, შეუძლებელი ჩანდა. იმ დროისათავის, შვედმა ქიმიკოსმა, ჯონს იაკობ ბერცელიუსმა ორგანული ნაერთები, რომლებიც სავარაუდოდ, მხოლოდ ცოცხალი ორგანიზმების შიგნით შეიძლება წარმოქნილიყო განასხვავა არაორგანული ნაერთებისაგან, რომლებიც არაცოცხალ სამყაროში იქნა ნანახი. თავდაპირველად, ახალი დისციპლინა – ორგანული ქიმია, *ვიტალიზმის* საფუძველზე აიგო. რწმენაზე, რომლის თანახმადაც სასიცოცხალო ძალა ფიზიკურ და ქიმიურ კანონებს არ ემორჩილება.

როდესაც ქიმიკოსებმა თავიანთ ლაბორატორიებში ორგანული ნაერთების სინთეზი ისწავლეს, ვიტალიზმის საფუძვლების უარყოფა დაიწყო. 1828 წელს, გერმანელმა ქიმიკოსმა ფრიდრიხ ვოლერმა, რომელიც ბერცელიუსთან ერთად სწავლობდა სცადა, „არაორგანული“ მარილის, ამონიუმის ციანატის, დამზადება ამონიუმის იონისა (NH_4^+) და ციანატის იონის (CNO^-) შერევით. ვოლერი განცვიფრდა, როდესაც ნახა, რომ ნაცვლად მოსალოდნელი პროდუქტისა ორგანული ნაერთი – შარდოვანა მიიღო, რომელიც ცხოველთა შარდში გვხვდება. ვოლერმა ვიტალისტები გამოიწვია, როდესაც დაწერა, „უნდა გითხრათ, რომ მე შემიძლია შარდოვანას მიღება თირკმლის გარეშე, ანუ ცხოველის გარეშე, იქნება ეს ადამიანი, თუ ძაღლი“. თუმცა, ერთ-ერთი ინგრედიენტი — ციანატი, რომელიც სინთეზის დროს იქნა გამოყენებული, გამოყოფილი იყო ცხოველის სისხლიდან, და ვოლერის ამ აღმოჩენამ ვიტალისტებზე გავლენა ვერ მოახდინა. რამდენიმე წლის შემდეგ ვოლერის სტუდენტმა ჰერმან კოლბემ ორგანული ნაერთი ძმარმჟავა, არაორგანული ნივთიერებისაგან მიიღო, რომელიც თავის მხრივ, პირდაპირ სუფთა ელემენტებისაგან იყო მიღებული.

რამდენიმე ათწლეულის შემდეგ, ლაბორატორიაში სულ უფრო რთული ორგანული ნაერთების სინთეზის შედეგად, ვიტალიზმი, საბოლოოდ იქნა უარყოფილი. 1953 წელს, სტენლი მილერის, შემდეგ კი ჩიკაგოს უნივერსიტეტის სტუდენტის ჰაროლდ ურეის, დახმარებით ორგანული ნივთიერებების აბიოტური (არაცოცხალი) სინთეზი, ევოლუციის კონტექსტში მოექცა. მილერმა, პირველქმნილი დედამიწის ქიმიური პირობების ლაბორატორიული მოდელირება იმის სადემონსტრაციოდ გამოიყენა, რომ სიცოცხლის წარმოშობის ადრეულ ეტაპზე, შესაძლებელი იყო ორგანული ნაერთების სპონტანური სინთეზი **(სურათი 4.2)**.

ორგანული ქიმიის პიონერების დახმარებით, ბიოლოგიური აზროვნების მთავარი მიმართულება ვიტალიზმიდან *მექანიციზმისკენ* გადაიხარა. შეხედულებისაკენ, რომლის

თანახმად, ყველა ბუნებრივი ფენომენი, სასიცოცხლო პროცესების ჩათვლით, ფიზიკური და ქიმიური კანონებით იმართება. ორგანული ქიმიაც, ხელახლა იქნა განსაზღვრული, როგორც სწავლება ნახშირბადის ნაერთების შესახებ, მათი წარმოშობის მიუხედავად. ბუნებაში არსებული ორგანული ნაერთების უმრავლესობა ორგანიზმების მიერაა წარმოქმნილი, ხოლო მათი მოლეკულები შეადგენს მრავალფეროვან სპექტრს, რომელსაც არაორგანული ნივთიერებები კონკურენციას ვერ უწევს. თუმცა, ქიმიის ერთი და იგივე კანონი არაორგანულ და ორგანულ მოლეკულებს თანაბრად მიესადაგება. ორგანული ქიმიის საფუძველი არის არა რაღაც მოუხელთებელი სასიცოცხლო ძალა, არამედ ელემენტ ნახშირბადის უნიკალური ქიმიური მრავალფეროვნება.

ცხრილი 1.15 შეკითხვა: შესაძლებელი იყო თუ არა ორგანული ნაერთების აბიოტური სინთეზი დედამიწაზე ადრეული განვითარების ეტაპზე?

ექსპერიმენტი *1953 წელს სტენლი მილერმა შექმნა ისეთი გარემო პირობების მოდელი, როგორიც თავდაპირველად უნდა ყოფილიყო დედამიწაზე სიცოცხლის წარმოშობამდე. როგორც ამ აპარატზეა ნაჩვენები, მილერმა ელექტრული განმუხტვა (ელვის მოდელი) პრიმიტიულ „ატმოსფეროში“ – H_2O, H_2, NH_3 (ამიაკი) და CH_4 (ვულკანებიდან გამოყოფილი ზოგიერთი გაზი) – რეაქციებისათვის ბიძგის მისაცემად გამოიყენა.*



შედეგი *მილერის აპარატში სინთეზირებულ იქნა მრავალფეროვანი ორგანული ნაერთები, რომლებიც საკვანძო როლს ასრულებს ცოცხალ უჯრედებში.*

დასკვნა *ორგანული ნაერთების აბიოტური სინთეზი დედამიწაზე მისი განვითარების ადრეულ ეტაპზე იყო შესაძლებელი, რამაც მოამზადა ნიადაგი სიცოცხლის წარმოშობისათვის (ამ ჰიპოთეზას უფრო დეტალურად 26-ე თავში შევისწავლით).*

კონცეფცია შემოწმება 4.1

1. სტენლი მილერმა თავისი ექსპერიმენტის პროდუქტებს შორის შარდოვანა აღმოაჩინა. რა დასკვნა შეიძლება გამოვიტანოთ მისი არსებობიდან?

სავარაუდო პასუხები იხილეთ დანართში.

კონცეფცია 4.2

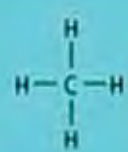
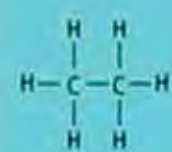
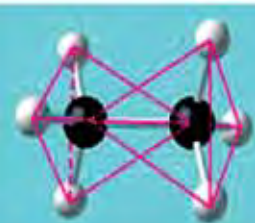
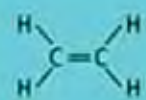
ნახშირბადის ატომს შეუძლიათ მრავალგვარი მოლეკულების წარმოქმნა ოთხ სხვა ატომთან დაკავშირების საშუალებით

ატომის ქიმიური თვისებების გასაღები, როგორც ეს მე-2 თავიდან შეიტყვეთ, ელექტრონების კონფიგურაციაშია. ელექტრონების კონფიგურაცია განაპირობებს ბმების ტიპსა და რიცხვს, რომელსაც ატომი სხვა ატომებთან წარმოქმნის.

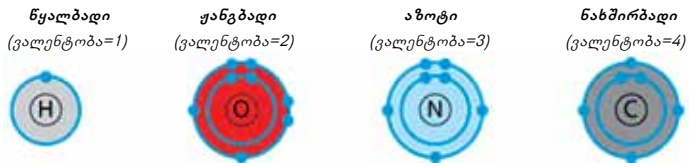
ბმების წარმოქმნა ნახშირბადთან

ნახშირბადს სულ 6 ელექტრონი აქვს, 2 პირველ ელექტრონულ გარსზე და 4 – მეორეზე. 4 სავალენტო ელექტრონი აქვს გარსზე, რომელიც 8 ელექტრონს იტევს. თავისი სავალენტო გარსის შესავსებად და იონად გარდასაქმნელად ნახშირბადმა უნდა გასცეს ან მიიღოს 4 ელექტრონი. ამის ნაცვლად, ნახშირბადის ატომი თავის 4 ელექტრონს კოვალენტურ ბმაში სხვა ატომებს უნაწილებს. ამგვარად, მას 8 ელექტრონი აქვს. ნახშირბადის თითოეული ატომი მოქმედებს როგორც შუალედური წერტილი, საიდანაც მოლეკულას ოთხივე მიმართულებით შეუძლია დატოტვა. *ტეტრავალენტობა* ნახშირბადის მრავალფეროვნების ერთი ასპექტია, რომელიც შესაძლებელს ხდის დიდი, კომპლექსური მოლეკულების წარმოქმნას.

მე-2 თავში თქვენ აგრეთვე შეიტყვეთ, რომ როდესაც ნახშირბადის ატომი ერთმაგ კოვალენტურ ბმას წარმოქმნის, მისი ოთხი ჰიბრიდული ორბიტალის გამო, ბმები ერთმანეთის მიმართ წარმოსახვითი ტეტრაედრის კუთხეებისაკენ განლაგდება (იხილე სურათი 2.16ბ). ბმის კუთხეები მეთანში (CH_4) 109.5°C-ია **(სურათი 4.3 ა)** და ატომთა ნებისმიერ ჯგუფში, სადაც ნახშირბადს ოთხი ერთმაგი ბმა აქვს, დაახლოებით ერთი და იგივეა. მაგალითად, ეთანი (C_2H_6) ფორმით ორ ტეტრაედრს ჰგავს, რომელთა წვერები გადაფარავს ერთმანეთს **(სურათი 4.3 ბ)**. მოლეკულებში, რომლებშიც კიდევ უფრო მეტი ნახშირბადია, ნახშირბადის ბმის მქონე თითოეულ ჯგუფს, რომელიც ოთხ სხვა ატომთანაა დაკავშირებული, ტეტრაედრის ფორმა აქვს. მაგრამ, როდესაც ნახშირბადის ორი ატომი ორმაგი ბმითაა დაკავშირებული, ყველა ბმა ამ ნახშირბადების ირგვლივ ერთსა და იმავე სიბრტყეშია. მაგალითად, ეთენი (C2H4) ბრტყელი მოლეკულაა. მისი ყველა ატომი ერთსა და იმავე სიბრტყეში მდებარეობს **(სურათი 4.3 გ)**. ჩვენთვის მოსახერხებელია ყველა სტრუქტურული ფორმულის წარმოდგენა ისე, თითქოს მოლეკულები ბრტყელი იყოს, მაგრამ დაიმახსოვრეთ,

სახელწოდება და კომენტარი	მოლეკულური ფორმულა	სტრუქტურული ფორმულა	სფერულ-ღერძული მოდელი	შევსებული-სივრცითი მოდელი
ა) **მეთანი.** როდესაც ნახშირბადის ატომი ოთხ ერთმაგ ბმას ქმნის სხვა ატომებთან, მას ტეტრაედრის ფორმა აქვს.	CH_4			
ბ) **ეთანი.** მოლეკულას შეიძლება ერთზე მეტი ტეტრაედრული ჯგუფი ჰქონდეს, ერთმაგ-ბმიანი ატომებით. (ეთანი ორი ასეთი ჯგუფისაგან შედგება).	C_2H_6			
გ) **ეთენი (ეთილენი).** როდესაც ნახშირბადის ორი ატომი ერთმანეთს უკავშირდება ორმაგი ბმით. ნახშირბადის ამ ატომებთან დაკავშირებული ყველა ატომი ერთი და იმავე სივრცეში იმყოფება; მოლეკულა ბრტყელია.	C_2H_4			

▲ სურათი 4.3 *სამი მარტივი ორგანული მოლეკულის მოდელი*



სურათი 4.4 ***ელექტრონული გარსის დიაგრამა, რომელზეც ორგანული მოლეკულების ოთხი ძირითადი ელემენტის ვალენტობებია ნაჩვენები.*** *ვალენტობა არის კოვალენტური ბმების რიცხვი, რომლის წარმოქმნაც ატომს შეუძლია. ჩვეულებრივ, იგი იმ ელექტრონების რიცხვის ტოლია, რომელიც ატომის გარეთა (სავალენტო) ელექტრონული გარსის შესავსებადაა საჭირო (იხილე სურათი 2.8).*

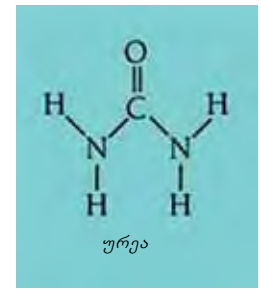
რომ მოლეკულები სამგანზომილებიანია და რომ მოლეკულის ფორმა ხშირად მის ფუნქციას განაპირობებს.

ნახშირბადის ელექტრონების კონფიგურაცია ანიჭებს მას კოვალენტურ თავსებადობას სხვა მრავალ ელემენტთან. **სურათზე 4.4** ნაჩვენებია ორგანული მოლეკულების ოთხი ძირითადი ატომური კომპონენტის ელექტრონული გარსების დიაგრამები. როგორც თქვენ გახსოვთ მე-2 თავიდან, ეს მოდელები შესაძლებლობას გვაძლევს ვნახოთ ნახშირბადის და მისი ყველაზე ხშირი პარტნიორების — ჟანგბადის, წყალბადისა და აზოტის ვალენტობა. ეს ვალენტობები ჩვენ შეგვიძლია განვიხილოთ როგორც კოვალენტური ბმების წესები ორგანულ ქიმიაში — ერთგვარი სამშენებლო კოდექსი, რომელიც წარმართავს ორგანული მოლეკულების არქიტექტურას.

რამდენიმე დამატებითი მაგალითი გვიჩვენებს თუ როგორ მიესადაგება კოვალენტური ბმის წესები ნახშირბადის ატომებს სხვა პარტნიორებთან, გარდა წყალბადისა. ნახშირორჟანგის მოლეკულაში (CO_2), ნახშირბადის თითოეული ატომი ჟანგბადის ორ ატომთან ორმაგი კოვალენტური ბმითაა დაკავშირებული. აქ ნაჩვენებია CO_2 -ის სტრუქტურული ფორმულა:

O=C=O

სტრუქტურულ ფორმულაში თითოეული ხაზი საზიარო ელექტრონების წყვილს აღნიშნავს. შევნიშნავთ, რომ CO_2 -ში ნახშირბადის ატომი ორ ორმაგ ბმაშია ჩართული, რაც ოთხი ერთმაგი კოვალენტური ბმის ექვივალენტურია. ორგანიზებისას ყველა ატომის სავალენტო გარსი სრულდება. ვინაიდან ნახშირორჟანგი ძალიან მარტივი მოლეკულაა და არ შეიცავს წყალბადს, იგი ხშირად მიიჩნევა არაორგანულად, მიუხედავად იმისა, რომ იგი ნახშირბადს შეიცავს. CO_2 ორგანიზმში ნანახი ყველა ორგანული მოლეკულის ნახშირბადის წყაროა.

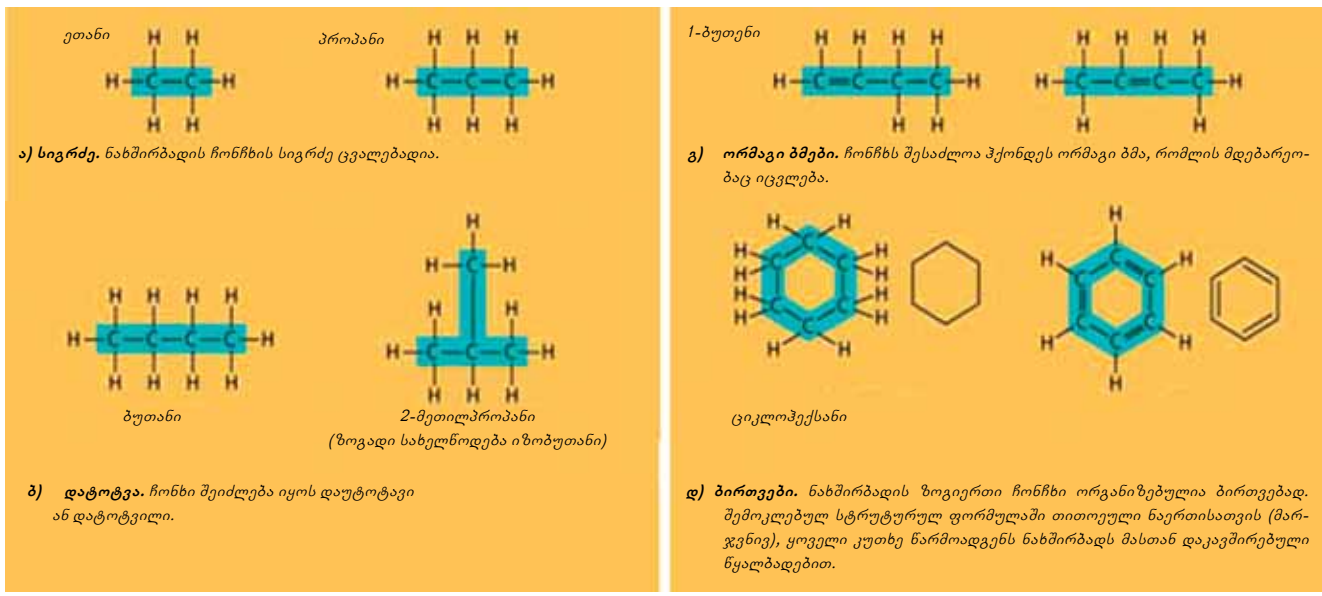


ურეა

კიდევ ერთი შედარებით მარტივი მოლეკულაა შარდოვანა $CO(NH_2)_2$. ეს ორგანული ნაერთი გვხვდება შარდში, რომლის სინთეზიც მოახდინა ვოლერმა მე-19 საუკუნის დასაწყისში. მარჯვნივ ნაჩვენებია შარდოვანას სტრუქტურული ფორმულა.

ამასთან, თითოეული ატომს კოვალენტური ბმების საჭირო რიცხვი აქვს. ამ შემთხვევაში, ნახშირბადის ერთი ატომი მონაწილეობს როგორც ერთმაგ, ასევე ორმაგ ბმებში.

შარდოვანაც და ნახშირორჟანგიც მოლეკულებია, რომლებიც ნახშირბადის მხოლოდ ერთ ატომს შეიცავს. მაგრამ **სურათზე 4.3** ნაჩვენებია, რომ ნახშირბადის ატომს თავისი სავალენტო ელექტრონებიდან შეუძლია გამოიყენოს ერთი ან მეტი ელექტრონი ნახშირბადის სხვა ატომთან კოვალენტური ბმის წარმოსაქმნელად, რაც შესაძლებელს ხდის ატომების ჯაჭვებად დაკავშირებას, როგორც ჩანს, უსასრულო მრავალფეროვნებით.



სურათი 4.5 ***ნახშირბადის ჩონჩხის ვარიანტები.*** *ნახშირწყალბადები — ორგანული მოლეკულები, რომლებიც მხოლოდ ნახშირბადისა და წყალბადისაგან შედგება — ორგანული მოლეკულების ნახშირბადის ჩონჩხის მრავალფეროვნების ილუსტრაციაა.*

მოლეკულური მრავალფეროვნება ნახშირბადის ჩონჩხის ცვალებადობიდან მომდინარეობს

ორგანული მოლეკულების უმრავლესობის ჩონჩხს ნახშირბადის ჯაჭვები წარმოქმნის **(სურათი 4.5).** ჩონჩხის სიგრძე იცვლება; იგი შეიძლება იყოს სწორი, დატოტვილი, ან ორგანიზებული იყოს ჩაკეტილ ბირთვებად. ნახშირბადის ზოგიერთ ჩონჩხს ორმაგი ბმა აქვს, რომლის რიცხვი და მდებარეობა იცვლება. ნახშირბადის ჩონჩხის ამგვარი ცვალებადობა მოლეკულების სირთულისა და მრავალფეროვნების ერთ-ერთი წყაროა, რომელიც ცოცხალი მატერიისათვის არის დამახასიათებელი. ამას გარდა, სხვა ელემენტების ატომები შეიძლება ჩონჩხს დაუკავშირდნენ შესაბამის უბნებზე.

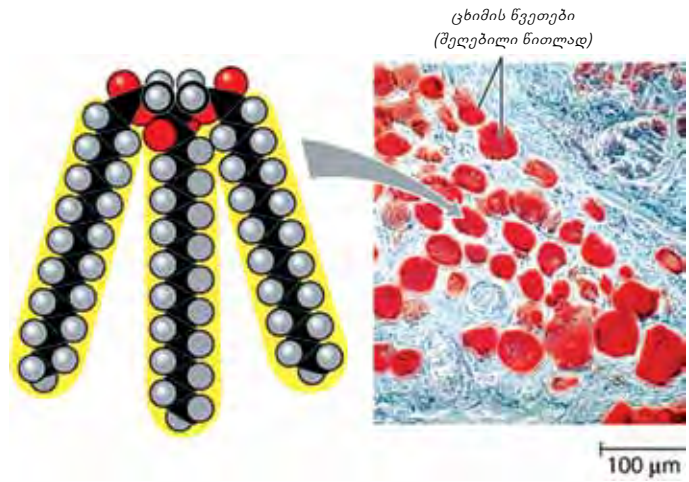
ნახშირწყალბადები

ყველა მოლეკულა, რომელიც სურათ 4.3 და 4.5-ზეა გამოსახული — ნახშირწყალბადია, ორგანული მოლეკულა, რომელიც მხოლოდ ნახშირბადისა და წყალბადის ატომებისაგან შედგება. წყალბადის ატომები ნახშირბადის ჩონჩხთანაა მიბმული, სადაც არის ელექტრონები კოვალენტური ბმებისათვის. ნახშირწყალბადები ნავთობის ძირითადი კომპონენტებია, რომელსაც ნამარხ საწვავსაც უწოდებენ, ვინაიდან იგი ნაწილობრივ დაშლილი ორგანიზმთა ნაშთებისაგან შედგება, რომლებიც მილიონი წლის წინ ცხოვრობდნენ.

მიუხედავად იმისა, რომ ნახშირწყალბადები არ არის ფართოდ გავრცელებული ცოცხალ ორგანიზმებში, უჯრედის მრავალ ორგანულ მოლეკულას აქვს უბნები, რომლებიც მხოლოდ ნახშირბადისა და წყალბადისაგან შედგება. მაგალითად, მოლეკულებს, რომლებიც ცხიმების სახელწოდებითაა ცნობილი, არანახშირწყალბადურ კომპონენტთან დაკავშირებული ნახშირწყალბადის გრძელი კუდი აქვთ **(სურათი 4.6)**. არც ნავთობი და არც ცხიმი წყალში არ იხსნება; ორივე ჰიდროფობური ნაერთია, ვინაიდან მათი ბმების დიდი უმრავლესობა არაპოლარული ნახშირბად-წყალბადური ბმებია. ნახშირწყალბადების კიდევ ერთი მახასიათებელი ისაა, რომ მათ შეუძლიათ ისეთ რეაქციებში შესვლა, რომლის დროსაც შედარებით დიდი რაოდენობით ენერგია გამოიყოფა. ბენზინი — მანქანის საწვავი, ნახშირწყალბადებისაგან შედგება, ხოლო ცხიმის მოლეკულების ნახშირწყალბადების კუდი, ცხოველის ორგანიზმში სამარაგო საწვავის როლს ასრულებს.

იზომერები

ორგანული მოლეკულების არქიტექტურის მრავალფეროვნების ნახვა შესაძლებელია **იზომერებზე**, ნაერთებზე, რომელთაც ერთი და იგივე ელემენტების ატომთა ერთნაირი რიცხვი, მაგრამ განსხვავებული სტრუქტურა, და აქედან გამომდინარე, განსხვავებული თვისებები აქვთ. მაგალითად, შეადარეთ **სურათზე 4.7** გამოსახული ორი პენტანი. ორივე მათგანის მოლეკულური ფორმულაა C_5H_{12}, მაგრამ ისინი, ნახშირბადის ჩონჩხში კოვალენტური ბმების ორგანიზებით განსხვავდება. პენტანის ერთ ფორმაში ჩონჩხი სწორხაზოვანია, ხოლო მეორეში — დატოტვილი. ჩვენ განვიხილავთ იზომერების სამ ტიპს – სტრუქტურულ იზომერებს, გეომეტრიულ იზომერებსა და ენანტიომერებს.



ა) ცხიმის მოლეკულა ბ) ძუძუმწოვრის ცხიმოვანი უჯრედები

▲ სურათი 4.6 **ნახშირწყალბადების როლი ცხიმებში.**

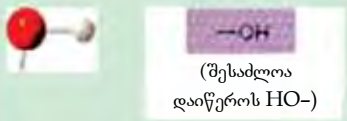
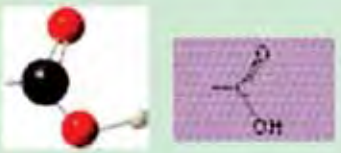
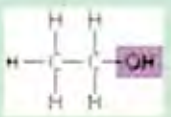
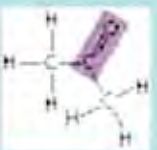
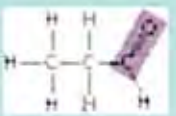
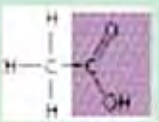
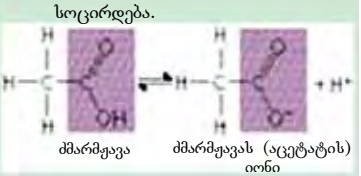
(ა) ცხიმის მოლეკულა შეიცავს მცირე, არანახშირწყალბადურ კომპონენტს, რომელიც სამ ნახშირწყალბადურ კუდთანაა შეერთებული. ენერგიის გამოსაყოფად კუდები უნდა დაიშალოს. ისინი აგრეთვე ცხიმების ჰიდროფობურ ხასიათს განაპირობებს. (შავი = ნახშირბადი; ნაცრისფერი = წყალბადი; წითელი = ჟანგბადი).

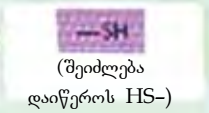
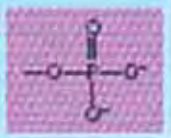
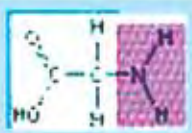
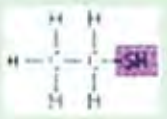
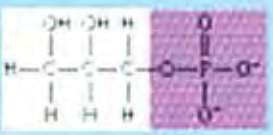
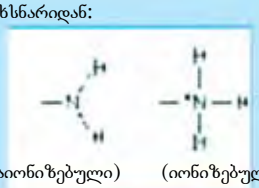
(ბ) ძუძუმწოვრების ცხიმოვანი უჯრედების მარაგი, ცხიმის მოლეკულების საწვავი სარეზერვო სახით. ამ მიკროფოტოგრაფიაზე, თითოეული ცხიმოვანი უჯრედი თითქმის მთლიანად ცხიმის მსხვილი წვეთებითაა შევსებული, რომლებიც დიდი რაოდენობით შეიცავს ცხიმის მოლეკულებს.

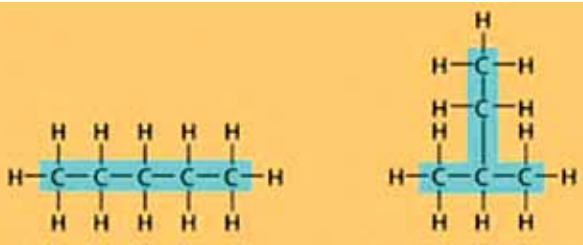
სტრუქტურული იზომერები ატომების კოვალენტური ორგანიზაციით განსხვავდებიან. შესაძლო იზომერების რიცხვი ნახშირბადის ჩონჩხის სიდიდის მატებასან ერთად განუზომლად იზრდება. მხოლოდ სამი პენტანია (ორი მათგანი ნაჩვენებია **სურათზე 4.7ა)**, მაგრამ არსებობს C_8H_{18}-ის 18 ვარიაცია და $C_{20}H_{42}$-ის 366,319 შესაძლო სტრუქტურული იზომერი. სტრუქტურული იზომერები შეიძლება აგრეთვე ორმაგი ბმების მდებარეობით განსხვავდებოდნენ.

გეომეტრიულ იზომერებს ერთი და იგივე კოვალენტური პარტნიორები ჰყავთ, მაგრამ ისინი თავიანთი სივრცული ორგანიზაციით განსხვავდებიან. გეომეტრიული იზომერები ორმაგი ბმების მოუქნელობითაა გამოწვეული, რომლებიც ერთმაგი ბმებისაგან განსხვავებით, არ აძლევს ატომებს, რომელთაც აერთებს, ბმის ღერძის ირგვლივ თავისუფალი მოძრაობის საშუალებას. თუ ორმაგი ბმა აერთებს ნახშირბადის ორ ატომს და თითოეულ C-ს აქვს მასთან დაკავშირებული სხვადასხვა ატომი (ან ატომთა ჯგუფი), მაშინ ორი განსხვავებული გეომეტრიული იზომერია შესაძლებელი. განვიხილოთ **სურათზე 4.7ბ** გამოსახული მარტივი მაგალითი. თითოეულ ნახშირბადს აქვს მასთან დაკავშირებული H და X, მაგრამ ერთ იზომერს აქვს *„ცის“* განლაგება, ორი X-ით ერთ მხარეს, ხოლო მეორე იზომერს – *„ტრანს“* განლაგება, სადაც X-ები საპირისპირო მხარესაა. გეომეტრიული იზომერების მცირედ განსხვავებულმა ფორმამ შესაძლოა დიდი

სურათი 4.10 გაეცანით: ორგანული ნაერთების რამდენიმე მნიშვნელოვანი ფუნქციონალური ჯგუფი

ფუნქციონალური ჯგუფი	ჰიდროქსილი	კარბონილი	კარბოქსილი
	 (შესაძლოა დაიწეროს HO–)		
სტრუქტურა	**იდროქსილის ჯგუფში** (–OH) წყალბადის ატომი ჟანგბადის ატომთანაა დაკავშირებული, რომელიც თავის მხრივ, ორგანული მოლეკულის ნახშირბადის ჩონჩხს უკავშირდება (ეს ფუნქციონალური ჯგუფი არ შეგეშალოთ ჰიდროქსიდის იონში, OH^-).	**კარბონილის ჯგუფი** (>CO) შედგება ნახშირბადის ატომისაგან, რომელიც ჟანგბადის ატომს ორმაგი ბმით უკავშირდება.	**კარბოქსილის ჯგუფი** (–COOH) ეწოდება ატომთა გაერთიანებას, როდესაც ჟანგბადის ატომი ორმაგი ბმით ნახშირბადის ატომს უკავშირდება, რომელიც ამავე დროს, ჰიდროქსილის ჯგუფთანაა დაკავშირებული.
ნაერთის სახელწოდება	**სპირტები** (მათი სპეციფიური სახელწოდებები ჩვეულებრივ, -ოლ-ზე ბოლოვდება	**კეტონებია,** თუ კარბონილის ჯგუფი ნახშირბადის ჩონჩხის შიგნითაა. **ალდეჰიდებია,** თუ კარბონილის ჯგუფი ნახშირბადის ჩონჩხის ბოლოშია.	**კარბოქსილური მჟავები,** ანუ ორგანული მჟავები
მაგალითი	 **ეთანოლი,** სპირტი გვხვდება ალკოჰოლურ სასმელებში.	 **აცეტონი,** უმარტივესი კეტონი  **პროპანალი,** ალდეჰიდი	 **ძმარმჟავა,** რომელიც აძლევს ძმარს მჟავე გემოს
ფუნქციური თვისებები	▶ პოლარულია, ელექტროუარყოფითი ჟანგბადის ატომის გამო, რომელიც ელექტრონებს თავისკენ იზიდავს (იხილე ნახ. 5.3). ▶ იზიდავს წყლის მოლეკულებს, რომლებიც ახდენენ ორგანული ნაერთის, მაგ. შაქრის გახსნას (იხ. სურ. 5.5)	▶ კეტონი და ალდეჰიდი შესაძლოა სტრუქტურული იზომერები იყოს სხვადასხვა თვისებებით, როგორც ეს აცეტონისა და პროპანალის შემთხვევაშია.	▶ აქვს მჟავა თვისებები, რადგან იგი წყალბადის იონების წყაროა. ▶ ჟანგბადსა და წყალბადს შორის კოვალენტური ბმა იმდენად პოლარულია, რომ წყალბადის იონი – (H^+), შექცევადად დისოცირდება.  ძმარმჟავა ძმარმჟავას (აცეტატის) იონი

ამინო	სულფჰიდრილი	ფოსფატი	ფუნქციონალური ჯგუფი
 **ამინო ჯგუფი ($-NH_2$)** შედგება წყალბადის ორი ატომთან და ნახშირბადის ჩონჩხთან დაკავშირებული აზოტის ატომისაგან.	  (შეიძლება დაიწეროს HS–) **სულფჰიდრილის ჯგუფი** შედგება წყალბადის ატომთან დაკავშირებული გოგირდის ატომისაგან.	  **ფოსფატის ჯგუფში** ფოსფორის იონი დაკავშირებულია ჟანგბადის ოთხ ატომთან; ერთი ჟანგბადი ნაშირბადის ჩონჩხთანაა დაკავშირებული; ორი ჟანგბადი უარყოფითი მუხტის მატარებელია; აბრევიატურაა – P. ფოსფატის ჯგუფი ($-OPO_3^{2-}$) ფოსფორის მჟავის ჯგუფის ($-OPO_3H_2$); აღსანიშნავია ორი წყალბადი).	სტრუქტურა
ამინები	**თიოლები**	**ორგანული ფოსფატები**	ნაერთის სახელწოდება
 **გლიცინი** ვინაიდან მას აგრეთვე კარბოქსილის ჯგუფიც აქვს, გლიცინი არის ამინიც და კარბოქსილის მჟავაც; ნაერთებს, რომელთაც ორივე ჯგუფი აქვთ ამინომჟავები ეწოდება.	 **ეთანთიოლი**	 **გლიცეროლფოსფატი**	მაგალითი
▶ მოქმედებს როგორც ფუძე; შეუძლია პროტონის მიერთება გარემომცველი ხსნარიდან:  (არაიონიზებული) (იონიზებული) ▶ უჯრედულ გარემოში იონიზებულია, 1+ მუხტით.	▶ სულფჰიდრილის ორ ჯგუფს შეუძლია ურთიერთქმედება, რითაც ხელს უწყობს ცილის სტრუქტურის სტაბილიზაციას (იხილე ნახ.5.20).	▶ ქმნის მოლეკულას, სადაც იგი ანიონის (უარყოფითად დამუხტული იონის) ნაწილია. ▶ შეუძლია ენერგიის გადატანა ორგანულ მოლეკულებს შორის.	ფუნქციური თვისებები



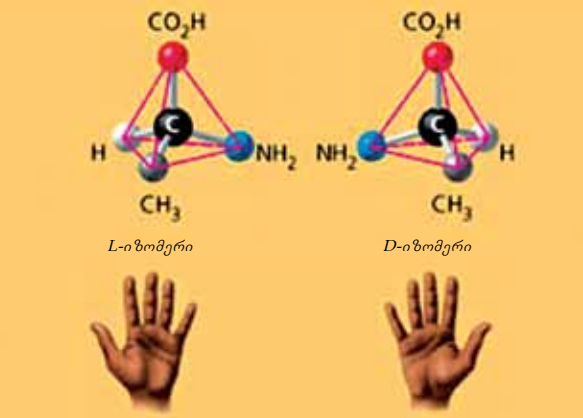
(ა) სტრუქტურული იზომერები *ერთმანეთისაგან კოვალენტური პარტნიორებით განსხვავდება, როგორც ეს პენტანის ორი იზომერის მაგალითზეა ნაჩვენები.*



ცის იზომერი: ორივე X ერთ მხარესაა.

ტრანს იზომერი: X-ები საწინააღმდეგო მხარესაა

(ბ) გეომეტრიული იზომერები *განსხვავდებიან ორმაგი ბმის მიმართ განლაგებით. ამ დიაგრამაზე, X წარმოადგენს ატომს ან ატომთა ჯგუფს, რომელიც ორმაგი ბმის მქონე ნახშირბადის ატომთანაა დაკავშირებული.*



L-იზომერი

D-იზომერი

(გ) ენანტიომერები *განსხვავდება ასიმეტრიული ნახშირბადის ატომის ირგვლივ სივრცული განლაგებით, რის შედეგადაც მარჯვენა და მარცხენა ხელის მსგავსად, მიიღება მოლეკულები სარკული გამოსახულებით. ორ იზომერს აღნიშნავენ L-ით და D-თი, ლათინურად — მარცხენა და მარჯვენა (levo და dextro). ენანტიომერებს არ შეუძლია ერთმანეთის გადაფარვა.*

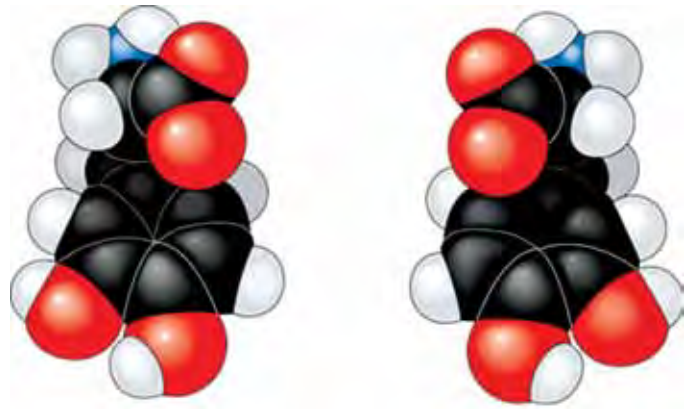
გავლენა იქონიოს ორგანული მოლეკულების ბიოლოგიურ აქტივობაზე. მაგალითად, მხედველობის ბიოქიმიაში მონაწილეობს თვალის ქიმიური ნაერთი როდოფსინი, რომელიც სინათლის ინდუცირებით *ცის* იზომერიდან *ტრანს* იზომერში გადადის (იხილე თავი 49).

ენანტიომერები მოლეკულებია, რომლებიც ერთმანეთის სარკულ გამოსახულებას წარმოადგენს. **სურათზე 4.7 გ** გამოსახულ სფერულ-ღერძულ მოდელში, შუა ნახშირბადს *ასიმეტრიული ნახშირბადი* ეწოდება, ვინაიდან იგი ოთხ სხვადასხვა ატომთან ან ატომთა ჯგუფთანაა დაკავშირებული. ოთხი ჯგუფი სივრცეში ასიმეტრიული ნახშირბადის ირგვლივ შეიძლება ორი სხვადასხვა გზით, სარკული გამოსახულების სახით განლაგდეს. ისინი მოლეკულის მარჯვენა- და მარცხენა-ხელის ვერსიებია. უჯრედს ამ იზომერების გარჩევა მათი სხვადასხვა

◀ **სურათი 4.7** ***იზომერების სამი ტიპი.*** *იზომერები, ნაერთები ერთი და იგივე მოლეკულური ფორმულით, მაგრამ განსხვავებული სტრუქტურით, ორგანული მოლეკულების მრავალფეროვნების წყაროა.*

ფორმის საფუძველზე შეუძლია. ჩვეულებრივ, ერთი იზომერი ბიოლოგიურად აქტიურია, ხოლო მეორე — არააქტიური.

ენანტიომერების საკითხი მნიშვნელოვანია ფარმაცევტულ წარმოებაში, ვინაიდან წამლის ორი ენანტიომერიდან ორივე არ შეიძლება ერთნაირად ეფექტური იყოს. მაგალითად, L-დოფა ეფექტურია პარკინსონის დაავადების წინააღმდეგ, მაშინ როცა მისი ენანტიომერი D-დოფა – არა **(სურათი 4.8)**. ზოგიერთ შემთხვევაში, ერთ-ერთ იზომერს ზიანის მოტანაც კი შეუძლია. ასე იყო თალიდომიდის შემთხვევაში; წამალს, 1950-იანი წლების ბოლოსა და 1960-იანი წლების დასაწყისში, ათასობით ფეხმძიმე ქალს უნიშნავდნენ. წამალი წარმოადგენდა ორი ენანტიომერის ნარევს. ერთი ენანტიომერი ამცირებდა გულისრევას ფეხმძიმეებში და იძლეოდა სასურველ ეფექტს, ხოლო მეორე, იწვევდა მძიმე თანდაყოლილ დეფექტებს (სამწუხაროდ, მხოლოდ „კარგი“ ენანტიომერიც რომ ყოფილიყო გამოყენებული სუფთა სახით, მისი ნაწილი, პაციენტის სხეულში მაინც გარდაიქმნებოდა „ცუდ“ ენანტიომერად). ენანტიომერების სხვადასხვა ეფექტი ორგანიზმზე აჩვენებს, რომ ისინი მგრძნობიარენი არიან მოლეკულური არქიტექტურის ნატიფი ცვლილებების მიმართ. და კიდევ ერთხელ ვიმეორებთ, ცხადია, რომ მოლეკულებს ემერჯენტული თვისებები აქვთ, რაც მათი ატომების სპეციფიურ განლაგებაზეა დამოკიდებული.



L-დოფა
(ბიოლოგიურად დაავადების წინააღმდეგ)

D-დოფა
(ეფექტურია პარკინსონის არააქტიურია)

▲ **სურათი 4.8** ***ენანტიომერების ფარმაკოლოგიური მნიშვნელობა.*** *L-დოფა წამალია, რომელიც პარკინსონის დაავადების, ცენტრალური ნერვული სისტემის დარღვევის სამკურნალოდ გამოიყენება. D-დოფას, წამლის ენანტიომერს – მოლეკულის სარკულ გამოსახულებას, ეფექტი პაციენტებზე არ აქვს.*

კონცეფცია შემოწმება 4.2

1. დახაზეთ C2H4-ის სტრუქტურული ფორმულა.
2. შეხედეთ ნახ. 4.5-ს და განსაზღვრეთ მოლეკულების რომელი წყვილი არის(არიან) ერთმანეთის იზომერი(ები), განსაღვრეთ იზომერის ტიპი(ები).
3. რა ქიმიური მსგავსებაა ბენზინსა და ცხიმს შორის?

სავარაუდო პასუხები იხილე A დანართში

კონცეფცია 4.3

ფუნქციონალური ჯგუფები მოლეკულების ნაწილია, რომლებიც ქიმიურ რეაქციებშია ჩართული

ორგანული მოლეკულების განსხვავებული თვისებები არა მარტო მათი ნახშირბადის ჩონჩხის განლაგებაზეა დამოკიდებული, მაგრამ აგრეთვე ამ ჩონჩხთან დაკავშირებულ მოლეკულურ კომპონენტებზე. ახლა განვიხილავთ ატომთა გარკვეულ ჯგუფებს, რომლებიც ხშირად უკავშირდება ორგანული ნივთიერებების ჩონჩხს.

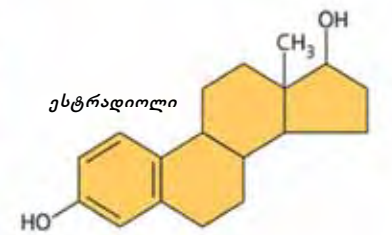
ყველაზე მნიშვნელოვანი ფუნქციონალური ჯგუფები ცოცხალი ორგანიზმების ქიმიაში

ორგანული მოლეკულების კომპონენტები, რომლებიც ქიმიური რეაქციებისათვის საერთოა ცნობილია, როგორც **ფუნქციონალური ჯგუფები**. თუ ნახშირწყალბადებს უმარტივეს ორგანულ მოლეკულებად განვიხილავთ ვნახავთ, რომ ფუნქციონალური ჯგუფები დამატებებია, რომლებიც ნახშირბადის ჩონჩხთან დაკავშირებულ ერთ ან რამდენიმე წყალბადს ჩაანაცვლებს (თუმცა, როგორც ვნახავთ, ზოგიერთ ფუნქციონალურ ჯგუფში ნახშირბადის ჩონჩხის ატომებიც შედის).

თითოეული ფუნქციონალური ჯგუფი ერთი ორგანული მოლეკულიდან მეორემდე, კანონზომიერად მოქმედებს, ხოლო ჯგუფების რიცხვი და განლაგება ანიჭებს მოლეკულებს მათთვის დამახასიათებელ უნიკალურ თვისებებს. განვიხილოთ განსხვავება ტესტოსტერონსა და ესტრადიოლს (ესტროგენის ტიპია) შორის. შესაბამისად, ეს ნაერთები მამრისა და მდედრის სასქესო ჰორმონებია ადამიანში და სხვა ხერხემლიანებში (**სურათი 4.9**). ორივე სტეროიდია — ორგანული მოლეკულა ნახშირბადის საერთო ჩონჩხით, რომელსაც ოთხი შერწყმული ბირთვის სახე აქვს. სასქესო ჰორმონები მხოლოდ ბირთვებთან დაკავშირებული ფუნქციონალური ჯგუფებით განსხვავდება. ეს ორი მოლეკულა მთელს ორგანიზმში განსხვავებულად მოქმედებს მრავალ სამიზნეზე, რითაც ხელს უწყობს მდედრისა და მამრის კონტრასტული თვისებების ჩამოყალიბებას. ამრიგად, თვით ჩვენს სექსუალობასაც აქვს ბიოლოგიური საფუძველი მოლეკულური არქიტექტურის სხვადასხვა ვარიანტებში.



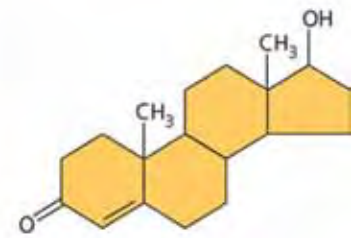
ძუ ლომი



ესტრადიოლი



ხვადი ლომი



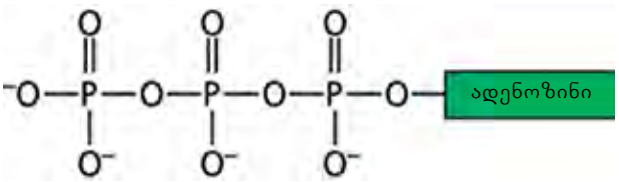
ტესტოსტერონი

▲ **სურათი 4.9** ***მდედრისა (ესტრადიოლი) და მამრის (ტესტოსტერონი) სასქესო ჰორმონების ფუნქციონალური ჯგუფების შედარება.*** *ორი მოლეკულა ერთმანეთისაგან მხოლოდ ფუნქციონალური ჯგუფებით განსხვავდება, რომლებიც ნახშირბადის საერთო ჩონჩხთან, ოთხ შერწყმულ ბირთვთან არის დაკავშირებული; ნაჩვენებია შემოკლებული სახით. მოლეკულის არქიტექტურის ნატიფი ცვლილებები გავლენას ახდენს მდედრსა და მამრ ხერხემლიანს შორის ანატომიური და ფიზიოლოგიური განსხვავებების განვითარებაზე.*

ცოცხალი ორგანიზმების ქიმიაში ყველაზე მნიშვნელოვანია ექვსი ფუნქციონალური ჯგუფი – ჰიდროქსილის, კარბონილის, კარბოქსილის, ამინო, სულფჰიდრილისა და ფოსფატური ჯგუფები. ეს ჯგუფები ჰიდროფილურია და ამრიგად, ზრდის ორგანული ნაერთების წყალში ხსნადობას. ვიდრე კითხვას განაგრძობდეთ გაეცანით მომდევნო ორ გვერდზე **სურათ 4.10-ზე** გამოსახულ ფუნქციონალურ ჯგუფებს.

ატფ — ენერგიის მნიშვნელოვანი წყარო უჯრედული პროცესებისათვის

სურათზე 4.10 „ფოსფატის“ სვეტში ორგანული ფოსფატის მარტივი მოლეკულებია ნაჩვენები. აღსანიშნავია უფრო რთული ორგანული ფოსფატი, **ადენოზინ ტრიფოსფატი** ანუ **ატფ**, ვინაიდან იგი არის უპირველესი ენერგიის გადამტანი



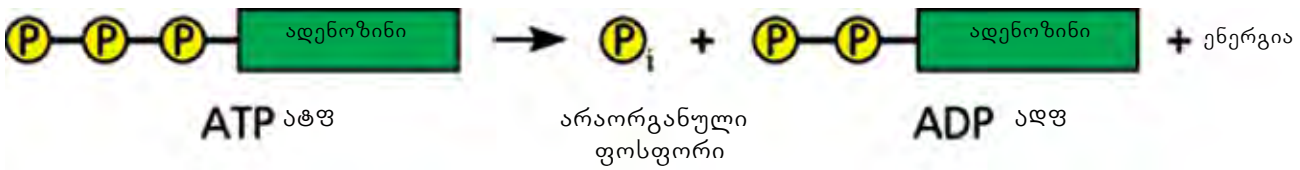
მოლეკულა უჯრედში. ატფ ორგანული მოლეკულისაგან შედგება, რომელსაც ადენოზინი ეწოდება; იგი სამი ფოსფატური ჯგუფის წყებასთანაა დაკავშირებული:

როდესაც მწკრივში, ისევე როგორც ᲐᲢᲤ-ში, სამი ფოსფატია, ერთი ფოსფატი შეიძლება მოწყდეს, როგორც არაორგანული ფოსფატის იონი. ეს იონი, –HOPO32, წიგნში ხშირად შემოკლებულია როგორც P. ერთი ფოსფატის დაკარგვით ᲐᲢᲤ ადენოზინ დიფოსფატად, ანუ ᲐᲓᲤ-ად გარდაიქმნება. რეაქციის დროს გამოთავისუფლდება ენერგია, რომელიც შეიძლება გამოყენებული იქნეს უჯრედის მიერ; ამის შესახებ უფრო დეტალურად მე-8 თავში შეიტყობთ.

სიცოცხლის ძიმიური ელემენტები:

მიმოხილვა

როგორც შეიტყვეთ, ცოცხალი მატერია ძირითადად ნახშირბადის, ჟანგბადის, წყალბადის, აზოტის და მცირე რაოდენობით გოგირდისა და ფოსფორისაგან შედგება. ეს ელემენტები მტკიცე კოვალენტურ ბმებს ქმნის; მათი ეს თვისება არსებითია რთული ორგანული მოლეკულების აგებისას. ყველა ამ ელემენტს შორის ნახშირბადი კოვალენტური ბმების ვირტუოზია. ნახშირბადის მრავალმხრივობა შესაძლებელს ხდის ორგანული მოლეკულების დიდ მრავალფეროვნებას; თითოეულ მათგანს განსაკუთრებული თვისებები აქვს, რომლებიც ნახშირბადის ჩონჩხის უნიკალური განლაგებითა და ჩონჩხთან დართული ფუნქციონალური ჯგუფებითაა განპირობებული. მთელ ბიოლოგიურ მრავალფეროვნებას საფუძვლად უდევს ეს ვარიაცია მოლეკულურ დონეზე.



მე-4 თავის შემოწმება

ძირითადი კონცეფციების შემოწმებაა:

კონცეფცია 4.1

ორგანული ქიმია არის სწავლება ნახშირბადის ნაერთების შესახებ

- ერთ დროს ფიქრობდნენ, რომ ორგანული ნაერთები მხოლოდ ცოცხალი ორგანიზმების შიგნით წარმოიქმნებოდა, მაგრამ ეს იდეა (ვიტალიზმი) უარყოფილ იქნა, როდესაც ქიმიკოსებმა ლაბორატორიაში ორგანული ნაერთების სინთეზი შესძლეს.

კონცეფცია 4.2

ნახშირბადის ატომებს შეუძლიათ სხვადასხვა მოლეკულების წარმოქმნა ოთხ სხვა ატომთან დაკავშირების საშუალებით

- **ბმების წარმოქმნა ნახშირბადთან.** ოთხი კოვალენტური ბმის წარმოქმნის უნარი ხელს უწყობს მას მრავალფეროვანი მოლეკულების წარმოქმნაში. ნახშირბადი შეიძლება დაუკავშირდეს სხვადასხვა ატომებს, O-ის H-ის და N-ის ჩათვლით. ნახშირბადის ატომები შეიძლება აგრეთვე დაუკავშირდეს სხვა ნახშირბადებს და შექმნას ორგანული ნაერთების ნახშირბადის ჩონჩხი.
- **მოლეკულური მრავალფეროვნება ნახშირბადის ჩონჩხის ცვალებადობითაა გამოწვეული.** ორგანული მოლეკულების ნახშირბადის ჩონჩხის სიგრძე და ფორმა იცვლება, ხოლო სხვა ელემენტის ატომებისათვის მათ დამაკავშირებელი საიტები აქვთ. ნახშირწყალბადები მხოლოდ ნახშირბადისა და წყალბადისაგან შედგება. იზომერები მოლეკულებია, რომელთაც ერთი და იგივე მოლეკულური ფორმულა, მაგრამ განსხვავებული სტრუქტურა და თვისებები აქვთ. არსებობს იზომერების სამი ტიპი: სტრუქტურული იზომერები, გეომეტრიული იზომერები და ენანტიომერები.

  აქტივობა: *ნახშირბადის-ფუძიანი მოლეკულების მრავალფეროვნება*

აქტივობა: *იზომერები*
გამოკვლევა: *რა ფაქტორები განაპირობებს წამლების ეფექტურობას?*

კონცეფცია 4.3

ფუნქციონალური ჯგუფები მოლეკულების ნაწილებია, რომლებიც ქიმიურ რეაქციებშია ჩართული

- **ფუნქციონალური ჯგუფები ყველაზე მნიშვნელოვანია ცოცხალი ორგანიზმების ქიმიაში.** ფუნქციონალური ჯგუფები არის ორგანული მოლეკულების შიგნით არსებულ ატომთა ქიმიურად აქტიური ჯგუფები, რომლებიც მოლეკულას განსხვავებულ ქიმიურ თვისებებს ანიჭებს. ჰიდროქსილის ჯგუფი (–OH) პოლარულია, ამრიგად, იგი ნაერთების წყალში გახსნას ხელს უწყობს. კარბონილის ჯგუფი (>CO) შეიძლება იყოს ან ნახშირბადის ჩონჩხის ბოლოს (ალდეჰიდი), ან ნახშირბადის ჩონჩხის შიგნით (კეტონი). კარბოქსილის ჯგუფი (–COOH) გვხვდება კარბოქსილის მჟავებში. ამ ჯგუფის წყალბადი შეიძლება დისოცირდეს, ხოლო მოლეკულები მჟავებად გარდაიქმნება. ამინო ჯგუფს (–NH2) შეუძლია პროტონის მიღება (H+), აქედან გამომდინარე, მოქმედებს როგორც ფუძე. სულფჰიდრილის ჯგუფი (–SH) ხელს უწყობს ცილების სტრუქტურის სტაბილიზაციას. ფოსფატის ჯგუფი (–OPO32–) მნიშვნელოვან როლს ასრულებს ენერგიის გადაცემისას.
  აქტივობა: *ფუნქციონალური ჯგუფები*
- **ატფ: ენერგიის მნიშვნელოვანი წყარო უჯრედული პროცესებისათვის.** როდესაც ფოსფატის ჯგუფი სცილდება ატფ-ს, ენერგია გამოთავისუფლდება, რომელიც უჯრედის მიერ შეიძლება იქნეს გამოყენებული.
- **სიცოცხლის ქიმიური ელემენტები: მიმოხილვა.** ცოცხალი მატერია, ძირითადად ნახშირბადის, ჟანგბადის, წყალბადის, აზოტის, მცირე რაოდენობით გოგირდისა და ფოსფორისაგან შედგება. ნახშირბადის უნარი ურიცხვი რაოდენობით წარმოქმნას მოლეკულები, რომელთაც განსაღვრული ფორმა და ქიმიური თვისებები აქვთ, ბიოლოგიური მრავალფეროვნების მოლეკულურ საფუძველს შეადგენს.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშემოწმება

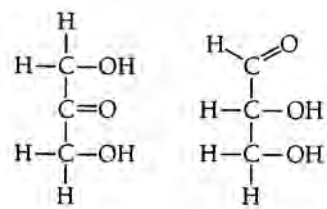
1. ამჟამად, ორგანული ქიმია განიმარტება როგორც:
   ა. სწავლება ნაერთების შესახებ, რომელსაც მხოლოდ ცოცხალი ორგანიზმები წარმოქმნიან.
   ბ. სწავლება ნახშირბადის ნაერთების შესახებ.
   გ. სწავლება სასიცოცხლო ძალების შესახებ.
   დ. სწავლება ბუნებრივი (სინთეზურის საპირისპიროდ) ნაერთების შესახებ.
   ე. სწავლება ნახშირწყალბადების შესახებ.

2. შეარჩიეთ ტერმინების წყვილი, რომელიც სწორად დაასრულებს წინადადებას:
   ჰიდროქსილი იგივეა –––––––ისათვის, რაც ––––––––– ალდეჰიდისათვის.
   ა. კარბონილი; კეტონი
   ბ. ჟანგბადი; ნახშირბადი
   გ. სპირტი; კარბონილი
   დ. ამინი; კარბოქსილი
   ე. სპირტი; კეტონი

3. ამ ნახშირწყალბადებიდან რომელ მათგანს აქვს ორმაგი ბმა თავის ნახშირბადის ჩონჩხში?
   ა. C3H8 დ. C2H4 ბ. C2H6
   ე. C2H2 გ. CH4

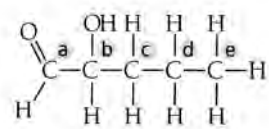
4. ბენზინი, რომელსაც ავტომობილი მოიხმარს არის ნამარხი საწვავი, რომელიც ძირითადად შედგება:
   ა. ალდეჰიდებისაგან
   ბ. ამინომჟავებისაგან
   გ. სპირტებისაგან
   დ. ნახშირწყალბადებისაგან
   ე. თიოლებისაგან

5. შეარჩიერთ ტერმინი, რომელიც სწორად ასახავს დამოკიდებულებას შაქრის ორ მოლეკულას შორის:

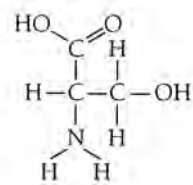


   ა. სტრუქტურული იზომერები
   გ. ენანტიომერები
   ბ. გეომეტრიული იზომერები
   დ. იზოტოპები

6. განსაზღვრეთ ასიმეტრიული ნახშირბადი ამ მოლეკულაში.



7. რომელი ფუნქციონალური ჯგუფი არ არის ამ მოლეკულაში?



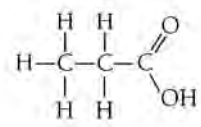
   ა. კარბოქსილის
   ბ. სულფჰიდრილის
   გ. ჰიდროქსილის
   დ. ამინო

8. რომელ მოქმედებას შეუძლია კარბონილის ჯგუფის წარმოქმნა?
   ა. კარბოქსილის ჯგუფის ჰიდროქსილის წყალბადით ჩანაცვლებას
   ბ. თიოლის ჰიდროქსილისათვის დამატებას
   გ. ჰიდროქსილის ფოსფატისათვის დამატებას
   დ. ამინის აზოტის ჟანგბადით ჩანაცვლებას
   ე. სულფჰიდრილის კარბოქსილისათვის დამატებას

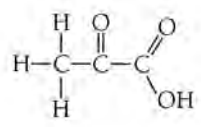
9. რომელი ფუნქციონალური ჯგუფი განაპირობებს ყველაზე მეტად ორგანული მოლეკულის, ფუძე თვისებებს?
   ა. ჰიდროქსილი დ. ამინო
   ბ. კარბონილი ე. ფოსფატი
   გ. კარბოქსილი

10. რა იცით ჟანგბადის ელექტროუარყოფითობის შესახებ. რომელი მათგანია ამ მოლეკულებიდან უფრო ძლიერი მჟავა (*მინიშნება:* შეისწავლეთ სურათი 4.10). დაასაბუთეთ თქვენი პასუხი.

ა.



ბ.



ევოლუციური კავშირი

ზოგიერთ მეცნიერს სჯერა, რომ სიცოცხლე, სადმე სხვაგან სამყაროში, შესაძლოა ელემენტ სილიციუმზე უფრო იყოს დაფუძნებული, ვიდრე ნახშირბადზე, როგორც ეს დედამიწაზეა. რა საერთო თვისებები აქვს სილიციუმს ნახშირბადთან და რატომ არის უფრო მეტი ალბათობა იმისა, რომ არსებობდეს სილიციუმზე დაფუძნებული სიცოცხლე, ვიდრე ვთქვათ, ნეონზე ან ალუმინზე დამყარებული? (იხილე სურ. 2.8).

მედიცინა, ტექნოლოგია და საზოგადოება

1918 წელს ძილის დაავადების (აფრიკული ტრიპანოსომოზის) ეპიდემიამ ზოგიერთ გადარჩენილში, პარკინსონის შორს წასული დაავადების სიმპტომის მსგავსი, უჩვეულო რიგიდული დამბლა გამოიწვია. წლების შემდეგ, ზოგიერთ ასეთ პაციენტს, მოძრაობის **გამოსაღვიძებლად** პარკინსონის დაავადების სამკურნალოდ გამოყენებული L-დოფა (იხილე სურ. 4.8) მისცეს. L-დოფა შესამჩნევად ეფექტური აღმოჩნდა დამბლის სალიკვიდაციოდ, ყოველ შემთხვევაში, დროებით მაინც. თუმცა, მის ენანტიომერს D-დოფას, ისევე როგორც პარკინსონის დაავადების შემთხვევაში, ეფექტი საერთოდ არ ჰქონდა. შემოგვთავაზეთ ჰიპოთეზა იმის განსამარტად, თუ რატომ არის *ორივე* დაავადების შემთხვევაში ერთი ენანტიომერი ეფექტური, ხოლო მეორე – არა.

მეცნიერული კვლევა

50 წლის წინ თალიდომიდმა ცუდი სახელი დაიმკვიდრა, ვინაიდან მისი, როგორც პირღებინების საწინააღმდეგო საშუალების მიღებას ფეხმძიმე ქალებში, თანდაყოლილი დეფექტების ტალღა მოჰყვა ახალშობილებში. თუმცა, 1998 წელს შეერთებული შტატების საკვებისა და წამლების სამინისტრომ (FDA) ეს წამალი დაამტკიცა გარკვეულ პირობებში სამკურნალოდ, კერძოდ ჰანსენის დაავადებასთან (კეთრი) დაკავშირებულ შემთხვევებში. კლინიკურ ექსპერიმენტებში, თალიდომიდი პერსპექტიული ჩანს აგრეთვე შიდსით, ტუბერკულოზით და ზოგიერთი ტიპის სიმსივნით დაავადებულთა სამკურნალოდ. როგორ ფიქრობთ, გამართლებულია თუ არა ამ წამლის გამოყენება? და თუ გამართლებულია, რა პირობებში? რა კრიტერიუმები უნდა გამოიყენეოს FDA-მ წამლის სარგებლიანობის განსასაზღვრად?

5 მაკრომოლეკულების სტრუქტურა და ფუნქცია



სურათი 5.1 ***ცილების კომპიუტერულ მოდელზე მომუშავე მეცნიერები***

ძირითადი კონცეფციები

5.1 მაკრომოლეკულების უმეტესობა მონომერებისაგან აგებული პოლიმერებია.

5.2 ნახშირწყლები საწვავად და საამშენებლო მასალად გამოიყენება

5.3 ლიპიდები, ჰიდროფობური მოლეკულებისაგან შემდგარი მრავალფეროვანი ჯგუფია

5.4 ცილებს რამოდენიმე სტრუქტურა აქვთ, რაც მათი ფუნქციის მრავალგვარობას განაპირობებს.

5.5 ნუკლეინის მჟავები ინახავენ და გადასცემენ მემკვიდრულ ინფორმაციას

შესავალი

სიცოცხლის მოლეკულები

ჩვენ ვნახეთ თუ როგორ გამოიყენება ცნება -საგანგებო თვისებები- წყალსა და შედარებით მარტივ ორგანულ მოლეკულებთან მიმართებაში. თითოეული სახის მცირე მოლეკულას აქვს უნიკალური თვისებები. ეს თვისებები განპირობებულია მათი ატომების მოწესრიგებული განლაგებით. ბიოლოგიური ორგანიზაციის იერარქიაში მომდევნო საფეხური მაშინ მიიღწევა, როცა უჯრედში მცირე ზომის ორგანული მოლეკულები ერთიანდებიან უფრო დიდი მოლეკულების წარმოსაქმნელად. დიდი ზომის ბიოლოგიური მოლეკულების 4 ძირითადი კლასია. მათ მიეკუთვნებიან ნახშირწყლები, ლიპიდები, ცილები და ნუკლეინის მჟავები. მოლეკულური მასშტაბით თუ განვიხილავთ, ამ უჯრედული მოლეკულებიდან მრავალი მათგანი უზარმაზარი ზომისაა. მაგალითად, ცილის შემადგენლობაში შეიძლება შედიოდეს კოვალენტურად დაკავშირებული ათასობით ატომი, რომლებიც ქმნიან 100,000 დალტონზე მეტი მასის მქონე მოლეკულურ კოლოსებს. ასეთი გიგანტური მოლეკულებისათვის ბიოლოგები იყენებენ ტერმინს **მაკრომოლეკულები**.

აღსანიშნავია, რომ მაკრომოლეკულების ზომისა და აგებულების სირთულის გათვალისწინებით ბიოქიმიკოსებმა დეტალურად დაადგინეს უმეტესი მათგანის სტრუქტურა (სურათი 5.1). მაკრომოლეკულების არქიტექტურის ცოდნა გვეხმარება იმის გაგებში, თუ როგორ მუშაობენ ეს მოლეკულები. ამ თავის ძირითად საკითხს წარმოადგენს სიცოცხლის დიდი მოლეკულები. ამ მოლეკულებისთვისაც, ისევე, როგორც ბიოლოგიური იერარქიის ყოველი საფეხურისთვის, ფორმა და ფუნქცია განუყოფელია.

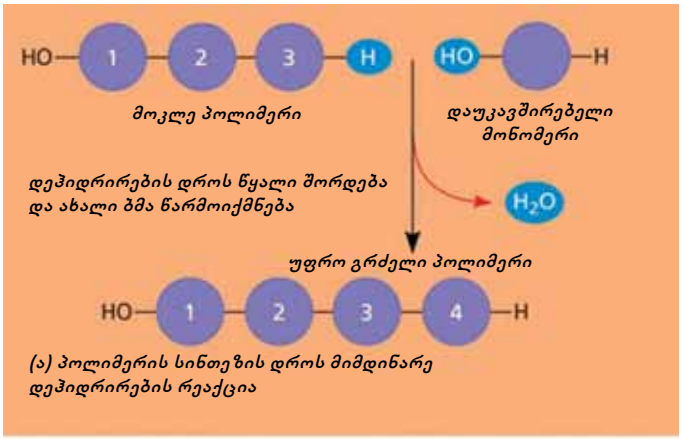
კონცეფცია 5.1

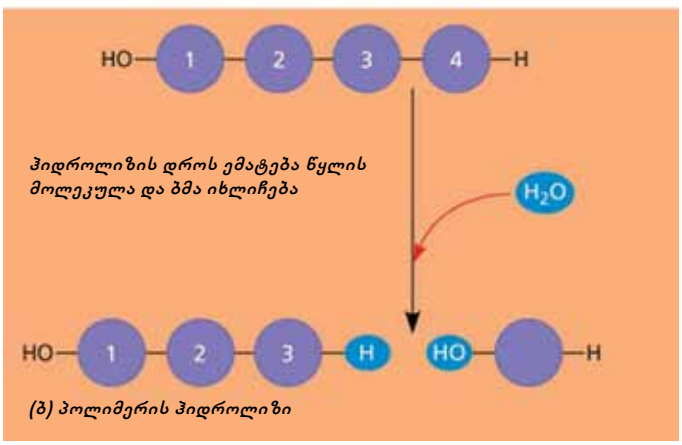
მაკრომოლეკულების უმეტესობა მონომერებისაგან აგებული პოლიმერებია

სიცოცხლისათვის დამახასიათებელი ორგანული ნაერთების 4 კლასიდან, სამი მათგანის უზარმაზარი მოლეკულები – ნახშირწყლები, ცილები და ნუკლეინის მჟავები – ჯაჭვისებურ მოლეკულებს წარმოადგენენ. მათ პოლიმერებს (ბერძ. *polys,* მრავალი, და *meris,* ნაწილი) უწოდებენ. **პოლიმერი** გრძელი მოლეკულაა. იგი კოვალენტური ბმით დაკავშირებული მრავალი მსგავსი ან იდენტური საამშენებლო ბლოკისაგან შედგება, თითქმის ისევე, როგორც მატარებელი შედგება ვაგონების ჯაჭვისაგან. განმეორებადი ერთეულები, რომლებიც პოლიმერის საამშენებლო ბლოკებად გამოიყენება, **მონომერებად** წოდებულ პატარა მოლეკულებს წარმოადგენენ. მონომერად გამოყენებულ ზოგიერთ მოლეკულას სხვა, საკუთარი ფუნქციაც აქვს.

პოლიმერების სინთეზი და დაშლა

პოლიმერული მაკრომოლეკულების კლასები, მათი შემადგენელი მონომერების ბუნებით ერთმანეთისაგან განსხვავდება, მაგრამ ის ქიმიური მექანიზმები, რომელთა მეშვეობითაც უჯრედი წარმოქმნის და შლის პოლიმერებს, ძირითადად ერთნაირია ყველა შემთხვევაში (სურათი 5.2). მონომერები ერთდება რეაქციით, რომელის დროსაც 2 მოლეკულა კოვალენტურად უკავშირდება ერთმანეთს და გამოიყოფა წყლის მოლეკულა. ასეთი ტიპის რეაქციას ეწოდება **კონდენსირების რეაქცია**, უფრო სპეციფიურად კი — **დეჰიდრატაციის რეაქცია**, რადგანაც წყლის დაკარგვა ხდება (სურრათი 5.2ა). როდესაც





ბმა წარმოიქმნება ორ მონომერს შორის, თითოეული მონომერი თავის ნაწილს აძლევს წყლის მოლეკულას: ერთი მოლეკულა გასცემს ჰიდროქსილის ჯგუფს (-OH), მეორე კი წყალბადს (-H). პოლიმერის წარმოქმნისას ეს რეაქცია მეორდება მანამ, სანამ მონომერები ერთმანეთის მიყოლებით ემატება პოლიმერულ ჯაჭვს. დეჰიდრატაციის რეაქციებისათვის უჯრედი ენერგიას ხარჯავს და პროცესი მხოლოდ ფერმენტების (სპეციალური ცილები რომლებიც უჯრედში მიმდინარე ქიმიურ რეაქციებს აჩქარებენ) დახმარებით მიმდინარეობს.

პოლიმერები მონომერებად იშლებიან **ჰიდროლიზის** გზით, პროცესით, რომელიც ჩვეულებრივ დეჰიდრატაციის შებრუნებული რეაქციაა **(სურათი 5.2 ბ)**. ჰიდროლიზი ნიშნავს დაშლას წყლის მეშვეობით (ბერძ. *hydro,* წყალი და *lysis,* დაშლა). მონომერებს შორის არსებული ბმები იშლება წყლის მოლეკულების დამატებით, წლის მოლეკულის წყალბადი უკავშირდება ერთ მონომერს და ჰიდროქსილის ჯგუფი კი - მომიჯნავე მონომერს. ჩვენს ორგანიზმში მიმდინარე ჰიდროლიზის რეაქციების საუკეთესო მაგალითს წარმოადგენს მონელების პროცესი. ჩვენს საკვებში არსებული ორგანული ნივთიერებების ძირითადი ნაწილი წარმოდგენილია პოლიმერების სახით, რომლებიც საკმაოდ დიდია იმისათვის, რომ ჩვენს უჯრედებში შეაღწიონ. მონელების პროცესში მრავალნაირი ფერმენტი ესხმის თავს პოლიმერებს და აჩქარებენ ჰიდროლიზს. შემდეგ, გამოთავისუფლებული მონომერები გაიწოვება სისხლის მიმოქცევის სისტემაში და მისი საშუალებით ვრცელდება სხეულის ყველა უჯრედისაკენ, სადაც შესაძლებელია დეჰიდრატაციის რეაქციის მეშვეობით მონომერებისაგან ისევ ახალი პოლიმერის აწყობა. მიღებული პოლიმერი განსხვავდება იმისაგან, რომელიც დაიშალა. ახალი პოლიმერები, უჯრედის მოთხოვნის შესაბამისად, სპეციფიკურ ფუნქციებს ასრულებენ.

◀ *ნახატი 5.2* ***პოლიმერების სინთეზი და დაშლა***

პოლიმერთა მრავალფეროვნება

ყოველი უჯრედი ათასობით განსხვავებულ მაკრომოლეკულას შეიცავს. კოლექცია იცვლება უჯრედის ერთი ტიპიდან მეორისაკენ, თვით ერთ ორგანიზმშიც კი. მემკვიდრული განსხვავებები ადამიანის შთამომავლებს შორის საუკეთასოდ ასახავს პოლიმერების მიხედვით ვარიაციებს, განსაკუთრებით DNA და ცილებთან მიმართებაში. მოლეკულური განსხვავებანი არამონათესავე ინდივიდებს შორის უფრო გავრცელებულია და სახეობებს შორის კიდევ უფრო მეტად. ცოცხალ სამყაროში მაკრომოლეკულების მრავალფეროვნება კიდევ უფრო დიდია და შესაძლო ცვლილებები ფაქტიურად შეუზღუდავია.

მაინც რა უდევს საფუძვლად სიცოცხლის პოლიმერების ასეთ მრავალფეროვნებას? ასეთი მოლეკულები შედგენილია მხოლოდ 40-50-მდე მარტივი, ჩვეულებრივი მონომერისაგან და იშვიათად ზოგიერთი სხვა ნაერთისაგან. უამრავი პოლიმერის აშენება მონომერების შეზღუდული სიიდან იმის ანალოგიურია, თუ როგორ იგება ასი ათასობით სიტყვა ანბანის მხოლოდ 26 ასოსაგან. აქ ამოსავალს წარმოადგენს განლაგება, მოწესრიგებულობა — ცვლილება ერთეულთა ხაზობრივ თანამიმდევრობაში. თუმცა, ეს ანალოგია საკმარისი არ არის მაკრომოლეკულების დიდი მრავალფეროვნების აღწერისათვის, რადგან ბიოლოგიურ პოლიმერთა უმეტესობა გაცილებით გრძელია, ვიდრე თვით ყველაზე გრძელი სიტყვაც კი. მაგალითად, ცილები აგებულია 20 სახის ამინომჟავასაგან, რომლებიც განლაგებულია ჯაჭვში, რომელიც ჩვეულებრივ, ასობით ამინომჟავას სიგრძისაა. სიცოცხლის მოლეკულური ლოგიკა მარტივია, მაგრამ ჩინებულია: მცირე მოლეკულები, რომლებიც საერთოა ყველა ორგანიზმისათვის, მოწესრიგებულია უნიკალურ მაკრომოლეკულებში.

ჩვენ ახლა მზად ვართ უჯრედის ორგანული ნაერთების 4 მთავარი კლასის სპეციფიკური ფუნქციისა და სტრუქტურის გასარკვევად. ყოველი კლასის შემთხვევაში, ჩვენ დავინახავთ, რომ დიდ მოლეკულებს ისეთი საგანგებო ფუნქციები აქვთ, რომლებიც მათ ინდივიდუალურ საამშენებლო ბლოკებში ნანახი არ არის.

კონცეფცია შემოწმება 5.2.1

1. რომელია დიდი ბიოლოგიური მოლეკულების 4 მთავარი კლასი?
2. წყლის რამდენი მოლეკულაა საჭირო 10 მონომერისაგან შემდგარი პოლიმერის სრული ჰიგროლიზისათვის.
3. მას შემდეგ, რაც თქვენ შეჭამთ ვაშლის ნაჭერს, რომელი რეაქცია უნდა წავიდეს რათა ვაშლის ცილის შემადგენელი ამინომჟავური მონომერები თქვენი სხეულის ცილებად გარდაიქმნან?

შემოთავაზებული პასუხებისათვის იხილეთ დანართი A

კონცეფცია 5.2

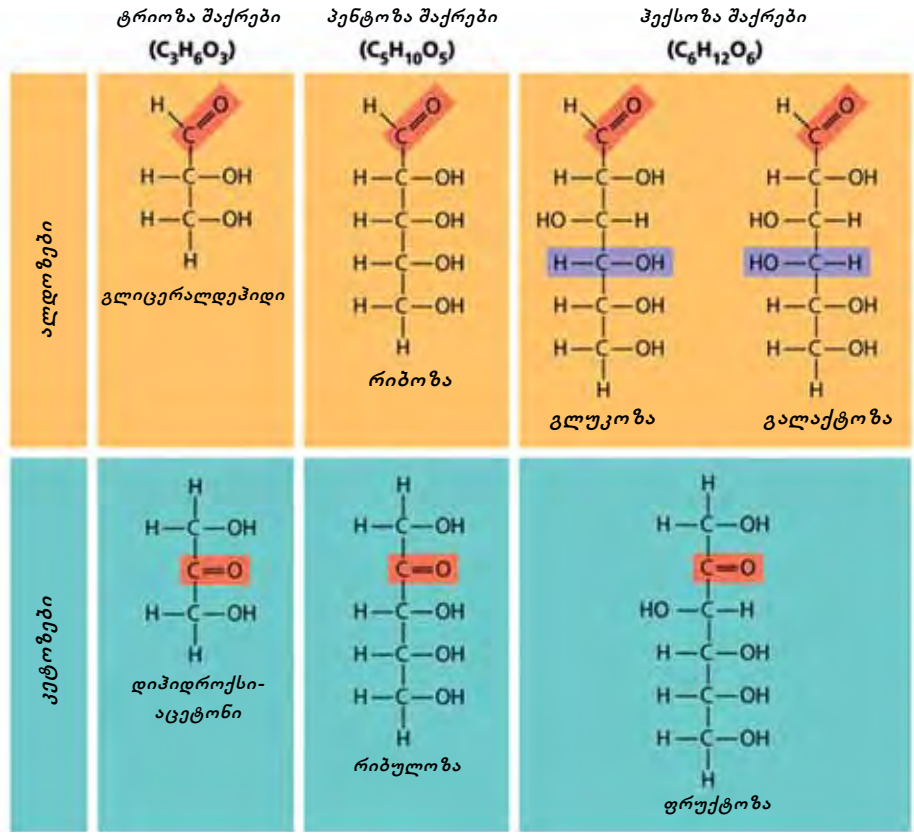
ნახშირწყლები საწვავად და საამშენებლო მასალად გამოიყენება

ნახშირწყლების შემადგენლობაში შედიან შაქრები და შაქართა პოლიმერები. ყველაზე მარტივი ნახშირწყლები მონოსაქარიდები, ან უბრალოდ შაქრებია. ისინი ასევე ცნობილია, როგორც მარტივი შაქრები. დისაქარიდები ორმაგი შაქრებია, რომლებიც კონდენსაციის რეაქციით დაკავშირებულ 2 მომოსაქარიდს შეიცავენ. ნახშირწყლები, რომლებიც მაკრომოლეკულებია, წარმოადგენენ პოლისაქარიდებს — პოლიმერებს, რომლებიც მრავალი შაქრის საამშენებლო ბლოკისაგან შედგებიან.

შაქრები

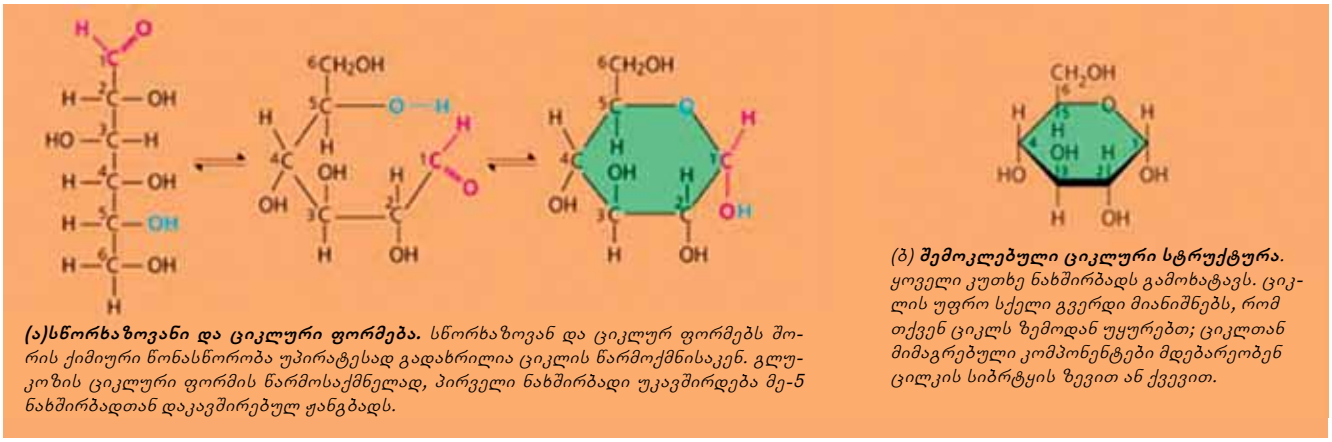
ჩვეულებრივ, მონოსაქარიდების (ბერძ. *monos,* ერთი და *sacchar*, შაქარი) მოლეკულური ფორმულა მრავალი CH_2O ერთეულის ჯამს წარმოადგენს (სურათი 5.3). გლუკოზას ($C_6H_{12}O_6$), ყველაზე გავრცელებულ მონოსაქარიდს, ცენტრალური მნიშვნელობა აქვს სიცოცხლის ქიმიაში. გლუკოზის სტრუქტურაში ჩვენ შეგვიძლია ვნახოთ შაქრის ნიშანი (trade mark). მოლეკულას აქვს კარბონილის ჯგუფი (>C=O) და მრავალი ჰიდროქსილის ჯგუფი (—OH). კარბონილის ჯგუფის მდებარეობის მიხედვით შაქარი ან ალდოზაა (ალდეჰიდური შაქარი) ან კეტოზა (კეტონული შაქარი). მაგალითად, გლუკოზა ალდოზაა, ფრუქტოზა — გლუკოზის სტრუქტურული იზომერი კი — კეტოზა. (შაქრების უმეტესი ნაწილის სახელის დაბოლოებაა — ოზა). შაქრების კლასიფიკაციის სხვა კრიტერიუმს წარმოადგენს ნახშირწყალბადოვანი ჩონჩხის ზომა, რომელიც იცვლება 3-დან 7 ნახშირბადის სიგრძემდე. გლუკოზას, ფრუქტოზას და სხვა შაქრებს, რომლებსაც 6 ნახშირბადის ატომი აქვთ, ჰექსოზები ეწოდება. ტრიოზები (სამნახშირბადიანი შაქრები) და პენტოზები (ხუთნახშირბადიანი შაქრები) ასევე გავრცელებულია.

მარტივი შაქრების განმასხვავებელ შემდეგ ნიშანს წარმოადგენს ასიმეტრიული ნახშირბადის ატომის გარშემო მყოფი ნაწილის სპეციალური განლაგება (შეხსენება მე-4 თავიდან, რომ ასიმეტრიული ნახშირბადი არის ის ნახშირბადი, რომელიც 4 განსხვავებულ პარტნიორთან არის დაკავშირებული). მაგალითად, გლუკოზა და გალაქტოზა ერთმანეთისაგან განსხვავდება მხოლოდ ერთი ასიმეტრიული ნახშირბადის ატომის გარშემო განლაგებული ნაწილების მდებარეობით. (იხილეთ მეწამული ყუთები სურათი 5.3). როგორც ჩანს, მცირე განსხვავებაც კი მნიშვნელოვნად საკმარისია იმისათვის, რომ 2 შაქარს მიენიჭოს განსხვავებული ფორმა და თვისებები.



▶ *სურათი 5.3* ***ზოგიერთი მონოსაქარიდის სტრუქტურა და კლასიფიკაცია.***

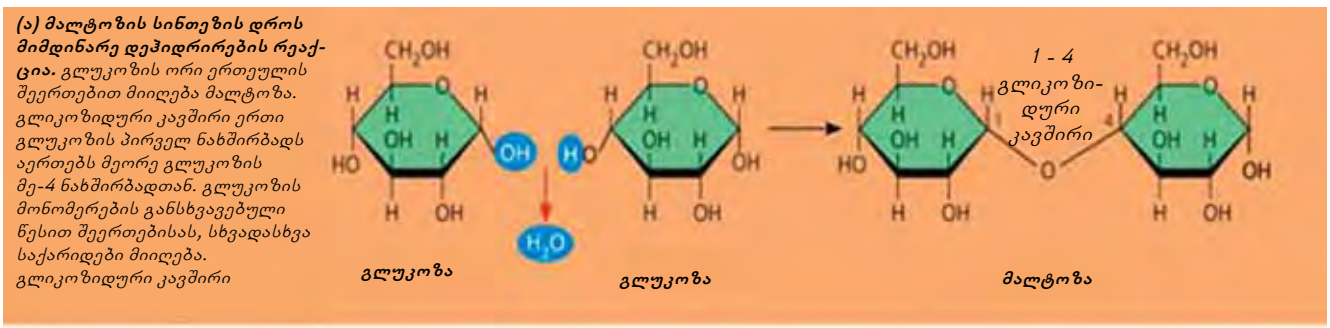
კარბონილის ჯგუფის მდებარეობის მიხედვით (მუქი ნარინჯისფერი), შაქრები შეიძლება იყვნენ ალდოზები (ალდეჰიდური შაქრები, ზედა მწკრივი) ან კეტოზები (კეტონური შაქრები, ქვედა მწკრივი). შაქრების კლასიფიკაცია ასევე ხდება მათი ნახშირბადოვანი ჩონჩხის სიგრძის მიხედვით. მესამე განმასხვავებელი მომენტია ასიმეტრიული ნახშირბადის გარშემო სივრცობრივი განლაგება (მაგალითად შეადარეთ, გლუკოზისა და გალაქტოზის მეწამული ნაწილები).



(ა)სწორხაზოვანი და ციკლური ფორმება. *სწორხაზოვან და ციკლურ ფორმებს შორის ქიმიური წონასწორობა უპირატესად გადახრილია ციკლის წარმოქმნისაკენ. გლუკოზის ციკლური ფორმის წარმოსაქმნელად, პირველი ნახშირბადი უკავშირდება მე-5 ნახშირბადთან დაკავშირებულ ჟანგბადს.*

(ბ) შემოკლებული ციკლური სტრუქტურა. *ყოველი კუთხე ნახშირბადს გამოხატავს. ციკლის უფრო სქელი გვერდი მიანიშნებს, რომ თქვენ ციკლს ზემოდან უყურებთ; ციკლთან მიმაგრებული კომპონენტები მდებარეობენ ცილკის სიბრტყის ზევით ან ქვევით.*

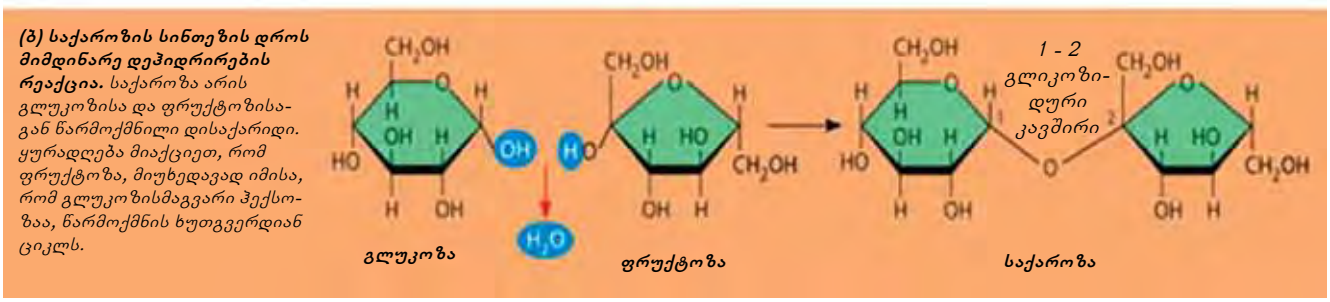
▲ *სურათი 5.4* ***გლუკოზის სწორხაზოვანი და ციკლური ფორმები***



(ა) მალტოზის სინთეზის დროს მიმდინარე დეჰიდრირების რეაქცია. *გლუკოზის ორი ერთეულის შეერთებით მიიღება მალტოზა. გლიკოზიდური კავშირი ერთი გლუკოზის პირველ ნახშირბადს აერთებს მეორე გლუკოზის მე-4 ნახშირბადთან. გლუკოზის მონომერების განსხვავებული წესით შეერთებისას, სხვადასხვა საქარიდები მიიღება. გლიკოზიდური კავშირი*

1 - 4 გლიკოზიდური კავშირი

გლუკოზა ***გლუკოზა*** ***მალტოზა***



(ბ) საქაროზის სინთეზის დროს მიმდინარე დეჰიდრირების რეაქცია. *საქაროზა არის გლუკოზისა და ფრუქტოზისაგან წარმოქმნილი დისაქარიდი. ყურადღება მიაქციეთ, რომ ფრუქტოზა, მიუხედავად იმისა, რომ გლუკოზისმაგვარი ჰექსოზაა, წარმოქმნის ხუთგვერდიან ციკლს.*

1 - 2 გლიკოზიდური კავშირი

გლუკოზა ***ფრუქტოზა*** ***საქაროზა***

▲ *სურათი 5.5* ***დისაქარიდების სინთეზის მაგალითები***

მიღებულია გლუკოზის გამოსახვა სწორხაზოვანი ნახშირწყალბადოვანი ჩონჩხის სახით, თუმცა, ეს გამოსახულება სრულიად ზუსტი არ არის. წყალხსნარებში, გლუკოზის მოლეკულები, ისევე როგორც სხვა შაქრები, ციკლური ფორმით არსებობენ **(სურ. 5.4)**.

მონოსაქარიდები, განსაკუთრებით კი გლუკოზა, უჯრედისათვის მთავარ საკვებს წარმოადგენს. უჯრედული სუნთქვის სახელით ცნობილ პროცესში, უჯრედები გამოყოფენ გლუკოზის მოლეკულებში აკუმულირებულ ენერგიას. მარტივი შაქრის მოლეკულები მხოლოდ უჯრედის მუშაობისათვის საჭირო საწვავს კი არ წარმოადგენენ, არამედ მათი ნახშირწყალბადოვანი ჩონჩხი ასევე გამოიყენება მცირე ორგანული მოლეკულების - ამინომჟავებისა და ცხიმოვანი მჟავების, სინთეზისათვის. შაქრის ის მოლეკულები, რომლებიც უშუალოდ არ გამოიყენებიან ამ გზებში, ჩვეულებრივ, დისაქარიდებსა და პოლისაქარიდებში ჩაერთვებიან მონოსაქარიდების სახით.

დისაქარიდი შედგება გლიკოზიდური ბმით დაკავშირებული 2 მონოსაქარიდისაგან. ამ დროს დეჰიდრატაციის რეაქციით 2 მონოსაქარიდს შორის კოვალენტური ბმა წარმოიქმნება. მაგალითად, მალტოზა არის დისაქარიდი, რომელიც წარმოქმნილია გლუკოზის 2 მოლეკულისაგან **(სურათი 5.5ა)**.

ყველაზე მეტად გავრცელებული დისაქარიდია საქაროზა, რომელიც საკვებ შაქარს წარმოადგენს. მის მონომერებს წარმოადგენს გლუკოზა და ფრუქტოზა **(სურათი 5.5ბ)**. ჩვეულებრივ, მცენარეები ნახშირწყლების ტრანსპორტს საქაროზას სახით ახდენენ ფოთლებიდან ფესვებისაკენ და სხვა, არაფოტოსინთეზირებად ორგანოებისაკენ. ლაქტოზა, რძეში არსებული შაქარი, ასევე დისაქარიდია. ამ შემთხვევაში გლუკოზის მოლეკულა დაკავშირებულია გალაქტოზის მოლეკულასთან.

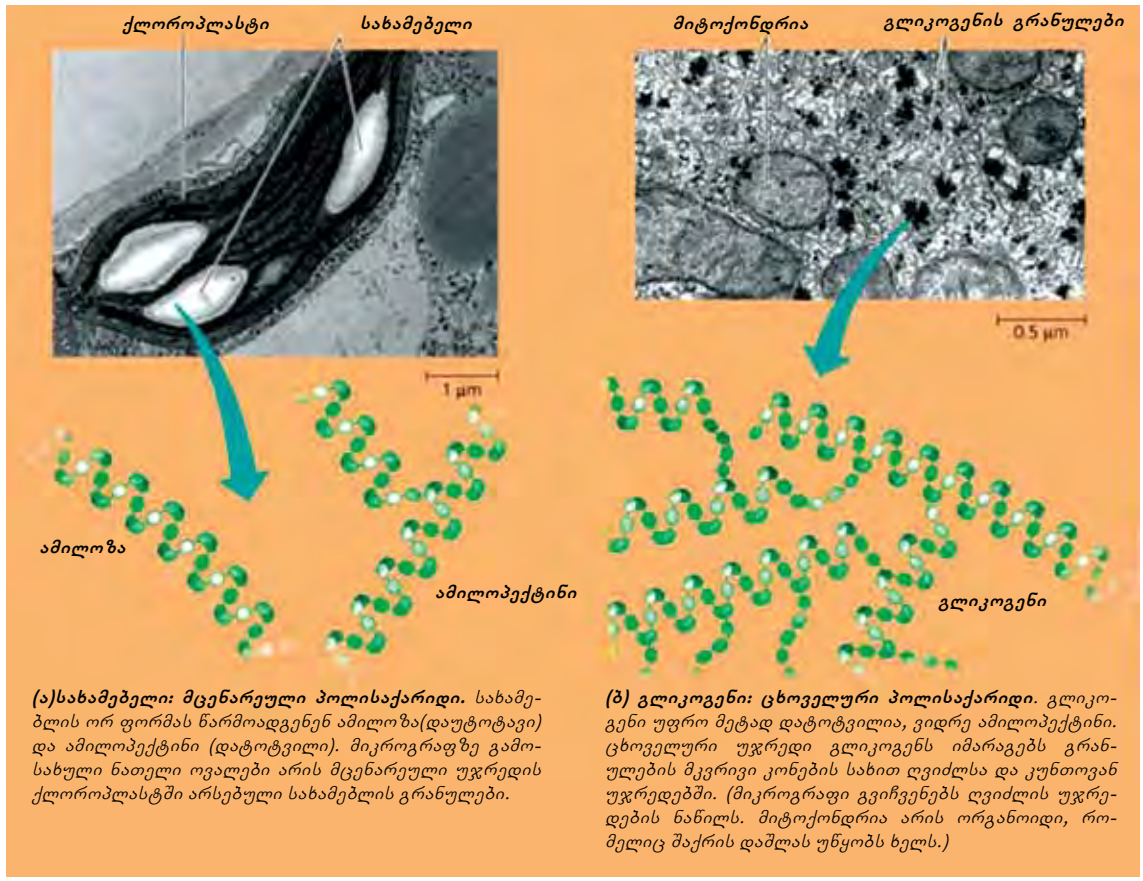
პოლისაქარიდები

პოლისაქარიდები წარმოადგენენ მაკრომოლეკულებს, გლიკოზიდური ბმებით დაკავშირებული მრავალი ასეულიდან მრავალ ათასეულამდე მონოსაქარიდისაგან შემდგარ პოლიმერებს. ზოგი პოლისაქარიდი გამოიყენება სამარაგო ნივთიერებად, რომლებიც მოთხოვნილების შესაბამისად ჰიდროლიზს განიცდიან და უჯრედს შაქრით უზრუნველყოფენ. სხვა პოლისაქარიდები გამოიყენება საამშენებლო მასალად იმ სტრუქტურებისათვის, რომლებიც უჯრედს ან მთელ ორგანიზმს იცავენ. პოლისაქარიდების არქიტექტურა და ფუნქცია განისაზღვრება მათი შაქროვანი მონომერებით და მათი გლიკოზიდური ბმების მდებარეობებით.

სამარაგო პოლისაქარიდები

სახამებელი, მცენარეული პოლისაქარიდი მხოლოდ გლუკოზის მონომერებისაგან შემდგარი პოლიმერია. ამ მონომერების უმეტესობა დაკავშირებულია 1-4 ბმებით (I ნახშირბადი მე-4 ნახშირბადთან), მალტოზაში არსებული გლუკოზის ერთეულების მსგავსად **(იხ.სურათი 5.5ა)**. აღნიშნული ბმის კუთხე პოლიმერს სპირალურს ხდის. სახამებლის ყველაზე მარტივი ფორმა, ამილოზა დაუტოტავია. სახამებლის უფრო რთული ფორმაა ამილოპექტინი. იგი დატოტვილი პოლიმერია და დატოტვის წერტილებში 1-6 კავშირებია მოთავსებული.

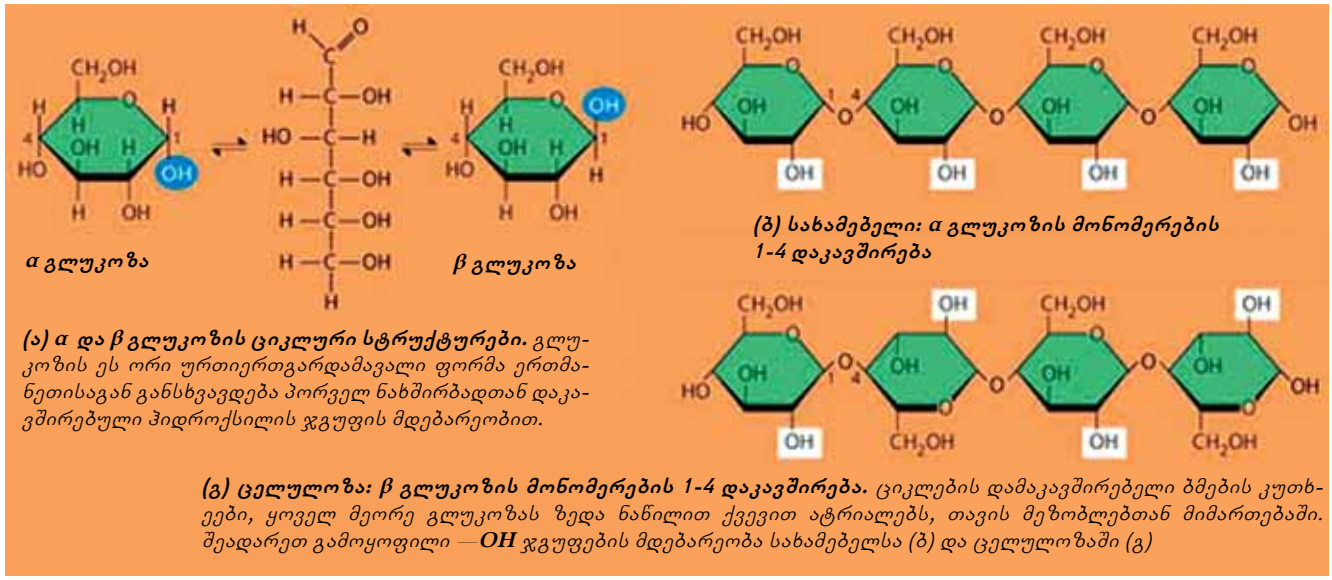
მცენარეები სახამებელს გრანულების ფორმით ინახავენ იმ უჯრედულ სტრუქტურებში, რომელთაც პლასტიდები ეწოდება. პლასტიდები შეიცავენ ქლოროპლასტს **(სურათი 5.6ა)**. სახამებლის სინთეზით მცენარეებს ჭარბი გლუკოზის დაგროვების საშუალება ეძლევათ. რადგან გლუკოზა ძირითადი უჯრედული საწვავია, ამიტომ სახამებელი სამარაგო ენერგიას წარმოადგენს. მოგვიანებით, შაქარი შეიძლება ჩამოშორებულ იქნას ამ ნახშირწყლოვანი „ბანკიდან“ ჰიდროლიზის გზით, რომლის სედეგადაც გლუკოზის მონომერებს შორის არსებული ბმები იშლება. ცხოველთა უმეტესობას, ადამიანის ჩათვლით, აქვთ ფერმენტები, რომელთაც მცენარეული სახამებლის ჰიდროლიზი შეუძლიათ და ამით, გლუკოზას უფრო მისაწვდომს ხდიან უჯრედის კვებისათვის. კარტოფილის ბოლქვები და ხორბლის, ჭვავის, ბრინჯის მარცვლები და ასევე სხვა მარცვლოვნები, ადამიანის საკვებში არსებული სახამებლის მთავარ წყაროს წარმოადგენენ. ცხოველები ინახავენ პოლისაქარიდს, რომელსაც გლიკოგენი ეწოდება. იგი გლუკოზის პოლიმერია და ამილოპექტინის მსგავსია, მაგრამ უფრო მეტად დატოტვილია **(სურათი 5.6ბ)**. ადამიანი და სხვა ხერხემლიანები გლიკოგენს მხოლოდ ღვიძლსა და კუნთოვან უჯრე-



(ა)სახამებელი: მცენარეული პოლისაქარიდი. *სახამებლის ორ ფორმას წარმოადგენენ ამილოზა(დაუტოტავი) და ამილოპექტინი (დატოტვილი). მიკროგრაფზე გამოსახული ნათელი ოვალები არის მცენარეული უჯრედის ქლოროპლასტში არსებული სახამებლის გრანულები.*

(ბ) გლიკოგენი: ცხოველური პოლისაქარიდი. *გლიკოგენი უფრო მეტად დატოტვილია, ვიდრე ამილოპექტინი. ცხოველური უჯრედი გლიკოგენს იმარაგებს გრანულების მკვრივი კონების სახით ღვიძლსა და კუნთოვან უჯრედებში. (მიკროგრაფი გვიჩვენებს ღვიძლის უჯრედების ნაწილს. მიტოქონდრია არის ორგანოიდი, რომელიც შაქრის დაშლას უწყობს ხელს.)*

▲ *სურათი 5.6* ***მცენარეებისა და ცხოველების სამარაგო პოლისაქარიდები.*** *ეს მაგალითები, სახამებელი და გლიკოგენი, მთლიანად გლუკოზის მონომერებისაგან შედგებიან. მონომერები აქ ექვსკუთხედების სახით არის წარმოდგენილი. მათი მოლეკულური სტრუქტურის გამო, პოლიმერის ჯაჭვი სპირალის წარმოქმნისაკენ მიისწრაფვის.*

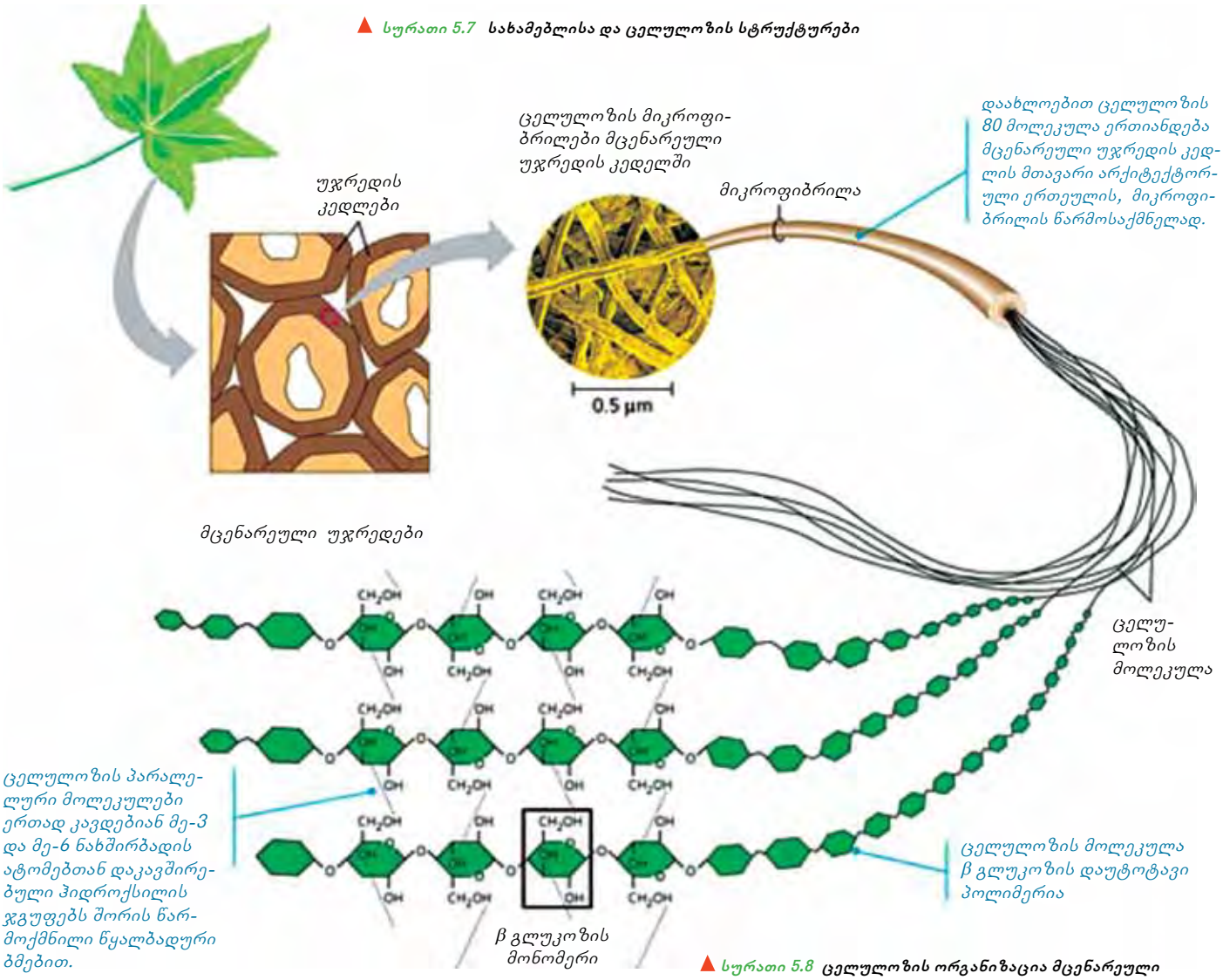


(ა) α და β გლუკოზის ციკლური სტრუქტურები. გლუკოზის ეს ორი ურთიერთგარდამავალი ფორმა ერთმანეთისაგან განსხვავდება პირველ ნახშირბადთან დაკავშირებული ჰიდროქსილის ჯგუფის მდებარეობით.

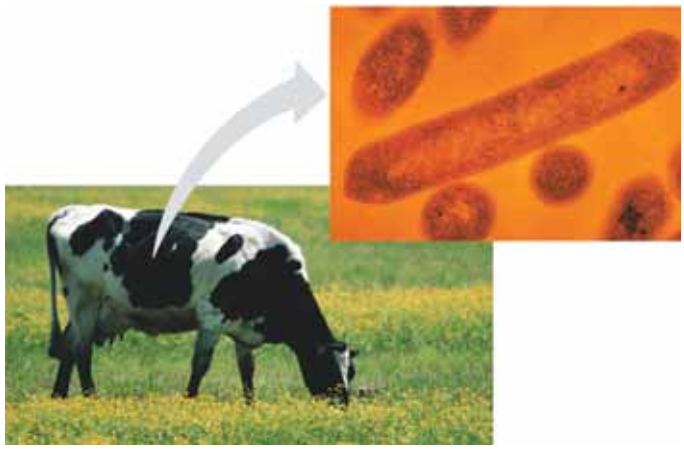
(ბ) სახამებელი: α გლუკოზის მონომერების 1-4 დაკავშირება

(გ) ცელულოზა: β გლუკოზის მონომერების 1-4 დაკავშირება. *ციკლების დამაკავშირებელი ბმების კუთხეები, ყოველ მეორე გლუკოზას ზედა ნაწილით ქვევით ატრიალებს, თავის მეზობლებთან მიმართებაში. შეადარეთ გამოყოფილი —**OH** ჯგუფების მდებარეობა სახამებელსა (ბ) და ცელულოზაში (გ)*

▲ *სურათი 5.7* **სახამებლისა და ცელულოზის სტრუქტურები**



▲ *სურათი 5.8* **ცელულოზის ორგანიზაცია მცენარეული უჯრედის კედლებში**



◀ *სურათი 5.9 ცელულოზის დამშლელი ბაქტერია ნანახია მცოხნავ ცხოველებში, ისეთში როგორიც ეს ძროხაა.*

დებში ინახავენ. როცა შაქარზე მოთხოვნილება იზრდება, აღნიშნულ უჯრედებში გლიკოგენის ჰიდროლიზის შედეგად გლუკოზა თავისუფლდება. მაგრამ მაინც, ამ შენახულ საწვავს ცხოველის ხანგრძლივად უზრუნველყოფა არ შეუძლია. მაგალითად, ადამიანებში, გლიკოგენის მარაგი დაახლოებით ერთ დღეში გამოილევა თუ მისი ხელახლა შევსება არ მოხდა საკვების მოხმარების გზით.

სტრუქტურული პოლისაქარიდები

ორგანიზმები მყარ მასალებს სტრუქტურული პოლისაქარიდებისაგან აშენებენ. მაგალითად, პოლისაქარიდი **ცელულოზა** არის მცენარეული უჯრედის კედლის მთავარი კომპონენტი. ლობალური მასშტაბით რომ განვიხილოთ, მცენარეები ყოველწლიურად წარმოქმნიან თითქმის 1011 (100 მილიარდ) ტონა ცელულოზას. ჩელულოზა, დედამიწაზე ყველაზე უხვად გავრცელებული ორგანული ნაერთია. სახამებლის მსგავსად, ცელულოზაც გლუკოზის პოლიმერია. მაგრამ ამ ორი პოლიმერის გლიკოზიდური ბმები განსხვავებულია. განსხვავება დაფუძნებულია იმაზე, რომ ფაქტიურად, ერთმანეთისაგან მცირედ განსხვავებული გლუკოზის 2 ციკლური სტრუქტურა არსებობს (სურათი 5.7ა). როდესაც გლუკოზის რგოლი წარმოიქმნება, პირველ ნახშირბადის ატომთან დაკავშირებული ჰიდროქსილის ჯგუფი განლაგდება რგოლის სიბრტყის ან ქვევით, ან ზევით. მიიღება, შესაბამისად, გლუკოზის ალფა (α) და ბეტა (β) ფორმები. სახამებელში გლუკოზის ყველა მონომერი α კონფიგურაციაშია (სურათი 5.7ბ), მათი განლაგება ჩვენ ვნახეთ სურ.5.4 და სურ.5.5-ზე. საპირისპიროდ, ცელულოზაში გლუკოზის ყველა მონომერი არის β კონფიგურაციაში და გლუკოზის ყოველი მეორე მონომერი გადაბრუნებულია (ზედა ნაწილით ქვევით) თავის მეზობელთან მიმართებაში (სურათი 5.7 გ).

სხვადასხვანაირი გლიკოზიდური კავშირების არსებობის გამო, სახამებლისა და ცელულოზას სამგანზომილებიანი ფორმაც განსხვავებულია. მაშინ, როცა სახამებლის მოლეკულები მეტწილად სპირალურია, ცელულოზას მოლეკულები სწორხაზოვანია (არასოდეს არ არის დატოტვილი) და მათი ჰიდროქსილის ჯგუფები თავისუფალია, პარალელურად მდებარე ცელულოზის სხვა მოლეკულის ჰიდროქსილის ჯგუფთან წყალბადური ბმების წარმოსაქმნელად. მცენარეული უჯრედის კედელში, ცელულოზის პარალელური მოლეკულები აღნიშნული სახით ერთად არიან განლაგებული და ჯგუფდებიან ერთეულებში, რომელთაც მიკროფიბრილები ეწოდება (სურათი 5.8). ეს ბაგირისებური მიკროფიბრილები მყარი საამშენებლო მასალაა როგორც მცენარეებისათვის, ასევე იმ ადამიანებისთვისაც, რომლებიც ცელულოზით მდიდარ ხე-ტყეს იყენებენ.

ამ ორი მოლეკულის განსხვავებული ფორმის გამო, ფერმენტები, რომლებიც შლიან სახამებელს მათი α კავშირების ჰიდროლიზით, ცელულოზის β კავშირების ჰიდროლიზს ვერ ახდენენ. ფაქტიურად, ორგანიზმთა მცირე რაოდენობა შეიცავს ცელულოზის დამშლელ ფერმენტებს. ადამიანს ამ ტიპის ფერმენტები არა აქვს: ჩვენს საკვებში არსებული ცელულოზა გაივლის მომნელებელ ტრაქტს და ფეკალიებთან ერთად გამოიყოფა. ამ გზის განმავლობაში ცელულოზა ხეხავს მომნელებელი ტრაქტის კედლებს და ახდენს ამომფენი ლორწოს გამოყოფის სტიმულირებას. ამ ლორწოს საშუალებით საკვები რბილად გადაადგილდება მომნელებელ ტრაქტში. მიუხედავად იმისა, რომ ცელულოზა ადამიანის საკვებს არ წარმოადგენს, იგი არის ჯანმრთელი დიეტის მნიშვნელოვანი შემადგენელი ნაწილი. ახალი ხილისა და ბოსტნეულის უმეტესი ნაწილი და ყველა მარცვლეული მდიდარია ცელულოზით. საკვების შეკვრაზე არსებული წარწერა „უხსნადი ბოჭკო“, მხოლოდ ცელულოზას ეხება.

ზოგიერთ მიკრობს ცელულოზის მონელება შეუძლია, იგი მას შლის გლუკოზის მონომერებამდე. ძროხის კუჭის პირველ განყოფილებაში — ფაშვში, შეკედლებულია ცელულოზის დამშლელი ბაქტერია (სურათი 5.9). ბაქტერია ჩალისა და ბალახის ცელულოზას შლის და გლუკოზას გარდაქმნის ისეთი სახის საკვებ ნივთიერებად, რომლითაც ძროხა საზრდოობს. ზუსტად ამის მსგავსად, ტერმიტს, რომელსაც ცელულოზის მონელება თვითონ არ შეუძლია, ნაწლავში ჰყავს მიკრობები, რომლებიც ხით იკვებებიან. ზოგიერთ სოკოსაც შეუძლია ცელულოზის დახლეჩა და ამით ხელს უწყობს დედამიწაზე გავრცელებულ ეკოსისტემებში, ქიმიური ელემენტების ჩართვას განმეორებით ციკლში.

კიდევ ერთი სტრუქტურული პოლისაქარიდია ქიტინი. პოლისაქარიდი, რომელსაც ფეხსახსრიანები (მწერები, ობობები, კიბოსნაირები და მსგავსი ცხოველები) იყენებენ თავიანთი გარეგანი ჩონჩხის ასაგებად (სურათი 5.10). გარეგანი ჩონჩხი არის მაგარი ყუთი, რომელიც ცხოველის რბილ ნაწილებს აკრავს გარშემო. სუფთა ქიტინი ტყავის მაგვარია, მაგრამ იგი მაგრდება, როცა გარედან იფარება კალციუმის კარბონატით — მარილით. ქიტინი ასევე ნანახია მრავალ სოკოში, რომლებიც თავიანთი უჯრედების კედლის ასაგებად ამ

პოლისაქარიდს ცელულოზაზე მეტად იყენებენ. ქიტინი ცელულოზის მსგავსია იმ გამონაკლისის გარდა, რომ ქიტინის გლუკოზის მონომერს აქვს აზოტის შემცველი დანამატი **(იხ. სურათი 5.10 ა)**.

კონცეფცია შემოწმება 5.2

1. დაწერეთ სამნახშირბადიანი მონოსაქარიდის ფორმულა.
2. მალტოზას წარმოსაქმნელად დეჰიდრატაციის რეაქციით ერთდება გლუკოზის 2 მოლეკულა. გლუკოზის ფორმულა არის $C_6H_{12}O_6$. როგორია მალტოზას ფორმულა?
3. შეადარე და განასხვავე სახამებელი და ცელულოზა.

შემოთავაზებული პასუხებისათვის იხილეთ დანართი A

კონცეფცია 5.3

ლიპიდები, ჰიდროფობური მოლეკულებისაგან შემდგარი მრავალფეროვანი ჯგუფია

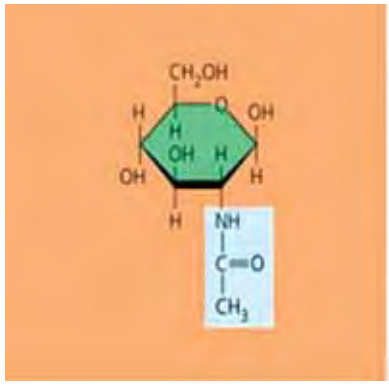
ლიპიდები წარმოადგენენ დიდი ზომის იმ ბიოლოგიური მოლეკულების კლასს, რომლებიც პოლიმერებს არ მიეკუთვნებიან.

ლიპიდების სახელით ცნობილი ნაერთები ერთ ჯგუფში გაერთიანებული არიან ერთი მნიშვნელოვანი თვისების გამო: მათ წყლისადმი თვისობა ან საერთოდ არ ახასიათებთ, ან კიდევ მცირე ხარისხით აქვთ გამოხატული. ლიპიდთა ჰიდროფობური თვისება განპირობებულია მათი მოლეკულური სტრუქტურით. მიუხედავად იმისა, რომ მათ შეიძლება გააჩნდეთ ჟანგბადთან ასოცირებული პოლარული ბმები, მაინც მეტწილად, ნახშირწყალბადებისაგან შედგებიან. არიან რა ჭეშმარიტ მაკრომოლეკულებზე (პოლიმერებზე) მცირე ზომისანი, ლიპიდები მეტად მრავალფეროვანი ჯგუფია როგორც ფორმის, ისე ფუნქციის მიხედვით. ლიპიდებს წარმოადგენენ ცვილები და ზოგიერთი პიგმენტი, მაგრამ ჩვენს ყურადღებას შევაჩერებთ ბიოლოგიურად ყველაზე მეტად მნიშვნელოვან ლიპიდთა ტიპებზე: ცხიმებზე, ფოსფოლიპიდებსა და სტეროიდებზე.

ცხიმები

თუმცა ცხიმები პოლიმერებს არ წარმოადგენენ, ისინი დიდი ზომის მოლეკულები არიან და უფრო მცირე ზომის მოლეკულებისაგან წარმოიქმნებიან დეჰიდრატაციის რეაქციებით. **ცხიმი** აგებულია ორი სახის მცირე მოლეკულისაგან: გლიცერინისა და ცხიმოვანი მჟავებისაგან **(სურათი 5.11ა)**. გლიცერინი სამნახშირბადიანი სპირტია. თითოეულ ნახშირბადის ატომთან დაკავშირებულია ჰიდროქსილის ჯგუფი. **ცხიმოვან მჟავას** გრძელი ნახშირწყალბადოვანი ჩონჩხი აქვს, ჩვეულებრივ იგი შეიცავს 16 ან 18 ნახშირბადის ატომს. ცხიმოვან მჟავას ერთ ბოლოში აქვს კარბოქსილის ჯგუფი, ანუ ის ფუნქციური ჯგუფი, რომელიც ამ მოლეკულას ცხიმოვანი *მჟავას* სახელს ანიჭებს. კარბოქსილის ჯგუფთან გრძელი ნახშირწყალბადოვანი ჯაჭვია მიბმული. ცხიმოვანი მჟავების ნახშირწყალბადოვან ჯაჭვში არსებული არაპოლარული C-H ბმები განაპირობებენ ცხიმების ჰიდროფობურობას. ცხიმები წყლისაგან იმიტომ გამოიყოფიან, რომ წყლის მოლეკულები ერთმანეთს წყალბადური ბმებით უკავშირდებიან და ცხიმებს გამოაძევებენ. ამ ფენომენის გავრცელებულ მაგალითს წარმოადგენს მცენარეული ზეთის (თხევადი ცხიმი) გამოყოფა ძმრის წყალხსნარისაგან სალათის საკმაზის ბოთლში.

ცხიმის წარმოქმნისას, გლიცერინს სამი ცხიმოვანი მჟავა



(ა) ქიტინის მონომერის სტრუქტურა

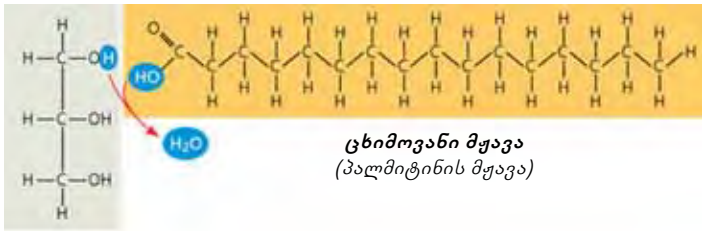


(ბ) ქიტინი წარმოქმნის ფეხსახსრიანების გარეგან ჩონჩხს. ეს ჭრიჭინა თავის გარეგან ჩონჩხს იცვლის და წარმოგვიდგება სრულწლოვანის ფორმით

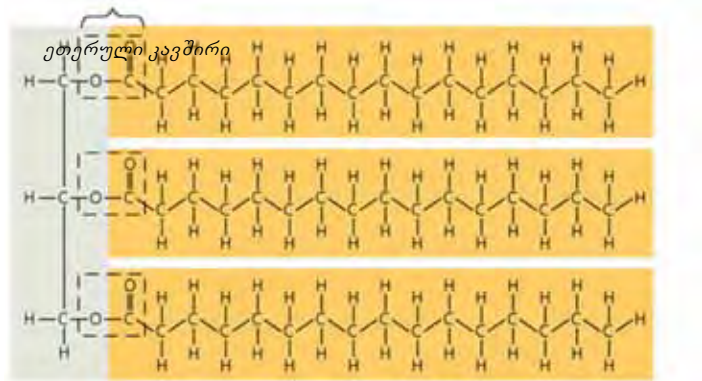


(გ) ქიტინი გამოიყენება ძლიერი და მოქნილი ქირურგიული ძაფის დასამზადებლად, რომელიც ჭრილობის ან ნაკერის შეხორცების შემდეგ იშლება

▲ *სურათი 5.10* ***ქიტინი, სტრუქტურული პოლისაქარიდი***



(ა) ცხიმის სინთეზის დროს მიმდინარე დეჰიდრატაციის რეაქცია



(ბ) ცხიმის მოლეკულა *(ტრიაცილგლიცერინი)*

◀ *სურათი 5.11* ***ცხიმის ან ტრიაცილგლიცერინის სინთეზი და სტრუქტურა.*** *ცხიმის მოლეკულის საამშენებლო ბლოკებს წარმოადგენენ გლიცერინის ერთი მოლეკულა და ცხიმოვანი მჟავას 3 მოლეკულა. (ა) წყლის ერთი მოლეკულა გამოიყოფა თითოეული ცხიმოვანი მჟავას გლიცერინთან დაკავშირებისას. (ბ)ცხიმის მოლეკულა 3 იდენტური ცხიმოვანი მჟავას ერთეულით. ცხიმოვანი მჟავების ნახშირბადები ზიგზაგისებურად არიან განლაგებული, რათა ყოველი ნახშირბადიდან გამოსული ოთხი ერთმაგი ბმისათვის აქტუალური ორიენტაცია შეირჩეს (იხ. სურ.4.3ა).*

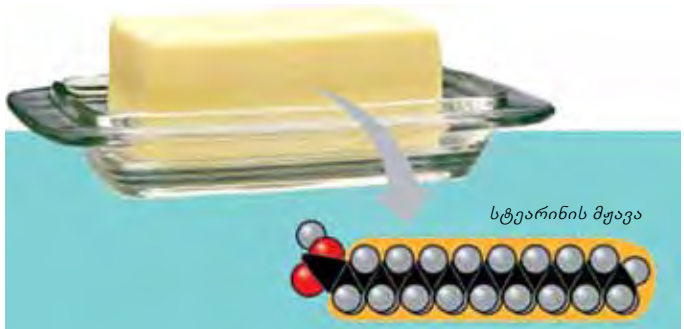
უკავშირდება, თითოეული ეთერული კავშირით — ჰიდროქსილისა და კარბოქსილის ჯგუფებს შორის წარმოქმნილი ბმით. მიღებულ ცხიმს ასევე უწოდებენ **ტრიაცილგლიცერინს**, რომელიც ამგვარად, შედგება გლიცერინის ერთ მოლეკულასთან დაკავშირებული სამი ცხიმოვანი მჟავისაგან. (ცხიმს ასევე უწოდებენ ტრიგლიცერიდს, ეს სიტყვა ხშირად გვხვდება შეფუთული საკვების ინგრედიენტების სიაში). ცხიმში არსებული ცხიმოვანი მჟავები შეიძლება იყოს სურათი 5.11ბ-ზე გამოსახულის მსგავსი, ან კიდევ ორი თუ სამი განსხვავებული სახის.

ცხიმოვანი მჟავები ერთმანეთისაგან განსხვავდებიან ნახშირწყალბადოვანი ჯაჭვის სიგრძით, ორმაგი ბმების რაოდენობითა და მდებარეობით. ტერმინები ნაჯერი ცხიმები და *უჯერი ცხიმები* ჩვეულებრივ, კვებასთან დაკავშირებით იხმარება (სურათი 5.12). ეს ტერმინები ეხება ცხიმოვანი მჟავების ნახშირწყალბადოვანი ჯაჭვების სტრუქტურას. თუ კი ჯაჭვის წარმომქმნელ ნახშირბადის ატომებს შორის არც ერთი ორმაგი ბმა არ არის, ესეიგი ნახშირბადის ჯაჭვთან დაკავშირებულია იმდენი წყალბადის ატომი, რამდენის საშუალებაც არის, ასეთი სტრუქტურის შესახებ ამბობენ, რომ იგი გაჯერებულია წყალბადებით. ხოლო მიღებულ ცხიმოვან მჟავებს უწოდებენ **ნაჯერ ცხიმოვან მჟავებს** (სურათი 5.12ა). **უჯერ ცხიმოვან მჟავებს** აქვთ ერთი ან მეტი ორმაგიბმა, რომელიც წარმოიქმნება ნახშირწყალბადოვანი ჯაჭვიდან წყალბადის ატომის მოშორებით. თუ ცხიმოვან მჟავაში ორმაგი ბმა *cის-* მდგომარეობაშია, მაშინ მის ნახშირწყალბადოვან ჯაჭვს აღნიშნული ბმის ადგილზე ნაღუნი უკეთდება, ანუ ჯაჭვი იღუნება.

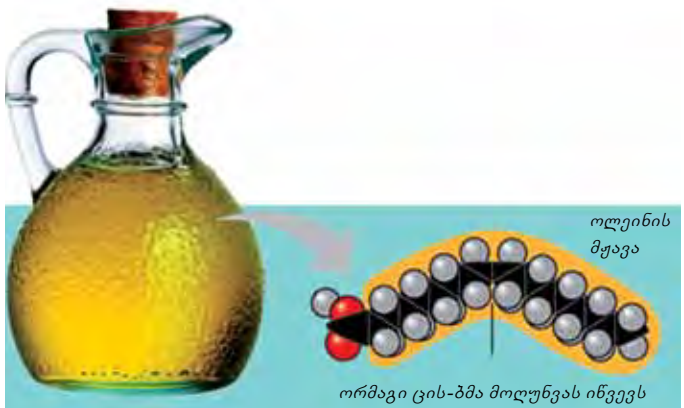
ნაჯერი ცხიმოვანი მჟავებიდან წაროქმნილ ცხიმს ნაჯერი ეწოდება. ცხოველური ცხიმების უმეტესი ნაწილი ნაჯერია: მათი ცხიმოვანი მჟავების ნახშირწყალბადოვანი ჯაჭვები — ცხიმის მოლეკულების „კუდები“ — ორმაგ ბმებს არ შეიცავენ და მოკლეკულებს შეუძლია ერთმანეთის გვერდზე მჭიდროდ ჩაწყობა. ნაჯერი ცხოველური ცხიმები — როგორიცაა ღორის ქონი და კარაქი — ოთახის ტემპერატურაზე მყარია. ამის საპირისპიროდ, მცენარეული და თევზის ცხიმები, ჩვეულებრივ, უჯერია, რაც იმას ნიშნავს, რომ ისინი აგებულია ერთი ან მეტი სახის უჯერი მჟავებისაგან. ოთახის ტემპერატურაზე თხევად მდგომარეობაში მყოფ მცენარეულ და თევზის ცხიმებს ჩვეულებრივ ზეთებს უწოდებენ — მაგალითად, ზეითუნის ზეთი და ვირთევზას ღვიძლის ზეთი. მოლეკულაში არსებული ნაღუნები, ესეიგი ადგილები სადაც *cის-* ორმაგი ბმებია, ხელს უშლის მოლეკულების ერთმანეთთან მჭიდროდ ჩაწყობას, რათა არ მოხდეს მათი გამყარება ოთახის ტემპერატურაზე. საკვების ეტიკეტზე არსებული ფრაზა „ჰიდრირებული მცენარეული ზეთი“ ნიშნავს, რომ უჯერი ცხიმები წყალბადის დამატებით სინთეზურად გარდაქმნილია ნაჯერად. არაქისის კარაქი, მარგარინი და მრავალი სხვა პროდუქტი ჰიდრირებულია, რათა აცილებულ იქნას ლიპიდთა თზევადი (ზეთის) ფორმით გამოყოფა.

ნაჯერი ცხიმებით მდიდარი საკვები იმ მრავალ ფაქტორთაგან ერთ-ერთს წარმოადგენს, რომელიც იწვევს ისეთ გულსისხლძარღვოვან დაავადებას, როგორიცაა ათეროსკლეროზი. ამ პათოლოგიის დროს, სისხლძარღვთა კედლებზე ვითარდება ბალთები, რომლებიც შიდა მხარეზე ამოზნექილობებს წარმოქმნიან და სისხლის ნაკადს ხელს უშლიან. ამასთან ერთად, მცირდება სისხლძარღვთა ელასტიურობასაც. თანამედროვე გამოკვლევებმა აჩვენეს, რომ ბოსტნეულის ზეთების ჰიდრირების პროცესში წარმოიქმნება არა მარტო ნაჯერი ცხიმები, არამედ ასევე *ტრანს* ორმაგი ბმების მქონე უჯერი ცხიმებიც. ეს *ტრანს* ცხიმის მოლეკულები შეიძლება უფრო მეტად იყოს ჩართული ათეროსკლეროზისა (იხ. თავი 42) და სხვა პრობლემური პროცესების განვითარებაში, ვიდრე ნაჯერი ცხიმები.

ცხიმმა ისეთი უარყოფითი დამატებითი მნიშვნელობა შეიძინა, რომ შეიძლება გაგიკვირდეს კიდეც, ცხიმს რაიმე სასარგებლო თვისება თუ აქვს. ცხიმების მთავარი ფუნქცია ენერგიის შენახვაა. მათი ნახშირწყალბადოვანი ჯაჭვები ბენზინის მოლეკულების მსგავსია და ისევე მდიდარია ენერგიით. ერთი გრამი ცხიმი ორჯერ უფრო მეტ ენერგიას შეიცავს, ვიდრე ერთი გრამი ისეთი პოლისაქარიდი, როგორიცაა სახამებელი. რადგან მცენარეები შედარებით უძრავი არიან, მათ ფუნქციონირება შეუძლიათ სახამებლის სახით დაგროვილი ენერგიის ხარჯზე. (ბოსტნეულის ზეთები ჩვეულებრივ მიიღება თესლებისაგან, სადაც ცხიმების უფრო კომპაქტურად დაგროვება მცენარის მნიშვნელოვან ღირსებას წარმოად-



(ა) ნაჯერი ცხიმი და ცხიმოვანი მჟავა. *ოთახის ტემპერატურაზე, ნაჯერი ცხიმის მოლეკულები, როგორიც ეს კარაქია, ეწყობიან ერთად მჭიდროდ და მყარდებიან*



(ბ) უჯერი ცხიმი და ცხიმოვანი მჟავა. *ოთახის ტემპერატურაზე, უჯერი ცხიმის მოლეკულებს, როგორიც ეს ზეითუნის ზეთია, მათი ცხიმოვანი მჟავების კუდებზე არსებული ნაღუნების გამო, არ შეუძლიათ ერთმანეთთან ისე მჭიდროდ ჩაწყობა რომ გამყარდნენ.*

▲ *სურათი 5.12* ***ნაჯერი და უჯერი ცხიმებისა და ცხიმოვანი მჟავების მაგალითები***

გენს). ცხოველებმა მათი ენერგიის მარაგი თან უნდა ატარონ, ასე რომ აქ უპირატესია საწვავის— ცხიმის უფრო კომპაქტური რეზერვუარების არსებობა. ადამიანები და სხვა ძუძუმწოვრები თავიანთი საკვების გრძელვადიან მარაგებს ადიპოზურ უჯრედებში ინახავენ (იხ. სურათი 4.6ბ). ადიპოზური უჯრედები შესაბამისად იბერებიან და იკუმშებიან როცა ცხიმი შეიტანება და უკან გაიტანება საწყობიდან. ენერგიის შენახვასთან ერთად ადიპოზური ქსოვილი წარმოადგენს ისეთ სასიცოცხლო ორგანოების სარჩულს, ქვესადებს, როგორიცაა თირკმელები, ასევე კანის ქვეშ დებარე ცხიმის ფენა იზოლაციას უკეთებს სხეულს. ეს კანქვეშა ფენა განსაკუთრებით სქელია ვეშაპისნაირებში, სელაპისნაირებსა და ზღვის ძუძუმწოვრების უმეტესობაში, რათა ისინი დაიცვას ოკეანის ცივი წყლისაგან.

ფოსფოლიპიდები

ფოსფოლიპიდი, როგორც **სურათი 5.13**-ზეა ნაჩვენები, ცხიმის მსგავსია, მაგრამ გლიცერინის მოლეკულასთან, სამის ნაცვლად, მხოლოდ ორი ცხიმოვანი მჟავაა დაკავშირებული. გლიცერინის მესამე ჰიდროჰსილის ჯგუფი დაკავშირებულია ფოსფატის ჯგუფთან, რომელსაც უარყოფითი ელექტრული მუხტი აქვს. სხვადასხვა სახის ფოსფოლიპიდების წარმოსაქმნელად, ფოსფატის ჯგუფს ჩვეულებრივ, შეიძლება დამატებით დაუკავშირდეს დამუხტული ან პოლარული მცირე ზომის მოლეკულები.

ფოსფოლიპიდები გაორებულ ქცევას ავლენენ წყლის მიმართ. მათი ნახშირწყალბადოვანი კუდები ჰიდროფობურია და განიზიდებიან წყლისაგან. მაშინ როცა, ფოსფატის ჯგუფები და მათთან მიბმული ჯგუფები წარმოქმნიან ჰიდროფილურ თავებს, რომლებსაც წყალთან თვისობა ახასიათებთ. როდესაც წყალს უმატებენ ფოსფოლიპიდებს, ისინი თავისით ერთიანდებიან და წარმოქმნიან ორ შრიან აგრეგატს — ბიშრეს — რომელიც წყლისაგან იცავს ჰიდროფობურ ნაწილებს **(სურათი 5.14)**.

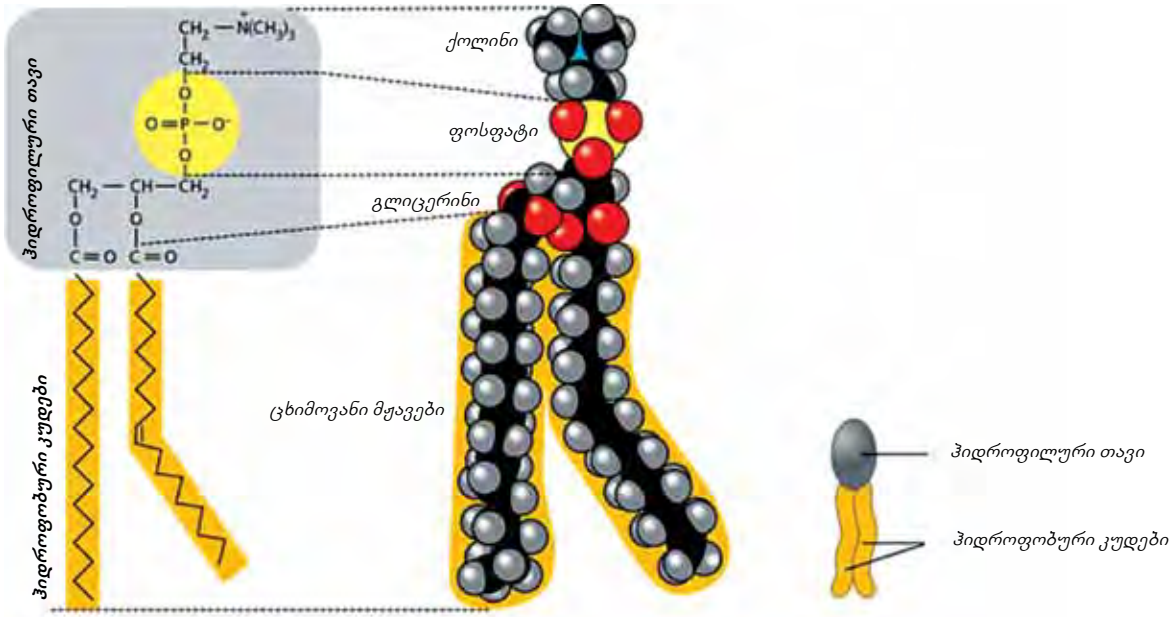
ფოსფოლიპიდები უჯრედის ზედაპირზე იგივე ბიშრის ფორმითაა განლაგებული. მოლეკულათა ჰიდროფილური თავები ბიშრის გარეთა მხარეზეა მოთავსებული და კონტაქტშია უჯრედის შიდა და გარეთა მხარეზე არსებულ წყალსხნართან. ჰიდროფობური თავები კი, ბიშრის შიდა მხარეზე აღმოჩნდებიან, წყლისაგან მოფარებულად. ფოსფოლიპიდური ბიშრე წარმოქმნის ზღვარს უჯრედსა და მის გარშემო არსებულ გარემოს შორის. ფაქტიურად, ფოსფოლიპიდები ყველა უჯრედის მემბრანების მთავარი კომპონენტები არიან. ეს, ცხიმების ფუნქციის მოლეკულურ დონეზე გამოვლინების კიდევ ერთი მაგალითია.

სტეროიდები

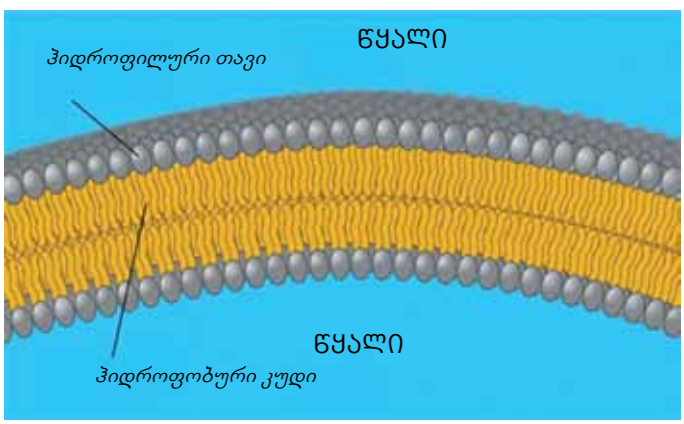
სტეროიდები არის ლიპიდები, რომლებისთვისაც დამახასიათებელია ოთხი შერწყმული რგოლისაგან შემდგარი ნახშირბადოვანი ჩონჩხი **(სურათი 5.15)**. სხვადასხვა სტეროიდები განსხვავდებიან რგოლების ანსამბლზე მიმაგრებული ფუნქციონალური ჯგუფების მიხედვით. სტეროიდი **ქოლესტერინი,** ცხოველური უჯრედის მემბრანის გავრცელებული კომპონენტია და ამავე დროს, იგი არის წინამორბედი, რომლისგანაც სხვა სტეროიდები სინთეზდებიან. მრავალი ჰორმონი, ხერხემლიანთა სასქესო ჰორმონების ჩათვლით, ქოლესტერინიდან წარმოქმნილი სტეროიდებია (იხ. სურათი 4.9). ასე, რომ ქოლესტერინი ცხოველებისათვის გადამწყვეტი მნიშვნელობის მოლეკულაა, თუმცა, სისხლში მისი კონცენტრაციის მომატებამ შეიძლება ათეროსკლეროზი გამოიწვიოს. ნაჯერი და *ტრანს* ცხიმები ჯანმრთელობაზე უარყოფითად მოქმედებენ ქოლესტერინის დონეზე მოქმედების გამო.

კონცეფცია შემოწმება 5.3

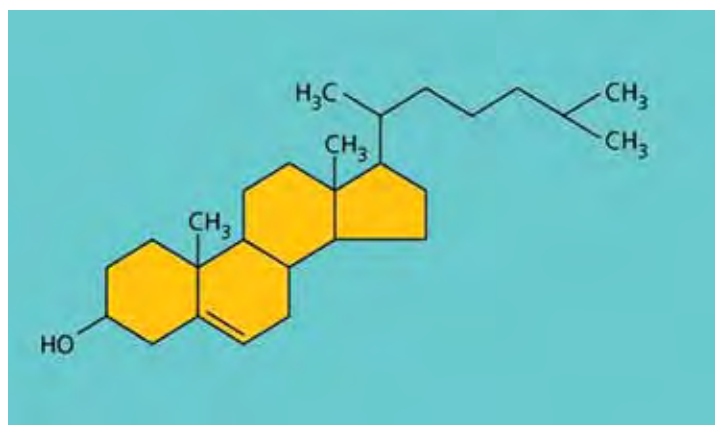
1. შეადარეთ ცხიმისა (ტრიგლიცერიდის) და ფოსფოგლიცერიდის სტრუქტურები.
2. რით განსხვავდება ნაჯერი და უჯერი ცხიმოვანი მჟავების სტრუქტურა და ქცევა ერთმანეთისაგან?
3. რატომ აკუთვნებენ ადამიანის სასქესო ჰორმონებს ლიპიდებს?



სურათი 5.13 ფოსფოლიპიდის სტრუქტურა. *ფოსფოლიპიდს აქვს ჰიდროფილური (პოლარული) თავი და ორი ჰიდროფობური (არაპოლარული) კუდი. ფოსფოლიპიდების მრავალფეროვნება განპირობებულია 2 ცხიმოვანი მჟავისა და თავის ფოსფატურ ჯგუფთან დაკავშირებული ჯგუფების სხვადასხვაობით. ამ განსაკუთრებულ ფოსფოლიპიდს, რომელსაც ფოსფატიდილქოლინი ჰქვია, ქოლინის ჯგუფი აქვს მიერთებული. მის ერთ-ერთ კუდზე ნაღუნი განპირობებულია ორმაგი cis-ბმით. **(ა)** სტრუქტურული ფორმულა მიყვება ზოგად ქიმიურ კონვენციას ნახშირწყალბადოვანი კუდების ნახშირბადებისა და მიმაგრებული წყალბადების გამოტოვების შესახებ. **(ბ)** სივრცულ მოდელში, შავი = ნახშირბადს, რუხი = წყალბადს, წითელი = ჟანგბადს, ყვითელი = ფოსფორს და ლურჯი = აზოტს. **(გ)** ფოსფოლიპიდის ეს სიმბოლო ამ წიგნში ყველგან შეგხვდებათ.*



სურათი 5.14 *ორშრიანი სტრუქტურა წარმოიქმნება ფოსფოლიპიდების თვით აწყობადი პროცესის შედეგად წყლიან გარემოში. აქ ნაჩვენები ფოსფოლიპიდური ორმაგი შრე ბიოლოგიური მემბრანების მთავარი ჩონჩხია. ყურადღება მიაქციეთ, რომ ფოსფოლიპიდების ჰიდროფილური თავები ამ სტრუქტურაში წყალთან კონტაქტში იმყოფებიან, მაშინ როცა ჰიდროფობური კუდები ერთმანეთთან კონტაქტში და წყლისაგან მოშორებულები არიან.*



სურათი 5.15 *ქოლესტერინი, სტეროიდი. ქოლესტერინი არის მოლეკულა, რომლისგანაც სხვა სტეროიდები, სასქესო ჰორმონების ჩათვლით, სინთეზდებიან. სტეროიდები განსხვავდებიან მათ ურთიერთდაკავშირებულ 4 ციკლთან(ნაჩვენებია ოქროსფრად). მიბმული ფუნქციური ჯგუფებით*

კონცეფცია 5.4

ცილებს მრავალი სტრუქტურა აქვთ, რაც მათი ფუნქციის მრავალგვარობას განაპირობებს

ცილების მნიშვნელობა მათი სახელიდანაც ჩანს. იგი წარმოსდგება ბერძნული სიტყვიდან *proteios,* რაც „პირველ ადგილს“ ნიშნავს. უჯრედთა უმეტესობის 50%-ზე მეტს ცილები შეადგენენ და ისინი მონაწილეობენ თითქმის ყველაფერში, რასაც ორგანიზმი აკეთებს. ზოგიერთი ცილა ქიმიური რეაქციის სიჩარეს ზრდის, როცა სხვები წარმოადგენენ სტრუქტურულ საყრდენს, სამარაგო ნივთიერებებს, მონაწილეობენ ტრანსპორტში, უჯრედულ კომუნიკაციებში, მოძრაობასა და უცხო ნივთიერებებისაგან თავდაცვაში (**ცხრილი 5.1**, შემდეგ გვერდზე).

ცილების ყველაზე მეტად მნიშვნელოვან ტიპს წარმოადგენენ **ფერმენტები**. ფერმენტული ცილები, მოქმედებენ რა როგორც **კატალიზატორები**,ანუ ქიმიური აგენტები, რომლებიც გახარჯვის გარეშე, შერჩევითად აჩქარებენ ქიმიურ რეაქციებს უჯრედში, მეტაბოლიზმს არეგულირებენ **(სურათი 5.16)**. რადგან ფერმენტებს თავიანთი ფუნქციის შესრულება შეუძლიათ ისევ და ისევ, განმეორებით, ეს მოლეკულები შეიძლება გააზრებულ იქნან როგორც მუშა ცხენები, რომლებიც უჯრედს ინარჩუნებენ სასიცოცხლო პროცესების განხორციელებით.

ადამიანს აქვს ათიათასობით განსხვავებული ცილა. თითოეული მათგანისათვის დამახასიათებელია სპეციფიური სტრუქტურა და ფუნქცია. ცილები, ფაქტიურად, სტრუქტურულად ყველაზე მეტად დახვეწილი მოლეკულებია, რაც კი ცნობილია. სხვადასხვაგვარი ფუნქციების თანამიმდევრულად, ისინი ფართოდ იცვლებიან სტრუქტურის მიხედვით, თითოეული სახის ცილას აქვს უნიკალური, ერთადერთი სამგანზომილებიანი ფორმა ან კონფორმაცია.

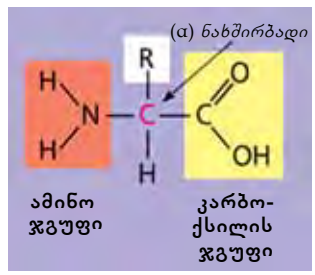
ცხრილი 5.1 ცილების ფუნქციების მიმოხილვა.

ცილის ტიპი	ფუნქცია	მაგალითები
ფერმენტული ცილები	ქიმიური რეაქციების შერჩევითად აჩქარება	საჭმლის მომნელებელი ფერმენტები საჭმელში არსებული პოლიმერების ჰიდროლიზს აკატალიზებენ
სტრუქტურული ცილები	საყრდენი	მწერები და ობობები აბრეშუმის ძაფებს იყენებენ თავიანთი პარკებისა და ქსელების დასამზადებლად, შესაბამისად. კოლაგენი და ელასტინი უზრუნველყოფენ ფიბრილურ ჩონჩხს ცხოველთა შემაერთებელ ქსოვილებში. კერატინი თმის, რქების, ბუმბულისა და კანის სხვა დანამატების ცილაა.
სამარაგო ცილები	ამინომჟავების შენახვა	კვერცხის ალბუმინი კვერცხის ცილის შემადგენელი პროტეინია. ამოიყენება განვითარების პროცესში მყოფი ჩანასახისათვის, როგორც ამინომჟავების წყარო. კაზეინი, რძის ცილა, ამინომჟავების მთავარი წყაროა ჩვილი ძუძუმწოვრებისათვის. მცენარეებს სამარაგო ცილები თესლებში აქვთ.
სატრანსპორტო ცილები	სხვა ნივთიერებების ტრანსპორტი	ჰემოგლობინს, ხერხემლიანების სისხლში არსებულ რკინაშემცველ ცილას, ჟანგბადი გადააქვს ფილტვებიდან სხეულის სხვა ნაწილებისაკენ. სხვა ცილებს მოლეკულები გადააქვთ მემბრანის მეორე მხარეზე.
ჰორმონული ცილები	ორგანიზმის აქტივობის კოორდინაცია	ინსულინი, პანკრეასში გამომუშავებული ჰორმონი, შაქრის კონცენტრაციას არეგულირებს ხერხემლიანების სისხლში.
რეცეპტორული ცილები	უჯრედის პასუხი ქიმიურ სტიმულებზე	ნერვული უჯრედების მემბრანაში ჩაშენებული რეცეპტორები, სხვა ნერვული უჯრედების მიერ გამოთავისუფლებულ ქიმიურ სიგნალებს აღრიცხავენ
შეკუმშვადი და მოტორული ცილები	მოძრაობა	აქტინი და მიოზინი პასუხისმგებლები არიან კუნთების მოძრაობაზე. სხვა ცილები განაპირობებენ წამწამებისა დაშოლტების სახელით ცნობილი ორგანოიდების ტალღისებურ მოძრაობას.
თავდაცვითი ცილები	დაავადებებისაგან დაცვა	ანტისხეულები ებრძვიან ბაქტერიებსა და ვირუსებს.

პოლიპეპტიდები

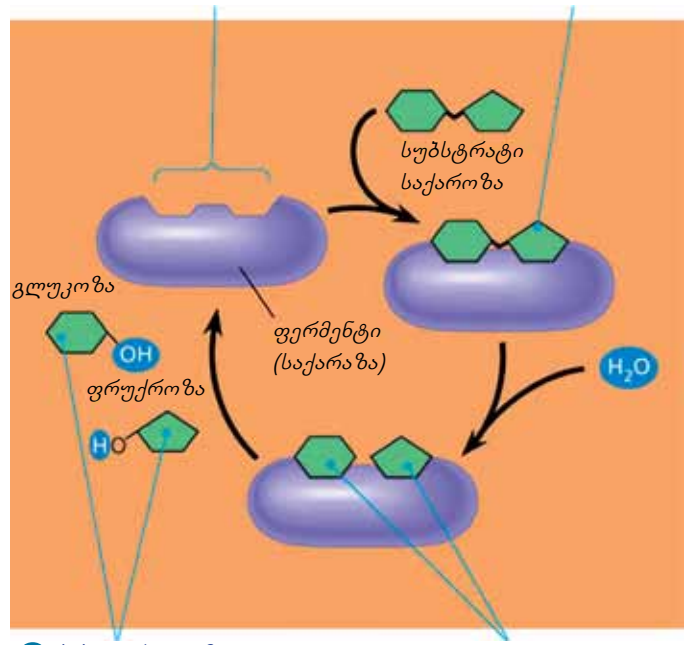
ცილების მრავალგვარობის მიუხედავად, ყველა ისინი არიან პოლიმერები, რომლებიც 20 ამინომჟავისაგან შემდგარი ერთიდაიგივე ნაკრებით არიან აგებული. ამინომჟავების პოლიმერებს **პოლიპეპტიდები** ეწოდება. **ცილა** შედგება სპეციფიურ კონფორმაციაში ჩაწყობილი და დახვეული ერთი ან ორი პოლიპეპტიდისაგან.

ამინომჟავური მონომერები



ამინო მჟავები წარმოადგენენ ორგანულ მოლეკულებს, რომელთაც კარბოქსილისა და ამინო ჯგუფები აქვთ (იხილეთ მე-4 თავი). მარჯვნივ არსებულ ილუსტრაციაზე წარმოდგენილია ამინომჟავათა ზოგადი ფორმულა. ამინომჟავას ცენტრში მოთავსებულია ასიმეტრიული ნახშირბადის ატომი, რომელსაც *ალფა* (α) *ნახშირბადი* ეწოდება. მისი 4 განსხვავებული პარტნიორია ამინო ჯგუფი, კარბოქსილის ჯგუფი, წყალბადის ატომი და ცვალებადი ჯგუფი, რომელიც აღინიშნება R-ით. R ჯგუფი, რომელსაც გვერდით ჯაჭვსაც უწოდებენ, ყველა ამინომჟავასათვის განსხვავებულია. 5.17 ნახატზე ნაჩვენებია ის 20 ამინომჟავა, რომელთაც უჯრედი ათასობით ცილის ასაგებად იყენებს. აქ ყველა ამინო და კარბოქსილის ჯგუფი გამოსახულია იონიზირებულ ფორმაში, რა სახითაც ისინი ჩვეულებრივ არსებობენ უჯრედის pH-ზე. R ჯგუფი შეიძლება ან ისეთი მარტივი იყოს, რომ მხოლოდ წყალბადის ატომს შეიცავდეს, როგორც ეს ამინომჟავა გლიცინშია (ერთადერთი ამინომჟავაა რომელსაც ასიმეტრიული ნახშირბადი არ გააჩნია, რადგან მისი α ნახშირბადის პარტნიორტაგან ორი წყალბადის ატომია), ან კიდევ იგი შეიძლება იყოს ნახშირბადის ჩონჩხი, რომელზედაც სხვადასხვა ფუნქციური ჯგუფებია მიმაგრებული, როგორც ეს გლუტამინშია. (ორგანიზმებს სხვა ამინომჟავებიც უნდა ჰქონდეთ, რომელთაგან ზოგიერთი ხანდახან გამოჩნდება ცილების შემადგენლობაში. რადგან ისინი შედარებით იშვიათები არიან, ამიტომ არ არიან ნაჩვენები 5.17 სურათზე).

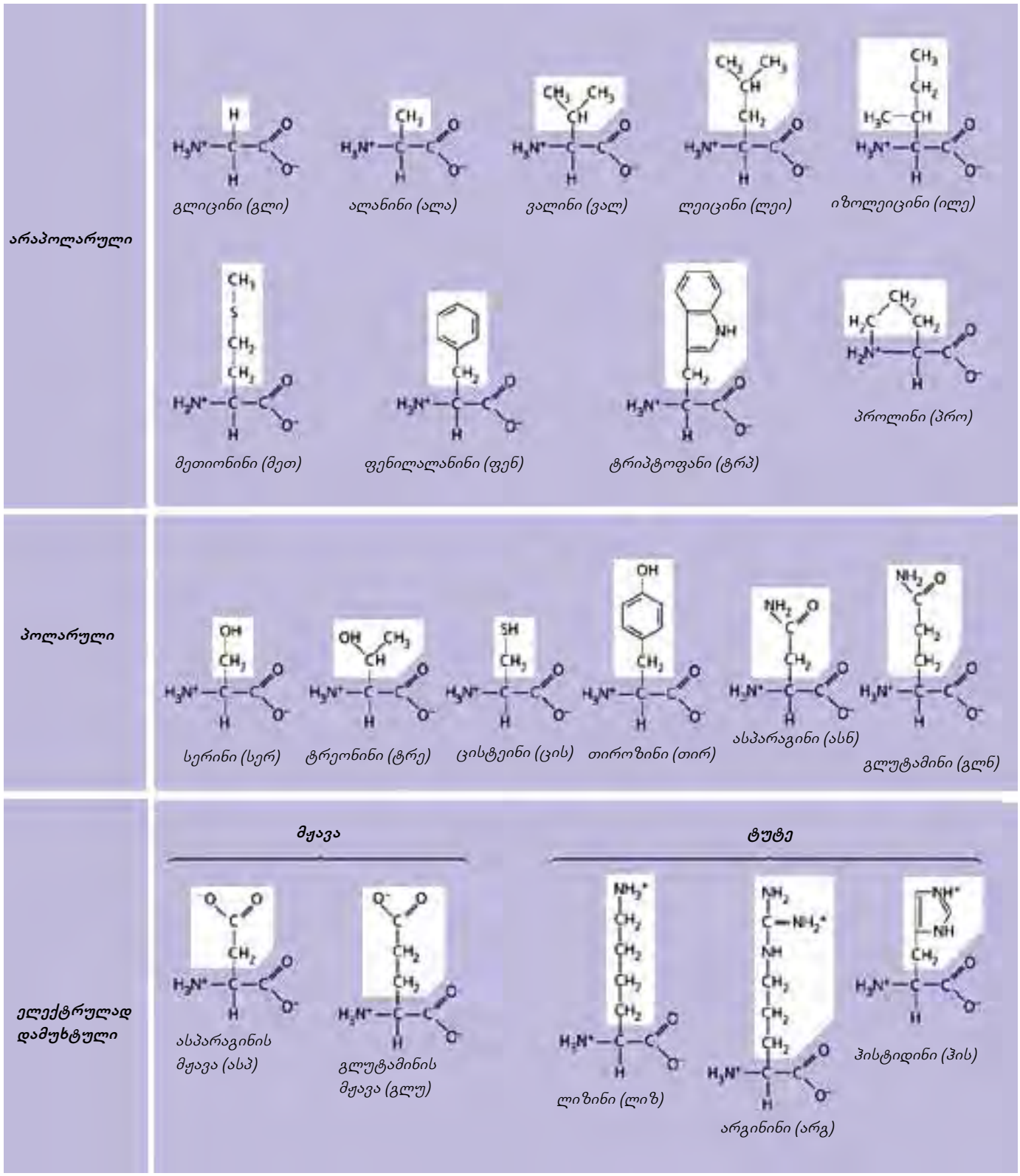
გვერდითი ჯაჭვის ფიზიკური და ქიმიური თვისებები განსაზღვრავს განსაკუთრებული ამინომჟავას უნიკალურ მახასიათებლებს. 5.17 სურათზე ამინომჟავები დაჟგუფებულია მათი გვერდითი ჯაჭვების თვისებების მიხედვით. ერთი ჯგუფი შედგება არაპოლარული გვერდითი ჯაჭვის მქონე ამინომჟავებისაგან, ისინი ჰიდროფობურებია. მეორე ჯგუფი შეიცავს პოლარული გვერდითი ჯაჭვის მქონე ამინომჟავებს, ისინი ჰიდროფილურებია. მჟავა ამინომჟავები არიან ისინი, რომელთა გვერდითი ჯაჭვები, კარბოქსილის ჯგუფის არსებობის გამო, უარყოფითად არის დამუხტული. კარბოქსილის ჯგუფი ჩვეულებრივ დისოცირებულია (იონიზებულია) უჯრედულ pH-ზე. ფუძე ამინომჟავებს თავიანთ გვერდით ჯაჭვში აქვთ ამინო ჯგუფები, რომლებიც ჩვეულებრივ, დადებითად არის დამუხტული. (ყურადღება მიაქციეთ იმას, რომ *ყველა* ამინომჟავას აქვს კარბოქსილისა და ამინო ჯგუფები. ტერმინები *მჟავე* და *ტუტე* ამ კონტექსტში მხოლოდ გვერდით ჯაჭვში არსებულ ჯგუფებს ეხება). რადგან მჟავა და ტუტე გვერდითი ჯაჭვები დამუხტულია, ისინიც ასევე ჰიდროფილურებია.



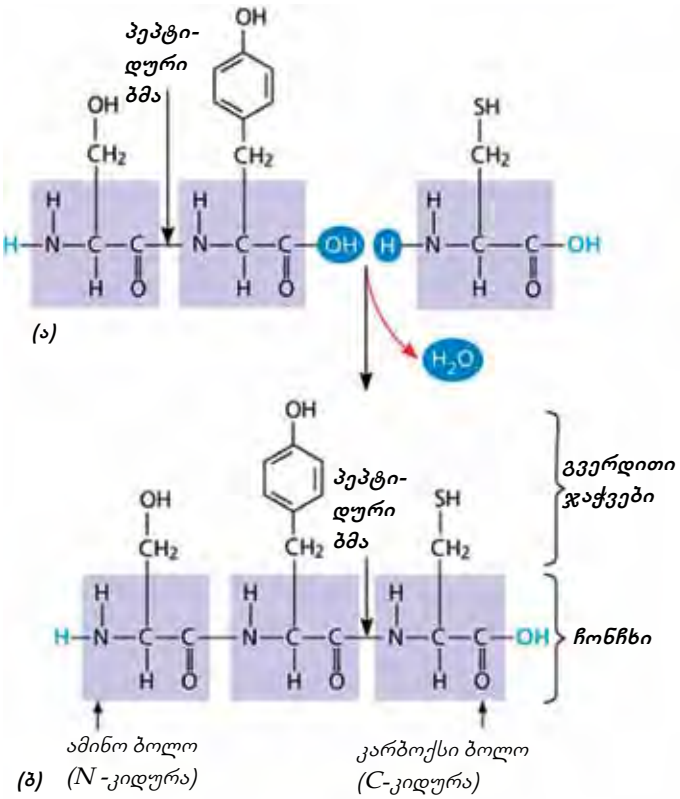
▲ *სურათი 5.16* ***ფერმენტის კატალიზური ციკლი.*** *ფერმენტი საქარაზა აჩქარებს საქაროზის ჰიდროლიზს გლუკოზად და ფრუქტოზად. მოქმედებს რა, როგორც კატალიზატორი, ცილა საქარაზა კი არ გაიხარჯება ციკლის განმავლობაში, არამედ იგი შემდგომი კატალიზისთვისაც ვარგისია.*

ამინომჟავების პოლიმერები

მას შემდეგ რაც შევისწავლეთ ამინომჟავები, ვნახოთ როგორ არიან ისინი დაკავშირებული პოლიმერების წარმოქმნისას (**სურათი 5.18**). როდესაც 2 ამინომჟავა ისე არის მოთავსებული, რომ ერთის კარბოქსილის ჯგუფი ესაზღვრება მეორის ამინო ჯგუფს, ფერმენტი იწვევს მათ შეერთებას დეჰიდრატაციის რეაქციით, წყლის მოლეკულის მოშორებით. მიღებულ კოვალენტურ ბმას ეწოდება **პეპტიდური ბმა**. ამ პროცესის კიდევ და კიდევ განმეორებით, მიიღება პოლიპეპტიდი, პეპტიდური ბმით დაკავშირებული მრავალი ამინომჟავისაგან შემდგარი პოლიმერი. პოლიპეპტიდური ჯაჭვის ერთ ბოლოში მოთავსებულია თავისუფალი ამინო ჯგუფი, ხოლო მოპირდაპირო ბოლოზე კი — თავისუფალი კარბოქსი-



▲ *სურათი 5.17* ***ცილების შემადგენელი 20 ამინომჟავა.*** *ამინომჟავები აქ დაჯგუფებულია მათი გვერდითი ჯაჭვების(ღ ჯგუფების) თვისებების მიხედვით. ღ ჯგუფები თეთრად არის აღნიშნული. ამინომჟავები ნაჩვენებია თავიანთი გავრცელებული იონური ფორმებით პ7.2-ზე, პ-ის შიდაუჯრედულ მნიშვნელობაზე. ფრჩხილებში მოცემულია სამასოიანი შემოკლებანი ამინომჟავებისათვის. ცილებში გამოყენებული ყველა ამინომჟავა არის ერთიდაიგივე ენანტიომერი, ეგრეთწოდებული ფორმა, როგორც აქ არის ნაჩვენები (იხ. ნახ.4.7).*

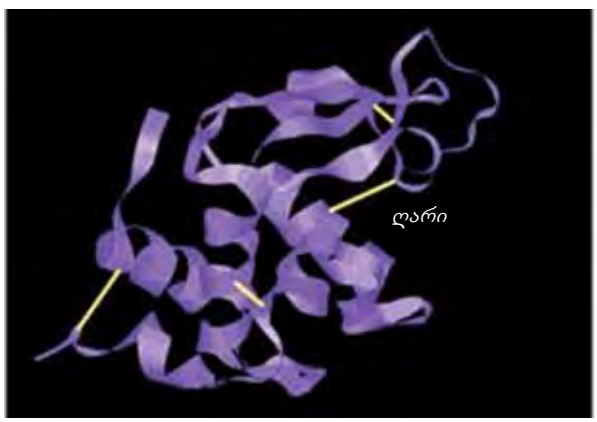


▲ *სურათი 5.18* ***პოლიპეპტიდური ჯაჭვის წარმოქმნა. (ა)*** *პეპტიდური ბმები წარმოიქმნება დეჰიდრატაციის რეაქციით, რომელიც ერთი ამინომჟავას კარბოქსილისა და მომდევნოს ამინის ჯგუფებს აკავშირებს.* ***(ბ)*** *პეპტიდური ბმები წარმოიქმნება თანამიმდევრობით ამინო ბოლოში (N -კიდურა) მოთავსებული ამინომჟავადან დაწყებული. პოლიპეპტიდს აქვს განმეორებადი ჩონჩხი (მეწამული), რომელთანაც მიმაგრებულია ამინომჟავების გვერდითი ჯაჭვები.*

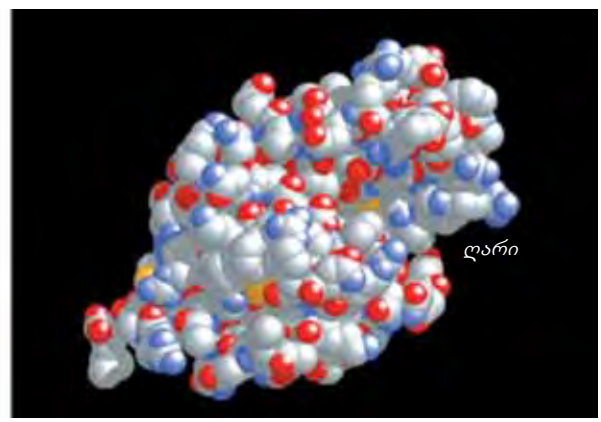
ლის ჯგუფი. ამგვარად, ჯაჭვს აქვს ამინო ბოლო (N-კიდურა) და კარბოქსი ბოლო (C-კიდურა). 5.18ბ სურათზე მეწამული ფერით გამოყოფილ ატომთა განმეორებით თანმიმდევრობას, პოლიპეპტიდური ჩონჩხი ეწოდება. ამ ჩონჩხთან მიმაგრებულია სხვადასხვა სახის დამატებები, ამინომჟავათა გვერდითი ჯაჭვები. პოლიპეპტიდების სიგრძე იცვლება რამოდენიმედან ათას ან უფრო მეტ მონომერამდე. თითოეულ სპეციფიკურ პოლიმერს აქვს მხოლოდ მისთვის დამახასიათებელი ამინომჟავათა სწორხაზოვანი თანმიმდევრობა. ბუნებაში არსებულ პოლიპეპტიდთა უზომო მრავალფეროვნება კიდევ ერთხელ ასაბუთებს ადრე წარმოთქმულ აზრს — რომ უჯრედებს უამრავი განსხვავებული პოლიმერის შექმნა შეუძლიათ შეზღუდული რაოდენობის მონომერთა ნაკრებით, თუკი მონომერები განსხვავებული თანამიმდევრობით დაუკავშირდებიან ერთმანეთს.

პოლიპეპტიდის ამინომჟავური თანამიმდევრობის განსაზღვრა

ცილის ამინომჟავური თანამიმდევრობის განსაზღვრის საქმეში პიონერად ითვლება ფრედერიკ სენგერი, რომელიც 1940-იანი წლების ბოლოსა და 1950-იანის დასაწყისში ინგლისში, კემბრიჯის უნივერსიტეტში თავის კოლეგებთან ერთად მუშაობდა ჰორმონ ინსულინზე. მისი მიდგომა იყო შემდეგი: გამოეყენებია ცილის დამხლეჩი ფერმენტები და სხვა კატალიზატორები, რომლებიც ცილებს სპეციფიკურ უბნებში ხლეჩენ, ნაცვლად იმისა, რომ მოეხდინა ჯაჭვის სრული, ამინომჟავებამდე ჰიდროლიზი. ამ აგენტებიდან ერთ-ერთით დამუშავებისას პოლიპეპტიდი იხლიჩებოდა ფრაგმენტებად (თითოეული შეიცავდა მრავალ ამინომჟავურ სუბერთეულს), რომლების გამოყოფაც შეიძლებოდა ქრომატოგრაფიული მეთოდით. სხვადასხვა აგენტებით ჩატარებული ჰიდროლიზი პოლიპეპტიდს განსხვავებულ ადგილებზე ხლეჩს და იძლევა ფრაგმენტთა მეორე ნაკრებს. სენგერმა ამ მცირე ზომის ფრაგმენტებში ამინომჟავათა თანმიმდევრობის განსაზღვრავად ქიმიური მეთოდი გამოიყენა. შემდეგ, სხვადასხვა აგენტებით ჩატარებული ჰიდროლიზის გზით მიღებულ



(ა) ლენტისებური მოდელი *გვიჩვენებს თუ როგორ იკეცება და ეხვევა პოლიპეპტიდური ჯაჭვი ფუნქციური ცილის შესაქმნელად. (ყვითელი ხაზები შეესაბამება ცილის ფორმის მასტაბილიზებელ ერთი სახის ქიმიურ ბმას).*

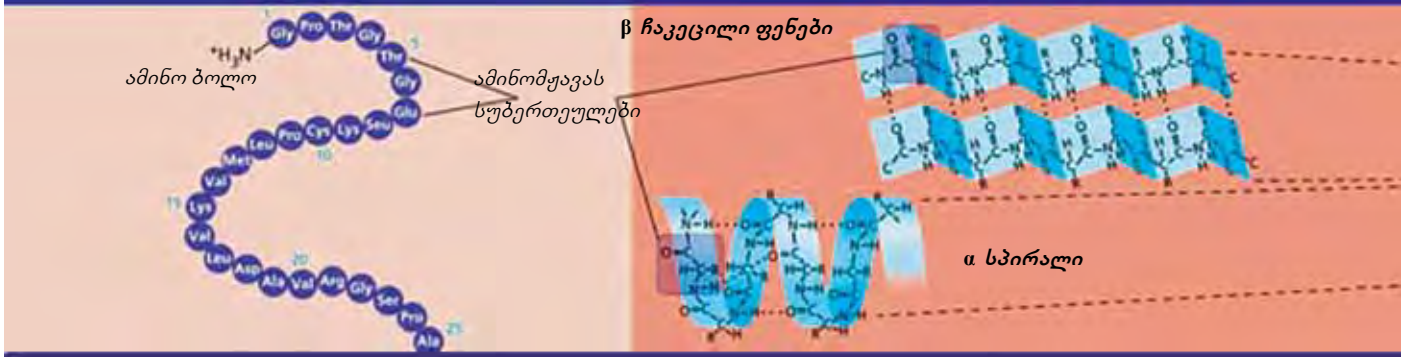


(ბ) სივრცული მოდელი *უფრო მკაფიოდ გვიჩვენებს მრავალ ცილაში ნანახ გლობულურ ფორმას, ისეთს როგორიც არის ლიზოციმის უნიკალური სპეციფიკური კონფორმაცია.*

▲ *სურათი 5.19* ***ცილის კონფორმაცია, ფერმენტი ლიზოციმი.*** *ჩვენს ოფლში, ცრემლებსა და ნერწყვში არსებული ლიზოციმი არის ფერმენტი, რომელიც მრავალი სახის ბაქტერიის ზედაპირზე სპეციფიკურ მოლეკულებს უკავშირდება და შლის მათ, ამით ხელს უწყობს ინფექციის თავიდან აცილებას. ღარი არის ცილის სწორედ ის ნაწილი, რომელიც შეიცნობს და უკავშირდება ბაქტერიის კედელზე არსებულ სამიზნე მოლეკულებს.*

სურათი 5.20

ცვლვა: ცილის სტრუქტურული დონეები



პირველადი სტრუქტურა

ცილის პირველადი სტრუქტურა არის ამინომჟავების უნიკალური თანამიმდევრობა. მაგალითისათვის განვიხილოთ სისხლში არსებული გლობულური ცილა ტრანსთირეტინი, რომელსაც გადააქვს A ვიტამინი და ნაწილობრივ თიროიდული ჰორმონი მთელ სხეულში. ტრანსთირეტინის შემადგენლობაში მყოფი 4 იდენტური პოლიპეპტიდური ჯაჭვიდან, თითოეული შეიცავს 127 ამინომჟავურ ნაშთს. აქ ნაჩვენებია ერთ-ერთი ამ ჯაჭვებიდან, რომელიც გამოცალკევებულია მისი პირველადი სტრუქტურის უფრო კარგად დასანახად. ჯაჭვში არსებული 127 პოზიციიდან თითოეულს იკავებს სამასოიანი აბრევიატურით გამოსახული ამინომჟავა, რომელიც 20 ამინომჟავადან ერთ-ერთი სპეციფიური მათგანია. პირველადი სტრუქტურა წააგავს ძალიან გრძელ სიტყვაში არსებულ ასოების თანამიმდევრობას. შესაძლებელია, 127 ამინომჟავიანი 20127 განსხვავებული პოლიპეპტიდის წარმოქმნა. მაგრამ, ცილის ზუსტი პირველადი სტრუქტურა განისაზღვრება არა ამინომჟავათა შემთხვევითი დაკავშირებით, არამედ მემკვიდრული გენეტიკური ინფორმაციით.



კარბოქსი ბოლო

მეორადი სტრუქტურა

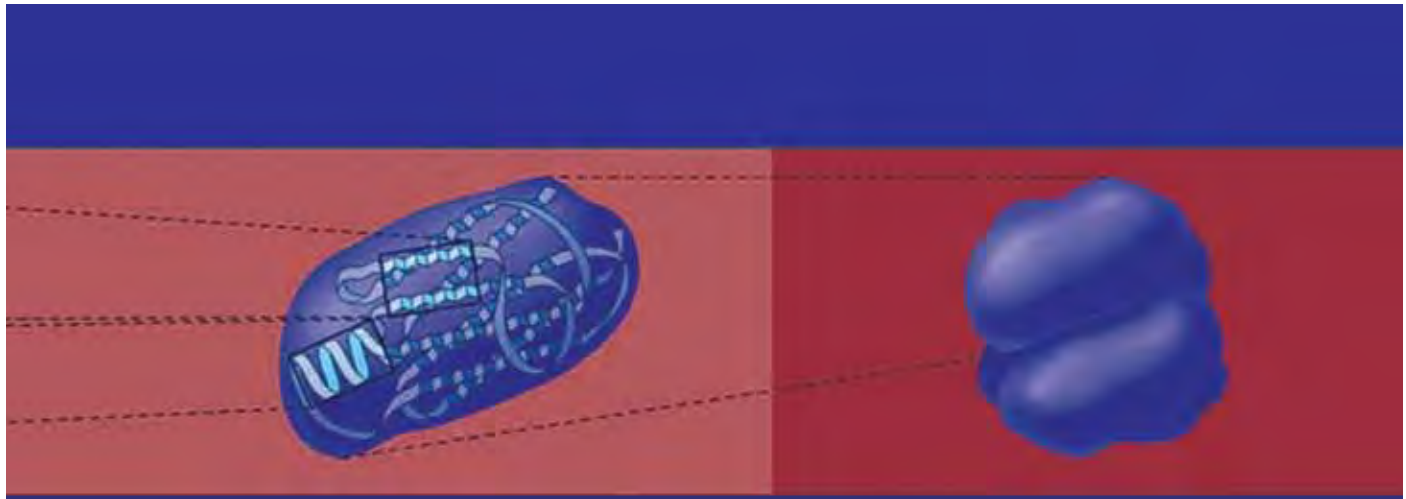
ცილების უმეტესობას პოლიპეპტიდურ ჯაჭვზე აქვს განმეორებითად დახვეული ან ჩაკეცილი ფორმის სეგმენტი, რომელიც ცილის საბოლოო კონფორმაციას განაპირობებს. ეს ხვეულები და ნაკეცები, რომელთაც ერთობლივად მეორეული სტრუქტურა ეწოდება, არის იმ წყალბადური ბმების შედეგი, რომლებიც წარმოიქმნება პოლიპეპტიდური ჩონჩხის განმეორებით ნაწილებს შორის (და არა ამინომჟავების გვერდით ჯაჭვებს შორის). ჩონჩხის შემადგენლობაში მყოფი ჟანგბადისა და აზოტის ატომები ელექტროუარყოფითებია, ნაწილობრივი უარყოფითი მუხტით (სურათი 2.15). აზოტის ატომთან დაკავშირებულ, სუსტი დადებითი მუხტის მქონე წყალბადს, თვისობა ახასიათებს მეზობელი პეპტიდური ბმის შემადგენელ ჟანგბადის ატომთან. ცალ-ცალკე ეს წყალბადური ბმები სუსტია, მაგრამ რადგან ისინი მრავალჯერადად მეორდება პოლიპეპტიდური ჯაჭვის შედარებით გრძელ რეგიონებზე, ცილის მოლეკულის ამ ნაწილის გარკვეული ფორმის შენარჩუნებას განაპირობებენ.ერთ-ერთი ასეთი მეორეული სტრუქტურა α სპირალია, ნაზი სტრუქტურა, რომელსაც იკავებს ყოველ მეოთხე ამინომჟავას შორის არსებული წყალბადური ბმები. სურათზე ეს ნაჩვენებია ტრანსთირეტინის მაგალითზე. ტრანსთირეტინს აქვს α სპირალის მხოლოდ ერთი რეგიონი (იხილეთ მეოთხეული სტრუქტურა), სხვა გლობულარულ ცილებს კი α სპირალის მრავალრიცხოვანი ფრაგმენტები აქვს, რომლებსაც არასპილარული რეგიონები აცალკევებს. ზოგიერთ ბოჭკოვან ცილას, მაგალითად თმის სტრუქტურულ ცილას - α კერატინს, სიგრძის უმეტეს ნაწილზე ორი α სპირალი აქვს.

მეორეული სტრუქტურის მეორე ძირითადი ტიპია β ჩაკეცილი ფენები. როგორც ზევით იყო ნაჩვენები, ამ სტრუქტურის შემთხვევაში გვერდი-გვერდ განლაგებული პოლიპეპტიდური ჯაჭვის ორ ან მეტ რეგიონს აერთებს ორ პარალელურ პოლიპეპტიდურ ჩონჩხს შორის არსებული წყალბადური ბმები. ჩაკეცილი ფილები მრავალი გლობულარული ცილის, მაგალითად, ტრანსთირეტინის, ცენტრალურ ნაწილს შეადგენს და აკონტროლებს ზოგ ბოჭკოვან ცილას, ობობას ქსელის ძაფის ცილის ჩათვლით. მრავალრიცხოვანი წყალბადური ბმების ერთობლიობა ობობას ქსელის ძაფს მეტ სიმტკიცეს ანიჭებს, ვიდრე იგივე წონის ლითონის ნაჭერს ახასიათებს.

ობობას მუცლის ჯირკვლები გამოყოფენ აბრეშუმის ბოჭკოებს, რომლებიც წარმოქმნიან ობობას ქსელს. გამშრალი აბრეშუმის ბოჭკოსაგან დამზადებული რადიალური ძაფები ქსელს ფორმას უნარჩუნებენ. სპირალური ძაფები (მიმზიდველი ძაფები) ელასტიურია, იჭიმება ქარის, წვიმის და მწერების შეხების საპასუხოდ.

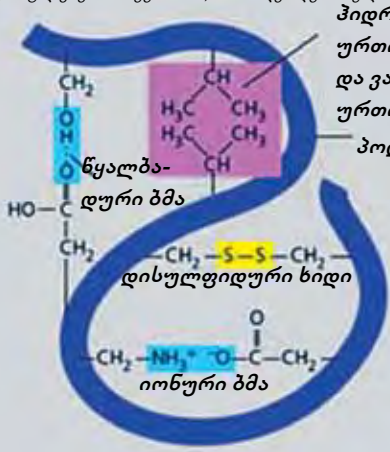


ობობას აბრეშუმი: β ჩაკეცილი ფენების მქონე სტრუქტურული ცილა



მესამეული სტრუქტურა

მეორეული სტრუქტურის თვისებები ცილის მესამეულ სტრუქტურას განაპირობებს, რომელიც აქ ნაჩვენებია ტრანსთირეტინის პოლიპეპტიდის მაგალითზე. მესამეული სტრუქტურა პოლიპეპტიდის სრული ფორმაა, რომელსაც სხვადასხვა ამინომჟავების გვერდით ჯაჭვებს (R ჯგუფებს) შორის არსებული კავშირი განაპირობებს, უფრო, ვიდრე ჩონჩხის კომპონენტებს შორის კავშირი. ერთი ტიპის კავშირის სახელი, რომელიც მესამეულ სტრუქტურაში მონაწილეობს შეცდომაში შემყვანია. ეს ჰიდროფობული ბმებია. როცა პოლიპეპტიდი ფუნქციონალურ სტრუქტურად იკეცება, ჰიდროფობული (არაპორალური) გვერდითი ჯაჭვების მქონე ამინომჟავები, როგორც წესი წყალთან კონტაქტის გარეთ მყოფ ცილის ცენტრის კლასტერში ბოლოვდებ,. ასე, რომ, ის რასაც ჰიდროფობულ კავშირს ვეძახით, სინამდვილეში წყლის მოლეკულების მოქმედების

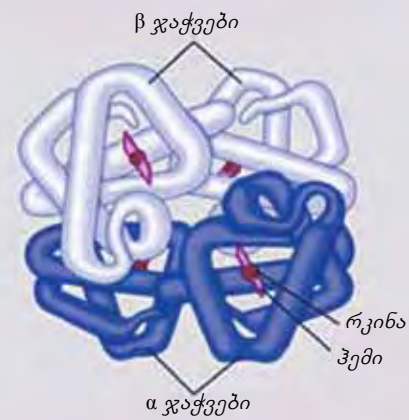


შედეგია, რომლებიც ერთმანეთთან და ცილის ჰიდროფილურ ნაწილთან წყალბადური ბმების შექმნისას არ უშვებენ არაპოლარულ სუბსტანციას. ამინომჟავების არაპოლარული გვერდითი ჯაჭვები ერთმანეთთან ახლოსაა განლაგეული, ამიტომ ვან დერ ვაალსის ძალები მათ ერთად იკავებენ. ამასობაში პოლარულ გვერდით ჯაჭვებს შორის არსებული წყალბადური ბმები და დადებითად და უარყოფითად დამუხტულ გვერდით ჯაჭვებს შორის არსებული იონური ბმები ასევე ამყარებენ მესამეულ სტრუქტურას. ცალ-ცალკე ყველა ეს კავშირი სუსტია, მაგრამ მათი ერთობლივი მოქმედების შედეგად ცილა უნიკალურ ფორმას ინარჩუნებს. ცილის სტრუქტურას კიდევ უფრო ამყარებს კოვალენტური ბმები – დისულფიდური ხიდები. დისულფიდური ხიდები ყალიბდება ცილის დაკეცვის შედეგად ორი ცისტეინის მონომერის (გვერდით ჯაჭვებზე გოგირდწყალბადური -SH ჯგუფის მქონე ამინომჟავები) ერთმანეთთან გვერდითი განლაგების შედეგად. ერთი ცისტეინის გოგირდი მეორეს გოგირდს ებმის. დისულფიდური ხიდი (-S-S-) ცილის ნაწილებს ერთად ამაგრებს (იხილეთ ყვითელი ხაზები 5.19ა სურათზე). ყველა სახის ბმა შეიძლება ერთ ცილაში ვნახოთ, როგოც ეს წარმოსახვითი ცილის პატარა მონაკვეთის მაგალითზე ნაჩვენებია.

მეოთხეული სტრუქტურა

ზოგი ცილა ორი ან მეტი პოლიპეპტიდური ჯაჭვისგან შედგება, რომლებიც ერთ ფუნქციონალურ მოლეკულას ქმნიან. მეოთხეული სტრუქტურა ამ პოლიპეპტიდური სუბერთეულების გაერთიანების შედეგია და ცილის საბოლოო სტუქტურას წარმოადგენს. აქ ნაჩვენებია სრული, გლობულარული ცილა ტრანსთირეტინი, რომელიც ოთხი პოლიპეპტიდისგან შედგება. მეორე მაგალითია მარჯვნივ გამოსახული კოლაგენი - ბოჭკოვანი ცილა, რომლის სპირალური სუბერთეულები უფრო ფართო სამმაგ სპირალში დახვეულია, რაც გრძელ ბოჭკოებს მეტ სიმკვრივეს ანიჭებს. კოლაგენის ბოჭკოები (კანის, ძვლის, ძარღვების, მყესებისა და სხეულის სხვა ნაწილების) შემაერთებელი ქსოვილების საყრდენია (კოლაგენი ადამიანის ცილის 40% შეადგენს). ჰემოგლობინი, სისხლის წითელი უჯრედების ცილა, რომელიც ჟანგბადს იერთებს, მეოთხეული ხტრუქტურის მქონე გლობულარული ცილის კიდევ ერთი მაგალითია. ის ოთხი პოლიპეპტიდური სუბერთეულისგან შედგება, რომელთაგან ორი ერთი ტიპისაა (α სპირალი) ორი კი სხვა ტიპისაა (β სპირალი). როგორც α, ასევე β სუბერთეული თავდაპირველად α სპირალური მეორეული სტრუქტურისგან შედგება. ყოველ სუბერთეულს აქვს არაპოლიპეპტიდური კომპონენტი ჰემა, რომელიც ჟანგვადის მიერთების უნარის მქონე რკინის ატომს შეიცავს.





ნაწილებს შორის მოძებნა ნაწილობრივ გადამფარავი უბნები. მაგალითისათვის განვიხილოთ ორი ფრაგმენტი შემდეგი თანამიმდევრობებით:

ცის-სერ-ლეი-თირ-გლნ-ლეი
თირ-გლნ-ლეი-გლუ-ასპ

ნაწილობრივ გადამფარავი უბნებიდან ჩვენ შეგვიძლია დავასკვნათ, რომ დაუზიანებელი პოლიპეპტიდი თავის პირველად სტრუქტურაში შეიცავს შემდეგ მონაკვეთს:

ცის-სერ-ლეი-თირ-გლნ-ლეი-გლუ-ასპ

ისევე, როგორც ჩვენ შევძელით აღგვედგინა ეს წინადადება ასოთა ნახევრადგადამფარავი თანამიმდევრობების მქონე ფრაგმენტებისაგან, სენგერმა და მისმა თანამშრომლებმა მრავალწლიანი მცდელობის შემდეგ, ინსულინის პირველადი სტრუქტურის სრულად გაშიფვრა შესძლეს. მას შემდეგ, პოლიპეპტიდების სიქვენირების (ამინომჟავების თანამიმდევრობის განსაზღვრა) პროცესის საფეხურთა უმეტესობა ავტომატიზირებულ იქნა.

ცილების კონფორმაცია და ფუნქცია

მას შემდეგ რაც ჩვენ უკვე შევისწავლეთ პოლიპეპტიდის ამინომჟავური თანამიმდევრობა, მაინც რა შეუძლია მას გვითხრას ცილის ცონფორმაციასა და ფუნქციაზე? ტერმინი *პოლიპეპტიდი* ტერმინ *ცილის* სრული სინონიმი არ არის. თვით ერთი პოლიპეპტიდისაგან შემდგარი ცილისთვისაც კი, ურთიერთობა არის რაღაც ანალოგიური იმისა როგორიც არსებობს ნართის გრძელ ძაფსა და განსაკუთრებული ზომისა და ფორმის პულოვერს შორის, რომელიც ამ ნართისაგან არის მოქსოვილი. ფუნქციურად აქტიური ცილა უბრალოდ პოლიპეპტიდური ჯაჭვისაგან კი არ შედგება, არამედ იგი წარმოიქმნება ერთი ან უფრო მეტი პოლიპეპტიდისაგან, რომლებიც განსაზღვრული წესით იგრიხებიან, იკეცებიან და მრგვალად ეხვევიან უნიკალური ფორმის მოლეკულის სახით **(სურათი 5.19)**. პოლიპეპტიდის ამინომჟავური თანამიმდევრობა განსაზღვრავს იმას, თუ როგორი იქნება ცილის სამგანზომილებიანი კონფორმაცია.

როდესაც უჯრედი პოლიპეპტიდის სინთეზს ახდენს, ჯაჭვი ჩვეულებრივ სპონტანურად იკეცება და ამ ცილისათვის დამახასიათებელ ფუნქციურ კონფორმაციას იღებს. ეს ჩაკეცვა იმართება და მყარდება სხვადასხვა ტიპის იმ ბმებით, რომლებიც წარმოიქმნება ჯაჭვის ნაწილებს შორის, რომელიც თავის მხრივ ამინომჟავათა თანამიმდევრობაზეა დამოკიდებული. მრავალი ცილა გლობულურია (დაახლოებით სფერული), მაშინ როცა სხვები ძაფისებური ფორმისაა. ამ ფართო კატეგორიების შიგნითაც კი ურიცხვი ცვლილებებია შესაძლებელი.

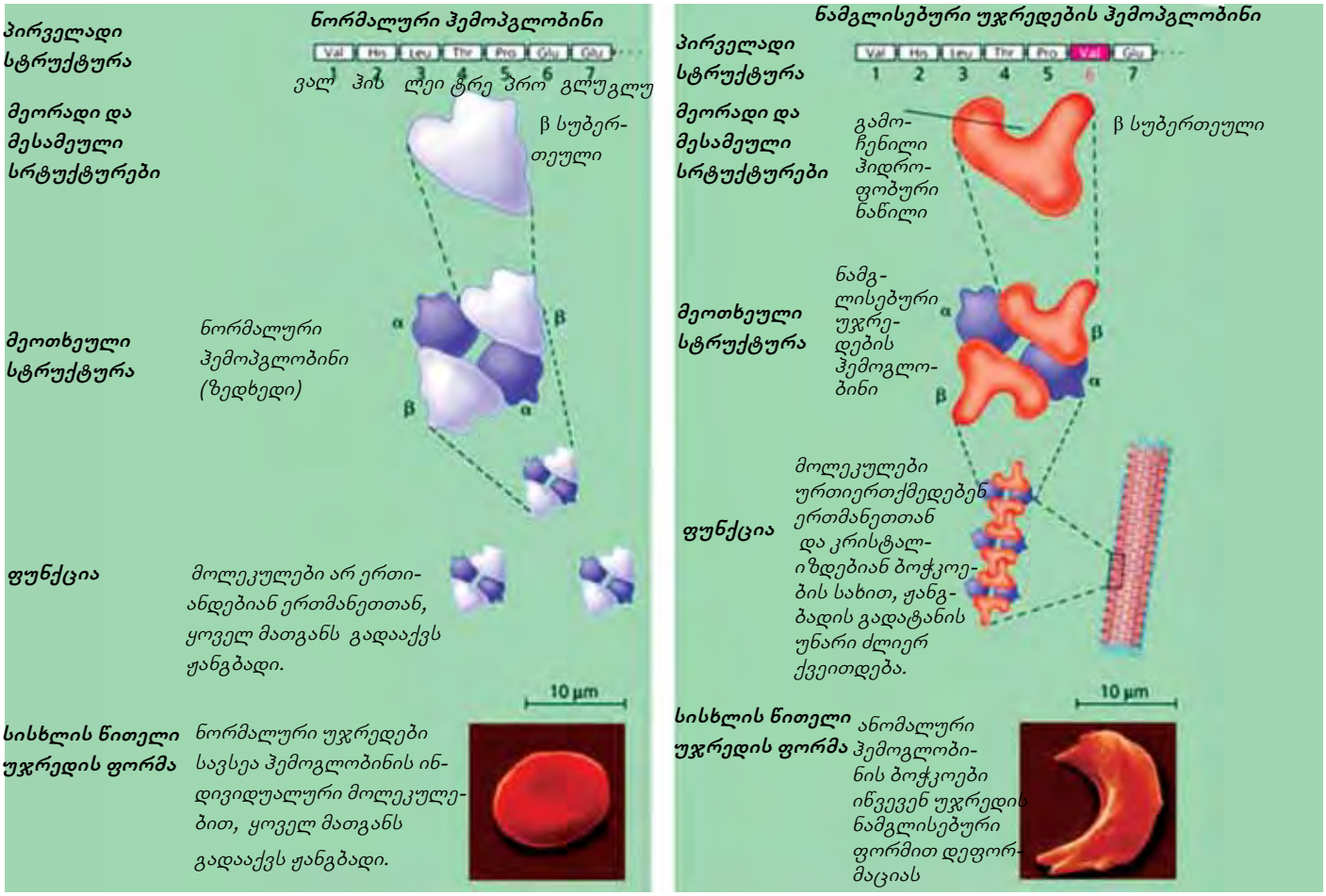
ცილის სპეციფიკური კონფორმაცია განსაზღვრავს მის მუშაობს. თითქმის ყველა შემთხვევაში, ცილის ფუნქცია დამოკიდებულია მის უნარზე შეიცნოს და დაუკავშირდეს სხვა მოლეკულას. მაგალითისათვის, ანტისხეული (ცილა) უკავშირდება სხეულში შემოჭრილ განსაკუთრებულ უცხო ნივთიერებას და ფერმენტი (მეორე სახის ცილა) ცნობს და უკავშირდება მის სუბსტრატს, ნივთიერებას, რომელზედაც ფერმენტი მოქმედებს. მე-2 თავში თქვენ ისწავლეთ, რომ ბუნებრივი სასიგნალო მოლეკულები ენდორფინები უკავშირდებიან ადამიანის ტვინის უჯრედების ზედაპირზე არსებულ სპეციფიკურ რეცეპტორულ ცილებს და იწვევენ ეიფორიას და ტკივილის შემსუბუქებას. მორფინს, ჰეროინს და სხვა ოპიატურ მედიკამენტებს ენდორფინის მსგავსი მოქმედება ახასიათებთ, რადგან ყოველ მათგანს ენდორფინის მაგვარი ფორმა აქვს და ამის გამო, ტვინში არსებულ ენდორფინის რეცეპტორებს შეესატყვისებიან და მათტან დაკავშირება შეუძლიათ. ეს შესატყვისობა ძალიან სპეციფიკურია და ძალიან წააგავს გასაღებისა და კლიტის ურთიერთობას **(იხ. სურათი 2.17)**. ამგვარად, ცილის ფუნქცია — მაგალითად, რეცეპტორული ცილის უნარი გაარჩიოს და დაუკავშირდეს გარკვეულ ტკივილ-გამაყუჩებელ სასიგნალო მოლეკულას — არის საგანგებო თვისება, რომელიც ნატიფი მოლეკულური თანამიმდევრობის შედეგია.

ცილის სტრუქტურის ოთხი დონე

ცილის რთულ არქიტექტურაში ჩვენ შეგვიძლია გავარჩიოთ სტრუქტურის სამი დამატებითი დონე — პირველადი, მეორეული და მესამეული სტრუქტურა.მეოთხე დონე — მეოთხეული სტრუქტურა, წარმოიქმნება მაშინ, როცა ცილა შეიცავს ორ ან მეტ პოლიპეპტიდურ ჯაჭვს. შემდგომ 2 გვერდზე არსებულ **სურათზე 5.20** ცილის სტრუქტურის ეს ოთხივე დონეა დახასიათებული. სანამ შემდგომ ნაწილზე გადახვიდოდეთ, ეს ნახატი აუცილებლად შეისწავლეთ საფუძვლიანად.

ნამგლისებური ანემია: მარტივი ცვლილება პირველად სტრუქტურაში

პირველად სტრუქტურაში თუნდაც სულ უმნიშვნელო ცვლილებას შეუძლია გავლენა იქონიოს ცილის კონფორმაციასა და ფუნქციაზე. მაგალითად, სისხლის წითელ უჯრედებში არსებული, ჟანგბადის დამაკავშირებელი ცილის—ჰემოგლობინის პირველადი სტრუქტურის გარკვეულ პოზიციაში ერთი ამონიმჟავის (ვალინი) მეორით (გლუტამინის მჟავა) შეცვლა იწვევს დაავადებას — ნამგლისებური ანემია, რომელიც სისხლის მემკვიდრული დაავადებაა. სისხლის ნორმალური წითელი უჯრედები დისკოსებური ფორმისაა, მაგრამ ნამგლისებური ანემიის დროს, ჰემოგლობინის ანომალური მოლეკულები ისწრაფვიან კრისტალიზაციისაკენ, რის გამოც ზოგიერთი უჯრედი ნამგლის ფორმას იღებს **(სურათი 5.21)**. ამ დაავადების მატარებელთა სიცოცხლე წყდება „ნამგლისებური უჯრედების კრიზისით“, რომელსაც ადგილი აქვს მაშინ, როცა კუთხოვანი, მოუქნელი უჯრედები ჭედავენ წვრილ სისხლძარღვებს, რაც სისხლის ნაკადის გატარებას უშლის ხელს. ამ პაციენტების მსხვერპლი არის დრამატული მაგალითი იმისა, თუ როგორ გამანადგურებლად მოქმედებს ცილის სტრუქტურაში არსებული სულ უმნიშვნელო ცვლილებასაც კი მის ფუნქციაზე.



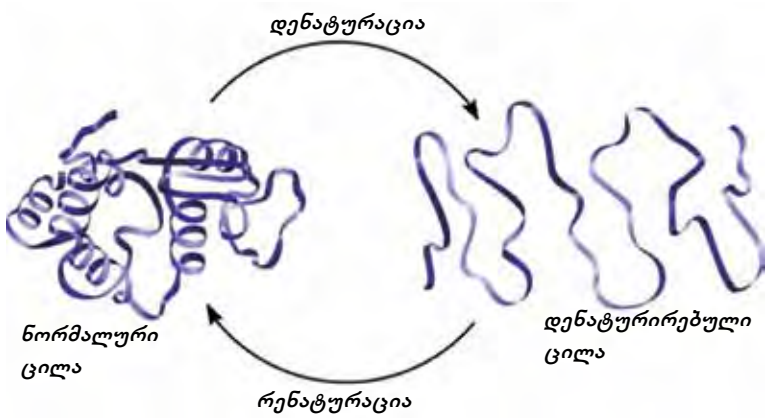
▲ *სურათი 5.21* ***ცილაში ერთი ამინომჟავის ჩანაცვლება იწვევს დაავადებას - ნამგლისებრ ანემიას.*** *ბოჭკოების წარმოქმ-ნის ნათლად საჩვენებლად, ჰემოგლობინის მოლეკულის ორიენტაცია აქ 5.20 სურათზე ნაჩვენებისგან განსხვავდება.*

რა განსაზღვრავს ცილის კონფორმაციას?

თქვენ უკვე შეისწავლეთ, რომ უნიკალური ფორმა ყოველ ცილას სპეციფიკური ფუნქციით აჯილდოვებს. მაგრამ რა წარმოადგენს იმ საკვანძო ფაქტორს, რომელიც ცილის კონ-ფორმაციას განსაზღვრავს? პასუხთა უმეტესობა თქვენ უკვე იცით: მოცემული ამინომჟავური თანამიმდევრობის მქონე პოლიპეპტიდურ ჯაჭვს შეუძლია სპონტანურად მიიღოს სამ-განზომილებიანი ფორმა, რომელიც განისაზღვრება და მყ-არდება მეორეული და მესამეული სტრუქტურებისათვის დამ-ახასიათებელი ურთიერთქმედებებით. ჩვეულებრივ, ცილის მოლეკულის ჩაწყობა მაშინვე მიმდინარეობს, როგორც კი ცილა სინთეზირდება უჯრედში. მაგრამ, ცილის კონფორმა-ცია ასევე დამოკიდებულია ცილის გარშემო არსებულ ფიზი-კურ და ქიმიურ პირობებზე. თუ pH, მარილის კონცენტრა-ცია, ტემპერატურა ან მისი გარემოს სხვა ასპექტი იცვლება, ცილა შეიძლება გაიხსნას და დაკარგოს მისი ბუნებრივი კონ-ფორმაცია. ასეთ ცვლილებას **დენატურაცია** ჰქვია (სურათი 5.22). რადგან ფორმა დაკარგულია, დენატურირებული ცილა არააქტიურია.

ცილების უმეტესობა დენატურირდება წყალხსნარიდან ისეთ ორგანულ გამხსნელებში გადატანისას, როგორებიცაა ეთერი ან ქლოროფორმი. პოლიპეპტიდური ჯაჭვი ისე იშლე-ბა, რომ მისი ჰიდროფობური რეგიონი პირისპირ აღმოჩნდება გამხსნელთან. სხვა მადენატურირებელ აგენტებს მიეკუთ-ვნება ქიმიური ნივთიერებები, რომლებიც არღვევენ ყყალ-ბადურ, იონურ და დისულფიდურ ბმებს, რომლებიც ცილის ფორმას ინარჩუნებენ. დენატურაცია ასევე შეიძლება გამოი-წვიოს ზედმეტმა სითბომ, რომელიც პოლიპეპტიდურ ჯაჭვში გამოწვეული ცვლილებების გამო ახდენს იმ სუსტი ურთიერთ-მოქმედებების დაძლევას, რომლებიც კონფორმაციას ამყარე-ბენ. ხარშვის დროს კვერცხის ცილა გაუმჭვირვალე ხდება, რადგან დენატურირებული ცილა უხსნადია და მყარდება. ამით ასევე აიხსნება ის, თუ რატომ არის საბედისწერო ძა-ლიან მაღალი სიცხე: სხეულის ასეთი მაღალი ტემპერატურის პირობებში სისხლის ცილები დენატურირდება.

როდესაც ცილის ხსნარი სინჯარაში დენატურირდება გაცხელებით ან ქიმიური აგენტების მოქმედებით, იგი ხშირად ისევ უბრუნდება თავის ფუნქციურ ფორმას მას შემდეგ, რაც მადენატურირებელი აგენტი მოშორდება. ჩვენ შეგვიძლია დავასკვნათ, რომ ცილის სპეციფიკური ფორმის შესახებ ინ-ფორმაციის მატარებელია მისი პირველადი სტრუქტურა. ამი-

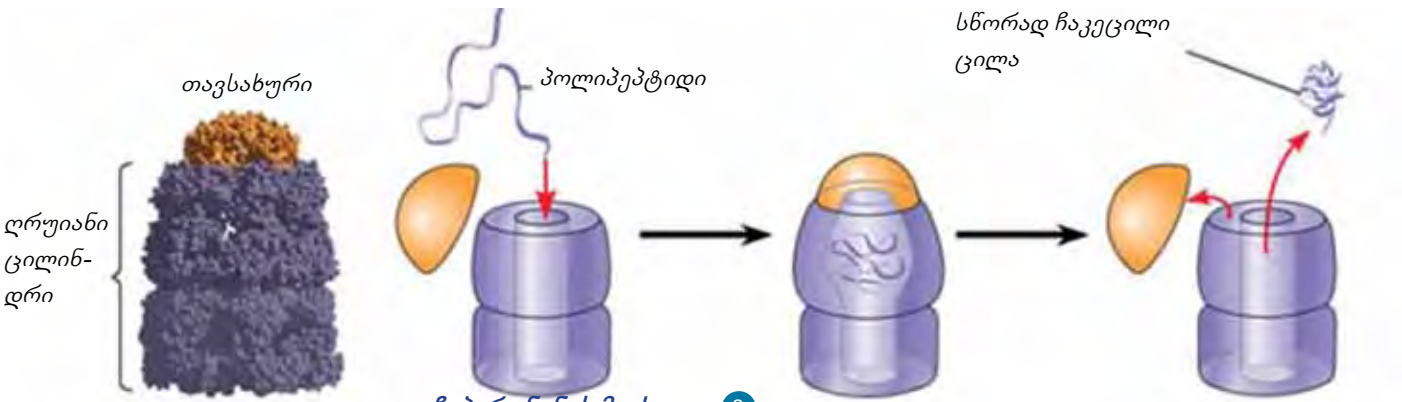


▲ *სურათი 5.22* ***ცილის დენატურაცია და რენატურაცია.*** *მაღალ ტემპერატურას ან სხვადასხვანაირად ქიმიურ დამუშავებას შეუძლია ცილის დენატურირება, რაც იწვევს მისი კონფორმაციისა და აქედან გამომდინარე, ფუნქციობის უნარის დაკარგვას. თუ დენატურირებული ცილა გახსნილი რჩება, ის შეიძლება ხშირად რენატურირდეს, როცა მისი გარემოს ნორმალური ქიმიური და ფიზიკური პირობები აღდგება.*

ნომჟავათა თანამიმდევრობა განსაზღვრავს კონფორმაციას — სად შეიძლება წარმოიქმნას α სპირალი, სად შეიძლება მდებარეობდეს β ჩაკეცილ ფენოვანი სტრუქტურა, სად არის ლოკალიზებული დისულფიდური ბმები, სად შეიძლება წარმოიქმნას იონური ბმები და ასე შემდეგ. მაგრამ მაინც, უჯრედის შიგნით არსებულ გადაჭედილ გარემოში ცილის სწორი ჩაწყობა შეიძლება უფრო მეტ სირთულეს წარმოადგენდეს, ვიდრე ეს სინჯარაში ხდება.

ცილის ჩაწყობის პრობლემა

ამჟამად ბიოქიმიკოსებმა 875,000-ზე მეტი ცილის ამინომჟავური თანამიმდევრობა და დაახლოებით, 7,000-ის სამგანზომილებიანი სტრუქტურა იციან. შეიძლება ზოგიერთს შეექმნას შთაბეჭდილება, რომ მრავალი ცილის პირველადი სტრუქტურის შეფარდებით მათივე კონფორმაციასთან, შედარებით ადვილი იქნება ცილის ჩაწყობის წესების აღმოჩენა. სამწუხაროდ, ცილის ჩაწყობის პრობლემა არ არის ასეთი მარტივი. ალბათ, ცილების უმეტესობა სტაბილური კონფორმაციის მიღებამდე მრავალ შუალედურ მდგომარეობას გაივლის, და უკვე ჩამოყალიბებულ კონფორმაციაზე დაკვირვებით, შეუძლებელია ამ ფორმის მისაღებად საჭირო ჩაწყობის საფეხურების გამოვლენა. მიუხედავად ამისა, ბიოქიმიკოსებმა უკვე განავითარეს მეთოდები, რომელთა მეშვეობითაც შესაძლებელია ცილებზე თვალყურის დევნება მათი ჩაწყობის შუალედური საფეხურებიდან. მკვლევარებმა ასევე აღმოაჩინეს **ჩაპერონინები** (რომელთაც ასევე ეძახიან ჩაპერონული ცილები), ცილის მოლეკულები რომლებიც სხვა ცილების სათანადოდ ჩაწყობას ეხმარებიან **(სურათი 5.23)**. სინამდვილეში, ჩაპერონინენი არ განსაზღვრავენ პოლიპეპტიდის საბოლოო სწორ სტრუქტურას. სამაგიეროდ, ისინი „ცუდი ზეგავლენისაგან“ გამოცალკევებულ ახალ პოლიპეპტიდს ციტოპლაზმურ გარემოში ინარჩუნებენ მანამ, სანამ ის სპონტანურად დაეხვევა. 5.23 ნახატზე გამოსახულია კარგად შესწავლილი ჩაპერონინი, რომელიც გამოყოფილია ბაქტერიიდან *E.coli*. იგი წარმოადგენს გიგანტურ მულტიპროტეინულ კომპლექსს, რომელსაც ღრუიანი ცილინდრის



▲ *სურათი 5.23* ***ჩაპერონინი მოქმედებაში.*** *კომპიუტერული გრაფიკა (მარცხნივ) გვიჩვენებს დიდ ჩაპერონინ-ცილის კომპლექსს შიდა სივრცით, რომელიც ახლად წარმოქმნილი პოლიპეპტიდის შესაბამისად ჩაკეცვას უზრუნველყოფს. კომპლექსი შედგება 2 ცილისაგან: ერთი ცილა არის ღრუიანი ცილინდრი; მეორე არის თავსახური, რომელიც ორივე ბოლოს ერგება.*

ფორმა აქვს. ღრუ, ჩაწყობის პროცესში მყოფი სხვადასხვა სახის პოლიპეპტიდის თავშესაფარს წარმოადგენს.

მაშინაც კი, როდესაც მეცნიერებს ნამდვილი ცილა აქვთ ხელთ, მისი სამგანზომილებიანი სტრუქტურის ზუსტად განსაზღვრა არ არის მარტივი, ცილის ერთი მოლეკულაც კი ათასობით ატომისაგან იგება. **რენტგენის(X) სხივების კრისტალოგრაფია** არის ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი მეთოდი, რომელიც გამოიყენება ცილის სამგანზომილებიანი სტრუქტურის განსაზღვრისათვის (სურათი 5.24). მეორე მეთოდი, რომელიც ამჟამად გამოიყენება ამ პრობლემის გადასაჭრელად არის ბირთვული მაგნიტური რეზონანსის (NMR) სპექტროსკოპია, რომლისთვისაც ცილის კრისტალიზაცია არ არის საჭირო. ამ მიდგომებმა დიდი წვლილი შეიტანეს ცილის სტრუქტურის უკეთ შეცნობასა და მისი ფუნქციის შესახებ ფასეული ცნობების მოპოვებაში.

კონცეფცია შემოწმება 5.4

1. შეადარეთ ცხიმისა (ტრიგლიცერიდის) და ფოსფოგლიცერიდის სტრუქტურები.
2. რით განსხვავდება ნაჯერი და უჯერი ცხიმოვანი მჟავების სტრუქტურა და ქცევა ერთმანეთისაგან?
3. რატომ აკუთვნებენ ადამიანის სასქესო ჰორმონებს ლიპიდებს?

კონცეფცია 5.5

ნუკლეინის მჟავები ინახავენ და გადასცემენ მემკვიდრულ ინფორმაციას

თუ კი პოლიპეპტიდის პირველადი სტრუქტურა განსაზღვრავს ცილის კონფორმაციას, რა განსაზღვრავს თვით პირველად სტრუქტურას? პოლიპეპტიდის ამინომჟავური თანამიმდევრობა პროგრამირებულია მემკვიდრული ერთეულით — **გენით.** გენები შედგება დნმ-საგან, პოლიმერისაგან, რომელიც მიეკუთვნება **ნუკლეინის მჟავების** სახით ცნობილი ნაერთების კლასს.

ნუკლეინის მჟავების მნიშვნელობა

ნუკლეინის მჟავების 2 ტიპი არსებობს: **დეზოქსირიბონუკლეინის მჟავა** (დნმ) და **რიბონუკლეინის მჟავა** (რნმ). ესენი წარმოადგენენ მოლეკულებს, რომელთა მეშვეობითაც ცოცხალი ორგანიზმები თავიანთ რთულ ნაერთებს ერთი თაობიდან მეორეს გადასცემენ. მოლეკულებს შორის ერთადერთი და განუმეორებელი დნმ მითითებებს იძლევა საკუთარი რეპლიკაციისათვის. დნმ ასევე მართავს რნმ-ის სინთეზს და რნმ-ის მეშვეობით მთლიანად ცილის სინთეზს (სურათი 5.25).

სურათი 12.6

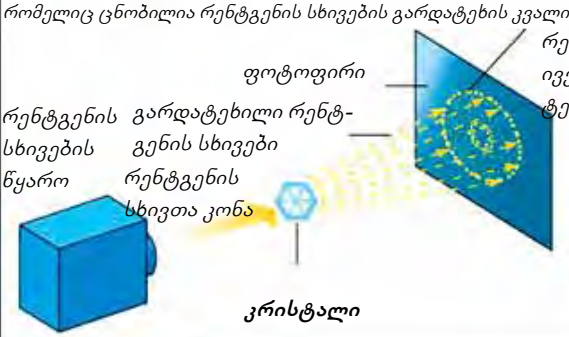
კვლევის მეთოდი: რენტგენის სხივების კრისტალოგრაფია

გამოყენება

მეცნიერები რენტგენის სხივების კრისტალოგრაფიას იყენებენ ისეთი მაკრომოლეკულების სამგანზომილებიანი სტრუქტურის განსაზღვრისათვის, როგორებიცაა ცილები და ნუკლეინის მჟავები. ამ ნახატზე ჩვენ განვიხილავთ თუ როგორ საზღვრავენ კალიფორნიის უნივერსიტეტის (ლივერსიდე) მკვლევარები ცილა რიბონუკლეაზას სტრუქტურას. რიბონუკლეაზა არის ფერმენტი, რომლის ფუნქციაში შედის ნუკლეინის მჟავას მოლეკულასთან დაკავშირება.

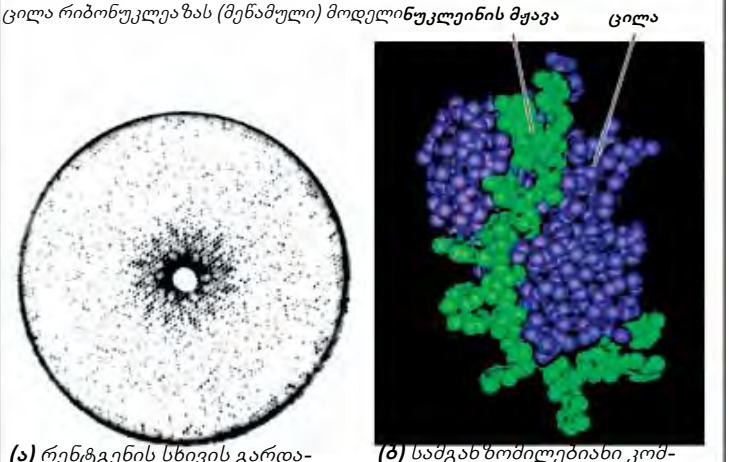
მეთოდი

მეცნიერები რენტგენის სხივების კონას კრისტალიზებულ ცილაში ატარებენ. კრისტალის ატომები რენტგენის სხივებს (გადახრიან) მოწესრიგებულ მწკრივად გარდატეხენ. გარდატეხილი რენტგენის სხივები რეგისტრირდება ფოტოგრაფიულ ფირზე და წარმოიქმნიან ლაქების კვალს, რომელიც ცნობილია რენტგენის სხივების გარდატეხის კვალის სახით.



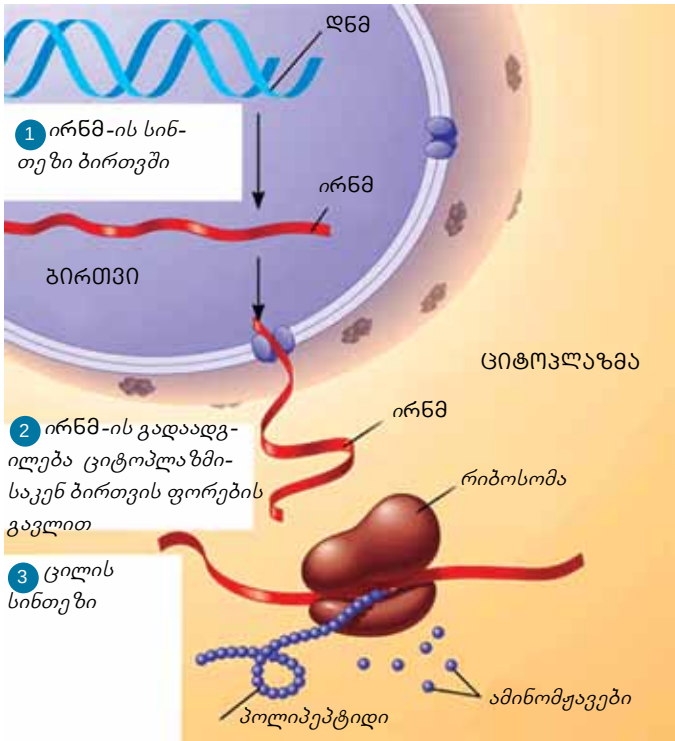
შედეგები

რენტგენის სხივების გარდატეხის კვალის და ამინომჟავების თანამიმდევრობის მონაცემების გამოყენებით, რომლებიც ქიმიური მეთოდებით დგინდება, მეცნიერები ცილის სამგანზომილებიან კომპიუტერულ მოდელს აგებენ, როგორიცაა ნუკლეინის მჟავას (მწვანე) მოკლე მონაკვეთთან დაკავშირებული ცილა რიბონუკლეაზას (მეწამული) მოდელი



(ა) რენტგენის სხივის გარდატეხის კვალი

(ბ) სამგანზომილებიანი კომპიუტერული მოდელი



▲ *სურათი 5.25.* **დნმ → ირნმ → ცილა**: *უჯრედის ინფორმაციული ნაკადის დიაგრამული მიმოხილვა. ეუკარიოტული უჯრედის ბირთვში არსებული* დნმ *საინფორმაციო* რნმ*-ის (*ირნმ*) სინთეზის კარნახით, აპროგრამებს ცილის სინთეზს ციტოპლაზმაში. ირნმ მიემგზავრება ციტოპლაზმისაკენ და უკავშირდება რიბოსომას. მოძრაობს რა რიბოსომა (მეტად გადიდებულია ამ ნახატზე) ირნმ-ის გასწვრივ, გენეტიკური გზავნილი ითარგმნება სპეციფიკური ამინომჟავური თანამიმდევრობის პოლიპეპტიდად.*

დნმ წარმოადგენს გენეტიკურ მასალას, რომელსაც ორგანიზმი მემკვიდრეობით იღებს მშობლებისაგან. თითოეული ქრომოსომა შეიცავს დნმ-ის გრძელ მოლეკულას, რომელიც ჩვეულებრივ რამოდენიმე ასეულიდან დაწყებული, ათასზე მეტით დამთავრებული გენისაგან შედგება. როდესაც უჯრედი მრავლდება დაყოფით, მისი დნმ-ის მოლეკულები გადაიწერება და გადაეცემა უჯრედების ერთი თაობიდან მეორეს. დნმ-ის სტრუქტურაში კოდირებულია ინფორმაცია, რომელიც აპროგრამებს უჯრედის ყველა აქტიობას. მაგრამ, დნმ უჯრედში მიმდინარე პროცესებში უშუალოდ არ არის ჩართული, მსგავსად კომპიუტერული უზრუნველყოფის პროგრამებისა, როცა ისინი თვითონ ამობეჭდავენ ბანკის მტკიცებას, ან კიდევ ამოიკითხავენ მარცვლეულის ყუთზე არსებულ ცხაურისებურ კოდს. როგორც პრინტერია საჭირო მტკიცების ამისაბეჭდად და სკანერი — ცხაურისებური კოდის წასაკითხად, ასევეა ცილები საჭირო გენეტიკური პროგრამების განსახორციელებლად. უჯრედის მოლეკულური მოწყობილობანი — იარაღები ბიოლოგიურ ფუნქციათა უმეტესობისათვის — ცილებისაგან შედგება. მაგალითად, სისხლში ჟანგბადის გადამტანს წარმოადგენს ცილა ჰემოგლობინი, და არა დნმ, რომელიც მის სტრუქტურას განსაზღვრავს.

როგორ ახერხებს რნმ, მეორე ტიპის ნუკლეინის მჟავა, დნმ-იდან ცილისაკენ მიმავალ გენეტიკური ინფორმაციის ნაკადზე მორგებას? დნმ-ის მოლეკულის მთელ სიგრძეზე ყოველი გენი ხელმძღვანელობს სინთეზს განსაკუთრებული ტიპის რნმ-ისა, რომელსაც *საინფორმაციო* რნმ (ირნმ) ეწოდება. ირნმ-ის მოლეკულა შემდეგ ურთიერთქმედებს უჯრედის ცილის-მასინთეზირებელ სტრუქტურასთან, რათა უხელმძღვანელოს პოლიპეპტიდის წარმოქმნის პროცესს. ჩვენ შეგვიძლია გენეტიკური ინფორმაციის ნაკადის შეჯამება შემდეგნაირად დნმ → დნმ → ცილა (ის.სურათი 5.25). ცილის სინთეზის აქტიურ ადგილებს წარმოადგენენ უჯრედული სტრუქტურები, რომელთაც რიბოსომები ეწოდება. ეუკარიოტულ უჯრედში რიბოსომები ციტოპლაზმაშია მოთავსებული, ხოლო დნმ კი ბირთვში მდებარეობს. საინფორმაციო რნმ-ს ცილის ასაგებად საჭირო გენეტიკური ინსტრუქციები გადააქვს ბირთვიდან ციტოპლაზმაში. პროკარიოტულ უჯრედებს ბირთვი არ ააქვს, მაგრამ ისინი მაინც რნმ-ს იყენებენ გზავნილის გასაგზავნად დნმ-დან რიბოსომებისაკენ და უჯრედის სხვა მოწყობილობებისაკენ, რომლებსაც კოდირებული ინფორმაცია ამინომჟავების თანამიმდევრობებში გადაყავთ.

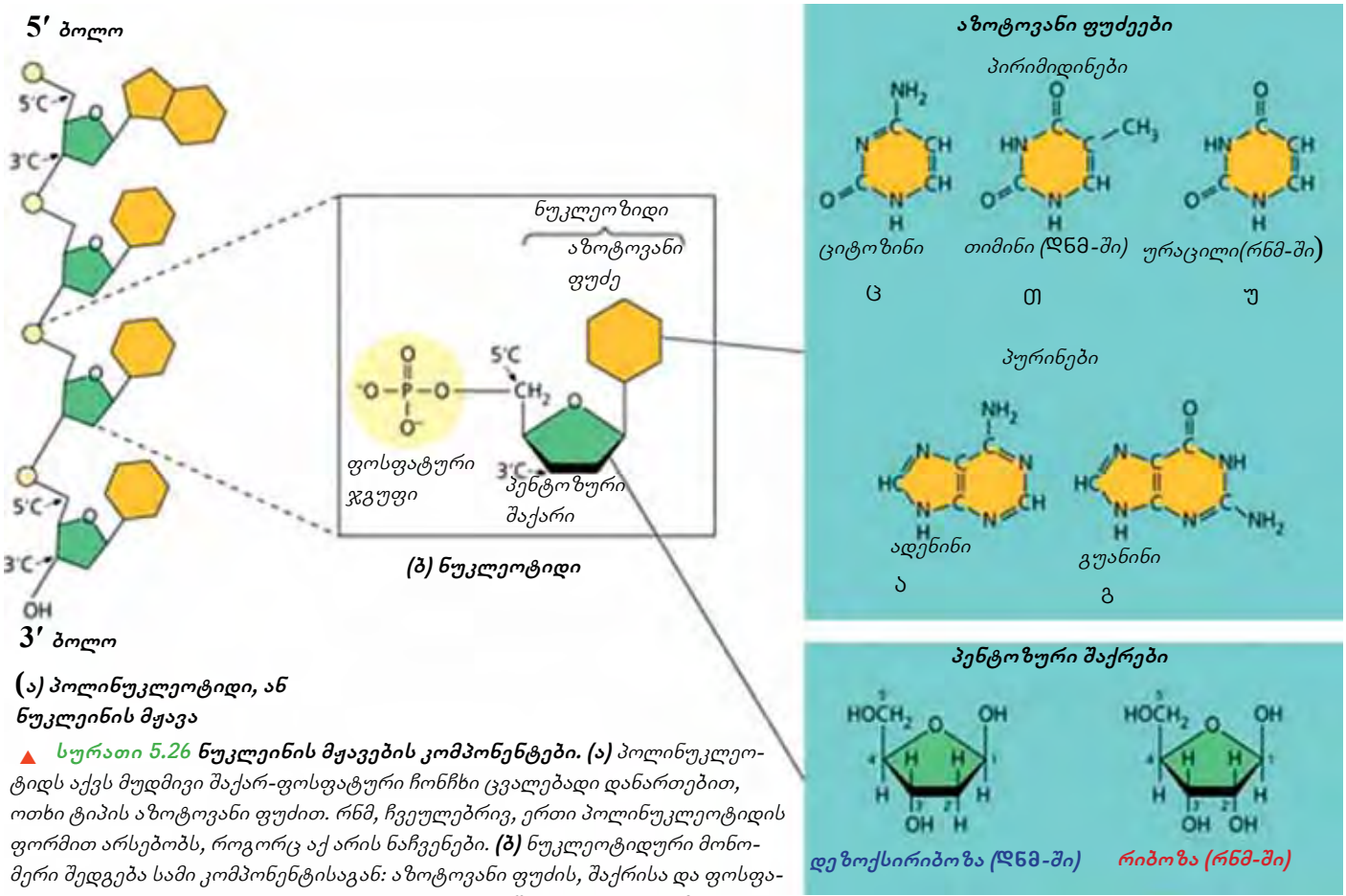
ნუკლეინის მჟავების სტრუქტურა

ნუკლეინის მჟავები წარმოადგენენ მაკრომოლეკულებს, რომლებიც არსებობენ პოლიმერების სახით. მ პოლიმერებს **პოლინუკლეოტიდებს** უწოდებენ (სურათი 5.26ა). როგორც სახელიდან ჩანს, თითოეული პოლიმერი შედგება მონომერებისაგან, რომელთაც ეწოდება **ნუკლეოტიდები** (სურათი 5.26ბ). ამ ერთეულის ნაწილს, ფოსფატის ჯგუფის გარეშე, ეწოდება *ნუკლეოზიდი*.

ნუკლეოტიდური მონომერები

სანამ ნუკლეოტიდს ავაგებდეთ, მოდით ჯერ განვიხილოთ ნუკლეოზიდის ორი კომპონენტი: აზოტოვანი ფუძე და შაქარი (სურათი 5.26გ). არსებობს ორი სახის აზოტოვანი ფუძე: პირიმიდინები და პურინები. **პირიმიდინს** გააჩნია ნახშირბადისა და აზოტის ატომებისაგან შემდგარი ექვს წევრიანი რგოლი. (აზოტის ატომები მიისწრაფვიან რომ ხსნარიდან მიიერთონ H+, რაც განმარტავს ტერმინს *აზოტოვანი ფუძე*). პირიმიდინის ოჯახის წევრებია ციტოზინი (ც), თიმინი (თ) და ურაცილი (უ). **პურინები** უფრო დიდი ზომის არიან, აქ ექვსწევრიან რგოლთან მიერთებულია ხუთწევრიანი რგოლი. პურინებს მიეკუთვნება ადენინი (ა) და გუანინი (გ). სპეციფიკური პირიმიდინები და პურინები ერთმანეთისაგან განსხვავდებიან რგოლთან მიმაგრებული ფუნქციური ჯგუფებით. ადენინი, გუანინი და თიმინი ორივე ტიპის ნუკლეინის მჟავებშია ნანახი. თიმინი მხოლოდ დნმ-ში გვხვდება და ურაცილი კი — მხოლოდ რნმ-ში.

აზოტოვან ფუძესთან დაკავშირებულ პენტოზას რნმ-ის ნუკლეოტიდებში წარმოადგენს **რიბოზა**, ხოლო დნმ-ისაში კი — **დეზოქსირიბოზა** (იხ ნას.5.26გ). ამ ორ შაქარს შორის



▲ *სურათი 5.26* ***ნუკლეინის მჟავების კომპონენტები. (ა)*** *პოლინუკლეოტიდს აქვს მუდმივი შაქარ-ფოსფატური ჩონჩხი ცვალებადი დანართებით, ოთხი ტიპის აზოტოვანი ფუძით. რნმ, ჩვეულებრივ, ერთი პოლინუკლეოტიდის ფორმით არსებობს, როგორც აქ არის ნაჩვენები.* ***(ბ)*** *ნუკლეოტიდური მონომერი შედგება სამი კომპონენტისაგან: აზოტოვანი ფუძის, შაქრისა და ფოსფატის ჯგუფისაგან, რომლებიც ერთმანეთთან დაკავშირებულია აქ ნაჩვენების მსგავსად. ფოსფატური ჯგუფის გარეშე მიღებულ სტრუქტურას ნუკლეოზიდი ეწოდება.* ***(გ)*** *ნუკლეოზიდის კომპონენტებს წარმოადგენენ აზოტოვანი ფუძე (პურინის ან პირიმიდინის) და პენტოზური შაქარი (დეზოქსირიბოზა ან რიბოზა).*

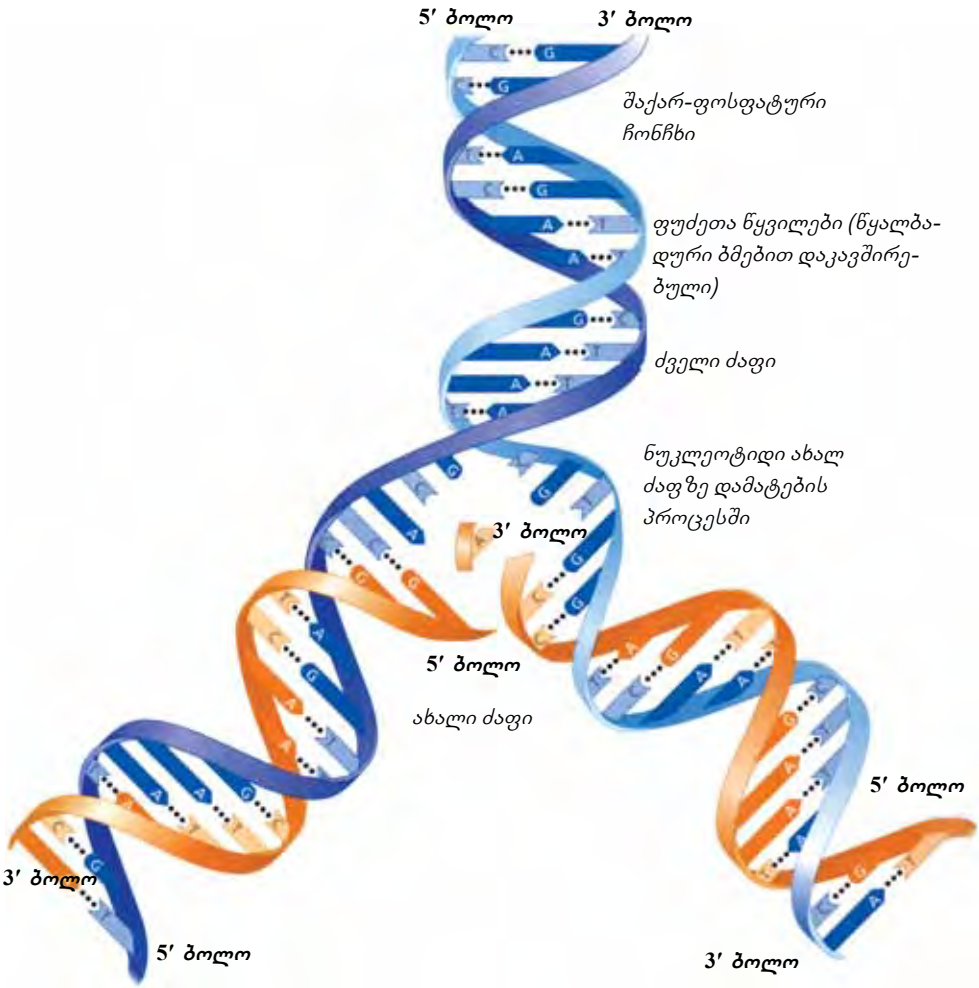
განსხვავება მხოლოდ ის არის, რომ დეზოქსირიბოზას რგოლის მეორე ნახშირბადთან აკლია ჟანგბადის ატომი, აქედან გამომდინარეობს მისი სახელი. რადგან როგორც აზოტოვანი ფუძის, ისე შაქრის ატომები დანომრილია, განსასხვავებლად შაქრის ატომებს ნომრის შემდეგ აქვთ ნიშანი პრიმი (′). ასე, შაქრის რგოლის მეორე ნახშირბადი აღინიშნება შემდეგნაირად 2′ (`2 პრიმი“) ნახშირბადი და ნახშირბადის ატომს, რომელიც რგოლშია ჩარჭობილი ეწოდება 5′ ნახშირბადი.

ჯერჯერობით ჩვენ ნუკლეოზიდი ავაგეთ. ნუკლეოტიდის კონსტრუქციის დასასრულებლად, შაქრის 5′ ნახშირბადს უნდა მივაბათ ფოსფატის ჯგუფი (იხ. ნახ. 5.26ბ). მიღებული მოლეკულა არის ნუკლეოზიდ მონოფოსფატი, რომელიც უფრო მეტად ცნობილია როგორც ნუკლეოტიდი.

ნუკლეოტიდური პოლიმერი

ახლა ჩვენ შეგვიძლია ვნახოთ, თუ როგორ უერთდებიან ერთმანეთს ნუკლეოტიდები პოლინუკლეოტიდის ასაგებად. მოსაზღვრე ნუკლეოტიდები შეერთებულია კოვალენტური ბმებით, რომელთაც ეწოდება ფოსფოდიეთერული კავშირები. ეს უკანასკნელები წარმოიქმნებიან ერთი ნუკლეოტიდის 3′ ნახშირბადთან დაკავშირებულ — OH და მეორის 5′ ნახშირბადთან დაკავშირებულ ფოსფატურ ჯგუფებს შორის. ასეთი კავშირების შედეგად წარმოიქმნება ჩონჩხი, შაქარ-ფოსფატური ერთეულების განმეორებადი სტრუქტურებით (იხ. ნახ. 5.26ა). პოლიმერის ორი თავისუფალი ბოლო გარკვევით განსხვავდება ერთმანეთისაგან. ერთ ბოლოზე მოთავსებულია 5′ ნახშირბადთან დაკავშირებული ფოსფატის ჯგუფი, ხოლო მეორეზე კი 3′ ნახშირბადთან დაკავშირებული ჰიდროქსილის ჯგუფი. ჩვენ მათ ვახსენებთ, როგორც 5′ ბოლო და 3′ ბოლო. ასე, რომ ჩვენ შეგვიძლია ვთქვათ, რომ დნმ-ს ძაფი იგება მისი შაქარ-ფოსფატური ჩონჩხის გასწვრივ 5′-დან 3′ მიმართულებით, იგი ცალმხრივი მოძრაობის მქონე გზას წააგავს. ამ შაქარ-ფოსფატური ჩონჩხის გასწვრივ, აზოტოვანი ფუძის შემცველი გამონაზარდებია.

დნმ (ან რნმ) პოლიმერის გასწვრივ ფუძეების თანამიმდევრობა ერთადერთი და უნიკალურია ყოველი გენისათვის. რადგან გენები ასიდან ათასამდე ნუკლეოტიდს შეიცავენ, ფუძეთა თანამიმდევრობის შესაძლო რიცხვი შეუზღუდავია.



▲ *სურათი 5.27* **დნმ-ს ორმაგი სპირალი და მისი რეპლიკაცია.** *დნმ-ის მოლეკულა ჩვეულებრივ ორმაგ სპირალიანია, ანტიპარალელური პოლინუკლეოტიდური ძაფების (აქ წარმოდგენილია ლურჯი ლენტებით) შაქარ-ფოსფატური ჩონჩხით, რომელიც სპირალის გარეთა მხარესაა მიმართული. ამ ორ ძაფს ერთად აკავებს წყალბადური ბმებით ერთმანეთთან მიმაგრებული აზოტოვან ფუძეთა წყვილები. როგორც აქ არის წარმოდგენილი ფუძეების სიმბოლური ფორმებით, ადენინი (ა) მხოლოდ თიმინთან (თ) წყვილდება, და გუანინი (გ) — მხოლოდ ციტოზინთან (ც). როდესაც უჯრედი დასაყოფად ემზადება, ორმაგი სპირალის ორი ძაფი ერთმანეთს შორდება და თითოეული მათგანი გამოიყენება შაბლონად, ახალ კომპლემენტარულ ძაფებში (ნარინჯისფერი) ნუკლეოტიდების ზუსტად განსათავსებლად. ამ ნახატზე გამოსახული დნმ-ის ყოველი ძაფი, 5.26ა ნახატზე დახაზული პოლინუკლეოტიდის სტრუქტურული ექვივალენტია.*

გენის მნიშვნელობა უჯრედისათვის, კოდირებულია დნმ-ის ოთხი ფუძის სპეციფიკურ თანამიმდევრობაში. მაგალითად, თანამიმდევრობა აგგტააცტტ ნიშნავს ერთ რაღაცას, ხოლო ცგცტტტტააც თანამიმდევრობას განსხვავებული მნიშვნელობა აქვს. (რეალური გენები, რა თქმა უნდა ბევრად უფრო გრძელია). გენში არსებული ფუძეების სწორხაზოვანი რიგი განსაზღვრავს ამინომჟავათა თანამიმდევრობას — ცილის პირველად სტრუქტურას, რომელიც თავის მხრივ, განსაზღვრავს ცილის სამგანზომილებიან კონფორმაციას და ფუნქციას უჯრედში.

დნმ-ის ორმაგი სპირალი

უჯრედის რნმ-ის მოლეკულები მხოლოდ ერთი პოლინუკლეოტიდური ჯაჭვისაგან შედგება, როგორც ეს ნაჩვენებია 5.26 ნახატზე. ამის საპირისპიროდ, დნმ-ის მოლეკულები, წარმოსახვითი ღერძის გარშემო სპირალურად დახვეული ორი პოლინუკლეოტიდისაგან შედგება. ეს ნუკლეოტიდები **ორმაგ სპირალს** (სურათი 5.27) ქმნიან. ჯეიმს უოტსონმა და ფრენსის კრიკმა 1953 წელს კემბრიჯის უნივერსიტეტში მუშაობისას პირველებმა წამოაყენეს წინადადება დნმ-ის ორმაგი სპირალის სამგანზომილებიანი სტრუქტურის შესახებ. ორი შაქარ-ფოსფატური 5′→ 3′ ჩონჩხი ერთმანეთის საწინააღმდეგო მხარეს არის მიმართული, ანუ განლაგება **ანტიპარალელურია,** მსგავსია ორმხრივი მიმართულების მქონე გზატკეცილისა. შაქარ-ფოსფატური ჩონჩხი სპირალის გარეთა მხარესაა, ხოლო აზოტოვანი ფუძეები მის შიდა მხარესაა დაწყვილებული. ორი პოლინუკლეოტიდი, ანუ როგორც მათ უწოდებენ ძაფი, ერთად ჩერდება შეწყვილებულ ფუძეებს შორის არსებული წყალბადური ბმებით და ვან დერ ვაალსის ურთიერთქმედებებით, რომლებიც წარმოიქმნება დასტად დაწყობილ ფუძეებს შორის. დნმ-ის მოლეკულების უმეტესობა ძალიან გრძელია, შედგება ორი ჯაჭვის დამაკავშირებელი ათასობით და მილიონობით ფუძის წყვილებისაგან. ერთი გრძელი ორმაგ სპირალიანი დნმ შეიცავს მრავალ გენს, თითოეული მათანი მოლეკულის განსაკუთრებულ სეგმენტს წარმოადგენს.

ორმაგ სპირალში მხოლოდ გარკვეული ფუძეებია ერთმანეთთან შეთავსებადი. ადენინი (ა) ყოველთვის უწყვილდება თიმინს (თ) და გუანინი (გ) — ციტოზინს (ც). თუკი ჩვენ წავიკითხავთ ფუძეების თანამიმდევრობას ერთი ძაფის გასწვრივ, მაშინ გვეცოდინება ფუძეთა თანამიმდევრობა მეორე ძაფზეც. თუკი ერთი ძაფის მონაკვეთს ფუძეთა შემდეგი თანამიმდევრობა აქვს 5′_AGGTCCG_ 3′, მაშინ ფუძეთა შეწყვილების წესი გვიკარნახებს, რომ მეორე ძაფის იგივე მონაკვეთს უნდა ჰქონდეს 3′_TCCAGGC_5′ თანამიმდევრობა. ორმაგი სპირალის ორი ძაფი ერთმანეთის *კომპლე-*

მენტარულია. სწორედ Დნმ-ის ეს თვისება ხდის შესაძლებელს გენების ასლის ზუსტად გადაღებას, რაც პასიხისმგებელია მემკვიდრეობაზე (იხ.სურათი 5.27). უჯრედის გაყოფისათვის მზადების პერიოდში, Დნმ-ის მოკლეკულის ორივე ძაფი გამოიყენება როგორც შაბლონი, ახალ კომპლემენტარულ ძაფში ნუკლეოტიდების მოსაწესრიგებლად. შედეგად მიიღება Დნმ-ის საწყისი ორმაგსპირალიანი მოლეკულის 2 იდენტური ასლი, რომლებიც შემდეგ ნაწილდება 2 შვილეულ უჯრედში. ამრიგად, Დნმ-ის სტრუქტურა ხსნის მის ფუნქციას გენეტიკური ინფორმაციის გადაცემის პროცესში, როცა უჯრედი წარმოიქმნება.

Დნმ და ცილები, როგორც ეჯოლუციის მზომები

ჩვენ შეჩვეულები ვართ ერთნაირი თვისებების განხილვას, როგორც საერთო წინაპრის ყოლის დამადასტურებელი ფაქტისა. ასეთებია მაგალითად, თმა და რძის წარმოქმნა ძუძუმწოვრებში. რადგან ახლა გავიგეთ, რომ Დნმ მემკვიდრულ ინფორმაციას გენების სახით ატარებს, ჩვენ შეგვიძლია ვნახოთ, რომ გენები და მათი პროდუქტები (ცილები) ადასტურებენ ორგანიზმის მემკვიდრული საფუძვლის არსებობას. Დნმ-ის მოლეკულაში ნუკლეოტიდების ხაზობრივი თანამიმდევრობა მშობლებიდან შთამომავლობას გადაეცემა. ეს თანამიმდევრობები განსაზღვრავენ ცილათა ამინომჟავურ თანამიმდევრობებს. დედმამიშვილებს შორის გაცილებით მეტი მსგავსებაა Დნმ-ისა და ცილების შემადგენლობით, ვიდრე იგივე სახეობის არამონათესავე ინდივიდებს შორის. თუკი სიცოცხლის შესახებ ევოლუციური თვალსაზრისი მართებულია, ჩვენ შევძლებდით განგვევრცო ცნება „მოლეკულური გენეოლოგია“ სახეობებს *შორის* ნათესაობაზეც: ჩვენ უნდა ვივარაუდოთ, რომ ნამარხებზე დაყრდნობითა და ანატომიური ნიშნებით მსგავს 2 ახლომონათესავე სახეობას შორის გაცილებით მეტი მსგავსებაა Დნმ-ისა და ცილების მხრივ, ვიდრე უფრო დაშორებულ სახეობებს შორის. ახლომონათესავე სახეობებს Დნმ-ისა და ცილების დიდი ნაწილი საერთო აქვთ. მაგალითად, თუ შევადარებთ ადამიანის ჰემოგლობინის პოლიპეპტიდურ ჯაჭვს, 5 სხვა ხერხემლიანის ჰემოგლობინის შესაბამის პოლიპეპტიდს, ვნახავთ შემდეგს: ამ 146 ამინომჟავას შემცველი ჯაჭვის მიხედვით, ადამიანი და გორილა მხოლოდ 1 ამინომჟავით განსხვავდებიან, ადამიანი და გიბონი — 2-ით და ადამიანი და რეზუს მაიმუნები კი — 8 ამინომჟავით. უფრო დაშორებული სახეობების ჯაჭვები ნაკლებად მსგავსია. ადამიანი და თაგვი 27 ამინომჟავით განსხვავდებიან და ადამიანი და ბაყაყი კი — 67-ით. მოლეკულურმა ბიოლოგიამ ახალი მზომი დაუმატა იმ ხელსაწყოების ნაკრებს, რომელთაც ბიოლოგები ევოლუციური ნათესაობის შესაფასებლად იყენებენ.

კონცეფცია შემოწმება 5.5

1. მიუბრუნდით 5.26ა ნახატს და დანომრეთ ნახშირბადის ყველა ატომი სამი საწყისი ნუკლეოტიდის შაქარში; შემოხაზეთ აზოტოვანი ფუძეები და ვარსკვლავით აღნიშნეთ ფოსფატები.
2. Დნმ-ის ორმაგ სპირალში Დნმ-ის ერთი ძაფის გასწვრივ მდებარე ერთ რეგიონს აზოტოვანი ფუძეების შემდეგი თანამიმდევრობა აქვს: 5′_TAGGCCT_3′. ჩამოთვალეთ მოლეკულის მეორე ძაფის გასწვრივ მდებარე აზოტოვანი ფუძეების თანამიმდევრობა, ამ ძაფის 5′ და 3′ ბოლოების ნათლად ჩვენებით.

საგანგებო თვისებების თემა სიცოცხლის ქიმიაში: *მიმოხილვა*

გაიხსენოთ, რომ სიცოცხლე სტრუქტურული დონეების იერარქიის გასწვრივ არის ორგანიზებული (იხ. ნახ. 1.3). ამ თანმიმდევრობაში თითოეული დონის მატებასთან ერთად, დამატებით ახალი თვისებები აღმოცენდება. ჩვენ მე-2—მე-5 თავებში სიცოცხლის ქიმია გავარჩიეთ რედუქციონიზმის სტრატეგიით. მაგრამ დავინახეთ რა, თუ როგორ აღმოცენდებოდნენ თვისებები დონის ზრდასთან ერთად, ჩვენ ასევე დავიწყეთ უფრო მეტად ინტეგრირებული შეხედულების განვითარება სიცოცხლის შესახებ,.

ჩვენ ვნახეთ, რომ წყლის უჩვეულო ქცევა, რომელიც ასე მნიშვნელოვანია სიცოცხლისათვის დედამიწაზე, წყლის მოლეკულების ურთიერთქმედების — წყალბადისა და ჟანგბადის ატომების მოწესრიგებული განლაგების შედეგია. ორგანული ნაერთების დიდი სირთულე და მრავალფეროვნება ჩვენ დავიყვანეთ ნახშირბადის ქიმიურ თვისებებზე, მაგრამ ჩვენ ასევე ვნახეთ, რომ ორგანული ნაერთების უნიკალური თვისებები დაკავშირებულია ნახშირბადის ჩონჩხისა და მასთან დაკავშირებული ფუნქციური ჯგუფების სპეციფიკურ სტრუქტურულ განლაგებაზე. ჩვენ ვისწავლეთ, რომ პატარა ორგანული მოლეკულები ხშირად გაერთიანებულია გიგანტური მილეკულების სახით, მაგრამ ასევე აღმოვაჩინეთ, რომ მაკრომოლეკულები მათი შემადგენელი მონომერების მსგავსად არ იქცევიან, ისინი იძენენ დამატებით თვისებებს, რომლებიც ამ მონომერებს შორის არსებული ურთიერთქმედებებით არის განპირობებული.

სიცოცხლის მოლეკულური საფუძვლების შესახებ ჩვენი ზოგადი მიმოხილვის

დასრულებით, და მაკრომოლეკულების იმ მნიშვნელოვანი კლასის გაცნობით, რომლებითაც აგებულია ცოცხალი უჯრედები, ჩვენ ერთგვარი ხიდი გავდეთ წიგნის მეორე განყოფილებისაკენ, სადაც ჩვენ შევისწავლით უჯრედთა სტრუქტურასა და ფუნქციას. ჩვენ წონასწორობას შევინარჩუნებთ სიცოცხლის, უფრო მარტივი პროცესების კონგლომერატამდე დაყვანის საჭიროებასა და მაქსიმალურად დამაკმაყოფილებლად, ამ პროცესების ინტეგრირებულ კონტექსტში განხილვას შორის.

მე-5 თავის შემოწმება

ძირითადი კონცეფციების შემოწმებაა:

კონცეფცია 5.1

მაკრომოლეკულების უმეტესობა მონომერებისაგან აგებული პოლიმერებია

პოლიმერების სინთეზი და დაშლა

ნახშირწყლები, ლიპიდები, ცილები და ნუკლეინის მჟავები უჯრედში არსებული ორგანული ნაერთების 4 ძირითად კლასს შეადგენენ. ამ ნაერთთა უმეტესობა ძალიან დიდი ზომის მოლეკულებს წარმოადგენენ. მაკრომოლეკულათა უმეტესობა მიეკუთვნება პოლიმერებს, ერთიდაიგივე ან მსგავსი მონომერების ჯაჭვს. მონომერები მაკრომოლეკულებს ქმნიან კონდენსაციის რეაქციებით, რომლებშიც წყალი გამოიყოფა (დეჰიდრატაცია). პოლიმერები შეიძლება დაიშალოს შებრუნებული პროცესით, ჰიდროლიზით.

პოლიმერთა თითოეული კლასი მონომერთა სპეციფიკური ნაკრებიდან წარმოიქმნება. თუმცა, ორგანიზმები შეზღუდული რაოდენობის მონომერთა ერთიდაიგივე ტიპს იყენებენ, მაგრამ ყოველი ორგანიზმი მაინც უნიკალურია, პოლიმერებში მონომერების სპეციფიკური განლაგების გამო. მონომერთა მცირე ნაკრებისაგან პოლიმერების უზომო მრავალფეროვნების მიღება შეიძლება.

კონცეფცია 5.2

ნახშირწყლები საწვავად და საამშენებლო მასალად გამოიყენება

შაქრები

- შაქრები, ყველაზე მცირე ზომის ნახშირწყლები, გამოიყენება საწვავად და საამშენებლო მასალად. მონოსაქარიდები ყველაზე მარტივი შაქრებია. ისინი გამოიყენება საწვავად, გარდაიქმნებიან სხვა სახის ორგანულ მოლეკულებად, ან ერთიანდებიან პოლიმერებში. დისაქარიდები შედგებიან გლიკოზიდური კავშირებით შეერთებული ორი მონოსაქარიდისაგან.

პოლისაქარიდები

- პოლისაქარიდებს, შაქრების პოლიმერებს, სამარაგო და სტრუქტურული დანიშნულება აქვთ. პოლისაქარიდების მონომერები შეერთებილია გლიკოზიდური კავშირებით. სახამებელი მცენარეებში და გლიკოგენი ცხოველებში წარმოადგენენ გლუკოზის სამარაგო პოლისაქარიდებს. ცელულოზა მცენარეული უჯრედის კედელში არსებული, გლუკოზის მნიშვნელოვანი სტრუქტურული პოლიმერია. სახამებელი, გლიკოგენი და ცელულოზა ერთმანეთისაგან განსხვავდებიან მათი გლიკოზიდური კავშირების მდებარეობითა და ორიენტაციით.

კონცეფცია 5.3

ლიპიდები, ჰიდროფობური მოლეკულებისაგან შემდგარი მრავალფეროვანი ჯგუფია

ცხიმები

ცხიმები დიდი რაოდენობით ენერგიას ინახავენ. ტრიაცილგლიცერინების სახელით ცნობილი ცხიმები წარმოიქმნებიან დეჰიდრატაციის რეაქციის მეშვეობით გლიცერინის მოლეკულის სამ ცხიმოვან მჟავასთან შეერთებით. ნაჯერი ცხიმოვანი მჟავები მაქსიმალური რაოდენობის წყალბადის ატომებს შეიცავენ. უჯერ ცხიმოვან მჟავებს (ზეთში არსებული) ერთი ან ორი ორმაგი ბმა გააჩნიათ ნახშირბადოვან ჯაჭვში.

ფოსფოლიპიდები

ფოსფოლიპიდები, რომლებიც უჯრედის მემბრანის მთავარი კომპონენტები არიან, შედგება გლიცერინთან დაკავშირებული 2 ცხიმოვანი მჟავასა და ფოსფატის ჯგუფისაგან. ამრიგად, ფოსფოლიპიდის „თავი“ ჰიდროფილურია და „კუდი“ — ჰიდროფობური.

სტეროიდები

სტეროიდებს მიეკუთვნება ქოლესტერინი და ზოგიერთი ჰორმონი. სტეროიდებს გააჩნიათ ნახშირბადის ატომებისაგან შემდგარი 4 რგოლის შეერთებით წარმოქმნილი ძირითადი სტრუქტურა.

კონცეფცია 5.4

ცილებს რამდენიმე სტრუქტურა აქვთ, რაც მათი ფუნქციის მრავალგვარობას განაპირობებს

პოლიპეპტიდები

პოლიპეპტიდი არის სპეციფიკური თანამიმდევრობით დაკავშირებული ამინომჟავებისაგან შექმნილი პოლიმერი. ცილა შედგება სამგანზომილებიან კონფორმა-

ციაში სპეციფიკურად ჩაკეცილი ორი ან მეტი პოლიპეპტიდური ჯაჭვისაგან. პოლიპეპტიდები აგებულია 20 განსხვავებული ამინომჟავისაგან, რომელთაგან თითოეულს დამახასიათებელი გვერდითი ჯაჭვი (R ჯგუფი) აქვს. მომიჯნავე ამინომჟავათა კარბოქსილისა და ამინის ჯგუფები დაკავშირებულია პეპტიდური ბმებით.

ცილის კონფორმაცია და ფუნქცია

ცილის პირველადი სტრუქტურა არის მისი ამინომჟავების უნიკალური თანამიმდევრობა. მეორეული სტრუქტურა არის განმეორებით კონფიგურაციებში ჩაკეცილი ან დახვეული პოლიპეპტიდი; ძირითადად, α სპირალსა და β ჩაკეცილ ფენებში, რომლებიც წარმოიქმნება პოლიპეპტიდების ძირითადი ჩონჩხის ნაწილებს შორის არსებული წყალბადური ბმების შემწეობით. მესამეული სტრუქტურა პოლიპეპტიდის სამგანზომილებიანი ფორმაა და ამინომჟავების R ჯგუფებს შორის არსებული ურთიერთქმედებებით წარმოიქმნება. ერთზე მეტი პოლიპეპტიდური ჯაჭვისაგან შემდგარ ცილებს სტრუქტურის მეოთხე დონე გააჩნიათ. ცილის ფორმა, საბოლოო ჯამში, მისი პირველადი სტრუქტურით განისაზღვრება, მაგრამ ცილის სტრუქტურა და ფუნქცია მგრძნობიარეა ფიზიკური და ქიმიური პირობების მიმართ.

კონცეფცია 5.5

ნუკლეინის მჟავები ინახავენ და გადასცემენ მემკვიდრეულ ინფორმაციას

ნუკლეინის მჟავების მნიშვნელობა

დნმ ინახავს ინფორმაციას სპეციფიკური ცილების სინთეზისათვის. რნმ-ს (განსაკუთრებით, ირნმ) ეს გენეტიკური ინფორმაცია მიაქვს ცილის მასინთეზირებელი სტრუქტურებისაკენ.

ნუკლეინის მჟავების სტრუქტურა

ყოველი ნუკლეოტიდური მონომერი შედგება ფოსფატის ჯგუფსა და 4 აზოტოვანი ფუძიდან (ა, გ, ც და თ ან უ) ერთ-ერთთან კოვალენტურად დაკავშირებული პენტოზისაგან. რნმ-ს პენტოზის სახით რიბოზა აქვს, დნმ-ს დეზოქსირიბოზა. რნმ-ს აქვს უ, ხოლო დნმ-ს კი — თ. პოლინუკლეოტიდში გაერთიანებისას ნუკლეოტიდები წარმოქმნიან შაქარ-ფოსფატურ ჩონჩხს, რომლიდანაც გამოშვერილია აზოტოვანი ფუძეები. ყოველი პოლინუკლეოტიდური ჯაჭვისათვის დამახასიათებელია პოლარობა 5′ ბოლოდან 3′-ისაკენ. გენის გაყოლებაზე ფუძეების თანამიმდევრობა განსაზღვრავს განსაკუთრებული ცილის ამინომჟავურ თანამიმდევრობას.

დნმ-ის ორმაგი სპირალი დნმ არის სპირალური, ორმაგად დახვეული მაკრომოლეკულა, რომელშიც 2 ანტიპარალელური პოლინუკლეოტიდური ძაფიდან მოლეკულის შიდა ნაწილისაკენ გამოშვერილია ფუძეები. რადგან ა წყალბადური ბმით ყოველთვის თ-ს უკავშირდება, და ც კი — გ-ს, ორი ძაფის ნუკლეოტიდური თანამიმდევრობები კომპლემენტარულია. ერთი ძაფი შეიძლება გამოყენებულ იქნას მეორის შაბლონად. დნმ-ის ეს უნიკალური თვისება სიცოცხლის უწყვეტობის მექანიზმების უზრუნველყოფას ემსახურება.

დნმ და ცილები, როგორც ევოლუციის მზომები

მოლეკულების შედარება ბიოლოგებს ეხმარება სახეობებს შორის ევოლუციური კავშირების დადგენაში.

იმოხილვა ორგანიზაციის მაღალი დონე ახალი თვისებების ამოტივტივებას იწვევს. ორგანიზაცია გასაღებია სიცოცხლის ქიმიისათვის.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშემოწმება

1. ქვემოთჩამოთვლილი ტერმინებიდან რომლის მნიშვნელობა მოიცავს ყველა დანარჩენი ტერმინის მნიშვნელობას?
   ა) მონოსაქარიდი
   ბ) დისაქარიდი
   გ) სახამებელი
   დ) ნახშირწყალი
   ე) პოლისაქარიდი

2. გლუკოზის მოლეკულური ფორმულა არის C6H12O6. როგორი იქნება იმ პოლიმერის მოლეკულური ფორმულა, რომელიც მიიღება დეჰიდრატაციის რეაქციის შედეგად გლუკოზის ათი მოლეკულის შეერთებით?
   ა) C60H120O60
   ბ) C6H12O6
   გ) C60H102O51
   დ) C60H100O50
   ე) C60H111O51

3. ფერმენტი ამილაზა მხოლოდ მაშინ შლის გლიკოზიდურ კავშირებს გლუკოზას მონომერებს შორის,, თუ მონომერები მოცემულია α ფორმით., ქვემოთჩამოთვლილი ნაერთებიადნ რომელ ნაერთებს შლის ამილაზა (აღნიშნეთ ყველა სწორი პასუხი)
   ა) ცელულოზა
   ბ) ქიტინი
   გ) გლიკოგენი
   დ) სახამებელი
   ე) ამილოპექტინი

4. შეარჩიეთ ტერმინების წყვილი, რომელიც სწორედ ავსებს ამ წინადადებას: ნუკლეოტიდები იგივეს წარმოადგენენ ——————— რასაც ——————— წარმოადგენენ ცილებისთვის
   ა) ნუკლეინის მჟავებისთვის; ამინომჟავები
   ბ) ამინომჟავებისთვის; პოლიპეპტიდები
   გ) გლიკოზიდური კავშირებისთვის; პოლიპეპტიდური ბმები

დ) გენებისთვის; ფერმენტები
ე) პოლიმერებისთვის; პოლიპეპტიდები

5. შემდეგი ტერმინებიდან რომელი მიესადაგება გაუჯერებელ ცხიმებს?
ა) ისინი უფრო ხშირად გვხვდებიან ცხოველებში ვიდრე მცენარეებში
ბ) მათი ცხიმოვანი მაჟავების ნახშირბადის ძეწკვში არის ორმაგი ბმები
ც) ისინი ოთახის ტემპერატურაზე როგორც წესი მკვრივ ნივთიერებად გარდაიქმნებიან.
დ) ისინი გაჯერებულ ცხიმებთან შედარებითი მეტ წყალბადის ატომებს შეიცავენ ნახშირბადის ატომები კი იგივე რაოდენობით გააჩნიათ.
ე) მათ სტრუქტურაში ცხიმის ერთ მოლეკულას ცხიმოვანი მჟავის ნაკლები მოლეკულა შეესაბამება

6. ცილაში სტრუქტურული დონე, რომელიც ნაკლებად ზიანდება წყალბადური ბმების დაშლის გამო არის:
ა) პირველადი დონე
ბ) მეორადი დონე
გ) მესამე დონე
დ) მეოთხე დონე
ე) ყველა სტრუქტურული დონე ერთნაირად ზიანდება

7. შემდეგი ფუძე თანმიმდევრობწებიდან წყვილიდან რომელს შეუძლია შექმნას დნმ-ის ნორმალულრი ორსპირალიანი მოკლე ჯაჭვი?
ა) 5`-პურინი-პირიმიდინი-პურინი-პირიმიდინი-3` და 3`-პურინი-პირიმიდინი-პურინი-პირიმიდინი-5`
ბ) 5`-A-G-C-T-3` და 5`-T-C-G-A-3`
გ) 5`-G-C-G-C-3` და 5`-T-A-T-A-3`
დ) 5`-A-T-G-C-3` და 5`-G-C-A-T-3`
ე) ა) ბ) და დ) პუნქტები სწორია.

8. ფერმენტები, რომლებიც შლიან დნმ-ს აკატალიზებენ იმ კოვალენტური ბმების ჰიდროლიზს, რომლებიც აერთიანებენ ერთმანეთთან ნუკლეოტიდებს. რა მოუვა დნმ-ის მოლეკულას ამ ფერმენტების გავლენით?
ა) ორმაგი სპირალის ჯაჭვები ერთმანეთს დაცილდებიან.
ბ) დეზოქსირობიოზას საქარიდებს შორის გაწყდება ფოსფოდიეთეროვანი ბმები
გ) მოხდება პურინების განცალკევება დეზოქსირიბოზას საქარიდებისგან
დ) მოხდება პუირიმიდინების განცალკევება დეზოქსირიბოზას საქარიდებისგან
ე) მოხდება ყველა ფუძისგანცალკევება დეზოქსირიბოზას საქარიდებისგან

9. ქვემოთ ჩამოთვლილი ნივთიერებებისგა რომელი არ არის ცილა?
ა) ჰემოგლობინი
ბ) ქოლესტერინი
გ) ანტისხეული
დ) ფერმენტი
ე) ინსულინი

10. რომელი განმარტებები შეესაბამება პოლინუკლეოტიდური ჯაჭვის 5` დაბოლოებას?
ა) 5` დაბოლოებას გააჩნია ჰიდროქსილის ჯგუფი
ბ) 5` დაბოლოებას გააჩნია ფოსპატური ჯგუფი
გ) 5` დაბოლიოება 3` დაბოლოების იდენტურია
დ) 5` დაბოლოება ანტიპარალელურია 3` დაბოლოების
ე) 5` დაბოლოება წარმოადგენს ერთ-ერთი აზოტოვანი ფუძის მეხუთე პოზიციას.

ევოლუციური კავშირი

ცილების ამინომჟავების თანმიმდევრობების ან გენების ნუკლეოტიდების თანმიმდევრობების შედარება ნათელს ფენს მონათესავე ორგანიზმების ევოლუციურ დივერგენციას. მოსალოდნელია თუ არა, რომ დედამიწაზე დღეს არსებულ ყველა ორგანისმს შორის ცილების ან გენების დივერგენიციის ერთი და იგივე დონეა?

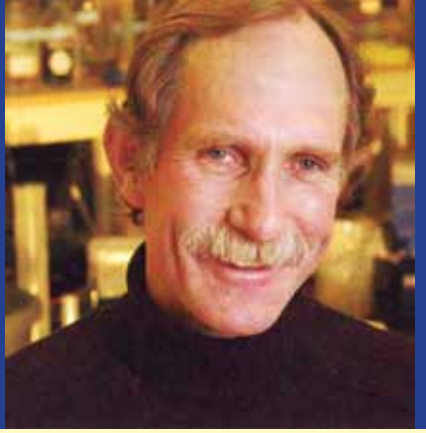
მეცნიერული კვლევა

ნაპოლეონის ომების პერიოდში 1800 წლების დასაწყისში ევროპაში დაიწყო შაქრის შიმშილი, რადგანაც გემები, რომლებსაც შაქარი შემოჰქონდათ ბლოკირებულები აღმოჩნდნენ, და ვერ შედიოდნენ ნავსადგურებში. გერმანელმა მეცნიერებმა გადაწყვიტეს შეექმნათ შაქრის შემცვლელი. ამისთვის განახორციელეს ხორბლის სახამებლის ჰიდროლიზი.ხორბლის სახამებლის თბილ ხსნარს დაამატეს მარილმაჟავა. ამის შედეგად გლუკოზის მონომერებს შორის არსებული ზოგი გლიკოზიდური ბმა დაიშალა. მაგრამ დაიშალა ბმების მხოლოდ 50%. ამიტომ შაქრის შემცვლელი თვით შაქართან შედარებით ნაკლებად ტკბილი აღმოჩნდაი. მომხმარებლები აგრეთვე უჩიოდნენ შემცვლელის ოდნავ მომწარო გემოს. ეს გამოწვეული იყო რეაქციის გვერდითი პროდუქტების არსებობით. ცნობისთვის დაიხმარეთ 5.5ა და 5.7ბ სურათები და აღწერეთ სახამებელის გლიკოზიდური ბმები. ნახეთ, თუ როგორ შეეძლო მჟავას ამ ბმების დათიშვა. რატომ დაშალა მჟავამ ხორბლის სახამებელში არსებული ბმების მხოლოდ 50%, რას ფიქრობთ ამაზე?

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

ზოგი მოყვარული სპორტსმენი და პროფესიონალი ატლეტი მიმართავს ანაბოლური სტეროიდების მიღებას იმისთვის, რომ გაზარდოს კუნთების ზომა. ამ ნივთიერებების მიღებას უკავშირდება გარკვეული საშიშროება ჯანმთელობისთვის. ეს საშიშროება საყოველთაოთ ცნობილია. გარდა იმისა, რომ ქიმიური ნივთიერებების გამოყენება სახიფათოა ჯამრთელობისთვის, რას ფიქრობთ მათ გამოყენებაზე საკუთარი სხეულის ფორმის გასაუმჯობესებლად? ფიქრობთ თუ არა, რომ ატლეტი, რომელიც იღებს ამ ნივთიერებას უბრალოდ ცუღლუტობს, თუ ამ ქიმიური ნივთიერებების მიღება არის ნაწილი იმ სამზადისის, რომელიც ატლეტმა შეჯიბრებაში გასამარჯვებლად უნდა გაიაროს? დაასაბუთეთ თქვენი პასუხი.

2 უჯრედი



ინტერვიუ

პიტერ ეგრთან

2003 წელს პიტერ ეგრმა მიიღო ნობელის პრემია ქიმიაში აქვაფორინების აღმოჩენისთვის, „წყლის ფორების“ ცილები, რომლებიც წყლის მოლეკულებს უჯრედის მემბრანის სწრაფად გადაკვეთის საშუალებას აძლევენ. (მან ეს პრიზი გაიყო როდერიკ მაკკინონთან ერთად, რომელიც როკფელერის უნივერსიტეტიდან არის და მუშაობს უჯრედული „წყალგამტარი სისტემის“ სხვა მნიშვნელოვან ასპექტზე — იონთა ტრანსპორტი). მედიცინის დოქტორი, ისევე როგორც საბაზისო მეცნიერების მკვლევარი, დოქტორი ეგრი არის ჯონ ჰოპკინსის უნივერსიტეტის სამედიცინო სკოლის ბიოლოგიური ქიმიისა და მედიცინის განყოფილების პროფესორი.

როგორ დაიწყეთ მეცნიერება?

რეალურად, როგორც პატარა ბავშვმა. მე გავიზარდე ნორთფილდში, მინესოტაში, სადაც მამაჩემი ასწავლიდა ქიმიას წმინდა ოლღას კოლეჯში. ჩვენს ოჯახში ბავშვებს იდილიური ცხოვრება ჰქონდათ, თამაშობდნენ ვაშლის ბაღჩებში და დახეტიალობდნენ კამპუსში (უნივერსიტეტის ეზო). ჩვენ ვცხოვრობდით სწორედ მამაჩემის ლაბორატორიის გადაღმა ქუჩაზე, ნამდვილად სასიამოვნო ლაბორატორია იყო მხიარული სტუდენტებით, რომლებიც ზაფხულის კვლევებს ატარებდნენ. მეც ვატარებდის პატარა ექსპერიმენტებს მამაჩემის დახმარებით. ჩვენ ვცვლიდით ზოგიერთი ხსნარის პ-ს და ინდიკატორი საღებავი იცვლიდა ფერს, ხდებოდა ვარდისფერი ან ლურჯი – ეს იყო საოცრება! ჭაბუკობაში მე არაფერ ამის მსგავსის გაკეთება არ მინდოდა. მაგრამ პირველი ემბლემა რომელიც მე დავიმსახურე როგორც ბოი სკაუტმა, იყო ქიმიაში. შემდეგ მე უფრო მედიცინით დავინტერესდი.

რაში სჭირდით მედიცინის მიმზიდველობას? რა იყო მედიცინის მიმზიდველობა?

ნაწილობრივ ხალხი. ადგილობრივი ექიმები იყვნენ ნამდვილად საინტერესო და სასიამოვნო ხალხი, და ისე ჩანდა რომ ისინი ბევრ კარგ საქმეს აკეთებდნენ.

უმაღლესი სკოლა იყო ცოტა არ იყოს შორი გზით შემოვლა — მე მაშინ ცოტა არ იყოს, ჯოჯოხეთური ვიყავი. მე და ჩემმა მეგობრებმა დავიწყეთ არალეგალური გაზეთის გამოცემა (ეს იყო 1967, მე ვფიქრობდი თითქმის რევოლუცია მიმდინარეობდა). მე არ ვაკეთებდი სასკოლო სამუშაოების დიდ ნაწილს. ასე, რომ მე მომთხოვეს უმაღლესი სკოლის დატოვება. წავედი საღამოს სკოლაში და შემდეგ გადავედი აუგსბერგის კოლეჯში.

რამ მოგამრუნათ თქვენ მეცნიერებისაკენ?

სამედიცინო სკოლაში დროს ვატარებდი სამეცნიერო ლაბორატორიაში და რეალურად ამან ამანთო მე. მუშაობა დავიწყე მთელი მსოფლიოდან წარმოდგენილ, რეზონანსის მიმცემ მეცნიერების ჯგუფთან. მე ვსწავლობდი: შეგეძლო კომპლექსურ პრობლემებს მოლეკულურ დონეზე მიახლოებოდი – რედუქციონული ბიოლოგია. ჩვენ ვასუფთავებდით ბაქტერია E.coli-ს გარკვეული შტამებიდან მიღებულ ქოლერის ტოქსინის სახესხვაობებს. ქოლერის ნამდვილი ბაქტერიის (Vibrio cholerae) მსგავსად, მას შეუძლია გამოიწვიოს საშინელი და ზოგჯერ ლეტალური დიარეა.

როცა ახალგაზრდები მეცნიერებს უყურებენ ისევე, როგორც ამას მე ვაკეთებდი იმ ლაბორატორიაში, მათ ყველას მეცნიერობა უნდა. ჯერ კიდევ ძალიან ბევრი ადამიანი მეცნიერტა სტერეოტიპირებას ახდენს ნეგატიური გზით — რაღაც მსგავსად ექიმისა წარსულიდან მომავლისკენ. მე ვშიშობ, ჩვენ უკვე დავკარგეთ კარგი როლის მოდელები მეცნიერებაში. და ძალიან ხშირად მეცნიერები ისეთ სტრესულ მდგომარეობაში არიან გრანტული დაფინანსების მოპოვების გამო, რომ ჩვენი სამუშაო სტუდენტებისთვის მიმზიდველი აღარ არის.

ხალხმა უნდა გააცნობიეროს, თუ რამდენად სოციალური მოთხოვნაა მეცნიერება. მეცნიერებს აქვთ ინდივიდუალობა და ინტერესები, შიში და შეზღუდვები. ჩვენ კიბერნეტიკული მანქანები არ ვართ. და ჩვენ ვთანამშრომლობთ. ლეონარდო დავინჩის დონეზე თუ არ ხარ, შენ მრავალ იდეას სხვა ხალხისაგან იღებ.

მოგვიყვით სამედიცინო პრაქტიკისა და ფუნდამენტური კვლევის გაერთიანების შესახებ

1993 წლამდე, მე ვიყავი მზრუნველი ექიმი აქ ჰემატოლო-

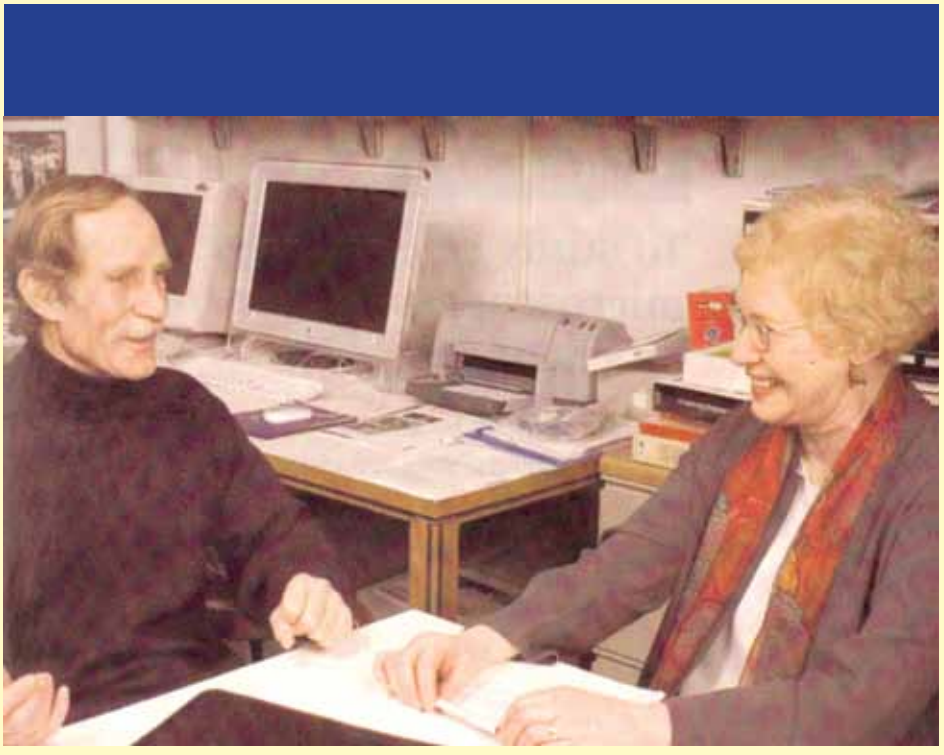
გიაში. მე გავჩერდი ნაწილობრივ იმიტომ, რომ დაკავებული ვიყავი ახალი უმაღლესი სკოლის პროგრამის დაწყების გამო უჯრედულ და მოლეკულურ მედიცინაში (ის უზრუნველყოფს დოქტორანტთა ტრენინგებს საბაზისო მეცნიერებაში, მაგრამ უშუალო სამედიცინო შესაბამისობით). სამედიცინო პრაქტიკის შეხამება საბაზისო მეცნიერებასთან არის გამოწვევა, რადგან მხოლოდ რამდენიმე საათია დღეში. მე დაოჯახებული ვარ, მყავს 4 შვილი და რამდენადაც მე მიყვარს ჩემი მშობლები, ჩემი გული უფრო მეტად მაინც მეცნიერებაშია. პრაქტიკულ მედიცინაში შენ შეგიძლია დაეხმარო ინდივიდუალურ პაციენტს, მაგრამ მეცნიერებით შენ შეგიძლია გააკეთო ისეთი აღმოჩენა, რომელსაც შეეძლება ათასობით პაციენტის დახმარება. რაც შეეხება სტუდენტს, მე ვეჭვობ მე მაქვს რაც მას სჭირდება საბაზისო მეცნიერებაში წარმატების მისაღწევად, მაგრამ მე მაინც მსურს ვცადო. მე ისევ მაქვს ჩემი სამედიცინო ლიცენზია, რომელსაც ვიყენებ ბოი სკაუტების ბანაკის ექიმობისათვის, მოყვარული მოჭიდავეების ექიმობისთვის და ქალაქის ბავშვებისთვის, მე მათი ექიმი ვარ. ყოველ შემთხვევაში, ჩემი მეუღლე არ არის დარწმუნებული, რომ კვლევები სამსახურიდან ჩემ გადაყენებას აპირებს.. შეიძლება ის მართალია. მე ვფიქრობ, უკეთესია ცხოვრებაში არ იყო ზედმეტად დარწმუნებული.

მოდით ვისაუბროთ კვლევებზე, რომლებმაც აქვაპორინის აღმოჩენამდე მიგიყვანათ

მე სისხლის სპეციალისტი (ჰემატოლოგი) ვარ და ჩემი განსაკუთრებული ინტერესის საგანს წარმოადგენს სისხლის წითელი უჯრედების პლაზმურ მემბრანაში ნანახი ცილები. პლაზმური მემბრანა არის ფოსფოლიპიდური ორმაგი შრე, მასში ჩაშენებული ქოლესტერინის მოლეკულებით, „ინტეგრალური“ ცილებით, რომლებიც მემბრანას განჭოლავენ, მემბრანასთან დაკავშირებული ცილებით, რომლებიც მემბრანის შიდა ზედაპირს უკავშირდებიან. წითელი უჯრედების შემთხვევაში ადვილია პლაზმური მემბრანის შესწავლა სუფთა ფორმით და იქ არის ისეთი საინტერესო დარღვევები, რომლებიც ცილების დეფექტებთან არის დაკავშირებული.

როდესაც მე შევუერთდი ფაკულტეტს ჰოპკინსში, დავიწყე MRh სისხლის ანტიგენების შესწავლა. სისხლის ჯგუფის ანტიგენები არიან წითელი უჯრედების მემბრანული გლიკოპროტეინები, რომლებიც პოპულაციაში ორი ან მეტი სახით არის წარმოდგენილი. განსხვავება შეიძლება იყოს მიმაგრებულ ნახშირწყალში, როგორც ეს არის სისხლის ჯგუფის ანტიგენებისთვის (იხილეთ თავი 43), ან კიდევ შეიძლება იყოს გულის ცილებს შორის. MRh-ს სამედიცინო მნიშვნელობა აქვს MRh შეუთავსებლობის გამო, რომელიც მაშინ იჩენს თავს, როცა ღჰ უარყოფით დედას ყავს ღჰ დადებითი შვილი და მგრძნობიარე ხდება ღჰ ანტიგენის მიმართ. თუკი დედა არ მკურნალობს, მაშინ მნიშვნელოვანი რისკია იმისა, რომ მომდევნო ფეხმძიმობებში, მისი იმუნური სისტემა თავს დაესხმება ბავშვის სისხლის წითელ უჯრედებს. გასაკვირია, მაგრამ 1980-იანი წლების ბოლოსათვის, ჯერ არავის შეეძლო MRh ანტიგენის გამოყოფა.

MRh-ცილის მსგავსი მემბრანის გამჭოლი ცილები, ნამდვილად უწესრიგოები არიან, როცა მათზე მუშაობ. მაგრამ ჩვენ შევიმუშავეთ ღჰ ცილის გასუფთავებისა და გამოყო-



ფის მეთოდი. ჩანდა, რომ ჩვენი ნიმუში ორი კომპონენტისგან შედგებოდა, მაგრამ ჩვენ დარწმუნებული ვიყავით, რომ მათგან უფრო პარატა, მხოლოდ და მხოლოდ უფრო დიდის დახლეჩის პროდუქტი იყო. სრულიად ვცდებოდით: ეს იყო წყლის არხის ცილა, რომელსაც ჩვენ მოგვიანებით აქვაფორინი ვუწოდეთ.

როგორ გძონდათ თქვენ ის წარმოდგენილი?

ბევრი დამაჯერებელი საბუთი დამჭირდა, რათა ჩემი თავი დამერწმუნებია, რომ ეს ცილა ახალი აღმოჩენა იყო. ჩვენს მიერ ცილის მიმართ დამზადებული ანტისხეულებით ვაჩვენეთ, რომ ის იყო ერთ-ერთი ჭარბად წარმოდგენილი ცილა სისლის წითელი უჯრედების მემბრანაში (200,000 ასლი უჯრედზე!) და კიდევ უფრო ჭარბად იყო თირკმლის გარკვეულ უჯრედებში. მე ვესაუბრე 15-მდე მემბრანების ბიოქიმიკოსს: რა შეიძლება რომ იყოს ეს? მიუხედავად იმისა, რომ მრავალი ადამიანი სწავლობს სისხლის წითელ უჯრედებს, არავის უნახავს მანმადე ეს ცილა, რადგანაც ის არ იღებება ცილების ჩვეულებრივი საღებავებით. მხოლოდ ჰემატოლოგი და წითელი უჯრედების სუპერ ფიზიოლოგი ჯონ პარკერი იყო რომელმაც საბოლოოდ თქვა, "შესაძლოა ეს ცილა მონაწილეობას ღებულობს წყლის ტრანსპორტში". ამ ჰიპოთეზის შესამოწმებლად, ჩვენ მოვაწყვეთ მარტივი ექსპერიმენტი ბაყაყის კვერცხუჯრედის გამოყენებით: ჩვენ უჯრედებში შევაშხაპუნეთ მრნმ, რომელიც მათში აქვაფორინის ტრანსლირებას ახდენდა და ვნახეთ, რომ ჩვენ შეგვეძლო უჯრედების გარდაქმნა თითქმის წყალგაუმტარი (აქვაფორინის გარეშე) მდგომარეობიდან, წყლის მაღალგამტარობის მდგომარეობაში (აქვაფორინით). აქვაფორინიანი უჯრედები დიდდებოდა და სკდებოდა გამოხდილ წყალში ოსმოსის შედეგად: აქვაფორინებით, უჯრედის მემბრანა გამტარი გახდა წყლისთვის და არა მასში გახსნილი ნივთიერებებისთვის, ასე რომ, წყლის მოლეკულები მემბრანას გადალახავდნენ ნაკლები მარილიანობიდან (გამოხდილი წყალი) მეტისაკენ (უჯრედის შიგთავსი). იცით, როგორც მეცნიერმა, შეგიძლია, სარგებლობა ნახო ჰეკლებერ ფინის მსგავსად. შენ უნდა ახსნა შენი ილუზიები გარკვეული ხარისხით. თუკი რამე საინტერესო გამოჩნდება, კარგია მიჰყვე მას.

რაცომ აქვთ უჯრედებს წყლის არხის ცილები?

ყველა უჯრედს არ აქვს. ჩვენი აღმოჩენის წინ, მაინ, ბევრი ფიზიოლოგი თვლიდა, რომ ფოსფოლიპიდური ორმაგი შრის გავლით დიფუზია საკმარისი იყო წყლის უჯრედის შიგნით შესატანად და მათ გარეთ გამოსატანად. სხვები ამბობდნენ, რომ არ შეიძლება საკმარისი იყოსო, განსაკუთრებით იმ უჯრედებისთვის, რომლებისთვისაც წყლის მაღალგამტარობა და მისი რეგულირებაა საჭირო, მაგალითად უჯრედებისთვის, რომლებიც თირკმლის მილაკებს წარმოქმნიან და შარდის კონცენტრაციას აკონტროლებენ. მეცნიერთა გარკვეულმა ნაწილმა გააკეთა დაკვირვება, რომელიც უჩვენებდა, რომ ფოსპოლიპიდური შრის გავლით დიფუზია არ იყო საკმარისი. მაგრამ მრავალი სკეპტიკური დამოკიდებულება იქნა გამოხატული, სანამ ბაყაყის კვერცხუჯრედებზე ჩატარებულმა ჩვენმა ექსპერიმენტმა ბოლო არ მოუღო დაპირისპირებებს.

წყლის ტრანსპორტი ძალიან მნიშვნელოვანია ჩვენი სხეულისთვის. მაგალითად, ჩვენმა თირკმელებმა ყოველდღე უნდა გაფილტრონ და კვლავ შეიწოვონ მრავალი ლიტრა წყალი. თუ ჩვენ არ მოვახდენთ ამ წყლის კვლავშეწოვას, დავიღუპებით გაუწყლოებისგან. აქვაფორინი საკმარისი რაოდენობის წყლის შეწოვის საშუალებას გვაძლევს იონების კვლავ ადსორბციის გარეშე.

როგორ მუშაობენ აქვაფორინები?

აქვაფორინის მოლეკულის სტრუქტურა გვეხმარება იმის ახსნაში, თუ როგორ ფუნქციობს იგი. ცილა გამოიყურება ისე, როგორც მემბრანის გამჭოლი ქვიშის საათი, რომელიც საპირისპირო მხარით სიმეტრიული ორი ნაწილისგან შედგება. ქვიშის საათი ერთნაირად კარგად მუშაობს მიუხედავად იმისა, მისი რომელი მხარეა ზევით ან ქვევით. ასევეა აქვაფორინიც, იგი ერთნაირად კარგად მუშაობს წყლის შთანთქმის თუ დაკარგვის შემთხვევებში. მამოძრავებელი ძალა რაიმე ტუმბოს მაგვარი კი არ არის, უბრალოდ ოსმოსი ამუშავებს მას. აქვაფორინი ოსმოსს ექსტრემალურად სწრაფად დამყარების საშუალებას აძლევს. წყლის მოლეკულაზე დიდი ვერაფერი გავა არხში.გარდა ამისა, თავიდან აცილებულია იონთა გადაადგილება, თუნდაც ჰიდრონიუმის იონისა (3+), რომელიც წარმოიქმნება +-ისა და 2-სგან (იხილეთ გვ.51). ისინი დადებითად დამუხტული ამინომჟავებით უკუიგდებიან არხის ყველაზე ვიწრო ადგილიდან.

რა ხდება, როცა მუტაციები არღვევენ აქვაპორინის ფუნქციას?

აქვაფორინის გენში მუტაციებმა შეიძლება ჯანმრთელობის პრობლემა გამოიწვიოს. იმ ხალხმა, რომელთა თირკმელებს დეფექტური აქუაპორინ – 2 მოლეკულა აქვთ, დღეში 20 ლიტრი წყალი უნდა დალიონ, რათა თავიდან აიცილონ გაუწყლოება. მათ არ შეუძლიათ თავიანთი შარდის საკმარისად კონცენტრირება. ინდივიდები, რომელთაც არ აქვთ აქუაფორინ-1 ჩვეულებრივ კარგად არიან თანამედროვე ცხოვრებაში, მაგრამ გაუწყლოება მათში გაცილებით უფრო მარტივად მიმდინარეობს, ვიდრე სხვებში. დამატებით, ზოგ პაციენტს ძალიან ბევრი აქვაფორინი აქვს, რაც ძალიან ბევრი წყლის დაგროვებას იწვევს. ფეხმძიმე ქალებში სითხის დაგროვება გამოწვეულია ძალიან ბევრი აქვაფორინ-2-ის სინთეზით

მეცნიერებამ აქვაფორინების შესახებ შესაძლოა მომავალში მონაწილეობა მიიღოს სამედიცინო პრობლემების გადაჭრაში. სპეციფიკური აქვაფორინები, როგორებიცაა მალარიის პარაზიტების აქუაპორინები, შეიძლება ახალი წამლების სამიზნედ გამოდგეს.

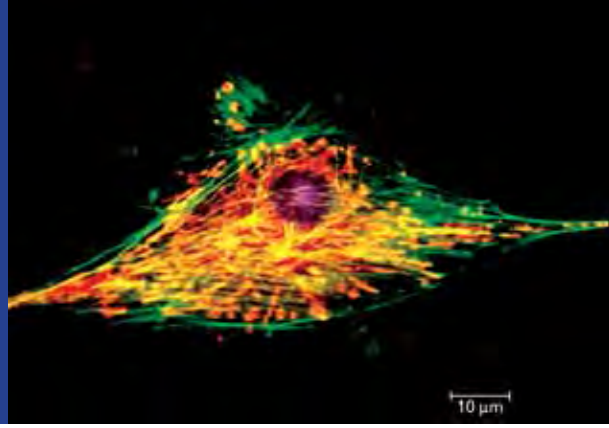
აქვაფორინების შესწავლამ რა გამოავლინა ევოლუციისთვის?

რამდენიმე ათასი აქვაფორინია ცნობილი აქამდე. მცენარეებს ყველაზე მეტი აქვთ: ბრინჯს დაახლოებით 50 აქვს, მაშინ, როცა ძუძუმწოვრებს მხოლოდ 10 აქვთ. აშკარად, აქვაფორინები მცენარეებისთვის უფრო მნიშვნელოვანია, ვიდრე ცხოველებისთვის. აქვაფორინის არსებობა თითქმის ყველა ორგანიზმში და მსგავსება მის მოლეკულებს შორის გვაფიქრებინებს, რომ აქვაფორინი წარმოიშვა ევოლუციის ადრეულ საფეხურზე.

რა არის ახლა თქვენი მთავარი მიზანი?

ჩემთვის ამჟამად დიდი მნიშვნელობა აქვს მეცნიერთა მომოვალი თაობის წარმატებებს. როგორც მეცნიერისთვის, სამი რამეა მნიშვნელოვანი: ორიგინალური აღმოჩენები, შენი თანასწორების პატივისცემა და მომავალი მეცნიერების მომზადება — და ეს მესამე ალბათ, ყველაზე მნიშვნელოვანია ბოლოსდაბოლოს. თითქმის ყველაფერი, რასაც ჩვენ, მეცნიერები ვაკეთებთ, ბოლოს მოწმდება. ჩვენ ჩვეულებრივ ლეგენდას ვითვისებთ და ვავრცელებთ მანამდე, სანამ ვინმე სხვა ჯერ კიდევ იზიარებს მას. ამრიგად, ახალგაზრდა მეცნიერების აღზრდა დიდი შედეგია, რადგან ეს არის მეცნიერული განათლება ყველასთვის.

6 სიცოცხლის შესწავლა



სურათი 6.1 ფლუორესცენტული მიკროსკოპით დანახული უჯრედი და მისი ჩონჩხი.

ძირითადი კონცეფციები

6.1 **უჯრედის შესასწავლად ბიოლოგები მიკროსკოპსა და ბიოქიმიურ ხელსაწყოებს იყენებენ.**

6.2 **ეუკარიოტულ უჯრედებს გააჩნიათ შიდა მემბრანები, რომლებიც მათ ფუნქციებს მიჯნავენ.**

6.3 **ეუკატიოტული უჯრედების გენეტიკური ინსტრუქციები მოთავსებულია ბირთვში და სრულდება რიბოსომებით.**

6.4 **უჯრედში ენდომემბრანული სისტემა არეგულირებს ცილების მოძრაობას და ასრულებს მეტაბოლურ ფუნქციებს.**

6.5 **მიტოქონდრია და ქლოროპლასტები ენერგიის ერთ ფორმას მეორედ გარდაქმნიან.**

6.6 **ციტოჩონჩხი ისეთი ბოჭკოების ქსელია, რომელიც უჯრედში ახდენს სტრუქტურებისა და აქტიობების ორგანიზებას.**

6.7 **უჯრედგარე კომპონენტები და უჯრედშორისი კავშირები ხელს უწყობენ კოორდინირებულ უჯრედულ აქტივობებს.**

შესავალი

უჯრედთა მნიშვნელობა

უჯრედს ისეთივე არსებითი მნიშვნელობა აქვს ბიოლოგიისათვის, როგორც ატომს — ქიმიისათვის. ბიოლოგიური ორგანიზაციის იერარქიაში უჯრედი არის ნივითიერებათა ყველაზე უმარტივესი კოლექცია, რომელსაც სიცოცხლე შეუძლია. მართლაც, არსებობს სიცოცხლის მრავალნაირი ფორმა, რომელიც წარმოდგენილია ერთუჯრედიანი ორგანიზმების სახით. უფრო რთული აგებულების ორგანიზმები, მცენარეებისა და ცხოველების ჩათვლით, მრავალუჯრედიანები არიან. მათი სხეულები წარმოადგენენ მრავალნაირი სპეციფიკური სახის უჯრედების გაერთიანენებს (ერთობლიობებს) და ეს უჯრედები ცოცხლობენ სწორედ იმდენივე ხანი, რამდენსაც თვით ორგანიზმი. მაგრამ, მაშინაც კი, როცა ორგანიზაციის უფრო მაღალ საფეხურზე მოწესრიგებულად არიან განლაგებული, მაგალითად, ქსოვილებისა და ორგანოების სახით, უჯრედები შეიძლება განხილულ იქნას ორგანიზმის სტრუქტურისა და ფუნქციის ძირითად ერთეულად. როცა ამ წინადადებას კითხულობთ, თქვენი თვალები მოძრაობენ კუნთოვანი უჯრედების შეკუმშვის საფუძველზე, როდესაც გადაწყვეტთ შემდეგი გვერდის გადაშლას, ამ გადაწყვეტილებას ნერვული უჯრედები ტვინიდან გადასცემენ თქვენი ხელის კუნთოვან უჯრედებს. ყველაფერი, რასაც ორგანიზმი აკეთებს, ძირითადად, უჯრედულ დონეზე მიმდინარეობს.

უჯრედი არის მიკროკოსმი (მინიატურული გამოსახულება), რომელიც იმ საკითხთა უმეტესობის დემონსტრირებას ახდენს, რომლებიც პირველ თავში იყო განხილული. უჯრედულ დონეზე სიცოცხლე წარმოიშობა სტრუქტურული მოწესრიგებულობიდან, რომელიც განამტკიცებს განვითარებადი თვისებებისა და ასევე, სტრუქტურისა და ფუნქციის შესაბამისობის თემებს. მაგალითად, ცხოველური უჯრედის მოძრაობა დამოკიდებულია იმ სტრუქტურათა რთულ ურთიერთქმედებაზე, რომლებიც უჯრედულ ჩონჩხს წარმოქმნიან (მწვანე და წითელი 6.1 სურათზე მოცემულ მიკროგრაფზე). ბიოლოგიაში წამოჭრილ მეორე თემას წარმოადგენს ორგანიზმთა ურთიერთქმედება გარემოსთან. უჯრედები გრძნობენ და პასუხობენ (რეაგირებენ) გარემოს მერყეობას. გაითვალისწინეთ ერთი ბიოლოგიური თემა, რომელიც ყველა დანარჩენს აერთიანებს: ევოლუცია. ყველა უჯრედი საერთო წინაპარი უჯრედებიდან წარმოშობის გამო, ნათესაურ კავშირშია ერთმანეთთან. მაგრამ დედამიწაზე არსებული სიცოცხლის ხანგრძლივი ევოლუციური ისტორიის განმავლობაში ისინი მრავალი განსხვავებული მიმართულებით შეიცვალნენ.

მიუხედავად იმისა, რომ უჯრედები შეიძლება არსებითად განსხვავდებოდნენ ერთმანეთისაგან, მათ მაინც აქვთ გარკვეული საერთო თვისებები. ამ თავში ჩვენ პირველად შევისწავლით ხელსაწყოებსა და ექსპერინემტულ მიდგომებს, რომლებიც სუბუჯრედული დეტალების გაგების საშუალებას გვაძლევენ. შემდეგ კი ვიმოგზაურებთ უჯრედში და გავეცნობით მის კომპონენტებს.

კონცეფცია 6.1

უჯრედის შესასწავლად ბიოლოგები მიკროსკოპსა და ბიოქიმიურ ხელსაწყოებს იყენებენ

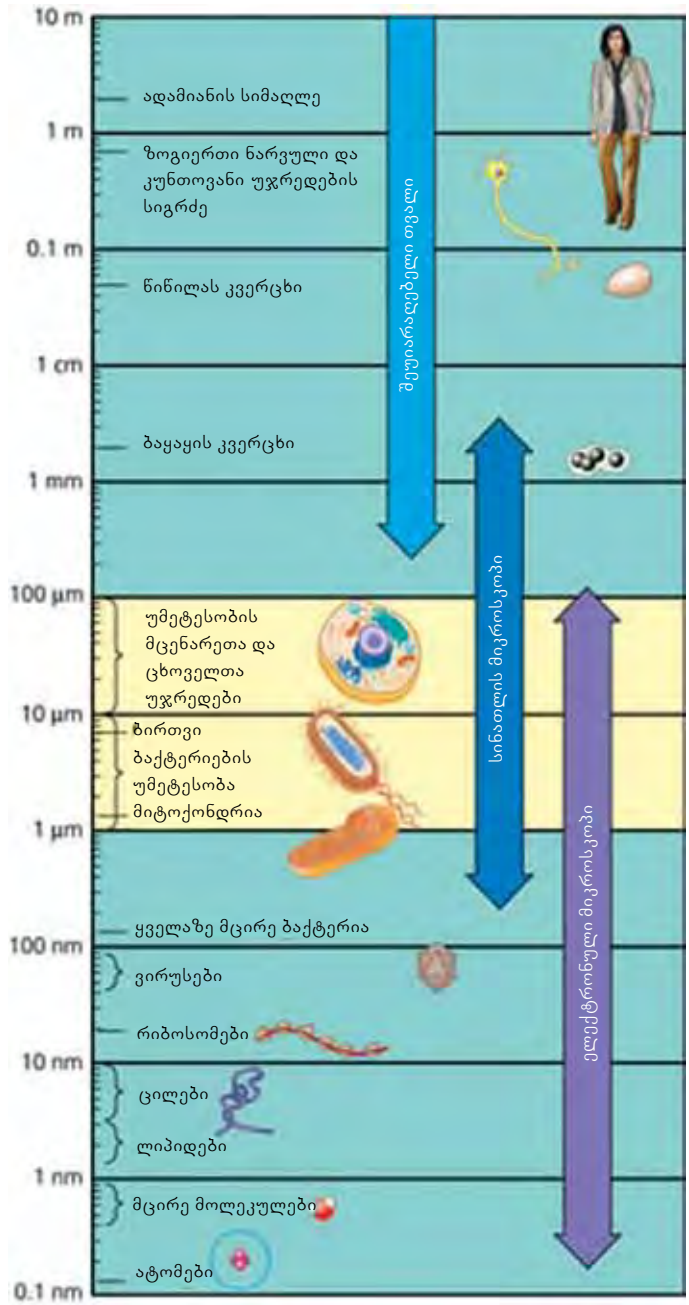
ძნელი გასაგებია თუ როგორ შეიძლება რომ უჯრედი, რომელიც, ჩვეულებრივ, ისეთი მცირეა, რომ მისი დანახვა შეუიარაღებელი თვალით შეუძლებელია, შეიძლება ასეთი რთული იყოს. როგორ შეუძლიათ უჯრედული ბიოლოგიის მეცნიერებს ასეთი ერთი ციდა არსებების შიდა სამუშაოების გამოკვლევა? სანამ უშუალოდ უჯრედში ვიმოგზაურებდეთ, სასარგებლო იქნებოდა გაგვეგო, როგორ სწავლობენ უჯრედს.

მიკროსკოპი

მეცნიერების წარმატება ხშირად დამოკიდებულია ისეთ ხელსაწყოთა გამოყენებაზე, რომლებიც ადამიანის შეგრძნებების საზღვრებს აფართოებენ. 1590 წელს მიკროსკოპის გამოგონებით და მე-17 საუკუნეში მისი გაუმჯობესების შედეგად მოხდა უჯრედის აღმოჩენა და მასთან დაკავშირებული კვლევები სწრაფად განვითარდა. სხვადასხვა ტიპის მიკროსკოპები დღესაც აუცილებელია უჯრედის შესწავლისათვის. რენესანსის პერიოდის მეცნიერთა მიერ გამოყენებული მიკროსკოპები, ისევე როგორც თქვენს ლაბორატორიაში არსებული მიკროსკოპები, იყო სინათლის მიკროსკოპები (სმ). ხილული სინათლე გადის ნიმუშში და შემდეგ მინის ლინზებში. ლინზები ისე გარდატეხენ სინათლეს, რომ მიიღება ნიმუშის გადიდებული გამოსახულება, რომელსაც ჩვენ ვხედავთ ოკულარში, ფოტოგრაფიულ ფირზე ან ციფრული სენსორის საშუალებით ვიდეოეკრანზე. (იხ. მიკროსკოპის სტრუქტურის დიაგრამა დანართ გ-ში).

მიკროსკოპის უმნიშვნელოვანესი მახასიათებლებია გადიდება და გარჩევითობა. მიკროსკოპში გადიდება არის საგნის წარმოსახვითი ზომისა და მისი რეალური ზომის შეფარდება. გარჩევითობა კი — გამოსახულების სიწმინდის საზომი. იგი არის ის მინიმალური მანძილი, რომელზედაც ჯერ კიდევ შეიძლება 2 წერტილის გამოიყოფა და მათი ცალკეულ წერტილებად დახასიათება ისევე, როგორც შეუიარაღებელი თვალით დანახული ერთი ვარსკვლავი, შეიძლება ტელესკოპის საშუალებით ორმაგი ვარსკვლავი აღმოჩნდეს.

როგორც ადამიანის თვალის გარჩევის უნარია შეზღუდული, ისევე შეზღუდულია ტელესკოპისა და მიკროსკოპის გარჩევითობაც. მიკროსკოპს შეუძლია საგნების იმდენად გადიდება, რამდენადაც საჭიროა, მაგრამ სინათლის მიკროსკოპს არ შეუძლია მცირე ბაქტერიის ზომაზე — 0,2 მიკრომეტრზე (მკმ) ანუ 200 ნანომეტრზე (ნმ), უფრო პატარა ნაწილების გარჩევა (სურათი6.2). გარჩევითობა იზღუდება ნიმუშის გასანათებლად გამოყენებული სინათლის ყველაზე მოკლე ტალღის სიგრძით. სინათლის მიკროსკოპს ეფექტურად შეუძლია



საზომი სისტემები

1 სანტიმეტრი (სმ) = 10-2 მეტრი (მ) = 0.4 ინჩი
1 მილიმეტრი (მმ) = 10-3 (მ)
1 მიკრომეტრი (მკმ) = 10-3 მმ = 10-6 მ
1 ნანომეტრი (ნმ) = 10-3 მკმ = 10-9 მ

▲ *სურათი 6.2 უჯრედთა ზომის საზღვრები. უჯრედთა უმეტესობის დიამეტრი (სქემაზე ყვითლად) 1 და 100 მკმ-ს შორისაა და, ამის გამო, ისინი მხოლოდ მიკროსკოპში ჩანან. ყურადღება მიაქციეთ, რომ მარცხენა მხარის გასწვრივ არსებული სკალა ლოგარითმულია და იგი წარმოდგენილია ზომების საზღვრის დასადგენად. სქემის საწყისი წერტილიდან — 10 მ, ქვევით ჩამოსვლისას, ყოველი წარმოდგენილი მაჩვენებელი აღნიშნავს 10-ჯერ დაკლებას დიამეტრში ან სიგრძეში. მეტრული სისტემის სრული ცხრილისათვის იხ. დანართი ბ.*

სურათი 6.3

კვლევის მეთოდი. სინათლის მიკროსკოპი

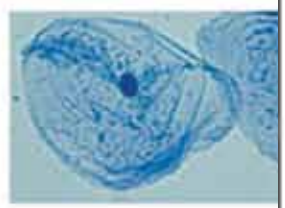
ტექნიკა | შედეგები

(ა) ფართო ველი (შეუღებავი ნიმუში). გაატარეთ სინათლე პირდაპირ ნიმუშში. *თუ უჯრედი ბუნებრივად შეფერილი ან ხელოვნურად შეღებილი არ არის, მაშინ გამოსახულებას ნაკლები კონტრასტი აქვს. [(ა)-(დ) ნაწილები გვიჩვენებენ ადამიანის ლოყის ეპითელიუმის უჯრედს]*



50 µm

(ბ) ფართო ველი (შეღებილი ნიმუში). *სხვადასხვა საღებავებით შეღებვა კონტრასტს ზრდის, მაგრამ შეღებვის პროცედურების უმეტესობა მოითხოვს უჯრედის ფიქსირებას.*



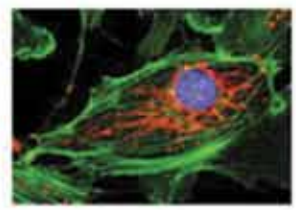
(გ) ფაზური კონტრასტი. *ზრდის კონტრასტს შეუღებავ უჯრედებში ნიმუშის შიგნით სიმკვრივის ცვლილებების გაძლიერებით. განსაკუთრებით გამოსადეგია ცოცხალი, შეუღებავი უჯრედების გამოსაკვლევად.*



(დ) დიფერენციულ-ინტეტფერენციული კონტრასტი (ნომარსკი). *ფაზა-კონტრასტული მიკროსკოპის მსგავსად, იგი იყენებს ოპტიკურ მოდიფიკაციებს სიმკვრივეების განსხვავებათა გასაძლიერებლად, წარმოქმნის თითქმის სამგანზომილებიან გამოსახულებას.*

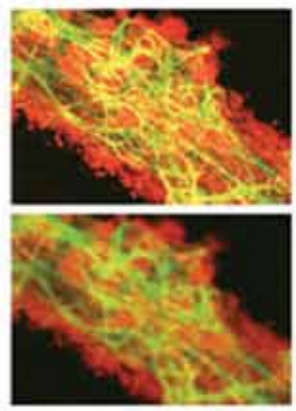


(ე) ფლუორესცენცია. *აჩვენებს სპეციფიკური მოლეკულების ადგილმდებარეობას უჯრედში, ფლუორესცენტული სარეაგენტებით ან ანტისხეულებით მოლეკულების მონიშვნით. ეს ფლუორესცენტული ნივთიერებები შთანთქავენ ულტრაიისფერ გამოსხივებას და ასხივებენ ხილულ სინათლეს, როგორც აქ არის ნაჩვენები არტერიის უჯრედისათვის.*



50 µm

(ვ)კონფოკალური ტექნიკა. *იყენებს ლაზერსა და სპეციფიკურ ოპტიკას ფლუორესცენტულად შეღებილი ნუმიშების „ოპტიკური ჭრილების" მისაღებად. ფოკუსის მხოლოდ ერთი შრე ნათდება. ფოკუსს გარეთ ფლუორესცენცია, შრის ქვევით და ზევით, კომპიუტერის მიერ ამოიჭრება. მიიღება მკვეთრი გამოსახულება, როგორც ეს ჩანს შეღებილ ნერვულ ქსოვილში (ზევით), სადაც ნერვული უჯრედები მწვანეა, საყრდენი უჯრედები წითელი და გადაფარვის ადგილები კი — ყვითელი. ამ შედარებით მჭიდრო ქსოვილის სტანდარტული ფლუორესცენტული მიკროგრაფი (დაბლა) ბუნდოვანია.*



50 µm

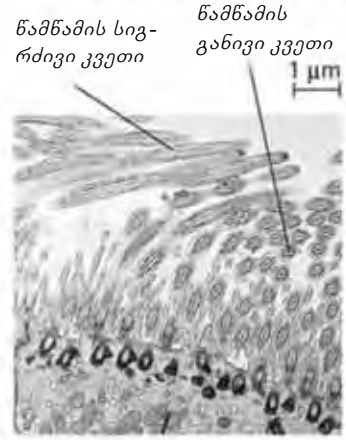
სურათი 6.4.

კვლევის მეთოდი. სინათლის მიკროსკოპი

ტექნიკა | შედეგები



(ა) მასკანირებელი ელექტრონული მიკროსკოპი (მემ). *მასკანირებელი ელექტრონული მიკროსკოპით მიღებული მიკროგრაფი გვიჩვენებს ნიმუშის ზედაპირის სამგანზომილებიან გამოსახულებას. მემ გვიჩვენებს ბოცვრის ტრაქეის უჯრედის ზედაპირს, რომელიც დაფარულია მოძრავი ორგანოიდებით — წამწამებით. წამწამების რხევა ხელს უწყობს შესუნთქული ნაწილაკების ზედა მიმართულებით, ხორხისაკენ მოძრაობას.*



(ბ) ტრანსმისიური ელექტრონული მიკროსკოპი (ტემ). *ტრანსმისიური ელექტრონული მიკროსკოპი პროფილით გამოსახავს ნიმუშის თხელ ანათალს. აქ ჩვენ ვხედავთ ტრაქეის უჯრედის ანათალს, მისი ულტრასტრუქტურით. ტემ-ის პრეპარატის მომზადებისას, ზოგი წამწამი გაიჭრა იქნა სიგრძივად სიგრძივი კვეთის მისაღებად, სხვა წამწამები გადაიჭრა სიგანეზე, განივი კვეთის მისაღებად.*

ნიმუშის მის ზომასთან შედარებით 1000-ჯერ გადიდება. უფრო დიდი გადიდების დროს, გამოსახულების ბუნდოვანობა იზრდება. მე-20 საუკუნის დასაწყისიდან, სინათლის მიკროსკოპის სრულყოფის უმეტეს შემთხვევებში კონტრასტის გასაზრდელად გამოყენებულია ისეთი ახალი მეთოდები, რომლებიც ნაწილებს იმდენად მკვეთრს ხდის, რომ მათი გარჩევა შესაძლებელია (სურათი 6.3, შემდგომ გვერდზე). გარდა ამისა, მეცნიერებმა განავითარეს უჯრედის გარკვეული კომპონენტების შეღებვისა თუ მონიშვნის მეთოდები, რათა ისინი ვიზუალურად მკაფიოდ გამოჩდნენ.

მიუხედავად იმისა, რომ რობერტ ჰუკმა უჯრედი 1665 წელს აღმოაჩინა, უჯრედის გეოგრაფია 1950-იან წლამდე უცნობი იყო. სუბუჯრედული სტრუქტურების ან ორგანოიდების უმეტესობა ძალიან მცირეა იმისათვის, რომ სინათლის მიკროსკოპით გამოჩნდეს. უჯრედული ბიოლოგია სწრაფად განვითარდა ელექტრონული მიკროსკოპის გამოგონებით გასული საუკუნის 50-იან წლებში. სინათლის გამოყენების სანაცვლოდ, ელექტრონული მიკროსკოპი (ემ) ელექტრონების კონას მიმართავს ნიმუშის შიგნით ან მისი ზედაპირისაკენ (იხ. დანართი გ). მიკროსკოპის გარჩევითობა უკუპროპორციულია მის მიერ ასარეკლად გამოყენებული

გამოსხივების ტალღის სიგრძისა. ელექტრონთა კონის ტალღის სიგრძე კი გაცილებით მოკლეა, ვიდრე ხილული სინათლის ტალღის სიგრძე. ამიტომ, თანამედროვე ელექტრონულ მიკროსკოპებს თეორიულად შეუძლიათ მიაღწიონ დაახლოებით 0.002 ნმ გარჩევითობას, მაგრამ ბიოლოგიური სტრუქტურებისათვის პრაქტიკული ლიმიტი, ჩვეულებრივ, არის 2 ნმ — ასჯერადი გაუმჯობესება სინათლის მიკროსკოპთან შედარებით. ბიოლოგები ტერმინ უჯრედის ულტრასტრუქტურას იყენებენ ელექტრონული მიკროსკოპით მიღებული უჯრედის ანატომიის აღსანიშნად.

არსებობს ორი ძირითადი ტიპის ელექტრონული მიკროსკოპი: მასკანირებელი ელექტრონული მიკროსკოპი (მემ, S) და ტრანსმისიური ელექტრონული მიკროსკოპი (ტემ, T). მემ განსაკუთრებით გამოსადეგია ნიმუშის ზედაპირის დაწვრილებით შესწავლისათვის **(სურათი 6.4ა)**. ელექტრონთა კონა ახდენს ნიმუშის ზედაპირის სკანირებას, რომელიც ჩვეულებრივ ოქროს ძალიან თხელი ფენით არის დაფარული. ელექტრონთა კონა აღაგზნებს ნიმუშის ზედაპირზე მყოფ ელექტრონებს და ეს მეორადი ელექტრონები რეგისტრირდებიან მოწყობილობით, რომელსაც ელექტრონთა კვალი გადაჰყავს ელექტრონულ სიგნალად ვიდეომონიტორისაკენ. ამის შედეგად მიიღება ნიმუშის ტოპოგრაფიული გამოსახულება. მემ-ს ველის დიდი სიღრმე გააჩნია, რაც სამგანზომილებიანი გამოსახულების მიღების შესაძლებლობას იძლევა.

უჯრედული ბიოლოგია ტემ-ს მხოლოდ უჯრედის შიდა ულტრასტრუქტურის შესასწავლად იყენებს **(სურათი 6.4 ბ)**. ტემ-ში ელექტრონთა კონა ნიმუშის ძალიან თხელ ანათალში გადის, სწორედ ისევე, როგორც სინათლის მიკროსკოპში სინათლე გადის სასაგნე მინაში. ნიმუში იღებება მძიმე მეტალების ატომებით, რომლებიც გარკვეულ უჯრედულ სტრუქტურებს ემაგრება და ამით უჯრედის ზოგიერთი ნაწილის სიმკვრივე, სხვებთან შედარებით იზრდება. ნიმუშში გასული ელექტრონები უფრო მეტად გაიბნევიან უფრო მკვრივ რეგიონებში და შესაბამისად, ნაკლებია გასული ელექტრონების რიცხვი. გასული ელექტრონების მეშვეობით მიიღება გამოსახულება. მინის ლინზების ნაცვლად ტემ ელექტრომაგნიტებს იყენებს ელექტრონთა კონის გარდასატეხად და, საბოლოოდ, გამოსახულების ეკრანისაკენ ან კიდევ ფოტოგრაფიული ფირისაკენ მისამართად. ზოგიერთი მიკროსკოპი აღჭურვილია ციფრული კამერით, სხვები კი — ციფრული დეტექტორით.

ელექტრონული მიკროსკოპები გამოავლენენ ბევრ ისეთ ორგანოიდს, რომელთა დანახვა სინათლის მიკროსკოპით შეუძლებელია. მაგრამ ცოცხალი უჯრედების შესწავლისათვის უპირატესობა სინათლის მიკროსკოპს ენიჭება. ელექტრონული მიკროსკოპის ნაკლი ის არის, რომ ნიმუშის მოსამზადებელი მეთოდებით უჯრედები იღუპება. ასევე, ნიმუშთა მომზადებამ შეიძლება არტეფაქტები წარმოშვას, მიკროგრაფზე გამოჩნდეს ისეთი სტრუქტურული თავისებურებანი, რომლებიც ცოცხალ უჯრედში არ არსებობს (ეს მართებულია ყველა მიკროსკოპიული ტექნიკისათვის). აქედან გამომდინარე, წიგნში მიკროგრაფები იდენტიფიცირებულია მიკროსკოპის ტიპის მიხედვით: სმ სინათლის მიკროგრაფისათვის,

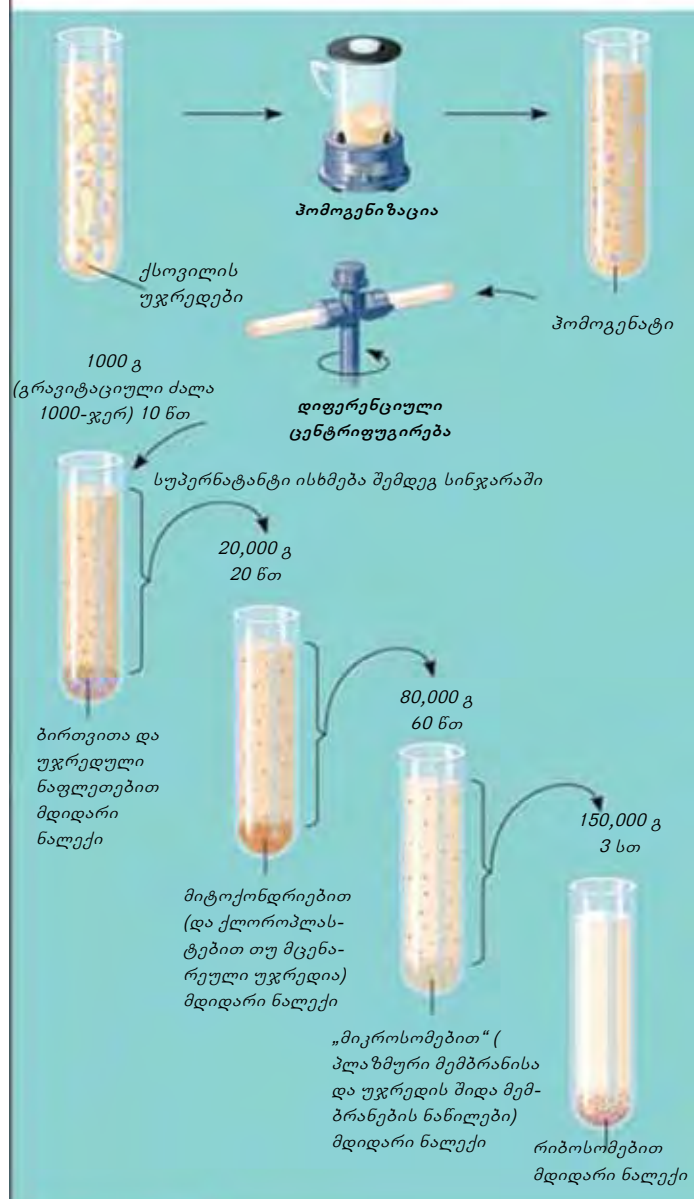
სურათი 6.5.
ჯგუფის მეთოდი. უჯრედის ფრაქციონირება

გამოყენება

უჯრედის ფრაქციონირება გამოიყენება უჯრედის კომპონენტების გამოსაყოფად მათი ზომისა და სიმკვრივის მიხედვით

ტექნიკა

თავდაპირველად უჯრედებს აჰომოგენიზირებენ რათა დაშალონ. მიღებული ნარევს (უჯრედის ჰომოგენატი) შემდეგ აცენტრიფუგირებენ სხვადასხვა სიჩქარეებსა და ხანგრძლივობებით უჯრედის კომპონენტების გამოსაყოფად. მიიღება ნალექთა სერიები ჰომოგენიზირება



შედეგები

თავდაპირველ ექსპერიმენტებში, მკვლევარები თითოეულ ნალექში ორგანოიდების იდენტიფიცირებისათვის მიკროსკოპს იყენებდნენ, რათა შემდგომი ექსპერიმენტებისათვის საწყისი პირობები დაედგინათ. ექსპერიმენტთა შემდგომ სერიაში მკვლევარები იყენებდნენ თითოეული სახის ორგანოიდთან დაკავშირებული მეტაბოლური ფუნქციების განსასაზღვრავ ბიოქიმიურ მეთოდებს.მეცნიერები ამჟამადაც იყენებენ უჯრედის ფრაქციონირებას განსაკუთრებული ორგანოიდების იზოლირებისათვის, რათა მათი ფუნქციების სხვა დეტალები შეისწავლონ.

მემ მასკანირებელი ელექტრონული მიკროგრაფისათვის და ტემ ტრანსმისიური ელექტრონული მიკროგრაფისათვის.

მიკროსკოპები მეტად მნიშვნელოვანი ხელსაწყოებია ციტოლოგიისათვის — უჯრედის სტრუქტურის შემსწავლელი მეცნიერებისათვის. მაგრამ უჯრედში არსებული მრავალგვარი ორგანოიდის უბრალოდ აღწერა, მწირ ინფორმაციას იძლევა მათ ფუნქციაზე. თანამედროვე უჯრედული ბიოლოგია განვითარდა ციტოლოგიაში ბიოქიმიის — უჯრედის მოლეკულებისა და ქიმიური პროცესების (მეტაბოლიზმი) შემსწავლელ მეცნიერების ჩართვით. უჯრედულ ბიოლოგიაში განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია ბიოქიმიური მიდგომა, რომელსაც უჯრედის ფრაქციონირება ჰქვია.

ორგანოიდების გამოყოფა უჯრედის ფრაქციონირებით

უჯრედის ფრაქციონირების მიზანს წარმოადგენს უჯრედების დაშლა და მათი მთავარი ორგანოიდების ერთმანეთისაგან გამოცალკევება (სურათი 6.5). უჯრედთა ფრაქციონირებისათვის გამოყენებული ხელსაწყოა ცენტრიფუგა, რომელიც დახლეჩილი უჯრედების ნარევით შევსებულ ცდის სინჯარებს სხვადასხვა სიჩქარეებზე ატრიალებს. ამის შედეგად უჯრედთა კომპონენტები იყოფიან ზომისა და სიმკვრივის მიხედვით. ყველაზე ძლიერ მანქანებს, რომელთაც ულტრაცენტრიფუგა ჰქვიათ, შეუძლიათ განავითარონ 130000 ბრუნი წუთში (rpm) და ნაწილაკებისაკენ მიმართოს ძალა, რომელიც 1 მილიონჯერ მეტია გრავიტაციის ძალაზე (1 000 000 g).

უჯრედთა სპეციფიკური კომპონენტების შემადგენლობისა და ფუნქციების შესწავლის პროცესში, მეცნიერებს ამ კომპონენტების დიდი რაოდენობით მიღება შეუძლიათ უჯრედთა ფრაქციონირების მეთოდით. ამ მიდგომის გამოყენებით, ბიოლოგები ადგენენ უჯრედის ორგანოიდების სხვადასხვა ფუნქციებს, რაც გაცილებით ძნელი იქნებოდა დაუზიანებელი (ინტაქტური) უჯრედების გამოყენებით. მაგალითად, ცენტრიფუგირებით შეგროვილი ერთი უჯრედული ფრაქცია შეიცავს ფერმენტს, რომელიც უჯრედული სუნთქვის სახელით ცნობილ მეტაბოლურ პროცესში მონაწილეობს. ელექტრონული მიკროსკოპის გამოყენებით ჩანს, რომ ამ ფრაქციით მდიდარია ორგანოიდები, რომელთაც მიტოქონდრიებს უწოდებენ. ეს ფაქტი უჯრედული ბიოლოგიის მეცნიერებს იმის განსაზღვრაში დაეხმარა, რომ უჯრედული სუნთქვა მიტოქონდრიაში მიმდინარეობს. უჯრედის სტრუქტურისა და ფუნქციის შესაბამისობის დადგენისას ციტოლოგია და ბიოქიმია ერთმანეთს ავსებენ.

კონცეფცია შემოწმება 6.1

1. რომელი ტიპის მიკროსკოპს გამოიყენებთ თქვენ (ა) სისხლის ცოცხალი თეთრი უჯრედის ფორმის ცვლილებების, (ბ) თმის ზედაპირული ქსოვილის დეტალების და (გ) ორგანოიდების სტრუქტურის დაწვრილებით შესასწავლად?

კონცეფცია 6.2

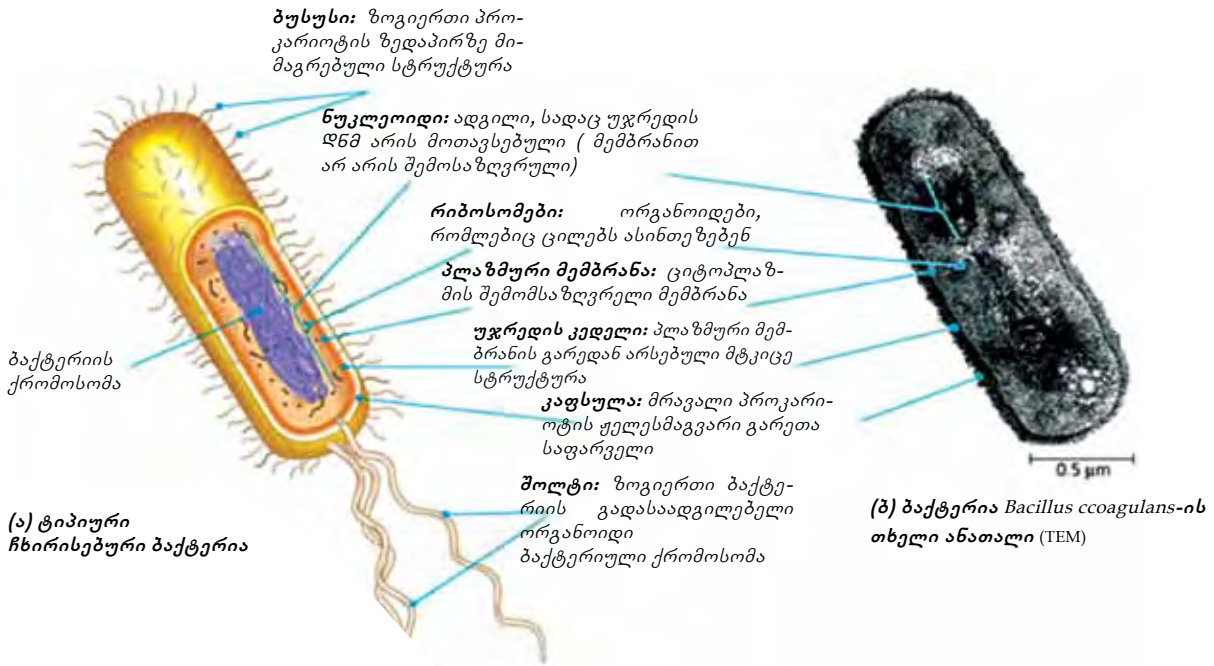
ეუკარიოტულ უჯრედებს გააჩნიათ შიდა მემბრანები, რომლებიც მათ ფუნქციებს გამიჯნავენ

ყოველი ორგანიზმის ძირითადი სტრუქტურული და ფუნქციური ერთეულია ერთ-ერთი მათგანი ორი ტიპის უჯრედებიდან — პროკარიოტული ან ეუკარიოტული. მხოლოდ ბაქტერიული სამეფოს წარმომადგენელი და არქაული ორგანიზმები შეიცავენ პროკარიოტულ ორგანიზმებს. უმარტივესები, სოკოები, ცხოველები და მცენარეები შედგებიან ეუკარიოტული უჯრედებისაგან. ეს თავი გამიზნულია მცენარეული და ცხოველური უჯრედების განზოგადებისათვის მას შემდეგ, რაც ისინი პროკარიოტულ უჯრედებთან იქნებიან შედარებული.

პროკარიოტული და ეუკარიოტული უჯრედების შედარება

ყველა უჯრედს საერთო ძირითადი თვისება აქვს: ისინი შემოსაზღვრულია მემბრანით, რომელსაც პლაზმური მემბრანა ეწოდება. მემბრანის შიგნით არის ნახევრად თხევადი ნივთიერება ციტოზოლი, რომელშიც ორგანოიდები იმყოფებიან. ყოველ უჯრედში არიან ქრომოსომები, რომლებიც გენებს შეიცავენ ᲓᲜᲛ-ის ფორმით. ყველა ამ უჯრედს ასევე გააჩნია რიბოსომები, პაწაწინა ორგანოიდები, რომლებიც, გენებიდან წამოსული ინსტრუქციების შესაბამისად, ცილებს ამზადებენ.

პროკარიოტული და ეუკარიოტული უჯრედების ძირითადი განსხვავება, რაც მათ სახელებშიცაა მინიშნებული, არის ის, რომ ეუკარიოტული უჯრედების ქრომოსომები ლოკალიზებულია მემბრანით შემოსაზღვრულ ორგანოიდში – ბირთვში. სიტყვა პროკარიოტი წარმოსდგება ბერძნული პრო-საგან, რაც ნიშნავს éà"წინ" და karyon-ისაგან, რაც ნიშნავს „გულს", აქ ეხება ბირთვს. პროკარიოტულ უჯრედში (სურათი 6.6), ᲓᲜᲛ კონცენტრირებულია რეგიონში, რომელსაც ნუკლეოიდი ეწოდება. ოღონდ ეს რეგიონი უჯრედის სხვა დანარჩენი ნაწილებისაგან მემბრანით არ არის გამოყოფილი. მის საპირისპიროდ, ეუკარიოტულ უჯრედს (ბერძნული eu, ნამდვილი, და karyon) ნამდვილი ბირთვი აქვს, რომელიც შემოსაზღვრულია ბირთვის გარსით (იხ. 6.9 სურათი, გვ. 100-101). ბირთვსა და პლაზმურ მემბრანას შორის არსებულ მთელ სივრცეს ციტოპლაზმა ეწოდება. ეს ტერმინი ასევე გამოიყენება პროკარიოტული უჯრედების შიგთავსისთვისაც. ეუკარიოტული უჯრედების ციტოპლაზმაში, ციტოზოლში შეტივტივებულია მემბრანით შემოსაზღვრული სპეციალიზებული ფორმისა და ფუნქციის მქონე მრავალნაირი ორგანოიდი. ისინი პროკარიოტულ უჯრედებში არ გვხვდება. ასე რომ, ნამდვილი ბირთვის არსებობა ან არარსებობა ეს მხოლოდ ერთი მაგალითია ორი ტიპის უჯრედებს შორის არსებული სტრუქტურული სირთულის უთანასწორობისა.



▲ *სურათი 6.6.* ***პროკარიოტული უჯრედი.*** *მოკლებულია რა ნამდვილ ბირთვსა და უეკარიოტული უჯრედისათვის დამახასიათებელ მემბრანით შემოსაზღვრულ სხვა ორგანოიდებს, პროკარიოტული უჯრედი გაცილებით მარტივია სტრუქტურულად. მხოლოდ ბაქტერია და არქაული ორგანიზმები არიან პროკარიოტები.*

ეუკარიოტული უჯრედები, ჩვეულებრივ, ცოტათი უფრო დიდებია ვიდრე პროკარიოტული უჯრედები (იხილეთ **სურათი** 6.2). ზომა უჯრედის სტრუქტურის ძირითადი ასპექტია და იგი ფუნქციასთან არის დაკავშირებული. უჯრედული მეტაბოლიზმის ლოგიკა ლიმიტს აწესებს უჯრედის ზომაზე. უფრო დაბალ ზღვართან, ყველაზე მცირე უჯრედს წარმოადგენს ბაქტერია სახელად მიკოპლაზმა, რომელსაც დაახლოებით 0.1 და 1.0 მკმ დიამეტრი აქვს. შესაძლოა, ესენი არიან ყველაზე მცირე შეკვრები მეტაბოლიზმის პროგრამირებისათვის საკმარისი ᲓᲜᲛ-ით და უჯრედის აუცილებელი აქტივობების შესასრულებლად საკმარისი ფერმენტებითა და სხვა უჯრედული აღჭურვილობებით, რათა შეინარჩუნონ საკუთარი არსებობა და გამრავლდნენ. ბაქტერიების უმეტესობის დიამეტრი 1-10 მკმ-ია, ეს სიდიდე თითქმის 10-ჯერ მეტია ვიდრე მიკოპლაზმის დიამეტრი. ეუკარიოტული უჯრედებისათვის დამახასიათებელია 10-100 მკმ დიამეტრი.

მეტაბოლური საჭიროებანი ზომაზე ასევე აწესებენ თეორიულ ზედაპირ-ზღვარს, რაც, ფაქტობრივად მარტოული უჯრედისათვის არის განკუთვნილი. რაც შეეხება გარკვეული ფორმის ობიექტის ზომაში მომატებას, მისი მოცულობის ზედაპირის მოცულობა იზრდება, მიუხედავად იმისა, რომ სრული მოცულობა ზედაპირის მთლიანი ფართობი უცვლელი რჩება

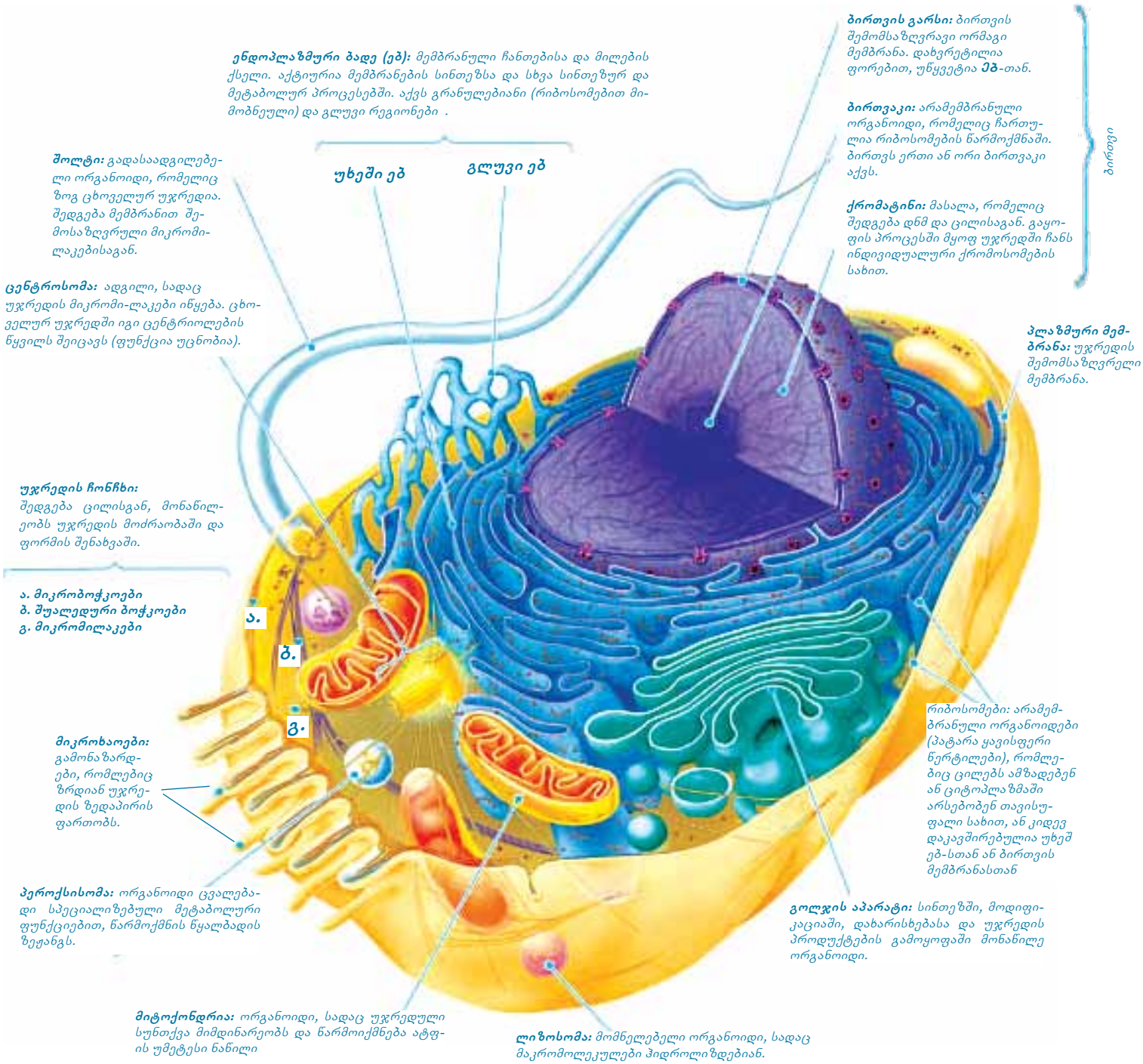


ზედაპირის მთლიანი ფართობი *(სიმაღლე X სიგანე X გვერდების რიცხვი X ყუთების რიცხვი)*	*6*	*150*	*750*
მთლიანი მოცულობა *(სიმაღლე X სიგანე X სიგრძე X ყუთების რიცხვი)*	*1*	*125*	*125*
ზედაპირი-მოცულობასთან *შეფარდება (ზედაპირის ფართობი — მოცულობა)*	*6*	*1.2*	*6*

▲ *სურათი 6.7* ***ზედაპირის ფართობსა და მოცულობას შორის გეომეტრიული ურთიერთდამოკიდებულება.*** *ამ დიაგრამაზე, უჯრედები ყუთების სახით არის წარმოდგენილი. თვითნებური სიგრძის ერთეულების გამოყენებით, ჩვენ შეგვიძლია გამოვიანგარიშოთ უჯრედის ზედაპირის ფართობი (კვადრატულ ერთეულებში), მოცულობა (კუბურ ერთეულებში) და ზედაპირის ფართობისა და მოცულობის შეფარდება. რაც უფრო პატარაა უჯრედი, მით უფრო დიდია ზედაპირი-მოცულობასთან ფარდობის მნიშვნელობა. ზედაპირი-მოცულობასთან ფარდობის მაღალი მნიშვნელობა, უჯრედსა და მის გარემომცველ არეს შორის ნივთიერებათა მიმოცვლას აადვილებს.*

ცხოველური უჯრედი

ცხოველური უჯრედის ეს განზოგადოებული ნახატი შეიცავს ცხოველური უჯრედებისათვის ყველაზე მეტად დამახასიათებელ საერთო სტრუქტურებს (ფაქტობრივად, არც ერთი უჯრედი არ გამოიყურება ამის მსგავსად). როგორც ამ გამოსახულების ჭრილზე ჩანს, უჯრედს მრავალნაირი ორგანოიდი აქვს („პატარა ორგანოები"), რომელთაგან ბევრი მათგანი მემბრანითაა შემოსაზღვრული. ცხოველურ უჯრედში ჩვეულებრივ, ყველაზე მეტად შესამჩნევი ორგანოიდია ბირთვი. უჯრედის მეტაბოლური აქტივობების უმრავლესობა მიმდინარეობს ციტოპლაზმაში — ბირთვსა და პლაზმურ მემბრანას შორის არსებულ რეგიონში. ციტოპლაზმა მრავალ ორგანოიდს შეიცავს, რომლებიც შეტივტივებული არიან ნახევრად თხევად არეში, ციტოზოლში. ციტოპლაზმის უმეტესი ნაწილი დაკავებული აქვს მემბრანების ლაბირინთს, რომელსაც ენდოპლაზმური ბადე (ებ) ეწოდება.

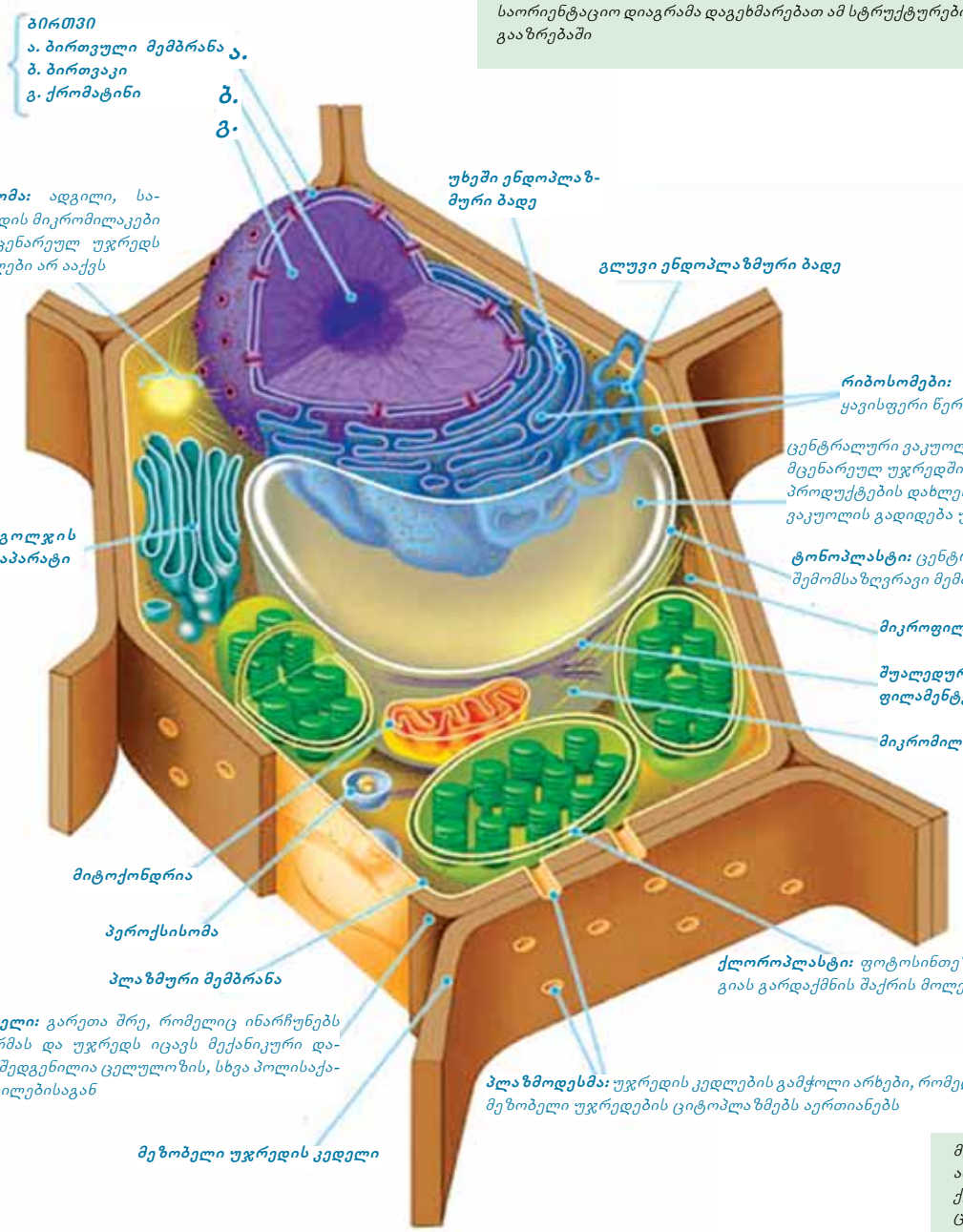


ცხოველურ უჯრედებში და არა მცენარეულში:
ლიზოსომები,
ცენტრიოლები,
შოლტი (ზოგიერთი მცენარის სპერმაში).

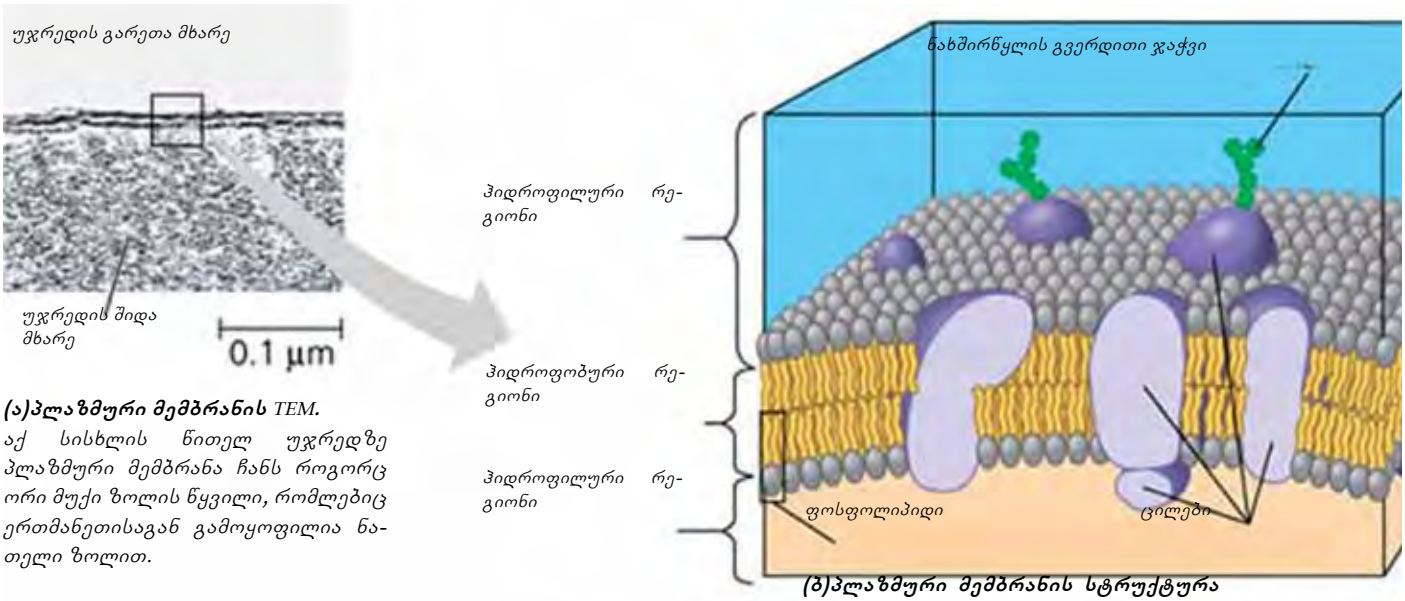
მცენარეული უჯრედი

მცენარეული უჯრედის ეს განზოგადოებული ნახატი გვიჩვენებს მცენარეულ და ცხოველურ უჯრედებს შორის მსგავსებას და განსხვავებას. ცხოველურ უჯრედზე ნაჩვენები თავისებურებების უმეტესობაზე დამატებით, მცენარეულ უჯრედს აქვს მემბრანით შემოსაზღვრული ორგანოიდები პლასტიდები. პლასტიდის ყველაზე მნიშვნელოვანი ტიპია ქლოროპლასტი, რომელიც ფოტოსინთეზში მონაწილეობს. მრავალ მცენარეულ უჯრედს აქვს დიდი ცენტრალური ვაკუოლი. ზოგიერთს შეიძლება ჰქონდეს ერთი ან ორი უფრო მცირე ვაკუოლი. მცენარეულ უჯრედს პლაზმური მემბრანის გარედან აქვს სქელი უჯრედის კედელი, დახვრეტილი არხებით, რომელთაც პლაზმოდესმები ეწოდება.

თუ თქვენ ახლა წინასწარ გადაათვალიერებთ ამ თავის დარჩენილ ნაწილს, 6.9 ნახატის მინიატურულ გამოსახულებებს ნახავთ მრავალჯერ განმეორებულს. ისინი მოცემულია როგორც საორიენტაციო დიაგრამები. თოთიეულ შემთხვევაში, პირველ პლანზე განსაკუთრებული ორგანოიდია წამონეული სწორედ იმ ფერით, რომლითაც ნახატ. 6.9-ზეა გამოსახული. როცა ჩვენ უფრო დაწვრილებით განვიხილავთ ცალკეულ ორგანოიდებს, საორიენტაციო დიაგრამა დაგეხმარებათ ამ სტრუქტურების მთელ უჯრედთან კავშირში გააზრებაში



მცენარეულ უჯრედში და არა ცხოველურში: ქლოროპლასტები ცენტრალური ვაკუოლი და ტონოპლასტი უჯრედის კედელი პლაზმოდესმა



(ა)პლაზმური მემბრანის *TEM.* *აქ სისხლის წითელ უჯრედზე პლაზმური მემბრანა ჩანს როგორც ორი მუქი ზოლის წყვილი, რომლებიც ერთმანეთისაგან გამოყოფილია ნათელი ზოლით.*

(ბ)პლაზმური მემბრანის სტრუქტურა

▲ *სურათი 6.8* ***პლაზმური მემბრანა.*** *პლაზმური მემბრანა და ორგანოიდების მემბრანები შედგება ფოსფოლიპიდების 2 შრისაგან (ორმაგი შრე), რომლებთანაც დაკავშირებულია ან მასში ჩაშენებულია სხვადასხვა ცილები. მემბრანის შიდა ნაწილში ფოსფოლიპიდების კუდები ჰიდროფობურია, მემბრანული ცილების შიდამემბრანული ნაწილები ასევე ჰიდროფობურია. ფოსფოლიპიდების თავები, ცილების გარეთა ნაწილები, ზედაპირული ცილები, ნახშირწყლების გვერდითა ჯაჭვები ჰიდროფილურია და კონტაქტში არიან წყლოვან გარემოსთან მემბრანის ორივე მხარეს. ნახშირწყლების გვერდითი ჯაჭვები ნანახია მხოლოდ პლაზმური მემბრანის გარეთა მხარეზე. მემბრანის სპეციფიური ფუნქციები დამოკიდებულია მასში არსებული ფოსფოლიპიდებისა და ცილების ტიპზე.*

ლობა უფრო მეტად იზრდება პროპორციულად, ვიდრე მისი ზედაპირის ფართობი. (ფართობი პროპორციულია ხაზობრივი სიდიდის კვადრატისა, მაშინ როცა მოცულობა პროპორციულია ხაზობრივი სიდიდის კუბისა). ასე რომ, რაც უფრო მცირეა საგანი, მით მეტია მისი ზედაპირის ფართობისა და მოცულობის შეფარდება **(სურათი 6.7)**.

ყოველი უჯრედის საზღვარზე შერჩევითი ბარიერის სახით ფუნქციონირებს პლაზმური მემბრანა, რომელიც საკმარისი რაოდენობით ატარებს ჟანგბადს, საკვებ ნივთიერებებსა და ნარჩენებს უჯრედის სრული მოცულობის მომსახურებისათვის **(სურათი 6.8)**. მემბრანის ყოველ კვადრატულ მიკრომეტრზე, მხოლოდ რამდენიმე განსაკუთრებული ნივთიერება გადალახავს მას ერთ წამში. უჯრედგარე გარემოსთან არსებული ქიმიური მიმოცვლის ნორმა შეიძლება არაადეკვატური იყოს ძალიან დიდი ციტოპლაზმის მქონე უჯრედის შესანარჩუნებლად. მოცულობის შესაფუთად საკმარისად დიდი ზედაპირული ფართობის ქონის საჭიროება, გვეხმარება უჯრედთა უმეტესობის მიკროსკოპული ზომების ახსნაში. დიდ ორგანიზმებს მცირე ორგანიზმებთან შედარებით, ჩვეულებრივ, უფრო დიდი უჯრედები კი არა აქვთ– უბრალოდ, მეტი უჯრედები აქვთ. ზედაპირის ფართობისა და მოცულობის შეფარდების საკმარისად მაღალი მაჩვენებელი განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია იმ უჯრედებში, რომლებიც ნივთიერებათა დიდ რაოდენობას მიმოცვლიან საკუთარ გარემომცველ არესთან, როგორც ეს ხდება კუჭ-ნაწლავის უჯრედებში. ასეთ უჯრედებს შეუძლიათ ჰქონდეთ მრავალი გრძელი, წვრილი ზედაპირული გამონაზარდი. მათ მიკროხაოები ეწოდება და ისინი ზედაპირის ფართობს ზრდიან მოცულობის საგრძნობლად მომატების გარეშე.

პროკარიოტული უჯრედები დაწვრილებით აღწერილი იქნება მე-18 და 27-ე თავებში (იხ.27.2 ცხრილი პროკარიოტებისა და ეუკარიოტების შედარებისათვის) და ასევე, პროკარიოტებსა და ეუკარიოტებს შორის არსებული შესაძლო ევოლუციური კავშირები განხილული იქნება 26-ე თავში. უჯრედის სტრუქტურის განხილვის უმეტესი ნაწილი, რომელიც ამ თავშია წარმოდგენილი, ეუკარიოტულ უჯრედებს ეხება.

ეუკარიოტული უჯრედის პანორამული ხედი

უკარიოტულ უჯრედს, გარეთა ზედაპირზე არსებული პლაზმური მემბრანის გარდა, აქვს ფართოდ გაშლილი და რთულად მოწყობილი შიდა მემბრანები, რომლებიც უჯრედს ყოფენ კომპარტმენტებად, განყოფილებებად – როგორებიცაა ადრე ნახსენები მემბრანებიანი ორგანოიდები. ეს მემბრანები უშუალოდ მონაწილეობენ უჯრედების მეტაბოლიზმში, რადგან ბევრი ფერმენტი სწორედ მემბრანაშია მოთავსებული. გარდა ამისა, უჯრედთა კომპარტმენტები განსხვავებული გარემოს არსებობას უზრუნველყოფენ, რაც სპეციფიკურ მეტაბოლურ ფუნქციებს ისე აადვილებს, რომ შეუთავსებელი პროცესები შეიძლება ერთდროულად მიმდინარეობდეს ერთი და იგივე უჯრედის შიგნით.

სხვადასხვა ტიპის მემბრანების არსებობა, უჯრედის ორგანიზაციისათვის არსებითია. ზოგადად, ბიოლოგიური მემბრანა შედგება ფოსფოლიპიდებისა და სხვა ლიპიდების ორმაგი შრისაგან. ლიპიდთა ამ ორმაგ შრეში ჩასმულია ან მის

ზედაპირებთან მიბმულია სხვადასხვანაირი ცილები (იხილეთ სურათი 6.8). მიუხედავად ამისა, მემბრანის ყოველ ტიპს ახასიათებს ლიპიდებისა და ცილების უნიკალური შემადგენლობა, რაც აღნიშნული მემბრანის სპეციფიკურ ფუნქციას შეესაბამება. მაგალითად, მიტოქონდრიად წოდებული ორგანოიდის მემბრანებში ჩასმული ფერმენტები უჯრედულ სუნთქვაში მონაწილეობენ.

ვიდრე ამ თავს გავაგრძელებდეთ, განიხილეთ ეუკარიოტული უჯრედების მიმოხილვა შემდეგ ორ ფურცელზე მოთავსებულ ნახატ 6.9-ზე. უჯრედის ეს განზოგადოებული დიაგრამები გვაცნობენ სხვადასხვა ორგანოიდებს და გვთავაზობენ უჯრედის რუკას იმ დეტალური მოგზაურობისათვის, რომელსაც ჩვენ ახლა უნდა შევუდგეთ. ნახატ 6.9-ზე ასევე შედარებულია ცხოველური და მცენარეული უჯრედები. მათ, როგორც ეუკარიოტულ უჯრედებს, გაცილებით უფრო ბევრი აქვთ საერთო ერთმანეთთან, ვიდრე ნებისმიერ პროკარიოტულ უჯრედთან. როგორც ხედავთ, მაინც არის მნიშვნელოვანი განსხვავებები ცხოველურ და მცენარეულ უჯრედებს შორის.

კონცეფცია შემოწმება 6.2

1. 6.9 ნახატის გულმოდგინედ მიმოხილვის შემდეგ, მოკლედ აღწერეთ შემდეგი ორგანოიდების სტრუქტურა და ფუნქცია: ბირთვი, მიტოქონდრია, ქლოროპლასტი, ცენტრალური ვაკუოლი, ენდოპლაზმური ბადე და გოლჯის აპარატი.

კონცეფცია 6.3

ეუკარიოტული უჯრედების გენეტიკური ინსტრუქციები მოთავსებულია ბირთვში და სრულდება რიბოსომებით

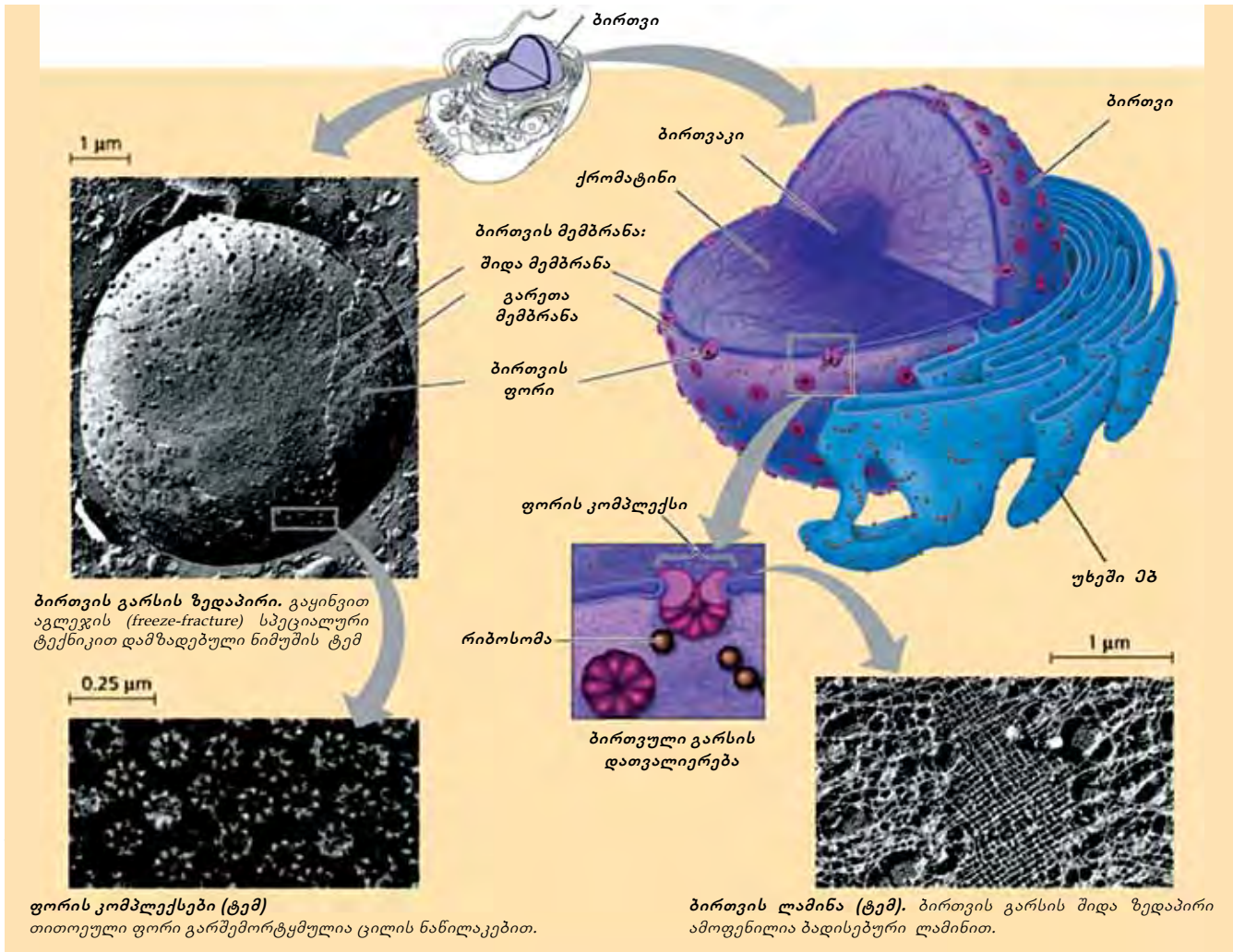
მოდით, უჯრედში ჩვენი დეტალური მოგზაურობის პირველ საფეხურზე, დავაკვირდეთ იმ ორ ორგანოიდს, რომლებიც მონაწილეობენ უჯრედის გენეტიკურ კონტროლში: ბირთვს, რომელშიც მოთავსებულია უჯრედის დნმ-ის უმეტესი ნაწილი და რიბოსომებს, რომლებიც დნმ-ის ინფორმაციას ცილების დასამზადებლად იყენებენ.

ბირთვი: უჯრედის გენეტიკური ბიბლიოთეკა

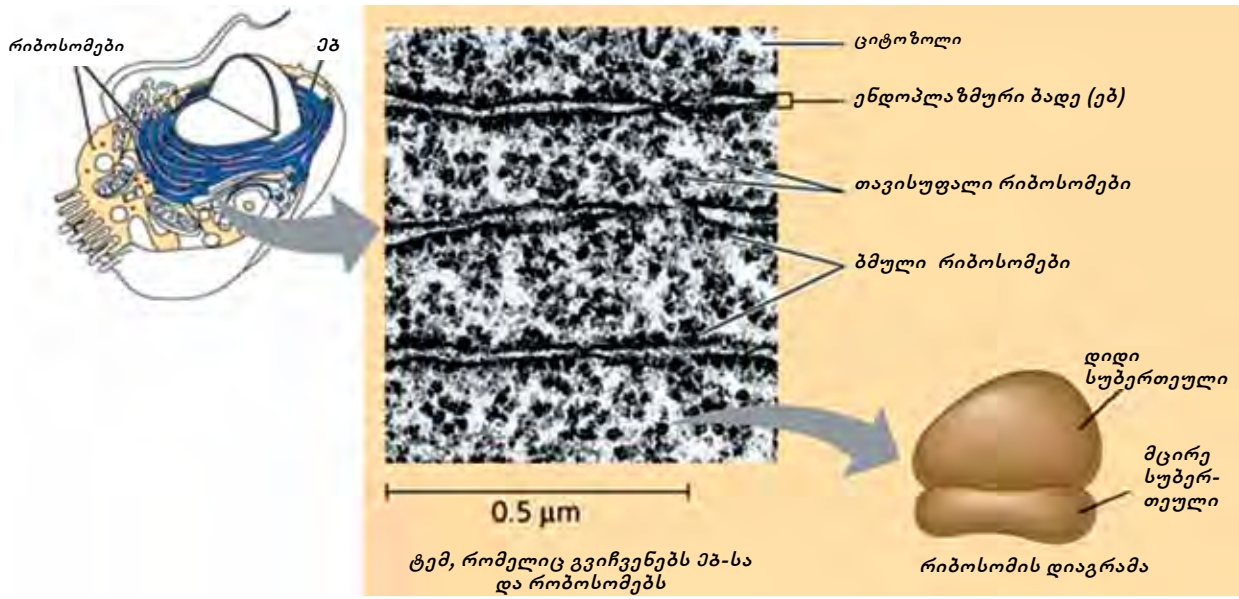
ბირთვი შეიცავს ეუკარიოტული უჯრედის გენების უმეტეს ნაწილს (ზოგიერთი გენი ლოკალიზებულია მიტოქონდრიასა და ქლოროპლასტებში). იგი, ჩვეულებრივ, ყველაზე კარგად შესამჩნევი ორგანოიდია ეუკარიოტულ უჯრედში, დაახლოებით 5 მკმ დიამეტრი აქვს. ბირთვის გარსი წარმოადგენს ორმაგ მემბრანას. ეს ორი მემბრანა, რომელთაგან თითოეული ცილებთან ასოცირებული ორმაგი ლიპიდური შრეა, ერთმანეთისაგან გამოყოფილია 20-40 ნმ სივრცით. გარსს გააჩნია ფორები, რომელთა დიამეტრი დაახლოებით 100 ნმ-ია. თითოეული ფორის ბაგესთან, ბირთვის გარსის შიდა და გარეთა მემბრანები უწყვეტად არის შეერთებული. რთული ცილოვანი სტრუქტურა, რომელსაც ფორის კომპლექსი ეწოდება, ყოველ ფორას შიგნიდან აქვს გამოკრული და გარკვეული სახის მაკრომოლეკულებისა და ნაწილაკების შესვლას და გამოსვლას არეგულირებს. ფორების გამოკლებით, ბირთვის ინტერიერისაკენ მყოფი გარსის მხარე ამოფენილია ბირთვის თხელი ფენით (ლამინით). იგი წარმოადგენს ცილოვანი ფილამენტების ბადისებურ რიგს, რომელიც ბირთვის გარსის მექანიკური განმტკიცებით, ბირთვის ფორმას ინარჩუნებს. ასევე დადასტურებულია ბირთვული მატრიქსის არსებობა, ბოჭკოვანი სტრუქტურისა, რომელიც ბირთვის ინტერიერში ყველა მიმართულებით არის გაჭიმული. (მე-19 თავში ჩვენ შევისწავლით გენეტიკური მასალის ორგანიზაციის პროცესში ბირთვული ლამინისა და მატრიქსის შესაძლო ფუნქციებს).

ბირთვის შიგნით დნმ ორგანიზებულია განცალკევებულ ერთეულებში, რომელთაც ქრომოსომები ეწოდება. ესენი არიან სტრუქტურები, რომლებიც გენეტიკურ ინფორმაციას შეიცავენ. ყოველი ქრომოსომა შედგება მასალისაგან, რომელსაც ეწოდება ქრომატინი, ცილებისა და დნმ-ის კომპლექსი. შეღებილი ქრომატინი, ჩვეულებრივ, როგორც სინათლის, ასევე ელექტრონულ მიკროსკოპში დიფუზური მასის სახით ჩანს. როცა უჯრედი გაყოფისათვის ემზადება, ქრომატინის წვრილი ძაფები ხვეულებად ექცევა (კონდენსირდება) და ხდება საკმარისად სქელი, რათა კარგად გამოჩნდეს (გამოირჩეს), როგორც ჩვეულებრივი განცალკევებული სტრუქტურები, რომლებსაც ჩვენ ვიცნობთ ქრომოსომებად. ყოველ ეუკარიოტულ სახეობას ქრომოსომათა დამახასიათებელი რიცხვი აქვს. მაგალითად, ადამიანის ტიპიურ უჯრედებს, 46 ქრომოსომა გააჩნია ბირთვში. გამონაკლისს წარმოადგენენ სასქესო უჯრედები (კვერცხუჯრედი, სპერმა), რომელთაც ადამიანებში მხოლოდ 23 ქრომოსომა აქვთ. ხილის ბუზის უჯრედთა უმეტესობა შეიცავს 8 ქრომოსომას, ხოლო მათივე სასქესო უჯრედები კი — 4-ს.

მოსვენების (არაგაყოფის) პროცესში მყოფი ბირთვის შესამჩნევ სტრუქტურებს წარმოადგენენ ბირთვაკები. ისინი ელექტრონულ მიკროსკოპში ჩანან ინტენსიურად შეღებილი გრანულებისა და ბოჭკოების მასის სახით, რომელიც ქრომატინის ნაწილს ესაზღვრება. აქ დნმ-იდან მოსული ინსტრუქციებით სპეციალური ტიპის რნმ სინთეზდება. მას რიბოსომულ რნმ-ს (რრნმ) უწოდებენ. ბირთვაკებში ციტოპლაზმიდან იმპორტირებული ცილები უერთდებიან რრნმ-ს და წარმოქმნიან რიბოსომის მცირე და დიდ სუბერთეულებს. შემდეგ, ეს სუბერთეულები ბირთვის ფორების მეშვეობით ბირთვიდან გადიან და ხვდებიან ციტოპლაზმაში, სადაც მცირე და დიდი სუბერთეულების გაერთიანებით მიიღება რიბოსომა. უჯრედში ზოგჯერ ორი ან მეტი ბირთვაკი არსებობს. მათი რიცხვი დამოკიდებულია სახეობასა და ასევე, უჯრე-



▲ *სურათი 6.10* **ბირთვი და მისი გარსი.** *ბირთვის შიგნით განლაგებულია ქრომოსომები ქრომატინის სახით (***დნმ** *და მასთან დაკავშირებული ცილები) და ერთი ან მეტი ბირთვაკი, რომელიც მონაწილეობს რიბოსომის სინთეზში. ბირთვის გარსი შედგება ორი მემბრანისგან, რომლების გამოყოფილია ერთმანეთისგან ვიწრო სივრცით. ის დაცვრეტილია ფორებით და ამოფენილია ბირთვის ლამინით.*



▲ *სურათი 6.11* **რიბოსომები.** *პანკრეასის უჯრედის ნაწილის ელექტრონული მიკროგრაფი გვიჩვენებს მრავალ რიბოსომას, როგორც თავისუფალს (ციტოზოლში), ისე ბმულს (ენდოპლაზმურ ბადეზე). რიბოსომის გამარტივებული დიაგრამა გვიჩვენებს მის ორ სუბერთეულს.*

დების გამრავლების ციკლის საფეხურზე. თანამედროვე კვლევები ვარაუდობენ, რომ ბირთვაკებს შეიძლება სხვა დამატებითი ფუნქციებიც ჰქონდეთ.

როგორც ჩვენ **სურათი 5.25-ზე** ვნახეთ, ბირთვი ცილის სინთეზს მართავს დნმ-დან წამოსული ინსტრუქციების შესაბამისად, საინფორმაციო რნმ-ის (სრნმ) სინთეზით. შემდეგ სრნმ ბირთვის ფორების გავლით ტრანსპორტირდება ციტოპლაზმაში. როგორც კი სრნმ ციტოპლაზმას მიაღწევს, რიბოსომები სრნმ-ის გენეტიკურ შეტყობინებას გადათარგმნიან სპეციფიკური პოლიპეპტიდის პირველად სტრუქტურად. გენეტიკური ინფორმაციის ეს ტრანსკრიპციისა და ტრანსლაციის პროცესები დაწვრილებით არის აღწერილი მე-17 თავში.

რიბოსომები: უჯრედში არსებული ცილის ფაბრიკები

რიბოსომები — რიბოსომული რნმ-ისა და ცილისაგან აგებული ნაწილაკები, არიან ორგანოიდები, რომლებიც ცილის სინთეზს ახორციელებენ **(სურათი 6.11)**. იმ უჯრედებში, რომელთათვისაც ცილის სინთეზი მაღალი ხარისხითაა დამახასიათებელი, რიბოსომათა რიცხვი დიდია. მაგალითად, ადამინის პანკრეასის უჯრედებში რამოდენიმე მილიონი რიბოსომაა. გასაკვირი არ არის, რომ უჯრედებს, რომლებშიც აქტიურად მიმდინარეობს ცილის სინთეზი, ასევე აქვთ ბირთვაკები. (დაიმახსოვრეთ, რომ ორივე, რიბოსომებიც და ბირთვაკებიც, სხვა ორგანოიდებისაგან განსხვავებით, მემბრანით შემოსაზღვრულები არ არიან).

ორ ციტოპლაზმურ ადგილზე ხდება რიბოსომებზე ცილის სინთეზი. **(იხ. სურათი 6.11)**. თავისუფალი რიბოსომები ციტოზოლშია შეტივტივებული, ხოლო ბმული რიბოსომები მიმაგრებულია ენდოპლაზმური ბადის ან კიდევ ბირთვის გარსის გარეთა მხარეზე. იმ ცილათა უმეტესობა, რომელთა სინთეზი თავისუფალ რიბოსომებზე ხდება, ციტოზოლში ფუნქციონირებს. ამის მაგალითს წარმოადგენენ ფერმენტები, რომლებიც შაქრის დაშლის პირველ საფეხურს აკატალიზებენ. ბმული რიბოსომები, ჩვეულებრივ, ასინთეზებენ ცილებს, რომლებიც განკუთვნილია ან მემბრანაში ჩასასმელად, ლიზოსომის მსგავს გარკვეულ ორგანოიდებში ჩასალაგებლად ან უჯრედიდან ექსპორტირებისათვის (სეკრეცია). უჯრედებს, რომლებიც სპეციალიზებულია ცილათა სეკრეციაზე, მაგალითად, პანკრეასის უჯრედებს, რომლებიც მომნელებელ ფერმენტებს გამოყოფენ, ჩვეულებრივ, ბმული რიბოსომების მაღალი პროპორცია ახასიათებს. ბმული და თავისუფალი რიბოსომები სტრუქტურულად სრულიად იდენტურებია და შეუძლიათ ამ როლების შენაცვლება. უჯრედები შეგუებულია თითოეული მათგანის გარკვეულ შეფარდებით რიცხვს, მაგრამ როგორც კი მეტაბოლიზმი იცვლება, ისინი ცვლიან დასასინთეზებელი ცილების ტიპს. თქვენ უფრო მეტს შეისწავლით რიბოსომების სტრუქტურასა და ფუნქციაზე მე-17 თავში.

კონცეფცია შემოწმება 6.3

1. რა როლს ასრულებენ რიბოსომები გენეტიკური ინსტრუქციების განხორციელებაში?
2. აღწერეთ ქრომატინისა და ბირთვაკების შემადგენლობა და თითოეული მათგანის ფუნქცია.

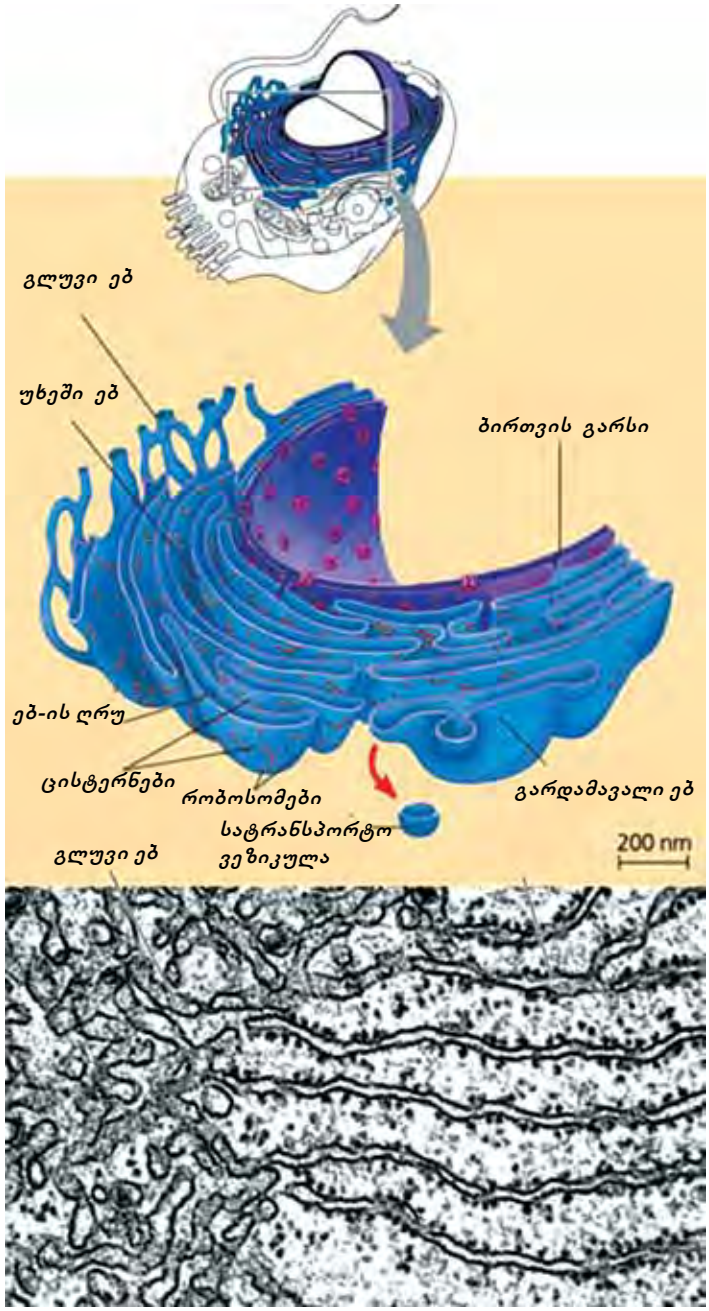
კონცეფცია 6.4

უჯრედში ენდომემბრანული სისტემა ცილების მოძრაობას არეგულირებს და მეტაბოლურ ფუნქციებს ასრულებს

ეუკარიოტული უჯრედის განსხვავებული მემბრანებიდან მრავალი მათგანი ენდომემბრანული სისტემის ნაწილია. აღნიშნული სისტემა მრავალნაირ ამოცანას ასრულებს უჯრედში. ეს ამოცანები მოიცავს ცილათა სინთეზსა და მათ ტრანსპორტს მემბრანებსა და ორგანოიდებში ან უჯრედის გარეთ, ლიპიდთა მეტაბოლიზმსა და მოძრაობას და შხამების დეტოქსიკაციას. ამ სისტემის მემბრანები დაკავშირებულია ან უშუალოდ ფიზიკური უწყვეტობით, ან ისეთი მემბრანული სეგმენტების გადაცემით, როგორებიცაა უმცირესი ვეზიკულები (მემბრანისაგან გაკეთებული ტომარები, ჩანთები). მიუხედავად ამ ურთიერთობებისა, სხვადასხვა მემბრანები სტრუქტურითა და ფუნქციით ერთმანეთისაგან განსხვავდებიან. გარდა ამისა, სისქე, მოლეკულური შემადგენლობა და მოცემულ მემბრანაში ცილების მიერ წარმოებული ქიმიური რეაქციების ტიპი ფიქსირებული არ არის, ისინი შეიძლება მრავალჯერ შეიცვალოს მემბრანის სიცოცხლის განმავლობაში. ენდომემბრანული სისტემა მოიცავს ბირთვის გარსს, ენდოპლაზმურ ბადეს, გოლჯის აპარატს, ლიზოსომებს, სხვადასხვა ტიპის ვაკუოლებს და პლაზმურ მემბრანას (ფაქტიობრივად, ფიზიკური მდებარეობით შიდა მემბრანა არაა, მაგრამ მიუხედავად ამისა, დაკავშირებულია ენდოპლაზმურ ბადესთან და სხვა შიდა მემბრანებთან). ჩვენ უკვე განვიხილეთ ბირთვის გარსი და ახლა ყურადღებას შევაჩერებთ ენდოპლაზმურ ბადესა და სხვა ენდომემბრანებზე, რომლებიც ენდოპლაზმური ბადიდან წარმოიშობა.

ენდოპლაზმური ბადე: მიოსინთეზური ფაბრიკა

ენდოპლაზმური ბადე (ებ) (რეტიკულუმი) არის მემბრანათა ისეთი ვრცელი ბადე, რომელიც მრავალ ეუკარიოტულ უჯრედში მთელი მემბრანების ნახევარზე მეტს მოიცავს. (სიტყვა ენ-



სურათი 6.12 ***ენდოპლაზმური ბადე (ებ).*** *ურთიერთდაკავშირებული მილაკებისა და ცისტერნებად წოდებული გაბრტყელებული ჩანთების მემბრანული სისტემა, ებ ასევე უწყვეტადაა დაკავშირებული ბირთვულ მემბრანასთან. (ნახატი გამოსახულებას წარმოგვიდგენს ჭრილში).* ER*-ს მემბრანა გარს აკრავს უწყვეტ კომპარტმენტს, რომელსაც* ER*-ს ღრუ (ან ცისტერნული სივრცე) ეწოდება. გრანულებიანი ენდოპლაზმური ბადის, რომლის გარე ზედაპირი რიბოსომებითაა მოჭედილი, გარჩევა გლუვისაგან შესაძლებელია ელექტრონულ მიკროგრაფზე (ტემ). სატრანსპორტო ვეზიკულები წარმოიქმნებიან გრანულებიანი ენდოპლაზმური ბადის იმ ადგილიდან, რომელსაც გარდამავალი* ER *ეწოდება და მოგზაურობენ გოლჯის აპარატისა და სხვა მიმართულებებისაკენ.*

დოპლაზმური ნიშნავს, „ციტოპლაზმის შიგნით", retikulumi - ლათინურია „ პატარა ბადე"). ენდოპლაზმური ბადე შედგება მემბრანული არხებისა და ცისტერნებად (ლათინურიდანმ — cisterna, რეზერვუარი სითხისათვის) წოდებული ჩანთების ქსელისაგან. ენდოპლაზმური ბადის მემბრანა ციტოზოლისაგან გამოყოფს მის შიდა განყოფილებას, რომელსაც ჰქვია ენდოპლაზმური ბადის ლუმენი (ღრუ) ან ცისტერნული სივრცე. და რადგან ენდოპლაზმური ბადის მემბრანა ბირთვის გარსთან უწყვეტად არის დაკავშირებული, გარსის ორ მემბრანას შორის არსებული სივრცე ასევე უწყვეტად უკავშირდება ენდოპლასმური ბადის ლუმენს **(სურათი 6.12)**.

არსებობს ენდოპლაზმური ბადის ორი განსხვავებული, თუმცა, მაინც უწყვეტად დაკავშირებული რეგიონი: გლუვი ენდოპლაზმური ბადე და გრანულებიანი ენდოპლაზმური ბადე. გლუვ ებ-ს ასე იმიტომ ჰქვია, რომ მის გარე ზედაპირზე რიბოსომები არ არის. გრანულებიან ებ-ს აქვს რიბოსომები, რომლებიც მემბრანის გარეთა ზედაპირზეა განლაგებული და ამის გამო, ელეტრონულ მიკროსკოპში ხორკლიანი ჩანს. როგორც უკვე აღვნიშნეთ, რიბოსომები ასევე მიმაგრებულია ბირთვის გარსის გარეთა მემბრანის (რომელიც ასევე გრანულებიანი ენდოპლაზმური ბადის გაგრძელებაა) ციტოპლაზმურ მხარეზე.

გლუვი ენდოპლაზმური ბადის ფუნქციები

სხვადასხვა ტიპის უჯრედებში გლუვი ებ სხვადასხვა მეტაბოლურ პროცესებში იღებს მონაწილეობას. ამ პროცესებს მიეკუთვნება ლიპიდების სინთეზი, ნახშირწყლების მეტაბოლიზმი და წამლებისა და შხამების დეტოქსიკაცია.

გლუვი ებ-ს ფერმენტები მნიშვნელოვანია ლიპიდთა სინთეზისათვის, ზეთების, ფოსფოლიპიდების და სტეროიდების ჩათვლით. ცხოველურ უჯრედებშიგლუვი ენდოპლაზმური ბადის მიერ სინთეზირებულ სტეროიდებს შორის არის ხერხემლიანთა სასქესო ჰორმონები და თირკმელზედა ჯირკვლის მიერ სინთეზირებული სხვადასხვანაირი სტეროიდული ჰორმონები. უჯრედები, რომლებიც, ფაქტობრივად, ასინთეზებენ და გამოყოფენ ამ ჰორმონებს, მაგალითად სათესლეებსა და საკვერცხეებში, მდიდარია გლუვი ER-ით. ეს არის სრტუქტურული თავისებურება, რომელიც ამ უჯრედების ფუნქციას შეესაბამება.

გლუვი ER-ის სხვა ფერმენტები წამლებისა და შხამების დეტოქციკაციის პროცესებში მონაწილეობენ, განსაკუთრებით ღვიძლის უჯრედებში. დეტოქციკაციის პროცესი, ჩვეულებრივ, მოიცავს წამლისათვის ჰიდროქსილის ჯგუფის დამატებას, რაც მათ უფრო ხსნადს ხდის და აადვილებს მათ გამოდევნას ორგანიზმიდან. სედატიური ფენობარბიტალი და სხვა ბარბიტურატები წარმოადგენენ იმ წამლების მაგალითს, რომლებიც ამგვარად მეტაბოლიზდებიან გლუვი ER-ის მიერ ღვიძლის უჯრედებში. ფაქტობრივად, ბარბიტურატები, ალკოჰოლი და მრავალი სხვა წამალი იწვევს გლუვი ენგოპლაზმური ბადისა და მასთან დაკავშირებული დეტოქსიკაციის ფერმენტების პროლიფერაციას, რაც ზრდის დეტოქსიკაციის ხარისხს. ეს, ზრდის წამლის მიმართ

ტოლერანტობას, რაც იმას ნიშნავს, რომ უფრო მაღალი დოზებია საჭირო ისეთი განსაკუთრებული ეფექტის მისაღწევად, როგორიცაა დამშვიდება. ასევე, რადგან ზოგ დეტოქსიკაციის ფერმენტს მოქმედების ფართო სპექტრი ახასიათებს, ერთი წამლის საპასუხოდ გლუვი ER-ის პროლიფერაციამ შეიძლება გამოიწვიოს სხვა წამლის მიმართ ტოლერანტობა. ბარბიტურატების უმართებულოდ გამოყენებამ, შეიძლება გამოიწვიოს გარკვეული ანტიბიოტიკებისა და სხვა სასარგებლო წამლების ეფექტურობის შემცირება.

გლუვი ებ ასევე ინახავს კალციუმის იონებს. მაგალითად, კუნთოვან უჯრედებში, სპეციალიზებული გლუვი ER-ის მემბრანა კალციუმის იონებს ქაჩავს ციტოზოლიდან ER-ის ლუმენში. როდესაც კუნთოვანი უჯრედი სტიმულირდება ნერვული იმპულსის მოქმედებით, კალციუმის იონები ER-ის მემბრანის გავლით, სწრაფად გადადიან ისევ უკან, ციტოზოლში და მონაწილეობენ კუნთოვანი უჯრედის შეკუმშვაში. სხვა ტიპის უჯრედებში, გლუვი ER-დან გამოყოფილი კალციუმის იონებით სხვადასხვაგვარი პასუხების გამოწვევა ხდება.

გრანულებიანი ებ-ის ფუნქციები

მრავალი ტიპის სპეციალიზებული უჯრედები გამოყოფენ ცილებს, რომლებიც გრანულებიან ER-ზე მიმაგრებულ რიბოსომებზე სინთეზდებიან. მაგალითად, პანკრეასის ზოგიერთი უჯრედი გამოყოფს ცილა ინსულინს, ჰორმონს, სისხლის მიმოქცევის სისტემაში. როდესაც პოლიპეპტიდური ჯაჭვი ბმულ რიბოსომაზე გაიზრდება, იგი ER-ის მემბრანაში არსებული ცილოვანი კომპლექსით წარმოქმნილი ფორის გავლით შეძვრება ებ-ის ლუმენში. როდესაც ახლად დასინთეზებული ცილა შეაღწევს ER-ის ლუმენში, იგი თავის ნატიურ კონფორმაციაში ეხვევა. სეკრეტორული ცილების უმეტესობა გლიკოპროტეინებია, ცილები, რომელთაც კოვალენტურად დაკავშირებული ნახშირწყლები აქვთ. ნახშირწყალი ცილას უკავშირდება ER-ის მემბრანაში ჩაშენებული სპეციალიზებული მოლეკულების მეშვეობით.

მას შემდეგ, რაც სეკრეტორული ცილა წარმოიქმნება, ებ მემბრანა მას იმ ცილებისაგან გამოყოფილად ინახავს, რომლებიც თავისუფალ რიბოსომებზე სინთეზდებიან და ციტოზოლში რჩებიან. ER-დან გამგზავრებული სეკრეტორული ცილები გაეხვევიან (შეიფუთებიან) ვეზიკულების მემბრანებში, რომლებიც ბუშტებივით წარმოიქმნებიან სპეციალიზებული რეგიონიდან. ამ უკანასკნელს შუალედური (გარდამავალი) ER ეწოდება (იხ. სურათი 6.12). ვეზიკულებს, რომლებიც უჯრედის ერთი ნაწილიდან მეორისაკენ მოძრაობენ, სატრანსპორტო ვეზიკულები ეწოდება. ჩვენ მათ შემდეგ ნაწილში შევისწავლით.

სეკრეტორული ცილების წარმოქმნის გარდა, გრანულებიანი ER არის უჯრედის მემბრანული ფაბრიკა. იგი იზრდება მისივე მემბრანაზე, მემბრანული ცილებისა და ლიპიდების დამატებით. როცა პოლიპეპტიდები, რომლებიც მემბრანულ ცილებად არის გამიზნული, წარმოიქმნებიან რიბოსომებზე, თვითონვე თავსდებიან ებ მემბრანაში და იქ კავდებიან თავიანთი ჰიდროფობური ნაწილებით. გრანულებიანი ენდოპლაზმური ბადე ასევე თვითონ ქმნის მის საკუთარ მემბრანულ ფოსფოლიპიდებს. ER-ის მემბრანაში ჩაშენებული ფერმენტები ფოსფოლიპიდებს ასინთეზებენ ციტოზოლში არსებული წინამორბედებისაგან. ER-ის მემბრანა ფართოვდება და სატრანსპორტო ვეზიკულების ფორმით გადაეცემა ენდომემბრანული სისტემის სხვა კომპონენტებს.

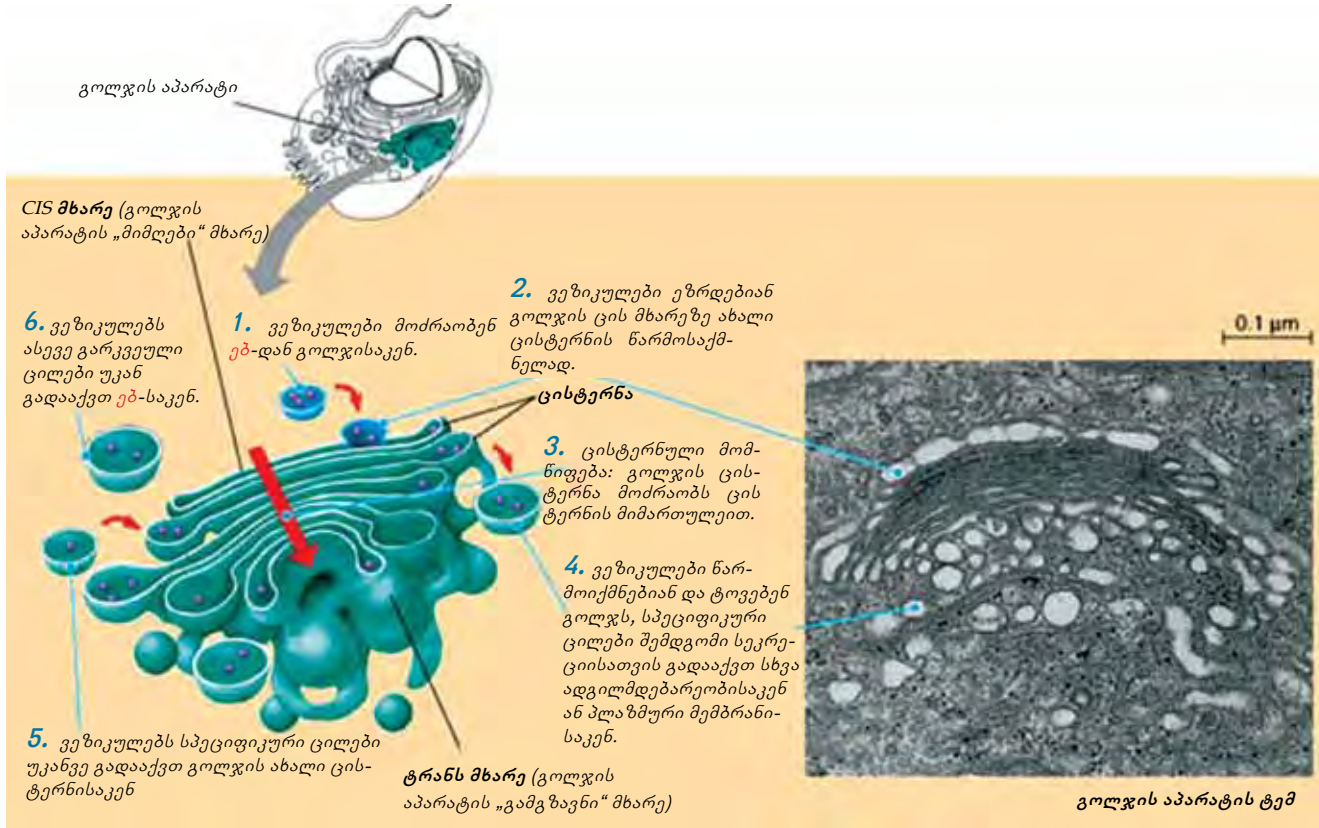
გოლჯის აპარატი: გადაზიდვისა და მიღების ცენტრი

ებ-ის დატოვების შემდეგ, მრავალი სატრანსპორტო ვეზიკულა მიემგზავრება გოლჯის აპარატისაკენ. ჩვენ შეგვიძლია გოლჯი მოვიაზროთ როგორც წარმოების, საქონლის საწყობის, დახარისხების და გადაზიდვის ცენტრი. აქ ხდება ებ-ის პროდუქტების სახეცვლილება და შენახვა და შემდეგ კი, დანიშნულების სხვა ადგილისაკენ გაგზავნა. გასაკვირი არ არის, რომ გოლჯის აპარატი განსაკუთრებით ვრცელია უჯრედებში, რომლებიც სეკრეციაზე არიან დასპეციალიზებული.

გოლჯის აპარატი შედგება ბრტყელი მემბრანული ჩანთებისაგან – ცისტერნებისაგან — რომლებიც თხელი სასენდვიჩე პურის გროვების მსგავსად გამოიყურებიან (სურათი 6.13 შემდეგ გვერდზე). უჯრედს შეიძლება ჰქონდეს მრავალი ან ასობით ასეთი ჩანთა. ცისტერნების გროვაში ყოველი ცისტერნის მემბრანა შიდა სივრცეს გამოყოფს ციტოზოლისაგან. გოლჯის აპარატის მახლობლად კონცენტრირებული ვეზიკულები დაკავებული არიან ნივთიერებების გადატანით გოლჯის ნაწილებსა და სხვა სტრუქტურებს შორის.

გოლჯის გროვებს მკვეთრად გამოხატული პოლარობა ახასიათებს. რაც გამოწვეულია გროვის მოპირდაპირე მხარეებზე ცისტერნების მემბრანების სისქისა და მოლეკულური შემადგენლობის სხვადასხვაობით. გოლჯის გროვების 2 პოლუსი მოიხსენიება როგორც ცის მხარე და ტრანს მხარე. ისინი შესაბამისად მოქმედებენ როგორც გოლჯის აპარატის მიმღები და გადამზიდავი ცენტრები. ცის მხარე ჩვეულებრივ, მოთავსებულია ER-თან ახლოს. სატრანსპორტო ვეზიკულებს ნივთიერებები გადააქვთ ებ-დან გოლჯის აპარატისაკენ. ვეზიკულებს, რომლებიც წარმოიქმნებიან ER-დან, შეუძლიათ თავიანთი მემბრანები და ლუმენების შიგთავსი დაუმატონ ცის ზედაპირს გოლჯის მემბრანასთან შერწყმით. ტრანს მხარე წარმოქმნის ვეზიკულებს, რომლებიც წყდებიან მას და სხვა მხარეებისაკენ მოგზაურობენ.

ER-ის პროდუქტები, ჩვეულებრივ, იცვლებიან მათი გადატანისას გოლჯის ცის რეგიონიდან ტრანსრეგიონში. ცილებმა და ფოსფოლიპიდებმა შეიძლება ცვლილება განიცადონ. მაგალითად, გოლჯის სხვადასხვა ფერმენტები ცვლიან გლიკოპროტეინების ნახშირწყლოვან ნაწილს. ნახშირწყლები ცილას პირველად ემატება გრანულებიან ER-ზე, ხშირად ეს ხდება პოლიპეპტიდის სინთეზის პროცესშივე. მიღებულ გლიკოპროტეინში ნახშირწყალი შემდეგ იცვლება, როცა ის გადაადგილდება ER-ის დანარჩენ ნაწილებსა და გოლჯში. გოლჯი მას აცლის შაქრის ზოგ მონომერს და მათ ადგილზე ანაცვლებს სხვას. გოლჯს ნახშირწყლების ფართო მრავალფეროვნების წარმოქმნა შეუძლია.



▲ *სურათი 6.13* **გოლჯის აპარატი.** *გოლჯის აპარატი შედგება ბრტყელი ჩანთების ან ცისტერნების გროვებისაგან, რომლებიც ებ-ს ცისტერნებისაგან განსხვავებით, ფიზიკურად ერთმანეთთან დაკავშირებულები არ არიან.. (ნახატზე წარმოდგენილია ხედი ჭრილში). გოლჯის გროვა ღებულობს და აგზავნის სატრანსპორტო ვეზიკულებს და პროდუქტებს, რომლებსაც ისინი შეიცავენ. გოლჯის გროვებს სტრუქტურული და ფუნქციური პოლარობა ახასიათებთ: ცის მხარით ისინი იღებენ ებ-ს პროდუქტების შემცველ ვეზიკულებს და ტრანს მხარე კი, პირიქით, გზავნის ვეზიკულებს. ცისტერნული მომწიფების მოდელის თანახმად, გოლჯის ცისტერნა თვითონ გამოდის „მოსამწიფებლად”, ცის მხარიდან მოძრაობს ტრანს მხარისაკენ და თან მიაქვს ზოგი ცილა. დამატებით, ზოგი ვეზიკულა ახდენს ფერმენტების განმეორებით ციკლში ჩართვას და ისინი თან მიაქვს წინ, ცისტერნის მოძრაობისას ახალი რეგიონისაკენ, სადაც მათი მოქმედებაა საჭირო (ტემ).*

მის დამაგვირგვინებელ სამუშაოზე დამატებით, გოლჯის აპარატი გარკვეულ მაკრომოლეკულებს თვითონ აწარმოებს. უჯრედების მიერ გამოყოფილი ბევრი პოლისაქარიდი სწორედ, გოლჯის პროდუქტია, პექტინისა და მცენარეული უჯრედის მიერ წარმოქმნილი სხვა არაცელულოზური პოლისაქარიდების ჩათვლით, რომელთაც მცენარეული უჯრედი თავის კედელში ცელულოზის გასწვრივ სვამს. (ცელულოზა წარმოიქმნება ფერმენტებით, რომლებიც ლოკალიზებულია პლაზმურ მემბრანაში და ამ წარმოქმნილ პოლისაქარიდს მემბრანა პირდაპირ ზედაპირის გარეთ აგროვებს). გოლჯის პროდუქტები, რომელთა სეკრეციაც უნდა მოხდეს, ტრანს ზედაპირიდან მიემგზავრებიან სატრანსპორტო ვეზიკულებში, რომლებიც საბოლოოდ პლაზმურ მემბრანას ერწყმიან.

გოლჯი მის პროდუქტებს საფეხურებრივად აწარმოებს და სრულყოფს. იგი ამას აკეთებს ცის და ტრანს რეგიონებს შორის არსებული განსხვავებული ცისტერნებით, რომლებიც ფერმენტთა განსაკუთრებულ ნაკრებს შეიცავენ. აქამდე, ჩვენ გოლჯს განვიხილავდით როგორც უძრავ სტრუქტურას, რომელიც დამუშავების სხვადასხვა საფეურებზე მყოფ პროდუქტებს ვეზიკულების საშუალებით ერთი ცისტერნიდან მომდევნოსაკენ აგზავნის. თანამედროვე კვლევები გვთავაზობენ გოლჯს, როგორც უფრო დინამიური სტრუქტურის ახალ მოდელს. ცისტერნული მომწიფების მოდელის მიხედვით, გოლჯის ცისტერნები, ფაქტობრივად, ვითარდებიან გოლჯის ცის ზედაპირიდან ტრანს ზედაპირისაკენ და ამ მოძრაობის პროცესში თან მიაქვთ და მოდიფიცირებას უკეთებენ თავიანთ ცილოვან ტვირთს. **სურათი 6.13** გვიჩვენებს ამ მოდელის დეტალებს.

სანამ გოლჯის გროვები თავიანთ პროდუქტებს გაისტუმრებენ ტრანს ზედაპირიდან ვეზიკულების გამობერვით, ისინი ახარისხებენ ამ პროდუქტებს და უჯრედის სხვადასხვა ნაწილებს უმიზნებენ. ამოსაცნობი მოლეკულური ეტიკეტი (იარლიყი), როგორიცაა ფოსფატის ჯგუფი, რომელიც გოლჯის პროდუქტებს ემატება, მას დახარისხებაში სწორედ ისევე ეხმარება, როგორც საფოსტო ეტიკეტის dl ?კოდი. დაბოლოს, გოლჯიდან გამოკვირტულ სატრანსპორტო ვეზიკულებს თავიანთ მემბრანებზე შეიძლება ჰქონდეთ გარეგანი მოლეკულები, რომლებიც „მისადგომ ადგილებს” ცნობენ

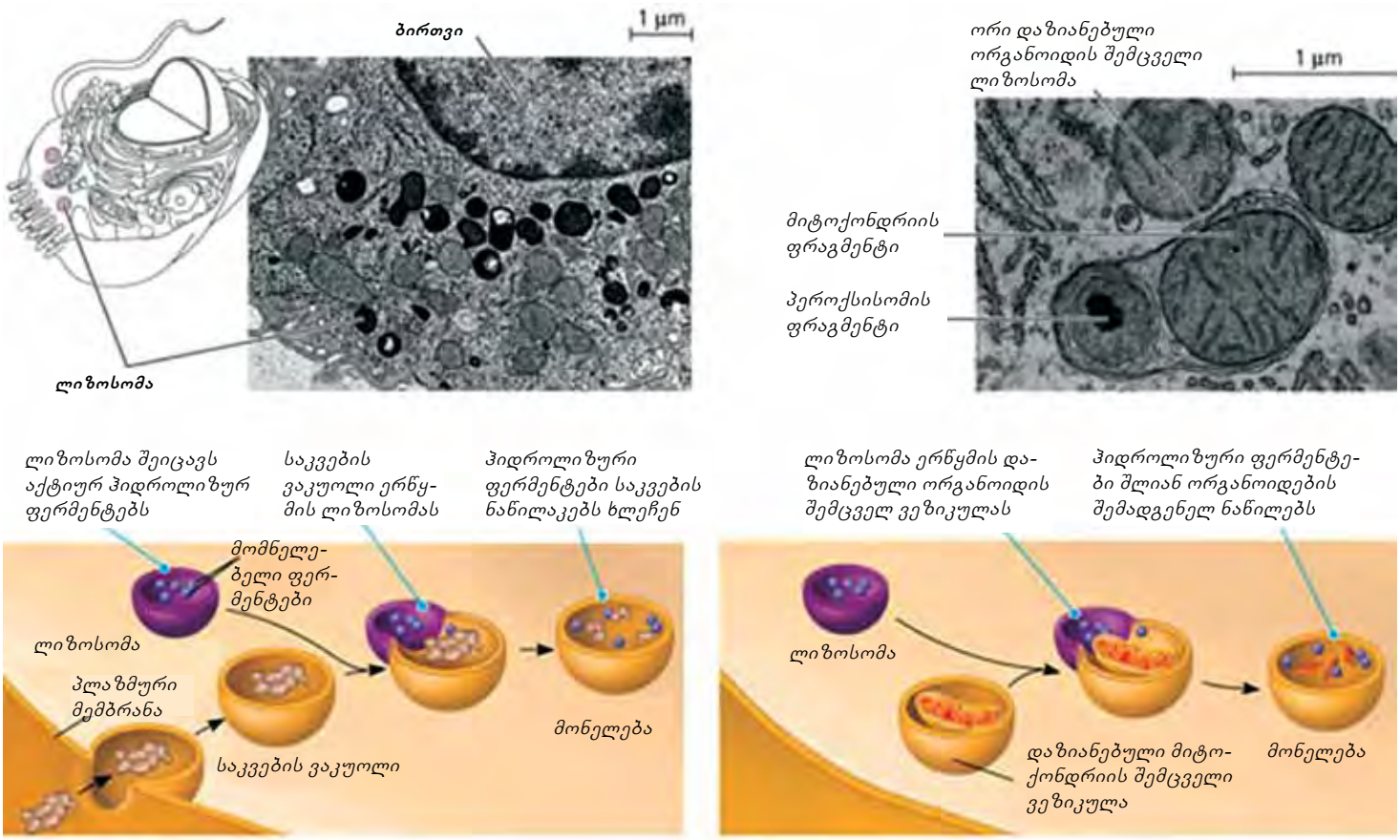
სპეციფიკური ორგანოიდების ან პლაზმური მემბრანის ზედაპირებზე და ასე დამიზნება სათანადოდ ხდება.

ლიზოსომები: მომნელებელი კომპარტმენტები

ლიზოსომები არის ჰიდროლიზური ფერმენტების მემბრანული ჩანთები, რომელთაც ცხოველური უჯრედი იყენებს ყველა სახის მაკრომოლეკულების მოსანელებლად. ლიზოსომური ფერმენტები ყველაზე კარგად ლიზოსომებში არსებულ მჟავა გარემოში მოქმედებენ. თუკი ლიზოსომა დაიშლება, ან კიდევ მისი შიგთავსი გამოჟონავს, გამოთავისუფლებული ფერმენტები ძალიან აქტიურები აღარ იქნებიან, რადგან ციტოზოლს ნეიტრალური პ გააჩნია. მიუხედავად ამისა, მრავალი ლიზოსომიდან ჭარბმა გაჟონვამ შეიძლება უჯრედი გაანადგუროს ავტომონელების პროცესით.

ჰიდროლიზური ფერმენტები და ლიზოსომების მემბრანები წარმოიქმნება გრანულებიან ებ-ზე და შემდგომი დამუშავებისათვის გადაიტანება გოლჯის აპარატში. საბოლოოდ, რამოდენიმე ლიზოსომა გამოიკვირტება გოლჯის აპარატის ტრანს ზედაპირიდან (იხ. სურათი 6.13). ლიზოსომური მემბრანის შიდა ზედაპირის ცილები და თვითონ მომნელებელი ფერმენტები დაშლისაგან დაცული არიან სამგანზომილებიანი კონფორმაციის ქონით, რომელიც ფერმენტული თავდასხმისაგან იცავს მოწყვლად ბმებს.

ლიზოსომები შიდაუჯრედულ მონელებას სხვადასხვაგვარად ახდენენ. ამება და მრავალი სხვა უმარტივესი იკვებება უფრო მცირე ორგანიზმების ან სხვა საკვები ნაწილაკების შთანთქმით.



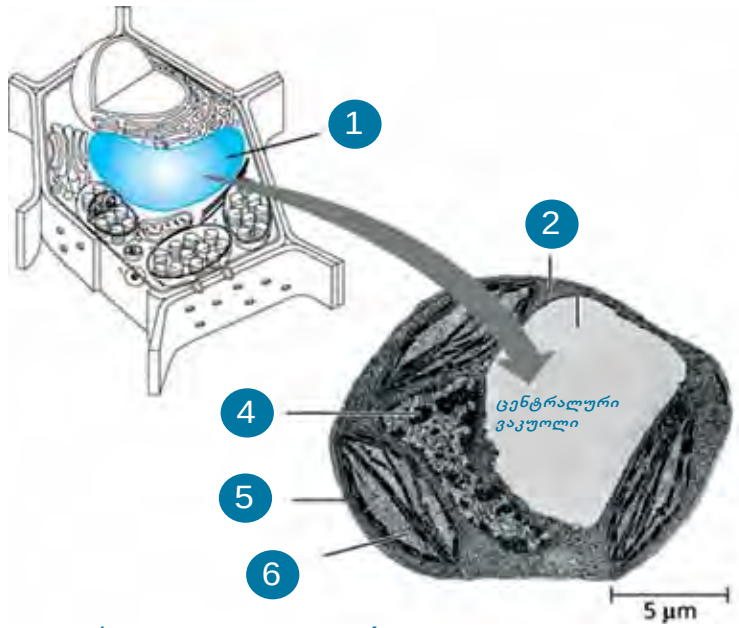
(ა) ფაგოციტოზი: *საკვების მომნელებელი ლიზოსომა (მარცხენა ნახატის წარწერები)*

(ბ) აუტოფაგია: *დაზიანებული ორგანოიდის დამშლელი ლიზოსომა (მარჯვენა ნახატის წარწერები)*

▲ *სურათი 6.14* ***ლიზოსომები.*** *ლიზოსომები ხლეჩენ (ჰიდროლიზს ახდენენ) უჯრედში მოხვედრილ ნივთიერებებს და ახდენენ შიდაუჯრედული ნივთიერებების განმეორებით ციკლში ჩართვას. (ა) ზედა ნაწილი, ვირთაგვის ამ მაკროფაგში (სისხლის თეთრი უჯრედის ტიპი) ლიზოსომა ძალიან მუქია სპეციფიკური საღებავის გამო, რომელიც ლიზოსომის შიგნით მონელების პროცესის შედეგად მიღებულ ერთ-ერთ პროდუქტთან რეაქციაში შედის (ტემ). მაკროფაგები ყლაპავენ ბაქტერიებსა და ვირუსებს და ლიზოსომების საშუალებით შლიან მათ. ქვედა ნაწილი, ეს დიაგრამა გვიჩვენებს ფაგოციტოზის პროცესის დროს ერთი ლიზოსომის შერწყმას საკვების ვაკუოლთან. (ბ) ზედა ნაწილი, ვირთაგვას ღვიძლის უჯრედის ციტოპლაზმაში ლიზოსომას შთანთქმული აქვს ორი დაზიანებული ორგანოიდი, მიტოქონდრია და პეროქსისომა აუტოფაგის პროცესში (ტემ). ამ დიაგრამის ქვედა ნაწილი გვიჩვენებს დაზიანებული მიტოქონდრიის შემცველ ვეზიკულასთან ლიზოსომის შერწყმის პროცესს.*

ამ პროცესს ფაგოციტოზი ეწოდება (ბერძნულიდან, phage-in - ჭამა და kytos - ჭურჭელი, აქ ნახმარია უჯრედისათვის). ამ გზით წარმოქმნილი საკვების ვაკუოლი შემდეგ ერწყმის ლიზოსომას, რომლის ფერმენტებიც საკვებს ინელებენ (სურათი 6.14ˇ). მონელების პროცესის შედეგად მიღებული პროდუქტები, მარტივი შაქრების, ამინომჟავების და სხვა მონომერების ჩათვლით, გადადიან ციტოზოლში და უჯრედის საკვები ხდებიან. **ფაგოციტოზი** ადამიანის ზოგი უჯრედისთვისაც არის დამახასიათებელი. მათ შორის არიან მაკროფაგები, სისხლის თეთრი უჯრედების ერთ-ერთი ტიპი, რომლებიც ბაქტერიებისა და სხვა თავდამსხმელების შთანთქმითა და მონელებით, სხეულს თავდაცვაში ეხმარებიან (იხ. სურათი 6.32).

ლიზოსომები თავიანთ ჰიდროლიზურ ფერმენტებს ასევე იყენებენ უჯრედის საკუთარი ორგანული მასალის განმეორებით ციკლში ჩასართავად. ამ პროცესს აუტოფაგია ეწოდება. აუტოფაგიის დროს, დაზიანებული ორგანოიდები ან კიდევ ციტოზოლის მცირე ნაწილი მემბრანით გარშემოირტყმება და ლიზოსომაც სწორედ ამ ვეზიკულას შეერწყმება (სურათი 6.14ბ). ლიზოსომის ფერმენტები შლიან გარშემორტყმულ მასალას და ორგანული მონომერები ბრუნდებიან ციტოზოლში კვლავ გამოსაყენებლად. ლიზოსომების დახმარებით, უჯრედის განახლება განუწყვეტლივ მიმდინარეობს. მაგალითად, ადამიანის ღვიძლის უჯრედი თავისი მაკრომოლეკულების ნახევარს ყოველ კვირაში ანახლებს.



1. *ცენტრალური ვაკუოლი*
2. *ციტოზოლი*
3. *ტონოპლასტი*
4. *ბირთვი ცენტრალური ვაკუოლი*
5. *უჯრედის კედელი*
6. *ქლოროპლასტი*

▲ *სურათი 6.15* ***მცენარეული უჯრედის ვაკუოლი.*** *ცენტრალური ვაკუოლი, ჩვეულებრივ, ყველაზე დიდი განყოფილებაა მცენარეულ უჯრედში. ციტოპლაზმა, ჩვეულებრივ, მიჯრილია ვაკუოლის მემბრანასა (ტონოპლასტი) და პლაზმურ მემბრანას შორის არსებულ ვიწრო ზოლში (ტემ).*

იმ ადამიანთა უჯრედები, რომელთაც ლიზოსომური დაგროვების (lysosomal storage diseases) მემკვიდრული დაავადება აქვთ, მოკლებული არიან იმ ჰიდროლიზური ფერმენტების ფუნქციობებს, რომლებიც, ჩვეულებრივ, ლიზოსომებში არსებობენ. ამ პათოლოგიის დროს ლიზოსომები იბერებიან მოუნელებელი სუბსტრატებით, რომლებიც სხვა უჯრედულ აქტივობებს აბრკოლებენ. მაგალითად, თეა-საქსის დაავადების დროს, ლიპიდის მომნელებელი ფერმენტი არ საერთოდ არ არის ან არააქტიურია და ტვინი ზიანდება მის უჯრედებში ლიპიდების დაგროვებით. საბედნიეროდ, ლიზოსომური დაგროვების დაავადებები, ჩვეულებრივ, იშვიათია პოპულაციაში.

ვაკუოლები: მრავალნაირად გამოყენებული კომპარტმენტები

მცენარეულ ან სოკოს უჯრედს შეიძლება ერთი ან რამოდენიმე ვაკუოლი ჰქონდეს. მიუხედავად იმისა, რომ ვაკუოლები ჰოდროლიზს ახდენენ და ამით ისინი ლიზოსომებს ემსგავსებიან, მათ ასევე სხვა ფუნქციების შესრულებაც შეუძლიათ. **საკვების ვაკუოლები**, რომლებიც ფაგოციტოზის გზით წარმოიქმნებიან, უკვე ვახსენეთ (იხ. სურათი 6.14ˇ). მტკნარი წყლის მრავალ უმარტივესს აქვს **კუმშვადი ვაკუოლი**, რომელიც ჭარბ წყალს უჯრედის გარეთ გადაქაჩავს, რითაც მარილებისა და სხვა მოლეკულების შესაბამის კონცენტრაციებს ინარჩუნებს (იხ. სურათი 7.14). მომწიფებული მცენარეული უჯრედი, ჩვეულებრივ, ერთ დიდ **ცენტრალურ ვაკუოლს** (სურათი 6.15) შეიცავს. იგი შემოსაზღვრულია მემბრანით, რომელსაც **ტონოპლასტი** ეწოდება. ცენტრალური ვაკუოლი ფორმირდება ენდოპლაზმური ბადისა და გოლჯის აპარატიდან წარმოქმნილი მცირე ვაკუოლების გაერთიანებით. ამის გამო, ვაკუოლი არის მცენარეული უჯრედის ენდომემბრანული სისტემის განუყოფელი ნაწილი. ყველა უჯრედული მემბრანის მსგავსად, ტონოპლასტიც გახსნილი ნივთიერებების შერჩევითად გამტარია. ვაკუოლის შიგნით არსებულ ხსნარებს წვენი ეწოდება. იგი შემადგენობით განსხვავდება ციტოზოლისაგან.

მცენარეული უჯრედის ცენტრალური ვაკუოლი მრავალმხრივი კომპარტმენტია. მას შეუძლია შეინახოს ისეთი ორგანული მოლეკულების მარაგი, როგორებიცაა თესლის სამარაგო უჯრედების ვაკუოლებში დაგროვებული ცილები. იგი ასევე არის, მცენარეული უჯრედის არაორგანული იონების — კალიუმისა და ქლორის მთავარი საცავი. მრავალი მცენარეული უჯრედი თავის ვაკუოლებს ასევე იყენებს მეტაბოლიზმის თანაპროდუქტების განსათავსებელ ადგილად, რადგან მათ შეუძლიათ უჯრედის საფრთხეში ჩაგდება, თუკი ციტოზოლში დაგროვდებიან. ზოგიერთი ვაკუოლი შეიცავს პიგმენტს, რომელიც უჯრედს ფერს აძლევს. ასეთებია გვირგვინის ფურცლის წითელი და ლურჯი პიგმენტები, რომლებიც ხელს უწყობენ დამმტვერავი მწერების ყვავილებისაკენ მიზიდვას.

ვაკუოლებს ასევე შეუძლიათ მცენარეებს მტაცებლებისაგან თავდასხმაში დაეხმარონ, რადგან ასეთ შემთხვევაში ისინი შეიცავენ ნივთიერებებს, რომლებიც შხამიანია ან უგემურია ცხოველებისათვის. მცენარეული უჯრედის ზრდაში ვაკუოლს მთავარი როლი ენიჭება. როცა ვაკუოლი წყალს იწოვს, უჯრედი იზრდება. ვაკუოლი უჯრედს აძლევს შესაძლებლობას გახდეს უფრო დიდი ახალ ციტოპლაზმაში მინიმალური შენატანით (დაბანდებით). დიდი ვაკუოლის გამო, ციტოზოლი ხშირად პლაზმურ მემბრანასა და ტონოპლასტს შორის არსებულ მხოლოდ მცირე ფენას იკავებს. ასე, რომ მემბრანის ზედაპირის შეფარდება ციტოზოლის მოცულობასთან დიდია, თვით დიდი მცენარეული უჯრედისთვისაც კი.

ენდომემბრანული სისტემა: მიმოხილვა

6.16 სურათი ენდომემბრანულ სისტემას მიმოიხილავს სხვადასხვა ორგანოიდების გავლით მემბრანული ცილებისა და ლიპიდების ნაკადის ჩვენებით. როცა მემბრანა გადაადგილდება ებ-დან გოლჯისაკენ და შემდეგ სხვა ადგილებისაკენ, მისი მოლეკულური შემადგენლობა და მეტაბოლური ფუნქციები იცვლება. უჯრედის კომპარტმენტულ ორგანიზაციაში ენდომემბრანული სისტემა არის რთული და დინამიკური მოთამაშე.

ჩვენ გავაგრძელებთ ჩვენს მოგზაურობას უჯრედში რამდენიმე მემბრანული ორგანოიდის განხილვით, რომლებიც ენდომემბრანულ სისტემასთან მჭიდროდ არ არიან დაკავშირებული, მაგრამ მნიშვნელოვან როლს თამაშობენ უჯრედის მიერ ენერგიის გარდაქმნის პროცესებში.

კონცეფცია შემოწმება 6.4

1. აღწერეთ გლუვ და გრანულებიან ებ-ებს შორის არსებული სტრუქტურული და ფუნქციური განსხვავებანი.
2. წარმოიდგინეთ ცილა, რომელიც ფუნქციობს ებ-ზე, მაგრამ გოლჯის აპარატში მოდიფიცირებას საჭიროებს ამ ფუნქციის შესასრულებლად. აღწერეთ ამ ცილის მიერ უჯრედში განვლილი გზა, მისი განმსაზღვრელი მრნმ-ის მოლეკულიდან დაწყებული.
3. როგორ უწყობენ ხელს სატრანსპორტო ვეზიკულები ენდომემბრანული სისტემის ერთიანობას?

კონცეფცია 6.5

მიტოქონდრია და ქლოროპლასტები ენერგიის ორთ ფორმას გარდაქმნიან მოხრეში

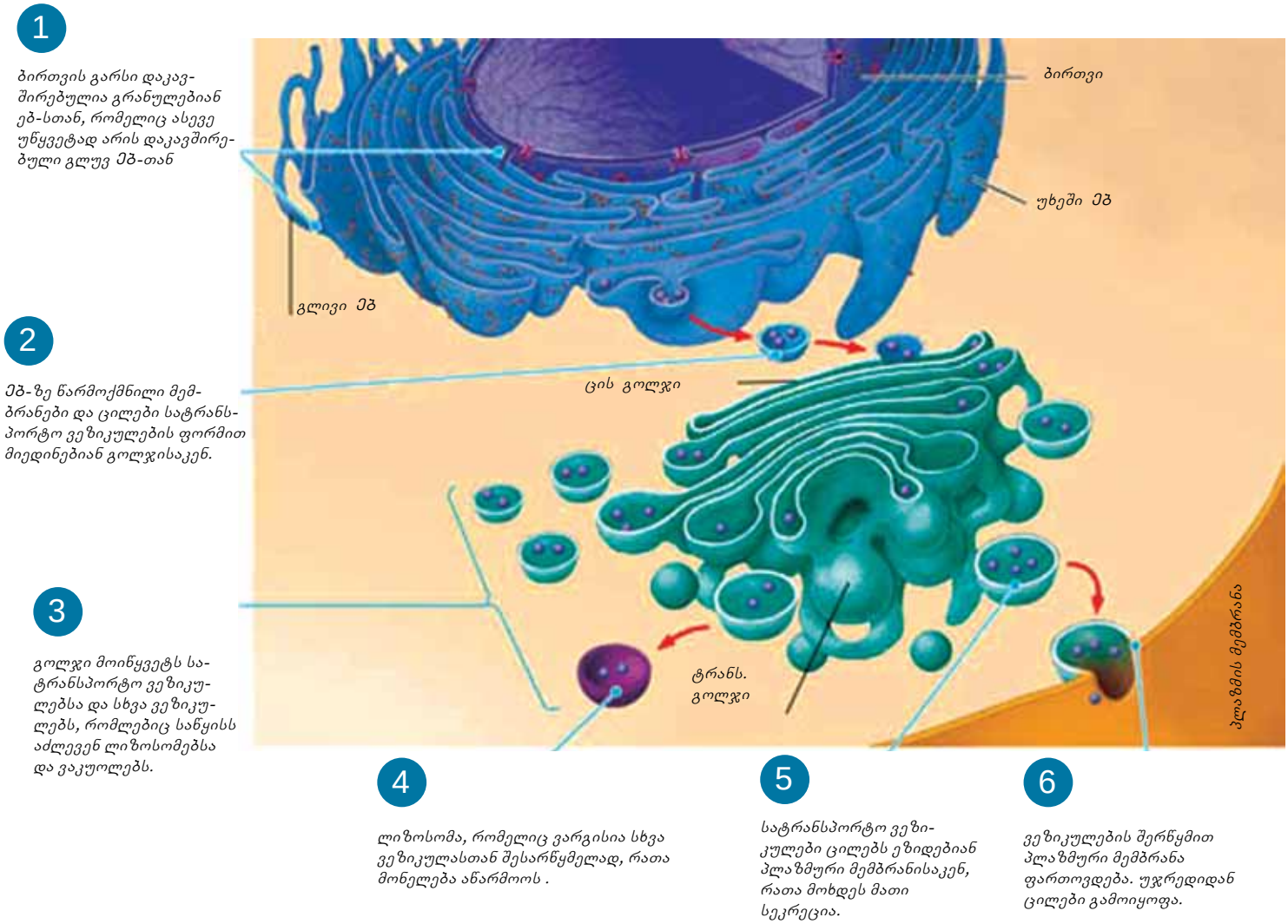
ორგანიზმები მათთვის საჭირო ენერგიას გარემომცველი არისაგან იღებენ და გარდაქმნიან. უკარიუტულ უჯრედებში, მიტოქონდრია და ქლოროპლასტები არის ის ორგანოიდები, რომლებიც ენერგიას ისეთ ფორმაში გარდაქმნიან, რომლის მუშაობისათვის გამოყენებაც უჯრედებს შეუძლია. **მიტოქონდრიები** უჯრედული სუნთქვის ადგილებია. ე.ი. იმ მეტაბოლური პროცესებისა, რომლებიც შაქრებიდან, ცხიმებიდან და სხვა საწვავებიდან ჟანგბადის დახმარებით გამოყოფილი ენერგიის ხარჯზე, ატფ-ს წარმოქმნიან. **ქლოროპლასტები**, რომლებიც მხოლოდ მცენარეებსა და წყალმცენარეებშია ნანახი, ფოტოსინთეზის ადგილებს წარმოადგენენ. ისინი მზის ენერგიას ქიმიურ ენერგიად გარდაქმნიან. ქლოროპლასტები მზის სინათლეს შთანთქავენ და მას იყენებენ ნახშირორჟანგისა და წყლისაგან ისეთი ორგანული ნაერთების სინთეზისათვის, როგორიც შაქრებია.

მიუხედავად იმისა, რომ მიტოქონდრიები და ქლოროპლასტები მემბრანით არიან შემოსაზღვრული, ისინი არ წარმოადგენენ ენდომემბრანული სისტემის ნაწილებს. ამ ორგანოიდთაგან თითოეულს, სულ მცირე, 2 მემბრანა აქვს. ეს უკანასკნელნი შიდა დაფარულ ნაწილს გამოყოფენ ციტოზოლისაგან. ამ ორგანოიდთა მემბრანული ცილები მხოლოდ ებ-ზე კი არ სინთეზდებიან, არამედ ისინი ასევე სინთეზდებიან ციტოზოლში არსებულ თავისუფალ რიბოსომებსა და იმ რიბოსომებზეც, რომლებიც უშუალოდ ამ ორგანოიდებშია მოთავსებული. მიტოქონდრიები და ქლოროპლასტები მხოლოდ რიბოსომებს კი არ შეიცავენ, არამედ, ასევე აქვთ დნმ-ის მცირე რაოდენობები. სწორედ ეს დნმ აპროგრამებს იმ ცილებს, რომლებისგანაც აგებულია ამ ორგანოიდების რიბოსომები. (ციტოზოლიდან იმპორტირებული ცილები, რომლებიც ორგანოიდების ცილების უმეტესობას წარმოადგენენ, პროგრამირდებიან ბირთვული დნმ-ით). მიტოქონდრიები და ქლოროპლასტები ნახევრადავტონომიური ორგანოიდებია. ისინი უჯრედში წარმოიქმნებიან და იზრდებიან. მე-9 და მე-10 თავებში ჩვენ ყურადღებას გავამახვილებთ მიტოქონდრიებისა და ქლოროპლასტების ფუნქციებზე. ამ ორგანოიდთა ევოლუციას განვიხილავთ 26-ე თავში. აქ კი, ამ ენერგიის გარდამქმნელების მხოლოდ სტრუქტურას შევეხებით.

ამ ნაწილში ჩვენ ასევე განვიხილავთ პეროქსისომას, მჟანგავ ორგანოიდს, რომელიც ასევე არ არის ენდომემბრანული სისტემის ნაწილი. მიტოქონდრიებისა და ქლოროპლასტების მსგავსად, პეროქსისომას თავისი ცილები ძირითადად ციტოზოლიდან შემოაქვს.

მიტოქონდრია: ქიმიური ენერგიის გარდაქმნა

მიტოქონდრია ნანახია თითქმის ყველა ეუკარიოტულ უჯრედში: მცენარეების, ცხოველების, სოკოებისა და უმარტივესების უჯრედების ჩათვლით. ზოგიერთ უჯრედს ერთი დიდი მიტოქონდრია აქვს, მაგრამ უფრო ხშირად, უჯრედში ასობით ან ათასობით მიტოქონდრიაა. მათი რიცხვი დამოკიდებულია უჯრედის მეტაბოლური აქტიობის დონეზე. მაგალითად, მოძრავ ან შეკუმშვად უჯრედებს, შესაბამისად, უფრო მეტი მიტოქონდრია აქვთ მოცულობის ერთეულზე, ვიდრე ნაკლე-



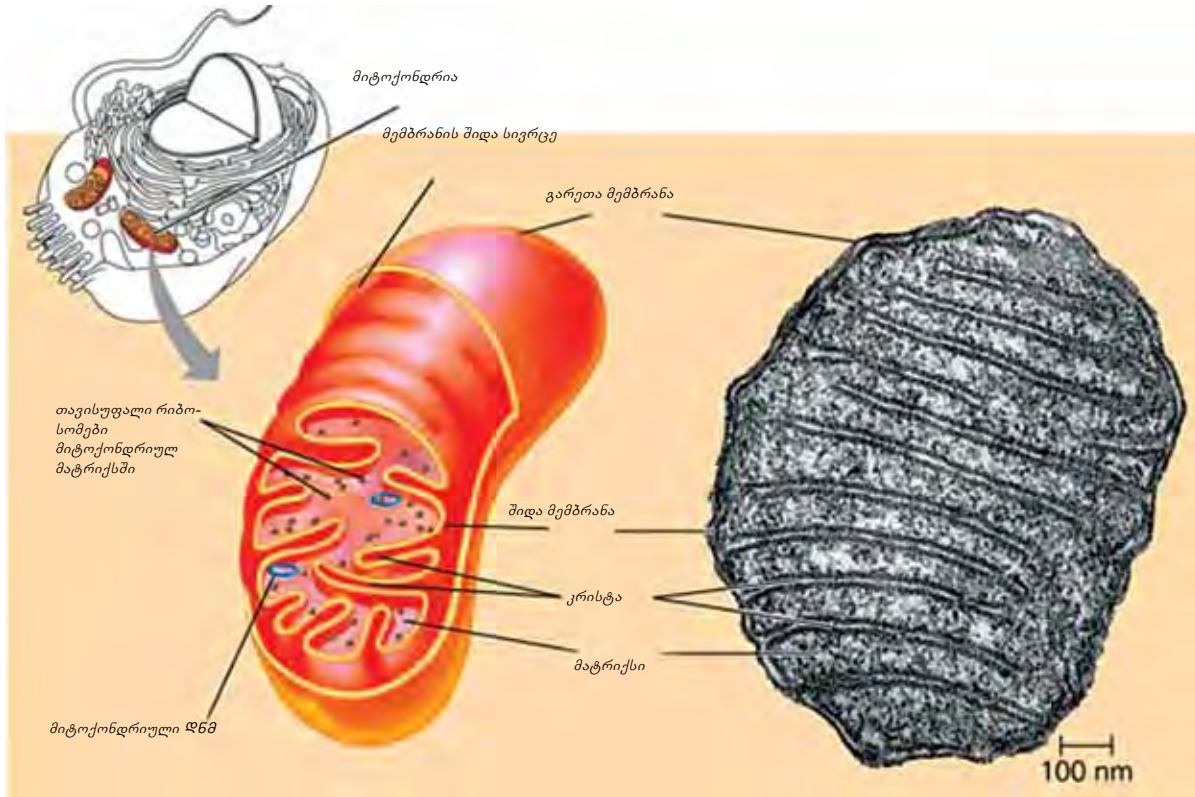
▲ *სურათი 6.16* ***მიმოხილვა:*** *ენდომემბრანული სისტემის ორგანოიდებს შორის ურთიერთდამოკიდებულებანი. წითელი ისრები გვიჩვენებენ მემბრანებისა და მათ მიერ შემოსაზღვრული მასალების მიგრაციის ზოგიერთ გზას.*

ბაქტიურ უჯრედებს. მიტოქონდრია დაახლოებით 1-10 მკმ სიგრძისაა. ცოცხალი უჯრედების რეალურ დროში დაკვირვებამ მკვდარი უჯრედების ელექტრონულ მიკროგრაფებზე გამოსახული უძრავი ცილინდრებისაგან განსხვავებით, გამოავლინა მიტოქონდრიის მოძრაობა უჯრედში, მისი ფორმის ცვლილება და ორად გაყოფა.

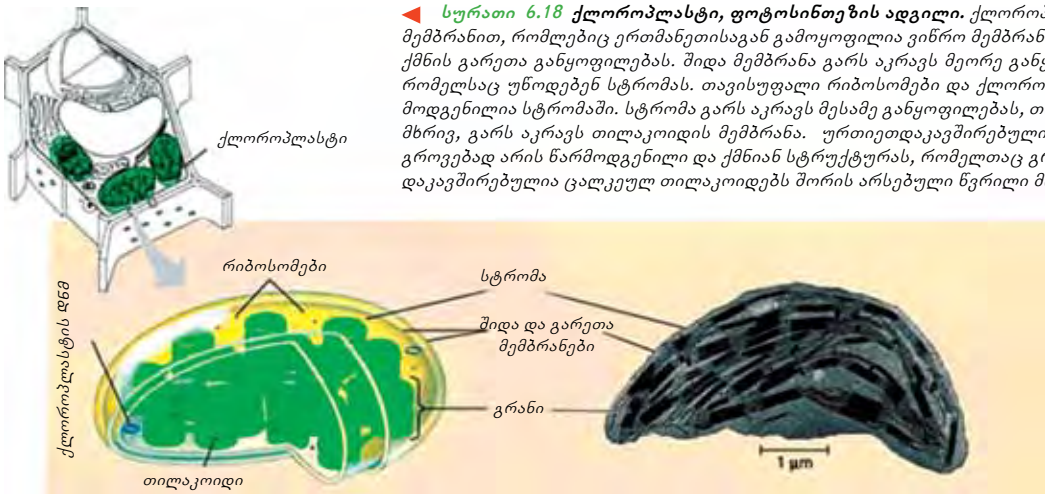
მიტოქონდრიას გარს აკრავს ორი მემბრანა, რომელთაგან თითოეული წარმოადგენს ორმაგ შრეს მასში ჩასმული უნიკალური ცილების კოლექციით (სურათი 6.17). გარეთა მემბრანა გლუვია, მაგრამ შიდა მემბრანა დაღარულია ნაკეცებით, რომელთაც **კრისტები** ეწოდება. შიდა მემბრანა მიტოქონდრიებს ყოფს 2 შიდა კომპარტმენტად. პირველი მათგანი არის მემბრანათაშორისი სივრცე, გარეთა და შიდა მემბრანებს შორის არსებული ვიწრო ადგილი. მეორე კომპარტმენტი, **მიტოქონდრიული მატრიქსი**, შემოსაზღვრულია შიდა მემბრანით. მატრიქსი შეიცავს ბევრ განსხვავებულ ფერმენტს და ასევე მიტოქონდრიულ ᲓᲜᲛ-სა და რიბოსომებს. უჯრედული სუნთქვის ზოგიერთი საფეხური სწორედ მატრიქსში კატალიზდება ფერმენტებით. სხვა ცილები კი, რომლებიც მონაწილეობას იღებენ სუნთქვაში, ატფ-ის წარმომქმნელ ფერმენტების ჩათვლით, ჩაშენებულია შიდა მემბრანაში. როგორც მეტად ჩაკეცილი ზედაპირები, კრისტები შიდა მიტოქონდრიული მემბრანის ზედაპირის ფართობს ზრდიან, რაც ამ ცილებისათვის ხელსაყრელია და ასე უჯრედული სუნთქვის პროდუქტიულობაც იზრდება. ეს არის კიდევ ერთი მაგალითი იმისა, რომ სტრუქტურა შეესაბამება ფუნქციას.

ქლოროპლასტები: სინათლის ენერგიის დაჭერა

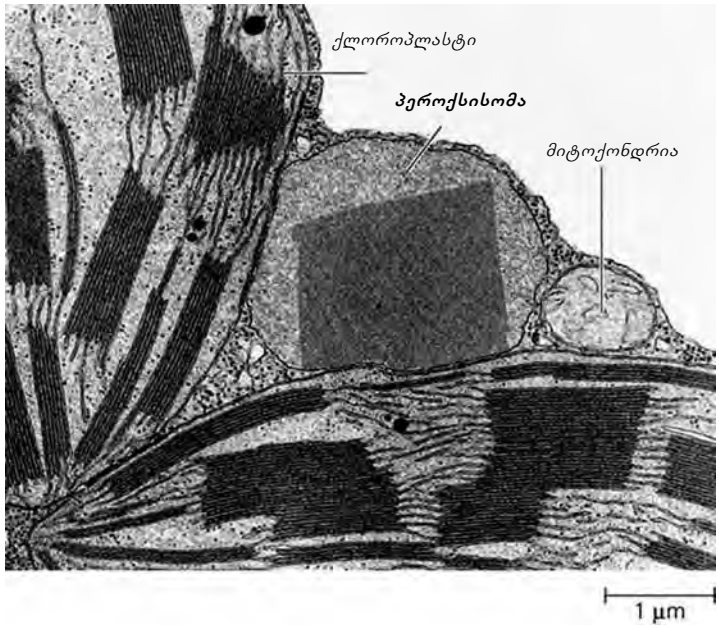
ქლოროპლასტი წარმოადგენს მჭიდროდ მონათესავე მცენარეული ორგანოიდების – პლასტიდების — ოჯახის განსაკუთრებულ წევრს. ამილოპლასტები არის უფერო პლასტიდები, რომლებიც სახამებელს (ამილოზა) ინახავენ, განსაკუთრებით, ფესვებსა და ტუბერებში. ქრომოპლასტები შეიცავენ პიგმენტებს, რომლებიც ხილსა და ყვავილებს ნარინჯისფერსა და ყვითელ ელფერს აძლევენ. ქლოროპლასტები შეიცავენ მწვანე პიგმენტ ქლოროფილს, და მასთან ერთად ფერმენტებსა და იმ სხვა მოლეკულებს, რომლებიც მონაწილეობენ შაქრის ფოტოსინთეზური გზით წარმოებაში. ეს ლინზის ფორმის მქონე ორგანოიდები, რომლებიც დაახლოებით 2-5 მკმ ზომისაა, ნანახია მცენარეებისა და წყალმცენარეების ფოთლებსა და სხვა მწვანე ორგანოებში (სურათი



▲ *სურათი 6.17* ***მიტოქონდრია, უჯრედული სუნთქვის ადგილი.*** *მიტოქონდრიის შიდა და გარეთა მემბრანები ნათლად ჩანან ნახატსა და მიკროგრაფზე (ტემ). კრისტები არის შიდა მემბრანის ნაკეცები. გამოსახულების ჭრილი გვიჩვენებს მემბრანებით დაკავშირებულ ორ განყოფილებას: მემბრანათაშორის სივრცეს და მიტოქონდრიულ მატრიქსს. თავისუფალი რიბოსომები ჩანს მატრიქსში მიტოქონდრიული გენომის (დნმ) მრავალი ასლიდან ერთ-ერთის გასწვრივ. დნმ-ის მოლეკულები, ჩვეულებრივ, წრიულია და შიდა მიტოქონდრიულ მემბრანასთან არის მიმაგრებული.*



◀ *სურათი 6.18* ***ქლოროპლასტი, ფოტოსინთეზის ადგილი.*** *ქლოროპლასტი შემოსაზღვრულია სულ მცირე 2 მემბრანით, რომლებიც ერთმანეთისაგან გამოყოფილია ვიწრო მემბრანათაშორისი სივრცით, რომელიც წარმოქმნის გარეთა განყოფილებას. შიდა მემბრანა გარს აკრავს მეორე განყოფილებას, რომელიც შეიცავს სითხეს, რომელსაც უწოდებენ სტრომას. თავისუფალი რიბოსომები და ქლოროპლასტული გენომის (დნმ) ასლები წარმოდგენილია სტრომაში. სტრომა გარს აკრავს მესამე განყოფილებას, თილაკოიდის სივრცეს, რომელსაც, თავის მხრივ, გარს აკრავს თილაკოიდის მემბრანა. ურთიერთდაკავშირებული თილაკოიდის ჩანთები (თილაკოიდები) გროვებად არის წარმოდგენილი და ქმნიან სტრუქტურას, რომელთაც გრანები ეწოდება. გრანები ერთმანეთთან დაკავშირებულია ცალკეულ თილაკოიდებს შორის არსებული წვრილი მილაკებით (ტემ).*



▲ *სურათი 6.19* ***პეროქსისომა.*** *პეროქსისომები დაახლოებით სფერულია და ხშირად აქვთ გრანულებიანი ან კრისტალებიანი გული (ბირთვი), რომელიც მიჩნეულია ფერმენტული მოლეკულების მჭიდრო კრებულად. ეს ფოთლის უჯრედის პეროქსისომაა. ყურადღება მიაქციეთ მის მახლობლად 2 ქლოროპლასტს და ერთ მიტოქონდრიას. ეს ორგანოიდები პეროქსისომებთან ერთად მოქმედებენ გარკვეულ მეტაბოლურ პროცესებში (ტემ).*

6.18).

ქლოროპლასტების შიგთავსი ციტოზოლიდან გამოყოფილია გარსით, რომელიც შედგება ერთმანეთისაგან ვიწრო მემბრანათაშორისი სივრცით გამოყოფილი, სულ მცირე 2 მემბრანისაგან. ქლოროპლასტის შიგნით არის მეორე მემბრანული სისტემა, რომელიც გაბრტყელებული, ურთიერთდაკავშირებული ჩანთების ფორმითაა წარმოდგენილი და ეწოდება თილაკოიდები. ზოგიერთ უბანში თილაკოდები, პოკერის ჩიპების მსგავსად, გროვებად არის წარმოდგენილი. თითოეულ ასეთ გროვას გრანი ეწოდება. თილაკოიდების გარშემო მყოფ სითხეს სტრომა ეწოდება. იგი შეიცავს ქლოროპლასტის დნმ-სა და რიბოსომებს, ასევე მრავალ ფერმენტს. მემბრანები ქლოროპლასტის სივრცეს სამ კომპარტმენტად ყოფენ: მემბრანათშორისი სივრცე, სტრომა და თილაკოიდის სივრცე. მე-10 თავში თქვენ შეისწავლით, ასეთი ტიპის კომპარტმენტული ორგანიზაცია თუ როგორ აძლევს ქლოროპლასტს სინათლის ენერგიის ქიმიურ ენერგიად გარდაქმნის საშუალებას ფოტოსინთეზის პროცესში,.

როგორც მიტოქონდრიის შემთხვევაში, მიკროგრაფზე ან სქემატურ დიაგრამაზე გამოსახული ქლოროპლასტის უძრავი და რიგიდული შესახედაობა არ შეესაბამება მის დინამიურ ქცევას ცოცხალ უჯრედში. ქლოროპლასტების ფორმები ცვალებადია და ისინი იზრდებიან და დროგამოშვებით ორად იყოფიან თავისივე კვლავწარმოებისათვის. ისინი მობილურები არიან და მიტოქონდრიასა და სხვა ორგანოიდებთან ერთად უჯრედში მოძრაობენ ციტოჩონჩხის (სტრუქტურული ქსელი, რომელსაც ჩვენ ამ თავში მოგვიანებით განვიხილავთ) ბილიკების გასწვრივ.

პეროქსისომები: დაჟანგვა

პეროქსისომა არის სპეციალური მეტაბოლური კომპარტმენტი, რომელიც ერთი მემბრანით არის შემოსაზღვრული (სურათი 6.19). პეროქსისომები შეიცავენ ფერმენტებს, რომელთაც სხვადასხვა სუბსტრატებიდან წყალბადი გადააქვთ ჟანგბადზე, თანაპროდუქტის სახით წყალბადის ზეჟანგის (H_2O_2) წარმოქმნით და სწორედ აქედან წარმოიქმნება ორგანოიდის სახელი. ამ რეაქციებს შეიძლება მრავალი განსხვავებული ფუნქცია ჰქონდეს. ზოგიერთი პეროქსისომა ჟანგბადს იყენებს ცხიმოვანი მჟავების უფრო მცირე მოლეკულებად დასახლეჩად, რომლებიც მერე შეიძლება გადატანილ იქნან მიტოქონდრიებისაკენ, სადაც ისინი უჯრედული სუნთქვის საწვავად გამოიყენება. ღვიძლში პეროქსისომები ახდენენ ალკოჰოლისა და სხვა მავნე ნივთიერებების დეტოქსიკაციას, შხამებიდან წყალბადის ჟანგბადზე გადატანით. პეროქსისომური მეტაბოლიზმის შედეგად წარმოქმნილი H_2O_2 თვითონვე არის ტოქსიკური, მაგრამ ორგანოიდი ასევე შეიცავს ფერმენტს, რომელიც მას წყლად გარდაქმნის. ერთი და იგივე სივრცეში მოთავსება ორივე ფერმენტისა: რომელთაგან ერთი წარმოქმნის წყალბადის ზეჟანგს და მეორე კი ამ ტოქსიკური ნაერთისაგან თავისუფლდება, არის კიდევ ერთი მაგალითი იმისა, თუ როგორი მნიშვნელოვანი და გადამწყვეტია უჯრედის კომპარტმენტული სტრუქტურა მისი ფუნქციებისათვის.

სპეციალიზებული პეროქსისომები, რომელთაც ეწოდება გლიოქსისომები, ნანახია მცენარეთა თესლების ცხიმის შემნახავ ქსოვილებში. ეს ორგანოიდები შეიცავენ ფერმენტებს, რომლებიც ცხიმოვანი მჟავების შაქრად გარდაქმნის ინიცირებას ახდენენ. ეს შაქარი, თესლზე ამოსულ ყლორტს შეუძლია ენერგიისა და ნახშირბადის წყაროდ გამოიყენოს, სანამ ის თვითონვე შეძლებს საკუთარი შაქრის წარმოებას ფოტოსინთეზის გზით.

ლიზოსომებისაგან განსხვავებით, პეროქსისომები ენდომემბრანული სისტემებისაგან არ წარმოიშობიან. ისინი უფრო დიდები იზრდებიან ციტოზოლში წარმოქმნილი ცილების, ებზე სინთეზირებული ლიპიდებისა და თვით პეროქსისომებში წარმოქმნილი ლიპიდების გაერთიანებით. მას შემდეგ რაც გარკვეულ ზომას მიაღწევენ, პეროქსისომები ორად იყოფიან და ასე იზრდება მათი რიცხვი.

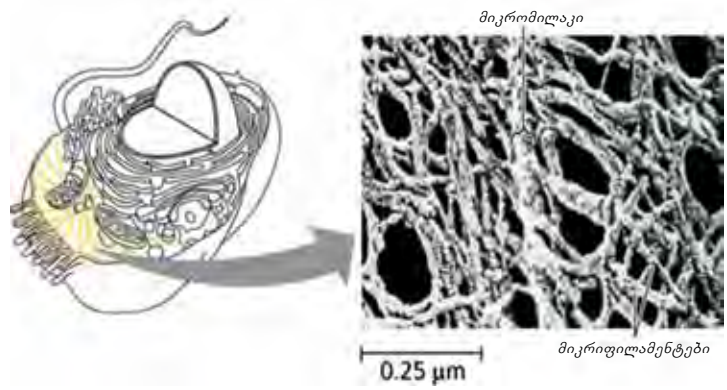
კონცეფცია შემოწმება 6.5

1. აღწერეთ ქლოროპლასტებისა და მიტოქონდრიების სულ მცირე, ორი საერთო დამახასიათებელი თვისება.
2. დაასახელეთ მიტოქონდრიებისა და ქლოროპლასტების დამახასიათებელი თვისებები, რომელთა გამოც ისინი მოთავსებულია ენდომემბრანული სისტემის ორგანოიდებისაგან გამოყოფილ კატეგორიაში.

კონცეფცია 6.6

ციტოჩონჩხი ისეთი მოქნილობის ქსელია, რომელიც უჯრედში სტრუქტურებისა და აქტივობების ორგანიზებას ახდენს

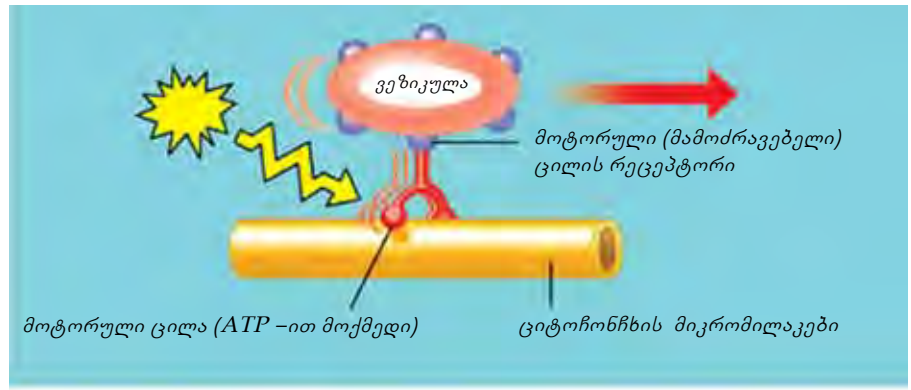
ელექტრონული მიკროსკოპის ადრეულ პერიოდში ბიოლოგები ფიქრობდნენ, რომ ეუკარიოტული უჯრედის ორგანოიდები ციტოზოლში თავისუფლად ტივტივებენ, მაგრამ ორივე ტიპის მიკროსკოპის, როგორც სინათლის, ასევე ელექტრონულის გაუმჯობესებამ გამოამჟღავნა **ციტოჩონჩხის** არსებობა. ეს არის ბოჭკოების ქსელი, რომლიც გავრცელებულია მთელ ციტოპლაზმაში. (სურათი 6.20). ციტოჩონჩხი, რომელიც მთავარ როლს თამაშობს უჯრედის სტრუქტურებისა და აქტივობების ორგანიზებაში, სამი ტიპის მოლეკულური სტრუქტურისაგან შედგება. ესენია: მიკრომილაკები, მიკროფილამენტები და შუალედური ფილამენტები (ცხრილი 6.1).



▲ სურათი 6.20 **ციტოჩონჩხი.** ამ ტემ-ზე, რომელიც სიღრმითი ამოტვიფვრის (დეეპ-ეტცჰინგ) მეთოდით არის მომზადებული, უფრო მსხვილი, ღრუიანი მიკრომილაკები და უფრო წვრილი, მყარი მიკროფილამენტები ჩანს. ციტოჩონჩხის მესამე კომპონენტი, შუალედური ფილამენტები აქ არ ჩანს.

ციტოჩონჩხის დანიშნულება: საყრდენი, მობრაობა და რეგულაცია

ციტოჩონჩხის ყველაზე მკვეთრად გამოხატული ფუნქციაა უჯრედისათვის მექანიკური საყრდენის უზრუნველყოფა და მისი ფორმის შენარჩუნება. ეს განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია ცხოველური უჯრედებისათვის, რადგან მათ უჯრედის კედელი არ გააჩნია. ციტოჩონჩხის საუცხოო ძალა და ელასტიკურობა მისი არქიტექტურითაა განპირობებული. გეოდეზიური გუმბათის მსგავსად, ციტოჩონჩხის დასტაბილურება ხდება იმ წონასწორობით, რომელიც მყარდება მისი ელემენტების მიერ გამოწვეულ საპირისპირო ძალებს შორის. და სწორედ ისევე, როგორც ცხოველის ჩონჩხი ახდენს სხეულის სხვა ნაწილების ადგილმდებარეობის დაფიქსირებას, ციტოჩონჩხიც მრავალი ორგანოიდისა და თვით ციტოზოლური ფერმენტების მოლეკულებისათვის დასამაგრებელ ადგილებს უზრუნველყოფს. თუმცა, ციტოჩონჩხი უფრო დინამიურია, ვიდრე



(ა) მამოძრავებელ ცილებს, რომლებიც უკავშირდებიან ორგანოიდებზე არსებულ რეცეპტორებს, შეუძლიათ ეს ორგანოიდები „ატარონ" მიკრომილაკების, ან ზოგიერთ შემთხვევაში, მიკროფილამენტების გასწვრივ. (ზედა ნახატის წარწერები)

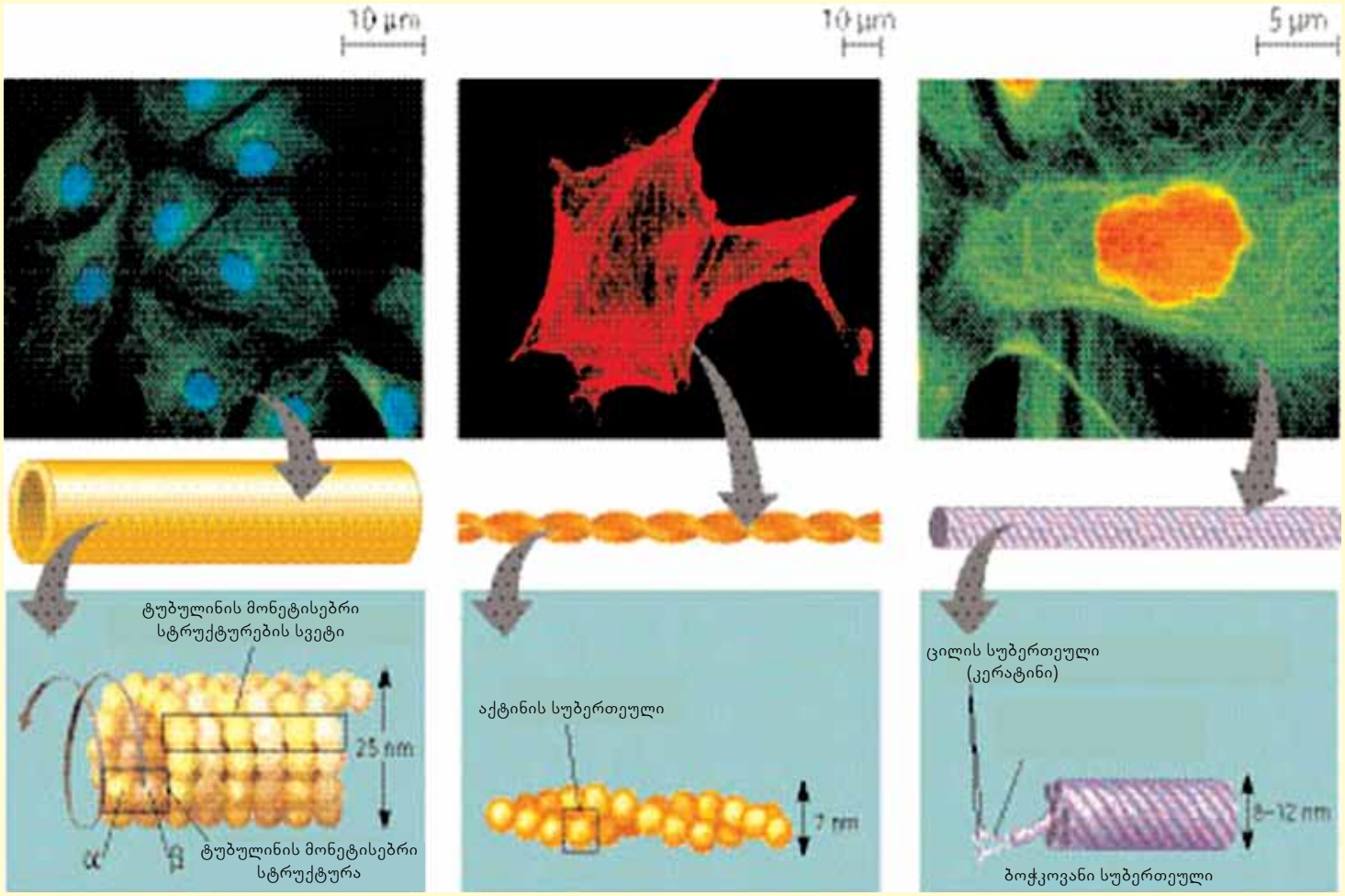


(ბ) ნეიროტრანსმიტერების შემცველი მიკრომილაკები გადაადგილდებიან ნერვული უჯრედის აქსონების ბოლოებისაკენ (ა)-ში მოცემული მექანიზმით. კალმარის გიგანტური აქსონის მემ-ზე, მიკრომილაკების გასწვრივ მოძრავი ორი ვეზიკულის დანახვაა შესაძლებელი. (ექსპერიმენტის გამოყოფილი ნაწილი ადასტურებს, რომ ისინი ნამდვილად მოძრაობენ)

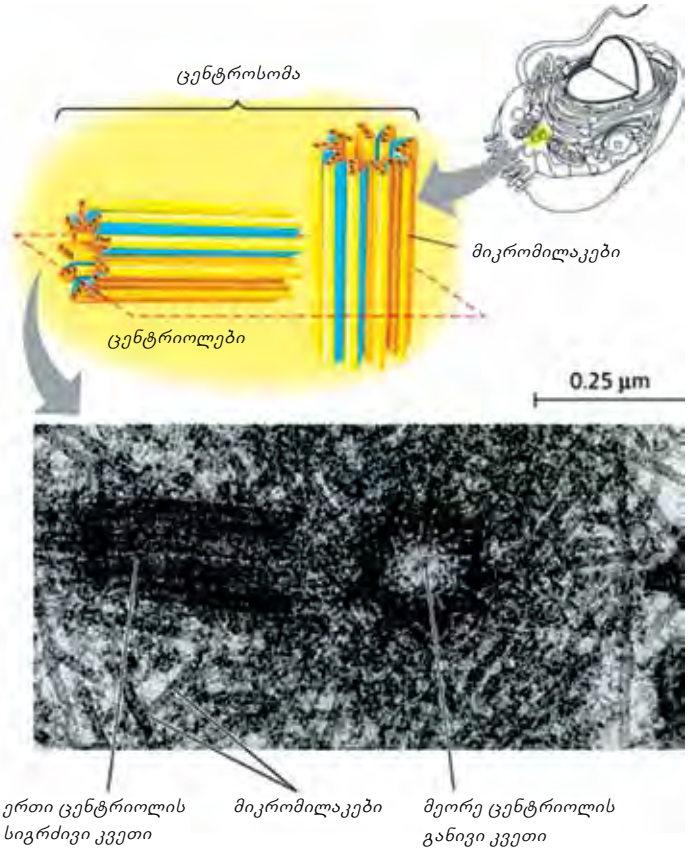
▲ სურათი 6.21 **მამოძრავებელი ცილები და ციტოჩონჩხი**

ცხრილი 6.1 ციტოჩონჩხის სტრუქტურა და ფუნქცია

თვისებები	მიკრომილაკები (ტუბულინის პოლიმერები)	მიკროფილამენტები (აქტინის ფილამენტები)	შუალედური ფილამენტები
სტრუქტურა	ღრუიანი მილები; კედელი შედგება ტუბულინის მოლეკულების 13 სვეტისაგან	აქტინის 2 ურთიერთგადახლართული ძაფი: თითოეული აქტინის სუბერთეულების პოლიმერია	ბოჭკოვანი ცილები ზესპირალურად დახვეული უფრო მსხვილი ბაგირის სახით
დიამეტრი	25 ნმ 15 ნმ–იანი ღრუით	7 ნმ	8-12 ნმ
ცილათა სუბერთეულები	α ტუბულინისაგან და β ტუბულინისაგან შემდგარი ტუბულინი	აქტინი	უჯრედის ტიპის მიხედვით, კერატინის ოჯახის მრავალ ნაირი განსხვავებული ცილიდან ერთი მათგანი
მთავარი ფუნქციები	უჯრედის ფორმის შენარჩუნება (შეკუმშვა-მედეგი „კოჭები“) უჯრედის მოძრაობა (როგორც წამწამებში ან შოლტებში) ქრომოსომათა მოძრაობა უჯრედის გაყოფის დროს ორგანოიდების მოძრაობები	უჯრედის ფორმის შენარჩუნება (დაჭიმულობის წარმომქმნელი ელემენტები) უჯრედის ფორმის ცვლილებები კუნთების შეკუმშვა ციტოპლაზმური დინება უჯრედის მოძრაობა (როგორც ცრუფეხიანებში) უჯრედის გაყოფა (ღარის წარმონაქმნა, გახლეჩვა)	უჯრედის ფორმის შენარჩუნება (დაჭიმულობის წარმომქმნელი ელემენტები) ბირთვისა და სხვა გარკვეული ორგანოიდების დამაგრება ბირთვის თხელი ფენის წარმოქმნა



უჯრედული ბიოლოგიის შემსწავლელ მეცნიერებს უყვართ ფიბრობლასტების მიკროგრაფების გამოკვლევა. ექსპერიმენტისას ჩვენთვის საინტერესო სტრუქტურა ინიშნება ფლუერესენტული ნიშნულით.



▲ *სურათი 6.22* ***წყვილი ცენტრიოლის შემცველი ცენტროსომა.*** *ყველა ცხო ველურ ურედს წყვილი ცენტრიოლი აქვს. ისინი მოთავსებულია ცენტროსომაში, ბირთვის ახლო მდებარე რეგიონში, სადაც უჯრედის მიკრომილაკები იწყება. ცენტრიოლები, რომელთაგან თითოეულის დიამეტრი დაახლოებით 250 ნმ-ია (25 მკმ), ერთმანეთის მიმართ სწორი კუთხითაა განლაგებული და თითოეული მათგანი შედგება მიკრომილაკების სამწევრიანი 9 ნაკრებისაგან. ნახატის ლურჯი ნაწილები შეესაბამება არატუბულინურ ცილებს, რომლებიც მიკრომილაკოვან ტრიპლეტებს აერთებენ (ტემ).*

ცხოველის ჩონჩხი. ის შეიძლება სწრაფად დაიშალოს უჯრედის ერთ ნაწილში და ისევ აეწყოს ახალ ადგილზე, რითაც უჯრედის ფორმას ცვლის.

ციტოჩონჩხი ასევე ჩართულია ზოგიერთი სახის უჯრედის მოძრაობაშიც. ტერმინი უჯრედის მოძრაობა მოიცავს ორივეს, როგორც უშუალოდ უჯრედის ადგილმდებარეობის ცვლილებებს, ასევე უჯრედის ნაწილების უფრო შეზღუდული სახის მოძრაობებსაც. უჯრედის მოძრაობა, ჩვეულებრივ, საჭიროებს ციტოჩონჩხის ურთიერთმოქმედებას იმ ცილებთან, რომელთაც მამოძრავებელ (მოტორულ) ცილებს უწოდებენ. ასეთი ტიპის უჯრედული მოძრაობის მაგალითები უხვადაა. ციტოჩონჩხის ელემენტები და მამოძრავებელი ცილები პლაზმური მემბრანის მოლეკულებთან ერთად მუშაობენ, რათა მთელ უჯრედს უჯრედგარე ბოჭკოების გასწვრივ მოძრაობის საშუალება მისცენ. მამოძრავებელი ცილები იწვევენ წამწამებისა და შოლტების მოძრაობას მათში არსებული მიკრომილაკების შეკუმშვითა და მათი ერთმანეთის მიყოლებით მოძრაობაში მოყვანით. მსგავსი მექანიზმი მიკროფილამენტების მონაწილეობით იწვევს კუნთოვანი უჯრედების შეკუმშვას. უჯრედის შიგნით ვეზიკულები თავიანთი დანიშნულების ადგილისაკენ ხშირად მოგზაურობენ ციტოჩონჩხის მიერ უზრუნველყოფილი „მონო რელსების" გასწვრივ. ამის მაგალითია ნეირომგადამცემების მოლეკულების შემცველი ვეზიკულების მიგრირება აქსონთა ბოლოებისაკენ. აქსონი არის ნერვული უჯრედის გრძელი მორჩი, რომელიც ნეირომგადამცემების მოლეკულებს, როგორც ქიმიურ სიგნალს, ნერვული უჯრედების მახლობლად გამოათავისუფლებს (სურათი 6.21). ვეზიკულები, რომლებიც ებ-დან ვითარდებიან, გოლჯისაკენ მოძრაობენ ციტოჩონჩხის ელემენტებისაგან მოწყობილი ბილიკებით. სწორედ ციტოჩონჩხი მართავს პლაზმურ მემბრანას საკვების ვაკუოლის წარმოსაქმნელად ფაგოციტოზის პროცესში. დაბოლოს, ციტოჩონჩხის კომპონენტებით გამოწვეული უჯრედული მოძრაობის კიდევ ერთი სახეა ციტოპლაზმის დინება, რომელიც დიდი ზომის მრავალ მცენარეულ უჯრედში ნივთიერებათა მიმოქცევას განაპირობებს. ციტოჩონჩხის შესაძლო ფუნქციების ჩამონათვალში ყველაზე უახლეს დამატებას წარმოადგენს უჯრედში არსებული ბიოქიმიური აქტივობების რეგულაცია. არსებობს ვარაუდი, რომ ციტოჩონჩხს შეუძლია გარეუჯრედული მოლეკულების მიერ გამოწვეული მექანიკური ზემოქმედებანი უჯრედის ზედაპირული ცილების მეშვეობით გადასცეს მის ინტერიერს და თვით ბირთვის შიგთავსსაც კი. ერთ ექსპერიმენტში, მკვლევარი იყენებდა მიკრომანიპულაციის მოწყობილობას, რომლითაც ციტოჩონჩხთან დაკავშირებულ, პლაზმური მემბრანის გარკვეულ ცილებს ქაჩავდა. ვიდეო მიკროსკოპმა აღბეჭდა ბირთვაკებისა და ბირთვის სხვა სტრუქტურების თითქმის მყისიერი გადაჯგუფებანი. ამრიგად, ბუნებრივად არსებული მექანიკური სიგნალების ციტოჩონჩხის მეშვეობით გადაცემას შეუძლია მონაწილეობა მიიღოს უჯრედის ფუნქციის რეგულაციაში.

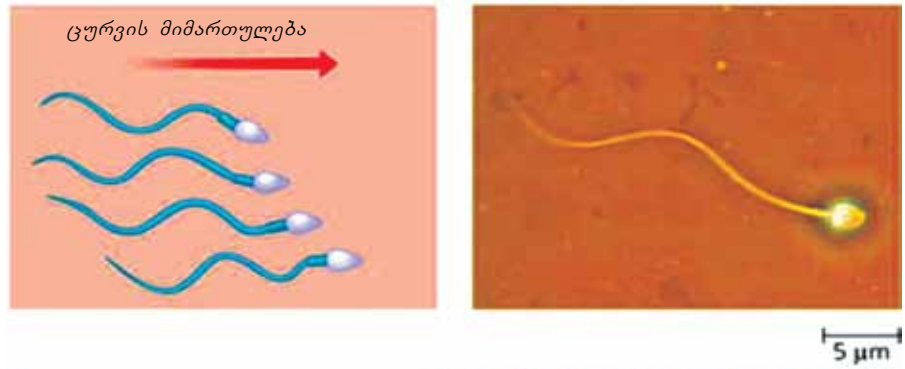
ციტოჩონჩხის კომპონენტები

მოდით, ახლა უფრო ახლოს გავეცნოთ სამი ძირითადი ტიპის ბოჭკოს, რომლებიც ციტოჩონჩხს ქმნიან (იხილეთ ცხრილი 6.1). **მიკრომილაკები** ყველაზე მსხვილია ამ სამი ტიპიდან; **მიკროფილამენტები** (ასევე აქტინის ფილამენტებად წოდებული) ყველაზე წვრილია; და შუალედური **ფილამენტები** არის ბოჭკოები, რომელთა დიამეტრი შუა ზღვარზეა.

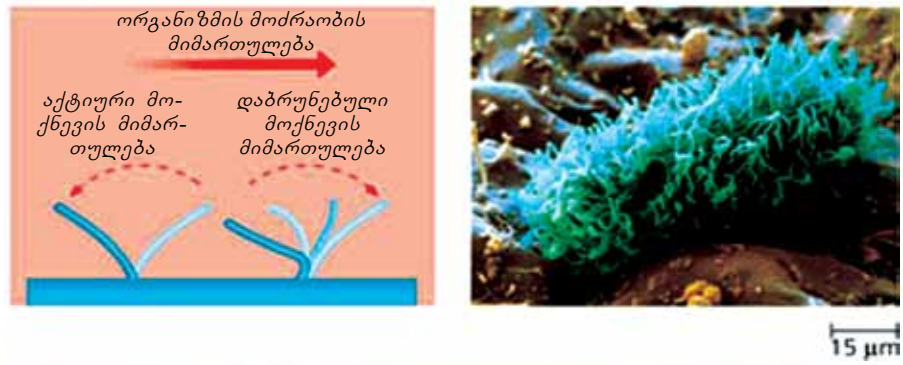
მიკრომილაკები

მიკრომილაკები ნანახია ყველა ეუკარიოტული უჯრედის ციტოპლაზმაში. ისინი არიან ღრუიანი ცილოვანი ბოჭკოები, დაახლოებით, 25 ნმ დიამეტრით და 200 ნმ-იდან 25 მკმ-მდე სიგრძით. ღრუიანი მილის კედელი აგებულია გლობულური ცილისაგან, რომელსაც ტუბულინი ეწოდება. ტუბულინის თითოეული მოლეკულა არის დიმერი, რომელიც შედგება 2 უმნიშვნელოდ განსხვავებული პოლიპეპტიდური სუბერთეულისაგან: α — ტუბულინისაგან და β — ტუბულინისაგან. მიკრომილაკი სიგ-

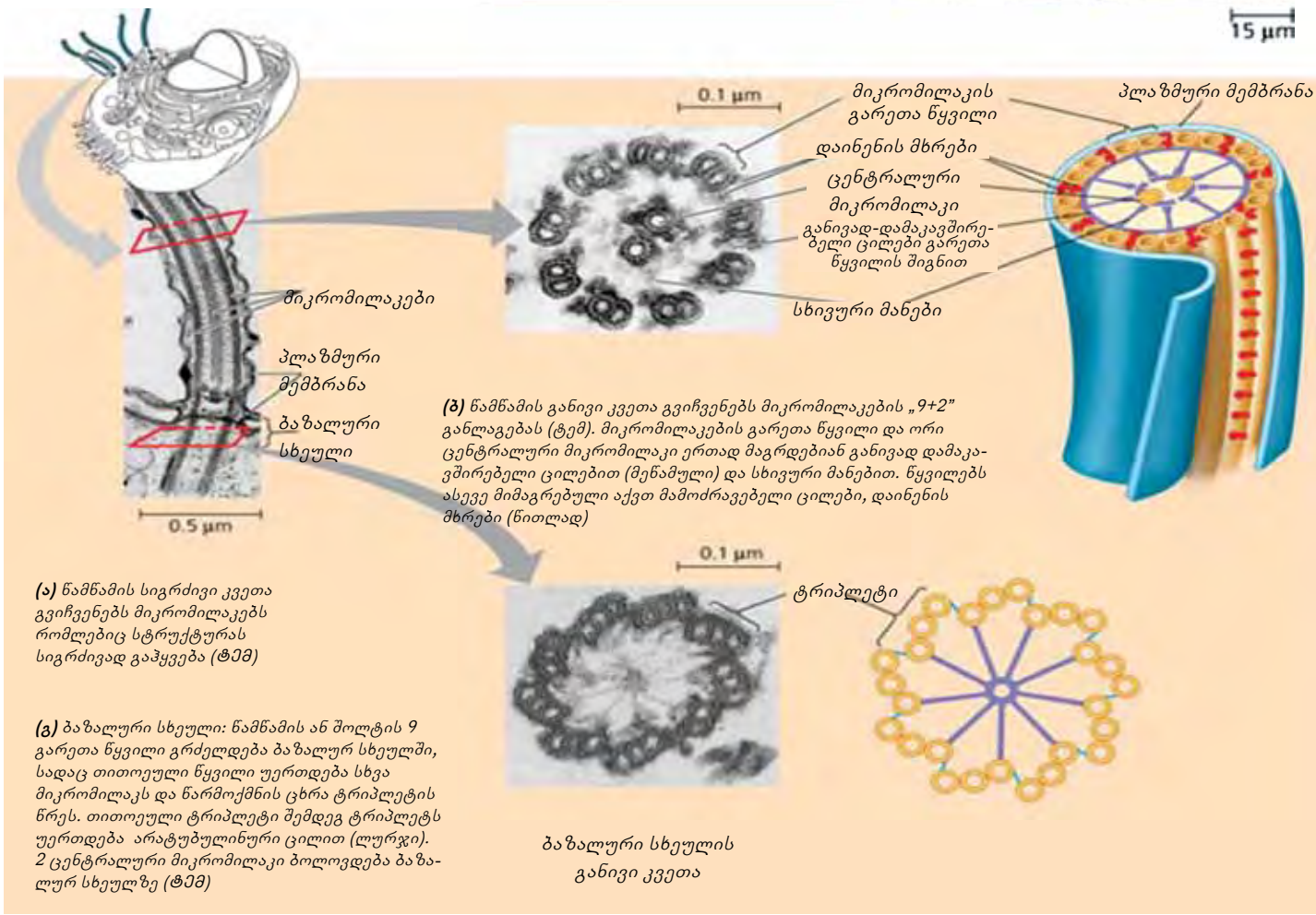
(ა) შოლტების მოძრაობა. შოლტი ჩვეულებრივ ლივლივებს (ტალღისებურად მოძრაობს). მას გველისათვის დამახასიათებელი მოძრაობით უჯრედი მიჰყავს შოლტის ღერძის მიმართულებით. ადამიანის სპერმის უჯრედების პოპულაცია არის შოლტებით გადაადგილების მაგალითი (სმ).



(ბ) წამწამების მოძრაობა. წამწამებს ახასიათებთ წინ და უკან მოძრაობა, რომელსაც უჯრედი მიჰყავს წამწამის ღერძის პერპენდიკულარული მიმართულებით. წამწამის ხშირი ხაო, რომელიც ირხევა დაახლოებით 40-60 მოქნევა წამში სიხშირით, ფარავს ამ მტკნარი წყლის უმარტივესს ჩოლპიდიუმ-ს (შეღებილი მემ).



▶ *სურათი 6.23* **შოლტებისა და წამწამების რხევის შედარება**



▲ *სურათი 6.24* **ეუკარიოტული შოლტის ან წამწამის ულტრასტრუქტურა**

► *სურათი 6.25 როგორ ამოძრავებს შოლტებსა და წამწამებს დაინენის „სიარული“*

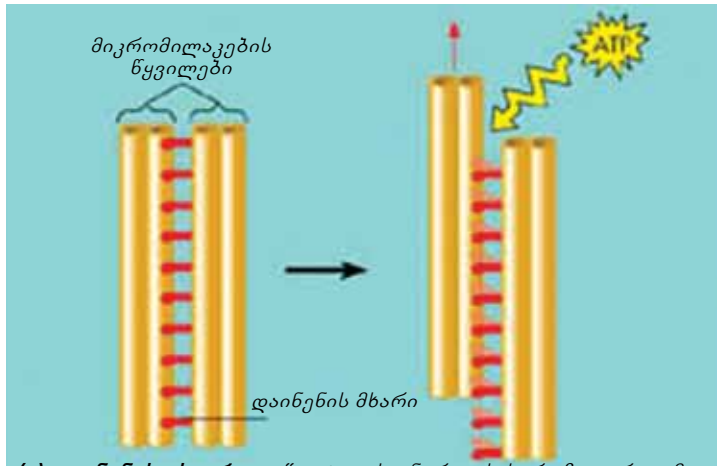
რძეში იზრდება მის ბოლოზე ტუბულინის დიმერების დამატებით. მიკრომილაკები შეიძლება დაიშალოს და მისი ტუბულინი გამოყენებულ იქნას ახალი მიკრომილაკის ასაგებად უჯრედის სხვა ადგილზე.

მიკრომილაკები უჯრედს აძლევენ ფორმას და ამყარებენ. ასევე ისინი გამოიყენება როგორც ბილიკები, რომელთა გასწვრივაც მამოძრავებელი ცილებით აღჭურვილ ორგანოიდებს შეუძლიათ მოძრაობა (იხილეთ **სურათი 6.21**). მაგალითად, მიკრომილაკები სეკრეტორულ ვეზიკულებს წარმართავენ გოლჯის აპარატიდან პლაზმურ მემბრანამდე. მიკრომილაკებს, ასევე, უჯრედის გაყოფის პროცესში ქრომოსომების გამოცალკევების უნარი შესწევთ (იხ. მე-12 თავი).

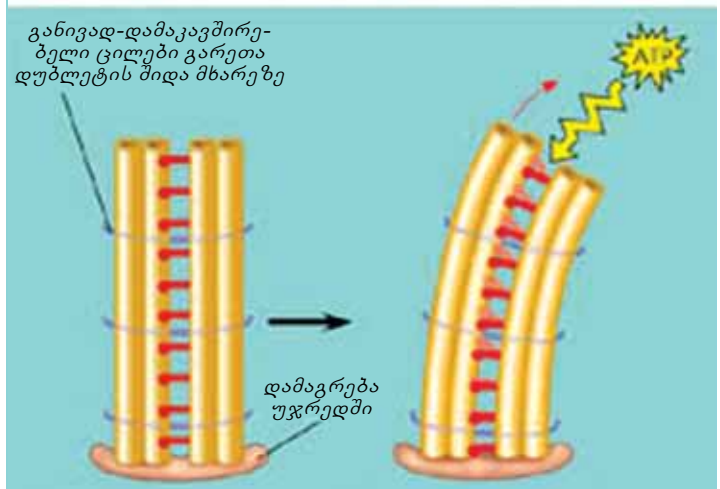
ცენტროსომები და ცენტრიოლები. მრავალ უჯრედში მიკრომილაკები გამოიზრდებიან ცენტროსომებიდან, ბირთვის მახლობლად ლოკალიზებული ადგილიდან, რომელიც „მიკრომილაკების-მაორგანიზებელ ცენტრად” არის მიჩნეული.” ეს მიკრომილაკები მოქმედებენ როგორც ციტოჩონჩხის „შეკუმშვა-მედეგი „კოჭები”. ცხოველური უჯრედის ცენტროსომაში მოთავსებულია **ცენტრიოლების** წყვილი, რომელთაგან თითოეული შედგება წრიულად განლაგებული სამ-სამი მიკრომილაკის ცხრა ნაკრებისაგან **(სურათი 6.22)**. უჯრედის გაყოფის წინ ცენტრიოლები ორმაგდებიან. მიუხედავად იმისა, რომ ცენტრიოლებს შეუძლიათ მიკრომილაკების აწყობის ორგანიზება, ეს იმას არ ნიშნავს, რომ ყველა ეუკარიოტში ამ ფუნქციას ცენტრიოლები ასრულებენ. მცენარეთა უმეტესობის ცენტროსომებს ცენტრიოლები არა აქვთ, მაგრამ აქვთ კარგად ორგანიზებული მიკრომილაკები.

წამწამები და შოლტები. ეუკარიოტებში სპეციალურად მოწყობილ მიკრომილაკებს **შოლტებისა** და **წამწამების** რხევის (ქნევის) უნარი შესწევთ. შოლტები და წამწამები არის გადასაადგილებელი დანამატები, რომლებიც ზოგიერთი უჯრედებიდან არის გამოშვერილი. მრავალი ერთუჯრედიანი ეუკარიოტული ორგანიზმი წყალში მოძრაობს წამწამების ან შოლტების მეშვეობით. ცხოველთა სპერმას, წყალმცენარეებსა და ზოგიერთ მცენარეებს შოლტები გააჩნიათ. როდესაც უჯრედიდან წამწამები ან შოლტები გამოიზრდება, რომლებიც ადგილზე დამაგრებული არიან როგორც ქსოვილის ფენის (შრის) ნაწილი, მათ შეუძლიათ ქსოვილის ზედაპირის ზემოთ სითხე ამოძრაონ. მაგალითად, სასულის წამწამებიან ზედაპირს, ლორწოს შემცველი დატყვევებული (მიტაცებული) ნარჩენები ფილტვებიდან გარეთ გამოაქვს (გამოხვეტავს). **(იხ. სურათი 6.4)**. ქალების რეპროდუქციულ ტრაქტში საკვერცხის მილების (ფალოპის მილები) წამწამებიანი სარჩული ხელს უწყობს კვერცხის მოძრაობას საშვილოსნოსაკენ.

წამწამები, ჩვეულებრივ, მრავლადაა უჯრედის ზედაპირზე. მათი დიამეტრი დაახლოებით 0.25 მკმ-ია და სიგრძე კი – 2-20 მკმ. შოლტებს იგივე დიამეტრი აქვთ, მაგრამ უფრო



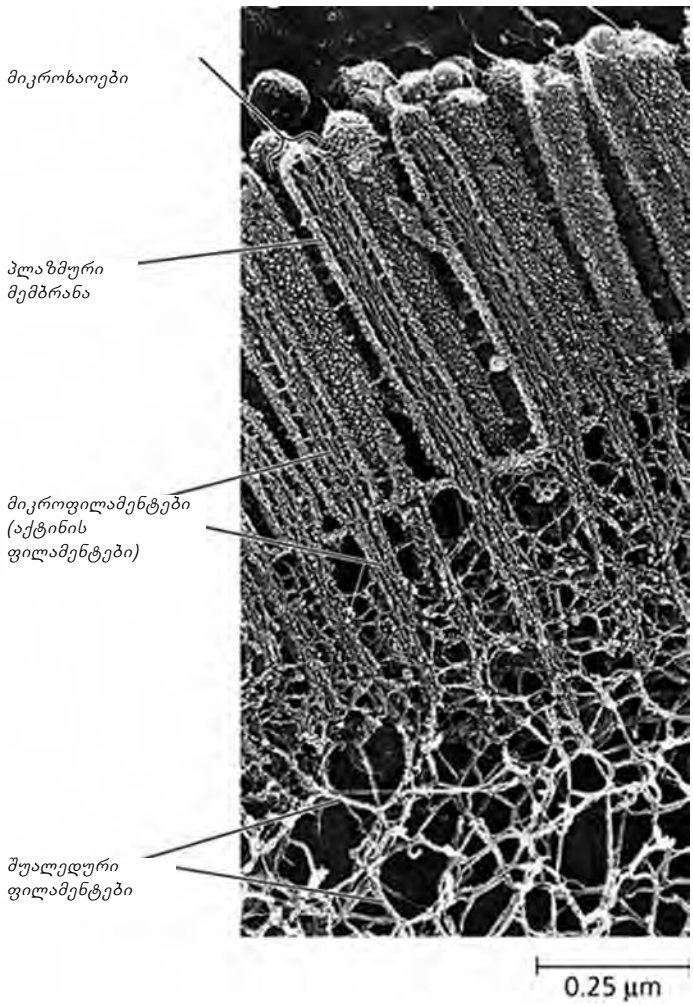
(ა) დაინენის „სიარული“. *ატფ-ის ენერგიის ხარჯზე, ერთი მიკრომილაკის წყვილის დაინენის მხრები ებღაუჭება მეზობელ წყვილს და უბიძგებს მას ზევით, გაათავისუფლებს და შემდეგ ისევ ებღაუჭება. თუ 2 მიკრომილაკის წყვილები არ არიან მიბმული, მათ ერთმანეთის მიმართ სრიალი შეუძლიათ.*



(ბ) განივად-დამაკავშირებელი ცილების ეფექტი. *წამწამებსა ან შოლტებში ორ მეზობელ წყვილს არ შეუძლია შორს გასრიალება, რადგან ისინი ფიზიკურად შეზღუდულები არიან ცილებით, ამიტომ ისინი იღუნებიან.. (ნახატ 6.24ბ-ზე გამოსახული 9 გარეთა წყვილიდან, აქ მხოლოდ ორია გამოსახული)*



(გ) ტალღისებური მოძრაობა. *დაინენის მრავალი მხარის ადგილობრივი, სინქრონული მოქმედება იწვევს წამწამებისა და შოლტების მოღუნვას, რომელიც იწყება ფუძიდან და წვერისაკენ გარე მიმართულებით ხორციელდება. მრავალი თანამიმდევრული მოღუნვა, რომელთაგანაც ერთის ნიმუში აქ არის ნაჩვენები მარჯვნივ და მარცხნივ, იწვევს ტალღისებურ მოძრაობას. ამ დიაგრამაზე, ორი ცენტრალური მიკრომილაკი და განივად დამაკავშირებელი ცილები არ არის ნაჩვენები.*



▲ *სურათი 6.26* ***მიკროფილამენტების სტრუქტურული როლი.*** *კუჭ-ნაწლავის საკვების შემწოვი უჯრედების ზედაპირის ფართობი იზრდება მრავალი ხაოს, უჯრედული გამონაზარდების, ხარჯზე. ისინი გამაგრებულია მიკროფილამენტების კონებით. აქტინის ეს ფილამენტები შუალედური ფილამენტების ქსელს ემაგრება (ტემ).*

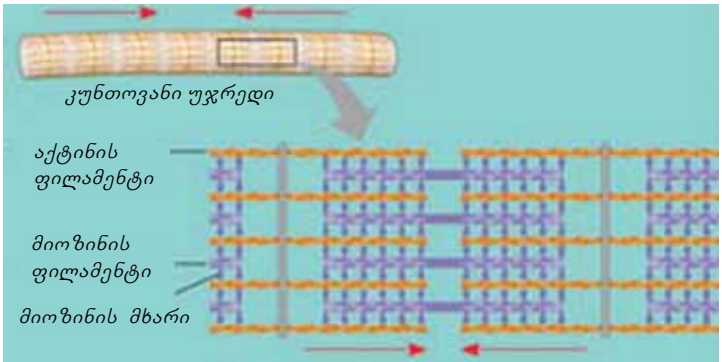
გრძელია ვიდრე წამწამები, დაახლოებით 10-200 მკმ. ასევე, შოლტების რაოდენობა, ჩვეულებრივ, შეზღუდულია, ერთი ან რამოდენიმეა ერთ უჯრედზე.

შოლტები და წამწამები განსხვავდებიან მათი რხევის მანერითაც **(სურათი 6.23)**. შოლტს აქვს ტალღოვანი მოძრაობა, რომელიც ძალას წარმოქმნის შოლტის ღერძის მიმართულებით. ამის საპირისპიროდ, წამწამები უფრო ნიჩბების მსგავსად მუშაობენ, ცვალებადი ძალითა და განახლებადი მოქნევებით, რომლებიც ძალას წარმოქმნიან წამწამების ღერძების პერპენდიკულარული მიმართულებით.

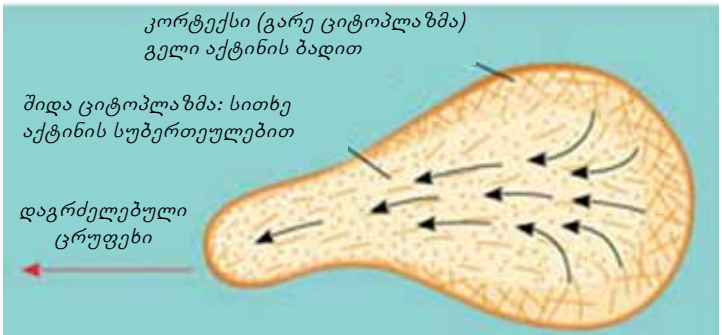
მიუხედავად განსხვავებებისა სიგრძეში, ერთ უჯრედზე არსებულ რაოდენობებში, ქნევის მანერაში, წამწამებსა და შოლტებს ერთნაირი ულტრასტრუქტურა აქვთ. წამწამს ან შოლტს აქვს მიკრომილაკების გული (ბირთვი), რომელიც გახვეულია პლაზმური მემბრანის გამონაზარდში **(სურათი 6.24)**. მიკრომილაკების ცხრა წყვილი, რომლის წევრებსაც საზიარო კედლები აქვთ, წრიულად არიან განლაგებული. წრის ცენტრში 2 მარტოული მიკრომილაკია მოთავსებული. ეს განლაგება, რომელიც წოდებულია როგორც „9 + 2” ნიმუში, ნანახია თითქმის ყველა ეუკარიოტულ შოლტსა და წამწამში. (მოძრავი პროკარიოტების შოლტები, რომელიც 27-ე თავშია განხილული, მიკრომილაკებს არ შეიცავენ). განივად დამაკავშირებელი ცილების მოქნილი „ვაგონის თვლები”, რომლებიც თანაბრადაა განლაგებული წამწამების ან შოლტების სიგრძის გასწვრივ, გარეთა წყვილებს აკავშირებს ერთმანეთთან (თვალის რგოლი) და ასევე ორ ცენტრალურ მიკრომილაკთან (თვალის მანები). თითოეულ გარეთა წყვილს ასევე აქვს გვერდითი მხარის წყვილები, რომლებიც განლაგებულია გარეთა წყვილის მთელი სიგრძის გასწვრივ და მათ მეზობელ გარეთა წყვილთან აკავშირებს. ეს მამოძრავებელი (მოტორული) ცილებია. წამწამების ან შოლტების მიკრომილაკოვანი აგრეგატი უჯრედში მაგრდება (კავდება) **ბაზალური სხეულით**, რომელიც სტრუქტურულად ცენტრიოლის იდენტურია. ფაქტობრივად, მრავალ ცხოველში (ადამიანის ჩათვლით), გამანაყოფიერებელი სპერმის შოლტის ბაზალური სხეული აღწევს კვერცხში და გადაიქცევა ცენტრიოლად.

თითოეული მოტორული ცილა, რომელიც გაჭიმულია ერთი მიკრომილაკური გარეთა წყვილიდან მეორემდე, არის დიდი ცილა, რომელსაც **დაინენი** (dynein) ჰქვია. იგი შედგება მრავალი პოლიპეპტიდისაგან. ეს დაინენის მხრები პასუხისმგებლები არიან წამწამებისა და შოლტების მობრუნების, მოხვევის მოძრაობებზე. დაინეინის მხარი ასრულებს მოძრაობების კომპლექსურ ციკლს, რომელიც განპირობებულია ცილის კონფორმაციის ცვლილებებით. ამ ცვლილებებს ატფ უზრუნველყოფს ენერგიით **(სურათი 6.25)**.

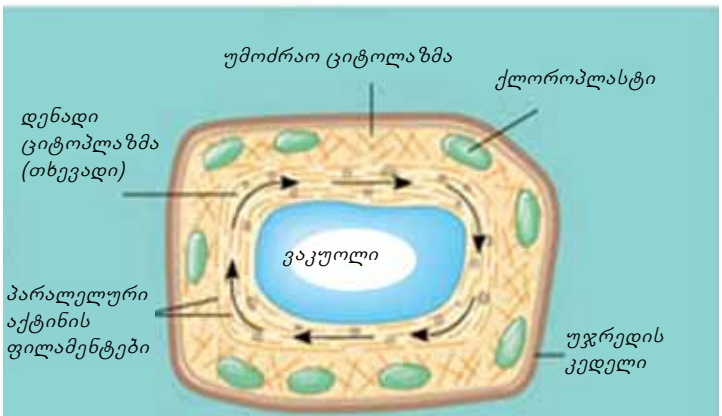
დაინენის „სიარულის” მექანიკა მოგვაგონებს კატის ხეზე აცოცებას: ბრჭყალების მიმაგრებით, კიდურების მოძრაობით, წინა ბრჭყალების გამოშვებით და ხეზე აძრომით უფრო ზევით, უფრო შორს. ამის მსგავსად, ერთი გარეთა წყვილის დაინენის მხრები ემაგრებიან მოსაზღვრე გარეთა წყვილს და ისე მოწევენ, რომ წყვილები გაცურდებიან ერთმანეთის საპირისპირო მიმართულებით, იქვე მახლობლად. შემდეგ მხრები სხვა გარეთა წყვილებიდან გათავისუფლდებიან და ისევ მიემაგრებიან ოდნავ მოშორებით სიგრძის გასწვრივ. მიკრომილაკების წყვილების მოძრაობის ყოველგვარი შეზღუდვის გარეშე, ერთ წყვილს შეუძლია „სიარული” გააგრძელოს და გაცურდეს მეორის ზედაპირის გასწვრივ, რითაც წამწამი ან შოლტი კი არ იღუნება, არამედ გრძელდება (იხ. **სურათი 6.25**˚). წამწამის ან შოლტის ლატერალური (გვერდითი) მოძრაობისათვის, დაინენის ‘სიარულისათვის” საჭიროა ისეთი რაღაცის არსებობა, რასაც იგი საწინააღმდეგო მიმართულებით მოსწევს, ისევე როგორც მუხლის ასამოძრავებლად თქვენი ფეხის კუნთები იჭიმება ძვლების საპირისპიროდ. წამწამებსა და შოლტებში, მიკრომილაკების წყვილები, როგორც ჩანს, ადგილზე დამაგრებულია გარეთა წყვილების შიდა მხარეზე არსებული განივად დამაკავშირებელი ცილებით, სხივური (რადიალური) თვალის მანებით და სხვა სტრუქტურული ელემენტებით. ასე, მეზობელ წყვილებს ერთმანეთისაგან ძალიან მოშორებით სრიალი არ შეუძლიათ. სამაგიეროდ, დაინენის



(ა) *კუნთოვან უჯრედებში მიოზინი ამოძრავებს შეკუმშვას. მიოზინის მხარის „სიარულს" მიოზინისა და აქტინის პარალელური ფილამენტები ერთმანეთის გვერდიგვერდ ისე მიჰყავს, რომ აქტინის ფილამენტები ერთმანეთს უახლოვდებიან შუაში (წითელი ისრები). ეს კუნთოვან უჯრედს ამოკლებს. კუნთის შეკუმშვა მოიცავს მრავალი კუნთოვანი უჯრედის ერთდროულად დამოკლებას.*



(ბ) *ამებოიდური მოძრაობა. აქტინის ფილამენტების მიოზინთან ურთიერთქმედება უჯრედის ჩამოკიდებული ბოლოს (მარცხნივ) მახლობლად, შიდა სითხეს კუმშავს წინა მიმართულებით (მარცხნივ) ცრუფეხში.*



(გ) *ციტოპლაზმური ნაკადი მცენარეულ უჯრედში: უჯრედის გარშემო ციტოპლაზმური წრეების ფენა, რომელიც მოძრაობს პარალელური აქტინის ფილამენტების სუფრაზე. თხევად ციტოზოლში, ორგანოიდებზე მიბმულ მიოზინის ძრავებს ნაკადის წარმართვა შეუძლიათ აქტინთან ურთიერთქმედებით.*

▲ *სურათი 6.27* ***მიკროფილამენტები და მოძრაობა.*** *ამ ნახატზე ნაჩვენებ სამ მაგალითში, უფრო მეტი სიცხადისათვის, უჯრედის ბირთვი და სხვა ორგანოიდთა უმეტესობა გამოტოვებულია.*

მხრების მოქმედებით წყვილები იღუნებიან, რაც წამწამებისა და შოლტების მოხრას იწვევს **(იხ. სურათი 6.25 ბ და გ)**.

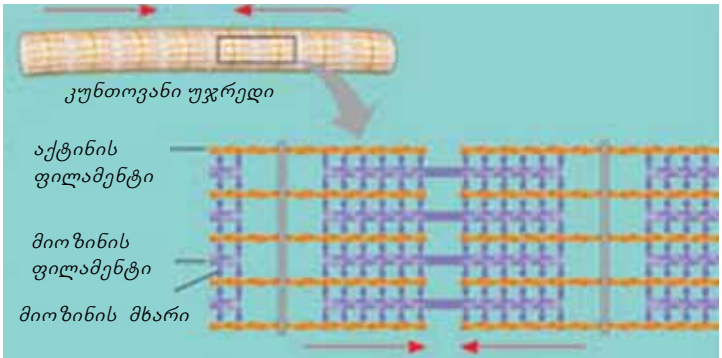
მიკროფილამენტები (აქტინის ფილამენტები)

მიკროფილამენტები არის მყარი ჩხირები 7 ნმ დიამეტრით. მათ ასევე **აქტინის** ფილამენტებსაც უწოდებენ, რადგან ისინი აგებულია გლობულური ცილის, აქტინის მოლეკულებისაგან. მიკროფილამენტი არის აქტინის სუბერთეულების დაგრეხილი ორმაგი ჯაჭვი (იხ. ცხრილი 6.1). გარდა იმისა, რომ მიკროფილამენტები სწორხაზოვანი ბოჭკოების სახით არსებობენ, მათ ასევე შეუძლიათ წარმოქმნან სტრუქტურული ქსელები. ეს შესაძლებელია ისეთი ცილების არსებობის გამო, რომლებიც აქტინის ფილამენტის გვერდის გასწვრივ არიან დაკავშირებული. ისინი ახალ ფილამენტს აძლევს იმის საშუალებას, რომ იგი ტოტის სახით გაიჭიმოს. მიკროფილამენტები ყველა ეუკარიოტულ უჯრედშია ნანახი.

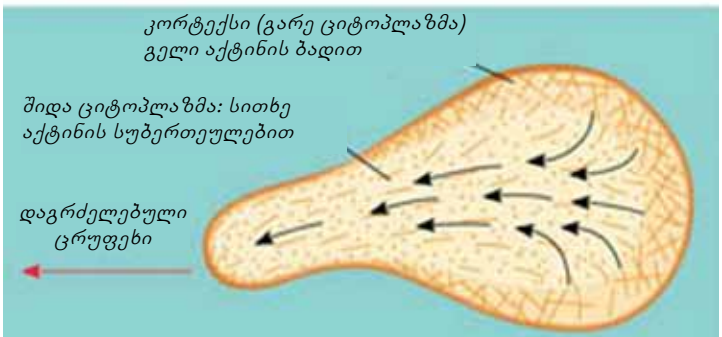
მიკრომილაკების შეკუმშვა-მედეგი ფუნქციისაგან განსხვავებით, ციტოჩონჩხში მიკროფილამენტების სტრუქტურული როლი არის დაჭიმულობის წარმოქმნა (ძალების მოქაჩვა). მიკროფილამენტების უნარი — პლაზმური მემბრანის შიგნით სამგანზომილებიანი ქსელის წარმოქმნა, უჯრედს ფორმის შენარჩუნებაში ეხმარება. ეს ქსელი უჯრედის ქერქს (ციტოპლაზმის გარეთა შრე) აძლევს ნახევრად მყარი გელის კონსისტენციას, განსხვავებით ციტოპლაზმის შიდა, უფრო თხევადი მდგომარეობისაგან. ცხოველურ უჯრედებში, რომლებიც სპეციალიზებულია პლაზმური მემბრანის გავლით ნივთიერებათა ტრანსპორტისათვის, როგორიცაა კუჭნაწლავის უჯრედები, მიკროფილამენტების კონები წარმოქმნიან მიკროხაოების გულს (ბირთვს). მიკროხაოები უკვე ნახსენები ნაზი გამონაზარდებია, რომლებიც უჯრედის ზედაპირის ფართობს ზრდიან **(სურათი 6.26)**.

მიკროფილამენტები კარგად არის ცნობილი უჯრედის მოძრაობაში მათი მონაწილეობის გამო: განსაკუთრებით, როგორც კუნთოვანი უჯრედების შემკუმშავი აპარატის ნაწილი. კუნთოვანი უჯრედის სიგრძის გასწვრივ აქტინის ათასობით ფილამენტია ჩამწკრივებული ერთმანეთის პარალელურად. მათ შორის კი მოთავსებულია უფრო მსხვილი ფილამენტები, რომლებიც წარმოქმნილია ცილა **მიოზინისაგან** **(სურათი 6.27)**. მიოზინი მოქმედებს როგორც სატრანსპორტო ცილა იმ გამონაშვერების (მხრების) მეშვეობით, რომლებიც აქტინის ფილამენტების გასწვრივ „დაიარებიან". კუნთოვანი უჯრედების შეკუმშვა ხდება აქტინისა და მიოზინის ფილამენტების ერთმანეთის გასწვრივ სრიალის შედეგად, რაც უჯრედს ამოკლებს. სხვა სახის უჯრედებში აქტინის ფილამენტები ასოცირებულია მიოზინთან მინიატურულ და უფრო ნაკლებ რთული სახის მოწესრიგებულობით, ვიდრე ეს კუნთოვან უჯრედშია. ეს აქტინ-მიოზინური აგრეგატი უჯრედების ლოკალურ შეკუმშვებზეა პასუხისმგებელი. მაგალითად, მიკროფილამენტების შეკუმშვადი ზოლი წარმოქმნის გამხლეჩ ღარს, რომელიც გაყოფის პროცესში მყოფ ცხოველურ უჯრედს ორ შვილეულ უჯრედად ყოფს.

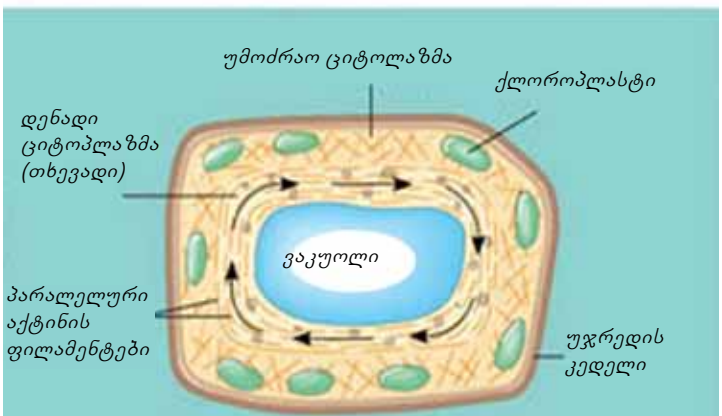
აქტინითა და მიოზინით გამოწვეული ლოკალური შე-



(ა) კუნთოვან უჯრედებში მიოზინი ამოძრავებს შეკუმშვას. მიოზინის მხარის „სიარულს" მიოზინისა და აქტინის პარალელური ფილამენტები ერთმანეთის გვერდიგვერდ ისე მიჰყავს, რომ აქტინის ფილამენტები ერთმანეთს უახლოვდებიან შუაში (წითელი ისრები). ეს კუნთოვან უჯრედს ამოკლებს. კუნთის შეკუმშვა მოიცავს მრავალი კუნთოვანი უჯრედის ერთდროულად დამოკლებას.



(ბ) ამებოიდური მოძრაობა. აქტინის ფილამენტების მიოზინთან ურთიერთქმედება უჯრედის ჩამოკიდებული ბოლოს (მარცხნივ) მახლობლად, შიდა სითხეს კუმშავს წინა მიმართულებით (მარცხნივ) ცრუფეხში.



(გ) ციტოპლაზმური ნაკადი მცენარეულ უჯრედში: უჯრედის გარშემო ციტოპლაზმური წრეების ფენა, რომელიც მოძრაობს პარალელური აქტინის ფილამენტების სუფრაზე. თხევად ციტოზოლში, ორგანოიდებზე მიბმულ მიოზინის ძრავებს ნაკადის წარმართვა შეუძლიათ აქტინთან ურთიერთქმედებით.

კუმშვა ასევე მონაწილეობს ამებოიდურ მოძრაობაშიც (სურათი 6.27 ბ), რომლის დროსაც, უჯრედი, მაგალითად ამება, ზედაპირის გასწვრივ ცოცავს გაწელვითა და **ფსევდოპოდიად** (ბერძნულიდან: pseudes — ცრუ და pod — ფეხი) წოდებულ უჯრედის გაგრძელებულ ნაწილში ჩაღვრით. ცრუ ფეხი ანუ ფსევდოპოდია გრძელდება და იკუმშება აქტინის სუბერთეულების მიკროფილამენტებში და მიკროფილამენტები კი იმ ქსელში (ბადეში) შექცევადად გაერთიანებით, რომლებიც ციტოპლაზმას თხევადიდან გელის ფორმაში გარდაქმნიან. ფართოდ აღიარებული მოდელის შესაბამისად, შეკუმშვას იწვევს მიოზინთან იმ ფილამანტების ურთიერთქმედება, რომლებიც უჯრედის იმ ბოლოსთან ახლოს იმყოფებიან, რომელსაც უჯრედი მიათრევს. მსგავსად კბილის პასტის ტუბის ხელით მოჭერისა, ეს შეკუმშვა შიგთავსს აიძულებს გადაიღვაროს პსევდოპოდიაში, სადაც აქტინის ქსელი მოდუნებულია. ცრუფეხი მანამდეა გაწელილი, სანამ აქტინი თავიდან აეწყობა ქსელის (ბადის) სახით. ამება არ არის ერთადერთი უჯრედი, რომელიც ცოცვით მოძრაობს, ასე იქცევა ცხოველური ორგანიზმის მრავალი უჯრედი, სისხლის ზოგიერთი თეთრი უჯრედების ჩათვლით.

მცენარეულ უჯრედში, აქტინით განპირობებული ორივე პროცესი: აქტინ-მიოზინური ურთიერთქმედებანი და ხსნარის —-გელის ფორმაში გარდაქმნები, შეიძლება ჩართული იყოს **ციტოპლაზმურ დინებაში** — უჯრედში არსებულ ციტოპლაზმის წრიულ ნაკადში (სურათი 6.27 გ). ეს მოძრაობა, რომელიც განსაკუთრებით არსებითია დიდი მცენარეული უჯრედებისათვის, ხელს უწყობს უჯრედის შიგნით ნივთიერებების განაწილებას.

შუალედური ფილამენტები

ამ ფილამენტებს შუალედური მათი დიამეტრის გამო ჰქვიათ. ის შეადგენს 8-12 ნმ-ს, რაც უფრო დიდია ვიდრე მიკროფილამენტების დიამეტრი, მაგრამ ნაკლებია მიკრომილაკებისაზე. (იხ. ცხრილი 6.1, გვ.113). შუალედური ფილამენტები დასპეციალებული არიან დაჭიმულობის წარმოქმნაში (მსგავსად მიკროფილამენტებისა). ისინი წარმოადგენენ ციტოჩონჩხის ელემენტების მრავალფეროვან კლასს. თითოეული ტიპი აგებულია განსხვავებული მოლეკულური სუბერთეულებისაგან, რომლებიც მიეკუთვნებიან ცილების იმ ოჯახს, რომლის წევრსაც კერატინი წარმოადგენს. მიკრომილაკებსა და მიკროფილამენტებს კი, პირიქით, მუდმივი დიამეტრი და შემადგენლობა აქვთ ყველა ეუკარიოტული უჯრედისათვის.

შუალედური ფილამენტები უჯრედის უფრო მუდმივი მკვიდრნი არინ, ვიდრე მიკროფილამენტები და მიკრომილაკები, რომლებიც ხშირად იშლებიან და ისევ ეწყობიან უჯრედის სხვადასხვა ნაწილებში. თვით უჯრედის სიკვდილის შემდეგაც კი, შუალედური ფილამენტების ქსელი ხშირად ნარჩუნდება. მაგალითად, ჩვენი კანის გარეთა შრე შედგება კერატინის

▲ *სურათი 6.27* ***მიკროფილამენტები და მოძრაობა.*** *ამ ნახატზე ნაჩვენებ სამ მაგალითში, უფრო მეტი სიცხადისათვის, უჯრედის ბირთვი და სხვა ორგანოიდთა უმეტესობა გამოტოვებულია.*

ცილებით სავსე მკვდარი უჯრედებისაგან. ქიმიური დამუშავება, რომელიც მიკროფილემენტებსა და მიკრომილაკებს გამოყოფს ცოცხალი უჯრედის ციტოპლაზმისაგან, ტოვებს შუალედური ფილამენტების ხლართს, რომელიც თავის საწყის ფორმას ინარჩუნებს. ასეთი ტიპის ექსპერიმენტები მიგვანიშნებენ, რომ შუალედური მიკროფილამენტები განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია უჯრედის ფორმის განმტკიცებისა და გარკვეული ორგანოიდების პოზიციის დასაფიქსირებლად. მაგალითად, ბირთვი, ჩვეულებრივ, ზის შუალედური ფილამენტებისაგან გაკეთებულ გალიაში, სადაც ადგილზე დაფიქსირებულია იმ ფილამენტების ტოტებით, რომლებიც ციტოპლაზმაშია განფენილი. სხვა შუალედური ფილამენტები წარმოქმნიან ბირთვის თხელ ფენას (ლამინას), რომელიც ბირთვის გარსს ეკვრის შიგა მხარეზე (იხ.სურათი 6.10). იმ შემთხვევებში, როდესაც მთელი უჯრედის ფორმა ფუნქციას შეესაბამება, სწორედ შუალედური ფილამენტები ამყარებენ ამ ფორმას. მაგალითად, ნერვული უჯრედის გრძელი მორჩები (აქსონები), რომლებიც იმპულსებს ატარებენ, გამყარებულია შუალედური ფილამენტების ერთი კლასის მიერ. ამგვარად, სხვადასხვა სახის შუალედურ ფილამენტებს შეუძლიათ მთელი ციტოჩონჩხის საყრდენის როლი შეასრულონ.

კონცეფცია შემოწმება 6.6

1. დაახასიათეთ, თუ როგორ განსაზღვრავენ მიკრომილაკების, მიკროფილამენტებისა და შუალედური ფილამენტების თვისებები უჯრედის ფორმას.
2. როგორ იხრებიან წამწამები და შოლტები?

კონცეფცია 6.7

უჯრედგარე კომპონენტები და უჯრედშორისი კავშირები ხელს უწყობენ კოორდინირებულ უჯრედულ აქტივობებს

სხვადასხვა ორგანოიდების გამოსაკვლევად უჯრედის ინტერიერის გადავლა-გადმოვლის შემდეგ ჩვენს მოგზაურობას უჯრედში ვამთავრებთ ამ მიკროსკოპული სამყაროს ზედაპირისაკენ მიბრუნებით, სადაც მნიშვნელოვანი ფუნქციის მქონე დამატებითი სტრუქტურებია. პლაზმურ მემბრანას, ჩვეულებრივ, განიხილავენ როგორც ცოცხალი უჯრედის საზღვარს, მაგრამ უჯრედთა უმეტესობა ასინთეზებს და გამოყოფს ამა თუ იმ ტიპის ნივთიერებებს, რომლებიც პლაზმური მემბრანის გარედან მდებარეობენ. მიუხედავად იმისა, რომ ისინი უჯრედის გარეთა მხარეს არიან, ამ გარეუჯრედული სტრუქტურების შესწავლა უჯრედული ბიოლოგისათვის მნიშვნელოვანია, რადგან ისინი ჩართულია მრავალ უჯრედულ ფუნქციაში.

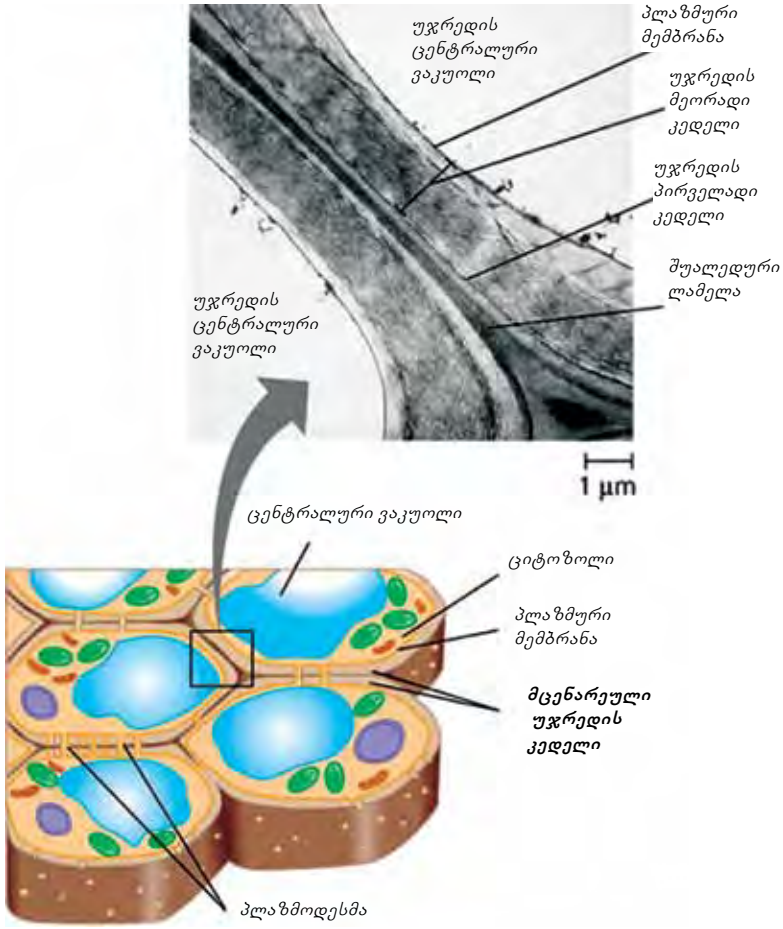
მცენარეების უჯრედის კედლები

უჯრედის კედელი არის მცენარეული უჯრედის გარეუჯრედული სტრუქტურა, რომელიც მათ განასხვავებს ცხოველური უჯრედებისაგან. კედელი იცავს მცენარეულ უჯრედს, ინარჩუნებს მის ფორმას და თავიდან იცილებს ზედმეტი წყლის შთანთქმას. მთელი მცენარის დონეზე თუ განვიხილავთ, სპეციალიზებული უჯრედების მტკიცე კედლები, მცენარეებს აჩერებენ ზევით, გრავიტაციული ძალის საწინააღმდეგოდ. პროკარიოტებს, სოკოებს და ზოგიერთ უმარტივესებსაც აქვთ უჯრედის კედელი, მაგრამ ჩვენ გადავდებთ მათ განხილვას მეხუთე ნაწილისათვის.

მცენარეული უჯრედის კედლები გაცილებით უფრო სქელია, ვიდრე პლაზმური მემბრანა, იგი 0.1 მკმ-დან რამოდენიმე მიკრომეტრამდეა. კედლის ზუსტი შემადგენლობა იცვლება სახეობიდან სახეობამდე და თვით ერთი ტიპის უჯრედიდან იგივე მცენარის მეორე ტიპის უჯრედამდე. თუმცა, კედლის ძირითადი კონსტრუქცია თანამიმდევრულია. პოლისაქარიდ ცელულოზიდან შემქმნელი მიკრობოჭკოები (იხ. სურათი 5.8) ჩაშენებულია სხვა პოლისაქარიდებისა და ცილების მატრიქსში. მასალათა ეს კომბინაცია — ბოჭკოების გამაგრება „ფუძის სუბსტანციაში" (მატრიქსში), სრულიად შეესაბამება იმ ძირითად არქიტექტურულ დიზაინს, რომელიც გამოყენებულია ფოლადით განმტკიცებულ ბეტონში და ბოჭკოვან მინაში.

ახალგაზრდა მცენარის უჯრედი პირველად გამოყოფს შედარებით თხელ და მოქნილ კედელს, რომელსაც **უჯრედის პირველადი კედელი** (სურათი 6.28) ეწოდება. მეზობელ, მოსაზღვრე უჯრედების პირველად კედლებს შორის არის **შუა თხელი ფენა (ლამელა)**, რომელიც მდიდარია წებოვანი პოლისაქარიდ პექტინით. შუა ლამელა მომიჯნავე უჯრედებს ერთად აწებებს (პექტინი შემასქელებელ აგენტად გამოიყენება ჯემებსა და ჟელეებში). როდესაც უჯრედი მომწიფდება და ზრდას შეაჩერებს, მისი კედელი მყარდება. ზოგიერთი მცენარეული უჯრედი ამას მარტივად აკეთებს — გამამყარებელ ნივთიერებებს გამოყოფს პირველად კედელში. სხვა უჯრედები პლაზმურ მემბრანასა და პირველად კედელს შორის **მეორეულ კედელს** ამატებენ. მეორეულ კედელს, რომელიც ხშირად რამდენიმე ფირფიტოვანი შრის სახით არის წარმოდგენილი, ძლიერი და გამძლე მატრიქსი აქვს. მატრიქსი უჯრედს იცავს და მის საყრდენს წარმოადგენს. მაგალითად, მერქანი შედგება მხოლოდ მეორეული კედლებისაგან. მცენარეული უჯრედის კედლები, ჩვეულებრივ, დახვრეტილია მეზობელ უჯრედებს შორის არსებული არხებით, რომელთაც პლაზმოდესმები (იხ. სურათი 6.28) ეწოდება. მათ მოკლედ განვიხილავთ.

მიუხედავად იმისა, რომ ცხოველურ უჯრედებს არ გააჩნია მცენარეული უჯრედის მსგავსი კედელი, ისინი წარმოქმნიან რთულ **უჯრედგარე მატრიქსს (უგმ)** (სურათი 6.29). უგმ-ს მთავარი შემადგენელი ნაწილებია უჯრედების მიერ გამო-



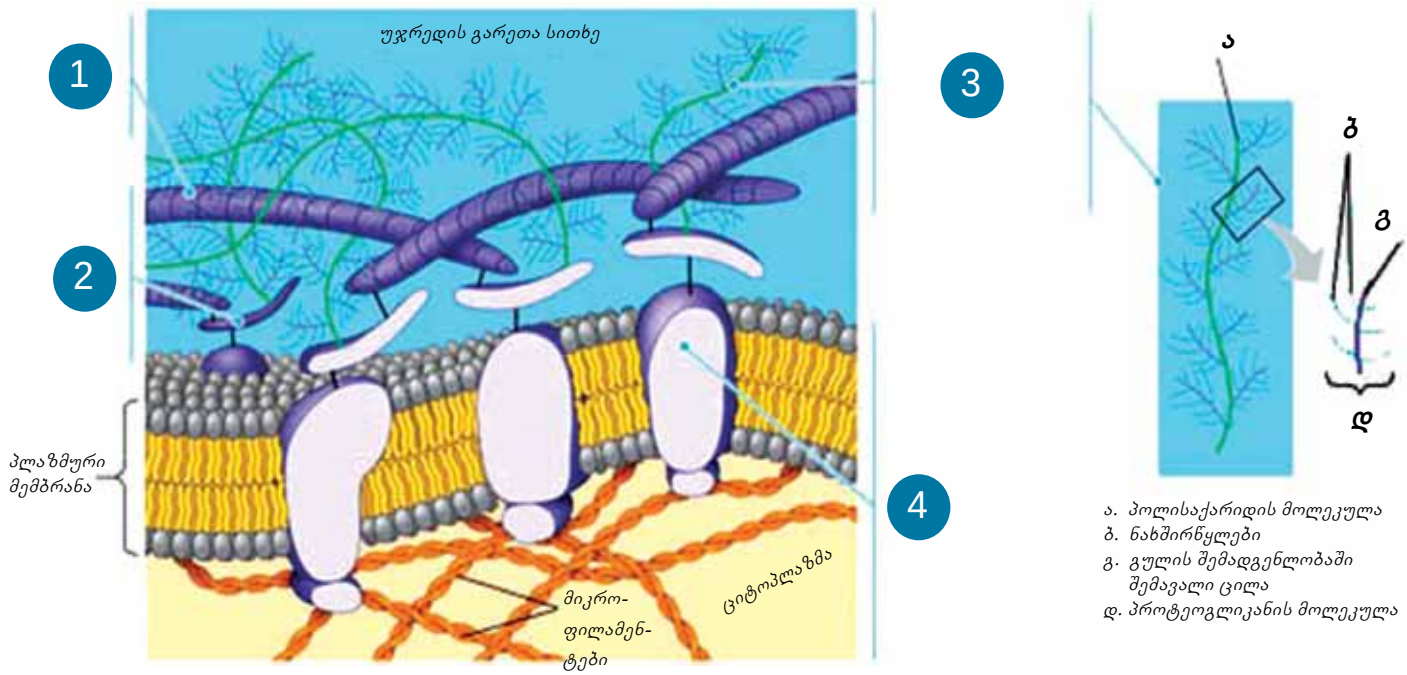
▲ *სურათი 6.28* ***მცენარეული უჯრედის კედლები.*** *საორიენტაციო ნახატი გვიჩვენებს მრავალ უჯრედს და ყოველ მათგანს დიდი ვაკუოლით, ბირთვით და მრავალი ქლოროპლასტითა და მიტოქონდრიით. ტრანსმისიური ელექტრონული მიკროგრაფი (ტემ) გვიჩვენებს უჯრედის კედლებს, სადაც ორი უჯრედი ერთმანეთს უკავშირდება. მცენარეულ უჯრედებს შორის არსებული მრავალშრიანი ტიხარი შედგება უჯრედების მიერ ინდივიდუალურად გამოყოფილი მომიჯნავე კედლებისაგან.*

ყოფილი გლიკოპროტეინები. (გაიხსენეთ, რომ გლიკოპროტეინები არიან ცილები, რომლებთანაც კოვალენტურადაა დაკავშირებული ნახშირწყლები, ჩვეულებრივ, შაქრების მოკლე ჯაჭვები). ცხოველური უჯრედების უმეტესობაში, ყველაზე მეტად გავრცელებულ გლიკოპროტეინს წარმოადგენს **კოლაგენი**, რომელიც უჯრედის გარეთა მხარეზე წარმოქმნის მყარ ბოჭკოებს. ფაქტობრივად, კოლაგენი შეადგენს ადამიანის სხეულის მთელი ცილების ნახევარს. კოლაგენის ბოჭკოები ჩაშენებულია სხვა სახის გლიკოპროტეინების — **პროტეოგლიკანებისაგან** მოქსოვილ ქსელში. პროტეოგლიკანის მოლეკულა შედგება მცირე ზომის ბირთვის (გულის) ცილისაგან, რომელზედაც კოვალენტურად მიბმულია მრავალი ნახშირწყლოვანი ჯაჭვი, ასე რომ, მასში 95%-მდე შეიძლება ნახშირწყალი იყოს. დიდი პროტეოგლიკანური კომპლექსები შეიძლება წარმოიქმნას ერთ გრძელ პოლისაქარიდულ მოლეკულასთან ასობით პროტეოგლიკანის არაკოვალენტურად დაკავშირებით, როგორც ეს ნაჩვენებია ნახატ 6.29-ზე. ზოგიერთი უჯრედი უგმ-ზე მიმაგრებულია უგმ-ის სხვა გლიკოპროტეინებით, ფიბრონექტინის ჩათვლით. ფიბრონექტინი და უგმ-ის სხვა ცილები უკავშირდებიან უჯრედის ზედაპირის რეცეპტორულ ცილებს, რომელთაც ინტეგრინები ეწოდება. ინტეგრინები მემბრანას განჭოლავენ და მის ციტოპლაზმურ მხარეზე უკავშირდებიან ციტოჩონჩხის მიკროფილამენტებთან დაკავშირებულ ცილებს. ინტეგრინის სახელი წარმოდგება ინგლისური სიტყვიდან integrate: ინტეგრინებს ისეთი მდებარეობა აქვთ, რომ ცვლილებებს გადასცემენ უგმ-სა და ციტოჩონჩხს შორის და, ამგვარად, ინტეგრირებას უკეთებენ უჯრედის გარეთ და შიგნით მიმდინარე ცვლილებებს.

ფიბრონექტინზე, უგმ-ის სხვა მოლეკულებსა და ინტეგრინებზე მიმდინარე თანამედროვე კვლევები ნათლად აჩვენებენ უჯრედგარე მატრიქსის გავლენას უჯრედთა სიცოცხლეზე. ინტეგრინის მეშვეობით უჯრედთან კომუნიკაციის გამო, უგმ-ს შეუძლია უჯრედთა ქცევის რეგულირება. მაგალითად, განვითარებად ჩანასახში ზოგი უჯრედი სპეციფიკური ბილიკის გასწვრივ ისე გადაადგილდება, რომ მისი მიკროფილამენტების ორიენტაცია გარეუჯრედული მატრიქსის ბოჭკოების „აღნაგობას" შეესაბამება. მკვლევარები ასევე იმასაც სწავლობენ, რომ უჯრედის გარშემო არსებულ უჯრედგარე მატრიქსს შეუძლია ზეგავლენა იქონიოს გენთა აქტივობაზე ბირთვში. ალბათ, მექანიკური და ქიმიური სასიგნალო გზების შეთავსებით აღწევს უგმ-ის შესახებ ინფორმაცია ბირთვამდე. მექანიკურ სასიგნალო გზაში ჩართულია ფიბრონექტინი, ინტეგრინები და ციტოჩონჩხის მიკროფილამენტები. ციტოჩონჩხში არსებულმა ცვლილებებმა შეიძლება პირიქით, გააააქტივოს უჯრედის შიგნით არსებული ქიმიური სასიგნალო გზები, რომლებიც ცვლილებებს იწვევენ უჯრედის მიერ სინთეზირებული ცილების ნაკრებში და ამის გამო, უჯრედთა ფუნქციებსაც ცვლიან. ამ გზით, გარკვეული სახის ქსოვილის უჯრედგარე მატრიქსს შეუძლია ხელი შეუწყოს ამ ქსოვილში არსებული ყველა უჯრედის ქცევის კოორდინირებას. ამ კოორდინირებაში ასევე მონაწილეობენ უშუალოდ უჯრედთა შორის არსებული კავშირებიც, რასაც შემდეგ განვიხილავთ.

უჯრედშორისი კავშირები

მრავალი მცენარეული თუ ცხოველური უჯრედი ორგანიზებულია ქსოვილებში, ორგანოებში და ორგანოთა სისტემებში. მეზობელი უჯრედები ხშირად ეწებებიან, ურთიერთქმედებენ და ურთიერთკავშირში არიან იმ სპეციფიკური ნაწილებით, რომლებიც უშუალო ფიზიკურ შეხებაში არიან.



ა. პოლისაქარიდის მოლეკულა
ბ. ნახშირწყლები
გ. გულის შემადგენლობაში შემავალი ცილა
დ. პროტეოგლიკანის მოლეკულა

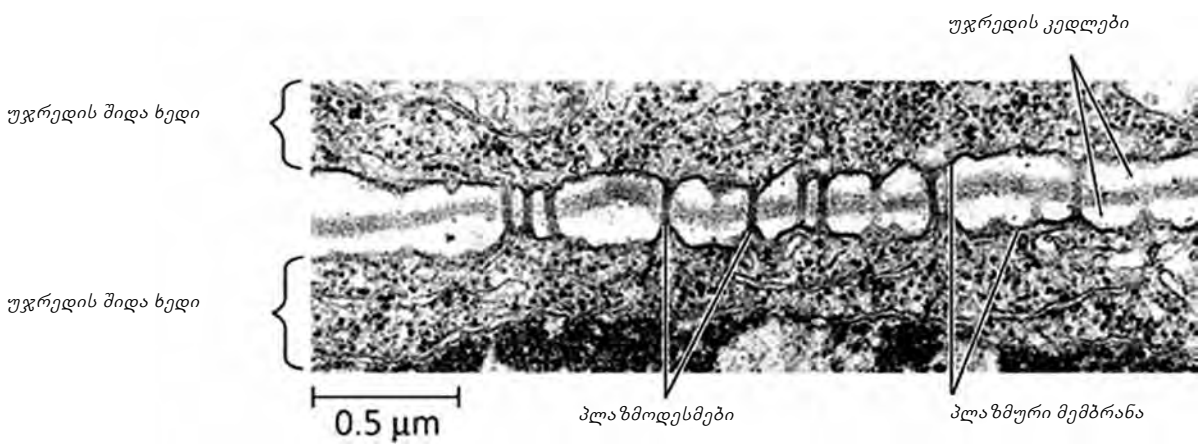
1 *კოლაგენის ბოჭკოები პროტეოგლიკანური კომპლექსების ქსელშია ჩასმული.*

2 *ფიბრონექტინი უგმ-ს აკავშირებს პლაზმურ მემბრანაში ჩაშენებულ ინტეგრინთან.*

3 *პროტეოგლიკანური კომპლექსი შედგება პროტეოგლიკანის ასობით მოლეკულისაგან, რომლებიც არაკოვალენტურადაა დაკავშირებული ერთ გრძელ პოლისაქარიდულ მოლეკულასთან.*

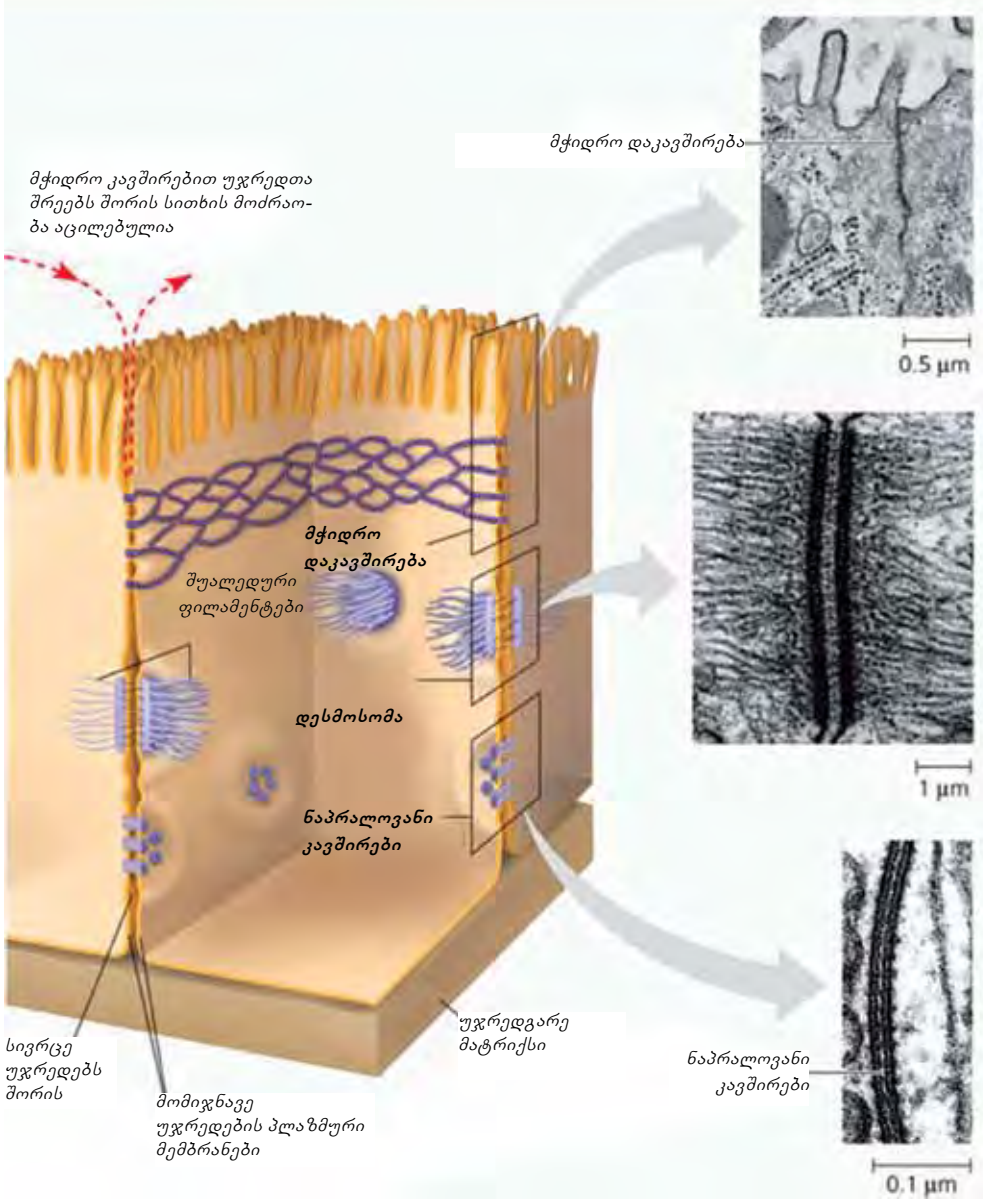
4 *ინტეგრინები მემბრანული ცილებია, რომლებიც დაკავშირებული არიან, ერთი მხრივ, უგმ-თან და, მეორე მხრივ, მიკროფილამენტებთან მიბმულ ასოცირებულ ცილებთან. ამ კავშირს შეუძლია სტიმულების გადაცემა უჯრედის გარეთა გარემოსა და მის ინტერიერს შორის და ამის შედეგად უჯრედის ქცევაში ცვლილებების გამოწვევა.*

▲ *სურათი 6.29* ***ცხოველური უჯრედის უჯრედგარე მატრიქსი (უგმ).*** *უგმ-ის მოლეკულური შემადგენლობა და სტრუქტურა იცვლება უჯრედთა ერთი ტიპიდან მეორისაკენ. ამ მაგალითში, გლიკოპროტეინის სამი განსხვავებული ტიპია წარმოდგენილი: პროტეოგლიკანები, კოლაგენი და ფიბრონექტინი.*



▲ *სურათი 6.30* ***პლაზმოდესმები მცენარეულ უჯრედებს შორის.*** *ერთი მცენარეული უჯრედის ციტოპლაზმა განუყოფელია მისი მეზობლის ციტოპლაზმისაგან პლაზმოდესმების, უჯრედის კედელში არსებული არხების საშუალებით (ტემ).*

სურათი 6.31.
უჯრედშორისი კავშირების კვლევა ცხოველურ უჯრედებში



მჭიდრო დაკავშირებები

მჭიდრი დაკავშირებების დროს, მეზობელი უჯრედების მემბრანები ძალიან მჭიდროდ ებჯინებიან ერთმანეთს და ერთმანეთს უკავშირდებიან სპეციფიკური ცილებით (მეწამული). უჯრედის გარშემო უწყვეტი იზოლაციის წარმოქმნით მჭიდრო დაკავშირებები ხელს უშლიან უჯრედგარე სითხის ეპითელური უჯრედების შრის განივად გაჟონვას.

დესმოსომები

დესმოსომები (რომელთაც ასევე უწოდებენ გამამაგრებელ დაკავშირებებს) მოქლონის მსგავსად მოქმედებენ: უჯრედებს კრავენ ერთად მყარი შრეების სახით. მტკიცე კერატინის ცილებისაგან შექმნილი შუალედური ფილამენტები დესმოსომებს ციტოპლაზმაში ამაგრებენ.

ნაპრალოვანი კავშირები



▶ *სურათი 6.32* ***უჯრედული ფუნქციების გამოვლენა მრავალი ორგანიზმის ერთობლივი მოქმედებით.*** *ამ მაკროფაგის (ყავისფერი) უნარი — შეიცნოს, შეიპყროს და დაშალოს ბაქტერია (ყვითელი), არის მთელი უჯრედის კოორდინირებული აქტივობის შედეგი. უჯრედის ციტოჩონჩხი, ლიზოსომები და პლაზმური მემბრანა არიან იმ კომპონენტებს შორის, რომლებიც ფაგოციტოზში მონაწილეობენ (ფერადი მეშ).*

მცენარეები: პლასმოდესმები

შეიძლება ერთი შეხედვით ჩანს, რომ მცენარეების არაცოცხალ უჯრედის კედლებს უჯრედების ერთმანეთისაგან გამოყოფა შეუძლიათ. მაგრამ, ფაქტობრივად, როგორც **6.30 სურათზეა** ნაჩვენები, მცენარეული უჯრედის კედლები დახვრეტილია არხებით, რომელთაც **პლაზმოდესმები** (ბერძნულიდან: desmos — შეკვრა) ეწოდება. პლაზმოდესმებში ციტოპლაზმა გადის და მეზობელი უჯრედების ქიმიურ გარემოს უკავშირდება. ეს დაკავშირება მცენარეთა უმეტესობას აერთიანებს ერთ ცოცხალ უწყვეტობად. მეზობელი უჯრედების პლაზმური მემბრანები თითოეული პლაზმოდესმის არხს შიგნიდან ამოფენენ და ასევე უწყვეტები არიან. წყალსა და მცირე ზომის გახსნილ ნივთიერებებს უჯრედიდან უჯრედში თავისუფლად გასვლა შეუძლიათ. თანამედროვე ექსპერიმენტებით ირკვევა, რომ გარკვეულ შემთხვევებში, სპეციფიკური ცილები და რნმ-ის მოლეკულებიც შეიძლება მოიქცნენ ასე. მეზობელ უჯრედებში ტრანსპორტირებადი მაკრომოლეკულები პლაზმოდესმებამდე ციტოჩონჩხის ბოჭკოების გასწვრივ მოძრაობით აღწევენ.

ცხოველები: მჭიდრო კავშირები, დესმოსომები და ნაპრალოვანი კავშირები

ცხოველებში, უჯრედშორისი კონტაქტების სამი ტიპი არსებობს: მჭიდრო კავშირები, დესმოსომები და ნაპრალოვანი კავშირები (რომელიც უფრო მეტად მცენარეული პლაზმოდესმების მსგავსია). ეს სამივე ტიპი განსაკუთრებით არსებითია ეპითელური ქსოვილისათვის, რომლითაც სხეულის შიდა და გარე ზედაპირებია ამოფენილი. **სურათი 6.31**-ზე ამ დაკავშირებების საილუსტრაციოდ გამოყენებულია კუჭნაწლავის ტრაქტის ამომფენი ეპითელური ქსოვილი. გთხოვთ, შეისწავლეთ ეს სურათი, სანამ წინ წაიწევდეთ.

კონცეფცია შემოწმება 6.7

1. რითი განსხვავდებიან მცენარეული და ცხოველური უჯრედები სტრუქტურულად ერთუჯრედიანი ეუკარიოტებისაგან?
2. მცენარეული უჯრედის კედლისა და ცხოველური უჯრედის უჯრედგარე მატრიქსის რომელი დამახასიათებელი თვისებები უწყობენ ხელს უჯრედსა და მის გარემოცვას შორის ნივთიერებებისა და ინფორმაციის მიმოცვლას?

უჯრედი: უფრო მნიშვნელოვანი ცოცხალი ერთეულია, ვიდრე მისი ნაწილების უმრავლოს ჯამი

უჯრედში ჩატარებული ეს მოგზაურობა, დაწყებული უჯრედის საერთო კომპარტმენტული ორგანიზაციის პანორამული ხედიდან და დამთავრებული თითოეული ორგანოიდის არქიტექტურის გულმოდგინედ დათვალიერებით, უამრავ შესაძლებლობას იძლევა სტრუქტურისა და ფუნქციის შესაბამისობის საჩვენებლად. (ახლა სწორედ კარგი დროა უჯრედის სტრუქტურის გადასახედად, თუკი მივუბრუნდებით 6.9 ნახატს, გვ.100 და 101). მაგრამ იმ შემთხვევისათვის, როცა უჯრედს ვაანალიზებთ, უნდა გვახსოვდეს, რომ მისი არც ერთი ორგანოიდი არ მუშაობს დამოუკიდებლად. უჯრედული ინტეგრაციის მაგალითად განიხილეთ **6.32 ნახატზე** მოცემული მიკროსკოპული სცენა. დიდი უჯრედი მაკროფაგია (იხ. **სურათი** 6.14˚). იგი ორგანიზმს ინფექციებისაგან თავდაცვაში ეხმარება. და ამას ახერხებს ფაგოციტური ვეზიკულის მიერ ბაქტერიის (უფრო მცირე უჯრედები) ჩაყლაპვით. მაკროფაგი მიცოცავს ზედაპირის გასწვრივ, იწელება და ბაქტერიამდე აღწევს წვრილი ცრუფეხით (რომელსაც ფილოპოდია ეწოდება). ამ მოძრაობების დროს აქტინის ფილამენტები ურთიერთქმედებენ ციტოჩონჩხის სხვა ელემენტებთან. მას შემდეგ, რაც მაკროფაგი შთანთქავს ბაქტერიას, ამ უკანასკნელებს ლიზოსომები შლიან. ლიზოსომებს კი რთული ენდომემბრანული სისტემა წარმოქმნის. ლიზოსომებში არსებული მომნელებელი ფერმენტები და ციტოჩონჩხის ცილები მზადდება რიბოსომებზე და ამ ცილების სინთეზი პროგრამირდება ბირთვის ᴅნმ-იდან გამოგზავნილი გენეტიკური შეტყობინებებით. ყველა ეს პროცესი საჭიროებს ენერგიას, რომელსაც მიტოქონდრია უზრუნველყოფს ᴀᴛᴘ-ის ფორმით. უჯრედული ფუნქციები წარმოიშობა უჯრედული გუნდისაგან: უჯრედი უფრო მნიშვნელოვანი ცოცხალი ერთეულია, ვიდრე მისი ნაწილების უბრალო ჯამი.

მე-6 თავის შემოწმება

ძირითადი კონცეფციების შემოწმებაა:

კონცეფცია 6.1

უჯრედის შესასწავლად მიღლოგები მიკროსკოპსა და მიღქიმიურ სელსაწყოებს იყენებენ

- **მიკროსკოპი** (გვ.95-97)
  მიკროსკოპის აღნაგობის გაუმჯობესება უჯრედის სტრუქტურის შესწავლის პროგრესს აჩქარებს.
- **ორგანოიდების გამოყოფა უჯრედის ფრაქციონირებით** (გვ.97)
  უჯრედული ბიოლოგიის სპეციალისტებს უჯრედების ცენტრიფუგირებით დანგრევის შედეგად სპეციფიკური ორგანოიდებით გამდიდრებული ნალექის მიღება შეუძლიათ.

კონცეფცია 6.2

ეუკარიოტულ უჯრედებს გააჩნიათ შიდა მემბრანები, რომლებიც

მათ ფუნქციებს განიჭვავენ

- **პროკარიოტული და ეუკარიოტული უჯრედების შედარება** (გვ.98-99).
  ყველა უჯრედი შემოსაზღვრულია პლაზმური მემბრანით. ეუკარიოტული უჯრედებისაგან განსხვავებით, პროკარიოტულ უჯრედებს არა აქვთ ბირთვი და მემბრანით შემოსაზღვრული სხვა ორგანოიდები.
- **ეუკარიოტული უჯრედის პანორამული ხედი** (გვ. 99-101). მცენარეული და ცხოველური უჯრედების ორგანოიდების უმეტესობა ერთნაირია.

კონცეფცია 6.3

ეუკარიოტული უჯრედების გენეტიკური ინსტრუქციები მოთავსებულია ბირთვში და სრულდება რიბოსომებით

- **ბირთვი: უჯრედის გენეტიკური ბიბლიოთეკა** (გვ. 102-103)
  ბირთვში მოთავსებულია DნმDნმ და ბირთვაკები, სადაც რიბოსომული სუბერთეულები მზადდება. ნივთიერებები ბირთვის გარსში გადიან არსებული ფორების მეშვეობით.
- **რიბოსომები: უჯრედში არსებული ცილის ფაბრიკები** (გვ. 102-104)
  ციტოზოლში არსებული თავისუფალი რიბოსომები და ებ-ის გარეთა მხარეზე და ბირთვის გარსზე არსებული ბმული რიბოსომები ცილებს ასინთეზებენ.

კონცეფცია 6.4

ენდომემბრანული სისტემა უჯრედში ცილების მოძრაობას არეგულირებს და მეტაბოლურ ფუნქციებს ასრულებს

- **ენდომემბრანული სისტემის მემბრანები დაკავშირებულია ან ფიზიკური უწყვეტობით ან სატრანსპორტო ვეზიკულებით** (გვ. 104).
- **ენდოპლაზმური ბადე: ბიოსინთეზური ფაბრიკა** (გვ.104-105)
  გლუვი ებ ასინთეზებს ლიპიდებს, მონაწილეობს ნახშირწყლების მეტაბოლიზმში, ინახავს კალციუმს და ახდენს შხამების დეტოქსიკაციას.. გრანულებიან ებ-ს მიმაგრებული აქვს რიბოსომები და წარმოქმნის ცილებსა და მემბრანებს, რომლებიც ებ-დან სატრანსპორტო ვეზიკულებით ნაწილდებიან.
- **გოლჯის აპარატი: გადაზიდვისა და მიღების ცენტრი** (გვ. 105-107)
  ცილები ებ-დან გადაიტანებიან გოლჯის აპარატში, სადაც ხდება მათი მოდიფიცირება, დახარისხება და გამოთავისუფლება სატრანსპორტო ვეზიკულებით.
- **ლიზოსომები: მომნელებელი განყოფილებები** (გვ.107-108)
  ლიზოსომები არიან ჰიდროლიზური ფერმენტების ჩანთები. ისინი ჩაყლაპულ ნივთიერებებსა და უჯრედის მაკრომოლეკულებს ხლეჩენ განმეორებით ციკლში გამოსაყენებლად.
- **ვაკუოლები: მრავალნაირად გამოყენებული კომპარტმენტები** (გვ. 108)

მცენარეული უჯრედის ცენტრალური ვაკუოლი მონაწილეობს მონელებაში, შენახვაში, ნარჩენების აშორებაში, უჯრედის ზრდასა და დაცვაში.

- **ენდომემბრანული სისტემა: მიმოხილვა** (გვ. 108-109).

კონცეფცია 6.5

მიტოქონდრია და ქლოროპლასტები ენერგიის ერთ ფორმას გარდაქმნიან მეორეში

- **მიტოქონდრია: ქიმიური ენერგიის გარდაქმნა** (გვ.109-110)
  მიტოქონდრიებს, უჯრედული სუნთქვის ადგილებს, აქვთ გარე მემბრანები და შიდა მემბრანები, რომელიც ჩაკეცილია კრისტების სახით.
- **ქლოროპლასტები: სინათლის ენერგიის დაჭერა** (გვ. 108-109)
  ქლოროპლასტები შეიცავენ პიგმენტებს, რომლებიც მონაწილეობენ ფოტოსინთეზში. სულ მცირე ორი მემბრანა აკრავს გარს თხევად სტრომას, რომელიც გრანებად დაზვინულ თილაკოიდებს შეიცავს.
- **პეროქსისომები: დაჟანგვა** (გვ. 110-111)
  პეროქსისომები წარმოქმნიან წყალბადის ზეჟანგს (H_2O_2) და გარდაქმნიან მას წყლად.

კონცეფცია 6.6

ციტოჩონჩხი არის ისეთი მოქნილობის ძსხლი, რომელიც უჯრედში ახდენს სტრუქტურებისა და აქტივობების ორგანიზებას.

- **ციტოჩონჩხის დანიშნულება: საყრდენი, მოძრაობა და რეგულაცია** (გვ. 112-113)
  ციტოჩონჩხის ფუნქციებია უჯრედისათვის სტრუქტურული საყრდენის უზრუნველყოფა, მოძრაობა და სიგნალის გადაცემა.
- **ციტოჩონჩხის კომპონენტები** (გვ. 113-118)
  მიკრომილაკები ფორმას აძლევენ უჯრედებს უძღვებიან ორგანოიდების მოძრაობას და ხელს უწყობენ გაყოფის პროცესში მყოფ უჯრედში ქრომოსომების გამოცალკევებას. წამწამები და შოლტები მიკრომილაკების შემცველი მამოძრავებელი გამონაზარდებია. მიკროფილამენტები აქტინისაგან აგებული წვრილი ჩხირებია. ისინი მონაწილეობენ კუნთის შეკუმშვაში, ამებოიდურ მოძრაობაში, ციტოპლაზმურ დინებაში და წარმოადგენენ მიკროხაოების საყრდენს. შუალედური ფილამენტები უჯრედის ფორმას ამყარებენ და ორგანოიდებს აფიქსირებენ ადგილზე.

კონცეფცია 6.7

უჯრედგარე კომპონენტები და უჯრედშორისი კავშირები ხელს უწყობენ კოორდინირებულ უჯრედულ აქტივობებს

- **მცენარეთა უჯრედის კედლები** (გვ. 118-119)
  მცენარეული უჯრედების კედლები აგებულია ცელულოზური ბოჭკოებისაგან, რომლებიც ჩასმულია სხვა პოლისაქარიდებსა და ცილაში.
- **ცხოველური უჯრედების უჯრედგარე მატრიქსი (უგმ)** (გვ. 119-120)
  ცხოველური უჯრედები გამოყოფენ გლიკოპროტეინებს, რომლებიც წარმოქმნიან უგმ, რომელიც წარმოადგენს საყრდენს, მონაწილეობს ათჰეზიაში, მოძრაობასა და რეგულაციაში.
- **უჯრედშორისი კავშირები** (გვ. 120-121)
  მცენარეებს აქვთ პლაზმოდესმები, რომლებიც გადიან მოსაზღვრე უჯრედების კედლებში. ცხოველური უჯრედისათვის დამახასიათებელია მჭიდრო დაკავშირებები, დესმოსომები და ნაპრალოვანი კავშირები.
- **უჯრედი: უფრო მნიშვნელოვანი ცოცხალი ერთეულია, ვიდრე მისი ნაწილების უბრალო ჯამი**

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშემოწმება

1. ადამიანის ზოგიერთი მემკვიდრული დაავადების სიმპტომებს წარმოადგენენ სუნთქვის პრობლემები და სტერილურობა მამრებში. ქვემოთ ჩამოთვლილიდან, რომელია ამ დაავადების მოლეკულური საფუძვლებისათვის მისაღები ჰიპოთეზა?
   ა. დეფექტური ფერმენტის არსებობა მიტოქონდრიაში.
   ბ. დეფექტური აქტინის მოლეკულის არსებობა უჯრედულ მიკროფილამენტებში
   გ. დეფექტური დაინეინის მოლეკულის არსებობა წამწამებსა და შოლტებში.
   დ. პათოლოგიური რაოდენობის ჰიდროლიზური ფერმენტების არსებობა ლიზოსომებში.
   ე. დეფექტური რიბოსომების აწყობა ბირთვში.

2. აირჩიეთ მტკიცება, რომელიც სწორად ახასიათებს ბმულ რიბოსომებს.
   ა. ბმული რიბოსომები გარშემორტყმულია თავისივე საკუთარი მემბრანით.
   ბ. ბმული და თავისუფალი რიბოსომები სტრუქტურულად განსხვავდებიან.

გ. ბმული რიბოსომები, ჩვეულებრივ, მემბრანულ ცილებსა და სეკრეტორულ ცილებს ასინთეზებენ.
დ. ბმული რიბოსომებისათვის ყველაზე მეტად დამახასიათებელი მდებარეობაა, პლაზმური მემბრანის ციტოპლაზმური ზედაპირი.
ე. ზემოჩამოთვლილი ყველა.

3. შემდეგი ჩამონათვალიდან რომელი მათგანი არ არის ენდომემბრანული სისტემის ნაწილი?
ა. ქლოროპლასტი
ბ. გოლჯის აპარატი
გ. პლაზმური მემბრანა
დ. ებ

4. პანკრეასის უჯრედები ცილებში ჩაირთავენ რადიოაქტიურად მონიშნულ ამინომჟავებს. ახლად დასინთეზებული ცილების ეს „იარლიყი" მეცნიერებს საშუალებას აძლევს თვალი მიადევნონ ამ ცილის ადგილმდებარეობას უჯრედში. ამ შემთხვევაში, ჩვენ თვალს ვადევნებთ ფერმენტს, რომელიც ჩვეულებრივ პანკრეასის უჯრედებიდან გამოიყოფა. რომელი მიმოცვლის გზაა ყველაზე მეტად შესაფერისი ამ ცილის უჯრედში მოძრაობისათვის?
ა. ებ → გოლჯი → ბირთვი
ბ. გოლჯი → ებ → ლიზოსომა
გ. ბირთვი → ებ → გოლჯი
დ. ებ → გოლჯი → ვეზიკულები, რომლებიც პლაზმურ მემბრანას შეერწყმებიან.
ე. ებ → ლიზოსომები → ვეზიკულები რომლებიც პლაზმურ მემბრანას შეერწყმებიან.

5. ჩამოთვლილი სტრუქტურებიდან რომლებია საერთო მცენარეული და ცხოველური უჯრედებისათვის?
ა. ქლოროპლასტი
ბ. ცელულოზისაგან შექმნილი კედელი
გ. ტონოპლასტი
დ. მიტოქონდრია
ე. ცენტრიოლა

6. ჩამოთვლილიდან, რომელია პროკარიოტულ უჯრედებში?
ა. მიტოქონდრია
ბ. რიბოსომა
გ. ბირთვის გარსი
დ. ქლოროპლასტი
ე. ებ

7. უჯრედთა რომელი ტიპი იძლევა ყველაზე კარგ შესაძლებლობას ლიზოსომების შესასწავლად?
ა. კუნთოვანი უჯრედი
ბ. ნერვული უჯრედი
გ. ფაგოციტური სისხლის თეთრი უჯრედი
დ. მცენარის ფოთლის უჯრედი
ე. ბაქტერიული უჯრედი

8. ჩამოთვლილი მტკიცებებიდან, რომელი წარმოადგენს ეუკარიოტული და პროკარიოტული უჯრედების ისეთ განმასხვავებელ ნიშანს, რომელშიც პროკარიოტული ციტოჩონჩხის უქონლობაა ასახული.
ა. ორგანოიდები ნანახია მხოლოდ ეუკარიოტულ უჯრედებში.
ბ. ციტოპლაზმური ნაკადები პროკარიოტებში არ არის ნანახი.
გ. მხოლოდ ეუკარიოტულ უჯრედებს შეუძლიათ მოძრაობა.
დ. პროკარიოტულ უჯრედებს აქვთ უჯრედის კედელი.
ე. მხოლოდ პროკარიოტული უჯრედი ახდენს მისი გენეტიკური მასალის კონცენტრირებას უჯრედის დანარჩენი ნაწილისაგან გამოყოფილ უბანში.

9. ჩამოთვლილიდან, რომელი სტრუქტურა-ფუნქცია წყვილებია შეუთავსებელი?
ა. ბირთვი; რიბოსომის წარმოქმნა
ბ. ლიზოსომა; შიდაუჯრედული მონელება
გ. რიბოსომა; ცილის სინთეზი
დ. გოლჯი; ცილების გადატანა
ე. მიკრომილაკი; კუნთის შეკუმშვა

10. ციანიდი უჯავშირდება სულ მცირე ერთ ისეთ მოლეკულას, რომელიც ჩართულია ატფ-ის წარმოქმნაში. უჯრედის ციანიდით დამუშავების შემდეგ, ციანიდის ყველაზე მეტი ნაწილი მოსალოდნელია ნანახი იქნას:
ა. მიტოქონდრიაში
ბ. რიბოსომებში
გ. პეროქსისომებში
დ. ლიზოსომებში
ე. ენდოპლაზმურ ბადეზე

ევოლუციური კავშირი

მიუხედავად იმისა, რომ უჯრედებს შორის მსგავსება გვიჩვენებს სიცოცხლის ევოლუციურ ერთიანობას, უჯრედები შეიძლება განსხვავდებოდნენ სტრუქტურით. უჯრედის სტრუქტურის რომელი ასპექტი წარმოაჩენს უფრო კარგად მათ ევოლუციურ ერთიანობას? რომლები წარმოადგენენ სპეციალიზებული უჯრედული მოდიფიკაციების მაგალითებს?

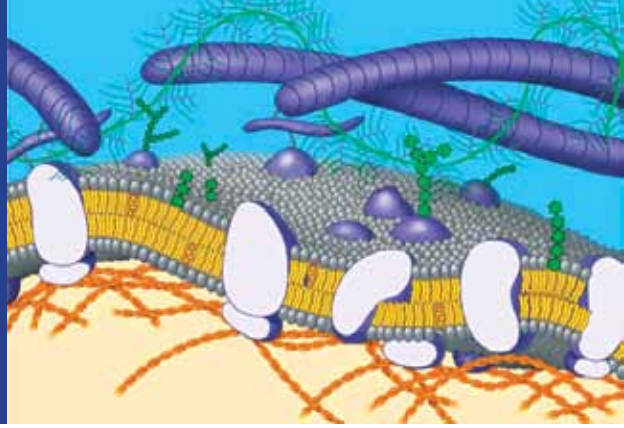
მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

წარმოიდგინეთ, X ცილა განკუთვნილია უჯრედის პლაზმურ მემბრანაში გადასაადგილებლად. დავუშვათ, რომ უჯრედულ კულტურაში, X ცილის გენეტიკური შეტყობინების შემცველი მრნმ უკვე ტრანსლირებულია რიბოსომაზე. თქვენ შეაგროვეთ უჯრედები, დახლიჩეთ და შემდეგ მისი შემადგენლობის ფრაქციონირება მოახდინეთ დიფერენციული ცენტრიფუგირებით, როგორც ეს ნახატ 6.5-ზეა ნაჩვენები. რომელი ფრაქციის ნალექში ვარაუდობთ თქვენ X ცილის პოვნას? ახსენით თქვენი პასუხი X ცილის უჯრედში გადაადგილების აღწერით.

მეცნიერული კვლევა

კალიფორნიის უნივერსიტეტის ექიმებმა მამაკაცს მოაშორეს ელენთა, რაც სტანდარტულ მკურნალობას წარმოადგენს ლეიკემიის გარკვეული ტიპისათვის. ავადმყოფობა აღარ განმეორებულა. მკვლევარებმა ელენთის რამოდენიმე უჯრედი ცოცხლად შეინახეს საკვებ არეში. მათ ნახეს, რომ ამ უჯრედთაგან ზოგიერთი წარმოქმნიდა სისხლის ცილას, რომელიც კიბოსა და შიდსის მკურნალობის იმედს იძლევა. მკვლევარებმა დააპატენტეს უჯრედები. პაციენტმა სასამართლოში იჩივლა, ითხოვდა მოგების წილს მისი უჯრედებიდან წარმოებულ ყოველ პროდუქტზე. კალიფორნიის უზენაესმა სასამართლომ გადაწყვეტილება მიიღო პაციენტის საწინააღმდეგოდ, დაადგინა რომ მისი სარჩელი „ემუქრება ეკონომიკურ მიზნებს, მნიშვნელოვანი სამედიცინო კვლევის წარმართვას”. ამერიკის შეერთებული შტატების უზენაესი სასამართლოც დაეთანხმა ამ გადაწყვეტილებას. როგორ ფიქრობთ, პაციენტი სწორად მოიქცა? კიდევ რისი ცოდნა გსურთ ამ შემთხვევის შესახებ, რაც დაგეხმარებოდათ გადაწყვეტილების მისაღებად?

7 მემბრანის სტრუქტურა და ფუნქცია



სურათი 7.1 **პლაზმური მემბრანა**

ძირითადი კონცეფციები

7.1 **უჯრედის მემბრანა ლიპიდებისა და ცილების დენადი მოზაიკაა.**

7.2 **სელექტიური გამტარობა მემბრანის სტრუქტურითაა განპირობებული.**

7.3 **პასიური ტრანსპორტი არის ნივთიერების დიფუზია მემბრანის გავლით, როდესაც ენერგიის ჩადება არ ხდება.**

7.4 **აქტიური ტრანსპორტი ენერგიას გახსნილი ნივთიერებების თავიანთი გრადიენტის საწინააღმდეგოდ მოძრაო ბისთვის იყენებს.**

7.5 **მოცულობითი ტრანსპორტი პლაზმური მემბრანის გავლით ეგზოციტოზისა და ენდოციტოზის საშუალებით ხდება.**

შესავალი

მიმოხილვა: სიცოცხლის ზღვარზე

პლაზმური მემბრანა სიცოცხლის ზღვარია, საზღვარი, რომელიც ცოცხალ უჯრედს არაცოცხალი გარემოსგან ჰყოფს. პლაზმური მემბრანა, მხოლოდ 8 ნმ სისქის საოცარი აპკია, რომელიც 8000-ზე უნდა გავამრავლოთ რომ ამ გვერდის სისქეს გაუტოლდეს; იგი, უჯრედის შიგნით და მის გარეთ, გარემომცველ გარემოში, ტრაფიკს აკონტროლებს. ყველა ბიოლოგიური მემბრანის მსგავსად, პლაზმური მემბრანა **სელექტიურ განვლადობას** ამჟღავნებს; ანუ, იგი საშუალებას აძლევს ზოგიერთ ნივთიერებას უფრო იოლად გავიდეს მასში, სხვა ნივთიერებებთან შედარებით. სიცოცხლის ევოლუციის ერთ-ერთი ყველაზე ადრეული ეპიზოდი შესაძლოა მემბრანის ფორმირება იყო, რომელიც გარს ერტყმოდა გარემომცველი ხსნარისგან განსხვავებულ ხსნარს, თუმცა საკვების შეთვისება და ნარჩენი პროდუქტების გამოყოფა, მაინც შესაძლებლი იყო. უჯრედის უნარი, მოახდინოს თავის გარემოსთან ქიმიური ცვლის დიფერენცირება, სიცოცხლის უმთავრესი პრინციპია და სწორედ პლაზმური მემბრანისა და მისი შემადგენელი მოლეკულების საშუალებით ხდება ეს შერჩევითად შესაძლებელი.

ამ თავში თქვენ შეიტყობთ თუ როგორ აკონტროლებს უჯრედის მემბრანები ნივთიერებების გატარებას. შერჩევითი განვლადობის მნიშვნელობა წარმოჩინდა, როდესაც 2003 წელს, ნობელის პრემია ქიმიის დარგში გადაეცა პეტერ აგრსა (იხილე ინტერვიუ გვ. 92-93) და როდერიკ მაკკინონს – ორ მეცნიერს, რომლებიც უჯრედის შიგნით და მის გარეთ, წყლისა და სპეციფიური იონების ტრანსპორტირების საკითხზე მუშაობდნენ. ჩვენ ყურადღებას გავამახვილებთ პლაზმურ მემბრანაზე, უჯრედის ყველაზე გარეთა მემბრანაზე, რომელიც **სურათი 7.1**-ზეა წარმოდგენილი. თუმცა, მემბრანული მოძრაობის იგივე პრინციპები მრავალი შიდა მემბრანისთვისაც გამოიყენება, რომლებიც ეუკარიოტულ უჯრედს ანაწევრებს. იმის გასაგებად, თუ როგორ მუშაობს მემბრანები, დავიწყოთ მათი სტრუქტურის შესწავლა.

კონცეფცია 7.1

უჯრედული მემბრანები ლიპიდებისა და ცილების დენადი მოზაიკაა

ლიპიდები და ცილები მემბრანების ერთ-ერთი მთავარი შემადგენელი ნაწილია, თუმცა, ნახშირწყლებიც მნიშვნელოვანია. მემბრანების უმრავლესობაში, ფოსფოლიპიდები ყველაზე უფრო ფართოდ გავრცელებული ლიპიდებია. ფოსფოლიპიდების მიერ მემბრანების წარმოქმნის უნარი მათ მოლეკულურ სტრუქტურასთანაა დაკავშირებული. ფოსფოლიპიდი არის **ამფიპათური მოლეკულა**, რაც იმას ნიშნავს, რომ მას გააჩნია როგორც ჰიდროფილური, ასევე ჰიდროფობური უბნები (იხილე სურ. 5.13). მემბრანული ლიპიდების სხვა ფორმებიც აგრეთვე ამფიპათურია. უფრო მეტიც, მემბრანული ცილების უმრავლესობას აქვს როგორც ჰიდროფობური, ასევე ჰიდროფილური უბნები.

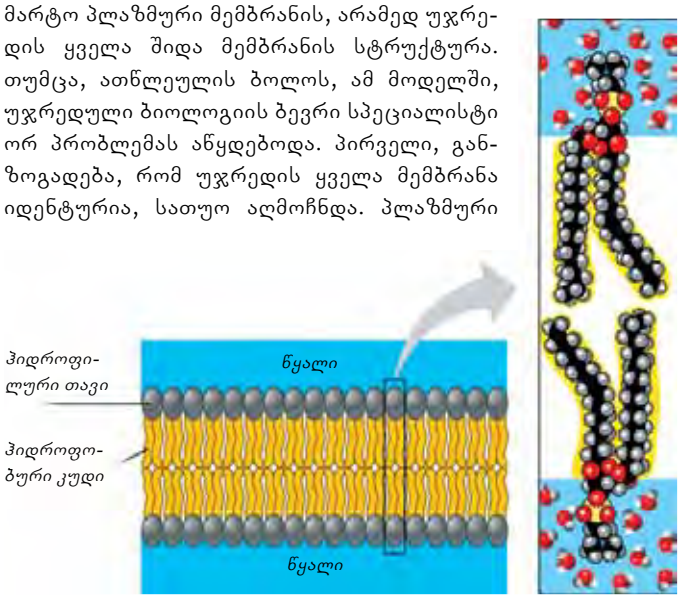
როგორ არის ფოსფოლიპიდები და ცილები ორგანიზებული უჯრედების მემბრანებში? ამ მოლეკულების ამჟამად მიღებულ მოდელს, თქვენ მე-6 თავში შეხვდით **(იხილე სურათი 6.8)**. ამ **თხევად-მოზაიკურ მოდელში**, მემბრანა მოძრავი სტრუქტურაა, სადაც ფოსფოლიპიდების ორმაგ შრეში (ორშრიანი) „მოზაიკურად“ ჩართული, ან დაკავშირებულია სხვადასხვა ცილა. ჩვენ დეტალურად განვიხილავთ ამ მოდელს; დავიწყებთ მისი შექმნის ისტორიით.

მემბრანის მოდელები:
სამეცნიერო გამოკვლევა

მემბრანის მოლეკულური მოდელის შექმნა მეცნიერებმა რამდენიმე ათწლეულით ადრე დაიწყეს, ვიდრე 1915 წელს, მას პირველად იხილავდნენ ელექტრონულ მიკროსკოპში. 1915 წელს, სისხლის წითელი უჯრედებიდან გამოყოფილი მემბრანების ქიმიური ანალიზი ჩატარდა და აღმოჩნდა, რომ ისინი ლიპიდებისა და ცილებისგან შედგებოდა. ათი წლის შემდეგ, ორი ჰოლანდიელი მეცნიერი ე. გორტერი და ფ. გრენდელი მივიდნენ დასკვნამდე, რომ უჯრედის მემბრანები ფაქტიურად, ფოსფოლიპიდების ორმაგ შრეს წარმოადგენს. მოლეკულების ასეთ ორმაგ შრეს შეუძლია იარსებოს როგორც სტაბილურ საზღვარი ორ წყლიან კომპარტმენტს შორის, რადგან მოლეკულების ორგანიზაცია ფოსფოლიპიდების ჰიდროფობურ კუდებს წყლისაგან იცავს, ხოლო მათ ჰიდროფილურ თავებს – წყლისკენ მიმართავს **(სურათი 7.2).**

იმ დასკვნის საფუძველზე რომ, რომ ფოსფოლიპიდების ორმაგი შრე მემბრანის ძირითად სტრუქტურას წარმოადგენდა, შემდეგი კითხვა იყო, თუ სად იყო მოთავსებული ცილები. თუმცა, ფოსფოლიპიდების თავები ჰიდროფილურია, მემბრანის ზედაპირი, რომელიც მხოლოდ ფოსფოლიპიდების ორმაგი შრისგან შედგება, ნაკლები ძალით ეკვრის წყალს, ვიდრე ბიოლოგიური მემბრანის ზედაპირი. ამ მონაცემებზე დაყრდნობით, ჰიუ დავსონმა და ჯეიმს დანიელმა გამოთქვეს ვარაუდი, რომ ამ განსხვავების ახსნა შესაძლებელი იქნებოდა, მემბრანა ორივე მხრიდან ჰიდროფილური ცილებით რომ ყოფილიყო დაფარული. მათ შემოგვთავაზეს სენდვიჩის მოდელი: ფოსფოლიპიდის ორმაგი შრე ცილების ორ შრეს შორის.

1950-იან წლებში, როდესაც მკვლევარებმა უჯრედის შესასწავლად პირველად გამოიყენეს ელექტრონული მიკროსკოპი, მიღებული სურათი, როგორც ჩანს, დავსონ-დანიელის მოდელს ადასტურებდა. 1960-იანი წლებისთვის, დავსონ-დანიელის სენდვიჩი საყოველთაოდ იქნა მიღებული, როგორც არა მარტო პლაზმური მემბრანის, არამედ უჯრედის ყველა შიდა მემბრანის სტრუქტურა. თუმცა, ათწლეულის ბოლოს, ამ მოდელში, უჯრედული ბიოლოგიის ბევრი სპეციალისტი ორ პრობლემას აწყდებოდა. პირველი, განზოგადება, რომ უჯრედის ყველა მემბრანა იდენტურია, სათუო აღმოჩნდა. პლაზმური მემბრანის სისქე 7-8 ნმ-ია და მას ელექტრონულ მიკროფოტოგრაფიაზე სამშრიანი სტრუქტურა აქვს, მაშინ როცა მიტოქონდრიის შიდა მემბრანა მხოლოდ 6 ნმ სისქისაა და მძივების აცმას ჰგავს. მიტოქონდრიულ მემბრანებს აგრეთვე გაცილებით მეტი რაოდენობით ცილა აქვთ, ვიდრე პლაზმურ მემბრანებს და ამასთან, აღინიშნება განსხვავება ფოსფოლიპიდების სპეციფიურ სახეობებსა და სხვა ლიპიდებს შორის. მოკლედ, სხვადასხვა ფუნქციის მქონე მემბრანები ქიმიური შედგენლობით და სტრუქტურითაც განსხვავდება.

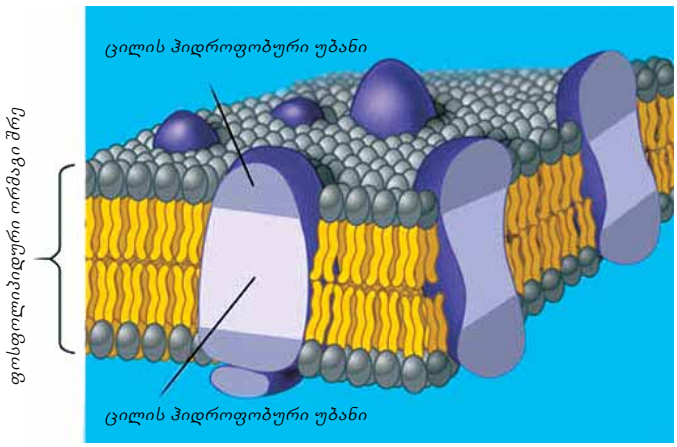


▲ *სურათი 7.2* **ფოსფოლიპიდის ორმაგი შრე (განივი კვეთა)**

მეორე, უფრო სერიოზული პრობლემა სენდვიჩის მოდელთან დაკავშირებით, ცილების ადგილი იყო. ციტოზოლში გახსნილი ცილებისგან განსხვავებით, მემბრანული ცილები წყალში ადვილად არ იხსნება. მემბრანულ ცილებს ჰიდროფილურ უბნებთან ერთად ჰიდროფობული უბნებიც აქვთ (ანუ, ისინი ამფიპათურია). თუ ასეთი ცილები მემბრანის ზედაპირზე შრეს წარმოქმნის, მათი ჰიდროფობური ნაწილები წყლიან გარემოში აღმოჩნდება.

1972 წელს, ს. ჯ. სინგერმა და გ. ნიკოლსონმა ივარაუდეს, რომ მემბრანული ცილები გაფანტულია და სათითაოდ არის ჩართული ფოსფოლიპიდურ ორმაგ შრეში; მხოლოდ მათი ჰიდროფილური უბნები საკმაოდ სცილდება ორმაგ შრეს და განიცდის წყლის ზემოქმედებას **(სურათი 7.3)**. მოლეკულების ასეთი განლაგებით, მოხდება ცილებისა და ფოსფოლიპიდების ჰიდროფილური უბნების მაქსიმალური კონტაქტი წყალთან, ხოლო ჰიდროფობური ნაწილები, უწყლო გარემოთი იქნება უზრუნველყოფილი. ამ მოდელის მიხედვით, მემბრანა ცილის მოლეკულების მოზაიკაა, რომელიც თხევადი ფოსფოლიპიდების ორმაგ შრეში დახტის (ფლიპ-ფლოპ მოძრაობა).

კრიოფრაქტოგრაფიის მეთოდმა, რომლის საშუალებითაც ხდება ელექტრონული მიკროსკოპირებისთვის უჯრედების მომზადება, ვიზუალურად აჩვენა, რომ ცილები ნამდვილად ჩართულია ფოსფოლიპიდების ორმაგ შრეში. როდესაც ელექტრონულ მიკროსკოპში გახლეჩილი მემბრანის ნახევრებს ათვალიერებთ, ორმაგი შრის შიდა მხარე, რიყის ქვების მსგავსად ჩანს მოკირწყლული – ისევე როგორც თხევად- მოზაიკურ მოდელში, გლუვ მატრიქსშიც, ცილის ნაწილაკებია გაფანტული (**სურათი 7.4**, მომდევნო გვერდზე). შემდგომში, სხვა ტიპის მტკიცებულებებიც ადასტურებს ამ განლაგებას.



▲ *სურათი 7.3* **მემბრანების თხევად-მოზაიკური მოდელი**

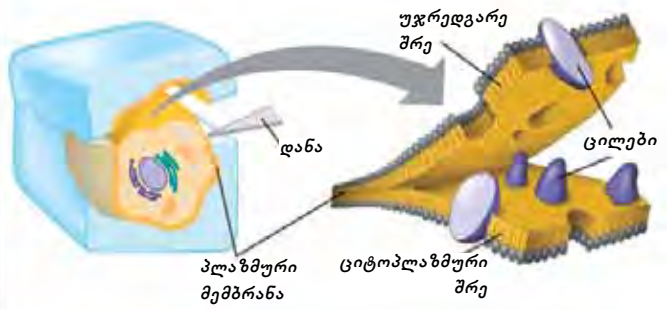
სურათი 7.4

კვლევის მეთოდი: კრიოფრაქტოგრაფია

გამოყენება

უჯრედის მემბრანა შეიძლება გაიხლიჩოს ორ შრედ და გამოჩნდეს მემბრანის შიდა ულტრასტრუქტურა.

ტექნიკა უჯრედი იყინება და დანით იხლიჩება. გახლეჩის სიბრტყე ხშირად მიჰყვება მემბრანის ჰიდროფობურ შიდა მხარეს და ფოსფოლიპიდურ ორმაგ შრეს ორ ცალკეულ შრედ ყოფს. მემბრანული ცილები, მთლიანად ერთ-ერთ შრეს მიჰყვება.



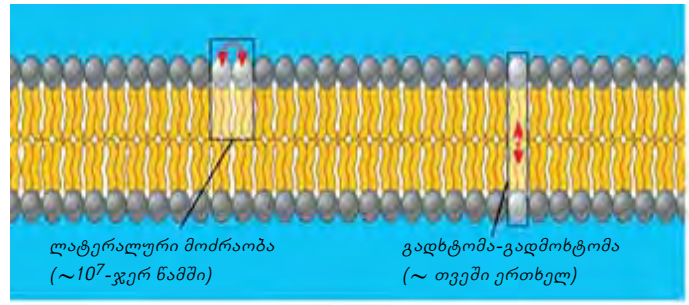
შედეგები სკანერული ელექტრონული მიკროსკოპირება (სემ) მემბრანულ ცილებს („გამონაზარდები“) ორ შრედ აჩვენებს, რაც იმას ადასტურებს, რომ ცილები ფოსფოლიპიდების ორმაგ შრეშია ჩანერგილი.



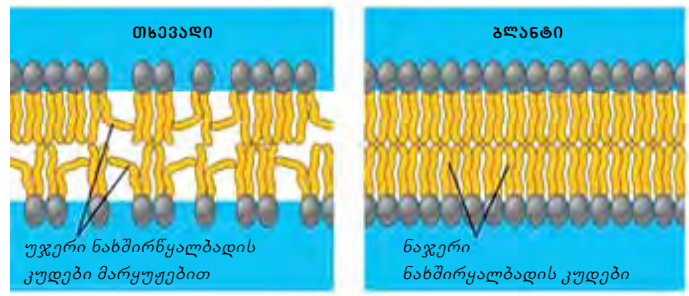
უჯრედგარე შრე — ციტოპლაზმური შრე

მოდელები, როგორც არსებული ინფორმაციის სისტემატიზაციისა და ახსნის გზები, მეცნიერების მიერ, ჰიპოთეზების სახით იქნა შემოთავაზებული. მემბრანის სტრუქტურის ერთი მოდელის ჩანაცვლება მეორეთი არ გულისხმობს, რომ თავდაპირველი მოდელი არ იყო ღირებული. მოდელის მიღება ან უარყოფა იმაზეა დამოკიდებული, თუ რამდენად მიესადაგება იგი დაკვირვებებს და ხსნის ექსპერიმენტულ მონაცემებს. კარგი მოდელის საფუძველზე შესაძლებელია აგრეთვე მომავალი კვლევების ფორმირება. მოდელები, ექსპერიმენტების შთაგონების წყაროა და ცოტა მოდელს თუ გაუძლია ამ გამოცდისთვის, ცვლილებების გარეშე. ახალი აღმოჩენების ფონზე, შესაძლოა, მოდელი მოძველდეს; მაშინაც კი, იგი მთლიანად კი არ უნდა იქნეს უკუგდებული, არამედ უნდა გადაიხედოს, და ჩართულ იქნეს ახალ გამოკვლევებში. თხევად-მოზაიკური მოდელი გამუდმებით ზუსტდება და ერთ დღესაც, შესაძლოა შემდგომ რევიზიას დაექვემდებაროს.

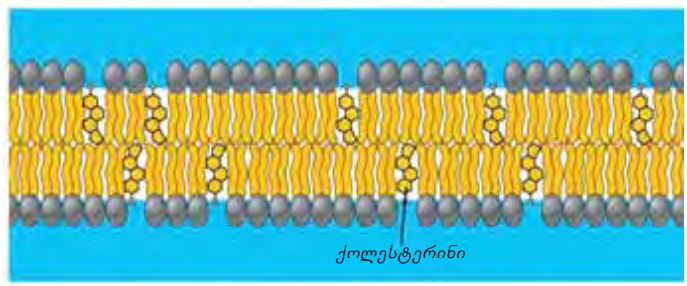
ახლა, უფრო ახლოს გავეცნოთ მემბრანის სტრუქტურას, დავიწყოთ ლიპიდებისა და ცილების მემბრანის შიგნით ლატერალურად გადაადგილების უნარით.



(ა) ფოსფოლიპიდების მოძრაობა. ლიპიდები ლატერალურად მოძრაობს, მაგრამ გადახტომა-გადმოხტომა მემბრანის გავლით საკმაოდ იშვიათია.



(ბ) **მემბრანის დენადობა.** უჯერი ნახშირწყალბადების კუდებს აქვთ მარყუჟები, რომლებიც მათ ერთმანეთთან მჭიდროდ განლაგების საშუალებას არ აძლევს, რაც ზრდის მემბრანის დენადობას.



(გ) **ქოლესტერინი ცხოველური უჯრედის მემბრანაში.** ზომიერ ტემპერატურაზე, ქოლესტერინი, ფოსფოლიპიდური მოძრაობის შემცირებით, მემბრანის დენადობას ამცირებს, მაგრამ დაბალ ტემპერატურაზე, ფოსფოლიპიდების ნორმალური წყობის რღვევის საშუალებით, გამყარებას აფერხებს.

▲ სურათი 7.5 **მემბრანების დენადობა.**

მემბრანების დენადობა

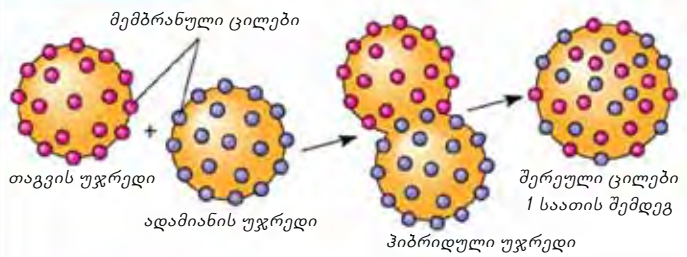
მემბრანები არ არის მოლეკულების სტატიკური შრეები, რომლებიც უძრავად შემოსაზღვრავს სივრცეს. მემბრანა, უპირატესად, ჰიდროფობური ურთიერთქმედებების გამოა ერთიანი, რომლებიც გაცილებით სუსტია, ვიდრე კოვალენტური ბმები (იხილე სურათი 5.20). ლიპიდების უმრავლესობას და ზოგიერთ ცილას, ლატერალურად, ანუ მემბრანის სიბრტყეში გადაადგილება შეუძლია (სურათი 7.5 ა). თუმცა, მოლეკულისთვის საკმაოდ იშვიათია სიგანეზე, მემბრანის გავლით გადახტომა-გადმოხტომა, ერთი ფოსფოლიპიდური შრიდან

სურათი 7.6

კვლევა: მოძრაობენ თუ არა მემბრანული ცილები?

ექსპერიმენტი *მკვლევარებმა თაგვის უჯრედისა და ადამიანის უჯრედის პლაზმური მემბრანის ცილები ორი სხვადასხვა მარკერით მონიშნეს და ამ უჯრედების შერწყმა მოახდინეს. მიკროსკოპის საშუალებით, ისინი ჰიბრიდულ უჯრედში მარკერებს აკვირდებოდნენ.*

შედეგები



დასკვნა *თაგვისა და ადამიანის მემბრანული ცილების შერევა იმაზე მიუთითებს, რომ ზოგიერთი მემბრანული ცილა მაინც, პლაზმური მემბრანის სიბრტყეში გვერდულად გადაადგილდება.*

მეორეზე გადასვლა; ამ შემთხვევაში. მოლეკულის ჰიდროფილურმა ნაწილმა მემბრანის ჰიდროფობური გული უნდა გადაკვეთოს.

მემბრანის შიგნით ფოსფოლიპიდების ლატერალური მოძრაობა სწრაფია. მომიჯნავე ფოსფოლიპიდები პოზიციას წამში დაახლოებით 10^7-ჯერ იცვლიან, რაც ნიშნავს, რომ ფოსფოლიპიდს 1 წამში შეუძლია დაახლოებით 2 μმ-ის – ტიპური ბაქტერიული უჯრედის სიგრძის – გავლა. ცილები გაცილებით დიდია ვიდრე ლიპიდები და უფრო ნელა მოძრაობს, მაგრამ ზოგიერთი მემბრანული ცილა, ფაქტიურად, დრეიფობს (სურათი 7.6). როგორც ჩანს, ზოგი მემბრანული ცილა გარკვეული მიმართულებით მოძრაობს: სავარაუდოდ, ციტოჩონჩხის ბოჭკოების გასწვრივ, მემბრანულ ცილების ციტოპლაზმურ უბნებთან დაკავშირებული სამოძრაო ცილების საშუალებით დრეიფობს. თუმცა, მრავალი სხვა მემბრანული ცილა, ციტოჩონჩხთან მათი მიმაგრების გამო, ფაქტიურად, უმოძრაოა.

ტემპერატურის კლებასთან ერთად მემბრანა დენადი რჩება, ვიდრე საბოლოოდ, ფოსფოლიპიდები მჭიდროდ განლაგებულ სტრუქტურად არ ჩამოყალიბდება და მემბრანა არ გამყარდება; თითქმის ისევე, როგორც ბეკონის ცხიმი, რომელიც გაცივებისას ნახევრად თხევად ღორის ქონს წარმოქმნის. ტემპერატურა, რომელზეც მემბრანა მყარდება შემადგენელი ლიპიდების ტიპზეა დამოკიდებული. დაბალ ტემპერატურაზე, მემბრანა თხევადი რჩება, თუ იგი მდიდარია ფოსფოლიპიდებით, რომელთაც უჯერი ნახშირწყალბადების კუდები აქვთ (იხილე სურ. 5.12 და 5.13). კუდებში არსებული მარყუჟების გამო, სადაც ორმაგი ბმებია ლოკალიზებული, უჯერი ნახშირწყალბადები ისე მჭიდროდ ვერ განლაგდება, როგორც ნაჯერი ნახშირწყალბადები, რაც მემბარნას უფრო დენადს ხდის (სურათი 7.5 ბ).

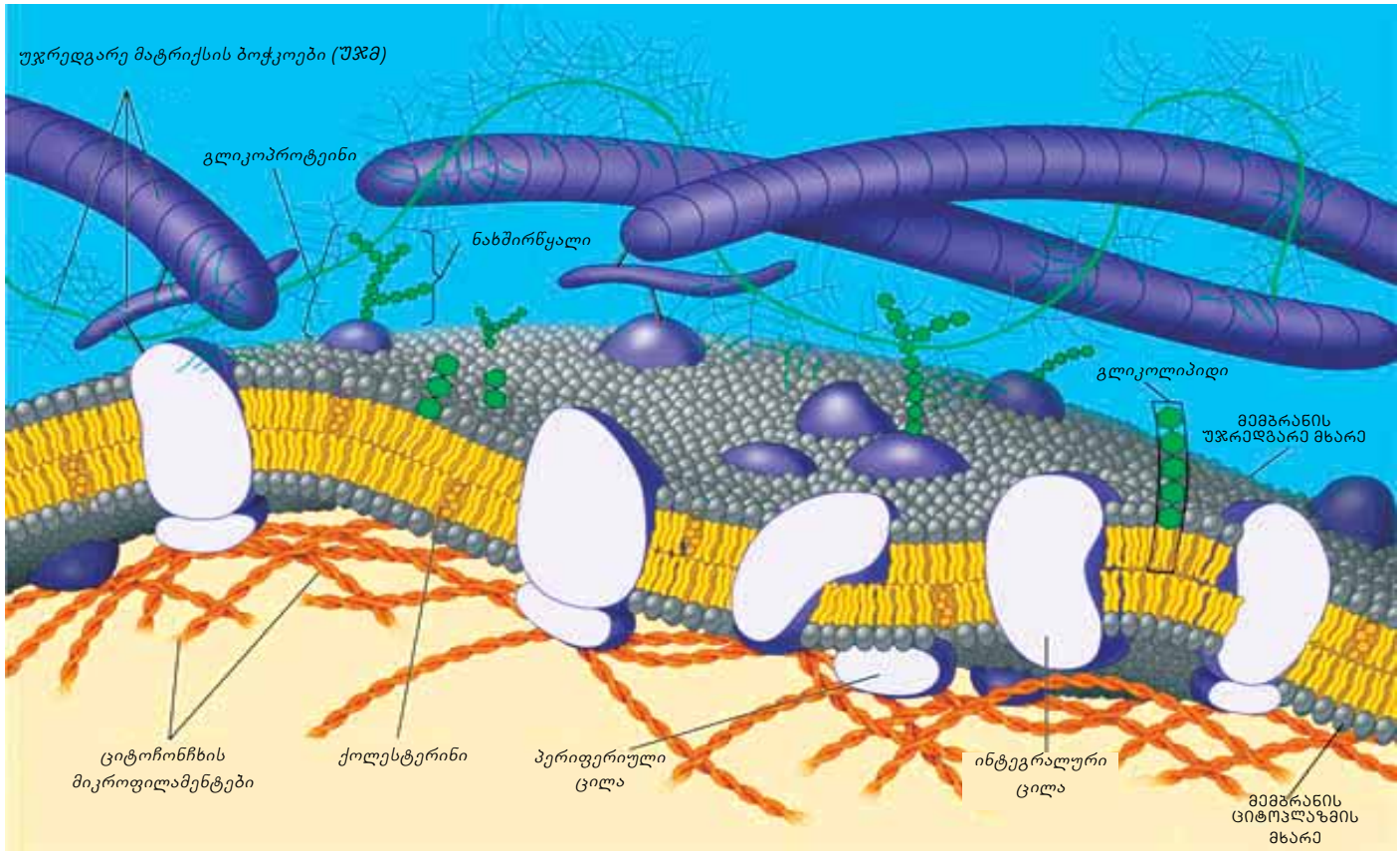
სტეროიდულ ქოლესტერინს, რომელიც ცხოველური უჯრედის პლაზმის მემბრანაში ფოსფოლიპიდების მოლეკულებს შორის სოლივითაა შეჭრილი, სხვადასხვა ტემპერატურაზე, სხვადასხვაგვარი გავლენა აქვს მემბრანის დენადობაზე (სურათი 7.5 გ). მაგალითად, შედარებით მაღალ ტემპერატურაზე – ადამიანის სხეულის ტემპერატურაზე – 37°ჩ-ზე, ქოლესტერინი, ფოფსფოლიპიდების მოძრაობის შეფერხების საშუალებით, მემბრანას ნაკლებად დენადს ხდის. თუმცა, იმის გამო, რომ ქოლესტერინი აგრთვე ხელს უშლის ფოსფოლიპიდების მჭიდრო განლაგებას, იგი ამცირებს მემბრანის გასამყარებლად საჭირო ტემპერატურას. ამრიგად, ქოლესტერინი შეიძლება განხილულ იქნეს როგორც მემბრანის „ტემპერატურული ბუფერი“, რომელიც მემბრანის დენადობის ცვლილებას ეწინააღმდეგება, რაც ტემპერატურის ცვლილებით შეიძლება იყოს გამოწვეული.

მემბრანები დენადი უნდა იყოს, რომ სათანადოდ იმუშაოს; ჩვეულებრივ, ისინი ისეთივე თხევადია, როგორც მცენარეული ზეთი. როდესაც მემბრანა მყარდება, მისი განვლადობა იცვლება და შესაძლოა, ფერმენტული ცილები მემბრანაში ინაქტივირდეს – მაგალითად, თუ მათ მემბრანაში ლატერალური მოძრაობის შესაძლებლობა ექნებათ. უჯრედის მემბრანის ლიპიდური შედგენილობა, როგორც ტემპერატურის ცვლილების მარეგულირებელისა, შეიძლება შეიცვალოს. შემოდგომაზე, ბევრ მცენარეში, მაგალითად, საშემოდგომო ხორბალში, რომელიც უკიდურესი სიცივის მიმართ ტოლერანტულია, უჯერი ფოსფოლიპიდების პროცენტული შედგენილობა იზრდება. ეს ადაპტაცია მემბრანას ზამთარში გაყინვისგან იცავს.

მემბრანული ცილები და მათი ფუნქციები

ახლა ჩვენ მივედით თხევად-მოზაიკური მოდელის მოზაიკურ ასპექტამდე. მემბრანა ლიპიდების ორმაგ შრეში ჩასმული სხვადასხვა ცილების კოლაჟია (სურათი 7.7). მაგალითად, სისხლის წითელი უჯრედების პლაზმურ მემბრანაში დღემდე, 50-ზე მეტი სახის ცილა იქნა ნანახი. მემბრანის მთავარ სტრუქტურას ფოსფოლიპიდები ქმნის, მაგრამ მემბრანების სპეციფიური ფუნქციების უმრავლესობას, ცილები განსაზღვრავს. სხვადასხვა ტიპის უჯრედები, მემბრანული ცილების სხვადასხვა ნაკრებს შეიცავს, ხოლო ყოველ მემბრანას უჯრედის შიგნით, სხვადასხვა ცილების უნიკალური კოლექცია გააჩნია.

შევნიშნავთ, რომ სურ. 7.7-ზე მემბრანული ცილების ორი ძირითადი სახეობაა. **ინტეგრალური ცილები** შეჭრილია ლიპიდური ორმაგი შრის ჰიდროფობურ გულში. მრავალი მათგანი ტრანსმემბრანული ცილაა, რომლებიც მთლიანად კვეთს მემბრანას. ინტეგრალური ცილის ჰიდროფობური უბნები არაპოლარული ამინომჟავების ერთი ან მეტი ჭიმისგან შედგება (იხილე სურათი 5.17), რომლებიც ჩვეულებრივ, α- სპირალებად არის დახვეული (სურათი 7.8). მოლეკულის ჰიდროფილური ნაწილები მემბრანის ორივე მხარეს, წყალხსნარისკენ არის მიმართული. **პერიფერიული ცილები** ლიპიდურ ორმაგ შრეში საერთოდ არ არის ჩართული; ისინი დანამატების (გამონ-

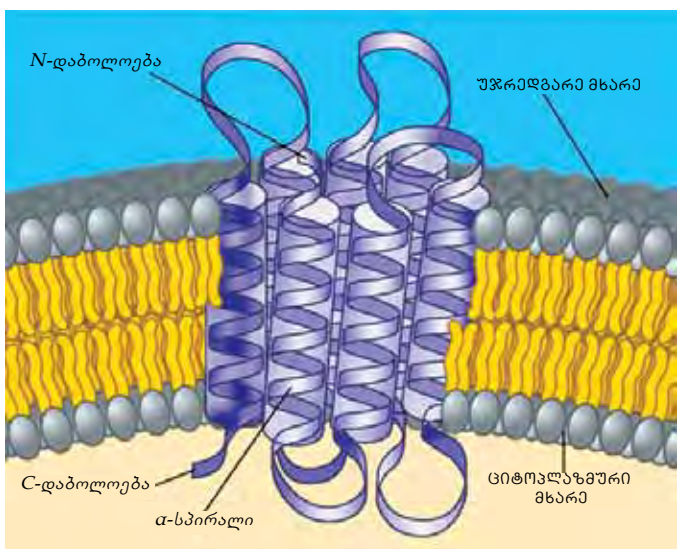


▲ *სურათი 7.7* ***ცხოველის უჯრედის პლაზმური მემბრანის დეტალური სტრუქტურა, განივ კვეთაში***

აზარდების) სახითაა, რომლებიც თავისუფლად უკავშირდება მემბრანის ზედაპირს, ხშირ შემთხვევაში, ინტეგრალური ცილების ღია ნაწილებს (იხილე **სურათი 7.7**).

ზოგიერთი მემბრანული ცილა, პლაზმური მემბრანის ციტოპლაზმის მხარეს, ადგილზე ციტოჩონჩხის საშუალებით მაგრდება, ხოლო გარეთა მხარეს – ცალკეული მემბრანული ცილების უჯრედგარე მატრიქსის ბოჭკოებით არის მიმაგრებული. (იხილე სურ. 6. 29; ინტეგრინები, ინტეგრალური ცილების ტიპია). ერთობლივად, ეს მიმაგრებები ცხოველურ უჯრედს უფრო მტკიცე კარკასით უზრუნველყოფს, ვიდრე მხოლოდ პლაზმური მემბრანა მიანიჭებდა მას.

სურათი 7.9-ზე მოცემულია პლაზმური მემბრანის მიერ შესრულებული 6 ძირითადი ფუნქცია. ერთ უჯრედს შეიძლება ჰქონდეს მემბრანული ცილები, რომლებიც რამდენიმე ამ ფუნქციას ახორციელებს, ხოლო ცალკეულ ცილას, შეიძლება მრავალი ფუნქცია ჰქონდეს. ამრიგად, მემბრანა სტრუქტურულ მოზაიკასთან ერთად ფუნქციური მოზაიკაცაა.

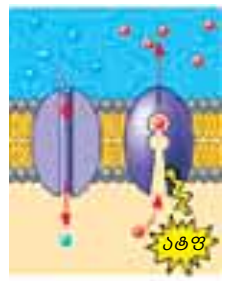


◀ *სურათი 7.8* ***ტრანსმემბრანული ცილის სტრუქტურა.*** *აქ გამოსახულ ცილას, ბაქტერიოროდოფსინს (ბაქტერიული სატრანსპორტო ცილა) მემბრანაში გარკვეული ორიენტაცია აქვს – უჯრედის გარეთ მიმართული -დაბოლოებით და შიგნით მიმართული C-დაბოლოებით. ეს ზონარისებრი მოდელი ხაზს უსვამს ცილის ჰიდროფობური ნაწილების α სპირალურ მეორად სტრუქტურას, რომელიც ძირითადად, მემბრანის ჰიდროფობურ გულში მდებარეობს. ცილა შვიდ ტრანსმემბრანულ სპირალს (თვალსაჩინოებისთვის ცილინდრებშია ჩასმული) შეიცავს. მემბრანის უჯრედგარე და ციტოპლაზმურ მხარეს, არასპირალური ჰიდროფილური სეგმენტები წყალხსნართან არის კონტაქტში.*

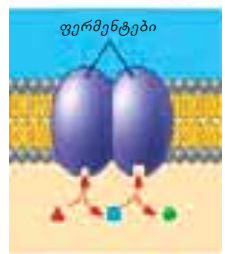
მემბრანული ნახშირწყლების როლი უჯრედის მიერ უჯრედის ამოცნობაში

უჯრედის მიერ უჯრედის ამოცნობა – უჯრედის უნარი განასხვავოს ერთი ტიპის მეზობელი უჯრედი მეორისგან,

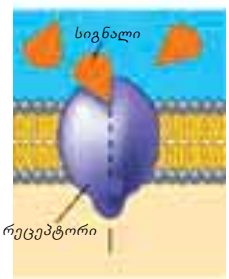
(ა) ***ტრანსპორტი (მარცხნივ).*** *ცილას, რომელიც მემბრანას კვეთს, მემბრანის გავლით ჰიდროფილური არხის უზრუნველყოფა შეუძლია, რომელიც სელექტიურია ცალკეული გახსნილი ნივთიერებების მიმართ.* ***(მარჯვნივ)*** *სხვა სატრანსპორტო ცილები, ნივთიერებას ერთი მხრიდან მეორე მხარეს, ფორმის ცვლილების საშუალებით გადაადგილებს. ზოგიერთი ეს ცილა ახდენს ᲐᲢᲤ-ის, როგორც ენერგიის წყაროს ჰიდროლიზს, რათა აქტიურად გადატუმბოს ნივთიერებები მემბრანის გავლით.*



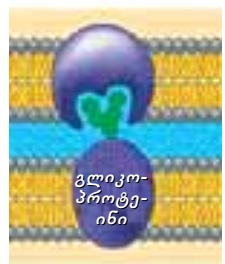
(ბ) ***ფერმენტული აქტივობა.*** *მემბრანაში ჩაშენებული ცილა შეიძლება იყოს ფერმენტი თავისი აქტიური საიტით, რომელიც მომიჯნავე ხსნარის ნივთიერებების ზემოქმედებას განიცდის. ზოგიერთ შემთხვევაში, რამდენიმე ფერმენტი მემბრანაში ორგანიზებულია როგორც გუნდი, რომელიც თანმიმდევრულ ნაბიჯებს დგამს მეტაბოლურ გზაზე.*



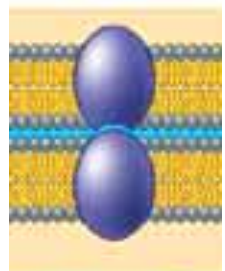
(გ) ***სიგნალის ტრანსდუქცია.*** *მემბრანულ ცილას შეიძლება ჰქონდეს სპეციფიური ფორმის დამაკავშირებელი უბანი, რომელიც ქიმიური მესენჯერის, მაგალითად ჰორმონის ფორმას მიესადაგება. გარეგანმა მესენჯერმა (სიგნალი) შესაძლოა გამოიწვიოს კონფორმაციული ცვლილებები ცილაში (რეცეპტორში), რომელიც მესიჯს უჯრედის შიგნით გადასცემს.*



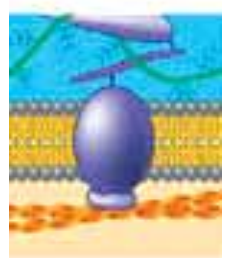
(დ) ***უჯრედის მიერ უჯრედის ცნობა.*** *ზოგიერთი გლიკოპროტეინი, მუშაობს როგორც საიდენტიფიკაციო კოდი, რომელსაც კონკრეტულად ცნობს სხვა უჯრედები.*



(ე) ***უჯრედშორისი შეერთება.*** *მომიჯნავე უჯრედების მემბრანული ცილები, ერთმანეთს შეიძლება სხვადასხვა ტიპის კავშირით დაუკავშირდეს, როგორიცაა მაგალითად, ხვრელური კონტაქტი, ან მჭიდრო კონტაქტი (იხილე სურ. 6. 31).*



(ვ) ***ციტოჩონჩხთან და უჯრედგარე მატრიქსთან (უგმ) მიერთება.*** *მიკროფილამენტები ან ციტოჩონჩხის სხვა ელემენტები შეიძლება დაკავშირებული იყოს მემბრანულ ცილებთან, ფუნქციასთან, რომელიც ხელს უწყობს უჯრედის ფორმის შენარჩუნებას და ასტაბილიზებს ცალკეული მემბრანული ცილების მდებარეობას. ცილებს, რომლებიც მიერთებულია* ***ᲣᲒᲛ****-თან შეუძლიათ უჯრედგარე და უჯრედშიდა ცვლილებების კოორდინირება (იხილე სურ. 6.29).*



▲ ***სურათი 7.9*** ***მემბრანული ცილების ზოგიერთი ფუნქცია.*** *ბევრ შემთხვევაში ცალკული ცილა ამ ფუნქციების ერთგვარ კომბინაციას ახორციელებს.*

გადამწყვეტია ორგანიზმის ფუნქციონირებისათვის. ეს მნიშვნელოვანია მაგალითად, ცხოველის ემბრიონის ქსოვილებსა და ორგანოებში უჯრედების სორტირებისას. იგი წარმოადგენს აგრეთვე იმუნური სისტემის მიერ უცხო უჯრედების (მათ შორის, ტრანსპლანტირებული ორგანოების) გაძევების საფუძველს, რაც ხერხემლიან ცხოველებში, დაცვის მნიშვნელოვანი მიმართულებაა (იხილე თავი 43). ხერხი, რომლის საშუალებითაც უჯრედები ცნობენ სხვა უჯრედებს, პლაზმურ მემბრანაზე ზედაპირის მოლეკულებთან, ხშირ შემთხვევაში, ნახშირწყლებთან მათი დაკავშირებაა (იხილე **სურათი 7.9 დ**).

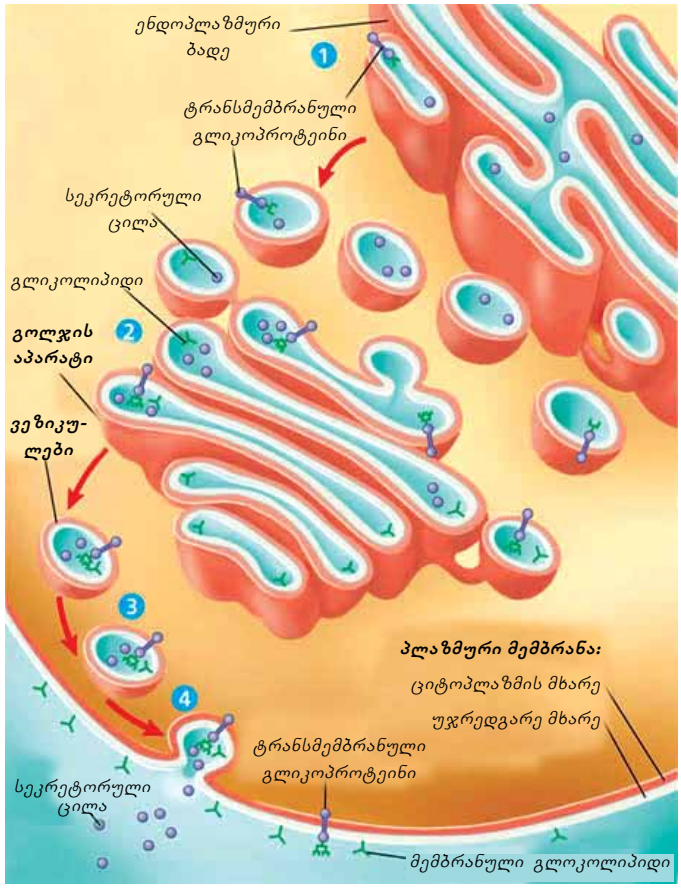
ჩვეულებრივ, მემბრანული ნახშირწყლები მოკლე, 15 შაქრის ერთეულზე (მონომერზე) ნაკლები, დატოტვილი ჯაჭვებია. ზოგიერთი ნახშირწყალი კოვალენტურად არის დაკავშირებული ლიპიდებთან, წარმოქმნილ მოლეკულას **გლიკოლიპიდი** ეწოდება (შეგახსენებთ, რომ გლიკო ნახშირწყალის არსებობაზე მიუთითებს). თუმცა, უმრავლესობა კოვალენტურად არის დაკავშირებული ცილებთან, ამის გამო მათ **გლიკოპროტეინები** ეწოდებათ (იხილე სურ. 7.7).

პლაზმური მემბრანის გარეთა მხარეს, ნახშირწყლები, სახეობიდან სახეობაში, ერთი და იმავე სახეობის ინდივიდებს შორის, და თვით ცალკეული ინდივიდის ერთი ტიპის უჯრედიდან მეორე ტიპის უჯრედამდე, იცვლება. მოლეკულებისა და მათი მდებარეობის მრავალფეროვნება უჯრედის ზედაპირზე საშუალებას აძლევს მემბრანულ ნახშირწყლებს იფუნქციონიროს, როგორც მარკერებმა, რაც ერთ უჯრედს მეორისაგან განასხვავებს. მაგალითად, ადამიანის სისხლის ოთხი ტიპი, რომლებიც , , , და აღინიშნება, სისხლის წითელი უჯრედების ზედაპირზე ნახშირწყლების ვარიაციებს ასახავს.

მემბრანების სინთეზი და მათი ორმხრივობა

მემბრანებს განსხვავებული შიდა და გარეთა მხარე გააჩნიათ, ცილების ორი შრე შეიძლება განსხვავდებოდეს სპეციფიური ლიპიდების შედგენილობით, ხოლო თითოეულ ცილას მემბრანაში მიმართულებითი ორიენტაცია აქვს (იხილე **სურათი 7.8**). როდესაც ვეზიკულა პლაზმურ მემბრანას ერწყმის, ვეზიკულის გარეთა შრე პლაზმური მემბრანის ციტოპლაზმური შრის გაგრძელება ხდება. აქედან გამომდინარე, მოლეკულები, რომლებიც ენდოპლაზმური ბადის შიდა მხრიდან იწყება, პლაზმური მემბრანის გარეთა მხარეს ბოლოვდება.

პროცესი, რომელიც ნაჩვენებია **სურათი 7.10**-ზე ენდოპლაზმურ რეტიკულუმში (1) მემბრანული ცილებისა და ლიპიდების სინთეზით იწყება. ნახშირწყლები (მწვანე) ცილებს უერთდება (მეწამული) და გლიკოპროტეინებს ქმნის, ნახშირწყლების წილი შეიძლება იცვლებოდეს. (2) გოლჯის აპარატში გლიკოპროტეინები ნახშირწყლების შემდგომ მოდიფიკაციას განიცდიან, ლიპიდები ნახშირწყლებს იძენენ და გლიკოლიპიდებად გარდაიქმნებიან. (3) ტრანსმემბრანული ცილები (მეწამული ჰანტელები), მემბრანული გლიკოლიპიდები, და სეკრეტორული ცილები (მეწამული სფეროები) ვეზიკულებში პლაზმური მემბრანისკენ გადაადგილდება. (4) აქ ვეზიკულები ერწყმის მემბრანას, უჯრედიდან გამოთავისუფლდება სეკრეტორული ცილები. ვეზიკულების შერწყმა მემბრანის ნახშირწყლებს, გლიკოპროტეინებსა და გლიკოლიპიდებს პლაზმური



▲ *სურათი 7.10* ***მემბრანული კომპონენტების სინთეზი და მათი ორიენტაცია მიღებულ მემბრანაში.*** *პლაზმურ მემბრანას განსხვავებული ციტოპლაზმური და უჯრედგარე მხარეები, ანუ სახეები აქვს: უჯრედგარე მხარე, ენდოპლაზმური ბადის შიგნითა მხარის, გოლჯის აპარატისა და ვეზიკულების მემბრანებისგან წარმოიქმნება.*

მემბრანის გარეთ განალაგებს. ამრიგად, ცილების, ლიპიდების, და მათთან დაკავშირებული ნახშირწყლების ასიმეტრიული განაწილება პლაზმურ მემბრანაში დეტერმინირებულია, რადგან მემბრანა ენდოპლაზმური ბადისა და გოლჯის აპარატის საშუალებით იგება.

კონცეფცია შემოწმება 7.1

1. რამდენად განსხვავებული იქნება მემბრანის ცხიმოვანი მჟავების ნაჯერობის დონე, ცივ გარემოსათან შეგუებულ მცენარეებში იმ მცენარეებისაგან, რომლებიც ცხელ გარემოსთან არიან ადაპტირებულნი?
2. ნახშირწყლები, რომლებიც დაკავშირებულია ზოგიერთ ცილასთან და პლაზმური მემბრანის ლიპიდებთან ერთიანდება, რადგან მემბრანის აგება და სრულყოფა ენდოპლაზმურ ბადესა და გოლჯის აპარატში ხდება; შემდეგ, ახალი მემბრანა სატრანსპორტო ვეზიკულებს წარმოქმნის, რომლებიც უჯრედის ზედაპირისკენ მიემართება. ვეზიკულის მემბრანის რომელ მხარე არის ნახშირწყლები?

კონცეფცია 7.2

მემბრანის სტრუქტურა სელექციურ განვლადობას განაპირობებს

ბიოლოგიური მემბრანა სუპერმოლეკულური სტრუქტურის შესანიშნავი მაგალითია – ბევრი მოლეკულა ორგანიზაციის უფრო მაღალ საფეხურზე იმყოფება – მისი ემერჯენტული თვისებები ცალკეული მოლეკულებისას სცილდება. ამ თავში ყურადღება გამახვილებულია ერთ-ერთ ყველაზე უფრო მნიშვნელოვან თვისებაზე: უჯრედული საზღვრების გავლით ტრანსპორტის რეგულირების უნარზე. ფუნქციას უჯრედისთვის სასიცოცხლო მნიშვნელობა აქვს. ჩვენ კიდევ ერთხელ ვნახავთ, რომ ფორმა, ფუნქციას შეესაბამება: თხევად-მოზაიკური მოდელი გვეხმარება იმის ასახსნელად, თუ როგორ არეგულირებს მემბრანები უჯრედის მოლეკულურ ტრაფიკს.

მცირე მოლეკულები და იონები პლაზმური მემბრანის გავლით ორივე მიმართულებით გამუდმებით მოძრაობს. განვიხილოთ ქიმიური ცვლა კუნთის უჯრედსა და უჯრედგარე სითხეს შორის, რომელიც ეკვრის მას. შაქრები, ამინომჟავები და სხვა საკვები შედის უჯრედში, ხოლო მეტაბოლიზმის ნარჩენი პროდუქტები ტოვებს მას. უჯრედი ითვისებს ჟანგბადს უჯრედული სუნთქვისთვის და გამოჰყოფს ნახშირორჟანგს. იგი აგრეთვე არეგულირებს არაორგანული იონების, მაგ. Na^+, K^+, Ca^{2+}, და Cl^--ის კონცენტრაციებს, პლაზმური მემბრანის გავლით მათი ამ თუ იმ მიმართულებით გადატვირთვის საშუალებით. თუმცა ტრაფიკი მემბრანის გავლით ექსტენსიურია, უჯრედის მემბრანები სელექტიურად განვლადია და ნივთიერებები განურჩევლად არ კვეთს ბარიერს. უჯრედს აქვს მრავალი სახის მცირე მოლეკულებისა და იონების შეთვისების და სხვათა გამოყოფის უნარი, უფრო მეტიც, ნივთიერებები, რომლებიც მოძრაობს მემბრანის გავლით ამას სხვადასხვა სიჩქარით აკეთებს.

ლიპიდური ორმაგი შრის განვლადობა

ჰიდროფობური (არაპოლარული) მოლეკულები, როგორიცაა მაგალითად, ნახშირწყალბადები, ნახშირორჟანგი და ჟანგბადი მემბრანის ლიპიდის ორმაგ შრეში იხსნება და იოლად გადის მასში მემბრანული ცილების დახმარების გარეშე. თუმცა, მემბრანის ჰიდროფობური გული აფერხებს ჰიდროფილური იონებისა და პოლარული მოლეკულების პირდაპირ გასვლას მემბრანაში. პოლარული მოლეკულები, როგორიცაა გლუკოზა, და სხვა შაქრები ლიპიდურ ორმაგ შრეში მხოლოდ ნელა თუ გადის; თვით წყალიც კი, ძალიან მცირე პოლარული მოლეკულა, ვერ გადის ძალიან სწრაფად. მემბრანის ჰიდროფობურ შრეში შეღწევა კიდევ უფრო რთულია მოლეკულის დამუხტული ატომისა და მისი გარემომცველი წყლის გარსისთვის (იხ. **სურათი 3.6**). საბედნიეროდ, ლიპიდური ორმაგი შრე მემბრანის სელექტიური განვლადობის მხოლოდ ნაწილია. ტრანსპორტის რეგულაციაში საკვანძო როლს მემბრანაში ჩაშენებული ცილები ასრულებს.

სატრანსპორტო ცილები

უჯრედის მემბრანები განვლადია სპეციფიური იონებისა და სხვადასხვა პოლარული მოლეკულების მიმართ. ამ ჰიდროფილურ ნივთიერებებს, **სატრანსპორტო ცილების** გავლით, რომლებიც მემბრანას კვეთს, შეუძლიათ თავიდან აიცილონ კონტაქტი ლიპიდის ორმაგ შრესთან. ზოგიერთი სატრანსპორტო ცილა, რომელთაც *არხის ცილები* ეწოდებათ ჰიდროფილური არხის საშუალებით ფუნქციონირებს, რომელსაც ცალკეული მოლეკულები ან ატომური იონები გამოიყენებენ როგორც გვირაბს მემბრანაში (იხილე **სურათი 7.9 ა**, მარცხნივ). მაგალითად, ცალკეულ უჯრედებში წყლის მოლეკულების გავლას მემბრანაში ხელს უწყობს არხის ცილები, რომელთაც **აქვაპორინები** ეწოდება (ისინი აღმოჩენილ იქნა პიტერ აგრის ლაბორატორიაში, იხილე გვ. 92-93). სხვა სატრანსპორტო ცილები, რომელთაც *მატარებელი ცილები* ეწოდება, თავიანთ თანამგზავრებს მიემაგრება და ფორმას უცვლის, ისე რომ მათ მემბრანაში გავლა შეძლონ (იხილე **სურათი 7.9 ა**, მარჯვნივ). ორივე შემთხვევში, სატრანსპორტო ცილები სპეციფიურია იმ ნივთიერების მიმართ, რომლის ტრანსლოკაციასაც (გადაადგილებას) ახდენს: მხოლოდ გარკვეულ ნივთიერებას (ან ნივთიერებებს) აძლევს მემბრანის გადაკვეთის საშუალებას. მაგალითად, გლუკოზა, რომელიც სისხლშია და სისხლის წითელ უჯრედებს უჯრედული აქტივობისთვის ესაჭიროება, პლაზმური მემბრანის სპეციფიური სატრანსპორტო ცილების საშუალებით ამ უჯრედებში სწრაფად შედის. „გლუკოზის ტრანსპორტერი“ ისევე სელექტიურია, როგორც მატარებელი ცილა, რომელიც გლუკოზის სტრუქტურულ იზომერ ფრუქტოზასაც კი უკუაგდებს.

ამრიგად, მემბრანის სელექტიური განვლადობა დამოკიდებულია როგორც ლიპიდური ორმაგი შრის, ასევე მემბრანაში ჩაშენებული სპეციფიური სატრანსპორტო ცილების განმასხვავებელ ბარიერზე. მაგრამ რა განაპირობებს მემბრანის გავლით ტრაფიკის მიმართულებას? მოცემულ მომენტში, კონკრეტული ნივთიერება შევა უჯრედში თუ დატოვებს მას? ფაქტიურად რა მექანიზმებით იმართება მოლეკულების გადაადგილება მემბრანების გავლით? ჩვენ ამ საკითხებზე შემდგომში ვისაუბრებთ, მას შემდეგ რაც მემბრანული ტრაფიკის ორ მოდელს – პასიურ ტრანსპორტსა და აქტიურ ტრანსპორტს განვიხილავთ.

კონცეფცია შემოწმება 7.2

1. ორი მოლეკულა, რომელსაც მემბრანული ცილების დახმარების გარეშე შეუძლია ლიპიდური ორმაგი შრის გადაკვეთა, არის O_2 და CO_2. რა თვისებები იძლევა ამის საშუალებას?
2. რატომ სჭირდება წყლის მოლეკულებს სატრანსპორტო ცილა (აქვაპორინი) მემბრანის სწრაფად და დიდი რაოდენობით გადასაკვეთად?

სავარაუდო პასუხები იხილე დანართში

კონცეფცია 7.3

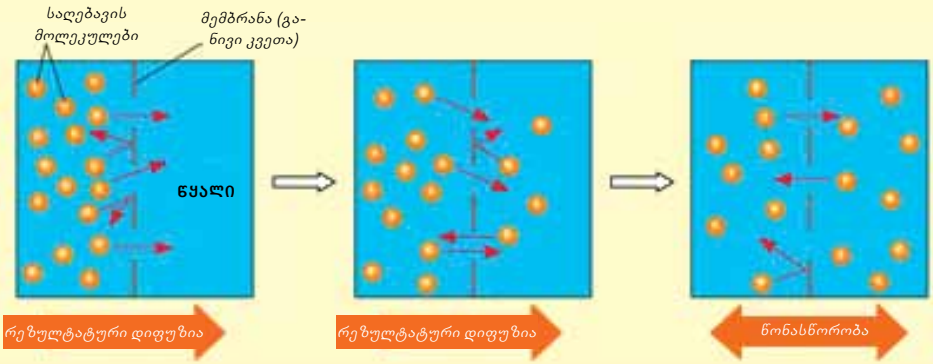
პასიური ტრანსპორტი არის ნივთიერების დიფუზია მემბრანის გავლით ენერგიის ჩადების გარეშე

მოლეკულებს აქვთ ენერგიის ტიპი, რომელსაც სითბური მოძრაობა (სითბო) ეწოდება. სითბური მოძრაობის ერთ-ერთი შედეგია **დიფუზია** – ნებისმიერი ნივთიერების მოლეკულების მისაწვდომ სივრცეში თანაბრად გავრცელების ტენდენცია. ყოველი მოლეკულა უწესრიგოდ მოძრაობს, თუმცა მოლეკულების ერთობლიობის დიფუზია შეიძლება მიმართული იყოს. ამის ვიზუალიზაციის კარგი გზა არსებობს: წარმოვიდგინოთ სინთეზური მემბრანა, რომელიც სუფთა წყალს, წყალში გახსნილი საღებავის ხსნარისგან ყოფს. დავუშვათ, რომ ამ მემბრანას აქვს მიკროსკოპული ფორები და ისინი გამტარია საღებავის მოლეკულებისთვის **(სურათი 7.11 ა)**. საღებავის თითოეული მოლეკულა უწესრიგოდ მოძრაობს, მაგრამ ადგილი ექნება საღებავის მოლეკულების ნეტ მოძრაობას მემბრანის გავლით იმ მხრისკენ, სადაც თავიდან სუფთა წყალი იყო. საღებავის მოლეკულები განაგრძობენ მემბრანის გავლით გავრცელებას, ვიდრე ორივე ხსნარში საღებავის თანაბარი კონცენტრაცია არ იქნება. მას შემდეგ რაც ამ წერტილს მიაღწევს, დამყარდება დინამიკური წონასწორობა, ერთ წამში საღებავის იმდენი მოლეკულა გაივლის მემბრანას ერთი მიმართულებით, რამდენი მოლეკულაც – მეორე მიმართულებით.

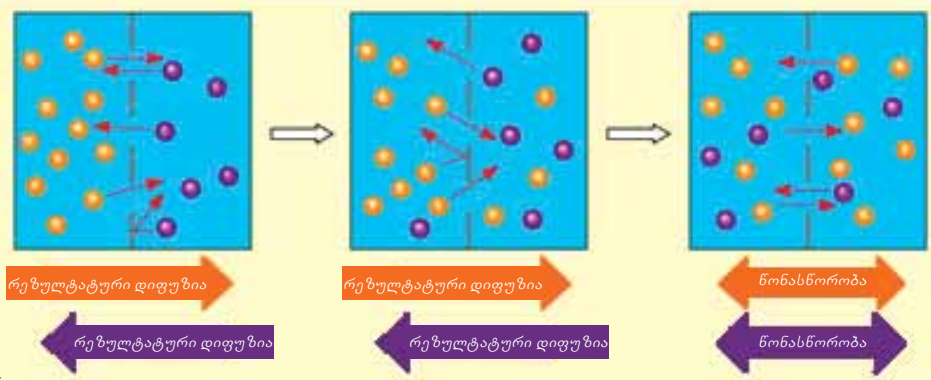
ახლა, ჩვენ შეგვიძლია ჩამოვაყალიბოთ დიფუზიის მარტივი წესი: სხვა ძალების არარსებობისას, ნივთიერება უფრო კონცენტრირებულიდან, ნაკლებად კონცენტრირებული მხარისკენ დიფუნდირებს. ანუ სხვაგვარად, ნებისმიერი ნივთიერება განიცდის დიფუზიას თავისი **კონცენტრაციული გრადიენტის** მიმართულებით. ამისთვის არ არის საჭირო მუშაობის შესრულება; დიფუზია სპონტანური პროცესია. შევნიშნავთ, რომ თითოეული ნივთიერება საკუთარი კონცენტრაციული გრადიენტის მიმართ მოძრაობს და სხვა ნივთიერებების კონცენტრაციული სხვაობები მასზე გავლენას არ ახდენს **(სურათი 7.11 ბ)**.

უჯრედის მემბრანების გავლით ტრაფიკების უმრავლესობა დიფუზიის საშუალებით ხდება. როდესაც ნივთიერება მემბრანის ერთ მხარეს უფრო კონცენტრირებულია მეორესთან შედარებით, არის ტენდენცია, რომ ნივთიერებამ მემბრანის გავლით, თავისი კონცენტრაციული გრადიენტისკენ იმოძრაოს (იმ პირობით, რომ მემბრანა განვლადია ამ ნივთიერებისათვის). ერთი მნიშვნელოვანი მაგალითია, უჯრედის მიერ ჟანგბადის შეთვისება უჯრედული სუნთქვის პროცესში. გახსნილი ჟანგბადი უჯრედში პლაზმური მემბრანის გავლით დიფუნდირებს. ვინაიდან უჯრედული სუნთქვისას 2-ის შესვლისთანავე ხდება მისი შთანთქმა, მისი დიფუნდირება უჯრედში პლაზმური მემბრანის გავლით გაგრძელდება, რადგან კონცენტრაციული გრადიენტი ხელს უწყობს მოძრაობას ამ მიმართულებით.

(ა) ერთი გახსნილი ნივთიერების დიფუზია. *მემბრანას საკმაოდ დიდი ფორები აქვს რომ საღებავის მოლეკულები გაატაროს. საღებავის მოლეკულების უწესრიგო მოძრაობის შედეგად ზოგი მათგანი გადის ფორებში; ეს უფრო ხშირად იმ მხარეს ხდება, სადაც მეტი მოლეკულაა. საღებავი უფრო კონცენტრირებულიდან ნაკლებად კონცენტრირებული მხარისკენ დიფუნდირებს (მას კონცენტრაციული გრადიენტის მიმართულებით დიფუზია ეწოდება). მას დინამიკური წონასწორობა მოჰყვება: გახსნილი ნივთიერების მოლეკულები აგრძელებს მემბრანის გადაკვეთას, მაგრამ ორივე მიმართულებით ერთნაირი სიჩქარით.*



(ბ) ორი გახსნილი ნივთიერების დიფუზია. *ორი სხვადასხვა საღებავის ხსნარი გაყოფილია მემბრანით, რომელიც ორივე მათგანისთვის განვლადია. თითოეული საღებავი თავისი კონცენტრაციული გრადიენტის მიმართულებით მოძრაობს. ადგილი ექნება მეწამული საღებავის რეზულტატურ (ნეტ) დიფუზიას მარცხენივ, მიუხედავად იმისა, რომ თავდაპირველად, ხსნარის მთლიანი კონცენტრაცია მარცხენა მხარეს მეტი იყო.*



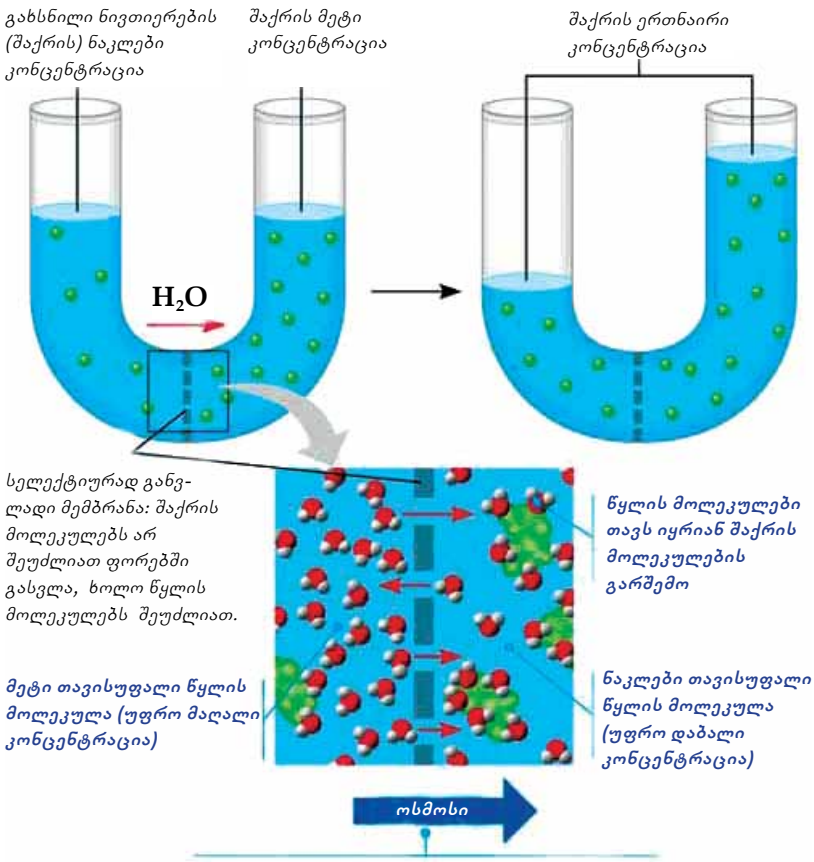
▲ *სურათი 7.11* ***გახსნილი ნივთიერების დიფუზია მემბრანის გავლით.*** *ისრები დიაგრამის ქვეშ უჩვენებს შესაბამისი ფერის საღებავების მოლეკულების რეზულტატურ დიფუზიას.*

ნივთიერების დიფუზიას ბიოლოგიური მემბრანის გავლით **პასიური ტრანსპორტი** ეწოდება, რადგან უჯრედს არ უწევს ენერგიის დახარჯვა მის განსახორციელებლად. თვითონ კონცენტრაციული გრადიენტი წარმოადგენს პოტენციურ ენერგიას (იხილე თავი 2, გვ. 36) და ბიძგს აძლევს დიფუზიას. თუმცა გახსოვდეთ, რომ მემბრანები შერჩევითად განვლადია და აქედან გამომდინარე, მათ სხვადასხვაგვარი გავლენა აქვთ სხვადასხვა მოლეკულების დიფუზიის სიჩქარეზე. წყლის შემთხვევაში, აქვაპორინები წყალს გარკვეულ უჯრედებში ძალიან სწრაფი დიფუნდირების საშუალებას აძლევს. პლაზმური მემბრანის გავლით წყლის მოძრაობას ძალზედ დიდი მნიშვნელობა აქვს უჯრედებისთვის.

ოსმოსის გავლენა წყლის ბალანსზე

იმისათვის რომ ვნახოთ თუ როგორ ურთიერთქმედებს ორი ხსნარი გახსნილი ნივთიერების სხვადასხვა კონცენტრაციით, წარმოვიდგენთ -ს ფორმის მინის მილი, სელექტიურად განვლადი მემბრანით, რომელიც შაქრის ორ ხსნარს ყოფს (სურათი 7.12). ფორები სინთეტურ მემბრანაში მეტისმეტად მცირეა საიმისოდ, რომ შაქრის მოლეკულები გაატაროს, მაგრამ საკმაოდ დიდია წყლის მოლეკულებისთვის. რა გავლენას მოახდენს ეს წყლის კონცენტრაციაზე?

ლოგიკურია ვივარაუდოთ, რომ ხსნარს, რომელშიც გახსნილი ნივთიერება უფრო მაღალი კონცენტრაციითაა, წყლის უფრო ნაკლები კონცენტრაცია ექნება და რომ წყალი, ამის გამო, იქიდან მეორე მხრისკენ დიფუნდირდება. თუმცა, განზავებული ხნარი სთვის, მრავალი სხვა ბიოლოგური სითხის მსგავსად, გახსნილი ნივთიერებები წყლის კონცენტრაციაზე მნიშვნელოვან გავლენას არ ახდენს. პირიქით, გახსნილი ნივთიერების მოლეკულების ირგვლივ წყლის მოლეკულების მჭიდრო თავმოყრა, წყლის ზოგიერთი მოლეკულის მემბრანაში გავლას შეუძლებელს ხდის. სწორედ განსხვავება თავისუფალი წყლის კონცენტრაციაში არის მნიშვნელოვანი. მაგრამ შედეგი იგივეა: წყალი, მემბრანის გავლით გახსნილი ნივთიერების უფრო დაბალი კონცენტრაციის უბნიდან, უფრო მაღალი კონცენტრაციის უბნისკენ დიფუნდირებს, ვიდრე გახსნილი ნივთიერებების კონცენტრაციები ორივე მხარეს არ გათანაბრდება. წყლის დიფუზიას სელექტიურად განვლადი მემბრანის გავლით **ოსმოსი** ეწოდება. წყლის მოძრაობა უჯრედის მემბრანებში და წყლის ბალანსი უჯრედსა და მის გარემოს შორის გადამწყვეტია ორგანიზმისთვის. ის, რაც



წყალი უფრო მაღალი თავისუფალი წყლის კონცენტრაციის არიდან უფრო დაბალი თავისუფალი წყლის კონცენტრაციის არისკენ მოძრაობს

◀ ***სურათი 7.12 ოსმოსი.*** *სხვადასხვა კონცენტრაციის შაქრის ორი ხსნარი გაყოფილია სელექტიურად განვლადი მემბრანით, რომელშიც გამხსნელს (წყალი) შეუძლია გავლა, მაგრამ გახსნილ ნივთიერებას (შაქარი) – არა. წყლის მოლეკულები უწესრიგოდ მოძრაობს და ფორებში გასვლა ორივე მიმართულებით შეუძლია, მაგრამ საბოლოოდ, წყალი დიფუნდირებს ხსნარიდან, სადაც გახსნილი ნივთიერების ნაკლები კონცენტრაციაა, იმ ხსნარისკენ, სადაც გახსნილი ნივთიერების მეტი კონცენტრაციაა. საბოლოოდ, წყლის ეს ტრანსპორტი, ანუ ოსმოსი, შაქრის კონცენტრაციას მემბრანის ორივე მხარეს ათანაბრებს.*

ჩვენ ხელოვნურ სისტემებში ოსმოსის შესახებ შევიტყვეთ, ახლა ცოცხალი უჯრედების მიმართ გამოვიყენოთ.

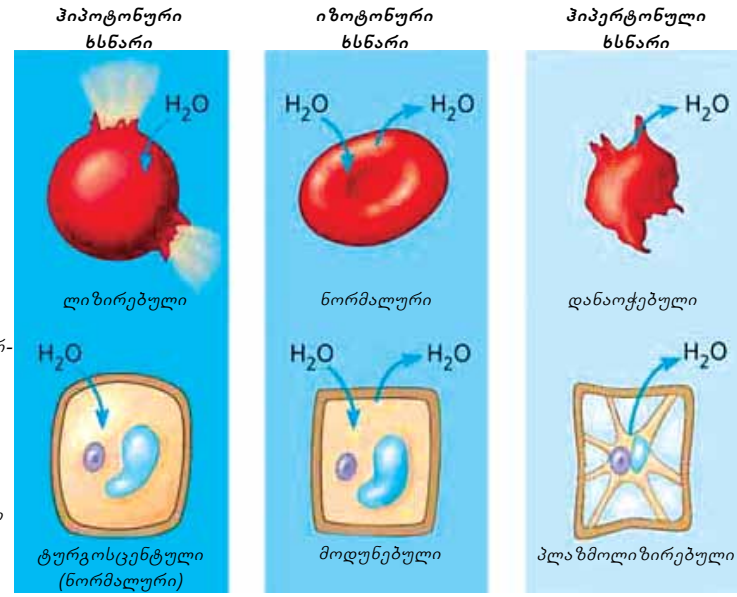
წყლის ბალანსი უკედლო უჯრედებში

ხსნარში უჯრედის მოქმედებას განხილვისას, მხედველობაში უნდა იქნეს მიღებული როგორც ხსნარის კონცენტრაცია, ასევე მემბრანის განვლადობა. **ტონურობის** კონცეფციის (ხსნარის უნარი გამოიწვიოს უჯრედის მიერ წყლის შეთვისება ან დაკარგვა) განხილვისას ორივე ფაქტორი უნდა იქნეს გათვალისწინებული. ხსნარის ტონურობა ნაწილობრივ დამოკიდებულია გახსნილი ნივთიერებების კონცენტრაციაზე, რომელთაც არ შეუძლიათ მემბრანაში გასვლა (არაგანვლადი გახსნილი ნივთიერებები), რომლებიც ენათესავება თვითონ უჯრედისას. თუ გარემომცველ ხსნარში უფრო მეტი არაგანვლადი გახსნილი ნივთიერებაა, წყალი უჯრედის დატოვების ტენდენციას ამჟღავნებს და პირიქით.

თუ უკედლო უჯრედი, მაგალითად, ცხოველური უჯრედი, ჩაძირულია გარემოში, რომელიც უჯრედის მიმართ **იზოტონურია** (*იზო* „იგივე“-ს ნიშნავს), წყლის რეზულტატურ დიფუზიას პლაზმურ მემბრანაში, ადგილი არ ექნება. წყალი მემბრანის გავლით მოძრაობს, მაგრამ ორივე მიმართულებით – ერთნაირი სიჩქარით. იზოტონურ გარემოში, ცხოველის უჯრედის მოცულობა სტაბილურია **(სურათი 7.13 ა)**.

ახლა, უჯრედი გადავიტანოთ ხსნარში, რომელიც უჯრედის მიმართ **ჰიპერტონულია** (ჰიპერ ნიშნავს „მეტს“, ამ შემთხვევაში, უფრო მეტ არაგანვლად გახსნილ ნივთიერებებს). უჯრედი დაკარგავს წყალს თავისი გარემოდან, დანაოჭდება და ალბათ მოკვდება. ეს ერთი მიზეზია თუ როგორ შეიძლება ტბის მარილიანობის გაზრდას (მინერალიზაციას) ცხოველების სიკვდილი მოჰყვეს – თუ ტბის წყალი ჰიპერტონული გახდება ცხოველების უჯრედების მიმართ, უჯრედები შეიძლება დანაოჭდეს და მოკვდეს. თუმცა, მეტისმეტად დიდი რაოდენობით წყლის შეთვისება შესაძლოა, ისეთივე სახიფათო იყოს ცხოველის უჯრედისთვის, როგორც წყლის დაკარგვა. თუ უჯრედს მოვათავსებთ ხსნარში, რომელიც **ჰიპოტონურია** უჯრედის მიმართ (*ჰიპო* „ნაკლებს“ ნიშნავს), წყალი უფრო სწრაფად შევა უჯრედში ვიდრე გამოვა, უჯრედი სივდება და წყლით გადავსებული ბუშტის მსგავსად ლიზისს (სკდება) განიცდის.

უჯრედი, მტკიცე კედლების გარეშე ვერ გაუძლებდა ვერც წყლის ჭარბ შეთვისებას და ვერც ჭარბ დაკარგვას. წყლის ბალანსის ეს პრობლემა ავტომატურად წყდება, როდესაც უჯრედი იზოტონურ გარემოში ცხოვრობს. მრავალი ზღვის უხერხემლოსთვის, ზღვის წყალი იზოტონურია. ხმელეთის (ხმელეთზე მობინადრე) ცხოველების უმრავლესობის უჯრედები გარემოცულია უჯრედგარე ხსნარით, რომელიც უჯრედების მიმართ იზოტონურია. ცხოველებსა და სხვა ორგანიზმებს მტკიცე უჯრედის კედლის გარეშე, ჰიპერტონულ ან ჰიპოტონურ გარემოში ცხოვრებისას, **ოსმორეგულაციის** – წყლის ბალანსის კონტროლის, სპეციალური ადაპტაცია უნდა ჰქონდეთ. მაგალითად, უმარტივესი პარამეციუმი გუბურის წყალში ცხოვრობს, რომელიც უჯრედის მიმართ ჰიპოტონურია. პარამეციუმს გააჩნია პლაზმური მემბრანა, რომელიც გაცილებით ნაკლებ განვლადია წყლისათვის, ვიდრე მრავალი სხვა უჯრედის მემბრანა, მაგრამ იგი მხოლოდ ანელებს წყლის შეთვისებას, რომელიც განუწყვეტლივ შედის უჯრედში. პარამეციუმი არ სკდება, ვინაიდან იგი აღჭურვილია კუმშვადი ვაკუოლით, ორგანელით, რომელიც ფუნქციონირებს როგორც ტრიუმის ტუმბო, რათა უჯრედიდან წყალი იმავე



▶ *სურათი 7.13* ***ცოცხალი უჯრედების წყლის ბალანსი.*** *როგორ რეაგირებენ ცოცხალი უჯრედები თავიანთ გარემოში გახსნილი ნივთიერებების კონცენტრაციის ცვლილებაზე, იმაზეა დამოკიდებულია, აქვთ თუ არა მათ უჯრედის კედელი. (ა) ცხოველურ უჯრედებს, მაგალითად, სისხლის წითელ უჯრედებს, უჯრედის კედელი არ გააჩნიათ. (ბ) მცენარეულ უჯრედებს კი – აქვთ. (ისრები წყლის ნეტ მოძრაობაზე მიუთითებს, ამ ხსნარებში უჯრედების პირველად მოთავსებიდან დაწყებული).*

(ა) ცხოველური უჯრედი. *ცხოველური უჯრედი, თავს საუკეთესოდ იზოტონურ გარემოში გრძნობს, თუ მას ოსმოსური შეთვისების ან წყლის დაკარგვის საკომპენსაციოდ სპეციალური ადაპტაციები არ აქვს.*

(ბ) მცენარეული უჯრედი. *მცენარეული უჯრედი ტურგოსცენტულია (მდგრადი) და ჩვეულებრივ, ყველაზე უფრო ჯანმრთელი, ჰიპოტონურ გარემოშია, სადაც წყლის შეთვისება საბოლოო ჯამში, ელასტიკური კედლის საშუალებით ბალანსირდება, რომელიც ავიწროვებს უჯრედს.*



(ა) *კუმშვადი ვაკუოლი ივსება სითხით, რომელიც ციტოპლაზმაში რადიალურად განლაგებული არხების სისტემით შედის*



(ბ) *როდესაც სავსეა, ვაკუოლი და არხები იკუმშება და სითხე უჯრედიდან გამოიდევნება.*

▲ *სურათი 7.14* ***პარამეციუმის კუმშვადი ვაკუოლი: ოსმორეგულაციის ევოლუციური ადაპტაცია.*** *მტკნარი წყლის ამ უმარტივესის კუმშვადი ვაკუოლი ოსმოსის საპირისპიროა, წყალს უჯრედიდან ტუმბავს.*

სისწრაფით გამოდევნოს, რა სისწრაფითაც იგი შედის მასში ოსმოსის საშუალებით (სურათი 7.14). ოსმორეგულაციის სხვა ადაპტაციებს ჩვენ 44-ე თავში განვიხილავთ.

კედლიანი უჯრედების წყლის ბალანსი

მცენარეთა, პროკარიოტების, სოკოებისა და ზოგიერთი უმარტივესის უჯრედებს კედლები აქვს. როდესაც ასეთი უჯრედი ჰიპოტონურ ხსნარში, მაგალითად, წვიმის წყალშია ჩაშვებული, კედელი ხელს უწყობს უჯრედის წყლის ბალანსის შენარჩუნებას. განვიხილოთ მცენარეული უჯრედი. ცხოველური უჯრედის მსგავსად, მცენარეული უჯრედი ოსმოსის საშუალებით წყლის შესვლასთან ერთად, სივდება (სურათი 7.13 ბ). თუმცა, ელასტიური კედელი მანამდე ფართოვდება, ვიდრე უკუწნევას არ განიცდის უჯრედზე, რაც წყლის შემდგომ შეთვისებას აფერხებს. ამ წერტილში, უჯრედი **ტურგესცენტულია** (ძალიან მტკიცე), რაც მცენარეული უჯრედების უმეტესობისთვის ნორმალური მდგომარეობაა. არამერქნიანი მცენარეების, მაგალითად, ოთახის მცენარეების უმრავლესობის მექანიკური საყრდენი, დამოკიდებულია უჯრედებზე, რომლებიც ტურგესცენტულობას გარემომცველი ჰიპოტონური ხსნარის საშუალებით ინარჩუნებენ. თუ მცენარის უჯრედები და მათი გარემო იზოტონურია, წყლის ნეტ შესვლის ტენდენცია არ არის და უჯრედები **იჩვარება**, დუნე ხდება.

თუმცა, თუ უჯრედი ჰიპერტონულ გარემოშია, კედელი უპირატესობას არ წარმოადგენს. ამ შემთხვევაში, მცენარეული უჯრედი, ცხოველური უჯრედის მსგავსად, კარგავს წყალს გარემოში და ნაოჭდება. მცენარეული უჯრედის დანოჭებასთან ერთად მისი პლაზმური მემბრანა სცილდება კედელს. ამ მოვლენას პლაზმოლიზი ეწოდება, რაც მცენარის ჭკნობას იწვევს და შესაძლოა ლეტალური აღმოჩნდეს. ჰიპერტონულ გარემოში, კედლის მქონე ბაქტერიული უჯრედები და სოკოები აგრეთვე განიცდიან პლაზმოლიზს.

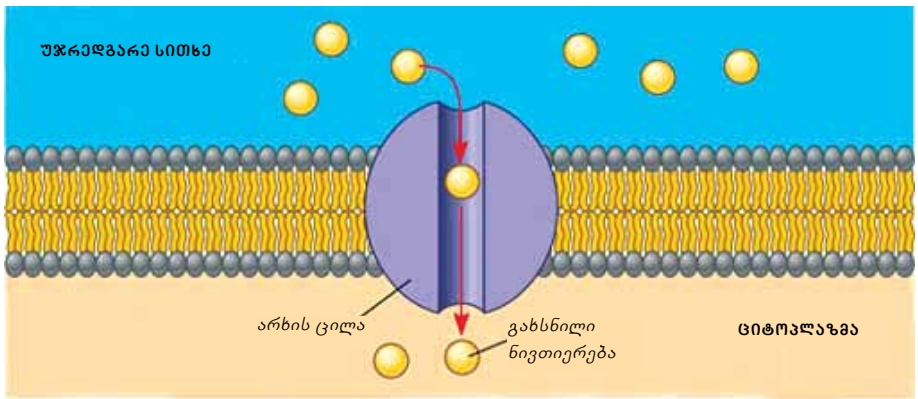
გაადვილებული დიფუზია: პასიური ტრანსპორტი ცილების დახმარებით

მოდით უფრო ახლოს განვიხილოთ თუ როგორ გადის მემბრანაში წყალი და ზოგიერთი ჰიდროფილური გახსნილი ნივ-

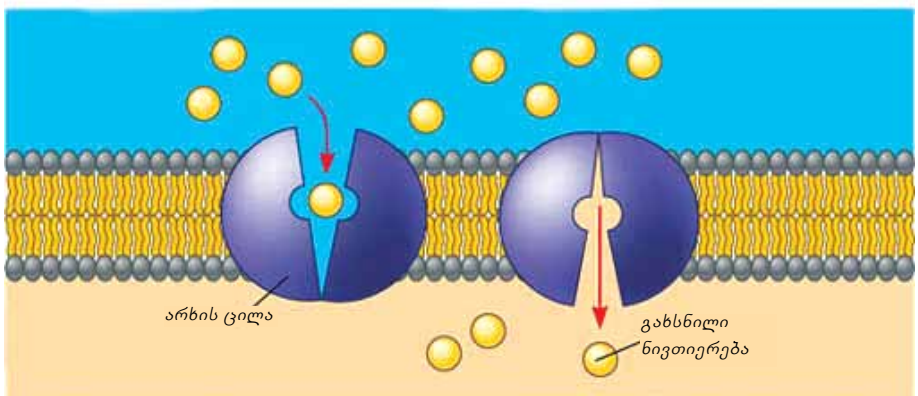
თიერება. როგორც ადრე იყო აღნიშნული, ბევრი პოლარული მოლეკულა და იონი, რომელსაც მემბრანის ორმაგი ლიპიდური შრე აფერხებს, პასიურად დიფუნდირებს სატრანსპორტო ცილების დახმარებით, რომლებიც მემბრანას კვეთს. ამ მოვლენას **გაადვილებული დიფუზია** ეწოდება. უჯრედული ბიოლოგიის სპეციალისტები ჯერ კიდევ ცდილობენ დაადგინონ თუ როგორ უწყობს ხელს დიფუზიას სხვადასხვა სატრანსპორტო ცილა. სატრანსპორტო ცილების უმეტესობა ძალიან სპეციფიურია: ისინი მხოლოდ გარკვეული ნივთიერებების ტრანსპორტს ახდენენ.

როგორც ადრე იყო აღწერილი, სატრანსპორტო ცილების ორი ტიპია, არხის ცილები და მატარებელი ცილები. არხის ცილები უბრალოდ უზრუნველყოფენ დერეფანს, რომლებიც შესაძლებლობას აძლევს სპეციფიურ მოლეკულებს ან იონებს გადაკვეთონ მემბრანა (**სურ. 7.15 ა**). ჰიდროფილური გასასვლელები, რომლებსაც ეს ცილები უზრუნველყოფს შესაძლებლობას აძლევს წყალს ან მცირე იონებს ძალიან სწრაფად გადავიდეს მემბრანის ერთი მხრიდან მეორეზე. მიუხედავად იმისა, რომ წყლის მოლეკულები საკმარისად მცირეა საიმისოდ, რომ ფოსფოლიპიდური ორმაგი შრე გადაკვეთოს, ამ მარშრუტით წყლის მოძრაობის სიჩქარე, შედარებით ნელია, მათი პოლარობის გამო. აქვაპორინები, არხის ცილები, რომლებიც მცენარეულ უჯრედებსა და ცხოველურ უჯრედებში გვხვდება, ხელს უწყობს დიდ რაოდენობით წყლის დიფუზიას, მაგალითად, სისხლის წითელ უჯრედებში (იხილე სურათი 7.13). არხების კიდევ ერთი ჯგუფია **იონური არხები**, მათ შორის მრავალი მათგანი ფუნციონირებს როგორც **კარის არხები**; გამღიზიანებელი იწვევს მათ გაღებას ან დახურვას. გამღიზიანებელი შეიძლება იყოს ელექტრული ან ქიმიური; თუ ქიმიურია, მაშინ გამღიზიანებელი იქნება განსხვავებული იმ ნივთიერებისაგან, რომლის ტრანსპორტირებაც უნდა მოხდეს. მაგალითად, ნერვული უჯრედის სტიმულირება სპეციფიური ნეიროტრანსმიტერული მოლეკულებით აღებს კარის არხებს, რაც ნატრიუმის იონებს უჯრედში შესვლის საშუალებას აძლევს.

ზოგიერთი მემკვიდრული დაავადების დროს, სპეციფიური სატრანსპორტო სისტემები ან დეფექტურია, ან საერთოდ არ არის. ამის მაგალითია ცისტინურია, დაავადება ადამიანებში, რომელიც იმ ცილის უქონლობით ხასიათდება, რომელიც ცისტეინისა და ზოგიერთი სხვა ამინომჟავის ტრანსპორტს ახორციელებს, თირკმლის უჯრედების მემბრანების გავლით. ჩვეულებრივ, თირკმლის უჯრედები ამ ამინომჟავების რეაბსორბციას შარდიდან ახდენს და სისხლში აბრუნებს, მაგრამ ცისტინურიით დაავადებულ ინდივიდებში, ამინომჟავებისგან ქვები წარმოიქმნება, რომლებიც თირკმელებში აკუმულირდება და კრისტალიზდება, რაც ტკივილს იწვევს.



(ა) *არხის ცილას (მეწამული) აქვს არხი, რომლის გავლითაც წყლის მოლეკულას ან ცალკეულ გახსნილ ნივთიერებას შეუძლია გასვლა.*



(ბ) *მატარებელი ცილა ორ კონფორმაციაში არსებობს, ცილის ფორმის ცვლილებასთან ერთად გახსნილი ნივთიერება მემბრანის გავლით გადაადგილდება. ცილას გახსნილი ნივთიერების ტრანსპორტირება ორივე მიმართულებით ნეტ მოძრაობით შეუძლია, გახსნილი ნივთიერების კონცენტრაციული გრადიენტის მიმართულებით.*

◀ *სურათი 7.15* ***ორი ტიპის სატრანსპორტო ცილა, რომელიც გაადვილებულ დიფუზიას ახორციელებს.*** *ორივე შემთხვევაში, ცილას გახსნილი ნივთიერება კონცენტრაციული გრადიენტის მიმართულებით გადააქვს.*

კონცეფცია შემოწმება 7.3

1. პარამეციუმს ჰიპოტონური გარემოდან იზოტონურში რომ გაეცურა, მისი კუმშვადი ვაკუოლის აქტივობა გაიზრდებოდა თუ შემცირდებოდა? რატომ?

სავარაუდო პასუხები იხილე დანართში

კონცეფცია 7.4

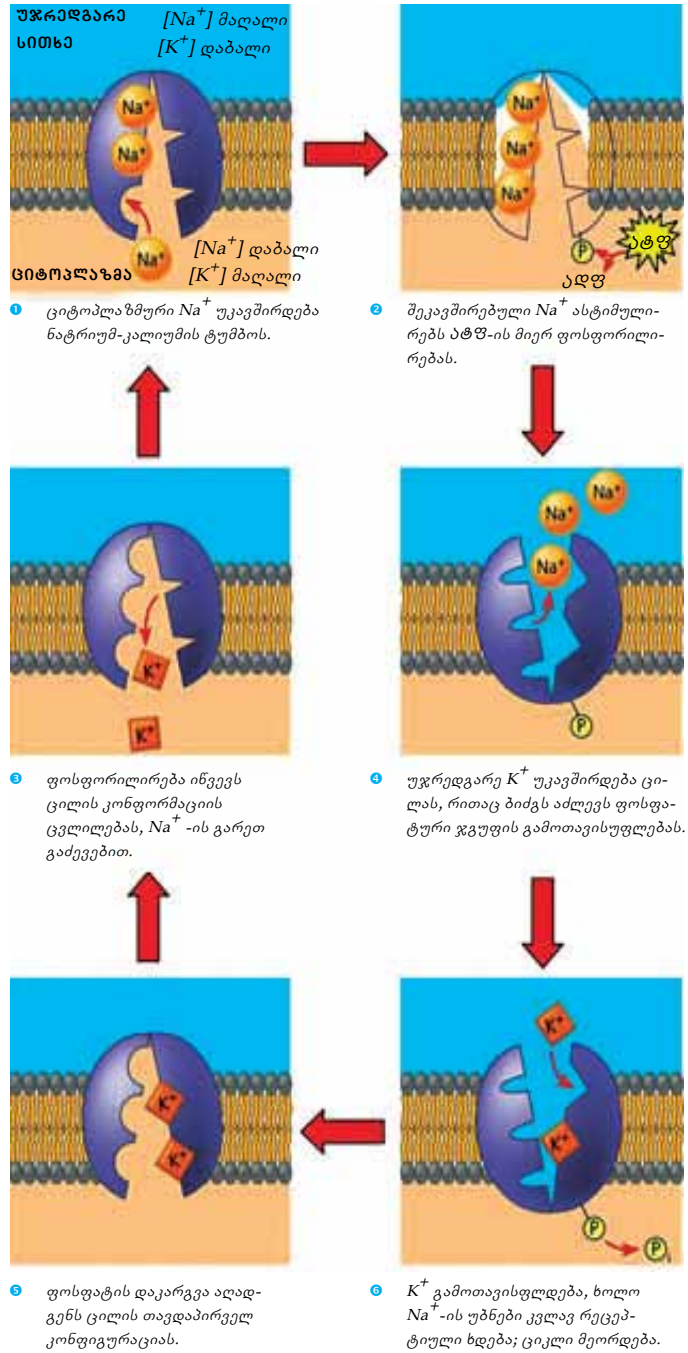
აქტიური ტრანსპორტი, ენერგიას გახსნილი ნივთიერებების, თავიანთი გრადიენტის საწინააღმდეგოდ გადასაადგილებლად იყენებს

მიუხედავად სატრანსპორტო ცილების დახმარებისა, გაადვილებული დიფუზია მაინც განიხილება როგორც პასიური ტრანსპორტი, რადგან გახსნილი ნივთიერება ტრანსპორტირებისას თავის კონცენტრაციული გრადიენტის მიმართულებით მოძრაობს. გაადვილებული დიფუზია აჩქარებს გახსნილი ნივთიერების ტრანსპორტს, მემბრანაში ეფექტური გავლის უზრუნველყოფის საშუალებით, მაგრამ იგი არ ცვლის ტრანსპორტირების მიმართულებას. თუმცა, ზოგიერთ სატრანსპორტო ცილას შეუძლია გახსნილი ნივთიერებების გადაადგილება მათი კონცენტრაციული გრადიენტების საწინააღმდეგოდ, პლაზმური მემბრანის გავლით, ნაკლებად კონცენტრირებული მხრიდან, უფრო მეტად კონცენტრირებული მხრისკენ.

ენერგიის საჭიროება აქტიურ ტრანსპორტში

მოლეკულის გადატუმბვა მემბრანის გავლით, მისი გრადიენტის საწინააღმდეგოდ, მუშაობას საჭიროებს; უჯრედმა უნდა დახარჯოს ენერგია. აქედან გამომდინარე, მემბრანული ტრაფიკის ამ ტიპს **აქტიური ტრანსპორტი** ეწოდება. სატრანსპორტო ცილები, რომელთაც გახსნილი ნივთიერებები კონცენტრაციული გრადიენტის საწინააღმედეგოდ გადააქვთ, ყველა გადამტანი ცილაა, უფრო სწორად, არხის ცილა. ეს გასაგებია, რადგან როდესაც არხის ცილები ღიაა, ისინი მოლეკულებს უბრალოდ თავიანთი კონცენტრაციული გრადიენტის მიმართულებით მოძრაობის საშუალებას აძლევენ, და არა პირიქით, არ იჭერენ და არ ახდენენ მათ ტრანსპორტირებას კონცენტრაციული გრადიენტის საწინააღმდეგოდ.

აქტიური ტრანსპორტი უჯრედს მცირე მოლეკულების შიდა კონცენტრაციების შენარჩუნების საშუალებას აძლევს, რომლებიც გარემოში მათი კონცენტრაციებისგან განსხვავდება. მაგალითად, თავის გარემოსთან შედარებით, ცხოველურ უჯრედს კალიუმის იონების ბევრად მაღალი კონცენტრაცია და ნატრიუმის იონების გაცილებით დაბალი



❶ ციტოპლაზმური Na^+ უკავშირდება ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბოს.

❷ შეკავშირებული Na^+ ასტიმულირებს ატფ-ის მიერ ფოსფორილირებას.

❸ ფოსფორილირება იწვევს ცილის კონფორმაციის ცვლილებას, Na^+ -ის გარეთ გაძევებით.

❹ უჯრედგარე K^+ უკავშირდება ცილას, რითაც ბიძგს აძლევს ფოსფატური ჯგუფის გამოთავისუფლებას.

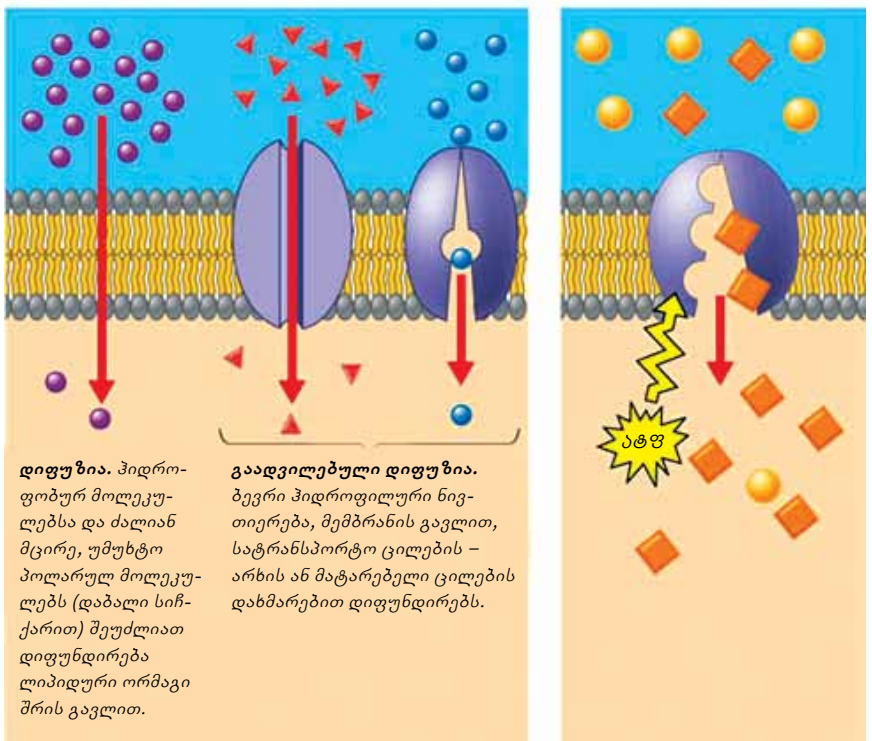
❺ ფოსფატის დაკარგვა აღადგენს ცილის თავდაპირველ კონფიგურაციას.

❻ K^+ გამოთავისფლდება, ხოლო Na^+-ის უბნები კვლავ რეცეპტიული ხდება; ციკლი მეორდება.

▲ *სურათი 7.16* ***ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბო: აქტიური ტრანსპორტის კერძო შემთხვევა.*** *ტრანსპორტირების ეს სისტემა, იონებს თავიანთი, ძალიან მაღალი კონცენტრაციული გრადიენტის საწინააღმდეგოდ გადატუმბავს: ნატრიუმის იონების კონცენტრაცია (წარმოდგენილია როგორც $[Na^+]$) მაღალია უჯრედის გარეთ, მაშინ როცა კალიუმის იონების კონცენტრაცია ($[K^+]$) უჯრედის გარეთ დაბალია, ხოლო მის შიგნით – მაღალი. გადატუმბვის ციკლში ტუმბო ორ კონფორმაციულ მდგომარეობას შორის მერყეობს, რომელსაც უჯრედის გარეთ გადატანილ ნატრიუმის ყოველ სამი იონზე, კალიუმის ორი იონი შეაქვს უჯრედში. კონფორმაციული ცვლილებები, ატფ-ს სატრანსპორტო ცილის ფოსფორილირებით (ანუ, ფოსფატური ჯგუფის ცილისთვის გადაცემით) მოჰყავს მოქმედებაში.*

პასიური ტრანსპორტი. *ნივთიერებები თავიანთი კონცენტრაციული გრადიენტის მიმართულებით სპონტანურად დიფუნდირებენ; მემბრანას ისინი უჯრედის მიერ ენერგიის დახარჯვის გარეშე გაივლიან. დიფუზიის სიჩქარე, მემბრანის სატრანსპორტო ცილების საშუალებით, შესაძლებელია ბევრად გაიზარდოს.*

აქტიური ტრანსპორტი. *ზოგიერთი სატრანსპორტო ცილა ტუმბოს მსგავსად მოქმედებს, ნივთიერებები მემბრანის გავლით, თავიანთი კონცენტრაციული გრადიენტის საწინააღმდეგოდ გადააქვთ. ამ მუშაობისთვის, ენერგიას, ჩვეულებრივ, АТФ აწვდის.*



დიფუზია. *ჰიდროფობურ მოლეკულებსა და ძალიან მცირე, უმუხტო პოლარულ მოლეკულებს (დაბალი სიჩქარით) შეუძლიათ დიფუნდირება ლიპიდური ორმაგი შრის გავლით.*

გაადვილებული დიფუზია. *ბევრი ჰიდროფილური ნივთიერება, მემბრანის გავლით, სატრანსპორტო ცილების – არხის ან მატარებელი ცილების დახმარებით დიფუნდირებს.*

◀ *სურათი 7.17* ***მიმოხილვა: პასიური და აქტიური ტრანსპორტის შედარება.***

კონცენტრაცია აქვს. ამ მკვეთრ სხვაობას, პლაზმური მემბრანა ნატრიუმის იონების უჯრედის გარეთ, ხოლო კალიუმის იონების – უჯრედის შიგნით გადატუმბვით ინარჩუნებს.

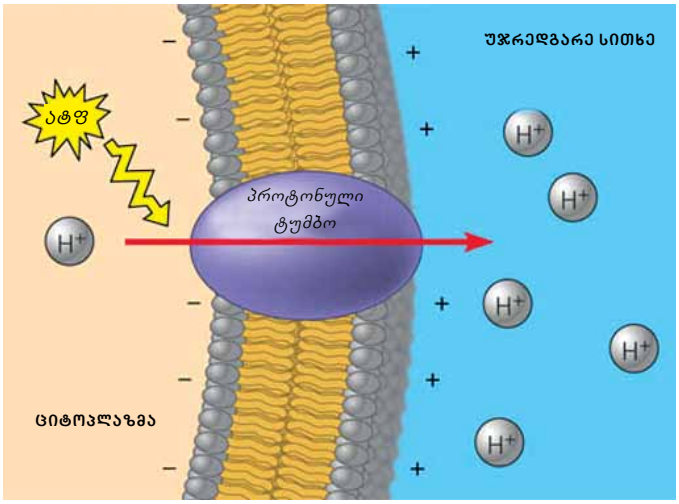
ისევე როგორც სხვა სახის უჯრედული მუშაობის დროს, აქტიური ტრანსპორტისთვისაც, ენერგიას АТФ აწვდის. გზა, რომლითაც АТФ-ს შეუძლია მოქმედებაში მოიყვანოს აქტიური ტრანსპორტი, მისი ტერმინალური ფოსფატური ჯგუფის პირდაპირ სატრანსპორტო ცილისთვის გადაცემაა. ამან შესაძლოა ცილის კონფორმაციის ცვლილების ისეთი ინდუცირება გამოიწვიოს, რომ ცილასთან დაკავშირებული გახსნილი ნივთიერება მემბრანის გავლით გადაადგილდეს. სატრანსპორტო სისტემა, რომელიც ამ გზით მოქმედებს არის **ნატრიმ-კალიუმის ტუმბო**, რომელიც ახდენს ნატრიუმის (Na^+) გაცვლას კალიუმზე (K^+) ცხოველური უჯრედის პლაზმური მემბრანის გავლით (სურათი 7.16). სურათი 7.17-ზე განხილულია განსხვავებები პასიურ ტრანსპორტსა და აქიტიურ ტრანსპორტს შორის.

მემბრანული პოტენციალის შენარჩუნება იონური ტუმბოს საშუალებით

ყველა უჯრედს პლაზმურ მემბრანაზე საკუთარი ვოლტაჟი (პოტენციალი ან ძაბვა) გააჩნია. ვოლტაჟი არის ელექტრული პოტენციალის ენერგია – განსხვავებული მუხტების განცალკევება. უჯრედგარე სითხისგან განსხვავებით, უჯრედის ციტოპლაზმის მუხტი, მემბრანის სხვადასხვა მხარეს ანიონებისა და კათიონების არათანაბარი განაწილების გამო, უარყოფითია. ვოლტაჟს მემბრანაზე, რომელიც დაახლოებით 50-200 მილივოლტის (mV) ფარგლებშია, **მემბრანული პოტენციალი** ეწოდება. (მინუსი აღნიშნავს, რომ მუხტი უჯრედის შიდა მხარეს, უჯრედის გარეთა მხრისგან განსხვავებით, უარყოფითია.

მემბრანული პოტენციალი ბატარეის, ენერგიის წყაროს მსგავსად მოქმედებს, რომელიც მემბრანის გავლით ყველა დამუხტული ნივთიერების ტრაფიკზე ზემოქმედებს. რადგან უჯრედის შიდა მხარე, გარეთა მხრისგან განსხვავებით უარყოფითია, მემბრანული პოტენციალი ხელს უწყობს კათიონების პასიურ ტრანსპორტს უჯრედში, ხოლო ანიონებისას – უჯრედიდან. ამრიგად, მემბრანის გავლით იონების დიფუზიას ორი ძალა აღძრავს: ქიმიური ძალები (იონის კონცენტრაციული გრადიენტი) და ელექტრული ძალა (მემბრანული პოტენციალის გავლენა იონის მოძრაობაზე). ძალთა ამ კომბინაციას, რომელიც ზემოქმედებს იონზე **ელექტროქიმიური გრადიენტი** ეწოდება. იონების შემთხვევაში, უნდა დავაზუსტოთ პასიური ტრანსპორტის ჩვენეული კონცეფცია: იონი უბრალოდ თავის კონცენტრაციული გრადიენტის მიმართულებით კი არ დიფუნდირებს, არამედ ელექტროქიმიური გრადიენტის მიმართულებით. მაგალითად, ნატრიუმის იონების (Na^+) კონცენტრაცია მოსვენებულ ნერვულ უჯრედში გაცილებით დაბალია, ვიდრე მის გარეთ. როდესაც უჯრედი სტიმულირდება, კარის არხები, რომლებიც ხელს უწყობს Na^+-ის დიფუზიას, იღება. შემდეგ, ნატრიუმის იონები „ეცემა“ თავიანთი ელექტროქიმიური გრადიენტის მიმართულებით, რომელიც Na^+-ის კონცენტრაციული გრადიენტითა და მემბრანის უარყოფით მხარეს კათიონების მიზიდვით არის აღძრული.

ზოგიერთი მემბრანული ცილა, რომელიც აქტიურად ახორციელებს იონების ტრანსპორტს, მონაწილეობს მემბრანულ პოტენციალში. ამის მაგალითია, ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბო. შევნიშნავთ, რომ ტუმბოს (სურათი 7.16) Na^+-ის და +-ის იონები ერთი ერთზე კი არ გადააქვს, არამედ ფაქტიურად, უჯრედში გადმოტუმბულ კალიუმის ყოველ ორ ატომზე, უჯრედის გარეთ იგი ნატრიუმის სამ ატომს გადატუმბავს. ტუმბოს ყოველი „ბრუნი“ არის ერთი დადებითი მუხტის ნეტ გადატანა ციტოპლაზმიდან უჯრედგარე სითხეში – პროცესი, რომელიც ენერგიას ვოლტაჟის ფორმით ინახავს. სატრანს-

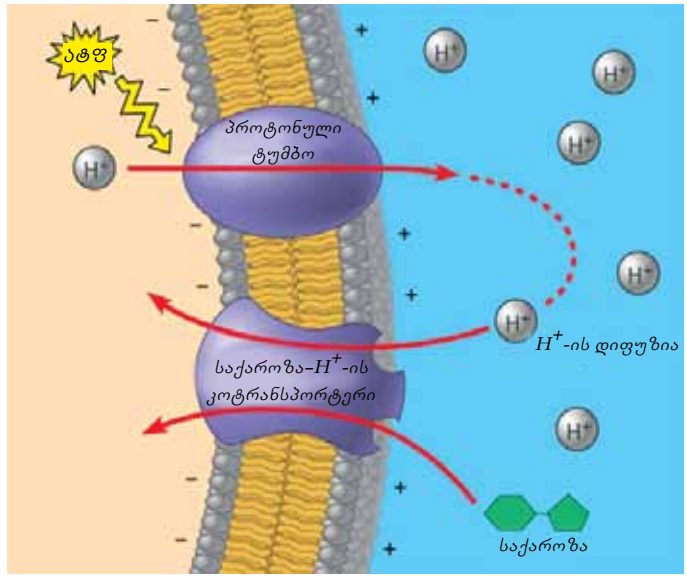


▲ *სურათი 7.18* ***ელექტროგენული ტუმბო.*** *პროტონული ტუმბოები, მცენარეების, სოკოებისა და ბაქტერიების მთავარი ელექტროგენული ტუმბოები მემბრანული ცილებია, რომლებიც ენერგიას ვოლტაჟის გენერირებით (მუხტების განცალკევება), მემბრანების სხვადასხვა მხარეს ინახავს. იყენებს რა ატფ-ს ენერგიისთვის, პროტონულ ტუმბოს დადებითი მუხტი წყალბადის იონის ფორმით გადააქვს. ვოლტაჟი და H^+-ის კონცენტრაციული გრადიენტი ორმაგი ენერგიის წყაროს წარმოადგენს, რომელსაც სხვა პროცესების, მაგალითად, საკვების შეთვისების აღძვრაც შეუძლია.*

პორტო ცილას, რომელიც მემბრანაზე ახდენს ვოლტაჟის გენერირებას, **ელექტროგენური ტუმბო** ეწოდება. როგორც ჩანს, ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბო ცხოველური უჯრედების მთავარი ელექტროგენური ტუმბოა. მცენარეების, სოკოებისა და ბაქტერიების მთავარი ელექტროგენური ტუმბო პროტონული ტუმბოა, რომელიც აქტიურად ახორციელებს წყალბადის იონების (პროტონები) ტრანსპორტს უჯრედიდან. H^+-ის გადატუმბვის დროს დადებითი მუხტი ციტოპლაზმიდან უჯრედგარე სითხეს გადაეცემა (სურათი 7.18). მემბრანაზე ვოლტაჟის გენერირებით, ელექტროგენული ტუმბოები ინახავს ენერგიას, რომელიც შესაძლოა უჯრედული მუშაობისთვის იქნეს გამოყენებული; მათ შორის მემბრანული ტრაფიკის ტიპის მუშაობისთვის, რომელსაც კოტრანსპორტი ეწოდება.

კოტრანსპორტი: შეწყვილებული ტრანსპორტი მემბრანული ცილების დახმარებით

ატფ-ით აღჭურვილ ერთ ტუმბოს, რომელიც ცალკეული გახსნილი ნივთიერების ტრანსპორტირებას ახდენს, არაპირდაპირი მექანიზმით, რომელსაც **კოტრანსპორტს** უწოდებენ, შეუძლია რამდენიმე სხვა გახსნილი ნივთიერების აქტიურ ტრანსპორტს მისცეს ბიძგი. ნივთიერებას, რომელიც მემბრანის გავლით იტუმბება, შეუძლია სამუშაოს შესრულება, რადგან იგი მემბრანის გავლით, დიფუზიის საშუალებით უკან ბრუნდება. კოტრანსპორტერს, კიდევ ერთ სპეციალიზებულ სატრანსპორტო ცილას, ტუმბოსგან დამოუკიდებლად, შეუძლია ამ ნივთიერების „დაღმავალი“ დიფუზია მეორე ნივთიერების „აღმავალ“ ტრანსპორტს შეუწყვილოს, თავის საკუთარი კონცენტრაციული გრადიენტის საწინააღმდეგოდ.



▲ *სურათი 7.19* ***კოტრანსპორტი: კონცენტრაციული გრადიენტის საშუალებით აღძრული აქტიური ტრანსპორტი.*** *სპეციალურ მატარებელ ცილას, მაგალითად, საქაროზა– H^+-ის კოტრანსპორტერს H^+-ის დიფუზიის თავის ელექტროქიმიური გრადიენტის მიმართულებით გამოყენების უნარი აქვს, რათა ბიძგი მისცეს უჯრედის მიერ საქაროზის შეთვისებას. H^+-ის გრადიენტის შენარჩუნება ატფ-ით აღძრული პროტონული ტუმბოს საშუალებით ხდება, რომელიც უჯრედის გარეთ H^+-ის კონცენტრაციას ახდენს, და ამ გზით ინახავს პოტენციურ ენერგიას, რომელიც შეიძლება აქტიური ტრანსპორტისთვის იქნეს გამოყენებული, ამ შემთხვევაში – საქაროზისთვის. ამრიგად, ატფ არაპირდაპირ უზრუნველყოფს კოტრანსპორტისთვის საჭირო ენერგიას.*

მაგალითად, მცენარის უჯრედი წყალბადის იონების გრადიენტს იყენებს, რომელიც მისი პროტონული ტუმბოებით არის გენერირებული, რათა უჯრედისკენ აღძრას ამინომჟავების, შაქრებისა და რამდენიმე სხვა საკვები ნივთიერების აქტიური ტრანსპორტი. გარკვეული სატრანსპორტო ცილა აწყვილებს წყალბადის ატომის დაბრუნებას უჯრედში, საქაროზის ტრანსპორტში (სურათი 7.19). ცილას შეუძლია უჯრედში კონცენტრაციული გრადიენტის საწინააღმდეგოდ საქაროზოს გადატანა, მაგრამ მხოლოდ იმ შემთხვევაში, თუ საქაროზის მოლეკულა წყალბადის იონის თანხლებით გადაადგილდება. წყალბადის იონები, საერთო სატრანსპორტო ცილას, როგორც პროსპექტს ისე იყენებენ ელექტროქიმიური გრადიენტის მიმართულებით დიფუნდირებისთვის, რომელსაც პროტონული ტუმბო ინარჩუნებს. მცენარეები, საქაროზა – H^+-ის კოტრანსპორტის მექანიზმს, ფოთლების ძარღვების სპეციალიზებულ უჯრედებში ფოტოსინთეზისას წარმოებული საქაროზის გადასატვირთად იყენებენ. შემდეგ, მცენარის გამტარი ქსოვილის საშუალებით, შაქარი შეიძლება მცენარის არაფოტომასინთეზებელი ორგანოებისკენ, მაგალითად, ფესვებისკენ გავრცელდეს.

ჩვენი ცოდნა ცხოველური უჯრედის კოტრანსპორტული ცილების, ოსმოსისა და წყლის ბალანსის შესახებ, დიარეის შედეგად გამოწვეული დეჰიდრატაციის უფრო ეფექტურ მკურნალობაში დაგვეხმარა. ეს სერიოზული პრობლემაა გან-

ვითარებადი ქვეყნებისთვის, სადაც ნაწლავური პარაზიტები ფართოდარის გავრცელებული. პაციენტებს აძლევენ ხსნარს, რომელიც დიდი რაოდენობით გლუკოზასა და მარილებს შეიცავს. სატრანსპორტო ცილებს, გახსნილი ნივთიერებები ნაწლავური უჯრედების ზედაპირზე გადააქვთ და ისინი, ნაწლავის უჯრედების გავლით, სისხლში ხვდება. მიღებული ოსმოსური წნევა იწვევს ნაწლავებიდან, ნაწლავური უჯრედების გავლით წყლის სისხლში გადინებას, ხდება პაციენტის რეჰიდრატაცია. ვინაიდან სპეციფიური ცილებია ჩართული, როგორც გლუკოზა, ასევე ნატრიუმის იონი – მარილის სახით, უნდა იყოს წარმოდგენილი. იგივე პრინციპი უდევს საფუძვლად ათლეტების მიერ გახსნილი ნივთიერებებით მდიდარი ხსნარების მიღებას საპასუხისმგებლო ათლეტური ღონისძიების შემდეგ.

კონცეფცია შემოწმება 7.4

1. როდესაც ნერვული უჯრედები ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბოს საშუალებით თავიანთ მემბრანებზე ვოლტაჟს ქმნიან, ეს ტუმბო **ატფ**-ს იყენებს თუ წარმოქმნის? რატომ?
2. განმარტეთ რატომ არ განიხილება სურ. 7.16-ზე წარმოდგენილი ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბო როგორც კოტრანსპორტერი.

სავარაუდო პასუხები იხილე დანართში

კონცეფცია 7.5

პლაზმური მემბრანის გავლით ტრანსპორტის ძირითადი მოცულობა ეგზოციტოზისა და ენდოციტოზის საშუალებით ხორციელდება

წყალი და მცირე ზომის გახსნილი ნივთიერებები, პლაზმური მემბრანის ორმაგი შრის გავლით შედის უჯრედში და ტოვებს მას, ან სატრანსპორტო ცილების მიერ ხდება მათი გადატუმბვა ან გადატანა მემბრანის გავლით. თუმცა, დიდი მოლეკულები, მაგალითად, ცილები და პოლისაქარიდები, და უფრო დიდ ნაწილაკებიც მემბრანას ჩვეულებრივ, სხვა მექანიზმით – ვეზიკულებში ჩართვით – გაივლის.

ეგზოციტოზი

როგორც მე-6 თავში აღვწერეთ, უჯრედი მაკრომოლეკულების სეკრეციას ვეზიკულების პლაზმურ მემბრანასთან შერწყმით ახდენს; ამას **ეგზოციტოზი** ეწოდება. სატრანსპორტო ვეზიკულები, რომლებიც გოლჯის აპარატიდან, ციტოჩონჩხის მიკროტუბულების გასწვრივ ჩაისახა, პლაზმური მემბრანისკენ მოძრაობს. როდესაც ვეზიკულის მემბრანა და პლაზმური მემბრანა კონტაქტში შედიან, ორი ორმაგი შრის ლიპიდური უჯრედების რეორგანიზება იმგვარად ხდება, რომ ორი მემბრანა ერთმანეთს ერწყმის. შემდეგ, ვეზიკულის შიგთავსი უჯრედის გარეთ გადმოიღვრება, ხოლო ვეზიკულის მემბრანა პლაზმური მემბრანის ნიწილი ხდება (იხილე **სურათი 7.10**).

მრავალი სეკრეტორული უჯრედი ეგზოციტოზს თავიანთი პროდუქტების ექსპორტისთვის იყენებს. მაგალითად, გარკვეული უჯრედები პანკრეასში ჰორმონ ინსულინს გამოიმუშავებენ და ეგზოციტოციტოზის საშუალებით ახდენენ მის სისხლში სეკრეციას. კიდევ ერთი მაგალითია ნეირონი, ანუ ნერვული უჯრედი, რომელიც ეგზოციტოზს ნეიროტრანსმიტერების გამოსაყოფად იყენებს, რომელიც სიგნალს აძლევს სხვა ნეირონებს ან კუნთის უჯრედებს. როდესაც მცენარის უჯრედები კედლებს წარქმოქმნის, ეგზოციტოზის საშუალებით ცილები და ცალკეული ნახშირწყლები, გოლჯის ვეზიკულებიდან უჯრედს გარეთ მიეწოდება.

ენდოციტოზი

ენდოციტოზში უჯრედი ითვისებს მაკრომოლეკულას და პლაზმური მემბრანისგან ახალი ვეზიკულების წარმოქმნის საშუალებით, ანაწევრებს. მიუხედავად იმისა, რომ ამ პროცესებში მონაწილე ცილები განსხვავებულია, ენდოციტოზი, როგორც მოვლენა, შებრუნებულ ეგზოციტოზს ჰგავს. პლაზმური მემბრანის მცირე უბანი, ჯიბის წარმოსაქმნელად, სიღრმეში იძირება. ჯიბის გაღრმავებასთან ერთად, იგი სცილდება მემბრანას და ვეზიკულას წარმოქმნის, რომელიც უჯრედის გარეთ მყოფ ნივთიერებას შეიცავს. სამი ტიპის ენდოციტოზი არსებობს: ფაგოციტოზი („უჯრედული შთანთქმა“), პინოციტოზი („უჯრედული სმა“) და რეცეპტორით გაშუალებული ენდოციტოზი. ვიდრე შემდეგ თემაზე გადახვიდოდეთ, განიხილეთ **სურათი 7.20**, გვ. 138-ზე, რომელზეც ეს პროცესებია აღწერილი.

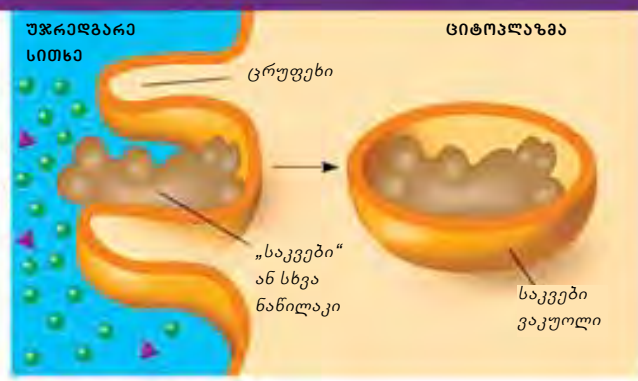
ადამიანის უჯრედები, რეცეპტორებით გაშუალებულ ენდოციტოზს ქოლესტერინის შესათვისებლად იყენებს, რათა იგი მემბრანისა და პრეკურსორის სახით სხვა სტეროიდების სინთეზში გამოიყენოს. ქოლესტერინი სისხლში ნაწილაკების სახით მოძრაობს, რომელთაც დაბალი სიმკვრივის ლიპოპროტეინებს (დსლ-ები), ლიპიდებისა და პროტეინების კომპლექსს უწოდებენ. ეს ნაწილაკები, უკავშირდება რა დსლ-ის რეცეპტორებს მემბრანაზე, მოქმედებს როგორც **ლიგანდები** (ზოგადი ტერმინი ნებისმიერი მოლეკულისთვის, რომელიც სპეციფიურად უკავშირდება სხვა მოლეკულის რეცეპტორულ უბანს), და შემდეგ, ენდოციტოზის გზით, შედის უჯრედში. მემკვიდრული ჰიპერქოლესტერინემიით დაავადებულებში (დაავადებისთვის დამახასიათებელია სისხლში ქოლესტერინის ძალიან მაღალი შემცველობა) დსლ-ის რეცეპტორული ცილები დეფექტურია ან არ არის, და დსლ-ის ნაწილაკები უჯრედში ვერ აღწევს. ამის ნაცვლად, ქოლესტერინი სისხლში აკუმულირდება, რაც ადრეულ ათეროსკლეროზს უწყობს ხელს; ლიპიდური დეპოზიტების შექმნა სისხლძრღვების კედლებში იწვევს მათ დეფორმირებას შიგნიდან და აფერხებს სისხლის მოძრაობას.

ვეზიკულები არა მარტო ახორციელებს ნივთიერებების ტრანსპორტს უჯრედსა და მის გარემოს შორის, არამედ პლაზმური მემბრანის გაახალგაზრდავებისა და რეორგანი-

სურათი 7.20
კვლევა: ენდოციტოზი ცხოველურ უჯრედში

ფაგოციტოზი

ფაგოციტოზში *უჯრედი შთანთქავს ნაწილაკს მის ირგვლივ ცრუფეხის შემოხვევისა და მემბრანასთან დაკავშირებული საკნის საშუალებით, რომელიც საკმაოდ დიდია, რომ კლასიფიცირდეს როგორც ვაკუოლი. მას შემდეგ რაც ვაკუოლი ლიზოციმის შემცველ ჰიდროლიზურ ფერმენტებს შეერწყმება, ნაწილაკი მოინელება.*

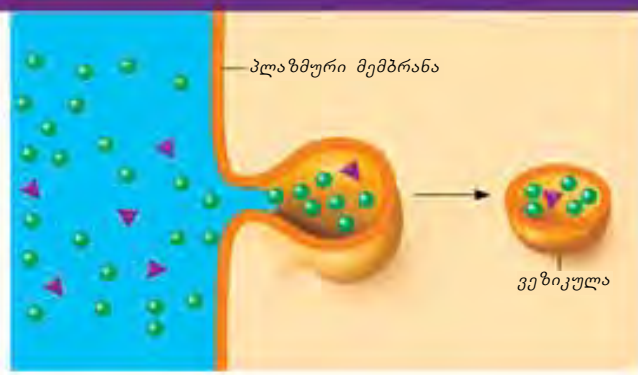




ამება ნთაქავს ბაქტერიას ფაგოციტოზის გზით (ტემ). (ტრანსმისიული ელექტრონული მიკროსკოპია).

პინოციტოზი

უჯრედი, ***პინოციტოზში*** *უჯრედგარე სითხის წვეთებს ციცქნა ვეზიკულების საშუალებით „ყლაპავს“. უჯრედს თვითონ სითხე კი არ სჭირდება, არამედ წვეთში გახსნილი მოლეკულები. რადგან უჯრედში ნებისმიერი გახსნილი ნივთიერება ხვდება, პინოციტოზი არასპეციფიურია იმ ნივთიერებების მიმართ, რომელთა ტრანსპორტსაც ის ახორციელებს.*

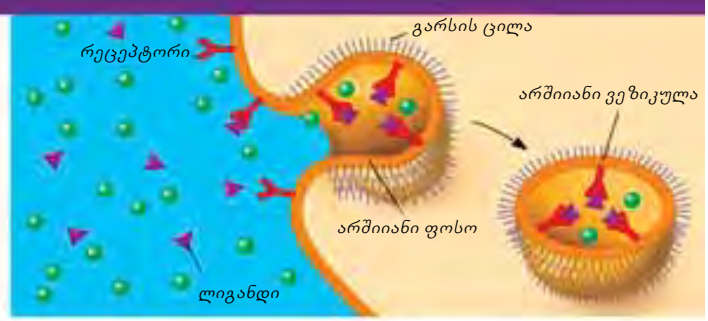


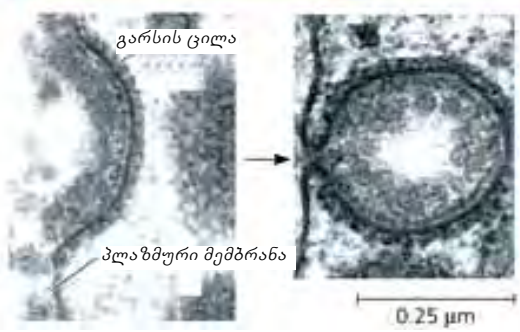


ისრებით აღნიშნულია პინოციტოზის ვეზიკულების წარმოქმნა მცირე სისხლძარღვების გამომფენ უჯრედში (ტემ)

რეცეპტორებით გაშუალებული ენდოციტოზი

რეცეპტორებით გაშუალებული ენდოციტოზი *უჯრედს ცალკეული ნივთიერებების დიდი რაოდენობით მიღების საშუალებას აძლევს, მაშინაც კი, თუ ეს ნივთიერებები უჯრედგარე სითხეში მაღალი კონცენტრაციით არ არის. მემბრანაში ცილებია ჩართული, რომელთაც სპეციფიური რეცეპტორული უბნები აქვთ, რომლებიც უჯრედგარე სითხისკენ არის მიმართული. რეცეპტორული ცილები, ჩვეულებრივ, უკვე თავმოყრილია მემბრანის იმ უბნებში, რომლებსაც არშიიანი ფოსოები ეწოდებათ და მათ ციტოპლაზმურ მხარესაა გამწკრივებული, გარსის ცილების ხაოიანი შრის საშუალებით. უჯრედგარე ნივთიერებები (ლიგანდები) ამ რეცეპტორებს უკავშირდება. დაკავშირებისას, არშიიანი ფოსო ვეზიკულას წარმოქმნის, რომელიც ლიგანდის მოლეკულას შეიცავს. შევნიშნავთ, რომ ვეზიკულის შიგნით შედარებით მეტი ბმული მოლეკულაა (მეწამული), მაგრამ სხვა მოლეკულებიც (მწვანე) გვხვდება. ამის შემდეგ, შთანთქმული ნივთიერება ვეზიკულიდან გამოთავისუფლდება; რეცეპტორები, იმავე ვეზიკულით, პლაზმური მემბრანის განმეორებით ციკლში ერთვება.*





არშიიანი ფოსო და არშიიანი ვეზიკულა, წარმოქმნილი რეცეპტორით გაშუალებული ენდოციტოზის დროს (ტემ)

ზების მექანიზმსაც უზრუნველყოფს. ეუკარიოტული უჯრედების უმრავლესობაში, ენდოციტოზი და ეგზოციტოზი გარკვეული მოცულობით გამუდმებით მიმდინარეობს. და მაინც, დიდი ხნის განმავლობაში, პლაზმური მემბრანის რაოდენობა არამზარდ უჯრედში გარკვეულწილად მუდმივი რჩება. როგორც ჩანს, ერთი პროცესის მიერ მემბრანის დამატება, მეორეს პროცესის მიერ მის დაკარგვას აკომპენსირებს.

კონცეფცია შემოწმება 7.5

1. უჯრედის ზრდასთან ერთად, მისი პლაზმური მემბრანის მოცულობაც იზრდება. ამ პროცესს ენდოციტოზი იწვევს თუ ეგზოციტოზი? განმარტეთ.
2. სიგნალის გასაგზავნად, ნეირონს შეუძლია ქიმიური სიგნალების ეგზოციტოზი განახორციელოს, რომლის ცნობაც მეორე ნეიორონს შეუძლია. ზოგ შემთხვევაში, პირველი ნეირონი სიგნალს სასიგნალო მოლეკულების ენდოციტოზის გზით შეთვისების საშუალებით წყვეტს. როგორ ვარაუდობთ, ეს პინოციტოზის თუ რეცეპტორით-გაშუალებული ენდოციტოზის გზით ხდება? დაასაბუთეთ თქვენი მოსაზრება.

მემბრანების შესახებ ჩვენეულ ანალიზში, ენერგიასა და უჯრედულ მუშაობას მნიშვნელოვანი ადგილი ეკავა. მაგალითად, ვნახეთ, რომ აქტიურ ტრანსპორტს ენერგიით, ATP უზრუნველყოფს. მომდენო სამ თავში, თქვენ უფრო მეტს შეიტყობთ იმის შესახებ, თუ როგორ იძენენ უჯრედები ქიმიურ ენერგიას სასიცოცხლო მუშაობის შესასრულებლად.

მე- 7 თავის შემოწმება

ძირითადი კონცეფციების შემოწმებაა:

კონცეფცია 7.1

უჯრედული მემბრანები ლიპიდებისა და ცილების დენადი მოზაიკაა

- **მემბრანული მოდელები:** სამეცნიერო გამოკვლევა მემბრანის დავსონ-დანიელის სენდვიჩის მოდელი თხევად-მოზაიკურმა მოდელმა ჩაანაცვლა, რომელშიც ამფიპათური ცილები ფოსფოლიპიდების ორმაგ შრეშია ჩართული.
- **მემბრანების დენადობა.** ფოსფოლიპიდები და უფრო მცირე მოცულობით ცილებიც, მემბრანის შიგნით ლატერალურად მოძრაობენ. ქოლესტერინი და უჯერი ნახშირწყლები ზემოქმედებს მემბრანის დენადობაზე.
- **მემბრანული ცილები და მათი ფუნქციები.** ინტეგრალური ცილები ჩანერგილია ლიპიდურ ორმაგ შრეში; პერიფერიული ცილები ზედაპირთანაა მიმაგრებული. მემბრანული ცილების ფუნქციები მოიცავს ტრანსპორტირებას, ფერმენტულ აქტივობას, სიგნალის ტრანსდუქციას, უჯრედის მიერ უჯრედის ცნობას, უჯრედთშორის გაერთიანებას და ციტოჩონჩხის უჯრედგარე მატრიქსთან მიმაგრებას.
- **მემბრანის როლი უჯრედის მიერ უჯრედის ცნობაში.** შაქრების მოკლე ჯაჭვები, ცილებსა და ლიპიდებს პლაზმური მემბრანის გარეთა მხარეს უკავშირდება, სადაც მათ სხვა უჯრედების ზედაპირის მოლეკულებთან შეუძლიათ ურთიერთქმედება.
- **სინთეზი და მემბრანების ორმხრივობა.** მემბრანული ცილები და ლიპიდები ენდოპლაზმურ ბადეში სინთეზირდება და ენდოპლაზმურ ბადესა და გოლჯის აპარატში მოდიფიცირდება. მემბრანის გარეთა და შიგნითა მხარე შედგენილობით განსხვავდება.

კონცეფცია 7.2

მემბრანის სტრუქტურა სელექციურ განვლადობას განაპირობებს

- უჯრედმა უნდა გაცვალოს მცირე მოლეკულები და იონები გარემოსთან. პროცესს პლაზმური მემბრანა აკონტროლებს.
- **ლიპიდური ორმაგი ბმის განვლადობა.** ჰიდროფობური ნივთიერებები ლიპიდში იხსნება და მემბრანაში სწრაფად გადის.
- **სატრანსპორტო ცილები.** პოლარული მოლეკულები და იონები ჩვეულებრივ, სპეციფიურ სატრანსპორტო ცილებს საჭიროებენ, რომლებიც მათ მემბრანის გადაკვეთაში ეხმარება.

კონცეფცია 7.3

პასიური ტრანსპორტი არის ნივთიერების პასიური დიფუზია მემბრანის გავლით, ენერგიის ჩადების გარეშე.

- დიფუზია არის ნივთიერების სპონტანური მოძრაობა თავის კონცენტრაციული გრადიენტის მიმართულებით
- **ოსმოსის გავლენა წყლის ბალანსზე.** წყალი მოძრაობს მემბრანას გავლით, იმ მხრიდან, სადაც გახსნილი ნივთიერებები ნაკლებად კონცენტრირებულია (ჰიპოტონურია) იმ მხრისკენ, სადაც გახსნილი ნივთიერებები მეტად კონცენტრირებულია (ჰიპერტონულია). თუ კონცენტრაციები თანაბარია (იზოტონურია), ნეტ ოსმოსს ადგილი არ აქვს. უჯრედის გადარჩენა დამოკიდებულია წყლის შეთვისებისა და დაკარგვის ბალანსზე. უკედლო უჯრედები (როგორიცაა ცხოველებისა და ზოგიერთი უმარტივესის უჯრედები), გარემოს მიმართ იზოტონურია, ან ოსმორეგულაციის ადაპტაციები გააჩნია. მცენარეებს, პროკარიოტებს, სოკოებს და ზოგიერთ უმარტივესს ელასტიკური უჯრედის კედელები აქვს, ასე რომ, ჰიპოტონურ გარემოში უჯრედები არ სკდება.
- **გაადვილებული დიფუზია: პასიური ტრანსპორტი ცილების დახმარებით.** გაადვილებული დიფუზიისას სატრანსპორტო ცილა აჩქარებს წყლის ან გახსნილი ნივთიერების მოძრაობას მემბრანის გავლით, თავისი კონცენტრაციული გრადიენტის მიმართულებით.

კონცეფცია 7.4

აქტიური ტრანსპორტი ენერგიას გახსნილი ნივთიერებების საკუთარი გრადიენტის საწინააღმდეგოდ გადასაადგილებლად იყენებს.

- **ენერგიის საჭიროება აქტიურ ტრანსპორტში.** სპეციფიური მემბრანული ცილები, აქტიური ტრანსპორტის მუშაობის შესასრულებლად, ენერგიას ჩვეულებრივ, ატფ-ის ფორმით იყენებს.
- **მემბრანული პოტენციალის შენარჩუნება იონური ტუმბოების საშუალებით.** იონებს შეიძლება ჰქონდეთ როგორც კონცენტრაციული (ქიმიური) გრადიენტი, ასევე ელექტრული გრადიენტი (ვოლტაჟი). ეს ძალები, ერთობლივად შეადგენს ელექტროქიმიურ გრადიენტს, რომელიც იონური დიფუზიის ნეტ მიმართულებას განაპირობებს. ელექტროგენული ტუმბოები, როგორიცაა ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბოები, სატრანსპორტო ცილებია, რომლებიც ხელს უწყობს ელექტროქიმიურ გრადიენტებს.
- **კოტრანსპორტი: შეწყვილებული ტრანსპორტი მემბრანული ცილის საშუალებით.** ერთი გახსნილი ნივთიერების „დაღმავალი“ დიფუზია აღძრავს მეორის „აღმავალ“ ტრანსპორტს.

კონცეფცია 7.5

მოცულობითი ტრანსპორტი პლაზმური მემბრანის გავლით ექზოციტოზისა და ენდოციტოზის საშუალებით ხორციელდება.

- **ექზოციტოზი.** ექზოციტოზში, სატრანსპორტო ვეზიკულები პლაზმური მემბრანისკენ გადაადგილდებიან, ერწყმიან მას და გამოათავისუფლებენ თავიანთ შიგთავსს.
- **ენდოციტოზი.** ენდოციტოზში, მოლეკულები უჯრედებში ვეზიკულების შიგნით შედიან, რომლებიც პლაზმური მემბრანიდან შიდა მხრისკენ შეიზნიქება. სამი ტიპის ენდოციტოზი არსებობს – ფაგოციტოზი, პინოციტოზი და რეცეპტორით-გაშუალებული ენდოციტოზი.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშემოწმება

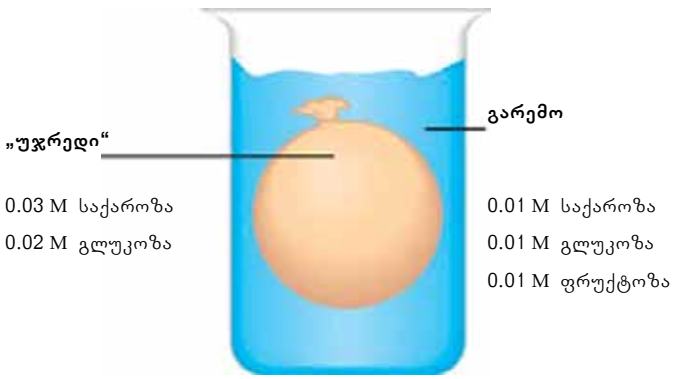
1. რით განსხვავდება ეუკარიოტული უჯრედის სხვადასხვა მემბრანები?
   ა. ფოსფოლიპიდები მხოლოდ ცალკეულ მემბრანებში გვხვდება.
   ბ. ცალკეული ცილები უნიკალურია თითოეული მემბრანისთვის.
   გ. მხოლოდ უჯრედის ცალკეული მემბრანები არის სელექტიურად განვლადი.
   დ. მხოლოდ ცალკეული მემბრანები შედგება ამფიპათური მოლეკულებისგან.
   ე. ზოგ მემბრანას აქვს ციტოპლაზმისკენ მიმართული ჰიდროფობული ზედაპირი, მაშინ როცა სხვებს, ციტოპლაზმისკენ მიმართული ჰიდროფილური ზედაპირი აქვთ.
2. თხევად-მოზაიკური მოდელის თანხმად მემბრანის სტრუქტურა, მემბრანის ცილები ძირითადად:
   ა. უწვეტ შრედაა გავრცელებული მემბრანის შიდა და გარე ზედაპირების ზემოდან.
   ბ. შემოსაზღვრავს მემბრანის ჰიდროფობურ გულს.
   გ. ჩანერგილია ლიპიდურ ორმაგ შრეში.
   დ. უწესრიგოდაა ორიენტირებული მემბრანაში, ფიქსირებული შიდა-გარე პოლარობის გარეშე.
   ე. თავისუფლად სცილდება დენად მემბრანას და იხსნება გარემომცველ სითხეში.
3. რომელი ფაქტორი გაზრდიდა მემბრანის დენადობას?
   ა. უჯერი ფოსფოლიპიდების უფრო დიდ წილი.
   ბ. ნაჯერი ფოსფოლიპიდების უფრო დიდი წილი.
   გ. უფრო დაბალი ტემპერატურა.
   დ. ცილის შედარებით მაღალი შემცველობა მემბრანაში.
   ე. შედარებით დიდ გლიკოლიპიდების უფრო დიდი წილი

ლიპიდებთან შედარებით, რომელთაც უფრო მცირე მოლეკულური მასა აქვთ.

4. რომელი პროცესი მოიცავს ყველა დანარჩენს?
   ა. ოსმოსი.
   ბ. გასხნილი ნივთიერების დიფუზია მემბრანის გავლით.
   ც. გაადვილებული დიფუზია.
   დ. პასიური ტრანსპორტი.
   ე. იონის ტრანსპორტირება თავის ელექტროქიმიური გრადიენტის მიმართულებით.
5. საქაროზის შეთვისების მოდელზე დაყრდნობით, სურ. 7.19, რომელი ექსპერიმენტული ხერხი გაზრდიდა საქაროზის ტრანსპორტირების სიჩქარეს უჯრედში?
   ა. უჯრედგარე საქაროზის კონცენტრაციის შემცირება.
   ბ. უჯრედგარე pH-ის შემცირება.
   ც. ციტოპლაზმური pH-ის შემცირება.
   დ. ინჰიბიტორის დამატება, რომელიც ბლოკავს ᲐᲢᲤ-ის რეგენერაციას.
   ე. ნივთიერების დამატება, რომელიც უფრო განვლადს გახდიდა მემბრანას წყალბადის იონებისთვის.

კითხვები 6-10

სელექტიურად განვლადი მემბრანით შემოსაზღვრული წყალხსნარის შემცველი ხელოვნური უჯრედი, მოათავსეს ქიმიურ ჭიქაში, რომელიც განსხვავებულ ხსნარს შეიცავდა. მემბრანა წყლისა და მარტივი შაქრებისთვის – გლუკოზისა და ფრუქტოზისთვის განვლადია, მაგრამ მთლიანად გაუმტარია დისაქარიდი საქაროზისთვის.



6. რომელი გახსნილი ნივთიერება(ები) აჩვენებს რეზულტატურ დიფუზიას უჯრედში?
7. რომელიც გახსნილი ნივთიერება(ები) აჩვენებს რეზულტატურ დიფუზიას უჯრედის გარეთ?
8. რომელი ხსნარი – უჯრედის შიგთავსი თუ გარემო არის ჰიპერტონული მეორის მიმართ?
9. რა მიმართულებით იქნება წყლის ნეტ ოსმოსური მოძრაობა?
10. უჯრედის ქიმიურ ჭიქაში მოთავსების შემდეგ, რა ცვლილებებს ექნება ადგილი? (აირჩიეთ ყველა, რომელიც შეეხება).
    ა. ხელოვნური უჯრედი გახდება უფრო მოშვებული.
    ბ. ხელოვნური უჯრედი გახდება უფრო ტურგესცენტული.
    გ. ზოგიერთი წყლის მოლეკულა გამოვა უჯრედიდან, მაგრამ მათი უმრავლესობა შევა უჯრედში.
    დ. მემბრანული პოტენციალი გაიზრდება.
    ე. მიუხედავად იმისა, რომ საქაროზას არ აქვს მემბრანაში გასვლის უნარი, საბოლოოდ, ორივე ხსნარი იზოტონური გახდება.

ᲕᲕᲚᲣᲪᲘᲣᲠᲘ ᲙᲐᲕᲨᲘᲠᲘ

პარამეციუმსა და სხვა უმარტივესებს, რომლებიც ჰიპოტონურ გარემოში ცხოვრობენ, უჯრედის მემბრანის ადაპტაციები გააჩნიათ, რომლებიც ოსმოსურ წყლის შეთვისებას ანელებს, მაშინ როცა იზოტონურ გარემოში მცხოვრებთ უფრო განვლადი უჯრედის მემბრანები აქვთ. როგორ ფიქრობთ, წყლის რეგულაციის რა ადაპტაციები განუვითარდებოდათ ჰიპერტონულ ჰაბიტატში (საცხოვრებელ პირობებში), მაგალითად, დიდ მლაშე ტბაში მობინადრე უმარტივესებს? რას იტყვით იმ ჰაბიტატის ბინადრებზე, სადაც მარილის კონცენტრაცია მერყეობს?

ᲛᲔᲪᲜᲘᲔᲠᲣᲚᲘ ᲙᲕᲚᲔᲕᲐ

ექსპერიმენტი მცენარეული უჯრედის მიერ საქაროზის შეთვისების მექანიზმის შესასწავლად შემუშავდა. უჯრედები საქაროზის ხსნარში მოათავსეს, ხოლო ხსნარის პ-ს პ-მეტრით ამოწმებდნენ. უჯრედის ნიმუშებს ინტერვალებით იღებდნენ და მათში საქაროზას საზღვრავდნენ. გაზომვებმა აჩვენა, რომ უჯრედის მიერ საქაროზის შეთვისება კორელაციაშია გარემომცველ ხსნარში პ-ის მატებასთან. პ-ის ცვლილების სიდიდე, უჯრედგარე სითხეში საქაროზის საწყისი კონცენტრაციის პროპორციულია. აღმოჩნდა, რომ მეტაბოლური საწამლავი, რომელიც უჯრედებში ᲐᲢᲤ-ის რეგენერაციის ბლოკირების უნარით არის ცნობილი, უჯრედგარე სითხეში pH-ის ცვლილებებს აინჰიბირებს. წარმოადგინეთ ჰიპოთეზა ამ შედეგების ასახსნელად. შემოგვთავაზეთ დამატებითი ექსპერიმენტი თქვენი ჰიპოთეზის შესამოწმებლად.

ᲛᲔᲪᲜᲘᲔᲠᲔᲑᲐ, ᲢᲔᲥᲜᲝᲚᲝᲒᲘᲐ ᲓᲐ ᲡᲐᲖᲝᲒᲐᲓᲝᲔᲑᲐ

არიდული რეგიონების ექსტენსიური მორწყვა ნიადაგში მარილების დაგროვებას იწვევს. (წყალი მარილების ნაკლებ კონცენტრაციებს შეიცავს, მაგრამ როდესაც წყალი მიწიდან ორთქლდება, მარილები რჩება და ნიადაგში კონცენტრირდება). იმაზე დაყრდნობით, რაც თქვენ ისწავლეთ წყლის ბალანსის შესახებ მცენარეულ უჯრედში, ახსენით რატომ აქვს ნიადაგის მზარდ მარილიანობას (მინერალიზაცია) არასასურველი გავლენა სოფლის მეურნეობაზე? შემოგვთავაზეთ ამ ზიანის მინიმიზაციის გზები. რა ხარჯებთან იქნება დაკავშირებული თქვენი გადაწყვეტილებები?

8 მეტაბოლიზმი. შესავალი



სურათი 8.1 ბიოლუმინესცენცია სოკოებში

ძირითადი კონცეფციები

8.1 ორგანიზმში მეტაბოლიზმის პროცესში მატერიისა და ენერგიის გარდაქმნა თერმოდინამიკის კანონებს ექვემდებარება.

8.2 რეაქციის თავისუფალი ენერგიის ცვლილების მიხედვით შეიძლება ითქვას, რეაქცია სპონტანურად ხდება, თუ არა.

8.3 ატფ ეგზოთერმული რეაქციების ენდოთერმულთან გაწყვილების საშუალებით უჯრედის მუშაობას ენერგიით ამარაგებს.

8.4 ფერმენტები ენერგეტიკული ბარიერის დაწევის საშუალებით აჩქარებს მეტაბოლურ რეაქციებს.

8.5 ფერმენტის აქტივობის რეგულაცია ხელს უწყობს მეტაბოლიზმის კონტროლს.

შესავალი

სიცოცხლის ენერგია

ცოცხალი უჯრედი მინიატურული ქიმიური ქარხანაა, სადაც მიკროსკოპულ სივრცეში ათასობით რეაქცია მიმდინარეობს. შაქრები შესაძლოა ამინომჟავებად გარდაიქმნას, რომლებიც, საჭიროების შემთხვევაში, ცილებში ერთმანეთს უკავშირდება; ხოლო ცილები, რომლებიც საჭმლის მონელებისას ამინომჟავებად იშლება, შაქრებად გარდაიქმნება. პოლიმერებად გაერთიანებულმა მცირე მოლეკულებმა შემდგომში, უჯრედის ცვლილების შესაბამისად, შესაძლოა ჰიდროლიზი განიცადოს. მრავალუჯრედიან ორგანიზმებში ბევრი უჯრედი ქიმიური პროდუქტების ექსპორტს ახორციელებს, რომლებიც ორგანიზმის სხვა ნაწილებში გამოიყენება. პროცესი, რომელიც უჯრედული სუნთქვის სახითაა ცნობილი, სტიმულს აძლევს უჯრედს, ეკონომიურად მოახდინოს შაქრებში და სხვა საწვავში შენახული ენერგიის ექსტრაგირება. უჯრედები ამ ენერგიას სხვადასხვა სახის მუშაობის შესასრულებლად იყენებენ: მაგ., პლაზმური მემბრანის გავლით გახსნილი ნივთიერებების ტრანსპორტირებისთვის, რომელსაც მე-7 თავში განვიხილავთ. უფრო უჩვეულო მაგალითია სურათ 8.1-ზე გამოსახული სოკოს უჯრედები, რომლებიც გარკვეულ ორგანულ მოლეკულებში დაგროვილ ენერგიას სინათლედ გარდაქმნის; ამ პროცესს ბიოლუმინესცენცია ეწოდება (კაშკაშა ფერები იზიდავს მწერებს, რაც ხელს უწყობს სოკოს სპორების გავრცელებას). ბიოლუმინესცენცია და ყველა სხვა მეტაბოლური აქტივობა, რომელიც უჯრედის მიერ ხორციელდება, წინასწარაა კოორდინირებული და კონტროლირებული. უჯრედი თავისი სირთულით, ეფექტურობით, მთლიანობითა და ნატიფ ცვლილებებზე საპასუხო რეაქციებით, უბადლო ქიმიურ ქარხანას წარმოადგენს. მეტაბოლიზმის საფუძვლები, რომლებსაც თქვენ ამ თავში გაეცნობით, დაგეხმარებათ იმის გაგებაში, თუ რა გზას გადის მატერია და ენერგია სასიცოცხლო პროცესებში და როგორ რეგულირდება მათი ნაკადები.

კონცეფცია 8.1

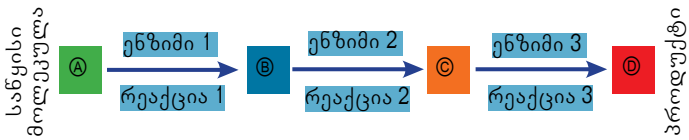
ორგანიზმში მეტაბოლიზმის პროცესში მატერიისა და ენერგიის გარდაქმნა თერმოდინამიკის კანონებს ექვემდებარება

ორგანიზმის ქიმიური რეაქციების ერთობლიობას **მეტაბოლიზმი** ეწოდება (ბერძნულად *metabole* — ცვლილება). მეტაბოლიზმი სიცოცხლის ემერჯენტული თვისებაა, რომელიც უჯრედის მოწესრიგებულ გარემოში მოლეკულებს შორის ურთიერთქმედებით აღიძვრება.

ცოცხალი ორგანიზმების ქიმიის ორგანიზება მეტაბოლურ ციკლებად

უჯრედის მეტაბოლიზმი შეგვიძლია ათასობით ქიმიური რეაქციის სამარშრუტო რუკის სახით წარმოვიდგინოთ, რომლებიც უჯრედში გვხვდება და საინტერესო მეტაბოლურ ციკლებად არის ორგანიზებული. **მეტაბოლური გზა** სპეციფიური მოლეკულით იწყება, რომელიც შემდეგ განსაზღვრული საფეხურების სერიის გავლით იცვლება, რის შედე-

გადაც გარკვეული პროდუქტი წარმოქმნება. მეტაბოლური გზის თითოეული საფეხური სპეციფიური ფერმენტით კატალიზდება.



შუქნიშნის წითელი, ყვითელი და მწვანე ფერების ანალოგიურად, რომლებიც ტრანსპორტის ნაკადს არეგულირებს, მექანიზმები, რომლებიც ფერმენტების მეტაბოლურ მოთხოვნასა და მიწოდებას აბალანსებს, მნიშვნელოვანი უჯრედული მოლეკულების დეფიციტისა თუ სიჭარბის თავიდან აცილებას ემსახურება.

მთლიანობაში, მეტაბოლიზმი უჯრედის მატერიისა და ენერგიის რესურსებს მართავს. ზოგჯერ, მეტაბოლიზმის გზაზე, რთული მოლეკულების უფრო მარტივ ნივთიერებებად დაშლისას ენერგია თავისუფლდება. ამ დეგრადაციულ პროცესს **კატაბოლური გზა**, ანუ დაშლის გზა, ეწოდება. კატაბოლიზმის მთავარი გზა უჯრედული სუნთქვაა, რომელშიც შაქარი გლუკოზა და სხვა ორგანული საწვავი ჟანგბადის თანაობისას ნახშირორჟანგად და წყლად იშლება (მეტაბოლურ გზებს შესაძლოა ერთზე მეტი საწყისი მოლეკულა და/ან პროდუქტი ჰქონდეს). ორგანულ მოლეკულებში შენახული ენერგია შესაძლებელს ხდის ისეთი უჯრედული მუშაობის შესრულებას, როგორიცაა შოლტების მოძრაობა ან მემბრანული ტრანსპორტი. **ანაბოლური გზა** კი პირიქით, შთანთქავს ენერგიას რთული მოლეკულების უფრო მარტივიდან ასაგებად; მას ზოგჯერ ბიოსინთეზის გზასაც უწოდებენ. ანაბოლიზმის მაგალითია ცილის სინთეზი ამინომჟავებიდან. კატაბოლური და ანაბოლური გზები მეტაბოლური რუკის „დაღმავალი“ და „აღმავალი“ პროსპექტებია. კატაბოლიზმის „დაღმავალი“ რეაქციებისას გამოყოფილი ენერგია შეიძლება დაგროვდეს და შემდეგ გამოყენებულ იქნას ანაბოლური გზების „აღმავალ“ რეაქციებში.

ამ თავში ჩვენ ყურადღებას გავამახვილებთ მეტაბოლური გზების საერთო მექანიზმებზე. რადგან ენერგია ყველა მეტაბოლური პროცესის საფუძველს წარმოადგენს, ენერგიის შესახებ ცოდნა აუცილებელია იმის გასაგებად, თუ როგორ მუშაობს ცოცხალი უჯრედი. თუმცა, ენერგიის შესასწავლად ზოგიერთ არაცოცხალ მაგალითსაც მივმართავთ; დაიმახსოვრეთ, რომ ამ მაგალითებში მოყვანილი კონცეპტები **ბიოენერგეტიკაშიც** (სწავლება, თუ როგორ მართავენ ორგანიზმები თავიანთ ენერგიის რესურსებს) გამოიყენება.

ენერგიის ფორმები

ენერგია არის ცვლილების გამოწვევის უნარი. ყოველდღიურ ცხოვრებაში ენერგია მნიშვნელოვანია, რადგან ენერგიის ზოგიერთი ფორმა შესაძლებელია გამოყენებულ იქნას მუშაობის შესასრულებლად, ანუ მატერიის გადასაადგილებლად საპირისპირო ძალების, მაგ., მიზიდულობისა და ხახუნის, საწინააღმდეგოდ. სხვაგვარად, ენერგია არის მატერიის კონგლომერატის ხელახალი ორგანიზების უნარი. მაგ., თქვენ ენერგიას ხარჯავთ ამ წიგნის გვერდების გადასაფურცლად, ხოლო თქვენი უჯრედები — მემბრანის გავლით გარკვეული ნივთიერებების ტრანსპორტირებისთვის. ენერგია მრავალგვარი ფორმით არსებობს, ხოლო მუშაობა, რომელსაც ცოცხალი ორგანიზმები ასრულებენ, დამოკიდებულია უჯრედების მიერ ერთი სახის ენერგიის მეორე სახის ენერგიად გარდაქმნის უნარზე.

ენერგია შესაძლოა დაკავშირებული იყოს საგნების ფარდობით ძვრადობასთან; ამ ენერგიას **კინეტიკური ენერგია** ეწოდება. მოძრავ საგნებს შეუძლიათ მუშაობის შესრულება მოძრაობის სხვა მატერიაზე გადაცემით. ბილიარდის მოთამაშე კიის ბურთის ასამოძრავებლად კიის ჯოხს იყენებს, რომელიც თავის მხრივ სხვა ბურთებს ამოძრავებს; დამბისკენ მიმართული წყლის ნაკადს მოძრაობაში მოჰყავს ტურბინები; ფეხის კუნთების შეკუმშვით ხდება დაწოლა ველოსიპედის პედლებზე. ენერგიის ტიპია აგრეთვე სინათლე, რომელიც შესაძლოა გამოყენებული იქნას ისეთი მუშაობის შესასრულებლად, როგორიცაა მწვანე მცენარეებში ფოტოსინთეზისთვის ენერგიის მიწოდება. **სითბო**, ანუ **თერმული ენერგია**, კინეტიკური ენერგიაა, რომელიც ატომების ან მოლეკულების უწესრიგო მოძრაობასთანაა დაკავშირებული.

საგანს, რომელიც მოცემულ მომენტში არ მოძრაობს, მაინც შეიძლება ჰქონდეს ენერგია. ენერგიას, რომელიც არ არის კინეტიკური, **პოტენციური ენერგია** ეწოდება; ეს არის ენერგია, რომელიც მატერიას თავისი მდებარეობის ან სტრუქტურის გამო გააჩნია. მაგ., დამბის უკან არსებულ წყალში ენერგიის აკუმულირება ზღვის დონიდან მისი სიმაღლის გამო ხდება. მოლეკულები ენერგიას ატომების ორგანიზაციის გამო აგროვებენ. **ქიმიური ენერგია** არის ტერმინი, რომელსაც ბიოლოგები პოტენციური ენერგიის აღსანიშნავად იყენებენ, რომელიც ქიმიური რეაქციის დროს თავისუფლდება. შეგახსენებთ, რომ კატაბოლურ გზებზე ენერგია რთული მოლეკულების დაშლისას გამოიყოფა. ბიოლოგები ამბობენ, რომ ასეთ მოლეკულებში ენერგია ქიმიური ბმების სახით ინახება.



▲ *სურათი. 8.2* ***კინეტიკურ და პოტენციურ ენერგიებს შორის გარდაქმნები.***





ა) თერმოდინამიკის პირველი კანონი: *ენერგია შეიძლება გადაეცეს ან გარდაიქმნას, მაგრამ არ შეიძლება შეიქმნას ან გაქრეს. მაგ., სურათი. ბ-ზე საკვების ქიმიური (პოტენციური) ენერგია გეპარდის მოძრაობის კინეტიკურ ენერგიად გარდაიქმნება.*

ბ) თერმოდინამიკის მეორე კანონი: *ენერგიის ყოველი გადაცემა ან ტრანსფორმაცია ზრდის სამყაროს უწერიგობას (ენტროპიას). მაგ., გეპარდის გარემოს უწესრიგობა სითბოსა და მცირე მოლეკულების სახით ემატება, რომლებიც მეტაბოლიზმის გვერდით პროდუქტებს წარმოადგენს.*

▲ ***სურათი 8.3*** *თერმოდინამიკის ორი კანონი*

ბენ, რომ ამ მოლეკულებს, მაგ., გლუკოზას, მაღალი ქიმიური ენერგია აქვს. კატაბოლური რეაქციებისას ხდება ატომების რეორგანიზაცია და ენერგია თავისუფლდება, რის შედეგადაც ნაკლები ენერგიის მქონე დაშლის პროდუქტები წარმოიქმნება. ასეთივე ტრანსფორმაციას აქვს ადგილი მანქანის ძრავაშიც, როდესაც ბენზინის ნახშირწყალბადები ფეთქებადად მოქმედებს ჟანგბადთან და გამოიყოფა ენერგია, რომელიც დგუშებს აწვება და გამონაბოლქვი წარმოიქმნება. მსგავს, თუმცა ნაკლებ ფეთქებად რეაქციებში, საკვების მოლეკულები ჟანგბადთან ურთიერთქმედებისას დაშლის პროდუქტების სახით ნახშირორჟანგსა და წყალს წარმოქმნის. უჯრედების სტრუქტურა და ბიოქიმიური გზები შესაძლებელს ხდის საკვების მოლეკულებიდან ქიმიური ენერგიის გამოყოფას, რომელიც სასიცოცხლო პროცესებს ამარაგებს.

როგორ გარდაიქმნება ერთი სახის ენერგია მეორედ? განვიხილოთ მყვინთავი **სურათ 8.2-ზე**. ახალგაზრდა კაცი ადის საფეხურებზე, პლატფორმისკენ; ამ დროს თავისუფლდება ქიმიური ენერგია საკვებიდან, რომელიც მან საუზმეზე მიიღო. ენერგიის ნაწილს იგი კიბეზე ასასვლელად, მუშაობის შესასრულებლად იყენებს. ამგვარად, კუნთების მოძრაობის კინეტიკური ენერგია წყლის დონიდან სიმაღლის მატების გამო პოტენციურ ენერგიად გარდაიქმნება. ახალგაზრდა კაცი ყვინთვისას თავის პოტენციურ ენერგიას კინეტიკურ ენერგიად გარდაქმნის, რომელიც მყვინთავის წყალში შესვლის შემდეგ წყალს გადაეცემა. ხახუნის გამო, ენერგიის მცირე რაოდენობა სითბოს სახით იკარგება.

ახლა ერთი საფეხურით უკან დავბრუნდეთ და განვიხილოთ საკვების ორგანული მოლეკულების თავდაპირველი წყარო, რომელიც მყვინთავს საფეხურებზე ასასვლელად საჭირო ქიმიურ ენერგიას აწვდის. თავის მხრივ, ეს ქიმიური ენერგია მცენარეების მიერ ფოტოსინთეზის პროცესში სინთლის ენერგიიდან წარმოიქმნა. ორგანიზმები ენერგიის გარდამქმნელები არიან.

ენერგიის გარდაქმნის კანონები

სწავლებას ენერგიის გარდაქმნის შესახებ, რომელსაც ადგილი აქვს მატერიის კონგლომერატში, თერმოდინამიკა ეწოდება. მეცნიერები სიტყვა სისტემას საკვლევი მატერიის აღსანიშნავად იყენებენ, ხოლო დანარჩენ სამყაროს, ყველაფერს სისტემის გარეთ, გარემოს უწოდებენ. თითქმის დახურული სისტემა, როგორიცაა, მაგ., სითხე თერმოსში, გარემოსგან იზოლირებულია. ღია სისტემაში ენერგია (და ხშირად მატერიაც) შეიძლება სისტემიდან გარემოს გადაეცეს. ორგანიზმები ღია სისტემებია. ისინი შთანთქამენ ენერგიას, მაგ., სინათლის ენერგიას ან ქიმიურ ენერგიას ორგანული მოლეკულების ფორმით და გარემოში სითბოსა და მეტაბოლიზმის პროდუქტებს, მაგ., ნახშირორჟანგს, გამოყოფენ. ენერგიის გარდაქმნა ორგანიზმებსა და მატერიის ყველა სხვა კონგლომერატში თერმოდინამიკის ორი კანონით იმართება.

თერმოდინამიკის პირველი კანონი

ამ კანონის თანახმად, სამყაროს ენერგია მუდმივია. ენერგია შეიძლება გადაეცეს და გარდაიქმნას, მაგრამ არ შეიძლება შეიქმნას ან გაქრეს. პირველი კანონი ცნობილია, როგორც ენერგიის შენახვის პრინციპი. ელექტრული კომპანია კი არ ქმნის ენერგიას, არამედ მას გამოსაყენებლად უფრო მოსახერხებელ ფორმად გარდაქმნის. სინათლის ენერგიის ქიმიურ ენერგიად გარდაქმნისას მწვანე მცენარე მოქმედებს, როგორც ენერგიის გარდამქმნელი, და არა როგორც ენერგიის მწარმოებელი.

გეპარდი **სურათ 8.3ა-ზე** საკვების ორგანული მოლეკულების ქიმიურ ენერგიას კინეტიკურ და სხვა სახის ენერგიებად გარდაქმნის, რომელთა საშუალებითაც ბიოლოგიური პროცესები ხორციელდება. რა მოსდის ამ ენერგიას მუშაობის შესრულების შემდეგ? თერმოდინამიკის მეორე კანონი ამ კითხვაზე პასუხის გაცემაში დაგვეხმარება.

თერმოდინამიკის მეორე კანონი

თუ ენერგია არ შეიძლება გაქრეს, მაშინ რატომ არ შეუძლიათ ორგანიზმებს უბრალოდ კიდევ ერთხელ ჩართონ ციკლში თავიანთი ენერგია? ისე ხდება, რომ ენერგიის ყოველი გადაცემის ან გარდაქმნისას ენერგიის ნაწილი მუშაობის შესასრულებლად გამოუსადეგარი ხდება. ენერგიის გარდაქმნის უმეტეს შემთხვევებში ენერგიის გამოყენებადი ფორმები ნაწილობრივ მაინც სითბოდ გარდაიქმნება, რომელიც ატომების ან მოლეკულების უწესრიგო მოძრაობასთანაა დაკავშირებული. საკვების ქიმიური ენერგიის მხოლოდ მცირე ნაწილი გარდაიქმნება **სურათ 8.3ბ-ზე** გამოსახული გეპარდის მოძრაობად; უდიდესი ნაწილი კი სითბოს სახით იკარგება, რომელიც გარემოში სწრაფად განიბნევა.

ქიმიური რეაქციების მიმდინარეობის პროცესში, რომელიც სხვადასხვა ტიპის მუშაობას ახორციელებს, ცოცხალი უჯრედები ენერგიის ორგანიზებულ ფორმებს აუცილებლად გარდაქმნის სითბოდ. სისტემას კი სითბოს მუშაობად გამოყენება მხოლოდ ტემპერატურული სხვაობის პირობებში შეუძლია, რის შედეგადაც სითბო უფრო თბილი ადგილიდან შედარებით გრილს გადაეცემა. თუ ტემპერატურა თანაბარია ისევე, როგორც ეს ცოცხალ უჯრედშია, მაშინ ქიმიური რეაქციებისას გამომუშავებული ენერგიის ერთადერთი გამოყენება მატერიალური სხეულის, მაგ., ორგანიზმის, გათბობაა (ამის გამოა, რომ ხალხით გადაჭედილ ოთახში უსიამოვნოდ თბილა, რადგან ყოველ ადამიანში მრავალრიცხოვანი ქიმიური რეაქცია მიმდინარეობს!).

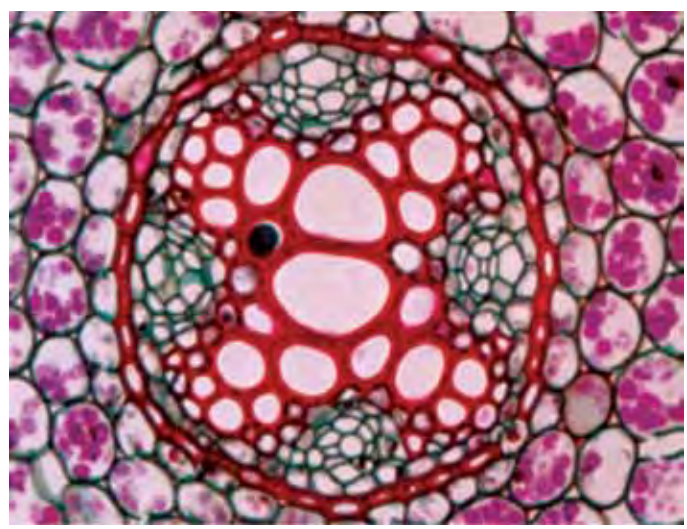
ენერგიის გადაცემისას ან გარდაქმნისას სასარგებლო ენერგიის დაკარგვის ლოგიკური შედეგი ისაა, რომ თითოეული ასეთი შემთხვევა სამყაროს უფრო უწესრიგოდ აქცევს. მეცნიერები უწესრიგობის ან შემთხვევითობის საზომად იყენებენ სიდიდეს, რომელსაც **ენტროპია** ეწოდება. რაც უფრო შემთხვევითაა ორგანიზებული მატერიის კონგლომერატი, მით მეტია ენტროპია. ახლა **თერმოდინამიკის მეორე კანონი** შემდეგნაირად შეგვიძლია ჩამოვაყალიბოთ: *ენერგიის ყოველი გადაცემა ან გარდაქმნა ზრდის სამყაროს ენტროპიას.* მიუხედავად იმისა, რომ წესრიგი შეიძლება ლოკალურად გაიზარდოს, მთლიანობაში, არსებობს სამყაროს უწესრიგობისკენ სწრაფვის შეუჩერებელი ტენდენცია.

ხშირ შემთხვევაში, გაზრდილი ენტროპია სისტემის ორგანიზებული სტრუქტურის ფიზიკური დეზინტეგარციის მაჩვენებლია. მაგ., მზარდ ენტროპიას თქვენ შეიძლება დაუკვირდეთ ექსპლოატაციაში არმყოფი შენობის თანდათანობით ნგრევისას. სამყაროს მზარდი ენტროპია მეტწილად ნაკლებ თვალსაჩინოა, თუმცა ის სითბოს მზარდი რაოდენობის სახით და მატერიის ნაკლებად მოწესრიგებული ფორმებით იჩენს თავს. ვინაიდან გეპარდი **სურათ 8.3ბ-ზე** ქიმიურ ენერგიას კინეტიკურ ენერგიად გარდაქმნის, იგი აგრეთვე სითბოსა და მცირე მოლეკულების წარმოქმნით, რომლებიც საკვების დაშლის პროდუქტებია, ზრდის გარემოს უწესრიგობას.

ენტროპიის ცნება გარკვეული პროცესების გაგებაში გვეხმარება. აღმოჩნდა, რომ პროცესი თავისით, გარედან დახმარების (ენერგიის მიწოდების) გარეშე რომ მიმდინარეობდეს, მან სამყაროს ენტროპია უნდა გაზარდოს. ჯერ შევთანხმდეთ, რომ სიტყვა *სპონტანურს* ისეთი პროცესს ვუწოდებთ, რომელიც ენერგიის მიწოდების გარეშე შეიძლება მიმდინარეობდეს. შევნიშნავთ, რომ სიტყვა სპონტანურის გამოყენება არ გულისხმობს პროცესის სწრაფად მიმდინარეობას. ზოგი სპონტანური პროცესი შეიძლება ფაქტიურად მყისიერი იყოს, მაგ., აფეთქება; მაშინ როცა სხვა სპონტანური პროცესები გაცილებით ნელა მიმდინარეობს, როგორც, მაგ., დროთა განმავლობაში ძველი მანქანის დაჟანგვა. პროცესს, რომელიც არ შეიძლება თავისით მოხდეს, *არასპონტანურს* უწოდებენ. გამოცდილებით ჩვენთვის ცნობილია, რომ გარკვეული მოვლენები სპონტანურად ხდება, ხოლო სხვები კი — არა. მაგ., ვიცით რომ წყალი დაღმა სპონტანურად მიედინება, მაგარამ აღმა მხოლოდ ენერგიის მიწოდებით მოძრაობს, მაგ., მაშინ, როცა მანქანა წყალს მიზიდულობის საწინააღმდეგოდ გადატუმბავს. ფაქტიურად, მეორე კანონი შეიძლება ასეც ჩამოყალიბდეს: *პროცესი სპონტანურად რომ მიმდინარეობდეს, მან სამყაროს ენტროპია უნდა გაზარდოს.*

ბიოლოგიური წესრიგი და უწესრიგობა

ცოცხალი სისტემები თავის ირგვლივ ზრდის გარემოს ენტროპიას, როგორც ეს თერმოდინამიკის კანონით არის განსაზღვრული. ცნობილია, რომ უჯრედები ნაკლებად ორგანიზებული საწყისი მასალიდან მოწესრიგებულ სტრუქტურებს ქმნიან. მაგ., სპეციფიური თანმიმდევრობით დალაგებული ამინომჟავები პოლიპეპტიდურ ჯაჭვს ქმნის. **სურათ 8.4-ზე** ორგანიზმულ დონეზეა ნაჩვენები მცენარის ფესვის არაჩვეულებრივად სიმეტრიული აგებულება, რომელიც ბიოლოგიური პროცესების შედეგად შედარებით მარტივი საწყისი მასალისგან იქმნება. თუმცა, ორგანიზმი მატერიისა და ენერგიის ორ-



▲ *სურათი 8.4* ***წესრიგი, როგორც სიცოცხლის მახასიათებელი.*** *წესრიგი ცხადად ჩანს მცენარე ბაიას ფესვის ქსოვილის დეტალური ანატომიიდან (განივი კვეთა, სინათლის მიკროსკოპი). ორგანიზმს, როგორც ღია სისტემას, იმდენად შეუძლია თავისი წესრიგის გაზრდა, რამდენადაც შეუძლია თავის გარემოს წესრიგის შემცირება.*

განიზებულ ფორმებს გარემოდანაც იღებს და მათ ნაკლებად მოწესრიგებული ფორმებით ჩაანაცვლებს. მაგ., ცხოველი სახამებელსა და სხვა რთულ მოლეკულებს საკვებიდან იღებს. ვინაიდან კატაბოლურ პროცესში ეს მოლეკულები იშლება, ცხოველი გამოყოფს ნახშირორჟანგსა და წყალს — მცირე მოლეკულებს, რომლებიც საკვებთან შედარებით ნაკლებ ენერგიას აგროვებს. ქიმიური ენერგიის ამოწურვა მეტაბოლიზმის დროს წარმოქმნილი სითბოთი აიხსნება. უფრო ზოგადად, ენერგია ეკოსისტემაში სინათლის სახით შედის და სითბოს სახით ტოვებს მას.

სიცოცხლის განვითარების ადრეულ ისტორიულ პერიოდში რთული ორგანიზმები უფრო მარტივი წინაპრებისგან წარმოიშვა. მაგ., ჩვენ შეგვიძლია თვალი გავადევნოთ მცენარეული სამეფოს წარმოშობას გაცილებით უფრო მარტივი ორგანიზმებისგან, რომელთაც მწვანე წყალმცენარეებს უწოდებენ. თუმცა, ეს ორგანიზაციული ზრდა, რომელიც დროთა განმავლობაში ხდებოდა, არ არღვევს მეორე კანონს. ცალკეული სისტემის, მაგ., ორგანიზმის ენტროპია შესაძლოა ფაქტიურად შემცირდეს, მაშინ როცა სამყაროს მთლიანი ენტროპია — სისტემა პლიუს მისი გარემო — იზრდება.

კონცეფცია შემოწმება 8.1

1. როგორ გვეხმარება თერმოდინამიკის მეორე კანონი მემბრანის გავლით ნივთიერების დიფუზიის ახსნაში?
2. რა დამოკიდებულება არსებობს ენერგიასა და მუშაობას შორის?
3. აღწერეთ ენერგიის ფორმები, რომლებიც გვხვდება ვაშლში, მანამ, სანამ ის ხეზე იზრდება, შემდეგ, ძირს ვარდნის დროს და მას მერე, რაც შეჭამენ და მოინელებენ.

სავარაუდო პასუხები იხილე A დანართში

კონცეფცია 8.2

რეაქციის თავისუფალი ენერგიის ცვლილება გვიჩვენებს, არის თუ არა რეაქცია სპონტანური

ახლახანს განხილული თერმოდინამიკის კანონები სამყაროს, როგორც მთლიანს, ეხება. როგორც ბიოლოგებს, ჩვენ გვსურს სოცოცხლის ქიმიური რეაქციების გაგება — მაგ., იმის ცოდნა თუ რომელი რეაქციები მიმდინარეობს სპონტანურად და რომელი მათგანი საჭიროებს ენერგიის გარედან მიწოდებას. მაგრამ რამდენად შესაძლებელია ამის გაგება, თუ არ შევაფასებთ ცალკე აღებული თითოეული რეაქციის ენერგიისა და ენტროპიის ცვლილებას მთლიანად სამყაროში?

ΔG — თავისუფალი ენერგიის ცვლილება

შეგახსენებთ, რომ სამყარო ნამდვილად „სისტემა“ პლიუს „გარემო“-ს ექვივალენტურია. 1878 წელს, პროფესორმა ჯ. ვილარდ გიბსმა იეილში განსაზღვრა ძალიან სასარგებლო ფუნქცია, რომელსაც სისტემის გიბსისეული თავისუფალი ენერგია ეწოდება (მისი გარემოს განხილვის გარეშე), რომლის სიმბოლოა ასო *G*. **თავისუფალი ენერგია** ზომავს სისტემის ენერგიის ნაწილს, რომელსაც მუშაობის შესრულება შეუძლია, როდესაც ტემპერატურაც და ენერგიაც მთელს სისტემაში ერთგვაროვანია ისე, როგორც ეს ცოცხალ უჯრედშია. განვიხილოთ თავისუფალი ენერგიის ცვლილება, რომელსაც სისტემის ცვლილებისას — მაგ., ქიმიური რეაქციის დროს აქვს ადგილი.

თავისუფალი ენერგიის ცლილება ΔG ნებისმიერი სპეციფიური ქიმიური რეაქციისთვის შეიძლება შემდეგი ფორმულით გამოვთვალოთ:

$$\Delta G = \Delta H - T\Delta S$$

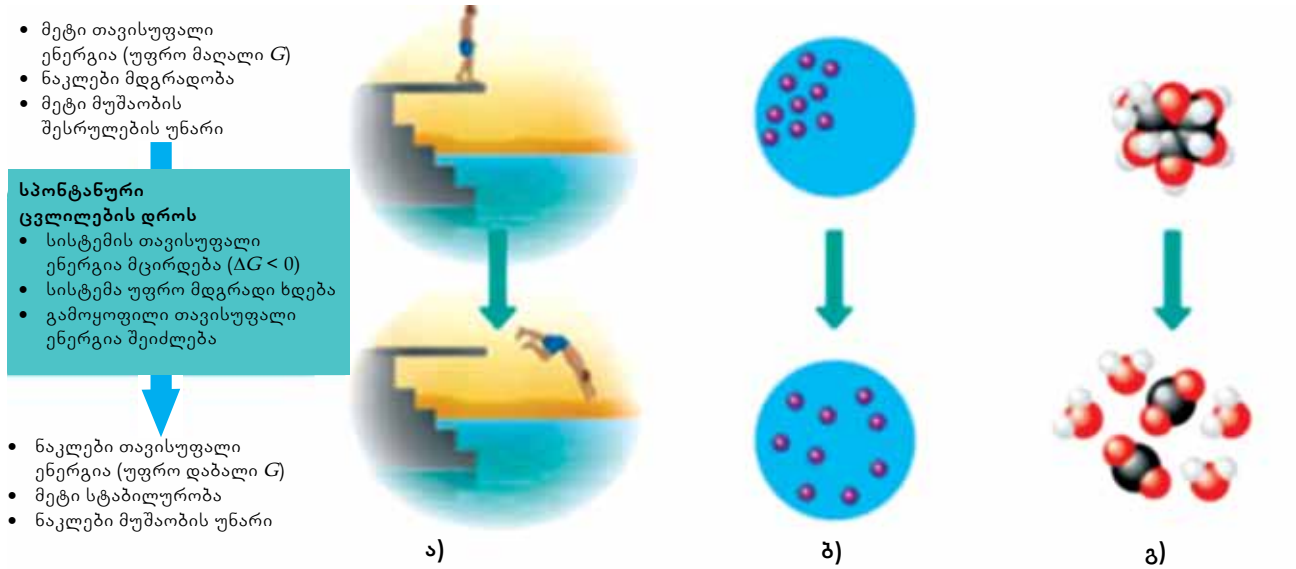
ამ ფორმულაში მხოლოდ თვით სისტემის (რეაქციის) თვისებებია გამოყენებული: ΔH სისტემის *ენტალპიის* ცვლილებას (ბიოლოგიურ სისტემებში იგი სრული ენერგიის ექვივალენტურია) გამოსახავს; ΔS სისტემის ენტროპიის ცვლილებაა; T _ აბსოლუტური ტემპერატურა კელვინის (K) ერთეულებში (K= °C+273; იხილე დანართი B).

თუ ჩვენთვის ცნობილია პროცესის ΔG სიდიდე, იგი იმის წინასწარ განსასაზღვრად შეგვიძლია გამოვიყენოთ, პროცესი სპონტანური იქნება თუ არა (ანუ, წარიმართება თუ არა იგი ენერგიის გარედან მიწოდების გარეშე). ასობით ექსპერიმენტმა აჩვენა, რომ მხოლოდ უარყოფითი ΔG-ს მქონე პროცესებია სპონტანური. იმისთვის რომ პროცესი სპონტანური იყოს, სისტემამ ან ენტალპია უნდა დათმოს (H უნდა შემცირდეს), ან წესრიგი (TS უნდა გაიზარდოს), ან — ორივე. როდესაც H და TS ცვლილებები ემთხვევა, ΔG უარყოფით მნიშვნელობას იღებს ($\Delta G < 0$). ეს ნიშნავს, რომ ყოველი სპონტანური პროცესი ამცირებს სისტემის თავისუფალ ენერგიას. პროცესები, რომელთა ΔG დადებითი ან ნულის ტოლია, არასოდეს არის სპონტანური.

ეს ინფორმაცია ძალზედ საინტერესოა ბიოლოგებისთვის, რადგან მისი საშუალებით შესაძლებელია წინასწარ განისაზღვროს, თუ რა სახის ცვლილებები შეიძლება მოხდეს დაუხმარებლად. ასეთი სპონტანური ცვლილებები შესაძლოა გამოყენებულ იქნას მუშაობის შესასრულებლად. ეს პრინციპი ძალზედ მნიშვნელოვანია მეტაბოლიზმის კვლევისას, როდესაც მთავარ ამოცანას იმის განსაზღვრა წარმოადგენს, თუ რომელ რეაქციას შეუძლია ენერგიის მიწოდება ცოცხალი უჯრედისთვის მუშაობის შესასრულებლად.

თავისუფალი ენერგია, მდგრადობა და წონასწორობა

როგორც წინა ნაწილში ვნახეთ, როდესაც სისტემაში პროცესი სპონტანურად მიმდინარეობს, დანამდვილებით შეიძლება ითქვას, რომ ΔG უარყოფითია. სხვაგვარად, ΔG შეიძლება



ა) **გრავიტაციული მოძრაობა.** საგნები უფრო დიდი სიმაღლიდან უფრო ნაკლები სიმაღლისკენ სპონტანურად მოძრაობს.
ბ) **დიფუზია.** მოლეკულები, საღებავის წვეთში დიფუნდირდება, ვიდრე უწესრიგოდ არ განაწილდება.
გ) **ქიმიური რეაქცია.** უჯრედში შაქრის მოლეკულა უფრო მარტივ მოლეკულებად იშლება. **ნახ. 8.5 თავისუფალი ენერგიის დამოკიდებულება სტაბილურობის, მუშაობის უნარისა და სპონტანური ცვლილებების მიმართ.** არასტაბილური სისტემები (ზედა დიაგრამები) მდიდარია თავისუფალი ენერგიით, ან *G*-თი. ისინი ამჟღავნებენ ტენდენციას შეიცვალონ სპონტანურად და გადავიდნენ უფრო სტაბილურ მდგომარეობაში (ქვედა დიაგრამები) და შესაძლებელია ეს „დაღმავალი“ ცვლილება გამოყენებულ იქნას მუშაობის შესასრულებლად.

▲ *სურათი 8.5* ***თავისუფალი ენერგიის კავშირი სტაბილურობასთან, მუშაობის შესაძლებლობასთან და სპონტანურ ცვლილებასთან.*** *არასტაბილური სისტემები (ზედა სქემები) მდიდარია თავისუფალი ენერგიით ან G. მათ აქვთ ტენდენცია სპონტანურად შეიცვალონ და მიაღწიონ უფრო სტაბილურ მდგომარეობას (ქვედა სქემა). შეიძლება გამოვიყენოთ ეს ცვლილებები სამუშაოს შესასრულებლად.*

წარმოვადგინოთ, როგორც საბოლოო და საწყის მდგომარეობებს შორის ენერგიათა სხვაობა:

$$\Delta G = G_{\text{საბოლოო მდგომარეობაში}} - G_{\text{საწყის მდგომარეობაში}}$$

ამრიგად, ΔG მხოლოდ უარყოფითი შეიძლება იყოს, როდესაც პროცესს, საწყისიდან საბოლოო მდგომარეობამდე ცვლილებისას, თავისუფალი ენერგიის დანაკარგი მოსდევს. იმის გამო, რომ სისტემას საბოლოო მდგომარეობაში ნაკლები თავისუფალი ენერგია აქვს, სავარაუდოდ, იგი ნაკლებად იცვლება და აქედან გამომდინარე, უფრო სტაბილურია, ვიდრე მანამ იყო.

თავისუფალი ენერგია შეიძლება მივიჩნიოთ, როგორც სისტემის არასტაბილურობის საზომი — სისტემის უფრო სტაბილური მდგომარეობისკენ შეცვლის ტენდენცია. არასტაბილური სისტემები (უფრო მაღალი *G*-თი) ამჟღავნებენ ამგვარი ცვლილების ტენდენციას, რათა უფრო სტაბილურნი გახდნენ (უფრო ნაკლები *G*-თი). მაგ., მყვინთავი პლატფორმაზე ნაკლებად მდგრადია, ვიდრე წყალზე მოტივტივე. კონცენტრირებული საღებავის წვეთი ნაკლებად სტაბილურია, ვიდრე მაშინ, როცა სითხეში უწესრიგოდაა განაწილებული, ხოლო შაქრის მოლეკულები ნაკლებ სტაბილურია იმ მარტივ მოლეკულებთან შედარებით, რომლებადაც იგი შეიძლება დაიშალოს (სურათი 8.5 მომდევნო გვერდზე). ყოველი ასეთი სისტემა, თუ რაიმე არ აფერხებს მას, უფრო მეტი სტაბილურობისკენ მიისწრაფვის. მყვინთავი ვარდება, ხსნარი ერთგვაროვნად იღებება, ხოლო შაქრის მოლეკულები იშლება.

კიდევ ერთი ტერმინი მაქსიმალური სტაბილურობის მდგომარეობის აღსანიშნავად არის *წონასწორობა*, რომლის შესახებაც თქვენ მე-2 თავში შეიტყვეთ ქიმიურ რეაქციებთან დაკავშირებით. თავისუფალ ენერგიასა და წონასწორობას შორის, ქიმიური წონასწორობის ჩათვლით, მნიშვნელოვანი დამოკიდებულება არსებობს. შეგახსენებთ, რომ ქიმიური რეაქციების უმრავლესობა შექცევადია და მიდის იმ წერტილამდე, რომელზეც პირდაპირი და შებრუნებული რეაქციები ერთნაირი სიჩქარით მიმდინარეობს. ამ შემთხვევაში ამბობენ, რომ რეაქცია ქიმიურ წონასწორობაში იმყოფება და რეაქციის პროდუქტებისა და რეაგენტების ფარდობით კონცენტრაციებს შორის შემდგომ ფაქტიურ ცვლილებებს ადგილი არ აქვს.

როდესაც რეაქცია წონასწორობისკენ მიდის, რეაგენტებისა და პროდუქტების ნარევის თავისუფალი ენერგია მცირდება. როცა რეაქციის წონასწორობა ირღვევა, მაგ., ზოგიერთი პროდუქტის მოცილებისას (და ამგვარად, რეაგენტების კონცენტრაციასთან შეფარდებით მათი კონცენტრაციის ცვლილებისას), თავისუფალი ენერგია იზრდება. წონასწორობაში მყოფ სისტემაში *G*-ს უმცირესი შესაძლო მნიშვნელობა აქვს ამ სისტემაში. წონასწორული მდგომარეობა შეგვიძლია განვიხილოთ, როგორც ენერგიის ველი. წონასწორობის მდგო-

მარეობაში ნებისმიერი მცირე ცვლილების დროს, ΔG დადებით მნიშვნელობას იღებს, ხოლო პროცესი სპონტანური არ არის. ამის გამო, სისტემები წონასწორობიდან სპონტანურად არასოდეს გადაიხრება. ვინაიდან წონასწორობაში მყოფი სისტემა არ შეიძლება სპონტანურად შეიცვალოს, მას მუშაობის შესრულება არ შეუძლია. პროცესი სპონტანურია და მუშაობის შესრულება მხოლოდ მაშინ შეუძლია, როდესაც იგი წონასწორობისკენ მიისწრაფვის.

თავისუფალი ენერგია და მეტაბოლიზმი

ახლა თავისუფალი ენერგიის ცნება უფრო სპეციფიურ, სასიცოცხლო პროცესების ქიმიაში შეგვიძლია გამოვიყენოთ.

ეგზოთერმული და ენდოთერმული რეაქციები მეტაბოლიზმში

თავისუფალი ენერგიის ცვლილებების საფუძველზე ქიმიური რეაქციები შეიძლება ეგზოთერმულ („გარეგანი ენერგიის“) და ენდოთერმულ („შინაგანი ენერგიის“) რეაქციებად კლასიფიცირდეს. **ეგზოთერმული რეაქციები** თავისუფალი ენერგიის ფაქტიური გამოყოფით მიმდინარეობს (**სურათი 8.6ა**). ეგზოთერმული რეაქციებისთვის ΔG უარყოფითია, ვინაიდან ქიმიური ნარევი კარგავს თავისუფალ ენერგიას (G მცირდება). ΔG სპონტანურობის საზომად გამოიყენება. ეგზოთერმულია რეაქციები, რომლებიც სპონტანურად მიმდინარეობს (დაიმახსოვრეთ, რომ სიტყვა სპონტანური არ გულისხმობს, რომ რეაქცია მყისიერად, ან თუნდაც სწრაფად მოხდება). ეგზოთერმულ რეაქციებში ΔG სიდიდე წარმოადგენს მუშაობის მაქსიმალურ რაოდენობას, რომლის შესრულებაც რეაქციას შეუძლია.[1]* რაც მეტად მცირდება თავისუფალი ენერგია, მით მეტი რაოდენობით მუშაობის შესრულებაა შესაძლებელი.

უჯრედული სუნთქვის ჯამური რეაქცია შეგვიძლია ამის მაგალითად გამოვიყენოთ:

$$C_6H_{12}O_6 + O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O$$
$$\Delta G = -686 \text{ კკალ/მოლ } (-2,870 \text{ კჯ/მოლ})$$

სუნთქვის პროცესში დაშლილი გლუკოზის ყოველ მოლზე (180 გ) „სტანდარტულ პირობებში“ (თითოეული რეაგენტისა და პროდუქტის 1 M, 25°C, pH 7) მუშაობის შესასრულებლად 686 კკალ (2,870 კჯ) ენერგია ხდება მისაწვდომი. ვინაიდან ენერგია უნდა იქნას შენახული, სუნთქვის ქიმიური პროდუქტები, რეაგენტებთან შედარებით ერთ მოლზე 686 კკალ-ზე ნაკლებ თავისუფალ ენერგიას აგროვებს. გარკვეული აზრით, რეაქციის პროდუქტები პროცესის დროს დახარჯული გამონაბოლქვია, რომლებიც შაქრის მოლეკულაში შენახულ თავისუფალ ენერგიას ითვისებს.

ენდოთერმულია რეაქცია, რომელიც გარემოდან შთანთქავს თავისუფალ ენერგიას (**სურათი 8.6ბ**). ვინაიდან ამ სახის რეაქცია ფაქტიურად მოლეკულებში *ინახავს* თავისუფალ ენერგიას (G იზრდება), ΔG დადებითია. ასეთი რეაქციები არასპონტანურია, ხოლო ΔG სიდიდე არის ენერგიის რაოდენობა, რომელიც საჭიროა რეაქციის აღსაძრავად. თუ ქიმიური პროცესი ეგზოთერმულია (დაღმავალი) ერთი მიმართულებით, მაშინ შებრუნებული პროცესი ენდოთერმული (აღმავალი) უნდა იყოს. შექცევადი პროცესი არ შეიძლება ორივე მიმართულებით დაღმავალი იყოს. თუ სუნთქვის პროცესში, რომლის დროსაც შაქარი წყლად და ნახშირორჟანგად გარდაიქმნება ΔG = -686 კკალ/მოლ-ია, მაშინ შებრუნებული პროცესი — ნახშირორჟანგისა და წყლის კონვერსია შაქრად და ჟანგბადად — აუცილებლად ენდოთერმული უნდა იყოს, სადაც ΔG = +686 კკალ/მოლ იქნება. ასეთი რეაქცია თავისთავად არასოდეს მოხდება.

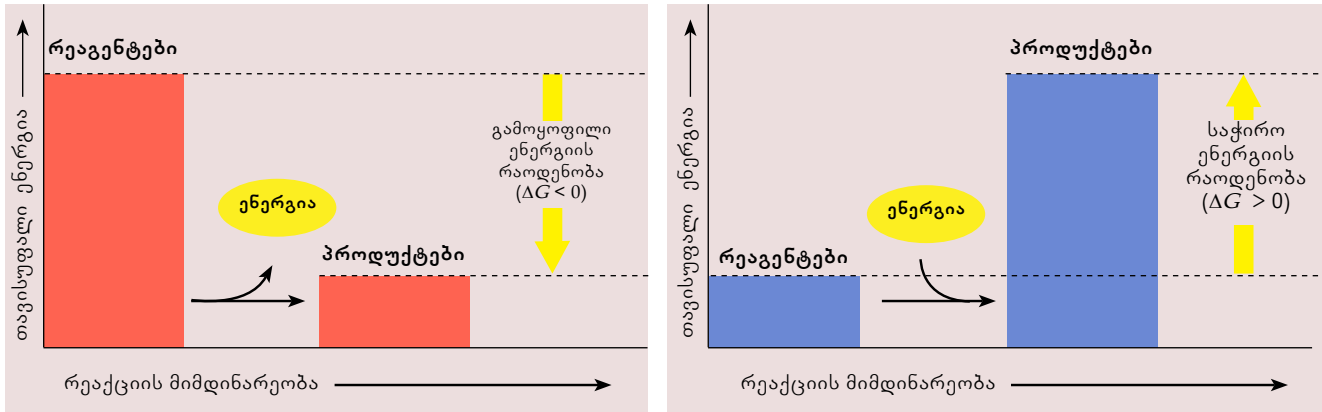
მაშინ როგორ წარმოქმნის მცენარე შაქარს, რომელსაც ორგანიზმები ენერგიისთვის იყენებენ? ერთი მოლი შაქრის წარმოსაქმნელად საჭირო ენერგიას — 686 კკალ-ს ისინი გარემოდან იღებენ სინათლის დაჭერისა და მისი ენერგიის ქიმიურ ენერგიად გარდაქმნის საშუალებით. შემდეგ, ეგზოთერმული ეტაპების გრძელი ჯაჭვში, ამ ქიმიურ ენერგიას თანდათან ხარჯავენ შაქრის მოლეკულის ასაგებად.

წონასწორობა და მეტაბოლიზმი

როგორც ეს **სურათ 8.7ა-ზე**, ჩაკეტილი ჰიდროელექტრული სისტემისთვისაა ნაჩვენები, დახურულ სისტემაში რეაქციები ფაქტიურად წონასწორობას აღწევენ და ამიტომ მუშაობის შესრულება არ შეუძლიათ. მეტაბოლიზმის ქიმიური რეაქციები შექცევადია და ისინიც მიაღწევდნენ წონასწორობას, საცდელ სინჯარაში იზოლაციაში რომ აღმოჩენილიყვნენ. ვინაიდან წონასწორობაში მყოფი სისტემების G მინიმალურია, და მათ მუშაობის შესრულება არ შეუძლიათ. უჯრედი, რომელიც მეტაბოლურ წონასწორობას აღწევს, კვდება! ის ფაქტი, რომ მეტაბოლიზმი, როგორც მთელი, არასოდეს იმყოფება წონასწორობაში, სიცოცხლის ერთ-ერთი განმსაზღვრელი თვისებაა.

სისტემების უმრავლესობის მსგავსად, უჯრედი ჩვენს სხეულში არ იმყოფება წონასწორობაში. მატერიის გამუდმებული დინება უჯრედის გარეთ და მის შიგნით იცავს მეტაბოლურ გზებს წონასწორობის მიღწევისგან და უჯრედი განაგრძობს მუშაობას თავისი სიცოცხლის მანძილზე. ეს პრინციპი ნაჩვენებია ღია (და უფრო რეალისტური) ჰიდროელექტრული სისტემის მაგალითზე, **სურათი 8.7ბ.** თუმცა, ამ მარტივი, ერთ-საფეხურიანი სისტემისგან განსხვავებით, უჯრედში კატაბოლურ პროცესში თავისუფალი ენერგია მთელ რიგ რეაქციებში გამოიყოფა. ამის მაგალითია უჯრედული სუნთქვა, რომელიც **სურათი 8.7გ**-ზეა გამოსახული. სუნთქვის ზოგიერთი შექცევადი რეაქცია გამუდმებით ერთი მიმართულებით „მიისწრაფვის“, ანუ იგი დაცულია წონასწორობისგან. იმისთვის, რომ სისტემა არ გადავიდეს წონასწორობის მდგომარეობაში, ერთი რეაქციის პროდუქტი კი არ აკუმუ-

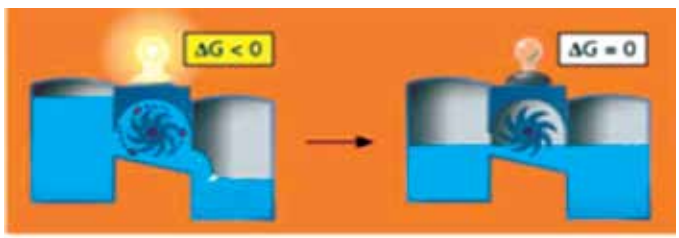
1 * *სიტყვა* **maqsimaluri** *ახასიათებს მდგომარეობას, რადგან თავისუფალი ენერგიის ნაწილი სითბოს სახით გამოთავისუფლდება და მუშაობის შესრულება არ შეუძლია. აქედან გამომდინარე, ΔG წარმოადგენს მისაწვდომი ენერგიის თეორიულ ზედა ზღვარს.*



ა) ეგზოთერმული რეაქცია: ენერგია გამოიყოფა

ბ) ენდოთერმული რეაქცია: საჭიროებს ენერგიას

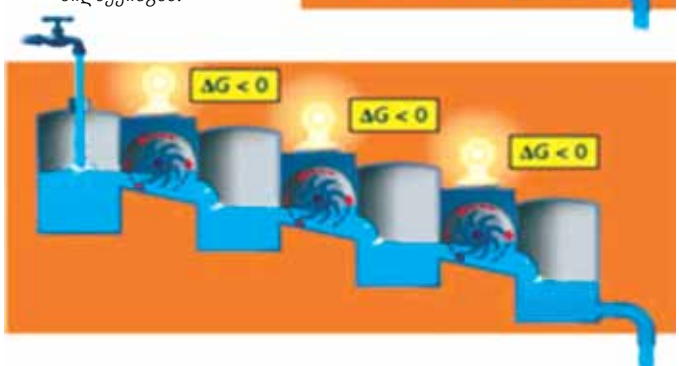
▲ *სურათი 8.6* ***თავისუფალი ენერგიის (ΔG) ცვლილება ეგზოთერმულ და ენდოთერმულ რეაქციებში***



ა) ***დახურული ჰიდროელექტრული სისტემა***. *წყლის დაღმავალი ნაკადი აბრუნებს ტურბინას, რომელიც გენერატორს ამოძრავებს და ნათურას ელექტროენერგიას აწვდის. მაგრამ ეს მხოლოდ მანამ ხდება, სანამ სისტემა წონასწორობას მიაღწევს.*



ბ) ***ღია ჰიდრო-ელექტრული სისტემა***. *გამდინარე წყლის ნაკადით გრძელდება გენერატორის მუშაობა, ვინაიდან წყლის შედინება და გამოდინება იცავს სისტემას წონასწორობის მიღწევისგან.*



გ) ***მრავალსაფეხურიანი ღია ჰიდროელექტრული სისტემა***. *უჯრედული სუნთქვა ამ სისტემის ანალოგიურია. მთელ რიგ ეგზოთერმულ რეაქციებში გლუკოზა, რომელიც უჯრედს ენერგიას აწვდის მუშაობის შესასრულებლად, იშლება. თითოეული რეაქციის პროდუქტი მომდევნო რეაქციის რეაგენტი ხდება, ისე რომ არც ერთი რეაქცია წონასწორობას არ აღწევს.*

ლირდება, არამედ მომდევნო საფეხურის რეაგენტი ხდება; საბოლოოდ, ნარჩენი პროდუქტები უჯრედიდან გამოიდევნება. რეაქციების მთელი რიგი გრძელდება თავისუფალი ენერგიის იმ დიდი სხვაობის გამო, რომელიც ენერგიის „მწვერვალზე“ მყოფი გლუკოზისა და ჟანგბადის და „ძირში“ მყოფი ნახშირორჟანგისა და წყლის ენერგიებს შორის არსებობს. ვიდრე ჩვენს უჯრედებს სტაბილურად მიეწოდებათ გლუკოზა ან სხვა საწვავი და ჟანგბადი და აქვთ ნარჩენი პროდუქტები გარემოში გამოძევების უნარი, მათი მეტაბოლური გზები არასდროს მიაღწევს წონასწორობას და უჯრედი განაგრძობს ცხოველქმედებას.

ჩვენ კიდევ ერთხელ ვიხილეთ, თუ რამდენად მნიშვნელოვანია ორგანიზმების ღია სისტემებად მიჩნევა. მზის სინათლე თავისუფალი ენერგიის დღიურ წყაროს აწვდის მცენარეთა ეკოსისტემას და სხვა ფოტომასინთეზირებელ ორგანიზმებს. ცხოველებსა და სხვა არაფოტომასინთეზირებელ ორგანიზმებს ეკოსისტემაში უნდა ჰქონდეთ თავისუფალი ენერგიის წყარო ფოტოსინთეზის ორგანული პროდუქტების ფორმით. ახლა, რაკი მეტაბოლიზმისთვის თავისუფალი ენერგიის ცნება გამოვიყენეთ, მზად ვართ ვნახოთ, თუ სინამდვილეში როგორ ასრულებს უჯრედი სასიცოცხლო მუშაობას.

◀ *სურათი 8.7* ***წონასწორობა და მუშაობა დახურულ და ღია სისტემებში***

კონცეფცია შემოწმება 8.2

1. უჯრედული სუნთქვა იყენებს გლუკოზას, რომელსაც თავისუფალი ენერგიის მაღალი დონე აქვს და გამოყოფს CO_2-სა და წყალს, რომელთაც ნაკლები თავისუფალი ენერგია გააჩნიათ. სპონტანურია თუ არა სუნთქვა? ეგზოთერმულია თუ ენდოთერმული? რა მოსდის გლუკოზიდან გამოყოფილ ენერგიას?
2. მეტაბოლიზმის საკვანძო პროცესია H+-ის იონების ტრანსპორტირება მემბრანის გავლით კონცენტრაციული გრადიენტის შესაქმნელად. ზოგიერთ პირობებში, H+-ის იონები მემბრანის გავლით უკან ბრუნდება და მემბრანის ორივე მხარეს თანაბარ კონცენტრაციას ქმნის. რა პირობებში შეუძლიათ H+-ის იონებს ამ სისტემაში მუშაობის შესრულება?

კონცეფცია 8.3

ატფ ენერგიით ამარაგებს უჯრედის მუშაობას ეგზოთერმული რეაქციების ენდოთერმულთან გაწყვილების საშუალებით

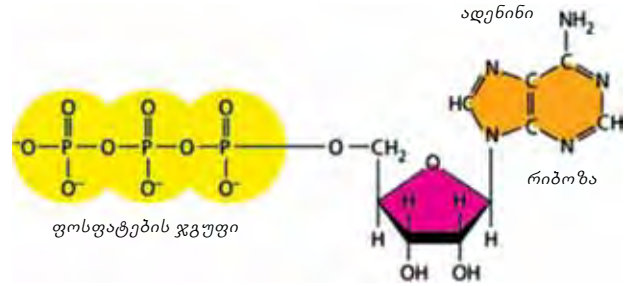
უჯრედი სამი ძირითადი სახის მუშაობას ასრულებს:

- *მექანიკურ მუშაობას*, როგორიცაა შოლტების მოძრაობა (იხილე თავი 6), კუნთოვანი უჯრედების შეკუმშვა და ქრომოსომების მოძრაობა უჯრედის გამრავლებისას.
- *სატრანსპორტო მუშაობას*, ნივთიერებების გადატუმბვას მემბრანის გავლით, სპონტანური მოძრაობის საწინააღდეგო მიმართულებით (იხილე თავი 7).
- *ქიმიურ მუშაობას*, ენდოთერმული რეაქციებისთვის ბიძგის მიცემას, როგორიცაა მონომერებიდან პოლიმერების სინთეზი (ამ თავის და მე-9 და მე-10 თავების ძირითადი თემა) რომლებიც სპონტანურად არ ხდება.

ძირითადი თვისება, რომლის საშუალებითაც უჯრედი აიძულებს თავის ენერგიის წყაროებს ამ მუშაობის შესრულებას არის **ენერგიის გაწყვილება**, ეგზოთერმული პროცესების გამოყენება ენდოთერმული რეაქციებისთვის ბიძგის მისაცემად. უჯრედებში ენერგიის ასოცირებას ძირითადად, **ატფ** განაპირობებს და, უმეტეს შემთხვევაში, იგი მოქმედებს, როგორც ენერგიის შუალედური წყარო, რომელიც უჯრედის მუშაობას ენერგიით ამარაგებს.

ატფ-ის სტრუქტურა და ჰიდროლიზი

ატფ (**ადენოზინ-ტრიფოსფატი**) წარმოდგენილ იქნა მე-4 თავში, როდესაც განვიხილეთ ფოსფატური ჯგუფი, როგორც ფუნქციონალური ჯგუფი. აქ უფრო ახლოს გავეცნობით **ატფ**-ის მოლეკულის სტრუქტურას. **ატფ** შეიცავს შაქარ რიბოზას, ადენინს აზოტის ფუძით და მასთან ბმულ სამ ფოსფატურ ჯგუფს (სურათი 8. 8).



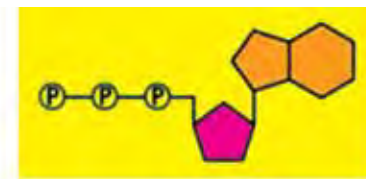
▲ *სურათი 8.8* **ადენოზინტრიფოსფატის (ატფ-ის) სტრუქტურა.** *უჯრედში, ფოსფატების ჰიდროქსილის ჯგუფების უმრავლესობა იონიზებულია (_O-).*

ბმები, რომლებიც **ატფ**-ის კუდის ფოსფატურ ჯგუფებს შორისაა შეიძლება ჰიდროლიზით დაირღვეს. როდესაც ტერმინალური ფოსფატური ბმა იშლება, არაორგანული ფოსფატის მოლეკულა (შემოკლებით Ⓟ, ამ წიგნში) სცილდება **ატფ**-ს, რომელიც ადენოზინდიფოსაფატად ანუ **ადფ**-ად გარდაიქმნება (სურათი 8.9). რეაქცია ეგზოთერმულია და სტანდარტულ პირობებში, თითოეული მოლი **ატფ**-ის ჰიდროლიზისას 7.3 კკალ ენერგია თავისუფლდება:

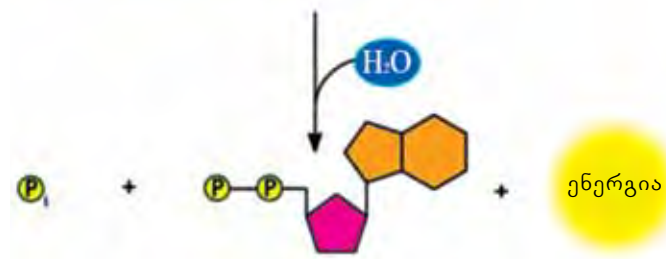
ატფ + H_2O → **ადფ** + Ⓟ$_i$

ΔG = - 7.3 კკალ/მოლ (-30.5 კჯ/მოლ)

(სტანდარტულ პირობებში)[2*]



ადენოზინ ტრიფოსფატი (**ატფ**)



▲ *სურათი 8.9* **ატფ-ის ჰიდროლიზი ატფ-ის ადფ-ად გარდაქმნის პროცესში.** *ატფ-ის ჰიდროლიზის დროს წარმოიქმნება არაორგანული ფოსფატი და* **ადფ**. *ფაქტიურად დაახლოებით –13 კკალ/მოლია, 78%-ით მეტი, ვიდრე* **ატფ**-*ის ჰიდროლიზისას გამოიყოფა სტანდარტულ პირობებში.*

ლაბორატორიაში, სტანდარტულ პირობებში, მრავალი სხვადასხვა რეაქციისთვის გაზომილ იქნა თავისუფალი ენერგიის ცვლილება. თუ ენდოთერმული რეაქციის ΔG ნაკლებია ვიდრე **ატფ**-ის ჰიდროლიზისას გამოთავისუფლებული ენერგია, მაშინ ორი რეაქცია შეიძლება იმგვარად გაწყვილდეს რომ, საბოლოო ჯამში, ასოცირებული რეაქციების ენერგია ეგზოთერმული იყოს **(სურათი 8.10)**.

ატფ-ის ფოსფატურ ბმებს ზოგჯერ მაღალ-ენერგეტიკულ ფოსფატურ ბმებს მიაკუთვნებენ, ვინაიდან მათი ჰიდროლიზისას ენერგია თავისუფლდება. მაგრამ ტერმინი მცდარია. **ატფ**-ის ფოსფატური ბმები არ არის უჩვეულოდ მტკიცე, როგორც ეს „მაღალი ენერგიის“ მქონე ბმებში შეიძლება იგულისხმებოდეს; უფრო სწორად, თვით მოლეკულას აქვს უფრო მაღალი ენერგია თავის პროდუქტების (**ადფ** და Ⓟ) ენერგიასთან შედარებით. **ატფ**-ის ჰიდროლიზისას ენერგიის გამოყოფა უფრო დაბალი თავისუფალი ენერგიის მდგომარეობის ქიმიური ცვლილებიდან და არა უშუალოდ ფოსფატური ბმებიდან გამომდინარეობს.

ატფ უჯრედისთვის სასარგებლოა, იმ ენერგიის გამო, რომელსაც იგი ფოსფატური ჯგუფის ჰიდროლიზისას გამოყოფს და რომელიც ყველა სხვა მოლეკულის მიერ მოწოდებულ ენერგიას აღემატება. მაგრამ რატომ გამოიყოფა მისი ჰიდროლიზისას ამდენი ენერგია? თუ ხელახლა განვიხილავთ **ატფ**-ის მოლეკულას, **სურათ 8.8-ზე**, ვნახავთ, რომ სამივე ფოსფატური ჯგუფი უარყოფითადაა დამუხტული. ეს მსგავსი მუხტები ერთადაა თავმოყრილი და მათი ორმხრივი განზიდვა ხელს უწყობს **ატფ**-ის მოლეკულის ამ უბნის არასტაბილურობას. **ატფ**-ის ტრიფოსფატური კუდი შეკუმშული ზამბარის ქიმიური ექვივალენტია.

როგორ ასრულებს ატფ მუშაობას

როდესაც საცდელ სინჯარაში **ატფ** ჰიდროლიზდება, გამოყოფილი თავისუფალი ენერგია უბრალოდ ათბობს გარემომცველ წყალს. ორგანიზმში, სითბოს ამგვარი წარმოქმნა შეიძლება ზოგჯერ სასარგებლოც იყოს. მაგ., კანკალის პროცესში კუნთების შეკუმშვისას, **ატფ**-ის ჰიდროლიზის პროცესში წარმოქმნილი სითბო ორგანიზმის გასათბობად გამოყენება. თუმცა, უმეტეს შემთხვევაში, უჯრედში მხოლოდ სითბოს წარმოქმნა ენერგიის ძვირფასი წყაროს არაეფეტური (და პოტენციურად სახიფათო) გამოყენება იქნებოდა.

ამის ნაცვლად, სპეციფიური ენზიმების დახმარებით, უჯრედს აქვს უნარი **ატფ**-ის ჰიდროლიზისას გამოყოფილი ენერგია პირდაპირ გაუწყვილოს ენდოთერმულ პროცესებს **ატფ**-ის ფოსფატური ჯგუფის სხვა მოლეკულებზე გადაცემის საშუალებით. ამბობენ რომ, ხდება ფოსფატური ჯგუფის რეციპიენტის **ფოსფორილირება**. ეგზოთერმული და ენდოთერმული რეაქციების გაწყვილების გასაღები ფოსფორილირებული შუალედური პროდუქტის წარმოქმნაა, რომელიც უფრო რეაქციისუნარიანია (ნაკლებ სტაბილური), ვიდრე საწყისი არაფოსფორილირებული მოლეკულა.

სამი ტიპის უჯრედული მუშაობა — მექანიკური, სატრანსპორტო და ქიმიური — თითქმის ყოველთვის **ატფ**-ის ჰიდროლიზისას გამოყოფილი ენერგიით მარაგდება **(სურათი 8.11)**. თითოეულ შემთხვევაში, ფოსფატური ჯგუფი **ატფ**-დან რომელიღაც სხვა მოლეკულას გადაეცემა, ხოლო ფოსფორილირებული მოლეკულა, რომელიც მუშაობას ასრულებს, ცვლილებას განიცდის. ამის მაგალითია ამინომჟავა გლუტამინის სინთეზი გლუტამინის მჟავიდან (სხვა ამინომჟავიდან) და ამონიუმიდან (იხილე **სურათი 8.11გ**). ჯერ **ატფ** ახდენს გლუტამინის მჟავის (Glu) ფოსფორილირებას და ამით ქმნის ნაკლებად სტაბილურ ფოსფორილირებულ შუალედურ პროდუქტს. შემდეგ, ამონიუმი ჩაანაცვლებს ფოსფატურ ჯგუფს და წარმოიქმნება გლუტამინი (Glu–NH2). ვინაიდან მთლიანი პროცესი ეგზოთერმულია, იგი სპონტანურად მიმდინარეობს **(სურათი 8.10)**.

ატფ-ის რეგენერაცია

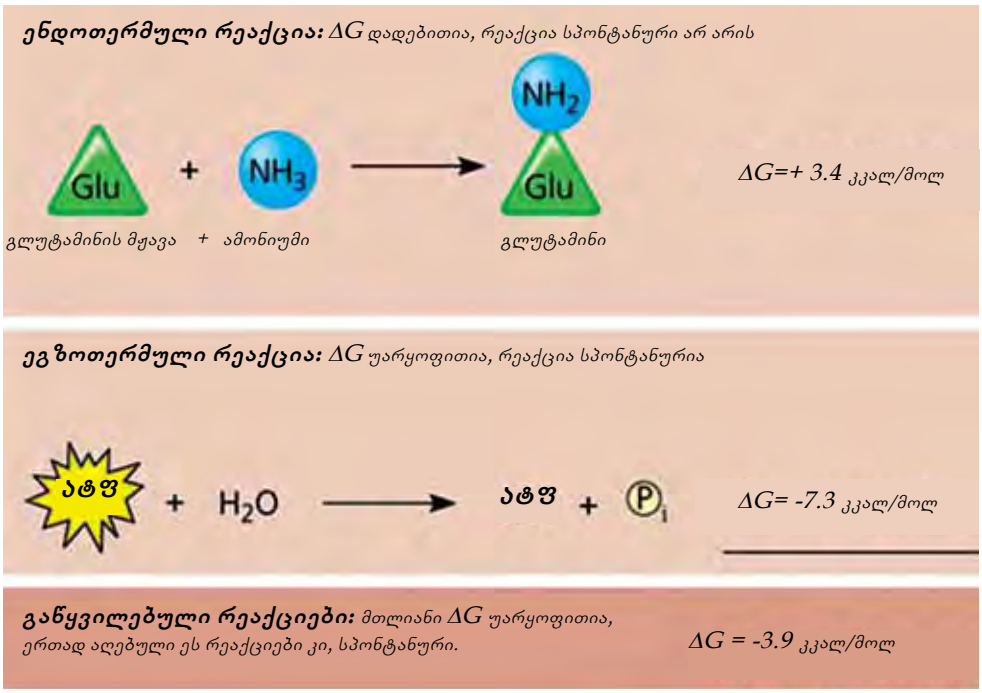
ორგანიზმი მუშაობის პროცესში გამუდმებით იყენებს **ატფ**-ს, მაგრამ **ატფ** განახლებადი წყაროა, რომელიც **ადფ**-ისთვის ფოსფატის დამატებით შეიძლება აღდგეს **(სურათი 8.12)**. თავისუფალი ენერგია, რომელიც **ადფ**-ის ფოსფორილირებისთვის არის საჭირო, უჯრედში ეგზოთერმული დაშლის რეაქციებიდან (კატაბოლიზმი) წარმოიქმნება. არაორგანული ფოსფორისა და ენერგიის ამ მაქოს, **ატფ**-ის ციკლი ეწოდება და იგი უჯრედის ენერგიის გამომყოფ (ეგზოთერმულ) რეაქციებს, ენერგიის მშთანთქმელ (ენდოთერმულ) რეაქციებთან აწყვილებს. **ატფ**-ის ციკლი საოცარი ტემპით მიმდინარეობს. მაგ., მომუშავე კუნთის უჯრედი **ატფ**-ის მთელ მარაგს განმეორებით ციკლში ერთ წუთზე ნაკლებ დროში ჩართავს. ამ წრებრუნვაში, უჯრედში ერთ წუთში **ატფ**-ის შთანთქმული და რეგენერირებული 10 მილიონი მოლეკულა მონაწილეობს. **ადფ**-ის ფოსფორილირებით **ატფ**-ის რეგენერირება რომ არ ხდებოდეს, ადამიანი ყოველდღიურად თითქმის თავისი სხეულის წონა **ატფ**-ს მოიხმარდა.

ვინაიდან შექცევადი პროცესი ორივე მიმართულებით დაღმა ვერ წავა, **ადფ**-დან და Ⓟ-დან **ატფ**-ის რეგენერაცია, აუცილებლად ენდოთერმული უნდა იყოს:

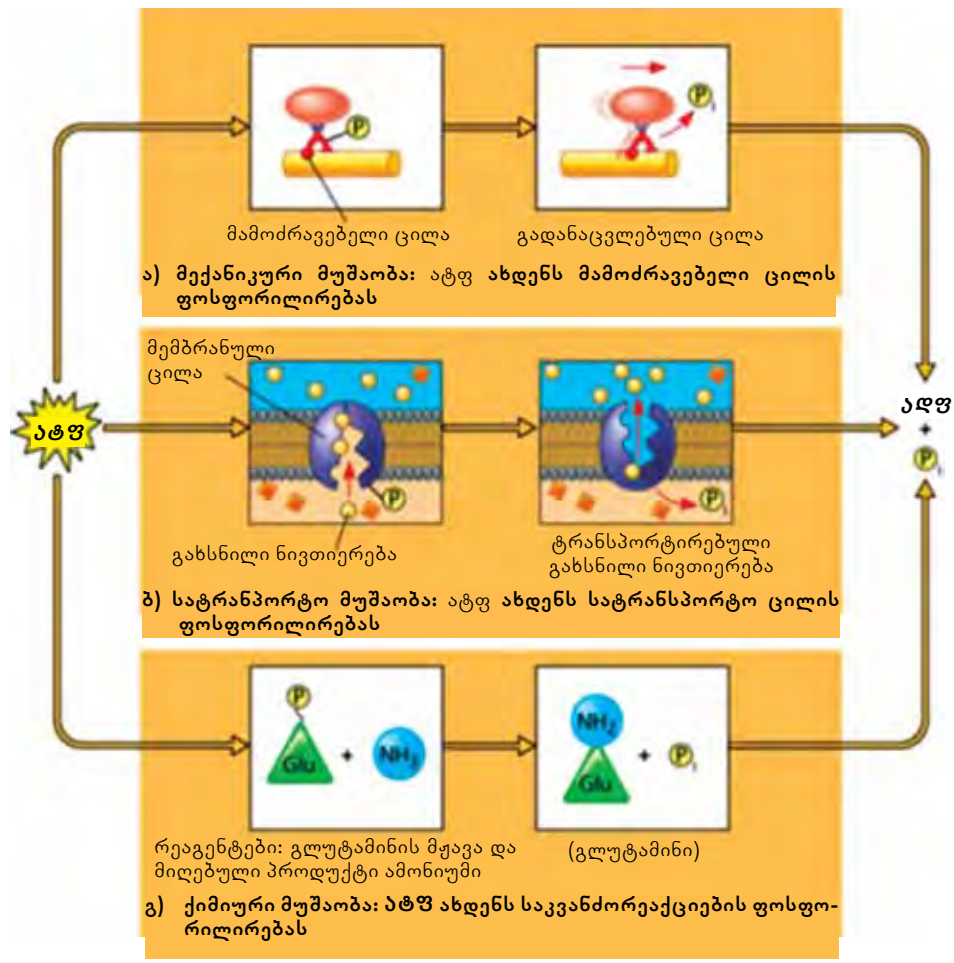
$$\text{ადფ} + Ⓟ \rightarrow \text{ატფ} + H_2O$$
$$\Delta G = +7.3 \text{ კკალ/მოლ } (+30.5 \text{ კჯ/მოლ})$$
(სტანდარტული პირობები)

რადგან **ადფ**-დან და P-დან **ატფ**-ის წარმოქმნის პროცესი სპონტანური არ არის, მისი განხორციელებისთვის თავისუფალი ენერგია უნდა დაიხარჯოს. კატაბოლური (ეგზოთერმული) გზა, განსაკუთრებით უჯრედული სუნთქვა, ენერგიას აწვდის **ატფ**-ის წარმოქმნის ენდოთერმულ პროცესს. მცენარეები, **ატფ**-ის ფორმირებისთვის აგრეთვე სინათლის ენერგიას იყენებენ.

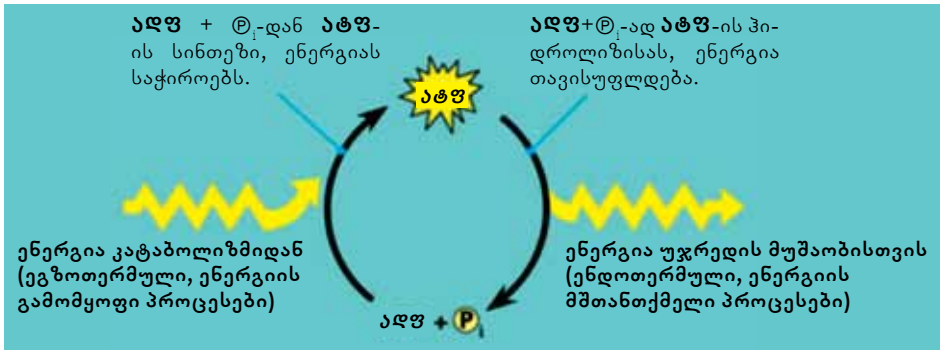
ამრიგად, **ატფ**-ის ციკლი არის ტურნიკეტი, რომლის გავლითაც ენერგია კატაბოლური გზებიდან ანაბოლურს გადაეცემა. ფაქტიურად, ქიმიური პოტენციური ენერგია, რომელიც დროებით **ატფ**-ში ინახება, ბიძგს აძლევს უჯრედის მუშაობის უდიდეს ნაწილს.



◀ *სურათი 8.10* **ენერგიის გაწყვილება ატფ-ის ჰიდროლიზის გამოყენებით.** *ამ მაგალითში,* **ატფ**-*ის ჰიდროლიზის ეგზოთერმული პროცესი, ენდოთერმული პროცესის — გლუტამინის მჟავიდან და ამონიუმიდან ამინომჟავა გლუტამინის — სინთეზის სტიმულირებისთვის გამოიყენება.*



◀ *სურათი 8.11* **როგორ აძლევს ბიძგს ატფ უჯრედის მუშაობას.** *ფოსფატური ჯგუფის გადაცემა არის მექანიზმი, რომელიც განაპირობებს უჯრედული მუშაობის ტიპების უმრავლესობას. მაგ.,* ***(ა) ატფ*** *მამოძრავებელი ცილის ფოსფორილირებით, ბიძგს აძლევს მექანიკურ მუშაობას ისე, რომ ორგანელები უჯრედში ციტოჩონჩხის „გზების“ გავლით მოძრაობენ.* ***(ბ) ატფ*** *გარკვეული მემბრანული ცილების ფოსფორილირების საშუალებით, აგრეთვე ასტიმულირებს აქტიურ ტრანსპორტს და* ***(გ) ატფ,*** *საკვანძორეაქციების ფოსფორილირებით, აღძრავს ქიმიურ მუშაობას. ამ შემთხვევაში, გლუტამინის მჟავას ფსოფორილირებას, რომელიც შემდეგ გლუტამინად გარდაიქმნება. ფოსფორილირებული მოლეკულები მუშაობის შესრულებისთანავე კარგავენ ფოსფატურ ჯგუფებს და წარმოქმნიან* **ადფ**-*სა და არაორგანულ ფოსფორს P, როგორც პროდუქტებს. უჯრედული სუნთქვა, რომელიც* **ადფ**-*ის ფოსფორილირებისთვის ენერგიის მიწოდებით მიმდინარეობს, ხელახალა ავსებს* **ატფ**-*ის მარაგს, როგორც ამას მომდევნო თავში ვნახავთ.*



◀ *სურათი 8.12* ***ატფ*-ის ციკლი.** *უჯრედში, დაშლის რეაქციებისას (კატაბოლიზმი) გამოყოფილი ენერგია,* **ადფ**-*ის ფოსფორილირებისთვის,* **ატფ**-*ის აღსადგენად გამოიყენება. უმთავრესად,* **ატფ**-*ში აკუმულირებული ენერგია ბიძგს აძლევს უჯრედის მუშაობას.*

კონცეფცია შემოწმება 8.3

1. უმეტეს შემთხვევაში, როგორ გადასცემს უჯრედში **ატფ** ენერგიას ეგზოთერმული პროცესებიდან ენდოთერმულს?
2. შემდეგი ჯგუფებიდან რომელ მათგანს აქვს მეტი თავისუფალი ენერგია: გლუტამინის მჟავა + ამონიუმი + **ატფ**-ს, თუ გლუტამინი + **ადფ** + Ⓟ-ს? ახსენით თქვენი პასუხი.

კონცეფცია 8.4

ფერმენტები, ენერგეტიკული მარიერის დაწევით, მეტაბოლურ რეაქციებს აჩქარებს

თერმოდინამიკის კანონები გვიჩვენებს თუ რა მოხდება, ან არ მოხდება მოცემულ პირობებში, მაგრამ არაფერს ამბობს ამ პროცესების სიჩქარეზე. სპონტანური ქიმიური რეაქცია არ საჭიროებს ენერგიის გარედან მიწოდებას, მაგრამ იგი იმდენად ნელა შეიძლება მიმდინარეობდეს, რომ შეუმჩნეველი იყოს. მაგ., მიუხედავად იმისა, რომ საქაროზის (სუფრის შაქარი) ჰიდროლიზი გლუკოზად და ფრუქტოზად ეგზოთერმული პროცესია, რომელიც სპონტანურად, თავისუფალი ენერგიის გამოყოფით (ΔG= -7.3 კკალ/მოლ) მიმდინარეობს, სტერილურ წყალში გახსნილი საქაროზა ოთახის ტემპერატურაზე წლობით შეიძლება იდგეს შესამჩნევი ჰიდროლიზის გარეშე. თუმცა, თუ ხსნარ

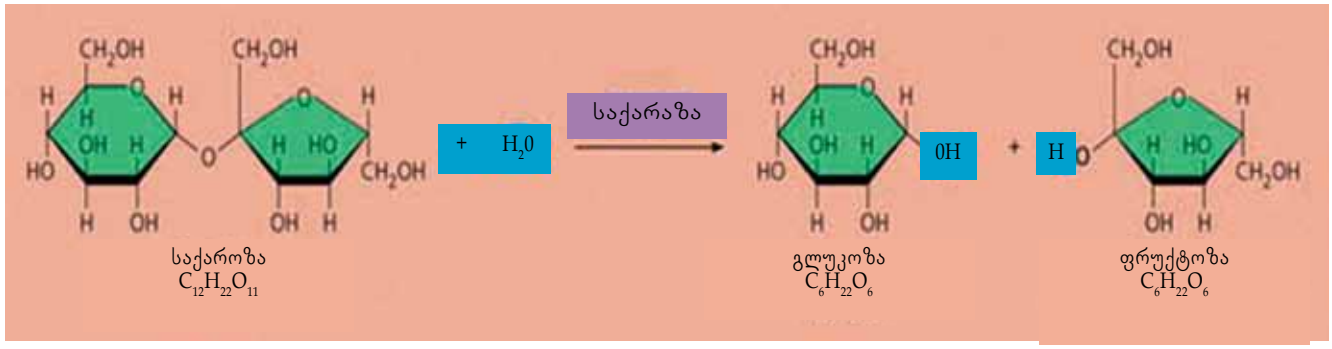
$C_6H_{22}O_6$ ს მცირე რაოდენობით კატალიზატორ საქარაზას დავუმატებთ, მაშინ საქაროზა წამებში ჰიდროლიზდება (სურათი 8.13) როგორ აკეთებს ამას ფერმენტი?

კატალიზატორი არის ქიმიური რეაგენტი, რომელიც აჩქარებს რეაქციას, ისე რომ რეაქციაში არ იხარჯება; **ფერმენტი** არის კატალიზური ცილა. (ბიოლოგიური კატალიზატორების კიდევ ერთი კლასი, რომელიც **რნმ**-სგან შედგება და რომელსაც რიბოსომებს უწოდებენ, მე-17 და 26-ე თავებშია განხილული). ფერმენტების მიერ რეგულაციის არარსებობის შემთხვევაში მეტაბოლიზმის გზები უიმედოდ იქნებოდა გადატვირთული, ვინაიდან ბევრი ქიმიური რეაქცია დიდ დროს წაიღებდა. მომდევნო ორ განყოფილებაში ვნახავთ თუ რა აფერხებს სპონტანურ რეაქციებს რომ ისინი უფრო სწრაფად წარიმართოს და როგორ ცვლის ფერმენტი ამ სიტუაციას.

ენერგეტიკული მარიერის გააქტიურება

მოლეკულებს შორის ყოველ ქიმიურ რეაქციას მოსდევს როგორც ბმების დაშლა, ასევე მათი წარმოქმნა. მაგ., საქაროზის ჰიდროლიზი იწვევს გლუკოზასა და ფრუქტოზას შორის არსებული ბმისა და წყლის მოლეკულის ერთ-ერთი ბმის დაშლას და ორი ახალი ბმის წარმოქმნას, როგორც ეს სურათ 8.13-ზეა ნაჩვენები). ჩვეულებრივ, ერთი მოლეკულის გარდაქმნა მეორე მოლეკულად, რეაქციის დაწყებამდე, საწყისი მოლეკულის დეფორმაციასა და მის ძალზედ არასტაბილურ მდგომარეობაში გადასვლას იწვევს. ეს დეფორმაცია შეიძლება გასაღებების აცმის რგოლის დეფორმაციას შევადაროთ, როდესაც თქვენ ღუნავთ რგოლს და მას ახალ გასაღებს უმატებთ. გახსნილი სახით გასაღებების რგოლი ძალზედ არასტაბილურია, მაგრამ როგორც კი გასაღები რგოლზე მთელ გზას გაივლის, იგი კვლავ სტაბილურ მდგომარეობას უბრუნდება.იმისთვის რომ რეაგენტების მოლეკულებმა დეფორმირებულ მდგომარეობას მიაღწიონ, როდესაც ბმების ცვლილება არის შესაძლებელი, მათ ენერგია გარემოდან უნდა შთანთქან. როცა პროდუქტის მოლეკულის ახალი ბმები წარმოიქმნება, ენერგია სითბოს სახით გამოიყოფა, ხოლო მოლეკულები ნაკლები ენერგიის მქონე სტაბილურ ფორმას უბრუნდება.

ენერგიის საწყისი ინვესტიცია რეაქციის დასაწყებად, ანუ ენერგია, რომელიც საჭიროა რეაგენტის მოლეკულის დეფორმაციისთვის იმგვარად, რომ ბმების ცვლილება იყოს შესაძლებელი, ცნობილია, როგორც **აქტივაციის თავისუფალი ენერგია,** ან **აქტივაციის ენერგია.** ამ წიგნში მისი აბრევიატურაა E_A. აქტივაციის ენერგია შეიძლება განვიხილოთ როგორც ენერგიის რაოდენობა, რომელიც საჭიროა რეაგენტის მიერ ენერგეტიკული ბარიერის, ანუ მაღლობის გადასალახად ისე, რომ რეაქციის „დაბლობი“ ნაწილის დაწყება იყოს შესაძლებელი. სურათი 8.14-ზე გამოსახულია ენერგიის ცვლილება ჰიპოთეტური ეგზოთერმული რეაქციისთვის, როდესაც ორი რეაგენ-



▲ *სურათი 8.13* ***ფერმენტით კატალიზებული რეაქციის მაგალითი: საქაროზის ჰიდროლიზი საქარაზის მიერ***

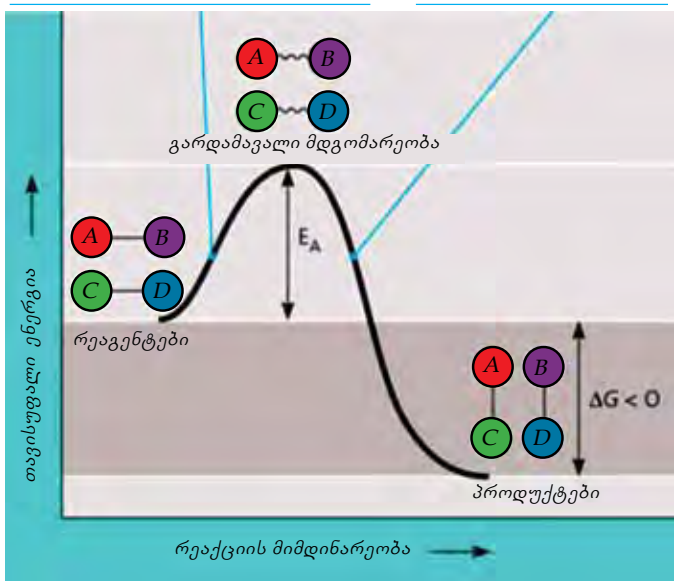
ტის მოლეკულების ნაწილები ერთმანეთს შორის იცვლება:

$$AB + CD \rightarrow AC + BD$$

რეაგენტებისთვის ენერგიის მინიჭება, ანუ აქტივაცია, გრაფიკის აღმავალი ნაწილით — რეაგენტების მოლეკულების თავისუფალი ენერგიის შემცველობის გაზრდით — არის წარმოდგენილი. მწვერვალზე, რეაგენტები არასტაბილურ მდგომარეობაში იმყოფება, რომელიც ცნობილია როგორც *გარდამავალი მდგომარეობა*: ამ დროს ისინი აქტიურდება და ადგილი აქვს ბმების დაშლასა და წარმოქნას. რეაქციის ბმის წარმოქმნის ფაზა, მრუდის დაღმავალ ნაწილს შეესაბამება,

AB და CD რეაგენტებმა გარემოდან საკმარისი ენერგია უნდა შთანთქან, რათა არასტაბილურ გარდამავალ მდგომარეობას მიაღწიონ, სადაც ბმები შეიძლება გაწყდეს

ბმების დაშლა და ახალი ბმების წარმოქმნა გარემოში სითბოს გამოყოფით მიმდინარეობს



▲ *სურათი 8.14* ***ეგზოთერმული რეაქციის ენერგიის კონტური.*** *„მოლეკულები“ ჰიპოთეტურია: A, B, C და D მოლეკულების ნაწილებს წარმოადგენს. თერმოდინამიკურად, ეს ეგზოთერმული რეაქციაა, უარყოფითი ΔG-თი; რეაქცია სპონტანურად მიმდინარეობს. თუმცა, აქტივაციის ენერგია (E_A) ქმნის ბარიერს, რომელიც რეაქციის სიჩქარეს განაპირობებს.*

რომელიც მოლეკულების მიერ თავისუფალი ენერგიის დანაკარგს ასახავს.

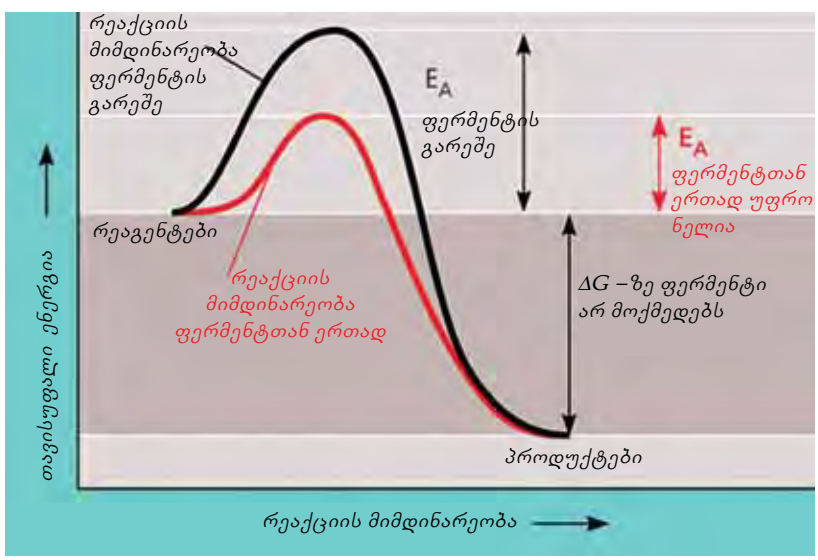
აქტივაციის ენერგიის მიწოდება ხშირად სითბოს სახით ხდება, რომელსაც რეაგენტების მოლეკულები გარემოდან შთანთქავს. რეაგენტების ბმები მხოლოდ მაშინ იშლება, როცა მოლეკულები საკმარის ენერგიას შთანთქავს, იმისთვის რომ არასტაბილური და აქედან გამომდინარე, უფრო რეაქციისუნარიანი გახდეს (გარდამავალ მდგომარეობაში მრუდის პიკზე, **სურათი 8.14**). თერმული ენერგიის აბსორბცია ზრდის რეაგენტების მოლეკულების სიჩქარეს, იმგვარად, რომ ისინი ერთმანეთს უფრო ხშირად და უფრო დიდი ძალით ეჯახებიან. ამასთან, მოლეკულაში ატომების თერმული აგზნება ზრდის ბმების გახლეჩის ალბათობას. მას შემდეგ რაც მოლეკულები მოახდენენ ბმების ახალ, უფრო სტაბილურ მდგომარეობაში ორგანიზებას, გარემოში ენერგია გამოიყოფა. თუ რეაქცია ეგზოთერმულია, E_A დივიდენდებს მოიტანს, რადგან ახალი ბმების წარმოქმნისას მეტი ენერგია გამოიყოფა, ვიდრე ჩაიდო ძველი ბმების დასაშლელად.

სურათ 8.14-ზე ნაჩვენები რეაქცია ეგზოთერმულია და სპონტანურად მიმდინარეობს. თუმცა, აქტივაციის ენერგია უზრუნველყოფს ბარიერს, რომელიც რეაქციის სიჩქარეს განსაზღვრავს. რეაქციის დაწყებამდე რეაგენტებმა საკმარისი ენერგია უნდა შთანთქან, რათა აქტივაციის ენერგეტიკული ბარიერის პიკს მიაღწიონ. ზოგიერთი რეაქციისთვის იმდენად მცირეა, რომ ბევრი რეაგენტისთვის, ოთახის ტემპერატურაზეც კი საკმარისი თერმული ენერგიაა იმისთვის, რომ რეაგენტებმა გარადამავალ მდგომარეობას მოკლე დროში მიაღწიონ. თუმცა, უმეტეს შემთხვევაში, E_A იმდენად მაღალია და გარდამავალი მდგომარეობა იმდენად იშვიათად მიიღწევა, რომ რეაქცია თითქმის საერთოდ არ ხდება. ამ შემთხვევაში, რეაქცია შესამჩნევი სიჩქარით მხოლოდ რეაგენტების შეთბობისას მიმდინარეობს. ნაპერწკალი რთავს ავტომობილის ძრავას, ენერგიას ანიჭებს ბენზინი-ჟანგბადის ნარევს, ისე რომ, მოლეკულები გარდამავალ მდგომარეობას აღწევენ და ურთიერთქმედებენ; მხოლოდ ამ დროს შეიძლება მოხდეს ენერგიის ფეთქებადი გამოყოფა, რომელიც დგუშებს აწვება. ნაპერწკლის გარეშე, ბენზინის ნახშირწყალბადებისა და ჟანგბადის ნარევი რეაქციაში არ შევა, ვინაიდან E_A ბარიერი მეტისმეტად მაღალია.

როგორ დასწევენ ფერმენტები E_A ბარიერს

ცილები, დნმ და უჯრედის სხვა რთული მოლეკულები მდიდარია თავისუფალი ენერგიით და მათ სპონტანურად დაშლის უნარი აქვთ; ანუ თერმოდინამიკის კანონების მიხედვით, ისინი უნდა დაიშალოს. ეს მოლეკულები მდგრადია მხოლოდ იმიტომ, რომ უჯრედისთვის ტიპურ ტემპერატურაზე, ცოტა მოლეკულას თუ შეუძლია აქტივაციის ენერგეტიკული ბარიერის გადალახვა. თუმცა, შერჩევითი რეაქციებისთვის ბარიერები დროდადრო უნდა გადაილახოს, რათა უჯრედებმა სიცოცხლისთვის აუცილებელი პროცესები განახორციელონ. სითბო რეაქციებს აჩქარებს, შესაძლებლობას აძლევს რა რეაგენტებს უფრო ხშირად მიაღწიონ გარდამავალ მდგომარეობას, მაგრამ ასეთი გადაწყვეტა მიუღებელი იქნებოდა ბიოლოგიური სისტემებისთვის. ჯერ ერთი, მაღალ ტემპერატურაზე ცილები დენატურირდება და უჯრედი იღუპება. მეორეც, სითბო დააჩქარებდა *ყველა* რეაქციას, და არა მხოლოდ საჭირო რეაქციებს. აქედან გამომდინარე, ორგანიზმები იყენებენ ალტერნატივას: კატალიზს.

ფერმენტი რეაქციას E_A ბარიერის დაწევით აკატალიზებს **(სურათი 8.15)**, რაც საშუალებას აძლევს რეაგენტების მოლეკულებს საკმარისი ენერგია შთანთქას, რათა გარდამავალ მდგომარეობას საშუალო ტემპერატურაზეც მიაღწიოს. ფერმენტს არ შეუძლია რეაქციის ΔG-ს შეცვლა; მას არ შეუძლია ენდოთერმული რეაქცია ეგზოთერმულად აქციოს. ფერმენტებს მხოლოდ რეაქციების დაჩქარება შეუძლია, რომლებიც საბოლოო ჯამში, მაინც მოხდება, მაგრამ მათი ფუნქციონირება საშუალებას აძლევს უჯრედს იქონიოს დინამიური მეტაბოლიზმი და ქიმიური ტრანსპორტი მთელს უჯრედში თანაბრად წარმართოს. ვინაიდან, ფერმენტები ძალიან შერჩევითია იმ რეაქციებისთვის, რომელთაც ის აკატალიზებს, სწორედ ისინი განსაზღვრავს რომელი ქიმიური პროცესი უნდა მიმდინარეობდეს უჯრედში გარკვეულ დროს.



◀ *სურათი. 8.15* ***ფერმენტების გავლენა რეაქციის სიჩქარეზე.*** *რეაქციის თავისუფალი ენერგიის ცვლილების გარეშე (ΔG) ფერმენტი აჩქარებს რეაქციას მისი აქტივაციის ენერგიის (E_A) შემცირებით.*

ფერმენტების სუბსტრატ-სპეციფიურობა

რეაგენტი ფერმენტზე ისევე მოქმედებს როგორც ფერმენტი **სუბსტრატზე.** ფერმენტი უკავშირდება თავის სუბსტრატს (ან სუბსტრატებს, ორი ან მეტი რეაგენტის შემთხვევაში) და **ფერმენტ-სუბსტრატულ კომპლექსს** წარმოქმნის. როცა ფერმენტი და სუბსტრატი დაკავშირებულია ერთმანეთთან, ფერმენტის კატალიზური აქტივობა სუბსტრატს რეაქციის პროდუქტად (ან პროდუქტებად) გარდაქმნის. მთლიანი პროცესი შეიძლება შემდეგნაირად შეჯამდეს:

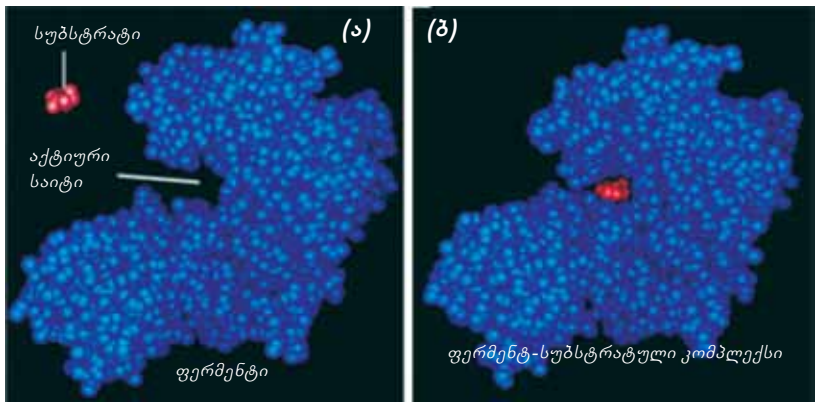
ფერმენტი + სუბსტრატ(ებ)ი ⇌ ფერმენტ სუბსტრატული კომპლექსი ⇌ ფერმენტი + პროდუქტ(ებ)ი

მაგ., ფერმენტი საქარაზა (ფერმენტების უმრავლესობის სახელწოდება ბოლოვდება –აზა-ზე) აკატალიზებს დისაქარიდ საქაროზას ჰიდროლიზს ორ მონოსაქარიდად, გლუკოზად და ფრუქტოზად **(იხ. სურათი 8.13)**:

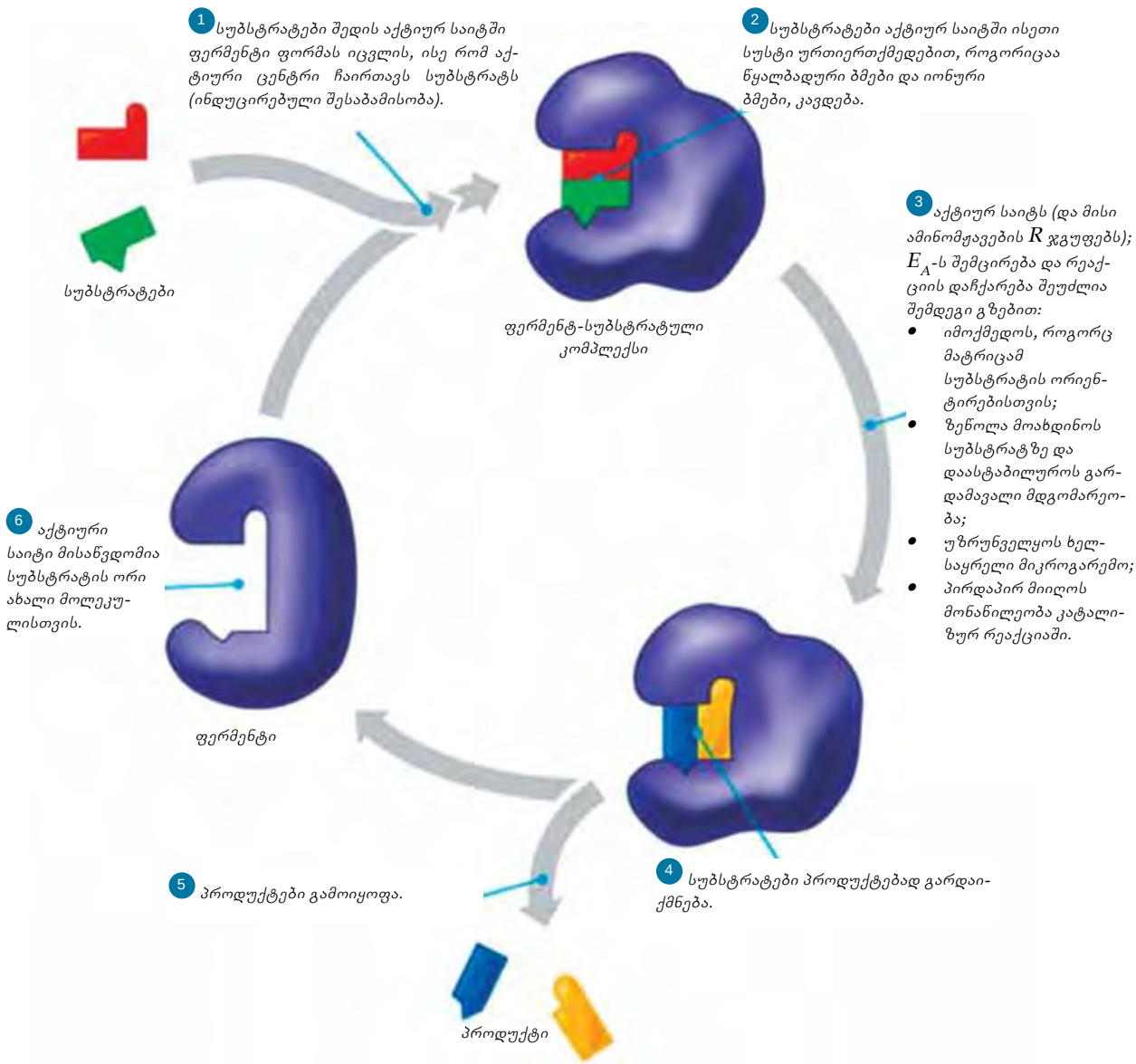
საქარაზა + საქაროზა + H_2O ⇌ საქარაზა-საქაროზა-H_2O კომპლექსი ⇌ საქარაზა + გლუკოზა + ფრუქტოზა

ყოველი ფერმენტის მიერ კატალიზებული რეაქცია თავისებურია; ფერმენტს შეუძლია სპეციფიური სუბსტრატის ამოცნობა ისეთ ახლო მონათესავე ნაერთებს შორისაც კი, როგორიცაა იზომერები. მაგ., საქარაზა მოქმედებს მხოლოდ საქაროზაზე და არ უკავშირდება სხვა დისაქარიდებს, მაგ. მალტაზას. რა განაპირობებს მოლეკულის ამოცნობას? შეგახსენებთ, რომ ფერმენტები ცილებია, ხოლო ცილები — მაკრომოლეკულები, უნიკალური სამგანზომილებიანი კონფორმაციით. ფერმენტის სპეციფიურობა მისი ფორმითაა განპირობებული, რაც ამინომჟავური თანმიმდევრობის შედეგია.

ფაქტიურად, მხოლოდ ფერმენტის მოლეკულის შეზღუდული უბანი უკავშირდება სუბსტრატს. ეს უბანი, რომელსაც **აქტიური საიტი** ეწოდება, ჩვეულებრივ, არის ჯიბე ან ჩაღრმავება ცილის ზედაპირზე **(სურათი 8.16 ა)**. როგორც წესი, აქტიური საიტი ფერმენტის მხოლოდ რამდენიმე ამინომჟა-



◀ *სურათი 8.16* ***ფერმენტისა და მისი სუბსტრატის ინდუცირებული შესაბამისობა (ა)*** *კომპიუტერული გრაფიკის ამ მოდელზე ფერმენტი (ჰექსოკინაზა, აღნიშნულია ლურჯად) თავის ზედაპირზე ქმნის ჩაღრმავებას. მისი სუბსტრატია გლუკოზა (წითელი).* ***(ბ)*** *როდესაც სუბსტრატი აქტიურ საიტში შედის, იგი აინდუცირებს ცილის ფორმის ცვლილებას. ეს ცვლილება უფრო მეტი სუსტი ბმების წარმოქმნის საშუალებას იძლევა, რის შედეგადაც აქტიური ცენტრი ჩაირთავს სუბსტრატს და ადგილზე აკავებს მას.*



▲ *სურეთი 8.17* ***აქტიური საიტი და ფერმენტის კატალიზური ცენტრი.*** *ფერმენტს შეუძლია რეაგენტის ერთი ან მეტი მოლეკულის გარდაქმნა პროდუქტის ერთ ან მეტ მოლეკულად. აქ ნაჩვენები ფერმენტი სუბსტრატის ორ მოლეკულას პროდუქტის ორ მოლეკულად გარდაქმნის.*

ვისგან იქმნება, ცილის მოლეკულის დარჩენილი ნაწილი კი ქმნის კარკასს, რომელიც აქტიური საიტის კონფიგურაციას განსაზღვრავს. ფერმენტის სპეციფიურობა სუბსტრატის ფორმასთან აქტიური ცენტრის ფორმის თავსებადობით აიხსნება. თუმცა, აქტიური საიტი არ არის მყარი კონსტრუქცია სუბსტრატისთვის. როგორც კი სუბსტრატი შედის აქტიურ საიტში, ურთიერთქმედება მისი და ცილის ამინომჟავების ქიმიურ ჯგუფებს შორის ფერმენტის ფორმის უმნიშვნელო ცვლილებას იწვევს. აქტიური ცენტრი უფრო მოხერხებულად ერგება სუბსტრატს **(სურათი 8. 16 ბ)**. ინდუცირებული შესაბამისობა ხელის ჩამორთმევას ჰგავს. ინდუცირებული შესაბამისობის დროს აქტიური საიტის ქიმიური ბმები უახლოვდება ისეთ პოზიციას, როდესაც მათ მიერ ქიმიური რეაქციის კატალიზის უნარი იზრდება.

კატალიზი ფერმენტის აქტიურ საიტში

ფერმენტულ რეაქციაში სუბსტრატი აქტიურ საიტს უკავშირდება **(სურათი 8.17)**. უმრავლეს შემთხვევაში, აქტიური საიტი სუბსტრატს აკავებს სუსტი ურთიერთქმედებით, მაგ., წყალბადური და იონური ბმებით. რამდენიმე ამინომჟავისგან შემდგარი გვერდითი ჯაჭვები (R ჯგუფები), რომლებიც აქტიურ საიტს ქმნის, სუბსტრატის პროდუქტად კონვერსიას აკატალიზებს და პროდუქტი ცილდება აქტიურ ცენტრს. შემდეგ, ფერმენტი თავისუფალია და შუძლია აქტიურ ცენტრს სუბსტრატის მეორე მოლეკულა მიუერთოს. მთელი ციკლი იმდენად სწრაფად ხდება, რომ, ჩვეულებრივ, ფერმენტის ერთი მოლეკულა სუბსტრატის დაახლოებით ათასობით მოლეკულასთან ურთერთქმედებს ერთი წამის განმავლობაში. ზოგიერთი ფერმენტი ბევრად უფრო სწრაფია. რეაქციის შედეგად ფერმენტები, სხვა კატალიზატორების მსგავსად, საწყისი ფორმით წარმოიქმნება. ამიტომ, ფერმენტის ძალიან მცირე რაოდენობას ძალზედ დიდი მეტაბოლური გავლენის მოხდენა შეუძლია კატალიზურ ციკლებში განმეორებით ჩართვის შედეგად.

მეტაბოლური რეაქციების უმრავლესობა შექცევადია და ფერმენტს შეუძლია როგორც პირდაპირი, ასევე შებრუნებული რეაქციის კატალიზი. რომელი რეაქციისკენ გადაიხრება ისარი, ძირითადად რეაგენტებისა და პროდუქტების ფარდობით კონცენტრაციაზეა დამოკიდებული. ფერმენტი რეაქციას ყოველთვის წონასწორობის მიმართულებით აკატალიზებს.

ფერმენტები მრავალფეროვან მექანიზმებს იყენებენ, რომლებიც აქტივაციის ენერგიას ამცირებენ და რეაქციას აჩქარებენ (იხილი **სურათი 8.17**, საფეხური 3). რეაქციებში, რომლებშიც ორი ან მეტი რეაგენტი მონაწილეობს, აქტიური საიტი თავდაპირველად წარმოადგენს მატრიცას სუბსტრატებისთვის, რათა მათ რეაქციისთვის საჭირო ორიენტაცია მიიღონ. მეორე, რადგან ფერმენტის აქტიური ცენტრი ეჭიდება დაკავშირებულ სუბსტრატებს, ფერმენტმა შესაძლოა გამოიწვიოს სუბსტრატის მოლეკულების გაჭიმვა თავიანთი ტრანზიტული მდგომარეობის კონფორმაციის მიმართულებით, დააწვეს და გაღუნოს ძირითადი ქიმიური ბმები, რომლებიც უნდა გაწყდეს რეაქციის დროს. ვინაიდან E_A ბმების გაწყვეტის სირთულის პროპორციულია, სუბსტრატის დეფორმირება აახლოვებს მას ტრანზიტულ მდგომარეობასთან და ამრიგად ამცირებს თავისუფალი ენერგიის რაოდენობას, რომელიც აბსორბირებული უნდა იქნას ტრანზიტული მდგომარეობის მისაღწევად.

მესამე, აქტიური საიტი აგრეთვე უზრუნველყოფს მიკროგარემოს, რომელიც უფრო ხელშემწყობი იქნება რეაქციის გარკვეული ტიპისთვის, ვიდრე იქნებოდა თვითონ ხსნარი ფერმენტის გარეშე. მაგ., თუ აქტიურ ცენტრს აქვს ამონომჟავები მჟავური გვერდითი ჯაჭვებით (R ჯგუფები), აქტიური საიტი შეიძლება იყოს ჯიბე დაბალი pH-ით, სხვა მხრივ, ნეიტრალური უჯრედისთვის. ასეთ შემთხვევაში, მჟავურმა ამონომჟავებმა შესაძლოა ხელი შეუწყოს სუბსტრატისთვის H^+ -ის გადაცემას, როგორც კატალიზური რეაქციის მთავარ ეტაპს.

კატალიზის მეოთხე მექანიზმი ქიმიურ რეაქციაში აქტიური ცენტრის პირდაპირი მონაწილეობაა. ზოგჯერ, ამ პროცესში სუბსტრატსა და ფერმენტის ამონომჟავის გვერდით ჯაჭვს შორის არსებული კოვალენტური ბმებიცაა ჩართული. რეაქციის მომდევნო საფეხურზე გვერდითი ჯაჭვები თავდაპირველ მდგომარეობამდე აღდგება; ამგვარად, აქტიური ცენტრი ისეთივე რჩება, როგორიც ადრე იყო.

სიჩქარე, რომლითაც ფერმენტი სუბსტრატის გარკვეულ რაოდენობას პროდუქტად გარდაქმნის, ნაწილობრივ, სუბსტრატის საწყისი კონცენტრაციის ფუნქციაა. რაც უფრო მეტია სუბსტრატის მოლეკულა, მით უფრო ხშირად აღწევს იგი ფერმენტის მოლეკულების აქტიურ საიტებს. თუმცა, არსებობს ზღვარი, თუ რამდენად შეიძლება დაჩქარდეს რეაქცია ფერმენტის ფიქსირებული კონცენტრაციისთვის სუბსტრატის დამატებით. გარკვეული თვალსაზრისით, სუბსტრატის კონცენტრაცია საკმაოდ მაღალი იქნება იმისთვის, რომ ფერმენტის ყველა მოლეკულის აქტიური ცენტრი დაკავებული იყოს. როგორც კი პროდუქტი ტოვებს აქტიურ ცენტრს, მასში სუბსტრატის მეორე მოლეკულა შედის. ამბობენ, რომ სუბსტრატის ამ კონცენტრაციაზე ფერმენტი *გაჯერებულია*, ხოლო რეაქციის სიჩქარე განისაზღვრება იმ სიჩქარით, რომლითაც აქტიური ცენტრი სუბსტრატს პროდუქტად გარდაქმნის. როდესაც ფერმენტის პოპულაცია გაჯერებულია, პროდუქტის წარმოქმნის სიჩქარის გაზრდის ერთადერთი გზა ფერმენტის დამატებაა. უჯრედები ამას ხანდახან ფერმენტის მეტი მოლეკულის წარმოქმნით ახერხებენ.

ლოკალური პირობების გავლენა ფერმენტის აქტივობაზე

გარემოს ცვალებადი ფაქტორები, როგორიცაა, ტემპერატურა და pH გავლენას ახდენს ფერმენტის აქტივობაზე — თუ რამდენად ეფექტურად ფუნქციონირებს ფერმენტი. მასზე აგრეთვე შეიძლება გავლენა იქონიოს ქიმიურმა ნივთიერებებმა, რომლებიც სპეციფიურად მოქმედებს ფერმენტზე.

ტემპერატურისა და pH-ის გავლენა

გაიხსენეთ მე-5 თავიდან, რომ ცილების სამგანზომილებიანი სტრუქტურა მგრძნობიარეა თავისი გარემოს მიმართ. ამის შედეგად, თითოეული ფერმენტი უკეთ მუშაობს გარკვეულ პირობებში, ვინაიდან *ოპტიმალური* პირობები ხელს უწყობს ფერმენტის მოლეკულის ყველაზე აქტიურ კონფორმაციის არსებობას.

ტემპერატურა და pH გარემო ფაქტორებია, რომლებიც მნიშვნელოვანია ფერმენტის აქტივობისთვის. შეგახსენებთ, რომ ტემპერატურის მატებასთან ერთად ნაწილობრივ იზრდება ფერმენტული რეაქციის სიჩქარე, რაც იმითაა განპირობებული, რომ მოლეკულების სწრაფი მოძრაობისას სუბსტრატები უფრო ხშირად ეჯახება აქტიურ საიტებს. თუმცა, მოცემული ტემპერატურის ზევით ფერმენტული რეაქციის სიჩქარე მკვეთრად ეცემა. ფერმენტული მოლეკულის თერმული აღგზნება ხლეჩს წყალბადურ ბმებს, იონურ ბმებსა და სხვა სუსტ კავშირებს, რომლებიც აქტიურ კონფორმაციას ასტაბილიზებს, და საბოლოო ჯამში, ცილის მოლეკულა დენატურირდება. თითოეულ ფერმენტს აქვს ოპტიმალური ტემპერატურა, რომელზეც რეაქციის სიჩქარე მაქსიმალურია. მოლეკულების ყველაზე დიდი რაოდენობის შეჯახება და რეაგენტების ყველაზე სწრაფი გარდაქმნა პროდუქტის მოლეკულებად ფერმენტის დენატურაციის გარეშე ამ ტემპერატურაზეა შესაძლებელი. ადამიანის ფერმენტების უმრავლესობისთვის ოპტიმალური ტემპერატურა დაახლოებით 35-40°C-ია (უახლოვდება ადამიანის სხეულის ტემპერატურას). ბაქტერიები, რომლებიც ცხელ წყაროებში ცხოვრობს, შეიცავს ფერმენტებს, რომელთა ოპტიმალური ტემპერატურა 70°C ან უფრო მეტია **(სურათი 8.18ა).**

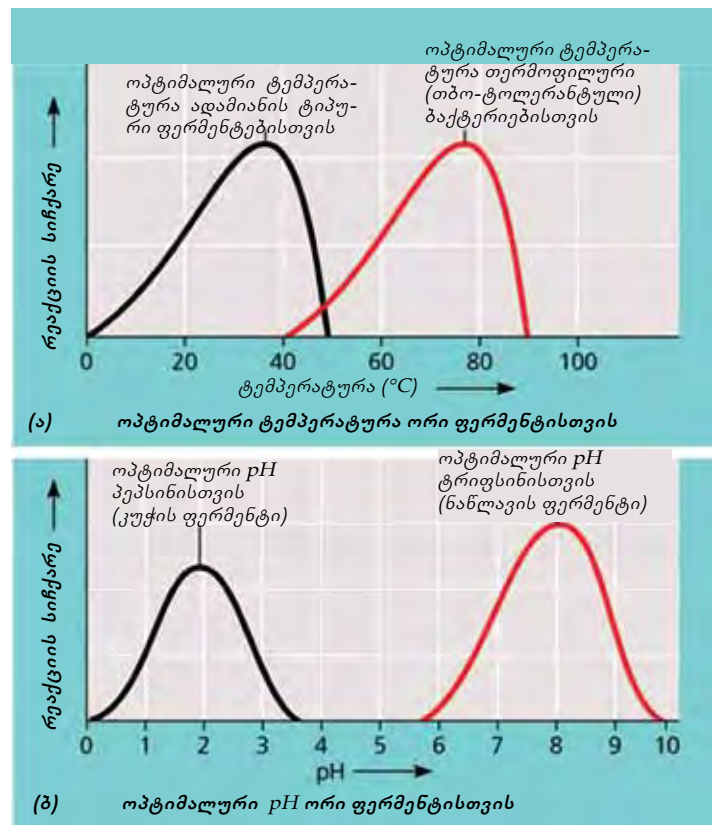
ზუსტად ისევე, როგორც თითოეულ ფერმენტს ოპტიმალური ტემპერატურა გააჩნია, მას აგრეთვე აქვს ოპტიმალური pH, რომელზეც ის ყველაზე აქტიურია. ოპტიმალური pH ფერმენტების უმრავლესობისთვის pH 6-8 დიაპაზონზე მოდის, მაგრამ არსებობს გამონაკლისებიც. მაგ., საჭმლის მომნელებელი ფერმენტი, პეპსინი, კუჭში საუკეთესოდ მუშაობს pH 2-ზე. ასეთი მჟავა გარემო იწვევს ფერმენტების უმრავლეობის დენატურაციას, მაგრამ პეპსინის აქტიური კონფორმაცია ადაპტირებულია კუჭის მჟავა გარემოში თავისი აქტიური სამგანზომილებიანი სტრუქტურის შესანარჩუნებლად. მისგან განსხვავებით, მომნელებელი ფერმენტი, ტრიფსინი, რომელიც გვხვდება ნაწლავების ტუტე გარემოში და რომლის ოპტიმალური pH-ია 8, კუჭში დენატურირდებოდა **(სურათი 8.18ბ)**.

კოფაქტორები

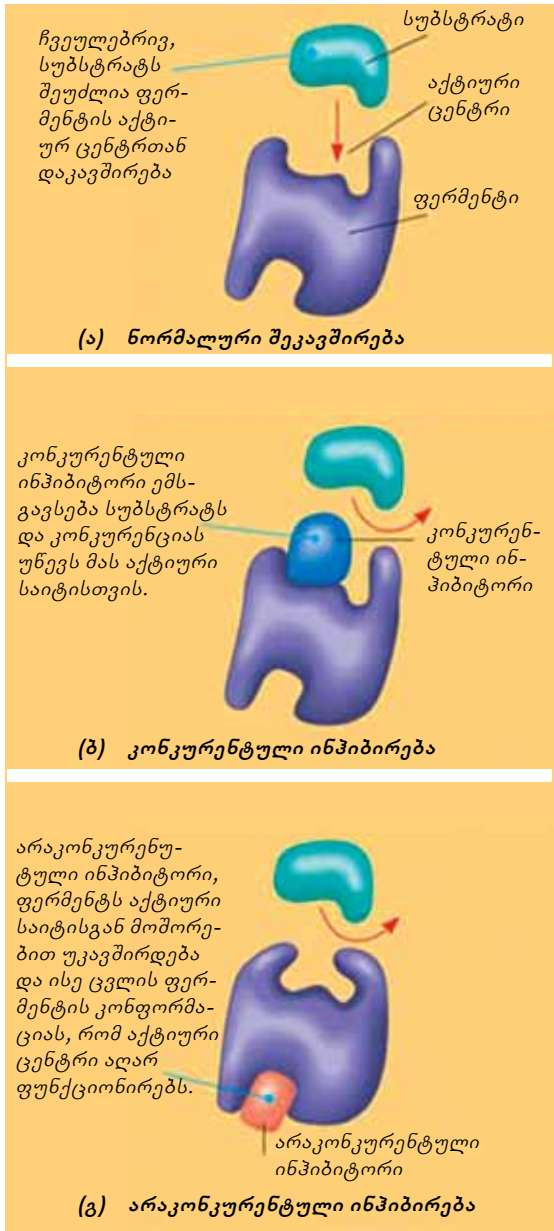
მრავალ ცილას კატალიზური აქტივობისთვის არაცილოვანი ჰელპერები ესაჭიროება. ეს დამატებები, რომელთაც **კოფაქტორები** ეწოდება, შესაძლოა მჭიდროდ უკავშირდებოდეს ფერმენტებს, როგორც პერმანენტული რეზიდენტები, ან შედარებით თავისუფალი და შექცევადი კავშირი წარმოქმნას სუბსტრატთან ერთად. ზოგიერთი ფერმენტის კოფაქტორი არაორგანულია, მაგ., მეტალის ატომები: თუთია, რკინა და სპილენძი იონების სახით. თუ კოფაქტორი ორგანული მოლეკულაა, მისი უფრო ზუსტი სახელწოდებაა **კოენზიმი**. ვიტამინების უმრავლესობა კოენზიმია ან ნედლი მასალა, რომლისგანაც კოენზიმები შედგება. კოფაქტორები სხვადასხვაგვარად ფუნქციონირებენ, მაგრამ ყველა შემთხვევაში, სადაც არ უნდა გამოიყენებოდნენ, ისინი გადამწყვეტ ფუნქციას ასრულებენ კატალიზის დროს. ამ წიგნში კოფაქტორების მაგალითებს თქვენ მოგვიანებით შეხვდებით.

ფერმენტის ინჰიბიტორები

გარკვეული ქიმიური რეაგენტები შერჩევით აინჰიბირებენ სპეციფიური ფერმენტების მოქმედებას. ჩვენ ბევრი რამ შევიტყვეთ ფერმენტების ფუნქციების შესახებ ამ მოლეკულების მოქმედების მეშვეობით. თუ ინჰიბიტორი ფერმენტს კოვალენტური ბმის საშულებით უკავშირდება, ინჰიბირება, ჩვეულებრივ, შეუქცევადია. თუმცა, მრავალი ფერმენტის ინჰიბიტორი ფერმენტს სუსტი ბმებით უკავშირდება; ამ შემთხვევაში ინჰიბირება შექცევადია. ზოგიერთი შექცევადი ინჰიბიტორი ნორმალური სუბსტრატის მოლეკულის მსგავსია და კონკურენციას უწევს მას აქტიურ ცენტრში შესასვლელად **(სურათი 8.19ა და ბ)**. ეს მსგავსება, რომელსაც



▲ *სურათი 8.18* **ფერმენტის აქტივობაზე მოქმედი გარემო ფაქტორები.** *თითოეულ ფერმენტს აქვს ოპტიმალური* **(ა)** *ტემპერატურა და* **(ბ)** *pH, რომლებიც ხელს უწყობს ცილის მოლეკულის ყველაზე აქტიურ კონფორმაციას.*



▲ *სურათი 8.19* **ფერმენტის აქტივობის ინჰიბირება**

კონკურენტული ინჰიბირება ეწოდება, აქტიურ ცენტრში სუბსტრატების შეღწევის ბლოკირების საშუალებით ამცირებს ფერმენტების პროდუქტიულობას. ამ სახის ინჰიბირის დაძლევა შესაძლებელია სუბსტრატის კონცენტრაციის გაზრდით, რადგან როგორც კი აქტიური საიტი მისაწვდომი ხდება, საიტის შესასვლელის ირგვლივ ინჰიბიტორის მოლეკულებთან შედარებით სუბსტრატის მეტი მოლეკულა იყრის თავს. და პირიქით, **არაკონკურენტული ინჰიბიტორები** პირდაპირ კონკურენციას არ უწევენ სუბსტრატს ფერმენტის აქტიურ ცენტრთან დაკავშირებისას (სურათი 8.19გ). ამის ნაცვლად, ისინი ფერმენტულ რეაქციებს აფერხებენ ფერმენტის სხვა ნაწილის შებოჭვით. ეს ურთიერთქმედება აიძულებს ფერმენტის მოლეკულას, შეიცვალოს ფორმა და სუბსტრატის პროდუქტად კონვერსიისას აქტიურ საიტს იგი ნაკლებ ეფექტურს ხდის.

ტოქსინები და შხამები ხშირად შეუქცევადი ინჰიბიტორებია. ამის მაგალითია ზარინი, ნერვულ-პარალიტიკური გაზი, რომელმაც რამდენიმე ადამიანის სიკვდილი და მრავალი მათგანის დაშავება გამოიწვია, როდესაც 1995 წელს ტოკიოს მეტროში იქნა გაშვებული. ეს მცირე მოლეკულა შეუქცევადად უკავშირდება ამინომჟავა სერინის R ჯგუფს, რომელიც აცეტილქოლინესთერაზას აქტიურ საიტში გვხვდება. ფერმენტი მნიშვნელოვანია ნერვული სისტემისთვის. კიდევ ერთი მაგალითია პესტიციდი DDT და პარათიონი, რომლებიც ნერვული სისტემის საკვანძო ფერმენტებს აინჰიბირებს. დაბოლოს, მრავალი ანტიბიოტიკი ბაქტერიებში სპეციფიური ფერმენტების ინჰიბიტორია. მაგ., პენიცილინი ბლოკავს ფერმენტის აქტიურ საიტს, რომელსაც ბევრი ბაქტერია უჯრედის კედლის შესაქმნელად იყენებს.

დასახელებულმა ფერმენტულმა ინჰიბიტორებმა, რომლებიც მეტაბოლური საწამლავებია, შეიძლება შექმნას შთაბეჭდილება, რომ ფერმენტული ინჰიბრება, ჩვეულებრივ, ანომალური და საზიანოა. ფაქტიურად, მოლეკულები, რომლებიც ბუნებრივად იმყოფებიან უჯრედში ფერმენტის აქტივობას ინჰიბიტორების მსგავსად არეგულირებენ. ამგვარი რეგულაცია — შერჩევითი ინჰიბირება — არსებითია უჯრედული მეტაბოლიზმის კონტროლისთვის, რომელსაც შემდეგ განვიხილავთ.

კონცეფცია შემოწმება 8.4

1. მრავალი სპონტანური რეაქცია ძალიან ნელა მიმდინარეობს. რატომ არ მიმდინარეობს ყველა სპონტანური რეაქცია მყისიერად?
2. აღწერეთ, რატომ მოქმედებს ფერმენტები მხოლოდ ძალზედ სპეციფიურ სუბსტრატებზე?
3. მალონატი ფერმენტ სუქცინატ დეჰიდროგენაზას კონკურენტული ინჰიბიტორია. აღწერეთ, როგორ დაიცავდა მალონატი მის ნორმალურ სუბსტრატზე, სუქცინატზე, ზემოქმედებისგან ფერმენტს.

კონცეფცია 8.5

ფერმენტის აქტივობის რეგულაცია სელს უწყობს მეტაბოლიზმის კონტროლს

უჯრედის ყველა მეტაბოლური გზა ერთდროულად რომ მოქმედებდეს, ამას შედეგად ქიმიური ქაოსი მოჰყვებოდა.

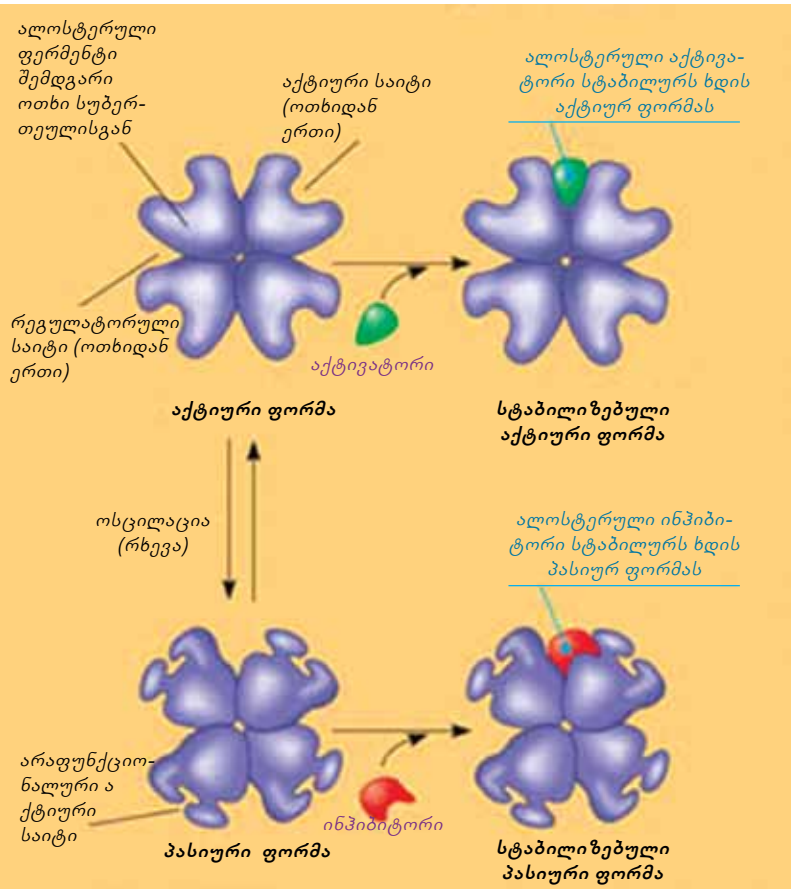
სასიცოცხლო პროცესებისთვის ნიშანდობლივია უჯრედის მიერ საკუთარი მეტაბოლური გზების მკაცრი რეგულირების უნარი, რასაც იგი იმის მიხედვით აკონტროლებს, თუ როდის და სად არის აქტიური მისი ესა თუ ის ფერმენტი. უჯრედი ამას იმ გენების ჩართვით და გამორთვით ახორციელებს, რომლებშიც სპეციფიური ფერმენტია კოდირებული (რასაც ჩვენ მე-3 ნაწილში განვიხილავთ), ან უკვე წარმოქმნილი ფერმენტის აქტივობის რეგულირებით, როგორც აქ არის განხილული.

ფერმენტების ალოსტერული რეგულირება

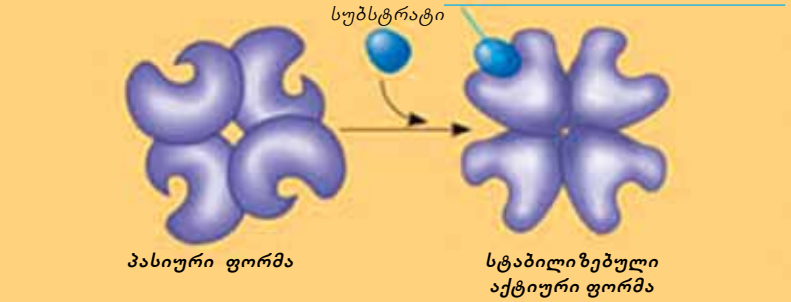
ბევრ შემთხვევაში, მოლეკულები, რომლებიც ჩვეულებრივ უჯრედში ფერმენტის აქტივობას ბუნებრივად არეგულირებს, ერთგვარად არაკონკურენტული ინჰიბიტორის მსგავსად მოქმედებს (იხ. ნახ.8.19გ). ეს რეგულატორი მოლეკულები ცვლიან ფერმენტის ფორმას და მისი აქტიური საიტის ფუნქციონირებას, უკავშირდებიან რა მოლეკულის ნებისმიერ უბანს არაკოვალენტური ბმების მეშვეობით. **ალოსტერული რეგულირება** არის ტერმინი, რომელიც გამოიყენება ნებისმიერი იმ შემთხვევის აღსაწერად, როდესაც ცილის ფუნქციაზე გავლენას ახდენს რეგულატორი მოლეკულის დაკავშირება მის ცალკეულ უბანთან. ამას შედეგად მოსდევს ფერმენტის ინჰიბირება ან აქტივობის სტიმულირება.

ალოსტერული აქტივაცია და ინჰიბირება

ალოსტერულად რეგულირებადი ფერმენტების უმრავლესობა აგებულია ორი ან მეტი პოლიპეპტიდური ჯაჭვისგან, ანუ სუბერთეულისგან **(სურათი 8.20)**. თითოეულ სუბერთეულს საკუთარი აქტიური საიტი გააჩნია. მთელი კომპლექსი ორ კონფორმაციულ მდგომარეობას — კატალიზურად აქტიურ და არააქტიურ მდგომარეობებს შორის — მერყეობს **(სურათი 8.20ა)**. ალოსტერული რეგულაციის უმარტივეს შემთხვევაში, აქტივირებული ან ინჰიბირებული რეგულატორი მოლეკულა უკავშირდება რეგულატორულ საიტს (ზოგჯერ მას ალოსტერულ საიტსაც უწოდებენ), რომელიც ხშირად სუბერთეულების შეერთების ადგილზე მდებარეობს. *აქტივატორის* რეგულატორულ საიტთან დაკავშირება ასტაბილიზებს ფუნქციონალურად აქტიური საიტის კონფორმაციას, მაშინ როცა *ინჰიბიტორულ* საიტთან დაკავშირება ფერმენტის არააქტიურ ფორმას ასტაბილურებს. ალოსტერული ფერმენტის სუბერთეულები ერთმანეთს იმგვარად მიესადაგება, რომ ერთი მათგა-



(ა) ალოსტერული აქტივატორები და ინჰიბიტორები. *უჯრედში აქტივატორები და ინჰიბიტორები მაღალ კონცენტრაციების დროს დისოცირდებიან (ეთიშებიან ერთმანეთს). ამის შემდეგ ისევ შეიძლება მოხდეს ოსცილაცია.*



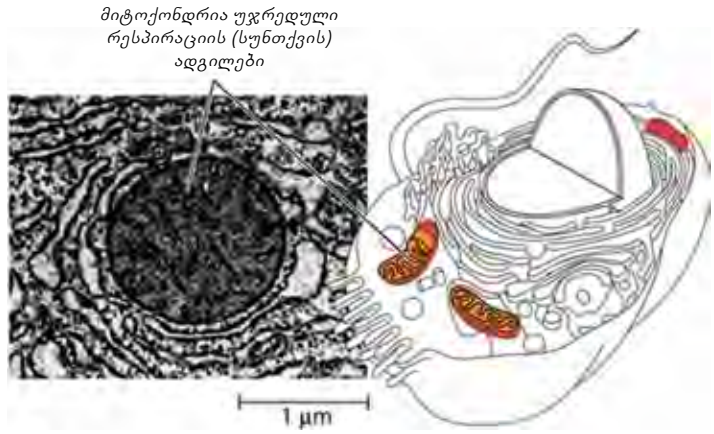
(ბ) კოოპერაციულობა: ალოსტერული აქტივაციის მეორე ტიპი. *აღსაღნიშნავია, რომ მარცხნივ გამოსახული პასიურ ფორმას, უნარი აქვს გადაიქცეს აქტიურ ფორმად ისევ უბრუნდება პასიურ ფორმას, როცა აქტიური ფორმა არ არის სტაბილიზებული სუბსტრატით.*

▲ *სურათი 8.20* ***ფერმენტული აქტივობის ალოსტერული რეგულაცია.***

ნის სუბერთეულის კონფორმაციული ცვლილება ყველა დანარჩენს გადაეცემა.

სუბერთეულების ამ ურთიერთქმედების საშუალებით, აქტივატორის ან ინჰიბიტორის ერთი მოლეკულა, რომლიც ერთ რეგულატორულ საიტს უკავშირდება, გავლენას მოახდენს ყველა სუბერთეულის აქტიურ საიტებზე.

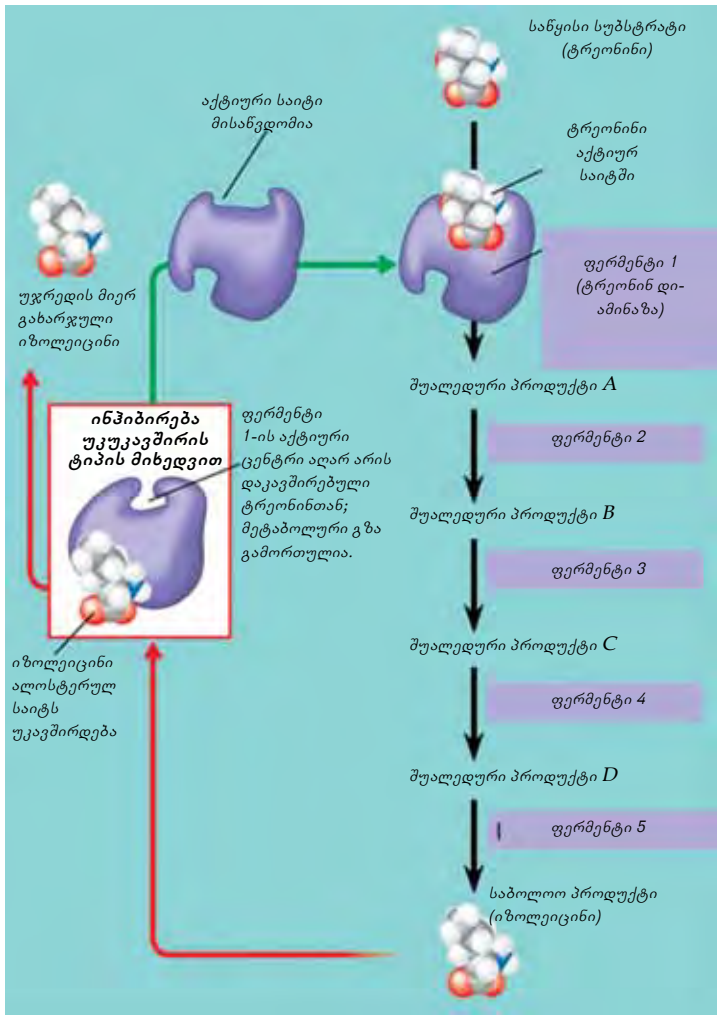
რეგულატორების ცვალებად კონცენტრაციებს, შეუძლიათ უჯრედული ფერმენტების აქტივობის ნატიფი საპასუხო რეაქციის გამოწვევა. მაგ., **ატფ**-ის ჰიდროლიზის პროდუქტები (**ადფ** და ℗), ანაბოლური და კატაბოლური გზების საკვანძო ფერმენტებზე ზემოქმედების მეშვეობით სატრანსპორტო ნაკადის ბალანსის რეგულირებაში მთავარ როლს ასრულებს. მაგ., **ატფ** ალოსტერულად უკავშიდება რამდენიმე კატაბოლურ ფერმენტს, ამცირებს მათ აფინურობას სუბსტრატის მიმართ და ამგვარად აინჰიბირებს მის აქტივობას. თუმცა, **ადფ** ფუნქციონირებს როგორც ზოგიერთი ფერმენტის აქტივატორი. ეს ლოგიკურია, ვინაიდან კატაბოლიზმის ძირითადი



▲ *სურათი 8.22* ***ორგანელები და სტრუქტურული წყობა მეტაბოლიზმში.*** *ორგანელები, როგორიც ეს მიტოქონდრიებია (ტრანსმისიული ელექტრონული მიკროსკოპი) შეიცავენ ფერმენტებს, რომლებიც სპეციფიურ ფუნქციებს, ამ შემთხვევაში, უჯრედულ სუნთქვას ახორციელებენ.*

ფუნქცია ხომ **ატფ**-ის რეგულაციაა. თუ **ატფ**-ის გამომუშავება ჩამორჩება მის გამოყენებას, **ადფ** აკუმულირდება და ააქტიურებს იმ საკვანძო ფერმენტებს, რომლებიც აჩქარებენ კატაბოლიზმს, გამოიმუშავებენ რა მეტ **ატფ**-ს. თუ **ატფ**-ის მიწოდება მოთხოვნას აღემატება, მაშინ კატაბოლიზმი, **ატფ**-ის მოლეკულის აკუმულირებასთან ერთად ნელდება, იგივე ფერმენტებს უკავშირდება და ახდენს მათ ინჰიბირებას. **ატფ, ადფ** და სხვა მონათესავე მოლეკულები აგრეთვე გავლენას ახდენს საკვანძო ფერმენტებზე ანაერობული მეტაბოლური პროცესების დროსაც. ამგვარად, ალოსტერული ფერმენტები აკონტროლებს მეტაბოლური გზების საკვანძო რეაქციების სიჩქარეს.

ალოსტერული აქტივაციის სხვა ტიპში, აქტიურ საიტთან დაკავშირებულმა სუბსტრატის მოლეკულამ სხვა აქტიურ საიტებზე ზემოქმედების საშუალებით შეიძლება მრავალ სუბერთეულიანი ფერმენტის კატალიზური სიმძლავრის სტიმულაცია გამოიწვიოს (**სურათი 8.20ბ**). თუ ფერმენტს აქვს ორი ან მეტი სუბერთეული, სუბსტრატის მოლეკულას, რომელიც ინდუცირებულად შეესაბამება ერთ სუბერთეულს, შეუძლია ბიძგი მისცეს ისეთივე სასურველ კონფორმაციულ ცვლილებებს ფერმენტის სხვა სუბერთეულებშიც. ეს მექანიზმი, რომელიც **კოოპერაციულობის** სახელწოდებითაა ცნობილი, აფართოებს ფერმენტების საპასუხო რეაქციას სუბსტრატებზე. სუბსტრატის ერთი მოლეკულა ბიძგს აძლევს ფერმენტს, რათა მან უფრო ადვილად მიიღოს სუბსტრატის დამატებითი მოლეკულები.



▲ *სურათი 8.21* ***იზოლეიცინის სინთეზის ინჰიბირება უკუკავშირის ტიპის მიხედვით.*** *მიტოქონდრიები, უჯრედული სუნთქვის უბნები*

ინჰიბირება უკუკავშირის ტიპის მიხედვით

როდესაც **ატფ**-ის გენერაციის გზაზე **ატფ** ფერმენტს ალოსტერულად აინჰიბირებს, ამას შედეგად მოჰყვება ინჰიბირება უკუკავშირის ტიპის მიხედვით, რაც მეტაბოლური კონტროლის ერთ-ერთი გავრცელებული გზაა. **უკუკავშირის ტიპის** მიხედვით ინჰიბირებისას მეტაბოლური გზა გამოირთვება ადრე მოქმედ ფერმენტთან მისი საბოლოო პროდუქტის

ინჰიბიტორული დაკავშირებით. სურათ 8.21-ზე ნაჩვენებია კონტროლის ამ მექანიზმის მოქმედება ანაბოლური მეტაბოლიზმის გზაზე. ზოგიერთი უჯრედი ამ ხუთსაფეხურიან გზას ამინომჟავა იზოლეიცინის სინთეზისთვის იყენებს, რომელიც მეორე ამინომჟავა ტრეონინიდან ხორციელდება. იზოლეიცინის აკუმულირებასთან ერთად იგი ფერმენტის ალოსტერული ინჰიბირების საშუალებით მეტაბოლური გზის პირველივე საფეხურიდან აფერხებს თავისსავე სინთეზს. აქედან გამომდინარე, უკუკავშირის ტიპის მიხედვით ინჰიბირება უჯრედს იცავს ქიმიური რესურსების გაფლანგვისგან — საჭიროზე მეტი იზოლეიცინის სინთეზისგან.

ფერმენტების სპეციფიური ლოკალიზაცია უჯრედის შიგნით

უჯრედი არ არის მხოლოდ ქიმიური ნივთიერებებით სავსე ჩანთა, რომელიც ათასობით სხვადასხვა სახის ფერმენტისა და სუბსტრატის შემთხვევით ნარევს შეიცავს. სტრუქტურები უჯრედის შიგნით ხელს უწყობს მეტაბოლური გზების წესრიგის დამყარებას. ზოგიერთ შემთხვევაში, მეტაბოლური გზების რამდენიმე საფეხურის ფემენტების ნაკრები მულტიფერმენტულ კომპლექსში ერთიანდება. ორგანიზებულობა აკონტროლებს და აჩქარებს რეაქციების თანმიმდევრობას, რადგან პირველი ფერმენტის შედეგად მიღებული პროდუქტი კომპლექსში მომდევნო ფერმენტის სუბსტრატი ხდება და ა.შ. საბოლოო პროდუქტის გამოყოფამდე. ზოგიერთ ფერმენტსა და ფერმენტების კომპლექსს ფიქსირებული მდებარეობა აქვს უჯრედის შიგნით და მოქმედებს, როგორც გარკვეული მემბრანის სტრუქტურული კომპონენტი. სხვა ფერმენტები, ხსნარში სპეციფიური მემბრანით შემოსაზღვრულ ეუკარიოტულ ორგანელებში არიან, რომელთაგან თითოეულს საკუთარი ქიმიური გარემო გააჩნია. მაგ., ეუკარიოტულ უჯრედში, უჯრედული სუნთქვის ფერმენტები მიტოქონდრიების შიგნით სპეციფიურ ადგილზეა განლაგებული (სურათი 8.22).

ამ თავში შევიტყვეთ, რომ მეტაბოლიზმი — სიცოცხლისთვის დამახასიათებელი ქიმიური მეტაბოლური გზების საინტერესო ერთობლიობა — ათასობით განსხვავებული სახის უჯრედული მოლეკულის ანსამბლური ურთიერთქმედებაა. მომდევნო თავში ჩვენ შევისწავლით უჯრედულ სუნთქვას, ძირითად კატაბოლურ გზას, რომელიც შლის ორგანულ მოლეკულებს და უმნიშვნელოვანესი სასიცოცხლო პროცესებისთვის საჭირო ენერგიას გამოყოფს.

კონცეფცია შემოწმება 8.5

1. როგორ შეიძლება აქტივატორსა და ინჰიბიტორს სხვადასხვაგვარი გავლენა ჰქონდეს ერთ ალოსტერულად რეგულირებად ფერმენტზე?

სავარაუდო პასუხები იხილე A დანართში

მე-8 თავის შემოწმება

ძირითადი კონცეფციების შემოწმებაა:

კონცეფცია 8.1

ორგანიზმის მეტაბოლიზმი მატერიასა და ენერგიას თერმოდინამიკის კანონების შესამამისად გარდაქმნის

- **სიცოცხლის ქიმიის ორგანიზება მეტაბოლურ გზებად.** მეტაბოლიზმი არის ქიმიური რეაქციების ნაკრები, რომელიც ორგანიზში გვხვდება. ფერმენტების მეშვეობით იგი მისდევს ურთერთგადამკვეთ გზებს, რომლებიც შეიძლება იყოს კატაბოლური (მოლეკულების დაშლა, ენერგიის გამოყოფა) ან ანაბოლური (მოლეკულების შენება, ენერგიის შთანთქმა).
- **ენერგიის ფორმები.** ენერგია არის ცვლილების გამოწვევის უნარი: ენერგიის ზოგიერთი ფორმა ასრულებს მუშაობას მატერიის გადაადგილებით. კინეტიკური ენერგია მოძრაობასთან არის დაკავშირებული. პოტენციური ენერგია მატერიის მდებარეობაში ან სტრუქტურაში ინახება და მოლეკულის სტრუქტურის ქიმიურ ენერგიას მოიცავს.
- **ენერგიის გარდაქმნის კანონები.** თერმოდინამიკის პირველი კანონის, ენერგიის შენახვის კანონის თანხმად, ენერგია არც წარმოიქმნება და არც ქრება, მხოლოდ გადაეცემა ან გარდაიქმნება. მეორე კანონის

თანახმად, სპონტანური ცვლილებები, რომლებიც არ საჭიროებს ენერგიის გარედან მიწოდებას, ზრდის სამყაროს ენტროპიას (უწესრიგობას).

კონცეფცია 8.2

რეაქციის თავისუფალი ენერგიის ცვლილება გვიჩვენებს რეაქცია სპონტანურად მიმდინარეობს თუ არა

- **თავისუფალი ენერგიის ცვლილება, ΔG.** ცოცხალი სისტემის თავისუფალი ენერგია არის ენერგია, რომელსაც შეუძლია უჯრედულ პირობებში მუშაობის შესრულება. თავისუფალი ენერგიის ცვლილება (ΔG) ბიოლოგიურ პროცესებში პირდაპირ არის დაკავშირებული ენტალპიის (ΔH) და ენტროპიის (ΔS) ცვლილებასთან: $\Delta G = \Delta H - T\Delta S$.
- **თავისუფალი ენერგია, სტაბილურობა და წონასწორობა.** ორგანიზმები თავისუფალი ენერგიის ხარჯზე ცხოვრობენ. სპონტანური ცვლილებისას თავისუფალი ენერგია მცირდება, ხოლო სისტემის სტაბილურობა იზრდება. მაქსიმალური სტაბილურობისას სისტემა წონასწორობაში იმყოფება.
- **თავისუფალი ენერგია და მეტაბოლიზმი.** ეგზოთერმულ (სპონტანურ) ქიმიურ რეაქციებში, რეაქციის პროდუქტებს ნაკლები ქიმიური ენერგია აქვთ ვიდრე რეაგენტებს ($-\Delta G$). ენდოთერმული (არასპონტანური) რეაქციები ენერგიის მიწოდებას ($+\Delta G$) საჭიროებენ. საწყისი მასალის დამატება და საბოლოო პროდუქტების მოცილება მეტაბოლიზმს იცავს წონასწორობის მიღწევისგან.

კონცეფცია 8.3

ატფ ენერგიით ამარაგებს უჯრედის მუშაობას ეგზოგენური და ენდოგენური რეაქციების გაწყვილების საშუალებით

- **ატფ-ის სტრუქტურა და ჰიდროლიზი.** **ატფ** უჯრედის ენერგეტიკულ „მაქოს“ წარმოადგენს. ტერმინალური ფოსფატური ჯგუფის მოცილებისას იგი **ადფ**-ს და ფოსფატს წარმოქმნის და თავისუფალ ენერგიას გამოყოფს.
- **როგორ ასრულებს ატფ მუშაობას.** **ატფ,** ფოსფორილირების საშუალებით ბიძგს აძლევს ენდოთერმულ რეაქციებს. რეაგენტებისთვის ფოსფატის ჯგუფის გადაცემა სპეციფიური რეაქციაა, რომელიც მათ უფრო რეაქციისუნარიანს ხდის. ამ გზით უჯრედს შეუძლია ისეთი მუშაობის შესრულება, როგორიცაა მოძრაობა და ანაბოლიზმი.
- **ატფ-ის რეგენერაცია.** კატაბოლური გზები ბიძგს აძლევს **ადფ**-იდან და ფოსფატიდან **ატფ**-ის რეგენერაციას.

კონცეფცია 8.4

ფერმენტები მეტაბოლურ რეაქციებს ენერგეტიკული ბარიერის დაწევით აჩქარებს

- **ენერგეტიკული ბარიერის აქტივაცია.** ქიმიურ რეაქციაში, რეაგენტების ბმების გასახლეჩად საჭირო ენერგია არის აქტივაციის ენერგია — EA .
- **როგორ ამცირებს ფერმენტები ენერგეტიკულ ბარიერს.** ფერმენტები, რომლებიც ცილებს წარმოადგენს ბიოლოგიური კატალიზატორებია. რეაქციებს ისინი აქტივაციის ენერგეტიკული ბარიერის შემცირებით აჩქარებს.
- **ფერმენტების სუბსტრატ-სპეციფიურობა.** ფერმენტების ყოველ ტიპს უნიკალური აქტიური საიტი გააჩნია, რომელიც უშუალოდ არის მიერთებული შესაბამის სუბსტრატთან, რომელზეც იგი მოქმედებს. სუბსტრატთან დაკავშირებისას ფერმენტი ოდნავ იცვლის ფორმას (ინდუცირებული შესაბამისობა).
- **კატალიზი ფერმენტის აქტიურ საიტში.** აქტიურ საიტს შეუძლია EA-ს დაბლა დაწევა სუბსტრატების სწორად ორიენტირების საშუალებით — მათი ბმების დაჭიმვით, ხელსაყრელი მიკროგარემოს შექმნით, და სუბსტრატთან კოვალენტური ბმების წარმოქმნითაც კი.
- **ლოკალური პირობების გავლენა ფერმენტის აქტივობაზე.** ყოველ ფერმენტს აქვს ოპტიმალური ტემპერატურა და pH. ინჰიბიტორები აფერხებს ფერმენტის ფუნქციონირებას. კონკურენტული ინჰიბიტორი ბოჭავს აქტიურ საიტს, მაშინ როცა არაკონკურენტული ინჰიბიტორი ფერმენტის სხვა უბანს უკავშირდება.

კონცეფცია 8.5

ფერმენტების აქტივობის რეგულაცია ხელს უწყობს მეტაბოლიზმის კონტროლს

- **ფერმენტების ალოსტერული რეგულაცია.** ბევრი ფერმენტი ალოსტერულად რეგულირდება. ისინი ფორმას იცვლიან, როდესაც რეგულატორი მოლეკულები, აქტივატორები ან ინჰიბიტორები სპეციფიურ რეგულატორულ საიტს უკავშირდებიან და გავლენას ახდენენ ფერმენტულ ფუნქციაზე. უკუკავშირის ტიპის მიხედვით ინჰიბირებისას მეტაბოლური გზის ადრეულ საფეხურზე საბოლოო პროდუქტი ფერმენტს ალოსტერულად აინჰიბირებს.

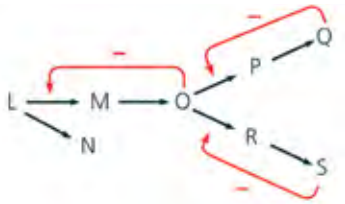
ფერმენტების სპეციფიური ლოკალიზაცია უჯრედის შიგნით. ზოგიერთი ფერმენტი კომპლექსებად არის დაჯგუფებული, ზოგი მათგანი ჩართულია მემბრანაში, დანარჩენები კი ორგანელების შიგნითაა მოთავსებული.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშემოწმება

1. შეარჩიეთ ტერმინების წყვილი, რომელიც სწორად დაასრულებს წინადადებას: კატაბოლიზმი ანაბოლიზმთან ისეთივე მიმართებაშია როგორც _____ _____ თან.
   ა. ეგზოთერმული; სპონტანური
   დ. მუშაობა; ენერგია
   ბ. ეგზოთერმული; ენდოთერმული
   ე. ენტროპია; ენტალპია
   გ. თავისუფალი ენერგია; ენტროპია
2. უჯრედების უმრავლესობა მუშაობის შესასრულებლად სითბოს ენერგიის წყაროდ ვერ იყენებს, რადგან
   ა. სითბო ენერგიის ფორმა არ არის.
   ბ. უჯრედები დიდი რაოდენობით სითბოს არ შეიცავენ; ისინი შედარებით გრილია.
   გ. ჩვეულებრივ, უჯრედის შიგნით ერთგვაროვანი ტემპერატურაა.
   დ. სითბო არ შეიძლება იყოს გამოყენებული მუშაობის შესასრულებლად.
   ე. სითბო იწვევს ფერმენტების დენატურაციას.
3. თერმოდინამიკის პირველი კანონის თანხმად:
   ა. მატერია არც წარმოიქმნება და არც ქრება.
   ბ. ენერგია ინახება ყველა პროცესში.
   გ. ყველა პროცესი ზრდის სამყაროს წესრიგს.
   დ. ენერგიით მდიდარი სისტემები ფაქტიურად სტაბილურია.
   ე. სამყარო გამუდმებით კარგავს ენერგიას ხახუნის გამო.
4. შემდეგი მეტაბოლური პროცესებიდან რომელი შეიძლება მოხდეს სხვა პროცესებიდან სასარგებლო ენერგიის მიწოდების გარეშე?
   ა. **ადფ** + Ⓟ → **ატფ** + H2O
   ბ. $C_6H_{12}O_6 + 6O2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O$
   გ. $6CO_2 + 6H_2O \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6O_2$
   დ. ამონომჟავები → ცილები
   ე. გლუკოზა + ფრუქტოზა → საქაროზა
5. თუ ფერმენტი არაკონკურენტულად ინჰიბირდება:
   ა. იმ რეაქციის ΔG, რომელსაც ის აკატალიზებს ყოველთვის უარყოფითი იქნება.
   ბ. ინჰიბიტორის მოლეკულა აქტიურ საიტს დაიკავებს.
   გ. სუბსტრატის კონცენტრაციის გაზრდა გააძლიერებს ინჰიბირებას.
   დ. რეაქციის ინიცირებისთვის მეტი ენერგია იქნება საჭირო.
   ე. ინჰიბიტორის მოლეკულა შესაძლოა ქიმიურად არ იყოს დაკავშირებული სუბსტრატთან.
6. თუ ფერმენტის ხსნარი სუბსტრატითაა გაჯერებული, რეაქციის პროდუქტების წარმოქმნის დაჩქარების ყველაზე ეფექტური გზა იქნება
   ა. ფერმენტის დამატება.
   ბ. ხსნარის გათბობა 90°C-მდე.
   გ. სუბსტრატის დამატება.
   დ. ალოსტერული ინჰიბიტორის დამატება.
   ე. არაკონკურენტული ინჰიბიტორის დამატება.
7. რა მოხდებოდა, თუ ფერმენტს დაუმატებდნენ ხსნარს, რომელშიც სუბსტრატი და რეაქციის პროდუქტები წონასწორობაში იმყოფებიან?
   ა. წარმოიქმნებოდა დამატებითი პროდუქტი.
   ბ. წარმოიქმნებოდა დამატებითი სუბსტრატი.
   გ. ენდოთერმული რეაქცია ეგზოთერმულით შეიცვლებოდა.
   დ. შეიცვლებოდა სისტემის თავისუფალი ენერგია.
   ე. არაფერი შეიცვლეობდა. რეაქცია წონასწორობაში დარჩებოდა.
8. ზოგი ბაქტერია მეტაბოლურად აქტიურია ცხელ წყაროებში, რადგან
   ა. მათ უფრო დაბალი შიდა ტემპერატურის შენარჩუნების უნარი აქვთ.
   ბ. მაღალი ტემპერატურები კატალიზს უსარგებლოს ხდის.
   გ. ფერმენტებს მაღალი ოპტიმალური ტემპერატურა აქვთ.
   დ. მათი ფერმენტები ტემპერატურის მიმართ საერთოდ არ არის მგრძნობიარე.
   ე. ისინი მთავარ კატალიზატორებად არაცილოვან მოლეკულებს იყენებენ.
9. ამ დახასიათებებიდან, რომელი მათგანი არ არის დაკავშირებული ფერმენტის აქტივობის ალოსტერულ რეგულაციასთან?
   ა. სუბსტრატის იმიტაცია იწვევს კონკურენციას აქტიური საიტისთვის.
   ბ. ბუნებრივად არსებული მოლეკულები კატალიზურად აქტიურ კონფორმაციას ასტაბილიზებს.
   გ. რეგულატორი მოლეკულები აქტიური საიტისგან მოცილებულ უბანს უკავშირდება.
   დ. ინჰიბიოტორებმა და აქტივატორებმა შეიძლება კონკურენცია გაუწიონ ერთმანეთს.
   ე. ჩვეულებრივ, ფერმენტს მეოთხეული სტრუქტურა აქვს.

10. ამ მეტაბოლურ გზაზე, რომელსაც განშტოებები აქვს, წითელი ისარი მინუს ნიშნით მეტაბოლური გზის საფეხურის გვერდითი და საბოლოო პროდუქტების ინჰიბირების მაჩვენებელია.



რომელ რეაქციას მიენიჭება უპირატესობა თუ უჯრედში როგორც Q, ისე S მაღალი კონცენტრაციითაა?

ა. L → M
ე. R → S
ბ. M → O
გ. L → N
დ. O → P

ევოლუციური კავშირი

უკანასკნელ ხანს აღორძინებული ანტი-ევოლუციური „ტელეოლოგიური არგუმენტი“ ემყარება იმას, რომ ბიოქიმიური გზები მეტისმეტად რთულია ევოლუციური განვითარებისთვის, რადგან საბოლოო პროდუქტის მისაღებად მოცემულ გზაზე ყველა შუალედური პროდუქტი უნდა არსებობდეს. გააკრიტიკეთ ეს არგუმენტი. როგორ გამოიყენებდით მეტაბოლური გზების არსებულ მრავალფეროვნებას, რის შედეგადაც იგივე ან მსგავსი პროდუქტები წარმოიქმნება, თქვენი მოსაზრების დასაცავად?

მეცნიერული კვლევა

მკვლევარმა ღვიძლის უჯრედების კულტურაში მნიშვნელოვანი ფერმენტის აქტივობის გასაზომად შეიმუშავა ანალიზის მეთოდი: უჯრედებს პეტრის თასზე იგი უმატებდა ფერმენტის სუბსტრატს. შემდეგ განსაზღვრავდა წარმოქმნილ რეაქციის პროდუქტების. შედეგები პროდუქტების რაოდენობის სახით *y*-ღერძზე, ხოლო დრო — საპირისპირო *x*-ღერძზე დაჰქონდა. მკვლევარი გრაფიკის ოთხ მონაკვეთს აღნიშნავს. დროის მოკლე პერიოდში პროდუქტები არ ჩნდება (A მონაკვეთი). შემდეგ (B მონაკვეთი), რეაქციის სიჩქარე საკმაოდ იზრდება (მრუდი დამრეცია). გარკვეული დროის შემდეგ რეაქცია საგრძნობლად ნელდება (C მონაკვეთი), თუმცა პროდუქტები მაინც აგრძელებს წარმოქმნას (მრუდი არ არის ჰორიზონტალური). მოგვიანებით რეაქცია უბრუნდება საწყის სიჩქარეს (D მონაკვეთი). დახაზეთ გრაფიკი და შემოგვთავაზეთ მოდელი მოლეკულური მოვლენების ასახსნელად. ხაზი გაუსვით ამ საინტერესო რეაქციის პროფილს.

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

გარემოს დაცვის სააგენტო (EPA) აფასებს ყველაზე უფრო ფართოდ გამოყენებული ორგანოფოსფატური ინსექტიციდების (ფოსფატის ჯგუფის შემცველი ორგანული ნაერთები) უსაფრთხოებას. ჩვეულებრივ, ორგანოფოსფატები აბრკოლებს ნერვული გადაცემის პროცესს იმ ფერმენტების ინჰიბირებით, რომლებიც ახდენს მედიატორი მოლეკულების დეგრადაციას, რაც ერთი ნეიტრონიდან მეორეზე დიფუზიის საშუალებით ხორციელდება. მხოლოდ მავნე მწერები არ არის მგრძნობიარე მათ მიმართ; ადამიანებზე და სხვა ხერხემლიანებზე მათ შესაძლოა საზიანო ზემოქმედება იქონიონ. ამრიგად, ორგანოფოსფატური ინსექტიციდების გამოყენება ჯანმრთელობისთვის გარკვეული რისკის შემცველია. თქვენთვის, როგორც მომხმარებლისთვის, რისკის რა ზღვარია დასაშვები ხელმისაწვდომი საკვები პროდუქტების უხვად მომარაგების სანაცვლოდ? კიდევ რა ფაქტების ცოდნა გსურთ თქვენი მოსაზრების დასაცავად?

9 უჯრედული სუნთქვა ქიმიური ენერგიის დაგრთვემა



სურათი 9.1 ეს გიგანტური პანდა სასიცოცხლო ქმედებების წარსამართად საწვავს მოიხმარს.

ძირითადი კონცეფციები

9.1 კატაბოლური გზები ენერგიას ორგანული საწვავის დაჟანგვით იძლევიან

9.1 გლიკოლიზი ქიმიურ ენერგიას აგროვებს გლუკოზის პირუვატამდე დაჟანგვით

9.1 ორგანული მოლეკულების ენერგიის-მომცემი ჟანგვის პროცესი ლიმონმჟავა ციკლით მთავრდება

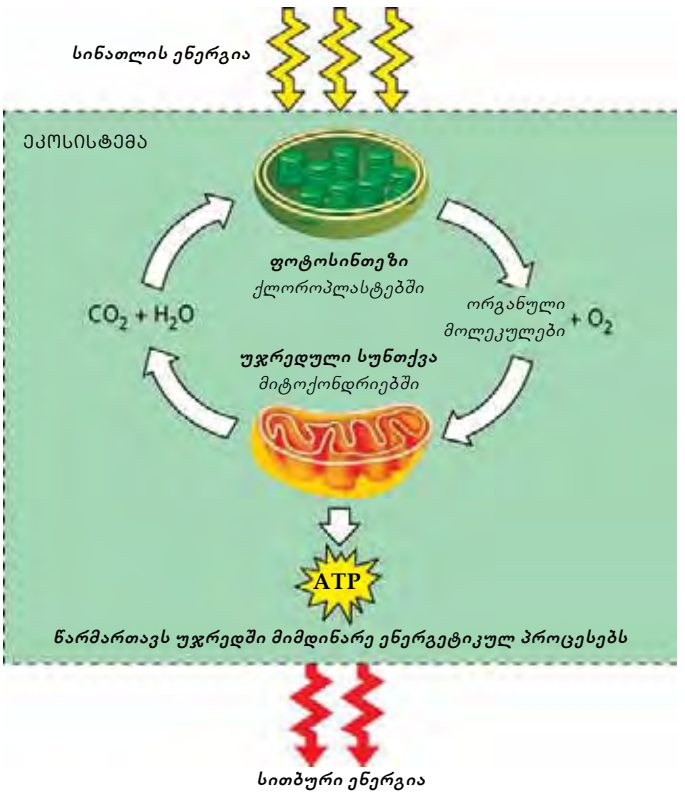
9.1 ჟანგვითი ფოსფორილირების დროს, ქემიოსმოსი ელექტრონების ტრანსპორტს ატფ-ის სინთეზთან აწყვილებს

9.1 დუღილის მეშვეობით ზოგიერთი უჯრედი ატფ-ს ჟანგბადის გამოყენების გარეშე აწარმოებს.

9.1 გლიკოლიზი და ლიმონმჟავა ციკლი მრავალ სხვა მეტაბოლურ გზასთან არის შეუღლებული

შესავალი

სიცოცხლე შრომაა



სურათი 9.2 ენერგიის ნაკადი და ქიმიური მიმოცვლა ეკოსისტემებში.

ცოცხალმა ორგანიზმებმა ენერგია გარემოდან უნდა მიიღონ, რათა მრავალნაირი საკუთარი დავალება შეასრულონ, მაგალითად, პოლიმერების აწყობა, ნივთიერებების გადაქაჩვა მემბრანის ერთი მხარიდან მეორეზე, მოძრაობა და გამრავლება. 9.1 სურათზე გამოსახული გიგანტური პანდა თავისი უჯრედებისათვის ენერგიას მოიპოვებს მცენარეების ჭამით. ზოგიერთი ცხოველი იკვებება მცენარის მჭამელი სხვა ორგანიზმებით. საკვების ორგანულ მოლეკულებში შენახული ენერგია, საბოლოო ჯამში, მზიდან მოდის. ეკოსისტემაში ენერგია მზის სხივების სახით მოედინება და სითბოს სახით რჩება (სურათი 9.2).

ამის საპირისპიროდ, სიცოცხლისათვის არსებითი ქიმიური ელემენტები, განმეორებით ციკლში ერთვებიან. ფოტოსინთეზის შედეგად წარმოიქმნება ჟანგბადი და ორგანული მოლეკულები, რომელთაც ეუკარიოტების (მცენარეებისა და წყალმცენარეების ჩათვლით) მიტოქონდრიები უჯრედული სუნთქვისათვის საჭირო საწვავად იყენებენ. სუნთქვის პროცესის შედეგად, ეს საწვავი იშლება და წარმოიქმნება ატფ. სუნთქვის ნარჩენი პროდუქტები — ნახშირორჟანგი და წყალი, ფოტოსინთეზის ნედლეულს წარმოადგენენ. ჩვენ, ამ თავში განვიხილავთ იმას, თუ როგორ აგროვებენ უჯრედები ორგანულ მოლეკულებში შენახულ ენერგიას და როგორ გამოიყენებენ მას ატფ-ის (ადენოზინტრიფოსფორმჟავა(ATP)) წარმოსაქმნელად, მოლეკულისა, რომელიც უჯრედული საქმიანობის უმეტესობას წარმართავს. სუნთქვის პროცესის ზოგიერთი ძირითადი საკითხის განხილვის შემდეგ, ყურადღებას გავამახვილებთ სუნთქვის სამ საკვანძო მიმოცვლის გზაზე:

გლიკოლიზზე, ლიმონმჟავა ციკლსა და ჟანგვით ფოსფორილირებაზე.

კონცეფცია 9.1

კატაბოლური გზები ენერგიას ორგანული საწვავის დაჟანგვით იძლევიან

ამ ნაწილში ჩვენ განვიხილავთ უჯრედული სუნთქვისა და მისი მონათესავე მიმოცვლის გზებისათვის მნიშვნელოვან რამოდენიმე პროცესს.

კატაბოლური მიმოცვლის გზა და ატფ-ის წარმოქმნა

ორგანული ნაერთები ენერგიას ინახავენ მათი ატომების განლაგებაში. ფერმენტების დახმარებით, უჯრედი სისტემატიურად შლის პოტენციური ენერგიით მდიდარ რთულ ორგანული მოლეკულებს, ნაკლები ენერგიის მქონე, უფრო მარტივ, ნარჩენ პროდუქტებად. ქიმიური საწყობებიდან მიღებული ენერგიის გარკვეული რაოდენობა ხმარდება მუშაობას, ხოლო დარჩენილი ნაწილი, სითბოს სახით იფანტება. როგორც მე-8 თავში ისწავლეთ, მეტაბოლურ გზებს, რომლებიც რთული მოლეკულების დაშლის შედეგად ათავისუფლებენ შენახულ ენერგიას, კატაბოლური გზები ეწოდება. ერთ-ერთი კატაბოლური გზა — დუღილი, არის შაქრების ნაწილობრივი დაშლა, იგი ჟანგბადის გამოყენების გარეშე მიმდინარეობს. მაგრამ ყველაზე მეტად გავრცელებული და ეფექტური კატაბოლური გზაა უჯრედული სუნთქვა, რომელშიც ჟანგბადი ორგანულ საწვავთან ერთად იწვება. ეუკარიოტულ უჯრედებში, უჯრედული სუნთქვისათვის აუცილებელი მეტაბოლური აღჭურვილობის უმეტესობა მიტოქონდრიებშია მოთავსებული.

მექანიზმების დიდი სხვაობის მიუხედავად,, სუნთქვა, პრინციპში, ავტომობილის ძრავში ბენზინის წვას წააგავს, როცა ჟანგბადი ერევა საწვავს (ნახშირწყალბადებს). სუნთქვისათვის საწვავს საკვები უზრუნველყოფს და გამონაყოფს წარმოადგენს ნახშირორჟანგი და წყალი. საბოლოო პროცესი შეიძლება შემდეგნაირად შეჯამდეს:

ორგანული ნაერთები + ჟანგბადი
→ ნახშირორჟანგი + წყალი + ენერგია

თუმცა, ნახშირწყლები, ცხიმები და ცილებიდან ყოველი მათგანი შეიძლება დაიშალოს და საწვავად იქნას გამოყენებული, მაინც უმჯობესია უჯრედული სუნთქვის საფეხურების შესწავლა შაქარ გლუკოზის ($C_6H_{12}O_6$) დაშლისკვალდაკვალ მიყოლით; რადგან გლუკოზა არის უჯრედების მიერ ყველაზე ხშირად გამოყენებული საწვავი:

$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O$
$+$ ენერგია (ატფ $+$ სითბო)

გლუკოზის დაშლა ეგზოთერმული პროცესია, რომლის თავისუფალი ენერგიის სხვაობა ერთი მოლი გლუკოზის დაშლისას -686კკალ-ის (-2,870კჯ) ტოლია (ΔG = - 686 კკალ / მოლ). გაიხსენეთ, რომ უარყოფითი ΔG მიუთითებს იმაზე, რომ ქიმიური პროცესის პროდუქტები უფრო ნაკლებ ენერგიას შეიცავენ, ვიდრე მორეაგირე ნივთიერებები და რომ რეაქცია შეიძლება სპონტანურად წავიდეს – სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, ენერგიის მიწოდების გარეშე.

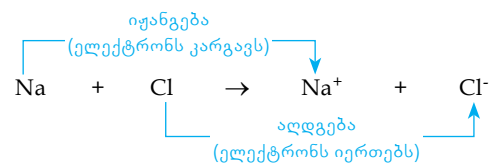
კატაბოლური გზები უშუალოდ კი არ ამოძრავებენ შოლტებს, ან კიდევ გახსნილ ნივთიერებებს მემბრანის ერთი მხარიდან მეორეზე გადაქაჩავენ, ან ასრულებენ სხვა უჯრედულ სამუშაოებს; არამედ, კატაბოლიზმი მუშაობს წამყვან ქიმიურ ღერძთან – ატფ-თან კავშირში. თქვენ ატფ შეისწავლეთ მე-8 თავში. მუშა მდგომარეობის შესანარჩუნებლად, უჯრედმა თავისი ატფ-ის მარაგი უნდა აღიდგინოს ადფ და Pi –საგან (იხ. სურათი 8.12). იმის გასაგებად, თუ როგორ ახერხებს ამას უჯრედული სუნთქვა, მოდით შევისწავლოთ ისეთი ფუნდამენტური ქიმიური პროცესები, როგორებიცაა ჟანგვა და აღდგენა.

ჟანგვა-აღდგენითი რეაქციები: ჟანგვა და აღდგენა

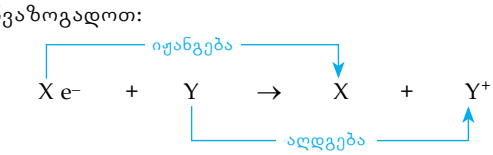
კატაბოლური მიმოცვლის გზები როგორ იძლევიან ენერგიას გლუკოზისა და სხვა ორგანული საწვავების დაშლით? პასუხის საფუძველს წარმოადგენს ელექტრონთა გადატანა ქიმიური რეაქციების დროს. ელექტრონების გადაადგილება, ორგანულ მოლეკულებში შენახული ენერგიის გამოთავისუფლებას იწვევს და ეს ენერგია, საბოლოო ჯამში, ატფ-ის სინთეზისათვის გამოიყენება.

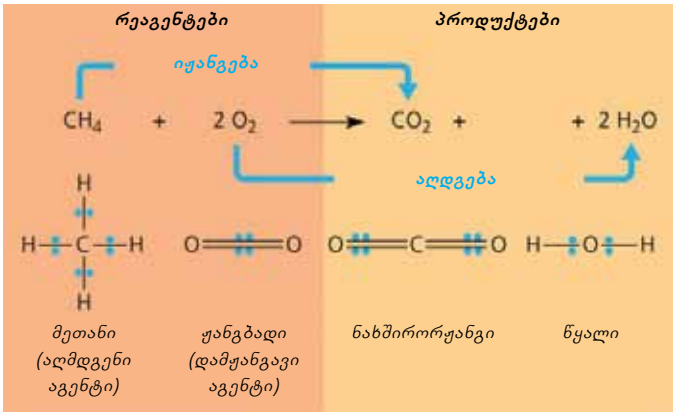
ჟანგვა-აღდგენის პრინციპი

მრავალ ქიმიურ რეაქციაში ერთი ან უფრო მეტი ელექტრონი (e-) გადაიტანება ერთი მორეაგირე ნივთიერებიდან მეორეზე. ამ სახით ელექტრონთა გადატანას ჟანგვა-აღდგენის რეაქციები ეწოდება. ჟანგვა-აღდგენის რეაქციებში, ერთი ნივთიერების მიერ ელექტრონების დაკარგვას დაჟანგვა ეწოდება, ხოლო მეორეზე ელექტრონის დამატებას აღდგენა. (ყურადღება მიაქციეთ, რომ ელექტრონის დამატებას აღდგენა ჰქვია. ატომზე უარყოფითი ელექტრონის დამატება, ამ ატომის დადებით მუხტს ამცირებს). განვიხილოთ მარტივი არაბიოლოგიური მაგალითი, რეაქცია ელემენტ ნატრიუმსა (Na) და ქლორს (Cl) შორის, რომლის დროსაც სუფრის მარილი წარმოიქმნება:



ჩვენ შეგვიძლია ჟანგვა-აღდგენის რეაქცია შემდეგი სახით განვაზოგადოთ:





▲ *სურათი 9.3* ***მეთანის წვა, როგორც ენერგიის მომცემი ჟანგვა-აღდგენის რეაქცია.*** *რეაქციის დროს გარემოში ენერგია გამოიყოფა, რადგან ელექტრონები პოტენციურ ენერგიას კარგავენ, როცა ისინი ჟანგბადის მსგავს ელექტროუარყოფით ატომთან უფრო ახლოს აღმოჩნდებიან.*

ზოგადი სახით წარმოდგენილ რეაქციაში, ნივთიერება X-ს, ელექტრონების დონორს, აღმდგენი აგენტი ეწოდება. იგი აღადგენს Y-ს, რომელიც გაცემულ ელექტრონს ღებულობს. ნივთიერება Y, ელექტრონთა აქცეპტორი, დამჟანგავი აგენტია. ის ჟანგავს X-ს მისგან ელექტრონის მოშორებით. რადგან ელექტრონის გადატანა მოითხოვს როგორც დონორს, ისე აქცეპტორს, დაჟანგვა და აღდგენა ყოველთვის ერთდროულად მიმდინარეობს.

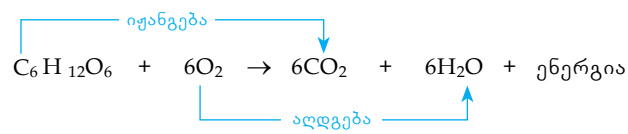
ჟანგვა-აღდგენის ყველა რეაქციაში არ ხდება ელექტრონთა სრული გადატანა ერთი ნივთიერებიდან მეორეზე. ზოგი ელექტრონის ხარისხს ცვლის კოვალენტურ ბმებში განაწილებით. მაგალითს წარმოადგენს **სურათ 9.3-ზე** გამოსახული რეაქცია მეთანსა და ჟანგბადს შორის. როგორც მე-2 თავში იყო განმარტებული, მეთანის კოვალენტური ელექტრონები თითქმის თანაბრად არის განაწილებული ერთმანეთთან დაკავშირებულ ატომებს შორის, რადგან ნახშირბადსა და წყალბადს თითქმის ერთნაირი თვისობა აქვთ ვალენტური ელექტრონების მიმართ, ისინი თითქმის ერთნაირად ელექტროუარყოფითები არიან. მაგრამ, როცა მეთანი რეაქციაში შედის ჟანგბადთან, წარმოქმნის ნახშირორჟანგს, ელექტრონები ნახშირბადის ატომისაგან გადაიხრებიან მათი ახალი კოვალენტური პარტნიორისაკენ, ჟანგბადის ატომებისაკენ, რომლებიც მეტად ელექტროუარყოფითებია. საბოლოოდ, ნახშირბადის ატომი ნაწილობრივ „კარგავს“ საზიარო ელექტრონს, ასე რომ, მეთანი იჟანგება.

მოდით, ახლა გამოვიკვლიოთ მორეაგირე აგენტ O_2 –ის ბედი. ჟანგბადის მოლეკულის (O_2) ორი ატომი თანაბრად იყოფს ელექტრონებს ერთმანეთს შორის. მაგრამ, როცა ჟანგბადი რეაქციაში შედის მეთანის წყალბადთან, წყლის წარმოქმნისას, კოვალენტური ბმის ელექტრონები გადაიხრებიან ჟანგბადისაკენ უფრო ახლოს **(იხ.სურათი 9.3)**. საბოლოოდ, ჟანგბადის თითოეულ ატომს აქვს ნაწილობრივად „მიერთებული“ ელექტრონები და ამგვარად, ჟანგბადის მოლეკულა აღდგება. რადგან ჟანგბადი ასეთი ელექტროუარყოფითია, ყველა დამჟანგავ აგენტებს შორის, ის ყველაზე ეფექტურია.

ისევე როგორც ბურთის აღმართზე ატანას სჭირდება ენერგიის დახარჯვა, ატომიდან ელექტრონის ამოტყორცნასაც ესაჭიროება ენერგია. რაც უფრო ელექტროუარყოფითია ატომი (უფრო ძლიერია მისი მიზიდულობა ელექტრონებზე), მით მეტი ენერგიაა საჭირო ელექტრონის ატომიდან მოსაშორებლად. როდესაც ელექტრონი ნაკლებად ელექტროუარყოფითი ატომიდან გადადის მეტად ელექტროუარყოფით ატომზე, კარგავს პოტენციურ ენერგიას, ისევე როგორც ბურთი კარგავს ენერგიას, როცა ის დაღმართზე მიგორავს. ჟანგვა-აღდგენის რეაქცია, რომელიც ელექტრონებს გადააადგილებს ჟანგბადთან უფრო ახლოს, როგორიცაა მეთანის წვა, გამოყოფს ქიმიურ ენერგიას, რომელიც შეიძლება მუშაობაში იქნას გამოყენებული.

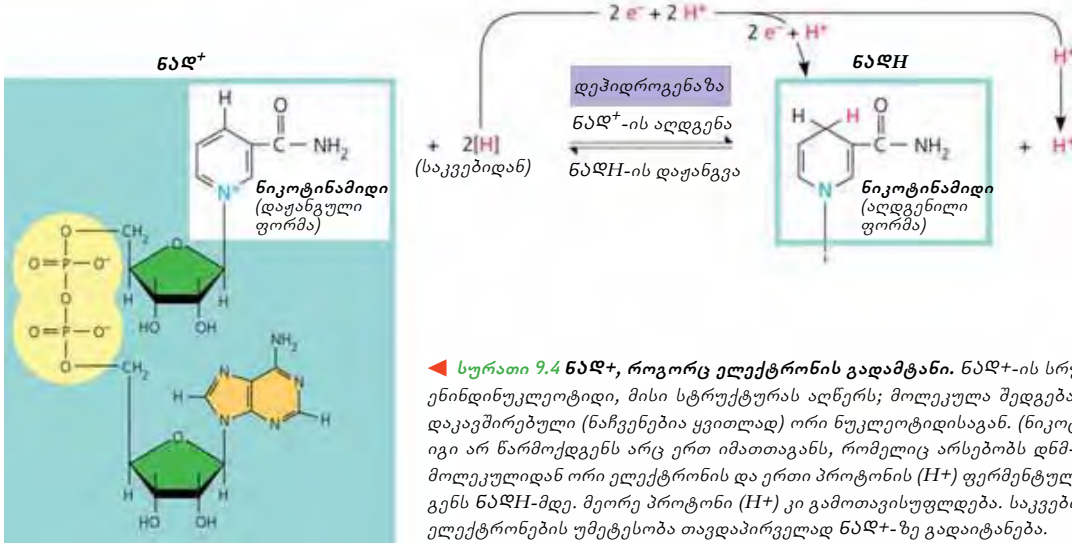
ორგანული საწვავი მოლეკულების დაჟანგვა უჯრედული სუნთქვის პროცესში

ჟანგბადით მეთანის დაჟანგვა არის წვის ის რეაქცია, რომელიც გაზის ქურის სანთურასთან მიმდინარეობს. ავტომობილის ძრავში ბენზინის წვაც ჟანგვა-აღდგენით რეაქციებს მიეკუთვნება, გამოთავისუფლებული ენერგია ძრავის დგუშს უბიძგებს. მაგრამ ენერგიის მომცემ ჟანგვა-აღდგენით პროცესს, რომელიც უდიდეს ინტერესს იწვევს, არის სუნთქვა: საკვების შემადგენლობაში შემავალი გლუკოზისა და სხვა მოლეკულების დაჟანგვა. კიდევ ერთხელ განვიხილოთ უჯრედული სუნთქვის შემაჯამებელი განტოლება, მაგრამ ამჯერად იგი წარმოვადგინოთ როგორც ჟანგვა-აღდგენითი პროცესი:



როგორც მეთანის ან ბენზინის წვის დროს, აქაც საწვავი (გლუკოზა) იჟანგება და ჟანგბადი აღდგება. ამ პროცესის შედეგად ელექტრონები კარგავენ პოტენციურ ენერგიას და ენერგია გამოიყოფა.

ჩვეულებრივ, ორგანული მოლეკულები, რომლებიც დიდი რაოდენობით შეიცავენ წყალბადს, საუკეთესო საწვავს წარმოადგენენ, რადგან მათი ბმები ელექტრონების წყაროს მწვერვალს წარმოადგენს. ამ ბმების ენერგია შეიძლება გამოთავისუფლდეს, როცა ეს ელექტრონები „დაეშვებიან“ ქვევით ენერგეტიკული გრადიენტის მიმართულებით, როდესაც ისინი გადაეცემიან ჟანგბადს. სუნთქვის პროცესის შემაჯამებელი განტოლება გვიჩვენებს, რომ წყალბადი გლუკოზიდან ჟანგბადზე გადადის. მაგრამ მნიშვნელოვანი საკითხი, რაც არ ჩანს ამ ტოლობაში, არის ის, რომ ელექტრონის მდგომარეობა იცვლება, როცა წყალბადი გადაადგილდება ჟანგბადისაკენ, ენერგია თავისუფლდება (Δ უარყოფითია). სუნთქვის პროცესში გლუკოზის დაჟანგვისას, გლუკოზაში შენახული ენერგია თავისუფლდება და გამოიყენება **ატფ**-ის სინთეზისათვის.



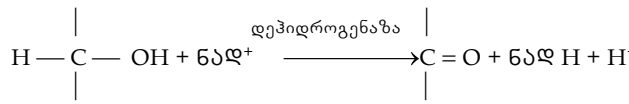
◀ *სურათი 9.4* ***ნად+, როგორც ელექტრონის გადამტანი.*** *ნად+-ის სრული სახელწოდება, ნიკოტინამიდადენინდინუკლეოტიდი, მისი სტრუქტურას აღწერს; მოლეკულა შედგება საკუთარი ფოსფატური ჯგუფებით დაკავშირებული (ნაჩვენებია ყვითლად) ორი ნუკლეოტიდისაგან. (ნიკოტინამიდი აზოტოვანი ფუძეა, მაგრამ იგი არ წარმოქმნის არც ერთ იმათთაგანს, რომელიც არსებობს დნმ-ში ან რნმ-ში). საკვებში, ორგანული მოლეკულიდან ორი ელექტრონის და ერთი პროტონის (H+) ფერმენტული გადატანა ნად+-ზე, ნად+-ს აღადგენს ნადH-მდე. მეორე პროტონი (H+) კი გამოთავისუფლდება. საკვებიდან მოშორებული (ჩამოცილებული) ელექტრონების უმეტესობა თავდაპირველად ნად+-ზე გადაიტანება.*

მთავარი ენერგეტიკული საკვები, ნახშირწყლები და ცხიმები, წყალბადთან ასოცირებული ელექტრონების რეზერვუარებს წარმოადგენენ. მხოლოდ აქტივაციის ენერგიის ბარიერი აკავებს ელექტრონთა ნაკადს უფრო დაბალი ენერგიის მდგომარეობაში **(იხ. სურათი 8.14)**. ამ ბარიერის გარეშე, გლუკოზის მსგავსი საკვები ნივთიერება მყისვე შეუერთდებოდა O_2-ს. როდესაც ჩვენ აქტივაციის ენერგიას ვაწვდით გაღვივებულ გლუკოზას, ეს უკანასკნელი იწვის ჰაერზე და გამოყოფს 686კალ (92,870 კჯ) სითბოს, გლუკოზის ერთ მოლეკულაზე გადაანგარიშებით (დაახლოებით, 180 გ). სხეულის ტემპერატურა არ არის საკმარისად მაღალი, რათა წვა გამოიწვიოს. თუ თქვენ შეჭამთ გლუკოზას, თქვენს უჯრედებში ფერმენტები აქტივაციის ენერგიის ბარიერს უფრო დაბლა დასწევენ, რითაც შაქარს საფეხურებრივი დაჟანგვის საშუალებას მისცემენ.

ენერგიის საფეხურეობრივი დაგროვება ნად+-ითა და ელექტრონთა გადამტანი ჯაჭვით

თუკი საწვავიდან ენერგია ერტდროულად გამოთავისუფლდება, ის არ შეიძლება ეფექტურად იქნას გამოყენებული კონსტრუქციული მუშაობისათვის. მაგალითად, თუკი ბენზინის ავზი აფეთქდება, ის მანქანას ძალიან სწრაფად ვერ წაიყვანს. უჯრედული სუნთქვის პროცესშიც ასევეა, გლუკოზის დაჟაგგვა ერთი ფეთქებადი საფეხურით კი არ ხდება, არამედ, გლუკოზა და სხვა ორგანული საწვავების დაშლა რამოდენიმე საფეხურად მიმდინარეობს. ყოველი საფეხური ფერმენტით კატალიზდება, ელექტრონები გლუკოზიდან საკვანძო საფეხურებზე თავისუფლდება. როგორც ეს ხშირად ხდება დაჟანგვის რეაქციებში, ყოველი ელექტრონი პროტონთან ერთად გადაადგილდება წყალბადის ატომის სახით. წყალბადის ატომები ჟანგბადს უშუალოდ არ გადაეცემა, პირველად ისინი უკავშირდება კოფერმენტს, რომელსაც ეწოდება ნად+ (ნიკოტინამიდადენინ დინუკლეოტიდი (NAD), ვიტამინ ნიკოტინმჟავას წარმოებული). ელექტრონების აქცეპტორი ნად+, სუნთქვის პროცესში მოქმედებს როგორც დამჟანგავი აგენტი.

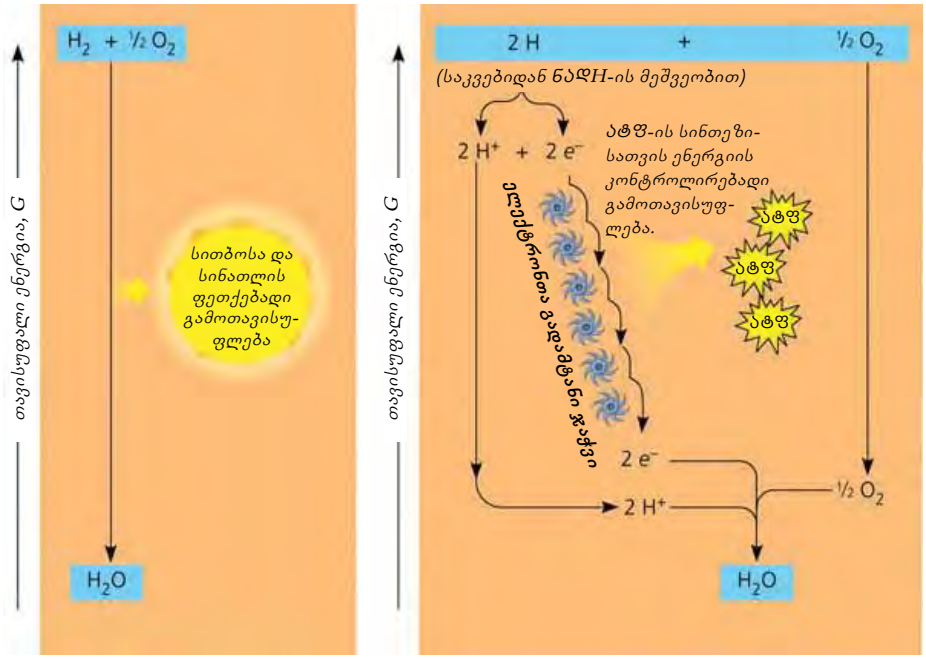
როგორ იჭერს ნად+ ელექტრონებს გლუკოზისა და სხვა ორგანული მოლეკულებისაგან? დეჰიდროგენაზებად წოდებული ფერმენტები წყალბადის ატომების ერთ წეევილს (ორი ელექტრონი და ორი პროტონი) აშორებენ სუბსტრატს (მაგალითად, შაქარი), რის გამოც ეს უკანასკნელი იჟანგება. ფემენტი თავის კოფერმენტ ნად+-ს გადასცემს ორ ელექტრონს *ერთ პროტონთან ერთად* **(სურათი 9.4)**. მეორე პროტონი წყალბადის იონის სახით (H+) თავისუფლდება გარშემომყოფ ხსნარში:



ორი უარყოფითად დამუხტული ელექტრონისა და მხოლოდ ერთი დადებითად დამუხტული პროტონის მიღებით, ნად+ თავის მუხტს ანეიტრალებს და აღდგება ნადH-მადე. აბრევიატურაში — ნადH — ჩანს ის წყალბადი, რომელსაც ნად+ რეაქციის შედეგად ღებულობს. ნად+ არის უჯრედულ სუნთქვაში მონაწილე ყველაზე მრავალმხრივი ელექტრონთა აქცეპტორი და შაქრის დაშლის პროცესის მრავალ ჟანგვა-აღდგენით საფეხურზე მოქმედებს.

როდესაც ელექტრონი საკვებიდან ნად+ -ს გადაეცემა, ელექტრონები თავიანთი პოტენციური ენერგიის ძალიან მცირე ნაწილს კარგავენ. სუნთქვის დროს წარმოქმნილი ნადH-ის ყოველი მოლეკულა ენერგიის საცავს წარმოადგენს და ეს ენერგია შეიძლება გამოყენებულ იქნას ატფ-ის სინთეზისათვის, როდესაც ელექტრონები დაასრულებენ თავიანთი ენერგეტიკული გრადიენტის მიმართულებით „დაშვებას“ ქვევით, ნად H-დან ჟანგბადისაკენ.

საბოლოოდ როგორ აღწევენ ჟანგბადამდე ის ელექტრონები, რომლებიც საკვებიდან ამოიღებიან და ნად H-ში ინახებიან? მის გაგებაში დაგვეხმარება უჯრედული სუნთქვის ჟანგვა-აღდგენითი ქიმიის შედარება ძალიან მარტივ რეაქ-



(ა) არაკონტროლირებადი რეაქცია. *ბ) უჯრედული სუნთქვა*

◀ *სურათი 9.5* ***ელექტრონთა გადამტანი ჯაჭვის განხილვა.*** *(ა) წყალბადსა და ჟანგბადს შორის მიმდინარე წყლის წარმომქმნელი არაკონტროლირებადი ეგზოთერმული რეაქცია დიდი რაოდენობით ენერგიას გამოყოფს სითბოსა და სინათლის სახით: აფეთქება. (ბ) უჯრედული სუნთქვის დროს, იგივე რეაქცია საფეხურეობრივად მიმდინარეობს: ელექტრონთა გადამტანი ჯაჭვი ელექტრონთა «გროვას» შლის უფრო პატარა საფეხურების სერიებად და გამოთავისუფლებული ენერგიის გარკვეულ ნაწილს ინახავს ისეთი ფორმით, რომელიც შესაძლოა გამოყენებულ იქნას ატფ-ის წარმოსაქმნელად. (ენერგიის დანარჩენი ნაწილი გამოთავისუფლდება სითბოს სახით).*

ციასთან: წყალბადსა და ჟანგბადს შორის წყლის წარმოქმნით მიმდინარე რეაქცია **(სურათი 9.5 ა)**. შეურიეთ H_2 და O_2, ენერგიის აქტივირებისათვის გამოიყენეთ წაპერწკალი და გაზები შეაერთეთ ფეთქებადად. აფეთქება ენერგიის გამოყოფას წარმოადგენს, როცა წყალბადის ელექტრონები უფრო ახლოს მიუახლოვდებიან ჟანგბადის ელექტრონეგატიურ ატომებს. უჯრედული სუნთქვა ასევე აახლოებს წყალბადსა და ჟანგბადს წყლის წარმოსაქმნელად, მაგრამ აქ 2 მნიშვნელოვანი განსხვავებაა: პირველი, უჯრედული სუნთქვის დროს, ჟანგბადთან მორეაგირე წყალბადი ორგანული მოლეკულიდან წარმოიქმნება და არა წყალბადის მოლეკულისაგან (H_2). მეორე, სუნთქვა ელექტრონთა გადატანის ჯაჭვს იყენებს რათა ერთი ფეთქებადი რეაქციის სანაცვლოდ, ელეტქრონთა ჟანგბადზე გადატანის პროცესი დაშალოს რამოდენიმე ენერგია-გამომათავისუფლებელ საფეხურად, **(სურათი9.5 ბ)**. გადამტანი ჯაჭვი შედგება რამოდენიმე მოლეკულისაგან, უმეტესად ცილებისაგან, რომლებიც ჩაშენებულია მიტოქონდრიის შიდა მემბრანაში. საკვებიდან ამოღებული ელექტრონები NADH-ის ფორმით გადაიტანებიან „წვერისაკენ“ — ჯაჭვის მაღალენერგიული თავისაკენ. „ფსკერზე“— დაბალენერგიულ ბოლოზე, ჟანგბადი ამ ელექტრონებს მიიზიდავს წყალბადის ბირთვთან ერთად და წარმოქმნის წყალს.

NAD-იდან ჟანგბადზე ელექტრონების გადატანა ეგზოთერმული პროცესია და თავისუფალი ენერგიის სხვაობა უდრის -53კკალ/მოლი (-222 კჯ/მოლი). იმის მაგივრად, რომ ეს ენერგია ერთ ფეთქებად საფეხურზე გამოთავისუფლდეს და ტყუილუბრალოდ დაიხარჯოს, ელექტრონები ეშვებიან ჯაჭვის დაღმავალი მიმართულებით, ერთი მატარებელი მოლეკულიდან შემდეგისაკენ, ყოველ მომდევნო საფეხურზე ენერგიის მცირე ნაწილის დაკარგვით, სანამ საბოლოოდ ჟანგბადს არ მიაღწევენ, ანუ ელექტრონების უკანასკნელ აქცეპტორს, რომელსაც ელექტრონების მიმართ ძალიან მაღალი თვისობა გააჩნია. ელექტრონის გადამტანი ყოველი „დაღმავალი“ მოლეკულა უფრო ელექტროუარყოფითია, ვიდრე მისი „აღმავალი“ მეზობელი. ამრიგად, საკვებიდან NAD^+-ით ამოღებული ელექტრონები, ელექტრონთა გადამტან ჯაჭვში ენერგიის გრადიენტს ამცირებენ ელექტროუარყოფით ჟანგბადის ატომში უფრო სტაბილური ადგილის დასაკავებლად. სხვანაირად, ჟანგბადი ელექტრონებს ეწევა ჯაჭვის ქვედა ნაწილისაკენ ენერგიის-მომცემი ვარდნის ფორმით, რომელიც სიმძიმის ძალის მიერ საგნების დაღმავალი მიმართულებით მიზიდვის ანალოგიურია.

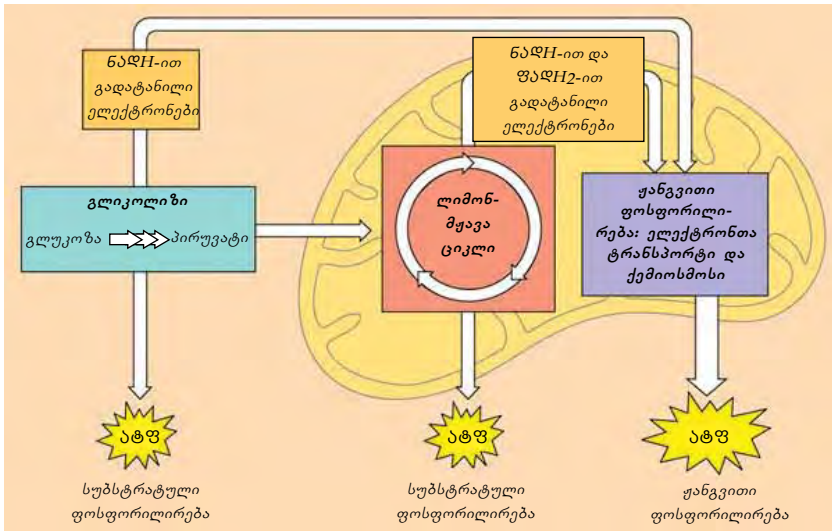
ამრიგად, უჯრედული სუნთქვის პროცესში, ელექტრონები მოძრაობენ შემდეგი „დაღმავალი“ მარშრუტით: საკვები → NAD → ელექტრონთა გადამტანი ჯაჭვი → ჟანგბადი. მოგვიანებით, ამ თავში თქვენ უფრო მეტს შეისწავლით იმის შესახებ, თუ როგორ იყენებს უჯრედი ამ ელექტრონების ეგზოთერმული ვარდნის პროცესში გამოთავისუფლებულ ენერგიას ატფ-ის მარაგის აღსადგენად.

ახლა, რადგან უჯრედული სუნთქვის მთავარი ჟანგვა-აღდგენითი მექანიზმები განვიხილეთ, მოდით მთლიანად პროცესს შევხედოთ.

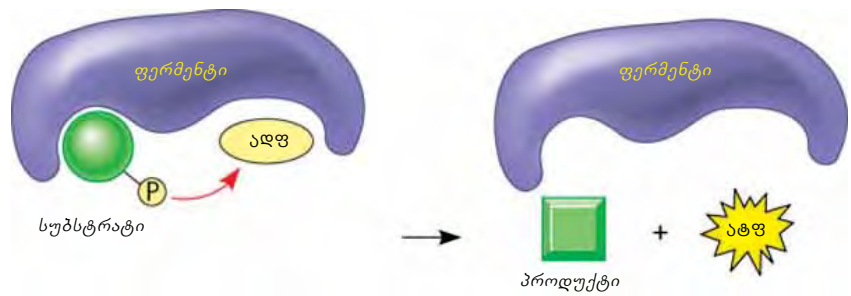
უჯრედული სუნთქვის პროცესის საფეხურები: წინამიმოხილვა

სუნთქვა არის სამი მეტაბოლური საფეხურის ერთობლივი ფუნქცია:

1. გლიკოლიზი (თავში გამოსახული იქნება მომწვანო-მოლურჯო ფერით)
2. ლიმონმჟავა ციკლი (თავში გამოსახული იქნება ნარინჯისფერ-ვარდისფერით)
3. ჟანგვითი ფოსფორილირება: ელექტრონთა ტრანსპორტი და ქემიოსმოსი (თავში გამოსახული იქნება იისფერით).



◀ *სურათი 9.6* **უჯრედული სუნთქვის განხილვა.** *გლიკოლიზის პროცესში, გლუკოზის თითოეული მოლეკულა იხლიჩება ნაერთ პირუვატის 2 მოლეკულად. პირუვატი აღწევს მიტოქონდრიაში, სადაც ლიმონმჟავა ციკლში იჟანგება ნახშირორჟანგამდე. ნადH-ს და მის მსგავს კოფერმენტ ფადH2-ს გლუკოზიდან ამოღებული ელექტრონები გადააქვს ელექტრონთა გადამტან ჯაჭვზე, რომელიც მიტოქონდრიის შიდა მემბრანაშია ჩაშენებული. ჟანგვითი ფოსფორილირების შედეგად, ელექტრონთა გადამტანი ჯაჭვი ქიმიურ ენერგიას ისეთ ფორმაში გარდაქმნის, რომელიც ქემიოსმოსად წოდებულ პროცესში ატფ-ის სინთეზისათვის გამოიყენება.*



◀ *სურათი 9.7* **სუბსტრატული ფოსფორილირება.** *ზოგი ატფ წარმოიქმნება ორგანული მოლეკულიდან ფოსფატური ჯგუფის უშუალოდ, ფერმენტულად ატფ-ზე გადატანით.*

ტექნიკურად განმარტებულია, რომ უჯრედული სუნთქვა მოიცავს მხოლოდ იმ პროცესებს, რომლებიც ჟანგბადს (O_2) საჭიროებენ: ლიმონმჟავა ციკლი და ჟანგვითი ფოსფორილირება. რადგან უჯრედთა უმეტესობა, რომლებიც ენერგიას გლუკოზიდან წარმოქმნიან, წორედ გლიკოლიზს იყენებენ ლიმონმჟავა ციკლის საწყისი მასალის წარმოსაქმნელად, ჩვენ მასში ვრთავთ გლიკოლიზსაც, თუმცა ის არ საჭიროებს O_2-ს,

როგორც ნაჩვენებია **9.6 სურათზე**, უჯრედული სუნთქვის პირველი ორი საფეხური, გლიკოლიზი და ლიმონმჟავა ციკლი, წარმოადგენენ კატაბოლური მიმოცვლის გზებს, რომლებიც გლუკოზას და სხვა ორგანულ საწვავს შლიან. გლიკოლიზი, რომელიც ციტოზოლში მიმდინარეობს, დეგრადაციის პროცესს იწყებს გლუკოზის გახლეჩით 2 მოლეკულა პირუვატად. ლიმონმჟავა ციკლი, რომელიც მიტოქონდრიულ მატრიქსში მიმდინარეობს, გლუკოზის დაშლის პროცესს ასრულებს პირუვატის წარმოებულის ნახშირორჟანგამდე დაჟანგვით. ასე, რომ სუნთქვის შედეგად წარმოქმნილი ნახშირორჟანგი, დაჟანგული ორგანული მოლეკულის ფრგმენტს წარმოადგენს. გლიკოლიზისა და ლიმონმჟავა ციკლის ზოგიერთი საფეხური ჟანგვა-აღდგენით რეაქციას წარმოადგენს, რომელშიც დეჰიდროგენაზული ფერმენტები ელექტრონებს გადაიტანენ სუბსტრატებიდან $НАД^+$ -ზე და წარმოქმნიან ნადH-ს. სუნთქვის პროცესის მესამე საფეხურზე, ელექტრონთა გადამტანი ჯაჭვი ელექტრონებს ღებულობს პირველი ორი საფეხურის დაშლის პროდუქტებიდან (ყველაზე ხშირად ნადH-ით) და ამ ელექტრონებს გადასცემს ერთი მოლეკულიდან მეორეს. ჯაჭვის ბოლოში, ელექტრონები უერთდება მოლეკულურ ჟანგბადს და წყალბადის იონებს (H^+) და წარმოიქმნება წყალი **(იხ. სურათი 9.5 ბ)**. ჯაჭვის ყოველ საფეხურზე გამოთავისუფლებული ენერგია ინახება ისეთი ფორმით, რომ მიტოქონდრიას შეუძლია ის გამოიყენოს ატფ-ის წარმოსაქმნელად. ატფ-ის სინთეზის ამ ხერხს ჟანგვითი ფოსფორილირება ეწოდება, რადგან მას ელექტრონთა გადამტანი ჯაჭვის ჟანგვა-აღდგენითი რეაქციები ამარაგებს ენერგიით.

მიტოქონდრიის შიდა მემბრანა არის ელექტრონთა ტრანსპორტისა და ქემიოსმოსის ადგილი, პროცესებისა, რომლებიც ერთად წარმოადგენენ ჟანგვითი ფოსფორილირებას. სუნთქვის შედეგად წარმოქმნილი ატფ-ის 90% სწორედ ჟანგვითი ფოსფორილირების შედეგად მიიღება. ატფ-ის უფრო მცირე რაოდენობა წარმოიქმნება უშუალოდ გლიკოლიზისა და ლიმონმჟავა ციკლის რამოდენიმე რეაქციაში, სუბსტრატული ფოსფორილირების **(სურათი 9.7)** სახელით ცნობილი მექანიზმით. ატფ-ის სინთეზი ამ ხერხით მაშინ მიმდინარეობს, როდესაც ფოსფატური ჯგუფი ფერმენტს სუბსტრატის მოლეკულიდან გადააქვს ადფ-ზე, ნაცვლად იმისა, რომ არაორგანული ფოსფორი დაამატოს ადფ-ს, როგორც ეს ხდება ჟანგვითი ფოსფორილირების დროს. „სუბსტრატის მოლეკულად“ აქ იწოდება ორგანული მოლეკულა, რომელიც წარმოიქმნება გლუკოზის კატაბოლიზმის პროცესში.

ნახშირორჟანგამდე და წყლამდე დაშლილი გლუკოზის ერთ მოლეკულაზე უჯრედი 38 მოლეკულა ატფ-ს წარმოქმ-

ნის, რომელთაგან თოთიეული 7.3 კკალ/მოლი თავისუფალ ენერგიას შეიცავს. სუნთქვის პროცესი მეტად ძვირფასია ენერგეტიკული თვალსაზრისით ერთ მოლეკულა გლუკოზაზე გაანგარიშებით (686კკალ/მოლი). ამიტომ უჯრედისათვის გაცილებით უფრო პრაქტიკულია მასზე მუშაობა.

ეს წინამიმოხლივა წარმოდგენას გვიქმნის იმაზე, თუ როგორ არიან მორგებული უჯრედული სუნთქვის მთლიან პროცესზე გლიკოლიზი, ლიმონმჟავა ციკლი და ჟანგვითი ფოსფორილირება. ჩვენ ახლა მზად ვართ იმისათვის, რომ უფრო ახლოს განვიხილოთ სუნქთვის ამ სამი საფეხურიდან თითოეული.

კონცეფცია შემოწმება 9.1

1. მოცემულ ჟანგვა-აღდგენით რეაქციაში რომელი ნაერთი იჟანგება და რომელი აღდგება?
2. $C_4H_6O_5 + НАД^+ \rightarrow C_4H_4O_5 + НАДН + H^+$

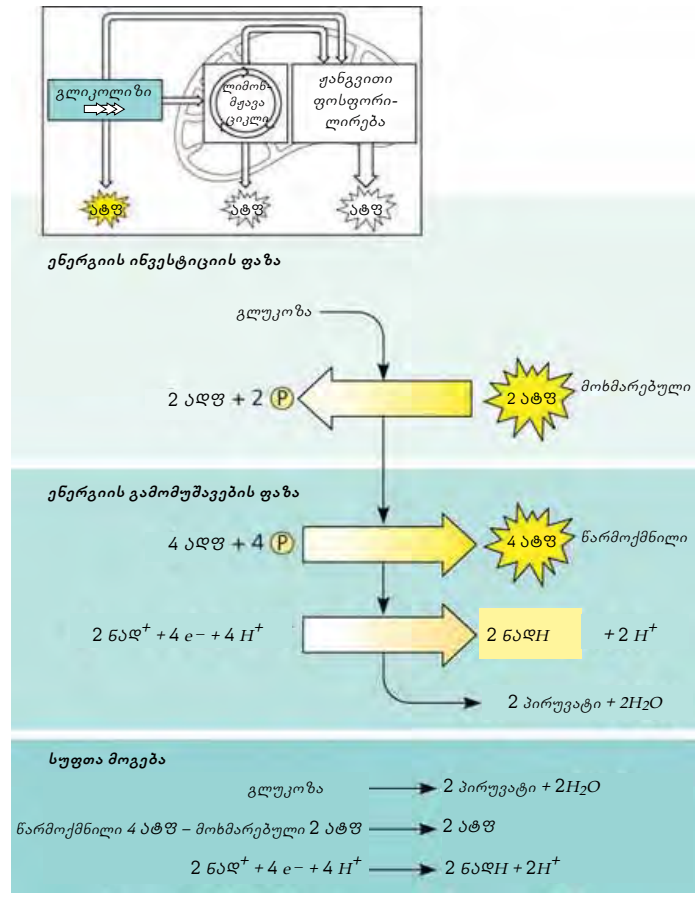
კონცეფცია 9.2

გლიკოლიზი ქიმიურ ენერგიას აგროვებს გლუკოზის პირუვატამდე დაჟანგვით

სიტყვა *გლიკოლიზი* ნიშნავს „შაქრის გახლეჩას“ და ეს ზუსტად ასახავს იმას, რაც ხდება მიმოცვლის ამ გზის დროს. გლუკოზა, ექვსნახშირბადიანი შაქარი, იხლიჩება ორ სამნახშირბადიან შაქრად. ეს უფრო მცირე შაქრები შემდგომში იჟანგებიან და მათი ატომები ისე გადანაწილდებიან რომ წარმოქმნან 2 მოლეკულა პირუვატს. (პირუვატი არის პიროყურძნის მჟავას იონური ფორმა).

როგორც შემდგომ 2 ფურცელზე განთავსებულ **9.8 სურათზეა** შეჯამებული და **9.9 სურათზე** ახსნილი, გლიკოლიზი შეიცავს 10 საფეხურს, რომლებიც შეიძლება 2 სტადიად გაიყოს. ენერგიის დაბანდების (ინვესტირების) სტადიაზე უჯრედი АТФ-ის 2 მოლეკულას ხარჯავს. ამ ინვესტიციის გადახდა დივიდენტებით ხდება ენერგიის გაცემის (გადახდის) სტადიაზე, როცა АТФ წარმოიქმნება სუბსტრატული ფოსფორილირებით და $НАД^+$ აღდგება НАДН-მდე საკვების (ამ შემთხვევაში გლუკოზა) დაჟანგვისას გამოთავისუფლებული ელექტრონებით. გლუკოზის ერთი მოლეკულიდან გლიკოლიზის პროცესში მიღებული საბოლოო ენერგია შეადგენს 2 АТФ-ს დამატებული 2 НАДН.

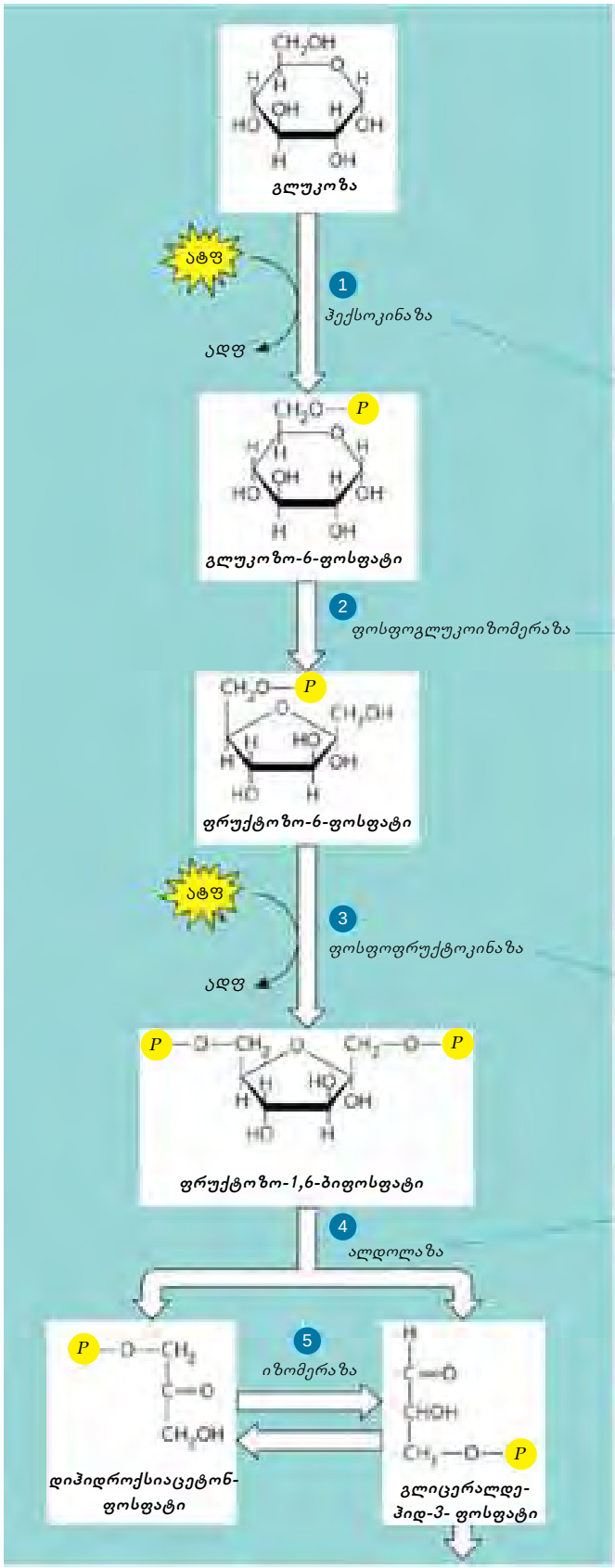
9.9 სურათზე ყურადღება მიაქციეთ, რომ გლუკოზაში თავდაპირველად არსებული ნახშირბადის ატომები, პირუვატის 2 მოლეკულაში აღირიცხება. გლიკოლიზის პროცესში არც ერთი CO_2 არ გამოიყოფა. გლიკოლიზი მიმდინარეობს როგორც ჟანგბადიან, ისე უჟანგბადო არეში. მაგრამ, თუ კი არეში O_2 არის წარმოდგენილი, პირუვატსა და НАДН-ში შენახული ქიმიური ენერგია შეიძლება ამოღებულ იქნას ლიმონმჟავა ციკლითა და ჟანგვითი ფოსფორილირებით, შესაბამისად.

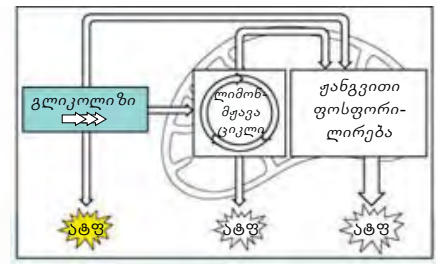


▲ *სურათი 9.8* **ენერგიის მოხმარება და გამომუშავება გლიკოლიზის პროცესში.**

კონცეფცია შემოწმება 9.2

1. გლიკოლიზის პროცესში ჟანგვა-აღდგენითი რეაქციის დროს (9.9 ნახატზე მე-6 საფეხური) რომელი მოლეკულა მოქმედებს, როგორც დამჟანგავი აგენტი? აღმდგენელი აგენტი?





სურათი 9.9 გლიკოლიზის უფრო დაწვრილებით გაცნობა. მარჯვნივ არსებული საორიენტაციო დიაგრამა გლიკოლიზს აკავშირებს სუნთქვის სრულ პროცესთან. მთავარ დიაგრამაზე გამოსახულ ქიმიურ დეტალების გავლენით, თქვენს წარმოდგენას გლიკოლიზზე ნუ შემოფარგლავთ როგორც მხოლოდ ატფ-ისა და ნადH-ის წყაროზე.

ენერგიის ინვესტიციის ფაზა

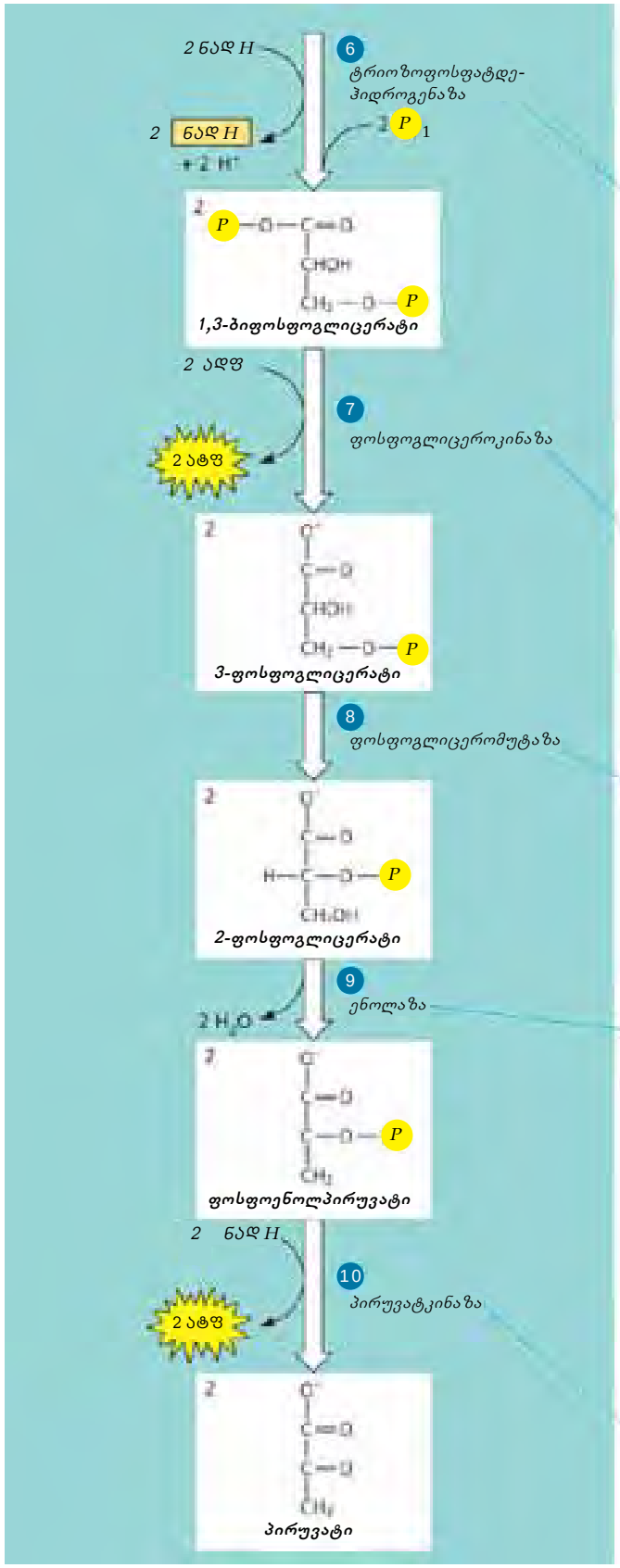
1 გლუკოზა ხვდება უჯრედში და ფოსფორილირდება ფერმენტ ჰექსოკინაზათი, რომელსაც ფოსფატის ჯგუფი გადააქვს ატფ-იდან შაქარზე. ფოსფატის ჯგუფის მუხტი შაქარს იჭერს უჯრედში, რადგან პლაზმური მემბრანა იონების გაუმტარია. ფოსფორილირება გლუკოზას ასევე ქიმიურად უფრო აქტიურს ხდის. ამ დიაგრამაზე, ფოსფატის ჯგუფის ან ელექტრონთა წყვილის გადატანა ერთი მორეაგირე ნაერთიდან მეორეზე გამოსახულია შეწყვილებული ისრებით :

2 გლუკოზო-6-ფოსფატი გადაეწყობა საკუთარ იზომერად, ფრუქტოზო-6-ფოსფატად.

3 ამ ფერმენტს ფოსფატის ჯგუფი ატფ-იდან გადააქვს შაქარზე, გლიკოლიზის პროცესში მეორე მოლეკულა ატფ-ის ჩადებით (გახარჯვით). აქამდე, 2 ატფ დაიხარჯა. მოპირდაპირე ბოლოზე არსებული ფოსფატის მოლეკულის გამო, შაქარი ახლა უკვე მზად არის შუაზე გასახლეჩად. ეს არის გლიკოლიზის რეგულაციის საკვანძო საფეხური ; ფოსფოფრუქტოკინაზა ალოსტერულად რეგულირდება ატფ-ისა და მისი პროდუქტების მიერ.

4 ეს არის რეაქცია, რომლის გამოც გლიკოლიზმა მიიღო თავისი სახელწოდება. ფერმენტის მოლეკულა ხლეჩს შაქრის მოლეკულას 2 განსხვავებულ სამნახშირბადიან შაქრად : დიჰიდროქსიაცეტონფოსფატად და გლიცერალდეჰიდ-3-ფოსფატად. ეს ორი შაქარი ერთმანეთის იზომერები არიან.

5 იზომერაზა აკატალიზებს ორ სამნახშირბადიან შაქარს შორის შექცევად გარდაქმნას. ეს რეაქცია უჯრედში წონასწორობას ვერასოდეს აღწევს, რადგან გლიკოლიზის შემდგომი ფერმენტი სუბსტრატად მოიხმარს მხოლოდ გლიცერალდეჰიდ-3-ფოსფატს (და არა დიჰიდროქსიაცეტონ ფოსფატს). ეს წონასწორობას გადახრის გლიცერალდეჰიდ-3-ფოსფატის მიმართულებით, რომელიც წარმოქმნისთანავე შორდება. ასე, რომ საბოლოო შედეგი მე-4 და მე-5 საფეხურებისა არის ექვსნახშირბადიანი შაქრის გახლეჩა 2 მოლეკულა გლიცერალდეჰიდ-3-ფოსფატად. თითოეული მათგანი პროგრესირებს გლიკოლიზის დარჩენილ საფეხურებზე.



ენერგიის გამომუშავების ფაზა

6 *ეს ფერმენტი გლიცერალდეჰიდ-3- ფოსფატის დაკავშირებით თავის აქტიურ ცენტრში აკატალიზებს 2 თანამიმდევრულ რეაქციას. პირველი, შაქარი იჟანგება ელექტრონებისა და H+-ის გადატანით ნად+-ზე, და წარმოიქმნება ნადH (ჟანგვა-აღდგენის რეაქცია). ეს რეაქცია ძლიერ ეგზოთერმულია და ფერმენტი გამოყოფილი ენერგიის გამოყენებით ფოსფატის ჯგუფს მიაბამს დაჟანგულ სუბსტრატზე და წარმოქმნის ძლიერ მაღალი პოტენციური ენერგიის მქონე პროდუქტს. ფოსფატის წყაროს წარმოადგენს არაორგანული ფოსფორის იონების მარაგი, რომელიც მუდამ იმყოფება ციტოზოლში. ყურადრება მიაქციეთ, რომ ენერგიის გამომუშავების ფაზაში კოეფიციენტი 2 ყველა მოლეკულას უდგას წინ. ეს საფეხურები მიმდინარეობენ მას შემდეგ რაც გლუკოზა ორ სამნახშირბადიან შაქრად გაიხლიჩება. (მე-4 საფეხური).*

7 *გლიკოლიზი წარმოქმნის ატფ-ის გარკვეულ რაოდენობას სუბსტრატული ფოსფორილირების გზით. წინა საფეხურზე დამატებული ფოსფორის ჯგუფი გადაიტანება ადფ-ზე ეგზოთერმული რეაქციის შედეგად. გლიკოლიზის პროცესში ჩართულიგლუკოზის თითოეული მოლეკულისათვის, მე-7 საფეხური წარმოქმნის 2 ატფ-ს, რადგან ყოველი პროდუქტი შაქრის გახლეჩის საფეხურის შემდეგ (მე-4 საფეხური), ორმაგდება. გაიხსენეთ, რომ 2 ატფ იყო ჩადებული შაქრის გასახლეჩად მოსამზადებლად. ატფ-ის ეს ვალი, ახლა გადაიხდება. გლუკოზა გარდაიქმნება 2 მოლეკულა 3-ფოსფოგლიცერატად, რომელიც შაქარი არ არის. შაქრების დამახასიათებელი კარბონილის ჯგუფი იჟანგება კარბოქსილის ჯგუფად (-COO-), ორგანული მჟავების დამახასიათებელი ნიშანი. შაქარი დაიჟანგა მე-6 საფეხურზე და ახლა დაჟანგვის შედეგად მიღებული ენერგია გამოიყენება ატფ-ის წარმოსაქმნელად.*

8 *შემდეგ, ეს ფერმენტი კვლავ დააბინავებს დარჩენილ ფოსფატის ჯგუფს. ეს საფეხური სუბსტრატს შემდეგი რეაქციისათვის ამზადებს.*

9 *ეს ფერმენტი სუბსტრატში წარმოქმნის ორმაგ ბმას წყლის მოლეკულის გამოყოფით, და იძლევა ფოსფოენოლპირუვატს (ფეპ). სუბსტრატის ელექტრონები ისე გადალაგდებიან, რომ დარჩენილი ფოსფატური ბმა ძალიან არასტაბილური ხდება და სუბსტრატს ამზადებს შემდგომი რეაქციისათვის.*

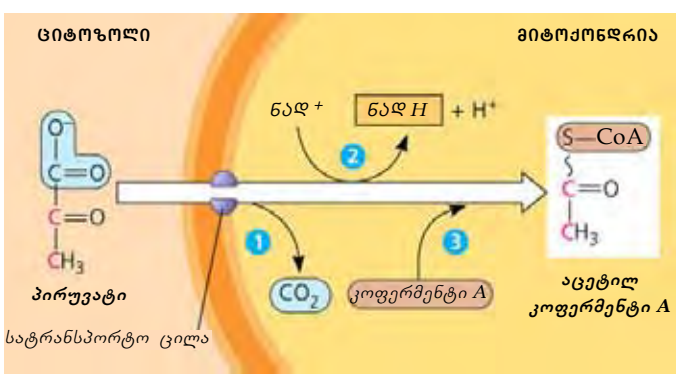
10 *გლიკოლიზის ბოლო რეაქცია კიდევ წარმოქმნის ატფ-ს ფოსფატის ჯგუფის ფეპ-დან ადფ-ზე გადატანით. ეს არის სუბსტრატული ფოსფორილირების მეორე მაგალითი. რადგან ეს საფეხური ორჯერ მიმდინარეობს თითოეული გლუკოზის მოლეკულისათვის, 2 ატფ წარმოიქმნება. ჯამში, გლიკოლიზი ენერგიის ინვესტირების ფაზაში (პირველი და მე-3 საფეხურები) მოიხმარს 2 ატფ-ს და წარმოქმნის 4 ატფ-ს ენერგიის გამომუშავების ფაზაში (მე-7 და მე-10 საფეხურები), 2 ატფ სუფთა მოგება მიიღება. გლიკოლიზი ატფ-ის ინვესტიციას 100%-ით იხდის. დამატებითი ენერგია ინახება მე-6 საფეხურზე ნადH-ში, რომელიც შეიძლება გამოყენებულ იქნას ატფ-ის წარმოსაქმნელად ჟანგვითი ფოსფორილირების გზით, თუკი არეში ჟანგბადი არსებობს. გლუკოზა იხლიჩება და იჟანგება პირუვატის 2 მოლეკულამდე, გლიკოლიზური გზის ბოლო პროდუქტი. თუკი ჟანგბადი არსებობს, პირუვატის ქიმიური ენერგია შეიძლება ამოღებულ იქნას ლიმონმჟავა ციკლით.*

კონცეფცია 9.3

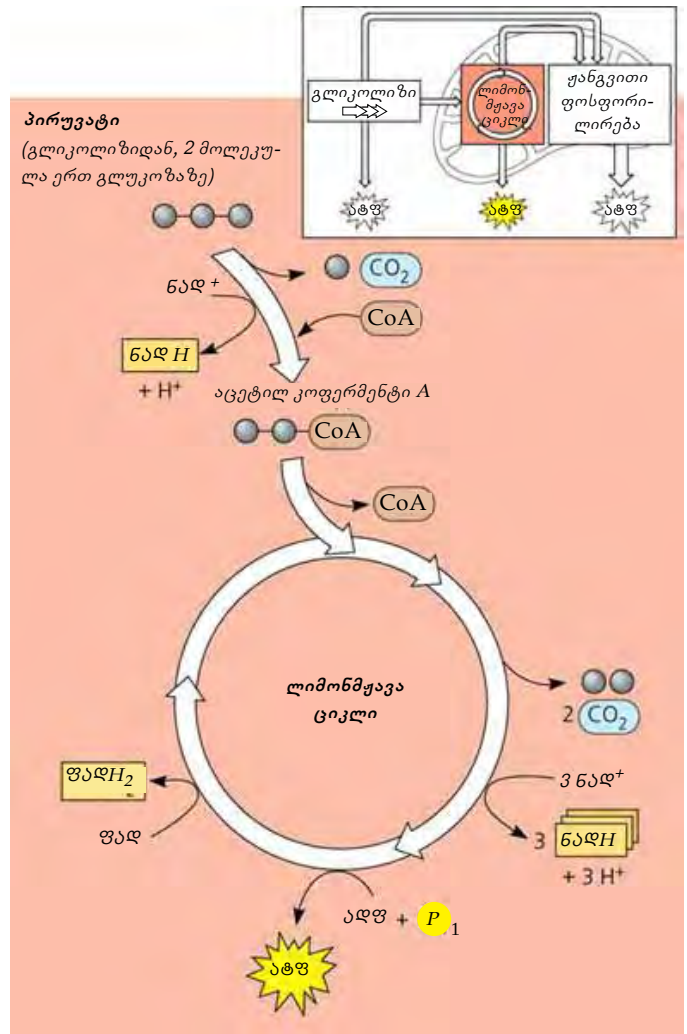
ორგანული მოლეკულების ენერგიის-მომცემი ჟანგვის პროცესი ლიმონმჟავა ციკლით მთავრდება

გლიკოლიზი გლუკოზაში შენახული ქიმიური ენერგიის მეოთხედზე ნაკლებს ათავისუფლებს. ენერგიის უმეტესი ნაწილი რჩება პირუვატის 2 მოლეკულაში. თუ კი არეში მოლეკულური ჟანგბადი არსებობს, პირუვატი შედის მიტოქონდრიაში, სადაც ლიმონმჟავა ციკლის ფერმენტები დაასრულებენ ორგანული საწვავის დაჟანგვას.

აქტიური ტრანსპორტის გზით მიტოქონდრიაში შესასვლელად პირუვატი ჯერ გარდაიქმნება ნაერთად, რომელსაც ეწოდება კოფერმენტი A, ან აცეტილ CoA (სურათი 9.10). გლიკოლიზისა და ლიმონმჟავა ციკლის დამაკავშირებელი ეს საფეხური მიმდინარეობს მულტიფერმენტული კომპლექსის მეშვეობით, რომელიც 3 რეაქციის კატალიზს ახდენს: ❶ პირუვატის კარბიქსილის ჯგუფი (—COO^-), რომელიც უკვე სრულად დაჟანგულია და ამგვარად, მცირე ქიმიური ენერგია აქვს, სცილდება და გარეთ გამოიყოფა როგორც CO_2-ის მოლეკულა. (ეს სუნთქვის პროცესში პირველი საფეხურია, რომელზეც CO_2 გამოიყოფა). ❷ დარჩენილი 2 ნახშირბადიანი ფრაგმენტი იჟანგება და წარმოიქმნება ნაერთი სახელწოდებით აცეტატი (ძმარმჟავას იონური ფორმა). გამოყოფილი ელექტრონები ფერმენტს გადააქვს НАД$^+$-ზე და ენერგია ინახება НАДН-ის ფორმით. ❸ საბოლოოდ, კოფერმენტი A, B ვიტამინიდან წარმოქმნილი გოგირდშემცველი ნაერთი, აცეტატს მიებმება არასტაბილური ბმით (კლაკნილი ხაზი 9.10 სურათზე), რაც



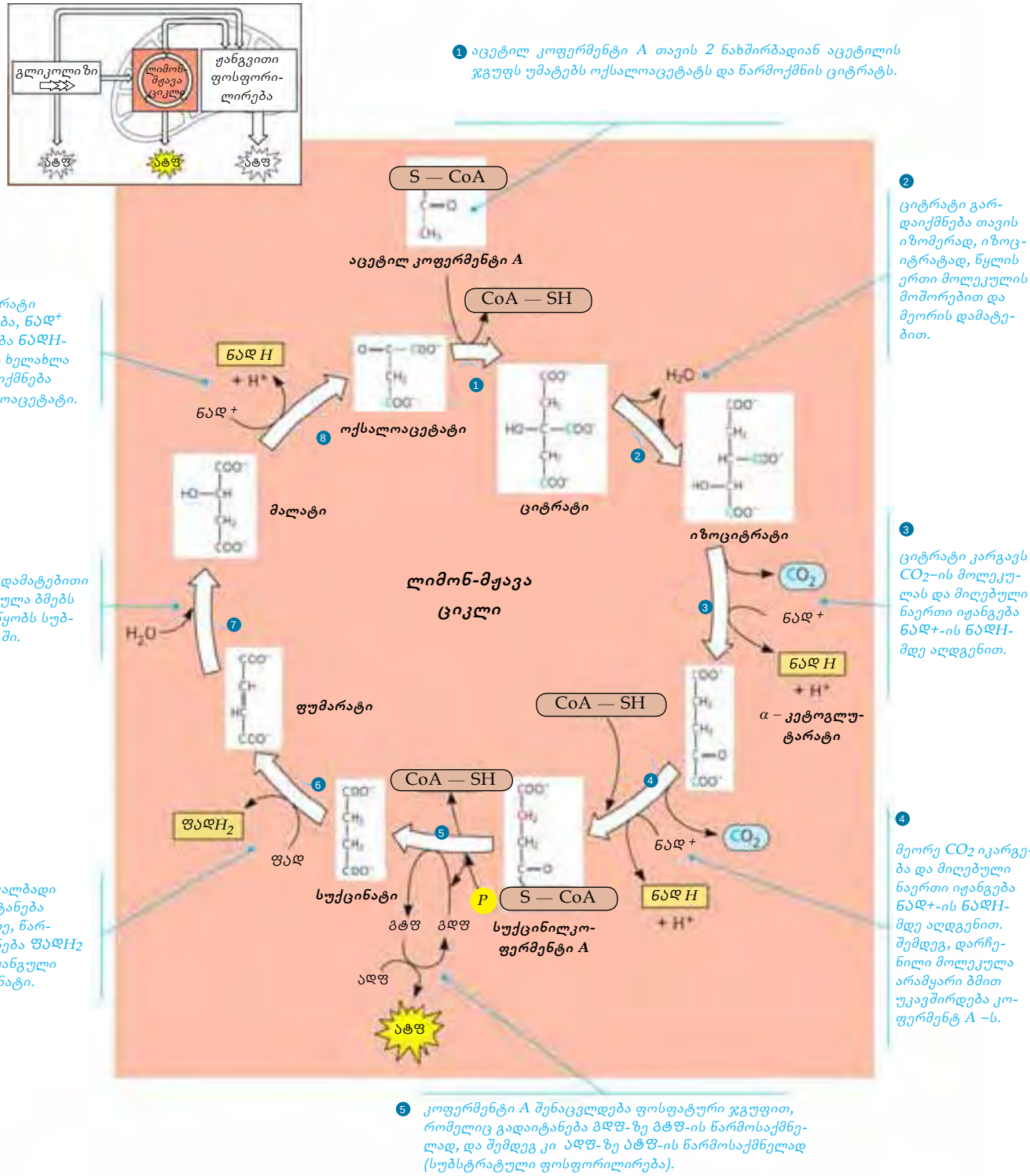
▲ *სურათი 9.10* ***პირუვატის გარდაქმნა აცეტილ კოფერმენტ A-დ, კავშირი გლიკოლიზსა და ლიმონმჟავა ციკლს შორის.*** *რადგან პირუვატი არის დამუხტული მოლეკულა, მას შეუძლია მიტოქონდრიაში შეაღწიოს აქტიური ტრანსპორტის მეშვეობით, სატრანსპორტო ცილის დახმარებით. შემდეგ, რამოდენიმე ფერმენტისაგან შედგენილი კომპლექსი (პირუვატდეჰიდროგენაზული კომპლექსი) აკატალიზებს სამ საფეხურს, რომლებიც შემდეგ არის აღწერილი ტექსტში. აცეტილ კოფერმენტ A-ს აცეტილის ჯგუფი, ლიმონმჟავა ციკლში ერთვება. CO^2–ის მოლეკულა დიფუზირდება უჯრედის გარეთ.*



▲ *სურათი 9.11* ***ლიმონმჟავა ციკლის მიმოხილვა.*** *გლუკოზის თითოეულ ფუძეზე დანახარჯისა და მოგების დასაანგარიშებლად 2-ზე გამრავლება იმიტომ ხდება, რომ გლუკოზის თითოეული მოლეკულა გლიკოლიზის პროცესში იხლიჩება პირუვატის 2 მოლეკულად.*

აცეტილის ჯგუფს (მიბმული აცეტატი) ძლიერ რეაქციის უნარიანს ხდის. ამ ქიმიური სამზადისის პროდუქტი აცეტილ CoA, ახლა მზად არის თავისი აცეტილის ჯგუფის ლიმონმჟავა ციკლში შემდგომი დაჟანგვისათვის ჩასართავად,.

ლიმონმჟავა ციკლს ასევე უწოდებენ სამნახშირბადიანი მჟავების ციკლს, ან კრებსის ციკლს, ეს უკანასკნელი გერმანელ-ინგლისელი მეცნიერის ჰანს კრებსის პატივსაცემად. მან ეს ციკლი 1930-იან წლებში აღმოაჩინა. ციკლი მოქმედებს, როგორც მეტაბოლური ღუმელი, რომელიც პირუვატიდან წარმოქმნილ ორგანულ საწვავს ჟანგავს. 9.11 სურათზე შეჯამებულია შესვლა (დატვირთვა) და გამოშვება, როცა პირუვატი იშლება 3 მოლეკულა CO_2-ად, პირუვატის აცეტილ CoA-დ გარდაქმნის დროს გამოყოფილი CO_2-ის ჩათვლით. ციკლის ერთი ბრუნის დროს წარმოიქმნება 1 მოლეკულა АТФ სუბსტრატული ფოსფორილირებით, ხოლო ქიმიური ენერ-



▲ *სურათი 9.12* **ლიმონმჟავა ციკლის უფრო დეტალური გაცნობა.** *ქიმიურ სტრუქტურებში, წითელი შრიფტი კვალდაკვალ მიყვება იმ 2 ნახშირბადის ატომის ბედისწერას, რომლებიც ციკლში ხვდებიან აცეტილ კოფერმენტ A-დან (პირველი)საფეხური, და ლურჯი შრიფტი მიუთითებს იმ 2 ნახშირბადზე, რომლებიც ციკლს ტოვებენ CO2–ის ფორმით მე-3 და მე-4 საფეხურებზე. (წითელი მონიშვნა მხოლოდ მე-5 საფეხურამდე მიდის, თქვენ შეგიძლიათ გააგრძელოთ იმ ნახშირბადების კვალდაკვალ მიყოლა). ყურადრება მიაქციეთ, რომ ნახშირბადის ის ატომები რომლებიც ციკლში ხვდებიან აცეტილ კოფერმენტ A-დან, პირველივე ბრუნის განმავლობაში არ ტოვებენ ციკლს. ისინი ციკლში რჩებიან, მომდევნო ბრუნის დროსაც, მას შემდეგ რაც აცეტილის მეორე ჯგუფი ემატება, ისინი განსხვავებულ მდებარეობებს იკავებენ მოლეკულებში. ამის შედეგად, ოქსალოაცეტატი, რომელიც მე-8 საფეხურზე აღდგება, ყოველთვის ნახშირბადის განსხვავებული ატომებისაგან შედგება. ლიმონმჟავა ციკლის ყველა ფერმენტი მოთავსებულია მიტოქონდრიულ მატრიქსში. გამონაკლისია ფერმენტი, რომელიც აკატალიზებს მე-6 საფეხურს, იგი მოთავსებულია მიტოქონდრიის შიდა მემბრანაში. კარბონილის მჟავები წარმოდგენილია იონიზირებულ მდგომარეობაში, როგორც —COO– , რადგან მიტოქონდრიული pH–ის პირობებში უპირატესად იონიზებული ფორმები არიან. მაგალითად, ციტრატი არის ლიმონის მჟავას იონიზებული ფორმა.*

გიის უმეტესი ნაწილი გადაიტანება НАД$^+$-სა და მონათესავე კოფერმენტ ФАД-ზე ჟანგვა-აღდგენითი რეაქციების დროს. აღდგენილ კოფერმენტებს НАДН და ФАДН$_2$, მაღალენერგეტიკული ელექტრონების ტვირთი გადააქვთ ელექტრონთა გადამტანი ჯაჭვისაკენ.

მოდით, ახლა ლიმონმჟავა ციკლი განვიხილოთ უფრო დეტალურად. ციკლს 8 საფეხური გააჩნია, რომელთაგან თითოეული სპეციფიური ფერმენტით კატალიზდება. 9.12 სურათზე თქვენ შეგიძლიათ დაინახოთ, რომ ლიმონმჟავა ციკლის ყოველ ბრუნზე 2 ნახშირბადი (წითელი) შედის აცეტილის ჯგუფის შედარებით აღდგენილი ფორმით (1-ლი საფეხური) და 2 განსხვავებული ნახშირბადი (ლურჯი) გადის CO2-ის სრულად დაჟანგული ფორმით (მე-3 და მე-4 საფეხურები). აცეტილ CoA-ს აცეტილის ჯგუფი ციკლში ჩაერთვება ნაერთ ოქსალოაცეტატთან გაერთიანებით და წარმოქმნის ციტრატს (1-ლი საფეხური). (ციტრატი არის ლიმონის მჟავას იონიზებული ფორმა, სწორედ ამის გამო ჰქვია ციკლს სახელი). შემდგომ 7 საფეხურზე ციტრატი იშლება და ისევ ოქსალოაცეტატი მიიღება. შწორედ, ოქსალოაცეტატის რეგენერაციის გამო, ეს პროცესი ციკლის სახეს ღებულობს.

ციკლში მოხვედრილი აცეტილის ყოველი ჯგუფისათვის 3 НАД$^+$ აღდგება НАДН-მდე (მე-3, მე-4 და მე-8 საფეხურები). მე-6 საფეხურზე ელექტრონები НАД$^+$-ზე კი არ გადაიტანება, არამედ ელექტრონთა განსხვავებულ აქცეპტორზე ФАД-ზე (ფლავინНАДენინდინუკლეოტიდი, რომელიც წარმოიშობა ვიტამინ რიბოფლავინიდან). ლიმონმჟავა ციკლის მე-5 საფეხურზე წარმოიქმნება ГТФ-ის მოლეკულა. ეს ხდება უშუალოდ სუბსტრატული ფოსფორილირებით და აღნიშნული საფეხური მსგავსია გლიკოლიზის იმ საფეხურებისა, რომელთა დროსაც АТФ წარმოიქმნება. ეს გტფ შემდგომში გამოიყენება АТФ-ის სინთეზისათვის და უშუალოდ მხოლოდ АТФ წარმოიქმნება ლიმონმჟავა ციკლში. სუნთქვის პროცესში გამოყოფილი АТФ-ის უმეტესი ნაწილი ჟანგვითი ფოსფორილირების დროს წარმოიქმნება, მაშინ როცა ლიმონმჟავა ციკლის დროს წარმოქმნილი НАДН და ФАДН$_2$ –ს რეალურად, ელექტრონები გადააქვთ საკვებიდან ელექტრონთა გადამტანი ჯაჭვისაკენ. ისინი პროცესს ამარაგებენ იმ ენერგიით, რომელიც ადფ-ის АТФ-ად გარდაქმნისათვის არის საჭირო. ჩვენ ამ პროცესს შემდგომ ნაწილში განვიხილავთ.

კონცეფცია შემოწმება 9.3

1. ლიმონმჟავა ციკლის ჟანგვა-აღდგენის რეაქციებიდან, ენერგიის ყველაზე დიდი რაოდენობა რომელ მოლეკულაში არის შენახული? ეს მოლეკულები როგორ გარდაქმნიან თავიანთ ენერგიას ისეთ ფორმაში, რომელიც АТФ-ის სინთეზისათვის გამოიყენება?
2. რომელი უჯრედული პროცესი წარმოქმნის იმ ნახშირორჟანგს, რომელსაც თქვენ ამოისუნთქავთ?

კონცეფცია 9.3

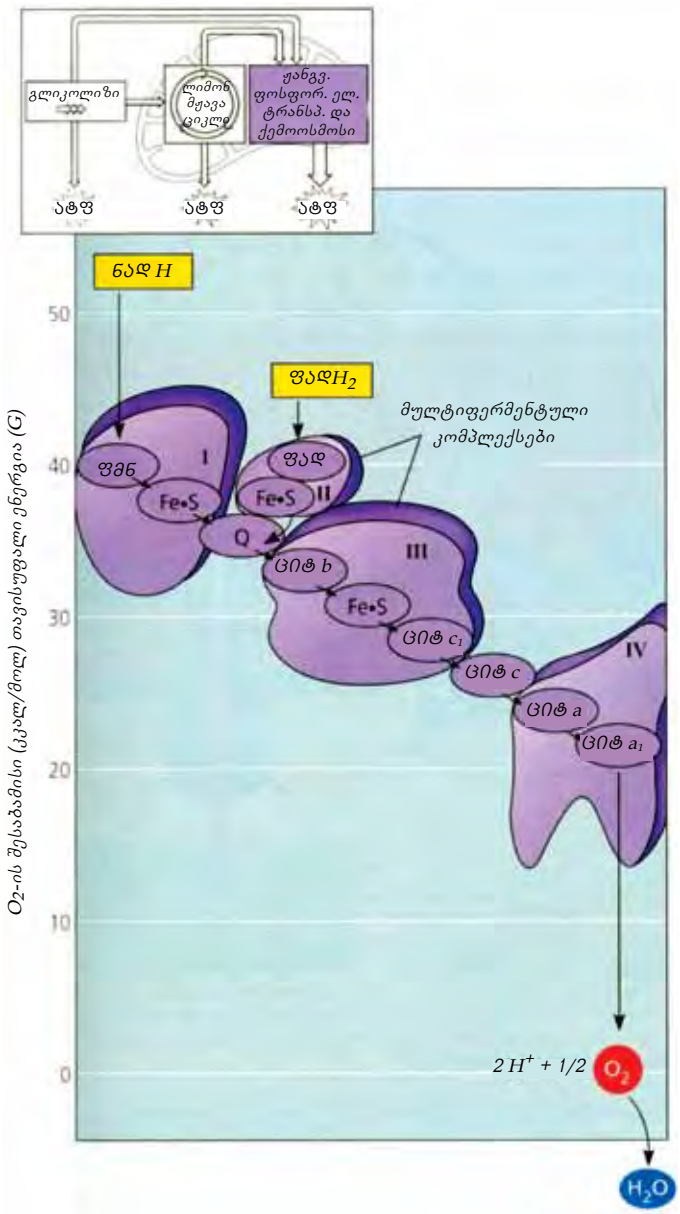
ჟანგვითი ფოსფორილირების დროს, ქიმიოსმოსი ელექტრონების ტრანსპორტს АТФ-ის სინთეზთან აწყვილებს

ამ თავში, ჩვენი ძირითადი მიზანია იმის შესწავლა, თუ როგორ აგროვებენ უჯრედები საკვების ენერგიას АТФ-ის სინთეზისათვის. სუნთქვის პროცესის აქამდე განხილულ მეტაბოლურ სტადიებში — გლიკოლიზი და ლიმონმჟავა ციკლი — გლუკოზის თითო მოლეკულიდან 4АТФ მოლეკულა წარმოიქმნება: აქედან 2АТФ გლიკოლიზში და 2АТФ ლიმონმჟავა ციკლში. მოცემულ ეტაპზე, НАДН-ის (და ФАДН$_2$-ის) მოლეკულებში იმყოფება საკვებიდან გამოყოფილი ენერგიის უმეტესი ნაწილი. აღნიშნული ელექტრონთა ესკორტი გლიკოლიზსა და ლიმონმჟავა ციკლს აკავშირებს ჟანგვითი ფოსფორილირების მექანიზმთან, რომელიც ელექტრონთა გადამტანი ჯაჭვით გამოთავისუფლებულ ენერგიას იყენებს АТФ-ის სინთეზისათვის. ამ ნაწილში თქვენ პირველ რიგში იმას შეისწავლით, თუ როგორ მუშაობს ელექტრონთა გადამტანი ჯაჭვი, შემდეგ კი, თუ როგორ აწყვილებს მიტოქონდრიის შიდა მემბრანა ელექტრონთა გადაადგილებას ჯაჭვის დაღმავალი მიმართულებით, АТФ-ის სინთეზთან.

ელექტრონთა ტრანსპორტის გზა

ელექტრონთა გადამტანი ჯაჭვი წარმოადგენს მიტოქონდრიის შიდა მემბრანაში განლაგებულ მოლეკულათა ნაკრებს. მიტოქონდრიის შიდა მემბრანა კრისტების სახით არის ჩაწყობილი და ეს მისი ზედაპირის ფართობს ზრდის. ამით კი თითოეულ მიტოქონდრიაში, ათასობით ჯაჭვისათვის არის უზრუნველყოფილი სივრცე. (კიდევ ერთხელ ვხედავთ, რომ სტრუქტურა შეესაბამება ფუნქციას). ჯაჭვის კომპონენტთა უმეტესობას წარმოადგენენ ცილები, რომლებიც მულტიცილოვან კომპლექსების სახით არიან წარმოდგენილი და დანომრილია I-დან IV-მდე. ამ ცილებთან მჭიდროდ არის დაკავშირებულია *პროსტეტული ჯგუფები,* არაცილოვანი კომპონენტები, რომლებსაც არსებითი მნიშვნელობა აქვთ ზოგიერთი ფერმენტის კატალიტური ფუნქციის გამოსავლენად.

9.13. სურათზე ნაჩვენებია ელექტრონთა გადამტან ჯაჭვში არსებული ელექტრონთა გადამტანების თანამიმდევრობა და თავისუფალი ენერგიის ვარდნა ელექტრონთა მოძრაობისას ჯაჭვის ბოლოსაკენ. ჯაჭვის გასწვრივ ელექტრონთა მოძრაობისას ელექტრონთა მატარებლების აღდგენილი და დაჟანგული ფორმები მონაცვლეობენ, იმის მიხედვით ისინი ელექტრონებს იღებენ თუ გასცემენ. ჯაჭვის თითოეული კომპონენტი აღდგება, როცა იგი ელექტრონებს იღებს თავისი „ზედა“ მეზობლისაგან, რომელსაც უფრო დაბალი თვისობა აქვს ელექტრონების მიმართ (ნაკლებად ელექტროუარყოფი-

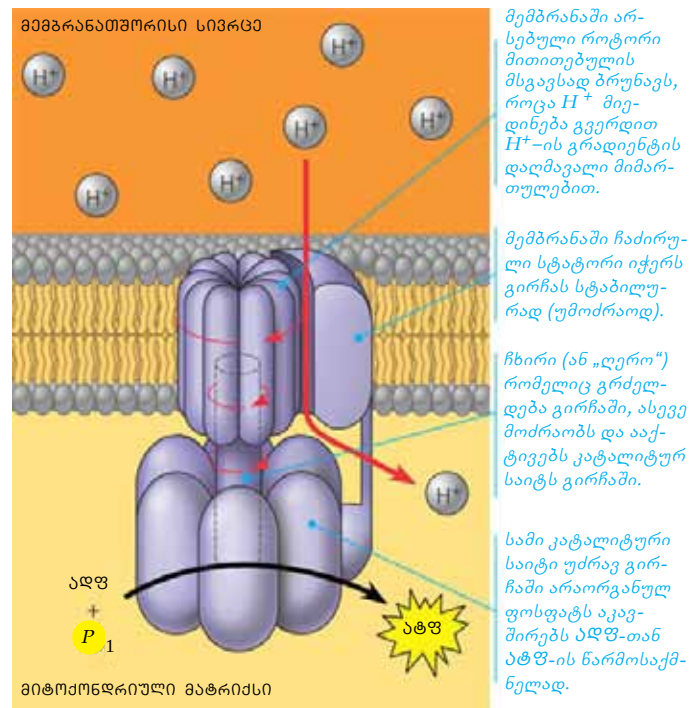


▲ *სურათი 9.13* ***ელექტრონთა გადაადგილების დროს თავისუფალი ენერგია იცვლება.*** *ნად-დან ჟანგბადისაკენ მოძრავი ელექტრონების სრული ენერგიის ხარჯვა (Δ) არის 53 კკალ/მოლ, მაგრამ ეს „ვარდნა“ ელექტრონთა გადამტან ჯაჭვში უფრო პატარა საფეხურების სერიებად არის დაყოფილი. (აქ ჟანგბადის ატომი წარმოდგენილია როგორც 1/2 O_2, იმის ხაზგასასმელად, რომ ელექტრონთა გადამტანი ჯაჭვი აღადგენს მოლეკულურ ჟანგბადს O_2-ს, და არა ჟანგბადის ინდივიდუალურ ატომს. ყოველი 2 ნადH მოლეკულისათვის, 1 მოლეკულა O_2 აღდგება 2 H_2O –მდე).*

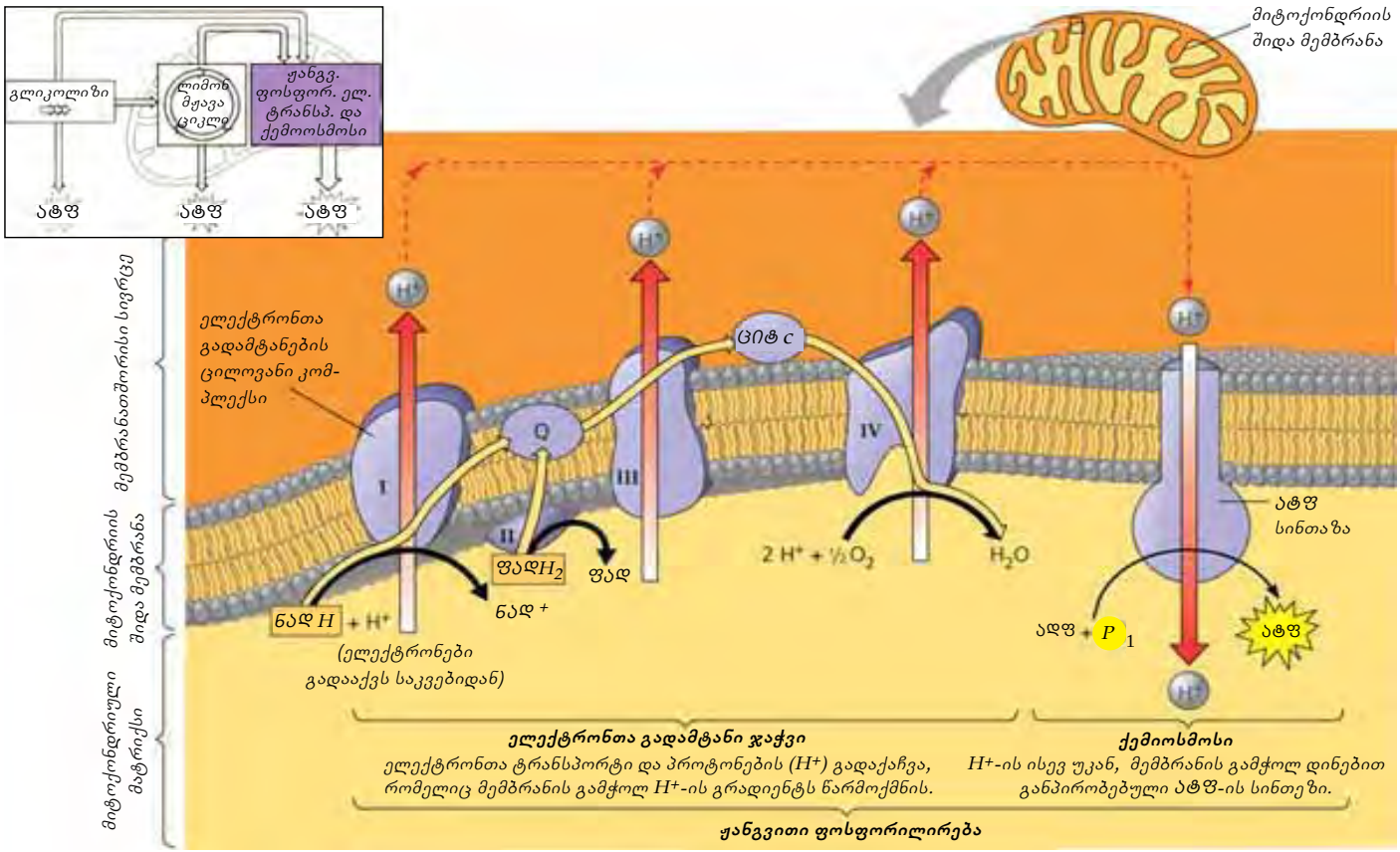
თია). შემდეგ იგი ისევ უბრუნდება თავის დაჟანგულ ფორმას, როცა იგი ელექტრონებს გადასცემს თავის „ქვედა“, უფრო მეტად ელექტროუარყოფით მეზობელს.

მოდით, ახლა უფრო დაწვრილებით განვიხილოთ ელექტრონთა გადამტანი ჯაჭვი **9.13 სურათზე**. გლიკოლიზისა და ლიმონმჟავა ციკლის დროს საკვებიდან ნად$^+$-ით ამოღებული ელექტრონები ნად H-იდან გადაიტანება ელექტრონთა გადამტანი ჯაჭვის პირველ მოლეკულაზე. ეს მოლეკულა ფლავოპროტეინია. მას ასე იმიტომ უწოდებენ, რომ მის პროსტეტულ ჯგუფს წარმოადგენს ფლავინ მონონუკლეოტიდი (ფმნ პირველ კომპლექსში). მომდევნო ჟანგვა-აღდგენით რეაქციაში პლავოპროტეინი უბრუნდება თავის დაჟანგულ ფორმას, რადგან ელექტრონებს გადასცემს რკინა-გოგირდოვან ცილას (Fe · S პირველ კომპლექსში). ეს უკანასკნელი ცილათა იმ ოჯახის ერთ-ერთი წარმომადგენელია, რომელშიც მჭიდროდ არის დაკავშირებული რკინა და გოგირდი. რკინა-გოგირდოვანი ცილა შემდეგ ელექტრონებს გადასცემს ნაერთს, რომელსაც უბიქინონი **(9.13 სურათზე)** ეწოდება. იგი მცირე ზომის ჰიდროფობურ მოლეკულას წარმოადგენს და ელექტრონთა გადამტანი ჯაჭვის ერთადერთი არაცილოვანი წევრია. უბიქინონი გარკვეულ კომპლექსებში კი არ ჩერდება მუდმივად, არამედ მემბრანაში გადაადგილების უნარით გამოირჩევა.

ჯაჭვში, უბიქინონსა და ჟანგბადს შორის არსებულ ელექტრონთა გადამტანების უმეტესობას წარმოადგენენ ცილები, რომელთაც ციტოქრომები ეწოდება. მათ პროსტეტულ ჯგუფს ჰემი წარმოადგენს. ჰემი შეიცავს რკინის ატომს, რომელიც ელექტრონებს იღებს და გასცემს. (იგი სისხლის წითელი უჯრედების ცილის, ჰემოგლობინის მოლეკულაში არსებული ჰემის ჯგუფის მსგავსია, მხოლოდ იმ განსხვავებით, რომ ჰემოგლობინის მოლეკულაში არსებულ რკინას გადააქვს



▲ *სურათი 9.14* ***ატფ სინთაზა, მოლეკულური წისქვილი.*** *ატფ სინთაზას ცილოვანი კომპლექსი მოქმედებს როგორც წისქვილი, რომელიც იმართება წყალბადის იონების ნაკადით. ეს კომპლექსი არსებობს ეუკარიოტების მიროქონდრიასა და ქლოროპლასტებში და პროკარიოტების პლაზმურ მემბრანაში. ატფ სინთაზას შემადგენელი ოთხი ნაწილიდან თითოეული შედგება რამოდენიმე პოლიპეპტიდური სუბერთეულისაგან.*

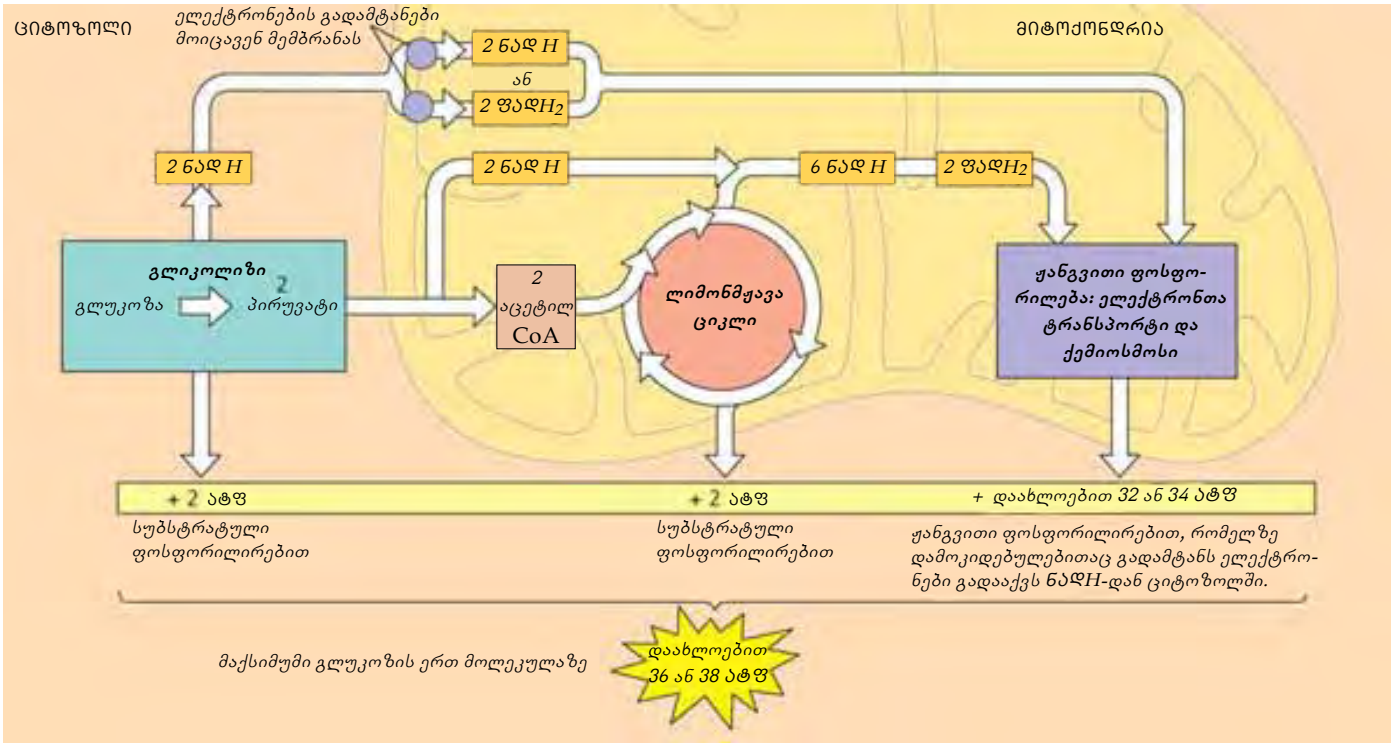


▲ *სურათი 9.15* ***ქემიოსმოსი ელექტრონთა გადამტან ჯაჭვს აუღლებს ატფ-ის სინთეზთან.*** *ნადH-ს და ფადH2-ს, გლიკოლიზისა და ლიმონმჟავა ციკლის დროს საკვებიდან ამოღებული მაღალი ენერგიის შემცველი ელექტრონები დაგააქვთ ელექტრონთა გადამტან ჯაჭვზე, რომელიც ჩაშენებულია მიტოქონდრიის შიდა მემბრანაში. ყვითელი ისარი კვალდაკვალ მიყვება იმ ელექტრონთა გადაადგილებას, რომლებიც საბოლოოდ ჟანგბადზე გადადიან ჯაჭვის „დაღმავალ“ ბოლოზე, წყლის წარმოსაქმნელად. როგორც სურათ 9.13-ზეა ნაჩვენები, ელექტრონთა გადამტანების უმეტესი ნაწილი, ჯაჭვში წარმოდგენილია 4 ჯგუფში. ორი მობილური გადამტანი, უბიქინონი (Q) და ციტოქრომი c (Cyt c), მემბრანის გასწვრივ სწრაფად მოძრაობს და ელექტრონები გადააქვთ დიდ კომპლექსებს შორის. I, III და IV კომპლექსები ელექტრონებს იღებენ და გასცემენ, ისინი წყალბადის იონებს (პროტონებს) მიტოქონდრიული მატრიქსიდან მემბრანათშორის სივრცეში გადაქაჩავენ. (ყურადრება მიაქციეთ, რომ ფადH2 თავის ელექტრონებს დეპოზიტის სახით დებს II კომპლექსის მეშვეობით და ამის შედეგად, უფრო ცოტა პროტონი გადაიქაჩება მემბრანათშორის სივრცეში, ვიდრე ნადH-ით.). საკვებიდან ორიგინალურად შეგროვებული ქიმიური ენერგია გარდაიქმნება პროტონ-მოტივირებულ ძალად, H+-ის გრადიენტად მემბრანის გამჭოლად. წყალბადის იონები ისევ უკანვე მიედინებიან საკუთარი გრადიანტის დაღმავალად, მემბრანაში ჩაშენებულ მეორე კომპლექს — ატფ სინთაზაში არსებული არხით. ატფ სინთაზა პროტონ-მოტივირებულ ძალას იყენებს ადფ-ის ფოსფორილირებით ატფ-ის წარმოსაქმნელად. H+–ის გრადიენტის გამოყენებას (პროტონ-მოტივირებული ძალა) ენერგიის გადასატანად ჟანგვა-აღდგენის რეაქციებიდან უჯრედულ სამუშაოებზე (ამ შემთხვევაში ატფ-ის სინთეზი), ქემიოსმოსი ეწოდება. ქემიოსმოსი და ელექტრონთა ტრანსპორტი ერთად შეადგენენ ჟანგვით ფოსფორილირებას.*

ჟანგბადი და არა ელექტრონები). ელექტრონთა გადამტანი ჯაჭვი რამოდენიმე სახის ციტოქრომს შეიცავს: თითოეული წარმოადგენს განსხვავებულ ცილას, ოდნავ განსხვავებული ელექტრონების მატარებელი ჰემის ჯგუფით. ჯაჭვის ბოლო ციტოქრომი cyta3, ელექტრონებს ძლიერ ელექტროუარყოფით ჟანგბადის ატომს გადასცემს. ჟანგბადის თითოეული ატომი წყალხსნარიდან ასევე იერთებს წყალბადის იონების ერთ წყვილს და წარმოიქმნება წყალი.

ელექტრონთა გადამტანი ჯაჭვისათვის ელექტრონების მეორე წყაროს წარმოადგენს ფადH2, ლიმონმჟავა ციკლის დროს აღდგენილი მეორე პროდუქტი. **9.13 სურათზე** ყურადრება მიაქციეთ იმას, რომ ფადH2 თავის ელექტრონებს ელექტრონთა გადამტან ჯაჭვს აწვდის II საფეხურზე, ანუ უფრო დაბალ ენერგეტიკულ დონეზე, ვიდრე ამას ნადH აკეთებს. მაშასადამე, ელექტრონთა გადამტანი ჯაჭვი, იმ შემთხვევაში როცა დონორს წარმოადგენს ფადH2 და არა ნადH, ატფ-ის სინთეზისათვის ერთი მესამედით ნაკლებ ენერგიას იძლევა.

ელექტრონთა გადამტანი ჯაჭვი უშუალოდ ატფ-ის ერთ მოლეკულასაც არ ასინთეზებს. მის ფუნქციას წარმოადგენს საკვებიდან ჟანგბადზე ელექტრონთა გადატანის გაადვილება, ასევე დიდი რაოდენობის თავისუფალი ენერგიის ვარდნის პროცესის დანაწევრება შედარებით მცირე საფეხურების სერიებად, რომელთა დროსაც ენერგიის მართვადი რაოდენობებით გამოათავისუფლება ხდება. როგორ ახდენს მიტოქონდრია ელექტრონთა ტრანსპორტისა და ატფ-ის სინთეზისათვის საჭირო ენერგიის გამოთავისუფლების შეუღლებას?



▲ *სურათი 9.16* **ატფ-ის გამოსავალი უჯრედული სუნთქვის ყოველ საფეხურზე ერთი მოლეკულა გლუკოზისათვის.**

ქემიოსმოსი: ენერგიასთან შეუღლებული მექანიზმი

მიტოქონდრიის შიდა მემბრანაზე განლაგებულია ცილოვანი კომპლექსის მრავალი ასლი, რომელთაც **ატფ** სინთაზებს უწოდებენ. ეს ფაქტიურად არის ფერმენტი, რომელიც ამზადებს **ატფ**-ს ადფ-ისა და არაორგანული ფოსფორისაგან **(9.14 სურათი)**. **ატფ** სინთაზა მუშაობს შექცევადად მართვადი იონური ტუმბოს მსგავსად. მე-7 თავიდან გაიხსენეთ, რომ იონური არხები გრადიენტის საწინააღმდეგოდ იონთა გადასაქაჩად ენერგიის წყაროდ ჩვეულებრივ **ატფ**-ს იყენებენ. ამ პროცესის საპირისპიროდ, **ატფ** სინთაზა არსებული იონური გრადიენტის ენერგიას **ატფ**-ის სინთეზისათვის იყენებს. იონური გრადიენტი, რომელიც ფოსფორილირებას მართავს, არის პროტონული (წყალბადის იონი) გრადიენტი. **ატფ** სინთაზასათვის ძალის წყაროს წარმოადგენს H^+-ის კონცენტრაციის სხვაობა მიტოქონდრიის შიდა მემბრანის მოპირდაპირე მხარეებზე. (ჩვენ ასევე შეგვიძლია ეს გრადიენტი მოვიაზროთ როგორც pH-ის მნიშვნელობებს შორის სხვაობა, რადგან pH არის H^+-ის კონცენტრაციის საზომი). პროცესს, რომლის დროსაც მემბრანის მოპირდაპირე მხარეებზე არსებული, წყალბადის იონების გრადიენტის ფორმით შენახული ენერგია გამოიყენება ისეთი სახის უჯრედული სამუშაოს შესასრულებლად, როგორიცაა **ატფ**-ის სინთეზი, ქემიოსმოსი (ბერძნულიდან *ოსმოს*, ბიძგი) ეწოდება. ჩვენ ადრე სიტყვა *ოსმოსი* გამოვიყენეთ წყლის ტრანსპორტის განხილვისას, მაგრამ აქ ის ეხება H^+-ის დინებას მემბრანის მოპირდაპირე მხარეზე.

ატფ სინთაზას სტრუქტურის კვლევის შედეგად, მეცნიერებმა შეისწავლეს თუ როგორ ახერხებს H+-ის ნაკადი ამ უზარმაზარი ფერმენტის მეშვეობით **ატფ**-ის წარმოქმნას. **ატფ** სინთაზა ოთხი მთავარი ნაწილის მქონე მრავალსუბერთეულიანი კომპლექსია. ამ ოთხი ნაწილიდან თითოეული მრავალი პოლიპეპტიდისაგან შედგება. **(იხ. 9.14 სურათი)**: როტორი მიტოქონდრიის შიდა მემბრანაში; კორძი, რომელიც გამოშვერილია მიტოქონდრიულ მატრიქსში; შიდა ღერძი, რომელიც გაჭიმულია როტორიდან და შედის კორძში; და სტატორი, რომელიც როტორის შემდეგ არის დამაგრებული და რომელიც კორძს იჭერს უძრავად. წყალბადის იონები მიედინებიან ქვევით წვრილ სივრცეში, რომელიც არსებობს სტატორსა და როტორს შორის და იწვევენ როტორისა და მასთან დაკავშირებული კორძის ბრუნვას, ისევე როგორც ორთქლის ნაკადი ამოძრავებს წყლის ბორბლებს. მბრუნავი ღერძი იწვევს უძრავი კორძის კონფორმაციულ ცვლილებებს, ააქტივებს კორძის შემადგენელ სუბერთეულებში სამ კატალიტურ უბანს, ასევე აერთებს ადფ-სა და არაორგანულ ფოსფორს **ატფ**-ის წარმოსაქმნელად.

მაინც, როგორ წარმოქმნის და ინარჩუნებს მიტოქონდრიის შიდა მემბრანა H^+-ის გრადიენტს, რომელიც **ატფ** სინთაზას ცილოვან კომპლექსში **ატფ**-ის სინთეზს წარმართავს? H^+-ის გრადიენტის წარმოქმნა ელექტრონთა გადამტანი ჯაჭვის ფუნქციაა. იგი ნაჩვენებია **9.15 სურათზე** მის მიტოქონდრიულ ადგილმდებარეობაში. ჯაჭვი არის ენერგიის გარდამქმნელი, რომელიც ელექტრონთა ეგზოთერმულ ნაკადს იყენებს H^+-ის

გადასაქაჩად მემბრანის მეორე მხარეზე, მიტოქონდრიული მატრიქსიდან მემბრანათშორის სივრცეში. H^+-ს, გრადიენტის მიმართულებით, მემბრანის გავლით ისევ უკან დაბრუნების მიდრეკილება აქვს. და **ატფ** სინთაზები ერთადერთი ადგილებია მემბრანაში, რომლებიც თავისუფლად ატარებენ H^+–ს. იონები გადიან არხში, რომელიც მოთავსებულია **ატფ** სონთაზაში. ეს უკანასკნელი კი H^+-ის ეგზოთერმულ ნაკადს იყენებს ადფ-ის ფოსფორილების წარსამართად **(იხ. 9.14 სურათი)**. ამჯერად, H^+-ის გრადიენტში აკუმულირებული ენერგია, მემბრანის მეორე მხარეზე ელექტრონთა გადამტანი ჯაჭვის ჟანგვა-აღდგენით რეაქციებს **ატფ**-ის სინთეზთან აუღლებს. ეს არის ქემიოსმოსის მაგალითი.

აქ, თქვენ შეიძლება იმით დაინტერესდეთ, თუ როგორ გადაქაჩავს ელექტრონთა გადამტანი ჯაჭვი წყალბადის იონებს. მკვლევართა მიერ ნანახია, რომ ელექტრონთა გადამტანი ჯაჭვის ზოგიერთი წევრი ღებულობს და გასცემს პროტონებს (H^+) ელექტრონებთან ერთად. ჯაჭვის ზოგიერთ საფეხურზე ელექტრონთა გადამტანები H^+-ს იერთებენ და შემდგომ გარშემომყოფ ხსნარში გამოათავისუფლებენ. ელექტრონთა გადამტანები მემბრანაში სპეციალურად ისე არიან განლაგებული, რომ H^+ მიიღება მიტოქონდრიული მატრიქსიდან და გროვდება მემბრანათშორის სივრცეში **(იხ. 9.15 სურათი)**. მიღებულ H^+-ის გრადიენტს ეწოდება პროტონ-განპირობებული (მოტივირებული) ძალა. იგი ხაზს უსვამს გრადიენტის უნარს – შეასრულოს მუშაობა. ძალა H^+-ს წარმართავს უკან, მემბრანის მეორე მხარეზე სპეციფიური H^+-ის არხების საშუალებით, რომლებიც **ატფ** სინთაზათია უზრუნველყოფილი.

ზოგადად, *ქემიოსმოსი არის ენერგია-შეუღლებული მექანიზმი, რომელიც მემბრანის გამჭოლ H+-ის გრადიენტის ფორმით აკუმულირებულ ენერგიას იყენებს უჯრედული მუშაობის წარსამართად.* მიტოქონდრიაში, გრადიენტის წარმოსაქმნელი ენერგია მიიღება ეგზოთერმული ჟანგვა-აღდგენითი რეაქციებიდან, ხოლო **ატფ**-ის სინთეზი არის შესრულებული სამუშაო. მაგრამ ქემიოსმოსი მიმდინარეობს სხვაგანაც და სხვადასხვა ფორმითაც. ქლოროპლასტები ქემიოსმოსს იყენებენ ფოტოსინთეზის პროცესში **ატფ**-ის სინთეზისათვის; ამ ორგანოიდებში, სინათლე (და არა ქიმიური ენერგია) წარმართავს, როგორც ელექტონთა გადამტან ჯაჭვში ელექტრონთა გადაადგილებას, ისე ამ გადაადგილების შედეგად H^+-ის გრადიენტის წარმოქმნასაც.

პროკარიოტებში, რომელთაც არც მიტოქონდრია და არც ქლოროპლასტები არ ააქვთ, H^+-ის გრადიენტის წარმოქმნა ხდება პლაზმური მემბრანის გამჭოლ. ისინი, შემდეგ პროტონ-განპირობებულ ძალას იყენებენ არა მარტო **ატფ**-ის წარმოსაქმნელად, არამედ ასევე საკვები ნივთიერებებისა და ნარჩენების გადასაქაჩად მემბრანის მეორე მხარეზე და საკუთარი შოლტების ტრიალისათვის. პროკარიოტებსა და ეუკარიოტებში ენერგიის გარდაქმნისათვის ცენტრალური მნიშვნელობის გამო, ქემიოსმოსი ხელს უწყობს ბიოენერგეტიკის შეკვლევის უნიფიცირებას. 1978 წელს პიტერ მიჩელმა ნობელის პრემია მიიღო ქემიოსმოსური მოდელის ორიგინალურად შემოთავაზების გამო.

უჯრედული სუნთქვის დროს წარმოქმნილი ატფ-ის აღრიცხვა

ახლა კი იმისათვის, რომ უფრო დაწვრილებით განვიხილოთ უჯრედული სუნთქვის საკვანძო პროცესები, მოდით დავუბრუნდეთ მის ზოგად ფუნქციას: საკვებში არსებული ენერგიის დაგროვება **ატფ**-ის სინთეზისათვის.

სუნთქვის დროს, ენერგიის უმეტესი ნაწილი მიედინება შემდეგი თანამიმდევრობით: გლუკოზა → **ნადh** → ელექტრონთა გადამტანი ჯაჭვი → პროტონ-განპირობებული ძალა → **ატფ**. ჩვენ შეგვიძლია გარკვეული ბუღალტერია ვაწარმოოთ **ატფ**-ის მოგების გამოსაანგარიშებლად, როცა უჯრედული სუნთქვის შედეგად გლუკოზის ერთი მოლეკულა იჟანგება ნახშირორჟანგის 6 მოლეკულამდე. ამ მეტაბოლური საწარმოს სამ ძირითად განყოფილებას წარმოადგენენ გლიკოლიზი, ლიმონმჟავა ციკლი და ელექტრონთა გადამტანი ჯაჭვი, რომელიც ჟანგვით ფოსფორილირებას წარმართავს. **9.16 ნახაზზე** მოცემულია გლუკოზის ერთი მოლეკულის დაჟანგვის შედეგად მიღებული **ატფ**-ის დეტალური აღრიცხვა. აღრიცხვისას ჟანგვითი ფოსფორილირების შედეგად წარმოქმნილი **ატფ**-ის ბევრად მეტი მოლეკულა ემატება იმ 4 **ატფ**-ს, რომელიც წარმოიშობა უშუალოდ სუბსტრატული ფოსფორილირების შედეგად, გლიკოლიზის პროცესსა და ლიმონმჟავა ციკლში. ყოველი **ნადh**, რომელსაც ელექტრონთა ერთი წყვილი გადააქვს საკვებიდან ელექტრონთა გადამტან ჯაჭვზე, მონაწილეობს პროტონ-განპირობებული ძალის წარმოქმნაში და მიიღება მაქსიმუმი, დაახლოებით 3 **ატფ**.

რატომ არის **9.16 სურათზე** გამოსახული რაოდენობა არაზუსტი? არსებობს 3 მიზეზი იმისა, რის გამოც ჩვენ არ შეგვიძლია ერთი მოლეკულა გლუკოზის დაშლის შედეგად წარმოქმნილი **ატფ**-ის მოლეკულების რიცხვის ზუსტად განსაზღვრა. პირველი, ფოსფორილირება და ჟანგვა-აღდგენის რეაქციები ერთმანეთთან უშუალოდ არ არის შეუღლებული, ასე **ნადh**-ის მოლეკულების რიცხვის შეფარდება **ატფ**-ის მოლეკულების რიცხვთან მთელი რიცხვი არ არის. ჩვენ ვიცით, რომ ერთი **ნადh** მიტოქონდრიის შიდა მემბრანის მეორე მხარეზე გადაიტანს 10 H^+-ს, და ასევე ისიც ვიცით, რომ ზოგან 3-სა და 4-ს შორის რაოდენობის H^+ კვლავ შედის მიტოქონდრიულ მატრიქსში, **ატფ** სინთაზას მეშვეობით ერთი მოლეკულა **ატფ**-ის წარმოსაქმნელად. ერთი **ნადh** წარმოქმნის 2,5-დან 3,3-მდე **ატფ**-ის მოლეკულის სინთეზისათვის საკმარის პროტონ-განპირობებულ ძალას. ჩვეულებრივ, ჩვენ ვამრგვალებთ და ვამბობთ, რომ ერთ **ნადh**-ს შეუძლია დაახლოებით, 3 **ატფ**-ის წარმოქმნა. ლიმონმჟავა ციკლი ელექტრონთა გადამტან ჯაჭვს ელექტრონებს ასევე აწვდის $ФАДH_2$-ის მეშვეობით, მაგრამ რადგან იგი ჯაჭვში მოგვიანებით ერთვება, ელექტრონთა ამ გადამტანის თითოეული მოლეკულა მხოლოდ 1.5-დან 2-მდე **ატფ**-ის მოლეკულის სინთეზისათვის საკმარისი H^+-ის გადატანაზეა პასუხისმგებელი.

მეორე, **ატფ**-ის გამოსავალი იცვლება იმ გადამტანებზე დამოკიდებულებით, რომლებიც გამოიყენება ელექტრონთა გადასატანად ციტოზოლიდან მიტოქონდრიაში. მიტოქონდრიის შიდა მემბრანა არ ატარებს **ნადh**-ს. ასე, რომ ციტო-

ზოლური НАДН იზოლირებულია ჟანგვითი ფოსფორილირების მექანიზმებისაგან. გლიკოლიზის პროცესში НАДН-ის მიერ ამოღებული 2 ელექტრონი გადატანილი უნდა იქნას მიტოქონდრიაში არსებული ელექტრონთა გადამტანი რამოდენიმე სისტემიდან, ერთ-ერთის მიერ. ტიპზე დამოკიდებილების მიხედვით უჯრედთა გარკვეულ ტიპებში, ელექტრონები გადაიტანება $НАД^+$-ის ან ФАД-ის მიერ. თუკი ელექტრონები გადაიტანება ФАД-ზე, როგორც ეს ხდება ტვინის უჯრედებში, ყოველი ციტოზოლური НАДН-იდან მხოლოდ 2 АТФ წარმოიქმნება. თუკი ელექტრონები მიტოქონდრიულ $НАД^+$-ზე გადაიტანება, როგორც ამას ადგილი აქვს ღვიძლისა და გულის უჯრედებში, გამოსავალს შეადგენს 3 АТФ.

მესამე ცვლილება, რომელიც ამცირებს АТФ-ის გამოსავალს, არის სუნთქვის პროცესის ჟანგვა-აღდგენითი რეაქციების შედეგად წარმოქმნილი პროტონ-განპირობებული ძალის გამოყენება სხვა ტიპის სამუშაოს შესასრულებლად. მაგალითად, პროტონ-განპირობებული ძალის მეშვეობით ხდება პირუვატის შეთვისება ციტოზოლიდან მიტოქონდრიებში. ასე, თუ ელექტრონთა გადამტანი ჯაჭვის მიერ წარმოქმნილ პროტონ-განპირობებული ძალა გამოყენებულ იქნება АТФ-ის სინთეზისათვის, გლუკოზის ერთი მოლეკულა წარმოქმნის მაქსიმუმს — ჟანგვითი ფოსფორილირების შედეგად წარმოქმნილ 34 АТФ-ს დამატებული სუბსტრატული ფოსფორილირების შედეგად წარმოქმნილი 4 АТФ და საბოლოოდ მიიღება 38 АТФ (ან მხოლოდ 36 АТФ, თუ ნაკლებ ეფექტური გზა ფუნქციონირებს).

ჩვენ ახლა შეგვიძლია უხეშად შევაფასოთ სუნთქვის ეფექტურობა, რომელიც არის გლუკოზაში შენახული იმ ქიმიერი ენერგიის პროცენტული მნიშვნელობა, რომელიც აკუმულირდება АТФ-ში. გაიხსენეთ, რომ ერთი მოლი გლუკოზის სრული დაჟანგვის შედეგად გამოთავისუფლდება 686 კკალ ენერგია ($\Delta = -686$ კკალ/მოლ). АТФ-ის წარმოსაქმნელად, ადფ-ის ფოსფორილირება სულ მცირე 7.3კკალ ენერგიას ინახავს АТФ-ის ერთი მოლისათვის. ამიტომ, სუნთქვის პროცესის ეფექტურობა არის 7.3 კკალ АТФ-ის ერთ მოლზე გადაანგარიშებით, გამრავლებული 38 მოლ АТФ-ზე — გლუკოზის ერთ მოლზე გადაანგრიშებით — და გაყოფილი 686კკალ-ზე — ასევე გლუკოზის ერთ მოლზე გადაანგრიშებით, რაც საბოლოოდ 0,4-ის ტოლია. ასე რომ, გლუკოზაში შენახული ენერგიის დაახლოებით 40% გადაიტანება მარაგის სახით АТФ-ში. ენერგიის დარჩენილი ნაწილი იკარგება სითბოს სახით. ამ სითბოს ნაწილს ჩვენ ვიყენებთ ჩვენი სხეულის შედარებით მაღალი ტემპერატურის შესანარჩუნებლად (37°) და დანარჩენს კი უქმად ვფანტავთ ოფლის გამოყოფისა და სხვა გამაგრილებელი მექამიზმების დროს. უჯრედული სუნთქვის პროცესი განსაკუთრებით ეფექტურია ენერგიის გარდაქმნაში. შედარებისათვის, ყველაზე ეფექტური ავტომობილი საწვავში შენახული ენერგიის მხოლოდ 25%-ს გარდაქმნის იმ ენერგიად, რომელიც მას ამოძრავებს.

კონცეფცია შემოწმება 9.4

1. რა გავლენა აქვს 9.15 სურათზე გამოსახულ პროცესზე O_2 –ის არ არსებობას?
2. თქვენი აზრით რა მოხდება თუ მიტოქონდრიის მემბრანათშორისი სივრცის pH შემცირდება O_2 –ის არ არსებობისას? თქვენი პასუხი განმარტეთ.

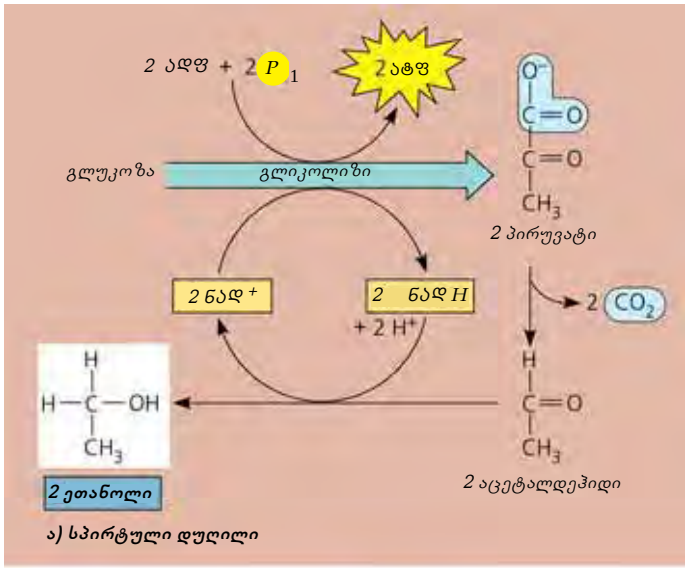
კონცეფცია 9.5

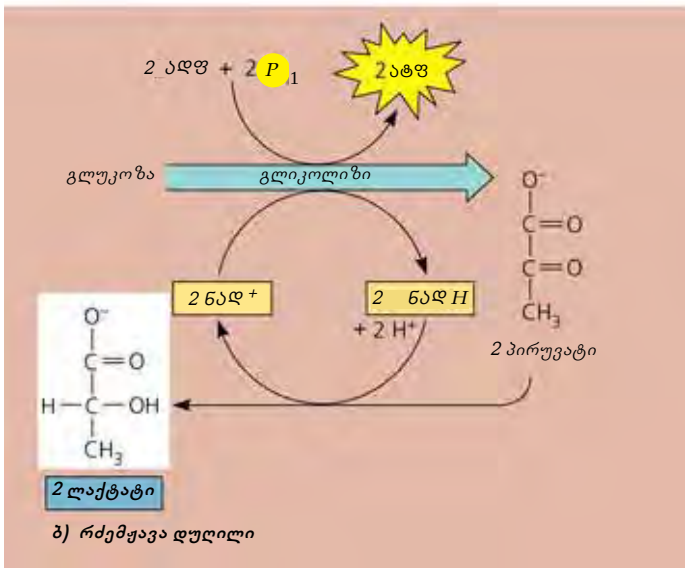
დუღილის მეშვეობით ზოგიერთი უჯრედი АТФ-ს ჟანგბადის გამოყენების გარეშე აწარმოებს

იმის გამო, რომ უჯრედული სუნთქვის დროს წარმოქმნილი АТФ-ის უმეტესი ნაწილი ჟანგვითი ფოსფორილირების შედეგია, სუნთქვის დროს АТФ-ის გამოსავლის ჩვენეული შეფასება დამოკიდებულია უჯრედის ჟანგბადით მომარაგებაზე. ელექტროუარყოფითი ჟანგბადის გარეშე, ელექტრონების გადაადგილება სუნთქვის ჟაჭვის ქვედა მიმართულებით და ჟანგვითი ფოსფორილირება წყდება. მიუხედავად ამისა, დუღილი უზრუნველუოფს მექანიზმს, რომლითაც ზოგიერთ უჯრედს შეუძლია ორგანული საწვავის დაჟანგვა და АТФ-ის წარმოქმნა ჟანგბადის გამოყენების *გარეშე*.

როგორ შეიძლება საკვები დაიჟანგოს ჟანგბადის გარეშე? გაიხსენეთ, რომ დაჟანგვა ნიშნავს ელექტრონთა დაკარგვას ელექტრონთა *ნებისმიერი* აქცეპტორის მიერ, და არა მხოლოდ ჟანგბადის მიერ. გლიკოლიზი გლუკოზას ჟანგავს 2 მოლეკულა პირუვატამდე. გლიკოლიზის დამჟანგავი აგენტია $НАД^+$ და არა ჟანგბადი. ზოგადად, გლიკოლიზი ეგზოთერმული პროცესია, და ენერგიის გარკვეული ნაწილი გამოიყენება 2 მოლეკულა АТФ-ის წარმოსაქმნელად სუბსტრატული ფოსფორილირების მეშვეობით. თუ არეში ჟანგბადი მოიპოვება, მაშინ დამატებითი АТФ მიიღება ჟანგვითი ფოსფორილირების შედეგად, როცა НАДН გლუკოზიდან მოცილებულ ელექტრონებს გადასცემს ელექტრონთა გადამტან ჯაჭვს. მაგრამ გლიკოლიზი ყოველთვის წარმოქმნის 2 მოლეკულა АТФ-ს მიუხედავად იმისა ჟანგბადი არის თუ არა არეში, ესეიგი აერობულ და ანაერობულ პირობებში (ბერძნულიდან *აირ* ჰაერი და *ბიოს* სიცოცხლე, პრეფიქსი *ან-* ნიშნავს „უ“-ს).

ორგანული საკვების ანაერობული კატაბოლიზმი შეიძლება დუღილით წარიმართოს. დუღილი არის გლიკოლიზის გაგრძელება, რომლის შედეგადაც АТФ მხოლოდ სუბსტრატული ფოსფორილირების შედეგად წარმოიქმნება.– რამდენადაც არსებობს $НАД^+$-ის საკმარისი რაოდენობა ელექტრონთა მისაერთებლად გლიკოლიზის ჟანგვის საფეხურზე. НАДН-იდან $НАД^+$-ის აღსადგენი მექანიზმების გარეშე, გლიკოლიზს





▲ *სურათი 9.17* ***დუღილი.*** *ჟანგბადის არარსებობის დროს, მრავალი უჯრედი დუღილას იყენებს ატფ-ის წარმოსაქმნელად სუბსტრატული ფოსფორილირებით. პირუვატი, გლიკოლიზის საბოლოო პროდუქტი, ნადH-ის ისევ უკან ნად+-ად დასაჟანგად ელექტრონთა აქცეპტორად გვევლინება. ნად+ შემდეგ, შესაძლოა ისევ გლიკოლიზში იქნას გამოყენებული. დუღილის პროცესში წარმოქმნილი 2 ცნობილი საბოლოო პროდუქტია* ***ა)*** *ეთანოლი და* ***ბ)*** *ლაქტატი, რძის მჟავას იონიზებული ფორმა.*

შეუძლია მალევე გამოლიოს ნად+-ის უჯრედული მარაგი მისი ნადH-ად აღდგენის შედეგად და საკუთარი თავი „გამოთიშოს“ დამჟანგავი აგენტის ნაკლებობის გამო.

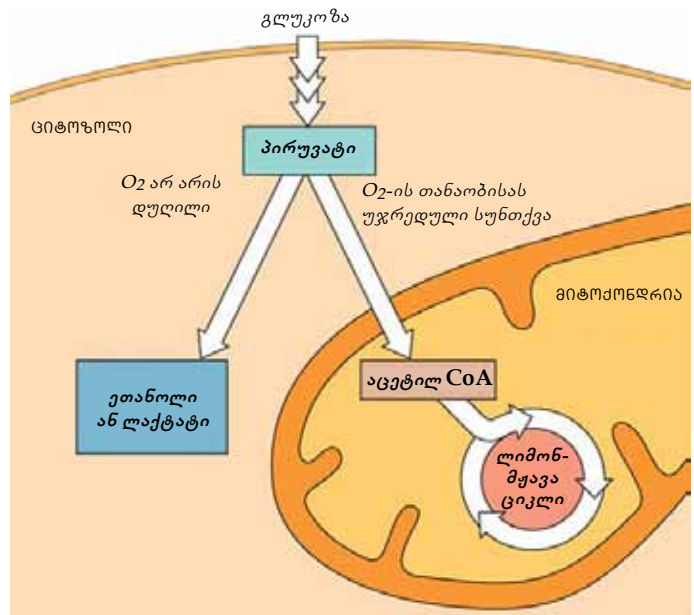
აერობულ პირობებში, ნად+ კვლავ წარმოიქმნება ნადH-იდან ელექტრონთა გადამტან ჯაჭვზე ელექტრონთა გადაცემით. ანაერობულ ალტერნატივას წარმოადგენს ელექტრონთა გადაცემა ნადH-იდან პირუვატზე, გლიკოლიზის საბოლოო პროდუქტზე.

დუღილის ტიპები

დუღილი შედგება გლიკოლიზს პლიუს რეაქციები, რომლებიც ნად+-ს აღადგენენ ნადH-ისაგან, ელექტრონთა გადატანით პირუვატზე ან პირუვატის წარმოებულებზე. ნად+ შემდგომ შესაძლოა, კვლავ იქნას გამოყენებული შაქრის დასაჟანგად გლიკოლიზში, რომელიც იძლევა 2 მოლეკულა ატფ-ს სუბსტრატული ფოსფორილირებით. დუღილის მრავალი ფორმა არსებობს. ისინი პირუვატისაგან წარმოქმნილი საბოლოო პროდუქტით განსხვავდებიან. ორ გავრცელებულ ტიპს წარმოადგენს სპირტული დუღილი და რძემჟავა დუღილი.

სპირტული დუღილის დროს **(სურათი 9.17ა)**, პირუვატი ორ საფეხურად გარდაიქმნება ეთანოლად (ეთილის სპირტი). პირველი საფეხური ნახშირორჟანგს გამოათავისუფლებს პირუვატისაგან, რომელიც გარდაიქმნება ორნახშირბადიან აცეტალდეჰიდად. მეორე საფეხურზე, აცეტალდეჰიდი ნადH-ით აღდგება ეთანოლამდე. ეს აღადგენს ნად+-ის მარაგს, რომელიც გლიკოლიზის გასაგრძელებლად არის საჭირო. მრავალი ბაქტერია სპირტულ დუღილს ანაერობულ პირობებში აწარმოებს. საფუარი (სოკო) ასევე აწარმოებს სპირტულ დუღილს. ათასწლეულების განმავლობაში ადამიანები საფუარს იყენებდნენ ლუდის და ღვინის წარმოებაში, პურის ცხობაში. პურის საფუარით წარმოქმნილი CO_2–ის ბუშტები პურის ამოსვლას იწვევს.

რძემჟავა დუღილის დროს **(სურათი 9.17ბ)**, პირუვარი უშუალოდ აღდგება ნადH-ით და CO_2–ის გამოყოფის გარეშე წარმოქმნის საბოლოო პროდუქტს, ლაქტაზას (ლაქტაზა



▲ *სურათი 9.18* ***პირუვატი, როგორც კატაბოლიზმის საკვანძო შენაერთი.*** *გლიკოლიზი საერთოა დუღილისა და სუნთქვისათვის. გლიკოლიზის საბოლოო პროდუქტი, პირუვატი, გლუკოზის დაჟანგვის კატაბოლურ გზაში გამყოფს წარმოადგენს. უჯრედში, რომელსაც როგორც სუნთქვის, ასევე დუღილის უნარიც ააქვს, პირუვატიამ ორი გზიდან ერთ-ერთისაკენ მიემართება, იმისდამიხედვით არის თუ არა ჟანგბადი არეში.*

არის რძის მჟავას იონური ფორმა). გარკვეული სოკოებისა და ბაქტერიების მიერ წარმოებული რძემჟავა დუღილი გამოიყენება კვების მრეწველობაში ყველისა და იოგურტის დასამზადებლად. კომერციულად მნიშვნელოვანი მიკრობული დუღილის სხვა ტიპების მეშვეობით წარმოიქმნება აცეტონი და მეთანოლი (მეთილის სპირტი).

ადამიანის კუნთოვანი უჯრედები, როცა ჟანგბადის ნაკლებობაა ატფ-ს რძრმჟავა დუღილის გზით აწარმოებენ. ეს ხდება დაძაბული ვარჯიშის ადრეულ საფეხურებზე, როცა შაქრის კატაბოლიზმი ატფ-ის წარმოსაქმნელად უსწრებს სისხლიდან კუნთების ჟანგბადით მომარაგებას. ამ პირობებში, უჯრედები აერობული სუნთქვიდან გადაერთვებიან დუღილზე. ლაქტაზას, რომელიც აკუმულირდება, შეუძლია გამოიწვიოს კუნთების დაღლა და ტკივილი, მაგრამ ჩვეულებრივ, იგი სისხლის საშუალებით ღვიძლში გადაიტანება. ღვიძლის უჯრედების მიერ, ლაქტაზა უკანვე პირუვატად გარდაიქმნება.

დუღილისა და უჯრედული სუნთქვის შედარება

დუღილი და უჯრედული სუნთქვა საკვების ქიმიური ენერგიის მოგროვების გზით, ატფ-ის წარმოსაქმნელი აერობული და ანაერობული ალტერნატივებია შესაბამისად. ორივე გზა გლიკოლიზს იყენებს გლუკოზისა და სხვა ორგანული საწვავების პირუვატამდე დასაჟანგად და 2 მოლეკულა ატფ-ის წარმოსაქმნელად სუბსტრატული ფოსფორილირების გზით. და ორივეში, როგორც დუღილში, ასევე სუნთქვაში ნად$^+$ არის დამჟანგავი აგენტი, რომელიც ელექტრონებს ღებულობს საკვებისაგან გლიკოლიზის დროს. საკვანძო განსხვავებას წარმოადგენს ნადH-ის ისევ უკან ნად$^+$-ად დაჟანგვის კონტრასტული მექანიზმი, რომელიც აუცილებელია გლიკოლიზის შესანარჩუნებლად. დუღილის დროს ელექტრონის საბოლოო აქცეპტორი არის ისეთი ორგანული მოლეკულა როგორიცაა პირუვატი (რძემჟავა დუღილი), ან აცეტალდეჰიდი (სპირტული დუღილი). სუნთქვის დროს, საპირისპიროდ, ნადH-დან ელექტრონთა საბოლოო აქცეპტორს წარმოადგენს ჟანგბადი. ეს არა მარტო გლიკოლიზისათვის საჭირო ნად$^+$-ის აღდგენას ახდენს, არამედ ასევე ატფ-საც აღადგენს, როცა ელექტრონთა საფეხურებრივი გადატანა ნადH -დან ჟანგბადამდე მართავს ჟანგვით ფოსფორილირებას. პირუვატის ლიმონმჟავა ციკლში დაჟანგვის შედეგად უფრო მეტი ატფ წარმოიშობა, რაც სუნთქვისათვის არის დამახასიათებელი. ჟანგბადის გარეშე, პირუვატში ჯერ კიდევ შენახული ენერგია უჯრედისათვის მიუწვდომელია, გამოუყენებელია. ასე რომ, უჯრედული სუნთქვა მოიმკის ბევრად მეტ ენერგიას შაქრის თითოეული მოლეკულიდან, ვიდრე ეს დუღილს შეუძლია. ფაქტიურად, გლუკოზის თითოეულ მოლეკულაზე სუნთქვა იძლევა 19-ჯერ მეტ ატფ-ს, ვიდრე დუღილს შეუძლია – 38-მდე ატფ შედარებული 2 ატფ-სთან, რომლებიც წარმოიქმნება სუბსტრატული ფოსფორილირებით დუღილის დროს.

ზოგიერთ ორგანიზმს, საფუარებისა და ბევრი ბაქტერიის ჩათვლით, შეუძლია სიცოცხლისათვის საკმარისი ატფ-ის წარმოქმნა როგორც დუღილის, ასევე სუნთქვის გზით. ასეთ სახეობებს ფაკულტატურ ანაერობებს უწოდებენ. უჯრედულ დონეზე, ჩვენი კუნთის უჯრედები იქცევიან როგორც ფაკულტატურული ანაერობები. ფაკულტატურ ანაერობებში, პირუვატი წარმოადგენს მეტაბოლური გზის განშტოებას, რომელიც მიემართება 2 ალტერნატიული კატაბოლური მარშრუტით **(სურათი 9.18)**. აერობული პირობების დროს, პირუვატი შეიძლება გარდაიქმნას აცეტილ კოფერმენტ A-დ, და მისი დაჟანგვა გრძელდება ლიმონმჟავა ციკლში. ანაერობულ პირობებში, პირუვატი ლიმონმჟავა ციკლიდან გადაუხვევს, და გვევლინება როგორც ელექტრონთა აქცეპტორი ნად$^+$-ის რეციკლირებისათვის. იგივე რაოდენობის ატფ-ის წარმოსაქმნელად, ფაკულტატურმა ანაერობებმა შაქარი გაცილებიც უფრო სწრაფად უნდა მოიხმარონ დუღილის დროს, ვიდრე სუნთქვის დროს.

გლიკოლიზის ევოლუციური მნიშვნელობა

გლიკოლიზის როლს როგორც დუღილის ისე სუნთქვის პროცესში ევოლუციური საფუძველი აქვს. შავარაუდოა, რომ უძველესი პროკარიოტები გლიკოლიზს იყენებდნენ ატფ-ის საწარმოებლად იმაზე გაცილებით ადრე, ვიდრე ჟანგბადი გაჩნდებოდა დედამიწის ატმოსფეროში. ბაქტერიების ცნობილი უძველესი ნამარხები დათარიღებულია 3.5 მილიარდ წელზე ადრე, მაგრამ ჟანგბადის საგრძნობი რაოდენობა ატმოსფეროში არ დაგროვებულა 2.7 მილიარდ წელზე ადრე. ციანობაქტერიები O_2-ს აწარმოებდნენ როგორც ფოტოსინთეზის თანაპროდუქტს. ამიტომ, ადრეულ პროკარიოტებს ატფ-ის წარმოქმნა შეეძლოთ მხოლოდ გლიკოლიზის გზით, რომელიც ჟანგბადს არ საჭიროებს. გარდა ამისა, გლიკოლიზი ფართოდ გავრცელებული მეტაბოლური გზაა, რაც იმაზე მეტყველებს, რომ იგი წარმოიქმნა სიცოცხლის ისტორიის ადრეულ საფეხურებზე. გლიკოლიზის ციტოზოლური ლოკალიზაცია ასევე მიუთითებს მის უდიდეს სიძველეზე; ეს მიმოცვლის გზა არ საჭიროებს ეუკარიოტული უჯრედის არც ერთ მემბრაით შემოსაზღვრულ ორგანოიდს, რომლებიც წარმოიქმნენ პროკარიოტული უჯრედის წარმოქმნიდან 1 მილიარდი წლის შემდეგ. გლიკოლიზი ადრეული უჯრედებიდან მემკვიდრეობით არის გადმოცემული და იგი მოქმედებას აგრძელებს დუღილსა და სუნთქვითი პროცესის მეშვეობით ორგანული მოლეკულების დაშლის პირველ საფეხურზე.

კონცეფცია შემოწმება 9.5

1. განიხილეთ გლიკოლიზის დროს წარმოქმნილი NADH. რა წარმოადგენს მისი ელექტრონების საბოლოო აქცეპტორს დუღილის დროს? რა წარმოადგენს მისი ელექტრონების საბოლოო აქცეპტორს სუნთქვის დროს?
2. გლუკოზით მკვებავი საფუარის უჯრედი გადატანილია აერობულიდან ანაერობულ გარემოში. იმისათვის რომ უჯრედებმა იგივე ხარისხით გააგრძელონ ATP-ის წარმოქმნა, როგორ უნდა შეიცვალოს მათ მიერ გლუკოზის მოხმარების ხარისხი?

შემოთავაზებული პასუხებისათვის იხილეთ დანართი A.

კონცეფცია 9.6

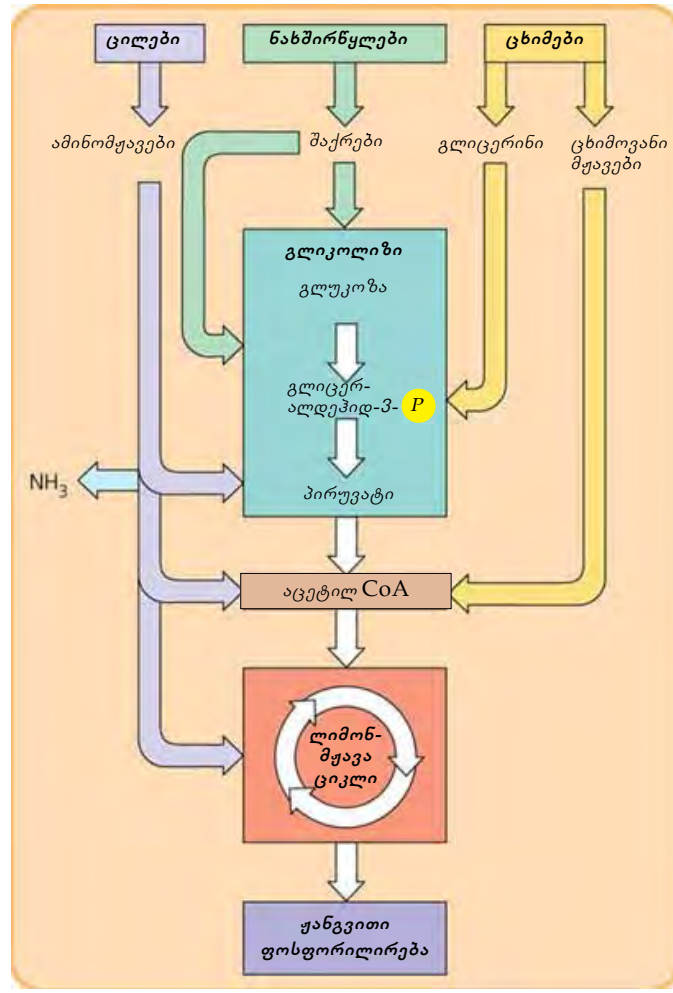
გლიკოლიზი და ლიმონმჟავა ციკლი დაკავშირებულია მიმოცვლის მრავალ სხვა გზასთან

აქამდე, ჩვენ გლუკოზის ჟანგვით დაშლას განვიხილავდით უჯრედის მთლიანი მეტაბოლური ეკონომიკიდან იზოლირებულად. ამ განყოფილებაში, თქვენ შეისწავლით, რომ გლიკოლიზი და ლიმონმჟავა ციკლი წარმოადგენენ სხვადასხვა კატაბოლური და ანაბოლური (ბიოსინთეზური) გზების გადამკვეთ ძირითად ადგილებს.

კატაბოლიზმის მრავალფეროვნება

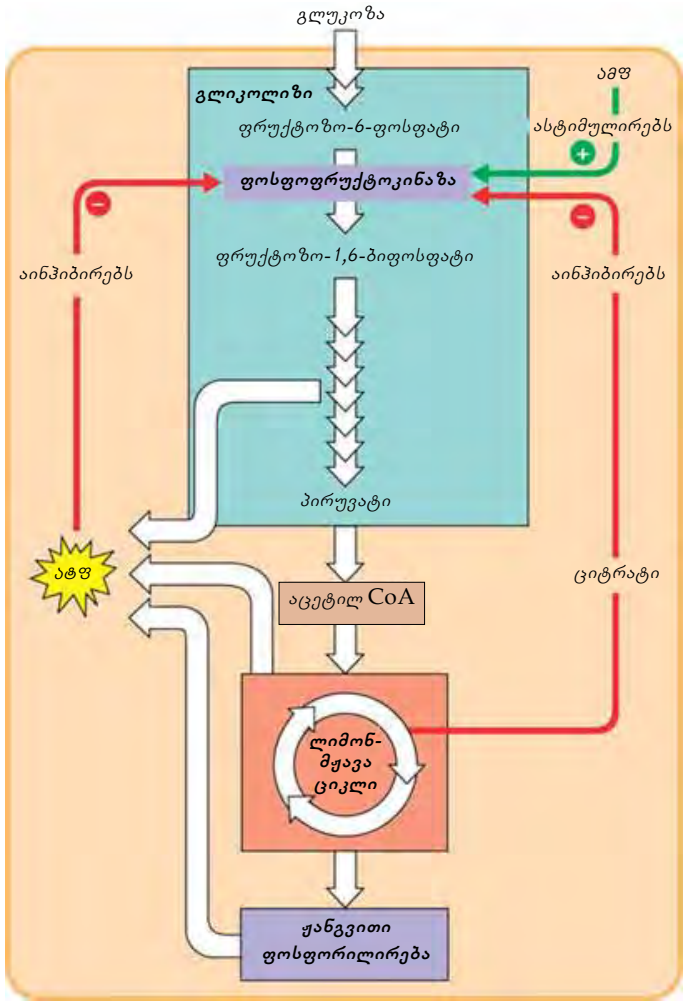
ამ თავის განმავლობაში ჩვენ გლუკოზას ვიყენებდით როგორც საწვავს უჯრედული სუნთქვისათვის. მაგრამ გლუკოზის თავისუფალი მოლეკულები არ წარმოადგენენ ადამიანისა და სხვა ცხოველების საკვების ჩვეულებრივ პროდუქტს. ჩვენი კალორიების ყველაზე მეტ ნაწილს ვღებულობთ ცხიმებისაგან, ცილებისაგან, საქაროზისაგან და სხვა დისაქარიდებისაგან, და პოლისაქარიდ სახამებლისაგან. საკვებში ყველა ეს ორგანული მოლეკულა შესაძლოა გამოყენებულ იქნას უჯრედული სუნთქვის პროცესში ATP-ის წარმოსაქმნელად (სურათი 9.19).

გლიკოლოზს შეუძლია ნახშირწყლების ფართო რიგის მიღება კატაბოლიზმისათვის. მომნელებელ ტრაქტში, სახამებელი ჰიდროლიზდება გლუკოზამდე, რომელიც შემდეგ შესაძლოა დაიშალოს უჯრედში გლიკოლიზითა და ლიმონმჟავა ციკლით. ასევე, გლიკოგენი, პოლისაქარიდი, რომელსაც ადამიანი და სხვა მრავალი ცხოველი ინახავენ ღვიძლსა და კუნთოვან უჯრედებში, შესაძლოა კვებებს შორის ჰიდროლიზდეს გლუკოზამდე, როგორც საწვავი სუნთქვისათვის. დისაქარიდების დაშლა, საქაროზის ჩათვლით, უზრუნველყოფს გლუკოზისა და სხვა მონოსაქარიდების, როგორც სუნთქვის საწვავის, წარმოქმნას.



▲ *სურათი 9.19* ***საკვებში არსებული სხვადასხვა მოლეკულების კატაბოლიზმი.*** *ნახშირწყლები, ცხიმები და ცილები შესაძლოა მოხმარებულ იქნან უჯრედულ სუნთქვაში საწვავის სახით. ამ მოლეკულების მონომერები ხვდებიან გლიკოლიზის ან ლიმონმჟავა ციკლის სხვადასხვა საფეხურებზე. გლიკოლიზი და ლიმონმჟავა ციკლი არიან კატაბოლური ძაბრები, რომელთა მეშვეობითაც ყველა სახის ორგანული მოლეკულებიდან ელექტრონები მიედინებიან ჟანგბადისაკენ მიმავალ ეგზოთერმულ დაქანებაზე.*

ცილებიც ასევე შესაძლოა გამოყენებულ იქნან საწვავად, მაგრამ თავდაპირველად ისინი უნდა დაიშალონ შემადგენელ ამინომჟავებამდე. რა თქმა უნდა, მრავალი ამინომჟავა გამოიყენება ორგანიზმის მიერ ახალი ცილების ასაგებად. ჭარბად წარმოდგენილი ამინომჟავები ფერმენტებით გარდაიქმნება გლიკოლიზისა და ლიმონმჟავა ციკლის შუალედურ პროდუქტებად. სანამ ამინომჟავები ჩაერთვებიან გლიკოლიზსა თუ ლიმონმჟავა ციკლში, მათ ამინოჯგუფები უნდა მოშორდნენ, ამ პროცესს დეამინირება ეწოდება. აზოტოვანი ნარჩენები ცხოველებიდან გამოიდევნება ამონიუმის, ამიაკის ან სხვა ნარჩენი პროდუქტის სახით.



▲ *სურათი 9.20* **უჯრედული სუნთქვის კონტროლი.** *სუნთქვის პროცესის გარკვეულ წერტილებზე ალოსტერული ფერმენტები რეაგირებენ იმ ინჰიბიტორებისა და აქტივატორების მოქმედებაზე, რომლებიც ეხმარებიან გლიკოლიზისა და ლიმონმჟავა ციკლის ტემპის დადგენაში. ფოსფოფრუკტოკინაზა, ფერმენტი, რომელიც აკატალიზებს გლიკოლიზის მე-3 საფეხურს (იხ. სურათი 9.9), არის ერთ-ერთი ასეთი ფერმენტი. იგი სტიმულირდება ამფ-ით (ადფ-იდან წარმოქმნილი) და ინჰიბირდება ატფ-ით და ციტრატით. ეს უკურეგულაცია სუნთქვის სიჩქარეს უჯრედის კატაბოლური და ანაბოლური მოთხოვნილებების შესაბამისად აწესრიგებს.*

კატაბოლიზმს ენერგიის დაგროვება ასევე შეუძლია საკვებიდან მოპოვებული, ან სხეულის სამარაგო უჯრედებში არსებული ცხიმებიდან. მას შემდეგ, რაც ცხიმები დაიშლება გლიცერინად და ცხიმოვან მჟავებად, გლიცერინი გარდაიქმნება გლიცერალდეჰიდ-3-ფოსფატად, გლიკოლიზის შუალედურ პროდუქტად. ცხიმების ენერგიის უმეტესი ნაწილი დაგროვებულია ცხიმოვან მჟავებში. მეტაბოლური თანამიმდევრობა, რომელსაც ბეტა დაჟანგვა ეწოდება, ცხიმოვან მჟავებს შლის ორნახშირბადიან ფრაგმენტებად. ეს უკანასკნელები კი ლიმონმჟავა ციკლში ერთვებიან აცეტილ კოფერმენტ A–ს სახით. ცხიმები საუკეთესო საწვავს წარმოადგენენ. სუნთქვის შედეგად დაჟანგული 1 გრამი ცხიმი 2-ჯერ და უფრო მეტ ატფ-ს წარმოქმნის, ვიდრე ერთი გრამი ნახშირწყალი. სამწუხაროდ, ეს ასევე იმას ნიშნავს, რომ პიროვნებამ, რომელიც ცდილობს წონის დაკლებას, უნდა იმუშაოს ბევრი სხეულში დაგროვებული ცხიმის გამოსაყენებლად, რადგან ასე ბევრი კალორიაა ცხიმის ყოველ გრამში დაგროვებული.

მიოსინთეზი (ანაერობული გზა)

უჯრედებს ისევე სჭირდება ნივთიერებები, როგორც ენერგია. საკვების ყველა ორგანული მოლეკულა არ არის გათვალისწინებული დასაჟანგად, როგორც საწვავი ატფ-ისათვის. გარდა კალორიებისა, საკვებმა ასევე უნდა უზრუნველყოს ნახშირბადოვანი ჩონჩხები, რომლებიც უჯრედებს სჭირდებათ მათი საკუთარი მოლეკულების ასაგებად. მონელების შედეგად მიღებული ზოგი ორგანული მონომერი შესაძლოა უშუალოდ იქნას გამოყენებული. მაგალითად, როგორც ადრე აღვნიშნეთ, საკვების ცილების ჰიდროლიზის შედეგად მიღებული ამინომჟავები შესაძლოა ჩართულ იქნან ორგანიზმის საკუთარ ცილებში. მაგრამ, ხშირად, სხეული საჭიროებს სპეციფიურ მოლეკულებს, რომლებიც არ არიან წარმოდგენილი საკვებში. გლიკოლიზისა და ლიმონმჟავა ციკლის შედეგად წარმოქმნილი შუალედური ნაერთები შესაძლოა ანაერობულ ცვლაში ჩაერთონ როგორც წინამორბედები, რომელთაგანაც უჯრედს შეუძლია მისთვის საჭირო მოლეკულების დასინთეზება. მაგალითად, ადამიანებს შეუძლიათ ცილაში არსებული 20 ამინომჟავადან თითქმის ნახევარის წარმოქმნა ლიმონმჟავა ციკლიდან გარეთ გამოსული ნაერთებისაგან. ასევე, გლუკოზა შესაძლოა წარმოიქმნას პირუვატიდან და ცხიმოვანი მჟავები შესაძლოა წარმოიქმნან აცეტილ კოფერმენტ A-დან. ღა თქმა უნდა, ეს ანაბოლური ანუ ბიოსინთეზური გზები არ წარმოქმნიან ატფ-ს, პირიქით მოიხმარენ მას.

გარდა ამისა, გლიკოლიზი და ლიმონმჟავა ციკლი მოქმედებენ როგორც მეტაბოლური გადამცვლელები, რომლებიც ჩვენს უჯრედებს აძლევენ იმის საშუალებას, რომ გარკვეული სახის მოლეკულები გარდაიქმნან ჩვენი საჭიროებისამებრ. მაგალითად, გლიკოლიზის შედეგად წარმოქმნილი შუალედური პროდუქტი დიჰიდროქსიაცეტონ ფოსფატი **(იხ. სურათი 9.9, მე-5 საფეხური)**, შეიძლება გარდაიმნას ცხიმების მნიშვნელოვანი წინამორბედებიდან , რომელიმე ერთ-ერთად. თუკი ჩვენ ვჭამთ იმაზე მეტ საჭმელს, ვიდრე გვჭირდება, ჩვენ ცხიმებს მაინც ვინახავთ იმისდამიუხედავად შეიცავს თუ არა ჩვენი საკვები მას. მეტაბოლიზმი მნიშვნელოვნად მრავალფეროვანი და ადაპტაციის უნარის მქონეა.

უჯრედული სუნთქვის რეგულაცია შექცევითი მექანიზმებით

მომარაგებისა და მოთხოვნილების ძირითადი პრინციპები არეგულირებენ მეტაბოლურ ეკონომიას. უჯრედი არ ხარჯავს ენერგიას უფრო მეტი რაოდენობით განსაკუთრებული სუბსტანციების დამზადებაზე, ვიდრე ამის საჭიროებაა. თუკი არსებობს გარკვეული ამინომჟავას სიჭარბე, მაგალითად, ანაბოლური გზა, რომელიც ამ ამინომჟავას სინთეზს

ახდენს ლიმონმჟავა ციკლის შუალედური პროდუქტებიდან, ითიშება, გამოირთვება. ამ კონტროლისათვის ყველაზე მეტად გავრცელებული გზაა შექცევითი ინჰიბირება: ანაერობული გზის საბოლოო პროდუქტი აინჰიბირებს ფერმენტს, რომელიც ამ გზის ადრეულ (საწყის) საფეხურს აკატალიზებს (იხ. სურათი 8.21). ეს უზრუნველყოფს საკვანძო მეტაბოლური ინტერმედიატების საჭიროებისამებრ მოხმარებას.

უჯრედი ასევე აკონტროლებს თავის კატაბოლიზმს. თუკი უჯრედი გაძლიერებულად მუშაობს და მისი ᲐᲢᲤ-ის კონცენტრაცია კლებულობს, სუნთქვის პროცესი ძლიერდება. როდესაც მოთხოვნილებაზე მეტია ᲐᲢᲤ-ის კონცენტრაცია, სუნთქვა კლებულობს, და შესაბამისი ორგანული მოლეკულები იზოგება სხვა ფუნქციებისათვის. ისევ, კონტროლი ძირითადად დაფუძნებულია ფერმენტთა აქტიობის რეგულაციაზე კატაბოლური გზის სტრატეგიულ წერტილში. ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი გადამრთველია ფოსფოფრუქტოკინაზა (სურათი 9.20), ფერმენტი რომელიც აკატალიზებს გლიკოლიზის მესამე საფეხურს (სურათი 9.9). ეს არის გლიკოლიზის ყველაზე ადრეული საფეხური, რომელიც შეუქცევად სუბსტრატს იძლევა. ამ საფეხურის ხარისხის კონტროლით, უჯრედს შეუძლია მთლიანად კატაბოლური პროცესის ან შენელება ან დაჩქარება. ფოსფოფრუქტოკინაზა შეიძლება მიჩნეულ იქნას სუნთქვის სტიმულატორად.

ფოსფოფრუქტოკინაზა ალოსტერული ფერმენტია სპეციფიური ინჰიბიტორისათვის და აქტივატორისათვის განკუთვნილი რეცეპტორული საიტებით. იგი ინჰიბირდება ᲐᲢᲤ-ით და სტიმულირდება ამფ-ით (ადენოზინ მონოფოსფატი), რომელსაც უჯრედი წარმოქმნის ადფ-იდან. როცა ᲐᲢᲤ აკუმულირდება, ფერმენტის ინჰიბირება გლიკოლიზს ანელებს. ფერმენტი ისევ აქტიური ხდება როცა უჯრედული სამუშაოები ᲐᲢᲤ-ს გარდაქმნიან ადფ-ად (და ამფ-ად) იმაზე უფრო სწრაფად, ვიდრე ᲐᲢᲤ-ის აღდგენა ხდება. ფოსფოფრუქტოკინაზა ასევე სენსიტიურია ციტრატის — ლიმონმჟავა ციკლის პირველი პროდუქტის მიმართ. თუ მიტოქონდრიაში ციტრატი აკუმულირდება, მისი გარკვეული ნაწილი ციტოზოლში გაედინება და ფოსფოფრუქტოკინაზას ინჰიბირებას ახდენს. ეს მექანიზმი გლიკოლიზისა და ლიმონმჟავა ციკლის ხარისხის სინქრონიზაციას უწყობს ხელს. როცა ციტრატი აკუმულირდება, გლიკოლიზი ნელდება და ლიმონმჟავა ციკლის მომარაგება აცეტილის ჯგუფებით მცირდება. თუ ციტრატის მოხმარება იზრდება, ან ᲐᲢᲤ-ის უფრო მეტად მოთხობნილების ან კიდევ ლიმონმჟავა ციკლის ინტერმედიატების ანაბოლური გზის მეშვეობით განლევის გამო, გლიკოლიზი ძლიერდება და მოთხოვნილებას შეესაბამება. მეტაბოლური ბალანსი ფართოვდება გლიკოლიზისა და ლიმონმჟავა ციკლის სხვა საკვანძო ადგილებზე ლოკალიზებული ფერმენტების კონტროლით. საკუთარ მეტაბოლიზმში უჯრედები ეკონომიური, მიზანმიმართული და პასუხისმგებლობის მქონე არიან.

ისევ დავუბრუნდეთ 9.2 სურათს, რათა უჯრედული სუნთქვა განვიხილოთ ეკოსისტემებში ენერგიის დინებისა და ქიმიური ბრუნვის უფრო ფართო კონტექსტში.

ენერგია, რომელიც ჩვენ გვაცოცხლებს *გამოიყოფა*, მაგრამ არ *წარმოიქმნება*, უჯრედული სუნთქვის შედეგად. ჩვენ ვიყენებთ იმ ენერგიას, რომელიც საკვებში შენახული იქნა ფოტოსინტეზის შედეგად. შემდგომ თავში, თქვენ შეისწავლით თუ როგორ იჭერს ფოტოსინთეზი სინათლეს და როგორ გარდაქმნის მას ქიმიურ ენერგიად.

კონცეფცია შემოწმება 9.6

1. შეადარეთ ცხიმის სტრუქტურა (იხ. სურათი 5.11) ნახშირწყალისას (იხ. სურათი 5.3). მათი სტრუქტურის რა თავისებურებით არის განაპირობებული ის, რომ ცხიმი უკეთესი საწვავია?
2. რა გარემოებაში ასინთეზებს თქვენი სხეული ცხიმს?
3. რა მოუვა კუნთოვან უჯრედს, რომელიც მთლიანად გამოიყენებს მისი ჟანგბადისა და ᲐᲢᲤ-ის მარაგს? (იხ. სურათი 9.20).

თავი 9 უჯრედული სუნთქვა

ძირითადი კონცეფციების შემოწმება:

სიცოცხლის პროცესი საჭიროებს ენერგიას, რომელიც ეკოსისტემაში შემოდის მზის სინათლის ფორმით. ენერგია გამოიყენება მუშაობის შესასრულებლად, ან კიდევ სითბოს სახით იფანტება, მაშინ როცა არსებითი ქიმიური ელემენტები განმეორებით ციკლში ერთვებიან სუნთქვისა და ფოტოსინთეზის პროცესების მეშვეობით (გვ.160).

კონცეფცია 9.1

კატაბოლური გზები ენერგიას ორგანული საწვავის დაჟანგვით იძლევიან

- **კატაბოლური მიმოცვლის გზა და ატფ-ის სინთეზი.** გლუკოზისა და სხვა ორგანული საწვავების დაშლა ეგზოთერმული პროცესია. გლუკოზით ან სხვა ორგანული მოლეკულით დაწყებული უჯრედული სუნთქვა O_2-ის გამოყენებით იძლევა H_2O-ს, CO_2 –ს, ენერიას ატფ-ის ფორმით და სითბოს. მუშაობის უნარის შესანარჩუნებლად უჯრედმა უნდა აღიდგინოს ატფ.
- **ჟანგვა-აღდგენის რეაქციები: დაჟანგვა და აღდგენა.** უჯრედი იყებენს საკვების მოლეკულებში შენახულ ენერგიას ჟანგვა-აღდგენითი რეაქციების მეშვეობით, რომლებშიც ერთი ნივთიერება ნაწილობრივ ან სრულად გადასცემს ელექტრონებს მეორეს. ელექტრონების მიმღები ნივთიერება აღდგება; ელექტრონების დამკარგავი ნივთიერება იჟანგება. ჯრედული სუნთქვის შედეგად გლუკოზა ($C_6H_{12}O_6$) იჟანგება CO_2-მდე და O_2 აღდგება H_2O –მდე. ელექტრონები, ორგანული ნაერთებიდან ჟანგბადისაკენ გადაადგილების დროს, პოტენციურ ენერგიას კარგავენ. ორგანული ნაერთებიდან ელექტრონები პირველად გადადიან ნად$^+$ –ზე, რომელსაც აღადგენენ ნადH-მდე. ნადH გადასცემს ელექტრონებს ელექტრონთა გადამტან ჯაჭვს, რომელიც მათ ატარებს O_2-საკენ ენერგიის გამომთავისუფლებელი საფეხურების მეშვეობით. გამოთავისუფლებული ენერგია გამოიყენება ატფ-ის სინთეზისათვის.
- **უჯრედული სუნთქვის საფეხურები: წინამიმოხილვა.** გლიკოლიზი და ლიმონმჟავა ციკლი ელექტრონებს აგროვებენ (ნადH-ით ან ფადH$_2$-ით) ელექტრონთა გადამტანი ჯაჭვისათვის, რომელიც ჟანგვით ფოსფორილირებას წარმართავს. ჟანგვითი ფოსფორილირება წარმოქმნის ატფ-ს.

კონცეფცია 9.2

გლიკოლიზი ქიმიურ ენერგიას აგროვებს გლუკოზის პირუვატამდე დაჟანგვით.

გლიკოლიზი გლუკოზას შლის პირუვატის 2 მოლეკულამდე და იძლევა 2 ატფ-სა და 2 ნადH-ს გლუკოზის თითოეულ მოლეკულაზე (გგ. 165-167)

კონცეფცია 9.3

ორგანული მოლეკულების ენერგიის–მომცემი ჟანგვის პროცესი ლიმონმჟავა ციკლით მთავრდება

- პირუვატის იმპორტი მიტოქონდრიაში და მისი გარდაქმნა აცეტილ კოფერმენტ A-დ გლიკოლიზს აკავშირებს ლიმონმჟავა ციკლთან. აცეტილ კოფერმენტ A-ს ორნახშირბადიანი აცეტილის ჯგუფი უკავშირდება ოთხნახშირბადიან ოქსალოაცეტატს ექვსნახშირბადიანი ციტრატის წარმოქმნით, რომელიც ისევ იშლება ოქსალოაცეტატამდე. ციკლი გამოათავისუფლებს 2 CO_2-ს, წარმოქმნის 1 ატფ-ს და ელექტრონებს გადასცემს ნად$^+$-ს და ფად-ს, და ყოველ ბრუნვაზე შესაბამისად მიიღება 3 ნადH და 1 ფადH$_2$.

კონცეფცია 9.4

ჟანგვითი ფოსფორილირების დროს, ქიმიოსმოსი ელექტრონების ტრანსპორტს ატფ-ის სინთეზთან აწყვილებს

- ნადH და ფადH2 ელექტრონებს აძლევენ ელექტრონთა გადამტან ჯაჭვს, რომელიც ატფ-ის სინთეზს ჟანგვითი ფოსფორილირების გზით აწარმოებს.
- **ელექტრონთა ტრანსპორტის გზა.** ელექტრონთა გადამტან ჯაჭვში, ნადH და ფადH$_2$ –ში აკუმულირებული ელექტრონები ენერგიას კარგავენ ენერგიის-გამომყოფ მრავალ საფეხურზე. ჯაჭვის ბოლოში, ელექტრონები გადადიან O_2–ზე და წარმოქმნიან H_2O–ს.
- **ქემიოსმოსი: ენერგია-შეუღლებული მექანიზმი.** ელექტრონთა გადამტანი ჯაჭვის გარკვეულ საფეხურებზე, ელექრტონთა გადაადგილება ცილოვან კომპლექსებს აი-

ძულებს H^+–ის გადატანას მიტოქონდრიული მატრიქსიდან მემბრანათაშორის სივრცეში, რომელიც ინახავს ენერგიას როგორც პროტონ-მოტივირებულ ძალას (H^+ გრადიენტი). დიფუზიის შედეგად H^+ ისევ უკან, მატრიქსში ბრუნდება ატფ სინთაზას მეშვეობით, მის გადასვლას თან სდევს ადფ-ის ფოსფორილირება.

- **უჯრედული სუნთქვის დროს წარმოქმნილი ატფ-ის აღრიცხვა.** გლუკოზის მოლეკულაში შენახული ენერგიის დაახლოებით 40% გადადის ატფ-ში უჯრედული სუნთქვის დროს, რომელიც წარმოქმნის ატფ-ს.

კონცეფცია 9.5

დუღილის მეშვეობით ზოგიერთი უჯრედი ატფ–ს ჟანგბადის გამოყენების გარეშე აწარმოებს

- **დუღილის ტიპები.** გლიკოლიზის შედეგად სუბსტრატული ფოსფორილირებით წარმოიქმნება ორი ატფ იმისდამიუხედავად ჟანგბადი არის თუ არა. ანაერობული პირობების დროს, ელექტრონები ნადH-დან გადაეცემიან პირუვატს, აღდგენილი $НАД^+$ საჭიროა გლუკოზის მეტი რაოდენობის დასაჟანგად. საყოველთაოდ ცნობილი დუღილის 2 ფორმაა სპირტული დუღილი და რძემჟავა დუღილი.
- **დუღილისა და უჯრედული სუნთქვის შედარება.** ორივე მათგანი გლუკოზის დასაჟანგად იყენებს გლიკოლიზს, მაგრამ განსხვავდებიან ელექტრონთა საბოლოო აქცეპტორებით. სუნთქვა მეტ ატფ-ს იძლევა.
- **გლიკოლიზის ევოლუციური მნიშვნელობა.** გლიკოლიზი თითქმის ყველა ორგანიზმში მიმდინარეობს და სავარაუდოდ, იგი წარმოშობილია უძველეს პროკარიოტებში, სანამ ატმოსფეროში O_2 დაგროვდებოდა.

კონცეფცია 9.6

გლიკოლიზი და ლიმონმჟავა ციკლი მრავალ სხვა მეტაბოლურ გზასთან არის შეუღლებული

- **კატაბოლიზმის მრავალფეროვნება.** კატაბოლური გზები ელექტრონებს მრავალი სახის ორგანული მოლეკულებიდან თავს უყრიან უჯრედულ სუნთქვაში.
- **ბიოსინთეზი (ანაერობული გზა).** ორგანიზმს საკვების მცირე მოლეკულები შეუძლია გამოიყენოს ან უშუალოდ, ან კიდევ სხვა ნივთიერებების ასაგებად გლიკოლიზის ან ლიმონმჟავა ციკლის მეშვეობით.
- **უჯრედული სუნთქვის რეგულაცია შექცევითი მექანიზმებით.** უჯრედული სუნთქვა ალოსტერული ფერმენტებით კონტროლდება გლიკოლიზისა და ლიმონმჟავა ციკლის საკვანძო წერტილებში.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშემოწმება

1. რომელია აღმდგენი აგენტი შემდეგ რეაქციაში?
   პირუვატი + ნადH + H+ → ლაქტატი + $НАД^+$
   ა. ჟანგბადი. ბ. ნადHგ. $НАД^+$
   დ. ლაქტატიე. პირუვატი
2. ენერგიის უშუალო წყარო, რომელიც აწარმოებს ატფ-ის სინთეზს ატფ სინთაზას მეშვეობით ჟანგვითი ფოსფორილირების დროს არის
   ა. გლუკოზისა და სხვა ორგანული ნაერთების დაჟანგვა.
   ბ. ელექტრონთა ტრანსპორტის ჯაჭვში ელექტრონების გადაადგილება ჯაჭვის ქვედა მიმართულებით
   გ. ჟანგბადის აფინურობა ელექტრონებისადმი.
   დ. H^+–ის კონცენტრაციული გრადიენტი შიდა მიროქონდრიული მემბრანის გასწვრივ.
   ე. ფოსფატის გადატანა ადფ-ზე.
3. რომელი მეტაბოლური გზა არის საერთო დუღილისა და უჯრედული სუნთქვისათვის?
   ა. ლიმონმჟავა ციკლი
   ბ. ელექტრონთა ტრანსპორტის ჯაჭვი
   გ. გლიკოლიზი
   დ. პირუვატიდან აცერილ კოფერმენტ A–ს სინთეზი
   ე. პირუვატის დაჟანგვა ლაქტატამდე
4. მიტოქონდრიაში ეგზოთერმული ჟანგვა-აღდგენის რეაქციები
   ა. წარმოადგენენ იმ ენერგიის წყაროს რომლებიც აწარმოებენ პროკარიოტული ატფ-ის სინთეზს
   ბ. უშუალოდ არიან შეუღლებული სუბსტრატულ ფოსფორილირებასთან
   გ. უზრუნველყოფენ ენერგიას პროტონული გრადიენტის დასამკვიდრებლად
   დ. ნახშირბადის ატომებს აღადგენენ ნახშორორჟანგამდე
   ე. ფოსფორილირებული შუალედური პროდუქტების მეშვეობით შეუღლებული არიან ენდოთერმულ პროცესებთან.
5. ელექტრონთა გადამტან ჯაჭვში ელექტრონთა საბოლოო აქცეპტორი რომელიც ჟანგვით ფოსფორილირებაში მონაწილეობს არის
   ა. ჟანგბადიბ. წყალიგ. $НАД^+$
   დ. პირუვატიე. ადპ
6. როდესაც ელექტრონები მიტოქონდრიაში ელექტრონთა გადამტანი ჯაჭვის გასწვრივ მიედინებიან, ჩამოთვლილთაგან რომელი ცვლილებები ხდება?

ა. მატრიქსის pH იზრდება
ბ. АТФ სინთაზა პროტონებს გადაქაჩავს აქტიური ტრანსპორტით
გ. ელექტრონები ღებულობენ თავისუფალ ენერგიას.
დ. ციტოქრომები ადფ-ს აფოსფორილირებენ АТФ-ის წარმოსაქმნელად.
ე. НАД$^+$ იჟანგება

7. მეტაბოლური შხამების თანაობისას, რომლებიც სპეციფიურად და სრულად აინჰიბირებენ მიტოქონდრიული АТФ სინთაზას ყველა ფუნქციას, თქვენ რომელს ივარაუდებდით?
ა. pH–ის სხვაობის შემცირება შიდა მიტოქონდრიული მემბრანის გასწვრივ.
ბ. pH–ის სხვაობის გაზრდა შიდა მიტოქონდრიული მემბრანის გასწვრივ
გ. АТФ-ის სინთეზის გაზრდა
დ. ჟანგბადის მოხმარების გაზრდა
ე. НАД$^+$-ის აკუმულირება, დაგროვება

8. უჯრედების მიერ ნახშირორჟანგის კატაბოლიზმი იმიტომ არ ხდება, რომ
ა. მისი ორმაგი ბმები საკმაოდ სტაბილურია იმისათვის რომ დაშლილ იქნას.
ბ. CO_2-სუფრო სუსტად ბმული ელექტრონები აქვს, ვიდრე სხვა ორგანულ ნაერთებს.
გ. CO_2 უკვე მთლიანად აღდგენილია.
დ. CO_2 უკვე მთლიანად დაჟანგულია.
ე. მოლეკულას ძალიან ცოტა ატომი აქვს.

9. ჩამონათვალიდან, რომელი უფრო ჭეშმარიტი განსხვავებაა დუღილსა და უჯრედულ სუნთქვას შორის?
ა. მხოლოდ სუნთქვის დროს იჟანგება გლუკოზა.
ბ. НАДН ელექტრონთა გადამტანი ჯაჭვის მეშვეობით მხოლოდ სუნთქვის დროს იჟანგება.
გ. დუღილი, და არა სუნთქვა, არის კატაბოლური მიმოცვლის მაგალითი.
დ. სუბსტრატული ფოსფორილირება დამახასიათებელია მხოლოდ დუღილისათვის.
ე. НАД$^+$ მხოლოდ სუნთქვის დროს მოქმედებს როგორც დამჟანგავი აგენტი.

10. კატაბოლიზმის დროს ყველაზე მეტი CO_2 გამოიყოფა
ა. გლიკოლიზის დროს.
ბ. ლიმონმჟავა ციკლის დროს.
გ. რძემჟავა დუღილის დროს.
დ. ელექტრონთა ტრანსპორტის დროს.
ე. ჟანგვითი ფოსფორილირების დროს.

ევოლუციური კავშირი

ფერმენტი АТФ სინთაზა ნანახია პროკარიოტების პლაზმურ მემბრანაში, მიტოქონდრიასა და ქლოროპლასტებში. რას ვარაუდობს ეს ამ ეუკარიოტული ორგანოიდებისა და პროკარიოტების ევოლუციური კავშირის შესახებ? შეუძლია სხვადასხვა წყაროდან მიღებული АТФ სინტაზას ამინომჟავურ თანამიმდევრობას თქვენი ჰიპოთეზის მხარდაჭერა ან უარყოფა?

მეცნიერული კვლევა

1940-იან წლებში, ზოგიერთი ექიმი პაციენტებს უწერდა მცირე დოზას წამლისა, რომელსაც უწოდებდნენ დინიტროფენოლს (დნფ). იგი პაციენტებს წონის დაკლებაში ეხმარებოდა. ეს სახიფათო მეთოდი მიტოვებულ იქნა მას შემდეგ, რაც რამოდენიმე პაციენტი დაიღუპა. დნფ შეუწყვილებელია ქემიოსმოსურ მექანიზმთან, იგი შიდა მიტოქონდრიულ მემბრანას H^+–ისადმი განვლადს ხდის. ახსენით, როგორ იწვევს ეს წონის დაკარგვას.

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

თითქმის ადამიანთა მთელი საზოგადოება იყენებს დუღილს ისეთი ალკოჰოლური სასმელების საწარმოებლად, როგორიცაა ლუდი და ღვინო. პრაქტიკა თარიღდება სოფლისმეურნეობის ყველაზე ადრეული პერიოდით. თქვენი აზრით როგორ იქნა პირველად აღმოჩენილი დუღილის გამოყენება? რატომ აღმოჩნდა ღვინო უფრო გამოსადეგი სასმელი, განსაკუთრებით პრეინდუსტრიული კულტურისათვის, ვიდრე ყურძნის წვენი, რომლისგანაც ის იყო დამზადებული?

10 ფოტოსინთეზი



▲ *სურათი 10.1* ***მზის სინათლე ფერთა სპექტრისგან შედგება, რომელიც აქ ცისარტყელას სახით ჩანს.***

ძირითადი კონცეფციები

10.1. ფოტოსინთეზი სინათლის ენერგიას საკვების ქიმიურ ენერგიად გარდაქმნის.

10.2. სინათლის რეაქციები მზის ენერგიას ATP-ის და NADPH-ის ქიმიურ ენერგიებად გარდაქმნის.

10.3. კალვინის ციკლი ATP-ს და NADPH-ს CO_2 -ის შაქრად გარდასაქმნელად იყენებს.

10.4. ცხელი, მშრალი კლიმატის პირობებში, ნახშირბადის ფიქსაციის ალტერნატიული მექანიზმი განვითარდა.

შესავალი

პროცესი, რომელიც მთელ ბიოსფეროს ასაზრდოებს

ყოველ წამში დედამიწაზე მზის ენერგიით მარაგდება.მცენარეთა ქლოროპლასტები იჭერს სინათლის ენერგიას, რომელიც მზიდან დედამიწამდე 150 მილიონ კმ-ს გადის და მას ქიმიურ ენერგიად გარდაქმნის, რომელიც შაქარსა და სხვა ორგანულ მოლეკულებში ინახება. კონვერსიის ამ პროცესს **ფოტოსინთეზი** ეწოდება. ფოტოსინთეზის განხილვა მისი ეკოლოგიური კონტექსტით დავიწყოთ.

ფოტოსინთეზი, პირდაპირ თუ ირიბად, თითქმის მთელ ცოცხალ სამყაროს ასაზრდოებს. ორგანიზმი ითვისებს ორგანულ ნაერთებს, რომლებსაც ენერგიისა და ნახშირბადის ჩონჩხისთვის იყენებს.

ეს პროცესი ორი ძირითადი მოდელიდან ერთ-ერთით – აუტოტროფული ან ჰეტეროტროფული კვებით ხორციელდება. **აუტოტროფები** „თვით-მკვებავები“ არიან (*auto* ნიშნავს „თვით“-ს, ხოლო *trophos* – „კვება“-ს); არსებობისთვის ისინი სხვა ორგანიზმებიდან არაფერს იღებენ. თავიანთ ორგანულ მოლეკულებს აუტოტროფები გარემოდან მიღებული CO_2-ისა და სხვა არაორგანული ნედლეულისგან წარმოქნიან. აუტოტროფები, მთელი არააუტოტროფული ორგანიზმებისთვის, ორგანული ნივთიერებების ალტერნატიული წყაროა, და ამის გამო, ბიოლოგები მათ ბიოსფეროს *მწარმოებლებს* მიაკუთვნებენ.

თითქმის ყველა მცენარე აუტოტროფია, ერთადერთი საკვები, რაც მათ ესაჭიროებათ არის წყალი და მინერალები ნიადაგიდან და ნახშირორჟანგი ჰაერიდან. ფაქტიურად, მცენარეები ფოტოაუტოტროფებია – ორგანიზმები, რომლებიც სინათლეს სხვა ორგანული ნივთიერებების სინთეზისათვის ენერგიის წყაროდ იყენებენ (სურათი 10.1). ფოტოსინთეზს ადგილი აქვს აგრეთვე წყალმცენარეებში, სხვა ცალკეულ უმარტივესებში და ზოგიერთ პროკარიოტში (სურათი10.2, მომდევნო გვერდზე). ამ თავში, ყურადღებას მცენარეებზე გავამახვილებთ; აუტოტროფული კვების ვარიანტები, რომლებიც პროკარიოტებსა და წყალმცენარეებში გვხვდება 27-ე და 28-ე თავებში იქნება განხილული.

ჰეტეროტროფები ორგანულ მასალას კვების მეორე ძირითადი მოდელის მიხედვით იღებენ. არ გააჩნიათ რა საკვების თავისით წარმოქმნის უნარი, ისინი სხვა ორგანიზმების მიერ წარმოებული ნივთიერებების ხარჯზე ცოცხლობენ (*hetero* ნიშნავს „სხვა“-ს). ჰეტეროტროფები ბიოსფეროს *მომხმარებლები* არიან. „სხვათა მჭამელების“ ყველაზე უფრო გამოხატული ფორმაა, როდესაც ცხოველი მცენარეებით ან სხვა ცოცხალი ორგანიზმებით იკვებება. მაგრამ ჰეტეროტროფული კვება შეიძლება უფრო დახვეწილიც იყოს. ზოგიერთი ჰეტეროტროფი მკვდარი ორგანიზმის ნარჩენებს შთანთქავს, რასაც მათი დაშლის საშუალებით ახორციელებს; ზოგჯერ ისინი ორგანული ნარჩენებით იკვებებიან, როგორიცაა ჩონჩხი, ექსკრემენტები და ჩამოცვენილი ფოთლები; ეს ორგანიზმები ცნობილია რედუცენტების სახელით. სოკოების უმრავლესობა და პროკარიოტების მრავალი ტიპი თავიანთ საკვებს ამ გზით იღებს. თითქმის ყველა ჰეტეროტროფი, ადამიანის ჩათვლით, საკვების მხრივ მთლიანად ფოტოაუტოტროფებზე და აგრეთვე ფოტოსინთეზის გვერდით პროდუქტზე – ჟანგბადზეა დამოკიდებული.

ამ თავში თქვენ შეიტყობთ, თუ როგორ ხორციელდება ფოტოსინთეზი. ფოტოსინთეზის ძირითადი პრინციპების გაცნობის შემდეგ, ფოტოსინთეზის ორ ეტაპს განვიხილავთ: სინათლის რეაქციებს, რომლის დროსაც ხდება მზის ენერგი-



(ა) მცენარეები



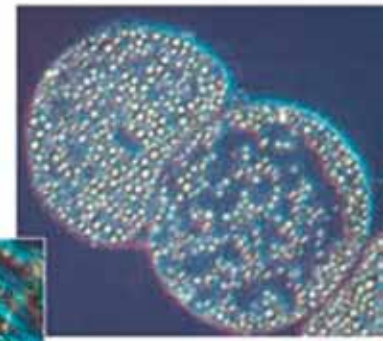
(ბ) მრავალუჯრედიანი წყალმცენარე



(გ) ერთუჯრედიანი უმარტივესი 10 μმ



(დ) ციანობაქტერია 40 μმ



(ე) გოგირდის მეწამული ბაქტერია 15 μმ

▶ *სურათი 10.2* **ფოტოაუტროტროფები.** *ეს ორგანიზმები სინათლის ენერგიას ნახშირორჟანგიდან და წყლიდან (უმრავლეს შემთხვევაში) ორგანული მოლეკულების სინთეზის სტიმულირებისათვის იყენებენ. ისინი არა მარტო საკუთარ თავს კვებავენ, არამედ მთელ ცოცხალ სამყაროსაც.* ***(ა)*** *ხმელეთზე, საკვების უპირატესი მწარმოებლები მცენარეები არიან. წყლის გარემოში, ფოტომასინთეზირებელ ორგანიზმებს მიეკუთვნება:* ***(ბ)*** *მრავალუჯრედიანი წყალმცენარეები, როგორც მაგ., ეს წაბლა წყალმცენარე,* ***(გ)*** *ზოგიერთი ერთუჯრედიანი უმარტივესი, მაგ., Euglena;* ***(დ)*** *პროკარიოტები, სახელწოდებით ციანობაქტერიები; და* ***(ე)*** *სხვა ფოტომასინთეზირებელი პროკარიოტები, როგორც მაგ., ეს გოგირდის მეწამული ბაქტერიებია, რომლებიც გოგირდს (სფერული გლობულები) წარმოქმნიან (სინათლის მიკროსკოპი)*

ის დაჭერა და ქიმიურ ენერგიად მისი გარდაქმნა; და კალვინის ციკლს, როდესაც ქიმიური ენერგია საკვების ორგანული მოლეკულების წარმოსაქმნელად გამოიყენება. დაბოლოს, ფოტოსინთეზს ევოლუციური პერსპექტივის თვალსაზრისითაც განვიხილავთ.

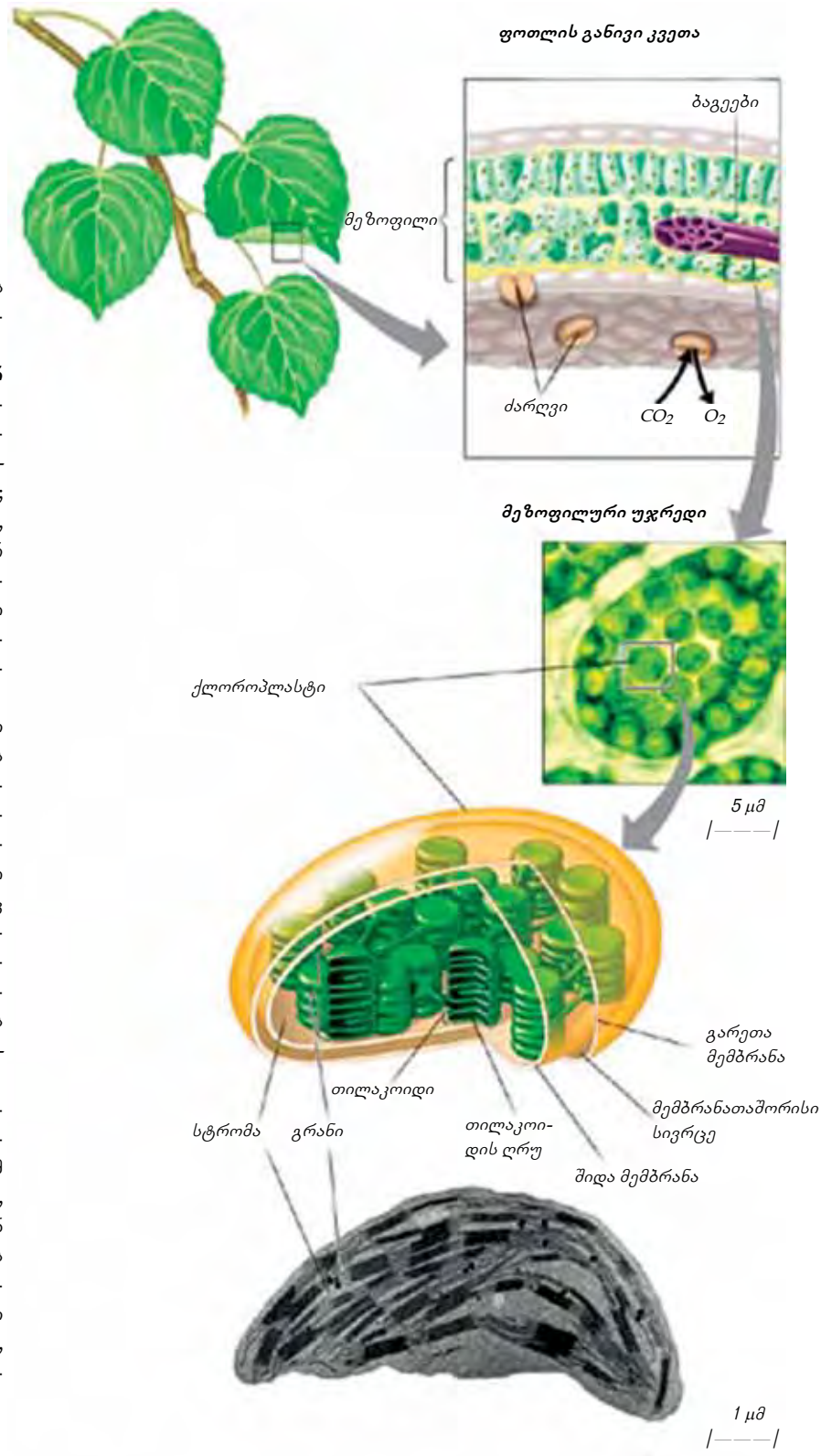
კონცეფცია 10.1

ფოტოსინთეზი სინათლის ენერგიას საკვების ქიმიურ ენერგიად გარდაქმნის

მე-6 თავში თქვენ ქლოროპლასტებს გაეცანით. ეს განსაკუთრებული ორგანელა, ჩვენს პლანეტაზე, ორგანიზმების უდიდესი უმრავლესობის კვებაზეა პასუხისმგებელი. ქლოროპლასტები სხვადასხვა მაფოტოსინთეზირებელ ორგანიზმებში გვხვდება (იხილე სურათი10.2), მაგრამ ჩვენ ყურადღებას მცენარეებზე გავამახვილებთ.

ქლოროპლასტში: ფოტოსინთეზის საიტები მცენარეებში

მცენარის ყველა მწვანე ნაწილს, მწვანე ღეროებისა და დაუმწიფებელი ნაყოფების ჩათვლით ქლოროპლასტები გააჩნია, მაგრამ მცენარეთა უმრავლესობაში, ფოთლებია ფოტოსინთეზის ძირითადი საიტები (სურათი10.3). ფოთლის ზედაპირის ერთ კვადრატულ მილიმეტრზე დაახლოებით ნახევარი მილიონი ქლოროპლასტია. ფოთოლს შეფერილობას **ქლოროფილი** აძლევს, მწვანე პიგმენტი, რომელიც ქლოროპლასტებშია ლოკალიზებული. სწორედ ქლოროფილის მიერ



▶ *სურათი 10.3* ***ყურადღება გამახვილებულია მცენარეში ფოტოსინთეზის ლოკაციაზე.*** *ფოთლები მცენარეში ფოტოსინთეზის მთავარი ორგანოებია. ამ სურათებზე გამოსახულია ჯერფოთოლი, შემდეგ უჯრედი, დაბოლოს ქლოროპლასტი – ორგანელი, სადაც ფოტოსინთეზს აქვს ადგილი (შუაში არის სინათლის მიკროსკოპია, ქვემოთ – ტრანსმისიული ელექტრონული მიკროსკოპია).*

შთანთქმული სინათლის ენერგია ასტიმულირებს ორგანული მოლეკულების სინთეზს ქლოროპლასტში.

ქლოროპლასტები, უმთავრესად **მეზოფილურ** უჯრედებში – ფოთლის შიდა ქსოვილში გვხვდება. ნახშირორჟანგის ატომი მიკროსკოპული ფორების საშუალებით, რომელთაც **ბაგეები** (*stomata*) ეწოდება (მხოლობით რიცხვში – *stoma*; ბერძნულად „ბაგე“-ს ნიშნავს), შედის ფოთოლში, ხოლო იქიდან ჟანგბადი გამოდის. ფესვების მიერ შეწოვილი წყალი ფოთლებს ძარღვების საშუალებით მიეწოდება. ფოთლები, ძარღვებს ფესვებში და აგრეთვე მცენარეს სხვა არამაფოტოსინთეზირებელ ორგანოებში, შაქრის გასატანად იყენებს.

ტიპურ მეზოფილურ უჯრედში დაახლოებით 30-40 ქლოროპლასტია, თითოეული ორგანელის სიდიდე 2-4 მმ-დან 4-7 მმ-მდეა. ორი მემბრანისგან შემდგარი გარსი **სტრომას** – ქლოროპლასტის შიგნით არსებულ მკვრივ სითხეს – შემოსაზღვრავს. ურთიერთდაკავშირებული ნატიფი მემბრანული ტომსიკების სისტემა, რომელსაც **თილაკოიდებს** უწოდებენ, სტრომას სხვა კომპარტმენტებისგან, თილაკოიდების შიდა მხრიდან, ანუ *თილაკოიდის ღრუდან* გამოყოფს. ზოგიერთ ადგილას, თილაკოიდის ტომსიკები სვეტებს ქმნის, რომელთაც *გრანები* (მხოლობითში *granum*) ეწოდებათ.

ქლოროფილი თილაკოიდის მემბრანებშია მოთავსებული. (მაფოტოსინთეზირებელ პროკარიოტებს ქლოროპლასტები არ გააჩნიათ, მაგრამ მათ მაფოტოსინთეზირებელი მემბრანები აქვთ, რომლებიც პლაზმური მემბრანის ნაკეცებისგან წარმოქმნება და რომლებიც ქლოროპლასტების თილაკოიდის მემბრანების მსგავსად ფუნქციონირებს (იხ. სურათი 27.7 ბ). ახლა, როდესაც ვიცით მცენარეებში ფოტოსინთეზის საიტების შესახებ, მზად ვართ უფრო ახლოს გავეცნოთ ფოტოსინთეზის პროცესს.

ატომების გზა ფოტოსინთეზში: *სამეცნიერო გამოკვლევა*

მეცნიერები საუკუნეების მანძილზე ცდილობდნენ, მთლიანობაში წარმოედგინათ პროცესი, რომლის საშუალებითაც მცენარეები საკვებს ამზადებენ. თუმცა ზოგიერთი ეტაპი ჯერ კიდევ არ არის სრულად წარმოდგენილი. მთელი ფო-

ტოსინთეზის ტოლობა ჯერ კიდევ 1800-იანი წლებიდან არის ცნობილი. სინათლის თანაობისას, მცენარის მწვანე ნაწილები ნახშირორჟანგიდან და წყლიდან ორგანულ ნივთიერებებსა და ჟანგბადს წარმოქნის. მოლეკულური ფორმულების გამოყენებით ფოტოსინთეზის პროცესი ამ ქიმიური ტოლობის სახით შეგვიძლია შევაჯამოთ:

$$6CO_2 + 12H_2O + \text{სინათლის ენერგია} \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6O_2 + 6H_2O$$

ნახშირწყალი C6H12O6 არის გლუკოზა.[1*] წყალი ტოლობის ორივე მხარეს გვხვდება, ვინაიდან ფოტოსინთეზის დროს 12 მოლეკულა წყალი გარდაიქმნება, ხოლო 6 მოლეკულა თავიდან წარმოიქმნება. ჩვენ შეგვიძლია ტოლობის გამარტივება, თუ მხოლოდ წყლის შთაქნთმას აღვნიშნავთ.

$$6CO_2 + 6H_2O + \text{სინათლის ენერგია} — C_6H_{12}O_6 + 6O_2$$

თუ ტოლობას ამ ფორმით დავწერთ, ვნახავთ, რომ მთელი ქიმიური ცვლილება ფოტოსინთეზის დროს იმის საპირისპიროა, რაც უჯრედული სუნთქვისას ხდება. ორივე ამ მეტაბოლურ პროცესს მცენარის უჯრედში აქვს ადგილი. თუმცა, როგორც ამას მალე შეიტყობთ, მცენარეები საკვებს მხოლოდ სუნთქვის პროცესის ეტაპების შებრუნებით არ ქმნიან.

ახლა, ფოტოსინთეზის ტოლობა 6-ზე გავყოთ და რაც შეიძლება მარტივი ფორმით წარმოვადგინოთ:

$$CO_2 + H_2O \rightarrow [CH_2O] + O_2$$

ფრჩხილები აქ აღნიშნავს, რომ CH_2O ფაქტიურად შაქარი კი არა, არამედ ნახშირწყლის ზოგადი ფორმულაა. სხვა სიტყვებით, ჩვენ წარმოვადგინეთ შაქრის მოლეკულის სინთეზი თითო ნახშირბადიდან. ექვსი განმეორება გლუკოზის მოლეკულას წარმოქმნიდა. ახლა, ეს გამარტივებული ფორმულა იმის სანახავად გამოვიყენოთ, თუ როგორ გაადევნეს თვალი მკვლევარებმა ქიმიური ელემენტების (C, H da O) გზას ფოტოსინთეზის რეაგენტებიდან პროდუქტებამდე.

წყლის გახლეჩა

ფოტოსინთეზის მექანიზმის ამოხსნის ერთ-ერთი პირველი გასაღები იმ აღმოჩენიდან იღებს სათავეს, რომლის თანახმადაც, მცენარეების მიერ ბაგეებიდან გამოყოფილი ჟანგბადი წყლიდან და არა ნახშირორჟანგიდან წარმოიქმნებოდა. ქლოროპლასტი წყალს წყალბადად და ჟანგბადად ხლეჩს. ამ აღმოჩენამდე, გაბატონებული იყო ჰიპოთეზა, რომლის თანახმადაც, ფოტოსინთეზი ხლეჩს ნახშირორჟანგს ($CO_2 \rightarrow C + O_2$), ხოლო შემდეგ, ნახშირბადს წყალი ემატება ($C + H_2O \rightarrow [CH_2O]$).

ამ ჰიპოთეზის მიხედვით, ფოტოსინთეზის დროს გამოყოფილი ჟანგბადი CO_2-დან მოდიოდა. ეს მოსაზრება წამოყენებულ იქნა 1930-იან წლებში, სტენფორდის უნივერსიტეტში, კ. ბ. ვან ნილის მიერ. ვან ნილი ფოტოსინთეზს იკვლევდა ბაქტერიებში, რომლებიც თავიანთ ნახშირწყალს CO_2-დან წარმოქმნიან, მაგრამ ჟანგბადს არ გამოყოფენ. ვან ნილმა დაასკვნა, რომ CO_2 ნახშირბადად და ჟანგბადად არ იხლიჩება, ყოველ შემთხვევაში, ამ ბაქტერიებში მაინც. ბაქტერიების ერთი ჯგუფი, ფოტოსინთეზისთვის გოგირდის სულფიდს (H_2S) უფრო იყენებს ვიდრე, წყალს და ნარჩენი პროდუქტის სახით გოგირდის ყვითელ გლობულებს წარმოქმნის (ეს გლობულები ჩანს **სურათი10.2**-ზე). აქ მოყვანილია ფოტოსინთეზის ქიმიური ტოლობა გოგირდის ბაქტერიებში.

$$CO_2 + 2H_2S \rightarrow [CH_2O] + H_2O + 2S$$

ვან ნილმა დაასკვნა, რომ ბაქტერია, შაქრის წარმოსაქმნელად, ხლეჩს H_2S-ს და იყენებს წყალბადის ატომს. შემდეგ მან განაზოგადა ეს მოსაზრება და ივარაუდა, რომ ყველა ფოტომასითეზირებელ ორგანიზმს ესაჭიროება წყალბადის წყარო, მაგრამ ეს წყარო შეიძლება იცვლებოდეს:

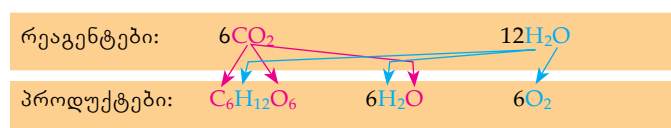
გოგირდის ბაქტერია: $CO_2 + 2H_2S \rightarrow [CH_2O] + H_2O + 2S$
მცენარე: $CO_2 + 2H_2O \rightarrow [CH2O] + H_2O + O_2$
ზოგადად: $CO_2 + 2H_2X \rightarrow [CH2O] + H_2O + 2X$

ამრიგად, ვან ნილმა გამოთქვა ჰიპოთეზა, რომლის თანახმადაც მცენარე ხლეჩს წყალს, იყენებს წყალბადის ატომს როგორც ელექტრონების წყაროს და გამოყოფს ჟანგბადს, როგორც გვერდით პროდუქტს.

ვან ნილის ჰიპოთეზა მეცნიერებმა თითქმის 20 წლის შემდეგ დაადასტურეს; ნიშანდებულ ატომად მათ მძიმე იზოტოპი, ჟანგბადი-18 (18O) გამოიყენეს, რათა თვალი მიედევნებინათ ჟანგბადის ატომის გზისთვის ფოტოსინთეზის პროცესში. ექსპერიმენტებმა აჩვენა, რომ მცენარეებიდან გამოყოფილი O_2 18O-ით *მხოლოდ* მაშინ მოინიშნებოდა, თუ ნიშანდებული ატომის წყარო წყალი იყო (1-ლი ექსპერიმენტი), ხოლო თუ 18O მცენარეში CO_2-ის ფორმით იყო შეტანილი, ნიშანდებული ატომი გამოყოფილ O_2-ში არ აღმოჩნდებოდა. შეჯამებული სახით ეს შემდეგნაირად გამოიხატება; წითლად ჟანგბადის (18O) ნიშანდებული ატომებია ღნიშნული:

ცდა 1: $CO_2 + 2H_2O \rightarrow [CH_2O] + H_2O + O_2$
ცდა 2: $CO_2 + 2H_2O \rightarrow [CH_2O] + H_2O + O_2$

ფოტოსინთეზის პროცესში ატომების გადაადგილების მნიშვნელოვანი შედეგია წყალბადის წყლიდან ექსტრაქცია და მისი შაქარში ჩართვა. ფოტოსინთეზის ნარჩენი პროდუქტი – O2, ატმოსფეროში გამოიყოფა. **სურათი10.4**-ზე ნაჩვენებია ფოტოსინთეზის ყველა ატომის გზა.



▲ *სურათი 10.4* **ატომების გადაადგილება ფოტოსინთეზის პროცესში**

[1] * ფოტოსინთეზის პირდაპირი პროდუქტი ფაქტიურად სამ-ნახშირბადიანი შაქარია. გლუკოზა აქ მხოლოდ ფოტოსინთეზსა და სუნთქვას შორის დამოკიდებულების გასამარტივებლად არის გამოყენებული.

ფოტოსინთეზი როგორც ჟანგვა-აღდგენითი პროცესი

მოდით, მოკლედ შევადაროთ ფოტოსინთეზი უჯრედულ სუნთქვას. ორივე პროცესში ჟანგვა-აღდგენითი რეაქციებია ჩართული. უჯრედული სუნთქვის დროს შაქრიდან ენერგია გამოიყოფა, როდესაც წყალბადთან ასოცირებული ელექტრონები გადამტანების საშუალებით ჟანგბადს გადაეცემა, რის შედეგადაც წარმოიქმნება წყალი, როგორც გვერდითი პროდუქტი. ელექტრონები თავიანთ პოტენციურ ენერგიას კარგავენ, ვინაიდან ისინი ელექტრონების სატრანსპორტო ჯაჭვს ქვემოთ, ელექტროუარყოფითი ჟანგბადისკენ „ეწევიან“, ხოლო მიტოქოდნდრიები ამ ენერგიას atp-ის სინთეზისთვის იყენებენ (იხილე **სურათი 9.15**).

ფოტოსინთეზი ელექტრონების ნაკადს საწინააღმდეგოდ მიმართავს. წყალი იხლიჩება და ელექტრონები, წყალბადის იონებთან ერთად, წყლიდან ნახშირორჟანგს გადაეცემა, რომელიც მას შაქრამდე აღადგენს. ვინაიდან წყლიდან შაქარზე გადასვლისას ელექტრონების პოტენციური ენერგია იზრდება, პროცესი ენერგიას საჭიროებს. ენერგიის ამ ზრდას სინათლე უზრუნველყოფს.

ფოტოსინთეზის ორი ეტაპი: *წინასწარი განხილვა*

ფოტოსინთეზის ტოლობა ძალზედ რთული პროცესის უკიდურესად მარტივი ჯამია. ფაქტიურად, ფოტოსინთეზი არის არა ერთი, არამედ ორი პროცესი და თითოეულ მათგანს მრავალრიცხოვანი საფეხურები აქვს. ფოტოსინთეზის ეს ორი ეტაპი ცნობილია როგორც **სინათლის რეაქციები** (ფოტოსინთეზის *ფოტო* ნაწილი) და **კალვინის ციკლი** (*სინთეზის* ნაწილი) **(სურათი 10.5)**.

სინთალის რეაციები არის ფოტოსინთეზის საფეხურები, რომლებიც მზის ენერგიას ქიმიურ ენერგიად გარდაქმნის. ქლოროფილის მიერ შთანთქმული სინათლე აღძრავს ელექტრონებისა და წყალბადის წყლიდან აქცეპტორზე გადაცემას, რომელსაც **nadp+** (ნიკოტინამიდ ადენინ დინუკლეოტიდ ფოსფატი) ეწოდება და რომელიც აგზნებულ ელექტრონს დროებით ინახავს. წყალი ამ პროცესში იხლიჩება და ამრიგად, სწორედ ფოტოსინთეზის სინათლის რეაქციების დროს გამოიყოფა O_2 გვერდითი პროდუქტის სახით. სინათლის რეაქციების ელექტრონების აქცეპტორი nadp+ nad+-ის მონათესავეა, რომელიც უჯრედული სუნთქვისას როგორც ელექტრონების გადამტანი ფუნქციონირებს;

ეს ორი მოლეკულა ერთმანეთისგან nadp+-ში არსებული დამატებითი ფოსფატური ჯგუფით განსხვავდება. სინათლის რეაქციები მზის ენერგიას nadp+-ის nadpH-ად აღსადგენად იყენებს წყალბადის ბირთვთან, ანუ H+-თან ერთად ელექტრონების წყვილის დამატებით. სინათლის რეაქციები აგრეთვე ახდენს atp-ის გენერირებას, რისთვისაც ქემიოსმოსს იყენებს, რათა adp-სთვის ფოსფატური ჯგუფის მიერთება ენერგიით უზრუნველყოს; პროცესი **ფოტოფოსფორილირების** სახელით არის ცნობილი.

ამრიგად, სინათლის ენერგია ქიმიურ ენერგიად თავდაპირველად ორი ნაერთის ფორმით – nadpH-ის, რომელიც აგზნებული ელექტრონების წყაროა („აღმდგენი ძალა“) და atp-ის ფორმით გარდაიქმნება, რომელიც უჯრედებში ენერგიის მიმოცვლის მოქნილი საშუალებაა. შევნიშნავთ, რომ სინათლის რეაქციების დროს შაქარი არ წარმოიქმნება; ეს ფოტოსინთეზის მეორე ეტაპზე, კალვინის ციკლში ხდება.

კალვინის ციკლმა სახელწოდება მელვინ კალვინისგან მიიღო, რომელიც 1940-იანი წლების ბოლოს თავის კოლეგებთან ერთად მისი ეტაპების ახსნას შეუდგა. ციკლი, ქლოროპლასტში უკვე არსებულ ორგანულ მოლეკულაში CO_2-ის ჰაერიდან ინკორპორირებით იწყება. ნახშირბადის ეს საწყისი ჩართვა ორგანულ ნაერთში ცნობილია როგორც **ნახშირბადის ფიქსაცია.**

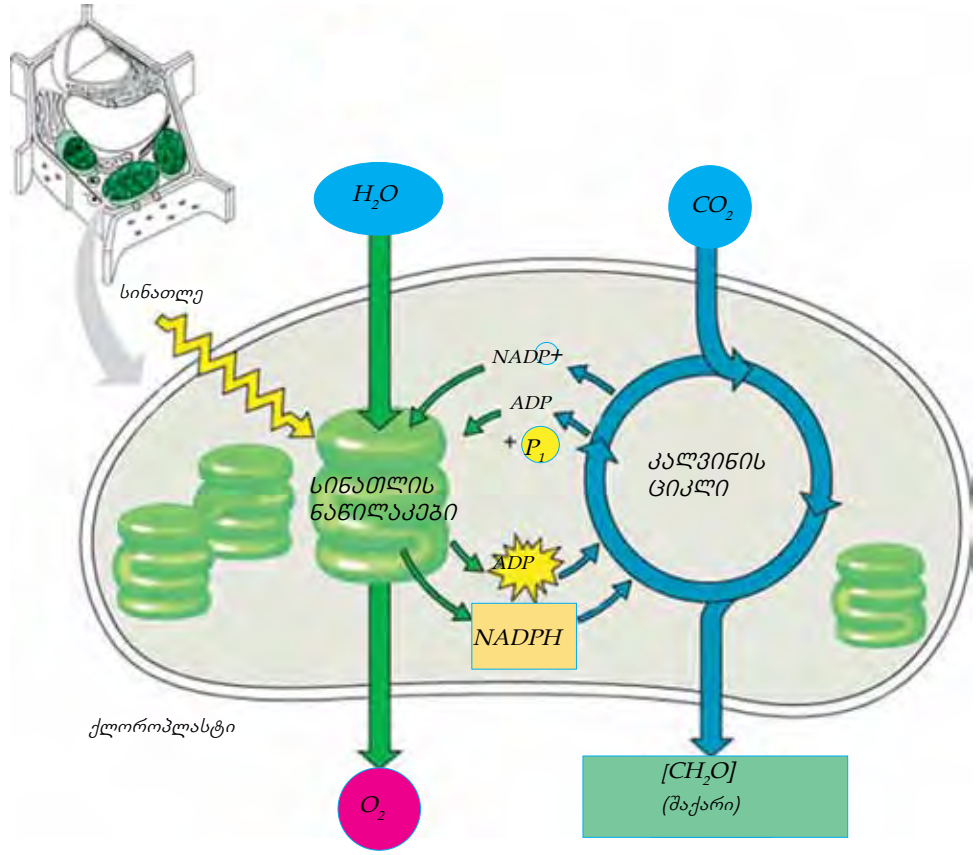
შემდეგ, კალვინის ციკლი ფიქსირებულ ნახშირბადს, ელექტრონების მიმატებით, ნახშირწყლამდე აღადგენს. აღმდგენ ენერგიას nadpH აწვდის, რომელიც აგზნებულ ელექტრონებს სინათლის რეაქციებისას იძენს. CO_2-ის ნახშირწყლად გარდასაქმენლად კალვინის ციკლს ქიმიური ენერგიაც ესაჭიროება atp-ის ფორმით, რომელიც ასევე სინათლის რეაქციებით გენერირდება. ამრიგად, ეს არის კალვინის ციკლი, რომელიც შაქარს წარმოქმნის, მაგრამ ამის განხორციელება მხოლოდ nadpH-ის და atp-ის დახმარებით არის შესაძლებელი, რომლებიც სინათლის რეაქციების დროს წარმოიქმნება.

კალვინის ციკლის მეტაბოლურ ეტაპებს ხანდახან სიბნელის, ანუ სინათლისგან დამოუკიდებელ რეაქციებს მიაკუთვნებენ, ვინაიდან არც ერთ ეტაპზე ისინი *უშუალოდ* სინათლეს არ საჭიროებენ. მიუხედავად ამისა, მცენარეთა უმრავლესობაში კალვინის ციკლი დღის სინათლეზე მიმდინარეობს, მხოლოდ მაშინ შეუძლიათ სინათლის რეაქციებს კალვინის ციკლისთვის nadpH-ის და atp-ის მიწოდება. არსებითად, ქლოროპლასტი, ფოტოსინთეზის ორი ეტაპის კოორდინირების საშუალებით, სინათლის ენერგიას შაქრის წარმოსაქმნელად იყენებს.

როგორც **სურათი 10.5**-ზეა ნაჩვენები, ქლოროპლასტის თილაკოიდები სინათლის რეაქციების საიტებია, მაშინ, როცა კალვინის ციკლი სტრომაში მიმდინარეობს. თილაკოიდებში nadp+-ის და adp-ის მოლეკულები შესაბამისად ელექტრონებსა და ფოსფატის ჯგუფს იერთებენ და შემდეგ სტრომაში გამოჰყოფენ, სადაც ისინი თავიანთ მაღალ-ენერგეტიკულ ტვირთს კალვინის ციკლს გადასცემენ.

ფოტოსინთეზის ეს ორი ეტაპი, ამ სურათზე განხილულია როგორც მეტაბოლიზმის ორი მოდელი, რომლის დროსაც ადგილი აქვს ინგრედიენტების შეთვისებას და პროდუქტების გამოყოფას. მომდევნო ნაბიჯი ფოტოსინთეზის შესწავლის მიმართულებით იქნება ამ ორ ეტაპის მოქმედების უფრო ახლოს გაცნობა, რასაც სინათლის რეაქციებით დავიწყებთ.

ამ დიაგრამის უფრო შემოკლებული ვარიანტი რამდენიმე მომდევნო სურათზე კვლავ გამოჩნდება, რათა შეგახსენოთ აღწერილი მოვლენები სინათლის რეაქციებში ხდება, თუ კალვინის ციკლში.



▲ *სურათი 10.5* ***ფოტოსინთეზის სქემა: სინათლის რეაქციებისა და კალვინის ციკლის კოოპერირება.*** *ქლოროპლასტებში, თილაკოიდის მემბრანები არის უბნები, სადაც სინათლის რეაქციები მიმდინარეობს, მაშინ როცა კალვინის ციკლი, სტრომაში ხდება. სინათლის რეაქციები nadpH-ის და atp-ის წარმოსაქმნელად მზის ენერგიას იყენებს, რომლებიც კალვინის ციკლში შესაბამისად ქიმიური ენერგიისა და აღმდგენი ძალის სახით ფუნქციონირებს. კალვინის ციკლი CO_2-ს ორგანულ მოლეკულებში ჩართავს, რომლებიც შაქრად გარდაიქმნება (მე-5 თავიდან შეგახსენებთ, რომ მარტივი შაქრების უმრავლესობას გააჩნია ფორმულა, რომელიც $[CH_2O]$-ს ნამრავლია).*

კონცეფცია ცვლა 10.1

1. როგორ აღწევს ფოტოსინთეზის რეაგენტების მოლეკულები ფოთლებში, ქლოროპლასტებამდე?
2. როგორ შეუწყო ხელი ჟანგბადის იზოტოპის გამოყენებამ ფოტოსინთეზის ქიმიის ახსნას?
3. აღწერეთ როგორ არის დამოკიდებული ფოტოსინთეზის ორი ეტაპი ერთმანეთზე?

კონცეფცია 10.2

სინათლის რეაქციები მზის ენერგიას ATP-ის და NADPH-ის ქიმიურ ენერგიებად გარდაქმნის

ქლოროპლასტები ქიმიური ფაქტორებია, რომლებიც მზის ენერგიით მარაგდება. მათი თილაკოიდები სინათლის ენერგიას atp-ის და nadpH-ის ქიმიურ ენერგიებად გარდაქმნის. ამ გარდაქმნის უკეთ გასაგებად, სინათლის მნიშვნელოვანი თვისებების შესახებ უფრო მეტი უნდა ვიცოდეთ.

მზის სინათლის მუნება

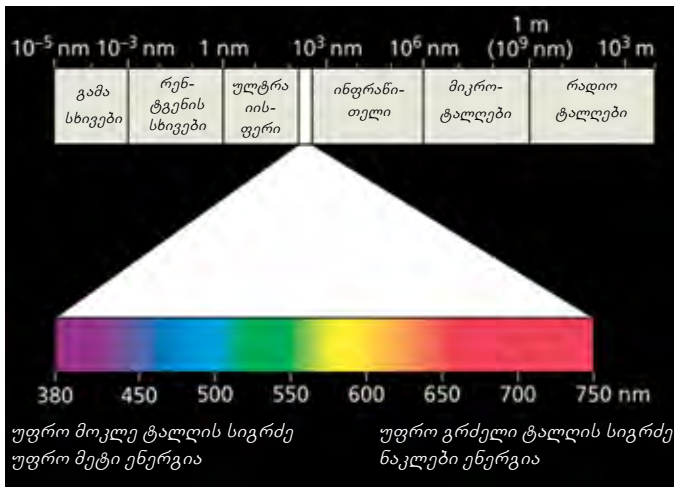
სინათლე ენერგიის ფორმაა, რომელიც ელექტრომაგნიტური ენერგიის სახელწოდებით არის ცნობილი. მას ხშირად ელექტრომაგნიტურ გამოსხივებასაც უწოდებენ. ელექტრომაგნიტური ენერგია რიტმული ტალღების სახით ვრცელდება, იმ ტალღების ანალოგიურად, რომლებიც გუბეში კენჭის ჩავარდნის შემდეგ წარმოიქმნება. თუმცა, ელექტრომაგნიტური ტალღები უფრო ელექტრული და მაგნიტური ველის დარღვევაა ვიდრე მატერიალური გარემოსი, მაგალითად, წყლის.

ელექტრომაგნიტური ტალღების პიკებს შორის მანძილს **ტალღის სიგრძე** ეწოდება. ტალღების სიგრძე ერთ ნანომეტრზე ნაკლები სიდიდიდან (გამა სხივებისთვის) ერთ კილომეტრზე მეტს (რადიო ტალღებისთვის) შეადგენს.

გამოსხივების მთელი დიაპაზონი ცნობილია როგორც **ელექტრომაგნიტური სპექტრი** (სურათი 10.6). სიცოცხლისთვის ყველაზე მნიშვნელოვანი სეგმენტი დაახლოებით 380 ნმ-დან 750 ნმ-მდე ტალღების სიგრძის ვიწრო ზოლია. ეს გამოსხივება ცნობილია როგორც **ხილული სინათლე**, რადგანაც მას ადამიანის თვალი სხვადასხვა ფერის სახით აღიქვამს.

სინათლის ბევრი თვისება სინათლის, როგორც ტალღების მოდელის საშუალებით აიხსნება, მაგრამ გარკვეულ შემთხვევაში, სინათლე ისე იქცევა, თითქოს იგი დისკრეტული ნაწილაკებისგან, **ფოტონებისგან** შედგებოდეს.

ფოტონები მატერიალური ობიექტები არ არის, მაგრამ ისინი მათ მსგავსად იქცევიან, იმ მხრივ, რომ თითოეულ მათგანს ენერგიის ფიქსირებული რაოდენობა აქვს. ენერგიის რა-



▲ *სურათი 10.6* ***ელექტრომაგნიტური სპექტრი.*** *თეთრი სინათლე ხილული სინათლის ყველა ტალღის სიგრძის ნარევია. პრიზმას შეუძლია თეთრი სინათლის გარჩევა შემადგენელ ფერებად სხვადასხვა ტალღის სიგრძის მქონე სინათლის სხვადასხვა კუთხით გარდატეხის საშუალებით. (წყლის წვეთები ატმოსფეროში პრიზმის მსგავსად მოქმედებს და ცისარტყელას წარმოქმნის, იხილეთ* ***სურათი 10.1****). ხილული სინათლე ფოტოსინთეზს აღძრავს.*

ოდენობა სინათლის ტალღის სიგრძესთან უკუპროპორციულ დამოკიდებულებაშია; რაც უფრო მოკლეა ტალღის სიგრძე, მით მეტია ამ სინათლის თითოეული ფოტონის ენერგია. ამრიგად, იისფერი სინათლის ფოტონს თითქმის ორჯერ უფრო მეტი ენერგია აქვს ვიდრე წითელი სინათლისას.

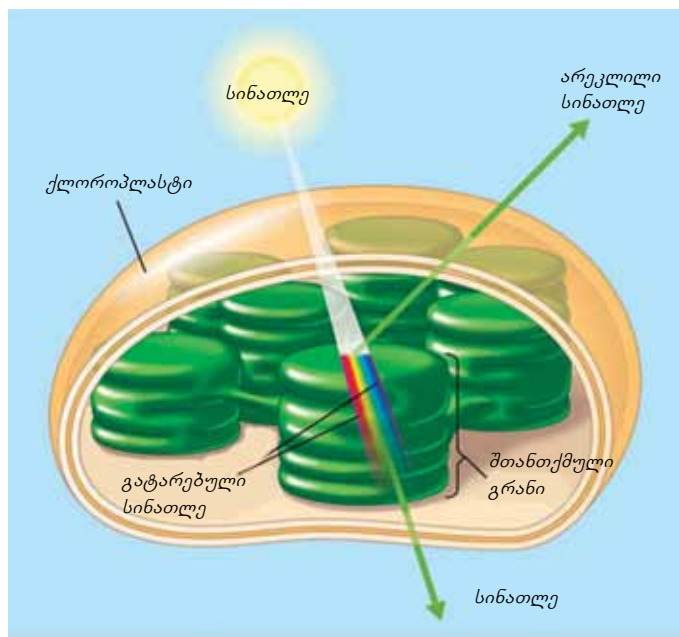
მიუხედავად იმისა, რომ მზე ელექტრომაგნიტური ენერგიის სრულ სპექტრს გამოასხივებს, ატმოსფერო სელექტიური ფანჯრის მსგავსად მოქმედებს: საშუალებას აძლევს ხილულ სინათლეს, გაიაროს მასში მაშინ, როცა სხვა გამოსხივების მნიშვნელოვან ნაწილს, აირეკლავს. სპექტრის ნაწილი, რომლის დანახვაც ჩვენ შეგვიძლია – ხილული სინათლე – არის აგრეთვე გამოსხივება, რომელიც ფოტოსინთეზს აღძრავს.

ფოტოსინთეზის პიგმენტები: სინათლის რეცეპტორები

როდესაც სინათლე მატერიას ხვდება, ის შეიძლება აირეკლოს, გატარდეს ან შთაინთქას. ნივთიერებები, რომლებიც შთანთქავს ხილულ სინათლეს, პიგმენტების სახელწოდებითაა ცნობილი. სხვადასხვა პიგმენტი სხვადასხვა ტალღის სიგრძის მქონე სინათლის შთანთქმას ახდენს, ხოლო ტალღები რომლებიც აბსორბირდება, ქრება. თუ პიგმენტს თეთრი სინათლით აშუქებენ, ფერი, რომელსაც ჩვენ ვხედავთ, ის ფერია, რომელსაც ყველაზე მეტად აირეკლავს ან ატარებს პიგმენტი.

(თუ პიგმენტი შთანქამს ყველა სიგრძის ტალღას, ის შავად მოჩანს). ჩვენ ვხედავთ მწვანეს, როცა ფოთოლს ვუყურებთ, ვინაიდან ქლოროფილი შთანთქავს იისფერ-ლურჯ და წითელ სინათლეს, მაშინ, როცა ატარებს და ირეკლავს მწვანე სინათლეს (**სურათი 10.7**). პიგმენტის უნარი შთანთქას სხვადასხვა ტალღის სიგრძის სინათლე შეიძლება ხელსაწყოთი გაიზომოს, რომელსაც **სპექტროფოტომეტრი** ეწოდება.

ეს აპარატი სხვადასხვა ტალღის სიგრძის სინათლის სხივებს პიგმენტების ხსნარის გავლით მიმართავს და სინათლის იმ ნაწილს ზომავს, რომელსაც ტალღის თითოეულ სიგრძეზე ატარებს (**სურათი 10.8**). გრაფიკს, რომელიც პიგმენტის მიერ სინათლის შთანთქმის ტალღის სიგრძეზე დამოკიდებულებას ასახავს, **შთანთქმის სპექტრი** ეწოდება.



▲ *სურათი 10.7* ***რატომ არის ფოთლები მწვანე: სინათლის ურთიერთქმედება ქლოროპლასტებთან.*** *ქლოროპლასტის ქლოროფილის მოლეკულები იისფერ-ლურჯ და წითელ სინათლეს (ფერებს, რომლებიც ყველაზე ეფექტურია ფოტოსინთეზისთვის) შთანთქავს და ირეკლავს ან ატარებს მწვანე სინათლეს. სწორედ ამის გამო ჩანს ფოთლები მწვანე.*

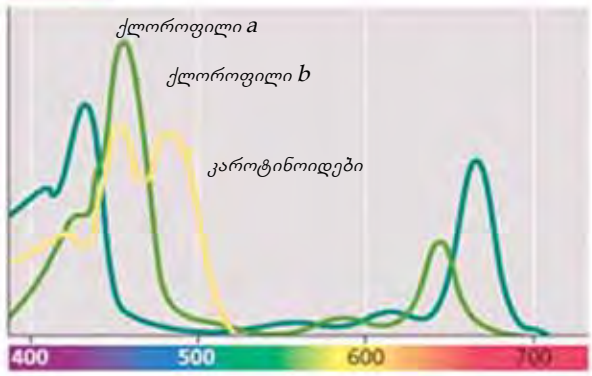
ქლოროპლასტის პიგმენტების შთანთქმის სპექტრები, ფოტოსინთეზის აღსაძრავად საჭირო სხვადასხვა ტალღის სიგრძის შეფარდებითი ეფექტურობის ახსნის გასაღებს წარმოადგენს, რადგან სინათლეს ქლოროპლასტში მუშაობის შესრულება მხოლოდ მისი შთანთქმის შემთხვევაში შეუძლია. **სურათი 10.9ა**-ზე ნაჩვენებია შთანთქმის სპექტრი ქლოროპლასტის სამი ტიპის პიგმენტისთვის. თუ **ქლოროფილ *a***-ს შთანთქმის სპექტრს ვნახავთ, შეიძლება ვივარაუდოთ, რომ ფოტოსინთეზის პროცესში იისფერ-ლურჯი და წითელი სინათლე საუკეთესოდ მუშაობს, რადგან იგი შთაინთქმება მაშინ, როცა მწვანე, ყველაზე ნაკლებ ეფექტური ფერია. ეს ფოტოსინთეზის **მოქმედების სპექტრით** (**სურათი 10.9ბ**) დასტურდება, რომელიც პროცესის აღსაძრავად საჭირო სხვადასხვა ტალღის სიგრძის გამოსხივების შედარებითი

სურათი 10.9

კვლევა: რა ტალღის სიგრძის მქონე სინათლე ყველაზე ეფექტურია ფოტოსინთეზის ასოციაციაში

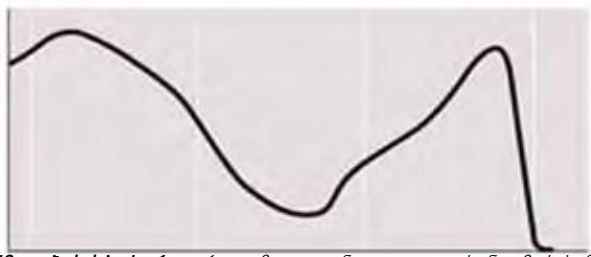
ექსპერიმენტი სამი სხვადასხვა ექსპერიმენტით გამოვლენილ იქნა სინათლის რომელი ტალღის სიგრძეა მნიშვნელოვანი ფოტოსინთეზისთვის. შედეგები ქვემოთ არის მოცემული.

შედეგები

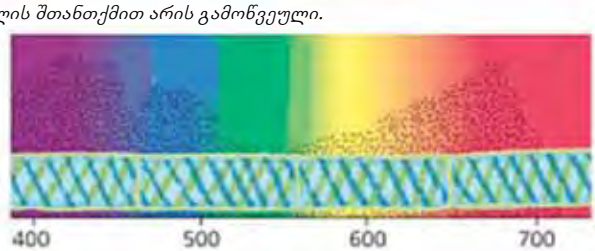


სინათლის ტალღის სიგრძე (ნმ)

(ა) შთანთქმის სპექტრები. *სამი მრუდი გვიჩვენებს სინათლის ტალღის სიგრძეებს, რომლებსაც ქლოროპლასტის სამი ტიპის პიგმენტი ყველაზე უკეთ შთანთქავს.*



(ბ) მოქმედების სპექტრი. *გრაფიკზე დატანილია ფოტოსინტეზის სიჩქარის დამოკიდებულება ტალღის სიგრძეზე. მიღებული მოქმედების სპექტრი, ქლოროფილ a-ს შთანთქმის სპექტრის მსგავსია, მაგრამ ზუსტად არ შეესაბამება (იხილე ნაწილი ა). ეს ნაწილობრივ დამატებითი პიგმენტების, მაგალითად ქლოროფილ b-სა და კაროტინოიდების მიერ, სინათლის შთანთქმით არის გამოწვეული.*



(გ) ენგელმანის ექსპერიმენტი. *1883 წელს თეოდორ ვ. ენგელმანმა წყალმცენარის ძაფი პრიზმაში გატარებული სინათლით დაასხივა; წყალმცენარის სხვადასხვა სეგმენტი სხვადასხვა ტალღის სიგრძის სინათლის ზემოქმედებას დაექვემდებარა. მან გამოიყენა აერობული ბაქტერიები, რომლებიც ჟანგბადის წყაროს ახლოს კონცენტრირდებიან, რათა განესაზღვრა, თუ წყალმცენარის რომელი სეგმენტი გამოყოფდა ყველაზე დიდი რაოდენობით O2-ს და ამრიგად ყველაზე მეტს აფოტოსინთეზირებდა. ბაქტერიები, ყველაზე დიდი რაოდენობით თავს წყალმცენარის იმ ნაწილების ირგვლივ იყრიდნენ, რომლებსაც იისფერ-ლურჯი ან წითელი სინათლით ასხივებდნენ. აღსანიშნავია მჭიდრო შესაბამისობა ბაქტერიების გავრცელებასა და მოქმედების სპექტრს შორის ბ ნაწილში.*

დასკვნა *სინათლე სპექტრის იისფერ-ლურჯი და წითელი ნაწილები ყველაზე ეფექტურია ფოტოსინთეზის აღსაძრავად.*

სურათი 10.8

კვლევის მეთოდი: შთანთქმის სპექტრის განსაზღვრა

გამოყენება

შთანთქმის სპექტრი ვიზუალურად გამოხატავს, თუ რამდენად კარგად შთანთქავს კონკრეტული პიგმენტი სხვადასხვა ტალღის სიგრძის ხილულ სინათლეს. ქლოროპლასტის სხვადასხვა პიგმენტის შთანთქმის სპექტრი ეხმარება მეცნიერებს მცენარეში თითოეული პიგმენტის როლის გაშიფვრაში.

მეთოდი

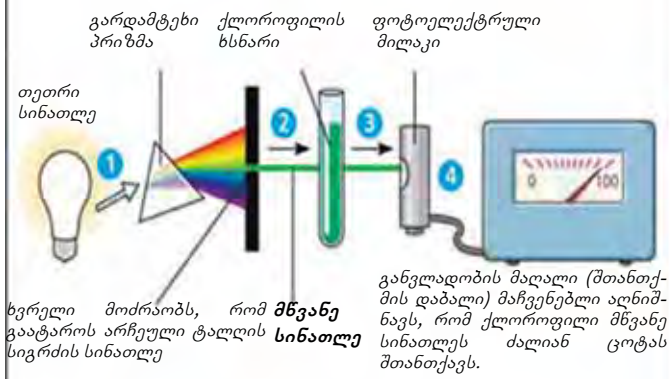
სპექტროფოტომეტრი, პიგმენტის ხსნარის მიერ შთანთქმულ და გატარებულ სხვადასხვა ტალღის სიგრძის სინათლის ფარდობით რაოდენობებს ზომავს.

1 თეთრი სინათლე, პრიზმის საშუალებით ფერებად იყოფა (ტალღის სიგრძის მიხედვით).

2 სხვადასხვა ფერის სინათლე სათითაოდ გადის ნიმუშში (ამ შემთხვევაში, ქლოროფილში). აქ ნაჩვენებია მწვანე და ლურჯი სინათლე.

3 გატარებული სინათლე ფოტოელექტრულ მილაკს ეჯახება, რომელიც სინათლის ენერგიას ელექტრობად გარდაქმნის.

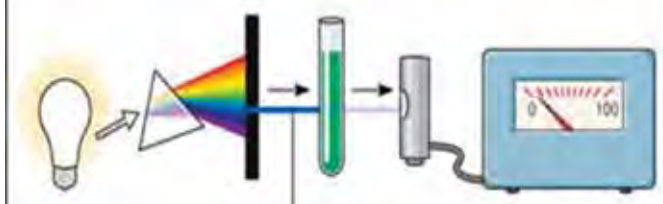
4 ელექტროდენი გალვანომეტრით იზომება. ხელსაწყო გვიჩვენებს სინათლის ფრაქციას, რომელმაც ნიმუშში გაიარა, საიდანაც ჩვენ შთანთქმული სინათლის რაოდენობის განსაზღვრა შეგვიძლია.



ხვრელი მოძრაობს, რომ გაატაროს არჩეული ტალღის სიგრძის სინათლე

მწვანე სინათლე

განვლადობის მაღალი (შთანთქმის დაბალი) მაჩვენებელი აღნიშნავს, რომ ქლოროფილი მწვანე სინათლეს ძალიან ცოტას შთანთქავს.



ლურჯი სინათლე

განვლადობის დაბალი (შთანთქმის მაღალი) მაჩვენებელი აღნიშნავს, რომ ქლოროფილი ლურჯი სინათლის დიდ ნაწილს შთანთქავს.

შედეგები *ქლოროპლასტის სამი ტიპის პიგმენტის შთანთქმის სპექტრები იხილე სურათი 10.9ა-ზე.*

ეფექტურობის პროფილს იძლევა.

მოქმედების სპექტრის მომზადება ქლოროპლასტის სხვადასხვა ფერის სინათლის დასხივებით ხდება; შემდეგ ადგენენ დიაგრამას, რომელზეც ასახულია ტალღის სიგრძის დამოკიდებულება ფოტოსინთეზის სიჩქარის ზოგიერთ მაჩვენებელზე, მაგალითად, CO_2-ის შთანთქმაზე და O_2-ის გამოყოფაზე. მოქმედების სპექტრი ფოტოსინთეზისთვის პირველად 1883 წელს იქნა ნაჩვენები გერმანელი ბოტანიკოსის, თეოდორ ვ. ენგელმანის მიერ ჩატარებული ექსპერიმენტით, რომელმაც ძაფისებრ წყალმცენარეებში ფოტოსინთეზის სიჩქარის გასაზომად ბაქტერიები გამოიყენა.

შევნიშნავთ, რომ **სურათი 10.9 ა**-ს და **10.9 ბ**-ს შედარებისას, ფოტოსინთეზის მოქმედების სპექტრი ქლოროფილ *a*-ს შთანთქმის სპექტრს ზუსტად არ მიესადაგება. მხოლოდ ქლოროფილ *a*-ს შთანთქმის სპექტრი არ არის საკმარისი ცალკეული ტალღის სიგრძის ეფექტურობის შესაფასებლად რათა ფოტოსინთეზი აღიძრას.

ეს ნაწილობრივ იმიტომ ხდება, რომ დამატებითი პიგმენტები, რომელთაც განსხვავებული შთანთქმის სპექტრი აქვთ, ფოტოსინთეზის თვალსაზრისით, აგრეთვე მნიშვნელოვანია ქლოროპლასტებისთვის და აფართოვებს ფერთა სპექტრს, რომელიც ფოტოსინთეზის პროცესში შეიძლება იქნას გამოყენებული. ერთ-ერთი ასეთი დამატებითი პიგმენტია ქლოროფილის მეორე ფორმა, **ქლოროფილი *b***. ქლოროფილი *b* თითქმის ქლოროფილ *a*-ს იდენტურია, მაგრამ უმნიშვნელო სტრუქტურული განსხვავება მათ შორის **(სურათი 10.10)** საკმარისია იმისთვის, რომ ამ ორ პიგმენტს ოდნავ განსხვავებული შთანთქმის სპექტრი მიანიჭოს **(სურათი10.9 ა)**. შედეგად, მათ განსხვავებული შეფერილობა აქვთ – ქლოროფილი *a* არის მოლურჯო-მწვანე, ხოლო ქლოროფილი *b* მოყვითალო-მწვანე.

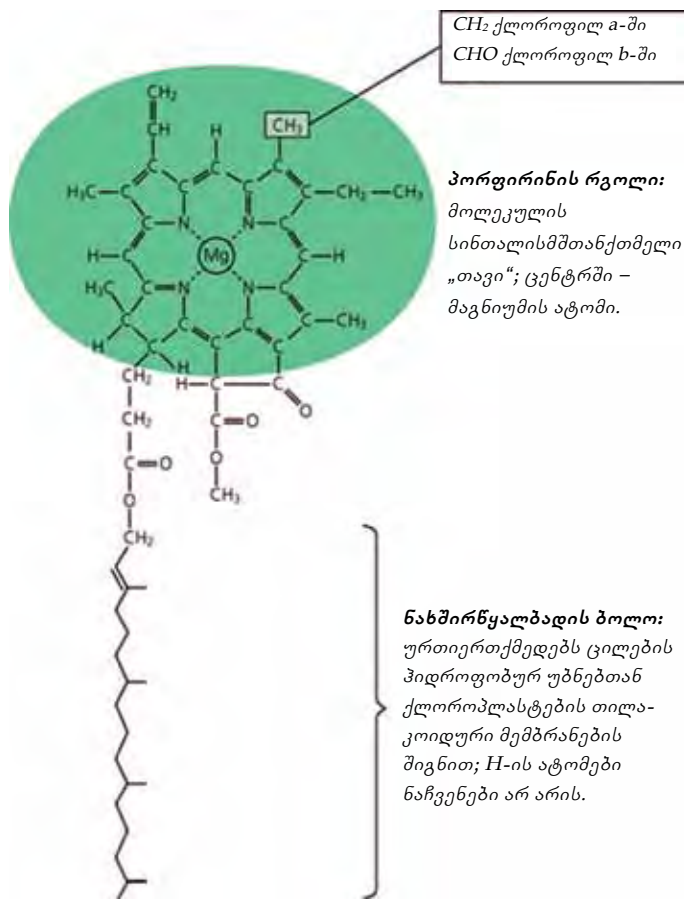
სხვა დამატებით პიგმენტებს მიეკუთვნება **კაროტინოიდები,** ნახშირწყალბადები, რომელთაც ყვითლისა და ნარინჯისფერის სხვადასხვა ელფერი აქვთ, რადგან იისფერსა და ლურჯ-მწვანე სინათლებს შთანთქავენ (იხილე **სურათი 10.9 ა**).

კაროტინოიდებს შეუძლია ფერთა იმ სპექტრის გაფართოვება, რომელსაც ფოტოსინთეზის აღძვრა შეუძლია. თუმცა, კაროტინოიდების უფრო მნიშვნელოვანი ფუნქცია, ყოველ შემთხვევაში, ზოგიერთი მათგანის მაინც, როგორც ჩანს, ფოტოდაცვაა. ეს ნივთიერებები შთანთქავენ და განაბნევენ ჭარბ სინათლეს, რომელიც სხვა შემთხვევაში ქლოროფილს დააზიანებდა ან ურთიერთქმედებაში შევიდოდა ჟანგბადთან და უჯრედისთვის სახიფათო რეაქციისუნარიან დამჟანგველ მოლეკულებს წარმოქმნიდა. საინტერესოა, რომ კაროტინოიდებს, ისევე როგორც ფოტოსინთეზში, ადამიანის თვალშიც, ფოტოდამცავი ფუნქცია აქვს. ეს და სხვა მონათესავე მოლეკულები განიხილება როგორც ჯანსაღი საკვები პროდუქტები, როგორც „ფიტონაერთები“ (ბერძნულად *phyton* მცენარეს ნიშნავს), რომელთაც ანტიოქსიდაციური თვისებები აქვთ. მცენარეებს ყველა ანტიოქსიდანტის სინთეზის უნარი აქვთ, რომელიც მათ ესაჭიროებათ, მაშინ, როცა ადამიანმა და სხვა ცხოველებმა ზოგიერთი მათგანი საკვებიდან უნდა მიიღოს.

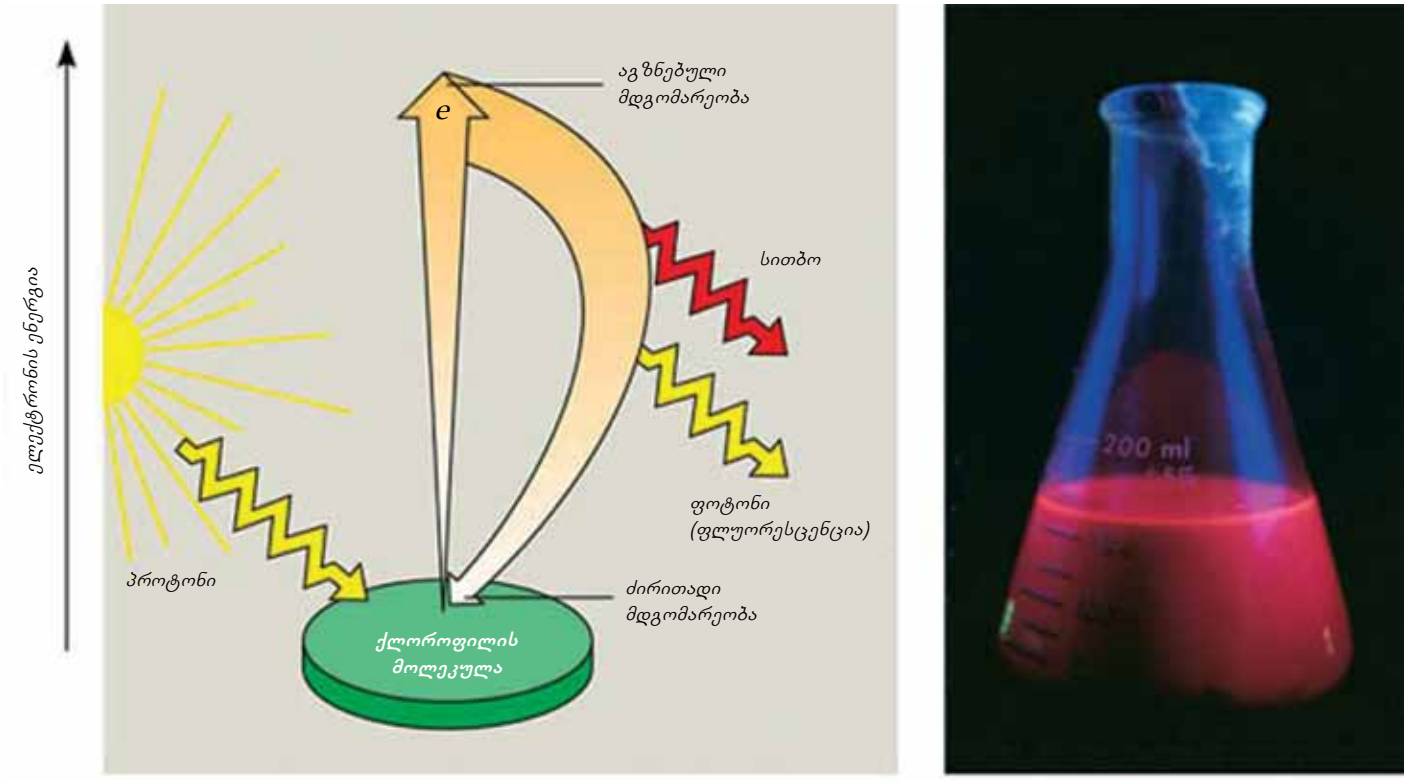
ქლოროპლასტის აგზნება სინათლის საშუალებით

ზუსტად რა ხდება, როდესაც ქლოროფილი და სხვა პიგმენტები სინათლეს შთანთქავს? ფერი, რომელიც შთანთქმული ტალღის სიგრძეს შეესაბამება გატარებული და არეკლილი სინათლის სპექტრიდან ქრება. როდესაც მოლეკულა სინათლის ფოტონს შთანთქავს, ერთ-ერთი მოლეკულის ელექტრონები გადაინაცვლებს ორბიტალზე, სადაც მათ მეტი პოტენციური ენერგია აქვთ. როდესაც ელექტრონი თავის ნორმალურ ორბიტალზეა, ამბობენ, რომ პიგმენტის მოლეკულა საწყის მდგომარეობაში იმყოფება. ფოტონის შთანთქმა ხელს უწყობს ელექტრონს, რომ უფრო მაღალი ენერგიის ორბიტალზე გადავიდეს, ამ დროს კი, პიგმენტის მოლეკულა აგზნებულ მდგომარეობაში იმყოფება.

მხოლოდ ის ფოტონები შთაინთქმება, რომელთა ენერგია ზუსტად უტოლდება ძირითად და აგზნებულ მდგომარეობებს შორის ენერგიათა სხვაობას, ხოლო ენერგიათა სხვაობა ერთი სახის ატომიდან თუ მოლეკულიდან, მეორემდე იცვლება. ამრიგად, ერთი კონკრეტული ნივთიერება სპეციფიური ტალღის სიგრძის შესაბამის ფოტონებს შთანთქავს, რის გამოც,



▲ *სურათი 10.10* ***ქლოროფილის მოლეკულის სტრუქტურა მცენარეთა ქლოროპლასტებში.*** *ქლოროფილი a ქლოროფილ b-გან მხოლოდ პორფირინის რგოლთან დაკავშირებული ერთ-ერთი ფუნქციონალური ჯგუფით განსხვავდება.*



ა) იზოლირებული ქლოროფილის მოლეკულის აგზნება *ბ) ფლუორესცირება (ნათება)*

▲ *სურათი 10.11* ***იზოლირებული ქლოროფილის აგზნება სინათლის საშუალებით. (ა)*** *პროტონის შთანთქმა ქლოროფილის მოლეკულის ძირითადი მდგომარეობიდან აგზნებულ მდგომარეობაში გადასვლას იწვევს. პროტონი ხელს უწყობს ელექტრონს ორბიტალზე გადასვლაში, სადაც მას მეტი პოტენციური ენერგია აქვს. თუ დასხივებული მოლეკულა იზოლაციაში იმყოფება, მისი აგზნებული ელექრონი დაუყოვნებლივ ძირითადი მდგომარეობის ორბიტალს უბრუნდება, ხოლო მისი ჭარბი ენერგია სითბოს სახით გამოიყოფა და ფლუორესცირებს.* ***(ბ)*** *ქლოროფილის ხსნარი ულტრაიისფერი სინათლით აგზნებისას წითელ-ნარინჯისფერი ნათებას გამოსცემს.*

თითოეულ პიგმენტს შთანთქმის უნიკალური სპექტრი გააჩნია.

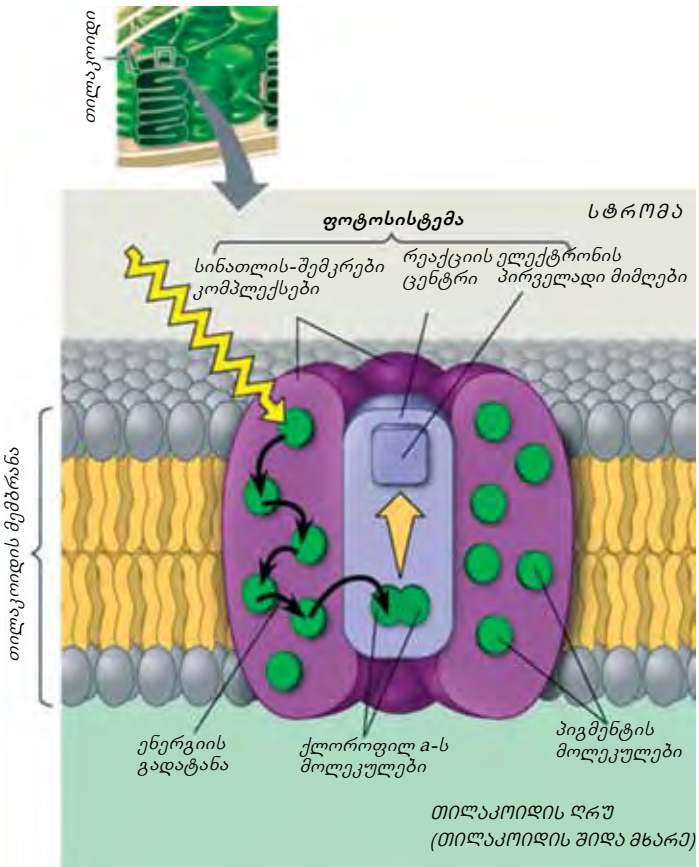
ამასთანავე, ფოტონის აბსორბციის შედეგად ელექტრონი ძირითადი მდგომარეობიდან აგზნებულ მდგომარეობაში გადადის; ელექტრონს იქ დიდხანს დარჩენა არ შეუძლია. აგზნებული მდგომარეობა, ყველა მაღალ-ენერგეტიკული მდგომარეობის მსგავსად, არასტაბილურია. ჩვეულებრივ, როდესაც იზოლირებული პიგმენტის მოლეკულები შთანთქავს სინათლეს, მათი აგზნებული ელექტრონები წამის ერთ მემილიარდედში კვლავ ძირითადი მდგომარეობის ორბიტალს უბრუნდება, ხოლო თავიანთ ჭარბ ენერგიას სითბოს სახით გამოყოფს. სწორედ სინათლის ენერგიის სითბოდ გარდაქმნის გამოა ავტომობილის კაპოტი ასეთი ცხელი მზიან დღეს (თეთრი მანაქანები ყველაზე გრილია, ვინაიდან მათი საღებავი ხილული სინათლის ყველა ტალღის სიგრძეს ირეკლავს, თუმცა შთანთქავს ულტრაიისფერ და სხვა უხილავ გამოსხივებას). იზოლაციაში, ზოგიერთი პიგმენტი, მათ შორის ქლოროფილი, ფოტონების შთანთქმის შემდეგ სითბოსთან ერთად სინათლეს ასხივებს.

როგორც კი აგზნებული ელექტრონები ძირითად მდგომარეობას უბრუნდება, ფოტონები გამოიყოფა. სინათლის ამ ინერციას ფლუორესცენცია ეწოდება. თუ ქლოროპლასტებიდან გამოყოფილ ქლოროფილის ხსნარს დავასხივებთ, იგი სპექტრის ნარინჯისფერ-წითელ ნაწილში ფლუორესცირებს და ამასთანავე სითბოს გამოჰყოფს (სურათი 10.11).

ფოტოსისტემა: სინათლის–შემკრებ კომპლექსებთან ასოცირებული სარეაქციო ცენტრი

სინათლის შთანთქმის შედეგად აგზნებული ქლოროფილის მოლეკულები ინტაქტურ ქლოროპლასტებში, იზოლირებულთან შედარებით, ძალზე განსხვავებულ შედეგს იძლევა (იხილე სურათი10.11). თავიანთ ბუნებრივ გარემოში, თილაკოიდის მემბრანაში, ქლოროფილის მოლეკულები სხვა მცირე ორგანულ მოლეკულებთან და ცილებთან ერთად ფოტოსისტემაშია ორგანიზებული.

ფოტოსისტემა სარეაქციო ცენტრისგან შედგება, რომელიც სინათლის შემკრები კომპლექსებით არის გარე-



▲ *სურათი 10.12* ***როგორ კრებს ფოტოსისტემა სინათლეს.*** *როდესაც სინათლის შემკრებ კომპლექსში ფოტონი პიგმენტის მოლეკულას ეჯახება, ენერგია მოლეკულიდან მოლეკულას გადაეცემა, ვიდრე იგი სარეაქციო ცენტრს არ მიაღწევს. სარეაქციო ცენტრში, აგზნებულ ელექტრონს ქლოროფილ a-ს ორი სპეციალიზებული მოლეკულიდან ერთ-ერთის პირველადი ელექტრონის აქცეპტორი დაიჭერს.*

მოცული (სურათი 10.12). თითოეული **სინათლის შემკრები კომპლექსი** პიგმენტის მოლეკულებისაგან შედგება (შეიძლება შეიცავდეს ქლოროფილ *a*-ს, ქლოროფილი *b*-ს და კაროტინოიდებს), რომლებიც კონკრეტულ ცილასთან არის დაკავშირებული. პიგმენტის მოლეკულების რაოდენობა და მრავალფეროვნება საშუალებას აძლევს ფოტოსისტემას, სინათლე უფრო დიდი ზედაპირიდან შეკრიბოს და უფრო ფართო სპექტრი მოიცვას, ვიდრე ეს ნებისმიერ ცალკე აღებულ პიგმენტის მოლეკულას შეუძლია. სინათლის შემკრები ეს კომპლექსები სარეაქციო ცენტრისთვის ანტენის მსგავსად მოქმედებს. **სარეაქციო ცენტრი** არის ცილოვანი კომპლექსი, რომელიც შეიცავს ქლოროფილ *a*-ს ორ სპეციალურ მოლეკულას და მოლეკულას, რომელსაც **პირველადი ელექტრონის აქცეპტორი** ეწოდება. ქლოროფილ *a*-ს ეს მოლეკულები განსაკუთრებულია, რადგან მათი მოლეკულური გარემო – მდებარეობა და სხვა მოლეკულები, რომლებთანაც არის ასოცირებული – საშუალებას აძლევს მათ, გამოიყენოს სინათლის ენერგია, ხელი შეუწყოს ერთ-ერთი ელექტრონის გადასვლას უფრო მაღალ ენერგეტიკულ დონეზე.

ქლოროფილ *a*-ს სპეციალური მოლეკულიდან ელექტრონის გადასვლა პირველადი ელექტრონის აქცეპტორზე, რაც მზის ენერგიით არის განპირობებული, სინათლის რეაქციების პირველი ეტაპია. როგორც კი ქლოროფილის ელექტრონი აიგზნება და უფრო მაღალ ენერგეტიკულ დონეზე გადადის, ელექტრონის პირველადი აქცეპტორი დაიჭერს მას; ეს ჟანგვა-აღდგენითი რეაქციაა. გამოყოფილი ქლოროფილი ფლუორესცირებს, ვინაიდან მასში ელექტრონის აქცეპტორი არ არის, ამგვარად, ფოტოაგზნებული ქლოროფილი ძირითად მდგომარეობას უბრუნდება.

ქლოროპლასტში მაღალ-ენერგეტიკული ელექტრონის უკან, ძირითად მდგომარეობაში, ვარდნა თავიდან არის აცილებული. ამრიგად, თითოეული ფოტოსისტემა – სინათლის შემკრები კომპლექსებით გარემოცული სარეაქციო ცენტრი – ქლოროპლასტში როგორც ერთეული ფუნქციონირებს. ის სინათლის ენერგიას ქიმიურ ენერგიად გარდაქმნის, რომელიც საბოლოოდ შაქრის სინთეზისთვის გამოიყენება.

თილაკოიდის მემბრანაზე ორი ტიპის ფოტოსისტემაა ლოკალიზებული, რომლებიც ფოტოსინთეზის სინათლის რეაქციებში კოოპერირებენ. მათ **ფოტოსისტემა II (PS II)** და **ფოტოსისტემა I (PS I)** უწოდებენ (სახელწოდება მათ აღმოჩენის რიგითობის მიხედვით მიიღეს, მაგრამ ამ ორიდან, პირველი ფოტოსისტემა II მოქმედებს).

თითოეულ მათგანს დამახასიათებელი სარეაქციო ცენტრი აქვს – განსაკუთრებული სახის პირველადი ელექტრონის აქცეპტორი, ქლოროფილ *a*-ს სპეციალური წყვილი მოლეკულების გვერდით, რომლებიც სპეციფიურ ცილებთან არის ასოცირებული. ფოტოსისტემა II-ის ქლოროფილ *a*-ს სარეაქციო ცენტრი, ცნობილია როგორც 680, ვინაიდან ეს პიგმენტი ყველაზე უკეთ შთანთქავს სინათლეს, რომლის ტალღის სიგრძე 680 ნმ-ია (სპექტრის წითელ ნაწილში). ქლოროფილ *a*-ს, ფოტოსისტემა I-ის სარეაქციო ცენტრში, 700- ს უწოდებენ, ვინაიდან იგი ყველაზე ეფექტურად შთანთქავს სინათლეს, რომლის ტალღის სიგრძე 700 ნმ-ია (სპექტრის შორეულ წითელ ნაწილში). თუმცა მათი ასოცირება სხვადასხვა ცილასთან თილაკოიდის მემბრანაში გავლენას ახდენს ელექტრონების განაწილებაზე და სინათლის შთანთქმის თვისებებში მცირე განსხვავებას განაპირობებს.

ახლა ვნახოთ, თუ როგორ მუშაობს ეს ორი ფოტოსისტემა ერთად სინათლის ენერგიის გამოყენებით ATP-ის და NADPH-ის, სინათლის რეაქციების ორი ძირითადი პროდუქტის გენერირებისთვის.

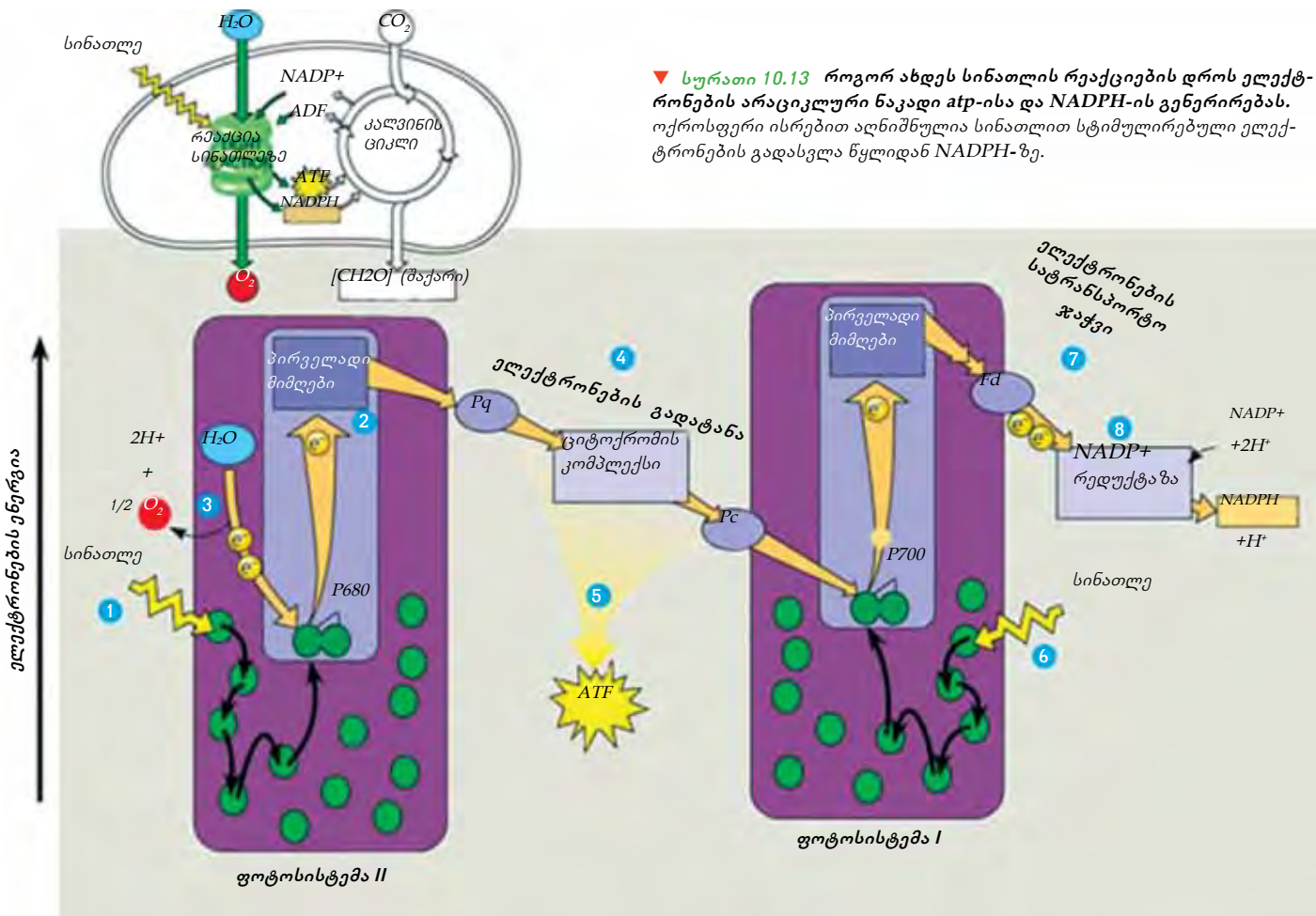
ელექტრონების არაციკლური ნაკადი

სინათლე, NADPH-ისა და ATP-ის სინთეზს, თილაკოიდის მემბრანაში ჩართული ორი ფოტოსისტემისთვის ენერგიის მინიჭებით ასტიმულირებს. ენერგიის აღნიშნული ტრანსფორმაციის გასაღებს ელექტრონების ნაკადი წარმოადგენს, თილაკოიდის მემბრანაში ჩაშენებული ფოტოსისტემებისა და სხვა მოლეკულური კომპონენტების გავლით. ფოტოსინთეზის სინათლის რეაქციების დროს ელექტრონების მოძრაო-

ბის ორი შესაძლო გზა არსებობს: ციკლური და არაციკლური. **ელექტრონების არაციკლური ნაკადი,** უფრო გავრცელებული გზა, სურათი 10. 13-ზეა ნაჩვენები.

ციფრები ტექსტის გადმოცემისას ნახაზზე აღნიშნულ დანომრილ საფეხურებს შეესაბამება.

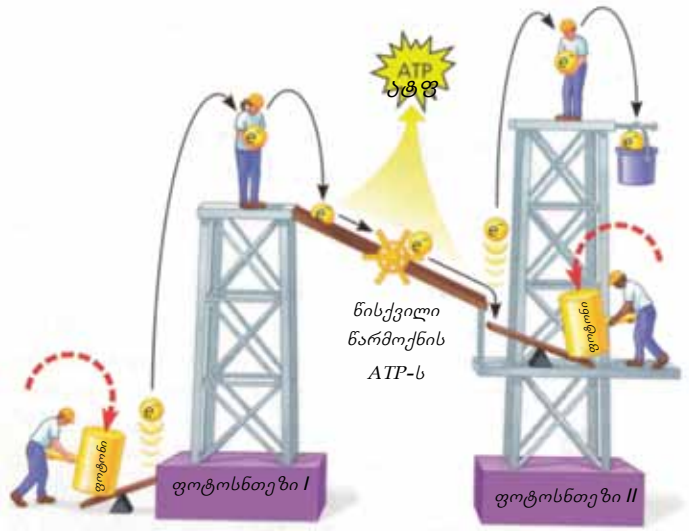
1. სინათლის ფოტონი, სინათლის შემკრებ კომპლექსში პიგმენტის მოლეკულას ეჯახება და შემდეგ პიგმენტის სხვა მოლეკულას გადაეცემა, ვიდრე PS II-ის სარეაქციო ცენტრში ქლოროფილ *a*-ს ორი მოლეკულიდან ერთ-ერთის 680 არ მიაღწევს. მას 680-ის ერთ-ერთი ელექტრონი უფრო მაღალ ენერგეტიკულ მდგომარეობაში გადაჰყავს.
2. ამ ელექტრონის დაჭერა ელექტრონის პირველადი აქცეპტორის მიერ ხდება.
3. ფერმენტი წყლის მოლეკულას ორ ელექტრონად, წყალბადის ორ იონად და ჟანგბადის ატომად ხლეჩს. ეს ელექტრონები, სათითაოდ 680-ის მოლეკულას მიეწოდება და თითოეული მათგანი პირველად ელექტრონულ აქცეპტორში ელექტრონის დანაკარგს ჩაანაცვლებს. (როდესაც 680 ელექტრონს კარგავს, იგი ყველაზე უფრო მძლავრი ბიოლოგიური დამჟანგველი აგენტი ხდება; მისი ელექტრონული ხვრელი უნდა შეივსოს).
4. თითოეული ფოტოაგზნებული ელექტრონი, PS II-ის ელექტრონის პირველადი აქცეპტორიდან PS I-ზე ელექტრონების სატრანსპორტო ჯაჭვის საშუალებით გადადის (ელექტრონების სატრანსპორტო ჯაჭვის მსგავსად, რომელიც უჯრედული სუნთქვისას ფუნქციონირებს). ელექტრონების სატრანსპორტო ჯაჭვი შედგება PS II-სა და PS I-ს შორის ელექტრონების გადამტანი პლასტოქინონისგან (Pq), ციტოქრომის კომპლექსისა და ცილისგან, სახელწოდებით პლასტოციანინი (Pc).
5. ელექტრონების ეგზოთერმული „ვარდნა“ უფრო დაბალ ენერგეტიკულ დონეზე უზრუნველყოფს ენერგიას atp-ის სინთეზისთვის.
6. ამ დროს სინათლის ენერგია, სინათლის შემკრები კომპლექსის საშუალებით PS I-ის სარეაქციო ცენტრს გადაეცემა და ქლოროფილ *a*-ს ორი მოლეკულიდან ერთ-ერთ 700 ელექტრონს ააგზნებს, რომელიც იქ არის ლოკალიზებული. ფოტოაგზნებულ ელექტრონს შემდეგ PS I-ის ელექტრონის პირველადი აქცეპტორი დაიჭერს;700-ში ელექტრონის „ხვრელი“ იქმნება. ხვრელს ავსებს ელექტრონი, რომელიც ელექტრონის სატრანსპორტო ჯაჭვის ბოლოს PS II-დან მიაღწევს.



▼ სურათი 10.13 ***როგორ ახდენს სინათლის რეაქციების დროს ელექტრონების არაციკლური ნაკადი atp-ისა და NADPH-ის გენერირებას.*** *ოქროსფერი ისრებით აღნიშნულია სინათლით სტიმულირებული ელექტრონების გადასვლა წყლიდან NADPH-ზე.*

7. ფოტოაგზნებული ელექტრონები PS I-ის ელექტრონების პირველადი აქცეპტორიდან, ქვემოთ სატრანსპორტო ჯაჭვის მეორე ელექტრონს, ცილა ფერედოქსინის (Fd) საშუალებით გადაეცემა.
8. ფერმენტი NADP+ რედუქტაზა ელექტრონებს Fd-დან NADP+-ზე გადასცემს. მის NADPH-მდე აღსადგენად ორი ელექტრონია საჭირო.

რამდენადაც **სურათი 10.13**-ზე გამოსახული სქემა რთულია, არ დაკარგოთ მისი ფუნქციონირების კვალი: სინათლის რეაქციები მზის ენერგიას atp-ის და NADPH-ის გენერირებისთვის იყენებს, რომლებიც შესაბამისად, ქიმიური ენერგიითა და აღმდგენი ძალით უზრუნველყოფს კალვინის ციკლის შაქრის წარმომქმნელ რეაქციებს. ელექტრონების ენერგიის ცვლილებების ანალოგი, მათი სინათლის რეაქციებში მოძრაობისას ნაჩვენებია **სურათ 10.14-ზე**.



▲ *სურათი 10.14* ***სინათლის რეაქციების მექანიკური ანალოგი.***

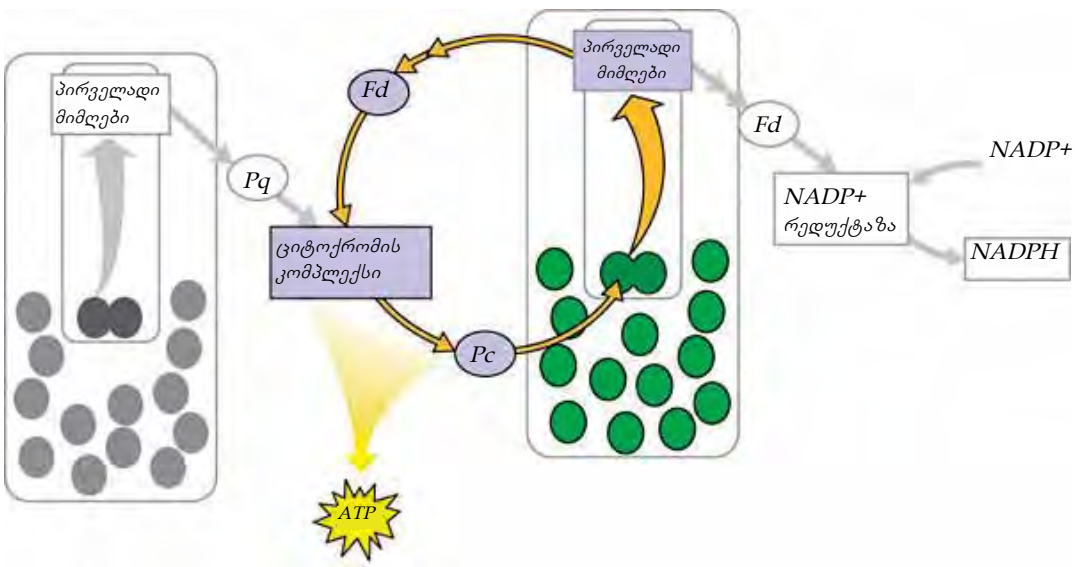
ელექტრონების ციკლური მოძრაობა

გარკვეულ პირობებში, ფოტოაგზნებული ელექტრონები ალტერნატიულ გზას მიმართავენ, რომელსაც **ელექტრონების ციკლური ნაკადი** ეწოდება, რომელიც ფოტოსისტემა I-ს იყენებს, მაგრამ არ იყენებს ფოტოსისტემა II-ს. **სურათ 10. 15-ზე** თქვენ ხედავთ, რომ ციკლური მოძრაობა მოკლე წრეზე მიმდინარეობს: ელექტრონულ ციკლში ელექტრონები ფერედოქსინიდან (Fd) ციტოქრომის კომპლექსისკენ ბრუნდებიან და აქედან აგრძელებენ გზას 700 ქლოროფილისკენ PS I სარეაქციო ცენტრში.

ამ დროს NADPH არ წარმოიქმნება და არც ჟანგბადი გამოიყოფა. თუმცა, ციკლური ნაკადი atp-ის გენერირებას ახდენს.

რა არის ელექტრონების ციკლური ნაკადის ფუნქცია? ელექტრონების არაციკლური ნაკადი atp-ს და NADPH-ს დაახლოებით თანაბარი რაოდენობით წარმოქმნის, მაგრამ კალვინის ციკლი NADPH-ზე მეტ atp-ს შთანთქავს. ელექტრონების ციკლური ნაკადი ქმნის სხვაობას, რადგან იგი წარმოქმნის atp-ს, მაგრამ არ წარმოქმნის NADPH-ს. შესაძლებელია, NADPH-ის კონცენტრაცია ქლოროპლასტში ხელს უწყობდეს იმის რეგულირებას, თუ რომელ გზას გაჰყვება ელექტრონი სინათლის რეაქციებში, ციკლურს თუ არაციკლურს.

თუ ქლოროპლასტი კალვინის ციკლისთვის დაბლა სწევს atp-ის კონცენტრაციას, NADPH იწყებს აკუმულირებას, რადგან კალვინის ციკლი ნელდება. შესაძლოა NADPH-ის გაზრდა ელექტრონების არაციკლური ნაკადიდან ციკლურზე დროებით გადართვას ასტიმულირებდეს, ვიდრე atp-ის მიწოდება მოთხოვნას არ დაეწევა. atp-ის სინთეზი ციკლური თუ არაციკლური ელექტრონების ნაკადით აღიძვრება, ფაქტიური მექანიზმი ერთი და იგივეა. ახლა შესაფერისი დროა, რომ გან-



◀ *სურათი 10.15*
ელექტრონების ციკლური ნაკადი. *PS I-დან ფოტოაგზნებული ელექტრონები, დროდადრო ფერედოქსინიდან (Fd) ციტოქრომული კომპლექსისა და პლასტოციანინის (Pc) გავლით უკან, ქლოროფილზე გადადიან. ელექტრონების ეს გადასვლა ავსებს atp-ის მარაგს (ქემიოსმოსის საშუალებით), მაგრამ არ წარმოქმნის NADPH-ს. დიაგრამაში, ციკლურ გზასთან შესადარებლად ჩართულია ელექტრონების არაციკლური ნაკადის „ჩრდილი“. დიაგრამაზე ნაჩვენები ფერედოქსინის ორი მოლეკულა ფაქტიურად ერთია – ელექტრონების საბოლოო გადამტანი PS I-ის ელექტრონების სატრანსპორტო ჯაჭვში.*

ვიხილოთ ქემიოსმოსი, პროცესი, რომელიც მემბრანებს იყენებს რათა ჟანგვა-აღდგენითი რეაქციები atp-ის წარმოქმნას დაუწყვილოს.

ქემიოსმოსის შედარება ქლოროპლასტსა და მიტოქონდრიებში

ქლოროპლასტები და მიტოქონდრიები atp-ს ერთი და იმავე ძირითადი მექანიზმით, ქემიოსმოსით წარმოქმნიან. ელექტრონების სატრანსპორტო ჯაჭვი, რომელიც თავმოყრილია მემბრანაში პროტონებს მემბრანის გავლით გადატუმბავს, ელექტრონები გადამტანების მთელ რიგს გაივლიან, რომლებიც სულ უფრო ელექტროუარყოფითი ხდება. ამ გზით, ელექტრონების სატრანსპორტო ჯაჭვი ჟანგვა-აღდგენით ენერგიას პროტონის მამოძრავებელ ძალად გარდაქმნის, პოტენციური ენერგია H+-ის გრადიენტის სახით მემბრანის მეორე მხარეს ინახება. იმავე მემბრანაშია ჩაშენებული atp სინტაზას კომპლექსი, რომელიც წყალბადის იონების თავიანთი გრადიენტის ქვემოთ დიფუნდირებას, adp-ის ფოსფორილირებასთან აწყვილებს. ზოგიერთი ელექტრონების გადამტანი, რკინის შემცველი ცილების ჩათვლით, რომელთაც ციტოქრომები ეწოდება, ქლოროპლასტებსა და მიტოქონდრებში ძალიან მსგავსია.

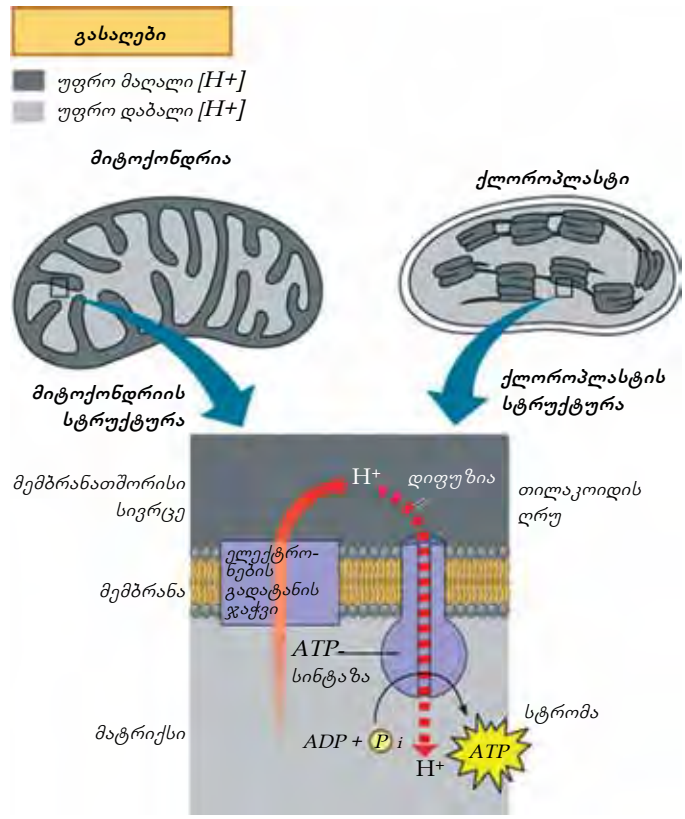
ამ ორი ორგანელის atp სინტაზა კომპლექსებიც აგრეთვე ძალინ ჰგავს ერთმანეთს. თუმცა, მიტოქონდრიაში ჟანგვით ფოსფორილირებასა და ქლოროპლასტში ფოტოფოსფორილირებას შორის შესამჩნევი განსხვავება არსებობს. მიტოქონდრიებში, მაღალ-ენერგეტიკული ელექტრონების მოპოვება, რომლებიც სატრანსპორტო ჯაჭვში დაბლა ვარდება, ორგანული მოლეკულებიდან ხდება (რომლებიც ამგვარად იჟანგებიან).

ქლოროპლასტები, atp-ის წარმოსაქმნელად მოლეკულებს საკვებიდან არ საჭიროებენ; მათი ფოტოსისტემები სინათლის ენერგიას იჭერს და მას სატრანსპორტო ჯაჭვის დასაწყისში ელექტრონების სტიმულირებისთვის იყენებს. სხვა სიტყვებით, მიტოქონდრიები ქიმიურ ენერგიას საკვების მოლეკულებიდან atp-ს (და NADPH-ს) გადასცემენ მაშინ, როცა ქლოროპლასტები atp-ში და (NADPH-ში) სინათლის ენერგიას ქიმიურ ენერგიად გარდაქმნიან.

ქლოროპლასტებსა და მიტოქონდრიებში ქემიოსმოსის სივრცული განაწილებაც განსხვავებულია (სურათი 10.16).

მიტოქონდრიის შიდა მემბრანა, პროტონებს მიტოქონდრიული მატრიქსიდან გარეთ, მემბრანათაშორის სივრცეში გადატუმბავს, რომელიც შემდეგ წყალბადის იონების რეზერვუარის ფუნქციას ასრულებს და atp სინტაზას ენერგიით ამარაგებს.

ქლოროპლასტის თილაკოიდის მემბრანა პროტონებს სტრომადან თილაკოიდის ღრუში (თილაკოიდის შიდა მხარე) გადატუმბავს, რომელიც როგორც H+-ის რეზერვუარი ფუნქციონირებს. თილაკოიდური მემბრანა atp-ს წარმოქმნის, რადგან წყალბადის იონები თავიანთი კონცენტრაციული გრადიენტის ქვემოთ თილაკოიდური ღრუდან უკან, სტრომაში დიფუნდირებენ atp სინტაზას კომპლექსების გავლით, რომელთა კატალიზური კვანძები მემბრანის სტრომის მხარესაა. ამრიგად, atp სტრომაში წარმოიქმნება, სადაც იგი კალვინის

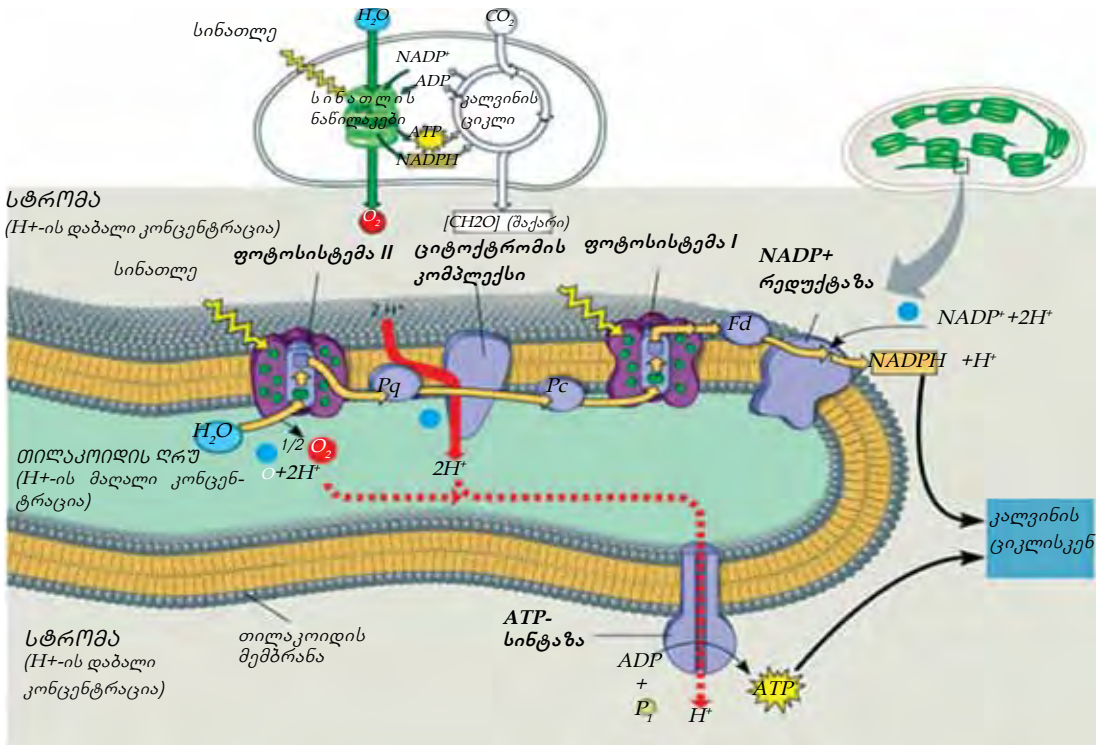


▲ *სურათი 10.16* ***ქემიოსმოსის შედარება მიტოქონდრიებსა და ქლოროპლასტებში.*** *ორივე ორგანელაში ელექტრონების სატრანსპორტო ჯაჭვი [H+]-ს მემბრანის გავლით, [H+]-ის დაბალი კონცენტრაციის უბნიდან (ღია ნაცრისფერი, ამ დიაგრამაზე) [H+]-ის მაღალი კონცენტრაციის უბნისკენ (მუქი ნაცრისფერი) გადატუმბავს. შემდეგ, პროტონები atp-სინტაზას საშუალებით, უკან, მემბრანის მეორე მხარეს, დიფუნდირებს და atp-ის სინთეზს ასტიმულირებს.*

ციკლში შაქრის სინთეზის სტიმულირებისთვის გამოიყენება.

პროტონულ (H+) გრადიენტს, ან pH გრადიენტს თილაკოიდის მემბრანის მეორე მხარეს არსებითი მნიშვნელობა აქვს. როდესაც ქლოროპლასტებს ასხივებენ, თილაკოიდის ღრუში pH დაახლოებით 5-მდე ეცემა (H+-ის კონცენტრაცია იზრდება), ხოლო სტრომაში pH დაახლოებით 8-მდე იზრდება (H+-ის კონცენტრაცია მცირდება). pH-ის სამ ერთეულით ვარდნა H+-ის კონცენტრაციის ათასჯერად სხვაობას შეესაბამება. თუ ლაბორატორიაში სინათლე გამორთულია, pH-ის გრადიენტი ანულირდება, თუმცა სინათლის კვლავ ჩართვით, იგი სწრაფად აღდგება. ასეთი ექსპერიმენტები ძლიერი მტკიცებულებაა ქემიოსმოსური მოდელის სასარგებლოდ.

სხვადასხვა ლაბორატორიაში ჩატარებული კვლევების საფუძველზე სურათ 10.17-ზე ნაჩვენებია სინათლის რეაქციების „მექანიზმის“ თანამედროვე მოდელი თილაკოიდის მემბრანაში. სურათზე წარმოდგენილი ყოველი მოლეკულა და მოლეკულების კომპლექსი თითოეულ თილაკოიდში მრავალრიცხოვან ეგზემპლარად გვხვდება. შევნიშნავთ, რომ NADPH, atp-ის მსგავსად მემბრანის სტრომისკენ მიმართულ მხარეს წარმოიქმნება, სადაც ადგილი აქვს კალვინის ციკლის რეაქციებს.



▲ *სურათი 10.17* ***სინათლის რეაქციები და ქემიოსმოსი: თილაკოიდის მემბრანის სტრუქტურა.*** *დიაგრამა თილაკოიდის მემბრანის სტრუქტურის თანამედროვე მოდელს გვიჩვენებს. ოქროსფერი ისრებით ნაჩვენებია ელექტრონების არაციკლური ნაკადი, რომელიც სურათ 10.13-ზეა გამოსახული. ჟანგვა-აღდგენით რეაქციებში, ელექტრონების გადამტანიდან გადამტანზე გადასვლისას, სტრომადან გამოსული წყალბადის იონები, თილაკოიდის ღრუში გროვდება და ინახავს ენერგიას, როგორც პროტონის მამოძრავებელ ძალას (H+-ის გრადიენტი). სინათლის რეაქციების სულ მცირე სამი საფეხური მაინც ხელს უწყობს პროტონულ გრადიენტს: წყალი, ფოტოსისტემა II-ის მიერ, მემბრანის იმ მხარეს იხლიჩება, რომელიც თილაკოიდის ღრუსკენ არის მიმართული; როგორც კი მობილური კომპლექსი პლასტოქინონი (Pq), ელექტრონებს ციტოქრომის კომპლექსს გადასცემს, პროტონები მემბრანის მეორე მხარეს, თილაკოიდის ღრუში განლაგდება, და წყალბადის იონი სტრომას სცილდება, როდესაც მას NADP+ იერთებს. ყურადღება მიაქციეთ, როგორც ეს სურათ 10.16-ზეა ნაჩვენები, თუ როგორ გადაიტუმბება წყალბადის იონები სტრომადან თილაკოიდის ღრუში. H+-ის დიფუნდირება თილაკოიდის ღრუდან უკან სტრომაში (H+-ის კონცენტრაციულ გრადიენტთან ერთად) ენერგიით ამარაგებს atp-სინთაზას. სინათლით სტიმულირებული ეს რეაქციები ენერგიას ADPH-სა და ATP-ში აგროვებენ, რომელთაც ენერგია შაქრის წარმომქმნელ კალვინის ციკლში გადააქვთ.*

მოდით, შევაჯამოთ სინათლის რეაქციები. ელექტრონების არაციკლური ნაკადი, ელექტრონებს წყლიდან, სადაც ისინი დაბალ პოტენციურ მდგომარეობაში იმყოფებიან, NADPH-სკენ უბიძგებს, სადაც ისინი პოტენციური ენერგიის მაღალ მდგომარეობაში ინახება. სინათლით სტიმულირებული ელექტრონების დინება აგრეთვე ახდენს atp-ის გენერირებას. ამრიგად, თილაკოიდის მემბრანის აპარატი, სინათლის ენერგიას ქიმიურ ენერგიად გარდაქმნის, რომელიც NADPH-სა და atp-ში ინახება (ჟანგბადი გვერდითი პროდუქტია). ახლა ვნახოთ, თუ როგორ იყენებს კალვინის ციკლი სინათლის რეაქციის პროდუქტებს CO_2-დან შაქრის სინთეზისთვის.

კონცეფცია ცენტრი 10.2

1. რა ფერის სინათლე არის ყველაზე ნაკლებად ეფექტური ფოტოსინთეზის სტიმულირებისათვის? განმარტეთ.
2. რატომ გამოყოფენ განათებისას ინტაქტური ქლოროპლასტები ნაკლებ სითბოს იზოლირებული ქლოროფილის ხსნართან შედარებით და ფლუორესცირებენ?
3. რა არის ელექტრონების დონორი სინათლის რეაქციებში? სად არის ელექტრონების დასარული?

სავარაუდო პასუხები ისილე A დანართში.

კონცეფცია 10.3

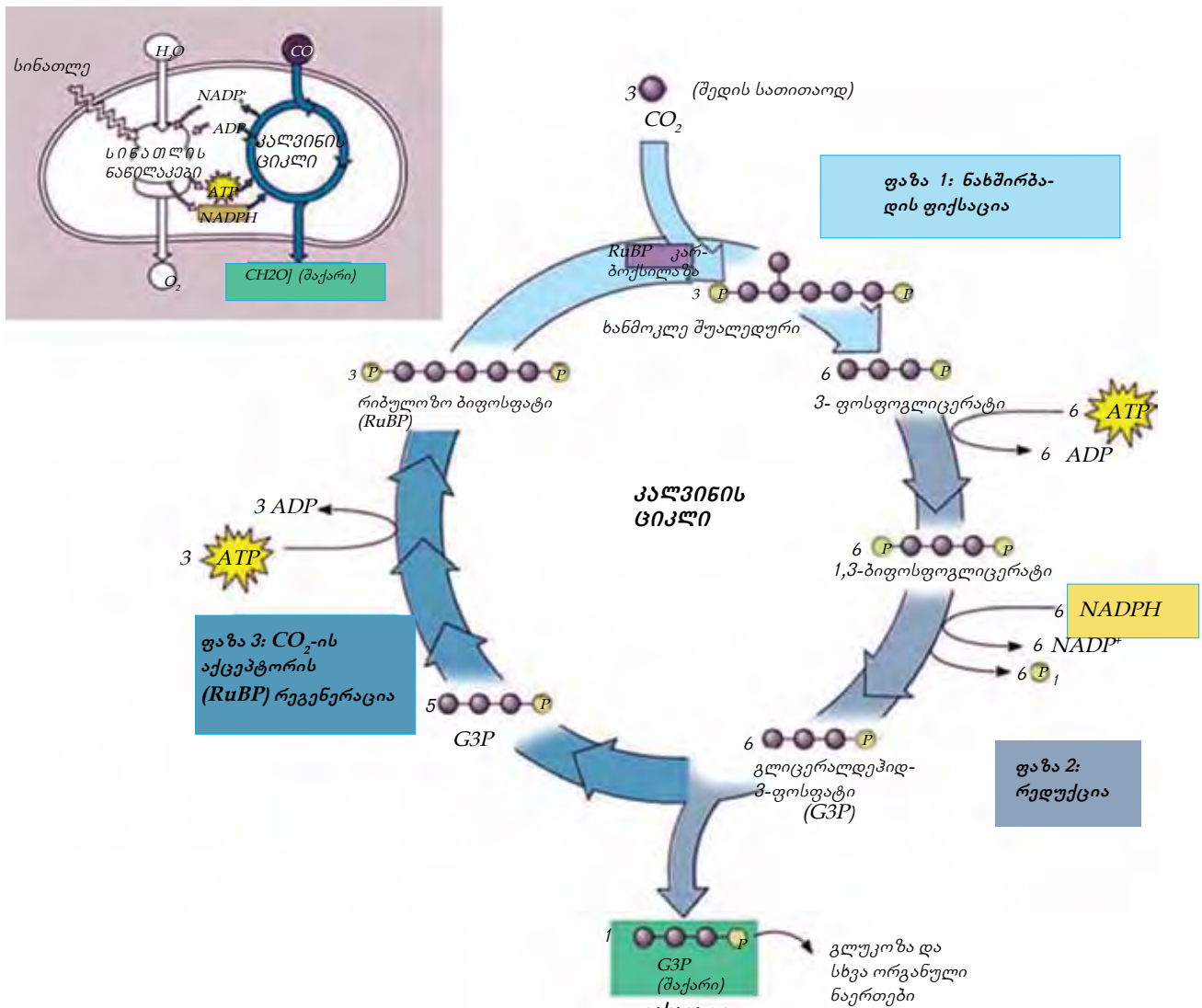
კალვინის ციკლი CO_2-ის შაქრად გარდასაქმნელად ATP-სა და NADPH-ს იყენებს

კალვინის ციკლი ლიმონმჟავა ციკლის მსგავსია იმ მხრივ, რომ საწყისი მასალა, მოლეკულების ციკლში შესვლისა და მისი დატოვების შემდეგ, რეგენერირდება. თუმცა, მაშინ, როცა ლიმონმჟავა ციკლი კატაბოლური, გლუკოზის დამშანგველი და ენერგიის გამომყოფია, კალვინის ციკლი – ანაბოლური, უფრო მცირე მოლეკულებიდან შაქრის წარმომქმნელი და ენერგიის მშთანთქმელია.

ნახშირბადი კალვინის ციკლში CO_2-ის ფორმით შედის და შაქრის ფორმით ტოვებს მას. ციკლი ხარჯავს atp-ს როგორც ენერგიის წყაროს და მოიხმარს NADPH-ს, როგორც აღმდგენ ძალას, რათა შაქრის წარმოსაქმნელად მაღალ-ენერგეტიკული ელექტრონები მიიერთოს.

ნახშირწყალი, რომელიც უშუალოდ კალვინის ციკლში წამოიქმნება ფაქტიურად გლუკოზა კი არა, არამედ სამნახშირბადიანი შაქარია, სახელწოდებით **გლიცერალდეჰიდ-3-ფოსფატი (G3P)**. ამ შაქრის ერთი მოლეკულის სუფთა სინთეზისთვის ციკლი სამჯერ უნდა მოხდეს, და სამი მოლეკულა CO_2 უნდა დაფიქსირდეს (შეგახსენებთ, რომ ნახშირბადის ფიქსაცია გულისხმობს CO_2-ის საწყის ინკორპორირებას ორგანულ მატერიაში).

რადგან ციკლის საფეხურებს ვადევნებთ თვალს, დაიმახსოვრეთ, რომ რეაქციებში, ჩვენ CO_2-ის სამ მოლეკულას მივყვებით. სურათ 10.18-ზე კალვინის ციკლი სამ ფაზად არის დაყოფილი:



▲ *სურათი 10.18* ***კალვინის ციკლი.*** *დიაგრამა ციკლში ნახშირბადის ატომს (ნაცრისფერი ბურთულები) მიჰყვება. ციკლის სამი ფაზა ტექსტში განხილულ ფაზებს შეესაბამება. ციკლში შესული CO_2-ის ყოველი სამი მოლეკული, სუფთა გამოსავალი სამნახშირბადიანი შაქრის, გლიცერალდეჰიდ-3-ფოსფატის (G3P) ერთი მოლეკულაა. სინათლის რეაქციები კალვინის ციკლს ATP-ისა და NADPH-ის რეგენერირებით ინარჩუნებს.*

ფაზა 1: ნახშირბადის ფიქსაცია. კალვინის ციკლი CO_2-ის ყოველ მოლეკულას, სათითაოდ უკავშირებს ხუთნახშირბადიან შაქარს, სახელწოდებით რიბულოზა ბისფოსფატს (შემოკლებით RuBP). ფერმენტი, რომელიც პირველ საფეხურს აკატალიზებს, არის კარბოქსილაზა ანუ **რუბისკო** (ეს არის ყველაზე უფრო გავრცელებული ცილა ქლოროპლასტებში და შესაძლოა ყველაზე გავრცელებული ცილა დედამიწაზეც).

რეაქციის პროდუქტი, ექვსნახშირბადიანი შუალედური ფორმა იმდენად არასტაბილურია, რომ იგი მაშინვე შუაზე იხლიჩება და 3-ფოსფოგლიცერატის ორ მოლეკულას (თითოეულ CO_2-ზე) წარმოქმნის.

ფაზა 2: აღდგენა. 3-ფოსფოგლიცერატის თითოეული მოლეკულა atp-დან ფოსფატის დამატებით ჯგუფს იღებს და 1,3-ბისფოსფოგლიცერატად გარდაიქმნება. შემდეგ, ელექტრონების წყვილი, რომელსაც NADPH გასცემს, 1,3-ბისფოსფოგლიცერატს G3P-მდე აღადგენს. უფრო ზუსტად, ელექტრონები NADPH-დან, 3-ფოსფოგლიცერატის კარბოქსილის ჯგუფს G3P-ს ალდეჰიდის ჯგუფამდე აღადგენს, რომელიც მეტ პოტენციურ ენერგიას აგროვებს. G3P შაქარია; ასეთივე სამნახშირბადიანი შაქარი წარმოიქმნება გლიკოლიზისას, გლუკოზის გახლეჩის შედეგად. შევნიშნავთ, რომ სურათი10.18-ზე, CO_2-ის ყოველ *სამ* მოლეკულაზე G3P-ს ექვსი მოლეკულა მოდის. მაგრამ ამ სამნახშირბადიანი შაქრის მხოლოდ ერთი მოლეკულა შეიძლება ჩაითვალოს ნახშირწყლის სუფთა შენაძენად.

ციკლი 15 ნახშირბადით იწყება, რომელიც ნახშირწყლით, ხუთნახშირბადიანი შაქრის, RuBP-ის სამი მოლეკულის ფორმითაა წარმოდგენილი. ახლა კი, უკვე 18 ნახშირბადი გვაქვს, ნახშირწყალ G3P-ის ექვსი მოლეკულის სახით. ერთი მოლეკულა გამოდის ციკლიდან, რათა მცენარის უჯრედის მიერ იქნეს გამოყენებულ, მაგრამ დანარჩენი ხუთი ხელახლა ერთვება ციკლში (რეციკლიზაცია), რათა RuBP-ის 3 მოლეკულის რეგენერაცია მოხდეს.

ფაზა 3: CO_2-ის აქცეპტორის (RuBP) რეგენერაცია. რთული რეაქციების მთელ რიგში, G3P-ს ნახშრბადის ჩონჩხის ხუთი მოლეკულა კალვინის ციკლის ბოლო საფეხურებზე RuBP-ის სამ მოლეკულად რეორგანიზდება. ამის განსახორციელებლად ციკლი დამატებით 3 მოლეკულა atp-ს ხარჯავს. ახლა RuBP მომზადებულია CO_2-ის კვლავ მისაღებად, და ციკლი გრძელდება.

ერთი მოლეკულა G3P-ს სუფთა სინთეზისთვის კალვინის ციკლი მთლიანად atp-ის ცხრა და NADPH-ის ექვს მოლეკულას შთანთქავს. სინათლის რეაქციები ახდენს atp-ისა და NADPH-ის რეგენერაციას. G3P-ს კალვინის ციკლიდან გამოსვლა საწყისი მასალა ხდება მეტაბოლური გზებისთვის, რომელიც სხვა ორგანულ ნივთიერებებს, მათ შორის გლუკოზასა და სხვა ნახშირწყლებს, ასინთეზებს.

არც მარტო სინათლის რეაქციებს და არც მარტო კალვინის ციკლს CO_2-დან შაქრის წარმოქმნა არ შეუძლია. ფოტოსინთეზი ინტაქტური ქლოროპლასტის დამახასიათებელი თვისებაა, რომელიც ფოტოსინთეზის ორი საფეხურის ინტეგრაციას ახდენს.

კონცეფცია ტესტი 10.3

1. გლუკოზის ერთი მოლეკულის სინთეზისათვის კალვინის ციკლი იყენებს CO2-ის –––––
2. მოლეკულას, atp-ის –––– მოლეკულას და NADPH-ის –––– მოლეკულას.
3. ახსენით, რატომ არის შესაბამისობაში კალვინის ციკლში გამოყენებული atp-ის და NADPH-ის მოლეკულების დიდი რაოდენობა გლუკოზის, როგორც ენერგიის წყაროს მაღალ ღირებულებასთან?
4. ახსენით, რატომ მოახდენს სინათლის რეაქციების ინჰიბირებასაც საწამლავი, რომელიც კალვინის ციკლის ფერმენტს აინჰიბირებს?

კონცეფცია 10.4

მშრალი, არიდული კლიმატის პირობებში ნახშირბადის ფიქსაციისალტერნატიული მექანიზმები ჩამოყალიბდა

მას შემდეგ, რაც მცენარეები დაახლოებით 475 მილიონი წლის წინ პირველად გადავიდნენ ხმელეთზე, ისინი ხმელეთზე არსებობას, კერძოდ კი, დეჰიდრატაციის პრობლემას ეგუებიან. 29-ე და 36-ე თავებში ჩვენ განვიხილავთ ანატომიურ ადაპტაციებს, რომლებიც მცენარეებს წყლის შენარჩუნებაში უწყობს ხელს. ჩვენ აქ მეტაბოლურ ადაპტაციებს შევეხებით. პრობლემის გადაწყვეტას ხშირად კომპრომისი მოსდევს. ამის მნიშვნელოვანი მაგალითია კომპრომისი ფოტოსინთეზსა და მცენარიდან წყლის ჭარბი რაოდენობით დაკარგვის პრევენციას შორის. ფოთოლში, ფოტოსინთეზისთვის საჭირო CO_2 ბაგეების, ფოთლის ზედაპირზე არსებული ფორების, გავლით ხვდება (იხილე სურათი10.3).

თუმცა, ბაგეები სუნთქვის ძირითადი მაგისტრალებიცაა, საიდანაც წყალი აორთქლების საშუალებით იკარგება. ცხელ, მშრალ დღეს მცენარეების უმრავლესობა ბაგეებს ხურავს, ეს არის საპასუხო რეაქცია, რაც წყალს ინარჩუნებს. ეს რეაქცია აგრეთვე ამცირებს ფოტოსინთეზის გამოსავალს CO_2-ის მისაწვდომობის შეზღუდვის საშუალებით. ნაწილობრივ დახურული ბაგეებითაც კი, CO_2-ის კონცენტრაცია ფოთლის საჰაერო საკნებში შემცირებას იწყებს, ხოლო სინათლის რეაქციებისას გამოყოფილი O_2-ის კონცენტრაცია იზრდება. როგორც ჩანს, ეს პირობები ფოთოლში ხელს უწყობს, მფლანგველ პროცესს, რომელსაც ფოტოსუნთქვა ეწოდება.

ფოტოსუნთქვა: ევოლუციური რელიქტი?

მცენარეთა უმრავლესობაში ნახშირბადის საწყისი ფიქსაცია კალვინის ციკლის ფერმენტის, რუბისკოს საშუალებით მიმდინარეობს, რომელიც CO_2-ს რიბულოზო ბისფოსფატს უერთებს. ასეთ მცენარეებს C_3 **მცენარეებს** უწოდებენ, რადგან ნახშირბადის ფიქსაციის პირველი ორგანული პროდუქტი სამნახშირბადიანი ნაერთი, 3-ფოფსფოგლიცერატია (იხილე **სურათი10.18**). ბრინჯი, ხორბალი და ბარდა C_3 მცენარეებია, რომლებიც მნიშვნელოვანია სოფლის მეურნეობისთვის. როდესაც მათი ბაგეები ცხელ, მშრალ დღეებში ნაწილობრივ დახურულია, C_3 მცენარეები ნაკლებ შაქარს წარმოქმნიან, რადგან CO_2-ს შემცირებული რაოდენობა ფოთოლში შიმშილით კლავს კალვინის ციკლს. ამას გარდა, რუბისკოს CO_2-ს ადგილზე O_2-ის დაკავშირება შეუძლია.

რადგან ფოთლის საჰაერო საკნებში CO_2-ს გაიშვიათება ხდება, რუბისკო კალვინის ციკლში CO_2-ის ნაცვლად O_2-ს იერთებს. პროდუქტი იხლიჩება და ორნახშირბადიანი ნაერთი ტოვებს ქლოროპლასტებს. პეროქსისომები და მიტოქონდრიები ამ ნაერთების რეორგანიზაციასა და გახლეჩას CO_2-ის გამოყოფით ახდენს. პროცესს **ფოტოსუნთქვა** ეწოდება, რადგან მას ადგილი აქვს სინათლეზე (*photo*) და CO_2-ის წარმოქმნისას O_2-ს შთანთქავს (*სუნთქვა*). თუმცა, ნორმალური უჯრედული სუნთქვისგან განსხვავებით, ფოტოსუნთქვა არ ახდენს atp-ის გენერირებას, ფაქტიურად ფოტოსუნთქვა მოიხმარს atp-ს.

ფოტოსინთეზისგან განსხვავებით, ფოტოსუნთქვა შაქარს არ წარმოქმნის. ფაქტიურად, ფოტოსუნთქვა, კალვინის ციკლიდან ორგანული ნივთიერებების გადაქაჩვით, ფოტოსინთეზის გამოსავალს *ამცირებს*.

როგორ შეიძლება ავხსნათ მეტაბოლური პროცესის არსებობა, რომელიც, როგორც ჩანს, მცენარისთვის კონტრპროდუქტიული უნდა იყოს? ერთი ჰიპოთეზის მიხედვით, ფოტოსუნთქვა არის ევოლუციური ტვირთი – გაცილებით უფრო ადრინდელი მეტაბოლური რელიქტი, როდესაც ატმოსფეროში ნაკლები O_2 და მეტი CO_2 იყო, ვიდრე ამჟამად. უძველეს ატმოსფეროში, რომელიც გაბატონებული იყო, როდესაც რუბისკო პირველად ჩამოყალიბდა, ფერმენტის აქტიური საიტის უუნარობა გამოერიცხა O_2, მცირე სხვაობას თუ გამოიწვევდა. ამ ჰიპოთეზაზე დაყრდნობით ვარაუდობენ, რომ თანამედროვე რუბისკო ინარჩუნებს თავის შემთხვევით აფინურობას O_2-ის მიმართ, რომელიც ახლა იმდენად კონცენტრირებულია ატმოსფეროში, რომ ფოტოსუნთქვა, გარკვეული რაოდენობით, გარდაუვალია.

არის თუ არა ფოტოსუნთქვა მცენარეებისთვის რაიმე ფორმით სარგებლობის მომტანი, ცნობილი არ არის. ცნობილია მხოლოდ, რომ მრავალი ტიპის მცენარეში, მარცვლოვნების ჩათვლით, ფოტოსუნთქვა ხარჯავს ნახშირბადის 50%-ს, რომელსაც კალვინის ციკლი აფიქსირებს. ბუნებრივია, რომ ჩვენ, როგორც ჰეტეროტროფები, რომლებიც ჩვენს საკვებში ქლოროპლასტების მიერ ნახშირბადის ფიქსაციაზე ვართ დამოკიდებულნი, ფოტოსუნთქვას არაეკონომიურად მივიჩნევთ.

მართლაც, ცალკეულ მცენარეთა სახეობებში ფოტოსუნთქვის შემცირება შესაძლებელი რომ ყოფილიყო, ისე, რომ სხვა მხრივ, ზეგავლენა არ მოეხდინა ფოტოსინთეზის პროდუქტიულობაზე, მოსავალი და საკვებით მომარაგება საგარაუდოდ გაიზრდებოდა.

მცენარის ცალკეულ სახეობებში ნახშირბადის ფიქსაციის ალტერნატიული მოდელები განვითარდა, რომელმაც მინიმუმამდე დაიყვანა ფოტოსუნთქვა და მოახდინა კალვინის ციკლის ოპტიმიზაცია ცხელი, არიდული კლიმატის პირობებშიც კი. C_4 და CAM ფოტოსინთეზის ორი ყველაზე უფრო მნიშვნელოვანი ადაპტაციაა.

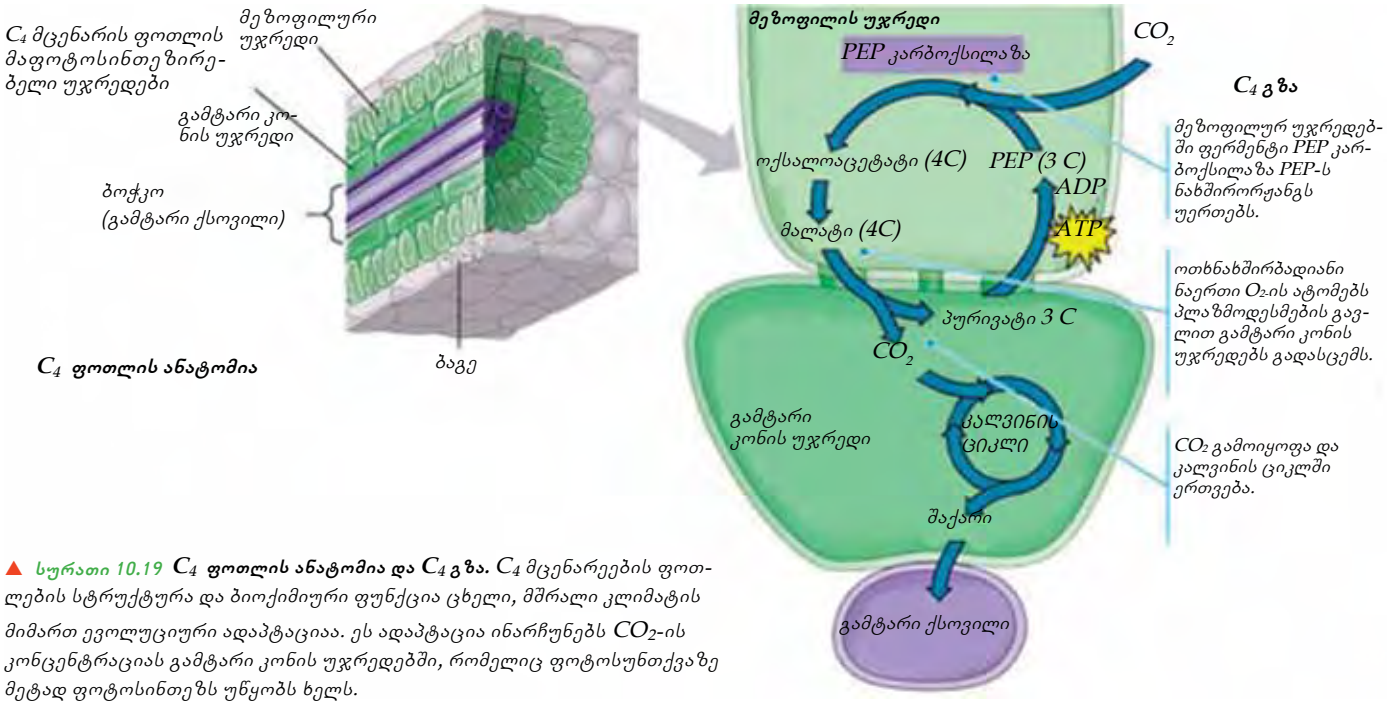
C_4 მცენარეები

C4 მცენარეებმა სახელწოდება იქიდან მიიღეს, რომ ისინი, კალვინის ციკლს ნახშირბადის ფიქსაციის ალტერნატიული მოდელით იწყებენ, რომლის პირველ პროდუქტს ოთხნახშირბადიანი ნაერთი წარმოადგენს. მცენარეების რამდენიმე ათასი სახეობა, სულ მცირე, 19 ოჯახიდან C_4 გზას იყენებს. სოფლის მეურნეობისთვის მნიშვნელოვან C_4 მცენარეებს შორის არის შაქრის ღერწამი და მარცვლეული, ბალახოვანთა ოჯახის წარმომადგენლები.

ფოთლის უნიკალური ანატომია კორელაციაში იმყოფება C_4 ფოტოსისტემის მექანიზმთან (**სურათი10.19**; შეადარეთ **სურათი10.3**-ს). C_4 მცენარეებში ორი განსხვავებული ტიპის ფოტომასინთეზირებელი უჯრედებია: გამტარი კონის უჯრედები და მეზოფილური უჯრედები. **გამტარი კონის უჯრედები** ფოთლის ძარღვების ირგვლივ, მჭიდროდ ჩალაგებულ გარსებშია ორგანიზებული, გამტარი კონის უჯრედებსა და ფოთლის ზედაპირს შორის უფრო ფაშარად ორგანიზებული **მეზოფილური უჯრედებია.**

კალვინის ციკლი გამტარი კონის უჯრედების ქლოროპლასტებით არის შეზღუდული. თუმცა, ციკლი, მეზოფილური უჯრედებში, ორგანულ ნაერთში CO_2-ის ინკორპორირებით იწყება. პირველი საფეხური ფერმენტ **PEP კარბოქსილაზას** საშუალებით ხორციელდება. CO_2-ის ფოსფოენოლპირუვატთან მიერთებით ოთხნახშირბადიანი პროდუქტი, ოქსალოაცეტატი წარმოიქმნება. კარბოქსილაზას გაცილებით უფრო მაღალი აფინურობა აქვს CO_2-ის მიმართ, ვიდრე რუბისკოს და საერთოდ არ არის აფინური O_2-ის მიმართ. აქედან გამომდინარე, PEP კარბოქსილაზას გააჩნია ნახშირბადის ეფექტურად ფიქსაციის უნარი, მაშინ, როცა რუბისკოს – არ აქვს; ეს მაშინ, როცა ცხელი და მშრალი ამინდია და ბაგეები ნაწილობრივ დახურულია, რაც ფოთოლში CO_2-ის კონცენტრაციის შემცირებასა და ჟანგბადის კონცენტრაციის გაზრდას იწვევს. მას შემდეგ რაც C_4 მცენარე CO_2-იდან ნახშირბადის ფიქსაციას მოახდენს, მეზოფილური უჯრედები თავიანთი ოთხნახშირბადიანი პროდუქტების (მალატის, როგორც ეს **სურათი10.19-ზე** მოყვანილ მაგალითშია) ექსპორტს გამტარი კონის უჯრედებში, პლაზმოდესმების გავლით ახორციელებენ (იხილე **სურათი 6.30**).

გამტარი კონის უჯრედების შიგნით, ოთხნაშირბადიანი ნაერთები გამოყოფს CO_2-ს, რომელიც რუბისკოსა და კალვინის ციკლის მიერ ორგანულ ნივთიერებაში ხელახლა ასიმილირდება. პირუვატიც რეგენერირდება, რათა მეზოფილურ უჯრედებში PEP-ად გარდაიქმნას.



▲ *სურათი 10.19* **C_4 ფოთლის ანატომია და C_4 გზა.** *C_4 მცენარეების ფოთლების სტრუქტურა და ბიოქიმიური ფუნქცია ცხელი, მშრალი კლიმატის მიმართ ევოლუციური ადაპტაციაა. ეს ადაპტაცია ინარჩუნებს CO_2-ის კონცენტრაციას გამტარი კონის უჯრედებში, რომელიც ფოტოსუნთქვაზე მეტად ფოტოსინთეზს უწყობს ხელს.*

სინამდვილეში, C_4 მცენარის მეზოფილური უჯრედები CO_2-ს გამტარი კონის უჯრედებში გადატუმბავს; ამასთან გამტარი კონის უჯრედები, CO_2-ს საკმაოდ მაღალ კონცენტრაციას ინარჩუნებს, რათა რუბისკო, ჟანგბადზე მეტად, ნახშირორჟანგს დაუკავშირდეს. ციკლი მოიცავს რეაქციების რიგს, რომელშიც PEP კარბოქსილაზა მონაწილეობს, ხოლო PEP-ის რეგენერაცია შეიძლება მოიაზრებოდეს როგორც CO_2-ის მაკონცენტრირებელი ტუმბო, რომელსაც atp ენერგიით ამარაგებს.

ამ გზით, C_4 ფოტოსინთეზს მინიმუმამდე დაჰყავს ფოტოსუნთქვა და ზრდის შაქრის წარმოქმნას. ეს ადაპტაცია განსაკუთრებით წინგადადგმული ნაბიჯია ინტენსიური მზის სინათლის მქონე ცხელი რეგიონებისთვის, სადაც დღის განმავლობაში ბაგეები ნაწილობრივ დახურულია; გარემო კი, რომელშიც C_4 მცენარეები ვითარდება და უხვად იზრდება, ასეთია.

CAM მცენარეები

არიდული პირობების მიმართ მეორე ფოტოსინთეზური ადაპტაცია სუკულენტ (წყლის შემნახველ) მცენარეებში (მათ შორის, მოყვითალო-მომწვანო მცენარეებში) ჩამოყალიბდა კაქტუსების, ანანასების და სხვა ოჯახების წარმომადგენლების ჩათვლით. ეს მცენარეები თავიანთ ბაგეებს ღამით აღებენ, ხოლო დღისით – ხურავენ; სწორედ სხვა მცენარეების საწინააღმდეგოდ იქცევიან. ბაგეების დღისით დახურვა უდაბნოს მცენარეებს წყლის შენარჩუნებაში ეხმარება, მაგრამ იგი ფოთლებს CO_2-ის შეღწევისგანაც იცავს. ღამით, როცა მათი ბაგეები ღიაა, მცენარეები CO_2-ს ითვისებენ და მას სხვადასხვა ორგანულ მჟავაში ჩართავენ.

ნახშირბადის ფიქსაციის ამ მოდელს **კრასულაციურ მჟავა მეტაბოლიზმს,** ანუ **CAM**-ს უწოდებენ, მცენარეთა ოჯახის *Crassulaceae*-ს, სუკულენტების მიხედვით, რომლებშიც ეს პროცესი პირველად იქნა აღმოჩენილი.

CAM მცენარეების მეზოფილური უჯრედები თავიანთ ვაკუოლებში დილამდე, როდესაც ბაგეები დახურულია, ინახავს ორგანულ მჟავებს, რომლებსაც ისინი ღამით წარმოქმნის. დღისით, როდესაც სინათლის რეაქციებს შეუძლიათ კალვინის ციკლისთვის atp-ისა და NADPH-ის მიწოდება, წინა ღამით წარმოქმნილი ორგანული მჟავებიდან CO_2 გამოიყოფა, რათა ქლოროპლასტებში მისი შაქარში ინკორპორაცია მოხდეს.

შევნიშნავთ, რომ სურათი 10.20-ზე, CAM გზა C_4-ის მსგავსია, რაც იმაში გამოიხატება, რომ ნახშირორჟანგი, ვიდრე კალვინის ციკლში ჩაერთვებოდეს, ჯერ ორგანულ შუალედურ პროდუქტში ინკორპორირდება. განსხვავება ისაა, რომ C_4 მცენარეებში, ნახშირბადის ფიქსაციის საწყისი საფეხური კალვინის ციკლისგან სტრუქტურულად განცალკევებულია, მაშინ როცა CAM მცენარეებში, ორივე საფეხური სხვადასხვა დროს, მაგრამ ერთსა და იმავე უჯრედში მიმდინარეობს (დაიმახსოვრეთ რომ, საბოლოო ჯამში, CAM, C_4, C_3 მცენარეები კალვინის ციკლს ნახშირორჟანგიდან შაქრის წარმოსაქმნელად იყენებენ).

საფეხურების სივრცული განაწილება. C_4 მცენარეებში ნახშირბადის ფიქსაცია და კალვინის ციკლი სხვადასხვა ტიპის უჯრედებში მიმდინარეობს.

საფეხურების დროში განაწილება. CAM მცენარეებში ნახშირბადის ფიქსაცია და კალვინის ციკლი ერთსა და იმავე უჯრედში სხვადასხვა დროს მიმდინარეობს.

კონცეფცია ტესტი 10.4

1. ახსენით, რატომ ამცირებს ფოტოსუნთქვა ფოტოსინთეზის გამოსავალს მცენარეებში?
2. როგორი ცვლილებებია მოსალოდნელი C4 და CAM მცენარეებთან შედარებით უფრო მრავალრიცხოვან C3 სახეობებში, იმ გეოგრაფიულ რეგიონში, რომლის კლიმატი უფრო ცხელი და მშრალი ხდება?

კონცეფცია 10.5

ფოტოსინთეზის მნიშვნელობა: მიმოხილვა

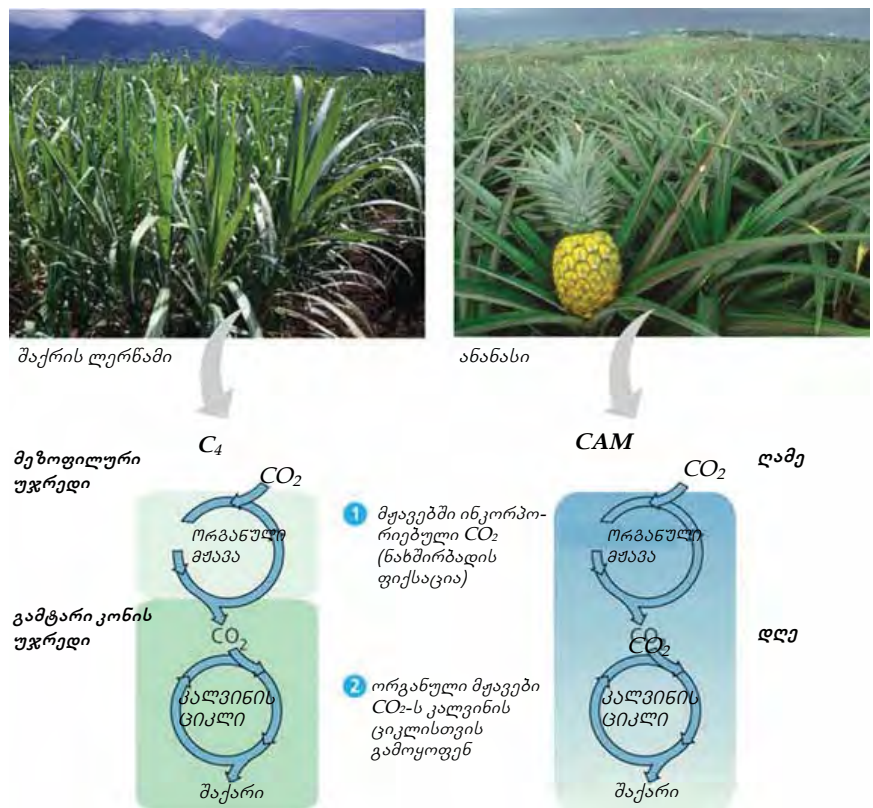
ამ თავში ჩვენ თვალი მივადევნეთ ფოტოსინთეზს ფოტონიდან საკვებამდე. სინათლის რეაქციები იჭერს მზის ენერგიას და მას atp-ის წარმოსაქმნელად და ელექტრონების წყლიდან NADP+-ზე გადასაცემად იყენებს. კალვინის ციკლი კი, atp-სა და NADPH-ს ნახშირორჟანგიდან შაქრის წარმოსაქმნელად იყენებს. ენერგია, რომელიც ქლოროპლასტში მზის სინათლის სახით შედის, ორგანულ ნაერთებში, როგორც ქიმიური ენერგია ინახება. მთელი პროცესის მიმოხილვისთვის იხილე სურათი10.21.

როგორია ფოტოსინთეზის პროდუქტების მეტაბოლური გზა? ქლოროპლასტებში წარმოქმნილი შაქარი მთელ მცენარეს ქიმიური ენერგიითა და ნახშირბადის ჩონჩხით ამარაგებს, რომელიც მცენარის უჯრედის ყველა ძირითადი ორგანული მოლეკულის სინთეზისთვისაა საჭირო.

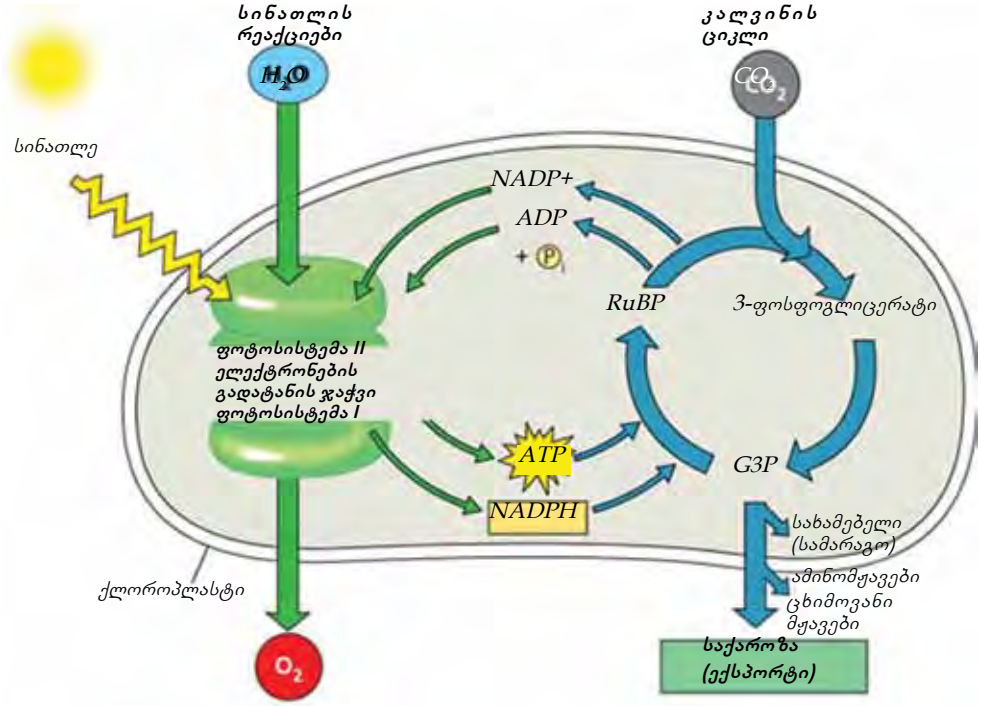
ფოტოსინთეზის დროს წარმოქმნილი ორგანული ნივთიერებების 50% მცენარის უჯრედის მიტოქონდრიებში შთაინთქმება როგორც საწვავი უჯრედული სუნთქვისთვის. ზოგჯერ ფოტოსუნთქვისას ადგილი აქვს ფოტოსინთეზის პროდუქტების დანაკარგს.

ფორმალურად, მწვანე უჯრედები მცენარის ერთადერთი აუტოტროფული ნაწილია. დანარჩენი მცენარე, ფოთლებიდან, ძარღვების გავლით, ორგანული მოლეკულების ექსპორტზეა დამოკიდებული. მცენარეთა უმრავლესობაში ნახშირწყალი ფოთლებიდან დისაქარიდ საქაროზას ფორმით ტრანსპორტირდება.

არამაფოტოსინთეზირებელ უჯრედებამდე მიღწევის შემდეგ, საქაროზა ნედლი მასალით უზრუნველყოფს უჯრედულ სუნთქვასა და მრავალრიცხოვან ანაბოლურ გზებს, საიდანაც ცილების, ლიპიდებისა და სხვა პროდუქტების სინთეზი ხორციელდება. შაქრის მნიშნელოვანი რაოდენობა ერთმანეთს გლუკოზის ფორმით, პოლისაქარიდ ცელულოზას წარმოქმნით უკავშირდება; განსაკუთრებით მცენარეთა იმ უჯრედებში, რომლებიც ჯერ ისევ იზრდება და მწიფდება. ცელულოზა — უჯრედის კედლის ძირითადი ინგრედიენტი, მცენარეებში, და ალბათ პლანეტის ზედაპირზეც, ყველაზე უფრო გავრცელებული ორგანული მოლეკულაა.



▶ სურათი 10.20 **C_4 და CA ფოტოსინთეზის შედარება.** *ორივე ადაპტაციისთვის დამახასიათებელია: CO_2-ის ორგანულ მჟავებში წინასწარ ინკორპორირება, რომელსაც მოსდევს CO_2-ის კალვინის ციკლისათვის გადაცემა. C_4 და CAM გზები, ცხელ მშრალ დღეებში, ნაწილობრივ ან მთლიანად დახურული ბაგეების პირობებში, ფოტოსინთეზის შენარჩუნების პრობლემის ორი ევოლუციური გადაწყვეტაა.*



◀ *გვ. 198. სურათი 10.21* ***ფოტოსინთეზის მიმოხილვა.*** *ამ დიაგრამაზე სინათლის რეაქციებისა და კალვინის ციკლის ძირითადი რეაგენტები და პროდუქტებია გამოსახული, როგორც ეს მცენარის უჯრედების ქლოროპლასტებში გვხვდება. მოქმედების მთელი თანმიმდევრობა ქლოროპლასტისა და მისი მემბრანების სტრუქტურულ მთლიანობაზეა დამოკიდებული. ფერმენტები, ქლოროპლასტსა და ციტოზოლში, კალვინის ციკლის პირდაპირ პროდუქტს, გლიცერალდეჰიდ-3-ფოსფატს (G3P) მრავალ სხვა ორგანულ ნივთიერებად გარდაქმნის.*

სინათლის რეაქციები

სინათლის რეაქციები:

თილაკოიდის მოლეკულების მიერ მემბრანაში ხორციელდება;

სინათლის ენერგიას ATP-ისა და NADPH-ის ქიმიურ ენერგიებად გარდაქმნის;

ხლეჩს H_2O-ს და ატმოსფეროში გამოჰყოფს O_2-ს.

კალვინის ციკლის რეაქციები:

მიმდინარეობს ბაგეებში;

იყენებს ATP-სა და NADPH-ს CO_2-ის შაქარ G3P გარდასაქმნელად;

ADP-ს, არაორგანულ ფოსფატსა და NADP+-ს სინათლის რეაქციებში აბრუნებს

მცენარეთა უმრავლესობა ყოველდღიურად უფრო მეტი ორგანული მასალის წარმოქმნას ახერხებს ვიდრე ესაჭიროება, როგორც საწვავი სუნთქვისთვის და როგორც ბიოსინთეზის წინამორბედი. ზედმეტ შაქარს ისინი სახამებლის სინთეზის საშუალებით იმარაგებენ, ნაწილს თვით ქლოროპლატებში ინახავენ, ხოლო დანარჩენს – ფესვების, გორგლების, თესლებისა და ნაყოფების სამარაგო უჯრედებში. ფოტოსინთეზის დროს წარმოქმნილი საკვების მოლეკულების მიღებისას არ უნდა დაგვავიწყდეს, რომ მცენარეთა უმრავლესობა, ჰეტეროტროფებისთვის, მათ შორის ადამიანისთვისაც, ფოთლებს, ფესვებს, ღეროებს, ნაყოფებს და ხანდახან მთელს სხეულსაც კი კარგავს.

გლობალური მასშტაბით, ფოტოსინთეზი არის პროცესი, რომელიც ჩვენს ატმოსფეროში ჟანგბადის არსებობას განაპირობებს. უფრო მეტიც, საკვების წარმოქმნის თვალსაზრისით, მიკროსკოპული ქლოროპლასტების კოლექტიური ნაყოფიერება უზარმაზარია. დაანგარიშებულია, რომ ფოტოსინთეზის პროცესში წელიწადში დაახლოებით 160 მილიარდი მეტრიკული ტონა ნახშირწყალი (მეტრიკული ტონა 1,000 კგ, დაახლოებით 1.1 ტონაა) წარმოიქმნება.

ეს ორგანული მასალა მიახლოებით ამ სახელმძღვანელოს 60 ტრილიონი ეგზემპლარისგან შემდგარი დასტის ექვივალენტურია, წიგნების 17 დასტა დედამიწიდან მზემდე აღწევს! პლანეტაზე, ვერც ერთი სხვა ქიმიური პროცესის გამოსავალი, ფოტოსინთეზის გამოსავალს ვერ შეედრება. და არც ერთი სხვა პროცესი ფოტოსინთეზზე მეტად არ არის მნიშვნელოვანი დედამიწაზე კეთილდღეობისთვის.

მე-10 თავის შემოწმება

ძირითადი კონცეფციების შემოწმება

- **მცენარეები და სხვა აუტოტროფები ბიოსფეროს მწარმოებლები არიან** ფოტოაუტროფები მზის ენერგიას CO_2-იდან და H_2O-დან ორგანული მოლეკულების წარმოსაქმნელად იყენებენ. ჰეტეროტროფები კი — ენერგიისა და ნახშირბადისთვის, სხვა ორგანიზმებიდან ორგანულ მოლეკულებს შთანთქავენ (გვ. 181).

კონცეფცია 10.1

ფოტოსინთეზი სინათლის ენერგიას საკვების ქიმიურ ენერგიად გარდაქმნის

- **ქლოროპლასტები: ფოტოსინთეზის საიტები მცენარეებში** აუტოტროფულ ეუკარიოტებში ფოტოსინთეზი ქლოროპლასტებში მიმდინარეობს, ორგანელებში, რომლებიც თილაკოიდებს შეიცავს. თილაკოიდების წყება გრანს წარმოქმნის.

- **ატომების გზა ფოტოსინთეზში: *სამეცნიერო შეკითხვა*** ფოტოსინთეზის შეჯამება ამგვარად ხდება: $6CO_2 + 12H_2O +$ სინათლის ენერგია $\rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6O_2 + 6H_2O$ ქლოროპლასტები წყალს წყალბადად და ჟანგბადად ხლეჩს და შაქრის მოლეკულაში წყალბადის ელექტრონების ინკორპორირებას ახდენს. ფოტოსინთეზი ჟანგვა-აღდგენითი პროცესია: H_2O იჟანგება, ხოლო CO_2 აღდგება.

- **ფოტოსინთეზის ორი საფეხური: *წინასწარი განხილვა*** სინათლის რეაქციები გრანში ხლეჩს წყალს, გამოყოფს O_2-ს, ATP-სა და NADPH-ს წარმოქმნის. კალვინის ციკლი სტრომაში CO_2-დან შაქარს წარმოქმნის და ენერგიის წყაროდ ATP-ს, ხოლო აღმდგენ ძალად NADPH-ს იყენებს.

  აქტივობა: *ფოტოსინთეზის განხილვა*

კონცეფცია 10.2

სინათლის რეაქციები მზის ენერგიას ATP-ის და NADPH-ის ქიმიურ ენერგიებად გარდაქმნის

- **მზის სინათლის ბუნება** სინათლე ელექტრომაგნიტური ენერგიის ფორმაა. ფერები, რომლებსაც როგორც ხილულ სინათლეს ვხედავთ, იმ სიგრძის ტალღებს შეიცავს, რომლებიც ფოტოსინთეზს ასტიმულირებს.

- **ფოტოსინთეზის პიგმენტები: სინათლის რეცეპტორები** პიგმენტი სპეციფიური ტალღის სიგრძის ხილულ სინათლეს შთანთქავს. მცენარეებში, ქლოროფილი *a* ფოტოსინთეზის ძირითადი პიგმენტია. დამატებითი პიგმენტები განსხვავებული ტალღის სიგრძის სინათლეს შთანთქავს და ენერგიას ქლოროფილ *a*-ს გადასცემს.

- **ქლოროფილის აგზნება სინათლის საშუალებით** პიგმენტი ძირითადი მდგომარეობიდან აგზნებულ მდგომარეობაში გადადის, როდესაც ფოტონს მისი ერთ-ერთი ელექტრონი მაღალ ენერგეტიკულ ორბიტალზე გადაჰყავს. ეს აგზნებული მდგომარეობა არასტაბილურია. იზოლირებული პიგმენტის ელექტრონები უკან, ძირითად მდგომარობაში დაბრუნების ტენდენციას ამჟღავნებენ და სითბოს და/ან სინათლეს გამოსცემენ.

- **ფოტოსისტემა: სინათლის-შემკრებ კომპლექსებთან ასოცირებული სარეაქციო ცენტრი** ფოტოსისტემა სარეაქციო ცენტრისგან შედგება, რომელიც სინათლის შემკრები კომპლექსებითაა გარემოცული, და რომლებიც ფოტონების ენერგიას სარეაქციო ცენტრისკენ მიმართავენ. როდესაც სარეაქციო ცენტრის ქლოროფილი *a*-ს მოლეკულა ენერგიას შთანთქავს, მისი ერთ-ერთი ელექტრონი პირველად ელექტრონულ აქცეპტორს სცილდება. ფოტოსისტემა I სარეაქციო ცენტრში ქლოროფილი *a* 700-ის მოლეკულებს შეიცავს; ფოტოსიტემა II 680-ის მოლეკულებს შეიცავს.

- **ელექტრონების არაციკლური ნაკადი** ელექტრონების არაციკლური ნაკადი NADPH-ს, ATP-სა და ჟანგბადს წარმოქმნის.

- **ელექტრონების ციკლური ნაკადი** ელექტრონების ციკლური ნაკადი მხოლოდ ფოტოსისტემა I იყენებს, წარმოქმნის ATP-ს, მაგრამ არ წარმოქმნის NADPH-ს ან O_2-ს.

- **ქემიოსმოსის შედარება ქლოროპლასტებსა და მიტოქონდრიებში** ორივე ორგანელში ელექტრონული სატრანსპორტო ჯაჭვის ჟანგვა-აღდგენითი რეაქციები მემბრანის მეორე მხარეს H+-ის გრადიენტს ქმნის. ATP სინტაზა ამ პროტონის მამოძრავებელ ძალას ATP-ის წარმოსაქმნელადიყენებს.

კონცეფცია 10.3

კალვინის ციკლი ATP-ს და NADPH-ს CO_2-ის შაქრად გარდასაქმნელად იყენებს

- კალვინის ციკლი სტრომაში მიმდინარეობს და ნახშირბადის ფიქსაციას, აღდგენასა და CO_2-ის აქცეპტორის რეგენ-

ერაციას მოიცავს. იყენებს რა NADPH-ის ელექტრონებს და ATP-ის ენერგიას, ციკლი სამნახშირბადიან შაქარს (G_3P) ასინთეზებს. G_3P-ს დიდი ნაწილი ციკლში ხელახლა გამოიყენება, მაგრამ ნაწილი გადის ციკლიდან და გლუკოზად და სხვა ორგანულ მოლეკულებად გარდაიქმნება (გვ. 193-195).

კონცეფცია 10.4

მშრალ, არიდულ კლიმატში ნახშირბადის ფიქსაციის ალტერნატიული მექანიზმი ჩამოყალიბდა

- **ფოტოსუნთქვა: ევოლუციური რელიქტი?** მშრალ, ცხელ დღეს მცენარეები ხურავენ თავიანთ ბაგეებს და წყალს ინარჩუნებენ. ჟანგბადი, სინათლის რეაქციებიდან, მატულობს. ფოტოსუნთქვისას, რუბისკოს აქტიურ ცენტრში, O_2 ჩაანცვლებს CO_2-ს. ეს პროცესები შთანთქავს ორგანულ საწვავს და CO_2-ს გამოყოფს, ATP-ის ან შაქრის წარმოქმნის გარეშე.

- **C4 მცენარეები** C_4 მცენარეები, მეზოფილური უჯრედებში, ოთხ-ნახშირბადიან ნაერთში CO_2-ის ინკორპორირებით, ფოტოსუნთქვის საფასურს მინიმუმამდე ამცირებენ. ამ ნაერთების ექსპორტი გამტარი კონის უჯრედებში ხდება, სადაც ისინი, კალვინის ციკლში გამოსაყენებლად, ნახშირორჟანგს გამოჰყოფენ.

- **CAM მცენარეები** CAM მცენარეები ღამით აღებენ თავიანთ ბაგეებს, და CO_2-ს ორგანულ მჟავებში ჩართავენ, რომლებიც მეზოფილური უჯრედებში ინახება. დღის განმავლობაში ბაგეები დახურულია და კალვინის ციკლისთვის CO_2 ორგანული მჟავებიდან გამოიყოფა.

- **ფოტოსინთეზის მნიშვნელობა: განხილვა** ფოტოსინთეზის დროს წარმოქმნილი ორგანული ნაერთები ენერგიითა და სამშენებლო მასალით უზრუნველყოფს ეკოსისტემებს.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშეფასება

1. ფოტოსინთეზის სინათლის რეაქციები კალვინის ციკლს აწვდის:
   ა. სინათლის ენერგიას;
   ბ. CO_2-ს და ATP-ს
   გ. H_2O-ს და NADPH-ს;
   დ. ATP-ს და ADPH-ს;
   ე. შაქარს და O_2-ს;

2. რომელი თანმიმდევრობა წარმოადგენს სწორად ელექტრონების ნაკადს ფოტოსინთეზის დროს?
   ა. NADPH → O_2 → CO_2;
   ბ. H_2O → NADPH → კალვინის ციკლი;
   გ. NADPH → ქლოროფილი → კალვინის ციკლი;
   დ. H_2O → ფოტოსისტემა I → ფოტოსისტემა II;
   ე. NADPH → ქლოროფილი → ელექტრონების სატრანსპორტო ჯაჭვი → O_2.

3. რომელი დასკვნა არ გამომდინარეობს სწავლებიდან ქლოროფილ *a*-ს შთანთქმის სპექტრისა და ფოტოსინთეზის მოქმედების სპექტრის შესახებ?
   ა. ფოტოსინთეზისთვის ყველა ტალღის სიგრძე თანაბრად ეფექტური არ არის.
   ბ. უნდა იყოს დამატებითი პიგმენტები, რომლებიც სინათლის სპექტრს აფართოვებს, რაც ხელს უწყობს ფოტოსინთეზს.
   გ. სპექტრის წითელი და ლურჯი უბნები ყველაზე ეფექტურია ფოტოსინთეზის სტიმულირებისათვის.
   დ. ქლოროფილის ფერი მწვანე სინათლის შთანთქმას მიეწერება.
   ე. ქლოროფილ ა-ს შთანთქმის ორი პიკი აქვს.

4. ორი ფოტოსისტემის კოოპერირება საჭიროა:
   ა. ATP-ის სინთეზისთვის.
   ბ. NADP+-ის აღსადგენად.
   გ. ციკლური ფოტოფოსფორილირებისთვის.
   დ. ფოტოსისტემა I-ის სარეაქციო ცენტრის დასაჟანგად.
   ე. პროტონის მამოძრავებელი ძალის გენერირებისთვის.

5. თავისი *მექანიზმით* ფოტოფოსფორილირება ყველაზე მეტად ჰგავს:
   ა. გლიკოლიზში სუბსტრატულ დონეზე ფოსფოლირილებას.
   ბ. ჟანგვით ფოსფორილირებას უჯრედული სუნთქვისას.
   გ. კალვინის ციკლს.
   დ. ნახშირბადის ფიქსაციას.
   ე. NADP+-ის აღდგენას.

6. რა თვალსაზრისით არის ფოტოსინთეზის ადაპტაციები C_4 მცენარეებში და CA მცენარეებში მსგავსი?
   ა. ორივე შემთხვევაში მხოლოდ ფოტოსისტემა I გამოიყენება.
   ბ. მცენარეების ორივე ტიპი წარმოქმნის შაქარს კალვინის ციკლის გარეშე.
   გ. ორივე შემთხვევაში, ნახშირბადის ფიქსაციის პირველ საფეხურს, რუბისკოსკოს გარდა, სხვა ფერმენტიც ახორციელებს.
   დ. მცენარეთა ორივე ტიპი შაქარს სიბნელეში წარმოქმნის.
   ე. არც C_4 მცენარეებს და არც CAM მცენარეებს თილაკოიდები არ აქვს.

7. ამ პროცესებიდან რომელი არის ყველაზე პირდაპირ სტიმულირებული სინათლის ენერგიით?
   ა. pH გრადიენტის შექმნა პროტონების გადატუმბვით თილაკოიდის მემბრანის მეორე მხარეს.
   ბ. ბაგეებში ნახშირბადის ფიქსაცია.

გ. NADP+-ის მოლეკულების აღდგენა.
დ. ქლოროფილის მოლეკულებიდან ელექტრონების მოცილება.
ე. ATP-ის სინთეზი.

8. ამ დებულებათაგან, რომელი განასხვავებს სწორად ელექტრონების ციკლურ და არაციკლურ ნაკადს ერთმანეთისგან?
ა. ელექტრონების მხოლოდ არაციკლური ნაკადი წარმოქნის ATP-ს.
ბ. გარდა ATP-ისა, ელექტრონების ციკლური ნაკადი წარმოქმნის აგრეთვე O_2-ს და NADPH-ს.
გ. მხოლოდ ელექტრონების ციკლური ნაკადი ახდენს სინათლის უტილიზაციას 700 ნმ-ზე.
დ. ქემიოსმოსი უნიკალურია ელექტრონების არაციკლური ნაკადისთვის.
ე. მხოლოდ ელექტრონების ციკლურ ნაკადს შეუძლია მოქმედება ფოტოსისტემა II-ის არარსებობისას.

9. ამ დებულებებიდან, რომელი მათგანი განასხვავებს სწორად აუტოტროფებს ჰეტეროტროფებისგან?
ა. მხოლოდ ჰტეროტროფები საჭიროებენ ქიმიურ ნაერთებს გარემოდან.
ბ. უჯრედული სუნთქვა უნიკალურია ჰეტეროტროფებისთვის.
გ. მხოლოდ ჰტერეოტროფებს აქვთ მიტოქონრიები.
დ. მხოლოდ აუტოტროფებს, მაგრამ არა ჰეტეროტროფებს, შეუძლიათ თავის გამოკვება, CO_2-ით დაწყებული და სხვა არაორგანული საკვები ელემენტებით დამთავრებული.

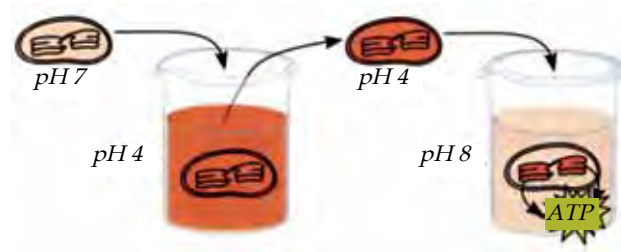
10. ჩამონათვალიდან რომელი არ მიმდინარეობს კალვინის ციკლში?
ა. ნახშირბადის ფიქსაცია.
ბ. NADPH-ის დაჟანგვა.
გ. ჟანგბადის გამოყოფა.
დ. CO_2-ის აქცეპტორის აღდგენა.
ე. TP-ის შთანთქმა.

ევოლუციური კავშირი

ფოტოსუნთქვას შეუძლია მნიშვნელოვნად, დაახლოებით 50%-ით, შეამციროს სოის ფოტოსინთეზის გამოსავალი. როგორ ფიქრობთ, სოის ველურ მონათესავე ფორმებში ეს ციფრი უფრო მაღალი იქნება თუ უფრო დაბალი? რატომ?

მეცნიერული კვლევა

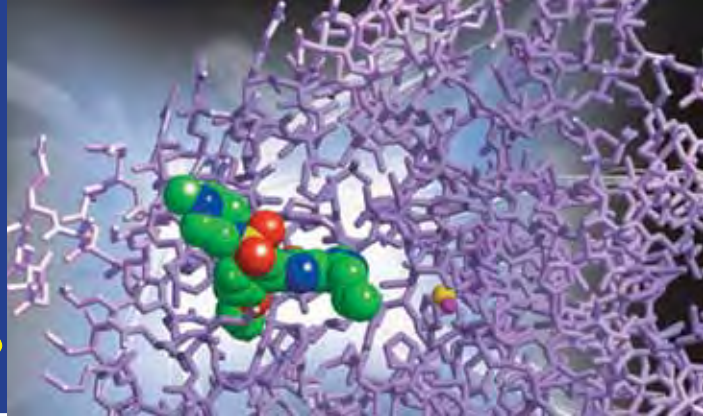
ქვემოთ, დიაგრამაზე, წარმოდგენილია ექსპერიმენტი იზოლირებულ ქლოროპლასტებზე. ქლოროპლასტები ჯერ მჟავა ხსნარში, pH 4-ზე მოათავსეს. მას შემდეგ რაც თილაკოიდის ღრუში pH-მა 4-ს მიაღწია, ქლოროპლასტები ფუძე ხსნარში, pH 8-ზე გადაიტანეს. შემდეგ ქლოროპლატებმა სიბნელეში თ წარმოქმნეს. ახენით ეს შედეგი.



მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

CO_2 ატმოსფეროში სითბოს აკავებს და ჰაერს ათბობს, ზუსტად ისე, როგორც ამას სუფთა მინა აკეთებს სათბურში. მეცნიერულად დასაბუთებულია, რომ CO2, რომელიც ჰაერს შეშისა და ნამარხი საწვავის დაწვით ემატება, ტემპერატურის გლობალურ აწევაზეა პასუხისმგებელი. გამოთვლილია, რომ მთელი ფოტოსინთეზის 20%-ზე მეტი ტენიან ტროპიკულ ტყეებზე მოდის. როგორც ჩანს, გონივრული იქნებოდა გვეფიქრა, რომ ტენიანი ტროპიკული ტყეები გლობალურ დათბობას დიდი რაოდენობით CO_2-ის შთანთქმით შეამცირებდა, მაგრამ ახლა, ბევრ ექსპერტი მიიჩნევს, რომ გლობალური დათბობის შემცირებაში ტენიან ტროპიკულ ტყეებს მცირე წვლილი მიუძღვით, ანუ ფაქტიურად არ მონაწილეობენ. რატომ უნდა იყოს ასე? (მინიშნება: რა მოსდის საკვებს, რომელსაც ტენიანი ტროპიკული ტყეები წარმოქმნის, როდესაც მას ცხოველები ჭამენ ან როდესაც ხე კვდება?)

11 უჯრედული კომუნიკაცია



▲ *სურათი 11.1* ***სასიგნალო გზის ფერმანტთან (მეწამული) დაკავშირევული ვიაგრა (მრავალფერიანი).***

ძირითადი კონცეფციები

11.1 გარეგანი სიგნალები უჯრედში პასუხებად გარდაიქმნება

11.2 მიღება: სასიგნალო მოლეკულა უკავშირდება რეცეპტორულ ცილას და იწვევს მისი ფორმის ცვლილებას

11.3 ტრანსდუქცია: უჯრედში არსებული მოლეკულური კასკადები სიგნალებს გადასცემენ რეცეპტორებიდან სამიზნე მოლეკულებამდე.

11.4 პასუხი: უჯრედული სასიგნალო გზები ციტოპლაზმურ აქტიობას ან ტრანსკრიპციას არეგულირებენ.

შესავალი

უჯრედული კავშირი

ძოგზაურს ფეხი უცურდება და ეცემა ციცაბო ხევში, დაცემისას იზიანებს ფეხს. ტრაგედია აცილებულია, როცა მას შეუძლია ტელეფონის ამოღება და დარეკვა. მობილური ტელეფონი, ინტერნეტი, ელექტრონული ფოსტა, დაუყოვნებლივი შეტყობინებები — არავის შეუძლია კომუნიკაციის მნიშვნელობის უარყოფა ჩვენს ცხოვრებაში. კომუნიკაციის როლი ასევე კრიტიკულია სიცოცხლისთვის უჯრედულ დონეზეც. უჯრედ-უჯრედული ურთიერთობა აბსოლუტურად აუცილებელია მრავალუჯრედიანი ორგანიზმებისთვის, იქნებიან ეს ადამიანები, თუ მუხის ხეები. მრავალუჯრედიან ორგანიზმებში ტრილიონობით უჯრედი უნდა დაუკავშირდეს ერთმანეთს საკუთარი აქტივობის ისეთი კოორდინაციისთვის, რომ ორგანიზმს განაყოფიერებული კვერცხიდან განვითარების, შემდეგ გადარჩენის, და თავის მხრივ, ისევ გამრავლების საშუალება მიეცეს. უჯრედშორისი ურთიერთობები ასევე მნიშვნელოვანია მრავალი ერთუჯრედიანი ორგანიზმისთვისაც. უჯრედებს შორის არსებული ურთიერთობების ქსელი შეიძლება გაცილებით უფრო რთული იყოს, ვიდრე მსოფლიო საინფორმაციო ელექტრონული ქსელია.

იმის შესასწავლად, თუ როგორ გადასცემენ უჯრედები ერთმანეთს სიგნალს და როგორ ახდენენ ისინი მიღებული სიგნალების ინტერპრეტაციას, ბიოლოგებმა აღმოაჩინეს უჯრედული რეგულაციის ზოგიერთი უნივერსალური მექანიზმი, რაც ყველა ცოცხალის ევოლუციური კავშირის დამატებითი დასტურია. უჯრედის სასიგნალო მექანიზმების ერთი და იგივე მცირე ნაკრები (კომპლექტი) გვხვდება მრავალი მიმართულების ბიოლოგიურ კვლევებში – ემბრიონული განვითარებიდან დაწყებული, ავთვისებიან დაავადებებზე ჰორმონთა მოქმედებით დამთავრებული. ერთ-ერთ მაგალითში, ჩვეულებრივი უჯრედ-უჯრედული სასიგნალო გზა იწვევს სისხლძარღვების გაფართოვებას. როგორც კი სიგნალი შემცირდება, პასუხი წყდება **სურათ 11.1-ზე** მეწამული ფერით გამოხატული ფერმენტით. ასევე ნაჩვენებია მრავალფერიანი მოლეკულა, რომელიც ამ ფერმენტის მოქმედებას ახშობს და სისხლძარღვებს გაფართოვებულ მდგომარეობაში ინარჩუნებს.ამის მსგავსი ფერმენტის მაინჰიბირებელი კომპონენტი ხშირად იხმარება ხოლმე სამედიცინო მდგომარეობების სამკურნალოდ. ვიაგრას სახელით ცნობილი მრავალფერიანი კომპონენტის მოქმედება, მოგვიანებით იქნება განხილული ამავე თავში. უჯრედების მიერ მიღებული სიგნალები, მიუხედავად იმისა, წარმოიშობიან ისინი სხვა უჯრედებიდან, თუ ფიზიკური გარემოცვის ცვლილებებით, როგორიცაა სინათლე, შეხება, სხვადასხვა ფორმისაა. თუმცა, უჯრედები ერთმანეთთან კავშირებს მაინც უფრო ხშირად, ქიმიური სიგნალებით ამყარებენ. ამ თავში, ჩვენ ყურადრებას გავამახვილებთ იმ მთავარ მექანიზმებზე, რომელთა საშუალებითაც უჯრედები იღებენ, ამუშავებენ და პასუხობენ სხვა უჯრედებიდან მიღებულ სიგნალებს.

კონცეფცია 11.1

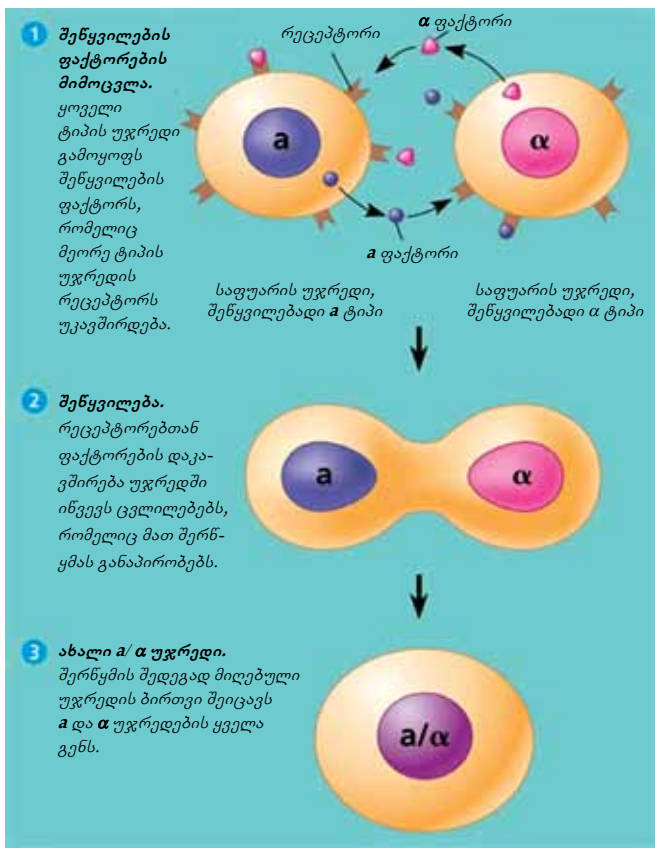
გარეგანი სიგნალები უჯრედში გარდაიქმნება პასუხებად

რას ეუბნება „მოლაპარაკე“ უჯრედი „მსმენელ“ უჯრედს და როგორ პასუხობს უკანასკნელი შეტყობინებაზე? მოდით,

ამ საკითხების განხილვა დავიწყოთ პირველ რიგში მიკროორგანიზმებს შორის ურთიერთობების გაცნობით.

უჯრედული სასიგნალო სისტემების ევოლუცია

უჯრედთა „საუბრის“ ერთ-ერთი თემა არის სქესობრივი ურთიერთობა – ყოველ შემთხვევაში, საფუარისთვის შაცჰარომყცეს ცერევისიაე, რომელსაც ადამიანები საუკუნეების მანძილზე პურის, ღვინისა და ლუდის დასამზადებლად იყენებენ. მეცნიერებმა შეისწავლეს, რომ ამ საფუარის უჯრედები თავიანთ წყვილებს შეიცნობენ ქიმიური სიგნალებით. არსებობს ორი სქესი, ან მეწყვილის ტიპი, რომელთაც ეწოდებათ **ა** და α **(სურათი 11.2)**. **ა** ტიპის მეწყვილის უჯრედები გამოყოფენ ქიმიურ სიგნალს, რომელსაც ეწოდება **ა** ფაქტორი. მას შეუძლია, დაუკავშირდეს მეზობელი α უჯრედის სპეციალურ რეცეპტორულ ცილას. ამავდროულად, α უჯრედები გამოყოფენ α ფაქტორს, რომელიც უკავშირდება **ა** უჯრედებზე არსებულ რეცეპტორებს. ფაქტობრივად, უჯრედში შესვლის გარეშე, ორი მეწყვილე ფაქტორი აიძულებს უჯრედებს, გამოიზარდონ ერთმანეთის მიმართულებით და გამოიწვიონ სხვა უჯრედული ცვლილებებიც. შედეგი კი არის ორი საპირისპირო ტიპის უჯრედის შერწყმა, ან შეწყვილება. ახალი **ა** / α უჯრედი შეიცავს ორივე საწყისი უჯრედის ყველა გენს, გენეტიკური რესურსების კომბინაციას, რომელიც უპირატესობას ანიჭებს შემდგომი გაყოფების შედეგად წარმოქმნილ მათ შთამომავლებს.



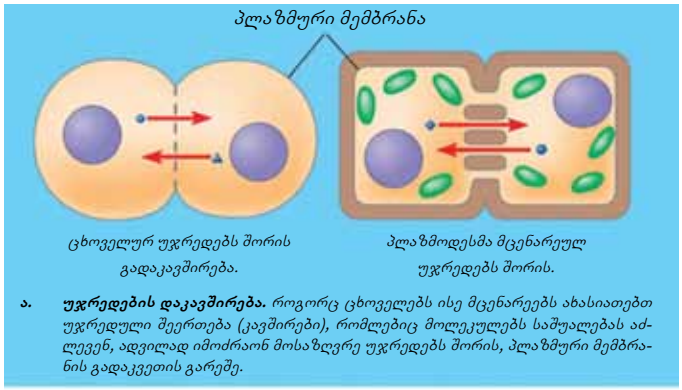
▲ *სურათი 11.2* ***საფუარის შეწყვილებად უჯრედებს შორის კომუნიკაცია.*** *შაცცჰარომყცეს ცერევისიაე-ს უჯრედები ქიმიურ სასიგნალო გზას იყენებენ საწინააღმდეგო შესაწყვილებელი უჯრედის ტიპის გამოსაცნობად და შეწყვილების პროცესის დასაწყებად. ორი შეწყვილებადი ტიპი და მათი შესაბამისი სიგნალები, ან შეწყვილების ფაქტორები იწოდებიან როგორც a და α.*

საფუარის უჯრედის ზედაპირზე შესაწყვილებელი სიგნალი როგორ იცვლება ან ტრანსდუცირდება (გარდაიქმნება) ისეთ ფორმაში, რომელიც იწვევს შეწყვილების უჯრედულ პასუხს? პროცესი, რომლის შედეგადაც უჯრედის ზედაპირზე სიგნალი გარდაიქმნება სპეციალურ უჯრედულ პასუხად, წარმოადგენს საფეხურების სერიას, რომელსაც **სიგნალის გადაცემის გზა** ეწოდება. მრავალი ასეთი გზა ფართოდ არის შესწავლილი როგორც საფუარებში, ასევე ცხოველურ უჯრედებში. საკვირველია, მაგრამ სიგნალის გადაცემის მოლეკულური დეტალები საოცრად მსგავსია საფუარებსა და ძუძუმწოვრებში, თვით ორგანიზმთა ამ ორი ჯგუფის საერთო წინაპარშიც, რომელიც მილიარდი წლის წინ ცხოვრობდა. ეს მსგავსება და ასევე ბაქტერიებისა და მცენარეების სასიგნალო სისტემებს შორის ახლახან გამოვლენილი მსგავსებანი ამტკიცებენ, რომ დღეს გამოყენებული უჯრედული სასიგნალო მექანიზმების ადრეული ვარიანტები ბევრად უფრო ადრე განვითარდა, ვიდრე პირველი მრავალუჯრედიანი არსებები გამოჩნდებოდნენ დედამიწაზე. მეცნიერები ფიქრობენ, რომ სასიგნალო მექანიზმები პირველად განვითარდა უძველეს პროკარიოტებსა და ერთუჯრედიან ეუკარიოტებში და შემდეგ ადაპტირდა მათი მრავალუჯრედიანი შთამომავლების მიერ გამოსაყენებლად.

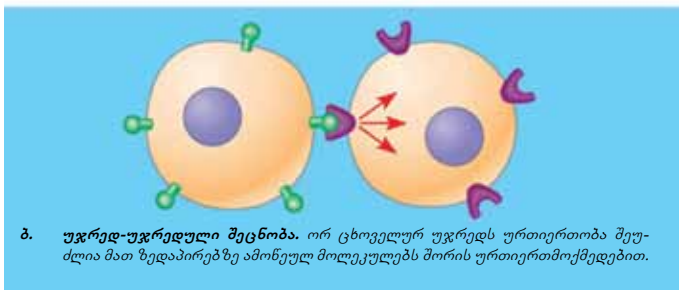
ადგილობრივი და დისტანციური სასიგნალო გზები

საფუარის უჯრედების მსგავსად, უჯრედები მრავალუჯრედიან ორგანიზმებში ჩვეულებრივ ურთიერთობენ ქიმიური შუამავლების მეშვეობით, რომლებიც გამიზნულია იმ უჯრედებისთვის, რომლებიც შესაძლოა იყვნენ ერთმანეთის მომიჯნავე, ან კიდევ არა. უჯრედებს კომუნიკაცია შეუძლიათ უშუალო კონტაქტით, როგორც ეს ვნახეთ მე-6 და მე-7 თავებში. როგორც ცხოველებს, ისე მცენარეებს აქვთ უჯრედის დამაკავშირებლები, რომლებიც მათი მდებარეობის ადგილებში მეზობელი უჯრედების ციტოპლაზმას უშუალოდ აკავშირებენ ერთმანეთთან **(სურათი 11.3 ა)**. ასეთ შემთხვევებში ციტოზოლში გახსნილ სასიგნალო ნივთიერებებს თავისუფლად შეუძლიათ მომიჯნავე უჯრედებს შორის გადასვლა. გარდა ამისა, ცხოველურ უჯრედებს კომუნიკაცია შეუძლიათ უჯრედის მემბრანასთან დაკავშირებულ, ზედაპირულ მოლეკულებს შორის უშუალო კონტაქტით **(სურათი 11.3 ბ)**. ასეთი სახით სიგნალის გადაცემა, რომელსაც უჯრედ-უჯრედულ შეცნობას უწოდებენ, მნიშვნელოვანია ისეთი პროცესებისთვის, როგორიცაა ემბრიონული განვითარება და იმუნური პასუხი.

მრავალ სხვა შემთხვევაში, შუამავალი მოლეკულები გამოიყოფიან სასიგნალო უჯრედებიდან. ზოგი მათგანი მხოლოდ მცირე მანძილზე მოგზაურობს, როგორებიცაა **ადგილობრივი რეგულატორების** მოქმედება მეზობელ უჯრედებზე. ცხოვე-



ა. **უჯრედების დაკავშირება.** *როგორც ცხოველებს ისე მცენარეებს ახასიათებთ უჯრედული შეერთება (კავშირები), რომლებიც მოლეკულებს საშუალებას აძლევენ, ადვილად იმოძრაონ მოსაზღვრე უჯრედებს შორის, პლაზმური მემბრანის გადაკვეთის გარეშე.*



ბ. **უჯრედ-უჯრედული შეცნობა.** *ორ ცხოველურ უჯრედს ურთიერთობა შეუძლია მათ ზედაპირებზე ამოწეულ მოლეკულებს შორის ურთიერთმოქმედებით.*

▲ *სურათი 11.3* **უჯრედებს შორის უშუალო კონტაქტით ურთიერთობა.**

ლური ლოკალური რეგულატორების ერთი კლასი — *ზრდის ფაქტორები*, წარმოადგენს ნაერთებს, რომლებიც ახლომახლო არსებულ სამიზნე უჯრედებს ზრდისა და გამრავლების სტიმულს აძლევენ. ერთდროულად მრავალ უჯრედს შეუძლია მიიღოს და პასუხი გასცეს ახლომახლო მყოფი ერთი მოლეკულის მიერ პროდუცირებულ ზრდის ფაქტორის მოლეკულებს. ცხოველებში, ამ ტიპის ადგილობრივი სიგნალის გადაცემას უწოდებენ *სიგნალის პარაკრინულ გადაცემას* (სურათი 11.4ა).

სიგნალის ლოკალური გადაცემის მეორე, უფრო სპეციალიზებულ ტიპს, რომელსაც *სინაფსურ გადაცემას* უწოდებენ, ადგილი აქვს ცხოველთა ნერვულ სისტემაში. ნერვული უჯრედის გასწვრივ ელექტრული სიგნალი იწვევს ქიმიური სიგნალის, ნეიროტრანსმიტერული მოლეკულის ფორმით სეკრეციას. იგი დიფუზიას განიცდის სინაფსში, პატარა სივრცეში, რომელიც არსებობს ნერვულ უჯრედსა და მის სამიზნე უჯრედს (ხშირად მეორე ნერვული უჯრედი) შორის. ნეიროტრანსმიტერი იწვევს სამიზნე უჯრედის სტიმულაციას (სურათი 11.4ბ).

მცენარეებში სიგნალის ადგილობრივი გადაცემა კარგად არ არის შესწავლილი. უჯრედის კედლის არსებობის გამო, მცენარეებმა უნდა გამოიყენონ ცხოველებში არსებული ლოკალურად მოქმედი მექანიზმებისგან განსხვავებული მექანიზმები.

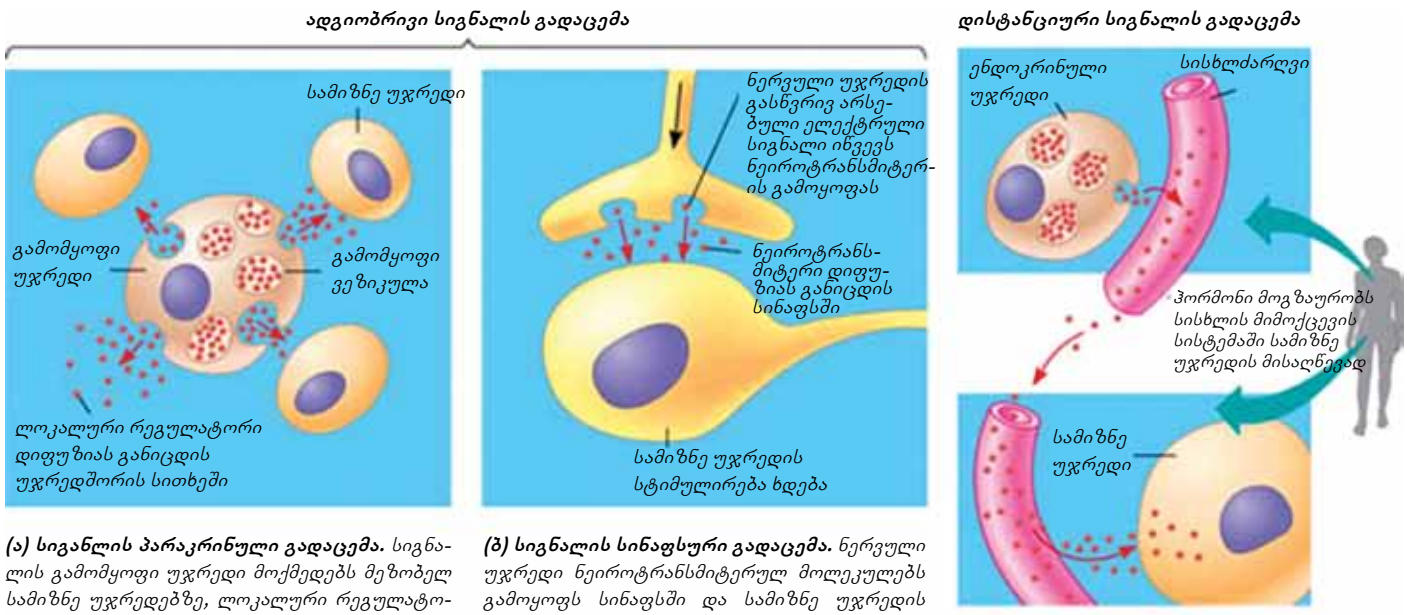
როგორც ცხოველები, ისე მცენარეები სიგნალების გრძელ მანძილზე გადაცემისათვის იყენებენ ქიმიურ ნაერთებს, რომელთაც **ჰორმონებს** უწოდებენ. ცხოველებში ჰორმონულ სასიგნალო გზაში, რომელსაც ასევე უწოდებენ ენდოკრინულ სასიგნალო გზას, სპეციალური უჯრედები ჰორმონის მოლეკულებს გამოყოფენ სისხლძარღვებში, რომელთა საშუალებითაც ისინი მოგზაურობენ სხეულის სხვადასხვა ნაწილში არსებული სამიზნე უჯრედებისკენ (სურათი 11.4 გ). მცენარეთა ჰორმონები (ხშირად უწოდებენ *ზრდის რეგულატორებს*) ზოგჯერ მოგზაურობენ ძარღვებში, მაგრამ უფრო ხშირად თავიანთ სამიზნეებს აღწევენ უჯრედების გავლით მოძრაობით (იხილეთ 39-ე თავი), ან კიდევ ჰაერში დიფუზიით, როგორც აირი. ჰორმონებს ახასიათებს მრავალფეროვნება მოლეკულის ზომისა და ტიპის მიხედვით, როგორც ეს ხდება ადგილობრივ რეგულატორებში. მაგალითისთვის მცენარეული ჰორმონი — ეთილენი, აირი, რომელიც აჩქარებს ხილის დამწიფებასა და ხელს უწყობს ზრდის რეგულაციას, არის მხოლოდ 6 ატომისგან შემდგარი ნახშირწყალბადი (C_2H_4), რომელსაც შეუძლია უჯრედის კედელში გასვლა. ამის საპირისპიროდ, ძუძუმწოვართა ჰორმონი — ინსულინი, რომელიც არეგულირებს შაქრის კონცენტრაციას სისხლში, არის ათასობით ატომისგან შემდგარი ცილა.

ნერვული სისტემის მეშვეობით სიგნალის გადაცემა ასევე შეიძლება იქნას მიჩნეული სიგნალის დისტანციური გადაცემის ტიპად. ელექტრული სიგნალი მოგზაურობს ნერვული უჯრედის სიგრძეზე და შემდეგ გარდაიქმნება ისევ ქიმიურ სიგნალად, რომელიც გადაკვეთს სინაფსს მეორე ნერვული უჯრედისკენ, სადაც იგი კვლავ ელექტრულ სიგნალად გარდაიქმნება. ამ შემთხვევაში, ნერვულ სიგნალს მოგზაურობა შეუძლია მთელი რიგი ნერვული უჯრედების გასწვრივ. რადგან ზოგიერთი ნერვული უჯრედი საკმაოდ გრძელია, ნერვულ სიგნალს შეუძლია დიდ მანძილზე სწრაფად მოგზაურობა, მაგალითად, თქვენი ტვინიდან ფეხის ცერამდე. ამ ტიპის დისტანციური სასიგნალო გზა დეტალურად იქნება განხილული 48-ე თავში.

რა ხდება მას შემდეგ, რაც უჯრედი სიგნალს მიიღებს? სიგნალი შეცნობილ უნდა იქნას სპეციფიური რეცეპტორული მოლეკულის მიერ და ინფორმაცია, რომელსაც სიგნალი ფლობს, უნდა შეიცვალოს სხვა ფორმით – უნდა ტრანსდუცირდეს უჯრედის შიგნით მანამდე, ვიდრე უჯრედი შეძლებს პასუხის გაცემას. ამ თავის დარჩენილ ნაწილში განხილული იქნება ეს პროცესი, პირველ რიგში ,ცხოველური უჯრედებისთვის.

სიგნალის გადაცემის სამი სტადია: მოკლე მიმოხილვა

არსებულ შეხედულებას იმის შესახებ, თუ როგორ მოქმედებს ქიმიური შუამავალი სასიგნალო გზის მეშვეობით, თავისი ფესვები აქვს ეარლ ვ. სატერლენდის პიონერულ ნაშრომში, რომელმაც 1971 წელს ნობელის პრემია მიიღო. სატერლენდმა და მისმა კოლეგებმა ვანდერბილტის უნივერსიტეტიდან გამოიკვლიეს, თუ როგორ ასტიმულირებს სამარაგო პოლიდსქარიდის, გლიკოგენის დაშლას ღვიძლსა და კუნთოვან უჯრედებში ცხოველური ჰორმონი ეპინეფრინი. გლიკოგენის დაშლის შედეგად გამოიყოფა შაქარი გლუკოზო-1-ფოსფატი, რომელსაც უჯრედი გარდაქმნის გლუკოზო-6-ფოსფატად. შემდეგში, უჯრედს (მაგალითად, ღვიძლის უჯრედი) შეუძლია ამ ნაერთის, გლიკოლიზის ადრეული გარდამავალი პროდუქტის გამოყენება ენერგიის პროდუქციისთვის. ალტერნატიულად, ნაერთს შესაძლოა ჩამოშორდეს ფოსფატი და ღვიძლის უჯრედიდან სისხლში გამოთავისუფლდეს როგორც გლუკოზა, რომელსაც შეუძლია



(ა) სიგანლის პარაკრინული გადაცემა. *სიგნალის გამომყოფი უჯრედი მოქმედებს მეზობელ სამიზნე უჯრედებზე, ლოკალური რეგულატორის მოლეკულების (მაგალითისთვის, ზრდის ფაქტორი) გამოყოფით უჯრედშორის სითხეში.*

(ბ) სიგნალის სინაფსური გადაცემა. *ნერვული უჯრედი ნეიროტრანსმიტერულ მოლეკულებს გამოყოფს სინაფსში და სამიზნე უჯრედის სტიმულირებას ახდენს.*

(გ) ჰორმონული სიგნალის გადაცემა. *სპეციალური ენდოკრინული უჯრედები გამოყოფენ ჰორმონებს სხეულის სითხეებში, ხშირად სისხლში. ჰორმონებს ფაქტიურად შეუძლიათ მისწვდნენ სხეულის ყველა უჯრედს.*

▲ *სურათი 11.4* ***ადგილობრივი და დისტანციური უჯრედული ურთიერთობა ცხოველებში.*** *როგორც ადგილობრივი, ისე დისტანციური სიგნალის გადაცემისას, მხოლოდ სპეციფიკური სამიზნე უჯრედები შეიცნობენ და პასუხობენ მოცემულ ქიმიურ სიგნალს.*

უჯრედების საწვავით მომარაგება მთელ სხეულში.ასე, ეპინეფრინის, რომელიც თირკმელზედა ჯირკვლიდან გამოთავისუფლდება ფიზიკური ან ფსიქიკური სტრესის დროს, ერთ-ერთი ეფექტიარის საწვავის მარაგის მობილიზაცია.

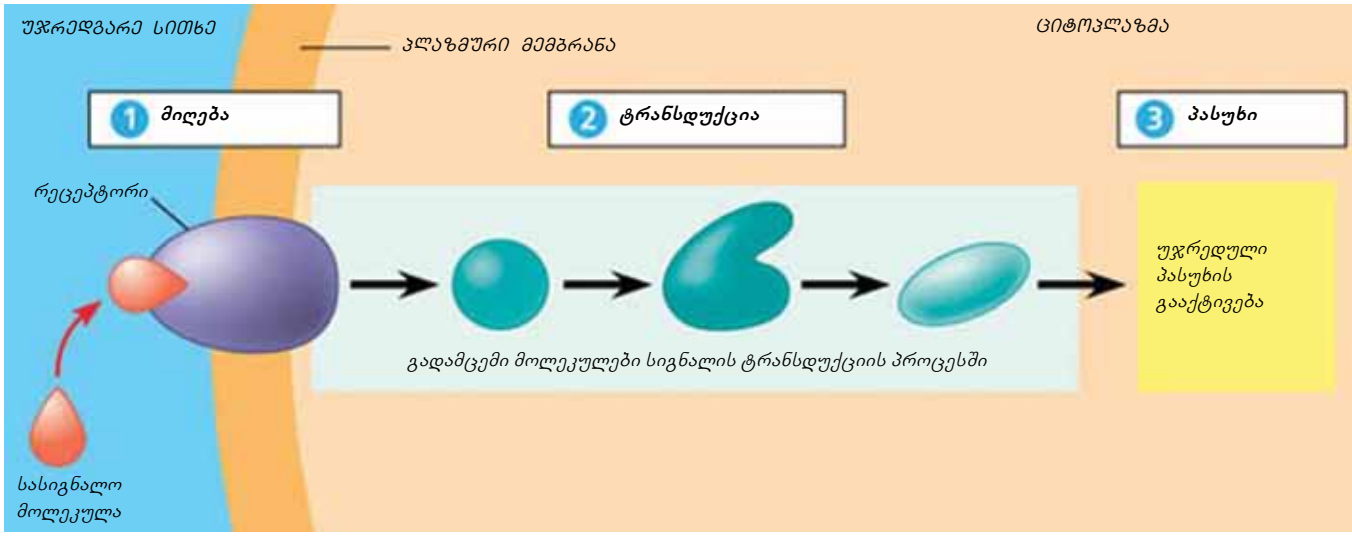
სატერლენდის სამეცნიერო ჯგუფმა აღმოაჩინა, რომ ეპინეფრინი გლიკოგენის დაშლას ასტიმულირებს ციტოზოლური ფერმენტის, გლიკოგენფოსფორილაზას რაღაცნაირად გააქტივებით. მიუხედავად ამისა, როდესაც ეპინეფრინი დაამატეს ცდის სინჯარაში, რომელიც შეიცავდა ფერმენტსა და მის სუბსტრატ გლიკოგენს, არანაირი დახლეჩა არ მომხდარა. ეპინეფრინს გლიკოგენფოსფორილაზას გააქტივება მხოლოდ მაშინ შეუძლია, როცა ჰორმონს ამატებენ სხნარს, რომელიც *ინტაქტურ* (დაუზიანებელ) *უჯრედებს* შეიცავს. ამ შედეგებმა სატერლენდს ორი რამ აუწყეს: პირველი, ეპინეფრინი უშუალოდ არ ურთიერთქმედებს გლიკოგენის დამხლეჩ ფერმენტთან; შუალედური საფეხური ან საფეხურთა სერია უნდა მიმდინარეობდეს უჯრედის შიგნით. მეორე კი ის, რომ პლაზმური მემბრანა რაღაცნაირად ჩართულია ეპინეფრინის სიგნალის გადაცემაში.

სატერლენდი თავის ადრეულ შრომაში ვარაუდობდა, რომ უჯრედული საუბრის მიმღებ ნაწილზე მიმდინარე პროცესი შეიძლება სამ საფეხურად დაიყოს: მიღება, ტრანსდუქცია და პასუხი **(სურათი 11.5)**.

მიღება. მიღება არის სამიზნე უჯრედის მიერ უჯრედგარე სივრციდან მომავალი სასიგნალო მოლეკულის აღქმა. ქიმიური სიგნალი „ვლინდება“ მაშინ, როდესაც ის უკავშირდება უჯრედის ზედაპირზე, ან უჯრედის შიგნით არსებულ რეცეპტორულ ცილას.

ტრანსდუქცია. სასიგნალო მოლეკულის დაკავშირება ტრანსდუქციის პროცესის ინიცირებით, რეცეპტორულ ცილას გარკვეულწილად ცვლის. ტრანსდუქციის საფეხური სიგნალს გარდაქმნის ისეთ ფორმაში, რომელსაც შეუძლია გამოავლინოს სპეციფიური უჯრედული პასუხი. სატერლენდის სისტემაში, ეპინეფრინის დაკავშირება ღვიძლის უჯრედების პლაზმური მემბრანის რეცეპტორულ ცილასთან, იწვევს გლიკოგენფოსფორილაზას გააქტივებას. ზოგჯერ ტრანსდუქცია მიმდინარეობს ერთ საფეხურად, მაგრამ უფრო ხშირად საჭიროებს ცვლილებათა თანამიმდევრობას სხვადასხვა მოლეკულების სერიებში – *სიგნალის ტრანსდუქციის გზა*. ხშირად ამ გზაში მოლეკულებს უწოდებენ გადამცემ მოლეკულებს.

პასუხი. უჯრედის სიგნალის გადაცემის მესამე საფეხურზე, გარდაქმნილი სიგნალი საბოლოოდ იწვევს სპეციფიურ უჯრედულ პასუხს. პასუხი შესაძლოა იყოს თითქმის ნებისმიერი უჯრედული აქტივობა – როგორიცაა ფერმენტით კატალიზი (მაგალითად, გლიკოგენფოსფორილაზა), ციტოჩონჩხის გადაწყობა, ან კიდევ სპეციფიური გენების გააქტივება ბირთვში. უჯრედის სასიგნალო გზები იმას უზრუნველყოფს, რომ ზემოჩამოთვლილის მსგავსი კრიტიკული აქტივობა მიმდინარეობდეს შესაფერის უჯრედებში, შესაფერის დროსა და ორგანიზმის სხვა უჯრედებთან ზუსტ კოორდინაციაში. ჩვენ ახლა უფრო დეტალურად განვიხილავთ უჯრედის სასიგნალო გზების მექანიზმებს.



▲ *სურათი 11.5* **უჯრედის სასიგნალო გზის მიმოხილვა.** *მიიღებს რა უჯრედი სიგნალს, უჯრედის სასიგნალო გზა შეიძლება სამ სტადიად დაიყოს: სიგნალის აღქმა (მიღება), სიგნალის ტრანსდუქცია და უჯრედული პასუხი. როცა აღქმა მიმდინარეობს პლაზმურ მემბრანაზე, როგორც აქ არის ნაჩვენები, ტრანსდუქციის სტადია ჩვეულებრივ მრავალსაფეხურიანი პაროცესია, მისი თითოეული მოლეკულა იწვევს მომდევნოს ცვლილებას. გზის საბოლოო მოლეკულა რთავს უჯრედის პასუხს. ეს სამი სტადია ახსნილია ტექსტში.*

კონცეფცია ცისცი 11.1

1. ახსენით თუ როგორ უზრუნველყოფენ ნერვული უჯრედები ლოკალური და გრძელ-მანძილიანი სიგნალების გადაცემას.
2. როდესაც ეპინეფრინი ერევა ცდის სინჯარაში არსებულ გლიკოგენფოსფორილაზასა და გლიკოგენს, წარმოიქმნება გლუკოზო-1-ფოსფატი? რატომ?

კონცეფცია 11.2

რეცეფცია (აღქმა): სასიგნალო მოლეკულა უკავშირდება ცილა რეცეპტორს და იწვევს მისი ფორმის ცვლილებას

როდესაც ჩვენ ვინმესთან ვსაუბრობთ, სხვამ, გვერდზე მყოფმა შეიძლება გაიგონოს ჩვენი მონათხრობი, რაც ზოგჯერ სავალალო შედეგებით მთავრდება. თუმცა, უჯრედებს შორის ამ ტიპის შეცდომები იშვიათად ხდება. ა საფუარის უჯრედებიდან წამოსული სიგნალები „ესმით“ მხოლოდ მათ მომავალ მეწყვილე a-უჯრედებს. მსგავსადვე, მიუხედავად იმისა რომ ეპინეფრინი მრავალი სახის უჯრედზე მოქმედებს, როცა ის სისხლში ცირკულირებს, მხოლოდ გარკვეული სამიზნე უჯრედები აღიქვამენ მას და რეაგირებენ მის მოქმედებაზე. სამიზნე უჯრედის ზედაპირზე, ან კიდევ მის შიგნით არსებული რეცეპტორული ცილა საშუალებას აძლევს უჯრედს, „მოისმინოს“ სიგნალი და პასუხი გასცეს მას. სასიგნალო მოლეკულა ფორმის მიხედვით კომპლემენტალურია რეცეპტორის სპეციფიური საიტისა და გასაღებისა და კლიტის მსგავსად ემაგრება, ან კიდევ სუბსტრატისა და ფერმენტის კატალიტური საიტისა. სასიგნალო მოლეკულა **ლიგანდის** მსგავსად იქცევა. ლიგანდი არის ტერმინი მოლეკულისთვის, რომელიც სპეციფიურად უკავშირდება მეორე მოლეკულას. ლიგანდის დაკავშირება, ჩვეულებრივ იწვევს რეცეპტორული ცილის დაქვემდებარებას კომფორმაციული ცვლილებებისადმი – რაც ფორმის ცვლილებას ნიშნავს. მრავალი რეცეპტორის შემთხვევაში, ეს ფორმის ცვლილება უშუალოდ ააქტივებს რეცეპტორს, რაც მას უჯრედის სხვა მოლეკულასთან ურთიერთობის საშუალებას აძლევს. სხვა ტიპის რეცეპტორებისთვის, ლიგანდის დაკავშირების დაუყოვნებელი ეფექტია ორი ან მეტი რეცეპტორული მოლეკულის აგრეგაცია, რაც უჯრედის შიგნით დასაბამს აძლევს მომდევნო მოლეკულურ პროცესებს.

სასიგნალო რეცეპტორების უმეტესობა პლაზმური მემბრანის ცილებს წარმოადგენენ. მათი ლიგანდები წყალში ხსნადია და ჩვეულებრივ, საკმაოდ დიდია იმისთვის, რომ თავისუფლად გავიდნენ პლაზმურ მემბრანაში. სხვა სასიგნალო რეცეპტორები ლოკალიზებულია უჯრედის შიგნით. ჩვენ მათ მანამდე განვიხილავთ, ვიდრე მემბრანულ რეცეპტორებს მივუბრუნდებით.

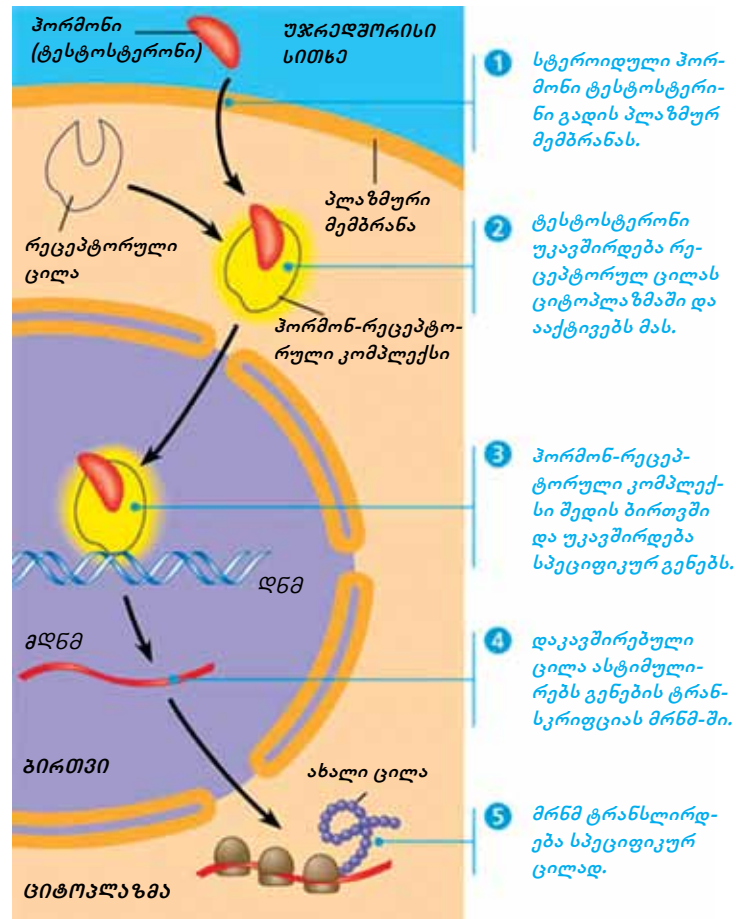
უჯრედშიდა რეცეპტორები

უჯრედშიდა რეცეპტორული ცილები ნანახია სამიზნე უჯრედის ციტოპლაზმაში, ან კიდევ ბირთვში. ასეთი რეცეპტორის მისაღწევად, ქიმიური შუამავალი გადალახავს სამიზნე უჯრედის პლაზმურ მემბრანას. მრავალ მნიშვნელოვან სასიგნალო მოლეკულას შეუძლია ამის გაკეთება, რადგან ისინი საკმარისად ჰიდროფობურები არიან, ან საკმარისად პატარები, რათა გადალახონ მემბრანის ფოსფოლიპიდური შიდა ნაწილი. ასეთ ჰიდროფობურ ქიმიურ მესენჯერებს წარმოადგენენ ცხოველთა სტეროიდული და თიროიდული ჰორმონები. სხვა სახის ქიმიურ სიგნალს, რომელსაც უჯრედშიდა რეცეპტორები აქვს, წარმოადგენს აზოტის ოქსიდი (), აირი. მისი ძალიან პატარა მოლეკულა ადვილად ძვრება მემბრანის ფოსფოლიპიდებს შორის.

ტესტოსტერონის მოქმედება სტეროიდული ჰორმონების ნიმუშს წარმოადგენს. სათესლის უჯრედების მიერ სეკრეტირებული ჰორმონი მოგზაურობს სისხლის მეშვეობით და აღწევს მთელი ორგანიზმის სხვადასხვა უჯრედებამდე. სამიზნე უჯრდების ციტოპლაზმაში, ანუ მხოლოდ იმ უჯრედებში რომლებიც ტესტოსტერონის შესაბამის რეცეპტორულ ცილებს შეიცავენ, ჰორმონი უკავშირდება რეცეპტორულ ცილას და ააქტივებს მას **(სურათი 11.6)**. ჰორმონდაკავშირებული ცილა-რეცეპტორის აქტიური ფორმა აღწევს ბირთვში და მოქმედებს სპეციფიურ გენებზე, რომლებიც აკონტროლებენ მამრობითი სქესის ნიშან-თვისებებს.

როგორ რთავს ჰორმონ-რეცეპტორის გააქტივებული კომპლექსი გენებს? გაიხსენეთ, რომ უჯრედის დნმ-ში გენების ფუნქციის რეალიზება ხდება ტრანსკრიპციითა და საინფორმაციო (მესენჯერული) რმნ-ის (მრნმ) სინთეზით, რომელიც ტოვებს ბირთვს და სპეციფიურ ცილად ტრანსლირდება ციტოპლაზმაში არსებულ რიბოსომებზე. (იხილეთ **სურათი 5.25**). სპეციალური ცილები, რომელთაც *ტრანსკრიპციის ფაქტორები* ეწოდება, აკონტროლებენ, თუ რომელი გენების ჩართვა უნდა მოხდეს, რაც იმას ნიშნავს, რომ რომელი გენის ტრანსკრიპცია უნდა მოხდეს მრნმ-ად გარკვეულ უჯრედში, გარკვეულ დროს. ტესტოსტერონის რეცეპტორი როდესაც აქტივდება, მოქმედებს როგორც ტრანსკრიპციის ფაქტორი, რომელიც რთავს სპეციფიურ გენებს.

ტრანსკრიპციის ფაქტორის მსგავსად მოქმედებით, თვით ტესტოსტერონის რეცეპტორი ახდენს სიგნალის სრულ ტრანსდუქციას. უჯრედშიდა რეცეპტორების უმეტესი ნაწილი ასევე მოქმედებს, მიუხედავად იმისა, რომ მრავალი მათგანი ბირთვში არსებობს ჯერ კიდევ მანამდე, სანამ სიგნალი მიაღწევს (მაგალითს წარმოადგენს თიროიდული ჰორმონის რეცეპტორი). საინტერესოა, რომ ამ უჯრედშიდა რეცეპტორული ცილების უმეტესობა სტრუქტურულად ერთნაირია, რაც მათ ევოლუციურ ნათესაობაზე მიგვანიშნებს. ჰორმონებს, რომელთა რეცეპტორებიც უჯრედის შიგნითაა მოთავსებული, ჩვენ უფრო ახლოს გავეცნობით 45-ე თავში.



▲ *სურათი 11.6* **სტეროიდული ჰორმონის ურთიერთქმედება უჯრედშიდა რეცეპტორთან.**

პლაზმური მემბრანის რეცეპტორები

წყალში ხსნადი სასიგნალო მოლეკულების უმეტესობა უკავშირდება უჯრედის პლაზმურ მემბრანაში ჩამჯდარ ცილა-რეცეპტორის სპეციფიურ საიტს. როცა ასეთი ტიპის რეცეპტორებს სპეციფიური ლიგანდი უკავშირდება, ისინი ფორმის ცვლილებით ან აგრეგაციით უჯრედგარე სივრციდან ინფორმაციას გადაიტანენ უჯრედის შიგნით.ჩვენ შეგვიძლია ვნახოთ, თუ როგორ მუშაობენ მემბრანული რეცეპტორები სამი ძირითადი ტიპის განხილვით, ესენია: -ცილასთან დაკავშირებული რეცეპტორები, თიროზინკინაზული რეცეპტორები და იონური არხის რეცეპტორები. ეს რეცეპტორები განხილული და ილუსტრირებულია მომდევნო სამ გვერდზე **სურათ 11.7-ზე**. გთხოვთ, ჯერ ეს სურათი შეისწავლოთ და შემდეგ გააგრძელოთ მომდევნო ტექსტის განხილვა.

კონცეფცია ტესტი 11.2

1. **ნერვის ზრდის ფაქტორი () არის წყალში ხსნადი სასიგნალო მოლეკულა. აქედან გამომდინარე, შეგიძლიათ ივარაუდოთ -ის რეცეპტორი უჯრედის შიგნით, თუ პლაზმურ მემბრანაშია ლოკალიზებული? რატომ?**

შემოთავაზებული პასუხებისათვის იხილეთ დანართი.

კონცეფცია 11.3

ტრანსდუქცია: უჯრედში არსებული მოლეკულური კასკადები სიგნალს გადასცემენ რეცეპტორიდან სამიზნე მოლეკულამდე

როდესაც სიგნალის რეცეპტორი პლაზმური მემბრანის ცილაა, ჩვენს მიერ განხილული უმრავლესობის მსგავსად, უჯრედის სასიგნალო გზის ტრანსდუქციის სტადია ჩვეულებრივ მრავალსაფეხურიანია. ასეთი სახის მიმოცვლის გზის ერთი სარგებელი ის არის, რომ შესაძლებელია სიგნალის დიდად გაძლიერება. თუკი მიმოცვლის გზაში, ზოგიერთ მოლეკულას სიგნალი გადააქვს სერიის მომდევნო კომპონენტის მრავალ მოლეკულაზე, შედეგად მიმოცვლის გზის ბოლოში მიიღება გააქტივებული მოლეკულების დიდი რიცხვი. სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, უჯრედგარე სასიგნალო მოლეკულების მცირე რიცხვს, შეუძლია წარმოქმნას ძლიერი უჯრედული პასუხი. გარდა ამისა, როგორც მოგვიანებით ვნახავთ, მრავალსაფეხურიანი გზა კოორდინაციისა და რეგულაციის უფრო მეტ შესაძლებლობას იძლევა, ვიდრე მარტივი სისტემა.

სიგნალის ტრანსდუქციის გზა

პლაზმურ მემბრანაში არსებულ რეცეპტორზე სპეციფიური სასიგნალო მოლეკულის დაკავშირება რთავს პირველ საფეხურს მოლეკულური ურთიერთქმედებების ჯაჭვში – სიგნალის ტრანსდუქციის გზას, რომელიც გარკვეულ პასუხს იწვევს უჯრედის შიგნით. დომინოს ქვების რიგის წაქცევის მსგავსად, სიგნალით გააქტივებული რეცეპტორი ააქტივებს მეორე ცილას, რომელიც ასევე სხვა მოლეკულას ააქტივებს და ასე გრძელდება მანამ, ვიდრე არ გააქტივდება ცილა, რომელიც უჯრედის საბოლოო პასუხს წარმოქმნის. მოლეკულები, რომლებიც სიგნალს გადასცემენ რეცეპტორიდან პასუხამდე, რომლებსაც ამ წიგნში ჩვენ ვუწოდებთ გადამცემ მოლეკულებს, უმეტესად ცილებია. ცილათა ურთიერთმოქმედება არის უჯრედის სასიგნალო პროცესების მთავარი თემა. მართლაც, ცილების ურთიერთმოქმედება არის უჯრედის დონეზე მიმდინარე ყველა სახის რეგულაციის გამაერთიანებელი საკითხი.

გაითვალისწინეთ, რომ საწყისი სასიგნალო მოლეკულა ფიზიკურად არ გადაადგილდება სასიგნალო გზის გასწვრივ, უმეტეს შემთხვევებში, იგი უჯრედამდეც კი არასდროს აღწევს. როდესაც ჩვენ ვამბობთ, რომ სიგნალი გადაიცემა სასიგნალო გზის გასწვრივ, ჩვენ ვგულისხმობთ, რომ გარკვეული ინფორმაცია გადაიცემა. ყოველ საფეხურზე სიგნალი გარდაიქმნება სხვადასხვა ფორმაში, ჩვეულებრივ, ეს ცილის კონფორმაციის ცვლილებით გამოიხატება. ძალიან ხშირად კონფორმაციული ცვლილება გამოწვეულია ფოსფორილირებით.

ცილების ფოსფორილირება და დეფოსფორილირება

წინა თავებში წარმოდგენილი იყო კონცეფცია ერთი ან ორი ფოსფატის ჯგუფის დამატებით, ცილის გააქტივების შესახებ (იხილეთ **სურათი 8.11**). **სურათ 11.7-ზე** ჩვენ ასევე ვხედავთ, თუ როგორ არის ფოსფორილირება ჩართული თიროზინკინაზული რეცეპტორების გააქტივებაში. ფაქტიურად, ცილების ფოსფორილირება და დეფოსფორილირება არის ფართოდ გავრცელებული უჯრედული მექანიზმი ცილების აქტივობის რეგულირებისთვის. იმ ფერმენტის ზოგადი სახელი, რომელსაც ფოსფატის ჯგუფები ატფ-დან ცილებზე გადააქვს არის **პროტეინკინაზა**. გაიხსენეთ, რომ თიროზინკინაზული რეცეპტორი აფოსფორილირებს მეორე თიროზინკინაზული რეცეპტორის მონომერებს. ციტოპლაზმური პროტეინკინაზების უმეტესობა კი, მათგან განსხვავებულ ცილებზე მოქმედებენ. მეორე განსხვავება ის არის, რომ ციტოპლაზმური პროტეინკინაზების უმეტესობა აფოსფორილირებენ ამინომჟავა სერინს ან ტრეონინს და არა თიროზინს. ასეთი სერინ/ტრეონინული კინაზები ფართოდ არიან ჩართული ცხოველების, მცენარეების და სოკოების სასიგნალო გზებში.

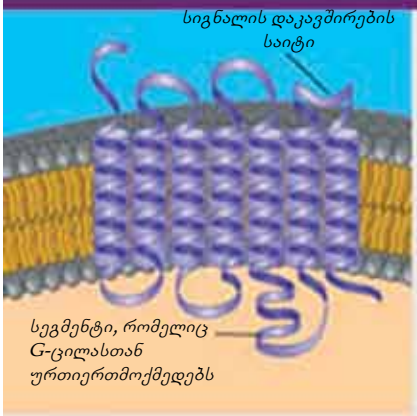
სასიგნალო გზის მრავალი გადამცემი მოლეკულა პროტეინკინაზას წარმოადგენს, და ისინი ხშირად სასიგნალო გზის გასწვრივ სხვა პროტეინკინაზებზე მოქმედებენ. **სურათ 11.8-ზე** წარმოდგენილია ჰიპოთეზური მიმოცვლის გზა, რომელიც შედგება სამი განსხვავებული პროტეინკინაზისგან, რომლებიც "ფოსფორილირების კასკადს" ქმნიან. წარმოდგენილი თანამიმდევრობა მსგავსია მრავალი ცნობილი კასკადისა, მათ შორის, საფუარებში შეწყვილების სიგნალებითა და ცხოველურ უჯრედებში მრავალი ზრდის ფაქტორით გამოწვეული კასკადებისა. სიგნალის გადაცემა ხდება ცილების ფოსფორილირების კასკადით, თითოეული მათგანი იწვევს კონფორმაციულ ცვლილებას. ფორმის ყოველი ცვლილება წარმოიქმნება ახლად დამატებული ფოსფატის ჯგუფისა და დამუხტული ან პოლარული ამინომჟავების ურთიერთმოქმედებით (იხ. **სურათი 5.17**). ხშირად, ფოსფატის ჯგუფის დამატებით ცილა არააქტიური მდგომარეობიდან გადადის აქტიურ მდგომარეობაში (თუმცა სხვა შემთხვევაში ფოსფორილირება ცილის აქტივობას *ამცირებს*).

პროტეინკინაზების მნიშვნელობა ძნელად ჩამოსაყალიბებელია. ფიქრობენ, რომ ჩვენი გენების 2% სწორედ პროტეინკინაზების კოდირებას ახდენენ. ერთ უჯრედს შეიძლება

სურათი 11.7

მემბრანული რეცეპტორის შესწავლა

G-ცილასთან დაკავშირებული რეცეპტორები



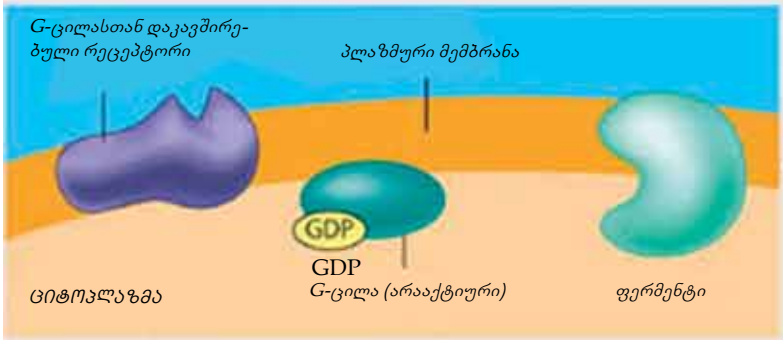
G-ცილასთან დაკავშირებული რეცეპტორი

G-ცილასთან დაკავშირებული რეცეპტორი *არის პლაზმურ მემბრანასთან დაკავშირებული რეცეპტორი, რომელიც* ***G-ცილად*** *წოდებული ცილის დახმარებით მოქმედებს. მრავალი განსხვავებული ცილა იყენებს G-ცილასთან დაკავშირებულ რეცეპტორს, მათ შორის საფუარის შეწყვილების ფაქტორები, ეპინეფრინი და სხვა მრავალი ჰორმონი და ნეიროტრანსმიტერი. ეს რეცეპტორები განსხვავდებიან სასიგნალო მოლეკულებისა და უჯრედის შიგნით სხვადასხვა G-ცილების შესაცნობი დაკავშირების საიტებით. მიუხედავად ამისა, სტრუქტურულად, G-ცილასთან დაკავშირებული რეცეპტორული ცილები საგრძნობლად მსგავსი არიან. თითოეულ მათგანს აქვს მემბრანის გამჭოლი 7 α სპირალი, როგორც ეს ზემოთ არის ნაჩვენები.*

ეუკარიოტული რეცეპტორული ცილების დიდი ოჯახისთვის დამახასიათებელია ეს მეორეული სტრუქტურა, სადაც ერთ პოლიპეპტიდს, რომელიც აქ ბალთის ფორმით არის წარმოდგენილი, აქვს შვიდი ტრანსმემბრანული α სპირალი, რომლებიც უფრო მეტი თვალსაჩინოებისთვის, ცილინდრისმაგვარად და ერთ მწკრივშია წარმოდგენილი. ცილინდრებს შორის არსებული სპეციფიკური მარყუჟები წარმოქმნიან დაკავშირების საიტებს სასიგნალო და -ცილის მოლეკულებისთვის.

G-ცილასთან დაკავშირებული რეცეპტორული სისტემები უკიდურესად ფართოდ გავრცელებული და განსხვავებული ფუნქციების მქონეა, მათ შორისაა მათი როლი ემბრიონულ განვითარებასა და სენსორულ აღქმებში. მაგალითად, ადამიანებში, როგორც მხედველობა, ასევე ყნოსვა დამოკიდებულია ასეთ ცილებზე. თანამდეროვე ორგანიზმების -ცილებსა და G-ცილასთან დაკავშირებული რეცეპტორების სტრუქტურული მსგავსება მიუთითებს მათ საერთო წარმოშობაზე ევოლუციის ადრეულ საფეხურზე

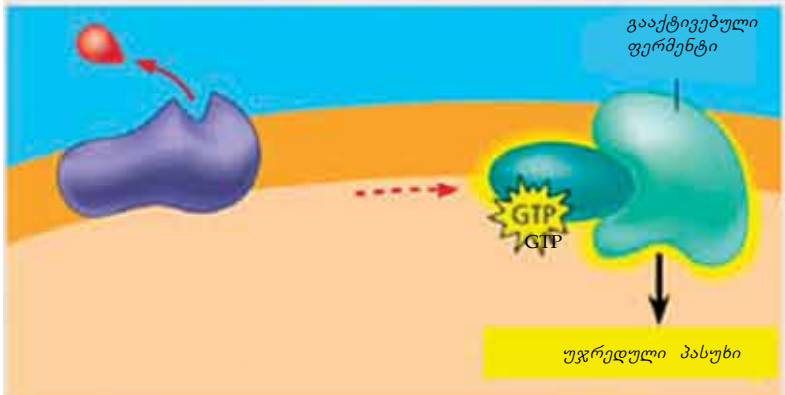
G-ცილის სისტემები მონაწილეობს ადამიანის მრავალ დაავადებაში, ბაქტერიული ინფექციების ჩათვლით. ქოლერის და ბოტულიზმის გამომწვევი ბაქტერიები, თავიანთ მსხვერპლს აავადებენ ისეთი ტოქსინების წარმოქმნით, რომლებიც -ცილის ფუნქციებში ერევიან. ახლა ფარმაცევტებმა გააცნობიერეს, რომ დღეს გამოყენებული მედიკამენტების 60%-ზე მეტი თავიანთ ეფექტებს ავლენენ G-ცილის სასიგნალო გ ზაზე მოქმედებით.

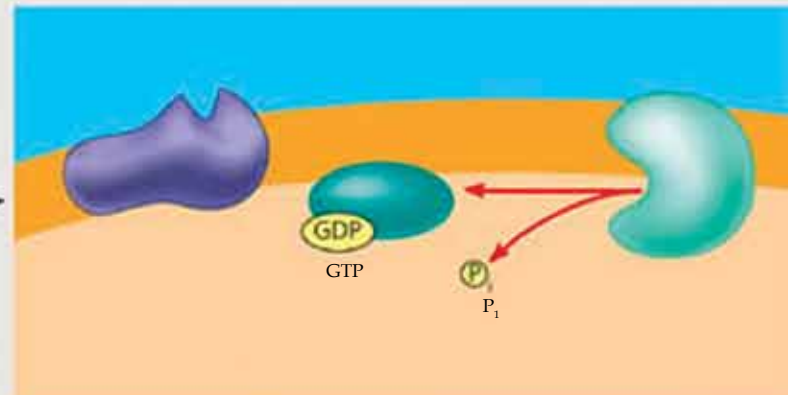




1 *მემბრანის ციტოპლაზმურ მხარეზე თავისუფლად მიმაგრებული G-ცილა მოქმედებს როგორც მოლეკულური ჩამრთველი, რომელიც ან ჩართულია, ან კიდევ გამორთული, იმისდა მიხედვით, გუანინის ორი ნუკლეოტიდიდან, რომელი არის მასთან მიმაგრებული, გდფ თუ გტფ. სწორედ, ამის გამო ჰქვია-ცილა. (გტფ ან გუანინ ტრიფოსფატი ატფ-ის მსგავსია). როცა გდფ დაკავშირებულია G-ცილასთან, როგორც ზემოთ არის ნაჩვენები,-ცილა არააქტიურია. რეცეპტორი და G-ცილა ერთად მუშაობენ მეორე ცილასთან ურთიერთობისთვის, ხშირად ფერმენტთან.*

2 *როდესაც შესაბამისი სასიგნალო მოლეკულა უკავშირდება რეცეპტორს უჯრედგარე მხარეზე, რეცეპტორი აქტივდება და ფორმას იცვლის, მისი ციტოპლაზმური მხარე შემდეგ უკავშირდება არააქტიურ G-ცილას და იწვევს გდფ-ის გტფ-ით შეცვლას. ეს G-ცილას ააქტივებს.*



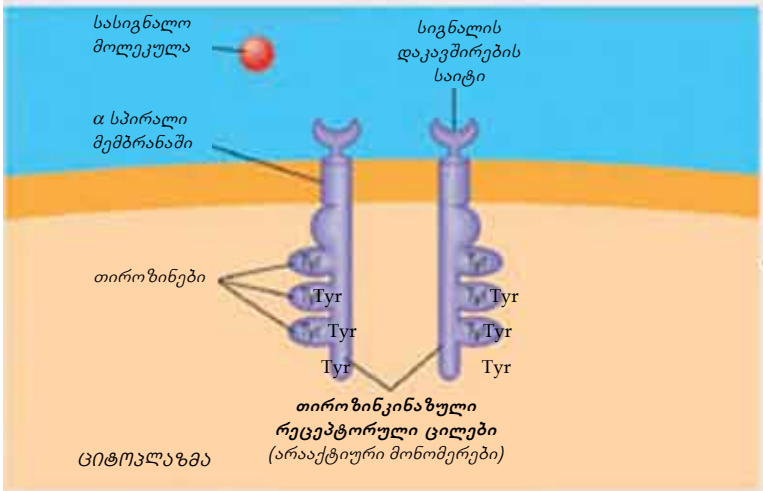


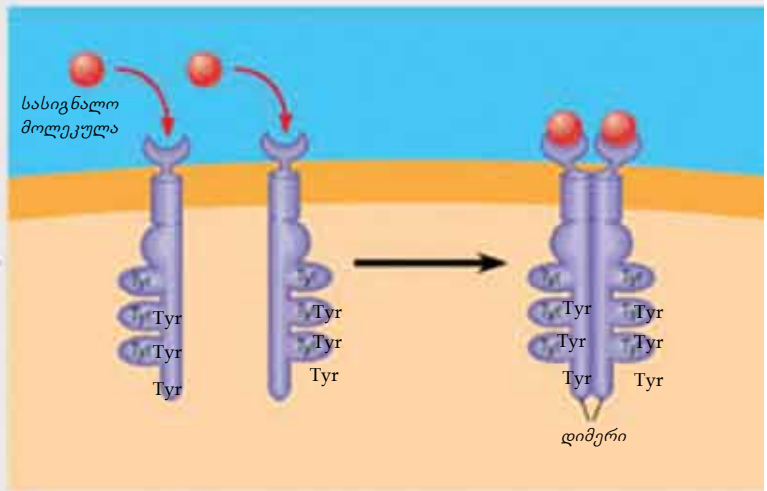
3 *გააქტივებული G-ცილა რეცეპტორიდან დისოცირდება და მემბრანის გასწვრივ დიფუზირდება, შემდეგ უკავშირდება ფერმენტს და ცვლის მის აქტივობას. როცა ფერმენტი გააქტივდება, მას შეუძლია უჯრედის პასუხის განმაპირობებელი გზის მომდევნო საფეხურის ჩართვა.*

4 *ცვლილებები ფერმენტსა და G-ცილაში მხოლოდ დროებითია, რადგანაც G-ცილა ასევე მოქმედებს როგორც გტფ-აზური ფერმენტი და მასთან დაკავშირებული გტფ-ის ჰიდროლიზს ახდენს გდფ-ად. ახლა ისევ არააქტიური G-ცილა ტოვებს ფერმენტს, რომელიც თავის მხრივ, საწყის მდგომარეობას უბრუნდება. G-ცილა ახლა მზად არის ისევ გამოსაყენებლად.G-ცილის გტფ-აზური ფუნქცია მიმოცვლის გზის სწრაფად შეწყვეტის საშუალებას იძლევა იმ შემთხვევაში, როცა სასიგნალო მოლეკულა აღარ არის წარმოდგენილი.*

თიროზინკინაზულ რეცეპტორებს შეუძლია ერთზე მეტი სასიგნალო გზის ჩართვა მყისვე და უჯრედს ეხმარებიან ზრდისა და გამრავლების პროცესების მრავალი ასპექტის რეგულაციასა და კოორდინაციაში. ამ რეცეპტორთა კლასი არის პლაზმური მემბრანის რეცეპტორების ერთ-ერთი ძირითადი კლასი, რომლებიც ფერმენტული აქტივობით ხასიათდებიან. კინაზა არის ფერმენტი, რომელიც ფოსფატის ჯგუფების გადატანას ახდენს. რეცეპტორის ციტოპლაზმური ნაწილი მოქმედებს როგორც თიროზინკინაზა, ფერმენტი, რომელსაც ფოსფატის ჯგუფი ატფ-დან გადააქვს სუბსტრატის მოლეკულის ამინომჟავა თიროზინზე. ასე რომ, თიროზინკინაზული რეცეპტორები, მემბრანული რეცეპტორებია, რომლებიც ფოსფატს ამაგრებენ თიროზინებზე.

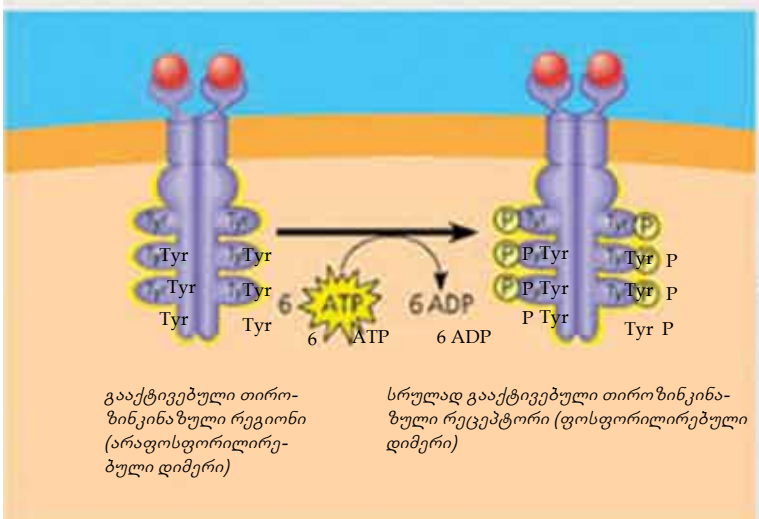
ერთ თიროზინკინაზულ რეცეპტორის კომპლექსს შეუძლია გააქტივოს ათი ან მეტი განსხვავებული გადამცემი გზა და უჯრედული პასუხი. ერთი ლიგანდის დაკავშირებით მრავალი გზის ჩართვის უნარი არის არსებითი განსხვავება თიროზინკინაზულ და -ცილასთან დაკავშირებულ რეცეპტორებს შორის. არანორმული თიროზინკინაზული რეცეპტორები, რომლებიც სასიგნალო მოლეკულის არარსებობის დროსაც კი ფუნქციონირებენ, მონაწილეობას ღებულობენ ზოგიერთი ტიპის კიბოს განვითარებაში.

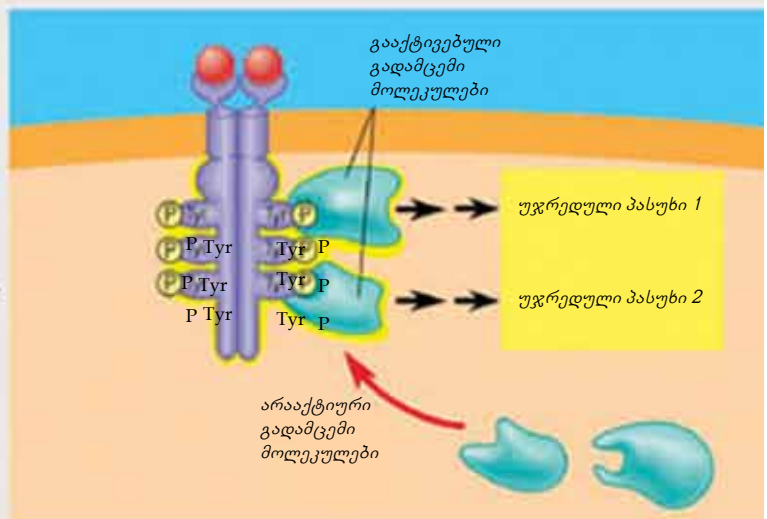




1 მრავალ თიროზინკინაზულ რეცეპტორს აქვს აქ წარმოდგენილი სტრუქტურა. სასიგნალო მოლეკულის დაკავშირებამდე, რეცეპტორები არსებობენ როგორც ინდივიდუალური პოლიპეპტიდები. ყურადღება მიაქციეთ, რომ თითოეულ მათგანს აქვს უჯრედგარე სიგნალის დაკავშირების საიტი, მემბრანის გამჭოლი α სპირალი და მრავალი თიროზინის შემცველი უჯრედშიდა ბოლო.

2 სასიგნალო მოლეკულის (როგორიცაა ზრდის ფაქტორი) დაკავშირება იწვევს ორი რეცეპტორული პოლიპეპტიდის ერთმანეთთან მჭიდროდ დაკავშირებას და წარმოქმნიან დიმერს (დიმერიზაცია).





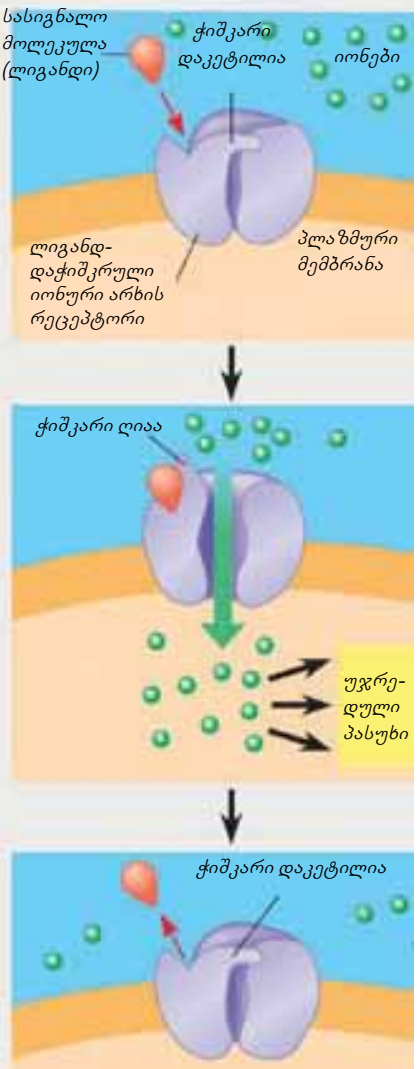
3 დიმერიზაცია ააქტივებს თითოეული პოლიპეპტიდის თიროზინკინაზულ რეგიონს; თითოეული თიროზინკინაზა ატფ-ის მოლეკულიდან ფოსფატს ამატებს მეორე პოლიპეპტიდის კუდის თიროზინზე.

4 ახლა, რადგან რეცეპტორული ცილა სრულად გააქტივებულია, იგი შეიცნობა სპეციფიკური გადამტანი ცილის მიერ უჯრედის შიგნით. ყოველი ასეთი ცილა უკავშირდება სპეციფიკურ ფოსფორილირებულ თიროზინს და გამოწვეული სტრუქტურული ცვლილება ააქტივებს დაკავშირებულ ცილას. ყოველი დაკავშირებული ცილა იწყებს ტრანსდუქციის გზას, რომელიც უჯრედული პასუხისკენ მიდის.

სურათი 11.7 *(გაგრძელება)*

იონური არხის რეცეპტორები

ლიგანდ-დაჭიშკრული იონური არხი *არის მემბრანული რეცეპტორის ტიპი, რომლის გარკვეულ ნაწილს "ჭიშკრისმაგვარი" მოქმედება შეუძლია, როცა რეცეპტორი ფორმას იცვლის. როდესაც სასიგნალო მოლეკულა უკავშირდება რეცეპტორულ ცილას როგორც ლიგანდი, ჭიშკარი იღება ან იკეტება, რაც a+ -ის ან ჩა2+-ის მსგავსი სპეციფიკური იონების ნაკადის რეცეპტორში არსებული არხის საშუალებით გატარების ან დაბლოკვის საშუალებას იძლევა. ჩვენს მიერ განხილული სხვა რეცეპტორების მსგავსად, ეს ცილები ლიგანდს იკავშირებენ მათი უჯრედგარე მხარის სპეციფიკურ საიტზე.*



1. *აქ ნაჩვენებია ლიგანდ-დაჭიშკრული იონური არხის რეცეპტორი, რომელშიც ჭიშკარი დაკეტილი რჩება მანამ, სანამ ლიგანდი დაკავშირებულია რეცეპტორთან.*
2. *როცა ლიგანდი უკავშირდება რეცეპტორს და ჭიშკარი იღება, სპეციფიკურ იონებს შეუძლიათ იმოძრაონ არხის გავლით და სწრაფად შეცვალონ გარკვეული იონების კონცენტრაცია უჯრედის შიგნით. ამ ცვლილებამ შეიძლება უშუალოდ იმოქმედოს უჯრედის აქტიობაზე გარკვეული გ ზით.*
3. *როდესაც ლიგანდი დისოცირდება ამ რეცეპტორიდან, ჭიშკარი იკეტება და იონები ველარ შედიან უჯრედში.*

ლიგანდ-დაჭიშკრული იონური არხები ძალიან მნიშვნელოვანია ნერვული სისტემისთვის. მაგალითად, ორ ნერვულ უჯრედს შორის სინაფსში (იხილეთ სურათი 11.4 ბ) გამოთავისუფლებული ნეირომრანსმიტერის მოლეკულები, როგორც ლიგანდი, უკავშირდებიან მიმღები უჯრედის იონურ არხებს, იწვევენ არხის გაღებას. იონები შედიან შიგნით და რთავენ ელექტრულ სიგნალს, რომელიც ვრცელდება მიმღები უჯრედის მთელ სიგრძეზე. ზოგიერთი დაჭიშკრული იონური არხი ლიგანდის ნაცვლად, ელექტრული სიგნალით კონტროლდება.; ეს ვოლტაჟ-დაჭიშკრული იონური არხები ასევე კრიტიკულია ნერვული სისტემის ფუნქციონირებისთვის, რასაც ჩვენ 48-ე თავში განვიხილავთ.

ჰქონდეს ასობით სხვადასხვა ტიპის პროტეინკინაზა, რომელთაგანაც თითოეული სხვადასხვა სუბსტრატული ცილის სპეციფიკურია. ერთად, შესაძლოა ისინი უჯრედში არეგულირებენ უფრო დიდი რაოდენობის, ათასობით ცილას. მათ შორისაა იმ ცილების უმეტესობა, რომლებიც თავის მხრივ, უჯრედის რეპროდუქციას არეგულირებენ. ასეთი ტიპის კინაზების უზომო აქტივობას შეუძლია გამოიწვიოს უჯრედის უკონტროლო ზრდა და მონაწილეობა მიიღოს კიბოს განვითარებაში.

ფოსფორილირების კასკადში ასევე მნიშვნელოვანია **პროტეინ ფოსფატაზებიც**, ფერმენტები, რომლებიც ცილებს ადვილად აშორებენ ფოსფატის ჯგუფებს, ამ პროცესს დეფოსფორილირება ეწოდება. პროტეინკინაზების დეფოსფორილირებით და ამგვარად, მათი ინაქტივირებით, ფოსფატაზები უზრუნველყოფენ სასიგნალო გზის გამოსართველ მექანიზმის იმ შემთხვევისთვის, როდესაც საწყისი სიგნალი აღარ არსებობს. ფოსფატაზები ასევე პროტეინკინაზების კვლავ გამოყენების საშუალებას იძლევიან და ამით უჯრედს საშუალებას აძლევენ, უჯრედგარე სიგნალს ისევ უპასუხოს. ნებისმიერ შემთხვევაში, ფოსფორილირებით რეგულირებადი ცილის აქტივობა დამოკიდებულია კინაზას აქტიურ მოლეკულებსა და აქტიურ ფოსფატაზას მოლეკულებს შორის არსებულ ბალანსზე უჯრედში. ფოსფორილირება/დეფოსფორილირების სისტემა უჯრედში მოქმედებს როგორც მოლეკულური ჩამრთველი, რომელიც საჭიროებისამებრ აქტივობას ან ჩართავს, ან გამორთავს.

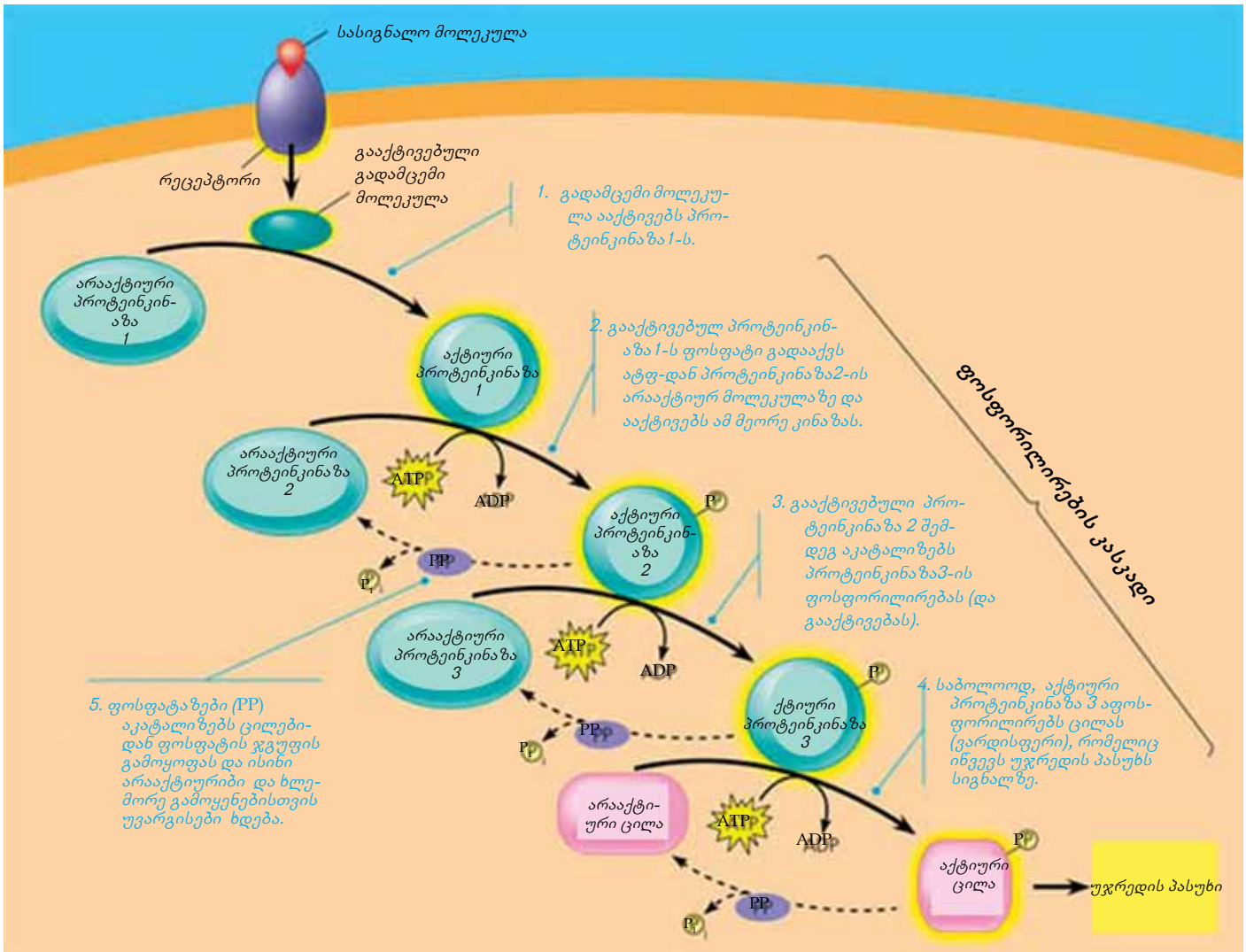
მცირე მოლეკულები და იონები, როგორც მეორადი შუამავლები

სასიგნალო გზის ყველა მოლეკულა არ არის ცილა. მრავალი სასიგნალო გზა ასევე მოიცავს მცირე, არაცილოვან, წყალში ხსნად მოლეკულებს, ან აირებს, რომელთაც **მეორად მესენჯერებს** უწოდებენ (უჯრედგარე სასიგნალო მოლეკულა, რომელიც მემბრანულ რეცეპტორს უკავშირდება, წარმოადგენს „პირველად შუამავალს"). რადგან მეორადი მესენჯერები მცირე ზომისა და წყალში ხსნადები არიან, მათ დიფუზიის გზით ადვილად გავრცელება შეუძლიათ მთელ უჯრედში. მაგალითად, მოკლედ განვიხილოთ შემდეგი, არსებობს მეორადი შუამავალი, რომელსაც უწოდებენ ციკლურ ამფ-ს. მას ეპინეფრინით გამოწვეული სიგნალი გადააქვს ღვიძლის ან კუნთის პლაზმური მემბრანიდან უჯრედის შიგნით, სადაც ის ახორციელებს გლიკოგენის დახლეჩას. მეორადი შუამავლები მონაწილეობენ როგორც G-ცილასთან შეუღლებული რეცეპტორებით დაწყებულ, ასევე თიროზინკინაზული რეცეპტორებით დაწყებულ სასიგნალო გზებში. ორი, ყველაზე ფართოდ გამოყენებადი შუამავალია ციკლური ამფ და კალციუმის იონები, ჩა2+. გადამცემი ცილების უმეტესობა მგრძნობიარეა ათასობით შუამავალის ციტოზოლური კონცენტრაციის მიმართ.

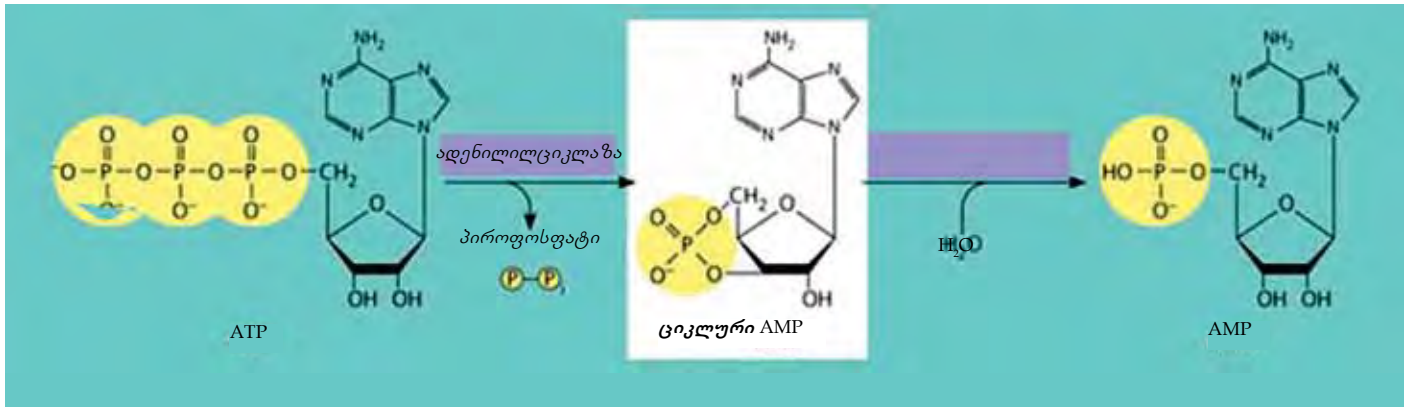
ციკლური ამფ

ეარლ სათერლენდმა როდესაც დაადგინა, რომ ეპინეფრინი როგორღაც იწვევს გლიკოგენის დაშლას პლაზმურ მემბრანაში გასვლის გარეშე, დაიწყო კვლევა მეორადი შუამავლისა (მან მოიგონა ეს ტერმინი), რომელსაც სიგნალი გადაჰქონდა პლაზმური მემბრანიდან ციტოპლაზმაში არსებულ მეტაბოლურ მანქანებამდე.

სათერლენდმა ნახა, რომ ღვიძლის უჯრედის პლაზმურ მემბრანაზე ეპინეფრინის დაკავშირება, ზრდის ციტოპლაზმურ კონცენტრაციას ისეთი ნაერთისა, რომელსაც უწოდებენ ციკლურ ადენოზინ მონოფოსფატს, შემოკლებით **ციკლური ამფ** ან **ცამფ** (სურათი 11.9). პლაზმურ მემბრანაში ჩამჯდარი ფერმენტი, **ადენილ ციკლაზა**, უჯრედგარე სიგნალის პასუხად ატფ-ს გარდაქმნის ცამფ-ად, ამ შემთხვევაში, ეპინეფრინის პასუხად. მაგრამ ეპინეფრინი ადენილატ ციკლაზას უშუალოდ არ ასტიმულირებს. როდესაც ეპინეფრინი უჯრედის გარეთა მხარეზე სპეციფიკურ ცილა რეცეპტორს უკავშირდება, ცილა ააქტივებს ადენილატ ციკლაზას, რომელსაც თავის მხრივ შეუძლია ცამფ-ის მრავალი მოლეკულის სინთეზის კატალიზი. ამ გზით, ცამფ-ის ნორმალური უჯრედული კონცენტრაცია შეიძლება 20-ჯერ გაიზარდოს წამების განმავლობაში. ცამფ სიგნალს გადასცემს ციტოპლაზმას. ჰორმონის უქონლობის შემთხვევაში, ცამფ-ის არსებობის პერიოდი დიდი არ არის, რადგან არსებობს სხვა ფერმენტი, ფოსფოდიესთერაზა, რომელიც ცამფ-ს გარდაქმნის ამფ-ად. ცამფ-ის ციტოზოლური კონცენტრაციის კვლავ გასაზრდელად ეპინეფრინის ახალი ტალღა არის საჭირო.



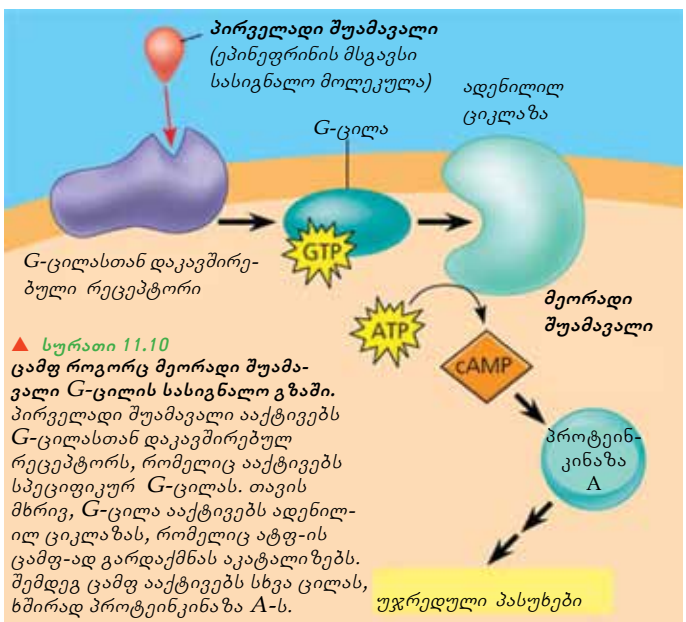
▲ *სურათი 11.8* **ფოსფორილირების კასკადი.** *ფოსფორილირების კასკადში, მრავალი განსხვავებული მოლეკულა ფოსფორილირებას განიცდის, თავის მხრივ, ყოველი მოლეკულა ფოსფატის ჯგუფს ამატებს მწკრივის მომდევნო წევრს. თითოეული ცილის აქტიური და არააქტიური ფორმები სხვადასხვა ფორმებით არის წარმოდგენილი, რათა შეგასხენოთ თქვენ, რომ გააქტივება ჩვეულებრივ ასოცირდება მოლეკულური კონფორმაციის ცვლილებასთან.*



▲ *სურათი 11.9* ***ციკლური ამფ.*** *მეორადი შუამავალი ციკლური ამფ (ცამფ) წარმოიქმნება ატფ-დან პლაზმურ მემბრანაში ჩაშენებული ფერმენტის, ადენილილციკლაზას მოქმედებით. ციკლური ამფ ინაქტივირდება ფოსფოდიესთერაზათი, ფერმენტით, რომელიც მას გარდაქმნის ამფ-ად. ფოსფოდიესთერაზა*

შემდგომმა კვლევამ გამოავლინა, რომ ეპინეფრინი მხოლოდ ერთია იმ მრავალ ჰორმონთაგან და სხვა სასიგნალო მოლეკულათაგან, რომლებიც იწვევენ ცამფ-ის წარმოქმნას. ასევე გამოვლინდა ცამფ-ის გზის სხვა კომპონენტებიც: G-ცილები, G-ცილასთან დაკავშირებული რეცეპტორები და პროტეინკინაზები **(სურათი 11.10)**. ცამფ-ის უშუალო ეფექტი ჩვეულებრივ არის სერინ/ტრეონინული პროტეინკინაზას ანუ *პროტეინ კინაზა A–ს* გააქტივება. შემდეგ გააქტივებული კინაზა სხვა მრავალ ცილას აფოსფორილირებს, უჯრედის ტიპზე დამოკიდებულების მიხედვით (ეპინეფრინის სტიმულირებით გლიკოგენის დაშლის სრული მიმოცვლის გზა ნაჩვენებია **11.13 სურათზე**).

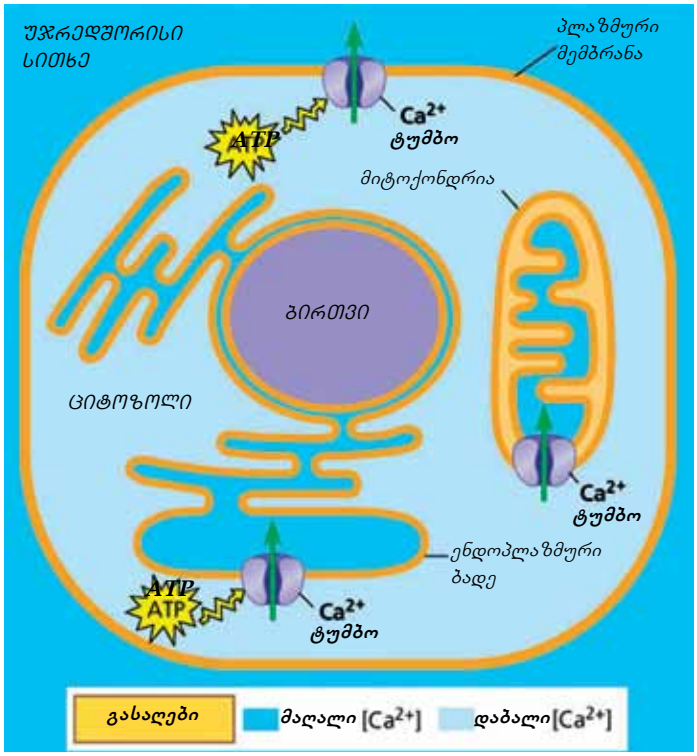
უჯრედის მეტაბოლიზმის შემდგომი რეგულაცია უზრუნველყოფილია სხვა G-ცილოვანი სისტემით, რომელიც აინჰიბირებს ადენილატ ციკლაზას. ამ სისტემაში, განსხვავებული სასიგნალო მოლეკულა ააქტივებს განსხვავებულ რეცეპტორს, რომელიც ააქტივებს *ინჰიბიტორულ* -ცილას.



▲ *სურათი 11.10*
ცამფ როგორც მეორადი შუამავალი G-ცილის სასიგნალო გზაში. *პირველადი შუამავალი ააქტივებს G-ცილასთან დაკავშირებულ რეცეპტორს, რომელიც ააქტივებს სპეციფიკურ G-ცილას. თავის მხრივ, G-ცილა ააქტივებს ადენილილ ციკლაზას, რომელიც ატფ-ის ცამფ-ად გარდაქმნას აკატალიზებს. შემდეგ ცამფ ააქტივებს სხვა ცილას, ხშირად პროტეინკინაზა A-ს.*

ახლა, როცა ჩვენ ვიცით ცამფ-ის როლის შესახებ -ცილის სასიგნალო გზაში, შეგვიძლია მოლეკულური დეტალებით ავხსნათ ის, თუ როგორ იწვევენ დაავადებებს გარკვეული მიკრობები. განვიხილოთ ქოლერა, დაავადება რომლის ეპიდემიაც დიდი სიხშირით ვლინდება იმ ადგილებში, სადაც სასმელი წყალი დაბინძურებულია ადამიანის ფეკალიებით.ადამიანები ქოლერის ბაქტერიებს — Vibrio cholerae-ს იძენენ დაბინძურებული წყლის სმით. ბაქტერია სახლდება მცირე ნაწლავის ამომფენ შრეში და წარმოქმნის ტოქსინს. ქოლერის ტოქსინი არის ფერმენტი, რომელიც ქიმიურად ცვლის მარილებისა და წყლის გამოყოფის რეგულირებაში ჩართულ G-ცილას. რადგან მოდიფიცირებულ G-ცილას არ შეუძლია გტფ-ის გდფ-ად გარდაქმნა, იგი რჩება აქტიურ ფორმაში და განუწყვეტლივ ასტიმულირებს ადენილატ ციკლაზას ცამფ-ის წარმოსაქმნელად. შედეგად მიღებული ცამფ-ის მაღალი კონცენტრაცია იწვევს ნაწლავის უჯრედების მიერ დიდი რაოდენობებით წყლისა და მარილების გამოყოფას ნაწლავებში.დაავადებულ ადამიანს სწრაფად უვითარდება მწვავე დიარეა და თუ მკურნალობის გარეშე რჩება, შეიძლება სწრაფად დაიღუპოს წყლისა და მარილების ნაკლებობის გამო.

ჩვენი წარმოდგენები ციკლური ამფ-ისა და მონათესავე შუამავლების მონაწილეობით მიმდინარე სასიგნალო გზებზე საშუალებას გვაძლევს, განვავითაროთ ადამიანის გარკვეული მდგომარეობების მკურნალობა. ერთი ასეთი გზა სასიგნალო მოლეკულად იყენებს ციკლურ გმფ-ს, ანუ ცგმფ-ს; მისი ეფექტები მოიცავს არტერიების კედლების გლუვი კუნთების უჯრედების რელაქსაციას. ნაერთი, რომელიც აინჰიბირებს ციკლური გმფ-ის ჰიდროლიზს გმფ-ად და ასე ახანგრძლივებს სიგნალს, თავდაპირველად ინიშნებოდა გულმკერდის არეში არსებული ტკივილის სამკურნალოდ, რადგან იგი ზრდიდა გულის კუნთისკენ მიმავალ სისხლის ნაკადს. ეს ნაერთი, რომლის კომერციული სახელია ვიაგრა (იხილეთ **სურათი 11.1**), ახლა ფართოდ გამოიყენება ერექციის დისფუნქციის სამკურნალოდ. ვიაგრა იწვევს სისხლძარღვების გაფართოვებას, რომელიც სისხლის ნაკადის პენისისკენ წარმართვის საშუალებას იძლევა და ამით მისი ერექციისთვის საჭირო ფიზიოლოგიური პირობების ოპტიმიზაციას ახდენს.



▲ *სურათი 11.11* ***კალციუმის იონის კონცენტრაციის შენარჩუნება ცხოველურ უჯრედში.*** *კონცენტრაცია უჯრედში ჩვეულებრივ ბევრად უფრო დაბალია (ცისფერი), ვიდრე უჯრედგარე სითხეში და ენროპლაზმურ ბადეზე (მუქი ლურჯი). პლაზმურ მემბრანასა და ენდოპლაზმური ბადის მემბრანებში არსებული ატფ-ით მართვადი ცილოვანი ტუმბოები, Ca^{2+}-ს გადაქაჩავენ ციტოზოლიდან უჯრედგარე სითხესა და ენდოპლაზმური ბადის ლუმენში. მიტოქონდრიული ტუმბოები, რომლებიც ქემიოსმოსით (იხილეთ მე-9 თავი) იმართებიან, -ს გადაქაჩავენ მიტოქონდრიაში, როცა კალციუმის დონე საგრძნობლად იზრდება ციტოზოლში.*

კალციუმის იონები და ინოზიტოლ ტრიფოსფატი (IP3)

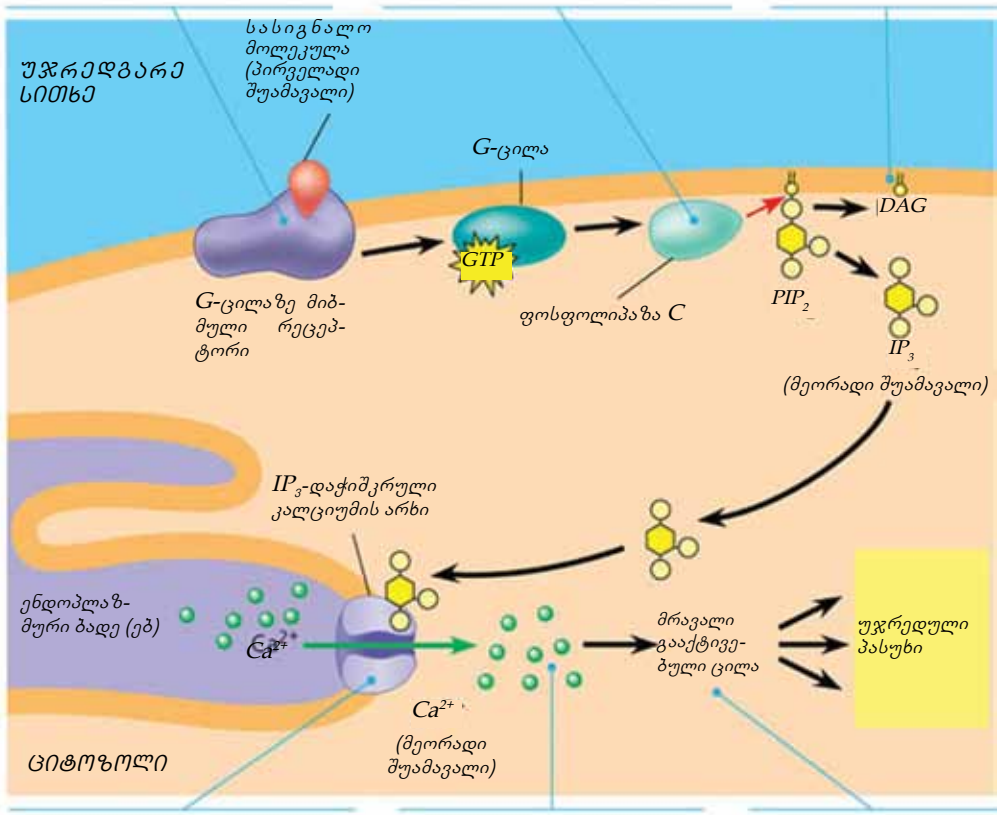
ცხოველებში მრავალი სასიგნალო მოლეკულა, ნეიროტრანსმიტერების, ზრდის ფაქტორების და ზოგიერთი ჰორმონის ჩათვლით, მათ სამიზნე უჯრედებში პასუხებს იწვევენ ისეთი სასიგნალო გზით, რომელიც კალციუმის იონების (Ca_2+) ციტოზოლურ კონცენტრაციას ზრდიან. კალციუმი, როგორც მეორადი მესენჯერი, უფრო ფართოდ გამოიყენება, ვიდრე ცამფ. Ca_2+-ის ციტოზოლური კონცენტრაციის ზრდა მრავალ პასუხს იწვევს ცხოველურ უჯრედში.ასეთია კუნთოვანი უჯრედის შეკუმშვა, გარკვეული ნივთიერებების გამოყოფა და უჯრედის გაყოფა. მცენარეულ უჯრედში, ფართო რიგის ჰორმონური და გარემო სტიმულები იწვევენ ციტოზოლური Ca_2+-ის კონცენტრაციის სწრაფ ზრდას და ამით რთავენ მრავალ სასიგნალო გზას, მაგალითად, როგორიცაა სინათლის საპასუხოდ გამწვანების მეტაბოლური გზა (იხილეთ **სურათი 39.4**). უჯრედები Ca_2+-ს მეორად შუამავლად იყენებენ როგორც G-ცილის, ასევე თიროზინკინაზული სასიგნალო გზების შემთხვევაში.

მიუხედავად იმისა, რომ უჯრედები ყოველთვის შეიცავენ გარკვეული რაოდენობის Ca_2+-ს, ამ იონს მეორად შუამავლად ფუნქციობა იმიტომ შეუძლია, რომ ჩვეულებრივ შემთხვევაში მისი კონცენტრაცია ციტოზოლში გაცილებით დაბალია უჯრედგარე სივრცესთან შედარებით **(სურათი 11.11)**. ფაქტიურად, Ca_2+-ის დონე ცხოველთა სისხლსა და უჯრედგარე სითხეში ხშირად 10 000-ჯერ მეტია ციტოზოლთან შედარებით. კალციუმის იონები აქტიურად ტრანსპორტირდებინ უჯრედიდან და ასევე აქტიურად იმპორტირდებიან ციტოზოლიდან ენდოპლაზმურ რეტიკულუმში (სხვა გარკვეული პირობების დროს, მიტოქონდრიებსა და ქლოროპლასტებში) სხვადასხვა იონური საქაჩავებით (იხილეთ **სურათი 11.11**). შედეგად, კალციუმის კონცენტრაცია ენდოპლაზმურ რეტიკულუმში, ჩვეულებრივ, გაცილებით მაღალია, ვიდრე ციტოზოლში. რადგან ციტოზოლური კალციუმის დონე დაბალია, იონების რაოდენობის მცირე ცვლილებაც კი დიდ პროცენტულ ცვლილებას წარმოადგენს კალციუმის კონცენტრაციისთვის.

სასიგნალო გზის შედეგად გადაცემული სიგნალის საპასუხოდ, ციტოზოლური კალციუმის დონე ჩვეულებრივ შესაძლოა გაიზარდოს იმ მექანიზმით, რომელიც Ca_2+-ს გამოათავისუფლებს უჯრედთა ენდოპლაზმური რეტიკულუმიდან. სასიგნალო გზები, რომლებიც კალციუმის გამოყოფით მიმდინარეობენ, სხვა მეორად შუამავლებსაც შეიცავენ, ესენია **ინოზიტოლ ტრიფოსფატი** (IP3) და **დიაცილგლიცერინი** (DAG). ეს ორი შუამავალი წარმოიქმნება პლაზმური მემბრანის გარკვეული ტიპის ფოსფოლიპიდების დახლეჩის შედეგად. **სურათი 11.12** გვიჩვენებს, თუ როგორ მიმდინარეობს კალციუმის გამოყოფა ენდოპლაზმური ბადიდან და როგორ ასტიმულირებს ამ პროცესს IP3. რადგან I3 მიმოცვლის ამ გზებში კალციუმზე ადრე იწყებს ფუნქციონირებას, კალციუმი შეიძლება *„მესამე შუამავლად“* იქნას მიჩნეული. მიუხედავად ამისა, მეცნიერები სასიგნალო გზების ყველა მცირე ზომის, არაცილოვანი კომპონენტებისთვის იყენებენ ტერმინს — *მეორადი შუამავალი.*

კონცეფცია ტესტი 11.3

1. რა არის პროტეინკინაზა და რა როლი აკისრია მას სასიგნალო გზებში?
2. როდესაც სასიგნალო გზა მოიცავს ფოსფორილირების კასკადს, როგორ ხდება უჯრედის პასუხის გამორთვა?
3. რეცეპტორთან დაკავშირებული ლიგანდით ფოსფოლიპაზა C-ს გააქტივებისას, რა გავლენა შეიძლება ჰქონდეს IP3-დაჭიშკრულ კალციუმის არხს, ციტოზოლური ჩა2+-ის კონცენტრაციაზე?



◀ **სურათი 11.12** ***კალციუმი და IP_3 სასიგნალო გზაში.*** *კალციუმის იონები (Ca^{2+}) და ინოზიტოლ ტრიფოსფატი (IP_3) მოქმედებენ როგორც მეორადი შუამავლები მრავალ სასიგნალო გზაში. ამ ნახატზე, პროცესი იწყება სასიგნალო მოლეკულის დაკავშირებით G-ცილასთან დაკავშირებულ რეცეპტორთან. თიროზინკინაზულ რეცეპტორსაც ასევე შეუძლია დაიწყოს ეს გზა ფოსფოლიპაზა C–ს გააქტივებით.*

კონცეფცია 11.4

პასუხი: უჯრედული სასიგნალო გზები ციტოპლაზმურ აქტივობას ან ტრანსკრიპციას არეგულირებენ

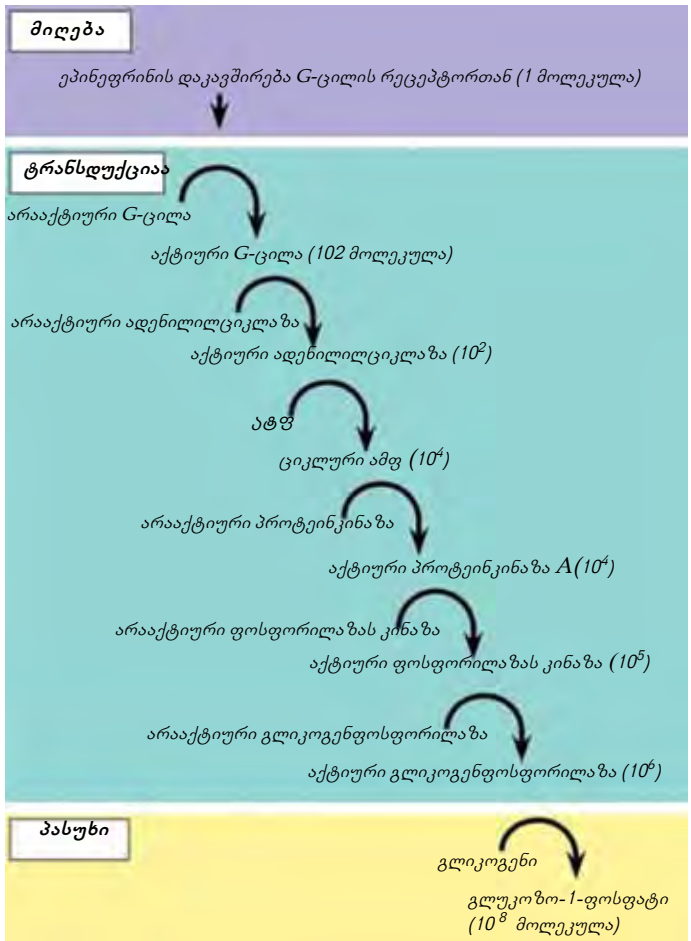
ჩვენ ახლა უფრო ახლოს გავეცნობით უჯრედგარე სიგნალით გამოწვეულ უჯრედის საბოლოო პასუხს, რასაც ზოგიერთი მკვლევარი „გამომუშავებულ პასუხს“ უწოდებს. რა ბუნებისაა სასიგნალო გზის საბოლოო საფეხური?

ციტოპლაზმური და ბირთვული პასუხები

საბოლოოდ, სასიგნალო გზა ერთი ან მეტი უჯრედული აქტივობის რეგულაციას წარმართავს. პასუხი შეიძლება მიმდინარეობდეს ციტოპლაზმაში, ან კიდევ შეიძლება ბირთვში მოქმედებდეს.

ციტოპლაზმაში სიგნალმა შეიძლება გამოიწვიოს მაგალითად, პლაზმური მემბრანის იონური არხის გახსნა ან ჩაკეტვა, ან კიდევ სხვადასხვა სახის მეტაბოლური ცვლილება. როგორც ჩვენ უკვე განვიხილეთ, ჰორმონ ეპინეფრინის მოქმედებაზე ღვიძლის უჯრედების პასუხი ხელს უწყობს ენერგიის მეტაბოლიზმის რეგულირებას. სასიგნალო გზის საბოლოო საფეხური ააქტივებს ფერმენტს, რომელიც გლიკოგენის დახლეჩას აკატალიზებს. სურათი 11.13 გვიჩვენებს სრულყოფილ მიმოცვლის გზას, რომელიც გლიკოგენიდან გლუკოზო-1-ფოსფატის ჩამოშორებას ახდენს. ყურადღება მიაქციეთ იმას, რომ ყოველი საფეხური პასუხს აძლიერებს, როგორც ამას მოგვიანებით განვიხილავთ.

მრავალი სხვა სასიგნალო გზა საბოლოოდ არეგულირებს არა ფერმენტთა აქტივობას, არამედ ფერმენტების ან სხვა ცილების სინთეზს, რასაც ჩვეულებრივ ახორციელებს სპეციფიკური გენების ჩართვით ან გამორთვით ბირთვში. გააქტივებული სტეროიდული რეცეპტორის მსგავსად (იხილეთ სურათი 11.6), სასიგნალო გზის ბოლო გააქტივებული მოლეკულა



◀ *სურათი 11.13* ***სიგნალით გამოწვეული ბირთვული პასუხი: ეპინეფრინით სტიმულირებული გლიკოგენის დაშლა.ამ სასიგნალო სისტემაში, ჰორმონი ეპინეფრინი მოქმედებს -ცილასთან დაკავშირებული რეცეპტორის მეშვეობით და ააქტივებს გადამცემი მოლეკულების თანამიმდევრობას, ცამფ-ისა და ორი პროტეინკინაზას ჩათვლით (იხილეთ ასევე სურათი 11.10).*** *საბოლოო ცილა, რომელიც აქტივდება, არის ფერმენტი გლიკოგენ ფოსფორილაზა, რომელიც გლიკოგენიდან გამოათავისუფლებს გლუკოზო-1-ფოსფატის ერთეულს. ეს გზა ჰორმონულ სიგნალს აძლიერებს, რადგან ერთ რეცეპტორულ ცილას შეუძლია გააქტივოს დაახლოებით 100 მოლეკულა -ცილა და ამ გზის თითოეული ფერმენტი მოქმედებს სუბსტრატის მრავალ მოლეკულაზე, ანუ კასკადის მომდევნო მოლეკულაზე. ყოველი საფეხურისთვის გააქტივებული მოლეკულების მოცემული რიცხვი მიახლოებითია.*

შეიძლება მოქმედებდეს როგორც ტრანსკრიფციის ფაქტორი. **სურათი 11.14** ნაჩვენებია მაგალითი, რომელშიც სასიგნალო გზა ააქტივებს გენის ჩამრთველ ტრანსკრიფციის ფაქტორს: ზრდის ფაქტორის სიგნალზე პასუხია მრნმ-ის სინთეზი, რომელიც ციტოპლაზმაში სპეციფიკურ ცილად ტრანსლირდება. სხვა შემთხვევებში, ტრანსკრიფციის ფაქტორი გენს მისი მისი გამორთვით არეგულირებს. ხშირად, ერთი ტრანსკრიფციის ფაქტორი მრავალ განსხვავებულ გენს არეგულირებს.

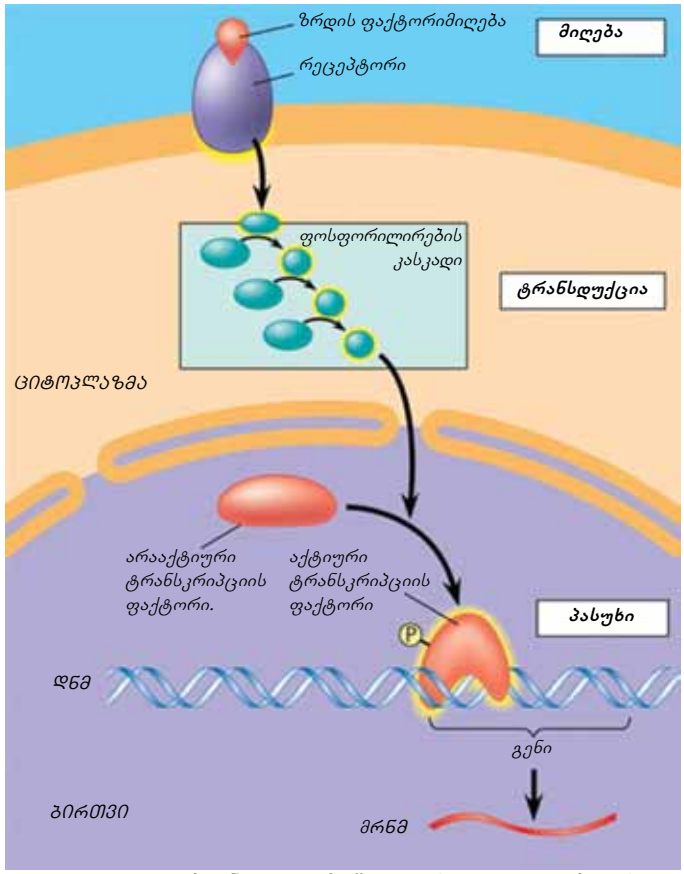
ამ თავში წარმოდგენილი განსხვავებული ტიპის ყველა სასიგნალო და გადამცემი მოლეკულა სხვადასხვა გენის მარეგულირებელ გზებში და სხვა სახის პასუხების გამომწვევ მომიცვლის გზებში მონაწილეობს. მოლეკულური შუამავლები, რომლებიც საპასუხოდ გენთა რეგულაციას იწვევენ, ზრდის ფაქტორები და გარკვეული მცენარეული და ცხოველური ჰორმონებია. **სურათ 11.14-ზე** გამოსახულის მსგავსი ზრდის ფაქტორის ავადმოქმედი სასიგნალო გზა შეიძლება ჩართული იყოს კიბოს განვითარებაში, როგორც ამას ვნახავთ მე-19 თავში.

პასუხის ნაცითი რეგულაცია

რატომ არის ასე ხშირად ამდენი საფეხური უჯრედის ზედაპირის სასიგნალო მოვლენებსა და უჯრედის საბოლოო პასუხს შორის? როგორც ადრე აღვნიშნეთ, მრავალსაფეხურიან სასიგნალო გზას ორი მნიშვნელოვანი სარგებელი აქვს: იგი აძლიერებს სიგნალს (ასე რომ, პასუხსაც) და ასევე მონაწილეობას ღებულობს პასუხის სპეციფიკურობაში.

სიგნალის გაძლიერება

რთული ფერმენტული კასკადები აძლიერებენ უჯრედის პასუხს სიგნალზე. კასკადის თითოეულ კატალიზურ საფეხურზე, გააქტივებული პროდუქტების რაოდენობა გაცილებით მეტია, ვიდრე წინა საფეხურზე. მაგალითად, ეპინეფრინით გამოწვეულ სასიგნალო გზაში **სურათ 11.13-ზე**, ადენილილ ციკლაზას თითოეული მოლეკულა აკატალიზებს მრავალი ცამფ-ის წარმოქმნას, პროტეინკინაზა -ს თითოეული მოლეკულა აფოსფორილირებს გზის მომდევნო საფეხურზე მყოფ კინაზას მოლეკულებს და ასე შემდეგ. გაძლიერების ეფექტი წარმოიშობა იქიდან, რომ ეს ცილები აქტიურ მდგომარეობაში საკმაოდ ხანგრძლივად ინახება იმისთვის, რომ სუბსტრატის მრავალი მოლეკულა დაამუშავონ მანამდე, ვიდრე ისევ არააქტიურები გახდებოდნენ. სიგნალის გაძლიერების ეფექტის წყალობით, ეპინეფრინის მცირე რაოდენობის მოლეკულებს, უკავშირდებიან რა ღვიძლის ან კუნთოვანი უჯრედების ზედაპირზე არსებულ რეცეპტორებს, შეუძლიათ ასობით მილიონი გლუკოზის მოლეკულის გამოყოფა გლიკოგენიდან.

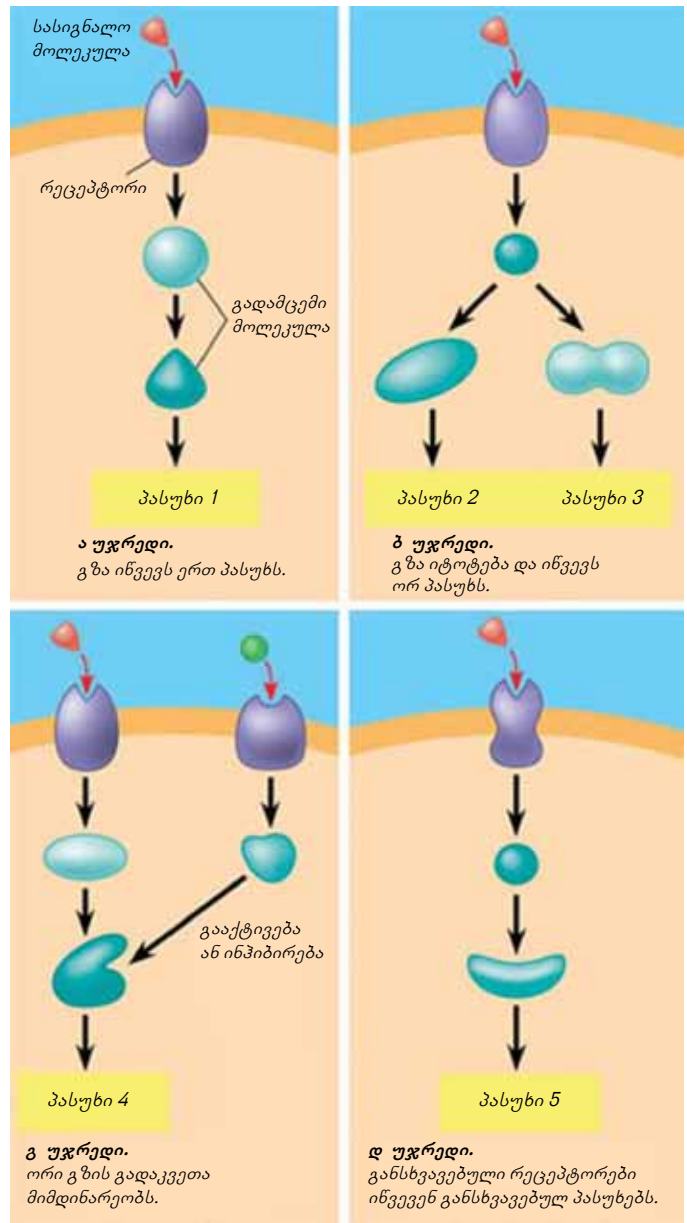


▶ *სურათი 11.14* ***სიგნალით გამოწვეული ბირთვული პასუხები: სპეციფიკური გენების გააქტივება ზრდის ფაქტორებით.*** *ამ დიაგრამაზე გამარტივებულად არის წარმოდგენილი ტიპიური სასიგნალო გზა, რომელიც იწვევს უჯრედის ბირთვში გენების აქტიობის რეგულაციას. საწყისი სასიგნალო მოლეკულა, ზრდის ფაქტორად წოდებული ლოკალური რეგულატორი, რთავს ფოსფორილირების კასკადს. (ატფ-ის მოლეკულა, რომელიც ფოსფატის ჯგუფის წყაროს წარმოადგენს ნაჩვენები არ არის). როგორც კი თანამიმდევრობის ბოლო კინაზა ფოსფორილირდება, იგი შედის ბირთვში და იქ ააქტივებს გენების მარეგულირებელ ცილას, ტრანსკრიპციის ფაქტორს. ცილა სპეციფიკურ გენს ისე ასტიმულირებს, რომ მრნმ სინთეზდება, რომელიც შემდეგ ხელმძღვანელობს გარკვეული ცილის სინთეზს ციტოპლაზმაში.*

უჯრედის სასიგნალო გზის სპეციფიურობა

განიხილეთ თქვენი სხეულის ორი განსხვავებული ტიპის უჯრედი, მაგალითად, ღვიძლის უჯრედი და გულის კუნთის უჯრედი. ორივე მათგანი კონტაქტშია თქვენი სისხლის ნაკადთან და ამის გამო, მუდმივად მისაწვდომები არიან როგორც მრავალი ჰორმონული მოლეკულისთვის, ასევე მეზობელი უჯრედებიდან გამოყოფილი ლოკალური რეგულატორებისთვისაც. მაგრამ ღვიძლის უჯრედები პასუხობენ გარკვეულ სიგნალებზე და იგნორირებას უკეთებენ სხვებს და ასევე იქცევიან გულის უჯრედებიც. ზოგიერთი ტიპის სიგნალი ორივე უჯრედში იწვევს პასუხს, მაგრამ პასუხები განსხვავებულია. მაგალითად, ეპინეფრინი ასტიმულირებს ღვიძლის უჯრედებს გლიკოგენის დასახლეჩად, ხოლო მის მიმართ გულის უჯრედების მთავარი პასუხი არის შეკუმშვა, რომელიც გულის უფრო სწრაფ შეკუმშვებს განაპირობებს. როგორ ავხსნათ ეს განსხვავება ?

სიგნალების მიმართ გამოვლენილი სპეციფიკური უჯრედული პასუხებისთვის ახსნა იგივეა, როგორიცაა უჯრედებს შორის არსებული ყველა განსხვავების ძირითად ახსნა: სხვადასხვა ტიპის უჯრედებს აქვთ ცილების სხვადასხვა ნაკრები **(სურათი 11.15)**. განსაკუთრებული უჯრედის პასუხი სიგნალზე დამოკიდებულია სიგნალის რეცეპტორული ცილების,



ა უჯრედი. *გზა იწვევს ერთ პასუხს.*

ბ უჯრედი. *გზა იტოტება და იწვევს ორ პასუხს.*

გ უჯრედი. *ორი გზის გადაკვეთა მიმდინარეობს.*

დ უჯრედი. *განსხვავებული რეცეპტორები იწვევენ განსხვავებულ პასუხებს.*

▶ *სურათი 11.15* ***უჯრედული სასიგნალო გზების სპეციფიკურობა.*** *უჯრედის ცალკეული ცილები განსაზღვრავენ, თუ რომელ სასიგნალო მოლეკულებს უპასუხონ და ასევე პასუხის ბუნებას. ამ დიაგრამაზე მოცემული ოთხი უჯრედი პასუხობს ერთსა და იმავე სასიგნალო მოლეკულაზე (ნარინჯისფერი) სხვადასხვა გზით, რადგან ყოველ მათგანს აქვს ცილების განსხვავებული ნაკრები (მეწამული და ცრემლის ფორმის). ყურადრება მიაქციეთ ასევე, რომ ერთი და იგივე სახის მოლეკულებს შეუძლიათ, მონაწილეობა მიიღონ ერთზე მეტ მიმოცვლის გზაში.*

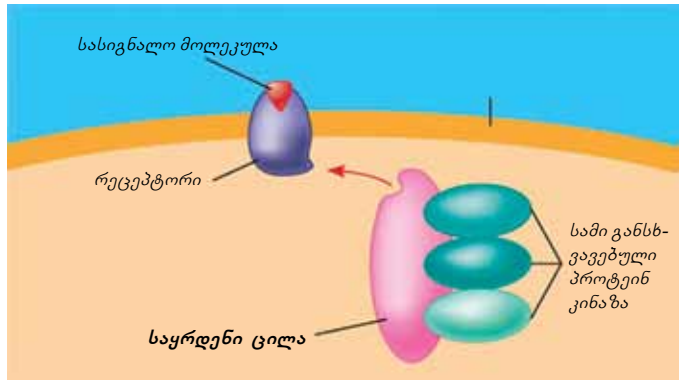
გადამტანი ცილებისა და პასუხის განმახორციელებელი ცილების განსაკუთრებულ ნაკრებზე. მაგალითად, ღვიძლის უჯრედი დაბალანსებულია **სურათ 11.13-ზე** წარმოდგენილი ცილების იმ ნაკრებით, რომლებიც საჭიროა როგორც ეპინეფრინის შესაბამისი პასუხისთვის, ასევე გლიკოგენის წარმოსაქმნელად.

ასე, ორი უჯრედი, რომლებიც განსხვავებულად პასუხობენ ერთსა და იმავე სიგნალს, განსხვავდებიან ერთი ან ორი ცილით, რომლებიც იღებენ და პასუხობენ სიგნალს. **სურათ 11.15-ზე** ყურადღება მიაქციეთ იმას, რომ განსხვავებული მიმოცვლის გზები შეიძლება ჰქონდეს ერთდროულად ზოგიერთ მოლეკულას. მაგალითად **ა, ბ** და **გ** უჯრედები ერთსა და იმავე რეცეპტორულ ცილას იყენებენ ციტრუსის სასიგნალო მოლეკულისთვის. განსხვავება არის იმ ცილებში, რომლებიც განკუთვნილია მათი განსხვავებული პასუხებისთვის.**დ** უჯრედში განსხვავებული რეცეპტორული ცილა გამოიყენება იგივე სასიგნალო მოლეკულისთვის, რომელიც უკვე სხვა პასუხს იწვევს. **ბ** უჯრედში, ერთი სასიგნალო მოლეკულის მიერ ჩართული სასიგნალო გზა, იყოფა და ორ პასუხს იძლევა. ასეთი დატოტვილი გზა ხშირად დამახასიათებელია თიროზინკინაზული რეცეპტორების (რომლებსაც შეუძლია მრავალი გადამტანი მოლეკულის გააქტივება), ან მეორადი შუამავლებისთვის (რომლებსაც მრავალი ცილის რეგულირება შეუძლიათ).**გ** უჯრედში სხვადასხვა სიგნალით გამოწვეული ორი სასიგნალო გზა ერთიანდება ერთი პასუხის მოდულირებისთვის. სასიგნალო გზების დატოტვა და „გადალაპარაკება“ (ურთიერთობა) მნიშვნელოვანია სხვადასხვა წყაროდან სხეულში მომავალ ინფორმაციაზე უჯრედების პასუხების რეგულირებისა და კოორდინაციისთვის. გარდა ამისა, ერთი და იგივე ცილის გამოყენება ერთზე მეტ სასიგნალო გზაში, უჯრედს მის მიერ დასასინთეზებელი განსხვავებული ცილების რაოდენობის ეკონომიის საშუალებას აძლევს.

სასიგნალო გზის ეფექტურობა: საყრდენი ცილები და სასიგნალო გზების კომპლექსები

სურათ 11.15-ზე გამოსახული სასიგნალო გზები (ისევე, როგორც ამ თავში აღწერილი ზოგიერთი სხვა მათგანი), ბევრად გამარტივებულია. დიაგრამები გამოსახავენ მხოლოდ რამდენიმე გადამცემ მოლეკულას და თვალსჩინოებისთვის ამ მოლეკულებს ციტოზოლში მიმოფანტულად გამოსახავენ. მართლაც, ასე რომ იყოს უჯრედში, სასიგნალო გზები იმუშავებდნენ ძალიან არაეფექტურად, რადგან უმეტესად, გადამცემი მოლეკულები ცილებია და ცილები საკმაოდ დიდია იმისთვის, რომ სწრაფად დიფუზირდნენ ვისკოზურ ციტოზოლში. როგორ ნახულობს მაგალითად, გარკვეული პროტეინკინაზა თავის სუბსტრატს?

თანამედროვე კვლევა ვარაუდობს, რომ სიგნალის გადაცემის ეფექტურობა მრავალ შემთხვევაში შესაძლოა გაზრდილი იქნას **საყრდენი ცილებით**, დიდი გადამტანი ცილებით, რომელსაც ერთდროულად ბევრი სხვა გადამცემი ცილა ემაგრება. მაგალითად, თაგვის ტვინის უჯრედებიდან გამოყოფილი ერთი საყრდენი ცილა იკავებს სამ პროტეინკინაზას და ეს პროტეინკინაზები გადააქვს, როცა ის უკავშირდება სათანადო გააქტივებულ მემბრანულ რეცეპტორს; ის ასე აადვილებს სპეციფიკური ფოსფორილირების კასკადის ფუნქციონირებას **(სურათი 11.16)**. ფაქტიურად, მკვლევრები ტვინის უჯრედებში ეძებენ საყრდენ ცილებს, რომლებიც პერმანენტულად ერთად იჭერენ სასიგნალო გზების ცილებს სინაფსებთან ახლოს. ეს რთული ხლართები ზრდის უჯრედებს შორის სიგნალის გადაცემის სიჩქარესა და სიზუსტეს.



▲ *სურათი 11.16* **საყრდენი ცილა.** *აქ ნაჩვენები საყრდენი ცილა ერთდროულად უკავშირდება სპეციფიკურად გააქტივებულ მემბრანულ რეცეპტორს და 3 განსხვავებულ პროტეინკინაზას. ეს ფიზიკური სტრუქტურა აადვილებს სიგნალის გადაცემას სამი მოლეკულის მეშვეობით.*

როდესაც სასიგნალო გზები პირველად აღმოაჩინეს, ფიქრობდნენ, რომ ისინი სწორხაზოვანი და დამოუკიდებლები იყვნენ. უჯრედული კომუნიკაციების პროცესების ჩვენეული გაგება იმის რეალიზაციიდან საზრდოობს, რომ ნივთები ასე მარტივია.ფაქტიურად, როგორც **სურათ 11.15-ზეა** გამოსახული, ზოგიერთი ცილა შესაძლოა მონაწილეობდეს ერთზე მეტ სასიგნალო გზაში სხვადასხვა ტიპის უჯრედებში ან იგივე უჯრედში სხვადასხვა დროს, ან სხვადასხვა პირობების არსებობისას. ეს მოსაზრება ხაზს უსვამს პერმანენტული, ან ხანმოკლე ცილოვანი კომპლექსების მნიშვნელობას უჯრედის ფუნქციონირებისთვის.

იმ გადამცემი ცილების მნიშვნელობა, რომლებიც სასიგნალო გზებში წარმოდგენილია როგორც განტოტვის ან ურთიერთდაკავშირების წერტილებში, პირველ ადგილზეა წამოწეული იმ პრობლემის გამო, რომელიც წარმოიშობა ამ ცილების დეფექტურობის ან არარსებობის შემთხვევებში. მაგალითად, მემკვიდრული დაავადების ვისკოტ-ალდრიჩის (WAS) სინდრომის დროს, ერთი გადამცემი ცილის არარსებობა იწვევს ისეთ განსხვავებულ ეფექტს, როგორიცაა არანორმალური სისხლდენა, ეგზემა, ინფექციებისა და ლეიკემიისადმი მიდრეკილება. ფიქრობენ, რომ ეს სიმპტომები წარმოიშობა პირველ რიგში, იმუნური სისტემის უჯრედებში ცილის არარსებობით. ნორმალური უჯრედების შესწავლისას მეცნიერებმა ნახეს, რომ ჭშ ცილა ლოკალიზებულია უშუალოდ უჯრედის ზედაპირის ქვევით. ცილა ურთიერთმოქმედებს როგორც ციტოჩონჩხის მიკროფილამენტებთან, ასევე იმ სასიგნალო გზების მრავალ განსხვავებულ კომ-

პონენტთან, რომლებსაც ინფორმაცია გადააქვთ უჯრედის ზედაპირიდან შიგნით, მათ შორის არის იმუნური უჯრედების პროლიფერაციის სასიგნალო გზებიც. ეს მრავალფუნქციური გადამცემი ცილა არის როგორც დატოტვის წერტილი, ასევე მნიშვნელოვანი გადაკვეთის წერტილი, იმუნური უჯრედების ქცევის მაკონტროლებელ სასიგნალო გზების რთულ ქსელში. როდესაც ჭშ ცილა არ არსებობს, ციტოჩონჩხი სათანადოდ არ არის ორგანიზებული და სასიგნალო გზები წყდება, რაც ჭშ სიმპტომებს იწვევს.

სიგნალის ტერმინაცია

თუკი **სურათ 11.15-ს** ასეთი მარტივი სახით შევინარჩუნებთ, ჩვენ ვერ მივუთითებთ *ინაქტივაციის* იმ მექანიზმზე, რომელიც სასიგნალო პროცესების არსებითი საკითხია. მრავალუჯრედიანი ორგანიზმის უჯრედისთვის, განგაშის შესანარჩუნებლად და შემოსულ სიგნალზე პასუხის გასაცემად, თითოეული მოლეკულური ცვლილება მის სასიგნალო გზაში მხოლოდ მცირე ხნით უნდა გრძელდებოდეს. როგორც ქოლერის მაგალითში ვნახეთ, თუ სასიგნალო გზის კომპონენტი ნარჩუნდება ერთ მდგომარეობაში, ან აქტიურში ან არააქტიურში, ამას შეიძლება ორგანიზმისთვის საზარელი შედეგი მოყვეს.

ასე რომ, რეგულაციისადმი უჯრედების უწყვეტი შეთვისების გასაღები არის სიგნალის წარმომშობი ცვლილებების შექცევადობა. სასიგნალო მოლეკულების რეცეპტორებთან დაკავშირება შექცევადია, რაც უფრო დაბალია სასიგნალო მოლეკულების კონცენტრაცია, მით სუსტია დაკავშირება ნებისმიერ მოცემულ მომენტში. როდესაც სასიგნალო მოლეკულა ტოვებს რეცეპტორს, რეცეპტორი უბრუნდება თავის არააქტიურ მდგომარეობას. შემდეგ, სხვადასხვა გარემოების გამო, გადამცემი მოლეკულა ბრუნდება თავის არააქტიურ ფორმაში: G-ცილა დამახასიათებელი გტფაზური აქტივობის შედეგად ახდენს მასთან ბმული გტფ-ის ჰიდროლიზს; ფერმენტი ფოსფოდიესთერაზა ციკლურ ამფ-ს გარდაქმნის ამფ-ად; პროტეინ ფოსფატაზები ახდენენ ფოსფორილირებული კინაზებისა და სხვა ცილების ინაქტივაციას და ასე შემდეგ. საბოლოოდ, უჯრედი სწრაფადვე მზად არის ახალი სიგნალის საპასუხოდ.

ამ თავში თქვენ წარმოგიდგინეთ უჯრედული კომუნიკაციის ძირითადი მექანიზმები, როგორიცაა ლიგანდის დაკავშირება, კონფორმაციული ცვლილებები, ურთიერთმოქმედების კასკადები და ცილის ფოსფორილირება. მიყვებით რა ტექსტს, თქვენ შეხვდებით უჯრედული სასიგნალო გზის მრავალ მაგალითს.

მე-11 თავის შემოწმება

კონცეფცია ტესტი 11.4

1. როგორ ძლიერდება სამიზნე უჯრედების პასუხი მილიონჯერ და უფრო მეტად ჰორმონის საპასუხოდ?
2. ახსენით, განსხვავებული საყრდენი ცილების მქონე ორი უჯრედი როგორ განსხვავებულად იქცევა ერთი და იგივე სასიგნალო მოლეკულის საპასუხოდ?

შემოთავაზებული პასუხებისათვის იხილეთ დანართი.

ძირითადი კონცეფციების შემოწმება

კონცეფცია 11.1

გარეგნი სიგნალები უჯრედში გარდაიქმნება პასუხებად

- **უჯრედული სასიგნალო სისტემების ევოლუცია.** მიკრობების სასიგნალო გზების მსგავსება არსებულ მრავალუჯრედიან ორგანიზმებში ვარაუდობს სასიგნალო მექანიზმების ადრეულ წარმოშობას.
- **ადგილობრივი და დისტანციური სასიგნალო გზები)** . სიგნალის ლოკალურად გადაცემის დროს, ცხოველურ უჯრედს შეუძლია ან უშუალო კონტაქტით ურთიერთობა, ან ისეთი ლოკალური რეგულატორის გამოყოფით, როგორებიცაა ზრდის ფაქტორები ან ნეიროტრანსმიტერები. დისტანციური სასიგნალო გზებისთვის, როგორც მცენარეები, ისე ცხოველები იყენებენ ჰორმონებს; ცხოველები სიგნალებს გადასცემენ ასევე ნერვული უჯრედებით.
- **სიგნალის გადაცემის სამი სტადია: მოკლე მიმოხილვა.** ეარლ სატერლენდმა აღმოაჩინა, თუ როგორ მოქმედებს ჰორმონი ეპინეფრინი უჯრედზე. სასიგნალო მოლეკულა ეპინეფრინი უკავშირდება უჯრედის ზედაპირზე არსებულ რეცეპტორს (მიღება), რაც იწვევს მთელ რიგ ცვლილებებს რეცეპტორსა და უჯრედშიდა მოლეკულებში (ტრანსდუქცია) და საბოლოოდ, იმ ფერმენტების გააქტივებას, რომლებიც გლიკოგენს ხლეჩენ (პასუხი).

კონცეფცია 11.2

მიღება: სასიგნალო მოლეკულა უკავშირდება რეცეპტორულ ცილას და იწვევს მისი ფორმის ცვლილებას

- სასიგნალო მოლეკულებსა (ლიგანდი) და რეცეპტორებს შორის დაკავშირება მაღალ სპეციფიკურია. რეცეპტო-

რის კონფორმაციული ცვლილება ხშირად არის სიგნალის პირველი გარდაქმნა.

- **უჯრედშიდა რეცეპტორები.** უჯრედშიდა რეცეპტორები არიან ციტოპლაზმური ან ბირთვული ცილები. სასიგნალო მოლეკულები, რომლებიც არიან მცირე ან ჰიდროფობული და შეუძლიათ, ადვილად გადალახონ პლაზმური მემბრანა, ამ რეცეპტორებს იყენებენ.
- **პლაზმური მემბრანის რეცეპტორები.** G-ცილასთან დაკავშირებული რეცეპტორი არის მემბრანული რეცეპტორი, რომელიც მუშაობს ციტოპლაზმური G-ცილის დახმარებით. ლიგანდის დაკავშირება ააქტივებს რეცეპტორს, რომელიც შემდეგ ააქტივებს სპეციფიურ G-ცილას, რომელიც ასევე ააქტივებს სხვა ცილას და ასე გადასცემს სიგნალს სასიგნალო გზის გასწვრივ.
- თიროზინკინაზული რეცეპტორები სასიგნალო მოლეკულების დაკავშირებაზე რეაგირებენ დიმერის წარმოქმნით და შემდეგ, დიმერის სხვა სუბერთეულის ციტოპლაზმურ მხარეზე არსებულ თიროზინებზე ფოსფატის ჯგუფების დამატებით. ამის შემდეგ, უჯრედში გადამცემი ცილები შესაძლოა გააქტივდნენ სხვადასხვა ფოსფორილირებულ თიროზინებთან დაკავშირებით, რაც ამ რეცეპტორს მრავალი გზის ერთდროულად ჩართვის საშუალებას აძლევს.
- სპეციფიკური სასიგნალო მოლეკულები იწვევენ მემბრანაში არსებული ლიგანდ-დაჭიშკრული არხების გახსნას ან დახურვას, რითაც არეგულირებენ სპეციფიკური იონების ნაკადს.

კონცეფცია 11.3

ტრანსდუქცია: უჯრედში არსებული მოლეკულური კასკადები სიგნალებს გადასცემენ რეცეპტორებიდან სამიზნე მოლეკულებამდე

- **სიგნალის ტრანსდუქციის გზა.** გზის ყოველ საფეხურზე, სიგნალი გარდაიქმნება სხვადასხვა ფორმაში, ჩვეულებრივ, ცილის კონფორმაციის ცვლით.
- **ცილების ფოსფორილირება და დეფოსფორილირება.** მრავალი სასიგნალო გზა მოიცავს ფოსფორილირების კასკადს, რომელშიც პროტეინკინაზების სერიიდან თითოეული, ფოსფატის ჯგუფს უმატებს მწკრივის მომდევნო წევრს და ააქტივებს მას. ფერმენტი ფოსფატაზები მალევე აშორებენ ფოსფატებს პროტეინკინაზებიდან.
- **მცირე მოლეკულები და იონები, როგორც მეორადი შუამავლები.** მეორადი შუამავლები, როგორებიცაა ციკლური ამფ(ცამფ) და Ca^{2+}, ადვილად დიფუზირდებიან ციტოზოლში და ასე უწყობენ ხელს სიგნალის სწრაფად გავრცელებას. მრავალი G-ცილა ააქტივებს ადენილილ ციკლაზას, რომელიც ატფ-დან წარმოქმნის cAMF-ს. უჯრედები Ca^{2+}-ს მეორად შუამავლად იყენებენ როგორც G-ცილის, ისე თიროზინკინაზულ გზებში. თიროზინკინაზულ გზას შეუძლია ასევე სხვა ორი შუამავლის გამოყენებაც, და 13. 13 იწვევს Ca^{2+}-ის დონის შემდგომ ზრდას.

კონცეფცია 11.4

პასუხი: უჯრედული სასიგნალო გზები ციტოპლაზმურ აქტივობას ან ტრანსკრიფციას არეგულირებენ

- **ციტოპლაზმური და ბირთვული პასუხები.** ციტოპლაზმაში, სასიგნალო გზები არეგულირებენ მაგალითად, ფერმენტთა აქტივობას და ციტოჩონჩხის გადაწყობას. სხვა გზები ტრანსკრიპციის ფაქტორების – ცილების, რომლებიც სპეციფიკურ გენებს ჩართავენ ან გამორთავენ – გააქტივებით არეგულირებენ გენებს.
- **პასუხის ნატიფი რეგულაცია.** სასიგნალო გზის თითოეული კატალიზური ცილა სიგნალს აძლიერებს გზის მომდევნო კომპონენტების მრავალი ასლის გააქტივებით. დისტანციური გზებისთვის, ტოტალური გაძლიერება შესაძლოა იყოს მილიონჯერ ან უფრო მეტად. უჯრედში არსებული ცილების განსაკუთრებული კომბინაცია, უჯრედს მაღალ სპეციფიკურობას ანიჭებს როგორც სიგნალთან, ასევე პასუხთან მიმართებაში. საყრდენი ცილები სიგნალის გადაცემას ეფექტურად ზრდიან. გზის დატოტვა და გადაკვეთა უჯრედს ეხმარება შემოსული სიგნალების კოორდინაციაში. სიგნალის პასუხი სწრაფად მთავრდება ლიგანდის დაკავშირების გაუქმებით.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშეფასება

1. უჯრედული სიგნალის გადასაცემად მრავალ პროტეინკინაზიანი ფოსფორილირების კასკადები იმიტომ არის მოსახერხებელი, რომ:
   ა. აისინი არიან სახეობა სპეციფიკურები;
   ბ. ისინი ყოველთვის უძღვებიან ერთსა და იმავე უჯრედულ პასუხს.;
   გ. ისინი საწყის სიგნალს მრავალჯერ აძლიერებენ.
   დ. დ. ისინი იგერიებენ ფოსფატაზების მავნე ეფექტებს.
   ე. ე. გამოყენებული მოლეკულების რაოდენობა არის მცირე და ფიქსირებული.

2. სასიგნალო მოლეკულის რომელი ტიპის რეცეპტორთან დაკავშირება იწვევს უშუალოდ ანიონების და/ან კათიონების განაწილების ცვლილებას მემბრანის მოპირდაპირე მხარეებზე?
   ა. თიროზინკინაზული რეცეპტორი;
   ბ. G-ცილასთან დაკავშირებული რეცეპტორი;

გ. თიროზინკინაზული რეცეპტორის ფოსფორილირებული დიმერი;
დ. ლიგანდ-დაჭიშკრული იონური არხი;
ე. უჯრედშიდა რეცეპტორი.

3. თიროზინკინაზული რეცეპტორის გააქტივება ყოველთვის ხასიათდება:
ა. დიმერიზაციითა და ფოსფორილირებით;
ბ. I3-ის დაკავშირებით;
გ. ფოსფორილირების კასკადით;
დ. გტფ-ის ჰიდროლიზით;
ე. არხის ცილის კონფორმაციული ცვლილებით;

4. ჩამონათვალიდან ყველაზე მეტად რომელი ადასტურებს, რომ უჯრედის სასიგნალო გზები წარმოიქმნა სიცოცხლის ისტორიის ადრეულ საფეხურზე?
ა. ისინი ნანახია ისეთ „პრიმიტიულ“ უჯრედებში, როგორიცაა საფუარი.
ბ. საფუარის უჯრედები შეწყვილებისთვის სიგნალებს გადასცემენ ერთმანეთს.
გ. შორეულად მონათესავე ორგანიზმების სიგნალის გადამცემი მოლეკულები ერთი და იგივეა.
დ. უჯრედებით სიგნალის გადაცემა შესაძლებელია გრძელ მანძილებზე
ე. სიგნალთა უმეტესობა მიიღება უჯრედის ზედაპირის რეცეპტორებით.

5. რომელმა დაკვირვებამ მიიყვანა სატერლენდი იმ მოსაზრებამდე, რომ ღვიძლის უჯრედებზე ეპინეფრინის მოქმედებისას მონაწილეობას იღებს მეორადი შუამავალი?
ა. ფერმენტული აქტივობა პროპორციული იყო უჯრედებისგან თავისუფალ ექსტრაქტზე დამატებული კალციუმის რაოდენობისა.
ბ. რეცეპტორის შესწავლამ აჩვენა, რომ ეპინეფრინი არის ლიგანდი.
გ. გლიკოგენის დახლეჩა ნანახი იქნა მხოლოდ მაშინ, როცა ეპინეფრინი გამოყენებულ იქნა ინტაქტურ უჯრედებზე.
დ. გლიკოგენის დახლეჩა ნანახი იქნა მაშინ, როცა ერთად იქნა გამოყენებული ეპინეფრინი და გლიკოგენფოსფორილაზა.
ე. ცნობილი იყო, რომ ეპინეფრინს განსხვავებული ეფექტები გააჩნდა განსხვავებული ტიპის უჯრედებზე.

1. ცილის ფოსფორილირება ჩვეულებრივ ჩართულია ყველაფერში, გარდა შემდეგი ჩამოთვლილი პროცესებისა:
ა. უჯრედგარე სასიგნალო მოლეკულით ტრანსკრიფციის რეგულაცია.
ბ. ფერმენტის გააქტივება;
გ. G-ცილასთან დაკავშირებული რეცეპტორის გააქტივება;
დ. თიროზინკინაზული რეცეპტორის გააქტივება;
ე. პროტეინკინაზას მოლეკულის გააქტივება.

7. ქიმიური სიგნალის გაძლიერება მიმდინარეობს, როცა:
ა. პლაზმური მემბრანის რეცეპტორი ააქტივებს -ცილის ზოგიერთ მოლეკულას, სანამ სასიგნალო მოლეკულა მასთან არის დაკავშირებული.
ბ. ცამფ-ის მოლეკულა ააქტივებს პროტეინკინაზას ერთ მოლეკულას, სანამ ამფ-ად გარდაიქმნებოდეს.
გ. ფოსფორილაზასა და ფოსფატაზას აქტიობები დაბალანსებულია.
დ. თიროზინკინაზული რეცეპტორები დიმერიზაციას განიცდიან ლიგანდის დაკავშირების შედეგად.
ე. **ა** და **დ** ერთდროულად როცა მიმდინარეობს.

8. ცხიმში ხსნადი სასიგნალო მოლეკულა, როგორიცაა ტესტოსტერონი, ყველა უჯრედის მემბრანას გადალახავს, მაგრამ მოქმედებს მხოლოდ სამიზნე უჯრედებზე, რადგან:
ა. მხოლოდ სამიზნე უჯრედები ინახავენ დნმ-ის შესაბამის სეგმენტებს.
ბ. უჯრედშიდა რეცეპტორები მხოლოდ სამიზნე უჯრედებშია მოთავსებული.
გ. უჯრედების უმეტესობას არ აქვს საჭირო ქრომოსომა.
დ. მხოლოდ სამიზნე უჯრედები შეიცავენ ტესტოსტერონის გარდამქმნელ ციტოზოლურ ფერმენტებს.
ე. მხოლოდ სამიზნე უჯრედებში შეუძლია ტესტოსტერონს დაიწყოს ფოსფორილირების კასკადი, რომელიც ტრანსკრიფციის ფაქტორის გააქტივებას იწვევს.

9. სიგნალის გადაცემის გზა უჯრედისთვის სასარგებლოა ყველა მომდევნო მიზეზების გამო, გარდა:
ა. ისინი ეხმარებიან უჯრედებს, რეაგირება მოახდინონ სასიგნალო მოლეკულებზე, რომლებიც ძალიან დიდი, ან ძალიან პოლარულია, რათა მათ გადაკვეთონ პლაზმური მემბრანა.
ბ. ისინი განსხვავებულ უჯრედებს აძლევენ იმის საშუალებას, რომ სათანადოდ უპასუხონ ერთსა და იმავე სიგნალს.
გ. ისინი ეხმარებიან უჯრედებს ატფ-ის დახლეჩის შედეგად წარმოქმნილი ფოსფატის გამოყენებაში.
დ. მათ შეუძლიათ სიგნალის გაძლიერება
ე. სასიგნალო გზებში ცვლილებებს შეუძლიათ პასუხის სპეციფიკურობის გაზრდა.

10. განვიხილოთ სასიგნალო გზა: ეპინეფრინი → G-ცილასთან დაკავშირებული რეცეპტორი → G-ცილა → ადენილილ ციკლაზა → cAMF. გამოიცანით მეორადი შუამავალი.
ა. ცამფ; ბ. -ცილა;
გ. გტფ; დ. ადენილილ ციკლაზა;
ე. G-ცილასთან დაკავშირებული რეცეპტორი.

ევოლუციური კავშირი

ამ თავში თქვენ შეისწავლეთ, რომ უჯრედ-უჯრედული სასიგნალო გზა წარმოიშვა სიცოცხლის ისტორიის ადრეულ საფეხურზე. ამას ისიც ადასტურებს, რომ სიგნალის გადაცემის ერთი და იგივე მექანიზმებია ნანახი ნათესაურად საკმაოდ დაშორებულ ორგანიზმებში.მაგრამ რატომ არ წარმოიშვა ზოგიერთი „უკეთესი“ მექანიზმი? სრულიად ახალი სასიგნალო მექანიზმების წარმოშობა ძნელია, თუ არსებული მექანიზმები არის უბრალოდ საკმარისი და ამიტომ შენარჩუნდნენ? მეორე მხრივ, შეუწყობს ხელს ბუნებრივი გადარჩევა უკეთესი სასიგნალო მექანიზმების ევოლუციას, თუ არსებული მექანიზმები არის ადეკვატური და ეფექტური? რატომ კი ან არა?

მეცნიერული კვლევა

ეპინეფრინი ახდენს იმ სასიგნალო გზის ინიცირებას, რომელიც მოიცავს ციკლური ამფ-ის (ცამფ) წარმოქმნას და იწვევს გლიკოგენის უჯრედის ძირითად ენერგეტიკულ წყაროდ, გლუკოზად დაშლას. მაგრამ გლიკოგენის დაშლა ფაქტიურად მხოლოდ ნაწილია ეპინეფრინის მიერ გამოწვეული „ბრძოლა-თუ-გაქცევა პასუხისა”; ორგანიზმზე მისი მთელი ეფექტი მოიცავს გულის აჩქარებას და აქტიურობას, ასევე ენერგიის წვას. ცნობილია, რომ კოფეინი ცამფ ფოსფოდიესტერაზას აქტივობის ბლოკირებას ახდენს, გამოიცანით მექანიზმი, რომლითაც კოფეინის მიღება იწვევს გაძლიერებულ აქტივობას და უძილობას.

კვლევა ***როგორ ურთიერთობენ უჯრედები ერთმანეთთან?***

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

არსებობს მოსაზრება, რომ დაბერების პროცესი უჯრედულ დონეზე იწყება. უჯრედის რამდენჯერმე გაყოფის შედეგად წარმოშობილი ცვლილებების გამო, უჯრედს ეკარგება ზრდის ფაქტორებსა და სხვა ქიმიურ სიგნალებზე პასუხის უნარი. დაბერებასთან დაკავშირებული კვლევების უმეტესობა მიმართულია ასეთი დანაკარგების გაგებისკენ, მისი ძირითადი მიზანია ადამიანის სიცოცხლის ხანგრძლივობის მნიშვნელოვნად გაზრდა. მიუხედავად ამისა, ყველა არ ეთანხმება, რომ ეს არის სასურველი მიზანი. თუკი სიცოცხლის ალბათობა ბევრად გაიზრდება, როგორი იქნება სოციალური და ეკოლოგიური შედეგები? როგორ გავართმევთ ჩვენ მათ თავს?

12 უჯრედის სასიცოცხლო ციკლი



▲ *სურათი 12.1* ***ქრომოსომები გაყოფის პროცესში მყოფ უჯრედში***

ძირითადი კონცეფციები

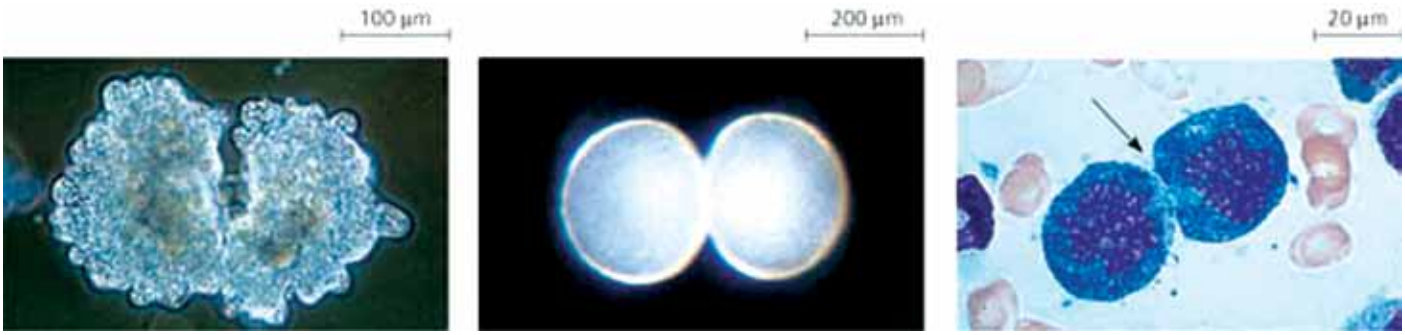
12.1 **უჯრედის დაყოფა გენეტიკურად იდენტურ შვილეულ უჯრედებად**
12.2 **მიტოზისა და ინტერფაზის მონაცვლეობა უჯრედის სასიცოცხლო სასიცოცხლო ციკლში.**
12.3 **უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის რეგულაციის მოლეკულური კონტროლი**

შესავალი

უჯრედის გამრავლების მნიშვნელობა

ორგანიზის უნარი, წარმოქმნას თავისი მსგავსი, არის ერთ-ერთი თვისება, რომელიც ყველაზე მეტად განასხვავებს ცოცხალ ორგანიზმს არაცოცხალი მატერიისაგან. კვლავწარმოქმნის ამ უნიკალურ თვისებას, როგორც ყოველ ბიოლოგიურ ფუნქციას, აქვს უჯრედული საწყისი. გერმანელმა ექიმმა რუდოლფ ვირხოვმა სწორედ ეს დებულება დაუდო საფუძვლად თავის თეორიას 1855 წელს: , „იქ, სადაც არსებობს ცოცხალი უჯრედი, უნდა ყოფილიყო წინამორბედი უჯრედი, სწორედ ისე, როგორც ცხოველი წარმოიქმნება მხოლოდ ცხოველისაგან და მცენარე მხოლოდ მცენარისაგან“. მან ეს თეორია მიუსადაგა ლათინურ აქსიომას — „Omnis cellula e cellula,“ რაც ნიშნავს „ყოველი უჯრედი უჯრედისაგან„. სიცოცხლის უწყვეტობა (განგრძობადობა) დამყარებულია უჯრედის გამრავლების უნარზე ანუ უჯრედის გაყოფაზე. ცხოველური უჯრედის ქრომოსომების ფლუორესცენციული მიკროგრაფიის სერია **სურათზე 12.1** (ქვედა მარცხენა კუთხიდან მარჯვენა კუთხისკენ) გვიჩვენებს როგორ წარმოიქმნება ერთი უჯრედიდან ორი.

უჯრედის გაყოფა რამდენიმე მნიშვნელოვან როლს ასრულებს ორგანიზმის ცხოველქმედების პროცესში. როდესაც ამებას მსგავსი ერთუჯრედიანი ორგანიზმი იყოფა და იძლევა ორმაგ შთამომავლობას, ამგზით წარმოიქმნება დამოუკიდებელი ორგანიზმი **(სურათი 12.2-ა)**. უჯრედების უფრო მასშტაბურმა გამრავლებამ შესაძლოა წარმოქმნას ზოგიერთი მრავალუჯრედიანი ორგანიზმის შთამომავლობა (მაგალითად, მცენარეებისა, რომლებიც კალმით მრავლდებიან).ორგანიზმები, რომლებიც მრავლდებიან სქსობრივი გზით, შესაძლებელია განვითარდნენ ერთადერთი უჯრედიდან – განაყოფიერებული კვერცხუჯრედიდან ანუ ზიგოტადან უჯრე-



ა. *გამრავლება. ამება — ერთუჯრედიანი ეუკარიოტი, იყოფა ორ უჯრედად. ყოველი ახალი უჯრედი იქნება ახალი დამოუკიდებელი ორგანიზმი (სინათლის მიკროსკოპით მიღებული გამოსახულება)*

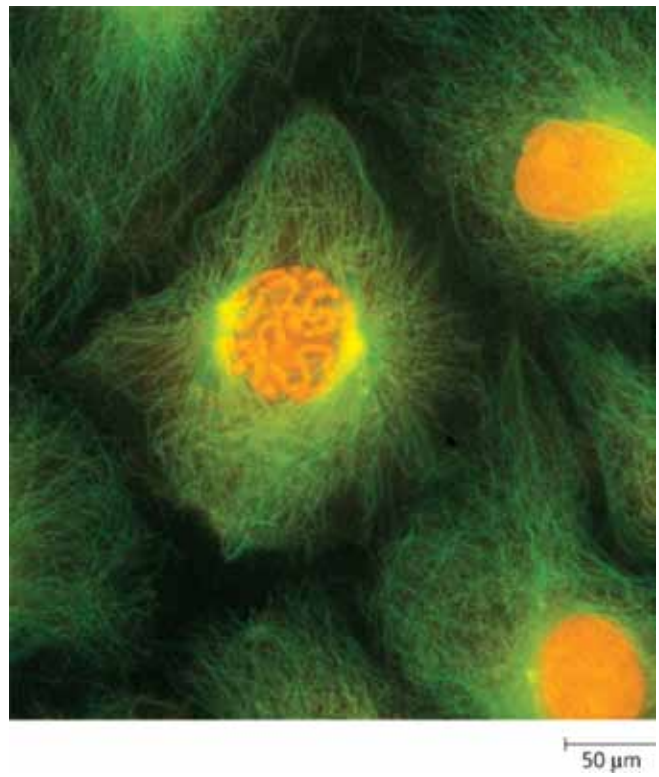
ბ. *ზრდა და განვითარება. ეს მიკროგრაფია გვაჩვენებს ზღვის ბრტყელი ვერსკკლავის ემბრიონის განაყოფიერებული კვერცხუჯრედის გაყოფას ორ უჯრედად, განაყოფიერებიდან ხანმოკლე პერიოდში (სინათლის მიკროსკოპია)*

გ. *ქსოვილების განახლება. ეს, გაყოფის მდგომარეობაში მყოფი ძვლის ტვინის უჯრედები (მინიშნებულია ისრით) წარმოქმნიან სისხლის ახალ უჯრედებს (სინათლის მიკროსკოპია)*

▲ *სურათი 12.2* ***უჯრედის გაყოფა***

დის გაყოფითაც. (სურათი 12.2-ბ). მას შემდეგ, რაც ორგანიზმი მიაღწევს ზრდასრულ მდგომარეობას, უჯრედი აგრძელებს ფუნქციონირებას ცხოველქმედების პროცესში ბუნებრივი გზით დაღუპული ან შემთხვევით დაზიანებული უჯრედების განახლებისა და აღდგენისათვის. მაგალითად, უჯრედების დაყოფის შედეგად, თქვენს ძვლის ტვინში განუწყვეტივ წარმოიქმნება სისხლის ახალი უჯრედები (სურათი 12.2-გ).

უჯრედის გამრავლების პროცესი მისი სასიცოცხლო ციკლის განუყოფელი ნაწილია. უჯრედის სიცოცხლის ხანგრძლივობა განისაზღვრება პერიოდით დედისეული უჯრედის გაყოფის შედეგად მისი წარმოქმნიდან ორ შვილეულ უჯრედად გაყოფამდე. უჯრედის გამრავლების ძირითადი ფუნქციაა იდენტური გენეტიკური მასალის გადაცემა უჯრედული შთამომავლობისათვის. ამ თავში თქვენ შეისწავლით, როგორ ნაწილდება იდენტური გენეტიკური მასალა შვილეულ უჯრედებში უჯრედის გაყოფისას. უჯრედის გამრავლების მექანიზმის შესწავლის შემდეგ გაეცნობით მართვის მოლეკულურ სისტემას, რომელიც არეგულირებს უჯრედის სასიცოცხლო ციკლს და იმას, რა ხდება, როცა მართვის სისტემა არ ფუნქციონირებს გამართულად, რადგან უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის რეგულირება ან მისი დარღვევა გადამწყვეტ როლს ასრულებს კიბოს განვითარებაში. უჯრედის ბიოლოგიის ეს ასპექტი აქტიური კვლევის საგანია.



▲ *სურათი 12.3* ***ეუკარიოტული ქრომოსომები.*** *მიკროგრამის ცენტრში — ჩანთოსანი ვირთაგვას ეპითელურ უჯრედებში ჩანს ხილული ქრომოსომები (შეფერილია ნარინჯისფრად). უჯრედი ემზადება გაყოფისთვის.*

კონცეფცია 12.1

უჯრედის დაყოფა გენეტიკურად იდენტურ შვილეულ უჯრედებად

ისეთი რთული ორგანიზაციის მქონე სისტემის წარმოქმნა, როგორიც უჯრედია, შეუძლებელია უბრალოდ შუაში გადაჭრით; უჯრედი არ არის საპნის ბუშტი, რომელიც იზრდება და შემდეგ მარტივად იყოფა ორად. უჯრედის გამრავლება გულისხმობს გენეტიკური მასალის — ᲓᲜᲛ-ის იდენტურად განაწილებას ორ შვილეულ უჯრედს შორის. ყველაზე მნიშვნელოვანი, უჯრედის გაყოფისას არის სიზუსტე, რომლითაც გადაეცემა ᲓᲜᲛ უჯრედის ერთი გენერაციიდან მეორეს. უჯრედი, რომელიც იყოფა, ქმნის თავისი ᲓᲜᲛ-ის ასლს, ათავსებს ორ იდენტურ ასლს უჯრედის საპირისპირო ბოლოებში და მხოლოდ ამის შემდეგ იყოფა შვილეულ უჯრედებად.

გენეტიკური მასალის უჯრედული ორგანიზაცია

უჯრედში არსებული ᲓᲜᲛ არის გენეტიკური ინფორმაცია, რომელსაც **გენომი** ეწოდება. მიუხედავად იმისა, რომ პროკარიოტული გენომი ხშირად ᲓᲜᲛ-ის ერთი გრძელი მოლეკულაა, ეუკარიოტული გენომი, ჩვეულებრივ, შედგება ᲓᲜᲛ-ის მრავალი მოლეკულისაგან. ეუკარიოტულ უჯრედში ᲓᲜᲛ-ის მოლეკულათა საერთო სიგრძე ძალიან დიდია. ადამიანის ტიპური უჯრედის ᲓᲜᲛ-ის სიგრძე დაახლოებით 2 მეტრია, რაც 250 000-ჯერ მეტია უჯრედის დიამეტრზე. და მაინც, სანამ უჯრედი გაიყოფა, უნდა შეიქმნას მთელი არსებული ᲓᲜᲛ-ის ასლი; შემდეგ ორი დამოუკიდებელი ასლი გაიყოს ისე, რომ თითოეულისრული გენომით დაკომპლექტებული.

შვილეული უჯრედი აღმოჩნდეს ასეთი დიდი რაოდენობით ᲓᲜᲛ-ის გაორმაგება და განაწილება ექვემდებარება დაკვირვებას, რადგან ᲓᲜᲛ-ის მოლეკულები მოთავსებულია ქრომოსომებში (ბერძნულიდან: chroma — ფერი, soma — სხეული), რომელთაც ასე ეწოდათ უნარის გამო, შეიღებონ მიკროსკოპიაში გამოყენებული გარკვეული საღებავებით (სურათი 12.3). ყოველ ეუკარიოტულ სახეობას თითოეული უჯრედის ბირთვში აქვს **ქრომოსომების** მისთვის დამახასიათებელი რაოდენობა. მაგალითად, ადამიანის ყოველი **სომატური უჯრედი** (მთელი სხეულის უჯრედები, რეპროდუქციული უჯრედების გარდა) შეიცავს 46 ქრომოსომას — 23 ქრომოსომისაგან შემდგარ ორ კომპლექტს — მემკვიდრეობით მიღებულს თითოეული მშობლისგან. რეპროდუქციულ უჯრედებს ანუ გამეტებს – სპერმატოზოიდებსა და კვერცხუჯრედებს აქვს სომატური უჯრედების ქრომოსომების რაოდენობის ნახევარი ანუ ერთი კომპლექტი, ადამიანის შემთხვევაში — 23 ქრომოსომა.

ეუკარიოტული ქრომოსომა შედგება **ქრომატინისაგან** — ᲓᲜᲛ-ის კომპლექტისა და მასთან დაკავშირებული ცილის მოლეკულებისაგან. ყოველი ცალკეული ქრომოსომა შეიცავს ᲓᲜᲛ-ის ერთ ძალიან გრძელ, სწორხაზოვან მოლეკულას, რომელიც რამდენიმე ასეულიდან რამოდენიმე ათასამდე გენის — ორგანიზმის მემკვიდრეობითი ნიშნების განმსაზღვრელი ერთეულის — მატარებელია. თანმხლები ცილის მოლეკულები ემსახურება ქრომოსომის სტრუქტურის შექმნასა და გენების აქტივობაზე კონტროლის განხორციელებას.

ქრომოსომების განაწილება უჯრედის გაყოფის პროცესში

როდესაც უჯრედი არ იყოფა ან მხოლოდ აორმაგებს ᲓᲜᲛ-ს და ემზადება გაყოფისთვის, ყოველი ქრომოსომას აქვს გრძელი გაშლილი ქრომატინის ძაფების ფორმა. მაგრამ ᲓᲜᲛ-ის დუბლირების შემდეგ ქრომოსომები იკუმშება: ქრომატინის ყოველი ძაფი მჭიდროდ იხვევა და იკვრება. ქრომოსომები იმდენად მოკლდება და სქელდება, რომ შესაძლებელია მათი სინათლის მიკროსკოპით დანახვა.

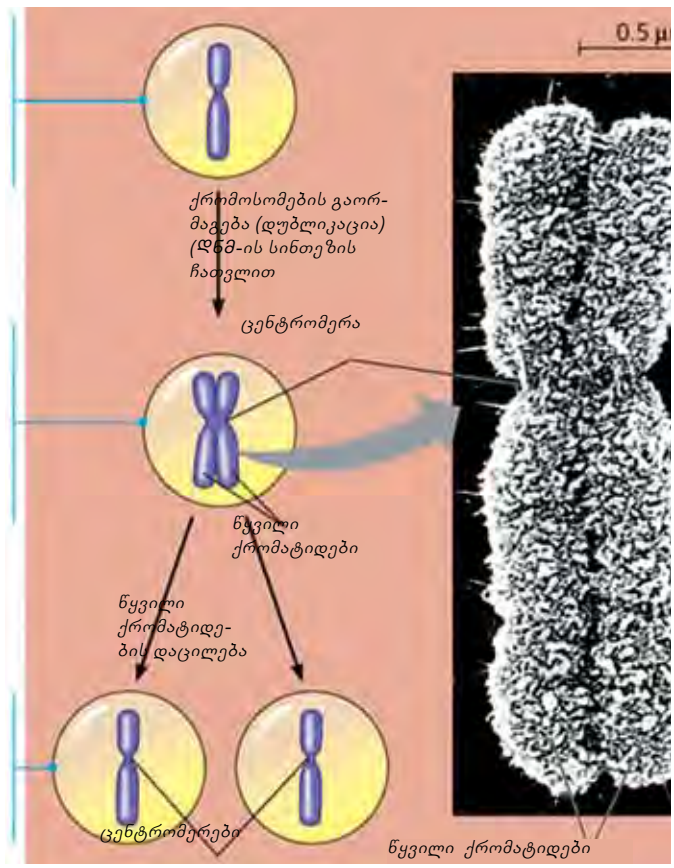
ყოველი გაორმაგებული ქრომოსომა შედგება **ტყუპი ქრომატიდისაგან**. ორივე ქრომატიდი, რომელთაგან თითოეული შეიცავს ᲓᲜᲛ-ის იდენტურ მოლეკულას, მთელ სიგრძეზე მიწებებულია ცილის მოლეკულებთან. გაორმაგებული ქრომოსომის შეკუმშული ფორმა შევიწროებულია განსაკუთრებულ ადგილას, რომელსაც **ცენტრომერა** ეწოდება. აქ ორი ქრომატიდი განსაკუთრებით მჭიდროდაა მიერთებული **(სურათი 12.4)**. მოგვიანებით, უჯრედის გაყოფის პროცესში ყოველი გაორმაგებული ქრომოსომიდან გამოიყოფა ორი ტყუპი ქრომატიდი და გადაადგილდება ორ ახალ ბრთვში, უჯრედის საპირისპირო ბოლოებში. უკვე გაყოფილი ტყუპი ქრომატიდი განიხილება, როგორც დამოუკიდებელი ქრომოსომა. ამგვარად, თითოეული ახალი ბირთვი ღებულობს დედისეული უჯრედის პირველადი ქრომოსომების ნაკრების იდენტურ კომპლექტს. უჯრედის გაყოფა — **მიტოზი**, ჩვეულებრივ, დაუყოვნებლივ მოსდევს **ციტოკინეზს** — ციტოპლაზმის გაყოფას. ერთი უჯრედის ნაცვლად ჩნდება ორი, თითოეული — დედისეული უჯრედის გენეტიკური ეკვივალენტი.

როგორ შეიცვლება ქრომოსომების რაოდენობას, თუ მივყვებით ადამიანის სასიცოცხლო ციკლს თაობიდან თაობამ-

ეუკარიოტულ უჯრედს აქვს მრავალი ქრომოსომა, ერთ-ერთი მათგანი წარმოდგენილია აქ. გაორმაგებამდე ყოველი ქრომოსომა ერთი ᲓᲜᲛ მოლეკულას შეიცავს.

გაორმაგებული ქრომოსომა შედგება ორი ქრომატიდისაგან (ტყუპი ქრომატიდები), რომლებიც დაკავშირებულნია ცენტრომერაში. თითოეული ქრომატიდი შეიცავს ᲓᲜᲛ -ს მოლეკულის ერთ ასლს.

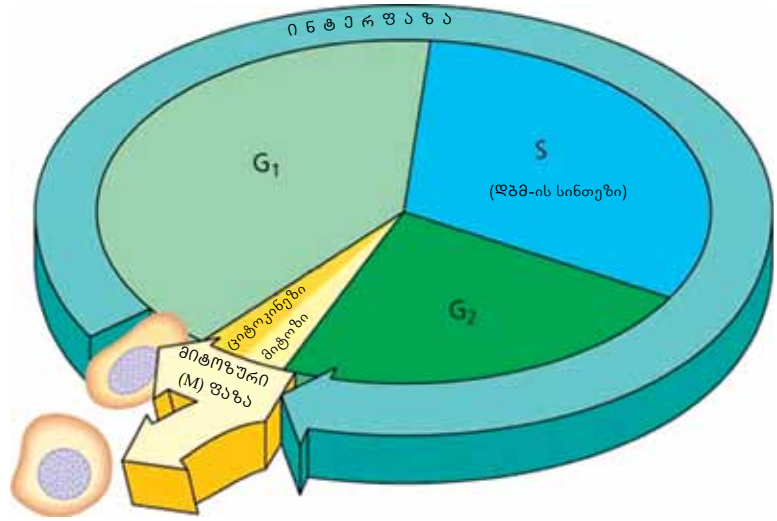
მექანიკური პროცესების მეშვეობით ხდება ტყუპი ქრომატიდების დაცილება და ორ შვილეულ უჯრედში განაწილება.



▲ *სურათი 12.4* ***ქრომოსომების გაორმაგება და განაწილება უჯრედის გაყოფის პროცესში.*** *გაყოფისათვის მომზადების პერიოდში ეუკარიოტული უჯრედი აორმაგებს თავის ყოველ ქრომოსომას. მიკროგრამაზე ნაჩვენებია ადამიანის გაორმაგებული ქრომოსომა (მასკანირებელი ელექტრონული მიკროსკოპი (SEM). თითოეული ქრომოსომის ასლი უჯრედის გაყოფის პროცესში ნაწილდება ორ შვილეულ უჯრედს შორის. ჩვეულებრივ, ქრომოსომები ძლიერ შემჭიდროვებული სახით, როგორც აქ არის ნაჩვენები, არსებობენ მხოლოდ უჯრედის გაყოფის პროცესში; სურათის თავსა და ბოლოში ქრომოსომები შემჭიდროვებული სახით მოცემულია მხოლოდ თვალსაჩინოების მიზნით.*

დე? თქვენ მემკვიდრეობით გერგოთ 46 ქრომოსომა — 23 ქრომოსომისაგან შემდგარი კომპლექტი თითოეული მშობლისგან. ისინი გაერთიანდნენ ერთი უჯრედის ბირთვში, როდესაც მამის სპერმატოზოიდი შეერწყა დედის კვერცხუჯრედს და წარმოქმნა განაყოფიერებული კვერცხუჯრედი ანუ ზიგოტა. მიტოზისა და ციტოკინეზის მეშვეობით ახლა 200 ტრილიონი სომატური უჯრედი ქმნის თქვენს სხეულს და იგივე პროცესები აგრძელებს ახალი უჯრედების წარმოქმნას დაზიანებული ან დაღუპული უჯრედების შესაცვლელად. ამისგან განსხვავებით, თქვენ წარმოქმნით გამეტებს — კვერცხუჯრედებს ან სპერმატოზოიდებს — უჯრედების გამრავლების ნაირსახეობით, რომელსაც **მეიოზი** ეწოდება და წარმოქმნის დედისეული უჯრედის არაიდენტურ შვილეულ უჯრედებს ქრომოსომების მხოლოდ ერთი — 23 ქრომოსომიანი ნაკრებით. მეიოზი აღინიშნება მხოლოდ თქვენს გონადებში (საკვერცხეებსა და სათესლე ჯირკვლებში). ადამიანების ყოველ თაობაში მეიოზი

ყოფს ქრომოსომების რაოდენობას 46-დან (ქრომოსომების ორი ნაკრები) 23-ად (ერთი ნაკრები). განაყოფიერება აერთებს ორ გამეტას და აღადგენს ქრომოსომების პირვანდელ რაოდენობას — 46-ს, მიტოზი კი ინარჩუნებს ამ რაოდენობას ახალი ინდივიდის ყოველი სომატური უჯრედის ბირთვში. მე-13 თავში უფრო დაწვრილებით შევისწავლით მეიოზის როლს გამრავლებასა და მემკვიდრეობითობაში. ამ თავის ბოლოს კი ყურადღებას გავამახვილებთ მიტოზსა და უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის დანარჩენ საკითხებზე.



▲ *სურათი 12.5* ***უჯრედის სასიცოცხლო ციკლი.*** *გაყოფის პროცესში მყოფ უჯრედში მიტოზის ფაზა (M) ენაცვლება ინტერფაზას — ზრდის პერიოდს. ინტერფაზის პირველი ნაწილს — G-ს მოსდევს S ფაზა, როდესაც ქრომოსომები ორმაგდება; ინტერფაზის ბოლო ნაწილს G_2 ეწოდება. M ფაზაში მიტოზი ყოფს ბირთვს და ანაწილებს მის ქრომოსომებს შვილეულ ბირთვებში; ციტოკინეზი ყოფს ციტოპლაზმას და წარმოქმნის ორ შვილეულ უჯრედს.*

კონცეფცია ცოცხი 12.1

1. განაყოფიერებული კვერცხუჯრედის — ზიგოტას დაყოფის ხუთი ციკლი წარმოშობს ადრეულ ემბრიონს. რამდენი უჯრედია ასეთ ემბრიონში?
2. რამდენი ქრომატიდია გაორმაგრბულ ქრომოსომაში?
3. ქათმის სომატურ უჯრედებში 78 ქრომოსომაა. რამდენ ქრომოსომას ღებულობს ის თითოეული მშობლისაგან? რამდენ ქრომოსომას შეიცავს ქათმის ყოველი გამეტა? რამდენი ქრომოსომა იქნება ქათმის შამომავლობის ყოველ სომატურ უჯრედში? რამდენი ქრომოსომაა თითოეულ „კომპლექტში“?

კონცეფცია 12.2

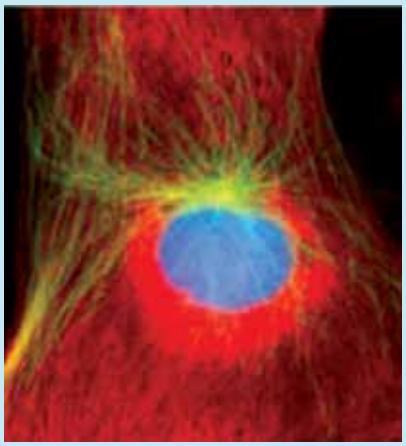
მიტოზისა და ინტერფაზის მონაცვლეობა უჯრედის სასიცოცხლო ციკლში

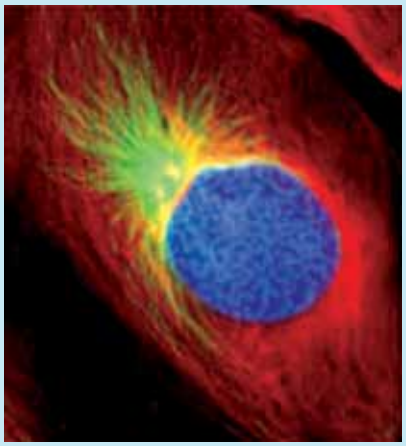
1882 წელს გერმანელმა ანატომმა ვალტერ ფლემინგმა აღმოაჩინა საღებავები, რომლებიც საშუალებას აძლევდა პირველად პრაქტიკაში დაკვირვებოდა ქრომოსომების ქცევას მიტოზისა და ციტოკინეზის დროს (ფაქტობრივად, ფლემინგმა შემოიღო ტერმინები „*მიტოზი*„ და „*ქრომატინი*„). ფლემინგს მიაჩნდა, რომ ერთი გაყოფიდან მეორე გაყოფამდე შუალედში უჯრედის მხოლოდ იზრდებოდა ზომაში, დღეს კი ჩვენთვის ცნობილია, რომ უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის ამ სტადიაში აღინიშნება მრავალი მნიშვნელოვანი მოვლენა.

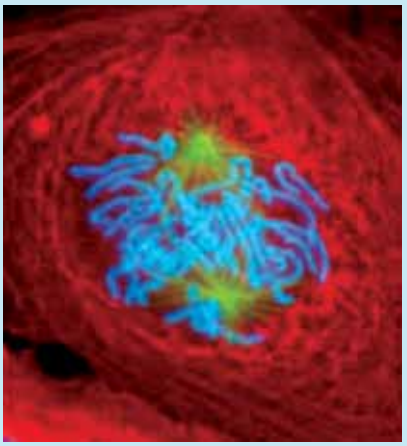
უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის ფაზები

მიტოზი უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის მხოლოდ ერთი ნაწილია **(სურათი 12.5)**. მიტოზის (M) ფაზა, რომელიც მოცავს მიტოზსა და ციტოკინეზს, უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის ყველაზე მოკლე ნაწილია. უჯრედის გაყოფის მიტოზური ფაზა მონაცვლეობს ბევრად უფრო გრძელ პერიოდთან, რომელსაც **ინტერფაზა** ეწოდება და უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის ხანგრძლივობის 90%-ს შეადგენს. სწორედ ინტერფაზის პერიოდში მიმდინარეობს ქრომოსომების ზრდა და გაორმაგება უჯრედის გაყოფისათვის მოსამზადებლად. იტერფაზა შეიძლება დავყოთ რამდენიმე ქვეფაზად: G_1 **ფაზა** (პირველი ინტერვალი – „first gap“), S **ფაზა**, და G_2 **ფაზა** (მეორე ინტერვალი – „second gap“). სამივე ქვეფაზის განმავლობაში უჯრედი იზრდება ზომაში, მიმდინარეობს ისეთი ცილებისა და ციტოპლაზმის ორგანელების სინთეზი, როგორიცაა მიტოქონდრიები, ენდოპლაზმური ბადე (რეტიკულუმი). ქრო-

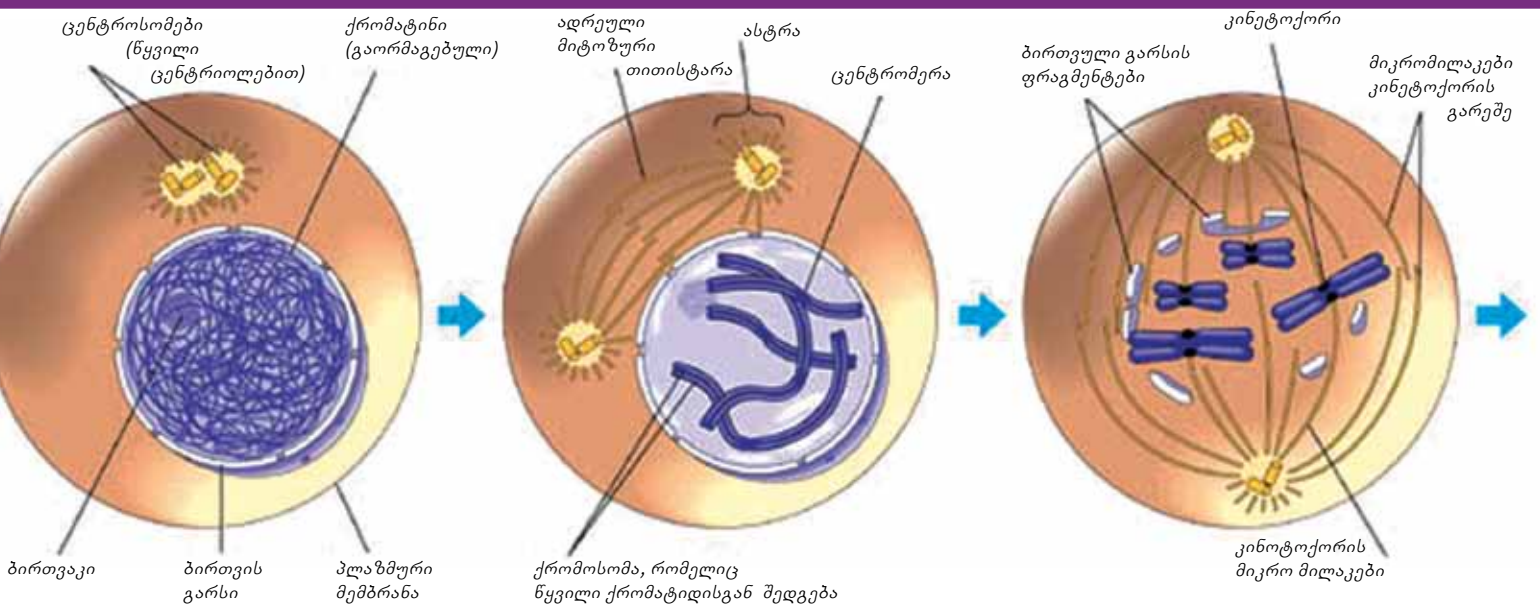
სურათი 12.6
ცხოველურ უჯრედში მიტოზური გაყოფის ანალიზი







ინტერფაზა – G2 | პროფაზა | პრომეტაფაზა



ინტერფაზა – G2

- ბირთვი შემოსაზღვრულია ბირთვის გარსით
- ბირთვი შეიცავს ერთ ან მეტ ბირთვაკს (ნუკლეოლს)
- ერთი ცენტროსომის გაორმაგების შედეგად წარმოიქმნება
- ორი ცენტროსომა
- ცხოველურ უჯრედში ყოველი ცენტროსომა შეიცავს
- ორ ცენტრიოლს
- S ფაზაში გაორმაგებული ქრომოსომები არ ჩანს ცალცალკე,
- რადგან ჯერ არ არის შემჭიდროებული.

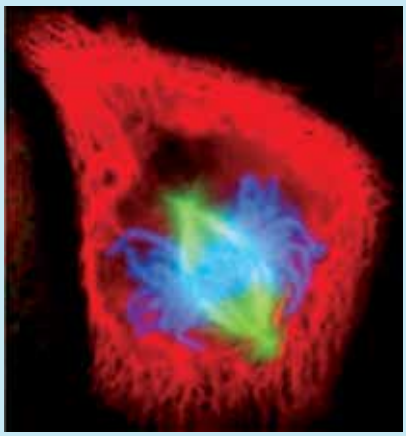
პროფაზა

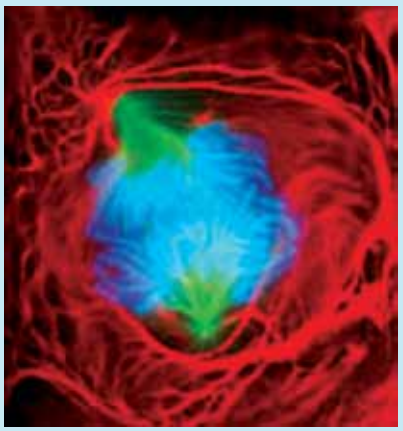
- ქრომატინის ძაფები მჭიდროდ იხვევა, მსხვილდება ცალკეულ ქრომოსომებად და სინათლის მიკროსკოპისათვის ხილული ხდება.
- ნუკლეოლები ერთმანეთს შორდება
- ყოველი გაორმაგებული ქრომოსომა წარმოდგენილია, როგორც ერთმანეთთან დაკავშირებული ტყუპი ქრომატიდი.

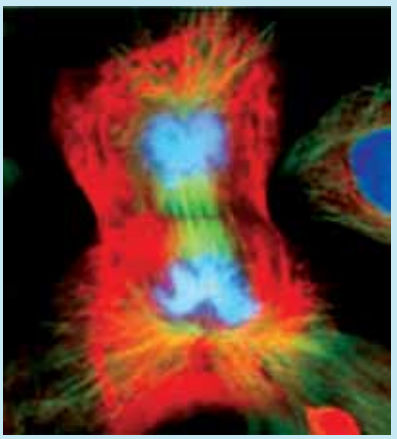
პრომეტაფაზა

- ბირთვის გარსი იშლება
- თითისტარას მიკრომილაკებს შეუძლია შეიჭრას ბირთვის მიდამოში და დაუკავშირდეს ქრომოსომებს, რომლებიც კიდევ უფრო შემჭიდროებულია
- მიკრომილაკები გადაჭიმულია ცენტროსომებიდან უჯრედის ცენტრისკენ
- ქრომოსომის ორივე ქრომატიდს აქვს კინეტოქორი, ცენტრომერაზე განლაგებული სპეციალური ცილოვანი სტრუქტურა
- ზოგიერთი მიკრომილაკი უკავშირდება კინეტოქორებს და ქმნის „კინეტოქორის მიკრომილაკებს“; ისინი უბიძგებენ ქრომოსომებს წინ და უკან
- ჩამოყალიბებას იწყებს მიტოზური თიტისტარა. ის შედგება ცენტროსომებისა და მათგან გადმოჭიმული მიკრომილაკებისაგან. მოკლე რადიალურ მიკრომი ლაკებს, რომლებიც ცენტროსომებიდან გამოდის „ვარსკვლავს“ უწოდებენ
- ცენტროსომები გადაადგილდებიან ერთმანეთის საპირისპიროდ, სავარაუდოა, მათ შორის გაჭიმული მიკრომილაკების დაგრძელების შედეგად
- თითისტარას მოპირდაპირე პოლუსებიდან გამომავალი კინეტოქორებთან შეუკავშირებელი მიკრომილაკები ურთიერთქმედებენ.

სინათლის მიკროგრაფიაზე წარმოდგენილია ტრიტონის ფილტვის უჯრედის გაყოფა, რომელსაც აქვს 22 ქრომოსომა სომატურ უჯრედში (ქრომოსომები შეფერილია ცისფრად, მიკრომილაკები მწვანედ, შუალედური ბოჭკოები – წითლად). გამარტივებისათვის სქემებზე ნაჩვენებია მხოლოდ 4 ქრომოსომა.



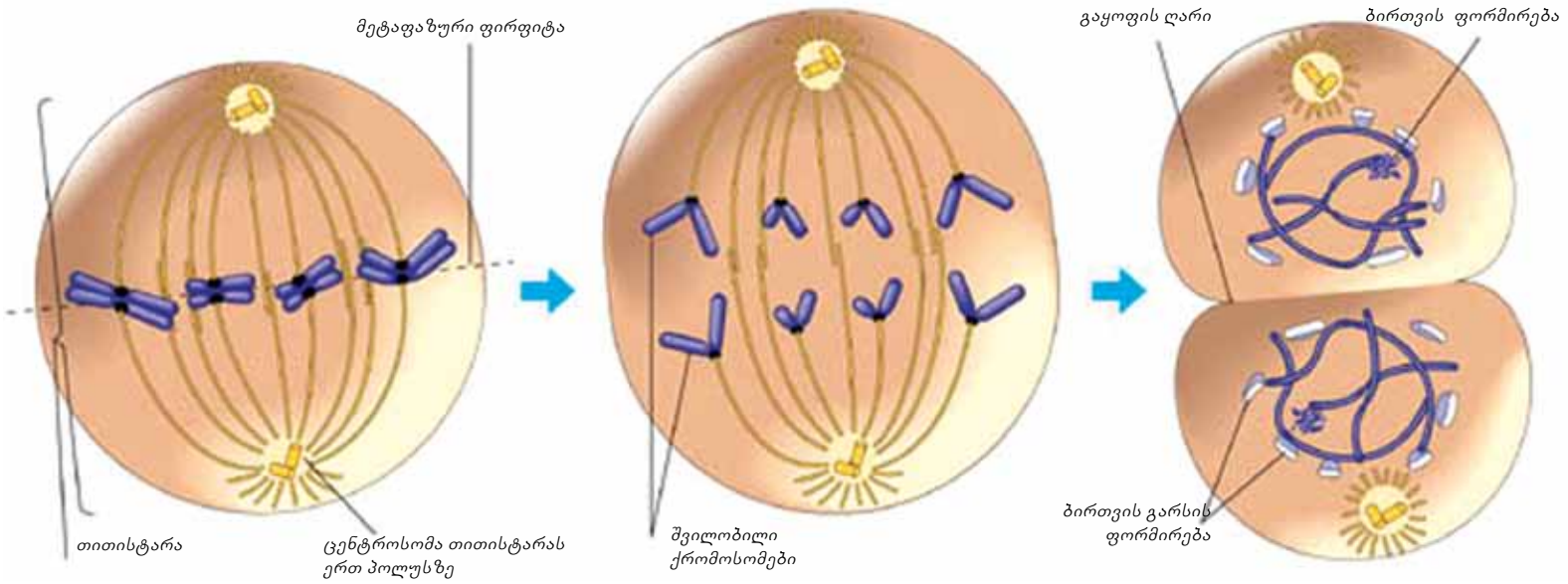




ინტერფაზა

ანაფაზა

ტელეფაზა და ციტოკინეზი



მეტაფაზა

- მეტაფაზა მიტოზის ყველაზე ხანგრძლივი სტადიაა; გრძელდება დაახლოებით 20 წუთის განმავლობაში
- ცენტროსომები უჯრედის საპირისპირო ბოლოებშია განლაგებული
- ქრომოსომები თავმოყრილია მეტაფაზურ ფირფიტაზე – წარმოსახვით სიბრტყეში, რომელიც თანაბრადაა დაშორებული თიტისტარს ორივე პოლუსიდან. ქრომოსომების ცენტრომერები განლაგებულია მეტაფაზურ ფირფიტაზე
- ყოველი ქრომოსომის ტყუპი ქრომატიდის კინეტოქორი მიმაგრებულია თიტისტარს მოპირდაპირე პოლუსიდან გამოსული კინეტოქორის მიკრომილაკთან
- მიკრომილაკების კომპლექსს თითისტარ ეწოდება, თავისი ორმხრივწამახვილებული შესახედაობის გამო.

ანაფაზა

- ანაფაზა მიტოზის ყველაზე მოკლე სტადიაა; გრძელდება სულ რამოდენიმე წუთი
- ანაფაზა იწყება როდესაც ტყუპი ქრომატიდები უეცრად იწყებენ განცალკევებას. ამგვარად თითოეული ქრომატიდი ხდება დამოუკიდებელი ქრომოსომა
- ყოველი წყვილიდან, ცალკეული ქრომოსომა იწყებს გადაადგილებას უჯრედის საპირისპირო ბოლოებისკენ, რამდენადაც მოკლდება მათი კინეტოქორების მიკრომილაკები. რადგან მიკრომილაკები მიმაგრებილია ცენტრომერებზე, ქრომოსომები გადაადგილდებიან ცენტრომერებით წინ (დაახლოებით 1 მიკრომეტრი/წუთში სიჩქარით)
- უჯრედი მატულობს სიგრძეში, კინეტოქორებთან დაუკავშირებელი მიკრომილაკების დარძელების გამო
- ანაფაზის დასასრულისათვის უჯრედის ორივე ბოლოში არის ქრომოსომების სრული და ევივალენტური კომპლექტი.

ტელოფაზა

- უჯრედში იწყებს ჩამოყალიბებას ორი შვილეული ბირთვი
- ბირთვის გარსი ყალიბდება დედისეული ბირთვის ფრაგმენტებისა და ენდომემბრანული სისტემის სხვა კომპონენტებისაგან
- ქრომოსომები აღარ არის მჭიდროდ დახვეული
- მიტოზი – ერთი ბირთვის გაყოფა ორ გენეტიკურად იდენტურ ბირთვად – ამით დასრულებულია

ციტოკინეზი

- ციტოპლაზმის გაყოფა, ჩვეულებრივ, კარგადაა გამოხატული ტელოფაზის მოგვიანებით სტადიაში, ამდენად, ორი შვილეული უჯრედი ჩნდება მიტოზის დამთავრებისთანავე მოკლე დროში
- ცხოველურ უჯრედებში ციტოკინეზი ვლინდება გაყოფის ღარის ჩამოყალიბებით, რომელიც ყოფს უჯრედს შუაზე

მოსომების გაორმაგება ხდება მხოლოდ S ფაზის განმავლობაში (ᲓᲜᲛ-ის სინთეზს განვიხილავთ მე-16 თავში). ამგვარად, უჯრედი მატულობს ზომაში (G_1), აგრძელებს ზრდას, რამდენადაც აორმაგებს ქრომოსომებს (S), კვლავ იზრდება მანამდე ვიდრე ამთავრებს უჯრედის გაყოფისათვის მზადებას (G_2) და იყოფა (M). შემდგომ ციკლს შვილეული უჯრედები იმეორებენ.

ადამიანის უჯრედების გაყოფის ერთი ციკლი 24 საათი მიმდინარეობს. აქედან M ფაზა 1 საათზე ნაკლებ ხანს, S ფაზა კი 10-12 საათი გრძელდება. დანარჩენი დრო განაწილებულია G_1 და G_2 ფაზებს შორის. ჩვეულებრივ, G_1 ფაზა 4-6, ხოლო G_2 ფაზა 5-6 საათი გრძელდება. G_1 ფაზის ხანგრძლივობა სხვადასხვა ტიპის უჯრედებში შესაძლოა მეტად განსხვავებული იყოს.

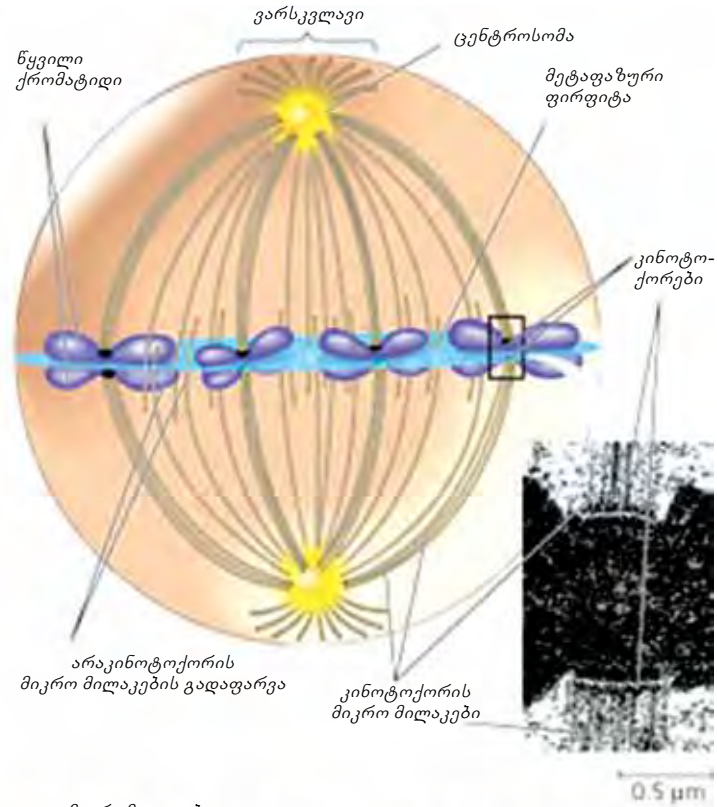
გაყოფის პროცესში უჯრედის ცხოველქმედებაზე დაკვირვების შენელებული ფირები მიტოზს წარმოგვიდგენს, როგორც ცვლილებათა უწყვეტ ჯაჭვს. მაგრამ აღწერისთვის პირობითად მიტოზი იყოფა ხუთ სტადიად, ესენია: **პროფაზა, პრომეტაფაზა, მეტაფაზა, ანაფაზა და ტელოფაზა**. ციტოკინეზი ერთვის ბოლო ქვეფაზებს და ასრულებს მიტოზს. შემდეგ გვერდებზე 12.6 სურათზე ასახულია ეს ფაზები ცხოველურ უჯრედში. შემდეგ ორ პარაგრაფზე გადასვლამდე, სადაც დაწვრილებით იქნება განხილული მიტოზი და ციტოკინეზი, დარწმუნდით, რომ სრულყოფილად შეისწავლეთ აღნიშნული სურათი.

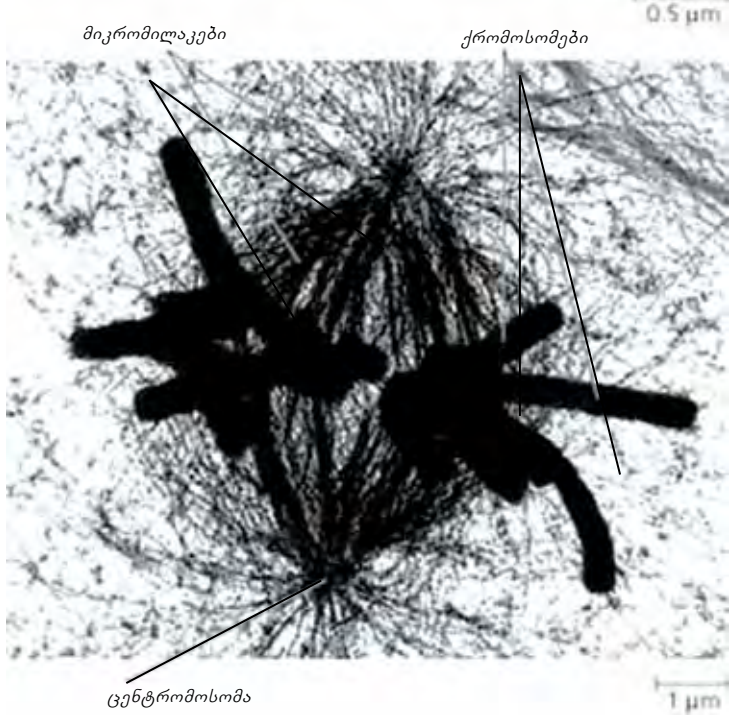
მიტოზური თითისტარა: *დაწვრილებითი განხილვა*

მიტოზის პროცესში მრავლი მოვლენა დამოკიდებულია **მიტოზურ თითისტარაზე,** რომელიც პროფაზის განმავლობაში იწყებს ციტოპლაზმაში ფორმირებას. ეს სტრუქტურა მიკრომილაკებისა (მიკროტუბულებისა) და მათთან დაკავშირებული ცილების ბოჭკოებისაგან შედგება. სანამ მიტოზური თითისტარა ყალიბდება, უჯრედის ჩონჩხის სხვა მიკრომილაკები ნაწილობრივ იშლება, სავარაუდოდ თითისტარას შესაქმნელ მასალად. თითისტარას მიკრომილაკები იზრდება სიგრძეში ცილა ტუბულინის დამატებითი სუბერთეულების გაერთიანების შედეგად (იხ. ცხრილი 6.1).

თითისტარას მიკრომილაკები წარმოიქმნება ცენტროსომაში, არამემბრანულ ორგანელაში, რომელიც უჯრედის მთელი სასიცოცხლო ციკლის განმავლობაში ახდენს მიკრომილაკების სინთეზს (მას აგრეთვე მიკრომილაკების წარმომქმნელ ცენტრსაც უწოდებენ). ცხოველურ უჯრედში ცენტროსომის ცენტრში განლაგებულია წყვილი ცენტრიოლა, მაგრამ ისინი არ ასრულებენ მნიშვნელოვან როლს უჯრედის გაყოფაში. მცენარეული უჯრედების უმრავლესობის ცენტრომერებს არა აქვს ცენტრიოლები, ცხოველურ უჯრედში კი მიტოზის დროს თითისტარი ჩვეულებრივად წარმოიქმნება ცენტრიოლების ლაზერული სხივებით დაშლის შემდეგაც.

ინტერფაზის განმავლობაში ზოგიერთი ცენტროსომა განიცდის რეპლიკაციას და წარმოიქმნება ორი ცენტრო-

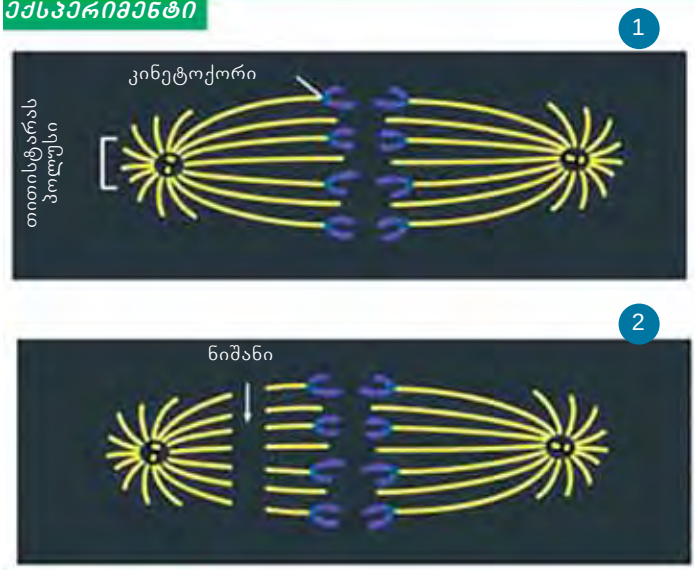




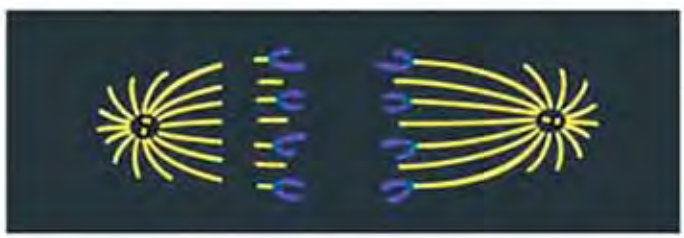
▲ *სურათი 12.7* ***მიტოზური თითისტარი მეტაფაზაში.*** *ქრომოსომის ტყუპი ქრომატიდების კინეტოქორები განლაგებულია ერთმანეთის საპირისპიროდ. აქ ყოველი კინეტოქორი, ფაქტიურად, უკავშირდება უახლოესი ცენტრომერიდან გადმოჭიმულ კინეტოქორების მიკრომილაკების ჯგუფს. კინეტოქორებთან შეუკავშირებელი მიკრომილაკების ერთმანეთთან ზედდება ხდება მეტაფაზურ ფირფიტაზე. (TEMs ტელე-ელექტრო მიკროსკოპია?)*

სურათი 12.8. გამოკვლევა: ანაფაზაში, კინეტოქორების მიკრომილაკები მოკლდებიან თითისტარის პოლუსის მხრიდან თუ კინეტოქორის მხრიდან?

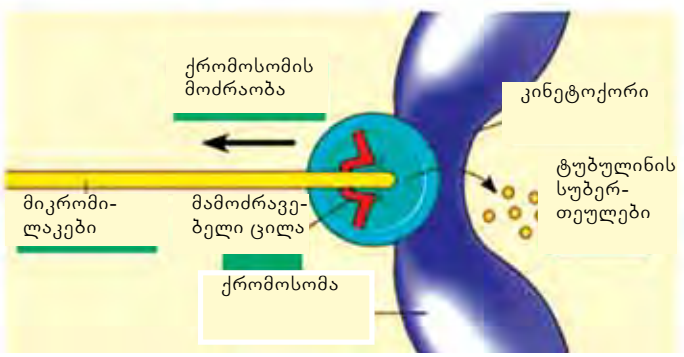
ექსპერიმენტი

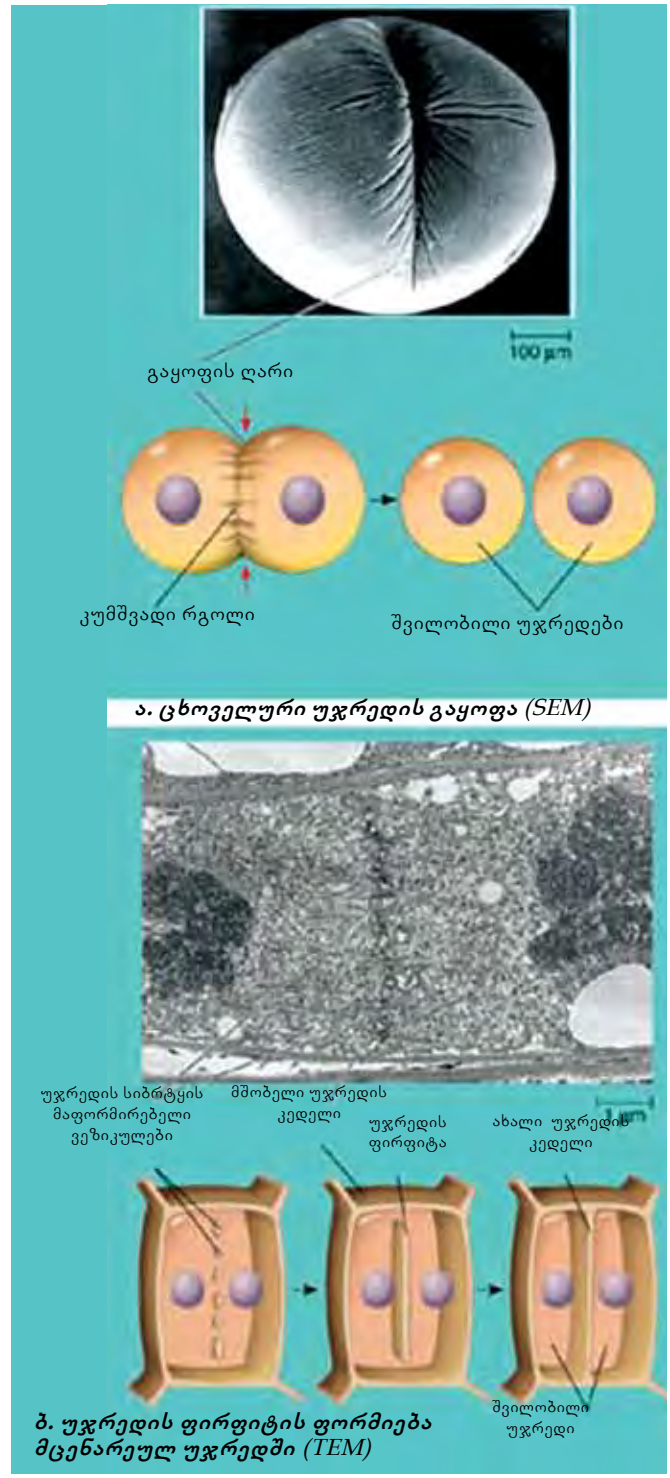


შედეგი



დასკვნა





▲ *სურათი 12.9* **ციტოკინეზი ცხოველურ და მცენარეულ უჯრედში**

1 *ანაფაზის დასაწყისში უჯრედების მიკრომილაკები მონიშნულ იქნა ფლუორესცენციური საღებავებით, რაც მიკროსკოპში იძლევა ყვითელ ნათებას.*

2 *თითისტარას პოლუსსა და ქრომოსომებს შორის მცირე მონაკვეთში კინეტოქორების მიკრომილაკების ფლუორესცენციული ნათების გაქრობისთვის გამოიყენებოდა ლაზერი. ანაფაზის მიმდინარეობისას, მკვლევარები ნიშნულის ორივე მხარეს აკვირდებოდნენ მიკრომილაკების სიგრძის ცვლილებას.*

შედეგი. *ქრომოსომების პოლუსებისაკენ გადაადგილების პროცესში მიკრომილაკების სეგმენტები ლაზერის ნიშნულიდან კინეტოქორების მხარეს მოკლდებოდა, თიტისტარას პოლუსის მხარეს კი იმავე სიგრძისა რჩებოდა.*

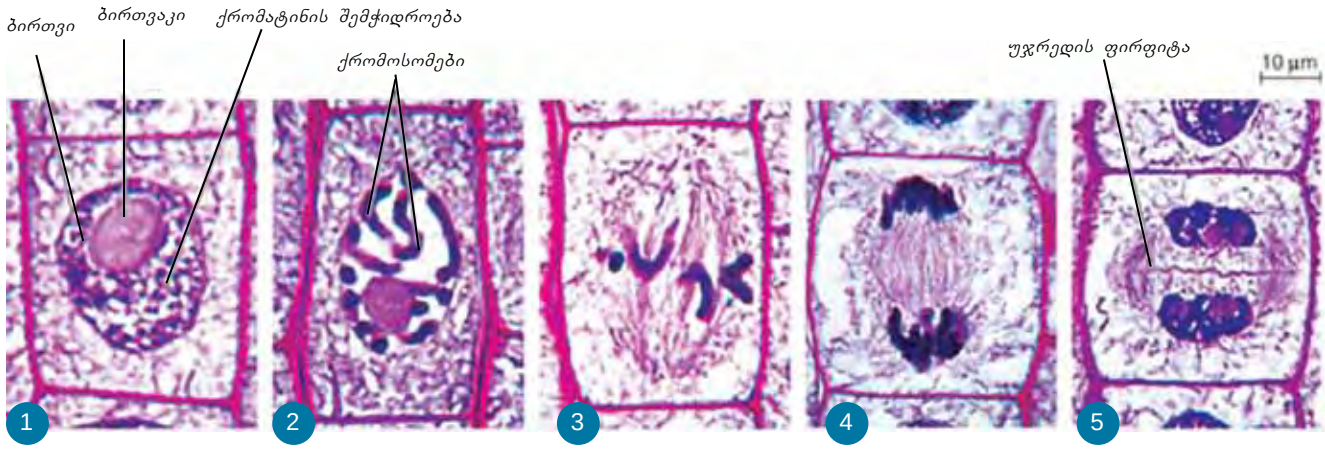
დასკვნა. *ეწსპერიმენტი ცხადყოფს, რომ ანაფაზაში კინეტოქორების მიკრომილაკები მოკლდება კინეტოქორების ბოლოებიდან და არა თითისტარას პოლუსების მხრიდან. ეს არის მხოლოდ ერთი ექსპერიმენტი, რომელიც ამტკიცებს, რომ ანაფაზის განმავლობაში ქრომოსომები გადაადგილდება მიკრომილაკების გასწვრივ, რადგან მიკრომილაკები განიცდის დეპოლიმერიზაციას კინეტოქორების ბოლოებზე და ამ დროს ათავისუფლებს ტუბულინის სუბერთეულებს.*

სომა, რომლებიც რჩებიან ერთად უჯრედის ბირთვთან ახლოს. შემდეგ, პროფაზისა და პრომეტაფაზის განმავლობაში, ცენტოსომები წყვილ-წყვილად შორდებიან ერთმანეთს, რამდენადაც მათგან თითისტარას მიკრომილაკები იზრდება. პრომეტაფაზის ბოლოს წყვილი ცენტროსომა აღმოჩნდება თითისტარას პოლუსებზე, უჯრედის ორ მოპირდაპირე მხარეს. ცენტროსომებისაგან გამომავალი მიკრომილაკების მოკლე, რადიალური სხივები ქმნის ვარსკვლავს. თითისტარა შედგება ცენტროსომების, თითისტარის მიკრომილაკებისა და ვარსკვლავებისაგან.

ქრომოსომის ყოველ ტყუპ ქრომატიდს აქვს **კინეტოქორი**, სტრუქტურა, რომელიც იქმნება ცენტრომერაში ცილისა და ქრომოსომული ᲓᲜᲛ-ის სპეციფიკური სეგმენტის დაკავშირებით. ქრომოსომებში ორი კინეტოქორი მიმართულია საპირისპირო მხარეს. პრომეტაფაზაში თითისტარას ზოგიერთი მიკრომილაკი ემაგრება კინეტოხორს; მათ კინეტოქორის მიკრომილაკები ეწოდება. (კინეტოქორთან მიმაგრებული მიკრომილაკების რაოდენობა ცვალებადია სხვადასხვა სახეობისთვის — საფუარის უჯრედების ერთი მიკრომილაკიდან, ზოგიერთი ძუძუმწოვარის 40 მიკრომილაკამდე). როდესაც ერთი ქრომოსომის კინეტოქორი „დაჭერილია„ მიკრომილაკებით, ქრომოსომა იწყებს გადაადგილებას იმ პოლუსისაკენ, საიდანაც მიკრომილაკია გადმოჭიმული. ამასთანავე ეს პროცესი შეჩერებულია მანამ, სანამ მიკრომილაკი მეორე პოლუსიდან არ მიემეგრება მეორე კინეტოქორს. ის, რაც შემდეგ ხდება, ძალიან ჰგავს ბაგირის გადაზიდვას. ქრომოსომა გადაადგილდება ჯერ ერთ მხარეს, შემდეგ მეორე მხარეს, წინ და უკან, სანამ არ განლაგდება შუაში უჯრედის ორ პოლუსს შორის. მეტაფაზაში ყოველი გაორმაგებული ქრომოსომის ცენტრომერა განლაგებულია თითისტარას ორ პოლუსს შორის ცენტალურ პროექციაზე. ამ წარმოსახვით სიბრტყეს უჯრედის **მეტაფაზური ფირფიტა** ეწოდება (სურათი 12.7).

ამასობაში მიკრომილაკები, რომლებიც არ არიან დაკავშირებული კინეტოორებთან, მატულობენ ზომაში; მეტაფაზის განმავლობაში უკავშირდებიან და ედებიან თითისტარს საწინააღმდეგო პოლუსიდან გადმოჭიმულ სხვა თავისუფალ მიკრომილაკებს (მათ ზოგჯერ „პოლარულ“ მიკრომილაკებსაც უწოდებენ). მეტაფაზაში ვარსკვლავის მიკრომილაკებიც იზრდება და უკავშირდება პლაზმურ მემბრანას. თითისტარ ამგვარად სახით დასრულებულ ფორმას იძენს.

ახლა ვნახოთ, როგორ კორელირებს დასრულებული თითისტარას სტრუქტურა მის ფუნქციასთან ანაფაზაში. ანაფაზა იწყება უეცრად, როდესაც ცილები, რომლებიც ერთად ამაგრებს ქრომოსომების ტყუპ ქრომატიდებს, ინქტივირდება. ამ დროს განცალკევებული ქრომატიდები იქცევა დასრულებულ დამოუკიდებელ ქრომოსომებად და მიემერთება უჯრედის საპირისპირო ბოლოებისკენ. როგორია კინეტოქორის მიკრომილაკების ფუნქცია ქრომოსომების უჯრედის პოლუსებისკენ მიმართული მოძრაობისას? შესაძლოა, ეს აიხსნას იმით, რომ ქრომოსომები დახვეულია მიკრომილაკებზე, რომლებიც მოკლდებიან თითისტარას პოლუსებისკენ. ამასთანავე ექსპერიმენტული მონაცემები ამტკიცებს ჰიპოთეზას, რომლის თანახმად, მოძრაობის პირველადი მექანიზმი იყენებს სატრანსპორტო ცილებს კინეტოქორებზე, რაც გადააადგილებს ქრომოსომებს მიმაგრებული მიკრიმილაკების გასწვრივ უახლოესი პოლუსისაკენ. ამასთანავე მიკრომილაკები მოკლდება კინეტოქორის ბოლოებზე დეპოლიმერიზაციის შედეგად. (სურათი 12.8). (როგორ გადააადგილებს სატრანსპორტო ცილები



1 **პროფაზა.** *ქრომქტინი განიცდის შემჭიდროებას, ნუკლეოლები იწყებს განცალკევებას. მიტოზური თითისტარა იწყებს ჩამოყალიბებას, თუმცა ჯერ არ ჩანს მიკროგრამებზე.*

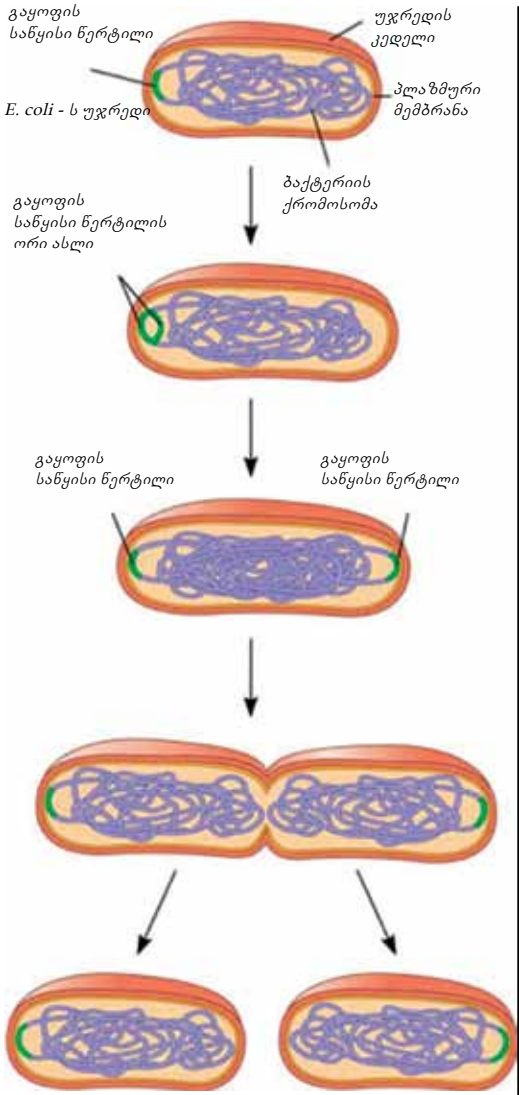
2 **პრომეტაფაზა.** *უკვე ვხედავთ ცალკეულ ქრომოსომებს თითეული შეიცავს ორ იდენტურ – ტყუპ ქრომატიდს. პრომეტაფაზის ბოლოს ბირთვის გარსი იწყებს დაშლას.*

3 **მეტაფაზა.** *თიტისტარა ჩამოყალიბებულია. კინეტოქორებით მიკრომილაკებთან მიმაგრებული ქრომოსომები განლაგებულია მეტაფაზურ ფირფიტაზე.*

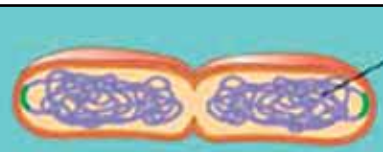
4 **ანაფაზა.** *ყოველი ქრომოსომის ქრომატიდები განცალკევებულია და შვილეული ქრომოსომები გადაადგილდება უჯრედის ბოლოებისკენ, რამდენადაც მათი კინეტოქორების მიკრომილაკები მოკლდება.*

5 **ტელოფაზა.** *ყალიბდება შვილეული ბირთვები. ამასობაში იწყება ციტოკინეზი: დედისეული უჯრედის გარდიგარდმო ჩნდება უჯრედის ფირფიტა, რომელიც ორად ყოფს ციტოპლაზმას.*

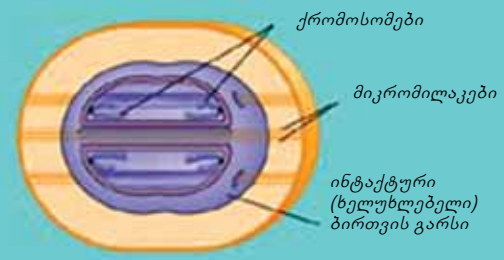
▲ *სურათი 12.10* ***მიტოზი მცენარეულ უჯრედში.*** *ხახვის ბოლქვის უჯრედებში მიმდინარე მიტოზის სინათლის მიკროგრაფია.*



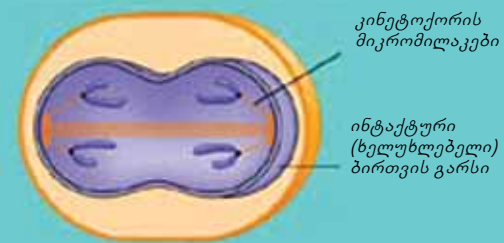
1. ქრომოსომების გაყოფა იწყება. გაყოფის საწყისი წერტილის ერთი ასლი მაშინვე იწყებს გადაადგილებას უჯრედის მოპირდაპირე მხარეს.
2. რეპლიკაცია გრძელდება. ამჯერად გაყოფის საწყისი წერტილების ასლები განლაგებულია უჯრედის საპირისპირო ბოლოებში.
3. რეპლიკაცია მთავრდება. პლაზმური მემბრანა იწყებს ჩაზრდას უჯრედის შიგნით და წარმოიქმნება ახალი უჯრედის კედელი.
4. მიიღება ორი შვილეული უჯრედი.



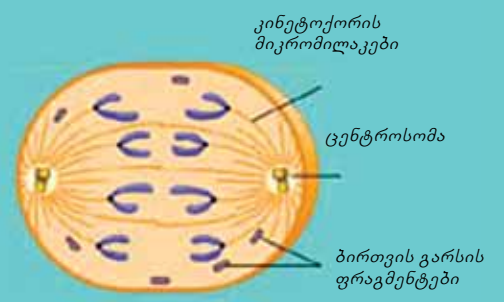
ა. პროკარიოტები. *ბინარული გაყოფის პროცესში გაყოფის საწყისი წერტილები იწყებს გადაადგილებას უჯრედის მოპირდაპირე ბოლოებისკენ. მექანიზმი ბოლომდე არ არის ახსნილი, მაგრამ შესაძლოა პლაზმური მემბრანის სპეციფიკურ ადგილებში ცილების მიერ შვილეული ქრომოსომების მიმაგრება ხდება.*



ბ. დინოფლაგელატები. *ერთუჯრედიან მიკროორგანიზმებში, რომლებსაც დინოფლაგელატები ეწოდება, უჯრედის გაყოფისას ბირთვის გარსი ინტაქტური რჩება, ქრომოსომები ემაგრება ბირთვის გარსს. მიკრომილაკები აღწევს ბირთვის შიგნით ციტოპლაზმური არხების საშუალებით; აფიქსირებს ბირთვის სივრცობრივ ორიენტაციას, რომელიც შემდეგ იყოფა, რაც მოგვაგონებს. ბაქტერიების ბიარული გაყოფის პროცესს.*



გ. დიატომები. *ერთუჯრედიანი ორგანიზმების სხვა ჯგუფში – დიატომებში (დიატომურ წყალმცენარეებში) ბირთვის გარსი უჯრედის გაყოფის პროცესში ასევე რჩება ინტაქტური. მაგრამ ამ ორგანიზმებში მიკრომილაკები ქმნის თითისტარას ბირთვის შიგნით. მიკრომილაკები აცალკევებს ქრომოსომებს და ბირთვი იყოფა ორ შვილეულ ბირთვად.*



დ. ეუკარიოტების უმრავლესობა. *ეუკარიოტების უმრავლესობაში, მცენარეებისა და ცხოველების ჩათვლით, თითისტარა წარმოიქმნება ბირთვის გარეთ და ბირთვის გარსი იშლება მიტოზის განმავლობაში. მიკრომილაკები აცალკევებს ქრომოსომებს, რის შემდეგ ხდება ბირთვის გარსის ხელახალი წარმოქმნა.*

▲ *სურათი 12.11* ***ბაქტერიული უჯრედის გაყოფა (ბინარული გაყოფა).*** *წარმოდგენილია ბაქტერია E. Coli. ერთადერთი წრიული ქრომოსომა ორმაგდება და ორი ასლი ჯერაც უცნობი მექანიზმით გადაადგილდება ერთმანეთის საწინააღმდეგოდ, ისე რომ გაორმაგების ორი საწყისი წერტილი (მწვანე), თავსდება უჯრედის სხვადასხვა ბოლოში. რამდენედაც უჯრედი დაგრძელებულია, ქრომოსომის გაორმაგების დასრულებისთანავე, პლაზმური მემბრანა იწყებს ჩაზრდას, ახალი უჯრედის კედელი განლაგდება ორ შვილეულ უჯრედს შორის და იყოფა ორ ახალ უჯრედად.*

ობიექტს მიკრომილაკის გასწვრივ იხ. 6.21 სურათზე).

რა ფუნქცია აკისრია იმ მიკრომილაკებს, რომლებიც არ არიან დაკავშირებული კინეტოქორებთან? ცხოველურ უჯრედებში ამ მიკრომილაკების ფუნქციაა ანაფაზაში მთლიანი უჯრედის სიგრძეში გაზრდაა. კინეტოქორებთან შეუკავშირებელი მიკრომილაკები საწინააღმდეგო პოლუსებიდან ექსტენსიურად ედებიან ერთმანეთს მეტაფაზაში **(სურათი 12.7)**. ანაფაზაში ზედდების ნაწილი შემცირებულია, რამდენდაც მიკრომილაკებზე მიმაგრებული სატრანსპორტო ცილები გადაადგილებენ მათ ერთმანეთის საწინააღმდეგოდ და ამისათვის, იყენებენ ატფ-ის ენერგიას. რამდენედაც მიკრომილაკები უბიძგებენ ერთმანეთს საწინააღმდეგო მიმართულებით, პოლუსები ასევე გადაადგილდება ურთიერთსაპირისპიროდ და უჯრედი იზრდება სიგრძეში. ამავე დროს მიკრომილაკები გრძელდება მათ დაბოლოებაზე ტუბულინის სუბერთეულების დამატებით. შედეგად მიკრომილაკე-ბი კვლავ ნაწილობრივ გადაფარავენ ერთმანეთს.

ანაფაზის ბოლოს ქრომოსომების ორი ჯგუფი აღწევს დაგრძელებული დედისეული უჯედის მოპირდაპირე ბოლოებს. ბირთვები ყალიბდება ტელოფაზაში. ციტოკინეზი იწყება მიტოზის ამ ბოლო სტადიებში და თითისტარა საბოლოოდ იშლება.

ციტოკინეზი: *დაწვრილებითი განხილვა*

ცხოველურ უჯრედებში ციტოკინეზი არის პროცესი, რომელსაც **გაყოფას უწოდებენ.** გაყოფის პირველი ნიშანი არის **გაყოფის ღარის** — ვიწრო არხის გაჩენა უჯრედის ზედაპირზე უწინდელი მეტაფაზური ფირფიტის ახლოს **(სურათი12.9)**. არხის ციტოპლაზმურ ზწდაპირზე განლაგებულია აქტინის მიკრობოჭკოების კონტრაქტული რკალი, რომელიც დაკავშირებულია ცილა მიოზინის მოლეკულებთან (აქტინი და მიოზინი იგივე ცილებია, რომლებიც განაპირობებენ კუნთების შეკუმშვას, ისევე, როგორც უჯრედში განხორციელებულ სხვადასხვა სახის მოძრაობას). აქტინის მიკრობოჭკოები ურთიერთქმედებეს მიოზინის მოლეკულებთან, რაც იწვევს რკალის შეკვრას. გაყოფის პროცესში მყოფი უჯრედის მიკრობოჭკოების რგოლის შეკუმშვა ქისის შეკვრას ჰგავს. გაყოფის ღარი ღრმავდება, სანამ დედისეული უჯრედი იმდენად არ გადაიჭიმება, რომ გაიყოს ორ ნაწილად ორი დამოუკიდებელ უჯრედად — საკუთარი ბითვით, თავისი წილი ციტოზოლითა და ორგანელებით.

მცენარეულ უჯრედებში, რომელთაც უჯრედის კედელი აქვს ციტოკინეზი, გამოხატულად განსხვავებულია. აქ გაყოფის ღარი არ ვითარდება. სამაგიეროდ ტელოფაზაში გოლჯის აპარატში წარმოქმნილი ბუშტუკები უჯრედის ცენტრისაკენ მიკრომილაკების გასწვრივ გადაადგილდება, ერთიანდება და წარმოქმნს **უჯრედის ფირფიტას (სურათი 12.9 ბ)**. უჯრედის ფირფიტა იზრდება, მასზე ერთიანდება უჯრედის კედლის მასალა, რომლის გადატანა ხდება ბუშტუკებით. იგი მატულობს მანამ, სანამ გარემომცველი მემბრანა არ შეერწყმება პლაზმურ მემბრანას უჯრედის მთელს პერიმეტრზე. შედეგად მიიღება ორი დამოუკიდებელი შვილეული უჯრედი საკუთარი პლაზმური მემბრანით, რადგან ამასობაში უჯრედის ფირფიტის შემადგენელი ნაწილებისგან განვითარებული ახალი უჯრედის კედელი ჩამოყალიბებულია ორ შვილეულ უჯრედს შორის.

12.10 სურათზე მოცემულია გაყოფის პროცესში მყოფი მცენარეული უჯრედის მიკროფოტოები. სურათის შესწავლა დაგეხმარებათ მიტოზისა და ციტოკინეზის გამეორებაში.

მინარული გაყოფა (ორად გაყოფა)

პროკარიოტები (ბაქტერიები) მრავლდება უჯრედის გაყოფის ტიპით, რომელსაც ბინარული გაყოფა ეწოდება, რაც სიტყვასიტყვით ნიშნავს შუაზე გაყოფას. ბაქტერიათა გენების უმრავლესობა განლაგებულია ბაქტერიის ერთადერთ ქრომოსომაზე, რომელიც შედგება წრიული (ცირკულარური (circular)) **დნმ**-ის მოლეკულისა და მასთან დაკავშირებული ცილებისაგან. მიუხედავად იმისა, რომ ბაქტერია უფრო პატარა და მარტივია, ვიდრე ეუკარიოტული უჯრედი, გენომის ორგანიზებული რეპლიკაციისა და შვილეულ უჯრედებში მისი თანაბრად განაწილების მნიშვნელობა ძალიან დიდია. მაგალითად ბაქტერია Escherichia coli-ის სრულად გაშლილი ქრომოსომა უჯრედის სიგრძეზე 500-ჯერ მეტია. ცხადია, ასეთი გრძელი ქრომოსომა მჭიდროდ უნდა იყოს დახვეული და კომპაქტურად მოთავსებული უჯრედში და ეს ასეცაა.

Escherichia coli-ის უჯრედის გაყოფის პროცესი იწყება როდესაც ბაქტერიის **დნმ**-ი იწყებს რეპლიკაციას ქრომოსომის სპეციფიკურ ადგილზე — **რეპლიკატორზე** და წარმოქმნის ორ საწყის წერტილს. რადგან ქრიმოსომა აგრძელებს რეპლიკაციას, ერთ-ერთი მათგანი გადაადგილდება უჯრედის საპირისპირო მხარეს **(სურათი 12.11)** და უჯრედის სიგრძე იზრდება. რეპლიკაციის დამთავრებისთვის ბაქტერიის უჯრედი საწყის ზომასთან შედარებით ორჯერ მატულობს, მისი პლაზმური მემბრანა ჩაიზრდება შიგნითკენ და დედისეულ უჯრედს ყოფს ორ შვილეულ უჯრედად. ყოველი მათგანი მემკვიდრეობით იღებს სრულ გენომს.

თანამედროვე **დნმ**-ტექნოლოგიების გამოყენების მეშვეობით შესაძლებელი ხდება რეპლიკატორების მონიშვნა მოლეკულებით, რომლებიც ფლუორესცენციულ მიკროსკოპში მწვანე ნათებას იძლევა (იხ. სურათი 6.3), მკვლევარებს საშუალება მისცა უშუალოდ დაკვირვებოდნენ ბაქტერიული ქრომოსომის მოძრაობას. ეს მოძრაობა ჰგავს ეუკარიოტული ქრომოსომების ცენტრომერების ნაწილების გადაადგილებას პოლუსებისკენ მიტოზის ანაფაზაში. მაგრამ ბაქტერიებს არა აქვს ხილული მიტოზური თითისტარა, არც მიკრომილაკები. შესწავლილი ბაქტერიების სახეობების უმრავლესობაში ორი რეპლიკატორი გადაადგილებას ამთავრებს უჯრედის საპირისპირო ბოლოებთან ან სხვა სპეციფიკურ ადგილას და, შესაძლოა, ფიქსირდებოდეს ერთი ან რამდენიმე ცილის მიერ. როგორ გადაადგილდება ბაქტერიული ქრომოსომა და როგორ არის განსაზღვრული და ორგანიზებული მათი სპეციფიური ლოკალიზაცია, თანდათან ნათელი ხდება, მაგრამ ბოლომდე გარკვეული არ არის. რამდენიმე ცილა იდენტიფიცირებულია, რაც მნიშვნელოვან როლს ასრულებს პრობლემის გადაჭრაში.

მიტოზის ევოლუცია

როგორ ვითარდებოდა მიტოზი? თუ გავითვალისწინებთ, რომ მილიარდობით წლის წინ პროკარიოტები უძღოდნენ ეუკარიოტებს, შეიძლება ვივარაუდოთ, რომ მიტოზი საწყისს უჯრედის გამრავლების მარტივი ბაქტერიული მექანიზმიდან იღებს. ფაქტობრივად ბაქტერიულ ბინარულ გაყოფაში მონაწილე რამდენიმე ცილა ეუკარიოტული პროტეინების მონათესავეა, რაც ამტკიცებს უჯრედის ბაქტერიული გაყოფისგან მიტოზის ჩამოყალიბების შესახებ დებულებას. საინტერესოა, ერთ-ერთი ბოლო შრომა, რომელშიც ნაჩვენებია, რომ ბინარულ გაყოფაში მონაწილე ორი ცილა ეუკარიოტული ცილების, ტუბულინისა და აქტინის მონათესავეა.

როგორც ეუკარიოტები განვითარდა თავისი უფრო დიდი გენომებისა და ბირთვის გარსების წარმოქმით, ასევე ბინარული გაყოფის მემკვიდრული პროცესიც როგორღაც გადაიზარდა მიტოზში. 12.12 სურათზე მიტოზის საფეხურებრივი განვითარების ჰიპოთეზა. შესაძლო შუალედური ეტაპები წარმოდგენილია თანამედროვე ერთუჯრედიან მიკროორგანიზმებში აღმოჩენილი ბირთვის გაყოფის ორი უჩვეულო ტიპით. ბირთვის გაყოფის ეს ორი მაგალითი, სავარაუდოა ის შემთხვევა, როცა მემკვიდრული მექანიზმები ევოლუციის პროცესში შედარებით უცვლელი დარჩა. ორივე შემთხვევაში ბირთვის გარსი ინტაქტური რჩება. დინოფლაგელატებში გაორმაგებული ქრომოსომები მიმაგრებულია ბირთვის გარსთან და შორდება ერთმანეთს, რამდენადაც ბირთვის სიგრძე იზრდება უჯრედის გაყოფის წინ. დიატომეის (Diatomeae) (წყალმცენარის) ქრომოსომებს ერთმანეთს აშორებს თიტისტარა უჯრედის ბირთვის ფარგლებში. ეუკარიოტების უმრავლესობაში თითისტარა ყოფს ქრომოსომებს ბირთვის გარსის დაშლის შემდეგ

კონცეფცია ცვლა 12.2

1. უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის რომელ ფაზაში შეიცავს ქრომოსომა ორ იდენტურ ქრომატიდს?
2. რამდენი ქრომოსომაა 12.7 სურათზე გამოსახულ დიაგრამაზე? რამდენი ქრომატიდია?
3. შეადარეთ ცხოველური და მცენარეული უჯრედის ციტოკინეზი.
4. რა ასრულებს ფუნქციას კინეტოქორებთან დაუკავშირებული მიკრომილაკების?
5. მოახდინეთ სამი მსგავსების იდენტიფიცირება ბაქტერიულ და ეუკარიოტულ ქრომოსომებს შორის, გაითვალისწინეთ როგორც სტრუქტურა, ასევე ქცევა, უჯრედის გაყოფის პროცესში.

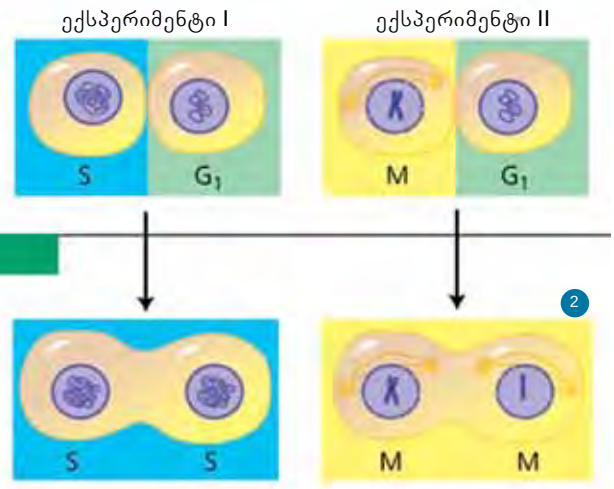
კონცეფცია 12.3

უჯრედის სასიცოცხლო ციკლი რეგულირდება მოლეკულური კონტროლის სისტემის საშუალებით

უჯრედების გაყოფის დრო და ხარისხი მცენარისა თუ ცხოველის სხვადასხვა ნაწილში გადამწყვეტია ნორმალური ზრდის, განვითარებისა და ცხოველქმედებისათვის. უჯრედის გაყოფის სიხშირე განსხვავებულია სხვადასხვა ტიპის უჯრედებისთვის. მაგალითად, ადამიანის კანის უჯრედების გაყოფის სიხშირე მაღალია მთელი ცხოვრების განმავლობა-

სურათი 1.15. გამოკვლევა. არის თუ არა ციტოპლაზმაში მოლეკულური სიგნალები, რომლებიც არეგულირებენ უჯრედის სასიცოცხლო ციკლს?

ექსპერიმენტი *ძუძუმწოვართა უჯრედების კულტურაზე ექსპერიმენტის დროს აღინიშნებოდა, უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის სხვადასხვა ფაზაში მყოფი უჯრედების გაერთიანება ერთ ორბირთვიან უჯრედად.*



1 *მაშინ, როდესაც ერთი საწყისი უჯრედი იყო S, ხოლო მეორე – G_1 ფაზაში, ეს უკანასკნელი დაუყოვნებლივ გადადიოდა S ფაზაში – იწყებოდა დნმ-ის სინთეზი.*

2 *მიტოზში (M ფაზა) მყოფი უჯრედის გაერთიანებით G_1 ფაზაში მყოფ უჯრედთან, G_1 უჯრედის ბირთვი დაუყოვნებლივ გადადიოდა მიტოზში, ქრომატინის კონდენსაციითა და მიტოზური თითისტარას წარმოქმნით, მიუხედავად იმისა, რომ ქრომოსომები არ იყო გაორმაგებული.*

დასკვნა *უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის სხვადასხვა ფაზაში მყოფი უჯრედების შერწყმის შედეგები გვაფიქრებინებს, რომ S ან M ფაზაში ციტოპლაზმაში არსებული სპეციფიკური მოლეკულური სიგნალები აკონტროლებენ ფაზების განვითარების პროცესს.*

ში, ასევე ღვიძლის უჯრედებსაც სწრაფი გამრავლების უნარი აქვს, მაგრამ ეს შესაძლებლობა არ გამოიყენება სანამ არ დადგება ამის საჭიროება, ვთქვათ, დაზიანების აღსადგენად. ზოგიერთი განსაკუთრებული უჯრედი, როგორიცაა მომწიფებული, სრულად განვითარებული ნერვული ან კუნთოვანი უჯრედი, საერთოდ არ იყოფა ზრდასრული ადამიანის ორგანიზმში. ამგვარი განსხვავებები უჯრედთა სასიცოცხლო ციკლში მოლეკულურ დონეზე რეგულაციის შედეგია. ამ რეგულაციის მექანიზმები განსაკუთრებულ ინტერესს იწვევს არამარტო ნორმალური უჯრედების სასიცოცხლო ციკლის შესწავლის თვალსაზრისით, არამედ იმისთვისაც, რომ გავიგოთ, როგორ ახერხებს კიბოს უჯრედები გვერდი აუაროს კონტროლის არსებულ სისტემას.

ციტოპლაზმური სიგნალების ჰიპოთეზის დამაჯერებლობა

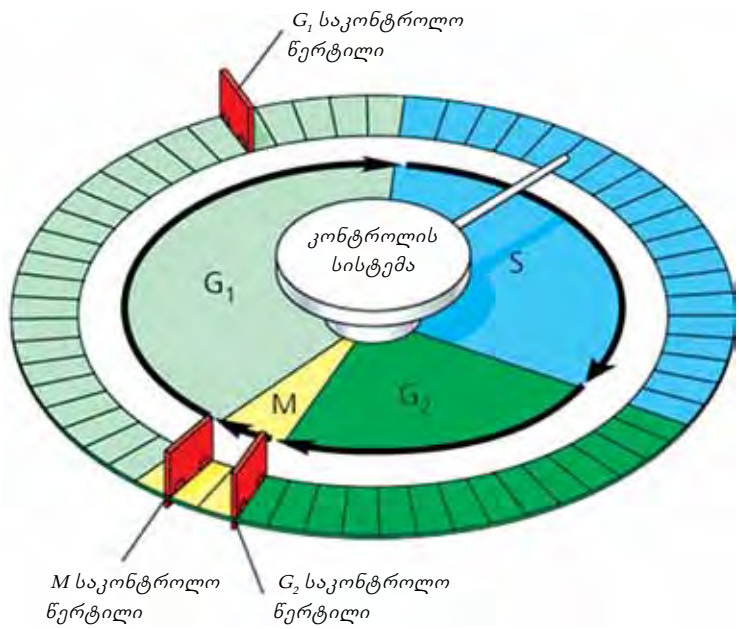
რა ამოძრავებს უჯრედის ციკლს? შესაძლო მისაღები ჰიპოთეზა ყოფილიყო ის, რომ ციკლში ერთი მოვლენა იწვევს მეორეს. მაგალითად, ამ ჰიპოთეზის თანახმად, ქრომოსომების გაორმაგება S ფაზაში შესაძლოა იწვევდეს უჯრედის გადიდებას G2 ფაზაში, რაც უშუალოდ უბიძგებს მიტოზის დაწყებას. მაგრამ, მიუხედავად აშკარა ლოგიკურობისა, ჰიპოთეზა სინამდვილეში არ არის სწორი.

მე-20 საუკუნის 70-იანი წლების დასაწყისში მრავალფეროვნი ექსპეიმენტების შედეგად შემოთავაზებულ იქნა ალტერნატიული ჰიპოთეზა: უჯრედის სასიცოცხლო ციკლს მამოძრავებელია ციტოპლაზმაში არსებული სპეციფიკური მოლეკულური სიგნალები. პირველი დამაჯერებელი ფაქტები ამ ჰიპოთეზის სასარგებლოდ, მიღებულ იქნა ძუძუმწოვრების უჯრედთა კულტურაზე ექსპერიმენტების შედეგად. ამ ექსპერიმენტის დროს ხდებოდა უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის სხვადასხვა ფაზაში მყოფი უჯრედების გაერთიანება ერთ ორბირთვიან უჯრედად. მაშინ, როდესაც ერთი საწყისი უჯრედი იყო S, ხოლო მეორე — G_1 ფაზაში, ეს უკანასკნელი დაუყოვნებლივ გადადიოდა S ფაზაში პირველი უჯრედის ციტოპლაზმაში არსებული ქიმიური აგენტებით სტიმულაციის შედეგად. ანალოგიურად, მიტოზში (M ფაზა) მყოფი უჯრედის გაერთიანებით ნებისმიერ ფაზაში მყოფ უჯრედთან (G_1 ფაზაშიც კი), მეორე უჯრედის ბირთვი დაუყოვნებლივ გადადიოდა მიტოზში, ქრომატინის კონდენსაციითა და მიტოზური თითისტარას წარმოქმნით (სურათი 12.13).

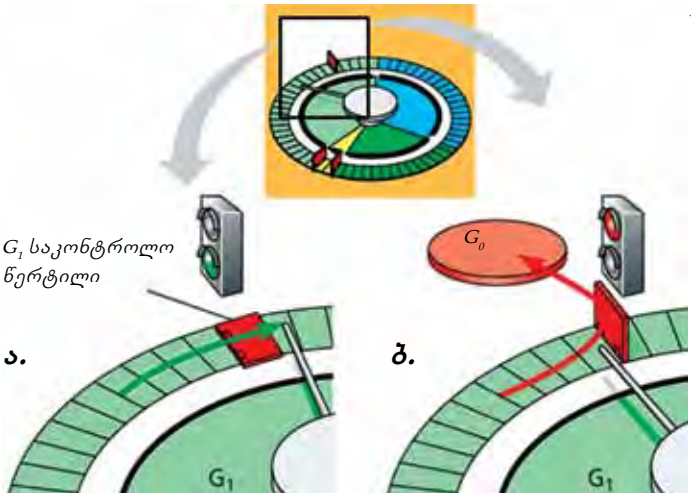
უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის კონტროლის სისტემა

12.13 სურათზე გამოსახულმა ექსპერიმენტმა, ისევე როგორც სხვა ექსპერიმენტებმა, აჩვენა, რომ თანამიმდევრული მოვლენებს უჯრედის სასიცოცხლო ციკლში მართავს შესანიშნავად აწყობილი **უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის კონტროლის სისტემა** — უჯრედში ციკლურად მოფუნქციონირე მოლეკულების ჯგუფი, რომლებიც იწყებენ და შემდეგ კოორდინაციას უწევენ ძირითად მოვლენებს უჯრედის სასიცოცხლო ციკლში. კონტროლის ეს სისტემა ავტომატური სარეცხი მანქანების მართვის მოწყობილობის მსგავსია (სურათი 12.14). როგორც სარეცხი მანქანის დროის რეგულირების მოწყობილობა, უჯრედის კონტროლის სისტემაც დამოუკიდებლად ფუნქციონირებს საკუთარი საათის მექანიზმის საშუალებით. ამასთანავე როგორც სარეცხი მანქანაა შიდა კონტროლისა (მაგალითად, სენსორები, რომლებიც აფიქსირებენ ავზის წყლით გავსებას), და გარე რეგულირების (მუშაობის დაწყების მექანიზმის აქტივაცია) ობიექტი, ასევე უჯრედის სასიცოცხლო ციკლიც განსაზღვრულ მომენტებში რეგულირდება როგორც გარეგანი, ასევე შინაგანი კონტროლის მექანიზმებით.

უჯრედის სასიცოცხლო ციკლში ასეთი **საკონტროლო წერტილი** არის განსაზღვრული საკონტროლო მომენტები, რომლის დროსაც პროცესის შეჩერებისა (stop) და გაგრძელების (go-ahead) სიგნალებს შეუძლიათ ციკლის რეგულირება (სიგნალების გადაცემა უჯრედში ხდება მე-11 თავში განხილული სიგნალების გარდაქმნის მექანიზმების მსგავსად) .ცხოველურ უჯრედებს, როგორც წესი, აქვთ მათთვის დამახასიათებელი შეწყვეტის სიგნალები, რომელიც ასრულებს უჯრედის სასიცოცხლო ციკლს საკონტროლო წერტილში მანამ, სანამ მას არ გააქმებს გაგრძელების სიგნალი. საკონტროლო წერტილებში დაფიქსირებული მრავალი სიგნალი უჯრედში არსებული უჯრედული მეთვალყურეობის მექანიზმებიდან მოდის; სიგნალები იტყობინება, იყო თუ არა ძირითადი უჯრედული პროცესები ამ მომენტამდე სწორად



▲ *სურათი 12.14* ***უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის კონტროლის სისტემის მექანიკური ანალოგია.*** *უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის ამ დიაგრამაზე თითოეული „ბიჯი“ პერიმეტრის გასწვრივ არის თანამიმდევრული მოვლენა (ლოგიკური ჯაჭვი). როგორც სარეცხი მანქანის დროის რეგულირების მოწყობილობა, უჯრედის კონტროლის სისტემაც დამოუკიდებლად ფუნქციონირებს საკუთარი საათის მექანიზმის საშუალებით. ამასთანავე სისტემა ობიექტია, რომელიც ექვემდებარება სხვადასხვა საკონტროლო წერტილის რეგულაცია. მათგან სამი დიაგრამაზე წითლადაა ნაჩვენები.*



◀ *სურათი 12.15* *G1* ***საკონტროლო წერტილი***

ა. *თუ უჯრედი მიიღებს გაშვების სიგნალს G_1 საკონტროლო წერტილში, უჯრედის ციკლი გრძელდება.*

ბ. *თუ უჯრედი არ მიიღებს გაშვების სიგნალს G_1 საკონტროლო წერტილში, უჯრედი გამოდის ციკლიდან და გადადის G_0 – მოსვენების მდგომარეობაში, როდესაც ის არ იყოფა.*

დასრულებული და ამდენად დასაშვებია თუ არა უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის გაგრძელება. კონტროლის წერტილი აფიქსირებს სიგნალებს აგრეთვე უჯრედის გარედანაც, მათ გვინდა მოგვიანებით. მთავარი საკონტროლო წერტილები არის ნანახი G_1, G_2, და M ფაზებში **(სურათი 12.14).**

მრავალი უჯრედისათვის G_1 საკონტროლო წერტილი (ძუძუმწოვრებში ე.წ. შეზღუდვის წერტილის ანალოგიური — განსაკუთრებით მნიშვნელოვნადაა მიჩნეული. თუ უჯრედი იღებს გაგრძელების სიგნალს G_1 წერტილში, ის ჩვეულებრივ ასრულებს S, G_2, და M ფაზებს და იყოფა. თუ ის არ მიიღებს გაგრძელების სიგნალს ამ მომენტში, გამოვა ციკლიდან და გადავა მოსვენების მდგომარეობაში, რომელსაც G_0 ფაზა ეწოდება **(სურათი 12.15)**. ფაქტობრივად, ადამიანის ორგანიზმის უჯრედების უმრავლესობა G_0 ფაზაში იმყოფება. როგორც უკვე აღვნიშნეთ, ზრდასრული, მომწიფებული ნერვული და კუნთოვანი უჯრედები აღარ იყოფა. სხვა, მაგალითად. ღვიძლის უჯრედები, შესაძლოა „დაბრუნდნენ“ G_0 ფაზიდან უჯრედის სასიცოცხლო ციკლში განსაზღვრული გარეგანი მიზეზების გამო, როგორიც შეიძლება იყოს, მაგალითად, დაზიანების შედეგად გამოთავისუფლებული ზრდის ფაქტორები. რომ გავიგოთ, როგორ მუშაობს უჯრედის ციკლის საკონტროლო წერტილები, პირველ რიგში უნდა გავიგოთ რა სახის მოლეკულები ქმნიან უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის კონტროლის სისტემას (უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის საათის მექანიზმის მსგავსი მოლეკულური საფუძველი) და როგორ ვითარდება (პროგრესირებს) უჯრედი ციკლის განმავლობაში. შემდეგ ჩვენ განვიხილავთ საკონტროლო წერტილის შინაგან და გარეგან სიგნალებს, რომლებიც აჩერებენ ან ამუშავებენ საათის მექანიზმს.

უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის საათიის მექანიზმი: ციკლინიდა ციკინ-დამოკიდებული კინაზები

უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის მაკონტროლებელი მოლეკულების შემადგენლობისა და აქტივობის რიტმული მერყეობა უჯრედის სასიცოცხლო ციკლში განსაზღვრავს თანამიმდევრიული მოვლენების ტემპს. ეს მარეგულირებელი მოლეკულები არის ორი ძირითადი ტიპის ცილები: კინაზები და ციკლინები. კინაზები არის ფერმენტები, რომლებიც ფოსფორირების გზით ახდენს სხვა ცილების აქტივაციას ან ინაქტივაციას. სპეციფიკური კინაზები ქმნის გაგრძელების სიგნალებს G_1 და G_2 საკონტროლო წერტილებში.

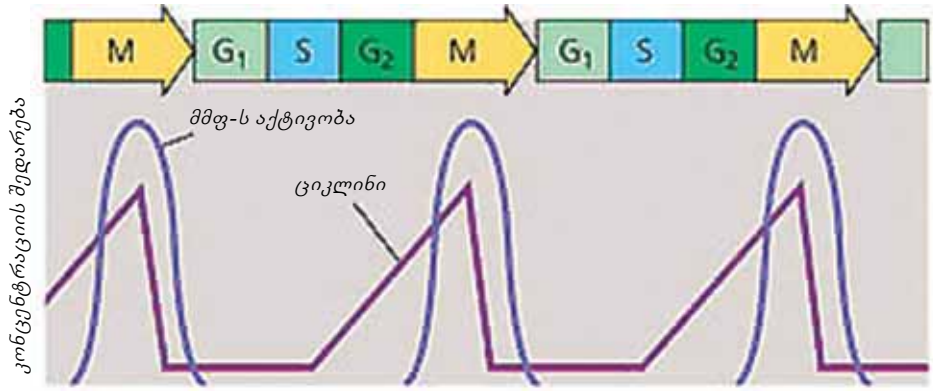
კინაზები, რომლებიც მართავს უჯრედის სასიცოცხლო ციკლს, უჯრედში სტაბილური კონცენტრაციით არის, მაგრამ უმეტესი დროის განმავლობაში არააქტიურ მდგომარეობაშია. გააქტიურებისთავის კინაზა უნდა დაუკავშირდეს ციკლინს — ცილას, რომელსაც ეს ახალი სახელი დაერქვა უჯრედში მისი კონცენტრაციის ციკური ცვლილების გამო. ამ კინაზებს ციკლინდამოკიდებულ კინაზებს ანუ ცდკ-ს უწოდებენ. ცდკ-ს აქტივობა მატულობს და კლებულობს მისი პარტნიორის — ციკლინის კონცენტრაციის ცვლილებასთან ერთად.

12.16-ა სურათზე ნაჩვენებია ციკლინ-ცდკ კომპლექსის (რომელიც პირველად იქნა შესწავლილი და **მმფ** ეწოდა აქტივობის მერყეობა. მიაქციეთ ყურადღება, რომ მმფ-ს აქტივობის პიკები შეესაბამება ციკლინის კონცენტრაციის პიკებს. ციკლინის კონცენტრაცია მატულობს S და G2 ფაზაში, შემდეგ მკვეთრად ეცემა მიტოზის განმავლობაში.

აბრევიატურა მმფ — ნიშნავს მომწიფების მასტიმულირებელ ფაქტორს, მაგრამ შეგვიძლია მივიჩნიოთ M-ფაზის მასტიმულირებელი ფაქტორად, რადგან ის იწვევს უჯრედის გადასვლას M ფაზაში G_2 ფაზის საკონტროლო მომენტის გამოტოვებით **(სურათი 12.16-ბ)**. როდესაც G_2 ფაზაში დაგროვილი ციკლინი უკავშირდება ცდკ-ს, მიღებული მმფ კომპლექსი იწყებს მიტოზს, ახდენს სხვადასხვა ცილის ფოსფორირებას. მმფ-ს ახასიათებს ორგვარი მოქმედება — პირდაპირი, უშუალოდ როგორც კინაზისა და არაპირდაპირი, სხვა კინაზების გააქტიურების გზით. მაგალითად, მმფ იწვევს ბირთვის მემბრანის სხვადასხვა ცილის ფოსფორირებას **(იხ. სურათი 6.10)**, რაც თავის მხრივ განაპირობებს ბირთვის გარსის ფრაგმენტაციას მიტოზის პრომეტაფაზაში. არსებობს იმის მტკიცებულებაც, რომ მმფ მონაწილეობს მოლეკულურ პროცესებში, რომლებიც საჭიროა პროფაზაში ქრომოსომების კონდენსაციისა და თითისტარას ჩამოყალიბებისთვის.

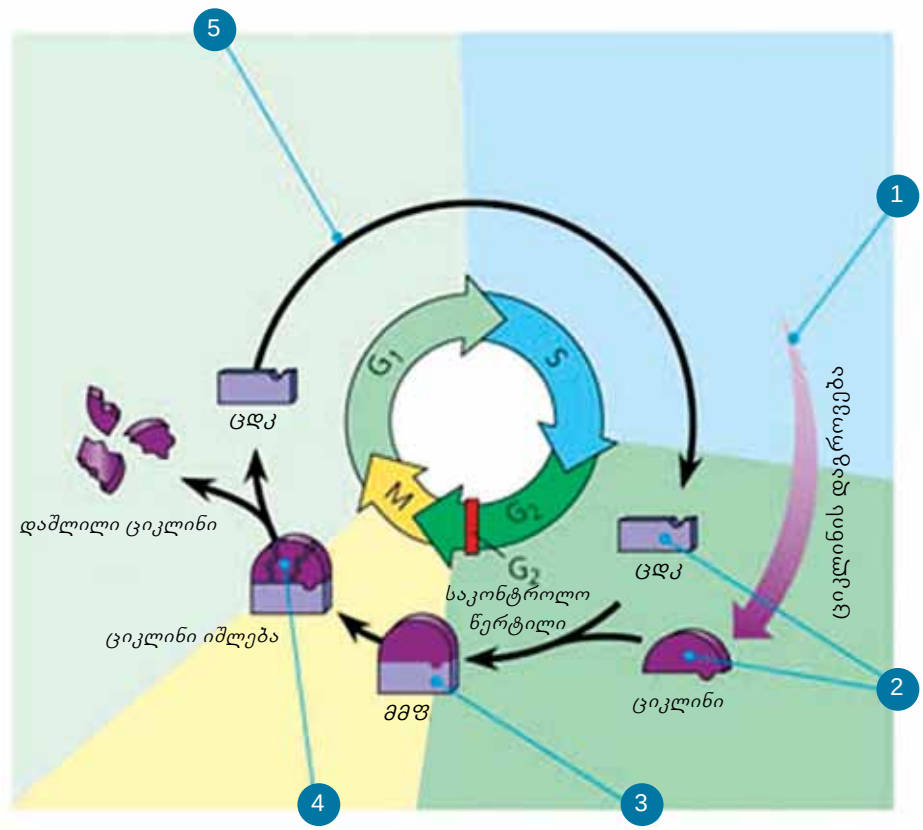
ანაფაზაში მმფ იწყებს თავისი თავის ინაქტივაციას, რადგან ააქტიურებს პროცესს, რომელიც იწვევს საკუთარი ციკლინის დაშლას. მმფ-ის ციკლინის გარეშე დარჩენილი ნაწილი — ცდკ — რჩება უჯრედში არააქტიური ფორმით, სანამ კვლავ არ დაუკავშირდება შემდეგი ციკლის S და G_2 ფაზაში სინთეზირებულ ციკლინის ახალ მოლეკულებს.

▶ *სურათი 12.16* ***უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის მოლეკულური კონტროლი ორ საკონტროლო წერტილში.*** *უჯრედის ციკლის ფაზები განპირობებულია ციკლინ-დამოკიდებული კინაზების (ცდკ) აქტივობის რიტმულ მერყეობზე. აქ ჩვენ ყურადღებას ვამახვილებთ მმფ-ად წოდებულ, ციკლინ-ცდკ კომპლექსზე, რომელიც ორ საკონტროლო წერტილში მიტოზის დაწყების გამშვები სიგნალის როლს ასრულებს.*



(ა). მმფ-ის აქტივობის მერყეობა და ციკლინის კონცენტრაცია უჯრედის სასიცოცხლო ციკლში.

1. *ციკლინის სინთეზი იწყება S ფაზის ბოლოს და გრძელდება G_2-ის განმავლობაში. რადგან ციკლინი ამ სტადიაზე დაცულია დაშლისაგან, ის გროვდება.*
2. *დაგროვილი ციკლინის მოლეკულები უკავშირდება არსებულ ცდკ-ს მოლეკულებს, საკმარისი რაოდენობით წარმოქმნის მმფ-ს მოლეკულებს, რათა გაიაროს G_2 საკონტროლო წერტილი და დაიწყოს მიტოზის პროცესი.*
3. *მმფ ავითარებს მიტოზს, სხვადასხვა ცილის ფოსფორირების საშუალებით. მმფ-ის აქტივობა პიკს აღწევს მეტაფაზაში.*
4. *ანაფაზაში მმფ-ის კომპონენტი ციკლინის მოლეკულები იშლება, მთავრდება M ფაზა. უჯრედი გადადის G_1 ფაზაში.*
5. *G_1-ის განმავლობაში უჯრედში არის ციკლინის დაშლის ხელშემწყობი პირობები, მმფ-ის შემადგენელი ცდკ გამოიყენება ციკლის გამეორებისას.*



(ბ). უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის მარეგულირებელი მოლეკულური მექანიზმები.

რა შეიძლება ითქვას G_1 საკონტროლო წერტილის შესახებ? ბოლო გამოკვლევებით დადგინდა, სულ მცირე, სამი ცდკ-სა და რამდენიმე სხვადასხვა ციკლინის მონაწილეობა ამ საკონტოლო პუნქტში. როგორც ჩანს, სხვადასხვა ციკლინ-ცდკ კომპლექსების ცვალებადი აქტივობა აკონტროლებს უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის ყველა სტადიას.

შეერებისა და გაშვების ნიშნები: შინაგანი და გარეგანი სიგნალები საკონტროო წერტილებში

მეცნიერები ციკლინდამოკიდებული კინაზების უჯრედში და მის გარეთ სხვა მოლეკულებთან და მოვლენებთან დამაკავშირებელი სიგნალების გადაცემის გზების შესწავლის მხოლოდ საწყის სტადიაში იმყოფებიან. მაგალითად, ცნობილია, რომ აქტიური ცდკ-ს ფუნქცია ზოგადად იმ სუბსტრატი ცილების ფოსფორირებაა, რომლებიც ზემოქმედებენ

სურათი 12.17. გამოკვლევა. იწვევს თუ არა, თრომბოციტული ზრდის ფაქტორი (თზფ) ადამიანის ფიბრობლასტების უჯრედების გამრავლების სტიმულაციას კულტურაში?

ექსპერიმენტი



1 *შემაერთებელი ქსოვილის მასალა დაიჭირა მცირე ნაწილებად.*

2 *ფერმენტები გამოყენებულ იქნა ექსტრაცელულური (უჯრედგარეთა) მატრიცის დასაშლელად და თავისუფალი ფიბრობლასტების უჯრედული სუსპენზიის მისაღებად.*



3 *უჯრედები გადატანილ იქნა კულტურის სტერილურ კონტეინერში, ძირითადი მკვებავი ნიადაგით, რომელიც შეიცავდა გლუკოზას, ამინომჟავებს ელექტროლიტებსა და ანტიბიოტიკებს (ბაქტერიების ზრდის ასაცილებლად). თზფ დაემატა კულტურის კონტეინერების მხოლოდ ნახევარს. ინკუბაცია მიმდინარეობდა 37°C-ზე.*

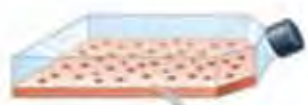




შედეგები



(ა) *ძირითადი მკვებავი ნიადაგი თზფ-ის გარეშე (კონტროლი) უჯრედთა გამრავლების უშედეგო მცდელობა.*



(გ) *ძირითადი მკვებავი ნიადაგი თზფ-ის დამატებით. უჯრედებმა განიცადა პროლიფერაცია. სკანირებად ელექტრონულ მიკროსკოპში (SEM) ჩანს კულტურაში გამრავლებული ფიბრობლასტები.*



დასკვნა

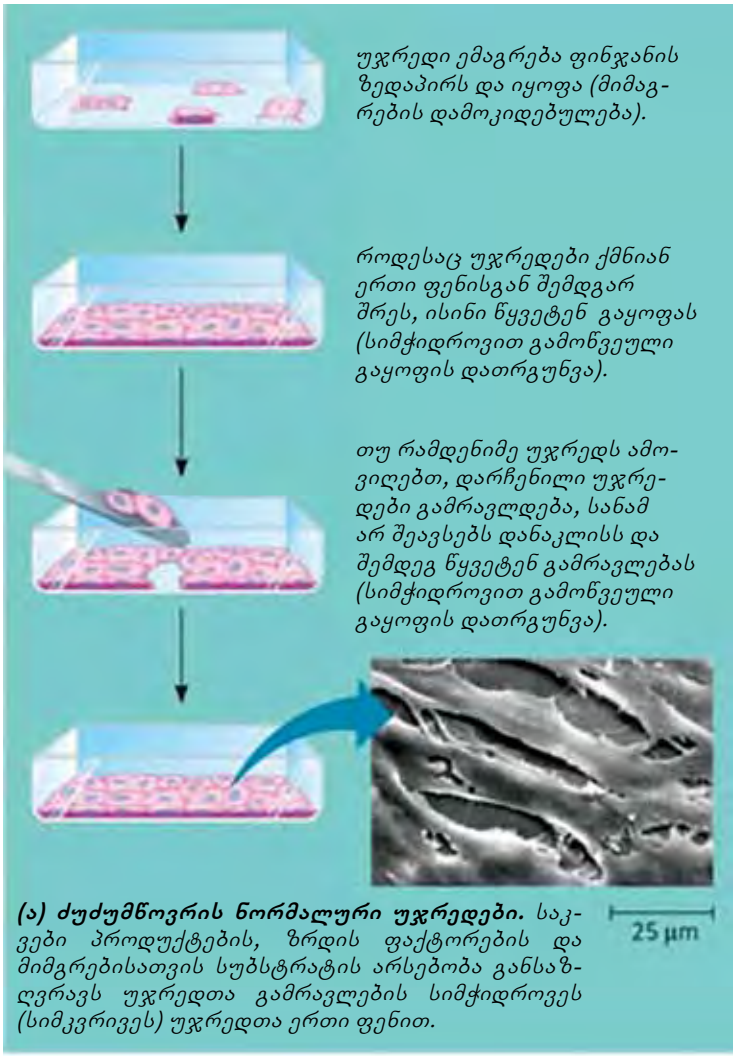
ექსპერიმენტი ადასტურებს, რომ თრომბოციტული ზრდის ფაქტორი (თზფ) იწვევს ადამიანის ფიბრობლასტების უჯრედების გამრავლების სტიმულაციას კულტურაში.

უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის განსაზღვრულ ეტაპებზე. ამასთანავე, ხშირ შემთხვევაში მეცნიერებისთვის უცნობია ფაქტობრივად რა ფუნქციას ასრულებს ზოგიერთი ცდკ. მიუხედავად ამისა, მათ მოახდინეს იმ სიგნალების გადაცემის გზის რამდენიმე ეტაპის იდენტიფიცირება, რომლებიც ინფორმაციას აწვდიან უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის მექანიზმს.

შინაგანი სიგნალის გადაცემის მაგალითი გვხვდება M ფაზის საკონტროლო წერტილში. ანაფაზა ტყუპი ქრომატიდების დაცილების პროცესი არ დაიწყება, სანამ მეტაფაზის ფირფიტაში ყველა ქრომოსომა არ იქნება მიმაგრებული თითისტარას. მკვლევარებმა დაადგინეს, რომ კინეტოქორები, რომლებიც არ არის ჯერ მიმაგრებული თითისტარას მიკრომილაკებს, აგზავნის მოლეკულურ სიგნალებს, რომლებიც აიძულებს ქრომატიდებს დარჩნენ ერთად და ახანგრძლივებს ანაფაზის დაწყებას. მხოლოდ მას შემდეგ, რაც ყველა ქრომოსომის კინეტოქორი მიემაგრება თითისტარას, ტყუპი ქრომატიდები შორდება ერთმანეთს (მათი დამაკავშირებელი ცილის ინაქტივაციის გამო). ეს მექანიზმი უზრუნველყოფს, რომ შვილეულმა უჯრედებმა საბოლოოდ არ მიიღონ ნაკლები ან ზედმეტი ქრომოსომა.

მკვებავ კულტურაში გაზრდილ ცხოველურ უჯრედებში მეცნიერებმა შეძლეს მოეხდინათ მრავალი როგორც ფიზიკური, ასევე ქიმიური ფაქტორის იდენტიფიცირება, რომელთაც შეუძლია გავლენა იქონიონ უჯრედის გაყოფის პროცესზე. მაგალითად, უჯრედი კარგავს გაყოფის უნარს, თუ კულტურის ნიადაგიდან მოცილებული იქნება მნიშვნელოვანი საკვები ნივთიერება (ეს ჰგავს ავტომატური სარეცხი მანქანის გაშვების მცდელობას წყლის გარეშე). სხვა ყველა ხელსაყრელი პირობის არსებობისშემთხვევაშიც, ძუძუმწოვართა უმრავლესობის უჯრედები კულტურაში მრავლდება, თუ ნიადაგი შეიცავს განსაზღვრულ ზრდის ფაქტორებს. როგორც მე-11 თავშია აღნიშნული, **ზრდის ფაქტორი** არის გარკვეული უჯრედების მიერ გამომუშავებული ცილა, რომელიც ასტიმულირებს სხვა უჯრედების გაყოფას. მიუხედავად იმისა, რომ ცნებას — ზრდის ფაქტორი, აქვს ისტორიული მიზეზები, ცილას, რომელიც ხელს უწყობს მიტოზის დაწყებას, მიტოგენად უფრო მოიხსენიებენ.

ერთ-ერთი ასეთი ზრდის ფაქტორი არის თრომბოციტული (სისხლის ფირფიტები) ზრდის ფაქტორი (თზფ), ის წარმოიქმნება სისხლის უჯრედებში, რომელთაც თრომბოციტები ან სისხლის ფირფიტები ეწოდება. 12-17 სურათზე ილუსტრირებული ექსპერიმენტი აჩვენებს, რომ თზფ-ს არსებობა საჭიროა უჯრედების კულტურაში ფიბრობლასტების გაყოფისთვის. ფიბრობლასტები შემაერთებელქსოვილოვანი უჯრედებია, რომელთაც პლაზმურ მემბრანაზე თზფ-რეცეპტორები აქვს. თზფ მოლეკულების მიმაგრება ამ რეცეპტორებზე (რომლებიც თროზინკინაზა რეცეპტორებია; იხ. თავი 11) იწვევს სიგნალის ტრანსდუქციის მექანიზმის გაშვებას, შედეგად უჯრედი გადადის G_1 საკონტროლო წერტილში და იწყებს გაყოფას. თზფ ასტიმულირებს ფიბრობლასტის გაყოფას არამარტო კულტურაში, არამედ ცხოველის ორგანიზმშიც. ქსოვილის დაზიანებისას ამ მიდა-



(ა) ძუძუმწოვრის ნორმალური უჯრედები. *საკვები პროდუქტების, ზრდის ფაქტორების და მიმგრებისათვის სუბსტრატის არსებობა განსაზღვრავს უჯრედთა გამრავლების სიმჭიდროვეს (სიმკვრივეს) უჯრედთა ერთი ფენით.*



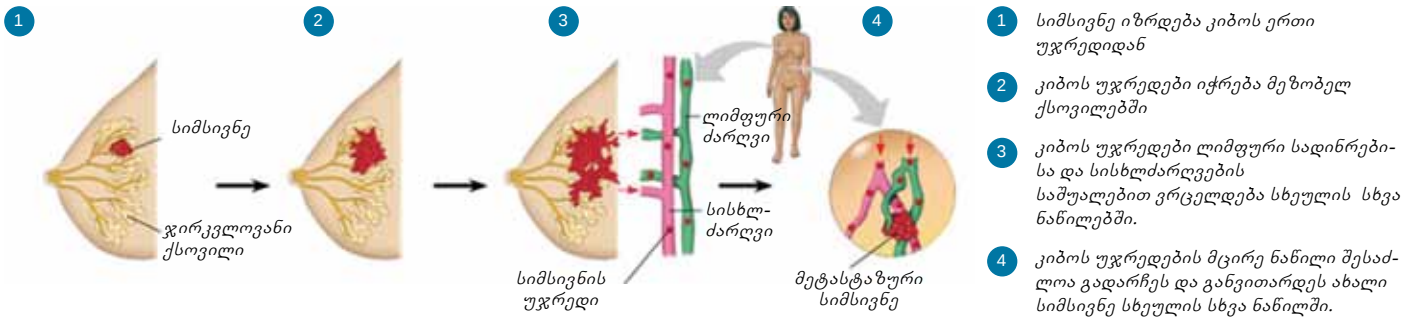
(ბ) კიბოს უჯრედები. *კიბოს უჯრედები აგრძელებენ გაყოფას ერთუჯრედიანი შრის წარმოქმნის შემდეგაც და ქმნიან ერთმანეთზე დალაგებული უჯრედების გროვას.*

▲ *სურათი 12.18* ***სიმკვრივე (სიმჭიდროვე)-დამოკიდებული დათრგუნვის ფენომენი და მიმაგრების დამოკიდებულება უჯრედის გაყოფაში.*** *სქემებზე ცალკეული უჯრედები არაპროპორციულად დიდადაა ნაჩვენები.*

მოში თრომბოციტებიდან გამოთავისუფლდება ᲗᲖᲤ, ამის გამო ფიბრობლასტების პროლიფერაცია ხელს უწყობს ჭრილობის შეხორცებას. მეცნიერების მიერ გამოკვლეულია სულ ცოტა 50 განსხვავებული ზრდის ფაქტორი, რომელიც იწვევს უჯრედის გაყოფის სტიმულირებას. სხვადასხვა უჯრედი რეაგირებს განსაზღვრულ სპეციფიურ ზრდის ფაქტორზე ან ზრდის ფაქტორთა კომბინაციაზე.

უჯრედის გაყოფის გარეგანი ფიზიკური ფაქტორის ეფექტი ნათლად ჩანს **სიმკვრივე (სიმჭიდროვე)-დამოკიდებული დათრგუნვის** ფენომენის მაგალითზე, როდესაც დიდი რაოდენობით დაგროვილი უჯრედები, წყვეტენ გამრავლებას (**სურათი 12.18-ა**, შემდეგ გვერზე). მრავალი წლის წინათ პირველად იქნა ნანახი, რომ უჯრედები კულტურაში ნორმალურად მრავლდება, სანამ კულტურის კონტეინერის შიდა ზედაპირზე არ წარმოიქმნება უჯრედთა ერთი შრე. შემდეგ უჯრედები წყვეტენ გაყოფას. თუ უჯრედთა ჯგუფი მოშორებითაა განლაგებული და გარშემორტყმულია თავისუფალი სივრცით, ისინი იწყებენ გამრავლებას და მრავლდებიან მანამ, სანამ არ შეავსებენ თავისუფალ არეს. თავდაპირველად ვარაუდობდნენ, რომ მეზობელი უჯრედების ფიზიკური კონტაქტი სიგნალია გამრავლების შეწყვეტისათვის. მიუხედავად იმისა, რომ შესაძლოა ფიზიკურ კონტაქტს ჰქონდეს გარკვეული გავლენა თითოეული უჯრედისათვის, გაცილებით მნიშვნელოვანია ზრდის ფაქტორებისა და საკვები ნივთიერებების საჭირო რაოდენობის არსებობა: ცხადია, როდესაც უჯრედთა პოპულაცია აღწევს გარკვეულ სიმჭიდროვეს, იქმნება საკვები ნივთიერებების დეფიციტი და მისი რაოდენობა არასაკმარისი ხდება უჯრედთა შემდგომი ზრდისა და გამრავლებისთვის.

ცხოველურ უჯრედთა უმრავლესობას ახასიათებს **მიმაგრების დამოკიდებულება** (**იხ. სურათი 12.18-ა**). გამრავლებისათვის საჭიროა მათი მიმაგრება სუბსტრატზე, როგორიცაა უჯრედული კულტურის შემცველი ფინჯანი, ან ქსოვილის არაუჯრედული მატრიცა. ექსპერიმენტები ამტკიცებს, რომ მიმაგრების შესახებ სიგნალი უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის კონტროლის სისტემას გადაეცემა გამტარი გზებით პლაზმური მემბრანის ცილებისა და მასთან დაკავშირებული უჯრედის ჩონჩხის ელემენტების მონაწილეობით. სიმჭიდროვე-დამოკიდებული დათრგუნვა და მიმაგრების დამოკიდებულება ორგანიზმის ქსოვილებში მოქმედებს ისევე, როგორც კულტურაში აკონტროლებს უჯრედების ზრდის გარკვეულ ოპტიმალურ სიმკვრივესა და ადგილმდებარეობას. კიბოს უჯრედები, რომელთაც ამის შემდეგ განვიხილავთ, არ ავლენენ არც სიმკვრივე-დამოკიდებულ დათრგუნვას და არც მიმაგრების დამოკიდებულებას (**სურათი 12.18-ბ**).



▲ *სურათი 12.19* ***ძუძუს ავთვისებიანი სიმსივნის ზრდა და მეტასტაზების გავრცელება.*** *ავთვისებიანი სიმსივნის უჯრედები უკონტროლო ზრდის შედეგად ვრცელდება მეზობელ ქსოვილებში და ლიმფური სადინარებისა და სისხლძარღვების საშუალებით სხეულის სხვა ნაწილებში. კიბოს უჯრედების გავრცელებას მათი პირველადი განვითარების ადგილიდან მოშორებით, მეტასტაზების წარმოქმნა ეწოდება.*

უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის კონტროლის მექანიზმების დაკარგვა კიბოს უჯრედებში

კიბოს უჯრედები, ჩვეულებრივ, არ პასუხობს ორგანიზმის კონტროლის მექანიზმებს. ისინი ჭარბად მრავლდება და იჭრება სხვა ქსოვილებში. დაუბრკოლებელი ზრდის პირობებში შეიძლება ორგანიზმის სიკვდილი გამოიწვიოს.

კურტურაში უჯრედების ზრდის შესწავლისას მეცნიერებმა გამოიკვლიეს, რომ კიბოს უჯრედები არ რეაგირებენ უჯრედის ციკლის მარეგულირებელ ნორმალურ სიგნალებზე. მაგალითად, 12.18-ბ სურათი გვიჩვენებს, რომ კიბოს უჯრედი არ ავლენს სიმკვრივე-დამოკიდებული დათრგუნვის ფენომენს კულტურაში ზრდისას; უჯრედები არ წყვეტენ გამრავლებას მაშინაც კი როცა ზრდის ფაქტორები ამოწურულია. ამ მოვლენის ასახსნელი ლოგიკური ჰიპოთეზა არის ის რომ კიბოს უჯრედები ზრდისა და გამრავლებისთვის არ საჭიროებენ კულტურის ნიადაგში ზრდის ფაქტორების არსებობას. ისინი ან თავად წარმოქმნიან მათთვის საჭირო ზრდის ფაქტორებს, ან შესაძლოა, მათში აღინიშნება დარღვევა სიგნალების გადაცემის სისტემაში, რომელიც გადასცემს ზრდის ფაქტორის სიგნალს უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის მართვის მექანიზმებს ამ ფაქტორის არარსებობის პირობებშიც. სხვა შესაძლო ვარიანტია დარღვევა უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის მართვის სისტემაში. ფაქტობრივად, როგორც მე-19 თავში შეისწავლით, ყოველი მათგანი შეიძლება იყოს კიბოს განვითარების მიზეზი.

ნორმალურ და კიბოს უჯრედებს შორის არსებობს სხვა მნიშვნელოვანი განსხვავებაც, რომლებიც ასახავს უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის დარღვევებს. როდესაც სიმსივნური უჯრედები წყვეტენ გამრავლებას, ეს ხდება ციკლის შემთხვევით მომენტებში და არა ჩვეულებრივ ნორმალურ საკონტროლო წერილებში. უფრო მეტიც, კულტურაში საკვები ნივთიერებების უწყვეტი მიწოდების პირობებში კიბოს უჯრედებს შეუძლიათ გამრავლება უსასრულოდ, შეიძლება ითქვას, „უკვდავნი“ არიან. განსაცვიფრებელი მაგალითია უჯრედთა თაობა, რომელიც მრავლდება კულტურაში 1951 წლიდან. ამ თაობას HeLa-ს უჯრედებს უწოდებენ, რადგან მათი პირველაწყარო იყო სიმსივნე, რომელიც ამოაჭრეს ქალს ჰენრიეტა ლაკს (Henrietta Lacks). საპირისპიროდ ამისა, ძუძუმწოვართა ყველა ნორმალური, კულტურაში მზარდი უჯრედი იყოფა დაახლოებით 20-50-ჯერ, რის შემდეგაც წყვეტს გამრავლებას, ბერდება და კვდება (ჩვენ გავეცანით ამ ფენომენის შესაძლო მიზეზებს მე-16 თავში, როდესაც განვიხილავთ ქრომოსომების რეპლიკაციას)

ორგანიზმში კიბოს უჯრედების პათოლოგიური ქცევა შესაძლოა კატასტროფული აღმოჩნდეს. პრობლემა იწყება, როდესაც ქსოვილის ერთი უჯრედი განიცდის ტრანსფორმაციას — პროცესს, რომელიც ნორმალურ უჯრედს გარდაქმნის კიბოს უჯრედად. ჩვეულებრივ, ორგანიზმის იმუნური სისტემა, ტრანსფორმირებულ უჯრედს აფასებს, როგორც უცხო აგენტს და ანადგურებს მას. თუ უჯრედი გადაურჩა განადგურებას, იგი სწრაფად მრავლდება და წარმოქმნის სიმსივნეს — პათოლოგიური უჯრედების მასას ნორმალური ქსოვილის სიღრმეში. თუ პათოლოგიური უჯრედები ინარჩუნებს თავიანთ პირველად ადგილმდებარეობას, სიმსივნეს უწოდებენ **კეთილთვისებიანს.** კეთილთვისებიან სიმსივნეთა უმრავლესობა არ ქმნის სერიოზულ პრობლემას და შესაძლებელია მთლიანად იქნეს მოცილებული ქირურგიული გზით. ამისგან განსხვავებით, **ავთვისებიანი სიმსივნე** არის საკმაოდ ინვაზიური იმისთვის, რომ გამოიწვიოს ერთი ან რამოდენიმე ორგანოს ფუნქციის დარღვევა. თუ ინდივიდს აქვს ავთვისებიანი სიმსივნე, ამბობენ, რომ მას აქვს კიბო.

ავთვისებიანი სიმსივნის უჯრედები, გარდა მათი ინტენსიური პროლიფერაციის (გამრავლების) უნარისა, პათოლოგიურია მრავალი სხვა ნიშნითაც: შესაძლოა ჰქონდეს ქრომოსომების არასწორი რაოდენობა (თუმცა არის ეს ტრანსფორმაციის მიზეზია თუ შედეგი,ჯერაც საკამათოა). ნივთიერებათა ცვლა იყოს დარღვეული და შეიძლება შეწყვიტოს ყოველგვარი ნორმალური ფუნქციონირება; უჯრედის ზედაპირზე არსებული პათოლოგიური ცვლილებების გამო მათ დაკარგული ან დარღვეული ჰქონდეს დამოკიდებულება მეზობელ უჯრედებთან და უჯრედთაშორის სივრცესთან, შეუძლია გავრცელება ახლომდებარე ქსოვილებში. სიმსივნურ უჯრედებს შეუძლია აგრეთვე სასიგნალო მოლეკულების სეკრე-

ცია, რომლებიც იწვევს სისხლძარღვების ზრდას სიმსივნის მიმართულებით. რამდენიმე სიმსივნური უჯრედი შეიძლება მოწყდეს ძირითად სიმსივნეს, მოხვდეს სისხლძარღვში ან ლიმფურ სადინარში, აქედან კი — სხეულის სხვა ნაწილებში, სადაც მას შეუძლია გამრავლდეს და წარმოქმნას ახალი სიმსივნე. სიმსივნური უჯრედების საწყისი ლოკალიზაციიდან დაშორებულ ადგილებში ამგვარ გავრცელებას **მეტასტაზებს** უწოდებენ (იხ. სურათი 12.19).

ერთ ადგილას ლოკალიზებული სიმსივნის მკურნალობა შესაძლებელია მაღალენერგეტიკული რადიაციით, რომელიც აზიანებს კიბოს უჯრედების ᲓᲜᲛ-ს მეტად, ვიდრე ნორმალური უჯრედებისას; საფიქრებელია, რომ კიბოს უჯრედებს დაკარგული აქვს ამგვარი დაზიანებისგან თავდაცვის უნარი. ცნობილი ან სავარაუდო მეტასტაზური სიმსივნეების სამკურნალოდ გამოიყენება პრეპარატები, რომლებიც ტოქსიკურია იმ უჯრედების მიმართ, რომლებიც აქტიურად მრავლდებიან. მათი შეყვანა ხდება სისხლის მიმოქცევის სისტემის საშუალებით. ქიმიოთერაპიული მედიკამენტები ერევა უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის სპეციფიკურ ეტაპებში. მაგალითად, მედიკამენტი ტაქსოლი მიკროტუბულების დეპოლიმერიზაციის შეფერხების გზით ყინავს მიტოზურ თითისტარას, რის გამოც აქტიური გამრავლების პროცესშში მყოფი უჯრედები აღარ გადადის მეტაფაზაში. ქიმიოთერაპიის უარყოფითი მოქმედება ვლინდება მედიკამენტების ნორმალურ უჯრედებზე ზემოქმედების შედეგად. მაგალითად გულისრევა შედეგია ქიმიოთერაპიის ზემოქმედებისა ნაწლავების უჯრედებზე, თმისცვენა — თმის ფოლიკულების უჯრედებზე, ინფექციებისადმი რეზისტენტობის დაქვეითება — იმუნური სისტემის უჯრედებზე.

მეცნიერები იწყებენ გარკვევას, როგორ გარდაიქმნება ნორმალური უჯრედი კიბოს უჯრედად. კიბოს უჯრედების მოლეკულურ ბიოლოგიას უფრო დაწვრილებით შეისწავლით მე-19 თავში. მიუხედავად იმისა, რომ კიბოს განვითარების მექანიზმი მრავალგვარია, უჯრედული ტრანსფორმაცია ყოველთვის გულისხმობს გენების ცვლილება, რაც ასე თუ ისე გავლენას ახდენს უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის კონტროლის სისტემაზე. და მაინც, ჩვენი ცოდნა გენომის ცვლილებათა შესახებ, რომლებიც იწვევენ კიბოს უჯრედებში სხვადასხვაგვარ დარღვევებს, ელემენტარულ დონეზე რჩება.

შესაძლოა, მიზეზი კიბოს უჯრედების გარშემო მრავალი უპასუხო კითხვის არსებობისა, არის ის, რომ ჯერ კიდევ ბევრია შესასწავლი ნორმალური უჯრედის ფუნქციონირების შესახებ. უჯრედი – სიცოცხლის ძირითადი სტრუქტურული და ფუნქციური ერთეული ინახავს საკმაო რაოდენობით საიდუმლოს, რაც მეცნერებს მომავალში საფუძვლიანი კვლევისკენ უხმობს.

კონცეფცია ტესტი 12.3

1. მკვლევარი ზემოქმედებს უჯრედზე ქიმიური ნივთიერებით, რომელიც აფერხებს ᲓᲜᲛ-ის სინთეზს. უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის რომელ ნაწილში აკავებს უჯრედს ეს ზემოქმედება?
2. დააკვირდით 12.13. სურათს მე-2 ექსპერიმენტის შედეგად რატომ შეიცავს ბირთვი ᲓᲜᲛ-ის განსხვავებულ რაოდენობას?
3. რა არის უჯრედისთვის გაშვების სიგნალი G_2 ფაზის კონტროლის წერტილში მიტოზში გადასასვლელად?
4. რა მოხდებოდა თუ თქვენ განახორციელებდით 12.17 სურათზე ასახულ ექსპერიმენტს, სიმსივნური უჯრედების გამოყენებით?
5. უმეტესად უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის რომელ ფაზაში იმყოფება თქვენი სომატური უჯრედები?
6. შეადარეთ და ერთმანეთს და აღწერეთ კეთილთვისებიანი და ავთვისებიანი სიმსივნეების ნიშნები.

მე-12 თავის შემოწმება

ძირითადი კონცეფციების შემოწმება

- ერთუჯრედიანი ორგანიზმები მრავლდება უჯრედის გაყოფის გზით. მრავალუჯრედიანი ორგანიზმები დამოკიდებულია უჯრედის გაყოფაზე, რათა განვითარდნენ ერთი განაყოფიერებული კვერცხუჯრედიდან, განახორციელონ ზრდისა და აღდგენის პროცესები.

კონცეფცია 12.1

უჯრედის დაყოფა გენეტიკურად იდენტურ შვილეულ უჯრედებად

- უჯრედი გაყოფამდე აორმაგებს თავის გენეტიკურ მასალას იმისათვის, რომ ყოველმა შვილეულმა უჯრედმა გარანტირებულად მიიღოს გენეტიკური მასალის ზუსტი ასლი — დნმ.

- **გენეტიკური მასალის უჯრედული ორგანიზაცია.** დნმ განაწილებულია ქრომოსომებში. ეუკარიოტული ქრომოსომები შედგება ქრომატინისაგან – დნმ-სა და ცილის კომპლექსისგან, რომელიც იკუმშება (მჭიდროვდება) მიტოზის განმავლობაში. ცხოველური უჯრედების გამეტებს აქვს ქრომოსომების ერთი კომპლექტი, სომატურ უჯრედებს – ორი (წყვილი) კომპლექტი.

- **ქრომოსომების განაწილება უჯრედის გაყოფის პროცესში**

- **უჯრედის გაყოფისათვის მზადებისას ქრომოსომები ორმაგდება.** თითოეული მათგანი ამ დროს შედგება ორი იდენტური ტყუპი ქრომატიდისაგან. ქრომატიდები შორდება ერთმანეთს უჯრედის გაყოფის პროცესში და ქმნის ახლადწარმოქმნილი შვილეული უჯრედების ქრომოსომებს. ეუკარიოტული უჯრედების გაყოფის პროცესი მოიცავს მიტოზს (ბირთვის გაყოფას) და ციტოკინეზს (ციტოპლაზმის გაყოფას).

კონცეფცია 12.2

მიტოზისა და ინტერფაზის მონაცვლეობა უჯრედის სასიცოცხლო ციკლში

- **უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის ფაზები** გაყოფათა შორის შუალედში უჯრედი იმყოფება ინტერფაზაში: (G1, S და G2 ფაზები). უჯრედი ზომა იზრდება ინტერფაზის განმავლობაში, მაგრამ დნმ ორმაგდება მხოლოდ სინთეზის (S) ფაზაში. მიტოზი და ციტოკინეზი ქმნის უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის მიტოზის (M) ფაზას. მიტოზი უწყვეტი პროცესია, მაგრამ აღწერისთვის პირობითად დაყოფილია ხუთ სტადიად: პროფაზად, პრომეტაფაზად, მეტაფაზად, ანაფაზად და ტელოფაზად.

- **მიტოზური თითისტარა: დაწვრილებითი განხილვა**

- **მიტოზური თიტისტარა არის მიკრომილაკების სისტემა, რომელიც აკონტროლებს ქრომოსომების გადაადგილებას მიტოზის პროცესში.** თითისტარი ვითარება ცენტრომერებისაგან და შედგება თითისტარას მიკრომილაკებისა და ვარსკვლავისაგან. თითისტარას მიკრომილაკების ნაწილი მიმაგრებულია ქრომოსომების კინეტოქორებთან და განალაგებს მათ მეტაფაზურ ფირფიტაზე. ანაფაზაში ტყუპი ქრომატიდები განცალკევდება და გადაადგილდება კინეტოქორების მიკრომილაკების გასწვრივ უჯრედის საპირისპირო ბოლოებისკენ. ამ დროს კინეტოქორებთან მიუმაგრებული მიკრომილაკები ერთმანეთზე ზედდებისა და ურთიერთსაწინააღმდეგოდ ბიძგის შედეგად იწვევენ უჯრედის დაგრძელებას. ტელოფაზაში უჯრედის მოპირდაპირე ბოლოებში ფორმირდება გენეტიკურად იდენტური შვილეული ბირთვები.

- **ციტოკინეზი: დაწვრილებითი განხილვა**

- **მიტოზს, როგორც წესი, მოსდევს ციტოკინეზი.** ცხოველური უჯრედები ახორციელებენ ციტოკინეზს გაყოფის გზით, მცენარეული უჯრედები – უჯრედის ფირფიტის წარმოქმნის საშუალებით.

- **ბინარული გაყოფა** ბინარული გაყოფის პროცესში ბაქტერიის ქრომოსომა ორმაგდება და ორი შვილეული ქრომოსომა აქტიურად გადაადგილდება ერთმანეთის საპირისპიროდ. მიმდინარეობს ამ გადაადგილებაში მონაწილე სპეციფიკური ცილების კვლევა.

- **მიტოზის ევოლუცია** რამდენადაც პროკარიოტები წინამორბედი ეუკარიოტები იყო მილიარდობით წლის განმავლობაში, შესაძლოა მიტოზი განვითარდა უჯრედის გაყოფის პროკარიოტული ტიპიდან. გარკვეული პროტისტები (ერთუჯრედიანი ორგანიზმები) მრავლდებიან უჯრედის გაყოფის ისეთი ტიპით, რომელიც შუალედური ფორმაა ბაქტერიულ ბინარულ გაყოფასა და ეუკარიოტული უჯრედების უმრავლესობისათვის დამახასიათებელ მიტოზის პროცესს შორის.

კონცეფცია 12.3

უჯრედის სასიცოცხლო ციკლი რეგულირდება მოლეკულური კონტროლის სისტემის საშუალებით

▶ **ციტოპლაზმური სიგნალების ჰიპოთეზის დამაჯერებლობა** ციტოპლაზმაში არსებული მოლეკულები არეგულირებენ უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის მიმდინარეობას.

▶ **უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის კონტროლის სისტემა** მარეგულირებელი ცილების ციკლური ცვლილებები როგორც უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის საათის მექანიზმის მსგავსად მოქმედებს. „საათის მექანიზმს“ აქვს სპეციფიური საკონტროლო წერტილები, სადაც უჯრედის სასიცოცხლო ციკლი წყდება, მანამ არ მიღებული „გაგრძელების“ სიგნალს. მარეგულირებელი მოლეკულებია ციკლინები და ციკლინდამოკიდებული კინაზები (ცდკ). უჯრედული კულტურები მეცნიერებს საშუალებას აძლევს შეისწავლონ უჯრედის გაყოფის მოლეკულური დეტალები. უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის საკონტროლო პუნქტებზე გავლენას ახდენს როგორც შიდა, ისე გარეგანი ფაქტორები, სიგნალის ტრანსდუქციის გადაცემის გზების საშუალებით. უჯრედთა უმრავლესობა ავლენს უჯრედის გამრავლების როგორც სიმკვრივე — დამოკიდებული დათრგუნვის ფენომენს, ასევე მიმაგრების დამოკიდებულებას. უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის კონტროლის მექანიზმების დაკარგვა კიბოს უჯრედებს უკარგავს ნორმალური რეგულაციის უნარს, ამიტომ ისინი იყოფიან კონტროლის გარეშე, რის შედეგადაც წარმოიქმნება სიმსივნე. ავთვისებიანი სიმსივნე იჭრება გარემომცველ ქსოვილებში და აქვს მეტასტაზირების უნარი, შეუძლია გაავრცელოს კიბოს უჯრედები სხეულის სხვა ნაწილებში, სადაც წარმოიქმნება მეორეული სიმსივნეები.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშეფასება

1. უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის რეგულირებისთვის მნიშვნელოვანი ზოგიერთი პროტეინკინაზას ფერმენტული აქტივობის მომატება გამოწვეულია:
   ა) კინაზების სინთეზით რიბოსომების მიერ;
   ბ) არააქტიური კინაზას გააქტიურებით ციკლინთან დაკავშირების გზით;
   გ) არააქტიური ციკლინის გარდაქმნით აქტიურ კინაზად ფოსფორირების გზით;
   დ) არააქტიური კინაზას დაშლით ციტოპლაზმური პროტეაზების მიერ;
   ე) გარეგანი ზრდის ფაქტორების კონცენტრაციის დაქვეითებით ინჰიბირების ზღვარზე დაბლა.

2. მიკროსკოპის საშუალებით ხედავთ, რომ უჯრედის ფირფიტა იწყებს განვითარებას გარდიგარდმოდ უჯრედის შუაში, ხოლო უჯრედის ფირფიტის ორივე მხარეს ფორმირდება ბირთვები. ეს უნდა იყოს:
   ა) ცხოველური უჯრედი ციტოკინეზის პროცესში;
   ბ) მცენარეული უჯრედი ციტოკინეზის პროცესში;
   გ) ცხოველური უჯრედი უჯრედის ციკლის S ფაზაში;
   დ) ბაქტერიული უჯრედის გაყოფა;
   ე) მცენარეული უჯრედი მეტაფაზაში.

3. ვინბლასტინი არის კიბოს სამკურნალოდ გამოყენებული სტანდარტული ქიმიოთერაპიული საშუალება. რადგან ის ზემოქმედებს მიკროტუბულების კომპლექსზე, ეფექტურობა დაკავშირებული უნდა იყოს :
   ა) მიტოზური თიტისტარას წარმოქმნის დარღვევასთან;
   ბ) მარეგულირებელი ცილების ფოსფორირების ინჰიბიციასთან (დათრგუნვასთან);
   გ) ციკლინის პროდუქციის (წარმოქმნის) დათრგუნვასთან;
   დ) მიოზინის დენატურაციასა და გაყოფის ღარის ფორმირების დათრგუნვასთან;
   ე) ᲓᲜᲛ-ს სინთეზის დათრგუნვასთან.

4. განსაზღვრული უჯრედი შეიცავს იმ ᲓᲜᲛს-ს ნახევარს, რასაც შეიცავს მიტოზურად აქტიური ქსოვილის სხვა უჯრედები. საფიქრებელია, რომ აღნიშნული უჯრედი უნდა იყოს:
   ა) G_1 ფაზაში; ბ) G_2 ფაზაში; გ) პროფაზაში;
   დ) მეტაფაზაში; ე) ანაფაზაში.

5. ერთ-ერთი განსხვავება კიბოს უჯრედსა და ნორმალურ უჯრედს შორის არის ის, რომ:
   ა) კიბოს უჯრედს არ შეუძლია ᲓᲜᲛ-ს სინთეზი;
   ბ) უჯრედის სასიცოცხლო ციკლი კიბოს უჯრედში შეკავებულია S ფაზაში;
   გ) კიბოს უჯრედები განაგრძობს გამრავლებას მაშინაც კი, როდესაც მჭიდროდ არიან ერთმანეთთან განლაგებული;
   დ) კიბოს უჯრედებს არ შეუძლიათ გამართულად ფუნქციონირება, რადგან განიცდიან სიმჭიდროვე-დამოკიდებულ დათრგუნვას;
   ე) კიბოს უჯრედები ყოველთვის უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის M ფაზაში არიან.

6. მმფ-ს აქტივობის დაცემა მიტოზის ბოლოს გამოწვეულია:
   ა) პროტეინ კინაზას (ცდკ) დესტრუქციით;
   ბ) ციკლინის სინთეზის დაქვეითებით;
   გ) ᲓᲜᲛ-ს სინთეზით;
   ე) უჯრედის მოცულობასა და მისი გენომს შორის შეფარდების გაზრდით.

7. სისიხლის წითელ უჯრედების (ერითროციტის — RBC) სიცოცხლის ხანგრძლივობა 120 დღეს შეადგენს. თუ მოზრდილ ადამიანს საშუალოდ 5 ლ. სისხლი აქვს, ამასთან ყოველი მიკროლიტრი (μL) შეიცავს 5 მილიონ ერითროციტს (RBC), რამდენი ახალი უჯრედი უჯდა წარმოიქმნას ყოველ წამში, რათა აღდგეს ერითროციტების სრული პოპულაცია (1μL=10-6 L)?
ა) 30 000; ბ) 2 400; გ) 2 400,000; დ) 18 000; ე) 30 000 000.

8. მედიკამენტი ციტოქალაზინ-B (Cytichalasin B) ახდენს აქტინის ფუნქციის ბლოკირებას. ციტოქალაზინ-B იწვევს უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის დარღვევას?
ა) თითისტარას წარმოქმნას;
ბ) თითისტარას მიმაგრებას კინეტოქორებზე;
გ) ᲓᲜᲐ-ის სინთეზს;
დ) უჯრედის სიგრძეში მომატებას ანაფაზაში;
ე) გაყოფის ღარის ფორმირებას.

9. ზოგიერთ ორგანიზმში მიტოზი მიმდინარეობს ციტოკინეზის გარეშე. ამის შედეგი შესაძლოა იყოს:
ა) ერთზე მეტბირთვიანი უჯრედი;
ბ) უჩვეულოდ პატარა უჯრედი;
გ) არასრულფასოვანბირთვიანი უჯრედი;
დ) ქრომოსომების დესტრუქცია;
ე) უჯრედის სასიცოცხლო ციკლი S ფაზის გარეშე.

10. მიტოზის განმავლობაში არ გვხვდება:
ა) ქრომოსომების შემჭიდროება (გამსხვილება);
ბ) ᲓᲜᲐ-ის გაორმაგება;
გ) ტყუპი ქრომატიდების განცალკევება;
დ) თითისტარას წარმოქმნა;
ე) ცენტროსომების განცალკევება.

11. ქვემოთ გამოსახულ ხახვის ბოლქვის აპკის სინათლის მიკროსკოპ მიღებულ გამოსახულებაზე გამოყავით უჯრედები, რომლებიც იმყოფებიან: ინტერფაზაში, პროფაზაში, მეტაფაზაში და ანაფაზაში. აღწერეთ თითოეული სტადიისთვის დამახასიათებელი ძირითადი მოვლენები.



ევოლუციური კავშირი

მიტოზის შედეგად შვილეული უჯრედები იღებენ ქრომოსომების იმავე რაოდენობას, რამდენიც ჰქონდათ დედისეულ უჯრედებს. ქრომოსომების რაოდენობის შენარჩუნების სხვა გზა, შესაძლოა ყოფილიყო თავდაპირველად უჯრედის გაყოფა და შემდეგ ქრომოსომების გაორმაგება წარმოქმნილ შვილეულ უჯრედებში. რა პრობლემა შეიძლებოდა შექმნილიყო ამგვარი ალტერნატივის პირობებში? ხომ არ მიგაჩნიათ, რომ ეს არის უჯრედის სასიცოცხლო ციკლის ორგანიზების ერთნაირად მისაღები ფორმა?

მეცნიერული კვლევა

მიკრომილაკები არის პოლარული სტრუქტურები, რომელთაგან ერთ ბოლოზე (ეგრეთწოდებული „+ ბოლოზე“) პოლიმერიზაციისა დეპოლიმერიზაციის ხარისხი ბევრად მაღალია, ვიდრე მეორე ბოლოზე (ე.წ. „ბოლოზე“). 12.8 სურათზე ასახული ექსპერიმენტი ნათლად განასხვავებს ამ ორ ბოლოს.

ა. შედეგების მიხედვით გამოყავით „+ ბოლო“ და დაასაბუთეთ თქვენი მსჯელობა.
ბ. თუ „+ ბოლო“ იქნებოდა საპირისპირო მხარე, როგორ შედეგს მივიღებდით? გააკეთეთ მოდელი.
გ. გადააკეთეთ 12.8 სურათის დასკვნითი მოდელი. წარმოადგინეთ თქვენეული შედეგების ახალი ვერსია.

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

ასობით მილიონი დოლარი იხარჯება ყოველწლიურად კიბოს სამკურნალო ეფექტური საშუალებების ძიებაში. ბევრად ნაკლები ფული იხარჯება კიბოს პროფილაქტიკაზე. რატომ გგონიათ, რომ ეს სწორია? როგორი ცხოვრების წესი დაგვეხმარება კიბოს თავიდან აცილებაში? რა სახის პროფილაქტიკური პროგრამებით იქნება შესაძლებელი ხელი შევუწყოთ ამგვარი ცვლილებების დაწყებასა და განხორციელებას? რომელი ფაქტორები შეუშლიდა ხელს ასეთი ცვლილებასა და პროგრამებს?

გენეტიკა



ინტერვიუ

ერიკ ლენდერთან

გენომიკა — მეცნიერება ორგანიზმის ყველა გენისა და მათი ერთობლივი ფუნქციონირების შესახებ, ახალი დისციპლინაა, რომელმაც ბიოლოგიაში რევოლუცია მოახდინა. ერიკ ლენდერი, რომელსაც **ადამიანის გენომის პროექტში** მნიშვნელოვანი როლი მიუძღვის, ამ რევოლუციის ლიდერია. დოქტორი ლენდერი მასაჩუსეტსის ტექნოლოგიის ინსტიტუტისა და ჰარვარდის გაერთიანებული ინსტიტუტის [Broad Institute of MIT and Harvard] დამფუძნებელი დირექტორია, რომელიც გენომიკას დაავადებების ახსნისა და მათ მკურნალობაში ახალი საშუალებებისა და მიღწევების დანერგვისთვის იყენებს. ინსტიტუტის შემადგენლობაში შედის გენომის კვლევის უაითჰედის ცენტრი [Whitehead Center for Genome Research], რომელსაც ადამიანის გენომის სეკვენირებაში წამყვანი ადგილი უკავია.

პრინსტონის კურსდამთავრებულმა, დოქტორმა ლენდერმა, დოქტორანტურა ოქსფორდის უნივერსიტეტში, მათემატიკაში, გაიარა და როდსის სტიპენდიანტიც იყო. ჰარვარდის ბიზნეს სკოლაში იგი 1990 წლამდე ეკონომიკას ასწავლიდა, მაგრამ შემდგომში ბიოლოგიის კურსბზე გადავიდა. მის მრავალრიცხოვან ჯილდოებს შორის მაკარტურის ფონდის სტიპენდიაა. ის აგრეთვე აირჩიეს ამერიკის მეცნიერებათა აკადემიის წევრად. დოქტორი ლენდერი, როგორც მასაჩუსეტსის ტექნოლოგიის ინსტიტუტის, ასევე ჰარვარდის უნივერსიტეტის პროფესორია. მასაჩუსეტსის ტექნოლოგიის ინსტიტუტში ბოლო ათი წლის განმავლობაში ის ბიოლოგიის დაწყებით კურსს კითხულობს.

როგორ მოხვედით გენეტიკაში?

უმაღლეს სკოლაში ვსწავლობდი ბიოლოგიას, მაგრამ მათემატიკა უფრო მიყვარდა და კოლეჯში წამყვან საგნად მათემატიკა ავირჩიე. ფილოსოფიის დოქტორის ხარისხის მიღებაც მათემატიკაში გადავწყვიტე, მაგრამ არ მინდოდა სპეციალიზაცია მხოლოდ მათემატიკაში. ერთ დღეს ჩემმა ძმამ მკითხა: ხომ არ დაინტერესდები ტვინის კოდირების თეორიით? ძმამ მათემატიკურ ნეირობიოლოგიაში დაწერილი რამდენიმე ნაშრომი გამომიგზავნა. უჯრედული ნეირობიოლოგიის შესახებ ცოდნის გარეშე ამ ნაშრომებში გარკვევა შეუძლებელი იყო. ამიტომ დავიწყე უჯრედის ბიოლოგიის შესწავლა. შემდეგ გადავედი მოლეკულურ ბიოლოგიაზე და ბოლოს, გენეტიკაც დამჭირდა. ამგვარად, ერთი საგნის მეორეს შესწავლა მოჰყვა. გენეტიკას კი დღემდე ვსწავლობ!

რა იყო ადამიანის გენომის პროექტის მთავარი მიზანი?

ადამიანის გენომის პროექტის საბოლოო მიზანი იყო ადამიანის დნმ-ის სრული თანმიმდევრობის წაკითხვა და მისი აღქმის გაადვილება. ასეთი ინფორმაცია თანამედროვე ბიოლოგიისთვის ფუნდამენტურია. საბოლოოდ, მის საფუძველზე შეიძლება ყველა ბიოლოგიური სტრუქტურისა და პროცესის ახსნა.

შეგიძლიათ ან ინდივიდუალური გენების დეტალური თვისებების შესწავლა, რასაც ბიოლოგები ადამიანის გენომის პროექტამდეც აკეთებდნენ და დღესაც აგრძელებენ, ან სისტემის ყველა კომპონენტის ურთიერთქმედების დადგენა. ორივე მიმართულებით დღეისთვის მნიშვნელოვანი აღმოჩენები გაკეთდა, მაგრამ ზოგიერთ პრობლემას მხოლოდ მაშინ ხედავ, როცა უკან იხევ. წარმოიდგინეთ, რომ პუანტილისტის ნახატს უყურებთ. ახლოდან მხოლოდ წერტილებს დაინახავთ, ეს რა თქმა უნდა საინტერესოა, მაგრამ თუ უკან დაიხევთ, დაინახავთ ცალკეულ ფიგურებს, რომლებსაც ახლოდან ვერ ამჩნევდით. ადამიანის გენომის პროექტამდე, უკან დახევისა და ადამიანის გენომის სრული სურათის დანახვის შესაძლებლობა არ არსებობდა.

გენომის ანალიზმა გამოაშკარავა სხვადასხვა მომენტში და სხვადასხვა ქსოვილებში გენების მოქმედების ჩართვისა და გამორთვის საერთო სურათი. ახლა შგვიძლია მოდულებსა თუ სისტემებში (სქემებში) გენების თანამშრომლობის დანახვა. ასეთი საერთო სურათი დღემდე არ გვქონია.

რა იყო ადამიანის გენომის პროექტის მთავარი გამოწვევა?

ყველაზე დიდი გამოწვევა იყო დნმ-ის კარტირებისა და სეკვენირების მეთოდების 10 000-ჯერადი გაუმჯობესების აუცილებლობა. დღემდე შესრულებულ პროექტებთან შედარებით, ეს პროექტი ყველაზე ამბიციური იყო! ადრე

მეცნიერთა საზოგადოების ამ შემოთავაზებას ნებისმიერი რელისტი სიგიჟედ ჩათვლიდა. მაგრამ რეალობა გაცილებით უფრო რთული აღმოჩნდა. როცა გავაცნობიერეთ, თუ რამდენად მნიშვნელოვანია ᲓᲜᲛ-ის თანმიმდევრობების გაშიფვრა ათასობით მეცნიერისთვის, დაგვებადა კითხვა: რატომ არ შეგვიძლია ამის გაკეთება? დროთა განმავლობაში მოგვიწია თანმიმდევრობით მრავალი ბარიერის გადალახვა. იმ მწირი იმფორმაციის მოსაპოვებლად, რომელიც იმ მომენტში ჩვენთვის სასარგებლო იყო, ჯერ შუალედურ მიზნებს ვისახავდით. ამავდროულად საკუთარი თავის დარწმუნებაც გვჭირდეობოდა, რომ სწორ გზას ვადგავართ. თანდათან მიზანსაც მივაღწიეთ: ჯერ გენეტიკური რუკები შევადგინეთ, რომელთა საშუალებით ამჯერად შეგვიძლია მემკვიდრეობით მიღებული დაავადებების კვალის დადგენა და მათი მემკვიდრეობითობის პრევენცია, შემდეგ შევადგინეთ ქრომოსომული ᲓᲜᲛ-ის ფიზიკური რუკები, საბოლოოდ კი მთელი გენომის ნუკლეოტიდების თანმიმდევრობა დავადგინეთ.

ეს იყო დიდი მიღწევა. გენომის პროექტში ჩართულმა ყველა მონაწილემ იცოდა, რომ ვმუშაობთ საკითხზე, რომელიც მეცნიერებისთვის 100 წლის შემდეგაც კი იქნება ფუნდამენტური. ვგრძნობდით, რომ ჩვენი შრომა ჩვენი შვილებისთვისაც ძალიან მნიშვნელოვანია, ვინაიდან 50 წლის შემდეგ მედიცინა ზუსტად ამ შედეგებზე იქნება დაფუძნებული. ეს იყო მრავალი პიროვნების, მრავალი ცენტრისა და ქვეყნის ერთობლივი ძალისხმევა, ყოვლისმომცველი პროექტი, რომელშიც ამერიკის შეერთებული შტატების, დიდი ბრიტნეთის, გერმანიის, იაპონიისა და ჩინეთის 20 სამეცნიერო ცენტრის რამდენიმე ათასი ადამიანი მონაწილეობდა. ეს იყო საერთაშორისო სამეცნიერო თანამშრომლობის საუკეთესო მაგალითი, იმ ადამიანების თანამშრომლობის, რომლებიც უდიდესი მნიშვნელობის საკითხზე ერთად მუშაობდნენ.

ჩვენი მიზმების მისაღწევად გამუდმებით გვჭირდეობდა ახალი მეთოდების დამუშავება და მათ ავტომატიზაციაზე ზრუნვა. მიღებული მონაცემების ანალიზის საშუალებებიც გასარკვევი გვქონდა. ანალიზის ჩასატარებლად მათემატიკის ცოდნა ძალიან სასარგებლო აღმოჩნდა.

გენომის თანმიმდევრობები A-ს, C-ს, T-სა და G-ს გრძელი ჯაჭვებია. საიდან იცით ამ ჯაჭვის რომელი მონაკვეთებია გენები?

ადამიანის გენომის სამი მილიარდი ასოს ცოდნიდან, ამ ასოების მიერ ნათქვამის გაგებამდე ჯერ კიდევ ბევრი სამუშაოა ჩასატარებელი. ძალიან გრძელ თანმიმდევრობებში გენების იდენტიფიცირება რთული საქმეა. ეს განსაკუთრებით ადამიანსა და სხვა მრავალუჯრედიან ეუკარიოტებს ეხება, რომლებსაც აქვთ არამაკოდირებელი ᲓᲜᲛ-ისა და გენ-მაკოდირებელი თანმიმდევრობების დიდი რაოდენობა, რომელიც არამაკოდირებული ᲓᲜᲛ-ს ფრაგმენტებით (ინტრონებით) მოკლე სეგმენტებად (ეგზონებად) დაყოფილია. ადამიანის გენების გაშიფვრაზე მუშაობისას ხმაურის ზღვაში თუნდაც მცირე სიგნალებს ვეძებდით. კომპიუტერული პროგრამები გენის თანმიმდევრობის ამორჩევაში მხოლოდ ზედაპირულ სამუშაოს ასრულებს. ჩვენთვის საინტერესო თანმიმდევრობები ATG-ს შეიცავს, რომლითაც ყველა გენების მაკოდირებელი თანმიმდევრობა იწყება. მაგრამ ATG გენომისთვის ჩვეულებრივი ტრიპლედია და დიდ არაფერს გვეუბნება. შეიძლება ისეთი ადგილების მოძებნა, სადაც საწყის სიგნალს ნუკლეოტიდების საკმაოდ გრძელი ფრაგმენტები მოჰყვება, სანამ სტოპ სიგნალს აღმნიშვნელი სამი ნუკლეოტიდიდან ერთ-ერთი არ გამოჩნდება. მაგრამ ეს შეიძლება შემთხვევითაც მოხდეს. ასე რომ, როცა ამ ტიპის სიგნალების მოსაძებნად მხოლოდ კომპიუტერს ვიყენებთ, გენების იდენტიფიცირების თვალსაზრისით საკმაოდ უხარისხო შედეგს ვიღებთ.

საბედნიეროდ, ჩვენ სხვა ხრიკებსაც მივმართავთ. გენების იდენტიფიცირების ერთი გზაა გენომის შედარება უჯრედის ინფორმაციული ᲠᲜᲛ-ის მოლეკულების ასლებთან (იხ. ნახატი 5. 25). კიდევ ერთი მნიშვნელოვანი ხერხია ადამიანის თანმიმდევრობების შედარება მონათესავე სახეობების თანმიმდევრობებთან. მრავალი გენი ორგანიზმის გადარჩენისთვის სასიცოცხლოდ მნიშვნელოვანია, ამიტომ ევოლუციის მსვლელობისას ეს გენები დაკონსერვების (დიდად არ იცვლებიან) ტენდენციას ავლენენ. თუ ჩვენ ადამიანის გენომის იმ ნაწილებს შევხედავთ, რომლებიც სხვა ძუძუმწოვრების განომის ნაწილების მსგავსია, აღმოვაჩენთ, რომ აქაც იგივე ტენდენცია არსებობს. ყველა გენის პოვნა მომაჯადოვებელი თავსატეხია, რომელიც გამოთვლითი ტექნიკის დარგში მომუშავე მეცნიერებს, ევოლუციურ ბიოლოგებს, მოლეკულურ ბიოლოგებსა და სხვებს ერთნაირად იტაცებს.

რამდენი გენი აქვს ადამიანს?

ჩემი დღევანდელი ვარაუდით ადამიანს ცილის მაკოდირებელი 20 000-25 000 გენი აქვს. ადამიანის გენომის საერთო ზომიდან გადინარე ითვლებოდა, რომ გენების რაოდენობა ამაზე ბევრად მეტია, მაგრამ ეს ვარაუდი არ დადასტურდა, რაც ადამიანის გენომის პროექტის ერთ-ერთი ყველაზე განსაცვიფრებელი აღმოჩენაა. არც ისე დიდი დრო გავიდა, რაც სახელმძღვანელოებში წერდნენ, რონ ადამიანს დაახლოებით 100 000 გენი აქვს. როცა თანმიმდევრობების უხეში სურათი მივიღეთ, ვივარაუდეთ, რომ ადამიანს შეიძლება დაახლოებით 40 000-მდე გენი ჰქონდეს, მაგრამ მალე გაირკვა, რომ აქედან მრავალი ფსევდოგენია — ნამდვილი გენების არასრულყოფილი და არაფუნქცირებადი ასლი. გენების რაოდენობა მცირდებოდა და მცირდებოდა. რა თქმა უნდა, გენომში არსებობს ფუნქციური რნმ-ის მოლეკულების, მაგალითად რიბოსომული რნმ-ის გენები, რომლებიც ცილებად არ ითარგმნება, მაგრამ ისინი დიდ ადგილს არ იკავებენ. ასე რომ, სავარაუდო პასუხია მხოლოდ რამდენიმე ათასი გენი, თუმცა ამაში ჯერ დარწმუნებულები არა ვართ.

რამდენად ახლოს ვართ ადამიანის გენომის გაშიფვრასთან?

ჩვენი უცოდინრობა მას შემდეგ გამოვლინდა, როცა ადამიანის გენომი თაგვის გენომს შევადარეთ. როცა ეს გენომები ერთ ხაზად დავალაგეთ, აღმოვაჩინეთ, რომ ადამიანის გენომის დაახლოებით 5% თაგვის გენომის მსგავსია. ამ გენებმა ადამიანის და თაგვის საერთო წინაპრის დროიდან დაწყებული მკვეთრი ევოლუციური კონსერვაცია გამოავლინეს. დნმ-ის თანმიმდევრობები ფუნქციურად ძალიან მნიშვნელოვანი უნდა იყოს. მაგრამ ამ 5%-ის მხოლოდ ერთ მესამედზე პასუხიმგებელია ცნობილი გენები და მარეგულირებელი თანმიმდევრობები. გაცილებით მეტი "ევოლუციის მოსავლელია", ვიდრე დღეს შეგვიძლია ავხსნათ.

გენომიკა ზუსტად ამ გამოცანების გამო მიყვარს. ბიოლოგიის დარგში დიდი ცარიელი სივრცეებია, რომლებიც ჩვენ უნდა შევავსოთ. თითქოს უეცრად შევძელით მთელი დედამიწის დანახვა და, ეშმაკმა დალახვროს, რამდენიმე ისეთი კონტინენტი დავინახეთ, რომელთა შესახებ დღემდე არაფერი ვიცოდით. გენომიკა აჩვენებს, რომ შემდეგი თაობის ახალგაზრდა მეცნიერებსაც კვლევისთვის უზარმაზარი შესაძლებლობა ექნება.

როგორ მოქმედებს გენომიკა ევოლუციის შესწავლაზე?

გენომიკის მონაცემების საფუძველზე ევოლუციური ბიოლოგიაც იცვლება. ახლა შეგვიძლია ორგამიზმების სრული თანმიმდევრობების დადგენა და ამის საფუძველზე მათი ევოლუციური კავშირებისა და ბიოლოგიური ისტორიის ნატიფი დეტალების აღდგენა. შეგვიძლია იმ ძალების დანახვა, რომლებიც სხვადასხვა თაობებში მოქმედებენ. მაგალითად, გავიგეთ, რომ ადამიანის შემთხვევაში ევოლუციურად ყველაზე განვითარებულია გამრავლებასა და იმუნურ რეაქციებში ჩართული გენები. მეცნიერები დიდი ხანია ვარაუდობდნენ, რომ გენომი ევოლუციაზე ზუსტად ამგვარ ინფორმაციას უნდა შეიცავდეს, მაგრამ მხოლოდ ახლა დადგინდა, რომ ეს მართლაც ასეა. ევოლუცია ექსპერიმენტატორია, რომელიც თავის ექსპერიმენტს დედამიწაზე სიცოცხლის გაჩენის დროიდან, ბოლო სამნახევარი მილიარდი წელია, აყენებს. საოცარია, რომ დღევანდელი ორგანიზმების გენომები ამ ექსპერიმენტის ლაბორატორულ ჩანაწერებს ინარჩუნებს. ამიტომ შეგვიძლია უკან დაბრუნება და იმ მოვლენების აღდგენა, რომლებიც უძველეს წარსულში მოხდა.

მოდით, ვისაუბროთ გენომიკის მედიცინაში გამოყენების შესახებ. რა სიახლეებია ამ კუთხით მროშედის ინსტიტუტში?

მთავარი ამოცანაა ადამიანის ძირითადი დაავადებების მოლეკულური საფუძვლების ახსნა. მაგალითად, დიაბეტის, ფილტვის კიბოს, ფსიქიკური დაავადებებისა და მრავალი სხვა დაავადებების. მოლეკულური მექანიზმების გარკვევა მკურნალობის გზების მიგნების გასაღებია. ადამიანის გენომის თანმიმდევრობის გაშიფვრამ შექმნა მყარი საფუძველი დაავადებების სისტემური გააზრებისთვის, მაგრამ ეს მხოლოდ დასაწყისია. ახლა ყველა ფუნქციური ელემენტის სრული ცოდნა გვჭირდება, რომელიც ჩაწერილია ადამიანის გენომის თანმიმდევრობებში და გარკვევა თუ როგორ მართავენ ისინი გენებს; უნდა გავარკვიოთ ადამიანის პოპულა-

„ადამიანის გენომის პროექტმა გამოავლინა მეცნიერების საუკეთესო მხარე. ეს იყო ადამიანების საერთაშორისო თანამშრომლობა, რომლებიც ერთად უდიდესი მიზნისთვის მუშაობდნენ და ამ მიზანს საკუთარ თავზე მაღლა აყენებდნენ."



ციაში გავრცელებული ყველა გენეტიკური თანმიმდევრობა და მათი კორელაცია დაავადებების რისკთან; გენისა და ცილის გამოვლენის თვისებები, რომლებიც უჯრედულ დონეზე მიმდინარე ჯაჭვური რეაქციების აქტივაციას მართავს; ყველა გენეტიკური მუტაცია, რომელიც ავთვისებიანი პროცესების განვითარების საფუძველია. პარალელურად, უნდა მივაგნოთ ამ ინფორმაციის გამოყენების გზებს, რომ სამკურნალო პრეპარატებისთვის სწორი სამიზნეები შევარჩიოთ და თერაპიის სხვა მიმართულებებიც განვავითაროთ.

ბროუდის ინსტიტუტის მისიაა, ბიომედიცინის განვითარების შემდგომი სტადიის მართვაში დახმარება. ჩვენს ინსტიტუტში მუშაობს მასაჩუსეტსის ტექნოლოგიის ინსტიტუტიდან, ჰარვარდის უნივერსიტეტიდან და ჰარვარდის კლინიკებიდან ჩამოსული სხვადასხვა დარგის სპეციალისტი: ბიოლოგები, ქიმიკოსები, ექიმები, მატემატიკოსები და სხვები. ერთად ვცდილობთ ბიოლოგიური ინფორმაციის დაგროვებასა და მედიცინაში მისი დანერგვის ახალი გზების მოძიებას. დარწმუნებულები ვართ, რომ ჩვენს მიერ მიღებული მონაცემები ყველასთვის ხელმისაწვდომი იქნება. ყველა შეძლებს ამ მოანემებით სარგებლობას და ახალი კითხვების წამოყენებას.

13 მეიოზი და სქესობრივი ცხოვრების ციკლი



▲ *სურათი 13.1* **ფრენსის ფორდ კოპოლო და მისი ოჯახი.**

ძირითადი კონცეფციები

13.1 **ქრომოსომებსა და გენებს შთამომავლობა მშობლებისგან მემკვიდრეობით იღებს.**

13.2 **სქესობრივ სასიცოცხლო ციკლში განაყოფიერება და მეიოზი მონაცვლეობს.**

13.3 **მეიოზი ქრომოსომების ნაკრების რიცხვს დიპლოიდურიდან ჰაპლოიდურამდე ამცირებს**

13.4 **სქესობრივი სასიცოცხლო ციკლების მსვლელობისას მიმდინარეობს გენეტიკური ცვლილებები, რომლებიც ევოლუციის მსვლელობაზე აისახება**

შესავალი

მემკვიდრეობითი მსგავსება და ცვალებადობა

ცოცხალი ორგანიზმები თავისი მსგავსის შექმნის უნარით გამოირჩევა. მუხის ხეს მხოლოდ მუხის ხე ქმნის, მეტი სპილოს გაჩენა მხოლოდ სპილოებს შეუძლია. ამავე დროს, ნაშიერი უფრო ჰგავს თავის მშობლებს, ვიდრე იმავე სახეობის ნაკლებად მონათესავე ინდივიდებს. ერთი თაობიდან მეორეზე ნიშან-თვისებების გადაცემას **მემკვიდრეობითობა** ეწოდება (ლათინურად heres, heir–მემკვიდრე). მემკვიდრეობითი მსგავსების გარდა არსერობს **ცვალებადობაც:** როცა ნაშიერი მშობლებისა და დედმამისშვილებისგან გარკვეულწილად განსხვავდება. ათასწლეულებია, რაც მიწაზე მომუშავე ხალხი ამ დაკვირვებას იყენებს და სასურველი ნიშან-თვისებების მქონე მცენარეები და ცხოველები გამოჰყავს. ადამიანი ძველი დროიდან დაინტერესებულია ადამიანებს შორის არსებული მემკვიდრეული მსგავსებითა და განსხვავებით, მათ შორის ოჯახის წევრებს შორისაც (სურათი 13.1). სანამ მე-20 საუკუნეში არ დაიწყო გენეტიკის განვითარება, მემკვიდრეობითობისა და ცვალებადობის მექანიზმები ბიოლოგებს მხედველობის არეში არ იმყოფებოდა.

გენეტიკა მეცნიერებაა მემკვიდრეობითობისა და მემკვიდრეობითი ცვალებადობის შესახებ. სახელმძღვანელოს ამ ნაწილში გაეცნობით ორგანიზმის, უჯრედისა და მოლეკულურ დონეებზე არსებულ გენეტიკას. პრაქტიკული თვალსაზრისით კი იმ რევოლუციურ ცვლილებებს განვიხილავთ, რომლებიც თანამედროვე გენეტიკამ მედიცინასა და სოფლის მეურნეობაში მოახდინა. ასევე ვისმჯელებთ ზოგიერთ სოციალურ და ეთიკური საკითხზე, რომელიც დნმ-ითა და გენეტიკური მასალით მანპულირების შესაძლებლობამ წამოჭრა. ბოლოს შეიტყობთ იმ წვილის შესახებ, რომელიც გენეტიკამ შეიტანა ერთი უჯრედიდან - განაყოფიერებული კვერცხუჯრედიდან - მრავალუჯრედიანი ცხოველებისა და მცენარეების წარმოშობის საიდუმლოებაში. ფაქტია, რომ გენეტიკური მეთოდები და აღმოჩენები ბიოლოგიის ყველა სფეროს პროგრესის კატალიზატორია: უჯრედის ბიოლოგიიდან დაწყებული - ფიზიოლოგიით, ევოლუციური ბიოლოგიით, ეკოლოგიით და ქცევითაც კი დამთავრებული.

ამ თავში გენეტიკის განხილვას ვიწყებთ სქესობრივი გამრავლების მქონე ორგანიზმებში მშობლებიდან შვილებზე ქრომოსომების გადაცემის მექანიზმების შესწავლით. მეიოზის (უჯრედის გაყოფის განსაკუთრებული სახის) და განაყოფიერების (სპერმატოზოიდისა და კვერცხუჯრედის შერწყმის) პროცესები სქესობრივი სასიცოცხლო ციკლის განმავლობაში სახეობებს ქრომოსომების მუდმივ რიცხვს უნარჩუნებს. ჩვენ განვიხილავთ მეიოზის უჯრედულ მექანიზმსა და მის განსხვავებას მიტოზისგან. და ბოლოს, იმ წვლილს გავეცნობით, რომელიც მეიოზსა და განაყოფიერებას გენეტიკურ ცვალებადობაში შეაქვს, მაგალითად, ფრენსის კოპოლოს ოჯახში არსებულ ცვალებადობაში (იხ. სურათი 13.1).

კონცეფცია 13.1

ქრომოსომებსა და გენებს შთამომავლობა მშობლებისგან მემკვიდრეობით იღებს

ოჯახის ახლობლებმა შეიძლება აღნიშნონ, რომ დედას ჭორფლები და მამას თვალები გაქვს. თუმცა, პირდაპირი მნიშვნელობით თვალებს, თმას, ან ნებისმიერ სხვა დამახასიათებელ ნიშანს მშობლები თავიანთ შვილებს არ გადასცემენ. მაშ, სინამდვილეში რას ვიღებთ მემკვიდრეობით?

გენების მემკვიდრეობით მიღება

მშობლები შთამომავლობას უზრუნველყოფენ მემკვიდრეობითი ერთეულებში კოდირებული ინფორმაციით. ამ ერთეულებს **გენები** ეწოდება. დედისგან და მამისგან მემკვიდრეობით მიღებული ათეულობით ათასი გენი გენომს შეადგენს. სწორედ მშობლებთან არსებული გენეტიკური კავშირი განაპირობებს ოჯახურ მსგავსებას, მაგალითად თვალის ფერსა ან ჭორფლის არსებობას. ჩვენი გენები სპეციფიკურ ნიშან-თვისებებს აპროგრამებს, რომლებიც განაყოფიერებული კვერცხუჯრედიდან განვითარების დასაწყისიდან, ზრდასრულ ასაკამდე ვლინდება.

გენები ᲓᲜᲛ-ის სეგმენტებია. 1 და 5 თავებში წაიკითხეთ, რომ ᲓᲜᲛ ნუკლეოტიდებად წოდებული ოთხი სხვადასხვა მონომერის პოლიმერია. მემკვიდრეობითი ინფორმაცია თითქმის ისევე გადადის თითოეული გენისთვის სპეციფიკური ნუკლეოტიდების თანმიმდევრობის საშუალებით, როგორც ნაბეჭდი ინფორმაცია, რომელსაც კონკრეტული მნიშვნელობის მქონე ასოების თანმიმდევრობიდან ვიღებთ. ენა სიმბოლურია. ტვინი სიტყვებს გონებრივ გამოსახულებებად და აზრებად თარგმნის; მაგალითად, საგანი, რომელსაც სიტყვა „ვაშლი“-ს კითხვისას წარმოიდგენთ, ამ სიტყვის მოხაზულობას არაფრით არ ჰგავს. ანალოგიურად, უჯრედები გენეტიკურ „წინადადებებს“ ჭორფლებად და სხვა ნიშან-თვისებებად თარგმნიან, რომლებიც თვით გენებს საერთოდ არ გვანან. გენების უმრავლესობა უჯრედებში სპეციფიკური ფერმენტებისა და სხვა ცილების სინთეზს აპროგრამებს, რომელთა ერთობლივი მოქმედება ქმნის ორგანიზმის მემკვიდრეობით ნიშან-თვისებებს. ᲓᲜᲛ-ის სახით ნიშან-თვისებების დაპროგრამება ბიოლოგიის დარგების ერთ-ერთი ყველაზე მ ნიშვნელოვანი თემაა.

მემკვიდრეობითი ნიშან-თვისებების გადაცემის მოლეკულური საფუძველია ᲓᲜᲛ-ს დუპლიკაცია ანუ გენების ასლების შექმნა, რომლებიც მშობლიდან შვილს გადაეცემა. ცხოველებისა და მცენარეების სასქესო უჯრედებს, რომლებიც ერთი თაობიდან მეორეზე გენების გადამტანების ანუ ტრანსპორტის როლს ასრულებენ, **გამეტები** ეწოდება. მდედრობითი და მამრობითი გამეტები (სპერმატოზოიდი და კვერცხუჯრედი) განაყოფიერებისას ერთმანეთს ერწყმის და ორივე მშობლის გენებს მემკვიდრეს გადასცემს.

მიტოქონდრიებსა და ქლოროპლასტებში ᲓᲜᲛ-ის მცირე რაოდენობაა, ეუკარიოტული უჯრედის ᲓᲜᲛ ძირითადი ნაწილი უჯრედის ბირთვში არსებულ ქრომოსომებშია განაწილებული. ყველა ცოცხალ სახეობას ქრომოსომების დამახასიათებელი რაოდენობა აქვს. მაგალითად, ადამიანს თითქმის ყველა უჯრედში 46 ქრომოსომა აქვს. თითოეული ქრომოსომა ერთი გრძელი ᲓᲜᲛ-ის მოლეკულისგან შედგება, რომელიც ასოცირებულია სხვადასხვა ცილებთან და გულმოდგინედ დახვეულია სპირალად. ერთი ქრომოსომა რამდენიმე ასეულიდან რამდენიმე ათასამდე გენს შეიცავს, თითოეული გენის ᲓᲜᲛ-ის მოლეკულაში ნუკლეოტიდების სპეციფიკური თანმიმდევრობაა. ქრომოსომაზე გენის სპეციფიკურ ადგილმდებარეობას **ლოკუსი** ეწოდება. ჩვენი გენეტიკური მარაგი იმ გენებისგან შედგება, რომლებიც მოთავსებულია მშობლებისგან მემკვიდრეობით მიღებულ ქრომოსომებში.

სქესობრივი და უსქესო გამრავლების შედარება

საკუთარი თავის ზუსტ ასლებს მხოლოდ ის ორგანიზმები ქმნიან, რომლებიც უსქესოდ მრავლდებიან. **უსქესო გამრავლებისას** ინდივიდი ერთადერთი მშობელია, რომელიც საკუთარი გენების ყველა ასლს შთამომავალს გადასცემს. მაგალითად, ერთუჯრედიან ეუკარიოტულ ორგანიზმებს უსქესოდ გამრავლება უჯრედების მიტოზური დაყოფით შეუძლია, რომლის დროსაც მიმდინარეობს ᲓᲜᲛ-ის კოპირება და ორ შვილეულ უჯრედს შორის თანაბარი განაწილება. შთამომავალთა გენომები ფაქტობრივად მშობლის გენომის ზუსტი ასლებია. ზოგიერთ მრავალუჯრედიან ორგანიზმს ასევე შეუძლია უსქესო გზით გამრავლება. მედუზას მონათესავე სახეობა - ჰიდრა, დაკვირტვით მრავლდება (სურათი 13.2). მშობელი ჰიდრას კვირტის უჯრედები მიტოზის გზით წარმოიქმნა, ამიტომ შთამომავალი გენეტიკურად მშობლის იდენტურია. უსქესოდ გამრავლებული ინდივიდი დასაბამს აძლევს **კლონს**, გენეტიკურად იდენტური ინდივიდების ჯგუფს. უსქესო გამრავლების მქონე ორგანიზმებში ხანდახან გენეტიკური სხვაობაც არსებობს, რაც ᲓᲜᲛ-ში მომხდარი ცვლილებების – მუტაციების შედეგია (ამას მე-17 თავში განვიხილავთ).



◀ *სურათი 13.2* ***ჰიდრას უსქესო გამრავლება.*** *ეს შედარებით მარტივი მრავალუჯრედიანი ცხოველი დაკვირტვით მრავლდება. კვირტი - მიტოზურად დაყოფილი უჯრედების შემოსაზღვრული მასა - პატარა ჰიდრაში ვითარდება, რომელიც მოზრდილში მშობელს გამოეყოფა (LM).*

სქესობრივი გამრავლების დროს ორი მშობელი დასაბამს აძლევს შთამომავლობას, რომელსაც აქვს მშობლებისგან მემკვიდრეობით მიღებული გენების უნიკალური ნაკრები. კლონისგან განსხვავებით, სქესობრივი გამრავლების გზით მიღებული შთამომავალი თავისი დედმამიშვილებისა და მშობლებისგან გენეტიკურად განსხვავდება. ეს ოჯახურ მსგავსებებზე დამყარებული ერთი საერთო თემის მქონე ვარიაციაა, და არა ზუსტი ასლი. 13.1 სურათზე ნაჩვენებია გენეტიკური ცვალებადობა, რომელიც სქესობრივი გამრავლების მნიშვნელობას ადასტურებს. რა მექანიზმები განაპირობებს გენეტიკურ ცვალებადობას? საკვანძო როლი აქ მიუძღვის ქრომოსომების ქცევას სქესობრივი სასიცოცხლო ციკლის განმავლობაში.

კონცეფცია ტესტი 13.1

1. როგორ გადადის მშობლების ნიშან-თვისებები (მაგალითად თმის ფერი) შთამომავლიბაზე?
2. მუტაციის არარსებობის შემთხვევაში უსქესოდ გამრავლებადი ორგანიზმები იძლევიან შთამომავლობას, რომელიც ერთმანეთისა და მშობლების გენეტიკურად იდენტურია. განმარტეთ.
3. რამდენად გვანან სქესობრივი გარავლების მქონე ორგანიზმების შთამომავლები მშობლებს?

კონცეფცია 13.2

სქესობრივ სასიცოცხლო ციკლში განაყოფიერება და მეიოზი მონაცვლეობს

სასიცოცხლო ციკლი ორგანიზმის რეპროდუქციულ ისტორიის მანძილზე, განაყოფიერებიდან საკუთარი შთამომავლობის წარმოქმნამდე, თაობიდან თაობამდე განმეორებადი სტადიების თანმიმდევრობაა. ამავე ჭრილში განვიხილავთ ადამიანს, რომლის მაგალითზე გავეცნობით ქრომოსომების ქცევას სქესობრივი სასიცოცხლო ციკლის განმავლობაში. დავიწყებთ ადამიანის სომატურ უჯრედებსა და გამეტებში ქრომოსომების რიცხვის განხილვით; შემდეგ გავეცნობით ადამიანის სასიცოცხლო ციკლში და სქესობრივი ციკლების სხვა ტიპებში მიმდინარე ქრომოსომების ქცევას.

ადამიანის უჯრედების ქრომოსომების ნაკრები

ადამიანის ყოველ **სომატურ უჯრედს** (სასქესო უჯრედების გარდა ნებისმიერი სხვა უჯრედს) აქვს 46 ქრომოსომა. მიტოზის მსვლელობისას ქრომოსომები მკვრივდება. მათი დანახვა სინათლის მიკროსკოპშიც შესაძლებელი ხდება. ქრომოსომები განსხვავდება ზომითა და ცენტრომერების მდებარეობით. ამის გარდა, ქრომოსომული პრეპარატის შეღებვისას ქრომოსომების ზოლების სტრუქტურები სხვადასხვანაირად იღებება. ამიტომ, თუ ქრომოსომების სიმკვრივე შესაფერისია, მათი განსხვავება შესაძლებელია მიკროსკოპის საშუალებითაც.

ადამიანის უჯრედის 46 ქრომოსომა მიტოზის მსვლელობისას გადაიღეს. მიღებული მიკროფოტოების დაწვრილებითი ანალიზი აჩვენებს, რომ ადამიანს ყოველი ტიპის ორორი ქრომოსომა აქვს. ეს ნათლად ჩანს, თუ ქრომოსომების სურათებს, ყველაზე გრძელი ქრომოსომებით დაწყებული,

სურათი 13.3 კვლევის მეთოდი: კარიოტიპების მომზადება

გამოყენება

კარიოტიპი წყვილებად განლაგებული მკვირივი ქრომოსომების ნაკრებია. კარიოტიპირებას კონკრეტული მემკვიდრეობითი დაავადების, მაგალითად დაუნის სინდრომის გამომწვევი დეფექტური ქრომოსომების აღმოსაჩენად ან ქრომოსომების რაოდენობის ცვლილების შესამოწმებლად იყენებენ.

მეთოდი

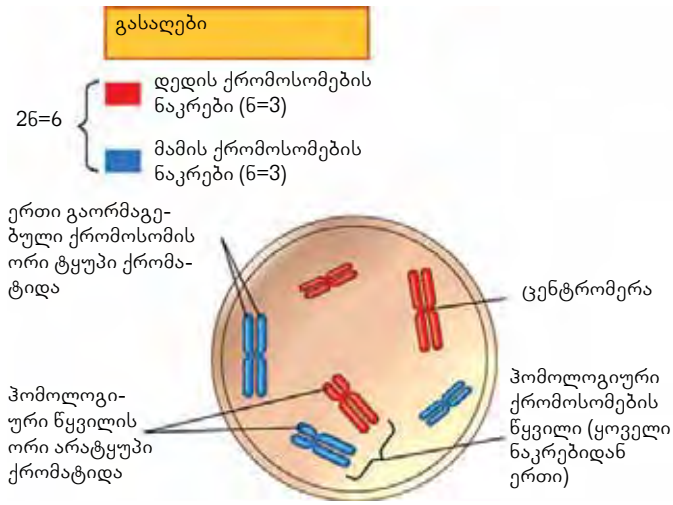
კარიოტიპს ამზადებენ იზოლირებული სომატური უჯრედებიდან, რომლებიც მიტოზის მასტიმულირებელი ნივთიერებით დამუშავებულია. ამ უჯრედების კულტურას რამდენიმე დღის განმავლობაში ზრდიან. მატაფაზაში დაფიქსირებულ უჯრედებს ღებავენ და შემდეგ დიგიტალური კამერასთან დაკავშირებულ მიკროსკოპში ათვალიერებენ. ქრომოსომების დიგიტალური ფოტოსურათი კომპიუტერში შეაქვთ, სადაც ქრომოსომებს ზომისა და ფორმის მიხედვით წყვილებად ალაგებენ.



შედეგები

ეს კარიოტიპი ნირმალური მამაკაცის ქრომოსომებია. შეღებილი წყვილების თვისებების დახმარებით შესაძლებელია სპეციფიკური ქრომოსომებისა და ქრომოსომების წყვილების იდენტიფიკაცია. თუმცა სურათზე გამოსახული კარიოტიპის გარჩევა რთულია, ჩანს, რომ ყოველი მატაფაზური ქრომოსომა ორი ერთმანეთთან მიმაგრებული ტყუპი ქრომატიდისგან შედგება (იხილათ დიაგრამა).





▲ *სურათი 13.4* ***ქრომოსომების აღწერა.***
აქ ნაჩვენებია 6 (2n=6) დიპლოიდური რაოდენობის ქრომოსომების მქონე უჯრედები ინტერფაზის G2-ში, რომელიც ქრომოსომების გაორმაგებას მოსდევს. (ქრომოსომები გამოსახულია მკვრივ მდგომარეობაში). ყოველი გაორმაგებული ქრომოსომა ორი ტყუპი ქრომატიდისგან შედგება, რომლებიც ცეტრომერის ადგილას ერთმანეთს ემაგრება. ყოველი ჰომოლოგიური წყვილი დედის ნაკრების ერთი ქრმომსომისგან (წითელი) და მამის ნაკრების ერთი ქრომოსომისგან (ცისფერი) შედგება. ყოველი ნაკრები კი სამი ქრმომსომისგან შედგება. არატყუპი ქრომატიდები ჰომოლოგიური ქრომოსომების წყვილების ნებისმიერი ორი ქრომატიდაა, რომლებიც ტყუპი ქრომატიდები არ არის.

წყვილ წყვილად დავაწყობთ. ქრომოსომების მთლიან გამოსახულებას **კარიოტიპი** ეწოდება (სურათი 13.3).

ორ წყვილ ქრომოსომას, რომელებსაც ერთნაირი სიგრძე, ცენტრომერების ერთნაირი მდებარეობა და შეღებვის მსგავსი უნარი ახასიათებს, **ჰომოლოგიური ქრომოსომები** ან ჰომოლოგები ეწოდება. თითოეული წყვილის ორივე ქრომოსომა იმ გენის მატარებელია, რომელიც ერთსა და იმავე მემკვიდრეობით ნიშნებს აკონტროლებს. მაგალითად, თუ თვალის ფერის გენი კონკრეტული ქრომოსომის განსაკუთრებულ ლოკუსშია განლაგებული, მაშინ ამ ქრომოსომის ჰომოლოგსაც შესაბამის ლოკუსში თვალის ფერის განმსაზღვრელი გენი ექნება.

ორი განსხვავებული ქრომოსომა, რომლებსაც შესაბამისად X და Y ქრომოსომები ეწოდება, მნიშვნელოვანად განსხვავდება სომატური ქრომოსომებისგან და ჰომოლოგიურობის საერთო სისტემიდან გამონაკლისს ქმნის. ქალებს X ქრომოსომების ჰომოლოგიური წყვილი (XX) აქვთ, მაგრამ მამაკაცებს წყვილში ერთი X და ერთი Y ქრომოსომა (XY) აქვთ. X და Y ქრომოსომების მხოლოდ მცირე ნაწილია ჰომოლოგიური. X ქრომოსომის გენების უმეტესობას პატარა Y ქრომოსომაში ანალოგი არა აქვს, Y ქრომოსომას კი ის გენები აქვს, რომლებიც X-ს აკლია. X და Y ქრომოსომები ინდივიდის სქესს განსაზღვრავს, ამიტომ მათ **სასქესო ქრომოსომები** ეწოდება. სხვა ქრომოსომებს კი **აუტოსომებს უწოდებენ**.

ადამიანის თითოეულ სომატურ უჯრედში ჰომოლოგიური წყვილების არსებობა სქესის არსებობის შედეგია. ადამიანი თითოეული მშობლის ქრომოსომების ყოველი წყვილიდან შთამომავლობით თითო ქრომოსომას იღებს. ასე რომ, სომატურ უჯრედებში მყოფი 46 ქრომოსომა ფაქტიურად 23 ქრომოსომის ორი ნაკრებია (კომპლექტი) – დედის ნაკრები (დედისგან მიღებული) და მამის (მამისაგან მიღებული). თითო ნაკრებში ქრომოსომების რაოდენობა n-ით ავღნიშნოთ. ქრომოსომების ორი ნაკრების მქონე ნებისმიერ უჯრედს **დიპლოიდური უჯრედი ეწოდება,** მას აქვს ქრომოსომების დიპლოიდური რაოდენობა, რომელიც 2n-ით ავღნიშნოთ. ადამიანის ქრომოსიმების დიპლოიდური რაოდენობაა 46 (2n=46). ეს ჩვენი სომატური უჯრედების ქრომოსომების რაოდენობაა. უჯრედში, სადაც ᲓᲜᲛ-ის სინთეზი მოხდა, ყველა ქრომოსომა გაორმაგებულია და მისი თითოეული ნაწილი ორი იდენტური ქრომატიდისგან შედგება. სურათი 13.4 გვეხმარება იმ ტერმინების აღქმაში, რომლებსაც დიპლოიდურ უჯრედში გაორმაგებული (დუბლირებული) ჰომოლოგიური ქრომოსომების აღწერისას ვიყენებთ. შეისწავლეთ ეს სურათი და შეეცადეთ შეამჩნიოთ სხვაობა, რომელიც ჰომოლოგიურ ქრომოსომებს, ტყუპ ქრომატიდებს, არატყუპ ქრომატიდებსა და ქრომოსომების ნაკრებებს შორის არსებობს.

სომატური უჯრედებისგან განსხვავებით, გამეტები (სპერმატოზოიდი და კვერცხუჯრედი) ქრომოსომების თითო ნაკრებს (კომლექტს) შეიცავს. ასეთ უჯრედებს **ჰაპლოიდური უჯრედები** ეწოდება. თითოეულ მათგანს ქრომოსომების ჰაპლოიდური რაოდენობა (n) აქვს. ადამიანის შემთხვევაში ჰაპლოიდური რაოდენობაა 23 (n=23), რაც გამეტებში ქრომოსომების რაოდენობის ტოლია. 23 ქრომოსომიან ნაკრებში 22 აუტოსომა და ერთი სასქესო ქრომოსომაა. გაუნაყოფიერებელი (მომწიფებული) კვერცხუჯრედი X ქრომოსომას შეიცავს, სპერმატოზოიდი კი, შეიძლება ან X და ან Y ქრომოსომის მატარებელი იყოს.

ყურადღება მიაქციეთ, რომ ყოველ სახეობას სქესობრივი განაყოფიერების შედეგად მიღებული ქრომოსომების კონკრეტული დიპლოიდური რიცხვი ახასიათებს. ეს რიცხვი შეიძლება ადამინის ქრომოსომების რიცხვზე დიდი, მცირე ან ტოლი იყოს. ახლა კი გავარკვიოთ ქრომოსომების ქცევა ადამიანის სასიცოცხლო ციკლის განმავლობაში.

ქრომოსომების ნაკრების ქცევა ადამიანის სასიცოცხლო ციკლში

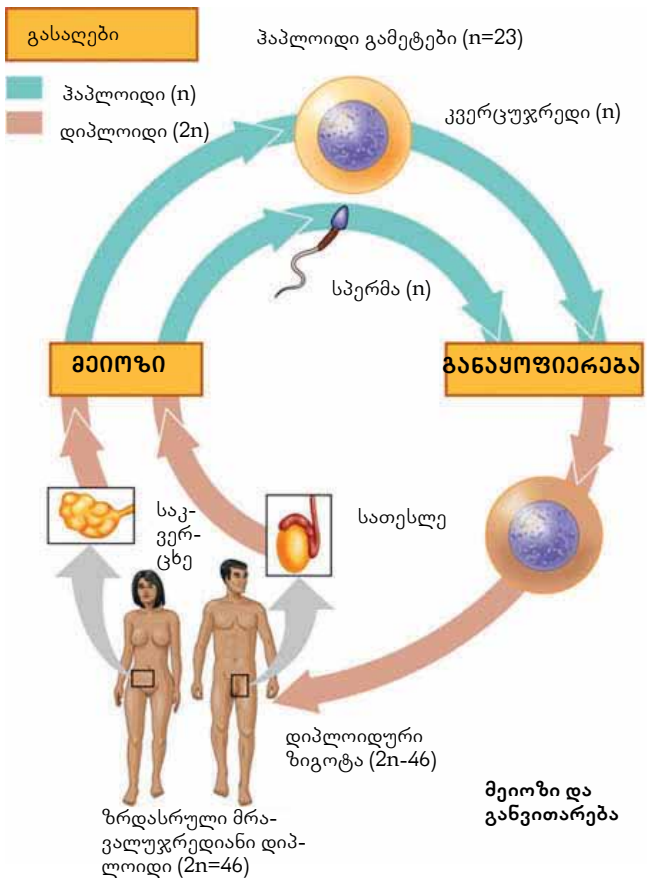
ადამიანის სასიცოცხლო ციკლი მაშინ იწყება, როცა მამის ჰაპლოიდური სპერმატოზოიდი დედის ჰაპლოიდურ კვერცხუჯრედს ერწყმის. გამეტების შეერთებას, რომლის კულმინაცია ბირთვების შერწყმაა, **განაყოფიერება** ეწოდება. განაყოფიერებული კვერცხუჯრედი — **ზიგოტა** დიპლოიდურია, ვინაიდან ქრომოსომების ორ ჰაპლოიდურ ნაკრებს შეიცავს. ეს იმ გენების ნაკრებია, რომლებიც დედისა და მამის ოჯახურ ხაზებში არსებობს. როცა ადამიანი ზიგოტიდან სქესმწიფე ზრდასრულ ორგანიზმამდე ვითარდება, სხეულის ყველა სომატური უჯრედი მიტოზის შედეგად წარმოიქმნება. ზიგოტის ქრომოსომების ნაკრები და ყველა გენი, რომლებსაც ეს ქრო-

მოსომები შეიცავს, სომატურ უჯრედებს ზუსტად გადაეცემა.

გამეტების გარდა, ადამიანის სხეულის ყველა უჯრედი მიტოზის შედეგად წარმოიქმნება. გამეტები ვითარდება გონადებში — ქალის საკვერცხეებსა და მამაკაცის სათესლეებში. (სურათი 13.5) სომატური უჯრედების მსგავსად, ადამიანის გამეტები მიტოზური გაყოფის შედეგად რომ წარმოქმნილიყო, ისინიც დიპლოიდურნი იქნეობოდნენ. ამ შემთხვევაში განაყოფიერებისას - ორი გამეტის შერწყმისას, რომელთა ნორმალური რიცხვი 46-ია - მათი რაოდენობა გაორმაგდებოდა და 92 ქრომოსომას მივიღებდით. ქრომოსომების რიცხვი ყოველ შემდგომ თაობაშიც გააორმაგებოდა და ასე უსასრულოდ გაგრძელდებოდა.

სქესობრივი გამრავლების მქონე ორგანიზმებში ქრომოსომების რიცხვის მუდმივი ზრდა ჰიპოთეტური სიტუაციაა, რომელიც **მეიოზის** პროცესის გამო არ ხორციელდება. უჯრედების მეიოზური გაყოფის შედეგად ქრომოსომების რაოდენობა გამეტებში ნახევრდება, რაც განაყოფიერების დროს მომხდარ გაორმაგებას აბათილებს. ცხოველებში მეიოზი მხოლოდ საკვერცხეებში ან სათესლეებში მიმდინარეობს. მეიოზის შედეგად ადამიანის თითოეული სპერმატოზოიდი და კვერცხუჯრედი ჰაპლოიდურია (n=23). განაყოფიერება, ქრომოსომების ჰაპლოიდური ნაკრების გაერთიანების შედეგად, დიპლოიდურ რაოდენობას აღადგენს. ასეთი სასიცოცხლო ციკლი თაობიდან თაობამდე მეორდება (იხ. სურათი 13.5). სპერმატოზოიდისა და კვერცხუჯრედის წარმოქმნაზე მეტ ინფორმაციას 46-ე თავში შეიტყობთ.

ადამიანის სასიცოცხლო ციკლის საფეხურები დამახასიათებელია ბევრი ცხოველისთვის. მართლაც, განაყოფიერებისა და მეიოზის პროცესები სქესობრივი გამრავლების უნიკალური თვისებაა. განაყოფიერება და მეიოზი სქესობრივ სასიცოცხლო ციკლებში მონაცვლეობს და ქრომოსომების რიცხვზე ურთიერთგავლენას აბათილებს. ამ რპოცესის გამო სახეობის ქრომოსომების რაოდენობა მუდმივი რჩება.



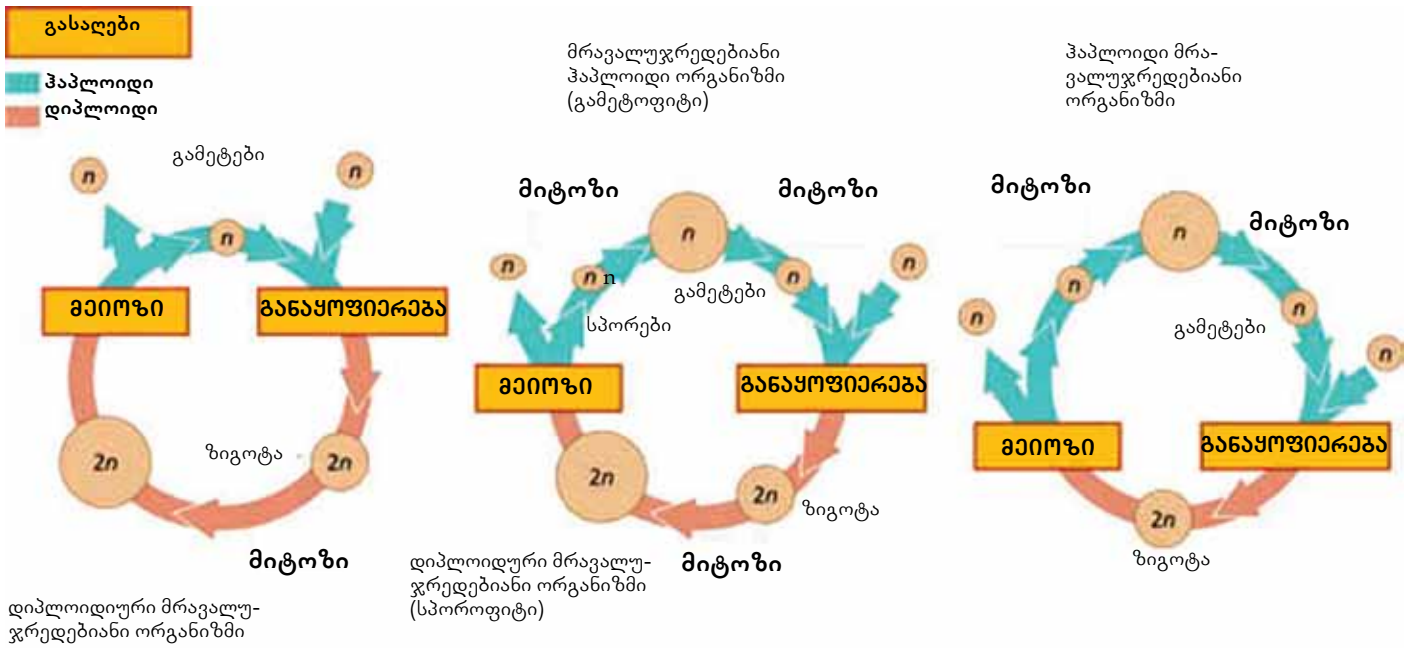
▲ *სურათი 13.5* ***სურათზე გამოყენებულია ფერადი კოდი, რომელსაც შემდგომში ამ წიგნში აღწერილი სხვა სასიცოცხლო ციკლებისთვისაც გამოვიყენებთ.*** *მომწვანო-ლურჯი ისრები სასიცოცხლო ციკლის ჰაპლოიდურ ფაზებს გასდევს, ხოლო ღია ყავისფერი ისრები - დიპლოიდურ ფაზებს. განაყოფიერების შედეგად ქრომოსომების ნაკრების გაორმაგებას ყოველ თაობაში მეიოზი აკომპენსირებს, რომლის შედეგად ნაკრების რიცხვი ნახევრდება. ადამიანის ქრო ჰაპლოიდური უჯრედის ქრომოსომების რიცხვია 23. ეს ერთი ნაკრებია (n=23); დიპლოიდურ ზიგოტაში და მისგან განვითარებულ ყველა სომატურ უჯრედში ქრომოსომების რიცხვია 46-ია ანუ ორი ნაკრებია (2n = 46).*

სქესობრივი სასიცოცხლო ციკლების მრავალფეროვნება

მიუხედავად იმისა, რომ მეიოზისა და განაყოფიერების მონაცვლეობა სქესობრივი გამრავლების მქონე ორგანიზმებისთვის საერთო ნიშანია, ეს პროცესები სასიცოცხლო ციკლის სხვადასხვა მომენტში ხდება, რაც დამოკიდებულია ცხოველის სახეობაზე. ამ თვისების მიხედვით სასიცოცხლო ციკლები შეიძლება სამ ძირითად ტიპად დავაჯგუფოთ: ადამიანსა და ცხოველების უმეტესობას ახასიათებს სასიცოცხლო ციკლი, რომელშიც გამეტები მხოლოდ ჰაპლოიდური უჯრედებია. მეიოზი გამეტების ფორმირებით მიმდინარეობს, რომლებიც განაყოფიერებამდე აღარ იყოფა. დიპლოიდური ზიგოტა მიტოზით იყოფა და მრავალუჯრედიან დიპლოიდურ ორგანიზმად ვითარდება (სურათი 13.6 ა).

მცენარეებისა და წყალმცენარეების ზოგიერთი სახეობა სასიცოცხლო ციკლის მეორე ტიპის მაგალითია, რომელსაც **თაობათა მონაცვლეობა** ეწოდება. სასიცოცხლო ციკლის ამ ტიპში გვაქვს როგორც დიპლოიდური, ასევე ჰაპლოიდური მრავალუჯრედიანი სტადიები. მრავალუჯრედიან დიპლოიდურ სტადიას **სპოროფიტი** ეწოდება. მეიოზის შედეგად სპოროფიტში ჰაპლოიდური უჯრედები - **სპორები** წარმოიქმნება. სპორიდან კი მრავალუჯრედიანი ინდივიდი ვითარდება. სქესობრივი გამრავლებისგან განსხვავებით ამ შემთხვევაში გამეტების შერწყმა საჭირო არ არის. სპორა მიტოზით იყოფა. ვიღებთ მრავალუჯრედიან ჰაპლოიდურ სტადიას, რომელსაც **გამეტოფიტი** ეწოდება. ჰაპლოიდური გამეტოფიტი მიტოზით იყოფა და გამეტებს გვაძლევს. ჰაპლოიდური გამეტები ერთმანეთს ერწყმის, რის შედეგად ვიღებთ დიპლოიდურ ზიგოტას, რომლისგანაც სპოროფიტების შემდეგი თაობა ვითარდება. სასიცოცხლო ციკლის ამ ტიპის შემთხვევაში საკუთარ შთამომავლობას - გამეტოფიტს, სპოროფიტული თაობა გვაძლევს. გამეტოფიტის თაობა კი თავის მხვრივ, სპოროფიტულ თაობას იძლევა (სურათი 13. 6 ბ).

სასიცოცხლო ციკლის მესამე ტიპი სოკოების უმეტესობაში და ზოგიერთ უმარტივესში, მათ შორის ზოგ წყალმცენარე-



▲ *სურათი 13.6* ***სასქესო სასიცოცხლო ციკლების სამი ტიპი.*** *ყველა ამ ციკლის საერთო ნიშანია მეიოზისა და განაყოფიერების მონაცვლეობა. ამ ძირითად მოვლენებს საკუთარი წვლილი შეაქვთ შთამომავლობის გენეტიკურ ცვალებადობაში. მეიოზი და განაყოფიერება სამივე სასიცოცხლო ციკლის ტიპში სხვადასხვა დროს მიმდინარეობს.*

ში, გვხვდება. გამეტების შერწყმისა და ზიგოტის წარმოქმნის შემდეგ მეიოზი დიპლოიდური შთამომავლობის განვითარების გარეშე მიმდინარეობს. ის ჰაპლოიდურ უჯრედებს, და არა გამეტებს, წარმოქმნის, რომლებიც შემდეგ მიტოზურად იყოფა და ჰაპლოიდურ მრავალუჯრედიან ზრდასრულ ორგანიზმად ვითარდება. ჰაპლოიდური ორგანიზმი შემდგომში მიტოზით იყოფა და ვიღებთ უჯრედებს, რომლებიც გამეტებად ყალიბდება. ამ სახეობების ერთადერთი დიპლოიდური სტადია ერთუჯრედიანი ზიგოტაა. **(სურათი 13.6 გ)** (მიაქციეთ ყურადღება, რომ ჰაპლოიდურ და დიპლოიდურ უჯრედებს მიტოზით გაყოფა შეუძლია, რაც დამოკიდებულია სასიცოცხლო ციკლის ტიპზე. თუმცა მეიოზი მხოლოდ დიპლოიდურ უჯრედებში მიმდინარეობს.

სქესობრივი სასიცოცხლო ციკლების სამი ტიპი იმით განსხვავდება, რომ მეიოზი და განაყოფიერება ციკლის სხვადასხვა დროს ხდება. მიუხედავად ამისა, ამ პროცესის შედეგი ყველასთვის საერთოა: თითოეულ ციკლს ყოველი ქრომოსომის განახევრებითა და გაორმაგებით შთამომავლობის გენეტიკური ცვალებადობაში თავისი წვლილი შეაქვს. მეიოზის შემდგომი შესწავლა ამ ცვალებადობის წყაროებს გამოავლენს.

ჯონცეფციის ცვლა 13.2

1. რითი განსხვავდება ქალის კარიოტიპი მამაკაცის კარიოტიპისგან?
2. სქესობრივი გამრავლების მქონე ორგანიზმების საციცოცხლო ციკლში მეიოზის და განაყოფიერების მონაცვლეობა ყოველ სახეობაში მისთვის დამახასიათებელ ქრომოსომების რიცხვს ინარჩუნებს. როგორ?
3. ძაღლის სპერმატოზოიდი 39 ქრომოსომას შეიცავს. რისი ტოლია ძაღლის ქრომოსომების ჰაპლოიდური და დიპლოიდური რაოდენობა?
4. რომელი პროცესს (მეიოზი თუ მიტოზი) მეტი წვლილი მიუძღვის ცხოველების გამეტების წარმოქმნაში? მცენარეების და სოკოების უმეტესობის გამეტების წარმოქმნაში?

კონცეფცია 13.3

მეიოზი ქრომოსომების ნაკრების რიცხვს დიპლოიდურიდან ჰაპლოიდურამდე ამცირებს

მეიოზის მრავალი საფეხური მიტოზის შესაბამისი საფეხურების მსგავსია. მიტოზის მსგავსად მეიოზსაც წინ უსწრებს ქრომოსომების გაორმაგება. თუმცა ერთადერთი გაორმაგების შემდეგ უჯრედი თანმიმდევრულად ორჯერ იყოფა. ეს **I მეიოზური და II მეიოზური დაყოფაა.** ამ ორი დაყოფის შედეგად ოთხ შვილეულ უჯრედს ვიღებთ (მიტოზის შედეგად კი მხოლოდ ორს), რომელთაგან თითოეულის ქრომოსომების რაოდენობა მშობელი უჯრედისგან განახევრებულია.

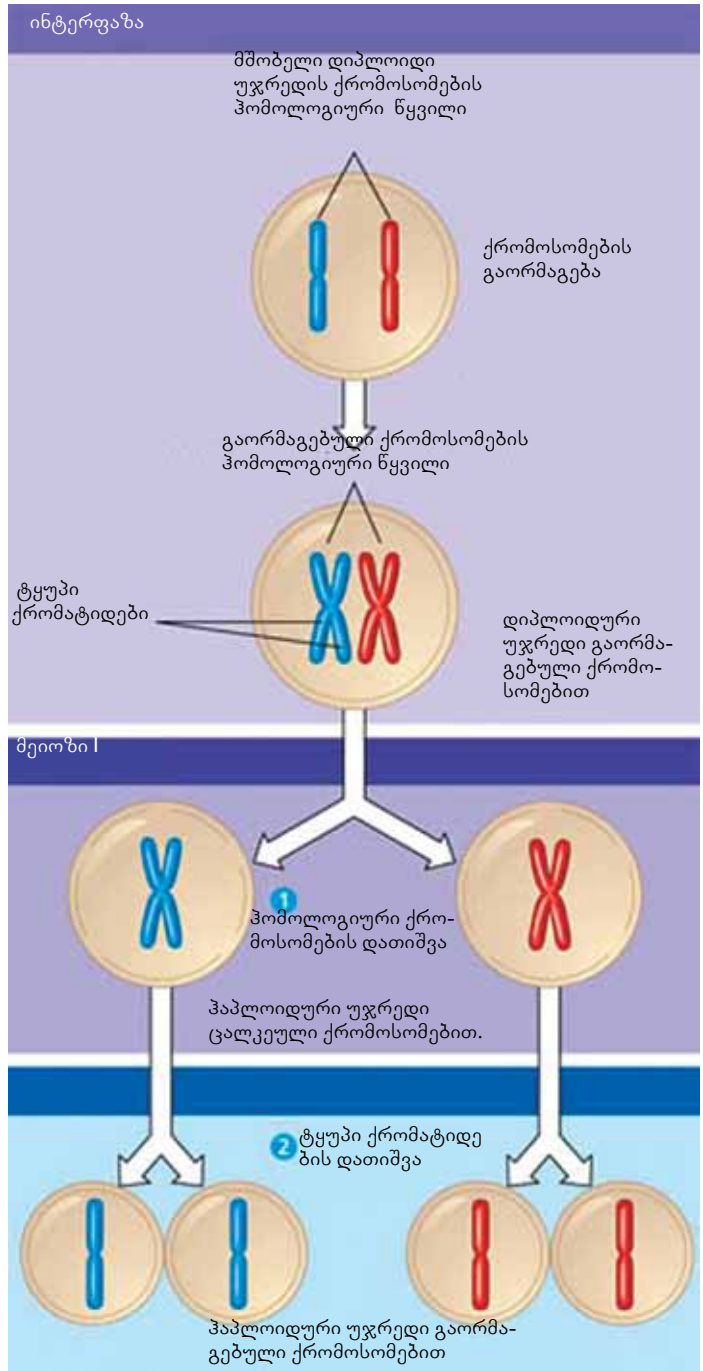
მეიოზის სტადიები

13.7 სურათზე გამოსახულია მეიოზის პროცესი. ჩანს, რომ დიპლოიდურ უჯრედში ქრომოსომის ერთი ჰომოლოგიური წყვილის ორივე წევრი იდენტურია (კოპირებულია). შემდგომში ეს ასლები ოთხ ჰაპლოიდურ შვილეულ უჯრედში ნაწილდება. გაიხსენეთ, რომ ტყუპი ქრომატიდები ერთი ქრომოსომის ორი ასლია, რომელიც მიმაგრებულია ცენტრომერზე; ერთად ისინი ერთ გაორმაგებულ ქრომოსომას ქმნიან (იხ. სურათი 13.4) მაგრამ ჰომოლოგიური წყვილის ორი ქრომოსომა ინდივიდუალური ქრომოსომებია, რომლებიც ორგანიზმმა სხვადასხვა მშობლისგან მემკვიდრეობით მიიღო; როგორც წესი, ისინი ერთმანეთს არ უკავშირდება. მიკროსკოპში ჰომოლოგები ერთნაირად გამოიყურება, მაგრამ ლოკუსებში შეიძლება შესაბამი გენების სხვადასხვა ვერსია ჰქონდეს (მაგ: ერთ ქრომოსომაზე ჭორფლის გენი, ჰომოლოგიური ქრომოსომის იგივე ლოკუსში კი ჭორფლის არარსებობის გენი).

13.8 სურათზე დეტალურად ნვჩვენებია ცხოველური უჯრედის ორი მეიოზური გაყოფის სტადიები, რომლის ქრომოსომების დიპლოიდური რიცხვი 6-ია. მეიოზის შედეგად ქრომოსომების საერთო რაოდენობა ნახევრდება. ეს ძალიან სპეციფიკური პროცესია, რომლის შედეგად თითოეული შვილეული უჯრედიდან ერთი ნაკრების ელიმინაცია ხდება და წყვილების რაოდენობა ორიდან ერთამდე მცირდება. სანამ შემდეგ ნაწილზე გადახვალთ, კარგად დააკვირდით 13.8 სურათს.

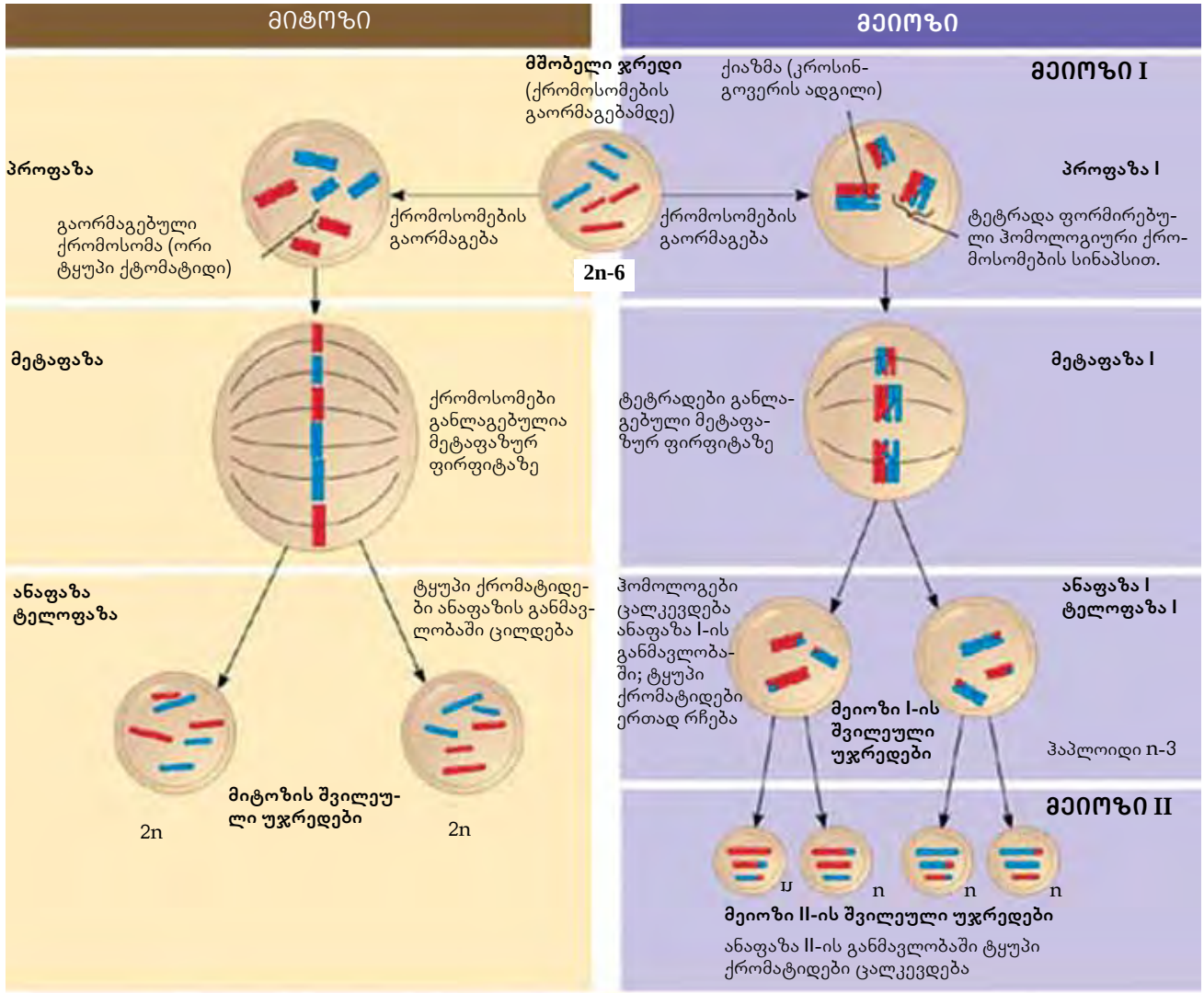
მიტოზისა და მეიოზის შედარება

ახლა შევაჯამოთ მეიოზსა და მიტოზს შორის არსებული ძირითადი სხვაობა. მეიოზი ქრომოსომების ნაკრების რიცხვს ორიდან (დიპლოიდური) ერთამდე (ჰაპლოიდური) ამცირებს. მიტოზი კი ქრომოსომების ნაკრების რიცხვს ინარჩუნებს (აკონსერვებს). შესაბამისად, მიტოზის შედეგად წარმოქმნილი შვილეული უჯრედები მშობლების უჯრედების და ერთმანეთის გენეტიკურად იდენტურია. მეიოზის შედეგად



▲ *სურათი 13.7* ***მეიოზის მიმოხილვა: როგორ მცირდება მეიოზის პროცესში ქრომოსომების რაოდენობა.***

ინტერფაზაში ქრომოსომების გაორმაგების შემდეგ დიპლოიდური უჯრედი ორად იყოფა და ოთხ ჰაპლოიდურ შვილეულ უჯრედს წარმოქმნის. აქ ნაჩვენებია ჰომოლოგიური ქრომოსომების მხოლოდ ერთი წყვილი, რომელზეც სიმარტივისთვის ქრომოსომები ნაჩვენებია შემჭდროვებულ მდგომარეობაში (ინტერფაზაში ისინი არ არიან შემჭიდროვებულები) წითელი ქრომოსომა მემკვიდრეობით მიღებულია მდედრი მშობლისგან, ლურჯი – მამრისგან.



დასკვნა

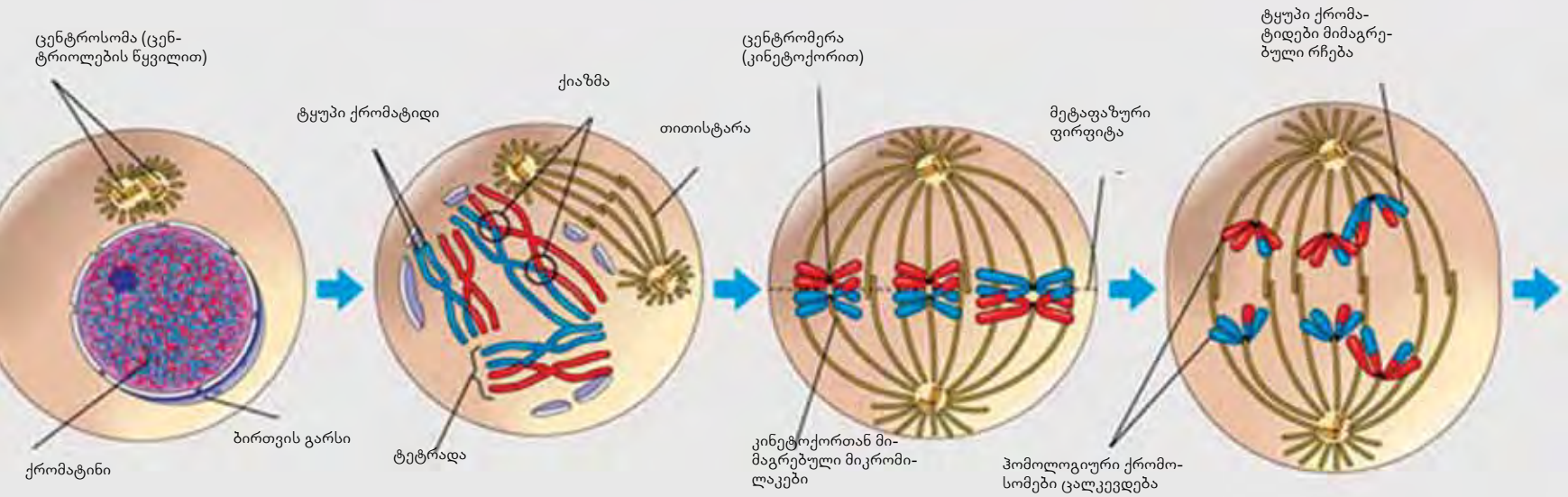
თვისებები	მიტოზი	მეიოზი
დნმ-ის გაორმაგება	ხდება ინტერფაზაში მიტოზის დაწყებამდე	მიმდინარეობს ინტერფაზაში მეიოზი I-ის დაწყებამდე
დაყოფების რაოდენობა	ერთი: პროფაზის, მეტაფაზის, ანაფაზისა და ტელოფაზის ჩათვლით.	მიმდინარეობს პროფაზა I-ის განმავლობაში. ფორმირდება ტეტრადები (ოთხი ქრომატიდის ჯგუფები); არატყუპ ქრომატიდებს შორის კროსინგოვერი მიმდინარეობს. ორი, ორივე მიმდინარეობს პროფაზაში, ანაფაზაში და ტელოფაზაში.
ჰომოლოგიური ქრომოსომების სინაპსი	არ არის	
შვილეული უჯრედების რაოდენობა და გენეტიკური შემადგენლობა	ორი, ყოველი მათგანი დიპლოიდია (2n) და გენეტიკურად იდენტურია მშობლიური უჯრედის	ოთხი, ყოველი ჰაპლოიდი (n) მშობელი უჯრედის ქრომატიდების ნახევარს შეიცავს; გენეტიკურად განსხვავდება მშობელი უჯრედისა და ერთმანეთისგან.
როლი ცხოველის სხეულში	ზიგოტიდან მრავალუჯრედიანი ზრდასრული ვითარდება; ორგანიზმის ზრდისა და ქსოვილების ფორმირებისთვის უჯრედებს იძლევა	იძლევა გამეტებს; ანახევრებს ქრომოსომების რაოდენობას და გამეტებში გენეტიკურ ცვალებადობას განაპირობებს

▲ *სურათი 13.9* ***მიტოზის და მეიოზის შედარება***

ინტერფაზა

მეიოზი I: ჰომოლოგიურ ქრომოსომებს აცალკევებს

ანაფაზა I | მეტაფაზა I | პროფაზა I



ქრომოსომების გაორმაგება

ჰომოლოგიური ქრომოსომები (წითელი და ლურჯი) წყვილდება და სეგმენტებს იცვლის; ამ მაგალითში 2n=6

ტეტრადები ეკვატორთან ლაგდება

ჰომოლოგიური ქრომოსომების წყვილები ცალკევდება

ინტერფაზა

ქრომოსომები S ფაზას განმავლობაში ორმაგდება, მაგრამ ძაფისებრ სტრუქტურას ინარჩუნებს.

ყოველი გაორმაგებული ქრომოსომა გენეტიკურად იდენტური ტყუპი ქრომატიდისგან შედგება.

ცენტრომერა ორმაგდება და ორ ცენტროსომას წარმოქმნის.

პროფაზა I

როგორც წესი, ეს ფაზა მეიოზის დროის 90%-ს იკავებს.

ქრომოსომების შესქელება იწყება.

ჰომოლოგიური ქრომოსომები ერთმანეთის გვედრი-გვერდ სიგრძეში ისე ლაგდება, რომ ერთი ქრომოსომის გენი მეორე ანალოგიურ გენს შეესაბამება.

კროსინგოვერის მსვლელობისას არატყუპი ქრომატიდების Dნმ-ის მოლეკულა შესაბამის ადგილებში წყდება და სხვა სხვა ქრომატიდის Dნმ-ს უკავშირდება.

სინაპსის მსვლელობისას ჰომოლოგებს შორის წარმოიქმნება ცილოვანი სტრუქტურა - სინაპტონემალური კომლექსი, რომელიც მათ სიგრძეზე ერთად იკავებს.

სინაპტონემალური კოპლექსი გვიან პროფაზაში იშლება და ქრომოსომების ყოველი წყვილი მიკროსკოპში ოთხი ქრომატიდის ჯგუფის, ტეტრადის სახით მოჩანს.

ყოველ ტეტრადას ერთი ან მეტი ქიაზმა აქვს, ეს გაცვლილი რეგიონებია, სადაც კროსინგოვერი მოხდა; ანაფაზა I-ის განმავლობაში ისინი ჰომოლოგებს ერთად იკავებს.

ცენტრომერების მოძრაობა, თითისტარას მიკრომილაკების (ძაფების) ფორმირება, ბირთვის გარსის დაშლა, და ბირთვის შიგთავსის გავრცელება ისევე მიმდინარეობს, როგორც მიტოზის დროს.

გვიან პროფაზა I-ში (აქ ნაჩვენები არ არის), ყოველი ჰომოლოგის კინეტოქორი მიკრომილაკებს ერთი მხრიდან ან მეორე მხრიდან ემაგრება. ამის შემდეგ ჰომოლოგიური წყვილები მეტაფაზური ფირფიტისკენ მოძრაობს.

მეტაფაზა I

ჰომოლოგიური ქრომოსომების წყვილი ტეტრადის სახით ახლა მეტაფაზურ ფირფიტაზე ლაგდება, ყოველი წყვილის ერთი ქრომოსომა რომელიმე პოლუსის მხარესაა მიმართული.

ჰომოლოგის ორივე ქრომატიდი კინეტოქორის მიკრიმილაკებს ერთი პოლუსის მხრიდან ემაგრება, მეორე ჰომოლოგის ორივე ქრომეტიდა მიკრომილაკებს მეორე პოლუსის მხრიდან ემაგრება.

ანაფაზა I

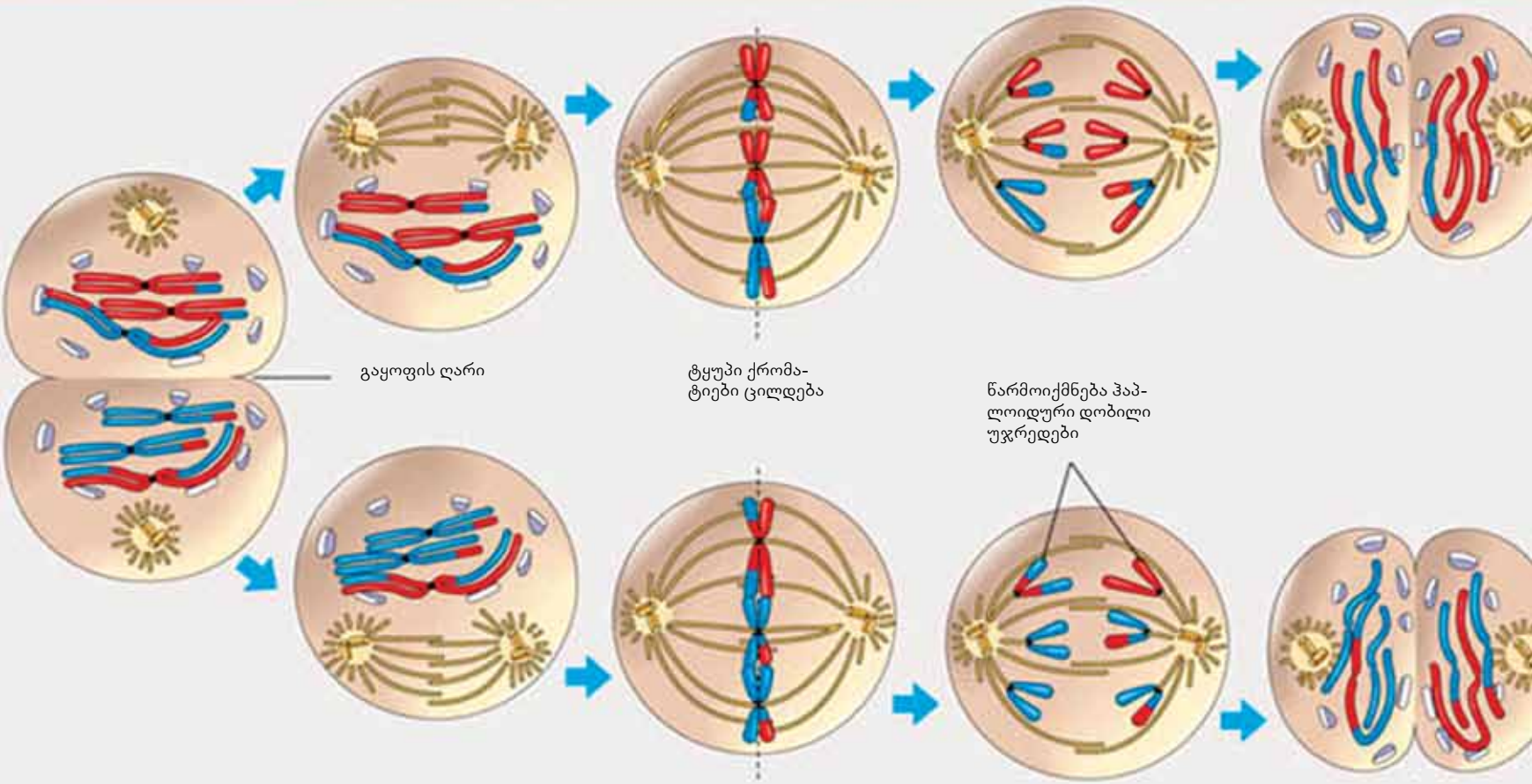
ქრომოსომები პოლუსებისკენ მოძრაობს, მათ თითისტარას მექანიზმი მიათრევს.

ტყუპი ქრომატიდები რჩება ცენტრომერასთან მიმაგრებული და ერთიანად ერთი პოლუსის მიმართულებით მოძრაობს.

ჰომოლოგიური ქრომოსომები, რომელთაგან ყოველი ტყუპი ქრომატიდისგან შედგება, სხვადასხვა პოლუსებისკენ მიემართება.

მეიოზი II: ტყუპი ქრომატიდების დათიშვა

ტელოფაზა I და ციტო-კინეზი | პროფაზა II | მეტაფაზა II | ანაფაზა II | ტელოფაზა II და ციტოკინეზი



ვიღებთ ორ ჰაპლოიდურ უჯრედეს, მაგრამ ქრომოსომები ჯერ გაორმაგე-ბულია

უჯრედის დაყოფის მეორე ეტაპზე ტყუპი ქრომატიდები საბოლოოდ ცილდება, ამის შედეგად ოთხ ჰაპლოიდურ შვილეულ უჯრედს ვიღებთ, ყოველს აქვს ერთი ქრომოსომა

ტელოფაზა I და ციტოკინეზი

ტელოფაზა I-ის დასაწყისში უჯრედის ყოველი ნახევარს აქვს ქომოსომების სრული ჰაპლოიდური ნაკრები, მაგრამ ყოველი ქრომოსომა ჯერ ორი ტყუპი ქრომატიდისგან შედგება.

ციტოკინეზი (ციტოპლაზმის დაყოფა) როგორც წესი, ტელოფაზა I-ის პარალე-ლურად მიმდინარეობს, რის შედეგად ორ ჰაპლოიდურ შვილეულ უჯრედს ვიღებთ

ცხოველურ უჯრედში ფორმირდება დათიშვის ღარი. (მცენარეების უჯრედში ფორმირდება უჯრედის ფირფიტა).

ზოგ სახეობაში ქრომოსომები ძაფისებრ სტრუქტურას იღებს. ბირთვის გარსი და ბირთვაკი ახლიდან წარმოიქმნება.

ქრომოსომების გაორმაგება არ მიმდინ-არეობს მეიოზი I-ის დასასრულამდე და მეიოზი II-ეს დასაწყისამდე, ვინაიდან ქრომოსომები უკვე გაორმაგებულია.

პროფაზა II

თითისტარას ფორმირება.

გვიან პროფაზა I-ში (არ არის ნაჩვენები) ქრომოსომები, რომლებიც ჯერ ორი ქრომატიდისგან შედგება, მეტაფაზა II-ის ფირფიტასთან მოძრაობს.

მეტაფაზა II

ქრომოსომები მეტაფაზურ ფირფიტაზე ისევე ლაგდება, როგორც მიტოზის დროს.

მეიოზი I-ის განმავლობაში მომხდარი კროს-ინგოვერის გამო ყოველი ქრომოსომის ორი ტყუპი ქრომატიდა გენეტიკურად იდენტური აღარ არის.

ტყუპი ქრომატიდების კინეტოქორი მი-მაგრებულია მიკრომილაკებთან, რომლებიც მოპირდაპირე პოლუსებიდან ვრცელდება.

ანაფაზა II

ყოველი ქრომოსომის ცენტრომერები საბ-ოლოოდ ცილდება და ტყუპი ქრომატიდები ერთმანეთს წყდება.

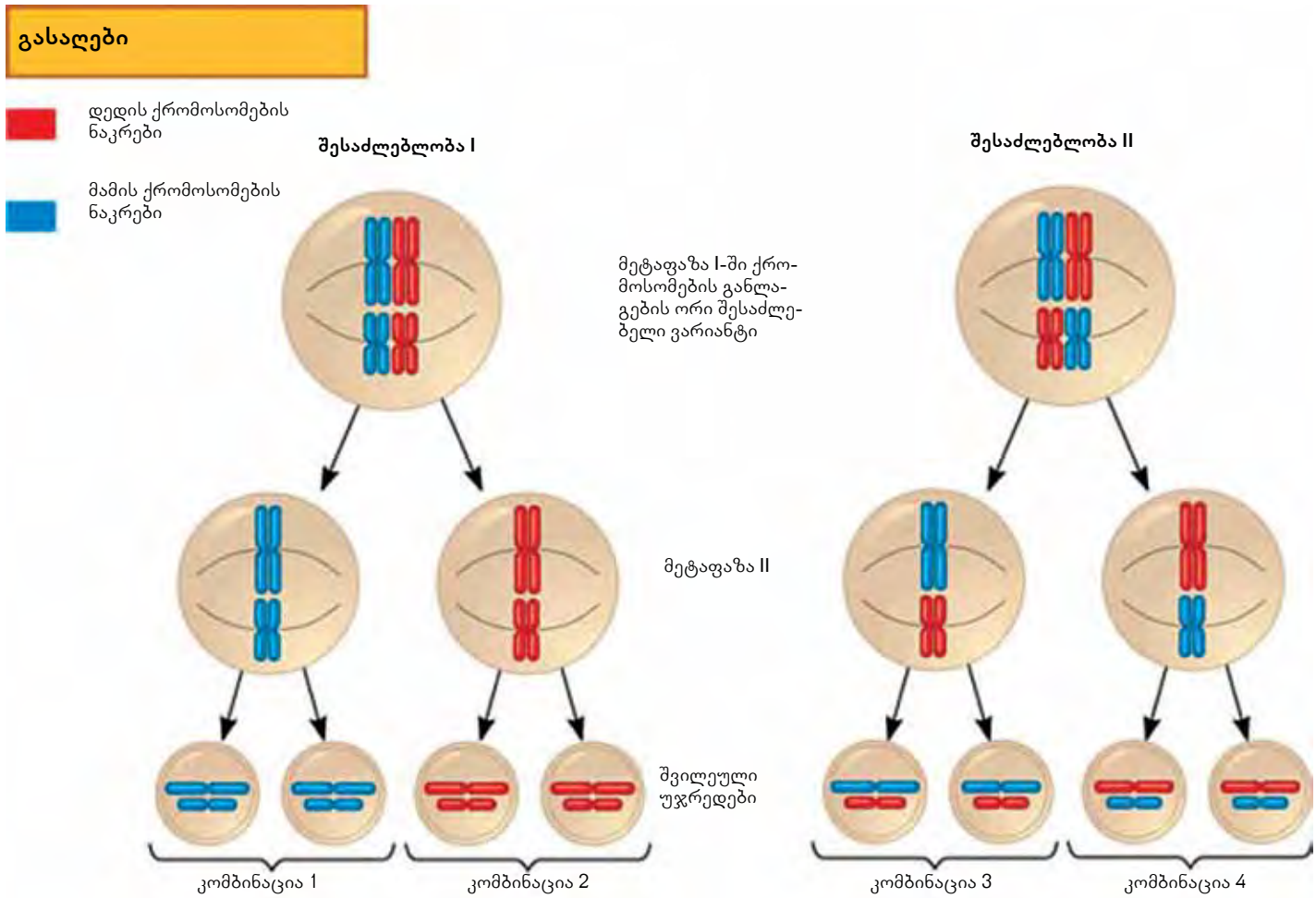
ახლა ყოველი ქრომოსომის ტყუპი ქრო-მარიდა, ორი ინდივიდუალური ქრომოსომის მსგავსად, მოპირდაპირე პოლუსებისკენ მოძრაობს.

ტელოფაზა II და ციტოკინეზი

ფორმირდება ბირთვაკი, იწყება ქრომო-სომების დეკონდენსაცია და ციტოკინეზი მიმდინარეობს.

მშობლიური უჯრედის მეიოზური დაყოფა ოთხ შვილეულ უჯრედს იძლევა, ყოველს აქვს ქრომოსომების ჰაპლოიდური ნაკრები.

ოთხი შვილეული უჯრედიდან ყოველი გენე-ტიკურად განსხვავდება სხვა შვილეული და მშობლიური უჯრედებისგან.



▲ *სურათი 13.10 ომოლოგიური ქრომოსომების დამოუკიდებელი დახარისხება მეიოზის დროს*

კი ვიღებთ უჯრედებს, რომლებიც მშობლის უჯრედებსა და ერთმანეთისგან გენეტიკურად განსხვავდება.

13.9 სურათზე შედარებულია მიტოზი და მეიოზი. მეიოზისთვის დამახასიათებელია სამი უნიკალური მოვლენა. ყველა ეს მოვლენა I მეიოზური გაყოფისას ვლინდება: **1. სინაფსი და კროსინგოვერი**. I პროფაზის მსვლელობისას გაორმაგებული ჰომოლოგიური ქრომოსომები გვერდი-გვერდ ლაგდება და ერთმანეთს სიგრძეზე ცილოვანი (ელვა შესაკრავის მაგვარი) სტრუქტურის საშუალებით უკავშირდება. წარმოიქმნება *სინაპტონემალური კომპლექსი*. ამ პროცესს კი **სინაპსი** ეწოდება. განსხვავებული ქრომატიდების გენეტიკური გადაწყობა - **კროსინგოვერი** - ასევე I პროფაზის განმავლობაში მიმდინარეობს. გვიან პროფაზაში სინაპტონემალური კომპლექსი იშლება და ჰომოლოგიური წყვილის ოთხი ქრომატიდის დანახვა სინათლის მიკროსკოპითაც ხდება შესაძლებელი. მიღებულ სტრუქტურას **ტეტრადა** ეწოდება**.** როგორც წესი**,** თვითოეული ტეტრადა X-ის ფორმის მინიმუმ ერთ რეგიონს შეიცავს, რომელსაც **ქიაზმას** უწოდებენ. ქიაზმა კროსინგოვერის გარეგნული გამოხატულებაა. მიტოზის განმავლობაში სინაპსი და კროსინგოვერი ჩვეულებრივ არ ხდება**.**

2. **ტეტრადები მეტაფაზის ფირფიტაზე.** მეიოზის I მეტაფაზის განმავლობაში დაწყვილებული ჰომოლოგიური ქრომოსომები (ტეტრადები) ძირითადად განლაგებულია მეტაფაზურ ფირფიტაზე. მიტოზის დროს კი ინდივიდუალური გაორმაგებული ქრომოსომები ფირფიტაზე არ არის განლაგებული.
3. **ჰომოლოგების დათიშვა.** მეიოზის I ანაფაზაში თითოეული ჰომოლოგიური წყვილის გაორმაგებული ქრომოსომა საწინააღმდეგო პოლუსების მიმართულებით მოძრაობს, მაგრამ ყოველი გაორმაგებული ქრომოსომის ტყუპი ქრომატიდი ერთამნეთთან მიმაგრებული რჩება. მიტოზის მსვლელობისას კი ტყუპი ქრომატიდები იყოფა.

I მეიოზურ გაყოფას ასევე რედუქციულ გაყოფას ეძახიან, ვინაიდან ის ქრომოსომების ნაკრების რიცხვს ანახევრებს. ყოველ უჯრედში ორი ნაკრებიდან (დიპლოიდური მდგომარეობა) ქრომოსომების რაოდენობა ერთ ნაკრებამდე (ჰაპლოიდური მდგომარეობა) მცირდება. ტყუპი ქრომატიდები კი მოგვიანებით, II მეიოზური გაყოფის დროს იყოფა და ჰაპლოიდურ შვილეულ უჯრედებს იძლევა. II მეიოზისა და მიტოზის

მსვლელობისას ტყუპი ქრომატიდების გაყოფის მექანიზმი პრაქტიკულად იდენტურია.

კონცეფციის ცხრილი 13.3

1. განმარტეთ, როგორ ინარჩუნებს მიტოზი ქრომოსომების რიცხვს მაშინ, როდესაც მეიოზის მსვლელობისას ქრომოსომების რაოდენობა ნახევრდება. გამოიყენეთ ქრომოსომების ნაკრების კონცეპცია.
2. მიტოზის მეტაფაზისა და II მეიოზის მეტაფაზის განმავლობაში რა მსგავსებას და განსხვავებას ავლენს ქრომოსომები?

კონცეფცია 13.4

სქესობრივი სასიცოცხლო ციკლების მსვლელობისას მიმდინარეობს გენეტიკური ცვლილებები, რომლებიც ევოლუციაზე აისახება

13.1 სურათზე ნაჩვენებია გენეტიკური ცვალებადობის მაგალითი. როგორ შეგვიძლია მისი ახსნა? შემდგომ თავებში ვაიკითხავთ, რომ გენეტიკური განსხვავებების მთავარი წყაროა მუტაცია. ორგანიზმის Dნმ-ში მიმდინარე ცვლილებები გენების სხვადასხვა ვერსიას ქმნიან. სხვადასხვა ვერსიების წარმოქმნისთანავე, ეს ვერსიები სქესობრივი გამრავლების მსვლელობისას გადაადგილება და ცვალებადობას გვაძლევს, რომელიც სახეობის, უნიკალური ნიშან-თვისებების კომბინაციის მქონე, ყოველ წევრზე აისახება.

შთამომავლობის გენეტიკური ცვალებადობის წყარო

სქესობრივი გამრავლების მქონე სახეობების ყოველ თაობაში მეიოზისა და განაყოფიერების მსვლელობისას მიმდინარეობს ცვლილებები, რომლებზეც პასუხისმგებელია ქრომოსომების ქცევა. განვიხილოთ სამი პროცესი, რომლებიც სქესობრივი გამრავლების შედეგად მიღებულ გენეტიკურ ცვალებადობაში მონაწილეობს. ეს პროცესებია: ქრომოსომების დამოუკიდებელი გადაწყობა, კროსინგოვერი და განაყოფიერების შემთხვევითობა.

ქრომოსომების დამოუკიდებელი გადაწყობა

სქესობრივი გამრავლების ერთ-ერთი თვისება, რომელიც გენეტიკურ ცვალებადობას განაპირობებს, I მეიოზური გაყოფის მეტაფაზაში ქრომოსომების ჰომოლოგიური წყვილების შემთხვევითი ორიენტაციაა. ჰომოლოგიური წყვილები ერთი დედისეული და ერთი მამისეული ქრომოსომისგან შედგება. I მეტაფაზაში ისინი მეტაფაზურ ფირფიტაზე ლაგდება (შენიშნეთ, რომ ტერმინები *დედისეული* და *მამისეული* იმ ინდივიდის დედას და მამას ეხება, რომლის უჯრედები მეიოზს გადის). ყოველი ქრომოსომა, მამისეულ ან დედისეულ ჰომოლოგთან ერთად, შეიძლება პოლუსთან რომელიმე მხრით უფრო ახლოს განლაგდეს – მისი ორიენტაცია ისეთივე შემთხვევითია, როგორც ხურდა ფულის აგდების შემდეგ მისი ავერსით ან რევერსით დავარდნის ალბათობა. 50%-იანი ალბათობით I მეიოზური გაყოფის შედეგად შვილეული უჯრედი შესაბამისი ჰომოლოგიური წყვილიდან დედის ქრომოსომას მიიღებს, 50%-იანი ალბათობით კი მამის ქრომოსომას.

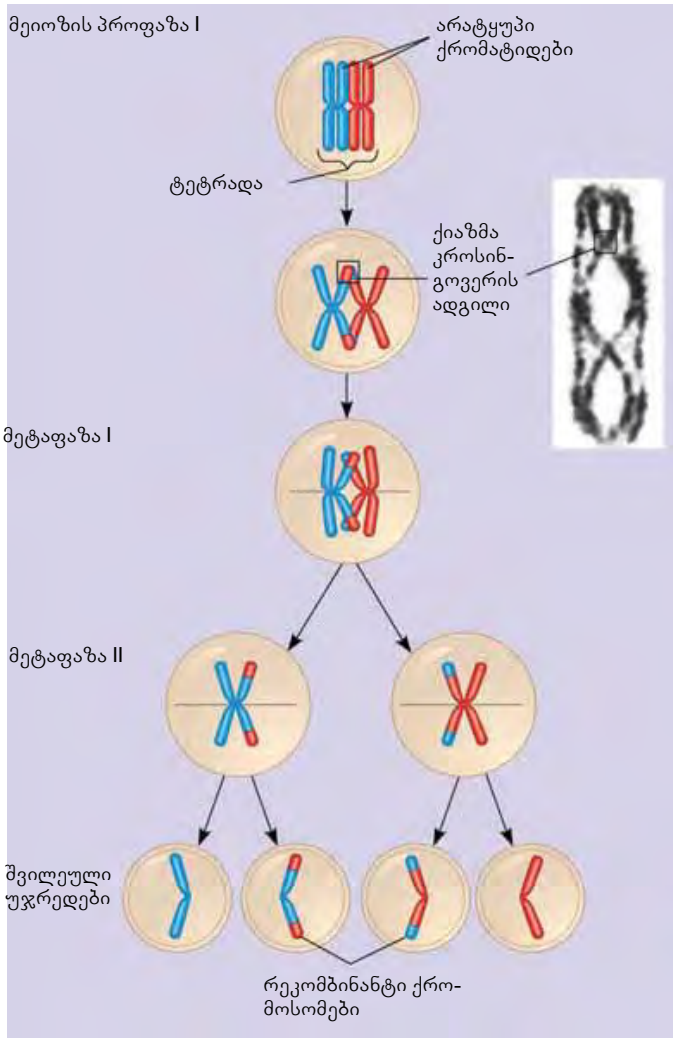
I მეტაფაზაში ქრომოსომების თითოეული ჰომოლოგიური წყვილი განლაგებულია სხვა წყვილებისგან დამოუკიდებლად, ამიტომ ყოველი წყვილის I მეიოზური გაყოფის შედეგად დედისეული და მამისეული ჰომოლოგები შვილეულ უჯრედში სხვა წყვილებისგან დამოუკიდებლად ნაწილდება. ამ პროცესს ***დამოუკიდებელი განაწილება*** ეწოდება. ყოველი შვილეული უჯრედი იღებს დედისეული და მამისეული ქრომოსომების ყველა შესაძლებელი კომბინაციიდან ერთ-ერთს. როგორც ნაჩვენებია 13.10 სურათზე, შვილეული უჯრედებისთვის, რომლებიც ყალიბდება ქრომოსომების ორი ჰომოლოგიური წყვილის მქონე დიპლოიდური უჯრედების მეიოზის პროცესში, კომბინაციების შესაძლო რაოდენობაა – 4 ($2^n = 4$). გაითვალისწინეთ, რომ სურათზე ნაჩვენები შვილეული უჯრედების ოთხი კომბინაციიდან ერთი დიპლოიდური უჯრედის მეიოზის შედეგს მხოლოდ ორი წარმოადგენს, ვინაიდან I მეტაფაზაში ერთ მშობლიურ უჯრედს ქრომოსომების შესაძლო ერთი ან მეორე განლაგებიდან შეიძლება რომელიმე მათგანი, და არა ორივე ჰქონდეს. ამრიგად, დიდი რაოდენობის დიპლოიდური უჯრედების მეიოზის შედეგად მიღებული შვილეული უჯრედების პოპულაციაში ოთხივე ტიპი დაახლოებით თანაბარი რაოდენობით იქნება. თუ n=3, შვილეულ უჯრედებში ქრომოსომების რვა კომბინაცია იქნება. ზოგადად, მეიოზში ქრომოსომების დამოუკიდებელი განაწილებისას კომბინაციების შესაძლო რაოდენობაა 2^n, სადაც n ორგანიზმის ქრომოსომების ჰაპლოიდური რაოდენობაა.

ადამიანის ქრომოსომების ჰაპლოიდური რაოდენობაა n=23. ამრიგად, გამეტებში დედისეული და მამისეული ქრომოსომების შესაძლებელი კომბინაციების რაოდენობა = 2^{23} რაც დაახლოებით 8 მილიონია. ყოველი გამეტა, რომელიც სიცოცხლის განმავლობაში თქვენს ორგანიზმში წარმოიქმნება, დედისგან და მამისგან მემკვიდრეობით მიღებული ქრომოსომების 8 მილიონი შესაძლებელი კომბინაციიდან ერთ-ერთს შეიცავს.

კროსინგოვერი

მეიოზის მსვლელობისას ხდება ქრომოსომების დამოუკიდებელი გადანაწილება. ამიტომ თითოეული ჩვენთაგანი სიცოცხლის განმავლობაში ქმნის გამეტების კოლექციას, რომლებშიც ქრომოსომების კომბინაციები აბ-

სოლუტურად განსხვავდება მშობლებისგან მემკვიდრეობით მიღებული ქრომოსომების კომბინაციებისგან. 13.10 სურათზე ნაჩვენებია, რომ გამეტას ყოველი ინდივიდუალური ქრომოსომა წარმოშობით ან მხოლოდ დედისეულია ან მამისეული. მაგრამ სინამდვილეში ასე არ არის, ვინაიდან კროსინგოვერის შედეგად ვიღებთ **რეკომბინანტულ ქრომოსომებს** ანუ ინდივიდუალურ ქრომოსომებს, რომლებიც ორივე მშობლისგან მიღებულ გენებს (ᲓᲜᲐ) შეიცავს. **(სურათი 13.11)**.



▲ *სურათი 13.11* ***კროსინგოვერის შედეგები მეიოზის განმავლობაში.***

კროსინგოვერი I პროფაზის დასაწყისში მიმდეინარეობს, როცა ჰომოლოგიური ქრომოსომები სიგრძეში ერთმანეთის გასწვრივ ლაგდება. ყოველი ჰომოლოგის თითო გენი მეორე ჰომოლოგის შესაბამისი გენის პირდაპირ ხვდება. კროსინგოვერის ერთი მოვლენისას ორი არატყუპი ქრომატიდის ᲓᲜᲐ-ის მოლეკულები (ჰომოლოგიური წყვილის ერთი დედისეული და ერთი მამისეული ქრომატიდის ᲓᲜᲐ) ერთსა და იმავე ადგილას წყდება და შემდეგ მათი ᲓᲜᲐ - ის მონაკვეთები ერთმანეთის-ს უკავშირდება. გაწყვეტის ადგილიდან ქრომატიდის ბოლომდე, ყოველი ტყუპი ქრომატიდის სეგმენტი სხვა ქრომატიდის დარჩენილ ნაწილს უერთდება. ამის შედეგად ორი ჰომოლოგიური სეგმენტი ადგილს იცვლის ან კროსინგოვერს გადის. ამიტომ დედისეული და მამისეული გენების ახალი კომბინაციის მქონე ქრომოსომებს ვიღებთ (იხ.სურათი 13.11).

ადამიანის ყოველ ქრომოსომულ წყვილში საშუალოდ ერთიდან სამამდე კროსინგოვერი ხდება, რაც დამოკიდებულია ქრომოსომების ზომასა და მათი ცენტრომერების ადგილმდებარეობაზე. უახლესმა გამოკვლევებმა აჩვენა, რომ ზოგიერთ სახეობაში კროსინგოვერი აუცილებელია სინაპსისთვის და I მეიოზში ქრომოსომების სწორი განლაგებისთვის. თუმცა კროსინგოვერსა და სინაპსს შორის კავშირი ჯერ ნაკლებად შესწავლილია და როგორც ჩანს, ცვალებადია სახეობების მიხედვით.

II მეტაფაზაში ერთი ან მეტი რეკომბინანტი ქრომატიდის შემცველი ქრომოსომები სხვა ქრომოსომების მიმართ შეიძლება ორი ალტერნატიული მიმართულებით იყოს ორიენტირებული, ვინაიდან მათი ტყუპი ქრომატიდები იდენტური ტყუპები აღარ არიან. II მეიოზის მსვლელობისას არაიდენტური ტყუპი ქრომატიდების დამოუკიდებელი განლაგება მნიშვნელოვნად ზრდის მეიოზის შედეგად მიღებული შვილეული უჯრედების გენეტიკური ტიპების რაოდენობას.

კროსინგოვერის შესახებ უფრო მეტს მე-15-ე თავში შეიტყობთ. ამჯერად მთავარია, რომ კროსინგოვერი, სქესობრივი სასიცოცხლო ციკლის განმავლობაში ორი მშობლიდან მემკვიდრეობით მიღებული ᲓᲜᲐ-ის ერთ ქრომოსომაში კომბინაციის საშუალებით, გენეტიკური ცვალებადობის მნიშვნელოვან წყაროს წარმოადგენს.

განაყოფიერების შემთხვევითობა

მეიოზის მსვლელობისას წარმოქმნილ გენეტიკურ ცვალებადობას განაყოფიერების შემთხვევითობაც ემატება. მაგალითად, ადამიანის თითოეული მდედრობითი და მამრობითი გამეტა, ქრომოსომების დაახლოებით 8 მილიონი კომბინაციიდან ერთ-ერთს შეიცავს, რაც მეიოზის განმავლობაში მიმდინარე დამოუკიდებელი განაწილების შედეგია. განაყიფიერებისას ერთი მამრობითი გამეტა ერთ მდედრობით გამეტას ერწყმის. ვიღებთ ზიგოტას, რომელიც დაახლოებით 64 ტრილიონი (8 მილიონი X 8 მილიონზე) დიპლოიდური კომბინაციიდან ერთ-ერთის მატარებელია. (თუ 2^{23} X 2^{23} ზუსტად გაამრავლებთ, აღმოჩნდება, რომ ნამრავლი 70 ტრილიონზე მეტ რიცხვს გვაძლევს). თუ ყოველივე ამას კროსინგოვერის შედეგად მიღებულ ცვალებადობას დავამატებთ, მივიღებთ შესაძლებელი კომბინაციების მართლაც ასტრონომიულ რიცხვს. რა გასაკვირია, რომ ძმები და დები ერთმანეთისგან საგრძნობლად განსხვავდებიან. ყოველი თქვენგანი მართლაც უნიკალური ორგანიზმია.

პოპულაციაში გენეტიკური ცვალებადობის ევოლუციური მნიშვნელობა

ახლა, როცა გაეცანით სქესობრივი გამრავლების მქონე პოპულაციის შთამომავლობაში გენების ახალი კომბინაციების

წარმოქმნის მექანიზმს, ვნახოთ, რა კავშირია პოპულაციის გენეტიკურ ცვალებადობასა და ევოლუციას შორის. დარვინმა შენიშნა, რომ პოპულაციის განვითარებას მისი წევრების განსხვავებული რეპროდუქციული წარმატება განაპირობებს. გარემოსთან ყველაზე კარგად შეგუებული ინდივიდები საშუალოდ მეტ შთამომავლობას ტოვებენ და საკუთარ გენებს მეტი წარმატებით ავრცელებენ. ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად ის გენეტიკური ცვალებადობა გროვდება, რომლსაც გარემო უპირატესობას ანიჭებს. გარემოს პირობების შეცვლის შემთხვევაში პოპულაცია მაშინ გადარჩება, თუ ყოველი თაობის რამდენიმე წევრი ახალ პირობებთან ეფექტურ შეგუებას შეძლებს. სხვა გენეტიკურ შემადგენლობას, ხომ უკეთესი შედეგი შეიძლება ჰქონდეს, ვიდრე ადრე გავრცელებულ გენოტიპს. ამ თავში განვიხილეთ სქესობრივი გამრავლების კავშირი პოპულაციის გენეტიკურ ცვალებადობასთან, რომელიც მუტაციების შედეგად ჩნდება.

დარვინი მიხვდა, რომ ევოლუცია მიმდინარეობს მემკვიდრეობითი ცვალებადობის გამო; მაგრამ მან ვერ ახსნა შთამომავალისა და მშობლის მხოლოდ მსგავსებისა და არა იდენტურობის მოვლენა. საინტერესოა, რომ დარვინის თანამედროვემ, გრეგორ მენდელმა, დარვინის სიცოცხლეშივე მემკვიდრეობითობის თეორია გამოაქვეყნა, სადაც ახსნილია გენეტიკური ცვალებადობის მექანიზმი; მაგრამ 1900 წლამდე მის აღმოჩენებს ბიოლოგებზე გავლენა არ ჰქონდა. ამ დროისთვის კი დარვინის (1809-1882) და მენდელის (1822-1884) გარდაცვალებიდან 15 წელზე მეტი გავიდა. შემდეგ თავში გაეცნობით, თუ როგორ აღმოაჩინა მენდელმა ძირითადი კანონები, რომელთა დახმარებით კონკრეტული ნიშან-თვისებების მემკვიდრეობითობა იხსნება.

კონცეფცია ცვლა 13.4

1. ხილის ბუზის ქრომოსომების დიპლოიდური რაოდენობაა 8, ხოლო მუშა ფუტკრების დიპლოიდური რაოდენობა - 32-ია. თუ არ ჩავთვლით კროსინგოვერს, ერთი და იგივე მშობლების შთამომავლობაში არსებული გენეტიკური ცვალებადობა მეტი იქნება ბუზისა თუ ფუტკრის შემთხვევაში? განმარტეთ.
2. რა პირობებში მეიოზის დროს მიმდინარე კროსინგოვერი არ მონაწილეობს შვილეული უჯრედის გენეტიკურ ცვლილებებში?

მე-13 თავის შემოწმება

ძირითადი კონცეფციების შემოწმება

კონცეფცია 13.1

ქრომოსომებსა და გენებს შთამომავლობა მშობლებისგან მემკვიდრეობით იღებს

- **გენების მემკვიდრეობითობა** ორგანიზმის Dნმ-ის თითოეულ გენს კონკრეტულ ქრომოსომაში სპეციფიკური ლოკუსი უკავია. ადამიანი ქრომოსომების ერთ ნაკრებს დედისგან, მეორეს კი მამისგან მემკვიდრეობით იღებს.
- **სქესობრივი და უსქესო გამრავლების შედარება** უსქესო გამრავლებისას ერთი მშობელი მიტოზური გაყოფის შედეგად გენეტიკურად იდენტურ შთამომავლობას იძლევა. სქესობრივი გამრავლების შედეგად ორი სხვადასხვა მშობელის გენების ნაკრები ერთიანდება და გენეტიკურად განსხვავებულ შთამომავლობას ვიღებთ.

კონცეფცია 13.2

სქესობრივ სასიცოცხლო ციკლში განაყოფიერება და მეიოზი მონაცვლეობს

ქრომოსომების ნაკრებები ადამიანის უჯრედებში. ადამიანის ნორმალურ სომატურ უჯრედში ორი ნაკრების 46 ქრომოსომაა. თითოეული ნაკრები 23 ქრომოსომისგან შედგება. ადამიანი 23 ქრომოსომას დედისგან, 23 -ს კი მამისგან იღებს. დიპლოიდურ უჯრედებში (2n=46) ქრომოსომაა, დედის 22 აუტოსომიდან თითოეულს მამის ქრომოსომებს შორის აქვს ჰომოლოგი. 23-მე წყვილი სასქესო ქრომოსომებია, რომლებიც პიროვნების მდედრობით (XX) ან მამრობით (XY) სქესს განსაზღვრავს.

- **ქრომოსომების ნაკრების ქცევა ადამიანის სასიცოცხლო ციკლში** სქესობრივი მომწიფებისას საკვერცხეებში და სათესლეებში (გონადებში), მეიოზური გაყოფის შედე-

გად, ჰაპლოიდური გამეტები ფორმირდება; თითოეული გამეტა 23 ქრომოსომისგან შემდგარ ერთ ნაკრებს (n) შეიცავს. განაყოფიერების დროს, კვერცხუჯრედი და სპერმატოზოიდი ერთმანეთს ერწყმის და ვიღებთ დიპლოიდურ (2n) ერთუჯრედიან ზიგოტას, რომლიდანაც მიტოზური გაყოფით მრავალუჯრედიანი ორგანიზმი ვითარდება.

- **სქესობრივი სასიცოცხლო ციკლების მრავალფეროვნება.** სქესობრივი საიცოცხლო ციკლები ერთმანეთისგან განაყოფიერებასთან შეფარდებით მეიოზის დაწყების დროით განსხვავდება. მრავალუჯრედიანი ორგანიზმები დიპლოიდურია, ჰაპლოიდურია, ან ჰაპლოიდური და დიპლოიდური თაობები მონაცვლეობს.

კონცეფცია 13.3

მეიოზი ქრომოსომების ნაკრების რაოდენობას დიპლოიდურიდან ჰაპლოიდურამდე ამცირებს

- **მეიოზის სტადიები** უჯრედის ორი მეიოზური გაყოფის შედეგად ვიღებთ ოთხ ჰაპლოიდურ შვილეულ უჯრედს. I მეიოზური გაყოფისას (რედუქციული გაყოფა) ქრომოსომების ნაკრების რაოდენობა დიპლოიდურიდან ჰაპლოიდურამდე მცირდება.
- **მიტოზის და მეიოზის შედარება** მეიოზი მიტოზისგან მეიოზი I-ის სამი მოვლენით განსხვავდება: სინაპსით, რომელიც დაკავშირებულია კროსინგოვერთან: მეტაფაზურ ფირფიტაზე დაწყვილებული ჰომოლოგიური ქრომოსომების (ტეტრადების) განლაგებით; და I ანფაზის მსვლელობისას თითოეული ჰომოლოგიური წყვილის (არატყუპი ქრომატიდების) ორი ქრომოსომის საწინააღმდეგო პოლუსებისკენ გადაადგილებით. II მეიოზური გაყოფა ტყუპ ქრომატიდებს აცალკევებს (თიშავს).

კონცეფცია 13.4

- სასიცოცხლო ციკლების მსვლელობისას მიმდინარეობს გენეტიკური ცვლილებები, რომლებიც ევოლუციის მსვლელობაზე აისახება
- **შთამომავლობის გენეტიკური ცვალებადობის წყარო.** პოპულაციის გენეტიკურ ცვალებადობაში მონაწილეობს სქესობრივი გამრავლების შემდეგი მოვლენები: მეიოზის მსვლელობისას ქრომოსომების დამოუკიდებელი განაწილება, I მეიოზური დაყოფისას მიმდინარე კროსინგოვერი და სპერმატოზოიდის მიერ კვერცხუჯრედის განაყოფიერებისას მემკვიდრეობითი მასალის შერწყმის შემთხვევითობა.
- **პოპულაციის გენეტიკური ცვალებადობის ევოლუციური მნიშვნელობა.** ბუნებრი გადარჩევის გზით მიმდინარე ევოლუციისთვის გენეტიკური ცვალებადობა ნედლი მასალაა. ამ ცვალებადობების წყაროა მუტაციები; სქესობრივი გამრავლებისას ცვალებადი გენების ახალი კომბინაციების შექმნა დამატებით გენეტიკურ მრავალფეროვნებას გვაძლევს.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშეფასება

1. 22 აუტოსომისა და ერთი Y ქრომოსომის მქონე ადამიანის უჯრედი არის:
   ა. მამრის სომატური უჯრედი;
   ბ. ზიგოტა;
   გ. მდედრის სომატური უჯრედი;
   დ. სპერმატოზოიდი;
   ე. კვერცხუჯრედი;

2. გაყოფის სტადიაზე მყოფ უჯრედში ჰომოლოგიური ქრომოსომები საწინააღმდეგო პოლუსებისკენ მიემართება:
   ა. მიტოზის დროს;
   ბ. I მეიოზური გაყოფის დროს;
   გ. II მეიოზური გაყოფის დროს;
   დ. განაყოფიერების დროს;
   ე. ორად გაყოფის დროს;

3. II მეიოზური გაყოფა მიტოზს ჰგავს:
   ა. ჰომოლოგიური ქრომოსომები სინაპსი;
   ბ. დნმ გაყოფის წინ ორმაგდება;
   გ. შვილეული უჯრედები დიპლოიდურია;
   დ. ტყუპი ქრომატიდები ანაფაზის განმავლობაში იყოფა;
   ე. ქრომოსომების რიცხვი მცირდება.

4. თუ დნმ-ს შემცველობა დიპლოიდური უჯრედის ციკლის G1 ფაზაში x -ია, მაშინ დნმ-ის შემცველობა ამ უჯრედში I მეიოზური გაყოფის მეტაფაზაში იქნება:
   ა. 0,25 x; ბ. 0,5 x; გ. x; დ. 2 x; ე. 4 x;

5. თუ მე-4 საკითხში განხილულ უჯრედის გაყოფის გზას გავაგრძელებთ, მაშინ II მეიოზური გაყოფის მეტაფაზაში დნმ-ის შემცველობა იქნება:
   ა. 0,25 x; ბ. 0,5 x; გ. x; დ. 2 x; ე. 4 ხ;

6. დედისეული და მამისეული ქრომოსომების რამდენი განსხვავებული კომბინაცია შეიძლება გვქონდეს გამეტებში, რომლებიც პროდუცირებულია ქრომოსომების დიპლოიდური რიცხვის 8 (2n=8) მქონე ორგანიზმის მიერ?
   ა. 2; ბ. 4; გ. 8; დ. 16; ე. 32;

7. მცენარეებში მეიოზის უშუალო პროდუქტია:
   ა. სპორა; ბ. გამეტა; გ. სპოროფიტი;

დ. გამეტოფიტი; ე. ზიგოტა;

8. მრავალუჯრედიან ჰაპლოიდურ ორგანიზმებს:
   ა. როგორც წესი სპოროფიტი ეწოდება;
   ბ. ზრდისთვის მეიოზის გზით ახალ უჯრედებს წარმოქმნის;
   გ. მიტოზის გზით გამეტებს წარმოქმნის;
   დ. მხოლოდ წყლიან გარემოშია;
   ე. განაყოფიერების უშუალო პროდუქტია;

9. როგორც წესი კროსინგოვერს, ქრომოსომების სეგმენტების გაცვლით, გენეტიკურ ცვალებადობაში საკუთარი წვლილი შეაქვს. სეგმენტები იცვლება:
   ა. ქრომოსომის ტყუპ ქრომატიდებს შორის;
   ბ. არჰომოლოგიური ქრომოსომების ქრომატიდებს შორის;
   გ. ჰომოლოგიური ქრომოსმების არატყუპ ქრომატიდებს შორის;
   დ. გენომის არაჰომოლოგიურ ლოკუსებს შორის;
   ე. აუტოსომებსა და სასქესო ქრომოსომებს შორის;

10. მცენარეებისა და ცხოველების ტიპიური სასიცოცხლო ციკლების შედარებისას არსებობს სტადია, რომელიც აქვთ მცენარეებს და არა აქვთ ცხოველებს. ეს სტადიაა:
   ა. გამეტა;
   ბ. მრავალუჯრედიანი დიპლოიდი;
   გ. მრავალუჯრედიანი ჰაპლოიდი;
   დ. ზიგოტა.

ევოლუციური კავშირი

ბევრ სახეობას შეუძლია როგორც უსქესო, ასევე სქესობრივი გამრავლება. იმსჯელეთ სქესობრივი გამრავლებიდან უსქესო გამრავლებაზე გადართვის ევოლუციურ მნიშვნელობაზე, რომელსაც ზოგიერთ ორგანიზმში არახელსაყრელი პირობები იწვევს.

მეცნიერული კვლევა

საკვლევი ცხოველის კარიოტიპის მომზადებისას აღმოაჩინეთ, რომ მის თითოეულ სომატურ უჯრედს ჰომოლოგიური ქრომოსომების სამი ნაკრები აქვს, ასეთ მდგომარეობას ტრიპლოიდია ეწოდება. რა შეიძლება მომხდარიყო?

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

სწრაფად მზარდი ფიჭვის ხის სწორი წიწვების მონაკვეთებიდან შეიძლება გავზარდოთ ათასობით გენეტიკურად იდენტური ხე, რომლებიც ნახერხის ძირითადი წყაროა. ამ მიდგომას აქვს გრძელვადიანი და მოკლევადიანი სასარგებლო და უარყოფითი მხარეები. რომელი?

14 მენდელი და მისი შეხედულება გენებზე



▲ *სურათი 14.1 გრეგორ მენდელი ბაღის ბარდაზე მუშაობის პროცესში.*

ძირითადი კონცეფციები

14.1 მენდელმა მემკვიდრულობის ორი კანონი მეცნიერული კვლევის მეთოდის საფუძველზე შეიმუშავა

14.2 მენდელისეულ მემკვიდრულობას ალბათობის კანონები განაგებენ

14.3 მემკვიდრულობის სურათი ხშირად გაცილებით რთულია, ვიდრე ამას მარტივი მენდელისეული გენეტიკა გულისხმობდა

14.4 ადამიანში მრავალი ნიშან-თვისება მენდელისეული კანონზომიერებებით მემკვიდრეობს

შესავალი

გენების „ლაბარეა“

ყავისფერი, ცისფერი, მწვანე თუ ნაცრისფერი თვალები; შავი, ყავისფერი, ქერა თუ წითური თმა – ეს ადამიანში მემკვიდრულ ვარიაციათა მხოლოდ რამდენიმე მაგალითია, რომლებსაც პოპულაციის ცალკეულ წარმომადგენელში ვხვდებით. რომელი გენეტიკური კანონებით აიხსნება მშობლებიდან შთამომავლებზე ამგვარი ნიშან-თვისებების გადაცემა?

მემკვიდრულობის ერთ-ერთი შესაძლო ახსნა არის ნიშან-თვისებათა „შერწყმული მემკვიდრეობის“ ჰიპოთეზა, რომლის მიხედვით, შთამომავლებში ხდება ორივე მშობლიდან მიღებული გენეტიკური მასალის ისეთივე აღრევა, როგორც ეს ლურჯი და ყვითელი საღებავის ურთიერთშეზავების გზით ახალი – მწვანე ფერის მიღებისას. ამ ჰიპოთეზის თანახმად, თავისუფალი შეჯვარებისას მრავალი თაობის მანძილზე, ინდივიდთა ერთობლიობამ შესაძლოა დასაბამი მისცეს ერთგვაროვან პოპულაციას; ცოცხალ ორგანიზმებზე ჩვენი ყოველდღიური დაკვირვება, ისევე როგორც ცხოველებისა და მცენარეების ახალი ჯიშების გამოყვანის მიზნით წარმოებულ ექსპერიმენტთა შედეგები, ეწინააღმდეგება ამ ჰიპოთეზას.

ნიშან-თვისებათა „შერწყმული მემკვიდრეობის“ ჰიპოთეზა ვერც მემკვიდრულობის სხვა შემთხვევებს ხსნის, მაგალითად, ნიშნების განმეორებით გამოვლენას რამდენიმე თაობის გამოტოვების შემდეგ.

ამ შეხედულების ალტერნატივაა ნიშან-თვისებათა „დისკრეტული მემკვიდრეობის“ ჰიპოთეზა – იდეა გენის შესახებ, რომლის მიხედვით, მშობლები შთამომავლებს გადასცემენ დისკრეტულ მემკვიდრულ ერთეულებს, გენებს, რომლებიც შთამომავლობაში ინდივიდუალობას ინარჩუნებენ. ორგანიზმის გენების კომპლექტი ბანქოს ფურცლების დასტას, ან მარმარილოს ნატეხების გროვას უფრო ჰგავს, ვიდრე საღებავით სავსე ჭურჭელს. ბანქოს ფურცლების ან მარმარილოს ნატეხების მსგავსად, გენების გადაჯგუფება და თაობიდან თაობაში გადაცემა შეუზავებლად ხდება.

თანამედროვე გენეტიკის ისტორია ერთ-ერთი მონასტრის ბაღიდან იწყება, სადაც ბერმა გრეგორ მენდელმა ექსპერიმენტულად დაასაბუთა მემკვიდრულობის „დისკრეტულობის“ მექანიზმის მართებულობა. სურათ 4.1-ზე გამოსახულია მენდელი ექსპერიმენტში გამოყენებულ მცენარეზე – ბაღის ბარდაზე მუშაობის პროცესში. მენდელის მემკვიდრულობის თეორიამ გაუსწრო დროს – ათწლეულები გავიდა მისი ჩამოყალიბებიდან ქრომოსომათა ქცევაზე მიკროსკოპული დაკვირვების დაწყებამდე და მემკვიდრულობაში ქრომოსომების უპირატესი როლის აღიარებამდე.

ამ თავში ჩვენ დროებით გადავუხვევთ ქრომოსომის თემას, რათა თვალი მივადევნოთ გზას, რომელიც მენდელმა განვლო საკუთარი თეორიის შემუშავებამდე. ვისაუბრებთ იმაზეც, თუ როგორ ხდება ნიშნების მემკვიდრული გადაცემის პროგნოზირება; განვიხილავთ მემკვიდრულობის შედარებით რთულ შემთხვევებსაც, ვიდრე ამას მენდელი სწავლობდა ბაღის ბარდაში; და ბოლოს, გავეცნობით, თუ როგორ იყენებენ ამჟამად მენდელისეულ მოდელს ადამიანის მუტაციების მიმართ, მათ შორის ისეთი მემკვიდრული დარღვევის შემთხვევაში, როგორიცაა ნამგლისებრუჯრედიანი დაავადება.

კონცეფცია 14.1

მენდელმა მემკვიდრულობის ორი კანონი მეცნიერული კვლევის მეთოდის საფუძველზე შეიმუშავა

მენდელი ერთმანეთს უჯვარებდა მცენარე ბაღის ბარდას განსხვავებულ ფორმებს და კარგად დაგეგმილი ექსპერიმენტის საფუძველზე მივიდა მემკვიდრულობის ძირითადი პრინციპების

აღმოჩენამდე. თუ თვალს მივადევნებთ მის საქმიანობას, ჩვენც ნათლად დავინახავთ მეცნიერული კვლევის პროცესის იმ ძირითად ელემენტებს, რაზეც 1-ელ თავში ვსაუბრობდით.

მენდელის მიერ ექსპერიმენტული რაოდენობრივი კვლევის მეთოდის გამოყენება

მენდელი აღიზარდა მშობლების კუთვნილ პატარა ფერმაში ავსტრიის ერთ-ერთ მხარეში, რომელიც ამჟამად ჩეხეთის რესპუბლიკის ტერიტორიაზეა. სკოლაში სწავლის პერიოდში საბაზისო განათლების მიღებასთან ერთად, მენდელი თანატოლებთან ერთად პრაქტიკულ სასოფლო-სამეურნეო საქმიანობასაც ეუფლებოდა. მოგვიანებით, უმაღლეს სკოლაში, შემდეგ კი ოლმიუცის ფილოსოფიურ ინსტიტუტში სწავლის პერიოდში, მენდელს ფინანსური და ჯანმრთელობასთან დაკავშირებული გარკვეული პრობლემების გადალახვა მოუწია.

1843 წელს, 21 წლის მენდელი ავგუსტინელთა მონასტერში ბერად აღიკვეცა. მისი მცდელობა – გამხდარიყო მასწავლებელი, კრახით დასრულდა. გამოცდაზე წარუმატებლობის შემდეგ მენდელმა თავისუფალ მსმენელად გააგრძელა სწავლა ვენის უნივერსიტეტში, სადაც მან ორი წელი (1851 – 1853წწ) დაჰყო. ამ პერიოდმა მნიშვნელოვანი როლი ითამაშა მენდელის მეცნიერად ჩამოყალიბებაში. განსაკუთრებით დიდი გავლენა იქონია მენდელზე ორმა პროფესორმა. ერთ-ერთი იყო ფიზიკოსი კრისტიან დოპლერი, რომელიც შთააგონებდა თავის სტუდენტებს ექსპერიმენტული კვლევის მნიშვნელობას მეცნიერების დაუფლების საქმეში. მანვე შეასწავლა მენდელს მათემატიკის კანონების გამოყენება ბუნებრივი მოვლენების ასახსნელად. მეორე პიროვნება პროფესორი ფრანც უნგერი გახლდათ, რომელმაც მენდელს მცენარეებში ცვლილებათა გამომწვევი მიზეზების კვლევა-ძიებისადმი ინტერესი გაუღვივა.

მენდელზე ამ ორი პიროვნების ზეგავლენა მის შემდგომ ექსპერიმენტულ საქმიანობაში გამოვლინდა, რომელსაც იგი ბაღის ბარდაზე აწარმოებდა.

საუნივერსიტეტო კურსის მოსმენის შემდეგ მენდელი მასწავლებლად მიავლინეს ერთ-ერთ სკოლაში, სადაც მან მალე სკოლის რამდენიმე პედაგოგს მეცნიერული კვლევების მიმართ ისეთივე ინტერესი გაუღვივა, როგორიც თავად ჰქონდა. უნივერსიტეტის მრავალი პროფესორი და მკვლევარი მენდელთან ერთად ერთ ჭერქვეშ ცხოვრობდა მონასტერში და, რაც უფრო მნიშვნელოვანია, ბერები მცენარეთა ჯიშების გამოყვანის მიმართ ცხოველურ ინტერესს ავლენდნენ. 1857 წელს მენდელმა მონასტრის ბაღში დაიწყო ბარდაზე ცდების ჩატარება მემკვიდრეობის შესწავლის მიზნით. თავისთავად, ამაში უჩვეულო არაფერი იყო. უჩვეულო იყო მხოლოდ მემკვიდრულობის საკმაოდ მოძველებული საკითხის მიმართ მენდელის ახლებური მიდგომა.

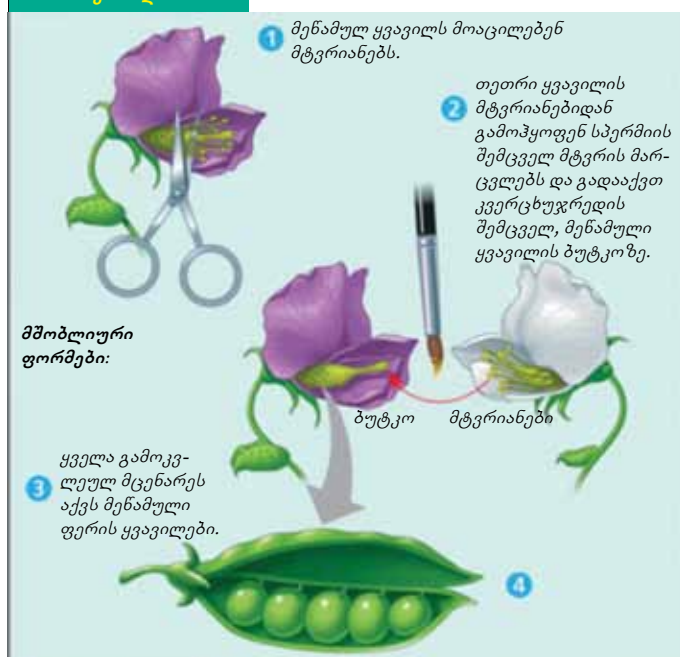
მენდელმა სამუშაო ობიექტად ბარდა შეარჩია, რადგან არსებობდა მისი მრავალი განსხვავებული ჯიში. მაგალითად, ერთ ფორმას აქვს მეწამული ყვავილები, სხვას – თეთრი. შეფერილობა არის ჯიშთა განმასხვავებელი მემკვიდრული და, ამასთანავე, **მახასიათებელი ნიშანი.** მას ინდივიდური ცვალებადობა ახასიათებს (მაგალითად, მცენარის ყვავილის შეფერილობა). ნიშნის ცალკეულ ამა თუ იმ ვარიანტს, როგორიცაა, მაგალითად, ყვავილის მეწამული ან თეთრი შეფერილობა, **ნიშან-თვისებას** უწოდებენ (ზოგიერთი გენეტიკოსი ცნებებს *მახასიათებელი ნიშანი* და *ნიშან-თვისება* სინონიმებად იყენებს, მაგრამ წინამდებარე წიგნში ჩვენ მათ არ გავაიგივებთ).

საცდელ ობიექტად ბაღის ბარდას გამოყენებას კიდევ ერთი უპირატესობა ჰქონდა — მენდელს შეეძლო, დიდი სიზუსტით განესაზღვრა, თუ რომელი მცენარეები ეჯვარებოდა ერთმანეთს. ბარდას გამრავლების ორგანოები მის ყვავილშია და მცენარის თითოეულ ყვავილში მოთავსებულია როგორც მტვრის მარცვ-

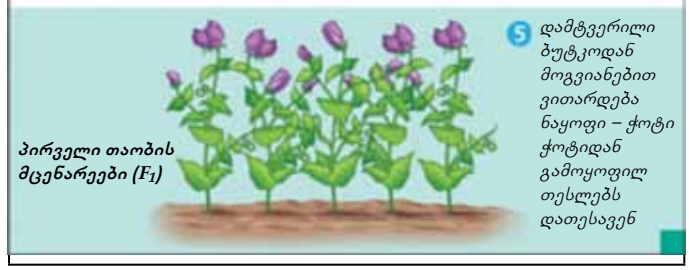
სურათი 14.2 ჯვლევის მეთოდი. მცენარეთა შეჯვარება ბაღის ბარდას მაგალითზე.

გამოყენება *ორი წმინდა ხაზის ორგანიზმის შეჯვარების (შეუღლების) გზით შესაძლებელია მემკვიდრულობის სურათის შესწავლა. ამ შემთხვევაში მენდელი აჯვარებდა ბაღის ბარდას ფორმებს, რომლებიც ყვავილის ფერით განსხვავდებოდნენ ერთმანეთისგან.*

მეთოდი



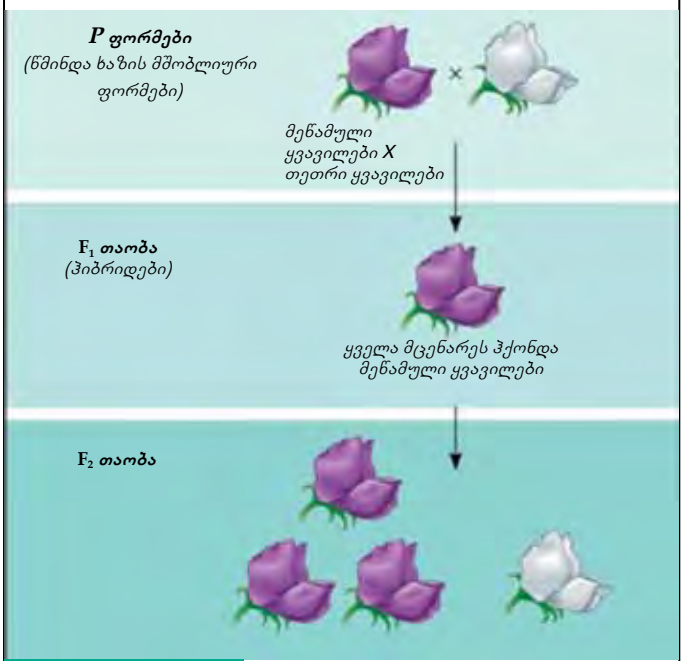
შედეგები *როდესაც თეთრი ყვავილის მტვრის მარცვალი ანაყოფიერებს მეწამული ყვავილის თესლკვირტს, პირველი თაობის ყველა ჰიბრიდს აქვს მეწამული ყვავილები. ანალოგიური შედეგი მიიღება რეციპროკული შეჯვარებისას, როდესაც მეწამული ყვავილის მტვრის მარცვალი გადააქვთ თეთრ ყვავილზე.*



სურათი 14.3 კითხვა: როგორი ფერის ყვავილებს განივითარებენ F_2 თაობის მცენარეები, თუ მოხდება მარდას F_1 თაობის მცენარეთა თვითდამტვერვა?

ცდა

ცდა: *წმინდა ხაზის მეწამულყვავილიან ბარდას აჯვარებდნენ თეთრყვავილიან მცენარესთან (შეჯვარებას აღნიშნავენ "X" სიმბოლოთი). F_1 თაობაში მიღებულ ჰიბრიდებს ამრავლებდნენ თვითდამტვერვის გზით ან F_1 თაობის სხვა ჰიბრიდებთან ჯვარედინი დამტვერვის გზით. აკვირდებოდნენ ყვავილის შეფერილობას F_2 თაობის მცენარეებში.*



შედეგები

F_2 თაობაში გამოჩნდა ორივე ნიშნის – როგორც მეწამულყვავილიანი, ისე თეთრყვავილიანი მცენარეები. მენდელმა მის მიერ ჩატარებულ ცდებში მიიღო 705 მეწამული და 224 თეთრი ყვავილის მქონე მცენარეები, რომელთა თანაფარდობა იყო დაახლოებით 3 მეწამული: 1 თეთრი.

ლის წარმომქმნელი ორგანო (მტვრიანა), ისე კვერცხუჯრედის წარმომქმნელი ორგანო (ბუტკო). ბუნებაში ბარდა, ჩვეულებრივ, თვითდამტვერვით მრავლდება: მტვრიანადან გადმოფანტული მტვრის მარცვლები იმავე მცენარის ბუტკოზე ხვდება. მტვრის მარცვლის სპერმა ანაყოფიერებს კვერცხუჯრედს. ჯვარედინი დამტვერვის (სხვადასხვა მცენარეთა შეჯვარების) მიზნით, მენდელმა წინასწარ, მტვრის მარცვლების წარმოქმნამდე მოაცილა მოუმწიფებელი მტვრიანები მცენარეებს და სხვა მცენარიდან აღებული მტვრის მარცვლებით დამტვერა კასტრირებული ყვავილები (სურათი 14.2). ყოველი წარმოქმნილი ზიგოტიდან მოგვიანებით განვითარდა მცენარის ჩანასახი, რომელიც ბარდის თესლში იყო მოთავსებული. ვინაიდან მენდელმა ზუსტად იცოდა, თუ როდის მიმდინარეობდა თვითდამტვერვა და როდის იყო სრულიად გამორიცხული ჯვარედინი დამტვერვის შესაძლებლობა, მას ყოველთვის შეეძლო ახალწარმოქმნილი ჰიბრიდული თესლის მშობლიური ფორმების იდენტიფიცირება.

მენდელმა გადაწყვიტა, შეესწავლა მხოლოდ ისეთი ნიშნები, რომლებიც სრულად „ვლინდებოდა" ან „ვერ ვლინდებოდა" შთამომავლობაში და არ შეერჩია ისეთი ნიშან-თვისებები, რომლებიც თაობებში „სხვადასხვა ხარისხით" ვლინდებოდა. ასე მაგალითად, საკვლევი მცენარეები იკეთებდნენ მხოლოდ მეწამულ ან თეთრ ყვავილებს. ამ ნიშნის შუალედური გამოვლენა გამორიცხული იყო. მენდელის არჩევანი მართებული იყო. წინააღმდეგ შემთხვევაში, თუკი მენდელი დასაკვირვებლად ისეთი ნიშნებს შეარჩევდა, რომლებიც გამუდმებით ვარირებდა ინდივიდებს შორის (მაგალითად, თესლის წონა), იგი ვერ დაადგენდა მემკვიდრულობის დისკრეტულ ბუნებას (თუ რატომ, ამას მოგვიანებით შეიტყობთ).

ექსპერიმენტების დაწყებამდე მენდელი დარწმუნდა იმაში, რომ ცდისთვის შერჩეული მცენარეები **ჭეშმარიტად წმინდა ხაზები** იყო. როდესაც წმინდა ხაზის მცენარეებს თვითდამტვერვით ამრავლებენ, მათი შთამომავლობა ერთგვაროვანია. მაგალითად, მეწამული ყვავილების მქონე მცენარე ჭეშმარიტად წმინდა ხაზისაა, თუ თვითდამტვერვით მიღებული ყველა თესლიდან მხოლოდ მეწამულყვავილიანი მცენარე ვითარდება.

განვიხილოთ მენდელის ერთ-ერთი ტიპური ექსპერიმენტი. მენდელი ჯვარედინად მტვერავდა ბარდას ორი კონტრასტული ნიშნის (მაგ. მეწამული და თეთრი ყვავილების) მქონე ჯიშის მცენარეებს (იხ. სურათი 14.2). წმინდა ხაზის ფორმების ამგვარ შეწყვილებას, ანუ შეჯვარებას **ჰიბრიდიზაციას** უწოდებენ. წმინდა ხაზის მშობლიურ ფორმებს **P თაობას** (მშობლების თაობას) მიაკუთვნებენ, მათი ჰიბრიდული შთამომავლობა კი **F_1 თაობაა** (filial - ლათინ. „ვაჟიშვილი"). F_1 თაობის ჰიბრიდებს თვითდამტვერვით ამრავლებენ და ისინი იძლევიან **F_2 თაობას** (მეორე თაობას). ჩვეულებრივ, მენდელი იკვლევდა ნიშან-თვისებების გამოვლენას მშობლიურ ფორმებში, F_1 და **F_2** თაობაში. მხოლოდ F_1 თაობით რომ შემოფარგლულიყო, იგი ვერ შეძლებდა მემკვიდრულობის ფუნდამენტური სურათის დახატვას. **F_2** თაობის მცენარეთა მიმართ რაოდენობრივი ანალიზის მეთოდის გამოყენება იყო სწორედ მენდელის წარმატების საწინდარი, რამაც მას შესაძლებლობა მისცა, აღმოეჩინა მემკვიდრულობის ორი ძირითადი კანონი. ისინი დღეს დათიშვის და გენთა დამოუკიდებლად განაწილების კანონების სახელწოდებითაა ცნობილი.

დათიშვის კანონი

ნიშან-თვისებათა „შერწყმული მემკვიდრეობის" ჰიპოთეზა მართებული რომ ყოფილიყო, მეწამული და თეთრყვავილიანი მცენარეების შეჯვარების გზით მიღებული ჰიბრიდები ღია მეწამული ფერის ყვავილებს გაიკეთებდნენ, კერძოდ, ორივე მშობლის (შუალედური) ნიშანი გამოვლინდებოდა. ყურადღება მიაქციეთ იმ ფაქტს, რომ ექსპერიმენტში მიღებულ იქნა სრულიად განსხვავებული შედეგი (იხ. სურათი 14.2): F_1 თაობაში ყველა მცენარეს ჰქონდა ზუსტად ისეთივე მეწამული ყვავილები, როგორც ერთ-ერთი მშობლის ფორმას. რა დაემართა თეთრყვავილიანი მცენარის ნიშანს? ის რომ დაკარგულიყო, მაშინ F_1 თაობის მცენარეები F_2 თაობაში მხოლოდ მეწამულყვავილიანი ფორმების წარმოქმნას შეძლებდნენ; მაგრამ როდესაც მენდელმა თვითდამტვერვით გაამრავლა ჰიბრიდული მცენარეები და დათესა მათი თესლი, F_2 თაობაში ხელახლა იჩინა თავი თეთრყვავილიანობის ნიშანმა.

ცხრილი 14.1 F_1 თაობის ჰიბრიდთა მენდელისეული შეჯვარების შედეგები შვიდ წყვილ ნიშან-თვისებაზე დაკვირვებისას

ნიშან-თვისება	დომინანტური ნიშანი	X	რეცესიული ნიშანი	F_2 თაობა დომინანტური: რეცესიული	შეფარდება
ყვავილის შეფერილობა	 მეწამული		 თეთრი	705 : 224	3,15 : 1
ყვავილის მდებარეობა	 გვერდითი		 კენწრული	651 : 207	3,14 : 1
თესლის შეფერილობა	 ყვითელი		 მწვანე	6022 : 2001	3,01 : 1
თესლის ფორმა	 მრგვალი		 დანაოჭებული	5474 : 1850	2,96 : 1
ნაყოფის (ჭოტის) ფორმა	 შებერილი		 დაჩუტული	882 : 299	2,95 : 1
ნაყოფის (ჭოტის) შეფერილობა	 მწვანე		 ყვითელი	428 : 152	2,82 : 1
ღეროს სიგრძე	 მაღალი		 ჯუჯა	787 : 277	2,84 : 1

მენდელმა დიდძალი ექსპერიმენტული მასალა გაანალიზა; ამასთან, იგი უდიდესი სიზუსტით აღრიცხავდა შედეგებს: F_2 თაობის მცენარეთაგან 705-ს ჰქონდა მეწამული, 204-ს კი – თეთრი შეფერილობის ყვავილები. ამ მონაცემების თანახმად, მეწამული და თეთრყვავილიან მცენარეთა თანაფარდობა იყო დაახლოებით 3 : 1 (სურათი 14.3). მენდელი შეუდგა იმის გარკვევას, თუ რატომ მოხდა, რომ თეთრყვავილიანობის მემკვიდრული ფაქტორი ვერ გამოვლინდა F_1 თაობის ჰიბრიდებში და რატომ გამოვლინდა მხოლოდ ყვავილის მეწამული შეფერილობის ნიშანი. თუ მენდელისეულ ტერმინოლოგიას გამოვიყენებთ, ყვავილის მეწამული შეფერილობა არის *დომინანტური*, ხოლო თეთრი შეფერილობა – *რეცესიული* ნიშან-თვისება. F_2 თაობაში თეთრყვავილიანი მცენარეების ხელახალი გამოვლენა იმის დადასტურებაა, რომ F_1 თაობის მცენარეთა ჰიბრიდები ორ მემკვიდრულ ფაქტორს ფლობენ. ამ პირობებში არ ხდება რეცესიული ნიშან-თვისების განმსაზღვრელი მემკვიდრული ფაქტორის განზავება მეწამული ყვავილის ფაქტორით.

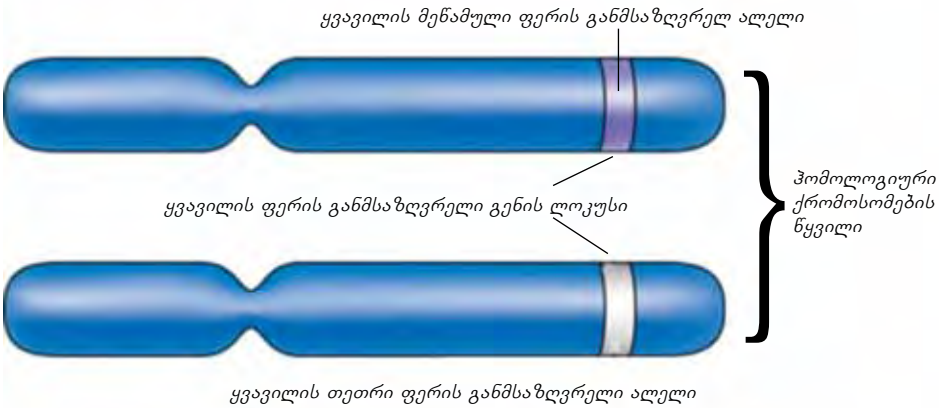
მემკვიდრულობის მსგავსი სურათი ნახა მენდელმა კიდევ ექვს სხვა ნიშანზე დაკვირვებისას. თითოეული მათგანი წარმოდგენილი იყო ორი განსხვავებული ვარიანტით (ცხრილი 14.1). მაგალითად, ბარდის მშობლიური მცენარეები იკეთებდნენ გლუვ ან დანაოჭებულ თესლს.

როდესაც მენდელმა ერთმანეთთან შეაჯვარა ორი ჭეშმარიტად წმინდა ჯიშის მცენარე, F_1 თაობის ყველა ჰიბრიდმა განივითარა გლუვი თესლები (გლუვთესლიანობა დომინანტური ნიშან-თვისებაა); F1 თაობაში თესლების 75% იყო გლუვი, ხოლო 25% — დანაოჭებული, თანაფარდობა კი – 3 : 1, როგორც ეს მე-14.3 სურათზეა ნაჩვენები. ახლა კი თვალი მივადევნოთ, თუ როგორ მივიდა მენდელი საკუთარ ექსპერიმენტულ შედეგებზე დაყრდნობით დათიშვის კანონის აღმოჩენამდე. ჩვენს მსჯელობაში გამოვიყენებთ თანამედროვე ტერმინებს იმ ტერმინოლოგიის სანაცვლოდ, რომელთაც იყენებდა მენდელი (მაგალითად, ჩვენ მენდელისეული „მემკვიდრული ფაქტორის“ ნაცვლად ვიხმართ ტერმინს „გენი”).

მენდელის მოდელი

მენდელმა მიღებული შედეგის ასახსნელად წამოაყენა ჰიპოთეზა, ანუ მოდელი და განმარტა 3 : 1 დათიშვა F2 თაობაში. ბარდაზე ჩატარებულ ექსპერიმენტებში იგი ყოველთვის იღებდა დათიშვას მსგავსი თანაფარდობით. აქ ჩვენ აღვწერთ აღნიშნული მოდელის შემადგენელ ოთხ კონცეფციას, რომელთაგან მეოთხე დათიშვის კანონს წარმოადგენს.

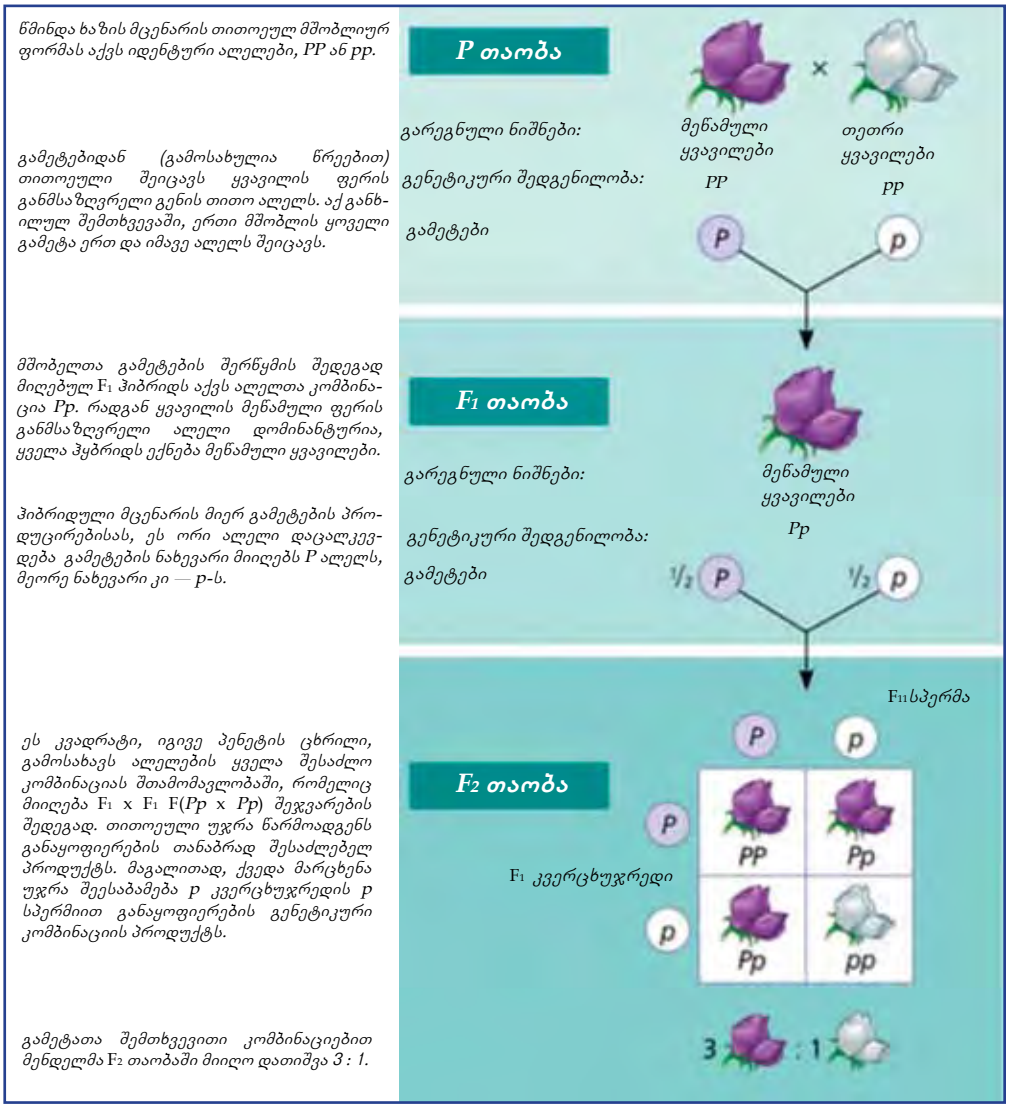
პირველი, *მემკვიდრული ნიშან-თვისებების ცვალებადობა გენების ალტერნატიული ფორმების არსებობით აიხსნე-*



▲ *სურათი 14.4* ***ალელები, გენის ალტერნატული სახესხვაობები.*** *სომატურ უჯრედს აქვს ყოველი ქრომოსომის ორი ასლი (რომლებიც ქმნიან ჰომოლოგიურ წყვილს) და, შესაბამისად, ყოველი გენის ორი ალელი, რომლებიც შეიძლება იყოს იდენტური ან განსხვავებული. სურათზე გამოსახულია ბარდას F1 ჰიბრიდის ქრომოსომების ერთი ჰომოლოგიური წყვილი. ქრომოსომა, რომელიც შეიცავს მეწამული ფერის განმსაზღვრელ ალელს, ერთი მშობლისგან არის მიღებული, თეთრი ფერის განმსაზღვრელი ალელის შემცველი ქრომოსომა კი – მეორე მშობლისგან.*

ბა. მაგალითად, გენი, რომელიც გან—საზღვრავს ყვავილის ფერს მცენარე ბარდაში, გვხვდება ორი ფორმით: ერთი იწვევს მეწამული ყვავილების, მეორე კი – თეთრი ყვავილების განვითარებას. გენის ასეთ ალტერნატიულ სახესხვაობებს **ალელებს** უწოდებენ. დღეს ჩვენ უკვე შეგვიძლია ეს კონცეფცია დავუკავშიროთ ქრომოსომებს და დნმ-ს. როგორც ამას მე-13 თავში აღვნიშნავდით, ცალკეულ გენს განსაზღვრული ლოკუსი უკავია კონკრეტულ ქრომოსომაში. დნმ შეიძლება ვარირებდეს ამ ლოკუსში – ჰქონდეს ნუკლეოტიდების განსხვავებული თანამიმდევრობები და აქედან გამომდინარე, ატარებდეს სხვადასხვა ინფორმაციას. მეწამულყვავილიანობის და თეთრყვავილიანობის ალელები დნმ-ის ორი სახესხვაობაა, რომლებიც შეიძლება იყოს მცენარე ბარდის ქრომოსომებში, ყვავილის ფერის განმსაზღვრელ ლოკუსში.

მეორე, *ყოველი ორგანიზმი მემკვიდრულად იღებს ორ ალელს კონკრეტული დამახასიათებელი ნიშნისთვის, თითო-თითოს ცალკეული მშობლისგან.* აუცილებელია აღინიშნოს, რომ მენდელი ისე მივიდა აღნიშნულ დასკვნამდე, რომ არაფერი იცოდა ქრომო-



▶ *სურათი 14.5* ***მენდელისეული დათიშვის კანონი.*** *დიაგრამაზე ნაჩვენებია მე-14.3 სურათზე წარმოდგენილი თაობების გენეტიკური შედგენილობა, ილუსტრირებულია ერთი გენის ალელების მემკვიდრულობის მენდელისეული მოდელი. თითოეულ მცენარეს აქვს ყვავილის ფერის მაკონტროლებელი გენის ორი ალელი, თითო-თითო ცალკეული მშობლისგან. პენეტის ცხრილის შესადგენად, კვადრატის ერთ მხარეს ჩამოიწერება მდედრობითი გამეტის ყველა შესაძლო ვარიანტი, მეორე მხარეს კი, გაწვრივ – მამრობით გამეტათა ვარიანტები. უჯრები შეესაბამება შთამომავლობას, რომელიც მიიღება მამრობითი და მდედრობითი გამეტების ყველა შესაძლო კომბინაციით შერწყმის შედეგად.*

სომების როლის შესახებ. მე-13 თავის შინაარსიდან გავიხსენოთ, რომ დიპლოიდური ორგანიზმის თითოეულ სომატურ უჯრედს აქვს ორივე მშობლისგან მიღებულ ქრომოსომათა ორი ნაკრები. ამრიგად, გენეტიკური ლოკუსი დიპლოიდურ უჯრედში ორ ცალად არის წარმოდგენილი. გარკვეულ ლოკუსში მდებარე ორი ალელი შესაძლოა ერთმანეთის იდენტური იყოს, როგორც ეს არის მენდელისეული მშობლიური ფორმების ჭეშმარიტად წმინდა ხაზებში. ალელები შეიძლება კიდევაც განსხვავდებოდნენ ერთმანეთისგან, როგორც ამას პირველი თაობის ჰიბრიდებში ვხვდებით **(იხ. სურათი 14.4)**.

მესამე, *თუ ერთ და იმავე ლოკუსის ორი ალელი განსხვავდება ერთმანეთისგან, მათგან ერთი,* ***დომინანტური ალელი,*** *განსაზღვრავს ორგანიზმის გარეგნულ ნიშნებს, ხოლო მეორე,* ***რეცესიული ალელი,*** *ვერ ახდენს რამდენადმე გამოხატულ გავლენას ორგანიზმის გარეგნულ იერსახეზე.* ამრიგად, მენდელის ცდებში F_1 თაობის მცენარეები მეწამულ ყვავილებს იკეთებდნენ, ვინაიდან ამ ნიშნის განმსაზღვრელი ალელი დომინანტურია, ხოლო თეთრი ყვავილების განმსაზღვრელი ალელი – რეცესიული.

მეოთხე და უკანასკნელი, დღესდღეობით **დათიშვის კანონის** სახელით ცნობილი კონცეფციის თანახმად, *მემკვიდრული ნიშნის განმსაზღვრელი ორი ალელი განცალკევდება (ითიშება) გამეტის ფორმირების პროცესში და სხვადასხვა გამეტაში განთავსდება.* ამრიგად, კვერცხუჯრედი და სპერმა ორგანიზმის სომატურ უჯრედებში არსებული ორი ალელიდან მხოლოდ ერთს მიიღებს. ქრომოსომულ ტერმინოლოგიას თუ გამოვიყენებთ, ალელების დათიშვა შეესაბამება მეიოზში ჰომოლოგიური ქრომოსომების განაწილებას გამეტებში **(იხ. სურათი 13.7)**. შენიშნეთ, რომ თუ ორგანიზმს გარკვეული ნიშნის მიხედვით აქვს იდენტური ალელები, ანუ თუ იგი ჭეშმარიტად წმინდა ხაზია მოცემული ნიშნის მიმართ, მაშინ ყველა გამეტას ერთნაირი ალელი ექნება. როდესაც ორგანიზმს აქვს განსხვავებული ალელები, როგორც ეს გვხვდება F_1 ჰიბრიდებში, მაშინ გამეტების 50% მიიღებს დომინანტურ, 50% კი – რეცესიულ ალელს.

ისმის კითხვა: ხსნის თუ არა მენდელისეული დათიშვის მოდელი მის მიერ წარმოებული მრავალრიცხოვანი შეჯვარებების დროს F_2 თაობაში მიღებულ თანაფარდობას – 3 : 1? მოდელის მიხედვით, F_1 ინდივიდებში ყვავილის შეფერილობის განმსაზღვრელი ალელები გამეტებში ისე განაწილდება, რომ გამეტათა ნახევარს მეწამული, მეორე ნახევარს კი – თეთრყვავილიანობის ალელი ექნება. თვითდამტვერვის პროცესში გამეტები შემთხვევით ერთდებიან. ყვავილის მეწამული შეფერილობის ალელის შემცველი კვერცხუჯრედი განაყოფიერებისას თანაბარი ალბათობით შეიძლება შეხვდეს როგორც ერთი, ისე მეორე ნიშნის ალელის მატარებელ სპერმას. იგივე ითქმის თეთრყვავილიანობის ალელის შემცველ კვერცხუჯრედზეც. აქედან გამომდინარე, არსებობს სპერმისა და კვერცხუჯრედის შერწყმის ოთხი შესაძლო კომბინაცია.

სურათ 14.5-ზე გამოსახულ პენეტის ცხრილში წარმოდგენილია მონაცემები, რომლითაც შესაძლებელია ცნობილი გენეტიკური სტრუქტურის მშობელთა შეჯვარების შედეგად მიღებულ შთამომავლებში წინასწარ განისაზღვროს მათი ალელური სტრუქტურა. ყურადღება მიაქციეთ იმ დეტალს, რომ დომინანტური ნიშნის აღნიშვნისთვის გამოყენებულია ასომთავრული, რეცესიული ნიშნისთვის კი – პატარა ასოები: ჩვენს მაგალითში P შეესაბამება მეწამულ, p კი – თეთრი ფერის ყვავილის განმსაზღვრელ ალელს.

კიდევ ისმის კითხვა: როგორი იქნება ჰიბრიდების F_2 თაობაში გარეგნული ნიშან-თვისებები? მცენარეთა ერთმა მეოთხედმა მემკვიდრეობით მიიღო ორი მეწამული ფერის განმსაზღვრელი ალელი და, ცხადია, მათ მეწამული შეფერილობა ექნება; F_2 თაობის ნახევარმა მემკვიდრეობით მიიღო ერთი მეწამული, ხოლო მეორე – თეთრი ფერის განმსაზღვრელი ალელი; მათი ყვავილებიც მეწამული ფერის, ანუ დომინანტური ნიშნისა იქნება. და ბოლოს, F_2 თაობის მცენარეთა ერთმა მეოთხედმა მემკვიდრეობით მიიღო ორი თეთრყვავილიანობის განმსაზღვრელი ალელი და მათში მოქმედებს რეცესიული ალელი. ამრიგად, მენდელისეული მოდელი ხსნის ავტორის მიერ F_2 თაობაში მიღებულ ნიშან-თვისებათა თანაფარდობას – 3 : 1.

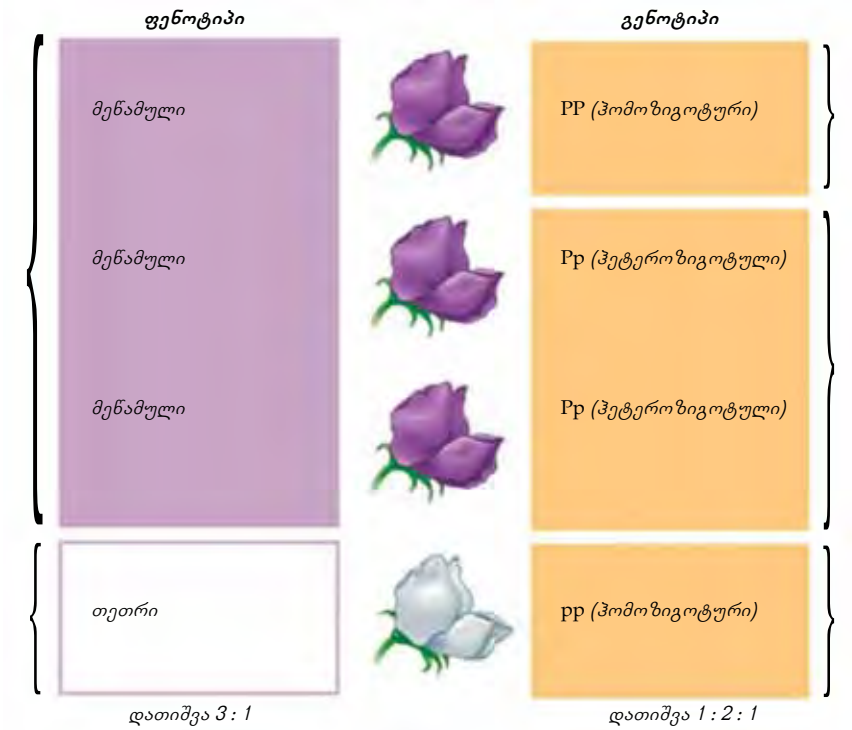
გენეტიკური ლექსიკონი

იმ ორგანიზმს, რომელიც ფლობს კონკრეტული ნიშნის მაკონტროლებელი გენის ალელთა ერთნაირ წყვილს, **ჰომოზიგოტურს** უწოდებენ. ამის მაგალითია მეწამულყვავილებიანი წმინდა ხაზის ბარდა (PP). თეთრყვავილიანი ბარდაც ჰომოზიგოტურია, ოღონდ მას მხოლოდ რეცესიული ალელები (pp) აქვს. თუ დომინანტურ ჰომოზიგოტებს შევაჯვარებთ რეცესიულ ჰომოზიგოტებთან, როგორც ეს ხდება მშობლიური ფორმების შეჯვარებისას **(იხ. სურათი 14.5)**, ყველა შთამომავალს (F_1 თაობის ჰიბრიდებს) ექნება ორი განსხვავებული ალელი – Pp. ორგანიზმს, რომელსაც აქვს ერთი გენის ორი განსხვავებული ალელი, ამ გენის მიხედვით **ჰეტეროზიგოტულს** უწოდებენ. ჰომოზიგოტებისგან განსხვავებით, ჰეტეროზიგოტები არ წარმოადგენენ წმინდა ხაზს, ვინაიდან წარმოქმნიან სხვადასხვა ალელის შემცველ გამეტებს – მაგალითად, P და p ალელის შემცველ გამეტებს **სურათ 14.5-ზე** გამოსახულ F_1 ჰიბრიდებში. შედეგად, F_1 ჰიბრიდები თვითდამტვერვით გამრავლებისას იძლევიან როგორც მეწამულ, ისე თეთრყვავილიან შთამომავლობას.

დომინანტური და რეცესიული ალელების განსხვავებული ურთიერთქმედების გამო ორგანიზმის გარეგნული ნიშნები ყოველთვის არ გამოხატავს მის გენეტიკურ სტრუქტურას. ამრიგად, ჩვენ განვასხვავებთ ორგანიზმის **ფენოტიპს,** გარეგნულ ნიშან-თვისებებს და **გენოტიპს,** გენეტიკურ შედგენილობას. **სურათი 14.6** განმარტავს ამ ცნებებს. ყურადღება მიაქციეთ იმ გარემოებას, რომ ფენოტიპი შეეხება რიგორც ფიზიოლოგიურ ნიშან-თვისებებს, ისე უშუალოდ გარეგნულ (მორფოლოგიურ) ნიშნებს. მაგალითად, ცნობილია ბარდას ისეთი ჯიში, რომელსაც დაკარგული აქვს თვითდამტვერვის უნარი. ეს ფიზიოლოგიური ცვლილება ფენოტიპური ნიშანია.

გამაანალიზებელი შეჯვარება

დავუშვათ, გვაქვს მეწამულყვავილიანი ბარდა. ყვავილის შეფერილობის მიხედვით ვერ განვსაზღვრავთ, როგორი გენოტიპისაა ეს მცენარე – ჰომოზიგოტი თუ ჰეტეროზიგოტი, ვინაიდან ერთსა და იმავე შედეგს იძლევა როგორც PP, ისე Pp



▲ *სურათი 14.6* **ფენოტიპი და გენოტიპი.** F2 *თაობის მცენარეთა დაჯგუფება ყვავილის შეფერილობის ფენოტიპური ნიშნის მიხედვით, იძლევა ტიპურ ფენოტიპურ დათიშვას 3 : 1. გენიტიპის მიხედვით კი, არსებობს მეწამულყვავილიან მცენარეთა ორი კატეგორია:* PP *(ჰომოზიგოტური) და* Pp *(ჰეტეროზიგოტული), რომლებიც იძლევიან 1 : 2 : 1 გენოტიპურ დათიშვას.*

გენოტიპი; მაგრამ თუ ასეთ მცენარეს თეთრყვავილიან ბარდასთან შევაჯვარებთ, მიღებული შთამომავლობის გარეგნული ნიშნებით შევძლებთ დავადგინოთ მეწამულყვავილიანი მშობლიური ფორმის გენოტიპი (სურათი 14.7).

ვინაიდან ყვავილის თეთრი შეფერილობა რეცესიული ნიშანია, თეთრყვავილიანი მშობლიური ფორმა იქნება ჰომოზიგოტური (pp). თუ ყველა შთამომავალს ექნება მეწამული ყვავილები, მაშინ ბუნებრივია, რომ მეორე მშობლიური ფორმა ჰომოზიგოტურია დომინანტური ალელის მიხედვით, რადგან PP x pp შეჯვარების შედეგად მიღებულ ყველა შთამომავალს ექნება Pp გენოტიპი. თუ შთამომავლობაში გამოვლინდება ორივე ფენოტიპის (მეწამული და თეთრყვავილიანი მცენარეები), მაშინ მეწამულყვავილიანი მშობლიური ფორმა უეჭველად ჰეტეროზიგოტულია. PP x pp შეჯვარების შედეგად მიღებულ შთამომავლობაში ფენოტიპური დათიშვა ხდება თანაფარდობით 1 : 1. შეჯვარების ისეთ ფორმას, როდესაც ჰომოზიგოტ რეცესიულ ინდივიდს უჯვარებენ უცნობი გენოტიპის დომინანტური ფენოტიპის მფლობელ ორგანიზმს, **გამაანალიზებელ შეჯვარებას** უწოდებენ. ეს მეთოდი მენდელის მიერაა შემუშავებული და ამჟამადაც გენეტიკოსთათვის კვლევის მნიშვნელოვან იარაღად რჩება.

დამოუკიდებლად განაწილების კანონი

მენდელმა ბარდას განსხვავებული ჯიშის მცენარეთა შეჯვარებისა და მათი გამრავლების ექსპერიმენტის საფუძველზე დაადგინა დათიშვის კანონი. იგი ცალკეული წყვილი ნიშნის (მაგალითად, ყვავილის შეფერილობის) მემკვიდრეობას აკვირდებოდა. პირველი თაობა მან მიიღო წმინდა ხაზის მშობლების შეჯვარებით. შეჯვარებას, როდესაც მშობლები ერთი ნიშნით განსხვავდებიან, **მონოჰიბრიდული** ეწოდება. პირველი თაობის ჰიბრიდები ჰეტეროზიგოტულია ერთი ნიშნის მიხედვით.

მემკვიდრულობის მეორე კანონი მენდელმა ორ ნიშანზე ერთდროული დაკვირვების საფუძველზე დაადგინა. მაგალითად, მის მიერ შესწავლილი შვიდი ნიშან-თვისებიდან მენდელი ორს აკვირდებოდა – თესლის შეფერილობასა და ფორმას. ბარდის თესლი შეიძლება იყოს ყვითელი ან მწვანე ფერის. ამავდროულად, ის შეიძლება იყოს გლუვზედაპირიანი ან ნაოჭიანი. ერთეული ნიშნის მემკვიდრულობაზე დაკვირვების შედეგებიდან გამომდინარე, მენდელმა განსაზღვრა, რომ ყვითელი ფერის თესლის განმსაზღვრელი გენი დომინანტურია (Y), ხოლო თესლის მწვანე შეფერილობის ალელი – რეცესიული (r).

დავუშვათ, ერთმანეთს უჯვარებენ ბარდის ორ წმინდა ხაზის მშობელს – ყვითელი, მრგვალი (YYRR) და მწვანე, ნაოჭიანი (yyrr) თესლების მქონე მცენარეებს. ამ სახის შეჯვარებას **დიჰიბრიდული** ეწოდება (როდესაც მშობლიური ფორმები ორი წყვილი ნიშნით განსხვავდებიან ერთმანეთისგან). F_1 თაობის მცენარეები **ჰეტეროზიგოტული** იქნება ორივე ნიშნის მიხედვით (YyRr), მაგრამ გადაეცემა თუ არა მშობლებიდან ახალ თაობას ეს ორი ნიშანი (თესლის ფერი და ფორმა) ერთ „კომპლექტში"? სხვაგვარად რომ ვთქვათ, დარჩება თუ არა Y და R ალელები ყოველთვის ერთად და გადაეცემიან თუ არა ისინი თაობიდან თაობას შეჭიდულად? და კიდევ, მემკვიდრეობს თუ არა თესლის ფერის და თესლის ფორმის განმსაზღვრელი ნიშნები ერთმანეთისგან დამოუკიდებლად? სურათი 14.8 ილუსტრირებულ პასუხს გვაძლევს, თუ როგორაა შესაძლებელი *დიჰიბრიდული შეჯვარებით* (F_1 თაობის დიჰიბრიდულ ფორმებს შორის შეჯვარებით) განისაზღვროს – რომელია სწორი ამ ორი ჰიპოთეზიდან.

YyRr გენოტიპის მქონეF_1 თაობის მცენარეები ამჟღავნებენ ორივე დომინანტურ ფენოტიპს – თესლის ყვითელ შეფერილობასა და მრგვალ ფორმას, მიუხედავად იმისა, თუ როგორია პასუხი ზემოთ დასმულ კითხვებზე. ამ ექსპერიმენტში არსებითია პირველი თაობის ჰიბრიდების თვითდამტვერვით მეორე თაობის

მიღება. თუ ჰიბრიდებმა თავიანთი ალელები იმავე კომბინაციით უნდა გადასცენ შემდეგ თაობას, როგორი კომბინაციაც თვითონ მიიღეს მშობლებისგან მემკვიდრეობით, მაშინ მიიღება გამეტების მხოლოდ ორი კლასი:YR და yr. ამ ჰიპოთეზის მიხედვით, მოსალოდნელია, რომ დათიშვაF_2 თაობაში იქნება თანაფარდობით 3 : 1, ისეთივე, როგორც მონოჰიბრიდული შეჯვარებისას იყო (იხ. **სურათი** 14.8).

ალტერნატული ჰიპოთეზის მიხედვით, ალელთა ორივე წყვილი ერთმანეთისგან დამოუკიდებლად დაითიშება. სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, გენები გამეტებში ყველა შესაძლო ალელური კომბინაციითაა „ჩაწყობილი“ ისე, რომ თითოეული გამეტა ყოველი გენის თითო ალელს ფლობს. ჩვენს მიერ განხილულ შემთხვევაში F_1 თაობის მცენარეებს ერთნაირი თანაფარდობით შეუძლიათ წარმოქმნან ოთხი კლასის გამეტები: YR, Yr, yR და yr. თუ ოთხივე კლასის სპერმები და კვერცხუჯრედები ერთნაირი ალბათობით შეერწყმიან ერთმანეთს, მაშინ F_2 თაობაში ალელთა კომბინაციების 16 (4X4) თანაბრად შესაძლო ვარიანტი მიიღება, როგორც ეს **სურათ 14.8-ის** მარჯვენა მხარეს მოცემულ პენეტის ცხრილშია ნაჩვენები. კომბინაციათა ვარიანტები ოთხ ფენოტიპურ კატეგორიას ქმნის თანაფარდობით 9:3:3:1 (9 წილი ყვითელი-მრგვალი: 3 წილი მწვანე-მრგვალი: 3 წილი ყვითელი-დანაოჭებული: 1 წილი მწვანე-დანაოჭებული). როდესაც მენდელმა დაასრულა ექსპერიმენტი და დააჯგუფა F_2 თაობის წარმომადგენლები (ანუ, მოახდინა მათი კლასიფიცირება), მიღებული შედეგები მიახლოებული აღმოჩნდა ნავარაუდევ 9:3:3:1 თანაფარდობასთან, რითაც დადასტურდა შემუშავებული ჰიპოთეზის მართებულობა. ამ ჰიპოთეზის მიხედვით, ცალკეული ნიშნის – თესლის ფერის ან თესლის ფორმის – მემკვიდრეობით გადაცემა სხვა ნიშნებისაგან დამოუკიდებლად მიმდინარეობს.

მენდელმა ბარდაში შერჩეული შვიდივე საკვლევი ნიშანი სხვადასხვა დიჰიბრიდულ კომბინაციაში გამოიკვლია. მეორე თაობაში ყოველთვის იღებდა ფენოტიპურ დათიშვას თანაფარდობით 9:3:3:1. ყურადღება მიაქციეთ **სურათ 14.8-ზე** გამოსახულ დეტალს: თუ მიღებულ შედეგს ცალკეული წყვილი ნიშნის მიხედვით გააანალიზებთ, ფენოტიპური დათიშვა კონკრეტული ნიშნისთვის იქნება 3 : 1 თანაფარდობით; სახელდობრ, თესლის სამი ნაწილი არის ყვითელი, ხოლო ერთი – მწვანე; სამი ნაწილი მრგვალია, ხოლო ერთი – ნაოჭიანი. ამრიგად, თითოეული წყვილი ნიშანი ისეთივე თანაფარდობით ითიშება, როგორც ამას ადგილი ჰქონდა მონოჰიბრიდული შეჯვარების შემთხვევაში. მენდელის მიერ ჩატარებული დიჰიბრიდული შეჯვარება **გენთა დამოუკიდებლად მემკვიდრეობის კანონის** სახელწოდებით ცნობილი კანონზომიერების საფუძველს წარმოადგენს. აღნიშნული კანონის მიხედვით, ფორმირების პროცესში გამეტებში ალელთა კონკრეტული წყვილი *სხვა წყვილებისგან დამოუკიდებლად ნაწილდება.*

თუ უფრო დავაკონკრეტებთ, ეს კანონი მხოლოდ ისეთ გენებს (ალელთა წყვილებს) შეეხება, რომლებიც სხვადასხვა ქრომოსომებში (არაჰომოლოგიურ ქრომოსომებში) არიან ლოკალიზებული. გენები, რომლებიც ერთსა და იმავე ქრომოსომაში ერთმანეთთან ახლოს არიან ლოკალიზებული, მიდრეკილნი არიან მემკვიდრეობით ერთად გადაეცნენ მომავალ თაობებს. მათი მემკვიდრულობის **სურათი** გაცილებით რთულია, ვიდრე ამას ითვალისწინებდა დამოუკიდებლად განაწილების კანონი. მე-15 თავში ჩვენ განვიხილავთ მემკვიდრულობის ასეთ შემთხვევებს. გარეგნულად გამოხატული ყველა ის ნიშან-თვისება, რომელსაც მენდელი ბარდაში სწავლობდა, კონტროლირდებოდა არაჰომოლოგიურ ქრომოსომებში განთავსებული გენებით. ამგვარად, შემთხვევითი ფაქტორი დიდად დაეხმარა მენდელს ბარდას მაგალითზე მიღებული პოლიჰიბრიდული შეჯვარების შედეგების ინტერპრეტაციაში. ყველა შემთხვევა, რომელსაც წინამდებარე თავის მომდევნო ნაწილში განვიხილავთ, სხვადასხვა ქრომოსომებში ლოკალიზებული გენების მემკვიდრეობას შეეხება.

კონცეფცია ტესტი 14.1

1. მოკლედ აღწერეთ, თუ როგორ დაადასტურა მე-14.3 სურათზე გამოსახული ექსპერიმენტის შედეგებმა მენდელის დისკრეტულ ნიშან-თვისებათა ჰიპოთეზის მართებულობა.
2. მცენარე ბარდას, რომელიც ჰეტეროზიგოტულია ღეროზე ყვავილთა განლაგების და ღეროს სიგრძის ნიშნების (AaTt) მიხედვით, თვითდამტვერვით ამრავლებენ. განვითარებული თესლებიდან დათესეს 400 ცალი. განსაზღვრეთ, რამდენ მცენარეს ექნება ქონდარა, კენწრულად განლაგებული ყვავილები? (იხ. ცხრილი 14.1).

კონცეფცია 14.2

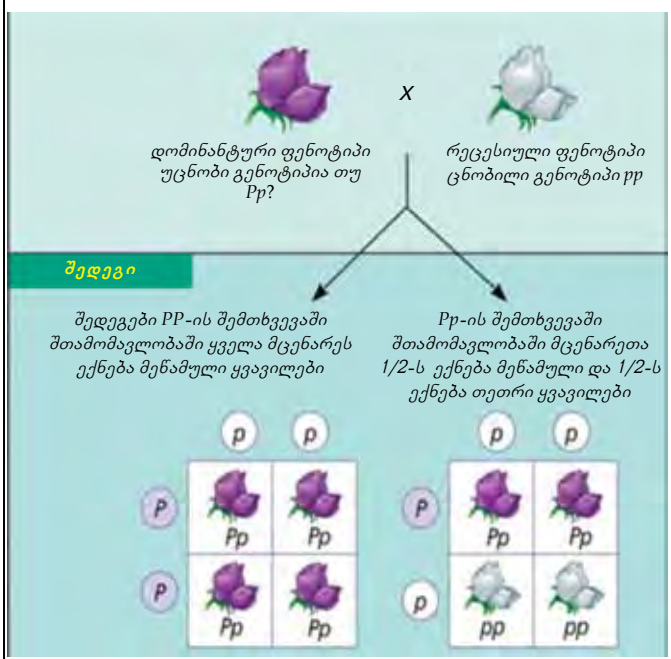
მენდელისეული მემკვიდრეობის ალბათობის კანონები განაგებენ

მენდელის დათიშვის და დამოუკიდებლად განაწილების კანონები შესაბამისობაშია ალბათობის იმავე კანონებთან, რომლებსაც აგდებული მონეტის, კამათლის თუ დასტიდან ამოღებული ბანქოს შემთხვევები ექვემდებარება. ალბათობათა მნიშვნელობები 0-დან 1-მდე ინტერვალში მერყეობს. ალბათობის მნიშვნელობა ისეთი შემთხვევისთვის, რომელიც აუცილებლად მოხდება, 1-ის ტოლია, ხოლო ისეთი შემთხვევის ალბათობა, რომელიც დანამდვილებით არ მოხდება – 0-ია. თუ ისეთ მონეტას ავიღებთ, რომლის როგორც შუბლის, ისე ზურგის მხარე ერთნაირია, იმის ალბათობა, რომ აგდებისას მონეტა ისე დაეცემა, რომ შუბლი გამოჩნდეს, 1-ის ტოლი იქნება, ხოლო იმის ალბათობა, რომ ზურგი გამოჩნდეს – 0-ის ტოლი. ჩვეულებრივი მონეტის შემთხვევაში როგორც შუბლის, ისე ზურგის გამოჩენის ალბა-

სურათი 14.7 ჯვლევის მეთოდი გამააანალიზებელი შეჯვარება

გამოყენება *ორგანიზმი, რომელიც ავლენს დომინანტურ ნიშან-თვისებას, მაგალითად, მეწამულყვავილიანი ბარდა, შეიძლება იყოს დომინანტური ალელის მიხედვით ჰომოზიგოტური ან ჰეტეროზიგოტული. ორგანიზმის გენოტიპის დადგენის მიზნით ატარებენ გამააანალიზებელ შეჯვარებას.*

მეთოდი *გამააანალიზებელი შეჯვარებისას, გაურკვეველი გენოტიპის ინდივიდებს აჯვარებენ გამოხატული რეცესიული ნიშნის მქონე ჰომოზიგოტურ ინდივიდთან (ჩვენს შემთხვევაში, თეთრყვავილიან მცენარესთან). შთამომავლობის ფენოტიპზე დაკვირვების გზით შეგვიძლია განვსაზღვროთ მეწამულყვავილიანი მშობლიური ფორმის გენოტიპი.*



თობა C1/2-ის ტოლია. ბანქოს შემთხვევაში, სადაც კომპლექტი 52 ფურცელს მოიცავს, ალბათობა იმისა, რომ დასტიდან ამოვიღებთ ყვავის ტუზს, 1/52-ის ტოლია. ნებისმიერი შემთხვევისთვის ყველა შესაძლო შედეგის ალბათობები იკრიბება, მაგრამ მათი ჯამი არასოდეს აღემატება 1-ს. ბანქოს შემთხვევაში ალბათობა იმისა, რომ ამოვიღებთ ნებისმიერ კარტს გარდა ყვავის ტუზისა, 51/52-ის ტოლი იქნება.

მონეტათა აგდების მაგალითი ალბათობის არსში გასარკვევად გაცილებით მოსახერხებელია. მონეტის ყოველი აგდებისას ნიშნის გამოჩენის ალბათობაC1/2-ის ტოლია. შედეგზე გავლენას არ ახდენს მონეტის წინა აგდების შედეგები. ნებისმიერ შემთხვევას ჩვენ განვიხილავთ როგორც დამოუკიდებელ მოვლენას. მონეტის ნებისმიერი აგდება, დამოუკიდებლად იმისა, ზედიზედ ერთ მონეტას ავაგდებთ, თუ რამდენიმე მონეტას ერთდროულად, დამოუკიდებელი მოვლენაა; და მსგავსად მონეტის ორი დამოუკიდებლად აგდებისა, ერთი გენის ორი ალელი გამეტებში სხვა გენების ალელებისგან დამოუკიდებლად განაწილდება (დამოუკიდებლად განაწილების კანონი). ალბათობების ორი უმთავრესი კანონი დაგვეხმარება განვჭვრიტოთ ამგვარ გამეტათა შერწყმის შედეგები მარტივი მონოჰიბრიდული შეჯვარებისა და უფრო რთული შეჯვარების შემთხვევებში.

მონოჰიბრიდულ შეჯვარებაში გამოყენებული გამრავლებისა და დაჯამების წესები

როგორ განვსაზღვროთ იმის ალბათობა, რომ ორი ან მეტი დამოუკიდებელი მოვლენა ერთდროულად მოხდება სპეციფიკური კომბინაციით? მაგალითად, როგორია ალბათობა იმისა, რომ ერთდროულად აგდებული ორივე მონეტა ისე დაეცემა, რომ ორივე მათგანზე გამოჩნდება შუბლი. *გამრავლების წესის* მიხედვით, ამ ალბათობის განსაზღვრისთვის ერთი დამოუკიდებელი მოვლენის მოხდენის ალბათობა (მონეტის დავარდნა შუბლიანი გამოსახულებით ზემოთ) მრავლდება მეორე დამოუკიდებელი მოვლენის (მონეტის დავარდნა შუბლიანი გამოსახულებით ქვემოთ) ხდომილების ალბათობაზე. ამრიგად, გამრავლების წესის მიხედვით, ალბათობა იმისა, რომ ორივე მონეტა დაეცემა შუბლიანი გამოსახულებით ზემოთ უტოლდება 1/2 x 1/2=1/4-ს.

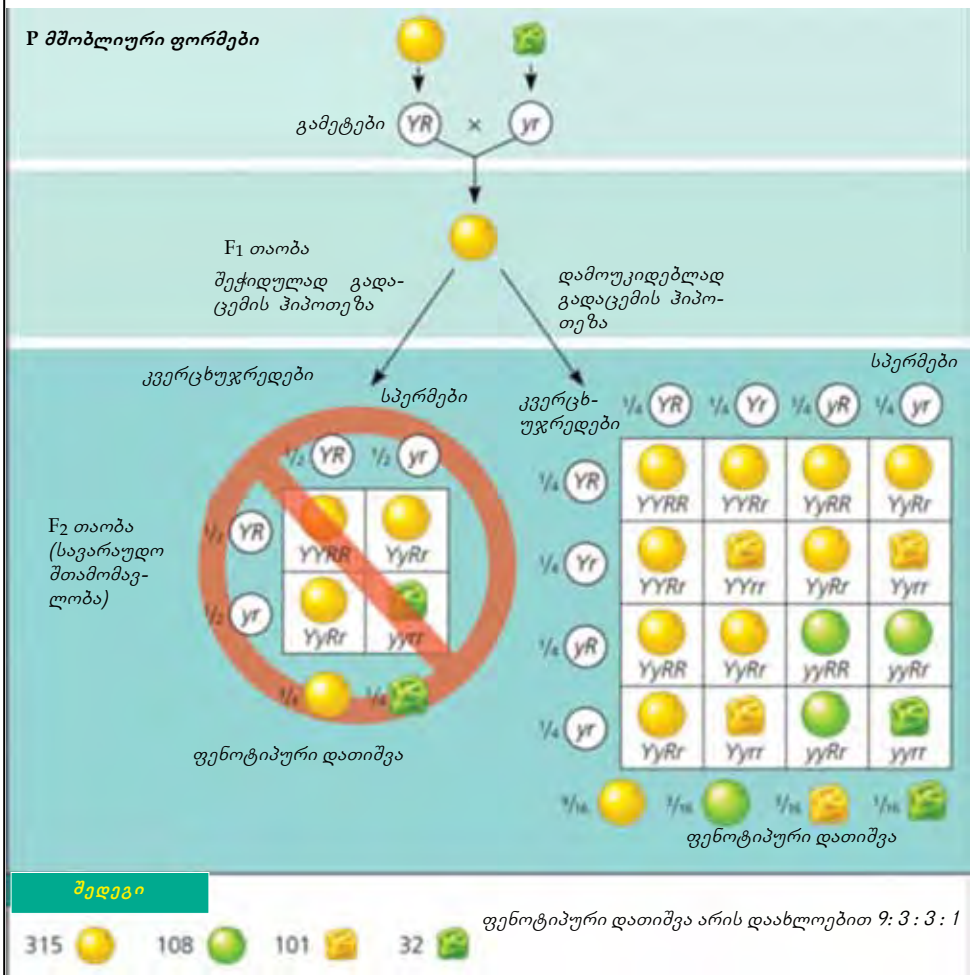
იგივე შეიძლება დავუშვათ მონოჰიბრიდული შეჯვარების შემთხვევაშიც **(სურათი 14.9)**. მცენარე ბარდაში თესლის ფორმა მემკვიდრული მახასიათებელი ნიშანია და F_1 თაობის მცენარეთა გენოტიპი არის Rr. ჰეტეროზიგოტულ მცენარეში ალელების განაწილება მონეტის აგდების მაგალითის მსგავსია: თითოეული კვერცხუჯრედისთვის ალბათობა იმისა, რომ მას ექნება დომინანტური ალელი (R) 1/2-ის ტოლია და ასევე 1/2-ის ტოლია იმის ალბათობაც, რომ კვერცხუჯრედს ექნება რეცესიული ალელი (r). იგივე ითქმის სპერმიებზეც. იმისთვის, რომ F_2 თაობის მცენარეს ჰქონდეს დანაოჭებული თესლი (რეცესიული ნიშანი), კვერცხუჯრედიც და სპერმაც, რომლებიც შეერწყმებიან ერთმანეთს, უნდა ფლობდნენ რეცესიულ ალელს – r-ს. იმის ალბათობა, რომ გამეტაში განაყოფიერების შედეგად მოხვდება ორი r ალელი, ტოლია C1/2 (ალბათობა, რომ კვერცხუჯრედი ატარებს r-ს) x C1/2 (ალბათობა, რომ სპერმა ატარებს r-ს). ამრიგად, *გამრავლების წესის* მიხედვით, F_2 მცენარის მიერ დანაოჭებულ თესლის განივითარების (rr) ალბათობა 1/4-ია (იხ. პენეტის ცხრილი **სურათზე 14.9**). ამის მსგავსად, ალბათობა, რომ F_2 მცენარეს თესლის ფორმის განმსაზღვრელი ორივე ალელი იქნება დომინანტური (RR), ასევე 1/4-ის ტოლია.

იმისთვის, რომ ციფრებით გამოვსახოთ, რამდენად მეტია ალბათობა იმისა, რომ მონოჰიბრიდული შეჯვარებისას F_2 მცენარე იქნება ჰეტეროზიგოტული და არა ჰომოზიგოტური, ჩვენ დაგვჭირდება მეორე წესის (*დაჯამების წესის*) გამოყენება. **სურათ 14.9-ზე** ყურადღება მიაქციეთ იმ ფაქტს, რომ დომინანტური ალელი შეიძლება „შეიტანოს“ კვერცხუჯრედმა, ხოლო რეცესიული ალელი შემოვიდეს სპერმიიდან. დასაშვებია შებრუნებული ვარიანტიც. ეს ნიშნავს, რომ F_1 გამეტები კომბინირებენ და გადასცემენ ახალ თაობას Rr ალელებს ორი დამოუკიდებელი და ურთიერგამომრიცხავი გზით: ყველა ჰეტეროზიგოტ F2 ჰიბრიდს დომინანტური ალელი მიღებული ექნება კვერცხუჯრედიდან ან სპერმიიდან, მაგრამ არც ერთ შემთხ-

სურათი 14.8

კითხვა: გადადიან თუ არა თესლის ფერის და თესლის ფორმის განმსაზღვრელი ალელები გამეტებში შეჯიდულად (ერთად) თუ ერთმანეთისაგან დამოუკიდებლად?

ცდა შეაჯვარეს ორი ნიშნით განსხვავებული მცენარეები – ერთს ჰქონდა ყვითელი ფერის გლუვი თესლები, მეორეს – მწვანე და დანაოჭებული. მიიღეს დიჰიბრიდული F_1 მცენარეები, რომლებიც ორივე ნიშნის მიხედვით ჰეტეროზიგოტული იყვნენ. მათი თვითდამტვერვით მიიღეს F_2 თაობა. ორი ჰიპოთეზა ორ განსხვავებულ ფენოტიპურ დათიშვას ვარაუდობს. გაითვალისწინეთ, რომ ყვითელი ფერი (Y) და მრგვალი ფორმა (R) დომინანტური ნიშნებია.



შედეგი 315 108 101 32 ფენოტიპური დათიშვა არის დაახლოებით 9: 3 : 3 : 1

დასკვნა შედეგები ადასტურებს ალელთა დამოუკიდებლად განაწილების ჰიპოთეზის მართებულობას. თესლის ფერისა და ფორმის განმსაზღვრელი ალელები ერთმანეთისაგან დამოუკიდებლად გადადის გამეტებში.

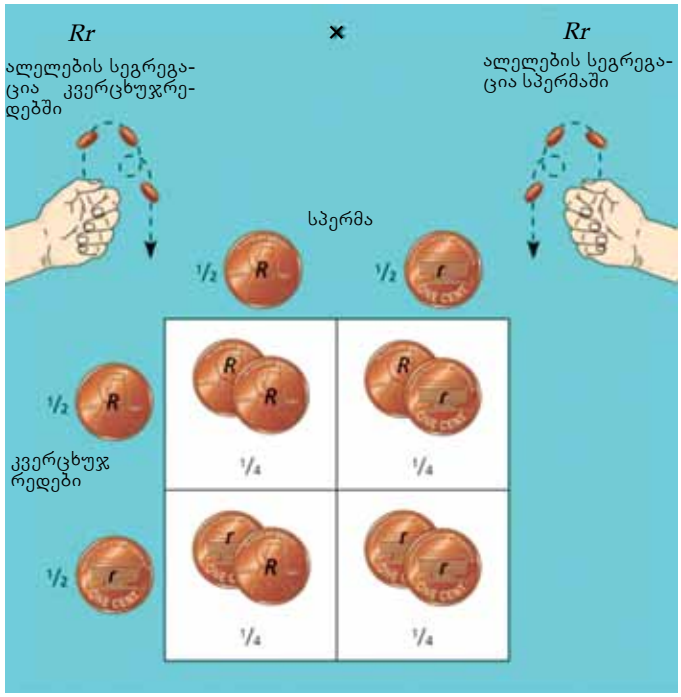
ვევაში ორივედან. *დაჯვამების წესის* მიხედვით, ორი ან მეტი ურთიერთგამომრიცხავი მოვლენის ხდომილების ალბათობა გამოითვლება ცალკეული მოვლენის ხდომილების ალბათობათა დაჯვამების გზით.

როგორც ზემოთ ვნახეთ, გამრავლების წესი გვაწვდის ინდივიდუალური ალბათობების მნიშვნელობებს, რომლებიც შემდეგ უნდა დაჯვამდეს. მაგალითად, იმის ალბათობა, რომ F_2 ჰეტეროზიგოტი მცენარე დომინანტურ ალელს მიიღებს კვერცხუჯრედიდან, ხოლო რეცესიულს – სპერმიიდან, L1/4-ის ტოლია. მეორე ვარიანტის ალბათობაც, რომ მცენარე რეცესიულ ალელს მიიღებს კვერცხუჯრედიდან, ხოლო დომინანტურს სპერმიდან – აგრეთვე 1/4-ია **(იხ. სურათი 14.9)**. *დაჯვამების* წესის გამოყენებით ჩვენ დავიანგარიშებთ F_2 ჰეტეროზიგოტის ალბათობას: 1/4L+ 1/4 = 1/2.

კომპლექსური გენეტიკური ამოცანების გადაწყვეტა ალბათობის კანონებით

ალბათობის კანონთა გამოყენებით ასევე შესაძლებელია მრავლობითი ნიშნების მომცველ (იგივე პოლიჰიბრიდულ) შეჯვარებათა შედეგების წინასწარი განსაზღვრაც. გაიხსენეთ, რომ თითოეული ალელური წყვილი გამეტების ფორმირების პროცესში ერთმანეთისგან დამოუკიდებლად ითიშება (დამოუკიდებლად განაწილების კანონი). ამრიგად, დიჰიბრიდული ან პოლიჰიბრიდული შეჯვარება ორი ან მეტი დამოუკიდებელი და ერთდროულად მიმდინარე მონოჰიბრიდული შეჯვარების ეკვივალენტურია. თუ ვისარგებლებთ იმ ცოდნით, რომელიც უკვე გვაქვს მონოჰიბრიდული შეჯვარების საკითხთა ირგვლივ, შევძლებთ პენეტის ცხრილის გამოუყენებლადაც კი განვსაზღვროთ F2 თაობაში წარმოქმნილი სპეციფიკური გენოტიპების შეხვედრის ალბათობა.

განვიხილოთ **სურათ 14.8-ზე** მოცემული დიჰიბრიდული შეჯვარება YyRr ჰეტეროზიგოტებს შორის. თავდაპირველად ყურადღებას გავამახვილებთ თესლის შეფერილობის ნიშანზე. Yy მცენარეების მონოჰიბრიდული შეჯვარებისას შთამომავლობაში გენოტიპის ალბათობა 1/4-ს უტოლდება, y გენოტიპის – 1/2-ს, ხოლო yy გენოტიპის ალბათობა 1/4-ია. ანალოგიურია გენოტიპების ალბათობათა განაწილება თესლის ფორმის ნიშნის შემთხვევაში: 1/4 RR, 1/2 Rr და 1/4 rr. ვიცით რა ეს ალბათობები, გამრავლების წესის გამოყენებით მარტივად შეგვიძლია განვსაზღვროთ F_2 თაობაში თითოეული გენოტიპის შეხვედრის ალბათობა. მაგალითად, 2 თაობაში ღღ გენოტიპის მცენარის ალბათობა ტოლია 1/4 X 1/4 = 1/16, რაც **სურათ 14.8-ზე** შეესაბამება პენეტის ცხრილის ზედა



▲ *სურათი 14.9* ***ალელთა სეგრეგაცია და განაყოფიერება – შემთხვევითი მოვლენები.*** *როდესაც ჰეტეროზიგოტი ნდივიდი (Rr) წარმოქმნის გამეტებს, ალელების სეგრეგაციის ხასიათი მონეტის აგდებას ჰგავს. ჩვენ შეგვიძლია განვსაზღვროთ ნებისმიერი გენოტიპის შეხვედრის ალბათობა ორი ჰეტეროზიგოტის შთამომავლობაში, თუკი ერთმანეთზე გადავამრავლებთ ცალკეულ ალბათობებს გარკვეული ალელის (ჩვენს შემთხვევაში, R ან* ***r****) მატარებელი კვერცხუჯრედისა და სპერმისთვის.*

მარცხენა უჯრას. განვიხილოთ კიდევ ერთი მაგალითი. F2 თაობაში ყღღ გენოტიპის შეხვედრის ალბათობა არის 1/2 (Yy) X 1/4 (RR) = 1/8. თუ **სურათ 14.8 -ზე** ყურადღებით დააკვირდებით პენეტის ცხრილის მარჯვენა მხარეს, ნახავთ, რომ მე-2 და მე-16 უჯრები (1/8) შეესაბამება YyRR გენოტიპს.

ვნახოთ, თუ როგორ შეიძლება გამრავლების და დაჯამების წესების კომბინირებით გადავჭრათ მენდელისეული გენეტიკის შედარებით რთული ამოცანები. მაგალითად, დავუშვათ, რომ აჯვარებთ სამი ნიშნით განსხვავებული ბარდის ორ მშობლიურ ფორმას. ამრიგად, ატარებთ ტრიჰიბრიდულ შეჯვარებას: მეწამული ყვავილის და ყვითელი, მრგვალი თესლის მქონე მცენარეს (სამივე ნიშნით ჰეტეროზიგოტს) აჯვარებთ მეწამული ყვავილის, მწვანე და დანაოჭებული თესლის მქონე ბარდასთან (ჰეტეროზიგოტთან ყვავილის ფერის მიხედვით, მაგრამ დანარჩენი ორი ნიშნის მიხედვით ჰომოზიგოტურ რეცესივთან). თუ მენდელისეული სიმბოლოებით ვისარგებლებთ, ამ შეჯვარების ფორმულა იქნება PpYyRr X Ppyyrr. სავარაუდოდ, შთამომავალთა რამდენი ნაწილი გამოავლენს რეცესიულ ფენოტიპს, სულ მცირე, სამიდან ორი ნიშნის მიხედვით?

სანამ პასუხს გავცემდეთ ამ კითხვაზე, ჩამოვთვალოთ შთამომავლობაში მოსალოდნელი ყველა გენოტიპი: ppyyRr, ppYyrr, Ppyyrr, PPyyrr, ან ppyyrr. (რადგან ამოცანის პირობაში ნათქვამია „*სულ მცირე*, ორი ნიშნის მიხედვით", პასუხში უნდა მივათვალოთ ბოლო გენოტიპიც, რომელიც სამივე რეცესიულ ფენოტიპურ სურათს იძლევა). ამის შემდეგ გამოვითვლით ალბათობის მნიშვნელობებს თითოეული გენოტიპისთვის, რომლის მოცემაც შეუძლია PpYyRr xPpyyrr შეჯვარებას. ამისთვის, თითოეული ალელური წყვილისთვის გამოთვლილ ინდივიდუალურ ალბათობებს გადავამრავლებთ ერთმანეთზე, როგორც ეს გავაკეთეთ დიჰიბრიდული შეჯვარების შემთხვევაში. ყურადღება მიაქციეთ იმ გარემოებას, რომ ისეთი შეჯვარების შემთხვევაში, რომელიც მოიცავს ჰეტეროზიგოტულ და ჰომოზიგოტურ ალელურ წყვილებს (მაგალითად, Yy X yy), ჰეტეროზიგოტულ ინდივიდთა წარმოშობის ალბათობა 1/2-ია და ასევე 1/2-ის ტოლია ჰომოზიგოტური ინდივიდების წარმოშობის ალბათობაც. ბოლო ეტაპზე ვისარგებლებთ დაჯამების წესით და შევკრებთ

ppyyRr	1/4 (*pp* -ს ალბათობა) × 1/2(*yy*) × (*Rr*)	= 1/16
ppYyrr	1/4 × 1/2 × 1/2	= 1/16
Ppyyrr	1/2 × 1/2 × 1/2	= 2/16
PPyyrr	1/4 × 1/2 × 1/2	= 1/16
ppyyrr	1/4 × 1/2 × 1/2	= 1/16
სულ მცირე ორი რეცესიული ნიშნის ალბათობა		= 1/16 ან 1/8

ყველა იმ გენოტიპის ალბათობებს, რომლებიც გვაძლევს ამოცანის პირობაში ჩადებულ ფენოტიპურ სურათს (სულ მცირე, ორ რეცესიულ ნიშანს), როგორც ეს ნაჩვენებია ქვემოთ.

პენეტის ცხრილით სარგებლობისგან განსხვავებით, პრაქტიკული გამოცდილების დაგროვებასთან ერთად ნახავთ, თუ რამდენად უფრო სწრაფად შეიძლება გენეტიკური ამოცანის გადაჭრა ალბათობის კანონების გამოყენებით.

მხოლოდ გენეტიკური შეჯვარების მონაცემების საფუძველზე შეუძლებელია შთამომავლობაში სხვადასხვა გენოტიპის მქონე ინდივიდთა ზუსტი რიცხვის განსაზღვრა, მაგრამ ალბათობის კანონების გამოყენება შედეგების პროგნოზირების შესაძლებლობას გვაძლევს. ჩვეულებრივ, რაც უფრო დიდია ექსპერიმენტული მასალა, მით მეტია პრაქტიკული შედეგებისა და წინასწარ ნავარაუდევი მაჩვენებლების თანხვედრა. მენდელის მიერ ჩატარებულ ექსპერიმენტებში ინდივიდთა ესოდენ დიდი რიცხვის გამოკვლევისა და აღრიცხვის მიზეზი გახლავთ ის, რომ მეცნიერი კარგად ფლობდა ალბათობის თეორიას და აცნობიერებდა მემკვიდრული ნიშნების სტატისტიკურ ხასიათს.

კონცეფცია ტესტი 14.2

1. CC X Cc შეჯვარების შედეგად მიღებულ თაობაში ჰომოზიგოტი დომინანტების, ჰომოზიგოტი რეცესივების და ჰეტეროზიგოტების როგორი თანაფარდობაა მოსალოდნელი?
2. BbDd გენოტიპის მფლობელი ინდივიდი შეუჯვარეს BBDd გენოტიპის ორგანიზმს. დავუშვათ, რომ ორივე გენი დამოუკიდებელად მემკვიდრეობს. წარმოიდგინეთ შეფასების შედეგად მიღებული ინდივიდების ყველა შესაძლო გენოტიპი. ალბათობის კანონების გამოყენებით გამოთვალეთ ცალკეული გენოტიპის წარმოქმნის ალბათური სიხშირე.
3. მეორე პუნქტში მოყვანილი მაგალითის მიხედვით გამოთვალეთ როგორი ალბათობით გამოვლინდება b და d ალელებით განსაზღვრული ორი რეცესიული ნიშნიდან ცალკეული? (პასუხი დაასაბუთეთ)

პასუხებისათვის იხილეთ დანართი A.

კონცეფცია 14.3

მემკვიდრეობის სურათი ხშირად გაცილებით რთულია, ვიდრე ამას მარტივი მენდელისეული გენეტიკა გულისხმობდა

მე-20 საუკუნეში გენეტიკოსებმა მენდელისეული კანონები არა მარტო მრავალგვარ ორგანიზმებზე, არამედ მემკვიდრეობის უფრო რთულ შემთხვევებზეც განავრცეს, ვიდრე ეს მენდელს ჰქონდა აღწერილი. საუცხოო (ამასთანავე, იღბლიანი) იყო მენდელის არჩევანი დასაკვირვებლად მცენარე ბარდის ნიშან-თვისებების შერჩევისას. ამ ნიშნებს შედარებით მარტივი გენეტიკური საფუძველი აღმოაჩნდათ: თითოეული ნიშანი, რომელსაც მენდელი იკვლევდა, ერთი გენით იყო დეტერმინირებული, რომელსაც მხოლოდ ორი ალელი ჰქონდა და ერთი ალელი სრულად დომინირებდა მეორეზე*. მაგრამ ყველა მემკვიდრული ნიშანი, თვით ბაღის ბარდაშიც კი, არ აკმაყოფილებს ამ პირობებს. გენოტიპი-ფენოტიპის ურთიერთდამოკიდებულება იშვიათად არის ესოდენ მარტივი. მიუხედავად ამისა, ეს სრულიადაც არ ამცირებს მენდელისეული გენეტიკის (მენდელიზმის) მნიშვნელობას, ვინაიდან დათიშვის და დამოუკიდებლად განაწილების კანონები მოქმედებენ მემკვიდრულობის უფრო კომპლექსურ შემთხვევებშიც. ამ თავში ჩვენ განვავრცობთ მენდელისეულ გენეტიკას ისეთ მემკვიდრულ შემთხვევებზე, რომლებიც მენდელს არ შეუსწავლია.

მენდელისეული გენეტიკის განვრცობილი ვარიანტი ცალკეული გენისათვის

ზოგჯერ ალელები არ არის სრულად დომინანტური ან სრულად რეცესიული; ზოგიერთი გენი ორზე მეტ ალელს ფლობს, ზოგჯერ კი ერთ გენს მრავლობითი ფენოტიპური გამოვლინება აქვს. ასეთ შემთხვევებში მონოგენური ნიშნების მემკვიდრულობა განსხვავდება მარტივი მენდელისეული მოდელისგან. აქ მოგვყავს მაგალითები ყოველი ასეთი განსხვავებული შემთხვევისთვის.

დომინანტობის სპექტრი

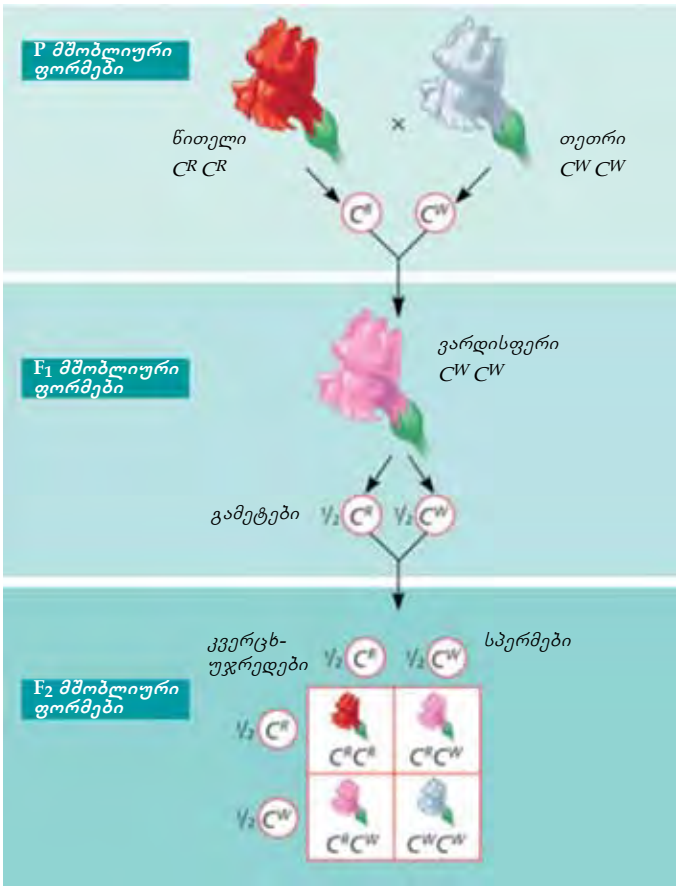
ალელებს შეუძლიათ ერთმანეთის მიმართ გამოავლინონ სხვადასხვა ხარისხის დომინანტობა ან რეცესიულობა. ჩვენ ამას დომინანტობის სპექტრს ვუწოდებთ. სპექტრის ერთი უკიდურესი გამოვლინება ნანახია მენდელის კლასიკური შეჯვარების ცდების F_1 თაობაში. F_1 თაობის მცენარეები გარეგნულად ყოველთვის იმეორებდნენ ერთ-ერთი მშობლის ნიშნებს ერთი ალელის მეორე ალელზე **სრული დომინირების** გამო. ასეთ ვითარებაში შეუძლებელია ჰეტეროზიგოტისა და დომინანტი ჰომოზიგოტის ფენოტიპების ერთმანეთისგან გარჩევა.

სპექტრის მეორე უკიდურესი გამოვლინება არის ორივე ალელის **კოდომინანტობა.** ეს ნიშნავს, რომ ორივე ალელი ცალ-ცალკე ახდენს გამოხატულ ეფექტს ფენოტიპზე. მაგალითად, ადამიანში MN სისხლის ჯგუფი დეტერმინირებულია კოდომინანტური ალელებით, რომლებიც განსაზღვრავენ ერითროციტების ზედაპირზე ორი სპეციფიკური მოლეკულის არსებობას. ცალკეული გენის ლოკუსი, რომლისთვისაც შესაძლებელია ორი ალელური ვარიანტის არსებობა, განსაზღვრავს სისხლის ჯგუფის ფენოტიპს. ინდივიდებს, რომლებიც ჰომოზიგოტური არიან M ალელის მიხედვით (MM), სისხლის წითელ უჯრედებზე აქვთ მხოლოდ მოლეკულები; ალელის მიხედვით ჰომოზიგოტურ ინდივიდებს (NN) ერითროციტების ზედაპირზე მხოლოდ მოლეკულები აქვთ. მაგრამ M და N ალელების მიხედვით ჰეტეროზიგოტ ინდივიდებს (MN) ერითროციტების ზედაპირზე ორივე, M და N მოლეკულა აქვთ. შენიშნეთ, რომ MN ფენოტიპი არ არის შუალედური M და N ფენოტიპებს შორის. ორივე ფენოტიპს, M და N-ს, ავლენენ ჰეტეროზიგოტები, რადგან მათ სისხლის უჯრედებში არსებობს ორივე მოლეკულა.

ზოგიერთი ნიშნის განმსაზღვრელი ალელი დომინანტობის სპექტრის შუაში ხვდება. ასეთ შემთხვევაში F1 ჰიბრიდს აქვს ფენოტიპი, რომელსაც ორი მშობლიური ფორმის ფენოტიპების რამდენადმე შუალედური გამოვლინება აქვს. ეს ფენომენი, რომელსაც ორიდან ერთ-ერთი ალელის **არასრულ დომინირებას** უწოდებენ, ნანახია მცენარე დევისპირაში. როდესაც წითელყვავილა დევისპირას აჯვარებენ თეთრყვავილა ფორმასთან,

---

* არსებობს ერთი გამონაკლისი: გენეტიკოსებმა დაადგინეს, რომ მენდელის მიერ შესწავლილი ერთ-ერთი ნიშანი – ღეროზე ყვავილის განლაგება, ფაქტობრივად, ორი გენითაა დეტერმინირებული.



▲ *სურათი 14.10* ***არასრული დომინირება დევისპირას მაგალითზე.*** *როდესაც წითელ დევისპირას აჯვარებენ თეთრთან, F_1 ჰიბრიდებს აქვთ ვარდისფერი ყვავილები. ალელების განაწილებას F_1 თაობის მცენარეთა გამეტებში შედეგად მოსდევს F_2 თაობაში 1:2:1 დათიშვა როგორც გენოტიპის, ისე ფენოტიპის მიხედვით. ინდექსის ხარისხი ყვავილის ფერის განმსაზღვრელ ალელს აღნიშნავს, მაგალითად, CR წითელს, CW –კი ყვავილის თეთრ ფერს განსაზღვრავს.*

ყველა F1 ჰიბრიდს აქვს ვარდისფერი ყვავილები (სურათი 14.10). ამგვარი, მესამე ტიპის ფენოტიპი გამოწვეულია იმით, რომ ჰეტეროზიგოტები შეიცავენ ნაკლებ წითელ პიგმენტს, ვიდრე წითელი ჰომოზიგოტები (ეს შემთხვევა არ ჰგავს მენდელისეულ ბარდის შემთხვევას, სადაც Pp ჰეტეროზიგოტები შეიცავენ ყვავილებში მეწამული ფერის პიგმენტის საკმარის რაოდენობას იმისთვის, რომ ყვავილი შეფერილობით არ განირჩეოდეს სხვა მცენარეთა ყვავილებისგან).

ერთი შეხედვით, ერთ-ერთი ალელის არასრული დომინირება თითქოს ნიშანთა „შერწყმული მემკვიდრეობის“ ჰიპოთეზის ერთგვარი დასაბუთებაა. ამ ჰიპოთეზის მიხედვით, წითელი ან თეთრი ნიშნების აღდგენა არასოდეს მოხდებოდა ვარდისფერყვავილიანი ჰიბრიდიდან. სინამდვილეში კი, F_1 ჰიბრიდების ურთიერთშეჯვარებით F_2 თაობაში მიიღება ფენოტიპური თანაფარდობა – 1 წილი – წითელი: 2 წილი – ვარდისფერი: 1 წილი – თეთრი. (ვინაიდან ჰეტეროზიგოტებს განსხვავებული ფენოტიპი აქვთ, F_2 თაობაში გენოტიპურ და ფენოტიპურ დათიშვათა თანაფარდობები ერთნაირია – 1 : 2 : 1).

ვარდისფერყვავილიან მცენარეებში წითელყვავილიანობის და თეთრყვავილიანობის განმსაზღვრელი ალელების განაწილება გამეტებში ადასტურებს მოსაზრებას, რომ ყვავილის შეფერილობის განმსაზღვრელი ალელები მემკვიდრული ფაქტორებია, რომლებიც ჰიბრიდებში ინარჩუნებენ ინდივიდუალობას, რაც ნიშნავს, რომ მემკვიდრულობა დისკრეტულია.

დომინანტობასა და ფენოტიპს შორის დამოკიდებულება

ჩვენ უკვე ვნახეთ, რომ ორ ალელს შორის ურთიერთობა შეიძლება გამოვლინდეს ერთი ალელის მეორეზე სრული დომინირების, არასრული დომინირების ან ალელთა კოდომინირების სახით. უნდა დავიხსომოთ, რომ არასწორია, ვუწოდოთ ალელს დომინანტური იმის გამო, რომ ის გარკვეული ხარისხით თრგუნავს რეცესიულ ალელს. გაიხსენეთ, რომ ალელი სხვა არაფერია, თუ არა გენის ნუკლეოტიდური თანამიმდევრობების სახესხვაობა. როდესაც ჰეტეროზიგოტაში დომინანტური ალელი რეცესიულ ალელთან ერთად არსებობს, ისინი, ფაქტიურად, არ ურთიერთქმედებენ. დომინანტურობის თუ რეცესიულობის ფაქტორის ამუშავება სადღაც სხვაგან, გენოტიპიდან ფენოტიპისკენ მიმავალ გზაზე ხდება.

დომინანტობასა და ფენოტიპს შორის დამოკიდებულების ილუსტრირებისთვის ვისარგებლოთ მენდელისეული ნიშნებით: მრგვალი და ნაოჭიანი ფორმის ბარდის თესლის მაგალითით. დომინანტური ალელი (მრგვალთესლიანობა) კოდირებს ისეთი ფერმენტის სინთეზს, რომელიც ხელს უწყობს შაქრის სახამებლად გარდაქმნას თესლში. რეცესიული (დანაოჭებული თესლების განმსაზღვრელი) ალელი კოდირებს ამ ფერმენტის დეფექტურ ფორმას. ამრიგად, რეცესიული ჰომოზიგოტის თესლში გროვდება შაქარი, რადგან არ ხდება მისი გარდაქმნა სახამებლად. თესლის განვითარებასთან ერთად, შაქრის მაღალი კონცენტრაცია იწვევს წყლის ოსმოსური წნევის მომატებას და თესლი იჯირჯვება. შემდეგ, როდესაც მომწიფებული თესლი გამოშრება, ეს იწვევს მის დანაოჭებას. ამის საპირისპიროდ, თუ არსებობს დომინანტური ალელი, ხდება შაქრის გარდაქმნა სახამებლად, რის გამოც, დომინანტ ჰომოზიგოტებს და ჰეტეროზიგოტებსაც აქვთ ერთნაირი ფენოტიპი — მრგვალი თესლი.

თუ უფრო ყურადღებით დავაკვირდებით დომინანტობასა და ფენოტიპს შორის დამოკიდებულებას, გასაოცარ ფაქტს აღმოვაჩენთ: ნებისმიერი ნიშნისთვის ალელების დომინანტურობა-რეცესიულობის ურთიერთდამოკიდებულებას განსაზღვრავს ის, თუ რა დონეზე ვიკვლევთ ფენოტიპს. ამის ილუსტრირებისთვის მოვიყვანთ ადამიანის ერთ-ერთი მემკვიდრული პათოლოგიის – **თეი-საქსის დაავადების** მაგალითს. ამ დაავადების მქონე ჩვილი ბავშვის თავის ტვინში დარღვეულია ზოგიერთი ლიპიდის მეტაბოლიზმი ძირითადი ფერმენტის დისფუნქციის ან ფუნქციის მოშლის გამო. თავის ტვინში ლიპიდების დაგროვების პარალელურად, ახალშობილს ეწყება ეპილეფსური შეტევები; ვითარდება სიბრმავე, მოტორული და მენტალური აქტივობის დეგენერაცია. დაავადებული ბავშვი რამდენიმე წელიწადში იღუპება.

ავადმყოფობა მხოლოდ იმ ბავშვებს უვითარდებათ, რომელთაც აქვთ თეი-საქსის ალელთა ორი ასლი (ანუ არიან ჰომოზიგოტური). ამგვარად, ორგანიზმის დონეზე თეი-საქსის

ალელები რეცესიულია; მაგრამ ლიპიდის მეტაბოლიზმში მონაწილე ფერმენტს ჰეტეროზიგოტულ ინდივიდში ახასიათებს ეფექტის შუალედური გამოვლინება ნორმალური ალელის მატარებელ ჰომოზიგოტ და თეი-საქსით დაავადებული ინდივიდების ფენოტიპს შორის. ბიოქიმიურ დონეზე შუალედური ფენოტიპი ერთ-ერთი ალელის არასრული დომინირებისთვისაა დამახასიათებელი. საბედნიეროდ, ჰეტეროზიგოტული მდგომარეობა არ იწვევს დაავადების სიმპტომების გამოვლინებას, რადგანაც სანახევროდ განხორციელებული ნორმალური ფერმენტული აქტივობა საკმარისია თავის ტვინში ლიპიდების დაგროვების თავიდან ასაცილებლად.

თუკი ანალიზს სხვა დონეზე გადავიტანთ, დავინახავთ, რომ ჰეტეროზიგოტი ინდივიდები თანაბარი ოდენობით გამოიმუშავებენ ფერმენტის ნორმალურ და დეფექტურ მოლეკულებს. ამრიგად, მოლეკულურ დონეზე ნორმალური და თეი-საქსის ალელები კოდომინანტური არიან. როგორც ხედავთ, ალელების ერთმანეთის მიმართ სრული დომინანტობა, არასრულ დომინანტობა თუ კოდომინანტობა დამოკიდებული ყოფილა იმაზე, თუ რომელ ფენოტიპურ ნიშანს ვიხილავთ.

დომინანტური ალელების სიხშირე

მიუხედავად იმისა, რომ თქვენ შეიძლება მიგაჩნდეთ, რომ გარკვეული ნიშნის განმსაზღვრელი დომინანტური ალელი უფრო მეტად არის გავრცელებული პოპულაციაში, ვიდრე მისი შესატყვისი რეცესიული ალელი, ეს ყოველთვის მართებული არ არის. მაგალითად, ამერიკის შეერთებულ შტატებში ყოველი 400 ახალშობილიდან ერთს ფეხზე ზედმეტი თითი აქვს. ეს დარღვევა პოლიდაქტილიის სახელწოდებითაა ცნობილი. პოლიდაქტილიის გამომწვევი ალელი დომინანტობს უფრო გავრცელებული ნიშნის — კიდურების ხუთთითიანობის განმსაზღვრელ ალელზე. სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, ყოველი 400 ადამიანიდან 399 წარმოადგენს ამ ნიშნის მიხედვით რეცესიულ ჰომოზიგოტს. მოსახლეობაში რეცესიული ალელი გაცილებით ხშირია დომინანტურ ალელთან შედარებით. 23-ე თავში თქვენ შეიტყობთ, თუ რა გავლენას ახდენს ბუნებრივი გადარჩევა პოპულაციაში ალელთა სიხშირის თანაფარდობაზე.

მრავლობითი ალელები

ნიშნებს, რომელთაც მენდელი ბარდაში სწავლობდა, მხოლოდ ორი ალელი განსაზღვრავდა, მაგრამ პოპულაციაში გენების უმეტესობა, ფაქტობრივად, ორზე მეტი ალელური ფორმით არსებობს. მაგალითად, ადამიანის სისხლის ABO სისტემა ერთი გენის სამი ალელით არის დეტერმინირებული. არსებობს ამ ნიშნის ოთხი შესაძლო ფენოტიპი: ადამიანს შეიძლება ჰქონდეს A, B, AB ან 0 ჯგუფის სისხლი. ეს სიმბოლოები შეესაბამება ორ ნახშირწყალს – A-ს და B-ს, რომლებიც შეიძლება არსებობდეს სისხლის წითელი უჯრედების ზედაპირზე. ინდივიდის სისხლის უჯრედებს შეიძლება ჰქონდეთ A ნახშირწყალი (A ტიპის სისხლი), B ნახშირწყალი (B ტიპის სისხლი), ორივე ნახშირწყალი (AB ტიპის) ან არცერთი მათგანი (0 ტიპის სისხლი), როგორც ეს სქემატურად არის წარმოდგენილი **ცხრილში 14.2**.

სისხლის ოთხ ჯგუფს განსაზღვრავს იმ ფერმენტის (I) განსხვავებული ალელების სხვადასხვა კომბინაციები, რომლებიც

ცხრილი 14.2 მრავლობითი ალელით დეტერმინირებული სისხლის ABO ჯგუფები.

გენოტიპი	ფენოტიპი (სისხლის ჯგუფი)	ერითროციტები
$I^A I^A$ ან $I^A i$	*A*	
$I^B I^B$ ან $I^B i$	*A*	
$I^A I^B$	*AB*	
ii	*O*	

განაპირობებს სისხლის წითელ უჯრედებზე A და B ნახშირწყლების მიმაგრებას. ფერმენტი, რომელსაც IA ალელი კოდირებს, განსაზღვრავს A ნახშირწყლის არსებობას უჯრედების ზედაპირზე, მაშინ, როდესაც IB ალელი განსაზღვრავს B ნახშირწყლის განთავსებას უჯრედების ზედაპირზე. ფერმენტი, რომელსაც I ალელი კოდირებს, არ განსაზღვრავს არც A და არც B ნახშირწყლის არსებობას. ვინაიდან ყოველი ადამიანი ატარებს ნიშნის ორ ალელს, გენოტიპთა ექვსი კლასი ფორმირდება, რომლებიც ოთხი სახის ფენოტიპით ვლინდება (იხ. ცხრილი 14.2). ორივე ალელი – IA და IB, დომინანტურია I ალელის მიმართ. ამრიგად, IAIB და IAi ინდივიდებს აქვთ A ჯგუფის სისხლი და IBIB და IBi ინდივიდებს აქვთ B ჯგუფის სისხლი. რეცესიულ ჰომოზიგოტებს ii-ს აქვთ 0 სისხლი, ვინაიდან მათი სისხლის ერითროციტებს არ გააჩნიათ არც A და არც B ნახშირწყალი. IA და IB ალელები კოდომინანტურია; ორივე მათგანი ვლინდება ჰეტეროზიგოტულ IAIB ფენოტიპში, რომელსაც აქვს AB ჯგუფის სისხლი.

სისხლის ჯგუფების შეთავსებულობას გადამწყვეტი მნიშვნელობა აქვს სისხლის უსაფრთხო ტრანსფუზიისთვის. მაგალითად, თუკი ინდივიდს, რომელსაც აქვს A ჯგუფის სისხლი, გადაუსხამენ B ჯგუფის მქონე დონორის სისხლს, რეციპიენტის იმუნური სისტემა ამოიცნობს „უცხო“ B ნივთიერებას დონორის სისხლის უჯრედებზე და შეუტევს მას. ასეთი რეაქცია გამოიწვევს გადასხმული სისხლის უჯრედების შეჯგუფებას, რასაც შესაძლოა რეციპიენტის სიკვდილი მოჰყვეს (იხ. 43-ე თავი).

პლეიოტროპია

აქამდე ჩვენ ისეთი კუთხით განვიხილავდით მენდელისეულ

მემკვიდრულობას, თითქოს ერთი გენის მოქმედება მხოლოდ ერთ ფენოტიპურ ნიშანს განსაზღვრავდა; მაგრამ გენების უმეტესობას ახასიათებს მრავლობითი ფენოტიპური ეფექტი, მოვლენა, რომელსაც **პლეიოტროპიას** უწოდებენ (ბერძნ. *pleion* – მეტი). მაგალითად, პლეიოტროპული ალელები განაპირობებენ მრავლობით სიმპტომებს, რომლებიც ადამიანის ბევრ მემკვიდრულ დაავადებას უკავშირდება. ასეთებია: კისტური ფიბროზი და ნამგლისებრუჯრედიანი დაავადება, რომლებსაც ქვემოთ, ამავე თავში განვიხილავთ.

თუკი გავეცნობით იმ რთულ მოლეკულურ და უჯრედულ მექანიზმებს, რომლებიც საფუძვლად უდევს ორგანიზმის განვითარებას და მასში მიმდინარე ფიზიოლოგიურ პროცესებს, უცნაურად აღარ მოგვეჩვენება ის ფაქტი, რომ კონკრეტულ გენს შეუძლია ორგანიზმის მთელ რიგ ნიშნებზე მოახდინოს გავლენა.

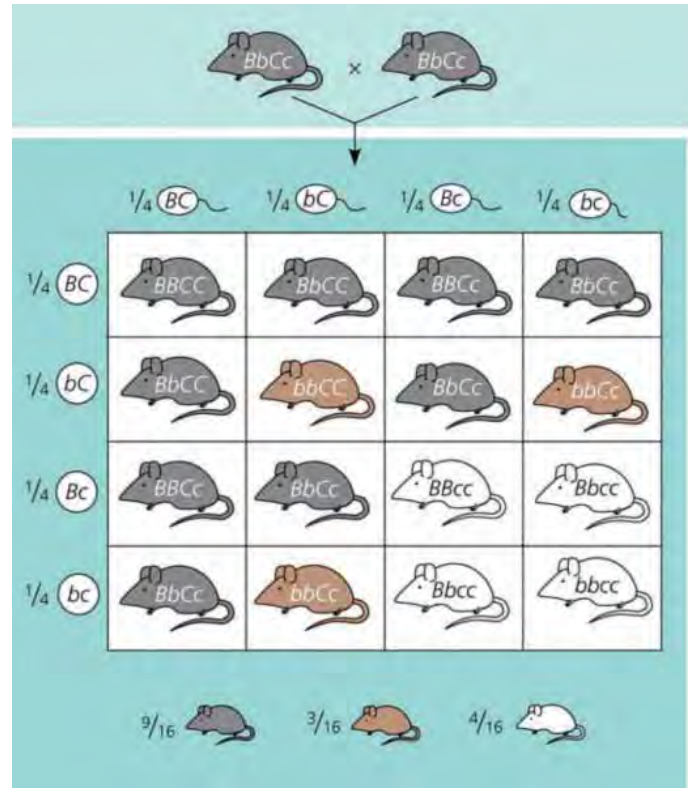
მენდელისეული გენეტიკის განვრცობილი ვარიანტი ორი ან მეტი გენისათვის

დომინანტური კავშირები მრავლობითი ალელები და პლეიოტროპია მხედველობაში მისაღებია იმ შემთხვევაში, როდესაც ვსაუბრობთ ცალკეული გენის ალელთა ეფექტზე. აქ განვიხილავთ ორ შემთხვევას, რომლის დროსაც გარკვეული ნიშნის ფენოტიპს ორი ან მეტი გენის მოქმედება განაპირობებს.

ეპისტაზი

ეპისტაზის (ბერძნ. „გაჩერება") შემთხვევაში ერთი ლოკუსის ერთი გენი ცვლის მეორე ლოკუსის გენის ფენოტიპურ ექსპრესიას. ქვემოთ მოყვანილი მაგალითი დაგვეხმარება ამ საკითხის უკეთ გაგებაში. თაგვებში ბეწვის შავი შეფერილობა დომინირებს რუხზე (ბევრ სხვა ძუძუმწოვარა ცხოველშიც შავი ბეწვი დომინირებს მურა ყავისფერზე). ამ ნიშნის განმსაზღვრელი ორი ალელი B და b სიმბოლოებით აღვნიშნოთ. რუხი ბეწვის მქონე თაგვს ექნება bb გენოტიპი. სინამდვილეში ამ ალელებით დეტერმინირებული ნიშნების გამოვლენა სულაც არ არის ასე მარტივი: თაგვებში არსებობს კიდევ სხვა გენი, რომელიც განსაზღვრავს, მოხდეს თუ არა პიგმენტის დაგროვება ბეწვში (ანუ ჰქონდეს თუ არა ცხოველს შეფერილი ბეწვი). ფერის არსებობის განმსაზღვრელი დომინანტური ალელი, რომელსაც C სიმბოლოთი აღვნიშნავთ, განაპირობებს ერთ-ერთი (შავი ან ყავისფერი) პიგმენტის დაგროვებას ბეწვში იმაზე დამოკიდებულებით, თუ როგორია გენოტიპი პირველ ლოკუსში; მაგრამ თუ თაგვი რეცესივი ჰომოზიგოტია მეორე ლოკუსის მიხედვით (cc), მაშინ მისი საფარველი იქნება თეთრი (ალბინოსი), მიუხედავად მისი გენოტიპისა შავი/ყავისფერი შეფერილობის განმსაზღვრელ ლოკუსში. ამ შემთხვევაში ამბობენ, რომ პიგმენტის დაგროვების გენი ეპისტატიკურია იმ გენის მიმართ, რომელიც შავ ან ყავისფერ პიგმენტს კოდირებს.

რას უნდა მოველოდეთ, თუ ერთმანეთთან შევაჯვარებთ ორივე გენის მიხედვით ჰეტეროზიგოტ შავი ფერის თაგვებს (BbCc)? მიუხედავად იმისა, რომ ორივე ეს გენი ერთსა და იმავე ფენოტიპურ ნიშანზე (ბეწვის შეფერილობაზე) მოქმედებენ, ისინი დამოუკიდებელი განაწილების კანონს ექვემდებარებიან. ამრიგად, აღნიშნული ექსპერიმენტი წარმოადგენს F_1 დიჰიბრიდების შეჯვარებას, სადაც ტიპური მენდელისეული ცდების მსგავსად, დათიშვა 9:3:3:1 თანაფარდობით ხდება. F_2 თაობის გენოტიპების გამოსახვისთვის შეგვიძლია ვისარგებლოთ პენეტის ცხრილით (სურათი 14.11). ეპისტაზის შედეგად F_2 თაობაში ფენოტიპების თანაფარდობა იქნება 9 შავი : 3 ყავისფერი : 4 (3+1) თეთრი. ეპისტაზის სხვა შემთხვევები სხვადასხვა თანაფარდობას იძლევიან, მაგრამ ყველა მათგანი არის 9:3:3:1-ის მოდიფიცირებული ვარიანტი.



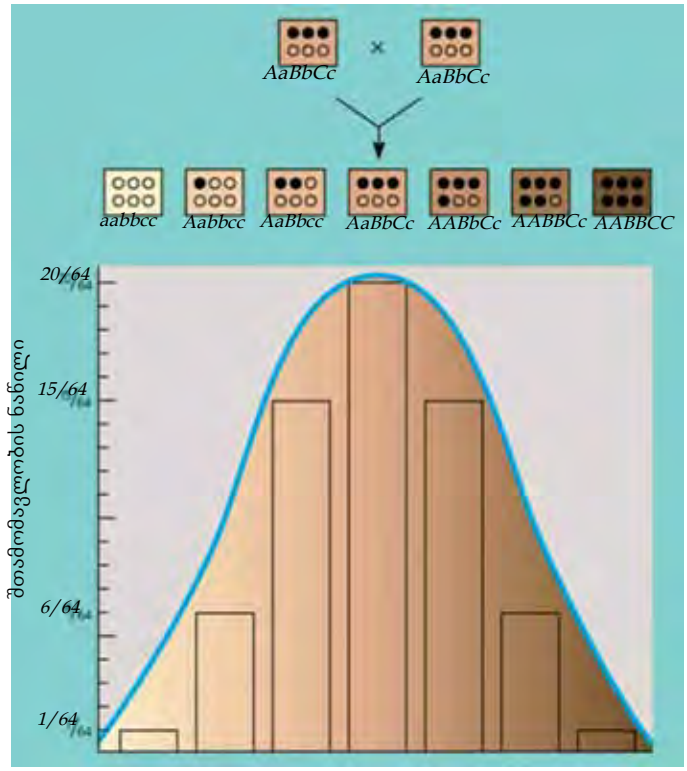
▲ *სურათი 14.11* ***ეპისტაზის მაგალითი.*** *პენეტის ცხრილში მოცემულია ბჩც გენოტიპის მქონე ორი შავი თაგვის შეჯვარების შედეგად მიღებული თაობის გენოტიპები და ფენოტიპები. C/c გენი, რომელიც ეპისტატიკურია B/b გენის მიმართ, აკონტროლებს ბეწვის ნებისმიერი პიგმენტის გამოვლინება-გამოუვლინებლობას.*

პოლიგენური მემკვიდრულობა

მენდელი სწავლობდა ისეთ ნიშნებს, რომლებიც შეიძლება კლასიფიცირდეს, როგორც ნიშნები, რომელთაგან ერთ-ერთი ფენოტიპურად გამოვლინდება. ასე მაგალითად, ყვავილის მეწამული და თეთრი შეფერილობა; მაგრამ ბევრი ნიშნისთვის, მაგალითად, ადამიანის კანის ფერის ან სიმაღლის განმსაზღვრელი ნიშნებისთვის, ასეთი კლასიფიცირება შეუძლებელია, რადგანაც ისინი პოპულაციაში სხვადასხვა ხარისხით ვლინდებიან (მათ ახასიათებთ ხარისხობრივი ვარიაბელობა). ასეთ ნიშნებს **რაოდენობრივ ნიშნებს** უწოდებენ. რაოდენობრივი ნიშნები, ჩვეულებრივ, **პოლიგენურ მემკვიდრულობას** — ერთ ფენოტიპურ ნიშანზე ორი ან მეტი გენის ადიტიურ ეფექტს გამოხატავენ (ეს ეფექტი პლეიოტროპიის საპირისპირო მოვლენაა, რომლის დროსაც ერთი გენი რამდენიმე ფენოტიპურ ნიშან-

ზე მოქმედებს).

მაგალითისთვის, არსებობს არა ერთი ექსპერიმენტული მტკიცებულება, რომ ადამიანში კანის პიგმენტაცია კონტროლდება სულ მცირე, სამი სვადასხვა გენით (სავარაუდოდ მეტითაც, მაგრამ სიმარტივისთვის ჩვენ მხოლოდ სამს დავაკვირდებით). განვიხილოთ სამი გენი, რომლის კანის მუქი შეფერილობის განმსაზღვრელი ალელები (A, B ან C) თითო „ერთეულს“ უმატებენ კანის მუქი შეფერილობის ფენოტიპს და ამასთან, არასრულად დომინირებენ სხვა ალელებზე (a, b ან c-ზე). ABBCC გენოტიპის ინდივიდს ძალიან მუქი შეფერილობის კანი ექნება მაშინ, როცა aabbcc გენოტიპის ინდივიდი იქნება ძალიან ღია ფერისა. AaBbCc გენოტიპის მქონე ინდივიდს ექნება კანის შუალედური შეფერილობა. რადგან ალელებს აქვთ კუმულაციური ეფექტი, AaBbCc და AABbcc გენოტიპების გენეტიკური „წვლილი“ თანაბარი იქნება (სამ-სამი ერთეული) კანის შეფერილობის განსაზღვრაში. სურათზე 14.12 ჩანს, რომ პოლიგენური მემკვიდრეულობის მრუდს შესაძლოა ჰქონდეს ზარის ფორმა. ეს იქნება კანის შეფერილობის ნიშნის ნორმალური განაწილება შთამომავლობაში, რომელიც მიიღება სამი გენის მიხედვით ჰეტეროზიგოტულ ინდივიდთა შორის ჰიპოთეტური შეუღლების შედეგად. გარემო ფაქტორები, როგორიცაა, მაგალითად, ნამზეური, აგრეთვე ახდენენ გავლენას კანის შეფერილობის ფენოტიპზე და სახეს უცვლიან მრუდის გრაფიკულ სურათს – მრუდი იღებს ტეხილი (კიბისებური) ჰისტოგრამის სახეს.



▲ *სურათი 14.12* ***კანის ფერის პოლიგენური მემკვიდრეობის გამარტივებული მოდელი.*** *ამ მოდელის მიხედვით, სამი დამოუკიდებელი გენი მოქმედებს კანის სიმუქეზე. ჰეტეროზიგოტული ინდივიდები (AaBbCc), სურათზე გამოსახულია სულ თავში, ორი კვადრატის სახით. თითოეული მათგანი ატარებს კანის სიმუქის სამ ალელს (გამოსახულია შავი წრეებით) და ღია ფერის კანის სამ ალელს. გენოტიპისა და კანის ფერის ცვალებადობა, რომელიც შეიძლება შეგვხვდეს შთამომავლობაში მრავალრიცხოვანი ჰიპოთეტიკური შეუღლებებისის შედეგად, მოცემულია გრაფიკის ზემოთ. ორდინატას ღერძი გამოხატავს შთამომავლობაში ამა თუ იმ კანის ფერი მქონე ინდივიდთა წილს. ჰისტოგრამას ზარის ფორმა აქვს, რაც კანის ფერზე გარემო ფაქტორების ზემოქმედებით აიხსნება.*

მუნქმა და აღზრდა: გარემოს გავლენა ფენოტიპზე

კიდევ ერთი გადახვევა მარტივი მენდელისეული გენეტიკიდან დაიკვირვება მაშინ, როდესაც რომელიმე ნიშნის ფენოტიპური გამოვლინება ერთდროულად დამოკიდებულია როგორც გენოტიპზე, ისე გარემოზე. მაგალითად, ცალკე მდგომი ხის ფოთლების ზომა, ფორმა და სიმწვანე ვარირებს ქარსა და მზეზე დამოკიდებულებით. ადამიანში საკვები გავლენას ახდენს მის სიმაღლეზე; ვარჯიში ცვლის აღნაგობას; მზეზე გარუჯვა სიმუქეს ჰმატებს კანს; გამოცდილება კი აუმჯობესებს ინტელექტის შესამოწმებელი ტესტის შედეგებს. გენეტიკურად იდენტურ ტყუპებშიც კი, დაგროვილი ფენოტიპური განსხვავებები ინდივიდუალური გამოცდილებით განისაზღვრება.

გენების გავლენა მეტია თუ გარემოსი? – ბუნების თუ „წვრთნის“? – ეს ძალიან ძველი და მწარე დებატების თემაა და აღნიშნული პრობლემის გადაწყვეტას ჩვენ აქ არ შევეცდებით. მხოლოდ იმის თქმა შეგვიძლია, რომ ზოგადად, გენოტიპი მკაცრად არ განსაზღვრავს ფენოტიპს. უფრო მართებული იქნება, თუ ვიტყვით, გენოტიპი განსაზღვრავს ფენოტიპურ შესაძლებლობათა რიგს, რომელიც თავის მხრივ, გარემოს გავლენით რეალიზდება. ამ ფენოტიპურ რიგს **რეაქციის ნორმას** უწოდებენ (სურათი 14.13). ზოგიერთი ნიშნისთვის, მაგალითად სისხლის ჯგუფების სისტემისთვის, რეაქციის ნორმა საკმაოდ შეზღუდულია, ანუ მოცემული გენოტიპი ზუსტად განსაზღვრავს ძალიან სპეციფიკურ ფენოტიპს. ამის საპირისპიროდ, ადამიანის სისხლის ფორმულაში წითელი და თეთრი უჯრედების შემცველობა ვარირებს ისეთ ფაქტორებზე დამოკიდებულებით, როგორიცაა: სიმაღლე ზღვის დონიდან, ჩვევები და ფიზიკური აქტივობა, ინფექციური აგენტების მატარებლობა ორგანიზმში (ე.ი. რეაქციის ნორმა ამგვარი ნიშნებისათვის საკმაოდ ფართოა). საზოგადოდ, ყველაზე ფართო რეაქციის ნორმას პოლიგენური ნიშნები ფლობენ. გარემო მოქმედებს ამ ნიშნების რაოდენობრივ გამოხატულებაზე, როგორც ეს ვნახეთ ადამიანში კანის ფერის ცვალებადობის მაგალითზე. გენეტიკოსები ასეთ ნიშნებს **მულტიფაქტორულს** უწოდებენ, რითაც მიანიშნებენ იმაზე, რომ მრავალი გენეტიკური და გარემო ფაქტორი ერთობლივად მოქმედებს ფენოტიპის ჩამოყალიბებაზე.

მემკვიდრეობასა და ცვალებადობაზე მენდელისეულ შეხედულებათა ინტეგრირება

ჩვენ უკვე ერთგვარად განვავრცეთ ჩვენი შეხედულებები მენდელისეულ მემკვიდრულობაზე განვიხილეთ რა დომონანტობის სპექტრი, მრავლობითი ალელი, პლეიოტროპია, ეპისტაზი, პოლიგენური მემკვიდრულობა და გარემოს გავლენა ფენოტიპზე. როგორ შევძლებთ ჩამოყალიბებული დებულებების ინტეგრირებას მენდელისეული გენეტიკის თეორიასთან? გა-



▲ *სურათი 14.13* ***გარემოს გავლენა ფენოტიპზე.*** *გენოტიპის გამოვლენა მის რეაქციის ნორმაში ხდება. ეს უკანასკნელი ფენოტიპის იმ საზღვრებზეა დამოკიდებული, სადაც გენოტიპი ექსპრესირდება. მაგალითად, ჰორტენზიის ერთი და იგივე მცენარე სხვადასხვა ფერის ყვავილებს ივითარებს – მოიისფრო-ლურჯიდან ვარდისფრამდე, რაც ნიადაგის მჟავიანობაზეა დამოკიდებული.*

მოსავალი იმაშია, რომ მოვახდინოთ ერთეულ გენზე და ფენოტიპურ ნიშნებზე ყურადღების გადატანა ორგანიზმის, როგორც ერთი მთლიანის თვისებებზე. სწორედ ეს არის წინამდებარე წიგნის ერთ-ერთი თემა.

ცნება *ფენოტიპი* არ შეიძლება შემოიფარგლოს მხოლოდ სპეციფიკური ნიშნებით, მაგალითად, ყვავილის შეფერილობით ან სისხლის ჯგუფობრიობით. ის ეხება მთელ ორგანიზმს – მისი ფიზიკური გარეგნობის ყველა ასპექტს, შინაგან ანატომიას, ფიზიოლოგიას და ქცევას. ამის მსგავსად, ცნება *გენოტიპი* შეიძლება მოიცავდეს ორგანიზმის მთლიან გენეტიკურ კონსტიტუციას და არა კონკრეტული ალელების გენეტიკურ ლოკუსებს. უმეტეს შემთხვევაში, რომელიმე გენის გავლენა ფენოტიპზე განიცდის სხვა გენების და გარემოს ზეგავლენასაც. მემკვიდრეობისა და ცვალებადობის ინტეგრირებული შეხედულების თანახმად, ორგანიზმის ფენოტიპი მთლიანობაში ასახავს გენოტიპსა და უნიკალურ გარემო პირობებს.

თუ თვალს მივადევნებთ ყოველივეს, რაც შეიძლება ნიშანმა განიცადოს გენოტიპიდან ფენოტიპში რეალიზაციის გზაზე, მართლაც შთამბეჭდავია, როგორ შეძლო მენდელმა აღმოეჩინა ის ფუნდამენტური კანონები, რომლებიც მართავენ მშობლებიდან შთამომავლებზე ინდივიდუალური გენების გადაცემას. მენდელის ორი კანონი – დათიშვისა და დამოუკიდებლად განაწილების კანონი, ხსნის გენების (მემკვიდრული „ნაწილაკების") ალტერნატიული ფორმების მემკვიდრულ ვარიაციებს, მათ გადაცემას თაობიდან თაობაში ალბათობის მარტივი წესების მიხედვით. მემკვიდრულობის ეს თეორია თანაბრად მართებულია ბარდისთვის, ბუზებისთვის, თევზებისთვის, ფრინველებისთვის და ადამიანისთვის. უფრო მეტიც, დათიშვის და დამოუკიდებლად განაწილების კანონების გავრცობამ მემკვიდრეობის ზოგიერთი სურათის, მაგალითად, ეპისტაზის და რაოდენობრივი ნიშნების ახსნის მიზნით დაგვანახა, თუ რაოდენ ფართო გამოყენება აქვს მენდელიზმს.

მენდელისეული მონასტრის ბაღიდან მოდის დისკრეტული („დაცალკევებული") მემკვიდრეობის თეორია, რომელიც განამტკიცებს თანამედროვე გენეტიკას. ამ თავის ბოლო ნაწილში ჩვენ გამოვიყენებთ მენდელისეულ გენეტიკას ადამიანის მემკვიდრულობის მიმართ და აქცენტს გავაკეთებთ მემკვიდრული დაავადებების გადაცემაზე.

კონცეფცია ცოცხი 14.3

1. ნაცრისფერი შეფერილობის მამალი შეუჯვარეს იმავე ფენოტიპის დედალს. მათ წიწილებში 15 არის ნაცრისფერი, 6 – შავი და 8 – თეთრი. როგორ ახსნით მარტივად ქათმებში ამ ფერების მემკვიდრულობის ხასიათს? როგორ ფენოტიპურ ნიშნებს უნდა მოველოდეთ ნაცრისფერი მამალისა და შავი დედლის შეჯვარების შემთხვევაში?
2. ადამიანში მოსალოდნელია, რომ მაღალ მშობლებს უნდა ჰყავდეთ მაღალი შვილები, ხოლო დაბალ მშობლებს – დაბალი შვილები. მიუხედავად ამისა ზრდასრულ ასაკში ადამიანთა სიმაღლე პოპულაციაში ძლიერ ვარიირებს და გრაფიკულ მრუდს აქვს ზარის ფორმა. ახსენით ეს ფაქტი.

პასუხებისთვის იხილეთ დანართი A.

კონცეფცია 14.4

ადამიანის მრავალი ნიშან-თვისება მენდელისეული კანონზომიერებით მემკვიდრეობს

ბარდა გენეტიკური კვლევებისთვის ხელსაყრელი ობიექტია, რასაც ვერ ვიტყვით ადამიანზე. ადამიანის გენერაციული სიმწიფის ასაკის ხანგრძლივობა დაახლოებით 20 წელია და ბარდასთან და სახეობათა უმეტესობასთან შედარებით მშობლები მცირერიცხოვან შვილებს შობენ. უფრო მეტიც, მენდელის ექსპერიმენტების მსგავსი შეჯვარების ექსპერიმენტები ადამიანების მიმართ მიუღებელია. ამ წინააღმდეგობათა მიუხედავად, საკუთარი მემკვიდრულობის შეცნობის სურვილით წაქეზებული, ადამიანის გენეტიკა ინტენსიურად ვითარდება. მოლეკულური ბიოლოგიის ახალი მეთოდების გამოყენებით ბევრი სენსაციური აღმოჩენა გაკეთდა, მაგრამ მენდელიზმი მაინც რჩება ადამიანის გენეტიკის ქვაკუთხედად.

გენეალოგიური ანალიზი

არ შეუძლიათ რა ადამიანთა შეწყვილების ექსპერიმენტებით მანიპულირება, გენეტიკოსებმა უკვე მომხდარი შეუღლების შედეგები უნდა გააანალიზონ. ამას ისინი გარკვეული ნიშნის მიმართ ოჯახური ისტორიის შესახებ მონაცემების შეგროვების გზით ახდენენ და ეს ინფორმაცია შეაქვთ გენეალოგიური ხის გამოსახულებაში, რომელიც გამოხატავს თაობიდან თაობაში მშობლებსა და შვილებს შორის ურთიერთდამოკიდებულებას. ამ ხეს **გენეალოგიურ ხეს** უწოდებენ.



ა ***დომინანტური ნიშანი („ქვრივის პიკი”).*** *მოცემულია ე.წ. ქვრივის პიკის ნიშნის მემკვიდრული გადაცემა სამი თაობაში. შენიშნეთ, რომ მესამე თაობაში, მეორე ქალიშვილს არა აქვს ეს ნიშანი, მიუხედავად იმისა, რომ მის ორივე მშობელს აქვს აღნიშნული ნიშანი. მემკვიდრულობის ასეთი სურათი ადასტურებს მოსაზრებას, რომ ნიშნის განვითარებას განაპირობებს დომინანტური ალელი. ქვრივის პიკს რეცესიული ალელი რომ იწვევდეს და ორივე მშობელს რეცესიული ფენოტიპი რომ ჰქონოდა, მაშინ მათ ყველა შთამომავალს აგრეთვე ექნებოდა რეცესიული ფენოტიპი.*

ბ ***რეცესიული ნიშანი (შეზრდილი ყურის ბიბილო).*** *იმავე ოჯახის საგვარტომო ხეა, მაგრამ ამჯერად ვაკვირდებით რეცესიულ ნიშანს – შეზრდილ ყურის ბიბილოს. შენიშნეთ, რომ მესამე თაობაში, პირველ ქალიშვილს აქვს შეზრდილი ყურის ბიბილო, მიუხედავად იმისა, რომ მის არცერთ მშობელს არა აქვს აღნიშნული ნიშანი (ორივეს აქვს ყურის თავისუფალი ბიბილო). მემკვიდრულობის ასეთი სურათი ადვილად აიხსნება, თუ დავუშვებთ, რომ შეზრდილი ბიბილოს ფენოტიპს განსაზღვრავს რეცესიული ალელი. ამ ნიშანს დომინანტური ალელი რომ იწვევდეს, ერთ მშობელს მაინც უნდა ჰქონოდა შეზრდილი ყურის ბიბილო.*

▲ *სურათი 14.14* ***გენეალოგიური (საგვარტომოს) ანალიზი***

სურათ 14.14 ა-ზე გამოსახულია სამი თაობის მომცველი გენეალოგიური ხე, რომელიც ასახავს შუბლზე თმის საწყისი ზოლის წამახვილებული კონტურის, ე.წ. „ქვრივის პიკის“ მემკვიდრულობას. ამ ნიშანს დომინანტური ალელი განსაზღვრავს. მაშასადამე, ყველა, ვისაც გამოხატული არ აქვს შუბლზე „ქვრივის პიკი”, რეცესიული ჰომოზიგოტია (ww). პაპა-დიდედას, რომელთაც ჰქონდათ „ქვრივის პიკი”, უნდა ჰქონოდათ Ww გენოტიპი, რადგან ზოგიერთი მათი შთამომავალი იყო რეცესიული ჰომოზიგოტი. F2 თაობაში ყველა, ვისაც მოეპოვება ეს ნიშანი, უნდა იყოს აგრეთვე ჰეტეროზიგოტი, ვინაიდან ისინი წარმოშობილი არიან Ww X ww? შეუღლების შედეგად. ამ ნუსხის მესამე თაობაში არის ორი და. ერთ-ერთი მათგანი, რომელსაც აქვს „ქვრივის პიკი”, შიძლება იყოს ჰომოზიგოტი WW ან ჰეტეროზიგოტი Ww, მათი მშობლების შესახებ ჩვენს ხელთ არსებული მონაცემებიდან გამომდინარე (ორივე იყო Ww).

სურათი 14.14 ბ იმავე ოჯახის საგვარტომო ხეა, მაგრამ ამჯერად ვაკვირდებით რეცესიულ ნიშანს – ყურის შეზრდილ ბიბილოს. რეცესიული ალელისთვის გამოვიყენებთ f და დომინანტური ალელისათვის – F სიმბოლოებს (ეს უკანასკნელი განსაზღვრავს თავისუფალი ბიბილოს არსებობას). კიდევ ერთხელ შენიშნეთ, რომ საგვარტომო ანალიზის პროცესში გენოტიპის წინასწარ განსაზღვრისთვის ჩვენ ვიყენებთ იმ ცოდნას, რაც მენდელისეული მემკვიდრულობის შესწავლისას დაგვიგროვდა.

საგვარტომო ანალიზი დიდად გვეხმარება მომავალში ნიშნების მემკვიდრული გადაცემის სურათის შექმნაში. წარმოიდგინეთ, რომ მეორე თაობაში წყვილმა **(იხ. სურათი 14.14)** გადაწყვიტა, იყოლიოს კიდევ ერთი შვილი. როგორია ალბათობა იმისა, რომ ბავშვს ექნება „ქვრივის პიკი”? ეს იქნება მენდელისეული F_1 მონოჰიბრიდული შეჯვარების (Ww X Ww) ანალოგი და შესაბამისად, ალბათობა იმისა, რომ ბავშვი მემკვიდრეობით მიიღებს დომინანტურ ალელს და ექნება „ქვრივის პიკი”, არის 3/4 (1/4 WW + 1/2 Ww). როგორია იმის ალბათობა, რომ ბავშვს ექნება ყურის შეზრდილი ბიბილო? ისევ გავიხსენოთ, რომ ეს არის მონოჰიბრიდული შეჯვარების მსგავსი (Ff X Ff), მაგრამ ამჯერად გვჭირდება განვსაზღვროთ, თუ როგორია ალბათობა იმისა, რომ ბავშვი იქნება რეცესიული ჰომოზიგოტი (ff). ეს ალბათობა 1/4-ის ტოლია. და ბოლოს, როგორია ალბათობა იმისა, რომ ბავშვს ერთდროულად ექნება „ქვრივის პიკი“ და შეზრდილი ბიბილო? თუ დავუშვებთ, რომ ამ ორი ნიშნის განმსაზღვრელი გენები სხვადასხვა ქრომოსომაშია, ასეთ დიჰიბრიდულ შეჯვარებაში (WwFf X WwFf) ალელების ეს ორი წყვილი დამოუკიდებლად მემკვიდრეობს. გამოვიყენებთ გამრავლების წესს და განვსაზღვრავთ: 3/4 (ალბათობა, რომ ექნება „ქვრივის პიკი”) X 1/4 (ალბათობა, რომ ექნება შეზრდილი ბიბილოები) = 3/16 (ალბათობა, რომ ექნება „ქვრივის პიკი“ და შეზრდილი ბიბილოები).

გენეალოგიური ანალიზი განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია, როცა საქმე ეხება ინვალიდობასთან დაკავშირებულ ნიშნებს, ან რომელიმე ლეთალურ მემკვიდრულ დაავადებას და არა თმის ხაზის ან ბიბილოს ფორმის სრულიად „უწყინარ“ ნიშნებს. უნდა აღინიშნოს, რომ მემკვიდრული პათოლოგიების მიმართაც, რომლებიც მარტივი მენდელისეული ნიშნების მსგავსად მემკვიდრულობს, ისეთივე გენეალოგიური ანალიზის მეთოდებს იყენებენ.

რეცესიული მემკვიდრული დარღვევები

ცნობილია მრავალი გენეტიკური დარღვევა, რომელთა მემკვიდრეობა მარტივი რეცესიული ნიშნების მსგავსად ხდება. ეს დარღვევები ვარირებს სიმძიმის მიხედვით შედარებით სუსტიდან, როგორიცაა ალბინიზმი (პიგმენტაციის უქონლობა, რაც იწვევს ორგანიზმის მიდრეკილებას კანის კიბოს განვითარებისადმი, აგრეთვე უქმნის მხედველობასთან დაკავშირებულ პრობლემებს), სიცოცხლისთვის საშიშ ისეთ დაავადებამდე, როგორიცაა კისტური ფიბროზი.

როგორ ავხსნათ, რომ რეცესიული ალელებს შეუძლიათ, გამოიწვიონ აღნიშნული დაავადებები? გაიხსენეთ სპეციფიკური ფუნქციის ცილების მაკოდირებელი გენები. ალელი, რომელიც იწვევს გენეტიკურ დარღვევას, კოდირებს მრავლობითი ფუნქციის მფლობელ ცილას ან არაფერს. რეცესიული დაავადების შემთხვევაში ჰეტეროზიგოტები ფენოტიპურად ნორმალური არიან, რადგან ნორმალური ალელის ერთი ასლი პროდუცირებს საკმარისი ოდენობის სპეციფიკურ ცილას. ამრიგად, დარღვევა, რომელიც რეცესიულად მემკვიდრეობს, ვლინდება მხოლოდ ჰომოზიგოტურ ინდივიდებში, რომელთაც ორივე მშობლისგან მიიღეს თითო რეცესიული ალელი. ასეთ ინდივიდთა გენოტიპი შეგვიძლია გამოვსახოთ aa სიმბოლოებით, ნორმალური ფენოტიპის ინდივიდის გენოტიპი შეიძლება იყოს AA ან Aa. მიუხედავად იმისა, რომ ფენოტიპურად ნორმალური არიან, ჰეტეროზიგოტებს (Aa) შეუძლიათ გადასცენ შთამომავლებს რეცესიული ალელი, რის გამოც მათ ალელის **მატარებლებს** უწოდებენ.

რეცესიული დარღვევების მქონე ინდივიდთა უმეტესობის მშობლები დარღვევების მატარებლები არიან, თუმცა თვითონ ნორმალური ფენოტიპი აქვთ. დარღვევის ნიშნის მფლობელთა შეუღლება შესაბამისობაშია მენდელისეული F_1 თაობის მონოჰიბრიდულ შეჯვარებასთან (Aa X Aa); F_2 თაობაში მოსალოდნელია დათიშვა გენოტიპური თანაფარდობით 1AA:2Aa:1aa. ამრიგად, თითოეულ ბავშვს აქვს 1/4 ალბათობა იმისა, რომ მშობლებისგან მემკვიდრეობით მიიღოს რეცესიული ალელის ორმაგი დოზა და დაავადებული აღმოჩნდეს. გენოტიპური თანაფარდობიდან ისიც ჩანს, რომ ნორმალური ფენოტიპის მქონე სამი ბავშვიდან (ერთი AA + ორი Aa) ორი, სავარაუდოდ, ჰეტეროზიგოტი მატარებელი იქნება (ალბათობა – 2/3). რეცესიული ჰომოზიგოტი შეიძლება დაიბადოს Aa X aa და aa X aa შეუღლების შედეგადაც, მაგრამ თუ დაავადების ლეთალური შედეგი რეპროდუქციულ ასაკამდე ვლინდება, ან თუ ის იწვევს სტერილობას, მაშინ aa ინდივიდები ვერ გამრავლდებიან. მაშინაც კი, როდესაც რეცესიულ ჰომოზიგოტებს აქვთ გამრავლების უნარი, პოპულაციაში მათი წილი მაინც მნიშვნელოვნად ნაკლებია ჰეტეროზიგოტ ალელის მატარებლებთან შედარებით (ამის მიზეზებზე 23-ე თავში ვისაუბრებთ).

ადამიანთა სხვადასხვა ჯგუფებში გენეტიკურ დარღვევათა განაწილება ძირითადად არათანაბარზომიერია. მაგალითად, თეი-საქსის დაავადების გავრცელების არეალი არაპროპორციულად მაღალია აშკენაზის ებრაელებში. ამ ებრაელთა წინაპრები ცენტრალურ ევროპაში სახლობდნენ. თეი-საქსის დაავადება ფიქსირდება 3600 ახალშობილიდან ერთში. ეს მაჩვენებელი თითქმის 100-ჯერ მაღალია ხმელთაშუა ზღვისპირეთის ებრალების ან არაებრაელ მოსახლეობის შესაბამის მაჩვენებლებთან შედარებით. ასეთი არათანაბარი განაწილების მიზეზი დაბალგანვითარებული ტექნოლოგიების ხანაში მსოფლიო ხალხების განსხვავებული გენეტიკური ისტორია გახლავთ. იმ პერიოდში მსოფლიოს მოსახლეობა უფრო მეტად იმყოფებოდა გეოგრაფიული (და აქედან გამომდინარე, გენეტიკური) იზოლაციის პირობებში. ამჯერად ჩვენ განვიხილავთ ორ რეცესიულ მემკვიდრულ დაავადებას, რომლებიც ასევე ადამიანთა გარკვეულ ჯგუფებში პრევალირებენ.

კისტური ფიბროზი

ამერიკის შეერთებულ შტატებში ყველაზე უფრო გავრცელებული ლეთალური გენეტიკური დაავადება **კისტური ფიბროზია**, რომელიც ევროპული წარმოშობის ამერიკელებში ყოველ 2500-ე ადამიანში ვლინდება, მაშინ, როდესაც ის საკმაოდ იშვიათია მოსახლეობის დანარჩენ ნაწილში. ევროპული წარმოშობის ამერიკელებში 25-დან ერთი (4%) კისტური ფიბროზის გამომწვევი ალელის მფლობელია. ამ გენის ნორმალური ალელი კოდირებს მემბრანულ ცილას, რომელიც მონაწილეობს გარკვეულ უჯრედებს შორის, აგრეთვე უჯრედგარე სითხიდან უჯრედში ქლორის იონების ტრანსპორტში.

ბავშვებში, რომლებმაც მშობლებისგან მემკვიდრეობით მიიღეს კისტური ფიბროზის გამომწვევი ორი რეცესიული ალელი, პლაზმურ მემბრანაში ქლორის იონის სატრანსპორტო არხები დეფექტურია ან საერთოდ არ გვხვდება. ამ დარღვევის შედეგად, უჯრედის გარეთ გროვდება ქლორის უკიდურესად მაღალი კონცენტრაცია, წარმოიქმნება ლორწო, რომელიც უჯრედთა ნაწილს ლორწოვან საფარველში ხვევს და ნორმალურთან შედარებით მეტ წებოვნებას ანიჭებს. ლორწო გროვდება პანკრეასის ჯირკვალში, ფილტვებში, მომნელებელ ტრაქტში და სხვა ორგანოებში, რაც თავის მხრივ, იწვევს მრავლობით (პლეიოტროპულ) დარღვევებს, მათ შორის ნაწლავებიდან საკვების შესუსტებულ ადსორბციას, ქრონიკულ ბრონქიტს, ფაღარათიანობას, ბაქტერიული ინფექციების რეციდივებს. უკანასკნელი პერიოდის გამოკვლევებმა აჩვენა, რომ უჯრედგარე ქლორიდი ხელს უშლის აგრეთვე სხეულის ზოგიერთი უჯრედის მიერ ბუნებრივი ანტიბიოტიკის გამომუშავებას. როდესაც იმუნიტეტში მონაწილე უჯრედები „საშველად“ მოემართებიან, მათი ნარჩენებიც ლორწოს ემატება და იქმნება შეკრული ციკლი.

თუ არ მოხდება დაავადებულ ბავშვთა მკურნალობა, ისინი ხუთ წლამდე ასაკში დაიღუპებიან. მკურნალობა გულისხმობს მკერდის ფრთხილ მასაჟს დახშული სასუნთქი გზების ლორწოსგან გათავისუფლების მიზნით, ანტიბიოტიკების ყოველდღიურ მიღებას ინფექციებისგან თავდასაცავად და სიცოცხლის გასახანგრძლივებისკენ მიმართულ სხვა პრევენციულ ღონისძიებებს. ამერიკის შეერთებულ შტატებში დაავადებულთა ნახევარი დღეს უკვე 20, ზოგჯერ კი 30 წლის ასაკსაც აღწევს.

ნამგლისებრუჯრედიანი დაავადება

ნამგლისებრუჯრედიანი დაავადება აფრიკული წარმომავლობის მოსახლეობაში ყველაზე უფრო გავრცელებული დაავადებაა, რომელიც გვხვდება შავკანიანი ამერიკელების 400

წარმომადგენლიდან ერთში. ნამგლისებრუჯრედიან დაავადებას იწვევს სისხლის წითელი უჯრედების ცილა ჰემოგლობინში ერთი ამინომჟავის მეორით ჩანაცვლება. როდესაც დაავადებული ინდივიდის სისხლში მცირდება ჟანგბადის დონე (მაგალითად, ზღვის დონიდან მაღალ სიმაღლეზე, ან რაიმე ფიზიკური სტრესის პირობებში), ხდება დეფექტური ჰემოგლობინის მოლეკულების აგრეგაცია, ისინი იღებენ ჩხირისებურ ფორმას და იწვევენ ერითროციტების დეფორმაციას, ანიჭებენ რა მათ ნამგლის ფორმას **(იხ. სურათი 5.21)**.

ნამგლისებური ფორმის უჯრედები შეიძლება დაეცოს წვრილ სისხლძარღვებში, რაც ხშირად იწვევს ავადმყოფობის სხვა სიმპტომების გამოვლენასაც, მაგალითად, ფიზიკურ სისუსტეს, ტკივილს, ორგანოთა დაზიანებას და პარალიზებასაც კი. ნამგლისებრუჯრედიანი დაავადების გამომწვევი ალელის ორმაგი დოზის მრავლობითი ეფექტი პლეიოტროპიის კიდევ ერთი მაგალითია. სისხლის რეგულარული გადასხმების გზით შეიძლება დაავადებული ბავშვების დაცვა თავის ტვინის დაზიანებისგან, ხოლო ახალი სამკურნალო პრეპარატებით შესაძლებელია სხვა პრობლემების პრევენცია და მკურნალობაც, თუმცა დაავადებისგან განკურნება არ ხდება.

მიუხედავად იმისა, რომ ნამგლისებრუჯრედიანი დაავადების სრულად გამოვლენისთვის აუცილებელია დაავადების გამომწვევი ორი ალელის არსებობა, ფენოტიპზე გავლენას ახდენს ერთი ალელის მატარებლობაც. ამრიგად, ორგანიზმის დონეზე, ნორმალური ალელი არასრულად დომინირებს ნამგლისებრუჯრედიან ალელზე. ჰეტეროზიგოტები, ჩვეულებრივ, ჯანმრთელები არიან, მაგრამ შესაძლოა გამოუვლინდეთ დაავადების ზოგიერთი ნამგლისებრუჯრედიანი სიმპტომი ხანგრძლივი დროის განმავლობაში სისხლში ჟანგბადის დაქვეითებული შემცველობის პირობებში. მოლეკულურ დონეზე, ეს ორი ალელი კოდომინანტურია და ჰეტეროზიგოტებში წარმოებს როგორც ნორმალური, ისე დეფექტური (ნამგლისებრუჯრედიანი) ჰემოგლობინის სინთეზი.

ყოველი ათი აფრიკული წარმოშობის ამერიკელიდან თითქმის ცხრას აქვს ნამგლისებრუჯრედიანი დაავადების ნიშნები. მათ შორის უჩვეულოდ მაღალია დაავადების გამომწვევი ალელის მიხედვით ჰეტეროზიგოტი ინდივიდების სიხშირე. ამ ფაქტის ერთ-ერთი ახსნა იმაში მდგომარეობს, რომ ნამგლისებრუჯრედიანი ალელის ერთი ასლის არსებობა ორგანიზმს ანიჭებს მდგრადობას მალარიის მიმართ, ამცირებს შეტევების სიმძიმეს, განსაკუთრებით მცირეწლოვან ბავშვებში. მალარიას? პარაზიტი სასიცოცხლო ციკლის ნახევარს ადამიანის ერითროციტებში ატარებს **(იხ. სურათი 28.11)** და ნამგლისებრუჯრედული ჰემოგლობინის თუნდაც განახევრებული რაოდენობა პარაზიტის შემცველობის შემცირებას და, მაშასადამე, მალარიის სიმპტომების შესუსტებას იწვევს.

ამრიგად, ტროპიკულ აფრიკაში, სადაც გავრცელებულია მალარიის გამომწვევი პარაზიტი, ნამგლისებრუჯრედული ალელი ერთსა და იმავე დროს არის სასიკეთოც და დამღუპველიც. აფრიკული წარმოშობის ამერიკელებში ნამგლისებრუჯრედული ნიშნების მაღალი სიხშირე მათი აფრიკული წარმომავლობის ერთგვარი ნაკვალევია.

ახლონათესაური ქორწინებები

როდესაც დაავადების გამომწვევი რეცესიული ალელი პოპულაციაში იშვიათია, ერთი და იგივე საზიანო ალელის მფლობელი ინდივიდების დაქორწინება ნაკლებად მოსალოდნელია — ამის ალბათობა დაბალია. მაგრამ თუკი მამაკაცი და ქალი ერთმანეთის ახლო ნათესავები არიან (მაგალითად, და-ძმა, ან პირველი რიგის ბიძაშვილ-მამიდაშვილი), მაშინ შთამომავლებზე რეცესიული ნიშნის გადაცემის ალბათობა ძლიერ იზრდება. ამას „სისხლის აღრევას“ უწოდებენ და ასეთ კავშირებს საგვარტომო ნუსხაში ორმაგი ხაზით აღნიშნავენ. არამონათესავე ადამიანებთან შედარებით, საერთო ახლო წინაპრის ჩამომავალ ადამიანებში ალბათობა იმისა, რომ ისინი ერთსა და იმავე რეცესიულ ალელებს ატარებენ, მეტია. შესაბამისად, გაცილებით მაღალია იმის ალბათობა, რომ ახლონათესაურ ქორწინებათა შედეგად დაბადებული ბავშვები რეცესიული ჰომოზიგოტური (მათ შორის, საზიანო) ნიშნების მატარებლები აღმოჩნდებიან. ამის მაგალითები მრავლად გვხვდება შინაურ ცხოველებსა და ზოოპარკის ინბრედულ ბინადრებში.

ახლონათესაური ქორწინების შემთხვევაში მემკვიდრული დაავადებების გამოვლენის რისკის ზრდის შესახებ გენეტიკოსებს შორის აზრთა სხვადასხვაობაა. ბევრი საზიანო ალელის ეფექტი იმდენად მძიმეა, რომ ის იწვევს ჩანასახის სპონტანურ აბორტს დაბადებამდე დიდი ხნით ადრე. დღესდღეობით საზოგადოების დიდ ნაწილში ახლონათესაური ქორწინებები აკრძალული ან ტაბუდადებულია. ამ აკრძალვებს შესაძლოა ამყარებდეს ემპირიული დაკვირვებებიც, რომელთა მიხედვით მკვდრადშობადობის და თანდაყოლილი დეფექტების სიხშირე განსაკუთრებით მაღალია ახლო მონათესავე მშობლების შემთხვევაში. ახლონათესაური ქორწინებების ამკრძალავ კანონებზე და ტრადიციების ჩამოყალიბებაზე სოციალურ-ეკონომიკური ფაქტორებიც მოქმედებენ.

დომინანტური მემკვიდრული დარღვევები

მიუხედავად იმისა, რომ მრავალი საზიანო ალელი რეცესიულია, ადამიანში რიგი დაავადებები სწორედ დომინანტური ალელებით გამოიწვევა. ამის მაგალითია *აქონდროპლაზია*, ჯუჯობის ერთ-ერთი ფორმა, რომელიც 25000 ინდივიდიდან ერთში გვხვდება. ჰეტეროზიგოტებს აქვთ ჯუჯას ფენოტიპი **(სურათი 14.15)**. ამრიგად, ყველა ის ადამიანი, რომელიც არ არის აქონდროპლაზიური ჯუჯა (მსოფლიო მოსახლეობის 99,9%), ჰომოზიგოტია რეცესიული ალელის მიხედვით. ხელის და ფეხის მტევნებზე მრავალთითიანობის მსგავსად, რაზეც ზემოთ ვსაუბრობდით, აქონდროპლაზიაც ის ნიშანია, რომლის რეცესიული ალელი შესაბამის დომინანტურ ალელთან შედარებით უფრო ფართოდაა გავრცელებული.

ლეთალური დაავადების გამომწვევი დომონანტური ალელები გაცილებით იშვიათია, ვიდრე ასეთივე ეფექტის მქონე რეცესიული ალელები. ყველა ასეთი ლეთალური ალელი სპერმატოზოიდში ან კვერცხუჯრედში მომხდარი მუტაციის (დნმ-ში მომხდარი ცვლილების) შედეგად ჩნდება. სავარაუდოდ, ასეთი მუტაციების სიხშირე არ არის დამოკიდებული იმაზე, დომინანტურია თუ რეცესიული მუტანტური ალელი; მაგრამ, თუ ლეთა-



▲ *სურათი 14.15* ***აქონდროპლაზია.*** *მსახიობ დევიდ რაპოპორტს ჰქონდა აქონდროპლაზია, ჯუჯობის ერთ-ერთი ფორმა, რომელსაც იწვევს დომინანტური ალელი.*

ლური დომინანტური ალელი იწვევს ბავშვის სიკვდილს მანამდე, სანამ ის მომწიფდება და მიაღწევს რეპროდუქციულ ასაკს, მაშინ მუტანტური ალელი ვერ გადაეცემა შემდგომ თაობებს. ამის საპირისპიროდ, ლეთალური რეცესიული ალელი შეიძლება თაობიდან თაობას გადაეცეს ჰეტეროზიგოტული მატარებლების მეშვეობით, რომელთაც ნორმალური ფენოტიპი აქვთ. ასეთი ალელის მფლობელები მრავლდებიან და გადასცემენ რეცესიულ ალელს ახალ თაობას. ლეთალური დაავადება მხოლოდ რეცესიულ ჰომოზიგოტებს უვითარდებათ.

ლეთალური დომინანტური ალელი მხოლოდ იმ შემთხვევაში „გადაურჩება“ ელიმინაციას, თუ მისი ლეთალური ეფექტი შედარებით გვიან ასაკში ვლინდება. ასეთ შემთხვევაში, დაავადების სიმპტომების გამოვლენის დროისთვის ინდივიდებს შესაძლოა უკვე გადაცემული ჰქონდეთ შვილებისთვის ლეთალური ალელი. მაგალითად, **ჰანტინგტონის დაავადებას,** ნერვული სისტემის დეგენერაციულ დაავადებას იწვევს ლეთალური დომინანტური ალელი, რომელსაც 35-45 წლის ასაკამდე არ გააჩნია გამოხატული ფენოტიპური ეფექტი. მას შემდეგ, რაც დაიწყება დარღვევები ნერვულ სისტემაში, პროცესი შეუქცევადი და ყოველთვის ფატალურია. ნებისმიერ ბავშვს, რომელსაც ჰყავს ჰანტინგტონის დაავადების ალელის მატარებელი მშობელი, იმყოფება 50%-იანი რისკის ქვეშ, რომ მემკვიდრეობით მიიღებს ალელს და ავადმყოფობას. (შეუღლება შეიძლება გამოვსახოთ სიმბოლოებით Aa X aa, სადაც ჰანტინგტონის დაავადების გამომწვევი დომინანტური ალელია). ამერიკის შეერთებულ შტატებში ამ დამღუპველი დაავადების სიხშირეა 1 : 10000 მოსახლეზე.

უკანასკნელ დრომდე სიმპტომების გამოჩენა რჩებოდა ერთადერთ ნიშნად იმისა, რომ ინდივიდს მემკვიდრეობით მიღებული ჰქონდა ჰანტინგტონის ალელი. გააანალიზეს რა დაავადების მაღალი სიხშირის მქონე ერთ-ერთი დიდი ოჯახის წევრთა დნმ-ის სინჯები, გენეტიკოსებმა შეძლეს ჰანტინგტონის ალელის ლოკუსის იდენტიფიკაცია, რომელიც მე-4 ქრომოსომის ბოლოში აღმოჩნდა **(სურათი 14.16).** ამ ფაქტმა ხელი შეუწყო სადიაგნოსტიკო ტესტის შემუშავებას, რითაც განისაზღვრება ინდივიდის გენომში ჰანტინგტონის ალელის არსებობა (მეთოდებზე, რომლებმაც შესაძლებელი გახადეს ასეთი ტესტირების ჩატარება, მე-20 თავში ვისაუბრებთ). მათთვის, ვისაც აქვთ ჰანტინგტონის დაავადების ოჯახური ისტორია, გადაწყვეტილების მიღება – ჩაიტაროთ ასეთი ტესტირება – მტანჯველი დილემაა: რა ვითარებაში შეიძლება ჯანმრთელმა ადამიანმა მოინდომოს იმის გაგება, რომ მას მემკვიდრეობით აქვს მიღებული ფატალური და ჯერ უკურნებელი ავადმყოფობა. ოჯახის შექმნის გადაწყვეტილების მიღებამდე, ზოგიერთ ადამიანს შეიძლება გაუჩნდეს დაავადების მატარებლობაზე შემოწმების სურვილი.

მულტიფაქტორული დარღვევები

აქამდე განხილულ მემკვიდრულ პათოლოგიებს ზოგჯერ ისეთ დარღვევებად მიიჩნევენ, რომლებიც მარტივი მენდელისეული წესით მემკვიდრეობენ (მათ მენდელისეულ დარღვევებს უწოდებენ). ასეთი მოსაზრება ეფუძნება იმ ფაქტს, რომ აღნიშნულ დაავადებებს იწვევს ერთი ლოკუსის ერთი ან ორივე ალელი. ზემოთ განხილული დარღვევებისგან განსხვავებით, გაცილებით უფრო გავრცელებულია მულტიფაქტორული, გენეტიკური კომპონენტისა და გარემოს მონაწილეობით წარმართული დაავადებები. მრავალ ადამიანს აქვს წინასწარგანწყობა დაავადებების მიმართ, რომლებსაც მულტიფაქტორული საფუძველი აქვთ. გულის დაავადება, დიაბეტი, კიბო, ალკოჰოლიზმი, გონებრივი აშლილობის ზოგიერთი ფორმა, მათ შორის, შიზოფრენია და მანიაკალურ-დეპრესიული სინდრომი, აგრეთვე სხვა ტიპის დაავადებები ერთიანდება მულტიფაქტორულ პათოლოგიათა ქვეშ.

ხშირ შემთხვევაში მემკვიდრული გენეტიკური კომპონენტი პოლიგენურია. მაგალითად, მრავალი გენი მოქმედებს გულსისხლძარღვთა მდგომარეობაზე და ისინი ბევრ ჩვენთაგანს შედარებით მეტად წინასწარგანწყობილს ხდის გულის შეტევებისა და ინფარქტის მიმართ. ამასთან, ჩვენი ცხოვრების წესის ზეგავ-



▲ *სურათი 14.16* ***მრავალწევრიანი ოჯახი – კვლევის საუცხოო საშუალება ადამიანის გენეტიკაში.*** *ამ სურათზე ნენსი ვექსლერი, კოლუმბიის უნივერსიტეტისა და მემკვიდრულ დაავადებათა კვლევის ორგანიზაციის წარმომადგენელი, იკვლევს უზარმაზარ საგვარტომო ნუსხას, რომელიც ერთ-ერთ ოჯახს ეკუთვნის ვენესუელადან. იგი აკვირდება ჰანტინგტონის დაავადების მემკვიდრულობის სურათს რამდენიმე თაობაში. ოჯახის გამოკვლევა, რომელიც აერთიანებს კლასიკურ, მენდელისეულ ანალიზსა და მოლეკულური ბიოლოგიის კვლევის მეთოდებს, საშუალებას აძლევს მეცნიერებს, განავითარონ ტესტები ჰანტინგტონის დაავადების განმსაზღვრელი დომინანტური ალელის გამოსავლენად, ისეთი დეტექციის საშუალებების შესამუშავებლად, რაც საშუალებას იძლევა დადგინდეს ალელის მატარებლობა ჯერ კიდევ დაავადების სიმპტომების გამოვლენამდე. დოქტ. ვექსლერის დედა ჰანტინგტონის დაავადებით გარდაიცვალა და ამდენად, მას აქვს 50%-იანი რისკი იმისა, რომ ატარებდეს დომინანტურ ალელს, თუმცა ამჟამად არა აქვს დაავადების არანაირი სიმპტომი.*

ლენა გულსისხლძარღვთა და სხვა მულტიფაქტორულ დაავადებებზე უაღრესად ძლიერია. ვარჯიში, რაციონალური დიეტა, უარის თქმა თამბაქოს წევაზე და სტრესული სიტუაციების მართვის უნარი – ყოველივე ეს ამცირებს გულის დაავადების და ზოგიერთი სახის კიბოს განვითარების რისკს.

ამჟამად ძალზე ცოტა რამაა ცნობილი იმის შესახებ, თუ როგორია გენეტიკური ფაქტორების როლი მულტიფაქტორული დაავადებების გამოწვევაში. საუკეთესო სტრატეგია საზოგადოების ჯანმრთელობის დაცვის საქმეში, ადამიანებისთვის ისეთი ცოდნის მიწოდებაა, რომელიც ასახავს გარემო ფაქტორების მნიშვნელობას და ხელს უწყობს ცხოვრების ჯანსაღი წესის დანერგვას.

გენეტიკური ტესტირება და კონსულტირება

მარტივი მენდელისეული დარღვევების მიმართ პრევენციული მიდგომა შესაძლებელია იმ შემთხვევაში, თუ გარკვეული გენეტიკური დაავადების რისკის არსებობა ცნობილი ხდება ბავშვის ჩასახვამდე ან ორსულობის ადრეულ პერიოდშივე. ბევრ კლინიკას ჰყავს გენეტიკოსი-კონსულტანტები, რომელთაც შეუძლიათ მომავალ მშობლებს მიაწოდონ ინფორმაცია სპეციფიკური დაავადების ოჯახური ისტორიის შესახებ.

კონსულტირება, რომელიც მენდელისეულ გენეტიკას და ალბათობის კანონებს ეფუძნება

წარმოვიდგინოთ ცოლქმრული წყვილი, ჯონი და კეროლი, ორივე მათგანს ძმა ერთი და იგივე რეცესიული ლეთალური დაავადებით დაეღუპა. სანამ მათი პირველი შვილი ჩაისახებოდა, ჯონმა და კეროლმა მიაკითხეს გენეტიკურ კონსულტაციას, რათა განესაზღვრათ მომავალი შვილისთვის ავადმყოფობის რისკის ხარისხი. მათი ძმების შესახებ არსებული ინფორმაციიდან ჩვენ ვხვდებით, რომ ჯონის ორივე მშობელი და კეროლის ორივე მშობელი უნდა ყოფილიყვნენ რეცესიული ალელის მატარებლები. ამრიგად, ჯონიც და კეროლიც დაიბადნენ Aa X Aa შეუღლების შედეგად, სადაც a ალელი შეესაბამება დაავადების გამომწვევ ალელს. ისიც ვიცით, რომ ჯონი და კეროლი არ არიან რეცესიული ჰომოზიგოტი (aa), ვინაიდან ორივე მათგანი ჯანმრთელია. ამრიგად, მათი გენოტიპია AA ან Aa.

Aa X Aa გენოტიპების შეუღლების შედეგად გენოტიპური დათიშვა იქნება 1AA : 2 Aa : 1aa. შესაბამისად, კეროლსა და ჯონს აქვთ 2/3 ალბათობა იმისა, რომ არიან დაავადების ალელის მატარებლები (Aa). გამრავლების წესის თანახმად, ჯამური ალბათობა იმისა, რომ მათი პირმშო იქნება დაავადებული, არის 2/3 (ჯონის მიერ დაავადების ალელის მატარებლობის ალბათობა) გამრავლებული 2/3-ზე (კეროლის მიერ დაავადების ალელის მატარებლობის ალბათობაზე) და გამრავლებული 1/4-ზე (ალბათობაზე, რომ დაავადების ალელის ორ მატარებელს ეყოლება ავადმყოფი ბავშვი). ეს სიდიდე ტოლი იქნება 1/9-ის.

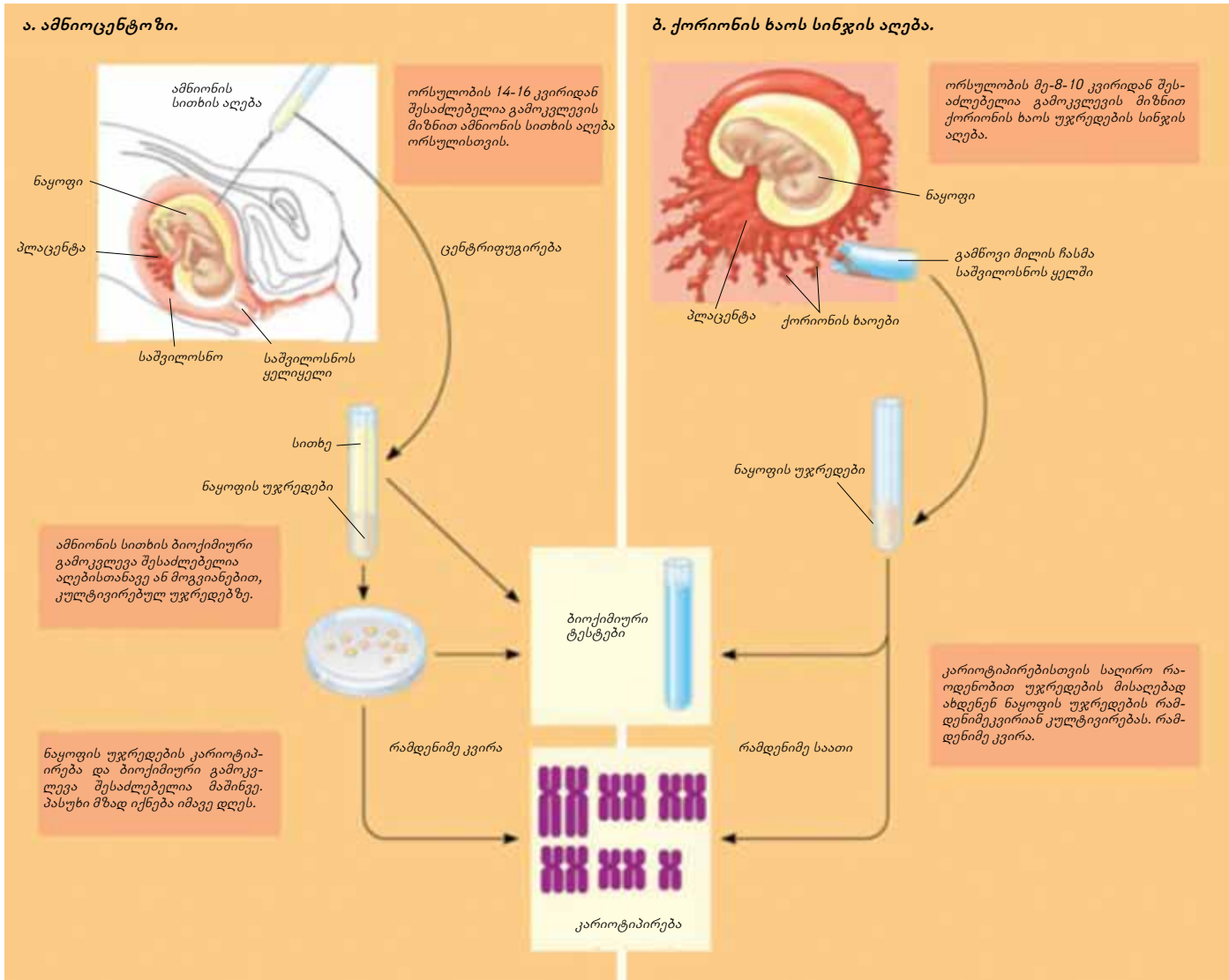
დავუშვათ, რომ კეროლმა და ჯონმა, ყველაფრის მიუხედავად, გადაწყვიტეს იყოლიონ შვილი, მაშინ არსებობს 8/9 ალბათობა იმისა, რომ ბავშვი არ იქნება დაავადებული. თუ იგი ავადმყოფი დაიბადებოდა, ეს იქნება დადასტურება ეჭვისა, რომ კეროლიც და ჯონიც ნამდვილად არიან დაავადების ალელის მატარებლები (Aa გენოტიპით). თუ ორივე, ჯონიც და კეროლიც, არიან ალელის მატარებლები, მაშინ არსებობს 1/4-იანი რისკი იმისა, რომ ამ წყვილის შთამომავლებში რომელიმე ბავშვი იქნება დაავადებული.

როდესაც ჩვენ ვიყენებთ მენდელისეულ კანონებს შეუღლების შედეგების განსაზღვრის მიზნით, მნიშვნელოვანია გვახსოვდეს, რომ თითოეული ბავშვის დაავადება დამოუკიდებელი შემთხვევაა იმ გაგებით, რომ მისი გენოტიპი არ განიცდის დაძმათა განოტიპების მხრიდან რაიმე გავლენას. წარმოვიდგინოთ, რომ კეროლსა და ჯონს ჰყავთ კიდევ სამი შვილი და სამივე დაავადებულია. ასეთი შემთხვევის ხდომილების ალბათობა არის ერთი 64-დან (1/4X1/4X14). სამი ავადმყოფი ბავშვის დაბადების შემდეგაც კი, მომდევნო ბავშვისთვის დაავადების ალბათობა მაინც 1/4 რჩება.

ალელის მატარებელთა საიდენტიფიკაციო ტესტები

ვინაიდან რეცესიული დაავადების მქონე ბავშვთა უმეტესობა ჯანმრთელ (ნორმალური ფენოტიპის) მშობლებს უჩნდებათ, ამიტომ გენეტიკური რისკის უფრო ზუსტი განსაზღვრისთვის მნიშვნელოვანია დადგინდეს, არიან თუ არა ბავშვის მშობლები რეცესიული ალელის ჰეტეროზიგოტი მატარებლები. მრავალი მემკვიდრული დაავადებისთვის შესაძლებელია ისეთი ტესტირების ჩატარება, რომელიც საშუალებას იძლევა, ერთმანეთისგან განვასხვავოთ ნორმალური ფენოტიპის მქონე დომინანტი ჰომოზიგოტები და ჰეტეროზიგოტული ინდივიდები. ამჟამად უკვე შემუშავებულია ტესტები, რომლებიც საშუალებას იძლევა, გამოვავლინოთ ალელების მატარებლობა თეი-საქსის და ნაგლისებრუჯრედიანი დაავადებებისთვის, აგრეთვე კისტური ფიბროზის ყველაზე გავრცელებული ფორმისთვის.

ალელის მატარებლობის გამოსავლენი აღნიშნული ტესტები საშუალებას აძლევს გენეტიკური დარღვევის ოჯახური ისტორიის მქონე ადამიანებს იყვნენ სათანადოდ ინფორმირებულნი ავადმყოფი შვილის ყოლის რისკ-ფაქტორთან დაკავშირებით. მაგრამ გენეტიკური სკრინინგის ახალი მეთოდები სხვა პრობლემებს წარმოშობს: კონფიდენციალობის დარღვევის შემთხვევაში, ხომ არ გახდებიან ალელის მატარებლები „დაღდასმულები"? ხომ არ ეტყვიან მათ უარს ჯანმრთელობის ან სიცოცხლის დაზღვევაზე, მიუხედავად იმისა, რომ თავად ისინი ჯანმრთელები არიან? ხომ არ გაათანაბრებენ არასწორად ინფორმირებული დამქირავებლები „ალელის მატარებლობას" ავადმყოფობასთან?! იქნება თუ არა სათანადო გენეტიკური კონსულტაციების მიღება ხელმისაწვდომი, რათა ყველამ შეძლოს საკუთარი ტესტის შედეგების გაგება?! ბიოტექნოლოგიური სიახლეები ადამიანებს მდგომარეობის შესამსუბუქებლად მრავალ საშუალებას სთავაზობს, მაგრამ მხოლოდ მას შემდეგ, რაც გადაწყდება ძირითადი ეთიკური საკითხები. ადამიანის გენეტიკაში წარმოშობილმა არა ერთმა დილემამ გვიკარნახა, კიდევ ერთხელ, სხვა ჭრილში განგვეხილა წინამდებარე წიგნში წარმოდგენილი თემა: ბიოლოგიის სოციალური გამოყენების გრანდიოზული მასშტაბები.



▲ *სურათი 14.17* ***ნაყოფის გამოკვლევა გენეტიკური დარღვევის მატარებლობაზე.*** *ბიოქიმიური ტესტებით შესაძლებელია ისეთი ნივთიერებების დეტექცია, რაც გარკვეულ პათოლოგიებს უკავშირდება. აქ გამოსახული კარიოტიპიდან ჩანს, რომ ნაყოფს აქვს ნორმალური რაოდენობისა და სტრუქტურის ქრომოსომები*

ნაყოფის ტესტირება

დავუშვათ, ცოლ-ქმარმა შეიტყო, რომ ორივენი არიან თეი-საქსის ალელის მატარებლები, მაგრამ მათ მაინც გადაწყვიტეს, იყოლიონ შვილი. **ამნიოცენტოზის** მეთოდთან დაკავშირებულ ტესტებს, რომელიც ორსულობის მე-14 – მე-16 კვირას ტარდება, შეუძლია განსაზღვროს, აქვს თუ არა ნაყოფს თეი-საქსის დაავადება **(სურათი 14.17ა)**. ამ პროცედურის ჩასატარებლად ექიმი ნემსით შედის საშვილოსნოში და იღებს 10 მილილიტრამდე სანაყოფე სითხეს. ზოგიერთი გენეტიკური დარღვევის დეტექცია შესაძლებელია ამნიონის სითხეში გარკვეულ ქიმიურ ნაერთთა განსაზღვრის საფუძველზე. სხვა დარღვევებზე, მათ შორის თეი-საქსის დაავადებაზე ტესტირება კი ტარდება ლაბორატორიაში გამოზრდილ უჯრედებზე, ამნიონის სითხეში არსებული ნაყოფის უჯრედების დაყოფით მიღებულ შვილეულ უჯრედებზე. ეს უჯრედები შეიძლება გამოყენებულ იქნას აგრეთვე კარიოტიპირებისთვის ზოგიერთი ქრომოსომული დარღვევის საიდენტიფიკაციოდ **(იხ. სურათი 13.3)**.

ალტერნატიული მეთოდია **ქორიონის ხაოს სინჯის აღების** მეთოდი, რომლის დროსაც ექიმს საშვილოსნოს ყელიდან საშვილოსნოში შეჰყავს წვრილი მილი და გამოტუმბავს პლაცენტის ქსოვილის მცირე ზომის სინჯს. პლაცენტა ის ორგანოა, რომელიც ახდენს ნივთიერებების ურთიერთგაცვლას დედასა და ნაყოფს შორის: აწვდის ნაყოფს საკვებს და გამოაქვს ნარჩენი პროდუქტები **(სურათი 14.17 ბ)**.

პლაცენტის ქორიონის ხაოს უჯრედები ნაყოფს ეკუთვნის და ისეთივე გენოტიპი აქვს, როგორიც ჩანასახს. აღნიშნული

უჯრედები სწრაფად პროლიფერირებენ და, ამდენად, მალევე შეიძლება მათი კარიოტიპირება. ანალიზის ამ სწრაფ მეთოდს გარკვეული უპირატესობა აქვს ამნიოცენტოზთან შედარებით, რომლის დროსაც უჯრედები კარიოტიპირებამდე რამდენიმე კვირიან ინკუბირებას საჭიროებენ. ქორიონის უჯრედების მეთოდს კიდევ ის უპირატესობა აქვს, რომ მისი ჩატარება ორსულობის უკვე მერვე-მეათე კვირას შეიძლება; მაგრამ ამ მეთოდის გამოყენება მოუხერხებელია, როცა ტესტური ანალიზისთვის საჭიროა ამნიონის სითხე და ამიტომ ამნიოცენტოზთან შედარებით ის ნაკლებად არის გავრცელებული. ბოლო დროს სამედიცინო დარგის მეცნიერებმა შეიმუშავეს დედის სისხლში გადასული ნაყოფის უჯრედების გამოყოფის მეთოდები. მიუხედავად იმისა, რომ ასეთი უჯრედები ძალზე მცირერიცხოვანია, ხერხდება მათი კულტივირება და შემდგომი გამოკვლევა.

ნაყოფის გამოსახულებაზე დაკვირვების მეთოდები, ექიმს შესაძლებლობას აძლევს, დააკვირდეს ნაყოფის ძირითად ანატომიურ ანომალიებს. ულტრაბგერითი გამოკვლევის დროს, რომელიც მარტივი არაინვაზიური პროცედურაა, ნაყოფის გამოსახულების მისაღებად იყენებენ ბგერით ტალღებს. ფეტოსკოპიის შემთხვევაში საშვილოსნოში შეჰყავთ ძალიან ვიწრო მილი, რომელზეც დამაგრებულია დასაკვირვებელი ლინზა და გამანათებელი.

ულტრაბგერითი გამოკვლევა როგორც დედისთვის, ისე ნაყოფისთვის არავითარ რისკთან არ არის დაკავშირებული. ამნიოცენტოზი და ფეტოსკოპია კი შემთხვევათა 1%-ში იწვევს გართულებებს, მაგალითად სისხლდენას დედის ორგანიზმში ან ზოგჯერ, ნაყოფის დაღუპვასაც კი. ამის გამო, აღნიშნულ მეთოდებს ძირითადად მაშინ მიმართავენ, როდესაც შედარებით მაღალია გენეტიკური დარღვევის ან რომელიმე თანდაყოლილი დეფექტის მოსალოდნელობის ხარისხი. თუ ნაყოფის ტესტები გამოავლენს რამე სერიოზულ დარღვევას, მშობლები მძიმე დილემის წინაშე დგებიან – მიიღონ გადაწყვეტილება ორსულობის შეწყვეტის თაობაზე, თუ განეწყონ და მოემზადონ გენეტიკური დეფექტის მქონე ბავშვის მოვლისთვის.

ახალშობილთა სკრინინგი

ზოგიერთი გენეტიკური დარღვევის დეტექცია ადვილია და ამჟამად ამერიკის შეერთებული შტატების მრავალ ჰოსპიტალში ასეთი ტიპის გამოკვლევები დაბადებისთანავე რუტინულად ტარდება მარტივი ტესტების გამოყენებით. საყოველთაო სკრინინგის ერთ-ერთი პროგრამა მოიცავს ფენილკეტონურიის გამოსავლენ მეთოდს. ფენილკეტონურია რეცესიული მემკვიდრული დარღვევაა, რომლის პოპულაციური სიხშირე შტატებში შეადგენს ერთ შემთხვევას 10000 – 15000 ახალშობილზე. აღნიშნული დარღვევის მქონე ბავშვების ორგანიზმში არ ხდება ამინომჟავა ფენილალანინის სათანადო დაშლა. ეს ნაერთი და მისგან წარმოქმნილი პროდუქტი – ფენილპირუვატი, შეიძლება დაგროვდეს სისხლში და მიაღწიოს ტოქსიკურობის ზღვარს; ეს კი, თავის მხრივ, იწვევს გონებრივ ჩამორჩენილობას; მაგრამ დეფექტის დაბადებისთანავე გამოვლენის შემთხვევაში, ფენილალანინის დაბალშემცველი სპეციალური დიეტა, ჩვეულებრივ, ბავშვის ნორმალურ განვითარებასა და გონებრივი ჩამორჩენილობის თავიდან აშორებას უზრუნველყოფს. სამწუხაროდ, დღესდღეობით ძალზე ცოტა გენეტიკური დარღვევის მკურნალობაა შესაძლებელი.

სერიოზული ხასიათის მემკვიდრულ პათოლოგიებზე ახალშობილისა და ნაყოფის სკრინინგი, ალელის მატარებელთა გამოსავლენი ტესტირების მეთოდები და გენეტიკური კონსულტაცია – თანამედროვე მედიცინის ყველა ეს საშუალება მემკვიდრულობის მენდელისეულ მოდელს ემყარება. ჩვენ სწორედ გრეგორ მენდელს უნდა ვუმადლოდეთ გენიალური მიგნებებისთვის, მისი „ელეგანტური“ რაოდენობრივი ანალიზის ექსპერიმენტული მეთოდისთვის, უნდა ვაღიაროთ მისი კონცეფცია „დისკრეტული“ მემკვიდრული ფაქტორების არსებობის შესახებ — „იდეა გენების შესახებ”, რომლებიც მარტივი ალბათობის კანონებით გადაეცემა შთამომავლობას. მენდელის ნაშრომის გამოქვეყნებიდან რამდენიმე ათწლეულის განმავლობაში, მე-20 საუკუნის დასაწყისამდე, ბიოლოგებმა ვერ შენიშნეს და მხედველობიდან გამორჩათ მისი აღმოჩენის უდიდესი მნიშვნელობა. შემდეგ თავში თქვენ შეიტყობთ, თუ როგორი ფიზიკური საფუძველი აქვს მენდელის კანონზომიერებებს, რაც სასქესო უჯრედთა ფორმირების პროცესში ქრომოსომების ქცევაში გამოიხატება. ვისაუბრებთ იმაზეც, თუ როგორი „კატალიზატორის“ როლი ითამაშა მენდელიზმისა და მემკვიდრეობის ქრომოსომული თეორიის სინთეზმა გენეტიკის განვითარების საქმეში.

კონცეფცია ტესტი 14.4

1. ბეტისა და ტომს, ორივეს ჰყავთ კისტური ფიბროზით დაავადებული ძმები, მაგრამ არც მათ და არც მშობლებს არ აქვთ დაავადების ნიშნები. გამოითვალეთ, როგორია ალბათობა იმისა, რომ თუ ეს წყვილი იყოლიებს შვილს, მათ ბავშვს ექნება კისტური ფიბროზი. როგორი იქნება ავადმყოფი ბავშვის დაბადების ალბათობა, თუ ტესტური გამოკვლევა გამოავლენს, რომ ტომი არის დაავადების ალელის მატარებელი, ბეტი კი – არა?
2. ჯონს დაბადებიდან, ორივე ფეხის ტერფზე აქვს ექვსექვსი თითი, ანუ აღენიშნება დომინანტური ნიშანი – პოლიდაქტილია. ზედმეტი თითი აქვს მის დედასაც და ხუთი და-ძმიდან ორს. მამას ტერფებზე თითების ნორმალური რაოდენობა აქვს. როგორია ჯონის გენოტიპი ამ ნიშნის მიხედვით? ახსენით თქვენი პასუხი. ნიშნის ალელების სიმბოლური აღნიშვნისთვის გამოიყენეთ D და d ასოები.

თავი 14 მენდელის შემოწმება

ძირითადი კონცეფციების შემოწმება

კონცეფცია 14.1

მენდელმა მემკვიდრეობის ორი კანონი მეცნიერული კვლევის მეთოდის საფუძველზე შეიმუშავა

- **მენდელის მიერ ექსპერიმენტული რაოდენობრივი კვლევის მეთოდის გამოყენება** მენდელმა ბაღის ბარდაზე 1860-იან წლებში ჩატარებული ექსპერიმენტების საფუძველზე ჩამოაყალიბა მემკვიდრეულობის თეორია. მან აჩვენა, რომ მშობლიური ფორმები შთამომავლობას გადასცემენ დისკრეტულ გენებს, რომლებიც თაობების მანძილზე ინარჩუნებენ ინდივიდუალობას.

- **დათიშვის კანონი** ამ კანონის მიხედვით, გენის ორი ალელი დაცალკევდება (სეგრეგირდება) გამეტათა ფორმირებისას ისე, რომ მამრობითი და მდედრობითი სასქესო უჯრედები თითოეული წყვილის მხოლოდ ერთ ალელს ატარებენ. მენდელმა ეს კანონი იმისთვის წამოაყენა, რათა აეხსნა 3 : 1 ფენოტიპური დათიშვა F_2 თაობაში, რომელიც მან მიიღო მონოჰიბრიდების თვითდამტვერვის გზით. მენდელის მოდელის თანახმად, გენებს აქვთ ალტერნატული ფორმები (ალელები) და ყოველი ორგანიზმი ცალკეული გენის თითო-თითო ალელს მემკვიდრეობით იღებს მშობლებისგან. თუ გენის ეს ორი ალელი განსხვავებულია, ერთი მათგანის (დომინანტური ალელის) ექსპრესია თრგუნავს მეორის (რეცესიული ალელის) ფენოტიპურ ეფექტს. ჰომოზიგოტურ ინდივიდებს მოცემული გენის იდენტური ალელები აქვს და წმინდა ხაზისანი არიან. ჰომოზიგოტ ინდივიდებს მოცემული გენის ორი განსხვავებული ალელი აქვთ.

აქტივობა: მონოჰიბრიდული შეჯვარება

- **დამოუკიდებლად განაწილების კანონი** ამ კანონის თანახმად, თითოეული წყვილი ალელი გამეტებში სხვა ალელური წყვილებისაგან დამოუკიდებლად გადადის. მენდელმა ივარაუდა ასეთი კანონზომიერების არსებობა მას შემდეგ, რაც ჩაატარა დიჰიბრიდული შეჯვარება ორი გენის მიხედვით ჰეტეროზიგოტულ მცენარეებში. ყოველი გენის ალელები სხვა გენთა ალელებისგან დამოუკიდებლად გადადიოდა გამეტებში. დიჰიბრიდული შეჯვარების შედეგად (F_2 თაობაში) მიიღებოდა ოთხი სახის ფენოტიპი 9:3:3:1 თანაფარდობით.

კონცეფცია 14.2

მენდელისეულ მემკვიდრეობას ალბათობის კანონები განაგებენ

- **მონოჰიბრიდულ შეჯვარებაში გამოყენებული გამრავლებისა და დაჯამების წესები** გამრავლების წესის მიხედვით, რთული, მრავალწევრიანი მოვლენის ალბათობა ცალკეულ დამოუკიდებელ მოვლენათა ალბათობების ნამრავლის ტოლია. დაჯამების წესის მიხედვით, ორი ან მეტი ურთიერთგამომრიცხავი მოვლენის ხდომილების ალბათობა გამოითვლება ცალკეული მოვლენის ხდომილების ალბათობათა დაჯამების გზით.

- **კომპლექსური გენეტიკური ამოცანების გადაწყვეტა ალბათობის კანონებით** დიჰიბრიდული ან პოლიჰიბრიდული შეჯვარება ორი ან მეტი დამოუკიდებელი და ერთდროულად მიმდინარე მონოჰიბრიდული შეჯვარებების ეკვივალენტურია. იმისთვის, რომ განვსაზღვროთ ამგვარი შეჯვარების შედეგად მიღებული თაობის გენოტიპები, თავდაპირველად, თითოეული ნიშანი უნდა განვიხილოთ ცალ-ცალკე და შემდეგ ინდივიდუალურ ალბათობათა მნიშვნელობები გადავამრავლოთ ერთმანეთზე.

კონცეფცია 14.3

მემკვიდრეობის სურათი სწორად გაცილებით რთულია, ვიდრე ამას მარტივი მენდელისეული გენეტიკა გულისხმობდა

- **მენდელისეული გენეტიკის განვრცობილი ვარიანტი ცალკეული გენისთვის** გენის ერთი ალელის სრული დომინირების შემთხვევაში, ჰეტეროზიგოტების ფენოტიპი ჰომოზიგოტი დომონანტის ფენოტიპის ანალოგიურია. თუ გენი კოდომინანტურია ორივე ალელის მიხედვით, ჰეტეზიგოტებში ორივე ფენოტიპი ექსპრესირდება. გენის ერთ-ერთი ალელის არასრული დომინირების შემთხვევაში, ჰეტროზიგოტის ფენოტიპი იქნება ორი ჰომოზიგოტური ფენოტიპის შუალედური გამოვლინება. ბევრი გენი არსებობს პოპულაციაში მრავლობითი (ორზე მეტი) ალელის სახით. პლეიოტროპია არის ერთეული გენების უნარი – იმოქმედონ ერთდროულად მრავალ ფენოტიპურ ნიშანზე.

აქტივობა: არასრული დომინირება

- **მენდელისეული გენეტიკის განვრცობილი ვარიანტი ორი ან მეტი გენისთვის** ეპისტაზის შემთხვევაში ერთი ლოკუსის ერთი გენი ცვლის მეორე ლოკუსის გენის ფენოტიპურ ექსპრესიას. პოლიგენური მემკვიდრეულობის შემთხვევაში, ორი ან მეტი გენი ერთ და იმავე ფენოტიპურ ნიშანზე მოქმედებს. მრავლობითი გენებით განსაზღვრული ნიშნები, ჩვეულებრივ, რაოდენობრივია, რაც ნიშნავს, რომ ისინი გამუდმებით განიცდიან ცვალებადობას.

- **ბუნება და აღზრდა: გარემოს გავლენა ფენოტიპზე** გენოტიპის ექსპრესიაზე გავლენას ახდენს გარემო. გარკვეული გენოტიპის შესაბამისი ფენოტიპის ცვალებადობის ფარგლებს რეაქციის ნორმას უწოდებენ. პოლიგენურ ნიშნებს, რომლებიც აგრეთვე განიცდიან გარემოს ზეგავლენას, მულტიფაქტორულ ნიშნებს უწოდებენ.
- **მემკვიდრეობასა და ცვალებადობაზე მენდელისეულ შეხედულებათა ინტეგრირება** ორგანიზმის ფენოტიპი მოიცავს მთელ ორგანიზმს – მის ფიზიკურ გარეგნობას, შინაგან ანატომიას, ფიზიოლოგიასა და ქცევას, მთლიანობაში ასახავს გენოტიპს და უნიკალურ გარემო პირობებს. კომპლექსური მემკვიდრულობის შემთხვევაშიც კი, ამჟამად ისევ ხელმძღვანელობენ დათიშვისა და დამოუკიდებლად განაწილების მენდელისეული ფუნდამენტური კანონზომიერებებით.

კონცეფცია 14.4

ადამიანში მრავალი ნიშან-თვისება მენდელისეული კანონზომიერებით მემკვიდრეობს

- **გენეალოგიური ანალიზი** ოჯახის გენეალოგიური გამოკვლევის საფუძველზე შესაძლებელია ოჯახის წევრთა სავარაუდო გენოტიპების განსაზღვრა და მომავალი თაობის ინდივიდთა გენოტიპების პროგნოზირება. ეს პროგნოზები, როგორც წესი, უფრო სტატისტიკურად გამოთვლილი ალბათობებია და არა ზუსტი მნიშვნელობები.
- **რეცესიული მემკვიდრული დარღვევები** თეი-საქსის დაავადება, კისტური ფიბროზი, ნამგლისებრუჯრედიანი დაავადება და მრავალი სხვა გენეტიკური დარღვევა მემკვიდრულად გადაეცემა როგორც მარტივი რეცესიული ნიშან-თვისება. დაავადებულ ინდივიდთა უმეტესობა (ჰომოზიგოტური რეცესიული გენოტიპით) ბავშვია ან ფენოტიპურად ნორმალური ჰეტეროზიგოტი მატარებელი.
- **დომინანტური მემკვიდრული დარღვევები** თუკი დაავადებული ინდივიდები ვერ აღწევენ რეპროდუქციულ ასაკს, მაშინ პოპულაცია თანდათანობით კარგავს დომინანტურ ალელებს. არალეთალური დომინანტური ალელები და ის ალელები, რომლებიც შედარებით გვიან ასაკში ვლინდება, როგორიცაა, მაგალითად, ჰანტინგტონის დაავადება, მენდელისეული კანონებით მემკვიდრეობს.
- **მულტიფაქტორული დარღვევები** ადამიანის მრავალი დაავადება, მათ შორის, ზოგიერთი ფორმის სიმსივნე და გულის დაავადება, შეიცავს როგორც გენეტიკურ, ისე გარემოს კომპონენტებს. ეს დაავადებები მარტივი მენდელისეული კანონზომიერებებით არ მემკვიდრეობენ.
- **გენეტიკური ტესტირება და კონსულტირება** ოჯახურ ანამნეზზე დაყრდნობით, გენეტიკოსი კონსულტანტები ეხმარებიან წყვილებს გამოთვალონ გენეტიკური დარღვევის მქონე შვილის დაბადების ალბათობა. დღესდღეობით, დაავადებათა სულ უფრო მეტი და მეტი რიცხვისთვის და მეტი სიზუსტით შეიძლება დარღვევის მატარებელთა იდენტიფიკაცია. მას შემდეგ, რაც ბავშვი ჩაისახება, ამნიოცენტოზისა და ქორიონის ხაოს სინჯების გამოკვლევით შესაძლებელია დადგინდეს მოსალოდნელი გენეტიკური დარღვევის არსებობა-არარსებობა. შემდგომი გენეტიკური გამოკვლევა შეიძლება ჩაუტარდეს ახალშობილს.

გამოკვლევა: როგორ დასვამდით თქვენ გენეტიკური დარღვევის დიაგნოზს?

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

გენეტიკის საკითხები

ზოგიერთ მცენარეში, წმინდა ხაზის წითელყვავილიანი ფორმები თეთრყვავილიან ფორმებთან შეჯვარებისას ყოველთვის იძლევიან ვარდისფერყვავილიან მცენარეებს: RR (წითელი) X rr (თეთრი) → Rr (ვარდისფერი). თუკი ყვავილის მდებარეობის განმსაზღვრელი ნიშანი (გვერდითი ან კენწრული) ისეთივე წესით მემკვიდრულობს, როგორც ეს ხდება ბაღის ბარდაში (იხ. ცხრილი 14.1), როგორი იქნება გენოტიპური და ფენოტიპური დათიშვა F_1 თაობაში, თუ მშობლიურ ფორმებად ავიღებთ გვერდითი მდებარეობის წითელყვავილიან (წმინდა ხაზის) და კენწრული მდებარეობის თეთრყვავილიან მცენარეებს? როგორი იქნება დათიშვა F_2 თაობაში?

1. ყვავილის მდებარეობა, ღეროს სიგრძე და თესლის ფორმა – ეს ის სამი ნიშანია, რომლებსაც სწავლობდა მენდელი. ყოველი მათგანი კონტროლდება გენებით, რომლებიც ერთმანეთისგან დამოუკიდებლად მემკვიდრეობენ და აქვთ შემდეგი სახის დომინანტური და რეცესიული ექსპრესიულობა:

ნიშანი	*დომინანტური*	*რეცესიული*
ყვავილის მდებარეობა	გვერდითი (A)	კენწრული (a)
ღეროს სიგრძე	მაღალი (T)	ჯუჯა (t)
თესლის ფორმა	გლუვი (R)	ნაოჭიანი (r)

2. თუკი მცენარეს, რომელიც ჰეტეროზიგოტულია სამივე ნიშნის მიხედვით, მივცემთ თვითდამტვერვის საშუალებას, როგორი იქნება ქვემოთ ჩამოთვლილი მცენარეების წილი მიღებულ თაობაში? (შენიშვნა: პენეტის ცხრილის ნაცვლად, ისარგებლეთ ალბათობის კანონით):
   ა) სამივე დომინანტური ნიშნის მიხედვით ჰომოზიგოტური;
   ბ) სამივე რეცესიული ნიშნის მიხედვით ჰომოზიგოტური;
   გ) სამივე ნიშნის მიხედვით ჰეტეროზიგოტული;
   დ) ჰომოზიგოტური ყვავილის გვერდითი მდებარეობისა და ღეროს სიმაღლის ნიშნის მიხედვით, ჰეტეროზიგოტული – თესლის ფორმის მიხედვით.

3. შავი და ალბინოსი ზღვის გოჭების შეჯვარებით მიიღეს 12 ცალი შავი ზღვის გოჭი. როდესაც ალბინოსი ცხოველი

შეაჯვარეს პირველ თაობაში მოღებულ შავ ზღვის გოჭთან, მათ შთამომავლობაში 7 იყო შავი, ხოლო 5 – ალბინოსი. როგორ გენეტიკურ ახსნას მოუძებნით ამ შემთხვევას? დაწერეთ მშობლიური ფორმების, გამეტების და შთამომავლობის გენოტიპები.

4. მცენარე ქენჯუთში ერთჭოტიანი ნაყოფის არსებობა (P) დომინირებს სამჭოტიანი ნაყოფის განვითარებაზე (p), ხოლო ფოთლის ნორმალური ფორმა (L) – ფოთლის დანაოჭების ნიშანზე (l). ჭოტი ნაყოფის და ფოთლის ტიპის განმსაზღვრელი ნიშნები ერთმანეთისგან დამოუკიდებლად მემკვიდრეობენ. განსაზღვრეთ მშობლიურ მცენარეთა გენოტიპების შესაძლო ვარიანტები ისეთი შეჯვარებებისთვის, რომელთა შედეგად, პირველ თაობაში, ქვემოჩამოთვლილი ნიშნების მქონე მცენარეები მიიღება შემდეგი თანაფარდობით:

ა) 318 ერთჭოტიანი, ნორმალური ფოთლებით: 98 ერთჭოტიანი, დანაოჭებული ფოთლებით
ბ) 323 სამჭოტიანი, ნორმალური ფოთლებით: 106 სამჭოტიანი, დანაოჭებული ფოთლებით
გ) 401 ერთჭოტიანი, ნორმალური ფოთლებით
დ) 150 ერთჭოტიანი, ნორმალური ფოთლებით: 147 ერთჭოტიანი, დანაოჭებული ფოთლებით: 51 სამჭოტიანი, ნორმალური ფოთლებით: 48 სამჭოტიანი, დანაოჭებული ფოთლებით
ე) 223 ერთჭოტიანი, ნორმალური ფოთლებით : 7298 ერთჭოტიანი, დანაოჭებული ფოთლებით : 76 სამჭოტიანი, ნორმალური ფოთლებით : 27 სამჭოტიანი, დანაოჭებული ფოთლებით.

5. A ჯგუფის სისხლის მქონე მამაკაცი დაქორწინდა B ჯგუფის მქონე ქალზე. მათ შვილს აქვს 0 ჯგუფის სისხლი. როგორია მშობლების გენოტიპები? კიდევ როგორ გენოტიპებს და როგორი სიხშირით შეიძლება მოველოდეთ ამ ქორწინების შედეგად დაბადებულ ბავშვებში?

6. ფენილკეტონურია მემკვიდრული დაავადებაა, რომელსაც იწვევს რეცესიული ალელი. თუ ქალსა და მამაკაცს, რომლებიც არიან ამ ნიშნის მატარებელი, ჰყავთ სამი შვილი, როგორია ალბათობათა მნიშვნელობები ქვემოჩამოთვლილი შემთხვევებისთვის:

ა) ყველა ბავშვს ექნება ნორმალური ფენოტიპი
ბ) ერთი ან მეტი ბავშვი იქნება დაავადებული
გ) სამივე ბავშვი იქნება დაავადებული
დ) სულ მცირე, ერთი ბავშვი მაინც იქნება ჯანმრთელი

(*შენიშვნა:* გახსოვდეთ, რომ ყველა შესაძლო ალბათობათა მნიშვნელობების ჯამი ყოველთვის 1-ის ტოლია).

7. ტეტრაჰიბრიდული შეჯვარების შედეგად მიღებულ F1 თაობის ყველა ინდივიდს ექნება AaBbCcDd გენოტიპი. თუ დავუშვებთ, რომ ეს ოთხივე გენი ერთმანეთისგან დამოუკიდებლად ნაწილდება თაობებში, როგორია ალბათობა იმისა, რომ F2 თაობის ინდივიდებს ექნებათ შემდეგი გენოტიპები:

ა) aabbccdd
ბ) aBbCcDd
გ) AABBCCDD
დ) AaBBccDd
ე) AaBBCCdd

8. როგორია ალბათობა იმისა, რომ ქვემოთ მოყვანილი მშობელთა წყვილები მოგვცემენ მოცემული გენოტიპის შთამომავლობას:

ა) AABBCC X aabbcc → AaBbCc
ბ) AABbCc X AaBbCc → AabbCC
გ) AaBbCc X AaBbCc → AaBbCc
დ) aaBbCC X AABbcc → AaBbCc

9. კარენსა და სტივს, ორივეს, ჰყავთ ნამგლისებრუჯრედიანი ანემიით დაავადებული და-ძმა. არც კარენი, არც სტივი და არც მათი მშობლები არ არიან დაავადებული და არცერთი მათგანი არ შემოწმებულა ნიშნის მატარებლობაზე. ამ არასრული მონაცემების პირობებში, შეეცადეთ გამოთვალოთ, როგორი იქნება ალბათობა, რომ წყვილს ეყოლება ნამგლისებრუჯრედიანი დაავადების მქონე ბავშვი.



10. 1981 წელს, ერთი უპატრონო კატა უჩვეულო ფორმის – მრგვალი და უკანდახვეული ყურებით, შეიკედლა ერთ-ერთმა ოჯახმა კალიფორნიაში. მას შემდეგ, ამ კატის ასობით ნაშიერი დაიბადა და სელექციონერები იმედოვნებენ, რომ შეძლებენ დახვეული ყურების მქონე კატის ჯიშის გამოყვანას. წარმოიდგინეთ, რომ თქვენ ხართ პირველი დახვეულყურებიანი კატის პატრონი და გსურთ, მიიღოთ წმინდა ხაზის ცხოველები. როგორ დაადგენდით, აღნიშნული ალელი დომინანტურია თუ რეცესიული? როგორ მიიღებდით წმინდა ჯიშის ყურებდახვეულ კატას? როგორ უნდა დარწმუნდეთ, რომ მიღებული ცხოველები წმინდა ხაზისაა?

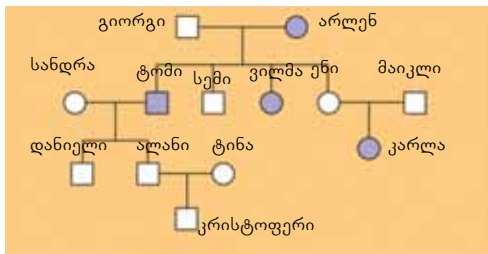
11. წარმოიდგინეთ, რომ აღმოაჩინეს თითქოს რომელიღაც დაავადება ვლინდება მხოლოდ 0 სისხლის ჯგუფის მქონე ინდივიდებში, თუმცა დაავადების და სისხლის ჯგუფის განმსაზღვრელი გენები ერთმანეთისგან დამოუკიდებლად მემკვიდრეობს. A ჯგუფის სისხლის მქონე ჯანმრთელ მამაკაცს და B ჯგუფის სისხლის მქონე ჯანმრთელ ქალს ჰყავთ ერთი დაავადებული შვილი. ქალი ამჟამად ორსულადაა. როგორია იმის ალბათობა, რომ მეორე შვილსაც ექნება დაავადება? დაუშვით, რომ ორივე მშობელი დაავადების გამომწვევი გენის მიხედვით ჰეტეროზიგოტულია.

12. ვეფხვებში რეცესიული ალელი იწვევს ბეწვის პიგმენტაციის უქონლობას (თეთრი ვეფხვები) და სიელმეს. თუკი დაწყვილდება ორი ფენოტიპურად ნორმალური ვეფხვი, რომლებიც ჰეტეროზიგოტული არიან აღნიშნული ლოკუსის მიხედვით, პროცენტულად მათ რამდენ ნაშიერს ექნება სიელმე? რამდენი პროცენტი იქნება თეთრი ფერის?

13. მარცვლეულ კულტურებში დომინანტური ალელი I ინჰიბირებს მარცვლის ფერის განვითარებას, ხოლო რეცესიული ალელი i განსაზღვრავს შეფერილი მარცვლების განვითარებას ჰომოზიგოტურ მცენარეებში. სხვა ლოკუსში, დომინანტური P ალელი იწვევს მეწამული, ხოლო ჰომოზიგოტური რეცესიული გენოტიპი pp – წითელი ფერის მარცვლების განვითარებას. თუ ერთმანეთთან შევაჯვარებთ ორივე

ლოკუსის მიხედვით ჰეტეროზიგოტულ მცენარეებს, როგორი იქნება ფენოტიპური დათიშვა მიღებულ თაობაში?

14. ქვემოთ მოცემულ საგვარტომო ნუსხაში ნაჩვენებია ბიოქიმიური დარღვევის, ალკაპტონურიის მემკვიდრეულობა. დაავადებულ ინდივიდებს, რომლებიც სქემაზე შეფერილი წრეებით ან კვადრატებით არიან გამოსახული, არ შესწევთ ნივთიერება ალკაპტონის დაშლის უნარი. ეს უკანასკნელი მუქ შეფერილობას ანიჭებს შარდს და სხეულის ქსოვილებს. როგორია ალკაპტონურიის გამომწვევი ალელი – დომინანტური თუ რეცესიული? ჩაწერეთ სქემაში იმათი გენოტიპები, რომელთა განსაზღვრაც შესაძლებელია. როგორი განოტიპებია დასაშვები საგვარტომოს დანარჩენი წევრებისთვის?



15. მამაკაცს ორივე ხელზე და ორივე ფეხზე აქვს ექვს-ექვსი თითი. მის ცოლსა და ქალიშვილს თითების ნორმალური რაოდენობა აქვთ კიდურებზე. ზედმეტთითიანობა დომინანტური ნიშანია. ამ წყვილის შვილებიდან რამდენი ნაწილი შეიძლება აღმოჩნდეს ზედმეტთითიანი?

16. წარმოიდგინეთ, რომ თქვენ ხართ გენეტიკოსი-კონსულტანტი და კონსულტაციის მისაღებად თქვენთან მოდის წყვილი, რომელიც აპირებს, იყოლიოს შვილი. ჩარლი ერთხელ უკვე იყო დაქორწინებული და პირველ ცოლთან ჰყავს კისტური ფიბროზით დაავადებული ვაჟიშვილი. მისი ახლანდელი მეუღლის, ელენის, ძმა გარდაიცვალა კისტური ფიბროზით. როგორია ალბათობა იმისა, რომ ჩარლსა და ელენს ეყოლებათ კისტური დაავადებული შვილი? (არც ჩარლი და არც ელენი თვითონ არ არიან დაავადებული კისტური ფიბროზით.)

17. თაგვებში ბეწვის შავი შეფერილობა (B) დომინირებს თეთრზე (w). სხვა ლოკუსში, დომინანტური ალელი A იწვევს შავ თაგვებში ყვითელი ზოლის განვითარებას ცალკეული ბეწვის ძირში, რაც ე.წ. აგუტის შეფერილობას ანიჭებს ცხოველს. რეცესიული a ალელი განსაზღვრავს თანაბარი შეფერილობის ბეწვს. ერთმანეთთან შეაჯვარეს ორივე გენის მიხედვით ჰეტეროზიგოტული თაგვები. როგორ დათიშვას უნდა მოველოდეთ მათ შთამომავლობაში?

ევოლუციური კავშირი

უკანასკნელი ნახევარი საუკუნის განმავლობაში, ამერიკის შეერთებულ შტატებსა და სხვა განვითარებულ ქვეყნებში სულ უფრო გახშირდა გვიანი ქორწინების შემთხვევები, ვიდრე ეს იყო უწინ, მშობლებისა და ბებია-ბაბუების თაობაში. თეორიულად იმსჯელეთ, როგორ იმოქმედებს ეს ფაქტი მაღალ ასაკში გამოვლინებადი, დომინანტური ლეთალური დაავადებების პოპულაციურ სიხშირეზე.

მეცნიერული კვლევა

თქვენ გაძლევენ მცენარე ბარდას, რომელსაც აქვს გრძელი ღერო და გვერდითი ყვავილები და გთხოვენ, რაც შეიძლება სწრაფად განსაზღვროთ მცენარის გენოტიპი, თუკი იცით, რომ მაღალი ღეროს განვითარება (T) დომინანტური ნიშანია და დომინირებს ჯუჯობაზე (t), ხოლო ყვავილების გვერდითი განლაგების ნიშანი (A) დომინირებს კენწრული ყვავილების განვითარების (a) ნიშანზე.

ა) ჩამოთვალეთ თქვენი საკვლევი მცენარის ყველა შესაძლო გენოტიპი.

ბ) აღწერეთ რომელიმე ერთი შეჯვარების ექსპერიმენტი, რომელშიც თქვენ შეეცდებოდით მცენარის ზუსტი გენოტიპის დადგენას.

გ) სანამ თქვენს მიერ ჩატარებული შეჯვარების შედეგს ელოდებით, შესაძლებელია წინასწარ განჭვრიტოთ სავარაუდო გენოტიპები. როგორ გააკეთებდით ამას?

დ) თქვენი წინასწარი ვარაუდები შემდეგი წესით ჩაწერეთ: თუ ჩემი საკვლევი მცენარის გენოტიპი არის ----------, მაშინ ჩემს მიერ ჩატარებული შეჯვარების შედეგად მივიღებ ----------.

ე) თუკი მიღებულ თაობაში მცენარეთა ნახევარს ექნება მაღალი ღერო და გვერდითი ყვავილები, ხოლო მეორე ნახევარს – მაღალი ღერო და კენწრული ყვავილები, როგორი იქნება საკვლევი მცენარის გენოტიპი?

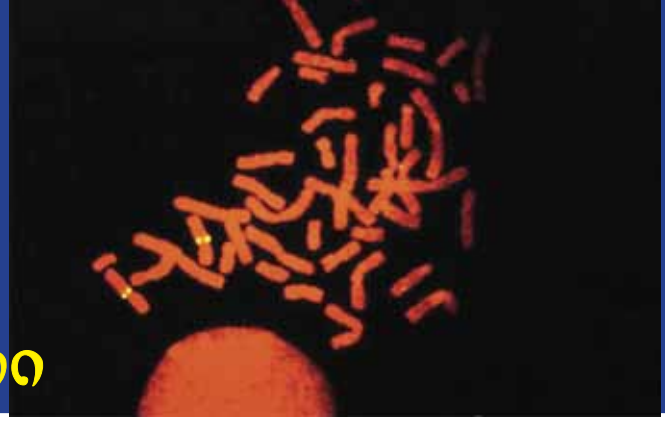
ვ) ახსენით, რატომ არ შეიძლება (g) და (d) აქტივობებს ვუწოდოთ „შეჯვარების ექსპერიმენტი”?

გამოკვლევა: როგორ მოახდენთ გენეტიკური დარღვევის დიაგნოსცირებას?

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

წარმოიდგინეთ, რომ თქვენს ერთ-ერთ მშობელს აქვს ჰანტინგტონის დაავადება. როგორია ალბათობა იმისა, რომ ერთ დღეს თქვენც დაგეწყებათ დაავადების ნიშნების გამოვლენა? ჰანტინგტონის დაავადება უკურნებელი სენია. ისურვებდით თუ არა ჩაგეტარებინათ ტესტი მის მატარებლობაზე? რატომ?

15 მემკვიდრეობის ქრომოსომული საფუძველი



▲ *სურათი 15.1 სპეციფიკური გენის შემცველი მონიშნული ქრომოსომები (ის უბანი, რომელშიც მდებარეობს საკვლევი გენი, შეფერილია ყვითლად).*

ძირითადი კონცეფციები

15.1 მენდელისეული მემკვიდრულობის ფიზიკური საფუძველი ქრომოსომების ქცევაში გამოიხატება

15.2 შეჭიდულ გენებს აქვთ ტენდენცია – ერთად გადაეცნენ თაობებს, რადგან ისინი ერთსა და იმავე ქრომოსომაში, ერთმანეთის მეზობლად არიან ლოკალიზებული

15.3 სქესთან შეჭიდული ნიშნები უნიკალურ მემკვიდრულობას ავლენენ

15.4 ზოგიერთი გენეტიკური დაავადება ქრომოსომების რიცხვის ან სტრუქტურის ცვლილებით არის გამოწვეული

15.5 ერთეულ შემთხვევებში აღინიშნება გადახრები სტანდარტული ქრომოსომული თეორიიდან

შესავალი

გენების ლოკალიზაცია ქრომოსომებში

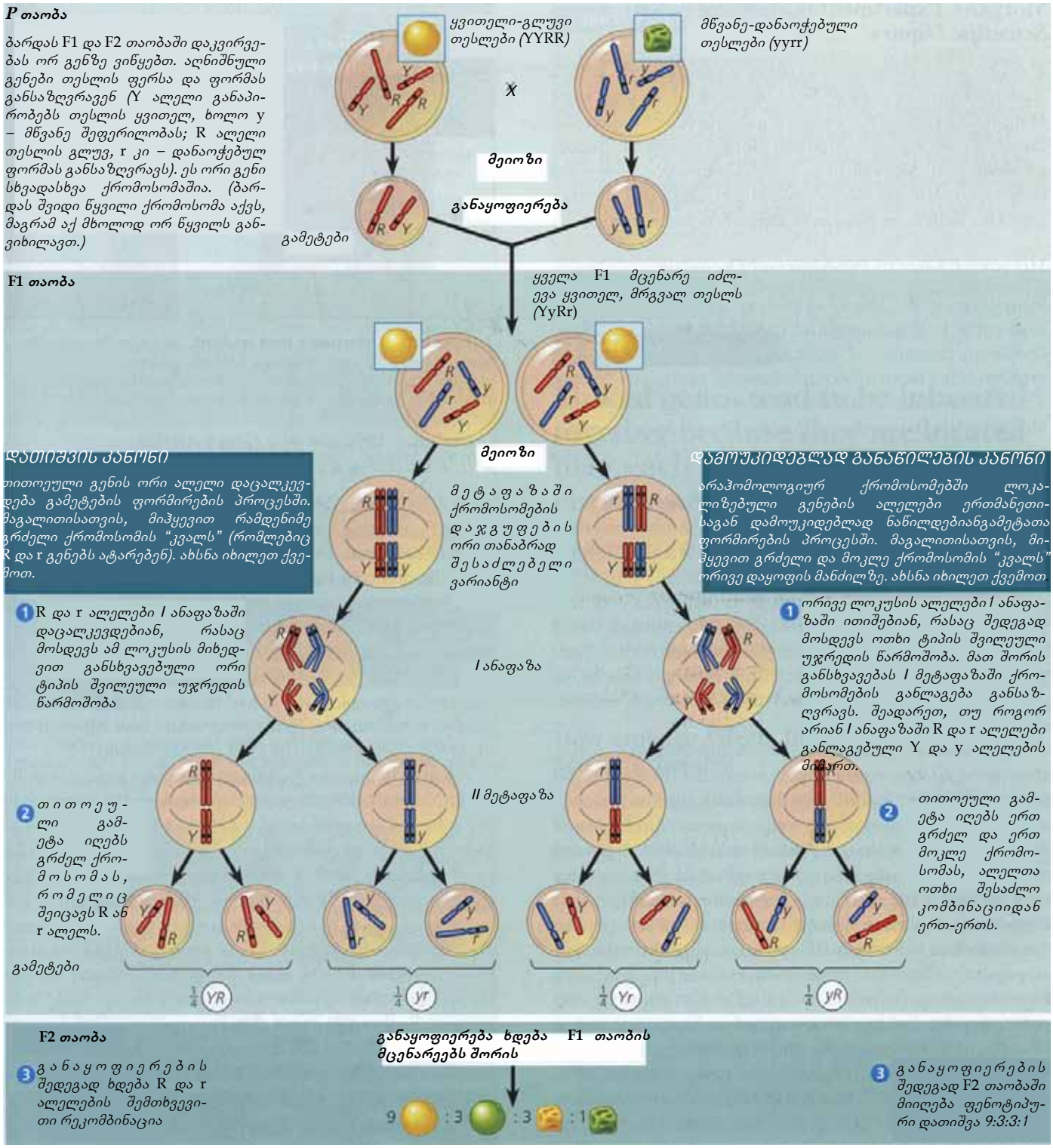
დღესდღეობით, ჩვენ უკვე შეგვიძლია იმის დემონსტრირება, რომ გენები (გრეგორ მენდელისეული გამოთქმით, „მემკვიდრული ფაქტორები") ლოკალიზებულია ქრომოსომებში. ამის დანახვა შესაძლებელია, თუ ცალკეულ ქრომოსომაში ლოკალიზებულ გარკვეულ გენს მოვნიშნავთ ფლუორესცენტული საღებავით და დავაკვირდებით მის ნათებას. მაგალითად, **სურათ 15.1-ზე** გამოსახული ყვითელი, მცირე ზომის წინწკლები ადამიანის ქრომოსომების ჰომოლოგიურ წყვილში სპეციფიკური გენის ლოკალიზაციის ადგილს შეესაბამება (მიკროფოტოსურათზე გამოსახულ ამ ქრომოსომებს უკვე გავლილი აქვთ რეპლიკაციის ციკლი, რის გამოც, მათში მოჩანს ორი წერტილი, თითო-თითო – შვილეულ ქრომატიდებზე). დაახლოებით ერთი საუკუნის წინ, უშუალოდ დაკვირვება გენისა და ქრომოსომის ასეთ კავშირზე შეუძლებელი იყო. ბევრი ბიოლოგი სკეპტიკურად განწყობილი რჩებოდა მენდელისეული დათიშვისა და დამოუკიდებლად განაწილების კანონების მიმართ იმ დრომდე, სანამ არ აღმოაჩინეს მემკვიდრულობის პრინციპების ფიზიკური საფუძველი, გამოხატული ქრომოსომათა ქცევაში. ამ თავში, რომელშიც ინტეგრირებულია და განვრცობილია წინა ორ თავში წარმოდგენილი მასალა, განვიხილავთ მშობლებიდან შვილებზე გენების გადაცემის ქრომოსომულ საფუძვლებს და გავეცნობით აღნიშნული წესიდან გადახრის ზოგიერთ, განსაკუთრებით მნიშვნელოვან გამონაკლისს.

კონცეფცია 15.1

მენდელისეული მემკვიდრეობის ფიზიკური საფუძველი ქრომოსომების ქცევაში გამოიხატება

გაუმჯობესებული მიკროსკოპული ტექნიკის გამოყენებით, ციტოლოგებმა გამოიკვლიეს მიტოზის (1875 წელს) და მეიოზის (1890-იან წლებში) პროცესები. მოგვიანებით, დაახლოებით 1900 წელს, ციტოლოგები და გენეტიკოსები, როგორც ბიოლოგები, შეთანხმდნენ სასქესო უჯრედების სასიცოცხლო ციკლში ქრომოსომების ქცევასა და მენდელისეული „ფაქტორების" მემკვიდრულობას შორის გარკვეული პარალელიზმის არსებობაზე. ქრომოსომების მსგავსად, გენებიც წყვილი სახით არსებობს დიპლოიდურ უჯრედებში; მეიოზში ხდება ქრომოსომებისა და მათში შემავალი ალელების დაცალკევება, ხოლო განაყოფიერება ხელახლა აღადგენს როგორც ქრომოსომების, ისე გენების წყვილადობას. 1902 წელს უოლტერ სეტონმა, თეოდორე ბოვერიმ და სხვებმა, ერთმანეთისგან დამოუკიდებლად, აღიარეს ამგვარი პარალელიზმის არსებობა. სწორედ ამ პერიოდიდან იწყებს ჩამოყალიბებას **მემკვიდრეობის ქრომოსომული თეორია,** რომლის თანახმად, მენდელისეულ გენებს ქრომოსომაში გარკვეული ლოკუსები (პოზიციები) უკავიათ და სწორედ ქრომოსომებია ის სტრუქტურები, რომლებიც შემდგომ ერთმანეთისგან დამოუკიდებლად ითიშებიან და ნაწილდებიან.

სურათი 15.2-დან ცხადი ხდება, რომ მეიოზში ცალკეულ გენეტიკურ ლოკუსში ალელების დათიშვა და მათი გადასვლა სხვადასხვა გამეტაში აიხსნება ჰომოლოგიურ ქრომოსომათა ქცევით. სურათიდან ისიც ჩანს, რომ სხვადასხვა ქრომოსომაში ლოკალიზებული ორი-სამი გენის ალელების



▲ *სურათი 15.2* **მენდელის კანონების ქრომოსომული საფუძველი.** ნაჩვენებია კორელაციის არსებობა მენდელის ერთ-ერთი დიჰიბრიდული შეჯვარების (იხ. სურათი 14.8) შედეგებსა და მეიოზში ქრომოსომების ქცევას (იხ. სურათი 13.8) შორის. I მეიოზური დაყოფის მეტაფაზაში ქრომოსომების დაჯგუფებით და I ანაფაზაში მათი გადაადგილებით აიხსნება თესლის ფერისა და ფორმის განმსაზღვრელი ალელების დათიშვა და დამოუკიდებელი განაწილება. ყოველი უჯრედი, რომელიც F1 მცენარეში განიცდის მეიოზს, წარმოქმნის ორი სახის გამეტას. თუმცა, საბოლოოდ, F1 მცენარე თანაბარი რაოდენობით პროდუცირებს ოთხივე ტიპის გამეტას, რადგან თანაბრად მოსალოდნელია ქრომოსომების ალტერნატული დაჯგუფება I მეტაფაზაში.

ერთმანეთისგან დამოუკიდებელი განაწილება შეიძლება აიხსნას არაჰომოლოგიური ქრომოსომების ქცევით. თუ ყურადღებით დააკვირდებით ამ სურათს, დაინახავთ, რომ მასში მოჩანს ბარდაზე ჩატარებული შეჯვარების ექსპერიმენტების ერთგვარი ნაკვალევი (რომელსაც თქვენ **სურათ 14.8-ის** ანალიზისას გაეცანით) და ისიც, თუ როგორ განსაზღვრავს F_1 თაობის ორგანიზმებში ქრომოსომების მეიოზური ქცევა და, შემდგომ, შემთხვევითი განაყოფიერება მენდელის მიერ გამოვლენილ ფენოტიპურ დათიშვას F_2 თაობაში.

მორგანის მიერ მიღებული ექსპერიმენტული დასაბუთება: სამეცნიერო გამოკვლევა

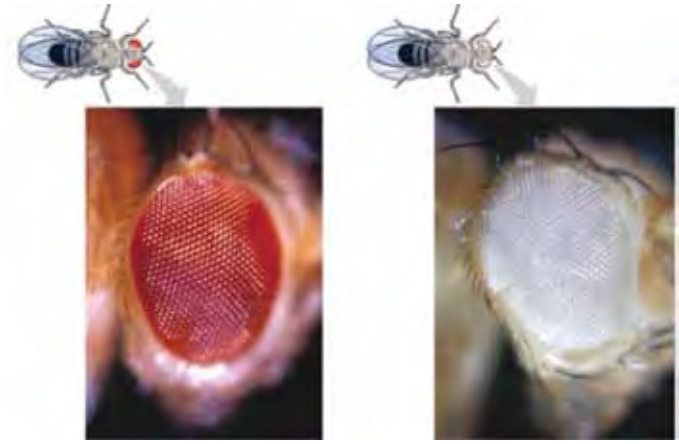
პირველი მყარი დასაბუთება იმისა, რომ სპეციფიკური გენები კონკრეტულ ქრომოსომებთან არიან დაკავშირებული, მე-20 საუკუნის დასაწყისში კოლუმბიის უნივერსიტეტის პროფესორის, ექსპერიმენტული ემბრიოლოგიის დარგში მოღვაწე მეცნიერის, თომას ჰანტ მორგანის ნაშრომში გვხვდება. მიუხედავად იმისა, რომ მორგანი თავდაპირველად სკეპტიკურად უყურებდა მენდელიზმს და ქრომოსომულ თეორიას, სწორედ მისი ადრეული ექსპერიმენტების შედეგები იქცა ქრომოსომების, როგორც მენდელისეული მემკვიდრული ფაქტორების ლოკალიზაციის ადგილის მატერიალურ დასაბუთებად.

მორგანის მიერ საცდელი ობიექტის შერჩევა

ბიოლოგიის განვითარების ისტორიაში ცნობილია არა ერთი შემთხვევა, როდესაც ამა თუ იმ მნიშვნელოვან აღმოჩენას ექსპერიმენტატორი საცდელი ობიექტის სწორ ან „იღბლიან“ შერჩევას უნდა უმადლოდეს. მენდელმა კვლევის ობიექტად ბაღის ბარდა შეარჩია, რადგანაც ამ მცენარის მრავალი ჯიში არსებობდა კარგად გამოკვეთილი ალტერნატული ნიშნებით; მორგანმა კვლევის ობიექტად ფართოდ გავრცელებული „უწყინარი“ მწერის, ხილის ბუზის ერთ-ერთი სახეობა – *Drosophila melanogaster* აირჩია, რომელიც ხილში წარმოქმნილი საფუარა სოკოთი იკვებება. ხილის ბუზები, ჩვეულებრივ, მაღალნაყოფიერებით გამოირჩევიან: ერთი შეჯვარების შედეგად ასობით ბუზი ჩნდება, რომლებიც ორ კვირის შემდეგ უკვე მზად არიან რეპროდუქციისთვის. ამ ნიშან-თვისებამ ხილის ბუზი გენეტიკური კვლევების კლასიკურ ობიექტად აქცია. მორგანის ლაბორატორიას მცირე ხანში „ბუზების ოთახი“ შეარქვეს.

ხილის ბუზს კიდევ ერთი უპირატესობა აქვს სხვა ორგანიზმებთან შედარებით: მას მხოლოდ ოთხი წყვილი ქრომოსომა აქვს, რომლებიც სინათლის მიკროსკოპში ადვილად განირჩევა ერთმანეთისგან. ქრომოსომებიდან სამი წყვილი აუტოსომაა და ერთი წყვილი – სასქესო ქრომოსომა. მდედრ დროზოფილას X ქრომოსომათა ჰომოლოგიური წყვილი აქვს, მამრებს კი – ერთი X და ერთი Y ქრომოსომა.

თუკი მენდელს ადვილად შეეძლო, ეშოვა ბაღის ბარდას განსაკუთრებული ჯიშები, მორგანს სრულიად არ გააჩნდა დროზოფილას სახეცვლილი ფორმები. ფაქტობრივად, მორგანი იყო პირველი, ვინც ამ ფართოდ გავრცელებული ბუზის სხვადასხვა ფორმის მიღების ინტერესი აღძრა მკვლევარებში.



▲ *სურათი 15.3* ***მორგანის მიერ მიღებული პირველი მუტანტი.*** *ველური ტიპის დროზოფილას აქვს წითელი ფერის თვალები (მარცხნივ). საკვლევ მწერებს შორის მორგანმა შენიშნა მუტანტური მამრი მწერი თეთრი თვალებით (მარჯვნივ). ამან უკარნახა მორგანს მიჰყოლოდა თვალის ფერის განმსაზღვრელი გენის კვალს და დაეკავშირებინა ეს გენი სპეციფიკურ ქრომოსომასთან.*

შეჯვარების ერთწლიანი სამუშაოების შემდეგ, რასაც თან ახლდა სახეცვლილი ფორმების ძიება, მორგანს „დაუფასდა ამაგი“ — მან შეძლო მიეღო ერთადერთი მამრი, რომელსაც წითელის ნაცვლად თეთრი თვალები ჰქონდა. რომელიმე ნიშნის მიმართ ნორმალურ ფენოტიპს (ანუ, ისეთ ფენოტიპურ ნიშანს, რომელიც ყველაზე გავრცელებულია ბუნებრივ პოპულაციებში), მაგალითად, თვალის წითელ ფერს დროზოფილაში, **ველურ ტიპს** უწოდებენ **(სურათი 15.3).** ნიშნებს, რომლებიც ველური ტიპის ალტერნატიულია, მაგალითად, თვალის თეთრ ფერს დროზოფილაში, *მუტანტურ ფენოტიპებს* უწოდებენ, რადგან ისინი დეტერმინირებულია ალელებით, რომლებიც სავარაუდოდ, ველური ტიპის ალელებისგან წარმოიშვნენ ცვლილებების ანუ მუტაციების შედეგად.

მორგანმა და მისმა მოწაფეებმა შეიმუშავეს დროზოფილას ალელების სიმბოლური ჩაწერის სისტემა, რომელიც დღესაც ფართოდ გამოიყენება დროზოფილასთან მიმართებაში. ხილის ბუზის ამა თუ იმ ნიშნის გამომხატველი გენის სახელწოდება წარმოდგება შესაბამისი გენის ყველაზე ადრე გამოვლენილი მუტაციის (და არა ველური ტიპის) სახელწოდებიდან. მაგალითად, თეთრი თვალის ფერს დროზოფილაში გამოხატავენ w-ით, ველური ტიპის აღსანიშნავად კი ამ სიმბოლოს ემატება „+“ ხარისხში – w+. წლების მანძილზე სხვადასხვა ორგანიზმისთვის ჩაწერის მრავალგვარი სისტემა შემუშავდა. მაგალითად, ადამიანის გენები, ჩვეულებრივ, მთავრული ასოებით ჩაიწერება, მაგალითად, *HD* – ჰანტინგტონის დაავადება.

კორელაცია გენის ალელების ქცევასა და ქრომოსომული წყვილის ქცევას შორის

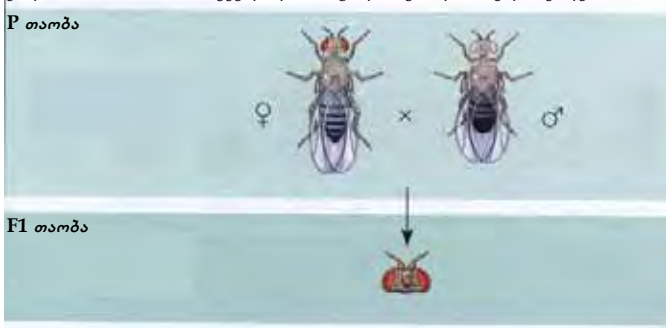
მორგანმა ერთმანეთს შეუჯვარა თეთრთვალება მამრი და წითელთვალება მდედრი დროზოფილა. პირველ თაობაში ყველას წითელი თვალები ჰქონდა, რაც ველური ტიპის დომინან-

სურათი 15.4

კვლევა: ველური ტიპის მდედრ დროზოფილასა და თეთრთვალა, მუტანტურ, მამრს შორის შეჯვარების შედეგად რა ფერის თვალები იქნება F1 და F2 თაობების შთამომავლობას?

ექსპერიმენტი

მორგანმა ველური ტიპის (წითელთვალა) მდედრი შეუჯვარა მუტანტურ, თეთრთვალა მამრს. F1 თაობაში ყველა დროზოფილას ჰქონდა წითელი თვალები.



შემდეგ მორგანმა F1 თაობის წითელთვალა მდედრი შეაჯვარა წითელთვალა მამრთან და მიითო F2 თაობა.

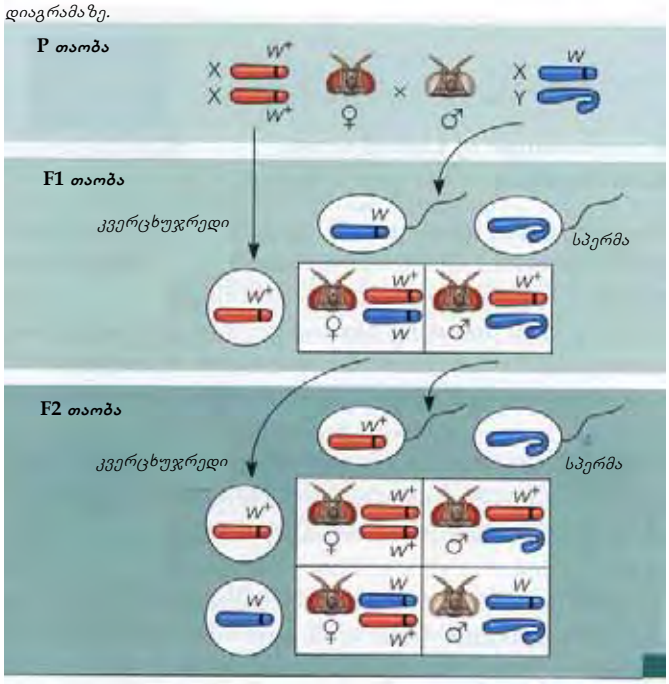
შედეგები

F2 თაობაში გამოჩნდა ტიპური მენდელისეული დათიშვა 3 წითელთვალა : 1 თეთრთვალა. ამასთან, თეთრთვალა ბუზებს შორის არ იყო არცერთი მდედრი. ყოველ მათგანს ჰქონდა წითელი თვალები. მამრების ნახევარს ჰქონდა თეთრი, ნახევარს კი – წითელი თვალები.



დასკვნა

რადგან F1 თაობაში ყველა დროზოფილას ჰქონდა წითელი თვალები, მუტანტური თეთრთვალაიანობის ნიშანი (w) რეცესიული უნდა იყოს ველური ტიპის, წითელთვალაიანობის (w+) მიმართ. რადგან რეცესიული ნიშანი – თეთრი ფერის თვალები – F2 თაობაში აქვთ მხოლოდ მამრებს, მორგანმა ივარაუდა, რომ თვალის ფერის განმსაზღვრელი გენი X ქრომოსომაში უნდა ყოფილიყო ლოკალიზებული, ხოლო ქრომოსომას არ ჰქონდა შესაბამისი ლოკუსი, როგორც ეს გამოსახულია დიაგრამაზე.



ტობის მაუწყებელია. შემდეგ, როდესაც მორგანმა ერთმანეთთან შეაჯვარა F_1 თაობის ბუზები, F_2-ში მან კლასიკური ფენოტიპური დათიშვა 3 : 1 მიიღო; მაგრამ გამოვლინდა კიდევ ერთი მოულოდნელი შედეგი: თეთრთვალიანი ბუზები მხოლოდ მამრი მწერები აღმოჩდნენ. F_2-ში ყველა მდედრს ჰქონდა წითელი თვალები, ხოლო მამრების ნახევარს ჰქონდა წითელი, მეორე ნახევარს კი – თეთრი თვალები. შესაბამისად, მორგანმა დაასკვნა, რომ ხილის ბუზის თვალის ფერი როგორღაც უკავშირდებოდა მწერის სქესს. (თვალის ფერი დროზოფილაში დაკავშირებული რომ არ იყოს სქესთან, მაშინ თეთრთვალება ბუზების ნახევარი მამრი, ნახევარი კი მდედრი უნდა ყოფილიყო).

მდედრ დროზოფილას აქვს ორი X ქრომოსომა (XX), ხოლო მამრს – X და (XY). F_2-ის მუტანტურ ფორმებში თვალის თეთრ ფერსა და მამრობით სქესს შორის კორელაციის არსებობამ მორგანს უკარნახა აზრი, რომ თეთრთვალება მუტანტებში მუტანტური გენი X ქრომოსომაში უნდა ყოფილიყო ლოკალიზებული, ხოლო Y ქრომოსომას, სავარაუდოდ, არ გააჩნდა შესაბამისი ალელი **(იხ. სურათი 15.4)**. მამრებში მუტანტური ალელის ერთი ასლიც კი საკმარისია იმისთვის, რომ დროზოფილას განუვითარდეს თეთრი თვალები, რადგან მამრს მხოლოდ ერთი X ქრომოსომა აქვს. ამ შემთხვევაში არ არსებობდა ველური ტიპის ალელი (w+), რომელიც დათრგუნავდა რეცესიულ ალელს. მეორე მხრივ, მდედრს მხოლოდ იმ შემთხვევაში აღმოაჩნდებოდა თეთრი თვალები, თუ მის ორივე X ქრომოსომას ექნებოდა რეცესიული მუტანტური ალელი (w). მორგანის ექსპერიმენტში F_2 მდედრებისთვის ასეთი ვარიანტი შეუძლებელი იყო, ვინაიდან F_1-ში ყველა მამრს წითელი თვალები ჰქონდა.

მორგანის მიერ გარკვეულ ნიშანსა და სქესს შორის გამოვლენილმა კორელაციის ფაქტმა საფუძველი დაუდო მემკვიდრეობის ქრომოსომულ თეორიას: სახელდობრ, დადგინდა, რომ სპეციფიკური გენი სპეციფიკურ ქრომოსომაშია მოთავსებული (ზემოთ განხილულ შემთხვევაში, თვალის ფერის განმსაზღვრელი გენი X ქრომოსომასთან არის დაკავშირებული). ამასთანავე, მორგანის გამოკვლევამ ისიც აჩვენა, რომ სასქესო ქრომოსომაში ლოკალიზებული გენები მემკვიდრეობის უჩვეულო სურათს ავლენენ, რაზეც ამ თავში, ოდნავ ქვემოთ გვექნება საუბარი. აღიარებდნენ რა მორგანის ადრეული ნაშრომების მნიშვნელობას, ბევრ ახალგაზრდა, ნიჭიერ სტუდენტს გაეღვიძა ინტერესი მისი „ბუზების ოთახის“ მიმართ.

კონცეფცია ტესტი 15.1

1. მენდელის კანონებიდან რომელი შეეხება ერთი ნიშნის განმსაზღვრელი ალელების მემკვიდრულობას? რომელი კანონი შეეხება ორი ნიშნის განმსაზღვრელი ალელების მემკვიდრულობას დიჰიბრიდული შეჯვარების დროს? რა არის ამ კანონების ფიზიკური საფუძველი?
2. თვალის ფერის განმსაზღვრელი გენი *დროზოფილაში* აუტოსომაში რომ ყოფილიყო ლოკალიზებული, როგორი სქესი და ფენოტიპი ექნებოდათ F2 თაობის წარმომადგენლებს, რომლებიც მე-15.4 **სურათ**ზე გამოსახული შეჯვარების შედეგად გაჩნდებოდნენ?

კონცეფცია 15.2

შეჭიდულ გენებს აქვთ ტენდენცია – ერთად გადაეცნენ თაობებს, რადგან ისინი ერთ და იმავე ქრომოსომაში, ერთმანეთის მეზობლად არიან ლოკალიზებული

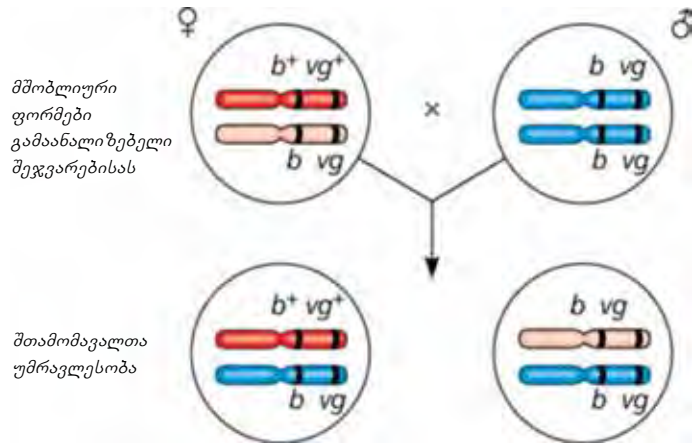
გენების რიცხვი უჯრედში მნიშვნელოვნად ჭარბობს ქრომოსომების რაოდენობას; ფაქტობრივად, ცალკეული ქრომოსომა ასობით და ათასობით გენს შეიცავს. გენებს, რომლებიც ერთსა და იმავე ქრომოსომაში არიან ლოკალიზებული და ავლენენ თაობებში ერთად გადაცემის ტენდენციას, **შეჭიდულ გენებს** უწოდებენ. როდესაც გენეტიკოსები აკვირდებიან შეჭიდული გენების მემკვიდრულობას თაობებში, შენიშნავენ, რომ შედეგები ერთგვარად გადახრილია მენდელისეული დამოუკიდებლად განაწილების კანონიდან.

შეჭიდულობის გავლენა მემკვიდრეულობაზე: სამეცნიერო გამოკვლევა

იმისთვის, რომ დავაკვირდეთ, თუ რა გავლენას ახდენს გენებს შორის შეჭიდულობა ორი განსხვავებული ნიშნის მემკვიდრულობის ხასიათზე, განვიხილოთ დროზოფილაზე ჩატარებული კიდევ ერთი მორგანისეული ექსპერიმენტი. ამ შემთხვევაში თვალი მივადევნოთ სხეულის შეფერილობისა და ფრთის ზომის ორ სხვადასხვა ფენოტიპს. ველური ტიპის ბუზებს აქვთ რუხი სხეული და ნორმალური ზომის ფრთები. ამგვარი ნიშნების მქონე დროზოფილების გარდა მორგანი იკვლევდა შავი სხეულისა და ჩანასახოვანი ფრთების მქონე ორმაგ მუტანტებს (მათი ფრთები ზომით მნიშვნელოვნად ჩამორჩებოდა ნორმალურს). ამ ნიშნების განმსაზღვრელ ალელებს შემდეგი სიმბოლოებით გამოსახავენ: b+ - ნაცრისფერი, b – შავი; vg+ — ნორმალური ფრთები, vg – ჩანასახოვანი ფრთები. მუტანტური ალელი ველური ტიპის ალელის მიმართ რეცესიულია და არცერთი მათგანი არ არის მოთავსებული სასქესო ქრომოსომებში.

აღნიშნული ორი გენის კვლევისას მორგანი ატარებდა შეჯვარებებს **სურათ 15.5-ზე** გამოსახული სქემით. თავდაპირველად, ველური ტიპის ნიშნების მქონე ჰეტეროზიგოტული F1 დიჰიბრიდების (b+ b vg+ vg) მიღების მიზნით, მორგანი წმინდა ხაზის ველური ტიპის ხილის ბუზებს (b+ b+ vg+ vg+) აჯვარებდა შავ, ჩანასახოვანფრთიან მწერებთან (b b vg vg). შემდეგ მან მდედრი დიჰიბრიდები შეუჯვარა ორმაგი მუტანტური ფენოტიპის (b b vg vg) წმინდა ხაზის მამრებს. ამ ექსპერიმენტში, რომელიც მენდელისეულ გამაანალიზებელ შეჯვარებას შეესაბამება, ცნობილია დედისეული გენოტიპი (b+ b vg+ vg) და P თაობაში მშობლებისგან მიღებული ანუ „მშობლისეული“ ალელური კომბინაციები: b+ vg+ და b vg. ამასთანავე, არ არის ცნობილი, ეს ორი გენი ერთ და იმავე თუ სხვადასხვა ქრომოსომაშია ლოკალიზებული. გამაანალიზებელი შეჯვარებისას ყოველ სპერმატოზოიდს „მოაქვს“ რეცესიული ალელები (b და vg); ამდენად, შთამომავლობის ფენოტიპები დამოკიდებულია კვერცხუჯრედის ალელებზე. აქედან გამომდინარე, შთამომავლობის ფენოტიპების მიხედვით შეგვიძლია განვსაზღვროთ, შენარჩუნდება თუ არა F1-ში კვერცხუჯრედის ფორმირებისას მშობლისეული ალელური კომბინაციები b+ vg+ და b vg.

როდესაც მორგანი „აჯგუფებდა“ (ანუ ფენოტიპის მიხედვით ახარისხებდა) გამაანალიზებელი შეჯვარების შედეგად მიღებულ 2300-მდე დროზოფილას, მან შენიშნა, რომ მშობლისეული ფენოტიპის მქონე მწერები უფრო ხშირად ხვდებოდა, ვიდრე ეს მოსალოდნელი იყო ორი გენის დამოუკიდებლად მემკვიდრეობის შემთხვევაში **(იხ. სურათი 15.5)**. ამ შედეგების საფუძველზე მეცნიერმა დაუშვა, რომ სხეულის შეფერილობა და ფრთის სიგრძე, ჩვეულებრივ, ერთად, სპეციფიკური (მშობლისეული) კომბინაციებით მემკვიდრეობს, რადგანაც ამ ნიშნების განმსაზღვრელი გენები ერთ და იმავე ქრომოსომაში მდებარეობს:



მშობლიური ფორმები გამაანალიზებელი შეჯვარებისას

შთამომავალთა უმრავლესობა

მაგრამ სხეულის შეფერილობის და ფრთის ზომის გან-

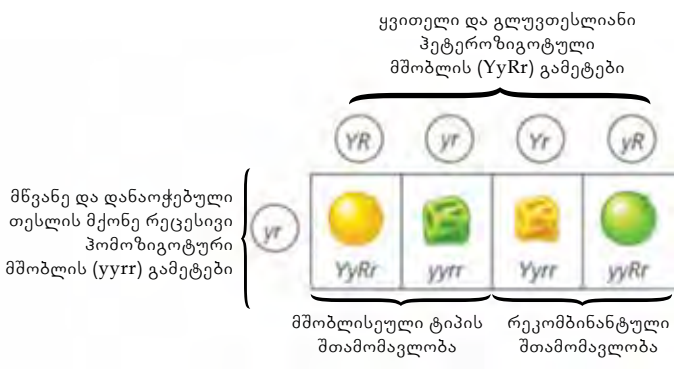
მსაზღვრელი გენები ყოველთვის ერთად, მშობლისეული კომბინაციებით რომ მემკვიდრეობდნენ, მორგანისეული საანალიზო შეჯვარებისას შთამომავლობაში საერთოდ არ უნდა გვხვდებოდეს არამშობლიური ფენოტიპები; თუმცა, მორგანის ექსპერიმენტებში ასეთი ფენოტიპებიც გვხვდებოდა (იხ. სურათი 15.5), რაც სხეულის ფერისა და ფრთის ზომის განმსაზღვრელი გენების მხოლოდ ნაწილობრივი გენეტიკური შეჭიდულობის მანიშნებელია. ამგვარი შედეგის ასახსნელად საჭიროა შემდგომი გამოკვლევის ჩატარება, რომელიც **გენეტიკურ რეკომბინაციას** უკავშირდება, ნიშნების ისეთი კომბინაციების მატარებელი შთამომავლების მიღებას, რომლებიც არ გვხვდება არცერთ მშობელში.

გენეტიკური რეკომბინაცია და შეჭიდულობა

მე-13 თავში თქვენ შეიტყვეთ, რომ მეიოზი და განაყოფიერების შემთხვევითი ხასიათი განაპირობებს გენეტიკურ მრავალფეროვნებას იმ ორგანიზმთა შთამომავლობაში, რომლებიც სქესობრივი გზით მრავლდებიან. ამ თავში განვიხილავთ მენდელისა და მორგანის მიერ გამოვლენილი გენეტიკური რეკომბინაციის ქრომოსომულ საფუძვლებს.

არაშეჭიდული გენების რეკომბინაცია: ქრომოსომების დამოუკიდებლად განაწილება

ორი ნიშნით განსხვავებული ორგანიზმების შეჯვარებიდან მენდელმა შეიტყო, რომ შთამომავლობაში ზოგიერთი ფორმა ორივე მშობლის ნიშანთა კომბინაციებისგან განსხვავებულ კომბინაციებს ატარებდა. მაგალითისთვის განვიხილოთ მცენარე ბარდაზე ჩატარებული ექსპერიმენტი, სადაც ყვითელ და გლუვთესლიან, ორივე ნიშნის მიხედვით ჰეტეროზიგოტ მცენარეს (YyRr) აჯვარებდნენ მწვანე და დანაოჭებული თესლის (ორივე ნიშნის მიხედვით ჰომოზიგოტულ, yyrr) მცენარესთან. შევადგინოთ პენეტის ცხრილი:



შენიშნეთ, რომ ამ ცხრილის მიხედვით მოსალოდნელია, რომ შთამომავლობის ნახევარი მემკვიდრეობით ერთ-ერთი მშობლის ფენოტიპს მიიღებს. ასეთ შთამომავლებს **მშობლისეულ ტიპებს** უწოდებენ. მაგრამ აქვე გვხვდება ორგვარი, მშობლისგან განსხვავებული ფენოტიპიც. რადგან ასეთ ფენოტიპებს აქვთ თესლის ფორმის და ფერის ახალი კომბინაციები, მათ **რეკომბინანტულ ტიპებს,** ან შემოკლებით, **რეკომბინანტებს** უწოდებენ. როდესაც შთამომავლობის 50% რეკომბინანტულია, როგორც ამას განხილულ მაგალითში აქვს ადგილი, გენეტიკოსები ამბობენ, რომ რეკომბინაციის სიხშირე 50%-ის ტოლია. შთამომავლობაში სავარაუდო ფენოტიპური თანაფარდობა ისეთივეა, როგორიც მენდელმა YyRr X yyrr შეჯვარებისას დაადგინა.

რეკომბინაციის 50%-იანი სიხშირე გვხვდება სხვადასხვა ქრომოსომაში ლოკალიზებულ ორ ნებისმიერ გენს შორის. არაშეჭიდულ გენებს შორის რეკომბინაციის ფიზიკურ საფუძველს მეიოზის I მეტაფაზაში ჰომოლოგიური ქრომოსომების ორიენტაციის შემთხვევითი ხასიათი წარმოადგენს, რასაც შედეგად ალელების დამოუკიდებელი განაწილება მოსდევს (იხ. სურათები 15.2 და 13.10).

შეჭიდული გენების რეკომბინაცია: კროსინგოვერი

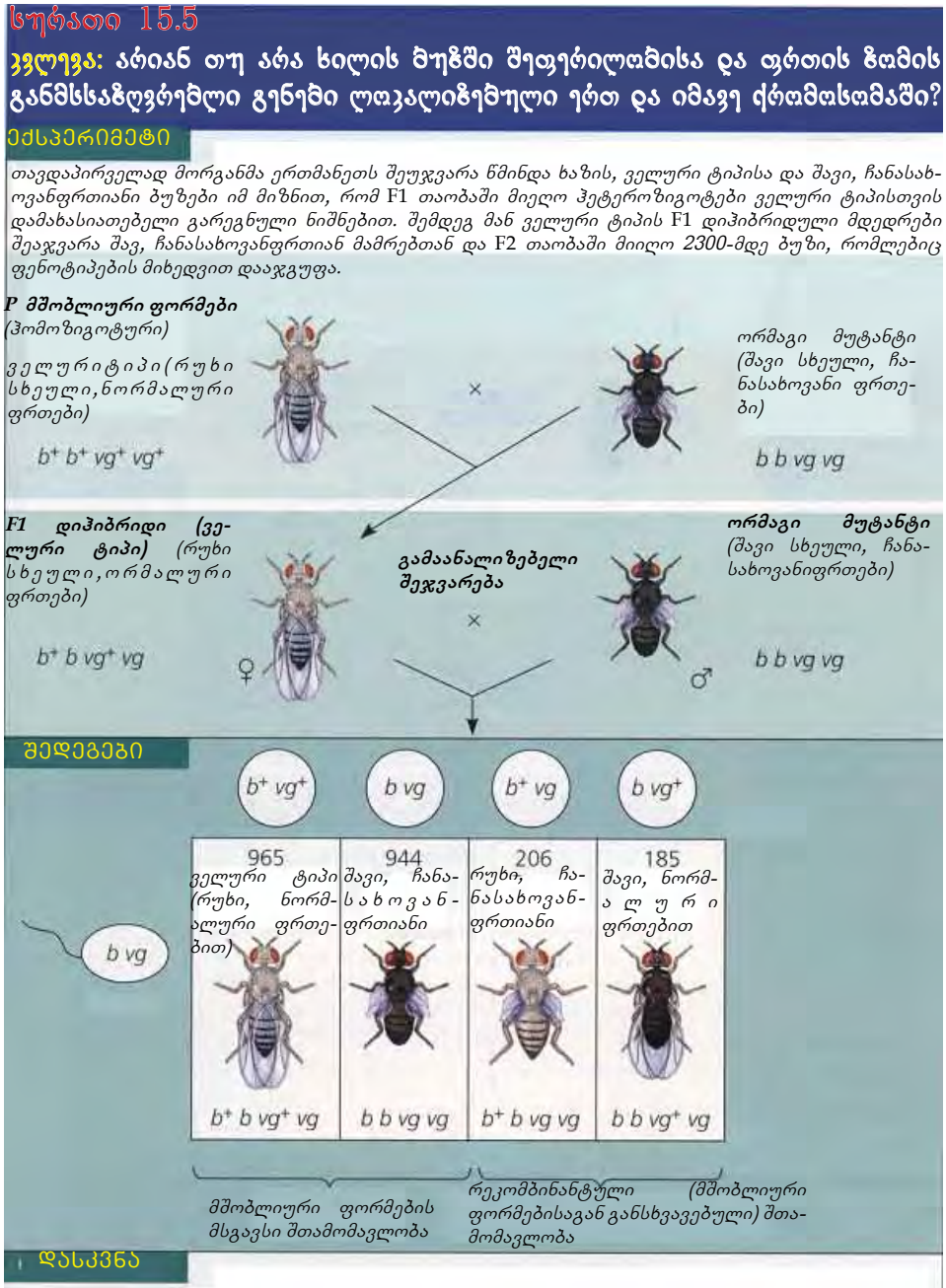
ახლა კვლავ მორგანისეულ ექსპერიმენტს დავუბრუნდეთ და შევეცადოთ ავხსნათ სურათ 15.5-ზე გამოსახული *დროზოფილების* შეჯვარების შედეგები. გავიხსენოთ, რომ შთამომავლობაში უმეტესობას აქვს მშობლიური ფორმების მსგავსი სხეულის შეფერილობა და ფრთის ზომა, რაც იმის მანიშნებელია, რომ ორივე გენი ერთ და იმავე ქრომოსომაშია ლოკალიზებული; მაგრამ შთამომავლობაში მცირე რაოდენობით მაინც ჩნდება რეკომბინანტული ფორმები. მიუხედავად ნიშნების შეჭიდულობისა, ეს უკანასკნელი, როგორც ჩანს, მაინც არასრულია.

ამგვარი შედეგების საფუძველზე მორგანმა დაუშვა რაღაც მექანიზმის არსებობა, რომელსაც ერთ და იმავე ქრომოსომაში ლოკალიზებულ გენებს შორის ფიზიკური კავშირის შემთხვევითი გაწყვეტა უნდა გამოეწვია. შემდგომმა ექსპერიმენტებმა აჩვენა, რომ სწორედ ამგვარი პროცესით, რომელსაც ამჟამად **კროსინგოვერს** უწოდებენ, აიხსნება შეჭიდულ გენებს შორის წარმოშობილი რეკომბინაცია. კროსინგოვერის შემთხვევაში, რომელიც I მეიოზის პროფაზაში, რეპლიცირებული ჰომოლოგიური ქრომოსომების დაწყვილებისას ხდება, ერთი დედისეული და ერთი მამისეული ქრომატიდა ურთიერთშესაბამის წერტილებში წყდება და ერთმანეთის ფრაგმენტებს უკავშირდება (იხ. სურათი 13.11). ფაქტობრივად, ორი არაშვილეული ქრომატიდა კროსინგოვერის ყოველი ხდომილებისას ბოლოებს უცვლის ერთმანეთს.

კროსინგოვერის შედეგად წარმოშობილ რეკომბინანტულ ქრომოსომებში ალელებმა შესაძლოა ახალი კომბინაციები წარმოქმნან, ხოლო მეიოზის შემდგომი მსვლელობისას რეკომბინანტული ქრომოსომები გამეტებში გადანაწილდებიან. სურათზე 15.6 გამოსახულია დიჰიბრიდულ მდედრ დროზოფილაში კროსინგოვერის შედეგად მიღებული რეკომბინანტული კვერცხუჯრედები და რეკომბინანტი შთამომავლები მორგანის ექსპერიმენტებში. კვერცხუჯრედების უმრავლესობა შეიცავს ქრომოსომას b+ vg ან b vg+ მშობლისეული გენოტიპით, თუმცა ზოგიერთი კვერცხუჯრედი რეკომბინანტულ ქრომოსომასაც (b+ vg ან b vg+) ატარებს. სხვადასხვა კლასის კვერცხუჯრედების განაყოფიერება რეცესივი ჰომოზიგოტი სპერმატოზოიდებით (b vg) იძლევა შთამომავლობას, რომ-

სურათი 15.5

კვლევა: არიან თუ არა ხილის მუხაში შეფერილობისა და ფრთის ზომის განმსაზღვრელი გენები ლოკალიზებული ერთ და იმავე ქრომოსომაში?



ლის 17% ავლენს არამშობლისეულ, რეკომბინანტულ ფენოტიპს (იხ. სურათი 15.6). როგორც ქვემოთ ვნახავთ, რეკომბინანტი შთამომავლების პროცენტული მაჩვენებელი, ე.წ. *რეკომბინაციის სიხშირე*, დამოკიდებულია შეჭიდულ გენებს შორის მანძილზე.

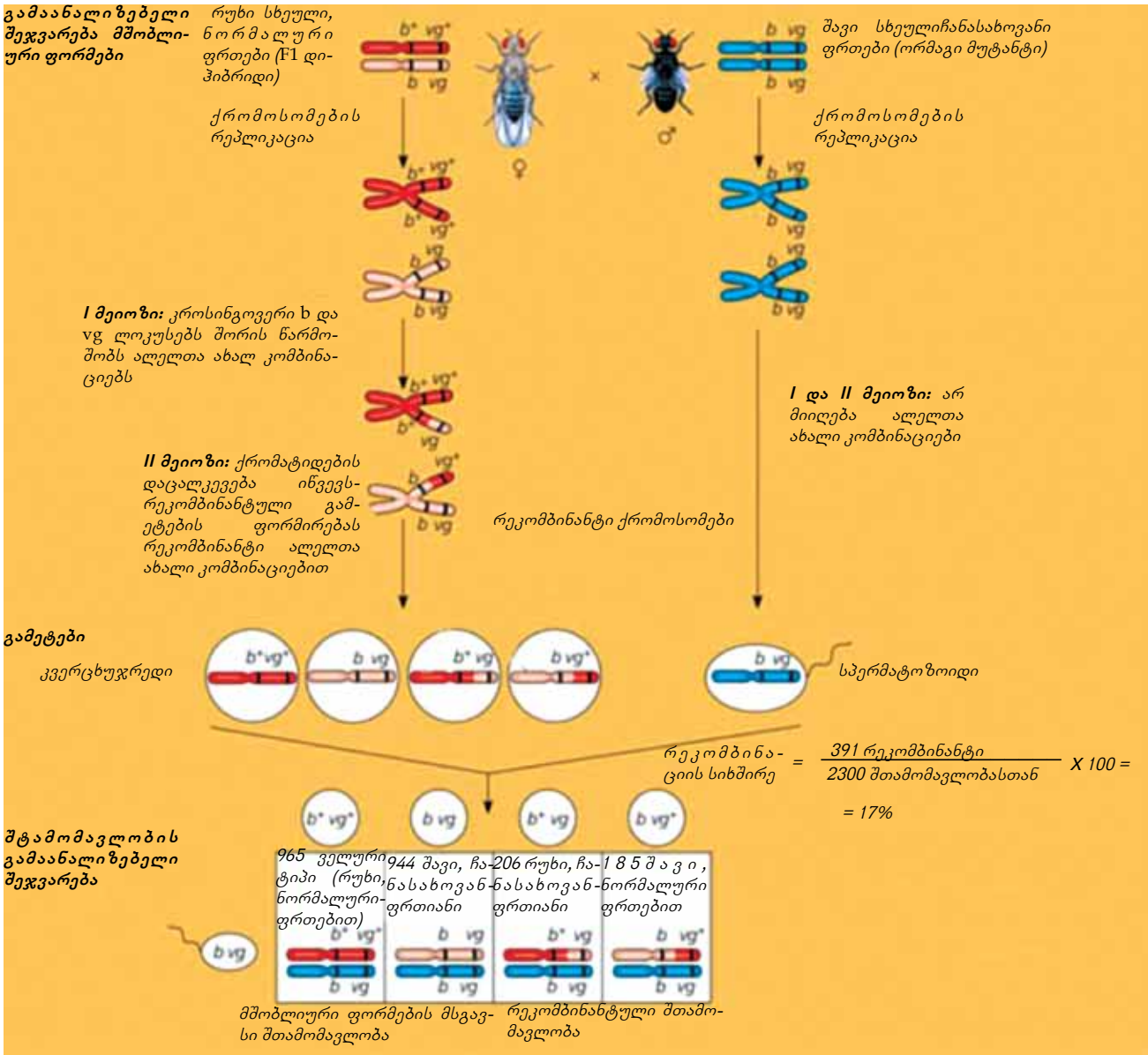
შეჭიდულობის რუკების შედგენა რეკომბინაციის მონაცემების საფუძველზე: *სამეცნიერო გამოკვლევა*

შეჭიდული გენების და კროსინგოვერით განპირობებული რეკომბინაციის მოვლენის აღმოჩენამ მორგანის ერთ-ერთი სტუდენტი, ალფრედ სტარტევანტი, **გენეტიკური რუკის** – ქრომოსომის გასწვრივ გენეტიკური ლოკუსების მოწესრიგებული მიმდევრობის კონსტრუირების მეთოდის შემუშავებამდე მიიყვანა.

სტარტევანტმა შეიმუშავა ჰიპოთეზა, რომლის თანახმად, მე-15.5 და მე-15.6 სურათებზე გამოსახული ექსპერიმენტების მსგავსი ცდების საფუძველზე გამოთვლილ რეკომბინაციათა სიხშირის მაჩვენებლები დამოკიდებულია ქრომოსომაში გენებს შორის მანძილზე. მან დაუშვა, რომ კროსინგოვერი შემთხვევითი მოვლენაა და, ამდენად, მისი ხდომილების ალბათობა თითქმის თანაბარია ქრომოსომის ყველა წერტილში. ამგვარი დაშვების საფუძველზე, სტარტევანტმა ივარაუდა, რომ *რაც უფრო დაცილებულია ორი გენი ერთმანეთისგან, მით მეტია მათ შორის კროსინგოვერის ხდომილების ალბათობა და, შესაბამისად, რეკომბინაციის სიხშირეც.* მისი მსჯელობა მარტივი იყო: რაც მეტია ორ გენს შორის მანძილი, მით უფრო დიდია იმ წერტილების რიცხვი, რომლებშიც შესაძლებელია მოხდეს კროსინგოვერი. ხილის ბუზების შეჯვარების ექსპერიმენტულ მონაცემებზე დაყრდნობით სტარტევანტმა განავითარა ერთ და იმავე ქრომოსომაში გენების ურთიერთმდებარეობის განსაზღვრის, იგივე გენების *კარტირების* მეთოდი.

გენეტიკურ რუკას, რომელიც რეკომბინაციის სიხშირეების საფუძ-

ველზეა შექმნილი, **შეჭიდულობის რუკას** უწოდებენ. **სურათ 15.7-ზე** ნაჩვენებია სტარტევანტისეული შეჭიდულობის რუკა დროზოფილას სამი გენისთვის: სხეულის შეფერილობის (b), ფრთის ზომის (vg) **(იხ. სურათი 15.6)** და cinnabar (cn) გენებისათვის. Cinnabar ერთ-ერთია დროზოფილას იმ მრავალ გენთაგან, რომლებიც თვალის ფერზე მოქმედებს. Cinnabar თვალები, მუტანტური ფენოტიპი, უფრო ღია წითელი ფერისაა, ვიდრე ველური ტიპის თვალები. რეკომბინაციის სიხშირე cn-სა და b-ს შორის 9%-ია; cn-სა და vg-ს შორის – 9,5%; ხოლო b-სა და vg-ს შორის – 17%. სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, კროსინგოვერის სიხშირე cn-სა და b-ს შორის და cn-სა და vg-ს შორის თითქმის ორჯერ უფრო იშვიათია, ვიდრე b-სა და vg-ს შორის. თუ ალტერნატულ რუკებს ავაგებთ, დავრწმუნდებით, რომ ეს მხოლოდ იმ შემთხვევაში იქნება შესაძლებელი, თუ cn ლოკალიზებული იქნება b-სა და vg-ს შორის. სტარტევანტმა გენებს შორის მანძილი **რუკის ერთეულებში** გამოსახა და



▲ *სურათი 15.6* **შეჭიდული გენების რეკომბინაციის ქრომოსომული საფუძვლი.** *ამ დიაგრამაზე ქრომოსომულ და გენურ დონეებზე არის განხილული მე-15.5 სურათზე წარმოდგენილი გამაანალიზებელი შეჯვარება. დედისეული ქრომოსომები შეფერილია, რათა შევძლოთ ჰომოლოგისაგან მათი გარჩევა. რადგან კროსინგოვერი b და vg ლოკუსებს შორის ხდება ზოგიერთ, მაგრამ არა ყველა კვერცხუჯრედის წინამორბედ უჯრედში, მშობლიური ტიპის ქრომოსომების შემცველი კვერცხუჯრედები უფრო ჭარბად წარმოიქმნება რეკომბინანტულთან შედარებით. კვერცხუჯრედის განაყოფიერება b vg გენოტიპის სპერმატოზოიდით, იძლევა რეკომბინანტული შთამომავლობის გარკვეულ რაოდენობას. რეკომბინაციის სიხშირე არის მთლიანად შთამომავლობაში რეკომბინანტული ფორმების პროცენტული მაჩვენებელი.*

სურათი 15.7

კვლევა: შედიდულობის რუკის აგება.

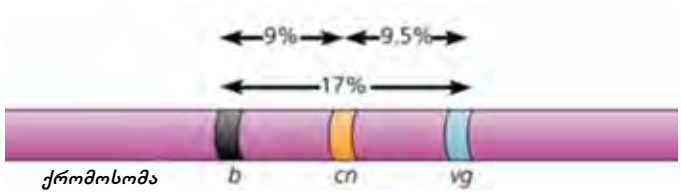
გამოყენება

ქჭიდულობის რუკა ემყარება თეორიულ დაშვებას, რომ ორ გენეტიკურ ლოკუსს შორის კროსინგოვერის ალბათობა ლოკუსებს შორის მანძილის პროპორციულია. რეკომბინაციის სიხშირის მაჩვენებლებს, რომლებიც საჭიროა გარკვეული ქრომოსომის შეჭიდულობის რუკის ასაგებად, ექსპერიმენტული შეჯვარების შედეგების საფუძველზე გამოითვლიან. ერთ-ერთი ასეთი მაგალითი განხილული იყო მე-15.6 სურათზე. გენებს შორის მანძილს რუკის ერთეულებში (იგივე, სენტიმორგანებში) გამოსახავენ. ერთი რუკის ერთეული რეკომბინაციის სიხშირის 1%-იან მაჩვენებელს შეესაბამება. გენებს ქრომოსომულ რუკაზე ისეთი მომდევრობით განალაგებენ, რომელიც ყველაზე უკეთ შეესაბამება ექსპერიმენტის შედეგებს.

მეთოდი

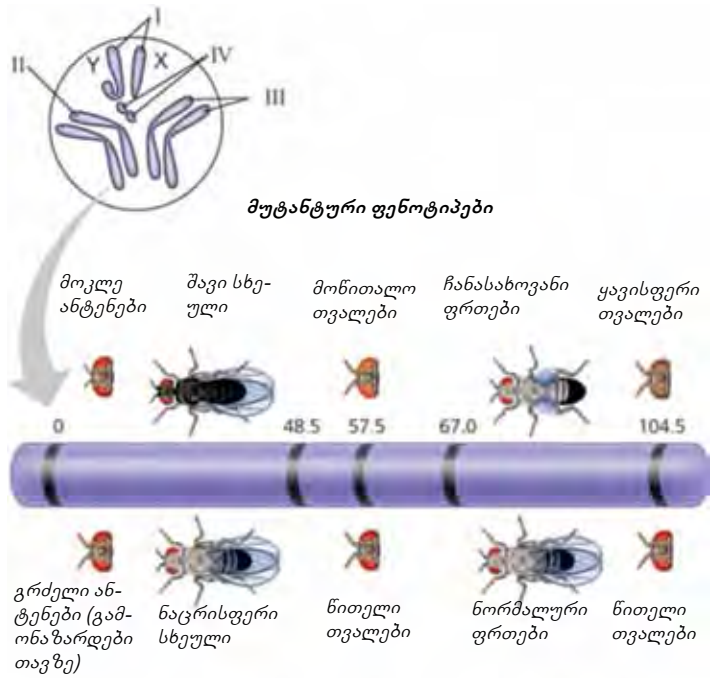
ამ მაგალითში მოცემულია რეკომბინაციის სიხშირის მნიშვნელობები დროზოფილას სამი წყვილი გენისათვის (b-cn *9%*, cn-vg *9.5%* და b-vg *17%*), *რომელთა მიხედვით, ცნ გენის მოქცევა დანარჩენ ორ გენს შორის ყველაზე უკეთ შეესაბამება მოცემული გენების ხაზობრივ მიმდევრობას:*

რეკომბინაციის სიხშირეები



შედეგები

b-vg *რეკომბინაციის სიხშირე ოდნავ ნაკლებია* b-cn და cn-vg *სიხშირეების ჯამზე, რადგან არსებობს* b და vg *გენებს შორის ორმაგი კროსინგოვერის მოხდენის ალბათობა. მეორე კროსინგოვერი ერთგვარად "აბათილებს" პირველ კროსინგოვერს და დაბლა წევს* b-vg *რეკომბინაციის სიხშირის მაჩვენებელს.*



▲ *გვ. 281. სურათი 15.8* ***დროზოფილას ქრომოსომის გენეტიკური (შეჭიდულობის) რუკის ფრაგმენტი.*** *ეს გამარტივებული რუკა გამოსახავს დროზოფილას ქრომოსომაში კარტირებულ მხოლოდ რამდენიმე გენს. რიცხვითი მნიშვნელობები ცალკეულ გენის ლოკუსთან შეესაბამება რუკის ერთეულებს ამ ლოკუსსა და ანტენის ლოკუსს (მარცხნივ) შორის. შენიშნეთ, რომ მოცემულ ფენოტიპურ ნიშანზე, როგორიცაა, მაგალითად, თვალის ფერი, შეიძლება გავლენას ახდენდეს არაერთი გენი. ყურადღება მიაქციეთ იმასაც, რომ ჰომოლოგიური აუტოსომებისგან (II-IV) განსხვავებით, X და სასქესო ქრომოსომებს (I) აქვთ განსხვავებული ფორმა.*

რუკის ერთეული განსაზღვრა როგორც 1%-ანი რეკომბინაციის სიხშირის ეკვივალენტური სიდიდე. რუკის ერთეულს ზოგჯერ *სენტიმორგანსაც* უწოდებენ მორგანის პატივსაცემად.

რეკომბინაციის მონაცემების ინტერპრეტაცია პრაქტიკაში გაცილებით უფრო რთული აღმოჩნდა, ვიდრე ამას განხილული მაგალითი გვთავაზობდა. მაგალითად, ზოგიერთი გენები ქრომოსომაში იმდენად არიან დაცილებული ერთმანეთისგან, რომ მათ შორის კროსინგოვერის შესაძლებლობა ეჭვს არ იწვევს. ორ ასეთ გენს შორის რეკომბინაციის სიხშირეს შეიძლება ჰქონდეს მაქსიმალური მნიშვნელობა – 50%, რაც ფაქტობრივად არც კი განირჩევა სხვადასხვა ქრომოსომაში ლოკალიზებულ გენებს შორის რეკომბინაციის მაჩვენებლისგან. ამ შემთხვევაში ერთსა და იმავე ქრომოსომაში ლოკალიზებულ გენებს შორის ფიზიკური კავშირი სრულიადაც არ აისახება შეჯვარების შედეგებზე. ამგვარი გენების *ფიზიკური შეჭიდულობის* მიუხედავად, ისინი *გენეტიკურად არაშეჭიდულია*. მათი ალელები დამოუკიდებლად ნაწილდებიან, თითქოს სხვადასხვა ქრომოსომაში იყვნენ მოთავსებული. დღესდღეობით უკვე დადგენილია, რომ მენდელის მიერ ბარდაზე შესწავლილი ორი ნიშნის – თესლის ფერისა და ყვავილის ფერის განმსაზღვრელი გენები ერთ და იმავე ქრომოსომაში არიან ლოკალიზებული, მაგრამ მათ შორის მანძილი იმდენად დიდია, რომ გენეტიკური შეჯვარებისას შეჭიდულობა არ ვლინდება. ქრომოსომაში ერთმანეთისგან ძლიერ დაცილებული გენების კარტირება ხდება იმ რეკომბინაციის სიხშირეთა მაჩვენებლების შეკრებით, რომლებიც აღირიცხება დაცილებულ გენებსა და მათ შორის ლოკალიზებულ ცალკეულ გენს შორის.

რეკომბინაციის მონაცემებზე დაყრდნობით, სტარტევანტმა და მისმა კოლეგებმა შეძლეს დროზოფილას მრავალრიცხოვან კარტირებულ გენთა მწკრივების შედგენა. მათ ნახეს, რომ გენთა კლასტერები გენების ოთხ შეჭიდულ ჯგუფს ქმნიდა. რადგან მიკროსკოპული გამოკვლევით მეცნიერებმა აღმოაჩინეს დროზოფილაში ოთხი წყვილი ქრომოსომის არსებობა, გენთა ამგვარი კლასტერების გამოვლენა კიდევ ერთხელ ადასტურებდა გენების ქრომოსომებში ლოკალიზაციის ფაქტს.

თითოეული ქრომოსომა სპეციფიკური გენის ხაზობრივად განლაგებულ ლოკუსთა მწკრივებს შეიცავდა **(სურათი 15.8)**.

შეჭიდულობის რუკა რეკომბინაციის სიხშირეების საფუძველზეა შემუშავებული; ამიტომ ის ქრომოსომის მხოლოდ მიახლოებით სურათს იძლევა. როგორც ეს სტარტევანტმა ივარაუდა, კროსინგოვერის სიხშირის მაჩვენებლები განსხვავებულია ქრომოსომის გასწვრივ და შესაბამისად, რუკის ერთეულები არ შეესაბამება ფაქტობრივ ფიზიკურ მანძილებს (მაგალითად, ნანომეტრებში გამოსახულ სიდიდეებს). შეჭიდულობის რუკაზე გამოსახულია გენების მიმდევრობა ქრომოსომაში, მაგრამ არ არის ნაჩვენები ამ გენების ზუსტი ლოკალიზაცია. სხვა მეთოდები საშუალებას იძლევა, აიგოს ქრომოსომათა **ციტოგენეტიკური რუკები**, სადაც გენების ლოკალიზაციას ქრომოსომული ნიშნები, მაგალითად, მათი ზოლიანობა განსაზღვრავს, რაც კარგად განირჩევა მიკროსკოპში. დასრულებული რუკები, რომელთაც ჩვენ მე-20 თავში განვიხილავთ, გენის ლოკუსებს შორის ფიზიკურ მანძილს Дნმ-ის ნუკლეოტიდთა რაოდენობით გამოსახავს. შეჭიდულობის რუკისა და ამგვარი ფიზიკური რუკის ან იმავე ქრომოსომის ციტოგენეტიკური რუკის ურთიერთშედარებისას ირკვევა, რომ გენების ხაზობრივი განლაგება ყველა რუკისთვის საერთოა; განსხვავებულია მხოლოდ გენებს შორის მანძილი.

კონცეფცია ტესტი 15.2

1. როცა ორი გენი ლოკალიზებულია ერთ ქრომოსომაზე, რა ფიზიკური საფუძველი არსებობს რეკომბინანტული შტამომავლობის წარმოქმნის, ტესტურ შეჯვარებაში დიჰიბრიდულ და ორმაგი მუტაციის მქონე მშობლებს შორის?
2. 15.5 სურათზე, შტამომავლობის ყოველი ტიპისთვის ახსენით ურთიერთკავშირი მის ფენოტიპსა და მდედრი მშობელისგან მიღებულ ალელს შორის.
3. გენები A, B და C ლოკალიზებულია ერთ და იმავე ქრომოსომაზე. ტესტურმა შეჯვარებამ აჩვენა, რომ რეკომბინაციის სიხშირე A და B-ს შორის 28%-ია, და A და C-ს შორის 12%-ია. შეგიძლიათ თუ არა ამ გენების ხაზობრივი რიგითობის გასაზღვრა?.

კონცეფცია 15.3

სქესთან შეჭიდული გენები უნიკალურ მემკვიდრეობას ავლენენ

როგორც უკვე შეიტყვეთ, ხილის ბუზ დროზოფილაში მორგანის მიერ თეთრთვალიანობის ნიშნის სქესზე დამოკიდებულების აღმოჩენა გადამწყვეტი ეპიზოდი იყო მემკვიდრეულობის ქრომოსომული თეორიის განვითარების საქმეში. ამ პარაგრაფში ჩვენ უფრო დაწვრილებით განვიხილავთ სასქესო ქრომოსომების როლს მემკვიდრეობაში. თავდაპირველად მიმოვიხილავთ სქესის დეტერმინაციის ქრომოსომულ საფუძველს ადამიანში და ზოგიერთ ცხოველში.

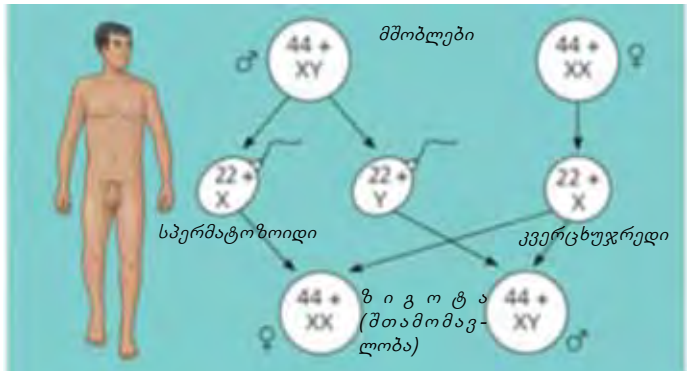
სქესის ქრომოსომული საფუძველი

მამრობითი ან მდედრობითი სქესი ადამიანში ყველაზე უკეთ გამოხატული ფენოტიპური ნიშანია. მიუხედავად იმისა, რომ ქალსა და მამაკაცს შორის არსებობს მრავალი ანატომიური თუ ფიზიოლოგიური განმასხვავებელი ნიშანი, სქესის დეტერმინაციის ქრომოსომული საფუძველი სრულიად მარტივია. ადამიანში და, ზოგადად, ძუძუმწოვრებში გვხვდება სასქესო ქრომოსომის ორი სახესხვაობა, რომლებსაც X- და Y-ით აღნიშნავენ. თუკი ინდივიდი მემკვიდრეობით მიიღებს ორ X ქრომოსომას, თითო-თითოს ორივე მშობლისგან, ჩვეულებრივ, იგი ვითარდება როგორც მდედრობითი სქესის ორგანიზმი. მამრობითი სქესი ვითარდება ზიგოტიდან, რომელიც ერთ X და ერთ Y ქრომოსომას შეიცავს **(სურათი 15.9ა)**. Y ქრომოსომა გაცილებით მცირე ზომისაა, ვიდრე X (იხ. მიკროსურათი მარცხნივ) და მხოლოდ ქრომოსომის ორივე ბოლოზე არსებული მცირე სეგმენტები არის X-ის შესაბამისი რაიონების ჰომოლოგიური. სწორედ ეს ჰომოლოგიური უბნები განაპირობებენ მამაკაცში X და Y ქრომოსომების დაწყვილებას და ჰომოლოგიური ქრომოსომებისთვის დამახასიათებელ ქცევას სათესლეებში მიმდინარე მეიოზის პროცესში.

როგორც სათესლეებში, ისე საკვერცხეებში, ორი სასქესო ქრომოსომა მეიოზის დროს სეგრეგირდება და თითოეული გამეტა იღებს ორიდან ერთ-ერთს. ყოველი კვერცხუჯრედი შეიცავს ერთ X ქრომოსომას. კვერცხუჯრედისგან განსხვავებით, მამაკაცის სპერმატოზოიდები ორი ტიპისაა: პროდუცირებული სპერმატოზოიდების ნახევარი ატარებს X, ნახევარი კი – Y ქრომოსომას. თვალი მივადევნოთ განაყოფიერების მსვლელობას. თუ კვერცხუჯრედი განაყოფიერდება X ქრომოსომის შემცველი სპერმატოზოიდით, ზიგოტას ექნება XX ქრომოსომები და იქნება მდედრობითი სქესის. თუკი Y ქრომოსომის შემცველი სპერმატოზოიდი გაანაყოფიერებს კვერცხუჯრედს, ზიგოტას ექნება X ქრომოსომები და იქნება მამრობითი სქესის **(იხ. სურათი 15.9ა)**. ამრიგად, სქესის დეტერმინაციას შემთხვევითი ხასიათი აქვს – 50 : 50. ძუძუმწოვრებისთვის დამახასიათებელი X-Y სისტემის გარდა, არსებობს სქესის დეტერმინაციის სამი სხვა ქრომოსომული სისტემაც, რომელიც **სურათ 15.9-ზეა** გამოსახული (b-d ნაწილები).



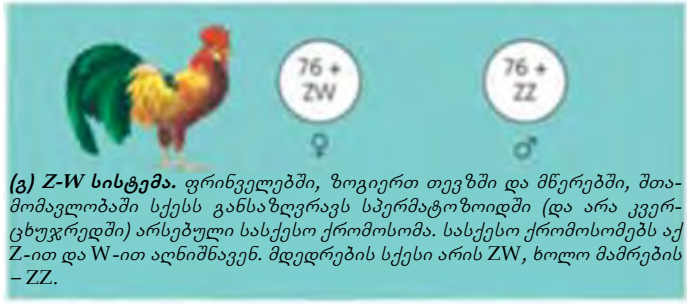
ადამიანში სქესის ანატომიური ნიშნები დაახლოებით ორი თვის ჩანასახში ჩნდება. ამ დრომდე ჩანასახოვანი გონადები არ განირჩევა ერთმანეთისგან – ისინი შეიძლება ჩამოყალიბდნენ საკვერცხეებად ან სათესლე ჯირკვლებად, რაც დამოკიდებულია ჩანასახის



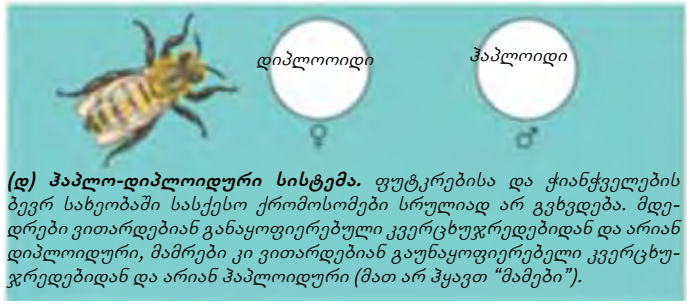
***(ა) X-Y სისტემა**. ძუძუმწოვრებში სქესი დამოკიდებულია იმაზე, რომელ ქრომოსომას – X-ს თუ Y-ს შეიცავს სპერმატოზოიდი.*



***(ბ) X-0 სისტემა.** კალიებში, ტარაკნებში და ზოგიერთ მწერებში არსებობს მხოლოდ ერთი სახის სასქესო ქრომოსომა – X. მდედრები არიან XX, ხოლო მამრები – X0. შთამომავლობაში სქესი დამოკიდებულია იმაზე, შეიცავს თუ არა სპერმატოზოიდი X სასქესო ქრომოსომას.*



***(გ) Z-W სისტემა.** ფრინველებში, ზოგიერთ თევზში და მწერებში, შთამომავლობაში სქესს განსაზღვრავს სპერმატოზოიდი (და არა კვერცხუჯრედი) არსებული სასქესო ქრომოსომა. სასქესო ქრომოსომებს აქ Z-ით და W-ით აღნიშნავენ. მდედრების სქესი არის ZW, ხოლო მამრების – ZZ.*



***(დ) ჰაპლო-დიპლოიდური სისტემა.** ფუტკრებისა და ჭიანჭველების ბევრ სახეობაში სასქესო ქრომოსომები სრულიად არ გვხვდება. მდედრები ვითარდებიან განაყოფიერებული კვერცხუჯრედებიდან და არიან დიპლოიდური, მამრები კი ვითარდებიან გაუნაყოფიერებელი კვერცხუჯრედებიდან და არიან ჰაპლოიდური (მათ არ ჰყავთ "მამები").*

▲ *სურათი 15.9* ***სქესის დეტერმინაციის ზოგიერთი ქრომოსომული სისტემა.** აუტოსომები დანომრილია. დროზოფილაში მამრები არიან X, მაგრამ სქესი მათში დამოკიდებულია არა მარტივად, Y ქრომოსომის შემცველობაზე, არამედ X ქრომოსომების რიცხვსა და აუტოსომური ნაკრების რიცხვს შორის თანაფარდობაზე.*

ჰორმონულ მდგომარეობაზე. შესაძლო სქესს Y ქრომოსომის არსებობა-არარსებობა განსაზღვრავს. 1990 წელს ბრიტანელ მკვლევართა ჯგუფმა შეძლო სათესლე ჯირკვლების განვითარებისთვის აუცილებელი გენის იდენტიფიცირება Y ქრომოსომაში და მას SRY (sex-determining region of Y) უწოდა. SRY გენის არარსებობის პირობებში, გონადები საკვერცხეებად ყალიბდება. მკვლევარები ხაზგასმით აღნიშნავენ, რომ SRY-ის არსებობა (ან არარსებობა) მხოლოდ გამშვები მექანიზმია, ხოლო ქალისა და მამაკაცის განმასხვავებელი ბიოქიმიური, ფიზიოლოგიური თუ ანატომიური ნიშნები კომპლექსურია და მათ განვითარებაში მრავალი გენი მონაწილეობს. SRY კოდირებს სხვა გენების მოქმედების მარეგულირებელ ცილას. მეცნიერებმა თანდათანობით შეძლეს Y ქრომოსომის რიგი სხვა გენების იდენტიფიცირებაც, რომლებიც სათესლე ჯირკვლების ნორმალური ფუნქციონირებისთვის არის საჭირო. ამ გენთა არარსებობის შემთხვევაში ინდივიდი მამრობითი სქესისაა, თუმცა ნორმალურად ვერ გამოიმუშავებს სპერმატოზოიდებს.

სქესთან შეჭიდული გენების მემკვიდრეობა

სქესის დეტერმინაციასთან ერთად, სასქესო ქრომოსომები (განსაკუთრებით კი X ქრომოსომა) ისეთ გენებსაც შეიცავენ, რომელთაც არანაირი კავშირი არ აქვთ სქესთან. გენს, რომელიც რომელიმე სასქესო ქრომოსომაშია ლოკალიზებული, **სქესთან შეჭიდული გენი** ეწოდება, თუმცა ადამიანის შემთხვევაში ამ სახელწოდების ქვეშ ისტორიულად X ქრომოსომის გენებს გულისხმობდნენ. ყურადღება მიაქციეთ განსხვავებას შემდეგ ცნებებს შორის – *სქესთან შეჭიდული გენი* (რომელიც შეეხება სასქესო ქრომოსომაში მოთავსებულ გენს) და *ჭდომილი გენი* (რომელიც ერთ ქრომოსომაში მოთავსებული გენების ჯგუფს აღნიშნავს, რომლებიც მემკვიდრეობით ერთად გადაეცემიან შთამომავლობას). ადამიანში სქესთან შეჭიდული გენები იმეორებენ მემკვიდრეობის იმ **სურათ**ს, რომელიც მორგანმა აღწერა დროზოფილაში თვალის ფერის განმსაზღვრელ ლოკუსზე დაკვირვებისას **(იხ. სურათი 15,4)**. მამრები სქესთან შეჭიდულ ალელებს გადასცემენ ყველა მდედრობითი სქესის, მაგრამ არცერთ მამრობითი სქესის შთამომავალს. ამის საპირისპიროდ, დედებს სქესთან შეჭიდული ალელები, შეუძლიათ გადასცენ როგორც ვაჟიშვილებს, ისე ქალიშვილებს **(სურათი 15-10)**.

თუ სქესთან შეჭიდულ ნიშანს რეცესიული ალელი განსაზღვრავს, მდედრობითი სქესის ინდივიდში ფენოტიპი მხოლოდ იმ შემთხვევაში ექსპრესირდება, თუ ის ჰომოზიგოტია. რადგან მამაკაცებს მხოლოდ ერთი ლოკუსი აქვთ, როდესაც საქმე სქესთან შეჭიდული გენების აღწერას შეეხება, ცნებები *ჰომოზიგოტური* და *ჰეტეროზიგოტური* კარგავენ თავიანთ მნიშვნელობას (ამ შემთხვევაში გამოიყენება ტერმინი *ჰემიზიგოტური*). ყოველი ვაჟიშვილი, რომელიც დედისაგან მიიღებს რეცესიულ ალელს, გამოავლენს ნიშანს. ამით აიხსნება ის ფაქტი, რომ მამაკაცებში გაცილებით უფრო ხშირია სქესთან შეჭიდული რეცესიული დაავადებები. მიუხედავად იმისა, რომ ქალში ორი მუტანტური ალელის მიღების ალბათობა მნიშვნელოვნად ჩამორჩება ვაჟის მიერ გენის ერთმაგი დოზის მიღების ალბათობას, სქესთან შეჭიდული დარღვევების მატარებელი ქალები

მაინც არსებობენ. მაგალითად, ფერების სიბრმავე სქესთან შეჭიდული მსუბუქი ხასიათის დარღვევაა. ფერების სიბრმავე გოგონას იმ შემთხვევაში გამოუვლინდება, თუ მის მამას აქვს ეს დარღვევა, ხოლო დედა კი ამ ნიშნის მატარებელია **(იხ. სურათი 15.10 გ)**; მაგრამ, რადგანაც სქესთან შეჭიდული ნიშანი – ფერთა სიბრმავე შედარებით იშვიათია, ასეთი მამაკაცისა და ქალის შეუღლება ნაკლებ სავარაუდოა.

ადამიანებში ცნობილია სქესთან შეჭიდული გაცილებით უფრო მძიმე დარღვევები, ვიდრე ფერთა სიბრმავე. ამის მაგალითია **დიუშენის კუნთოვანი დისტროფია,** რომელიც ამერიკის შეერთებულ შტატებში 3500 მამაკაციდან ერთში გვხვდება. დაავადება ხასიათდება კუნთების განლევით და კოორდინაციის მოშლით, რაც პროგრესულად მიმდინარეობს და ავადმყოფთა უმეტესობა დაახლოებით 20 წლის ასაკში იღუპება. მეცნიერებმა დაადგინეს, რომ დაავადებული ინდივიდები ვერ გამოიმუშავებენ ცილა დისტროფინს, რომლის გენი X ქრომოსომის სპეციფიკურ ლოკუსშია ლოკალიზებული.

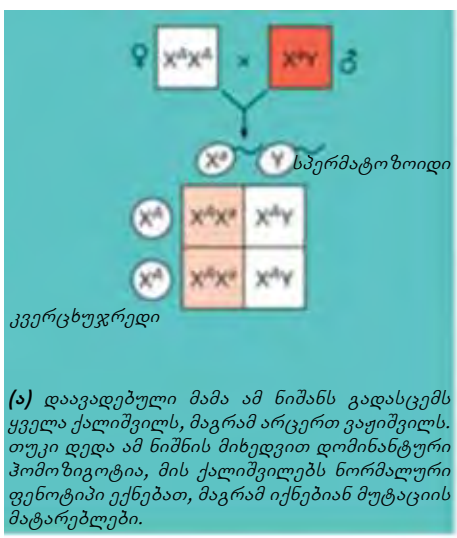
ჰემოფილია სქესთან შეჭიდული რეცესიული დარღვევაა, რომლისთვისაც დამახასიათებელია სისხლის შედედებისთვის აუცილებელი ერთი ან რამდენიმე სახის ცილის უქონლობა. როდესაც ჰემოფილიით დაავადებული ადამიანი იღებს ჭრილობას, სისხლის შეუდედებლობის გამო ეწყება გახანგრძლივებული სისხლდენა. მართალია, მცირე ნაკაწრი სერიოზულ პრობლემას არ წარმოადგენს ასეთი პირებისთვის, მაგრამ სისხლდენა სახსრის კუნთებში ზოგჯერ ძალიან მტკივნეულია და ამასთან, შეიძლება სერიოზული ზიანი მიაყენოს ორგანიზმს. დღესდღეობით ჰემოფილიით დაავადებულების მკურნალობის მიზნით, მათთვის პერიოდულად ინტრავენურად შეჰყავთ სათანადო ცილები.

X-ის ინაქტივაცია

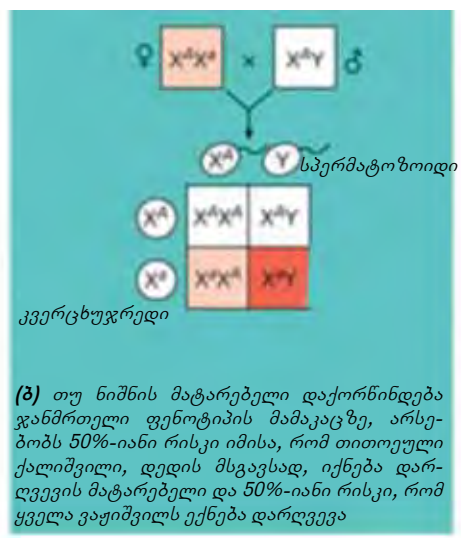
მიუხედავად იმისა, რომ ძუძუმწოვრებში და მათ შორის ადამიანშიც, მდედრობითი სქესის ორგანიზმი მემკვიდრეობით ორ X ქრომოსომას იღებს, ერთი X ემბრიონული განვითარების პერიოდში თითქმის მთლიანად ინაქტივირდება. ამის გამო, როგორც მდედრობითი ისე მამრობითი ორგანიზმის ყოველი უჯრედი შეიცავს X ქრომოსომის ლოკუსებში მოთავსებული გენების ეფექტურ დოზას (თითო ასლს). ინაქტივირებული X კონდენსირდება თითოეულ უჯრედში და წარმოქმნის კომპაქტურ სტრუქტურას, რომელიც ბირთვის გარსის ქვეშ არის მოთავსებული და მას **ბარის სხეულაკს** უწოდებენ. იმ ქრომოსომის გენების უმეტესობა, რომელიც ბარის სხეულაკს ქმნის, არ ექსპრესირდება. საკვერცხეების უჯრედებში, რომლებიც კვერცხუჯრედს აძლევენ დასაბამს, ბარის სხეულაკის წარმომშობი ქრომოსომები რეაქტივაციას განიცდიან, ანუ ყოველი მდედრობითი გამეტა შეიცავს აქტიურ X ქრომოსომას.

ბრიტანელმა გენეტიკოსმა მერი ლაიონმა შეძლო იმის დემონსტრირება, რომ არჩევანი, თუ რომელი წარმომავლობის X ქრომოსომა – მდედრობითი თუ მამრობითი – წარმოშობს ბარის სხეულაკს ცალკეულ ემბრიონულ უჯრედში X ინაქტივაციის დაწყებამდე, შემთხვევითია. შედეგად, მდედრი ორგანიზმები *მოზაიკურნი* არიან, ისინი ორი ტიპის უჯრედებს შეიცავენ: მამისეული და დედისეული წარმომავლობის აქტიური X ქრომოსომით. მას შემდეგ, რაც დასრულდება X ქრომოსომის ინაქტივაცია, ამ უჯრედისგან წარმოშობილ მთელ მიტოზურ თაობას იგივე წარმომავლობის X ექნება ინაქტივირებული. ამრიგად, თუ ქალი ჰეტეროზიგოტულია რომელიმე სქესთან შეჭიდული ნიშნის მიხედვით, მისი უჯრედების თითქმის ნახევარში ექსპრესირდება ერთი ალელი, დანარჩენში კი – ალტერნატული ალელი. **სურათ 15.11-ზე** ჩანს, როგორ აისახება ეს

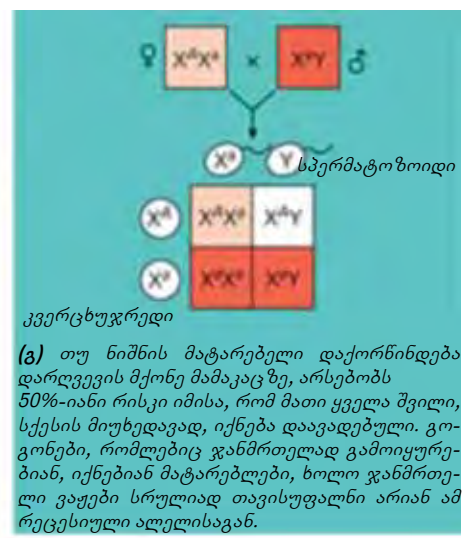
მდედრობითი სქესის პუპუმწოვრებში



(ა) დაავადებული მამა ამ ნიშანს გადასცემს ყველა ქალიშვილს, მაგრამ არცერთ ვაჟიშვილს. თუკი დედა ამ ნიშნის მიხედვით დომინანტური ჰომოზიგოტია, მის ქალიშვილებს ნორმალური ფენოტიპი ექნებათ, მაგრამ იქნებიან მუტაციის მატარებლები.



(ბ) თუ ნიშნის მატარებელი დაქორწინდება ჯანმრთელი ფენოტიპის მამაკაცზე, არსებობს 50%-იანი რისკი იმისა, რომ თითოეული ქალიშვილი, დედის მსგავსად, იქნება დარღვევის მატარებელი და 50%-იანი რისკი, რომ ყველა ვაჟიშვილს ექნება დარღვევა



(გ) თუ ნიშნის მატარებელი დაქორწინდება დარღვევის მქონე მამაკაცზე, არსებობს 50%-იანი რისკი იმისა, რომ მათი ყველა შვილი, სქესის მიუხედავად, იქნება დაავადებული. გოგონები, რომლებიც ჯანმრთელად გამოიყურებიან, იქნებიან მატარებლები, ხოლო ჯანმრთელი ვაჟები სრულიად თავისუფალნი არიან ამ რეცესიული ალელისაგან.

▲ *სურათი 15-10* ***სქესთან შეჭიდული რეცესიული ნიშან-თვისებების გადაცემა.*** *ამ დიაგრამაზე ხარისხი "A"-თი გამოსახულია X ქრომოსომაში ლოკალიზებული დომინანტური ალელი, ხოლო "a" ხარისხის მაჩვენებლით – რეცესიული ალელი. წარმოიდგინეთ, რომ რეცესიული ალელი შეესაბამება მუტაციას, რომელიც იწვევს სქესთან შეჭიდულ დაავადებას – ფერების სიბრმავეს. თეთრი კვადრატები შეესაბამება ჯანმრთელ ინდივიდებს, ღია ფერის კვადრატები – ნიშნის მატარებლებს, ხოლო მუქად შეფერილი კვადრატები – სქესთან შეჭიდული დარღვევის მქონე ინდივიდებს.*

მოზაიციზმი დედალ კატებში კუს ბაკნის მსგავსად შეფერილ ბეწვის საფარველის განვითარებაში. ადამიანში მოზაიციზმი ვლინდება საოფლე ჯირკვლების განვითარების განმსაზღვრელი გენის რეცესიული X-შეჭიდული მუტაციის შემთხვევაში, რაც ხელს უშლის ყველა ჯირკვლის განვითარებას. ამ ნიშნის მიხედვით ჰეტეროზიგოტი ქალების სხეული „დალაქულია“ – აქ ერთმანეთს ენაცვლება ნორმალური კანის და საოფლე ჯირკვლებს მოკლებული კანის „ლაქები“.

X ქრომოსომის ინაქტივაცია გულისხმობს ᲓᲜᲛ-ის მოდიფიკაციას, რაც ᲓᲜᲛ-ის ნუკლეოტიდებში ერთ-ერთ აზოტოვან ფუძესთან მეთილის ჯგუფების (-CH3) მიმაგრებას განაპირობებს (ᲓᲜᲛ-ის მეთილირების რეგულატორულ როლზე ქვემოთ, მე-19 თავში ვისაუბრებთ. აღმოჩენილია აგრეთვე ე.წ. *XIST* (X-ინაქტივაციის სპეციფიკური ტრანსკრიფტის) გენი, რომელიც *მხოლოდ და მხოლოდ* ბარის სხეულაკის ქრომოსომაში არის აქტიური. ამ გენიდან პროდუცირებული რნმ-ის მრავლობითი ასლები მიმაგრებულია იმ X ქრომოსომასთან, სადაც ისინი პროდუცირდნენ და ბოლოს მთლიანად ფარავენ მას. სავარაუდოდ, რნმ-ისა და ქრომოსომის ურთიერთქმედება ინიცირებს X ქრომოსომის ინაქტივაციას. ყველა ამ ინფორმაციის ფლობის მიუხედავად, ჩვენი ცოდნა X-ინაქტივაციასთან დაკავშირებით საკმაოდ მწირია.

ᲙᲝᲜᲪᲔᲤᲪᲘᲐ ᲢᲔᲡᲢᲘ 15.3

1. თეთრთვალება მდედრი დროზოფილა შეუჯვარეს წითელთვალება (ველური ტიპის) მამრს. ამ შეჯვარების რეციპროკული ვარიანტი მოცემულია მე-15-4 **სურათ**ზე. როგორ გენოტიპსა და ფენოტიპს უნდა მოველოდეთ შთამომავლობაში?
2. არც ტიმს და არც როდას არ აქვთ დიუშენის კუნთოვანი დისტროფია, მაგრამ მათ ერთადერთ ვაჟს აქვს დაავადება. როგორია რისკი იმისა, რომ ამ წყვილის მეორე შვილიც დაავადებული იქნება?

ᲙᲝᲜᲪᲔᲤᲪᲘᲐ 15.4

ზოგიერთი გენეტიკური დაავადება ქრომოსომების რიცხვის ან სტრუქტურის ცვლილებით არის გამოწვეული

სქესთან შეჭიდული ნიშნები მენდელის მიერ გამოვლე-



▲ *სურათი 15.11* ***X ინაქტივაცია და კუს მაგვარი შეფერილობის კატა.*** *ბეწვის კუს მაგვარი შეფერილობის განმსაზღვრელი გენი კატებში X ქრომოსომაშია ლოკალიზებული და ცხოველს კუსებური შეფერილობა ექნება იმ შემთხვევაში, თუ იგი ატარებს ნარინჯისფერი და შავი ფერის განმსაზღვრელ ორ განსხვავებულ ალელს. ნორმაში, ასეთი ალელები მხოლოდ მდედრს შეიძლება ჰქონდეს, რადგან მხოლოდ მათ აქვთ ორი X ქრომოსომა. თუკი დედალი კატა ჰეტეროზიგოტია კუსებური შეფერილობის ნიშნის მიხედვით, მას გამოუვლინდება ეს ნიშანი. ნარინჯისფერი ლაქები მოიცავს იმ უჯრედულ პოპულაციებს, რომლებშიც აქტიურია ნარინჯისფერი ბეწვის განმსაზღვრელი გენის შემცველი X ქრომოსომა, ხოლო შავი ლაქები შეიცავს უჯრედებს შავი ფერის გენის მატარებელი აქტიური X ქრომოსომით. (ასეთ კატებს თეთრი ლაქებიც აქვთ სხეულზე, მაგრამ ამ ნიშანს სრულიად სხვა გენი განსაზღვრავს).*

ნილი მემკვიდრეობის სურათიდან გადახრის ერთადერთი გამონაკლისი როდია; არც ახალი ალელების წარმომშობი გენური მუტაციები იწვევს ფენოტიპზე მოქმედ გენომურ ცვლილებებს. ფიზიკური და ქიმიური დარღვევები, მეიოზური ცვლილებების გარდა, შეიძლება სხვადასხვაგვარად აზიანებდეს ქრომოსომებს, ცვლიდეს მათ სტრუქტურას ან რაოდენობას უჯრედში. მასშტაბური ხასიათის ქრომოსომული ცვლილებები ხშირად ხდება სპონტანურ აბორტის მიზეზი, გენეტიკური დარღვევით დაბადებულ ბავშვებში კი ძალზე ხშირია განვითარების მანკები. ამგვარი გენეტიკური ცვლილებები გაცილებით უფრო ფართოდ არის გავრცელებული მცენარეებში ცხოველურ ორგანიზმებთან შედარებით.

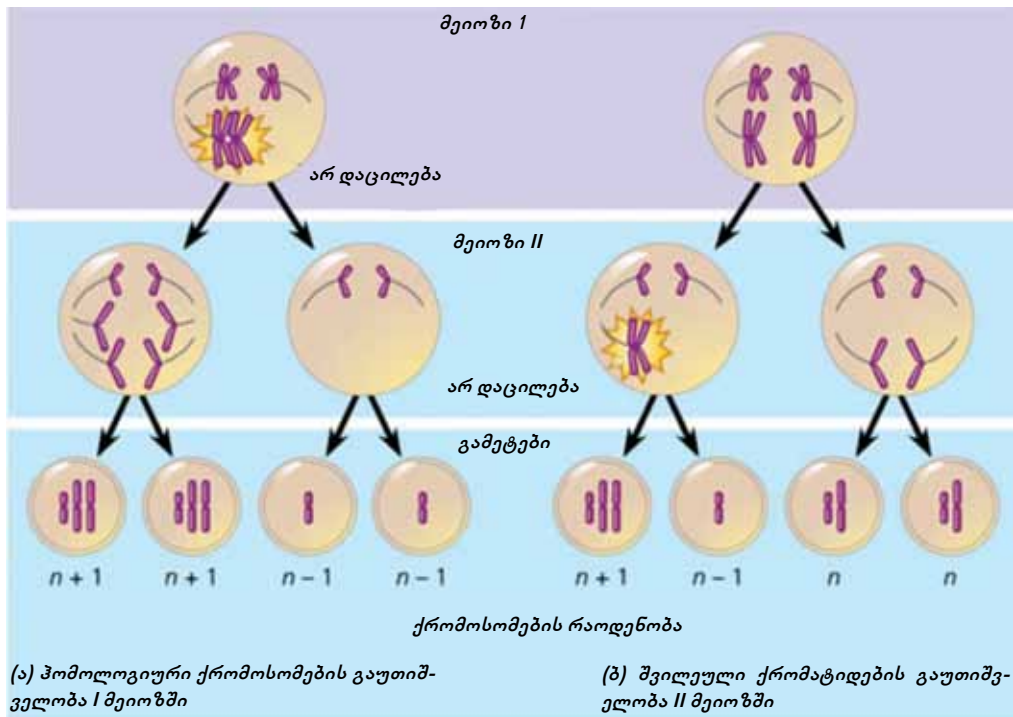
ქრომოსომათა რაოდენობრივი ცვლილებები

ნორმაში მეიოზური თითისტარა თანაბრად, უშეცდომოდ ანაწილებს ქრომოსომებს შვილეულ უჯრედებში; მაგრამ ზოგჯერ ხდება დარღვევა, ე.წ. **განურიდებლობა.** ამ დროს წყვილად წარმოდგენილი ჰომოლოგიური ქრომოსომები I მეიოზის დროს არათანაბრად ნაწილდებიან უჯრედებში ან II მეიოზის დროს ყველა შვილეული ქრომატიდი არ სცილდება ერთმანეთს. ასეთ შემთხვევაში ერთი გამეტა იღებს ორ ერთნაირ ქრომოსომას, მეორე გამეტა კი ასლის გარეშე რჩება (სურათი 15.12). დანარჩენი ქრომოსომები, ჩვეულებრივ, ნორმალურად ნაწილდებიან. თუკი მიღებული აბერანტული გამეტიდან რომელიმე განაყოფიერებისას ნორმალურ გამეტას შეერწყმება, ნაყოფს ზემოაღნიშნული ქრომოსომის შეცვლილი რაოდენობა ექნება. ამგვარ დარღვევას **ანეუპლოიდია** ეწოდება.

თუკი ქრომოსომა განაყოფიერებულ კვერცხუჯრედში სამ ცალად არის წარმოდგენილი (ისე, რომ მთლიანობაში უჯრედს აქვს 2n + 1 ქრომოსომა), ასეთ ანეუპლოიდურ უჯრედზე ამბობენ, რომ ის არის მოცემული ქრომოსომის მიხედვით **ტრისომიული.** თუკი ქრომოსომა დაკარგულია (ისე, რომ უჯრედს აქვს 2n - 1 ქრომოსომა), მაშინ ანეუპლოიდურ უჯრედს უწოდებენ ამ ქრომოსომის მიხედვით **მონოსომიურს.** აღნიშნული დარღვევა შემდეგ მიტოზურად გადაეცემა ჩანასახის ყველა უჯრედს. თუკი ორგანიზმი გადარჩება, ჩვეულებრივ, მას ექნება სიმპტომთა მთელი სერია, განპირობებული იმ გენების არასათანადო დოზით, რომლებიც ზედმეტ ან დაკარგულ ქრომოსომას უკავშირდება. განურიდებლობა მიტოზის მსვლელობის დროსაც შეიძლება მოხდეს. თუ ასეთი დარღვევა ემბრიონული განვითარების ადრეულ სტადიაზე მოხდება, ანეუპლოიდური დარღვევა მიტოზის გზით გადაეცემა უჯრედების დიდ რიცხვს, რასაც სავარაუდოდ, ორგანიზმისთვის მძიმე შედეგები მოჰყვება.

ზოგიერთ ორგანიზმს აქვს ორზე მეტი სრული ქრომოსომული ნაკრები. ასეთი ქრომოსომული ცვლილების ზოგადი სახელწოდებაა **პოლიპლოიდია.** მასში გამოყოფენ სპეციფიკურ ტერმინებს — *ტრიპლოიდიას* (3n) და *ტეტრაპლოიდიას* (4n), რაც, შესაბამისად, სამმაგი და ოთხმაგი ქრომოსომული ნაკრების აღმნიშვნელია. ერთ-ერთი მიზეზი, რამაც შეიძლება ტრიპლოიდური უჯრედი წარმოშვას, არის ყველა ქრომოსომის განურიდებლობის შედეგად წარმოქმნილი ანომალური დიპლოიდური კვერცხუჯრედის განაყოფიერება. ტეტრაპლოიდიის გამოწვევის მაგალითია 2n ქრომოსომული ნაკრების შემცველი კვერცხუჯრედის გაუყოფლობა მას შემდეგ, რაც მასში ქრომოსომები რეპლიცირდება. ამგვარი უჯრედის შემდგომი ნორმალური მიტოზური დაყოფები განაპირობებს 4n ემბრიონის განვითარებას.

პოლიპლოიდია ფართოდ არის გავრცელებული მცენა-



▶ *სურათი 15.12* ***მეიოზური გაუთიშველობა.*** *გამეტები ქრომოსომული რიცხვის დარღვევით შეიძლება წარმოიშვნენ გაუთიშველობით I ან II მეიოზური გაყოფის პროცესში.*

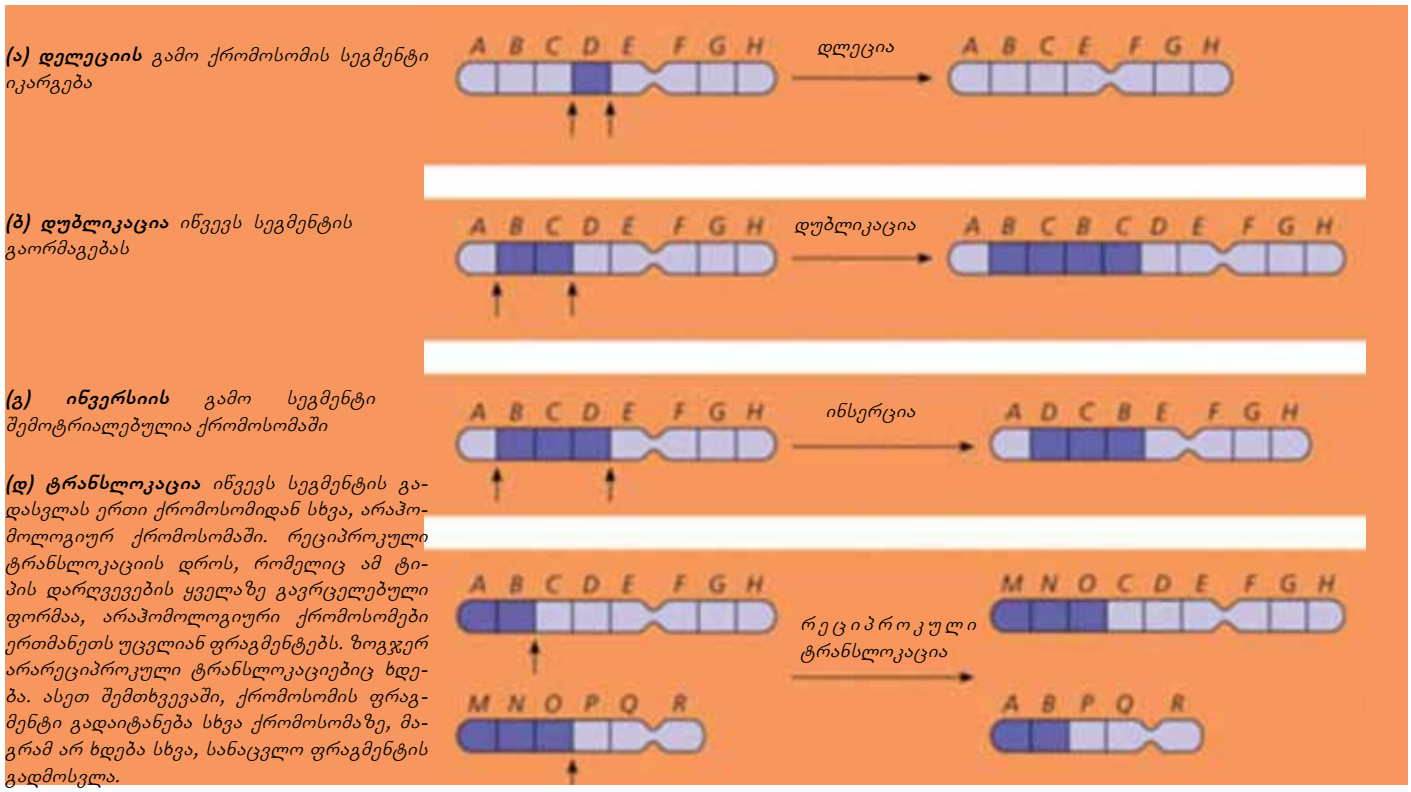


▲ *სურათი 15.13* ***ტეტრაპლოიდი ძუძუმწოვარა.*** *ამ მღრღნელის, სოროს ბინადარი Tympanoctomys Barrerae-ის სომატური უჯრედები ორჯერ მეტ ქრომოსომას შეიცავს, ვიდრე მასთან ახლომდგომი სხვა სახეობები. საინტერესოა, რომ ამ მღრღნელის სპერმატოზოიდებს უჩვეულოდ დიდი თავი აქვთ, რაც უთუოდ ჭარბი გენეტიკური მასალის შემცველობით უნდა აიხსნას. მეცნიერები ფიქრობენ, რომ ეს ტეტრაპლოიდური სახეობა წარმოიშვა წინაპარ სახეობაში ქრომოსომების რიცხვის დუბლიკაციის გზით, სავარაუდოდ, რეპროდუქციულ ორგანოებში მიმდინარე მიტოზის ან მეიოზის პროცესში წარმოშობილი შეცდომების შედეგად.*

რეთა სამეფოში. 24-ე თავში ნახავთ, რომ პოლიპლოიდური ორგანიზმების სპონტანურად წარმოშობა ყოველთვის მნიშვნელოვან როლს თამაშობდა მცენარეთა ევოლუციაში. ცხოველთა სამეფოში პოლიპლოიდური სახეობების არსებობა იშვიათობაა და, რამდენადაც ცნობილია, გვხვდება თევზებსა და ამფიბიებში. ჩილეში მეცნიერებმა პირველად შეძლეს პოლიპლოიდური ძუძუმწოვარა ცხოველის, ერთ-ერთი მღრღნელის იდენტიფიცირება, რომლის უჯრედებიც ტეტრაპლოიდური აღმოჩნდა (სურათი 15.13). უფრო დეტალურმა გამოკვლევებმა აჩვენა, რომ ახლომონათესავე სახეობებს შორისაც არის ტეტრაპლოიდიის შემთხვევები. ზოგადად შეიძლება ითქვას, რომ ტეტრაპლოდები გარეგნულად უფრო ნორმალურად გამოიყურებიან, ვიდრე ანეუპლოიდები. სრულიად აშკარაა, რომ ერთი ზედმეტი (ან ნაკლული) ქრომოსომა იწვევს გენეტიკური ბალანსის უფრო მნიშვნელოვან დარღვევას, ვიდრე დამატებითი მთლიანი ქრომოსომული ნაკრების არსებობა.

ქრომოსომის სტრუქტურის ცვლილებები

ქრომოსომის გაწყვეტამ შეიძლება გამოიწვიოს ქრომოსომის სტრუქტურის ოთხი ტიპის ცვლილება. ეს ცვლილებები სურათ 15.14-ზეა წარმოდგენილი. იმ შემთხვევაში, თუკი იკარგება ცენტრომერას მოკლებული ქრომოსომული ფრაგმენტი, ამას **დელეციას** უწოდებენ. დაზიანებული ქრომოსომა კარგავს გარკვეულ გენებს. ზოგჯერ, თუკი დელეციას მოსდევს მეიოზი, „დელეცირებული“ ფრაგმენტი მიემაგრება შვილეულ ქრომატიდას და იწვევს **დუბლიკაციას.** ამის საპირისპიროდ, მოწყვეტილი ფრაგმენტი შეიძლება ჰომოლოგიური ქრომოსომის არაშვილეულ ქრომატიდს მიემაგროს. ასეთ დროს „დუბლიცირებული“ სეგმენტები შეიძლება არაიდენტურნი აღმოჩნდნენ, რადგან დასაშვებია, რომ ჰომოლოგები ატარებდნენ გარკეული გენების განსხვავებულ ალელებს. შეიძლება ისეც მოხდეს, რომ მოწყვეტილი ფრაგმენტი ისევ საწყის ქრომოსომას მიემაგროს, ოღონდ შებრუნებული სახ-



▲ *სურათი 15.14* ***ქრომოსომის სტრუქტურის ცვლილებები.*** *ვერტიკალური ისრებით ნაჩვენებია გაწყვეტის წერტილები. მუქი მეწამული ფერი აქვს ქრომოსომის იმ ნაწილებს, რომლებმაც განიცადეს ცვლილებები.*

ით და გამოიწვიოს **ინვერსია.** ქრომოსომის გაწყვეტის მეოთხე შესაძლო შედეგი იქნება ფრაგმენტის არაჰომოლოგიურ ქრომოსომასთან შეერთება. ამ დარღვევას **ტრანსლოკაციას** უწოდებენ.

დელეციები და დუბლიკაციები უმთავრესად მეიოზის მსვლელობისას ხდება. არაშვილეული ქრომატიდები ზოგჯერ წყდება კროსინგოვერის დროს და „არასათანადო“ წერტილებში ერთდება ისე, რომ ერთ მათგანს აკლდება, მეორეს კი – ემატება გენები. ამგვარი *არარეციპროკული* კროსინგოვერის შედეგად ერთი ქრომოსომა დელეცირებული, მეორე კი – დუბლიცირებული აღმოჩნდება.

დიპლოიდი ჩანასახი, რომელიც ჰომოზიგოტურია დიდი ზომის ფრაგმენტის დელეციის მიხედვით (ან ვაჟებში, ერთადერთ X ქრომოსომას აქვს დიდი ზომის დელეცირებული ფრაგმენტი), ჩვეულებრივ, კარგავს ძირითადი გენების ნაწილს. ასეთი დარღვევა, როგორც წესი, ლეთალურია. მძიმე შედეგები მოსდევს დუბლიკაციურ და ტრანსლოკაციურ დარღვევებსაც. რეციპროკული ტრანსლოკაციების (სადაც არაჰომოლოგიური ქრომოსომები ადგილებს უცვლიან ერთმანეთს) და ინვერსიების შემთხვევაში გენების ბალანსი არ ირღვევა – ყველა გენი სახეზეა მისთვის დამახასიათებელი დოზით. მიუხედავად ამისა, ტრანსლოკაციებსა და ინვერსიებს მაინც შეუძლია იმოქმედოს ფენოტიპზე, რადგან გენის ექსპრესია გარკვეულწილად დამოკიდებულია მეზობლად მდებარე გენებზე.

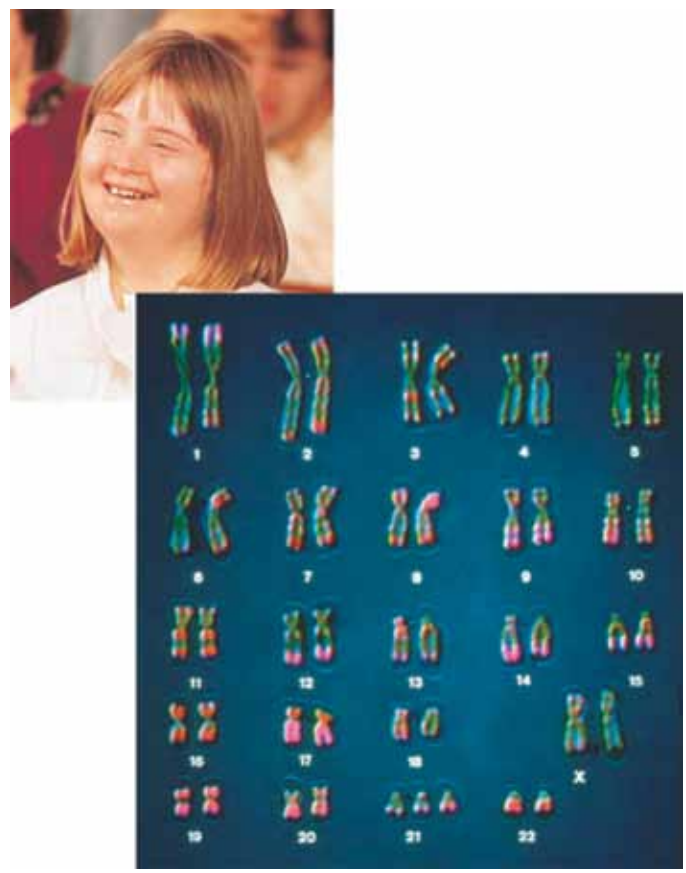
ქრომოსომული ცვლილებით გამოწვეული დარღვევები ადამიანში

ქრომოსომათა რაოდენობრივ-სტრუქტურული ცვლილებები ადამიანის მრავალ სერიოზულ დაავადებას უკავშირდება. განურიდებლობის მეიოზის მსვლელობისას შედეგად მოსდევს ანეუპლოიდური გამეტების ფორმირება. თუკი განაყოფიერებისას ანეუპლოიდური გამეტა შეერწყმება ნორმალურ გამეტას, წარმოიქმნება ანეუპლოიდური ზიგოტა. მიუხედავად იმისა, რომ ანეუპლოიდური ზიგოტების რიცხვი შესაძლოა საკმაოდ მაღალი იყოს ადამიანში, ქრომოსომულ ცვლილებათა უმეტესობა იმდენად მძიმეა, რომ ჩანასახი ვერ ვითარდება და სპონტანურად აბორტირდება დაბადებამდე დიდი ხნით ადრე; მაგრამ ზოგიერთი ანეუპლოიდია სხვებთან შედარებით ნაკლებსაზიანოა გენეტიკური ბალანსის ცვლილების თვალსაზრისით. ასეთ შემთხვევაში, ნაყოფი სიცოცხლისუნარიანობას ინარჩუნებს დაბადებამდე და მერეც. ასეთ ინდივიდებს აქვთ სიმპტომების ჯგუფი – *სინდრომი* – რომელიც ამ ტიპის ანეუპლოიდიისთვის არის დამახასიათებელი. ანეუპლოიდიით გამოწვეული გენეტიკური დაავადებების დიაგნოსტირება შესაძლებელია დაბადებამდე, ნაყოფის გამოკვლევის საფუძველზე.

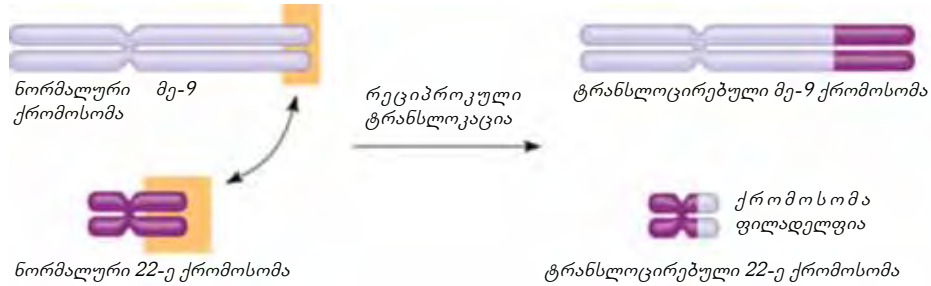
დაუნის სინდრომი (21-ე ქრომოსომის ტრისომია)

ანეუპლოიდიის ერთ-ერთი ფორმა, **დაუნის სინდრომი** ამერიკის შეერთებულ შტატებში გვხვდება დაახლოებით 700 ბავშვიდან ერთში **(სურათი 15.15)**. ჩვეულებრივ, დაუნის სინდრომი ზედმეტი 21-ე ქრომოსომის არსებობით გამოიწვევა, როდესაც სხეულის ყველა უჯრედი მთლიანობაში 47 ქრომოსომას შეიცავს. რადგან უჯრედები ტრისომიურია 21-ე ქრომოსომის მიხედვით, დაუნის სინდრომს ხშირად *21-ე ქრომოსომის ტრისომიას* უწოდებენ. სინდრომს აქვს დამახასიათებელი სახის გამომეტყველება; ავადმყოფები ტანდაბალნი არიან, აქვთ გულის მანკები, მიდრეკილნი არიან რესპირატორული ინფექციებისადმი, აღენიშნებათ გონებრივი ჩამორჩენილობა. ამასთანავე, დაუნის სინდრომის მქონე ინდივიდებს აქვთ ლეიკემიისა და ალცჰაიმერის დაავადების განვითარების მიმართ წინასწარგანწყობა; მიუხედავად იმისა, რომ მათი სიცოცხლის ხანგრძლივობა საშუალოდ, ნორმალურზე დაბალია, ზოგიერთი მათგანი აღწევს შუახნის და მეტ ასაკს. მათი უმეტესობა სქესობრივად სუსტად განვითარებული და უნაყოფოა.

დაუნის სინდრომის სიხშირე დედის ასაკთან ერთად მატულობს. თუ 30 წლამდე ასაკის დედებისთვის სინდრომიანი ბავშვის ყოლის რისკი 0.04%-ია, ეს რისკი 1,25%-მდე იზრდება 30 წლის ზემოთ და კიდევ უფრო მომატებულია მაღალ ასაკ-



▶ *სურათი 15.15* ***დაუნის სინდრომი.*** *ბავშვს გამოხატული აქვს დაუნის სინდრომისათვის დამახასიათებელი სახის ნიშნები. კარიოტიპში ჩანს 21-ე ქრომოსომის ტრისომია, ამ დაავადების გამომწვევი ყველაზე გავრცელებული დარღვევა.*



▶ *სურათი 15.16* ***ტრანსლოკაცია, დაკავშირებული ქრონიკულ მიელოგენურ ლეიკემიასთან (ქმლ).*** *თითქმის ყველა ქმლ ავადმყოფში სიმსივნური უჯრედები შეიცავენ უჩვეულოდ დამოკლებულ 22-ე ქრომოსომას, ე.წ. ფილადელფიურ ქრომოსომას და უჩვეულოდ დაგრძელებულ მე-9 ქრომოსომას. ქრომოსომათა ამგვარ ცვლილებებს იწვევს სურათზე გამოსახული ტრანსლოკაცია.*

ში. შედარებით მაღალი რისკ-ფაქტორის არსებობის გამო, 35 წელზე მაღალი ასაკის ორსულ ქალებს სთავაზობენ ნაყოფის შემოწმებას 21-ე ქრომოსომის ტრისომიაზე. ჯერ-ჯერობით ვერ ხერხდება იმის ახსნა, თუ რატომ კორელირებს დაუნის სინდრომის სიხშირე დედის ასაკთან. უმრავლეს შემთხვევაში სინდრომი გამოწვეულია განურიდებლობით I მეიოზში და ზოგიერთი მონაცემის მიხედვით, აღინიშნება ასაკზე დამოკიდებული დარღვევა მეიოზის საკონტროლო-გამშვებ მექანიზმში, რაც აფერხებს ანაფაზის დაწყებას, სანამ ყველა კინეტოქორი არ მიემაგრება დაყოფის თითისტარას (მსგავსად M ფაზის საკონტროლო-გამშვები მექანიზმისა, რომელიც მიტოზურ ციკლში მოქმედებს; იხ. თავი 12). ზოგიერთი სხვა ქრომოსომის ტრისომიის შემთხვევათა სიხშირეებიც იზრდება დედის ასაკთან ერთად, თუმცა სხვა აუტოსომური ტრისომიების შემთხვევაში ახალშობილები არასიცოცხლისუნარიანები არიან და მალევე იღუპებიან.

სასქესო ქრომოსომების ანეუპლოიდია

სასქესო ქრომოსომების განურიდებლობა იწვევს სხვადასხვა ტიპის ანეუპლოიდურ დარღვევებს. უმეტეს შემთხვევაში, გენეტიკური ბალანსი ამ დროს ნაკლებად ირღვევა აუტოსომურ ანეუპლოიდიასთან შედარებით. ამის მიზეზი შესაძლოა იყოს გენების მცირერიცხოვნება Y ქრომოსომაში და ერთი X ქრომოსომის ინაქტივაცია (ბარის სხეულაკების ფორმირება) სომატურ უჯრედებში.

ზედმეტი X ქრომოსომის შემცველობის სიხშირე მამაკაცებში არის დაახლოებით 1 : 2000 ახალშობილ ვაჟზე. ადამიანებს, რომელთაც აქვთ ეს დარღვევა (მას *კლაინფელტერის სინდრომს* უწოდებენ), აქვთ მამაკაცის სასქესო ორგანოები, მაგრამ სათესლე ჯირკვლები მცირე ზომისაა და ისინი უნაყოფონი არიან. მიუხედავად იმისა, რომ ზედმეტი X ქრომოსომა ინაქტივირდება, სინდრომისთვის დამახასიათებელია მკერდის გადიდება და ქალის სხეულის სხვა ნიშნების განვითარება. ინტელექტი, ჩვეულებრივ, ნორმალურია. მამაკაცები ზედმეტი Y ქრომოსომით (XYY) არ ავლენენ რამე სპეციფიკურ ნიშან-თვისებებს, თუმცა შედარებით ტანმაღალნი არიან.

X ქრომოსომის ტრისომიის მქონე ქალები (XXX), რაც ახალშობილ გოგონებში 1:1000 სიხშირით გვხვდება, ჯანმრთელნი არიან და არ განირჩევიან XX ქალებისგან, თუ არ ჩაუტარდებათ კარიოტიპირება. X მონოსომია, რასაც *ტერნერის სინდრომს* უწოდებენ, გვხვდება 1 : 5000 ახალშობილის სიხშირით და სიცოცხლისუნარიანი მონოსომიის ერთადერთი ცნობილი გამონაკლისია ადამიანებში. მიუხედავად იმისა, რომ X0 ინდივიდები ფენოტიპურად ქალები არიან, ისინი უნაყოფონი არიან, რადგან მათი სასქესო ორგანოები მოუმწიფებელია. ჩანაცვლებითი თერაპია ესტროგენებით ტერნერის სინდრომის მქონე გოგონებში ხელს უწყობს მეორადი სასქესო ნიშნების ჩამოყალიბებას. უმეტესობას აქვს ნორმალური ინტელექტი.

ქრომოსომული ცვლილებებით გამოწვეული დარღვევები

მრავალი ქრომოსომული დელეცია, ჰეტეროზიგოტულ მდგომარეობაშიც კი, სერიოზულ დარღვევებს იწვევს ადამიანში. ერთ-ერთი ასეთი დარღვევა არის *კრი დუ ჩეტის* („კატის კნავილის“) სახელით ცნობილი სინდრომი, რომელიც გამოწვეულია მე-5 ქრომოსომის სპეციფიკური ფრაგმენტის დელეციით. ამ დარღვევის მატარებელი ბავშვი გონებრივად ჩამორჩენილია, აქვს მცირე ზომის ქალა სახის დამახასიათებელი ნიშნებით, ხოლო მისი ტირილი კატის კნავილს მოგვაგონებს. ასეთი ინდივიდები, ჩვეულებრივ, დაბადებისთანავე ან ჩვილობის ასაკშივე იღუპებიან.

ქრომოსომის სტრუქტურული დარღვევის კიდევ ერთი ფორმა, რომელიც ადამიანის დაავადებებს უკავშირდება, არის ტრანსლოკაცია – ერთი ქრომოსომის ფრაგმენტის გადასვლა სხვა, არაჰომოლოგიურ ქრომოსომაზე. ქრომოსომული ტრანსლოკაციები ხშირია სიმსივნეების, მათ შორის, *ქრონიკული მიელოგენური ლეიკემიის* (CML) შემთხვევაში. ლეიკემია ავთვისებიანი დაავადებაა, რომელიც ლეიკოციტების წინამორბედ უჯრედებს მოიცავს და ავადმყოფის სიმსივნურ უჯრედებში ვლინდება რეციპროკული ტრანსლოკაციის სახით; კერძოდ, აღინიშნება 22-ე ქრომოსომის დიდი მონაკვეთის და მე-9 ქრომოსომის კიდურა მცირე ფრაგმენტის ურთიერთგაცვლა. შედეგად, მიიღება ძლიერ დამოკლებული, ადვილად ამოსაცნობი 22-ე ქრომოსომა, რომელსაც *ფილადელფიურ ქრომოსომას* უწოდებენ (სურათი 15.16). მე-19 თავში ჩვენ განვიხილავთ, თუ როგორ შეიძლება მონაკვეთების ამგვარმა ურთიერთგაცვლამ გამოიწვიოს სიმსივნის განვითარება.



1. მოზაიკური პოლიპლოიდური ცხოველები გაცილებით უფრო ხშირად გვხვდება სრულ პოლიპლოიდებთან შედარებით. ეს „ქიმერები“ დიპლოიდური უჯრედებისგან შედგებიან, მაგრამ სხეულზე აქვთ პოლიპლოიდურ უჯრედთა ერთგვარი „ლაქები”. ახსენით, როგორ წარმოიშვებიან ასეთი ცხოველები – ოთხმაგი ქრომოსომული ნაკრების მქონე უჯრედების შემცველი ორგანიზმები.
2. დაუნის სინდრომის მქონე ინდივიდთა თითქმის 5% ატარებს ქრომოსომულ ტრანსლოკაციას – მათ უჯრედებში 21-ე ქრომოსომის ერთი ასლი მიმაგრებულია მე-14 ქრომოსომაზე. როგორ ხდება, რომ ერთ-ერთი მშობლის გონადაში წარმოშობილი ამგვარი ტრანსლოკაცია იწვევს დაუნის სინდრომის განვითარებას ბავშვში?
3. ახსენით, რა შემთხვევაში შეიძლება მამალ კატას ჰქონდეს კუს ბაკნის მსგავსად შეფერილი ბეწვის საფარველი.

კონცეფცია 15.5

ზოგიერთი გენეტიკური დაავადება ქრომოსომების რიცხვის ან სტრუქტურის ცვლილებით არის გამოწვეული

წინა პარაგრაფში თქვენ გაეცანით ქრომოსომული მემკვიდრეობის ნორმალური სურათიდან გადახრის შემთხვევებს. ამ თავს დავასრულებთ გენეტიკის მენდელისეული კანონზომიერებებიდან გადახრის ორი ნორმალური გამონაკლისის განხილვით: ერთი შეეხება ბირთვულ, მეორე კი – ბირთვის გარეთ არსებულ გენებს.

გენომური იმპრინტინგი

როდესაც მენდელისეულ გენეტიკას და მემკვიდრეობის ქრომოსომულ საფუძველს ვიხილავდით, ჩვენ აღვნიშნეთ, რომ ნებისმიერ ალელს, დამოუკიდებლად იმისა – დედისეული თუ მამისეული წარმოშობისა იყო, უნდა ჰქონოდა ერთი და იგივე ეფექტი. ეს ფორმულირება უმეტეს შემთხვევებში მართებულია. მაგალითად, როდესაც მენდელი ერთმანეთთან აჯვარებდა მეწამულ და თეთრყვავილიან მცენარეებს, იგი ერთ და იმავე შედეგს იღებდა მიუხედავად იმისა, თუ რომელი მშობლიური ფორმიდან ჰქონდა აღებული კვერცხუჯრედი ან მტვრის მარცვალი. უკანასკნელ წლებში გენეტიკოსებმა გამოავლინეს ძუძუმწოვრებში ორი-სამი ათეული ნიშანი, რომელთა ექსპრესიაზე გავლენას ახდენს მშობლის ფაქტორი (თუ რომელი მშობლისგან მოდის აღნიშნული ნიშანი). ასეთ ფენოტიპურ ცვალებადობას, რომელიც დამოკიდებულია ალელის წარმოშობაზე (ანუ იმაზე, დედისეული თუ მამისეული წარმოშობისაა ალელი), **გენომურ იმპრინტინგს** უწოდებენ (შენიშნეთ, რომ აქ საუბარი არ არის სქესთან შეჭიდულობაზე; უფრო მეტიც, იმპრინტირებული გენების უმეტესობა აუტოსომებში მდებარეობს).

გენომური იმპრინტინგი გამეტათა ფორმირების პერიოდში ხდება და გარკვეულ გენებში იწვევს ერთ-ერთი ალელის „გაჩუმებას”. რადგან ეს გენები განსხვავებულად არიან იმპრინტირებული (აქვთ განსხვავებული „ანაბეჭდი”) სპერმატოზოიდსა და კვერცხუჯრედში, ზიგოტაში ექსპრესირდება იმპრინტირებული გენის მხოლოდ ერთი ალელი – დედისეული ან მამისეული. განვითარების პროცესში „ანაბეჭდები“ გადაეცემა სხეულის ყველა უჯრედს ისე, რომ მოცემული გენის ერთი და იგივე ალელი (დედისგან ან მამისგან მიღებული) ექსპრესირდება ორგანიზმის ყველა უჯრედში. ყოველ მომდევნო თაობაში ძველი „ანაბეჭდები წაიშლება“ გამეტათა წინამორბედ უჯრედებში და განვითარების პროცესში მყოფი გამეტის ქრომოსომები ხელახლა იმპრინტირდებიან ინდივიდის სქესზე დამოკიდებულებით. მოცემულ სახეობაში იმპრინტირებული გენები ყოველთვის ერთ და იმავე მიმართულებით იმპრინტირდებიან. მაგალითად, გენი, რომელიც იმპრინტირებულია დედისეული ალელის ექსპრესიისთვის, ყოველთვის დედისეულ ალელს ექსპრესირებს და ასე გადადის თაობიდან თაობაში.

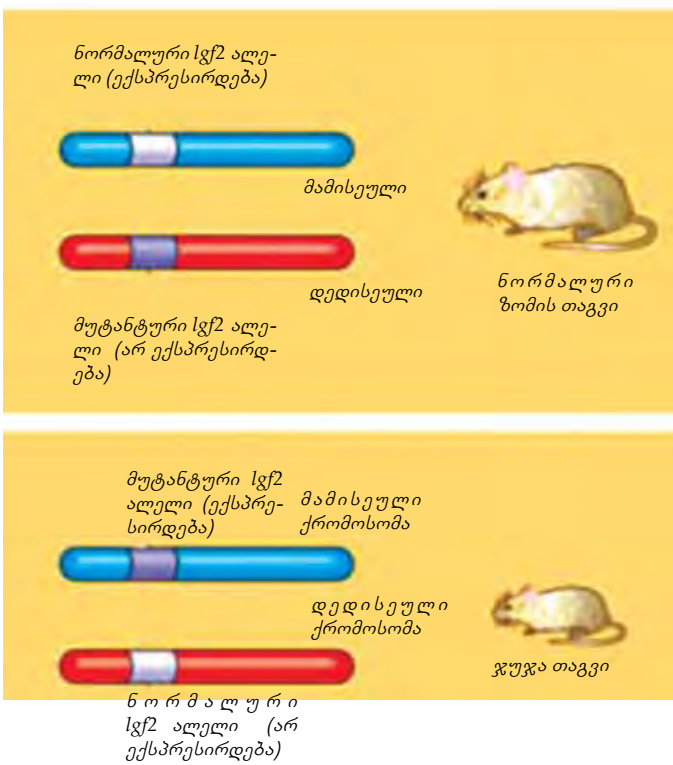
განვიხილოთ მაგალითი: ინსულინის მსგავსი ზრდის ფაქტორი 2-ის (Igf2) გენი ერთ-ერთი იმპრინტირებული გენია, რომლის იდენტიფიკაციაც მოახდინეს. მიუხედავად იმისა, რომ ზრდის ფაქტორი საჭიროა ნორმალური პრენატალური განვითარებისთვის, აქ ექსპრესირდება მხოლოდ მამისგან მიღებული ალელი **(სურათი 15.17ა)**. დასაბუთება იმისა, რომ Igf2 გენი იმპრინტირებულია, თავდაპირველად გაჩნდა ველური ტიპის თაგვისა და „ჯუჯა“ თაგვის შეჯვარების შედეგად (ეს უკანასკნელი რეცესიული ჰომოზიგოტია მუტანტური Igf2 გენის მიხედვით). ჰეტეროზიგოტი (ერთი ნორმალური და ერთი მუტანტური ალელის მატარებელი) შთამომავლები ფენოტიპურად განირჩეოდნენ ერთმანეთისგან, რაც დამოკიდებული იყო იმაზე, დედისეული თუ მამისეული წარმოშობის იყო მუტანტური ალელი **(სურათი 15.17ბ)**.

მაინც როგორ განვსაზღვროთ ზუსტად გენომური იმპრინტი (“ანაბეჭდი”)? როგორც ირკვევა, ბევრ შემთხვევაში ის მეთილის ჯგუფებისგან (-CH3) შედგება, რომელიც ციტოზინს ემატება ერთ-ერთ ალელში. ასეთმა მეთილირებამ შესაძლოა უშუალოდ ალელის „გაჩუმება“ გამოიწვიოს. ამ მოსაზრებას ის ფაქტიც განამტკიცებს, რომ ძლიერ მეთილირებული გენები, როგორც წესი, არააქტიურია (იხ. თავი 19). მიუხედავად ამისა, ზოგიერთი გენის მეთილირებას ალელის ექსპრესიის *აქტივაციაც* შეუძლია. ასე ხდება ზემოთ განხილულ Igf2-ის შემთხვევაშიც – მამისეულ ქრომოსომაში ᲓᲜᲛ-ის გარკვეული თანამიმდევრობების მეთილირება იწვევს მამისეული Igf2 ალელის ექსპრესიას.

როგორც ფიქრობენ, გენომური იმპრინტინგი ძუძუმწოვართა გენომში გენების ძალზე მცირერიცხოვან ჯგუფს უნდა მოიცავდეს, მაგრამ დღესდღეობით ცნობილი იმპრინტ-



(ა) ველური ტიპის თაგვი ჰომოზიგოტურია ნორმალური lgf2 ალელის მიხედვით

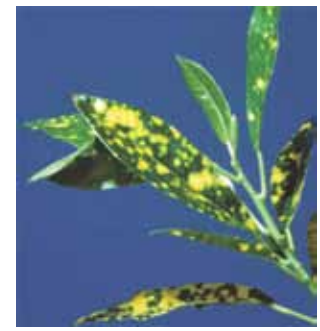


***(ბ)** თუ ნორმალური lgf2 ალელი ჰეტეროზიგოტულ თაგვებში მამისეული წარმოშობისაა, მაშინ თაგვები ნორმალური ზომის არიან; მაგრამ თუ ისინი მამისაგან იღებენ მუტანტურ ალელს, მაშინ აქვთ ჯუჯა ფენოტიპი.*

▲ *სურათი 15.17* ***თაგვის lგფ2 გენის გენომური იმპრინტინგი.*** *თაგვებში მამისეული lgf2 ალელი ექსპრესირდება, ხოლო დედისეული – არა. ველური ტიპის თაგვების შეჯვარება რეცესიული მუტანტური lgf2 ალელის მიხედვით ჰომოზიგოტურ თაგვებთან, იძლევა ჰეტეროზიგოტულ შთამომავლობას, რომელიც იქნება ან ნორმალური ზომის ან ჯუჯა, რაც დამოკიდებულია იმაზე, თუ რომელი მშობლისგან მიიღებს ცხოველი მუტანტურ ალელს.*

ირებული გენების უმეტესობა არსებით როლს ასრულებს ჩანასახის განვითარებაში. როგორც თაგვზე ჩატარებული ექსპერიმენტებიდან ირკვევა, ის ცხოველები, რომლებიც ზოგიერთი ქრომოსომის ორივე ასლს ერთი მშობლისგან იღებენ, მალე, ნაყოფის სტადიაზევე იღუპებიან. მნიშვნელობა არა

▶ *სურათი 15.18* ***დალაქული ფოთლები Croton dioicus-ში.*** *დალაქულ (ზოლიან ან დაწინწკლულ) ფოთლიანობას იწვევს მუტაციები პიგმენტის განმსაზღვრელ გენებში, რომლებიც პლასტიდებშია ლოკალიზებული და მემკვიდრეობით გადაეცემა დედის ხაზით.*



აქვს, დედისეული თუ მამისეულია ეს ქრომოსომები. აქედან ჩანს, რომ ნორმალური განვითარებისთვის საჭიროა, ჩანასახის უჯრედებს აუცილებლად ჰქონდეთ გარკვეული გენების ერთადერთი აქტიური ასლი – არც „ნული“ და არც „ორი”. აბერანტული იმპრინტინგის კავშირი განვითარების დარღვევებთან და სიმსივნეებთან მრავალი ახალი გამოკვლევის ჩატარების სურვილს აღძრავს მკვლევარებში. ეს სამუშაოები ძირითადად მიმართულია იმის გასარკვევად, თუ როგორ არიან იმპრინტირებული სხვადასხვა გენები.

უჯრედულ ორგანელთა გენების მემკვიდრეობა

წინამდებარე თავში ჩვენი ყურადღება ძირითადად მემკვიდრულობის ქრომოსომული საფუძვლის განხილვაზე იყო ფოკუსირებული; მაგრამ გვსურს, ერთი მნიშვნელოვანი შესწორებით დავასრულოთ წინამდებარე თავი: ეუკარიოტული უჯრედის ყველა გენი მხოლოდ ქრომოსომებში ან მხოლოდ ბირთვში არ არის ლოკალიზებული, ზოგიერთი მათგანი ციტოპლაზმურ ორგანელებშია მოთავსებული. ასეთ გენებს ხშირად *ბირთვის გარეთ არსებულ გენებს* უწოდებენ. მიტოქონდრიები, ქლოროპლასტები და სხვა მცენარეული პლასტიდები მცირე ზომის რგოლური Dნმ-ის მოლეკულებს შეიცავენ. ეს ორგანელები თვითონ პროდუცირდებიან და საკუთარ გენებს გადასცემენ შვილეულ ორგანელებს. რადგან ორგანელებში გენების განაწილება არ ხდება იმ კანონზომიერებებით, რომლებიც უზრუნველყოფს მეიოზში ბირთვული ქრომოსომების სწორ განაწილებას, ბუნებრივია, ბირთვის გარეთ არსებული გენები არ ემორჩილებიან მენდელისეულ კანონებს.

პირველი მინიშნება ბირთვის გარეთ არსებულ გენებზე კარლ კორენსის შრომებში გვხვდება. კორენსი აკვირდებოდა ყვითელი თა თეთრი ლაქების მემკვიდრულობას მწვანე მცენარის ფოთლებზე. მან შენიშნა (რაც 1909 წელს აღწერა თავის ნაშრომში), რომ შთამომავლობაში მემკვიდრეობით გადადიოდა მხოლოდ მდედრობითი (თესლის მომცემი) მცენარის ლაქიანობა, ხოლო მამრობითი მცენარის (რომლის მტვრის მარცვლებითაც იმტვერებოდა ყვავილები) ფოთლის ლაქიანობა გავლენას არ ახდენდა ფოთლის შეფერილობაზე. მოგვიანებით გაირკვა, რომ ჭრელფოთლიანობის ნიშანს განსაზღვრავს მუტაციები მცენარის პიგმენტაციის მაკონტროლებელ პლასტიდურ გენებში. მცენარეთა უმეტესობაში ზიგოტა კვერცხუჯრედის ციტოპლაზმისგან (და არა მტვრის მარცვლისგან)

იღებს ყველა პლასტიდს. ამდენად, მდედრობითი მცენარის მემკვიდრული მასალის წილი მხოლოდ ქრომოსომების ჰაპლოიდური ნაკრებით არ შემოიფარგლება. ზიგოტის განვითარების პროცესში, ველური ტიპის ან მუტანტური პიგმენტის განმსაზღვრელი გენები შემთხვევით ნაწილდება შვილეულ უჯრედებში. მცენარის ფოთლის შეფერილობა დამოკიდებულია მის ქსოვილებში ველური ტიპისა და მუტანტური პლასტიდების ფარდობით შემცველობაზე **(სურათი 15.18)**.

ამის მსგავსად, მდედრობითი სქესის მშობლიური ფორმა განსაზღვრავს მიტოქონდრიული გენების მემკვიდრულობის ხასიათს ცხოველებისა და მცენარეების უმრავლესობაში: ამ შემთხვევაშიც თითქმის ყველა მიტოქონდრია კვერცხუჯრედის ციტოპლაზმიდან ხვდება ზიგოტაში. მიტოქონდრიულ გენთა პროდუქტები ხელს უწყობს ელექტრონის ტრანსპორტის ჯაჭვისა და ატფ-სინტაზას ცილოვანი კომლექსების ფორმირებას (იხ მე-9 თავი). ამ ცილების დაზიანება იწვევს ატფ-ს შემცველობის დაქვეითებას უჯრედში და განაპირობებს ადამიანის ზოგიერთი იშვიათი დაავადების განვითარებას. რადგან ენერგიის მოხმარება, სხეულის სხვა ნაწილებთან შედარებით, ყველაზე დიდია ნერვულ სისტემასა და კუნთებში, ამიტომ მიტოქონდრიული დაავადებები ძირითადად ამ სისტემებს მოიცავს; მაგალითად, მიტოქონდრიული მიოპათიით დაავადებულ პირებს აქვთ საერთო სისუსტე, არ შეუძლიათ ფიზიკური დატვირთვა, ახასიათებთ კუნთების განლევა.

გარდა ამ იშვიათი დაავადებებისა, რომლებიც აშკარად მიტოქონდრიული Дნმ-ის დაზიანებას უკავშირდება, მიტოქონდრიული მუტაციები, რომელსაც ინდივითი მემკვიდრეობით იღებს დედისგან, ზოგჯერ დიაბეტის, გულის დაავადების და ხანდაზმულობის ასაკისთვის დამახასიათებელი (როგორიცაა, მაგ. ალცჰაიმერის) სხვა პათოლოგიების მიზეზი ხდება.

სიცოცხლის განმვლობაში ახალ-ახალი მუტაციები გროვდება ჩვენს მიტოქონდრიულ Дნმ-ში და, როგორც ზოგიერთი მკვლევარი ფიქრობს, ეს მუტაციები გარკვეულ როლს თამაშობენ დაბერების პროცესებში.

გენების მემკვიდრულობა, მიუხედავად იმისა, თუ სად არიან ისინი ლოკალიზებული – ბირთვში თუ ციტოპლაზმურ ორგანელებში, დამოკიდებულია გენეტიკური მასალის (Дნმ-ის) რეპლიკაციის სიზუსტეზე. მომდევნო თავში თქვენ შეიტყობთ თუ როგორ მიმდინარეობს ეს მოლეკულური რეპროდუქცია.

ჯონცეფცია ცვლა 15.5

1. გენის დოზა და გენის აქტიური ასლების რიცხვი მნიშვნელოვანია ნორმალური განვითარებისთვის. დაასახელეთ და აღწერეთ ორი პროცესი, რომელიც ხელს უწყობს გარკვეული გენების დოზის დაცვას.
2. რეციპროკული შეჯვარება ფურისულას ორ, A და B ჯიშის მცენარეებს შორის ასეთ შედეგს იძლევა A (მდედრობითი) X B (მამრობითი) – შთამომავლობაში ყველა მცენარეს აქვს მწვანე (დაულაქავებელი) ფოთლები. ახსენით ეს შედეგი.
მიტოქონდრიული გენები განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია უჯრედის ენერგეტიკული ცვლისთვის. ამასთანავე, ამ გენების მუტაციით გამოწვეული მიტოქონდრიული დარღვევები ძირითადად არალეთალურია. ახსენით, რატომ?

მე-15 თავის შემოჯმება

ძირითადი ჯონცეფციების შემოჯმება

ჯონცეფცია 15.1

მენდელისეული მემკვიდრეობის ფიზიკური საფუძველი ქრომოსომების ქცევაში გამოიხატება

- 1900-იანი წლების დასაწყისში რამდენიმე მკვლევარმა გამოთქვა მოსაზრება, რომ გენები ქრომოსომებშია ლოკალიზებული და სწორედ მეიოზში ქრომოსომათა ქცევით აიხსნება მენდელის დათიშვისა და დამოუკიდებალი განაწილების კანონები.
- **მორგანის მიერ მიღებული ექსპერიმენტული დასაბუთება: სამეცნიერო გამოკვლევა** მორგანის აღმოჩენამ, რომლის მიხედვით, X ქრომოსომის ტრანსმისიას უკავშირდება თვალის ფერის განმსაზღვრელი ნიშნის მემკვიდრულობა დროზოფილაში, იყო პირველი მყარი დასაბუთება იმისა, რომ სპეციფიკური გენები სპეციფიკურ ქრომოსომებში მდებარეობენ.

ჯონცეფცია 15.2

შეჭიდულ გენებს აქვთ ტენდენცია - ერთად გადაეცნენ თაობებს, რადგან ისინი ერთსა და იმავე ქრომოსომაში, ერთმანეთის მეზობლად არიან ლოკალიზებული

- **შეჭიდულობის გავლენა მემკვიდრულობაზე: სამეცნიერო გამოკვლევა** ცალკეული ქრომოსომა ასობით და ათასობით გენს შეიცავს. გენებს, რომლებიც ერთსა და იმავე ქრომოსომაში არიან ლოკალიზებული და ავლენენ თაობებში ერთად გადაცემის ტენდენციას, შეჭიდულ გენებს უწო-

დებენ. არაშეჭიდული გენების ალელები ლოკალიზებული არიან სხვადასხვა ქრომოსომაში ან ერთ და იმავე ქრომოსომის ძლიერ დაცილებულ უბნებში და მემკვიდრეობით გადაეცემიან ერთმანეთისგან დამოუკიდებლად.

- **გენეტიკური რეკომბინაცია და შეჭიდულობა** რეკომბინანტული შთამომავლობა ატარებს ორივე მშობლისგან მიღებული ნიშნების ახალ კომბინაციებს. ქრომოსომების დამოუკიდებლად განაწილების და განაყოფიერების შემთხვევითი ხასიათის გამო, არაშეჭიდული გენები ავლენს რეკომბინაციის 50%-იან სიხშირეს. შეჭიდული გენების რეკომბინაციის სიხშირე პირველი მეიოზური გაყოფის დროს არაშვილეულ ქრომატიდებს შორის კროსინგოვერის შემთხვევაშიც კი 50%-ზე ნაკლებია.

- **შეჭიდულობის რუკების შედგენა რეკომბინაციის მონაცემების საფუძველზე: სამეცნიერო გამოკვლევა** გენეტიკური შეჯვარებების შედეგად მიღებულ რეკომბინაციათა სიხშირეების საფუძველზე გენეტიკოსებმა განსაზღვრეს გენების ადგილმდებარეობა ქრომოსომაში და გენებს შორის მანძილი. ზოგადად შეიძლება ითქვას, რომ რაც უფრო დაშორებული არიან გენები ქრომოსომაში, მით უფრო მოსალოდნელია მათი დაცილება კროსინგოვერის დროს.

კონცეფცია 15.3

სქესთან შეჭიდული ნიშნები უნიკალურ მემკვიდრეობას ავლენენ

- **სქესის ქრომოსომული საფუძველი** ორგანიზმის სქესი მემკვიდრული ფენოტიპური ნიშანია, რომელიც ძირითადად სპეციფიკური ქრომოსომების არსებობა-არარსებობაზეა დამოკიდებული. ადამიანს და სხვა ძუძუმწოვრებს აქვთ X-Y სისტემა და სქესის დეტერმინაცია ძირითადად მაინც Y ქრომოსომის არსებობა-არარსებობით განისაზღვრება. სქესის დეტერმინაციის განსხვავებული სისტემებია ნანახი ფრინველებში, თევზებსა და მწერებში.

- **სქესთან შეჭიდული გენების მემკვიდრულობა** სასქესო ქრომოსომები ისეთ გენებსაც შეიცავენ, რომლებიც არ მონაწილეობენ სქესის განსაზღვრაში. ასეთია, მაგალითად, X ქრომოსომაში ლოკალიზებული რეცესიული ალელები, რომლებიც იწვევენ ფერთა სიბრმავეს, ჰემოფილიას და დიუშენის კუნთოვან დისტროფიას. მამები სქესთან შეჭიდულ ასეთ ალელებს გადასცემენ მხოლოდ ქალიშვილებს. თუ ვაჟი დედისგან მემკვიდრეობით მიიღებს სქესთან შეჭიდულ რეცესიულ ალელს, მას გამოუვლინდება ეს ნიშანი.

აქტივობა: სქესთან შეჭიდული გენები

გამოკვლევა: რა შეუძლიათ ხილის ბუზებს გვამცნონ მემკვიდრულობის შესახებ?

- **X-ის ინაქტივაცია მდედრობითი სქესის ძუძუმწოვრებში** ძუძუმწოვრების მდედრობითი სქესის წარმომადგენლებშო ორი X ქრომოსომიდან ერთ-ერთი ჩანასახის განვითარების ადრეულ ეტაპზე განიცდის ინაქტივაციას ყველა უჯრედში. თუ მდედრი ჰეტეროზიგოტულია X ქრომოსომაში ლოკალიზებული რომელიმე გენის მიხედვით, ის მოზაიკური იქნება ამ ნიშნის მიხედვით: მისი უჯრედების დაახლოებით ნახევარში ექსპრესირდება დედისეული, მეორე ნახევარში კი — მამისეული ალელი.

კონცეფცია 15.4

ზოგიერთი გენეტიკური დაავადება ქრომოსომის რიცხვის ან სტრუქტურის ცვლილებით არის გამოწვეული

- **ქრომოსომათა რაოდენობრივი ცვლილებები** ანეუპლოიდია შესაძლოა გამოიწვიოს ნორმალური გამეტის შერწყმამ ისეთ გამეტასთან, რომელიც მეიოზში მომხდარი განურიდებლობისს გამო მოკლებულია რომელიმე ქრომოსომას ან შეიცავს მის ორ ასლს. ასეთი ზიგოტიდან განვითარებულ უჯრედებს აღნიშნული ქრომოსომის ერთი ასლი ექნებათ ზედმეტი (ტრისომია) ან დაკარგული (მონოსომია). პოლიპლოიდია, რომლის დროსაც უჯრედში არის ქრომოსომების ორზე მეტი სრული ნაკრები, შეიძლება გამოწვეული იყოს ქრომოსომათა სრული გაუთიშებლობით გამეტათა ფორმირების პროცესში.

აქტივობა: პოლიპლოიდური მცენარეები

- **ქრომოსომის სტრუქტურის ცვლილებები** ქრომოსომის გაწყვეტას მრავალნაირი შედეგი შეიძლება მოჰყვეს. ფრაგმენტის დაკარგვის გამო ერთი ქრომოსომა რჩება დელეცირებული; მოწყვეტილი ფრაგმენტი შეიძლება მიემაგროს იმავე ქრომოსომას, ოღონდ შეიცვალოს ორიენტაცია და გამოიწვიოს ინვერსია; შესაძლებელია ფრაგმენტი მიემაგროს ჰომოლოგიურ ქრომოსომას და გამოიწვიოს დუბლიკაცია ან – არაჰომოლოგიურ ქრომოსომას და გამოიწვიოს ტრანსლოკაცია.

- **ქრომოსომული ცვლილებებით გამოწვეული დარღვევები** უჯრედში ქრომოსომების რიცხვის ან ინდივიდუალური ქრომოსომების სტრუქტურის ცვლილება შეიძლება გამოვლინდეს ფენოტიპურად. ამგვარი დარღვევები იწვევს, მაგალითად, დაუნის სინდრომს (ჩვეულებრივ, ის 21-ე ქრომოსომის ტრისომიით არის გამოწვეული), ქრომოსომულ ტრანსლოკაციებთან დაკავშირებულ ზოგიერთ სიმსივნეს და ადამიანის მრავალ სხვა დაავადებას.

კონცეფცია 15.5

ერთეულ შემთხვევებში აღინიშნება გადახრები სტანდარტული ქრომოსომული თეორიიდან

- **გენომური იმპრინტინგი** ძუძუმწოვრებში ზოგიერთი გე-

ნის ფენოტიპი დამოკიდებულია იმაზე, თუ რომელი ალელი მიიღო ორგანიზმმა დედისგან და რომელი – მამისგან. იმპრინტები ("ანაბეჭდები") გამეტების ჩამოყალიბების პროცესში ფორმირდება და შედეგად მოჰყვება ის, რომ ერთი ალელი (დედისეული ან მამისეული) არ ექსპრესირდება შთამომავლებში. ამჟამად უკვე ცნობილია, რომ იმპრინტირებული გენები მნიშვნელოვან როლს თამაშობენ ჩანასახის განვითარებაში.

- **უჯრედულ ორგანელთა გენების მემკვიდრულობა** იმ ნიშნების მემკვიდრულობა, რომლებიც მიტოქონდრიებში და პლასტიდებშო არსებული გენებით კონტროლდება, მხოლოდ და მხოლოდ დედაზეა დამოკიდებული, რადგან ზიგოტა ციტოპლაზმას იღებს კვერცხუჯრედიდან. ზოგიერთი დაავადება, რომლებიც ნერვული და კუნთოვანი სისტემების დარღვევას უკავშირდება, მიტოქონდრიული გენების დაზიანებით არის გამოწვეული. ეს უკანასკნელი ხელს უშლის ნორმალური ოდენობის ატფ-ს გამომუშავებას უჯრედში.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

გენეტიკის საკითხები

ჰემოფილიით (რეცესიული, სქესთან შეჭიდული დარღვევა) დაავადებულ მამაკაცს ჰყავს ქალიშვილი ნორმალური ფენოტიპით, რომელიც გათხოვილია ამ ნიშნის მიხედვით ნორმალურ მამაკაცზე. როგორია ალბათობა იმისა, რომ ამ წყვილის ქალიშვილს ექნება ჰემოფილია? ვაჟიშვილს ექნება ჰემოფილია? თუ წყვილს ეყოლება ოთხი ვაჟიშვილი, როგორია ალბათობა იმისა, რომ ოთხივე მათგანი დაავადებული იქნება ჰემოფილიით?

ფსევდოჰიპერტროფული კუნთოვანი დისტროფია მემკვიდრული დარღვევაა და იწვევს კუნთების თანდათანობით განლევას. ის თითქმის ყოველთვის ვლინდება მხოლოდ ვაჟებში, რომელთაც გარეგნულად ნორმალური მშობლები ჰყავთ. დაავადება, ჩვეულებრივ, იწვევს დაავადებული ვაჟის სიკვდილს მოზარდ ასაკში. რომელი ალელი იწვევს ამ დარღვევას – დომინანტური თუ რეცესიული? როგორია მემკვიდრულობა – სქესთან შეჭიდული თუ აუტოსომური? როგორ შეიტყობ ამას? ახსენით, რატომ არ გვხვდება ეს დაავადება გოგონებში?

წითელი და მწვანე ფერების სიბრმავე სქესთან შეჭიდული რეცესიული ალელით გამოიწვევა. ფერების სიბრმავის მქონე მამაკაცი დაქორწინდა ნორმალური მხედველობის ქალზე, რომლის მამას ასევე ჰქონდა ფერების სიბრმავე. როგორია ალბათობა იმისა, რომ მათ ეყოლებათ ფერების სიბრმავის მქონე ქალიშვილი? რომ მათ პირველ ვაჟიშვილს ექნება ფერების სიბრმავე? (*შენიშნეთ:* ეს ორი კითხვა განსხვავებული შინაარსის შემცველია).

ველური ტიპის ხილის ბუზი (ჰეტეროზიგოტული, სხეულის რუხი შეფერილობითა და ნორმალური ფრთებით) შეაჯვარეს შავი ფერის, ჩანასახოვანფრთიან ბუზთან. შთამომავლობაში მიიღეს შემდეგი ფენოტიპური დათიშვა: ველური ტიპი, 778; შავი ჩანასახოვანფრთიანი, 785; შავი ნორმალურფრთიანი, 158; რუხი შანასახოვანფრთიანი, 162. როგორია რეკომბინაციის სიხშირე სხეულის შეფერილობისა და ფრთის სიგრძის განმსაზღვრელ გენებს შორის?

მეორე მაგალითში, ველური ტიპის ხილის ბუზი (ჰეტეროზიგოტული, სხეულის რუხი შეფერილობითა და წითელი თვალებით) შეაჯვარეს შავი ფერის სხეულის, მეწამული თვალების მქონე ბუზთან. შთამომავლობაში მიიღეს შემდეგი ფენოტიპური დათიშვა: ველური ტიპი, 721; შავი ფერის სხეულით, მეწამული თვალებით, 751; რუხი ფერის სხეულით, მეწამული თვალებით 49; შავი ფერის სხეულით, წითელი თვალებით, 45. როგორია რეკომბინაციის სიხშირე სხეულის შეფერილობისა და თვალის ფერის განმსაზღვრელ გენებს შორის? ისარგებლეთ მე-4 ამოცანის პირობით და განსაზღვრეთ: როგორი გენოტიპური და ფენოტიპური ნიშნის მქონე მშობლიური ფორმები უნდა შეგერჩიათ, რომ დაგედგინათ ამ გენების თანამიმდევრობა ქრომოსომაში.

როგორი უნდა იყოს მემკვიდრულობის სურათი, რომ გენეტიკოსს დაებადოს ეჭვი, თითქოს უჯრედული მეტაბოლიზმის მემკვიდრული დარღვევა მიტოქონდრიული გენის დეფექტს უკავშირდება?

ზედმეტი X ქრომოსომის მქონე ქალები (XXX) ჯანმრთელნი არიან და ფენოტიპურად არ განირჩევიან ნორმალური XX ქალებისგან. როგორ სავარაუდო ახსნას მოუძებნით ამ ფაქტს? როგორ შეამოწმებდით თქვენი მოსაზრების სისწორეს?

განსაზღვრეთ გენების მიმდევრობა ქრომოსომაში რეკომბინაციის შემდეგ სიხშირეებზე დაყრდნობით: A-B, 8 რუკის ერთეული; A-C, 28 რუკის ერთეული; A-D, 25 რუკის ერთეული, B-C, 20 რუკის ერთეული და B-D, 33 რუკის ერთეული.

დავუშვათ, რომ A და B გენები შეჭიდულია და დაშორებულია ერთმანეთისაგან 50 რუკის ერთეულით. ორივე ლოკუსის მიხედვით ჰეტეროზიგოტული ცხოველი შეაჯვარეს ორივე ლოკუსის მიხედვით ჰომოზიგოტურ ცხოველთან. რამდენ პროცენტს ექნება მათ შთამომავლობაში კროსინგოვერით გამოწვეული ფენოტიპი? რომ არაფერი გცოდნოდათ A-სა და B-ს შეჭიდულობის შესახებ, შეძლებდით თუ არა ამგვარი შეჯვარების შედეგების ახსნას?

კოსმოსური გამოკვლევების შედეგად აღმოაჩინეს პლანეტა, დასახლებული არსებებით, რომლებსაც ადამიანის მსგავსი მემკვიდრულობის სურათი ახასიათებთ. სამი ფენოტიპური ნიშანია : სხეულის სიმაღლე (T – ტანმაღალი, t – ჯუჯა); თავზე ანტენა (A – გამოზრდილი ანტენა, a – ანტენის უქონლობა) და ცხვირზე ხორთუმი (S – აპრეხილი, s – დაბლადაშვებული). რადგან ეს არსებები არ არიან გონიერნი, დედამიწაზე მცხოვრებ მეცნიერებს შეუძლიათ დაკვირვების მიზნით, აწარმოონ მათზე შეჯვარების ექსპერიმენტები და გამაანალიზებელ შეჯვარებაში გამოიყენონ სხვადასხვა სახის ჰეტეროზიგოტები. ტანმაღალი და ანტენიანი ჰეტეროზიგოტების შეჯვარების შედეგად მიღებულ შთამომავლობაში ნიშნები შემდეგნაირად განაწილდა: ტანმაღალი, ანტენიანი – 46; ჯუჯა, ანტენიანი – 7; ჯუჯა, უანტენო – 42; ტანმაღალი, უანტენო – 5. ანტენიანი და აპრეხილი ხორთუმის მქონე ჰეტეროზიგოტების შეჯვარების შედეგად მიღებულ შთამომავლობაში ნიშნები შემდეგნაირად განაწილდა: ანტენიანი, აპრეხილი

ხორთუმით – 47; ანტენიანი, დაბლადაშვებული ხორთუმით – 2; უანტენო, დაბლადაშვებული ხორთუმით – 48; უანტენო, აპრეხილი ხორთუმით – 3. გამოთვალეთ რეკომბინაციის სიხშირის მაჩვენებლები ორივე ექსპერიმენტისთვის.

მე-10 საკითხში მოცემულ ინფორმაციაზე დაყრდნობით, მეცნიერებმა კიდევ ერთი გამაანალიზებელი შეჯვარება ჩაატარეს უცხოპლანეტელებზე. ისინი აკვირდებოდნენ სიმაღლეს და ცხვირის მორფოლოგიურ ნიშანს. შთამომავალთა შორის იყვნენ: ტანმაღალი, აპრეხილი ხორთუმით – 40; ჯუჯა, აპრეხილი ხორთუმით – 9; ჯუჯა, დაბლადაშვებული ხორთუმით – 42; ტანმაღალი, დაბლადაშვებული ხორთუმით – 9. გამოთვალეთ რეკომბინაციის სიხშირის მაჩვენებლები ამ მონაცემების მიხედვით; შეაჯერეთ შედეგები მე-10 საკითხის შედეგებთან და განსაზღვრეთ ამ სამი შეჭიდული გენის მიმდევრობა ქრომოსომაში.

0 ჯგუფის სისხლის ლოკუსი კარტირებულია მე-9 ქრომოსომაში. AB ჯგუფის სისხლის მქონე მამას და 0 ჯგუფის მქონე დედას ჰყავთ შვილი, რომელსაც აქვს მე-9 ქრომოსომის ტრისომია და A ჯგუფი სისხლის. ამ ინფორმაციაზე დაყრდნობით, თუ შეგიძლიათ განსაზღვროთ, რომელ მშობელში მოხდა ქრომოსომების გაუთიშველობა? ახსენით თქვენი პასუხი.

ყვავილის ორი გენი, რომელთაგან ერთი აკონტროლებს გვირგვინის ფურცლების ლურჯ (B) ან თეთრ (b) შეფერილობას, მეორე გენი კი – მრგვალ (R) ან ოვალური (r) ფორმის ბუტკოს, შეჭიდულია და 10 რუკის ერთეულით არის დაცილებული ერთმანეთისგან. თქვენ აჯვარებთ ჰომოზიგოტურ მცენარეებს: ლურჯს, ოვალური ბუტკოთი და თეთრს, მრგვალი ბუტკოთი. 1 თაობაში მიღებულ მცენარეებს შემდეგ აჯვარებთ ჰომოზიგოტურ თეთრ, მრგვალბუტკოიან მცენარეებთან და F2 თაობაში იღებთ 1000-მდე მცენარეს. ამ 1000 მცენარეში მოცემული ოთხი ფენოტიპური ნიშნის სიხშირეების როგორ განაწილებას უნდა მოველოდეთ?

რეკომბინაციის სიხშირეების განსაზღვრის მიზნით, დროზოფილას a გენისთვის თქვენ შეიმუშავეთ ჩასატარებელი შეჯვარების ექსპერიმენტების სქემა. a გენი ლოკალიზებულია იმავე ქრომოსომაში, სადაც მოთავსებულია მე-15.8 სურათზე გამოსახული გენები. a გენისთვის რეკომბინაციის სიხშირის მაჩვენებელი ჩანასახოვანფრთიანობის ლოკუსთან 14%-ის ტოლია, ხოლო ყავიფერი თვალების განმსაზღვრელ ლოკუსთან – 26%. განსაზღვრეთ a გენის ადგილმდებარეობა ქრომოსომაში

ევოლუციური კავშირი

თქვენ ნახეთ, რომ კროსინგოვერი, ანუ რეკომბინაცია ევოლუციური თვალსაზრისით სასარგებლოა ორგანიზმისთვის, რადგან განუწყვეტლივ წარმოიქმნება გენეტიკური ალელების ახალი კომბინაციები; მაგრამ ზოგიერთ ორგანიზმს აშკარად დაკარგული აქვს რეკომბინაციის მექანიზმი, სხვებში – ზოგიერთი ქრომოსომა არ მონაწილეობს რეკომბინაციის პროცესში. როგორ ფიქრობთ, რა ფაქტორებმა შეუწყო ხელი რეკომბინაციის დონის დაქვეითებას?

მეცნიერული ჯვარედინი

განიხილეთ მე-15.5 სურათი, რომელზეც გამოსახულია F1 მდედრი დიჰიბრიდი, მიღებული ხილის ბუზის b+b+vg+vg+ და bbvgvg გენოტიპის მქონე მშობლიური ფორმების (P) შეჯვარების შედეგად. როგორ მწერებს მიიღებთ F1 თაობაში, თუ მშობლიურ ფორმებად შეარჩევ b+b+vgvg და bbvg+vg+ გენოტიპის მქონე ბუზებს?

ა. როგორი გენოტიპი ექნებათ F1 თაობის მდედრებს? დაემთხვევა თუ არა მათი გენოტიპები მე-15.5 სურათზე გამოსახული F1 თაობის მდედრების გენოტიპებს?

ბ. დახაზეთ ქრომოსომა F1 თაობის მდედრებისათვის თითოეული ალელის ადგილმდებარეობის მითითებით. დაემთხვევა თუ არა ეს სურათი მე-15.5 სურათს F1 თაობის მდედრებისთვის?

გ. გამოთვალეთ შეჯვარების შედეგად მიღებული ფორმების ფენოტიპების თანაფარდობა, თუკი გვეცოდინება, რომ ორ გენს შორის მანძილი 17 რუკის ერთეულია. დაემთხვევა თუ არა ეს თანაფარდობა მე-15.5 სურათის შესაბამის მაჩვენებელს?

დ. მე-15.5 სურათზე გამოსახული შეჯვარებისთვის, მე-15.6 სურათის ანალოგიით, დახაზეთ ქრომოსომა P, F1 და F2 თაობებისთვის. აჩვენეთ, როგორ ხდება, რომ ალელების განაწილება თაობაში, F1 თაობის ინდივიდთა გამეტების მეშვეობით, F2 თაობაში იძლევა ასეთ ფენოტიპურ დათიშვას?

გამოკვლევა: ***მემკვიდრულობის შესახებ რა ახალი ინფორმაცია შეგვიძლია შევიტყოთ ხილის ბუზზე ჩატარებული ცდებით?***

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

დაახლოებით ერთი ყოველი 1500 ვაჟიდან და 2500 გოგონადან იბადება ფრაგილური X-სინდრომით. ქრომოსომულ სურათზე X-ქრომოსომის ბოლო DნმA-ის წვრილი ძაფით უკავშირდება ქრომოსომას. ამ ტიპის დარღვევა გონებრივ ჩამორჩენილობას უკავშირდება. არსებობს აზრთა სხვადასხვაობა იმასთან დაკავშირებით, არის თუ არა საჭირო, რომ მოხდეს გონებრივად ჩამორჩენილი ყველა ბავშვის კარიოტიპირება ფრაგილური X ქრომოსომის გამოვლენის მიზნით. ზოგიერთს მიაჩნია, რომ უმჯობესია იცოდე დარღვევის მიზეზი, რათა დეფექტის მქონე ბავშვისთვის შეიმუშავო სწავლების სპეციალური პროგრამა. სხვანი ფიქრობენ, რომ დასწავლის უუნარობის ბიოლოგიური მიზეზების გამოძიება ასეთი ბავშვის ერთგვარი „დაღდასმა“ იქნება, რაც გარკვეულად შეზღუდავს მის შესაძლებლობებს. როგორია თქვენი მოსაზრება ამ საკითხის მიმართ?

16 მემკვიდრეობის მოლეკულური საფუძვლები



▲ *სურათი 16.1* **უოტსონი და კრიკი თავის ᲓᲜᲛ-ის მოდელთან.**

ძირითადი კონცეფციები

16. 1 **ᲓᲜᲛ წარმოადგენს გენეტიკურ მასალას**
16. 2 **მრავალი ცილა ერთობლივად მუშაობს ᲓᲜᲛ-ის რეპლიკაციისა და რეპარაციისათვის.**

შესავალი

სიცოცხლის განმსაზღვრელი ინსტრუქციები

1953 წლის აპრილში ჯეიმს უოტსონმა და ფრენსის კრიკმა მთელი სამეცნიერო სამყარო განაცვიფრეს დეზოქსირიბონუკლეინის მჟავის, ან უ ᲓᲜᲛ-ის, სტრუქტურის ელეგანტური ორმაგ-სპირალოვანი მოდელით. სურათი 16. 1 გვიჩვენებს უოტსონსა და კრიკს, რომლებიც აღფრთოვანებული არიან თავისი მავთულებისა და კონსერვის ქილებისაგან აგებული ᲓᲜᲛ-ის მოდელით. მას შემდეგ ბოლო 50 წლის განმავლობაში ეს მოდელი ახალი იდეიდან თანამედროვე ბიოლოგიის ხატად გადაიქცა. ᲓᲜᲛ, მემკვიდრეობის სუბსტანცია, ჩვენი დროის ყველაზე ცნობილი მოლეკულაა. მენდელის მემკვიდრეობითი ფაქტორები და მორგანის გენები ქრომოსომებზე, ფაქტიურად, ᲓᲜᲛ-ისაგან შედგება. ქიმიური თვალსაზრისით, მთელ თქვენ გენეტიკურ მასალას წარმოადგენს 46 ქრომოსომის შემადგენელი ᲓᲜᲛ, რაც მემკვიდრეობითაა მიღებული თქვენი მშობლებისაგან.

ბუნებაში არსებული ყველა მოლეკულებიდან, ნუკლეინის მჟავები უნიკალურებია თავისი უნარით, წარმართონ საკუთარი რეპლიკაცია მონომერებიდან. მართლაც, შვილების მსგავსებას თავიანთ მშობლებთან საფუძვლად უდევს ᲓᲜᲛ-ის ზუსტი რეპლიკაცია და მისი გადაცემა ერთი გენერაციიდან შემდეგისათვის. მემკვიდრეობითი ინფორმაცია კოდირებულია ᲓᲜᲛ-ის ქიმიურ ენაზე და რეპროდუცირებას განიცდის თქვენი სხეულის ყველა უჯრედში. სწორედ ეს ᲓᲜᲛ-ის პროგრამა განსაზღვრავს თქვენს ბიოქიმიურ, ანატომიურ, ფიზიოლოგიურ და, გარკვეულწილად, ქცევით მახასიათებლებსაც. ამ თავში, თქვენ გაიგებთ, როგორ დაადგინეს ბიოლოგებმა, რომ ᲓᲜᲛ წარმოადგენს გენეტიკურ მასალას, როგორ აღმოაჩინეს უოტსონმა და კრიკმა მისი სტრუქტურა და როგორ ახდენენ უჯრედები თავისი ᲓᲜᲛ-ის — მემკვიდრეობის მოლეკულური საფუძვლის — რეპლიკაციასა და რეპარაციას.

კონცეფცია 16.1

ᲓᲜᲛ წარმოადგენს გენეტიკურ მასალას

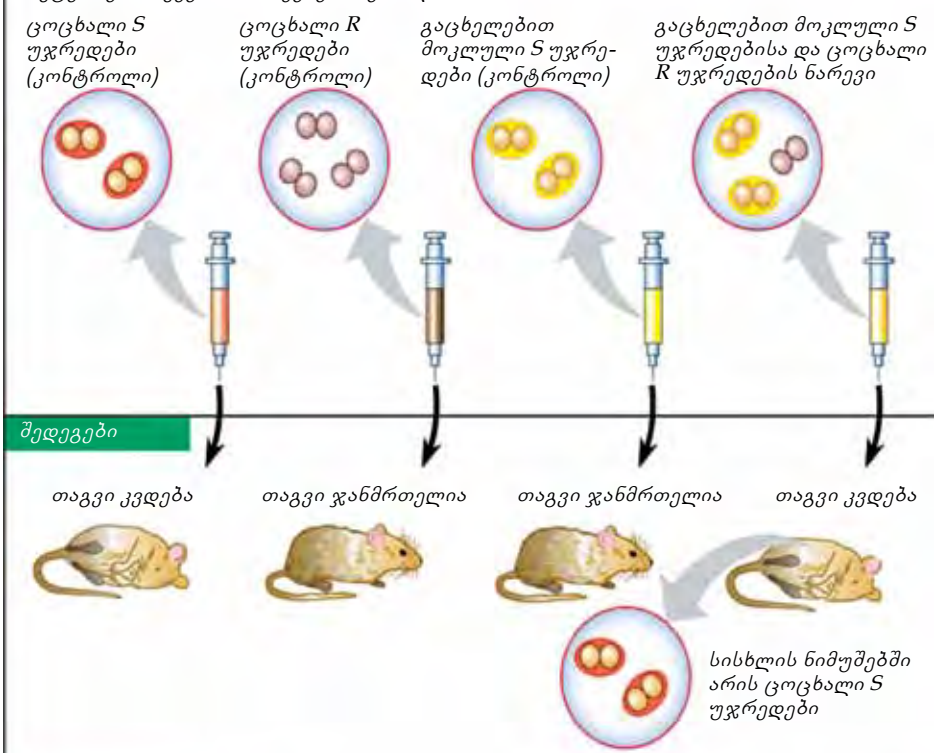
დღეს სკოლის მოსწავლეებმაც იციან ᲓᲜᲛ -ის შესახებ, ხოლო მეცნიერები რუტინულად მანიპულირებენ ᲓᲜᲛ-ით ლაბორატორიებში და მათი საშუალებით ცვლიან უჯრედების მემკვიდრეობით გარდამავალ მახასიათებლებს. თუმცა, მე-20 საუკუნის დასაწყისში მემკვიდრეობითობის მოლეკულების იდენტიფიკაცია ბიოლოგების უმთავრეს პრობლემას წარმოადგენდა.

გენეტიკური მასალის ძიება: მეცნიერული კვლევა

მას შემდეგ, რაც თ. ჰ. მორგანის ჯგუფმა დაადგინა, რომ გენები ლოკალიზებულია ქრომოსომებზე (იხ. თავი 15), ქრომოსომების ორი ქიმიური კომპონენტი — ᲓᲜᲛ და ცილა — გენეტიკური მასალისათვის შესაფერისი კანდიდატები გახდა. 1940-იან წლებამდე მონაცემები უფრო ცილების სასარგებლოდ მეტყველებდა, განსაკუთრებით მას შემდეგ, რაც ბიოქიმიკოსებმა განსაზღვრეს ისინი, როგორც მაკრომოლეკულების კლასი, ფუნქციების უდიდესი ჰეტეროგენულობითა და სპეციფიკურობით. ეს კი მემკვიდრეობითობის მასალისათვის უმნიშვნელოვანეს პირობას წარმოადგენდა. ამასთან ერთად, ძალიან ცოტა იყო ცნობილი ნუკლეინის მჟავებზე, რომელთა ფიზიკური და ქიმიური თვისებები მეტად ერთგვაროვანი ჩანდა ყოველი ორგანიზმის მიერ გამოვლენილი სპეციფიკური მემკვიდრეობით

სურათი 16.2 კვლევა: შეიძლება პათოგენურობის გენეტიკური თვისება გადადიოდეს მაქტერიიდან მაქტერიაზე?

ექსპერიმენტი *Streptococcus pneumoniae*-ს „S“ (გლუვი) ხაზის ბაქტერიები პათოგენურია, რადგან აქვთ კაპსულა, რომელიც იცავს მათ ცხოველის დამცავი სისტემისაგან. „R“ (ხორკლიანი) ხაზის ბაქტერიებს არა აქვთ კაპსულა, ამიტომ არაპათოგენურებია. ფრედერიკ გრიფიტი ახდენდა თაგვების ინექცირებას ორი ხაზის ბაქტერიებით ქვემოთ ნაჩვენები მეთოდით:



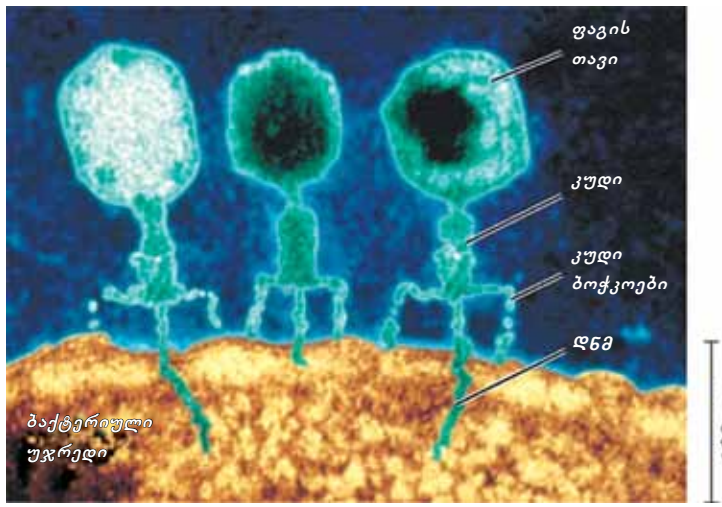
დასკვნა გრიფიტმა დაასკვნა, რომ ცოცხალი R ბაქტერია ტრანსფორმირდა პათოგენურ S ბაქტერიად უცნობი, მემკვიდრეობითი სუბსტანციის საშუალებით მკვდარი S უჯრედებიდან.

გადაცემადი თვისებების უზარმაზარი რიცხვის ასახსნელად. ეს შეხედულება თანდათანობით შეიცვალა, რადგანაც ექსპერიმენტებმა მიკროორგანიზმებზე მოულოდნელი შედეგები აჩვენა. ისევე როგორც მენდელისა და მორგანის შრომების შემთხვევაში, გენეტიკური მასალის იდენტურობის დადგენისათვის განმსაზღვრელი ფაქტორი იყო შესაფერისი ექსპერიმენტული ორგანიზმების არჩევა. დნმ-ის როლი მემკვიდრეობითობაში პირველად გამოიკვეთა ბაქტერიებისა და იმ ვირუსების შესწავლისას, რომლებიც აინფიცირებდნენ ამ ბაქტერიებს. ეს ორგანიზმები კი გაცილებით მარტივია, ვიდრე ბარდა, დროზოფილა ან ადამიანი. ამ სექციაში ჩვენ საკმაოდ დეტალურად განვიხილავთ გენეტიკური მასალის მოსაპოვებლად ჩატარებულ კვლევებს, როგორც მეცნიერული ძიების კარგ მაგალითს.

მონაცემები, რომ დნმ-ს შეუძლია ბაქტერიის ტრანსფორმირება

ჩვენ შეგვიძლია მივყვეთ დნმ-ის გენეტიკური როლის აღმოჩენის კვალს უკან 1928 წლამდე. ფრედერიკ გრიფიტი, ბრიტანელი მედიცინის მუშაკი, სწავლობდა *Streptococcus pneumoniae*-ს, ბაქტერიას, რომელიც ძუძუმწოვრებში პნევმონიას იწვევს. გრიფიტს ჰქონდა ბაქტერიის ორი შტამი (ნაირსახეობა) — პათოგენური (დაავადების გამომწვევი) და არაპათოგენური (უვნებელი). მისთვის მოულოდნელი იყო აღმოჩენა, რომ, როდესაც პათოგენურ ბაქტერიებს კლავდა გაცხელებით და შემდეგ ურევდა მათ ნარჩენებს ცოცხალი, არაპათოგენური შტამის ბაქტერიებთან, ცოცხალი უჯრედებიდან ზოგიერთი პათოგენური ხდებოდა (სურათი 16. 2). ამასთან ერთად, პათოგენურობის ეს ახალი თვისება მემკვიდრეობით გადადიოდა ტრანსფორმირებული ბაქტერიის ყველა შთამომავალზე. ნათელი იყო, რომ მკვდარი პათოგენური უჯრედების გარკვეულმა ქიმიურმა კომპონენტმა გამოიწვია აღნიშნული მემკვიდრეობითი ცვლილება, თუმცა ამ სუბსტანციის იდენტურობა უცნობი იყო. გრიფიტმა აღწერილ ფენომენს **ტრანსფორმაცია** უწოდა, რაც დღეს განიმარტება, როგორც გარეგანი დნმ-ის უჯრედთან ასიმილაციის შედეგად გამოწვეული გენოტიპისა და ფენოტიპის ცვლილება (ტერმინ ტრანსფორმაციის გამოყენება არ უნდა ავურიოთ ნორმალური ცხოველური უჯრედის გარდაქმნაში სიმსივნურ უჯრედად, რაც განხილულია თავ 12-ში).

გრიფიტის კვლევამ საფუძველი დაუდო ამერიკელი ბაქტერიოლოგის ოსვალდ ევერის 14-წლიან ძიებას ტრანსფორმაციის გამომწვევი სუბსტანციის იდენტურობის დასადგენად. ევერი გაცხელებით მოკლული პათოგენური ბაქტერიიდან გამოყოფდა და ასუფთავებდა სხვადასხვა ტიპის მოლეკულებს და შემდგომ ყოველი ტიპით ცდილობდა, გამოეწვია ცოცხალი არაპათოგენური ბაქტერიის ტრანსფორმაცია. მხოლოდ დნმ-მა იმუშავა. საბოლოოდ, 1944 წელს, ევერიმ და მისმა კოლეგებმა მაკლინ მაკკარტიმ და კოლინ მაკლეოდმა გამოაცხადეს, რომ ტრანსფორმაციის გამომწვევი აგენტი არის დნმ. მათი აღმოჩენა ინტერესით, მაგრამ საკმაო სკეპტიციზმით მიიღეს, ნაწილობრივ იმ დროს დამკვიდრებული რწმენის შედეგად, რომ ცილები უკეთეს კანდი-



▲ *სურათი 16.3* ***ვირუსები აინფიცირებენ ბაქტერიულ უჯრედს.*** *T_2 და მონათესავე ფაგები ემაგრებიან კუდის ბოჭკო მასპინძელ უჯრედს და შეჰყავთ მასში თავისი გენეტიკური მასალა (ფერადი ტრანსმისიული ელექტრონული მიკროსკოპი ტემ).*

დატებს წარმოადგენენ გენეტიკური მასალის როლისათვის. გარდა ამისა, ბევრი ბიოლოგი არ იყო დარწმუნებული, რომ ბაქტერიებისა და უფრო რთული ორგანიზმების გენები ერთმანეთის მსგავსი იქნებოდა შემადგენლობისა და ფუნქციების მიხედვით. მაგრამ დაეჭვების მთავარი მიზეზი ის იყო, რომ ძალიან ცოტა იყო ცნობილი დნმ-ის შესახებ.

მონაცემები, რომ ვირუსულ დნმ-ს შეუძლია უჯრედის დაპროგრამება

დნმ-ის, როგორც გენეტიკური მასალის, დამამტკიცებელი დამატებითი მონაცემები მიღებული იქნა იმ ვირუსების კვლევიდან, რომლებიც აინფიცირებენ ბაქტერიებს. ვირუსები უჯრედებზე გაცილებით მარტივებია. ვირუსი ოდნავ მეტია, ვიდრე დნმ (ან ხანდახან რნმ) გარშემორტყმული დამცავი შრით, რომელიც ხშირად უბრალოდ ცილას წარმოადგენს. ვირუსი, რომ გამრავლდეს, უნდა შეიჭრას უჯრედში და „დაეუფლოს“ უჯრედის მეტაბოლურ აპარატს.

ვირუსებს, რომლებიც აინფიცირებენ ბაქტერიებს, ფართოდ იყენებენ მოლეკულური გენეტიკის მკვლევარები. ამ ვირუსებს **ბაქტერიოფაგებს** (რაც ნიშნავს „ბაქტერიის მჭამელს“), ან უბრალოდ **ფაგებს** უწოდებენ (სურათი 16. 3). 1952 წელს ალფრედ ჰერშიმ და მარტა ჩეიზმა ჩაატარეს ექსპერიმენტები, რომელმაც აჩვენა, რომ დნმ წარმოადგენს ფაგ T_2-ის გენეტიკურ მასალას. ეს არის ერთ-ერთი იმ ფაგთაგან, რომელიც აინფიცირებს *Escherichia coli (E.coli)*-ის, ჩვეულებრივ, ძუძუმწოვართა ნაწლავებში მცხოვრებ ბაქტერიას. ამ დროისათვის ბიოლოგებმა უკვე იცოდნენ, რომ T_2, სხვა მრავალი ვირუსის მსგავსად, თითქმის მთლიანად შედგება დნმ-ისა და ცილისაგან. მათ ასევე იცოდნენ, რომ T_2 ფაგს შეუძლია *E.coli*-ის უჯრედი სწრაფად გადააქციოს T_2-მწარმოებელ ფაბრიკად, რომელიც უჯრედის დარღვევის შემდეგ ფაგის მრავალ ასლს გამოყოფს. T_2-ს, რაღაცნაირად, შეუძლია „გადააპროგრამოს“ მასპინძელი უჯრედი ვირუსების საწარმოებლად. მაგრამ რომელი ვირუსული კომპონენტია — ცილა თუ დნმ — პასუხისმგებელი ამ პროცესზე?

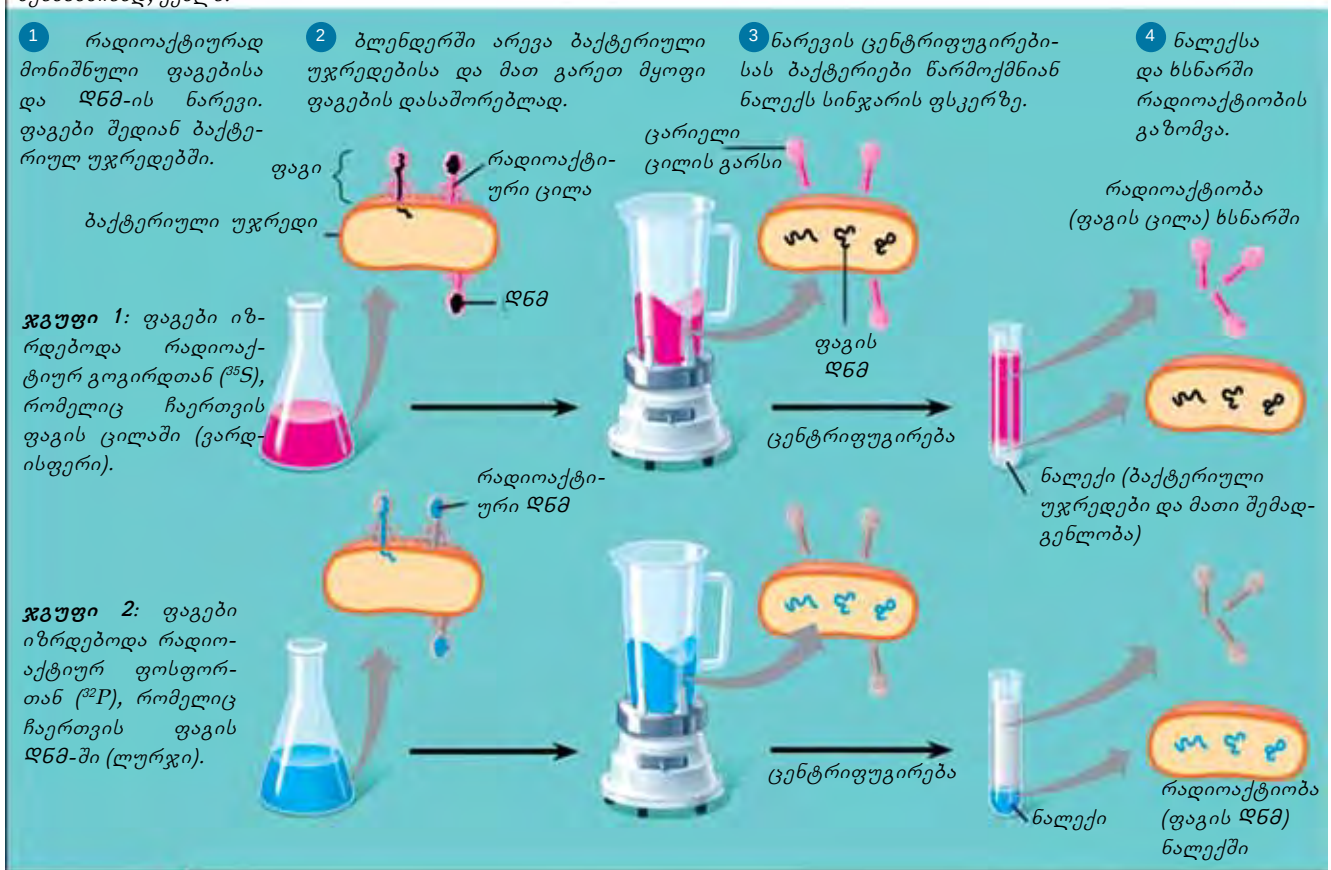
ჰერშიმ და ჩეიზმა შეძლეს ამ მნიშვნელოვანი შეკითხვის პასუხის პოვნა, დაგეგმეს რა ექსპერიმენტი, რომელმაც აჩვენა, რომ ინფიცირების დროს T_2-ის ორი კომპონენტიდან მხოლოდ ერთი შედის *E.coli*-ის უჯრედში (სურათი 16-4). ექსპერიმენტის მომზადებისას, ფაგის დნმ-ისა და ცილების მოსანიშნად ისინი სხვადასხვა რადიოაქტიურ იზოტოპებს იყენებდნენ. თავდაპირველად, T_2 იზრდებოდა *E.coli*-თან ერთად რადიოაქტიური გოგირდის თანაობისას. რადგანაც გოგირდს შეიცავს ცილა, მაგრამ არა დნმ, რადიოაქტიური ატომები მხოლოდ ფაგის ცილაში ჩაერთვება. შემდეგ, ანალოგიურად, მოხდა სხვა ჯგუფის T_2-ის დნმ-ის მონიშვნა რადიოაქტიური ფოსფორის ატომებით. რადგანაც ფაგის ფოსფორის უდიდესი ნაწილი სწორედ მის დნმ-შია, ამ პროცედურის შედეგად ფაგის ცილა მოუნიშნავი რჩება. ექსპერიმენტის დროს, T_2-ის ცილა-მონიშნული და დნმ-მონიშნული ჯგუფები ცალ-ცალკე აინფიცირებდნენ არარადიოაქტიური *E.coli*-ის უჯრედების სხვადასხვა ნიმუშებს. ინფექციის (ანუ ფაგების ბაქტერიებში შეჭრის) დასაწყისიდან მცირე დროის შემდეგ, კულტურებს ურევდნენ ბლენდერით, რათა დაეცალკევებინათ ბაქტერიული უჯრედების გარეთ დარჩენილი ფაგის ნაწილები. შემდეგ ნარევს აცენტრიფუგებდნენ, რის შედეგადაც ბაქტერიული უჯრედები წარმოქმნიდნენ ნალექს ცენტრიფუგის სინჯარების ფსკერზე, ხოლო უფრო მსუბუქი თავისუფალი ფაგები და ფაგების ნაწილები ხსნარში სუსპენდირებული, ანუ სუპერნატანტში, რჩებოდნენ. მეცნიერები შემდეგ ზომავდნენ რადიოაქტიობას ნალექსა და სუპერნატანტში.

ჰერშიმ და ჩეიზმა ნახეს, რომ, როდესაც ბაქტერიის ინფიცირება ხდებოდა რადიოაქტიურად მონიშნული ცილების შემცველი T_2 ფაგებით, რადიოაქტიობის დიდი ნაწილი სუპერნატანტში იყო კონცენტრირებული. სუპერნატანტი კი შეიცავს ფაგის ნაწილებს (მაგრამ არა ბაქტერიას). ეს შედეგი გვაფიქრებინებს, რომ ფაგის ცილები არ შედის მასპინძელ უჯრედებში. მაგრამ, როდესაც ბაქტერია ინფიცირდება რადიოაქტიურად მონიშნული დნმ-ის შემცველი ფაგებით, რადიოაქტიობის უმეტესობა ნალექშია. ნალექი კი მასპინძელ უჯრედებს შეიცავს და ამდენად, სწორედ ფაგის დნმ გადადის მასპინძელ უჯრედებში. უფრო მეტიც, როდესაც ამ ბაქტერიებს აბრუნებენ კულტურის არეში, ინფექციის მიმდინარეობა გრძელდება და *E.coli* გამოყოფს ფაგებს, რომლებიც გარკვეულ რადიოაქტიურ ფოსფორს შეიცავს.

ჰერშიმ და ჩეიზმა დაასკვნეს, რომ ინფექციის დროს ხდება ვირუსის დნმ-ის გადასვლა მასპინძლის უჯრედში, ხოლო ვირუსის ცილა გარეთ რჩება. შესული (ინექცირებული) დნმ შეიცავს გენეტიკურ ინფორმაციას, რომელიც უჯრედებს აწარმოებინებს ახალ ვირუსულ დნმ-სა და ცილებს, რომელთაგანაც იქმნება ახალი ვირუსები. ამრიგად, ჰერში-ჩეიზის ექსპერიმენტმა საფუძვლიანად დაამტკიცა, რომ სწორედ

სურათი 16.4 კვლევა: რა არის ფაგ T2–ის გენეტიკური მასალა: ცილა თუ დნმ?

ექსპერიმენტი *ალფრედ ჰერშიმ და მარტა ჩეიზმა თავის ცნობილ, 1952 წლის ცდაში გამოიყენეს რადიოაქტიური გოგირდი და ფოსფორი, რათა მიჰყოლოდნენ ბაქტერიული უჯრედების დამაინფიცირებელი T2 ფაგის ცილისა და დნმ-ის, შესაბამისად, კვალს.*



შედეგები *ინფექციის დროს, ფაგის ცილები ბაქტერიული უჯრედების გარეთ რჩება, ხოლო ფაგის დნმ შედის უჯრედებში. ფაგის რადიოაქტიური დნმ-ის შემცველი ბაქტერიულ უჯრედების კულტურას თუ გავზრდით, მათ მიერ გამოყოფილი ახალი ფაგები მცირე რაოდენობით რადიოაქტიურ ფოსფორს შეიცავენ.*

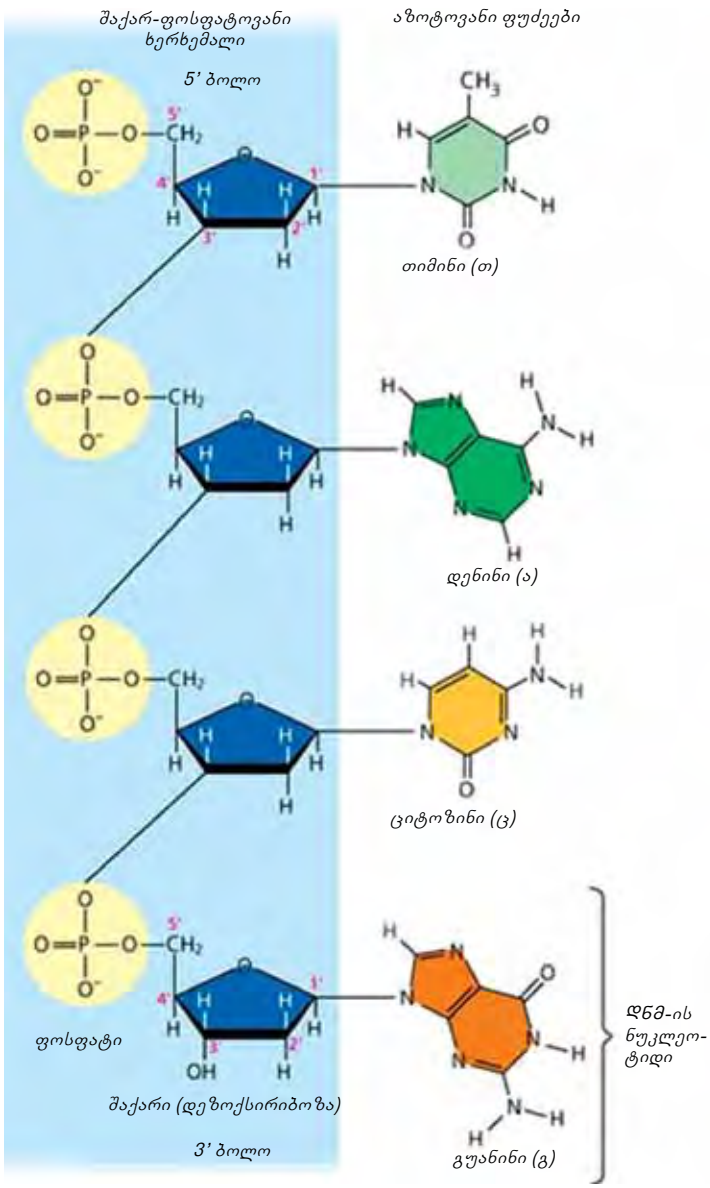
დასკვნა *ჰერშიმ და ჩეიზმა დაასკვნეს, რომ T2 ფაგის გენეტიკური მასალის როლს ასრულებს დნმ, და არა ცილა.*

ნუკლეინის მჟავები, და არა ცილები, წარმოადგენენ მემკვიდრეობითობის მასალას, ყოველ შემთხვევაში, ვირუსებისთვის მაინც.

დამატებითი მტკიცებულება, რომ დნმ არის გენეტიკური მასალა

დნმ-ის გენეტიკური როლის შემდგომი დასაბუთება ბიოქიმიკოს ერვინ ჩარგაფის ლაბორატორიიდან იქნა მიღებული. უკვე ცნობილი იყო, რომ დნმ წარმოადგენს ნუკლეოტიდებისაგან შემდგარ პოლიმერს. ნუკლეოტიდები კი სამი კომპონენტისაგან შედგება: აზოტოვანი (აზოტის შემცველი) ფუძე, პენტოზური შაქარი — დეზოქსირიბოზა და ფოსფატის ჯგუფი (სურათი 16.5). ფუძე შესაძლოა იყოს ადენინი (ა), თიმინი (თ), გუანინი (გ) ან ციტოზინი (ც). ჩარგაფმა გაანალიზა რიგი სხვადასხვა ორგანიზმიდან მიღებული დნმ-ების ფუძე შემადგენლობები. 1947 წელს მან განაცხადა, რომ დნმ-ის შემადგენლობა იცვლება სახეობების მიხედვით. მაგალითად, ადამიანის დნმ-ის ნუკლეოტიდების 30.3%-ს შეადგენს ფუძე ა, ხოლო ბაქტერია *E.coli*-ის დნმ-ში იგივე ფუძე მხოლოდ 26.0%-ია. სახეობებს შორის მოლეკულური ნაირსახეობის არსებობამ უფრო სარწმუნო გახადა დნმ-ის შესაძლო კანდიდატობა გენეტიკური მასალის როლისათვის.

ჩარგაფმა ასევე აღმოაჩინა ერთი სახეობის შიგნით ნუკლეოტიდების ფუძეების შეფარდებაში სპეციფიკური რეგულარობის არსებობა. მის მიერ შესწავლილი თითოეული სახეობის დნმ-ში ადენინის რაოდენობა დაახლოებით ტოლი იყო თიმინის რაოდენობისა, ხოლო გუანინების რიცხვი ასევე უტოლდებოდა ციტოზინებს. ადამიანის დნმ-ში, მაგალითად,



◀ *სურათი 16.5* ***დნმ-ის ჯაჭვის სტრუქტურა.*** *თითოეული ნუკლეოტიდი (მონომერი) შედგება აზოტოვანი ფუძის (თ, ა, ც ან გ), შაქარ დეზოქსირიბოზისა (ლურჯი) და ფოსფატის ჯგუფისაგან (ყვითელი). ერთი ნუკლეოტიდის ფოსფატი დაკავშირებულია შემდგომის შაქართან, რის შედეგადაც მიიღება ფოსფატებისა და შაქრების მონაცვლეობით შედგენილი „ჩონჩხი“, რომლისგანაც გამოდის (გამოშვერილია) ფუძეები. პოლინუკლეოტიდის ჯაჭვს აქვს მიმართულება 5' ბოლოდან (ფოსფატის ჯგუფით) 3' ბოლოსაკენ (—OH ჯგუფით). 5' და 3' შაქრის რგოლში ნახშირბადის ატომებისათვის მინიჭებულ ნომრებს აღნიშნავს.*

ოთხი ფუძე შემდეგი პროცენტებითაა წარმოდგენილი: ა = 30.3% და თ = 30.3%; გ = 19.5% და ც = 19.9%. ნებისმიერი აღებული სახეობისათვის ა და თ ფუძეებისა და გ და ც ფუძეების რიცხვების ერთმანეთთან თანაფარდობები ცნობილი გახდა ჩარგაფის წესების სახელით. ამ წესების საფუძველი აუხსნელი რჩებოდა ორმაგი სპირალის აღმოჩენამდე.

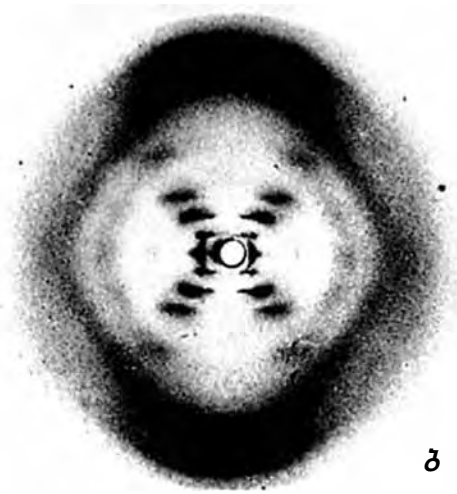
შემდგომი დამატებითი მონაცემები ამყარებდა წარმოდგენას ᲓᲜᲛ-ზე, როგორც გენეტიკურ მასალაზე ეუკარიოტებშიც. ეუკარიოტული უჯრედი მიტოზის წინ აორმაგებს თავისი ᲓᲜᲛ-ის შემცველობას და მიტოზის პროცესში ეს ᲓᲜᲛ თანაბრად ნაწილდება ორ შვილეულ უჯრედში. ასევე, მოცემულ სახეობებში, ქრომოსომების დიპლოიდური კომპლექტი ᲓᲜᲛ-ის ორმაგ რაოდენობას შეიცავს, ჰაპლოიდურთან შედარებით.

ᲓᲜᲛ-ის სტრუქტურული მოდელის აგება: მეცნიერული ჯგლეჯა

მას შემდეგ, რაც ბიოლოგები დარწმუნდნენ, რომ ᲓᲜᲛ არის გენეტიკური მასალა, მნისვნელოვანი გახდა განსაზღვრულიყო, როგორ აპირობებს ᲓᲜᲛ-ის სტრუქტურა მის როლს მემკვიდრეობითობაში. 1950-იანი წლების დასაწყისში ცნობილი იყო ნუკლეინის მჟავის პოლიმერში კოვალენტური ბმების განლაგება **(იხ. სურათი 16.5)** და მკვლევართა მიზანს წარმოადგენდა ᲓᲜᲛ-ის სამ-განზომილებიანი სტრუქტურის დადგენა. ამ პრობლემებზე მომუშავე მეცნიერთა შორის იყვნენ ლაინუს პოლინგი, კალიფორნიაში და მორის უილკინსი და როზალინ ფრანკლინი, ლონდონში. თუმცა, სწორი პასუხი პირველმა წამოაყენა ორმა, იმ დროისათვის შედარებით უცნობმა მეცნიერმა — ამერიკელმა ჯეიმს უოტსონმა და ინგლისელმა ფრენსის კრიკმა.

ხანმოკლე, მაგრამ სახელგანთქმული თანამშრომლობა, რომელმაც ᲓᲜᲛ-ის სტრუქტურის გამოცანა ახსნა, უოტსონის კემბრიჯში ჩასვლის შემდეგ დაიწყო. აქ კრიკი ცილის სტუქტურას იკვლევდა რენტგენული კრისტალოგრაფიის ტექნიკის საშუალებით (იხ. სურათი 5.24). ლონდონის სამეფო კოლეჯში, მორის უილკინსის ლაბორატორიაში სტუმრობისას, უოტსონმა უილკინსის კოლეგის, როზალინ ფრანკლინის **(სურათი 16.6ა)** მიერ შესრულებული ᲓᲜᲛ-ის რენტგენული დიფრაქციული გამოსახულება ნახა. რენტგენული კრისტალოგრაფიით მიღებული გამოსახულებები არ წარმოადგენს მოლეკულების რეალურ სურათს. **სურათ 16.6 ბ**-ზე არსებული ლაქები მიიღება რენტგენის სხივების დიფრაქციით (გარდატეხით), რაც გამოიწვია სხივების გავლამ გასუფთავებული ᲓᲜᲛ-ის ბოჭკოებში. კრისტალოგრაფები მათემატიკურ ფორმულებს იყენებენ ასეთი სურათების მოლეკულების სამგანზომილებიანი სტრუქტურის შესახებ ინფორმაციაში „გადასათარგმნად“. უოტსონმა კარგად იცოდა, რა ტიპის სურათები მიიღება სპირალური მოლეკულებისაგან. ფრანკლინის ᲓᲜᲛ-ის რენტგენული დიფრაქციის ფოტოს ერთი ნახვაც საკმარისი აღმოჩნდა მისთვის, რომ მიმხვდარიყო არამარტო ᲓᲜᲛ-ის სპირალური ფორმის არსებობას, არამედ გამოეთვალა სპირალის სიგანე და მის გასწვრივ განლაგებულ აზოტოვან ფუძეებს შორის მანძილიც. სპირალის სიგანემ აფიქრებინათ, რომ ის აგებულია ორი ჯაჭვისაგან, ლაინუს პოლინგის იმავდროულად ნავარაუდები სამ-ჯაჭვიანი მოლეკულისაგან განსხვავებით. ორი ჯაჭვის არსებობამ წარმოშვა დღეს ყველასათვის ნაცნობი ტერმინი — **ორმაგი სპირალი (სურათი 16.7).**



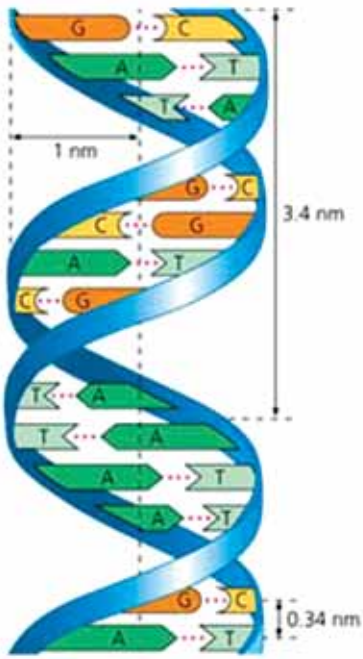


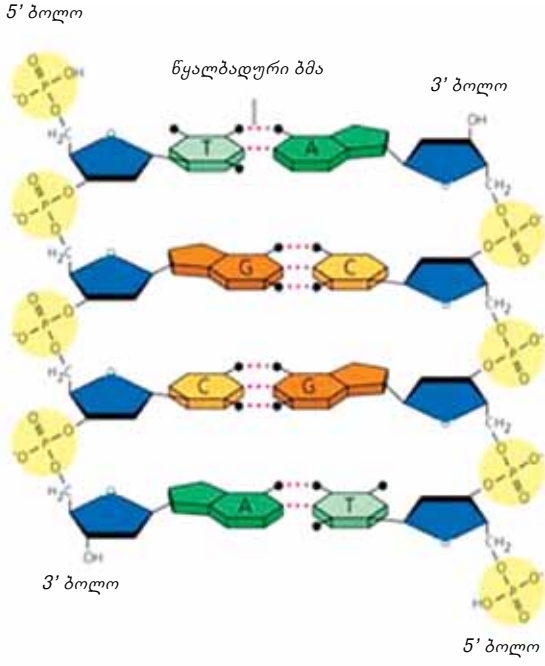
◀ *სურათი 16.6* ***როზალინ ფრანკლინი და მის მიერ მიღებული ᲓᲜმ-ის რენტგენული დიფრაქციის ფოტო.*** *ფრანკლინმა, როგორც რენტგენულმა კრისტალოგრაფმა, გადაიღო ფოტო, რომელიც უოტსონმა და კრიკმა გამოიყენეს ᲓᲜმ-ის ორმაგსპირალოვანი სტრუქტურის გასაშიფრად. ფრანკლინი გარდაიცვალა 1958 წელს, 38 წლის ასაკში სიმსივნისაგან. მისმა კოლეგამ მორის უილკინსმა 1962 წელს, უოტსონსა და კრიკთან ერთად, ნობელის პრემია მიიღო.*

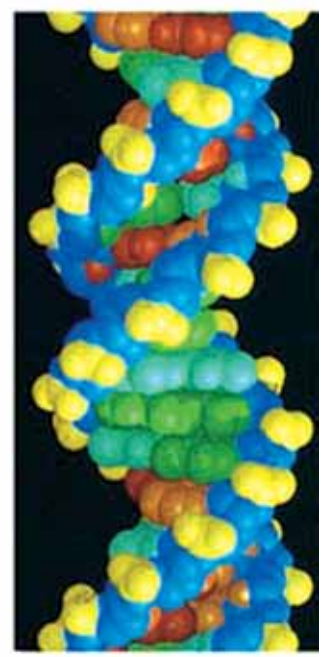
(ა) *როზალინ ფრანკლინი ,*

(ბ) *ფრანკლინის ᲓᲜმ-ის რენტგენული დიფრაქციის*

უოტსონმა და კრიკმა დაიწყეს ორმაგი სპირალის მოდელების აგება, რენტგენით მიღებული გაზომვებისა და ᲓᲜმ-ის ქიმიური შემადგენლობის შესახებ არსებული ცოდნის გათვალისწინებით. ისინი გაეცნენ ფრანკლინის წლიურ ანგარიშს, რომელშიც მკვლევარი ასკვნიდა, რომ შაქარ-ფოსფატოვანი ჩონჩხი ორმაგი სპირალის გარეთა მხარესაა. ასეთი განლაგება მეტად მომხიბლავი იყო, რამეთუ ამ შემთხვევაში, შედარებით ჰიდროფობური აზოტოვანი ფუძეები მოლეკულის შიდა ნაწილში თავსდება და, ამგვარად, მოცილებულია გარემომცველი წყლოვანი არისგან. უოტსონმა ააშენა მოდელი, რომელშიც აზოტოვანი ფუძეები ორმაგი სპირალის შიდა მხარისკენ იყო მიმართული (იხ. სურათი 16.7). თქვენ შეგიძლიათ წარმოიდგინოთ ეს კონსტრუქცია, როგორც თოკის კიბე მყარი საფეხურებით. გვერდითი თოკები შაქარ-ფოსფატოვან ჩონჩხს შეესაბამება, ხოლო საფეხურები







(ა)ᲓᲜმ-ის სტრუქტურის მთავარი მახასიათებლები

(ბ) ნაწილობრივი ქიმიური სტრუქტურა

(გ) სივრცითი მოდელი

▲ *სურათი 16.7* ***ორმაგი სპირალი. (ა)*** *ამ დიაგრამაზე „ლენტები“ წარმოადგენს დნმ-ის ორი ჯაჭვის შაქარ-ფოსფატოვან ჩონჩხებს. სპირალი „მემარჯვენეა“, იხვევა რა მარჯვნივ. ორ ჯაჭვს ერთმანეთთან აკავშირებს წყალბადური ბმები (პუნქტირი), რომლებიც წარმოქმნილია ორმაგი სპირალის შიგნით დაწყვილებულ აზოტოვან ფუძეებს შორის.* ***(ბ)*** *გასაგები რომ იყოს, დნმ-ის ორი ჯაჭვი გაშლილი სახითაა ნაჩვენები ამ ნაწილობრივ ქიმიურ სტრუქტურაში. ყურადღება მიაქციეთ, რომ ჯაჭვები ანტიპარალელურია, რაც ნიშნავს, რომ ისინი საწინააღმდეგო მიმართულებითაა ორიენტირებული.* ***(გ)*** *ამ კომპიუტერულ მოდელში ნათლად ჩანს მჭიდროდ ჩაწყობილი აზოტოვანი ფუძეები. მოლეკულის შიგნით მთავარი დამაკავშირებელი ძალაა აზოტოვან ფუძეებს შორის არსებული ვან დერ ვაალსის ურთიერთქმედებანი.*

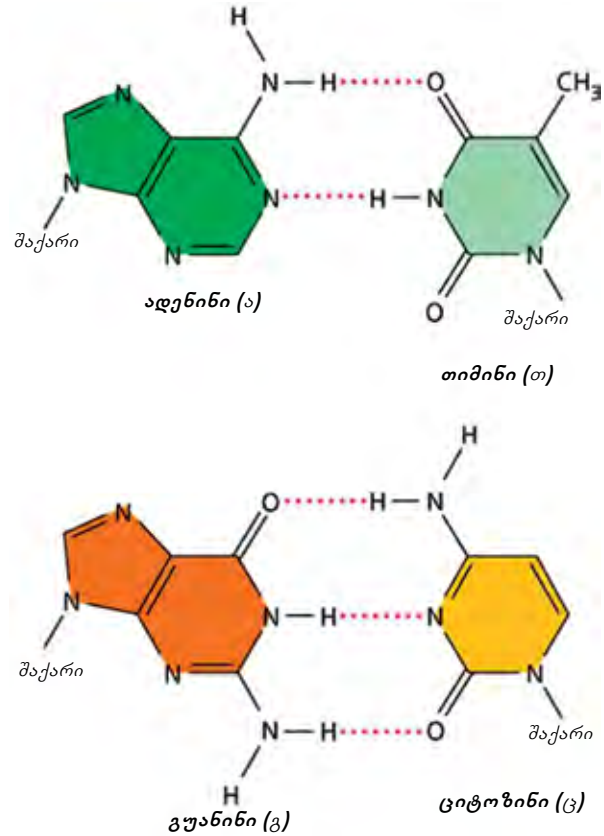


წარმოადგენს აზოტოვანი ფუძეების წყვილებს. ახლა წარმოიდგინეთ, რომ კიბე სპირალურადაა გადაგრეხილი. ფრანკლინის რენტგენული სხივებით მიღებული მონაცემები მიუთითებდა, რომ სპირალი ერთ სრულ ბრუნს აკეთებს ყოველ 3.4 ნმ-ზე მისი სიგრძის გასწვრივ. ფუძეებს შორის დაშორება 0.34 ნმ-ია და ამიტომ სპირალის ერთ ბრუნში თავსდება 10 შრე წყვილი ფუძისა, ანუ კიბის 10 საფეხური.

ორმაგი სპირალის აზოტოვანი ფუძეები შეწყვილებისას სპეციფიკურ კომბინაციებს წარმოქმნიან: ადენინი (ა) თიმინთან (თ) და გუანინი (გ) ციტოზინთან (ც). უოტსონმა და კრიკმა ᲓᲜᲛ-ის ეს უმნიშვნელოვანესი თვისება, ფაქტიურად, ცდისა და შეცდომის მეთოდის საშუალებით აღმოაჩინეს. თავიდან, უოტსონმა წარმოიდგინა, რომ ფუძეები წყვილდებოდა მსგავსი მსგავსთან პრინციპით, მაგალითად ა - ა-სთან და ც - ც-სთან. მაგრამ ეს მოდელი არ შეესაბამებოდა რენტგენულ მონაცემებს, რომელთა მიხედვით ორმაგ სპირალს ერთგვაროვანი, მუდმივი დიამეტრი აქვს. რატომ არის ეს მოთხოვნა შეუსაბამო ერთნაირი ფუძეების შეწყვილებასთან? ადენინი და გუანინი წარმოადგენენ პურინებს, აზოტოვან ფუძეებს ორი ორგანული რგოლით. მათგან განსხვავებით, ციტოზინი და თიმინი მიეკუთვნება აზოტოვანი ფუძეების ოჯახს პირიმიდინებს, რომელთაც მხოლოდ ერთი რგოლი აქვთ. ამრიგად, პურინები (ა და გ) ორჯერ უფრო განიერია პირიმიდინებთან (ც და თ) შედარებით. პურინ-პურინის წყვილი ზედმეტად განიერია, ხოლო პირიმიდინ-პირიმიდინის წყვილი ზედმეტად ვიწროა ორმაგი სპირალის 2ნმ-იანი დიამეტრისათვის. ყოველთვის პურინისა და პირიმიდინის შეწყვილების შედეგად კი სწორედ ერთგვაროვანი დიამეტრი მიიღება:

უოტსონი და კრიკი მიიჩნევდნენ, რომ ფუძეების შეწყვილებისათვის უნდა არსებობდეს სხვა, დამატებითი სპეციფიკურობაც, განპირობებული მათი სტრუქტურით. თითოეულ ფუძეს აქვს ქიმიური გვერდითი ჯგუფები, რომელთაც შეუძლიათ წყალბადური ბმების წარმოქმნა შესაბამის „პარტნიორთან“: ადენინს შეუძლია ორი წყალბადური ბმის წარმოქმნა მხოლოდ და მხოლოდ თიმინთან; გუანინი კი სამ წყალბადურ ბმას წარმოქმნის მხოლოდ ციტოზინთან. მოკლედ, ა უწყვილდება თ-ს, ხოლო გ უწყვილდება ც-ს **(სურათი 16.8)**.

უოტსონ-კრიკის მოდელმა ახსნა ჩარგაფის წესების საფუძველი. ᲓᲜᲛ-ის მოლეკულის ერთ ჯაჭვში სადაც კი იქნება ა, მის საპირისპიროდ მეორე ჯაჭვში უნდა იყოს თ. ხოლო გ



▲ *სურათი 16.8* ***ფუძეთა შეწყვილება ᲓᲜᲛ-ში.*** *ᲓᲜᲛ-ის ორმაგ სპირალში აზოტოვანი ფუძეების წყვილები დაკავშირებულია წყალბადური ბმებით, რაც ნაჩვენებია სურათზე.*

ერთ ჯაჭვში ყოველთვის უწყვილდება ც-ს კომპლემენტარულ ჯაჭვში. ამრიგად, ნებისმიერი ორგანიზმის ᲓᲜᲛ-ში ადენინის რაოდენობა ტოლია თიმინის რაოდენობისა, ხოლო გუანინის რაოდენობა — ციტოზინისა. მართალია, წყვილების შეწყვილების წესები განაპირობებს ორმაგი სპირალის „საფეხურების“ წარმომქმნელი აზოტოვანი ფუძეების კომბინაციებს, მაგრამ ისინი არ ზღუდავს ნუკლეოტიდების თანამიმდევრობას ᲓᲜᲛ-ის ყოველი ჯაჭვის გასწვრივ. ოთხი ფუძის ხაზობრივი თანამიმდევრობა შეიძლება ვარირებდეს განუსაზღვრელად და ამიტომ, თითოეულ გენს ფუძეთა უნიკალური თანამიმდევრობა აქვს.

1953 წლის აპრილში უოტსონმა და კრიკმა განაცვიფრეს სამეცნიერო სამყარო მოკლე, ერთგვერდიანი სტატიით ბრიტანულ ჟურნალ Nature*-ში. სტატია გვამცნობდა ᲓᲜᲛ-ის მათ მიერ შემოთავაზებულ მოლეკულურ მოდელს: ორმაგ სპირალს, რომელიც შემდგომ მოლეკულური ბიოლოგიის სიმბოლო გახდა. მოდელის მომხიბვლელობა იმაში მდგომარეობდა, რომ ᲓᲜᲛ-ის სტრუქტურა მისი რეპლიკაციის ძირითად მექანიზმს თავად კარნახობდა მეცნიერებს.

* J.D.Watrson and F.H.C. Crick, „Molecular Structure of Nucleic Acids: A Structure for Deoxinucleic Acids.“ *Nature* 171 (1953): 738.

კონცეფცია ტესტი 16.1

1. როგორ ხდებოდა ბაქტერიული ტრანსფორმაცია გრიფიტის ცნობილ ექსპერიმენტში (სურათი 16.2)?
2. რა შედეგი შეიძლებოდა მიგვეღო ჰერშისა და ჩეიზის ექსპერიმენტში ბაქტერიულ ვირუს T2-ზე, ცილა რომ ყოფილიყო გენეტიკური მასალა?
3. ბუზის დნმ-ში ნუკლეოტიდები პროცენტულად ასეა განაწილებული: 27.3% ა, 27.6% თ, 22.5% გ, და 22.5% ც. როგორ ასახავს ეს რიცხვები ჩარგაფის წესებს?
4. როგორ ახსნა უოტსონისა და კრიკის მოდელმა ჩარგაფის წესების საფუძველი?

კონცეფცია 16.2

მრავალი ცილა ერთობლივად მუშაობს დნმ-ის რეპლიკაციისა და რეპარაციისათვის

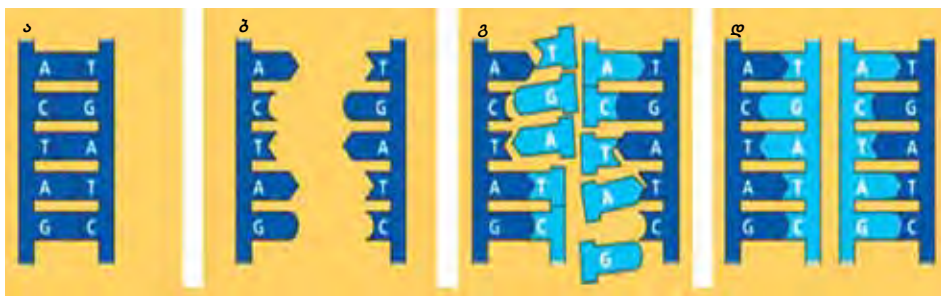
სტრუქტურისა და ფუნქციის ურთიერკავშირი ნათლადაა გამოხატული ორმაგ სპირალში. დნმ-ში აზოტოვანი ფუძეების სპეციფიკური შეწყვილების არსებობის იდეამ უბიძგა უოტსონსა და კრიკს ორმაგი სპირალის სწორი მოდელის შექმნისაკენ. იმავდროულად, მათ დაინახეს ფუძეების შეწყვილების წესების ფუნქციონალური მნიშვნელობაც. თავისი კლასიკური სტატია მათ შემდეგი წინადადებით დაასრულეს: „ჩვენი ყურადღების მიღმა არ დარჩენილა, რომ ჩვენს მიერ პოსტულირებული სპეციფიკური შეწყვილება იქვე გვავარაუდებინებს შესაძლო კოპირების მექანიზმს გენეტიკური მასალისათვის.“ წიგნის ამ სექციაში თქვენ გაეცნობით დნმ-ის რეპლიკაციის ძირითად პრინციპს, ასევე თავად ამ პროცესის ზოგიერთ მნიშვნელოვან დეტალებს.

მთავარი პრინციპი: ფუძეთა შეწყვილება საფალიმო ჯაჭვთან

უოტსონმა და კრიკმა თავის მეორე სტატიაში ჩამოაყალიბეს ჰიპოთეზა, თუ როგორ რეპლიცირდება დნმ:

> დეზოქსირირიბონუკლეინის მჟავის ჩვენეული მოდელი, ფაქტიურად, წარმოადგენს ყალიბების წყვილს, რომელთაგან თითოეული მეორის კომლემენტარულია. ჩვენი წარმოდგენით, გაორმაგების დაწყებამდე, წყალბადური ბმები ირღვევა, და ორი ჯაჭვი სწორდება და შორდება ერთმანეთს. თითოეული მათგანი შემდეგ მოქმედებს, როგორც ყალიბი, რომელზედაც მისი ახალი მეწყვილე ჯაჭვი წარმოიქმნება. შედეგად, ჩვენ გვექნება ჯაჭვების ორი ახალი წყვილი, თავდაპირველი ერთის ნაცვლად. ამასთან ერთად, ფუძეთა წყვილების თანამიმდევრობაც ზუსტად იქნება გამეორებული.*

სურათი 16.9-ზე ილუსტრირებულია უოტსონისა და კრიკის ძირითადი იდეა. აღქმის გასაადვილებლად, ნაჩვენებია ორმაგი სპირალის მოკლე ფრაგმენტი გაშლილი ფორმით. ყურადღება მიაქციეთ, რომ სურათ 16.9ა-ზე გამოსახული დნმ-ის ორი ჯაჭვიდან ერთ-ერთს თუ დაფარავთ, მისი თანამიმდევრობის გამოცნობა მაინც შესაძლებელია მეორე ჯაჭვისა და ფუძეთა შეწყვილების წესების მიხედვით. ორი ჯაჭვი ერთმანეთის კომპლემენტარულია; თითოეული ინახავს მეორის აღდგენისათვის საჭირო ინფორმაციას. როდესაც უჯრე-



◀ *სურათი 16.9* ***დნმ-ის რეპლიკაციის მოდელი: ძირითადი იდეა.*** *ამ გამარტივებულ ვარიანტში დნმ-ის მოკლე სეგმენტი ნაჩვენებია გასწორებული სახით და წარმოდგენილია კიბის მსგავს სტრუქტურად. კიბის სახელურები არის დნმ-ის ორი ჯაჭვის შაქარ-ფოსფატოვანი ჩონჩხი. ხოლო კიბის საფეხურები აზოტოვანი ფუძეების წყვილებია. სხვადასხვა მარტივი ფორმებით სიმბოლიზებულია ფუძეთა ოთხი ტიპი. მუქი ლურჯი წარმოადგენს ძველი მოლეკულის დნმ-ის ჯაჭვებს, ხოლო ღია ლურჯი — თავისუფალ ნუკლეოტიდებსა და ახლადსინთეზირებულ დნმ-ს.*

(ა) *მშობელ მოლეკულას აქვს დნმ-ის ორი კომპლემენტარული ჯაჭვი. თითოეული ფუძე შეწყვილებულია წყალბადური ბმით თავის სპეციფიკურ მეწყვილესთან, ა — თ-სთან, და გ — ც-სთან.*

(ბ) *რეპლიკაციის პირველი საფეხური არის დნმ-ის ორი ჯაჭვის დაშორება.*

(გ) *თითოეული პირველადი ჯაჭვი ახლა ასრულებს ყალიბის როლს, რომლის მიხედვითაც განისაზღვრება ახალ, კომპლემენტარულ ჯაჭვში ნუკლეოტიდების მიმდევრობა.*

(დ) *ნუკლეოტიდები კავშირდებიან ახალი ჯაჭვების შაქარ-ფოსფატოვანი ჩონჩხის წარმოსაქმნელად. თითოეული „შვილეული“ დნმ-ის მოლეკულა შედგება ერთი ძველი და ერთი ახალი ჯაჭვისაგან.*

* *F.H.C.Crick and J.D.Watson, „The Complementary Structure of Deoxyribonucleic Acid.“ Proc. Roy . Soc. (A) 223 (1954): 80.*

დი ახდენს ДНმ-ის მოლეკულის გაორმაგებას (კოპირებას), თითოეული ჯაჭვი ასრულებს ყალიბის როლს

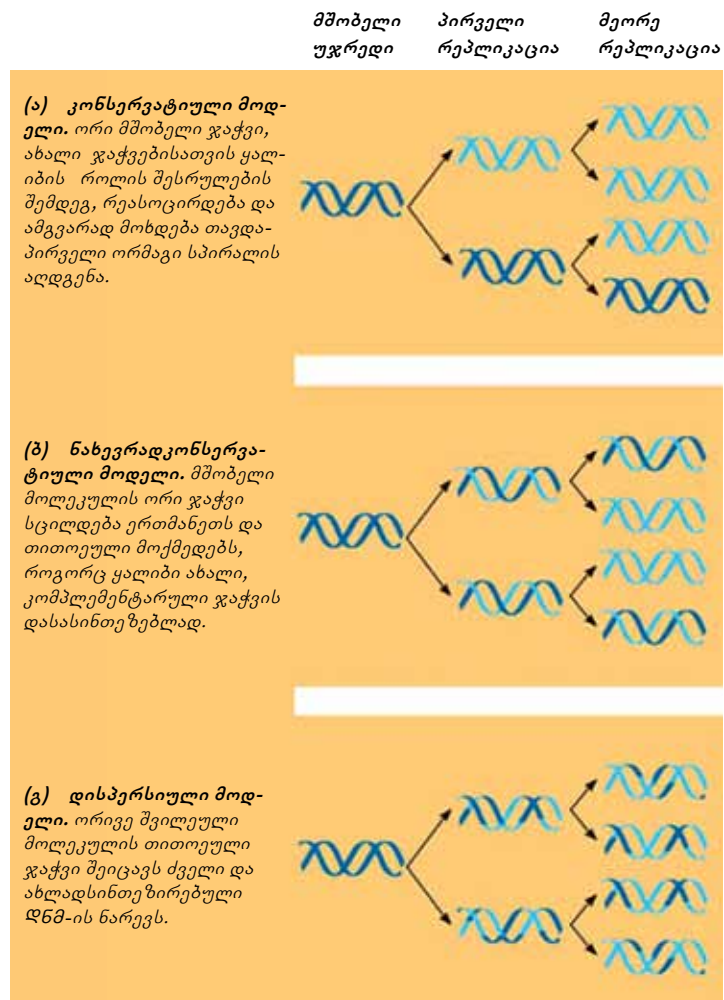
ახალ, კომპლემენტარულ ჯაჭვში ჩასართავი ნუკლეოტიდების განსასაზღვრავად. ნუკლეოტიდები, ფუძეების შეწყვილების წესების მიხედვით ეწყობა საყალიბო ჯაჭვის გასწვრივ და კავშირდებიან ერთმანეთთან ახალი ჯაჭვის წარმოსაქმნელად. თუ პროცესის დასაწყისში იყო ერთი ორჯაჭვიანი ДНმ-ის მოლეკულა, ცოტა ხანში იქნება ორი მოლეკულა, რომელთაგან თითოეული „მშობელი“ მოლეკულის ზუსტ რეპლიკას წარმოადგენს. კოპირების მექანიზმი ფოტოგრაფიაში ნეგატივის გამოყენების ანალოგიურია პოზიტიური გამოსახულების მისაღებად, რომლისგანაც, თავის მხრივ, შეიძლება მივიღოთ სხვა ნეგატივი და ასე შემდეგ.

ДНმ-ის რეპლიკაციის ეს მოდელი შეუმოწმებელი რჩებოდა ДНმ-ის სტრუქტურის პუბლიკაციის შემდგომ რამოდენიმე წლის განმავლობაში. საჭირო ექსპერიმენტები თეორიულად მარტივი იყო, მაგრამ განსახორციელებლად საკმაოდ რთული. უოტსონისა და კრიკის მოდელის მიხედვით უნდა ვივარაუდოთ, რომ ორმაგი სპირალის რეპლიკაციის დროს მიღებული ორი შვილეული მოლეკულათაგან თითოეულში ერთი ჯაჭვი იქნება მშობელი მოლეკულიდან მიღებული ძველი ჯაჭვი, ხოლო მეორე — ახლადსინთეზირებული ჯაჭვი უნდა იყოს. ეს არის **ნახევრადკონსერვატიული** მოდელი, რომელიც შეიძლება განვასხვავოთ რეპლიკაციის კონსერვატიული მოდელისაგან, რომელშიც მშობელი მოლეკულა როგორღაც აღდგება პროცესის დასრულების შემდეგ (ანუ ხდება მისი კონსერვაცია). მესამე მოდელი დისპერსიული მოდელია, რომლის მიხედვითაც რეპლიკაციის შემდეგ მიღებული ДНმ-ის ოთხივე ჯაჭვი შეიცავს ძველი და ახალი ДНმ-ის ნარევს (სურათი 16.10). თუმცა, ДНმ-ის კონსერვატიული და დისპერსიული რეპლიკაციების მექანიზმები რთულად წარმოსადგენია, ამ მოდელების არსებობა მაინც შესაძლებელი რჩებოდა, სანამ არ მოხდებოდა მათი გამორიცხვა. საბოლოოდ, 1950-იანი წლების ბოლოს, მეთიუ მეზელსონმა და ფრანკლინ სტალმა შეიმუშავეს ექსპერიმენტები, რომელთა საშუალებით შემოწმდა სამივე ჰიპოთეზა. ამ ექსპერიმენტებმა დაადასტურეს ДНმ-ის რეპლიკაციის ნახევრადკონსერვატიული მოდელი, როგორც ეს წინასწარ იქნა განსაზღვრული უოტსონისა და კრიკის მიერ (სურათი 16.11).

ДНმ-ის რეპლიკაციის ძირითადი პრინციპი ელეგანტურად მარტივია. თუმცა, თავად პროცესი ზოგიერთ საკმაოდ რთულ ბიოქიმიურ ქმედებებს მოიცავს, როგორც ამას ქვემოთ გავეცნობით.

ДНმ-ის რეპლიკაცია: დეტალურად

ბაქტერია *E.coli*–ს აქვს ერთი ქრომოსომა, რომელიც დაახლოებით 4.6 მილიონ წყვილ ნუკლეოტიდს შეიცავს. ხელსაყრელ გარემოში, *E.coli*–ის უჯრედს შეუძლია მოახდინოს მთელი ამ ДНმ-ის გაორმაგება და გაიყოს ორ, გენეტიკურად იდენტურ შვილეულ უჯრედად ერთ საათზე ნაკლებ დროში. თქვენს თითოეულ უჯრედს კი ბირთვში ДНმ-ის 46 მოლეკულა აქვს, თითო გრძელი, ორმაგი სპირალური მოლეკულა თითო



▲ *სურათი 16.10* ***ДНმ-ის რეპლიკაციის სამი ალტერნატიული მოდელი.*** *ორმაგი სპირალის მოკლე სეგმენტები უჯრედში მოთავსებულ ДНმ-ს განასახიერებს. მშობელი უჯრედიდან დაწყებული, ჩვენ მივყვებით ДНმ-ს უჯრედთა ორ თაობაში — ანუ ДНმ-ის რეპლიკაციის ორ წრეზე. ახლადსინთეზირებული ДНმ ღია ლურჯია.*

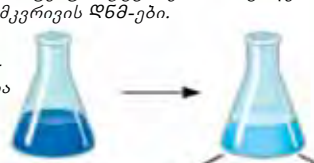
ქრომოსომაზე. ჯამში, ეს წარმოადგენს დაახლოებით 6 მილიარდ წყვილ ფუძეს, ანუ ბაქტერიულ უჯრედში ნანახზე ათასჯერ უფრო მეტ ДНმ-ს. ჩვენ რომ მოვინდომოთ ადამიანის დიპლოიდურ უჯრედში არსებული 6 მილიარდი ფუძის შესახებ ინფორმაციის დაბეჭდვა ერთასოიანი სიმბოლოებით ამ ფუძეებისათვის (ა, გ, ც და თ) იმ ზომის ასოებით, რომლებსაც თქვენ ახლა კითხულობთ, მივიღებთ ამ სახელმძღვანელოს სისქის დაახლოებით 1200 წიგნს. მიუხედავად ამისა, უჯრედი სულ რამოდენიმე საათში ახერხებს მთელი ДНმ-ის კოპირებას. გენეტიკური ინფორმაციის უზარმაზარი რაოდენობის რეპლიკაცია მიიღწევა ძალიან მცირე ცდომილებით — მხოლოდ დაახლოებით ერთი შეცდომა 10 მილიარდ ნუკლეოტიდზე. ДНმ-ის გაორმაგება ღირსშესანიშნავია თავისი სისწრაფისა და სიზუსტის გამო.

თორმეტზე მეტი ფერმენტი და სხვა ცილა მონაწილეობს ДНმ-ის რეპლიკაციაში. ბევრად უფრო მეტია ცნობილი ამ

სურათი 16.11 კვლევა: რომელ მოდელს მიჰყვება დნმ-ის რეპლიკაცია: კონსერვატიულს, ნახევრადკონსერვატიულს თუ დისპერსიულს?

ექსპერიმენტი

მეთიუ მეზელსონი და ფრანკლინ სტალი რამოდენიმე გენერაციის განმავლობაში ზრდიდნენ E.coli-ს ბაქტერიების კულტურას აზოტის მძიმე იზოტოპით, ^{15}N-ით, მონიშნული ნუკლეოტიდების წინამორბედების შემცველ არეზე. ბაქტერიები რთავდნენ მძიმე აზოტს თავის დნმ-ში. ამის შემდეგ, მეცნიერებს ბაქტერია გადაჰქონდათ მხოლოდ ^{14}N-ის, აზოტის უფრო მსუბუქი და საყოველთაოდ გავრცელებული იზოფორმის, შემცველ არეზე. ბაქტერიების მიერ სინთეზირებული ნებისმიერი ახალი დნმ მსუბუქი იქნება ^{15}N არეზე წარმოქმნილ მშობელ დნმ-თან შედარებით. მეზელსონსა და სტალს ბაქტერიიდან გამოყოფილი დნმ-ის ცენტრიფუგირების საშუალებით შეეძლოთ გაერჩიათ განსხვავებული სიმკვრივის დნმ-ები.



1. ბაქტერია, რომელიც გაზრდილია ^{15}N-ის შემცველ არეზე.

2. ბაქტერია, რომელიც გადაიტანეს ^{14}N-ის შემცველ არეზე.

შედეგები

3. დნმ-ის ნიმუშები, ცენტრიფუგირებული 20 წთ-ის შემდეგ (პირველი რეპლიკაციის მერე).

4. დნმ-ის ნიმუშები, ცენტრიფუგირებული 40 წთ-ის შემდეგ (მეორე რეპლიკაციის მერე).

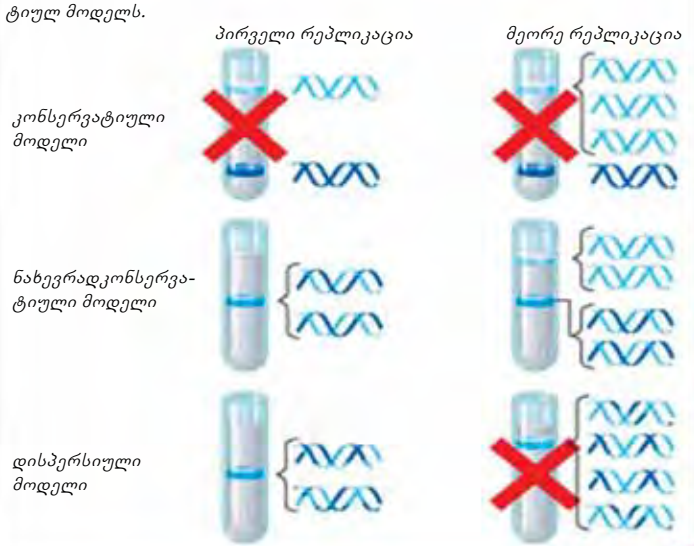
ნაკლებად მკვრივი

მეტად მკვრივი

ამ ორ ცენტრიფუგის სინჯარაში არსებული ხაზები საფეხურ 2-ის კოლბიდან მიღებული დნმ-ის ორი ნიმუშის ცენტრიფუგირების შედეგს ასახავს; ერთი ნიმუში აღებული იყო 20 წთ-ის შემდეგ, ხოლო მეორე 40 წთ-ის შემდეგ.

დასკვნა

მეზელსონმა და სტალმა დაასკვნეს, რომ დნმ-ის რეპლიკაცია ნახევრადკონსერვაციულ მოდელს მიჰყვება, შეადარეს რა მათ მიერ მიღებული შედეგი სამივე მოდელისათვის (სურათი 16.10) ნავარაუდებ შედეგებს. ^{14}N-ის არეში პირველი რეპლიკაციის შედეგად მიიღება ჰიბრიდული (^{15}N—^{14}N) დნმ-ის ზოლი. ეს შედეგი უარყოფს კონსერვატიულ მოდელს. მეორე რეპლიკაციის შემდეგ წარმოიქმნა როგორც მსუბუქი, ისე ჰიბრიდული დნმ. ეს შედეგი უარყოფს დისპერსიულ მოდელს და ამყარებს ნახევრადკონსერვატიულ მოდელს.



„რეპლიკაციური მანქანის“ მუშაობაზე ბაქტერიებში, ვიდრე ეუკარიოტებში. ამიტომ, ჩვენ ამ პროცესის ძირითად საფეხურებს აღვწერთ *E.coli*–ს მაგალითზე, გარდა იმ შემთხვევებისა, რომლებიც სპეციალურად იქნება მითითებული. იმის მიხედვით, რაც მეცნიერებმა ეუკარიოტული დნმ-ის შესახებ გაარკვიეს, უნდა ვიფიქროთ, რომ პროკარიოტებსა და ეუკარიოტებში პროცესი ძირითადად მსგავსად მიმდინარეობს.

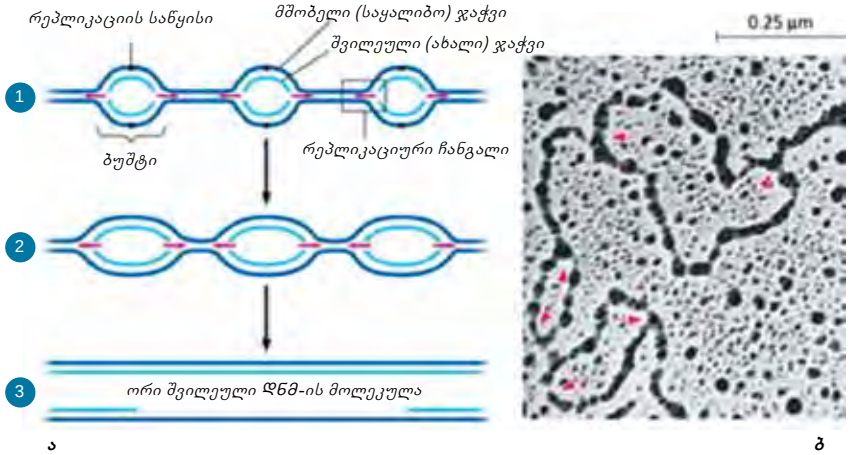
დაწყება: რეპლიკაციის საწყისები

დნმ-ის მოლეკულის რეპლიკაცია სპეციფიკურ საიტებთან იწყება, რომელთაც **რეპლიკაციის საწყისებს** უწოდებენ. ბაქტერიული ქრომოსომა წრიულია და აქვს მხოლოდ ერთი საწყისი, დნმ-ის უბანი ნუკლეოტიდების სპეციფიკური თანამიმდევრობით. ცილები, რომლებიც აინიცირებენ დნმ-ის რეპლიკაციას, ამოიცნობენ ამ თანამიმდევრობას და უკავშირდებიან დნმ-ს. შედეგად დნმ-ის ორი ჯაჭვი შორდება ერთმანეთს და წარმოიქმნება რეპლიკაციური „ბუშტი“. დნმ-ის რეპლიკაცია შემდგომ ორივე მიმართულებით მიმდინარეობს, სანამ მთ ელი მოლეკულა არ გაორმაგდება (იხ. სურათი 18.14). ბაქტერიული ქრომოსომისაგან განსხვავებით, ეუკარიოტულ ქრომოსომას შეიძლება ჰქონდეს ასობით, ან ათასობითაც კი, რეპლიკაციის საწყისი. მრავალი რეპლიკაციური ბუშტი წარმოიქმნება და საბოლოოდ ერთმანეთს ერწყმის, რაც აჩქარებს დნმ-ის ძალიან გრძელი მოლეკულის კოპირების პროცესს (სურათი 16.12). ბაქტერიების მსგავსად, ეუკარიოტული დნმ-ის რეპლიკაციაც თითოეული საწყისიდან ორივე მიმართულებით მიმდინარეობს. თითოეული რეპლიკაციური ბუშტის ბოლოსთან არის **რეპლიკაციური ჩანგალი**, Y-ფორმის უბანი, სადაც ხდება დნმ-ის ახალი ჯაჭვების ელონგაცია.

დნმ-ის ახალი ჯაჭვის ელონგაცია

ახალი დნმ-ის ელონგაცია რეპლიკაციურ ჩანგალთან კატალიზდება ფერმენტებით, რომელთაც დნმ **პოლიმერაზებს** უწოდებენ. ცალკეული ნუკლეოტიდები ეწყობიან თავის კომპლემენტარულ ნუკლეოტიდებთან დნმ-ის საყალიბო ჯაჭვის გასწვრივ, დნმ პოლიმერაზა კი რიგ-რიგობით უერთებს მათ დნმ-ის ახალი ჯაჭვის მზარდ ბოლოს. ელონგაციის სიჩქარე დაახლოებით 500 ნუკლეოტიდია წამში ბაქტერიებში და 50 წამში — ადამიანის უჯრედებში. *E.coli*-ში რეპლიკაციაში მონაწილეობს ორი სხვადასხვა დნმ პოლიმერაზა: დნმ პოლიმერაზა III და დნმ პოლიმერაზა I. ეუკარიოტებში სიტუაცია უფრო რთულადაა, რადგანაც უკვე აღმოჩენილია სულ მცირე 11 განსხვავებული დნმ პოლიმერაზა. თუმცა, ძირითადი პრინციპები ორივე შემთხვევაში ერთნაირია.

მზარდი დნმ-ის ჯაჭვზე დამატებული თითოეული ნუკლეოტიდი, ფაქტიურად, ნუკლეოზიდ ტრიფოსფატია, ანუ ნუკლეოზიდი (შაქარი და ფუძე) ფოსფატის სამი



1 *რეპლიკაცია იწყება სპეციფიკურ საიტებთან, სადაც ორი მშობელი ჯაჭვი სცილდება ერთმანეთს და წარმოქმნის რეპლიკაციურ ბუშტებს.*

2 *ბუშტები ვრცელდება ლატერალურად, რადგანაც ᲓᲜმ-ის რეპლიკაცია ორივე მიმართულებით მიმდინარეობს.*

3 *დროთა განმავლობაში, რეპლიკაციური ბუშტები ერთმანეთს ერწყმის და შვილეული ჯაჭვების სინთეზი სრულდება.*

(ა) ეუკარიოტებში, ᲓᲜმ-ის რეპლიკაცია იწყება მრავალ საიტთან, რომლებიც განლაგებულია თითოეული ქრომოსომის გიგანტური მოლეკულის გასწვრივ.

(ბ) ამ მიკროფოტოზე ჩინური ზაზუნის უჯრედების კულტურაში ᲓᲜმ-ის გასწვრივ სამი რეპლიკაციური ბუშტი ჩანს (ტემ).

▲ *სურათი 16.12* ***რეპლიკაციის საწყისები ეუკარიოტებში.*** *წითელი ისრები მიუთითებს რეპლიკაციური ჩანგლის გადაადგილებას და ამრიგად, თითოეული ბუშტის შიგნით ᲓᲜმ-ის რეპლიკაციის მთლიან მიმართულებებს.*

ჯგუფით. ჩვენ უკვე გავეცანით ასეთ მოლეკულას — ატფ-ს (ადენოზინ ტრიფოსფატი; იხ. სურათი 8.8). ერთადერთი განსხვავება ენერგიის მეტაბოლიზმში მონაწილე ატფ-სა და ნუკლეოზიდ ტრიფოსფატს შორის, რომელიც ამარაგებს ᲓᲜმ-ს ადენინით, არის მათი შაქროვანი კომპონენტი. ᲓᲜმ-ის სამშენებლო მასალაში შაქარი არის დეზოქსირიბოზა, ხოლო ატფ-ში — რიბოზა. ატფ-ის მსგავსად, ᲓᲜმ-ის სინთეზში გამოყენებული ტრიფოსფატური მონომერებიც ქიმიურად რეაქციულებია, რაც ნაწილობრივ იმითაა გამოწვეული, რომ ამ მოლეკულების ტრიფოსფატურ კუდებში უარყოფითი მუხტის არასტაბილური კონცენტრაციაა თავმოყრილი. თითოეული მონომერი ᲓᲜმ-ის ჯაჭვის მზარდ ბოლოსთან მიერთებისას კარგავს ფოსფატის ორ ჯგუფს პიროფოსფატის მოლეკულის, P — Pi, სახით. პიროფოსფატის შემდგომი ჰიდროლიზი, არაორგანული ფოსფატის Pi ორ მოლეკულამდე, წარმოადგენს ეგზერგონულ რეაქციას, რომელიც წარმართავს პოლიმერიზაციის რეაქციას **(სურათი 16.13)**.

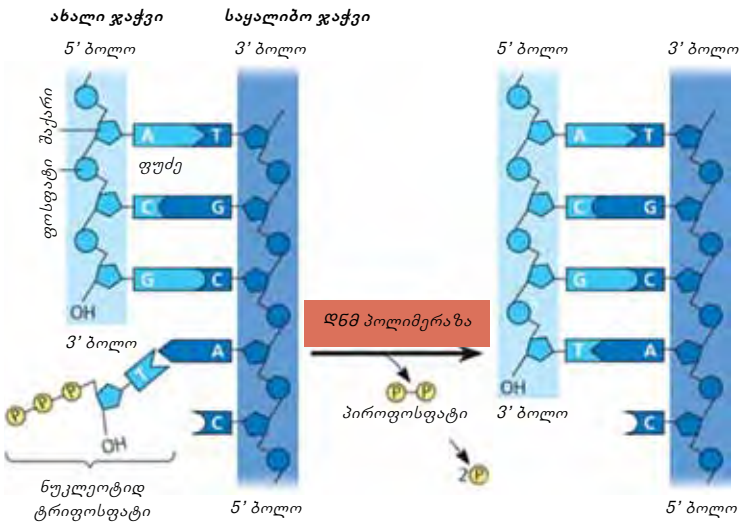
ანტიპარალელური ელონგაცია

როგორც მთელი ამ თავის განმავლობაში შეამჩნევდით, ᲓᲜმ-ის ჯაჭვის ორი ბოლო განსხვავებულია (იხ. სურათი 16.5). ამასთან ერთად, ორმაგ სპირალში ᲓᲜმ-ის ორი ჯაჭვი ანტიპარალელურებია, ანუ ისინი ერთმანეთის საწინააღმდეგოდაა ორიენტირებული (იხ. სურათი 16.13). ნათელია, რომ ᲓᲜმ-ის რეპლიკაციის შედეგად წარმოქმნილი ორი ახალი ჯაჭვიც ანტიპარალელური უნდა იყოს თავისი საყალიბო ჯაჭვების მიმართ.

როგორ მოქმედებს ორმაგი სპირალის ანტიპარალელური სტრუქტურა რეპლიკაციაზე? ᲓᲜმ პოლიმერაზა ნუკლეოტიდების დამატებას მზარდი ᲓᲜმ-ის ჯაჭვზე მხოლოდ თავისუფალ 3’ ბოლოზე ახდენს და არასოდეს 5’ ბოლოზე (იხ. სურათი 16.13). ამრიგად, ᲓᲜმ-ის ახალი ჯაჭვი იზრდება მხოლოდ 5’-3’ მიმართულებით. ამის გათვალისწინებით, განვიხილოთ რეპლიკაციური ჩანგალი **(სურათი 16.14)**. ერთი საყალიბო ჯაჭვის გასწვრივ, ᲓᲜმ პოლიმერაზა III-ს (აბრევიატურა ᲓᲜმ პოლ III) შეუძლია კომპლემენტარული ჯაჭვის უწყვეტად სინთეზირება, ახდენს რა ახალი ᲓᲜმ-ის ელონგაციას სავალდებულო 5’-3’ მიმართულებით. ᲓᲜმ პოლ III უბრალოდ თავსდება საყალიბო ჯაჭვზე რეპლიკაციურ ჩანგალში და ჩანგლის წინ გადაადგილებასთან ერთად განუწყვეტლივ უმატებს ნუკლეოტიდებს კომპლემენტარულ ჯაჭვს. ამ მექანიზმით მიღებულ ᲓᲜმ-ის ჯაჭვს **წამყვან ჯაჭვს** * უწოდებენ.

ᲓᲜმ-ის მეორე ახალი ჯაჭვის აუცილებელი, 5’-3’, მიმართულებით გასაზრდელად, ᲓᲜმ პოლ III-მა უნდა იმუშაოს მეორე საყალიბო ჯაჭვზე რეპლიკაციური ჩანგლიდან უკუ მიმართულებით. ამ მიმართულებით სინთეზირებულ ᲓᲜმ-ის ჯაჭვს **ჩამორჩენილი ჯაჭვი*** ეწოდება. წამყვანი ჯაჭვისაგან განსხვავებით, რომლის ელონგაცია უწყვეტად მიმდინარეობს, ჩამორენილი ჯაჭვი სინთეზდება სეგმენტების სერიის სახით. როგორც კი რეპლიკაციური ბუშტი საკმაო მანძილით გაიხსნება, ᲓᲜმ პოლ III-ის მოლეკულა უკავშირდება ჩამორჩენილი ჯაჭვის ყალიბს და მოძრაობს რა რეპლიკაციური ჩანგლის საწინააღმდეგო მიმართულებით, ასინთეზებს ᲓᲜმ-ის მოკლე სეგმენტს. როდესაც ბუშტი იზრდება, ანალოგიურად იქმნება ჩამორჩენილი ჯაჭვის შემდეგი სეგმენტი. ჩამორჩენილი ჯაჭვის ამ სეგმენტებს **ოკაზაკის ფრაგმენტებს** უწოდებენ, მათი აღმომჩენი იაპონელი მეცნიერის საპატივცემულოდ. ფრაგმენტები 1,000-2,000 ნუკლეოტიდის სიგრძისაა *E.coli*-ში,

* წამყვანი და ჩამორჩენილი ჯაჭვის სინთეზი ერთდროულად და თანაბარი სიჩქარით ხორციელდება. ჩამორჩენილ ჯაჭვს ასე იმიტომ დაერქვა, რომ მისი სინთეზი ოდნავ დაგვიანებულია დროში წამყვანი ჯაჭვის სინთეზთან შედარებით; თითოეული ახალი ფრაგმენტის სინთეზი ვერ დაიწყება, სანამ საკმარისი საყალიბო ჯაჭვი არ გაიხსნება რეპლიკაციურ ჩანგალთან.



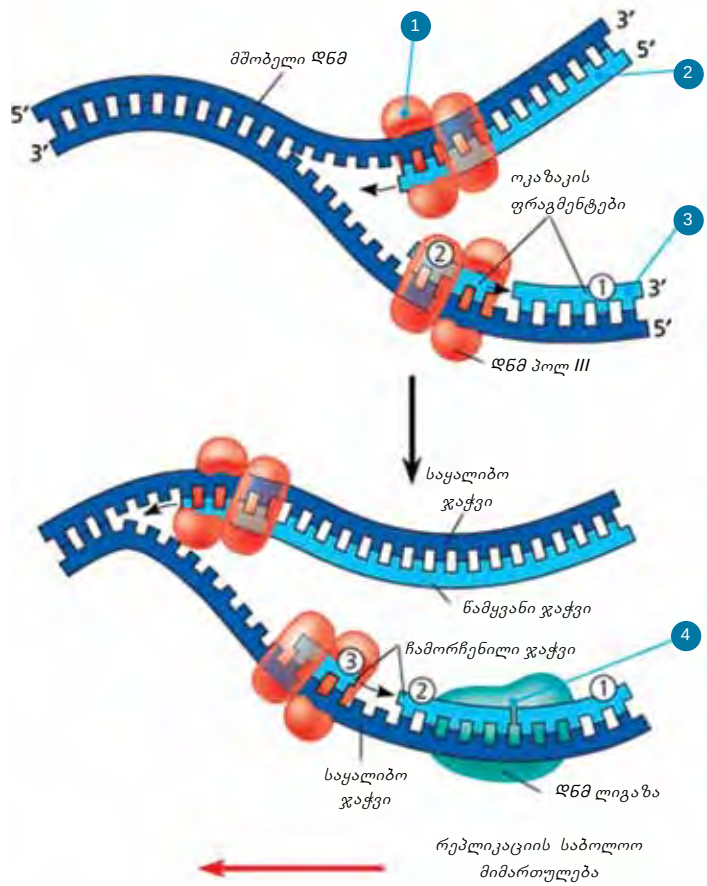
▲ *სურათი 16.13* ***დნმ-ის ჯაჭვში ნუკლეოტიდების ჩართვა.*** *დნმ პოლიმერაზა აკატალიზებს ნუკლეოზიდ ტრიფოსფატის დამატებას მზარდი დნმ-ის ჯაჭვის 3’ ბოლოზე.*

ხოლო ეუკარიოტებში 100-დან 200 ნუკლეოტიდამდე სიგრძის. კიდევ ერთი ფერმენტი, ДНმ **ლიგაზა**, ახდენს ოკაზაკის ფრაგმენტების შაქარ-ფოსფატოვანი ჩონჩხების შემდგომ შეერთებას (ლიგაციას) და მიიღება ДНმ-ის ერთი, უწყვეტი, ახალი ჯაჭვი.

ДНმ-ის სინთეზის პრაიმინგი

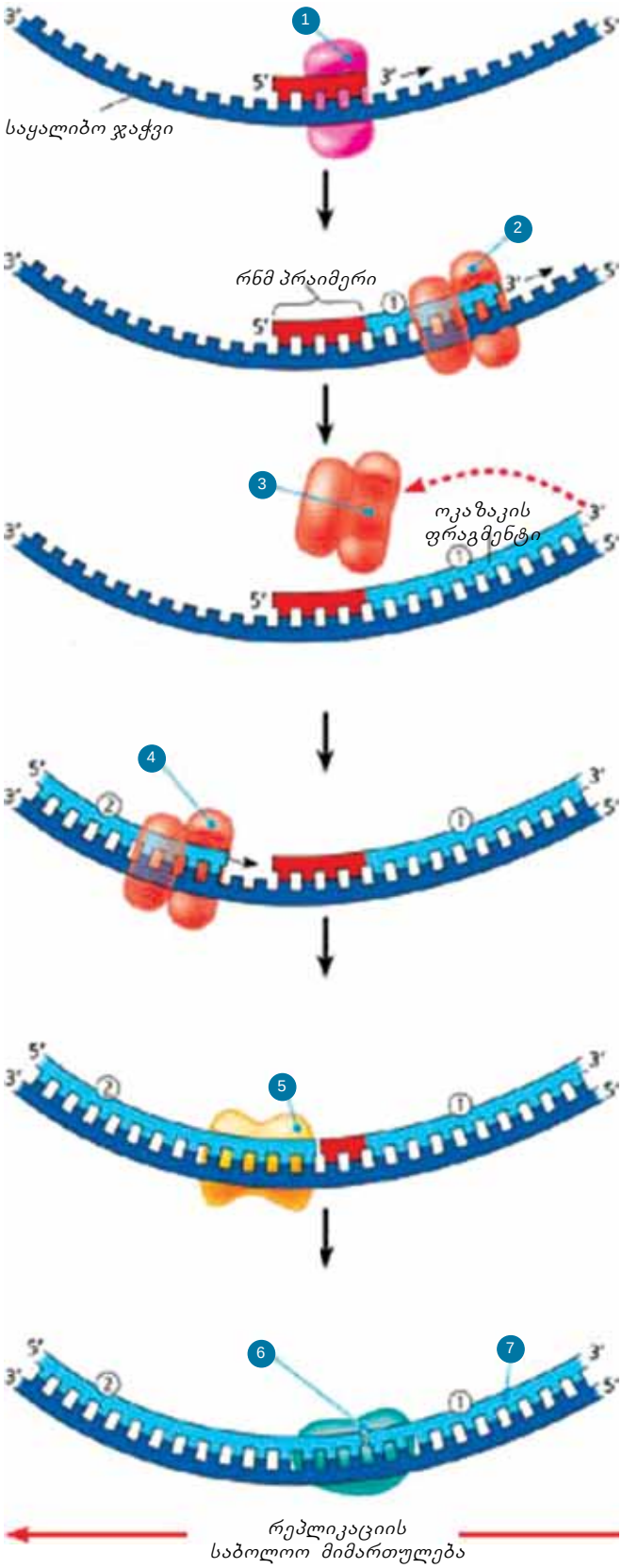
ДНმ პოლიმერაზებს არ შეუძლიათ პოლინუკლეოტიდების სინთეზის *ინიცირება*. მათ შეუძლიათ მხოლოდ უკვე არსებული (საყალიბო ჯაჭვთან ფუძე-შეწყვილებული) ჯაჭვის 3’ ბოლოზე ნუკლეოტიდების დამატება (იხ. სურათი 16.13). საწყისი ნუკლეოტიდური ჯაჭვი მოკლეა და მას **პრაიმერს (ფალიას)** უწოდებენ. პრაიმერები შესაძლოა ДНმ-ის ან რნმ-ისაგან (ნუკლეინის მჟავების სხვა კლასი) შედგებოდეს და უჯრედული ДНმ-ის რეპლიკაციის მაინიცირებელი პრაიმერი არის რნმ-ის მოკლე უბანი თავისუფალი (ხელმისაწვდომი) 3’ ბოლოთი. ფერმენტს, სახელად **პრაიმაზა**, შეუძლია რნმ-ის ჯაჭვის სინთეზის დაწყება თავიდან (არაფრიდან). პრაიმაზა აერთებს რნმ-ის ნუკლეოტიდებს, რიგ-რიგობით, და იმ ადგილას, საიდანაც ახალი ДНმ-ის ჯაჭვის ინიციაცია უნდა მოხდეს, წარმოიქმნება საყალიბო ჯაჭვის კომპლემენტარული პრაიმერი. (პრაიმერები, ძირითადად, 5-დან 10-მდე ნუკლეოტიდის სიგრძისაა). შემდგომ ДНმ პოლ III ამატებს უკვე ДНმ-ის ნუკლეოტიდს რნმ პრაიმერის 3’ ბოლოს და განაგრძობს ДНმ ნუკლეოტიდების მიმატებას ДНმ-ის მზარდ ჯაჭვზე ფუძეთა შეწყვილების წესების მიხედვით.

მხოლოდ ერთი პრაიმერია საჭირო, რომ ДНმ პოლ III-მა დაიწყოს მოწინავე ჯაჭვის სინთეზი. ჩამორჩენილი ჯაჭვის სინთეზისათვის კი, თითოეულ ოკაზაკის ფრაგმენტს ცალკე პრაიმინგი ესაჭიროება (სურათი 16.15). სხვა ДНმ პოლიმერაზა, ДНმ პოლიმერაზა I (ДНმ პოლ I) ცვლის პრაიმერის რნმ ნუკლეოტიდებს მათი ДНმ ვერსიებით, ამატებს რა მათ რიგ-რიგობით მოსაზღვრე ოკაზაკის ფრაგმენტის 3’ ბოლოზე (ფრაგმენტი 2 სურათ 16.15-ზე). მაგრამ ДНმ პოლ I-ს არ შეუძლია შეაერთოს ამ შეცვლილი ДНმ-ის სეგმენტის ბოლო ნუკლეოტიდი იმ ოკაზაკის ფრაგმენტის პირველ ДНმ ნუკლეოტიდთან, რომლის პრაიმერის შეცვლაც ახლახანს განხორციელდა (ფრაგმენტი 1 სურათ 16.15-ზე). ამ ამოცა-



1. *ДНმ პოლ III ზრდის ДНმ-ის ჯაჭვს მხოლოდ 5’-3’ მიმართულებით.*
2. *ერთი ახალი ჯაჭვი, წამყვანი ჯაჭვი, შეიძლება 5’-3’ მიმართულებით გაიზარდოს უწყვეტად რეპლიკაციური ჩანგლის გადაადგილებასთან ერთად.*
3. *მეორე ახალი ჯაჭვი, ჩამორჩენილი ჯაჭვი საბოლოოდ უნდა გაიზარდოს 3’-5’ მიმართულებით მოკლე სეგმენტების, ოკაზაკის ფრაგმენტების დამატებით, რომლებიც იზრდება 5’-3’ მიმართულებით (ფრაგმენტები აქ დანომრილია მათი სინთეზის რიგის მიხედვით).*
4. *ДНმ ლიგაზა აერთებს ოკაზაკის ფრაგმენტებს მათ თავისუფალ ბოლოებს შორის ბმის წარმოქმნით. შედეგად, მიიღება უწყვეტი ჯაჭვი.*

▲ *სურათი 16.14* ***ДНმ-ის რეპლიკაციის პროცესში წამყვანი და ჩამორჩენილი ჯაჭვების სინთეზი.*** *ДНმ პოლიმერაზა III (ДНმ პოლ III) მჭიდროდაა ასოცირებული ცილასთან, რომელიც ახლად სინთეზირებულ ორმაგ სპირალს წრიულად კრავს. აღსანიშნავია, რომ სინამდვილეში ოკაზაკის ფრაგმენტები ბევრად უფრო გრძელია, ვიდრე სურათზეა ნაჩვენები, სადაც სიმარტივისათვის ერთ ფრაგმენტში მხოლოდ ხუთი ფუძეა გამოსახული.*



▲ *სურათი 16.15* ***ჩამორჩენილი ჯაჭვის სინთეზი***

1. *პრაიმაზა აკავშირებს რნმ ნუკლეოტიდებს პრაიმერად.*
2. *დნმ პოლ III უმატებს დნმ ნუკლეოტიდებს პრაიმერს და წარმოქმნის ოკაზაკის ფრაგმენს.*
3. *მიაღწევს რა შემდეგ რნმ პრაიმერამდე (არ არის ნაჩვენები), დნმ პოლ III შორდება ჯაჭვს.*
4. *მეორე ფრაგმენტის პრაიმინგის მერე, დნმ პოლ III უმატებს მას დნმ ნუკლეოტიდებს, სანამ პირველ პრაიმერამდე მივა და შემდეგ შორდება ჯაჭვს.*
5. *დნმ პოლ I ცვლის რნმ-ს დნმ-ით, უმატებს რა ფრაგმენტ 2-ის 3' ბოლოს დნმ ნუკლეოტიდებს.*
6. *დნმ ლიგაზა წარმოქმნის კავშირს უახლეს დნმ-სა ფრაგმენტ 1-ის მოსაზღვრე დნმ-ს შორის.*
7. *ჩამორჩენილი ჯაჭვი ამ უბანში ახლა დასრულებულია.*

ნას ასრულებს დნმ ლიგაზა, რომელიც აერთებს ოკაზაკის ყველა ფრაგმენტის შაქარ-ფოსფატოვან ჩონჩხს დნმ-ის ერთ მთლიან უწყვეტ ჯაჭვად.

დნმ-ის რეპლიკაციაში მონაწილე სხვა ცილები

თქვენ გაეცანით სამი ტიპის ცილებს, რომლებიც ფუნქციონირებენ დნმ-ის სინთეზში: დნმ პოლიმერაზები, ლიგაზა და პრაიმაზა. სხვა ტიპის ცილებიც მონაწილეობენ ამ პროცესში, მათ შორის ჰელიკაზა, ტოპოიზომერაზა და ერთ ჯაჭვთან (ანუ ერთ ჯაჭვიან დნმ-თან) დაკავშირებადი ცილები. **ჰელიკაზა** არის ფერმენტი, რომელიც შლის ორმაგ სპირალს რეპლიკაციურ ჩანგალთან, აცალკევებს ორ მშობელ ჯაჭვს და ხელმისაწვდომს ხდის მათ საყალიბო ჯაჭვის ფუნქციის შესასრულებლად. სპირალის ეს გაშლა იწვევს რეპლიკაციური ჩანგლის წინ მდებარე უბნის უფრო მჭიდროდ დახვევასა და დაჭიმულობას. **ტოპოიზომერაზა** ამ დაჭიმულობას ამსუბუქებს. მას შემდეგ, რაც ჰელიკაზა დააცალკევებს ორ მშობელ ჯაჭვს, **ერთ ჯაჭვთან დაკავშირებადი ცილების** მოლეკულები უკავშირდება დნმ-ის დაუწყვილებელ ჯაჭვებს და ასტაბილიზებენ მათ მანამ, სანამ ამ საყალიბო ჯაჭვებიდან მოხდება ახალი კომპლემენტარული ჯაჭვების სინთეზი.

ცხრილ 16.1-სა და **სურათ 16.16**-ზე შეჯამებულია დნმ-ის რეპლიკაცია. კარგად შეისწავლეთ ისინი შემდგომ ეტაპზე გადასვლამდე.

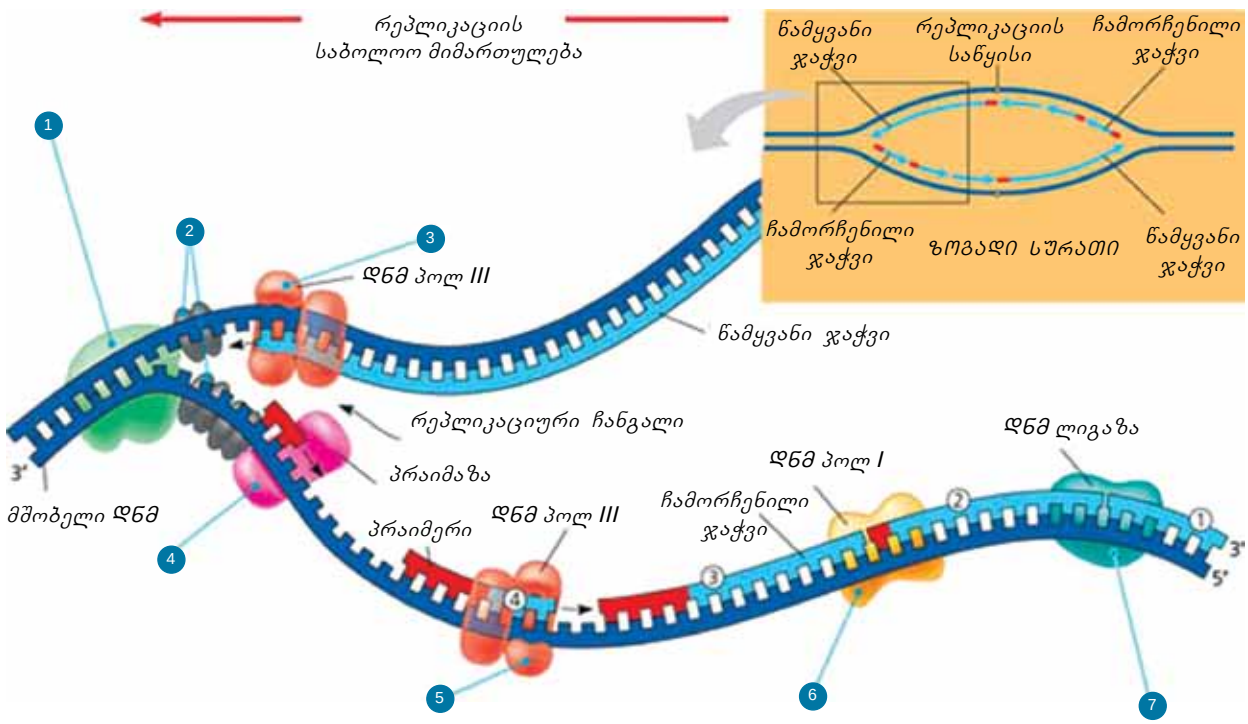
დნმ-ის რეპლიკაციის მანქანა, როგორც სტაციონარული კომპლექსი

მიღებულია, და მოსახერხებელიც, დნმ პოლიმერაზას მოლეკულის წარმოდგენა დნმ-ის „რელსებზე" მოძრავი ლოკომოტივის სახით. მაგრამ ასეთი მოდელი არაზუსტია ორ მნიშვნელოვან პუნქტში. ჯერ ერთი, დნმ-ის რეპლიკაციაში მონაწილე სხვადასხვა ცილა, ფაქტიურად, ერთ დიდ კომპლექსს, დნმ-ის რეპლიკაციურ მანქანას, წარმოქმნის. ამ მანქანის ეფექტურობას ხელს უწყობს მრავალი ცილა-ცილოვანი

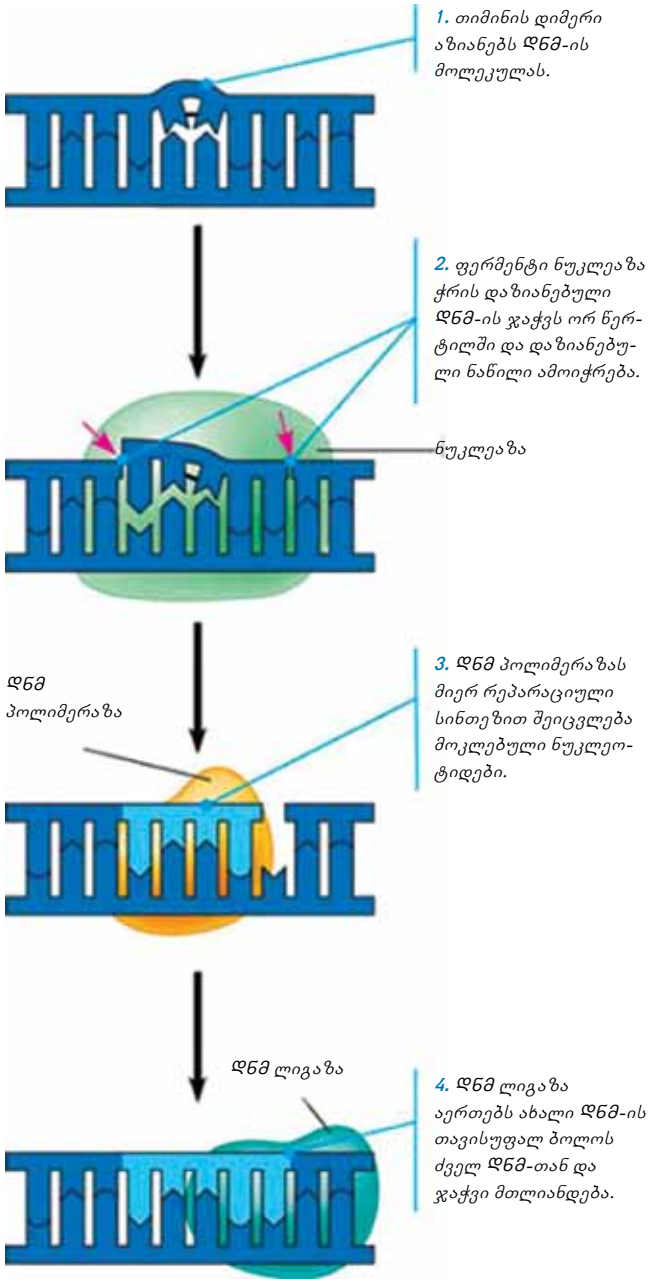
ცხრილი 16.1 მაქცევიური დნმ–ის რეპლიკაციის ცილები და მათი ფუნქციები

ცილა	ფუნქცია მოწინავე და ჩამორჩენილი ჯაჭვისთვის
ჰელიკაზა	შლის მშობელ ორმაგ სპირალს რეპლიკაციურ ჩანგალთან
ერთ ჯაჭვთან დაკავშირებადი ცილა	უკავშირდება და ასტაბილიზებს ერთჯაჭვიან დნმ-ს, სანამ ხდება მისი გამოყენება ყალიბად
ტოპოიზომერაზა	ასწორებს რეპლიკაციური ჩანგლის წინ წარმოქმნილ „ზედმეტ დახვევას“ დნმ-ის ჯაჭვის გაწყვეტის, გამორგოლვისა და ხელახლა შეერთების გზით

	ფუნქცია წამყვანი ჯაჭვისთვის	ფუნქცია ჩამორჩენილი ჯაჭვისთვის
პრაიმაზა	წამყვანი ჯაჭვის 5’ ბოლოსთან ასინთეზებს ერთ რნმ პრაიმერს	ოკაზაკის თითოეული ფრაგმენტის 5’ ბოლოსთან ასინთეზებს რნმ პრაიმერს
დნმ პოლ III	უწყვეტად ასინთეზებს წამყვან ჯაჭვს, უმატებს რა პრაიმერს	ასინთეზებს თითოეულ ოკაზაკის ფრაგმენტს, უმატებს რა მის პრაიმერს ნუკლეოტიდს
დნმ პოლ I	ნუკლეოტიდებს წამყვანი ჯაჭვის 5’ ბოლოდან აშორებს პრაიმერს და ცვლის მას დნმ-ით, უმატებს რა ნუკლეოტიდებს მოსაზღვრე 3’ ბოლოს	თითოეულ ფრაგმენტს 5’ ბოლოდან აშორებს პრაიმერს და ცვლის მას დნმ-ით, უმატებს რა ნუკლეოტიდებს მოსაზღვრე ფრაგმენტის 3’ ბოლოს
დნმ ლიგაზა	აერთებს დნმ-ის 3’ ბოლოს პრაიმერის შემცვლელი წამყვანი ჯაჭვის დანარჩენ ნაწილთან	აერთებს ოკაზაკის ფრაგმენტებს



▲ *სურათი 16.16* **ბაქტერიული დნმ-ის რეპლიკაციის შეჯამება.** *დეტალური დიაგრამა გვიჩვენებს ერთ რეპლიკაციურ ჩანგალს, მაგრამ როგორც ზოგადი სურათის დიაგრამა მიუთითებს, რეპლიკაცია, ჩვეულებრივ, ერთდროულად ორ ჩანგალთან მიმდინარეობს, რეპლიკაციური ბუშტის ორივე ბოლოში. ზოგადი სურათის დიაგრამაზე ყურადღება მიაქციეთ, რომ წამყვანი ჯაჭვის ინიციაციას ახდენს რნმ პრაიმერი (წითელი), ისევე როგორც ჩამორჩენილი ჯაჭვის ყოველი ოკაზაკის ფრაგმენტისა. თითოეულ შვილეულ ჯაჭვს მთლიანობაში თუ შევხედავთ, შეამჩნევთ, რომ მისი ნახევარი სინთეზდება უწყვეტად წამყვანი ჯაჭვის სახით, ხოლო მეორე ნახევარი (საწყისის მეორე მხარეს) სინთეზდება ფრაგმენტებად ჩამორჩენილი ჯაჭვის სახით.*



◀ *სურათი 16.17* ***Dნმ-ის დაზიანების რეპარაცია ნუკლეოტიდების ამოჭრით.*** *ფერმენტთა ჯგუფი აღმოაჩენს და ასწორებს დაზიანებულ Dნმ-ს. ეს სურათი გვიჩვენებს თიმინის დიმერის შემცველ Dნმ-ს. დაზიანების ამ ტიპს ხშირად იწვევს ულტრაიისფერი რადიაცია. ფერმენტი ნუკლეაზა ამოჭრის Dნმ-ის დაზიანებულ უბანს, ხოლო Dნმ პოლიმერაზა (ბაქტერიებში, Dნმ პოლ I) ცვლის მას Dნმ-ის ნორმალური სეგმენტით. ლიგაზა ასრულებს ამ პროცესს, აერთებს რა შაქარ-ფოსფატოვან ჩონჩხში დარჩენილ წყვეტას.*

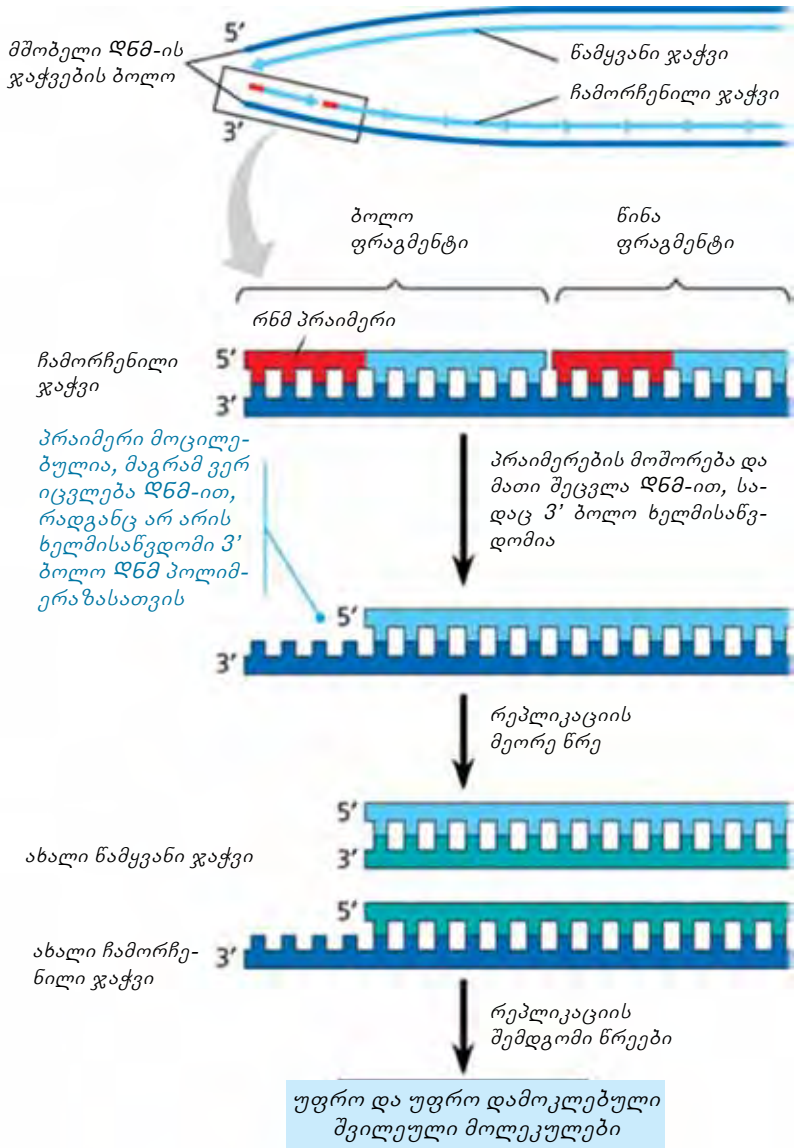
ურთიერთქმედებანი. მაგალითად, ჰელიკაზა ბევრად უფრო სწრაფად მოქმედებს, როდესაც პრაიმაზასთან იმყოფება კონტაქტში. მეორეს მხრივ, Dნმ-ის რეპლიკაციის მანქანა რეპლიკაციის პროცესში ალბათ სტაციონარული რჩება. ეუკარიოტულ უჯრედებში, მანქანის მრავალი ასლი, სავარაუდოდ, დაჯგუფებულია „ქარხნებად“ და ემაგრება ბირთვის მატრიქსს, რომელიც ბირთვის შიგნით ბოჭკოების ქსელს წარმოადგენს. უკანასკნელი კვლევები იმ მოდელს ადასტურებს, რომლის მიხედვითაც Dნმ პოლიმერაზას მოლეკულები შემოეხვევა მშობელ Dნმ-ს და შემდეგ გარეთ გამოდევნის Dნმ-ის ახლად სინთეზირებულ შვილეულ მოლეკულებს. დამატებითი მონაცემები გვაფიქრებინებს, რომ ჩამორჩენილი ჯაჭვი მარყუჟისებურად თავსდება ამ კომპლექსში, ისე რომ, როდესაც Dნმ პოლიმერაზა ამთავრებს ოკაზაკის ფრაგმენტის სინთეზსა და დისოცირდება, მას არ სჭირდება შორს წასვლა რეპლიკაციური ჩანგლის სიახლოვეს განლაგებული შემდეგი ფრაგმენტის პრაიმერთან მისაღწევად. ჩამორჩენილი ჯაჭვის ასეთი განლაგება საშუალებას იძლევა ნაკლებ დროში მოხდეს უფრო მეტი ოკაზაკის ფრაგმენტის სინთეზი.

Dნმ-ის კორექტირება და რეპარაცია

Dნმ-ის რეპლიკაციის სიზუსტე არ შეიძლება მხოლოდ ფუძეთა შეწყვილების სპეციფიკურობას მივაწეროთ. თუმცა დასრულებული Dნმ-ის მოლეკულაში შეცდომათა რიცხვი მხოლოდ ერთია 10 მილიარდ ნუკლეოტიდზე, შეწყვილების საწყისი ცდომილებები ახლადჩართულ ნუკლეოტიდებსა და საყალიბო ჯაჭვის ნუკლეოტიდებს შორის 100 000 –ჯერ მეტია. კერძოდ, შეცდომათა რაოდენობა ერთია 100 000 წყვილ ფუძეზე. Dნმ-ის რეპლიკაციის პროცესში, როგორც კი თითოეული ნუკლეოტიდი მიემატება მზარდ ჯაჭვს, Dნმ პოლიმერაზები ამოწმებენ მის სისწორეს შესაბამის ყალიბთან მიმართებაში. აღმოაჩენს რა არასწორად შეწყვილებულ ნუკლეოტიდს, პოლიმერაზა მოაშორებს ამ ნუკლეოტიდს და შემდეგ განაგრძობს სინთეზს. (ეს ქმედება ჰგავს ბეჭდვის შეცდომის დაფიქსირებას კლავიშ „delete“-ის გამოყენებით და შემდგომ სწორი ასოს დაბეჭდვას მის ადგილას.)

არასწორად შეწყვილებული ნუკლეოტიდები ხანდახან მაინც „ეპარება“ Dნმ პოლიმერაზას კორექტურას ან წარმოიქმნება უკვე Dნმ-ის სინთეზის შემდეგ — მაგალითად, არსებული ნუკლეოტიდური ფუძის დაზიანების შედეგად. **არასწორად შეწყვილების რეპარაციისათვის**, ანუ გასწორებისათვის, უჯრედები იყენებენ სპეციფიკურ ფერმენტებს, რომლებიც აფიქსირებს არასწორად შეწყვილებულ ნუკლეოტიდებს. მეცნიერებმა ამ ფერმენტების მნიშვნელობაზე მაშინ გაამახვილეს ყურადღება, როდესაც აღმოჩნდა, რომ ერთ-ერთ მათგანში არსებული მემკვიდრული დეფექტი ასოცირებულია ნაწლავური სიმსივნის გარკვეულ ფორმასთან. ნათელია, რომ ამ დეფექტის შედეგად სიმსივნის გამომწვევი შეცდომები Dნმ-ში აკუმულირდება უფრო მეტი სიხშირით, ნორმასთან შედარებით.

Dნმ-ში კოდირებული გენეტიკური ინფორმაციის შენარჩუნება არსებულ Dნმ-ში სხვადასხვა ტიპის დაზიანების საკმაოდ ხშირ რეპარაციას მოითხოვს. Dნმ-ის მოლეკულები მუდმივად განიცდიან პოტენციურად მავნე ქიმიური და



◀ *სურათი 16.18* ***ხაზობრივი დნმ-ის მოლეკულების დამოკლება.*** *ჩვენ აქ თვალს ვადევნებთ დნმ-ის მოლეკულის ერთი ჯაჭვის ბოლოს რეპლიკაციის ორი წრის განმავლობაში. პირველი წრის შემდეგ, ახალი ჩამორჩენილი ჯაჭვი საყალიბო ჯაჭვზე უფრო მოკლეა. მეორე წრის შემდეგ, ორივე ჯაჭვი, წამყვანიცა და ჩამორჩენილიც, საწყის დნმ-ზე მოკლე გახდა. თუმცა აქ არ არის ნაჩვენები, მაგრამ დნმ-ის ამ მოლეკულების სხვა ბოლოებიც ასევე მოკლდება.*

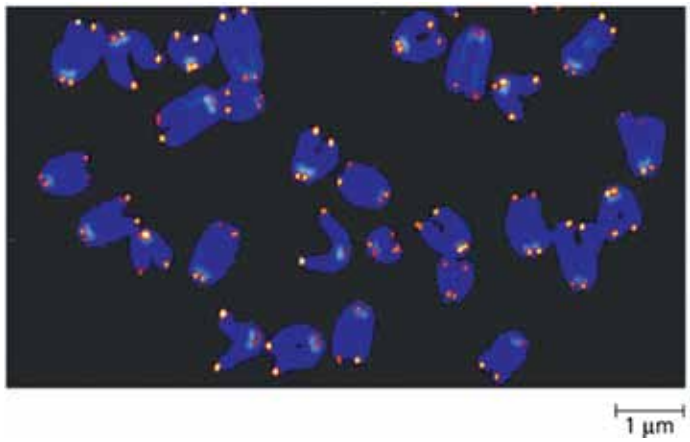
ფიზიკური აგენტების მოქმედებას, რასაც მე-17 თავში განვიხილავთ. რეაქციულ ქიმიურ ნივთიერებებს (გარემოში არსებულსა და უჯრედებში ბუნებრივი გზით წარმოქმნილს), რადიოაქტიურ გამოსხივებებს, რენტგენის სხივებს, ულტრაისფერ სინათლეს შეუძლიათ ნუკლეოტიდების იმგვარი შეცვლა, რაც მოქმედებს კოდირებულ გენეტიკურ ინფორმაციაზე, ჩვეულებრივ უარყოფითად. გარდა ამისა, დნმ-ის ფუძეები ხშირად განიცდიან სპონტანურ ქიმიურ ცვლილებებს, უჯრედის ნორმული პირობების დროსაც. თუმცა, დნმ-ის ცვლილებები, ჩვეულებრივ, მანამდე სწორდება, სანამ მუდმივ მუტაციებად გადაიქცევა. ყველა უჯრედი მუდმივად ამოწმებს და რეპარაციას უკეთებს თავის გენეტიკურ მასალას. რადგანაც დაზიანებული დნმ-ის რეპარაცია ასეთი მნიშვნელოვანია ორგანიზმის გადარჩენისათვის, გასაკვირი არ არის, რომ დნმ-ის რეპარაციის მრავალი სხვადასხვა ფერმენტი არის წარმოქმნილი. *E.coli*-ში თითქმის 100 ასეთი ფერმენტია ცნობილი, ხოლო ადამიანებში დღეისათვის უკვე 130-ია იდენტიფიცირებული.

დნმ-ის დაზიანებების რეპარაციის მექანიზმთა უმრავლესობა იყენებს დნმ-ისთვის დამახასიათებელ შეწყვილებული ფუძეების სტრუქტურას. ჩვეულებრივ, ჯაჭვის დაზიანების შემცველი სეგმენტი ამოიჭრება დნმ-ის დამჭრელი ფერმენტის — **ნუკლეაზას** მიერ და წარმოქმნილი ნაპრალი ამოივსება ნუკლეოტიდებით, რომლებიც უკვე სწორად უწყვილდება დაუზიანებელი ჯაჭვების ნუკლეოტიდებს. ნაპრალის ამოვსებაში მონაწილეობენ ფერმენტები დნმ პოლიმერაზა და ლიგაზა. დნმ-ის ამ ტიპის რეპარაციას ეწოდება **რეპარაცია ნუკლეოტიდების ამოჭრით** (სურათი 16.17).

ჩვენი კანის უჯრედებში დნმ-ის რეპარაციული ფერმენტების ერთი ფუნქცია არის მზის ულტრაისფერი სხივებით გამოწვეული გენეტიკური დაზიანებების გასწორება. ასეთი დარღვევების ერთ-ერთი ტიპი სურათ 16.17-ზეა ნაჩვენები. ეს არის დნმ-ის ჯაჭვზე მოსაზღვრე თიმინის ფუძეებს შორის წარმოქმნილი კოვალენტური ბმა. ამგვარი თიმინური დიმერები დნმ-ის გამოზნექვას იწვევს და ხელს უშლის დნმ-ის რეპლიკაციას. ამ ტიპის დაზიანებების რეპარაციის მნიშვნელობას კარგად წარმოაჩენს დაავადება პიგმენტური ქსეროდერმა, რომელიც უმეტეს შემთხვევებში გამოწვეულია ნუკლეოტიდების ამოჭრით რეპარაციის ფერმენტის მემკვიდრული დეფექტით. ამ დაავადების მქონე პირები ზემგრძნობიარე არიან მზის სხივების მიმართ. მათი კანის უჯრედებში ულტრაისფერი სხივებით გამოწვეული მუტაციები შეუსწორებელი რჩება და იწვევს სიმსივნის განვითარებას.

დნმ-ის მოლეკულების მოლეკულების რეპლიკაცია

დნმ-ის რეპლიკაციასა და რეპარაციაში დნმ პოლიმერაზების მთავარი როლის მიუხედავად, აღმოჩნდა, რომ არსებობს უჯრედის დნმ-ის მცირე ნაწილები, რომელთა რეპლიკაცია და რეპარაცია დნმ პოლიმერაზებს არ შეუძლიათ. ის ფაქტი, რომ დნმ პოლიმერაზას ნუკლეოტიდების მიბმა შეუძლია მხოლოდ უკვე არსებული პოლინუკლეოტიდის 3′ ბოლო-



◀ *სურათი 16.19* ***ტელომერები.*** *ეუკარიოტებს თავისი დნმ-ის ბოლოებში აქვთ განმეორებადი, არამაკოდირებელი თანამიმდევრობები, რომელთაც ტელომერებს უწოდებენ. აქ, თაგვის ქრომოსომებზე განლაგებული ტელომერები მონიშნულია მკვეთრი ნარინჯისფერი საღებავით (სინათლის მიკროსკოპი [სმ]).*

სათვის, პრობლემა აღმოჩნდა ხაზობრივი დნმ-ისათვის, როგორიცაა ეუკარიოტული ქრომოსომების დნმ. ჩვეულებრივი რეპლიკაციური მანქანა ვერაფრით ვერ უზრუნველყოფს შვილეული დნმ-ის ჯაჭვის 5’ ბოლოების დასრულებას. ოკაზაკის ფრაგმენტის სინთეზის დაწყება რომც შეიძლებოდეს საყალიბო ჯაჭვის სულ ბოლო ნაწილთან დაკავშირებული რნმ პრაიმერიდან, პრაიმერის მოშორების შემდეგ მისი შეცვლა დნმ-ით შეუძლებელი გახდება, რადგან არ არსებობს 3’ ბოლო, რომელსაც დნმ პოლიმერაზა დაამატებდა დნმ ნუკლეოტიდებს **(სურათი 16.18)**. შედეგად, რეპლიკაციის ყველა შემდგომ წრეზე უფრო და უფრო დამოკლებულ დნმ-ის მოლეკულას მივიღებთ.

პროკარიოტებში ეს პრობლემა არ არსებობს, რადგანაც მათი დნმ წრიულია (ანუ ბოლოების გარეშე). მაგრამ რა ხდება ეუკარიოტებში? ეუკარიოტული ქრომოსომული დნმ-ის მოლეკულას ორივე ბოლოზე აქვს ნუკლეოტიდური თანამიმდევრობები, რომელთაც **ტელომერებს** უწოდებენ **(სურათი 16.19)**. ტელომერები არ შეიცავენ გენებს. ამის ნაცვლად, დნმ, ჩვეულებრივ, შეიცავს ერთი მოკლე ნუკლეოტიდური თანამიმდევრობის მრავალჯერად განმეორებას. ადამიანის ტელომერების განმეორებადი ერთეული, მაგალითად, არის ექვს-ნუკლეოტიდიანი თანამიმდევრობა თთაგგგ. ტელომერში განმეორებათა რიცხვი ვარირებს დაახლოებით 100-დან 1000-მდე. ტელომერული დნმ იცავს ორგანიზმის გენებს დარღვევისაგან დნმ-ის რეპლიკაციის თანამიმდევი წრეების შედეგად. გარდა ამისა, ტელომერული დნმ და მასთან ასოცირებული სპეციფიკური ცილები, როგორღაც, ხელს უშლის შვილეული მოლეკულის დარღვეულ ბოლოებს, გააქტივონ უჯრედული სისტემები დნმ-ის დაზიანების აღსარიცხავად. (სხვა შემთხვევაში, დნმ-ის მოლეკულის ბოლო, რომელიც „ჩანს“, როგორც ორმაგი ჯაჭვის გაწყვეტა, ჩართავდა სიგნალის გადამცემ გზებს, რომლებიც უჯრედის ციკლის დაბლოკვამდე ან უჯრედის სიკვდილამდე მიგვიყვანდა.)

ტელომერები არ აფერხებენ რეპლიკაციის თანამიმდევი წრეების შედეგად დნმ-ის მოლეკულების დამოკლებას. ისინი უბრალოდ გადაავადებენ დნმ-ის მოლეკულების ბოლოებთან მდებარე გენების „ეროზიას“. როგორც სურათ 16.18-ზე ჩანს, ტელომერები მოკლდება რეპლიკაციის ყოველი წრის შემდეგ. როგორც მოსალოდნელი იყო, ტელომერულ დნმ-ს დამოკლების ტენდენცია ახასიათებს ასაკოვანი ინდივიდების გაყოფად სომატურ უჯრედებსა და იმ უჯრედების კულტურაში, რომელთაც მრავალჯერ განიცადეს გაყოფა. ნავარაუდები იქნა, რომ ტელომერების დამოკლება როგორღაც დაკავშირებულია გარკვეული ქსოვილების დაბერების პროცესთან და თვით მთელი ორგანიზმის დაბერებასთანაც.

მაგრამ როგორ არის საქმე იმ უჯრედების შემთხვევაში, რომელთა გენომები უცვლელი რჩება ორგანიზმიდან მის შთამომავლობამდე მრავალი თაობის განმავლობაში? სასქესო უჯრედების (რომლებისგანაც წარმოიქმნება გამეტები) ქრომოსომები რომ მოკლდებოდნენ ყოველი უჯრედული ციკლის შემდეგ, საბოლოოდ მნიშვნელოვანი გენები დააკლდებოდა მათ მიერ წარმოქმნილ გამეტებს. მაგრამ ეს ასე არ ხდება: ფერმენტი **ტელომერაზა** აკატალიზებს ეუკარიოტულ სასქესო უჯრედებში ტელომერების დაგრძელებას, და ამრიგად, აღადგენს საწყის სიგრძეს და აკომპენსირებს დნმ-ის რეპლიკაციის შედეგად წარმოქმნილ დამოკლებას. დაგრძელების პროცესი შესაძლებელი ხდება ტელომერაზაში რნმ-ის მოკლე მოლეკულის არსებობის გამო, რომელიც ყალიბის როლს ასრულებს ახალი ტელომერული სეგმენტებისათვის. ტელომერაზა არ არის აქტიური სომატური უჯრედების უმეტესობაში, მაგრამ მისი აქტივობა სასქესო უჯრედებში განაპირობებს ზიგოტაში მაქსიმალური სიგრძის მქონე ტელომერების არსებობას.

ტელომერების ნორმულმა დამოკლებამ შეიძლება დაიცვას ორგანიზმები სიმსივნისაგან, სომატური უჯრედების განსახორციელებელ დაყოფათა რიცხვის ლიმიტირების გზით. დიდი სიმსივნეებიდან აღებულ უჯრედებს ხშირად უჩვეულოდ მოკლე ტელომერები აქვთ, როგორც ეს მოსალოდნელიც იყო მრავალჯერ გაყოფა-გამოვლილი უჯრედებისათვის. შემდგომმა დამოკლებამ, სავარაუდოდ, სიმსივნის თვითგანადგურებამდე უნდა მიგვიყვანოს. საკმაოდ დამაინტრიგებელია ფაქტი, რომ მეცნიერებმა აღმოაჩინეს ტელომერაზული აქტივობა სიმსივნურ სომატურ უჯრედებში. ეს გვაფიქრებინებს, რომ ფერმენტის უნარი, დაასტაბილუროს ტელომერების სიგრძე, ხელს უწყობს ამ სიმსივნური უჯრედების გადარჩენას. მრავალ სიმსივნურ უჯრედს მართლაც უნდა ჰქონდეს შეუზღუდავად დაყოფის უნარი, ისევე როგორც კულტურაში მყოფი უჯრედების უკვდავ ხაზებს (იხ. თავი 12). თუ ტელომერაზა მართლაც წარმოადგენს მნიშვნელოვან ფაქტორს მრავალი სიმსივნისათვის, ის სასარგებლო იარაღი შეიძლება გამოდგეს როგორც სიმსივნის დიაგნოსტიკის, ისე ქიმიოთერაპიისათვის.

ამ თავში თქვენ შეისწავლეთ როგორ განაპირობებს დნმ-ის რეპლიკაცია იმ გენების ასლების წარმოქმნას, რომელთაც

მშობლები გადასცემენ შთამომავლობას. თუმცა საკმარისი არ არის გენების მხოლოდ კოპირება და გადაცემა; საჭიროა ასევე მათი ექსპრესია. შემდეგ თავში ჩვენ გავიგებთ, როგორ „გადათარგმნის“ უჯრედი ᲓᲜᲛ-ში კოდირებულ გენეტიკურ ინფორმაციას.

კონცეფცია ტესტი 16.2

1. რა როლს ასრულებს ფუძეთა კომპლემენტარული შეწყვილება ᲓᲜᲛ-ის რეპლიკაციაში?
2. რა არის ᲓᲜᲛ პოლ III-ის ორი მთავარი ფუნქცია ᲓᲜᲛ-ის რეპლიკაციაში?
3. რატომ არის ᲓᲜᲛ პოლ I აუცილებელი წამყვანი ჯაჭვის სინთეზის დასრულებისათვის? აჩვენეთ სურათ 16.16-ის ზოგად სურათზე, რა ადგილას იმოქმედებდა ᲓᲜᲛ პოლ I ზედა წამყვან ჯაჭვზე.
4. რატომ არიან ტელომერები მნიშვნელოვანი ეუკარიოტული გენების შენარჩუნებისათვის?

თავის შემოწმება 16

ძირითადი კონცეფციების შემოწმება

კონცეფცია 16.1

ᲓᲜᲛ წარმოადგენს გენეტიკურ მასალას

- **გენეტიკური მასალის ძიება:** მეცნიერული კვლევა ექსპერიმენტებმა ბაქტერიებსა და ფაგებზე წარმოადგინა პირველი სარწმუნო დასაბუთება, რომ გენეტიკურ მასალას ᲓᲜᲛ წარმოადგენს.
- **ᲓᲜᲛ-ის სტრუქტურული მოდელის აგება:** მეცნიერული კვლევა. უოტსონმა და კრიკმა გამოთვალეს, რომ ᲓᲜᲛ ორმაგ სპირალს წარმოადგენს. ორი ანტიპარალელური შაქარ-ფოსფატოვანი ჯაჭვი ეხვევა მოლეკულის გარედან; აზოტოვანი ფუძეები მიმართულია მოლეკულის შიდა მხარეს, სადაც ისინი წყალბადური ბმებით წარმოქმნიან სპეციფიკურ წყვილებს ა თ-სთან, ხოლო გ — ც-სთან.

კონცეფცია 16.2

მრავალი ცილა ერთობლივად მუშაობს ᲓᲜᲛ-ის რეპლიკაციისა და რეპარაციისათვის

- **მთავარი პრინციპი: ფუძეთა შეწყვილება საყალიბო ჯაჭვთან.** ᲓᲜᲛ-ის რეპლიკაცია ნახევრადკონსერვატიულია: მშობელი მოლეკულა იშლება და თითოეული ჯაჭვი ყალიბის როლს ასრულებს ახალი ჯაჭვის სინთეზისათვის ფუძეთა შეწყვილების წესების მიხედვით.
- **ᲓᲜᲛ-ის რეპლიკაცია: დეტალურად.** ᲓᲜᲛ-ის რეპლიკაცია იწყება რეპლიკაციის საწყისებთან. ᲓᲜᲛ-ის ორი ჯაჭვის დაცილების ადგილთან გაჩენილი რეპლიკაციური ბუშტის მოპირისპირე მხარეებზე ჩნდება Y ფორმის რეპლიკაციური ჩანგლები. ᲓᲜᲛ-ის სინთეზი იწყება რნმ პრაიმერის (ფალიას) — საყალიბო ჯაჭვის კომპლემენტარული მოკლე პოლინუკლეოტიდის — 3’ ბოლოსთან. ᲓᲜᲛ პოლიმერაზები აკატალიზებენ ᲓᲜᲛ-ის ახალი ჯაჭვების სინთეზს მხოლოდ 5’-3’ მიმართულებით. წამყვანი ჯაჭვი სინთეზდება უწყვეტად, ხოლო ჩამორჩენილი ჯაჭვი სინთეზდება მოკლე სეგმენტების, ოკაზაკის ფრაგმენტების, სახით. ფრაგმენტებს ერთმანეთთან აერთებს ᲓᲜᲛ ლიგაზა.
- **ᲓᲜᲛ-ის კორექტირება და რეპარაცია.** ᲓᲜᲛ პოლიმერაზები ამოწმებენ ახლადსინთეზირებულ ᲓᲜᲛ-ს და ცვლიან ნებისმიერ არასწორ ნუკლეოტიდს. ᲓᲜᲛ-ის არასწორად შეწყვილების რეპარაციაში, რეპარაციის ფერმენტები ასწორებენ შეცდომებს ფუძეთა შეწყვილებაში. ნუკლეოტიდების ამოჭრის რეპარაციაში, ფერმენტები ამოჭრიან და შეცვლიან ᲓᲜᲛ-ის დაზიანებულ უბნებს.
- **ᲓᲜᲛ-ის მოლეკულების ბოლოების რეპლიკაცია.** ეუკარიოტული ქრომოსომული ᲓᲜᲛ-ის ბოლოები მოკლდება რეპლიკაციის ყოველ წრის შემდეგ. გენებს ეროზიისაგან იცავს ტელომერების არსებობა. ტელომერები არის ხაზობრივი ᲓᲜᲛ-ის მოლეკულების ბოლოებზე განლაგებული განმეორებადი თანამიმდევრობები. სასქესო უჯრედებში ფერმენტი ტელომერაზა აკატალიზებს ტელომერების დაგრძელებას.

თვითშეფასება

1. გრიფიტმა თავის კვლევით, პნევმონიის გამომწვევ ბაქტერიებსა და თაგვებზე, აღმოაჩინა, რომ
   ა. პათოგენური უჯრედების ცილოვან გარსს შეუძლია არაპათოგენური უჯრედების ტრანსფორმაცია.
   ბ. გაცხელებით მოკლული პათოგენური უჯრედები იწვევს პნევმონიას.
   გ. რაღაც ნივთიერება გადაიტანება პათოგენური უჯრედებიდან არაპათოგენურში და გადააქცევს მათ პათოგენურად.
   დ. ბაქტერიების პოლისაქარიდული გარსი იწვევს პნევმონიას.
   ე. ბაქტერიოფაგებს შეჰყავთ Дნმ ბაქტერიებში.

2. 15 N არეზე გაზრდილი *E.coli*-ის უჯრედები გადაიტანეს 14N არეზე და იქ განაგრძეს მათი ზრდა კიდევ ორი თაობის (Дნმ-ის რეპლიკაციის ორი წრის) განმავლობაში. ამ უჯრედებიდან გამოყოფილი Дნმ დააცენტრიფუგეს. Дნმ-ის სიმკვრივის რა განაწილება შეიძლება მივიღოთ ამ ექსპერიმენტით?
   ა. ერთი მაღალი სიმკვრივისა და ერთი დაბალი სიმკვრივის ხაზი.
   ბ. ერთი საშუალო სიმკვრივის ხაზი.
   გ. ერთი მაღალი სიმკვრივისა და ერთი საშუალო სიმკვრივის ხაზი.
   დ. ერთი დაბალი სიმკვრივისა და ერთი საშუალო სიმკვრივის ხაზი.
   ე. ერთი დაბალი სიმკვრივის ხაზი.

3. ბიოქიმიკოსმა გამოყო და გაასუფთავა Дნმ-ის რეპლიკაციისათვის საჭირო მოლეკულები. როდესაც მან დაუმატა Дნმ, განხორციელდა რეპლიკაცია, მაგრამ Дნმ-ის თითოეული მოლეკულა შედგებოდა ნორმალური ჯაჭვისა და მასთან შეწყვილებული Дნმ-ის მრავლობითი სეგმენტებისაგან, თითოეული რამოდენიმე ასეული ნუკლეოტიდის სიგრძისა. რისი დამატება დაავიწყდა მას ნარევში?
   ა. Дნმ პოლიმერაზას
   ბ. Дნმ ლიგაზას
   გ. ნუკლეოტიდების
   დ. ოკაზაკის ფრაგმენტების
   ე. პრაიმაზას

4. რა არის Дნმ-ის მოლეკულების წამყვანი და ჩამორჩენილი ჯაჭვების სინთეზში არსებული განსხვავების საფუძველი?
   ა. რეპლიკაციის საწყისები მხოლოდ 5’ ბოლოზეა.
   ბ. ჰელიკაზები და ერთ ჯაჭვთან დაკავშირებადი ცილები მოქმედებენ 5’ ბოლოსთან.
   გ. Дნმ პოლიმერაზას შეუძლია ახალი ნუკლეოტიდების დამატება მზარდი ჯაჭვის მხოლოდ 3’ ბოლოსთან.
   დ. Дნმ ლიგაზა მოქმედებს მხოლოდ 3’-5’ მიმართულებით.
   ე. პოლიმერაზას შეუძლია მოქმედება მხოლოდ ერთ ჯაჭვთან ერთ ჯერზე.

5. ДНМ-ის ნიმუშში სხვადასხვა ფუძეების რაოდენობების გაანალიზებისას, რომელი შედეგი იქნება ფუძეთა შეწყვილების წესების შესაბამისი?
   ა. ა = გ
   ბ. ა + გ = ც + თ
   გ. ა + თ = გ + თ
   დ. ა = ც
   ე. გ = თ

6. რით იწყება, ჩვეულებრივ, ДНМ-ის ახალი ჯაჭვის სინთეზი?
   ა. რნმ პრაიმერით.
   ბ. ДНМ პრაიმერით.
   გ. ოკაზაკის ფრაგმენტით.
   დ. ДНМ ლიგაზით.
   ე. თიმინის დიმერით.

7. ეუკარიოტული უჯრედი, რომელსაც აკლია აქტიური ტელომერაზა
   ა. ვერ შეძლებს ДНМ-ის შთანთქმას გარემომცველი ხსნარიდან.
   ბ. ვერ შეძლებს არასწორად შეწყვილებული ნუკლეოტიდების იდენტიფიცირებას
   და გასწორებას.
   გ. რეპლიკაციის ყოველ ციკლთან ერთად განიცდის ქრომოსომის ეტაპობრივ შემცირებას.
   დ. ექნება სიმსივნურ უჯრედად ქცევის მეტი პოტენციალი.
   ე. ვერ დააკავშირებს ოკაზაკის ფრაგმენტებს.

8. ДНМ-ის სინთეზის დროს წამყვანი ჯაჭვის ელონგაცია
   ა. მიმდინარეობს რეპლიკაციური ჩანგლიდან მისი საწინააღმდეგო მიმართულებით.
   ბ. ხდება 3’-5’ მიმართულებით.
   გ. წარმოქმნის ოკაზაკის ფრაგმენტებს.
   დ. დამოკიდებულია ДНМ პოლიმერაზას მოქმედებაზე.
   ე. არ საჭიროებს საყალიბო ჯაჭვს.

9. ადენინიდან ამინოჯგუფების სპონტანური მოშორებით, ДНМ-ში თიმინის პირდაპირ მიიღება ჰიპოქსანტინი, არაბუნებრივი ფუძე. მოლეკულათა რა კომბინაცია მოახდენს ამ დაზიანების რეპარაციას?
   ა. ნუკლეაზა, ДНМ პოლიმერაზა, ДНМ ლიგაზა.
   ბ. ტელომერაზა, პრაიმაზა, ДНМ პოლიმერაზა.
   გ. ტელომერაზა, ჰელიკაზა, ერთ ჯაჭვთან დაკავშირებადი ცილა.
   დ. ДНМ ლიგაზა, რეპლიკაციური ჩანგლის ცილები, ადენილატციკლაზა.
   ე. ნუკლეაზა, ტელომერაზა, პრაიმაზა.

10. რა ლოგიკური დასკვნა გამომდინარეობს იმ დაკვირვებიდან, რომ ДНМ-ის რეპარაციულ ფერმენტებში არსებული დეფექტები გარკვეულ სიმსივნეებს იწვევს?
    ა. სიმსივნე ძირითადად მემკვიდრეობითია.
    ბ. ДНМ-ის შეუსწორებელმა ცვლილებებმა შესაძლოა

სიმსივნის წარმოქმნა განაპირობოს.

გ. სიმსივნე ვერ წარმოიქმნება, თუ რეპარაციული ფერმენტები სათანადოდ მოქმედებენ.

დ. მუტაციები, ძირითადად, სიმსივნეს იწვევს.

ე. სიმსივნეს იწვევს გარემო ფაქტორები, რომლებიც აზიანებს ᲓᲜᲛ-ის რეპარაციულ ფერმენტებს.

ევოლუციური კავშირი

ბევრ ბაქტერიას შეუძლია, გარემო სტრესს უპასუხოს უჯრედის გაყოფის პროცესში მუტაციების წარმოქმნის სიხშირის გაზრდით. რით შეიძლება ეს დამთავრდეს, ან რა ევოლუციური სარგებლობა შეიძლება ჰქონდეს ამ უნარს?

მეცნიერული კვლევა

გამოავლინეთ მეზელსონ-სტალის ექსპერიმენტში თქვენი გარკვევის დონე შემდეგ კითხვებზე პასუხის გაცემით.

ა. თქვენი სიტყვებით აღწერეთ, რას ასახავს სურათ 16.11-ზე წარმოდგენილი, ცენტრიფუგირების შედეგად მიღებული თითოეული ხაზი.

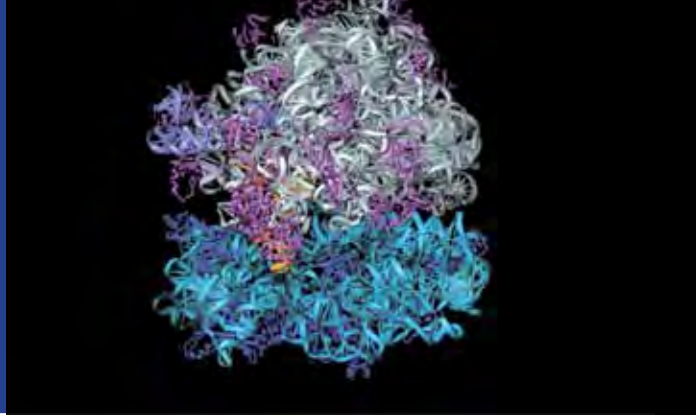
ბ. წარმოიდგინეთ, რომ ექსპერიმენტი ასე ჩატარდა: თავდაპირველად, ბაქტერია რამდენიმე.

თაობის განმავლობაში იზრდებოდა აზოტის მსუბუქი იზოტოპის, 14N –ის შემცველ არეზე და მერე გადაიტანეს 15N-ის შემცველ არეში. ექსპერიმენტის შემდგომი ნაწილები იდენტურია. თავიდან დახატეთ სურათი 16.11, ამ ექსპერიმენტის პირობების გათვალისწინებით და ასახეთ, ხაზების რა მდებარეობას უნდა ველოდეთ პირველი და მეორე თაობების შემდეგ სურათ 16.10-ზე ნაჩვენები სამივე მოდელიდან თითოეულის სისწორის შემთხვევაში.

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

მეცნიერებისათვის ნაცნობია თანამშრომლობაცა და კონკურენციაც. რა როლი შეასრულა ამ ორმა სოციალურმა ქცევამ უოტსონისა და კრიკის მიერ ორმაგი სპირალის აღმოჩენის პროცესში? როგორ შეიძლება პროგრესს ხელი შეუწყოს მეცნიერებს შორის არსებულმა შეჯიბრმა? როგორ შეიძლება, იგივე მოვლენამ, პირიქით, ხელი შეუშალოს პროგრესს?

17 გენიდან ცილამდე



▲ *სურათი 17.1* *რიბოსომის, ცილის სინთეზის მანქანის ნაწილის, კომპიუტერული მოდელი*

ძირითადი კონცეფციები

17.1 **გენები განსაზღვრავენ ცილებს ტრანსკრიპციისა და ტრანსლაციის საშუალებით.**

17.2 **ტრანსკრიპცია არის რნმ-ის სინთეზი, რომელსაც დნმ წარმართავს: დეტალურად.**

17.3 **ეუკარიოტულ უჯრედებში ტრანსკრიპციის შემდგომ ხდება რნმ-ის მოდიფიცირება.**

17.4 **ტრანსლაცია არის პოლიპეპტიდის სინთეზი, რომელსაც რნმ წარმართავს: დეტალურად.**

17.5 **რნმ მრავალ როლს ასრულებს უჯრედში: მიმოხილვა.**

17.6 **გენთა ექსპრესიის შედარება პროკარიოტებსა და ეუკარიოტებს შორის მთავარ განსხვავებებს წარმოაჩენს.**

17.7 **წერტილოვანმა მუტაციებმა, შესაძლოა, ცილის სტრუქტურასა და ფუნქციებზე იმოქმედონ.**

შესავალი

გენეტიკური ინფორმაციის დინება

დნმ-ის შემადგენელი ინფორმაცია, გენეტიკური მასალა, წარმოდგენილია დნმ-ის ჯაჭვის გასწვრივ ნუკლეოტიდების სპეციფიკური თანამიმდევრობის ფორმით. მაგრამ როგორ განსაზღვრავს ეს ინფორმაცია ორგანიზმის დამახასიათებელ ნიშნებს? სხვაგვარად თუ ვიტყვით, ფაქტიურად რას ამბობს გენი? და როგორ გადათარგმნის უჯრედი მის მესიჯს სპეციფიკურ ნიშანში, როგორიცაა, მაგალითად, ყავისფერი თმა ან A ჯგუფის სისხლი?

განვიხილოთ, ერთხელ კიდევ, მენდელის ბარდა. ერთერთი ნიშანი, რომელსაც მენდელი შეისწავლიდა, იყო ღეროს სიგრძე (იხ. ცხრილი 14.1). მენდელმა არ იცოდა ბარდის მაღალ და ჯუჯა სახეობებს შორის სხვაობის ფიზიოლოგიური საფუძველი; მაგრამ შემდგომ, მცენარეთა შემსწავლელმა მეცნიერებმა დაადგინეს ამის მიზეზი: ჯუჯა ბარდებს აკლიათ ზრდის ჰორმონები, ჰიბერელინები, რომლებიც ღეროს ნორმალურ ზრდას ასტიმულირებენ. გარე წყაროდან მიღებული ჰიბერელინებით დამუშავების შედეგად ჯუჯა მცენარეც ასევე ნორმალური სიგრძეს აღწევს. რატომ ვერ წარმოქმნიან ჯუჯა მცენარეები საკუთარ ჰიბერელინებს? მათ აკლიათ საკვანძო ცილა, ფერმენტი, რომელიც აუცილებელია ჰიბერელინის სინთეზისათვის. ხოლო ეს ცილა იმიტომ აკლიათ, რომ მისი გენი სწორად ვერ ფუნქციონირებს.

აღნიშნული მაგალითი ნათლად გვიჩვენებს წინამდებარე თავის დედააზრს: ორგანიზმის მიერ მემკვიდრეობით მიღებულ დნმ-ს მივყავართ სპეციფიკურ ნიშნებამდე. სხვა სიტყვებით, ცილები წარმოადგენენ გენოტიპისა და ფენოტიპის დამაკავშირებელ რგოლს. პროცესი, რომლითაც დნმ განსაზღვრავს ცილის სინთეზს, ანუ *გენის ექსპრესია*, ორი სტადისაგან შედგება, რომელთაც ტრანსკრიპცია და ტრანსლაცია ეწოდება. **სურათ 17.1-ზე** შეგიძლიათ, დაინახოთ რიბოსომის კომპიუტერული მოდელი. რიბოსომა არის ტრანსლაციის — პოლიპეპტიდის სინთეზის — წარმმართველი უჯრედული მანქანის ნაწილი. ამ თავში დეტალურადაა აღწერილი ინფორმაციის დინება გენიდან ცილამდე. დასასრულ, თქვენ გაეცნობით როგორ ახდენენ გენეტიკური მუტაციები, როგორიცაა, მაგალითად, ბარდის მცენარეში ჯუჯობის გამომწვევი მუტაცია, ორგანიზმებზე ზემოქმედებას თავისი ცილების მეშვეობით.

კონცეფცია 17.1

გენები განსაზღვრავენ ცილებს ტრანსკრიპციისა და ტრანსლაციის საშუალებით

სანამ დეტალურად განვიხილავთ, თუ როგორ განსაზღვრავენ გენები ცილის სინთეზს, ცოტა უკან დავიხიოთ და

ვნახოთ, როგორ მოხდა გენებსა და ცილებს შორის ფუნდამენტური კავშირის აღმოჩენა.

მეტაბოლური დეფექტის კვლევიდან მიღებული მტკიცებულება

909 წელს, ბრიტანელმა ექიმმა არჩიბალდ გაროდმა პირველმა ივარაუდა, რომ გენები განაპირობებს ფენოტიპებს იმ ფერმენტების საშუალებით, რომლებიც სპეციფიკურ ქიმიურ რეაქციებს აკატალიზებენ უჯრედში. გაროდის აზრით, მემკვიდრეობითი დაავადების სიმპტომები ასახავს ინდივიდის უუნარობას, მოახდინოს გარკვეული ფერმენტის სინთეზი. ის საუბრობდა ისეთ დაავადებებზე, როგორიცაა „მეტაბოლიზმის თანდაყოლილი შეცდომები“. გაროდმა ერთ-ერთ მაგალითად მოიყვანა მემკვიდრეობითი მდგომარეობა, სახელად ალკაპტონურია. ამ დროს შარდი შავი ფერისაა, რადგანაც შეიცავს ალკაპტონს, რომელიც ჰაერზე მუქდება. გაროდი თვლიდა, რომ ადამიანების უმეტესობას აქვს ალკაპტონის დამშლელი ფერმენტი, ხოლო ალკაპტონურიით დაავადებულებმა მემკვიდრეობით მიიღეს აღნიშნული ფერმენტის სინთეზის უუნარობა.

გაროდის იდეა წინ უსწრებდა დროს, მაგრამ რამოდენიმე ათწლეულის შემდეგ ჩატარებულმა კვლევებმა დაადასტურა მისი ჰიპოთეზა, რომ გენი კარნახობს სპეციფიკური ფერმენტის წარმოქმნას. ბიოქიმიკოსებმა დიდი რაოდენობით დააგროვეს მტკიცებულებანი, რომ უჯრედები ორგანულ მოლეკულათა უმრავლესობის სინთეზსა და დაშლას მეტაბოლური გზების საშუალებით ახორციელებენ; ამ გზების შემადგენელი თითოეული თანამიმდევარი ქიმიური რეაქცია კი სპეციფიკური ფერმენტის მიერ კატალიზდება. ასეთ მეტაბოლურ გზებს მივყავართ იმ პიგმენტების სინთეზისაკენ, რომლებიც განაპირობებენ ხილის ბუზის (*Drosophila*) თვალის ფერს (იხ. სურათი 15.3). 1930-იან წლებში ჯორჯ ბიდლმა და ბორის ეფრასიმ წამოაყენეს მოსაზრება, რომ *Drosophila*-ში, თვალის ფერზე მოქმედი თითოეული მუტაცია პიგმენტის სინთეზს სპეციფიკურ საფეხურზე ბლოკავს, ამ საფეხურის მაკატალიზებელი ფერმენტის წარმოქმნის შეფერხების მეშვეობით. თუმცა იმ დროისათვის ცნობილი არ იყო არც ქიმიური რეაქციები და არც ფერმენტები, რომლებიც მათ აკატალიზებდნენ.

მუტანტები კვებითი მოთხოვნილების მიხედვით ეუროსპორა-ში: მეცნიერული კვლევა

გენებსა და ფერმენტებს შორის კავშირის დამადასტურებელი მნიშვნელოვანი აღმოჩენა რამდენიმე წლის შემდეგ მოხდა, როდესაც ბიდლმა და ედუარდ ტატუმმა დაიწყეს მუშაობა პურის ობის სოკოზე, *Neurospora crassa*-ზე. ისინი რენტგენის სხივებით ასხივებდნენ *Neurospora*-ს და შემდეგ გადარჩენილებს შორის ეძებდნენ მუტანტებს, რომლებიც საკვების საჭიროების მიხედვით განსხვავდებოდნენ ველური ტიპის სოკოსაგან. ველური ტიპის *Neurospora*-ს საკვებში ზომიერი მოთხოვნილებები აქვს. მას ლაბორატორიაში შეუძლია იარსებოს აგარზე (ნოტიო საარსებო არე), რომელშიც შერეულია მხოლოდ არაორგანული მარილები, გლუკოზა და ვიტამინი ბიოტინი. ამ *მინიმალური არიდან,* ობის სოკო საკუთარი მეტაბოლური გზების საშუალებით წარმოქმნის მისთვის საჭირო ყველა სხვა მოლეკულას. ბიდლმა და ტატუმმა მოახდინეს იმ მუტანტების იდენტიფიცირება, რომელთაც არ შეუძლიათ არსებობა მინიმალურ არეზე, ალბათ იმიტომ, რომ ვეღარ ახერხებენ მინიმალური ინგრედიენტებისაგან გარკვეული აუცილებელი მოლეკულების სინთეზს. თუმცა, ასეთი კვებითი მუტანტების უმეტესობა გადარჩება, თუ მოვათავსებთ სრული ზრდის არეზე, რასაც წარმოადგენს მინიმალურ არეს დამატებული 20-ვე ამინომჟავა და ზოგიერთი სხვა საკვები ნივთიერება.

თითოეულ კვებით მუტანტში არსებული მეტაბოლური დეფექტის დასახასიათებლად, ბიდლმა და ტატუმმა აიღეს ნიმუშები სრულ არეზე გაზრდილი მუტანტებიდან და გაანაწილეს ისინი რიგ სხვადასხვა ჭურჭელში. თითოეული ჭურჭელი შეიცავდა მინიმალურ არეს პლუს ერთი დამატებითი საკვები ნივთიერება. განსაზღვრული დანამატი, რომელიც შესაძლებელს ხდიდა ზრდას, მიუთითებდა ამ შემთხვევაში არსებულ მეტაბოლურ დეფექტზე. მაგალითად, თუ ერთადერთი დანამატიანი ჭურჭელი, რომელშიც მუტანტი გაიზარდა, ამინომჟავა არგინინით იყო გამდიდრებული, მეცნიერებს შეეძლოთ დაესკვნათ, რომ აღნიშნულ მუტანტში დეფექტური იყო ბიოქიმიური გზა, რომელსაც ველური ტიპის უჯრედები არგინინის სინთეზისათვის იყენებენ.

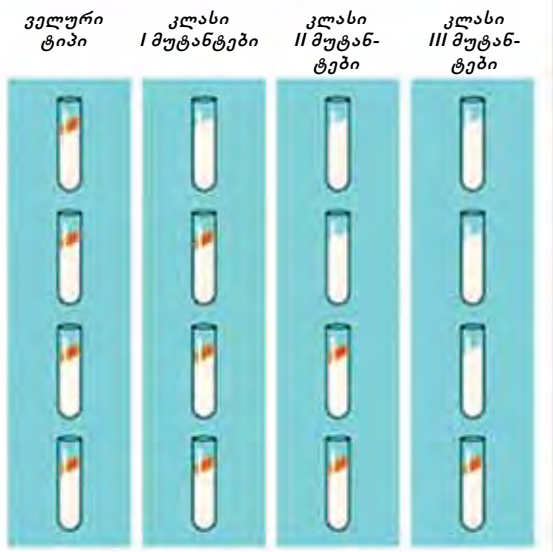
ბიდლმა და ტატუმმა განაგრძეს კვლევა, რათა თითოეული მუტანტის დეფექტი უფრო სპეციფიკურად განესაზღვრათ. განსაკუთრებულად სამაგალითოა მათ მიერ შესრულებული სამუშაო არგინინის მოთხოვნილების მქონე მუტანტებზე. გენეტიკური შეჯვარების საშუალებით განისაზღვრა, რომ მათი მუტანტები სამ კლასად იყოფა, თითოეულში კი განსხვავებული გენია მუტირებული. მკვლევარებმა აჩვენეს, რომ შეუძლიათ განასხვავონ ეს კლასები დამატებითი ტესტების საშუალებით, რაც დამყარებულია მათი ზრდისთვის საჭირო საკვებ ნივთიერებებზე (სურათი 17.2). არგინინის სინთეზის გზაზე, მათი ვარაუდით, წინამორბედი საკვები ნივთიერება გარდაიქმნება ორნიტინად, რომელიც, თავის მხრივ, გარდაიქმნება ციტრულინად, ეს უკანასკნელი კი არგინინად. როდესაც მათ გამოსცადეს, არგინინული მუტანტები იზრდებოდნენ თუ არა ორნიტინსა და ციტრულინზე, აღმოჩნდა, რომ ერთ კლასს შეუძლია ზრდა ორივე ნაერთზე (ან არგინინზე), მეორე კლასი მხოლოდ ციტრულინზე (ან არგინინზე) იზრდება, ხოლო მესამე კლასი ვერც ერთ ნაერთზე ვერ გაიზარდა — ის აუცილებლად საჭიროებდა არგინინს. ამრიგად, მეცნიერთა დასაბუთებით, მუტანტების სამი კლასი ბლოკირებული უნდა იყოს არგინინის სინთეზის სხვადასხვა საფეხურებზე, ანუ მუტანტთა თითოეულ კლასს აკლია ფერმენტი, რომელიც აკატალიზებს ბლოკირებულ საფეხურს.

რადგანაც ყოველი მუტანტი დეფექტური იყო ერთ გენში, ბიდლისა და ტატუმის მიერ მიღებულმა შედეგებმა გაამყარა, როგორც მათ უწოდეს, *ერთი გენი — ერთი ფერმენტის ჰიპოთეზა,* რაც გულისხმობს, რომ გენის ფუნქციას წარმოადგენს,

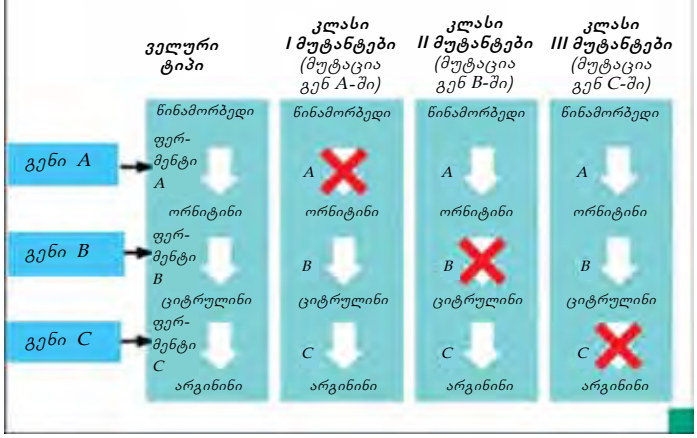
სურათი 17.2 კვლევა: განსაზღვრავენ თუ არა ცალკეული გენები სხვადასხვა ფერმენტებს არგინინის მიოსინთეზში?

ექსპერიმენტი: *ჯორჯ ბიდლი და ედუარდ ტატუმი მუშაობდნენ ობის სოკო Neurospora crassa-ზე და გამოყვეს მუტანტები, რომლებიც ზრდისთვის საჭიროებენ არგინინის დამატებას საკვებ არეში. მათ გენეტიკურად აჩვენეს, რომ მუტანტები სამ კლასად იყოფოდნენ, თითოეული კლასი სხვადასხვა გენით იყო დეფექტური. სხვა მონაცემების მიხედვით, ისინი ვარაუდობდნენ, რომ არგინინის ბიოსინთეზის მეტაბოლური გზა შეიცავს არგინინის წინამორბედებს, ორნიტინსა და ციტრულინს. აქ მოყვანილი მათი ყველაზე ცნობილი ექსპერიმენტით გამოიცადა, როგორც მათი ერთი გენი — ერთი ფერმენტის ჰიპოთეზა, ასევე მათ მიერ პოსტულირებული არგინინის სინთეზის გზა. ამ ექსპერიმენტში, ისინი მუტანტების სამ კლასს ზრდიდნენ ოთხ განსხვავებულ პირობებში, რაც შედეგების სექციაშია წარმოდგენილი.*

შედეგები: *ველური ტიპის ხაზი ზრდისთვის მინიმალურ არეს საჭიროებს. მუტანტების სამ კლასს კი ზრდისთვის განსხვავებული მოთხოვნილებები ჰქონდათ.*



დასკვნა: *მუტანტების ზრდის სურათების მიხედვით, ბიდლმა და ტატუმმა დაადგინეს, რომ თითოეულ მუტანტს არა აქვს უნარი, გარდაქმნას ერთი საფეხური არგინინის სინთეზის გზაში, სავარაუდოდ იმიტომ, რომ აკლია ამისათვის საჭირო ფერმენტი. რადგანაც, ამ მუტანტებიდან თითოეულში მუტირებულია ერთი გენი, მათ დაასკვნეს, რომ ნორმაში, ყოველი მუტირებული გენი უნდა განაპირობებდეს ერთი ფერმენტის სინთეზს. ამ შედეგებმა მხარი დაუჭირა ერთი გენი — ერთი ფერმენტის ჰიპოთეზას და ასევე დაადასტურა არგინინის სინთეზის ნავარაუდები გზა. (დააკვირდით, რომ მუტანტს შეუძლია ზრდა, თუ მას მიაწვდიან ნივთიერებას, რომელიც წარმოიქმნება დეფექტური საფეხურის შემდეგ.)*

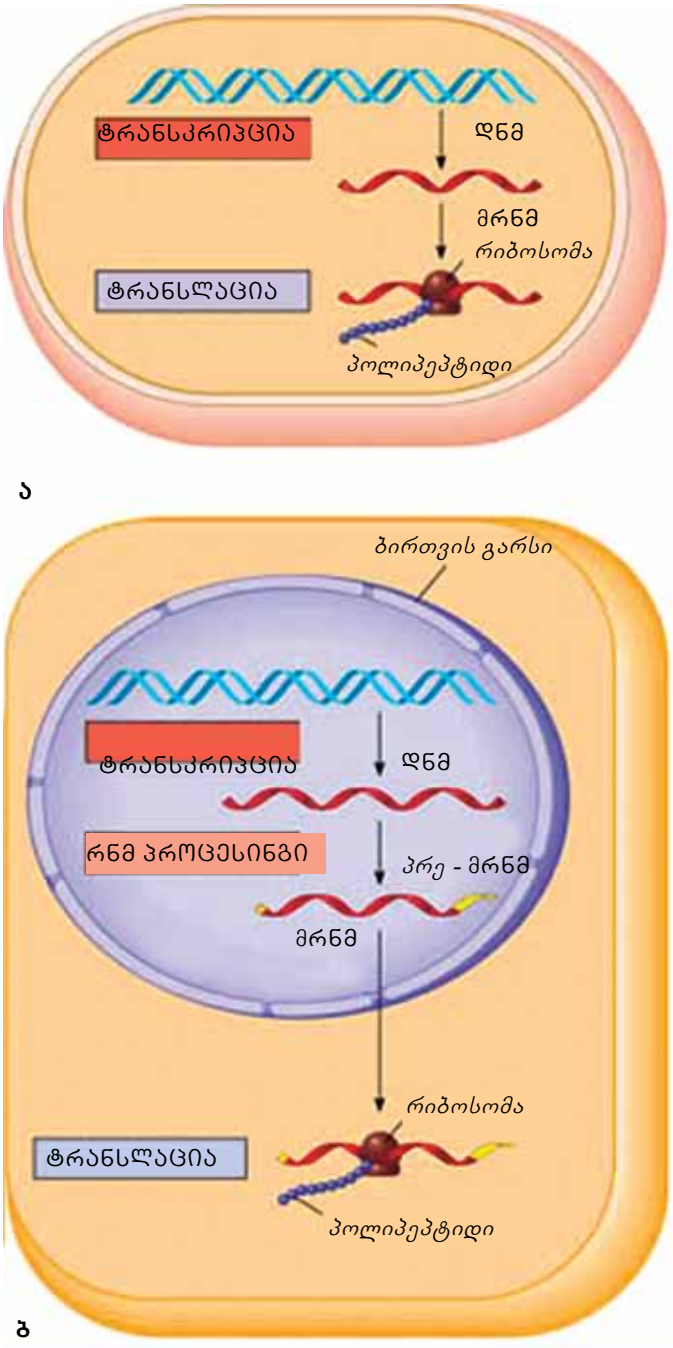


მჟავებიცა და ცილებიც წარმოადგენენ პოლიმერებს, მონომერების სპეციფიკური თანამიმდევრობით, რაც ინფორმაციის მატარებელია; ისევე როგორც ასოების სპეციფიკური თანამიმდევრობაა ინფორმაციის მატარებელი ენებში, ვთქვათ ინგლისურში ან ქართულში. დნმ-სა თუ რნმ-ში მონომერებს წარმოადგენს ოთხი ტიპის ნუკლეოტიდი, რომლებიც ერთმანეთისაგან აზოტოვანი ფუძეებით განსხვავდებიან. გენები, ჩვეულებრივ, ასეულობით ან ათასეულობით ნუკლეოტიდების სიგრძისაა და თითოეულ გენს ფუძეთა სპეციფიკური თანამიმდევრობა ახასიათებს. ცილის ყოველი პოლიპეპტიდი ასევე მონომერებისაგან შედგება, რომლებიც განლაგებულია განსაკუთრებული ხაზობრივი რიგით (ცილის პირველადი სტრუქტურა), ხოლო მის მონომერებს 20 ამინომჟავა წარმოადგენს. ამრიგად, ნუკლეინის მჟავებიცა და ცილებიც შეიცავენ ინფორმაციას, რომელიც ჩაწერილია ორ განსხვავებულ ქიმიურ ენაზე. დნმ-იდან ცილამდე მისასვლელად საჭიროა ორი მთავარი საფეხური — ტრანსკრიპცია და ტრანსლაცია.

ტრანსკრიპცია არის დნმ-ის კარნახით რნმ-ის სინთეზი. ორივე ნუკლეინის მჟავა ერთიდაიგივე ენას იყენებს, ამიტომ ინფორმაცია უბრალოდ ტრანსკრიბირდება, ანუ გადაიწერება, ერთი მოლეკულიდან მეორეზე. როგორც დნმ-ის ჯაჭვი ასრულებს ყალიბის როლს დნმ-ის რეპლიკაციის პროცესში ახალი კომპლემენტარული ჯაჭვის სინთეზისათვის, ზუსტად ასევე წარმოადგენს ის ყალიბს რნმ-ის ნუკლეოტიდების თანამიმდევრობის განსასაზღვრავად. მიღებული რნმ-ის მოლეკულა გენის ცილის ასაშენებელი ინსტრუქციების ზუსტ ტრანსკრიპტად გვევლინება. რნმ-ის ამ ტიპის მოლეკულას **მესენჯერული რნმ (მრნმ)** ეწოდება, რადგანაც მას გადააქვს გენეტიკური მესიჯი დნმ-იდან უჯრედის ცილის სინთეზის მანქანამდე. (ტრანსკრიპცია არის დნმ-ის ყალიბზე ნებისმიერი ტიპის რნმ-ის სინთეზის ამსახველი ზოგადი ტერმინი. ამ თავში, მოგვიანებით, თქვენ შეიტყობთ სხვა ტიპის რნმ-ების შესახებ, რომლებიც ტრანსკრიპციით მიიღება.)

ტრანსლაცია არის პოლიპეპტიდის სინთეზი, რომელიც მიმდინარეობს მრნმ-ის „ხელმძღვანელობით“. ამ სტადიის განმავლობაში ხდება ენის შეცვლა: უჯრედმა უნდა გადათარგმნოს მრნმ-ის მოლეკულის ფუძეთა თანამიმდევრობა პოლიპეპტიდის ამინომჟავურ თანამიმდევრობად. ტრანსლაცია ხორციელდება **რიბოსომებზე**, კომპლექსურ ნაწილაკებზე, რომლებიც ხელს უწყობენ ამინომჟავების რიგის მიხედვით დაკავშირებას პოლიპეპტიდურ ჯაჭვებად.

თქვენ შესაძლოა იკითხოთ, რატომ არ შეიძლება პირდაპირ დნმ-დან მოხდეს ცილების ტრანსლაცია. რნმ-ის შუამავალ რგოლად გამოყენებისათვის ევოლუციური მიზეზები არსებობს. პირველ რიგში, ეს დნმ-ისა და მისი გენეტიკური ინფორმაციის დაცვის საშუალებას წარმოადგენს. ანალოგისათვის რომ განვიხილოთ, მაგალითად, როდესაც არქიტექტორი აპროექტებს სახლს, მშენებლები ადგილზე არ იყენებენ ორიგინალურ პროექტს (დნმ-ის მსგავსად). ამის ნაცვლად, ისინი იყენებენ ორიგინალების ასლებს (მრნმ-ის ანალოგი), ხოლო ორიგინალები ინახება ხელუხლებლად და დაუზიანებლად. მეორე მხრივ, რნმ-ის შუამავლად გამოყენება საშუალებას იძლევა ცილის მრავალი ასლი გაკეთდეს ერთდროულად,



▲ *სურათი 17.3* ***ზოგადი განხილვა: ტრანსკრიპციისა და ტრანსლაციის როლი გენეტიკური ინფორმაციის დინების პროცესში.*** *უჯრედში, მემკვიდრეობითი ინფორმაცია გადადის* დნმ*-დან* რნმ*-ზე და* რნმ*-დან ცილაზე. ინფორმაციის დინების ორი მთავარი სტადია არის ტრანსკრიპცია და ტრანსლაცია. ნაწილი (ა)-სა და ნაწილი (ბ)-ს მინიატურული ვერსიები ამ თავში ზოგ სხვა სურათსაც ერთვის თან, როგორც საორიენტაციო დიაგრამა, რომელიც დაგეხმარებათ, გაიგოთ, ცალკეული სურათი საერთო სქემის რა ნაწილს შეესაბამება.*

(ა) პროკარიოტული უჯრედი. *უჯრედში, რომელსაც არა აქვს ბირთვი, ტრანსკრიპციის შედეგად წარმოქმნილი* მრნმ *მყისვე ტრანსლირდება დამატებითი პროცესინგის გარეშე.*

(ბ) ეუკარიოტული უჯრედი. *ბირთვი წარმოქმნის ცალკე კომპარტმენტს ტრანსკრიპციისათვის.*
თავდაპირველი რნმ *ტრანსკრიპტი, რომელსაც პრე-*მრნმ*-ს უწოდებენ, განიცდის სხვადასხვაგვარ პროცესინგს (დამუშავებას), სანამ ბირთვს დატოვებს* მრნმ*-ის სახით.*

რადგანაც ერთი გენიდან შესაძლებელია, რნმ-ის მრავალი ტრანსკრიპტი მივიღოთ. გარდა ამისა, რნმ-ის ყოველი ტრანსკრიპტი შეიძლება განმეორებითად ტრანსლირდეს.

სურათი 17.3თ უმცა ტრანსკრიპციისა და ტრანსლაციის ძირითადი მექანიზმები მსგავსია პროკარიოტებისა და ეუკარიოტებისათვის, უჯრედის შიგნით გენეტიკური ინფორმაციის დინებაში მნიშვნელოვანი განსხვავებებიც არსებობს. რადგანაც ბაქტერიებს ბირთვი არა აქვთ, მათი დნმ არ არის სეგრეგირებული რიბოსომებისა და ცილის მასინთეზებელი სხვა ორგანელებისაგან (ა). როგორც ქვემოთ ნახავთ, ეს საშუალებას იძლევა, მრნმ-ის ტრანსლაცია დაიწყოს ჯერ კიდევ მისი ტრანსკრიპციის პროცესში (იხ. სურათი 17.22ბ). ეუკარიოტულ უჯრედში, პირიქით, ბირთვული გარსი აცალკევებს ტრანსკრიპციასა და ტრნსლაციას დროსა და სივრცეში (სურათი 17.3ბ). ტრანსკრიპცია ბირთვში წარმოებს, ხოლო მრნმ ტრანსპორტირდება ციტოპლაზმაში, სადაც ხდება (სურათი 17.3) ტრანსლაცია. მაგრამ, ბირთვის დატოვებამდე, ეუკარიოტული რნმ ტრანსკრიპტები განიცდიან სხვადასხვაგვარ მოდიფიკაციებს, სურათი 22.3334ბ რათა წარმოიქმნას საბოლოო, ფუნქციონალური მრნმ. ცილის მაკოდირებელი ეუკარიოტული გენების ტრანსკრიპციის შედეგად მიიღება *პრე-მრნმ,* მისი **რნმ პროცესინგის** შედეგად კი წარმოიქმნება დასრულებული მრნმ. ნებისმიერი გენის (მათ შორის იმ რნმ-ების მაკოდირებელისაც, რომლებიც არ ტრანსლირდება ცილაში) საწყის რნმ ტრანსკრიპტს, ზოგადად, **პირველად ტრანსკრიპტს** უწოდებენ.

მოდით შევაჯამოთ: გენები აპროგრამებენ ცილის სინთეზს გენეტიკური მესიჯების საშუალებით, რომლებიც წარმოდგენილია მესენჯერული რნმ-ის სახით. სხვაგვარად თუ ვიტყვით, უჯრედები იმართება ბრძანებათა მოლეკულური ჯაჭვის მიერ: დნმ — რნმ — ცილა. შემდეგ სექციაში, განვიხილავთ, როგორ არის ნუკლეინის მჟავებში კოდირებული ინსტრუქციები ამინომჟავების სპეციფიკური რიგით ასაწყობად.

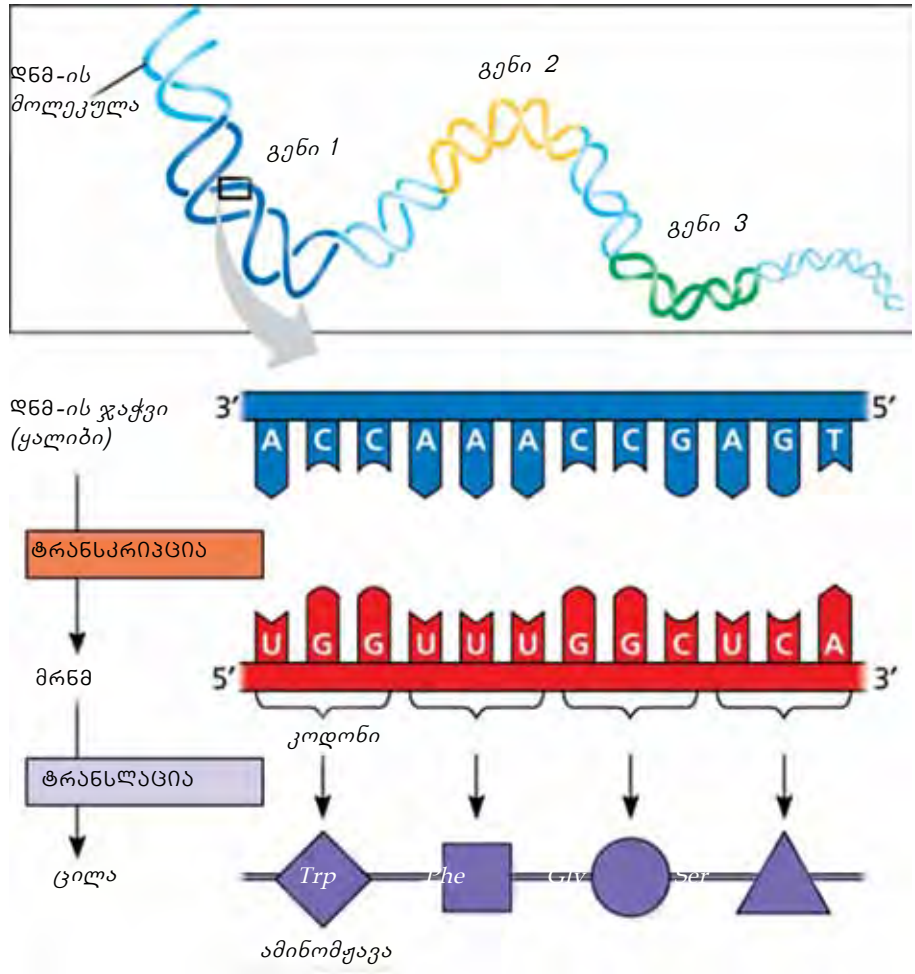
გენეტიკური კოდი

როდესაც ბიოლოგებმა პირველად დაიწყეს ფიქრი, რომ ცილის სინთეზისათვის ინსტრუქციები კოდირებულია დნმ-ში, მათ წინაშე შემდეგი პრობლემა დადგა: არსებობს მხოლოდ ოთხი ნუკლეოტიდური ფუძე 20 ამინომჟავას განსასაზღვრავად. ამრიგად, გენეტიკური კოდი არ შეიძლება, იყოს ჩინურის მსგავსი ენა, სადაც ყოველი წერილობითი სიმბოლო ერთ სიტყვას შეესაბამება. მაშინ, რამდენი ფუძე უნდა შეესაბამებოდეს ერთ ამინომჟავას?

კოდონები: ფუძეთა ტრიპლეტები

თუ თითოეული ნუკლეოტიდური ფუძე გადაითარგმნებოდა ამინომჟავად, 20-დან მხოლოდ 4 ამინომჟავა იქნებოდა განსაზღვრული. საკმარისი იქნება თუ არა ორასოიანი კოდით ჩაწერილი სიტყვების ენა? ფუძეთა თანამიმდევრობა აბ, მაგალითად შეიძლება აღნიშნავდეს ერთ ამინომჟავას, ხოლო გთ — მეორეს. რადგანაც გვაქვს ოთხი ფუძე, ეს მოგვცემდა 16 (ანუ 42) შესაძლო ვარიანტს, რაც კვლავ არ არის საკმარისი 20-ვე ამინომჟავას კოდირებისათვის.

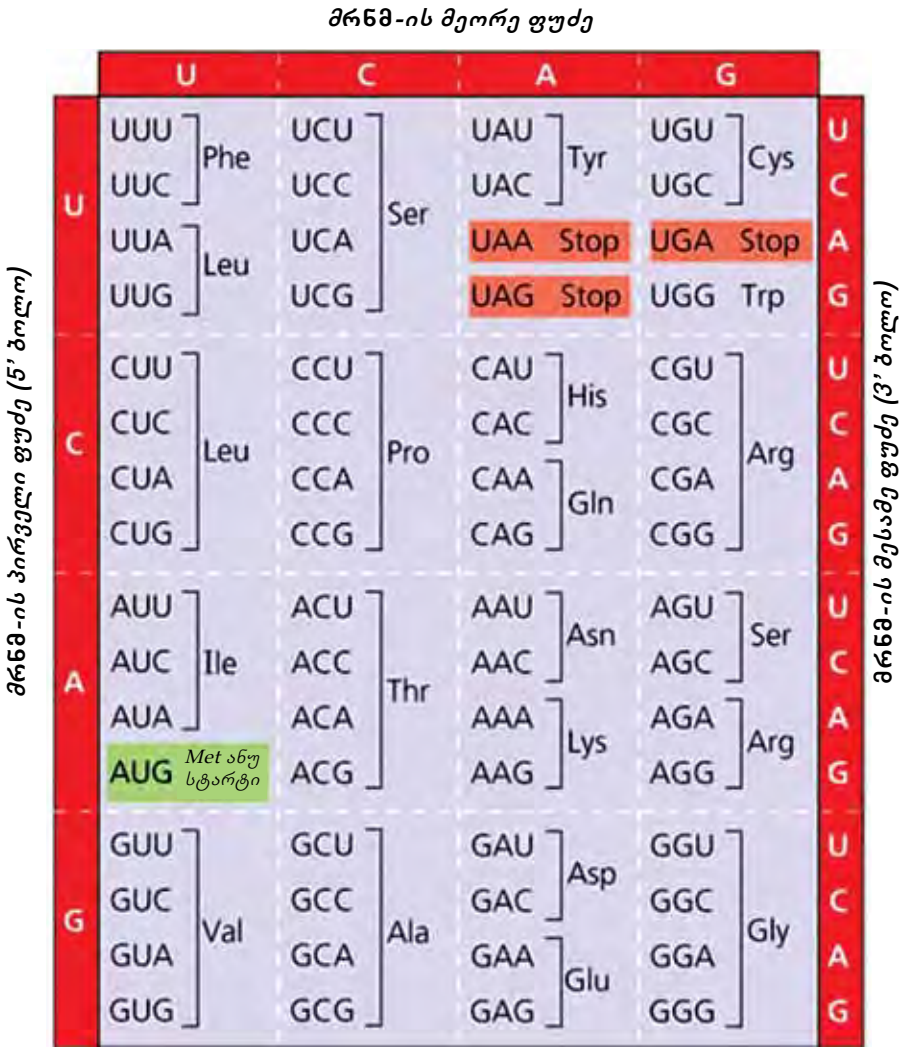
ნუკლეოტიდურ ფუძეთა ტრიპლეტები არის მუდმივი სიგრძის უმცირესი ერთეულები, რომელთაც შეუძლიათ ყველა ამინომჟავას კოდირება. თუ სამი თანამიმდევარი ფუძის თითოეული განლაგება განსაზღვრავს ამინომჟავას, შეიძლება არსებობდეს 64 (ანუ 43) შესაძლო კოდური სიტყვა — საკმარისზე მეტი ყველა ამინომჟავას კოდირებისათვის. ექსპერიმენტებმა დაადასტურა, რომ გენიდან ცილამდე ინფორმაციის გადატანა ემყარება **ტრიპლეტურ კოდს**: პოლიპეპტიდური ჯაჭვის შესახებ გენეტიკური ინფორმაცია ჩაწერილია დნმ-ში ერთმანეთის არაგადამფარავი, სამ-ნუკლეოტიდიანი სიტყვების სერიის სახით. მაგალითად, ფუძეთა ტრიპლეტი აგთ განლაგებული დნმ-ის ჯაჭვზე გარკვეულ პოზიციაში, იწვევს ამინომჟავა სერინის ჩართვას წარმოსაქმნელი პოლიპეპტიდის შესაბამის პოზიციაში.



▲ *სურათი 17.4* ***ტრიპლეტური კოდი.*** *თითოეული გენის ტრანსკრიპციისათვის* დნმ*-ის ერთი ჯაჭვი ყალიბის ფუნქციას ასრულებს.* დნმ*-ის სინთეზისათვის არსებული ფუძეთა შეწყვილების წესები ასევე წარმართავენ ტრანსკრიპციასაც, მაგრამ ურაცილი (უ) იკავებს თიმინის (თ) ადგილს* რნმ*-ში. ტრანსლაციის პროცესში,* მრნმ *იკითხება, როგორც ფუძეთა ტრიპლეტების, ანუ კოდონების, თანამიმდევრობა. თითოეული კოდონი განსაზღვრავს ამინომჟავას, რომელიც უნდა დაემატოს მზარდ პოლიპეპტიდურ ჯაჭვს.* მრნმ *5′ — 3′ მიმართულებით იკითხება.*

ტრანსკრიპციის პროცესში, გენი განსაზღვრავს ფუძეთა თანამიმდევრობას რნმ-ის მოლეკულის სიგრძის გასწვრივ (სურათი 17.4). თითოეული გენისათვის დნმ-ის ორი ჯაჭვიდან მხოლოდ ერთი ტრანსკრიბირდება. ამ ჯაჭვს **საყალიბო ჯაჭვი** ეწოდება, რადგანაც ის წარმოადგენს რნმ-ის ტრანსკრიპტზე ნუკლეოტიდების თანამიმდევრობის განმსაზღვრელ ყალიბს. მოცემული დნმ-ის ჯაჭვი შეიძლება იყოს დნმ-ის მოლეკულის გასწვრივ განლაგებული გარკვეული გენების საყალიბო ჯაჭვი; ხოლო სხვა უბნებში განლაგებული სხვა გენებისათვის საყალიბო ჯაჭვის ფუნქცია შესაძლოა, შეასრულოს კომპლემენტარულმა ჯაჭვმა. თუმცა, აღსანიშნავია, რომ მოცემული გენისათვის, რამდენჯერაც არ უნდა მოხდეს მისი ტრანსკრიბირება, ყალიბად ყოველთვის ერთიდაიგივე ჯაჭვი გამოიყენება.

მრნმ-ის მოლეკულა მისი დნმ ყალიბის მიმართ უფრო კომპლემენტარულია, ვიდრე იდენტური, რადგანაც ფუძეები რნმ-ში განლაგდება ყალიბთან ფუძეთა შეწყვილების წესების მიხედვით. მიღებული წყვილები დნმ-ის რეპლიკაციის დროს წარმოქმნილი წყვილების მსგავსია, იმ განსხვავებით, რომ უ, რომელიც რნმ-ში თ-ს ნაცვლადაა, უწყვილდება ა-ს და მრნმ-ის ნუკლეოტიდები დეზოქსირიბოზას ნაცვლად შეიცავენ რიბოზას. დნმ-ის ახალი ჯაჭვის მსგავსად, რნმ-ის მოლეკულა სინთეზდება დნმ-ის საყალიბო ჯაჭვის მიმართ ანტიპარალელური მიმართულებით. (რომ გაერკვეთ, რა იგულისხმება „ანტიპარალელურში“ და ნუკლეინის მჟავას ჯაჭვის 5’ და 3’ ბოლოებში, იხილეთ სურათი 16.7). მაგალითად, ფუძეთა ტრიპლეტი აცც დნმ-ის ჯაჭვზე (ჩაწერილი, როგორც 3’-აცც-5’) წარმოადგენს ყალიბს 5’-უგგ-3’ ტრიპლეტისათვის მრნმ-ის ჯაჭვზე. მრნმ-ის ფუძეთა ტრიპლეტებს **კოდონებს** უწოდებენ და ისინი ყოველთვის 5’ — 3’ მიმართულებით იწერება. ჩვენს მაგალითში, უგგ არის კოდონი ამინომჟავა ტრიპტო-



◀ *სურათი 17.5* **გენეტიკური კოდის ლექსიკონი.** *მრნმ-ის კოდონის სამი ფუძე აქ მოცემულია, როგორც პირველი, მეორე და მესამე ფუძეები, წაკითხული 5' — 3' მიმართულებით მრნმ-ის გასწვრივ. (ივარჯიშეთ ლექსიკონის გამოყენებაში სურათ 17.4-ზე ნაპოვნი კოდონებით.) კოდონი აუგ არა მხოლოდ ამინომჟავა მეთიონინს (Met) აღნიშნავს, არამედ ასევე მოქმედებს, როგორც "სტარტ" სიგნალი რიბოსომებისათვის, რომ ამ წერტილიდან დაიწყონ მრნმ-ის ტრანსლაცია. 64 ნუკლეოტიდიდან სამი მოქმედებს, როგორც "სტოპ" სიგნალები, აღნიშნავენ რა გენეტიკური მესიჯის დასასრულს.*

ფანისათვის (შემოკლებით Trp). ტერმინი *კოდონი* ხანდახან ასევე გამოიყენება დნმ-ის ფუძე ტრიპლეტების აღსანიშნავად არასაყალიბო ჯაჭვზე. ეს კოდონები საყალიბო ჯაჭვის კომპლემენტარულია და ამიტომ, მრნმ-ის თანამიმდევრობის იდენტურია, იმ განსხვავებით, რომ მათ უ-ს ნაცვლად თ აქვთ. (ამ მიზეზით, დნმ-ის არასაყალიბო ჯაჭვს ხანდახან „მაკოდირებელ ჯაჭვს" უწოდებენ.)

ტრანსლაციის დროს, ხდება მრნმ-ის მოლეკულის გასწვრივ განლაგებული კოდონების თანამიმდევრობის გაშიფვრა (დეკოდირება) ანუ გადათარგმნა (ტრანსლაცია) პოლიპეპტიდური ჯაჭვის შემადგენელი ამინომჟავების თანამიმდევრობაში. კოდონები ტრანსლაციის მანქანის მიერ იკითხება 5' — 3' მიმართულებით მრნმ-ის გასწვრივ. თითოეული კოდონი განსაზღვრავს, 20 ამინომჟავიდან რომელი ჩაერთვება შესაბამის პოზიციაზე პოლიპეპტიდში. რადგანაც კოდონები წარმოადგენენ ფუძეთა ტრიპლეტებს, გენეტიკური მესიჯის მატარებელი ნუკლეოტიდების რიცხვი სამჯერ მეტი უნდა იყოს ცილოვანი პროდუქტის შემადგენელი ამინომჟავების რიცხვზე. მაგალითად, მრნმ-ის გასწვრივ 300 ნუკლეოტიდია საჭირო, რომ მოხდეს 100 ამინომჟავას სიგრძის მქონე პოლიპეპტიდის კოდირება.

კოდის გახსნა

მოლეკულურმა ბიოლოგებმა სიცოცხლის კოდი 1960-იანი წლების დასაწყისში გაშიფრეს, მაშინ, როდესაც რიგი ნატიფი ექსპერიმენტების შედეგად ცნობილი გახდა თითოეული რნმ კოდონის ამინომჟავური „თარგმანი". პირველი კოდონი 1961 წელს გაიშიფრა მარშალ ნირენბერგისა, ჯანმრთელობის ნაციონალური ინსტიტუტიდან, და მისი კოლეგების მიერ. ნირენბერგმა დაასინთეზა ხელოვნური მრნმ იდენტური რნმ ნუკლეოტიდებისაგან, რომლებიც ფუძის სახით ურაცილს შეიცავდნენ. იმის მიუხედავად, სად დაიწყება ან დამთავრდება ეს მესიჯი, ის შეიძლება შეიცავდეს მხოლოდ ერთი კოდონის: უუუ-ს განმეორებებს. ნირენბერგმა ეს „პოლი-უ" დაუმატა სინჯარას, რომელიც შეიცავდა ამინომჟავებს, რიბოსომებსა და ცილის სინთეზისათვის საჭირო სხვა კომპონენტებს. ამ ხელოვნურმა სისტემამ მოახდინა პოლი-უ-ს ტრანსლაცია პოლიპეპტიდში, რომელიც ერთადერთ ამინომჟავას, ფენილალანინს (Phe) შეიცავდა, ანუ გრძელი პოლიფენილალანინის ჯაჭვი მიიღო. ამრიგად, ნირენბერგმა დაადგინა, რომ მრნმ-ის კოდონი უუუ განსაზღვრავს ამინომჟავა ფენილალანინს. მალე ასევე განისაზღვრა ააა, გგგ და ცცც კოდონების შესაბამისი ამინომჟავებიც.

თუმცა უფრო დახვეწილი ტექნიკა იყო საჭირო არეული ტრიპლეტების, როგორიცაა აუა და ცგა, განსასაზღვრავად, 1960 წლების ბოლომდე ყველა, 64-ივე, კოდონის გაშიფვრა მოხერხდა. როგორც სურათი 17.5 გვიჩვენებს, 64-დან 61 ტრიპლეტი კოდირებს ამინომჟავებს. ის სამი კოდონი, რომელიც არ განსაზღვრავს ამინომჟავებს, არის „სტოპ" სიგნალები, ანუ ტერმინაციის კოდონები. ისინი ტრანსლაციის დასასრულს აღნიშნავენ. ყურადღება მიაქციეთ, რომ კოდონ აუგ-ს ორმაგი ფუნქცია აქვს: ის კოდირებს ამინომჟავა მეთიონინს (Met) და ასევე მოქმედებს, როგორც „სტარტ" სიგნალი, ანუ ინიციაციის კოდონი. გენეტიკური მესიჯები იწყება



◀ *სურათი 17.6* ***თამბაქოს მცენარე, რომელშიც ციცინათელას გენია ექსპრესირებული.*** *სიცოცხლის განსხვავებულ ფორმებს საერთო გენეტიკური კოდი აქვთ. ამიტომ შესაძლებელია ერთი სახეობის დაპროგრამება სხვა სახეობისათვის დამახასიათებელი ცილების საწარმოებლად* ᲓᲜᲛ*-ის ტრანსპლანტაციის გ ზით. ამ ექსპერიმენტში, მეცნიერებმა შეძლეს ციცინათელას გენის ჩართვა თამბაქოს* ᲓᲜᲛ*-ში. ციცინათელას გენი კოდირებს ფერმენტს, რომელიც აკატალიზებს სინათლის ენერგიას გამომყოფ ქიმიურ რეაქციას.*

მრნმ-ის კოდონით ᲐᲣᲒ, რომელიც ცილის მასინთეზებელ მანქანას აწვდის სიგნალს, რომ ამ ადგილიდან დაიწყოს მრნმ-ის ტრანსლაცია. (რადგანაც ᲐᲣᲒ ასევე კოდირებს მეთიონინს, პოლიპეპტიდური ჯაჭვები სინთეზირების შემთხვევაში მეთიონინით იწყება ხოლმე. თუმცა, შემდგომ შესაძლოა, ფერმენტმა მოახდინოს ამ საწყისი ამინომჟავას მოშორება ჯაჭვიდან.)

ყურადღება მიაქციეთ სურათ 17.5-ზე, რომ არსებობს გენეტიკური კოდის გადაგვარება, მაგრამ არა ორაზროვნება, გაურკვევლობა. მაგალითად, თუმცა კოდონები ᲒᲐᲐ და ᲒᲐᲒ ორივე განსაზღვრავს გლუტამინის მჟავას (გადაგვარება), მაგრამ არცერთი მათგანი არასდროს განსაზღვრავს სხვა ამინომჟავას (არ არის ორაზროვნება). კოდის გადაგვარება არ არის შემთხვევითი. ხშირ შემთხვევაში, კოდონები, რომლებიც სინონიმურებია გარკვეული ამინომჟავასათვის, ერთმანეთისაგან მხოლოდ ტრიპლეტის მესამე ფუძის მიხედვით განსხვავდებიან. ამ გადაგვარების შესაძლო სარგებლობას ჩვენ ამ თავში ქვემოთ განვიხილავთ.

დაწერილი ტექსტის მნიშვნელობის გაგების უნარი დამოკიდებულია სიმბოლოების წაკითხვაზე სწორი დაჯგუფებით — ანუ სწორი **წაკითხვის ჩარჩოზე.** განვიხილოთ წინადადება: „მან იას ძმა აქო.“ დააჯგუფეთ ასოები არასწორად, წაკითხვის არასწორი წერტილიდან დაწყებით და შედეგად, ალბათ, აბდაუბდას მიიღებთ: მაგალითად, „ანი ასძ მაა ქო.“ წაკითხვის ჩარჩო ასევე მნიშვნელოვანია უჯრედების მოლეკულური ენისათვის. სურათ 17.4-ზე ნაჩვენები პოლიპეპტიდის მოკლე უბანი სწორად მხოლოდ იმ შემთხვევაში დასინთეზდება, თუ მრნმ-ის ნუკლეოტიდებს წავიკითხავთ მარცხნიდან მარჯვნივ (5’ — 3’) სამ-სამი ნუკლეოტიდის ჯგუფების სახით: ᲣᲒᲒ ᲣᲣᲣ ᲒᲒᲪ ᲣᲪᲐ. მართალია, გენეტიკური მესიჯი კოდონებს შორის სივრცის დაუცველადაა დაწერილი, მაგრამ უჯრედის ცილის მასინთეზებელი მანქანა მესიჯს კითხულობს, როგორც ერთმანეთის არაგადამფარავი სამასოიანი სიტყვების სერიას. მესიჯი არ იკითხება ერთმანეთის გადამფარავი სიტყვების სერიის სახით — ᲒᲐᲐᲒᲐᲐᲣ და ა.შ. რაც განსხვავებული მესიჯის მატარებელი იქნებოდა.

გენეტიკური კოდის ევოლუცია

გენეტიკური კოდი თითქმის უნივერსალურია, საერთო ყველა ორგანიზმისათვის, უმარტივესი ბაქტერიიდან ყველაზე რთულ ცხოველებამდე. რნმ-ის კოდონი ᲪᲪᲒ, მაგალითად, ტრანსლირდება როგორც ამინომჟავა პროლინი ყველა იმ ორგანიზმში, რომლის გენეტიკური კოდიც შესწავლილი იქნა. ლაბორატორიულ ექსპერიმენტებში, გენებმა შეიძლება ტრანსკრიპცია და ტრანსლაცია განიცადონ ერთი სახეობიდან მეორეში ტრანსპლანტაციის შემდეგ **(სურათი 17.6).** ბაქტერია შეიძლება დაპროგრამდეს მედიცინაში გამოსაყენებელი, ადამიანის გარკვეული ცილების დასინთეზებლად, თუ მასში ადამიანის გენებს ჩავრთავთ. ასეთმა მიდგომამ ძალიან ძალიან საინტერესო განვითარებები ჰპოვა ბიოტექნოლოგიაში (იხ. თავი 20).

გენეტიკური კოდის უნივერსალობიდან გამონაკლისი შემთხვევები მოიცავს ტრანსლაციურ სისტემებს, სადაც რამოდენიმე კოდონი განსხვავდება სტანდარტული კოდონებისაგან. გენეტიკური კოდის მცირე ვარიაციები გვხვდება გარკვეულ ერთუჯრედიან ეუკარიოტებსა და ზოგიერთი სახეობების ორგანელების გენებში. ზოგიერთმა პროკარიოტმა შესაძლოა, მოახდინოს სტოპ კოდონების ტრანსლაცია იმ ორი ამინომჟავადან ერთ-ერთში, რომლებიც არ არის ნანახი ორგანიზმების უმრავლესობაში. ამ გამონაკლისების მიუხედავად, კოდის ფაქტიურად უნივერსალობის ევოლუციური მნიშვნელობა ნათელია. ყველა ცოცხალი არსებისათვის საერთო ენას უნდა ემოქმედა სიცოცხლის ისტორიის საწყის ეტაპზე — საკმარისად ადრეულ ეტაპზე იმისათვის, რომ წარმოდგენილი იყოს ყველა თანამედროვე ორგანიზმის საერთო წინაპრებში. საერთო გენეტიკური ლექსიკონი შეგვახსენებს ნათესაობას, რომელიც აკავშირებს დედამიწაზე არსებულ ყველა სიცოცხლეს.

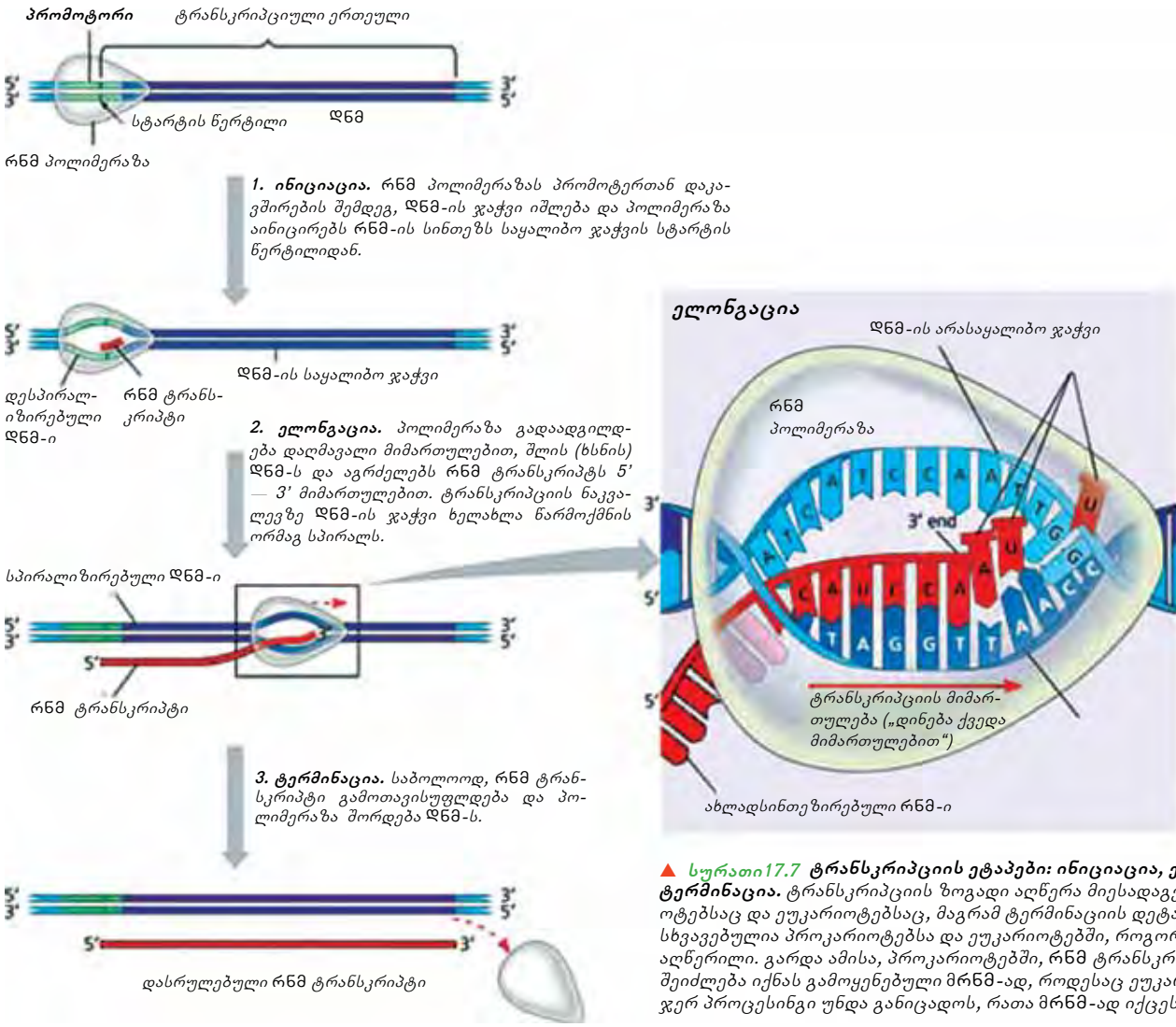
ᲙᲝᲜᲪᲔᲤᲪᲘᲐ ᲪᲮᲠᲘᲚᲘ 17.1

1. დახატეთ ᲓᲜᲛ-ის არასაყალიბო ჯაჭვი სურათ 17.4-ზე ნაჩვენები ყალიბისათვის. შეადარეთ მისი ფუძეთა თანამიმდევრობა მრნმ-ის მოლეკულას.
2. რა ცილოვან პროდუქტს მივიღებთ 30 ნუკლეოტიდის სიგრძის პოლი-Გ მრნმ-ისგან?

ᲙᲝᲜᲪᲔᲤᲪᲘᲐ 17.2

ტრანსკრიპცია არის რნმ-ის სინთეზი, რომელსაც დნმ წარმართავს: დეტალურად

გენეტიკური კოდის ლინგვისტიკური ლოგიკისა და ევოლუციური მნიშვნელობის განხილვის შემდეგ, ჩვენ უკვე მზა-



▲ *სურათი 17.7* ***ტრანსკრიპციის ეტაპები: ინიციაცია, ელონგაცია და ტერმინაცია.*** *ტრანსკრიპციის ზოგადი აღწერა მიესადაგება პროკარიოტებსაც და ეუკარიოტებსაც, მაგრამ ტერმინაციის დეტალები განსხვავებულია პროკარიოტებსა და ეუკარიოტებში, როგორც ტექსტშია აღწერილი. გარდა ამისა, პროკარიოტებში, რნმ ტრანსკრიპტი მყისვე შეიძლება იქნას გამოყენებული მრნმ-ად, როდესაც ეუკარიოტებში, მან ჯერ პროცესინგი უნდა განიცადოს, რათა მრნმ-ად იქცეს.*

და ვართ უფრო დეტალურად განვიხილოთ ტრანსკრიპცია, გენის ექსპრესიის პირველი საფეხური.

ტრანსკრიპციის მოლეკულური კომპონენტები

მესენჯერული რნმ, ინფორმაციის გადამტანი დნმ-დან უჯრედის ცილის-მასინთეზებელ მანქანაზე, ტრანსკრიბირდება გენის საყალიბო ჯაჭვიდან. ფერმენტი, სახელად რნმ **პოლიმერაზა,** განაცალკევებს დნმ-ის ორ ჯაჭვს და დნმ-ის ყალიბის გასწვრივ დნმ-ის ფუძეებთან შეწყვილებულ რნმ ნუკლეოტიდებს აკავშირებს ერთმანეთთან (სურათი 17.7). დნმ პოლიმერაზების მსგავსად, რომლებიც დნმ-ის რეპლიკაციაში მონაწილეობენ, რნმ პოლიმერაზებსაც მხოლოდ 5' — 3' მიმართულებით შეუძლიათ პოლინუკლეოტიდის აწყობა. მაგრამ, დნმ პოლიმერაზებისაგან განსხვავებით, რნმ პოლიმერაზებს შეუძლიათ ჯაჭვის სინთეზის დაწყება დასაწყისიდანვე, ანუ მათ არ ესაჭიროებათ პრაიმერი.

დნმ-ზე ნუკლეოტიდების სპეციფიკური თანამიმდევრობები აღნიშნავს, სად იწყება და მთავრდება გენის ტრანსკრიპცია. დნმ-ის თანამიმდევრობას, რომელსაც რნმ პოლიმერაზა უკავშირდება და ტრანსკრიპციის ინიცირებას ახდენს, **პრომოტორს** უწოდებენ. პროკარიოტებში, თანამიმდევრობას, რომელიც ტრანსკრიპციის დასრულებას აღნიშნავს, **ტერმინატორი** ეწოდება. (ტერმინაციის მექანიზმები განსხვავებულია ეუკარიოტებში, რასაც მოგვიანებით განვიხილავთ.) მოლეკულური ბიოლოგები ტრანსკრიპციის მიმართულებას

მოიხსენებენ, როგორც „დაღმავალს", ხოლო მეორე მიმართულებას, როგორც „აღმავალს." ეს ტერმინები ასევე იხმარება დნმ-სა თუ რნმ-ში ნუკლეოტიდების თანამიმდევრობებში მდებარეობის აღსაწერად. მაგალითად, ამბობენ, რომ დნმ-ში პრომოტორის თანამიმდევრობა აღმავალია ტერმინა-

ტორის მიმართ. ᲓᲜᲛ-ის უბანს, რომელიც ტრანსკრიბირდება ᲠᲜᲛ-ის მოლეკულაში, **ტრანსკრიპციის ერთეულს** უწოდებენ.

ბაქტერიას აქვს ერთი ტიპის ᲠᲜᲛ პოლიმერაზა, რომელიც ასინთეზებს არა მარტო მრნმ-ს, არამედ ცილის სინთეზში მონაწილე სხვა ტიპის ᲠᲜᲛ-ებსაც. მისგან განსხვავებით, ეუკარიოტებს ბირთვში აქვთ სამი ტიპის ᲠᲜᲛ პოლიმერაზა, I, II და III. მრნმ-ის სინთეზში მონაწილეობს ᲠᲜᲛ პოლიმერაზა II. დანარჩენი ორი პოლიმერაზა ᲠᲜᲛ-ის იმ მოლეკულებს ასინთეზებენ, რომელთა ტრანსლაცია ცილებად არ ხდება. ტრანსკრიპციის ქვემოთ მოცემულ განხილვაში ჩვენ, თავდაპირველად, შევეხებით მრნმ-ის სინთეზის საერთო ნიშნებს პროკარიოტებსა და ეუკარიოტებში, ხოლო შემდეგ აღვწერთ ზოგიერთ მნიშვნელოვან განსხვავებას.

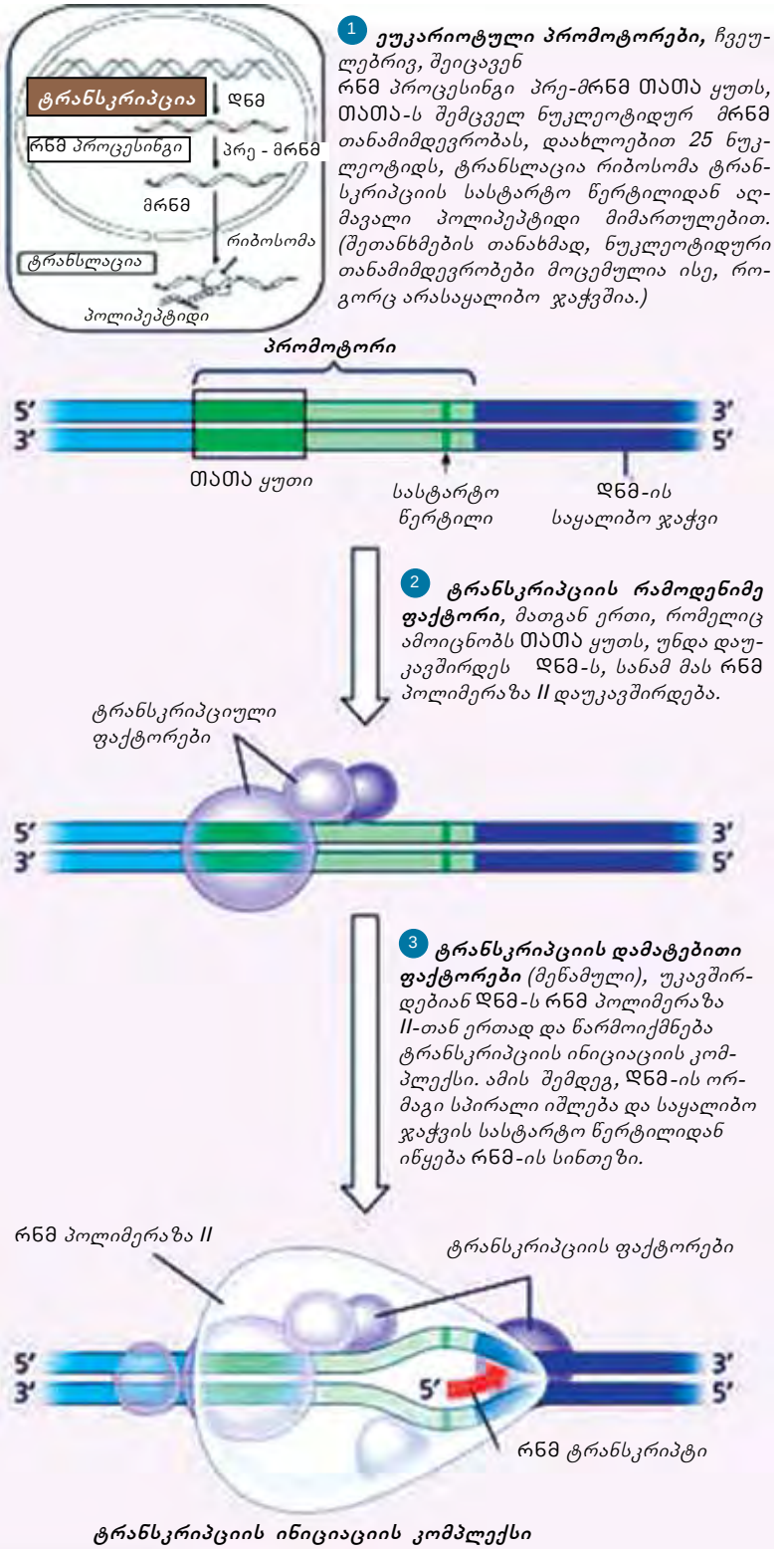
ᲠᲜᲛ ᲢᲠᲐᲜᲡᲙᲠᲘᲞᲪᲘᲘᲡ ᲡᲘᲜᲗᲔᲖᲘ

როგორც სურათ 17.7-ზე და ასევე ქვემოთ იქნება აღწერილი, ტრანსკრიპციის სამ სტადიას წარმოადგენს ᲠᲜᲛ-ის ჯაჭვის ინიციაცია, ელონგაცია და ტერმინაცია. შეისწავლეთ სურათი 17.7, რომ გაეცნოთ აღნიშნულ ეტაპებსა და მათ აღსაწერად გამოყენებულ ტერმინებს.

ᲠᲜᲛ ᲞᲝᲚᲘᲛᲔᲠᲐᲖᲐᲡ ᲓᲐᲙᲐᲕᲨᲘᲠᲔᲑᲐ ᲓᲐ ᲢᲠᲐᲜᲡᲙᲠᲘᲞᲪᲘᲘᲡ ᲘᲜᲘᲪᲘᲐᲪᲘᲐ

გენის პრომოტორი შეიცავს ტრანსკრიპციის სასტარტო (საწყის) წერტილს (ნუკლეოტიდს, საიდანაც პრაქტიკულად იწყება ᲠᲜᲛ-ის სინთეზი) და თავად, ჩვეულებრივ, გრძელდება რამოდენიმე ათეული წყვილი ნუკლეოტიდის სიგრძეზე სასტარტო წერტილიდან „აღმავალი“ მიმართულებით. ᲠᲜᲛ პოლიმერაზას დაკავშირების საიტის როლის შესრულებასა და ტრანსკრიპციის დაწყების ადგილის განსაზღვრასთან ერთად, პრომოტორი ასევე განსაზღვრავს, ᲓᲜᲛ-ის სპირალის ორი ჯაჭვიდან, რომელი იქნება გამოყენებული საყალიბოდ.

პრომოტორის გარკვეული უბნები განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია ᲠᲜᲛ პოლიმერაზას დაკავშირებისათვის. პროკარიოტებში, ᲠᲜᲛ პოლიმერაზა, თვითონ, სპეციფიკურად ამოიცნობს და უკავშირდება პრომოტორს. ეუკარიოტებში, ცილების ჯგუფი, რომელთაც **ტრანსკრიპციის ფაქტორებს** უწოდებენ, განაპირობებს ᲠᲜᲛ პოლიმერაზას დაკავშირებას და ტრანსკრიპციის ინიციაციას. ᲠᲜᲛ პოლიმერაზა მხოლოდ გარკვეული ტრანსკრიპციული ფაქტორების პრომოტორთან მიბმის შემდეგ უკავშირდება მას. პრომოტორთან დაკავშირებული ტრანსკრიპციული ფაქტორებისა და ᲠᲜᲛ პოლიმერაზა II-ის დასრულებულ ანსამბლს **ტრანსკრიპციის ინიციაციის კომ-**



▲ *სურათი 17.8* ***ტრანსკრიპციის ინიციაცია ეუკარიოტულ პრომოტორთან.*** *ეუკარიოტულ უჯრედებში, ცილები, რომელთაც ტრანსკრიპციის ფაქტორებს უწოდებენ, განაპირობებენ ტრანსკრიპციის ინიციაციას ᲠᲜᲛ პოლიმერაზა II-ის მიერ.*

პლექსი ეწოდება. სურათი 17.8 გვიჩვენებს ეუკარიოტებში ტრანსკრიპციის ფაქტორებისა და ᲓᲜᲛ-ის კრუციალური პრომოტორული თანამიმდევრობის, ე.წ. TATA ყუთის, როლს ინიციაციის კომპლექსის ჩამოყალიბებისათვის.

ეუკარიოტული რნმ პოლიმერაზა II-სა და ტრანსკრიპციის ფაქტორებს შორის არსებული ურთიერთქმედება წარმოადგენს ეუკარიოტული ტრანსკრიპციის კონტროლირების პროცესში (რასაც ჩვენ ქვემოთ, თავ 19-ში, განვიხილავთ) ცილა-ცილოვანი ურთიერთქმედების მნიშვნელობის მაგალითს. როგორც კი პოლიმერაზა მჭიდროდ დაუკავშირდება ᲓᲜᲛ-ის პრომოტორს, ამ ადგილზე ხდება ᲓᲜᲛ-ის ორი ჯაჭვის გაშლა და ფერმენტი იწყებს საყალიბო ჯაჭვის ტრანსკრიპციას.

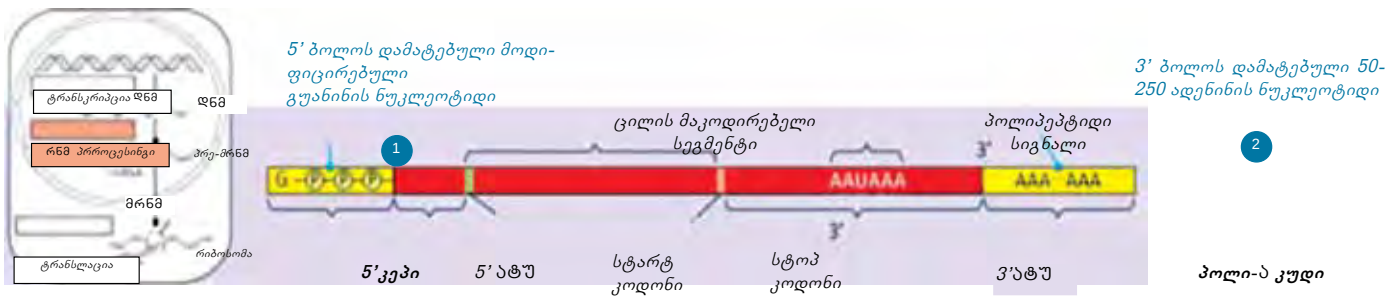
რნმ-ის ჯაჭვის ელონგაცია

რნმ პოლიმერაზა მოძრაობს ᲓᲜᲛ-ის გასწვრივ და განაგრძობს ორმაგი სპირალის გაშლას. ამგვარად, ერთდროულად, ᲓᲜᲛ-ის დაახლოებით 10-20 ფუძე ხდება რნმ ნუკლეოტიდებისათვის შესაწყვილებლად ხელმისაწვდომი (იხ. სურათი 17.7). ორმაგი სპირალის გასწვრივ გადაადგილებისას, ფერმენტი ამატებს ნუკლეოტიდებს მზარდი რნმ-ის მოლეკულის 3' ბოლოს. რნმ-ის სინთეზის მოძრავი ტალღის ნაკვალევზე რნმ-ის ახალი მოლეკულა შორდება თავის ᲓᲜᲛ ყალიბს და ამ ადგილას ხელახლა ხდება ᲓᲜᲛ-ის ორმაგი სპირალის ფორმირება. ტრანსკრიპციის სიჩქარე ეუკარიოტებში დაახლოებით 60 ნუკლეოტიდია წამში.

ერთი გენი შეიძლება ერთდროულად ტრანსკრიბირდეს რნმ პოლიმერაზას რამოდენიმე მოლეკულის მიერ, რომლებიც მიყვებიან ერთმანეთს, როგორც სატვირთო მანქანები ავტოკოლონაში. თითოეულ პოლიმერაზაზე ჩამოკიდებულია რნმ-ის მზარდი ჯაჭვი, რომლის სიგრძე ასახავს ფერმენტის მიერ, ყალიბის გასწვრივ, სასტარტო წერტილიდან განვლილ მანძილს (იხ. სურათი 17.22). პოლიმერაზის ბევრი მოლეკულის თავმოყრა და მათ მიერ ერთი გენის ერთდროულად ტრანსკრიბირება ზრდის ამ გენიდან მიღებული მრნმ-ების რაოდენობას, რაც საშუალებას აძლევს უჯრედს, დიდი რაოდენობით დაასინთეზოს კოდირებული ცილა.

ტრანსკრიპციის ტერმინაცია

ტერმინაციის მექანიზმები განსხვავებულია პროკარიოტებსა და ეუკარიოტებში. პროკარიოტებში, ტრანსკრიპცია გრძელდება ᲓᲜᲛ-ის ტერმინატორულ თანამიმდევრობაზეც. ტრანსკრიბირებული ტერმინატორი (რნმ-ის თანამიმდევრობა) მოქმედებს, როგორც ტერმინაციის სიგნალი და იწვევს ᲓᲜᲛ-დან პოლიმერაზას მოშორებასა და შემდეგ მისგან ტრანსკრიპტის გამოთავისუფლებას, რომელიც მაშინვე შეიძლება იქნას გამოყენებული მრნმ-ად. ეუკარიოტებში კი, პრე-მრნმ მოწყდება მზარდ რნმ-ის ჯაჭვს, როდესაც რნმ პოლიმერაზა II კვლავ აგრძელებს ᲓᲜᲛ-ის ტრანსკრიბირებას. სპეციფიკურად, პოლიმერაზა ახდენს ᲓᲜᲛ-ზე იმ თანამიმდევრობის ტრანსკრიბირებას, რომელსაც პოლიადენილიზაციის სიგნალის თანამიმდევრობას უწოდებენ და რომელიც კოდირებს პოლიადინილიზაციის სიგნალს (AAUAAA) პრე-მრნმ-ზე. შემდგომ, AAUAAA სიგნალიდან დაღმავალი მიმართულებით დაახლოებით 10-35 ნუკლეოტიდის გავლის შემდეგ, მზარდი რნმ-ის ტრანსკრიპტთან ასოცირებული ცილები ათავისუფლებენ მას პოლიმერაზისაგან და გამოიყოფა პრე-მრნმ. პოლიმერაზა განაგრძობს ტრანსკრიპციის პროცესს პრე-მრნმ-ის გამოყოფის წერტილიდან კიდევ ასობით ნუკლეოტიდის მანძილზე. ტრანსკრიპციის ტერმინაცია ხდება, როდესაც პოლიმერაზა საბოლოოდ ვარდება ᲓᲜᲛ-დან (მექანიზმით, რომელიც ბოლომდე არ არის გარკვეული). პრე-მრნმ-ის დასინთეზების შემდეგ, ის მოდიფიცირებას განიცდის რნმ-ის პროცესინგის განმავლობაში, რაც წიგნის შემდეგი ნაწილის თემას წარმოადგენს.



▲ *სურათი 17.9* **რნმ-ის პროცესინგი: 5' კეპისა და პოლი-ა კუდის დამატება.** *ფერმენტების მიერ მოდიფიცირდება პრე-მრნმ-ის მოლეკულის ორივე ბოლო. მოდიფიცირებული ბოლოები ხელს უწყობენ ბირთვიდან მრნმ-ის ექსპორტს და იცავენ მრნმ-ს დეგრადაციისაგან. როდესაც მრნმ მიაღწევს ციტოპლაზმას, მოდიფიცირებული ბოლოები, გარკვეულ ციტოპლაზმურ ცილებთან ერთად, აადვილებენ მრნმ-ის რიბოსომასთან დაკავშირებას. 5' კეპი და პოლი-ა კუდი არ ტრანსლირდებიან ცილებად. ასევე არ ტრანსლირდება უბნები, რომელთაც 5' არატრანსლირებად უბანსა (5' ᲐᲢᲣ) და 3' არატრანსლირებად უბანს (3' ᲐᲢᲣ) უწოდებენ.*

კონცეფცია ტესტი 17.2

1. რა მსგავსება და განსხვავებებია დნმ პოლიმერაზას და რნმ პოლიმერაზას ფუნქციონირებაში?
2. პრომოტორი ტრანსკრიპციის ერთეულის აღმავალ ბოლოშია თუ დაღმავალ ბოლოში?
3. პროკარიოტებში, როგორ „იგებს“ რნმ პოლიმერაზა, სად დაიწყოს გენის ტრანსკრიპცია? ეუკარიოტებში?
4. რით განსხვავდება პროკარიოტული უჯრედის წარმოებული პირველადი ტრანსკრიპტი ეუკარიოტული უჯრედის მიერ წარმოებულისაგან?.

კონცეფცია 17.3

ეუკარიოტულ უჯრედებში ტრანსკრიპციის შემდგომ ხდება რნმ-ის მოდიფიცირება

ეუკარიოტულ ბირთვში, გენეტიკური მესიჯის ციტოპლაზმაში გაგზავნამდე, ფერმენტები პრე-მრნმ-ის სპეციფიკურ მოდიფიცირებას ახდენენ. რნმ-ის პროცესინგის განმავლობაში, ჩვეულებრივ, პირველადი ტრანსკრიპტის ორივე ბოლო იცვლება. ასევე, ხშირ შემთხვევაში, ხდება მოლეკულის შიდა უბნების ამოჭრა და დარჩენილი ნაწილების ერთმანეთთან მიერთება (სპლაისირება). ასეთი მოდიფიკაციების საშუალებით, მიიღება ტრანსლაციისათვის გამზადებული მრნმ-ის მოლეკულა.

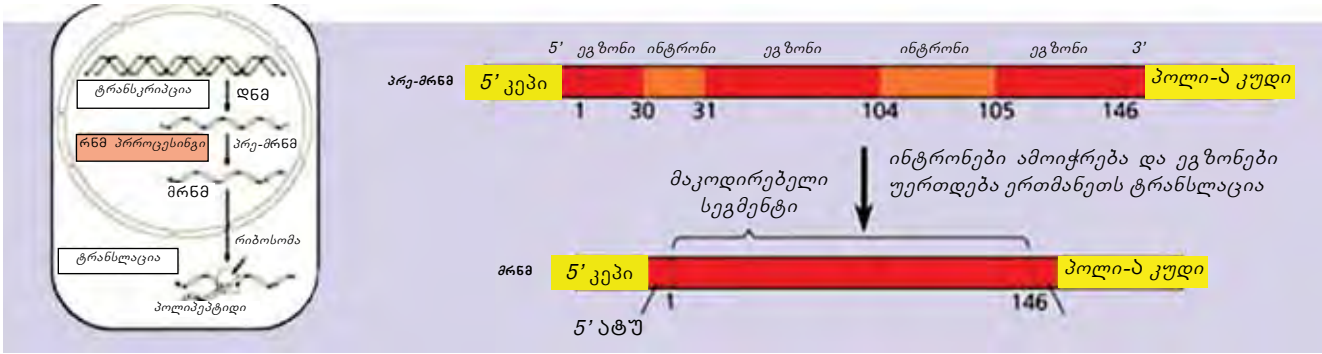
მრნმ-ის მოლეკულის ცვლილება

პრე-მრნმ-ის ორივე ბოლო სპეციფიკურად მოდიფიცირდება (სურათი 17.9). 5’ ბოლოს, რომელიც პირველი ტრანსკრიბირდა, პირველი 20-40 ნუკლეოტიდის ტრანსკრიპციის შემდეგ, ემატება (ეხურება) ნუკლეოტიდ გუანინის (გ) მოდიფიცირებული ფორმა და წარმოიქმნება **5’ კეპი** (ქუდი). პრე-მრნმ-ის მოლეკულის 3’ ბოლო ასევე მოდიფიცირდება, სანამ მრნმ ბირთვს დატოვებს. გაიხსენეთ, რომ პრე-მრნმ გამოთავისუფლდა პოლიადენილიზაციის სიგნალის, აააა, ტრანსკრიბირების შემდეგ. 3’ ბოლოს ფერმენტი ამატებს 50-250 ადენინის (ა) ნუკლეოტიდს და წარმოიქმნება **პოლი-ა კუდი**. 5’ კეპსა და პოლი-ა კუდს რამოდენიმე მნიშვნელოვანი ფუნქცია აქვთ. პირველი, ისინი უნდა აადვილებდნენ ზრდასრული მრნმ-ის ექსპორტს ბირთვიდან; მეორე, ისინი იცავენ მრნმ-ს ჰიდროლიზური ფერმენტების მიერ დეგრადაციისაგან; და მესამე, მას შემდეგ, რაც მრნმ მიაღწევს ციტოპლაზმას, ორივე სტრუქტურა ეხმარება რიბოსომას მრნმ-ის 5’ ბოლოსთან დაკავშირებაში. სურათი 17.9 გვიჩვენებს ეუკარიოტული მრნმ-ის მოლეკულის დიაგრამას კეპითა და კუდით. სურათზე ასევე ჩანს მრნმ-ის 5’ და 3’ ბოლოებთან არსებული არატრანსლირებადი უბნები (ატუ-ები, ინგლ. UTRs) (რომელთაც აღნიშნავენ 5’ ატუ და 3’ ატუ, შესაბამისად). ეს არის მრნმ-ის უბნები, რომლებიც არ ტრანსლირდებიან ცილებად, მაგრამ აქვთ სხვა ფუნქციები, მაგალითად რიბოსომასთან დაკავშირება.

წყვეტილი გენები და რნმ-ის სპლაისინგი

ეუკარიოტულ ბირთვში რნმ-ის პროცესინგის ყველაზე მნიშვნელოვანი ეტაპია რნმ-ის მოლეკულიდან უკვე დასინთეზებული, საკმაოდ დიდი ნაწილების მოშორება — ამოჭრისა და დაწებების პროცედურა, რასაც რნმ **სპლაისინგი** ეწოდება (სურათი 17.10). ეუკარიოტული დნმ-ის მოლეკულის გასწვრივ, ტრანსკრიციული ერთეულის საშუალო სიგრძე დაახლოებით 8 000 ნუკლეოტიდია, ასე რომ, პირველადი რნმ ტრანსკრიპტიც ამავე სიგრძის იქნება. მაგრამ საშუალო ზომის, 400 ამინომჟავასაგან შემდგარი ცილის კოდირებისათვის მხოლოდ, დაახლოებით, 1 200 ნუკლეოტიდია საჭირო. (გაიხსენეთ, რომ თითოეული ამინომჟავა კოდირდება ნუკლეოტიდების ტრიპლეტის მიერ.) ეს ნიშნავს, რომ ეუკარიოტული გენებისა და მათი რნმ ტრანსკრიპტების უმეტესობას აქვს ნუკლეოტიდების გრძელი, არამაკოდირებელი მონაკვეთები, უბნები, რომლებიც არ ტრანსლირდება. კიდევ უფრო გასაოცარია, რომ ამ არამაკოდირებელი თანამიმდევრობების უმეტესობა გაბნეულია გენის მაკოდირებელ სეგმენტებს შორის და ე.ი. პრე-მრნმ-ის მაკოდირებელ სეგმენტებს შორისაც. სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, დნმ-ის ნუკლეოტიდების თანამიმდევრობა, რომელიც აკოდირებს ეუკარიოტულ პოლიპეპტიდს, ჩვეულებრივ, არ არის უწყვეტი. ის დაყოფილია სეგმენტებად. ნუკლეინის მჟავის არამაკოდირებელ სეგმენტებს, რომლებიც მოთავსებულია მაკოდირებელ უბნებს შორის, უწოდებენ შუამდებარე თანამიმდევრობებს, ან **ინტრონებს.** დანარჩენ უბნებს **ეგზონებს** უწოდებენ, რადგანაც ისინი საბოლოოდ ექსპრესირდებიან, ჩვეულებრივ ტრანსლაციის გზით, ამინომჟავურ თანამიმდევრობებში. (გამონაკლისთა შორისაა რნმ-ის ბოლოებში განლაგებული ეგზონების ატუ-ები, რომლებიც შედიან მრნმ-ის შემადგენლობაში, მაგრამ არ ტრანსლირდებიან ცილებში. ამ გამონაკლისების გამო, შესაძლოა, მოსახერხებელი იყოს ეგზონები მივიჩნიოთ რნმ-ის იმ თანამიმდევრობებად, რომლებიც ტოვებენ ბირთვს.) ტერმინები ინტრონი და ეგზონი იხმარება რნმ-ის თანამიმდევრობებისათვის და მათი მაკოდირებელი დნმ-ის თანამიმდევრობებისათვისაც.

გენიდან პირველადი ტრანსკრიპტის შექმნის პროცესში, რნმ პოლიმერაზა II ახდენს დნმ-დან ორივეს, ინტრონებისა და ეგზონების, ტრანსკრიპციას. მაგრამ მრნმ-ის მოლეკულა, რომელიც შედის ციტოპლაზმაში, შეკვეცილ ვერსიას წარმოადგენს. მოლეკულიდან ამოიჭრება ინტრონები, ეგზონები ერთდება და წარმოიქმნება მრნმ-ის მოლეკულა უწყვეტი მაკოდირებელი თანამიმდევრობით. ეს არის რნმ-ის სპლაისინგის პროცესი.



▲ *სურათი 17.10* **რნმ-ის პროცესინგი: რნმ-ის სპლაისინგი.** *აქ ნაჩვენები რნმ-ის მოლეკულა კოდირებს β-გლობინს, ჰემოგლობინის ერთ-ერთ პოლიპეპტიდს. რიცხვები რნმ-ის ქვეშ აღნიშნავს კოდონებს. β-გლობინი 146 ამინომჟავის სიგრძისაა. β-გლობინის გენი და მისი პრე-მრნმ ტრანსკრიპტი სამ ეგზონს შეიცავენ, რომლებიც შეესაბამება იმ თანამიმდევრობებს, რომლებიც მრნმ-ის სახით დატოვებს ბირთვს. (5′ აბუ და 3′ აბუ ეგზონების ნაწილებს წარმოადგენენ, რადგანაც ისინი მრნმ-შიც არის ჩართული, თუმცა ისინი არ კოდირებენ ცილას.) რნმ-ის პროცესინგის განმავლობაში, ინტრონები ამოიჭრება და ეგზონები ერთდება (სპლაისირდება).*

როგორ ხორციელდება პრე-მრნმ-ის სპლაისინგი? მეცნიერებმა დაადგინეს, რომ რნმ სპლაისინგისათვის სიგნალს წარმოადგენს ინტრონის ორივე ბოლოზე განლაგებული მოკლე ნუკლეოტიდური თანამიმდევრობა. სპლაისინგის ამ საიტებს ამოიცნობენ ნაწილაკები, რომელთაც *მცირე ბირთვული რიბონუკლეოპროტეინები*, შემოკლებით *მბრნპ* (ინგლისური აბრევიატურაა snRNP, გამოითქმის სნარპ) ეწოდებათ. როგორც სახელწოდებაც მიუთითებს, მბრნპ-ები განლაგებული არიან უჯრედის ბირთვში და შედგებიან რნმ-ისა და ცილის მოლეკულებისაგან. მბრნპ ნაწილაკის რნმ-ს უწოდებენ *მცირე ბირთვულ* რნმ-ს (*მბრნმ* — ინგლ. snRNA); თითოეული ეს მოლეკულა, დაახლოებით, 150 ნუკლეოტიდის სიგრძისაა. რამოდენიმე სხვადასხვა მბრნპ ერთდება დამატებით ცილებთან, რომ ჩამოყალიბდეს კიდევ უფრო დიდი ანსამბლი, **სპლაისოსომა**, რომელიც თითქმის რიბოსომის ზომისაა. სპლაისოსომა ურთიერთქმედებს გარკვეულ საიტებთან ინტრონზე და შედეგად ინტრონი გამოთავისუფლდება, მისი მიმდებარე ეგზონები კი ერთდება (სურათი 17.11). არსებობს მყარი მტკიცებულება, რომ მბრნმ-ები მთავარ როლს ასრულებენ ამ კატალიზურ პროცესებში, ისევე, როგორც სპლაისოსომის აწყობასა და სპლაისინგის საიტის ამოცნობაში.

რიბოზიმები

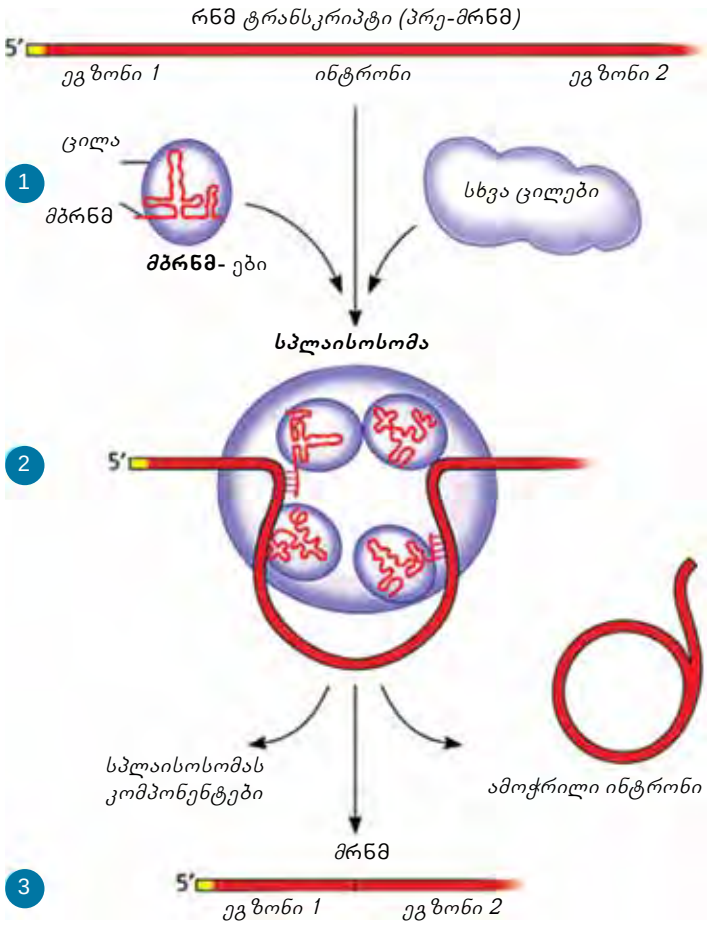
მბრნმ –ის კატალიზური როლის შესახებ იდეა წარმოიშვა **რიბოზიმების** აღმოჩენის შედეგად. რიბოზიმები რნმ-ის მოლეკულებია, რომლებიც ფერმენტებივით მოქმედებენ. ზოგიერთ ორგანიზმებში რნმ-ის სპლაისინგი ხორციელდება ცილების ან რნმ-ის დამატებითი მოლეკულების გარეშეც: ინტრონის რნმ მოქმედებს, როგორც რიბოზომი და აკატალიზებს თავისსავე მოცილებას! მაგალითად, პროტოზოა *Tetrahymena*-ში თვით-სპლაისინგსა აქვს ადგილი რიბოსომული რნმ-ის (რრნმ), ორგანიზმის რიბოსომის კომპონენტის, წარმოქმნის დროს. პრე-მრნმ, ფაქტიურად, საკუთარ ინტრონებს იშორებს.

ის ფაქტი, რომ რნმ ერთჯაჭვიანი მოლეკულაა, მნიშვნელოვან როლს ასრულებს რნმ-ის გარკვეული მოლეკულებისათვის რიბოზიმებად ფუნქციონირების უნარის მინიჭებაში. რნმ-ის მოლეკულის უბანი შესაძლოა, ფუძეთა შეწყვილების საშუალებით დაუკავშირდეს იმავე მოლეკულაზე სადმე სხვაგან მდებარე კომპლემენტარულ უბანს და ამგვარად, რნმ-ის მთელ მოლეკულას სპეციფიკური ფუნქცია მიანიჭოს. გარდა ამისა, ზოგიერთი ფუძე შეიცავს ფუნქციონალურ ჯგუფებს, რომლებიც შესაძლოა, კატალიზში მონაწილეობდნენ. ზუსტად ისევე, როგორც ფერმენტული ცილის სპეციფიკური ფორმა და ფუნქციონალური ჯგუფები მის ამინომჟავურ გვერდით ჯაჭვებზე ანიჭებენ ცილას კატალიზატორობის უნარს, ზოგიერთი რნმ-ის მოლეკულის სტრუქტურაც აძლევს მათ საშუალებას, იმოქმედონ კატალიზატორებად. რიბოზიმების აღმოჩენამ შეარყია რწმენა, რომ ყველა ბიოლოგიური კატალიზატორი ცილას წარმოადგენს.

ინტრონების ფუნქციონალური და ევოლუციური მნიშვნელობა

რა არის ინტრონებისა და რნმ-ის სპლაისინგის ბიოლოგიური ფუნქცია? ერთი იდეის მიხედვით, ინტრონები რეგულატორულ როლს ასრულებენ უჯრედში; ყოველ შემთხვევაში, ზოგიერთი ინტრონი შეიცავს თანამიმდევრობებს, რომელნიც რაღაც გზით აკონტროლებენ გენის აქტივობას. სპლაისინგის პროცესი კი, თავისთავად, აუცილებელია მრნმ-ის ბირთვიდან ციტოპლაზმაში გადასასვლელად.

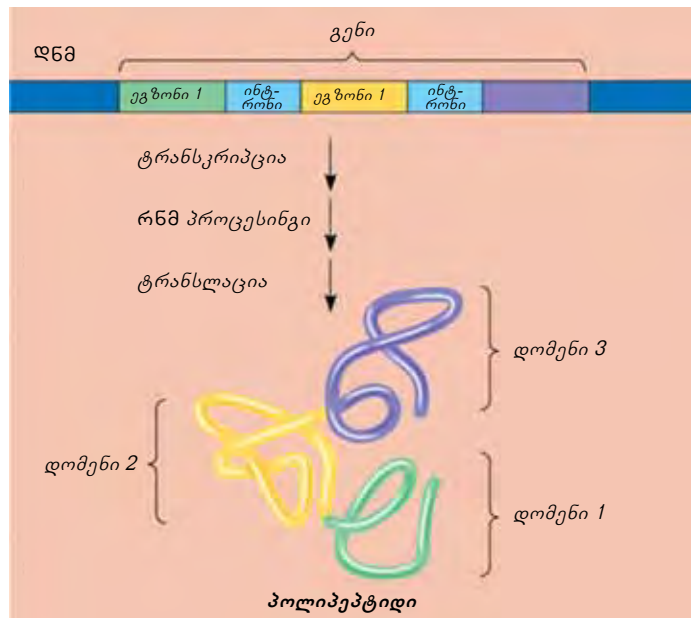
გენში ეგზონებისა და ინტრონების არსებობის ერთი შედეგი ის არის, რომ ერთეულ გენს შეუძლია აკოდიროს ერთზე მეტი ტიპის პოლიპეპტიდი. ცნობილია მთელი რიგი გენები, რომელთაგანაც წარმოიქმნება ორი ან მეტი სხვადასხვა პოლიპეპტიდი, იმის მიხედვით, თუ რომელი სეგმენტები იქნება განხილული ეგზონებად რნმ-ის პროცესინგის განმავლობაში; ამას **რნმ-ის ალტერნატიული სპლაისინგი** ეწოდება (იხ. სურათი 19.8). მაგალითად, დროზოფილაში სქესთა



▲ *სურათი 17.11* ***მბრნმ-ისა და სპლაისოსომების როლი პრე-მრნმ-ის სპლაისინგში.*** *დიაგრამა გვიჩვენებს პრე-მრნმ ტრანსკრიპტის მხოლოდ ნაწილს; დამატებითი ინტრონები და ეგზონები აქ მოყვანილებიდან დაღმავალი მიმართულებითაა.* 1 *მცირე ბირთვული რიბონუკლეოპროტეინები (მბრნპ) და სხვა ცილები ეგზონებისა და ინტრონების შემცველ პრე-მრნმ-ზე წარმოქმნიან მოლეკულურ კომპლექსს, სახელწოდებით სპლაისოსომა.* 2 *სპლაისოსომის შიგნით, მბრნმ-ის ფუძეები უწყვილდება ინტრონში სპეციფიკურ საიტებზე განლაგებულ ნუკლეოტიდებს.* 3 *რნმ ტრანსკრიპტი იჭრება, ინტრონი გამოიყოფა და ამავე დროს ხდება ეგზონების სპლაისინგი ერთმანეთთან. სპლაისოსომა შემდეგ იშლება და ათავისუფლებს სპლაისირებულ მრნმ-ს, რომელიც ახლა უკვე მხოლოდ ეგზონებს შეიცავს.*

შორის განსხვავებანი მეტწილად გამოწვეულია იმით, თუ როგორ ახდენენ მდედრები და მამრები გარკვეული გენებიდან ტრანსკრიბირებული რნმ-ის სპლაისინგს. ადამიანის გენომის პროექტიდან (განხილულია მე-20 თავში) მიღებული პირველადი შედეგები გვაფიქრებინებს, რომ რნმ-ის ალტერნატიული სპლაისინგი უნდა იყოს ერთ-ერთი მიზეზი, რომ ადამიანებისათვის სავსებით საკმარისია გენების შედარებით მცირე რაოდენობა — მათი რიცხვი დროზოფილას გენების რიცხვზე ორჯერ მეტიც კი არ არის. ალტერნატიული სპლაისინგის შედეგად, ორგანიზმის მიერ წარმოებული სხვადასხვა ცილოვანი პროდუქტის რაოდენობა ბევრად აღემატება მისი გენების რაოდენობას.

ცილებს ხშირად მოდულური არქიტექტურა აქვთ, შედგებიან რა დისკრეტული სტრუქტურული და ფუნქციონალური უბნებისაგან, რომელთაც **დომენებს** უწოდებენ. ფერმენტული ცილის ერთი დომენი, მაგალითად, შეიძლება შეიცავდეს აქტიურ ცენტრს, ხოლო მეორე, შესაძლოა, აკავშირებდეს ცილას უჯრედულ მემბრანასთან. უმეტეს შემთხვევაში, სხვადასხვა ეგზონები კოდირებენ ცილის სხვადასხვა დომენებს **(სურათი 17.12).** გენში ინტრონების არსებობამ, შესაძლოა, ხელი შეუწყო ახალი და პოტენციურად სასარგებლო ცილების ევოლუციას იმ პროცესის საშუალებით, რომელიც ცნობილია *ეგზონთა არევის* სახელით. ინტრონები ზრდიან ალელების ეგზონებს შორის პოტენციურად მომგებიანი კროსინგოვერის ალბათობას — უბრალოდ, კროსინგოვერისათვის მეტი ადგილის წარმოქმნით, მაკოდირებელი თანამიმდევრობების გაწყვეტის გარეშე. ჩვენ ასევე შეგვიძლია წარმოვიდგინოთ სრულიად განსხვავებულ (არაალელურ) გენებს შორის ეგზონების შემთხვევითი არევა და გაცვლა. ეგზონების ორივე ტიპის არევამ შესაძლოა, წარმოქმნას ახალი ცილები ფუნქციათა



▲ *სურათი 17.12* ***შესაბამისობა ეგზონებსა და ცილის დომენებს შორის.*** *გენების დიდ ნაწილში, სხვადასხვა ეგზონები აკოდირებენ ცილოვანი პროდუქტის ცალკეულ დომენებს.*

ახალი კომბინაციებით. თუმცა არევის უმეტესობის შედეგად არახელსაყრელ ცვლილებებს მივიღებთ, ხანდახან სასარგებლო ვარიანტიც შეიძლება წარმოიქმნას.

კონცეფცია 17.3

1. როგორ მოქმედებს პრე-მრნმ-ის 5’ და 3’ ბოლოების ცვლილება მრნმ-ზე, რომელიც ტოვებს ბირთვს?
2. აღწერეთ მბრნპ-ების როლი რნმ სპლაისინგში.
3. როგორ ხდება რნმ-ის ალტერნატიული სპლაისინგის შედეგად გენების რაოდენობაზე მეტი ცილოვანი პროდუქტების წარმოქმნა?

კონცეფცია 17.4

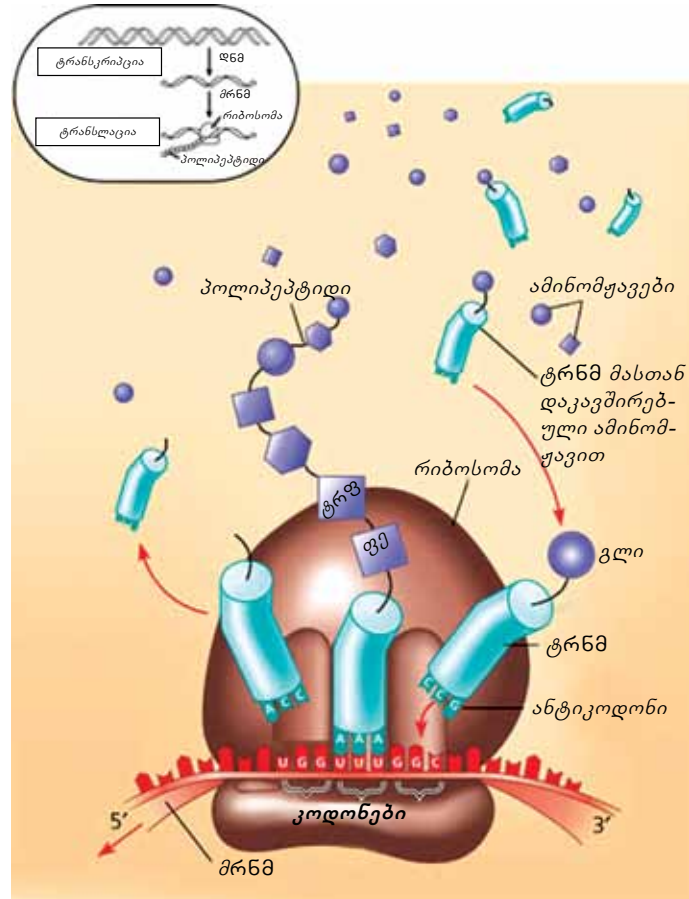
ტრანსლაცია არის პოლიპეპტიდის სინთეზი, რომელსაც რნმ წარმართავს: დეტალურად

ჩვენ ახლა უფრო დეტალურად განვიხილავთ, როგორ გადადის გენეტიკური ინფორმაცია მრნმ-დან ცილაში — ტრანსლაციის პროცესს. როგორც ტრანსკრიპციის შემთხვევაში, აქაც ყურადღებას გავამახვილებთ ტრანსლაციის ძირითად საფეხურებზე, რომლებსაც ადგილი აქვს პროკარიოტებშიც და ეუკარიოტებშიც და მივუთითებთ მათ შორის არსებულ განსხვავებებზე.

ტრანსლაციის მოლეკულური კომპონენტები

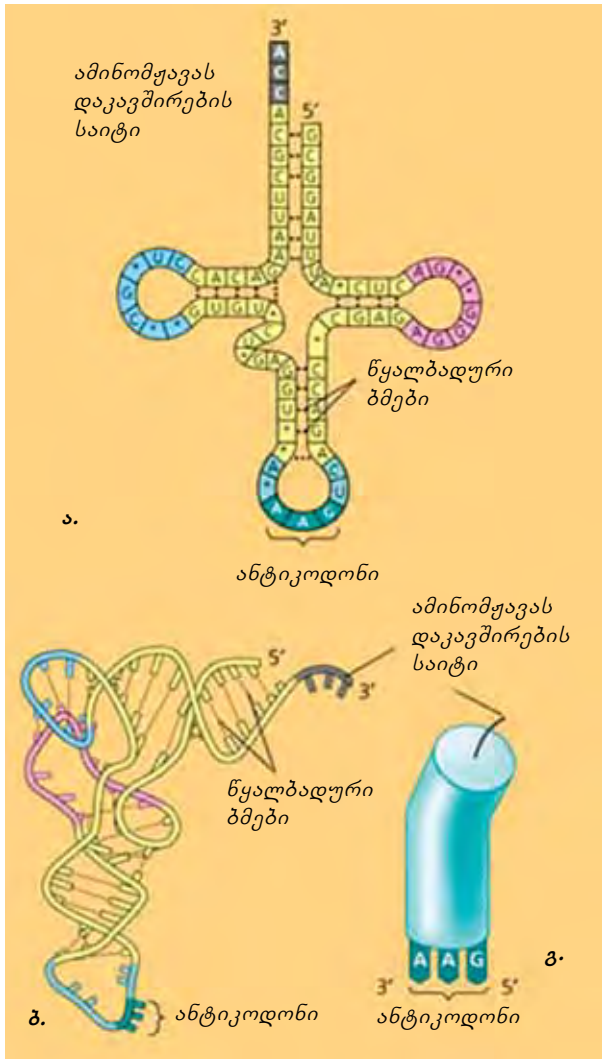
ტრანსლაციის პროცესში, უჯრედი თარგმნის გენეტიკურ მესიჯს და ამის მიხედვით აშენებს პოლიპეპტიდს. მესიჯი არის მრნმ-ის მოლეკულის გასწვრივ განლაგებული კოდონების წყება, ხოლო მთარგმნელს **ტრანსპორტული რნმ (ტრნმ)** ეწოდება. ტრნმ-ის ფუნქციაა ამინომჟავების გადატანა ამინომჟავების ციტოპლაზმური აუზიდან რიბოსომებთან. უჯრედი ციტოპლაზმას ყოველთვის ამარაგებს ოცივე ამინომჟავათი, სხვა ნაერთებისაგან მათი სინთეზის ან გარემომცველი ხსნარიდან შთანთქმის გზით. რიბოსომა პოლიპეპტიდური ჯაჭვის მზარდ ბოლოს ამატებს ტრნმ-ის მიერ მასთან მიტანილ ყოველ ამინომჟავას (სურათი 17.13).

ტრნმ-ის მოლეკულები იდენტურები არ არიან. გენეტიკური მესიჯის სპეციფიკურ ამინომჟავურ თანამიმდევრობაში ტრანსლირების გასაღები ის არის, რომ თითოეული ტიპის ტრნმ-ის მოლეკულა მრნმ-ის განსაზღვრულ კოდონს გადათარგმნის განსაზღვრულ ამინომჟავაში. რიბოსომასთან მოსულ ტრნმ-ის მოლეკულას ერთ ბოლოსთან სპეციფიკური ამინომჟავა აქვს დაკავშირებული. ტრნმ-ის მეორე ბოლოზე არის ნუკლეოტიდური ტრიპლეტი, რომელსაც **ანტიკოდონი** ეწოდება და რომელიც ფუძეთა შეწყვილების საშუალებით



▲ *სურათი 17.13* ***ტრანსლაცია: ძირითადი კონცეფცია.*** *მრნმ-ის მოლეკულის რიბოსომაში გადაადგილებისას, კოდონები, სათითაოდ, ტრანსლირდება ამინომჟავებში. „მთარგმნელებს“ ტრნმ-ის მოლეკულები წარმოადგენენ, რომელთა თითოეულ ტიპს ერთ ბოლოში სპეციფიკური ანტიკოდონი აქვს, ხოლო მეორე ბოლოში — შესაბამისი ამინომჟავა. როდესაც ანტიკოდონი მრნმ-ზე განლაგებულ კომპლემენტარულ კოდონს უკავშირდება, ტრნმ თავის ამინომჟავურ ტვირთს უმატებს მზარდ პოლიპეპტიდურ ჯაჭვს. მომდევნო სურათები გვიჩვენებს ტრანსლაციის ზოგიერთ დეტალს პროკარიოტულ უჯრედებში.*

უკავშირდება კომპლემენტარულ კოდონს მრნმ-ზე. მაგალითად, წარმოიდგინეთ მრნმ-ის კოდონი UUU, რაც შეესაბამება ამინომჟავა ფენილალანინს. ტრნმ-ს, რომელიც ფუძეთა შეწყვილების საშუალებით წყალბადურ ბმებს წარმოქმნის ამ კოდონთან, ანტიკოდონის სახით აქვს AAA და თავის მეორე ბოლოთი ფენილალანინს ატარებს (იხ. შუა ტრნმ სურათ 17.13-ზე). მრნმ-ის მოლეკულის გადაადგილებისას რიბოსომაში, ფენილალანინი დაემატება პოლიპეპტიდურ ჯაჭვს ყველა შემთხვევაში, როდესაც კოდონი UUU იქნება წარმოდგენილი ტრანსლაციისათვის. ასე, კოდონი კოდონის შემდეგ ხდება გენეტიკური მესიჯის ტრანსლაცია, რამეთუ ტრნმ-ებს მოაქვთ ამინომჟავები განსაზღვრული რიგის მიხედვით, ხოლო რიბოსომა აერთებს ამინომჟავებს პოლიპეპტიდურ ჯაჭვში. ტრნმ-ის მოლეკულა წარმოადგენს მთარგმნელს,



◀ *სურათი 17.14* ***ტრანსპორტული რნმ-ის (ტრნმ-ის) სტრუქტურა.*** *შეთანხმების მიხედვით, ანტიკოდონები იწერება 3’ — 5’ მიმართულებით, რომ 5’ — 3’ მიმართულებით დაწერილ კოდონებთან შესაბამისად განლაგდნენ (იხ, სურათი 17.13). ფუძეთა შეწყვილებისათვის, რნმ ჯაჭვები, დნმ-ის მსგავსად, ანტიპარალელური უნდა იყოს. მაგალითად, ანტიკოდონი 3’-ააგ-5’ უწყვილდება მრნმ-ის კოდონს 5’-უუც-3’.*

რადგანაც მას შეუძლია, წაიკითხოს ნუკლეინის მჟავას სიტყვა (მრნმ-ის კოდონი) და გადათარგმნოს ის ცილის სიტყვაში (ამინომჟავა).

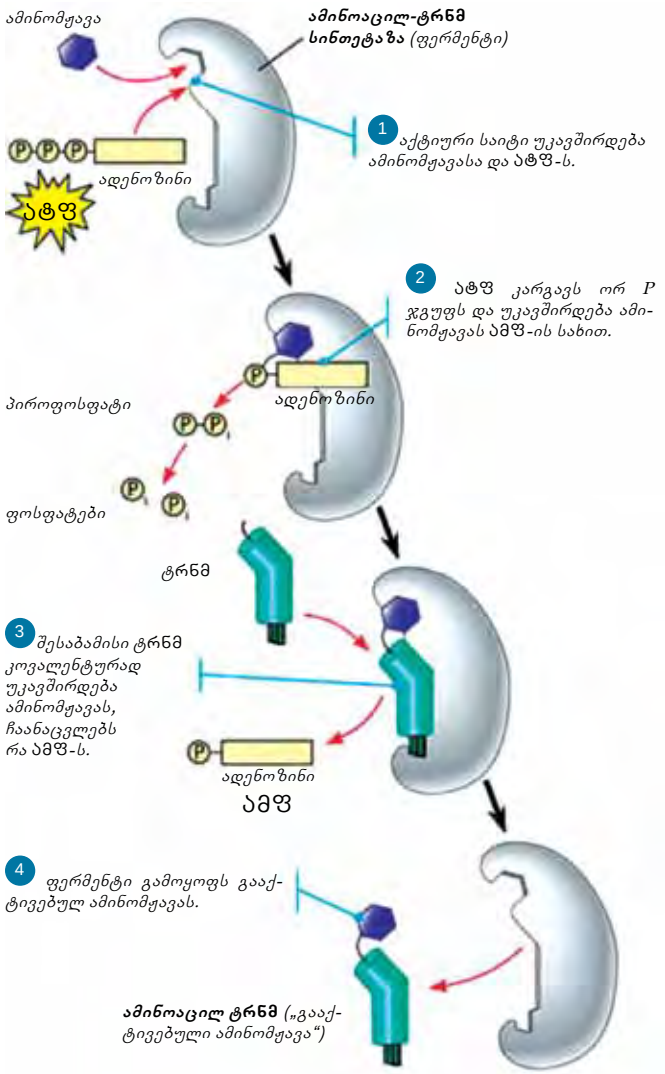
ტრანსლაციის პროცესი მარტივია პრინციპში, მაგრამ მისი ბიოქიმია და მექანიკა საკმაოდ რთულია, განსაკუთრებით, ეუკარიოტულ უჯრედში. ტრანსლაციის განხილვისას, ჩვენ კონცენტრირებას მოვახდენთ პროცესის შედარებით ნაკლებად რთულ ვერსიაზე, რასაც პროკარიოტებში აქვს ადგილი. მოდით, თავდაპირველად განვიხილოთ ამ უჯრედული მოქმედების მთავარი გმირები და შემდეგ ვნახოთ, როგორ მოქმედებენ ისინი ერთობლივად პოლიპეპტიდის შესაქმნელად.

ტრანსპორტული რნმ-ის სტრუქტურა და ფუნქცია

მრნმ-ისა და უჯრედული რნმ-ის სხვა ტიპების მსგავსად, ტრანსპორტული რნმ-ის მოლეკულები ტრანსკრიბირდებიან დნმ-ის ყალიბებიდან. ეუკარიოტულ უჯრედში, ტრნმ, მრნმ-ის მსგავსად, სინთეზდება ბირთვში და შემდგომ უნდა გადაადგილდეს ბირთვიდან ციტოპლაზმაში, სადაც ხორციელდება ტრანსლაცია. პროკარიოტულ და ეუკარიოტულ უჯრედებშიც, ტრნმ-ის თითოეული მოლეკულა მრავალჯერადად გამოიყენება, მიიერთებს რა მისთვის განსაზღვრულ ამინომჟავას ციტოზოლში, მიიტანს ამ ტვირთს რიბოსომასთან და შემდეგ ტოვებს რიბოსომას, რომ მიიერთოს ახალი ამინომჟავა.

როგორც **სურათ 17.14-ზეა** ილუსტრირებული, ტრნმ-ის მოლეკულა შედგება რნმ-ის ერთი ჯაჭვისაგან, რომელიც, დაახლოებით, მხოლოდ 80 ნუკლეოტიდის სიგრძისაა (როდესაც მრნმ-ის მოლეკულების უმეტესობა ასეულობით ნუკლეოტიდს შეიცავს). ფუძეების კომპლემენტარული მონაკვეთების არსებობის გამო, რომელთაც წყალბადური ბმებით შეუძლიათ, დაუკავშირდნენ ერთმანეთს, ეს ერთი ჯაჭვი შესაძლოა, გადაიკეცოს და წარმოიქმნება სამგანზომილებიანი სტრუქტურის მქონე მოლეკულა. არსებული შეწყვილებული ფუძეების გამოსავლენად, ტრნმ-ის მოლეკულას ერთ სიბრტყეში თუ განვიხილავთ, ის სამყურას ფოთოლს ჰგავს **(სურათი 17.14ა)**. ტრნმ იხვევა და იკეცება კომპაქტურ სამგანზომილებიან სტრუქტურად, რომელსაც დაახლოებით L-ის ფორმა აქვს **(სურათი 17.14ბ)**. L-ის ერთ ბოლოზე არსებული მარყუჟი შეიცავს ანტიკოდონს, ფუძეთა ტრიპლეტს, რომელიც უკავშირდება მრნმ-ის სპეციფიკურ კოდონს. L-ფორმის ტრნმ-ის მოლეკულის მეორე ბოლოდან გამოშვერილია მისი 3’ ბოლო, რომელიც წარმოადგენს ამინომჟავას დაკავშირების საიტს. ამგვარად, ტრნმ-ის სტრუქტურა მის ფუნქციას შეესაბამება.

გენეტიკური მესიჯის სწორად ტრანსლირებისათვის საჭი-როა ამოცნობის ორი საფეხური. პირველი, სწორად უნდა დაწყვილდნენ ტრნმ და ამინომჟავა. ტრნმ-ს, რომელიც უკავშირდება განსაზღვრული ამინომჟავას შესაბამის მრნმ-ის კოდონს, რიბოსომასთან უნდა მიჰქონდეს მხოლოდ ეს ამინომჟავა. თითოეულ ამინომჟავას შესაბამის ტრნმ-თან აკავშირებს სპეციფიკური ფერმენტი **ამინოაცილ-ტრნმ-სინთეტაზა** **(სურათი 17.15)**. თითოეული ტიპის ამინოაცილ-ტრნმ-სინთეტაზას აქტიური საიტი შეესაბამება მხოლოდ ამინომჟავისა და ტრნმ-ის სპეციფიკურ კომბინაციას. არსებობს 20 სხვადასხვა სინთეტაზა, ყოველი ამინომჟავასათვის თითო. ყოველ სინთეტაზას შეუძლია, დაუკავშირდეს მისთვის სპეციფიკური ამინომჟავას მაკოდირებელ ყველა სხვადასხვა ტრნმ-ს. სინთეტაზა აკატალიზებს ტრნმ-თან ამინომჟავას კოვალენტურ დაკავშირებას ატფ-ის ჰიდროლიზით წარმართულ პროცესში. შედეგად მიღებული ამინოაცილ-ტრნმ, რომელსაც გააქტივებულ ამინომჟავასაც უწოდებენ, გამოთავისუფლდება ფერმენტისაგან და გადაიტანს თავის ამინომჟა-



▲ *სურათი 17.15* ***ამინოაცილ ტრნმ სინთეტაზა სპეციფიკურ ამინომჟავებს აკავშირებს ტრნმ-თან.*** *ტრნმ-ისა და ამინომჟავას დაკავშირება ენდერგონული პროცესია, რომელიც ატფ-ის ხარჯზე ხორციელდება. ატფ კარგავს ფოსფატის ორ ჯგუფს და გარდაიქმნება ამფ-ად (ადენოზინ მონოფოსფატად).*

ვას რიბოსომაზე, მზარდ პოლიპეპტიდურ ჯაჭვზე.

ამოცნობის მეორე საფეხურს წარმოადგენს ტრნმ-ის ანტიკოდონსა და მრნმ-ის კოდონს შორის სწორი შეწყვილება. ამინომჟავების შესაბამისი თითოეული მრნმ-ის კოდონისათვის თითო ტრნმ რომ არსებობდეს, ტრნმ-ების რაოდენობა 61 უნდა იყოს (იხ. სურათი 17.5). სინამდვილეში, არსებობს მხოლოდ 45 ტრნმ, რაც მიუთითებს, რომ ზოგიერთ ტრნმ-ს ერთზე მეტ კოდონთან დაკავშირება უნდა შეეძლოს. ეს მოვლენა იმიტომაა შესაძლებელი, რომ კოდონის მესამე ფუძისა და ტრნმ-ის ანტიკოდონის შესაბამისი ფუძის შეწყვილების წესები არ არის ისეთი მკაცრი, როგორც დნმ-ისა და მრნმ-ის კოდონებისათვის. მაგალითად, ტრნმ-ის 5’ ბოლოზე მოთავსებული ფუძე უ შეიძლება შეუწყვილდეს მრნმ-ის კოდონის მესამე პოზიციაზე მყოფ (3’ ბოლოსთან) ა-ს ან გ-ს. ფუძეთა შეწყვილების წესების ასეთ შესუსტებას **ქანაობა** ეწოდება. ქანაობა ხსნის, რატომ შეიძლება, რომ მოცემული ამინომჟავას შესაბამისი სინონიმური კოდონები ერთმანეთისაგან განსხვავდებოდნენ, ჩვეულებრივ, მესამე ფუძის მიხედვით, მაგრამ არა სხვა ფუძეებით.

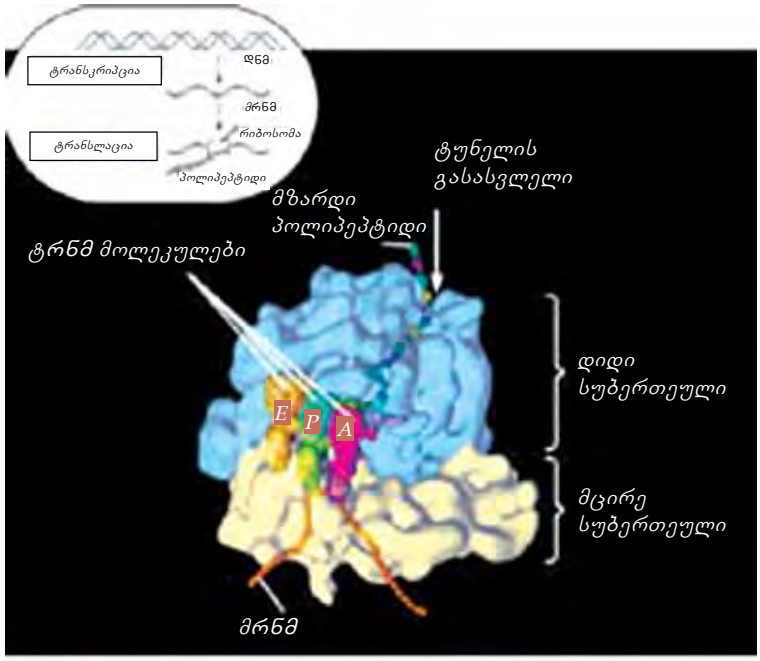
(ა) ორგანზომილებიანი სტრუქტურა. *ყველა ტრნმ-ისათვის დამახასიათებელია შეწყვილებულ ფუძეთა ოთხი უბნისა და სამი მარყუჟის არსებობა, ასევე 3’ ბოლოზე ამინომჟავას დაკავშირების საიტის ფუძეთა თანამიმდევრობა. ანტიკოდონური ტრიპლეტი უნიკალურია თითოეული ტიპის ტრნმ-ისათვის. (ვარსკვლავებით აღნიშნულია ქიმიურად მოდიფიცირებული ფუძეები, რაც ახასიათებს ტრნმ-ს.)*
(ბ) სამგანზომილებიანი სტრუქტურა
(გ) *ტრნმ-ისათვის ამ წიგნში გამოყენებული* ***სიმბოლო.***

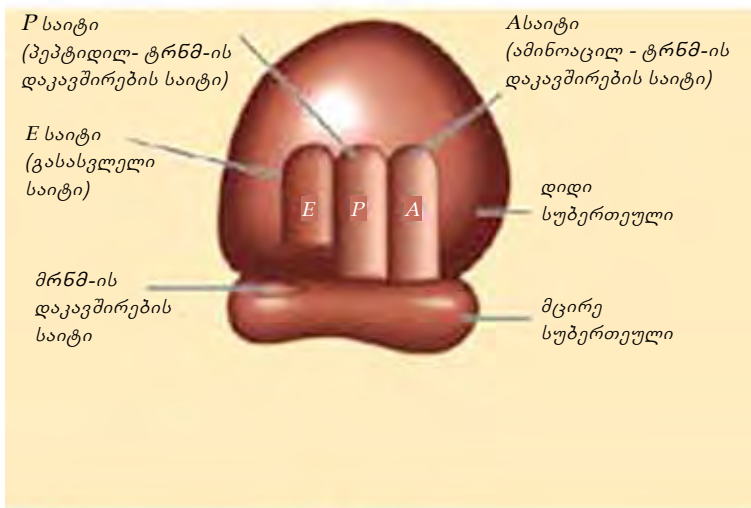
რიბოსომები

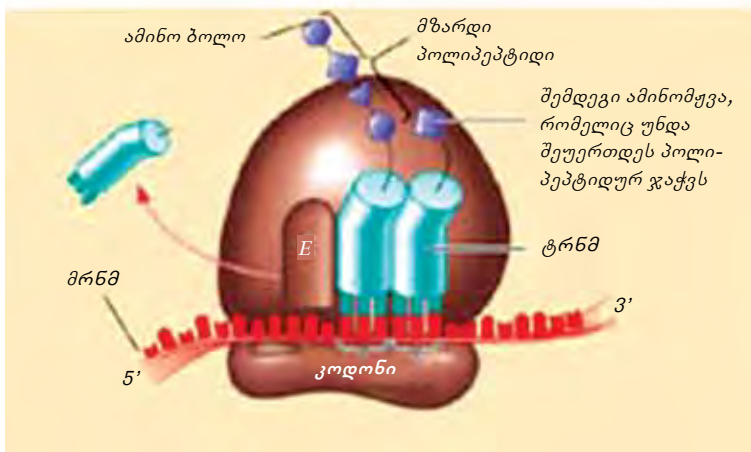
რიბოსომები, ცილის სინთეზის პროცესში, ტრნმ-ის ანტიკოდონების მრნმ-ის კოდონებთან სპეციფიკურ შეწყვილებას უწყობენ ხელს. რიბოსომა საკმაოდ დიდია, რომ ელექტრონულ მიკროსკოპში გამოჩნდეს და ის ორი სუბერთეულისაგან — დიდი და პატარა სუბერთეულებისაგან — შედგება (სურათი 17.16). რიბოსომული სუბერთეულები აგებულია ცილებისა და რნმ-ის მოლეკულებისაგან, რომელთაც **რიბოსომული რნმ,** ან **რრნმ,** ეწოდებათ. ეუკარიოტებში, სუბერთეულები ბირთვაკში იქმნება. ქრომოსომულ დნმ-ზე არსებული რიბოსომული რნმ-ის გენები ტრანსკრიბირდება, რნმ განიცდის პროცესინგს და აიწყობა ციტოპლაზმიდან შემოტანილ ცილებთან ერთად. შედეგად მიღებული რიბოსომული სუბერთეულები ბირთვის ფორების გავლით გადადიან ციტოპლაზმაში. პროკარიოტებსა და ეუკარიოტებშიც, დიდი და პატარა სუბერთეულები ფუნქციონალური რიბოსომის ჩამოსაყალიბებლად მხოლოდ მრნმ-ის მოლეკულასთან დაკავშირების შემდეგ ერთდება. რიბოსომის მასის დაახლოებით ორი მესამედი რრნმ-ია. რადგანაც უჯრედების უმეტესობაში ათასობით რიბოსომაა, რრნმ რნმ-ის ყველაზე გავრცელებულ ტიპს წარმოადგენს.

პროკარიოტებისა და ეუკარიოტების რიბოსომები ძალიან მსგავსია სტრუქტურისა და ფუნქციების მიხედვით. თუმცა, ეუკარიოტებში რიბოსომები ოდნავ დიდია და პროკარიოტების რიბოსომებისაგან გარკვეულწილად განსხვავდება მოლეკულური შემადგენლობით. ეს განსხვავებები სამედიცინო თვალსაზრისით მნიშვნელოვანია. გარკვეულ ანტიბიოტიკურ წამლებს შეუძლიათ პროკარიოტული რიბოსომების ინაქტივირება, ეუკარიოტული რიბოსომების მიერ ცილის სინთეზის უნარის ინჰიბირების გარეშე. ასეთი წამლები, მათ შორის ტეტრაციკლინი და სტრეპტომიცინი, ბაქტერიულ ინფექციებთან საბრძოლველად გამოიყენება.

რიბოსომების სტრუქტურა ასახავს მის ფუნქციას, რომ ერთმანეთთან „მიიყვანოს“ მრნმ და ამინომჟავების მატარე-







(ა)მოქმედი რიბოსომის კომპიუტერული მოდელი. *ეს არის ბაქტერიული რიბოსომის მოდელი, რომელიც მის მთლიან ფორმას გვიჩვენებს. ეუკარიოტული რიბოსომა, დაახლოებით, მსგავსია. რიბოსომული სუბერთეული არის რიბოსომული* რნმ*-ის მოლეკულებისა და ცილების ერთობლიობა.*

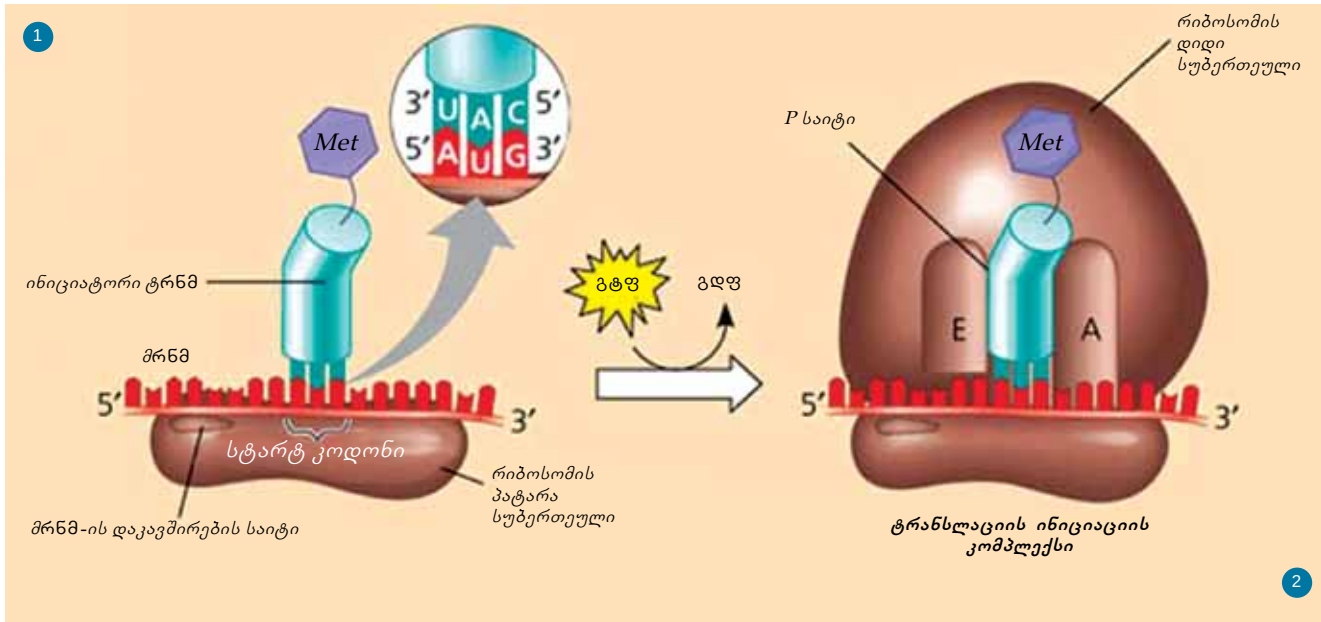
(ბ)დაკავშირების საიტების მაჩვენებელი სქემატური მოდელი. *რიბოსომას აქვს* მრნმ*-ის დაკავშირების საიტი და* ტრნმ*-ის დაკავშირების სამი საიტი, A, P და E საიტები. ეს სქემატური რიბოსომა შემდგომ დიაგრამებშიც შეგხვდება.*

(გ)სქემატური მოდელი მრნმ-ითა და ტრნმ-ით. ტრნმ *თავსდება დაკავშირების საიტზე, როდესაც მისი ანტიკოდონი უწყვილ-დება* მრნმ*-ის კოდონს. P საიტთან დაკავშირებულია მზარდ პოლიპეპტიდთან ბმული* ტრნმ*. A საიტთან არის* ტრნმ*, რომელსაც პოლიპეპტიდურ ჯაჭვზე დასამატებელი შემდეგი ამინომჟავა მოაქვს. განტვირთული* ტრნმ *რიბოსომას ტოვებს E საიტიდან.*

◀ *სურათი 17.16* ***მოქმედი რიბოსომის ანატომია***

ბელი ტრნმ-ები. მრნმ-ის დაკავშირების საიტის გარდა, თითოეულ რიბოსომას აქვს ტრნმ-თან დაკავშირების სამი საიტი (იხ. სურათი 17.16). **P საიტი** (პეპტიდილ-ტრნმ-საიტი) იკავშირებს ტრნმ-ს, რომელიც მზარდი პოლიპეპტიდური ჯაჭვის მატარებელია. **A საიტი** (ამინოაცილ-ტრნმ საიტი) იკავშირებს ტრნმ-ს, რომელიც ჯაჭვზე დასამატებელ მომდევნო ამინომჟავას ატარებს. განტვირთული (ამინომჟავისაგან განთავისუფლებული) ტრნმ-ები რიბოსომას ტოვებენ **E საიტის** (გასვლის საიტი, ინგლ. exit-დან) საშუალებით. რიბოსომა განა-თავსებს ტრნმ-სა და მრნმ-ს ერთმანეთთან ახლო მან-ძილზე და აწვდის ახალ ამინომჟავას მზარდი პოლიპეპ-ტიდის კარბოქსი-ბოლოზე დასამატებლად. შემდგომ, ის აკატალიზებს პეპტიდური ბმის წარმოქმნას. როდესაც პოლოპეპტიდი გრძელდება, ის გადის რიბოსომის დიდი სუბერთეულის *გასასვლელ გვირაბში*. პოლიპეპტიდის სინთეზის დასრულების შემდეგ, ის გამოთავისუფლდება ციტოზოლში გასასვლელი გვირაბიდან.

რიბოსომის სტრუქტურის გენეტიკური და ბიოქი-მიური კვლევა ოთხი ათეული წელი მიმდინარეობდა და მისი კულმინაციაა ბაქტერიული რიბოსომის დეტალ-ური სტრუქტურა, რომლის მოდელიც წარმოდგენილია 17.1 სურათზე. უახლესი მონაცემები მხარს უჭერს ჰიპოთეზას, რომ რიბოსომის სტრუქტურასა და ფუნ-ქციონირებაში მთავარი როლი აკისრია რნმ-ს, და არა ცილას. ცილები, რომლებიც რიბოსომაზე, ძირითადად, გარედან არიან განთავსებული, ხელს უწყობენ რრნმ-ის კონფორმაციულ ცვლილებებს, როდესაც ისინი ტრანს-ლაციის პროცესში კატალიზს ახორციელებენ. რნმ წარმოადგენს რიბოსომის ორი სუბერთეულის საზღვრ-ისა და A და P საიტების მთავარ შემადგენელს და ის აკატალიზებს პეპტიდური ბმის წარმოქმნას. ამრიგად, რიბოსომა შეიძლება, განვიხილოთ, როგორც ერთი უზარმაზარი რიბოზომი!



1 *რიბოსომის პატარა სუბერთეული უკავშირდება მრნმ-ის მოლეკულას. პროკარიოტულ უჯრედში, ამ სუბერთეულზე არსებული მრნმ-ის დაკავშირების საიტი ამოიცნობს სპეციფიკურ ნუკლეოტიდურ თანამიმდევრობას მრნმ-ზე სტარტ კოდონის გვერდზე, აღმავალი მიმართულებით. ინიციატორი ტრნმ, თავისი უაც ანტიკოდონით, უწყვილდება სტარტ კოდონს აუგ-ს. ამ ტრნმ-ს გადააქვს ამინომჟავა მეთიონინი (Met).*

2 *რიბოსომის დიდი სუბერთეულის მიერთება ასრულებს ინიციაციის კომპლექსს. ტრანსლაციის ყველა კომპონენტის ერთად შესაკრებად საჭიროა ცილები, რომელთაც ინიციაციის ფაქტორებს უწოდებენ (არ არის ნაჩვენები). გტფ იძლევა ამ ასოციაციისათვის საჭირო ენერგიას. ინიციატორი ტრნმ P საიტზეა. A საიტი მისაწვდომია მომდევნო ამინომჟავას მატარებელი ტრნმ-ისათვის.*

▲ *სურათი 17.17* **ტრანსლაციის ინიციაცია**

პოლიპეპტიდის აშენება

ტრანსლაცია, პოლიპეპტიდური ჯაჭვის სინთეზი, შეიძლება დაიყოს სამ სტადიად (ტრანსკრიპციის ეტაპების ანალოგიურად): ინიციაცია, ელონგაცია და ტერმინაცია. სამივე ეტაპი საჭიროებს ცილოვან „ფაქტორებს“, რომლებიც ეხმარებიან მრნმ-ს, ტრნმ-სა და რიბოსომებს ტრანსლაციის პროცესში. ჯაჭვის ინიციაციისა და ელონგაციის გარკვეული ასპექტებისათვის ასევე საჭიროა ენერგია. ის მოიპოვება გტფ-ის (გუანოზინ ტრიფოსფატის), ატფ-ის მონათესავე მოლეკულის, ჰიდროლიზის საშუალებით.

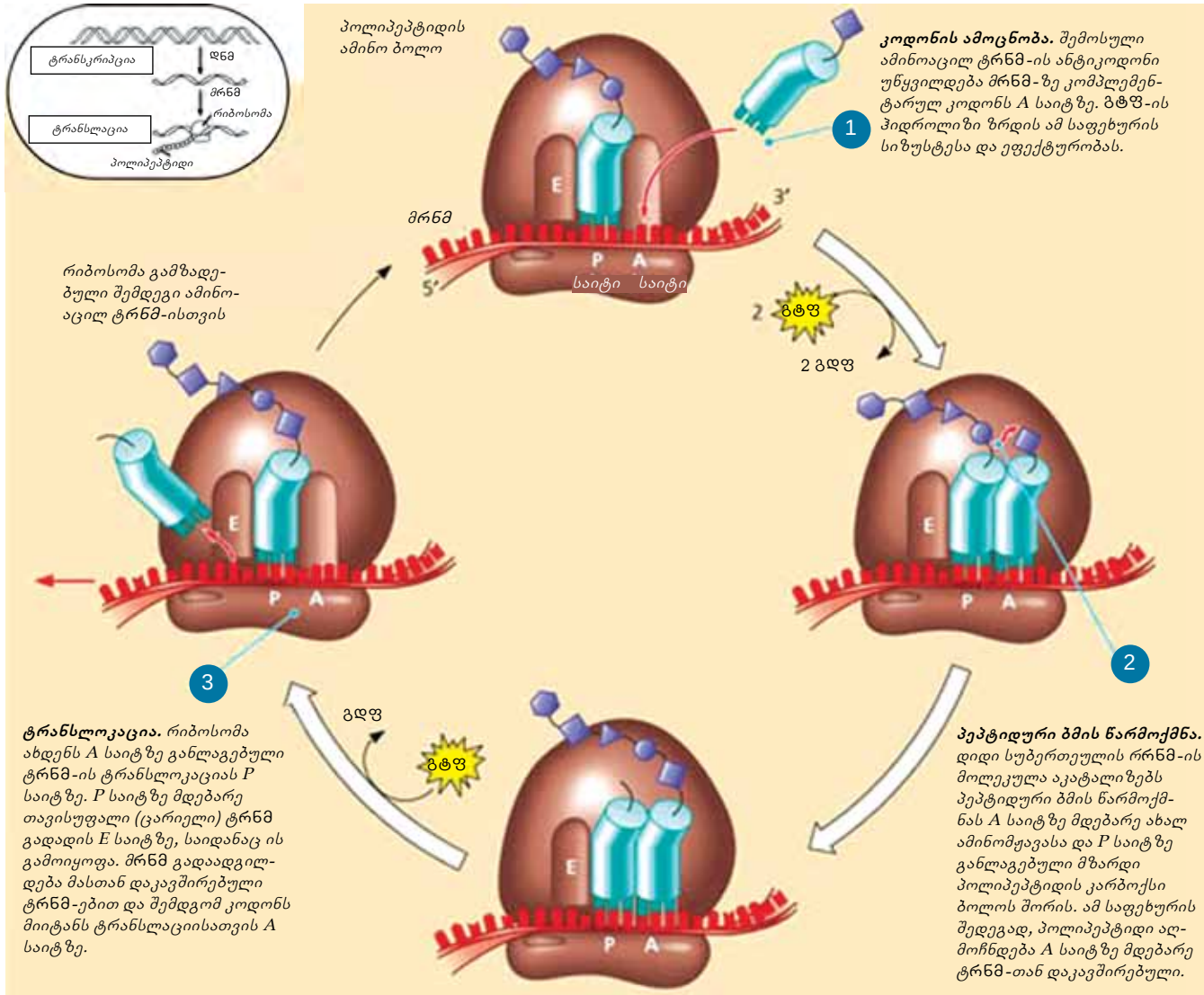
რიბოსომის ასოციაცია და ტრანსლაციის ინიციაცია

ტრანსლაციის ინიციაციის საფეხური ერთმანეთთან აერთებს მრნმ-ს, პოლიპეპტიდის პირველი ამინომჟავის მატარებელ ტრნმ-სა და რიბოსომის ორ სუბერთეულს (სურათი 17.17). პირველად, რიბოსომის პატარა სუბერთეული უკავშირდება მრნმ-სა და სპეციფიკურ ინიციატორულ ტრნმ-ს, რომელიც ამინომჟავა მეთიონინის მატარებელია. პატარა სუბერთეული შემდეგ გადაადგილდება მრნმ-ის გასწვრივ დაღმავალი მიმართულებით, ანუ ახდენს მის სკანირებას, სანამ არ მიაღწევს სტარტ კოდონამდე, აუგ, რომელიც ტრანსლაციის დაწყების სიგნალს წარმოადგენს. ეს მნიშვნელოვანი ფაქტია, რადგანაც განსაზღვრავს კოდონთა წაკითხვის ჩარჩოს მრნმ-ისათვის. კომპლექსთან უკვე ასოცირებული ინიციატორული ტრნმ ამის შემდეგ უკვე წყალბადურ ბმებს ამყარებს სტარტ კოდონთან.

მრნმ-ის, ინიციატორული ტრნმ-ისა და რიბოსომის პატარა სუბერთეულის კავშირს ემატება რიბოსომის დიდი სუბერთეულიც, რითაც სრულდება ტრანსლაციის ინიციაციის კომპლექსის ჩამოყალიბება. ყველა ამ კომპონენტის ერთად შესაკრებად საჭიროა ცილები, რომელთაც *ინიციაციის ფაქტორებს* უწოდებენ. ინიციაციის კომპლექსის შესაქმნელად, უჯრედი ენერგიასაც ხარჯავს, გტფ-ის მოლეკულების სახით. ინიციაციის პროცესის დასრულებისას, ინიციატორული ტრნმ განლაგებულია რიბოსომის P საიტზე, ხოლო ვაკანტური A საიტი მზად არის შემდეგი ამინოაცილ ტრნმ-ისათვის. ყურადღება მიაქციეთ, რომ პოლიპეპტიდის სინთეზი ყოველთვის ერთი მიმართულებით ხორციელდება, საწყისი მეთიონინიდან ამინო-ბოლოზე, ასევე უწოდებენ N-ბოლოს, საბოლოო ამინომჟავისაკენ კარბოქსი-ბოლოზე, ასევე უწოდებენ C-ბოლოს (იხ. სურათი 5.18).

პოლიპეპტიდური ჯაჭვის ელონგაცია

ტრანსლაციის ელონგაციის სტადიაზე, ამინომჟავები, სათითაოდ, ემატებიან წინამდებარე ამინომჟავას. თითოეულ



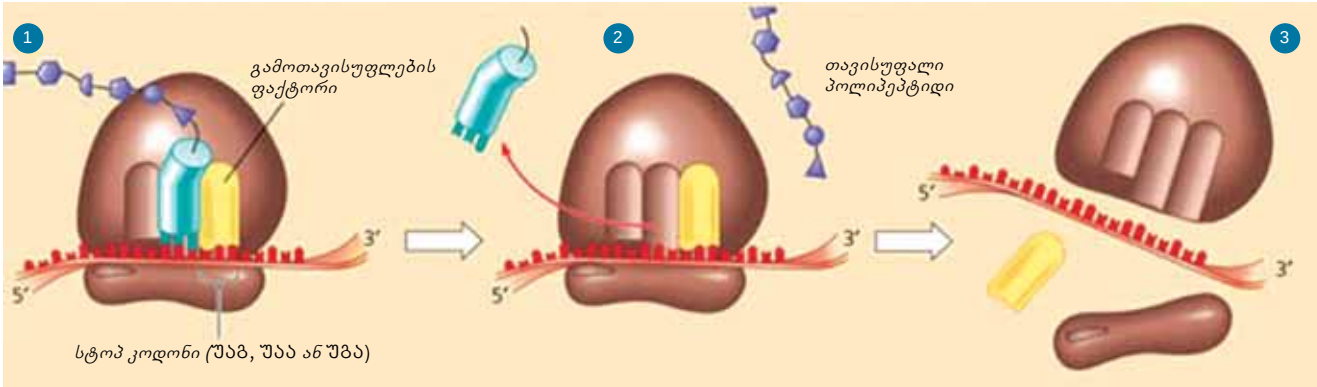
▲ *სურათი 17.18* ***ტრანსლაციის ელონგაციის ციკლი.*** *დიაგრამაზე არ არის ნაჩვენები ცილები, რომელთაც ელონგაციის ფაქტორები ეწოდებათ. გტფ-ის ჰიდროლიზი მნიშვნელოვან როლს ასრულებს ელონგაციის პროცესში.*

დამატებაში მონაწილეობს რამოდენიმე ცილა, რომელთაც *ელონგაციის ფაქტორებს* უწოდებენ. ახალი ამინომჟავას დამატება სამ-საფეხურიანი ციკლით ხორციელდება, რაც აღწერილია **სურათ 17.18-ზე.** ენერგიის ხარჯვა ხდება პირველ და მესამე საფეხურებზე. კოდონის ამოცნობა საჭიროებს გტფ-ის ორი მოლეკულის ჰიდროლიზს, რაც ამ საფეხურის სიზუსტესა და ეფექტურობას ზრდის. კიდევ ერთი გტფ ჰიდროლიზდება ტრანსლოკაციის საფეხურის ენერგიით უზრუნველსაყოფად.

მრნმ გადაადგილდება რიბოსომაში მხოლოდ ერთი მიმართულებით, 5' ბოლოთი წინ; ეს შეესაბამება რიბოსომის გადაადგილებას მრნმ-ზე 5' — 3' მიმართულებით. მნიშვნელოვანია, რომ რიბოსომა და მრნმ ერთმანეთის მიმართ მოძრაობენ ერთი მიმართულებით და გადაადგილება კოდონობით ხდება (ანუ, შეიძლება ითქვას, რომ მოძრაობის ბიჯი არის კოდონი). პროკარიოტებში ელონგაციის ციკლს წამის მეათედზე ნაკლები დრო სჭირდება და ჯაჭვზე ყოველი ამინომჟავას დამატებისას თავიდან მეორდება, სანამ არ დასრულდება პოლიპეპტიდის სინთეზი.

ტრანსლაციის ტერმინაცია

ტრანსლაციის საბოლოო სტადია ტერმინაციაა **(სურათი 17.19)**. ელონგაცია გრძელდება, სანამ მრნმ-ზე განლაგებული სტოპ კოდონი მიაღწევს რიბოსომის საიტს. ფუძეთა ტრიპლეტები უაგ, უაა და უგა არ კოდირებენ ამინომჟავებს, არამედ მოქმედებენ, როგორც ტრანსლაციის დასრულების სიგნალები. ცილა, რომელსაც *გამოთავისუფლების (რილ-*



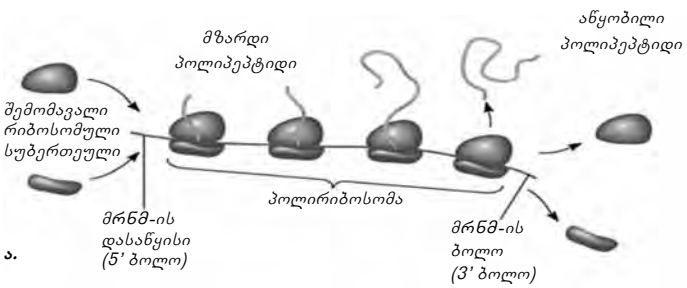
1 როდესაც რიბოსომა მიაღწევს სტოპ კოდონს მრნმ-ზე, რიბოსომის A საიტი, ტრნმ-ის ნაცვლად, ღებულობს ცილას, სახელად გამოთავისუფლების ფაქტორი.

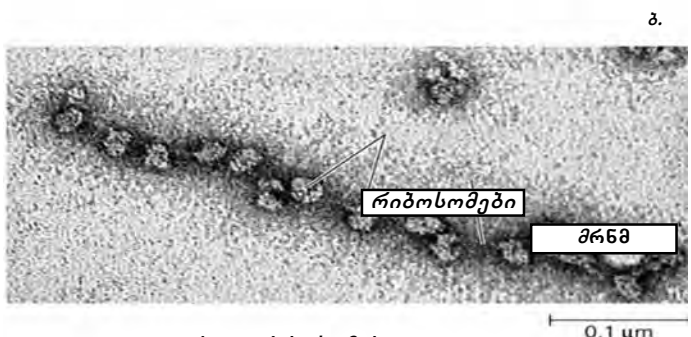
2 გამოთავისუფლების ფაქტორი ახდენს P საიტზე მდებარე ტრნმ-სა და პოლიპეპტიდური ჯაჭვის ბოლო ამინომჟავას შორის არსებულ ბმის ჰიდროლიზს. ამრიგად, პოლიპეპტიდი გამოთავისუფლდება რიბოსომიდან.

3 ორი რიბოსომული სუბერთეული და ანსამბლის სხვა კომპონენტები დისოცირდებიან.

▲ *სურათი 17.19* **ტრანსლაციის ტერმინაცია**

იზინგ) ფაქტორი ეწოდება, პირდაპირ უკავშირდება სტოპ კოდონს A საიტზე. გამოთავისუფლების ფაქტორი იწვევს პოლიპეპტიდურ ჯაჭვთან, ამინომჟავის ნაცვლად, წყლის მოლეკულის მიერთებას. ეს რეაქცია იწვევს დასრულებული პოლიპეპტიდის ჰიდროლიზს P საიტზე განლაგებული ტრნმ-ისაგან; და პოლიპეპტიდი გამოიყოფა რიბოსომის დიდი სუბერთეულის გასასვლელი გვირაბიდან (იხ. სურათი 17.16ა). ამის შემდეგ, ტრანსლაციური ანსამბლის დანარჩენი ნაწილებიც იშლება.





▲ *სურათი 17.20* **პოლირიბოსომები**

პოლირიბოსომები

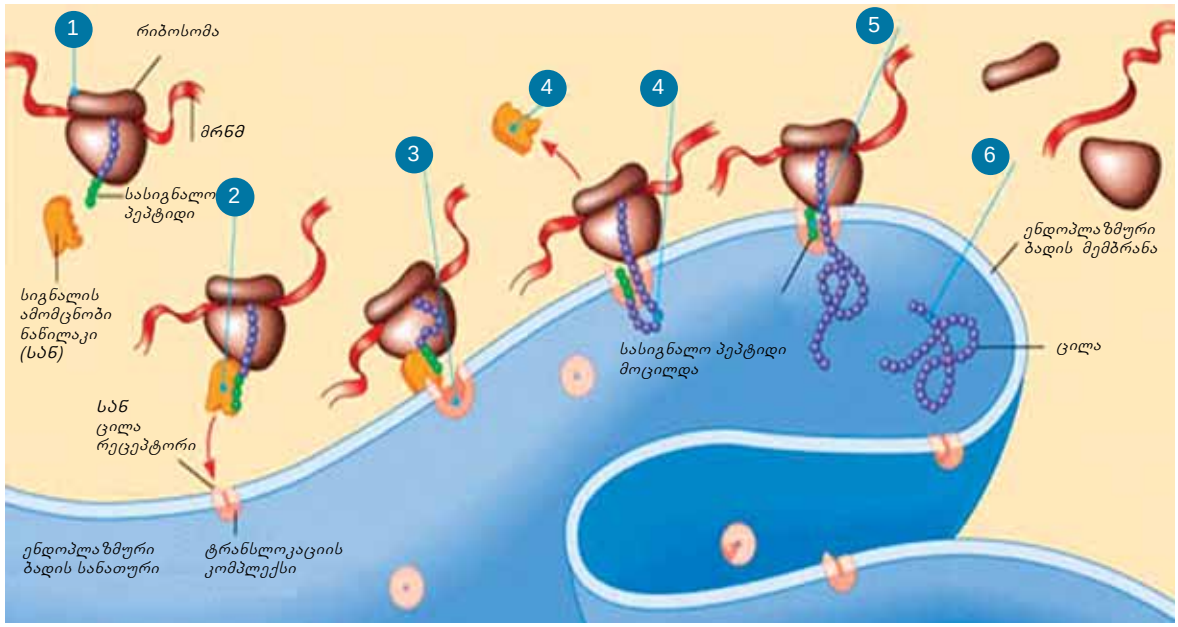
ერთ რიბოსომას შეუძლია საშუალო ზომის პოლიპეპტიდის სინთეზი წუთზე ნაკლებ დროში. თუმცა, ჩვეულებრივ, ერთი მრნმ ერთდროულად პოლიპეპტიდის მრავალი ასლის შესაქმნელად გამოიყენება, რადგანაც რამდენიმე რიბოსომას ერთდროულად შეუძლია ერთი მრნმ-დან მესიჯის ტრანსლირება. მას შემდეგ, რაც რიბოსომა გაივლის სტარტ კოდონს, მრნმ-ს შეიძლება დაუკავშირდეს მეორე რიბოსომა; ამგვარად, მრნმ-ის გასწვრივ შეიძლება იმყოფებოდეს რამოდენიმე რიბოსომა. რიბოსომების ასეთ რიგს **პოლირიბოსომებს** (ან **პოლისომებს**) უწოდებენ და მათი დანახვა ელექტრონული მიკროსკოპითაა შესაძლებელი (სურათი 17.20). პოლირიბოსომები ნანახია როგორც პროკარიოტულ, ისე ეუკარიოტულ უჯრედებში. ისინი უჯრედს საშუალებას აძლევენ, ძალიან სწრაფად დაასინთეზოს პოლიპეპტიდის მრავალი ასლი.

ფუნქციონალური ცილის წარმოქმნის დასრულება და მიზანმიმართული გადატანა

ტრანსლაციის პროცესი ხშირად არ არის საკმარისი ფუნქციონალური ცილის შესაქმნელად. ამ ნაწილში, თქვენ გაეცნობით მოდიფიკაციებს, რომელთაც პოლიპეპტიდური ჯაჭვები განიცდიან ტრანსლაციის პროცესის შემდეგ და

(ა) *მრნმ-ის მოლეკულა, ჩვეულებრივ, ერთდროულად ტრანსლირდება რამოდენიმე რიბოსომის მიერ, რომელთა კლასტერებსაც პოლირიბოსომებს უწოდებენ.*

(ბ) *ამ მიკროფოტოზე ჩანს დიდი პოლირიბოსომა პროკარიოტულ უჯრედში (TEM- ტრანსმისიული ელექტრონული მიკროსკოპი).*



▲ *სურათი 17.21* ***ცილების ებ-ისკენ მიზანმიმართული გადატანის სასიგნალო მექანიზმი.*** *პოლიპეპტიდი, რომელიც გამიზნულია ენდომემბრანული სისტემის ან უჯრედიდან სეკრეციისათვის, იწყება სასიგნალო პეპტიდით, ამინომჟავების რიგით, რომელიც მიმართავს მას ებ-ისაკენ. ეს სურათი გვიჩვენებს სეკრეტორული ცილის სინთეზს და მის იმავდროულ იმპორტს ებ-ში. ებ-სა და შემდეგ გოლჯის აპარატში, ცილა განიცდის შემდგომ პროცესინგს. საბოლოოდ, სატრანსპორტო ვეზიკულა გადაიტანს მას პლაზმურ მემბრანასთან, უჯრედიდან გამოსაყოფად (იხ. სურათი 7.10).*

ასევე ზოგიერთ იმ მექანიზმს, რომელთა საშუალებით ხდება დასრულებული ცილების მიზანმიმართული გადატანა უჯრედის სპეციფიკური უბნების, საიტებისაკენ.

ცილის დახვევა და პოსტ-ტრანსლაციური მოდიფიკაციები

სინთეზის პროცესში, პოლიპეპტიდური ჯაჭვი სპონტანურად იწყებს დახვევასა და დაკეცვას და წარმოიქმნება სპეციფიკური კონფორმაციის ფუნქციონალური მოლეკულა: სამ-განზომილებიანი მოლეკულა მეორადი და მესამეული სტრუქტურით (იხ. სურათი 5.20). გენი განსაზღვრავს პირველად სტრუქტურას, ხოლო პირველადი სტრუქტურა, თავის მხრივ, განსაზღვრავს კონფორმაციას. ხშირ შემთხვევაში, ჩაპერონული ცილა (ჩაპერონინი) ეხმარება პოლიპეპტიდს სწორად დახვევაში (იხ. სურათი 5.23).

სანამ ცილა თავისი განსაკუთრებული სამუშაოს შესრულებას შეძლებს უჯრედში, შესაძლოა, საჭირო იყოს დამატებითი საფეხურები — *პოსტ-ტრანსლაციური მოდიფიკაციები.* გარკვეული ამინომჟავები განიცდიან ქიმიურ მოდიფიკაციებს შაქრების, ლიპიდების, ფოსფატის ჯგუფებისა ან სხვა დანამატების მიერთებით. ფერმენტებმა შესაძლოა, ერთი ან მეტი ამინომჟავა მოაშორონ პოლიპეპტიდური ჯაჭვის ამინობოლოს. ზოგ შემთხვევაში, ერთი პოლიპეპტიდური ჯაჭვი, შესაძლოა, ფერმენტულად ორ ან მეტ ნაწილად გაიხლიჩოს. მაგალითად, ცილა ინსულინი თავდაპირველად ერთი პოლიპეპტიდური ჯაჭვის სახით სინთეზდება, მაგრამ აქტიური მხოლოდ მას შემდეგ ხდება, რაც ფერმენტი ჯაჭვის ცენტრალურ ნაწილს ამოჭრის და ცილა ორი, ერთმანეთთან დისულფიდური ხიდაკებით დაკავშირებული პოლიპეპტიდური ჯაჭვებისაგან შედგენილი რჩება. სხვა შემთხვევებში, დამოუკიდებლად დასინთეზებული ორი ან მეტი პოლიპეპტიდები, შესაძლოა, შეერთდეს და მეოთხეული სტრუქტურის მქონე ცილის სუბერთეულებად იქცეს.

პოლიპეპტიდების მიზანმიმართული გადატანა სპეციფიკური ადგილებისაკენ

ცილის სინთეზში აქტიური ეუკარიოტული უჯრედების ელექტრონულ მიკრიფოტოგრაფიებზე ჩანს რიბოსომების (და პოლირიბოსომების) ორი პოპულაცია: თავისუფალი და დაკავშირებული (ბმული) (იხ. სურათი 6.11). თავისუფალი რიბოსომები ციტოზოლშია გაბნეული და უმეტესად ასინთეზებენ ცილებს, რომლებიც იხსნება ციტოზოლში და აქვე ფუნქციონირებს. ამის საპირისპიროდ, ბმული რიბოსომები დაკავშირებული არიან ენდოპლაზმური ბადის (ებ) ციტოზოლურ მხარესთან ან ბირთვის გარსთან. დაკავშირებული რიბოსომები ასინთეზებენ ენდომემბრანული სისტემის (ბირთვის გარსი, ებ, გოლჯის აპარატი, ლიზოსომები, ვაკუოლები და პლაზმური მემბრანა) ცილებს და ასევე ცილებს, რომლებიც უნდა გამოიყოს უჯრედიდან, როგორიცაა ინსულინი. თავისთავად, რიბოსომები იდენტურია და შეუძლიათ სტატუსის შეცვლა თავისუფლიდან ბმულისაკენ.

რა განსაზღვრავს, ნებისმიერ კონკრეტულ დროს რიბო-

სომა თავისუფალი იქნება ციტოზოლში, თუ ხორკლიან Еბსთან იქნება ბმული? პოლიპეპტიდის სინთეზი ყოველთვის ციტოზოლში იწყება, სადაც თავისუფალი რიბოსომა მრნმ-ის მოლეკულის ტრანსლაციას იწყებს. პროცესი აქვეც დასრულდება, თუ მზარდი პოლიპეპტიდი თავად არ უკარნახებს რიბოსომას, დაუკავშირდეს Еბ-ს. ენდომემბრანული სისტემის ან სეკრეციისათვის გამიზნული ცილების პოლიპეპტიდები მონიშნულია **სასიგნალი პეპტიდით**, რომელიც მიმართავს ცილას Еბ-საკენ (სურათი 17.21). სასიგნალო პეპტიდი, დაახლოებით 20 ამინომჟავასაგან შედგენილი თანამიმდევრობა, განლაგებულია პოლიპეპტიდის წამყვან (ამინო) ბოლოში, ან მის სიახლოვეს, და რიბოსომიდან მის გამოსვლისთანავე ამოიცნობა ცილა-რნმ-ული კომპლექსის, სახელწოდებით — **სიგნალის ამომცნობი ნაწილაკის (სან**-ინგლ. **SRP)**, მიერ. ეს ნაწილაკი მოქმედებს, როგორც ადაპტორი, რომელსაც მიაქვს რიბოსომა Еბ-ის მემბრანაში ჩაშენებულ რეცეპტორულ ცილასთან. ეს რეცეპტორი წარმოადგენს მულტიცილოვანი ტრანსლოკაციური კომპლექსის ნაწილს. პოლიპეპტიდის სინთეზი აქ გრძელდება და მზარდი პოლიპეპტიდი ცილოვანი ფორის საშუალებით გაივლის მემბრანას და აღწევს Еბ-ის ღრუში (ლუმენში). სასიგნალო პეპტიდი, ჩვეულებრივ, ფერმენტულად მოშორდება პოლიპეპტიდს. დასრულებული პოლიპეპტიდის დანარჩენი ნაწილი, თუკი ის სეკრეტორული ცილა უნდა იყოს, გამოთავისუფლდება Еბ-ის ღრუში არსებულ ხსნარში (როგორც სურათ 17.21-ზე); და პირიქით, თუკი პოლიპეპტიდი მემბრანული ცილა უნდა იყოს, ის რჩება Еბ-ის მემბრანაში ნაწილობრივ ჩაშენებული.

სხვა ტიპის სასიგნალო პეპტიდები გამოიყენება პოლიპეპტიდების მიზანმიმართულად გადასატანად მიტოქონდრიების, ქლოროპლასტების, ბირთვის შიგთავსისა და სხვა ორგანელებისაკენ, რომლებიც არ ეკუთვნიან ენდომემბრანულ სისტემას. ამ შემთხვევებში, მნიშვნელოვანი განსხვავება ის არის, რომ ტრანსლაცია ციტოზოლშივე მთავრდება და პოლიპეპტიდი შემდგომ იმპორტირდება ორგანელაში. ტრანსლოკაციის მექანიზმები ასევე ვარირებს, მაგრამ ყველა აქამდე შესწავლილ შემთხვევაში, „საფოსტო ინდექსს“, რომელიც მიმართავს ცილებს სეკრეციისა თუ უჯრედული დისლოკაციისაკენ, რაიმე ტიპის სასიგნალო პეპტიდი წარმოადგენს. პროკარიოტები ასევე იყენებენ სასიგნალო თანამიმდევრობებს ცილების მიზანმიმართულად გადასატანად სეკრეციისათვის.

კონცეფცია ცვლა 17.4

1. რომელი ორი პროცესი წარმოადგენს გარანტს, რომ მზარდ პოლიპეპტიდურ ჯაჭვს დაემატება სწორი (საჭირო) ამინომჟავა?
2. აღწერეთ, რა სარგებლობა შეიძლება მოუტანოს უჯრედს პოლირიბოსომების წარმოქმნამ?
3. აღწერეთ, როგორ ტრანსპორტირდება ენდომემბრანულ სისტემაში სასეკრეციო პოლიპეპტიდი?

კონცეფცია 17.5

რნმ მრავალ როლს ასრულებს უჯრედში: მიმოხილვა

როგორც ჩვენ უკვე ვნახეთ, ცილის სინთეზის (და Еბისაკენ მიზანმიმართული გადატანის) უჯრედულ მანქანაში დომინირებდნენ სხვადასხვა ტიპის რნმ-ები. მრნმ-ის გარდა, აქ შედის ტრნმ, რრნმ და, ეუკარიოტებში, მბრნმ და სან რნმ (ცხრილი 17.1). რნმ-ის კიდევ ერთი ტიპი — *მცირე ბირთვაკული* **რნმ** *(მბკ***რნმ,** ინგლ. snoRNA) ხელს უწყობს პრერრნმ ტრანსკრიპტების პროცესინგს ბირთვაკში. ეს პროცესი აუცილებელია რიბოსომის წარმოქმნისათვის. რნმ-ის ამ მცირე მოლეკულებს მრავალფეროვანი ფუნქციები აქვთ: სტრუქტურულიდან ინფორმაციულამდე და კატალიზურამდე. თანამედროვე კვლევებმა ასევე გამოავლინა მცირე, ერთ ან ორ-ჯაჭვიანი რნმ-ის მოლეკულების არსებობა, რომლებიც მოულოდნელად მნიშვნელოვან როლს ასრულებენ გენების

ცხრილი 17.1 რნმ-ის წარმომადგენლები უჯარიოტულ უჯრედში

რნმ-ის წარმომადგენლები	ფუნქციები
მატრიცულ რნმ-ს (მრნმ)	გადააქვს ინფორმაცია დნმ-დან რიბოსომებამდე, რომელიც განსაზღვავს ცილებში ამინომჟავების თანმიმდევრობას.
სატრანსპორტო რნმ-ი (სრნმ)	მოქმედებს როგორც მოლეკულა-ადაპტორი ცილების სინთეზისას; გარდაქმნის მრნმ-ის კოდონებს ამინო მჟავებად.
რიბოსომული რნმ-ი (რრნმ)	ასრულებს რიბოსომებში კატალიზურ (რიბოზიმულ) და სტრუქტურულ როლს.
პირველადი ტრანსკრიპტი	მრნმ-სთვის, სრნმ-სთვის ან რრნმ-სათვის „წინამორბედის“ როლს თამაშობს იქამდე,სანამ არ შეწყვეტს არსებობას შერწყმის ან, პირიქით, დაშლის შედეგად. ზოგი რნმ ინტრონი მოქმედებს როგორც რიბოზიმი, და კატალიზირებს საკუთარ დაშლას.
მცირე ბირთვული რნმ-ი (მბრნმ)	თამაშობს სტრუქტურულ და კატალიზურ როლს სპლაისოზომებში, რომლებიც წარმოადგენენ ცილის და რნმ-ის კომპლექსს, რომელიც თავის მხრივ აერთიანებს პირველად ტრანსკრიპტს.
სან (რნმ)	წარმოადგენს სიგნალის ამომცნობი ნაწილაკის კომპონენტს (სან), ცილის და რნმ-ის კომპლექსი, რომელიც ამოიცნობს სასიგნალო პეპტიდებს პოლიპეპტიდებში, ენდოპლაზმური ბადისათვის.
მცირე ბირთვული რნმ (მცბრნმ)	მონაწილეობას იღებს ბირთვში მიმდინარე პრე-რნმ-ის ტრანსკრიპციაში რიბოსომული სუბერთეულის ფორმირებისას.
მცირე ინტერფერირებული რნმ (მირნმ) და მიკრო-რნმ (მირნმ)	ჩართულია გენის ექსპრესიის რეგულაციაში.

ექსპრესიის რეგულაციაში. ამ ტიპის **რნმ**-ებს უწოდებენ *მცირე ინტერფერენციულ* **რნმ**-*ს (მინ***რნმ**, *ინგლ. სიღ)* და *მიკრო* **რნმ (მირნმ**, *ინგლ. miRNA)* (იხ. თავი 19).

რნმ-ის უნარი, შეასრულოს ამდენი განსხვავებული ფუნქცია, დამყარებულია მის სამ თვისებაზე. პირველი, რნმ-ს შეუძლია წყალბადური ბმებით დაუკავშირდეს სხვა ნუკლეინის მჟავის მოლეკულებს (დნმ-ს ან რნმ-ს). მეორე, მას შეუძლია სპეციფიკური სამ-განზომილებიანი ფორმის მიღება, საკუთარი პოლინუკლეოტიდური ჯაჭვის სხვადასხვა ნაწილებს შორის წყალბადური ბმების წარმოქმნით (როგორც ტრნმ-შია; იხ. სურათი 17.14). მესამე, მას აქვს ფუნქციონალური ჯგუფები, რომელთა საშუალებით ის მოქმედებს კატალიზატორად (რიბოზიმები). ეს სამი თვისება რნმ-ს მულტიფუნქციონალურ ნაერთად აქცევს.

დნმ შეიძლება არის ყველა ცოცხალი უჯრედის გენეტიკური მასალა, მაგრამ რნმ ბევრად უფრო მრავალმხრივი და მოქნილია. მე-18 თავში თქვენ შეიტყობთ, რომ ბევრი ვირუსი გენეტიკურ მასალად რნმ-ს იყენებს, და არა დნმ-ს. უკანასკნელი რამოდენიმე წლის განმავლობაში, მეცნიერებმა გააცნობიერეს რნმ-ის მოლეკულების მიერ განხორციელებული განსხვავებული ფუნქციების დიდი მნიშვნელობა. ჟურნალმა *Science* თავისი 2002 წლის „წლის აღმოჩენის“ ჯილდო მცირე რეგულატორული რნმ-ის მოლეკულების მინრნმ-ისა და მირნმ-ის აღმოჩენას მიუძღვნა.

კონცეფცია ცოდნა 17.5

1. აღწერეთ რნმ-ის ის სამი თვისება, რომლებიც მას უჯრედში სხვადასხვა ფუნქციის შესრულების საშუალებას აძლევენ.

პასუხებისათვის, იხილეთ დანართი **ა**.

კონცეფცია 17.6

გენთა ექსპრესიის შედარება პროკარიოტებსა და ეუკარიოტებს შორის მთავარ განსხვავებებს წარმოაჩენს

მართალია, პროკარიოტები და ეუკარიოტები ფაქტიურად ერთნაირად წარმართავენ ტრანსკრიპციასა და ტრანსლაციას, მაგრამ ჩვენ უკვე აღვნიშნეთ ზოგიერთი განსხვავების არსებობა უჯრედულ მექანიზმებსა და პროცესის გარკვეულ დეტალებში. პროკარიოტული და ეუკარიოტული რნმ პოლიმერაზები განსხვავებულია. ეუკარიოტების რნმ პოლიმერაზები დამოკიდებულია ტრანსკრიპციული ფაქტორების ჯგუფზე. ტრანსკრიპციის ტერმინაცია სხვადასხვაგვარია ორი ტიპის უჯრედებში. ასევე, მცირე განსხვავებები არსებობს პროკარიოტულ და ეუკარიოტულ რიბოსომებს შორის. თუმცა, ყველაზე მნიშვნელოვანი განსხვავებები გამომდინარეობს ეუკარიოტული უჯრედების კომპარტმენტული ორგანიზაციდან. ერთოთახიანი სახელოსნოს მსგავსად, პროკარიოტული უჯრედი კარგად აწყობილ მუშაობას განაპირობებს. ბირთვის არარსებობის გამო, მას ერთდროულად შეუძლია ერთი გენის ტრანსკრიბირება და ტრანსლირებაც (**სურათი 17.22**), ხოლო ახლად მიღებულ ცილას სწრაფად შეუძლია დიფუნდირდეს მისი ფუნქციონირების ადგილთან. ამის საპირისპიროდ, ეუკარიოტული უჯრედის ბირთვის გარსი გამოყოფს ტრანსკრიპციას ტრანსლაციისაგან და იძლევა კომპარტმენტს რნმ-ის ფართო პროცესინგის ჩასატარებლად. პროცესინგის სტადია წარმოქმნის დამატებით საფეხურებს, რომელთა რეგულირება ხელს უწყობს ეუკარიოტული უჯრედის მიერ გამომუშავებული აქტივობების კოორდინაციას (იხ. თავი 19). და ბოლოს, ეუკარიოტულ უჯრედებს რთული მექანიზმები აქვთ ცილების მიზანმიმართული გადატანისათვის შესაბამისი უჯრედული კომპარტმენტებისაკენ (ორგანელებისაკენ).

საიდან იღებენ პროკარიოტები და ეუკარიოტები გენებს, რომლებიც კოდირებენ მათ მიერ სინთეზირებულ, უზარმაზარი რაოდენობის სხვადასხვა ცილებს? უკანასკნელი რამოდენიმე მილიარდი წლის განმავლობაში, ახალი გენების პირდაპირი წყარო იყო უკვე არსებული გენების მუტაციები, რაც წიგნის შემდგომი მონაკვეთის თემას წარმოადგენს.

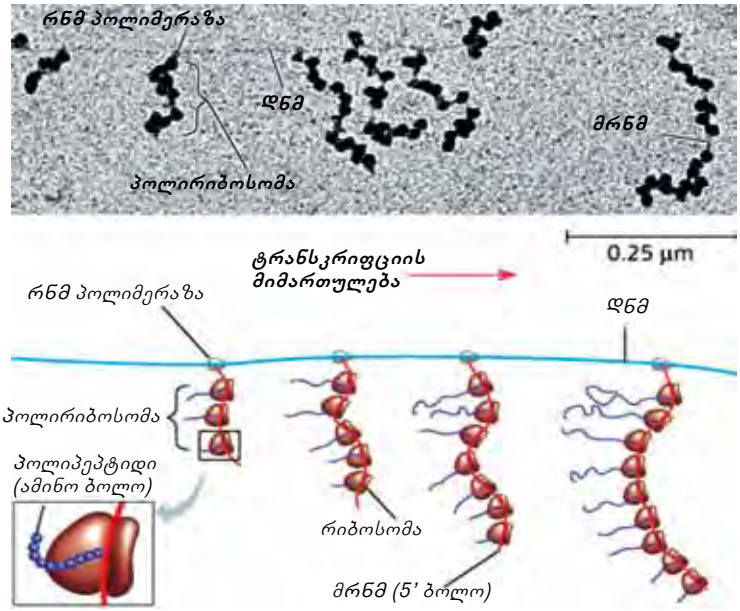
კონცეფცია ცოდნა 17.6

1. სურათ 17.22-ზე დანომრეთ რნმ პოლიმერაზები მათ მიერ ტრანსკრიპციის ინიციაციის რიგითობის მიხედვით. შემდეგ, დანომრეთ თითოეული მრნმ-ის რიბოსომები, მათ მიერ განხორციელებული ტრანსლაციის ინიციაციის რიგის მიხედვით.
2. შეიძლება თუ არა სურათ 17.22-ზე ნაჩვენები სურათის აღმოჩენა ეუკარიოტულ უჯრედში? დაასაბუთეთ პასუხი.

კონცეფცია 17.7

ჩარჩილოვანმა მუტაციებმა, შესაძლოა, ცილის სტრუქტურასა და ფუნქციებზე იმოქმედონ

მუტაციები უჯრედის (ან ვირუსის) გენეტიკურ მასალაში წარმოქმნილი ცვლილებებია. სურათ 15.14-ზე ჩვენ განვიხი-



▲ *სურათი 17.22* ***ტრანსკრიპციისა და ტრანსლაციის შეწყვილება ბაქტერიაში.*** *პროკარიოტულ უჯრედებში, მრნმ-ის ტრანსლაცია შეიძლება დაიწყოს, როგორც კი მრნმ-ის მოლეკულის წამყვანი (5') ბოლო მოშორდება დნმ-ის ყალიბს. მიკროფოტო (TEM–ტრანსმისიული ელექტრონული მიკროსკოპი) გვიჩვენებს E.coli-ს დნმ-ის ჯაჭვს, რომელიც ტრანსკრიბირდება რნმ პოლიმერაზას მოლეკულების მიერ. თითოეულ რნმ პოლიმერაზას მოლეკულასთან მიმაგრებულია მრნმ-ის მზარდი ჯაჭვი, რომელიც უკვე განიცდის ტრანსლაციას რიბოსომების მიერ. ახლად დასინთეზებული პოლიპეპტიდები მიკროფოტოზე არ ჩანს, მაგრამ ნაჩვენებია დიაგრამაზე.*

ლეთ დიდი მასშტაბის მუტაციები, ქრომოსომული გადანაწილებანი, რომლებიც დნმ-ის გრძელ სეგმენტებზე მოქმედებს. ახლა განვიხილავთ **წერტილოვან მუტაციებს**, გენის მხოლოდ ერთ წყვილ ფუძეში მომხდარ ქიმიურ ცვლილებებს.

თუ წერტილოვანი მუტაციას ადგილი აქვს გამეტაში, ან უჯრედში, რომლისგანაც გამეტა წარმოიქმნება, ის შეიძლება, შთამომავალს და მომდევნო თაობებსაც გადაეცეს. თუ მუტაციას არასასურველი ეფექტი აქვს ორგანიზმის ფენოტიპზე, მუტანტის მდგომარეობას აღწერენ, როგორც გენეტიკურ დარღვევას ან მემკვიდრულ დაავადებას. მაგალითად, ნამგლისებური უჯრედის დაავადების გენეტიკურ საფუძველს წარმოადგენს ჰემოგლობინის ერთ-ერთი პოლიპეპტიდის მაკოდირებელ გენში ერთი წყვილი ფუძის მუტაცია. დნმ-ის საყალიბო ჯაჭვში ერთი ნუკლეოტიდის ცვლილება იწვევს დეფექტური ცილის წარმოქმნას (სურათი 17.23 და იხ. სურათი 5.21). იმ ინდივიდებში, რომლებიც ჰომოზიგოტური არიან მუტანტური ალელისადმი, სახეცვლილი ჰემოგლობინის შედეგად წარმოქმნილი ნამგლისებური სისხლის წითელი უჯრედები განაპირობებენ ნამგლისებური უჯრედის დაავადებასთან ასოცირებულ მრავალ სიმპტომს (იხ. თავი 14). ვნახოთ, როგორ ტრანსლირდება სხვადასხვა ტიპის წერტილოვანი მუტაცია სახეცვლილ ცილებში.

წერტილოვანი მუტაციების ტიპები

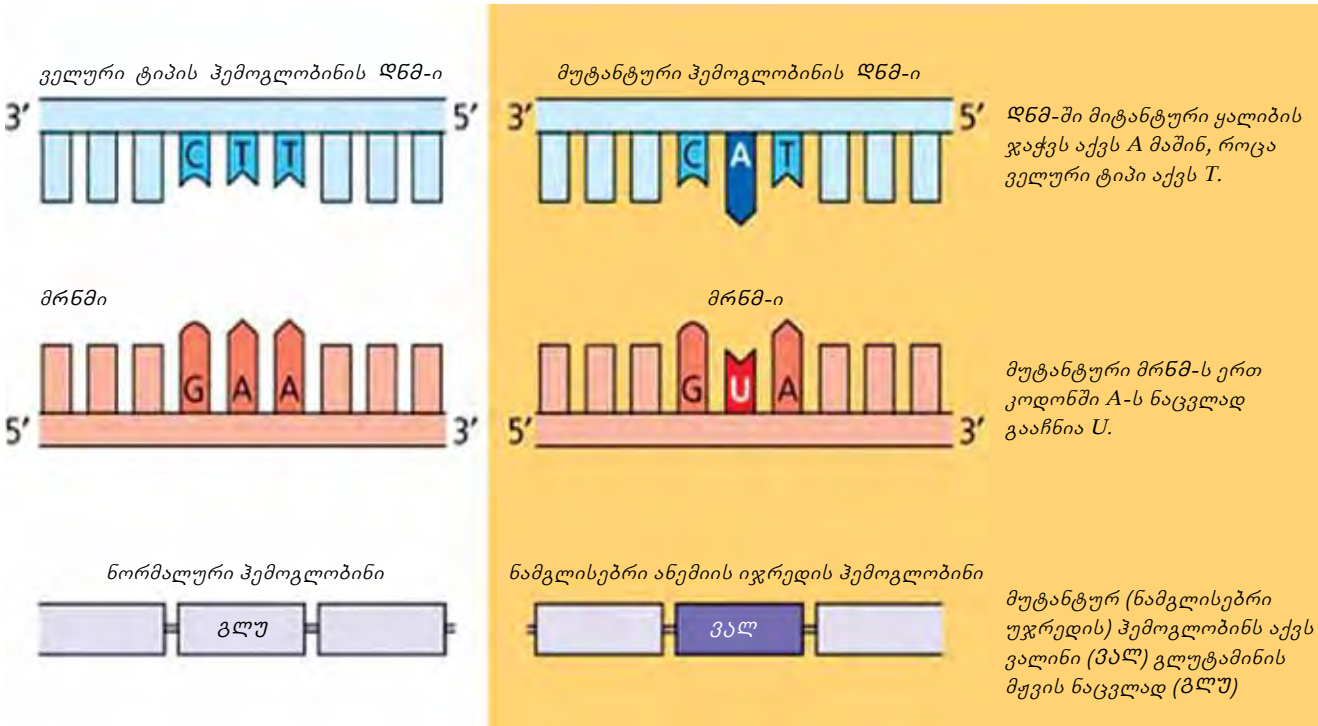
გენის შიგნით წარმოქმნილი წერტილოვანი მუტაციები შეიძლება დაიყოს ორ ძირითად კატეგორიად: წყვილი ფუძის ჩანაცვლება (სუბსტიტუცია) და წყვილი ფუძის ჩამატება (ინსერცია) ან დელეცია (ამოღება). როდესაც წაიკითხავთ როგორ მოქმედებენ ეს მუტაციები ცილებზე, გაეცანით სურათებს 17.24 და 17.25.

ჩანაცვლებები

წყვილი ფუძის ჩანაცვლება არის ერთი ნუკლეოტიდისა და მისი პარტნიორის შეცვლა ნუკლეტიდთა სხვა წყვილით. ზოგიერთ ჩანაცვლებას *მდუმარე მუტაციები* ეწოდებათ, რადგან გენეტიკური კოდის გადაგვარების გამო, ისინი ვერ ახდენენ ეფექტს კოდირებულ ცილაზე. სხვა სიტყვებით, წყვილი ფუძის ცვლილებამ შეიძლება შეცვალოს ერთი კოდონი მეორით, რომელიც ასევე ტრანსლირდება იმავე ამინომჟავაში. მაგალითად, თუ საყალიბო ჯაჭვზე 3'-ცცგ-5'-მა განიცადა მუტაცია და წარმოიქმნა 3'-ცცა-5', მრნმ კოდონი, რომელიც მანამდე იყო გგც, ახლა გახდება გგუ და ცილაში შესაბამის ადგილზე მაინც გლიცინი ჩაერთვება (იხ. სურათი 17.5). სხვა ჩანაცვლებებმა, შესაძლოა, გამოიწვიონ ამინომჟავის შეცვლა, მაგრამ მაინც მცირე ეფექტი მოახდინონ ცილაზე. ახალ ამინომჟავას, შესაძლოა, შეცვლილი ამინომჟავის მსგავსი თვისებები ჰქონდეს, ან ცილის იმ უბანში იყოს, სადაც ამინომჟავათა ზუსტი თანამიმდევრობა არ არის მნიშვნელოვანი ცილის ფუნქციისათვის.

თუმცა, წყვილი ფუძის ჩანაცვლებებიდან, განსაკუთრებული ყურადღების ღირსი ისინია, რომლებიც გამომჟღავნებად ცვლილებებს იწვევენ ცილებში. ცილისათვის კრუციალურ უბანში — მაგალითად, ფერმენტის აქტიურ ცენტრში — ერთი ამინომჟავას შეცვლაც კი მნიშვნელოვნად იმოქმედებს ცილის აქტივობაზე. ხანდახან, ასეთმა მუტაციამ, შესაძლოა, მიგვიყვანოს გაუმჯობესებულ ცილამდე, ან ახალი უნარი შესძინოს ცილას, მაგრამ, ბევრად უფრო ხშირად ასეთი მუტაციები საზიანოა და მივყავართ ნაკლებად აქტიური ან საერთოდ უსარგებლო ცილისაკენ, რაც უჯრედის ფუნქციონირებას აფერხებს.

ჩანაცვლებითი მუტაციები, ჩვეულებრივ, **მისენს მუტაციებია** (ინგლ. missense – არასწორი მნიშვნელობის), ანუ ამ შემთხვევაში სახეცვლილი კოდონი კვლავ კოდირებს ამინომჟავას და ამრიგად, აქვს მნიშვნელობა, თუმცა შესაძლებელია, ეს არ იყოს *სწორი* მნიშვნელობა. მაგრამ წერტილოვანმა მუტაციამ ასევე შეიძლება ამინომჟავას მაკოდირებელი კოდონი შეცვალოს სტოპ კოდონით. ამას ეწოდება **ნონსენს მუტაცია** (ინგლ. nonsense-დან) და ის იწვევს ტრანსლაციის ტერმინაციას დროზე ადრე. შედეგად ვღებულობთ ნორმალური გენის მიერ კოდირებულ პოლიპეპტიდზე მოკლე პოლიპეპტიდს (იხ. სურათი 17.24). თითქმის ყველა ნონსენს მუტაციას არაფუნქციონალურ ცილამდე მივყავართ.



▲ *სურათი 17.23* ***ნამგლისებური უჯრედის დაავადების მოლეკულური საფუძველი: წერტილოვანი მუტაცია.*** *ალელი, რომელიც იწვევს ნამგლისებური უჯრედის დაავადებას, ველური ტიპის (ნორმალური) ალელისაგან* Дნმ*-ის ერთი წყვილი ფუძით განსხვავდება.*

ჩამატებები და დელეციები

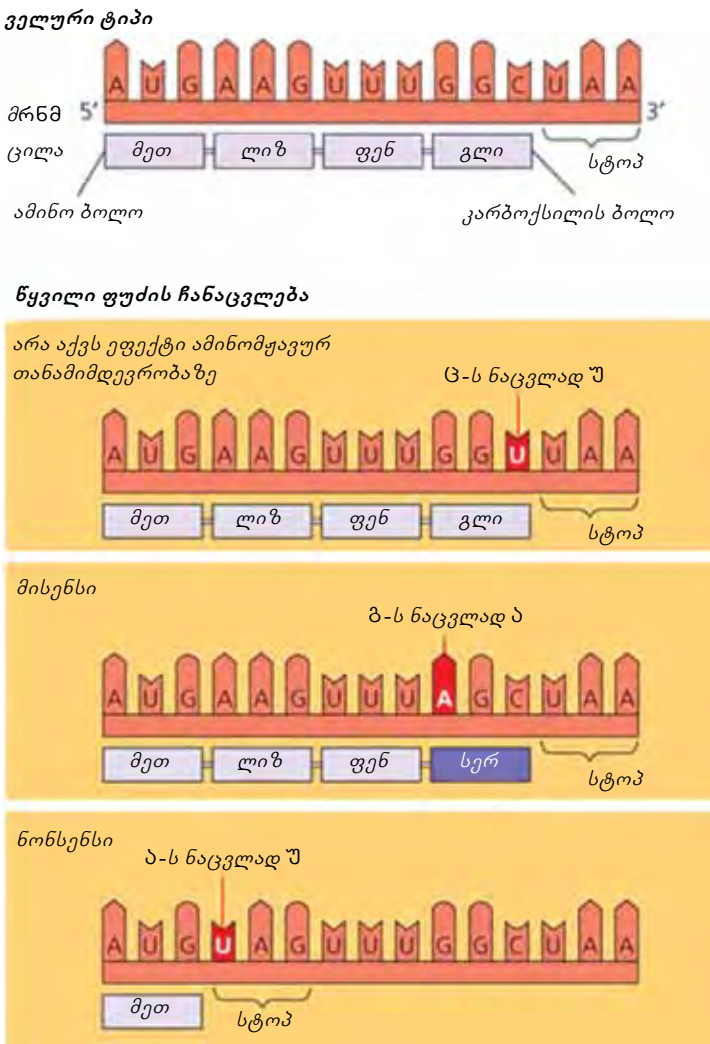
ჩამატებები და **დელეციები** არის გენში წყვილი ნუკლეოტიდების დამატება ან მოკლება. ამ მუტაციებს დამღუპველი ეფექტი უფრო ხშირადა აქვთ მისაღებ ცილაზე, ვიდრე ჩანაცვლებებს. რადგანაც მრნმ ტრანსლაციის პროცესში იკითხება ნუკლეოტიდთა ტრიპლეტების სერიების სახით, ნუკლეოტიდების ჩართვამ ან ამოვარდნამ, შესაძლოა, შეცვალოს გენეტიკური მესიჯის წაკითხვის ჩარჩო (ტრიპლეტთა დაჯგუფებები). ასეთი მუტაცია, რომელსაც **წანაცვლებული ჩარჩოს მუტაცია** ეწოდება, ყველა იმ შემთხვევაში მოხდება, როდესაც დამატებული ან მოკლებული ნუკლეოტიდების რიცხვი სამის ნამრავლი არ იქნება (იხ. სურათი 17.25). დელეციისა თუ ჩამატებიდან დაღმავალი მიმართულებით მყოფი ყველა ნუკლეოტიდი არასწორად დაჯგუფდება კოდონებად და შედეგად მივიღებთ უზარმაზარ მისენსს, რომელიც ადრე თუ გვიან ნონსენსითა და, შესაბამისად, ადრეული ტერმინაციით დასრულდება. თუკი წანაცვლებული ჩარჩო ძალიან ახლოს არ არის გენის ბოლოსთან, ის გამოიწვევს ცილის წარმოქმნას, რომელიც, ფაქტიურად, აუცილებლად არაფუნქციონალური იქნება.

მუტაგენები

მუტაციები სხვადასხვა გზით შეიძლება წარმოიქმნას. შეცდომებმა Дნმ-ის რეპლიკაციის, რეპარაციის ან რეკომბინაციის განმავლობაში, შესაძლოა, მიგვიყვანოს წყვილი ფუძის ჩანაცვლებების, ჩამატებების ან დელეციების წარმოქმნამდე, ისევე როგორც Дნმ-ის უფრო გრძელ მონაკვეთებზე მოქმედ მუტაციებამდე. ასეთი შეცდომებით გამოწვეულ მუტაციებს *სპონტანური მუტაციები* ეწოდება. რთულია ასეთი მუტაციების წარმოქმნის სიხშირის გარკვევა. უხეში გამოთვლებით, .ცოლი-სა და ეუკარიოტებისათვის მუტაციების სიხშირე Дნმ-ის რეპლიკაციის დროს ერთნაირია: დაახლოებით 1 ნუკლეოტიდი ყოველ 1010 -დან იცვლება და გადაეცემა უჯრედების შემდგომ თაობას.

მთელი რიგი ფიზიკური და ქიმიური აგენტები, რომელთაც **მუტაგენები** ეწოდება, ურთიერთქმედებენ Дნმ-თან და იწვევენ მუტაციებს. 1920-იან წლებში, ჰერმან მიულერმა აღმოაჩინა, რომ რენტგენის სხივები გენეტიკურ ცვლილებებს იწვევდნენ დროზოფილაში. რენტგენის სხივებით, მას შეეძლო მიეღო *Drosophila*-ს ისეთი მუტანტები, რომელთაც თავის გენეტიკურ კვლევებში იყენებდა. მაგრამ მან ასევე შენიშნა თავისი აღმოჩენის საგანგაშო ქვეტექსტი: რენტგენის სხივები და მაღალი ენერგიის რადიაციის სხვა ფორმები სახიფათოა ადამიანის გენეტიკური მასალისთვისაც ისევე, როგორც ლაბორატორიული ორგანიზმებისათვის. მუტაგენურ რადიაციას, ფიზიკურ მუტაგენებს, მიეკუთვნება ულტრაიისფერი (უი) სინათლეც, რომელმაც შეიძლება გამოიწვიოს დამაზიანებელი თიმინური დიმერები Дნმ-ში (იხ. სურათი 16.17).

ქიმიური მუტაგენები რამდენიმე კატეგორიისაა. ფუძე-



◀ *სურათი 17.24* **წყვილი ფუძის ჩანაცვლება.** *მუტაციები წარმოადგენენ ცვლილებებს დნმ-ში, მაგრამ აქ ისინი წარმოდგენილი არიან იმ სახით, როგორც აისახებიან მრნმ-სა და მის ცილოვან პროდუქტში. წყვილი ფუძის ჩანაცვლებამ შეიძლება გამოიწვიოს მდუმარე, მისენს და ნონსენს მუტაციები.*

თა ანალოგები წარმოადგენენ ქიმიურ ნაერთებს, რომლებიც დნმ-ის ნორმალური ფუძეების მსგავსია, მაგრამ არასწორად წყვილდებიან დნმ-ის რეპლიკაციის დროს. ზოგიერთი სხვა ქიმიური მუტაგენი ხელს უშლის დნმ-ის სწორად რეპლიცირებას იმით, რომ თავად ჩაერთვებიან დნმ-ში და არღვევენ ორმაგ სპირალს. კიდევ სხვა ტიპის მუტაგენები ქიმიურ ცვლილებებს იწვევენ ფუძეებში და ამის შედეგად, ცვლიან მათი შეწყვილების თვისებებს.

მკვლევარებმა სხვადასხვა მეთოდი შეიმუშავეს ამა თუ იმ ქიმიური ნაერთის მუტაგენური აქტივობის დასადგენად. ამ ტესტებს უმთავრესად იყენებენ ქიმიური ნივთიერებების გამოსავლენად, რომელთაც, შესაძლოა, გამოიწვიონ კიბო. ეს მიდგომა შეიძლება სასარგებლო იყოს, რადგანაც კანცეროგენების (სიმსივნის გამომწვევი ქიმიური ნაერთების) უმეტესობა მუტაგენურია და, პირიქით, მუტაგენების უმეტესობა კანცეროგენულია.

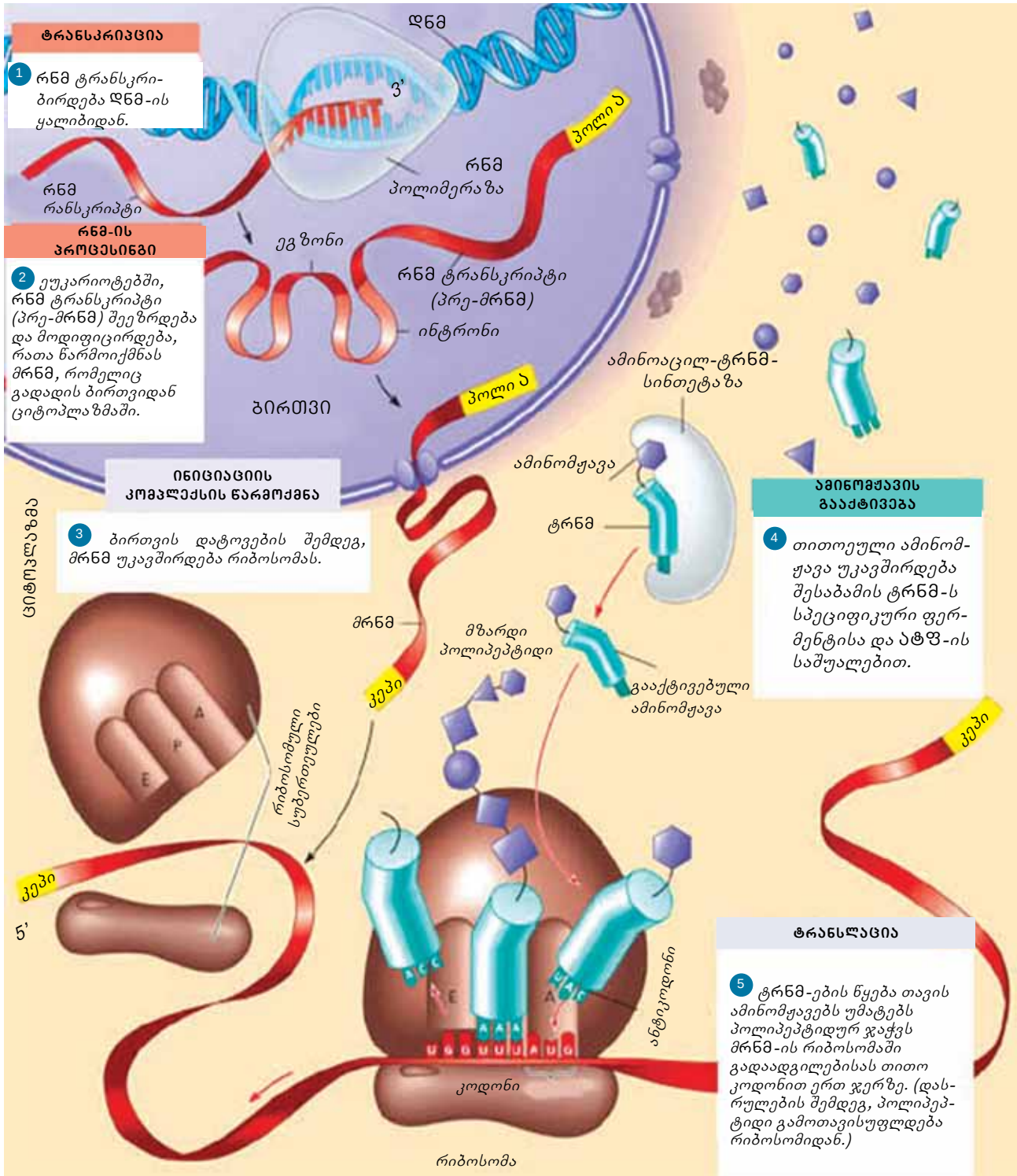
კონცეფცია ცოცხი 17.7

1. რა ხდება, როდესაც გენის მაკოდირებელ თანამიმდევრობას შუა პოზიციაში ერთი წყვილი ნუკლეოტიდი აკლდება?
2. გენის საყალიბო ჯაჭვი შეიცავს თანამიმდევრობა 3'-თაცთთგთცცგათათც-5' —ს. დახატეთ დნმ-ის ორივე ჯაჭვი და შედეგად მიღებული მრნმ, მონიშნეთ ყველა 5' და 3' ბოლოები. განსაზღვრეთ ამინომჟავათა თანამიმდევრობა. შემდეგ, გაიმეორეთ ყოველივე განხორციელებული მუტაციის შედეგად შეცვლილი დნმ-ის საყალიბო თანამიმდევრობაზე 3'-თაცთთგთცცაათათც-5'. რა ეფექტი ექნება ამ მუტაციას ამინომჟავათა თანამიმდევრობაზე?

რა არის გენი? საკითხთან მიმართება

გენის ჩვენეული განსაზღვრება იხვეწებოდა წიგნის რამოდენიმე თავის მსვლელობაში, ისევე, როგორც ხდებოდა გენეტიკის ისტორიის განმავლობაში. ჩვენ დავიწყეთ მენდელის კონცეფციით გენზე, როგორც მემკვიდრეობის დისკრეტულ ერთეულზე, რომელიც მოქმედებს ფენოტიპურ მახასიათებლებზე (თავი 14). ჩვენ ვნახეთ, რომ მორგანმა და მისმა კოლეგებმა ასეთი გენები მიაკუთვნეს სპეციფიკურ ლოკუსებს ქრომოსომებზე (თავი 15). შემდეგ, ჩვენ განვიხილეთ გენი, როგორც დნმ-ის მოლეკულის სიგძის გასწვრივ განლაგებული სპეციფიკური ნუკლეოტიდური თანამიმდევრობის მქონე უბანი (თავი 16). დაბოლოს, ამ თავში, ჩვენ წარმოგიდგინეთ გენის ფუნქციონალური განსაზღვრა, როგორც დნმ-ის თანამიმდევრობისა, რომელიც კოდირებს სპეციფიკურ პოლიპეპტიდურ ჯაჭვს. ყველა ეს განსაზღვრა გამოსადეგია, იმის მიხედვით, თუ რა კონტექსტში ხდება გენების შესწავლა. (**სურათ 17.26-ზე** შეჯამებულია გზა გენიდან პოლიპეპტიდამდე ეუკარიოტულ უჯრედში.)

თვით ერთი გენი — ერთი პოლიპეპტიდის მოდელი საჭიროებს სრულყოფასა და შერჩევით გამოყენებას. ეუკარიოტული გენების უმრავლესობა შეიცავს არამაკოდირებელ სეგმენტებს (ინტრონებს), ასე რომ ამ გენების დიდ ნაწილებს არა გააჩნიათ შესაბამისი სეგმენტები პოლიპეპტიდებში. მოლეკულური ბიოლოგები გენის საზღვრების შიგნით ასევე ხშირად განიხილავენ პრომოტორებსა და დნმ-ის ზოგიერთ



▲ *სურათი 17.26* ***ეუკარიოტულ უჯრედში ტრანსკრიპციისა და ტრანსლაციის შეჯამება.*** *ეს დიაგრამა გვიჩვენებს გზას ერთი გენიდან ერთ პოლიპეპტიდამდე. დაიმახსოვრეთ, დნმ-ში თითოეული გენი შეიძლება ტრანსკრიბირდეს მრავალგზის მრავალი რნმ-ის მოლეკულაში და რომ ყოველი მრნმ, ასევე შეიძლება მრავალგზის ტრანსლირდეს პოლიპეპტიდის მრავალი მოლეკულის მისაღებად. (ასევე, გახსოვდეთ, რომ ზოგიერთი გენის საბოლოო პროდუქტი არის არა პოლიპეპტიდი, არამედ რნმ-ის მოლეკულები, მათ შორის ტრნმ და რრნმ.) ზოგადად, ტრანსკრიპციისა და ტრანსლაციის საფეხურები მსგავსია პროკარიოტულ და ეუკარიოტულ უჯრედებში. მთავარი განსხვავებაა, რომ ეუკარიოტულ ბირთვში ადგილი აქვს რნმ-ის პროცესინგს. სხვა მნიშვნელოვანი განსხვავებები ნანახია ტრანსკრიპციისა და ტრანსლაციის ინიციაციის სტადიებსა და ტრანსკრიპციის ტერმინაციაში.*

სხვა რეგულატორულ უბნებს. ДНმ-ის ეს თანამიმდევრობები არ ტრანსკრიბირდება, მაგრამ ისინი შეიძლება მიჩნეულ იქნას ფუნქციონალური გენის ნაწილად, რადგან მათი არსებობა აუცილებელია ტრანსკრიპციის მოსახდენად. გენის მოლეკულური განსაზღვრა ასევე უნდა მოიცავდეს ДНმ-ს, რომელიც ტრანსკრიბირდება რრნმ-ში, ტრნმ-სა და იმ სხვა რნმ-ებში, რომელთა ტრანსლაცია არ ხორციელდება. ამ გენებს არა აქვთ პოლიპეპტიდური პროდუქტები. ამრიგად, ჩვენ მივედით შემდეგ განსაზღვრებამდე: *გენი არის* **ДНმ***-ის უბანი, რომლის საბოლოო პროდუქტს წარმოადგენს ან პოლიპეპტიდი, ან* **რნმ***-ის მოლეკულა.*

თუმცა, გენების უმრავლესობისათვის კვლავ გამოსადეგია ერთი გენი — ერთი პოლიპეპტიდის იდეა. ამ თავში, თქვენ შეისწავლეთ როგორ ექსპრესირდება ტიპიური გენი მოლეკულური თვალსაზრისით — ტრანსკრიპციით რნმ-ში და შემდგომ ტრანსლაციით პოლიპეპტიდში, რომელიც წარმოქმნის სპეციფიკური სტრუქტურისა და ფუნქციების მქონე ცილას. ცილები, თავის მხრივ, განაპირობებენ ორგანიზმის გამოხატულ ფენოტიპს.

გენები რეგულირდება. ეუკარიოტებში გენის ექსპრესიის რეგულაციას ჩვენ გავეცნობით თავებში 19 და 21. შემდეგ თავში კი, ჩვენ დავიწყებთ გენის რეგულაციის განხილვას უფრო მარტივი მოლეკულური ბიოლოგიის მქონე ბაქტერიებისა და ვირუსების მაგალითზე.

მე-17 თავის შემოწმება

ძირითადი კონცეფციების შემოწმება

კონცეფცია 17.1

გენები განსაზღვრავენ ცილებს ტრანსკრიპციისა და ტრანსლაციის საშუალებით

- **მეტაბოლური დეფექტების კვლევიდან მიღებული მტკიცებულება.** ДНმ აკონტროლებს მეტაბოლიზმს, კარნახობს რა უჯრედებს სპეციფიკური ფერმენტებისა და ცილების წარმოქმნას. ბიდლისა და ტატუმის ექსპერიმენტებმა *Neurospora*-ს მუტანტურ ხაზებზე დაადასტურეს ერთი გენი — ერთი ფერმენტის ჰიპოთეზა. გენები კოდირებენ პოლიპეპტიდურ ჯაჭვებს ან რნმ-ის მოლეკულებს.
- **ტრანსკრიპციისა და ტრანსლაციის ძირითადი პრინციპები.** ტრანსკრიპცია არის ნუკლეოტიდიდან ნუკლეოტიდზე ინფორმაციის გადაცემა ДНმ-დან რნმ-ზე, ხოლო ტრანსლაცია არის რნმ-ის ნუკლეოტიდური თანამიმდევრობიდან ინფორმაციის გადაცემა ამინომჟავურ თანამიმდევრობაზე პოლიპეპტიდში.
- **გენეტიკური კოდი ტრანსკრიპციის მოლეკულური კომპონენტები.** გენეტიკური ინფორმაცია კოდირებულია ფუძეთა ტრიპლეტების, ანუ კოდონების, ერთმანეთის არაგადამფარავი თანამიმდევრობის სახით. მესენჯერული რნმ-ის (მრნმ-ის) კოდონი ტრანსლირდება ან ამინომჟავაში (61 კოდონი) ან წარმოადგენს ტრანსლაციის სტოპ სიგნალს (3 კოდონი). განსაზღვრული პოლიპეპტიდის მისაღებად საჭიროა კოდონების წაკითხვა სწორი წაკითხვის ჩარჩოში.

კონცეფცია 17.2

ტრანსკრიპცია არის რნმ-ის სინთეზი, რომელსაც ДНმ წარმართავს: დეტალურად

- **ტრანსკრიპციის მოლეკულური კომპონენტები.** რნმ-ის სინთეზი კატალიზდება რნმ პოლიმერაზას მიერ. ის მიყვება ფუძეთა შეწყვილების იგივე წესებს, როგორც ДНმ-ის რეპლიკაცია, იმ განსხვავებით, რომ რნმ-ში ურაცილი ცვლის თიმინს.
- **რნმ ტრანსკრიპტის სინთეზი.** ტრანსკრიპციის სამი სტადიაა ინიციაცია, ელონგაცია და ტერმინაცია. პრომოტორები რნმ-ის სინთეზის ინიციაციის შესახებ სიგნალს იძლევიან. ტრანსკრიპციული ფაქტორები ხელს უწყობს ეუკარიოტულ რნმ პოლიმერაზას პრომოტორის თანამიმდევრობის ამოცნობაში. ტერმინაციის მექანიზმები განსხვავებულია პროკარიოტებსა და ეუკარიოტებში.

კონცეფცია 17.3

ეუკარიოტულ უჯრედებში ტრანსკრიპციის შემდგომ ხდება რნმ-ის მოდიფიცირება

- **მრნმ-ის ბოლოების ცვლილება.** ეუკარიოტული მრნმ-ის მოლეკულები, ბირთვის დატოვებამდე, პროცესინგს განიცდიან, მათი ბოლოების მოდიფიკაციისა და რნმ სპლაისინგის საშუალებით. 5' ბოლოს ემატება მოდიფიცირებული ნუკლეოტიდური „კეპი", ხოლო 3' ბოლოს — პოლი ა-ს კუდი.
- **წყვეტილი გენები და რნმ-ის სპლაისინგი.** ეუკარიოტუ-

ლი გენების უმეტესობაში, ეგზონები გაბნეულია ინტრონებს შორის. რნმ-ის სპლაისინგის დროს, ინტრონები ამოიჭრება, ხოლო ეგზონები ერთდება. რნმ სპლაისინგს ახორციელებს სპლაისოსომები, მაგრამ, ზოგ შემთხვევაში, მხოლოდ რნმ-იც აკატალიზებს სპლაისინგს. კატალიზურ რნმ მოლეკულებს რიბოზიმები ეწოდება. ინტრონების არსებობა რნმ-ის ალტერნატიული სპლაისინგის საშუალებას იძლევა.

კონცეფცია 17.4

ტრანსლაცია არის პოლიპეპტიდის სინთეზი, რომელსაც რნმ წარმართავს: დეტალურად

- **ტრანსლაციის მოლეკულური კომპონენტები.** უჯრედი მრნმ-ის მესიჯს გადათარგმნის ცილაში ტრანსპორტული რნმ-ის დახმარებით. სპეციფიკურ ამინომჟავებთან დაკავშირების შემდეგ, ტრნმ-ის მოლეკულები, თავისი ანტიკოდონების მეშვეობით, განლაგდებიან მრნმ-ის კომპლემენტარულ კოდონებთან. რიბოსომას აქვს დაკავშირების საიტები მრნმ-ისა და ტრნმ-ისათვის და, ამ გზით, ხელს უწყობს მათ შეწყვილებას.
- **პოლიპეპტიდის აშენება.** რიბოსომები ახდენენ ტრანსლაციის სამი სტადიის: ინიციაციის, ელონგაციისა და ტერმინაციის, კოორდინაციას. ამინომჟავებს შორის პეპტიდური ბმის წარმოქმნას აკატალიზებს რრნმ. ერთი მრნმ-ის ტრანსლაცია შეიძლება რამოდენიმე რიბოსომამ მოახდინოს ერთდროულად, წარმოქმნიან რა პოლირიბოსომას.
- **ფუნქციონალური ცილის წარმოქმნის დასრულება და მიზანმიმართული გადატანა.** ტრანსლაციის შემდეგ, ცილები, შესაძლოა, მოდიფიცირდნენ, რაც მათ სამგანზომილებიან კონფიგურაციაზე იმოქმედებს. ყველა ცილის სინთეზის ინიცირებას ახდენს თავისუფალი რიბოსომები ციტოზოლში, მაგრამ ენდომემბრანული სისტემისა ან სეკრეციისათვის გამიზნული ცილები უნდა ტრანსპორტირდნენ ეპ-ში. ასეთ ცილებს აქვთ სასიგნალო პეპტიდები, რომელთაც უკავშირდება სიგნალის ამომცნობი ნაწილაკი (სან) და ტრანსლაციის განმახორციელებელ რიბოსომას საშუალებას აძლევს, დაუკავშირდეს ეპ-ს.

კონცეფცია 17.5

რნმ მრავალ როლს ასრულებს უჯრედში: მიმოხილვა

- რნმ-ს შეუძლია წყალბადური ბმებით დაუკავშირდეს სხვა ნუკლეინის მჟავის მოლეკულებს (დნმ-ს ან რნმ-ს). მან შეიძლება, მიიღოს სამგანზომილებიანი ფორმა. და მას აქვს ფუნქციონალური ჯგუფები, რომელთა საშუალებით შეუძლია იმოქმედოს, როგორც კატალიზატორმა, რიბოზიმმა.

კონცეფცია 17.6

გენთა ექსპრესიის შედარება პროკარიოტებსა და ეუკარიოტებს შორის მთავარ განსხვავებებს წარმოაჩენს

- რადგანაც პროკარიოტულ უჯრედს არა აქვს ბირთვის გარსი, ტრანსლაცია ტრანსკრიპციის მიმდინარეობის პროცესშივე შეიძლება დაიწყოს. ეუკარიოტულ უჯრედში, ბირთვის გარსი აცალკევებს ტრანსკრიპციას ტრანსლაციისაგან და ბირთვში ხორციელდება რნმ-ის ფართო პროცესინგი.

კონცეფცია 17.7

წერტილოვანმა მუტაციებმა, შესაძლოა, ცილის სტრუქტურასა და ფუნქციებზე იმოქმედონ

- **წერტილოვანი მუტაციების ტიპები.** წერტილოვანი მუტაცია წარმოადგენს დნმ-ის ერთი წყვილი ფუძის ცვლილებას, რომელმაც შეიძლება, მიგვიყვანოს არაფუნქციონალური ცილის სინთეზამდე ან საერთოდ შეაფერხოს ცილის სინთეზი. წყვილი ფუძის ჩანაცვლებამ შესაძლოა, გამოიწვიოს მისენს ან ნონსენს მუტაციები. წყვილი ფუძის ჩამატება ან დელეცია იწვევს წანაცვლებული ჩარჩოს მუტაციებს.
- **მუტაგენები.** სპონტანური მუტაციები შეიძლება წარმოიქმნას დნმ-ის რეპლიკაციის, რეკომბინაციის ან რეპარაციის პროცესში. ფიზიკურ და ქიმიურ მუტაგენებს ასევე შეუძლიათ გენის შეცვლა.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშეფასება

1. წყვილი ფუძის ჩანაცვლება, რომელიც შეეხება კოდონის მესამე ფუძეს, ჩვეულებრივ, არ იწვევს შეცდომას პოლიპეპტიდში. ეს ხდება იმიტომ, რომ
   ა. ჩანაცვლება გამოსწორდება ტრანსკრიპციის დაწყებამდე.
   ბ. ჩანაცვლება მხოლოდ ინტრონებში ხდება.
   გ. ფუძეთა შეწყვილების წესები ნაკლებად მკაცრია კოდონებისა და ანტიკოდონების მესამე ფუძისათვის.
   დ. სიგნალის ამომცნობი ნაწილაკი ასწორებს კოდირების

შეცდომებს.
ე. ტრანსკრიბირებული შეცდომები იზიდავს მბრნპ-ებს, რომლებიც ასტიმულირებენ
სპლაისინგსა და კორექციას.

2. ეუკარიოტულ უჯრედებში, ტრანსკრიპცია ვერ დაიწყება, სანამ
ა. დნმ-ის ორი ჯაჭვი მთლიანად დაშორდება ერთმანეთს და მოხდება პრომოტორის ექსპოზიცია.
ბ. ტრანსკრიპციის რამდენიმე ფაქტორი დაუკავშირდება პრომოტორს.
გ. მრნმ-ს მოშორდება 5'-კეპი.
დ. ყალიბიდან ამოიჭრება დნმ-ის ინტრონები.
ე. დნმ ნუკლეაზები მოახდენენ ტრანსკრიპციული ერთეულის გამოყოფას.

3. რომელი დებულება არ არის სწორი კოდონისათვის?
ა. ის შედგება სამი ნუკლეოტიდისაგან.
ბ. ის შეიძლება კოდირებდეს იგივე ამინომჟავას, რასაც სხვა კოდონი.
გ. ის არასოდეს კოდირებს ერთზე მეტ ამინომჟავას.
დ. ის გამოდის ტრნმ-ის ერთი ბოლოდან.
ე. ის არის გენეტიკური კოდის ძირითადი ერთეული.

4. არგინინის სინთეზის მეტაბოლური გზა შემდეგია:

წინამორბედი → ორნიტინი → ციტრულინი → არგინინი

A B C

ბიდლმა და ტატუმმა აღმოაჩინეს *Neurospora*-ს მუტანტების რამდენიმე კლასი, რომელთაც შეუძლიათ ზრდა მინიმალურ არეზე არგინინის დამატებით (იხ. სურათი 17.2). მათ შეძლეს, დაესკვნათ, რომ
ა. ერთი გენი კოდირებს მთელი მეტაბოლური გზისთვის.
ბ. დნმ-ის გენეტიკური კოდი ტრიპლეტური კოდია.
გ. I კლასის მუტანტებს მუტაცია ნუკლეოტიდურ ჯაჭვში II კლასის მუტანტების მუტაციის შემდეგ არის.
დ. I კლასის მუტანტებს არაფუნქციონალური ფერმენტი აქვთ საფეხურ A-ზე, ხოლო
II კლასის მუტაბტებს — საფეხურ B-ზე.
ე. III კლასის მუტანტებს სამივე საფეხურისთვის არაფუნქციონალური ფერმენტები აქვთ.

5. განსაზღვრული ტრნმ-ის მოლეკულის ანტიკოდონი არის
ა. კომპლემენტარული შესაბამისი მრნმ-ის კოდონისა.
ბ. კომპლემენტარული შესაბამისი ტრიპლეტისა რრნმ-ზე.
გ. ტრნმ-ის ნაწილი, რომელიც უკავშირდება სპეციფიკურ ამინომჟავას.
დ. ცვლადი, იმის მიხედვით, თუ რომელი ამინომჟავა დაუკავშირდება ტრნმ-ს.
ე. კატალიზატორი, ტრნმ-ს რიბოზიმად აქცევს.

6. რომელი არ არის სწორი რნმ-ის პროცესინგისათვის?
ა. ეგზონები ამოიჭრება, სანამ მრნმ ბირთვს დატოვებს.
ბ. ნუკლეოტიდები შეიძლება დაემატოს რნმ-ის ორივე ბოლოს.
გ. რიბოზიმებმა შეიძლება, მონაწილეობა მიიღონ რნმ-ის სპლაისინგში.
დ. რნმ-ის სპალაისინგის კატალიზი შეიძლება მოახდინონ სპლაისოსომებმა.
ე. პირველადი ტრანსკრიპტი ხშირად ბევრად უფრო გრძელია, ვიდრე საბოლოო
რნმ-ის მოლეკულა, რომელიც ტოვებს ბირთვს.

7. რომელია სწორი ტრანსლაციისათვის პროკარიოტებშიც და ეუკარიოტებშიც?
ა. ტრანსლაცია შეუღლებულია ტრანსკრიპციასთან.
ბ. ტრანსკრიპციის პროდუქტი მაშინვე მზად არის ტრანსლაციისათვის.
გ. კოდონი UUU კოდირებს ფენილალანინს.
დ. რიბოსომებზე მოქმედებს სტრეპტომიცინი.
ე. სიგნალის ამომცნობი ნაწილაკი (სან) უკავშირდება გარკვეული პოლიპეპტიდების პირველ 20 ამინომჟავას.

8. სურათ 17.5-ის გამოყენებით, დაადგინეთ პოლიპეპტიდური თანამიმდევრობის Phe-Pro-Lys მაკოდირებელი მრნმ-ის შესაბამისი დნმ-ის საყალიბო ჯაჭვის ნუკლეოტიდური თანამიმდევრობა 5' — 3' მიმართულებით.
ა. UUU-GGG-AAAA
ბ. GAA-CCC-CTT
გ. AAA-ACC-TTT
დ. CTT-CGG-GAA
ე. AAA-CCC-UUU

9. შემდეგი მუტაციებიდან, რომელს უნდა ჰქონდეს, ფაქტიურად, აუცილებლად საზიანო ეფექტი ორგანიზმზე?
ა. წყვილი ფუძის ჩანაცვლება.
ბ. გენის შუა ადგილის სიახლოვიდან სამი ნუკლეოტიდის დელეცია.
გ. ინტრონის შუაში ერთი ნუკლეოტიდის დელეცია.
დ. ერთი ნუკლეოტიდის დელეცია მაკოდირებელი თანამიმდევრობის ბოლოსთან.
ე. ერთი ნუკლეოტიდის ჩამატება მაკოდირებელი თანამიმდევრობის დასაწყისიდან დაღმავალი მიმართულებით და მასთან ახლოს.

10. რომელი კომპონენტი არ არის პირდაპირ ჩართული ტრანსლაციაში?
ა. მრნმ ბ. დნმ გ. ტრნმ დ. რიბოსომები ე. გტფ

ევოლუციური კავშირი

გენეტიკური კოდი (იხ. სურათი 17.5) მდიდარია ევოლუციური ქვეტექსტებით. მაგალითად, ყურადღება მიაქციეთ, რომ 20 ამინომჟავა არ არის შემთხვევით გაბნეული; ამინომჟავების უმეტესობას აკოდირებს ერთმანეთის მსგავსი კოდონების ჯგუფი. რა ევოლუციური ახსნა შეიძლება მოიძებნოს ამ მოვლენისათვის? (მინიშნება: არსებობს ერთი ახსნა, რომელიც ის-

ტორიულ წარმომავლობას ეხება, და სხვა, „ფორმა შეესაბამება ფუნქციის“ ტიპის, ნაკლებად თვალსაჩინო ახსნები.

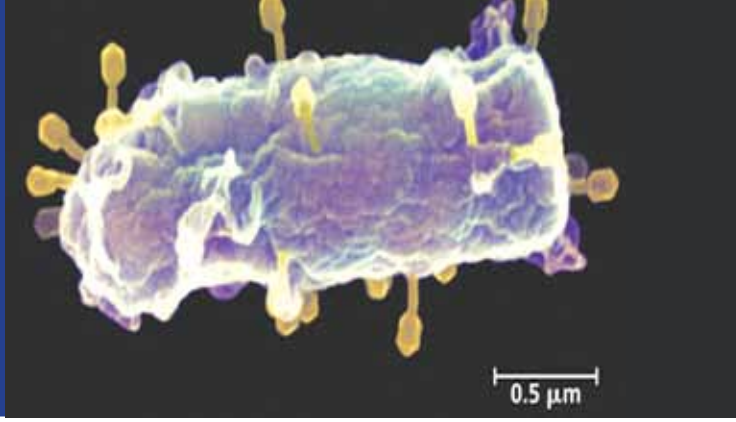
მეცნიერული კვლევა

ბიოლოგს ადამიანის ღვიძლის უჯრედიდან გადააქვს გენი ბაქტერიის ქრომოსომაში. ბაქტერია შემდეგ ახორციელებს ამ გენის ტრანსკრიპციასა და ტრანსლაციას. წარმოქმნილი პროდუქტი გამოუსადეგარი აღმოჩნდება და შეიცავს ბევრად უფრო მეტ ამინომჟავებს, ვიდრე ეუკარიოტული უჯრედის მიერ სინთეზირებული ცილა. ახსენით რატომ?

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

ჩვენი ცივილიზაცია წარმოქმნის ბევრ პოტენციურად მუტაგენურ ქიმიურ ნაერთებს (მაგალითად, პესტიციდებს) და ახდენს გარემოს იმგვარ მოდიფიცირებას, რომ იზრდება სხვა მუტაგენების, განსაკუთრებით UV რადიაციის, გავლენის შესაძლებლობა. რა როლი უნდა შეასრულოს მთავრობამ მუტაგენების იდენტიფიცირებასა და მათი გარემოში გამოყოფის რეგულირებაში?

18 ვირუსების და ბაქტერიების გენეტიკა



▲ სურათი 18.1 *T4 ბაქტერიოფაგები აინფიცირებენ E.coli–ს უჯრედს.*

ძირითადი კონცეფციები

18.1 **ვირუსს აქვს გენომი, მაგრამ რეპროდუცირება მხოლოდ მასპინძელ უჯრედში შეუძლია.**

18.2 **ვირუსები, ვიროიდები და პრიონები სახიფათო პათოგენებს წარმოადგენენ მცენარეებსა და ცხოველებში.**

18.3 **ბაქტერიების გენეტიკურ მრავალგვარობას ხელს უწყობს სწრაფი რეპროდუქცია, მუტაციები და გენეტიკური რეკომბინაცია.**

18.4 **ცალკეული ბაქტერიები გარემო ცვლილებებს თავისი გენების ექსპრესიის რეგულირებით პასუხობენ.**

შესავალი

მიკრობული მოდელური სისტემები

სურათი 18.1-ზე გამოსახული ფოტო მნიშვნელოვან მოვლენას გვიჩვენებს: ბაქტერიულ უჯრედს უტევენ მრავალრიცხოვანი მინიატურული ჯოხიანი კანფეტების მსგავსი წარმონაქმნები. ეს წარმონაქმნები არის ვირუსის ერთ-ერთი სახეობა — T4 ბაქტერიოფაგები, რომლებიც ამ ფერადი სკანირებადი ელექტრონული მიკროსკოპის (**სემ**) ფოტოზე ბაქტერია *Escherichia coli*-ს ინფიცირებას ახდენენ. საკუთარი **დნმ**-ის უჯრედში შეტანით (ინექცირებით), ვირუსი იწყებს ბაქტერიის გენეტიკურ დაუფლებას. მოლეკულური ბიოლოგია ვირუსებისა და ბაქტერიების შემსწავლელი მიკრობიოლოგების ლაბორატორიებში დაიბადა. მიკრობებს, როგორიცაა *E.coli* და მის ვირუსებს *მოდელური სისტემები* ეწოდება, რადგანაც მათ ხშირად იყენებენ მკვლევარები და მათი გამოყენებით მრავალი ბიოლოგიური პრინციპი გარკვეულა. სწორედ ვირუსებსა და ბაქტერიებზე ჩატარებული ექსპერიმენტებიდან იქნა მიღებული მტკიცებულებათა უმეტესობა, რომ გენები **დნმ**-ისაგან შედგება. **დნმ**-ის რეპლიკაციის, ტრანსკრიპციისა და ტრანსლაციის ფერმენტული პროცესების მოლეკულური მექანიზმების განსაზღვრაში კრიტიკული როლი ასევე ამგვარმა ექსპერიმენტებმა შეასრულეს.

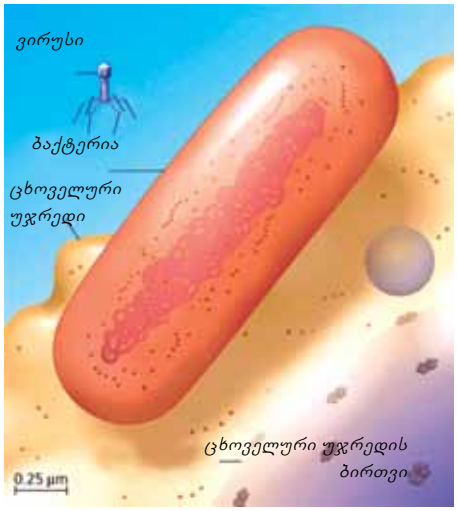
მოდელური სისტემების ფასეული როლის გარდა, ვირუსებსა და ბაქტერიებს უნიკალური გენეტიკური მექანიზმები ახასიათებთ, რაც თავის მხრივ ძალიან საინტერესოა. ამ სპეციალიზებული მექანიზმების გარკვევა დაგვეხმარება იმის ახსნაში, თუ როგორ იწვევენ ვირუსები და ბაქტერიები დაავადებებს. გარდა ამისა, სწორედ მიკრობების კვლევის შედეგად შემუშავდა გენებით მანიპულირებისა და მათი ერთი ორგანიზმიდან მეორეში გადატანის ტექნიკა, რამაც მნიშვნელოვანი გავლენა იქონია როგორც ფუნდამენტურ მეცნიერებებზე, ისე ბიოტექნოლოგიაზეც (იხ. თავი 20).

ამ თავში, ჩვენ გავეცნობით ვირუსებისა და ბაქტერიების გენეტიკას. გაიხსენეთ, რომ ბაქტერიები წარმოადგენენ პროკარიოტებს, რომელთაც ბევრად უფრო პატარა და მარტივი ორგანიზაციის მქონე უჯრედები აქვთ, ვიდრე ეუკარიოტებს, როგორიც არიან მცენარეები და ცხოველები. ვირუსები კიდევ უფრო მცირე ზომისა და მარტივი აგებულებისაა (სურათი 18.2). ვირუსებს არ გააჩნიათ უჯრედში ნანახი სტრუქტურები და მეტაბოლური მანქანები და მათი უმეტესობა ზომით ოდნავ აღემატება ცილოვან გარსში მოთავსებულ გენებს. ჩვენ ვიწყებთ გენეტიკურ სისტემებში ამ ყველაზე მარტივი სისტემის სტრუქტურისა და მათი, როგორც დაავადების გამომწვევი აგენტების, ანუ პათოგენების, როლის შესწავლით. შემდეგ, ჩვენ განვიხილავთ ბაქტერიების გენეტიკასა და მათი გენების ექსპრესიის რეგულაციას.

კონცეფცია 18.1

ვირუსს აქვს გენომი, მაგრამ რეპროდუცირება მხოლოდ მასპინძელ უჯრედში შეუძლია

მეცნიერებმა შესძლეს, არაპირდაპირი გზით აღმოეჩინათ ვირუსები ბევრად უფრო ადრე, ვიდრე რეალურად მოახერხებდნენ მათ დანახვას. ვირუსების აღმოჩენის ისტორია მე-19 საუკუნის ბოლოს იწყება.





◀ *სურათი 18.3* ***ინფიცირება თამბაქოს მოზაიკის ვირუსით (თმვ).*** *ჯანმრთელი, არადაინფიცირებული თამბაქოს ფოთოლი (მარცხნივ) შეადარეთ* ***თმვ****-ით ექსპერიმენტულად დაინფიცირებულ ფოთოლს (მარჯვნივ).*

◀ *სურათი 18.2* ***ვირუსის, ბაქტერიისა და ცხოველური უჯრედის ზომების შედარება.*** *ნაჩვენებია ტიპიური ცხოველური უჯრედის მხოლოდ ნაწილი. მისი დიამეტრი დაახლოებით 10-ჯერ აღემატება* ***E. coli****–ის სიგრძეს.*

ვირუსების აღმოჩენა: მეცნიერული ჰკლივა

თამბაქოს მოზაიკის დაავადება აფერხებს თამბაქოს მცენარის ზრდას და მის ფოთლებს დაწინწკლულ, ანუ მოზაიკურ, შეფერვას ანიჭებს **(სურათი 18.3)**. 1883 წელს, ადოლფ მაიერმა, გერმანელმა მეცნიერმა, აღმოაჩინა, რომ შეეძლო დაავადების გადატანა მცენარიდან მცენარეზე, დაავადებული ფოთლებიდან მიღებული წვენის ჯანმრთელ მცენარეზე წასმის შედეგად. წვენში ინფექციის გამომწვევი მიკრობის წარუმატებელი ძებნის შემდეგ, მაიერმა დაასკვნა, რომ დაავადებას იწვევს უჩვეულოდ მცირე ბაქტერია, რომლის დანახვა მიკროსკოპით შეუძლებელია. ეს ჰიპოთეზა ათწლეულის შემდეგ შეამოწმა რუსმა დიმიტრი ივანოვსკიმ, რომელმაც ინფიცირებული თამბაქოს ფოთლებიდან მიღებული წვენი გაატარა ბაქტერიების მოსაშორებლად შექმნილ ფილტრში. გაფილტვრის შემდეგ, წვენი მაინც იწვევდა მოზიკურ დაავადებას.

ივანოვსკი ერთგული დარჩა ჰიპოთეზისა, რომ ბაქტერია იწვევს თამბაქოს მოზაიკის დაავადებას. შესაძლოა, ასაბუთებდა ის, ბაქტერია ისეთი პატარაა, რომ გაივლის ფილტრში ან წარმოქმნის ფილტრში გაღწევად ტოქსინს, რომელიც იწვევს დაავადებას. ეს უკანასკნელი შესაძლებლობა გამოირიცხა, როდესაც ჰოლანდიელმა ბოტანიკოსმა მარტინუს ბეიერინკმა აღმოაჩინა, რომ გაფილტრულ წვენში არსებულ ინფექციის გამომწვევ აგენტს რეპროდუცირება შეუძლია. ის მცენარეებს გაფილტრულ წვენს უსმევდა და მათში მოზაიკის დაავადების განვითარების შემდეგ, იყენებდა უკვე მათგან მიღებულ წვენს სხვა მცენარეების ინფიცირებისათვის; და ამ პროცესს განაგრძობდა ინფექციათა რამდენიმე სერიის განმავლობაში. პათოგენი უნდა გამრავლებულიყო, რადგან მის მიერ დაავადების გამოწვევის უნარი არ სუსტდებოდა მცენარიდან მცენარეზე მრავალჯერადი გადატანის შემდეგაც კი.

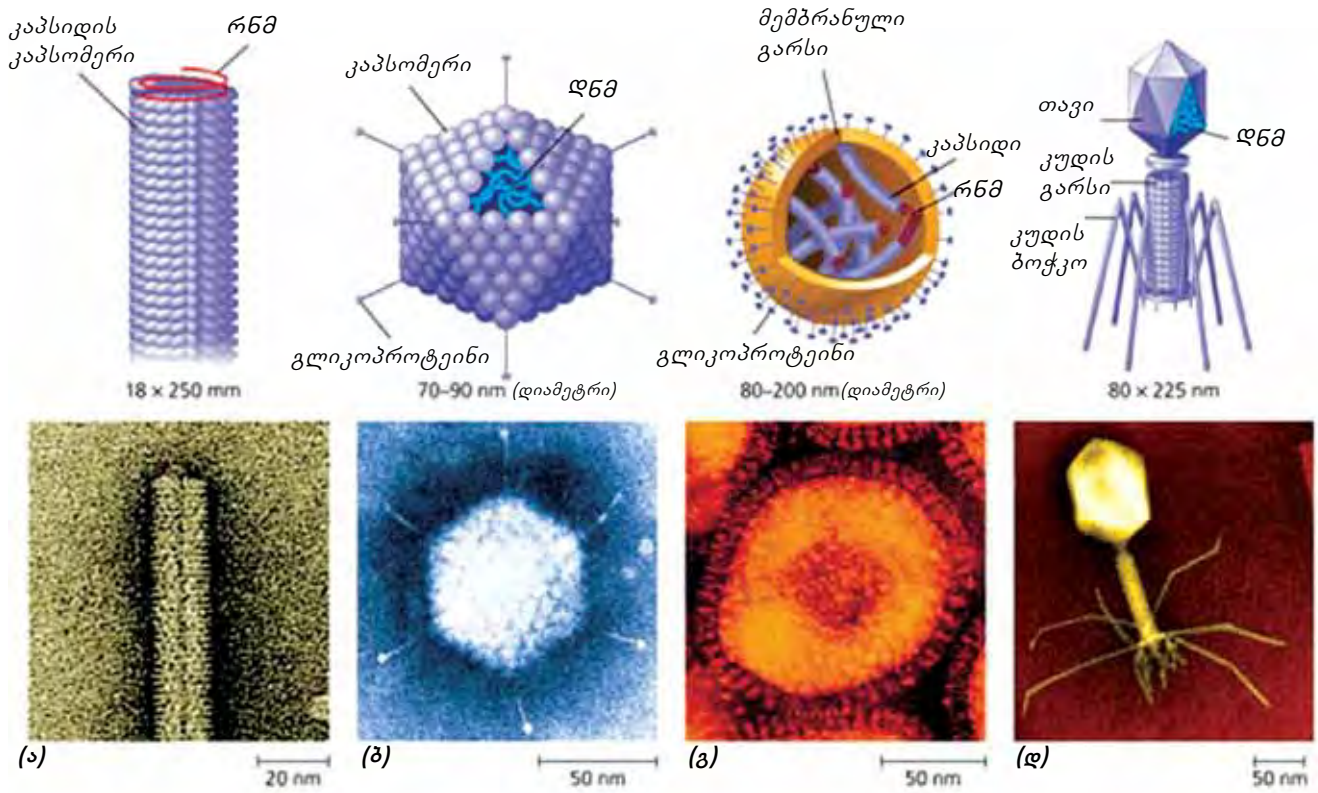
ფაქტიურად, პათოგენი რეპროდუცირდებოდა მხოლოდ მის მიერ ინფიცირებულ მასპინძელ უჯრედში. ბაქტერიისაგან განსხვავებით, მოზაიკის დაავადების საიდუმლო აგენტის კულტივირება საკვებ არეზე სინჯარებსა თუ პეტრის ჯამებზე შეუძლებელი იყო. ბეიერინკმა წარმოიდგინა, რომ ეს გამრავლებადი ნაწილაკი ბაქტერიასთან შედარებით ბევრად პატარა და მარტივი იყო. მისი ვარაუდი დადასტურდა 1935 წელს, როდესაც ამერიკელმა მეცნიერმა უენდელ სტენლიმ მოახდინა ინფექციური ნაწილაკის კრისტალიზება. ეს ნაწილაკი ახლა ცნობილია, როგორც თამბაქოს მოზაიკის ვირუსი (**თმვ**). შემდგომში, **თმვ**-ის და სხვა მრავალი ვირუსის დანახვა რეალურად გახდა შესაძლებელი ელექტრონული მიკროსკოპის საშუალებით.

ვირუსების სტრუქტურა

უმცირესი ვირუსები მხოლოდ 20 ნმ-ია დიამეტრში — უფრო ნაკლები, ვიდრე რიბოსომა. ქინძისთავზე ადვილად დაეტევა მილიონობით ვირუსი. თვით ყველაზე დიდი ვირუსებიც ძლივს ჩანს სინათლის მიკროსკოპში. სტენლის აღმოჩენა, რომ შესაძლებელია გარკვეული ვირუსების კრისტალიზაცია, წარმოადგენდა მეტად საინტერესო და ასევე დაუჯერებელ ამბავს. თვით უმარტივეს უჯრედებსაც არ შეუძლიათ აგრეგაცია რეგულარულ კრისტალებად. მაგრამ თუ ვირუსები უჯრედები არ არის, მაშინ რას წარმოადგენენ ისინი? ისინი არიან ინფექციის გამომწვევი ნაწილაკები, რომლებიც შედგება ცილოვან გარსში და, ზოგ შემთხვევებში, მემბრანულ გარეთა გარსში მოთავსებული ნუკლეინის მჟავისაგან. მოდით, უფრო დეტალურად გავეცნოთ ვირუსების სტრუქტურასა და შემდგომ, მათი რეპროდუქციის საშუალებებს.

ვირუსული გენომები

გენებს ჩვენ, ჩვეულებრივ, წარმოვიდგენთ, როგორც ორჯაჭვიანი **დნმ**-ის — ორმაგი სპირალისაგან შედგენილ სტრუქტურას. მაგრამ მრავალი ვირუსი უარყოფს ამ მოსაზრებას. მათი გენომები შესაძლოა, შედგებოდეს ორჯაჭვიანი **დნმ**-ის, ერთჯაჭვიანი **დნმ**-ის, ორჯაჭვიანი რნმ-ის ან ერთჯაჭვიანი რნმ-ისაგან, იმის მიხედვით, რა ტიპის ვირუსთან



(ა) ***თამბაქოს მოზაიკის ვირუსს*** *აქვს სპირალური კაპსიდა, საბოლოო ფორმა კი მყარი ჩხირისებულია.*

(ბ) ***ადენოვირუსებს*** *აქვთ მრავალწახნაგოვანი კაპსიდა გლიკოპროტეინული შვერილით (სპაიკით) ყოველი წვეროდან.*

(გ) ***გრიპის ვირუსებს*** *აქვთ გარეთა გარსი მოფენილი გლიკოპროტეინუ ლი შვერილებით. გენომი შედგება რნმ-ის რვა სხვადასხვა მოლეკულისაგან, რომელთაგან თითოეული მოთავსებულია სპირალურ კაპსიდაში.*

(დ) ***ბაქტერიოფაგ T4-ს****, სხვა T-ტიპის ფაგების მსგავსად, აქვს რთული კაპსიდა, რომელიც შედგება მრავალწახნაგოვანი თავისა და კუდის აპარატისაგან.*

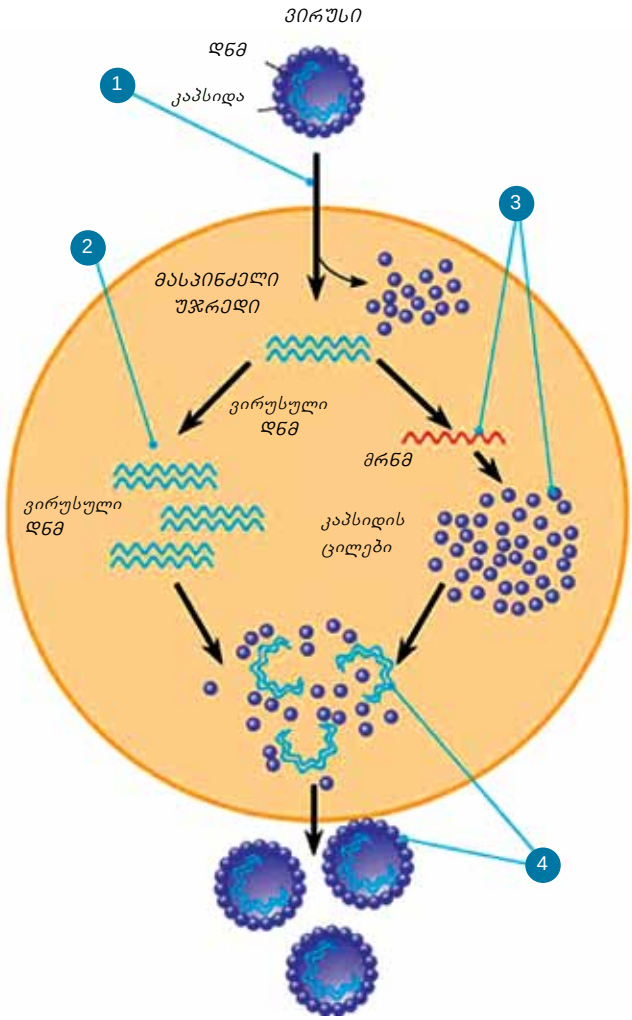
▲ *სურათი 18.4 ვირუსების სტრუქტურა.* ***ვირუსები აგებულია ცილოვან გარსში (კაპსიდაში) მოთავსებული ნუკლეინის მჟავისაგან (დნმ-ის ან რნმ-ის) და, ხანდახან, დამატებით შეხვეული არიან მემბრანულ გარეთა გარსშიც.*** *კაპსიდის შემადგენელ ცალკეულ ცილოვან სუბერეთეულებს კაპსომერები ეწოდება. ზომებისა და ფორმების ნაირგვარობის მიუხედავად, ვირუსებს საერთო სტრუქტურული მახასიათებლები აქვთ, რომელთა უმეტესობა ნაჩვენებია ზემოთ წარმოდგენილ ოთხ მაგალითზე. (ყველა მიკროფოტო არის ფერადი* ***ტემ*** *— ტრანსმისიული ელექტრონული მიკროსკოპი.)*

გვაქვს საქმე. ვირუსს უწოდებენ **დნმ** ვირუსს, ან რნმ ვირუსს, მისი გენომის შემადგენელი ნუკლეინის მჟავის ტიპის შესაბამისად. ორივე შემთხვევაში, გენომი, ჩვეულებრივ, წარმოდგენილია ერთი ხაზობრივი ან წრიული მოლეკულის სახით. უმცირეს ვირუსებს მხოლოდ ოთხი გენი აქვთ, ხოლო უდიდესებს — რამოდენიმე ასეული.

კაპსიდები და გარეთა გარსები

ვირუსების გენომის ცილოვან გარსს **კაპსიდას** უწოდებენ. ვირუსის ტიპის მიხედვით, კაპსიდა შეიძლება იყოს ჩხირის ფორმის, მრავალწახნაგოვანი (პოლიედრული) ან უფრო რთული ფორმის (T4-ის მსგავსად). კაპსიდები აგებულია დიდი რაოდენობით ცილოვანი სუბერთეულების, *კაპსომერებისაგან*. მაგრამ ცილების სხვადასხვა *ტიპების* რაოდენობა, ჩვეულებრივ, მცირეა. თამბაქოს მოზაიკის ვირუსს აქვს მყარი, ჩხირის ფორმის კაპსიდა, რომელიც შედგება სპირალურად განლაგებული მხოლოდ ერთი ტიპის ცილის ათასზე მეტი მოლეკულისაგან (სურათი 18.4 ა). ადენოვირუსებს, რომლებიც აინფიცირებენ ცხოველთა რესპირატორულ გზებს, აქვთ 252 იდენტური ცილის მოლეკულა, რომლებიც განლაგებულია მრავალწახნაგოვან კაპსიდაში 20 სამკუთხა ფაცეტით — იკოზაედრში (სურათი 18.4 ბ).

ზოგიერთ ვირუსს აქვს დამატებითი სტრუქტურები, რომლებიც მასპინძელი უჯრედების ინფიცირებაში ეხმარებათ. მაგალითად, გრიპის ვირუსებს და ასევე ცხოველებში ნანახ სხვა მრავალ ვირუსს კაპსიდის გარშემო აქვთ მემბრანული გარსი (სურათი 18.4 გ). ეს **ვირუსული გარეთა გარსები** წარმოქმნილია მასპინძელი უჯრედის მემბრანიდან და შეიცავს მასპინძელი უჯრედის ფოსფოლიპიდებსა და მემ-



1 *ვირუსი შედის უჯრედში, იშორებს გარსს და გამოყოფს ვირუსულ* **დნმ**-*სა და კაპსიდის ცილებს.*

2 *მასპინძელი ფერმენტები ახორციელებენ ვირუსული გენომის რეპლიკაციას.*

3 *ამავე დროს, მასპინძელი ფერმენტები ახდენენ ვირუსული გენომის ტრანსკრიპციას ვირუსულ* **მრნმ**-*ში, რომელსაც სხვა მასპინძელი ფერმენტები იყენებენ უფრო მეტი ვირუსული ცილების შესაქმნელად.*

4 *ვირუსული გენომები და კაპსიდის ცილები თვითაწყობის გზით წარმოქმნიან ახალ ვირუსულ ნაწილაკებს, რომლებიც გადიან უჯრედიდან.*

◀ *სურათი 18.5 ვირუსის გამარტივებული რეპროდუქციული ციკლი.* ***ვირუსი წარმოადგენს იძულებით უჯრედშიდა პარაზიტს, რომელიც რეპროდუცირებისათვის მასპინძელი უჯრედის აპარატსა და მცირე წინამორბედებს იყენებს.*** *ამ უმარტივეს ვირუსულ ციკლში პარაზიტი არის* **დნმ** *ვირუსი, რომლის კაპსიდა ერთი ტიპის ცილისაგან შედგება.*

ბრანულ ცილებს. ისინი ასევე შეიცავს ვირუსული წარმოშობის ცილებსა და გლიკოპროტეინებს (გლიკოპროტეინები არის ცილები, რომლებიც კოვალენტურადაა დაკავშირებული ნახშირწყლებთან). ზოგიერთი ვირუსი კაპსიდის შიგნით რამოდენიმე ვირუსული ფერმენტის მოლეკულას ატარებს.

ყველაზე რთული კაპსიდები ნანახია ბაქტერიების დამაინფიცირებელ ვირუსებში, რომელთაც **ბაქტერიოფაგებს**, ან უბრალოდ **ფაგებს**, უწოდებენ. ფაგებიდან პირველად შესწავლილი იქნა შვიდი ფაგი, რომლებიც *E.coli*-ს აინფიცირებენ. ამ შვიდ ფაგს შემდეგი სახელწოდებები მიანიჭეს: ტიპი 1 (T1), ტიპი 2 (T2) და ა.შ. მათი აღმოჩენის რიგის მიხედვით. სამი ტიპის T ფაგები (T2, T4 და T6) სტრუქტურულად ძალიან მსგავსი აღმოჩნდენ. მათ კაპსიდებს **დნმ**-ის შემცველი წაგრძელებული იკოზაედრული თავები აქვთ. თავთან მიმაგრებულია ცილოვანი კუდის ნაწილი ბოჭკოებით, რასაც ფაგები ბაქტერიასთან მისამაგრებლად იყენებენ **(სურათი 18.4 დ).**

ვირუსული რეპროდუქციული ციკლების ძირითადი მახასიათებლები

ვირუსები იძულებითი უჯრედშიდა პარაზიტებია: მათ რეპროდუცირება მხოლოდ მასპინძელ უჯრედში შეუძლიათ. დამოუკიდებლად, ვირუსს გამრავლების ან რაიმეს გაკეთების უნარი არა აქვს, მხოლოდ შესაბამისი მასპინძელი უჯრედის ინფიცირება შეუძლია. ვირუსებს არ გააჩნიათ მეტაბოლური ფერმენტები, რიბოსომები და ცილის სინთეზისათვის საჭირო სხვა ორგანელები. ამრიგად, გამოცალკევებული ვირუსები წარმოადგენენ უბრალოდ „ჩალაგებული“ გენების ნაკრებს, რომელიც უნდა გადაიტანონ ერთი მასპინძელი უჯრედიდან მეორეში.

თითოეული ტიპის ვირუსს შეუძლია მასპინძელი უჯრედების მხოლოდ განსაზღვრული, ლიმიტირებული არეალის ინფიცირება, რასაც მისი **მასპინძელი არეალი** ეწოდება. მასპინძლის ეს სპეციფიკურობა ვირუსის მიერ რეკოგნიციული (ამოცნობის) სისტემის ევოლუციის შედეგია. ვირუსები ამოიცნობენ თავის მასპინძელ უჯრედებს ვირუსის გარე ნაწილზე მდებარე ცილებსა და უჯრედების ზედაპირზე განლაგებულ სპეციფიკურ რეცეპტორულ მოლეკულებს შორის წარმოქმნილი „კლიტისა და გასაღების“ შესაბამისობით. (სავარაუდოდ, რეცეპტორები თავდაპირველად იმიტომ განვითარდნენ, რომ ორგანიზმისათვის სასარგებლო ფუნქციებს ასრულებდნენ.) ზოგიერთი ვირუსის მასპინძელი არეალი საკმაოდ ფართოა. მაგალითად, ვესტ ნილის (West Nile) ვირუსს შეუძლია კოღოების, ფრინველებისა და ადამიანების დასნებოვნება. ცხენის ენცეფალიტის ვირუსი კი აინფიცირებს კოღოებს, ფრინველებს, ცხენებსა და ადამიანებს. სხვა ვირუსების მასპინძელი არეალი იმდენად ვიწროა, რომ მათ მხოლოდ ცალკეული სახეობების ინფიცირება შეუძლიათ. მაგალითად, წითელას ვირუსი და პოლიოვირუსი მხოლოდ

ადამიანებს აინფიცირებენ. გარდა ამისა, მრავალუჯრედიანი ეუკარიოტების ვირუსული ინფექციები, ჩვეულებრივ, განსაზღვრული ქსოვილებითაა ლიმიტირებული. ადამიანის გაცივების ვირუსები აინფიცირებენ მხოლოდ ზედა რესპირატორული ტრაქტის ამომფენ უჯრედებს, ხოლო **ᲨᲘᲓᲡᲘ**-ს ვირუსი უკავშირდება სისხლის გარკვეული ტიპის თეთრ უჯრედებზე განლაგებულ სპეციფიკურ რეცეპტორებს.

ვირუსული ინფექცია იწყება, როდესაც ვირუსის გენომი შეაღწევს მასპინძელ უჯრედში (სურათი 18.5). ნუკლეინის მჟავის უჯრედში შესვლის მექანიზმები სხვადასხვაგვარია ვირუსის ტიპისა და მასპინძელი უჯრედის ტიპის მიხედვით. მაგალითად, T-რიგის ფაგები ბაქტერიაში **ᲓᲜᲛ**-ის შესაყვანად იყენებენ თავის დახვეწილ კუდის აპარატს (იხ. სურათი 18.4დ). უჯრედში შეღწევის შემდეგ, ვირუსული გენომი იპყრობს საკუთარ მასპინძელს, გადააპროგრამებს რა უჯრედს ვირუსული ნუკლეინის მჟავის ასლებისა და ვირუსული ცილების საწარმოებლად. მასპინძელი უჯრედიდან იღებს ნუკლეოტიდებს, ვირუსული ნუკლეინის მჟავების შესაქმნელად, ასევე ფერმენტებს, რიბოსომებს, ტრნმ-ებს, ამინომჟავებს, **ᲐᲢᲤ**-სა და სხვა კომპონენტებს, რომლებიც საჭიროა ვირუსული გენების კარნახით ვირუსული ცილების დასასინთეზებლად. **ᲓᲜᲛ** ვირუსების უმეტესობა იყენებს მასპინძელი უჯრედის **ᲓᲜᲛ** პოლიმერაზებს, ვირუსული **ᲓᲜᲛ**-ის ყალიბების მიხედვით ახალი გენომების შესაქმნელად. ამის საპირისპიროდ, თავისი გენომის რეპლიცირებისათვის, რნმ ვირუსები იყენებენ სპეციალურ, ვირუსის მიერ კოდირებულ პოლიმერაზებს, რომელთაც ყალიბად რნმ-ის გამოყენება შეუძლიათ. (არაინფიცირებული უჯრედები, ძირითადად, არ ასინთეზებენ ამ ბოლო პროცესის განმახორციელებელ ფერმენტებს.)

ვირუსული ნუკლეინის მჟავის მოლეკულებისა და კაპსომერების წარმოქმნის შემდეგ, მათი აწყობა ახალ ვირუსებად ხშირად თვითაწყობის სპონტანურ პროცესს წარმოადგენს. ფაქტიურად, შესაძლოა, **ᲗᲛᲕ**-ის რნმ-ისა და კაპსომერების დაცალკევება ლაბორატორიაში და შემდეგ, მათი ხელახლა აწყობა მთლიან ვირუსებად მოხდება შესაბამის პირობებში კომპონენტების უბრალო შერევით. ვირუსული რეპროდუქციული ციკლის უმარტივესი ტიპი მთავრდება ინფიცირებული მასპინძელი უჯრედიდან ასეულობით ან ათასეულობით ვირუსების გამოსვლით; ამ პროცესის შედეგად თვითონ მასპინძელი უჯრედი ხშირად ზიანდება, ან იღუპება. ამგვარი უჯრედული დაზიანება ან სიკვდილი, ისევე როგორც ორგანიზმის საპასუხო რეაქციები ამ დაზიანებებზე, იწვევს ვირუსულ ინფექციებთან ასოცირებულ ზოგიერთ სიმპტომს. უჯრედიდან გამოსულ ვირუსულ შთამომავლობას დამატებითი უჯრედების ინფიცირების პოტენციალი აქვს და ამგვარად ხდება ვირუსული ინფექციის გავრცელება.

ჩვენს მიერ ზოგადად განხილული ვირუსის უმარტივესი რეპროდუქციული ციკლის მრავალი ვარიაცია არსებობს. ჩვენ ახლა ცოტა უფრო დეტალურად განვიხილავთ ზოგიერთ ამ ვარიაციას ბაქტერიულ ვირუსებსა (ფაგებსა) და ცხოველურ ვირუსებში; უფრო მოგვიანებით, ამავე თავში, მცენარეთა ვირუსებსაც შევეხებით.

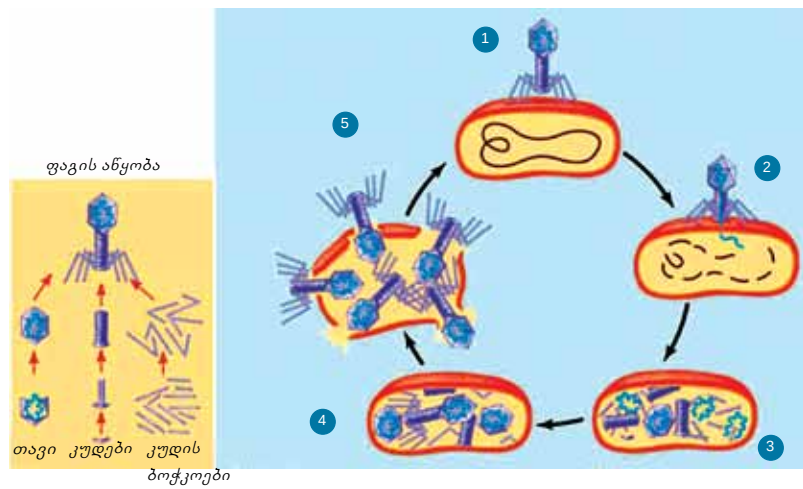
1 ***დაკავშირება.*** *T4 ფაგი იყენებს თავისი კუდის ბოჭკოებს E.coli-ის გარე ზედაპირზე არსებულ სპეციფიკურ რეცეპტორებთან დასაკავშირებლად.*

2 ***ფაგის ᲓᲜᲛ-ის შესვლა და მასპინძელი ᲓᲜᲛ-ის განადგურება.*** *კუდის გარსი იკუმშება და ფაგის ᲓᲜᲛ შეაქვს უჯრედში, ცარიელი კაპსიდა კი გარეთ რჩება. ხდება უჯრედის ᲓᲜᲛ-ის ჰიდროლიზი.*

3 ***ვირუსული გენომებისა და ცილების სინთეზი.*** *ფაგის ᲓᲜᲛ განაპირობებს ფაგის ცილებისა და ფაგის გენომის ასლების წარმოქმნას ასპინძელი ფერმენტების საშუალებითა და უჯრედის კომპონენტების გამოყენებით.*

4 ***აწყობა.*** *ცილების სამი ცალკეული ჯგუფი სპონტანურად აეწყობა ფაგის თავების, კუდებისა და კუდის ბოჭკოების წარმოსაქმნელად. ფაგის გენომი კაპსიდის შიგნით თავსდება ფაგის თავის ჩამოყალიბებისას.*

5 ***გამოყოფა.*** *ფაგი განსაზღვრავს ბაქტერიული უჯრედის კედლის დამაზიანებელი ფერმენტის წარმოქმნას, რის შედეგადაც სითხე შედის უჯრედში. უჯრედი იბერება და საბოლოოდ სკდება, გამოყოფს რა ფაგის 100-200 ნაწილაკს.*



▶ ***სურათი 18.6 T4 ფაგის, ვირულენტური ფაგის, ლიზისური ციკლი.*** ***ფაგ T4-ს, დაახლოებით, 100 გენი აქვს, რომლებიც ტრანსკრიბირდებიან და ტრანსლირდებიან მასპინძელი უჯრედის მექანიზმების საშუალებით.*** *მასპინძელ უჯრედში ვირუსული **ᲓᲜᲛ**-ის შესვლის შემდეგ, ერთ-ერთი პირველ რიგში ტრანსლირებული გენი კოდირებს ფერმენტს, რომელიც მასპინძელი უჯრედის **ᲓᲜᲛ**-ის დეგრადაციას იწვევს (საფეხური 2); ფაგის **ᲓᲜᲛ** დაცულია დაშლისაგან, რადგანაც შეიცავს ციტოზინის მოდიფიცირებულ ფორმას, რომელიც არ ამოიცნობა ფერმენტის მიერ. მთელი ლიზისური ციკლი, უჯრედის ზედაპირთან ფაგის პირველი კონტაქტიდან უჯრედის ლიზისამდე, 370 C-ზე მხოლოდ 20-30 წუთი გრძელდება.*

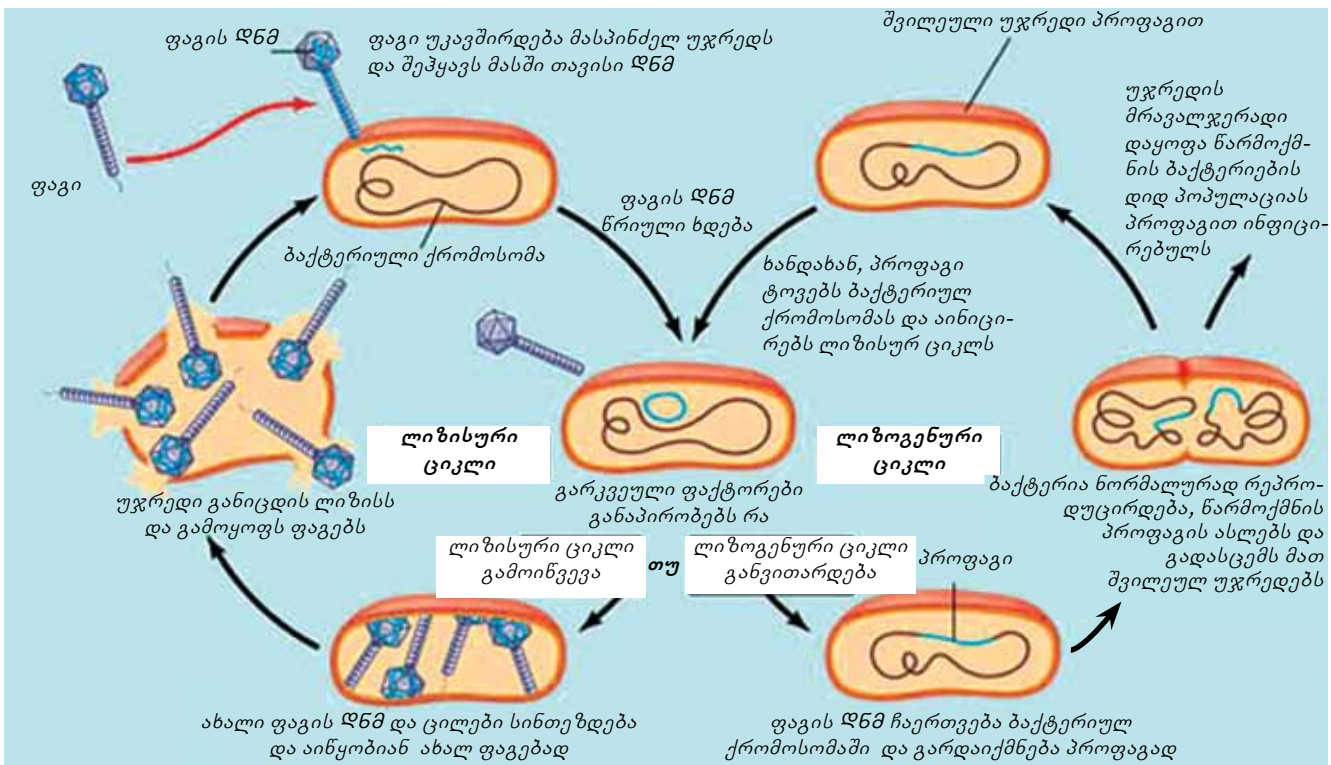
ფაგების რეპროდუქციული ციკლები

ფაგები ყველაზე კარგად შესწავლილ ვირუსებს წარმოადგენენ, თუმცა ზოგიერთი მათგანი ასევე ყველაზე რთულ ვირუსებსაც მიეკუთვნება. ფაგების კვლევამ მიგვიყვანა აღმოჩენამდე, რომ ზოგიერთ ორჯაჭვიან **დნმ** ვირუსს რეპროდუცირება ორი ალტერნატიული მექანიზმით შეუძლია: ლიზისური ციკლითა და ლიზოგენური ციკლით.

ლიზისური ციკლი

ფაგის რეპროდუქციულ ციკლს, რომელიც მასპინძელი უჯრედის სიკვდილით მთავრდება, **ლიზისური ციკლი** ეწოდება. ტერმინი ასახავს ინფექციის ბოლო სტადიას, რომლის განმავლობაშიც ბაქტერია განიცდის ლიზისს (იშლება) და გამოყოფს უჯრედის შიგნით წარმოქმნილ ფაგებს. ამ ფაგთაგან თითოეულს შეუძლია ჯანმრთელი უჯრედის ინფიცირება და რამოდენიმე თანამიმდევარმა ლიზისურმა ციკლმა, შესაძლოა, სულ რამოდენიმე საათში გაანადგუროს ბაქტერიების მთელი პოპულაცია. ფაგი, რომელიც მრავლდება მხოლოდ ლიზისური ციკლის საშუალებით, **ვირულენტურ ფაგს** წარმოადგენს. სურათი 18.6 ასახავს T4-ის, ტიპიური ვირულენტური ფაგის, ლიზისური ციკლის ძირითად საფეხურებს. სურათსა და მის განმარტებაში მოცემულია ამ პროცესის აღწერა, რომელიც თქვენ უნდა შეისწავლოთ, სანამ მსჯელობას განვაგრძობდეთ.

ლიზისური ციკლის შესახებ წაკითხვის შემდეგ, თქვენ შესაძლოა, დაგაინტერესოთ, რატომ არ გაუნადგურებიათ აქამდე ფაგებს მთელი ბაქტერიები. მართლაც, ზოგიერთ ქვეყნებში ბაქტერიულ ინფექციებთან გასამკლავებლად, მედიცინა ფაგით მკურნალობას იყენებს. მაგრამ ბაქტერიებიც არ არიან დაუცველნი. ჯერ ერთი, ბუნებრივი გადარჩევა ხელს უწყობს ბაქტერიულ მუტანტებს რეცეპტორული საიტებით, რომლებსაც განსაზღვრული ტიპის ფაგები ვეღარ ამოიცნობენ. მეორე, როდესაც ფაგის **დნმ** წარმატებით აღწევს ბაქტერიაში, ის, ხშირად, ამოიცნობა, როგორც უცხო სხეული და იჭრება უჯრედული ფერმენტებით, სახელწოდებით *რესტრიქციული ენდონუკლეაზები*, ან უბრალოდ **რესტრიქციული ფერმენტები**. ბაქტერიული უჯრედების საკუთარი **დნმ** ქიმიურად იმგვარადაა მოდიფიცირებული, რომ ხელი შეეშალოს რესტრიქციული ფერმენტების მათზე მოქმედებას. მაგრამ, ისევე როგორც ბუნებრივი გადარჩევა ეხმარება ბაქტერიებს ეფექტური რესტრიქციული ფერმენტებით, ასევე



▲ *სურათი 18.7 ფაგი λ-ს, ზომიერი ფაგის, ლიზისური და ლიზოგენური ციკლები.* ***ბაქტერიულ უჯრედში შესვლისა და წრიული ფორმის მიღების შემდეგ, λ დნმ-ს შეუძლია მაშინვე წარმოქმნას დიდი რაოდენობით შთამომავალი ფაგები (ლიზისური ციკლი) ან ინტეგრირდეს ბაქტერიულ ქრომოსომაში (ლიზოგენური ციკლი).*** *უმეტეს შემთხვევებში, ფაგი λ ლიზისურ ციკლს მიჰყვება, რომელიც მსგავსია სურათ 18.6-ზე აღწერილი ციკლისა. თუმცა, თუ ლიზოგენური ციკლი დაიწყება, პროფაგი მასპინძელი უჯრედის ქრომოსომაში მრავალი თაობის განმავლობაში შეიძლება იყოს განთავსებული. ფაგი λ-ს აქვს ერთი მთავარი კუდის ბოჭკო, რომელიც შედარებით მოკლეა.*

ბუნებრივი გადარჩევა უწყობს ხელს ამ ფერმენტებისადმი მდგრადი (რეზისტენტული) ფაგების მუტანტებს. ამრიგად, პარაზიტი — მასპინძლის ურთიერთობა მუდმივ ევოლუციურ მოძრაობაში იმყოფება.

არსებობს კიდევ მესამე მნიშვნელოვანი მიზეზი, რაც ბაქტერიებს ფაგების მოქმედების შედეგად გადაშენებისაგან იცავს. მრავალი ფაგი მასპინძელი უჯრედების დაშლის ნაცვლად, თანაარსებობს მათთან ე.წ. ლიზოგენურ ციკლში.

ლიზოგენური ციკლი

ლიზისური ციკლისგან განსხვავებით, რომლის დროსაც მასპინძელი უჯრედი იღუპება, **ლიზოგენურ ციკლში** ფაგის გენომი რეპლიცირდება მასპინძლის სიკვდილის გარეშე. ფაგებს, რომელთაც ბაქტერიაში რეპროდუცირების ორივე მოდელის გამოყენება შეუძლიათ, **ზომიერი ფაგები** ეწოდებათ. ზომიერი ფაგი, სახელწოდებით ლამბდა, ჩაწერილი ბერძნული ასო λ-თი, ფართოდ გამოიყენება ბიოლოგიურ კვლევებში. ფაგი λ ჰგავს T4-ს, მაგრამ მის კუდს მხოლოდ ერთი მოკლე კუდის ბოჭკო აქვს.

E. coli-ის უჯრედის ინფიცირება ფაგი λ-თი იწყება, როდესაც ფაგი უკავშირდება უჯრედის ზედაპირს და ახდენს თავისი **ДნმΔ**-ის შეყვანას უჯრედში **(სურათი 18.7).** მასპინძელ უჯრედში, λ-ს **ДნმΔ**-ის მოლეკულა წრიული ხდება. რა მოხდება შემდგომ, დამოკიდებულია რეპროდუქციის მოდელზე: ლიზისური ციკლი იქნება თუ ლიზოგენური. ლიზისური ციკლის დროს, ვირუსული გენები მყისვე გადააქცევენ მასპინძელ უჯრედს λ-ს მწარმოებელ ფაბრიკად, უჯრედი სწრაფად განიცდის ლიზისს და გამოათავისუფლებს თავის ვირუსულ პროდუქციას. ლიზოგენური ციკლის დროს კი, λ **ДნმΔ**-ის მოლეკულა გენეტიკური რეკომბინაციის (კროსინგოვერის) საშუალებით ჩაერთვება მასპინძელი უჯრედის ქრომოსომაში სპაციფიკურ საიტში. ბაქტერიულ ქრომოსომაში ამ გზით ჩართული ვირუსული **ДნმΔ** ცნობილია **პროფაგის** სახელით. პროფაგის ერთი გენი კოდირებს ცილას, რომელიც აფერხებს პროფაგის სხვა გენების უმეტესობის ტრანსკრიპციას. ამრიგად, ფაგის გენომი ბაქტერიის შიგნით მეტწილად „გაჩუმებულია“. ყოველთვის, როდესაც *E. coli* გასაყოფად ემზადება, საკუთარ **ДნმΔ**-თან ერთად ფაგის **ДნმΔ**-ის რეპლიკაციასაც ახორციელებს და ასლებს შვილეულ უჯრედებს გადასცემს. ერთ ინფიცირებულ უჯრედს შეუძლია, სწრაფად წარმოქმნას პროფაგის ფორმით არსებული ვირუსის მატარებელი ბაქტერიების დიდი პოპულაცია. ეს მექანიზმი საშუალებას აძლევს ვირუსებს, გავრცელდნენ და გამრავლდნენ იმ მასპინძელი უჯრედების დაზიანების გარეშე, რომელზედაც თვითონ არიან დამოკიდებული.

ტერმინი *ლიზოგენური* მიუთითებს, რომ პროფაგებს აქვთ უნარი, წარმოქმნან მასპინძელი უჯრედების ლიზისის გამომწვევი აქტიური ფაგები. ეს ხდება, როდესაც λ გენომი გამოდის ბაქტერიული ქრომოსომიდან და ლიზისური ციკლის ინიცირებას ახდენს. ლიზოგენური ციკლის „გადართვას“ ლიზისურ ციკლზე, ჩვეულებრივ, იწვევს გარემო სიგნალი, როგორიცაა რადიაცია ან გარკვეული ქიმიური ნაერთის არსებობა.

ტრანსკრიპციის შემაფერხებელი ცილის გენთან ერთად, ლიზოგენური ციკლის პროცესში პროფაგის რამოდენიმე სხვა გენიც შეიძლება ექსპრესირდებოდეს. ამ გენების ექსპრესიამ, შესაძლოა, შეცვალოს მასპინძლის ფენოტიპი. აღნიშნულ ფენომენს ყურადსაღები სამედიცინო მნიშვნელობა აქვს. მაგალითად, ადამიანის დაავადებების — დიფტერიის, ბოტულიზმისა და ქუნთრუშას გამომწვევი ბაქტერიები ადამიანისათვის უსაფრთხო იქნებოდა, რომ არა გარკვეული პროფაგური გენები, რომლებიც მასპინძელ ბაქტერიებს ტოქსინებს ასინთეზებინებენ.

ცხოველთა ვირუსების რეპროდუქციული ციკლები

ყველას გადაუტანია ვირუსული ინფექციები, იქნება ეს სიცივის გამონაყარი, გრიპი თუ ზოგადი გაცივება. ყველა სხვა ვირუსის მსგავსად, ადამიანებსა და სხვა ცხოველებში დაავადებების გამომწვევ ვირუსებსაც რეპროდუცირება მხოლოდ მასპინძელ უჯრედებში შეუძლიათ. ცხოველთა ვირუსებში ვირუსული ინფექციისა და რეპროდუქციის ზოგადი სქემის მრავალი ვარიაცია გვხვდება. ერთი მთავარი განმასხვავებელი ნიშანი არის ვირუსული გენომის ბუნება: ის **ДნმΔ**-ისაგან არის შედგენილი თუ რნმ-ისაგან? ორჯაჭვიანია თუ ერთჯაჭვიანი? გენომის ბუნება არის **ცხრილ 18.1-ზე** წარმოდგენილი ვირუსების ზოგადი კლასიფიკაციის საფუძველი. ერთჯაჭვიანი რნმ ვირუსები დაყოფილია კიდევ სამ კლასად (IV-VI) იმის მიხედვით, თუ როგორ მოქმედებს რნმ გენომი მასპინძელ უჯრედში.

ვირუსის სხვა მნიშვნელოვან მახასიათებელს წარმოადგენს მასპინძელი უჯრედის მემბრანიდან მიღებული მემბრანული გარსის არსებობა ან არარსებობა. ვირუსული ინფექციისა და რეპროდუქციის ყველა მექანიზმის განხილვის ნაცვლად, ჩვენ ყურადღებას გავამახვილებთ ვირუსული გარსების როლებსა და რნმ-ის, როგორც გენეტიკური მასალის, ფუნქციონირებაზე ცხოველთა მრავალ ვირუსში. მაშინ როცა ძალიან ცოტა ბაქტერიოფაგს აქვს მემრანული გარსი ან რნმ გენომი, თითქმის ყველა რნმ-იან ცხოველურ ვირუსს აქვს გარეთა გარსი, ასევე ზოგიერთ ვირუსსაც **ДნმΔ** გენომით (იხ. ცხრილი 18.1).

ვირუსული გარეთა გარსები

ცხოველთა ვირუსი აღჭურვილია გარეთა მემბრანით, ანუ ვირუსული გარსით, და იყენებს მას მასპინძელ უჯრედში შესასვლელად. ამ გარსის გარე ზედაპირიდან გამოშვერილია ვირუსული გლიკოპროტეინები, რომლებიც მასპინძელი უჯრედების ზედაპირზე განლაგებულ სპეციფიკურ რეცეპტორულ მოლეკულებს უკავშირდება. **სურათი 18.8** ზოგადად ასახავს რნმ გენომის მქონე გარე გარსიანი ვირუსის რეპროდუქციული ციკლის მოვლენებს. თქვენ შეგიძლიათ შეამჩნიოთ, რომ ახალი გარსებისათვის საჭირო ვირუსული გლიკოპროტეინები სინთეზდება მასპინძელი უჯრედის ენდოპლაზმურ ბადეში (**ებ**) უჯრედული ფერმენტების მიერ. ეს გლიკოპროტეინები

ცხრილი 1.15 ცხოველთა ვირუსების კლასები

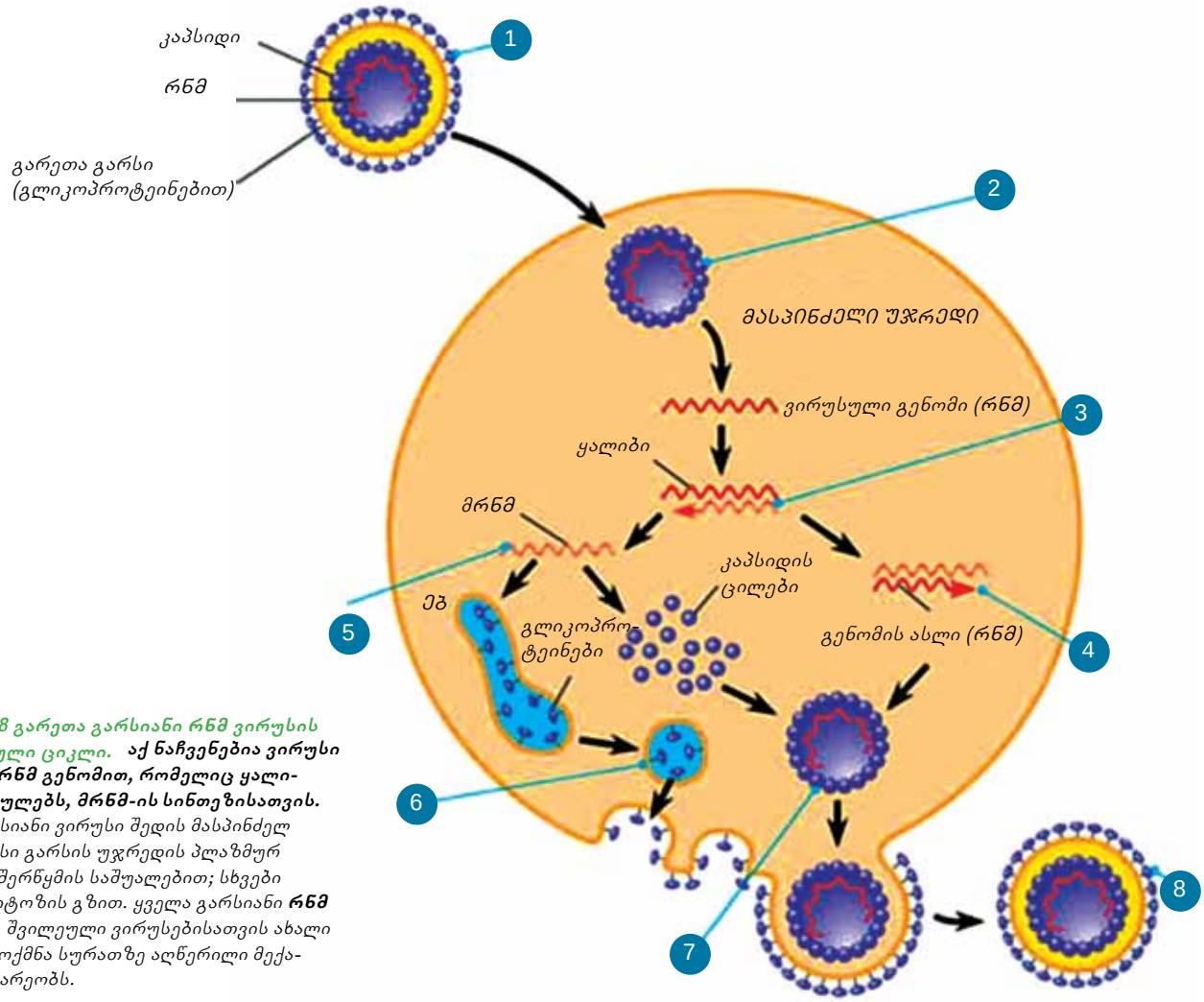
კლასი/ოჯახი	გარეთა გარსი	მაგალითები/დაავადებები
I. ორჯაჭვიანი დნმ (ოჯდნმ)		
ადენოვირუსი (იხ. სურათი 18.4ბ)	არა	რესპირატორული დაავადებანი; ცხოველთა სიმსივნეები
პაპოვავირუსი	არა	პაპილომავირუსი (პაპილომები, საშვილოსნოს ყელის კიბო); პოლიომავირუსი (ცხოველთა სიმსივნეები)
ჰერპესვირუსი	არის	Herpes simplex I და Herpes simplex II (სიცივის გამონაყარი, გენიტალური წყლულები);Varicella zoster (სარტყლისე ბური სირსველი, ჩუტყვავილა); ეპშტაინ ბარის ვირუსი (მონონუკლეოზი, ბარკიტის ლიმფომა)
პოქსვირუსი (Poxvirus)	არის	ყვავილის ვირუსი; ძროხის ყვავილის ვირუსი
II. ერთჯაჭვიანი დნმ (ეჯდნმ)		
პარვოვირუსი	არა	B19 პარვოვირუსი (მსუბუქი გამონაყარი)
III. ორჯაჭვიანი რნმ (ოჯრნმ)		
რეოვირუსი	არა	როტავირუსი (დიარეა);კოლორადოს ტკიპას ციების ვირუსი
IV. ერთჯაჭვიანი რნმ (ეჯრნმ)		
პიკორნავირუსი	არა	რინოვირუსი (ზოგადი გაცივება); პოლიოვირუსი; A ჰეპატიტის ვირუსი, და სხვა ენტერო (ნაწლავოვანი) ვირუსები
კორონავირუსი (იხ. სურათი 18.4ბ)	არის	ძლიერი მწვავე რესპირატორული სინდრომი (SARS -ინგლ. აბრ.)
ფლავივირუსი	არის	ყვითელი ციების ვირუსი; ვესტ ნილის (Vest (Flavivirus) Nile) ვირუსი; C ჰეპატიტის ვირუსი
ტოგავირუსი	არის	წითურას ვირუსი; ცხენის ენცეფალიტის (Togavirus) ვირუსები
V. ეჯრნმ; ყალიბი მრნმ-ის სინთეზისათვის		
ფილოვირუსი	არის	ებოლას ვირუსი (ჰემორაგიული ციებ-ცხელება)
ორთომიქსოვირუსი (იხ. სურათი 18.4გ)	არის	გრიპის ვირუსი
პარამიქსოვირუსი	არის	წითელას ვირუსი; ყბაყურას ვირუსი
რაბდოვირუსი	არის	ცოფის ვირუსი
VI. ეჯრნმ; ყალიბი დნმ-ის სინთეზისათვის		
რეტროვირუსი (იხ. სურათი 18.9)	არის	აივ, ადამიანის იმუნოდეფიციტის ვირუსი (შიდსი); რნმ სიმსივნის ვირუსები (ლეიკემია)

ჩაერთვება **ებ**-ის მემბრანაში და ტრანსპორტირდებიან უჯრედის ზედაპირთან. ეგზოციტოზის მსგავსი პროცესის საშუალებით, ახალი ვირუსების კაპსიდები უჯრედიდან გამოსვლის (გამოკვირტვის) დროს, თავად გაეხვევიან მამბრანებში. სხვაგვარად თუ ვიტყვით, ვირუსული გარეთა გარსები წარმოიქმნება მასპინძელი უჯრედის პლაზმური მემბრანიდან, თუმცა ამ მემბრანის ზოგიერთი მოლეკულა განსაზღვრულია ვირუსული გენებით. გარსიან ვირუსებს ახლა უკვე შეუძლიათ სხვა უჯრედების ინფიცირება. ამ რეპროდუქციული ციკლის დროს მასპინძელი უჯრედი აუცილებელად არ კვდება, განსხვავებით ფაგების ლიზისური ციკლისაგან.

ზოგიერთ ვირუსს აქვს გარეთა გარსი, რომელიც არ არის წარმოქმნილი პლაზმური მემბრანიდან. მაგალითად, ჰერპესვირუსების გარსები წარმოქმნილია მასპინძელი უჯრედის ბირთვული მემბრანიდან. ასეთ ვირუსებს აქვთ ორჯაჭვიანი **დნმ**-ის გენომი და რეპროდუცირდებიან მასპინძელი უჯრედის ბირთვში, თავისი **დნმ**-ის რეპლიკაციისა და ტრანსკრიპციისათვის კი ვირუსული და უჯრედული ფერმენტების კომბინაციას იყენებენ. ზოგ შემთხვევაში, ჰერპესვირუსის დნმ-ის ასლები მინიქრომოსომების სახით რჩება ზოგიერთი ნერვული უჯრედების ბირთვებში. აქ ისინი ლატენტურებია, სანამ რაიმე სახის ფიზიკური ან ემოციური სტრესი არ გამოიწვევს აქტიური ვირუსის წარმოქმნის ახალ ციკლს. ამ ახალი ვირუსებით სხვა უჯრედების ინფიცირება იწვევს ჰერპესისათვის დამახასიათებელი წყლულების წარმოქმნას, როგორიცაა გაცივების გამონაყარი ან გენიტალური წყლულები. თუ ადამიანმა ერთხელ ჰერპესვირუსის ინფექცია გადაიტანა, დაავადების ასეთი უცაბედი გამოვლინებები მთელი ცხოვრების განმავლობაში შეიძლება დაემართოს.

რნმ, როგორც ვირუსული გენეტიკური მასალა

თუმცა ზოგიერთი ფაგი და მცენარეთა ვირუსების უმეტესობაც რნმ ვირუსებს წარმოადგენენ, რნმ გენომების ყველაზე ფართო ნაირსახეობა გვაქვს ცხოველების დამასნებოვნებელ ვირუსებში. ცხოველთა ვირუსებში ნანახი სამი ტიპის ერთჯაჭვიანი რნმ გენომებიდან, IV კლასის ვირუსების გენომებს პირდაპირ შეუძლიათ, შეასრულონ მრნმ-ის როლი და ამდენად, ინფიცირებიდან მყისვე შეიძლება, მოხდეს მათი ტრანსლირება ვირუსულ ცილებში. სურათი 18.8 გვიჩვენებს V კლასის ვირუსს, რომელშიც რნმ გენომი ასრულებს *ყალიბის* როლს მრნმ-ის სინთეზისათვის. რნმ გენომი ტრანსკრიბირდება კომპლემენტარულ რნმ ჯაჭვში, რომელიც შემდეგ ფუნქციონირებს, როგორც მრნმ-იცა და ყალიბიც რნმ გენომის დამატებითი ასლების სინთეზისათვის. სხვა ვირუსების მსგავსად, რომლებიც მრნმ-ის წარმოსაქმნელად საჭიროებენ რნმ

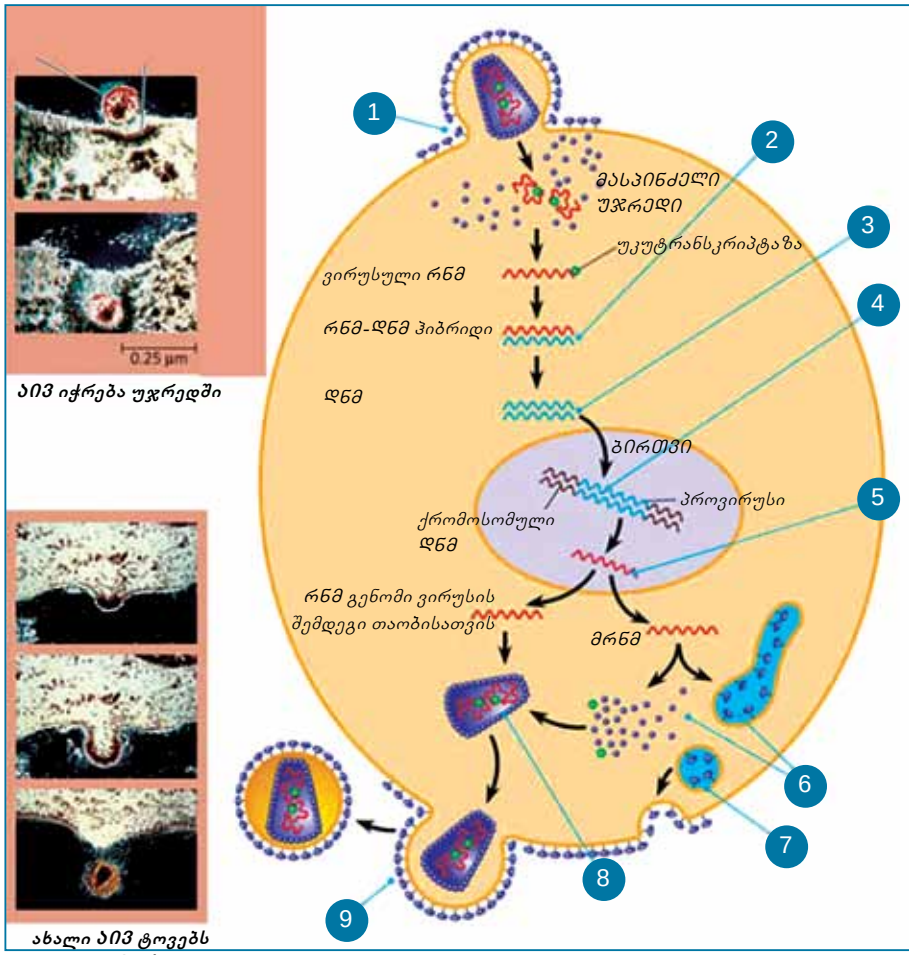


▶ *სურათი 18.8 გარეთა გარსიანი რნმ ვირუსის რეპროდუქციული ციკლი.* ***აქ ნაჩვენებია ვირუსი ერთჯაჭვიანი რნმ გენომით, რომელიც ყალიბის როლს ასრულებს, მრნმ-ის სინთეზისათვის.*** *ზოგიერთი გარსიანი ვირუსი შედის მასპინძელ უჯრედში თავისი გარსის უჯრედის პლაზმურ მემბრანასთან შერწყმის საშუალებით; სხვები შედიან ენდოციტოზის გზით. ყველა გარსიანი* ***რნმ*** *ვირუსისათვის, შვილეული ვირუსებისათვის ახალი გარსების წარმოქმნა სურათზე აღწერილი მექანიზმით მიმდინარეობს.*

1. *ვირუსული გარსის გლიკოპროტეინები უკავშირდება სპეციფიკურ რეცეპტორულ მოლეკულებს მასპინძელ უჯრედზე (არ არის ნაჩვენები), რაც განაპირობებს ვირუსის შესვლას უჯრედში.*
2. *კაპსიდა და ვირუსული გენომი აღწევენ უჯრედში. უჯრედული ფერმენტები "მოინელებენ" კაპსიდას, რის შედეგადაც ვირუსული გენომი გამოთავისუფლდება.*
3. *ვირუსული გენომი (წითელი) ფუნქციონირებს, როგორც ყალიბი კომპლემენტარული* ***რნმ*** *ჯაჭვების (ვარდისფერი) დასასინთეზებლად ვირუსული ფერმენტის მიერ.*
4. *ვირუსული* ***რნმ*** *გენომის ახალი ასლები მიიღება კომპლემენტარული* ***რნმ*** *ჯაჭვების ყალიბებად გამოყენებით.*
5. *კომპლემენტარული* ***რნმ*** *ჯაჭვები ასევე მოქმედებენ, როგორც მრნმ, რომელიც ტრანსლირდება როგორც კაპსიდის ცილებში (ციტოზოლში), ისე ვირუსული გარსისათვის საჭირო გლიკოპროტეინებში (****ეპ****-ში).*
6. *ვეზიკულებს გადააქვთ გარსის გლიკოპროტეინები პლაზმურ მემბრანასთან.*
7. *თითოეული ვირუსული გენომის მოლეკულის გარშემო ყალიბდება კაპსიდა.*
8. *თითოეული ახალი ვირუსი გამოიყოფა (გამოიკვირტება) უჯრედიდან, მისი გარსი მოფენილია გლიკოპროტეინებით, რომლებიც ჩართულია ეპ-დან მიღებულ მემბრანაში.*

— რნმ სინთეზს, ეს ვირუსიც იყენებს ვირუსულ ფერმენტს, რომელიც კაპსიდაში გენომთან ერთადაა მოთავსებული.

ცხოველთა რნმ ვირუსებიდან ყველაზე რთული რეპროდუქციული ციკლი აქვთ **რეტროვირუსებს** (კლასი VI). ეს ვირუსები აღჭურვილი არიან ფერმენტით, სახელად **უკუ-ტრანსკრიპტაზა**, რომელიც რნმ ყალიბის ტრანსკრიპციას ახდენს **დნმ**-ში და ამრიგად, განაპირობებს ინფორმაციის დინებას რნმ — **დნმ** მიმართულებით, ანუ ჩვეულებრივი მიმართულების საპირისპიროდ. ამ უჩვეულო ფენომენმა წარმოქმნა სახელი რეტროვირუსები (რეტრო ნიშნავს „უკან").



1. *ვირუსი ერწყმის უჯრედის პლაზმურ მემბრანას. კაპსიდის ცილები მოცილდებიან და გამოიყოფა ვირუსული ცილები და* **რნმ**.
2. *უკუტრანსკრიპტაზა აკატალიზებს ვირუსული* **რნმ**-*ის კომპლემენტარული* **დნმ**-*ის ჯაჭვის სინთეზს.*
3. *უკუტრანსკრიპტაზა აკატალიზებს* **დნმ**-*ის პირველი ჯაჭვის კომპლემენტარული* **დნმ**-*ის მეორე ჯაჭვის სინთეზს.*
4. *ორჯაჭვიანი* **დნმ** *პროვირუსის სახით ჩაერთვება უჯრედის* **დნმ**-*ში.*
5. *პროვირუსის გენები ტრანსკრიბირდებიან* **რნმ** *მოლეკულებში, რომლებიც ასრულებენ გენომების როლს ვირუსის შემდეგი თაობისათვის და ასევე* **მრნმ**-*ის როლს ვირუსულ ცილებში ტრანსლაციისათვის.*
6. *ვირუსული ცილების შემადგენლობაში არის კაპსიდის ცილები და უკუტრანსკრიპტაზა (სინთეზდება ციტოზოლში) და გარსის გლიკოპროტეინები (სინთეზდება ებ-ში).*
7. *ვეზიკულებს გადააქვთ გლიკოპროტეინები ებ-დან უჯრედის პლაზმურ მემბრანაში.*
8. *ვირუსული გენომებისა და უკუტრანსკრიპტაზას მოლეკულების გარშემო წარმოიქმნება კაპსიდები.*
9. *ახალი ვირუსები გამოიკვირტება მასპინძელი უჯრედიდან.*

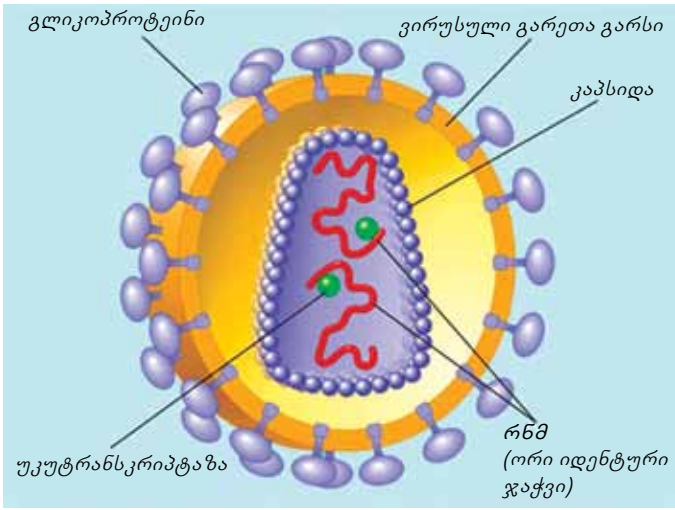
▲ *სურათი 18.10 აივ-ის, რეტროვირუსის, რეპროდუქციული ციკლი.* ***ფოტოები მარცხნივ (ხელოვნურად შეღებილი ტემ) აჩვენებენ აივ-ს ადამიანის სისხლის თეთრ უჯრედში შეჭრისა და გამოსვლის პროცესში.*** *ყურადღება მიაქციეთ, რომ მე-4 საფეხურზე ვირუსული* **რნმ** *გენომიდან სინთეზირებული* **დნმ** *ინტეგრირდება მასპინძელი უჯრედის ქრომოსომულ* **დნმ**-*ში, რაც რეტროვირუსებისათვის დამახასიათებელი უნიკალური ფენომენია.*

განსაკუთრებული სამედიცინო მნიშვნელობისაა **აივ (ადამიანის იმუნოდეფიციტის ვირუსი)** რეტროვირუსი, რომელიც იწვევს **შიდს-ს (შეძენილი იმუნოდეფიციტის სინდრომი). აივ** და სხვა რეტროვირუსები გარსიან ვირუსებს წარმოადგენენ, რომელნიც შეიცავენ ერთჯაჭვიანი რნმ-ის ორ იდენტურ მოლეკულას და ასევე ორ მოლეკულა უკუტრანსკრიპტაზას (სურათი 18.9).

აივ-ის მასპინძელ უჯრედში შესვლის შემდეგ, მისი უკუტრანსკრიპტაზას მოლეკულები გამოიყოფიან ციტოპლაზმაში და აკატალიზებენ ვირუსული **დნმ**-ის სინთეზს. ახლადშექმნილი ვირუსული **დნმ** შემდგომ შედის უჯრედის ბირთვში და ინტეგრირდება ქრომოსომის **დნმ**-ში. ინტეგრირებული ვირუსული **დნმ**, სახელწოდებით **პროვირუსი**, არასოდეს ტოვებს მასპინძლის გენომს და ამდენად, უჯრედის მუდმივ რეზიდენტად რჩება. (პროფაგისაგან განსხვავებით, პროვირუსი არასოდეს გამოდის უჯრედიდან). მასპინძლის რნმ პოლიმერაზა ახდენს პროვირუსული **დნმ**-ის ტრანსკრიპციას რნმ მოლეკულებში, რომელთაც შეუძლიათ ფუნქციონირება, როგორც მრნმ-ად ვირუსული ცილების სინთეზისათვის, ასევე უჯრედიდან გამოყოფილი ახალი ვირუსული ნაწილაკების გენომებად. სურათი 18.10 ასახავს **აივ**-ის რეპროდუქციულ ციკლს, რომელიც ტიპიურია რეტროვირუსებისათვის. 43-ე თავში ჩვენ აღვწერთ, როგორ იწვევს **აივ** იმუნური სისტემის მოშლას, რაც **შიდს**-ით დაავადებისათვისაა დამახასიათებელი.

ვირუსების ევოლუცია

ვირუსები რეალურად არ შეესაბამებიან ცოცხალი ორგანიზმების ჩვენეულ განსაზღვრებას. ცალკეული, იზოლირებული ვირუსი ბიოლოგიურად ინერტულია, არა აქვს თავისი გენების რეპლიკაციისა და **ატფ**-ის საკუთარი წყაროს რეგენერაციის უნარი. მაგრამ მაინც, მას აქვს გენეტიკური



◀ *სურათი 18.9* ***შიდსი-ს გამომწვევი რეტროვირუსის, აივ-ის, სტრუქტურა.*** *გარსის გლიკოპროტეინები საშუალებას აძლევენ ვირუსს, დაუკავშირდეს სისხლის ზოგიერთ თეთრ უჯრედებზე განლაგებულ სპეციფიკურ რეცეპტორებს.*

პროგრამა, რომელიც ჩაწერილია სიცოცხლის უნივერსალურ ენაზე. რად უნდა მივიჩნიოთ ვირუსები: ბუნების ყველაზე რთულ მოლეკულებად, თუ სიცოცხლის უმარტივეს ფორმად? ორივე შემთხვევაში, ჩვენ უნდა გადავხედოთ ჩვეულ დეფინიციებს. თუმცა ვირუსები წარმოადგენენ იძულებით უჯრედშიდა პარაზიტებს, რომელთაც დამოუკიდებლად გამრავლება არ შეუძლიათ, მათ მიერ გენეტიკური კოდის გამოყენება ართულებს ცოცხალ სამყაროსთან მათი ევოლუციური კავშირის უარყოფას.

როგორ წარმოიქმნა ვირუსები? რადგანაც მათი გამრავლება დამოკიდებულია უჯრედებზე, ვირუსები, ალბათ, არ უნდა იყვნენ სიცოცხლის წინაუჯრედული ფორმების შთამომავალნი. ისინი უნდა განვითარებულიყვნენ პირველი უჯრედების გაჩენის *შემდეგ*, შესაძლოა, მრავალჯერადაც. მოლეკულურ ბიოლოგთა უმეტესობა იმ ჰიპოთეზის მომხრეა, რომ ვირუსები წარმოიშვნენ უჯრედული ნუკლეინის მჟავების ფრაგმენტებიდან, რომელთაც შეეძლოთ გადასვლა ერთი უჯრედიდან მეორეში. ამ იდეას ეთანხმება დაკვირვება, რომ ვირუსულ გენომს, ჩვეულებრივ, უფრო მეტი აქვს საერთო საკუთარი მასპინძლის გენომთან, ვიდრე სხვა მასპინძლების დამაინფიცირებელი ვირუსების გენომებთან. მართლაც, ზოგიერთი ვირუსული გენები უმთავრესად მასპინძელი გენების იდენტურია. მეორე მხრივ, მრავალი ვირუსული გენომის უახლესმა გაშიფვრამ აჩვენა, რომ გარკვეული ვირუსების გენეტიკური თანამიმდევრობები საკმაოდ მსგავსია მათთან, თითქოსდა, შორეულად დაკავშირებული ვირუსების თანამიმდევრობებისა (როგორებიცაა, მაგალითად ცხოველის ვირუსი და მცენარის ვირუსი, რომელთაც მსგავსი თანამიმდევრობები აქვთ). ეს გენეტიკური მსგავსება, შესაძლოა, ასახავდეს ვირუსული გენების იმ ჯგუფების შენარჩუნებას, რომლებიც ევოლუციურად წარმატებული იყვნენ ვირუსებისა და მათი მასპინძელი ეუკარიოტული უჯრედების ადრეული ევოლუციის სტადიაზე. ვირუსების წარმოქმნა კი კვლავაც სერიოზული დებატების საგანს წარმოადგენს.

შესაძლოა, უადრესი ვირუსები წარმოადგენდნენ ნუკლეინის მჟავების შეუმოსავ, შიშველ ფრაგმენტებს, რომელთაც შეეძლოთ ერთი უჯრედიდან მეორეში გადასვლა უჯრედის დაზიანებული ზედაპირის გავლით. კაპსიდის ცილების მაკოდირებელი გენების ევოლუციამ, ალბათ, გაადვილა დაუზიანებელი უჯრედების ინფიცირება. ვირუსული გენომების წარმოქმნის წყაროს კანდიდატებს შორის მოიაზრება პლაზმიდები და ტრანსპოზონები, გენეტიკური ელემენტები, რომელთაც უფრო დეტალურად განვიხილავთ მოგვიანებით, ამავე თავში. პლაზმიდები არის პატარა, წრიული **დნმ**-ის მოლეკულები, რომლებიც ნანახია ბაქტერიებსა და ასევე, საფუარებში, რომლებიც ერთუჯრედიან ეუკარიოტებს წარმოადგენენ. პლაზმიდები უჯრედის გენომისაგან ცალკე არსებობენ, შეუძლიათ გენომისაგან დამოუკიდებლად რეპლიცირება და ხანდახან, ხდება მათი გაცვლა უჯრედებს შორის. ტრანსპოზონები **დნმ**-ის სეგმენტებია, რომელთაც შეუძლიათ უჯრედის გენომის შიგნით ერთი მდებარეობიდან სხვაზე გადასვლა. ამგვარად, პლაზმიდებს, ტრანსპოზონებსა და ვირუსებს მნიშვნელოვანი საერთო თვისება გააჩნიათ: ისინი წარმოადგენენ მობილურ გენეტიკურ ელემენტებს.

ვირუსებსა და მათი მასპინძელი უჯრედების გენომებს შორის არსებული ახლაც მიმდინარე ევოლუციური ურთიერთქმედება წარმოადგენს ასოციაციას, რომელიც ვირუსებს მეტად სასარგებლო მოდელურ სისტემებად აქცევს მოლეკულურ ბიოლოგიაში. ვირუსების შესახებ შეძენილ ცოდნას მრავალი პრაქტიკული გამოყენებაც აქვს, რამეთუ ვირუსები, დაავადების გამოწვევის უნარის საშუალებით, უზარმაზარ გავლენას ახდენენ ყველა ცოცხალ ორგანიზმზე.

კონცეფცია ცხრა 18.1

1. შეადარეთ ლიზისური (ვირულენტური) ფაგისა და ლიზოგენური (ზომიერი) ფაგის მოქმედება მასპინძელ უჯრედზე.
2. როგორ რეპროდუცირდებიან ზოგიერთი ვირუსები **დნმ**-ის არქონისა და მისი სინთეზირების გარეშეც?
3. რატომ უწოდებენ **აივ**-ს რეტროვირუსს?

კონცეფცია 18.2

ვირუსები, ვიროიდები და პრიონები სახიფათო პათოგენებს წარმოადგენენ ცხოველებსა და მცენარეებში

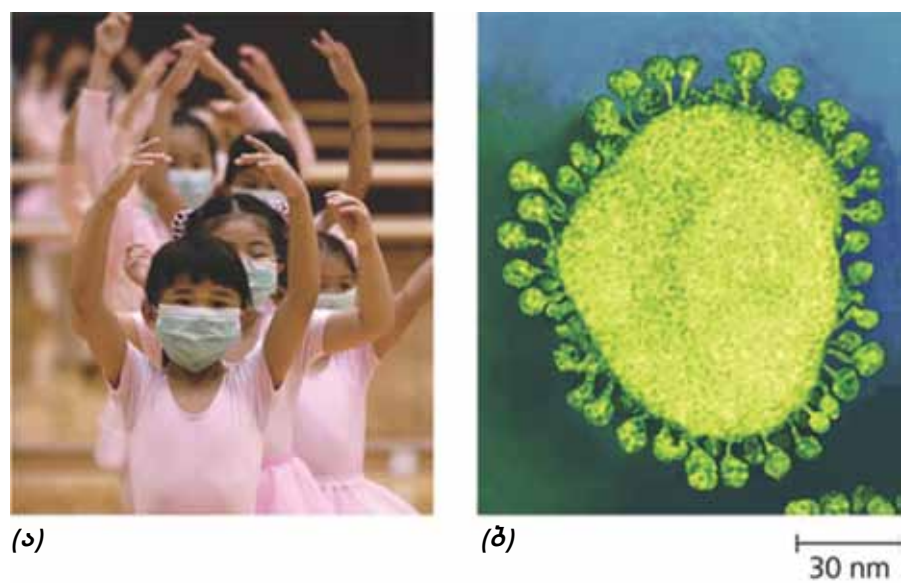
ვირუსული ინფექციებით გამოწვეული დაავადებანი აზიანებს ადამიანებს, სასოფლო-სამეურნეო კულტურებსა და ცხოველებს მთელ მსოფლიოში. სხვა უფრო მცირე და ნაკლებად რთული წარმონაქმნები, რომლებიც ცნობილია ვიროიდებისა და პრიონების სახელით, ასევე იწვევენ დაავადებებს მცენარეებსა და ცხოველებში.

ვირუსული დაავადებები ცხოველებში

კავშირი ვირუსულ ინფექციასა და მის მიერ წარმოქმნილ სიმპტომებს შორის ხშირად არ არის ნათელი. ვირუსებმა, შესაძლოა, დააზიანონ ან მოკლან უჯრედები, იწვევენ რა ლიზოსომებიდან ჰიდროლიზური ფერმენტების გამოთავისუფლებას. ზოგიერთი ვირუსის მოქმედების შედეგად, ინფიცირებული უჯრედები იწყებენ ტოქსინების გამომუშავებას, რაც დაავადების სიმპტომებს განაპირობებს. ზოგიერთი ვირუსი კი თვითონ შეიცავს მოლეკულურ კომპონენტებს, რომლებიც ტოქსიკურია, მაგალითად გარეთა გარსის ცილები. რა ზომის დაზიანებას გამოიწვევს ვირუსი, ნაწილობრივ დამოკიდებულია ინფიცირებული ქსოვილის რეგენერირების უნარზე უჯრედის დაყოფის საშუალებით. ადამიანები, ჩვეულებრივ, მთლიანად იკურნებიან გაციებისაგან, რადგანაც რესპირატორული ტრაქტის ეპითელიუმს, რომელიც ინფიცირდება ვირუსებით, ეფექტურად შეუძლია თავის აღდგენა. ამის საპირისპიროდ, პოლიოვირუსით გამოწვეული ზრდასრული ნერვული უჯრედების დაზიანება უკვე მუდმივია, რადგანაც ეს უჯრედები არ იყოფა და მათი ჩანაცვლება, ჩვეულებრივ, ვერ ხერხდება. ვირუსულ ინფექციებთან ასოცირებული მრავალი დროებითი სიმპტომი, როგორიცაა ციება და ტკივილები, ფაქტიურად გამოწვეულია თავად სხეულის მიერ ინფექციასთან შებრძოლების მცდელობის შედეგად.

იმუნური სისტემა სხეულის ბუნებრივი თავდაცვითი სისტემის (იხ. თავი 43) რთული და კრიტიკული ნაწილია. იმუნური სისტემა ასევე წარმოადგენს ვირუსული ინფექციების თავიდან ასაცილებელი მთავარი სამედიცინო იარაღის — ვაქცინების — საფუძველს. **ვაქცინები** არის პათოგენური მიკრობების უსაფრთხო ვარიანტები ან მათი წარმოებულები, რომლებიც ასტიმულირებენ იმუნურ სისტემას, ფაქტიური პათოგენის წინააღმდეგ თავდაცვის გამოსამუშავებლად. ვაქცინაციის შედგად აღმოიფხვრა ყვავილი, ერთ დროს მსოფლიოს მრავალ ნაწილში გავრცელებული დამანგრეველი ეპიდემია. ყვავილის, პოლიომიელიტისა და წითელას გამომწვევი ვირუსები მხოლოდ ადამიანებს აინფიცირებენ. სწორედ ეს ძალიან ვიწრო მასპინძელი არეალი იყო მნიშვნელოვანი მსოფლიო ჯანდაცვის ორგანიზაციის მიერ ყვავილის აღმოფხვრის წარმატებული მცდელობის საქმეში. ამჟამად, მსგავსი, მსოფლიო მასშტაბის საყოველთაო ვაქცინაცია მიმდინარეობს დარჩენილი ორი ვირუსის ასევე აღმოსაფხვრელად. ეფექტური ვაქცინები არსებობს ასევე წითურას, ყბაყურას , B ჰეპატიტისა და რიგი სხვა ვირუსული დაავადების წინააღმდეგ.

მართალია, ვაქცინებს შეუძლიათ, აგვარიდონ გარკვეული ვირუსული დაავადებანი, მაგრამ სამედიცინო ტექნოლოგიას, დღესდღეისობით, მცირე დახმარების აღმოჩენა ძალუძს უმეტესი ვირუსული დაავადებებისაგან განკურნების საქმეში, უკვე მათი დაწყების შემდეგ. ანტიბიოტიკები, რომლებიც ბაქტერიული ინფექციებისაგან განკურნებაში



(ა) *ბალეტის პატარა მოსწავლეები ჰონგკონგში ნიღბებს ატარებენ, რათა დაიცვან თავი SARS-ის გამომწვევი ვირუსისაგან.*

(ბ) *SARS-ის გამომწვევი აგენტი არის კორონავირუსი, სურათზე (ფერადი ტემ) გამოსახულის მსგავსი. ეს სახელი ეწოდა გერე გარსიდან გამოშვერილი გლიკოპროტეინული შვერილებისაგან წარმოქმნილი „კორონის“-გვირგვინის გამო.*

▶ *სურათი 18.11* ***SARS (ძლიერი მწვავე რესპირატორული სინდრომი), ახლახანს გაჩენილი ვირუსული დაავადება***

გვეხმარებიან, ვირუსების წინააღმდეგ უძლურია. ანტიბიოტიკები ბაქტერიებს კლავენ ამ პათოგენებისათვის სპეციფიკური ფერმენტებით კატალიზებული პროცესების ინჰიბირების გზით; მაგრამ ვირუსებს საკუთარი ფერმენტები ან ცოტა აქვთ, ან საერთოდ არ გააჩნიათ. მიუხედავად ამისა, რამოდენიმე წამალი ეფექტურად ებრძვის ზოგიერთ ვირუსს. ანტივირუსული წამლების უმეტესობა ჰგავს ნუკლეოზიდებს და ამის შედეგად, მოქმედებს ვირუსული ნუკლეინის მჟავის სინთეზზე. ერთ ასეთ წამალს წარმოადგენს აციკლოვირი. ის აფერხებს ჰერპესვირუსის რეპროდუქციას იმ ვირუსული პოლიმერაზის ინჰიბირების საშუალებით, რომელიც ასინთეზებს ვირუსულ **ᲓᲜᲐ**-ს. ამის მსგავსად, აზიდოთიმიდინი (**ᲐᲖᲗ**) აფერხებს **ᲐᲘᲕ**-ის რეპროდუქციას უკატრანსკრიპტაზას მიერ **ᲓᲜᲐ**-ის სინთეზის პროცესში ჩარევის შედეგად. უკანასკნელი ათწლეულის განმავლობაში, დიდი მცდელობა იყო მიმართული **ᲐᲘᲕ**-ის საწინააღმდეგო წამლების შესამუშავებლად. ამჟამად, ყველაზე ეფექტურადაა მიჩნეული მულტიმედიკამენტოზური მკურნალობები, რომელთაც ხანდახან „კოქტეილებს“ უწოდებენ. ასეთი რეჟიმი ძირითადად შეიცავს ორი ნუკლეოზიდის მსგავსი ნაერთისა და პროტეაზის ინჰიბიტორის კომბინაციას. ეს უკანასკნელი მოქმედებს ფერმენტზე, რომელიც საჭიროა ვირუსული ნაწილაკების ასაწყობად.

აღმოცენებადი ვირუსები

ვირუსებს, რომლებიც უცბად ჩნდება ან უცბად მოექცევიან მედიცინაში მოღვაწე მეცნიერთა ყურადღების არეში, ხშირად *აღმოცენებად ვირუსებს* უწოდებენ. **ᲐᲘᲕ**-ი, **ᲨᲘᲓᲡ**-ის ვირუსი, ამის კლასიკურ მაგალითს წარმოადგენს: ეს ვირუსი სან-ფრანცისკოში გამოჩნდა 1980-იანი წლების დასაწყისში, თითქოსდა არსაიდან. მომაკვდინებელი ებოლას ვირუსი, თავდაპირველად ცენტრალურ აფრიკაში ნანახი 1976 წელს, არის ერთ-ერთი რამოდენიმე აღმოცენებადი ვირუსებიდან, რომლებიც იწვევენ *ჰემორაგიულ ციებას*. ეს, ხშირ შემთხვევაში, ფატალურ სინდრომია, რომელსაც ახასიათებს ციება, სიცხე, გულისრევა, მასიური სისხლდენა და ცირკულაციური სისტემის კოლაფსი. მთელი რიგი სხვა, სახიფათო ახალი ვირუსები იწვევს ენცეფალიტს, ტვინის ანთებას. ერთი მაგალითია ვესტ ნილის ვირუსი, რომელიც პირველად გამოჩნდა ჩრდილოეთ ამერიკაში 1999 წელს და გავრცელდა აშშ-ს ყველა მიმდებარე 48 შტატში.

კიდევ უფრო ახლახანს გამოჩენილი ვირუსული დაავადებაა *ძლიერი მწვავე რესპირატორული სინდრომი (ძმრს — ინგლ. SARS*), რომელიც პირველად სამხრეთ ჩინეთში გამოჩნდა 2002 წლის ნოემბერში **(სურათი 18.11ა)**. 2002 წლის ნოემბრიდან 2003 წლის ივლისამდე მომხდარი დაავადების გლობალური აფეთქების პერიოდში დაახლოებით 8 000 ადამიანი ინფიცირდა, რომელთაგან 700-ზე მეტი გარდაიცვალა. მკვლევარებმა სწრაფად მოახერხეს SARS-ის გამომწვევი აგენტის იდენტიფიცირება. ეს აღმოჩნდა *კორონავირუსი*, ვირუსი ერთჯაჭვიანი რნმ გენომით (კლასი IV), რომელიც მანამდე არ იყო ცნობილი ადამიანებში დაავადების გამომწვევად **(სურათი 18.11ბ)**.

საიდან და როგორ იჭრებიან ასეთი ვირუსები ადამიანთა სცენაზე, იწვევენ რა მანამადე იშვიათ ან უცნობ დაავადებებს? სამი პროცესი უწყობს ხელს ვირუსული დაავადებების უეცარ გაჩენას. პირველი, არსებული ვირუსების მუტაციები, ამ ახალი დაავადებების მთავარ წყაროს წარმოადგენს. რნმ ვირუსებს აქვთ მიდრეკილება, უჩვეულოდ მაღალი სიხშირით განიცადონ მუტაციები, რადგანაც მათი რნმ გენომების რეპლიკაციისას მომხდარი შეცდომების შესწორება აღარ ხორციელდება. ზოგიერთი მუტაციების შედეგად, არსებული ვირუსები გარდაიქმნებიან ახალ გენეტიკურ ნაირსახეობებად (ხაზებად), რომელთაც დაავადების გამოწვევა იმ ინდივიდებშიც შეუძლიათ, ვისაც იმუნიტეტი ჰქონდა გამომუშავებული წინამორბედი ვირუსებისადმი. გრიპის ეპიდემიები, მაგალითად, წარმოიქმნება გრიპის ვირუსის ახალი ხაზების მიერ, რომლებიც გენეტიკურად საკმარისად განსხვავდება წინა ხაზებისაგან, რომ ადამიანებს მცირე იმუნიტეტი ჰქონდეთ მათ მიმართ.

ახალი ვირუსული დაავადებების მეორე წყაროა არსებული ვირუსების გავრცელება ერთი მასპინძელი სახეობებიდან სხვებზე. მეცნიერებმა გამოთვალეს, რომ ადამიანის ახალი დაავადებების დაახლოებით სამი მეოთხედი საწყისს იღებს სხვა ცხოველებიდან. მაგალითად, ჰანტავირუსი ჩვეულებრივია მღრღნელებში, განსაკუთრებით თეთრფეხა მემინდვრიაში. მათი პოპულაცია მკვეთრად გაიზარდა შეერთებული შტატების სამხრეთ-დასავლეთში 1993 წელს, მას შემდეგ, რაც უჩვეულოდ ნესტიანი ამინდის შედეგად საგრძნობლად მოიმატა მღრღნელების საკვების წყარომ. მრავალი ადამიანი, რომელთაც შეისუნთქეს ინფიცირებული თაგვების შარდისა და ფეკალიების ნარჩენების შემცველი მტვერი, ინფიცირდა ჰანტავირუსით, და მათგან რამდენიმე ათეული გარდაიცვალა. SARS-ის გამომწვევი ვირუსის წყარო 2004 წლისათვის ჯერ კიდევ დაუდგენელია, თუმცა კანდიდატებს შორის არიან ეგზოტიკური ცხოველები, რომლებიც ჩინეთში, პროდუქტების ბაზრებში იქნა ნანახი. ხოლო 2004 წლის დასაწყისში გამოჩნდა ცნობები სამხრეთ-აღმოსავლეთ აზიაში პირველი ადამიანების დასნებოვნების შესახებ გრიპის ვირუსით, რომელიც მანამდე ნანახი იყო მხოლოდ ფრინველებში. თუ ეს ვირუსი ისე განვითარდება, რომ ადვილად შეძლებს გადასვლას ადამიანიდან ადამიანზე, დაავადების დიდი აფეთქების სერიოზული საფრთხე წარმოიქმნება. მართლაც, არსებობს მყარი მტკიცებულება, რომ 1918-1919 წლების გრიპის პანდემია, რომლის შედეგადაც დაახლოებით 40 მილიონი ადამიანი გარდაიცვალა, სწორედ ფრინველებიდან წარმოიშვა.

დაბოლოს, ვირუსული დაავადების გამოსვლამ პატარა, იზოლირებული პოპულაციიდან შესაძლოა, ფართოდ გავრცელებული ეპიდემიები გამოიწვიოს. მაგალითად, **ᲨᲘᲓᲡ** უსახელოდ და ფაქტიურად შეუმჩნევლად მიმდინარეობდა ათწლეულების განმავლობაში, სანამ დაიწყებოდა მისი გავრცელება მთელ მსოფლიოში. ამ შემთხვევაში ტექნოლოგიურმა და სოციალურმა ფაქტორებმა, როგორებიცაა ხელმისაწვდომი ინტერნაციონალური მოგზაურობები, სისხლის გადასხმები, უწესრიგო და მრავალფეროვანი სექსუალური

კავშირები და ინტრავენური ნარკოტიკების მოხმარება, ხელი შეუწყვეს ადამიანის მანამდე იშვიათ დაავადებას, გადაქცეულიყო გლობალურ უბედურებად.

ამრიგად, აღმოცენებადი ვირუსები, ძირითადად, არ წარმოადგენენ ახალ ვირუსებს; არამედ ისინი არიან უკვე არსებული ვირუსები, რომელთაც განიცადეს მუტაცია, გადავიდნენ ახალ მასპინძელ სახეობებზე, ან უფრო ფართოდ გავრცელდნენ საკუთარ მასპინძელ სახეობებში. ცვლილებებმა მასპინძლის ქცევაში, ან გარემო ცვლილებებმა შეიძლება, გაზარდოს ვირუსული მოძრაობა, რაც განაპირობებს დაავადებების გაჩენას. მაგალითად, ახალი გზების გაყვანამ დაშორებულ ადგილებში შესაძლოა, ხელი შეუწყოს ვირუსების გავრცელებას ადამიანთა მანამდე იზოლირებულ პოპულაციებს შორის. კიდევ ერთი პრობლემაა ტყეების განადგურება სასოფლო-სამეურნეო მიწების გაფართოვების მიზნით. ეს არის გარემოს დაზიანება, რის შედეგადაც ადამიანი კონტაქტში შედის სხვა ცხოველებთან, რომლებიც შესაძლოა იმ ვირუსების მასპინძლები იყვნენ, რომელთაც ადამაინის ინფიცირების უნარიც გააჩნიათ.

ვირუსული დაავადებები მცენარეებში

ცნობილია 2 000-ზე მეტი ტიპის მცენარეთა ვირუსული დაავადებანი, რომლებიც ერთად არიან პასუხისმგებელი მსოფლიო მასშტაბით ყოველწლიური $15 მილიარდიანი ზარალისათვის, სასოფლო-სამეურნეო და მებაღეობის კულტურების მოსავალის განადგურების გზით. ვირუსული ინფექციების ზოგადი სიმპტომებია ფოთლებსა და ხილზე წარმოქმნილი თეთრი ან ყავისფერი ლაქები, შეფერხებული ზრდა და დაზიანებული ყვავილები ან ფესვები, რასაც ყველაფერს მივყავართ მოსავლის შემცირებისა და მისი ხარისხის გაუარესებამდე (სურათი 18.12).





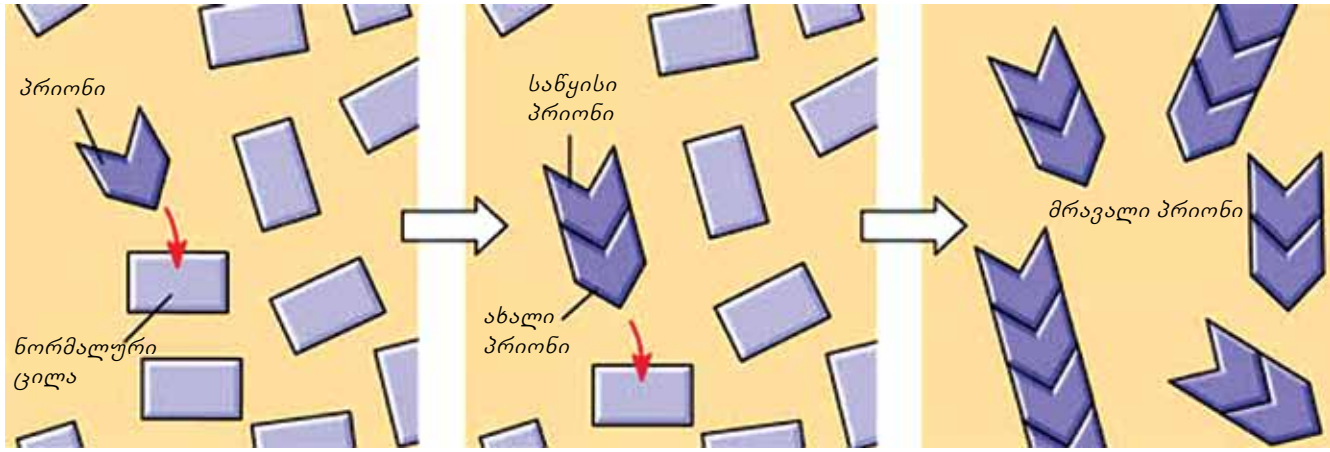


▶ *სურათი 18.12* ***ვირუსული ინფექციები მცენარეებში.*** *განსაზღვრული ვირუსებით ინფიცირება იწვევს ტიტას ყვავილის ზოლიანი შეფერვის წარმოქმნას (ზემოთ), პომიდორზე არარეგულარულ ყავისფერ ლაქებსა (მარცხნივ ცენტრში) და შავ ლაქებს ნესვზე (ქვემოთ).*

მცენარეთა ვირუსების ძირითადი სტრუქტურა და რეპლიკაციის მოდელი მსგავსია ცხოველთა ვირუსებისა. ჯერჯერობით აღმოჩენილი მცენარეთა ვირუსების უმეტესობას რნმ გენომი აქვთ, მათ შორის თამბაქოს მოზაიკის ვირუსსაც (**თმვ**). ბევრს აქვს ჩხირის ფორმის კაპსიდა, როგორც **თმვ**-ს (იხ. სურათი 18.4ა), სხვებს კი პოლიედრული კაპსიდები აქვთ.

მცენარეთა ვირუსული დაავადებები ვრცელდება ორი ძირითადი გზით. პირველ გზაში, რომელსაც *ჰორიზონტალური ტრანსმისია* ეწოდება, მცენარის ინფიცირება ვირუსის გარე წყაროდან ხდება. მცენარეში შეჭრილმა ვირუსმა თავდაპირველად უნდა გაიაროს უჯრედთა გარეთა დამცველი შრე (ეპიდერმისი). ამიტომ მცენარე ნაკლებად მდგრადი ხდება ვირუსული ინფექციების მიმართ, თუ უკვე არის დაზიანებული ქარის, მწერების მიერ, ან აქვს რაიმე ჭრილობა. მწერები ორმაგ საფრთხეს წარმოადგენენ, რადგანაც შეიძლება ასევე შეასრულონ ვირუსების გადამტანის როლი და გაავრცელონ დაავადება მცენარიდან მცენარეზე. ფერმერებმა და მებაღეებმაც, შესაძლოა, უნებლიეთ გადაიტანონ ვირუსები სასხლავი მაკრატელით ან სხვა იარაღებით. ვირუსული ინფექციების გადატანის მეორე გზა არის *ვერტიკალური ტრანსმისია*, რომლის დროსაც მცენარეს ვირუსული ინფექცია მემკვიდრეობით გადაეცემა მშობლისაგან. ვერტიკალური ტრანსმისია შეიძლება განხორციელდეს უსქესო გამრავლებისას (მაგალითად, გასამრავლებლად მცენარეთა ნაწილების აღებისას) ან სქესობრივი გამრავლების დროს, ინფიცირებული თესლების მეშვეობით.

მას შემდეგ, რაც ვირუსი შეაღწევს მცენარის უჯრედში და დაიწყებს გამრავლებას, ვირუსული კომპონენტები ადვილად ვრცელდება მთელ მცენარეში პლაზმოდესმის გავლით. პლაზმოდესმა არის მცენარის მომიჯნავე უჯრედებს შორის არსებული კედლების გამჭოლი ციტოპლაზმური კავშირები (იხ. სურათი 6.28). ვირუსული გენების მიერ კოდირებულ ცილებს შეუძლიათ პლაზმოდესმის დიამეტრის იმგვარად შეცვლა, რომ ვირუსულ ცილებსა თუ გენომებს მასში გაღწევის საშუალება მიეცეს. მეცნიერებს ჯერ არ შეუმუშავებიათ მკურნალობა მცენა-



▲ *სურათი 18.13 მოდელი, თუ როგორ მრავლდებიან პრიონები.* ***პრიონები წარმოადგენენ ტვინის ნორმალური ცილების არასწორად დახვეულ ვერსიებს.*** *როდესაც პრიონი კონტაქტირებს თავის ნორმალურ "ტყუპისცალთან", მან, შეიძლება, გამოიწვიოს ნორმალური ცილის მიერ არასწორი ფორმის მიღება. შედეგად წარმოქმნილი ჯაჭვური რეაქცია შესაძლოა, მანამ გაგრძელდეს, სანამ აგრეგირებული პრიონების აკუმულირება სახიფათო დონეს მიაღწევს, რაც უჯრედის ფუნქციონირების დარღვევასა და შედეგად, ტვინის დეგრადაციას იწვევს.*

რეთა ვირუსული დაავადებების უმეტესობისათვის. ამიტომ, მათი მცდელობა უმთავრესად მიმართულია ასეთ დაავადებათა შემთხვევებისა და მათი გავრცელების შემცირებისაკენ; ასევე, სასოფლო-სამეურნეო კულტურების გარკვეული ვირუსებისადმი მდგრადი სახეობების გამოყვანისაკენ.

ვიროიდები და პრიონები: უმარტივესი დამაინფიცირებელი აგენტები

რაოდენ პატარა და მარტივები არიან ვირუსები, მაგრამ ისინი დიდები ჩანს პათოგენების კიდევ ერთი კლასთან: **ვიროიდებთან** შედარებით. ესენი არიან რნმ-ის წრიული მოლეკულები, რომელთა სიგრძე მხოლოდ რამოდენიმე ასეული ნუკლეოტიდია და რომელნიც აინფიცირებენ მცენარეებს. ერთმა ვიროიდულმა დაავადებამ გამოიწვია 10 მილიონზე მეტი ქოქოსის პალმის დაღუპვა ფილიპინებზე. ვიროიდები არ კოდირებენ ცილებს, მაგრამ შეუძლიათ რეპლიცირება მასპინძელი მცენარის უჯრედებში, ალბათ უჯრედული ფერმენტების გამოყენებით. ეს მცირე რნმ-ის მოლეკულები უნდა იწვევდნენ შეცდომების წარმოქმნას მცენარის ზრდის მაკონტროლირებელ რეგულატორულ სისტემებში. ამიტომაც, ვიროიდულ დაავადებებთან ასოცირებულ ტიპიური სიმპტომებს წარმოადგენს მცენარის არანორმალური განვითარება ან შეფერხებული ზრდა.

ვიროიდებიდან მიღებული მნიშვნელოვანი გაკვეთილი ის არის, რომ ერთეული მოლეკულა შეიძლება წარმოადგენდეს დამაინფიცირებელ აგენტს, რომელიც დაავადებას ავრცელებს. მაგრამ ვიროიდები ნუკლეინის მჟავებია, რომელთა რეპლიცირების უნარი კარგადაა ცნობილი. კიდევ უფრო გასაოცარია მონაცემები დამაინფიცირებელ *ცილებზე*, რომელთაც **პრიონებს** უწოდებენ და რომელნიც აღმოჩნდა, რომ იწვევენ მთელ რიგ ტვინის დეგენერაციულ დაავადებებს სხვადასხვა სახეობის ცხოველებში. ამ დაავადებებს შორისაა სკრეპი (scrapie) ცხვარში; ე.წ. ძროხის ცოფის დაავადება (საქონლის ღრუბლისებური ენცეფალოპათია), რომელმაც ბოლო წლებში მნიშვნელოვანი ზიანი მიაყენა ევროპული საქონლის ხორცის ინდუსტრიას; და კროიცფელდ-ჯაკობის დაავადება ადამიანებში, რომელმაც გამოიწვია 125 ბრიტანელის სიკვდილი გასულ ათწლეულში. პრიონები, ალბათ, საკვებით გადაიტანება, როგორც ეს მოხდა ძროხის ცოფის დაავადებიანი საქონლის პრიონების შემცველი ხორცით კვებისას. განსაკუთრებით შემაშფოთებელია პრიონების ორი დამახასიათებელი ნიშანი. ერთი, პრიონები არიან ძალიან ნელი მოქმედების აგენტები; ინკუბაციური პერიოდი სიმპტომების გამომჟღავნებამდე დაახლოებით ათ წელს შეადგენს. მეორე, პრიონები ფაქტიურად დაუზიანებელი არიან; ისინი არ იშლებიან და არ ინაქტივირდებიან გაცხელებით საჭმლის მომზადებისათვის ნორმალურ ტემპერატურებზე. დღეისათვის, არ არის ცნობილი პრიონული დაავადების სამკურნალო რაიმე საშუალება და ეფექტური მკურნალობის შემუშავების ერთადერთი იმედი შეიძლება იყოს ინფექციის მექანიზმების გარკვევაში.

როგორ შეიძლება, რომ ცილა, რომელიც თავისთავად ვერ რეპლიცირდება, გადაცემადი პათოგენი იყოს? წამყვანი ჰიპოთეზის თანახმად, პრიონი წარმოადგენს ტვინის უჯრედებში ნორმულად არსებული ცილის არასწორად დაკეცილ (დახვეულ) ფორმას. როდესაც პრიონი მოხვდება უჯრედში, რომელიც ცილის ნორმალურ ფორმას შეიცავს, ის გარდაქმნის ნორმალურ ცილას მის პრიონულ ვერსიაში (**სურათი 18.13**). ამგვარად, პრიონს მრავალჯერ შეუძლია ჯაჭვური რეაქციის გაშვება, რაც მათ რიცხვს ზრდის. ეს მოდელი პირვე-

ლად შემოთავაზებული იქნა 1980-იანი წლების დასაწყისში და დღეს საყოველთაოდაა მიღებული.

კონცეფცია ცხრა 18.2

1. აღწერეთ ორი გზა, რის საშუალებითაც არსებული ვირუსი შეიძლება აღმოცენებად ვირუსად იქცეს.
2. შეადარეთ მცენარეთა ვირუსების ჰორიზონტალური და ვერტიკალური ტრანსმისიები.
3. პრიონების გრძელი საინკუბაციო პერიოდი რატომ ზრდის მათ მიერ ადამიანებში დაავადების გამოწვევის საფრთხეს?

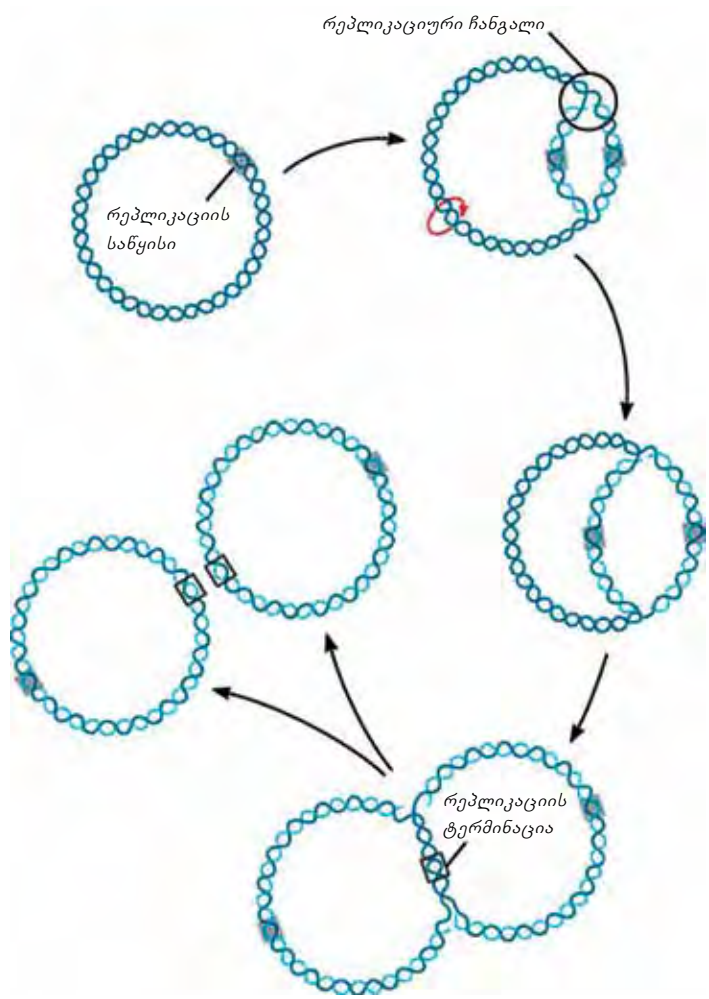
კონცეფცია 18.3

ბაქტერიების გენეტიკურ მრავალგვარობას ხელს უწყობს სწრაფი რეპროდუქცია, მუტაციები და გენეტიკური რეკომბინაცია

ვირუსების რეპლიკაციის მექანიზმების შესწავლისას, მკვლევარებმა ასევე შეიტყვეს მექანიზმებზე, რომლებიც უჯრედებში **დნმ**-ის რეპლიკაციისა და გენთა ექსპრესიას არეგულირებენ. ბაქტერიებიც ასევე ფასეულია გენეტიკურ კვლევაში მიკრობული მოდელების სახით, მხოლოდ განსხვავებული მიზნებით. როგორც პროკარიოტული უჯედები, ბაქტერიები, საშუალებას აძლევენ მკვლევარებს, შეისწავლონ მოლეკულური გენეტიკა უმარტივეს ნამდვილ ორგანიზმებში. თანამედროვე ფართომასშტაბიანი გენომის სეკვენირების პროგრესის შედეგად მრავალრიცხოვან პროკარიოტულ სახეობებზე დაგროვდა ინფორმაცია. თუმცა, სპეციალურად აღნიშნული შემთხვევების გარდა, ჩვენ ყურადღებას გავამახვილებთ რაც არის ცნობილი კარგად შესწავლილი ნაწლავოვანი ბაქტერიის *Escherichia coli*-დან მიღებული კვლევებიდან. ამ ბაქტერიას ხომ ხანდახან "მოლეკულური ბიოლოგიის ლაბორატორიულ ვირთაგვას" უწოდებენ.

ბაქტერიული გენომი და მისი რეპლიკაცია

უმრავლეს ბაქტერიებში გენომის მთავარი კომპონენტია ერთი ორჯაჭვიანი, წრიული **დნმ** მოლეკულა, რომელიც მცირე რაოდენობით ცილასთანაა ასოცირებული. თუმცა ჩვენ ამ სტრუქტურას მოვიხსენიებთ, როგორც *ბაქტერიულ ქრომოსომას*, ის ძალიან განსხვავდება ეუკარიოტული ქრომოსომებისაგან, რომელთაც აქვთ დიდი რაოდენობით ცილასთან ასოცირებული ხაზოვანი **დნმ** მოლეკულები. *E.coli*-ში ქრომოსომული **დნმ** შედგება დაახლოებით 4.6 მილიონი ნუკლეოტიდის წყვილისაგან, რაც დაახლოებით 4 400 გენს წარმოადგენს. ეს არის 100 ჯერ უფრო მეტი **დნმ**, ვიდრე ნანახია ტიპიურ ვირუსში, მაგრამ მხოლოდ დაახლოებით ერთი მეათასედია ადამიანის სომატური უჯრედის **დნმ**-ისა. მაგრამ მაინც, ეს საკმაოდ დიდი რაოდენობის **დნმ**-ია ასეთ მცირე სათავსში მოსათავსებლად.



▶ *სურათი 18.14* ***ბაქტერიული ქრომოსომის რეპლიკაცია.*** *რეპლიკაციის ერთი საწყისიდან* **დნმ**-*ის სინთეზი წრიული ქრომოსომის გასწვრივ ორივე მიმართულებით მიმდინარეობს, სანამ არ მოხდება მთელი ქრომოსომის რეპროდუცირება. ფერმენტები, რომლებიც ჭრიან, ატრიალებენ (წითელი ისარი) და კვლავ აერთებენ ორმაგ სპირალს, იცავენ* **დნმ**-*ს „აბურდვისაგან". დაიმახსოვრეთ, რომ თუმცა* **დნმ**-*ის რეპლიკაციის საბოლოო მიმართულება ორივე მიმართულების რეპლიკაციის საწყისიდან გამომავალია, თითოეულ რეპლიკაციურ ჩანგალთან ერთი ახალი ჯაჭვი წყვეტილად სინთეზდება საწყისისაკენ უკან მიმავალი მიმართულებით (იხ. სურათი 16.16).*

E.coli-ის უჯრედის **დნმ**-ს თუ გავასწორებთ, ის დაახლოებით მილიმეტრის სიგრძის იქნება, ანუ 500-ჯერ უფრო გრძელი, ვიდრე თვითონ უჯრედი. ბაქტერიის შიგნით კი გარკვეული ცილები იწვევენ ქრომოსომის იმგვარ მჭიდრო დახვევასა და "სუპერდახვევას", რომ ის მხოლოდ უჯრედის ნაწილს ავსებს. **დნმ**-ის ამ მჭიდრო უბანს **ნუკლეოიდს** უწოდებენ და ის არ არის შემოსაზღვრული მემბრანით, როგორც ეს ხდება ეუკარიოტული უჯრედის ბირთვის შემთხვევაში. ქრომოსომასთან ერთად, ბევრ ბაქტერიას ასევე აქვს პლაზმიდები, ბევრად უფრო მცირე წრიული **დნმ**-ები. თითოეულ პლაზმიდა გენების მხოლოდ მცირე რაოდენობას შეიცავს, რამოდენიმე ერთეულიდან რამოდენიმე ათეულამდე. პლაზმიდების შესახებ თქვენ ქვემოთ უფრო მეტს შეიტყობთ.

ბაქტერიული უჯრედები იყოფა ბინარული დაყოფით, რასაც წინ უსწრებს ბაქტერიული ქრომოსომის რეპლიკაცია (იხ. სურათი 12.11). რეპლიკაციის ერთი საწყისიდან **დნმ**-ის სინთეზი წრიული ქრომოსომის გასწვრივ ორივე მიმართულებით მიმდინარეობს (სურათი 18.14). ხელსაყრელ პირობებში, ბაქტერიას ძალიან სწრაფად შეუძლია გამრავლება, იქნება ეს ბუნებრივ გარემოში, თუ ლაბორატორიულ კულტურაში. მაგალითად, *E.coli* ოპტიმალურ პირობებში ზრდისას შეიძლება დაიყოს ყოველ 20 წუთში. ლაბორატორიულ კულტურას, დაწყებულს ერთი უჯრედით საკვები ნივთიერებების შემცველ აგარის ფირფიტაზე, შეუძლია 12 საათში წარმოქმნას 10^7-დან 10^8-მდე ბაქტერიის შემცველი უჯრედთა მასა ანუ კოლონია. ორგანიზმის ბუნებრივ გარემოში, ანუ ძუძუმწოვართა მსხვილ ნაწლავში რეპროდუქციის სისწრაფე შესაძლოა, ბევრად ნაკლები იყოს. მაგალითად, უჯრედთა რიცხვის ერთ გაორმაგებას ადამიანის მსხვილ ნაწლავში დაახლოებით 12 საათი სჭირდება, მაგრამ ეს საკმარისია იმისათვის, რომ ჩანაცვლდეს $2X10^{10}$ ბაქტერია, რომლებიც ყოველდღიურად იკარგება ფეკალურ მასებთან ერთად.

სურათი 18.15

კვლევა: შეუძლია მაქცევიტულ უჯრედს გენების შეძენა სხვა მაქცევიტული უჯრედისაგან?

ექსპერიმენტი *მკვლევარებს ჰქონდათ ორი მუტანტური ხაზი, ერთს შეეძლო არგინინის სინთეზი, მაგრამ არ შეეძლო ტრიპტოფანის ($arg^+ trp^-$), ხოლო მეორეს შეეძლო ტრიპტოფანის სინთეზი, მაგრამ არა არგინინისა ($arg^- trp^+$). თითოეული მუტანტური შტამი და ასევე ორივე ხაზის ნარევი იზრდებოდნენ თხევად არეზე, რომელიც ყველა აუცილებელ ამინომჟავას შეიცავდა. ნიმუშები თითოეული თხევადი კულტურიდან გადაიტანეს თასებზე, რომელიც გლუკოზისა და არაორგანული მარილების (მინიმალური არე) ხსნარს შეიცავდა და გამყარებული იყო აგარით.*



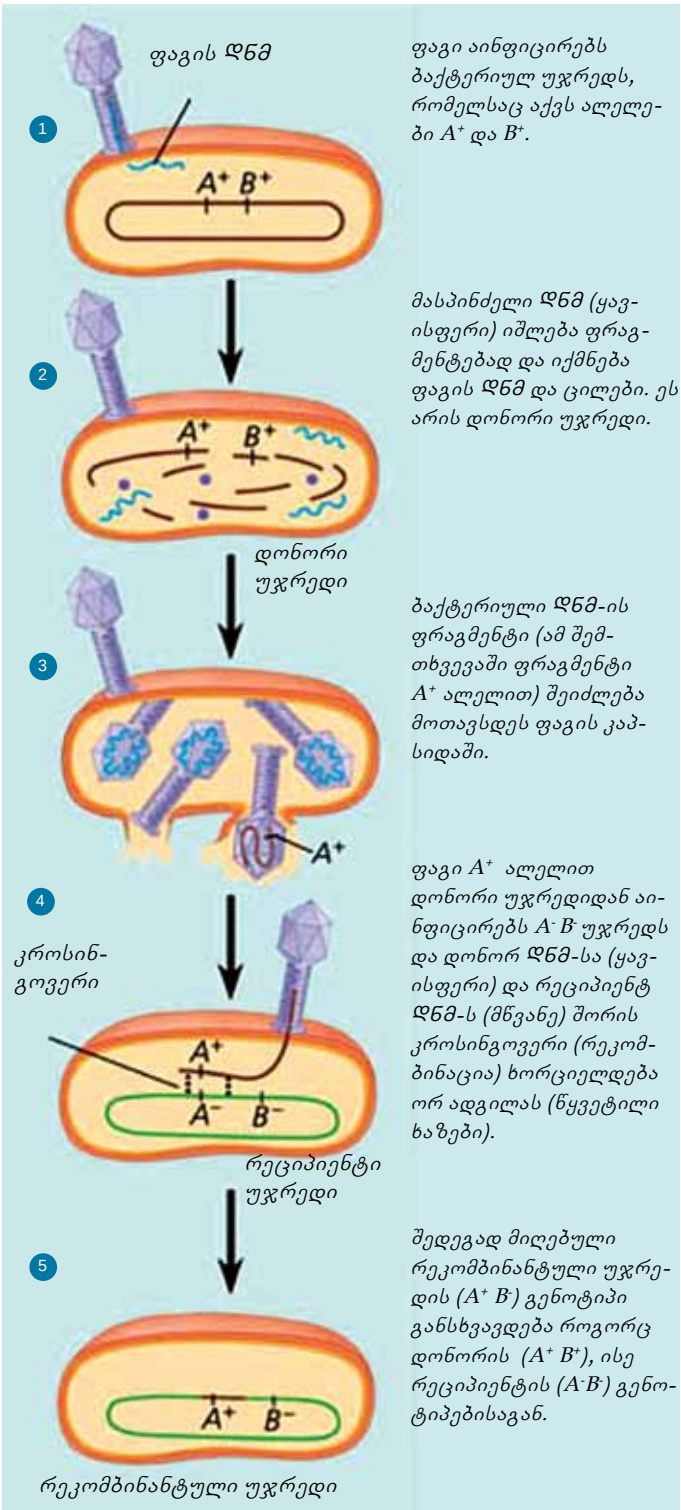
შედეგები: *მხოლოდ შერეული კულტურიდან აღებული ნიმუშები შეიცავდა უჯრედებს, რომლებისგანაც მინიმალურ არეზე (რომელსაც არ ჰქონდა ამინომჟავები) გაიზარდა კოლონიები.*



დასკვნა: *რადგანაც მინიმალურ არეზე კოლონიებად გაზრდა შეუძლიათ მხოლოდ უჯრედებს, რომლებიც ასინთეზებენ ორივეს, არგინინსაც და ტრიპტოფანსაც, ($arg^+ trp^+$ უჯრედები), კოლონიების არარსებობა ორ საკონტროლო თასზე გვიჩვენებს, რომ არ წარმოქმნილა მუტაციები, რომლებიც ამის უნარს აღუდგენდა მუტანტურ ხაზებს. ამრიგად, მინიმალურ არეზე კოლონიის წარმომქმნელ თითოეულ უჯრედს შტამების ნარევიდან, ერთი ან მეტი გენი უნდა შეეძინა მეორე შტამის უჯრედიდან გენეტიკური რეკომბინაციის საშუალებით.*

მუტაციები და გენეტიკური რეკომბინაცია, როგორც გენეტიკური მრავალგვარობის წყაროები

ბინარული დაყოფა უსქესო პროცესია — შთამომავლობა წარმოიქმნება ერთი მშობლისაგან. ამგვარად, კოლონიაში არსებული ბაქტერიების უმრავლესობა გენეტიკურად მშობელი უჯრედის იდენტურია. თუმცა, მუტაციამ შეიძლება გამოიწვიოს ზოგიერთი შთამომავლის მცირედი გენეტიკური განსხვავება. მოცემული *E.coli*-ის გენში სპონტანური მუტაციის წარმოქმნის ალბათობა საშუალოდ, დაახლოებით 1×10^{-7}-ია უჯრედის გაყოფაზე, მხოლოდ



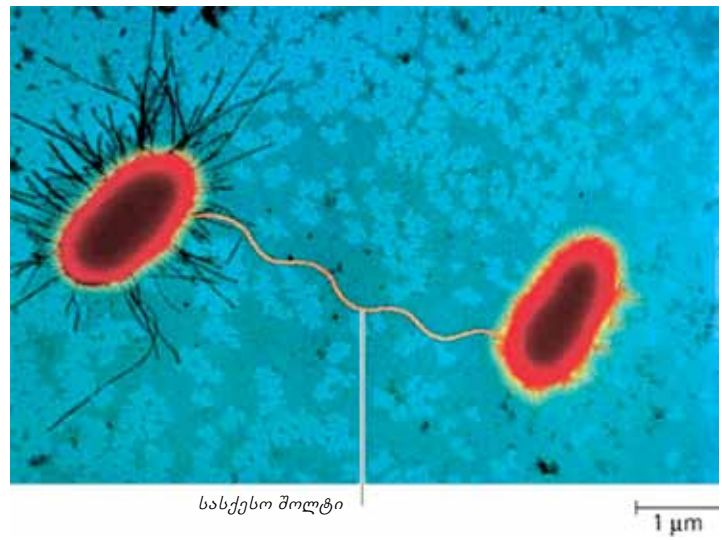
◀ *სურათი 18.16 გენერალიზებული ტრანსდუქცია.* ***ფაგებს ხანდახან გადააქვთ მასპინძელი ქრომოსომის გენების შემცველი შემთხვევითი ფრაგმენტები ერთი უჯრედიდან (დონორი) მეორეში (რეციპიენტი).*** *გადატანილ* **დნმ***-სა და რეციპიენტის გენომს შორის შეიძლება მოხდეს რეკომბინაცია, რისი შედეგიც იქნება რეკომბინანტული უჯრედი.*

ერთი 10 მილიონში. მაგრამ *E.coli*-ის 2×10^{10} ახალ უჯრედებს შორის, რომლებიც ყოველ დღე ჩნდება ერთი ადამიანის მსხვილ ნაწლავში, იქნება დაახლოებით $(2 \times 10^{10})(1 \times 10^{-7}) = 2\,000$ ბაქტერია, რომელსაც ამ გენში მუტაცია ექნება. თუ განვიხილავთ *E.coli*-ის ყველა, 4 300, გენს, მუტაციათა მთლიანი რიცხვი, დაახლოებით, $4\,300 \times 2\,000 = 9$ მილიონს შეადგენს ერთ დღეში, ერთ მასპინძელ ადამიანზე. მთავარი ისაა, რომ ახალ მუტაციებს, თუმცა ისინი ინდივიდუალურად იშვიათად ხდება, გენეტიკური ნაირგვარობის მნიშვნელოვნად გაზრდა შეუძლიათ მაშინ, როდესაც რეპროდუქციის სიხშირე მაღალია გენერაციების ხანმოკლე პერიოდების გამო. ეს ნაირგვარობა, თავის მხრივ მოქმედებს ბაქტერიული პოპულაციების ევოლუციაზე. ბაქტერიული პოპულაციები, რომლებიც შედგება ადგილობრივი გარემოს მიმართ გენეტიკურად კარგად აღჭურვილი ინდივიდებისაგან, რეპროდუცირდებიან უფრო ჭარბად, ვიდრე ნაკლებად შესაფერისი ინდივიდების პოპულაციები.

ამის საპირისპიროდ, ახალ მუტაციებს შედარებით მცირე წვლილი შეაქვთ გენეტიკური ნაირფეროვნების შექმნაში ნელი რეპროდუქციის მქონე ორგანიზმების პოპულაციაში, როგორიც არიან ადამიანები. ადამიანთა პოპულაციაში ნანახი მემკვიდრული ცვლილებების უმეტესობა გამოწვეულია არა *ახალი* მუტაციების შედეგად წარმოქმნილი ახალი ალელებით, არამედ უკვე არსებული ალელების რეკომბინაციებით სქესობრივი გამრავლების დროს (იხ. თავი 15). ბაქტერიებშიც კი, სადაც ინდივიდუალური ცვლილებების მთავარ წყაროდ ახალი მუტაციები გვევლინებიან, დამატებითი ცვლილებები მომდინარეობს გენეტიკური რეკომბინაციისაგან, რაც განისაზღვრება, როგორც ორი წყაროდან მიღებული **დნმ**-ების კომბინირება. ჩვენს მიერ აქ განხილულ უმრავლეს შემთხვევაში, **დნმ**-ის ორი წყარო არის ორი ცალკეული ბაქტერიული უჯრედის გენომები, სადაც ერთი უჯრედის გენომური **დნმ** მეორე უჯრედის გენომში ხვდება.

სურათი 18.15 გვიჩვენებს ბაქტერიებში მიმდინარე გენეტიკური რეკომბინაციის დამამტკიცებელი ექსპერიმენტების ერთ ტიპს. ამ ექსპერიმენტში გამოიყენეს *E.coli*-ის ორი მუტანტური ხაზი, თითოეულს არ შეეძლო ერთ-ერთი აუცილებელი ამინომჟავის სინთეზირება, ერთს — ტრიპტოფანის, ხოლო მეორეს — არგინინის. შედეგად, მუტანტური შტამები ვერ იზრდებოდნენ მინიმალურ საკვებ არეზე, რომელიც მხოლოდ გლუკოზასა (როგორც ორგანული ნახშირბადის წყაროს) და მარილებს შეიცავდა. როდესაც განახორციელეს ორივე შტამის ბაქტერიების ერთად ინკუბაცია, გამოჩნდნენ უჯრედები, რომელთაც შეძლეს მინიმალურ არეზე გაზრდა. ეს კი იმას მიუთითებს, რომ მათ შეეძლოთ *ორივეს*, ტრიპტოფანისაც და არგინინისაც, სინთეზირება. ასეთი უჯრედების რაოდენობა ბევრად მეტი იყო, რომ წარმოქმნილი მუტაციებისათვის მიგვეწერა. იმ უჯრედთა უმეტესობას, რომელთაც ორივე ამინომჟავის სინთეზი შეე-

▶ *სურათი 18.17 ბაქტერიული კონიუგაცია.* ***E.coli*-ის დონორი უჯრედი (მარცხენა) გამოუშვებს შოლტებს, რომელთაგან ერთი დაკავშირდება რეციპიენტ უჯრედთან.** *ორი უჯრედი მიიქაჩება ერთმანეთისაკენ ახლოს, რაც საშუალებას მისცემს მათ შორის ციტოპლაზმური შეწყვილების ხიდის წარმოქმნას. ამ ხიდის საშუალებით, დონორი გადაიტანს თავის* ***დნმ****-ს რეციპიენტში (ფერადი* ***ტემ****).*



ძლოთ, ერთი ან მეტი გენი უნდა მიეღო მეორე შტამისაგან, სავარაუდოდ გენეტიკური რეკომბინაციის საშუალებით.

გენის გადატანისა და გენეტიკური რეკომბინაციის მექანიზმები ბაქტერიებში

მექანიზმები, რომლებიც გამოიყენება ორი ინდივიდის **დნმ**-ების ერთად ერთ უჯრედში მისატანად, განსხვავებულია ბაქტერიებსა და ეუკარიოტებისათვის. ეუკარიოტებში, მეიოზისა და განაყოფიერების სქესობრივი პროცესი ერთ ზიგოტაში მოათავსებს ორი ინდივიდის **დნმ**-ებს (იხ. თავი 13). მაგრამ პროკარიოტებში მეიოზი და განაყოფიერება არ ხდება. სამაგიეროდ, სხვა სამი პროცესი — ტრანსფორმაცია, ტრანსდუქცია და კონიუგაცია, ახდენს სხვადასხვა ინდივიდებისაგან **დნმ**-ების ერთად მოთავსებას.

ტრანსფორმაცია

ბაქტერიული გენეტიკის კონტექსტში, **ტრანსფორმაციის** პროცესი წარმოადგენს ბაქტერიული უჯრედების გენოტიპისა და ფენოტიპის შეცვლას, რას გამოწვეულია გარემომცველი არიდან შეუმოსავი (შიშველი), უცხო **დნმ**-ის შთანთქმით უჯრედში. მაგალითად, *Streptococcus pneumoniae*-ს უვნებელი ხაზის ბაქტერიები შეიძლება ტრანსფორმირდნენ პნევმონიის გამომწვევ უჯრედებად, თუ პათოგენური ხაზის მკვდარი, დაშლილი უჯრედების შემცველი არიდან შთანთქავენ **დნმ**-ს (იხ. სურათი 16.2). ეს ტრანსფორმაცია ხდება, როდესაც ცოცხალი, არაპათოგენური უჯრედები მიიტაცებენ პათოგენურობის ალელის მატარებელი **დნმ**-ის ნაწილს, რომელიც კოდირებს უჯრედის გარსს. ეს უკანასკნელი ბაქტერიას იცავს მასპინძლის იმუნური სისტემისაგან. შემდგომ, უცხო ალელი ჩაერთვება არაპათოგენური უჯრედის ქრომოსომაში, მოხდება რა „უგარსო“ მდგომარეობის ალელის ჩანაცვლება გენეტიკური რეკომბინაციის — ანუ კროსინგოვერის მეშვეობით **დნმ**-ის სეგმენტების გაცვლის — საშუალებით. ახლა უჯრედი რეკომბინანტს წარმოადგენს: მისი ქრომოსომა შეიცავს ორი სხვადასხვა უჯრედიდან მიღებულ **დნმ**-ს.

ლაბორატორიულ კულტურებში ტრანსფორმაციის აღმოჩენიდან მრავალი წლის განმავლობაში, ბიოლოგების უმეტესობა ფიქრობდა, რომ ეს პროცესი საკმაოდ იშვიათი და შემთხვევითია, იმისათვის რომ მნიშვნელოვანი როლი შეასრულოს ბაქტერიების ბუნებრივ პოპულაციებში. მაგრამ მას შემდეგ, მკვლევარებმა შეიტყვეს, რომ ბევრ ბაქტერიას გააჩნია უჯრედის ზედაპირის ცილები, რომლებიც ამოიცნობენ და გადაიტანენ **დნმ**-ს მონათესავე სახეობებიდან უჯრედში, სადაც მოხდება ამ უცხო **დნმ**-ის ჩართვა გენომში. *E. coli* -ს და ზოგიერთ სხვა ბაქტერიებს, როგორც ჩანს, აკლია ეს ტრანსფორმაციის მექანიზმი. თუმცა, *E. coli* –ს მოთავსება კალციუმის იონების შედარებით მაღალი კონცენტრაციის შემცველ არეში, ხელოვნურად ასტიმულირებს უჯრედების მიერ **დნმ**-ის მცირე ნაწილების შთანთქმას. ეს ტექნიკა ბიოტექნოლოგიაში გამოიყენება *E. coli* –ს გენომში უცხო გენების ჩასართავად — გენების, რომლებიც კოდირებენ საჭირო ცილებს, როგორიცაა ინსულინი და ზრდის ჰორმონი.

ტრანსდუქცია

პროცესში, რომელიც ცნობილია **ტრანსდუქციის** სახელით, ფაგებს (ვირუსებს, რომლებიც აინფიცირებენ ბაქტერიებს) გადააქვთ გენები ერთი მასპინძელი უჯრედიდან მეორეში ფაგის რეპროდუქციულ ციკლში მომხდარი გადახრების (აბერაციების) შედეგად.

სურათი 18.16 აღწერს *გენერალიზებული ტრანსდუქციის* მოვლენებს. ამ პროცესის დროს ალალბედზე ხდება ბაქტერიული გენების გადატანა ერთი ბაქტერიული უჯრედიდან მეორეში. გაიხსენეთ, რომ ფაგის ლიზისური ციკლის ბოლოსკენ, ვირუსული ნუკლეინის მჟავის მოლეკულები ეწყობა კაპსიდებში, და დასრულებული ფაგები გამოიყოფა მასპინძელი უჯრედის დაშლის შემდეგ. ხანდახან, მასპინძელი უჯრედის დაშლილი **დნმ**-ის მცირე ნაწილი შემთხვევით ჩაიდება ფაგის კაპსიდაში ფაგის გენომის ნაცვლად. ასეთი ვირუსი დეფექტურია, რადგანაც არ გააჩნია საკუთარი გენეტიკური მასალა. მიუხედავად ამისა, ლიზირებული მასპინძლიდან მისი გამოთავისუფლების შემდეგ, ფაგს შეუძლია მიემაგროს სხვა ბაქტერიას (რეციპიენტი) და შეიყვანოს მასში ბაქტერიული **დნმ**-ის ნაწილი, რომელიც პირველი უჯრედიდან (დონორი) მიიღო. ზოგიერთ ასეთ **დნმ**-ს შემდგომში შეუძლია, რეციპი-

ენტი უჯრედის ქრომოსომის ჰომოლოგიური უბანი ჩაანაცვლოს, თუკი ნაწილის ორივე ბოლოსთან კროსინგოვერი განხორციელდება. ამ შემთხვევაში, რეციპიენტი უჯრედის ქრომოსომა გადაიქცევა ორი უჯრედიდან მიღებული **დნმ**-ის კომბინაციად; გენეტიკური რეკომბინაცია განხორციელდა.

ზომიერი ფაგები, რომელთაც შეუძლიათ თავისი გენომის ინტეგრირება პროფაგის სახით ბაქტერიულ ქრომოსომაში (იხ. სურათი 18.7), ახორციელებენ *სპეციალიზებულ ტრანსდუქციას*. ამ პროცესში, პროფაგი ქრომოსომის დატოვებისას „თან გაიყოლებს“ რამოდენიმე მომიჯნავე გენს და გადაიტანს მათ ახალ მასპინძელ უჯრედში. ამგვარად შესაძლებელია ეფექტური გადატანის განხორციელება, მაგრამ მხოლოდ იმ გენების, რომლებიც პროფაგის საიტს ესაზღვრებიან.

კონიუგაცია და პლაზმიდები

კონიუგაცია, რომელსაც ხანდახან ბაქტერიულ „სექსს“ უწოდებენ, არის გენეტიკური მასალის ტრანსფერი დროებით ერთმანეთთან დაკავშირებულ ორ ბაქტერიულ უჯრედს შორის. **დნმ**-ის გადატანა ცალმხრივია: ერთი უჯრედი გასცემს **დნმ**-ს, ხოლო მისი „მეწყვილე” ღებულობს **დნმ**-ს. დონორი, რომელსაც ხანდახან „მამრს” უწოდებენ, იყენებს გამონაზარდებს, სახელწოდებით სასქესო შოლტი (ბუსუსი, ხაო), რეციპიენტთან დასაკავშირებლად **(სურათი 18.17)**. რეციპიენტს ხანდახან „მდედრსაც” უწოდებენ. რეციპიენტის უჯრედთან კონტაქტის შემდეგ, სასქესო შოლტი იკუმშება და ორ უჯრედს ერთმანეთისკენ ქაჩავს. შედეგად, წარმოიქმნება დროებითი ციტოპლაზმური *შეწყვილების ხიდი,* რომელიც წარმოადგენს გზას **დნმ**-ის გადაადგილებისათვის.

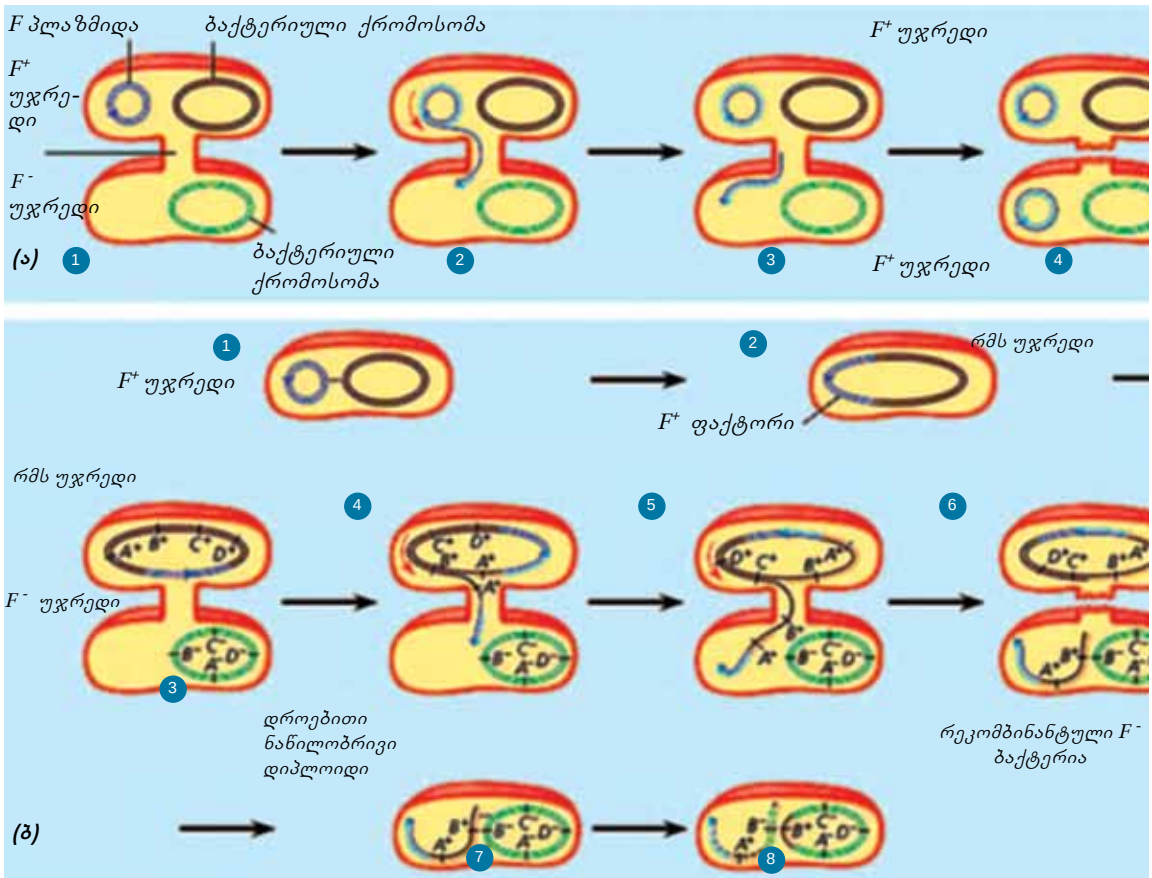
უმრავლეს შემთხვევებში, სასქესო შოლტის წარმოქმნისა და **დნმ**-ის გაცემის უნარი დამოკიდებულია **დნმ**-ის სპეციალური ნაწილის, ე.წ. **F ფაქტორის** (F ინგლ. fertility – ნაყოფიერება) თანაობაზე. F ფაქტორი შეიძლება არსებობდეს ან **დნმ**-ის სეგმენტის სახით ბაქტერიული ქრომოსომის შიგნით, ან პლაზმიდის სახით. **პლაზმიდა** არის პატარა, წრიული თვითრეპლიცირებადი **დნმ**-ის მოლეკულა, რომელიც განცალკევებულია ბაქტერიული ქრომოსომისაგან. გარკვეულ პლაზმიდებს, როგორიცაა F პლაზმიდებიც, შეუძლიათ განიცადონ შექცევითი ინტეგრაცია უჯრედის ქრომოსომაში. გენეტიკურ ელემენტს, რომელსაც შეუძლია რეპლიცირება როგორც ბაქტერიული ქრომოსომის ნაწილს, და ასევე დამოუკიდებლადაც, **ეპისომას** უწოდებენ. ზოგიერთ პლაზმიდებთან ერთად, ეპისომებად ითვლებიან აგრეთვე ზოგიერი ფაგები, როგორიცაა ფაგი λ.

პლაზმიდას გენების მხოლოდ მცირე რიცხვი აქვს და ეს გენები არ არის საჭირო ნორმალურ პირობებში ბაქტერიის გადარჩენისა და გამრავლებისათვის. მაგრამ პლაზმიდის გენებმა, შესაძლოა, სარგებლობა მოუტანონ ბაქტერიებს სტრესულ გარემოში ცხოვრებისას. მაგალითად, F პლაზმიდა ხელს უწყობს გენეტიკურ რეკომბინაციას, რაც შესაძლოა მომგებიანი იყოს ცვალებად პირობებში, რომელიც აღარ არის ხელსაყრელი ბაქტერიულ პოპულაციაში არსებული ხაზებისათვის.

F პლაზმიდა და კონიუგაცია. F ფაქტორი და მისი პლაზმიდური ფორმა, **F პლაზმიდა**, შედგება დაახლოებით 25 გენისაგან, რომელთაგან უმეტესობა საჭიროა სასქესო ხაოების წარმოსაქმნელად. F პლაზმიდის შემცველი უჯრედები, აღნიშნული F^+ უჯრედებად, კონიუგაციის დროს მოქმედებენ, როგორც **დნმ**-ის დონორები. F პლაზმიდა ქრომოსომულ **დნმ**-თან სინქრონულად რეპლიცირდება და F^+ უჯრედის გაყოფის შედეგად, ჩვეულებრივ, მიიღება ორი F^+ უჯრედი. უჯრედები, რომელთაც არა აქვთ F ფაქტორი არცერთ ფორმაში, აღინიშნებიან F^- უჯრედებად და კონიუგაციის დროს მოქმედებენ, როგორც **დნმ**-ის რეციპიენტები. F^+ მდგომარეობა გადაცემითია იმ მხრივ, რომ F^+ უჯრედი გარდაქმნის F^- უჯრედს F^+ უჯრედად, როდესაც ორი უჯრედის კონიუგაცია ხდება, რაც ნაჩვენებია **სურათ 18.18ა-ზე**. საწყისი უჯრედი რჩება F^+ , რადგანაც გადაცემის პროცესი მოიცავს **დნმ**-ის რეპლიკაციის სპეციფიკურ ტიპს: F ფაქტორის **დნმ**-ის ერთი მშობელი ჯაჭვი გადაიტანება შეწყვილების ხიდის საშუალებით და თითოეული მშობელი ჯაჭვი მოქმედებს, როგორც ყალიბი მეორე ჯაჭვის დასასინთეზებლად თავის შესაბამის უჯრედში. F^+ და F^- უჯრედების შეწყვილებისას ერთი უჯრედიდან მეორეში გადაიტანება მხოლოდ F პლაზმიდის **დნმ**.

კონიუგაციის დროს ქრომოსომული გენების გადატანა შეიძლება მოხდეს, როდესაც დონორი უჯრედის F ფაქტორი ინტეგრირებულია ქრომოსომაში **(სურათი 18.18ბ, ზემოთ)**. უჯრედს, რომელშიც F ფაქტორი ჩაშენებულია ქრომოსომაში, უწოდებენ *რმს უჯრედს* (რეკომბინაციის მაღალი სიხშირე, ინგლ. Hfr). F^+ უჯრედის მსგავსად, რმს უჯრედი კონიუგაციის დროს მოქმედებს დონორის სახით: **დნმ**-ის რეპლიკაცია ინიცირდება ინტეგრირებული F ფაქტორის **დნმ**-ის სპეციფიკურ წერტილზე. ამ წერტილიდან, F ფაქტორის **დნმ**-ის ერთი ჯაჭვი გადადის F^- პარტნიორში და თან გაიყოლებს მოსაზღვრე ქრომოსომულ **დნმ**-ს **(სურათი 18.18ბ, ცენტრში)**. ბაქტერიის შემთხვევითი მოძრაობები, თითქმის ყოველთვის, იწვევს კონიუგაციის შეწყვეტას ბევრად ადრე, სანამ რმს ქრომოსომის მთელი ჯაჭვი შეძლებდა გადასვლას F^- უჯრედში. თითოეული ჯაჭვი ყალიბის როლს ასრულებს ახალი ჯაჭვის სინთეზისათვის ორივე უჯრედში. ამგვარად, რმს უჯრედების **დნმ** იგივე რჩება, ხოლო F^- უჯრედი იძენს ახალ **დნმ**-ს, რომლის ნაწილი ქრომოსომულია. რეციპიენტი უჯრედი, დროებით, ნაწილობრივ დიპლოიდს წარმოადგენს, შეიცავს რა საკუთარ სრულ F- ქრომოსომას პლუს რმს დონორიდან გადმოცემულ ქრომოსომულ **დნმ**-ს. თუ ახლადშეძენილი **დნმ**-ის ნაწილი F^- ქრომოსომაში თავის ჰომოლოგიურ უბანთან განლაგდება, შეძაძლოა, მოხდეს **დნმ**-ის სეგმენტების გაცვლა *(სურათი 18.8ბ, ქვემოთ)*. ამ უჯრედის რეპროდუქცია წარმოქმნის რეკომბინანტული ბაქტერიების პოპულაციას, რომელთაც ორი განსხვავებული უჯრედიდან მიღებული გენები ექნებათ. კონიუგაციისა და რეკომბინაციის ეს პროცესი განაპირობებს 18.15 სურათზე ნაჩვენები ექსპერიმენტის შედეგებს; ამ ექსპერიმენტში ერთი ბაქტერიული ხაზი იყო რმს, ხოლო მეორე F^-.

R პლაზმიდები და ანტიბიოტიკებისადმი რეზისტენტობა. 1950-იან წლებში, იაპონელმა ექიმებმა შეამჩნიეს, რომ ძლიერი დიარეის გამომწვევი ბაქტერიული დიზენტერიით დაავადებულ პაციენტთაგან ზოგიერთნი არ ექვემდებარებოდნენ



◀ *სურათი 18.18* ***კონიუგაცია და რეკომბინაცია E. coli-ში. დნმ****-ის რეპლიკაციას, რაც F პლაზმიდის ან რმს ბაქტერიული ქრომოსომის ნაწილის გადატანას მოჰყვება, მბრუნავი წრის რეპლიკაციას უწოდებენ. მას ასევე იხსენიებენ, როგორც „ტუალეტის ქაღალდის“ მოდელს, იმის მიხედვით, თუ როგორ გადადის დონორი უჯრედის* ***დნმ****-დან ერთი ჯაჭვი რეციპიენტ უჯრედში.*

(ა) კონიუგაცია და F პლაზმიდას გადატანა F+ დონორიდან F- რეციპიენტში.

1. *F პლაზმიდის მატარებელი უჯრედს (F+ უჯრედს) შეუძლია წარმოქმნას შეწყვილების ხიდი F- უჯრედთან და გადაიტანოს თავისი F პლაზმიდა.*
2. *F პლაზმიდის ერთი ჯაჭვი წყდება სპეციფიკურ წერტილში (ლურჯი ისრის წვერი) და იწყებს რეციპიენტ უჯრედისაკენ მოძრაობას. გადასვლის პროცესში, დონორი პლაზმიდა ბრუნავს (წითელი ისარი).*
3. *დნმ-ის რეპლიკაცია ხორციელდება როგორც დონორ, ისე რეციპიენტ უჯრედებში, კომპლემენტარული ჯაჭვების (ღია ლურჯი) დასასინთეზებლად საყალიბოდ გამოიყენება F პლაზმიდას თითო მშობელი ჯაჭვი.*
4. *პლაზმიდა რეციპიენტ უჯრედში ხდება წრიული. გადატანისა და რეპლიკაციის შედეგად თითოეულ უჯრედში მიიღება სრული F პლაზმიდა. ამრიგად, ახლა ორივე უჯრედი არის F+.*

(ბ) კონიუგაცია და ბაქტერიული ქრომოსომის ნაწილის გადატანა რმს დონორიდან F- რეციპიენტზე, რასაც მოჰყვება რეკომბინაცია.

1. *F+უჯრედში არსებული წრიული F პლაზმიდა შესაძლოა, ინტეგრირდეს წრიულ ქრომოსომაში ერთი კროსინგოვერის შედეგად (წყვეტილი ხაზი).*
2. *შედეგად მიღებულ უჯრედს უწოდებენ რმს უჯრედს (რმს — რეკომბინაციის მაღალი სიხშირე).*
3. *რადგანაც რმს უჯრედს F ფაქტორის ყველა გენი აქვს, მას შეუძლია შეწყვილების ხიდის წარმოქმნა F- უჯრედთან და დნმ-ის გადატანა.*
4. *F ფაქტორის ერთი ჯაჭვი წყდება და ხიდის გავლით იწყებს მოძრაობას. დნმ-ის რეპლიკაცია ხდება, როგორც დონორ, ისე რეციპიენტ უჯრედში და შედეგად მიიღება ორჯაჭვიანი დნმ (შვილეული ჯაჭვები ნაჩვენებია ღია ფერში).*
5. *დონორ ქრომოსომაში (ყავისფერი) F ფაქტორის (ლურჯი) მდებარეობა და ორიენტაცია განსაზღვრავს კონიუგაციის პროცესში გადატანილი გენების თანამიმდევრობას. მოყვანილ მაგალითში, ოთხი გენის გადასვლის თანამიმდევრობაა A-B-C-D.*
6. *შეწყვილების ხიდი, ჩვეულებრივ, მანამდე წყდება, სანამ მოხდება მთელი ქრომოსომისა და დარჩენილი F ფაქტორის გადასვლა.*
7. *ორი კროსინგოვერის შედეგად შესაძლოა, მოხდეს მსგავსი (ჰომოლოგიური) გენების გაცვლა გადატანილი ქრომოსომის ფრაგმენტსა (ყავისფერი) და რეციპიენტი უჯრედის ქრომოსომას (მწვანე) შორის.*
8. *დნმ-ის ნაწყვეტი, რომელიც ბაქტერიული უჯრედის გარეთ მთავრდება, თანდათანობით დაიშლება უჯრედის ფერმენტების მიერ. რეციპიენტი უჯრედი, ახლა უკვე, შეიცავს გენების ახალ კომბინაციას, თუმცა არ შეიცავს F ფაქტორს. ის არის რეკომბინანტული F- უჯრედი.*

ანტიბიოტიკებს, მანამდე მეტად ეფექტურ საშუალებებს მსგავს შემთხვევებში. ნათელი იყო, რომ პათოგენის, *Shigella*-ს, გარკვეულ შტამებში განვითარდა რეზისტენტობა, მდგრადობა ამ ანტიბიოტიკების მიმართ. შემდგომში, მკვლევარებმა დაიწყეს სპეციფიკური გენების იდენტიფიცირება, რომლებიც განაპირობებენ ანტიბიოტიკებისადმი მდგრადობას *Shigella*-სა და სხვა პათოგენურ ბაქტერიებში. ხანდახან, მუტაციამ პათოგენის ქრომოსომულ გენში, შესაძლოა, გამოიწვიოს რეზისტენტობა. მაგალითად, მუტაციამ ერთ გენში, შეიძლება შეასუსტოს პათოგენის მიერ განსაზღვრული ანტიბიოტიკის უჯრედში გადატანის უნარი. მუტაციამ სხვა გენში, შესაძლოა შეცვალოს ანტიბიოტიკის მოლეკულის სამიზნე უჯრედშიდა ცილა და შედეგად შეამციროს მისი ინჰიბიტორული ეფექტი. ზოგიერთ ბაქტერიებს აქვთ რეზისტენტობის გენები, რომლებიც კოდირებენ ფერმენტებს, ეს უკანასკნელნი კი სპეციფიკურად შლიან გარკვეულ ანტიბიოტიკებს, როგორიცაა ტეტრაციკლინი ან ამპიცილინი. ამ ტიპის რეზისტენტობის შემცველი გენები ძირითადად პლაზმიდებშია მოთავსებული, რომლთაც **R პლაზმიდებს** უწოდებენ (R რეზისტენტობას აღნიშნავს).

ბაქტერიულ პოპულაციაზე სპეციფიკური ანტიბიოტიკის მოქმედება, იქნება ეს ლაბორატორიულ კულტურაში თუ მასპინძელ ორგანიზმში, მოკლავს ანტიბიოტიკისადმი სენსიტიურ ბაქტერიებს, მაგრამ არა R პლაზმიდების შემცველებს; რადგანაც R პლაზმიდებში არის გენები, რომლებსაც ანტიბიოტიკებსათვის წინააღმდეგობის გაწევა შეუძლიათ. ბუნებრივი გადარჩევის თეორიის თანახმად უნდა ვივარაუდოთ, რომ ასეთ პირობებში ანტიბიოტიკებისადმი რეზისტენტობის გენების მატარებელი ბაქტერიული პოპულაციების რიცხვი გაიზრდება; სწორედ ასეც ხდება. ამ მოვლენების სამედიცინო შედეგების წინასწარ განჭვრეტა ასევე მარტივია: პათოგენების რეზისტენტული ხაზები სულ უფრო მეტად ვრცელდება, რაც სულ უფრო აძნელებს გარკვეული ბაქტერიული ინფექციების მკურნალობას. პრობლემას ის ფაქტიც ემატება, რომ მრავალ R პლაზმიდას, F პლაზმიდების მსგავსად, აქვთ გენები, რომლებიც სასქესო შოლტს კოდირებენ და საშუალებას აძლევენ პლაზმიდას, კონიუგაციის საშუალებით ერთი ბაქტერიული უჯრედიდან მეორეს გადაეცეს. კიდევ უფრო ართულებს პრობლემას ის, რომ ზოგიერთი R პლაზმიდა შეიცავს ათამდე გენს, ამდენივე ანტიბიოტიკისადმი მდგრადობით. როგორ ხდება ამდენი ანტიბიოტიკისადმი რეზისტენტობის გენი ერთი პლაზმიდის ნაწილი? პასუხი შეიცავს მობილური გენეტიკური ელემენტების სხვა ტიპს, რომელსაც ქვემოთ გავეცნობით.

გენეტიკური ელემენტის ტრანსპოზიცია

ზემოთ თქვენ გაეცანით, როგორ შეიძლება **დნმ** ერთი ბაქტერიული უჯრედიდან მეორეში გადავიდეს და რეკომბინირდეს რეციპიენტის გენომში. ცალკეული უჯრედის **დნმ**-მა ასევე შესაძლოა, განიცადოს რეკომბინაცია, რაც გამოწვეულია ეგრეთ წოდებული *ტრანსპოზირებადი გენეტიკური ელემენტების*, ან უბრალოდ **ტრანსპოზირებადი ელემენტების**, მოძრაობით უჯრედის გენომის შიგნით. პლაზმიდისა თუ პროფაგისაგან განსხვავებით, ტრანსპოზირებადი ელემენტები დამოუკიდებლად არასოდეს არსებობენ, ისინი ყოველთვის ქრომოსომული ან პლაზმიდური **დნმ**-ის ნაწილს წარმოადგენენ. ამ ელემენტების გადაადგილებისას, რასაც *ტრანსპოზიცია* ეწოდება, ტრანსპოზირებადი ელემენტი გადაინაცვლებს უჯრედის **დნმ**-ის ერთი საიტიდან მეორე — სამიზნე საიტზე, გარკვეული ტიპის რეკომბინაციის პროცესის მეშვეობით. ბაქტერიულ უჯრედში, ტრანსპოზირებად ელემენტს შეუძლია იმოძრაოს ქრომოსომის შიგნით, პლაზმიდიდან ქრომოსომაზე (ან პირიქით), ან ერთი პლაზმიდიდან მეორეზე.

ტრანსპოზირებად ელემენტებს ხანდახან „მხტუნავ გენებს“ უწოდებენ, მაგრამ ეს ფრაზა სინამდვილეს არ ასახავს, რადგანაც ისინი უჯრედის **დნმ**-ს მთლიანად არასდროს შორდებიან. (ხდება დნმ-ის საწყისი და ახალი საიტების ერთმანეთთან მიტანა **დნმ**-ის დაკეცვის შედეგად.) ზოგიერთი ტრანსპოზირებადი ელემენტის გადასვლა **დნმ**-ზე ერთი მდებარეობიდან მეორეში ხორციელდება “cut-and-paste” მექანიზმით. სხვები კი გადაინაცვლებენ “copy-and-paste” მექანიზნით, რომელშიც ტრანსპოზირებადი ელემენტები რეპლიცირდება თავის საწყის საიტთან და ასლი სადმე სხვაგან ჩაერთვება. სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, ტრანსპოზირებადი ელემენტი ახალ საიტს ემატება, ძველი საიტის დატოვების გარეშე.

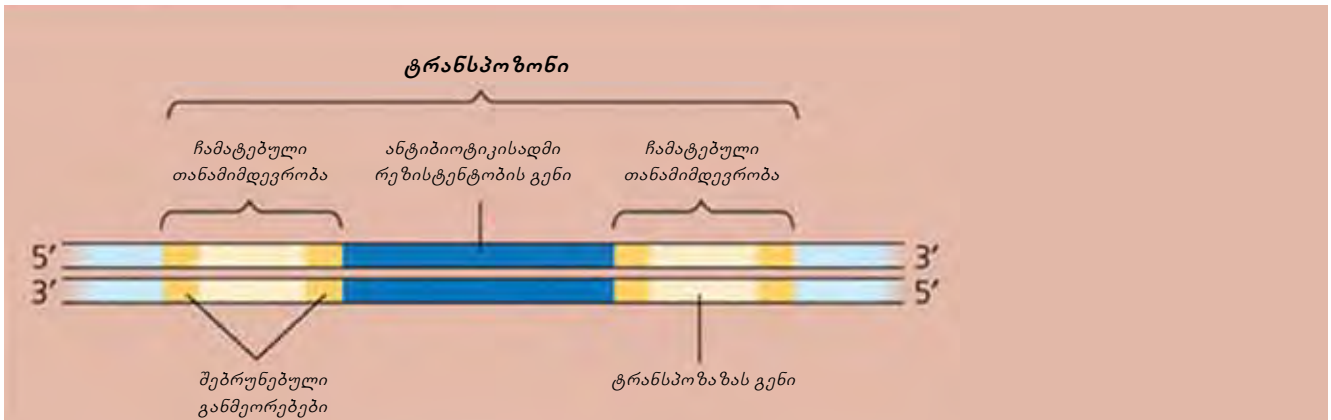
მართალია, ტრანსპოზირებადი ელემენტები განსხვავდებიან სამიზნე საიტების შერჩევის მიხედვით, მაგრამ მათ უმეტესობას შეუძლია მრავალ ალტერნატიულ საიტზე გადანაცვლება **დნმ**-ში. ეს უნარი, რომ მოახდინოს გარკვეული გენების „მიმობნევა“ მთელ გენომში, ფუნდამენტალურად განასხვავებს ტრანსპოზიციას გენეტიკური არევის (აქ ცვლილებების) სხვა მექანიზმებისაგან. ბაქტერიული ტრანსფორმაციის, გენერალიზებული ტრანსდუქციისა და კონიუგაციის (ასევე მეიოზის დროს, ეუკარიოტებში) პროცესში, რეკომბინაცია ხდება **დნმ**-ის ჰომოლოგიურ უბნებს შორის, რაც იდენტურ ან ფუძეთა ძალიან მსგავსი თანამიმდევრობის მქონე უბნებს აღნიშნავს, რომელთაც ერთმანეთთან ფუძეებით შეწყვილება შეუძლიათ. ამის საპირისპიროდ, ტრანსპოზირებადი ელემენტის ჩართვა ახალ საიტში არ არის დამოკიდებული ფუძეთა თანამიმდევრობების კომპლემენტარულობაზე. ტრანსპოზირებად ელემენტს შეუძლია გენების გადატანა საიტზე, სადაც მსგავსი ტიპის გენები მანამდე არასდროს არსებობდნენ.

ჩამატებითი (ინსერციული) თანამიმდევრობები

უმარტივესი ტრანსპოზირებადი ელემენტები, რომელთაც **ჩამატებით თანამიმდევრობებს** უწოდებენ, მხოლოდ ბაქტერიებში არსებობენ. ჩამატებითი თანამიმდევრობა შეიცავს ერთ, ფერმენტ ტრანსპოზაზას მაკოდირებელ გენს. ეს ფერმენტი აკატალიზებს ჩამატებითი თანამიმდევრობის გადაადგილებას ერთი საიტიდან მეორეში გენომის შიგნით. ტრანსპოზაზას გენი შემოსაზღვრულია წყვილი არამაკო-



(ა) ჩამატებითი თანამიმდევრობები, უმარტივესი ტრანსპოზირებადი ელემენტები ბაქტერიებში, შეიცავენ ერთ გენს, რომელიც კოდირებს ტრანსპოზაზას. ეს ფერმენტი აკატალიზებს გადაადგილებას გენომის შიგნით. შებრუნებული განმეორებები წარმოადგენენ ერთმანეთის შებრუნებულ, ზემოდან ქვემოთ გადანაცვლებულ ვერსიებს; ნაჩვენებია მხოლოდ მათი ნაწილი. შებრუნებული განმეორებების თანამიმდევრობები იცვლება სხვადასხვა ტიპის ჩამატებითი თანამიმდევრობების მიხედვით.



(ბ) ტრანსპოზონები ტრანსპოზაზას გენთან ერთად, შეიცავენ ერთ ან მეტ გენებს. აქ ნაჩვენებ ტრანსპოზონში, ანტიბიოტიკისადმი რეზისტენტობის გენი მოთავსებულია ორ ჩამატებით თანამიმდევრობებს შორის. ანტიბიოტიკისადმი რეზისტენტობის გენი გადაიტანება როგორც ტრანსპოზონის ნაწილი, როდესაც ტრანსპოზონი გენომში ახალ ადგილას ჩაემატება.

▲ *სურათი 18.19.* ***ტრანსპოზირებადი გენეტიკური ელემენტები ბაქტერიებში.*** *ეს დიაგრამები არ არის შკალირებული; ტრანსპოზონების უმეტესობა უფრო გრძელია ჩამატებით თანამიმდევრობებთან შედარებით.*

დირებელი **დნმ**-ის თანამიმდევრობებით, რომელთა სიგრძე დაახლოებით 20-40 ნუკლეოტიდია. ამ თანამიმდევრობებს *შებრუნებულ განმეორებებს* უწოდებენ, რადგანაც ჩამატებითი თანამიმდევრობის ერთ ბოლოში განლაგებული ფუძეთა თანამიმდევრობა მეორდება ზემოდან ქვემოთ და უკუღმა (შებრუნებულად) მეორე ბოლოზე **(სურათი 18.19ა)**. ტრანსპოზაზა ამოიცნობს ამ შებრუნებულ განმეორებებს ჩამატებითი თანამიმდევრობების საზღვრებზე. ტრანსპოზიციის პროცესში, ფერმენტის მოლეკულები უკავშირდება შებრუნებულ განმეორებებსა და სამიზნე საიტს სადღაც სხვაგან გენომში, და აკატალიზებს საჭირო გაჭრებსა და შეერთებებს **დნმ**-ზე.

ჩამატებითმა თანამიმდევრობამ შესაძლოა, გამოიწვიოს მუტაციები, თუკი ჩაერთვება გენის მაკოდირებელ თანამიმდევრობაში ან **დნმ**-ის უბანში, რომელიც გენის ექსპრესიას არეგულირებს. მუტაციის ეს მექანიზმი შინაგანია უჯრედისათვის, იმ მუტაციებისაგან განსხვავებით, რომელთაც იწვევენ გარეგანი ფაქტორები, როგორიცაა რადიაცია და ქიმიური ნაერთები. ჩამატებითი თანამიმდევრობები *E.coli*–ის გენომის დაახლოებით 1.5%-ს შეადგენენ. თუმცა, მოცემული გენში ტრანსპოზიციით გამოწვეული მუტაცია საკმაოდ იშვიათად ხდება — დაახლოებით ერთხელ ყოველ 10 მილიონ თაობაზე. ეს დაახლოებით იგივეა, რაც სხვა ფაქტორებით გამოწვეული სპონტანური მუტაციების სიხშირე.

ტრანსპოზონები

ჩამატებით თანამიმდევრობებზე უფრო გრძელ და რთულ ტრანსპოზირებად ელემენტებს **ტრანსპოზონებს** უწოდებენ და ისინიც გადაადგილდებიან ბაქტერიულ გენომში. ტრანსპოზიციისათვის საჭირო **დნმ**-თან ერთად, ტრანსპოზონები შეიცავენ დამატებით (ექსტრა) გენებს, როგორებიცაა ანტიბიოტიკებისადმი რეზისტენტობის გენები, რომლებიც მათთან ერთად მოძრაობენ. ზოგიერთ ბაქტერიულ ტრანსპოზონებში, ექსტრა გენები მოქცეული არიან ორ ჩამატებით თანამიმდევრობას შორის **(სურათი 18.19ბ).** ეს ისე გამოიყურება, თითქოს ორი ჩამატებითი თანამიმდევრობა გენომში ერთმანეთთან შედარებით ახლოს ჩაერთვნენ და ახლა ორივენი მოგზაურობენ მათ შორის მოხვედრილ

მთელ **დნმ**-თან ერთად, როგორც ერთი ტრანსპოზირებადი ელემენტი. სხვა ბაქტერიულ ტრანსპოზონები არ შეიცავენ ჩამატებით თანამიმდევრობებს; მათ განსხვავებული შებრუნებული განმეორებები აქვთ თავიანთ ბოლოებზე.

ჩამატებითი თანამიმდევრობებისაგან განსხვავებით, რომლებსაც არანაირი სპეციფიკური სარგებლობის მოტანა არ უნდა შეეძლოთ ბაქტერიებისათვის, ტრანსპოზონები ეხმარებიან ბაქტერიებს ახალ გარემოსთან ადაპტირებაში. ჩვენ ადრეც აღვნიშნეთ, რომ ერთი R პლაზმიდა შესაძლოა, რამოდენიმე გენს შეიცავდეს სხვადასხვა ანტიბიოტიკებისადმი რეზისტენტობისათვის. ეს აიხსნება ტრანსპოზონებით, რომელთაც შეუძლიათ ანტიბიოტიკისადმი მდგრადობის გენის დამატება პლაზმიდაზე, რომელიც უკვე შეიცავს სხვა ანტიბიოტიკებისადმი რეზისტენტობის გენებს. ასეთი შემადგენლობის მქონე პლაზმიდის გადაცემას სხვა ბაქტერიულ უჯრედებზე, უჯრედის დაყოფისა თუ კონიუგაციის საშუალებით, შეუძლია სხვადასხვა ანტიბიოტიკებისადმი რეზისტენტობა გაავრცელოს მთელს ბაქტერიულ პოპულაციაში. ანტიბიოტიკებით მდიდარ გარემოში, ბუნებრივი გადარჩევა ხელს შეუწყობს ბაქტერიებს, რომელთაც ტრანსპოზიციების სერიის შედეგად წარმოექმნათ მრავალი ანტიბიოტიკისადმი რეზისტენტობის გენების შემცველი R პლაზმიდები.

ტრანსპოზონები არ არიან უნიკალური ბაქტერიებისათვის და ასევე მნიშვნელოვან კომპონენტებს წარმოადგენენ ეუკარიოტული გენომისათვის. ეუკარიოტებში ტრანსპოზირებადი ელემენტებს შეისწავლით მე-19 თავში.

კონცეფცია ტესტი 18.3

1. განასხვავეთ ერთმანეთისაგან ერთი ბაქტერიული უჯრედიდან მეორეში **დნმ**-ის გადაცემის სამი მექანიზმი.
2. რა მსგავსება და განსხვავებებია ლიზოგენური ფაგის **დნმ**-სა და პლაზმიდას შორის?
3. ახსენით, რატომ მიგვიყვანს კონიუგაციის პროცესი ქრომოსომული **დნმ**-ის გენეტიკურ რეკომბინაციამდე რმს X F+ შეწყვილებაში, მაგრამ არა F+ X F- შეწყვილებაში?

კონცეფცია 18.4

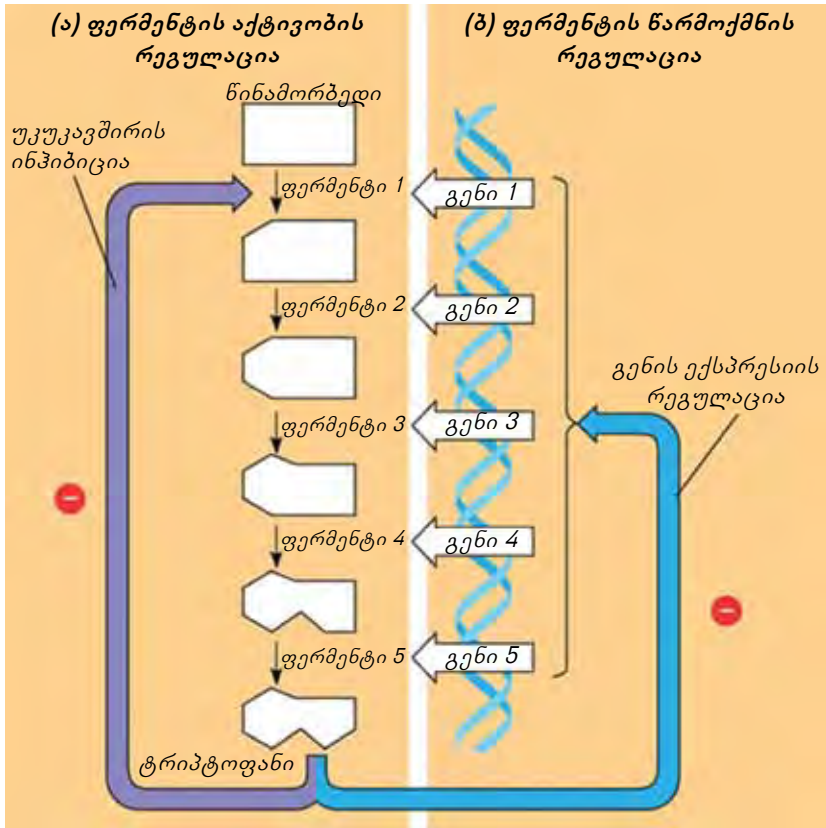
ცალკეული ბაქტერიები გარემო ცვლილებებს თავისი გენების ექსპრესიის რეგულირებით პასუხობენ

მუტაციები და სხვადასხვა ტიპის გენთა გადატანა გენეტიკურ ნაირგვარობას წარმოქმნის, რაც შესაძლებელს ხდის ბუნებრივ გადარჩევას. მრავალი თაობის განმავლობაში მოქმედ ბუნებრივ გადარჩევას კი შეუძლია ბაქტერიულ პოპულაციაში იმ ინდივიდების პროპორციის გაზრდა, რომელნიც ადაპტირებული არიან გარკვეული ახალი გარემო პირობების მიმართ. მაგრამ როგორ შეუძლია ცალკეულ ბაქტერიას, რომელიც შეზღუდულია მემკვიდრეობით მიღებული თავისი გენომით, გაუმკლავდეს გარემოს ფლუქტუაციებს?

წარმოვიდგინოთ, მაგალითად, ერთეული *E.coli*-ის უჯრედი, რომელიც ადამიანის ნაწლავის ცვალებად გარემოში ცხოვრობს და თავისი საკვები ნივთიერებებისათვის დამოკიდებულია მასპინძლის არასტაბილურ კვებით ჩვევებზე. თუ გარემოში არის ამინომჟავა ტრიპტოფანის ნაკლებობა, რომელიც აუცილებელია ბაქტერიის გადარჩენისათვის, ამ მოვლენას უჯრედი ტრიპტოფანის სხვა ნაერთიდან წარმომქმნელი მეტაბოლური გზის გააქტივებით პასუხობს. შემდგომ, თუ მასპინძელი ადამიანი მიიღებს ტრიპტოფანით მდიდარ საკვებს, ბაქტერიული უჯრედი წყვეტს ტრიპტოფანის წარმოქმნას, ზოგავს რა რესურსებს ფუჭად დახარჯვისაგან იმ ნაერთის მისაღებად, რომელიც ხელმისაწვდომია გარემომცველ ხსნარში ნახავარფაბრიკატის სახით. ეს არის მხოლოდ ერთი მაგალითი, თუ როგორ უსადაგებენ ბაქტერიები თავის მეტაბოლიზმს გარემო ცვლილებებს.

მეტაბოლური კონტროლი ორ დონეზე ხდება **(სურათი 18.20)**. პირველი, უჯრედებს შეუძლიათ უკვე არსებული ფერმენტების აქტივობის რეგულირება. ეს არის შედარებით სწრაფი პასუხი, რომელიც ეყრდნობა მრავალი ფერმენტის მგრძნობელობას ქიმიური სიგნალებისადმი, რაც ზრდის ან ამცირებს მათ კატალიზურ აქტივობას (იხ. მე-8 თავი). მაგალითად, ტრიპტოფანის სინთეზის გზაში პირველი ფერმენტი ინჰიბირდება გზის საბოლოო პროდუქტით. ამგვარად, თუ უჯრედში ხდება ტრიპტოფანის აკუმულირება, ის წყვეტს ახალი ტრიპტოფანის სინთეზს ფერმენტული აქტივობის ინჰიბირების საშუალებით. ასეთი *უკუკავშირის ინჰიბიცია* ტიპიურია ანაბოლური (ბიოსინთეზური) გზებისათვის და საშუალებას აძლევს უჯრედს, შეეგუოს მისთვის საჭირო ნაერთების მოწოდებაში წარმოქმნილ ხანმოკლე ფლუქტუაციებს.

მეორე, უჯრედებს შეუძლიათ გარკვეული ფერმენტების წარმოქმნის რაოდენობის რეგულირება; ანუ, მათ შეუძლიათ ფერმენტების მაკოდირებელი გენების ექსპრესიის რეგულირება. თუკი, ჩვენს მაგალითში, გარემო აგრძელებს უჯრედისათვის საჭირო მთელი ტრიპტოფანის მიწოდებას, უჯრედი წყვეტს ტრიპტოფანის გზაში დაკავებული ფერმენტების სინთეზს. ფერმენტის წარმოქმნის ეს კონტროლი ტრანსკრიპციის დონეზე ხდება, ანუ ამ ფერმენტების მაკოდირებელი მესენჯერული რნმ-ის სინთეზისას. უფრო ზოგადად, ბაქტერიული გენომის მრავალი გენი ირთვება და ითიშება უჯრედის მეტაბოლური სტატუსის ცვლილებების მიერ. ბაქტერიებში გენის ექსპრესიის ამგვარი კონტროლის ძირითადი მექანიზმი, რომელსაც *ოპერონის მოდელი* ეწოდება, 1961 წელს იქნა აღმოჩენილი ფრანსუა ჟაკობისა და ჟაკ მონოს მიერ პასტერის ინსტიტუტში, პარიზში. მოდით ვნახოთ, რა არის ოპერონი და როგორ მუშაობს იგი, ტრიპტოფანის სინთეზის კონტროლის საშუალებით, როგორც ჩვენი პირველი მაგალითისა.



◀ *სურათი 18.20.* ***მეტაბოლური გზის რეგულაცია.*** *ტრიპტოფანის სინთეზის გზაში, ტრიპტოფანის სიჭარბემ, შესაძლოა გამოიწვიოს ორივე:* ***(ა)*** *მოახდინოს გზის პირველი ფერმენტის აქტივობის ინჰიბირება (უკუკავშირის ინჰიბიცია), სწრაფი პასუხი, და* ***(ბ)*** *მოახდინოს ამ გზისათვის საჭირო ყველა ფერმენტის გენების ექსპრესიის დათრგუნვა, უფრო გვიანი პასუხი. სიმბოლო ⛔ ინჰიბიციას აღნიშნავს.*

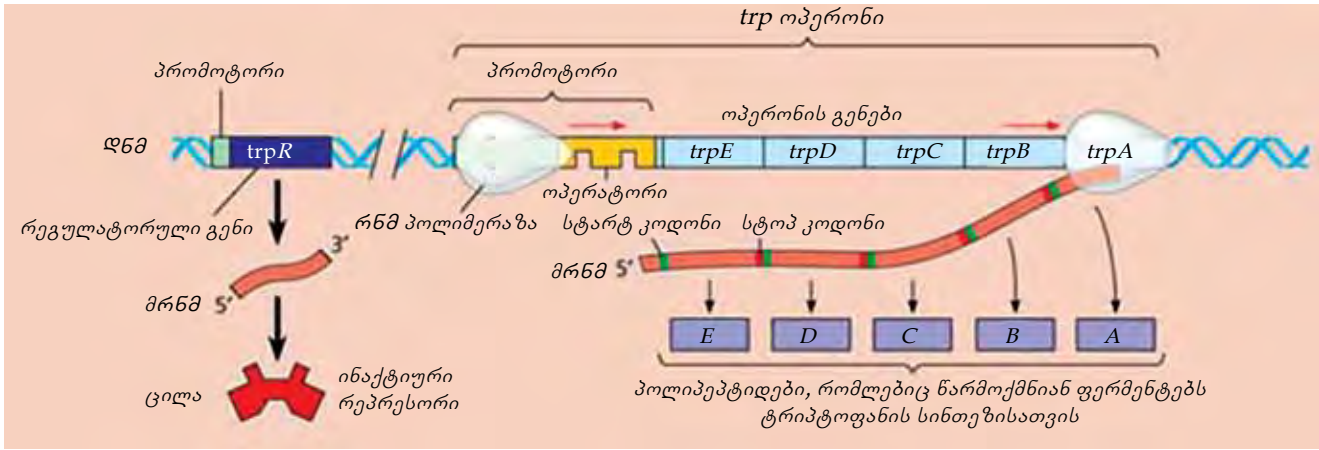
ოპერონები: ძირითადი კონცეფცია

E.coli ასინთეზებს ტრიპტოფანს წინამორბედი მოლეკულისაგან საფეხურების მთელი რიგის გავლით, თითოეული რეაქცია კი სპეციფიკური ფერმენტით კატალიზდება (იხ. სურათი 18.20). ამ ფერმენტების მაკოდირებელი ხუთი გენი ერთადაა მოთავსებული ბაქტერიულ ქრომოსომაზე. ერთი პრომოტორი ემსახურება ხუთივე გენს, რომლებიც შეადგენენ ტრანსკრიპციის ერთეულს. (მე-17 თავიდან გაიხსენეთ, რომ პრომოტორი წარმოადგენს საიტს, რომელთანაც რნმ პოლიმერაზა შეიძლება დაუკავშირდეს **დნმ**-ს და დაიწყოს ტრანსკრიპცია.) ამრიგად, ტრანსკრიპციის შედეგად მიიღება ერთი გრძელი მრნმ-ის მოლეკულა, რომელიც ტრიპტოფანის გზის ხუთივე ფერმენტს კოდირებს. უჯრედს შეუძლია ამ მრნმ-ის ტრანსლირება ხუთ დამოუკიდებელ პოლიპეპტიდში, რადგანაც მრნმ დაყოფილია სტარტ და სტოპ კოდონებით, რომლებიც თითოეული პოლიპეპტიდის მაკოდირებელი თანამიმდევრობის დაწყებისა და დამთავრების სიგნალებს წარმოადგენენ.

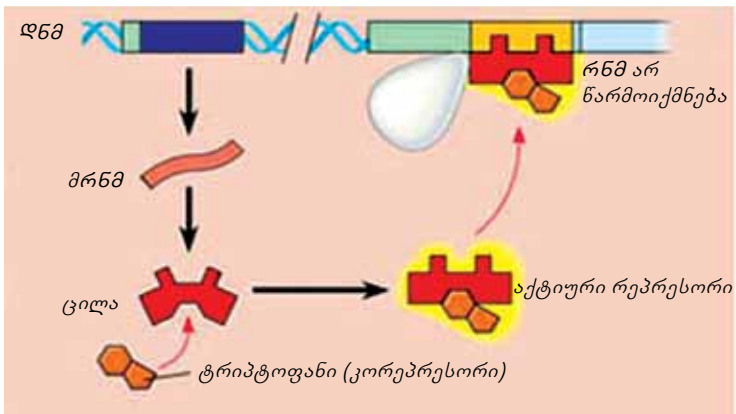
ერთმანეთთან დაკავშირებული ფუნქციების მქონე გენების ერთ ტრანსკრიპციის ერთეულში დაჯგუფების მთავარი უპირატესობა ის არის, რომ ერთმა ჩართვა-გამორთვის "გადამრთველმა" შეიძლება გააკონტროლოს ფუნქციონალურად დაკავშირებული გენების მთელი ჯგუფი (კლასტერი). როდესაც *E.coli*-ის უჯრედმა თვითონ უნდა წარმოქმნას ტრიპტოფანი, რადგანაც საკვებ არეში ეს ამინომჟავა არ არის, მეტაბოლური გზის ყველა ფერმენტის ერთდროულად დასინთეზება ხდება. გადამრთველი არის **დნმ**-ის სეგმენტი, რომელსაც **ოპერატორი** ეწოდება. მისი მდებარეობაც და სახელიც შეესაბამება მის ფუნქციას: მოთავსებულია რა პრომოტორში ან პრომოტორსა და ფერმენტის მაკოდირებელ გენებს შორის, ოპერატორი აკონტროლებს რნმ პოლიმერაზას გენებთან მიღწევას. ყველაფერი ერთად, ოპერატორი, პრომოტორი, და მათ მიერ კონტროლირებადი გენები — **დნმ**-ის მთელი ნაწყვეტი, რომელიც საჭიროა ტრიპტოფანის გზის ფერმენტების წარმოქმნისათვის — შეადგენენ **ოპერონს**. აქ ჩვენ განვიხილავთ *trp* ოპერონს (*trp* აღნიშნავს ტრიპტოფანს), *E.coli*-ის გენომის მრავალ ოპერონთაგან ერთ-ერთს **(სურათი 18.21)**.

თუ ოპერატორი წარმოადგენს გადამრთველს ტრანსკრიპციის კონტროლისათვის, საინტერესოა, როგორ მუშაობს ეს გადამრთველი? თავისთავად, *trp* ოპერონი ჩართულია, ანუ რნმ პოლიმერაზას შეუძლია დაუკავშირდეს პრომოტორს და მოახდინოს ოპერონის გენების ტრანსკრიბირება. ოპერონის გამორთვა შეუძლია ცილას, სახელწოდებით *trp* **რეპრესორი**. რეპრესორი უკავშირდება ოპერატორს და ხელს უშლის რნმ პოლიმერაზას პრომოტორთან დაკავშირებას, ანუ ხელს უშლის გენების ტრანსკრიპციას. რეპრესორის ცილა სპეციფიკურია; ის ამოიცნობს და უკავშირდება მხოლოდ განსაზღვრული ოპერონის ოპერატორს. რეპრესორს, რომელიც გამორთავს *trp* ოპერონს *trp* ოპერატორთან დაკავშირების საშუალებით, არავითარი ეფექტი არა აქვს *E.coli*-ის გენომის ყველა სხვა ოპერონზე.

trp რეპრესორი წარმოადგენს **რეგულატორული გენის** პროდუქტს. ამ გენს *trpR* -ს უწოდებენ, ის გარკვეული დისტანციის მოშორებითაა განლაგებული მის მიერ კონტროლირებადი ოპერონისაგან და საკუთარი პრომოტორი გააჩნია. რეგულატორული გენები მუდმივად ექსპრესირდებიან, თუმცა დაბალი სიხშირით და *trp* რეპრესორის რამოდენიმე მოლეკულა ყოველთვისაა წარმოდგენილი *E.coli*-ის უჯრედებში. რატომ არ არის, მაშინ, *trp* ოპერონი მუდმივად გამორთული?



(ა) ტრიპტოფანი არ არის, რეპრესორი ინაქტივირებულია, ოპერონი მუშაობს. *რნმ პოლიმერაზა უკავშირდება დნმ-ს პრომოტორთან და ახდენს ოპერონის გენების ტრანსკრიპციას.*



(ბ) ტრიპტოფანი წარმოდგენილია, რეპრესორი აქტიურია, ოპერონი გამორთულია. *როგორც კი ტრიპტოფანი დაგროვდება, ის აინჰიბირებს საკუთარ წარმოებას რეპრესორული ცილის გააქტივების საშუალებით.*

▲ *სურათი 18.21.* ***trp ოპერონი : რეპრესირებადი ფერმენტების რეგულირებადი სინთეზი.*** *ტრიპტოფანი ამინომჟავაა, რომელიც წარმოიქმნება რეპრესირებადი ფერმენტების მიერ კატალიზებადი ანაბოლური გზით.* ***(ა)*** *ამ გზის შემადგენელი ფერმენტების მისაღები პოლიპეპტიდების მაკოდირებელი ხუთი გენი პრომოტორთან და ოპერატორთან ერთად trp ოპერონშია დაჯგუფებული. trp ოპერატორი მოთავსებულია trp პრომოტორში.* ***(ბ)*** *მეტაბოლური გზის საბოლოო პროდუქტის, ტრიპტოფანის, აკუმულაცია trp ოპერონის ტრანსკრიპციის რეპრესიას განაპირობებს, რაც ამ გზაში მონაწილე ყველა ფერმენტის სინთეზის შეწყვეტას იწვევს. აქ ნაჩვენებია მექანიზმი E.coli–ში.*

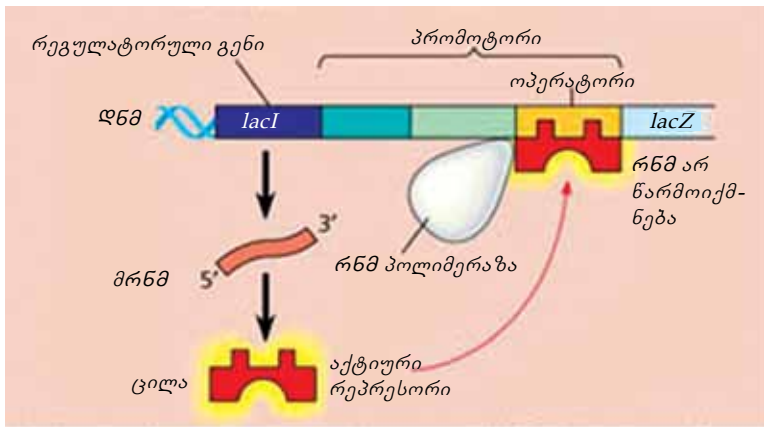
ჯერ ერთი, რეპრესორების ოპერატორებთან დაკავშირება შექცევადი პროცესია. ოპერატორი ორ მდგომარეობას შორის მერყეობს : ერთი, რეპრესორთან დაკავშირების გარეშე და მეორე, მასთან დაკავშირებული რეპრესორით. თითოეული მდგომარეობის შედარებითი ხანგრძლივობა დამოკიდებულია გარშემო არსებული აქტიური რეპრესორის მოლეკულების რაოდენობაზე. მეორეც, *trp* რეპრესორი, რეგულატორული ცილების უმეტესობის მსგავსად, ალოსტერულ ცილას წარმოადგენს, ორი ალტერნატიული კონფორმაციით, აქტიური და არააქტიური (იხ. სურათი 8.20). *trp* რეპრესორი სინთეზდება ინაქტიურ ფორმაში, *trp* ოპერატორისადმი დაბალი თვისობით. რეპრესორული ცილა მხოლოდ იმ შემთხვევაში გადადის აქტიურ ფორმაში, რომელსაც ოპერატორთან დაკავშირება შეუძლია, თუ ტრიპტოფანი ებმის *trp* რეპრესორს ალოსტერულ საიტზე. ამის შედეგად კი მოხდება ოპერონის გამორთვა.

ამ სისტემაში, ტრიპტოფანი მოქმედებს, როგორც **კორეპრესორი,** მცირე მოლეკულა, რომელიც რეპრესორულ ცილასთან "თანამშრომლობს" ოპერონის გამოსართავად. ტრიპტოფანის დაგროვებისას, უფრო მეტი ტრიპტოფანის მოლეკულა ასოცირდება *trp* რეპრესორის მოლეკულებთან, რომელთაც ამის შემდეგ შეუძლიათ, დაუკავშირდნენ *trp* ოპერატორს და შეაჩერონ ტრიპტოფანის გზის ფერმენტების წარმოქმნა. თუ უჯრედში ტრიპტოფანის დონე შემცირდება, ოპერონის გენების ტრანსკრიპცია კვლავ განახლდება. ეს არის ერთი მაგალითი, თუ როგორ სწრაფად პასუხობს გენთა ექსპრესია ცვლილებებს უჯრედის შიდა თუ გარე გარემოში.

რეპრესირებადი და ინდუცირებადი ოპერონები: გენთა ნეგატიური რეგულაციის ორი ტიპი

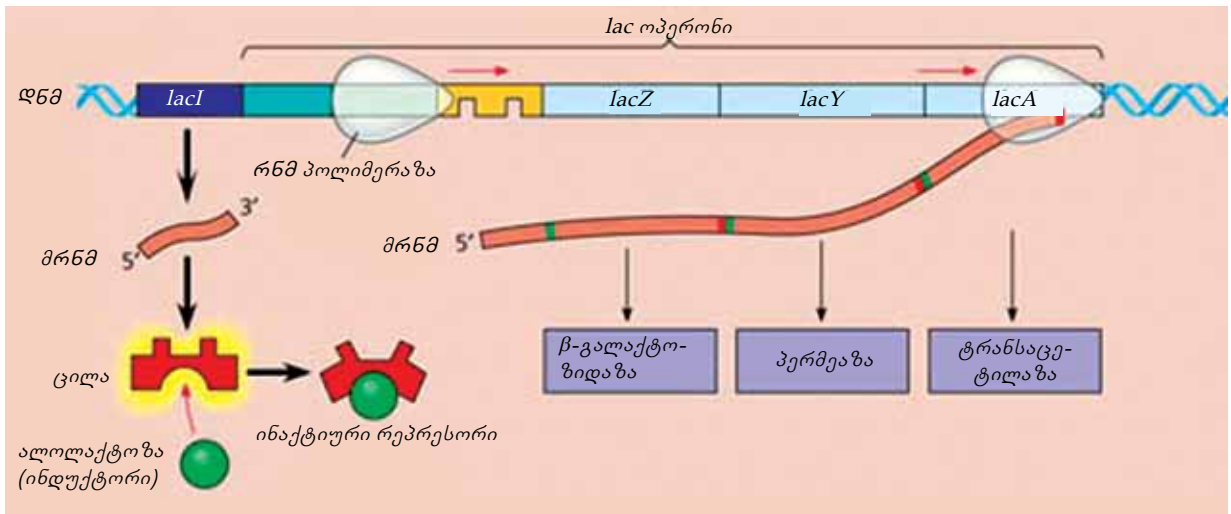
trp ოპერონს *რეპრესირებად ოპერონს* უწოდებენ, რადგანაც მისი ტრანსკრიპცია, ჩვეულებრივ, ჩართულია, მაგრამ შესაძლოა, მოხდეს მისი ინჰიბირება (რეპრესირება), როდესაც სპეციფიკური მცირე მოლეკულა (ტრიპტოფანი) ალოსტერულად დაუკავშირდება რეგულატორულ ცილას. ამის საპირისპიროდ, *ინდუცირებადი ოპერონი*, ჩვეულებრივ, გამორთულია, მაგრამ შესაძლოა, მოხდეს მისი სტიმულირება (ინდუცირება), როდესაც სპეციფიკური მცირე მოლეკულა ურთიერთქმედებს რეგულატორულ ცილასთან. ინდუცირებადი ოპერონის კლასიკური მაგალითია *lac* ოპერონი (*lac* აღნიშნავს ლაქტოზას), რომელიც ჟაკობისა და მონოს პიონერული კვლევის საგანს წარმოადგენდა.

დისაქარიდი ლაქტოზა (რძის შაქარი) მისაწვდომია *E.coli*-ისათვის, თუკი მისი მასპინძელი ადამიანი რძეს სვამს. ლაქტოზის მეტაბოლიზმი იწყება დისაქარიდის ჰიდროლიზით მის შემადგენელ მონოსაქარიდებად, გლუკოზად და გალაქტოზად. ამ რეაქციას აკატალიზებს ფერმენტი β-გალაქტოზიდაზა. აღნიშნული ფერმენტის მხოლოდ რამოდენიმე მოლეკულაა წარმოდგენილი *E.coli*-ის უჯრედში, რომელიც ლაქტოზის არარსებობისას იზრდება. მაგრამ, თუ ბაქტერიის გარემოცვას ლაქტოზას დავუმატებთ, უჯრედში



(ა) ლაქტოზა არ არის, რეპრესორი აქტიურია, ოპერონი გამორთულია. *lac რეპრესორი თავისთავად აქტიურია და ლაქტოზის არარსებობისას, ის ოპერატორთან დაკავშირების შედეგად, ოპერონის გამორთვას იწვევს.*

(ბ) ლაქტოზა წარმოდგენილია, რეპრესორი ინაქტიურია, ოპერონი ჩართულია. *ალოლაქტოზა, ლაქტოზას იზომერი, ოპერონის დერეპრესიას ახორციელებს რეპრესორის ინაქტივირების საშუალებით. ამგვარად, ხდება ლაქტოზის მეტაბოლიზმისათვის საჭირო ფერმენტების ინდუცირება.*



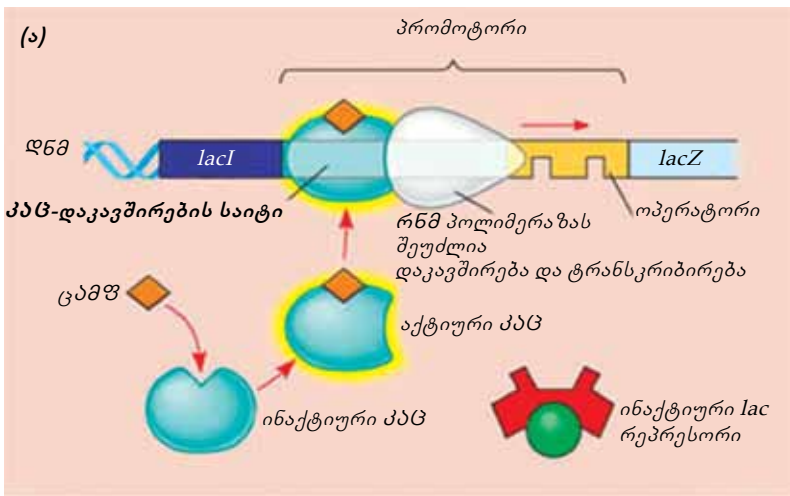
▲ *სურათი 18.22* ***lac ოპერონი: ინდუცირებადი ფერმენტების რეგულირებადი სინთეზი.*** *E.coli ლაქტოზის შთანთქმისა და მეტაბოლიზმისათვის სამ ფერმენტს იყენებს. ამ სამი ფერმენტის გენები კლასტერიზებულია lac ოპერონში. ერთი გენი, lacZ, β-გალაქტოზიდაზა-ს კოდირებს, რომელიც ახორციელებს ლაქტოზას ჰიდროლიზს გლუკოზამდე და გალაქტოზამდე. მეორე გენი, lacY, კოდირებს პერმეაზას, მემბრანულ ცილას, რომელსაც ლაქტოზა უჯრედში გადააქვს. მესამე გენი, lacA, კოდირებს ფერმენტს, სახელწოდებით ტრანსაცეტილაზა, რომლის ფუნქცია ლაქტოზის მეტაბოლიზმში ჯერ კიდევ არ არის ნათელი. lac რეპრესორის მაკოდირებელი გენი, lacI, lac ოპერონის მეზობლადაა განლაგებული, რაც უჩვეულოა. პრომოტორის აღმავალ (მარცხენა) ბოლოში განლაგებული მუქი მწვანე უბნის ფუნქცია განხილულია სურათ 18.23-ზე.*

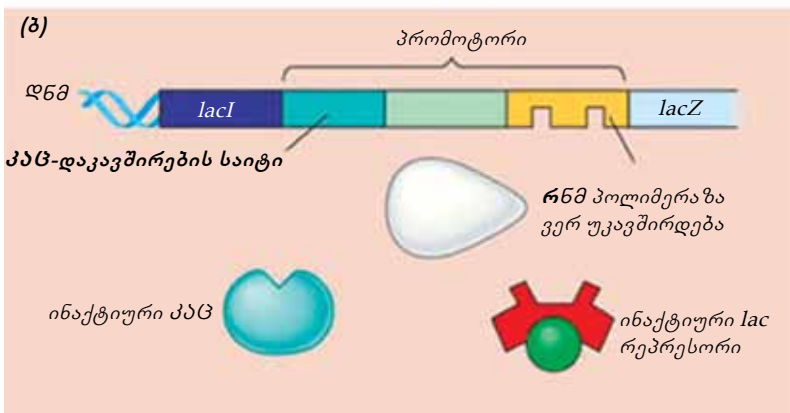
β-გალაქტოზიდაზების მოლეკულების რიცხვი დაახლოებით 15 წუთში ათასჯერ გაიზრდება.

β-გალაქტოზიდაზას გენი წარმოადგენს *lac* ოპერონის ნაწილს, რომელშიც მის გარდა ლაქტოზას მეტაბოლიზმში მონაწილე სხვა ორი ფერმენტის მაკოდირებელი გენიც არის ჩართული. მთელი ტრანსკრიპციის ერთეული ერთი ოპერატორისა და პრომოტორის მიერ კონტროლდება. რეგულატორული გენი, *lacI*, განთავსებულია ოპერონის გარეთ და კოდირებს ალოსტერულ რეპრესორულ ცილას, რომელსაც ოპერატორთან დაკავშირების შედეგად, *lac* ოპერონის გამორთვა შეუძლია. აქამდე, ყველაფერი *trp* ოპერონის რეგულაციის მსგავსად გამოიყურება, მაგრამ არსებობს ერთი, მნიშვნელოვანი განსხვავება. გაიხსენეთ, რომ *trp* რეპრესორი თავისთავად ინაქტიურია და ოპერატორთან დასაკავშირებლად საჭიროებს ტრიპტოფანს, როგორც კორეპრესორს. ლაც რეპრესორი კი, მისგან განსხვავებით, თავისთავად არის აქტიური, უკავშირდება რა ოპერატორს და თიშავს *lac* ოპერონს. ამ შემთხვევაში, რეპრესორის *ინაქტივაციას* იწვევს სპეციფიკური მცირე მოლეკულა, რომელსაც **ინდუქტორი** ეწოდება.

lac ოპერონისათვის, ინდუქტორს წარმოადგენს ალოლაქტოზა, ლაქტოზას იზომერი, რომელიც უჯრედში შესული ლაქტოზიდან მიიღება მცირე რაოდენობებით. ლაქტოზის არარსებობისას (და შესაბამისად ალოლაქტოზისაც), *lac* რეპრესორი თავის აქტიურ კონფიგურაციაშია და ამიტომ, *lac* ოპერონის გენები არ ექსპრესირდებიან **(სურათი 18.22ა)**. თუ უჯრედის გარემომცველ არეს დაემატება ლაქტოზა, ალოლაქტოზა დაუკავშირდება *lac* რეპრესორს, შეცვლის მის კონფორმაციას და ამით ართმევს მას ოპერატორთან დაკავშირების უნარს. მასთან ბმული რეპრესორის გარეშე, *lac* ოპერონი ტრანსკრიბირდება ლაქტოზას მომნელებელი ფერმენტების განმსაზღვრელ მრნმ-ში **(სურათი 18.22ბ)**.

გენთა რეგულაციის კონტექსტში, ლაქტოზის გზის ფერმენტებს განიხილავენ, როგორც *ინდუცირებად ფერმენტებს*, რადგანაც მათი სინთეზი ინდუცირდება ქიმიური სიგნალის (ალოლაქტოზას, ამ შემთხვევაში) მიერ. ანალოგიურად, ტრიპტოფანის სინთეზის ფერმენტებს *რეპრესირებად ფერმენტებს* უწოდებენ. რეპრესირებადი ფერმენტები, ძირითადად, მოქმედებენ ანაბოლურ გზებში, რომელთა საშუალებითაც ხდება უმი მასალისაგან (პრეკურსორებისაგან) აუცილებელი საბოლოო პროდუქტების სინთეზი. როდესაც საბოლოო პროდუქტი უკვე არსებობს საკმარისი რაოდენობით, უჯრედი წყვეტს მის წარმოებას და ამ გზით, შეუძლია მისი ორგანული წინამორბედებისა და მისი სინთეზისათვის საჭირო ენერგიის მიმართვა სხვა დანიშნულებისათვის. ამის საპირისპიროდ,





(ა) ლაქტოზა არის, გლუკოზის ნაკლებობაა (ცამფ-დ დონე მაღალია): lac მრნმ ჭარბად სინთეზდება. *თუ გლუკოზის დეფიციტია, ცამფ-ის მაღალი დონე ააქტივებს კაც-ს, და lac ოპერონი დიდი რაოდენობით მრნმ-ს აწარმოებს ლაქტოზის გზისათვის.*

(ბ) ლაქტოზა არის, გლუკოზა არის (ცამფ-ის დონე დაბალია): lac მრნმ მცირე რაოდენობით სინთეზდება. *როდესაც გლუკოზა წარმოდგენილია, ცამფ ცოტაა, და კაც-ს არ შეუძლია ტრანსკრიპციის სტიმულირება.*

◀ *სურათი 18.23.* ***lac ოპერონის პოზიტიური კონტროლი კატაბოლიტის აქტივატორი ცილის (კაც) მიერ. რნმ*** *პოლიმერაზას lac ოპერონისადმი მაღალი თვისობა აქვს მხოლოდ მაშინ, როდესაც კატაბოლიტის აქტივატორი ცილაა (**კაც**) დაკავშირებული პრომოტორის აღმავალ ბოლოზე განლაგებულ საიტთან **დნმ**-ზე. **კაც** კი **დნმ**-ის საიტს მხოლოდ მაშინ უკავშირდება, როდესაც ასოცირებულია ციკლურ **ამფ**-თან (**ცამფ**), რომლის კონცენტრაცია უჯრედში იზრდება გლუკოზის კონცენტრაციის შემცირებისას. ამრიგად, როდესაც უჯრედში გლუკოზაა წარმოდგენილი, ლაქტოზა თუნდაც მისაწვდომი იყოს, უჯრედი უპირატესად გლუკოზის კატაბოლიზმს ახორციელებს და აღარ წარმოქმნის ლაქტოზის დამშლელ ფერმენტებს.*

ინდუცირებადი ფერმენტები, ჩვეულებრივ, მოქმედებენ კატაბოლურ გზებში, რომელთა საშუალებით ხდება საკვები ნივთიერებების დაშლა უფრო მარტივ მოლეკულებამდე. შესაბამისი ფერმენტების წარმოებით მხოლოდ მაშინ, როდესაც საკვები ნივთიერება ხელმისაწვდომია, უჯრედი თავიდან ირიდებს ენერგიისა და წინამორბედი მოლეკულების ხარჯვას იმ ცილების შესაქმნელად, რომლებიც ამ მომენტში არ არიან საჭირო.

როგორც *trp*, ისე *lac* ოპერონების რეგულაცია მოიცავს გენების *ნეგატიურ* (უარყოფით) კონტროლს, რადგანაც ხდება ოპერონების გამორთვა რეპრესორული ცილის აქტიური ფორმის მიერ. ამის დანახვა, შესაძლოა, უფრო მარტივია *trp* ოპერონისათვის, მაგრამ აღნიშნული დებულება ჭეშმარიტია *lac* ოპერონის შემთხვევაშიც. ალოლაქტოზა ფერმენტის სინთეზს იწვევს არა პირდაპირ გენომზე მოქმედებით, არამედ *lac* ოპერონის განთავისუფლებით რეპრესორის ნეგატიური ეფექტისაგან. მიჩნეულია, რომ გენთა რეგულაცია მხოლოდ მაშინ არის *პოზიტიური* (დადებითი), როდესაც რეგულატორული ცილა პირდაპირ ურთიერთქმედებს გენომთან ტრანსკრიპციის ჩასართავად. მოდით, განვიხილოთ გენთა პოზიტიური რეგულაციის მაგალითი, კვლავ *lac* ოპერონის შემთხვევაში.

გენთა პოზიტიური რეგულაცია

ლაქტოზას მომნელებელი ფერმენტების საგრძნობი რაოდენობით დასასინთეზებლად არ არის საკმარისი ბაქტერიულ უჯრედში ლაქტოზის არსებობა. მეორე საჭირო პირობა არის, რომ უჯრედი უნდა განიცდიდეს მარტივი შაქრის, გლუკოზას, ნაკლებობას. გლიკოლიზისა და სხვა კატაბოლური გზებისათვის, *E.coli* სხვა სუბსტრატებთან შედარებით, უპირატესად გლუკოზას იყენებს. გლუკოზის დაშლისათვის (გლიკოლიზისათვის, იხ. სურათი 9.9) საჭირო ფერმენტები მუდმივადაა წარმოდგენილი.

როგორ შეიგრძნობს *E.coli*-ს უჯრედი გლუკოზის კონცენტრაციებს და როგორ გადაეცემა ეს ინფორმაცია გენომს? აქაც, მექანიზმი დამოკიდებულია ალოსტერული რეგულატორული ცილის ურთიერთქმედებაზე მცირე ორგანულ მოლეკულასთან, ამ შემთხვევაში **ციკლურ ამფ**-თან **(ცამფ)**, რომელიც აკუმულირდება გლუკოზის ნაკლებობის დროს (**ცამფ**-ის სტრუქტურისათვის იხ. სურათი 11.9). რეგულატორული ცილა, რომელსაც *კატაბოლიტის აქტივატორი ცილა* **(კაც,** ინგლ. - CAP) ეწოდება, ტრანსკრიპციის **აქტივატორს** წარმოადგენს. როდესაც **ცამფ** უკავშირდება **კაც**-ს, რეგულატორული ცილა (**კაც**) ღებულობს თავის აქტიურ ფორმას და შეუძლია, დაუკავშირდეს *lac* პრომოტორის აღმავალ ბოლოში განლაგებულ სპეციფიკურ საიტს **(სურათი 18.23ა). კაც**-ის პრომოტორთან დაკავშირება პირდაპირ ასტიმულირებს გენის ექსპრესიას. ამრიგად, ეს მექანიზმი კვალიფიცირდება, როგორც დადებითი რეგულაცია.

თუ გლუკოზის რაოდენობა უჯრედში მატულობს, **ცამფ**-ის კონცენტრაცია მცირდება, მის გარეშე კი, **კაც** შორდება ოპერონს. რადგანაც **კაც** ინაქტიურია, *lac* ოპერონის ტრანსკრიპცია მხოლოდ დაბალი სიხშირით მიმდინარეობს, ლაქტოზის თანაობის მიუხედავადაც **(სურათი 18.23ბ).** ამგვარად, *lac* ოპერონი ორმაგ კონტროლს განიცდის: ნეგატიურ კონტროლს *lac* რეპრესორისაგან და პოზიტიურ კონტროლს **კაც**-ისაგან. *lac* რეპრესორის მდგომარეობა (ალოლაქტოზასთან დაკავშირებული თუ არა) განსაზღვრავს განხორციელდება, თუ არა *lac* ოპერონის გენების ტრანსკრიპცია საერთოდ; **კაც**-ის მდგომარეობა კი (**ცამფ**-თან დაკავშირებული თუ არა) აკონტროლებს ტრანსკრიპციის *სიჩქარეს*, თუ ოპერონი რეპრესორისაგან თავისუფალია. ყოველივე ისე გამოიყურება, თითქოს ოპერონს აქვს როგორც ჩართვა-გამორთვის ღილაკი, ასევე ხმის ასაწევი კონტროლი.

lac ოპერონის გარდა, **კაც** ასევე მონაწილეობს ზოგიერთი სხვა ოპერონების რეგულაციაშიც, რომლებიც კატაბოლურ გზებში გამოყენებულ ფერმენტებს კოდირებენ. როდესაც გლუკოზა ჭარბადაა და **კაც** ინაქტიურია, იმ ფერმენტების სინთეზი, რომლებიც გლუკოზის გარდა სხვა ნაერთების კატაბოლიზმს ახორციელებენ, ძირითადად, შემცირებულია. უჯრედის უნარი, მოახდინოს სხვა ნაერთების, როგორიცაა ლაქტოზა, კატაბოლიზმი, გადარჩენის საშუალებას აძლევს გლუკოზას მოკლებულ უჯრედებს. განსაზღვრული მომენტისათვის არსებული სპეციფიკური ნაერთები განაპირობებენ, რომელი ოპერონები უნდა ჩაირთოს. ასეთი, მრავალგვარ შემთხვევაზე გათვალისწინებული მექანიზმები კარგად შეესაბამება ორგანიზმს, რომელიც ვერ აკონტროლებს, რით იკვებება მისი მასპინძელი. ბაქტერიები აღსანიშნავი არიან თავისი ადაპტაციის უნარით — როგორც ხანგრძლივი დროის თვალსაზრისით ევოლუციური ცვლილებების საშუალებით თავის გენეტიკურ შემადგენლობაში, ისე ხანმოკლე დროში ცალკეულ უჯრედებში გენთა ექსპრესიის კონტროლის საშუალებით. რა თქმა უნდა, ნაირგვარი მაკონტროლებელი მექანიზმები ასევე ევოლუციის პროდუქტებს წარმოადგენენ, რომლებიც იმიტომ არსებობენ, რომ მათ ხელი ბუნებრივმა გადარჩევამ შეუწყო.

კონცეფცია ცხრილი 18.4

1. *E.coli*-ში, გარკვეულმა მუტაციამ *lac* ოპერატორი იმგვარად შეცვალა, რომ მას ვერ უკავშირდება აქტიური რეპრესორი. როგორ იმოქმედებს ეს მოვლენა უჯრედის მიერ β-გალაქტოზიდაზა-ს წარმოებაზე?
2. როგორ ცვლის *trp* კორეპრესორისა და *lac* ინდუქტორის დაკავშირება თავის შესაბამის რეპრესორულ ცილებთან, რეპრესორის ფუნქციასა და ტრანსკრიპციას თითოეულ შემთხვევაში?

თავი 18-ის შემოწმება

ძირითადი კონცეფციების შემოწმება

კონცეფცია 18.1

ვირუსს აქვს გენომი, მაგრამ რეპროდუცირება მხოლოდ მასპინძელ უჯრედში შეუძლია

- **ვირუსების აღმოჩენა: *მეცნიერული კვლევა.*** მკვლევარებმა ვირუსები აღმოაჩინეს 1800-იანი წლების ბოლოს, მცენარეული დაავადების, თამბაქოს მოზაიკის დაავადების, კვლევისას.
- **ვირუსების სტრუქტურა.** ვირუსი წარმოადგენს ცილოვან კაპსიდაში მოთავსებულ მცირე ნუკლეინის მჟავის გენომს და ხანდახან დამატებით მემბრანული გარსი გააჩნია, რომელიც ვირუსულ ცილებს შეიცავენ. ეს ცილები ვირუსებს უჯრედში შეღწევაში ეხმარება. გენომი, შესაძლოა, იყოს ერთ- ან ორჯაჭვიანი **დნმ** ან რნმ.
- **ვირუსული რეპროდუქციული ციკლების ძირითადი მახასიათებლები.** ვირუსები მასპინძელი უჯრედების ფერმენტებს, რიბოსომებსა და მცირე მოლეკულებს იყენებენ შვილეული ვირუსების დასასინთეზებლად. თითოეული ტიპის ვირუსს თავისი დამახასიათებელი მასპინძელი არეალი აქვს.
- **ფაგების რეპროდუქციული ციკლები.** ლიზისურ ციკლში, ვირუსული გენომის შესვლა ბაქტერიაში, აპროგრამებს მასპინძლის **დნმ**-ის დაშლას, ახალი ფაგების წარმოქმნას და მასპინძელი უჯრედის კედლის მონელებას, რის შედეგადაც ხდება ფაგების შთამომავლობის გამოთავისუფლება. ლიზოგენურ ციკლში, ზომიერი ფაგის გენომი ბაქტერიულ ქრომოსომაში ჩაერთვება პროფაგის სახით. ეს უკანასკნელი კი გადაეცემა მასპინძლის შვილეულ უჯრედებს იმ დრომდე, სანამ მოხდება ქრომოსომის დატოვებისა და ლიზისური ციკლის დაწყების ინდუცირება.
- **ცხოველთა ვირუსების რეპროდუქციული ციკლები.** ცხოველთა მრავალ ვირუსს გარეთა გარსი აქვს. რეტროვირუსები (როგორიცაა, მაგალითად **აივ**) ფერმენტ უკუტრანსკრიპტაზას იყენებენ, რათა მოახდინონ თავისი რნმ გენომის კოპირება **დნმ**-ში, რომელიც პროვირუსის სახით, შესაძლოა, ინტეგრირდეს მასპინძლის გენომში.
- **აქტივობა *რეტროვირუსის (აივ) რეპროდუქციული ციკლი***
- **ვირუსების ევოლუცია.** რადგანაც ვირუსებს რეპროდუქცია მხოლოდ უჯრედის შიგნით შეუძლიათ, ისინი, ალბათ, პირველი უჯრედების გაჩენის შემდგომ ევოლუცირდნენ, შესაძლოა, უჯრედული ნუკლეინის მჟავების ფრაგმენტების სახით.

კონცეფცია 18.2

ვირუსები, ვიროიდები და პრიონები სახიფათო პათოგენებს წარმოადგენენ ცხოველებსა და მცენარეებში

- **ვირუსული დაავადებები ცხოველებში.** სიმპტომები შესაძლოა, გამოწვეული იყოს ვირუსების მიერ უჯრედებისათვის მიყენებული პირდაპირი ზიანით ან სხეულის იმუნური პასუხით. ვაქცინები იმუნურ სისტემას ასტიმულირებენ, რათა მასპინძელი დაცული იყოს სპეციფიკური ვირუსებისაგან.
- **აღმოცენებადი ვირუსები.** ადამიანებში “ახალი” ვირუსული დაავადებების აფეთქებები, ჩვეულებრივ, გამოწვეულია უკვე არსებული ვირუსების მიერ, რომლებიც საკუთარ მასპინძელ ტერიტორიას აფართოებენ.
- **ვირუსული დაავადებები მცენარეებში.** ვირუსები მცენარეულ უჯრედებში უჯრედის დაზიანებული კედლების გავლით აღწევენ (ჰორიზონტალური ტრანსმისია) ან მემკვიდრეობით მიიღებიან მშობლებისაგან (ვერტიკალური ტრანსმისია).
- **ვიროიდები და პრიონები : უმარტივესი დამაინფიცირებელი აგენტები.** ვიროიდები წარმოადგენენ რნმ-ის შეუმოსავ (უგარსო) მოლეკულებს, რომლებიც მცენარეებს აინფიცირებენ და მათ ზრდას აფერხებენ. პრიონები ნელი მოქმედებისა და ფაქტიურად დაუზიანებელი დამაინფიცირებელი ცილები არიან, რომლებიც ძუძუმწოვრებში ტვინის დაავადებებს იწვევენ.

კონცეფცია 18.3

მაქცირიების გენეტიკურ მრავალგვარობას სელს უწყობს სწრაფი რეპროდუქცია, მუტაციები და გენეტიკური რეკომბინაცია

- **ბაქტერიული გენომი და მისი რეპლიკაცია.** ბაქტერიუ-

ლი ქრომოსომა, ჩვეულებრივ, წრიული **დნმ**-ის მოლეკულას წარმოადგენს, მასთან ასოცირებული რამოდენიმე ცილით. პლაზმიდები უფრო მცირე ზომის, წრიული **დნმ**-ის მოლეკულებია, რომელთაც ქრომოსომისაგან დამოუკიდებლად შეუძლიათ რეპლიცირება.

- **მუტაციები და გენეტიკური რეკომბინაცია, როგორც გენეტიკური მრავალგვარობის წყაროები.** რადგანაც ბაქტერიებს სწრაფად შეუძლიათ გამრავლება, ახალი მუტაციები ასევე სწრაფად ზრდიან პოპულაციის გენეტიკური ნაირსახეობების რიცხვს. დამატებითი ნაირგვარობა წარმოიქმნება ორი სხვადასხვა ბაქტერიული უჯრედების **დნმ**-ების რეკომბინაციის საშუალებით.

- **გენის გადატანისა და გენეტიკური რეკომბინაციის მექანიზმები ბაქტერიებში.** ახალი ბაქტერიული ხაზები შეიძლება წარმოიქმნას **დნმ**-ის გადატანით ერთი უჯრედიდან მეორეში. ტრანსფორმაციის დროს, შეუმოსავი **დნმ** უჯრედში გარემომცველი არიდან შედის. ტრანსდუქციის პროცესში, ბაქტერიული **დნმ** ერთი უჯრედიდან მეორეში ფაგების მიერ გადაიტანება. კონიუგაციისას, F+ დონორი უჯრედი, რომელიც F პლაზმიდას შეიცავს, გადასცემს პლაზმიდის **დნმ**-ს F- რეციპიენტ უჯრედს. რმს უჯრედის F ფაქტორს, რომელიც ინტეგრირებულია ბაქტერიულ ქრომოსომაში, F- უჯრედში გადასვლისას თან მიაქვს გარკვეული ქრომოსომული **დნმ**-იც. ღ პლაზმიდები სხვადასხვა ანტიბიოტიკებისადმი რეზისტენტობის მატარებლები არიან.

- **გენეტიკური ელემენტების ტრანსპოზიცია.** **დნმ**-ის სეგმენტებს, რომლებსაც შეუძლიათ, ჩაემატონ უჯრედის **დნმ**-ში სხვადასხვა საიტზე, ასევე შეაქვთ თავისი წვლილი გენეტიკურ ცვლილებების წარმოქმნაში ბაქტერიებში. ჩამატებითი თანამიმდევრობები, უმარტივესი ბაქტერიული ტრანსპოზირებადი ელემენტები, შედგება **დნმ**-ის შებრუნებული განმეორებებისაგან, რომლებიც ორივე მხრიდან ესაზღვრებიან ტრანსპოზაზას გენს. ბაქტერიულ ტრანსპოზონები შეიცავენ დამატებით გენებს, როგორებიცაა, ვთქვათ ანტიბიოტიკებისადმი მდგრადობის გენები.

კონცეფცია 18.4

ცალკეული ბაქტერიები გარემო ცვლილებებს თავისი გენომისექსპრესიის რეგულირებით პასუხობენ

- **ოპერონები: ძირითადი კონცეფცია.** უჯრედები მეტაბოლიზმს აკონტროლებენ ფერმენტების აქტივობის რეგულაციის ან ამ ფერმენტების მაკოდირებელი გენების ექსპრესიის რეგულაციის საშუალებით. ბაქტერიებში, გენები ხშირად არიან კლასტერიზებული (დაჯგუფებული) ოპერონებში, სადაც რამოდენიმე მოსაზღვრე გენს ერთი პრომოტორი ემსახურება. ოპერატორის უბანი **დნმ**-ზე ახორციელებს ოპერონის ჩართვა-გამორთვას.

- **რეპრესირებადი და ინდუცირებადი ოპერონები: გენთა ნეგატიური რეგულაციის ორი ტიპი.** რეპრესირებად ოპერონში, სპეციფიკური რეპრესორული ცილის დაკავშირება ოპერონთან, ტრანსკრიპციის შეწყვეტას იწვევს. რეპრესორი აქტიურია, როდესაც დაკავშირებულია კორეპრესორთან, ჩვეულებრივ, ანაბოლური გზის საბოლოო პროდუქტთან. ინდუცირებად ოპერონში, ინდუქტორის დაკავშირება თავდაპირველად აქტიურ რეპრესორთან, ინაქტიურს ხდის რეპრესორს და ამდენად, ტრანსკრიპცია ხორციელდება. ინდუცირებადი ფერმენტები, ჩვეულებრივ, კატაბოლურ გზებში ფუნქციონირებენ.

- **გენთა პოზიტიური რეგულაცია.** ზოგიერთი ოპერონები ასევე პოზიტიური კონტროლის გავლენასაც განიცდიან მასტიმულირებელი აქტივატორული ცილის, კატაბოლიტის აქტივატორი ცილის (**კაც**) საშუალებით. ეს ცილა ტრანსკრიპციას უწყობს ხელს, როდესაც პრომოტორში მდებარე საიტს უკავშირდება.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშეფასება

1. ბაქტერია ინფიცირებულია ექსპერიმენტულად შექმნილი ბაქტერიოფაგით, რომელიც შედგება T2 ფაგის ცილის გარსისა და T4 ფაგის **დნმ**-ისაგან. ახლად წარმოქმნილი ფაგებს ექნებათ
   ა. T2 ცილა და T4 **დნმ**.
   ბ. T2 ცილა და T2 **დნმ**.
   გ. ორივე ფაგის **დნმ**-ისა და ცილების ნარევი.
   დ. T4 ცილა და T4 **დნმ**.
   ე. T4 ცილა და T2 **დნმ**.

2. რნმ ვირუსებს გარკვეული ფერმენტების საკუთარი წყარო ესაჭიროებათ, რადგანაც
   ა. მასპინძელი უჯრედები სწრაფად ანადგურებენ ვირუსებს.
   ბ. მასპინძელ უჯრედებს არა აქვთ ფერმენტები, რომელთაც ვირუსული გენომის რეპლიკაცია შეუძლია.
   გ. ეს ფერმენტები ახდენენ ვირუსული მრნმ-ის ტრანსლაციას ცილებში.
   დ. ეს ფერმენტები გადიან მასპინძელი უჯრედების მემბრანებში.
   ე. ეს ფერმენტები ვერ დასინთეზდება მასპინძელ უჯრედებში.

3. რომელი დებულება არის დამახასიათებელი R პლაზმიდისათვის?
   ა. მისი გადაცემა F+ უჯრედს გარდაქმნის F- უჯრედად.
   ბ. მას აქვს გენები ანტიბიოტიკისადმი რეზისტენტობისათვის და, შესაძლოა, სასქესო შოლტისათვის.

გ. მისი გადატანა ბაქტერიებს შორის ტრანსდუქციის საშუალებით ხდება.
დ. ის შედგენილი ტრანსპოზონის კარგ მაგალითს წარმოადგენს.
ე. ის ბაქტერიას ფაგისადმი რეზისტენტულს ხდის.

4. ტრანსპოზიცია გენეტიკური რეკომბინაციის სხვა მექანიზმებისაგან განსხვავებულია, რადგანაც ის
ა. მხოლოდ ბაქტერიაში ხდება.
ბ. გადაადგილებს გენებს **დნმ**-ის ჰომოლოგიურ უბნებს შორის.
გ. ასრულებს მცირე ან არავითარ როლს ევოლუციაში.
დ. მხოლოდ ეუკარიოტებში ხდება.
ე. მიმოაბნევს გენებს ახალ მდებარეობებზე გენომში.

5. თუ განსაზღვრული ოპერონი კოდირებს აუცილებელი ამინომჟავის შესაქმნელ ფერმენტებს და რეგულირდება *trp* ოპერონის მსგავსად, მაშინ
ა. ამინომჟავა ახდენს რეპრესორის ინაქტივაციას.
ბ. წარმოქმნილ ფერმენტებს ინდუცირებადი ფერმენტები ეწოდებათ.
გ. რეპრესორი აქტიურია ამინომჟავას გარეშე.
დ. ამინომჟავა მოქმედებს, როგორც კორეპრესორი.
ე. ამინომჟავა ჩართავს ოპერონის ტრანსკრიპციის პროცესს.

6. რა მოხდება, თუ ინდუცირებადი ოპერონის რეპრესორმა ისეთი მუტაცია განიცადა, რომ ოპერატორს ვეღარ უკავშირდება?
ა. ოპერონის გენების უწყვეტი ტრანსკრიპცია.
ბ. ოპერონის გენების შემცირებული ტრანსკრიპცია.
გ. ოპერონის მიერ კონტროლირებადი გზისთვის სუბსტრატის წარმოქმნა.
დ. რეპრესორის შეუქცევადი დაკავშირება პრომოტორთან.
ე. კატაბოლიტის აქტივატორი ცილის (**კაც**) ჭარბად წარმოქმნა.

7. რმს უჯრედსა და F- უჯრედს შორის მიმდინარე კონიუგაციის დროს,
ა. F- უჯრედი გარდაიქმნება F+ უჯრედად.
ბ. F- უჯრედი გარდაიქმნება რმს უჯრედად.
გ. F- უჯრედის ქრომოსომა დაიშლება.
დ. რმს უჯრედის გენებმა შეიძლება ჩაანაცვლონ F- უჯრედის გენები რეკომბინაციის საშუალებით.
ე. **დნმ** F- უჯრედიდან გადაეცემა რმს უჯრედს, ხოლო რმს უჯრედის **დნმ** გადავა F- უჯრედში.

8. ბაქტერიული პოპულაციაში არსებული გენეტიკური ნაირსახეობა არასოდეს არის შედეგი
ა. ტრანსდუქციის.
ბ. ტრანსფორმაციის.
გ. კონიუგაციის.
დ. მუტაციის.
ე. მეიოზის.

9. რომელი შემდეგი მახასიათებელი ან პროცესი არის საერთო ბაქტერიებისათვისაც და ვირუსებისთვისაც?
ა. ბინარული დაყოფა.
ბ. რიბოსომები.
გ. ნუკლეინის მჟავისაგან შედგენილი გენეტიკური მასალა.
დ. მიტოზი.
ე. კონიუგაცია.

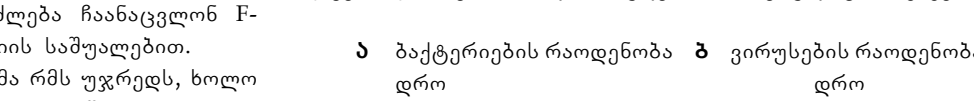
10. რის შედეგად ჩნდება აღმოცენებადი ვირუსები?
ა. არსებული ვირუსების მუტაციების.
ბ. არსებული ვირუსების გავრცელებით ახალ მასპინძელ სახეობებზე.
გ. არსებული ვირუსების გავრცელებით უფრო ფართოდ თავის მასპინძელ სახე ობებში.
დ. ყოველივე ზემოთჩამოთვლილის შედეგად.
ე. არცერთი ზემოთჩამოთვლილის შედეგი არ არის.

ევოლუციური კავშირი

ზოგიერთი ვირუსის „წარმატება“ განპირობებულია მათი უნარით, განვითარდნენ მასპინძლის შიგნით. ასეთი ვირუსები თავს არიდებენ მასპინძლის დაცვით სისტემებს, სწრაფად მუტირებისა და მრავალი სახეცვლილი შთამომავალი ვირუსების წარმოქმნის საშუალებით მანამდე, სანამ სხეული შესძლებს მათთვის შეტევას. ამრიგად, ინფექციის ბოლოსკენ წარმოდგენილი ვირუსები განსხვავდებიან ვირუსებისაგან, რომელთაც თავიდან დააინფიცირეს ორგანიზმი. განიხილეთ ეს, როგორც მიკროკოსმოსის ევოლუციის მაგალითი. რომელ ვირუსულ ხაზებს აქვთ გადარჩენის მეტი შანსი?

მეცნიერული კვლევა

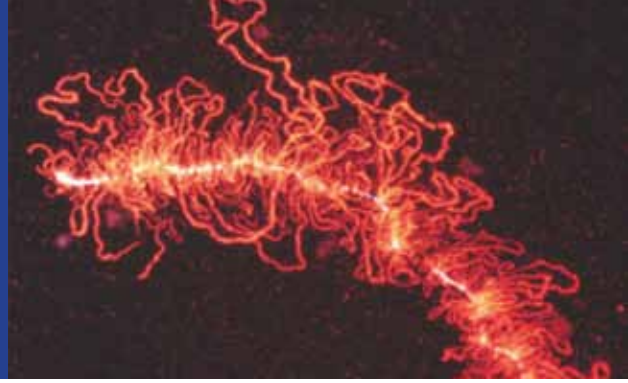
როდესაც ბაქტერია აინფიცირებს ცხოველს, ბაქტერიების რაოდენობა სხეულში ექსპონენციალურად იზრდება (სქემა **ა**). ლიზისური რეპროდუქციული ციკლის მქონე ვირულენტური ცხოველთა ვირუსით გამოწვეული ინფექციისას კი გარკვეული დროის მანძილზე ინფექციის ნიშნები არ შეიმჩნევა. შემდეგ, ვირუსთა რიცხვი უცბად იზრდება და შემდგომში ასევე ხდება მათი ზრდა ნაბიჯების სერიის სახით (სქემა **ბ**). ახსენით ზრდის მრუდებში არსაებული განსხვავება.



მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

ახსენით, ანტიბიოტიკების ჭარბმა და შეუსაბამოდ გამოყენებამ ჯანმრთელობისათვის როგორი საფრთხე შეიძლება შეუქმნას ადამიანთა პოპულაციას.

19 ეუკარიოტული გენომის ორგანიზაცია, რეგულაცია და ევოლუცია



▲ *სურათი 19.1* ***სალამანდრას განვითარებადი კვერცხის ეუკარიოტული ქრომოსომის დნმ.***

ძირითადი კონცეფციები

19.1 ქრომატინის სტრუქტურა დამყარებულია დნმ-ის შეფუთვის თანმიმდევრულ დონეებზე.

19.2 გენის ექსპრესიის რეგულაცია შესაძლებელია ნებისმიერ სტადიაზე, მაგრამ ტრანსკრიპცია მისი გადამწყვეტი საფეხურია.

19.3 კიბოს იწვევს გენეტიკური ცვლილებები, რომლებიც უჯრედის ციკლის კონტროლზე მოქმედებს.

4.4 ეუკარიოტული გენომები, გენების გარდა, შეიძლება დნმ-ის მრავალ არამაკოდირებელ თანამიმდევრობებს შეიცავდეს.

4.5 დნმ-ის დუპლიკაციები, გადაწყობები და მუტაციები ხელს უწყობს გენომის ევოლუციას.

შესავალი

როგორ მუშაობს და ვითარდება ეუკარიოტული გენომები

ეუკარიოტული და პროკარიოტული უჯრედების გენების ექსპრესიის მიზეზები ერთი და იგივეა. თუმცა ტიპური ეუკარიოტული გენომი პროკარიოტულზე ბევრად დიდია, თანაც მრავალუჯრედიან ეუკარიოტებში უჯრედთა სპეციალიზაცია წამყვანი ფაქტორია. ეს ორი თვისება ძალიან ართულებს ეუკარიოტული უჯრედები მიერ ინფორმაციის დამუშავებას.

მაგალითად, ადამიანის გენომში დადგენილია 25 000 გენის არსებობა, რაც ხუთჯერ აღემატება ჩვეულებრივი პროკარიოტის გენების რიცხვს. ადამიანის გენომში აგრეთვე აღინიშნება დნმ-ის უზარმაზარი რაოდენობა, რომელიც რნმ-ს ან ცილას არ კოდირებს. ამდენი დნმ-ის მართვა დახვეწილი ორგანიზაციის მქონე გენომს მოითხოვს. ყველა ორგანიზმის დნმ ასოცირებულია ცილებთან, რომლებიც მის კონდენსაციას (კომპაქტურად შეფუთვას) განაპირობებს. ეუკარიოტებში დნმ - ცილის კომპლექსის (**ქრომატინის**) სტრუქტურული მოწყობა უფრო მაღალ დონეებს აღწევს, ვიდრე პროკარიოტების დნმ-ცილის კომპლექსის. 19.1 სურათზე მოცემულია ფლუოროსცენტული მიკროფოტო, რომელიც ეუკარიოტულ ქრომოსომაში ქრომატინის რთულ ორგანიზაციას ასახავს. ქრომატინის ნაწილი განლაგებულია ქრომოსომის მთავარ ღერძში (თეთრი), ხოლო აქტიური ტრანსკრიბირების პროცესში მყოფი ნაწილები მარყუჟების (წითელი) სახით გარეთ გამოდის.

პროკარიოტებშიც და ეუკარიოტებშიც მიმდინარე გენების ექსპრესია გარემო პირობების ცვლილებების საპასუხოდ უნდა იცვლებოდეს. ამასთან ერთად, მრავალუჯრედიანმა ეუკარიოტებმა უნდა განავითარონ და შეინარჩუნონ მრავალგვარი ტიპის უჯრედები. უჯრედების თითოეული ტიპი ერთ და იგივე გენომს შეიცავს, მაგრამ გენების სხვადასხვა დაჯგუფებების ექსპრესიას ახორციელებს. ამ მოვლენის გადალახვა გენთა რეგულაციის პროცესში საკმაოდ მნიშვნელოვანია.

ამ თავში გაეცნობით ქრომატინის სტრუქტურასა და გენების ექსპრესიაზე მისი ცვლილებების მოქმედებას. განიხილავთ ეუკარიოტული გენების ექსპრესიის რეგულაციის სხვა მექანიზმებსაც. პროკარიოტების მსგავსად, ეუკარიოტული გენის ექსპრესიის რეგულირებაც უფრო ხშირად ტრანსკრიპციის სტადიაზე მიმდინარეობს. გაეცნობით კიბოს განვითარებას, რომელსაც გენის რეგულაციის დარღვევა იწვევს. განიხილავთ ეუკარიოტულ გენომებში არსებულ სხვადასხვა ტიპის ნუკლეოტიდურ თანამიმდევრობებს, მათ წარმოქმნასა და გენომის ცვლილებას ევოლუციის პროცესში. იმ ძალების ცოდნა, რომლებმაც გენომები ჩამოაყალიბეს და მათ ჩამოყალიბებას კვლავ აგრძელებენ, დაგეხმარებათ ბიოლოგიური მრავალფეროვნების განვითარების გაგებაში.

კონცეფცია 19.1

ქრომატინის სტრუქტურა დამყარებულია დნმ-ის შეფუთვის თანმიმდევრულ დონეებზე

ეუკარიოტული დნმ ზუსტად უკავშირდება ცილის დიდ რაოდენობას. ვიღებთ ქრომატინს, რომელიც ძლიერ იცვლება უჯრედის ციკლის მიმდინარეობისას (იხ. სურათი 12.6). ინ-

ტერფაზაში მყოფ უჯრედებში, რომლებიც შეღებილა სინათლის მიკროსკოპში დასანახად, ქრომატინი ბირთვის შიგნით დიფუზური მასის სახით ჩანს. შეიძლება დავასკვნათ, რომ ის მაქსიმალურად გაჭიმულია. როცა უჯრედი მიტოზისათვის ემზადება, ქრომატინი იხვევა და იკეცება (სქელდება). საბოლოოდ კი დამახასიათებელი რაოდენობის, მოკლე, მსხვილი, სინათლის მიკროსკოპში ერთმანეთისგან კარგად გასარჩევი ქრომოსომების სახეს იღებს.

ეუკარიოტული ქრომოსომები, კონდენსირებული მდგომარეობის სიგრძესთან შეფარდებით, აურაცხელი რაოდენობის ᲓᲜᲛ-ს შეიცავს. თითოეულ ქრომოსომაში ერთხაზოვანი ᲓᲜᲛ-ის ორმაგი სპირალია. ადამიანის ᲓᲜᲛ საშუალოდ 1.5 x 10^8 წყვილი ნუკლეოტიდის სიგრძისაა. ᲓᲜᲛ-ის ასეთი მოლეკულა მთლიანად რომ გავჭიმოთ, მისი სიგრძე დაახლოებით 4 სმ-ს მიაღწევს, რაც უჯრედის ბირთვის დიამეტრს ათასჯერადად აღემატება. ეს ᲓᲜᲛ და დანარჩენი 45 ქრომოსომის ᲓᲜᲛ ბირთვში ᲓᲜᲛ-ის შეფუთვის დახვეწილი, მრავალსაფეხურიანი სისტემის მეშვეობით თავსდება, რომელიც **19.2 სურათზეა** გამოსახული.

ნუკლეოსომები, ანუ „ძაფზე ასხმული მძივები“

ცილა **ჰისტონები** ᲓᲜᲛ-ის ქრომატინში დალაგების (შეფუთვის) პირველად დონეს განაპირობებს. ქრომატინში არსებული ჰისტონების მასა ᲓᲜᲛ-ის მასის თითქმის ტოლია. ჰისტონებში დიდია დადებითად დამუხტულ ამინომჟავებს (ლიზინსა და არგინინს) შემცველობა, რომლებიც მჭიდრო კავშირშია უარყოფითად დამუხტულ ᲓᲜᲛ-თან (გაიხსენეთ, რომ ფოსფატის ჯგუფები ᲓᲜᲛ-ს მთელ სიგრძეზ უარყოფით მუხტს განაპირობებს; **იხ. სურათი 16.7**) სხვადასხვა ეუკარიოტების ჰისტონები ძალიან მსგავსია. პროკარიოტებშიც კი ნახეს მგავსი ცილები. ᲓᲜᲛ-ის უჯრედში ორგანიზაციაში ჰისტონებს მნიშვნელოვან როლი იკავია, რაზეც მეტყველებს ევოლუციის განმავლობაში ჰისტონების გენების შედარებითი უცვლელობა.

როგორც **19.2 სურათზე** მოცემული ელექტრონული მიკროფოტოსურათიდან ჩანს, გაშლილი ქრომატინი ძაფზე ასხმულ მძივებს წააგავს. ამ კონფიგურაციის ქრომატინის ბოჭკოს დიამეტრი 10 ნმ-ია (***10-ნმ ბოჭკო***). თითოეული „მძივი„ - **ნუკლეოსომაა** - ᲓᲜᲛ-ის შეფუთვის ძირითად ერთეულია. მძივებს შორის არსებულ „ძაფს„ ***ლინკერულ დნმ***-ს უწოდებენ. ნუკლეოსომა შედგება ცილოვანი გულის გარშემო დახვეული ᲓᲜᲛ-ისაგან. ცილოვანი გული კი ოთხი ტიპის ჰისტონების —H2A, H2, H3 და H4 — ორ-ორი მოლეკულისგან შედგება. თითოეული ჰისტონური ცილის ამინომჟავური ბოლო (N-ბოლო), ანუ ***ჰისტონის კუდი***, ნუკლეოსომიდან გარეთ გამოშვერილია. მეხუთე ჰისტონის მოლეკულა - H1 - ნუკლეოსომის გვერდზე მდებარე ᲓᲜᲛ-ს უკავშირდება და 10-ნმ ბოჭკო შეფუთვის შემდეგ დონეზე გადადის.

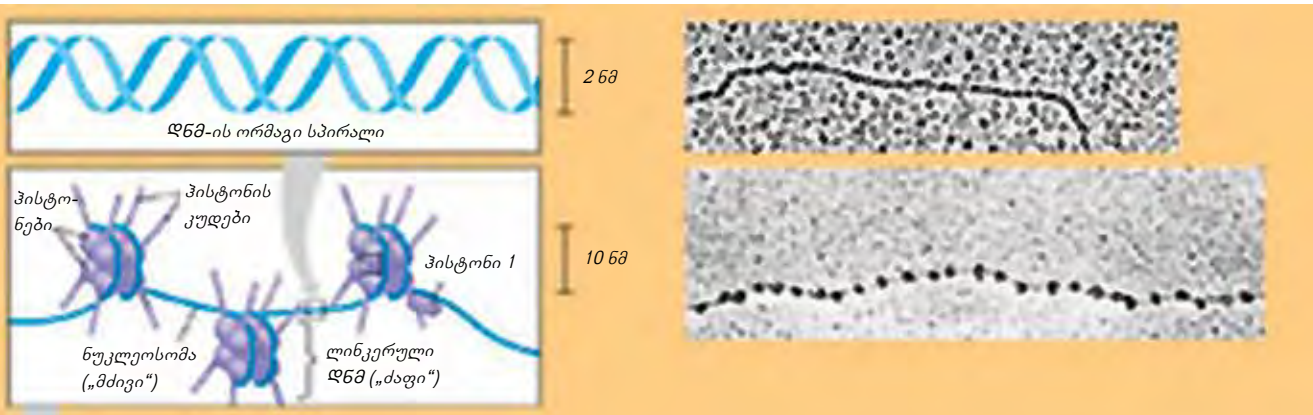
ნუკლეოსომებში ᲓᲜᲛ-ისა და ჰისტონების კავშირი უჯრედის მთელი ციკლის განმავლობაში ძირითადად უცვლელი რჩება. ჰისტონები ᲓᲜᲛ-ს მისი რეპლიკაციისას მხოლოდ ხანმოკლე დროით ტოვებენ. მცირე გამონაკლისების გარდა, ისინი ᲓᲜᲛ-თან ტრანსკრიპციის დროსაც კი რჩებიან. როგორ მიმდინარეობს ᲓᲜᲛ-ის ტრანსკრიპცია მაშინ, როცა ის ნუკლეოსომაში ჰისტონებით გარსშემორტყმულია? მკვლევრებმა დაადგინეს, რომ ნუკლეოსომის ფორმისა და პოზიციის ცვლილებების გამო, რნმ-მასინთეზებელ პოლიმერაზებს შეუძლია ᲓᲜᲛ-ის გასწვრივ მოძრაობა. ამ თავში განვიხილავთ ზოგიერთ უახლეს აღმოჩენას, რომელიც ეხება გენის ექსპრესიის რეგულაციაში ჰისტონების კუდებისა და ნუკლეოსომების მონაწილეობას.

ᲓᲜᲛ-ის შეფუთვის მაღალი დონეები

შეფუთვის შემდგომ დონეს განაპირობებს ერთი ნუკლეოსომის ჰისტონურ კუდებსა და ნუკლეოსომებისა და ლინკერული ᲓᲜᲛ-ის ორივე მხარეს შორის ურთიერთობა. ეს ურთიერთქმედება ჰისტონი H1-ის დახმარებით იწვევს წაგრძელებული 10-ნმ ძაფის დახვევასა და დაკეცვას. შედეგად ვიღებთ ქრომატინის ძაფს, რომლის სიგანე დაახლოებით 30 ნმ-ია ანუ ***30 ნმ ძაფს*** **(სურათი 19.2 ბ)**. 30 ნმ ის ძაფი ქმნის მარყუჟებს, რომლებსაც ***დამარყუჟებული დომენები*** ეწოდება. ისინი უკავშირდება ქრომოსომის არა ჰისტონური ცილებისაგან შექმნილ პლატფორმას და შედეგად ***300-ნმ ძაფს*** ვიღებთ **(სურათი 19.2 გ)**. მიტოზურ ქრომოსომაში დამარყუჟებული დომენებიც იხვევა და იკეცება, ამიტომ ქრომატინი უფრო კომპაქტური ხდება. ასე წარმოიქმნება მეტაფაზისთვის დამახასიათებელი ქრომოსომა, რომლის მიკროფოტო ნაჩვენებია **19.2 დ სურათის** ქვედა ნაწილში. დახვევების შემდეგ მეტაფაზურ ქრომოსომებში კონკრეტული გენები ყოველთვის განლაგებულია ერთსა და იმავე ადგილზე, რაც შეფუთვის სტადიების მაღალ სპეციფიკურობასა და სიზუსტეზე მიუთითებს.

თუმცა ინტერფაზაში ქრომატინი მიტოზური ქრომოსომების ქრომატინთან შედარებით გაცილებით ნაკლებად კონდენსირებულია, მას მაღალი რანგის შეფუთვა მაინც ახასიათებს. ქრომოსომის ქრომატინის უმეტესი ნაწილი არსებობს10-ნმ ძაფების სახით, მაგრამ მისი გარკვეული ნაწილი შეკუმშულია 30-ნმ ძაფებში, რომელიც ზოგ უბნებში დახვეულია დამარყუჟებულ დომენებად. ინტერფაზურ ქრომოსომას გამოკვეთილი პლატფორმა არა აქვს, მაგრამ მისი დამარყუჟებული დომენები ბირთვული გარსის შიგნით ბირთვულ ლამინას, და ალბათ, ბირთვული მატრიქსის ძაფებსაც უნდა უკავშირდებოდეს. შესაძლებელია, რომ ეს კავშირები ეხმარება აქტიური ტრანსკრიპციის უბნების ორგანიზებას. თითოეული ქრომოსომის ქრომატინი ინტერფაზულ ბირთვში სპეციფიკურ შეზღუდულ არეალს იკავებს. ამიტომ სხვადასხვა ქრომოსომების ქრომატინის ბოჭკოები ერთმანეთში არ იხლართება.

ქრომოსომების ცენტრომერები და ტელომერები, ისევე, როგორც ზოგიერთი უჯრედების ქრომოსომული უბნები, ძლიერ კონდენსირებულ მდგომარეობას ინტერფაზის დროსაც კი ინარჩუნებენ, რაც ასახულია **19.2 დ სურათზე**. ინტერფაზული ქრომატინის ეს ტიპი სინათლის მიკროსკოპში უწესრიგო გროვების სახით ჩანს. მას **ჰეტეროქრომატინს** უწოდებენ, რომ ნაკლებად კომპაქტური **ეუქრომატინისაგან** (ნამდვილი ქრომატინისგან) განასხვავონ. მაღალი კომპაქტურობის გამო ჰეტეროქრომატინი ტრანსკრიპციული ფერმენტები-



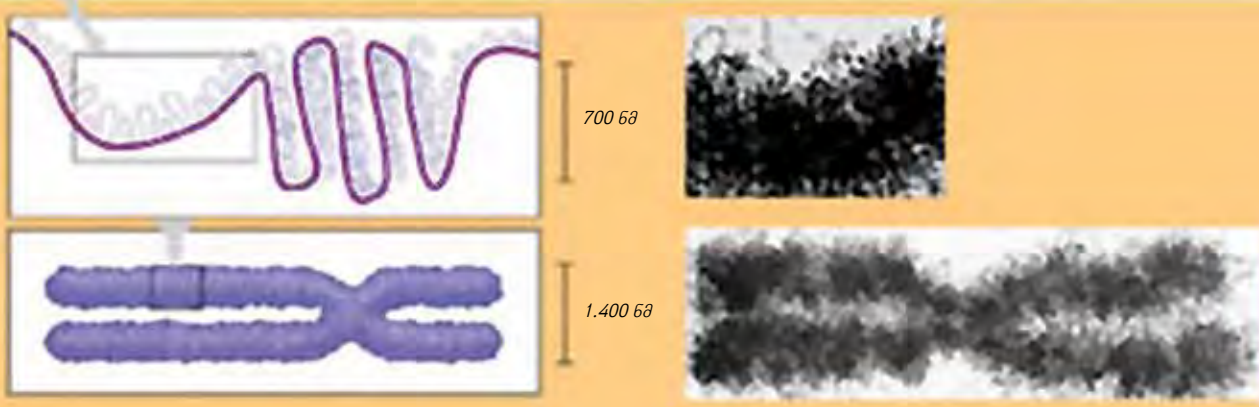
(ა) ნუკლეოსომები (10-ნმ ბოჭკო). *დნმ და ჰისტონების მოლეკულები წარმოქმნიან „ძაფზე ასხმულ მძივებს“, წაგრძელებული ქრომატინის ბოჭკოს, რომელიც ინტერფაზის დროს ჩანს. ნუკლეოსომას აქვს ჰისტონის რვა მოლეკულა და თითოეულის ამინო ბოლო (კუდი) გარეთაა გამოშვერილი. განსხვავებული ტიპის ჰისტონს, H1-ს, შეუძლია ნუკლეოსომის მიმდებარე დნმ-ს დაუკავშირდეს, რითაც 10-ნმ ბოჭკოს შემდგომ კომპაქტიზაციაში ეხმარება.*



(ბ) 30-ნმ ბოჭკო. *ნუკლეოსომების ძაფი იხვევა და წარმოიქმნება 30 ნმ დიამეტრის მქონე ქრომატინის ბოჭკო (კუდები არ არის ნაჩვენები). ეს ფორმა ასევე ინტერფაზის დროს ჩანს.*



(გ) დამარყუჟებული დომენები (300-ნმ ბოჭკო). *პროფაზის განმავლობაში 30-ნმ ბოჭკოს შემდგომი დახვევა დამარყუჟებულ დომენებად წარმოქმნის 300-ნმ ბოჭკოს. მარყუჟები დაკავშირებული არიან არაჰისტონური ცილების პლატფორმასთან.*



(დ) მეტაფაზური ქრომოსომა. *ქრომატინი აგრძელებს შემდგომ დახვევას და შედეგად მიიღება მაქსიმალურად კომპაქტური ქრომოსომა, როგორსაც ვხედავთ მეტაფაზის დროს. თითოეული მეტაფაზურ ქრომოსომა ორი ქრომატიდისაგან შედგება.*

▲ *სურათი 19.2* ***ქრომატინის ჩაწყობის (შეფუთვის) დონეები.*** *მოცემული დიაგრამებისა და ტრანსმისიული ელექტრონული მიკროგრაფების სერიები დნმ-ის დახვევისა და დაკეცვის თანმიმდევრული სტადიების თანამედროვე მოდელს ასახავენ.*

სათვის ფაქტიურად მიუღწევადია და ამიტომ პრაქტიკულად არ ტრანსკრიბირდება. ეუქრომატინი კი უფრო თავისუფლად შეფუთულია და მისი Დნმ ფერმენტებისთვის და ტრანსკრიპციისთვისაც მისაწვდომია. ამ თავის შემდეგ ნაწილში განვიხილავთ, თუ როგორ განაპირობებს ქრომატინის ცვლილებები და სხვა მექანიზმები უჯრედის მიერ კონკრეტული გენების ექსპრესიის რეგულაციას.

კონცეფცია შემოწმება 19.1

1. აღწერეთ ეუკარიოტულ უჯრედში შეფუთული Დნმ-ის ძირითადი ერთეულის, ნუკლეოსომის, სტრუქტურა.
2. ჰისტონებისა და Დნმ-ის გარკვეული ქიმიური თვისებები განაპირობებს მათი მოლეკულებს ერთმანეთთან მჭიდროდ დაკავშირებას. რომელი თვისებები?
3. როგორ აფერხებს გენის ექსპრესიას ქრომოსომებში Დნმ-ის მჭიდრო შეფუთვა?

კონცეფცია 19.2

გენის ექსპრესიის რეგულაცია შესაძლებელია ნებისმიერ სტადიაზე, მაგრამ ტრანსკრიპცია მისი გადამწყვეტი საფეხურია

ყველა ორგანიზმმა დროის ნებისმიერ მოცემულ მონაკვეთში კონკრეტული გენების ექსპრესია უნდა არეგულიროს. ერთუჯრედიანი ორგანიზმებისა და მრავალუჯრედიანი ორგანიზმების უჯრედები გარემოდან და შიდა სივრციდან მიღებული სიგნალების საპასუხოდ მუდმივად რთავენ და თიშავენ სხვადასხვა გენებს. მრავალუჯრედიანი ორგანიზმების უჯრედებმა, ამავდროულად, საკუთარი გენების ექსპრესიის რეგულაცია უფრო ხანგრძლივ საფუძველზე დაყრდობით უნდა განახორციელონ. მრავალუჯრედიანი ორგანიზმის განვითარებისას ხდება მისი უჯრედების ფორმისა და ფუნქციების სპეციალიზაცია, რასაც **უჯრედის დიფერენციაცია** ეწოდება. შედეგად ვიღებთ დიფერენცირებული უჯრედების რამოდენიმე ან მრავალ ტიპს. ზრდასრული ადამიანის ორგანიზმი უჯრედების დაახლოებით 200 განსხვავებული ტიპისაგან შედგება. კუნთოვანი და ნერვული უჯრედები ამის მაგალითია.

იმუნური სისტემის უჯრედები გამონაკლისია. მათი დიფერენციაციის დროს იმუნოგლობულინების გენების გადაწყობა (რეარანჟირება) გენომის ცვლილებებს იწვევს, რასაც 43-ე თავში განვიხილავთ.

გენომის განსხვავებული ექსპრესია

ადამიანის ტიპიური უჯრედი ნებისმიერ მოცემულ მომენტში საკუთარი გენების დაახლოებით 20%-ს ამუშავებს. მაღალი დიფერნციაციის მქონე უჯრედები, მაგალითად კუნთოვანი უჯრედები, გენების კიდევ უფრო მცირე ნაწილის ექსპრესიას ახორციელებს. ორგანიზმის თითქმის ყველა უჯრედი იდენტურ გენომს შეიცავს, მაგრამ ყოველი ტიპის უჯრედის გამოვლენილი გენების ნაკრები უნიკალურია. უჯრედის ტიპებს შორის სხვაობა განპირობებულია არა იმით, რომ ისინი სხვადასხვა გენებს შეიცავს, არამედ **გენების განსხვავებული ექსპრესიით (გამოვლენით):** ერთი გენომის მქონე უჯრედების მიერ სხვადასხვა გენების გამოვლენით.

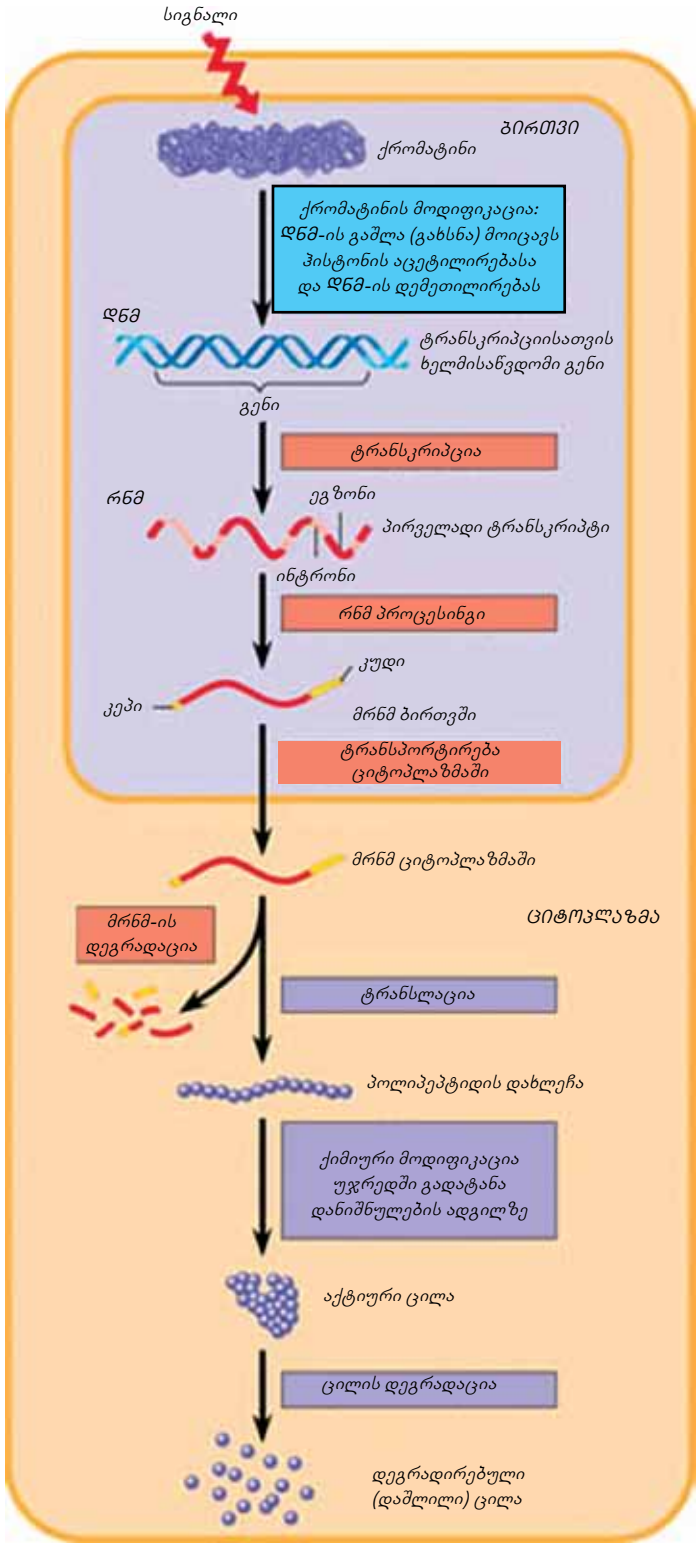
ეუკარიოტების გენომი შეიძლება ათეულ ათასობით გენს შეიცავდეს, მაგრამ რამდენიმე სახეობაში, მაგალითად ადამიანის შემთხვევაში, ცილებს Დნმ-ის მხოლოდ მცირე რაოდენობა (დაახლოებით 1.5 %) აკოდირებს. დანარჩენი Დნმ-ის ძალიან მცირე ნაწილი რნმ-ის პროდუქტებისთვის (რიბოსომული რნმ და ტრანსპორტული რნმ) აუცილებელი გენებისაგან შედგება. როგორც ჩანს, ამ Დნმ-ის უმეტესი ნაწილი არამაკოდირებელია, თუმცა მკვლევრების უახლესი მონაცემების მიხედვით მათი დიდი ნაწილი შეიძლება უცნობი ფუნქციების მქონე რნმ-ებში ტრანსკრიბირდებოდეს. ყველა შემთხვევაში, უჯრედის ტრანსკრიპციულმა ცილებმა საჭირო გენები საჭირო დროს უნდა იპოვონ. ეს ამოცანა თივის ზვინში ნემსის პოვნის მსგავსია. როცა გენების ექსპრესია არასწორად მიმდინარეობს, შეიძლება განვითარდეს სერიოზული დარღვევები და დაავადებები, მათ შორის კიბოც

19.3 სურათზე შეჯამებულია ეუკარიოტულ უჯრედში გენთა ექსპრესიის მთელი პროცესი და გამოკვეთილია ცილის მაკოდირებელი გენის ექსპრესიის გადამწყვეტი სტადიები. 19.3 სურათზე ასახული ყოველი სტადია პოტენციური საკონტროლო წერტილია რომელზეც გენის ექსპრესია შეიძლება ჩაირთოს ან გამოირთოს, გაძლიერდეს ან შენელდეს.

40 წლის წინ ეუკარიოტების გენების ექსპრესიის მაკონტროლებელი მექანიზმების გამოკვლევა უიმედო საქმედ ჩანდა. მაგრამ კვლევის ახალი მეთოდების, მათ შორის Დნმ-ის ტექნოლოგიების მიღწევების (იხ. თავი 20), დახმარებით მოლეკულურმა ბიოლოგებმა ეუკარიოტული გენების რეგულაციის მრავალი დეტალი ახსნეს. ყველა ორგანიზმში სპეციფიკური გენების ექსპრესია ძირითადად ტრანსკრიპციის ეტაპზე რეგულირდება, ხშირად ეს უჯრედის გარემოდან შემოსული სიგნალების საპასუხოდ ხდება. ამიტომ პროკარიოტებისა და ეუკარიოტების შემთხვევაშიც ტერმინი გენის ექსპრესია ხშირად ტრანსკრიპციასთან ასოცირდება. მაგრამ ეუკარიოტული უჯრედის სტრუქტურისა და ფუნქციების სირთულის გამო გენის ექსპრესიის რეგულაცია შესაძლებელი ხდება დამატებით სტადიებზეც. ამ თავის შემდგომ სამ ნაწილში უფრო დეტალურად განვიხილავთ ეუკარიოტული უჯრედის გენების ექსპრესიის კონტროლის რამოდენიმე მნიშვნელოვან პუნქტს.

ქრომატინის სტრუქტურის რეგულაცია

როგორც ადრე ავღნიშნეთ, ქრომატინის სტუქტურული ორგანიზაცია Დნმ-ს კომპაქტურ ფორმაში ფუთავს, რომ ის ბირთვის შიგნით მოათავსდეს. მაგრამ ის ასევე მნიშვნელოვანია გენთა ექსპრესიის რეგულაციისთვის. ძლიერ კონდენსირებულ ჰეტეროქრომატინში მოთავსებული გენები, როგორც წესი, არ



ვლინდებიან. ჰეტეროქრომატინის რეპრესიული ეფექტი კარგად ჩანს ექსპერიმენტში, რომელშიც საფუარის უჯრედების ჰეტეროქრომატინულ უბნებში ტრანსკრიპციულად აქტიური გენები ჩაამატეს (ინსერცია); ჩამატებული გენები აღარ ვლინდებოდნენ.

გენების პრომოტორების განლაგება ნუკლეოსომებისა და იმ საიტების მიმართ, სადაც დნმ ქრომოსომის პლატფორმას ან ბირთვულ ლამინას უკავშირდება, ასევე განსაზღვრავს ტრანსკრიბირდება გენი, თუ არა. უახლესი კვლევების მონაცემებიდან გამომდინარეობს, რომ ჰისტონებისა და ქრომატინის დნმ-ის კონკრეტული ქიმიური მოდიფიკაციები როგორც ქრომატინის სტრუქტურაზე, ასევე გენების ექსპრესიაზე მოქმედებს. აქ განვიხილავთ ამ მოდიფიკაციების მოქმედებას, რომელსაც სპეციფიკური ფერმენტები აკატალიზებს.

ჰისტონის მოდიფიკაციები

გვაქვს მტკიცებულება, რომ ჰისტონების ქიმიური მოდიფიკაციები გენების ტრანსკრიპციის რეგულაციაში პირდაპირ როლს ასრულებს. ყოველი ჰისტონის მოლეკულის N-ბოლო ნუკლეოსომიდან გარეთაა გამოშვერილი **(სურათი 19.4 ა)**. ეს ჰისტონური კუდები მისაწვდომია სხვადასხვა მოდიფიკაციის გამომწვევი ფერმენტებისათვის, რომლებიც სპეციფიკური ქიმიური ჯგუფების დამატებას ან მოშორებას აკატალიზებს.

ჰისტონის აცეტილირებისას აცეტილის ჯგუფები ($COOH_3$) ჰისტონის კუდებში მდებარე დადებითად დამუხტულ ლიზინებს უკავშირდება; დეაცეტილირება კი აცეტილის ჯგუფების მოშორებაა. როცა ნუკლეოსომის ჰისტონის კუდები აცეტილირებულია, ხდება მათი დადებითი მუხტის განეიტრალება და ისინი მეზობელ ნუკლეოსომებს აღარ უკავშირდება **(სურათი 19.4 ბ)**. გაიხსენეთ, რომ ასეთი ბმები ხელს უწყობს ქრომატინის კომპაქტურ სტრუქტურაში დაკეცვას; როცა ეს ბმა აღარ გვაქვს, ქრომატინს უფრო ფაშარი სტრუქტურა ექნება. ამიტომ ტრანსკრიპციული ცილები აცეტილირებულ უბანზე განლაგებულ გენებს უფრო ადვილად უერთდება. მკვლევრებმა დაადგინეს, რომ ჰისტონების აცეტილირების ან დეაცეტილირების ზოგიერთი ფერმენტი მჭიდროდ ასოცირებულია ტრანსკრიპციულ ფაქტორებთან ან თვითონ ამ ფაქტორების კომპონენტებია. როგორც ვიცით, ტრანსკრიპციული ფაქტორები პრომოტორს უკავშირდება **(სურათი 17.8)**. სხვა სიტყვებით, ჰისტონის აცეტილირების ფერმენტებს ტრანსკრიპციის ინიციაციის გამოწვევა შეუძლია როგორც ქრომატინის სტრუქტურის მოდიფიკაციით, ასევე ტრანსკრიპციული მექანიზმის კომპონენტებთან მიბმით ანუ მათი „აყვანით“.

რამოდენიმე სხვა ქიმიური ჯგუფის შესაძლებელი კავშირი ჰისტონის კუდებზე მდებარე ამინომჟავებთან ასევე შექცევადია. მაგალითად, მეთილის ჯგუფების ($-CH_3$) ჰისტონის კუდებზე დამატებამ (მეთილირებამ) შესაძლოა ქრომატინის

▲ *სურათი 19.3 გენთა ექსპრესიის სტადიები, რომელთა რეგულაციაც შესაძლებელია ეუკარიოტულ უჯრედებში. მოცემულ დიაგრამაზე ფერადი ოთხკუთხედები მიგვითითებენ ყველაზე ხშირად რეგულირებად პროცესებზე. ბირთვული გარსი, რომელიც ეუკარიოტულ უჯრედებში ტრანსკრიპციას ტრანსლაციისაგან აცალკევებს, გვაძლევს პოსტრანსლაციური კონტროლის შესაძლებლობას რნმ-ის პროცესინგის ფორმით, რაც პროკარიოტებში არ ხდება. ამასთან ერთად, ეუკარიოტებში გაცილებით მრავალფეროვანია საკონტროლო მექანიზმები, რომლებიც ტრანსკრიპციამდე და ტრანსლაციის შემდეგ მოქმედებენ. თუმცა, ნებისმიერი მოცემული გენის ექსპრესიაში აუცილებელი არ არის ყველა ნაჩვენები სტადიის გამოყენება. მაგალითად, ყველა პოლიპეპტიდი არ განიცდის დახლეჩას. როგორც პროკარიოტების შემთხვევაში, აქაც ყველაზე მნიშვნელოვანი საკონტროლო წერტილი ტრანსკრიპციის ინიციაციაა.*

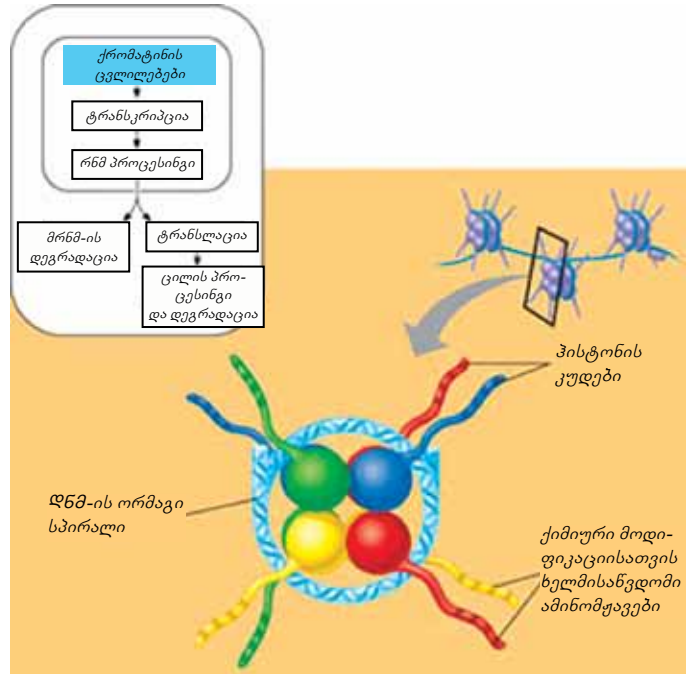
კონდენსაცია გამოიწვიოს. უახლესი აღმოჩენებით ჰისტონის კუდების ეს და სხვა მრავალი მოდიფიკაციები მოქმედებს ქრომატინის სტუქტურასა და გენთა ექსპრესიაზე. ამან ჰისტონური კოდის ჰიპოთეზა წარმოშვა. ამ მოდელის თანახმად, ქრომატინის კონფიგურაციის განსაზღვრაში (რომელიც თავის მხრივ ტრანსკრიპციაზე მოქმედებს) ჰისტონის აცეტილირების საერთო დონეზე მეტად მოდიფიკაციების სპეციფიკური კომბინაციების გარკვევა გვეხმარება.

Dნმ-ის მეთილირება

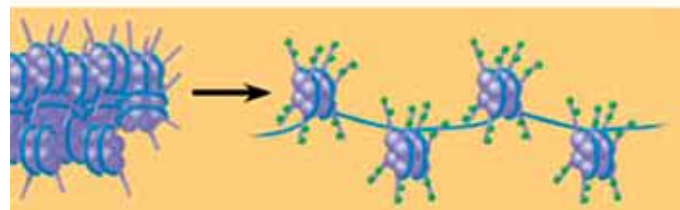
ჰისტონების მეთილირებისგან განსხვავებული პროცესია Dნმ-ის სინთეზის შემდეგ მის გარკვეულ ფუძეებზე მეთილის ჯგუფების დამატება. მცენარეებისა და ცხოველების უმეტესობას აქვს Dნმ-ს მეთილირებული ფუძეები, ჩვეულებრივ ციტოზინი. ძუძუმწოვრების X ქრომოსომაში მყოფი ინაქტივირებულ Dნმ-ის მსგავს ინაქტივირებულ Dნმ-ს (იხ. სურათი 15.11), აქტიურად ტრანსკრიბირებად Dნმ-თან შედარებით, როგორც წესი მეთილირების უფრო მაღალი დონე ახასიათებს, თუმცა არის გამონაკლისებიც.

სხვადასხვა ქსოვილების ერთი და იგივე გენების შედარება გვიჩვენებს, რომ, როგორც წესი, უფრო მეტად ის გენებია მეთილირებული, რომლებიც არ ვლინდება. შესაძლოა, რომ ზოგი ასეთი გენი დამატებითი მეთილის ჯგუფების მოცილებამ გააქტიუროს. ამასთან ერთად მეცნიერებმა აღმოაჩინეს, რომ გარკვეული ცილები, რომლებიც მეთილირებულ Dნმ-ს უკავშირდება, ჰისტონის დეაცეტილირების ფერმენტებს აქტიურებს. ამგვარად, ორმაგი მექანიზმი, რომელიც Dნმ-ის მეთილირებასაც და ჰისტონის დეაცეტილირებასაც მოიცავს, შეიძლება ტრანსკრიპციის რეპრესია გამოიწვიოს.

ზოგიერთ სახეობებში Dნმ-ის მეთილირება აუცილებელია გარკვეული გენების ხანგრძლივი ინაქტივაციისათვის, რაც ჩვეულებრივი ემბრიონის უჯრედის დიფერენციაციის პროცესში ხდება. მაგალითად, ექსპერიმენტებმა აჩვენა, რომ Dნმ-ის მეთილირების ნაკლებობა (რაც მეთილირების გამომწვევი ფერმენტების არქონის შედეგია) ემბრიონული განვითარების დარღვევებს ისეთ განსხვავებულ ორგანიზმებში იწვევს, როგორიც *Arabidopsis* (მცენარე და თაგვებია. ჩვეულებრივ, გენები ერთჯერადი მეთილირების შემდეგ იგივე მდგომარეობაში უჯრედის თანმიმდევრული დაყოფების განმავლობაში რჩებიან. Dნმ-ის იმ უბნებზე, სადაც ერთი ჯაჭვი უკვე მეთილირებულია, მეთილიზაციის ფერმენტები Dნმ-ის რეპლიკაციის ყოველი ახალი წრის შემდეგ შვილეული ჯაჭვების ზუსტ მეთილირებას ახორციელებს. ამგვარად ხდება Dნმ-ის მეთილირების სურათის გადაცემა, რის შემდეგ სპეციალიზირებული ქსოვილების შემადგენელი უჯრედები ინახავენ ემბრიონული განვითარების განმავლობაში მომხდარი მოვლენების ქიმიურ ჩანაწერს. ამ გზით შენახული მეთილირების სურათი ძუძუმწოვრებში ასევე **გენომურ იმპრინტინგს** განაპირობებს, სადაც მეთილირება მუდმივად არეგულირებს გარკვეული გენების იმ ალელის (დედის, თუ მამის) ექსპრესიას, რომელიც განვითარების დასაწყისში უნდა მოხდეს (იხ. თავი 15).



(ა) ჰისტონის კუდები ნუკლეოსომიდან გარეთ გამოდიან. *ნუკლეოსომის ამ ხედზე ჰისტონის თითოეული ტიპი სხვადასხვა ფერითაა აღნიშნული. N-ბოლოზე განლაგებული ამინომჟავები ქიმიური მოდიფიკაციებისათვის ხელმისაწვდომი არიან.*



(ბ) ჰისტონის კუდების აცეტილირება ხელს უწყობს ქრომატინის სტრუქტურის კომპაქტიზაციის შემცირებას, რაც ტრანსკრიპციის საშუალებას იძლევა. *ქრომატინის უბანი, სადაც ნუკლეოსომები არ არიან აცეტილირებული, კომპაქტურ სტრუქტურას (მარცხნივ) წარმოქმნის და აქ Dნმ არ ტრანსკრიბირდება. როდესაც ნუკლეოსომები მაღალი ხარისხით არიან აცეტილირებული, ქრომატინი ნაკლებად კომპაქტური ხდება და მისი Dნმ-იც ხელმისაწვდომია ტრანსკრიპციისათვის.*

▲ *სურათი 19.4* ***ჰისტონის კუდებისა და ჰისტონთა აცეტილირების ეფექტის მარტივი მოდელი.*** *აცეტილირებასთან ერთად, ჰისტონებმა ზოგიერთი სხვა ტიპის მოდიფიკაციებიც შეიძლება განიცადონ, რაც ასევე გვეხმარება აღნიშნულ უბანში ქრომატინის კონფიგურაციის განსაზღვრაში.*

ეპიგენეტიკური მემკვიდრეობა

ჩვენს მიერ განხილულ ქრომატინის მოდიფიკაციებში არ შედის Dნმ-ის თანამიმდევრობების ცვლილებები. მიუხედავად ამისა ის შეიძლება უჯრედების მომავალ თაობებს გადაეცეს. თვისებების მემკვიდრეობითობას მექანიზმებით, რომლებშიც პირდაპირ არ მონაწილეობს ნუკლეოტიდური თანამიმდევრობები, **ეპიგენეტიკური მემკვიდრეობა** ეწოდება. მკვლევრები აგრძელებენ გენთა ექსპრესიის რეგულაციაში ეპიგენეტი-

კური ინფორმაციის მნიშვნელოვნების დამამტკიცებელი მასალის შეგროვებას. ნათელია, რომ ფერმენტები, რომლებიც ქრომატინის სტრუქტურას ცვლიან, ტრანსკრიპციის რეგულაციის უჯრედული მექანიზმის შემადგენელი ნაწილებია.

ტრანსკრიპციის ინიციაციის რეგულაცია

ქრომატინის მოდიფიკაციის განმახორციელებელი ფერმენტები გენთა ექსპრესიის პირველად კონტროლს უზრუნველყოფს. ისინი ქმნიან ᲓᲜᲛ-ის უბანს, რომელსაც ტრანსკრიპციის მექანიზმთან უფრო ან ნაკლებად მჭიდროდ მიბმა შეუძლია. ექსპრესიისთვის ოპტიმალურად მოდიფიცირებული გენისთვის ტრანსკრიპციის ინიციაცია გენების ექსპრესიის რეგულაციის ყველაზე მნიშვნელოვანი და უნივერსალურად გამოყენებადი საფეხურია. სანამ გადავალთ უჯრედების მიერ ტრანსკრიპციის კონტროლზე, გავეცნოთ ტიპიური ეუკარიოტული გენისა და მისი ტრანსკრიპტის სტრუქტურას.

ტიპიური ეუკარიოტული გენის აგებულება

ეუკარიოტული გენისა და მისი მაკონტროლებელი ᲓᲜᲛ-ის ელემენტების (სეგმენტების) ტიპიური ორგანიზაცია ნაჩვენებია 19.5 სურათზე. აქ უფრო ღრმად განხილულია მე-17 თავში მოცემული ინფორმაცია ეუკარიოტების გენების შესახებ. გაიხსენეთ, რომ ცილების კლასტერი (ჯგუფი) - ***ტრანსკრიპციის ინიციაციის კომპლექსი*** - მონტაჟდება პრომოტორის თანამიმდევრობაზე, გენის „აღმავალ“ ბოლოსთან. კომპლექსის აწყობის შემდეგ ერთ-ერთი ცილა, რნმ პოლიმერაზა II, გენის ტრანსკრიპციას ახორციელებს. ვიღებთ პირველადი რნმ ტრანსკრიპტს (პრე-მრნმ). რნმ-ის პროცესინგი მოიცავს 5’ დასაწყისის და პოლი-A კუდის ფერმენტების დამატებას და სპლაისინგის შედეგად ინტრონების ამოღებას. წარმოიქმნება საბოლოო მ-რნმ.

ეუკარიოტული გენების უმეტესობასთან ასოცირებულია დიდი რაოდენობის **მაკონტროლებელი ელემენტები** (არა-მაკოდირებელი ᲓᲜᲛ-ის სეგმენტები, რომლებიც ტრანსკრიპციის რეგულირებაში კონკრეტულ ცილებთან კავშირის შექმნით მონაწილეობენ). მაკონტროლებელ ელემენტებს და მათთან დაკავშირებულ ცილებს გადამწყვეტი როლი აქვთ უჯრედების სხვადასხვა ტიპებში გენთა ექსპრესიის ზუსტ რეგულაციაში.

ტრანსკრიპციული ფაქტორების როლი

ტრანსკრიპციის ინიციაციისათვის ეუკარიოტულ რნმ-პოლიმერაზას ცილების - **ტრანსკრიპციული ფაქტორების** - დახმარება სჭირდება (იხ. სურათი 17.8). მე-17 თავში ნახსენები ტრანსკრიპციული ფაქტორები აუცილებელია ცილის მაკოდირებელი ***ყოველი*** გენის ტრანსკრიპციისათვის, ამიტომ მათ ხშირად ***ძირითად*** ტრანსკრიპციულ ფაქტორებს უწოდებენ. ძირითადი ტრანსკრიპციული ფაქტორებიდან მხოლოდ რამოდენიმეს შეუძლია ᲓᲜᲛ-ის ისეთ თანამიმდევრობებთან დამოუკიდებელი დაკავშირება, როგორიცაა პრომოტორში არსებული TATA ბოქსი; დანარჩენები ჯერ სხვა ცილებს, ერთმანეთს, და რნმ-პოლიმერაზა II-ს უკავშირდება. ცილა-ცილის ურთიერთქმედება გადამწყვეტ როლს ასრულებენ ეუკარიოტული ტრანსკრიპციის ინიციაციაში. პოლიმერაზას ᲓᲜᲛ-ის საყალიბო ჯაჭვზე გადაადგილების დაწყება და ამის შედეგად რნმ-ის კომპლემენტარული ჯაჭვის წარმოება მხოლოდ ინიციაციის სრული კომპლექსის აწყობის შემდეგ შეუძლია.

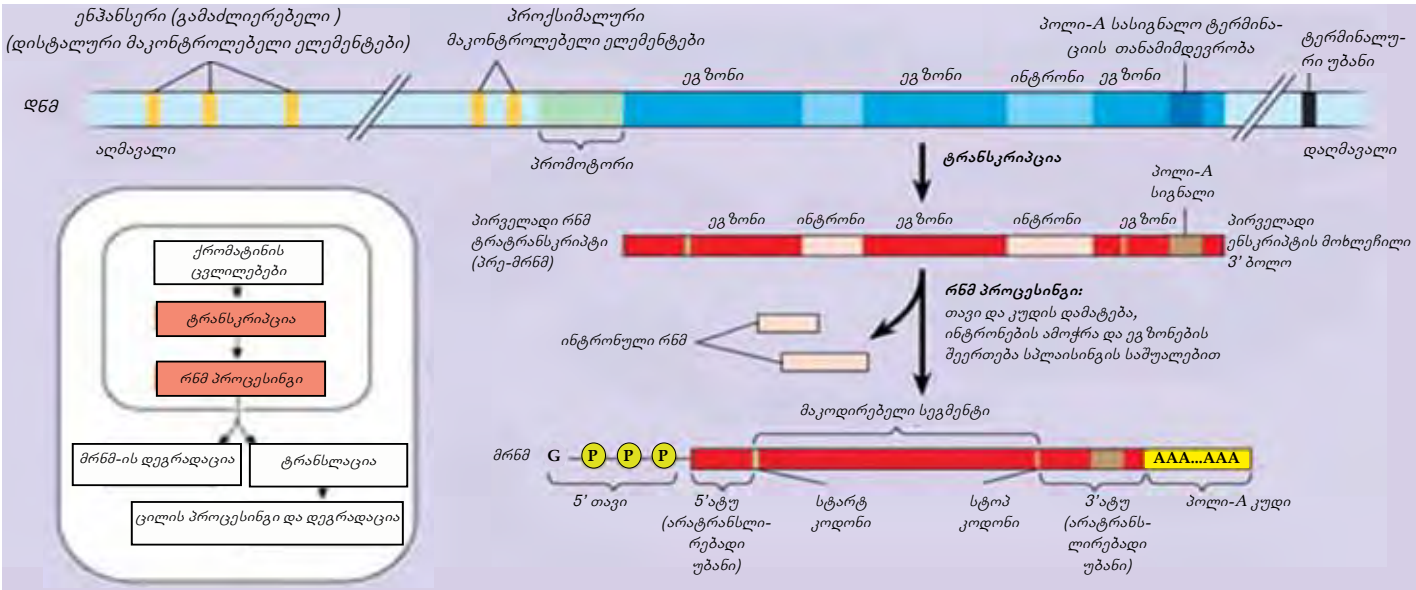
ძირითადი ტრანსკრიპციული ფაქტორებისა და რნმ პოლიმერაზა II-ის ურთიერთქმედება პრომოტორთან იძლევა დაბალი სიხშირის ინიციაციას და მცირე რაოდენობის რნმ-ის ტრანსკრიპტების წარმოქმნას. შესაბამის დროსა და ადგილზე ეუკარიოტების კონკრეტული გენების ტრანსკრიპციის მაღალი დონე დამოკიდებულია მაკონტროლებელი ელემენტების სხვა ცილებთან ურთიერთქმედებაზე, რომლებიც ალბათ ***სპეციფიკური*** ტრანსკრიპციული ფაქტორებია.

გამაძლიერებლები (ენჰანსერები) და ტრანსკრიპციის სპეციფიკური ფაქტორები. როგორც 19.5 სურათზე ჩანს, ზოგიერთი მაკონტროლებელი ელემენტი - ***პროქსიმალური მაკონტროლებელი ელემენტები*** - განლაგებულია პრომოტორთან ახლოს. (ზოგიერთი ბიოლოგი პროქსიმალურ მაკონტროლებელ ელემენტებს პრომოტორის ნაწილად განიხილავს, თუმცა ჩვენ ამ მოსაზრებას არ ვეთანხმებით.) უფრო დაშორებული ***დისტალური მაკონტროლებელი ელემენტები,*** რომელთა ჯგუფებს **გამაძლიერებლებს (ენჰანსერებს)** უწოდებენ, შეიძლება მდებარეობდნენ აღმავალი ან დაღმავალი მიმართულებით ათასობით ნუკლეოტიდით დაშორებულ ადგილას, ან თვით ინტრონის შიგნითაც. მოცემულ გენს შეიძლება მრავალი ენჰანსერი ჰქონდეს, რომელთაგან თითოეული აქტიურია ან სხვადასხვა დროს, ან სხვადასხვა ტიპის უჯრედში, ან ორგანიზმის სხვადასხვა ადგილას.

ურთიერთქმედება ენჰანსერებსა და ტრანსკრიპციის სპეციფიკურ ფაქტორებს, აქტივატორებს ან რეპრესორებს შორის, გენთა ექსპრესიის რეგულაციისათვის განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია.

აქტივატორი ცილაა, რომელიც ენჰანსერს უკავშირდება და გენის ტრანსკრიპციის სტიმულაციას იწვევს. სურათი 19.6 ასახავს ამჟამად მიღებულ მოდელს, თუ როგორ შეიძლება იმოქმედოს ტრანსკრიპციაზე აქტივატორების დაკავშირებამ პრომოტორისგან მოშორებით განლაგებულ ენჰანსერებთან. ცილასთან მიბმული ᲓᲜᲛ-ის შეკვრა როგორც ჩანს, განაპირობებს ბმული აქტივატორების „მიტანას“ ე.წ. ***მედიატორული ცილების*** ჯგუფთან და მათ შორის კონტაქტს. მედიატორული ცილები კი, თავის მხრივ, ურთიერთქმედებს ცილებთან პრომოტორზე. ცილების მრავალჯერადი ურთიერთქმედება ხელს უწყობს პრომოტორზე ინიციაციის კომპლექსის აწყობასა და განთავსებას.

ეუკარიოტებში აღმოჩენილია ასობით ტრანსკრიპციის აქტივატორი. მკვლევრებმა აქტივატორი ცილების დიდ რაოდენობაში ორი საერთო სტრუქტურული ელემენტის იდენტიფიკაცია მოახდინეს: ᲓᲜᲛ-დამაკავშირებელი დომენის — ცილის სამგანზომილებიანი სტრუქტურის ნაწილის, რომელიც ᲓᲜᲛ-ს უკავშირდება, და ერთი ან მეტი აქტივაციის დომენის. აქტივაციის დომენები სხვა რეგულატორულ ცილებს ან ტრანსკრიპციული მექანიზმის კომპონენტებს უკავშირდება, რის



▲ *სურათი 19.5* ***ეუკარიოტული გენი და მისი ტრანსკრიპტი.*** *თითოეულ ეუკარიოტულ გენს აქვს პრომოტორი, დნმ ის თანამიმდევრობა, რომელსაც რნმ- პოლიმერაზა უკავშირდება და ტრანსკრიპციის განხორციელებას იწყებს „დაღმავალი“ მიმართულებით. მთელი რიგი მაკონტროლებელი ელემენტები (ოქროსფერი) მონაწილეობენ ტრანსკრიპციის ინიციაციის რეგულაციაში; ესენი არიან დნმ ის თანმიმდევრობები, განლაგებული პრომოტორის მახლობლად (პროქსიმალურად) ან მისგან მოშორებით (დისტალურად). დისტალური მაკონტროლებელი ელემენტები შეიძლება ერთად დავაჯგუფოთ, როგორც გამაძლიერებელი ელემენტები (ენჰანსერები). გენის ბოლო ეგ ზონში არსებული პოლიადენილიზაციის (პოლი-A) სიგნალი ტრანსკრიბირდება რნმ-ის თანამიმდევრობაში, რომელიც განსაზღვრავს, სად გაიხლიჩება ტრანსკრიპტი და დაემატება პოლი-A კუდი. ტრანსკრიპცია შესაძლოა გაგრძელდეს პოლი-A სიგნალის შემდეგაც ასობით ნუკლეოტიდის მანძილზე ტერმინაციამდე. ფუნქციონალური მ-რნმ-ის მისაღებად პირველადი ტრანსკრიპტის რნმ პროცესინგი სამ საფეხურს მოიცავს: 5' კეპის დამატებას, პოლი-A კუდის დამატებას და სპლაისინგს. უჯრედში, 5' კეპის დამატება ტრანსკრიპციის ინიციაციიდან მალევე ხდება; სპლაისინგი და პოლი-A კუდის დამატებაც ასევე შესაძლოა ტრანსკრიპციის მიმდინარეობის პროცესში მოხდეს (იხ. სურათი 17.9).*

შედეგად ცილების მთელი რიგი ურთიერთქმედება შესაძლებელი ხდება და საბოლოოდ მოცემული გენის ტრანსკრიპცია ხორციელდება.

ტრანსკრიპციის ზოგიერთი სპეციფიკური ფაქტორი **რეპრესორის** სახით მოქმედებს და კრძალავს კონკრეტული გენის ექსპრესიას. ეუკარიოტულმა რეპრესორებმა გენთა ექსპრესიის ინჰიბირება (აკრძალვა) შეიძლება რამოდენიმე სხვადასხვა გზით გამოიწვიონ.

გარკვეული რეპრესორები უშლიან აქტივატორების დაკავშირებას შესაბამის მაკონტროლებელ ელემენტებთან ან ტრანსკრიპციული მექანიზმის კომპონენტებთან. სხვა რეპრესორები თავის მაკონტროლებელ ელემენტებს ენჰანსერზე პირდაპირ უკავშირდებიან და აქტივატორების არსებობის შემთხვევაშიც კი ტრანსკრიპციას „თიშავენ“ .

ტრანსკრიპციული მექანიზმის წარმოქმნაზე ზოგიერთი აქტივატორი და რეპრესორი პირდაპირ მოქმედებს. ამასთან ერთად ქრომატინის სტრუქტურაზე ისინი ირიბადაც მოქმედებენ. გაიხსენეთ, რომ ჰისტონის აცეტილირების მაღალი დონის ქრომატინის უბანში არსებულ გენს შეუძლია ტრანსკრიპციულ მექანიზმთან დაკავშირება, ჰისტონის აცეტილირების დაბალი დონის ქრომატინულ უბანში განლაგებულ გენს კი არა **(იხ. სურათი 19.4)**.

საფუარებზე და ძუძუმწოვრებზე ჩატარებულმა კვლევებმა აჩვენა, რომ ზოგიერთი აქტივატორი პროცესში რთავს ცილებს, რომლებიც სპეციფიკური გენების პრომოტორების გვერდით განლაგებულ ჰისტონებს აცეტილირებენ და ასე ტრანსკრიპციას ხელს უწყობენ. ამის საპირისპიროდ, სხვა რეპრესორები ჰისტონების დეაცეტილირების ცილებს იწვევენ, რასაც ტრანსკრიპციის შემცირება მოჰყვება. ამ ფენომენს ***სიჩუმეს*** (silencing) უწოდებენ. მართლაც, ეუკარიოტებში რეპრესიის ყველაზე გავრცელებული მექანიზმი უნდა იყოს პროცესში ქრომატინის მოდიფიკაციის გამომწვევი ცილების ჩართვა.

გენთა აქტივაციის კომბინირებული კონტროლი. ტრანსკრიპციის კონტროლი ეუკარიოტებში უფრო დამოკიდებულია დნმ-ის მაკონტროლებელ ელემენტებთან აქტივატორების დაკავშირებაზე. ცხოველის ან მცენარის ტიპიურ უჯრედში გენების ძალიან დიდ რაოდენობის რეგულაცია უნდა მოხდეს. მიუხედავად ამისა მაკონტროლებელ ელემენტებში არსებული განსხვავებული ნუკლეოტიდური თანამიმდევრობების რიცხვი მოულოდნელად მცირე აღმოჩნდა. სხვადასხვა გენების მაკონტროლებელ ელემენტებში დაახლოებით თორმეტი მოკლე ნუკლეოტიდური თანამიმდევრობა მრავალჯერ მეორდება.

თითოეული ენჰანსერი დაახლოებით ათი მაკონტროლებელი ელემენტისაგან შედგება, რომელთაგან თითოეული მხოლოდ ერთ ან ორ სპეციფიკურ ტრანსკრიპციულ ფაქტორს უკავშირდება. აღმოჩნდა, რომ გენის ტრანსკრიპციის რეგულაციისათვის უფრო მნიშვნელოვანია გენთან ასოცირებულ ენჰანსერში მაკონტროლებელი ელემენტების განსაკუთრებ-

ული ***კობინაცია***, ვიდრე ერთეული უნიკალური მაკონტროლებელი ელემენტის არსებობა.

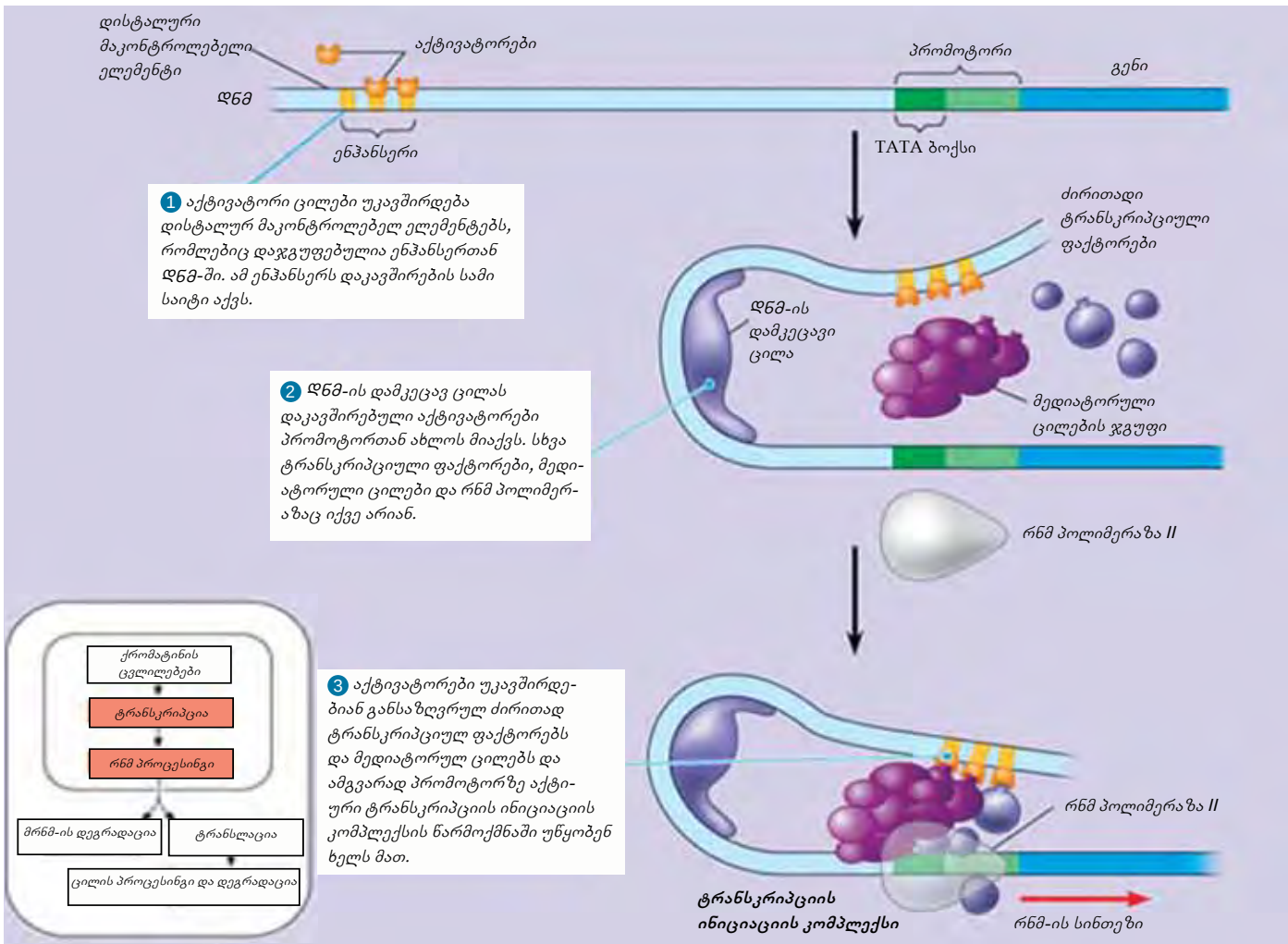
მხოლოდ თორმეტი მაკონტროლებელი ელემენტის თანამიმდევრობის არსებობის შემთხვევაშიც კი შესაძლებელია კომბინაციების დიდი რაოდენობა. მაკონტროლებელი ელემენტების განსაზღვრული კომბინაცია მხოლოდ მაშინ შეძლებს ტრანსკრიპციის აქტივაციას, თუ გვაქვს შესაბამისი ცილა აქტივატორი. ასეთი მოვლენა განვითარების ზუსტად განსაზღვრულ დროს ან გარკვეული ტიპის უჯრედში გვხვდება.

19.7 სურათზე ასახულია მაკონტროლებელი ელემენტების სხვადასხვა კომბინაციების მიერ ტრანსკრიპციის აქტივაცია, რომელიც განაპირობებს მაკონტროლებელი ელემენტების მცირე ჯგუფის მიერ ტრანსკრიფციის უზუსტეს რეგულაციას.

კოორდინირებულად კონტროლირებადი გენები

როგორ აწესრიგებს ეუკარიოტული უჯრედი მონათესავე ფუნქციების მქონე გენების ექსპრესიას, რომლებიც ერთდროულად ან უნდა ჩაირთოს, ან გამოირთოს? მე-18 თავში თქვენ შეიტყვეთ, რომ პროკარიოტეის კოორდინირებულად კონტროლირებადი გენები ხშირად დაჯგუფებულია ოპერონში, რომელიც საერთო პრომოტორით რეგულირდება და ერთ მ-რნმ-ის მოლეკულაში ტრანსკრიბირდება. ამგვარი მექანიზმით გენები ერთად ვლინდება და კოდირებული ცილები ერთდროულად წარმოიქმნება. იშვიათი გამონაკლისების გარდა, ასე მოქმედი ოპერონები ეუკარიოტულ უჯრედებში არ არსებობს.

რამდენიმე ეუკარიოტული სახეობის გენომის უახლესმა კვლევებმა გამოავლინა, რომ ზოგიერთი კო-ექსპრესირებული



▲ *სურათი 19.6* ***ენჰანსერებისა და ტრანსკრიპციის აქტივატორების მოქმედების მოდელი.*** *ცილების მიერ დნმ-ის მოკეცვა ენჰანსერებს საშუალებას აძლევს, ზემოქმედება მოახდინონ პრომოტორზე, რომელიც ასობით და ხანდახან ათასობით ნუკლეოტიდითაა დაშორებული მათგან. სპეციფიკური ტრანსკრიპციული ფაქტორები, რომელთაც აქტივატორები ეწოდებათ, უკავშირდებიან დნმ-ის ენჰანსერულ თანამიმდევრობებს და შემდეგ მედიატორული ცილების ჯგუფს, რომლებიც, თავის მხრივ, ძირითად ტრანსკრიპციულ ფაქტორებს უკავშირდებიან და ხდება ტრანსკრიპციის ინიციაციის კომპლექსის წარმოქმნა. ეს ცილა-ცილოვანი ურთიერთქმედებანი აადვილებს პრომოტორზე კომპლექსის სწორ პოზიციაზე განლაგებას და რნმ-ის სინთეზის ინიციაციას. ამ სურათზე ნაჩვენებია მხოლოდ ერთი ენჰანსერი, მაგრამ გენს შეიძლება რამდენიმე ენჰანსერი ჰქონდეს, რომლებიც სხვადასხვა დროს ან უჯრედთა სხვადასხვა ტიპში მოქმედებდნენ.*

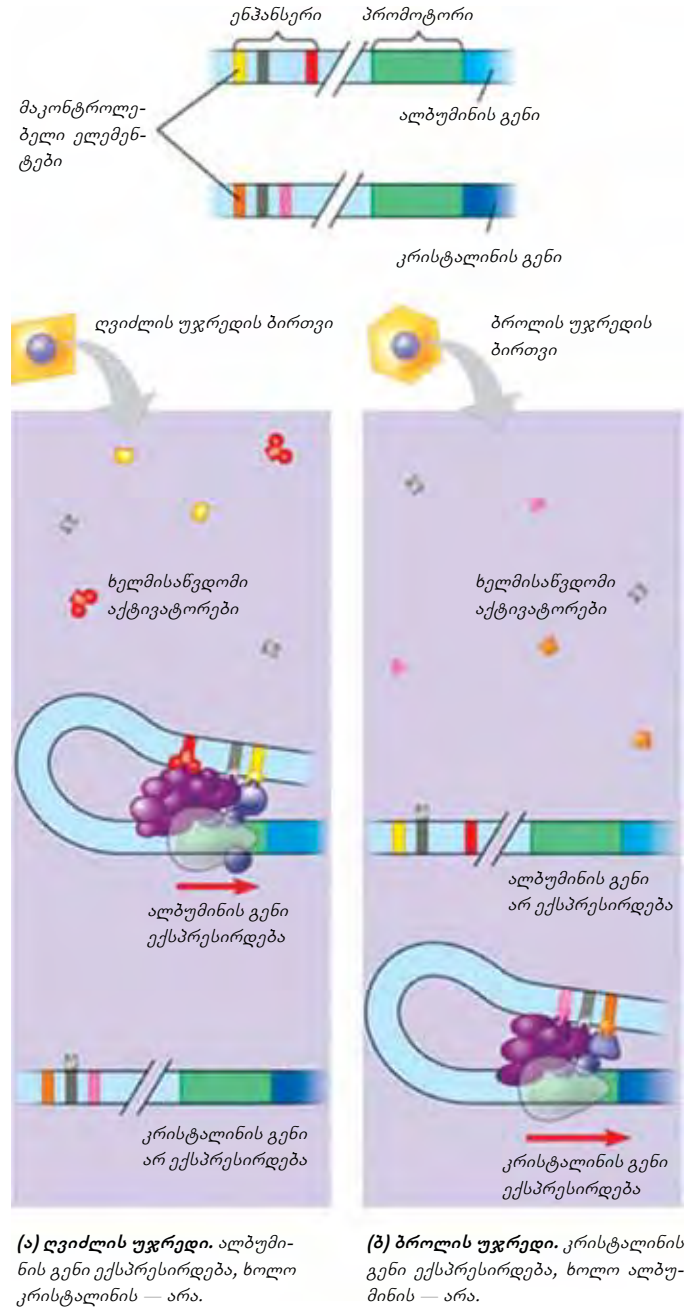
გენები ერთმანეთის მახლობლად ერთსა და იმავე ქრომოსომაზეა დაჯგუფებული. ამის მაგალითია ხილის ბუზის სათესლე ჯირკვლების კონკრეტული გენები და ნემატოდის კუნთების ფუნქციასთან დაკავშირებული გენები. პროკარიოტული ოპერონების გენებისაგან განსხვავებით, ამ კლასტერების (ჯგუფების) თითოეულ ეუკარიოტულ გენს საკუთარი პრომოტორი აქვს და მისი ტრანსკრიპცია ინდივიდუალურად მიმდინარეობს. ითვლება, რომ ეუკარიოტულ უჯრედებში კლასტერის გენების კოორდინირებული რეგულაცია მოიცავს ქრომატინის სტრუქტურის ცვლილებებს, რის შედეგად გენთა მთელი ჯგუფი ტრანსკრიპციისთვის ან ხელმისაწვდომია, ან მიუღწეველია.

უფრო ხშირად კო-ექსპრესირებული ეუკარიოტული გენები, მაგალითად მეტაბოლური გზის მაკოდირებელი ფერმენტები, გაბნეულია სხვადასხვა ქრომოსომებში. ამ შემთხვაში გენების კოორდირებული ექსპრესია უნდა იყოს დამოკიდებული სპეციფიკური მაკონტროლებელი ელემენტების კავშირზე ან ელემენტების კომბინაციაზე გაფანტული ჯგუფის ყველა გენთან. იმ აქტივატორების ასლები, რომლებიც ამ მაკონტროლებელ ელემენტებს ცნობენ უკავშირდება მათ და ყველა ამ გენის ერთდროულ ტრანსკრიპციას განაპირობებს,გენომში მათი განლაგების მიუხედავად.

ეუკარიოტულ უჯრედში გაბნეული გენების კოორდინირებული კონტროლი ხშირად გარე ქიმიური სიგნალების საპასუხოდ მიმდინარეობს. მაგალითად, სტეროიდული ჰორმონი შედის უჯრედში და სპეციფიკურ უჯრედშიდა რეცეპტორულ ცილას უკავშირდება. ამის შედეგად წარმოიქმნება ჰორმონ-რეცეპტორული კომპლექსი, რომელიც ტრანსკრიპციის აქტივატორის როლს ასრულებს **(იხ. სურათი 11.6)**.

ყველა გენს, რომლის ტრანსკრიპცია, ქრომოსომაში მისი მდებარეობის მიუხედავად, კონკრეტული სტეროიდული ჰორმონით სტიმულირდება, აქვს ჰორმონ-რეცეპტორული კომპლექსის მიერ ამოცნობადი მაკონტროლებელი ელემენტი.

მრავალი სასიგნალო მოლეკულა, მაგალითად არა-სტეროიდული ჰორმონები და ზრდის ფაქტორები, უჯრედის ზედაპირზე განლაგებულ რეცეპტორებს უკავშირდება და უჯრედში ფაქტიურად არასოდეს შედის. ამ ტიპის სიგნალს შეუძლია გენთა ექსპრესიის კონტროლირება ირიბად, სიგნალის გადაცემის იმ გზების ჩართვით, რომლებიც განსაზღვრული ტრანსკრიპციული აქტივატორების ან რეპრესორების აქტივაციას იწვევს **(იხ. სურათი 11.14)**. კოორდინირებული რეგულაციის პრინციპი იგივეა, რაც სტეროიდული ჰორმონების შემთხვევაში: ერთნაირი ქიმიური სიგნალები ააქტივებს ერთნაირი



(ა) ღვიძლის უჯრედი. *ალბუმინის გენი ექსპრესირდება, ხოლო კრისტალინის — არა.*

(ბ) ბროლის უჯრედი. *კრისტალინის გენი ექსპრესირდება, ხოლო ალბუმინის — არა.*

▲ *სურათი 19.7* ***უჯრედის ტიპის მიხედვით სპეციფიკური ტრანსკრიპცია.*** *ღვიძლის უჯრედებსაც და ბროლის უჯრედებსაც აქვთ ცილა ალბუმინისა და კრისტალინის გენები, მაგრამ მხოლოდ ღვიძლის უჯრედებში ხდება ალბუმინის (სისხლის ცილის) წარმოქმნა და მხოლოდ ბროლის უჯრედებში ხდება კრისტალინის (თვალის ბროლის მთავარი კომპონენტის) წარმოქმნა. განსაზღვრული ტიპის უჯრედში რომელი გენის ექსპრესია განხორციელდება, განისაზღვრება ამ უჯრედში წარმოებული სპეციფიკური ტრანსკრიპციული ფაქტორების (აქტივატორებისა და რეპრესორების) მიერ. ამ მაგალითში, ალბუმინისა და კრისტალინის გენები ზემოთაა ნაჩვენები, თითოეული თავისი ენჰანსერით, რომლებიც შედგენილია სამი სხვადასხვა მაკონტროლებელი ელემენტისაგან. თუმცა ორი გენის ენჰანსერში ერთი მაკონტროლებელი ელემენტი საერთოა, თითოეულ ენჰანსერს ელემენტების უნიკალური კომბინაცია აქვს. ალბუმინის გენის მაღალ დონეზე ექსპრესიისათვის საჭირო ყველა აქტივატორი წარმოდგენილია მხოლოდ ღვიძლის უჯრედებში (ა), ხოლო კრისტალინის გენის ექსპრესიისათვის საჭირო აქტივატორები მხოლოდ ბროლის უჯრედებშია (ბ). სიმარტივისათვის, ჩვენ აქ მხოლოდ აქტივატორების როლი განვიხილეთ, თუმცა რეპრესორების არსებობა ან არარსებობა ასევე მოქმედებს ტრანსკრიპციაზე გარკვეული ტიპის უჯრედებში.*

მაკონტროლებელი ელემენტების მქონე გენებს. ალბათ, გენების კოორდინირებული რეგულაციის სისტემები ევოლუციის დასაწყისში წარმოიქმნენ და გენომის შიგნით მათი შემდგომი განვითარება მაკონტროლებელი ელემენტების დუპლიკაციისა და გავრცელების საშუალებით ხდებოდა.

პოსტ-ტრანსკრიპციული რეგულაციის მექანიზმები

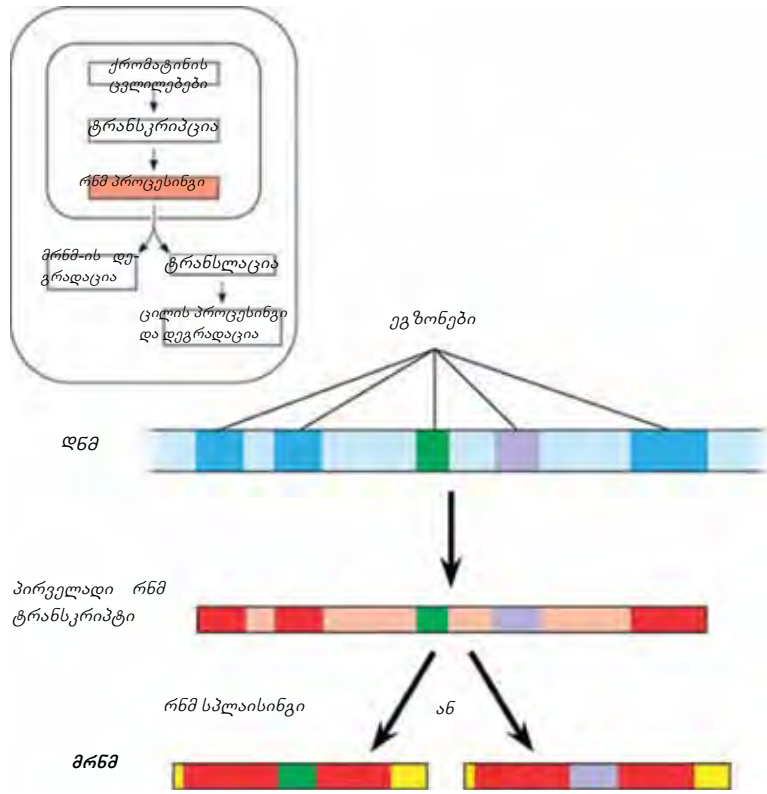
გენების ექსპრესია ტრანსკრიპციის გარდა სხვა მოვლენებს მოიცავს. ცილის მაკოდირებელი გენის ექსპრესია უჯრედის მიერ შექმნილი ფუნქციონალური ცილის რაოდენობით იზომება და ძირითადად მიმდინარეობს უჯრედში რნმ ტრანსკრიპტის სინთეზსა და ცილის აქტივობას შორის. აღმოჩენილია იმ რეგულატორული მექანიზმების მრავალი მაგალითი, რომლებიც ტრანსკრიპციის შემდგომ სხვადასხვა სტადიებზე მოქმედებს **(იხ. სურათი 19.3)**. ამ მექანიზმების საშუალებით უჯრედი გარემოს ცვლილებების საპასუხოდ სწრაფად ხვეწავს გენების ექსპრესიას ტრანსკრიპციის თვისებების შეცვლის გარეშე. აქ განვიხილავთ უჯრედის მიერ გენის ტრანსკრიბირების შემდეგ გენების ექსპრესიის რეგულაციას.

რნმ-ის პროცესინგი (დამუშავება)

ბირთვში რნმ-ის პროცესინგი და ციტოპლაზმაში მწიფე რნმ-ის გადატანა ქმნის გენების ექსპრესიის რეგულირების რამდენიმე დამატებით შესაძლებლობას, რომელიც პროკარიოტებს არ ჰქონდა. რნმ-ის პროცესინგის დონეზე რეგულაციის ერთ-ერთი მაგალითია **რნმ-ის ალტერნატიული სპლაისინგი**, რომლის შენდეგ ერთიდაიგივე პირველადი ტრანსკრიპტის შედეგად განსხვავებული მრნმ-ები წარმოიქმნება. ეს დამოკიდებულია იმაზე, თუ რნმ-ის რომელი სეგმენტებია ეგზონები და რომელი — ინტრონები **(სურათი 19.8)**. უჯრედის ტიპისთვის სპეციფიკური რეგულატორული ცილები პირველადი ტრანსკრიპტის შიგნით რეგულატორულ თანამიმდევრობებთან კავშირების შექმნით ინტრონ-ეგზონურ არჩევანს აკონტროლებენ.

მრნმ-ის დეგრადაცია

ციტოპლაზმაში მრნმ-ის მოლეკულების სიცოცხლის ხანგრძლივობა უჯრედში მნიშვნელოვანი ფაქტორია ცილის სინთეზის სურათის განსაზღვრისათვის. პროკარიოტული მრნმ-ის მოლეკულები, ჩვეულებრივ, ფერმენტების მიერ მათი სინთეზიდან რამოდენიმე წუთში დეგრადირებს. პროკარიოტული მრნმ-ების სიცოცხლის მცირე ხანგრძლივობა, პროკარიოტების მიერ გარემო ცვლილებების საპასუხოდ ცილის სინთეზის სურათის სწრაფი ცვლილების ერთ-ერთი მიზეზია. მრავალუჯრედიანი პროკარიოტების მრნმ-ები კი, საათების, დღეებისა და ხანდახან კვირეების განმავლობაშიც კი არ იშლებიან. მაგალითად, განვითარებად სისხლის წითელ



სურათი 19.8 ალტერნატიული რნმ სპლაისინგი. ზოგიერთი გენის პირველადი ტრანსკრიპტი შეიძლება რამდენიმე გზით დაითიშოს და მრნმ-ის სხვადასხვა მოლეკულა მოგვცეს. მიაქციერთ ყურადღება, რომ მრნმ-ის ერთი მოლეკულა მწვანე ფერის ეკზონით ბოლოვდება, მეორე კი მეწამული ფერის ეკზონით. ალტერნატიული სპლაისინგის საშუალებით ორგანიზმს შეუძლია ერთი გენიდან რამდენიმე ტიპის პოლიპეპტიდის სინთეზი

უჯრედებში ჰემოგლობინის პოლიპეპტიდების (α–გლობინისა და β-გლობინის) მრნმ-ები უჩვეულოდ სტაბილურია. ამ უჯრედებში მრავალჯერ ხდება ხანგრძლივად „მცხოვრები“ მრნმ-ების ტრანსლაცია.

საფუარებზე ჩატარებული კვლევის საფუძველზე ივარაუდეს, რომ მრნმ-ის დაშლა პოლი-A კუდის ფერმენტული დამოკლებით იწყება **(იხ. სურათი 19.5)**. ეს კი ხელს უწყობს იმ ფერმენტების ამოქმედებას, რომლებიც 5’ კეპის მოშორებას იწვევს (პროცესში მონაწილე ცილებმა მრნმ-ის ორი ბოლო ხანმოკლე პერიოდით შეიძლება ერთმანეთთან ახლოს მიიტანონ). კრიტიკული საფეხური - კეპის მოშორება, მრნმ-ში ასევე გარკვეული ნუკლეოტიდური თანამიმდევრობით რეგულირდება. ნუკლეაზური ფერმენტები კეპის მოცილების შემდეგ მთელ მრნმ-ს სწრაფად შლიან.

ნუკლეოტიდურ თანამიმდევრობებს, რომლებიც მრნმ-ის ინტაქტურობის დროის ხანგრძლივობაზე მოქმედებს, ხშირად ხედავენ მოლეკულის 3’ ბოლოსთან განლაგებულ არატრანსლირებად უბანში (ატუ) **(იხ. სურათი 19.5)**. მკვლევრებმა ერთ ექსპერიმენტში ასეთი თანამიმდევრობა ზრდის ფაქტორის ხანმოკლედ მცხოვრები მრნმ-დან ჩვეულებრივ, სტაბილური გლობინის მრნმ-ის 3’ ბოლოში გადაიტანეს. გლობინის მრნმ სწრაფად დეგრადირდა.

უკანასკნელი წლების განმავლობაში გამოვლინდა სხვა

მექანიზმიც, რომლის საშუალებით ხდება სპეციფიკური მრნმ-ის მოლეკულების ექსპრესიის ბლოკირება. მკვლევრებმა აღმოაჩინეს პატარა ერთ-ჯაჭვიანი რნმ-ის მოლეკულები - **მიკრო რნმ-ები (მირნმ)**, რომლებსაც მრნმ-ის მოლეკულებზე კომპლემენტარულ თანამიმდევრობებთან დაკავშირება შეუძლიათ.

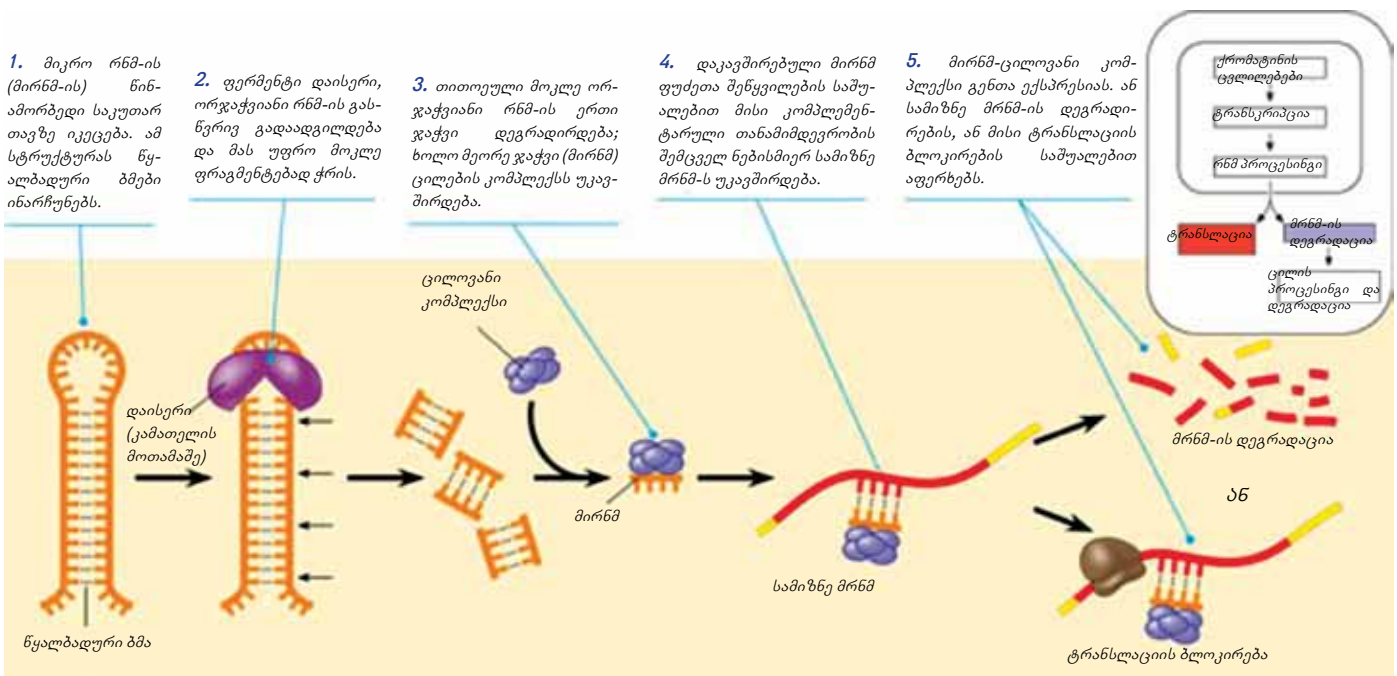
მირნმ-ები უფრო გრძელი წინამორბედი რნმ-ებისაგან წარმოიქმნება, რომლებიც საკუთარ თავზე უკან იკეცებიან. ვიღებთ გრძელ, ორჯაჭვიან, თმის სარჭისებურ სტრუქტურას, რომელსაც წყალბადური ბმები ინარჩუნებს **(სურათი 19.9)**. ფერმენტი დაისერი ამ ორჯაჭვიანი რნმ-ის მოლეკულას მოკლე ფრაგმენტებად ჭრის. ორი ჯაჭვიდან ერთი დეგრადირდება, ხოლო მეორე ჯაჭვი (მირნმ) უკავშირდება დიდ ცილოვან კომპლექსს. მისი საშუალებით კომპლექსი ებმის კომპლემენტარული თანმიმდევრობის მქონე ნებისმიერ მრნმ-ს. სხვადასხვა ფაქტორების მოქმედების მიხედვით მირნმ-ცილოვანი კომპლექსი ან სამიზნე მრნმ-ის დეგრადაციას, ან მისი ტრანსლაციის ბლოკირებას იწვევს.

რნმ-ის მოლეკულების მიერ გენთა ექსპრესიის ინჰიბიცია ბიოლოგებმა აღმოაჩინეს, რიცა შეამჩნიეს, რომ უჯრედში ორჯაჭვიანი რნმ-ის მოლეკულების შეყვანა იმავე თანამიმდევრობის მქონე გენის გამორთვას იწვევს. ამ ექპერიმენტულ ფენომენს **რნმ-ის ინტერფერენცია** (ან **რნმი**) უწოდეს. შემდგომში გამოვლინდა, რომ ამ ფენომენის გამომწვევებია **მცირე ინტერფერენციული რნმ-ები (მინრნმ, ინგლ. siRNA).** ეს მირნმ-ების მსგავსი ზომისა და ფუნქციების მქონე რნმ-ებია. შემდგომმა კვლევებმა აჩვენა, რომ მინრნმ-ების წარმომქმნელი უჯრედული მექანიზმი ძალიან წააგავს უჯრედში, ბუნებრივ პირობებში მირნმ-ების წარმოქმნაზე პასუხისმგებელ მექანიზმს. ასევე
მსგავსია ამ მცირე რნმ-ების მოქმედების მექანიზმები.

უჯრედული რნმ-ის გზამ იმ რნმ-ების დაშლა შეიძლება გამოიწვიოს, რომლებიც ორჯაჭვიანი რნმ-ების მოლეკულების თანამიმდევრობების კომპლემენტარულ თანამიმდევრობებს შეიცავს. ამიტომ ითვლება, რომ ეს ფენომენი რნმ ვირუსებით გამოწვეული ინფექციების საწინააღმდეგო ბუნებრივი დაცვის მექანიზმია. თუმცა, ის ფაქტი რომ რნმი-ის გზა უჯრედული გენების ექსპრესიაზე მოქმედებს, ალტერნატიულ მოდელებსაც ადასტურებს. ყველა შემთხვევაში, ნათელია, რომ რნმი მნიშვნელოვან როლს ასრულებს უჯრედში გენთა ექსპრესიის რეგულირებაში.

ტრანსლაციის ინიციაცია

ტრანსლაცია გენების ექსპრესიის რეგულირების კიდევ ერთი შესაძლებლობაა; ის ყველაზე ხშირად ინიციაციის სტადიაზე ხდება **(იხ. სურათი 17.17)**. შერჩეული მრნმ-ების ტრანსლაციის ინიციაციის ბლოკირება შეუძლია რეგულატორულ ცილებს, რომლებიც მრნმ-ის არატრანსლირებადი უბნის 5’ ბოლოსთან (5’ ატუ) სპეციფიკურ თანამიმდევრობებს ან სტრუქტურებს უკავშირდება და რიბოსომების მიმაგრებას ასე აფერხებს. ტრანსლაციის ბლოკირების განსხვავებული მექანიზმი



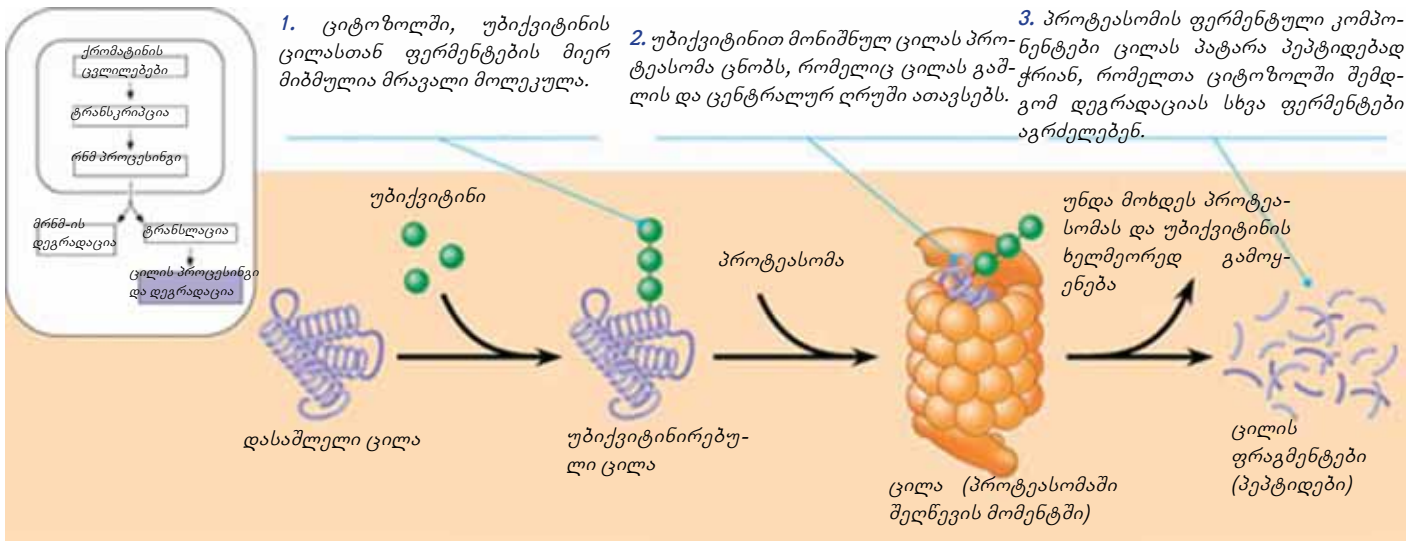
▲ *სურათი 19.9* ***გენების ექსპრესიის რეგულაცია მიკრო რნმ-ების (მირნმ-ების) მიერ.*** *მირნმ-ების მაკოდირებელი გენებიდან მიღებული რნმ ტრანსკრიპტების პროცესინგის შედეგად წარმოიქმნება მირნმ-ები, რომლებიც კომპლემენტარული მრნმ-ების ექსპრესიას აფერხებს (ითვლება, რომ მინრნმ-ების წარმოქმნა და ფუნქციონირება მსგავსია).*

მრავალი ორგანიზმის კვერცხის უჯრედების სხვადასხვა მრნმ-ებში: ამ დაგროვილ მრნმ-ებს არა აქვთ ტრანსლაციის ინიციაციისთვის საჭირო შესაბამისი ზომის პოლი-A კუდები. ემბრიონული განვითარების შესაფერის მომენტში ციტოპლაზმური ფერმენტი ამატებს დამატებით ნაშთებს, რაც ტრანსლაციის დაწყებას იწვევს.

მაგრამ უჯრედში შესაძლებელია ***ყველა*** მრნმ-ის ტრანსლაციის ერთდროული რეგულაცია. ეუკარიოტულ უჯრედში, ასეთი „გლობალური“ კონტროლი, ტრანსლაციის ინიციაციისათვის საჭირო ერთი ან მეტი ცილოვანი ფაქტორის აქტივაციით ან ინაქტივაციით ხდება. იგივე მექანიზმი კვერცხის უჯრედებში შენახული მრნმ-ების ტრანსლაციის დაწყებაშიც მონაწილეობს. განაყოფიერებისთანავე ტრანსლაციის ირთვება ტრანსლაციის ინიციაციის ფაქტორების უეცარი გააქტივების საშუალებით. საპასუხოდ ხდება შენახული მრნმ-ების მიერ კოდირებული ცილების დიდი რაოდენობის სინთეზი. ზოგიერთი მცენარე და ზღვის წყალმცენარე მრნმ-ებს სიბნელის პერიოდების განმავლობაში ინახავენ; სინათლე კი ტრანსლაციური აპარატის რეაქტივაციის ინიციატორია.

ცილის პროცესინგი და დეგრადაცია

გენების ექსპრესიის კონტროლირების უკანასკნელი შესაძლებლობა ტრანსლაციის შემდეგ ხორციელდება. ფუნქციონალური ცილოვანი მოლეკულების მისაღებად ხშირად საჭიროა ეუკარიოტული პოლიპეპტიდების დამუშავება - პროცესინგი. მაგალითად, ინსულინის საწყისი პოლიპეპტიდის (პრო-ინსულინის) გახლეჩის შედეგად აქტიურ ჰორმონს ვიღებთ. ამასთან ერთად, მრავალი ცილა ქიმიურად მოდიფიცირდება, რომ ფუნქციონალურ ცილად გარდაიქმნას. რეგულატორი ცილები აქტივდება ან ინაქტივდება ფოსფატური ჯგუფების შექცევადი დამატებით, ხოლო ცხოველური უჯრედების ზედაპირის ცილები შაქრებს იძენენ. უჯრედის ზედაპირის და სხვა მრავალი ცილა უნდა მოხვდეს საკუთარი ფუნ-



▲ *სურათი 19.10* ***პროტეასომის მიერ ცილის დეგრადაცია.*** *პროტეასომა ცარიელი კონსერვის ქილის ფორმის უზარმაზარი ცილოვანი კომპლექსია, რომელიც უჯრედისთვის არასაჭირო ცილებს აქუცმაცებს. უმეტეს შემთხვევაში ეს ცილები მონიშნულია პატარა ცილის - უბიქვიტინის მოკლე ჯაჭვებით. 1 და 3 საფეხური ატფ-ს საჭიროებს. ეუკარიოტული პროტეასომები რიბოსომული სუბერთეულებივით მასიურია და განაწილებულია მთელ უჯრედში. კასრისებრი ფორმით ისინი გვანან ცილა შაპერონებს, რომელთა ფუნქცია ძირითადად ცილის სტრუქტურის დაცვაა, და არა დაშლა (იხ. სურათი 5.23).*

ქციის შესაბამის სამიზნესთან. რეგულაცია შეიძლება ცილის მოდიფიკაციისა ან ტრანსპორტირების ნებისმიერ საფეხურზე.

და ბოლოს, უჯრედში თითოეული ცილის ფუნქციონირების დროის ხანგრძლივობა მკაცრად რეგულირდება სელექციური დეგრადაციით. მრავალი ცილა, მაგალითად, უჯრედის ციკლის რეგულაციაში ჩართული ციკლინები, უნდა შედარებით მცირე დროს არსებობდეს, რომ უჯრედმა შესაბამისად ფუნქციონირება შეძლოს (იხ. სურათი 12.16). იმისთვის, რომ კონკრეტული დასაშლელი ცილა მოინიშნოს, უჯრედი ამ ცილას ამაგრებს მცირე ზომის ცილის - უბიქვიტინის მოლეკულებს. გიგანტური ცილოვანი კომპლექსები - **პროტეასომები** ცნობენ უბიქვიტინ-დაკავშირებულ ცილოვან მოლეკულებს და მათ დეგრადაციას აწარმოებენ (სურათი 19.10). პროტეასომების მნიშვნელობა განსაკუთრებით გამოვლინდა, რაც აღმოჩნდა, რომ მუტაციები, რომელთა შედეგად უჯრედის ციკლის ცილები პროტეასომული დეგრადაციისათვის ხელშეუხებელი ხდება, შესაძლოა კიბოს განვითარებამდე მიგვიყვანოს.

კონცეფცია შემოწმება 19.2

1. რა ეფექტი აქვს გენების ექსპრესიაზე ჰისტონის აცეტილირებასა და Dნმ-ის მეთილირებას?
2. შეადარეთ გენების ექსპრესიის რეგულაციაში ძირითადი და სპეციფიკური ტრანსკრიპციული ფაქტორების როლი.
3. რა შედეგს უნდა ველოდეთ, თუ შევადარებთ სამი კოორდინირებულად რეგულირებადი გენის ენჰანსერებში არსებულ დისტალურ მაკონტროლებელ ელემენტებს? რატომ?
4. იმის შემდეგ, რაც კონკრეტული ცილის მაკოდირებელი მრნმ ციტოპლაზმაში გადადის, რა ოთხი მექანიზმი შეიძლება არეგულირებდეს უჯრედში არსებული აქტიური ცილის რაოდენობას?

კონცეფცია 19.3

კიბოს უჯრედის ცილის კონტროლზე გავლენის მქონე გენეტიკური ცვლილებები იწვევს

მე-12 თავში კიბო განვსაზღვრეთ, როგორც დაავადებები როცა უჯრედები ნორმალურ პირობებში გადაურჩება (ანუ მათზე ველარ მოქმედებს) მათი ზრდის მალიმიტირებელ მაკონტროლებელ მექანიზმებს. გენების ექსპრესიისა და მათი რეგულაციის მოლეკულური საფუძვლების განხილვის შემდეგ, შეგვიძლია კიბოს დაავადება უფრო დეტალურად შევისწავლოთ. კიბოს დროს დარღვეული გენების რეგულაციის სისტემები სწორედ ის სისტემებია, რომლებიც ემბრიონულ განვითარებაში, იმუნურ პასუხსა და მრავალ სხვა ბიოლოგიურ პროცესში მნიშვნელოვან როლს ასრულებს. ამგვარად, კიბოს მოლეკულური საფუძვლების კვლევისას იყენებენ ბიოლოგიის სხვა სფეროებიდან მიღებულ მონაცემებს. ამავე დროს ეს კვლევა აღნიშნული სფეროებისათვის დამატებით ინფორმაციას გვაწვდის.

კიბოსთან დაკავშირებული გენები

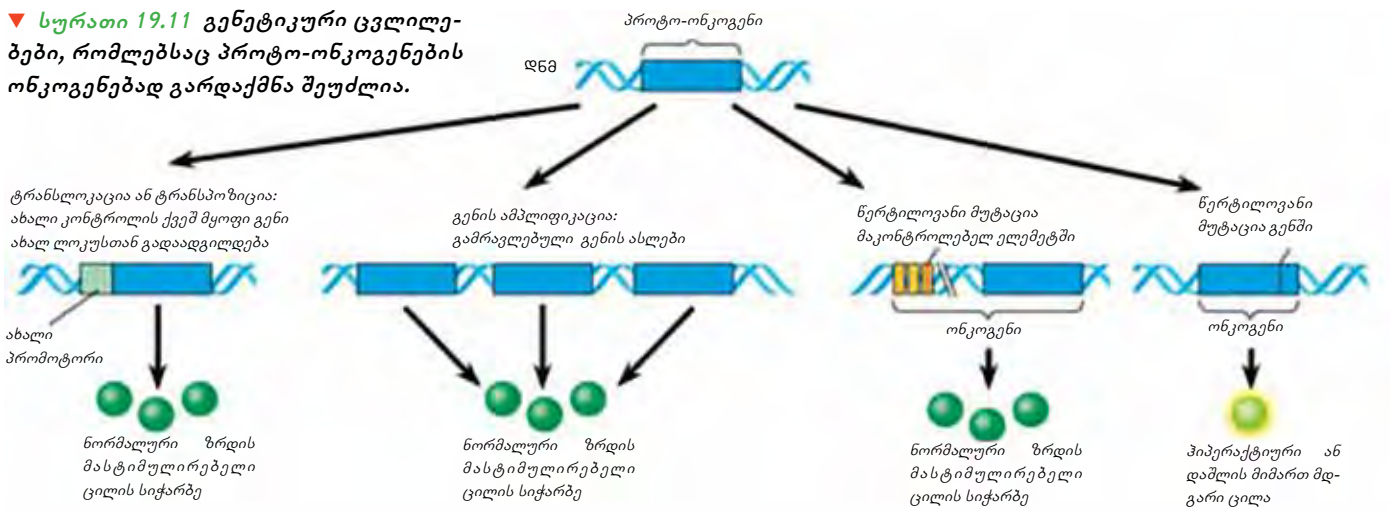
უჯრედის ციკლის მსვლელობისას უჯრედის ნორმალურ ზრდასა და დაყოფას არეგულირებენ ზრდის ფაქტორების, მათი რეცეპტორებისა და უჯრედშიდა სასიგნალო გზების მოლეკულების გენები (უჯრედის ციკლის მიმოხილვა მოცემულია 12 თავში.) მუტაციებს, რომლებიც სომატურ უჯრედებში ნებისმიერ ამ გენს ცვლიან, კიბოს გამოწვევა შეუძლია. ამ ცვლილების აგენტი შეიძლება შემთხვევითი სპონტანური მუტაცია იყოს. სავარაუდოდ კიბოს გამომწვევი მუტაციების მიზეზი გარემოს გავლენაა, მაგალითად ქიმიური კანცეროგენების, რენტგენის სხივებისა და გარკვეული ვირუსების.

კიბოს მექანიზმის გაგებაში პირველი გარღვევა 1911 წელს მოხდა, როცა პეიტონ როუზმა აღმოაჩინა წიწილებში სარკომის გამომწვევი ვირუსი. მას შემდეგ, მეცნიერებმა მრავალი ***სიმსივნური ვირუსი*** აღმოაჩინეს, რომლებიც სხვადასხვა ცხოველებში, მათ შორის ადამიანშიც კიბოს განვითარებას იწვევენ (იხ. ცხრილი 18.1). ეპშტეინ-ბარის და ინფექციური მონონუკლეოზის გამომწვევი ვირუსი ჰერპესი კიბოს რამოდენიმე ტიპს, მათ შორის ბარკიტის ლიმფომას უკავშირდება. პაპილომის ვირუსები (პაპოვავირუსების ჯგუფიდან) დაკავშირებულია საშვილოსნოს ყელის კიბოსთან. რეტროვირუსებს შორის ერთი - TLV-1 ზრდასრულებში ლეიკემიას იწვევს. ყველა სიმსივნის ვირუსი უჯრედის ტრანსფორმაციას კიბოს უჯრედად მასპინძელი უჯრედის DNμ-ში ვირუსული ნუკლეინის მჟავის ინტეგრირებით ახორციელებს.

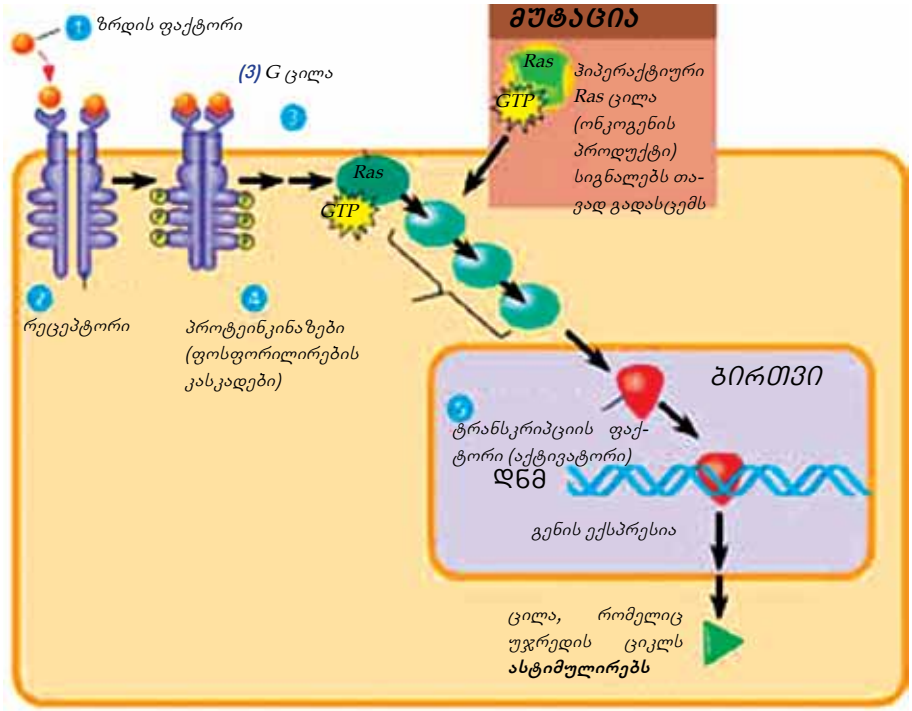
ონკოგენები და პროტო-ონკოგენები

სიმსივნის ვირუსებზე ჩატარებულმა კვლევებმა გარკვეულ რეტროვირუსებში კიბოს გამომწვევი გენების, ანუ **ონკოგენების** (ბერძნულად onco სიმსივნეა) აღმოჩენამდე

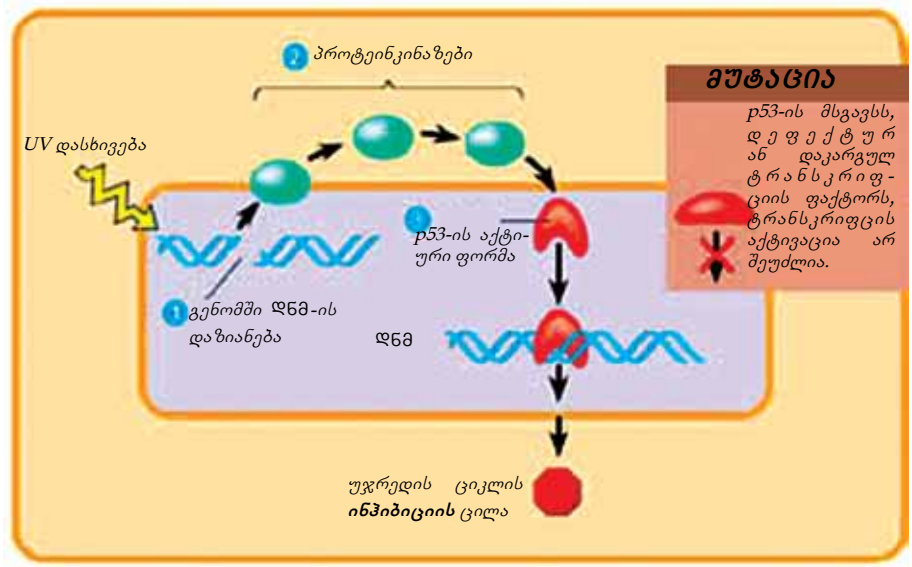
▼ *სურათი 19.11* ***გენეტიკური ცვლილებები, რომლებსაც პროტო-ონკოგენების ონკოგენებად გარდაქმნა შეუძლია.***



(ა) უჯრედის ციკლის მასტიმულირებელი გზა. *ამ გზის „ჩართვას“ იწვევს* ***(1)*** *ზრდის ფაქტორი, რომელიც პლაზმურ მემბრანაზე განლაგებულ თავის* ***(2)*** *რეცეპტორს უკავშირდება. სიგნალი* ***(3)*** *G ცილას -Ras - გადაეცემა. სხვა G ცილების მსგავსად, Ras მაშინ აქტიურია, როცა მასთან დაკავშირებულია GTP. Ras სიგნალს* ***(4)*** *პროტეინკინაზების მთელ სერიას გადასცემს. უკანასკნელი პროტეინკინაზა* ***(5)*** *ტრანსკრიპციულ აქტივატორს ააქტივებს, რომელიც უჯრედის ციკლის მასტიმულირებელი ცილების მაკოდირებელ ერთ ან მეტ გენს რთავს. თუ მუტაციის შედეგად Ras ან აღნიშნული გზის ნებისმიერი კომპონენტი ჰიპერაქტიური ხდება, ვიღებთ უჯრედის ჭარბ დაყოფასა და კიბოს განვითარებას.*



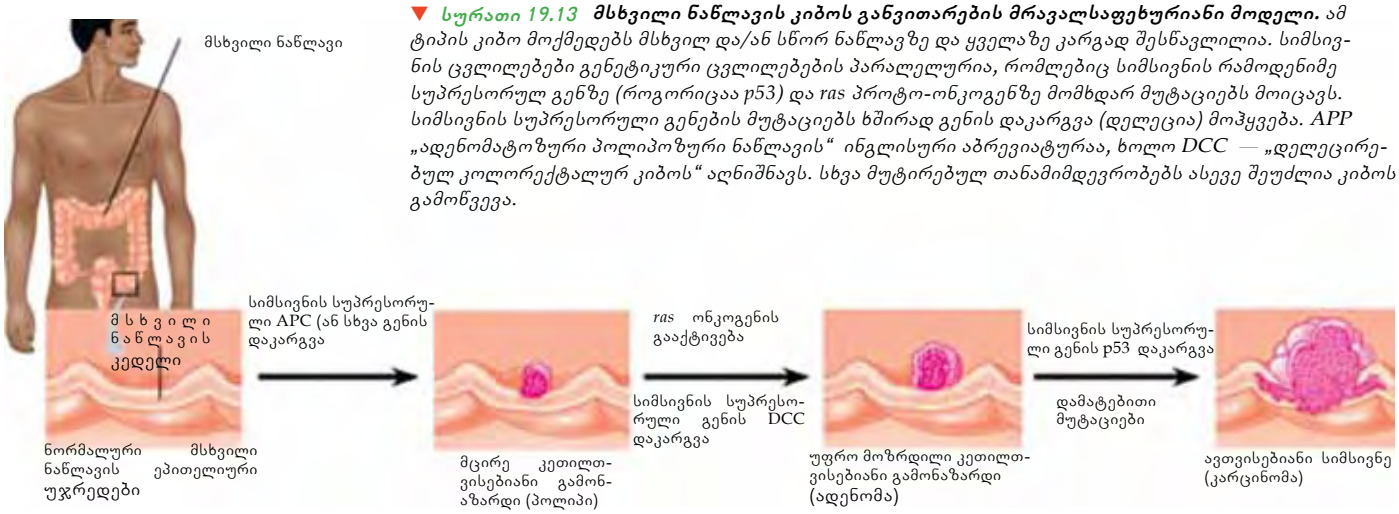
(ბ) *უჯრედის ციკლის ამკრძალავი გზა. ამ გზაში* ***(1)*** დნმ-ის დაზიანება უჯრედშიდა სიგნალია, რომელიც ***(2)*** *პროტეინკინაზების საშუალებით გადაეცემა და* ***(3)*** *p53-ის ააქტივირებს. გააქტივებული p53 იწვევს უჯრედის ციკლის ამკრძალავი ცილის მაკოდირებელი გენის ტრანსკრიპციას. შედეგად ვიღებთ უჯრედის დაყოფის სუპრესიას (დათრგუნვა), რომელიც გარანტიაა, რომ დაზიანებული დნმ არ რეპლიცირდება. ამ გზის ნებისმიერი კომპონენტის ნაკლებობის გამომწვევ მუტაციებს კიბოს გამოწვევა შეუძლია.*



(გ) მუტაციების ეფექტი. უჯრედის ციკლის ჭარბი სტიმულირებისას, როგორც (ა)-ში, ან დაშვებისას (როცა წესით ისევე უნდა იკრძალებოდეს, როგორც (ბ) შემთხვევაში) უჯრედი ჭარბად იყოფა, რაც კიბოს განვითარებას იწვევს.



▲ *სურათი19.12* ***უჯრედის დაყოფის მარეგულირებელი სასიგნალო გზები.*** *უჯრედის ციკლს ტრანსკრიპციაზე მოქმედებით, როგორც მასტიმულირებელი, ისე მაინჰიბირებელი გზები არეგულირებს. ამ გზებში მომხდარი დარღვევების სხვა ფაქტორებთან კომბინაციის შედეგად შეიძლება კიბო განვითარდეს.*



▼ *სურათი 19.13* ***მსხვილი ნაწლავის კიბოს განვითარების მრავალსაფეხურიანი მოდელი.*** *ამ ტიპის კიბო მოქმედებს მსხვილ და/ან სწორ ნაწლავზე და ყველაზე კარგად შესწავლილია. სიმსივნის ცვლილებები გენეტიკური ცვლილებების პარალელურია, რომლებიც სიმსივნის რამოდენიმე სუპრესორულ გენზე (როგორიცაა p53) და ras პროტო-ონკოგენზე მომხდარ მუტაციებს მოიცავს. სიმსივნის სუპრესორული გენების მუტაციებს ხშირად გენის დაკარგვა (დელეცია) მოჰყვება. APP „ადენომატოზური პოლიპოზური ნაწლავის“ ინგლისური აბრევიატურაა, ხოლო DCC — „დელეცირებულ კოლორექტალურ კიბოს“ აღნიშნავს. სხვა მუტირებულ თანამიმდევრობებს ასევე შეუძლია კიბოს გამოწვევა.*

მიგვიყვანა. შემდგომში, ადამიანისა და სხვა ცხოველების გენომებში აღმოაჩინეს ამ ონკოგენების ორეულები. უჯრედის ნორმალური გენები — **პროტო-ონკოგენები** კოდირებენ უჯრედის ნორმალური ზრდისა და დაყოფის მასტიმულირებელ ცილებს.

როგორ გარდაიქმნება ნორმალურ უჯრედებში მნიშვნელოვანი ფუნქციის მქონე პროტო-ონკოგენი კიბოს გამომწვევ ონკოგენად? ონკოგენი გენეტიკური ცვლილების შედეგად წარმოიქმნება, რომელიც ან პროტო-ონკოგენის ცილოვანი პროდუქტის რაოდენობის, ან თითოეული ცილის მოლეკულისთვის დამახასიათებელი აქტივობის ზრდას იწვევს. გენეტიკური ცვლილებები, რომლებიც პროტო-ონკოგენებს ონკოგენებად გარდაქმნიან, სამ ძირითად კატეგორიად იყოფა: გენომის შიგნით ДНმ-ის სეგმენტის გადაადგილება, პროტო-ონკოგენის ამპლიფიკაცია და მაკონტროლებელ ელემენტში, ან თავად პროტო-ონკოგენში წერტილოვანი მუტაციები (სურათი 19.11). კიბოს უჯრედები ხშირად შეიცავენ გაწყვეტილ, და შემდგომში არასწორედ შეერთებულ ქრომოსომებს, რის შედეგად ხდება ერთი ქრომოსომის ფრაგმენტების მეორეზე ტრანსლოკაცია (იხ. სურათი 15.14).

თუ ტრანსლოცირებული პროტო-ონკოგენი განსაკუთრებით აქტიური პრომოტორის (ან სხვა მაკონტროლებელი ელემენტის) გვერდით აღმოჩნდება, მისი ტრანსკრიპციის დონე შესაძლოა გაიზარდოს, რაც მას ონკოგენად აქცევს. ტრანსპოზირებადი ელემენტების გადაადგილების შედეგად პროტო-ონკოგენის გვერდით შეიძლება უფრო აქტიური პრომოტორი აღმოჩნდეს, რაც მის ექსპრესიას გაზრდის. (ეუკარიოტულ ტრანსპოზირებად ელემენტებს ქვემოთ აღვწერთ.) გენეტიკური ცვლილებების მეორე მთავარი ტიპი, ამპლიფიკაცია, უჯრედში პროტო-ონკოგენების ასლების რაოდენობას ზრდის. მესამე შესაძლებლობაა წერტილოვანი მუტაციები, რომლებიც ხდება ან (1) პროტო-ონკოგენის მაკონტროლებელ პრომოტორში, ან ენჰანსერში, რაც მისი ექსპრესიის დონეს ზრდის, ან (2) მაკოდირებელ თანამიმდევრობაში, რაც გენის პროდუქტს ნორმალურ ცილაზე უფრო აქტიურ ან დეგრადაციისადმი უფრო რეზისტენტულ ცილად ცვლის. ყველა ამ მექანიზმმა შეიძლება მიგვიყვანოს უჯრედული ციკლის არანორმალურ სტიმულაციამდე და უჯრედი ავთვისებიანად აქციოს.

სიმსივნის სუპრესორული (დამთრგუნველი) გენები

იმ გენებთან ერთად, რომელთა პროდუქტები ნორმალურ პირობებში უჯრედის დაყოფას განაპირობებს, უჯრედი შეიცავს გენებს, რომელთა ნორმალური პროდუქტი უჯრედის დაყოფას ***აინჰიბირებს (კრძალავს)***. ასეთ გენებს **სიმსივნის სუპრესორული (დამთრგუნველი) გენები** ეწოდება, რადგანაც მათ მიერ კოდირებული ცილები უჯრედების არაკონტროლირებად ზრდას აფერხებს. სიმსივნის სუპრესორული ცილის ნორმალური აქტივობის შემამცირებელმა ნებისმიერმა მუტაციამ შეიძლება კიბოს განვითარება გამოიწვიოს, ვინაიდან სუპრესიის (დათრგუნვის) არარსებობა ზრდას ასტიმულირებს.

სიმსივნის დამთრგუნველი გენების ცილოვან პროდუქტებს სხვადასხვა ფუნქცია აქვს. ზოგიერთი სიმსივნის სუპრესორული ცილა დაზიანებული ДНმ-ის აღდგენაში მონაწილეობს და ამით უჯრედს კიბოს გამომწვევი მუტაციების დაგროვებისგან აზღვევს. უჯრედების ნორმალური მიმაგრება ნორმალური ქსოვილისთვის გადამწყვეტია და სისივნის დროს ხშირად დარღვეულია. სხვა სიმსივნის სუპრესორული ცილები უჯრედის ციკლის ინჰიბირების გამომწვევი სასიგნალო გზების კომპონენტებია.

უჯრედის ნორმალურ სასიგნალო გზებში ჩარევა

მრავალი პროტო-ონკოგენისა და სიმსივნის სუპრესორული გენების მიერ კოდირებული ცილები უჯრედის სასიგნალო გზების კომპონენტებია. დეტალურად განვიხილოთ ამ ცილების ფუნქციონირება ნორმალურ უჯრედებში, და მათი

ფუნქციის ცვლილება კიბოს უჯრედებში. განვიხილოთ ორი ძირითადი გენის პროდუქტები: *ras* პროტო-ონკოგენისა და *p53* სიმსივნის სუპრესორული გენის. ადამიანის კიბოს შემთხვევების დაახლოებით 30%-ში ხდება მუტაცია *ras*-ში, ხოლო *p53*-ში — 50%-ზე მეტ შემთხვევაში.

ras გენის მიერ კოდირებული Ras ცილა პლაზმურ მემბრანაზე განლაგებული ზრდის ფაქტორის რეცეპტორიდან პროტეინკინაზულ კასკადს გადასცემს სიგნალს. გზის ბოლოში ამ სიგნალზე უჯრედის პასუხია უჯრედის ციკლის მასტიმულირებელი ცილის სინთეზი **(სურათი 19.12 ა)**. ეს გზა არ მუშაობს, თუ შესაბამისი ზრდის ფაქტორი მას არ ჩართავს. მაგრამ *ras* გენის კონკრეტული მუტაციები ჰიპერაქტიურ Ras ცილას იწვევს, რომელიც რთავს კინაზურ კასკადს. ამის შედეგად უჯრედის დაყოფის სიხშირე ზრდის ფაქტორის არარსებობის პირობებშიც კი იზრდება. სასიგნალო გზის ნებისმიერი კომპონენტის ჰიპერაქტიური ვარიანტები და მათი ჭარბი რაოდენობა ერთდაიგივეს - უჯრედის ჭარბ დაყოფას იწვევს.

19.12 ბ სურათზე ნაჩვენებია გზა, რომლითაც სიგნალი უჯრედის ციკლის დამთრგუნველი ცილის სინთეზს აღწევს. ამ შემთხვევაში სიგნალია უჯრედის Dნმ-ის დაზიანება, რაც შეიძლება ულტრაიისფერი დასხივების შედეგია. ამ სასიგნალო გზის მოქმედება უჯრედის ციკლის ბლოკირებას იქამდე იწვევს, სანამ დნმ-ის დაზიანება არ განეიტრალდება. სხვა შემთხვევაში დაზიანება მუტაციების ან ქრომოსომული დარღვევებს გამოიწვევს, რის შედეგად სიმსივნე ვითარდება. ამ გზის კომპონენტების მაკოდირებელი გენები სიმსივნის სუპრესორული გენების სახით მოქმედებს. სიმსივნის სუპრესორული ცილა, რომელსაც ველური ტიპის p53 გენი კოდირებს, ტრანსკრიპციის სპეციფიკური ფაქტორია და უჯრედის ციკლის მაინჰიბირებელი ცილების სინთეზს უწყობს ხელს. სწორედ ამიტომაა, რომ ჰიპერაქტიური Ras ცილის მუტაციის მსგავსად, p53 გენის მუტაცია უჯრედების ჭარბ ზრდასა და კიბოს იწვევს **(სურათი 19.12 გ)**.

p53 გენს (მის ცილოვან პროდუქტს 53 000 დალტონის ტოლი მოლეკულური წონა აქვს) „გენომის მფარველ ანგელოზს“ უწოდებენ. გააქტივების შემდეგ, ვთქვათ Dნმ-ის დაზიანების საპასუხოდ, p53 ცილა რამოდენიმე გენის აქტივატორის როლს ასრულებს. ის ხშირად p21 გენს ააქტივებს, რომლის პროდუქტი უჯრედის ციკლს ციკლინ-დამოკიდებულ კინაზებთან დაკავშირებით აჩერებს, რაც უჯრედს Dნმ-ის აღდგენისთვის დროს აძლევს; p53 ცილაც Dნმ-ის რეპარაციაში პირდაპირ ჩართულ გენებს ააქტივებს. როცა Dნმ-ის დაზიანება არ სწორდება, p53 თვითმკვლელ გენებს ააქტივებს, რომელთა ცილოვანი პროდუქტები უჯრედის სიკვდილს - აპოპტოზს იწვევს **(იხ. სურათი 21.18)**.

ამგვარად, p53, სულ მცირე სამი გზით, უჯრედს Dნმ-ის დაზიანებით გამოწვეული მუტაციების გავრცელებისაგან იცავს. თუ მუტაციები მაინც გროვდება და უჯრედი მრავალი დაყოფის განმავლობაში გადარჩება (ასე შეიძლება მოხდეს p53 სიმსივნის სუპრესორული გენის დეფექტურობის ან არარსებობის შემთხვევებში) შეიძლება კიბო განვითარდეს.

კიბოს განვითარების მრავალსაფეხურიანი მოდელი

ჩვეულებრივ, ერთზე მეტი სომატური უჯრედის მუტაციაა საჭირო, რათა წარმოიქმნას სრულად განვითარებული კიბოვანი უჯრედისათვის დამახასიათებელი ყველა ცვლილება. სწორედ ამით აიხსნება, თუ რატომ იზრდება კიბოს შემთხვევების რიცხვი ასაკთან ერთად. თუკი კიბო მუტაციების დაგროვების შედეგს წარმოადგენს და თუკი მუტაციები მთელი სიცოცხლის განმავლობაში ხდება, რაც უფრო დიდხანს ვცხოვრობთ, მით მეტია კიბოს განვითარების შანსი.

კიბოსკენ მიმავალი მრავასაფეხურიანი გზის მოდელი კარგად დადასტურებულია ადამიანის სიმსივნის ყველაზე უკეთ შესწავლილი ტიპის, კოლორექტალური (მსხვილი ნაწლავის) კიბოს კვლევებში. შეერთებულ შტატებში ყოველწლიურად მსხვილი ნაწლავის კიბოს დაახლოებით 135 000 ახალი შემთხვევა რეგისტრირდება და ამავე დროში ამ დაავადებით 60 000 ადამიანი იღუპება. კიბოს უმეტესი ფორმების მსგავსად, მსხვილი ნაწლავის კიბოც ეტაპობრივად ვითარდება **(სურათი 19.13)**. პირველ ნიშანი ხშირად პოლიპია, მსხვილი ნაწლავის ამომფენი შრის მცირე ზომის კეთილთვისებიანი გამონაზარდი. პოლიპის უჯრედები ჩვეულებრივია, თუმცა უჩვეულოდ ხშირად იყოფა. სიმსივნე იზრდება და შემდგომში შესაძლოა ავთვისებიანი გახდეს და სხვა ქსოვილებში შეიჭრას. ავთვისებიანი სიმსივნის განვითარება იმ მუტაციების ეტაპობრივი აკუმულაციის პარალელურად მიმდინარეობს, რომლებიც პროტო-ონკოგენების ონკოგენებად გარდაქმნას და სიმსივნის სუპრესორული გენების გამოთიშვას განაპირობებს. ამ პროცესებში ხშირად ჩართულია *ras* ონკოგენი და მუტირებული *p53* სიმსივნის სუპრესორული გენი.

უჯრედი რომ მთლიანად სიმსივნური გახდეს, Dნმ-ის დონეზე დაახლოებით ექვსი ცვლილება უნდა მოხდეს. მათ შორის ერთი მაინც აქტიური ონკოგენის გამოჩენაა და რამოდენიმე კი, სიმსივნის სუპრესორული გენის მუტაცა ან დაკარგვაა. მუტანტური სიმსივნის სუპრესორული ალელები ჩვეულებრივ რეცესიულებია, ამიტომ სიმსივნის სუპრესიის ბლოკირებისთვის მუტაციებმა გენომში ***ორივე ალელის*** ნოკაუტი უნდა განახორციელონ. (მეორე მხრივ, ონკოგენების უმეტესობა დომინანტური ალელების მსგავსად მოქმედებს.)

და ბოლოს, მრავალი ავთვისებიანი სიმსივნის დროს გააქტივირებულია ტელომერაზას გენი. ეს ფერმენტი Dნმ-ის რეპლიკაციის პროცესში ქრომოსომის ბოლოების დამოკლებას გვარიდებს **(იხ. სურათი 16.19)**. კიბოვან უჯრედებში ტელომერაზას წარმოება უჯრედის შესაძლებელი დაყოფების რიცხვის ბუნებრივ ლიმიტს ხსნის.

მსოფლიოს მასშტაბით ადამიანების კიბოს დაავადებების დაახლოებით 15 %-ს, ალბათ, ვირუსები იწვევს. კიბოს განვითარებას ისინი იწვევენ ინფიცირებული უჯრედების Dნმ-ში საკუთარი გენეტიკური მასალის ჩართვით. მაგალითად, რეტროვირუსმა შეიძლება უჯრედს ონკოგენი გადასცეს. ინტეგრირებულმა ვირუსულმა Dნმ-მა სიმსივნის სუპრესორული გენი შეიძლება გახლიკოს, ან პროტო-ონკოგენი ონკოგენად გარდაქმნას. და ბოლოს, ზოგიერთი ვირუსი წარმოქმნის ცი-

ლებს, რომლებიც p53-ისა და სიმსივნის სხვა სუპრესორ ცილებს ინაქტივირებს და უჯრედი სიმხივნურ უჯრედად უფრო ადვილად გარდაიქმნება.

გენეტიკური მიდრეკილება კიბოსადმი

ამრიგად, კიბოვანი უჯრედის წარმომნისთვის საჭიროა მრავალსაფეხურიანი გენეტიკური ცვლილებები. ამ ფაქტის დახმარებით გასაგებია, რომ გარკვეული სიმსივნური დაავადებები ხშირია ზოგიერთ ოჯახებში. ინდივიდი, რომელმაც მემკვიდრეობით ონკოგენი ან სიმსივნის სუპრესორული გენის მუტანტური ალელი მიიღო, ერთი ნაბიჯით უახლოვდება კიბოს წარმოქმნისათვის აუცილებელი მუტაციების დაგროვება, ვიდრე ასეთი მუტაციის არმქონე ინდივიდი.

გენეტიკოსები დიდი მონდომებით ცდილობენ მემკვიდრეობითი კიბოს ალელების იდენტიფიკაციას, რომ სიცოცხლის ადრეულ ეტაპებზე შეძლონ კიბოს კონკრეტული ფორმების მიმართ მიდრეკილების დადგენა. მაგალითად, მსხვილი ნაწლავის კიბოს დაახლოებით 15 %-ში მონაწილეობს მემკვიდრეობითი მუტაციები. მათ შორის მრავალი სიმსივნის დამთრგუნველ გენზე მოქმედებს, რომელსაც ***ადენომატოზური პოლიპოზური ნაწლავი***, ან *APC* (ინგლ. Adenomatous polyposis coli –ის აბრევიატურა) ეწოდება **(იხ. სურათი 19.13)**.

ამ გენს უჯრედში მრავალი ფუნქცია აქვს, მათ შორის უჯრედების მიგრაციისა და შეწებების რეგულაციაც. იმ პაციენტებში, რომლებსაც ეს კიბო არ ჰქონდათ მემკვიდრეობითი, *APC* გენი 60%- შემთხვევაში მუტირებული იყო. ამ ინდივიდებში ახალი მუტაციები უნდა ორივე *APC* ალელში გაჩნდეს, სანამ გენის ფუნქცია გაქრება. მსხვილი ნაწლავის კიბოს მხოლოდ 15%-ი უკავშირდება ცნობილ მემკვიდრეობით მუტაციებს, მაგრამ მკვლევრები განაგრძობენ იმ „მარკერების“ იდენტიფიცირებას, რომელთა დახმარებით შეძლებენ ამ ტიპი კიბოს განვითარების რისკის დადგენას.

ასევე ძლიერი მემკვიდრეობითი მიდრეკილება ვლინდება მკერდის სიმსივნით დაავადებული პაციენტების 5-10%-ში. შეერთებულ შტატებში ეს კიბო გავრცელების მიხედვით მეორე ადგილზეა. ის ყოველწლიურად 180 000 ქალს (და ზოგჯერ მამაკაცებსაც) ემართება და წელიწადში მისგან 40 000 ადამიანი იღუპება. BRCA1 ან BRCA2 გენში მომხდარი მუტაციები ნანახია მემკვიდრეობითი მკერდის კიბოს შემთხვევების ნახევარში (BRCA ინგლ. BReast CAncer —მკერდის კიბო).

ქალს, რომელმაც მემკვიდრეობით ერთ მუტანტურ BRCA1 ალელი მიიღო, 50 წლამდე მკერდის კიბოს განვითარების 60% ალბათობა აქვს, როცა ჰომოზიგოტური ნორმალური ალელის მქონე ინდივიდებში მსგავსი ალბათობა მხოლოდ 2%-ია. BRCA1 და BRCA2 სიმსივნის სუპრესორული გენებივა, ვინაიდან მათი ველური ტიპის ალელები იცავენ მკერდის კიბოსაგან, მუტანტური ალელები კი რეცესიულებია. მკვლევრებმა ჯერ ბოლომდე ვერ განსაზღვრეს რა ფუნქციას ასრულებენ ამ გენების ნორმალური პროდუქტები უჯრედში. თუმცა, უახლესი მონაცემები გვაფიქრებინებს, BRCA2 ცილა პირდაპირ მონაწილეობს Დნმ-ის ორივე დაზიანებული ჯაჭვის აღდგენაში.

მემკვიდრეობით კიბოსთან დაკავშირებული გენების შესწავლამ ყველა ტიპის კიბოს ადრეული დიაგნოსტირებისა და მკურნალობის ახალი გზები უნდა გამოავლინოს. ამ გენების კვლევა გენომის რეგულაციის ნორმალური პროცესების უკეთ გაგებაშიც გვეხმარება.

კონცეფცია შემოწმება 19.3

1. შეადარეთ პროტო-ონკოგენების მიერ კოდირებული ცილებისა და სიმსივნის დამთრგუნველი გენებით კოდირებული ცილების ფუნქციები.
2. ახსენით, რატომ განსხვავდება კიბოს წარმომშობი მუტაციები პროტო-ონკოგენებისათვის და სიმსივნის სუპრესორული გენებისათვის?
3. რატომ განვიხილავთ მემკვიდრეობითი კომპონენტის არსებობას კიბოს შემთხვევებში?

კონცეფცია 19.4

ეუკარიოტული გენომები გენების გარდა Დნმ-ის მრავალ არამაკოდირებელ თანამიმდევრობებს შეიცავს

ამ თავსა და მთლიანად ამ ნაწილში ძირითადად ვიხილავდით ცილის მაკოდირებელ გენებს. თუმცა, ამ გენებისა და რნმ პროდუქტების, მაგალითად ტრნმ და რრნმ, გენების მაკოდირებელი უბნები მრავალუჯრედიანი ეუკარიოტების უმეტესობის გენომის მხოლოდ მცირე ნაწილია. ეუკარიოტული გენომის ძირითადი რაოდენობა Დნმ-ის არამაკოდირებელ თანამიმდევრობებზე მოდის, რომელსაც ადრე „ნაგავ Დნმ-ს“ უწოდებდნენ. დღეს არსებული მონაცემით ცილის არამაკოდირებელ Დნმ-ს უჯრედში მნიშვნელოვანი როლი აქვს. არამაკოდირებელი Დნმ სხვადასხვა გენომში ასეულობით თაობების განმავლობაში შენარჩუნდა. წიგნის ამ ნაწილში გავეცნობით Დნმ-ს არამაკოდირებელ თანამიმდევრობებს და გენების ორგანიზაციას ეუკარიოტულ გენომში; ამის მაგალითად ადამიანის გენომს გამოვიყენებთ. გენომის წარსულ და დღევანდელ ევოლუციაზე ინფორმაციას გენის ორგანიზაცია გვაწვდის, რომელიც ამ თავის ბოლო ნაწილის საგანია.

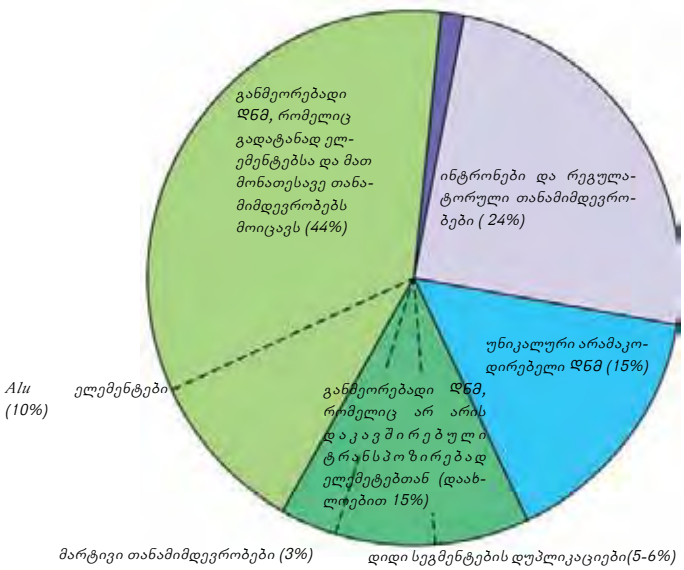
გენომის შემადგენლობასა და ორგანიზმის სირთულეს შორის კავშირი

როცა ვადარებთ პროკარიოტებისა და ეუკარიოტების, მათ შორის უფრო რთული ჯგუფების, ძუძუმწოვრების, გენომებს რამოდენიმე ტენდენციას ვხედავთ. მართალია გვაქვს გამონაკლისები, მაგრამ ვხედავთ მცირე გენომიდან დიდ გენომზე გადასვლას, თუმცა მოცემული სიგრძის Დნმ-ში

გენების უფრო მცირე რიცხვია. მაგალითად, ადამიანის გენომში 500-1500-ჯერ მეტი წყვილი ფუძეა, ვიდრე პროკარიოტების უმეტესობაში, მაგრამ მხოლოდ 5-15-ჯერ მეტი გენია ანუ Дნმ-ის ნებისმიერ მოცემულ სიგრძეში ბევრად ნაკლები გენია განლაგებული.

პროკარიოტული გენომის Дნმ-ის უმეტესი ნაწილი ცილას, ტრნმ-ს ან რრნმ-ს კოდირებს; არამაკოდირებელი Дნმ-ის მცირე რაოდენობა ძირითადად რეგულატორული თანამიმდევრობებისაგან, მაგ. პრომოტორებისგან შედგება. პროკარიოტების გენომში ნუკლეოტიდების მაკოდირებელ თანამიმდევრობაში დასაწყისიდან ბოლომდე არამაკოდირებელი თანამიმდევრობები (ინტრონები) არაა ჩართული. ეუკარიოტების გენომში კი, პირიქით, Дნმ-ის უმეტესი ნაწილი ცილას ან რნმ-ს **არ** კოდირებს და უფრო რთულ, კომპლექსურ რეგულატორულ თანამიმდევრობებს შეიცავს. ფაქტიურად, ადამიანებს პროკარიოტებთან შედარებით 10 000-ჯერ მეტი არამაკოდირებელი Дნმ აქვთ. მრავალუჯრედიან ეუკარიოტებში ზოგიერთი არამაკოდირებელი Дნმ გენის შიგნით ინტრონებით წარმოდგენილია. მართლაც, სწორედ ინტრონებზე მოდის ადამიანის გენების საშუალო სიგრძეს (27 000 წყვილი ფუძე) და პროკარიოტების გენების საშუალო სიგრძეს (1 000 წყვილი ფუძე) შორის არსებული სხვაობის დიდი ნაწილი.

ახლა, როცა ადამიანის გენომის სრული თანამიმდევრობა ხელმისაწვდომია, ვიცით რისგან შედგება ცილის, რრნმ-ებისა თუ ტრნმ-ების არამაკოდირებელი გენომის 98.5%, (სურათი 19.14). გენებთან დაკავშირებული რეგულატორული თანამიმდევრობები და ინტრონები ადამიანის გენომის 24%-ია. ფუნქციონალურ გენებს შორის განლაგებული დანარჩენი თანამიმდევრობები მოიცავს ზოგიერთ უნიკალურ არამაკოდირებელ Дნმ-ს, მაგალითად გენის ფრაგმენტებსა და მუტაციების შედეგად არაფუნქციონალურად ქცეულ გენებს. მაგრამ გენთაშორისი Дნმ-ის უმეტესი ნაწილია **განმეორებადი Дნმ**, თანამიმდევრობები, რომლებიც გენომში მრავალი ასლის სახითაა წარმოდგენილი. საკმაოდ მოულოდნელი აღმოჩნდა, რომ განმეორებადი Дნმ-ის (რაც ადამიანის მთელი გენომის 44%-ია) დაახლოებით სამი მეოთხედი შედგება ტრანსპოზირებადი ელემენტებისა და მათი მონათესავე თანამიმდევრობებისაგან.



▲ *სურათი 19.14* ***Дნმ-ის თანამიმდევრობათა ტიპები ადამიანის გენომში.*** *გენებში მაკოდირებელი თანამიმდევრობები (მუქი მეწამული) ადამიანის გენომის მხოლოდ დაახლოებით 1.5%-ს შეადგენს, როდესაც გენებთან ასოცირებული ინტრონები და რეგულატორული თანამიმდევრობები (ღია მეწამული) დაახლოებით 15%-ს შეადგენს. ადამიანის გენომის უდიდესი ნაწილი არ კოდირებს ადამიანის ცილებს ან რნმ-ებს, და მისი უმეტესობა კი განმეორებად δνμ-ს წარმოადგენს (მუქი და ღია მწვანე). განმეორებადი δνμ-ის სეკვენირება და გაანალიზება ყველაზე რთულია, ამიტომ მისი გარკვეული ნაწილების კლასიფიკაცია ექსპერიმენტულია და აქ მოყვანილი პროცენტები, შესაძლოა ოდნავ შეიცვალოს, რადგანაც გენომის ანალიზი კვლავ გრძელდება.*

ტრანსპოზირებადი ელემენტები და მათი მონათესავე თანამიმდევრობები

როგორც ჩანს, ყველა ორგანიზმს აქვს Дნმ-ის მონაკვეთები, რომელთაც გენომს შიგნით ერთი მდებარეობიდან მეორეზე გადაადგილება შეუძლიათ. მე-18 თავში, ჩვენ აღვწერეთ ტრანსპოზირებადი ელემენტები პროკარიოტებში, რომლებიც შესაძლოა ვირუსების წარმოქმნის ევოლუციური წყარო ყოფილიყვნენ. თუმცა, Дნმ-ის მოხეტიალე სეგმენტების შესახებ პირველი მონაცემები წამოვიდა არა პროკარიოტებზე ჩატარებული ექსპერიმენტებიდან, არამედ ამერიკელი გენეტიკოსის ბარბარა მაკლინტოკის სიმინდზე ჩატარებული შეჯვარების ცდებიდან 1940-იან და 1950-იან წლებში (სურათი 19.15).

მაკლინტოკმა მოახდინა სიმინდის მარცვლების ფერის ცვლილებების იდენტიფიკაცია, რომელთა ახსნა შესაძლებელი იყო მხოლოდ იმ შემთხვევაში, თუ დავუშვებდით გენომში ერთი მდებარეობიდან მარცვლების ფერის განმსაზღვრელ გენში გადანაცვლების უნარის მქონე გენეტიკური ელემენტების არსებობას. მაკლინტოკის აღმოჩენამ არ დაიმსახურა სათანადო



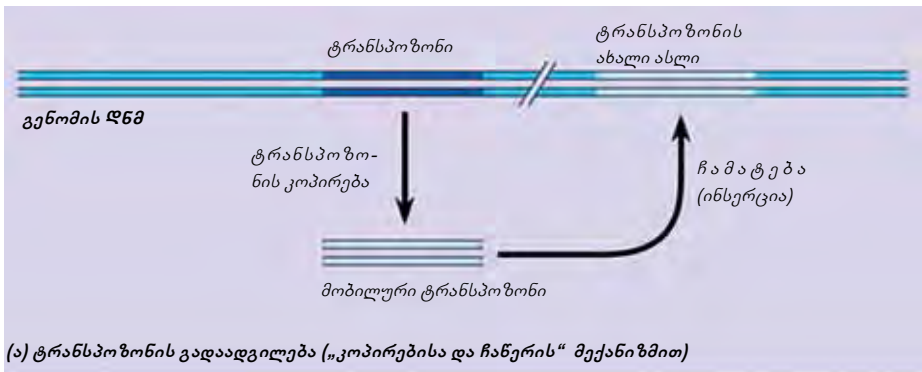
▲ *სურათი 19.15* ***ტრანსპოზირებადი ელემენტების ეფექტი სიმინდის მარცვლების ფერზე.*** *ბარბარა მაკლინტოკმა პირველმა წამოაყენა მობილური გენეტიკური ელემენტების არსებობის იდეა სიმინდის მარცვლების ნაირფეროვნებაზე დაკვირვების შედეგად. მართალია მის იდეას სკეპტიკურად შეხვდნენ მისი წამოყენების დროს, 1940-იან წლებში, მაგრამ შემდგომ მოხდა მისი დადასტურება. მან თავისი პიონერული კვლევისათვის 1983 წელს, 81 წლის ასაკში, ნობელის პრემია მიიღო.*

ყურადღება, სანამ მრავალი წლის შემდეგ ტრასპოზირებადი ელემენტები არ აღმოაჩინეს ბაქტერიებში და ბაქტერიების შემსწავლელმა გენეტიკოსებმა უფრო მეტი არ შეიტყვეს ტრანსპოზიციის მოლეკულური საფუძვლების შესახებ.

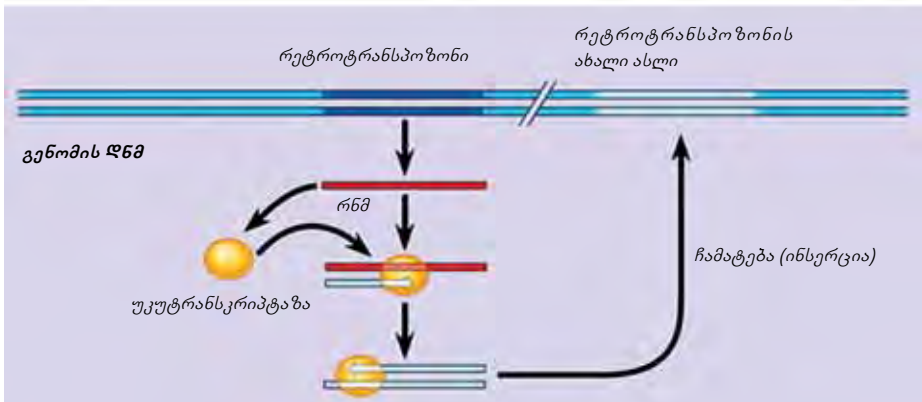
ტრანსპოზონებისა და რეტროტრანსპოზონების გადაადგილება

ეუკარიოტული ტრანსპოზირებადი ელემენტები ორი ტიპისაა: **ტრანსპოზონები**, რომლებიც გენომის შიგნით გადაადგილდებიან Დნმ შუამავლის (ინტერმედიატორის) საშუალებით და **რეტროტრანსპოზონები**, რომლებიც მოძრაობენ რნმ შუამავლის საშუალებით. რნმ შუამავალი რეტროტრანსპოზონის Დნმ-ის ტრანსკრიპტს წარმოადგენს. ტრანსპოზონები გადაადგილდებიან „ამოჭრისა და ჩაწებების“ (cut-and-paste) მექანიზმით, რომელიც ელემენტს გადაიტანს საწყისი საიტიდან, ან „კოპირებისა და ჩაწებების“ (copy-and-paste) მექანიზმით, რომელიც ასლს საწყის საიტზეც ტოვებს (სურათი 19.16 ა).

რეტროტრანსპოზონები ტრანსპოზიციის პროცესში ყოველთვის ტოვებენ ასლს მის საწყის საიტზე, რადგანაც თავდაპირველად ხდება მათი ტრანსკრიბირება რნმ შუამავალში (სურათი 19.16 ბ). სხვა საიტზე ინსერციისათვის, რნმ შუამავალი ჯერ კვლავ Დნმ-ად უნდა იქცეს უკუტრანსკრიპტაზას მოქმედებით. ამ ფერმენტს თავად რეტროტრანსპოზონი კოდირებს. ამგვარად, უკუტრანსკრიპტაზა შეიძლება იმ უჯრედებშიც არსებობდეს, რომლებიც რეტროვირუსებით არ არიან ინფიცირებული. (ფაქტიურად, შესაძლოა, რომ რეტროვირუსების წარმოქმნა რეტროტრანსპოზონებიდან მოხდა ევოლუციის შედეგად.) უჯრედული ფერმენტი აკატალიზებს უკუტრანსკრიბირებული Დნმ-ის ჩამატებას ახალ საიტზე. ეუკარიოტულ გენომებში ტრანსპოზირებადი ელემენტების უმეტესობა რეტროტრანსპოზონებს წარმოადგენს.



(ა) ტრანსპოზონის გადაადგილება („კოპირებისა და ჩაწერის“ მექანიზმით)



(გ) რეტროტრანსპოზონის გადაადგილება

▲ *სურათი 19.16* ***ეუკარიოტული ტრანსპოზირებადი ელემენტების გადაადგილება. (ა)*** *ტრანსპოზონების გადაადგილებაში, როგორც ამოჭრისა და ჩაწებების, ისე კოპირებისა და ჩაწებების (აქ ნაჩვენები) მექანიზმებით, მონაწილეობს ორჯაჭვიანი* Დნმ *შუამავალი, რომელიც ჩაემატება გენომში.* ***(ბ)*** *რეტროტრანსპოზონების გადაადგილება ერთჯაჭვიანი რნმ შუამავლის წარმოქმნით იწყება. დანარჩენი საფეხურები ძირითადად რეტროვირუსის რეპროდუქციული ციკლის ნაწილის იდენტურია (იხ. სურათი 18.10). ტრანსპოზონების გადაადგილებისას კოპირებისა და ჩაწებების მექანიზმითა და რეტროტრანსპოზონების გადაადგილებისას,* Დნმ*-ის თანამიმდევრობა საწყის საიტზეც რჩება და ახალ საიტზეც ჩნდება.*

ტრანსპოზირებადი ელემენტების მონათესავე თანამიმდევრობები

ტრანსპოზირებადი ელემენტებისა და მათი მონათესავე თანამიმდევრობების მრავალი ასლია მიმობნეული მთელს ეუკარიოტულ გენომში. ერთი ერთეული, ჩვეულებრივ, ასიდან ათასამდე წყვილი ფუძის სიგრძისაა და მიმოფანტული „ასლები“ მსგავსი, მაგრამ ჩვეულებრივ ერთმანეთის არაიდენტურები არიან. ზოგიერთი მათგანი არიან ტრანსპოზირებადი ელემენტები, რომლებიც გადაადგილდებიან თავის ან სხვა ტრანსპოზირებადი ელემენტების მიერ კოდირებული ფერმენტების გამოყენებით, და ზოგიერთი კი წარმოადგენს მათ მონათესავე თანამიმდევრობებს, რომელთაც გადაადგილების უნარი აქვთ დაკარგული.

ტრანსპოზირებადი ელემენტები და მათი მონათესავე თანამიმდევრობები ძუძუმწოვრების უმეტესობის გენომის 25-50%-ს შეადგენს და კიდევ უფრო მაღალი პროცენტებითაა წარმოდგენილი ამფიბიებსა და უმაღლეს მცენარეებში (იხ.სურათი 19.14).

ადამიანებსა და სხვა პრიმატებში ტრანსპოზირებადი ელემენტების მონათესავე Დნმ-ის დიდი ნაწილი შედგება მსგავსი თანამიმდევრობების ოჯახისაგან, რომელთაც *Alu* ***ელემენტებს*** უწოდებენ. მხოლოდ ეს თანამიმდევრობები ადამიანის გენომის დაახლოებით 10%-ს შეადგენენ. *Alu* ელემენტები დაახლოებით 300 ნუკ-

ლეოტიდის სიგრძისაა, ბევრად უფრო მოკლე, ვიდრე უმეტესი ფუნქციონალური ტრანსპოზირებადი ელემენტი და ისინი არ კოდირებენ არანაირ ცილას. თუმცა, მრავალი *Alu* ელემენტი ტრანსკრიბირდება რნმ მოლეკულებში; მათი უჯრედული ფუნქცია, თუ გააჩნიათ ასეთი, უცნობია.

მართალია ბევრი ტრანსპოზირებადი ელემენტი კოდირებს ცილებს, ეს ცილები არ ახორციელებენ ნორმალურ უჯრედულ ფუნქციებს. ამიტომ, ეს ელემენტები ხშირად განიხილებიან, როგორც „არამაკოდირებელი“ დნმ სხვა განმეორებად თანამიმდევრობებთან ერთად.

სხვა განმეორებადი დნმ, მათ შორის მარტივი თანამიმდევრობების დნმ

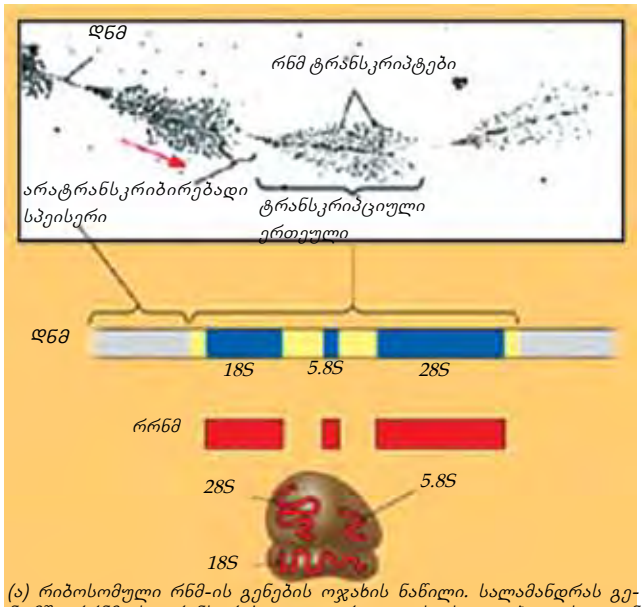
განმეორებადი დნმ-ები, რომლებიც არ არის დაკავშირებული ტრანსპოზირებად ელემენტებთან, სავარაუდოდ, დნმ-ის რეპლიკაციის ან რეკომბინაციის პროცესში წარმოქმნილი შეცდომების შედეგად გაჩნდნენ. ის ადამიანის გენომის დაახლოებით 15%-ს შეადგენს **(იხ. სურათი 19.14)**. ასეთი დნმ-ის დაახლოებით მესამედი (ანუ ადამიანის გენომის 5%) შედგება დიდი სეგმენტების დუპლიკაციებისაგან, რომლებშიც ალბათ მოხდა დნმ-ის გრძელი მონაკვეთის, 10 000-დან 300 000-მდე ნუკლეოტიდური წყვილის, კოპირება ერთი ქრომოსომული მდებარეობიდან მეორეზე, იგივე ან სხვა ქრომოსომაზე.

გრძელი თანამიმდევრობების ერთჯერადი დუპლიკაციებისაგან განსხვავებით, ***მარტივი თანამიმდევრობების დნმ*** მრავალ ასლს შეიცავს, რომლებიც ერთად განმეორებადი მოკლე თანამიმდევრობებისაგან შედგება. ამის მაგალითი ქვემოთაა მოყვანილი (ნაჩვენებია დნმ-ის მხოლოდ ერთი ჯაჭვი):

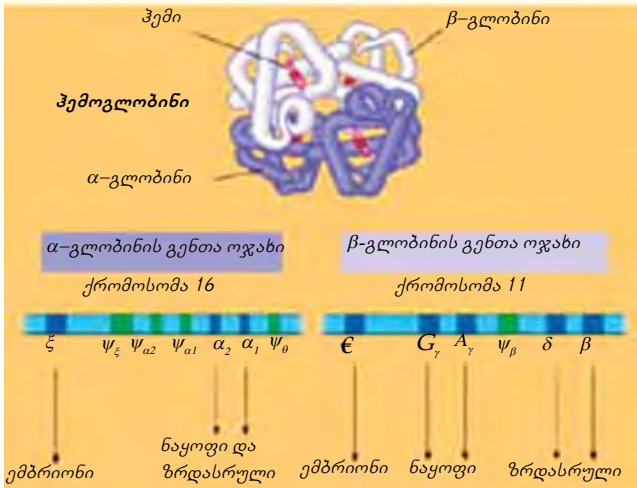
. . . გთთაცგთთაცგთთაცგთთაცგთთაცგთთაც . . .

ამ შემთხვევაში, განმეორებადი ერთეული შეიცავს 5 ნუკლეოტს (გთთაც). განმეორებადი ერთეულები ხშირად შედგებიან 15-ზე ნაკლები ნუკლეოტიდისაგან, მაგრამ ისინი შეიძლება 500 ნუკლეოტიდამდეც შეიცავდნენ. გენომში განსაზღვრულ საიტზე განმეორებადი ერთეულების რიცხვი ასევე ვარირებს. მაგალითად, გთთაც ერთეულის რამოდენიმე ასეულ ათასი განმეორება შეიძლება იყოს ერთ საიტზე. მთლიანად, მარტივი თანამიმდევრობების დნმ ადამიანის გენომის 3%-ს შეადგენს.

მარტივი თანამიმდევრობების დნმ-ის ნუკლეოტიდური შემადგენლობა ხშირად იმდენად განსხვავდება უჯრედის დანარჩენი დნმ-ის შემადგენლობისაგან, რომ მნიშვნელოვნად განსხვავებული სიმკვრივე აქვს. როდესაც გენომურ დნმ-ს დავჭრით და მაღალ სიჩქარეზე დავაცენტრიფუგირებთ, სხვადასხვა სიმკვრივის სეგმენტები ცენტრიფუგის სინჯარაში სხვადასხვა პოზიციებზე მიგრირებენ. ამგვარად გამოყოფილ განმეორებად დნმ-ს თავდაპირველად ***სატელიტური დნმ*** დაარქვეს, რადგანაც ცენტრიფუგის სინჯარაში ის „სატელიტური“ (სატელიტი-თანამგზავრი) ხაზის სახით იყო წარმოდგენილი, განცალკევებული დანარჩენი დნმ-ისაგან. ახლა ეს ტერმინი და ***მარტივი თანამიმდევრობების დნმ*** ურთიერთშემცვლელად იხმარება.

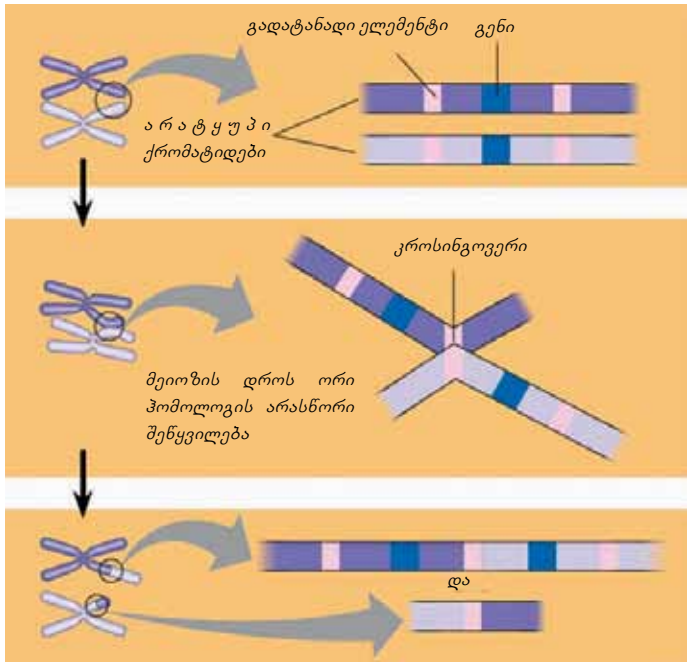


(ა) რიბოსომული რნმ-ის გენების ოჯახის ნაწილი. სალამანდრას გენომში რრნმ-ის ტრანსკრიპციული ერთეულის ასეულობით ასლიდან ზემოთ წარმოდგენილია სამი (TEM-ტრანსკრიპციული ელექტრონული მიკროსკოპი). თითოეული „ბუმბული“ ერთ ტრანსკრიპციულ ერთეულს შეესაბამება, რომელსაც მარცხნიდან მარჯვნივ გადაადგილებით რნმ პოლიმერაზას დაახლოებით 100 მოლეკულა (შავი წერტილები დნმ-ის გასწვრივ) ტრანსკრიბირებს. მზარდი რნმ ტრანსკრიპტები დნმ-დან გარეთ გამოდის. TEM-ის ქვემოთ მოყვანილ დიაგრამაზე ნაჩვენებია ერთი ტრანსკრიპციული ერთეული. ის სამი ტიპის რრნმ-ებისათვის გენებს (ლურჯი) შეიცავს, რომლებიც განლაგებულია ტრანსკრიბირებადი უბნების გვერდით, მაგრამ შემდგომ მათი მოცილება (ყვითელი) ხდება. თავიდან ვიღებთ ერთ ტრანსკრიპტს. პროცესინგის შემდეგ მისგან რიბოსომის შემადგენელი სამი რრნმ-ის თითო მოლეკულა წარმოიქმნება. რიბოსომაში ასევე არის მეოთხე რრნმ (5S რნმ), მაგრამ მისი მაკოდირებელი გენი ამ ტრანსკრიპციული ერთეულის ნაწილს არ წარმოადგენს.



(ბ) ადამიანის α–გლობინისა და β–გლობინის გენების ოჯახები. ჰემოგლობინი ორი α–გლობინისა და ორი β-გლობინის პოლიპეპტიდური სუბერთეულებისაგან შედგება. α– და β-გლობინის მაკოდირებელი გენები (მუქი ლურჯი) აღმოჩენილია ორ ოჯახში, რომელთა აგებულება ნაჩვენებია ამ სურათზე. თითოეულ ოჯახურ კლასტერში ფუნქციონალური გენების გამომყოფი არამაკოდირებელი დნმ ფუნქციონალური გენების არაფუნქციონალური ვერსიებისაგან - ფსევდოგენებისაგან (მწვანე) შედგება. გენები და ფსევდოგენები აღნიშნულია ბერძნული ასოებით.

▲ *სურათი 19.17* **გენების ოჯახი**



▲ *სურათი 19.18* ***გენთა დუპლიკაცია არათანაბარი კროსინგოვერის შედეგად.*** *ერთ მექანიზმს, რომლის საშუალებითაც გენი (ან სხვა ბუმ-ის სეგმენტი) შეიძლება დუპლიცირდეს, წარმოადგენს მეიოზის დროს ტრანსპოზირებადი ელემენტების მოსაზღვრე გენების ასლებს შორის რეკომბინაცია. ჰომოლოგიური ქრომოსომების არასწორად განლაგებული არამეწყვილე ქრომატიდებს შორის განხორციელებული ასეთი რეკომბინაციის შედეგად ერთი ქრომატიდი მიიღება გენის ორი ასლით, ხოლო მეორე — ამ გენის გარეშე.*

გენომის მარტივი თანამიმდევრობების ᲓᲜᲛ-ის უმეტესი ნაწილი ქრომოსომულ ტელომერებსა და ცენტრომერებზეა განლაგებული, რაც იმას მიუთითებს, რომ ეს ᲓᲜᲛ ქრომოსომებისათვის სტრუქტურულ როლს ასრულებს.

ცენტრომერებთან განლაგებული ᲓᲜᲛ აუცილებელია ქრომატიდების დაცალკევებისათვის უჯრედის დაყოფისას (იხ. თავი 12). ცენტრომერული ᲓᲜᲛ, სხვა ადგილებზე განლაგებული მარტივი თანამიმდევრობების ᲓᲜᲛ-თან ერთად, ასევე შესაძლოა მონაწილეობდეს ინტერფაზულ ბირთვში ქრომატინის ორგანიზებაში. ტელომერებთან, ანუ ქრომოსომების ბოლოებთან, განლაგებული მარტივი თანამიმდევრობების ᲓᲜᲛ რეპლიკაციის ყოველ წრესთან ერთად წარმოქმნილი ᲓᲜᲛ-ის დამოკლების შედეგად გენების განლევას გვარიდებს თავიდან (იხ. თავი 16). ტელომერული ᲓᲜᲛ ასევე უკავშირდება ცილებს, რომლებიც ქრომოსომის ბოლოებს დეგრადაციისაგან და სხვა ქრომოსომებთან შეერთებისაგან იცავენ.

გენები და მულტიგენური ოჯახები

ეუკარიოტულ გენომში ᲓᲜᲛ-ის თანამიმდევრობების სხვადასხვა ტიპების შესახებ ჩვენს მსჯელობას გენების უფრო დეტალური განხილვით ვამთავრებთ. შეგახსენებთ, რომ ცილებისა და სტრუქტურული რნმ-ების მაკოდირებელი თანამიმდევრობები ადამიანის გენომის მხოლოდ 1.5%-ს შეადგენენ (იხ. სურათი 19.14). თუ ინტრონებსა და გენებთან ასოცირებულ რეგულატორულ თანამიმდევრობებსაც დავუმატებთ, მაშინ გენებისა და მათთან დაკავშირებული ᲓᲜᲛ-ის, მაკოდირებელისაც და არამაკოდირებელისაც, მთელი რაოდენობა ადამიანის გენომის დაახლოებით 25% იქნება.

პროკარიოტების მსგავსად, ეუკარიოტული გენების უმრავლესობაც წარმოდგენილია უნიკალური თანამიმდევრობის სახით, მხოლოდ ერთი ასლით ქრომოსომების ჰაპლოიდურ ნაკრებზე. მაგრამ ადამიანის გენომში, ასეთი ერთეული გენები მთლიანი მაკოდირებელი ᲓᲜᲛ-ის მხოლოდ დაახლოებით ნახევარს შეადგენენ. დანარჩენი წარმოდგენილია **მულტიგენურ ოჯახებში**, ანუ იდენტური თუ ძალიან მსგავსი გენების კრებულში.

ზოგიერთი მულტიგენური ოჯახები შედგება ᲓᲜᲛ-ის ***იდენტური*** თანამიმდევრობებისაგან, რომლებიც ჩვეულებრივ ერთადაა კლასტერიზებული. ჰისტონის ცილების მაკოდირებელი გენების შემთხვევაში არსებული გამონაკლისის გარდა, იდენტური გენების მულტიგენური ოჯახები რნმ პროდუქტებს კოდირებენ. ამის მაგალითია სამი უდიდესი რიბოსომული რნმ-ის (რრნმ-ის) მოლეკულების მაკოდირებელი იდენტური თანამიმდევრობების ოჯახი (სურათი 19.17ა).

ეს რრნმ-ის მოლეკულები კოდირებული არიან ერთ ტრანსკრიპციულ ერთეულში, რომელიც ერთად მეორდება ასიდან ათასამდე ჯერად ერთ ან რამოდენიმე კლასტერში მრავალუჯრედიანი ეუკარიოტების გენომში. რრნმ-ის ტრანსკრიპციული ერთეულის მრავალი ასლი უჯრედებს აქტიური ცილის სინთეზისათვის საჭირო მილიონობით რიბოსომების სწრაფად წარმოქმნაში ეხმარება. პირველადი ტრანსკრიპტი შემდეგ იხლიჩება, რათა სამი რრნმ-ის მოლეკულა მივიღოთ. ისინი შემდგომ ცილებთან და ერთი სხვა ტიპის რრნმ-თან (5S რრნმ) კომბინაციაში რიბოსომულ სუბერთეულებს წარმოქმნიან.

არაიდენტური გენების მულტიგენური ოჯახების კლასიკური მაგალითებია გლობინების მაკოდირებელი გენების ორი მონათესავე ოჯახი. გლობინები ცილების ჯგუფს წარმოადგენენ, რომლებშიც ჰემოგლობინის α და β პოლიპეპტიდური სუბერთეულები შედიან. ერთი ოჯახი, განლაგებული ადამიანის მე-16 ქრომოსომაზე, α-გლობინის სხვადასხვა ფორმებს კოდირებს; მეორე კი, მე-11 ქრომოსომაზე, β-გლობინის ფორმებს კოდირებს (სურათი 19.17 ბ).

თითოეული გლობინის სუბერთეულის განსხვავებული ფორმები განვითარების სხვადასხვა დროს ექსპრესირდებიან, რაც საშუალებას აძლევს ჰემოგლობინს, ეფექტურად იფუნქციონიროს განვითარებადი ცხოველის ცვლად გარემოში. ადამიანებში, მაგალითად, ჰემოგლობინის ემბრიონულ ფორმებს უფრო მეტი თვისობა აქვთ ჟანგბადისადმი, ვიდრე ზრდასრულ ფორმებს, რაც დედიდან განვითარებად ნაყოფზე ჟანგბადის ეფექტური გადაცემისთვისაა საჭირო. გლობინის გენთა ოჯახურ კლასტერებში ასევე ნანახია რამოდენიმე **ფსევდოგენი**, ფუნქციონალური გენების მსგავსი არა-ფუნქციონალური ნუკლეოტიდური თანამიმდევრობანი.

გენთა ოჯახებში გენების განთავსება გარკვეულ შუქს ფენს გენომების ევოლუციის საკითხებს. ჩვენ შემდეგ სექციაში განვიხილავთ ზოგიერთ იმ პროცესებს, რომელთაც სხ-

ვადასხვა სახეობების გენომების ფორმები განაპირობეს ევოლუციის დროს.

კონცეფცია შემოწმება 19.4

1. იმსჯელეთ იმ მახასიათებლებზე, რომლებიც ძუძუმწოვართა გენომებს პროკარიოტულზე გაცილებით დიდს აქცევს.
2. როგორ განსხვადებიან ინტრონები, ტრანსპოზირებადი ელემენტები და მარტივი თანამიმდევრობების DNA გენომში თავისი განაწილების მიხედვით?
3. იმსჯელეთ რრნმ-ის გენთა ოჯახსა და გლობინების გენთა ოჯახებს შორის არსებულ სხვაობებზე. რა სარგებლობა მოაქვთ გენთა ოჯახებს ორგანიზმისათვის?

კონცეფცია 19.5

დნმ-ის დუპლიკაციები, რეარანჟირება (გადაწყობები) და მუტაციები გენომის ევოლუციას უწყობენ ხელს

გენომის დონეზე ცვლილებების საწყისს მუტაცია წარმოადგენს, რომელიც საფუძვლად უდევს გენომის ევოლუციის უდიდეს ნაწილს. როგორც ჩანს, სიცოცხლის ადრეულ ფორმებს გენების მინიმალური რაოდენობა უნდა ჰქონოდათ — მხოლოდ ისინი, რაც აუცილებელი იყო გადარჩენისა და გამრავლებისათვის. თუ მართლაც ასე იყო, ევოლუციის ერთი ასპექტი უნდა ყოფილიყო გენომის ზომის გადიდება, გენთა დივერსიფიკაციისათვის საჭირო დამატებითი გენეტიკური მასალის არსებობის უზრუნველსაყოფად.

ამ სექციაში, ჩვენ პირველად აღვწერთ, როგორ შეიძლება გენომის ნაწილის ან მთელი გენომის დამატებითი ასლების წარმოქმნა. შემდეგ განვიხილავთ თანამიმდევარ პროცესებს, რომლებმაც შეიძლება მსგავსი ან სრულიად ახალი ფუნქციების მქონე ცილების (ან რნმ პროდუქტების) ევოლუციისაკენ მიგვიყვანონ.

ქრომოსომული ნაკრების დუპლიკაცია

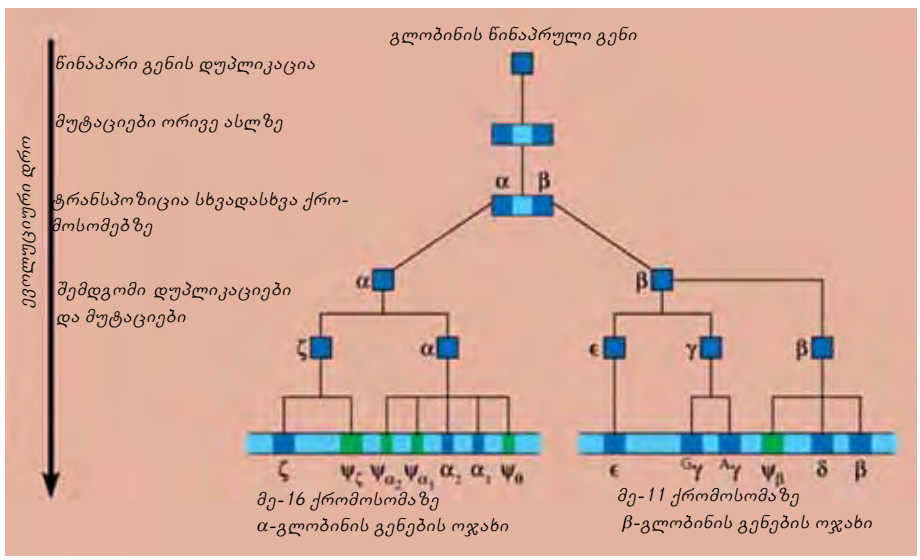
მეიოზის დროს რაიმე შემთხვევამ შესაძლოა, ქრომოსომების ერთი ან მეტი დამატებითი ნაკრების წარმოქმნა გამოიწვიოს. ეს მდგომარეობა პოლიპლოიდიის სახელითაა ცნობილი. პოლიპლოიდურ ორგანიზმში, გენების ერთ სრულ ნაკრებს შეუძლია ორგანიზმისათვის აუცილებელი ფუნქციების უზრუნველყოფა. ერთი ან მეტი დამატებითი ნაკრების გენები დაგროვებული მუტაციების შედეგად შეიძლება დაშორდნენ ერთმანეთს, განსხვავებულნი გახდნენ; ეს ვარიაციები შენარჩუნდება, თუკი მათი მატარებელი ორგანიზმი არსებობს და რეპროდუცირდება.

ამგვარად, შესაძლოა, წარმოიქმნას ახალი ფუნქციების მქონე გენები. როდესაც მნიშვნელოვანი გენის ერთი ასლი ექსპრესირდება, მეორე ასლის განსხვავებულობამ შეიძლება მის მიერ კოდირებულ ცილის ახლებურ მოქმედებამდე მიგვიყვანოს, რის შედეგადაც ორგანიზმის ფენოტიპი შეიცვლება. ბევრ (ან თუნდაც ცოტა) გენებში მუტაციების დაგროვებამ შეიძლება გამოიწვიოს ახალი სახეობების გამოცალკევება, რაც ხშირად ხდება მცენარეებში (იხ. თავი 24). მიუხედავად იმისა, რომ პოლიპლოიდური ცხოველები გვხდება, ისინი იშვიათობას წარმოადგენენ.

დნმ-ის სეგმენტების დუპლიკაცია და დივერგენცია

მეიოზის დროს მომხდარმა შეცდომებმა ასევე შეიძლება ცალკეული გენების დუპლიკაცია გამოიწვიოს. მაგალითად, მეიოზის პროფაზა I-ის განმავლობაში არათანაბარი კროსინგოვერის შედეგად, შესაძლოა, ერთი ქრომოსომა დელეციით მივიღოთ და მეორე კი – განსაზღვრული უბნის დუპლიკაციით. როგორც მოცემულია სურათზე 19.18, ტრანსპოზირებად ელემენტებს შეუძლიათ გენომში იმ საიტების წარმოქმნა, სადაც არამეწყვილე ქრომატიდების კროსინგოვერი მოხდება, მაშინაც კი, თუ მათი ჰომოლოგიური გენების თანამიმდევრობები სწორად არ არიან განლაგებული.

ასევე, აცდენითი შეცდომები შეიძლება მოხდეს DNA-ის რეპლიკაციის დროს, როდესაც ვთქვათ, ყალიბი გადაადგილდ-



▲ *სურათი 19.19* **ადამიანის α-გლობინისა და β-გლობინის გენების ოჯახთა ევოლუცია.** *აქ ნაჩვენებია გლობინის ერთი წინაპარი გენისაგან თანამედროვე α-გლობინისა და β-გლობინის გენების ოჯახთა ევოლუციის მოდელი.*

ება ახალი კომპლემენტარული ჯაჭვის გათვალისწინებით და ამ დროს, ყალიბის ერთი უბანი ან არ კოპირდება, ან პირიქით, კოპირდება ორჯერ. შედეგად, ᲓᲜᲛ-ის ეს უბანი ან დელეცირდება (ამოვარდება), ან დუპლიცირდება. ადვილი წარმოსადგენია, როგორ შეიძლება მოხდეს ასეთი შეცდომები განმეორებად უბნებში, მაგალითად ზემოთ აღწერილ მარტივი თანამიმდევრობების ᲓᲜᲛ-ში. ერთ საიტზე მარტივი თანამიმდევრობების ᲓᲜᲛ-ის განმეორებადი ერთეულების რაოდენობაში არსებული ვარიაციები სწორედ ასეთი შეცდომების შედეგი უნდა იყოს. იმის მონაცემები, რომ არათანაბარი კროსინგოვერისა და აცდენითი შეცდომების მსგავს მოლეკულურ მოვლენებს მივყავართ გენების დუპლიკაციამდე, მულტიგენური ოჯახების არსებობაშია ნანახი.

მონათესავე ფუნქციების მქონე გენების ევოლუცია: ადამიანის გლობინის გენები

დუპლიკაციურმა მოვლენებმა შეიძლება მონათესავე ფუნქციების მქონე გენების ევოლუცია გამოიწვიოს, როგორებიც არიან α–გლობინისა და β–გლობინის გენთა ოჯახების წევრები (იხ. სურათი 19.17 ბ). მულტიგენური ოჯახის გენების თანამიმდევრობების შედარებამ, შესაძლოა, გვავარაუდებინოს ის რიგი, რომლის მიხედვითაც მოხდა გენების წარმოქმნა. სხვადასხვა გლობინების გენების ევოლუციური ისტორიის თავიდან გავლის მიდგომა გვაჩვენებს, რომ ყველანი ისინი გლობინის ერთი საერთო წინაპარი გენიდან წარმოიქმნენ, რომელიც დუპლიცირდა და α-გლობინისა და β-გლობინის წინაპარ გენებად დაიყო დაახლოებით 450-500 მილიონი წლის წინ (სურათი 19.19).

თითოეული ამ გენთაგანი შემდგომში რამოდენიმეჯერ დუპლიცირდა და ასლები დაშორდნენ ერთმანეთს თანამიმდევრობების მიხედვით, რის შედეგადაც ოჯახის ახლანდელი წევრები მივიღეთ. ფაქტიურად, გლობინის გენის საერთო წინაპარისაგან ასევე წარმოიქმნა ჟანგბად-დაკავშირებადი კუნთის ცილა მიოგლობინი და მცენარეული ცილა ლეგჰემოგლობინი. უკანასკნელი ორი ცილა მოქმედებენ, როგორც მონომერები და მათი გენები „გლობინის სუპეროჯახს“ მიეკუთვნება.

დუპლიკაციური მოვლენების შემდეგ, გლობინების ოჯახებში შემავალ გენებს შორის არსებული სხვაობების წარმოქმნის მიზეზს უეჭველად წარმოადგენენ მუტაციები, რომელთა დაგროვება გენთა ასლებში მრავალი თაობის მანძილზე ხდებოდა. თანამედროვე მოდელის მიხედვით, მაგალითად, α-გლობინის ცილის მიერ შესასრულებელი აუცილებელი ფუნქცია ერთი გენის მიერ სრულდებოდა, ხოლო α-გლობინის გენის სხვა ასლებში ხდებოდა შემთხვევითი მუტაციების დაგროვება. ზოგიერთ მუტაციას უარყოფითი ეფექტი შეიძლება ჰქონოდა ორგანიზმზე, ზოგს საერთოდ არ ჰქონდა ეფექტი, მაგრამ ზოგიერთმა მუტაციამ შესაძლოა ცილოვანი პროდუქტის ფუნქცია იმგვარად შეცვალოს, რომ ის ორგანიზმისათვის ხელსაყრელი გახადოს სიცოცხლის გარკვეულ სტადიაზე და ამავე დროს მნიშვნელოვნად არ შეცვალოს მისი ჟანგბადის-მატარებელის ფუნქცია. სავარაუდოდ, ბუნებრივი გადარჩევის საშუალებით მოხდა ასეთი შეცვლილი გენების შენარჩუნება პოპულაციაში და შედეგად α-გლობინის ცილის ალტერნატიული ფორმების წარმოქმნა მივიღეთ.

სხვადასხვა α-გლობინისა და β-გლობინის ცილების ამინომჟავური თანამიმდევრობების მსგავსება გენის დუპლიკაციისა და მუტაციების ამ მოდელს ამყარებს (ცხრილი 19.1).

მაგალითად, β–გლობინების ამინომჟავური თანამიმდევრობები ერთმანეთს ბევრად უფრო ემსგავსება, ვიდრე α-გლობინის თანამიმდევრობებს. ფუნქციონალურ გლობინურ გენებს შორის რამოდენიმე ფსევდოგენის არსებობა ამ მოდელს დამატებით მტკიცებულებას სძენს (იხ. სურათი 19.17ბ). ევოლუციური დროის განმავლობაში, შემთხვევითმა მუტაციებმა, ალბათ, ამ „გენების“ ფუნქციების გაუქმება გამოიწვიეს.

ახალი ფუნქციების მქონე გენების ევოლუცია

გლობინების გენთა ოჯახების ევოლუციაში, გენების დუპლიკაციისა და შემდგომი დივერგენციის შედეგად წარმოიქმნა ოჯახის წევრები, რომელთა ცილოვანი პროდუქტები მსგავს, მონათესავე ფუნქციებს ასრულებდნენ. ამის საპირისპიროდ, დუპლიცირებული გენის ერთმა ასლმა შეიძლება განიცადოს ცვლილებები, რომლებიც მისი ცილოვანი პროდუქტის სრულიად ახალ ფუნქციამდე მიგვიყვანს. ამის კარგ მაგალითებს წარმოადგენენ ლიზოციმისა და α–ლაქტალბუმინის გენები.

ლიზოციმი არის ფერმენტი, რომელიც ბაქტერიების უჯრედის კედლის ჰიდროლიზირების მეშვეობით ინფექციისაგან გვიცავს. α–ლაქტალბუმინი არაფერმენტული ცილაა, რომელიც ძუძუმწოვრებში რძის წარმოქმნაში ასრულებს გარკვეულ როლს. ეს ორი ცილა საკმაოდ მსგავსია ამინომჟავური თანამიმდევრობისა და სამგანზომილებიანი სტრუქტურების მიხედვით. ძუძუმ-

ცხრილი 19.1 ადამიანის გლობინის ცილებს შორის ამინომჟავების თანმიმდევრობების მსგავსების პროცენტი

		α-გლობინი		β-გლობინი		
		α	ζ	β	γ	e
α-გლობინი	α	100	58	42	39	37
	ζ	58	100	34	38	37
β-გლობინი	β	42	34	100	73	75
	γ	39	38	73	100	80
	e	37	37	75	80	100

წოვრებში ნანახია ორივე მათგანის გენი, მაგრამ ფრინველებში მხოლოდ ლიზოციმის გენია წარმოდგენილი. ეს აღმოჩენები გვავარაუდებინებს, რომ ფრინველებისა და ძუძუმწოვრების ხაზების გამოცალკევების შემდეგ, ლიზოციმის გენმა დუპლიკაციის მოვლენა განიცადა ძუძუმწოვართა ხაზში, მაგრამ არა ფრინველთა ხაზში. შედეგად, დუპლიცირებული ლიზოციმის გენის ერთი ასლი ევოლუცირდა α-ლაქტალბუმინის, ანუ სრულიად განსხვავებული ფუნქციის მატარებელი ცილის, მაკოდირებელ გენში.

გენების შენების რეარანჟირება: ეგზონების დუპლიკაცია და ეგზონების ურთიერთშერევა

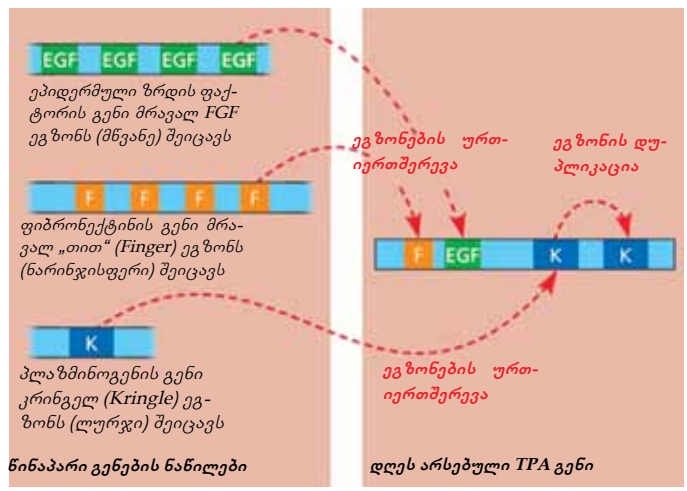
Dნმ-ის არსებული თანამიმდევრობების რეარანჟირებამ ასევე შეიტანა წვლილი გენომის ევოლუციაში. ეუკარიოტული გენების უმრავლესობაში ინტრონების არსებობამ, გენომში ეგზონების დუპლიკაციის ან მათი მდებარეობის შეცვლის გაადვილების საშუალებით, ახალი და პოტენციურად სასარგებლო ცილების ევოლუციას შეუწყო ხელი. გავიხსენოთ, მე-17 თავიდან რომ ეგზონი ხშირად აკოდირებს დომენს – ცილის სტრუქტურულად ან ფუნქციურად განსხვავებულ რეგიონს.

ჩვენ უკვე ვნახეთ, რომ მეიოზის პროცესში არათანაბარმა კროსინგოვერმა შეიძლება განაპირობოს გენის დუპლიკაცია ერთ ქრომოსომაზე და მისი დაკარგვა ჰომოლოგიურ ქრომოსომაზე **(იხ. სურათი 19.18)**.

მსგავსი პროცესით, გენში განსაზღვრულმა ეგზონმა შეიძლება განიცადოს დუპლიცირება ერთ ქრომოსომაზე და დელეცია ჰომოლოგიურ ქრომოსომაზე. გენი გაორმაგებული ეგზონით განახორციელებს ცილის კოდირებას, რომელიც კოდირებული დომენის მეორე ასლს შეიცავს. ცილის სტრუქტურაში მომხდარმა ამ ცვლილებამ შეიძლება, გააძლიეროს მისი ფუნქცია სტაბილურობის გაზრდით, გააძლიეროს მისი განსაზღვრულ ლიგანდთან დაკავშირების უნარი, ან შეცვალოს მისი კიდევ სხვა თვისება.

საკმაოდ მცირე რაოდენობის ცილების მაკოდირებელ გენებს გააჩნიათ მსგავსი ეგზონების მრავალი ასლი, რომლებიც სავარაუდოდ დუპლიკაციით წარმოიქმნა და შემდეგ დივერგენცია განიცადა. უჯრედგარე მატრიქსის ცილა კოლაგენის მაკოდირებელი გენი კარგ მაგალითს წარმოადგენს. კოლაგენი სტრუქტურული ცილაა მაღალი სიხშირით განმეორებადი ამინომჟავური თანამიმდევრობით, რომელიც აისახება ეგზონების განმეორებად ქარგაში კოლაგენის გენში.

ალტერნატიულად, ჩვენ შეგვიძლია წარმოვიდგინოთ სხვადასხვა ეგზონების შემთხვევითი არევა და შემდგომი დაჯგუფება ან თავად გენის შიგნით ან ორ არაალელურ გენს შორის, რაც მეიოზური რეკომბინაციის დროს დაშვებული შეცდომების გამო შეიძლება მოხდეს. ამ პროცესს, რომელსაც ***ეგზონების ურთიერთშერევა*** (exon shuffling) ეწოდება, შეუძლია ახალ ცილამდე მიგვიყვანოს, ფუნქციების ახალი კომბინაციით. მაგალითისათვის განვიხილოთ ქსოვილის პლაზმინოგენის აქტივატორის (ქპა) გენი. ქპა ცილა უჯრედაგარე ცილაა, რომელიც სისხლის შედედების შეზღუდვაში მონაწილეობს. მას გააჩნია 3 ტიპის 4 დომენი, თითოეული კოდირდება ცალკე ეგზონით; თითოეული ეგზონი ორი ასლითაა წარმოდგენილი. რადგანაც თითოეული ტიპის ეგზონი სხვა ცილებშიც გვხვდება, სავარაუდოდ, ქპა-ს გენი ეგზონების მრვალჯერადი ურთიერთშერევისა და დუპლიკაციის შედეგად უნდა წარმოქმნილიყო. ქპა ცილა ანელებს შედედების რეაქციას და ამის გამო ამცირებს იმ დაზიანებას, რომელიც გულის შეტევებისა და დამბლის ზოგიერთი ტიპის დროს წარმოიქმნება, თუ მისი შეყვანა ავდამყოფებში იმავდროულად ხდება.



▲ *სურათი 19.20* ***ეგზონების ურთიერთშერევით ახალი გენების ევოლუცია.*** *ეგზონების ურთიერთშერევით ადგილი ჰქონდა ეპიდერმული ზრდის ფაქტორის, ფიბრონექტინისა და პლაზმინოგენის გენების წინაპარი ფორმებიდან (მარცხნივ) ეგზონების გადატანას, ქსოვილების პლაზმინოგენის აქტივატორის, ქპა-ს, წარმოქმნად გენში (მარჯვნივ). არ არის ცნობილი, თუ რა თანამიმდევრობით მოხდა ეს. პლაზმინოგენიდან „კრინგელ’ ეგზონის დუპლიკაცია მისი გადატანის შემდეგ პასუხისმგებელია ამ ეგზონის 2 ასლზე ქპა გენში. თითოეული ტიპის ეგზონი განსაზღვრულ დომენს კოდირებს ქპა ცილაში.*

რა წვლილი შეაქვთ ტრანსპოზირებად ელემენტებს გენომის ევოლუციაში

ზოგიერთ ეუკარიოტულ გენომში ტრანსპოზირებადი ელემენტების დიდ ფრაქციად მუდმივად არსებობა ეთანხმება იმ იდეას, რომ მათ მნიშვნელოვანი როლის შესრულება შეუძლიათ გენომის ფორმის ჩამოყალიბებაში (shaping) ევოლუციური დროის განმავლობაში. ამ ელემენტებს სხვადასხვა გზით შეუძლიათ გენომის ევოლუციაში წვლილის შეტანა. მათ შეუძლიათ, ხელი შეუწყონ რეკომბინაციას, დაშალონ უჯრედული გენები ან მაკონტროლებელი ელემენტები, ან გადაადგილონ მთლიანი გენები თუ ინდივიდუალური ეგზონები ახალ ადგილებში.

ჰომოლოგიური ტრანსპოზირებადი ელემენტების თანამიმდევრობების მიმობნევა მთელს გენომში, სხვადასხვა ქრომოსომებს შორის რეკომბინაციის მოხდენის საშუალებას იძლევა. ამ ცვლილებების უმთავრესობა სავარაუდოდ საზიანოა, იწვევენ რა ქრომოსომულ ტრანსლოკაციებს და სხვა ცვლილებებს გენომში, რომლებიც შეიძლება ლეტალური იყოს

ორგანიზმისათვის. თუმცა ევოლუციის პროცესის განმავლობაში, ამის მსგავსი შემთხვევითი რეკომბინაცია შეიძლება სასარგებლოც იყოს ორგანიზმისათვის.

გენომის გასწვრივ ტრანსპოზირებადი ელემენტების მოძრაობას შეიძლება სხვადასხვა პირდაპირი შედეგები ჰქონდეს. მაგალითად, თუ ტრანსპოზირებადი ელემენტი „ჩახტება“ ცილის მაკოდირებელი გენის მაკოდირებელი თანამიმდევრობის შუაგულში, ის აბრკოლებს ამ გენის ნორმულ ფუნქციონირებას. თუ ტრანსპოზირებადი ელემენტი რეგულატორულ თანამიდევრობაში ჩაერთვება, ამ ტრანსპოზიციამ ერთი ან მეტი ცილის გაზრდილი ან შემცირებული წარმოქმნა შეიძლება გამოიწვიოს.

ტრანსპოზიცია იწვევდა ორივე ტიპის ეფექტებს იმ გენებზე, რომლებიც აკოდირებენ პიგმენტის-მასინთეზირებელ ფერმენტებს მაკკლინტოკის სიმინდის მარცვლებში. ისევ, როდესაც ასეთი ცვლილებები ჩვეულებრივ საზიანო შეიძლება იყოს, დიდი პერიოდის განმავლობაში ზოგიერთი მათგანი შეიძლება სასარგებლო გახდეს.

ტრანსპოზიციის დროს, ტრანსპოზირებადმა ელემენტმა გენი ან გენთა ჯგუფი გენომში ახალ პოზიციაზე შეიძლება გადაიტანონ. სავარუდოდ ეს მექანიზმია პასუხისმგებელი α–გლობინისა და β-გლობინის გენთა ოჯახების ლოკალიზაციაზე ადამიანის სხვადასხვა ქრომოსომებში, ასევე სხვა განსაზღვრულ გენთა ოჯახების გენების დისპერსიაზე. მსგავსი „გადაკერების’ (tag-along) პროცესით, ეგზონი ერთი გენიდან შეიძლება მეორე გენში ჩაერთოს მექანიზმით, რომელიც რეკომბინაციის პროცესის დროს ეგზონების ურთიერთშერევის მსგავსია. მაგალითად, ტრანსპოზიციით ეგზონი შეიძლება ჩაერთოს ცილის მაკოდირებელი გენის ინტრონში. თუ ჩართული ეგზონი შენარჩუნდება რნმ-ის ტრანსკრიპში რნმ-ის სპლაისინგის დროს, დასინთეზირებულ ცილას ექნება დამატებითი დომენი, რომელმაც ცილოვან მოლეკულას ახალი ფუნქცია შეიძლება შესძინოს.

თანამედროვე კვლევა კიდევ ერთ სხვა გზაზე მიუთითებს, რომლითაც ტრანსპოზირებადმა ელემენტებმა ახალი მაკოდირებელი თანამიმდევრობები შეიძლება ჩამოაყალიბონ. ეს სამუშაო აჩვენებს, რომ *Alu* ელემენტი შეიძლება მოხვდეს ინტრონში, იმგვარად, რომ შექმნას სუსტი ალტერნატიული სპლაისინგის საიტი რნმ-ის ტრანსკრიპტში. ტრანსკრიპტის პროცესინგის დროს, რეგულარული სპლაისინგის საიტები უფრო ხშირად გამოიყენება, ასე რომ ხდება საწყისი ცილის წარმოქმნა. თუმცა, შემთხვევით, სპლაისინგს შეიძლება ადგილი ჰქონდეს ახალ, სუსტ საიტზეც, რასაც მოყვება იმ ზოგიერთი *Alu* ელემენტის მოხვედრა მრნმ-ში, რომლებიც ცილის ახალ მონაკვეთს აკოდირებენ. ამ გზით შეიძლება ადგილი ჰქონდეს ალტერნატიული გენეტიკური კომბინაციის „გამოცდას“ ისე, რომ საწყისი გენის პროდუქტის ფუნქცია შენარჩუნებული რჩება.

თვალნათელია, რომ ამ პროცესებს ან საერთოდ არა აქვთ ეფექტი, ან საზიანო ეფექტი გააჩნიათ ინდივიდუალური შემთხვევების უმრავლესობაში. თუმცა, ხანგრძლივი პერიოდის განმავლობაში გენეტიკური მრავალფეროვნების გენერაცია მეტ ნედლ მასალას წარმოქმნის ევოლუციის პროცესში ბუნებრივი გადარჩევის მუშაობისათვის. Დნმ-ის ტექნოლოგიებში თანამედროვე მიღწევებმა საშუალება მისცა მკვლევარებს, დაედგინათ ბევრი სხვადასხვა სახეობის Დნმ-ის თანამიმდევრობები, შეედარებინათ ისინი და ამით გაეფართოებინათ ჩვენი ცოდნა გენომების წარმოქმნის შესახებ. თქვენ ამ საკითხებზე ბევრად უფრო მეტს შემდეგ თავებში შეისწავლით.

კონცეფცია შემოწმება 19.5

1. აღწერეთ უჯრედულ პროცესებში შეცდომების სამი მაგალითი, რომლებიც დნმ-ის დუპლიკაციებს იწვევენ.
2. რომელმა პროცესებმა გამოიწვიეს სავარაუდოდ გლობინის გენების ოჯახთა ევოლუცია?
3. შეხედეთ ფიბრონექტინისა და ეპიდერმული ზრდის ფაქტორის ნაწილებს სურათზე 19.20 (მარცხნივ). როგორ შეიძლება ისინი წარმოქმნილიყვნენ?
4. რა არის ის სამი გზა, რომლითაც სავარაუდოდ ტრანსპოზირებადმა ელემენტებმა ხელი შეუწყვეს გენომის ევოლუციას?

მე-19 თავის შემოწმება

ძირითადი კონცეფციების შემოწმებაა:

კონცეფცია 19.1

ქრომატინის სტრუქტურა დამყარებულია დნმ-ის შეფუთვის (ჩაწყობის) თანმიმდევრულ დონეებზე

- **ნუკლეოსომები, ანუ „ძაფზე ასხმული მძივები.** „ეუკარიოტული დნმ უმთავრესად დნმ-ისა და ჰისტონური ცილებისაგან არის შედგენილი, რომლებიც ერთმანეთსა და დნმ-ს უკავშირდებიან ნუკლეოსომების წარმოსაქმნელად. ნუკლეოსომები დნმ-ის შეფუთვის ბაზისურ ერთეულებს წარმოადგენენ. ჰისტონების კუდები გარეთ არიან გაგრძელებული ნუკლეოსომების მძივისებური გულიდან.
- **დნმ-ის შეფუთვის (ჩაწყობის) უფრო მაღალი დონეები.** დამატებით ჩაწყობას, ჩაკეცვას ეტაპობრივად მაღალი დონის კომპაქტურ ჰეტეროქრომატინამდე მივყავართ, რომელიც ქრომატინის ფორმას წარმოადგენს მეტაფაზურ ქრომოსომაში. ინტერფაზურ უჯრედებში, ქრომატინის უმეტესობა ძლიერ დაგრძელებულ ფორმაშია, რომელსაც ეუქრომატინი ეწოდება.

  აქტივობა *დნმ-ის შეფუთვა*

კონცეფცია 19.2

გენის იქსპრესიის რეგულაცია ნებისმიერ სტადიაზე შესაძლებელი, მაგრამ გადამწყვეტ საფეხურს ტრანსკრიპცია წარმოადგენს.

- **გენის დიფერენციალური ექსპრესია.** მრავალუჯრედიანი ეუკარიოტის ყოველი უჯრედი ექსპრესირებს თავის გენთა მხოლოდ ნაწილს. დიფერენცირებული უჯრედების ყველა ტიპში, გენთა უნიკალური ნაკრები ექსპრესირდება. ძირითადი საფეხურები, რომლებზედაც გენთა ექსპრესიის რეგულაცია შეიძლება, მოიცავს ცვლილებებს ქრომატინის სტრუქტურაში, ტრანსკრიპციის ინიციაციას, რნმ-ის პროცესინგს, მრნმ-ის დეგრადაციას, ტრანსლაციასა და ცილების პროცესინგსა და დეგრადაციას.

  აქტივობა *მიმოხილვა: გენთა ექსპრესიის კონტროლი*
- **ქრომატინის სტრუქტურის რეგულაცია.** მაღალი კომპაქტიზაციის ქრომატინში გენები, ძირითადად, არ ტრანსკრიბირდებიან. ჰისტონური კუდების ქიმიურმა მოდიფიკაციებმა შეიძლება იმოქმედონ ქრომატინის კონფიგურაციაზე და, ამდენად, გენთა ექსპრესიაზე. ჰისტონის აცეტილირება უნდა იწვევდეს ქრომატინის სტრუქტურის გაფაშარებას და შედეგად, აძლიერებდეს ტრანსკრიპციას. დნმ-ის მეთილირება შემცირებულ ტრანსკრიპციასთანაა ასოცირებული.
- **ტრანსკრიპციის ინიციაციის რეგულაცია.** პრომოტორისაგან დაშორებული მრავალი დნმ-ის მაკონტროლებელი ელემენტი (ერთ ან მეტ ენჰანსერში) უკავშირდებიან სპეციფიკურ ტრანსკრიპციულ ფაქტორებს (აქტივატორებს ან რეპრესორებს), რომლებიც გენომის შიგნით სპეციფიკური გენების ტრანსკრიპციის ინიციაციას არეგულირებენ. დნმ-ის მოხრა ენჰანსერებთან დაკავშირებულ აქტივატორებს საშუალებას აძლევს, პრომოტორზე განლაგებულ ცილებთან დაამყარონ კონტაქტი. პროკარიოტული ოპერონის გენებისაგან განსხვავებით, კოორდინირებულად კონტროლირებადი ეუკარიოტული გენებისაგან თითოეულს საკუთარი პრომოტორი და მაკონტროლებელი ელემენტები აქვთ. ერთი ჯგუფის გენებისათვის საერთოა ერთნაირი რეგულატორული თანამიმდევრობები, რის შედეგადაც ერთიდაიგივე სპეციფიკურ ტრანსკრიპციულ ფაქტორებს შეუძლიათ მათი ამოცნობა.

  აქტივობა *ტრანსკრიპციის კონტროლი*

  გამოკვლევა *როგორ შექმნი გენთა ექსპრესიის სისტემას?*
- **პოსტ-ტრანსკრიპციული რეგულაციის მექანიზმები.** რნმ-ის პროცესინგის დონეზე არსებული რეგულაციის პროცესი კარგად ილუსტრირდება რნმ-ის ალტერნატიული სპლაისინგით. ამასთან ერთად, თითოეულ მრნმ-ს აქვს სიცოცხლის მისთვის დამახასიათებელი ხანგრძლივობა, რაც ნაწილობრივ მის წამყვან და ბოლო უბნებში განლაგებული თანამიმდევრობების მიერაა განსაზღვრული. რნმ-ის ურთიერთქმედებას ერთჯაჭვიან მიკრო-რნმ-ებთან მრნმ-ის დეგრადაციისაკენ ან მისი ტრანსლირების ბლოკირებისაკენ მივყავართ. ტრანსლაციის ინიციაციის კონტროლირება შესაძლებელია ინიციაციის ფაქტორების რეგულაციის გზით. ტრანსლაციის შემდეგ, კონტროლის სუბიექტებს წარმოადგენენ ცილის პროცესინგის სხვადასხვა მექანიზმები (როგორებიცაა ცილის გახლეჩვა ან ქიმიური ჯგუფების დამატება) და ასევე პროტეასომების მიერ ცილების დეგრადაცია.

  აქტივობა *პოსტ-ტრანსკრიპციული კონტროლის მექანიზმები*

  აქტივობა *მიმოხილვა: გენთა ექსპრესიის კონტროლი*

კონცეფცია 19.3

კიმოს იწვევს გენეტიკური ცვლილებები, რომლებიც უჯრედის ციკლის კონტროლზე ასდენენ ზეგავლენას

- **კიბოსთან ასოცირებული გენთა ტიპები.** პროტო-ონკოგენებისა და სიმსივნის დამთრგუნველი გენების პროდუქტები აკონტროლებენ უჯრედების დაყოფას. Დნმ-ის ცვლილება, რომელიც პროტო-ონკოგენს მეტისმეტად აქტიურს ხდის, გარდაქმნის მას ონკოგენად. ონკოგენს კი უჯრედის გაძლიერებული დაყოფისა და კიბოს გამოწვევა შეუძლია. სიმსივნის დამთრგუნველი (სუპრესორული) გენი კოდირებს ცილას, რომელიც უჯრედის არანორმალურ დაყოფას აინჰიბირებს. ასეთ გენში მომხდარ მუტაციას, რომელიც მისი ცილოვანი პროდუქტის აქტივობას ამცირებს, ასევე შეუძლია უჯრედის ჭარბად დაყოფა გამოიწვიოს და სავარაუდოდ კიბომდე მიგვიყვანოს.

- **უჯრედის ნორმალურ სასიგნალო გზებთან ურთიერთქმედება.** რავალი პროტო-ონკოგენი და სიმსივნის დამთრგუნველი გენი ზრდის მასტიმულირებელი და ზრდის მაინჰიბირებელი სასიგნალო გზების კომპონენტებს კოდირებს, შესაბამისად. მასტიმულირებელი გზის ცილის, როგორიცაა Ras (G ცილა), ჰიპერაქტიური ვერსია მოქმედებს, როგორც ონკოგენური ცილა. ინჰიბიტორული გზის ცილის, როგორიცაა p53 (ტრანსკრიპციის აქტივატორი), დეფექტური ვერსია ვეღარ მოქმედებს, როგორც სიმსივნის დამთრგუნველი.

- **კიბოს განვითარების მრავალსაფეხურიანი მოდელი.** ნორმალური უჯრედების გარდაქმნა კიბოვან უჯრედებად პროტო-ონკოგენებსა და სიმსივნის დამთრგუნველ გენებზე მოქმედი მრავალჯერადი მუტაციების აკუმულაციის შედეგად ხდება. გარკვეული ვირუსები ხელს უწყობენ კიბოს განვითარებას ვირუსული Დნმ-ის უჯრედის გენომში ინტეგრაციის გზით.

- **გენეტიკური მიდრეკილება კიბოსადმი.** ინდივიდებს, რომელთაც მემკვიდრეობითაა აქვთ მიღებული მუტანტური ონკოგენისა თუ სიმსივნის დამთრგუნველი ალელი, გარკვეული ტიპის კიბოების განვითარების მომატებული რისკი გააჩნიათ.

აქტივობა *კიბოს განვითარების მიზეზები*

კონცეფცია 19.4

უჯარიოტული გენომები გენების გარდა, შესაბლოა, Დნმ-ის მრავალ არამაკოდირებელ

თანამიმდევრობებს შეიცავდნენ

- **ურთიერთკავშირი გენომის შემადგენლობასა და ორგანიზმის კომპლექსურობას შორის.** პროკარიოტულ გენომებთან შედარებით, ეუკარიოტების გენომები ბევრად უფრო დიდია, უფრო გრძელი გენები აქვთ და ბევრად უფრო მეტი რაოდენობით შეიცავენ არამაკოდირებელ Დნმ-ს, როგორც გენებთან ასოცირებულს (ინტრონები, რეგულატორული თანამიმდევრობები), ასევე გენებს შორის მდებარეს (უმეტესობა განმეორებადი თანამიმდევრობებია).

- **ტრანსპოზირებადი ელემენტები და მათი მონათესავე თანამიმდევრობები.** უმაღლეს ეუკარიოტებში განმეორებადი Დნმ-ის ყველაზე ფართოდ გავრცელებული ტიპი ტრანსპოზირებადი ელემენტებისა და მათი მონათესავე თანამიმდევრობებისაგან შედგება. ეუკარიოტებში გვხვდება ტრანსპოზირებადი ელემენტების ორი ტიპი: ტრანსპოზონები, რომლებიც Დნმ შუამავლის საშუალებით გადაადგილდებიან და რეტროტრანსპოზონები, რომლებიც უმეტეს ნაწილს წარმოადგენენ და რნმ შუამავლის მეშვეობით გადაადგილდებიან. თითოეული ელემენტი შეიძლება ასობით ან ათასობით წყვილი ფუძის სიგრძისა იყოს და მსგავსი, მაგრამ ჩვეულებრივ არაიდენტური ასლები მთელ გენომშია გაბნეული.

- **სხვა განმეორებადი Დნმ, მათ შორის მარტივი თანამიმდევრობების Დნმ.** მოკლე არამაკოდირებელი თანამიმდევრობები, რომლებიც ტანდემში მეორდებიან ათასჯერადად (მარტივი თანამიმდევრობების Დნმ), განსაკუთრებით გამოკვეთილი არიან ცენტრომერებსა და ტელომერებში, სადაც ალბათ, სტრუქტურულ როლს ასრულებენ ქრომოსომაში.

- **გენები და მულტიგენური ოჯახები.** ეუკარიოტული გენების უმრავლესობა ერთი ასლითაა წარმოდგენილი ქრომოსომების ჰაპლოიდურ ნაკრებში. მიუხედავად ამისა, ტრანსკრიპციული ერთეული, რომელიც სამ უდიდეს რრნმ-ებს კოდირებს, ერთობლივად მეორდება ასიდანათასჯერადად ერთ ან რამოდენიმე ქრომოსომულ საიტზე. ეს უჯრედს საშუალებას აძლევს, რომ მილიონობით რიბოსომებისათვის რრნმ-ები სწრაფად შექმნას. გლობინების გენთა ორი ოჯახის მრავალი, ერთმანეთისაგან მცირედ განსხვავებული გენები კოდირებენ პოლიპეპტიდებს, რომელთა გამოყენება ცხოველის განვითარების სხვადასხვა სტადიებზე ხდება.

კონცეფცია 19.5

Დნმ-ის დუპლიკაციები, რეარანჟირება (გადაწყობები) და მუტაციები გენომის ევოლუციას უწყობენ ხელს

- **ქრომოსომული ნაკრებების დუპლიკაცია.** უჯრედის

დაყოფისას მომხდარმა შეცდომებმა შეიძლება გამოიწვიოს მთელი გენომის ან მისი ნაწილის დამატებითი ასლების წარმოქმნა, რომლებმაც შესაძლოა, შემდგომ დივერგენცია განიცადონ, თუ ერთ ნაკრებში თანამიმდევრობების ცვლილებები დაგროვდება.

- **ᲓᲜᲛ-ის სეგმენტების დუპლიკაცია და დივერგენცია.** სხვადასხვა გლობინური ცილების მაკოდირებელი გენები ერთი საერთო წინაპარი გლობინური გენიდან წარმოიქმნა, რომელიც დუპლიცირდა და დივერგენცია განიცადა α-გლობინისა და β-გლობინის წინაპარ გენებად. ამ გენების შემდგომმა დუპლიცირებამ და შემთხვევითმა მუტაციებმა მისცეს საწყისი დღევანდელ გლობინის გენებს, რომელთაგან ყველა კოდირებს ჟანგბადის დამაკავშირებელ ცილებს. დუპლიცირებული გენების ზოგიერთი ასლი ევოლუციური დროის განმავლობაში იმდენად დაშორდა საწყისს, რომ მათ მიერ კოდირებული ცილების ფუნქციები დღეს ძირეულად განსხვავებულია.

- **გენთა უბნების რეარანჟირება: ეგზონების დუპლიკაცია და ეგზონების ურთიერთშერევა.** ენების შიგნით ან გენებს შორის ეგზონების რეარანჟირებამ ევოლუციის პროცესში წარმოქმნა გენები, რომლებიც შეიცავენ მსგავსი ეგზონების მრავალ ასლს და/ან სხვა გენებიდან მიღებულ რამოდენიმე სხვადასხვა ეგზონს.

- **რა წვლილი შეაქვთ ტრანსპოზირებად ელემენტებს გენომის ევოლუციაში.** ტრანსპოზირებადი ელემენტების გადაადგილების ან იგივე ელემენტების ასლებს შორის მიმდინარე რეკომბინაციის შედეგად ხანდახან წარმოიქმნება ახალი თანამიმდევრობების კომბინაციები, რომელიც სასარგებლოა ორგანიზმისათვის. ასეთმა მექანიზმებმა შეიძლება შეცვალონ გენთა ფუნქციები ან მათი ექსპრესიისა და რეგულაციის სურათი.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშემოწმება

1. ნუკლეოსომაში ᲓᲜᲛ გარს ეხვევა
   ა. პოლიმერაზას მოლეკულებს.
   ბ. რიბოსომებს.
   გ. ჰისტონებს.
   დ. ბირთვაკს.
   ე. სატელიტურ ᲓᲜᲛ-ს.

2. კუნთოვანი უჯრედები ნერვული უჯრედებისაგან ძირითადად იმიტომ განსხვავდებიან, რომ
   ა. ისინი სხვადასხვა გენებს აექსპრესირებენ.
   ბ. ისინი სხვადასხვა გენებს შეიცავენ.
   გ. ისინი სხვადასხვა გენეტიკურ კოდს იყენებენ.
   დ. მათ უნიკალური რიბოსომები აქვთ.
   ე. მათ სხვადასხვა ქრომოსომები აქვთ.

3. რეტროტრანსპოზონების ერთ-ერთ მახასიათებელს წარმოადგენს ის, რომ
   ა. ისინი კოდირებენ ფერმენტს, რომელიც რნმ ყალიბის გამოყენებით ახდენს ᲓᲜᲛ-ის სინთეზს.
   ბ. ისინი მხოლოდ ცხოველურ უჯრედებშია ნანახი.
   გ. ისინი, ძირითადად, გადაადგილდებიან ამოჭრისა და ჩაწებების მექანიზმით.
   დ. მათ მნიშვნელოვანი წვლილი შეაქვთ გამეტების პოპულაციაში ნანახ გენეტიკურ მრავალგვაროვნებაში.
   ე. მათი ამფლიპიკაცია რეტროვირუსებზეა დამოკიდებული.

4. ენჰანსერების ფუნქციონირება შემდეგის მაგალითს წარმოადგენს
   ა. გენთა ექსპრესიის ტრანსკრიპციული კონტროლის.
   ბ. მრნმ-ის რედაქტირების პოსტ-ტრანსკრიპციული მექანიზმის.
   გ. ინიციაციის ფაქტორების მიერ ტრანსლაციის სტიმულაციის.
   დ. ზოგიერთი ცილების გამააქტივებელი პოსტ-ტრანსლაციური კონტროლის.
   ე. პროკარიოტული პრომოტორის ფუნქციონირების ეუკარიოტული ეკვივალენტის.

5 მულტიგენური ოჯახები არის
   ა. ენჰანსერების ჯგუფები, რომლებიც აკონტროლებენ ტრანსკრიპციას.
   ბ. ჩვეულებრივ, კლასტერიზებული ტელომერებთან.
   გ. პროკარიოტების ოპერონების ეკვივალენტური.
   დ. გენთა ნაკრებები, რომლებიც კოორდინირებულად კონტროლდება.
   ე. იდენტური ან მსგავსი გენები, რომლებიც გენთა დუპლიკაციით წარმოიქმნენ.

6. ერთ-ერთი თქვენი ტვინის უჯრედის ᲓᲜᲛ-ის შესახებ შემდეგი დებულებებიდან რომელია სწორი?
   ა. ᲓᲜᲛ-ის ზოგიერთი თანამიმდევრობა წარმოდგენილია მრავალი ასლის სახით.
   ბ. ᲓᲜᲛ-ის უმეტესობა ცილას კოდირებს.
   გ. გენების უმრავლესობა ალბათ, ტრანსკრიბირდებიან.
   დ. ყოველი გენი განლაგებულია ზუსტად ენჰანსერის მეზობლად.
   ე. ბევრი გენი დაჯგუფებულია ოპერონის ტიპის კლასტერებში.

7. ორ ეუკარიოტულ ცილას ერთი დომენი საერთო აქვთ, მაგრამ სხვა მხრივ ძალიან განსხვავდებიან ერთმანეთისაგან. ქვემოთ მოყვანილი პროცესებიდან, რომლის შედეგი უნდა იყოს ეს ფენომენი?
   ა. გენთა დუპლიკაციის.
   ბ. რნმ-ის სპლაისინგის.
   გ. ეგზონთა ურთიერთშერევის.

დ. ჰისტონთა მოდიფიკაციების.
ე. შემთხვევითი წერტილოვანი მუტაციების.

8. ქვემოთ მოყვანილთაგან რომელი წარმოადგენს გენთა ექსპრესიის პოსტ-ტრანსკრიპციული კონტროლის შესაძლო საფეხურის მაგალითს?
ა. ᲓᲜᲛ-ის ციტოზინის ფუძეებზე მეთილის ჯგუფების დამატება.
ბ. ტრანსკრიპციული ფაქტორების დაკავშირება პრომოტორთან.
გ. ინტრონების მოშორება და ეგზონების ერთმანეთთან მიერთება.
დ. განვითარების სტადიაზე გენთა ამფლიპიკაცია.
ე. ᲓᲜᲛ-ის დაკეცვა ჰეტეროქრომატინის ჩამოსაყალიბებლად.

9. უჯრედის შიგნით, მოცემული მრნმ-ის მოლეკულის გამოყენებით წარმოქმნილი ცილის რაოდენობა ნაწილობრივ დამოკიდებულია
ა. ᲓᲜᲛ-ის მეთილირების დონეზე.
ბ. მრნმ-ის დეგრადირების სიჩქარეზე.
გ. გარკვეული ტრანსკრიპციული ფაქტორების თანაობაზე.
დ. მრნმ-ში არსებული ინტრონების რაოდენობაზე.
ე. ციტოპლაზმაში წარმოდგენილი რიბოსომების ტიპებზე.

10. პროტო-ონკოგენებს შეუძლიათ, გარდაიქმნან ონკოგენებად, რომლებიც კიბოს განვითარებას იწვევენ. შემდეგი დებულებებიდან რომელი ხსნის ყველაზე კარგად ეუკარიოტულ უჯრედებში ამ დროში პოტენციური ბომბების არსებობას?
ა. პროტო-ონკოგენები პირველად ვირუსული ინფექციებიდან წარმოიქმნენ.
ბ. პროტო-ონკოგენები ჩვეულებრივ უჯრედის დაყოფის რეგულაციაში მონაწილეობენ.
გ. პროტო-ონკოგენები გენეტიკურ „ნარჩენებს„ წარმოადგენენ.
დ. პროტო-ონკოგენები ნორმალური გენების მუტანტურ ვერსიებს წარმოადგენენ.
ე. უჯრედები ასაკის მატებასთან ერთად აწარმოებენ პროტო-ონკოგენებს.

ტესტის პასუხებისათვის, იხ. დანართი ა.

მიმართეთ ვებსაიტს ან CD-ROM-ს დამატებითი შეკითხვებისათვის.

ᲔᲕᲝᲚᲣᲪᲘᲣᲠᲘ ᲙᲐᲕᲨᲘᲠᲘ

ადამიანის გენომის თანამიმდევრობის ერთ-ერთი აღმოჩენა იყო მასში რელიქტური პროკარიოტული თანამიმდევრობების არსებობა — ჩვენს გენომში ჩართულია დღეს გადაშენებული „ნამარხი„ პროკარიოტების გენები. რას უნდა აკეთებდნენ ეს გენები ჩვენს გენომში?

ᲛᲔᲪᲜᲘᲔᲠᲣᲚᲘ ᲙᲕᲚᲔᲕᲐ

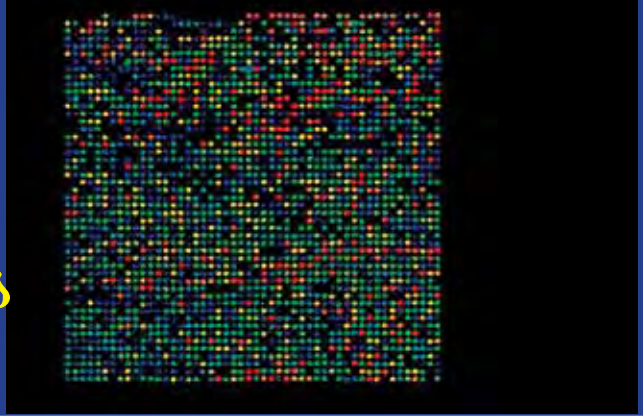
პროსტატის უჯრედები, ჩვეულებრივ, ტესტოსტერონსა და სხვა ანდროგენებს საჭიროებენ გადარჩენისათვის. მაგრამ პროსტატის კიბოს ზოგიერთი უჯრედი მშვენივრად არსებობს ანდროგენების გამანადგურებელი მკურნალობის მიუხედავადაც. ერთი ჰიპოთეზის მიხედვით, ესტროგენი, რომელიც მდედრობით ჰორმონადაა მიჩნეული, შესაძლოა, ააქტივებს ჩვეულებრივ ანდროგენების მიერ კონტროლირებად გენებს ამ კიბოვან უჯრედებში. აღწერეთ ამ ჰიპოთეზის გამოსაცდელი ერთი ან მეტი ექსპერიმენტი. (იხ. სურათი 11.6 ამ სტეროიდული ჰორმონიების მოქმედების მიმოხილვისათვის.)

გამოკვლევა როგორ წარმოიდგენდით გენთა ექსპრესიის სისტემას?

ᲛᲔᲪᲜᲘᲔᲠᲔᲑᲐ, ᲢᲔᲥᲜᲝᲚᲝᲒᲘᲐ ᲓᲐ ᲡᲐᲖᲝᲒᲐᲓᲝᲔᲑᲐ

ვიეტნამის ომის დროს მცენარეებზე შესხურებულ დეფოლიანტ ნარინჯისფერ აგენტში (Agent Orange - ჰერბიციდი, რომელიც დროზე ადრე იწვევს ფოთოლცვენას) წარმოდგენილი იყო დიოქსინი კვალის რაოდენობით. ცხოველებზე ჩატარებულმა ტესტებმა აჩვენა, რომ დიოქსინმა შეიძლება გამოიწვიოს შობადობის დეფექტები, კიბო, ღვიძლისა და თიმუსის დაზიანება და იმუნური სისტემის სუპრესია, რასაც ხანდახან სიკვდილამდე მივყავართ. მაგრამ ცხოველური ტესტები ორაზროვანია; ზაზუნაზე არ მოქმედებს დოზა, რომელსაც ზღვის გოჭის მოკვლა შეუძლია. დიოქსინი გარკვეულწილად სტეროიდული ჰორმონის მსგავსად მოქმედებს, შედის უჯრედში და უკავშირდება რეცეპტორულ ცილას, რომელიც შემდეგ უჯრედის ᲓᲜᲛ-ს ებმის. როგორ შეიძლება, ამ მექანიზმის დახმარებით აიხსნას დიოქსინის სხვადასხვაგვარი ეფექტები სხეულის სხვადასხვა სისტემებსა თუ სხვადასხვა ცხოველებზე? როგორ შეგიძლიათ, განსაზღვროთ დაავადების ტიპი დაკავშირებულია თუ არა დიოქსინის მიღებასთან. როგორ შეიძლება, განსაზღვროთ, გარკვეული ინდივიდი დიოქსინთან შეხების შედეგად ავად გახდა თუ არა? რისი განსაზღვრა იქნება უფრო რთული? რატომ?

20 დნმ-ის ტექნოლოგია და გენომიკა



▲ *სურათი 14.1* **დნმ-ის მიკროჩიპი, რომელიც ასახავს ადამიანის 2 400 გენის ექსპრესიის დონეს (გადიდებული ფოტო)**

ძირითადი კონცეფციები

20.1 **დნმ-ის კლონირება სპეციფიკური გენის ან დნმ-ის სხვა სეგმენტების მრავალი ასლის წარმოქმნის საშუალებას იძლევა**

20.2 **რესტრიქციული ფრაგმენტების ანალიზი აღმოაჩენს დნმ-ის განსხვავებებს, რომლებიც რესტრიქციის საიტებზე მოქმედებენ**

20.3 **შესაძლებელია მთელი გენომის კარტირება დნმ-ის დონეზე**

20.4 **გენომის თანამიმდევრობები მნიშვნელოვანი ბიოლოგიური საკითხების ამოხსნის გასაღებს გვაწვდიან.**

20.5 **დნმ-ის ტექნოლოგიის პრაქტიკულ გამოყენებას მრავალგვარი გავლენა აქვს ჩვენს ცხოვრებაზე**

შესავალი

გენომების შეცნობა და მისით მანიპულირება

თანამედროვე მეცნიერების ერთ-ერთი უდიდესი მიღწევაა ადამიანის გენომის თანამიმდევრობის დადგენა, რაც უმეტესწილად დასრულებული იქნა 2003 წლისთვის. პირველი სრული გენომის, კერძოდ ბაქტერიის გენომის, სიკვენირება (ნუკლეოტიდური თანამიმდევრობის განსაზღვრა) მხოლოდ რვა წლით ადრე იქნა განხორციელებული. ამ წლების განმავლობაში, სხვა გენომებზე მუშაობისას მეცნიერებმა დნმ-ის სიკვენირების ტემპი გააძლიერეს, რაშიც დიდად ეხმარებოდა უფრო და უფრო სწრაფი სიკვენირების მანქანების გამოგონება. სიკვენირების ეს მიღწევები დამოკიდებული იყო დნმ-ის ტექნოლოგიების პროგრესულ განვითარებაზე, რასაც დასაბამი **რეკომბინანტული** დნმ-ის წარმოქმნის მეთოდების აღმოჩენამ მისცა. რეკომბინანტული დნმ წარმოადგენს დნმ-ს, რომელშიც ორი სხვადასხვა წყაროდან — ხშირად სხვადასხვა სახეობებიდან — მიღებული ნუკლეოტიდური თანამიმდევრობები *in vitro* ერთ დნმ-ის მოლეკულაშია კომბინირებული.

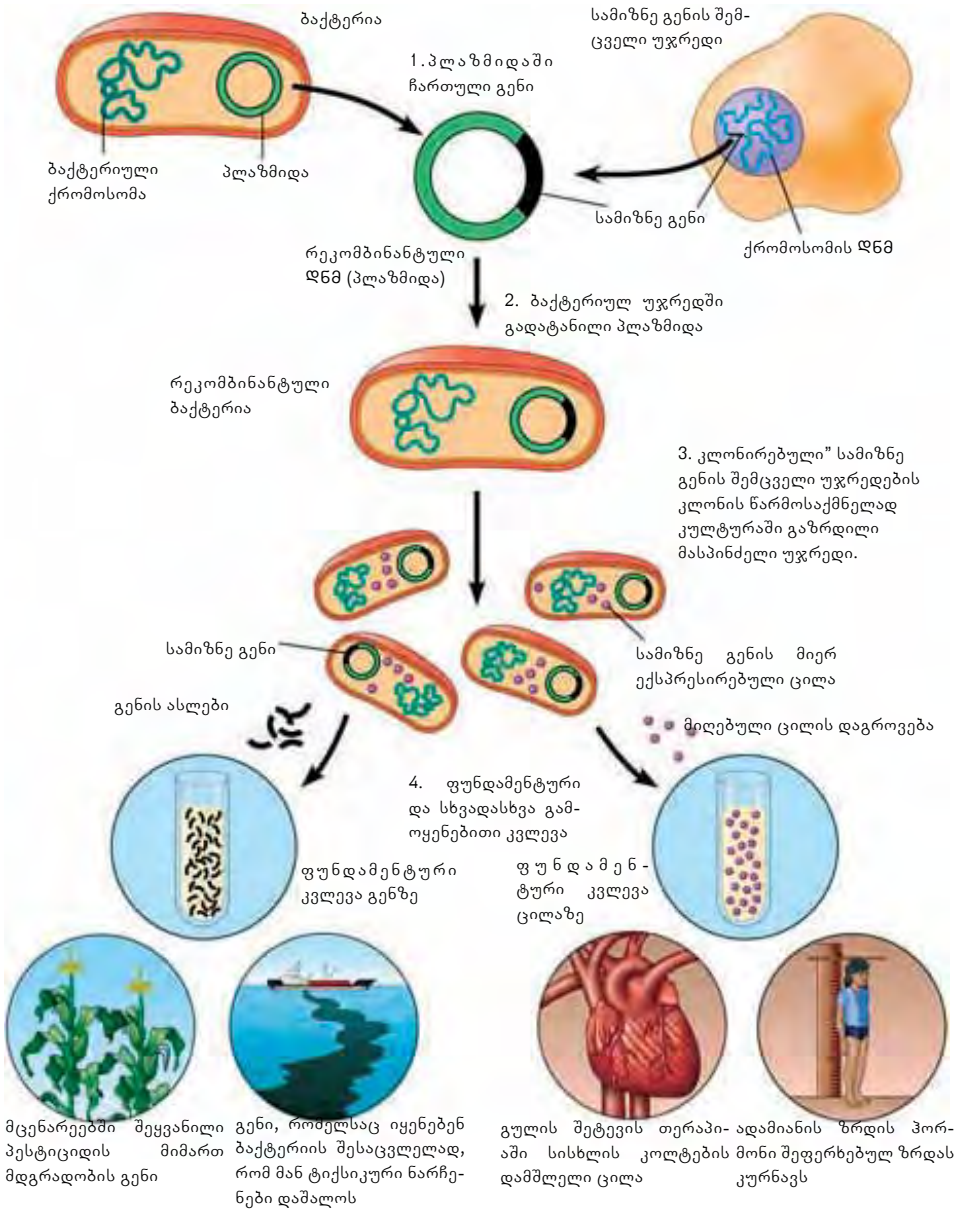
რეკომბინანტული დნმ-ის წარმოქმნის მეთოდები ცენტრალურია **გენური ინჟინერიისთვის**, რაც აღნიშნავს გენებით პირდაპირ მანიპულირებას პრაქტიკული მიზნებისთვის. გენური ინჟინერიის გამოყენება ასობით ცილოვანი პროდუქტის წარმოებას მოიცავს, როგორებიცაა ჰორმონები და სისხლის შედედების ფაქტორები. დნმ-ის ტექნოლოგიის გამოყენებით, მეცნიერებს შეუძლიათ რეკომბინანტული დნმ-ის შექმნა და შემდგომ მისი შეტანა უჯრედულ კულტურაში, რომლებიც დნმ-ის რეპლიკაციასა და მისი გენების ექსპრესიას განახორციელებენ და შედეგად, სასურველ ცილას მივიღებთ.

დნმ-ის ტექნოლოგიამ დასაბამი მისცა რევოლუციას **ბიოტექნოლოგიის** სფეროში, რაც ორგანიზმების ან მათი კომპონენტების მანიპულაციით სასარგებლო პროდუქტების შექმნას წარმოადგენს. საუკუნეების წინ გამოყენებული პრაქტიკიდან ბიოტექნოლოგიის მრავალ ფორმს მიეკუთვნება: მაგალითად, მიკრობების გამოყენება ღვინისა და ყველის წარმოებაში და შინაური ცხოველების სელექციური გამოყვანა, რომელიც ბუნებრივად წარმოქმნილ მუტაციებსა და გენურ რეკომბინაციას ეფუძნება.

თანამედროვე ბიოტექნოლოგია, რომელიც დამყარებულია დნმ-ის *in vitro* მანიპულაციებზე, განსხვავდება ადრეული პრაქტიკისგან, რამეთუ მეცნიერებს საშუალება ეძლევათ, მოახდინონ სპეციფიკური გენების მოდიფიცირება და მათი გადაადგილება ისეთ დაშორებულ ორგანიზმებს შორის, როგორიცაა ბაქტერიები, მცენარეები და ცხოველები.

დნმ-ის ტექნოლოგია ახლა გამოიყენება სხვადასხვა სფეროში, სასოფლო-სამეურნეო კულტურიდან დაწყებული — კრიმინალურ სამართლამდე. რაც კიდევ უფრო მნიშვნელოვანია, მისი გამოყენება მკვლევრებს საშუალებას აძლევს, ბიოლოგიის ფაქტიურად ყველა სფეროში დიდი ხნის მანძილზე არსებული ამოუხსნელი ან ბოლომდე გაურკვეველი საკითხების გადაჭრა უფრო სრულად და ამომწურავად მოახერხონ. მაგალითად, ახლა ათასობით სხვადასხვა გენის ექსპრესიის დონის ერთდროული განსაზღვრაა შესაძლებელი, როგორც ეს ნაჩვენებია **სურათ 20.1**-ზე მოყვანილ დნმ-ის მიკროარეზე.

ამ ფოტოზე თითოეული ლაქის ფერი ადამიანის 24 000 გენიდან ერთ-ერთის ფარდობით ექსპრესიას ასახავს განსაზღვრულ ქსოვილში. ამ ტექნიკის საშუალებით, მკვლევრებს შეუძლიათ, განსაზღვრულ ქსოვილში ან სხვადასხვა პირობის დროს გენთა ექსპრესიის შედარება მოახდინონ. გლობალური ექსპრესიის ამგვარი შესწავლიდან ცოდნის მიღება სულ რამ



▲ *სურათი 20.2* ***ბაქტერიულ პლაზმიდებთან გენის კლონირების მიმოხილვა; ნაჩვენებია კლონირებული გენების გამოყენების სხვადასხვა მაგალითი.***

დენიმე ათწლეულის წინაც კი პრინციპში შეუძლებელი იყო.

ამ თავში, ჩვენ თავდაპირველად DნმA-ით მანიპულირების ძირითად ტექნიკას აღვწერთ და შემდეგ განვიხილავთ, როგორ ხდება გენომების ანალიზი და შედარება DნმA-ის დონეზე. ბოლო ნაწილში მიმოვიხილავთ DნმA-ის ტექნოლოგიის გამოყენების ასპექტებს და თავს შევაჯამებთ გარკვეული სოციალური და ეთიკური საკითხების განხილვით, რომლებიც ჩვენს ცხოვრებაში DნმA-ის ტექნოლოგიების უფრო და უფრო შემოჭრის შედეგად წარმოიქმნება.

კონცეფცია 20.1

DნმA-ის კლონირება სპეციფიკური გენის ან DნმA-ის სხვა სეგმენტის მრავალი ასლის წარმოქმნის საშუალებას იძლევა

მოლეკულური განხრის ბიოლოგი, რომელიც განსაზღვრულ გენს შეისწავლის, გამოწვევის წინაშე დგება. ბუნებრივად არსებული DნმA-ის მოლეკულები ძალიან გრძელია და ერთი მოლეკულა ჩვეულებრივ მრავალ გენს შეიცავს. უფრო მეტიც, შესაძლოა, გენები ქრომოსომული DნმA-ის მხოლოდ მცირე ნაწილს იკავებდნენ, დანარჩენი კი არამაკოდირებელი ნუკლეოტიდური თანამიმდევრობები იყოს. ადამიანის ცალკეული გენი, მაგალითად, შეიძლება ქრომოსომული DნმA-ის მოლეკულის მხოლოდ 1/100 000-ს შეადგენდეს. საქმეს კიდევ უფრო ართულებს ის ფაქტი, რომ გენსა და მის გარემომცველ DნმA-ს შორის არსებული სხვაობა მეტად ფაქიზია და მხოლოდ ნუკლეოტიდური თანამიმდევრობების განსხვავებებში გამოიხატება.

იმისთვის, რომ სპეციფიკურ გენებთან პირდაპირ ემუშავათ, მეცნიერებმა DნმA-ის კარგად განსაზღვრული, გენის ზომის ნაწილების მრავალი იდენტური ასლის მომზადების მეთოდები შეიმუშავეს. ამ პროცესს **გენების კლონირება** ეწოდება.

DნმA-ის კლონირება და მისი გამოყენება: წინასწარი მიმოხილვა

ლაბორატორიაში DნმA-ის ნაწილების კლონირების მეთოდთა უმეტესობას გარკვეული ძირითადი თვისებები საერთო აქვთ. ერთი ზოგადი მიდგომა ბაქტერიებსა (ყველაზე ხშირად *Escherichia coli*-ს) და მათ პლაზმიდებს იყენებს. გაიხსენეთ მე-18 თავიდან, რომ ბაქტერიული პლაზმიდები შედარებით მცირე, წრიული DნმA-ის მოლეკულებია, რომლებიც ბაქტერიული ქრომოსომისგან დამოუკიდებლად რეპლიცირდებიან. ლაბორატორიაში, გენების ან DნმA-ის სხვა ნაწილების

კლონირებისთვის, თავდაპირველად ბაქტერიული უჯრედიდან პლაზმიდის გამოყოფა ხდება და შემდეგ უცხო Дნმ-ის მასში ჩართვა ხორციელდება (სურათი 20.2).

მიღებული პლაზმიდა ახლა რეკომბინანტული Дნმ-ის მოლეკულას წარმოადგენს, რომელშიც ორი წყაროდან მიღებული Дნმ-ია კომბინირებული. პლაზმიდას აბრუნებენ ბაქტერიულ უჯრედში და მიიღება *რეკომბინანტული ბაქტერია*, რომელიც მრავლდება და იდენტური უჯრედების **კლონს** წარმოქმნის. რადგანაც ბაქტერიის გაყოფისას რეკომბინანტული პლაზმიდაც რეპლიცირდება და მის შთამომავალ უჯრედებს გადაეცემა, იმავდროულად ხდება უცხო გენის „კლონირებაც“; ამგვარად, უჯრედების კლონები ამ გენის მრავალ ასლს შეიცავს.

ლაბორატორიაში გენის კლონირების ამ გამარტივებულ დიაგრამას ჩვენ ვიწყებთ ბაქტერიული უჯრედიდან გამოყოფილი პლაზმიდითა და სხვა ორგანიზმიდან მიღებული სამიზნე გენით. სურათის ზედა ნაწილში პლაზმიდისა და სამიზნე გენის მხოლოდ თითო ასლია ნაჩვენები, მაგრამ სინამდვილეში, საწყისი მასალა თითოეული მათგანის მრავალ ასლს შეიცავს ხოლმე.

კლონირებული გენები ორი ძირითადი მიზნისთვის გამოიყენება: განსაზღვრული გენის მრავალი ასლის მისაღებად და ცილოვანი პროდუქტის წარმოსაქმნელად. მკვლევრებს შეუძლიათ ბაქტერიიდან კლონირებული გენის ასლების გამოყოფა და მათი ფუნდამენტურ კვლევაში ან ორგანიზმისთვის ახალი მეტაბოლური უნარის (როგორიცაა პესტიციდისადმი რეზისტენტობა) მისანიჭებლად გამოყენება.

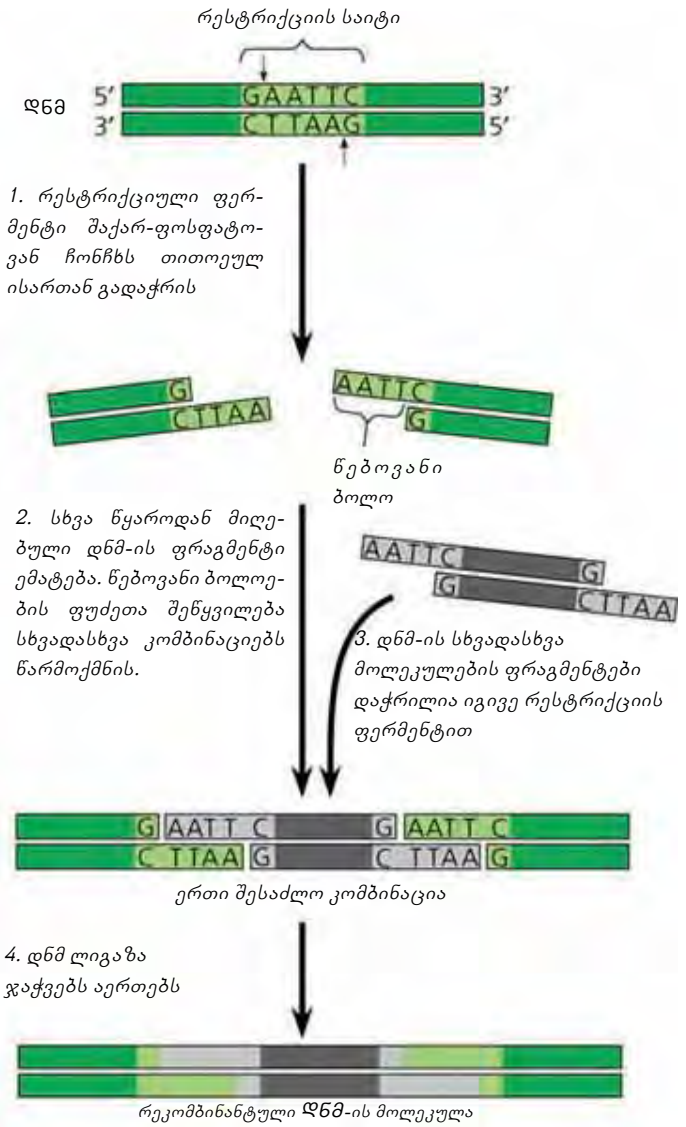
მაგალითად, შეიძლება ერთი კროპის სახეობაში არსებული რეზისტენტობის გენის კლონირება და სხვა სახეობის მცენარეებში მისი გადატანა. ამის საპირისპიროდ, მედიცინაში გამოყენებადი ცილა, როგორიცაა, ვთქვათ, ადამიანის ზრდის ჰორმონი, შეგვიძლია დიდი რაოდენობით მივიღოთ ამ ცილის კლონირებული გენის მატარებელი ბაქტერიული კულტურებიდან.

ცილის მაკოდირებელი გენების უმეტესობა გენომში მხოლოდ თითო ასლით არსებობს, რაც დაახლოებით ერთ ნაწილს შეადგენს მილიონ Дნმ-ზე — ამრიგად, Дნმ-ის ასეთი იშვიათი ფრაგმენტების კლონირების შესაძლებლობის არსებობა მეტად ფასეულ ტექნიკას წარმოადგენს. ამ თავის დარჩენილ ნაწილში თქვენ უფრო მეტს შეიტყობთ სურათ 20.2-ზე მოცემული ტექნიკისა და სხვა მონათესავე მეთოდების შესახებ.

რესტრიქციული ფერმენტების გამოყენება რეკომბინანტული Дნმ-ის მისაღებად

გენის კლონირება და გენური ინჟინერია შესაძლებელი გახდა იმ ფერმენტების აღმოჩენის შემდეგ, რომლებიც Дნმ-ის მოლეკულებს ლიმიტირებული რაოდენობის სპეციფიკურ ადგილებზე ჭრიან. ეს ფერმენტები, სახელწოდებით რესტრიქციული ენდონუკლეაზები, ან **რესტრიქციული ფერმენტები**, 1960-იანი წლების ბოლოს იქნა აღმოჩენილი ბაქტერიებზე მომუშავე მკვლევრების მიერ.

ბუნებაში, ეს ფერმენტები ბაქტერიულ უჯრედს სხვა ორგანიზმებიდან, მაგალითად ფაგებისა თუ სხვა სახეობის



▲ *სურათი 20.3* ***რეკომბინანტული Дნმ-ის მიღება რესტრიქციული ფერმენტისა და Дნმ ლიგაზას გამოყენებით.***

ბაქტერიებიდან, Дნმ-ის შეჭრისგან იცავს. ისინი მოქმედებენ უცხო Дნმ-ის დაჭრის გზით; ამ პროცესს ეწოდება *რესტრიქცია*.

ასობით სხვადასხვა რესტრიქციული ფერმენტია იდენტიფიცირებული და გამოყოფილი. თითოეული რესტრიქციული ფერმენტი მეტად სპეციფიკურია, ამოიცნობს რა Дნმ-ის განსაზღვრულ მოკლე თანამიმდევრობას, ანუ **რესტრიქციის საიტს**, და Дნმ-ის ორივე ჯაჭვს ჭრის ამ რესტრიქციის საიტში მდებარე სპეციფიკურ წერტილებთან. ბაქტერიული უჯრედის Дნმ უჯრედის საკუთარი რესტრიქციული ფერმენტებისგან ფერმენტების მიერ ამოცნობად თანამიმდევრობაში ადენინთან ან ციტოზინთან მეთილის ჯგუფების (-CH3) დამატების საშუალებითაა დაცული.

სურათი 20.3 ზედა ნაწილზე გვიჩვენებს *E. coli*-ის განსაზღვრული რესტრიქციული საიტის მიერ ამოცნობად რესტრიქ-

სურათი 20.4

კვლევა: ბაქტერიულ პლაზმიდაში ადამიანის უჯრედის კლონირება

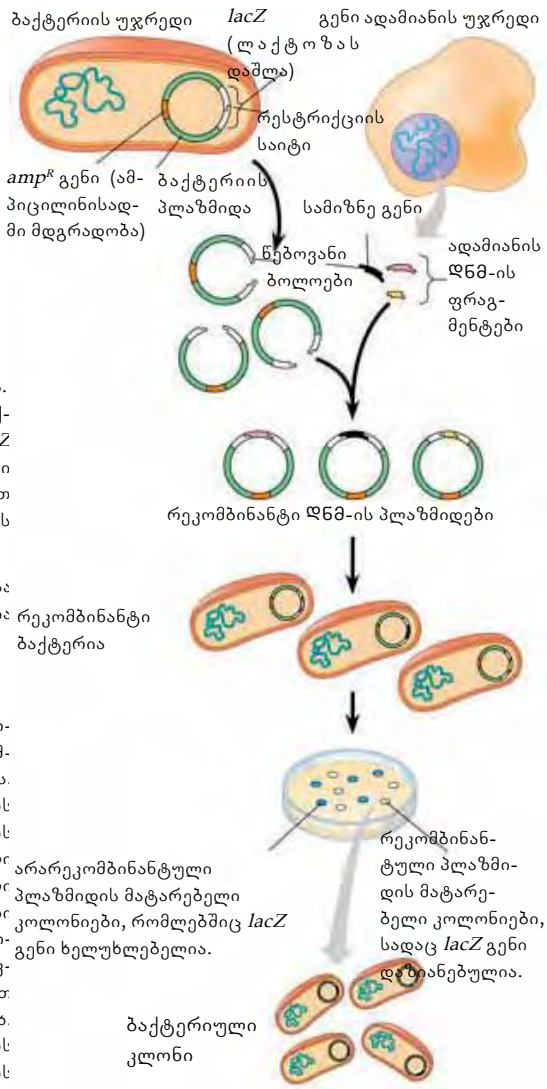
გამოყენება

კლონირების საშუალებით ვიღებთ სამიზნე გენის მრავალ ასლს, რომლებსაც ვიყენებთ: გენის სიკვენირებისთვის, ამ გენების მიერ კოდირებული ცილების წარმოებისთვის, გენურ თერაპიასა და ფუნდამენტურ კვლევებში.

ამ მაგალითში ადამიანის გენი შეყვანილია *E.coli*-დან მიღებულ პლაზმიდაში. ეს პლაზმიდა *ampR* გენს შეიცავს, რომელლის დახმარებით *E.coli*-ის უჯრედები ანტიბიოტიკ ამპიცილინის მიმართ რეზისტენტულობას იძენს. ის ასევე *lacZ* გენს შეიცავს, რომელიც β–გალაქტოზიდაზას კოდირებს. ეს ფერმენტი აწარმოებს ლაქტოზას მოლეკულური ანალოგის (X-gal-ის) ჰიდროლიზს, შედეგად ლურჯ პროდუქტს ვიღებთ. აქ ნაჩვენებია მხოლოდ სამი პლაზმიდა და ადამიანის Დნმ-ის სამი ფრაგმენტია, მაგრამ ნიმუშებში წარმოდგენილია პლაზმიდის მილიონობით ასლიდა ადამიანის Დნმ-ის მილიონობით სხვადასხვა ფრაგმენტის ნარევი.

მეთოდები

1. გამოყავით ბაქტერიული უჯრედებიდან პლაზმიდის Დნმ და ადამიანის უჯრედებიდან სამიზნე გენის შემცველი Დნმ.
2. დაჭერით Დნმ-ის ორივე ნიმუში რესტრიქციის ერთიდაიგივე ფერმენტით, რომელიც *lacZ* გენში ერთ, ხოლო ადამიანის Დნმ-ში მრავალ ჭრილს ქმნის.
3. შეურიეთ დაჭრილი პლაზმიდები და Დნმ-ის ფრაგმენტები. ზოგიერთი ერთმანეთს ფუძეების შეწყვილებით დაუკავშირდება; ამ კავშირების გასამყარებლად Დნმ-ლიგაზა დაამატეთ. მიიღებთ რეკომბინანტულ (აქ ნაჩვენებია) და მრავალ არარეკომბინანტულ პლაზმიდას.
4. შეიყვანეთ Დნმ მუტაციის მქონე ბაქტერიულ უჯრედების საკუთარ *lacZ* გენში. შესაბამის პირობებში ზოგი უჯრედი ტრანსფორმაციის საშუალებით რეკომბინანტულ პლაზმიდას ან Დნმ-ის სხვა მოლეკულას შეიძენს.
5. მოათავსეთ ბაქტერიები ამპიცილინსა და X-gal-ის შემცველ აგარზე. ინკუბაციის კოლონიების გაზრდამდე გრძელდება.



შედეგები

რეპროდუქციისა და კოლონიის წარმოქმნის უნარი მხოლოდ *ampR* გენის შემცველი პლაზმიდის მქონე უჯრედს აქვს. არარეკომბინანტული პლაზმიდების კოლონიები ლურჯია, ვინაიდან X-gal-ის ჰიდროლიზაცია შეუძლია. დარღვეული *lacZ* გენის მქონე რეკომბინანტული პლაზმიდების შემცველი კოლონიები კი თეთრია, რადგანაც მათ X-gal-ის ჰიდროლიზაციის უნარი არა აქვთ. ნუკლეინის მჟავის ნიმუშების საშუალებით თეთრი კოლონიების სკრინინგით (იხ. სურათი 20.5) მკვლევრებს სამიზნე გენის მატარებელი ბაქტერიული უჯრედების კლონების დადგენა შეუძლია ციის საიტს. როგორც ამ მაგალითშია ნაჩვენები, რესტრიქციის საიტების უმრავლესობა სიმეტრიულია: ანუ ნუკლეოტიდების თანამიმდევრობა ორივე ჯაჭვზე ერთნაირია როდესაც 5’—>3“ მიმართულებით ვკითხულობთ. რესტრიქციული ფერმენტების უმეტესობა ოთხიდან რვა ნუკლეოტიდის შემცველ თანამიმდევრობებს ამოიცნობს. რადგანაც ასეთი მოკლე სიგრძის ნებისმიერი თანამიმდევრობა, ჩვეულებრივ, ბევრჯერ გვხვდება (შემთხვევით) Დნმ-ის გრძელ მოლეკულაში, რესტრიქციული ფერმენტი მრავალ ჭრილს გააკეთებს Დნმ-ის მოლეკულაში და **რესტრიქციული ფრაგმენტების** ნაკრები მიიღება.

განსაზღვრული Დნმ-ის მოლეკულის ყველა ასლისგან ერთნაირი რესტრიქციული ფერმენტის მოქმედების შედეგად რესტრიქციული ფრაგმენტების ერთი და იგივე ნაკრები მიიღება ყოველთვის. სხვა სიტყვებით, რესტრიქციული ფერმენტი Დნმ-ის მოლეკულას რეპროდუქციული გზით ჭრის (მოგვიანებით თქვენ შეიტყობთ, როგორ არის შესაძლებელი სხვადასხვა ფრაგმენტის დაცალკევება).

ამ მაგალითში მოყვანილი რესტრიქციული ფერმენტი (უწოდებენ *Eco*RI) ამოიცნობს სპეციფიკურ ექვსწყვილფუძიან თანამიმდევრობას, რესტრიქციის საიტს და ტეხილ ჭრილს აკეთებს შაქარ-ფოსფატოვან ჩონჩხში თანამიმდევრობის შიგნით. შედეგად წარმოიქმნება ფრაგმენტები მწებვარე ბოლოებით. ნებისმიერ კომპლემენტარული მწებარე ბოლოების შემცველ ფრაგმენტებს შეუძლიათ, ფუძეთა შეწყვილების საშუალებით დაკავშირდნენ; თუ ისინი სხვადასხვა Დნმ-ის მოლეკულებიდანაა წარმოქმნილი, მიღებული პროდუქტი რეკომბინანტული Დნმ იქნება.

ყველაზე სასარგებლო რესტრიქციული ფერმენტები ორივე Დნმ-ის ჯაჭვის შაქარ-ფოსფატოვან ჩონჩხს ზიგზაგისებურად ჭრიან, როგორც ეს სურათ 20.3-ზეა ნაჩვენები. შედეგად მიღებულ ორჯაჭვიან რესტრიქციულ ფრაგმენტებს ერთი ბოლო მაინც აქვთ ერთ-ჯაჭვიანი, რასაც **მწებარე ბოლოს** უწოდებენ. ამ მოკლე „გამონაზარდებს” წყალბა-

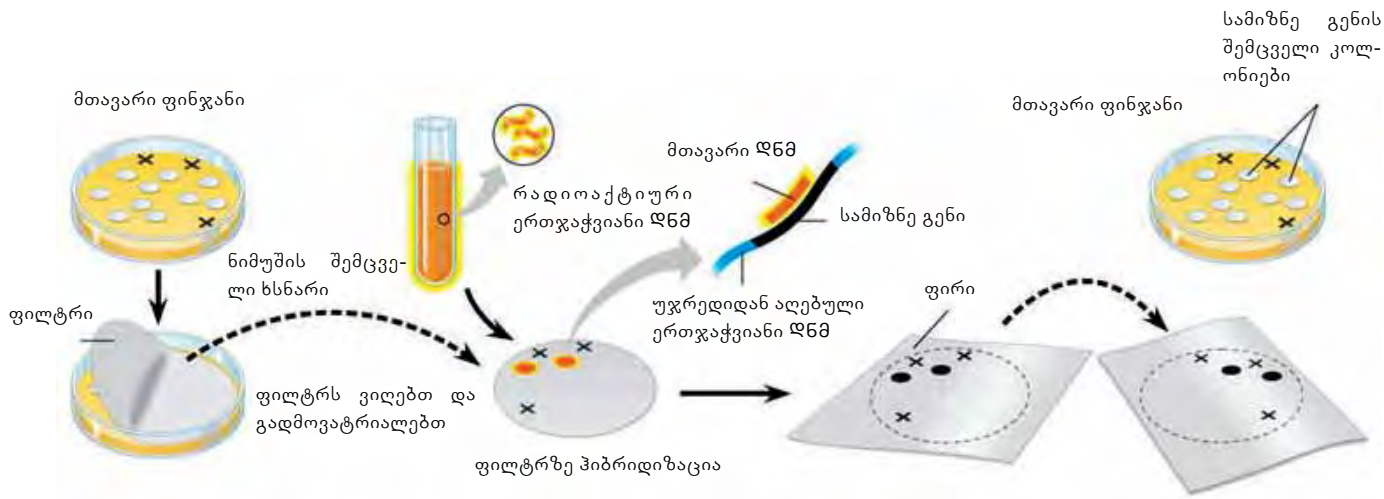
სურათი 120.5
კვლევა: ნუკლეინის მჟავის ნიმუშის ჰიბრიდიზაცია

გამოყენება

კომპლემენტარული ნუკლეინის მჟავების ნიმუშთან ჰიბრიდიზაციით შეგვიძლია ᴅნმ-ის მოლეკულების ნარევში სპეციფიკური ᴅნმ-ის აღმოჩენა. ამ მაგალითში ნაჩვენებია ბაქტერიული კლონების (კოლონიების) სკრინინგი სამიზნე გენის მქონე პლაზმიდის შემცველი კლონის აღმოჩენის მიზნით.

მეთოდი

რეკომბინანტული პლაზმიდების შემცველი (თეთრი კოლონიები სურათი 20.4) კოლონიის ყველა უჯრედი აგარის ახალ ფინჯანზე ახალ ადგილას გადააქვთ და ხილული კოლონიების მდგომარეობამდე ზრდიან. მთავარ ფინჯანზე ზუსტად ეს ბაქტერიული კოლონიებია.



1. მთავარ ფინჯანზე ათავსებენ სპეციალურ ფილტრს. ოდნავ აწვებიან და უჯრედები ფილტრის ქაღალდის ქვედა მხარეზე გადადის. ფილტრის ქაღალდზე და აგარის ფინჯანზე (X) აღნიშვნებს აკეთებენ და ამ ნიშნებით ყოველი ცალკეული კოლონიის მდებარეობას საზღვრავენ.

2. ფილტრს ამუშავებენ მასზე მოთავსებული უჯრედების გახსნისა და ᴅნმ-ის დენატურაციის მიზნით; მიღებული ᴅნმ-ის ერთჯაჭვიან მოლეკულებს ისე ამუშავებენ, რომ ისინი ფილტრს შეეწებონ. შემდეგ სამიზნე გენის ნაწილის მიმართ კომპლემენტარული რადიოაქტიური ნიმუშის მოლეკულებს ფილტრთან ერთად ინკუბირებენ. ერთჯაჭვიანი ნიმუშის ფუძეები ფილტრზე განლაგებულ ნებისმიერ კომპლემენტარულ ᴅნმ-ს დაწყვილებით უკავშირდება; ზედმეტი ᴅნმ გამოირეცხება (რადიოაქტიური ნიმუში-ᴅნმ ჰიბრიდების კოლონიები აქ სტაფილოსფერია, მაგრამ რეალურად ჯერ უხილავია).

3. ფილტრს ფოტოფირის ქვეშ ათავსებენ. ყოველი რადიოაქტიური ნაწილი ფირზე აისახება (აუტორადიოგრაფია). ფირზე წარმოქმნილი შავი ლაქები ნიმუშთან ჰიბრიდიზირებული ᴅნმ-ის ფილტრზე მდებარეობას შეესაბამება.

4. გამჟღავნებული ფირის გადმოტრიალების შემდეგ მასზე და მთავარ ფინჯანზე განლაგებული აღნიშვნები (X) ისეა განთავსებული, რომ შესაძლებელია სამიზნე გენის მატარებელი კოლონიების ლოკალიზაცია.

შედეგები

სამიზნე გენის შემცველი უჯრედების კოლონიების იდენტიფიცირება ნუკლეინის მჟავის ჰიბრიდიზაციის საშუალებით მოხდა. ნიმუშთან დაკავშირებული კოლონიებიდან აღებული უჯრედები შეგვიძლია დიდი მოცულობის თხევად არეში გავზარდოთ. ამ კულტურებიდან შეიძლება სამიზნე გენის შემცველი დიდი რაოდენობის ᴅნმ-ის გამოყოფა. სხვადასხვა ნუკლეოტიდური თანამიმდევრობების ნიმუშების გამოყენებით კი შეიძლება სხვადასხვა გენისთვის ბაქტერიული კლონების კოლექციის სკრინინგი.

დური ბმით ფუძეთა შეწყვილების უნარი აქვთ იმავე ფერმენტის მიერ გაჭრილ ნებისმიერი სხვა ᴅნმ-ის მოლეულის კომპლემენტარულ მწებარე ბოლოებთან.

ამ გზით წარმოქმნილი ასოციაციები მხოლოდ დროებითია, მაგრამ ფერმენტ ᴅნმ **ლიგაზას** მოქმედების შედეგად ასოციაციები შესაძლოა მუდმივად იქცეს. ეს ფერმენტი კოვალენტური ბმების წარმოქმნას აკატალიზებს, რომლებიც შაქარ-ფოსფატოვან ჩონჩხებს აერთებენ. როგორც სურათ 20.3-ზე, ქვედა ნაწილში შეგიძლიათ ნახოთ, ორი სხვადასხვა წყაროდან მიღებული ᴅნმ-ის ლიგაზით კატალიზებული შეერთების შედეგად წარმოიქმნება სტაბილური რეკომბინანტული ᴅნმ-ის მოლეკულა.

ეუკარიოტული გენის კლონირება ბაქტერიულ პლაზმიდაში

ახლა, როდესაც შეიტყვეთ რესტრიქციული ფერმენტებისა და Дნმ ლიგაზას შესახებ, ჩვენ შეგვიძლია უფრო დეტალურად განვიხილოთ, როგორ ხდება გენების კლონირება პლაზმიდებში. საწყის პლაზმიდას **კლონირების ვექტორი** ეწოდება და განისაზღვრება როგორც Дნმ-ის მოლეკულა, რომელსაც უცხო Дნმ-ის უჯრედში შეტანა და იქ რეპლიცირება შეუძლია. ბაქტერიული პლაზმიდები კლონირების ვექტორებად ფართოდ გამოიყენება რამდენიმე მიზეზის გამო. საკმაოდ ადვილია მათი გამოყოფა ბაქტერიებიდან, მათი მანიპულირება რეკომბინანტული პლაზმიდების წარმოსაქმნელად უცხო Дნმ-ის *in vitro* ჩართვით და შემდგომ მათი ხელახლა შეყვანა ბაქტერიულ უჯრედებში. ამასთან ერთად, ბაქტერიული უჯრედები სწრაფად მრავლდება და ამ პროცესში ამრავლებს ნებისმიერ უცხო Дნმ-ს, რომელსაც შეიცავს.

უჯრედების კლონების წარმოქმნა

სურათი 20.4-ზე დეტალურადაა ასახული ბაქტერიული პლაზმიდის კლონირების ვექტორად გამოყენების მეშვეობით ადამიანის ან სხვა ეუკარიოტული სახეობებიდან მიღებული განსაზღვრული გენის კლონირების ერთი მეთოდი. მომდევნო ტექსტში მოყვანილი საფეხურების ნუმერაცია შეესაბამება სურათზე მოცემულს.

*1 ჩვენ ვიწყებთ *E.coli*-ის უჯრედებიდან ბაქტერიული პლაზმიდისა და ლაბორატორულ კულტურაში გაზრდილი ადამიანის უჯრედებიდან სამიზნე გენის შემცველი Дნმ-ის გამოყოფით. გენური ინჟინერიის საშუალებით მოხდა პლაზმიდაში ორი გენის ჩართვა, რომლებიც შემდგომში სასარგებლო გამოდგა: *ampR,* რომელიც *E.coli*-ის უჯრედებს ანტიბიოტიკ ამპიცილინის მიმართ რეზისტენტულობას სძენს და *lacZ,* რომელიც β-გალაქტოზიდაზას კოდირებს. ეს ფერმენტი ახდენს შაქარი ლაქტოზასა და ასევე მისი სინთეტური მოლეკულური ანალოგის, სახელწოდებით X-gal-ის, ჰიდროლიზს. *lacZ* გენის შიგნით რესტრიქციის ერთი საიტია წარმოდგენილი, რომელიც შემდგომ საფეხურში გამოყენებული რესტრიქციური ფერმენტის მიერ ამოიცნობა.

*2 ხდება როგორც პლაზმიდის, ისე ადამიანს Дნმ-ის „მონელება" ერთი და იმავე რესტრიქციული ფერმენტის მიერ, რომელიც მწებარე ბოლოებს წარმოქმნის. ფერმენტი პლაზმიდის Дნმ-ს *lacZ* გენის შიგნით მდებარე რესტრიქციის მის ერთადერთ საიტთან ჭრის, ადამიანის Дნმ კი მრავალ საიტზე იჭრება და ათასობით ფრაგმენტის წარმოქმნა ხდება. ადამიანის Дნმ-ის ერთ-ერთი ფრაგმენტი სამიზნე გენს შეიცავს.

*3 შემდეგ საფეხურზე ადამიანის Дნმ-ის ფრაგმენტებსა და დაჭრილ პლაზმიდებს ერთად ვათავსებთ, რაც მათ კომპლემენტარულ მწებარე ბოლოებს შორის ფუძების შეწყვილების საშუალებას იძლევა. შემდგომ ვამატებთ Дნმ ლიგაზას, რომელიც პერმანენტულად ახდენს თითოეული ფუძეშეწყვილებული პლაზმიდისა და ადამიანის Дნმ-ის ფრაგმენტის შეერთებას. შედეგად მიღებული რეკომბინანტული პლაზმიდების ნაწილი ადამიანის Дნმ-ის ფრაგმენტებს შეიცავს, როგორც სურათ 20.4-ზე ნაჩვენები სამი პლაზმიდა. ამ საფეხურზე შესაძლოა ასევე სხვა პროდუქტებიც მივიღოთ, როგორებიცაა ადამიანის Дნმ-ის რამდენიმე ფრაგმენტის შემცველი პლაზმიდა, ორი პლაზმიდის კომბინაცია, ან საწყისი პლაზმიდის ხელახლა შეერთებული არარეკომბინანტული ვერსია.

*4 მე-3 საფეხურზე მომზადებული Дნმ შეერევა ბაქტერიებს, რომელთაც საკუთარი *lacZ* გენის მუტაცია აქვთ და ამდენად, ლაქტოზის ჰიდროლიზის უნარი არ აქვთ. შესაფერის ექსპერიმენტულ პირობებში უჯრედები იღებენ უცხო Дნმ-ს ტრანსფორმაციის საშუალებით (იხ. გვ. 348?) ამ გზით, ზოგიერთი უჯრედი იძენს სამიზნე გენის მატარებელ რეკომბინანტულ პლაზმიდას. თუმცა, სხვა მრავალი უჯრედი ღებულობს სხვა გენის მატარებელ რეკომბინანტულ პლაზმიდას, ან არარეკომბინანტულ პლაზმიდას, ან ადამიანის Дნმ-ის ფრაგმენტს. ეს სხვადასხვა შესაძლებლობა შემდგომში იქნება სორტირებული.

*5 ფაქტობრივი კლონირების საფეხურზე ხდება ბაქტერიების მოთავსება მყარ საკვებ არეზე (აგარზე), რომელიც ამპიცილინსა და X-gal-ას, ლაქტოზას მოლეკულურ ანალოგს შეიცავს. ამ არის გამოყენება რეკომბინანტული პლაზმიდით ტრანსფორმირებული უჯრედების კლონების იდენტიფიცირების საშუალებას გვაძლევს.

როგორ ამოვიცნობთ რეკომბინანტული პლაზმიდების მატარებელი უჯრედების კლონებს? ჯერ ერთი, რეპროდუცირება მხოლოდ პლაზმიდების შემცველ უჯრედებს შეუძლიათ, რადგანაც მხოლოდ მათ აქვთ *ampR* გენი, რომელიც უჯრედებს არეში არსებული ამპიცილინისადმი მდგრადობას ანიჭებს. თითოეული რეპროდუცირებადი ბაქტერია კლონს წარმოქმნის უჯრედის განმეორებადი დაყოფების საშუალებით და მიიღება უჯრედთა დიდი ჯგუფი, რომლებიც ყველანი მშობელი უჯრედის შთამომავლები არიან. როდესაც კლონი დაახლოებით 105 უჯრედს შეიცავს, ის აგარზე ჩანს როგორც გროვა, ანუ *კოლონია*. უჯრედების რეპროდუცირებისას ასევე ხდება რეკომბინანტული პლაზმიდაში მდებარე ნებისმიერი უცხო გენის კოპირებაც, ანუ კლონირებაც.

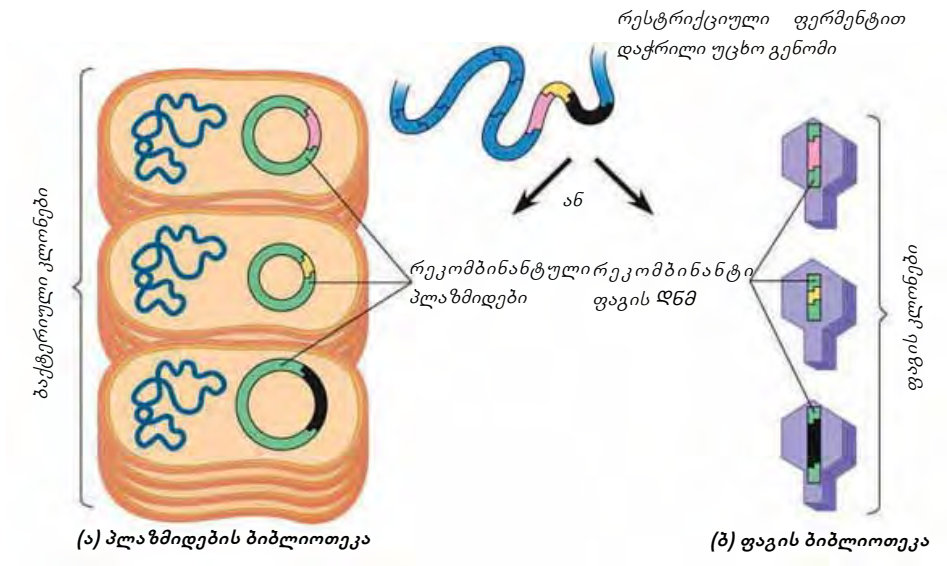
მეორე, კოლონიების ფერი საშუალებას გვაძლევს განვასხვავოთ რეკომბინანტული პლაზმიდების შემცველი ბაქტერიების კოლონიები არარეკომბინანტული პლაზმიდებიანი კოლონიებისგან. არარეკომბინანტული პლაზმიდების შემცველი კოლონიები, დაუზიანებელი *lacZ* გენით, ლურჯი ფერის იქნება, რადგანაც ისინი წარმოქმნიან ფუნქციონალურ β–გალაქტოზიდაზას, რომელიც მოახდენს არეში არსებული X-gal-ის ჰიდროლიზს და ლურჯი პროდუქტი მიიღება. ამის საპირისპიროდ, რეკომბინანტული პლაზმიდების შემცველ კოლონიებში, სადაც *lacZ* გენში უცხო Дნმ-ია ჩართული, შედეგად ფუნქციონალური β–გალაქტოზიდაზა არ წარმოიქმნება. ამგვარად, ასეთი კოლონიები თეთრი ფერის იქნება.

პროცედურის ამ მომენტისთვის კლონირებული გვაქვს ადამიანის Дნმ-ის ბევრი სხვადასხვა ფრაგმენტი, არა მხ-

ოლოდ ჩვენთვის საინტერესო ერთი მათგანი. განსაზღვრული გენის კლონირების საბოლოო და ყველაზე რთული ნაწილი არის ადამიანის Дნმ-ის სხვადასხვა ნაწილის შემცველ ათასობით კოლონიებს შორის სწორედ ამ გენის შემცველი კოლონიის იდენტიფიცირება.

სამიზნე გენის მატარებელი კოლონიების იდენტიფიკაცია

რეკომბინანტული პლაზმიდებიანი ყველა კოლონიის (თეთრი კოლონიები ზემოთ აღწერილ მეთოდში) სკრინინგისთვის სამიზნე გენის შემცველი უჯრედების კლონის აღმოსაჩენად, შეიძლება ვეძებოთ თვითონ გენი, ან მისი ცილოვანი პროდუქტი. პირველ მიდგომაში, რომელსაც აქ აღვწერთ, გენის Дნმ-ის დეტექცია ხდება მისი უნარის საშუალებით, ფუძეთა შეწყვილების გზით დაუკავშირდეს ნუკლეინის მჟავის სხვა მოლეკულაზე მდებარე კომპლემენტარულ თანამიმდევრობას. ამ პროცესს **ნუკლეინის მჟავის ჰიბრიდიზაცია** ეწოდება.



▲ *სურათი 20.6* ***გენომური ბიბლიოთეკები.*** *გენომური ბიბლიოთეკა მრავალი ბაქტერიული ან ფაგის კლონის კოლექციაა, რომელთაგან თითოეული უცხო გენომიდან მიღებული Дნმ-ის განსაზღვრული სეგმენტის ასლებს შეიცავს. სრულ გენომურ ბიბლიოთეკაში უცხო Дნმ-ის სეგმენტები ორგანიზმის მთელ გენომს ფარავხს.* ***(ა)*** *პლაზმიდის ბიბლიოთეკის ათასობით წიგნიდან მხოლოდ სამია ნაჩვენები. თითოეული „წიგნი" ბაქტერიული უჯრედების კლონია და თითოეული რეკომბინანტულ პლაზმიდაში უცხო გენომის განსაზღვრული ფრაგმენტის (ვარდისფერი, ყვითელი, შავი სეგმენტები) ასლებს შეიცავს.* ***(ბ)*** *ფაგის ბიბლიოთეკის სამ „წიგნში" ნაჩვენებია უცხო გენომის იგივე სამი სეგმენტი.*

კომპლემენტარულ მოლეკულას, მოკლე ერთჯაჭვიან ნუკლეინის მჟავას, რომელიც შეიძლება იყოს რნმ ან Дნმ, **ნუკლეინის მჟავის ნიმუში** ეწოდება. თუ ვიცით სამიზნე გენის ნუკლეოტიდური თანამიმდევრობის ნაწილი მაინც (შესაძლოა მის მიერ კოდირებული ცილის ცოდნიდან ან მონათესავე სახეობების გენომში მისი თანამიმდევრობიდან), ჩვენ მისი კომპლემენტარული ნიმუშის დასინთეზება შეგვიძლია. მაგალითად, თუ სასურველი გენის ერთი ჯაჭვის თანამიმდევრობის ნაწილი ასეთია

5‘ . . . ᲒᲒᲪᲗᲐᲐᲪᲗᲗᲐᲒᲪ . . . 3‘

ჩვენ მოვახდენთ შემდეგი ნიმუშის სინთეზს:

3‘ ᲪᲪᲒᲐᲗᲗᲒᲐᲐᲗᲪᲒ 5‘

ნიმუშის თითოეული მოლეკულა, რომელიც წყალბადურ ბმებს წარმოქმნის სპეციფიკურად სასურველი გენის კომპლემენტარულ ჯაჭვთან, რადიოაქტიური იზოტოპით ან ფლუორესცენტული tag-ითაა მონიშნული, ისე, რომ მისი აღმოჩენა შესაძლებელი იქნება.

მაგალითად, ჩვენ შეგვიძლია სურათ 20.4-ზე ყოველი თეთრი კოლონიიდან (საფეხური 4) რამდენიმე უჯრედის გადატანა აგარის ახალ ფირფიტაზე ცალკეულ წერტილებზე, სადაც თითოეულ მათგანს საშუალება ექნება, ახალ კოლონიად გაიზარდოს. **სურათი 20.5** გვიჩვენებს, როგორ შეიძლება მთელი რიგი ასეთი ბაქტერიული კლონების ერთდროული სკრინინგი Дნმ ნიმუშისადმი კოპლემენტარული Дნმ-ის არსებობის აღმოსაჩენად.

ამ მეთოდის უმნიშვნელოვანესი საფეხურია უჯრედული Дნმ-ის **დენატურაცია** — მისი ორი ჯაჭვის დაცალკევება. ცილის დენატურაციის მსგავსად, Дნმ-ის დენატურაცია ადვილად ხორციელდება ქიმიური ნივთიერებების ან გაცხელების საშუალებით. ჩვენთვის საჭირო გენის მატარებელი კოლონიის ლოკალიზაციის დადგენის შემდეგ შეგვიძლია ამ კოლონიიდან რამდენიმე უჯრედი თხევად კულტურაში, დიდ ჭურჭელში გავზარდოთ. შემდეგ ადვილად შეგვიძლია დიდი რაოდენობის გენის გამოყოფა. ასევე შეგვიძლია კლონირებული გენის გამოყენება სხვა წყაროებიდან, მაგალითად, სხვა სახეობებიდან მიღებულ Дნმ-ში მსგავსი ან იდენტური გენების იდენტიფიკაციის ნიმუშის სახით.

კლონირებული გენების შენახვა Дნმ-ის ბიბლიოთეკებში

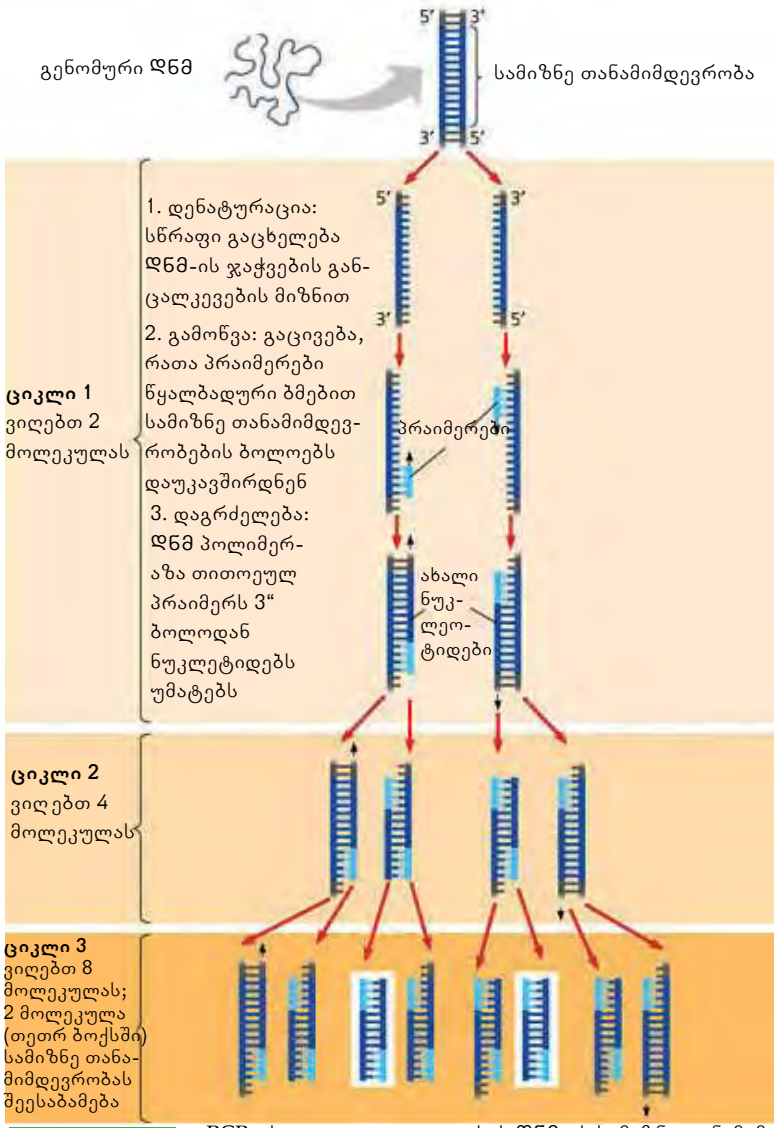
სურათ 20.4-ზე ასახული კლონირების პროცედურას, რომელიც ორგანიზმის მთელი გენომიდან მიღებული ფრაგმენტების ნარევით იწყება, „საფანტის" მიდგომა ეწოდება; ამ შემთხვევაში კლონირება არ არის მიმართული რომელიმე ცალკეული გენისადმი. ათასობით სხვადასხვა რეკომბინანტული პლაზმიდის წარმოქმნა ხდება მე-3 საფეხურზე და თითოეული მათგანის კლონი მე-5 საფეხურზე (თეთრ) კოლონიად იზრდება. პლაზმიდების კლონების სრულ ნაკრებს, რომელთაგან თითოეული საწყისი გენომიდან მიღებული

სურათი 20.7

ცვლება: პოლიმერაზული ჯაჭვური რეაქცია

გამოყენება PCR-ით ᲓᲜმ-ის ნიმუშის ნებისმიერი სპეციფიკური სეგმენტის — სამიზნე თანამიმდევრობის — მრავალჯერადი კოპირება (ამფლიპიკაცია) მთლიანად *in vitro* შეიძლება.

მეთოდი PCR-ისთვის საწყისი მასალა გასამრავლებელი სამიზნე ნუკლეოტიდური თანამიმდევრობის შემცველი ორჯაჭვიანი ᲓᲜმ, სითბომდგრადი ᲓᲜმ პოლიმერაზა, ოთხივე ნუკლეოტიდი და ორი მოკლე ერთჯაჭვიანი ᲓᲜმ-ის მოლეკულაა, რომლებიც პრაიმერების როლს ასრულებენ. ერთი პრაიმერი სამიზნე თანამიმდევრობის ერთი ჯაჭვის ერთი ბოლოს კომპლემენტარულია, ხოლო მეორე პრაიმერი — თანამიმდევრობის მეორე ჯაჭვის მეორე ბოლოსი.



შედეგები PCR-ის თითოეული ციკლისას ᲓᲜმ-ის სამიზნე თანამიმდევრობა ორმაგდება. მესამე ციკლის დასრულებისას მოლეკულების მეოთხედი ზუსტად შეესაბამება სამიზნე თანამიმდევრობის ზუსტი სიგრძის ორივე ჯაჭვს (იხ. თეთრი ბოქსი). დაახლოებით 20 ციკლის შემდეგ სამიზნე თანამიმდევრობების მოლეკულების რიცხვი ყველა დანარჩენს მილიარდჯერ აღემატება.

განსაზღვრული სეგმენტის ასლების მატარებელია, **გენომურ ბიბლიოთეკას** უწოდებენ (სურათი 20.6ა).

მეცნიერები ხშირად მოიპოვებენ ასეთ ბიბლიოთეკებს (ან ცალკეულ კლონირებულ გენებსაც კი) სხვა მკვლევარისა თუ კომერციული წყაროდან (ამას ხანდახან „ტელეფონით კლონირებას” უწოდებენ!).

გარკვეული ბაქტერიოფაგი ასევე ხშირად გამოიყენება კლონირების ვექტორებად გენომური ბიბლიოთეკების შესაქმნელად. უცხო ᲓᲜმ-ის ფრაგმენტები შეიძლება სპლაისირდნენ ფაგის გენომში ისევე, როგორც პლაზმიდაში, რესტრიქციული ფერმენტისა და ᲓᲜმ-ლიგაზას გამოყენებით. ვექტორებად ფაგების გამოყენების უპირატესობა იმაში მდგომარეობს, რომ ფაგს ბაქტერიულ პლაზმიდასთან შედარებით ᲓᲜმ-ის უფრო დიდი ნაწილის ჩართვა შეუძლია. რეკომბინანტული ფაგის ᲓᲜმ *in vitro* თავსდება კაფსიდებში და შემდგომ გადადის ბაქტერიულ უჯრედში ჩვეულებრივი ინფიცირების პროცესის საშუალებით.

უჯრედის შიგნით, ფაგის ᲓᲜმ რეპლიცირდება და ახალი ფაგის ნაწილაკებს წარმოქმნის, რომელთაგან თითოეული უცხო ᲓᲜმ-ის მატარებელია. ფაგის გამოყენებით შექმნილი გენომური ბიბლიოთეკა ფაგის კლონების კოლექციის სახით ინახება (სურათი 20.6ბ). რადგანაც რესტრიქციული ფერმენტები გენების საზღვრებს ვერ სცნობენ, ზოგიერთი გენი ორივე ტიპის გენომურ ბიბლიოთეკაში გაჭრილი და ორ ან მეტ კლონს შორის განაწილებული იქნება.

მკვლევრებს სხვა ტიპის ᲓᲜმ-ის ბიბლიოთეკის შექმნაც შეუძლიათ, თუ პროცესს უჯრედებიდან ექსტრაგირებული მრნმ-ით დაიწყებენ. ფერმენტი უკუტრანსკრიპტაზას (მიღებული რეტროვირუსებიდან) გამოყენებით *in vitro* მრნმ-ის მოლეკულების ერთჯაჭვიანი ᲓᲜმ ტრანსკრიპტები მიიღება. მრნმ-ის ფერმენტული დეგრადაციის შემდეგ, ᲓᲜმ პოლიმერაზას მიერ სინთეზდება ᲓᲜმ-ის მეორე ჯაჭვი, პირველის კომპლემენტარული. ეს ორჯაჭვიანი ᲓᲜმ, რომელსაც **კომპლემენტარული ᲓᲜმ (კᲓᲜმ)** ეწოდება, შემდგომ მოდიფიცირდება ორივე ბოლოზე რესტრიქციული ფერმენტის ამომცნობი თანამიმდევრობების დამატებით. და ბოლოს, **კᲓᲜმ** ჩაერთვება ᲓᲜმ ვექტორში გენომური ᲓᲜმ ფრაგმენტების ჩართვის ანალოგიური მექანიზმით. გამოყოფილი მრნმ უჯრედების მიერ გამოყენებული, მრავალი სხვადასხვა გენიდან ტრანსკრიბირებული ყველა მრნმ მოლეკულების, ნარევს წარმოადგენდა. ამგვარად, კᲓᲜმ, რომლის კლონირებაც განხორციელდა, გენების კოლექციის შემცველ ბიბლიოთეკას წარმოქმნიან. თუმცა, **კᲓᲜმ ბიბლიოთეკა** გენომის მხოლოდ ნაწილს წარმოადგენს — მასში გენების მხოლოდ ის ჯგუფი გვაქვს, რომლებიც მრნმ-ში ტრანსკრიბირდნენ საწყის უჯრედებში.

გენომურ და კᲓᲜმ ბიბლიოთეკებს თითოეულს თავისი უპირატესობები აქვს, იმისდა მიხედვით, თუ რისი შესწავლა მიმდინარეობს.

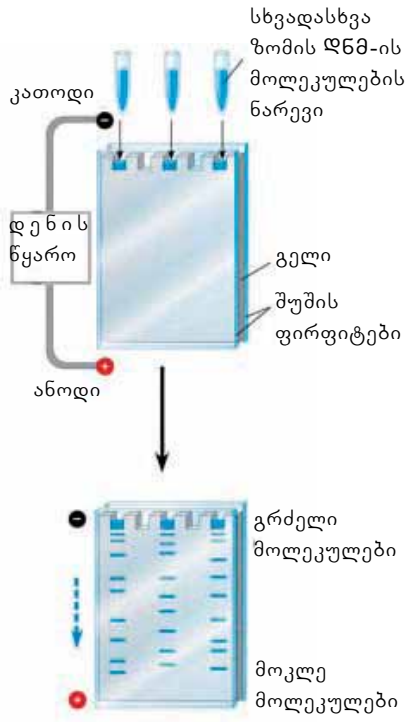
თუ თქვენ გინდათ გენის კლონირება, მაგრამ ზუს-

სურათი 12.6

კვლევა: გელის ელექტროფორეზი

გამოყენება გელ-ელექტროფორეზს იყენებენ ზომით, ელექტრული მუხტით, ან სხვა ფიზიკური მახასიათებლით განსხვავებული ნუკლეინის მჟავების ან ცილების დასაყოფად. ᲓᲜᲛ მოლეკულების გელ-ელექტროფორეზით დაყოფა როგორც კლონირებული გენების (იხ. **სურათი** 20.9), ასევე გენომური ᲓᲜᲛ-ის (იხ. **სურათი** 20.10) რესტრიქციული ფრაგმენტების ანალიზისას ხდება.

მეთოდები გელ-ელექტროფორეზი აცალკევებს მაკრომოლეკულებს ელექტრული ველში მოთავსებულ გელში მათი მოძრაობის სიჩქარის საფუძველზე. ჩართული დენის პირობებში ᲓᲜᲛ-ის მოლეკულის გადაადგილების მანძილი მისი სიგრძის უკუპროპორციულია. ᲓᲜᲛ-ის მოლეკულების ნარევი, რომელიც ჩვეულებრივ რესტრიქციის ფერმენტების მოქმედების შედეგად წარმოქმნილი ფრაგმენტებისაგან შედგება, „ხაზებად" იყოფა: თითოეული ხაზი ერთი და იგივე სიგრძის ათასობით მოლეკულას შეიცავს.



1. ᲓᲜᲛ-ის მოლეკულების ნარევის შემცველი თითოეული ნიმუში გელის თხელი ფირფიტის ერთ ბოლოსთან ცალკე ფოსოში თავსდება. გელი წყალხსნარის აბაზანაში შუშის ფირფიტებს შორისაა მოთავსებული და მის ორივე ბოლოსთან ელექტროდებია მიერთებული.

2. ჩართული დენის პირობებში უარყოფითად დამუხტული ᲓᲜᲛ-ის მოლეკულები დადებითი ელექტროდისკენ მოძრაობს. მოკლე მოლეკულები გრძელ მოლეკულებთან შედარებით უფრო სწრაფად გადაადგილდება. აქ ხაზები ლურჯად ნაჩვენებია, თუმცა ნამდვილ გელში ᲓᲜᲛ-ის ხაზები უხილავია, სანამ ᲓᲜᲛ-თან ბმების შემქნის უნარის მქონე საღებავს არ ამატებენ. ყველაზე მოკლე მოლეკულები ყველაზე სწრაფად გადაადგილდება. მათი ხაზები გელის ქვედა ნაწილში იქნება.

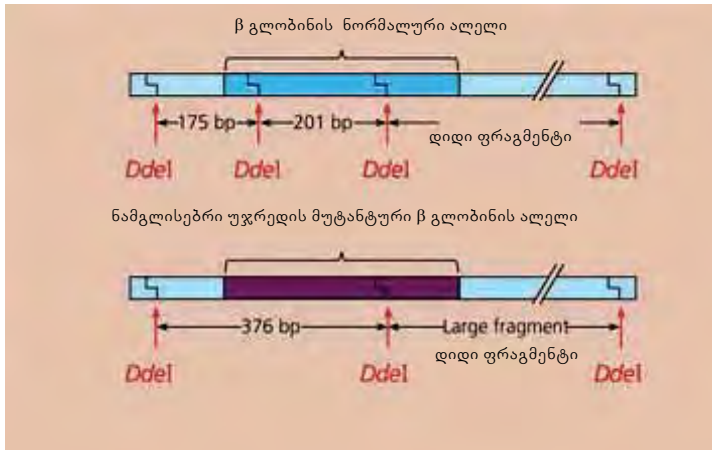
შედეგები დენის გამორთვის შემდეგ ᲓᲜᲛ-ის გასამჟღავნებელ საღებავს ვამატებთ. ეს საღებავი ულტრაიისფერ სინათლეზე ვარდისფრად ანათებს და მასტან დაკავშირებულ დაყოფილ ხაზებს გვაჩვენებს. აქ მოყვანილ ნამდვილ გელზე ვარდისფერი ხაზები, ელექტროფორეზის საშუალებით დაყოფილ, ᲓᲜᲛ-ის სხვადასხვა სიგრძის ფრაგმენტებს შეესაბამება. თუ ყველა ნიმუში თავდაპირველად ერთი და იმავე რესტრიქციის ფერმენტით დაჭრეს, მაშინ ხაზების განსხვავებული სურათები მათი სხვადასხვა წყაროდან წარმოშობაზე მიუთითებს.



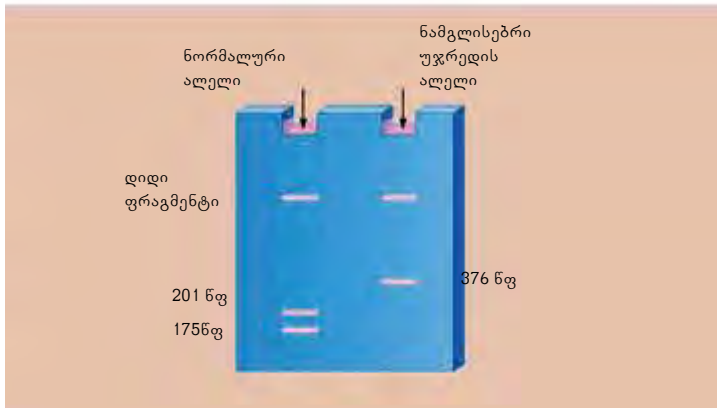
ტად არ იცით, რა ტიპის უჯრედებში ხდება მისი ექსპრესია, ან ვერ ახერხებთ ამ ტიპის უჯრედების მოპოვებას, შეგიძლიათ დარწმუნებული იყოთ, რომ გენომურ ბიბლიოთეკაში ეს გენი იქნება. ასევე, თუ თქვენ რეგულატორული თანამიმდევრობები ან გენთან ასოცირებული ინტრონები გაინტერესებთ, გენომური ბიბლიოთეკაა საჭირო, რადგანაც ასეთი თანამიმდევრობები საბოლოოდ დამუშავებულ მრნმ-ებში, რომელთაც კᲓᲜᲛ ბიბლიოთეკის შესაქმნელად იყენებენ, არ არის. სწორედ ამ მიზეზით, თუ თქვენ მხოლოდ გენის მაკოდირებელი თანამიმდევრობა გაინტერესებთ, კᲓᲜᲛ ბიბლიოთეკიდან შეგიძლიათ მოიპოვოთ მისი დამუშავებული ვერსია. კᲓᲜᲛ ბიბლიოთეკა ასევე სასარგებლოა განსაზღვრული ტიპის უჯრედების, ვთქვათ ტვინის ან ღვიძლის უჯრედების, სპეციალიზირებული ფუნქციების განმაპირობებელი გენების შესასწავლად. და ბოლოს, გენთა ექსპრესიის სურათში განვითარების პროცესში წარმოქმნილ ცვლილებებს შეიძლება დავაკვირდეთ, თუკი ერთი და იგივე ტიპის უჯრედებიდან კᲓᲜᲛ ბიბლიოთეკებს ორგანიზმის სიცოცხლის სხვადასხვა ეტაპებზე გავაკეთებთ.

ᲘᲖᲝᲚᲘᲠᲔᲑᲣᲚᲘ ᲒᲔᲜᲔᲑᲘᲡ ᲙᲚᲝᲜᲘᲠᲔᲑᲐ ᲓᲐ ᲐᲥᲡᲞᲠᲔᲡᲘᲠᲔᲑᲐ

განსაზღვრული ნუკლეოტიდური თანამიმდევრობის საპოვნელად ᲓᲜᲛ-ის ბიბლიოთეკის სკრინინგის ალტერნატივა ხანდახან შეიძლება იყოს სამიზნე გენზე კლონების სკრინინგი, რაც მის მიერ კოდირებული ცილის აღმოჩენას ეფუძნება. მაგალითად, თუ ცილა ფერმენტს წარმოადგენს, შესაძლოა გაიზომოს მისი აქტივობა; ასევე, ცილის დეტექცია მათთან სპეციფიკურად დაკავშირებადი ანტისხეულების გამოყენებითაა შესაძლებელი. და მას შემდეგ, რაც განსაზღვრული გენის კლონირება მასპინძელ უჯრედებში განხორციელდება, მისი ცილოვანი პროდუქტის წარმოება შეიძლება დიდი რაოდენობით, კვლევითი მიზნებისა თუ მნიშვნელოვანი პრაქტიკული გამოყენებისთვის.



(ა) *Dde*I რესტრიქციის საიტები β–გლობინის გენის ნორმალური და ნამგლისებრი უჯრედის ალელებში. აქ ნაჩვენებია კლონირებული ალელები, რომლებიც ვექტორულ Დნმ-ს მოცილებილია, მაგრამ მაკოდირებელი Დნმ-ის გვერდით მდებარე გარკვეული რაოდენობის Დნმ-საც შეიცავს. ნორმალური ალელი მაკოდირებელ თანამიმდევრობაში ორ საიტს შეიცავს, რომელთა ამოცნობა შეუძლია *Dde*I რესტრიქციის ფერმენტს. ნამგლისებრი უჯრედის ალელს ამ საიტთაგან ერთ-ერთი აკლია.



(ბ) ნორმალური და ნამგლისებრი უჯრედის ალელებიდან მიღებული რესტრიქციული ფრაგმენტების ელექტროფორეზი. თითოეული გასუფთავებული ალელის ნიმუშები *Dde*I ფერმენტით დაიჭრა და შემდგომ გელ ელექტროფორეზზე გაიშვა. ნორმალური ალელისთვის სამი ხაზი, ხოლო ნამგლისებრი უჯრედის ალელისთვის — ორი მივიღეთ (Დნმ-ის ორივე საწყისი მოლეკულის ბოლოებზე განლაგებული მცირე ზომის ფრაგმენტები იდენტურია და არ ჩანს).

▲ *სურათი 20.9* ***რესტრიქციული ფრაგმენტების ანალიზის გამოყენება β–გლობინის გენის ნორმალური და ნამგლისებრი უჯრედის ალელების გასარჩევად.*** *(ა) ნამგლისებრი უჯრედის მუტაცია β–გლობინის გენში DdeI–ის ერთ-ერთ რესტრიქციის საიტს ანადგურებს.* ***(ბ)*** *შედეგად, DdeI ფერმენტის მოქმედებით ნორმალური და ნამგლისებრი უჯრედების ალელებისგან განსხვავებული ფრაგმენტები წარმოიქმნება.*

ბაქტერიული ექსპრესიის სისტემები

კლონირებული ეუკარიოტული გენის მიერ ბაქტერიულ მასპინძელ უჯრედებში ფუნქციონირების დაწყება სირთულეებთან შეიძლება იყოს დაკავშირებული, რადგანაც გენთა ექსპრესიის გარკვეული ასპექტები ეუკარიოტებსა და პროკარიოტებში განსხვავებულია. პრომოტორებსა და Დნმ-ის სხვა მაკონტროლებელ თანამიმდევრობებში არსებული სხვაობებით გამოწვეული სირთულეების გადასალახავად, მეცნიერები, ჩვეულებრივ, **ექსპრესიის ვექტორს** იყენებენ;

ეს არის კლონირების ვექტორი, რომელიც რესტრიქციის საიტის გვერდზე აღმავალი მიმართულებით მაღალაქტიურ პროკარიოტულ პრომოტორს შეიცავს და აქვე შესაძლებელია ეუკარიოტული გენის სწორი წაკითხვის ჩარჩოში ჩართვაც. ბაქტერიული მასპინძელი უჯრედი ამოიცნობს პრომოტორს და წარმატებით განახორციელებს ამ პრომოტორთან მიბმული უცხო გენის ექსპრესიას. ასეთი ექსპრესიის ვექტორები ბაქტერიულ უჯრედებში მრავალი ეუკარიოტული ცილის სინთეზის საშუალებას იძლევიან.

კლონირებული ეუკარიოტული გენების ბაქტერიებში ექსპრესირებასთან დაკავშირებული მეორე პრობლემა ეუკარიოტული გენების უმეტესობაში არამაკოდირებელი უბნების (ინტრონების) არსებობაა. ინტრონები ეუკარიოტულ გენს ძალიან აგრძელებენ და მოუხერხებელს ხდიან და ასევე გენის სწორად ექსპრესიას უშლიან ხელს ბაქტერიული უჯრედების მიერ, რადგანაც ამ უკანასკნელთ არ აქვთ რნმ-ის სპლაისინგის მექანიზმი.

ამ პრობლემის გადაჭრა შესაძლებელია გენის კᲓნმ ფორმის გამოყენებით, რომელიც მხოლოდ ეგზონებს შეიცავს. ბაქტერიებს ეუკარიოტული კᲓნმ გენის ექსპრესირება შეუძლიათ, თუ ვექტორი ბაქტერიულ პრომოტორსა და გენის ტრანსკრიციისა და ტრანსლაციისთვის აუცილებელ ყველა სხვა მაკონტროლებელ ელემენტებს შეიცავს.

ეუკარიოტული კლონირება და ექსპრესიის სისტემები

მოლეკულური დარგის ბიოლოგებს ეუკარიოტულ-პროკარიოტული შეუთავსებობის თავიდან არიდება შეუძლიათ, თუ სამიზნე ეუკარიოტული გენების კლონირებისა და/თუ ექსპრესირებისთვის მასპინძელ უჯრედებად ბაქტერიების ნაცვლად ეუკარიოტულ უჯრედებს, ვთქვათ საფუარებს, გამოიყენებენ. საფუარის უჯრედები, ერთუჯრედიანი სოკოები ორ უპირატესობას გვთავაზობენ: ისინი ბაქტერიებივით ადვილად იზრდებიან და პლაზმიდებს შეიცავენ, რაც დიდი იშვიათობაა ეუკარიოტებს შორის.

მეცნიერებმა ისეთი რეკომბინანტული პლაზმიდებიც კი შექმნეს, რომლებშიც საფუარისა და ბაქტერიების Დნმ-ია კომბინირებული და რომელთაც ორივე ტიპის უჯრედებში შეუძლიათ რეპლიცირება. ეუკარიოტული გენების კლონირების სხვა გამოსადეგ იარაღს **საფუარის ხელოვნური ქრომოსომები (YACs)** წარმოადგენენ, რომლებშიც ეუკარიოტული ქრომოსომების მთავარი შემადგენლები — Დნმ-ის რეპლიკაციის საწყისი, ცენტრომერა და ორი ტელომერა, უცხო Დნმ-თანაა კომბინირებული. ასეთი ქრომოსომის მსგავსი ვექტორები მიტოზის დროს ჩვეულებრივ იქცევიან და საფუარის უჯრედის დაყოფისას უცხო Დნმ-ის კლონირებას ახდენენ. რადგანაც YAC-ს პლაზმიდურ ვექტორთან შედარებით, Დნმ-ის ბევრად უფრო გრძელი სეგმენტის ტარება შეუძლია, მეტი შანსია, კლონირებული ფრაგ-

მენტი მთლიან გენს, და არა მხოლოდ მის ნაწილს, შეიცავდეს.

კლონირებული ეუკარიოტული გენის ექსპრესირებისთვის ეუკარიოტული მასპინძელი უჯრედების გამოყენების კიდევ ერთი მიზეზი ის არის, რომ მრავალი ეუკარიოტული ცილა ვერ იფუნქციონირებს, თუ ტრანსლაციის შემდგომ მათი მოდიფიკაცია, მაგალითად ნახშირწყლოვანი ან ლიპიდური ჯგუფების დამატება არ განხორციელდა.

ბაქტერიულ უჯრედებს ამ მოდიფიკაციების ჩატარება არ შეუძლიათ და თუ ცილოვანი პროდუქტი, რომელიც ამგვარ პროცესინგს საჭიროებს, ძუძუმწოვრისგან არის, საფუარის უჯრედებიც კი ვერ შეძლებენ მის სწორად მოდიფიცირებას. ამიტომ შესაძლოა, ცხოველთა უჯრედების კულტურიდან მასპინძელი უჯრედების გამოყენება გახდეს აუცილებელი.

მეცნიერებმა რეკომბინანტული ДНმ-ის ეუკარიოტულ უჯრედებში გადატანის სხვადასხვა მეთოდები შეიმუშავეს. **ელექტროპორაციაში** უჯრედების შემცველ ხსნარზე ხანმოკლე ელექტრული იმპულსით მოქმედებენ, რის შედეგადაც უჯრედების პლაზმურ მემბრანებში დროებითი ხვრელები წარმოიქმნება, რომელთა გავლით მათში ДНმ შეიძლება შევიდეს (ეს ტექნიკა ახლა ფართოდ გამოიყენება ბაქტერიებისათვისაც). განსხვავებული მიდგომით, მეცნიერებს ცალკეულ ეუკარიოტულ უჯრედებში პირდაპირ შეუძლიათ, მოახდინონ ДНმ-ის ინექცირება მიკროსკოპიულად წვრილი ნემსების გამოყენებით. მცენარეულ უჯრედებში ДНმ-ის შესატანად, ნიადაგის ბაქტერიის *Agrobacterium*–ის გამოყენება შეიძლება, როგორც შემდგომ შევიტყობთ. თუკი შეტანილი ДНმ გენური რეკომბინაციის საშუალებით უჯრედის გენომში ჩაერთვება, შემდგომ შესაძლებელია უჯრედის მიერ მისი ექსპრესირებაც მოხდეს.

ДНმ-ის ამპლიფიცირება in vitro: პოლიმერაზული ჯაჭვური რეაქცია (PCR)

განსაზღვრული გენის ან ДНმ-ის სხვა თანამიმდევრობის დიდი რაოდენობის მოსამზადებლად საუკეთესო მეთოდად რჩება უჯრედებში ДНმ-ის კლონირება. თუმცა, როდესაც ДНმ-ის წყარო არასაკმარისი ან გაუსუფთავებელია, **პოლიმერაზული ჯაჭვური რეაქცია, ანუ PCR** უფრო სწრაფ და სელექციურ მეთოდს წარმოადგენს. ამ მეთოდით, ერთი ან მეტი ДНმ-ის მოლეკულიდან ნებისმიერი სპეციფიკური სამიზნე სეგმენტის სწრაფი ამპლიფიკაციაა (მრავალჯერადი კოპირება) შესაძლებელი სინჯარაში. ავტომატიზირებული PCR-ის საშუალებით, რამდენიმე საათში ДНმ-ის სამიზნე სეგმენტის მილიარდობით ასლის მიღებაა შესაძლებელი; ეს საგრძნობლად განსხვავდება იმ დღეებისგან, რაც იმავე რაოდენობის ასლების მისაღებად დაგვჭირდებოდა, თუ სამიზნე გენის კლონის აღმოსაჩენად ДНმ-ის ბიბლიოთეკის სკრინინგს ჩავატარებდით და შემდგომ მასპინძელ უჯრედში მოვახდენდით მის რეპლიკაციას.

PCR-ის პროცედურაში (**სურათი 20.7**) სამსაფეხურიანი ციკლი ჯაჭვურ რეაქციას იწვევს, რის შედეგადაც ДНმ-ის იდენტური მოლეკულების პოპულაცია ექსპონენციალურად იზრდება. თითოეული ციკლის პროცესში, სარეაქციო ნარევი ცხელდება ДНმ-ის ჯაჭვების დენატურაციის (დაცალკევების) მიზნით და შემდგომ ცივდება, რათა შესაძლებელი გახდეს სამიზნე თანამიმდევრობის საპირისპირო ჯაჭვების ორივე ბოლოზე განლაგებულ თანამიმდევრობებთან მათი კომპლემენტარული მოკლე, ერთჯაჭვიანი ДНმ-ის პრაიმერების გამოწვა (წყალბადური ბმებით დაკავშირება); და ბოლოს, სითბომდგრადი ДНმ პოლიმერაზა ახდენს პრაიმერების გაგრძელებას 5’—> 3“ მიმართულებით. სტანდარტული ДНმ პოლიმერაზა რომ გამოგვეყენებინა, ის ДНმ-თან ერთად პირველ, გაცხელების საფეხურზე დენატურირდებოდა და ყოველი ციკლის შემდგომ საჭირო იქნებოდა მისი გამოცვლა. PCR-ის ავტომატიზაციისთვის გადამწყვეტი უჩვეულო, სითბომდგრადი ДНმ პოლიმერაზას აღმოჩენა იყო. ის პირველად ცხელ წყაროებში არსებული პროკარიოტებისაგან გამოიყო, რომელთაც ყოველი ციკლის დასაწყისში სიცხის გაძლება შეუძლიათ.

PCR-ის სპეციფიკურობა ისეთივე შთამბეჭდავია, როგორც მისი სიჩქარე. საწყის მასალაში საკმარისია საჭირო ДНმ-ის მხოლოდ უმცირესი რაოდენობის არსებობა და ეს ДНმ ნაწილობრივ დეგრადირებულ მდგომარეობაშიც შეიძლება იყოს. აღნიშნულ მაღალსპეციფიკურობას მეტწილად პრაიმერები განაპირობებენ, რომლებიც წყალბადური ბმებით *მხოლოდ* სამიზნე სეგმენტის საპირისპირო ბოლოებზე განლაგებულ თანამიმდევრობებს უკავშირდებიან. მესამე ციკლის ბოლოსთვის, მოლეკულების ერთი მეოთხედი სამიზნე სეგმენტის იდენტურია, მათი ორივე ჯაჭვის შესაბამისი სიგრძისაა.

ყოველი მომდევნო ციკლის შედეგად, სწორი სიგრძის სამიზნე სეგმენტის მოლეკულების რიცხვი ორმაგდება და მალე მრავალჯერ აღემატება რეაქციის ყველა სხვა ДНმ მოლეკულებს.

მისი სიჩქარისა და სპეციფიკურობის მიუხედავად, PCR ამფლიპიკაცია ვერ შეცვლის უჯრედებში გენების კლონირებას იმ შემთხვევებში, როდესაც გენის დიდი რაოდენობით მიღებაა სასურველი. PCR რეპლიკაციის პროცესში მომხდარი შემთხვევითი შეცდომები ამ მეთოდით მიღებული კარგი ასლების რაოდენობას ზღუდავს. თუმცა, სულ უფრო ინტენსიურად ხდება PCR-ის გამოყენება ДНმ-ის სპეციფიკური ფრაგმენტის საკმარისი რაოდენობის მისაღებად, რათა კლონირება განხორციელდეს ვექტორში მისი უბრალოდ ჩართვის გზით.

შეიმუშავეს რა 1986 წელს, PCR-მა უდიდესი გავლენა მოახდინა ბიოლოგიურ კვლევებსა და ბიოტექნოლოგიაში. PCR-ის საშუალებით ამფლიპიცირებული იქნა წყაროთა ფართო სპექტრიდან მიღებული ДНმ: 40 000 წლის წინანდელი გაყინული მამონტიდან მიღებული უძველესი ДНმ-ის ფრაგმენტები; ДНმ თითის ანაბეჭდებიდან თუ დანაშაულის ადგილიდან აღებული სისხლის, ქსოვილის ან სპერმის უმცირესი რაოდენობიდან;

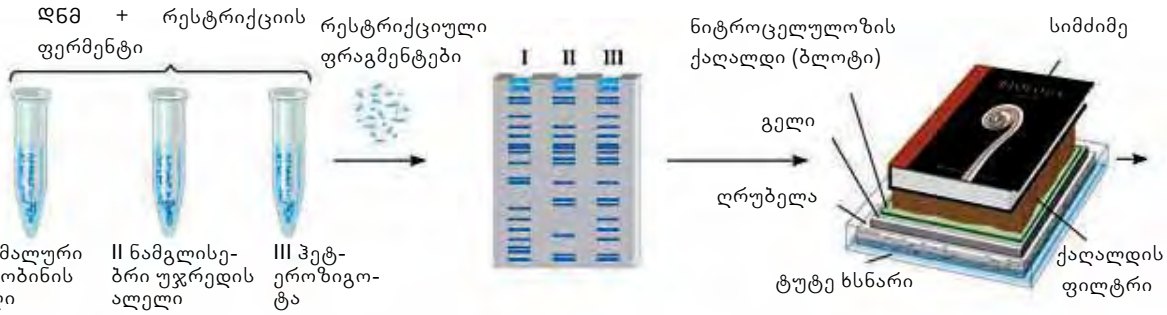
ერთეული ემბრიონული უჯრედების ДНმ გენეტიკური დარღვევების სწრაფი პრენატალური დიაგნოსტირებისთვის; და რთულად აღმოსაჩენი ვირუსებით, როგორიცაა მაგალითად HIV, ინფიცირებული უჯრედებიდან აღებული ვირუსული გენების ДНმ. PCR-ის გამოყენებას ჩვენ მოგვიანებით კვლავ დავუბრუნდებით.

სურათი 20.10

კვლევა: დნმ–ის ფრაგმენტების საუზერნ ბლოტინგი (ელექტროფორეზით დაყოფილი ფრაგნემტების ჰიბრიდიზაციით რადიოაქტიურ ზონდთან, მაგ, კომპლემენტარული დნმ–თან, მისაბმნი გენის შემცველი დნმ–ის ფრაგმენტის დადგენის მეთოდი)

გამოყენება ამ მეთოდით მკვლევრებს შეუძლიათ დნმ-ის ნიმუშში სპეციფიკური ნუკლეოტიდური თანამიმდევრობების აღმოჩენა. საუზერნ ბლოტინგი განსაკუთრებით სასარგებლოა გენომური დნმ-ის სხვადასხვა ნიმუშიდან წარმოქმნილი რესტრიქციული ფრაგმენტების შესადარებლად.

მეთოდი მოყვანილ მაგალითში სამი ინდივიდისადარებთ გენომური დნმ-ის ნიმუშებს გან: ჰომოზიგოტური ნორმალური β–გლობინის ალელისადმი (I), ჰომოზიგოტური მუტანტური ნამგლისებრი უჯრედის ალელისადმი (II) და ჰეტეროზიგოტული (III).სინთეზირებული ჯაჭვების სერიაში საწყისი თანმიმდევრობის გასწვრივ განლაგებული თითოეული ნუკლეოტიდის პოზიცია წარმოდგენილია ჯაჭვით, რომელიც ამ წერტილში კომპლემენტარული ddNTP-ით მთავრდება. რადგანაც ddNTP-ის თითოეული ტიპი მონიშნულია განსხვავებული ფლუორესცენტული საღებავით, შესაძლებელია ახალი ჯაჭვების ბოლო ნუკლეოტიდების იდენტიფიკაცია, შემდგომში კი მთელი საწყისი თანმიმდევრობის დადგენა.



1. რესტრიქციული ფრაგმენტების მომზადება. დნმ-ის თითოეული ნიმუშს ემატება ერთი და იგივე რესტრიქციის ფერმენტი, ამ შემთხვევაში ეს *Dde*I-ია. ფერმენტის მოქმედების შედეგად თითოეულ ნიმუშში ათასობით რესტრიქციული ფრაგმენტის ნარევს ვიღებთ.

2. გელ-ელექტროფორეზი. რესტრიქციული ფრაგმენტები თითოეულ ნიმუშში ელექტროფორეზის საშუალებით იყოფა, რის შედეგად დამახასიათებელ სურათს, ხაზებს ვიღებთ (რეალურად ბევრად მეტ ხაზს ვიღებთ, ვიდრე ამ სურათზეა ნაჩვენები. შეღებვის გარეშე მათი დანახვა შეუძლებელია).

3. ბლოტინგი. როცა გელს ზემოთ ნაჩვენები სქემის შესაბამისად ვათავსებთ, კაპილარული მოქმედება ტუტე ხსნარს გელის გავლით ზემოთ აწვება და დნმ გადადის ნიტროცელულოზის ქაღალდის ფურცელზე (ბლოტზე). ამ პროცესში მისი დენატურაციაც ხდება. ქაღალდის ბლოტზე გადასული ერთჯაჭვიანი დნმ, გელზე განლაგებული ხაზების შესაბამისად, ხაზებად ლაგდება.



4. რადიოაქტიურ ნიმუშთან ჰიბრიდიზაცია. ქაღალდის ბლოტი რადიოაქტიურად მონიშნული ნიმუშის შემცველ ხსნარში თავსდება. ამ მაგალითში ნიმუშია β–გლობინის გენისადმი კომპლემენტარული ერთჯაჭვიანი დნმ. ნიმუშის მოლეკულები ფუძეთა შეწყვილების გზით β–გლობინის გენის ნაწილის შემცველ ნებისმიერ რესტრიქციულ ფრაგმენტს უკავშირდება (ამ ეტაპზე ხაზები არ ჩანს).

5. აუტორადიოგრაფია. ქაღალდის ბლოტს ფოტოგრაფიულ ფირს აფარებენ. ნაკრების ნიმუშის რადიოაქტივობა ფირზე იმ გამოსახულების სახით აღიბეჭდება, რომელიც ნიმუშთის ფუძეებთან შეწყვილებული დნმ-ის შემცველ ნაკრებს შეესაბამება.

შედეგები რადგანაც სამივე ნიმუშში ხაზების თვისებები მკვეთრად განსხვავებულია, ეს მეთოდი შეიძლება გამოვიყენოთ როგორც ნამგლისებრი უჯრედის ალელის ჰეტეროზიგოტური მატარებლების (III), ასევე ორი მუტანტური ალელის შემცველი დაავადებულების (II) და ორი ნორმალური ალელის მქონე ჯანმრთელების (I) იდენტიფიკაციისთვის. I და II ნიმუშებიდან მიღებული ხაზების თვისწებები მსგავსია 20.9ბ-სურათზე ნაჩვენები გასუფთავებული ნორმალური და მუტანტური ალელების ხაზების. ჰეტეროზიგოტური (III) ნიმუშის ხაზების თვისებები კი ორი ჰომოზიგოტის (I და II) თვისებების კომბინაციააა.

კონცეფცია ტესტი 20.1

1. სურათ 20.4-ის მე-5 საფეხურზე უჯრედების გასაზრდელი არე ამპიცილინს რომ არ შეიცავდეს, პლაზმიდების არშემცველი უჯრედებს კოლონიებად გაზრდა შეეძლებათ. რა ფერი ექნებათ ამ კოლონიებს და რატომ?
2. წარმოიდგინეთ, რომ გსურთ, შეისწავლოთ ადამიანის β–გლობინი, სისხლის წითელ უჯრედებში წარმოდგენილი ცილა. ცილის საჭირო რაოდენობის მისაღებად β-გლობინის გენის კლონირება გადაწყვიტეთ. რას შექმნით: გენომურ ბიბლიოთეკას თუ кДნმ-ის ბიბლიოთეკას? რა მასალას გამოიყენებთ წყაროდ Дნმ-ს თუ რნმ-ს?
3. რა ორი პოტენციურ სირთულეს ვაწყდებით კლონირებული გენებიდან ადამიანის ცილების დიდი რაოდენობების წარმოსაქმნელად პლაზმიდური ვექტორებისა და ბაქტერიული მასპინძელი უჯრედების გამოყენებისას?

კონცეფცია 20.2

რესტრიქციული ფრაგმენტების ანალიზი აღმოაჩენს Дნმ–ის განსხვავებებს, რომლებიც რესტრიქციის საიტებზე მოქმედებენ

იდენტური Дნმ-ის სეგმენტების დიდი რაოდენობების ჰომოგენურად მომზადებისთვის საჭირო ტექნიკის ხელმისაწვდომობის შემდეგ, უკვე შეგვიძლია სპეციფიკურ გენებთან და მათ ფუნქციებთან დაკავშირებულ სხვადასხვა საინტერესო საკითხვას შევეჭიდოთ. განსხვავდება თუ არა განსაზღვრული გენი სხვადასხვა პირში და არსებობს თუ არა მემკვიდრულ დარღვევებთან ასოცირებული გარკვეული ალელები? სხეულის რა ნაწილში და როდის ხდება გენის ექსპრესია? გენომში სად მდებარეობს გენი? დამოკიდებულია თუ არა გენის ექსპრესია სხვა გენების ექსპრესიაზე? ჩვენ შეგვიძლია ასევე ვიკითხოთ, განსხვავდება თუ არა გენი სახეობიდან სახეობამდე და დავიწყოთ მისი ევოლუციური ისტორიის გარკვევა.

ამგვარ კითხვებზე საპასუხოდ, საჭიროა გენისა და სხვადასხვა ინდივიდებსა და სახეობებში მისი ასლების სრული ნუკლეოტიდური თანამიმდევრობის, ასევე მისი ექსპრესიის სურათის ცოდნა. სწორედ ამ საკითხებს ეხება თავის შემდგომი ორი ნაწილი. ამ ნაწილში კი ჩვენ უფრო არაპირდაპირ მიდგომას განვიხილავთ, რომელსაც *რესტრიქციული ფრაგმენტების ანალიზი* ეწოდება და რომლის საშუალებითაც Дნმ-ის მოლეკულების ნუკლეოტიდურ თანამიმდევრობებში არსებული გარკვეული განსხვავებების დეტექციაა შესაძლებელი. ამ ტიპის ანალიზს Дნმ-ის თანამიმდევრობის შესახებ შედარებითი ინფორმაციის სწრაფად მოწოდება შეუძლია.

გელ–ელექტროფორეზი და საუზორნ ბლოტინგი

Дნმ-ის მოლეკულების შესწავლის მრავალ მიდგომაში **გელ-ელექტროფორეზს** იყენებენ. ამ ტექნიკაში ხდება გელის, როგორც მოლეკულური საცერის გამოყენება ნუკლეინის მჟავებისა და ცილების დასაყოფად ზომის, ელექტრული მუხტისა და სხვა ფიზიკური თვისებების საფუძველზე (სურათი 20.8).

რადგანაც ნუკლეინის მჟავის მოლეკულები ფოსფატურ ჯგუფებზე უარყოფითი მუხტის მატარებლები არიან, ელექტრულ ველში ისინი ყველანი დადებითი ელექტროდისკენ მიემართებიან. პოლიმერული ბოჭკოების სიხშირეში გადაადგილება გრძელ მოლეკულებს უფრო მეტად უჭირთ, ვიდრე მოკლეებს და ამიტომ მათი დაყოფა სიგრძის მიხედვით ხდება. ამგვარად, გელ-ელექტროფორეზი ხაზოვანი Дნმ-ის მოლეკულების ნარევს დაყოფს ხაზებად, რომელთაგან თითოეული ერთი სიგრძის Дნმ-ის მოლეკულებისგან შედგება.

რესტრიქციული ფრაგმენტების ანალიზში, Дნმ-ის მოლეკულაზე რესტრიქციის ფერმენტების მოქმედების შედეგად წარმოქმნილი Дნმ-ის ფრაგმენტების დაყოფა, სორტირება გელ-ელექტროფორეზის საშუალებით ხდება. როდესაც Дნმ-ის გარკვეული მოლეკულიდან მიღებული რესტრიქციული ფრაგმენტების ნარევს ელექტროფორეზით დაყოფენ, საწყისი მოლეკულისა და გამოყენებული რესტრიქციის ფერმენტისთვის დამახასიათებელი ხაზების სურათი მიიღება. ფაქტიურად, ვირუსებისა და პლაზმიდების შედარებით მცირე Дნმ-ის მოლეკულების იდენტიფიკაცია მხოლოდ მათი რესტრიქციული ფრაგმენტების სურათების მიხედვითაც არის შესაძლებელი (უფრო დიდი Дნმ მოლეკულები, როგორებიცაა ეუკარიოტული ქრომოსომების Дნმ, იმდენად ბევრ ფრაგმენტებს იძლევა, რომ ისინი ცალკეული ხაზების ნაცვლად გადღაბნილი ლაქების სახით ჩანს.) გელიდან Дნმ-ის დაუზიანებლად აღდგენა შესაძლებელია; ამიტომ ეს პროცედურა ცალკეული ფრაგმენტების გასუფთავებული ნიმუშების მომზადების საშუალებასაც წარმოადგენს.

რესტრიქციული ფრაგმენტების ანალიზი ორი სხვადასხვა Дნმ მოლეკულის, მაგალითად, გენის ორი ალელის შედარებისთვისაც გამოდგება. რესტრიქციის ფერმენტი ნუკლეოტიდების სპეციფიკურ თანამიმდევრობას ამოიცნობს და ერთი წყვილი ფუძის შეცვლაც კი შეაფერხებს მის მიერ განსაზღვრულ საიტზე მოლეკულის გაჭრას.

ამგვარად, თუ ალელებს შორის არსებული ნუკლეოტიდური სხვაობა რესტრიქციის ფერმენტის ამოცნობის თანამიმდევრობის შიგნით იქნება მოთავსებული, ამ ფერმენტის მოქმედების შედეგად თითოეული ალელიდან ფრაგმენტების განსხვავებული ნარევი წარმოიქმნება. და თითოეული ნარევი გელ-ელექტროფორეზში ხაზების თავის საკუთარ სურათს მოგვცემს. მაგალითად, ნამგლისებრი უჯრედის დაავადება β–გლობინის გენის რესტრიქციის საიტის თანამიმდევრო-

ბაში განლაგებული ერთი ნუკლეოტიდის მუტაციით არის გამოწვეული (იხ. სურათი 17.23). როგორც **სურათ 20.9**-ზეა ნაჩვენები, რესტრიქციული ფრაგმენტების ელექტროფორეზული ანალიზით შესაძლებელია β–გლობინის გენის ნორმალური და ნამგლისებრი უჯრედის ალელების გარჩევა.

სურათ 20.9-ზე საწყის მასალას კლონირებული და გასუფთავებული β–გლობინის ალელების ნიმუშები წარმოადგენდნენ. მაგრამ დავუშვათ, გვინდა სამი ინდივიდის გენომური ДНმ-ის ნიმუშების შედარება: ადამიანის, რომელიც ჰომოზიგოტურია ნორმალური β გლობინის ალელის მიმართ; ადამიანის ნამგლისებრი უჯრედის დაავადებით, რომელიც ჰომოზიგოტურია მუტანტური ალელისადმი; და ჰეტეროზიგოტური ალელების მატარებელი ადამიანის. რესტრიქციის ფერმენტით დამუშავებული გენომური ДНმ-ის ელექტროფორეზი ძალიან ბევრ ხაზს მოგვცემს იმისთვის, რომ მათი ინდივიდუალურად გარჩევა მოხერხდეს.

მაგრამ მეთოდით, რომელსაც **საუზერნ ბლოტინგი** ეწოდება და რომელიც გელ-ელექტროფორეზისა და ნუკლეინის მჟავების ჰიბრიდიზაციის კომბინაციას წარმოადგენს, ჩვენ შეგვიძლია სწორედ იმ ხაზების დადგენა, რომლებიც β გლობინის გენის ნაწილებს შეიცავენ. პრინციპი იგივეა, რაც ბაქტერიული კლონების სკრინინგისას ნუკლეინის მჟავების ჰიბრიდიზაციაში (იხ. სურათი 20.5). ამ შემთხვევაში, ნიმუში რადიოაქტიური ერთჯაჭვიანი ДНმ-ის მოლეკულაა, რომელიც ნამგლისებრი უჯრედის მუტანტური β გლობინის გენის კომპლემენტარულია. სურათი **20.10** ასახავს მთელ პროცედურას და გვიჩვენებს, როგორ შეიძლება მისი გამოყენება ზემოთ ნახსენები სამი ინდივიდისგან მიღებული ДНმ-ის ნიმუშების შესადარებლად. საუზერნ ბლოტინგი არა მხოლოდ განსაზღვრული თანამიმდევრობის არსებობას გამოავლენს ДНმ-ის ნიმუშში, არამედ ამ თანამიმდევრობის შემცველი რესტრიქციული ფრაგმენტების ზომასაც. აღნიშნული მეთოდის მრავალ გამოყენებათაგან ერთ-ერთია გენეტიკურ დაავადებებთან ასოცირებული მუტანტური ალელების ჰეტეროზიგოტური მატარებლების გამოვლენა, როგორც ეს იყო ჩვენს β–გლობინის მაგალითში.

რესტრიქციული ფრაგმენტების სიგრძის მიხედვით განსხვავებები, რომელიც გენეტიკური მარკერები

რესტრიქციული ფრაგმენტების ანალიზი მეტად ფასეული აღმოჩნდა, როდესაც ბიოლოგები *არამაკოდირებელი* ДНმ-ით დაინტერესდნენ, რომელიც ცხოველური და მცენარეული გენომების უდიდეს ნაწილს შეადგენს (იხ. სურათი 19.14). როდესაც მკვლევრებმა სხვადასხვა ინდივიდისგან აღებულ არამაკოდირებელი ДНმ-ის კლონირებულ სეგმენტებზე სურათ 20.8-ზე ნაჩვენები პროცედურა განახორციელეს, მეტად საინტერესო იყო აღმოჩენა, რომ მათი ხაზების სურათებში მრავალი სხვაობები არსებობს. გენის სხვადასხვა ალელების მსგავსად, ჰომოლოგიურ ქრომოსომებზე განლაგებული არამაკოდირებელი ДНმ-ის თანამიმდევრობებიც ავლენენ მცირე ნუკლეოტიდურ განსვავებულობას.

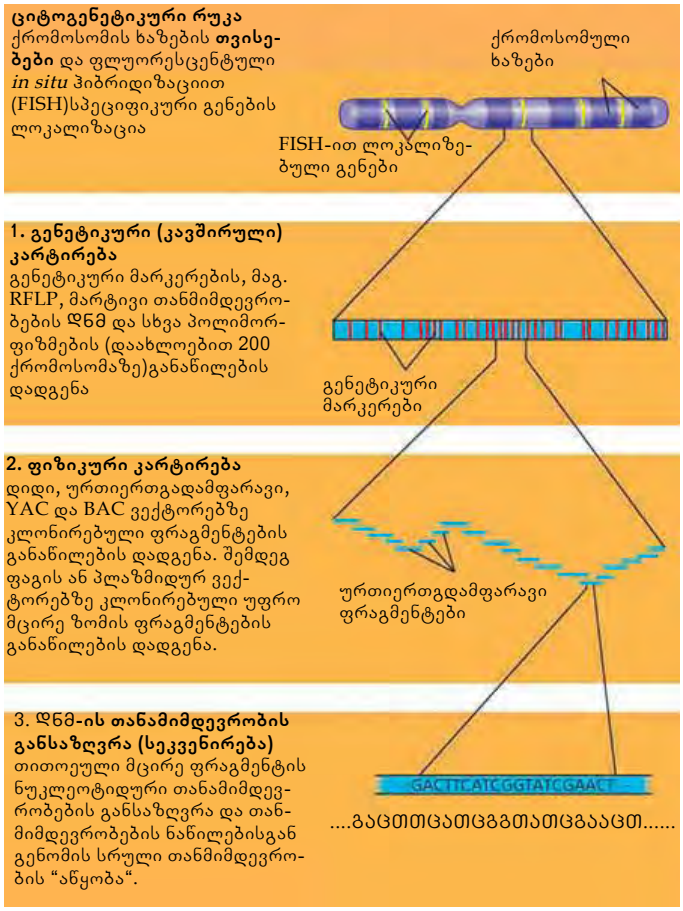
ჰომოლოგიურ ქრომოსომებზე განლაგებულ რესტრიქციულ საიტებში არსებულ განსხვავებებს, რომლებიც რესტრიქციული ფრაგმენტების განსხვავებულ სურათებს იწვევს, **რესტრიქციული ფრაგმენტების სიგრძის პოლიმორფიზმებს** (**RFLP**s) უწოდებენ. RFLP ჭარბადაა მიმობნეული მთელ გენომში, მათ შორის ადამიანის გენომშიც. არამაკოდირებელ ДНმ-ში თანამიმდევრობის სხვაობის ეს ტიპი კონცეპტუალურად იგივეა, რაც განსხვავება მაკოდირებელ თანმიმდევრობაში. როგორც ერთი წყვილი ფუძის სხვაობითაა შესაძლებელი ნამგლისებრი უჯრედის ალელის იდენტიფიკაცია, ანალოგიურად RFLP-მ შეიძლება გენეტიკური მარკერის როლი შეასრულოს გენომში განსაზღვრული მდებარეობისთვის (ლოკუსისთვის). მოცემული RFLP პოპულაციაში მრავალი ვარიანტის სახით შეიძლება შეგვხვდეს (სიტყვა *პოლიმორფიზმი* ბერძნული „მრავალი ფორმიდან" მოდის).

RFLP-ს დეტექცია და ანალიზი საუზერნ ბლოტინგის საშუალებით ხდება, განსახილველი თანმიმდევრობის კომპლემენტარული ნიმუშის გამოყენებით. სურათ 20.10-ზე მოყვანილი მაგალითი ისევე ადვილად შეიძლება ასახავდეს არამაკოდირებელ ДНმ-ში RFLP-ის დეტექციას, როგორც ორი ალელის მაკოდირებელი თანმიმდევრობიდან ერთ-ერთის. ДНმ ჰიბრიდიზაციის მაღალი მგრძნობელობის გამო, შესაძლებელია მთელი გენომის გამოყენება ДНმ-ის საწყის მასალად (ადამიანის ДНმ-ის ნიმუშებს ჩვეულებრივ სისხლის თეთრი უჯრედებიდან ღებულობენ).

RFLP მარკერების გადაცემა მენდელის წესებით ხდება და ამიტომ მათ გენეტიკური მარკერის როლის შესრულება კავშირული რუკების შედგენისათვისაც შეუძლიათ. გენეტიკოსები იმავე დასაბუთებით სარგებლობენ, რაც სურათ 15.6-ზეა აღწერილი: სიხშირე, რომლითაც ორი RFLP მარკერი — ან RFLP მარკერი და გარკვეული გენის ალელი — მემკვიდრეობით ერთად გადაეცემა, ქრომოსომაზე ამ ორი ლოკუსის განლაგების სიახლოვის ზომას წარმოადგენს. RFLP-ის აღმოჩენამ ადამიანის გენომის კარტირებისთვის ხელმისაწვდომი მარკერების რიცხვი ძალიან გაზარდა. გენეტიკოსები უკვე აღარ იყვნენ ლიმიტირებული მხოლოდ იმ გენეტიკური სახესხვაობებით, რომლებიც თვალნათელ ფენოტიპურ ცვლილებებს (როგორებიცაა გენეტიკური დაავადებები), ან თუნდაც სხვაობებს ცილოვან პროდუქტებში, იწვევენ.

კონცეფცია ტესტი 20.2

1. წარმოიდგინეთ, რომ ელექტროფორეზზე უშვებთ ინდივიდისგან გამოყოფილი და რესტრიქციული ფერმენტით დამუშავებული გენომური ДНმ-ის ნიმუშს. რას დაინახავთ ДНმ დაკავშირებადი საღებავით გელის შეღებვის შემდეგ? ახსენით.
2. ახსენით, რატომ ასრულებენ რესტრიქციული ფრაგმენტების სიგრძის პოლიმორფიზმები გენეტიკური მარკერების როლს, მიუხედავად იმისა, რომ ისინი არ განაპირობებენ ხილულ ფენოტიპურ ცვლილებებს.



▲ *სურათი 20.11* ***სამსაფეხურიანი მიდგომით მთლიანი გენომის კარტირება.*** ადამიანის გენომის პროექტის ფარგლებში მკვლევრები თითოეული ქრომოსომის ციტოგენეტიკური რუკით იწყებდნენ და საბოლოო მიზნის მისაღწევად ანუ ყოველი ქრომოსომის თითქმის სრული ნუკლეოტიდური თანმიმდევრობის დადგენისთვის, კარტირების სამ საფეხურს ახორციელებდნენ.

კონცეფცია 20.3

შესაძლებელია მთელი გენომის კარტირება ᲓᲜᲛ-ის დონეზე

ჯერ კიდევ 1980 წელს, მოლეკულურმა ბიოლოგმა დევიდ ბოტსტეინმა და კოლეგებმა ივარაუდეს, რომ RFLP-ში ასახული ᲓᲜᲛ-ის ვარიაციები შესაძლოა ადამიანის მთელი გენომის მეტად დეტალური რუკის შედგენის საფუძველი გამხდარიყო. მას შემდეგ, მკვლევრები ასეთი მარკერებისა და ᲓᲜᲛ ტექნოლოგიის მეთოდების ერთობლივი გამოყენებით მთელი რიგი სახეობების გენომების სულ უფრო და უფრო დეტალური რუკების შექმნას ცდილობენ.

დღეისთვის, კარტირების ყველაზე ამბიციურ პროექტს ადამიანის გენომის სიქვენირება წარმოადგენს, რომელიც ოფიციალურად, **ადამიანის გენომის პროექტის** სახელით 1990 წელს დაიწყო. ეს მცდელობა უმეტესწილად დასრულებული იქნა 2003 წლისთვის, როდესაც განისაზღვრა ადამიანის თითოეული ქრომოსომის (22 აუტოსომისა და წყვილი სასქესო ქრომოსომების) ᲓᲜᲛ-ის უდიდესი ნაწილის ნუკლეოტიდური თანმიმდევრობა. უნივერსიტეტებსა და კვლევით ინსტიტუტებში მკვლევართა საერთაშორისო, სახელმწიფოთა მიერ დაფინანსებული კონსორციუმის მიერ ორგანიზებულმა პროექტმა სამი ეტაპი წარმატებით გაიარა, რის შედეგადაც მიღწეული იქნა ადამიანის გენომის პროგრესულად უფრო დეტალური ხედვა : გენეტიკური (ან კავშირული) კარტირება, ფიზიკური კარტირება და ᲓᲜᲛ-ის სიქვენირება (თანამიმდევრობის განსაზღვრა).

ადმიანის გენომის კარტირებასთან ერთად, ადამიანის გენომის პროექტის ფარგლებში მეცნიერები ბიოლოგიური კვლევებისთვის მნიშვნელოვანი სხვა სახეობების გენომებზეც მუშაობენ. მათ უკვე დაასრულეს *E.coli*-ის და მრავალი სხვა პროკარიოტის, *Saccharomyces cerevisiae*–ის (საფუარი), *Caenorhabditis elegans*-ის (ნემატოდა), *Drosophila melanogaster*-ის (ხილის ბუზი), *Mus musculus*-ის (თაგვი) და ზოგიერთ სხვათა თანმიმდევრობების განსაზღვრა. ეს გენომები თავისთავადაც დიდი ინტერესის საგანს წარმოადგენს და ასევე ზოგადი ბიოლოგიური მნიშვნელობის ფასეულ ხედვას გვაწოდებენ, როგორც ამას მოგვიანებითგანვიხილავთ. ამასთან ერთად, ამ გენომების კარტირების ადრეული ცდები სასარგებლო იყო ბევრად უფრო დიდი ზომის ადამიანის გენომის გაშიფვრისთვის აუცილებელი სტრატეგიების, მეთოდებისა და ახალი ტექნოლოგიების გასავითარებლად.

გენეტიკური (კავშირული) კარტირება: მარკერების ფარდობითი განაწილება

ჯერ კიდევ ადმიანის გენომის პროექტის დაწყებამდე, ადრეული კვლევებით დადგენილი იქნა მრავალი ორგანიზმის გენომის ორგანიზაციის უხეში სურათი. მაგალითად, სახეობების კარიოტიპები ქრომოსომების რაოდენობასა და მათი ბაზების მთლიან სურათს გვიჩვენებს (იხ. სურათი 13.3). და ზოგიერთი გენი უკვე ლოკალიზებული იყო მთელი ქრომოსომის განსაზღვრულ უბანზე ფლუორესცენტული *in situ* ჰიბრიდიზაციის (FISH) საშუალებით; ამ მეთოდში ფლუორესცენტულად მონიშნულ ნიმუშებს მთლიანი ქრომოსომების იმობილიზებულ რიგთან ჰიბრიდიზაციის საშუალება ეძლევათ (იხ. სურათი 15.1). ამ ტიპის ინფორმაციის საფუძველზე მიღებული ციტოგენეტიკური რუკები საწყის მასალას წარმოადგენენ შემდგომი, უფრო დეტალური კარტირებისთვის.

ქრომოსომების ციტოგენეტიკური რუკების არსებობის შემდეგ, დიდი ზომის გენომის კარტირების საწყის სტადიას ცალკეულ ქრომოსომებში განაწილებული რამდენიმე ათასი გენეტიკური მარკერის **კავშირული რუკების** შედგენა წარმოადგენს (სურათი 20.11 სტადია 1). ასეთ რუკებზე მარკერების განაწილება და მათ შორის არსებული ფარდობითი მანძილები რეკომბინაციის სიხშირეებს ეფუძნება (იხ. თავი 15).

მარკერები შეიძლება იყოს გენები ან ნებისმიერი სხვა იდენტიფიცირებადი თანამიმდევრობები ᲓᲜᲛ-ში, როგორები-

სურათი 20.12
კვლევა: დნი-ის სეკვენირების მეთოდი

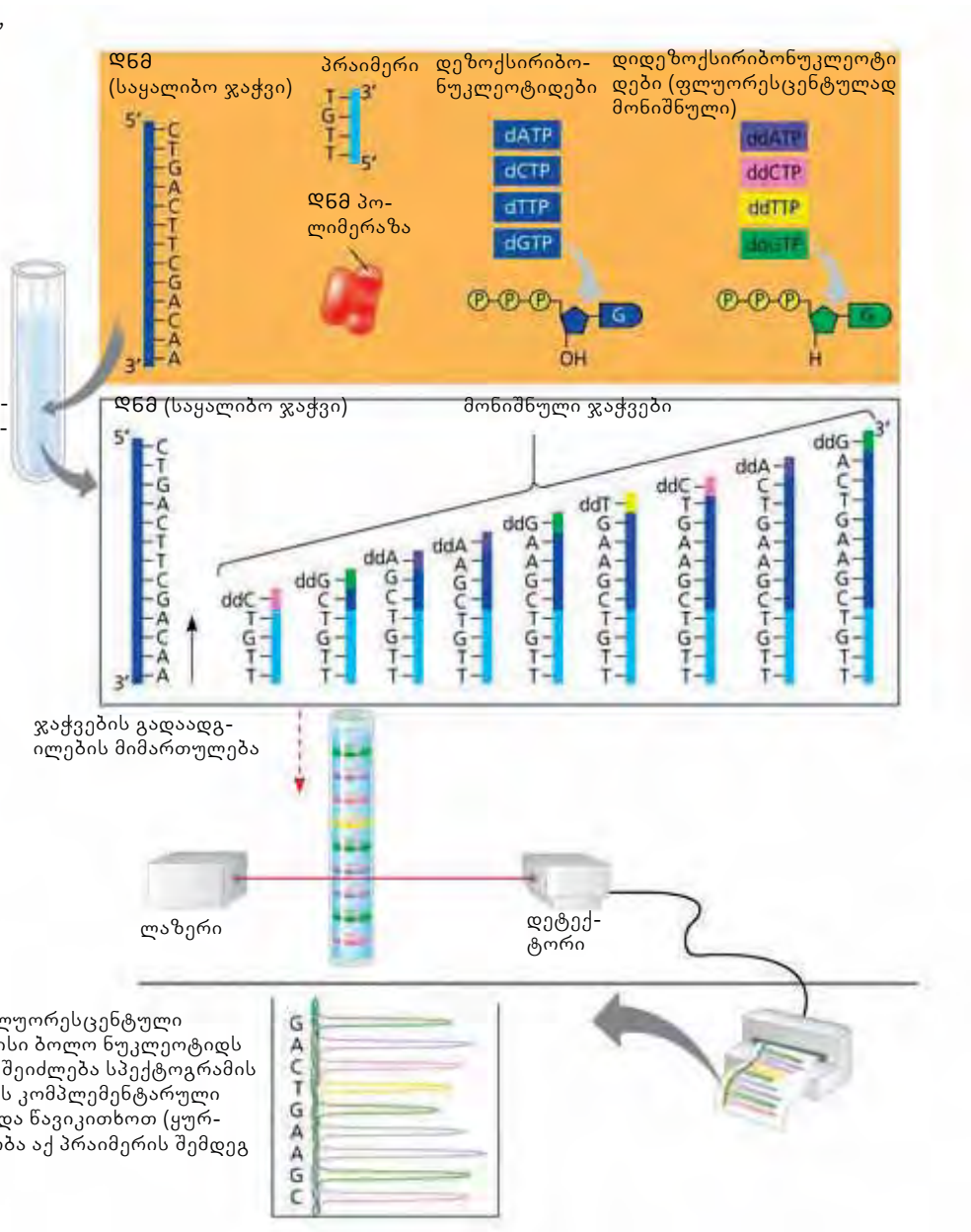
გამოყენება 800 წყვილ ფუძის სიგრძეზე არა უმეტესი ნებისმიერი კლონირებული ᲓᲜᲛ-ის ფრაგმენტის ნუკლეოტიდური თანამიმდევრობის სწრაფი განსაზღვრა შესაძლებელია სპეციალიზირებული ხელსაწყოებით, რომლებიც სეკვენირების რეაქციებს ახორციელებს და რეაქციის მონიშნულ პროდუქტებს სიგრძის მიხედვით ყოფს.

მეთოდი ამ მეთოდით ხორციელდება ᲓᲜᲛ-ის საწყისი ფრაგმენტის კომპლემენტარული ᲓᲜᲛ-ის ჯაჭვების სრული სერიის სინთეზი. თითოეული ჯაჭვი იწყება ერთი და იგივე პრაიმერით და დიდეზოქსირიბონუკლეოტიდით (ddNTP) მოდიფიცირებული ნუკლეოტიდით მთავრდება. ddNTP-ს ჩართვა იწვევს ᲓᲜᲛ-ის ჯაჭვის ზრდის ტერმინაციას, რადგანაც მას შემდეგი ნუკლეოტიდის დაკავშირების საიტი, 3'-HO ჯგუფი აკლია (იხ. სურათი 16.13).

1. ᲓᲜᲛ-ის ფრაგმენტი, რომლის სეკვენირებაც უნდა განხორციელდეს, დენატურირებულია ერთ ჯაჭვამდე და ᲓᲜᲛ-ის სინთეზისთვის საჭირო ინგრედიენტებთან ერთად ინკუბირებულია სინჯარაში: პრაიმერი, რომელიც ფუძეთა შეწყვილებით საყალიბო ჯაჭვის ცნობილ 3“ ბოლოს უნდა დაუკავშირდეს. ᲓᲜᲛ პოლიმერაზა, ოთხი ტიპის დეზოქსირიბონუკლეოტიდი, და ოთხი ტიპის დიდეზოქსირიბონუკლეოტიდი, რომლებიდან თითოეული სპეციფიკური ფლუორესცენტული მოლეკულითაა მონიშნული.

2. ყოველი ახალი ჯაჭვის სინთეზი პრაიმერის 3“ ბოლოდან იწყება და იქამდე გრძელდება, სანამ შემთხვევითი წესით, ჯაჭვში ნორმალური დეზოქსირიბონუკლეოტიდის ნაცვლად მისი ეკვივალენტური დიდეზოქსირიბონუკლეინის მჟავა არ ჩაერთვება. ეს კი ჯაჭვის შემდგომ გაგრძელებას აჩერებს. საბოლოოდ სხვადასხვა სიგრძის მონიშნული ჯაჭვების სერია წარმოიქმნება, რომელთა მონიშვნის ფერი თანამიმდევრობის ბოლო ნუკლეოტიდს ასახავს.

3. მონიშნული ჯაჭვების ნარევი იყოფა მათი გატარებით პოლიაკრილამიდის გელის შემცველ კაპილარულ მილაკში, სადაც უფრო მოკლე ჯაჭვები უფრო სწრაფად მოძრაობენ. ყოველი ჯაჭვის გამოსვლისას ფლუორესცენტული დეტექტორი მისი მონიშვნის ფერს აღრიცხავს. ამ გზით ერთი ნუკლეოტიდის სიგრძით განსხვავებული ჯაჭვების გარჩევა შესაძლებელია.



შედეგები ყოველი ჯაჭვის ფლუორესცენტული მონიშვნის ფერი მისი ბოლო ნუკლეოტიდს ავლენს. შედეგები შეიძლება სპექტოგრამის სახით დაიბეჭდოს და საყალიბო ჯაჭვის კომპლემენტარული თანამიმდევრობა ქვემოდან ზემოთ უნდა წავიკითხოთ (ყურადღება მიაქციეთ, რომ თანამიმდევრობა აქ პრაიმერის შემდეგ იწყება.)

ცაა RFLP ან თავი 19-ში განხილული მარტივი თანამიმდევრობების ᲓᲜᲛ. ძირითადად მარტივი თანმიმდევრობების ᲓᲜᲛ-ზე დაყრდნობით, რომლებიც ჭარბადაა გავრცელებული ადამიანის გენომში და სიგრძის მიხედვით განსხვავებული სხვადასხვა "ალელები" გააჩნია, მკვლევრებმა ადამიანის გენეტიკური რუკა შეადგინეს დაახლოებით 5 000 მარკერით. ასეთი რუკის დახმარებით კიდევ სხვა მარკერების, მათ შორის გენების ლოკალიზაცია გახდა შესაძლებელი ცნობილი მარკერებისადმი გენეტიკური კავშირების ტესტირების გზით. ის ასევე ფასეული იყო, როგორც კარკასი, განსაზღვრული უბნების უფრო დეტალური რუკების შესადგენად.

ფიზიკური კარტირება: ᲓᲜᲛ-ის ფრაგმენტების განაწილების დადგენა

ფიზიკურ რუკაში მარკერებს შორის არსებული დისტანცია გარკვეული ფიზიკური საზომით, როგორც წესი, ᲓᲜᲛ-ის გასწვრივ წყვილ ფუძეთა რიცხვით გამოიხატება. მთელი გენომის კარტირების შემთხვევაში, ფიზიკური რუკა იქმნება თვითოეული ქრომოსომის ᲓᲜᲛ-ის დაჭრით რიგ რესტრიქციულ ფრაგმენტებად და შემდგომ ქრომოსომულ ᲓᲜᲛ-ში ფრაგმენტების თავდაპირველი განლაგების, განაწილების დადგენით. მნიშვნელოვანია ისეთი ფრგმენტების წარმოქმნა, რომლებიც ერთმანეთს გადაფარავენ და შემდეგ ნიმუშების ან ფრაგმენტების ბოლოების ავტომატიზირებული ნუკლეოტიდური სიქვენირების საშუალებით ამ ურთიერთგადაფარვების აღმოჩენა (სურათი 20.11 საფეხური 2). ამ გზით შესაძლებელია უფრო და უფრო მეტი ფრაგმენტის განლაგების დადგენა, რაც ქრომოსომაზე მათ განაწილებას შეესაბამება.

ფიზიკური კარტირებისთვის გამოსაყენებელი ᲓᲜᲛ-ის ფრაგმენტები კლონირების საშუალებით მზადდება. დიდ გენომებზე მუშაობისას მკვლევრები ᲓᲜᲛ-ის დაჭრის, კლონირებისა და ფიზიკური კარტირების რამდენიმე ეტაპს ატარებენ. კლონირების პირველ ვექტორს ხშირად საფუარის ხელოვნური ქრომოსომა (YAC) წარმოადგენს, რომელსაც მილიონი წყვილი ფუძის სიგრძის ჩართული ფრაგმენტების ტარება შეუძლია. პირველ ეტაპზე ასევე ხშირად იყენებენ **ბაქტერიულ ხელოვნურ ქრომოსომას (BAC),** ბაქტერიული ქრომოსომის ხელოვნურ ვერსიას, რომელიც 100 000-დან 500 000-მდე წყვილი ფუძის სიგრძის ჩანართების მატარებელია. ასეთი გრძელი ფრაგმენტების განაწილების დადგენის შემდეგ, თითოეული ფრაგმენტი უფრო მცირე ზომის ნაწილებად იჭრება, რომლებიც ფაგებში ან პლაზმიდებში კლონირდებიან და ამჯერად უკვე მათი განაწილება დგინდება. ბოლოს კი თანმიმდევრობის განსაზღვრა ხორციელდება.

ᲓᲜᲛ-ის თანამიმდევრობის განსაზღვრა — სიქვენირება

გენომის კარტირების საბოლოო მიზანს თითოეული ქრომოსომის სრული ნუკლეოტიდური თანამიმდევრობის განსაზღვრა წარმოადგენს (სურათი 20.11 საფეხური 3). თუ შესაძლებელია 800 წყვილ ფუძემდე სიგრძის ᲓᲜᲛ-ის ფრაგმენტის მრავალი ასლის სუფთად მიღება, ფრაგმენტის თანამიმდევრობა შეიძლება სიქვენირების დანადგარის საშუალებით დადგინდეს. სიქვენირების ჩვეულებრივი მეთოდიკა, რაც აღწერილია **სურათ 20.12**-ზე, ბრიტანელმა მეცნიერმა, ფრედერიკ სენგერმა შეიმუშავა;

მას ხშირად *დიდეზოქსირიბონუკლეოტიდური* (ან *დიდოქსი*, შემოკლებით) *ჯაჭვის ტერმინაციის მეთოდს* უწოდებენ. ავტომატიზაციის შემთხვევაშიც კი, ადამიანის ქრომოსომების ჰაპლოიდური ნაკრების შემადგენელი 2.9 მილიარდი წყვილი ფუძის სიქვენირება ძალიან რთულ ამოცანას წარმოადგენს. ფაქტიურად, როგორც ეს ინტერვიუშიც არის განხილული, ადამიანის გენომის პროექტის მთავარ მიზანს სიქვენირების უფრო სწრაფი ტექნოლოგიის შემუშავება წარმოადგენდა თანმიმდევრობების ნაწილობრივი ანალიზისა და აწყობისთვის საჭირო უფრო დახვეწილი კომპიუტრული პროგრამების შექმნასთან ერთად.

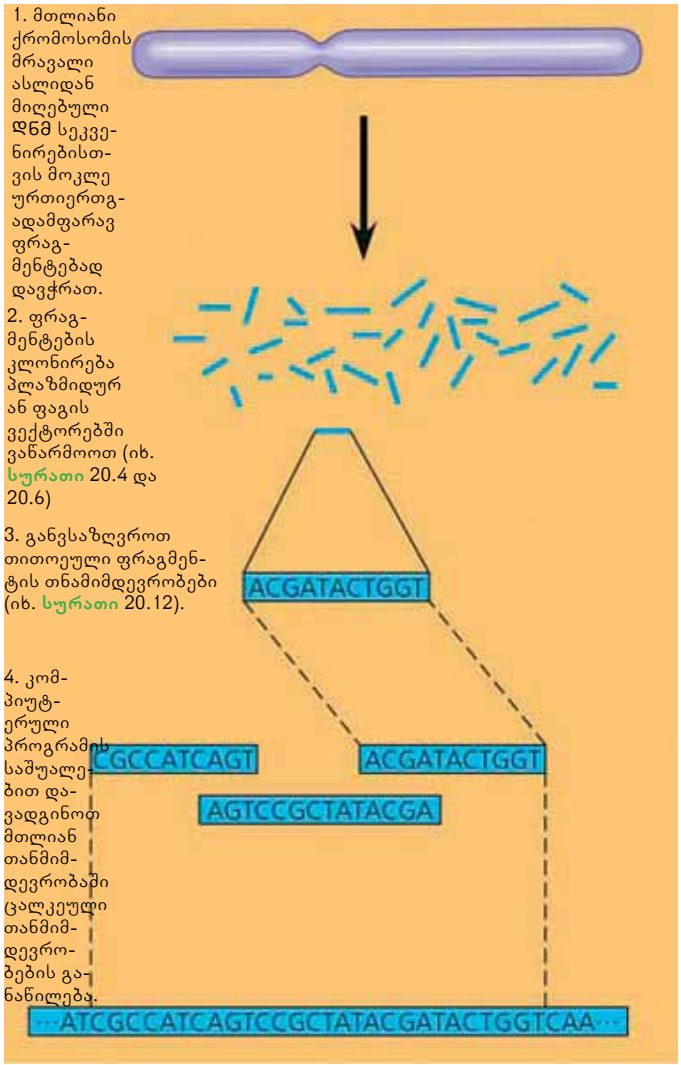
პრაქტიკაში, სურათ 20.11-ზე ნაჩვენები სამი სტადია ერთმანეთს გადაფარავს, რასაც ჩვენს მიერ მოყვანილი გამარტივებული ვერსია არ ასახავს, მაგრამ კარგად წარმოადგენს ადამიანის გენომის პროექტში გამოყენებულ სტრატეგიას. 1992 წელს, სიქვენირებისა და კომპუტერულ ტექნოლოგიებში მიღწეული წარმატებებით შთაგონებულმა მოლეკულურმა ბიოლოგმა ჯ. კრეიგ ვენტერმა მთლიანი გენომების სიქვენირების ალტერნატიული მიდგომა შეიმუშავა. მისი იდეის საფუძველი გენეტიკური კარტირებისა და ფიზიკური კარტირების საფეხურების გამოტოვება და პირდაპირ შემთხვევითი ᲓᲜᲛ-ის ფრაგმენტების სიკვენირების დაწყება იყო. შემდგომ კი, მძლავრი კომპიუტერული პროგრამების საშუალებით მოხდება უკვე გაშიფრული, ძალიან დიდი რაოდენობის ურთიერთგადამფარავი მოკლე თანმიმდევრობების აწყობა ერთ, უწყვეტ თანმიმდევრობად (სურათი 20.13).

Celera Genomics ის მიერ შემუშავებულ მიდგომაში ხდება ᲓᲜᲛ-ის შემთხვევით აღებული ფრაგმენტების სიკვენირება და შემდეგ ერთმანეთის მიმართ მათი განლაგების დადგენა. შეადარეთ ეს მიდგომა 20.11-სურათზე ნაჩვენებ იერარქიულ, სამსაფეხურიან მიდგომას.

მრავალი მეცნიერის სკეპტიციზმის მიუხედავად, ვენტერის მიდგომის ღირებულება ნათელი გახდა 1995 წელს, როდესაც მან და მისმა კოლეგებმა ორგანიზმის, ბაქტერია *Hemophilus influenzae*-ს, გენომის პირველი სრული თანმიმდევრობა გამოაქვეყნეს. 1998 წლის მაისში მან დაარსა კომპანია ცელერა გენომიკსი და გასცა დაპირება, 3 წელიწადში ადამიანის მთლიანი თანმიმდევრობის გაშიფვრა დაემთავრებინათ.

მისი მთლიანი გენომისადმი საფანტის პრინციპით მიდგომა შემდეგში, 2000 წლის მარტში, დამტკიცებული იქნა *Drosophila melanogaster*-ის გენომის თანმიმდევრობის გაშიფვრით. როგორც დაპირებული იყო, 2001 წლის თებერვალში ცელერამ, საზოგადოებრივ ადამიანის გენომის პროექტთან ერთდროულად, ადამიანის გენომის 90%-ზე მეტის სიქვენირების შესახებ გამოაცხადა.

საზოგადოებრივი კონსორციუმის წარმომადგენლები აცხადებენ, რომ ცელერამ კონსორციუმის რუკები და თან-



▲ *სურათი 20.13* ***მთელი გენომის სეკვენირების მიმართ "ყველა სახის იარაღიდან სროლის" მიდგომიდ გამოყენება.*** *ამ მიდგომის მიხედვით, რომელიც განავითარა ცელერა გენომიკმა, სნმ-ის შემთხვევით ფრაგმენტებს სეკვენირებენ და შემდეგ ერთმანეთის მიმართ კავშირის მიხედვით განალაგებენ. შეადარეთ ეს მიდგომა 20.11 სურათზეგამოსახულ სამ საფეხურიან მიდგომას.*

მიმდევრობების მონაცემები გამოიყენა, რომლებიც იმწამსვე თავისუფლად ხელმისაწვდომი ხდება ყველა მკვლევარისთვის, ცელერას მიერ მიღებული მონაცემებისგან განსხვავებით. ისინი ასევე ამტკიცებდნენ, რომ მათი მიდგომით ჩამოყალიბებულმა ინფრასტრუქტურამ დიდად გაადვილა ცელერას მუშაობა.

ვენტერი, მეორე მხრივ, ცელერას მეთოდების ეფექტურობასა და ეკონომიურობას ამტკიცებს, და მართლაც, საზოგადოებრივმა კონსორციუმმა გარკვეულწილად გამოიყენა ისინი. ცხადია, რომ ორივე მიდგომა მნიშვნელოვანია და ორივემ შეუწყო ხელი გარკვეული სახეობების გენომის მთლიან გაშიფვრას.

ადამიანის გენომის სიქვენირება ამჟამად ფაქტიურად დასრულებულია, თუმცა კვლავ რჩება ზოგიერთი ნაპრალი, რომლებიც კარტირებას საჭიროებს. განმეორებადი Dნმ-ის არსებობის გამო და სხვა რთულად გასაგები მიზეზების გამო, მრავალუჯრედიანი ორგანიზმების ქრომოსომების ზოგიერთი უბანი ჩვეულებრივი მეთოდებით დეტალურ კარტირებას არ ექვემდებარება.

ერთ დონეზე, ადამიანისა და სხვა ორგანიზმების გენომური თანამიმდევრობები უბრალოდ მშრალ ცხრილ წარმოადგენს, რომელიც შედგება ნუკლეოტიდური ფუძეებისგან: მილიონობით ა, თ, ც და გ გონებისთვის გამაოგნებელი თანმიმდევრობებით. მეორე მხრივ, სხვადასხვა სახეობების ამ თანმიმდევროებების ანალიზს და სახეობათაშორის შედარებებს საოცარ აღმოჩენებამდე მივყავართ, რასაც ქვემოთ განვიხილავთ.

კონცეფცია ცენტრი 20.3

1. რა არის მთავარი განსხვავება ქრომოსომის გენეტიკურ (კავშირებით) და ფიზიკურ რუკებს შორის?
2. ზოგადად, რით განსხვავდება ადამიანის გენომის პროექტში გამოყენებული მიდგომა საფანტის თოფის მიდგომისგან?

კონცეფცია 20.4

გენომის თანმიმდევრობები მნიშვნელოვანი ბიოლოგიური საკითხების ამოხსნის გასაღებს გვაწვდიან

ახლა, როდესაც ხელმისაწვდომია მთლიანი გენომების თანამიმდევრობები, მეცნიერებს შეუძლიათ, გენების სრული ნაკრები და მათი ურთიერთქმედება შეისწავლონ; ამ მიდგომას **გენომიკა** ეწოდება. გენომიკის საშუალებით გენომის ორგანიზაციის, გენთა ექსპრესიის რეგულაციის, ზრდისა და განვითარებისა და ევოლუციის შესახებ არსებული ფუნდამენტური საკითხების უკეთ გაგებაა შესაძლებელი. Dნმ ტექნოლოგიის მეთოდების გამოყენებით, გენეტიკოსებს გენების შესწავლა შეუძლიათ პირდაპირ და არ არის საჭირო ფენოტიპის მიხედვით გენოტიპის განსაზღვრა, როგორც ეს კლასიკურ გენეტიკაშია მიღებული. მაგრამ ახალი მიდგომა საპირისპირო პრობლემას აწყდება, საჭიროა გენოტიპის მიხედვით დადგინდეს ფენოტიპი. როდესაც Dნმ-ის გრძელი თანმიმდევრობით ვიწყებთ, როგორ შეიძლება ამოვიცნოთ გენები და განვსაზღვროთ მათი ფუნქცია?

ცილის მაკოდირებელი გენების იდენტიფიკაცია ᲓᲜᲛ-ის თანმიმდევრობებში

ᲓᲜᲛ-ის თანმიმდევრობები კომპიუტერის მონაცემთა ბაზაში ინახება, რომელიც ინტერნეტის საშუალებით ხელმისაწვდომია ყველა მკვლევრისთვის მთელ მსოფლიოში. უცნობი ცილის მაკოდირებელი გენების იდენტიფიკაციისთვის, მეცნიერები კომპიუტერულ პროგრამებს იყენებენ, რათა ამ შენახულ თანმიმდევრობების სკანირება მოახდინონ ტრანსკრიპციისა და ტრანსლაციის სტარტ და სტოპ სიგნალების, რნმ-ის სპლაისინგის საიტებისა და ცილის მაკოდირებელი გენების დამახასიათებელი სხვა სიგნალების საპოვნელად.

კომპიუტერული პროგრამა ასევე ეძებს გარკვეულ მოკლე მაკოდირებელ თანმიმდევრობებს, რომლებიც ცნობილ გენებში არსებული თანმიმდევრობების მსგავსია. ათასობით ასეთი თანმიმდევრობა, რომელთაც ექსპრესირებული თანმიმდევრობის იარლიყები, ანუ ESTs ეწოდებათ, განთავსებულია კატალოგში კომპიუტერულ მონაცემთა ბაზაში. ამ ტიპის ანალიზის საშუალებით, იმ თანმიმდევრობების იდენტიფიკაცია ხდება, რომლებიც შესაძლოა, "ახალი" ცილის მაკოდირებელი გენები, ე.წ. სავარაუდო გენები ან კანდიდატი გენები იყვნენ.

მართალია, გენომის ზომა ზოგადად პროკარიოტებიდან ეუკარიოტებამდე იზრდება, ეუკარიოტებს შორის ის ყოველთვის არ კორელირებს მათ ბიოლოგიურ სირთულესთან. მაგალითად, *Fritillaria assyriaca*-ს, ყვავილოვანი მცენარის, გენომი 120 X 109 წყვილ ფუძეს შეიცავს, რაც დაახლოებით 40-ჯერ მეტია ადამიანის გენომის ზომაზე. უფრო მეტიც, ორგანიზმში არსებული გენების რიცხვი ხშირად უფრო ნაკლებია, ვიდრე მისი გენომის ზომის გათვალისწინებით იყო სავარაუდო.

კერძოდ, ადამიანის გენების დღეისთვის გამოთვლილი რაოდენობა დაახლოებით 25000 ან ნაკლები, ბევრად ნაკლებია ნავარაუდებ 50 000-დან 100 000-მდე რიცხვზე და მხოლოდ ერთნახევარჯერ აღემატება ხილის ბუზსა და ნემატოდას ჭიაში ნანახ რაოდენობას **(ცხრილი 20.1)**.

ეს ფაქტი თავდაპირველად ძალიან მოულოდნელი ჩანდა, ადამიანებსა და სხვა ხერხემლიანებში უჯრედთა ტიპების დიდი მრავალფეროვნებისა და ზოგადად მათი ბიოლოგიური კომპლექსურობის უფრო დიდი სირთულის გათვალისწინებით. ჯერ-ჯერობით შესწავლილ სხვა ორგანიზმებთან შედარებით, გენები გენომის ბევრად უფრო მცირე ფრაქციას შეადგენენ ადამიანში. ადამიანის გენომში უზარმაზარი რაოდენობით წარმოდგენილი არამაკოდირებელი ᲓᲜᲛ-ის უდიდეს ნაწილს განმეორებადი ᲓᲜᲛ შეადგენს, მაგრამ უჩვეულოდ გრძელ ინტრონებსაც მნიშვნელოვანი წვლილი შეაქვთ.

ამგვარად, რა აქცევს ადამიანებსა და სხვა ხერხემლიანებს ბუზებსა და ჭიებზე უდავოდ ბევრად რთულ ორგანიზმებად? ერთი მხრივ, ხერხემლიანებში გენთა ექსპრესია უფრო ნატიფი და რთული მექანიზმებით რეგულირდება სხვა ორგანიზმებთან შედარებით. ხერხემლიანებში წარმოდგენილი დიდი რაოდენობის არამაკოდირებელი ᲓᲜᲛ-ის ნაწილი შესაძლოა ამ რეგულატორულ მექანიზმებში მონაწილეობდეს. ამასთან ერთად, ხერხემლიანთა გენომებს „მცირედან (მათი მაკოდირებელი თანამიმდევრობებიდან) ბევრის მიღების" ტენდენცია ახასიათებთ, რაც რნმ ტრანსკრიპტების ალტერნატიული სპლაისინგის შედეგია. გაიხსენეთ, რომ ამ პროცესის საშუალებით ერთი გენიდან ერთზე მეტი ფუნქციონალური ცილა წარმოიქმნება **(იხ. სურათი 19.8)**.

მაგალითად, ადამიანის თითქმის ყველა გენი მრავალ ეგზონს შეიცავს და ამ მულტი-ეგზონური გენების დაახლოებით 75% ალტერნატიულად სპლაისირდება. თუ ჩავთვლით, რომ თითოეული ალტერნატიულად სპლაისირებადი ადამიანის გენი საშუალოდ სამ განსხვავებულ პოლიპეპტიდს განსაზღვრავს, მაშინ ადამიანის სხვადასხვა პოლიპეპტიდების მთლიანი რაოდენობა დაახლოებით 75 000 იქნება.

პოლიპეპტიდების დამატებითი ნაირსახეობა შეიძლება გამოიწვიოს პოსტ-ტრანსლაციური დახლეჩის ვარიაციებმა ან ნახშირწყლოვანი ჯგუფების დამატებამ სხვადასხვა ტიპის უჯრედებში ან განვითარების სხვადასხვა სტადიებზე. ხერხ-

ცხრილი 20.1

გენომების ზომა და გენების დადგენილი რაოდენობა

ორგანიზმი	ჰაპლოიდური გენომის ზომა (მფ)	გენების რიცხვი	გენები მფ-ზე
Hemophilus influenzae (ბაქტერია)	1.8	1 700	940
Escherichia coli (ბაქტერია)	12	5 800	480
Saccharomyces cerevisae (საფუარი)	4.6	4 400	950
Caenorhabditis elegans (ნემაოტოდა)	97	19 000	200
Arabidopsis thaliana (მცენარე)	118	25 500	215
Drosophila melanogaster (ხილის ბუზი)	180	13 700	76
Oryza sativa (ბრინჯი)	430	60 000	140
Danio reriao (თევზი)	1 700	22 000	13
Mus musculus (სახლის თაგვი)	2 600	25 000	11
Homo sapiens (ადამიანი)	2 900	25 000	10
Fritillaria assyriaca (მცენარე)	120 000	აგ	აგ

** ზუსტი განსაზღვრებით „გენომი" ორგანიზმის ჰაპლოიდური გენომია. აქ მოცემული ზოგიერთი სიდიდე შესაძლოა, გადაისინჯოს, ვინაიდან გენომის ანალიზი ჯერ გრძელდება. მფ = მილიონი წყვილი ფუძე, აგ = არ არის განსაზღვრული.*

ემლიანთა ბიოლოგიური სირთულის კიდევ ერთი მიზეზი არის ცილოვან პროდუქტებს შორის შესაძლო ურთიერთქმედებების გაცილებით მაღალი რიცხვი, რაც პოლიპეპტიდების დიდი მრავალფეროვნებითაა გამოწვეული. შემდგომში ჩვენ ამ ურთიერთქმედებების დასადგენ ექსპერიმენტულ მეთოდებს განვიხილავთ.

ადამიანის გენების დაახლოებით ნახევრის იდენტურობა ცნობილი იყო ადამიანის გენომის პროექტის დაწყებამდე. მაგრამ რაც შეეხება დანარჩენებს, ДНმ-ის თანამიმდევრობების ანალიზის შედეგად გამოვლენილ ახალ გენებს? მათი იდენტურობის შესახებ გარკვეული მინიშნებები შეიძლება მოვიპოვოთ ახალი კანდიდატი გენების თანამიმდევრობების შედარებით სხვადასხვა ორგანიზმების უკვე ცნობილი გენების თანმიმდევრობებთან.

ზოგ შემთხვევაში, ახლად იდენტიფიცირებული გენის თანმიმდევრობა შეესაბამება, ნაწილობრივ მაინც, იმ გენის თანმიმდევრობას, რომლის ფუნქცია კარგადაა ცნობილი. მაგალითად, ახალი გენის ნაწილი შეიძლება შეესაბამებოდეს ცნობილ გენს, რომელიც პროტეინკინაზას კოდირებს; ეს გვაფიქრებინებს, რომ ახალი გენი ასევე პროტეინკინაზას უნდა კოდირებდეს. თუმცა, სხვა შემთხვევებში ახალი გენის თანმიმდევრობა შესაძლოა, ადრე ნანახი თანმიმდევრობის მსგავსი იყოს, რომლის ფუნქცია ჯერ კიდევ უცნობია. კიდევ სხვა შემთხვევებში, თანმიმდევრობა შეიძლება აქამდე ნანახი ყველა თანმიმდევრობისგან სრულიად განსხვავებული იყოს.

დღეისთვის სიქვენირებულ ორგანიზმებში, მრავალი კანდიდატი გენის თანმიმდევრობები აბსოლუტურად ახალი აღმოჩნდა მეცნიერებისთვის. მაგალითად, *E.coli*-ის, ყველაზე კარგად შესწავლილი საკვლევი ორგანიზმის გენების მესამედი ჩვენთვის სრულიად ახალი აღმოჩნდა.

გენის ფუნქციის განსაზღვრა

აბა, როგორ განსაზღვრავენ მეცნიერები გენომის სიქვენირებისა და შედარებითი ანალიზის საშუალებით იდენტიფიცირებული ახალი გენის ფუნქციას? შესაძლოა, ყველაზე გავრცელებული მიდგომაა გენის გამოთიშვა და შემდგომ ამით გამოწვეულ შედეგებზე დაკვირვება უჯრედში ან ორგანიზმში. ამ მიდგომის ერთ-ერთ გამოყენებაში, რომელსაც ***in vitro* მუტაგენეზი** ეწოდება, კლონირებული გენის თანმიმდევრობაში სპეციფიკურ მუტაციებს ახორციელებენ, რის შემდეგაც მუტირებულ გენს უჯრედში აბრუნებენ.

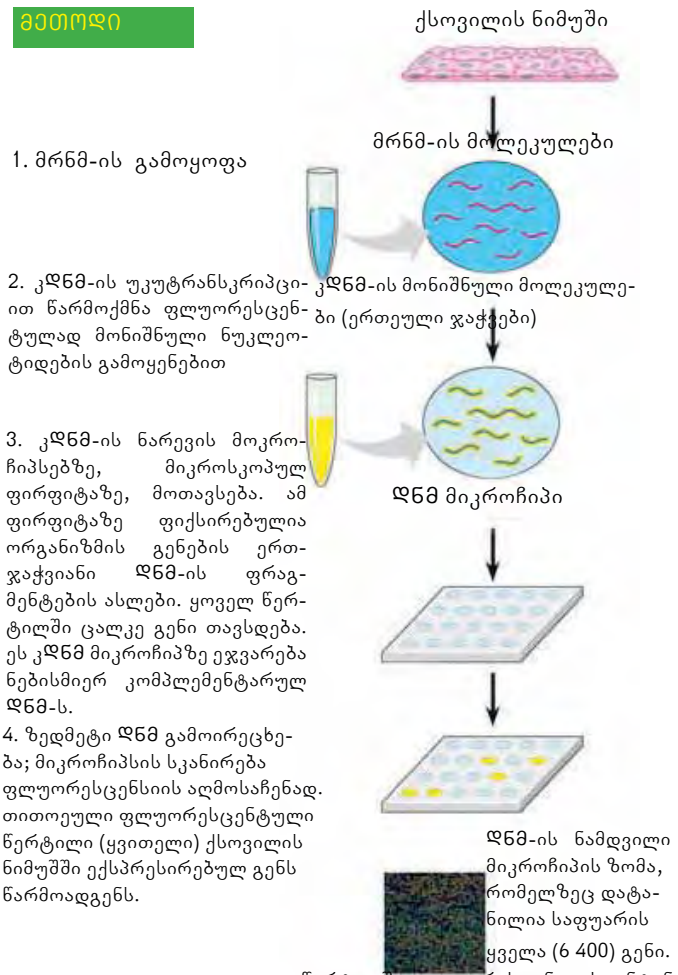
თუ წარმოქმნილი მუტაციები გენის პროდუქტის ფუნქციონირებას ცვლიან ან საერთოდ სპობენ, მუტანტური უჯრედის ფენოტიპი შესაძლოა „დაკარგული" ნორმალური ცილის ფუნქციის გამოვლენაში დაგვეხმაროს. მკვლევრებს ამგვარი მუტირებული გენის ჩართვა მრავალუჯრედიანი ორგანიზმების (როგორიცაა თაგვი) ადრეული ემბრიონის უჯრედებშიც კი შეუძლიათ, რათა ამ გენის როლი მთელი ორგანიზმის განვითარებასა და ფუნქციონირებაში შეისწავლონ.

შერჩევითი გენების ექსპრესიის „გაჩუმების" უფრო მარტივი და სწრაფი მეთოდი **რნმ-ის ინტერფერენციის (რნმი)** ფენომენს იყენებს, რაც აღწერილი იყო თავ 19-ში. ამ ექსპერიმენტულ მიდგომაში იყენებენ სინთეტურ ორჯაჭვიან რნმ-ის მოლეკულებს, რომლებიც განსაზღვრული გენის თანმიმდევრობას შეესაბამება ამ გზით გენის მესენჯერული რნმ-ის დაშლას ან მისი ტრანსლირების პროცესის დაბლოკვას იწვევს.

სურათი 20.14
ДНმ-ის მიკროჩიპების საშუალებით გენების ექსპრესიის დონმეების ანალიზი

გამოყენება ამ მეთოდის საშუალებით მკვლევრებს შეუძლიათ ათასობით გენის ერთდროული შემოწმება კონკრეტულ ქსოვილში გამოვლენილი გენის დასადგენად, განსხვავებულ გარემოში დაავადების სხვადასხვა მიმდინარეობისას, ან განვითარების სხვადასხვა სტადიებზე. ამის გარდა, შესაძლებელია კოორდინირებულ ექსპრესიაზეც დაკვირვება.

მეთოდი



შედეგები ყოველ წერტილში ფლუორესცენციის ინტენსივობა ამ წერტილის მიერ წარმოდგენილი გენის ექსპრესიის სიდიდეა, რომელსაც ის ქსოვილის ნიმუშში ავლენს. ორი სხვადასხვა ნიმუში, რომლებსაც სხვადასხვანაირად შეღებილი ფლუორესცენტული ნიშნული აქვთ, ყოველი ნიმუშიდან მომზადებული კდნმ-ის მონიშვნით, ერთად მოწმდება. წერტილში მიღებული ფერი ასახავს ორ ნიმუშში კონკრეტული გენის ექსპრესიის ფარდობით დონეს. ეს ნიმუშები შეიძლება ეკუთვოდეს სხვადასხვა ქსოვილის ან სხვადასხვა პირობებში მოთავსებულ ერთ და იგივე ქსოვილს.

დღეისთვის, რნმი ტექნიკის გამოყენებას გარკვეულწილად ლიმიტირებული წარმატებები აქვს ძუძუმწოვართა უჯრედების, მათ შორის ადამიანის უჯრედების კულტურებში.

მაგრამ სხვა ორგანიზმებში, როგორებიცაა ნემატოდა და დროზოფილა, რნმი ტექნიკა უკვე მეტად ფასეულია გენების ფუნქციების ფართო მასშტაბით გასაანალიზებლად. ერთ კვლევაში, რნმი ნემატოდას ადრეული ემბრიონის გენების 86 %-ის ექსპრესიის შესაფერხებლად გამოიყენეს, ერთ ჯერზე ერთი გენის ექსპრესია ფერხდებოდა. ამ ემბრიონებიდან განვითარებული ჭიების ფენოტიპების ანალიზმა მკვლევრებს საშუალება მისცა, გენების უმეტესობა რამდენიმე ფუნქციონალურ ჯგუფში დაეჯგუფებინათ.

გენთა ფუნქციების ამ ტიპის მთელ გენომზე გათვლილი ანალიზი უფრო და უფრო ფართოდ გავრცელდება, რადგანაც თანამედროვე კვლევა მთლიან სისტემაში გენებს შორის ურთიერთქმედებების მნიშვნელობაზეა ფოკუსირებული, რაც სისტემური ბიოლოგიის საფუძველს წარმოადგენს (იხ. თავი 1).

ურთიერთმოქმედ გენთა ჯგუფების ექსპრესიის შესწავლა

გენომიკის მთავარი მიზანია, გავიგოთ, როგორ მოქმედებენ გენები ერთობლივად ფუნქციონალური ორგანიზმის წარმოსაქმნელად და შესანარჩუნებლად. როგორც ადრეც იყო აღნიშნული, ის მოვლენა, თუ როგორ გადის იოლად ადამიანი ასე მცირე რაოდენობის გენებით, ნაწილობრივ ალბათ გენებსა და მათ პროდუქტებს შორის არსებული ურთიერთქმედებების ქსელის სირთულით შეიძლება აიხსნას.

როგორც კი რამდენიმე ორგანიზმის გენომების სრული თანმიმდევრობების გაშიფვრა დასასრულს მიუახლოვდა, ზოგიერთმა მკვლევარმა ამ თანმიმდევრობების გამოყენებით იმის გარკვევა დაიწყო, თუ რომელი გენების ტრანსკრიბირება ხორციელდება სხვადასხვა ვითარებაში, ვთქვათ, სხვადასხვა ქსოვილში, ან განვითარების სხვადასხვა სტადიაზე. ისინი ასევე განიხილავენ, კოორდინირებულად ექსპრესირდებიან თუ არა გენთა ჯგუფები, რათა ექსპრესიის გლობალური სურათები ან კავშირი დადგინდეს. ამგვარი კვლევების შედეგებით უნდა გაირკვეს, როგორ მოქმედებენ გენები ორგანიზმში ერთობლივად ფუნქციონალური კავშირის სახით.

გლობალური ექსპრესიის კვლევების ძირითად სტრატეგიას წარმოადგენს: განსაზღვრულ უჯრედებში წარმოქმნილი მრნმ-ის გამოყოფა, ამ მოლეკულების ყალიბზე შესაბამისი კდნმ-ების მიღება უკუტრანსკრიპციის საშუალებით და შემდგომ კდნმ-ების ამ ნაკრების შედარება გენომური დნმ-ის ფრაგმენტების კოლექციასთან. დნმ-ის ტექნოლოგია ამგვარ კვლევას შესაძლებელს ხდის და ავტომატიზაციის დახმარებით მისი დიდი მასშტაბებით წარმოებაც საკმაოდ ადვილია. მეცნიერებს დღეს ერთდროულად ათასობით გენის ექსპრესიის გაზომვა შეუძლიათ.

ამჟამად, მთელი გენომის მასშტაბით ექსპრესიის შესწავლის საქმეში მთავარი მიდგომა **დნმ-ის მიკროარეების ანალიზს** იყენებს. დნმ-ის მიკროარეები შედგება უმცირესი რაოდენობის მრავალი ერთჯაჭვიანი დნმ-ის ფრაგმენტებისგან, რომლებიც სხვადასხვა გენებს წარმოადგენენ. ეს ფრაგმენტები მინის ფირფიტაზეა ფიქსირებული მკაცრად შემოსაზღვრულ არეში (ბადეში). (არეს ასევე დნმ-ის ჩიპსაც უწოდებენ, კომპუტერული ჩიპის ანალოგიით). იდეალურ შემთხვევაში, ეს ფრაგმენტები ორგანიზმის ყველა გენს წარმოადგენენ, რაც იმ ორგანიზმებისთვისაა შესაძლებელი, რომელთა გენომები უკვე სრულადაა სიქვენირებული.

სურათი 20.14. გვიჩვენებს როგორ ხდება მიკროარეებში განლაგებული დნმ-ის ფრაგმენტების შემოწმება კდნმ-ის მოლეკულების ნიმუშებთან ჰიბრიდიზაციისთვის; კდნმ-ის ნიმუშები მომზადებულია განსაზღვრული საკვლევი უჯრედებიდან მიღებული მრნმ-გან და ფლუორესცენტული საღებავითაა მონიშნული.

მაგალითად, ერთ-ერთ კვლევაში მეცნიერებმა მიკროარეების ანალიზი *C. elegans*-ის გენების 90%-ზე მეტს მისი სიცოცხლის ციკლის ყველა სტადიაზე ჩაუტარეს. შედეგებმა გვაჩვენა, რომ გენთა დაახლოებით 60%-ის ექსპრესია მკვეთრად იცვლება ორგანიზმის განვითარების პროცესში და მრავალი გენი სქესისთვის სპეციფიკური ქარგით ექსპრესირდება. ამგვარი კვლევები ნათლად გვიჩვენებს დნმ-ის მიკროარეების ფასეულობას სიცოცხლის მანძილზე ორგანიზმის გენთა ექსპრესიის ზოგადი პროფილების გამოვლენის საქმეში.

გენებს შორის ურთიერთქმედებების გამოვლენასა და გენთა შესაძლო ფუნქციებზე ინფორმაციის მოწოდების გარდა, დნმ-ის მიკროარეების ანალიზმა თავისი წვლილი შეიძლება შეიტანოს გარკვეული დაავადებების უკეთ გაგებაში და ახალი დიაგნოსტიკური ტექნიკა ან თერაპია შემოგვთავაზოს. მაგალითად, მკერდის კიბოს სიმსივნეებისა და ჯანმრთელი მკერდის ქსოვილში გენთა ექსპრესიის სურათების შედარებამ უკვე გამოიღო შედეგი უფრო ინფორმირებული და ეფექტური მკურნალობის პროტოკოლების სახით. საბოლოოდ, დნმ-ის მიკროარეების ანალიზებით მიღებულმა ინფორმაციამ უფრო ფართო ხედვა უნდა მოგვაწოდოს, თუ როგორ ურთიერთქმედებენ გენთა ჯგუფები ცოცხალი ორგანიზმის წარმოსაქმნელად.

სხვადასხვა სახეობების გენომების შედარება

დაახლოებით 150 სახეობის გენომები სრულად ან თითქმის სრულად იყო სიქვენირებული 2004 წლის გაზაფხულისთვის, და კიდევ უფრო მეტის გაშიფვრა მიმდინარეობს. მათგან დიდი უმრავლესობა პროკარიოტების გენომებია, მათ შორისაა 20 archaea-ს (ცხელ წყაროებში მცხოვრები მიკროორგანიზმები) გენომიც. გაშიფრულთა ჯგუფში ეუკარიოტული სახეობების რიცხვი დაახლოებით 20-ია, რომელთა შორის არიან ხერხემლიანები, უხერხემლონი და მცენარეები.

პირველი ეუკარიოტული გენომი, რომლის სიქვენირებაც სრულად განხორციელდა, იყო საფუარა *Saccharomyces cerevisae*, ერთუჯრედიანი ორგანიზმი; ნემატოდა *Caenorhabditis elegans*, უბრალო ჭია კი, პირველი მრავალუჯრედიანი ორგანიზმი იყო, რომლის გენომის სიქვენირებაც განხორციელდა. მცენარე *Arabidopsis thaliana*, კიდევ ერთი მნიშვნელოვანი საკვლევი ორგანიზმის გენომის გაშიფვრა ასევე დასრულებულია. სხვა სახეობები, რომელთა გენომები უკვე სიქვენირდა, ან ახლა მიმდინარეობს, მოიცავენ ფუტკარს, ძაღლს, ვირთაგვას, წიწილასა და ბაყაყს.

სხვადასხვა სახეობების გენომების თანამიმდევრობების შედარება საშუალებას გვაძლევს, განვსაზღვროთ ამ სახეობებს შორის არსებული ევოლუციური კავშირები. თანმიმდევრობით რაც უფრო მსგავსია გენი ორ სახეობაში, მით უფრო მჭიდროდაა ეს სახეობები ერთმანეთთან დაკავშირებული თავიანთი ევოლუციური ისტორიის მიხედვით. ანალოგიურად, სახეობებს შორის მრავალი გენის შედარებამ შესაძლოა, სახეობების უფრო მაღალ დაჯგუფებებს მოჰფინოს ნათელი, რაც ასევე მათ ევოლუციურ ისტორიას ასახავს. მართლაც, ბაქტერიის, არქაეს და ეუკარიას გენომების სრული თანმიმდევრობების შედარებები მყარად ადასტურებს თეორიას, რომ სწორედ ისინი წარმოადგენენ სიცოცხლის სამ ფუნდამენტურ დომენს.

ევოლუციური ბიოლოგიისთვის დიდი ფასეულობის გარდა, გენომთა შედარებითი კვლევები ადასტურებენ, რომ შედარებით მარტივ ორგანიზმებზე განხორციელებულ ცდებს დიდი მნიშვნელობა შეიძლება ჰქონდეთ ზოგადად ბიოლოგიისა და კერძოდ, ადამიანის ბიოლოგიის უკეთ გაგების საქმეში. სრულიად განსხვავებული ორგანიზმების გენებს შორის არსებული მსგავსებანი იმდენად გასაოცარი შეიძლება იყოს, რომ ერთი მკვლევარი დროზოფილებს ახლა განიხილავს, როგორც „პატარა ფრთიან ადამიანებს".

საფუარის გენომი ასევე საკმაოდ ფასეული გამოდგა ადამიანის გენომის შეცნობის საქმეში. მაგალითად, ადამიანის გენომში დიდი რაოდენობით არამაკოდირებელი DNA-ის არსებობა თავდაპირველად აფერხებდა რეგულატორული მაკონტროლებელი ელემენტების აღმოჩენას. მაგრამ ადამიანის გენომის არამაკოდირებელი თანმიმდევრობების შედარებამ ასეთივე თანმიმდევრობებთან ბევრად უფრო მცირე ზომის საფუარას გენომში, ძლიერ კონსერვაციული უბნები გამოავლინა; ისინი მნიშვნელოვანი რეგულატორული თანმიმდევრობები აღმოჩნდნენ ორივე ორგანიზმში. მეორე მაგალითში, საფუარას რამდენიმე ცილის მაკოდირებელი გენი იმდენად მსგავსი იყო ადამიანის ზოგიერთი დაავადების გენისა, რომ მკვლევრებმა დაავადების გამომწვევი გენების ფუნქციების გარკვევა მოახერხეს საფუარში მათი ნორმალური ორეულების შესწავლის გზით.

ორი ახლო მონათესავე სახეობის გენომების შედარება ასევე მეტად საჭირო შეიძლება გამოდგეს, რადგანაც მათი გენომების ორგანიზაცია მსგავსი უნდა იყოს. როგორც კი ერთი გენომის თანმიმდევრობა და ორგანიზაცია ცნობილი გახდება, მან შეიძლება ჩონჩხის როლი შეასრულოს მჭიდროდ მონათესავე სახეობების DNA-ის თანმიმდევრობების ორგანიზაციისთვის, რაც მეორე გენომის კარტირებას ძალიან აადვილებს და აჩქარებს. მაგალითად, თაგვის გენომის, რომელიც ზომით ადამიანის გენომის მსგავსია, კარტირება საკმაოდ სწრაფად განხორციელდა, რადგანაც ადამიანის გენომის თანამიმდევრობით ხელმძღვანელობდნენ. ამ მიდგომის გამოყენება განსაკუთრებით ხელსაყრელია, როდესაც ორი მონათესავე სახეობიდან ერთ-ერთის გენომი ბევრად უფრო მოკლეა მეორესთან შედარებით.

ამის მაგალითს ბუზი ცეცე, *Glossina palpalis*, წარმოადგენს, რომლიც აფრიკული ძილის დაავადების გამომწვევი პარაზიტის გადამტანია. ბუზი ცეცეს გენომი 7 X 109 წყვილ ფუძეს შეიცავს (ორი ადამიანის გენომზე მეტია), მაგრამ მისი ახლო მონათესავე ბუზის გენომი მხოლოდ მის მესამედს შეადგენს. მკვლევრები ჯერ უფრო პატარა გენომის სიქვენირებას ახდენენ და მხოლოდ შემდეგ მიაპყრობენ თავის მზერას ბევრად უფრო დიდი ბუზი ცეცეს გენომს; თავდაპირველ აქცენტს კი იმ მაკოდირებელ თანმიმდევრობებზე აკეთებენ, რომლებიც ორივე სახეობისთვის საერთო უნდა იყოს.

ახლო მონათესავე სახეობებს შორის გენთა სხვაობების მცირე რიცხვი ასევე აადვილებს ფენოტიპური განსხვავებების კორელირებას განსაზღვრულ გენეტიკურ სახესხვაობებთან. მაგალითად, ერთი გენი, რომელიც მკაფიოდ განსხვავებულია ადამიანებსა და შიმპანზეებში, მეტყველებაში უნდა მონაწილეობდეს, რაც იმ მახასიათებელს წარმოადგენს, რომელიც ნათლად განასხვავებს ორ სახეობას.

თაგვებსა და ადამიანებს შორის არსებული გენეტიკური მსგავსება, რომლებსაც გენების 80% საერთო აქვთ, შესაძლოა ადამიანების გარკვეული გენეტიკური დაავადებების შესასწავლად იქნას გამოყენებული. თუ მეცნიერებმა იციან, ან შეუძლიათ, ივარაუდონ ორგანო ან ქსოვილი, სადაც დეფექტური გენი განსაზღვრულ დაავადებას იწვევს, მათ შეუძლიათ მოძებნონ გენები, რომლებიც იმ ადგილას ექსპრესირდებიან თაგვებზე ჩატარებულ ექსპერიმენტებში. ამ მიდგომის საშუალებით ადამიანის რამდენიმე საკვლევი გენი იქნა გამოვლენილი, მათ შორის გენიც, რომელიც შესაძლოა დაუნის სინდრომში მონაწილეობდეს.

კვლევების სხვა მცდელობა მიმდინარეობს, რათა გენომიკური შესწავლა უფრო გაფართოვდეს და კიდევ სხვა მიკრობული სახეობები და სიცოცხლის ხის სხვადასხვა განშტოებების წარმომადგენელი აქამდე უგულვებელყოფილი სახეობებიც მოიცვას. ეს კვლევები წინ წასწევენ ბიოლოგიის ყველა ასპექტის უკეთ გაგებას, მათ შორის ჯანმრთელობის, ეკოლოგიისა და ევოლუციის სფეროებს.

გენომიკის მომავალი მიმართულებები

გენომის სიქვენირებისა და გენების მთელი ნაკრებების შესწავლაში მიღწეული წარმატებები მეცნიერებს შთააგონებს მსგავსი სისტემური კვლევის ჩატარების ცდისკენ გენომების მიერ კოდირებულ სრულ ცილოვან ნაკრებებზე (პროტეომებზე); ამ მიდგომას **პროტეომიკა** ეწოდება. უკვე აღნიშნული მიზეზების გამო, ადამიანებსა და ჩვენს ახლო მონათესავე სახეობებში ცილების რიცხვი უდავოდ აღემატება გენთა რიცხვს. რადგანაც ფაქტიურად ცილები, და არა გენები, ახორციელებენ უჯრედის აქტივობებს, ჩვენ უნდა შევისწავლოთ, სად და როდის ხდება მათი წარმოქმნა ორგანიზმში და ასევე როგორ ურთიერთქმედებენ ისინი, თუ უჯრედებისა და ორგანიზმების ფუნქციონირების გაგება გვინდა. პროტეომების აწყობა და ანალიზი მრავალ ექსპერიმენტულ სირთულესთან არის დაკავშირებული, მაგრამ ტექნიკის მიმდინარე მიღწევები ამ პრობლემების გადაჭრისთვის აუცილებელ იარაღს მოგვაწვდის.

გენომიკა და პროტეომიკა, ბიოლოგებს საშუალებას აძლევს, სიცოცხლის შესწავლას სულ უფრო მზარდი გლობალური ხედვით მიუდგნენ. ბიოლოგები ახლა იმ მდგომარეობაში არიან, რომ გენებისა და ცილების კატალოგებს ადგენენ — ყველა იმ „ნაწილის" სიას, რომლებსაც უჯრედების, ქსოვილებისა და ორგანიზმების ფუნქციონირებაში შეაქვთ წვ-

ლილი. ასეთი კატალოგებით ხელში, მკვლევრებს ყურადღება ინდივიდუალური ნაწილებიდან ბიოლოგიურ სისტემებში მათ ფუნქციონალურ ინტეგრაციაზე გადააქვთ. ამ სისტემური ბიოლოგიის მიდგომაში პირველ საფეხურს გენების ურთიერთკავშირისა და ცილების ურთიერთქმედებათა ქსელების (იხ. სურათი 1.10) განსაზღვრა წარმოადგენს.

უზარმაზარი მოცულობის ბიოლოგიური მონაცემების კომპიუტერულად და მათემატიკურად დამუშავებისა და ინტეგრირების შედეგად, მკვლევრებს ურთიერთქმედებათა მრავალი კომბინაციის აღმოჩენა და რაოდენობრივი განსაზღვრა შეუძლიათ.

კიდევ ერთი, იმედის მომცემი პერსპექტივაა ადამიანებში გენეტიკური ვარიაციების სპექტრის უკეთ შეცნობა. რადგანაც ადამიანთა სახეობების ისტორია ასეთი ხანმოკლეა, ადამიანებს შორის ДНმ-ის ვარიაციების რიცხვი საკმაოდ მცირეა სხვა მრავალ სახეობასთან შედარებით. ჩვენი ნაირგვარობის უმეტესობა **ცალკეული ნუკლეოტიდების პოლიმორფიზმების (SNPs)** ფორმით უნდა იყოს განპირობებული. ეს პოლიმორფიზმი ერთი წყვილი ფუძის ვარიაციას წარმოადგენს გენომში, რომლი დეტექცია ჩვეულებრივ სიქვენირებით ხდება. ადამიანის გენომში, SNP საშუალოდ დაახლობით ერთხელ წარმოიქმნება 1 000 წყვილ ფუძეში. სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, ჩვენი საკუთარი ДНმ-ის თანმიმდევრობა რომ შევადაროთ იმავე სქესის ნებისმიერი, გვერდზე მჯდომი ან სამყაროს მეორე ბოლოში მცხოვრები პირის ДНმ-ს, მათი 99.9% იდენტური აღმოჩნდება.

მეცნიერები უკვე ადგანან ადამიანის გენომში არსებული რამდენიმე მილიონი SNP საიტის მდებარეობის დადგენის გზას.

ისინი მეტად სასარგებლო გენეტიკური მარკერები იქნებიან ადამიანის ევოლუციის, ადამიანთა პოპულაციებს შორის არსებული სხვაობებისა და ისტორიის მანძილზე ადამიანთა პოპულაციების მიგრაციული მარშრუტების შესასწავლად. SNP და სხვა პოლიმორფიზმები არამაკოდირებელ (და მაკოდირებელ) ДНმ-ში ასევე ფასეული მარკერები იქნება დაავადებათა გამომწვევი გენებისა და ჩვენს ჯანმრთელობაზე უფრო ფარულად მოქმედი გენების იდენტიფიკაციისთვის. საფიქრებელია, რომ ეს მოვლენა მედიცინის პრაქტიკას 21-ე საუკუნის ბოლოსკენ საგრძნობლად შეცვლის. თუმცა, ДНმ-ის კვლევებისა და ДНმ ტექნოლოგიის გამოყენება მრავალი გზით უკვე მოქმედებს ჩვენს ცხოვრებაზე, რასაც თავის ბოლო ნაწილში განვიხილავთ.

კონცეფცია ქვსცი 20.4

1. თანამედროვე გამოთვლებით, ადამიანის გენომი დაახლოებით 25 000 გენისგან შედგება, მაგრამ დამტკიცებულია, რომ ადამიანის ბევრად უფრო მეტი სხვადასხვა პოლიპეპტიდი არსებობს. რა პროცესებით შეიძლება ამ შეუსაბამობის ახსნა?
2. რა არის ДНმ-ის მიკროარეების ანალიზის ძირითადი ღირებულება გენთა ექსპრესიის შესწავლის საქმეში?
3. რატომ არის გენეტიკური ვარიაციების რიცხვი ადამიანებს შორის ბევრად უფრო ნაკლები სხვა სახეობების ინდივიდებთან შედარებით?

კონცეფცია 20.5

ДНმ-ის ტექნოლოგიის პრაქტიკულ გამოყენებას მრავალგვარი გავლენა აქვს ჩვენს ცხოვრებაზე

ДНმ-ის ტექნოლოგია ახალ ამბებში თითქმის ყოველდღე ხვდება. უფრო ხშირად, ამბავი აღწერს მის ახალ და პერსპექტიულ გამოყენებას მედიცინაში, მაგრამ ეს მხოლოდ ДНმ-ის ტექნოლოგიითა და გენეტიკური ინჟინერიით სარგებლობის მრავალი სფეროდან ერთ-ერთს წარმოადგენს.

სამედიცინო გამოყენება

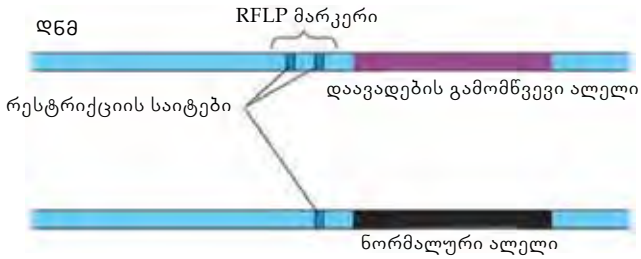
ДНმ-ის ტექნოლოგიის ერთი აშკარა უპირატესობა ადამიანის იმ გენების იდენტიფიკაციაა, რომელთა მუტაციები გენეტიკურ დაავადებებს იწვევენ. ამ აღმოჩენებმა შესაძლოა ასეთი მდგომარეობების დიაგნოსტირების, მკურნალობისა და თვით პრევენციის უკეთეს საშუალებებამდე მიგვიყვანოს. ДНმ-ის ტექნოლოგიას თავისი წვლილი შეაქვს ჩვენს მიერ „არაგენეტიკური" დაავადებების, ართრიტით დაწყებული შიდს-მდე, უკეთ შეცნობაშიც, რამეთუ ადამიანის გენები მოქმედებენ ამგვარი დაავადებებისადმი მის მგრძნობელობაზე, მიდრეკილებებზე.

გარდა ამისა, ყველა ტიპის დაავადებები გენთა ექსპრესიის ცვლილებებს იწვევენ დაავადებაში ჩართულ უჯრედებსა და ხშირად პაციენტის იმუნურ სისტემაშიც. ДНმ-ის მიკროარეების ანალიზის ან სხვა ტექნიკის გამოყენებით ჯანმრთელ და დაავადებულ ქსოვილებში გენთა ექსპრესიის შედარების საშუალებით, მკვლევრები იმედოვნებენ, რომ იმ გენებს აღმოაჩენენ, რომლებიც განსაზღვრული დაავადებების დროს ირთვება ან ითიშება. ეს გენები და მათი პროდუქტები პოტენციურ სამიზნეებს წარმოადგენენ დაავადებათა პრევენციისა და თერაპიისთვის.

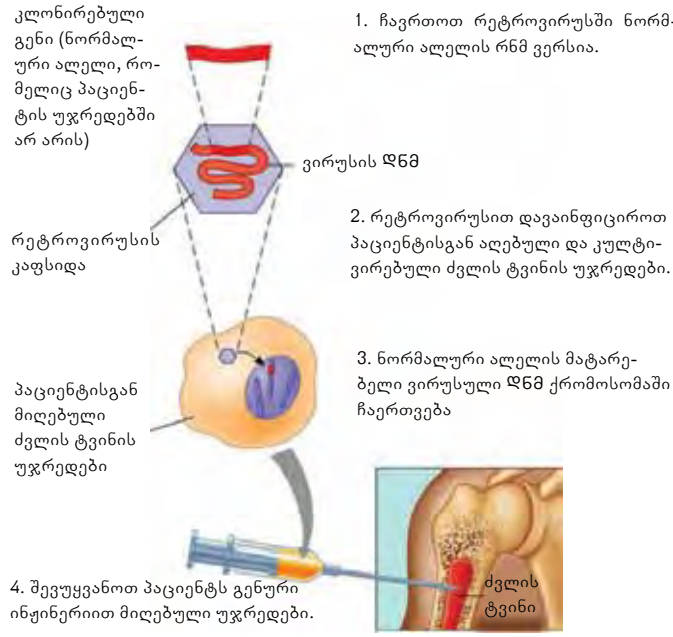
დაავადებათა დიაგნოსტირება

ინფექციურ დაავადებათა დიაგნოსტირებაში ДНმ-ის ტექნოლოგიის საშუალებით ახალი თავი გაიხსნა, განსაკუთრებით PCR-ისა და მონიშნული ნუკლეინის მჟავების გამოყენება იძლევა კარგ შედეგს გარკვეული პათოგენების აღმოჩენაში. მაგალითად, HIV-ის გენეტიკური მასალის (რნმ-ის) თანამიმდევრობა ცნობილია, ამიტომ PCR-ის საშუალებით სისხლისა თუ ქსოვილის ნიმუშებში HIV რნმ-ის ამპლიფიცირება შესაძლებელია დაამგვარად მისი დეტექციაც აღარ წარმოადგენს სირთულეს.

რნმ-ის ამპლიფიცირება PCR-ით პირდაპირ ვერ ხდება, ამიტომ რნმ გენომს ჯერ ორჯაჭვიან კДНმ-ად გარდაქმნიან უკუტრანსკრიპტაზის (RT) მეშვეობით. ამის შემდეგ კДНმ-ზე PCR ტარდება ერთ-ერთი აივ გენისადმი სპეციფიკური ნიმუშის გამოყენებით. ამ ტექნიკას RT-PCR ეწოდება და ხშირად სხვაგვარად მიუწვდომელი ინფექციების დეტექციის საუკეთესო გზას წარმოადგენს.



▲ *სურათი 20.15* ***RFLP, დაავადების გამომწვევი ალელების მარკერები.*** *ეს დიაგრამა იმ ოჯახის დნმ-ის ჰომოლოგიურ სეგმენტებს გვიჩვენებს, რომლის ზოგიერთ წევრს გენეტიკური დაავადება აქვს. ამ ოჯახის ჯანმრთელ წევრებსა და დაავადების მქონე პირებს რფსპ მარკერის განსხვავებული ვერსიები აღმოაჩნდა. თუ ოჯახის წევრმა მემკვიდრეობით მიიღო RFLP მარკერის ვერსია, რომელსაც გენთან ახლოს რესტრიქციის ორი საიტი (და არა ერთი) ახასიათებს, დიდი ალბათობით მასაც მემკვიდრეობით ერგებოდა დაავადების გამომწვევი ალელი.*



▲ *სურათი 20.16* ***გენური თერაპია რეტროვირუსული ვექტორის გამოყენებით.*** *პროცედურაში, რომელშიც გამოყენებულია რეტროვირუსის საკუთარი რნმ გენომის დნმ ტრანსკრიპტის მასპინძელი უჯრედის ქრომოსომულ დნმ-ში ჩართვის უნარი, გაუვნებელყოფილი რეტროვირუსი ვექტორის როლს ასრულებს (იხ. სურათი 18.10). თუ რეტროვირუსული ვექტორის შემადგენლობაში მყოფი უცხო გენი ექსპრესირდება, უჯრედსა და მისგან წარმოქმნილ შთამომავალ უჯრედებში იქნება გენის პროდუქტი და პაციენტი შესაძლოა განიკურნოს. მთელი სიცოცხლის მანძილზე გამრავლებადი ჯრედები, მაგალითად ძვლის ტვინის უჯრედები, გენური თერაპიისთვის იდეალური კანდიდატებია.*

მედიცინის დარგის მკვლევრებს ახლა შეუძლიათ ადამიანის ასობით გენეტიკური დარღვევის დიაგნოსტირება PCR-ისა და ავადმყოფობის კლონირებული გენის შესაბამისი პრაიმერების გამოყენებით და შემდგომ ავადმყოფობის გამომწვევი მუტაციის აღმოსაჩენად ამპლიფიცირებული პროდუქტის სიქვენირებით.

უკვე კლონირებულ ადამიანის დაავადების გამომწვევ გენებს განეკუთვნება: ნამგლისებური უჯრედის დაავადების, ჰემოფილიის, კისტოზური ფიბროზის, ჰანტინგტონის დაავადების და დიუშენის კუნთოვანი დისტროფიის გენები. ასეთი დაავადებებით შეპყრობილი ინდივიდების იდენტიფიცირება შესაძლებელია სიმპტომების გამოჩენამდე, მათ დაბადებამდესაც კი. ასევე შესაძლებელია უსიმპტომო მატარებლების იდენტიფიკაცია, რომლებსაც პოტენციურად საზიანო რეცესიური ალელები აქვთ (იხ. სურ. 20.10).

მაშინაც კი, როდესაც დაავადების გამომწვევი გენი ჯერ კიდევ არ არის კლონირებული, ანორმალური ალელის არსებობის დიაგნოზის დასმა საკმაო აკურატულობით არის შესაძლებელი, თუ ნაპოვნია მჭიდროდ დაკავშირებული RFLP მარკერი (სურათი 20. 15). ჰანტინგტონის დაავადებისა და მთელი რიგი სხვა დაავადებების ალელები პირველად სწორედ ასეთი არაპირდაპირი გზით იყვნენ იდენტიფიცირებული.

თუ მარკერი და თვითონ გენი ერთმანეთთან საკმაოდ ახლოს არიან განლაგებული, მარკერსა და გენს შორის გამეტის ფორმირებისას კროსინგოვერის მოხდენა ნაკლებად სავარაუდოა. ამის გამო, მარკერი და გენი მემკვიდრულად თითქმის ყოველთვის ერთად გადაეცემა, მაშინაც კი როდესაც RFLP მარკერი გენის ნაწილს არ წარმოადგენს. იგივე პრინციპი მოქმედებს ყველა ტიპის მარკერზე, მათ შორის SNP-ზეც.

ადამიანის გენური თერაპია

გენური თერაპიას – ჯანმრთელობის პრობლემების მქონე ინდივიდების გენების ცვლილებას, უდიდესი პოტენციალი აქვს იმ დაავადებების სამკურნალოდ, რომლებიც ცალკეულ დეფექტური გენებითაა განპირობებული. თეორიულად, შესაძლებელია დეფექტური გენის ნორმალური ალელის ჩართვა დაავადებული ქსოვილის სომატურ უჯრედში.

იმისთვის, რომ სომატური უჯრედების გენური თერაპია მუდმივი იყოს, ის უჯრედები რომლებიც ნორმალურ ალელს მიიღებენ, პაციენტის მთელი სიცოცხლის განმავლობაში უნდა მრავლდებოდნენ. ამისთვის მთავარ კანდიდატებს წარმოადგენენ ძვლის ტვინის უჯრედები, რომლებიც ღეროვან უჯრედებს შეიცავენ. ისინი კი საწყისს აძლევენ სისხლისა და იმუნური სისტემის ყველა უჯრედს.

სურათ 20.16.-ზე მოცემულია გენური თერაპიის ერთი შესაძლო პროცედურა პიროვნებისთვის, რომლის ძვლის ტვინი არ წარმოქმნის სასიცოცხლო ფერმენტს ერთი დეფექტური გენის გამო. მძიმე კომბინირებული იმუნოდეფიციტის (SCID) ერთი ტიპი ასეთი დეფექტითაა გამოწვეული. თუ მკურნალობა წარმატებული იქნა, პაციენტის ძვლის ტვინის უჯრედები არარსებული ცილის წარმოქმნას დაიწყებენ და პაციენტი განიკურნება.

სურათ 20.16-ზე გამოსახული პროცედურა გამოყენებული იქნა პირველი გენური თერაპიის კვლევაში SCID-სთვის, რომელიც 1990 წელს დაიწყო. მაგრამ 1990-იან წლებში განხორციელებულმა ამ და შემდგომი კვლევების კლინიკურმა შედეგებმა დამაჯერებლად ვერ აჩვენეს ამ მკურნალობის

ეფექტურობა. შემდგომ კვლევებში, რომელიც 2000 წელს დაიწყო, SCID-ით დაავადებული 10 პატარა ბავშვს ჩაუტარდა იგივე პროცედურა. 9 მათგანისთვის ორი წლის შემდეგ ნაჩვენები იქნა სარწმუნო, გამოკვეთილი გაუმჯობესება – გენური თერაპიის პირველი უეჭველი წარმატება. მაგრამ შემდეგში ორ პაციენტში განვითარდა ლეიკემია, სისხლის უჯრედების კიბოს სახე. მეცნიერებმა აღმოაჩინეს, რომ ორივე შემთხვევაში, რეტროვირუსული ვექტორი, რომელიც ნორმალური ალელის გადამტანად იქნა გამოყენებული ძვლის ტვინის უჯრედებში, იმ გენის სიახლოვეს ჩაერთო, რომელიც სისხლის უჯრედების პროლიფერაციასა და განვითარებაში მონაწილეობს და ლეიკემიას იწვევს. რეტროვირუსებზე დაფუძნებული ეს და სხვა კვლევები მთელ რიგ ქვეყნებში დროებით აკრძალული იქნა.

რეტროვირუსების ქცევის უფრო კარგად შესწავლის შემდეგ, მკვლევრებს შეეძლებათ, გააკონტროლონ რეტროვირუსული ვექტორის ჩართვა იმ ადგილებში, სადაც აღნიშნული პრობლემა თავიდან იქნება აცილებული.

გენურმა თერაპიამ მთელი რიგი სხვა ტექნიკური საკითხები დააყენა. მაგალითად, როგორ შეიძლება გავაკონტროლოთ გადატანილი გენის აქტივობა ისე, რომ უჯრედმა ცილოვანი პროდუქტი შესაბამისი რაოდენობით წარმოქმნას სწორ დროს და სწორ ადგილას? როგორ შეიძლება დარწმუნებული ვიყოთ, რომ თერაპიული გენის ჩასმა უჯრედის სხვა აუცილებელ ფუნქციებს არ მიაყენებს ზიანს? ᲓᲜᲛ-ის კონტროლის ელემენტებისა და გენთა ურთიერთქმედებების უფრო ღრმად და უკეთესად შესწავლა დაეხმარება მკვლევრებს ამ კითხვებზე პასუხის გაცემაში.

ტექნიკური სირთულეების გარდა, გენური თერაპია რთულ ეთიკურ პრობლემებსაც წარმოქმნის. ზოგიერთი კრიტიკოსი ვარაუდობს, რომ ადამიანის გენებით მანიპულირება რაიმე გზით აუცილებლად მიგვიყვანს ევგენიკის პრაქტიკამდე, ანუ ადამიანთა პოპულაციების გენეტიკურად შექმნის კონტროლირების წინასწარგანზრახულ მცდელობამდე. სხვა დამკვირვებლები კი ვერ ხედავენ სხვაობას სომატურ უჯრედებში გენების ტრანსპლანტაციასა და ორგანოების ტრანსპლანტაციას შორის.

ადამიანის სასქესო ხაზის უჯრედების დამუშავება მომავალ თაობებში დეფექტების გამოსწორების მიზნით შემდგომ ეთიკურ საკითხებს აწყდება. ამგვარი გენეტიკური ინჟინერია ლაბორატორულ თაგვებზე რუტინულად ტარდება და ადამიანებზე მსგავსი გენეტიკური ინჟინერიის განხორციელებასთან დაკავშირებული ტექნიკური პრობლემები ეტაპობრივად გადაიჭრება. მაგრამ რა გარემოებებმა, თუ საერთოდ არსებობს ასეთი, უნდა გვაიძულოს ადამიანის სასქესო ხაზის უჯრედების ან ემბრიონების გენომების შეცვლა? ერთი შეხედულებით, ეს შესაძლოა ევოლუციის პროცესში ჩარევა იყოს.

ბიოლოგიური პერსპექტივის თვალსაზრისით, გენების საცავიდან არასასურველი ალელების მოშორებამ უკუშედეგი შეიძლება მოგვიტანოს. გენეტიკური ვარიაციები სახეობათა გადარჩენისთვის აუცილებელ ინგრედიენტს წარმოადგენს, რადგანაც გარემო პირობები დროთა განმავლობაში ცვლილებებს განიცდის. გენები, რომლებსაც გარკვეულ პირობებში დამაზიანებელი ეფექტი აქვთ, სხვა პირობებში შესაძლოა სასარგებლო იყვნენ (ამის ერთ-ერთი მაგალითია ნამგლისებრი უჯრედის ალელი, განხილული მე-14 თავში). გვსურს თუ არა გავრისკოთ და განვახორციელოთ გენეტიკური ცვლილებები, რომლებიც შესაძლოა უარყოფითი გავლენა ჰქონდეს ჩვენი სახეობების გადარჩენის საქმეზე მომავალში? ჩვენ საკმაოდ მალე შეიძლება დავდგეთ ამ საკითხის გადაჭრის წინაშე.

ფარმაცევტული პროდუქტები

ამ თავში ზემოთ თქვენ შეიტყვეთ ᲓᲜᲛ-ის კლონირებისა და საექსპრესიო სისტემების შესახებ, რაც იმ ცილების დიდი რაოდენობების მისაღებად არის საჭირო, რომლებიც ბუნებრივად მხოლოდ მცირე ოდენობით არიან წარმოდგენილი. ასეთ საექსპრესიო სისტემებში გამოყენებული მასპინძელი უჯრედები გენეტიკური ინჟინერიით იმგვარად შეიძლება გარდაიქმნას, რომ პირდაპირ მოახდინოს შექმნილი ცილის სეკრეცია და ამგვარად ტრადიციული ბიოქიმიური მეთოდებით მისი გასუფთავების ამოცანა გაამარტივოს.

ამ გზით „მანუფაქტურულ" პირველ ფარმაცევტულ პროდუქტებს შორის იყო ადამიანის ინსულინი და ადამიანის ზრდის ჰორმონი (HGH). ამერიკის შეერთებულ შტატებში დიაბეტით დაავადებული 2 მილიონი პიროვნება მათი დაავადების კონტროლისთვის ინსულინზეა დამოკიდებული. ადამიანის ზრდის ჰორმონი ნამდვილი საჩუქარია ბავშვებისათვის, რომლებიც ქონდრისკაცობის იმ ფორმით დაიბადნენ, რომელიც HGH-ის არაადეკვატური რაოდენობებით არის გამოწვეული. გენური ინჟინერიით შექმნილ სხვა ფარმაცევტულ პროდუქტს განეკუთვნება ქსოვილის პლაზმინოგენის აქტივატორი (TPA).

გულის შეტევიდან მცირე ხანში მისი შეყვანისას, ეს ცილა სისხლის კოლტების გახსნას აადვილებს და გულის შემდეგი შეტევების რისკს ამცირებს.

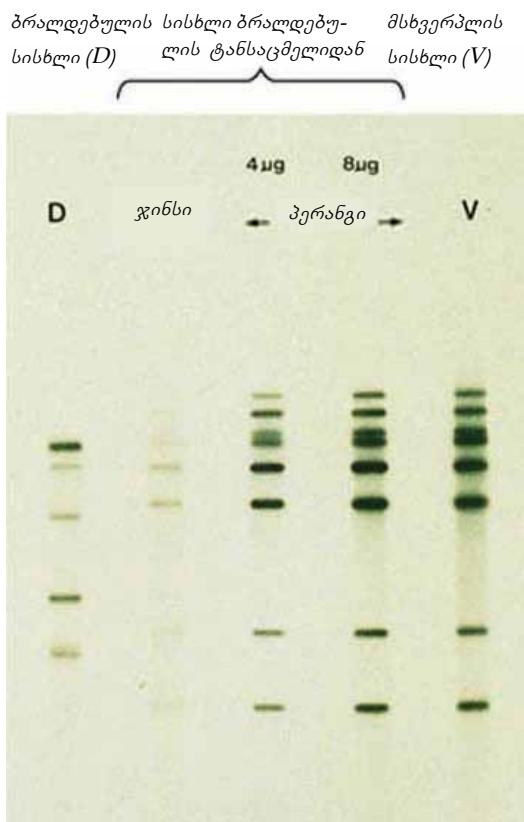
ფარმაცევტულ პროდუქტებში ყველაზე უფრო თანამედროვე მიღწევები ზოგიერთ იმ დაავადებებთან ბრძოლის სრულიად ახალ გზებს მოიცავს, რომლებიც წამლებით ტრადიციულად მკურნალობას არ ექვემდებარებიან. ერთი მიდგომაა გენურად ინჟინირებული ცილების გამოყენება, რომლებიც უჯრედის მემბრანის ზედაპირულ რეცეპტორებს ბლოკავენ ან მიმიცირებენ. ერთი ასეთი ექსპერიმენტული პრეპარატი მიმიცირებს რეცეპტორულ ცილას, რომელსაც HIV უკავშირდება სისხლის თეთრ უჯრედებში შეღწევისას. პრეპარატის ადმინისტრირებისას კი HIV რეცეპტორული ცილის ნაცვლად პრეპარატის მოლეკულებს უკავშირდება და სისხლის უჯრედებში ვეღარ შედის.

ᲓᲜᲛ ტექნოლოგიები შეიძლება იმ ვაქცინების შესაქმნელად იქნას გამოყენებული, რომლებიც იმუნურ სისტემას სპეციფიკური პათოგენებისგან თავის დასაცავად ასტიმულირებენ (იხ. თავი 43). ტრადიციული ვაქცინები ორი ტიპის არიან: ინაქტივირებული (მოკლული) მიკრობები და სიცოცხლისუნარიანი, მაგრამ დასუსტებული (ძალაგამოცლილი), რომლებიც ზოგადად დაავადებას ვერ იწვევენ. პათოგენების უმრავლესობას ზედაპირზე ერთი ან მეტი სპეციფიკური ცილა გააჩნიათ, რომლებიც მათ წინააღმდეგ იმუნური პასუხის ტრიგერს წარმოადგენენ. რეკომბინაციური ᲓᲜᲛ-ის ტექნიკით შექმნილი ცილის ეს ტიპი შეიძლება გამოყენებული იქნას, როგორც ვაქცინა ამ პათოგენის წინააღმდეგ.

ალტერნატიულად გენური ინჟინერიის მეთოდები შეიძლება პათოგენის გენომის მოდიფიკაციისთვის გამოვიყენოთ იმგვარად, რომ მისი დასუსტება, ძალის გამოცლა მოხდეს.

სასამართლო მონაცემები

ძალადობრივი დანაშაულის დროს, შესაძლებელია ადგილი ჰქონდეს სხეულის სითხეების ან ქსოვილის პატარა ნაწილების დატოვებას დანაშაულის ადგილზე ან ტანსაცმელზე ან მსხვერპლის თუ დამნაშავის სხვა კუთვნილ ნივთებზე. თუ სისხლის, სპერმის ან ქსოვილის საკმარისი რაოდენობაა ხელმისაწვდომი, კრიმინალისტიკურ ლაბორატორიებს შეუძლიათ, სისხლის ან ქსოვილის ტიპი განსაზღვრონ სპეციფიკური უჯრედის ზედაპირული ცილების წინააღმდეგ მიმართული ანტისხეულების გამოყენებით. თუმცა ასეთი ტესტებისთვის საკმაოდ ახალი ნიმუში და მისი დიდი რაოდენობაა საჭირო. ამავე დროს, რადგანაც ბევრ ადამიანს ერთი და



▲ *სურათი 20.17* ***დნმ-ის თითის ანაბეჭდები მკვლელობის საქმიდან.*** *ეს აუტორადიოგრაფია გვაჩვენებს, რომ ბრალდებულის ტანსაცმლიდან აღებული სისხლის დნმ ემთხვევა მსხვერპლის დნმ-ის თითის ანაბეჭდს, მაგრამ განსხვავდება ბრალდებულის დნმ-ის ანაბეჭდისგან. ეს ამტკიცებს, რომ ბრალდებულის ტანსაცმელზე მსხვერლის და არა ბრალდებულის სისხლია. რადიოაქტიური ნიმუშების გამოყენებით დნმ-ის სამ ნიმუშს საუზერნ ბლოტინგი ჩაუტარდა (იხ. სურათი 20.10). ელექტროფორეზის შედეგად მიღებულ დნმ-ის ხაზებზე თანმიმდევრულად იმოქმედეს რამდენიმე განსხვავებული RFLP მარკერის ნიმუშით; შემდგომი ნიმუშის დატანამდე წინა ნიმუში ირეცხებოდა.*

იგივე ჯგუფის სისხლი ან ქსოვილის ტიპი აქვს, ამ მიდგომით მხოლოდ ეჭვმიტანილის გამორიცხვაა შესაძლებელი; მას არ შეუძლია დანაშაულის მტკიცე დასაბუთება მოგვაწოდოს.

დნმ-ის ტესტირებით, მეორეს მხრივ, დამნაშავის იდენტიფიცირება სარწმუნოების მაღალი ხარისხითაა შესაძლებელი, რამეთუ ყველა ადამიანის დნმ-ის თანმიმდევრობა უნიკალურია (გამონაკლისს იდენტური ტყუპები წარმოადგენენ).

საუზერნ ბლოტინგით RFLP ანალიზი დნმ-ის ნიმუშებს შორის მსგავსებისა და განსხვავებების დასადგენ მძლავრ მეთოდს წარმოადგენს და ამასთან სისხლისა და სხვა ქსოვილების მხოლოდ მცირე რაოდენობას მოითხოვს (დაახლოებით 1 000 უჯრედი). მკვლელობის შემთხვევაში, მაგალითად, ეს მეთოდი შეიძლება გამოყენებული იქნეს ეჭვმიტანილის, მსხვერპლისა და დანაშაულის ადგილზე მოპოვებული სისხლის მცირე რაოდენობის დნმ-ის ნიმუშების შესადარებლად. სასამართლოს მკვლევარი ჩვეულებრივ ტესტირებას ახორციელებს ხუთი RFLP მარკერის მიხედვით, სხვა სიტყვებით დნმ-ის მხოლოდ მცირე შერჩეული ნაწილები გადის ტესტირებას. მიუხედავად ამისა, მარკერების ეს მცირე კრებულიც კი საკმარისია ინდივიდისაგან **დნმ-ის ანაბეჭდის**, ანუ ხაზების სპეციფიკური განაწილების მისაღებად, რასაც სასამართლო გამოყენება აქვს, რადგან ალბათობა იმისა, რომ ორ ადამიანს (თუ ისინი იდენტურ ტყუპებს არ წარმოადგენენ) ზუსტად ერთი და იგივე RFLP მარკერების კრებული ექნებათ, ძალიან მცირეა.

20.17 სურათზე მოყვანილი აუტორადიოგრაფი იმ მტკიცებულებათა ტიპის მსგავსისა, რომელიც მკვლელობის განხილვისას წარედგინებათ მსაჯულებს სასამართლოზე.

დნმ-ის ანაბეჭდები შეიძლება ასევე გამოყენებული იქნას მამობის დასადგენად. დედის, მისი შვილისა და სავარაუდო მამის დნმ-ის შედარების საფუძველზე მამობის საკითხის გადაწყვეტა შესაძლებელია. ამგვარი საკითხები ხანდახან ისტორიული ინტერესის საგანს წარმოადგენენ: დნმ-ის ანაბეჭდებმა დაადასტურა, რომ თომას ჯეფერსონი ან მისი რომელიმე ახლო ნათესავი მამაკაცი იყო ჯეფერსონის მონის სალი ჰემინგსის შვილებიდან სულ მცირე ერთ-ერთის მამა.

დღეისთვის, RFLP-ს ნაცვლად, დნმ-ის ანაბეჭდების მარკერებად სულ უფრო ხშირად იყენებენ გენომში არსებული მარტივი თანამიმდევრობის დნმ-ის გარკვეულ განმეორებად ფუძეთა თანმიმდევრობების სიგრძის ვარიაციებს.

ეს განმეორებადი დნმ-ის თანამიმდევრობები მაღალი ხარისხის ვარიაბელობით ხასიათდება ადამიანიდან ადამიანში და ამიტომ უფრო მეტ მარკერებს გვაწოდებს, ვიდრე RFLP. მაგალითად, ერთ ინდივიდს შესაძლოა ერთ გენომურ ლოკუსში 65-ჯერ ჰქონდეს განმეორება აცა და მეორე ლოკუსში 118-ჯერ და ასე შემდეგ, როდესაც მეორე ინდივიდს ამ განმეორებების განსხვავებული რიცხვები ექნება ამ ლოკუსებში. ასეთი პოლიმორფული გენეტიკური

ლოკუსები ხშირად მოიხსენიება, როგორც *მარტივი ტანდემური განმეორებები (STRs)*. რაც უფრო მეტია დნმ-ის ნიმუშში შესწავლილი მარკერების რიცხვი, მით უფრო სავარაუდოა, რომ დნმ-ის ანაბეჭდი უნიკალურია ერთი ინდივიდისათვის. PCR ხშირად ცალკეული STR-ის ან სხვა მარკერების ამპლიფიცირებისთვის გამოიყენება ელექტროფორეზის წინ. PCR განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია, როდესაც დნმ ცუდ მდგო-

მარეობაშია ან მისი ძალიან მცირე რაოდენობაა ხელმისაწვდომი. ქსოვილის ნიმუში, რომელიც მხოლოდ 20 უჯრედს შეიცავს, შეიძლება საკმარისი იყოს PCR-ამპლიფიკაციისთვის.

რამდენად სარწმუნოა ᲓᲜᲛ-ის ანაბეჭდი? სასამართლო საქმეების უმრავლესობაში იმის ალბათობა, რომ ორ ადამიანს იდენტური ᲓᲜᲛ-ის ანაბეჭდი ჰქონდეს, მერყეობს ერთი შანსიდან 100 000-ში ერთ შანსამდე მილიარდში. ზუსტი სურათი დამოკიდებულია შედარებისთვის გამოყენებული მარკერების რიცხვზე და ამ მარკერების სიხშირეზე ზოგადად მოსახლეობაში. ინფორმაცია იმის შესახებ, თუ რამდენად საერთოა სხვადასხვა მარკერები სხვადასხვა ეთნიკურ ჯგუფებში, კრიტიკულია, რადგან მარკერების სიხშირე შეიძლება საგრძნობლად იცვლებოდეს ეთნიკურ ჯგუფებს შორის და მოცემულ ეთნიკურ ჯგუფსა და პოპულაციას, როგორც ერთ მთლიანს, შორის.

სიხშირის მონაცემების ხელმისაწვდომობის ზრდასთან ერთად, სასამართლოს მეცნიერებს უფრო ზუსტი სტატისტიკური გამოთვლების განხორციელება ძალუძთ. ამრიგად, პრობლემების მიუხედავად, რომლებიც კიდევ შეიძლება წარმოიქმნან არასაკმარისი მონაცემების არსებობის, ადამიანური შეცდომების ან უხარისხო მონაცემების გამო, ᲓᲜᲛ-ის ანაბეჭდი უტყუარ მტკიცებულებად არის აღიარებული როგორც ლეგალური ექსპერტების, ისე მეცნიერების მიერ. ფაქტიურად, უახლეს წლებში შენახულ სასამართლო ნიმუშებზე ᲓᲜᲛ-ის ანალიზი განხორციელდა და შედეგად მივიღეთ მონაცემები, რომლებიც მრავალი „ძველი საქმის“ გასახსნელად იყო აუცილებელი.

გარემოს გასუფთავება

ზოგიერთი მიკროორგანიზმის შესანიშნავი უნარი, გარდაქმნას ქიმიური ნივთიერებები, სულ უფრო მეტად გამოიყენება გარემოს გაწმენდისთვის. მეცნიერები ცდილობენ ამ მეტაბოლური უნარის ინჟინერიას სხვა მიკროორგანიზმებში, რომლებიც შემდეგ გარემოს ზოგიერთი პრობლემის მოსაგვარებლად გამოიყენება. მაგალითად, ბევრ ბაქტერიას შეუძლია გარემოდან ისეთი მძიმე მეტალების, როგორიცაა სპილენძი, ტყვია და ნიკელი, ექსტრაქცია და ამ მეტალების ჩართვა იმგვარ ნაერთებში, როგორიცაა სპილენძის სულფატი ან ტყვიის სულფატი, რომლებიც ადვილად რეგენერირებადი არიან. გენურად ინჟინირებული მიკრობები შეიძლება მნიშვნელოვანი იყოს როგორც მინერალების მოპოვებაში (განსაკუთრებით, როდესაც საბადოებში მარაგი იწურება), ასევე მადნეულის მოპოვების შედეგად წარმოქმნილი მაღალ ტოქსიკურ ნარჩენებისგან გაწმენდაში. ბიოტექნოლოგები ისეთი მიკრობების ინჟინერიასაც ცდილობენ, რომლებსაც ქლორირებული ნახშირწყალბადებისა და სხვა მავნე ნაერთების დეგრადაცია შეეძლებათ. ეს მიკრობები შეიძლება გამოყენებული წყლის გადამამუშავებელ ფაბრიკებში იხმარონ, ან მწარმოებლებმა მათი გამოყენებით ნაერთების გარემოში მოხვედრა აიცილონ თავიდან.

კვლევის მონათასავე არეალს განეკუთვნება იმ მიკრობების იდენტიფიკაცია და ინჟინერია, რომლებსაც გადაღვრილ წყლებსა და ნაგავსაყრელებში სპეციფიკური ტოქსიკური ნარჩენების დეტოქსიკაცია ძალუძთ. მაგალითად, შექმნილია ბაქტერიული ხაზები, რომელთაც ნავთობის დაღვრის შედეგად გამოყოფილი ზოგიერთი ქიმიური ნაერთის დეგრადაცია შეუძლიათ. ამ ტრანსფორმაციაზე პასუხისმგებელი გენების გადატანით სხვადასხვა ორგანიზმებში, ბიოინჟინერებმა შეძლეს, შეექმნათ ისეთი ხაზები, რომლებსაც ბუნების სტიქიების მძიმე პირობებში გადარჩენა შეუძლიათ და ნარჩენების დეტოქსიკაციაში გვეხმარებიან.

გამოყენება სოფლის მეურნეობაში

მეცნიერები მუშაობენ, რათა მეტი შეისწავლონ სოფლის მეურნეობისთვის მნიშვნელოვანი მცენარეებისა და ცხოველების გენომების შესახებ და უკვე წლების განმავლობაში იყენებენ ᲓᲜᲛ-ის ტექნოლოგიებს სოფლის მეურნეობის პროდუქტიულობის გაუმჯობესების მიზნით.

ცხოველების სოფლის მეურნეობა და „ფარმაკოლოგიური“ ცხოველები

ᲓᲜᲛ-ის ტექნოლოგიები ახლა რუტინულად გამოიყენება ვაქცინებისა და ზრდის ჰორმონების შესაქმნელად ფერმის ცხოველებისთვის. ჯერ კიდევ უმთავრესად ექსპერიმენტულ დონეზე, მეცნიერებს ასევე შეუძლიათ ერთი ცხოველის გენი მეორე ცხოველის გენომში შეიყვანონ, რომელსაც შემდგომ **ტრანსგენული** ცხოველი ეწოდება. ამისთვის, თავდაპირველად ისინი მდედრ ცხოველებიდან იღებენ კვერცხუჯრედებს და მათ *in vitro* განაყოფიერებას ახორციელებენ. ამის პარალელურად, სხვა ორგანიზმიდან მიღებული სასურველი გენის კლონირება ხდება. შემდეგ ისინი ახორციელებენ კლონირებული ᲓᲜᲛ-ის ინექციას პირდაპირ განაყოფიერებული კვერხუჯრედების ბირთვებში.

ზოგიერთი უჯრედი ჩართავს უცხო ᲓᲜᲛ-ს, *ტრანსგენს* საკუთარ გენომში და უცხო გენის ექსპრესიის უნარიც გააჩნია. ინჟინერირებული ემბრიონები შემდეგ ქირურგიული გზით იმპლანტირდებიან სუროგატ დედაში. თუ ემბრიონი წარმატებულად განვითარდება, შედეგად ტრანსგენულ ცხოველს მივიღებთ, რომელიც შეიცავს გენს „მესამე” მშობლისგან და ეს მშობელი შეიძლება სულ სხვა სახეობისაც კი იყოს.

ტრანსგენული ცხოველის შექმნის მიზანი ხშირად იგივეა, რაც ტრადიციული გამოყვანის, მაგალითად, შეიქმნას ცხვარი მატყლის უკეთესი ხარისხით ან მეხორცეული ღორი ან ძროხა, რომელიც სწრაფად იზრდება. მეცნიერებმა, მაგალითად, შეიძლება მოახდინონ იმ გენის იდენტიფიკაცია და კლონირება, რომელიც უფრო დიდი კუნთების (კუნთები შეადგენენ იმ ხორცის უმეტეს ნაწილს, რომლესაც ჩვენ მივირთმევთ) წარმოქმნას განაპირობებს საქონლის ერთ ჯგუფში და გადაიტანონ ეს გენი სხვა საქონელში ან სულაც ცხვრებში.

ტრანსგენული ცხოველებიასევე იქმნება, რომ ფარმაცევტული „ქარხნების” როლი შეასრულონ – სხვამხრივ იშვიათი, მედიცინაში გამოსაყენებელი ბიოლოგიური ნაერთის დიდი რაოდენობით წარმომქმნელები იყვნენ. მაგალითად, ტრანსგენი ადამიანის სასურველი ცილისთვის, როგორიცაა ჰორმონი ან სისხლის შედედების ფაქტორი, შეიძლება ჩართული იყოს ფერმის ძუძუმწოვარაში ისე, რომ ტრანსგენის პროდუქ-

ტი ცხოველის რძეში გამოიყოფოდეს (სურათი 20.18). ამ ცილის გასუფთავება რძიდან ჩვეულებრივ უფრო ადვილია, ვიდრე უჯრედული კულტურიდან. ცოტა ხნის წინ მეცნიერების მიერ შექმნილი იყო ტრანსგენული წიწილა, რომელსაც დიდი რაოდენობით ტრანსგენული პროდუქტის ექსპრესირება შეეძლო კვერცხში. ეს წარმატება მიუთითებს იმაზე, რომ უახლოეს მომავალში ტრანსგენული წიწილა შედარებით იაფი ფარმაცევტული ქარხნის როლში შეიძლება მოგვევლინოს.

ფერმის ცხოველების მიერ გამომუშავებული ადამიანის ცილები შესაძლოა, გარკვეულწილად განსხვავდებოდნენ ადამიანის შესაბამისი ბუნებრივი ცილებისგან. ამრიგად, ეს ცილები ძალიან ყურადღებით უნდა იყვნენ შემოწმებული შესაძლო ალერგიულ რეაქციებზე და სხვა არასასურველ ეფექტებზე იმ პაციენტებში, რომლებიც მათ იღებენ.

ასევე მნიშვნელოვანი ასპექტია ადამიანისა და სხვა უცხო სახეობების გენების მატარებელი ფერმის ცხოველების ჯანმრთელობა და კეთილდღეობა; ისეთი პრობლემები, როგორიცაა დაბალი ნაყოფიერება და მგრძნობელობა დაავადებების მიმართ არცთუ იშვიათია მათ შორის.



▲ *სურათი 20.18* ***„ფარმ“ ცხოველები.*** ეს ტრანსგენული ცხვრები ადამიანის სისხლის ცილის მატარებლებია. ამ ცილას ისინი რძეში გამოყოფენ. ეს ცილა ინჰიბირებს ფერმენტს, რომელიც მონაწილეობს კისტური ფიბროზისა და სხვა ქრონიკული რესპირატორული დაავადებების მქონე პაციენტების ფილტვების დაზიანებაში. ეს ცილა ადვილად გამოიყოფა ცხვრის რძიდან. ამჟამად მას ცდიან კისტური ფიბროზის მკურნალობაში.

გენური ინჟინერია მცენარეებში

სოფლის მეურნეობის სფეროს მეცნიერებმა უკვე მთელი რიგი კულტურული მცენარეები შექმნეს იმ სასურველი ნიშან-თვისებების გენებით, რომლებიც აპირობებენ დაყოვნებული სიმწიფეს, მდგრადობას გაფუჭებისა და ავადმყოფისადმი. მცენარეების გენური ინჟინერია უფრო ადვილი აღმოჩნდა, ვიდრე ცხოველების უმრავლესობისა. ბევრი მცენარეული სახეობისთვის, კულტურაში გაზრდილ ქსოვილის ერთ უჯრედს შეუძლია, ზრდასრულ მცენარეს მისცეს საწყისი (იხ. სურათი 21.5). ამრიგად, გენეტიკური მანიპულაციის განხორციელება შესაძლებელია ერთ უჯრედზე და ეს უჯრედი შეიძლება გამოყენებული იყოს ახალი ნიშან-თვისებიანი ორგანიზმის წარმოსაქმნელად.

მცენარეულ უჯრედში ახალი გენის შეყვანისათვის ყველაზე უფრო ფართოდ გამოყენებულ პლაზმიდას წარმოადგენს ნიადაგიის ბაქტერიის *Agrobacterium tumefaciens*-დან მიღებული **პლაზმიდა Ti**. ეს პლაზმიდა ახორციელებს თავისი Dნმ-ის სეგმენტის, ცნობილის როგორც T Dნმ, ინტეგრაციას მასპინძელი მცენარის უჯრედების ქრომოსომულ Dნმ-ში. ვექტორული მიზნებისთვის, მკვლევრები პლაზმიდის ისეთ ვერსიასთან მუშაობენ, რომელიც ველური ჯიშისგან განსხვავებით დაავადებას არ იწვევს. სურათი 20.19 Ti პლაზმიდის გამოყენებით ტრანსგებული მცენარეების შექმნის ერთ მეთოდს გამოსახავს. მეცნიერებს რეკომბინანტული Ti პლაზმიდის შეყვანა მცენარეულ უჯრედში ელექტროპორაციის საშუალებით შეუძლიათ. ალტერნატიულად, რეკომბინანტული პლაზმიდა შეიძლება უკან იქნას გადატანილი *Agrobacterium*-ში; მგრძნობიარე მცენარეები ან კულტურაში ზრდადი მცენარეული უჯრედები შემდეგ შეიძლება ინფიცირებულები იყვნენ ბაქტერიებით, რომლებიც რეკომბინანტულ პლაზმიდას შეიცავენ.

გენური ინჟინერია სწრაფად ანაცვლებს ტრადიციულ მცენარეების შეჯვარების პროგრამებს, განსაკუთრებით ისეთი გამოსადეგი თვისებებისთვის, როგორიცაა ჰერბიციდებისადმი და პესტიციდებისადმი რეზისტენტობა, რომელიც ერთი ან რამდენიმე გენით განისაზღვრება. მაგალითად, ინჟინირებულ კულტურულ მცენარეებს ბაქტერიული გენით, რომლებიც მცენარეებს ჰერბიციდებისადმი რეზისტენტობას ანიჭებს, შეუძლიათ ზრდა, ხოლო სარეველა ნადგურდება. ანალოგიურად, გენეტიკურად ინჟინირებულ კულტურულ მცენარეებს, რომლებიც დესტრუქციული მიკრობების და მწერების მიმართ რეზისტენტულები არიან, შეუმცირდათ ქიმიური ინსექტიციდებისადმი მოთხოვნილება.

გენეტიკურ ინჟინერიას ასევე დიდი პოტენციალი გააჩნია კულტურული მცენარეების კვებითი ღირებულების გაუმჯობესებისთვის. მაგალითად, მეცნიერებმა გამოიყვანეს ტრანსგენული ბრინჯი, რომელიც წარმოქმნის ბეტა-კაროტინის შემცველ ყვითელ მარცვლებს, რომელსაც ჩვენი სხეული A ვიტამინის წარმოსაქმნელად იყენებს (იხ. სურათი 38.16).

ამ „ოქროს“ ბრინჯს, შეუძლია, შეაფერხოს A ვიტამინის დეფიციტი მსოფლიოს მოსახლეობის იმ ნახევარში, რომელიც დამოკიდებულია ბრინჯზე, როგორც ძირითად საკვებზე. ამჟამად, აზიის სამხრეთ-აღმოსავლეთის პატარა ბავშვების დიდი რაოდენობა A ვიტამინის დეფიციტს განიცდის, რომელიც მხედველობის დაქვეითებას განაპირობებს და დაავადებებისადმი მგრძნობელობას ზრდის.

ახალ ტალღაზე ფარმაცევტული ინდუსტრია, „ფარმაკოლოგიური“ ცხოველების ანალოგიურად „ფარმაკოლოგიური“ მცენარეების განვითარებას იწყებს. მართალია, ბუნებრივი მცენარეები, დიდი ხანია, წამლების წყაროდ გამოიყენება, მკვლევრები ახლა ქმნიან მცენარეებს, რომლებიც წარმოქმნიან ადამიანის ცილებს სამედიცინო გამოყენებისთვის და ვირუსულ ცილებს — ვაქცინების წარმოებისთვის. მთელი რიგი ასეთი პროდუქტები უკვე გადიან კლინიკურ გამოცდას,

სურათი 20.19

ხვლიკა: Ti პლაზმიდის გამოყენება ტრანსგენური მცენარეების მისაღებად

გამოყენება

სასარგებლო თვისებების მქონე გენები, მაგ. პესტიციდების და ჰერბიციდების მიმართ რეზისტენტობა, დაყოვნებული დამწიფების და კვებითი ღირებულების ზრდის გენები შეიძლება Ti პლაზმიდით, როგორც ვექტორით, ერთი მცენარიდან სხვა სახეობებზე გადავიტანოთ.

მეთოდი

1. Ti პლაზმიდას ბაქტერია *Agrobacterium tumefaciens* - დან გამოვყოფთ. პლაზმიდის იმ სეგმენტს, რომელიც მასპინძლის გენომში ჩაერთვება T ᲓᲜᲐ ეწოდება.

Agrobacterium tumefaciens

Ti პლაზმიდა

საიტი, სადაც რესტრიქციული ფერმენტი ჭრის

ᲓᲜᲐ სამიზნე გენით

T ᲓᲜᲐ

2. გამოყოფილი პლაზმიდა და სამიზნე გენის შემცველი უცხო ᲓᲜᲐ ინკუბირდება რესტრიქციულ ფერმენტთან, რომელიც T ᲓᲜᲐ-ს შუაში ჭრის. პლაზმიდის და უცხო ᲓᲜᲐ-ის მწებარე ბოლოებს შორის ფუძეთა შეწყვილების შემდეგ, ᲓᲜᲐ ლიგაზას ამატებენ. ზოგიერთი სტაბილური რეკომბინანტური პლაზმიდა სამიზნე გენს შეიცავს.

რეკომბინანტული Ti პლაზმიდა

3. რეკომბინანტური პლაზმიდები ელექტროპოლაციის საშუალებით შეიძლება მცენარის კულტივირებულ უჯრედებში შევიყვანოთ. პლაზმიდა შეიძლება დაუბრუნდეს *Agrobacterium tumefaciens*-ს, რომელიც მცენარის ფოთლებზე თხევადი სუსპენზიის სახით დააქვთ. სუსპენზია მცენარესზ აინფიცირებს. როცა პლაზმიდა მცენარეულ უჯრედში ხვდება, მისი T ᲓᲜᲐ უჯრედის ქრომოსომულ ᲓᲜᲐ-ში ინტეგრირდება.

შედეგები

სამიზნე ტრანსგენის მატარებელ ტრანსფორმირებულ უჯრედებს მთლიანი მცენარის რეგენერაცია შეუძლია, რომელიც ტრანსგენით გადაცემულ ახალ თვისებას ავლენს.

ახალი ნიშან-თვისების მქონე მცენარე

მათ შორისაა ვაქცინა ჰეპატიტი B-ს წინააღმდეგ და ტრანსგენული თამბაქოს მცენარის მიერ წარმოქმნილი ანტისხეული იმ ბაქტერიის წინააღმდეგ, რომელიც კბილების დაზიანებას იწვევს. ამ ცილების დიდ რაოდენობა შეიძლება უფრო ეკონომიურად მივიღოთ მცენარეებიდან, ვიდრე კულტივირებული უჯრედებისგან.

ᲓᲜᲐ-ის ტექნოლოგიებით წარმოქმნილი უსაფრთხოების და ეთიკური საკითხები

ადრეული შეშფოთებები რეკომბინაციული ᲓᲜᲐ-ის ტექნოლოგიებთან დაკავშირებულ პოტენციურ საფრთხესთან ფოკუსირებული იყო ახალი საშიში პათოგენების წარმოქმნის შესაძლებლობაზე. მაგალითად, რა შეიძლება მოხდეს, თუ სიმსივნური უჯრედების გენები გადაიტანება ბაქტერიებში ან ვირუსებში? ასეთი გადაგვარებული მიკრობებისგან თავის დასაცავად, მეცნიერებმა შეიმუშავეს მთელი რიგი მითითებები, რომლებიც მიღებული ამერიკის შეერთებული შტატების და სხვა ზოგიერთი ქვეყნის მთავრობების მიერ. ერთ ასეთ უსაფრთხოების ზომას წარმოადგენს მკაცრი ლაბორატორული პროცედურების ერთობლიობა, რომელიც იცავს მკვლევრებს ინფიცირებული მიკრობებისგან ინფიცირებისგან და აფერხებს ამ მიკრობების ლაბორატორიის ტერიტორიის შემთხვევით დატოვებას. გარდა ამისა, რეკომბინაციულ ᲓᲜᲐ-ის ექსპერიმენტებში გამოყენებული მიკრობები გენეტიკურად ისეთნაირად არიან დასუსტებული, რომ მათ ლაბორატორიის გარეთ გადარჩენა არ შეუძლიათ. საბოლოოდ, ზოგიერთი უეჭვოდ სახიფათო ექსპერიმენტები აკრძალული იყო.

დღესდღეობით საზოგადოების მთავარი შეშფოთება მიმართულია არა რეკომბინანტული მიკრობების მიმართ, არამედ საკვებად გამოყენებულ ***გენეტიკურად მოდიფიცირებულ (გმ) ორგანიზმებზე.*** ჩვეულებრივი სიტყვებით, გმ ორგანიზმი, ისეთი ორგანიზმია, რომელსაც ხელოვნური გზით ერთი ან მეტი გენი შეიძინა იგივე ან სხვა სახეობიდან. მაგალითად ორაგულის გენეტიკური მოდიფიკაცია განხორციელდა უფრო აქტიური ორაგულის ზრდის ჰორმონის გენის დამატებით. თუმცა, ჩვენს საკვებში არსებული გმ ორგანიზმების უმეტესობა ცხოველური არ არის, არამედ მცენარეულია.

ზოგიერთი ქვეყანა შეწუხებულია გმ რევოლუციით, რომელთაგანგმ საკვების უსაფრთხოება და მზარდი გმ მცენარეების შესაძლებელი შესაძლებელი ზეგავლენა გარემოზე უმთავრესია. მაგალითად, 1999 წელს ევროკავშირმა ახალი კანონმდებლობის მოლოდინში შეაჩერა ახალი გმ მოსავლის შემოტანა. 2000 წლის დასაწყისში 130 ქვეყნის (მათ შორის შეერთებული შტატების) წარმომადგენლები შეთანხმდნენ ბიოუსაფრთხოების ოქმზე, რომლის მიხედვითაც, ექსპორტერებმა უნდა მოახდინონ საკვები პროდუქტებში არსებული გმ ორგანიზმების იდენტიფიკაცია და იმპორტიორ ქვეყნებს მიეცეთ გადაწყვეტის უფლება, თუ წარმოადგენენ ეს პროდუქტები რისკს გარემოსთვის ან ჯამრთელობისთვის.

გმ მოსავლისადმი ფრთხილი მიდგომის ადვოკატებს ეშინიათ, რომ ტრანსგენულ მცენარეებს ძალუძთ, გადასცენ მათი ახალი გენები თავიანთ ახლო ნათესავებს ახლომდებარე ველურ არეებში.

ჩვენ ვიცით, რომ გაზონის და კულტურული მცენარეების ბალახეული ხშირად ცვლიან გენებს თავიანთ ველურ ნათე-

სავებთან დამტვერვის გზით. თუ ჰერბიციდების, დაავადებების ან მწერების პესტიციდების რეზისტენტობის გენების მატარებელი კულტურული მცენარეები დამტვერავენ ველურ მცენარეებს, მათი შთამომავლობა შეიძლება გახდეს "სუპერ სარეველები", რომელთა კონტროლი ძალიან ძნელი იქნება. სხვა შესაძლებელი საფრთხე, რომელიც გამომდინარეობს ერთი ლაბორატორული შესწავლებიდან, არის ის, რომ ტრანსგენმა, რომელიც კოდირებს პესტიციდის მსგავს ცილას, შეიძლება გამოიწვიოს მცენარის მიერ ისეთი მტვრიანას პროდუცირება, რომელიც ტოქსიკურია პეპლებისთვის. თუმცა მეცნიერებმა სასოფლო-სამეურნეო კვლევითი სამსახურიდან, 2 წლიანი შესწავლების შედეგად დაადგინეს, რომ პეპლები ნაკლებ სავარაუდოდ იქნებიან მტვრიანას ტოქსიკური დონის ექსპოზიციის ქვეშ.

რაც შეეხება გმ საკვების რიკს ადამიანის ჯამრთელობაზე მოქმედებისა, ზოგიერთი ადამიანი შიშობ,ს ტრანსგენების ცილოვანმა პროდუქტებმა შეიძლება გამოიწვიოს ალერგიული რეაქციები. თუმცა, არსებობს გარკვეული მონაცემები, რომ ეს შეიძლება მოხდეს, ადვოკატები ამტკიცებენ — ეს ცილები შეიძლება შემოწმებული იყვნენ ალერგიული რეაქციების გამოწვევის უნარზე.

დღესდღეობით, მთელ მსოფლიოში მთავრობები და რეგულაციური სააგენტოები იბრძვიან, თუ როგორ გააადვილონ ბიოტექნოლოგიის გამოყენება სოფლის მეურნეობაში, ინდუსტრიაში და მედიცინაში იმავდროულად იძლევიან გარანტიებს, რომ ახალი პროდუქტები და პროცედურები უსაფრთხოა.

შეერთებულ შტატებში ბიოტექნოლოგიის ასეთი აპლიკაციების პოტენციურ საფრთხეებზე შეფასება ხდება სხვადასხვა რეგულაციური სააგენტოებით, მათ შორის, საკვებისა და წამლების ადმინისტრაციით, ბუნების დაცვის სააგენტოთი, ჯამრთელობის ეროვნული ინტიტუტების და სოფლის მეურნეობის დეპარტამენტით. ეს სააგენტოები იმყოფება ზრდადი წნეხის ქვეშ სხვადასხვა მომხმარებელთა ჯგუფიდან. ამავე დროს, იგივე სააგენტოებმა და საზოგადოებამ მხედველობაში უნდა მიიღონ ბიოტექნოლოგიის ეთიკური გამოყენების იმპლიკაციები?

მაგალითად, ადამიანის გენომის კარტირების დამთავრება მთელ რიგ ეთიკურ კითხვებს აღძრავს. ვის აქვს უფლება, შეამოწმოს სხვა პიროვნების გენები? როგორ უნდა იყოს გამოყენებული მერე ინფორმაცია? უნდა იყოს პიროვნების გენომი, ფაქტორი, რომელიც განსაზღვრავს სამსახურისადმი შესაბამისობას და დაზღვევისთვის შესაფერისობას? ეთიკური განხილვები, ისევე როგორც შეშფოთებები გარემოს და ჯამრთელობის პოტენციური საფრთხის შესახებ, სავარაუდოდ შეანელებენ ბიოტექნოლოგიის ზოგიერთ აპლიკაციას. ყოველთვის არის საფრთხე, რომ ზედმეტი რეგულაცია შეაფერხებს ბაზისურ კვლევას და მის პოტენციურ სარგებელს. თუმცა დნმ-ის ტექნოლოგიების და გენური ინჟინერიის სიმძლავრე – ჩვენი უნარი, სწრაფად და ძლიერად შევცვალოთ სახეობები, რომლებიც ვითარდებოდნენ ათასწლეულების განმავლობაში, მოითხოვს, ვიმოქმედოთ სიფრთხილით და თავმდაბლობით.

კონცეფცია ცვლა 20.5

1. რა არის ღეროვანი უჯრედების გამოყენების უპირატესობანი გენურ თერაპიაში?
2. ჩამოთვალეთ სულ მცირე, სამი თვისება, რომლებიც გენური ინჟინერიით შეძენილი იყო კულტურული მცენარეების მიერ?

მე-20 თავის შემოწმება

ძირითადი კონცეპციების შემოწმება

კონცეპცია 20.1

დნმ-ის კლონირება სპეციფიკური გენის ან დნმ-ის სხვა სეგმენტის მრავალი ასლის წარმოქმნის საშუალებას იძლევა

- **დნმ-ის კლონირება და მისი გამოყენება:** *წინასწარი მიმოხილვა* დნმ-ის კლონირება და სხვა ტექნოლოგიები, რომლებსაც კოლექტიურად ეწოდება დნმ ტექნოლოგიები, შეიძლება გამოყენებული იქნას დნმ-ის მანიპულაციისა და ანალიზისთვის და გამოსადეგი ახალი პროდუქტების და ორგანიზმების შექმნისთვის.

აქტივობა დნმ-*ის ტექნოლოგიების გამოყენებები*

- **რესტრიქციული ფერმენტების გამოყენება რეკომბინანტული დნმ-ის მისაღებად.** ბაქტერიულ რესტრიქციულ ფერმენტებს შეუძლიათ დნმ-ის მოლეკულების გაჭრა მოკლე ნუკლეოტიდების სპეციფიკური თანამიმდევრობის შიგნით და ორჯაჭვიანი დნმ-ის ფრაგმენტების ჯგუფის წარმოქმნა, რომლებსაც ერთჯაჭვიანი მწებარე ბოლოები აქვთ. დნმ-ის ერთი წყაროდან მიღებული ფრაგმენტების მწებარე ბოლოებმა შეიძლება განახორციელონ ფუძეთა შეწყვილება კომპლემენტარობის პრინციპით სხვა დნმ-ის ფრაგმენტების მწებარე ბოლოებთან; დნმ-ლიგაზითფუძეშეწყვილებული ფრაგმენტების შეწებება რეკომბინაციური დნმ-ის მოლეკულებს წარმოქმნის.

აქტივობა *რესტრიქციული ფერმენტები*

- **ეუკარიოტული გენის კლონირება ბაქტერიულ პლაზმიდაში.** რეკომბინაციური პლაზმიდა წარმოქმნილია სამიზნე გენის რესტრიქციული ფრაგმენტის ჩასმით პლაზმიდურ ვექტორში, რომელიც დაჭრილია იგივე ფერმენტით.

აქტივობა *გენის კლონირება ბაქტერიაში*

გამოკვლევა *როგორ გარდაქმნიან ანტიბიოტიკებისადმი მდგრადი პლაზმიდები E.coli-ს?*

- **კლონირებული გენების შენახვა დნმ-ის ბიბლიოთეკებში.** გენომური ბიბლიოთეკა მთლიანი გენომიდან მიღებული დნმ-ის ფრაგმენტების კლონირების საშუალებით წარმოქმნილი რეკომბინანტული ვექტორების კლონების კოლექციას წარმოადგენს. კდნმ-ის (კომპლემენტერული დნმ-ის) ბიბლიოთეკა კი განსაზღვრული ტიპის უჯრედის მიერ წარმოქმნილი ყველა მრნმ-ის *in vitro* უკუტრანსკრიპციის საშუალებით მიღებული დნმ-ის კლონირებითაა შექმნილი.

- **ეუკარიოტული გენების კლონირება და ექსპრესირება.** ბაქტერიულ მასპინძელ უჯრედებში კლონირებული ეუკარიოტული გენების ექსპრესირებას რამდენიმე ტექნიკური სირთულე აფერხებს. ამ პრობლემების გადაჭრაში მასპინძლის როლში კულტივირებული ეუკარიოტული უჯრედებისა და ვექტორებად საფუარის ხელოვნური ქრომოსომების (YAC) გამოყენება გვეხმარება.

- **დნმ-ის ამპლიფიცირება *in vitro*: პოლიმერაზული ჯაჭვური რეაქცია (PCR)** PCR-ით დნმ-ის სპეციფიკური სამიზნე სეგმენტის მრავალი ასლის წარმოქმნაა შესაძლებელი, თუ გამოვიყენებთ პრაიმერებს, რომლებიც სასურველ სეგმენტს შემოსაზღვრავენ და სითბომდგრად დნმ პოლიმერაზას.

კონცეპცია 20.2

რესტრიქციული ფრაგმენტების ანალიზი აღმოაჩენს დნმ-ის განსხვავებებს, რომლებიც რესტრიქციის საიტებზე მოქმედებენ

- **გელ-ელექტროფორეზი და საუზერნ ბლოტინგი** განსხვავებული სიგრძის დნმ-ის რესტრიქციული ფრაგმენტები შეიძლება გელ-ელექტროფორეზის საშუალებით დავყოთ. სპეციფიკური ფრაგმენტების იდენტიფიკაცია საუზერნ ბლოტინგის მეშვეობით შეიძლება მონიშნული ნიმუშების გამოყენებით, რომლებიც გელის „ბლოტზე“ დაფიქსირებულ დნმ-თან ჰიბრიდიზაციას განიცდის.

აქტივობა დნმ-*ის გელ-ელექტროფორეზი*

- **რესტრიქციული ფრაგმენტების სიგრძის მიხედვით განსხვავებები, როგორც გენეტიკური მარკერები** რესტრიქციული ფრაგმენტების სიგრძის პოლიმორფიზმები (RFLP) ჰომოლოგიურ ქრომოსომებზე დნმ-ის თანმიმდევრობებს შორის განსხვავებებია, რომლებიც შედეგად სხვადასხვა სიგრძის რესტრიქციული ფრამენტების წარმოქმნას იწვევს. ამ განსხვავების დეტექცია საუზერნ ბლოტინგის მეშვეობითაა შესაძლებელი. ეუკარიოტულ დნმ-ში არსებულმა ათასობით RFLP გენეტიკური მარკერების როლი შეიძლება შეასრულოს.

აქტივობა *გელ-ელექტროფორეზის საშუალებით* დნმ-*ის ფრაგმენტების ანალიზი*

გამოკვლევა *როგორ შეიძლება გელ-ელექტროფორეზის გამოყენებით ჩავატაროთ* დნმ-*ის ანალიზი?*

კონცეფცია 20.3

შესაძლებელია მთელი გენომის კარტირება დნმ-ის დონეზე

- **გენეტიკური (კავშირული) კარტირება: მარკერების ფარდობითი განაწილება** გენებისა და სხვა მემკვიდრეობით მიღებული მარკერების გენომში განაწილებისა და მათ შორის ფარდობითი მანძილის განსაზღვრა რეკომბინაციის სიხშირეებითაა შესაძლებელი.
- **ფიზიკური კარტირება: დნმ-ის ფრაგმენტების განაწილების დადგენა** ფიზიკური რუკის შექმნისთვის დნმ-ის მოლეკულას მრავალ მოკლე ფრაგმენტად ჭრიან და მათ განაწილებას გადაფარვების იდენტიფიკაციის საშუალებით ადგენენ. ფიზიკური რუკა მარკერებს შორის არსებულ წყვილ ფუძეებში გამოხატულ ფაქტობრივ მანძილებს გვაძლევს.
- **დნმ-ის თანამიმდევრობის განსაზღვრა — სიქვენირება** შედარებით მოკლე დნმ-ის ფრაგმენტების თანამიმდევრობის განსაზღვრა დიდეზოქსი ჯაჭვის ტერმინაციის მეთოდითაა შესაძლებელი, რომელიც ავტომატიზირებული სიქვენირების მანქანებით შეიძლება წარმიმართოს.

აქტივობაა ადამიანის გენომის პროექტი: გენები ადამიანის მე-17 ქრომოსომაზე

კონცეფცია 20.4

გენომის თანამიმდევრობები მნიშვნელოვანი მიოლოგიური საკითხების ამოხსნის გასაღებს გვაწვდიან

- **ცილის მაკოდირებელი გენების იდენტიფიკაცია დნმ-ის თანამიმდევრობებში** გენომის თანამიმდევრობების კომპიუტერული ანალიზი მკვლევრებს იმ თანმიმდევრობების იდენტიფიკაციაში ეხმარება, რომლებიც ცილებს უნდა კოდირებდნენ. თანამედროვე გამოთვლებით, ადამიანის გენომი დაახლოებით 25 000 გენს შეიცავს, მაგრამ ადამიანის ცილების რიცხვი გაცილებით მეტია. „ახალი“ გენების თანმიმდევრობების შედარება სხვა სახეობების უკვე ცნობილი გენების თანმიმდევრობებთან, შესაძლოა, ახალი გენების იდენტიფიკაციაში დაგვეხმაროს.
- **გენის ფუნქციის განსაზღვრა** უცნობი ფუნქციის მქონე გენისთვის, მისი ექსპერიმენტული ინაქტივაცია და ამის შედეგად წარმოქმნილ ფენოტიპურ ეფექტებზე დაკვირვებამ შესაძლოა, მისი ფუნქციის შესახებ მიგვანიშნოს.
- **ურთიერთმოქმედ გენთა ჯგუფების ექსპრესიის შესწავლა** დნმ-ის მიკროარეების ანალიზი მკვლევრებს საშუალებას აძლევს გენთა ექსპრესიის სურათები სხვადასხვა ქსოვილებში, სხვადასხვა დროსა და სხვადასხვა პირობებში ერთმანეთს შეადარონ.
- **სხვადასხვა სახეობების გენომების შედარება** მონათესავე ან საკმაოდ დაშორებული სახეობების გენომების შედარებითი კვლევები მნიშვნელოვან ინფორმაციას გვაწვდიან ბიოლოგიის მრავალი მიმართულებით.
- **გენომიკის მომავალი მიმართულებები** გენომიკა მთელი გენომების სისტემურ კვლევას წარმოადგენს; პროტეომიკა გენომის მიერ კოდირებული ყველა ცილის სისტემური კვლევაა. ცალკეული ნუკლეოტიდების პოლიმორფიზმები (SNP) მნიშვნელოვან მარკერებს გვაწვდიან ადამიანის გენეტიკური ვარიაციების შესასწავლად.

კონცეფცია 20.5

დნმ-ის ტექნოლოგიის პრაქტიკულ გამოყენებას მრავალგვარი გავლენა აქვს ჩვენს ცხოვრებაზე

- **სამედიცინო გამოყენება** დნმ-ის ტექნოლოგიას სულ უფრო მზარდი გამოყენება აქვს გენეტიკური და სხვა ტიპის დაავადებების დიაგნოსტირებაში. მას ასევე დიდი პოტენციალი აქვს გარკვეული გენეტიკური დაავადებების უკეთესი მკურნალობისთვის და საბოლოო განკურნებისთვისაც კი.
- **ფარმაცევტული პროდუქტები** ადამიანის ჰორმონებისა და სხვა თერაპიული გამოყენების ცილების, მათ შორის, უფრო უსაფრთხო ვაქცინებისაც, დიდი მასშტაბებით წარმოება დნმ-ის ტექნოლოგიით არის შესაძლებელი.
- **სასამართლო მონაცემები** დნმ-ის „თითის ანაბეჭდებს”, რომლებიც დანაშაულის ადგილზე ნაპოვნი ქსოვილის ან სხეულის სითხეების ანალიზით მიიღება, ეჭვმიტანილის ბრალეულობის, თუ უდანაშაულობის უტყუარი დამტკიცება შეუძლიათ. ასეთი „თითის ანაბეჭდები” მამობის დასადგენადაც გამოიყენება.

აქტივობა დნმ-ის თითის ანაბეჭდები

- **გარემოს გასუფთავება** გენეტიკური ინჟინერიის საშუალებით მიკროორგანიზმების მეტაბოლიზმის იმგვარად მოდიფიცირებაა შესაძლებელი, რომ ისინი გარემოდან მინერალების მოსაპოვებლად ან სხვადასხვა ტიპის პოტენციურად ტოქსიკური ნარჩენი მასალის დეგრადაციისთვის გამოვიყენოთ.
- **გამოყენება სოფლის მეურნეობაში** ტრანსგენული მცენარეებისა და ცხოველების შექმნის მიზანია, სოფლის მეურნეობის პროდუქტიულობისა და საკვების ხარისხის გაუმჯობესება.
- **დნმ-ის ტექნოლოგიებით წარმოქმნილი უსაფრთხოებისა და ეთიკური საკითხები** გენეტიკური ინჟინერიის

პოტენციური სარგებელი მეტად ფრთხილად უნდა გაიზომოს იმ პოტენციური საფრთხის წინააღმდეგ, რომელიც შეიძლება წარმოიქმნას ადამიანისა თუ გარემოსთვის საზიანო პროდუქტების შექმნითა და პროცედურების განვითარებით.

აქტივობა გადაწყვეტილების მიღება Дნმ-ის ტექნოლოგიებზე: ოქროს ბრინჯი

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშეფასება

1. რეკომბინანტული Дნმ-ის ტექნოლოგიის რომელი ქვემოთ მოყვანილი იარაღი არის *არასწორად* დაწყვილებული მის გამოყენებასთან?
   ა. რესტრიქციული ფერმენტი — RFLP-ს წარმოქმნა.
   ბ. Дნმ ლიგაზა — ფერმენტი, რომელიც ჭრის Дნმ-ს რესტრიქციული ფრაგმენტების მწებარე ბოლოების წარმოქმნით.
   გ. Дნმ პოლიმერაზა — გამოიყენება პოლიმერაზულ ჯაჭვურ რეაქციაში Дნმ-ის უბნების ამფლიპიკაციისთვის.
   დ. უკუ ტრანსკრიპტაზა — кДნმ-ის წარმოქმნა მრნმ-დან.
   ე. ელექტროფორეზი — Дნმ-ის ფრაგმენტების დაცალკევება.

2. რომელი შემდეგი წინადადება იქნება *არასწორი* кДნმ-სთვის, რომლის წარმოსაქმნელად საწყის მასალად ადამიანის ტვინის ქსოვილი გამოიყენეს?
   ა. მისი ამფლიპიკაცია შესაძლებელია პოლიმერაზული ჯაჭვური რეაქციით.
   ბ. ის შეიძლება სრული გენომური ბიბლიოთეკის შესაქმნელად გამოვიყენოთ.
   გ. ის მრნმ-სგან არის წარმოქმნილი უკუტრანსკრიპტაზას გამოყენებით.
   დ. ის შეიძლება გამოვიყენოთ, როგორც ნიმუში ტვინში ექსპრესირებული გენების მდებარეობის დასადგენად.
   ე. მას არ აქვს ადამიანის გენებისთვის დამახასიათებელი ინტრონები და ამიტომ, შესაძლებელია მისი ჩართვა ფაგის ვექტორებში.

3. მცენარეები უფრო ადვილი სამანიპულაციოა გენეტიკური ინჟინერიისთვის, ვიდრე ცხოველები, რადგან
   ა. მცენარეთა გენები არ შეიცავენ ინტრონებს.
   ბ. უფრო მეტი ვექტორია ხელმისაწვდომი რეკომბინანტული Дნმ-ის მცენარეულ უჯრედებში გადასატანად.
   გ. მცენარის სომატური უჯრედიდან ხშირად მთელი მცენარის გაზრდა შეიძლება.
   დ. გენების შეტანა მცენარეულ უჯრედებში მიკროინექციის საშუალებით შეიძლება.
   ე. მცენარეულ უჯრედებს უფრო დიდი ბირთვი აქვთ.

4. პალეონტოლოგმა მცირე ზომის ქსოვილი მოიპოვა 400 წლის წინანდელი გადაშენებული ფრინველის (დრონტი) შენახული კანიდან. მკვლევარს უნდა, რომ ამ ნიმუშის Дნმ შეადაროს ცოცხალი ფრინველების Дნმ-ს. შემდეგიდან, რომელი იქნება ყველაზე მეტად გამოსადეგი ტესტირებისთვის საჭირო რაოდენობის Дნმ-ის მისაღებად გადაშენებული ფრინველიდან?
   ა. RFLP ანალიზი.
   ბ. პოლიმერაზული ჯაჭვური რეაქცია (PCR).
   გ. ელექტროპორაცია.
   დ. გელ-ელექტროფორეზი.
   ე. საუზერნ ჰიბრიდიზაცია.

5. პროკარიოტულ უჯრედში კლონირებული ეუკარიოტული გენის ექსპრესია ბევრ სირთულესთან არის დაკავშირებული. მრნმ-ისა და უკუტრანსკრიპტაზის გამოყენება წარმოადგენს სტრატეგიას შემდეგი პრობლემის გადასაჭრელად
   ა. პოსტ-ტრანსკრიპციული პროცესინგის.
   ბ. ელექტროპორაციის.
   გ. პოსტ-ტრანსლაციური პროცესინგის.
   დ. ნუკლეინის მჟავის ჰიბრიდიზაციის.
   ე. რესტრიქციული ფრაგმენტის ლიგაციის.

6. Дნმ-ის ტექნოლოგიას მრავალი სამედიცინო გამოყენება აქვს. შემდეგიდან რომელი არ კეთდება რუტინულად დღეისთვის?
   ა. დიაბეტისა და ქონდრისკაცობის სამკურნალო ჰორმონების წარმოება.
   ბ. ვაქცინებისთვის ვირუსული სუბერთეულების წარმოება.
   გ. გენეტიკურად ინჟინერირებული გენების ჩართვა ადამიანის გამეტებში.
   დ. გენეტიკური დაავადებების გენების პრენატალური იდენტიფიკაცია.
   ე. საზიანო ალელების გადამტანების გენეტიკური ტესტირება.

7. შემდეგიდან, რომელს აქვს გენომის ყველაზე დიდი ზომა და მილიონ წყვილ ფუძეზე გენების უმცირესი რიცხვი?
   ა. *Hemophilus influenzae* (ბაქტერია)
   ბ. *Saccharomyces cerevisae* (საფუარი)
   გ. *Arabidposis thaliana* (მცენარე)
   დ. *Drosophila melanogaster* (ხილის ბუზი)
   ე. *Homo sapiens* (ადამიანი)

8. ორჯაჭვიან Дნმ-ში, რომელი შემდეგი თანმიმდევრობა იცნობა უფრო მეტად, როგორც გაჭრის საიტი რესტრიქციის ფერმენტისთვის?

ა. ააგგ ბ. აგთც გ. გგცც დ. აცცა
ე. აააა

თთცც თცაგ ცცგგ თგგთ
თთთთ

9. რეკომბინანტული ᲓᲜᲛ-ის მეთოდებში, ტერმინი ,,ვექტორი" შეიძლება აღნიშნავდეს

ა. ფერმენტს, რომელიც ᲓᲜᲛ-ს რესტრიქციულ ფრაგმენტებად ჭრის.
ბ. ᲓᲜᲛ-ის ფრაგმენტის მწებვარე ბოლოს.
გ. RFLP მარკერს.
დ. პლაზმიდას, რომელიც ცოცხალ უჯრედში ᲓᲜᲛ-ის გადასატანად გამოიყენება.
ე. ᲓᲜᲛ-ის ნიმუშს განსაზღვრული გენის საიდენტიფიკაციოდ.

10. როდესაც გენომის კარტირებისთვის საფანტის თოფის მიდგომას ვიყენებთ, მკვლევრები ახორციელებენ

ა. თითოეული ქრომოსომის კავშირულ კარტირებას.
ბ. თითოეული ქრომოსომის ფართო ფიზიკურ კარტირებას, იწყებენ რა დიდი ქრომოსომული ფრაგმენტებით.
გ. მცირე ფრაგმენტების ᲓᲜᲛ-ის თანმიმდევრობის განსაზღვრას და შემდგომ მათი განაწილების დადგენით სრული ნუკლეოტიდური თანმიმდევრობის გარკვევას.
დ. ა-ს და ბ-ს.
ე. ა-ს, ბ-ს და გ-ს.

ტესტის პასუხებისთვის, იხ. დანართი A.

ᲔᲗᲘᲙᲣᲠᲘ ᲙᲐᲨᲘᲠᲘ

თუ ᲓᲜᲛ-ის ტექნოლოგიები ფართოდ იქნება გამოყენებული, როგორ შეიძლება მათ შეცვალონ ევოლუციის მიმდინარეობა, ბუნებრივ ევოლუციურ მექანიზმებთან შედარებით ბოლო 4 მილიარდი წლის განმავლობაში?

ᲛᲔᲪᲜᲘᲔᲠᲣᲚᲘ ᲙᲕᲚᲔᲕᲐ

შენ იმედოვნებ, რომ შეისწავლო გენი, რომელიც ადამიანის თავის ტვინში ნეიროტრანსმიტერულ ცილას აკოდირებს. შენ იცი ცილის ამინომჟავური თანმიმდევრობა. ახსენი, როგორ შეიძლება: (ა) ტვინის უჯრედების სპეციფიკურ უჯრედებში მოახდინო გენების ექსპრესიის იდენტიფიცირება, (ბ) ნეიროტრანსმიტერის გენის იდენტიფიცირება, (გ) კვლევისთვის მიიღო გენის მრავალი ასლი და (დ) ნეიროტრანსმიტერის შეფასებისთვის როგორც პოტენციური მკურნალობისთვის მიიღო მისი შესაბამისი რაოდენობა.

გამოკვლევა: როგორ შეიძლება ანტიბიოტიკრეზისტენტულმა პლაზმიდებმა მოახდინონ E.Coli-ის ტრანსფორმაცია?

გამოკვლევა: ᲓᲜᲛ-ის ანალიზისათვის როგორ შეიძლება გელ-ელექტროფორეზის გამოყენება

ᲛᲔᲪᲜᲘᲔᲠᲔᲑᲐ, ᲢᲔᲥᲜᲝᲚᲝᲒᲘᲐ ᲓᲐ ᲡᲐᲖᲝᲒᲐᲓᲝᲔᲑᲐ

„საზიანო" გენების ტესტირებაზე დაყრდნობამ შეიძლება შექმნას დისკრიმინაციის საფრთხე?

ამ შეურაცხყოფის თავიდან ასაცილებლად, როგორი პოლიტიკა შეგიძლია შემოგვთავაზო?

21 განვითარების გენეტიკური საფუძვლები



▲ *სურათი 21.1* ***მუტანტი დროზოფილა ანტენაზე პატარა დამატებითი თვალით.***

ძირითადი კონცეფციები

21.1 **ემბრიონალური განვითარება მოიცავს უჯრედების დაყოფას, დიფერენციაციას და მორფოგენეზს.**

21.2 **უჯრედების სხვადასხვა ტიპები წარმოიშობა დიფერენციალური გენის ექსპრესიის შედეგად ერთი და იგივე ᲓᲜᲛ-ის მქონე უჯრედებში.**

21.3 **პატერნის ფორმირება ცხოველებში და მცენარეებში ხორციელდება ერთნაირი გენეტიკური და უჯრედული მექანიზმებით.**

21.4 **შედარებითი კვლევის შედეგად აიხსნება, როგორ ყალიბდება მორფოლოგიური მრავალფეროვნება განვითარების ევოლუციის პროცესში.**

შესავალ

ერთი უჯრედიდან მრავალუჯრედიან ორგანიზმამდე

მოლეკულების, უჯრედების და გენების შესახებ თქვენს მიერ უკვე ნასწავლი მასალის გამოყენებით, ამ თავში განვიხილავთ ბიოლოგიის ერთ-ერთი ყველაზე მნიშვნელოვანი საკითხს — როგორ ვითარდება რთული მრავალუჯრედიანი ორგანიზმი ერთი უჯრედიდან. გენეტიკური ანალიზის და ᲓᲜᲛ ტექნოლოგიების გამოყენებამ განვითარების შესწავლის სფეროში გადატრიალება მოახდინა. ისევე, როგორც თავის დროზე უჯრედული მეტაბოლიზმის გზების დასადგენად მეცნიერები იყენებდნენ მუტაციებს, ახლა მუტაციებს იყენებენ განვითარების გზების გასაანალიზებლად. შვეიცარელი მეცნიერების ბრწყინვალე ექსპერიმენტმა 1995 აჩვენა, რომ დროზოფილას თვალის განვითარებას ბიძგს აძლევს ერთი კონკრეტული გენი, რომელიც მოქმედებს, როგორც პროცესის ჩამრთველი. სკანერულ ელექტრონულ მიკროგრაფიაზე (სურ. 21.1) ჩანს დროზოფილას თავის ნაწილი, რომლის თითოეულ ანტენაზე განვითარებულია პატარა დამატებითი თვალი. ამ ინდივიდის შემთხვევაში თვალის განვითარების ჩამრთველი გენის ექსპრესირდა სხეულის არანორმალურ ადგილზე და გამოიწვია დამატებითი თვალის განვითარება.

მსგავსი გენი ააქტივებს თვალის განვითარებას თაგვებში და სხვა ძუძუმწოვრებშიც. ფაქტობრივად, განვითარების ბიოლოგებმა აღმოაჩინეს ისეთი მექანიზმების მნიშვნელოვანი მსგავსებები, რომლებიც ორგანიზმთა მრავალფეროვნებას ქმნიან.

განვითარების მეცნიერული კვლევა დაიწყო დაახლოებით 130 წლის წინ, დაახლოებით იმავე დროს, შეიძლება ითქვას გენეტიკური კვლევების პარალელურად. მაგრამ ათწლეულების მანძილზე ეს ორი დისციპლინა ძირითადად დამოუკიდებლად ვითარდებოდა. განვითარების ბიოლოგები ფოკუსირდებოდნენ ემბრიოლოგიაზე, სწავლობდნენ განვითარების სტადიებს, რომლებსაც გაივლის განაყოფიერებული კვერცხუჯრედი ორგანიზმის სრულად ჩამოყალიბებამდე. ისინი შეისწავლიდნენ ცხოველებს, რომლებიც დებენ კვერცხებს წყალში, ზღვის უხერხემლოების და მტკნარი წყლის ხერხემლიანების, ამფიბიების ჩათვლით, როგორიცაა მაგალითათად, ბაყაყი. ამ და სხვა ცხოველების, და ასევე მცენარეების კვლევის საფუძველზე, ბიოლოგებმა მაკროსკოპულ და მიკრისკოპულ დონეზე აღწერეს ცხოველთა (თავი 47) და მცენარეთა განვითარება (თავი 35).

უკანასკნელ წლებში მეცნიერებმა განვითარების ბიოლოგიის კვლევებისათვის გამოიყენეს მოლეკულური გენეტიკის კონცეფციები და აღჭურვილობა, და მნიშვნელოვან შედეგებსაც მიაღწიეს. ამ თავში, მოლეკულური და გენეტიკური კვლევების შედეგად მიღებული ცოდნის საფუძველზე, წარმოგიდგენთ რამდენიმე ძირითად მექანიზმს, რომლებიც ცხოველებსა და მცენარეებში განვითარებას აკონტროლებენ. ძირითადი უჯრედული პროცესების აღწერის შემდეგ განვიხილავთ საკითხს, თუ როგორ ყალიბდება ერთმანეთისგან განსხვავებული უჯრედები და იმ ფაქტორებს, რომლებიც განსაზღვრავენ ამ სხვადასხვა ტიპის უჯრედების სივრცობრივ მოდელს (პატერნს) ემბრიონში. შემდეგ, ჩვენ უფრო დეტალურად განვიხილავთ განვითარების ზოგიერთი სპეციფიური ფენომენის მოლეკულურ საფუძვლებს. და ბოლოს, ვიმსჯელებთ იმაზე, თუ რა დასკვნები შეიძლება გამოვიტანოთ სხვადასხვა სახეობის განვითარების პროცესის შედარების საფუძველზე.

როდესაც კვლევის პირველად მიზანს წარმოადგენს ძირითადი ბიოლოგიური პრინციპების დადგენა, კვლევისთ-

სურათი 21.2

განვითარების გენეტიკური კვლევებისათვის სამოდელო ორგანიზმების შერჩევა

DROSOPHILA MELANOGASTER (ხილის ბუზი)	*CAENORHABDITIS ELEGANS* (ნემატოდა)



მკვლევარებს ხილის ბუზის (Drosophila melanogaster) შესახებ უზარმაზარი ინფორმაცია გააჩნიათ. იგი განვითარების გენეტიკის ერთი-ერთ უმნიშვნელოვანეს სამოდელო ორგანიზმის წარმოადგენს. Drosophila სამოდელო ორგანიზმად პირველად გამოიყენა გენეტიკის პიონერმა, თომას მორგანმა მე-20 საუკუნის დასაწყისში, რის შემდეგაც დროზოფილას ინტენსიურად იკვლევდნენ გენეტიკოსთა თაობები. პატარა და ლაბორატორულ პირობებში ადვილად გამოსაზრდელი Drosophila გამრავლების უნარიანი ხდება დაბადებიდან ორი კვირის შემდეგ. მისი შთამომავლობა მრავალრიცხოვანია, ხოლო ემბრიონი კი ვითარდება დედის ორგანიზმის გარეთ, რაც განვითარების შესწავლისათვის მნიშვნელოვან უპირატესობას წარმოადგენს. დროზოფილას გენომის სიქვენსის (თანმიმდევრობის) შესწავლა დასრულდა 2000 წელს; გენომი შეიცავს 180 X 106 ძირითად წყვილს (180 მილიონი, Mb) და 13,700 გენს. მიუხედავად იმისა, რომ ხილის ბუზის განვითარების ადრეული სტადიები ერთი შეხედვით საკმაოდ განსხვავდება სხვა ცხოველების განვითარების ადრეული სტადიებისაგან, მათი შესაბამისობა განვითარების ძირითად პრინციპებთან მაინც დადასტურდა.

ნიადაგში მცხოვრები ნემატოდა Caenorhabditis elegans, (ან C. elegans) იოლად იზრდება ლაბორატორულ პირობებში პეტრის ჯამებში. ის 1 მმ სიგრძისაა, აქვს უბრალო გამჭვირვალე სხეული, რომელიც შედგება მხოლოდ რამდენიმე ტიპის უჯრედისგან და იზრდება ზიგოტიდან ზრდასრულ მომწიფებულ ორგანიზმამდე სულ სამნახევარ დღეში. ნემატოდას გენომის სიგრძე შეადგენს 96 Mb და შეიცავს 19 000 შესწავლილ გენს. ორგანიზმების უმეტესობა ჰერმაფროდიტია და აწარმოებს როგორც კვერცხუჯრედებს, ასევე სპერმას. ჰერმაფროდიტი ორგანიზმების გამოყენება მოსახერხებელია გენეტიკურ კვლევებში, ვინაიდან ადვილდება მათი რეცესიული მუტაციების დადგენა. თუ ველური ფენოტიპის მქონე ჭია თვითგანაყოფიერდება და მისი შთამომავლობის 1/4 - ს ექნება მუტანტური ფენოტიპი (ჰომოზიგოტური რეცესიული ალელისთვის), მაშინ მშობელი უნდა იყოს ჰეტეროზიგოტური რეცესიული მუტანტური ალელისთვის. მაშინაც კი, როდესაც რეცესიული მუტაციების მქონე ჰომოზიგოტები არ მრავლდება, მუტაცია ნარჩუნდება ჰეტეროზიგოტებში. ნემატოდას კიდევ ერთი უპირატესობა იმაში მდგომარეობს, რომ ყველა ზრდასრულ ჰერმაფროდიტს აქვს ზუსტად 959 სომატური უჯრედი, რომლებიც ვითარდება ზიგოტიდან ერთი და იგივე გზით. მეცნიერები მიკროსკოპის საშუალებით ადევნებდნენ თვალს უჯრედების დაყოფას დაწყებული უშუალოდ ზიგოტის სტადიიდან, რის შედეგადაც შესაძლებელი გახდა სხეულის ყოველი უჯრედის წინაპრების განსაზღვრა.



ვის შერჩეულ ორგანიზმს ჰქვია **სამოდელო ორგანიზმი.** მკვლევარები კონკრეტული საკითხის შესწავლისათვის ირჩევენ სამოდელო ორგანიზმს, რომელიც იქნება უფრო დიდი ჯგუფის წარმომადგენელი და ადვილად გამრავლდება ლაბორატორულ პირობებში. გენებსა და განვითარებას შორის კავშირების დადგენის მიზნით მკვლევარები მიმართავენ ისეთ ორგანიზმებს, რომლებსაც აქვთ თაობის ცვლის მოკლე პერიოდი, მცირე გენომი, და რომელთა შესახებაც გააჩნიათ საკმარისი ინფორმაცია. ასეთი ატრიბუტების მქონე ორგანიზმები განსაკუთრებით შესაფერისია გენეტიკური კვლევებისათვის. განვითარების გენეტიკის სფეროში საყვარელ სამოდელო ორგანიზმთა შორის არიან ხილის ბუზი *Drosophila melanogaster,* ნემატოდა *Caenorhabditis elegans,* თაგვი *Mus musculus*, ზებრა თევზი *Danio rerio*, და არაბიდოფსისი *Arabidopsis thaliana*. თქვენ შეგიძლიათ გაეცნოთ ამ ორგანიზმებს სურათზე 21.2. განვითარების პრინციპები, რომლებიც ჩვენ დავადგინეთ ამ ორგანიზმების შესწავლის შედეგად, წარმოდგენილი იქნება ამ თავში.

კონცეფცია 21.1

ემბრიონალური განვითარება მოიცავს უჯრედების დაყოფას, დიფერენცირებას და მორფოგენეზს

ორგანიზმების უმრავლესობის ემბრიონალურ განვითარებაში, ერთუჯრედიანი ზიგოტიდან (განაყოფიერებული კვერხუჯრედი) ვითარდება სხვადასხვა ტიპის, სხვადასხვა სტრუქტურის და შესაბამისად, სხვადასხვა ფუნქციის მქონე უჯრედები. მაგალითად, ცხოველს ექნება კუნთოვანი უჯრედები, რომლებიც ემსახურებიან მოძრაობას და ნერვული უჯრედები, რომლებიც გადასცემენ სიგნალს კუნთოვან უჯრედებს. მცენარეს ექნება მეზოფილური უჯრედები, რომლებიც აწარმოებენ ფოტოსინთეზს და ფორების გარშემო განლაგებული ჩამკეტი უჯრედები, რომლებიც არეგულირებენ გაზთა მიმოცვლას. მრავალუჯრედიანი ორგანიზმის სხ-

MUS MUSCULUS (თაგვი)



ხერხემლიანთა შორის განვითარების გენეტიკური ანალიზი განხორციელდა ორ სახეობაზე – თაგვზე და თევზ ზებრაზე. თაგვს, როგორც ძუძუმწოვრის მოდელს, ხანგრძლივი წარსული აქვს და ბევრი რამ არის ცნობილი მისი ბიოლოგიის შესახებ. მისი გენომი 2,600 Mb სიგრძისაა და შეიცავს დაახლოებით 25 000 გენს, ანუ, ადამიანის გენომის იდენტურია. მკვლევარებს თაგვის გენებით მანიპულირების დიდი გამოცდილება აქვთ ამ დროისათვის და შეუძლიათ შექმნან, როგორც ტრანსგენური თაგვი, ასევე თაგვი, რომელსაც კონკრეტული გენები მუტაციით ექნება "ნოკაუტირებული" (გათიშული). თუმცა, განვითარების კვლევებისათვის ამ სახეობას ორი ნაკლი აქვს. მისი რეპროდუქციის დრო დაახლოებით ცხრა კვირას წარმოადგენს, ხოლო მისი ემბრიონი ვითარდება დედის ორგანიზმის შიგნით.

DANIO RERIO (თევზი ზებრა)



თაგვისთვის, როგორც ხერხემლიანი მოდელისათვის, დამახასიათებელი ზემოთ ხსენებული ორი ნაკლი, არ აქვს თევზ ზებრას (Danio rerio.) ეს პატარა თევზი (2 — 4 სმ) ადვილად მრავლდება ლაბორატორიაში და მისი გამჭვირვალე ემბრიონი ვითარდება დედის ორგანიზმის გარეთ. თუმცა რეპროდუქციის დრო შედარებით ხანგრძლივი აქვს (2 — 4 თვე), განვითარების პირველი სტადიები სწრაფად მიმდინარეობს. განაყოფიერებიდან 24 საათის შემდეგ ორგანოების ქსოვილების და რუდიმენტების უმეტესობა უკვე ჩამოყალიბებულია და ორი დღის შემდეგ პაწაწინა თევზი კვერცხიდან იჩეკება. თევზ ზებრას გენომის (1,700 Mb) დარუკება და სიქვენსის (თანმიმდევრობის) შესწავლა ჯერ კიდევ მიმდინარეობს, მაგრამ მკვლევარებმა უკვე შეძლეს ამ ცხოველის განვითარებაში ჩართული მრავალი გენის იდენტიფიცირება.

ARABIDOPSIS THALIANA (არაბიდოფსისი)



მცენარეთა განვითარების მოლეკულური გენეტიკის შესწავლის მიზნით, მეცნიერები ხშირად იყენებენ მდოგვის ოჯახის პატარა ყვავილოვან მცენარეს Arabidopsis thaliana. ერთ მცენარეს შეუძლია საცდელ პირობებში ათასობით შთამომავლობის მოცემა ყოველ 8 - 10 კვირაში; ისევე, როგორც მენდელის საცდელი მცენარე — მუხუდო, ყოველი ორგანიზმი აწარმოებს, როგორც კვერცხუჯრედებს, ასევე სპერმას. გენის ფუნქციონირების შესასწავლად მეცნიერებს შეუძლიათ ტრანსგენური რაბიდოპსის-ის შექმნა (იხ. სურ. 20.19). სხვა ზოგიერთ მცენარეულ სახეობებთან შედარებით Arabidopsis-ს აქვს შედარებით მცირე გენომი, დაახლოებით 118 Mb, რომელიც არსებული შეფასების თანახმად შეიცავს 25, 500 გენს.

ვადასხვა ტიპის უჯრედები ქმნიან ქსოვილებს, ქსოვილები — ორგანოებს, ორგანოები — ორგანოთა სისტემებს, ხოლო ორგანოთა სისტემები — მთლიან ორგანიზმს. ამგვარად, ემბრიონალური განვითარების პროცესი უნდა გულისხმობდეს არა მხოლოდ სხვადასხვა ტიპის უჯრედების დიფერენცირებას, არამედ უფრო მაღალი დონის სტრუქტურების ორგანიზებას განსაზღვრული სივრცითი ორიენტაციით სამ განზომილებაში.

სურათზე 21.3 მოცემული ფოტოები ასახავს ზიგოტის ტრანსფორმირებას მრავალუჯრედიან ორგანიზმად. ეს ტრანსფორმაცია არის სამი ურთიერთდაკავშირებული პროცესის შედეგი: უჯრედების დაყოფა, უჯრედების დიფერენცირება და მორფოგენეზი. უჯრედების თანმიმდევრული მიტოზური დაყოფის შედეგად წარმოქმნება უჯრედების დიდი რაოდენობა. თუმცა მხოლოდ უჯრედების დაყოფის შედეგად წარმოიქმნებოდა იდენტური უჯრედების გორგალი, რომელსაც არაფერი საერთო არ ექნებოდა მცენარესთან ან ცხოველთან. ემბრიონალური განვითარების დროს კი ხდება არა მარტო უფრედების რაოდენობის მატება, არამედ უჯრედების დიფერენცირებაც, პროცესი, რომლის დროსაც უჯრედები სპეციალიზირდება გარკვეული სტრუქტურების და ფუნქიების თვალსაზრისით. უფრო მეტიც, უჯრედების სხვადასხვა ტიპები შემთხვევითად კი არა არიან განაწილებული სივრცეში, არამედ ორგანიზებულნი არიან ქსოვილებად და ორგანოებად. ფიზიკურ პროცესს, რომლის დროსაც ყალიბდება ორგანიზმის ფორმა, არის მორფოგენეზი, რაც ნიშნავს „ფორმების შექმნას".

უჯრედის დაყოფის, დიფერენცირების და მორფოგენეზის პროცესებს ახასიათებთ დროში ნაწილობრივი გადაფარვა **(სურ. 21.4)**. მორფოგენეზური მოვლენები ემბრიონალური განვითარების ადრეული სტადიებიდანვე იწყება. სხეულის ძირითად გეგმაში უკვე განსაზღვრულია, ცხოველის ემბრიონის რომელი ბოლო იქნება თავი, ან მცენარის ემბრიონის რომელი ნაწილი იქნბა ფესვი. ეს ადრეული მოვლენები განსაზღვრავენ ორგანიზმის სხეულის ღერძებს, როგორიც არის ანტერიორ-პოსტერიორული (თავი — კუდი) ღერძი და დორსალურ-ვენტრალური (ზურგი — მუცელი) ღერძი. მომდევნო მორფოგენეზური მოვლენები განსაზღვრავს ემბრიონის

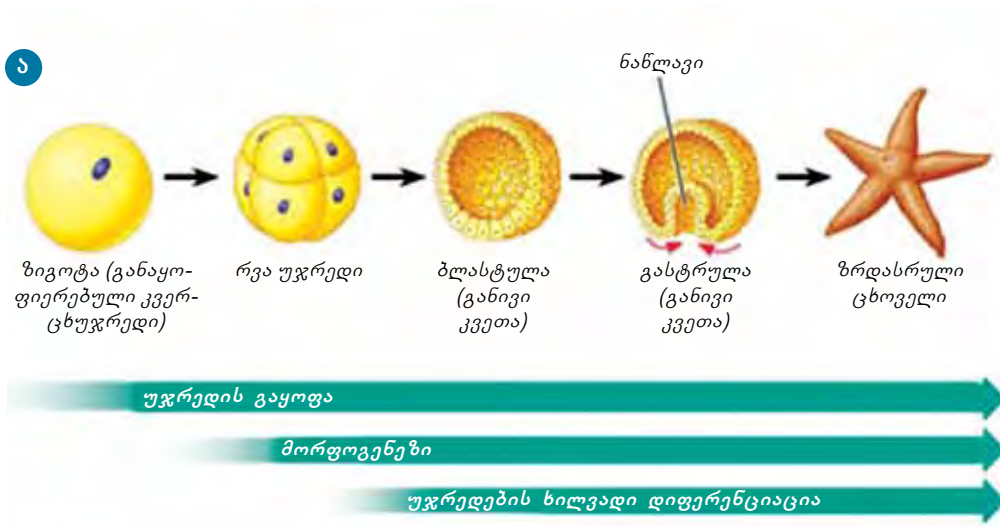


(ა) ბაყაყის განაყოფიერებული კვერცხები



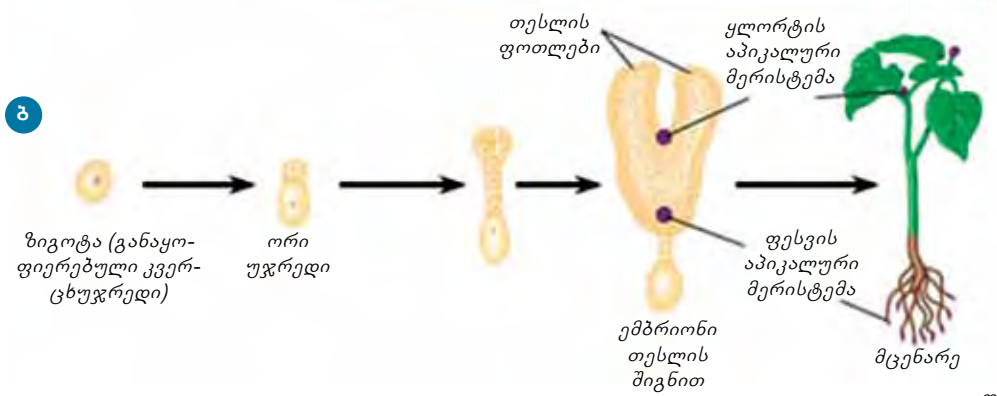
(ბ) თავკომბალა, რომელიც იჩეკება კვერცხიდან

◀ *სურათი 21.3* ***განაყოფიერებული კვერცხუჯრედიდან ჩამოყალიბებულ ცხოველამდე: რა განსხავებები შეიმჩნევა ერთ კვირაში.*** *ერთი კვირა არის საკმარისი უჯრედების დაყოფის, დიფერენცირებისა და მორფოგენეზისათვის, და იმისათვის, რომ ბაყაყის ყოველი განაყოფიერებული კვერცხი, ნაჩვენები სურათზე (ა) გადაიქცეს თავკომბალად (ბ). კვერცხს, ისევე, როგორც თავკომბალას, აქვს ჟელესებური დამცავი გარსი.*



ცხოველთა განვითარება

ოველების უმრავლესობა გაივლის ასტულას და გასტრულას სტადიებს რკვეული ვარიაციებით. ბლასტულა რმოადგენს უჯრედების სფეროიდულ ოვას, რომელიც გარშემორტყმუა სითხით სავსე გარსით. გასტრულა ორმირდება მაშინ, როდესაც ბლასულას უბანი შიგნით შეიკეცება და რმოიქმნება მილი – რუდიმენტური წლავი. როდესაც ორგანიზმი უკვე მოყალიბდება, დიფერენცირება მიმნარეობს უკვე ძალზე შეზღუდულად მხოლოდ დაზიანებული ან დაღუპული ჯრედების ჩასანაცვლებლად.



მცენარეთა განვითარება

ასლოვან მცენარეებში ემბრიონი ალიანად ვითარდება თესლში. მორგენეზი, რომელიც მოიცავს უფრო ჯრედების დაყოფას და უჯრედების დლების ზრდას, ვიდრე უჯრედების ან ოვილების მოძრაობას, მიმდინარეობს ენარის მთელი სიცოცხლის განმაობაში. აპიკალურო მერისტემები დმივად განიცდიან განვითარებას ტრანსფორმირდებიან სხვადასხვა რგანოებად მცენარის ზრდის განუსაზღვრელი პერიოდის განმავლობაში.

▲ *სურათი 21.4* ***ცხოველთა და მცენარეთა განვითარების ზოგიერთია საკვანძო სტადია.***

სხეულის შედარებით მცირე უბნებში კონკრეტული სტრუქტურების მდებარეობას, როგორიცაა, მაგალითად, ბუზის სხეულის სეგმენტების აპენდიქსების (დანამატების), ან თევზის ფარფლების მდებარეობა. შემდეგ კი განისაზღვრება კიდევ უფრო მცირე უბნების ორგანიზაცია.

მრავალუჯრედიანი ორგანიზმების მორფოგენეზში მნიშვნელოვან როლს თამაშობს, როგორც უჯრედების დაყოფა და დიფერენცირება, ასევე გარკვეული უჯრედების სათანადო დროისათვის დაპროგრამებული სიკვდილი. როგორც არ უნდა იყოს, ცხოველების და მცენარეების მორფოგენეზის მთლიანი სქემა მნიშვნელოვნად განსხვავდება ერთმანეთისაგან. ცხოველებს და მცენარეებს განვითარების მრავალი საერთო მექანიზმი აქვთ, ხოლო განსხვავებები კი ძირითადად ორი მიმართულებისაა.

- ცხოველებში, მაგრამ არა მცენარეებში, უჯრედების და ქსოვილების მოძრაობა აუცილებლად უნდა განხორციელდეს, იმისათვის, რომ ორგანიზმმა თავისთვის დამახასიათებელი სამ-განზომილებიანი ფორმა მიიღოს.
- მცენარეებში, მაგრამ არა ცხოველებში, მორფოგენეზი და ზრდა ემბრიონალური და იუვენილური პერიოდებით კი არ არის შეზღუდული, არამედ ხორციელდება მცენერის მთელი სიცოცხლის მანძილზე.

მცენარის უწყვეტ ზრდაზე და ახალი ორგანოების ფორმირებაზე პასუხისმგებელი სტრუქტურები — აპიკალური მერისტემებია — ყლორტის კენწეროს და ფესვის ბოლოს მუდმივმოქმედი ემბრიონული უბნები. ზრდასრულ ცხოველებში განვითარება ჩვეულებრივ შეზღუდულია იმ უჯრედების გამრავლებით, რომლებიც მისი მთელი სიცოცხლის მანძილზე მუდმივად უნდა განახლდნენ. ასეთებია, მაგალითად სისხლის უჯრედები, კანის უჯრედები და ნაწლავების შიდა გარსის ინტესტინალური უჯრედები.

დიფერენცირებისა და მორფოგენეზის მსვლელობისას, ემბრიონალური უჯრედები სხვადასხვანაირად იქცევიან და ფუნქციონირებენ, მიუხედავად იმისა, რომ ყოველი მათგანი ერთი და იგივე უჯრედიდან – ზიგოტიდან არის წარმოშობილი. შემდეგ განყოფილებაში თქვენ ისწავლით თუ როგორ ხდება ეს.

კონცეფცია ტესტი 21.1

1. როგორც თქვენ მე-12 თავში ისწავლეთ, მიტოზის შედეგად წარმოიშვება მშობლიური უჯრედის იდენტური ორი შვილიბილი უჯრედი. და მაინც, თქვენ, როგორც მრავალჯერადი მიტოზური დაყოფის შედეგად წარმოშობილი არსება, არ წარმოადგენთ უბრალოდ იდენტური უჯრედების სფეროიდულ მასას? რატომ?
2. რა ფუნდამენტური განსხვავებებია მცენარეთა და ცხოველთა განვითარების მექანიზმებში?

კონცეფცია 21.2

სხვადასხვა ტიპის უჯრედში წარმოიშვება ერთნაირი დნმ-ის მქონე უჯრედებში მადიფერენცირებელი გენის ექსპრესიის შედეგად

წინა თავებში ჩვენ მოგახსენეთ, რომ განსხვავებები მრავალუჯრედიანი ორგანიზმის უჯრედებს შორის თითქმის მთლიანად გამოწვევულია გენების ზეგავლენით, და არა უჯრედული გენომების განსხვავებებით. (არსებობს რამდენიმე გამონაკლისი, როგორიცაა ანტისხეულების მწარმოებელი უჯრედები; იხ. სურათი 43.11). გარდა ამისა, ჩვენ ავღნიშნეთ, რომ განვითარების პროცესში ეს განსხვავებები ვლინდება მარეგულირებელ მექანიზმებად, რომლებიც ჩართავენ ან გამორთავენ გარკვეულ გენებს. ახლა გადავხედოთ ასეთი მოსაზრების სასრგებლოდ არსებულ მტკიცებულებებს.

გენომის ექვივალენტობის მტკიცებულება

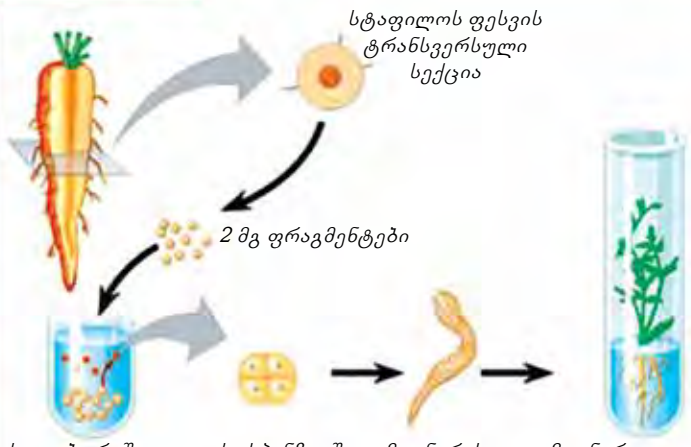
მრავალი ექსპერიმენტის შედეგი მეტყველებს იმ მოსაზრების სასარგებლოდ, რომ ორგანიზმის თითქმის ყველა უჯრედს აქვს ერთნაირი, ექვივალენტური გენომი, ანუ ერთნაირი გენები. რა ემართება ამ გენებს, როდესაც უჯრედი იწყებს დიფერენცირებას? ამ შეკითხვაზე პასუხის გასაცემად ჩვენ შემდეგი კითხვა უნდა დავსვათ. შეუქცევადად პასიურდებიან გენები დიფერენცირების პროცესში? მაგალითად, შეიცავს თქვენი თითის ეპიდერმისის უჯრედი თვალის ფერის განმსაზღვრელ ფუნქციონალურ გენს? ან იქნებ აქ თვალის განმსაზღვრელი გენი იშლება, ან პერმანენტულად პასიურ მდგომარეობაში იმყოფება?

მცენარეთა ტოტიპოტენტურობა (ტოტიპოტენცყ), ანუ ყოვლისშემძლეობა

გენომის ექვივალენტობის შესამოწმებლად ერთ-ერთ ექსპერიმენტულ მიდგომას წარმოადგენს შემდეგი საკითხის გარკვევა: შეიძლება დიფერენცირებული უჯრედიდან განვითარდეს მთლიანი ორგანიზმი? ასეთი ექსპერიმენტები ჩატარდა მე-20 საუკუნის 50-ან წლებში ფ. ს. სტიუარდის (F.C. Steward) და მისი სტუდენტების მიერ ქორნელის უნივერსიტეტში (Cornell University) სტაფილოზე **(სურათი 21.5)**. მათ აღმოაჩინეს, რომ დიფერენცირებული უჯრედები, აღებული სტაფილოს ფესვიდან და გადატანილი კულტურაში შეიძლება გაიზარდონ და გადაიქცნენ ჩვეულებრივ ზრდასრულ მცენარეებად, რომლებიც იქნებიან „მშობლიური“ ორგანიზმის იდენტურნი. ასეთი შედეგები მეტყველებს იმაზე, რომ აუცილებელი არ არის დიფერენცირებამ გამოიწვიოს დნმ-ის შეუქცევადი ცვლილებები. მცენარეებში, ყოველ შემთხვევა-

სურათი 21.5 შეიძლება შესაძლებელია, რომ მცენარის დიფერენცირებული უჯრედიდან განვითარდეს სრულყოფილი მცენარე?

ექსპერიმენტი



საკვებ არეში კულტივირებული ფრაგმენტები; მორევა იწვევს ცალკეული უჯრედების მოცილებას, რომლებიც ტივტივებენ ხსნარში

სუსპენზიაში ცალკეული უჯრედები იწყებენ დაყოფას

მცენარის ემბრიონი ვითარდება კულტივირებული ერთი უჯრედიდან

მცენარე კულტივირებულია აგარის საკვებ არეში. შემდგომ იგი გადაირგო ნიადაგში

შედეგი

ერთი სომატური (არარეპროდუქციული) სტაფილოს უჯრედი განვითარდა მომწიფებულ მცენარედ. ახალი მცენარე წარმოადგენდა მშობლიური მცენარის გენეტიკურ ორეულს.



ზრდასრული მცენარე

დასკვნა მცენარის რამდენიმე დიფერენცირებული (სომატური) უჯრედი მაინც არის ტოტიპოტენტური და შესწევს დიფერენცირების რევერსირების უნარი, და შემდგომ შეუძლია საწყისი მისცეს ზრდასრული ორგანიზმის უჯრედების ყველა ტიპს.

ში, მომწიფებულ უჯრედებს დიფერენცირება შეუძლიათ და შემდგომ, ზრდასრული ორგანიზმის ყველა ტიპის სპეციალიზირებული უჯრედების წარმოშობა. ასეთი უნარის მქონე ყველა უჯრედზე შეიძლება ითქვას რომ ისინი არიან ყოვლისშემძლენი — ტოტიპოტენტურები (totipotent).

მრავალუჯრედიანი ორგანიზმის ერთი ან მეტი სომატური უჯრედის გამოყენებით მეორე გენეტიკურად იდენტური ორგანიზმის შექმნას ეწოდება **კლონირება,** ხოლო ასეთი გზით მიღებულ ყველა ორგანიზმს ეწოდება **კლონი** (ბერძნულიდან klon, ტოტი, ყლორტი). მცენარეების კლონირება დღეისათვის ფართოდ გამოიყენება სოფლის მეურნეობაში. მართლაც, თუ თქვენ როდესმე გაგიზრდიათ ახალი მცენარე დამყნობით (კალმით), ჩათვალეთ, რომ თქვენ კლონირება გაგიხორციელებიათ.

ბირთვული ტრანსპლანტაცია ცხოველებში

ცხოველების დიფერენცირებული უჯრედები ჩვეულებრივ კულტურაში არ იყოფიან, და მით უმეტეს არ ვითარდებიან სხვადასხვა ტიპის უჯრედების მქონე ახალ ორგანიზმად. აქედან გამომდინარე, ცხოველთა განვითარების მკვლევერებს ცხოველთა უჯრედების ტოტიპოტენტურობის უნარის დასადგენად სხვა მიდგომები უნდა გამოეყენებინათ. ასეთი მიდგომა გულისხმობს გაუნაყოფიერებელი კვერცხუჯრედიდან, ან ზიგოტიდან ბირთვის ამოღებას და მის ჩანაცვლებას დიფერენცირებული უჯრედის ბირთვით. ამ მეთოდს ჰქვია ბირთვული ტრანსპლანტაცია. თუ დონორის დიფერენცირებული უჯრედი ინარჩუნებს თავის სრულ გენეტიკურ შესაძლებლობებს, მაშინ იგი შეძლებს წარმართოს რეციპიენტი კვერცხუჯრედის განვითარება და ჩამოაყალიბოს ორგანიზმის ყველა შესაბამისი ქსოვილი და ორგანო.

ასეთი ექსპერიმენტები ჩაატარეს ბაყაყებზე რობერტ ბრიგსმა (Robert Briggs) და თომას ქინგმა (Thomas King) 1950-ან წლებში, და შემდგომ ჯონ გერდონმა (John Gurdon) 1980-ან წლებში. მათ ემბრიონის (ან თავკომბალას) უჯრედის ბირთვი გადანერგეს იგივე სახეობის უბირთვო კვერცხუჯრედში. გადანერგილ ბირთვს ხშირ შემთხვევებში შესწევდა უნარი წარემართა კვერცხუჯრედის ნორმალური განვითარება, რის შედეგადაც ყალიბდებოდა თავკომბალა (სურათი 21.6). თუმცა, ტრანსპლანტირებული ბირთვის ნორმალური განვითარების წარმართვის „პოტენცია“ უკუპროპორციულ დამოკიდებულებაში იმყოფებოდა დონორის ასაკთან: რაც უფრო ასაკოვანი იყო დონორი, მით უფრო ნაკლები იყო თავკომბალების ნორმალური განვითარების შანსი.

ამ შედეგების გათვალისწინებით ჩვენ შეგვიძლია დავასკვნათ, რომ, როდესაც ცხოველური უჯრედი განიცდის დიფერენცირებას, ბირთვში „რაღაც“ იცვლება. ბაყაყებში და სხვა ცხოველთა უმრავლესობაში, რაც უფრო შორს არის წასული ემბრიონალური განვითარების და უჯრედული დიფერენცირების პროცესი, მით უფრო დაბალია ბირთვული პოტენცია. კვლევებმა აჩვენა, რომ მიუხედავად იმისა, რომ დნმ-ის ძირითადი თანმიმდევრობა არ არის ჩვეულებრივ შეცვლილი, ქრომატული სტრუქტურა სრულიად გარკვეულ ცვლილებებს განიცდის, რაც გამოიხატება ჰისტონების ქიმიურ მოდიფიკაციებში ან დნმ-ის მეთილირებაში. (იხ. თავი 19). ეს ქრომატული ცვლილებები ხანდახან შექცევადია, და ბიოლოგები შეთანხმდნენ, რომ ცხოველთა საკმარისად დიფერენცირებული უჯრე-

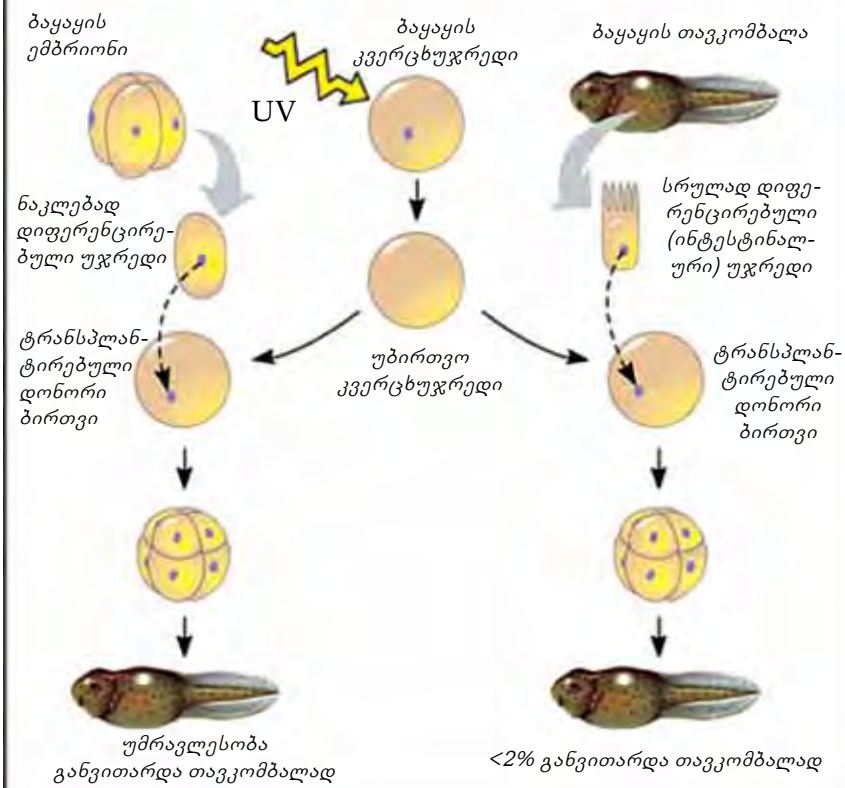
დების ბირთვებსაც გააჩნიათ სრულყოფილი ორგანიზმის ჩამოყალიბებისათვის საჭირო ყველა გენი. სხვა სიტყვებით, ცხოველის სხეულის უჯრედების სხვადასხვა ტიპები განსხვავდებიან სტრუქტურით და ფუნქციით არა იმიტომ, რომ მათ სხვადასხვა გენები აქვთ, არამედ იმიტომ, რომ მათში საერთო გენომის გენთა სხვადასხვა მონაკვეთების ექსპრესია ხდება.

ძუძუმწოვართა რეპროდუქციული კლონირება. ის ფაქტი, რომ ორგანიზმის ყველა უჯრედს ერთი და იგივე დნმ აქვს, დასტურდება ძუძიმწოვრებზე ექსპერიმენტების შედეგებითაც. მკვლევარები დიდი ხნის განმავლობაში ახორციელებდნენ ძუძუმწოვრების კლონირებას ემბრიონის ადრეულ სტადიებზე ამოღებული ბირთვების ან უჯრედების გამოყენებით. მაგრამ არ იყო ცნობილი, არის თუ არა შესაძლებელი სრულად დიფერენცირებული უჯრედის ბირთვის „რე-პროგრამირება“, რის შედეგადაც იგი გადაიქცევა ტოტიპოტენტურად. 1997 წელს შოტლანდიელმა მკვლევერებმა დაიკავეს ყველა საგაზეთო ჰედლაინი, როდესაც გამოაცხადეს, რომ დაიბადა ცხვარი დოლი, რომელიც კლონირებული იყო ზრდასრული ცხვრისაგან, და ეს შესაძლებელი გახდა დიფერენცირებული უჯრედის ბირთვის ტრანსპლანტაციის შედეგად (სურათი 21.7). მკვლევერებმა დონორი ბირთვების აუცილებელ დიფერენცირებას მიაღწიეს სარძევე ჯირკვლის (mammary) უჯრედების კულტივირებით ღარიბ საკვებ არეში. შემდეგ მოახდინეს ამ უჯრედების შერწყმა ცხვრის კვერცხუჯრედებთან, რომელთაც წინასწარ გამოცლილი ჰქონდათ ბირთვები. ამის შედეგად მიღებული დიპლოიდური უჯრედები იწყებდნენ დაყოფას და ყალიბდებოდა ადრეული ემბრიონები, რომლებსაც სუროგატული დედის ორგანიზმში ნერგავდნენ. რამდენიმე ასეულმა იმპლანტირებულმა ემბრიონმა დაასრულა ნორმალური განვითარება. ასე დაიბადა დოლი. მოგვიანებით ჩატარებულმა ანალიზმა აჩვენა, რომ დოლის ქრომოსომული დნმ-ი დონორი ბირთვის აბსოლუტურად იდენტური იყო. (მისი მიტიქონდრული დნმ, როგორც ეს მოსალოდნელი იყო, დონორი კვერცხუჯრედის წარმოშობის აღმოჩნდა).

2003 წელს, 6 წლის ასაკში, დოლის აღმოაჩნდა ფილტვების დაავადება, რომელიც ცხრებს ჩვეულებრივ ბევრად უფრო გვიანდელ ასაკში ემართებათ ხოლმე, და იგი დააძინეს. დოლის ნაადრევი სიკვდილი, ისევე, როგორც მისი ართრიტი, მიაწერეს იმას, რომ მისი უჯრედები უფრო „ასაკოვანი“ იყო, ვიდრე რეალურად მის ასაკს შეესაბამებოდა, და შესაძლოა ეს იყო ტრანსპლანტირებული

სურათი 21.6 შეკითხვა: შეუძლია ცხოველის დიფერენცირებულ უჯრედის ბირთვს წარმართოს ორგანიზმის განვითარება?

ექსპერიმენტი *მკვლევარებმა მოაშორეს ბირთვი ბაყაყის კვერცხუჯრედიდან ულტრაიისფერი სხივების ზეგავლენით (ულტრაიისფერი სხივები შლის ბირთვს). ემბრიონის უჯრედების ბირთვები (თავკომბალას სტადიის ჩათვლით) გადანერგილ იქნა უბირთვო კვერცხუჯრედებში.*



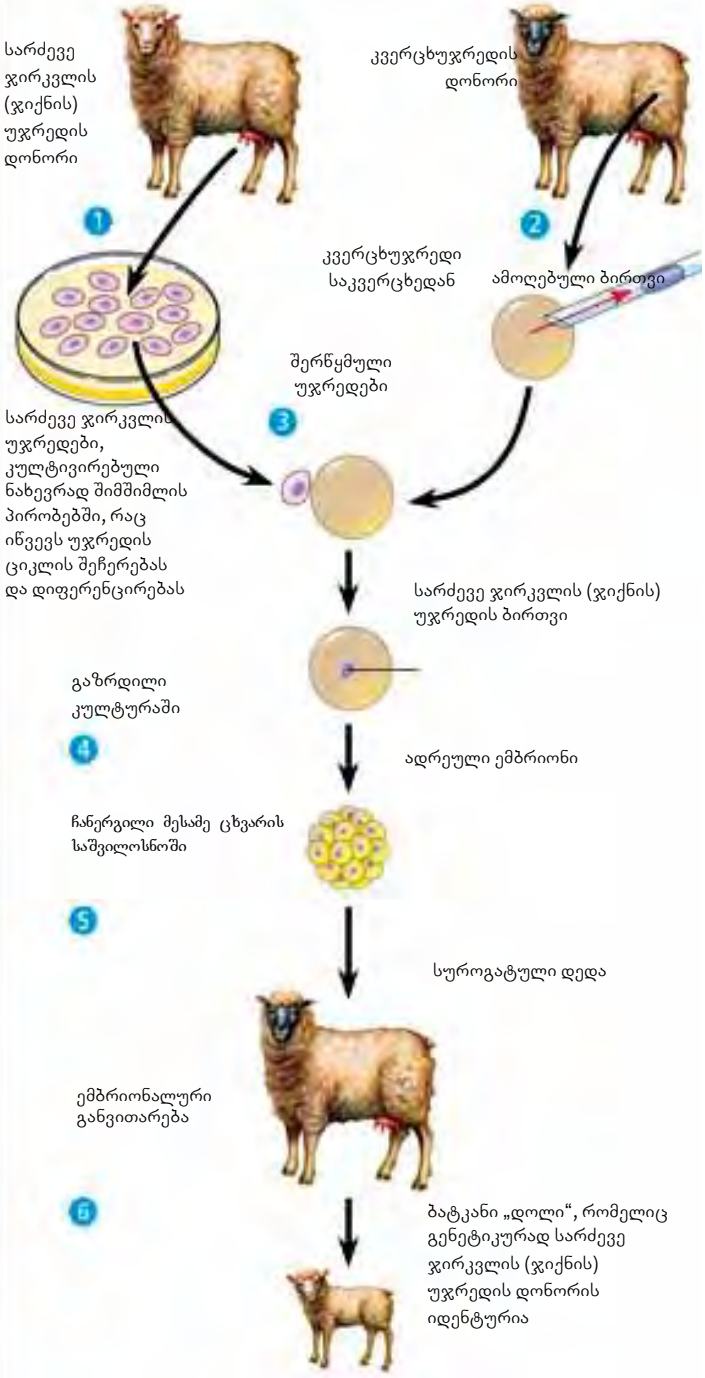
შედეგები *როდესაც ტრანსპლანტირებული ბირთვები აღებული იყო ებრიონიდან ადრეულ სტადიებზე, ანუ მაშინ, როდესაც უჯრედები შედარებით ნაკლებად არის დიფერენცირებული, რეციპიენტი კვერცხუჯრედების უმრავლესობა განვითარდა თავკომბალებად. მაგრამ, თავკომბალის სრულად დიფერენცირებული ინტესტინალური უჯრედების ბირთვის ტრანსპლანტაციის შემთხვევაში, ნორმალურ თავკომბალად განვითარდა 2%-ზე ნაკლები კვერცხუჯრედი, ხოლო ემბრიონთა უმრავლესობა დაიხოცა განვითარების ადრეულ სტადიებზე.*

დასკვნა *ბაყაყის დიფერენცირებული უჯრედის ბირთვს შეუძლია წარმართოს თავკომბალას განვითარება. თუმცა, მისი ასეთი უნარი კლებულობს დონორი უჯრედის დიფერენცირების ხარისხის ზრდასთან ერთად, სავარაუდოდ ბირთვში მიმდინარე ცვლილებების გამო.*

სურათი 21.7 კვლევის მეთოდი
მუმბოვის რეპროდუქციული კლონირება მირთული ტრანსპლანტაციის საშუალებით

გამოყენება *ეს მეთოდი გამოიყენება ისეთი კლონირებული ცხოველების მისაღებად, რომელთა ბირთვული გენები დონორი ცხოველის ბირთვის გენების იდენტურია.*

ტექნიკა *აქ ნაჩვენებია პროცედურა, რომელიც გამოყენებულ იქნა დოლის კლონირებისას. ეს იყო ძუძუმწოვრის კლონირების პირველი ცდა, როდესაც გამოიყენეს დიფერენცირებული უჯრედის ბირთვი.*



ტექნიკა კლონირებული ცხოველი გარეგნობით და გენეტიკური სტრუქტურით ბირთვის დონორის იდენტურია (რომლისგანაც მას ბირთვი აქვს მიღებული), მაგრამ განსხვავდება კვერცხუჯრედის დონორისგან და სუროგატული დედისაგან.



◀ *სურათი 21.8* ***პირველი კლონირებული კატა სახელად „ქოფი“, (Copy Cat)***

ბირთვის არასრული „რეპროგრამირების“ შედეგი.

1997 წლიდან კლონირება სხვა მრავალ ძუძუმწოვარზე ტარდებოდა, თაგვების, კატების, ძროხების, ცხენების და ღორების ჩათვლით. მიზანს წარმოადგენდა ახალი ინდივიდის შექმნა: ამას ქვია *რეპროდუქციული კლონირება*. ჩვენ უკვე ბევრი საინტერესო რამ ვისწავლეთ ასეთი ექსპერიმენტების შედეგად. მაგალითად, ერთი და იგივე სახეობის კლონირებული ცხოველები ყოველთვის იდენტურნი არ არიან გარეგნობით და ქცევით. ერთი და იგივე უჯრედული ხაზიდან კლონირებული ძროხების ჯგუფში, ზოგიერთი ძროხა დომინანტობს, დანარჩენები კი ემორჩილებიან. სხვა მაგალითად შეიძლება მოვიყვანოთ კატა, სახელად ქოფი (Copy Cat), **(სურათი 21.8)**. მას ისეთივე ჭრელი ბეწვი ქონდა, როგორც მის ერთაერთ მშობელს, მაგრამ ბეწვის ფერი და ქცევა კი განსხვავებული. ეს გამოწვეული იყო X-ქრომოსომის შემთხვევითმა დეზაქტივაციამ, რაც ემბრიონალური განვითარებისას ჩვეულებრივი მოვლენას წარმოადგენს (იხ. სურათი 15.11). ნათელია, რომ გარემოს ზეგავლენამ და შემთხვევითმა მოვლენებმა შეიძლება მნიშვნელოვანი როლი ითამაშონ განვითარების პროცესში.

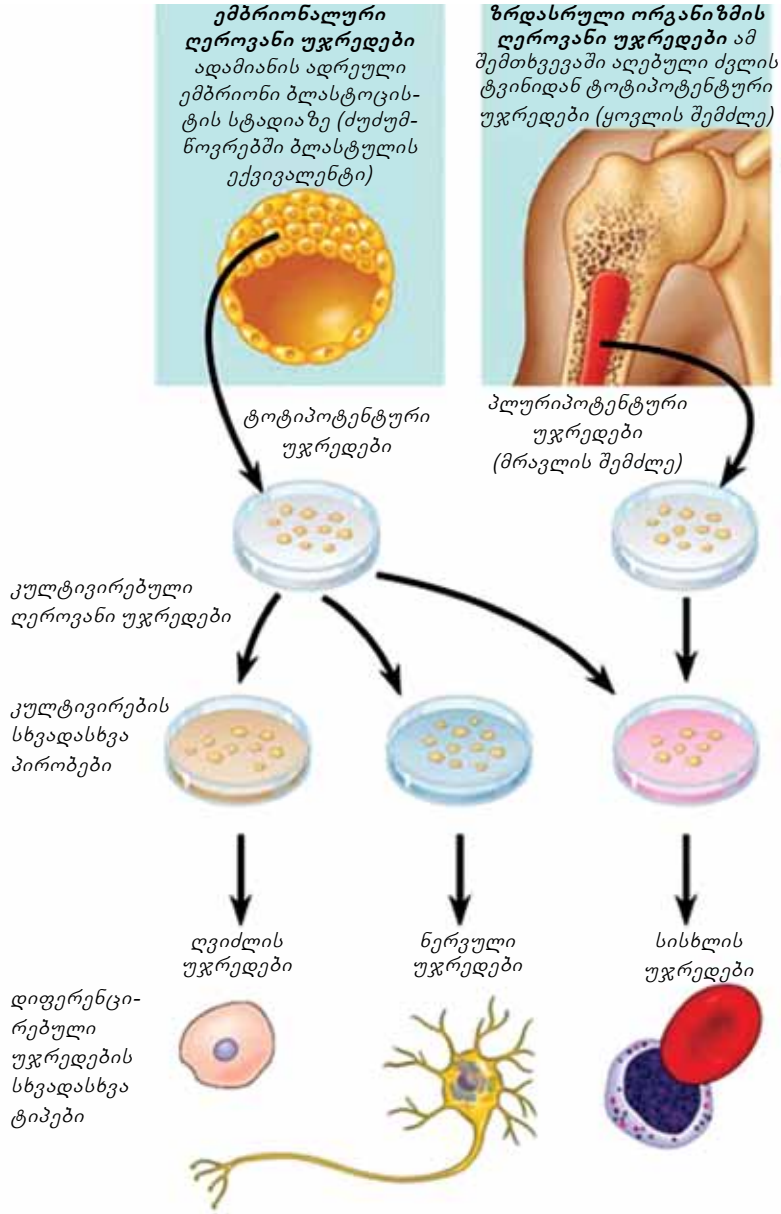
მრავალი ძუძუმწოვრის წარმატებულმა კლონირებამ ადამიანის კლონირების შესაძლებლობის სპეკულაცია წარმოშვა. 2004 წელს, სამხრეთ კორეის მკვლევარებმა მსოფლიოს აცნობეს ადამიანის რეპროდუქციული კლონირების პირველი წარმატებული ნაბიჯების შესახებ. ამ ექსპერიმენტში განხორციელდა ადამიანის დიფერენცირებული უჯრედების ტრანსპლნტაცია გაუნაყოფიერებელ, წინასწარ ბირთვამოცლილ კვერცხუჯრედებში. ამ კვერცხუჯრედებს მიეცათ დაყოფის სტიმული, და რამდენიმე მათგანმა მიაღწია ბლასტოცისტის სტადიას — ადრეულ ემბრიონალურ სტადიას, რომელიც 21.4 სურათზე ნაჩვენებ ბლსტულის სტადიის მსგავსია. თუმცა ემბრიონებს არ მისცეს ბლასტოცისტის სტადიის შემდგომი განვითარების საშუალება, ამ მკვლევარების ნამუშავერმა კიდევ ერთი ნაბიჯით მიგვაახლოვეს ადამიანის რეპროდუქციული კლონირების რეალურ შესაძლებლობასთან, რამაც უპრეცედენტო ეთიკური საკითხები წამოჭრა. ყოველ შემთხვევაში, სანამ გადაიჭრება კლონირებასთან დაკავშირებული პრობლემები, ჩვენ გვაქვს საკმარისი დრო ამ საკითხებზე დასაფიქრებლად.

ცხოველთა კლონირებასთან დაკავშირებული პრობლემები. ბირთვული ტრანსპლანტაციის კვლევეთა უმეტესობამ აჩვენა კლონირებული ემბრიონების ნორმალური განვითარების (დაბადებამდე) დაბალი პროცენტი. დოლის მსგავსად, მრვალ მათგანს აღმოაჩნდათ სხვადასხვა დეფექტი. კლონირებულ თაგვებს, მაგალითად აქვთ სიმსუქნის, პნევმონიის, ღვიძლის ფუნქციის მოშლის და ადრეული სიკვდილის მიდრეკილება. მეცნიერების რწმენით, ის ცხოველებიც კი, რომლებიც თითქოსდა ნორმალურად გამოიყურებიან, პატარა დეფექტების მატარებლები მაინც არიან.

უკანასკნელი წლების განმავლობაში თანდათანობით ირკვევა, თუ რატომ მიმდინარეობს კლონირება ასეთი დაბალი ეფექტურობით და დეფექტების მაღალი მაჩვენებლით. სრულად დიფერენცირებული უჯრედების ბირთვებში, გენების მხოლოდ მცირე უბანია აქტივირებული, ხოლო დანარჩენი გენების ექსპრესია კი დათრგუნულია. ეს ხშირ შემთხვევაში გამოწვეულია ქრომატინში ეპიგენეტიკური ცვლილებებით, როგორიცაა ჰისტონების აცეტილიზაცია, ან დნმ-ის მეთილიზაცია (იხ. სურათი 19.4). ასეთი ცლილებების უმეტესობა უნდა რევერსირდეს ბირთვში დონორი ცხოველისაგან იმისათვის, რომ განვითარების ადრეულ სტადიებში მოხდეს გენების შესაბამისი ექსპრესია, ან რეპრესია. მკვლევარებმა აღმოაჩინეს, რომ კლონირებული ემბრიონების უჯრედების დნმ-ი, მსგავსად დიფერენცირებული უჯრედების დნმ-ისა, ხშირად შეიცავს უფრო დიდი რაოდენობის მეთილის ჯგუფებს, ვიდრე ეს იგივე სახეობის არაკლონირებული ემბრიონების დნმ-ს ახასიათებს. ეს აღმოჩენა სავარაუდოდ მიუთითებს იმაზე, რომ დონორი ბირთვის რე-პროგრამირება ყოველთვის სრულად არ ხორციელდება. ვინაიდან დნმ-ის მეთილიზაცია ხელს უწყობს გენების ექსპრესიის რეგულირებას, დონორი ბირთვის დნმ-ში არასათანადო ადგილზე მყოფ მეთილის ჯგუფებს შეუძლიათ ხელი შეუშალონ იმ გენების ექსპრესიას, რომლებიც ნორმალურ ემბრიონალურ განვითარებას ემსახურებიან.

ცხოველთა ღეროვანი უჯრედები

ის მოსაზრება, რომ უჯრედები სხვადასხვა გზით ვითარდება იმის გამო, რომ ერთი და იმავე გენომის გენთა სხვადასხვა მონაკვეთები ექსპრესირდება, დასტურდება ღეროვანი უჯრედების შესწავლის შედეგებითაც. ღეროვანი უჯრედები წარმოადგენენ მეტ-ნაკლებად არასპეციალიზირებულ უჯრედებს, რომელთაც ერთის მხრივ, უსასრულო რეპროდუქციის უნარი აქვთ, ხოლო მეორეს მხრივ, შესაბამის პირობებში, შეუძლიათ რამდენიმე ტიპის სპეციალიზირებულ უჯრედებად დიფერენცირება. ამგვარად, ღეროვან უჯრედებს შეუძლიათ, როგორც თავისი საკუთარი პოპულაციის შევსება, ასევე ისეთი უჯრედების წარმოქმნა, რომლებიც გან-



▲ *სურათი 21.9* ***ღეროვან უჯრედებზე მუშაობა ცხოველის ღეროვანი უჯრედები, რომელთა იზოლირება ხდება ან ადრეული ემბრიონიდან, ან ზრდასრული ორგანიზმის ქსოვილებიდან, და რომლებიც შემდგომ გადარგულია კულტურულ პირობებში, წარმოადგენენ თვითშენარჩუნებად, შედარებით არადიფერენცირებულ უჯრედებს.*** *ემბრიონალური ღეროვანი უჯრედები უფრო ადვილი გასაზრდელია კულტურაში, ვიდრე ზრდასრული ორგანიზმის ღეროვანი უჯრედები, და თეორიულად შეუძლიათ უჯრედების ყველა ტიპს მისცენ საწყისი. თუ რა უჯრედთა ტიპები შეიძლება წარმოიშვას ზრდასრული ორგანიზმის ღეროვანი უჯრედებიდან, ჯერ-ჯერობით ბოლომდე დადგენილი არ არის.*

ვითარების სხვა გზას დაადგებიან.

ცხოველთა ადრეული სტადიების ემბრიონების დიდ რიცხვს გააჩნია ტოტიპოტენტური ღეროვანი უჯრედები, რომელთაც ნებისმიერი ტიპის დიფერენცირებული უჯრედები წარმოების უნარი შესწევთ. შესაძლებელია ადრეული ემბრიონის ღეროვანი უჯრედების იზილირება ბლასტულას სტადიაზე, ან ადამიანის შემთხვევაში — ბლასტოცისტის სტადიაზე **(სურათი 21.9)**. კულტურაში ეს ემბრიონალური ღეროვანი უჯრედები უსასრულოდ რეპროდუცირდება და კულტურაში გარკვეული პირობების შექნისას, შეუძლიათ გადაიქცნენ სხვადასხვა სპეციალიზირებულ უჯრედებად, კვერცხუჯრედის და სპერმის ჩათვლით.

ზრდასრულ სხეულშიც მრავლად არის წარმოდგენილი ღეროვანი უჯრედები, რომლებიც საჭიროებისამებრ ემსახურებიან არარეპროდუცირებადი სპეციალიზირებული უჯრედების ჩანაცვლებას. ტოტიპოტენტური ემბრიონალური ღეროვანი უჯრედებისგან განსხვავებით, ზრდასრული ორგანიზმის ღეროვან უჯრედებს შეიძლება ვუწოდოთ პლურიპოტენტური, ანუ მრავლის შემძლე, რომელთაც შეუძლიათ არა **ყველა**, არამედ **მრავალი** სხვადასხვა ტიპის უჯრედებად ჩამოყალიბება. მაგალითად, ძვლის ტვინის ღეროვანი უჯრედები აძლევენ საწყისს სისხლის უჯრედების სხვადასხვა ტიპებს (იხ. სურათი 21.9), და ინტესტინალურ (ნაწლავურ) კედლებში ისინი რეგენერირებენ სხვადასხვა უჯრედებად და ქმნიან ინტესტინალურ შიდა ამომფენ გარსს. რამდენადაც გასაკვირი არ უნდა იყოს, ჩვენ ცოტა ხნის წინათ აღმოვაჩინეთ, რომ ზრდასული ტვინი შეიცავს ღეროვან უჯრედებს, რომლებიც განაგრძობენ გარკვეული ტიპის ნერვული უჯრედების წარმოებას. თუმცა ზრდასრულ ორგანიზმებს ღეროვანი უჯრედები ძალიან მცირე ოდენობით აქვთ, მეცნიერები თანდათან აღწევენ მათ იდენტიფიცირებას და იზოლირებას სხვადასხვა ქსოვილებისგან, და ზოგჯერ მათ გაზრდასაც კულტურაში. შემდგომი კვლევების შედეგად მეცნიერებმა დაადგინეს, რომ კულტივირების შესაბამის პირობებში (მაგალითად, სპეციალური ზრდის ფაქტორის დამატებით), ზრდასრული ცხოველის ორგანიზმიდან აღებული და შემდგომ კულტივირებული ღეროვანი უჯრედები შეიძლება დიფერენცირდნენ მრავალი სხვადასხვა ტიპის სპეციალიზირებულ უჯრედებად.

ემბრიონალური ან ზრდასრული ორგანიზმის ღეროვანი უჯრედების კვლევისას დიფერენცირების შესახებ მიღებული ძალზე ღირებული ინფორმაცია უზარმაზარ მნიშვნელობას იძენს სამედიცინო სფეროსთვის. საბოლოო მიზანს წარმოადგენს დაზიანებული, ან დაავადებული ორგანობის „შეკეთება“ ასეთი უჯრედების საშუალებით: მაგალითად, ინსულინის მწარმოებელი პანკრეასის უჯრედები განკურნავდა დიაბეტით დაავადებულებს, ანდა ტვინის გარკვეული ტიპის უჯრედები შესაძლებელს გახდიდა პარკინსონის, ან ჰანტინგტონის დაავადებათა მკურნალობას. ამ დროისათვის, მედიცინაში გამოყენების თვალსაზრისით ემბრიონალური ღეროვანი უჯრედები უფრო პერსპექტიულია, ვიდრე ზრდასრული ორგანიზმის ღეროვანი უჯრედები, მაგრამ ვინაიდან ეს უჯრედები აღებულ უნდა იქნას ადამიანის ემბრიონიდან, აქ თავს იჩენს უკვე ეთიკური და პოლიტიკური საკითხები.

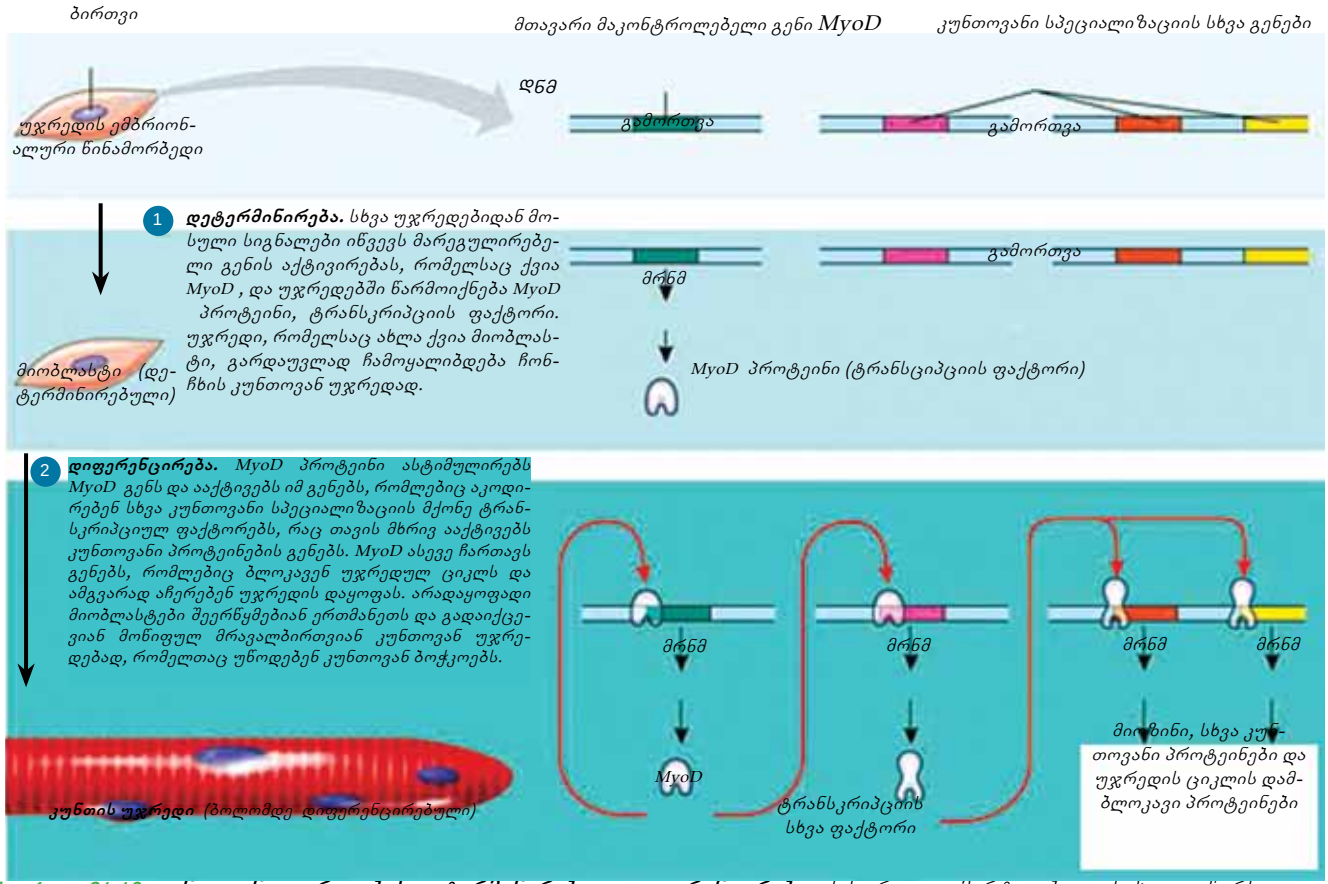
დღეისათვის ემბრიონალური ღეროვანი უჯრედების წყაროს წარმოადგენს პაციენტების (რომლებიც ნაყოფის შენარჩუნებაზე გადიან მკურნალობას) თანხმობით გაცემული ემბრიონები, ან ასეთი ემბრიონებიდან აღებული და ხანგრძლივი პერიოდის განმავლობაში კულტივირებული უჯრედები. ვინაიდან ადამიანის ემბრიონის ბლასტოცისტის სტადიამდე კლონირება უკვე მიღწეულია, შესაძლოა მეცნიერებმა ემბრიონალური ღეროვანი უჯრედების წყაროდ სწორედ ასეთი კლონები გამოიყენონ მომავალში. როდესაც კლონირების მიზანს წარმოადგენს ემბრიონალური ღეროვანი უჯრედების წარმოება დაავადებების სამკურნალოდ, ამ პროცესს ეწოდება თერაპიული კლონირება. თუ რეპროდუქციული კლონირება ადამიანების უმრავლესობას არაეთიკურად მიაჩნია, თერაპიულ კლონირებაზე ასეთი ერთმნიშვნელოვანი აზრი არ არსებობს. ადამიანთა გარკვეულ ნაწილს მიაჩნია, რომ არ არის სწორი ემბრიონების ჩასახვა იმისათვის, რომ შემდგომ ისინი განადგურებულ იქნენ, მაშინ, როდესაც სხვების აზრით, დოლის შემქნელების სიტყვებით რომ ვთქვათ, „კლონირებამ შეიძლება ისეთი სარგებელი მოიტანოს, რომ ამორალური იქნებოდა მასზე უარის თქმა“.

ჩვენს მიერ განხილული მასალის შედეგად შეგვიძლია ვთქვათ, რომ მცენარეთა და ცხოველთა თითქმის ყველა უჯრედი შეიცავს ერთსა და იგივე გენებს. შემდგომში ჩვენ გავეცნობით პროცესს, რომლის შედეგადაც ყალიბდება უჯრედების სხვადასხვა ტიპები, ანუ დიფერენცირების მოლეკულურ საფუძვლებს.

გენის ექსპრესიის ტრანსკრიპციული რეგულირება განვითარების პროცესში

როდესაც ემბრიონის ქსოვილები და ორგანოები ფორმას მიიღებენ, შესაძლებელი ხდება მათი თვალნათლივი გარჩევა ფუნქციისა და სტრუქტურის მიხედვით. რასაც ჩვენ თვალით ვამჩნევთ, ეს უკვე უჯრედების განვითარების შედეგა, რომელიც დაიწყო ზიგოტის პირველი მიტოზური დაყოფისთანავე. ყველაზე ადრეული ცვლილებები, რომლებიც უჯრედს სპეციალიზირების გზაზე დადგომას უბიძგებენ, ძალიან სუსტია, და მათი დანახვა შეიძლება მხოლოდ მოლეკულურ დონეზე. მანამდე, სანამ მეცნიერებმა ცოტა რამ იცოდნენ ემბრიონის მოლეკულური ცვლილებების შესახებ, ისინი იყენებდნენ ტერმინს **დეტერმინირება,** იმისათვის, რომ აღენიშნათ ის მოვლენები, რომლებიც შემდგომ იწვევენ უჯრედის უკვე შესამჩნევ დიფერენცირებას. ამ პროცესის ბოლოს, ემბრიონალური უჯრედის საბოლოო ბედი უკვე განსაზღვრულია, ასე ვთქვათ დეტერმინირებული. თუ ამ უჯრედებს ექსპერიმენტულად გადავნერგავთ ემბრიონის სხვა უბანზე, ისინი მაინც განაგრძობენ თავის ადრე განსაზღვრულ დიფერენცირების გზას და ჩამოყალიბდებიან იმ უჯრედებად, როგორც ეს მოხდებოდა ნორმალურ ადგილზე განვითარებისას.

ის, რასაც ადრე დეტერმინირებას ეძახდნენ, დღეისათვის განიხილება, როგორც მოლეკულური ცვლილებების შედეგი. დეტერმინირების შედეგი — უჯრედების ხილვადი დიფე-



▲ *სურათი 21.10* ***კუნთოვანი უჯრედების დეტერმინირება და დიფერენცირება.*** *ეს სურათი გამარტივებული სახით აღწერს, თუ როგორ ვითარდება ემბრიონული უჯრედებიდან ჩონჩხის კუნთოვანი უჯრედები. ეს პრეკურსორი (წინამორბედი) უჯრედები ქმნიან ფენოტიპის მქონე უჯრედებს, რომლებიც ქსოვილის სპეციფიურ ფუნქციებს ასრულებენ.*

იხ. ანიმაცია ვებგვერდზე

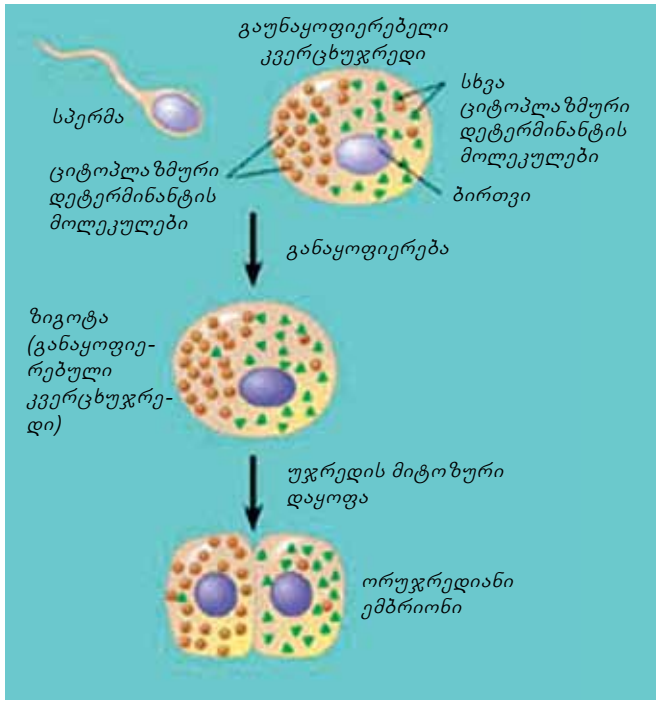
არის დაკავშირებული, რომლებიც ქსოვილის სპეციფიურ პროტეინებს აწარმოებს. ეს პროტეინები გვხვდება მხოლოდ გარკვეული ტიპის უჯრედებში და ანიჭებენ მათ სტრუქტურულ და ფუნქციურ თავისებურებებს. დიფერენცირების პირველ მტკიცებულებას წარმოადგენს ამ პროტეინებისათვის მრნმ-ის გამოჩენა. დიფერენცირება ხილვადი ხდება მიკროსკოპის საშუალებით და გამოიხატება უჯრედული სტრუქტურის ცვლილებებში. შემთხვევათა უმეტესობაში, დიფერენცირებულ უჯრედში გენის ექსპრესიის პატერნი ტრანსკრიფციის დონეზე კონტროლდება.

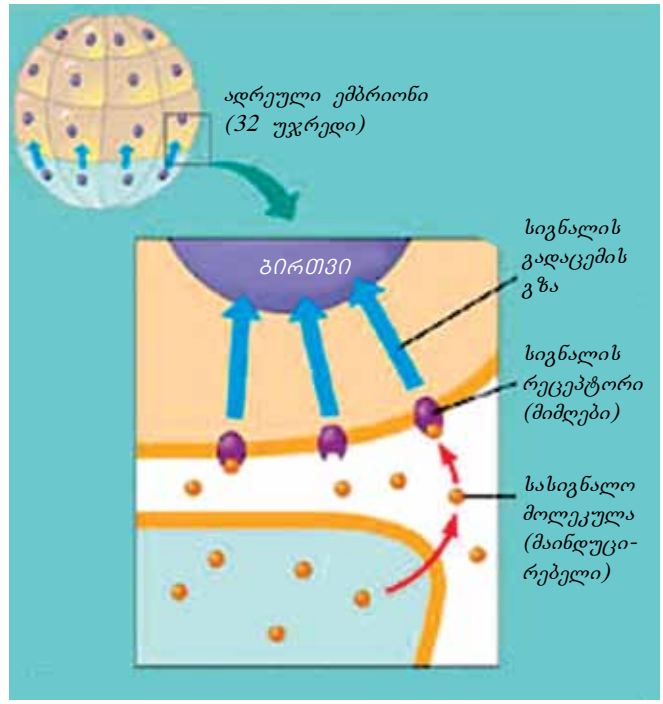
დიფერენცირებული უჯრედები სპეციალიზირდებიან გარკვეული ქსოვილისთვის დამახასიათებელი პროტეინების წარმოებაში. მაგალითად, ტრანსკრიპციული რეგულირების შედეგად ღვიძლის უჯრედები სპეციალიზირდებიან ალბუმინის წარმოქმნაში, ხოლო თვალის ბროლის უჯრედები სპეციალიზირდებიან კრისტალინის წარმოქნაში (იხ. სურათი 19.7). მართლაც, ბროლის უჯრედებში ცილების სინთეზის წარმადობის 80% ხმარდება კრისტალინის სინთეზს, რომლის საშუალებითაც შესაძლებელი ხდება შუქის გატარება და ფოკუსირება. კუნთოვანი უჯრედები სხვა მაგალითს წარმოადგენს. ეს არის გრძელი ბოჭკოები, რომელთა ერთიანი პლაზმური მემბრანის შიგნით განთავსებულია მრავალი ბირთვი. ისინი შეიცავენ კუნთოვანი ქსოვილისთვის დამახასიათებელ შემკუმშველი ცილების — მიოზინის და აქტინის მაღალ კონცენტრაციებს, ისევე, როგორც მემბრანულ რეცეპტორ — ცილას, რომელიც აღიქვამს ნერვული უჯრედებიდან წამოსულ სიგნალს.

კუნთოვანი უჯრედები ვითარდებიან ემბრიონალური წინამორბედი უჯრედებიდან, რომელთაც შესწევთ უნარი განვითარდნენ რამდენიმე ალტერნატიული ტიპის უჯრედებად, ხრტილოვანი და ცხიმოვანი უჯრედების ჩათვლით, მაგრამ რომლებიც გარკვეული პირობების ზეგავლენით ყალიბდებიან სწორედ კუნთოვან ქსოვილის უჯრედებად. მიუხედავად იმისა, რომ მიკროსკოპში არ ჩანს უჯრედებში მიმდინარე ცვლილებები, დეტერმინირება აქ მაინც განხორციელდა — ისინი ახლა მიობლასტებს წარმოადგენენ. მიობლასტები იწყებენ დიდი რაოდენობით კუნთოვანი ქსოვილისთვის სპეციფიური ცილების წარმოებას და ქმნიან მოწიფულ, წაგრძელებულ, მრავალბირთვიან კუნთოვან უჯრედებს **(სურათი 21.10, მარცხენა)**.

მკვლევარებმა გ კულტივირებულ მიობლასტებზე დაკვირვების საშუალებით და იმ ტექნიკის გამოყენებით, რომელსაც თქვენ მე-20 თავში გაეცანით, გაარკვიეს, თუ რა ხდება მოლეკულურ დონეზე კუნთოვანი უჯრედის დიფერენცირებისას. მათ პირველად შექმნეს

დნმ ბიბლიოთეკა, რომელშიც შეიტანეს კულტივირებულ მიობლასტებში ყველა ექპრესირებული გენი. მკვლევარებმა





(ა)ციტოპლაზმური დეტერმინანტები კვერცხუჯრედში. *გაუნაყოფიერებელი კვერცხუჯრედის ციტოპლაზმა შეიცავს განვითარებაზე ზეგავლენის მქონე დედისეული გენების მიერ კოდირებულ მოლეკულებს. მსგავსად აქ ნაჩვენები ორი დეტერმინანტის, ციტოპლაზმური მრავალი დეტერმინანტი არათანაბრად არის განაწილებული კვერცხუჯრედში. განაყოფიერების და მიტოზური დაყოფის შემდეგ ემბრიონის უჯრედების ბირთვები ციტოპლაზმური დეტერმინანტების სხვადასხვა ჯგუფების ზეგავლენას განიცდიან, რის შედეგადაც ექსპრესირდება სხვადასხვა გენები.*

(ბ) ინდუქცია ახლომდებარე უჯრედებით. *ადრეული ემბრიონის ქვედა ნაწილში განლაგებული უჯრედები, გამოსახული ამ სურათზე, უშვებენ ისეთ ქიმიურ სიგნალს, რომელიც ახლომდებარე უჯრედებს ატყობინებს შეცვალონ თავისი გენების ექსპრესია.*

▲ *სურათი 21.11* **ადრეული ემბრიონის განვითარების ინფორმაციის წყაროები**

შემდეგ ყოველი კლონირებული გენი ჩანერგეს ცალკეულ ემბრიონალურ წინამორბედ უჯრედში და ცდილობდნენ დაეფიქსირებინათ დიფერენცირების პროცესი, რომელიც აყალიბებს მიობლასტებს და კუნთოვან უჯრედებს. ამ გზით მათ განსაზღვრეს ეგრედ წოდებული «მთავარი მარეგულირებელი გენები» («master regulatory genes»), რომელთა პროტეინების ნაწარმი უჯრედებს ჩონჩხის კუნთებად გადააქცევს. ამგვარად, კუნთოვანი უჯრედების შემთხვევაში, დეტერმინირების მოლეკულურ საფუძვლებს წარმოადგენს ასეთი ერთი, ან რამდენიმე მთავარი მარეგულირებელი გენის ექსპრესია.

იმისათვის, რომ გავიგოთ უფრო მეტი იმის შესახებ, თუ როგორ ხდება კუნთოვანი უჯრედების დიფერენცირება, მოდით უკეთ დავაკვირდეთ მთავარ მარეგულირებელ გენს, რომელსაც ქვია MyoD (იხ სურათი 21.10, მარჯვენა). ეს გენი ახდენს MyoD პროტეინის კოდირებას, ანუ იმ ტრანსკრიფციული ფაქტორის, რომელიც ებმის სპეციფიურ მაკონტროლებელ ელემენტებს სხვადასხვა სამიზნე გენების გამაძლიერებლებში, და სტიმულს აძლევს მათ ექსპრესიას. (იხ. სურათი 19.6). MyoD-სთან დაკავშირებული ზოგიერთი დანიშნულების გენი სხვა ტრანსკრიფციული ფაქტორების კოდირებასაც ახდენს. MyoD ასევე ასტიმულირებს თვითონ MyoD გენის ექსპრესიას და, ამგვარად უნარჩუნებს უჯრედს დიფერენცირების საშუალებას. როგორც ჩანს, გენებს, რომლებიც აქტიურდებიან MyoD -ს მიერ, ჰყავთ სპეციალური MyoD -ის მიერ ცნობადი გამაძლიერებლები, და ამგვარად კოორდინირებული კონტროლის ქვეშ იმყოფებიან. და ბოლოს, მეორადი ტრანსკრიფციული ფაქტორები ააქტივებენ ისეთ პროტეინებთან დაკავშირებულ გენებს, როგორიცაა მიოზინი და აქტინი, რომლებიც კუნთოვან უჯრედებს თავის უნიკალურ თვისებებს ანიჭებენ.

MyoD პროტეინი საკმაოდ ძლევამოსილია. მკვლევარებმა შეძლეს გამოეყენებინათ იგი სრულად დიფერენცირებული არა-კუნთოვანი უჯრედების შესაცვლელად, მაგალითად გადაეკეთებინათ ცხიმოვანი და ღვიძლის უჯრედები კუნთოვან უჯრედებად. რატომ არ არის შესაძლებელი ამის გაკეთება ყველა ტიპის უჯრედებზე? ამ შეკითხვაზე ერთ-ერთი შესაძლო პასუხი შეიძლება ის იყოს, რომ კუნთოვანი სპეციფიკის გენების აქტივირება არ არის დაომოკიდებული მხოლოდ

MyoD -ზე, არამედ საჭიროა მარეგულირებელი პროტეინების კონკრეტული კომბინაცია, რაც ყოველთვის არ არის წარმოდგენილი უჯრედებში. სხვა ტიპის ქსოვილების დეტერმინირება და დიფერენცირება შესაძლოა ამგვარადვე მიმდინარეობდეს.

ციტოპლაზმური დეტერმინანტები და უჯრედშორისი სიგნალები უჯრედების დიფერენცირების პროცესში

MyoD-ს როლის გარკვევა კუნთოვანი უჯრედების დიფერენცირებაში შორს წაგვიყვანს ორგანიზმის განვითარების ახსნისგან. MyoD-ს როლზე საუბრისას მაშინვე იბადება შეკითხვა: რა კონკრეტული ბიძგი იწვევს სწორედ ამ კონკრეტული გენის ექსპრესიას, და შემდეგ იბადება მსგავსი შეკითხვების სერია, რომელსაც მივყავართ ისევ ზიგოტამდე. რა იწვევს იმ პირველ განსხვავებებს, რომლებიც ადრეულ ემბრიონში წარმოიშვება? და რა აკონტროლებს უჯრედების სხვადასხვა ტიპების მორფოგენეზს და დიფერენცირებას განვითარების პროცესში? როგორც ჩვენ ეს ვნახეთ კუნთოვანი უჯრედების მაგალითზე, ამ საკითხის გარკვევა დაიყვანება იმაზე, თუ რომელი გენების ტრანსკრიბირება ხდება განვითარებადი ორგანიზმის უჯრედებში. არსებობს ინფორმაციის ორი წყარო, რომელთა გამოყენება სხვადასხვა სახეობებში სხვადასხვა მოცულობით ხდება. წყარო „ეუბნება“ უჯრედს, თუ რომელი გენების ექსპრესირება უნდა მოახდინოს მან ემბრიონალური განვითარების ყოველ მოცემულ დროს.

განვითარების ადრეულ სტადიებზე ინფორმაციის ერთ მნიშვნელოვან წყაროს წარმოადგენს კვერცხუჯრედის ციტოპლაზმა, რომელიც შეიცავს როგორც რნმ-ს, ასევე მშობლიური დნმ-ის მიერ კოდირებულ პროტეინის მოლეკულებს. გაუნაყოფიერებელი კვერცხუჯრედის ციტოპლაზმა არ არის ჰომოგენური. მესენჯერი რნმ-ი, პროტეინები, სხვა სუბსტანციები და ორგანელები არათანაბრად არიან განაწილებული გაუნაყოფიერებელ კვერცხუჯრედში. ასეთი ჰეტეროგენურობა ღრმა ზეგავლენას ახდენს მრავალი სახეობების მომავალი ემბრიონების განვითარებაზე. მშობლიური კვერცხუჯრედის ნივთიერებებს, რომლებიც ადრეული განვითარების მიმდინარეობაზე ახდენენ ზეგავლენას, ეწოდებათ **ციტოპლაზმური დეტერმინანტები**. განაყოფიერების შემდეგ, ადრეული მიტოზური დაყოფების შედეგად ზიგოტის ციტოპლაზმა გადანაწილდება ცალკეულ უჯრედებში. ამგვარად ამ უჯრედების ბირთვები ხვდებიან ციტოპლაზმური დეტერმინანტების ზეგავლენის არეში, იმისდა მიხედვით, თუ ციტოპლაზმის რომელ პორციას მიიღებს უჯრედი (სურათი 21.11ა). ციტოპლაზმური დეტერმინანტების ნაკრები, რომელსაც ღებულობს გარკვეული უჯრედი ეხმარება მისი განვითარების საბოლოო მიზნის დეტერმინირებას უჯრედის გენების ექსპრესიის რეგულირების საშუალებით დიფერენცირების მსვლელობისას.

ინფორმაციის მეორე წყაროს, რომელიც ემბრიონალური უჯრედების რიცხვის ზრდასთან ერთად სულ უფრო და უფრო დიდი მნიშვნელობას იძენს, წარმოადგენს კონკრეტული უჯრედის გარშემო არსებული გარემო. ყველაზე მნიშვნელოვანია ის სიგნალები, რომლებიც მეზობელი უჯრედებიდან შემოიჭრება. ცხოველებში ეს გულისხმობს უჯრედის ზედაპირის მოლეკულების კონტაქტს მეზობელ უჯრედებთან და მეზობელი უჯრედების მიერ გამომუშავებული ზრდის ფაქტორთან ბმას. მცენარეებში კავშირები უჯრედებს შორის, ცნობილი, როგორც პლაზმოდესმატა, შესაძლებელს ხდის სასიგნალო მოლეკულების გადასვლას ერთი უჯრედიდან მეორეში. ასეთი სიგნალების გადამტან მოლეკულებს წარმოადგენს პროტეინები, რომლებიც ემბრიონის საკუთარი გენებით ექსპრესირდება. სასიგნალო მოლეკულები მეზობელ სამიზნე უჯრედებში იწვევენ ცვლილებებს, პროცესს, რომელსაც ქვია **ინდუქცია** (სურათი 21.11 ბ). საზოგადოდ, სასიგნალო მოლეკულები უჯრედს აგზავნიან განვითარების სპეციფიურ გზაზე მისი გენების ექსპრესიაში ცვლილებების მეშვეობით, რაც უკვე ხილვად უჯრედულ ცვლილებებს იწვევს. ამგვარად, ემბრიონალური უჯრედების ურთიერთქმედება, საბოლოო ჯამში, ინდუცირებს დიფერენცირების პროცესს, რომლის შედეგადაც ვიღებთ სპეციალიზირებული უჯრედების სხვადასხვა ტიპებს და ახალ ორგანიზმს.

მომდევნო თავებში თქვენ ისწავლით მეტს ციტოპლაზმური დეტერმინანტების და ინდუქციის შესახებ, სადაც უფრო ახლოს გაეცნობით განვითარების ზოგიერთ მნიშვნელოვან გენეტიკურ და უჯრედულ მექანიზმს სამი სამოდელო ორგანიზმის მაგალითზე: *Drosophila, C. elegans* და *Arabidopsis.*

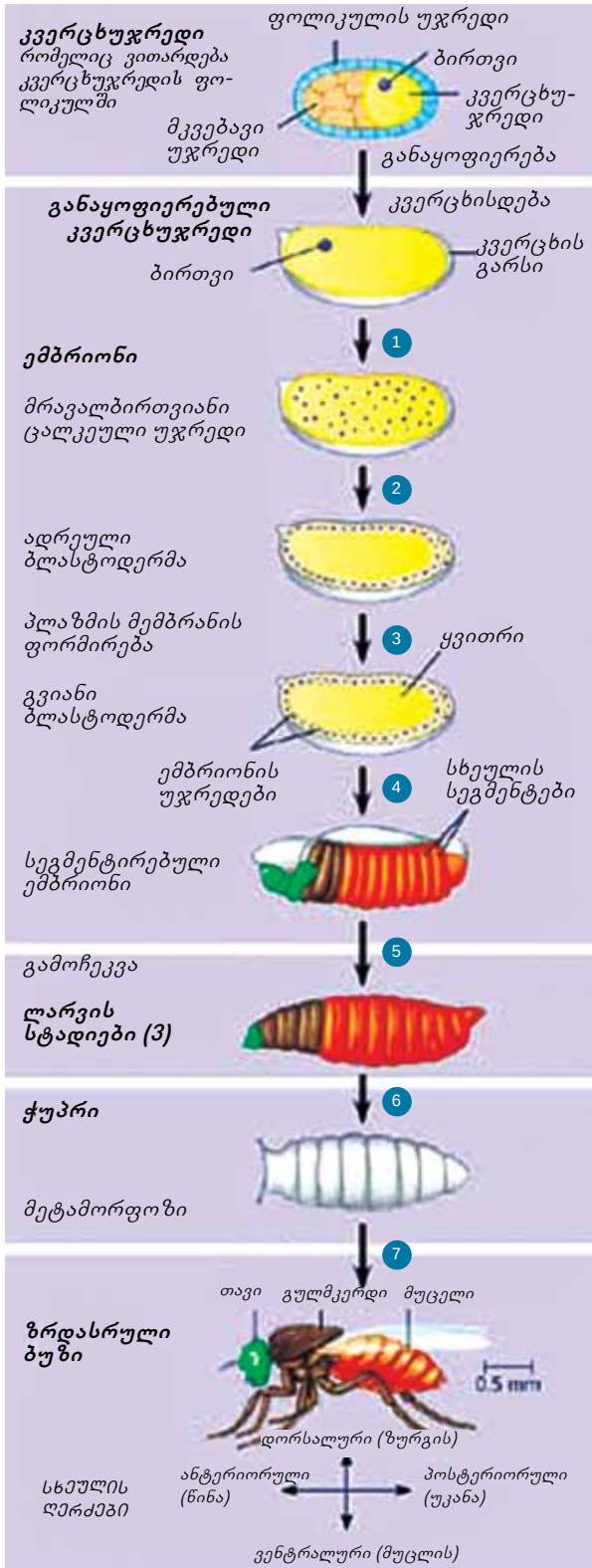
კონცეფცია ცხრილი 21.2

1. რატომ არ შეუძლია ემბრიონალური ღეროს ცალკეულ უჯრედს ჩამოყალიბდეს ემბრიონად?
2. თუ თქვენ აკეთებთ სტაფილოს კლონირებას, იქნება თუ არა ყველა შთამომავალი (კლონი) იდენტური? რატომ, ან რატომ არა?
3. ემბრიონალური უჯრედის მიერ გამოთავისუფლებულ სასიგნალო მოლეკულებს შეუძლიათ მეზობელ უჯრედებში ცვლილებების ინდუცირება უჯრედში შეღწევის გარეშე. როგორ?

კონცეფცია 21.3

მოდელის ფორმირებას ცხოველებში და მცენარეებში იწვევს მსგავსი გენეტიკური და უჯრედული მექანიზმები

მანამდე, სანამ მორფოგენეზის შედეგად მცენარე, ან ცხოველი თავის ფორმას მიიღებს, უნდა ჩამოყალიბდეს ორგანიზმის *სხეულის გეგმა* – მისი მთლიანი სამგანზომილები-



1 პირველი 10 მიტოზური დაყოფა ხასიათდება ორი აღსანიშნავი თვისებით. პირველი: ეს პირველი დაყოფები, რომლებიც ძალიან სწრაფად მიმდინარეობს, შედგება მხოლოდ S და M ფაზებისგან. დაყოფა მიმდინარეობს ზრდის გარეშე და ამიტომ ციტოპლაზმის ოდენობა არ იცვლება. მეორე: არ აქვს ადგილი ციტოკინეზს, რის შედეგადაც დროზოფილას ადრეული ემბრიონი წარმოადგენს ერთ დიდ მრავალბირთვიან უჯრედს (სხვა მრავალი ცხოველის ემბრიონისგან განსხვავებით; იხ. სურათი 21.4).

2 მეათე ბირთვული დაყოფისას, ბირთვები იწყებენ მიგრირებას ემბრიონის პერიფერიისკენ და ქმნიან ადრეული ბლასტულის მსგავს სტადიას, რომელსაც ჰქვია ბლასტოდერმა.

3 მე-13 დაყოფისას პლაზმური მემბრანა იქმნება დაახლოებით 6,000 ბირთვის გარშემო და წარმოიქმნება გვიანდელი ბლასტოდერმის ცალკეული უჯრედები. მიუხედავად იმისა, რომ მიკროსკოპში ეს ჯერ კიდევ არ ჩანს, ამ დროისათვის სხეულის ძირითადი გეგმა, ღერძების და სეგმენტების საზღვრების ჩათვლით, უკვე დეტერმინირებულია. ცენტრში განთავსებული ყვითრი კვებავს ემბრიონს, ხოლო კვერცხის გარსი ასრულებს დამცავ ფუნქციას.

4 შემდგომ, ყალიბდება ნათლად ხილვადი სეგმენტები, რომლებიც ერთი შეხედვით ძალიან გავს ერთმანეთს.

5 შემდგომ, ზოგიერთი უჯრედი გადაადგილდება ახალ პოზიციებზე, ყალიბდება ორგანოები და კვერცხიდან იჩეკება ჭიისმაგვარი ლარვა (იუვენილური ფორმა). დროზოფილა გაივლის სამ ლარვულ სტადიას, რომელთა განმავლობაში ლარვა იკვებება, იზრდება და იცვლის გარსს.

6 მესამე ლარვული სტადიში ყალიბდება განსაკუთრებული გარსის მქონე, ეგრეთ წოდებული ჭუპრი.

7 მეტამორფოზის პროცესი, ანუ ლარვის გადაქცევა ზრდასრულ ბუზად ხდება ჭუპრის შიგნით.

ანი სტრუქტურა. ამ პროცესში მონაწილეობას იღებენ ციტოპლაზმური დეტერმინანტები და ინდუქციური სიგნალები, მაგრამ, კონკრეტულად, რა როლს თამაშობენ ისინი? ჩვენ განვიხილავთ ამ საკითხს **პატერნის** (მოდელის) **ფორმირების** კონტექსტში, ანუ როგორ გადანაწილდებიან ქსოვილები და ორგანოები თავიანთ დამახასიათებელ ადგილზე სივრცითი სტრუქტურის ჩამოყალიბების პროცესში. მცენარეებში, აპიკალურ მერისტემაში პატერნის ფორმირება მიმდინარეობს მუდმივად (იხ. სურათი 21.4ბ). ცხოველებში, პატერნის ფორმირება ძირითადად შეზღუდულია ემბრიონალური და იუვენილური ასაკით, გარდა იმ სახეობებისა, რომლებსაც დაკარგული ორგანოების რეგენერირების უნარი აქვთ.

პატერნის ფორმირება ცხოველებში იწყება ადრეულ ემბრიონალურ სტადიაზე, როდესაც ფორმირდება ძირითადი ღერძები. ახალი შენობის აგებისას უნდა განისაზღვროს წინა, უკანა და გვერდითი ხედები. მანამდე, სანამ ბილატერალურად სიმეტრიული ემბრიონის სპეციალიზირებული ქსოვილები, ან ორგანოები წარმოიქმნება, უნდა იქნას განსაზღვრული ცხოველის თავი და კუდი, მარჯვენა და მარცხენა, წინა და უკანა მხარეები, ანუ სხეულის სამი ძირითადი ღერძი. მცენარეებში, ყლორტიფესვის ღერძი განისაზღვრება განვითარების ასეთივე ადრეულ სტადი-

▲ *სურათი 21.12* **დროზოფილას სასიცოცხლო ციკლში განვითარების საკვანძო მოვლენები.** *ყვითელი კვერცხუჯრედი (ზევით) გარშემორტყმულია სხვა უჯრედებით, რომლებიც დედის ერთ-ერთი საკვერცხის შიგნით ქმნიან გარკვეულ სტრუქტურას — ფოლიკულს. მკვებავი უჯრედები იჭმუხნება და საბოლოოდ ქრება; კვერცხუჯრედი იზრდება და მწიფდება. ფოლიკულური უჯრედების მიერ სეკრეტირებული ნივთიერებები ავსებს კვერცხის გარსს. კვერცხუჯრედის განაყოფიერება ხდება დედის ორგანიზმში და შემდგომ გამოიყოფა გარეთ. იხილე ტექსტი 1-7 სტადიების აღწერით, რომელთა განმავლობაში ყალიბდება სეგმენტირებული ზრდასრული ბუზი, რომლის ყოველი სეგმენტი თავისი სპეციფიური სტრუქტურული ნაწილებით ხასიათდება.*



ველური ტიპი *მუტანტი*

◀ *სურათი 21.13* **დროზოფილას არანორმალური პატერნის ფორმირება**

აზე. მოლეკულურ სიგნალს, რომელიც პატერნის ფორმირებას აკონტროლებს და რომელსაც ზოგადად ჰქვია **ინფორმაცია მდებარეობის შესახებ** (positional information), უზრუნველყოფს ციტოპლაზმური დეტერმინანტები და ინდუქციური სიგნალები (იხ. სურათი 21.11). ეს სიგნალები აცნობებენ უჯრედს მის შესაბამის მდებარეობას ღერძის და მეზობელი უჯრედების მიმართ და განსაზღვრავენ, როგორ უნდა უპასუხონ უჯრედებმა და ამ უჯრედების წინამორბედებმა მომავალ მოლეკულურ სიგნალებს.

დროზოფილას განვითარება: გენთა აქტივაციის კასკადი

პატერნის ფორმირება ყველაზე ფართოდ შესწავლილია დროზოფილაზე. ამ კვლევებში გამოყენებულმა გენეტიკურმა მიდგომებმა საუკეთესო შედეგები გამოიღო. დადასტურდა, რომ გენები აკონტროლებენ განვითარებას და გაირკვა, რომ მდებარეობის განსაზღვრაში და დიფერენცირების წარმართვაში საკვანძო როლებს გარკვეული მოლეკულები თამაშობენ. დროზოფილას განვითარების შესწავლისას ანატომიური, გენეტიკური და ბიოქიმიური მიდგომების კომბინაციის გამოყენებით, მკვლევარებმა აღმოაჩინეს, რომ სხვადასხვა ცხოველების, მათ შორის ადამიანის, განვითარებას საერთო პრინციპები ახასიათებს.

დროზოფილას სასიცოცხლო ციკლი

ხილის ბუზს და სხვა ართროპოდებს აქვთ დანაწევრებული აგებულება და შედგებიან სხვადასხვა სეგმენტებისაგან. ეს სეგმენტები ქმნიან სხეულის სამ ძირითად ნაწილს: თავი, თორაქსი (შუატანი, საიდანაც იზრდება ფრთები და ფეხები) და მუცელი. როგორც სხვა ბილატერალურად სიმეტრიულ ცხოველს, დროზოფიალს აქვს ანტერიორულ-პოსტერიორული, ანუ წინა-უკანა (თავი-კუდი) ღერძი და დორსალურ-ვენტრალური (ზურგი-მუცელი) ღერძი. დროზოფილას გაუნაყოფიერებელ კვერცხუჯრედში ლოკალიზებული ციტოპლაზმური დეტერმინანტები უზრუნველყოფენ ინფორმაციას ამ ორი ღერძის მდებარეობის შესახებ ჯერ კიდევ განაყოფიერებამდე. განაყოფიერების შემდეგ ასეთი ინფორმაციის მიწოდების შედეგად, რომელიც უფრო და უფრო იხვეწება, წარმოიქმნება გარკვეული რაოდენობის სწორად ორიენტირებული სეგმენტი და საბოლოოდ აყალიბებს ყოველი სეგმენტისათვის დამახასიათებელ სტრუქტურას.

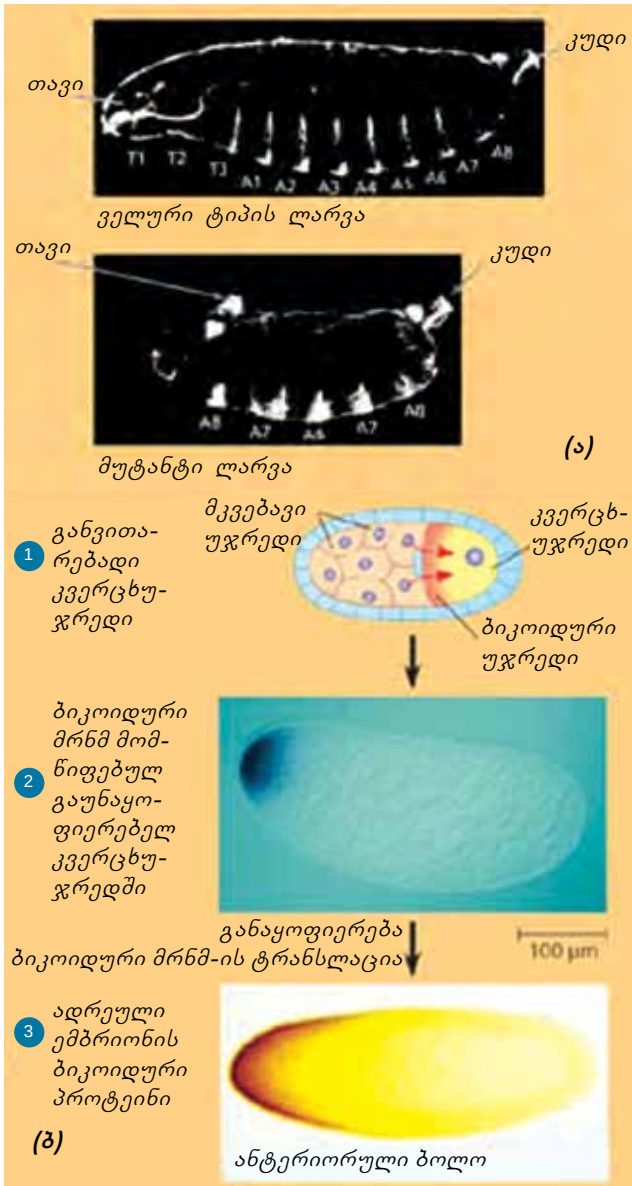
დროზოფილას კვერცხუჯრედი ვითარდება მდედრის საკვერცხეში. იგი გარშემორტყმულია უჯრედებით, რომელთაც ჰქვია მკვებავი და ფოლიკულური უჯრედები (სურათი 21.12). ეს უჯრედები ამარაგებენ კვერცხუჯრედს საკვები ნივთიერებებით, მრნმ-ით და განვითარებისათვის და კვერცხის გარსის შექმნისათვის საჭირო სხვა ნივთიერებებით. განაყოფიერების და კვერცხის დადების შემდგომ ვითარდება შემდეგი მოვლენები (სურათი 21.12):

ზრდასრული ბუზის ყოველი სეგმენტი ანატომიური თვისებურებებით ხასიათდება, თავისი კონკრეტული აპენდიქსებით (იხილე სურათი 21.12, ქვევით). მაგალითად, გულმკერდის პირველი სეგმენტი აღჭურვილია ფეხების ერთი წყვილით; მეორე სეგმენტი ფეხების ერთი წყვილით და ფრთების ერთი წყვილით; მესამე სეგმენტს აქვს ფეხების ერთი წყვილი და ერთი წყვილი ბალანსის ფუნქციის მატარებელი ორგანო.

ადრეული განვითარების გენეტიკური ანალიზი: მეცნიერული გამოკვლევა

მე-20 საუკუნის პირველ ნახევარში კლასიკოსმა ემბრიოლოგებმა დეტალურად შეისწავლეს რიგი სახეობების ანატომიური აგებულება ემბრიონალური განვითარების პერიოდში და ჩაატარეს ექსპერიმენტები, სადაც იყენებდნენ ემბრიონალურ ქსოვილებს. და თუმცა, ამ კვლევებმა საფუძველი ჩაუყარა განვითარების მექანიზმების ზოგად გაგებას, ვერაფერი ითქვა განვითარების წარმმართველი, ან პატერნების შემქნელი სპეციფიური მოლეკულების შესახებ. 1940-ან წლებში, ბრწყინვალე ამერიკელმა მკვლევარმა, ედვარდ ლიუისმა აჩვენა, რომ გენეტიკური მიდგომა – მუტანტების კვლევა – შეიძლება დროზოფილას განვითარების შესასწავლად იქნას გამოყენებული.

ლიუისი იკვლევდა განვითარების დეფექტების მქონე მუტანტ ბუზებს, რომელთაც ჰქონდათ ზედმეტი ფრთები, ან ზედმეტი ფეხები არანორმალურ ადგილებზე (სურათი 21.13). მან ბუზის გენეტიკურ რუკაზე დაიტანა მუტაციები და ასე დააკავშირა განვითარების გადახრები გარკვეულ გენებთან. ამ კვლევამ გამოიღო პირველი კონკრეტული შედეგი – მტკიცებულება, რომ გენები რაღაცნაირად წარმართავენ განვითარების პროცესს. გენები, რომლებიც ლიუისმა აღმოაჩინა, აკონტროლებენ გვიანი ემბრიონის პატერნის ფორმირებას.



(ა) ბიკოიდის ველური ფენოტიპის და მუტანტური ფენოტიპის დროზოფილას ლარვები. *დედის ბიკოიდი გენის მუტაცია იწვევს ლარვის ორივე ბოლოში კუდის სტრუქტურის ჩამოყალიბებას (ქვედა ლარვა) (ნუმერაცია შეესაბამება მკერდის და მუცლის სეგმენტებს)*

(ბ) ბიკოიდური მრნმ და ბიკოიდური პროტეინი ნორმალურ კვერცხში და ადრეულ ემბრიონში.

1 *დედისეული ბიკოიდური გენიდან მკვებავ უჯრედში გადაწერილი მრნმ აღწევს კვერცხუჯრედს ციტოპლაზმური ხიდების საშუალებით. რჩება კვერცხის ანტერიორული ნაწილის ციტოპლაზმის შემადგენლობაში კვერცხის განვითარებისას და მკვებავი უჯრედის გაწოვის შემდეგ.*

2 *მონიშნული ბიკოიდური დნმ (ლურჯი) გამოყენებული იყო ბიკოიდური მრნმ-ს საპოვნელად კვერცხის ანტერიორულ ნაწილში.*

3 *განაყოფიერების შემდეგ, მრნმ ტრანსლირდება. ადრეულ ემბრიონში ფერის (ყავისფერი) გრადიენტი ბიკოიდური პროტეინის გრადიენტს ემთხვევა. ბიკოიდური პროტეინი წარმოადგენს მხოლოდ ერთს იმ რამოდენიმე მორფოგენთაგან, რომლებიც ჩართულნი არიან ღერძების განსაზღვრაში.*

◀ *სურათი 21.14* ***ბიკოიდური გენის ზეგავლენა, დედის ზეგავლენის (კვერცხის პოლარულობის) გენი დროზოფილაში***

ჩვენ ამ თემას მოგვიანებით დავუბრუნდებით.

ადრეული განვითარების პროცესში პატერნის ფორმირების საიდუმლოს ახსნა ვერ მოხერხდა კიდევ 30 წლის განმავლობაში, მანამდე, სანამ გერმანელმა მკვლევარებმა, ქრისტიანე ნუსლაინ-ვოლჰარდმა და ერიკ ვაისჰაუსმა (Christiane Nusslein-Volhard, Eric Wieshaus), *ყველა* იმ გენის იდენტიფიცირება არ მოახდინეს, რომლებიც დროზოფილაში იწვევენ სეგმენტების ფორმირებას. პროექტის განხორციელების ბოლომდე მიყვანა სათუო იყო სამი მიზეზის გამო. პირველი, არ იყო ცნობილი დროზოფილას გენების მიახლოებითი რაოდენობა (რომელიც ამ დროისათვის ცნობილია და შეადგენს დაახლოებით 13,700). გენები, რომლებიც ზეგავლენას ახდენენ სეგმენტაციაზე, შესაძლოა თივის ზვინში ნემსის ძებნის მსგავსი გამხდარიყო, ან პირიქით, ისეთი რაოდენობით აღმოჩენილიყო, რომ მეცნიერები ვერ გაართმევდნენ თავს მათი ფუნქციების დადგენას. მეორე, მუტაცია, რომელიც ისეთ ფუნდამენტურ პროცესს შეეხება, როგორიცაა სეგმენტაცია, ძალიან დიდი ალბათობით შეიძლებოდა ყოფილიყო სასიკვდილო ემბრიონალურ სტადიაზე, და ფენოტიპურად გამოვლენილი მუტაციები გამოიწვდნენ სიკვდილს ემბრიონის ან ლარვის სტადიაზე. ვინაიდან ემბრიონალურ სტადიაზე სასიკვდილო მუტაციების მქონე ორგანიზმები ვერასოდეს ვერ დატოვებენ შთამომავლობას, მათ ვერ გაამრავლებ საკვლევად. მესამე, ცნობილი იყო, რომ კვერცხუჯრედის ციტოპლაზმური დეტერმინანტები მნიშვნელოვან როლს თამაშობენ ღერძების ფორმირებაში, და ამიტომ, მკვლევრებმა იცოდნენ, რომ მათ ემბრიონის გენების გარდა მოუწევდათ ასევე დედის გენების შესწავლაც.

ემბრიონალურ სტადიაზე სიკვდილიანობის პრობლემის გვერდის ავლის მიზნით ნუსლაინ-ვოლჰარდი და ვაისჰაუსი ეძებდნენ რეცესიულ მუტაციებს, რომელთა არსებობა ჰეტეროზიგოტებში გამრავლების საშუალებას მისცემდათ. მათ ძირითად სტრატეგიას წარმოადგენდა ბუზის გამეტებში ქიმიური მუტაგენების ზეგავლენით მუტაციების გამოწვევა და შემდეგ მის შთამომავლობაში არანორმალური სეგმენტაციის მქონე მკვდარი ემბრიონების (ან ლარვების) მოძებნა. შესაბამისი შეჯვარებების შემდეგ, მათ შეეძლოთ ისეთი ცოცხალი ჰეტეროზიგოტების იდენტიფიცირება, რომელთაც ერთ გენში ჰქონდათ წარმოდგენილი, როგორც ემბრიონალური სტადიის სასიკვდილო მუტანტური ალელი, ასევე ნორმალური ალელიც. მკვლევარები იმედოვნებდნენ, რომ მკვდარი ჰომოზიგოტური ემბრიონების ხილვადი დეფექტები დაეხ-

მარებოდათ იმის გარკვევაში, თუ როგორ ფუნქციონირებენ დაზიანებული გენები ჰეტეროზიგოტულ ორგანიზმში.

ნუსლაინ-ვოლჰარდმა და ვაისჰაუსმა მოახდინეს ემბრიონალური განვითარებისათვის მნიშვნელოვანი დაახლოებით 1,200 გენის იდენტიფიცირება. მათგან დაახლოებით 120 მნიშვნელოვანია პატერნის ფორმირებისათვის და ნორმალური სეგმენტაციისათვის. რამდენიმე წლის განმავლობაში მკვლევარებმა შეძლეს სეგმენტაციაზე პასუხისმგებელი გენების დაჯგუფება ძირითადი ფუნქციების მიხედვით, მათი დარუკება და მრავალი მათგანის კლონირება. შედეგად მიიღეს დროზოფილას პატერნის ფორმირების პირველი ნაბიჯების დეტალური მოლეკულური სურათი.

თუ შევაჯამებთ ნუსლაინ-ვოლჰარდის და ვაისჰაუსის შედეგებს და ლიუისის ადრინდელ ნამუშევარს, მივიღებთ დროზოფილას განვითარების ნათელ სურათს. 1995 წელს სამივე მკვლევარი გაკეთებული აღმოჩენებისათვის დაჯილდოვდნენ ნობელის პრემიით. სანამ დავიწყებდეთ სეგმენტაციის გენების ფუნქციონირების გარკვევას, საჭიროა დავუბრუნდეთ ციტოპლაზმური დეტერმინანტების საკითხს, რომლებიც დედისგან გადადიან კვერცხუჯრედში, იმიტომ რომ ისინი აკონტროლებენ სეგმენტაციის გენების ექსპრესიას.

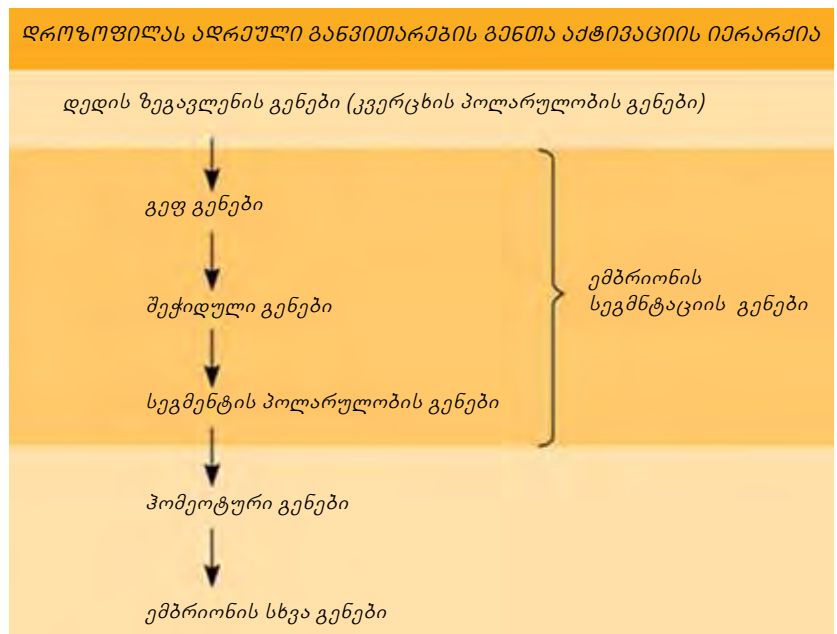
ღერძების ჩამოყალიბება

როგორც ეს ადრე იყო ნახსენები, კვერცხუჯრედის ციტოპლაზმური დეტერმინანტები წარმოადგენს სუბსტანციას, რომელიც სხეულის ღერძების პირველად ჩამოყალიბებას იწყებს. ეს სუბსტანცია კოდირებულია დედის გენების მიერ, რომელსაც შეარქვეს დედის ზეგავლენის გენი. **დედის ზეგავლენის გენი** (მატერნალ ეფფექტ გენე) არის ისეთი გენი, რომლის მუტაციაც დედის მხრიდან გადაეცემა შთამომავლობას და ვლინდება მათში ფენოტიპურად, მიუხედავად თავიანთი საკუთარი გენოტიპისა. დროზოფილას განვითარებისას, მრნმ, ან დედის ზეგავლენის გენების ცილოვანი პროდუქტები, ხვდება კვერცხუჯრედში ჯერ კიდევ მაშინ, როდესაც ეს კვერცხუჯრედი დედის საკვერცხეში იმყოფება. როდესაც დედას ასეთი გენის მუტაცია აქვს, ის წარმოქმნის დეფექტურ პროდუქტებს (ან საერთოდ არ წარმოქმნის), და მისი კვერცხუჯრედებიც დეფექტურია; როდესაც ასეთი კვერცხუჯრედები ნაყოფიერდება, ისინი ნორმალურად ვეღარ ვითარდებიან.

დედის ზეგავლენის გენები აკონტროლებენ კვერცხის, და შემდგომ, ბუზის ორიენტაციას (პოლარულობას), და ამიტომ მათ ასევე ჰქვიათ **კვერცხის პოლარულობის გენებიც** (egg polarity gene). ამ გენების ერთი ჯგუფი აყალიბებს ემბრიონის ანტერიორულ-პოსტერიორულ (წინა-უკანა) ღერძს, მეორე ჯგუფი კი დორსალურ-ვენტრალურ ღერძს (ზურგი-მუცელი). სეგმენტაციის გენების მსგავსად, დედის ზეგავლენის გენების მუტაციებიც ემბრიონის სიკვდილიანობის გამომწვევია ზოგადად.

იმისათვის, რომ გავარკვიოთ, როგორ ახდენს დედის ზეგავლენის გენი შთამომავლების სხეულის ღერძების დეტერმინირებას, ჩვენ განვიხილავთ ერთ-ერთ ასეთ გენს სახელად *bicoid,* ანუ «ორკუდიანი». ემბრიონი, რომლის დედასაც მუტანტური «ბიკოიდი» გენი აქვს, მოკლებულია სხეულის წინა ნაწილს, და სხეულის ორივე ბოლო პოსტერიორული სტრუქტურის აქვს (სურათი 21.14 ა). ასეთი ფენოტიპის არსებობამ აფიქრებინა მკვლევარებს, რომ დედის ბიკოიდი გენის მიერ გამომუშავებული პროდუქტი მნიშვნელოვანია სხეულის ანტერიორული ბოლოს განვითარებისათვის და, შესაძლოა, მისი კონცენტრირება ხდებოდეს მომავალ ანტერიორულ ბოლოში. ეს ჰიპოთეზა ძალიან გავს საუკუნის წინ ემბრიოლოგების მიერ გამოთქმული გრადიენტული ჰიპოთეზას. ამ იდეის თანახმად, სუბსტანციების გრადიენტები, რომელთაც ჰქვიათ **მორფოგენები**, აყალიბებენ ემბრიონის ღერძებს და სხვა ნაწილების თვისებებს.

ᲓᲜᲛ ტექნოლოგიების და სხვა ბიოქიმიური მეთოდების გამოყენებამ საშუალება მისცა მეცნიერებს შეემოწმებინათ, არის თუ არა სინამდვილეში ეს ბიკოიდი გენი — მორფოგენი, რომელსაც შეუძლია ბუზის ანტერიორული ნაწილის დეტერმინირება. მკვლევარებმა კლონირება გაუკეთეს ბიკოიდ გენს და ნუკლეინის მჟავის ზონდირების საშუალებით აღმოაჩინეს ბიკოიდური მრნმ კვერცხებში, რომლებსაც ველური ტიპის მდედრი ბუზები აწარმოებდნენ. როგორც ეს ნაწინასწარმეტყველები იყო ჰიპოთეზით, ბიკოიდური მრნმ ძალიან დიდი კონცენტრაციით აღმოჩნდა მომწიფებული კვერცხუჯრედის უკიდურეს ანტერიორულ ნაწილში (სურათი 21.14 ბ). კვერცხუჯრედის განაყოფიერების შემდეგ, მრნმ ტრანსლირდება პროტეინებში. ბიკოიდური პროტეინები შემდგომ გადადიან ანტერიორული ბოლოდან პოსტერიორულისაკენ და ადრეულ



ემბრიონში წარმოიქმნება პროტეინის გრადიენტი უმაღლესი კონცენტრაციით ანტერიორულ ნაწილში. ეს შედეგები თანხვედრაშია ჰიპოთეზასთან, რომლის თანახმადაც ბიკოიდური პროტეინი პასუხისმგებელია ბუზის ანტერიორული ნაწილის ჩამოყალიბებაზე. ჰიპოთეზის კიდევ ერთი შემოწმების მიზნით, მეცნიერებმა შეიყვანეს სუფთა ბიკოიდური მრნმ ადრეული ემბრიონის სხვადასხვა ნაწილებში, რის შედეგადაც მრნმ-დან ტრანსლირებულმა პროტეინმა გამოიწვია ანტერიორული სტრუქტურების ჩამოყალიბება იმ ადგილებში, სადაც მრნმ იყო შეყვანილი.

ბიკოიდის კვლევა მნიშვნელოვანია რამდენიმე თვალსაზრისით. პირველი არის ის, რომ იგი ისეთი კონკრეტული პროტეინის იდენტიფიკაციის საშუალებას გვაძლევს, რომელიც პატერნის ფორმირების ყველაზე ადრინდელი სტადიებისათვის არის აუცილებელი. მეორე, ხაზს უსვამს დედის კრიტიკულ როლს ემბრიონალური განვითარების საწყის სტადიებზე (როგორც ერთ-ერთმა განვითარების ბიოლოგმა თქვა, „დედა ეუბნება ბავშვს რა გზით წავიდეს“). და ბოლოს, დადასტურდა პრინციპი, რომ მოლეკულების გრადიენტს შეუძლია პოლარულობის და მდებარეობის განსაზღვრა, წარმოადგენს განვითარების ძირითად კონცეფციას მრავალი სახეობისათვის, როგორც ამას ემბრიოლოგები ვარაუდობდნენ. დროზოფილას შემთხვევაში, სპეციფიური პროტეინების გრადიენტები განსაზღვრავენ პოსტერიორულ და ანტერიორულ ბოლოებს და აგრეთვე პასუხისმგებელნი არიან დორსო-ვენტრალური ღერძის ჩამოყალიბებაზე.

რომელთა პროდუქცია წარმართავს სეგმენტების ფორმირებას მას შემდეგ, რაც მისი სხეულის ძირითადი ღერძები ჩამოყალიბდება.

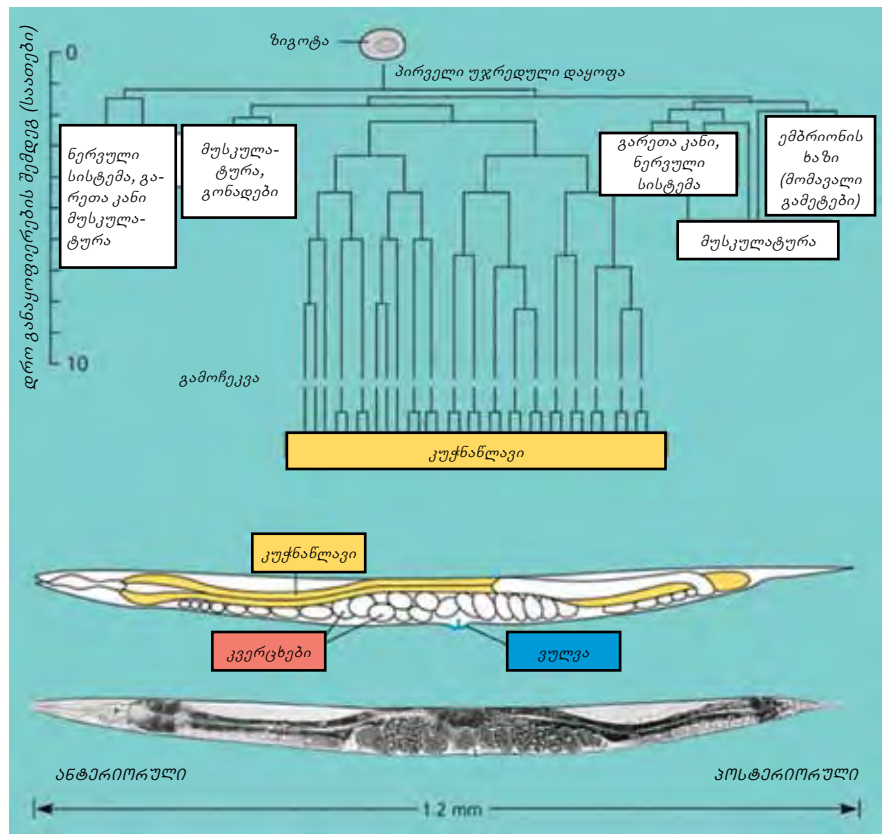
გენთა აქტივაციის კასკადში, სეგმენტაციის გენების სამი მონაკვეთის თანმიმდევრული აქტივაცია უზრუნველყოფს *ინფორმაციას* ცხოველის სხეულის გეგმის დეტალების *მდებარეობის შესახებ*. გენთა თანმიმდევრობის ეს სამი მონაკვეთია *გეფ გენები* (gap genes), *ანუ ნაპრალოვანი გენები, შეჭიდული გენები* (pair-rule genes) და *სეგმენტის პოლარულობის გენები* (segment polarity genes).

სეგმენტაციის გენების მრავალი პროდუქტი, კვერცხის პოლარულობის გენების მსგავსად, წარმოადგენს ტრანსკრიფციის ფაქტორებს, რომლებიც პატერნის ფორმირების იერარქიულ სქემაში პირდაპირი გზით ააქტივებენ გენთა შემდეგ მონაკვეთს. სეგმენტაციის სხვა გენები არაპირდაპირი გზით მოქმედებენ და სხვადასხვანაირად უჭერენ მხარს ტრანსკრიფციის ფაქტორების ფუნქციონირებას. მაგალითად, ზოგიერთი მათგანი წარმოადგენს უჯრედის სასიგნალო გზების კომპონენტებს, უჯრედებს შორის საკომუნიკაციო სასიგნალო მოლეკულებისა და მათი ამომცნობი მემბრანული რეცეპტორების ჩათვლით (იხ. თავი 11). უჯრედის სასიგნალო მოლეკულებს კრიტიკული მნიშვნელობა აქვთ, როდესაც პლაზმის მემბრანები ყოფენ ემბრიონს ცალკეულ უჯრედულ სექციებად.

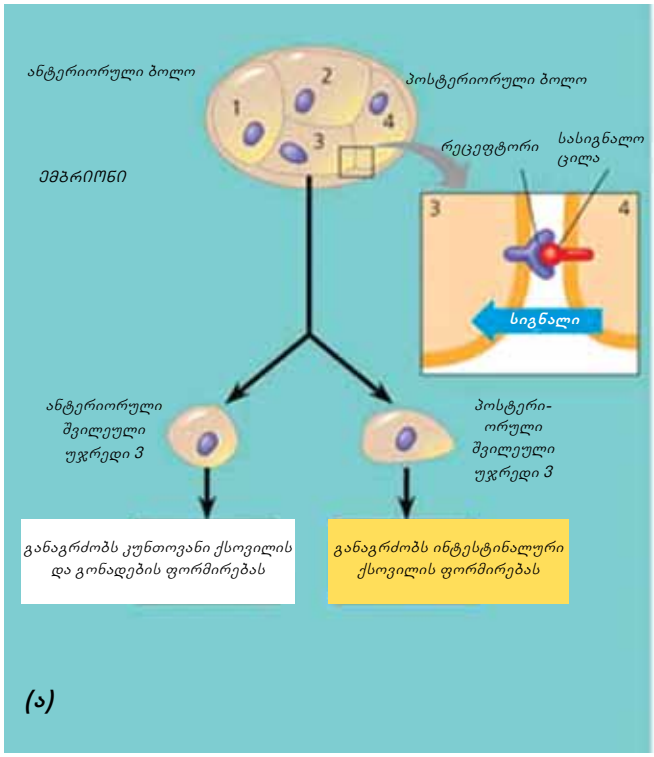
ბიკოიდური გენის მსგავსი კვერცხის პოლარულობის გენები ერთად მუშაობენ და არეგულირებენ *გეფ გენების*

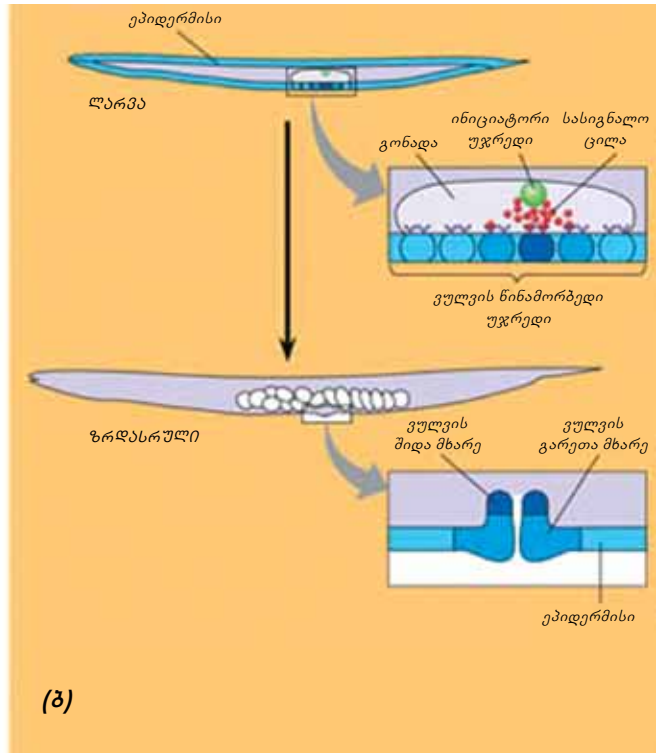
სეგმენტაციის პატერნი

კვერცხის პოლარულობის განმსაზღვრელი გენების მიერ კოდირებული ბიკოიდური და სხვა პროტეინები არეგულირებენ ემბრიონის ზოგიერთი საკუთარი გენის ექსპრესიას. ამ პროტეინების გრადიენტები სხვადასხვა უბნებში **სეგმენტაციის გენების** განსხვავებულ ექსპრესიას იწვევენ. საუბარია ემბრიონის იმ გენებზე,



▶ *სურათი 21.15* ***C. elegans-ის უჯრედის გენეალოგია.*** *C. elegans-ის ემბრიონი გამჭვირვალეა და მკვლევარებს შეუძლიათ ყოველი უჯრედის გენეალოგიური ხის თვალის გადევნება, დაწყებული ზიგოტიდან ზრდასრული ორგანიზმის ჩათვლით. დიაგრამა აჩვენებს ინტესტინალური უჯრედების დეტალურ გენეალოგიას (ოქროსფერი), რომელიც იწყება ექსკლუზიურად ერთ-ერთი პირველი 4 უჯრედიდან, რომლებიც წარმოიშვება ზიგოტის შემდეგ. ინტესტინალური უჯრედის გენეალოგიური ხე არ შეიცავს უჯრედის დაპროგრამებული სიკვდილს, რაც მნიშვნელოვან ასპექტს წარმოადგენს ცხოველის ზოგიერთი სხვა ნაწილისათვის. დიდი თეთრი უჯრედები არის კვერცხუჯრედები, რომლებიც უნდა განაყოფიერდნენ ორგანიზმის შიგნით და გამოვიდნენ ვულვის მეშვეობით.*





(ა) ინტესტინალური უჯრედის წინამორბედი უჯრედის ინდუქცია ოთხ-უჯრედიანი ემბრიონის სტადიაზე. *მე-4 უჯრედის ზედაპირზე არსებული სიგნალის პროტეინი იწვევს (ინდუცირებს) გარკვეულ მოვლენებს მე-3 უჯრედში, რაც განსაზღვრავს მე-3 უჯრედის პოსტერიორული შვილეული უჯრედის ბედს. ანტერიორული შვილეული უჯრედის შთამომავლობის ბედი განისაზღვრება უფრო გვიანდელი მოვლენებით.*

(ბ) ლარვის განვითარების პროცესში ვულვის უჯრედების ინდუცირება. *ვულვა წარმოიქმნება ემბრიონის ვენტრალური ზედაპირის ექვსი წინამორბედი უჯრედიდან. გონადაში ლოკალიზებული ინიციატორი უჯრედი გამოყოფს კონკრეტული სიგნალის პროტეინის მრავალ ასლს, და ამით უზრუნველყოფს ძლიერი ინდუქციური სიგნალის გადაცემას უახლოესი პრეკურსორი უჯრედებისათვის (მუქი ლურჯი), რაც იწვევს ვულვის შიდა ნაწილის ფორმირებას. ორი მიმდებარე უჯრედი (ცისფერი) ინდუქციის შედეგად იღებს უფრო სუსტ სიგნალს და წარმოქმნის გარეთა ვულვას. სამი დანარჩენი პრეკურსორი უჯრედი (ღია ცისფერი) ისეთ მანძილზე არიან ლოკალიზებული, რომ სიგნალს ვერ იღებენ; ისინი აძლევენ საწყისს ეპიდერმულ უჯრედებს. დამატებითი სიგნალები პრეკურსორ უჯრედებს შორის, რომლებიც არ არის ასახული ამ სურათზე, ასევე გარკვეულ როლს თამაშობენ ვულვის განვითარებაში.*

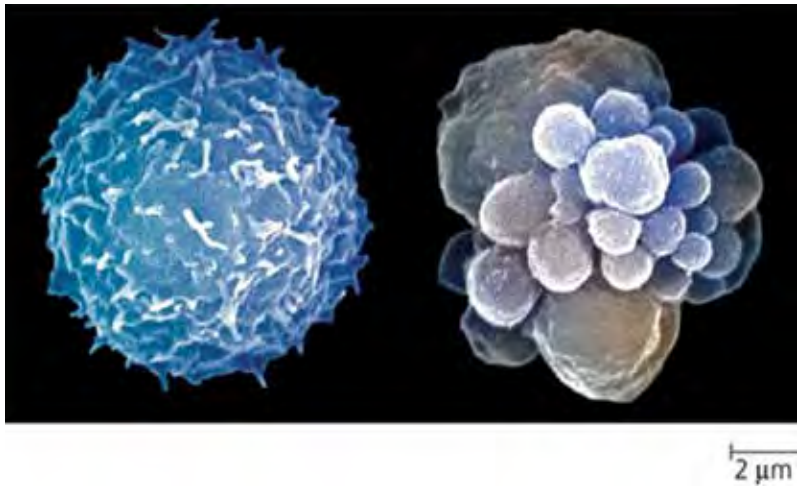
▲ *სურათი 21.16* ***უჯრედული სიგნალები და ინდუქცია ნემატოდას განვითარების პროცესში.*** *ორივე მაგალითის შემთხვევაში, პროტეინი, რომელიც უჯრედის ზედაპირზეა განთავსებული, ან სეკრეტირებულია უჯრედიდან, აძლევს სიგნალს ერთ, ან რამოდენიმე სამიზნე უჯრედს და იწვევს (ინდუცირებს) სამიზნე უჯრედების დიფერენციაციას.*

ექსპრესიას, რომლებიც აკონტროლებენ *დაწყვილების გენების* ექსპრესიას, რომლებიც, თავის მხრივ, ააქტივებენ კონკრეტული *სეგმენტის პოლარულობის გენს* ყოველი სეგმენტის სხვადასხვა ნაწილში. ამის შემდეგ სეგმენტების საზღვრები და ღერძები უკვე ჩამოყალიბებულია. გენების აქტივაციის იერარქიაში, პატერნის ფორმირებაზე პასუხისმგებელი შემდეგი გენები, რომლებიც ექსპრესირდებიან, განსაზღვრავენ ყოველი სეგმენტის ანატომიას ემბრიონის მთელი სიგრძის გასწვრივ.

სხეულის ნაწილების თავისებურებები

ნორმალურად განვითარებულ ბუზს ისეთი ორგანოები, როგორიცაა ფეხები, ფრთები და ანტენები უვითარდება შესაბამის სეგმენტზე. სეგმენტების ანატომიურ თავისებურებებზე პასუხისმგებელია მთავარი მარეგულირებელი გენები (master regulatory genes), რომელთაც **ჰომეოტური გენები** ჰქვიათ. ეს ის გენებია, რომლებიც ედვარდ ლიუისმა (Edward Lewis) აღმოაჩინა. მას შემდეგ, რაც სეგმენტაციის გენები სეგმენტებს განსაზღვრავს, ჰომეოტური გენები განსაზღვრავენ სხვა დამატებით სტრუქტურებს, რომლებიც მონაწილეობენ სეგმენტის ფორმირებაში. ჰომეოტური გენების მუტაციებს შეუძლია გამოიწვიოს კონკრეტული სეგმენტის დამახასიათებელი დამატებითი სტრუქტურის განვითარება სულ სხვა სეგმენტზე, რაც ლიუისმა ნახა ბუზებზე (სურათი 21.13).

კვერცხის პოლარულობის და სეგმენტაციის მრავალი გენის მსგავსად, ჰომეოტური გენები აკოდირებენ სპეციფიურ ტრანსკრიფციულ ფაქტორებს. ეს მარეგულირებელი პრო-



▲ *სურათი 21.17* ***ადამიანის სისხლის თეთრი უჯრედების აპოპტოზი.*** *სისხლის ნორმალური თეთრი უჯრედები (მარცხნივ) შედარებულია აპოპტოზს დაქვემდებარებულ სისხლის თეთრ უჯრედებს (მარჯვნივ). აპოპტოზური უჯრედები იჭმუხნება (ემსგავსება დამწვრობის ადგილზე განვითარებული ბებერას), რომლებიც საბოლოოდ მემბრანის ზედაპირზე მიმაგრებულ უჯრედულ ფრაგმენტებად ფორმირდება და შემდგომ ქრება.*

ტეინები წარმოადგენენ გენების გამააქტივებლებს, ან რეპრესორებს, და აკონტროლებენ იმ გენების ექსპრესიას, რომლებიც პასუხს აგებენ კონკრეტულ ანატომიურ სტრუქტურაზე. მაგალითად, ჰომეოტური პროტეინი, გამომუშავებული თავის გარკვეული სეგმენტის უჯრედში, განსაზღვრავს ანტენის განვითარებას. მისგან განსხვავებით, გულმკერდის კონკრეტულ სეგმენტში გააქტივებული ჰომეოტიკური პროტეინი შერჩევითად ააქტივებს იმ გენებს, რომლებიც იწვევენ ფეხების განვითარებას. გულმკერდის ჰომეოტური პროტეინი, რომელიც კოდირებულია მუტანტური გენის მიერ, იწვევს ამ პროტეინის ექსპრესიას აგრეთვე თავის სეგმენტში. აქ ის გადაფარავს ანტენის გენის გამააქტივებელ ნორმალურ პროტეინს, დაარქმევს სეგმენტს „გულმეკერდის სეგმენტს“ „თავის სეგმენტის“ ნაცვლად და ანტენის ადგილზე განავითარებს ფეხებს.

მეცნიერები ამჟამად ცდილობენ იმ გენების იდენტიფიცირებას, რომლებსაც ააქტივებენ ჰომეოტური პროტეინები. ანუ იმ გენების, რომლებიც განსაზღვრავენ პროტეინებს და რომლებიც რეალურად მონაწილეობენ სტრუქტურების მშენებლობაში. ქვემოთ მოყვანილ სურათზე შეჯამებულია დროზოფილას ემბრიონის გენების აქტივაციის კასკადი:

თუმცა გამარტივებულ სქემაზე მოცემულია გენთა მოქმედებების მკაცრი თანმიმდევრობა, რეალურად ეს უფრო რთული პროცესია. მაგალითად, ყოველი მონაკვეთის გენები არა მხოლოდ ააქტივებენ გენების შემდეგ მონაკვეთს, არამედ უმეტეს შემთხვევებში თავის ექსპრესიას არეგულირებენ.

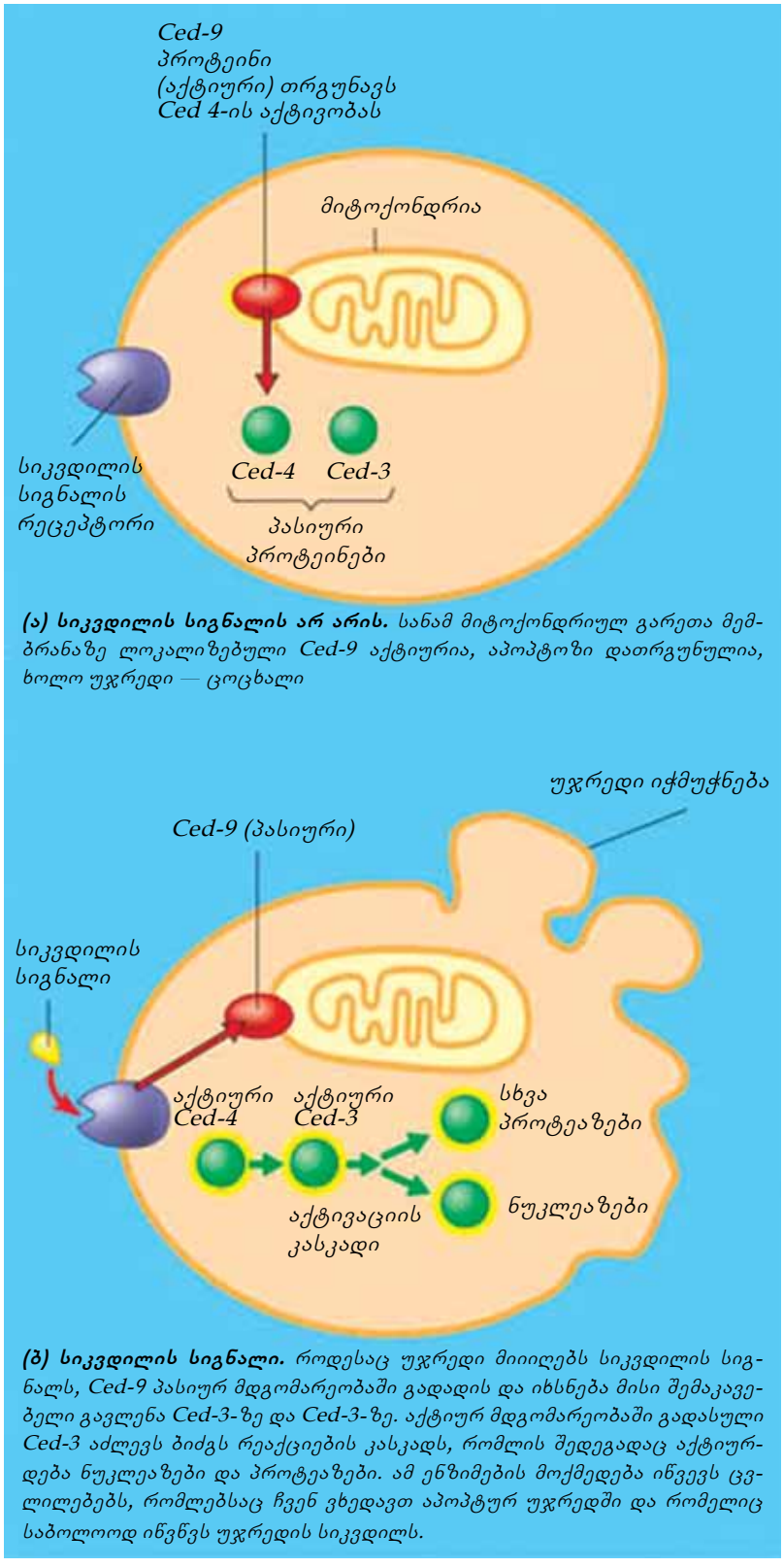
საოცარია, რომ დროზოფილას პატერნის ფორმირების კვლევის დროს გამოვლენილი მოლეკულების და მექანიზმების უმრავლესობას გააჩნია ორეულები მთელ ცხოველთა სამყაროში. ჰომეოტური გენები და მათი პროდუქტები აშკარად ავლენენ ასეთ მსგავსებებს. ამ საკითხს ჩვენ მოგვიანებით დავუბრუნდებით, როდესაც განვიხილავთ განვითარების ევოლუციას.

C. elegans: უჯრედული სიგნალის მნიშვნელობა

მრავალუჯრედიანი ორგანიზმის განვითარება მოითხოვს უჯრედებს შორის მჭიდრო კომუნიკაციის არსებობას. და მართლაც, დროზოფილას კვერცხუჯრედის განაყოფიერებამდე, მოლეკულები, წარმოქმნილი მეზობელ მკვებავ უჯრედებში, იწვევენ ბიკოიდური მრნმ-ის ლოკალიზებას კვერცხის ერთ კონკრეტულ ბოლოში, და ამით ხელს უწყობენ მომავალი ემბრიონის ანტერიორული ნაწილის განსაზღვრას. როდესაც ემბრიონი მრავალუჯრედიანი გახდება, და თითოეულ უჯრედს ექნება მემბრანებით გარშემორტყმული ბირთვი და ციტოპლაზმა, ძალზე დიდ მნიშვნელობას იძენს ინდუქციური სიგნალები ემბრიონალურ უჯრედებს შორის. როგორც ჩვენ უკვე ვნახეთ, უჯრედებს შორის განსხვავებები წარმოიქმნება ტრანსკრიფციული რეგულირების საფუძველზე – სპეციფიური გენების ჩართვა-გამორთვით. ეს არის ინდუქცია, სიგნალების გადაცემა უჯრედების ერთი ჯგუფიდან მეზობელ ჯგუფებზე, რის შედეგადაც ხდება დიფერენცირება. ზოგიერთ შემთხვევაში, სიგნალის გამცემი უჯრედი იწვევს გარკვეული უჯრედის დაპროგრამებულ სიკვდილს. ამ მოვლენას აგრეთვე ძალიან დიდი მნიშვნელობა აქვს ემბრიონის ნორმალური განვითარებისათვის.

ნემატოდა *C. elegans* აღმოჩნდა ძალიან კარგი სამოდელო ორგანიზმი უჯრედული სიგნალების როლის, ინდუქციისა და დაპროგრამებული უჯრედების სიკვდილის კვლევისას (იხ. სურათი 21.2). მკვლევარებმა იციან ზრდასრული ნემატოდას სხეულის ყოველი უჯრედის წინაპარი, ორგანიზმის მთლიანი უჯრედული გენეალოგია. ეს ინფორმაცია შეიძლება წარმოდგენილ იქნას უჯრედის გენეალოგიის დიაგრამის სახით, რომელიც აჩვენებს განვითარებადი ემბრიონის ყველა უჯრედის საბოლოო ბედს **(სურათი 21.15)**.

ვინაიდან ნემატოდას უჯრედების გენეალოგიური ხე ასეთი თვალსაჩინოა, მეცნიერებმა თავდაპირველად ივარაუდეს, რომ იგი შეიძლებოდა სასტარტო წერტილიდანვე ყოფილიყო დეტერმინირებული. მათ ივარაუდეს, რომ ნემატოდას უჯრედების საბოლოო ბედის განსაზღვრაში ყველაზე მნიშვნელოვან საშუალებას ციტოპლაზმური დეტერმინანტები წარმოადგენს. მაგრამ, მიუხედავად იმისა, რომ ციტოპლაზმური დეტერმინანტები მართლაც ძალიან დიდ როლს თამაშობენ *C. elegans*-ის განვითარების საწყის სტადიებზე, გენეტიკური, ბიოქიმიური და ემბრიოლოგიური მიდგომების კომბინირებულმა გამოყენებამ გამოააშკარავა ინდუქციის მნიშვნელოვანი წვლილიც.



(ა) სიკვდილის სიგნალის არ არის. *სანამ მიტოქონდრიულ გარეთა მემბრანაზე ლოკალიზებული Ced-9 აქტიურია, აპოპტოზი დათრგუნულია, ხოლო უჯრედი — ცოცხალი*

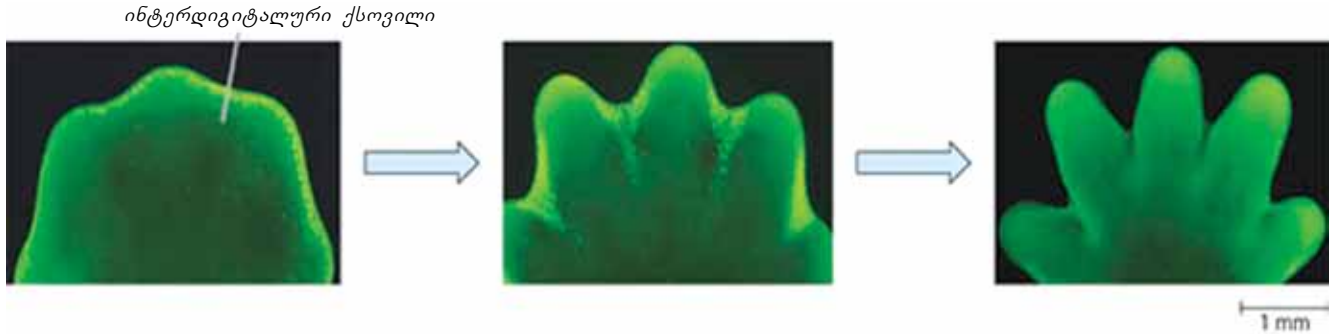
(ბ) სიკვდილის სიგნალი. *როდესაც უჯრედი მიიღებს სიკვდილის სიგნალს, Ced-9 პასიურ მდგომარეობაში გადადის და იხსნება მისი შემაკავებელი გავლენა Ced-3-ზე და Ced-3-ზე. აქტიურ მდგომარეობაში გადასული Ced-3 აძლევს ბიძგს რეაქციების კასკადს, რომლის შედეგადაც აქტიურდება ნუკლეაზები და პროტეაზები. ამ ენზიმების მოქმედება იწვევს ცვლილებებს, რომლებსაც ჩვენ ვხედავთ აპოპტურ უჯრედში და რომელიც საბოლოოდ იწვევს უჯრედის სიკვდილს.*

◀ *სურათი 21.18* ***აპოპტოზის მოლეკულური საფუძვლები C. elegans-ის მაგალითზე.*** *სამ პროტეინს, Ced-3, Ced-4 და Ced-9 კრიტიკული მნიშვნელობა აქვთ აპოპტოზისათვის და მისი რეგულირებისათვის ნემატოდებში. ძუძუმწოვრებში აპოპტოზი უფრო რთულად მიმდინარეობს, მაგრამ მასში მონაწილე პროტეინები ნემატოდებისთვის დამახასიათებელი პროტეინების მსგავსია.*

ინდუქცია

ნემატოდას ოთხ-უჯრედიან ემბრიონალურ სტადიაზე, უჯრედული სიგნალები შვილობილ უჯრედებს მიუთითებს შესაბამის გზას. მაგალითად, სურათზე 21.16ა ნაჩვენებია, რომ უჯრედი 4-ის სიგნალი ზემოქმედებს მე-3 უჯრედზე ისე, რომ მე-3 უჯრედის ერთ-ერთი შვილობილი უჯრედი აძლევს საწყისს ინტესტინალურ უჯრედებს. სიგნალს წარმოადგენს უჯრედის ზედაპირის პროტეინი, რომელსაც აწარმოებს უჯრედი 4, რომელსაც ამოიცნობს და დააკავებს მე-3 უჯრედის ზედაპირის რეცეფტორის პროტეინი. ეს ურთიერთქმედება აძლევს ბიძგს მე-3 უჯრედში განვითარებულ მოვლენებს, რის შედეგადაც უჯრედის ერთი ბოლო (პოსტერიორული ბოლო) მეორე ბოლოსაგან განსხვავებული ხდება. როდესაც მე-3 უჯრედი დაიყოფა, პოსტერიორული შვილობილი უჯრედი განაგრძობს ინტესტინალური გარსის წარმოქმნას, მაშინ, როდესაც ანტერიორულ შვილობილ უჯრედს სხვა ბედი აქვს. თუ ექსპერიმენტის დროს ემბრიონის 4-უჯრედიან სტადიაზე მე-4 უჯრედს მოვაშორებთ, ინტესტინალური ქსოვილი აღარ წარმოიქმნება, მაგრამ, თუ იზოლირებული მე-3 და მე-4 უჯრედების რეკომბინაციას მოვახდენთ, ინტესტინალური გარსი ნორმალურად განვითარდება. ეს მონაცემები უადვილებენ მეცნიერებს განსაზღვრონ ინდუქციის როლი ნემატოდას განვითარების ადრეულ სტადიებზე

ინდუქციას დიდი მნიშვნელობა აქვს ნემატოდას განვითარების უფრო გვიანდელ სტადიებზეც, როდესაც ემბრიონი გადის ლარვის სამ სტადიას, სანამ ზრდასრულ ცხოველად არ გადაიქცევა. ვულვა, პატარა ხვრელი, რომლის მეშვეობითაც ეს ჭია დებს კვერცხებს, აღმოცენდება ექვსი უჯრედიდან, რომლებიც მე-2 ლარვის სტადიაში წარმოდგენილია ლარვის ვენტრალურ ზედაპირზე (**სურათი 21.16 ბ**). ემბრიონის გონადის ერთი უჯრედი, *ინიციატორი*, აძლევს ბიძგს ინდუქციური სიგნალების კასკადს, რაც განსაზღვრავს ვულვის 6 წინამორბედი უჯრედის ბედს. თუ ექსპერიმენტის დროს ლაზერული სხივით დაზიანდება ინიციატორი უჯრედი, ვულვა არ წარმოიქმნება, და მისი წინამორბედი უჯრედები გადაიქცევიან ჭიის ეპიდერმისის ნაწილად.

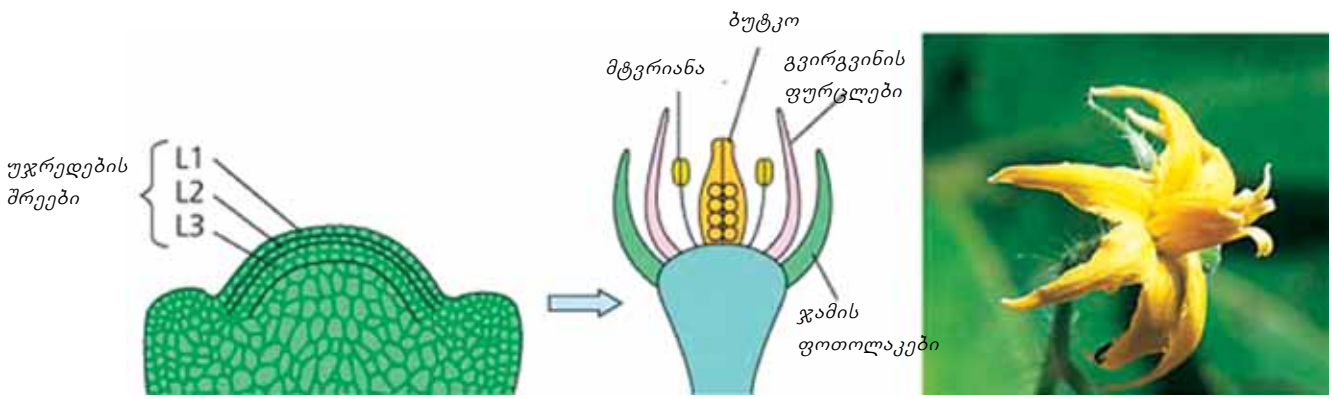


▲ *სურათი 21.19* ***აპოპტოზისის ეფექტი თაგვის თათის განვითარების პროცესში.*** *თაგვებში, ადამიანებში და სხვა ძუძუმწოვრებში, აგრეთვე არაწყალმცურავ ფრინველებში, ემბრიონის უბანი, რომელიც მომავალში ჩამოყალიბდება ხელებად ან ფეხებად, ხასიათდება მკვრივი, ბრტყელი სტრუქტურით. აპოპტოზი ანადგურებს უჯრედებს ინტერდიგიტალურ უბნებში. თაგვის ემბრიონის თათის მიკროგრაფიაზე ღია ყავისფრად აღნიშნულია ის უბნები, სადაც უჯრედები ექვემდებარება აპოპტოზს. უჯრედების აპოპტოზი იწყება ყოველ ინტერდიგიტალურ უბანში (მარცხნივ). მაქსიმუმს აღწევს ქსოვილის რედუცირებისას ამ უბნებში (შუაში), და აღარ ფიქსირდება მაშინ, როდესაც ინტერდიგიტალური ქსოვილი განადგურდება (მარჯვნივ).*

ამ ორივე შემთხვევაში სასიგნალო მექნიზმები მე-11 თავში აღწერილი მექნინიზმების მსგავსია. სეკრეტირებული ზრდის ფაქტორები ან უჯრედის ზედაპირის პროტეინები ებმიან რეცეპიენტ უჯრედს და ამით იწყება უჯრედშორისი სიგნალების ტრანსდუქცია (გადაცემა). ინდუცირებულ უჯრედში ეს აისახება ტრანსკრიფციულ რეგულირებაში და მადიფერენცირებელი გენის ექსპრესიაში.

ნემატოდას, და აგრეთვე სხვა მრავალი ცხოველის განვითარების პროცესში, ინდუქციის ეს ორი მაგალითი შეიძლება გამოდგეს რამდენიმე მნიშვნელოვანი კონცეფციის საილუსტრაციად:

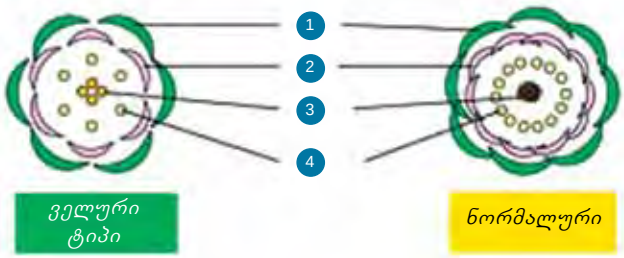
- განვითარებად ემბრიონში, თანმიმდევრული ინდუქციის შედეგად ყალიბდება ორგანოები.
- მაინდუცირებელი ეფექტი შეიძლება იყოს დამოკიდებული მის კონცენტრაციაზე (როგორც ჩვენ ეს ვნახეთ ციტოპლაზმური დეტერმინანტების მაგალითზე დროზოფილაში).
- მაინდუცირებელი უჯრედები მოქმედებს ისეთივე სასიგნალო ტრანსდუქციული გზით, როგორც ეს ზრდასრულ უჯრედებში ხდება.
- ინდუცირებული უჯრედების პასუხს ხშირად წარმოადგენს გენების აქტივაცია (ან ინაქტივაცია) — ტრანსკრიფციული რეგულირება — რომელიც თავის მხრივ კონკრეტული ტიპის დიფერენცირებული უჯრედისთვის დამახასიათებელ გენის აქტივობის მოდელს ქმნის.



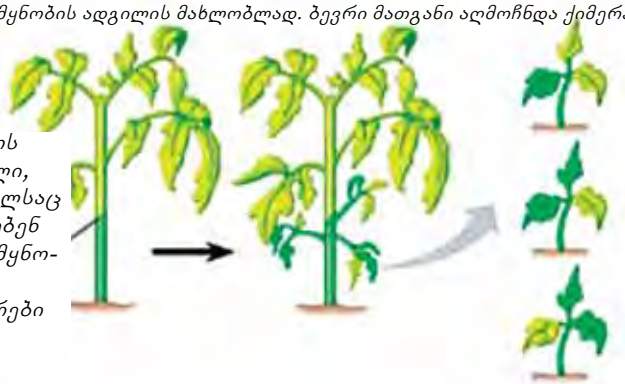
▲ *სურათი 21.20* ***ყვავილის განვითარება.*** *ყვავილი ვითარდება ყვავილის მერისტემის უჯრედთა სამი შრიდან (L1 – L3). სპეციფიური პატერნის თანახმად უჯრედთა დაყოფის, დიფერენცირების და ზრდის შედეგად ყალიბდება ყვავილი. ორგანოთა ოთხი ტიპი (მტვრიანები, ბუტკოები, გვირგვინის ფურცლები და ჯამის ფოთოლაკები), რომლებიც ქმნიან ყვავილს, სტრუქტურირებულია კონცენტრულ წრეებად. ყოველ სახეობას ყოველ წრეში ორგანოთა გარკვეული რაოდენობა ახასიათებს. ტომატს აქვს ექვსი გვირგვინის ფურცელი, ექვსი ჯამის ფოთოლაკი, ექვსი მტვრიანა და ოთხი ბუტკო.*

სურათი 21.21 შეუთხვევი ყვავილის მოტისტემის ტიპი– ული უჯრედთა მოქმედი განსაზღვრავს ყვავილის ტოგანტომის ტიპტენტომას?

ექსპერიმენტი *ღეროს შებრტყელების ან შეზრდილობის(Fasciated (ff)) მუტაციის მატარებელ მცენარეს უვითარდება ყვავილის დამატებითი ორგანოები*



შეზრდილი (Fasciated (ff)), ზედმეტი ორგანოები მკვლევარებმა დაამყნეს მუტანტური მცენარის ღერო ველური ტიპის მცენარეზე. შემდეგ მათ დარგეს ყლორტები, რომლების აღმოცენდა დამყნობის ადგილის მახლობლად. ბევრი მათგანი აღმოჩნდა ქიმერა.



ღეროს ნაწილი, რომელსაც იყენებენ დასამყნობად ქიმერები

ყოველი ქიმერისათვის, მკვლევარები ინიშნავდნენ ყვავილის ფენოტიპს: ველური ტიპი, თუ შეზრდილი (fasciate). სხვა გენეტიკური მარკერების გამოყენების საშუალებით შესაძლებელია ყვავილის მერისტემის ყოველი შრის მშობლიური წყაროს დადგენა ქიმერებში.

შედეგები *ქიმერული მცენარეების ყვავილებს აქვთ შეზრდილი (fasciated) ფენოტიპი მხოლოდ იმ შემთხვევაში, თუ L3 შრე წარმოშობით მიეკუთვნება შეზრდილ (fasciated) მშობელს.*

საკვანძო საკითხი

ველური ტიპი (FF)

შეზრდილი (Fasciated (ff))



ყვავილის მერისტემა

მცენარე	ყვავილი	ფენოტიპი	ყვავილის მერისტემა
ველური ტიპის მშობელი		ველური ტიპი	
ზედმეტად შეზრდილი მშობელი		ზედმეტად შეზრდილი	
ქიმერა 1		ზედმეტად შეზრდილი	
ქიმერა 2		ზედმეტად შეზრდილი	
ქიმერა 3		ველური ტიპი	

დასკვნა *L3 შრის უჯრედები ინდუცირებენ L1 და L2 შრეების განვითარებას, რის შედეგადაც ყალიბდება ორგანოთა გარკვეული რაოდენობის მქონე ყვავილი. (L3 შრის ინდუქციური სიგნალის ბუნება ჯერ-ჯერობით ბოლომდე ცნობილი არ არის).*

1 *ჯამის ფოთოლაკები*
2 *გვირგვინის ფურცლები*
3 *ბუტკო*
4 *მტვრიანა*

უჯრედის დაპროგრამებული სიკვდილი (აპოპტოზი)

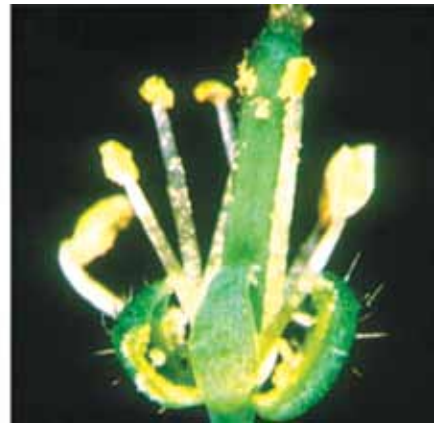
C. elegans-ის გენეალოგიის ანალიზმა ხაზი გაუსვა ცხოველის განვითარებისათვის უჯრედული სიგნალების კიდევ ერთ ძალიან მნიშვნელოვან ფუნქციას: უჯრედების დაპროგრამებულ სიკვდილს, **აპოპტოზს.** უჯრედების დროული თვითმკვლელობა ზუსტად 131-ჯერ ხორციელდება ნემატოდას ნორმალური განვითარების მსვლელობაში. ეს ციფრი მეორდება ყოველი ჭიის გენეალოგიურ ხეზე. ჭიებში, ისევე, როგორც სხვა ცხოველებში, აპოპტოზი ჩაირთვება მაშინ, როდესაც იმ უჯრედებში, რომლებიც განწირული არიან სასიკვდილოდ, მიღებული იქნება «თვითმკვლელობის» პროტეინების კასკადის გააქტივების სიგნალი. აპოპტოზის დროს უჯრედი იჭმუხნება, ბირთვი პატარავდება და დნმ განიცდის ფრაგმენტაციას (21.17, გვ. 428). მეზობელი უჯრედები სწრაფად და უკვალოდ შთანთქავენ და ინელებენ მემბრანით გარშემორტყმულ ნარჩენებს.

ნემატოდას გენეტიკური სქრინინგის (დეტალური გამოკვლევის) შედეგად გამოვლინდა ორი ძირითადი აპოპტოზის გენი *Ced*-3 და *Ced*-4 (*Ced* – Cell death), რომლებიც აკოდირებენ აპოპტოზისთვის მნიშვნელობის მქონე პროტეინებს. ეს და სხვა პროტეინების უმეტესობა, რომლებიც ჩართული არიან აპოპტოზში, მუდმივად არის წარმოდგენილი უჯრედებში არა-აქტიური ფორმით; ამ შემთხვევაში პროტეინების აქტივობა რეგულირდება არა ტრანსკრიპციით, და არც ტრანსლაციით. ნემატოდას შემთხვევაში, მიტოქონდრიული გარეთა მემბრანის პროტეინი, რომელსაც ჰქვია Ced-9, (*Ced*-9 გენის პროდუქტი), მუშაობს, როგორც აპოპტიზის მთავარი რეგულატორი, რომელიც, თუ არ არის აპოპტოზის სიგნალი, მოქმედებს როგორც მუხრუჭი (სურათი 21.18). როდესაც უჯრედი მიიღებს სიკვდილის სიგნალს, იგი ააქტივებს პროტეაზას და ნუკლეაზას, ენზიმებს, რომლებიც დაშლიან უჯრედის დნმ-ს და პროტეინებს. აპოპტოზის ძირითადი პროტეაზებს ჰქვით *კასპასები (caspases);* ნემატოდებში ძირითად კასპასს წარმოადგენს Ced-3.

ადამიანებში და სხვა ძუძუმწოვრებში არსებობს სხვადასხვა გზები, სადაც მოქმედებს აპოპტოზის გამომწვევი 15 სხვადასხვა კასპასი. გზა, რომელიც იქნება გამოყენებული, დამოკიდებულია უჯრედის ტიპზე და იმ კონკრეტულ სიგნალზე, რომელიც ჩართავს აპაპტოზს. ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი გზა ჩართავს მიტოქონდრიულ პროტეინებს. აპოპტოზის გზის პროტეინები, ან სხვა სიგნალები, რაღაცნაირად იწვევენ მიტოქონდრიული გარეთა მემბრანის გამტარობას, რის შედეგადაც გამოთავისუფლდება პროტეინები, რომლებიც აპოპტოზის პროცესს ავითარებენ. ამ დროს მოქმედებს *ციტოქრომი c,* რომელიც მონაწილეობს



ველური ტიპი



მუტანტური ტიპი

◀ *სურათი 21.22* ***ყვავილის ორგანოების იდენტურობის გენების მუტაციები.*** *ველური ტიპის Arabidopsis-ის ყვავილს აქვს ოთხი ჯამის ფოთოლაკი, ოთხი გვირგვინის ფურცელი, ექვსი მტვრიანა და ორი ბუტკო. თუ ორგანოს იდენტურობის გენი სახელად apetala 2 მუტანტურია, ვითარდება მტვრიანები, ბუტკოები, და გვირგვინის ფურცლების და ჯამის ფოთოლაკების ნაცვლად – ისევ მტვრიანები და ბუტკოები.*

ჯანმრთელი უჯრედების მიტოქონდრიულ ელექტრონულ ტრანსპორტში (იხ. სურათი 9.15). მაგრამ როდესაც გამოთავისუფლდება მიტოქონდრიიდან, მოქმედებს, როგორც უჯრედის სიკვდილის ფაქტორი,. ძუძუმწოვრების მიტოქონდრიული აპოპტოზის დროს მოქმედებენ ჭიების პროტეინების Ced-3, Ced-4 და Ced-9 ჰომოლოგიური პროტეინები. ძუძუმწოვრებში უჯრედები რაღაცნაირად იღებენ სიკვდილ-სიცოცხლის „გადაწყვეტილებას“ — მას შემდეგ, რაც ორივე სიგნალს მიიღებენ — „სიკვდილის“ და „სიცოცხლის“, როგორიცაა, მაგალითად, ზრდის ფაქტორი.

ყველა ცხოველის განვითარებისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს უჯრედში ჩაშენებულ თვითმკვლელობის მექანიზმს. ძუძუმწოვრების და ნემატოდების აპოპტოზის გენების მსგავსება, ისევე, როგორც მისი არსებობა მრავალუჯრედიან სოკოებში და ერთუჯრედიან საფუარებში, მიუთითებს იმაზე, რომ ეს საბაზისო მექანიზმი გაჩნდა ევოლუციის ადრეულ სტადიებზე. ხერხემლიანებში აპოპტოზს დიდი მნიშვნელობა აქვს ნერვული სისტემის განვითარებისათვის, იმუნური სისტემის ნორმალური ფუნქციონირებისათვის, ადამიანებში ხელების და ფეხების, და სხვა ცხოველებში - თათების ნორმალური მორფოგენეზისათვის **(სურათი 21.19)**. აპოპტოზი უფრო დაბალ დონეზე წარმოდგენილია იხვების და სხვა წყალმცურავი ფრინველების თითებშორისი აპკების განვითარებისას, განსხვავებით ქათმების და სხვა ხმელეთის ფრინველების კიდურების განვითარებისგან. ადამიანის შემთხვევაში ნორმალური აპოპტოზის დარღვევა შეიძლება გამოვლინდეს ხელების ან ფეხების თითებშორისი აპკების შენარჩუნებაში. გარდა ამისა, მეცნიერები იკვლევენ ნერვული სისტემის ზოგიერთი დაავადების მიზეზს, რომელიც სავარაუდოდ შეიძლება იყოს აპოპტოზის გენების არასათანადო აქტივაცია. აგრეთვე არსებობს მოსაზრება, რომ სიმსივნოვანი დაავადებების მიზეზიც შეიძლება იყოს უჯრედების თვითმკვლელობის მექანიზმის მოშლა. უჯრედები, რომლებიც გამოუსწორებლად დაზიანდა, დნმ-ის დაზიანების ჩათვლით, და სისმსივნოვანი დაავადების მიზეზი გახდა, ნორმალურ ვითარებაში გამოიმუშავებენ *შიდა* სიგნალს, რომელიც ჩართავს აპოპტოზს.

ნემატოდას განვითარების პროცესში ინდუქციის და აპოპტოზის როლის შესწავლა დაიწყო 30 წელიწადზე ნაკლები ხნის წინათ სიდნეი ბრენერის, ჯონ ე. სალსტონის და ჰ. რობერტ ჰორვიტცის მიერ (Sydney Brenner, John E. Sulston, H. Robert Horvitz). მათი კვლევების მნიშვნელობა 2003 წელს იქნა აღიარებული, როდესაც მედიცინის დარგში ნობელის პრემია გადაეცათ — გენების მიერ ორგანოების განვითარების რეგულირების (როგორიცაა ნემატოდას ვულვის განვითარება) და უჯრედების დაპროგრამებული სიკვდილის პროცესის დადგენაში შეტანილი წვლილისათვის.

მცენარეთა განვითარება: უჯრედული სიგნალები და ტრანსკრიფციული რეგულირება

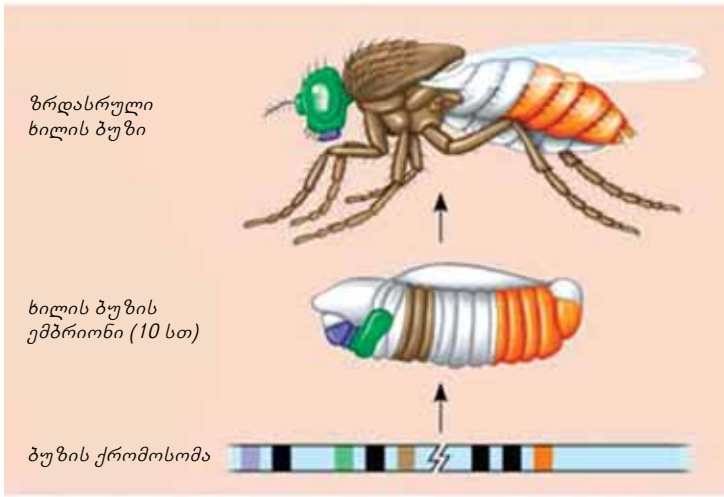
მცენარეთა განვითარების გენეტიკური ანალიზი, რომლის დროსაც იყენებენ ისეთ სამოდელო ორგანიზმს, როგორიცაა *Arabidopsis,* (იხ. სურათი 21.2), ასეთივე ცხოველური სამოდელო ორგანიზმების კვლევასთან შედარებით, დროში შეყოვნებულია იმ მარტივი მიზეზის გამო, რომ მცენარეებზე ნაკლები მკვლევარი მუშაობს. მაგალითად, 2000 წელს, როდესაც არაბიდოფსისის დნმ-ის გენთა თანმიმდევრობის დადგენა დასრულდა, მისი გენების 5%-ზე ნაკლები იყო დადგენილი მუტაციური ანალიზის შედეგად, მაშინ, როდესაც, დროზოფილას და ნემატოდას გენების 25% დადგენილი იყო სწორედ ამ გზით. ჩვენ ახლა ვიწყებთ მცენარეთა განვითარების დეტალური მოლეკულური საფუძვლების გაგებას. დნმ ტექნოლოგიების გამოყენებით და ცხოველებზე ჩატარებული ანალოგიური კვლევების შედეგად მიღებული მინიშნებების საფუძველზე მცენერეების კვლევა ახლა ინტენსიურად მიმდინარებს.

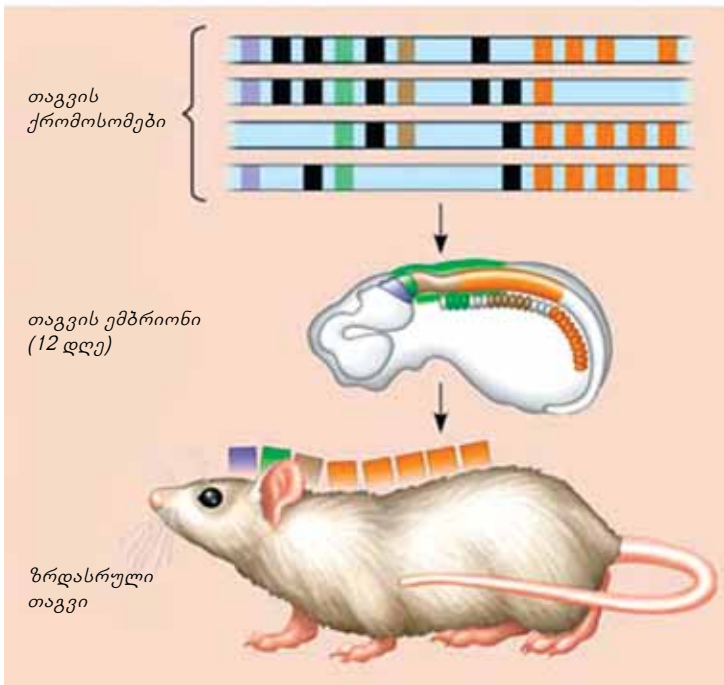
მცენარეთა განვითარების მექანიზმები

საზოგადოდ, მცენარის უჯრედის გენეალოგიის დადგენა პატერნის ფორმირების თვალსაზრისით, ნაკლებად მნიშვნელოვანია, ვიდრე ცხოველების შემთხვევაში. როგორც ეს ზემოთ იყო ნახსენები, მცენარეთა ბევრი უჯრედი ტოტი-

პოტენტურია (ყოვლისშემძლე), და მათი ბედი უფრო მეტად არის დამოკიდებული ინფორმაციაზე მდებარეობის შესახებ, ვიდრე უჯრედის გენეალოგიაზე. აქედან გამომდინარე, განვითარების მარეგულირებელი ძირითადი მექანიზმები არის — უჯრედული სიგნალების (ინდუქცია) და ტრანსკრიფციული რეგულირების მექანიზმები.

მცენარეთა უმრავლესობის ემბრიონები ვითარდება თესლის შიგნით და ამგვარად ნაწილობრივ ხელმიუწვდომელია დაკვირვებისათვის (ჩამოყალიბებული თესლი მთლიანად ფორმირებულ ემბრიონს შეიცავს). მაგრამ, მცენარეთა განვითარების მნიშვნელოვანი ასპექტები ადვილი სანახავია მცენარის მთელი სიცოცხლის მანძილზე მისი მერისტემების, კერძოდ, ყლორტის კენწეროს აპიკალური მერისტემის შესწავლისას. მაგალითად, როგორ ხდება უჯრედული დაყოფა, მორფოგენეზი და დიფერენცირება, და როგორ წარმოიშობა ისეთი ახალი ორგანოები, როგორიცაა ფოთლები, გვირგვინის ფურცლები და ყვავილები. ჩვენ განვიხილავთ ყვავილოვან (floral) მერისტემებში პატერნის ფორმირების ორ ასპექტს, აპიკალურ მერისტემებს და ყვავილების წარმოშობას.





პატერნის ფორმირება ყვავილებში

გარემოს სიგნალები, როგორიცაა დღის ხანგრძლივობა და ტემპერატურა, ბიძგს აძლევენ სიგნალის ტრანსდუქციული გზების ამუშავებას, რაც ჩვეულებრივი ყლორტის მერისტემას გარდაქმნის ყვავილის მერისტემად. ტომატის ყვავილებში ინდუქციის შესასწავლად მკვლევარებმა გამოიყენეს ორი მეთოდის კომბინაცია: გენეტიკური მიდგომა და ქსოვილების ტრანსპლანტაცია. როგორც ეს ნაჩვენებია სურათზე 21.20, ყვავილის მერისტემა წარმოადგენს ამობურცულ წარმონაქმნს, რომელიც უჯრედების სამი შრისგან შედგება (L-1 – L-3). სამივე შრე მონაწილეობს ყვავილის ფორმირებაში, რომელიც წარმოადგენს რეპროდუქციის უნარის მქონე სტრუქტურას და შედგება ოთხი ტიპის ორგანოსაგან: ბუტკო (რომელშიც მოთავსებულია კვერცხუჯრედები), მტვრიანები (რომლებშიც მოთავსებულია სპერმის შემცველი მტვერი), გვირგვინის ფურცლები და ჯამის ფოთოლაკები. ზრდასრული მცენარის ამ ოთხი ტიპის ორგანოების განლაგება უფრო რადიალურია, დროზოფილას სხეულის ხაზოვანი აგებულებისგან განსხვავებით.

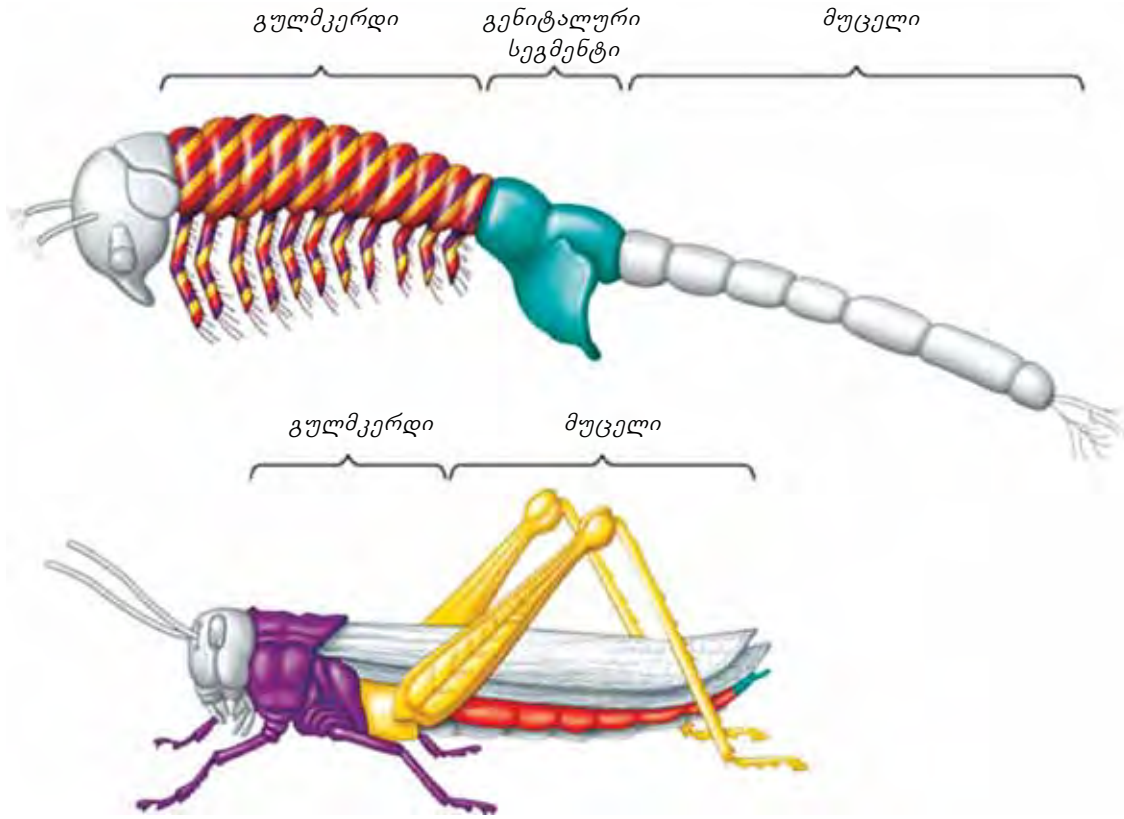
ტომატი, ჰომოზიგოტური მუტანტი ალელით, რომელსაც ჰქვია *fasciated (f)*, წარმოქმნის არანორმალურად დიდი რაოდენობის ორგანოების მქონე ყვავილებს. იმისათვის, რომ გაარკვიონ, თუ რა აკონტროლებს ორგანოების რაოდენობას, მკვლევარებმა ჩაატარეს დამყნობის ექსპერიმენტი, გამოსახული სურათზე 21.21. ისინი იღებდნენ მუტანტური მცენარის ღეროს ნაწილს (კალამს) და ამყნობდნენ ველური ტიპის მცენარეზე (FF, ჰომოზიგოტურზე ნორმალური ალელსთვის), და შემდეგ ზრდიდნენ ახალ მცენარეებს დამყნობის ადგილის მახლობლად გამოზრდილი ყლორტებიდან. აღმოჩნდა, რომ ასეთი ახალი მცენარეების დიდი რაოდენობა **ქიმერული** იყო, ანუ გენეტიკურად სხვადასხვა უჯრედების მქონე

◀ *სურათი 21.23* ***ხილის ბუზის და თაგვის ჰომეოტური გენების კონსერვაცია.*** *სხეულის ანტერიორული და პოსტერიორული სტრუქტურების ფორმის მაკონტროლებელი ჰომეოტური გენები დროზოფილას და თაგვის ქრომოსომებში ერთნაირი თანმიმდევრობით ხასიათდება. ხილის ბუზის ყველა ჰომეოტური გენი თავმოყრილია ერთ ქრომოსომაში. თაგვებში და სხვა ძუძუმწოვრებში ნანახია იგივე, ან მსგავსი გენების ჯგუფები, თავმოყრილი ოთხ ქრომოსომაში. სურათზე გარკვეული ფერით აღნიშნულია ემბრიონის ის ნაწილები, რომლებზეც ეს გენები ზეგავლენას ახდენენ და ზრდასრული ორგანიზმის შესაბამისი უბნები. ბუზის და თაგვის ყველა ეს გენი მნიშვნელოვნად იდენტურია. გარდა შავი ფერით აღნიშნული გენებისა, რომლებიც ამ ორ ცხოველში ნაკლებად გავს ერთმანეთს.*

ორგანიზმები. ზოგი მათგანი ყვავილის ისეთ მერისტემებს აწარმოებდა, რომელთა სამი შრე არ იყო წარმოშობილი ერთი და იმავე «მშობლისგან». იმის გარკვევა, თუ რომელი მშობლისგან ვითარდება მერისტემის ესა თუ ის შრე, შესაძლებელი გახდა სხვა გენეტიკური მახასიათებლების მონიტორინგით, ისეთების, როგორიცაა, მაგალითად, სხვა დამოუკიდებელი მუტაციით განპირობებული ყვითელი ფოთლები. შედეგად გაირკვა, რომ ყვავილის ორგანოების დიდი, ან ნორმარმალური რაოდენობა უმეტესად დამოკიდებულია იმაზე, თუ რომელი ტიპის უჯრედებიდან არის წარმოშობილი L3 შრე, ველური ტიპის უჯრედებიდან თუ მუტანტური ტიპის უჯრედებიდან. L3 შრე ინდუცირებს L2 და L1 შრეების ფორმირებას და განსაზღვრავს ორგანოების რაოდენობას. სასიგნალო მექანიზმი, რომელიც უჯრედებს შორის მიმდინარეობს, და რომელიც ინდუქციას უდევს საფუძვლად, ჯერ არ არის ბოლომდე შესწავლილი, თუმცა მის შესწავლაზე ამჟამად მუშაობენ.

ისეთი გენების გარდა, რომლებიც აკონტროლებენ ყვავილის ორგანოების რაოდენობას, არსებობს ორგანოების იდენტურობის (თავისებურების) მაკონტროლებელი გენები. **ორგანოს იდენტურიბის გენი** განსაზღვრავს იმ სტრუქტურის ტიპს, რომელიც გაიზრდება მერისტემიდან, მაგალითად, განვითარდება ყვავილის მერისტემის გამონაზარდი გვირგვინის ფურცელად, თუ მტვრიანად? ცოდნა, რომელიც გაგვაჩნია ასეთი ორგანოების იდენტურობის გენების შესახებ, მთლიანად მიღებულია *Arabidopsis*-ის ყვავილის განვითარების კვლევის საფუძველზე.

ორგანოების იდენტურობის გენები ცხოველების ჰომეოტური გენების ანალოგიურია და ხშირად მოიხსენიება, როგორც მცენარეული ჰომეოტური გენები. ისევე, როგორც ხილის ბუზის ჰომეოტური გენის მუტაციას შეუძლია გამოიწვიოს ანტენის ნაცვლად ფეხის განვითარება, მცენარის იდენტურობის გენის მუტაციამ შეიძლება გამოიწვიოს ბუტკოს განვითარება ჯამის ფოთოლაკის ადგილზე. მუტანტი არანორმალური ყვავილების შეგროვებით და შესწავლით მკვლევარებმა შეძლეს ყვავილის ორგანოების იდენტურობის მრავალი გენის იდენტიფიცირება და კლონირება. „ჰომეოტური“ მუტაციების მქონე მცენარეებს რომელიმე კონკრეტული ორგანო ან არ აქვთ, ან აქვთ ზედმეტი რაოდენობით **(სურათი 21.22)**. ასეთი მუტანტური ფენოტიპები მოგვაგონებს დროზოფილას ბიკოიდური მუტაციით, ან სხვა პატერნის ფორმირების მუტაციებით გამოწვეულ ცვლილებებს. ცხოველების ჰომეოტური გენების მსგავსად, მცენარის ორგანოების იდენტურობის გენები აკოდირებენ ტრანსკრიფციულ ფაქტორებს, რომლე-



▲ *სურათი 21.24* ***ოხ გენის სხვადასხვა ექსპრესიის შედეგი ფეხსახსრიანების და მწერების განვითარების პროცესში.*** *4 Hox გენის ექსპრესიის ცვლილება დაფიქსირებულ იქნა ევოლუციური განვითარების მანძილზე. ეს ცვლილებები ნაწილობრივ ზღვის ხამანწკას* ***Artemia*** *(ფეხსახსრიანი) და კალიის (მწერი) სხეულის გეგმის შესაბამისია. აქ ნაჩვენებია ფერის მიხედვით ზრდასრული სხეულის* ***Hox*** *გენების გავლენის უბნები, რომლებიც განსაზღვრავენ სხეულის კონკრეტული ნაწილების ჩამოყალიბებას ემბრიონალური განვითარების დროს.*

ბიც მართავენ სპეციფიურ მიზნობრივ გენებს ДНმ-ში მათ გამაძლიერებლებზე ზეგავლენის(ბმის) საშუალებით. თავში 35, თქვენ შეისწავლით გენების მიერ ორგანოთა განვითარების კონტროლის მოდელს.

რა თქმა უნდა, მცენარის განვითარების მექანიზმები ძალიან გავს იმ ორი ცხოველის განვითარების მექანიზმებს, რომლებიც ჩვენ ადრე განვიხილეთ. შემდეგ განყოფილებაში ჩვენ ვნახავთ, თუ რისი გარკვევა შეიძლება მრავალუჯრედიანი ორგანიზმების განვითარების სტრატეგიებისა და მოლეკულური მექანიზმების ერთმანეთთან შედარებით.

კონცეფცია ტესტი 21.3

1. რატომ ჰქვია ხილის ბუზის დედის ეფექტის გენებს აგრეთვე კვერცხის პოლარულობის გენები?
2. თუ ნემატოდას ემბრიონიდან ამოიღებენ ინიციატორ უჯრედს, ვულვა აღარ განვითარდება, მიუხედავად იმისა, რომ ყველა ის უჯრედი, რომლებიც ვულვის ფორმირებაში მონაწილეობს, სახეზეა. ახსენით რატომ?
3. როდესაც მცენარის მოჭრილ ყლორტს დარგავენ და გაახარებენ, აღმოჩნდება, რომ მისი უჯრედები ტოტიპოტენტურია. რატომ?

კონცეფცია 21.4

შედარებითი კვლევის საშუალებით შესაძლებელია აიხსნას როგორ ყალიბდება მორფოლოგიური მრავალფეროვნება განვითარების ევოლუციის პროცესში

ევოლუციური განვითარების (როგორც მას ხშირად „ევო-დევო“-ს ეძახიან) ბიოლოგებმა, (ინგლ, *evo*lution — ევოლუცია, *de*velopment — განვითარება), ერთმანეთს შეადარეს სხვადასხვა მრავალუჯრედიანი ორგანიზმის განვითარების პროცესები. მათი მიზანი იყო გაეგოთ — როგორ ევოლუციონირებს განვითარების პროცესები. როგორ შეუძლია ცვლილებებს ამ პროცესებში გამოიწვიოს ორგანიზმის თვისებების ცვლილებები, ან ახალი თვისებების შეძენა. თანამედროვე მოლეკულური ტექნოლოგიების და გენომის შესახებ უზარმაზარი ინფორმაციის გამოყენებით, ჩვენ უკვე ვხვდებით, რომ აშკარად გამოხატული განსხვავებების მქონე სახეობები შეიძლება ძალიან მცირედ განსხვავდებოდნენ გენომში გენთა თანმიმიდევრობის ან რეგულირების თვალსაზრისით. თავის მხრივ, ამ განსხვავებების მოლეკულური საფუძვლების გარკვევა გვეხმარება გავიგოთ, თუ როგორ წარმოიშვა დედამიწაზე ფორმების უზარმაზარი მრავალფეროვნება, რაც ევოლუციური თეორიის სასარგებლოდ მეტყველებს.

განვითარების გენების კონსერვაცია ცხოველებში

დროზოფილას ჰომეოტური გენების მოლეკულურმა ანალიზმა აჩვენა, რომ ყველა მათგანი შეიცავს 180-ნუკლეოტიდურ თანმიმდევრობას, რომელსაც ჰქვია **ჰომეობოქსი** (homeobox), რომელიც განსაზღვრავს 60-ამინო-მჟავურ ჰომეოდომეინს (homeodomain - ჰომეოუბანი) პროტეინში. იდენტური, ან ძალიან მსგავსი ნუკლეოტიდური თანმიმდევრობა აღმოჩენილია მრავალ უხერხემლოთა და ხერხემლიანთა ჰომეოტურ გენებში. ფაქტობრივად, დროზოფილას ჰომეოტური გენების ხერხემლიანთა ჰომოლოგიურ გენებში ქრომოსომული სტრუქტურაც კი შენარჩუნებულია (სურათი 21. 23). (ჰომეოტური გენებს ხშირად მოიხსენიებენ, როგორც Hox გენებს). გარდა ამისა, ასეთივე თანმიმდევრობები ნანახია ბევრად უფრო დაშორებულ ეუკარიოტების რეგულატორ გენებში, მცენარეებისა და საფუარების ჩათვლით. ისინი ნანახია ასევე პროკარიოტე მეტესობა, ყოველ შემთხვევაში – ცხოველებში, დაკავშირებულია განვითარებასთან და დიდი ისტორიული და ფუნდამენტური მნიშვნელობის მქონეა ამ პროცესისათვის. დროზოფილას შემთხვევაში, მაგალითად, ჰომეობოქსები წარმოდგენილია არა მხოლოდ ჰომეოტურ გენებში, არამედ კვერცხის პოლარულობის ბიკოიდურ გენშიც, სეგმენტაციის ზოგიერთ გენშიც, და თვალის განვითარების მთავარ მარეგულირებელ გენშიც.

მკვლევარებმა აღმოაჩინეს, რომ ჰომეობოქსის მიერ კოდირებული ჰომეოდომეინი წარმოადგენს პროტეინის იმ ნაწილს, რომელიც ებმის ДНმ-ს, როდესაც პროტეინი ფუნქციონირებს როგორც ტრანსკრიფციული რეგულატორი. ყოველ შემთხვევაში, მას ისეთი კონფიგურაცია აქვს, რომ მას შეუძლია ДНმ-ის ნებისმიერ უბანზე აწარმოოს ბმა; თვითონ მას არ შეუძლია შეარჩიოს კონკრეტული თანმიმდევრობა. სავარაუდოდ, ჰომეოდომეინის შემცველი პროტეინის სხვა უფრო ვარიაბელური დომეინები განსაზღვრავენ, თუ რომელ გენები უნდა არეგულიროს პროტეინმა. ასეთი ვარიაბელური დომეინების სხვა ტრასკრიფციულ ფაქტორებთან ურთიერთქმედების შედეგად შესაძლებელი ხდება ჰომეოდომეინის შემცველმა პროტეინმა ამოიცნოს ДНმ-ის სპეციფიური გამაძლიერებლები. შესაძლებელია, ჰომეოდომეინის შემცველი პროტეინები განვითარებას არეგულირებენ განვითარების გენების ტრანსკრიფციული პროცესების კოორდინირებით, ანუ მათი ჩართვა-გამორთვის გზით. დროზოფილას და სხვა ცხოველების ემბრიონებში, ჰომეობოქსის გენების სხვადასხვა კომბინაციები აქტიურდება ემბრიონის სხვადასხვა ნაწილებში. მარეგულირებელი გენების შერჩევითი ექსპრესირება დროში და სივრცეში წარმოადგენს ყველაზე მნიშვნელოვან მოვლენას პატერნის ფორმირებისათვის.

განვითარების ბიოლოგებმა აღმოაჩინეს, რომ ჰომეოტურ

გენებთან ერთად განვითარების პროცესში ჩართული მრავალი სხვა გენიც საკმაო უცვლელობით ხასიათდება სახეობიდან სახეობამდე. ეს ეხება იმ მრავალრიცხოვან გენებსაც, რომლებიც აკოდირებენ სასიგნალო გზების კომპონენტებს. განვითარების გენების არაჩვეულებრივი მსგავსება სხვადასხვა ცხოველებში იწვევს შემდეგ შეკითხვას: როგორ ხდება, რომ ერთი და იგივე გენები არიან ჩართული ისეთ ცხოველთა განვითარებაში, რომელთა ფორმები ასე განსხვავდება ერთმანეთისაგან?

ამჟამად მიმდინარე კვლევები სავარაუდო პასუხის საშუალებას გვაძლევს. ზოგიერთ შემთხვევაში, კონკრეტული გენების მარეგულირებელი თანმიმდევრობების მცირე ცვლილებები, იწვევს სხეულის ფორმის მნიშვნელოვან ცვლილებებს. მაგალითად, მწერებში და კიბოსნაირებში სხეულის ღერძების გასწვრივ Hox გენების ექსპრესიის განსხვავებული მოდელებით აიხსნება ამ ცხოველებში ფეხების მქონე სეგმენტების განსხავებული რაოდენობა **(სურათი 21.24)**. სხვა შემთხვევებში, მსგავსი გენები წარმართავენ განვითარების განსხვავებულ პროცესებს სხვადასხვა ორგანიზმებში, და შედეგად ვიღებთ სხეულის სხვადასხვა ფორმებს. ზოგიერთი Hox გენი, მაგალითად, ექსპრესირებულია ზღვის ზღარბის ემბრიონალურ და ლარვულ სტადიებზე. ზღვის ზღარბის არასეგმენტირებული სხეული საკმაოდ განსხვავდება მწერების და თაგვების სხეულისაგან. მისი ზრდასრული ინდივიდი ნემსების ჩასარჭობი ბალიშის მსგავს ნიჟარებს იკეთებს. ზღვის ზღარბები კლასიკური ემბრიოლოგიური კვლევების ერთ-ერთი საყვარელი ობიექტია (იხ. თავი 47).

Arabidopsis-ის გენომის თანმიმდევრობის გაშიფრვისას აღმოჩნდა, რომ მცენარეებს აქვთ ზოგიერთი ჰომეობოქსის შემცველი გენები. თუმცა ისინი, როგორც ჩანს, არ ფუნქციონირებენ, როგორც მთავარი მარეგულირებელი ჩამრთველები (როგორც ეს ხდება ცხოველებში). როგორც ჩანს, მცენარეებში პატერნის ფორმირების ძირითად პროცესს სხვა გენები წარმართავენ.

მცენარეთა და ცხოველთა განვითარების შედარება

უკანასკნელი საერთო წინაპარი, რომელიც მცენარეებს და ცხოველებს ჰყავდათ, ალბათ ერთუჯრედიანი მიკრობი იყო, რომელიც დედამიწაზე ბინადრობდა ასობით მილიონი წლის წინათ. ასე რომ, მათი განვითარების პროცესი წარიმართა ორი დამოუკიდებელი მიმართულებით. მცენარეები განვითარდნენ უჯრედების რიგიდული კედლებით, რამაც უჯრედების და ქსოვილების შრეების მოძრაობა პრაქტიკულად შეუძლებელი გახადა. ამით გამოირიცხა უჯრედების და ქსოვილების მორფოგენეტური მოძრაობა, რომელსაც ძალიან დიდი მნიშვნელობა აქვს ცხოველებში. ამის ნაცვლად, მორფოგენეზი მცენარეებში უფრო მეტად არის დამოკიდებული უჯრედულ დაყოფაზე და უჯრედების შერჩევით ზრდაზე (ამ პროცესებს თქვენ გაეცნობით 35-ე თავში). მაგრამ მიუხედავად განსხვავებებისა მცენარეებს და ცხოველებს შორის, მათ განვითარების მექანიზმების რამდენიმე ძირითადი მსგავსება ახასიათებთ – ორივეს უჯრედული წარმოშობა აქვთ და საერთო თვისებები მემკვიდრეობით აქვთ მიღებული.

როგორც მცენარეებში, ასევე ცხოველებში, განვითარება დამოკიდებულია ტრანსკრიფციული რეგულატორების კასკადზე, რომლებიც ჩართავენ ან გამორთავენ გენების მოქმედების ნატიფ სერიას – მაგალითად, განსაზღვრავენ დროზოფილას სხეულის თავი-კუდის ღერძს და *Arabidopsis*-ის ყვავილის ორგანოების რადიალურ მოდელს. მაგრამ გენები, რომლებიც ამ პროცესებს წარმართავენ, მნიშვნელოვნად განსხავდებიან მცენარეებში და ცხოველებში. თუ დროზოფილას შემთხვევაში ის რამოდენიმე მთავარი რეგულატორი ჩამრთველი წარმოადგენს ჰომეობოქსის შემცველ Hox გენებს, *Arabidopsis*-ის შემთხვევაში ისინი მიეკუთვნებიან გენთა სულ სხვა ოჯახს, რომელსაც ადს-ბოხ გენები ჰქვია. და მიუხედევად იმისა, რომ ჰომეობოქსის შემცველი გენები შესაძლებელია აღმოაჩნდეს მცენარეს, ხოლო *Mads-box* გენები კი – ცხოველს, არც ერთ შემთხვევაში ისინი ერთსა და იმავე მნიშვნელობის როლს არ ითამაშებენ, როგორიც მათ აქვთ სხვა ჯგუფის შემადგენლობაში.

ამ თავში თქვენ განიხილეთ გენეტიკური კვლევების შედეგად მიღებული ინფორმაცია განვითარების მოლეკულური და უჯრედული მექანიზმების შესახებ. სხეულის პატერნების ჩამოყალიბების ბიოლოგიური მექნიზმების მსგავსება სიცოცხლის ერთიანობას ასახავს, თუმცა გენები, რომლებიც განვითარებას წარმართავენ, შეიძლება განსხვავდებოდნენ სხვადასხვა ორგანიზმებში. მსგავსება დედამიწაზე სიცოცხლის საერთო წინაპარზე მიუთითებს, მაგრამ განსხვავებებსაც კრიტიკული მნიშვნელობა აქვს, რადგანაც მათი წყალობით ორგანიზმთა უზარმაზარი მრავალფეროვნება ჩამოყალიბდა. ამ წიგნის დანარჩენ თავებში ჩვენ გამოვიყენებთ მოლეკულურ, უჯრედულ და გენურ დონეზე არსებულ ცოდნას და განვიხილავთ მათ მრავალფეროვნებას ორგანიზმების დონეზე.

კონცეფცია ცხრილი 12.1

1. დნმ-ის თანმიმდევრობები, ანუ ჰომეობოქსები, რომლებიც ცხოველებში ეხმარებიან ჰომეოტურ გენებს განვითარების წარმართვაში, ბუზებს და თაგვებს ერთნაირი აქვთ. ახსენით, რატომ განსხვავდებიან ეს ცხოველები ასეთი მსგავსების მიუხედავად?

21-ე თავის შემოწმება

ძირითადი კონცეფციების შემოწმება

კონცეფცია 21.1

ემბრიონალური განვითარება მოიცავს უჯრედის დაყოფას, დიფერენცირებას და მორფოგენეზს

- **მიტოზის გარდა, ემბრიონალური უჯრედები განიცდიან დიფერენცირებას, რის შედეგადაც სპეციალიზირდებიან სტრუქტურისა და ფუნქციის თვალსაზრისით.** მორფოგენეზის შედეგად ორგანიზმს და მის შემადგენელ ნაწილებს ეძლევა ფორმა. ზოგიერთი სამოდელო ორგანიზმი გამოიყენება განვითარების გენეტიკური საფუძვლების სხვადასხვა ასპექტების შესასწავლად.

კონცეფცია 21.2

ერთი და იგივე დნმ-ის მქონე უჯრედებში სხვადასხვა დიფერენციალური გენის ექსპრესიის შედეგად წარმოიქმნება უჯრედების სხვადასხვა ტიპები

- **გენომის ექვივალენტურობის მტკიცებულება.** უჯრედები განსხვავდებიან სტრუქტურულად და ფუნქციონალურად არა იმიტომ, რომ სხვადასხვა გენებს შეიცავენ, არამედ იმიტომ, რომ მათი საერთო გენომის სხვადასხვა ნაწილები ექსპრესირდება; მათ გენომის ექვივალენტურობა ახასიათებს. ზრდასრული მცენარის დიფერენცირებული უჯრედები ხშირად არიან ტოტიპოტენტური და უნარი შესწევთ საწყისი მისცენ ახალი სრულყოფილი მცენარის განვითარებას. ცხოველის დიფერენცირებული უჯრედის ბირთვს ზოგ შემთხვევაში აქვს უნარი საწყისი მისცეს ახალი ცხოველური ორგანიზმის განვითარებას, თუ მას გადანერგავენ უბირთვო კვერცხუჯრედში. შესაძლებელია ცხოველების ემბრიონის პლურიპოტენტური ღეროვანი უჯრედების და ზრდასრული ქსოვილების რეპროდუცირება და დიფერენცირება, როგორც *in vitro,* ასევე *in vivo*რაც სამედიცინო მიზნებისთვის გარკვეულ შესაძლებლობებს ქმნის.
- **განვითარების პროცესში გენების ექსპრესიის ტრანსკრიფციული რეგულირება.** დიფერენცირების პროცესის მაუწყებელია ქსოვილის სპეციფიური პროტეინების გამოჩენა. ეს პროტეინები აძლევენ შესაძლებლობას დიფერენცირებულ უჯრედებს შეასრულონ თავიანთი სპეციალიზირებული როლი.
- **ციტოპლაზმური დეტერმინანტები და უჯრედშორისი სიგნალები უჯრედის დიფერენცირების პროცესში.** გაუნაყოფიერებელი კვერცხუჯრედის ციტოპლაზმაში არსებული ციტოპლაზმური დეტერმინანტები არეგულირებენ ზიგოტაში გენების გამოვლინებას, რაც ემბრიონალური უჯრედის ბედს განსაზღვრავს. პროცესში, რომელსაც ინდუქცია ჰქვია, ემბრიონალური უჯრედების სასიგნალო მოლეკულები იწვევენ ტრანსკრიფციულ ცვლილებებს მეზობელ სამიზნე უჯრედებში. **აქტივობა** *სასიგნალო ტრანსდუქციული გზა*

კონცეფცია 21.3

პატერნის ფორმირება მცენარეებსა და ცხოველებში წარმოადგენს მსგავსი გენეტიკური და უჯრედული მექანიზმების შედეგს

- პატერნის ფორმირება, ქსოვილებისა და ორგანოების სივრცობრივი სტრუქტურის განვითარება მცენარეებში მუდმივად მიმდინარეობს, მაშინ, როდესაც ცხოველებში ეს პროცესები ძირითადად ლიმიტირებულია ემბრიონალური და იუვენილური ასაკით. მოლეკულური სიგნალი, რომელიც აკონტროლებს პატერნის ფორმირებას, აცნობებს უჯრედს მისი ადგილმდებარეობის შესახებ სხეულის ღერძების და სხვა უჯრედების მიმართ (გვ. 421).
- **დროზოფილას განვითარება: გენთა აქტივაციის კასკადი.** განაყოფიერების შემდეგ, უჯრედებს მიეწოდობათ ინფორმაცია იმის შესახებ, თუ რომელი კონკრეტული ადგილი უნდა დაიკავონ მათ და განისაზღვრება დროზოფილას სეგმენტები. ამის შემდეგ საბოლოოდ ჩაირთვება ყოველი სეგმენტის დამახასიათებელი სტრუქტურების ფორმირების პროცესი. დედის ეფექტის გენების (ბიკოიდის მსგავსი) მიერ კოდირებული მორფოგენების გრადიენტები სხვადასხვა უბნებში სეგმენტაციის სამი ჯგუფის გენების თანმიმდევრული გამოვლინების ცვლილებებს იწვევენ. სეგმენტაციის გენები კი წარმართავენ სეგმენტების ფორმირებას. და ბოლოს, მთავარი მარეგულირებელი გენები, რომელთაც ჰომეოტური გენები ჰქვიათ, განსაზღვრავენ ყოველი სეგმენტისათვის დამახასიათებელი სტრუქტურის განვითარებას. ჰომეოტური გენების მიერ კოდირებულ ტრანსკრიფციულს ფაქტორებს წარმოადგენენ მარეგულირებელი პროტეინები, რომლებიც კონკრეტულ ანატომიურ სტრუქტურებზე პასუხისმგებელი გენების გამოვლინებას აკონტროლებენ.
- *C. elegans* **: უჯრედული სიგნალების როლი.** გამოკვლეულია *C. elegans*-ის ყოველი უჯრედის გენეალოგიური ხე. უჯრედული სიგნალები და ინდუქცია კრიტიკულ როლს ასრულებენ მისი უჯრედების ბედის განსაზღვრაში, აპოპ-

ტოზის ჩათვლით (უჯრედების დაპროგრამებული სიკვდილი). ემბრიონის ერთი უჯრედის მიერ გამომუშავებულ ინდუქციის სიგნალს შეუძლია სხვა ინდუქციური სიგნალების ჯაჭვი გამოიწვიოს, რაც საბოლოოდ კონკრეტული ორგანოს ჩამოყალიბებას იწვევს, როგორებიცაა ინტესტინალური გარსი, ან ვულვა. აპოპტოზის დროს დროში ძალიან ზუსტად განსაზღვრული სიგნალები სასიკვდილოდ განწირულ უჯრედში ჩართავენ «თვითმკვლელობის» პროტეინების კასკადს.

- **მცენარეთა განვითარება: უჯრედული სიგნალები და ტრანსკრიფციული რეგულირება.** ინდუქცია უჯრედშორისი სიგნალების მეშვეობით ხელს უწყობს მერისტემიდან გასავითარებელი ყვავილის ორგანოების რაოდენობის განსაზღვრას. ორგანოების იდენტურობის გენები განსაზღვრავენ სტრუქტურის ტიპს (მტვრიანა, ბუტკო, ჯამის ფოთოლაკები, თუ გვირგვინის ფურცლები), რომელიც ყვავილის მერისტემის შრეებიდან იზრდება. ორგანოების იდენტურობის გენები იქცევიან ისევე, როგორც მთავარი მარეგულირებელი გენები. ყოველი მათგანი აკონტროლებს სხვა გენების აქტივობას, რომლებიც თავის მხრივ აკონტროლებენ ორგანოების სტრუქტურას და ფუნქციებს.

კონცეფცია 21.4

შედარებითი კვლევის საშუალებით შესაძლებელია აიხსნას, თუ როგორ ყალიბდება მორფოლოგიური მრავალფეროვნება განვითარების ევოლუციის პროცესში

- **განვითარების გენების კონსერვაცია ცხოველებში.** ჰომეოტური გენები და ცხოველების განვითარებასთან დაკავშირებული სხვა გენები შეიცავენ ჰომეობოქსის მონაკვეთს, რომლის თანმიმდევრობა სხვადასხვა სახეობებში იდენტური ან მსგავსია. ასეთი თანმიმდებრობები ნანახია საფუარის, მცენარეების, და აგრეთვე პროკარიოტების გენებშიც. განვითარების სხვა გენებიც საკმაოდ უცვლელი სახით არიან წაროდგენილი სხვადასხვა სახეობებში. ხშირ შემთხვევაში, მსგავსი თნმიმდევრობის მქონე გენები სხვადასხვა სახეობის განვითარებაში სხვადასხვა როლს თამაშობენ. მცენარეებში, მაგალითად, ჰომეობოქსის შემცველი გენები არ მონაწილეობენ პატერნის ფორმირებაში, როგორც ეს ცხოველებში ხდება.
- **მცენარეთა და ცხოველთა განვითარების შედარება.** ემბრიონალური განვითარების პროცესში, როგორც ცხოველებში, ასევე მცენარეებში, ტრანსკრიფციული რეგულატორების კასკადი ჩართავს ან გამორთავს გენებს გარკვეული თანმიმდევრობით. მაგრამ გენები, რომლებიც განვითარების ანალოგიურ პროცესებს წარმართავენ ცხოველებში და მცენარეებში, ძალიან მკვეთრად განსხვავდებიან თანმიმდევრობის თვალსაზრისით, რაც მათ შორეულ ნათესაობას მიუთითებს.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშეფასება

1. რომელი პროცესი აგებს უშუალო პასუხს ადამიანის თითებშუა აპკის არარსებობაზე?
   ა. პატერნის ფორმირება
   ბ. ტრანსკრიფციული რეგულირება
   გ. აპოპტოზი
   დ. უჯრედის დაყოფა
   ე. ინდუქცია

2. განვითარების შესასწავლად გამოსაყენებელი კარგი სამოდელო ორგანიზმი უნდა აკმაყოფილებდეს შემდეგ კრიტერიუმებს:
   ა. ემბრიონის ხილვადი განვითარება
   ბ. რეპროდუქციის მცირე დრო
   გ. შედარებით მცირე გენომი
   დ. ორგანიზმის სიცოცხლის ისტორიის წინასწარი ცოდნა
   ე. განვითარების იშვიათი მოდელი სხვა ორგანიზმებთან შედარებით

3. ტოტიპოტენტურობა ვლინდება, როდესაც:
   ა. ჰომეოტური გენების მუტაციები იწვევს სტრუქტურების არანორმალურ ადგილებზე განვითარებას
   ბ. მცენარის ფოთლისგან განცალკავებული უჯრედი იზრდება და ყალიბდება ნორმალურ ზრდასრულ მცენარედ
   გ. ემბრიონალური უჯრედი იყოფა და დიფერენცირებს
   დ. გაუნაყოფიერებელი კვერცხუჯრედის ბირთვის ჩანაცვლება ინტესტინალური უჯრედის ბირთვით გადააქცევს კვერცხუჯრედს ინტესტინალურ უჯრედად
   ე. კონკრეტული სეგმენტისთვის დამახასიათებელი ორგანოების განვითარება ხდება დროზოფილას ემბრიონის ანტერიორ-პოსტერიორული ღერძის გასწვრივ.

4. უჯრედის დიფერენცირება ყოველთვის მოიცავს:
   ა. ქსოვილის სპეციფიური პროტეინების წარმოებას, როგორიცაა კუნთის აქტინი
   ბ. უჯრედების მოძრაობას
   გ. *MyoD* გენის ტრანსკრიფციას
   დ. გენომის გარკვეული გენების შერჩევით გაქრობას
   ე. უჯრედების მგრძნობელობა გარემოს ისეთი გამღიზიანებლების მიმართ, როგორიცაა მაგალითად, სინათლე.

5. დროზოფილას განვითარებისთვის არ არის დამახასიათებელი ის, რომ :
   ა. ადრეული მიტოზური დაყოფა ციტოკინეზის გარეშე მიმდინარეობს
   ბ. მეტამორფოზი მიმდინარეობს ლარვის სტადიაში, და არა ჭუპრის სტადიაში, როგორც ეს სხვა მწერებს ახასიათებს
   გ. ჰომეოტური გენები მუტირებულია

დ. ემბრიონში არ მიმდინარეობს უჯრედების მიგრაცია
ე. უჯრედის პირველი დაყოფების ხანგრძლივობა G1 ფაზის ტოლია

6. დროზოფილას რომელი გენები იწყებენ გენთა აქტივაციის კასკადს, რომელშიც შემდგომ ჩაერთვებიან დანარჩენი გენები?
ა. ჰომეოტური გენები ბ. გეფ გენები
გ. შეჭიდული გენები დ. კვერცხის პოლარულობის გენები
ე. სეგმენტის პოლარულობის გენები

7. დროზოფილას კვერცხში ბიკოიდური მნრმ-ს არასებობა იწვევს ლარვის სხეულის ანტერიორული ნაწილის არარსებობას და პოსტერიორული ნაწილის სარკისებურ განმეორებას. ეს ადასტურებს იმ ფაქტს, რომ ბიკოიდური გენის აღნიშნული პროდუქტი:
ა. ტრანსრიბირებულია ადრეული ემბრიონის სტადებში
ბ. ჩვეულებრივ იწვევს პოსტერიორული სტრუქტურების ფორმირებას
გ. ჩვეულებრივ იწვევს ანტერიორული სტრუქტურების ფორმირებას
დ. არის პროტეინი, წარმოადგენილი ყველა ანტერიორულ სტრუქტურაში
ე. იწვწვს უჯრედების დაპროგრამებულ სიკვდილს

8. ჰომეოტური გენები
ა. აკოდირებენ იმ ტრანსკრიფციულ ფაქტორებს, რომლებიც აკონტროლებენ კონკრეტულ ანატომიურ სტრუქტურებზე პასუხისმგებელი გენების ექსპრესიას
ბ. აღმოჩენილია მხოლოდ დროზოფილაში და სხვა ფეხსასრიანებში
გ. განსაზღვრავენ ანტერიორ-პოსტერიორულ ღერძებს ხილის ბუზის ყოველი საგმენტისათვის
დ. აყალიბებს ბუზის ემბრიონის ანტერიორ-პოსტერიორული ღერძების ძირითად ქვედანაყოფებს
ე. პასუხისმგებელნი არიან მორფოგენეზის პროცესში უჯრედების დაპროგრამებულ სიკვდილზე

9. *C. elegans*-ის ემბრიონალური განვითარება შეიძლება გამოდგეს განვითარების შემდეგი კონცეფციების საილუსტრაციად, გარდა:
ა. ინდუქციის გამომწვევი ფაქტორების ეფექტი შეიძლება დამოკიდებული იყოს მათი კონცენტრაციის გრადიენტზე
ბ. ინდუცირებული უჯრედის პასუხი იწვწვს გენის აქტივობის უნიკალური პატერნის ჩამოყალიბებას
გ. ტრანსდუქციის სასიგნალო გზა, აქტივირებული ინდუქტორების მიერ, უნიკალურია ემბრიონის უჯრედებისათვის
დ. განვითარებადი ემბრიონის რთული სტრუქტურების ფორმირებას წარმართავს თანმიმდევრობითი ინდუქცია
ე. ინდუქტორები მოქმედებენ ტრანსკრიფციული რეგულატორების კოდირების საშუალებით გენების აქტივირების ან დაბლოკვის გზით.

10. მიუხედავად სტრუქტურული განსხვავებებისა, ცხოველებს და მცენარეებს ახასიათებთ განვითარების საერთო ძირითადი მსგავსებები, როგორიცაა:
ა. უჯრედების და ქსოვილების მოძრაობა
ბ. უჯრედების შერჩევითი ზრდა
გ. ჰომეობოქის შემცველი ჰომეოტური გენები
დ. მერისტემული ქსოვილების შეჩერება ზრდასრულებში
ე. მთავარი მარეგულირებელი გენები, რომლებიც აკოდირებენ პროტეინებს, და რომლებიც ებმიან ДНმ-ს

ევოლუციური კავშირი

ცხოველების ემბრიონალური განვითარებისთვის მნიშვნელოვანი გენები, როგორიცაა ჰომეობოქსის შემცველი გენები, შედარებით უცვლელად არიან შენარჩუნებული ევოლუციის პროცესში; ყოველ შემთხვევაში, სხვადასხვა სახეობებში მსგავსება ამ გენებს შორის უფრო დიდია, ვიდრე სხვა მრავალ გენს შორის. რატომ?

მეცნიერული კვლევა

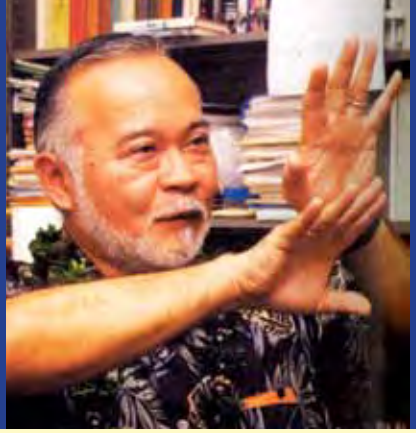
ზრდასრული ორგანიზმის ღეროვან უჯრედებს შუძლიათ დაიყონ და წარმოქმნან ორი შვილეული უჯრედი, და ასე შეინარჩუნონ შედარებით არადიფერენცირებული უჯრედების პოპულაცია. ალტერნატიულად, ასეთი მიტოზური დაყოფის შედეგად შეიძლება წარმოიშვას ერთი შვილეული უჯრედი, რომელსაც შენარჩუნებული ექნება ღეროვანი უჯრედის თვისებები, და მეორე შვილეული უჯრედი, რომელიც დიფერენცირების გზას დაიწყებს. გამოთქვით ერთი ან რამოდენიმე ჰიპოთეზა იმის ასახსნელად, თუ როგორ შეიძლება ხდებოდეს ეს. (*შენიშვნა*: ამ შეკითხვაზე მარტივი პასუხი არ არსებობს, მაგრამ მისი განხილვა ღირებულია. მინიშნებისათვის იხ. სურათი 21.16ა).

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

მთავრობის მიერ ემბრიონალური ღეროვანი უჯრედების კვლევის დაფინანსების პოლიტიკური საკითხი ძალზე კრიტიკული განხილვის საგანი იყო. რატომ გახდა აღნიშნული საკითხი ასეთი ცხელი კამათის საგანი? შეაჯამეთ ემბრიონალური ღეროვანი უჯრედების კვლევის საჭიროების დამადასტურებელი და საწინააღმდეგო არგუმენტი. ახსენით და დაასაბუთეთ თქვენი საკუთარი პოზიცია.

4

ევოლუციის მექანიზმები



ინტერვიუ

ევოლუციის მექანიზმები

თუ ჩვენ გვინდა შევისწავლოთ ევოლუციის მექანიზმები და გავერკვიოთ მათში, ჰავაის კუნძულები ამისთვის ერთ-ერთ ყველაზე დიდ ბუნებრივ ლაბორატორიას წარმოადგენენ. დოქტორი კენეს კანეშირო ერთ-ერთი მათგანია, ვისი წვლილიც ამ მექანიზმების შესწავლაში ძალიან დიდია. ის სწავლობს ჰავაის ბუზის დროზოფილას (*Drosophila*) მრავალრიცხოვან სახეობებს. პროფესორი კანეშირო ჰავაის უნივერსიტეტის, (მანოა), ევოლუციური ბიოლოგიის პროგრამის დირექტორია. ის აგრეთვე კონსერვაციული კვლევების და ტრეინინგების ცენტრის დირექტორია ამავე უნივერსიტეტში. 2003 წელს,მე პირველად შევხვდი დრ. კანეშიროს. ამ დროს მე ვიყავი სტიპენდიანი ვიზიროტი ჰონოლულუს იოლანის ინსტიტუტეს ფაკულტეტზე. ამავე ფაკულტეტზე კანეშირომ დაიწყო მისი განათლების მიღება. ერთი წლის შემდეგ დიდი სიხარულით დავბრუნდი ჰავაიზე იმისთვის, რომ ეს ინტერვიუ ჩამეწერა. მე ძალიან მიყვარს ეს სამუშაო.

როგორ მოხდა ჰავაის კუნძულების ფორმირება?

გეოლოგიური თვალსაზრისით ეს ძალიან ახალგაზრდა კუნძულებია. კუნძულებს შორის ყველაზე ძველია კუნძული აუაი. მისი ასაკი მხოლოდ 5-6 მილიონ წელიწადს შეადგენს. კუნძულები ქრონოლოგიური თანმიმდევრობით მოულოდნელად აღიმაღლდნენ. ეს მოხდა წყნარი ოკეანის ტექტონური ფილის ჩრდილო-დასავლეთით მოძრაობის და ზღვის ფსკერზე არსებული ვულკანურად აქტიური არეალის დაფარვის შედეგად. ჰავაის დიდი კუნძული არის ყველაზე ახალგაზრდა დაგანლაგებულია ვულკანურად აქტიური არეალის მაღლა. ახლა მიმდინარეობს ახალი კუნძულის ლოიჰის ფორმირება. მისი ფორმირება დაიწყო დიდი კუნძულის სამხრეთ-აღმოსავლეთით, წყალქვეშა მთის სახით.

რატომ არის ჰავაის კუნძულები ევოლუციის შესასწავლად ასეთი მიმზიდველი ადგილი?

პირველ რიგში, მსოფლიოში ეს ხმელეთის ყველაზე იზოლირებული ნაწილია. ის განლაგებულია წყნარი ოკეანის შუაში, და კონტინენტებისგან ყველა მხრიდან დაახლოებით 2 000 მილით არის დაშორებული. ასე რომ საწყისი პოპულაციის ჩამოყალიბება ხდებოდა ორგანიზმების ნებისმიერი სახეობის მიერ, რომელსაც შეეძლო კუნძულებზე მოხვედრა ოკეანის გადაკვეთის შედეგად, მაგალითად ქარის დახმარებით. შემდგომში ეს პოპულაცია ხდებოდა იზოლირებული გენების ნაკადისგან, ანუ ამავე სახეობის სხვა პოპულაციებისგან.

აქ დამკვიდრებულმა ზოგმა ორგანიზმმა შემდგომში დასაბამი მისცა მრავალ ახალ სახეობას. ეს ხდებოდა ამ ორგანიზმებით ჰავაის სხვა კუნძულებნის კოლონიზაციის შედეგად. კუნძულები განლაგებულია ერთ მწკრივად: აუაი-დან დიდ კუნძულამდე, მათი ამოწევა ასეთი ქრონოლოგიით ხდებოდა. ქრონოლოგიური თანმიმდევრობა არსებობს სახეობათა წარმოშობაშიც, ვინაიდან ორგანიზმები გადადიოდნენ უფრო ძველი კუნძულებიდან უფრო ახალ კუნძულებზე. *Drosophila*-ს შემთხვევაში, ყველაფერი მიუთითებს იმაზე, რომ ერთმა ბუზმა (განაყოფიერებულმა მდედრმა), რომელიც მოხვდა კუნძულზე რამდენიმე მილიონი წლის წინ, დასაბამი მისცა ჰავაის დროზოფილების 500-ზე მეტ სახეობას. დღესაც ყველა სახეობა არ არის აღწერილი. ეს მსოფლიოს დროზოფილების ცნობილი სახეობების დაახლოებით მეოთხედია.

დროზოფილების სახეობების რაოდენობა განცილებით მცირა, ვიდრე კუნძულების რაოდენობა. პასუხისმგებლია თუ არა ყოველი კუნძულის ფარგლებში არსებული განსხვავებული გარემო პირობები სახეობების ასეთ მრავალფეროვნებაზე?

დიახ, იმის გამო, რომ ცალკეული კუნძულის ფარგლებში არსებობს სხვაობა სიმაღლეში, ნალექების რაოდენობასა და სხვა ფაქტორებში, ყოველი კუნძულის ბუნებრივი პირობები ძალიან მრავალფეროვანია. ყოველ კუნძულზე არსებობს ის, რასაც ჩვენ “კიპუკას” ვეძახით, ე სარის ლავით გარშემორტყმული “ მცენარეების “კუნძულები”. ასე რომ კუნძულებზე დამატებით არსებობენ ლავით გარშემორტყმული კუნძულები. ლავა რო-

მელიც კიპუკასებს შორის ქმნის ბაიერებს. მაგალითად, ჩვენ ვსწავლობთ დიდ კუნძულზე მდებარე ორ კიპუკას. ლავის ნაკადმა ისინი ზუსტად 100 წლის წინ დააცილა ერთმანეთს. იქამდე ისინი დაკავშირებულები იყვნენ ერთმანეთთან. ჩვენ უკვე ვამჩნევთ მნიშვნელოვან გენეტიკურ სხვაობას ამ ორ კიპუკაზე მობინადრე *Drosophila*-ს პოპულაციებს შორის. ჯერ-ჯერობით ისინი ერთ და იმავე სახეობას წარმოადგენენ, მაგრამ დათიშვის პროცესი დაწყებულია. ჰავაის კუნძულებზე სახეობათა წარმოქმნა ახლაც ძალიან დინამიური პროცესია.

როგორ განვითარდა თქვენი ინტერესი ბიოლოგიის მიმართ?

ჩემი ინტერესი ბიოლოგიის მიმართ ალბათ წარმოიქმნა ბავშვობაში, როცა აქ, ჰავაის კუნძულებზე ვიზრდებოდი. ბავშვობაში მამას დავყვებოდი სათევზაოდ ოაჰუს გარშემო. მამას მიდგომა თევზაობის მიმართ ძალიან მეცნიერული იყო, თუმცა იმ დროს მე ამის გაცნობიერება არ შემეძლო. მამაჩემი თევზაობისას მხედველობაში იღებდა ქარის სისწრაფეს, მოქცევებს. ის უკავშირებდა სატყუარას ფერებს თევზის იმ ნაირსახეობების შეფერილობას, რომელიც იქ ბინადრობდნენ. დღესაც ვთევზაობისას, მივმართავ მამას გაკვეთილებს. მე ვფიქრობ, რომ თევზაობის მიმართ ისთმა მეცნიერულმა მიდგომამ პირველად გააღვიძა ჩემში ინტერესი ბიოლოგიის მიმართ.

როდის გადაიზარდა ეს ინტერესი ინტერესში ევოლუციური ბიოლოგიის მიმართ?

როცა ჰავაის უნივერსიტეტის პირველი კურსის სტუდენტი ვიყავი, მინდოდა ზღვის ბიოლოგიის შესწავლა. მაგრამ ოჯახის გავლენის გამო ჩავაბარე სამედიცინო პროგრამაზე. სწავლისთვის ფულის გადასახდელად საჭირო იყო მუშაობა. მუშაობა დავიწყე ჰავაის *Drosophila*-ს პროექტზე. ჯერ ლაბორატორიული ჭურჭლის მრეცხავი ვიყავი და თან ვსწავლობდი ბუზების გასამრავლებლად საჭირო მკვებავი გარემოს მომზადებას. რამდენიმე თვეში ჩავერთე ნამდვილ კვლევაში, ვახორციელებდი სასქესო ორგანოების გაკვეთას. ვსწავლობდი სხვა მორფოლოგიურ თვისებებსაც, რომელთა საშუალებით შეიძლება ჰავაის *Drosophila*-ს სახეობების ევოლუციური ისტორიის შესწავლა. ველზე სამუშაოდ გასვლის შესაძლებლობაც მქონდა. ამიტომ ეკოლოგიაც ჩემი საბაკალავრო განათლების ნაწილი გახდა. ამ განხრებს აუდიტორიიდან კი არა, არამედ უშუალოდ *Drosophila*-ზე კვლევების ჩატარებისას ვსწავლობდი. ყოველ წელს *Drosophila*-ს სხვადასხვა პროექტში მონაწილეობდა 10-დან 12-მდე სხვადასხვა მიმართულების წამყვანი მეცნიერი. ისინი სამუშაოდ ჰავაიებზე ჩამოდიოდნენ. ბაკლავრიატში სწავლისას ვაკვირდებოდი ცნობილი მეცნიერების მუშაობას. ამან ჩემზე უდიდესი შტაბეჭდილება მოახდინა. ბაკალავრიატის დამთავრების შემდეგ, სამაგისტრო პროგრამა ენტომოლოგიაში ავიღე. ამიტომ შემეძლო ჰავაის *Drosophila*-ს შესწავლის გაგრძელება.

ეს სამუშაო მოიცავს თქვენს კვლევას *Drosophila*-ს შეწყვილების ქცევაზე. მე ვფიქრობ, მრავალი სტუდენტი გაოცდება რატა გაიგებს, რომ ეს მუზეუმი არშიყობენ თავიანთ პარტნიორებთან.

არშიყობის პროცესი მამრებსა და მდედრებს შორის საკმაოდ სრულყოფილია. შეწყვილების ქცევა ასევე მამრებს შორის შეჯიბრს მოიცავს. მამრმა უნდა დაიცვას ტერიტორია, რომელზეც მდედრები შესაწყვილებლად გროვდებიან. მაგალითად, *Drosophila*-ს ერთი სახეობის მამრებს აქვთ ძალიან ფართო თავები. ორი მამრი ერთმანეთს თავს ურტყავს, ისე, როგორც ამას თხები აკეთებენ. ტერიტორიისთვის ბრძოლისას მამრი მოწინააღმდეგეს უკან ან წინ გაადააგდებს. სხვა სახეობის შემთხვევაში შეჯიბრი უფრო სუმოს ჭიდაობას წააგავს. მამრები უკანა თათების "თითის წვერებზე" დგებიან, ეჭიდებიან ერთმანეთს შუა და წინა თათებით და თავებით. მაგრამ იყო კარგი მებრძოლი, არ ნიშნავს იყო კარგი საყვარელი. მამრ ბუზს, თუ მას შეუძლია გაუმკლავდეს სხვა მამრებს და დაიცვას ტერიტორია მეტი შანსი აქვს მდედრთან შეწვილების, მაგრამ მან ასევე უნდა შეეძლოს ძალიან რთული ქცევის გამომჟღავნება, რომელიც დააკმაყოფილებს მდედრის საარშიყო ქცევის მოთხოვნებს.

მაგალითად ასეთი?

ერთ-ერთი სახეობის მამრი მაღლა წევს მუცელის უკანა ნაწილს და იღებს მორიელის მსგავს პოზას. მდედრი ხედავს სპეციალიზირებული ჯაგრისების მწკრივს, რომლებიც მუცლის ქვედა მხარეზეა განლაგებული. ყოველი ჯაგრისი შებრტყელებულია მარაოს მსგავსად. შემდეგ მამრის მუცელი ვიბრაციას იწყებს, და ჯაგრისები ავრცელებენ მუცლის ჯირკვლებიდან გამოყოფილ სქესობრივად მიმზიდველ ნივთიერებას, ფერომონის სეკრეტს. ამავე დროს, მამრი შლის ფრთებს, ირხევა წინ და უკან და წარმოქმნის ბგერას. ცეკვის და სიმღერის დროს მამრი გამოწევს წინ ყბების ნაწილებს და მდედრი ადვილად ამჩნევს თეთრი ფერის ლაქას. საპასუხოდ მდედრი მართლაც რომ "კოცნის" მამრს. შეწყვილება ხდება მხოლოდ მაშინ, თუ მამრს შეუძლია ამ დემონსტრაციის ყველა დეტაილს განხორციელება.

ჰავაის *Drosophila*-ს ახალი სახეობების წარმოქმნაში შეწყვილების ქცევაში ცვლილებები ძირითად როლს თამაშობენ. ეს გამომდინარეობს იმ მოდელიდან, რომელსაც დღეს ვიცნობთ „კანქშირის ჰიპოთეზის"

სახელით. ამ ცვლილებების როლი განსაკუთრებით დიდია სახეობათაწარმოქმნის ადრეულ სტადიებზე. რაში მდგომარეობს ამ იდეის არსი?

სხვაობა შეწყვილების ქცევაში შეიძლება მოხდეს მცირე პოპულაციაში, იმის შემდეგ, რც ის ახალ ადგილას დაარსდება. ვთქვათ, ყველაზე ძველ კუნძულზე, კაუაი-ზე, არსებობს ბუზების პოპულაცია. შემდეგ მოხდა ოაჰუ-მის ამოწევა. განაყოფიერებული მდედრი მოხვდა ახალ კუნძულზე. რამდენიმე ასეული შთამომავლის გამოჩეკვის შემდეგ მას შეუძლია დააარსოს ოაჰუ-ზე ბუზების ახალი პოპულაცია. საწყისი პოპულაციისთვის დამახასიათებელი საარშიყო ქცევის მიხედვით განსხვავებული მამრები გვხვდებიან ახალ პოპულაციაში. მათი საარშიყო ქცევა შეიძლება ნაკლებად სრულყოფილი იყოს. მაგრამ ასეთ პატარა პოპულაციაში, ძალიან წუნია მდედრებს შთამომავლობის დატოვების ნაკლები შესაძლებლობა აქვთ, ვიდრე ნაკლებად "წუნიებს". ნაკლებად წუნია მდედრები შეხვდებიან მეტ მეწყვილეს, ვიდრე მათ შეწყვილებისთვის სჭირდებათ. ასეთი გზით, გადარჩევა უპირატესობას მიანიჭებს გენების ახალ კომბინაციას, სადაც იქნება ადაპტაცია ახალ გარემოსთან, აუაი-ს "მშობლიურ" პოპულაციასთან შედარებით შეწყვილების ნაკლებად რთულ ქცევასთან. როგორც ჩანს ამის გამო *Drosophila*-ს ყველაზე ძველ სახეობებაში შეწყვილების ქცევა როგორც წესი ყველზე რთულია. მე ვფიქრობ, შეწყვილების ქცევაში ასეთი გადახრები ჰავაის *Drosophila*-ს ევოლუციაში ძალიან მნიშვნელოვან როლს თამაშობს. შესაძლებელია, რომ ასე ხდება ორგანიზმების სხვა ჯგუფებშიც.

მაშინ, როცა ბიოლოგები ჰავაის კუნძულებზე სწავლობენ სახეობების ასეთი მრავალფეროვნების ევოლუციას, თვით კუნძულები მოხვდნენ ბიომრავალფეროვნების ცხდელი წერტილების სიაში, რაც ნიშნავს, რომ კუნძულების მრავალი სახეობა გადაშენების საფრთხის წინაშე არის. რა წარმოადგენს ჰავაის კუნძულების ბიომრავალფეროვნებისთვის ყველაზე დიდ საფრთხეს?

რა თქმა უნდა ბუნებრივი ჰაბიტატის ნგრევა და შემოყვანილი სახეობების – არა ადგილობრივი სახეობების გავლენა, რომლებიც კუნძულებზე შემთხვევით ან შეგნებულად მოხვდნენ. შემოყვანილი სახეობები ალბათ ყველაზე დიდი საფრთხეა. ნომერ პირველ პრობლემას ალბათ ჭიანჭველები წარმოადგენენ. ჰავაიებზე მკვიდრი ჭიანჭველები არ იყვნენ, ყველა არის შემოყვანილი. ისინი ამჯერად იკვებებიან ბუნებრივ ტყის ეკოსისტემებში და ეს ძლიერად მოქმედებს მკვიდრი ფეხსასრიანების ფაუნაზე. შემოყვანილი ვირთხები ანადგურებენ ფრინველებს. აღწევენ რა მათ ბუდეებში და იკვებებიან ბართყებით და კვერცხებით. გარეული ღორები ასევე დიდ პრობლემას ქმნიან. ისინი წარმოადგენენ იმ ღორების შთამომავლობას ევროპელების მიერ შემოყვანილი ღორების, დ აიმ ღორების, რომლებიც ჰავაის მკვიდრმა მოსახლეობამ კუნძულებზე შემოიყვანა. გარეული ღორები თხრიან ბუნებრივ ტყეებში ფესვებს. წარმოიქმნება გუბეები, სადაც მრავლდებიან კოღოები. თავის მხვრივ კოღოები არიან იმ პათოგენის გადამტანები, რომელიც ფრინველებში მალარიას იწვევს. ინტროდუცირებული მცენარეებიც დევნიან მრავალ ბუნებრივ სახეობას. მცირე ზომის მიუხედავად, საუბედუროდ, ჰავაი შეერთებული შტატების გადაშენების საფრთხის წინაშე მდგომი სახეობების დედაქალაქი გახდა. შეიძლება მთელი მსოფლიოს დედაქალაქიც.

ერთ-ერთი თქვენი თანამდებობა არის ჰავაის უნივერსიტეტის კონსერვაციული კვლევის და ტრეინინგის ცენტრის დირექტორის თანამდებობა. რა სახის სამუშაოებს ცენტრი?

კონსერვაციულ ბიოლოგიაში ჩვენი კვლევის ინტერესი ძირითადად ეხება ეკოსისტემებს და ეკორეგიონებს: ის რაც ხდება მთის მწვერვალზე, მთელს გზაზე - ზევიდან ქვევით მყოფ ეკოსისტემაზე მოქმედებს. ზემოქმედება აღწევს მარჯნის რიფებს და მათ ფარგლებს გარეთაც ვრცელდება. მე ვფიქრობ, ჩვენ უნდა შევიგნოთ, რომ ეკოსისტემებს შორის არსებობს მჭიდრო კავშირები, იმისთვის, იმისთვის, რომ დავიცვათ კუნძულების ბიომრავალფეროვნება. ცენტრს ასევე აქვს დიდი გავლენა განათლებაზე. ჩვენ გვაქვს ეროვნული სამეცნიერო ფონდის გრანტრი, რომელიც აფინანსებს პროგრამებს, რომელთა დახმარებით ჩვენი სტუდენტები მუშაობენ სკოლის მოწაფეებთან და მათ პედაგოგებთან. K-12 სტუდენტები მონაწილეობენ საველე გასვლებში და კვლევებში. ისინი აგროვებენ მეცნიერულ მონაცემებს, აღმოაჩენმენ ახალ სახეობებს, და გვეხმარებიან იმის გადაწყვეტაში, თუ როგორ აღმოფვფრათ ზოგი ინტროდუცირებული სახეობა. გარკვეული მონაცემების შეგროვება შესაძლებელია მხოლოდ იმიტომ, რომ ასეთი სტუდენტების საკმაოდ დიდი რაოდენობა მონაწილეობს მათ შეგროვებაში. სხვანაირად ეს შეუძლებელი იქნებოდა. მაგალითად, როგორც წესი, მკვლევარები, რომლებიც ახორციელებენ მდინარეების სისუფთავის მონიტორინგს ნიმუშების აგროვებენ მდინარის რამდენიმე გუბიდან. მაგრამ ჩვენი მაგისტრანტებს სამუშაოს შესრულებაში ეხმარებოდა 320 მეშვიდე კლასელი. მათ ნიმუშები შეაგროვეს მდინარის მთელს გაყოლებაზე - მთის ჩანჩქერიდან იმ ადგილამდე, სადაც მდინარე ოკეანეს უერთდება. ჩემი აზრით, თუ გარემოდაცვითი განათლების შევუდგებით ბავშვობიდან, ეს აამაღლებს მოსახლეობის შეგნებას და ჩვენ ყველანი გავხვდებით უკეთ დავიცავთ წყლის რესურსებს და ბუნებრივ ეკოსისტემებს.



Drosophila-ს შემთხვევაში, ყველაფერი მიუთითებს იმაზე, რომ ერთმა ბუზმა (განაყოფიერებულმა მდედრმა), რომელიც მოხვდა კუნძულზე რამდენიმე მილიონი წლის წინ, დასაბამი მისცა ჰავაის დროზოფილების 500-ზე მეტ სახეობას.

22 სახეცვლილი შთამომავლობა



▲ *სურათი 22.1* **ზღვის იგუანა შესანიშნავადაა შეგუებული გალაპაგოსის კუნძულების კლდოვან გარემოსთან.**

ძირითადი კონცეფციები

22.1 **დარვინის თეორიამ რევოლუცია მოახდინა, მან შეცვალა ტრადიციული შეხედულება თავდაპირველი დედამიწის შესახებ. დარვინამდე მიაჩნდათ, რომ დედამიწაზე დასახლებული სახეობები არ შეცვლილა.**

22.2 **ნაშრომში „სახეობათა წარმოშობა“ დარვინმა ივარაუდა, რომ სახეობები ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედებით იცვლება.**

22.3 **დარვინის თეორიით მრავალი დაკვირვების ახნა შეიძლება.**

შესავალი

დარვინმა შემოგვთავაზა რევოლუციური თეორია

ჩარლზ დარვინმა ნაშრომი „სახეობათა წარმოშობა ბუნებრივი გადარჩევის გზით ანუ უკეთშეგუებული ჯიშების გადარჩენა სიცოცხლისათვის ბრძოლაში“ 1859 წლის 24 ნოემბერს გამოაქვეყნა. მას შემდეგ ბიოლოგიაში ახალი ერა დაიწყო. დარვინმა ნაშრომში მოგვცა სიცოცხლის ერთიანობის იდეა. დარვინამდეც არსებობდა ნაირგვარი მოსაზრება სიცოცხლის განვითარებაზე. ამ მოსაზრებებს შორის მეცნიერები კავშირს ვერ ამყარებდნენ. დარვინმა ეს შეძლო. „სახეობათა წარმოშობის“ გამოქვეყნების შემდეგ ბიოლოგებმა დიდი ყურადღება მიაქციეს ორგანიზმებთა მრავალფეროვნებას, მათ წარმოშობას, მათ შორის მსგავსება-განსხვავებას, ნათესაურ კავშირს, გეოგრაფიულ გავრცელებას და ადაპტაციას გარემოსთან (სურათი 22.1).

სახეობათა წარმოშობაში დარვინმა ორი მთავარი იდეა განავითარა. პირველი: წარმოადგინა უამრავი თვალსაჩინო მასალა, რომლისგან გამომდინარეობდა, რომ დედამიწაზე დღეს არსებული ორგანიზმები წინაპარი სახეობების შთამომავლები არიან. წინაპარი სახეობები კი განსხვავდებოდნენ თანამედროვე სასხეობებისგან. მეორე: მან შემოგვთავაზა ევოლუციური პროცესის წარმმართველი ფაქტორი, რომელსაც **ბუნებრივი გადარჩევა** დაარქვა. ბუნებრივი გადარჩევის ძირითადი იდეა შემდეგში მდგომარეობს: პოპულაცია თაობათა განმავლობაში შეიძლება შეიცვალოს, თუ გარკვეული ნიშან-თვისებების მქონე ინდივიდები სხვა ინდივიდებთან შედარებით მეტ შთამომავლებს დატოვებენ. ბუნებრივი გადარჩევის საბოლოო შედეგი არის **ევოლუციური ადაპტაცია.** ევოლუციური ადაპტაცია არის ისეთი მემკვიდრეობითი ნიშან-თვისებების დაგროვება, რომლებიც შესაბამის გარემოში ორგანიზმის გადარჩენისა და გამრავლების უნარს ზრდიან. თანამედროვე განმარტებით *ევოლუცია არის პოპულაციის გენეტიკური შემადგენლობის ცვლილება დროში.* საბოლოოდ კი პოპულაციაში იმდენად ბევრი ცვლილება გროვდება, რომ იგი არსებობას ახალი სახეობის სახით აგრძელებს. ტერმინი ევოლუცია ჩვენ ასევე შეგვიძლია დიდი მასშტაბის ცვლილებების აღსანიშნავად გამოვიყენოთ. ვთქვათ, მთელი ბიოლოგიური მრავალფეროვნების თანთადანობითი ჩამოყალიბებისთვის: თავდაპირველი მიკრობებიდან მოყოლებული თანამედროვე მრავალფეროვანი ორგანიზმების ჩათვლით.

ევოლუცია იმდენად ფუნდამენტურ კონცეფციას წარმოადგენს, რომ მისი ცოდნა საჭიროა ნებისმიერი დონეზე მყოფი სიცოცხლის ფორმების შესწავლის დროს: მოლეკულებიდან ეკოსისტემამდე. ევოლუციური მოძღვრება დღესაც დიდ გავლენას ახდენს მედიცინო და სასოფლო-სამეურნეო პრაქტიკაზე, ბიოტექნოლოგიაზე, ასევე კონსერვაციულ ბიოლოგიაზე. ამ წიგნის გაცნობისას თქვენ ასევე მუდმივად შეგხვდებათ ევოლუციის თემა. ამ თავში კი გაეცნობით დარვინის შეხედულებების ორგანული სამყაროს განვითარებაზე.

კონცეფცია 22.1

დარვინის რევოლუციურმა თეორიამ შეცვალა ტრადიციული შეხედულება თავდაპირველი დედამიწის შესახებ. დარვინამდე მიაჩნდათ, რომ დედამიწაზე დასახლებული სახეობები არ შეცვლილა

დარვინმა მოახდინა ინტელექტუალური რევოლუცია. რევოლუციური აზრის გავლენა საზოგადოებრივ აზროვნებაზე

დამოკიდებულია დროის იმ მომენტზე, როცა ეს იდეა ყალიბდება და ამასთან ერთად საზოგადოების აზროვნების სიმწიფეზე. რომ გავიგოთ რაში მდგომარეობდა დარვინის იდეის რევოლუციურობა, უნდა შევადაროთ მისი შეხედულება სიცოცხლეზე, სხვა დასავლურ იდეებს (სურათი 22.2).

წინააღმდეგობა ევოლუციის იდეის მიმართ

„სახეობათა წარმოშობამ“ შეცვალა მანამდე გაბატონებული შეხედულება. ამავე დროს მან შეარყია დასავლეთის კულტურის საფუძვლები. დარვინის წარმოდგენა სიცოცხლეზე მკვეთრად ეწინააღმდეგებოდა ტრადიციულ შეხედულებას. დარვინამდე მიაჩნდათ, რომ დედამიწის ასაკი მხოლოდ რამდენიმე ათას წელს მოიცავს და მასზე დასახლებული ცოცხალი ფორმები უცვლელია. ასევე ითვლებოდა, რომ თავდაპირველად შემოქმედმა შექმნა სხვადასხვა სახეობები, რომლებმაც დღევანდლამდე უცვლელად მოაღწიეს. დარვინის ნაშრომმა შეცვალა საუკუნეთა მანძილზე გაბატონებული წარმოდგენები.

ბუნების შკალა და სახეობათა კლასიფიკაცია

მართალია, ზოგიერთი ძველი ბერძენი ფილოსოფოსი მიიჩნევდა, რომ სიცოცხლის განვითარება თანდათან ხდებოდა, მაგრამ ის ფილოსოფოსი, რომელმაც უდიდესი გავლენა მოახდინა დასავლეთის მეცნიერებაზე თვლიდა, რომ სახეობები უცვლელია. ეს ფილოსოფოსი იყო არისტოტელე (384-322 ჩ.წ). არისტოტელემ თავის ბუნების მიმოხილვაში აღნიშნა გარკვეული „მსგავსება„ ცოცხალ არსებებს შორის. აქედან მან დაასკვნა, რომ სიცოცხლის ფორმები კიბის მსგავსად არიან დალაგებულნი. „არსებათა კიბის“ საფეხურებს მარტივიდან რთულისკენ მივყავართ. მოგვიანებით ამ კიბეს ბუნების კიბე (scala naturae) უწოდეს. არისტოტელე თვლიდა, რომ სიცოცხლის ყოველი ფორმა სრულყოფილია და უცვლელი. მას „არსებათა კიბეზე“ საკუთარი საფეხური უკავია.

ძველ აღთქმაში არსებობს დებულება სიცოცხლის შექმნაზე, ის ძალიან ჰგავს არისტოტელეს იდეას. ძველ აღთქმაში გამოთქმული დებულების თანახმად სახეობები შექმნილია ღმერთის მიერ და ამიტომ ისინი სრულყოფილნი არიან. 1700-იან წლებში ბევრი მეცნიერი თვლიდა, რომ ორგანიზმების საოცარი ადაპტაცია გარემოსთან ადასტურებს ღმერთმის მიერ ამ სახეობების შექმნას. ისინი ფიქრობდნენ, რომ ღმერთმა ყველა სახეობა გარკვეული მიზნისთვის შექმნა.

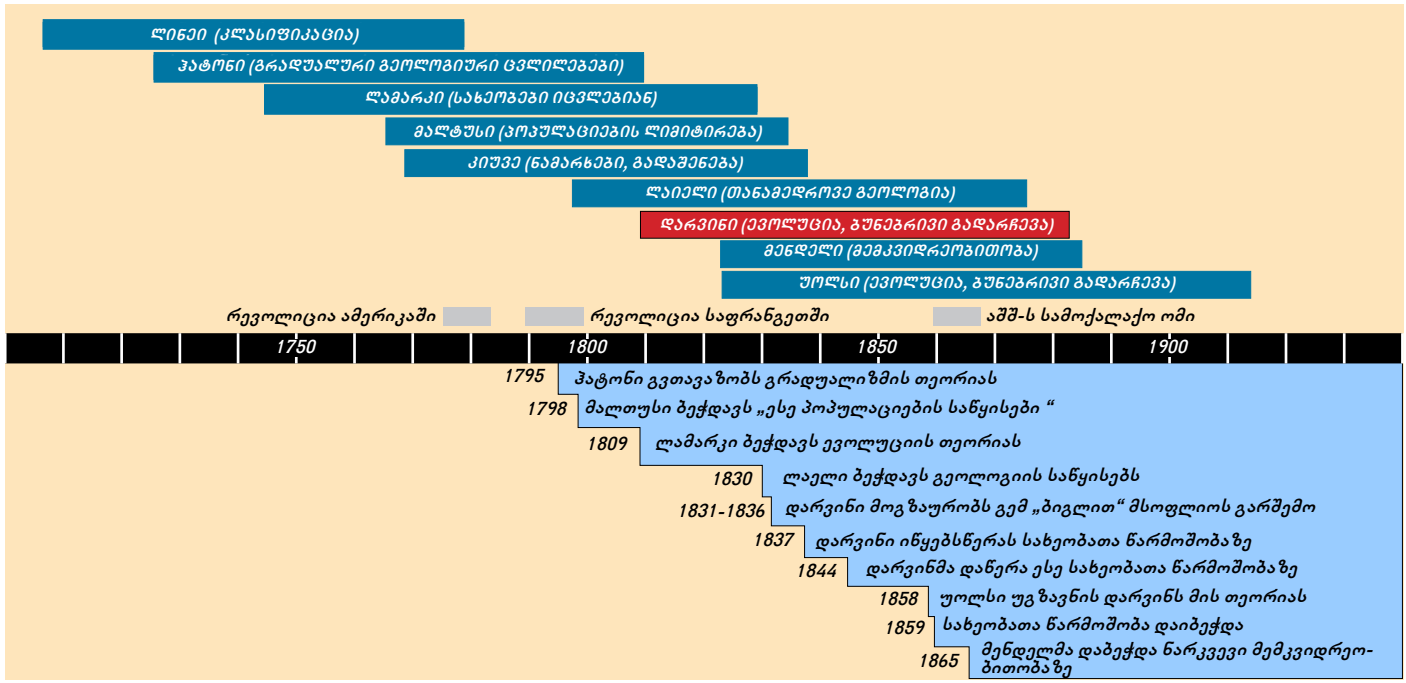
ერთ-ერთი ასეთი მეცნიერი იყო შვედი ექიმი და ბოტანიკოსი კარლ ლინე (1770-1778). ის სიცოცხლის მრავალფეროვნებას „ღმერთის უდიდესს წარმატებად“ მიიჩნევდა. ლინემ განავითარა **ტაქსონომია**. ტაქსონომია არის ბიოლოგიის განხრა, რომელიც ახდენს ორგანიზმთა კლასიფიკაციას და აძლევს სახელწოდებას. ლინემ დაამკვიდრა სახეობათა ლათინური სახელწოდების ბინომინალური სისტემა (ორი ლათინური სიტყვისგან შემდგარი სახელი). სახეობის სახელი ორ სიტყვას შეიცავს, პირველი გვარის აღმნიშვნელია, რომელსაც მიეკუთვნება სახეობა, მეორე კი — თავად სახეობის სახელია. ეს პრინციპი დღესაც ძალაშია. ლინემ კიბისმაგვარი იერარქიის მაგივრად შექმნა ურთიერთდაქვემდებარებული კლასიფიკაციის სისტემა. ამ სისტემის მიხედვით მსგავსი სახეობები ერთიანდება უფრო დიდ კატეგორიაში-გვარში, მსგავსი გვარები ოჯახში და ასე შემდეგ (იხილეთ სურათი 1.14).

ლინეს მიხედვით ზოგიერთი სახეობის ურთიერთ მსგავსება, არ ნიშნავს მათ ევოლუციურ ნათესაობას. ეს მსგავსება შემოქმედის იდეის განსახიერებაა. ერთი საუკუნის შემდეგ დარვინმა ლინეს ტაქსონომიური სისტემა ევოლუციის დამამტკიცებელ არგუმენტად გამოიყენა.

ნამარხები, კიუვე და კატასტროფების იდეა

დარვინს თეორიის ჩამოყალიბებაში ნამარხი ფორმების შესწავლაც დაეხმარა. **განამარხებული ორგანიზმები** წარმოადგენენ გეოლოგიურ წარსულში არსებულ ორგანიზმთა ნაშთებს. განამარხებული მასალის უმეტესობა ნაპოვნია **დანალექ ქანებში**. ამ ქანების ფორმირება მოხდა ზღვების, ტბების და ჭაობების ფსკერზე დროის განმავლობაში დალექილი ქვიშისა და შლამისგან. ახალი ფენები ძველ ფენებზე ილექებოდა. ახალი ფენების სიმძიმის შედეგად ქანები იწნეხებოდა. ერთმანეთზე დაწყობილ ქანებს სტრატონები დაარქვეს. დროთა განმავლობაში ეროზია შლის შედარებით ახალგაზრდა ზედაპირულ ქანებს და გამოაჩენს უფრო ძველს, მანამდე დაფარულ სტრატონს. ყოველი ფენის ქანში დაცულია ამ ქანის ფორმირების დროს დედამიწაზე მცხოვრები ორგანიზმების ნაშთები. სტრატონები განსხვავდებიან მასში ასრსებული ორგანიზმების ნაშთების მიხედვით (სურათი 22.3).

პალეონტოლოგია ანუ ნამარხი ნაშთების შესწავლა. ამ დარგის განავითარებაში დიდი წვლილი შეიტანა ფრანგმა მეცნიერმა ჟორჟ კიუვიემ (1769-1832). კიუვიე იკვლევდა პარიზის შემოგარენში არსებულ დანალექ ქანებს. მან შეამჩნია, რომ რაც უფრო ღრმადაა (უფრო ძველია) სტრატონი, მით მეტია სხვაობა ამ სტრატონის ნამარხ ფორმებსა და თანამედროვე ფორმებს შორის. ამავე დროს ერთი სტრატონიდან მეორეზე გადასვლისას იცვლება განამარხებულ ფორმათა შემადგენლობა (ძველი ფორმები ქრებიან და ჩნდებიან ახალი ფორმები). კიუვიემ დაასკვნა, რომ სიცოცხლის ფორმების გადაშენება ჩვეულებრივი მოვლენა იყო სიცოცხლის ისტორიაში. თუმცა კიუვიე ჯიუტად უარყოფდა ევოლუციური — თანდათანობითი ცვლილებების იდეას. ის ანვითარებდა **კატასტროფების** იდეას. ამ იდეის თანახმად სტრატონებს შორის ყოველი ზღვარი შეესაბამება კატასტროფას, ვთქვათ, წყალდიდობას ან პირიქით ამოშრობას. კატასტროფების შედეგად ბევრი იმდროინდელი სახეობა ნადგურდებოდა. კიუვიე თვლიდა, რომ კატასტროფები პერიოდულად მეორდებოდა და როგორც წესი გარკვეულ გეოგრაფიულ რეგიონს მოიცავდა. კატასტროფის შემდეგ მეზობელი რეგიონებიდან პოპულაციების მიგრაცია მიმდინარეობდა. მიგრირებული პოპულაციები დაცარიელებულ რეგიონს ხელმეორედ ითვისებდნენ.



▲ *სურათი 22.2* **დარვინის ცხოვრების და იდეების ისტორიული მნიშვნელობა. დროის შკალაზე ზევით გამოხატულია მუქი ლურჯი ხაზები. ლურჯი ხაზებით აღნიშნულია იმ ადამიანების სიცოცხლე, რომელთა იდეებმა გავლენა მოახდინეს თანამედროვე ევოლუციურ აზროვნებაზე.**

გრადუალიზმის (თანდათანობითი პროცესების) თეორია

სხვა მეცნიერები თავიანთ ნაშრომებში კატასტროფების თეორიის საპირისპირო **გრადუალიზმის** კონცეფციას ავითარებდნენ. ამ კონცეფციის მიხედვით დიდი ცვლილებები დროში გაწელილი, ნელი, თანმიმდევრული ცვლილებების ჯამური ეფექტის შედეგია. 1795 წელს შოტლანდიელი გეოლოგი ჯეიმს ჰატონი (1726-1797) ამტკიცებდა, რომ დედამიწის გეოლოგიური მოვლენების ახსნა შესაძლებელია სამყაროში მუდმივად მიმდინარე პროცესებით, ანუ გრადუალური მექანიზმებით. ის თვლიდა, რომ გაშლილ ადგილებს (ველს) ქმნიან მდინარეები, რომლებიც მთებიდან მოედინებიან და შლიან ქანებს. იმ ფაქტს, რომ დანალექი ქანები ხშირად შეიცავს ზღვის ორგანიზმების ნამარხებს, ის ხსნიდა მდინარეების დინების გავლენით.

დარვინის თანამედროვემ გამოჩენილმა გეოლოგმა ჩარლს ლაიელმა (1797-1875) განავითარა ჰატონის იდეა. ლაიელის იდეა ცნობილია **უნიფორმიზმის** სახელით. ლაიელი თვლიდა, რომ დღესაც, იგივე მასშტაბით მიმდინარეობენ გეოლოგიური პროცესები, რასაც წარსულში ჰქონდათ ადგილი.

ჰატონის და ლაიელის იდეებმა დიდი გავლენა მოახდინეს დარვინზე. დარვინი ეთანხმებოდა იმ აზრს, რომ გეოლოგიური ცვლილებები ნელი, დროში გაწელილი პროცესების შედეგია და არა უეცარი მოვლენების, დედამიწა კი, თეოლოგების შეხედულების საპირისპიროდ, 6 000 წელზე გაცილებით მეტი ასაკის უნდა იყოს. მოგვიანებით დარვინმა ივარაუდა, რომ ალბათ დროის დიდი პერიოდის განმავლობაში მომხდარი ნელი და შეუმჩნეველი ცვლილების პროცესები ცოცხალ ორგანიზმებზეც მიმდინარეობდა. საბოლოოდ ასეთი ზემოქმედება იწვევს მნიშვნელოვან ცვლილებებს. თუმცა დარვინი არ იყო პირველი, ვინც გრადუალიზმის პრინციპებს ბიოლოგიურ ევოლუციას უკავშირებდა.

ლამარკის ევოლუციური თეორია

მეთვრამეტე საუკუნეში ზოგირთი ნატურალისტი (დარვინის პაპის ერაზმ დარვინის ჩათვლით) თვლიდა, რომ ცოცხალი ორგანიზმები გარემოს ცვლილებებთან ერთად იცვლება. მაგრამ დარვინის მხოლოდ ერთმა წინამორბედმა წამოაყენა ცოცხალ ორგანიზმთა განვითარების სრული მოდელი. ეს იყო ფრანგი ბიოლოგი ჟან ბატისტ ლამარკი (1744-1829). სამწუხაროდ, დღეს ძირითადად ისღა ახსოვთ, რომ ლამარკს არასწორი შეხედულება ჰქონდა ევოლუციურ პროცესებზე. ამავე დროს ავიწყდებათ, რომ მან პირველმა აღიარა ევოლუციის პროცესი. ის მიხვდა, რომ ევოლუციის პროცესით შეიძლება აიხსნას განამარხებულ ფორმათა ცვალებადობა და ორგანიზმის გარემოსთან ადაპტაცია. ლამარკმა თავისი თეორია 1809 წელს გამოაქვეყნა. ამავე წელს დაიბადა დარვინი. ლამარკი ადარებდა თანამედროვე სახეობებს განამარხებულ ფორმებს. მან აღმოაჩინა, რომ ნამარხი ნაშთები დანალექ ქანებში დალაგებულია ქრონოლოგიის მიხედვით- უფრო ძველიდან უფრო ახალგაზრდა ნამარხებამდე. ყველაზე ბოლო ფენას თანამედროვე სახეობის ნაშთები ქმნიან. ლამარკის დროს საყოველთაოდ მიღებული იყო ორი პრინციპი. ის მოვლენების ახსნისას ამ პრინციპებით ხელმძღვანელობდა.



სურათი 22.3 ნამარხი ნაშთები სტრატიგრაფიული მონაკვეთიდან. მდინარე კოლორადომ, დაახლოებით 2000 მ. სიღრმის, დიდი კანიონი წარმოქმნა. დანალექი ქანები გაშიშვლდა. ის სიცოცხლის ისტორიის წიგნის დიდ ფურცლებს მოგვაგონებს. ყოველ სტრატონში დაცულია განამარხებული ფორმები. ისინი დედამიწის შესაბამის გეოლოგიურ პერიოდში გავრცელებულ ორგანიზმთა ნაშთებს წარმოადგენენ. თესლოვანი გვიმრის ფოთლის (ზევით)ნამარხები არის მეჩხერი „ჰერმით შალე„ (Hermit Shale) ფენიდან (265 მილიონი წლის). ტრილობიტის ნამარხები (ქვევით) არის უფრო ღრმა „ბრაით ანგელ შალე„ (რიგჰტ ნგელ შჰალე) ფენიდან (530 მილიონი წლის).

პირველი: ორგანოთა გამოყენება - გამოუყენლობის პრინციპი. ლამარკი თვლიდა, რომ სხეულის ის ნაწილები, რომლებსაც ცხოველი ინტენსიურად იყენებს, ძლიერდება და ზომაში იზრდება. ის ნაწილები კი, რომლებსაც ცხოველი არ იყენებს პირიქით დეგრადირდება. მაგალითად: ჟირაფს უხდებოდა ხის მაღლი ტოტებიდან ფოთლებით კვება. ამიტომ მუდმივად ჭიმავდა კისერს. ასეთი გამუდმებული ვარჯიშის შედეგად კისერი დაუგრძელდა.

მეორე პრინციპი არის შეძენილი ნიშან-თვისებათა მემკვიდრეობა. ლამარკი თვლიდა, რომ ორგანიზმის ინდივიდური განვითარების პერიოდში შეძენილი ნიშან-თვისებები შთამომავლობით გადაცემა. აქედან გამომდინარეობს, რომ ჟირაფებს კისერი დაუგრძელდა, ვინაიდან ისინი კისერს მთელი სიცოცხლის მანძილზე ავარჯიშებდნენ. ლამარკის შეხედულებით ორგანიზმები ასევე იცლებიან, ვინაიდან მათ აქვთ შინაგანი სწრაფვა გართულებისკენ. დარვინმა უარყო ლამარკის იდეა და მას ბუნებრივი გადარჩევის თეორია დაუპირისპირა. მაგრამ დარვინიც მიიჩნევდა, რომ ევოლუციის პროცესში ცვლილებები შეძენილი ნიშან-თვისებების მემკვიდრეობის გამო ხდება. თანამედროვე გენეტიკური გამოკვლევები უარყოფენ ამ აზრს; სადღეისოდ შეძენილ ნიშან-თვისებათა მემკვიდრეობით გადაეცემის არცერთი არგუმენტი არ მოიპოვება. (სურათი 22.4).



სურათი 22.4 შეძენილი ნიშან-თვისებები მემკვიდრეობით არ გადაეცემა. ეს ჯუჯა (ბონზაი) ხე ძალიან პატარა იზრდება. ასეთი პატარა რომ გაიზარდოს მას მუდმივად აჭრიან ფესვების დაბოლოებასა და ტოტებს. მაგრამ ამ ჯუჯა ხის თესლს თუ დავთესავთ, ნორმალური ხე გაიზრდება.

კონცეფცია 22.1 შემოწმება

1. ამ თავში დასხელებულ მეცნიერთაგან რომელს მიაჩნდა, რომ სახეობები გეოლოგიურ დროში უცვლელია? რომელი მეცნიერი თვლიდა, რომ სახეობები დროთაგანმავლობაში იცვლებოდა?
2. რაში მდგომარეოს ლამარკის ევოლუციის თეორიის არსი? ახსენით მისი მნიშვნელობა.

კონცეფცია 22.2

ნაშრომში „სახეობათა წარმოშობა“ დარვინმა იჭარაუდა, რომ სახეობები მუნებრივი გადარჩევის შედეგად იცვლებიან

მეცხრამეტე საუკუნის დასაწყისისთვის საზოგადოებას სჯეროდა, რომ სახეობები შექმნის დროიდან უცვლელია. მართალია რამდენიმე ღრუბელი გამოჩნდა ამ რწმენის ცაზე, მაგრამ არც ერთი არ გადაიზარდა ნამდვილ ქუხილში, ძირითადად ცა კვლავ მოწმენდილი რჩებოდა.

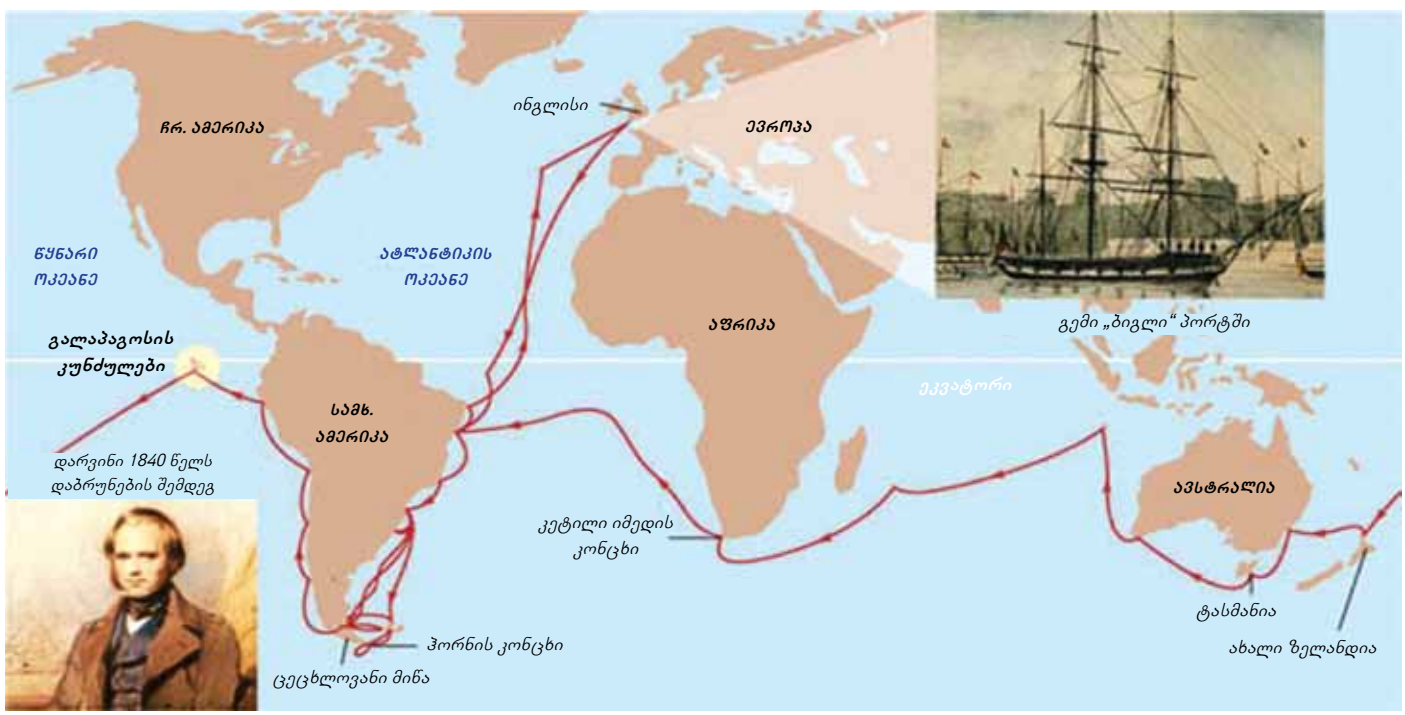
დარვინის გამოკვლევა

ჩარლზ დარვინი (1809-1882) დაიბადა დასავლეთ ინგლისში, შრუზბერში. ბუნება მას ბავშვობიდან აინტერესებდა. კითხულობდა წიგნებს ბუნებაზე, თევზაობდა, ნადირობდა და მწერებს აგროვებდა. დარვინის მამა ცნობილი ექიმი იყო. მას ვერ წარმოედგინა, რომ შვილი შეიძლება ნატურალისტი გამხდარიყო. ამიტომ 16 წლის დარვინი გააგზავნეს ედინბურგის უნივერსიტეტში მედიცინის შესასწავლად. მაგრამ დარვინისთვის მედიცინა მოსაბეზრებელი საგანი იყო. ანესტეზია დარვინის დროს არ არსებობდა, ამგვარად ქირურგიაც მისთვის მიუღებელი იყო. ამიტომ მან ხარისხის გარეშე დატოვა ედინბურგის უნივერსიტეტი და შევიდა კემბრიჯის უნივერსიტეტში. დარვინმა გადაწყვიტა ღვთის მსახური გამხდარიყო. მეცნიერების ბევრი დარგი იმდროინელ ინგლისში ეკლესიაში ვითარდებოდა.

კემბრიჯში დარვინს მფარველობდა ბოტანიკის პროფესორი, რევერენდ ჯონ ჰენსლო. დარვინს ბაკალავრის ხარისხი მიენიჭა. შემდგომ ჰენსლომ ახალგაზრდა კურსდამთავრებულს რეკომენდაცია გაუწია კაპიტან რობერტ ფიც-როისთან. ფიც-როი ამზადებდა დედამიწის გარშემო სამოგზაუროდ საზღვაო ხომალდ „ბიგლს„. დარვინი ეკუთვნოდა იმავე სოციალურ ფენას, რაც ფიც-როი, იყო ახალგაზრდა და განათლებული. ის ყველა მხვრივ აწყობდა ფიც-როის და ამიტომაც ეკიპაჟში ჩარიცხა.

მოგზაურობა „ბიგლით“

1831 წელის 27 დეკემბერს „ბიგლმა„ 22 წლის დარვინთან ერთად ინგლისის სანაპირო დატოვა. ეკიპაჟის ძირითადი მიზანი იყო სამხრეთი ამერიკის ნაკლებად შესწავლილი სანაპირო ზოლის რუკის შედგენა. სანამ მიმდინარეობდა სანაპიროს გეოგრაფიული შესწავლა, დარვინი ნაპირზე აკვირდებოდა სამხრეთი ამერიკაში გავრცელებულ ათასობით მცენარეს და ცხოველს, ამავე დროს კოლექციას აგროვებდა. მას საშუალება მიეცა ჩაეტარებინა გამოკვლევა ისეთ განსხვავებულ გარემოში, როგორიცაა ბრაზილიის ჯუნგლები, არგენტინის პამპასების ბალახეულობით დაფარული ვრცელი ველები, ანტარქტიდასთან ახლოს მდებარე გაუდაბნოებული კუნძულები (ტიერა დელ ფუეგო) და ანდების მაღალი მთაგრეხილები. ყველა ამ ადგილებში ის მცენარეებისა და ცხოველების ნაირგვარ ადაპტაციებს აკვირდებოდა. დარვინმა შეამჩნია, რომ სამხრეთ ამერიკის ზომიერ კლიმატურ პირობებში მო-



▲ სურათი 22.5 მოგზაურობა „ბიგლით“

▶ *სურათი 22.6* ***ნისკარტის ფორმის ვარიაციები გალაპაგოსის მთიულებში. გალაპაგოსის კუნძულებზე დაახლოებით მთიულების 12-მდე ახლო მონათესავე სახეობა ბინადრობს, ზოგი მხოლოდ კონკრეტულ კუნძულებზე გვხვდება. ძალიან შთამბეჭდავია ნისკარტის ფორმებს შორის განსხვავება. ნისკარტის ფორმა სპეციფიკური საკვების მოპოვებასთანაა ადაპტირებული.***



(ა) იკვებება კაკტუსებით
კაკტუსის მიწის მთიულას (Geospiza scandens) გრძელი ბასრი ნისკარტი ეხმარება მას კაკტუსის ყვავილების და რბილობის დანაკუწებასა და ჭამაში

(გ) იკვებება მარცვლებით
დიდ მიწის მთიულას (Geospiza magnirostris) აქვს ფართე ნისკარტი, რომელიც ადაპტირებულია მცენარეებიდან მიწაზე ჩამოვარდნილი მარცვლების დასამსხვრევად

(ბ) იკვებება მწერებით
მწვანე მგალობელი მთიულა (Certhidea olivacea) იყენებს მის ვიწრო ბასრ ნისკარტს მწერების დასაჭერად

ბინადრე მცენარეები და ცხოველები უფრო ახლოს იდგნენ სამხრეთ ამერიკის ტროპიკებში გავრცელებულ სახეობებთან, ვიდრე ევროპის ზომიერი კლიმატის სახეობებთან. მეტიც, განამარხებული ფორმები, თუმცა ცხადად განსხვავდებოდნენ თანამედროვე ცხოველებისგან, იყვნენ ნამდვილად სამხრეთ ამერიკულნი. ისინი ძალიან ჰგავდნენ ამ კონტინენტზე გავრცელებულ ცოცხალ ორგანიზმებს.

მოგზაურობის განმავლობაში დარვინი გეოლოგიურ დაკვირვებასაც აწარმოებდა. „ბიგლით„ მოგზაურობისას დარვინს ზღვის დაავადებამ რამდენჯერმე შეუტია. მიუხედავად ამისა მან წაიკითხა ლაიელის „გეოლოგიის პრინციპები„. ლაიელის გავლენით დარვინმა ჩილეს სანაპირო ზოლში გამოიკვლია გეოლოგიური ცვლილებები. ეს ცვლილებები ძლიერმა მიწისძვრამ გამოიწვია. დარვინმა შეამჩნია, რომ ჩილეს სანაპირო ზოლის რამდენიმე ფუტით აწევა რამდენჯერმე მოხდა. მან ნახა ოკეანის ორგანიზმები ანდების მთებში და დაასკვნა, რომ ნამარხების შემცველი კლდეები აქ აღიმართნენ მიწისძვრების მრავალი სერიის შედეგად. ამ დაკვირვებამ დიდი გავლენა მოახდინა მის შეხედულებათა ჩამოყალიბებაზე. მან დაინახა, რომ დედამიწის უცვლელობაზე და ახალგაზრდა ასაკზე არსებულ ტრადიციულ შეხედულებას ფაქტობრივი მასალა ეწინააღმდეგება. ამის შემდეგ დარვინმა ლაიელის შეხედულება, რომ დედამიწა მუდმივად იცვლებოდა გაიზიარა.

მოგზაურობის პერიოდში „ბიგლი„ გალაპაგოსზე შეჩერდა. დარვინის ინტერესი სახეობების გეოლოგიური გავრცელების მიმართ გააღრმავა გალაპაგოსის კუნძულების შესწავლამ. გალაპაგოსის არქიპელაგი გეოლოგიურად ახალგაზრდა, ვულკანური წარმოშობის კუნძულებია. ის ეკვატორთან, სამხრეთი ამერიკიდან დასავლეთით დაახლოებით 900 კილომეტრში, მდებარეობს (სურათი 22.5). დარვინზე დიდი შთაბეჭდილება მოახდინა არქიპელაგზე გავრცელებულმა უცნაურმა ორგანიზმებმა. გალაპაგოსზე მან შეაგროვა ფრინველთა კოლექცია, რომელთა შორის იყო მთიულას რამდენიმე სახეობა. ეს სახეობები ძალიან ჰგავდნენ ერთმანეთს, მაგრამ მსგავსების მიუხედავად სხვადასხვა სახეობებს წარმოადგენდნენ. ზოგიერთი მათგანი მხოლოდ კონკრეტულ კუნძულზე სახლობდა, სხვები გავრცელებულები იყვნენ ორ ან მეტ მეზობლად მდებარე კუნძულზე. დარვინი თავადაც ვერ ხვდებოდა ამ დაკვირვების მნიშვნელობას, ვიდრე 1863 წელს არ დაბრუნდა ინგლისში. ინგლისში დარვინმაც და სხვა მეცნიერებმაც აღმოაჩინეს, რომ გალაპაგოსზე მობინადრე სახეობების უმეტესობა მსოფლიოში სხვაგან არსად არ გვხვდება. თუმცა ისინი კონტინენტზე მობინადრე სახეობებს ჩამოგავდა. დარვინმა ივარაუდა, რომ გალაპაგოსზე მობინადრე ორგანიზმები სამხრეთ ამერიკიდან იქ შემთხვევით მოხვდნენ და შემდეგ სხვადასხვა კუნძულებზე განსახლდნენ.

დარვინი ორგანიზმთა ადაპტაციებზე ამახვილებს ყურადღებას

დარვინმა თავიდან გადააფასა ყველაფერი, რაც ნახა მოგზაურობის დროს. გადაფასების შედეგად ის მიხვდა, რომ გარემოსადმი ადაპტაცია და ახალ სახეობათა წარმოქმნა ახლო მონათესავე პროცესებია. შესაძლებელია თუ არა ახალ სახეობათა ჩამოყალიბება წინაპარი სახეობებიდან განსხვავებულ გარემოსთან ადაპტაციების თანდათანობითი ჩამოყალიბების შედეგად? დარვინის მოგზაურობის შემდეგ მრავალი წელი გავიდა სანამ ბიოლოგები მივიდნენ დასკვნამდე, რომ

ზუსტად ეს მოხდა გალაპაგოსის მთიულების შემთხვევაში. მთიულების ქცევა და ნისკარტის ფორმა ადაპტირებულია ამა თუ იმ კუნძულზე არსებულ საკვებთან (სურათი 22.6). დარვინს მიაჩნდა, რომ ადაპტაციის წარმოშობის ახსნით ევოლუციურ განვითარებასაც დაადგენდა.

1840 წლების დასაწყისში დარვინი მუშაობდა თავისი თეორიის ძირითად დებულებაზე - ბუნებრივ გადარჩევაზე როგორც ევოლუციის მთავარ მამოძრაველებ ფაქტორზე. მას თავისი იდეები ჯერ არ ჰქონდა გამოქვეყნებული. დარვინი ლონდნთან ახლოს დაუნში ცხოვრობდა. სუსტი ჯანმრთელობის გამო იშვიათად ტოვებდა მამულს. კარჩაკეტილი ცხოვრების მიუხედავად ის გარე სამყაროსგან არ იყო იზოლირებული. „ბიგლით„ მოგზაურობის დროს ის აგზავნიდა ინგლისში წერილებს და სხვადასხვა სახეობის ნიმუშებს. რის გამოც მეტად პოპულარული ნატურალისტი გახდა. დარვინს ინტენსიური მიმოწერა ჰქონდა მსოფლიოს გამოჩენილ ნატურალისტებთან. მას ხშირად სტუმრობდნენ ლაიელი, ჰენსლო და სხვები.

1844 წელს დარვინმა სახეობათა წარმოშობასა და ბუნებრივ გადარჩევაზე ვრცელი ნარკვევი დაწერა. მას არ უნდოდა თავისი თეორიის გამოქვეყნება, ვინაიდან იცოდა, რომ მისი თეორიის გამოქვეყნებას უარყოფითი რეაქცია მოჰყვება. დარვინმა სთხოვა მეუღლეს გამოექვეყნებინა მისი ნაშრომის ნარკვევი, თუ ის უფრო სრულყოფილი ნაშრომის დამთავრებამდე მოკვდებოდა.

მართალია დარვინმა გადადო თავისი ნაშრომის გამოქვეყნება, მაგრამ ის აგრძელებდა თავისი თეორიის დამადასტურებელი არგუმენტების მოძიებას. ლაიელი თავად არ იზიარებდა ევოლუციის იდეას, მიუხედავად ამისა ურჩევდა დარვინს ნაშრომის გამოქვეყნებას, სანამ ვინმე სხვა არ მივიდოდა იგივე დასკვნამდე და არ გაასწრებდა მას.

1858 წლის ივნისში ლაიელის ვარაუდი გამართლდა. დარვინმა მიიღო ახალგაზრდა ბრიტანელი ნატურალისტის ალფრედ რასელ უოლესის (1823-1913) მანუსკრიპტი. უოლესი მუშაობდა მალაის არქიპელაგზე და განავითარა დარვინის იდეის მსგავსი ბუნებრივი გადარჩევის თეორია. უოლესი სთხოვდა დარვინს განეხილა მისი ნაშრომი და თუ ის იმსახურებდა გამოქვეყნებას გადაეცა ლაიელისთვის დასაბეჭდად. დარვინმა მისწერა ლაიელს: „ თქვენი სიტყვები სრულიად გამართლდა..... მე არასდროს მინახია უფრო საოცარი თანხვედრა..... ასე რომ მთელი ჩემი პირველობა, რაოდენ დიდიც არ უნდა ყოფილიყო განადგურდა.„ 1858 წლის 1 ივლისს ლაიელმა და მისმა კოლეგებმა ლონდონის ლინეს საზოგადოებას წარუდგინეს უოლესის ნაშრომი, დარვინის გამოუქვეყნებელი ნაშრომის თეზისებთან ერთად. დარვინმა სწრაფად დაასრულა ნაშრომი „სახეობათა წარმოშობა„ და მომდევნო წელს გამოაქვეყნა. მართალია უოლესმა პირველმა წარადგინა გამოსაქვეყნებლად თავისი იდეა, მაგრამ ის თვლიდა, რომ დარვინმა ისე ღრმად განავითარა ბუნებრივი გადარჩევის თეორია, რომ პრიორიტეტი მას ეკუთვნის. უოლესი დარვინის დიდი თაყვანისმცემელი იყო.

10 წელი დასჭირდა იმას, რომ დარვინის წიგნში მოყვანილი არგუმენტების მეშვეობით ბიოლოგების დიდი ნაწილი ევოლუციურ განვითარებაში დარწმუნებულიყო. 10 წლიწადში ბიოლოგების უმრავლესობამ აღიარა, რომ სიცოცხლის მრავალფეროვნება ორგანული სამყაროს ევოლუციის განვითარების შედეგია. დარვინმა წარმატებას მიაღწია. ბევრი დარვინამდელ ევოლუციონისტი ძირითადად იმიტომ დამარცხდა, რომ მათ არ ჰქონდათ ასეთი უხვი თვალსაჩინო მასალა და მყარი ლოგიკით შეიარაღებული არგუმენტები. დარვინის პირველ წიგნს მალე სხვა მნიშვნელოვანი ნაშრომიც მოჰყვა, კერძოდ კი ნაშრომი სქესობრივ გადარჩევაზე, რომელიც ბუნებრივი გადარჩევის ერთ-ერთ ნაირსახეობას წარმოადგენს. (იხილეთ თავი 23).

სახეობათა წარმოშობა

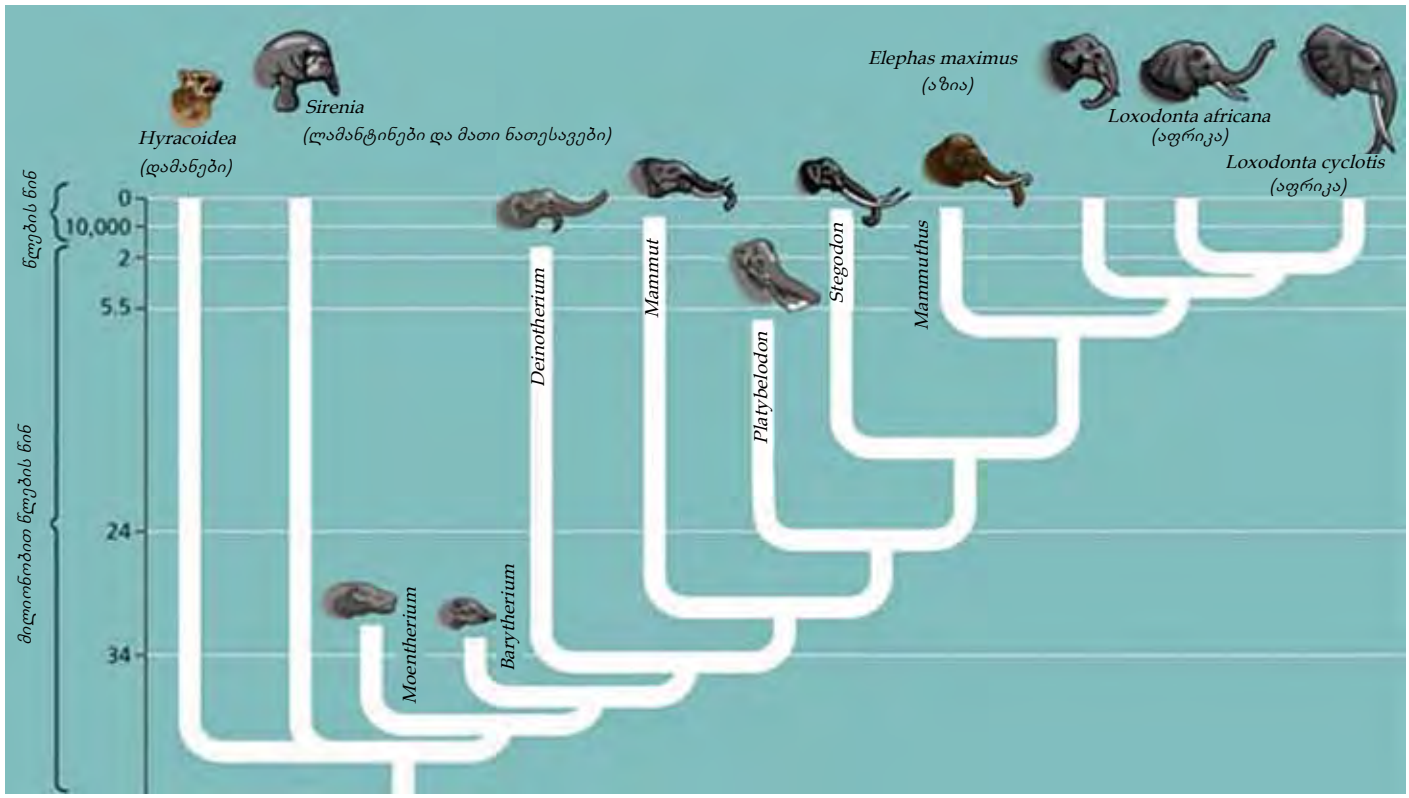
სახეობათა წარმოშობის თეორიაში დარვინი ორ მთავარ იდეას ავითარებდა: პირველი, ევოლუციით შესაძლებელია სიცოცხლის ერთიანობისა და მრავალფეროვნებას მიზეზის ახსნა, და მეორე, ადაპტაციური ევოლუციის მიზეზი არის ბუნებრივი გადარჩევა.

სახეშეცვლილი შთამომავლობა

სახეობათა წარმოშობის პირველ გამოცემაში დარვინს სიტყვა „ევოლუცია“ წიგნის დასარულამდე არ უხმარია. მის ნაცვლად ის ტერმინ **„სახეშეცვლილი შთამომავლობას“** იყენებდა. ეს ფრაზა უკეთ აჯამებდა მის მოსაზრებებს სიცოცხლის შესახებ. დარვინი აღიქვამდა სიცოცხლის ერთიანობას. ის თვლიდა, რომ ყველა ორგანიზმი, დაწყებული უძველეს წარსულში მცხოვრები წინაპრებიდან მოყოლებული, თაობათა მანძილზე ერთმანეთს ენათესავება. მილიონობით წლების განმავლობაში წინაპართა შთამომავლები სხვადასხვა გარემოში ვრცელდებოდა. განსხვავებულ გარემოში მათ ნაირგვარი ცვლილებები და ადაპტაციები დაუგროვდათ. ეს ადაპტაციები მათ გადარჩენასა და კონკრეტულ გარემო პირობებთან შეგუებაში ეხმარებოდნენ.

დარვინის შეხედულებით სიცოცხლის ისტორია შეიძლება განტოტვილი ხეს შევადაროთ. საერთო ღერძიდან თავდაპირველად განშტოვდებიან მარტივი და უძველესი სახეობები, ტოტების კენწეროებზე კი რთული და შედარებით გვიან ჩამოყალიბებული ფორმები თავსდებიან. ამგვარად კენწეროები ამჟამად არსებულ ორგანიზმთა მრავალფეროვნებას ასახას. ყოველი განშტოების ადგილი წარმოადგენს ყველა იმ ევოლუციური ხაზის წინაპარს, რომლებიც მოგვიანებით ამ წერტილიდან განტოტდნენ. ახლო მონათესავე სახეობები, როგორიცაა აზიური და აფრიკული სპილო, ძალიან გვანან ერთმანეთს. არც თუ ისე დიდი ხანია რაც ისინი საერთო წინაპრისგან განშტოვდნენ. სანამ განიტოტებობნენ ერთ შტოს ეკუთვნოდნენ. (სურათი 22.7). ძირითადად ევოლუციის განშტოებების კენწეროები ამომწყდარი ფორმებით ბოლოვდება. ოდესღაც არსებული ორგანიზმების დაახლოებით 99% დღეს გადაშენებულია. ასე რომ ამჟამად აღარ არსებობენ ცხოველები, რომლებიც შეავსებდნენ ცარიელ ადგილს სპილოსა და მის უახლოეს ნათესავს - ლამანტინსა და დამანს შორის. სადღეისოთ მხოლოდ ზოგიერთი განამარხებული გარდამავალი ფორმა არის ნაპოვნი.

ლინეს ხედავდა რომ ზოგი სახეობა ერთმანეთს უფრო მეტად ჩამოჰგავდა, ვიდრე სხვა სახეობებს. ის ამ მსგავსებას



▲ *სურათი 22.7* ***სახეშეცვლილი შთამომავლობა.*** *სპილოს ევოლუციური ხე ძირითადად განამარხებულ ფორმებს – მათ ანატომიას, სტრატონში გამოჩენის თანმიმდევრობასა და გეოგრაფიულ გავრცელებას ეფუძნება. გაითვალისწინეთ, რომ შთამომავალთა ტოტების უმეტესობა გადაშენებული ფორმებით სრულდება. მიუხედავად დიდი გარეგნული განსხვავებისა (დროის მასშტაბი სურათზე არ არის დაცული) ლამანტინი და დამანი სპილოს უახლოესი თანამედროვე ნათესავებია.*

ევოლუციას არ უკავშირებდა. ვინაიდან ლინეს ესმოდა რომ ორგანიზმთა დიდი მრავალფეროვნება შეიძლება იყოს ორგანიზებული „ჯგუფებად, რომლებშიც სხვა ჯგუფები შედიან“ (დარვინის გამოთქმა). ამიტომ დარვინის თეორია ძირითადად ემთხვევა ლინეს ტაქსონომიურ სქემას. დარვინი თვლიდა, რომ ლინეს იერარქია ასახავს სიცოცხლის ხის განშტოებათა ისტორიას. საერთო წინაპრიდან წარმოშობის გამო საგვარტომო ხის შემადგენელი ორგანიზმები სხვადასხვა ტაქსონომიურ დონეზე ერთმანეთს ენათესავებიან.

ბუნებრივი გადარჩევა და ადაპტაცია

როგორ მოქმედებს ბუნებრივი გადარჩევა და როგორ ხსნის ის ადაპტაციას? ევოლუციონისტმა ერნსტ მაირმა დარვინის ბუნებრივი გადარჩევის თეორიის დასკვნა სამ დასკვნად დაყო. ეს დასკვნები ხუთ დაკვირვებას ეყრდნობა: *

დაკვირვება №1: თუ ინდივიდთა ყველა შთამომავალი სქესმწიფე ასაკს მიაღწევს და წარმატებულათ გამრავლდა, მაშინ ნებისმიერი სახეობის პოპულაციის ზომა ექსპონენციურად გაიზრდება (სურათი 22.8).

დაკვირვება №2: სეზონური ფლუქტუაციების და გამრავლების დიდი პოტენციალის მიუხედავად, პოპულაციებს რაოდენობის შენარჩუნების ტენდენცია აქვთ.

დაკვირვება №3: საარსებო რესურსები ლიმიტირებულია.

დასკვნა №1: თუ პოპულაციაში ინდივიდთა რაოდენობა ჭარბობს, საარსებო პირობებს, მაშინ ინდივიდებს შორის იწყება ბრძოლა არსებობისათვის. რის გამოც ყოველ თაობაში მხოლოდ შთამომავალთა მცირე ნაწილი გადარჩება და მიაღწევს სქესმწიფე ასაკს.

დაკვირვება №4: პოპულაციის წევრები ნიშან-თვისებებით ძლიერ განსხვავდებიან; არ მოიპოვება ორი ერთმანეთის აბსოლუტურად მსგავსი ინდივიდი (სურათი 22.9).

დაკვირვება №5: წარმოქმნილ ვარიაციათა უმეტესობა მემკვიდრულია.

დასკვნა №2: ინდივიდების გადარჩენა ნაწილობრივ დამოკიდებულია მემკვიდრეობით თვისებებზე. ინდივიდებს, რომელთა მემკვიდრეობითი ნიშან-თვისებები მოცემულ გარემოში მათ გადარჩენისა და გამრავლების მეტ შანს უტოვებენ, შეგუებულობის და გადარჩენის მეტი შანსი აქვთ. ისინი მეტ შთამომავლობას ტოვებენ, ვიდრე გარემოსთან ნაკლებად შეგუებული ინდივიდები.

დასკვნა №3: ინდივიდების გადარჩენის და გამრავლების არათანაბარ შესაძლებლობას პოპულაციის თანდათანობით ცვლილებამდე მივყავართ. თაობათა მანძილზე უგროვდებათ არსებობისათვის სასარგებლო ნიშან-თვისებები.

ბუნებრივი გადარჩევა შედეგია იმისა, რასაც ჩვენ არსე-

* *მაირის ნაშრომი, ბიოლოგიური აზროვნების ზრდა: მრავალფეროვნება, ევოლუცია და მემკვიდრეობა (კემბრიჯი, : ჰარვარდის უნივერსიტეტის გამომცემლობა, 1982).*



▶ *სურათი 22.8* ***ჭარბი შთამომავლობა.*** *ნეკერჩხლის ერთი ტოტიც კი ათეულობით ფრთიან ნაყოფს იკეთებს. თუ ხის ყველა შთამომავალი გადარჩება, ჩვენ მალე გარშემორტყმულნი ვიქნებით ნეკერჩხლის ტყით.*



▲ *სურათი 22.9* ***ვარიაციები პოპულაციებში.*** *ჭიამაიების ამ პოპულაციის წევრებში შეფერილობის და წერტილების განლაგების ვარიაციები მემკვიდრეობითია, ამიტომ ბუნებრივ გადარჩევას მასზე გავლენის მოხდენა შეუძლია.*

ბობისათვის ბრძოლას ვუწოდებთ. დარვინს ესმოდა იმ კავშირის მნიშვნელობა, რომელიც არსებობს ბუნებრივ გადარჩევასა და ორგანიზმის „ჭარბი შთამომავლობის დატოვების“ უნარს შორის. ამ მოვლენის გაგებას ხელი შეუწყო 1798 წელს გამოქვეყნებულმა ტომას მალთუსის ნარკვევმა. ეს ნარკვევი პოპულაციის ზრდას ეხება. მალთუსი ადამიანების უბედურებების უმეტესობას, როგორიცაა ავადმყოფობა, შიმშილი, უსახლკარობა და ომი უკავშირებდა იმას, რომ ადამიანის პოპულაციას უნარი აქვს უფრო ჩქარი ტემპით გაიზარდოს, ვიდრე იზრდება საკვები ან სხვა საარსებო რესურსი. ჭარბი შთამომავლობის დატოვების უნარი როგორც ჩანს ყველა სახეობისთვის არის დამახასიათებელი (იხ. სურ. 22.8).

ცხოველის მრავალი კვერცხიდან გამოჩეკილი ინდივიდებიდან, ან მცენარის მრავალრიცხოვანი თესლიდან მხოლოდ უმნიშვნელო ნაწილი აღწევს სქესმწიფე ასაკს და ტოვებს შთამომავლობას. დანარჩენი ნადგურდება: ან ჭამენ, ან შიმშილით და ავადმყოფობით იღუპებიან, გამრავლებისას პარტნერს ვერ პოულობენ, ან სხვა მიზეზების გამო არ შეუძლიათ შთამომავლობის დატოვება.

გარემო ფაქტორები ყოველ თაობაში ცხრილავენ ინდივიდებს, რომელთა მემკვიდრეობითი თვისებები მოცემულ გარემო პირობებში წამგებიანია. ხანდახან გარემო პირობები ისე იცვლება, რომ ზოგი ნიშან-თვისება სხვებთან შედარებით უფრო სასარგებლო ხდება. ორგანიზმები, რომელთა ნიშან-თვისებები უკეთ ესადაგება კონკრეტულ გარემოს ტოვებენ მეტ შთამომავლობას, ვიდრე ის ორგანიზმები რომლებთაც ასეთი თვისებები არ მოეპოვებათ. წარმატებული გამრავლების უნარი სასარგებლო თვისების მქონე ინდივიდებს აქვთ და ამიტომ ეს თვისებები შემდეგ თაობაში უფრო ხშირად გვხვდება. სასარგებლო, არსებობისათვის მნიშვნელოვანი ნიშან-თვისებების სიხშირის ზრდას ყოველთვის აქვს ადგილი პოპულაციაში, იმის მიუხედავად იცვლება თუ არა გარემო. ეს ევოლუციური მოდიფიკაციის მნიშვნელოვანი რესურსია.

ხელოვნური გადარჩევა. დარვინის თეორიის მეორე ნაწილი მრავალ ყოფით მაგალითს ეყრდნობა. მაგალითად როგორიცაა კულტურულ მცენარეთა და შინაურ ცხოველთა სელექცია. ადამიანი ცვლის სხვა სახეობებს. მრავალი თაობის განმავლობაში მისთვის სასურველი ნიშან-თვისებების მფლობელ ინდივიდებს ამრავლებს. ამ პროცესს **ხელოვნური გადარჩევა** ეწოდება. ხელოვნური გადარჩევის შედეგად ადამიანს მცენარეთა და ცხოველთა ახალ ჯიშები გამოყავს. შექმნილ ჯიშებს გარეგნულად ველურ წინაპრებისაგან ძალიან ცოტა რამ საერთო მოეპოვებათ (სურათი 22.10).

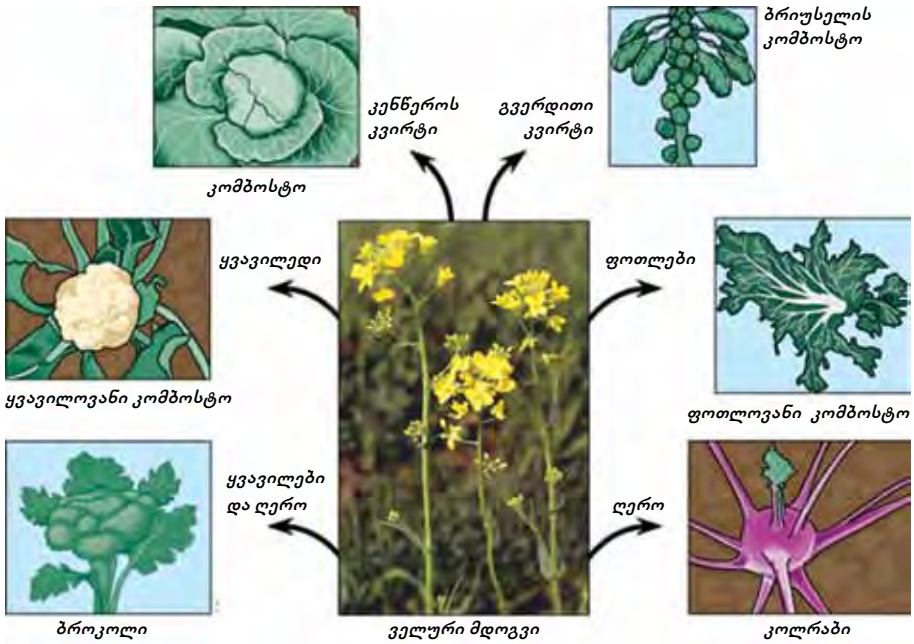
დარვინმა დაასკვნა, რომ თუ ხელოვნური გადარჩევა შედარებით მოკლე დროში ასეთ შთამბეჭდავ შედეგს გვაძლევს, მაშინ, რასაც ჩვენ „ბუნებრივ გადარჩევას“ ვუწოდებთ, მრავალი ასეული თაობის შემდეგ სახეობათა მნიშვნელოვან ცვლილებას გამოიწვევს. მას ადგილი ექნება მაშინაც კი, როცა ზოგი მემკვიდრეობითი ნიშან-თვისების უპირატესობა სხვებთან შედარებით მცირეა. სასრგებლო თვისებები თანდათანობით გროვდება პოპულაციაში. ნაკლებ სასარგებლო თვისებები კი ქრება.

ბუნებრივი გადარჩევის თეორიის შეჯამება. კიდევ ერთხელ გავიმეოროთ ბუნებრივი გადარჩევის მთავარი იდეა:

- ბუნებრივი გადარჩევა ინდივიდთა განსხვავებულ წარმატებულ გამრავლებასთან არის დაკავშირებული (ინდივიდები გადარჩენისა და გამრავლების განსხვავებულ უნარს ფლობენ). ეს შესაძლებლობა განსხვავებული გარემოს და განსხვავებული მემკვიდრეული ნიშან-თვისების მქონე ინდივიდთა ურთიერთკავშირზეა დამყარებული.
- დროთა განმავლობაში ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედებით ორგანიზმთა ადაპტაცია გარემოსთან იზრდება (სურათი 22.11).
- თუ გარემო დროთა განმავლობაში იცვლება, ან თუ სახეობის გარკვეული ჯგუფი ახალ გარემოში განსახლდება, ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედება ახალ პირობებთან ადაპტაციაში აისახება. ზოგჯერ ადაპტაციის შედეგად ახალი სახეობები წარმოიქმნება.

სანამ გავაგრძელებდეთ, ავღნიშნოთ სამი მცირე, მაგრამ მნიშვნელოვანი მომენტი, რომელიც ახასიათებს ევოლუციას ბუნებრივი გადარჩევის გზით. პირველი: თუმცა ბუნებრივი გადარჩევა ორგანიზმსა და საარსებო გარემოს შორის ურთიერთკავშირის შედეგად მოქმედებს, მაგრამ ინდივიდი არ ევოლუირებს. პოპულაცია არის ის ელემენტარული ერთეული, რომელიც ევოლუირებს (ამჯერად ჩვენ შეგვიძლია განვმატოთ პოპულაცია როგორც ინდივიდთა ჯგუფი, რომელიც გარკვეულ სახეობას მიეკუთვნება, ერთმანეთს თავისუფლად ეჯვარება და კონკრეტულ ტერიტორიაზე — არეალში ბინადრობს).

ევოლუციას ვაფასებთ მემკვიდრეობითი ცვლილებებით, რომლებიც ხდება პოპულაციაში წარმატებული თაობების განმავლობაში. ამ დროს სასარგებლო მემკვიდრეობითი ნიშან-თვისებების მქონე ინდვიდთა რიცხვი პოპულაციაში მატულობს.



▲ *სურათი 22.10* ***ხელოვნური გადარჩევა.*** *ერთი ველური სახეობიდან ხელოვნური გადარჩევის შედეგად კომბოსტოს ნაირგვარი ჯიში გამოყვანილი. მცენარის სხვადასხვა ნაწილის (ფორმა, ზომა) სელექციის შედეგად სელექციონერებმა მრავალი განსხვავებული ჯიში გამოიყვანეს.*

მეორე მნიშვნელოვანი მომენტი არის ის, რომ ბუნებრივ გადარჩევას მხოლოდ მემკვიდრეობითი ნიშნების გაზრდა ან შემცირება შეუძლია, ანუ იმ ნიშნების, რომლებსაც ორგანიზმი შთამომავლობას გადასცემს. თუმცა თვით ორგანიზმიც სიცოცხლის მანძილზე გარემოს მოქმედებით შეიძლება შეიცვალოს. ინდივიდური განვითარებისას შეძენილი ნიშნები ზოგჯერ ადაპტური ხასიათისაა. სადღეისოთ არ არსებობს თვალსაჩინო არგუმენტი, რომ ასეთი შეძენილი ნიშნები შთამომავლობას მემკვიდრეობით გადაეცეს. ჩვენ უნდა განვასხვავოთ ადაპტაცია, რომელსაც ორგანიზმი იძენს სიცოცხლის განმავლობაში და მემკვიდრეობითი ადაპტაცია, რომელიც ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად მრავალი თაობის განმავლობაში გროვდება პოპულაციაში.

ასევე გახსოვდეთ, რომ გარემო ფაქტორები ადგილის და დროის მიხედვით იცვლებიან. ერთი და იგივე მემკვიდრეობითი ადაპტაცია ერთ შემთხვევაში შეიძლება სასრგებლო აღმოჩნდეს, სხვა შემთხვევაში კი შეიძლება საზიანო. ბუნებრივი გადარჩევა მუდმივად მოქმედებს, მაგრამ თუ რა ნიშნები გამოვლენ წინა პლანზე გარემოზეა დამოკიდებული.

ასე რომ, დარვინს ჰქონდა წარმოდგენილი სიცოცხლე როგორც ამ მცირე თვისებების თანდათანობითი შეგროვების შედეგად მიღებული განვითარება. ის ამტკიცებდა, რომ დროის დიდი მონაკვეთის განმავლობაში და ცვალებად პირობებში მოქმედი ბუნებრივი გადარჩევა პასუხისმგებელია სიცოცხლის მთელ მრავალფეროვნებაზე.

კონცეფცია 22.2 შემოწმება

1. აღწერეთ, დარვინის თეორიით, ევოლუცია ბუნებრივი გადარჩევის გზით, როგორ უკავშირდებიან ერთიმეორეს შემდეგი კონცეფციები: ჭარბი გამრავლება პოპულაციებში, ლიმიტირებული რესურსები და მემკვიდრეობითი ცვლილებები.
2. ახესინთ, რატომ არ შეიძლება ვთქვათ კონკრეტულ ორგანიზმზე, რომ ის არ ევოლუირებს.



(ა) მალაიზიის ყვავილის მასგავსი ჩოქელა,

(ბ) აფრიკის ჯოხის მსგავსი ჩოქელა

◀ *სურათი 22.11* ***მიმიკრია (მიმსგავსება) როგორც ევოლუციური ადაპტაციის მაგალითი.*** *ჩოქელების (მწერების) მონათესავე სახეობებს განსხვავებული ზომა და შეფერილობა ახასიათებთ. განსხვავებული გარეგანი ნიშნები განსხვავებულ გარემოსადმი ადაპტაციის შედეგად ჩამოუყალიბდათ.*

კონცეფცია 22.3

დარვინის თეორიის მეშვეობით მრავალიმეღლენის ახსნა შეიძლება

მეცნიერები ეძებენ ბუნებრივი მოვლენების ასახსნელად მატერიალურ ახსნას (იხილეთ თავი 1). ევოლუციის თეორია ამ მოვლენების მრავალმხრივ და შემაჯამებელ ახსნას იძლევა. ის ბუნებრივი მოვლენებით ხსნის ბიოლოგიის მრავალი დარგის მრავალფეროვან მონაცემებს. მსგავსად ძირითადი მეცნიერული თეორიებისა, დარვინის ევოლუციის თეორიაც მუდმივად მოწმდება მიმდინარე დაკვირვებებით და ექსპერიმენტების შედეგებით. მეცნიერებს აინტერესებთ, თუ რამდენად ეფექტურად ხსნის ის ამ დაკვირვებებს. იქნებ დარვინის თეორიის ყველაზე პირდაპირი მტკიცებას გვაძლევს მოქმედ ბუნებრივ გადარჩევაზე დაკვირვება.

ბუნებრივი გადარჩევა მოქმედებაში

ბუნებრივი გადარჩევა პოპულაციაში ევოლუციის მექანიზმია. მოდით ამის საილუსტრაციოდ ორი მაგალითი განვიხილოთ.

განსხვავებული მტაცებლობა და გუპის პოპულაციები

გუპი (ოცილია რეტიცულატა) არის მცირე ზომის მტკნარი წყლის თევზი. ალბათ გინახავთ. მოყვარულებს გუპიები აკვარიუმში ხშირად ჰყავთ. ჯონ ებდლერი (კალიფორნიის უნივერსიტეტი, სანტა ბარბარა) და დავიდ რეზნიკი (კალიფორნიის უნივერსიტეტი, რივერსაიდი) მრავალი წლის განმავლობაში იკვლევდნენ გუპის ბუნებრივ პოპულაციებს. ეს პოპულაციები კუნძულ ტრინიდადაზე, მდინარე არიპოს აუზის ტბორებში,. ბინადრობენ.

მკვლევარები აკვირდებოდნენ პოპულაციებს შორის სხვაობას საშუალო ასაკში და ზომაში, რომლებშიც გუპი აღწევს სქესობრივ სიმწიფეს. სქესობრივი სიმწიფის ასაკისა და სხეულის ზომის ცვლილებები კორელაციაშია ყველაზე აქტიური მტაცებლის ტიპთან, რომელიც ამ პოპულაციის წევრებზე ნადირობს. ზოგ ტბორში ძირითადი მტაცებელი და გუპიების მთავარი მტერი არის პატარა თევზი გამბუზია. ის ძირითადად მოზარდებით იკვებება. სხვა ტბორებში ძირითადად ქარიყლაპია – ციხლიდა მტაცებობს. იგი გამბუზიაზე გაცილებით დიდი ზომისაა. ციხლიდა ძირითადად თავს ესხმის სქესმწიფე ინდივიდებს. იმ პოპულაციების გუპიები, რომლებზეც ნადირობს ქარიყლაპია — ციხლიდა უფრო ადრეულ ასაკში იწყებენ გამრავლებას და საშუალოდ უფრო მცირე ზომის აღწევენ სქესმწიფობას, ვიდრე გუპიები, რომლებზეც გამბუზია ნადირობს.

თუმცა მტაცებლის ტიპთან კორელაცია თვალსაჩინოა, არ არის აუცილებელი ის გუპიების ზომის და წონის მიზეზი და შედეგი იყოს. მეცნიერებმა გადაწყვიტეს შეემოწმებინათ დაკავშირებულია თუ არა თევზების ზომისა და სხეულის წონის სხვაობა ბუნებრივ გადარჩევასთან. რეზნიკმა და ებდლერმა გუპიები ქარიყლაპია — ციხლიდას გუბეებიდან იმ ტბორებში გაუშვეს, რომლებშიც გამბუზია სახლობდა. აღსანიშნავია, რომ გუპიები ამ ტბორებში საერთოდ არ ბინადრობდნენ (სურათი 22.12). მომდევნო თერთმეტი წლის განმავლობაში, მკველვარები ადარებდნენ გაშვებული სქესმწიფე გუპიების ასაკსა და ზომას, საწყისი პოპულაციის გუპიების ასაკსა და ზომასთან. 30-60 თაობის შემდეგ გადაყვანილი სქესმწიფე გუპიების 14% უფრო მძიმე წონის აღმოჩნდა, ვიდრე ინდივიდები რომლებიც არ იყვნენ გადასმულნი. გადაყვანილ თევზებში სქესმწიფობის საშუალო ასაკიც გაიზარდა. ეს შედეგი ადასტურებს ჰიპოთეზას, რომ ბუნებრივი გადარჩევა იწვევს პოპულაციებში სხვაობას. დასკვნა: ვინაიდან ქარიყლაპია — ციხლიდები ძირითადად ნადირობენ სქესმწიფე ზრდასრულებზე, გადარჩენის და რამდენჯერმე გამრავლების ალბათობა გუპისთვის საკმაოდ დაბალია. გადარჩენის და გამრავლების მეტი ალბათობა ამდაგვარ ტბორებში აქვთ იმ გუპიებს, რომელთა ზომა და ასაკიც სქესმწიფობის მიღწევის დროს მცირეა. ადრე მიღწეული სქესმფწიფობის მეშვეობით ისინი ერთხელ მაინც ასწრებენ გამრავლებას, ვიდრე იმ ზომას მიაღწევენ, რომელზეც ქარიყლაპია — ციხლიდას უყვარს ნადირობა. გამბუზიან ტბორებში კი იმ გუპიებს რომლებიც ადრეულ ასაკში მტაცებელს გადაურჩნენ შეუძლიათ ნელა გაიზარდონ და პატარების რამდენიმე თაობა დატოვონ. რეზნიკის და ენდლერის კვლევა არის ერთი იმ მრავალი დაფიქსირებული მაგალითიდან რომელიც ხდება დროის შედარებით მცირე მონაკვეთში. ეს ცდა ბუნებრივ პირობებში განხორციელებული ევოლუციის მაგალითია.

სამკურნალო პრეპარატებისადმი რეზისტენტული აივ-ის (ადამიანის იმუნოდეფიციტის ვირუსის) ევოლუცია

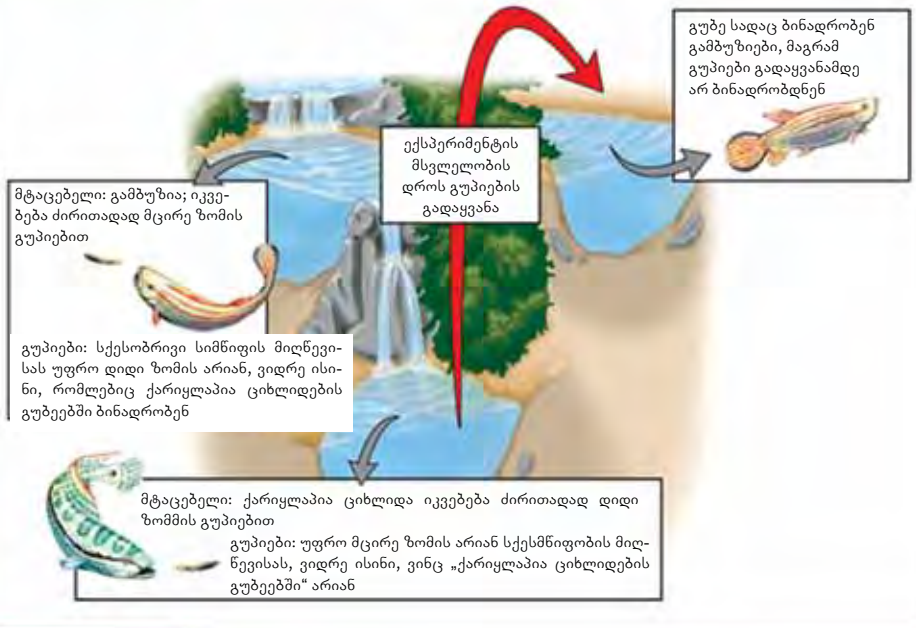
იმის შემაშფოთებელი მაგალითი, რომ ბუნებრივი გადარჩევა მუდმივად მიმდინარეობს და უშუალო გავლენას ახდენს ჩვენს სიცოცხლეზე არის სამკურნალო პრეპარატებისადმი რეზისტენტული პათოგენურ ფორმათა ევოლუცია. ბაქტერიები და ვირუსები ძალიან სწრაფად მრავლდებიან. ამის შედეგად პოპულაციაში ძალიან სწრაფად იზრდება იმ ცვლილების სიხშირე, რომლიც ინდივიდებს გარკვეული პრეპარატის მიმართ რეზისტენტულობას სძენენ.

განვიხილოთ აივ ვირუსის მაგალითი, რომელიც იწვევს შიდს (იხილეთ თავი 18 და თავი 43). მკვლევარებმა დაავადების აღსაკვეთად მრავალი სახის სამკურნალო პრეპარატი შექმნეს. მაგრამ ამ წამლების გამოყენების შედეგად ხდება წამლის მიმართ მდგრადი ვირუსების გადარჩევა. მკურნალობის დასაწყისში ვირუსებს შორის შეიძლება შემთხვევით აღმოჩნდეს კონკრეტული წამლის მიმართ რამდენიმე მდგრადი ვირუსი. ვირუსები, რომლებიც მკურნალობის დასაწყისში პრეპარატს გადაურჩებიან, წამლისადმი რეზისტენტობის გენებს

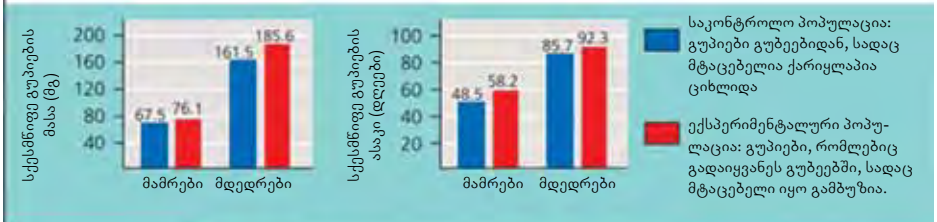
სურათი 22.12

შეკითხვა შეუძლია თუ არა მტაცებელს გავლენა მოახდინოს გუპიების ზომასა და ასაკზე სქესობრივი სიმწიფის მიღწევისას?

ექსპერიმენტი რეზნიკს და ენდლერს გადაჰყავდათ გუპიები გუბეებიდან სადაც ბინადრობდა ქარიყლაპია ციხლიდა გამბუზიის გუბეებში და საზღვრავდნენ სქესობრივ სიმწიფეს მიღწეული გუპიების საშუალო ასაკს და ზომას 11 წლის განმავლობაში (30-დან 60 თაობამდე)



შედეგები 11 წლის შემდეგ სქესმწიფე გუპიების საშუალო ასაკი და ზომა გადაყვანილ პოპულაციაში იმ გუპიებთან შედარებით გაიზარდა, რომლებიც იყვნენ საკონტროლო პოპულაციაში



დასკვნა რეზნიკმა და ელდერმა დაასკვნეს, რომ მტაცებლის ცვლილება აისახება პოპულაციის სხვადასხვა თვისებების (დიდი ზომა და სქესმწიფობის უფრო სწრაფი მიღწევა) წინ წამოწევაში. ექსპერიმენტალურ პოპულაციაში ევოლუციური ცვლილები გადარჩევის პირობების შეცვლის შედეგად მოხდა შედარებით მცირე დროში.

თავის შთამომავლობას გადაცემენ ამგვარად წამლის მიმართ მდგრადი ვირუსების რაოდენობა სწრაფად იზრდება.

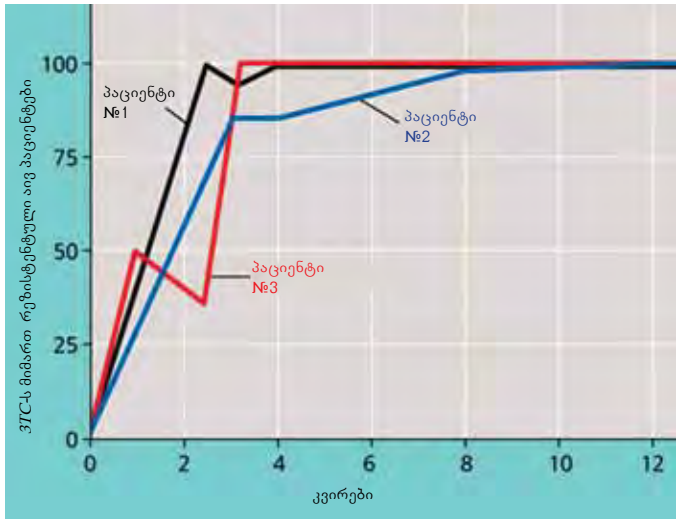
22.13 სურათზე ნაჩვენებია აივ-ის ევოლუცია, რომელიც პრეპარატ 3TC-ს მიმართ რეზისტენტულია. მეცნიერებმა შექმნეს ისეთი 3TC პრეპარატი, რომელიც რევერსიულ (პირუკუ) ტრანსკრიპტაზაზე ზემოქმედებს. ადამიანის მასპინძელ უჯრედში ვირუსის ენზიმით აივ-ის რნმ გენომიდან დნმ-ის ასლი წარმოიქმნება (იხილეთ სურათი 18.10). ვინაიდან 3TC მოლეკულა C (ციტოზინი) ნუკლეოტიდის ზომისაა, აივ-ის რევერსიული ტრანსკრიპტაზა დნმ-ის სინთეზისას ციტოზინის ნაცვლად ჯაჭვში 3TC მოლეკულების ჩართვას ახდენს. შეცდომის შედეგად ვირუსის დნმ-ის ჯაჭვის შემდგომი სინთეზი იბლოკება და აივ-ის გამრავლება წყდება.

აივ-ის 3TC-ს მიმართ რეზისტენტულ ფორმებს სხვა ტიპის რევერსული ტრანსკრიპტაზაც მოეპოვებათ. ამ ტრანსკრიპტაზას შეუძლია განასხვაოს სახეცვლილი და ნორმალური C ნუკლეოტიდი. როცა 3TC პრეპარატს არ იყენებენ ამ გენის მფლობელ ვირუსებს არანაირი სელექტიური უპირატესობა არ მოეპოვებათ. ჩვეულებრივ გარემოში ისინი უფრო ნელა მრავლდებიან, ვიდრე ჩვეულებრივი გენის მფლობელი ვირუსები. მაგრამ როცა საარსებო გარემოში 3TC პრეპარატია, იგი გადარჩევის (სელექციის) მძლავრი ფაქტორი ხდება. წამლის მოქმედების შედეგად მხოლოდ რეზისტენტული ვირუსები მრავლდებიან.

ბუნებრივი გადარჩევის ეს მაგალითები ორ მთავარ პუნქტს აშუქებენ. პირველი: ბუნებრივი გადარჩევა უფრო მეტად დაგროვებითი პროცესია, ვიდრე შემოქმედებითი. რეპარატი არ ქმნის რეზისტენტულ პათოგენურ ფორმას. იგი პოპულაციაში არსებულ რეზისტენტულ ინდივიდებს გადაარჩევს. მეორე: ბუნებრივი გადარჩევა დამოკიდებულია დროსა და სივრცეზე. მისი მოქმედებით გენეტიკურად არაერთგვაროვანი პოპულაციიდან კონკრეტული გარემოსადმი უფრო შეგუებულ ფორმების გადაჩევა მიმდინარეობს. კონკრეტულ გარემოში სასურველი ნიშანი, შეიძლება არ იყოს მისაღები და მავნეც კი აღმოჩნდეს სხვა გარემოში. გუპის მაგალითზე, ინდივიდები, რომლებიც სქესმწიფობას ადრეულ ასაკში და მცირე ზომისას აღწევენ, კარგად მრავლდებიან ქარიყლაპია-ციხლიდიან ტბორებში, მაგრამ ცუდად მრავლდებიან გამბუზებიან გარემოში.

ჰომოლოგია, ბიოგეოგრაფია და ნამარხების რეგისტრაცია

ახლახან განხილული ორი მაგალითი მოწმობს, რომ ბუნებრივ გადარჩევას საკმაოდ სწრაფად შეუძლია შედეგის მოცემა. ჩვენს შემთხვევაში მკვლევარების შემდეგი თაობაც კი არ გახდა საჭირო შედეგის მოსაპოვებლად. უნდა ვთქვათ, რომ დარვინის თეორია ერთიანად ხსნის ანატომიურ, ემბრიოლოგიურ, მოლეკულურ, ბიოგეოგრაფიულ და პალეონტოლოგიურ დაკვირვებებს.



▲ *სურათი 22.13* ***აივ-ში წამლის რეზისტენტულობის ევოლუცია.*** *როცა პაციენტებს ანტი აივ პრეპარატ - 3TC პრეპარატით მკურნალობენ მათში წამლის მიმართ რეზისტენტული ვირუსები უფრო ჩქარა მრავლდებიან. რამდენიმე კვირაში პოპულაციაში 3TC-ს მიმართ რეზისტენტული ვირუსის რაოდენობა 100% -ს აღწევს.*

ჰომოლოგია

დარვინის კონცეფციას სახეშეცვლილი შთამომავლობის შესახებ შეუძლია ახსნას, თუ რატომ ჰგვანან გარკვეული ნიშნები მონათესავე სახეობებში, მიუხედავად იმისა, რომ ამ ნიშნებს შეიძლება განსხვავებული ფუნქციები ჰქონდეთ. ასეთი მსგავსება საერთო წინაპრისგან წარმოშობის შედეგია. ის ცნობილია **ჰომოლოგიის** სახელით. **ანატომიური ჰომოლოგიები**. შედარებით ანატომიაში მოპოვებული აღმოჩენებით დასტურდება რომ ევოლუცია გარდაქმნის პროცესს წარმოადგენს. ეს ჩანს სახეობების სხეულის ნაწილების შედარებით. ყველა ძუძუმწოვარის კიდურს: კატის, ვეშაპის, ღამურას და ადამიანის ჩათვლით, მხრის ძვლების მსგავსი აგებულება გააჩნია. ამავე დროს ამ კიდურებს შეიძლება ძალიან განსხვავებული ფუნქციები ჰქონდეთ: — სახტომი, სასიარულო, საცურაო და საფრენი (სურათი 22.14). ასეთი ანატომიური მსგავსება არ იქნებოდა, ყოველ სახეობაში კიდური რომ დამოუკიდებლად და ხელახლა განვითარებულიყო. სხვადასხვა ძუძუმწოვრის ხელი, წინა ფეხი, ლასტი და ფრთაი **ჰომოლოგიური სტრუქტურებია**, ისინი იმ სტრუქტურის ვარიაციებს წარმოადგენენ, რომელიც მათ საერთო წინაპარს ჰქონდა.

შედარებითი ემბრიოლოგია ცხოველების განვითარების ადრეული სტადიების ურთიერთ შედარებას ახდენს. შედარებითი ემბრიოლოგიის გამოყენებით ვხვდებით იმ დამატებით ანატომიურ ჰომოლოგიებს, რომლებიც ზრდასრულ ორგანიზმში აღარ ჩანს. მაგალითად, ყველა ხერხემლიანის ემბრიონს განვითარების რომელიმე ეტაპზე აქვს ანუსის პოსტერიული კუდი, ასევე აქვს ფარინგული (ხახის) ჯიბაკები. ეს ემბრიონული სტრუქტურები ვითარდებიან ძალიან განსხვავებული ფუნქციების მქონე ჰომოლოგიურ სტრუქტურებად. ამის მაგალითია ლაყუჩები თევზში და ყურის ან ხახის ნაწილები ადამიანში.

ჰომოლოგიური სტრუქტურებიდან ყველაზე დამაინტრიგებელია ზოგი რუდიმენტული ორგანო. რუდიმენტული ორგანო არის იმ სტრუქტურის ნარჩენი, რომელიც წინაპარ ორგანიზმში მნიშვნელოვან ფუნქციებს ასრულებდა. მაგალითად, ზოგი გველის ჩონჩხის დათვალიერებისას შეიძლება დავინახოთ მენჯის და კიდურის ძვლების ნარჩენები. ეს იმის მაჩვენებელია, რომ გველის წინაპარს სიარული შეეძლო.

ვინაიდან გველს კიდურები სულ არ სჭირდება, ბუნებრივმა გადარჩევამ უპირატესობა მიანიჭა გველის იმ წინაპრებს, რომელთა კიდურები თაობებში თანდათანობით პატარავდებოდა. გველი რომ თავიდანვე გამოყოფილიყო სხვა ხერხემლიანი ცხოველებისგან, მის ჩონჩხში ამ რუდიმენტურ სტრუქტურებს ვერ ვნახავდით.

ვინაიდან ევოლუციის შედეგად მხოლოდ არსებული სტრუქტურების და ფუნქციების მოდიფიცირება ხდება, ის ხშირად გვაძლევს არასრულყოფილ შედეგს. მაგალითად: ადამიანის მუხლის სახსარი და ხერხემალი განვითარდა იმ წინაპარი სტრუქტურებიდან, რომლებიც ხელს უწყობდნენ ოთხ ფეხზე სიარულს. ამიტომ თითქმის ყველა ადამიანს სიბერეში აწუხებს მუხლის ან ხერხემლის პრობლემები. ეს სტრუქტურები თავიდანვე რომ ზეამართული სიარულისთვის განვითარებულიყვნენ, ასეთი მალფუჭებადები არ იქნებოდნენ. ანატომიური გარდაქმნა, რომელმაც ხელი შეუწყო ჩვენი წინაპრების ზეამართულ სიარულს, ნაწილობრივ გამოწვეული იყო ჩვენი ევოლუციის მიმდინარეობით.

მოლეკულური ჰომოლოგიები. ბიოლოგები ორგანიზმებს შორის მსგავსებას მოლეკულურ დონეზეც აფიქსირებენ. ყველა ცოცხალ ორგანიზმს მსგავსი გენეტიკური აპარატი (**დნმ** და **რნმ**) და უნივერსალური გენეტიკური კოდი გააჩნია (იხილეთ თავი 17).

რადგანაც გენეტიკური კოდი ყველა ორგანიზმისთვის საერთოა, ესე იგი ყველა არსებული სახეობა ერთი საერთო წინაპრის შთამომავალია. მოლეკულური ჰომოლოგიები უნივერსალურ კოდზე უკეთესად აჩვენებენ ორგანიზმების მსგავსებას. ორგანიზმები განსხვავდებიან, თუმცა ადამიანებს და ბაქტერიებს შორეული საერთო წინაპრისგან მიღებული ბევრი საერთო გენი აქვთ. ადამიანის და ვეშაპის წინა კიდურების მსგავსად, ეს გენებიც ხშირად სხვადასხვა ფუნქციას ასრულებენ.

ჰომოლოგიები და სიცოცხლის ხე. დარვინის სიცოცხლის ხის ევოლუციურ კონცეფციას შეუძლია ჰომოლოგიების ახსნა. ზოგი ჰომოლოგია, მაგალითად გენეტიკური კოდი, ყველა სახეობისთვის საერთოა, ვინაიდან ის მეტად შორეულ წინაპარს გააჩნდა. შედარებით გვიანი ჰომოლოგიები, საერთოა ხის უფრო მცირე განშტოებებისთვის. მაგალითად, ყველა ტეტრაპოდა (ოთხფეხიანი, ბერძნულიდან ტეტრა — ოთხი პოდ — ფეხი) — შეადგენს ხერხემლიანების ტოტს, რომელიც შედგება ამფიბიებისგან, რეპტილიებისგან (ფრინველების ჩათვლით) და ძუძუმწოვრებისგან. მათ აქვთ მსგავსი ხუთ-თითიანი კიდური (კიდური გამოსახლია 22.14 სურათზე). ასე რომ ჰომოლოგიები შეიძლება წარმოვიდგინოთ შრეებიან სქემად. უფრო ღრმა შრე საერთოა მთელი სიცოცხლისთვის, იმ ჰომოლოგიებს,

რომლებიც მსხვილი ჯგუფეებისთვის საერთოა, უფრო მცირე ჯგუფებში სხვა ჰომოლოგიებიც ემატება. მრავალშრიანი სქემა შეესაბამება სიცოცხლის საერთო წინაპრისგან განვითარების და გამრავალფეროვნების სქემას.

სახეობებს შორის ანატომიური მსგავსება აისახება მათ მოლეკულებში — გენებში (**ᲓᲜᲐ**) და გენის მოქმედების პროდუქტში (ცილები). 22.16 სურათზე გამოსახულია ადამიანის ჰემოგლობინის (ცილა რომელიც ჟანგბადის ტრანსპორტირებას ახორციელებს) შედარება სხვა ხერხემლიანების ჰემოგლობინთან კერძოდ კი ჰემოგლობინის შემადგენელი ამინომჟავების თანმიმდევრობასთან. შედეგები გვაჩვენებს ევოლუციური ნათესაური კავშირების იგივე სქემას, როგორსაც ვიღებთ სხვა ცილების შედარებისას, ან შედარებით ანატომიაზე დაფუძნებული ნათესაური კავშირების შეფასების დროს.

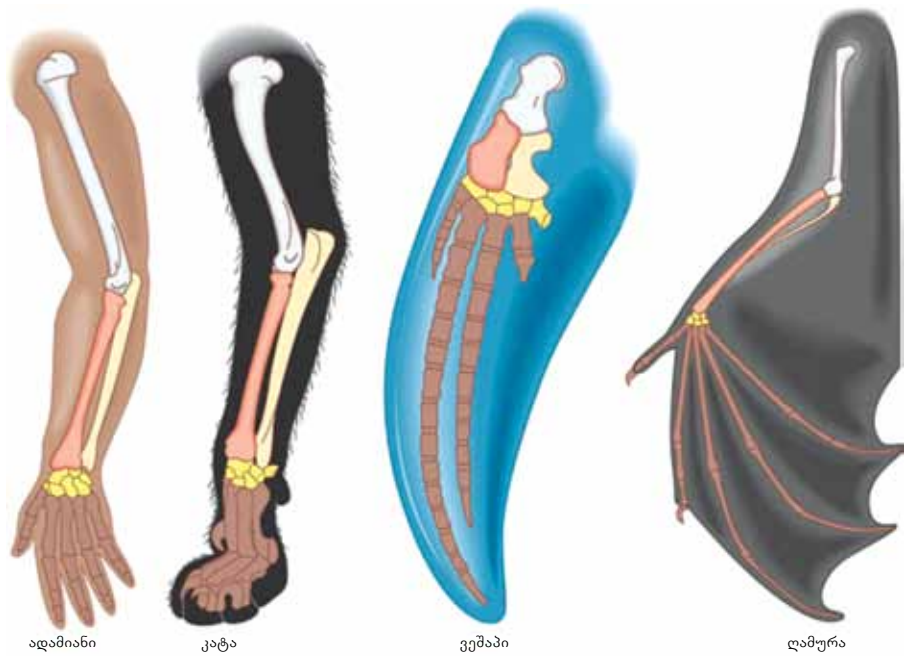
დარვინისტული შეხედულებებიდან გამომდინარე, შეიძლება ვივარაუდოთ რომ მონათესავე ორგანიზმების ჯგუფებში ჰომოლოგიური ნიშნები მსგავსად ევოლუირებენ.

ბიოგეოგრაფია

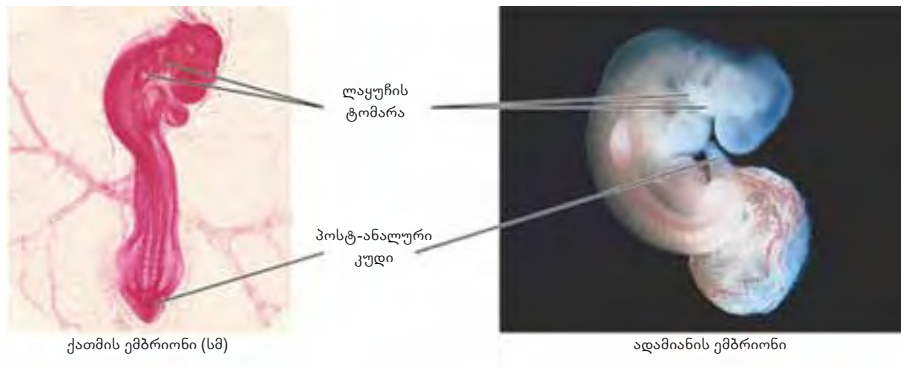
სახეობების გეოგრაფიულ გავრცელებას **ბიოგეოგრაფია** იკვლევს. დარვინის დაკვირვება სახეობების გეოგრაფიულ გავრცელებაზე წარმოადგენს ევოლუციის ისტორიის მნიშვნელოვან ნაწილს. ახლო მონათესავე სახეობები ნაპოვნია ერთ და იგივე გეოგრაფიულ რეგიონში. სხვადასხვა გეოგრაფიულ რეგიონებში მსგავსი ეკოლოგიური ნიშები კი სხვადასხვა სახეობებით არის დაკავებული (თუმცა ზოგი ეს სახეობა ძალიან ჰგავს ერთმანეთს).

ავსტრალია ძუძუმწოვრების ერთი ჯგუფის — ჩანთოსნების სამოსახლოა. ჩანთოსნები განცალკევებულია დედამიწის დანარჩენ ნაწილში გავრცელებულ ძუძუმწოვართა სხვა ჯგუფისგან — პლაცენტიანებისგან. (პლაცენტიანები ემბრიონულ განვითარებას საშვილოსნოში გადიან, ჩანთოსნები კი ემბრიონის სტადიაზე იბადებიან და განვითარებას დედის მუცლის ნაკეცში — ჩანთაში ასრულებენ). ზოგიერთი ავსტრალიური ჩანთოსანი გარეგნულად ძალიან ჰგავს პლაცენტიანს, მსგავსი ადაპტაციებიც გააჩნია. მაგალითად ტყის ბინადარი ჩანთოსანი — ავსტრალიური მფრინავი ციყვი ერთი იერით ჩამოგავს პლაცენტიან მფრინავ ციყვს. პლაცენტიანი მფრინავი ციყვები ჩრდილოეთი ამერიკის ტყეებში ბინადრობენ (სურათი 22.17). მაგრამ ავსტრალიურ ჩანთოსან მფრინავ ციყვს მოეპოვება ბევრი სხვა ნიშანი, რომლებიც მას პლაცენტიანი მფრინავი ციყვისგან განასხვავებს. ის გაცილებით უფრო ახლოს დგას კენგურუსთან და სხვა ავსტრალიურ ჩანთოსნებთან, ვიდრე სხვა პლაცენტიან მფრინავ ციყვებთან ან სხვა პლაცენტიანებთან. დარვინის თეორიით ეს მოვლენა ადვილად იხსნება.

მართალია ეს ორი ძუძუმწოვარი მსგავს გარემოსთან მსგავსად არის ადაპტირებული, მაგრამ ისინი სხვადასხვა წინაპრისგან დამოუკიდებლად განვითარდნენ. ავსტრალიური მფრინავი ციყვი არის ჩანთოსანი, არა იმიტომ, რომ ჩან-



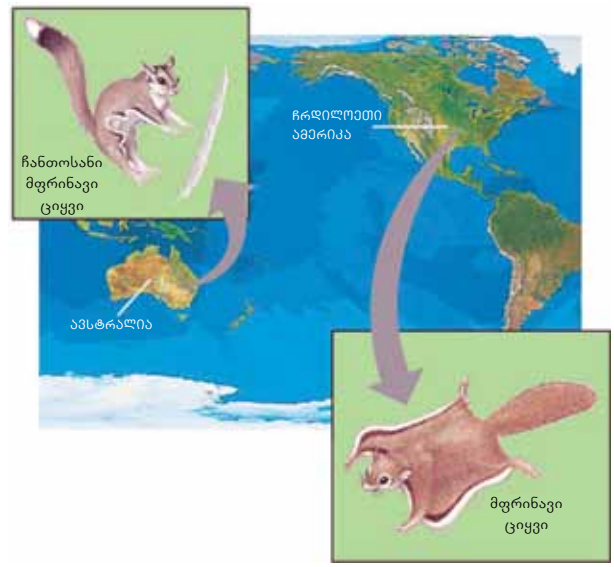
▲ *სურათი 22.15* ***ხერხემლიანთა ჩანასახების ანატომიური მსგავსება.*** *ყველა ხერხემლიანის ემბრიონს, ემბრიონული განვითარების გარკვეულ სტადიებზე აქვს ანუსის პოსტერიული კუდი და სალაყურე ჯიბაკები. ემბრიონების ასეთი მსგავსება აიხნება იმით, რომ ყველა ხერხემლიანს საერთო წინაპარი ჰყავდა.*



▲ *სურათი 22.14* ***ძუძუმწოვრების წინა კიდურები: ჰომოლოგიური სტრუქტურები.*** *მართალია კიდურები ადაპტირებულია სხვადასხვა ფუნქციის შესასრულებლად, მაგრამ ყველა ძუძუმწოვრის წინა კიდური წარმოიქმნა ერთი და იგივე საბაზო ჩონჩხის ელემენტებიდან: ერთი დიდი ძვლიდან (რუხი ფერი) რომელიც მიმაგრებულია ორ უფრო მცირე ძვალზე (მუქი და ღია ნარინჯისფერი) ეს ძვლები თავის მხვრივ დაკავშირებულია რამდენიმე მცირე ძვალზე (ყვითელი), ისინი კი დაკავშირებულია 5 თითთან ან ფალანგებთან (ყავისფერი).*



▲ *სურათი 22.16* ***სხვადასხვა ძუძუმწოვრების ცილების შედარება.***



▲ *სურათი 22.17* ***განსხვავებული გეოგრაფიული რეგიონები, ძუძუმწოვრების განსხვავებული „ჯიშები“.*** *ჩანთოსანი მფრინავი ციყვი არის განსხვავებული ჩანთოსანის არსებობის მაგალითი, რომელიც კუნძულის მსგავს ავსტრალიის კონტინენტზე იზოლირებულად ჩამოყალიბდა. გარეგნულად ჩანთოსანი მფრინავი ციყვი საოცრად ჰგავს ჩრდილოეთი ამერიკის პლაცენტიან მფრინავ ციყვს. ამ ორ, დიდი მანძილით დაშორებულ, ძუძუმწოვრთა ჯგუფს ჰაერში პლანირების უნარი დამოუკიდებლად ჩამოუყალიბდათ.*

თოსნობა აუცილებელია მისი „ფრენისთვს“, უბრალოდ იმიტომ, რომ მისი წინაპარი იყო ჩანთოსანი. ავსტრალიის უნიკალური ფაუნა გახდა უფრო მრავალფეროვანი იმის შემდეგ, რაც მოხდა ავსტრალია დანარჩენ ხმელეთს. გამოეყო. დანარჩენ კონტინენტებზე პლაცენტიანების გამრავალფეროვნება მოხდა. მსგავსება ჩანთოსან მფრინავ ციყვსა და პლაცენტიან მფრინავ ციყვებს შორის არ არის ჰომოლოგია, ეს არის ეგრეთ წოდებული კონვერგენტული ევოლუციის მაგალითი (კონვერგენციას ჩვენ 25 თავში უფრო დაწვრილებით განვიხილავთ).

არ არის გასაკვირი, რომ დაკვირვება გალაპაგოსის კუნძულების ცოცხალ ფორმებზე ასეთი მნიშვნელოვანი იყო დარვინის აზროვნებისთვის. დარვინის დროიდან გლაპაგოსის კუნძულები ევოლუციაზე გეოგრაფიული გავლენის კლასიკური მაგალითია. გალაპაგოსის კუნძულებზე მცენარეთა და ცხოველთა მრავალი **ენდემური** სახეობა სახლობს.

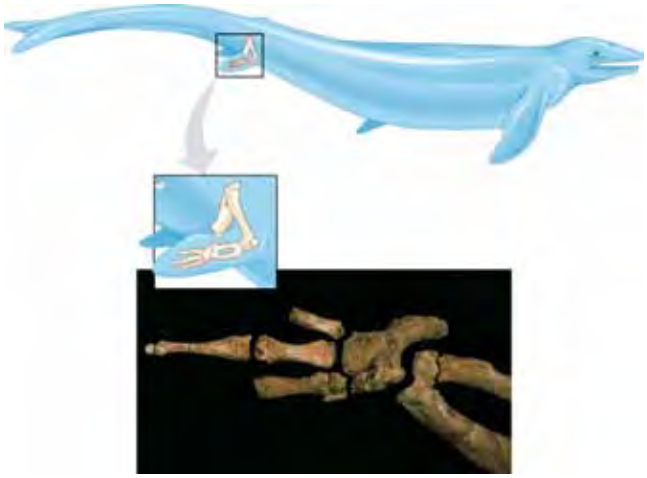
ენდემი ისეთ სახეობას ნიშნავს, რომელიც მსოფლიოში, კონკრეტული ადგილის გარდა, სხვაგან არსად არ გვხვდება. მეტიც, მოგზაურობის დროს მოპოვებული კოლექციის გადამოწმებისას დარვინმა აღმოაჩინა, რომ კუნძულებზე გავრცელებულ სახეობათა უმეტესობა ენათესავება უახლოესი მატერიკის ან მეზობელი კუნძულის სახეობებს. ამით აიხნება, რომ მსოფლიოს სხვადასხვა ნაწილში განლაგებული, მსგავსი გარემო პირობების მქონე ორი კუნძული დასახლებულია არამონათესავე სახეობებით. ამ კუნძულების სახეობები, უფრო გვანან საკმაოდ განსხვავებული გარემო პირობების მქონე უახლოესი მატერიკის სახეობებს. ბიოგეოგრაფიის მხვრივ განსაკუთრებით საინტერესოა გალაპაგოსის მსგავსი კუნძულთა ჯგუფი ან არქიპელაგი. თუ მატერიკიდან კუნძულებზე გავრცელებული სახეობები ახალ გარემოში წარმატებულად გამრავლდნენ, არქიპელაგის სხვა კუნძულებზე პოპულაციათა გავრცელების შედეგად შეიძლება დასაბამი მიეცეს რამდენიმე ახალ სახეობას. გალაპაგოსის კუნძულების მთიულები ამ პროცესის კარგი მაგალითია (იხილეთ სურათი 12.30).

კენეს კანეშირომ ჰავაის კუნძულებზე გავრცელებული დროზოფილას რამდენიმე ასეული სახეობა შეისწავლა. ისინი ასევე წარმოადგენენ ახალ გარემოში სახეობების წარმოქმნის მაგალითს. (იხილეთ ინტერვიუ ------ გვერდებზე).

ნამარხები

განამარხებულ ფორმათა შასწავლისას სტრატონებში გამოვლენილ ფორმების თანმიმდევრობა თანხვდება სიცოცხლის ხის ძირითადი ტოტების ნათესაობის ჰიპოთეზას. მაგალითად, ბიოქიმიის, მოლეკულური და უჯრედული ბიოლოგიის მონაცემების შედარებით იმ დასკვნამდე მივდივართ, რომ პროკარიოტები ყველა ცოცხალი ორგანიზმების წინაპრებია. შეგვიძლია ვივარაუდოთ, რომ ქანების ყველაზე უძველეს ფენებში განამარხებული ფორმებიდან მხოლოდ პროკარიოტული ორგანიზმები იქნებიან. მართლაც, ცნობილ ყველაზე ძველ განამარხებულ ფორმას პროკარიოტები წარმოადგენენ (იხილეთ თავი 26).

დარვინის სიცოცხლეზე შეხედულებიდან გამომდინარეობს, რომ ევოლუციური გადასვლები უნდა დაფიქსირებულიყვნენ განამარხებულ ფორმებში. მართლაც, მრავალი



▲ *სურათი 22.18.* ***გარდამავალი ნამარხი, ფორმა რომელიც აკავშირებს წარსულსა და თანამედროვეობას.***
იმ ჰიპოტეზიდან, რომ ვეშაპები განვითარდნენ ხმელეთზე მობინადრე წინაპრებისგან გამომდინარეობს, რომ ვეშაპის წინაპარი ოთხკიდურიანი უნდა ყოფილიყო. ეგვიპტეში და პაკისტანში გათხრების დროს პალეონტოლოგებმა შეძლეს გადაშენებული ვეშაპების იდენტიფიკაცია. ამ ვეშაპებს ჰქონდათ უკანა კიდურები. აქ ნაჩვენებია ვეშაპის ერთ-ერთი წინაპრის ბაზილოზავრის კიდურების ძვლები. პალეონთოლოგებმა სხვა განამარხებული ვეშაპთა ნაშთებიც იპოვეს, რომლებთაც ჰქონდათ უფრო დიდი ან უფრო მცირე ზომის კიდურები. ყველა ეს ცხოველი იმ წინაპარი ცხოველის შთამომავალი და ნათესავი იყო, რომელიც დროის მხოლოდ რაღაც ნაწილს წყალში ატარებდა.

გარდამავალი განამარხებული ფორმაა პალეონტოლოგების მიერ აღმოჩენილი. ისინი გადაშენებულ ორგანიზმებს თანამედროვე სახეობებთან აკავშირებენ. მაგალითად, ნამარხების შესწავლისას მკვლევარებმა მიაგნეს იმის დამამტკიცებელ მასალას, რომ ფრინველები დინოზავრების ერთ-ერთი ტოტის შთამომავლებია. ისეთი ვეშაპის ნამარხი ნაშთებს მიაკვლიეს, რომლებიც წყლის ძუძუმწოვრებს მათ ხმელეთის წინაპრებთან აერთიანებს (სურათი 22.18).

ბიოლოგიაში დარვინის თეორიამ დროთა გამოცდას გაუძლო. ის სარწმუნოა, ვინაიდან ხსნის მრავალ განსხვავებულ დაკვირვებას: ანატომიურ და მოლეკულურ ჰომოლოგიებს, რომლებიც აერთიანებენ თვისებებს სივრცესა (ბიოგეოგრაფია) და დროში (ნამარხები). ბუნებრივი გადარჩევით შეიძლება ავხსნათ ნათესაურად დაცილებულ სახეობებში მსგავსი ადაპტაციების დამოუკიდებელად განვითარება. მაგალითად: ჩანთოსანი მფრინავი ციყვი და მფრინავი ციყვი.

მაშ რა არაა სარწმუნო დარვინის შესწავლებში?

ზოგი ადამიანი უარყოფს დარვინის შეხედულებას სიცოცხლეზე და ამბობს რომ ეს „მხოლოდ თეორია არის“, თუმცა როგორც ჩვენ ვნახეთ, დარვინის თეორია უამრავ მონაცემებს ხსნის, ბუნებრივი გადარჩევის შედეგი კი შეიძლება ბუნებაში ვნახოთ.

მაშინ რა არის სპეკულაციური ევოლუციაში? მეცნიერებაში ტერმინი „თეორია“ სრულებით განსხვავებული მნიშვნელობით იხმარება. ყოველდღიური ცხოვრებაში კი სხვა მნიშვნელობით ხმარობენ მას. სალაპარაკო ენაში თეორიას იგივე მნიშვნელობა აქვს, რაც მეცნიერებაში აქვს ჰიპოთეზას. მეცნიერებაში კი თეორია უფრო მრავლის მომცველია, ვიდრე ჰიპოთეზა. თეორია, მაგალითად ნიუტონის მიზიდულობის თეორია, ან დარვინის თეორია ევოლუციაზე ბუნებრივი გადარჩევის გზით, ეყრდნობა მრავალ დაკვირვებას და მონაცემს, ის ცდილობს ახსნას და შეაერთოს უამრავი სხვადასხვა ფენომენი. ასეთ კომპლექსურ თეორიებს ფართოდ არ აღიარებენ, სანამ ისინი მრავალფეროვანი ექსპერიმენტებით და დამატებითი დაკვირვებებით შემოწმების გრძელ გზას არ გაივლიან (იხილეთ თავი 10).

როგორც შემდეგი 3 თავის წაკითხვისას ვნახავთ, უამრავი მონაცემი ნამდვილად ადასტურებს თეორიას: ევოლუცია ბუნებრივი გადარჩევის გზით.

მეცნიერების სკეპტიციზმი, (მეცნიერები აგრძელებენ ამ თეორიის მართებულობის შემოწმებას) დარვინის იდეებს დოგმებად გადაქცევისგან იცავს. მაგალითად, მრავალ ევოლუციონისტს ებადება კითხვა, არის თუ არა ბუნებრივი გადარჩევა ევოლუციის ის ერთადერთი მექანიზმი, რომელიც პასუხისმგებელია ევოლუციის მიმდინარეობაზე, რაც განამარხებული ფორმებითა და მოლეკულური მონაცემებით დასტურდება. როგორც მოგვიანებით ამ განყოფილებაში წავიკითხავთ, სხვა ფაქტორებიც მნიშვნელოვან როლს თამაშობენ გენების და ცილების ევოლუციაში. ევოლუციის შესწავლა ყოველთვის მნიშვნელოვანია, მეცნიერები ეძებენ დარვინის თეორიის სისწორის შემოწმების ახალ გზებს. დარვინმა ბიოლოგიას მეცნიერული საფუძველი ჩაუყარა იმით, რომ სიცოცხლის მრავალფეროვნება ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედებით ახსნა. დარვინის შემდეგ ბიოლოგია მეცნიერება გახდა. მიუხედავად ამისა ევოლუციის მრავალფეროვანი შედეგი მოდაში რჩება და ახალ შემოქმედებით აზრებს ბადებს. როგორც დარვინმა „სახეობათა წარმოშობის“ დასკვნით თავში დაწერა - „სიცოცხლის ამ სურათში დიდება არის.....“

კონცეფცია 22.3 შემოწმება

1. რატომ არის მცდარი შემდეგი ფრაზა: „სამკურნალო პრეპარატისადმი ვირუსის რეზისტენტულობა ანტი **ᲐᲘᲕ** წამალმა წარმოქმნა“ პასუხი დაასაბუთეთ.
2. როგორ ახსნით დარვინის თეორიით ორივე ჩამონათვალს: ძუძუმწოვრებში სხვადასხვა ფუნქციის წინა კიდურების აგებულების მსგავსება (სურათი 22.14) და ნათესაურად დაშორებული ძუძუმწოვრის ორი სახეობის მსგავსი ცხოვრების ნირი (სურათი 22.17)?
3. ახსენით როგორ იყენებენ განამარხებულ ნაშთებს ევოლუციური თეორიიდან გამომდინარე ვარაუდების შესამოწმებლად.

22-ე თავის შემოწმება

ძირითადი კონცეფციების შემოწმებაა:

კონცეფცია 22.1

დარვინის თეორიამ რევოლუცია მოახდინა, მან შეცვალა ტრადიციული შეხედულება თავდაპირველი დედამიწის შესახებ. დარვინამდე მიაჩნდათ, რომ დედამიწაზე დასახლებული სახეობები არ შეცვლილა.

- **სკეპტიციზმი ევოლუციის იდეის მიმართ.** დარვინის თეორიიდან გამომდინარეობს, რომ მრავალფეროვანი სახეობები განვითარდნენ რამდენიმე წინაპარი სახეობიდან ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედების შედეგად ჩამოყალიბდა. ამ შეხედულებამ რადიკალურად შეცვალა დარვინამდე გაბატონებული შეხედულებები.
- **გრადუალიზმის თეორიები.** გეოლოგებმა ჰატონმა და ლაიელმა დაასკვნეს, რომ დედამიწის ქერქი ნელი, დროში გაწელილი მოვლენების შედეგად იცვლება. ეს პროცესი დღემდე მიმდინარეობს.
- **ლამარკის ევოლუციის თეორია.** ლამარკი თვლიდა, რომ ორგანიზმები ვითარდებიან, მაგრამ მის მიერ შემოთავაზებული განვითარების მექანიზმი ფაქტობრივად არ დასტურდება.

კონცეფცია 22.2

ნაშრომში „სახეობების წარმოშობა“ დარვინმა ივარაუდა, რომ სახეობები მუნებრივი გადარჩევის შედეგად იცვლებიან.

- ***დარვინის კვლევა***
  „ბიგლით“ მოგზაურობისას დარვინმა გამოკვლევები ჩაატარა. ამ კვლევების საფუძველზე მივიდა დასკვნამდე, რომ ახალი სახეობები წინაპარი სახეობებიდან ადაპტაციების თანდათანობითი დაგროვების შედეგად ვითარდებიან. ინგლისში დაბრუნების შემდეგ მან სრულყო თავისი თეორია. დარვინმა თავისი თეორია 1859 წელს გამოაქვეყნა. ალფრედ უოლესმა გამოთქვა იგივე იდეა. ეს დარვინისთვის სტიმული გახდა, რომ საკუთარი თეორია გამოექვეყნებინა.
- **სახეობათა წარმოშობა**
  დარვინის წიგნში მოცემულია თეორია სახეშეცვლილ შთამომავლობაზე. დარვინი მიხვდა, რომ პოპულაციისთვის ნიშანდობლივია მემკვიდრეობითი სახეცვლილებები და რომ ზოგი სახეშეცვლილი ფორმა სხვებთან შედარებით გარემოსთან უკეთ არის შეგუებული. ნებისმიერი ორგანიზმი ბევრად უფრო მეტ შთამომავლობას იძლევა, ვიდრე გარემო იტევს. ამიტომ ადგილი აქვს ბრძოლას არსებობისთვის. იმათ, ვინც უკეთ არის მორგებული გარემოს, წარმატების, გადარჩენის და გამრავლების მეტი შანსი აქვთ. გარემოსთან უკეთ შეგუებული ინდივიდები სხვა ინდივიდებთან შედარებით მეტ შთამომავლობას ტოვებენ. ბუნებრივი გადარჩევის ეს პროცესი მიმდინარეობს დიდი დროის განმავლობაში. ის აისახება ორგანიზმის უკეთეს ადაპტაციაში მის გარემოსთან.

კონცეფცია 22.3

დარვინის თეორიის დახმარებით უამრავი დაკვირვების ახსნა შეიძლება

- **ბუნებრივი გადარჩევა მოქმედებაში.**
  მკვლევარები აკვირდებოდნენ ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად მიღებულ ადაპტურ ევოლუციას გარეული გუპის პოპულაციაში. ადამიანებში სამკურნალო პრეპარატების გამოყენების შედეგად იმ პათოგენების გადარჩევა ხდება, რომლებიც სპონტანური მუტაციების გამო მდგრადები არიან წამლის მიმართ. ბაქტერიები და ვირუსები სწრაფად იცვლებიან. ეს უნარი გავლენას ახდენს ჩვენს საზოგადოებაზეც.
- **ჰომოლოგია, ბიოგეოგრაფია და ნამარხები.** ევოლუციის თეორიით უამრავი დაკვირვების ახსნა შეიძლება. ევოლუციის თეორია ხსნის სტრუქტურულ და მოლეკულურ დონეზე არსებულ მსგავსებას, ორგანიზმების გეოგრაფიულ გავრცელებას და ნამარხ ნაშთებს.
- **რატომ არის დარვინის შეხედულება სიცოცხლეზე თეორია?** დარვინის თეორია: „ევოლუცია ბუნებრივი გადარჩევის გზით“ ბიოლოგიური მეცნიერების განსხვავებულ დარგებს აერთიანებს. ეს თეორია მუდმივად ბადებს ახალ კითხვებს.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშემოწმება

1. გრადუალიზმის თეორიის (ჰატონი და ლაელი) რომელი დასკვნები არის კავშირში დარვინის ევოლუციის თეორიასთან?
   ა) პოპულაციაში გადარჩენისთვის და გამრავლებისთვის არსებობისათვის ბრძოლა მიმდინარეობს;
   ბ) ბუნებრივი გადარჩევა მემკვიდრეობით ცვლილებების გამოყენებით მოქმედებს;
   გ) ხანგრძლივი დროის განმავლობაში დაგროვილი მცირე ცვლილებები დიდ ცვლილებებს იწვევენ.
   დ) ორგანიზმს სიცოცხლის მანძილზე სხვადასხვა თვისებები უყალიბდება. ისინი თავს თანდათანობით ავლენენ. ამ ცვლილებებმა შეიძლება შემდგომი თაობების თვისებები შეცვალონ.
   ე) საერთო წინაპარის მქონე ორგანიზმებს ხშირად აქვთ ჰომოლოგიური სტრუქტურები.
2. შემდეგი დაკვირვებიდან ან დასკვნებიდან რომელი ეყრდნობა ბუნებრივ გადარჩევას?
   ა) ინდივიდებს შორის არის მემკვიდრეობითი ცვლილებები;
   ბ) ცუდად ადაპტირებული ინდივიდები არასდროს არ იძლევიან შთამომავლობას;
   გ) ორგანიზმებს შორის მიმდინარეობს ბრძოლა ლიმიტირებული რესურსებისთვის, ამ ბრძოლაში მხოლოდ შთამომავლობის ნაწილი გადარჩება.
   დ) ინდივიდები, რომელთა თვისებები უკეთ ესადაგება გარემოს როგორც წესი მეტ შთამომავლობას ტოვებენ იმ ინდივიდებთან შედარებით რომელთა თვისებები ნაკლებად მისადაგებულია გარემოს.
   ე) ორგანიზმები ურთიერთქმედებენ გარემოსთან;
3. ადამიანის, ღამურების და ვეშაპების წინა კიდურების აგებულების შედარების შედეგად აღმოჩნდა, რომ ადამიანის და ღამურას კიდურის ძვლების აგებულება სარწმუნოდ მსგავსია, ვეშაპების სხეულის ზომა და ძვლების პროპორცია კი საკმაოდ შეცვლილია. ამ სახეობებში ჩატარდა რამდენიმე გენის ანალიზი. ანალიზმა გვაჩვენა, რომ სამივე ხაზის განშტოება საერთო წინაპრიდან მოხდა დაახლოებით ერთ და იმავე დროს. შემდეგი ჩამონათვალიდან რომელი ხსნის საუკეთესოდ ამ მონაცემებს?
   ა) ადამიანი და ღამურები შეიცვალნენ ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედების შედეგად, ვეშაპები კი ლამარკის იდეის თანახმად.
   ბ) ადამიანისა და ღამურების წინა კიდურების ევოლუცია იყო ადაპტური, ვეშაპების კი არა;
   გ) ბუნებრივი გადარჩევა წყლის გარემოში აისახა ვეშაპის წინა კიდურის აგებულების მნიშვნელოვან ცვლილებაში.
   დ) ვეშაპებში გენების მუტაცია უფრო სწრაფია, ვიდრე ადამიანსა და ღამურებში.
   ე) არ არის მართებული ვეშაპების ძუძუმწოვრებში გავაერთიანება.
4. შემდეგი დაკვირვებებიდან რომელი დაეხმარა დარვინს სახეშეცვლილ შთამომავლობაზე კონცეფციის ჩამოყალიბებაში?
   ა) ეკვატორიდან დაშორებასთან ერთად მცირდება სახეობების მრავალფეროვნება;
   ბ) კუნძულებზე უახლოეს კონტინენტებთან შედარებით სახეობების მცირე რაოდენობა ბინადრობს.
   გ) კუნძულებზე შეიძლება ვნახოთ ის ფრინველები, რომლებთაც მეტი მანძილის დაფარვა სჭირდებოდათ მატერიკიდან კუნძულამდე მისაღწევად, ვიდრე მათ შეუძლიათ.
   დ) სამხრეთი ამერიკის ზომიერი კლიმატის მცენარეები უფრო გვანან სამხრეთი ამერიკის ტროპიკულ მცენარეებს, ვიდრე ევროპის ზომიერი კლიმატის მცენარეებს.
   ე) მიწისძვრები იწვევენ ცოცხალი ორგანიზმების მასობრივ გადაშენებას და ამით ცვლიან სიცოცხლის ფორმებს.
5. დარვინი რამდენიმე წყაროდან მიღებულ ინფორმაციას აერთიანებდა. ასე მან განავითარა თეორია ევოლუცია ბუნებრივი გადარჩევის გზით. შემდეგი ჩამონათვალიდან რომელმა არ მოახდინა გავლენა მის აზრებზე?
   ა) ლინეს სახეობების იერარქიულმა კლასიფიკაციამ;
   ბ) ლაიელის გეოლოგიის პრინციპებმა;
   გ) დაკვირვებამ ჰომოლოგიებზე მოლეკულურ დონეზე;
   დ) მოშინაურებულ სახეობებში ხელოვნური გადარჩევით გამოწვეული მნიშვნელოვანი ცვლი-

ლებების მაგალითებმა.

ე) სახეობების გავრცელებამ რომელიც მან ნახა გალაპაგოსის კუნძულებზე და სამხრეთი აფრიკის გარშემო მოგზაურობის დროს.

6. ტერმინს „თეორია“ მეცნიერებაში ძირითადად იყენებენ იდეისთვის რომელიც:
   ა) არის სპეკულაცია, რომელსაც აკლია ექსპერიმენტების და დაკვირვებების შედეგები;
   ბ) ცდილობს მრავალი მონათესავე მოვლენის ახსნას;
   გ) არის სინონიმი იმისა, რასაც ბიოლოგები ჰიპოთეზას ეძახიან;
   დ) მიღებულია ბუნების კანონად;
   ე) ყველაფერი ზემოთ ჩამოთვლილი ერთად.
7. სამკურნალო პრეპარატი **3TC** – თი რამდენიმე კვირიანი მკურნალობის შედეგად პაციენტის **ᲐᲘᲕ** პოპულაცია მთლიანად შედგება **3TC** -ს მიმართ რეზისტენტული ვირუსებისგან. როგორ შეიძლება ავხსნათ ეს შედეგი.
   ა) **ᲐᲘᲕ**–ს აქვს უნარი შეცვალოს მისი ზედაპირის ცილები და მდგრადი გახდეს ვაქცინის მიმართ.
   ბ) პაციენტი შეიძლება ხელმეორედ დაინფიცირდეს **3TC** -ს მიმართ რეზისტენტული ვირუსით.
   გ) **ᲐᲘᲕ**-ი წამალზე საპასუხოდ ქმნის წამლის მიმართ რევერსული ტრანსკრიპტაზის მდგრად ვერსიას
   დ) მკურნალობის დასაწყისში ვირუსების პოპულაციაში არის წამლის მიმართ რეზისტენტული რამდენიმე ვირუსი. ბუნებრივი გადარჩევა ზრდის ამ ვირუსების რაოდენობას.
   ე) წამალი იწვევს **ᲐᲘᲕ**-ის რნმ-ის ცვლილებას.
8. ელემენტარული ბიოლოგიური ერთეული რომელსაც დროთა განმავლობაში ევოლუირება შეუძლია არის:
   ა) უჯრედი; გ) პოპულაცია;
   ბ) ორგანიზმი; დ) სახეობა;
   ე) ეკოსისტემა;
9. შემდეგი იდეებიდან რომელია საერთო დარვინის და ლამარკის ევოლუციური თეორიებისთვის?
   ა) ადაპტაციები გამრავლების განსხვავებული წარმატების შედეგია.
   ბ) ევოლუციის შედეგად ორგანიზმები სულ უფრო და უფრო რთულდებიან;
   გ) ევოლუციური ადაპტაცია ორგანიზმებსა და მათ გარემოს შორის ურთიერთქმედების შედეგია.
   დ) ადაპტაციები ანატომიური სტრუქტურების გამოყენება არ გამოყენების შედეგია;
   ე) ნამარხი ნაშთებით სახეობათა უცვლელობის იდეა საბუთდება.
10 სტრუქტურების შემდეგი წყვილიდან რომელია ჰომოლოგიური ნაკლები ალბათობით?
   ა) ღამურას ფრთები და ადამიანის წინა კიდურები
   ბ) ბაბუინის და გორილას ჰემოგლობინი;
   გ) მცენარის და ცხოველის მიტოქონდია;
   დ) ფრინველის და მწერის ფრთები;
   ე) კატის და ძაღლის ტვინი;

ევოლუციური კავშირი

ანატომიური და მოლეკულური ჰომოლოგიები ხშირად მსგავს ევოლუციურ გზას გაივლიან. ახსენით რატომ.

მეცნიერული კვლევა

დარვინის არგუმენტი ევოლუციის მიმდინარეობაზე დიდ წილად ინდუქციურია, მისი არგუმენტი ბუნებრივი გადარჩევის მექანიზმებზე კი ნამდვილად დედუქციურია. აღწერეთ თქვენი სიტყვებით დარვინის თეორიის ინდუქციური და დედუქციური კომპონენტები (შეგიძლიათ პირველ თავს „ინდუქცია და დედუქცია„ გადახედოთ).

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

მნიშვნელოვანია თუ არა ბუნებრივი გადარჩევის კონცეფცია ეკონომიური ან პოლიტიკური თვალსაზრისით? სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, თუ რომელიმე ნაციამ, ან კორპორაციამ მიაღწია წარმატებას, ნიშნავს თუ არა ეს, რომ მეტოქეებთან შედარებით ის უკეთ არის მორგებული პირობებს და რომ მისი დომინანტობა მართებულია? რატომ, ან რატომ არა?

23 პოპულაციების ევოლუცია



▲ *სურათი 23.1 მრავალფეროვნება ბუნებრივ პოპულაციებში*

ძირითადი კონცეფციები

23.1 **პოპულაციური გენეტიკა ევოლუციის შესწავლის საფუძველია.**

23.2 **მუტაციებისა და სქესობრივი გამრავლების შედეგად გენეტიკური მრავალფეროვნება (მემკვიდრეობითი ცვალებადობა) წარმოიქმნება. ცვალებადობის საფუძველზე კი მიმდინარეობს ევოლუცია.**

23.3 **ბუნებრივი გადარჩევა, გენთა დრეიფი და გენთა ნაკადი პოპულაციის გენეტიკურ შემადგენლობას ცვლის.**

23.4 **ბუნებრივი გადარჩევა ადაპტური ევოლუციის ძირითადი მექანიზმია.**

შესავალი

ევოლუციის ილიმინაციური ირთული

ევოლუციაზე მსჯელობისას ჩვეულებრივად უშვებენ შეცდომას. თავის დროზე ამ შეცდომას დარვინიც უშვებდა. ხშირად თვლიან, რომ კონკრეტული ორგანიზმები სიცოცხლის განმავლობაში ევოლუირებენ. ბუნებრივი გადარჩევა მართლაც მოქმედებს ცალკეულ ორგანიზმებზე; ყოველი ორგანიზმს აქვს ნიშან-თვისებების გარკვეული კომბინაცია; ის განაპირობებს ორგანიზმის გადარჩენასა და წარმატებულ გამრავლებას სხვა ინდივიდებთან შედარებით. მაგრამ ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედება პოპულაციის შემადგენელ ინდივიდებზე არ ცვლის ამ ორგანიზმის გენოტიპს მისი სიცოცხლის განმავლობაში. ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედების შედეგად პოპულაციის შემადგენლობა დროში იცვლება. მაგალითად: კუბაზე გავრცელებულია ხის ლოკოკინების (ოლყმიტა პიცტა) პოპულაცია. განვიხილოთ ამ ლოკოკინების ნიჟარების კოლექცია. ეს კოლექცია გამოსახულია **23.1 სურათზე**.

ნიჟარების ფორმა და შეფერილობა განსხვავებულია. ეს ინდივიდებს შორის არსებული გენეტიკური ცვალებადობის შედეგია. გარკვეული შეფერილობის მქონე ლოკოკინებს მტაცებელები ნაკლებად ანადგურებენ. ეს ლოკოკინები გარემოსთან უკეთ არიან შეხამებულნი, ანუ შეფერილობის გამო კონკრეტულ გარემოში შეუმჩნეველია. ამდაგვარი შეფერილობის ლოკოკინების რაოდენობა თაობიდან თაობამდე იზრდება. ამ გზით იცვლება პოპულაცია. პოპულაციაში გაერთიანებული ინდივიდები, ასეთი გზით არ იცვლებიან. დროთა განმავლობაში ზოგი ნიშანი უფრო მეტად ვრცელდება პოპულაციაში, სხვა ნიშნებთან შედარებით. სხვა ნიშნები კი უფრო იშვიათად გვხვდება.

კონცეფცია 23.1

პოპულაციური გენეტიკა ევოლუციის შესწავლის საფუძველია

დღეს შესაძლებელია განვსაზღვროთ ევოლუციური ცვლილებები უმცირეს ან **მიკროევოლუციურ** დონეზე. მიკროევოლუციური ცვლილებები პოპულაციის გენეტიკური შემადგენლობის დროში ცვლილებაა **(სურათი 23.2)**. მაგრამ დარვინი ევოლუციას სხვანაირად განსაზღვრავდა. მან აღმოაჩინა სახეობის დროში ცვლილების მექანიზმი. თუმცა ის მართებულად ვერ ხსნიდა, თუ როგორ ჩნდება პოპულაციებში ბუნებრივი გადარჩევისთვის საჭირო მრავალფეროვნება ანუ მემკვიდრეობითი ცვლილებები; ან როგორ გადასცემენ ორგანიზმები ამ ცვლილებებს თავიანთ შთამომავლებს. დარვინის დროს მემკვიდრეობის მექანიზმებზე ცოტა რამ იყო ცნობილი. ამიტომ მეცნიერები ვერ ხსნიდნენ, თუ როგორ ხდება მემკვიდრეობითი ცვლილებების შენარჩუნება პოპულაციებში. ფართოდ გავრცელებული იყო ჰიპოთეზები შთამომავლობაში მშობლების ნიშან-თვისებების შერევის (შერწყმული მემკვიდრეობის ჰიპოთეზა) შესახებ. მაგრამ დარვინი და სხვა მეცნიერებიც აცნობიერებდნენ, რომ ნიშნების შერევის შედეგად გარკვეული დროის შემდეგ ინდივიდთა შორის სხვაობა გაქრება. როგორც ვთქვით, იმის გამო, რომ მემკვიდრეობის მექანიზმი არ იყო შესწავლილი, დარვინმა ვერ შეიმუშავა მემკვიდრულობის ახსნის ისეთი მოდელი, რომელიც მიესადაგებოდა მის ჰიპოთეზას. შეჯვარებაზე ჩატარებული ექსპერიმენტების და ბუნებაში დაკვირვებების შედეგად მოხდა შერწყმული მემკვიდრეობის ჰიპოთეზის უარყოფა.



▲ *სურათი 23.2* ***ინდივიდების გადარჩევის შედეგად პოპულაცია იცვლება.***

ნამიკრეფია (Agrostis tenuis). სურათზე წინა ხაზზე ჩანს ბალახოვანი მცენარე, რომელიც ყოფილი მაღაროს ტერიტორიაზე იზრდება. ეს ბალახი ნიადაგში მძიმე ლითონების მაღალ კონცენტრაციას უძლებს. ამავე სახეობის სხვა მცენარეებისთვის ეს კონცენტრაცია მომწამლავია და ისინი ღობის უკან, საძოვარზე იზრდებიან. საძოვრიდან ნამიკრეფიას თესლი ყოფილი მაღაროს ადგილას ხვდება. მაგრამ გადარჩენა და გამრავლდება მხოლოდ იმ მცენარეებს შეუძლია, რომელთა გენები აძლევენ მათ საშუალებას ლითონებით დაბინძურებულ ნიადაგ ზე არსებობას შეეგუონ.

დარვინის ნაშრომის „სახეობათა წარმოშობის“ გამოქვეყნებიდან რამდენიმე წელიწადში გრეგორ მენდელმა მიაგნო მემკვიდრეობის დისკრეტულ ერთეულს. მემკვიდრეობის ერთეულის აღმოჩენის შემდეგ ცხადი გახდა, რომ მშობლები ცალკეული მემკვიდრეობითი ერთეულების (გენების) მეშვეობით გადასცემენ შთამომავლობას თავიანთ ნიშან-თვისებებს. მშობლების ნიშნები შთამომავლობაში საკუთარ იდენტურობას ინარჩუნებენ. დარვინი მენდელის ნაშრომს არ იცნობდა. მენდელის თანამედროვე რამდენიმე მეცნიერი გაეცნო ამ ნაშრომს, მაგრამ ნაშრომის არსი მათთვის გაუგებარი დარჩა. ნახევარი საუკუნის განმავლობაში მენდელის აღმოჩენა და ამ აღმოჩენის მნიშვნელობა ევოლუციური თეორიის მიმდევრებისთვის უცნობი რჩებოდა.

თანამედროვე სინთეზური თეორია

საოცარია, მაგრამ როცა მეოცე საუკუნის დასაწყისში ბოლოს და ბოლოს აღიარეს მენდელის ნაშრომი, მრავალი გენეტიკოსი მიიჩნევდა, რომ მენდელის მემკვიდრეობის კანონები არ ეთანხმება დარვინის თეორიას. დარვინი თვლიდა, რომ ბუნებრივი გადარჩევა”მუშაობს” ისეთ ნიშან-თვისებებზე რომლებიც განუწყვეტლივ იცვლება. მაგალითად: ბეწვის სიგრძე ძუძუმწოვრებში, ან სირბილის სიჩქარე იმ ცხოველებში, რომლებიც გაურბიან მტაცებლებს. მაგრამ მენდელი და სხვა ადრინდელი გენეტიკოსები მხოლოდ დისკრეტულ “კი ან არა” ნიშნებს იკვლევდნენ, როგორიცაა ბარდას ყვავილების შეფერილობა: მუქი წითელი ან თეთრი ფერი. იმ დროს არ იყო ცხადი, რომ მეტად უმნიშვნელო ნიშნებსაც გენეტიკური საფუძვლი მოეპოვება. ამ უმნიშვნელო ნიშნების გენეტიკური მექანიზმის არსებობა კი ძალიან მნიშვნელოვანია დარვინის თეორიის სისწორისთვის. რამდენიმე ათწლეულის განმავლობაში გენეტიკოსებმა დაამტკიცეს, რომ უწყვეტად ცვალებად თვისებებზე გავლენას ახდენს მრავალი გენეტიკური ლოკუსი და ყოველი ლოკუსის ალელები ექვემდებარება მენდელის მემკვიდრეობითობის სქემას (იხილეთ თავი 14).

ამ აღმოჩენებმა ხელი შეუწყვეს მენდელის და დარვინის იდეების შერიგებას და დასაბამი მისცეს **პოპულაციური გენეტიკის** ფორმალურ დაარსებას. პოპულაციური გენეტიკა არის მეცნიერება პოპულაციებში დროში მიმდინარე გენეტიკურ ცვლილებებზე.

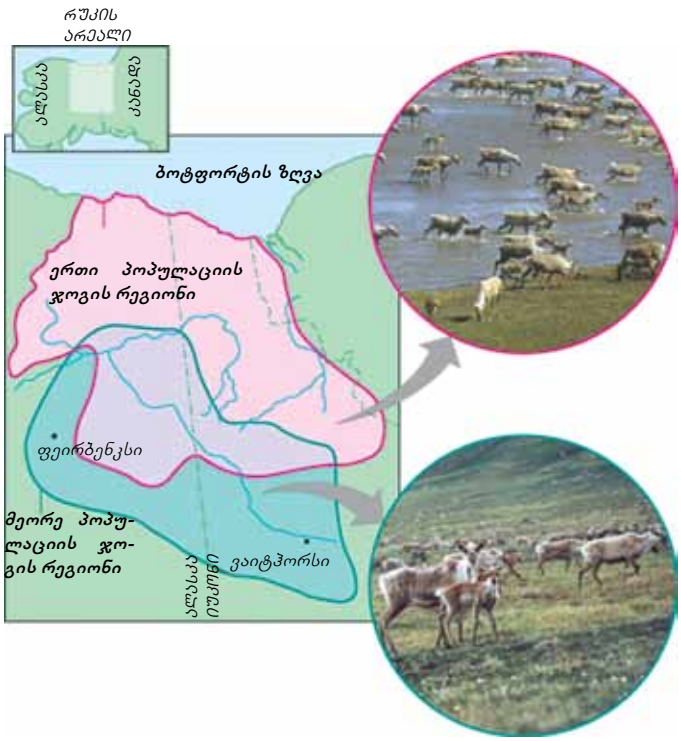
მეოცე საუკუნის შუა წლებისთვის პოპულაციურმა გენეტიკამ დასაბამი დაუდო განხრას, რომელსაც **თანამედროვე სინთეზური თეორია** დაარქვეს. ეს არის ბიოლოგის სხვადასხვა დარგებში შემუშავებული იდეების გამაერთიანებელი ევოლუციური თეორია. თანამედროვე სინთეზურ თეორია რამდნიმე მეცნიერმა დააფუძნა: სტატისტიკოსი რ. ა. ფიშერი (1890-1962). მან დაამუშავა ბუნებრივი გადარჩევის ძირითადი თეორემა, ბიოლოგი ჯ. ბ. ს. ჰოლდეინი (1892-1964) რომელიც სწავლობდა ბუნებრივი გადარჩევის კანონზომიერებს. მოგვიანებით დამაარსებელთა სიას შეემატა ფეოდოსია დობჟანსკი (1900-1975), სუელ რაიტი (1889-1988), ბიოგეოგრაფი ერნსტ მაირი (1904-2005), პალეონტოლოგი ჯორჯ ჯეილორდ სიმპსონი (1902-1984) და ბოტანიკოსო ჯ. ლედიარდ სტებინსი (1906-2000).

რა თქმა უნდა მეცნიერულ პარადიგმას იშვიათად იღებენ ცვლილების გარეშე. თანამედროვე სინთეზური თეორია დღემდე ვითარდება. მაგალითად: აღმოჩნდა, რომ პოპულაციაში არსებული ზოგი გენეტიკური ცვლილება გამოწვეულია არა ბუნებრივი გადარჩევით, არამედ სხვა მექანიზმებით. თანამედროვე სინთეზური თეორია აგრძელებს განვითარებას. მისი ყურადრების ობიექტი პოპულაციებია. ის აერთიანებს თანამედროვე იდეებს ევოლუციურ პროცესზე.

გენოფონდი და ალელების სიხშირე

პოპულაციურ გენეტიკაზე დისკუსიის გასაგრძელებლად უნდა განვსაზღვროთ პოპულაციის რაობა. **პოპულაცია** არის კონკრეტულ ტერიტორიაზე მობინადრე ინდივიდთა ჯგუფი, რომლებიც ერთმანეთს თავისუფალად ეჯვარება და ნაყოფიერი შთამომავლობის იძლევა. ერთი და იგივე სახეობის პოპულაციები შეიძლება იზოლირებულები იყვნენ ერთმანეთისგან. ამ შემთხვევაში გენეტიკური მასალის მიმოცვლა პოპულაციებს შორის ძალიან იშვიათად მიმდინარეობს. ასეთი იზოლაცია ჩვეულებრივი მოვლენაა იმ პოპულაციებისთვის რომელთა ადგილმდებარეობა შემოსაზღვრულია მთაგრეხილებით, სახლობენ კუნძულებზე ან ტბებში. მაგრამ პოპულაცია ყოველთვის ერთმანეთისგან არაა იზოლირებული. ამავე დროს იზოლაცია შეიძლება არ იყოს სრული, ანუ არ ჰქონდეს მკვეთრი საზღვრები (სურათი 23.3). ინდივიდები, რომლებიც პოპულაციის ცენტრში ბინადრობენ, მეტი ალბათობით ეჯვარებიან თავისივე პოპულაციის წევრებს, ვიდრე სხვა პოპულაციის წევრებს. აქედან გამომდინარე ისინი საშუალოდ უფრო მეტად ენათესავებიან ერთმანეთს, ვიდრე პოპულაციის სხვა წევრებს.

პოპულაციაში არსებულ გენთა ერთობლიობას პოპულაციის



▲ *სურათი 23.3* ***ერთი სახეობა, ორი პოპულაცია.*** *იუკონზე გავრცელებული კარიბუს ეს ორი პოპულაცია სრულიად იზოლირებული არ არის. ზოგჯერ ეს პოპულაციები ერთ და იმავე არეალს იყოფენ. მიუხედავად ამისა ერთი და იმავე პოპულაციის წევრები როგორც ჩანს უფრო ხშირად ეჯვარებიან ერთმანეთს, ვიდრე მეზობელი პოპულაციის წევრებს.*

გენოფონდი ეწოდება. პოპულაციის გენოფონდი შედგება პოპულაციის ყველა ინდივიდის ყველა გენეტიკური ლოკუსის ყველა ალელისგან. თუ პოპულაციაში, კონკრეტულ ლოკუსში მხოლოდ ერთი ალელია წარმოდგენილი, ამბობენ რომ მხოლოდ ეს ალელი დაფიქსირებულია გენოფონდში. ყველა ინდივიდი ამ ალელის მიხედვით ჰომოზიგოტია. (გავიხსენოთ, რომ ჰომოზიგოტ ინდივიდებს მოცემულ ლოკუსში აქვთ ორი იდენტური ალელი, ჰეტეროზიგოტებს კი — ორი განსხვავებული ალელი). მაგრამ თუ პოპულაციაში გარკვეულ ლოკუსს ორი ან მეტი ალელი მოეპოვება, ინდივიდები შეიძლება იყვნენ როგორც ჰომოზიგოტები ასევე ჰეტეროზიგოტები.

პოპულაციაში ყოველი ალელი გარკვეული სიხშირით არის წარმოდგენილი. მაგალითად: წარმოიდგინეთ ბუნებაში ველურად მოზარდი ყვავილოვანი მცენარის პოპულაცია, რომელშიც 500 წევრია. მათ მოეპოვებათ გენი, ორი: C^R და C^W ალელით, რომელიც ყვავილის პიგმენტაციას დანსაზღვრავს. C^R ალელის მიხედვით ჰომოზიგოტური ($C^R C^R$) მცენარე ასინთეზებს წითელ პიგმენტს და წითელ ყვავილებს იკეთებს; C^W ალელის მიხედვით (C^W C^W) ჰომოზიგოტური მცენარე წითელი პიგმენტის სინთეზს ვერ ახდენს და აქვთ თეთრი ყვავილები; ჰეტეროზიგოტი ($C^R C^W$) წითელ პიგმენტს მცირე რაოდენობით ასინთეზებს და ვარდისფერი ყვავილებს ისხამს. ჩვენს პოპულაციაში არის 320 მცენარე წითელი ყვავილით, 160 ვარდისფერი ყვავილით და 20 თეთრი ყვავილით. შეფერილობის განმსაზღვრელი ალელები არასრულად დომინანტობენ (იხილეთ თავი 14). ჩვენს მიერ განხილული ყვავილოვანი მცენარე დიპლოიდური ორგანიზმია და ამიტომ 500 ინდივიდისგან შემდგარ პოპულაციას მთლიანად ყვავილის შეფერილობის განმსაზღვრელი გენის 1 000 ალელი მოეპოვება. აქედან 800 გენში არის C^R ალელი (320 × 2 = 640 C^R C^R მცენარეში, + 160 × 1 = 160 C^R C^W მცენარეში).

როცა გარკვეულ ლოკუსში არის ორი ალელი, მოხერხებულია p - თი ერთი ალელის სიხშირის აღნიშვნა და q -თი მეორე ალელის სიხშირის აღნიშვნა. ამ კონკრეტულ პოპულაციის გენოფონდში პ, ანუ ჩ ღ ალელის სიხშირე არის 800/1000 = 0.8 = 80%. ვინაიდან ამ შემთხვევაში გვაქვს მხოლოდ ორი ალელი, C^W ალელის მქონე გენის სიხშირე, რომელიც q-თი გამოიხატება უნდა იყოს 0,2 ან 20%. იმ ლოკუსში, რომელშიც ორზე მეტი ალელია წარმოდგენილი ყველა ალელის სიხშირეთა საერთო ჯამი უნდა შეადგენდეს 1-ს, ანუ (100%).

ამ მცენარეში ყვავილის შეფერილობის ლოკუსში ადვილად შეგვიძლია განვსაზღროთ გენეტიკური ცვალებადობა, ვინაიდან ყოველ გენოტიპს შესაბამისი ფენოტიპი აქვს. მრავალ ლოკუსს ზოგჯერ ერთზე მეტი ალელი მოეპოვება. როდესაც ლოკუსში ერთზე მეტი ალელია გენეტიკური ცალებადობის განსაზღვრა რთულია, ვინაიდან ერთი ალელი შეიძლება მეორეზე სრულად დომინანტობდეს, ან ამ ალელების გავლენა ფენოტიპზე შეიძლება ძნელად შესამჩნევი იყოს.

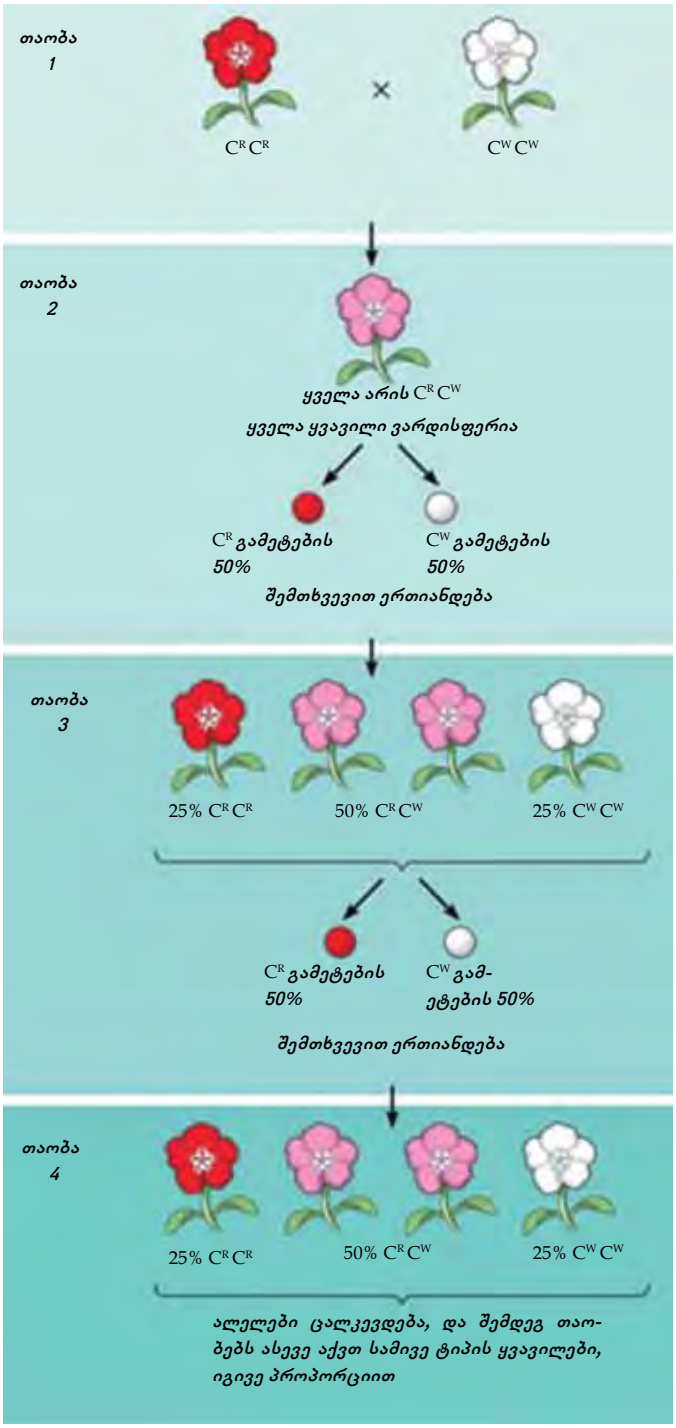
ჰარდი–ვაინბერგის თეორემა

ამჯერად განვიხილოთ როგორ იცვლება დროთა განმავლობაში გენების და ალელების სიხშირე. ეს ცვლილება ასახავს ევოლუციურ ცვლილებებს. მაგრამ რომ შევქმნათ ეტალონი, რომლის მიხედვით განვსაზღვრავთ ამ ცვლილებებს, ჯერ უნდა განვიხილოთ ისეთი გენოფონდის თვისებები, რომელიც დროში უცვლელია. ასეთი გენოფონდი აღწერილია **ჰარდი-ვაინბერგის თეორემით.** თეორემას იმ ორი მეცნიერის სახელი დაარქვეს, რომლებმაც 1908 წელს ეს პრინციპები ერთმანეთისგან დამოუკიდებლად დაადგინეს. თეორემა ამტკიცებს, რომ მაშინ როცა მხოლოდ ალელების მენდელისეულ დათიშვას და რეკომბინაციას აქვს ადგილი, პოპულაციაში ალელების და გენოტიპების თანაფარდობა დროში არ იცვლება. (სურათი 23.4).

ალელებთა სიხშირის მუდმივობა (შენახვა)

ჰარდი-ვაინბერგის თეორემა განსაზღვრავს, თუ როგორ ინარჩუნებს გენეტიკურ მრავალფეროვნებას დროთა განმავლობაში მენდელისეური მემკვიდრეობა როდესაც პოპულაციაში არ ხდება ევოლუციური ცვლილებები. მაგრამ რეალურად ეს თეორემა მეტის მომცემია. ჩვენ შემდგომში დავინახავთ, რომ ეს თეორემა წარმოადგენს საფუძველს რომელზე დაყრდნობით შეგვიძლია გავიგოთ, თუ როგორ მიმდინარეობს ხანგრძლივი ევოლუციური ცვლილებები. დარვინის დროს არ არსებობდა გენეტიკა და ვერ განიხილავდა გრძელვადიან ცვალებადობას. გენეტიკური მრავალფეროვნების შენარჩუნების მეშვეობით ბუნებრივი გადარჩევა მოქმედებს მრავალი თაობის განმავლობაში.

ეხლა კი გამოვიყენოთ ჰარდი-ვაინბერგის თეორემა ჩვენი



▲ *სურათი 23.4 მენდელისეური მემკვიდრეობა ინარჩუნებს დროში გენეტიკურ ცვალებადობას.*

წარმოსახვითი ყვავილოვან მცენარეთა პოპულაციისთვის. გავიხსენოთ, რომ მცენარეთა გენოფონდში ყვავილების შეფერილობის განმსაზღვრელ ალელების 80% (0,8) არის C^R და 20% (0,2) არის C^W. ვინაიდან მცენარის ყოველი გამეტა არის ჰაპლოიდი, მას ყვავილის შეფერილობის განმსაზღვრელი მხოლოდ ერთი ალელი მოეპოვება. ალბათობა, რომ გამეტას ექნება ჩღ ალელი იქნება 0,8. ალბათობა, რომ მას ექნება C^W ალელი არის 0,2. პოპულაციის ყველა გამეტაში ალელების სიხშირე იგივე იქნება, რაც საწყის პოპულაციაში. თუ ჩავთვლით რომ გამეტები შემდეგ თაობას შემთხვევით გადაეცემა, ალელების სიხშირე არ შეიცვლება.

ჰარდი–ვაინბერგის წონასწორობა

დავუშვათ, რომ პოპულაციის ინდივიდები არა მარტო შემთხვევით გადაცემენ გამეტებს შემდეგ თაობას, არამედ შემთხვევით ქმნიან წყვილებს, რაც იმას ნიშნავს, რომ თანაბრად შესაძლებელია გაჩნდეს ყოველი მამრობითი - მდემდრობითი წყვილი. ასეთ პოპულაციას თაობათა განმავლობაში არა მარტო ყვავილის შეფერილობის განმსაზღვრელ ალელთა ერთი და იგივე სიხშირე ექნება, არამედ ალელების სიხშირიდან გამომდინარე მათი გენოტიპის სიხშირის წინასწარი განსაზღვრა არის შესაძლებელი. ასეთ პოპულაციაზე ამბობენ რომ ის ჰარდი-ვაინბერგის წონასწორობის მდგომარეობაშია.

როგორც ჩანს, ჩვენი ველურად მოზარდი მცენარეთა პოპულაცია ჰარდი-ვაინბერგის წონასწორობაში იმყოფება (სურათი 23.5). ბინომური კანონის გამოყენებით (იხილეთ თავი 14) ჩვენ შეგვიძლია გამოვთვალოთ სპერმიისა და კვერცხუჯრედის შემთხვევითი შერწყმით მიღებული სამი შესაძლო გენოტიპის სიხშირე. ალბათობა, რომ ორი ჩღ ალელი ერთმანეთს შეხვდება არის $0.8 \times 0.8 = p \times p = p^2 = 0.64$. ასე რომ მომდევნო თაობაში მცენარეთა დაახლოებით 64% -ს ექნება $C^R\ C^R$ გენოტიპი.

C^WC^W ინდივიდების სიხშირე იქნება $0.2 \times 0.2 = q^2 = 0.04$, ან 4%. C^RC^W ჰეტეროზიგოტის წარმოქმნა ორი განსხვავებული გზით ხდება. თუ სპერმია ატარებს ჩღ ალელს და კვერცხუჯრედი კი C^W ალელს ჰეტეროზიგოტების რაოდენობა იქნება მთელის $0.8 \times 0.2 = 0.16\%$. თუ კვერცხუჯრედში არის C^R ალელი და სპერმაში C^W ალელი, ჰეტეროზიგოტი შთამომავლობის რაოდენობა იქნება $0.8 \times 0.2 = 0.16\%$. გამეტების ეს კავშირი შეგვიძლია შევაჯამოთ ალგებრულ განტოლებაში:

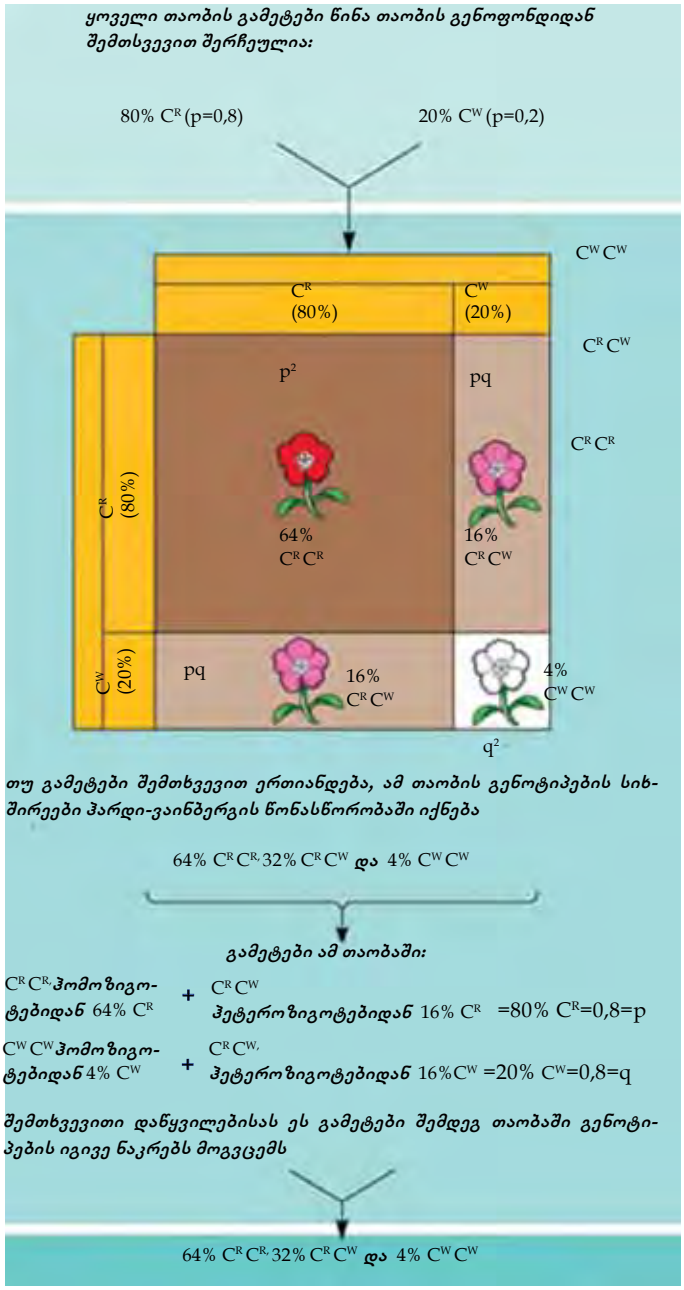
$$(p+q) \quad x \quad (p+q) \quad = \quad p^2 + 2pq + q^2$$

მამრის გამეტების ალელების სიხშირე — *მდედრის გამეტების ალელების სიხშირე* — *შემდეგ თობაში გენოტიპის სიხშირე*

როგორც ალალების სიხშირეთა საერთო ჯამი, ისევე ყველა ამ გენოტიპის სიხშირეების ჯამი ერთის ტოლია. ასე რომ ჰარდი-ვაინბერგის წონასწორობის განტოლებიდან გამომდინარეობს, რომ ორ ალელიან ლოკუსში სამი გენოტიპი შემდეგი თანაფარდობით წარმოიქმნება:

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1$$

თუ პოპულაცია იყო ჰარდი-ვაინბერგის წონასწორობაში და მისი წევრები აგრძელებენ დროის განმავლობაში შემთხვევით შეჯვარებას, ალელების და გენოტიპების სიხშირე მუდმივი დარჩება. სისტემის მოქმედება ჰგავს ბანქოს გაშლას: არა აქვს მნიშვნელობა რამდენჯერ და რა ხელით გაიშლება ბანქო, დასტის შემადგენლობა რჩება იგივე. როგორც არ უნდა გავშალოთ



▲ *სურათი 23.5* ***ჰარდი-ვაინბერგის თეორემა.*** *მცენარეების ჩვენს პოპულაციაში გენოფონდი თაობების განმავლობაში უცვლელი რჩება. მხოლოდ მენდელის პროცესს არ შეუძლია გენოტიპში ალელის სიხშირეების ცვლილება.*

ბანქო, ტუზების რაოდენობა ვალეტე ბის რაოდენობაზე მეტი არ გახდება. ასევე თაობების განმავლობაში პოპულაციის გენოფონდის განმეორება დი „გაშლა“თავისთავად არ ცვლის ერთი ალელის სიხშირეს მეორესთან შეფარდებით. არ არის აუცილებელი პოპულაციაში ჰარდივაინბერგის წონასწორობის ყველა პირობა შესრულებული იყოს, რომ პოპულაციაში ალალების სიხშირე მუდმივი იყოს. ბევრი სახეობა, როგორიცაა მენდელის მიერ ცდებისთვის გამოყენებული ბარდა, შემთხვევით არ მრავლდება. ბარდას მტვერი როგორც წესი მწიფდება ყვავილის გახსნამდე, ასე რომ ის ანაყოფიერებს თავის საკუთარ ყვავილს (ბარდას ჯვარედინ დამტვერვას მენდელი ხელოვნურად ახორციელებდა).

თვითდამტვერვის გამო ბარდას პოპულაცია შორს არის ჰარდი-ვაინბერგის წონასწორობიდან. ყველა ჰომოზიგოტი მცენარე გვაძლევს მხოლოდ ჰომოზიგოტებს, იმ დროს, როცა ჰეტეროზიგოტი მცენარეების შთამომავლობის დაახლოებით ნახევარი ჰომოზიგოტები არიან. აქედან გამომდინარე საკმაოდ მალე ყველა ჰეტეროზიგოტი მცენარე ხდება ჰომოზიგოტი. მიუხედავად იმისა, რომ ზოგი სახეობის გამრავლება არ არის შემთხვევითი, გამეტების წარმოქმნა გენოფონდიდან მაინც შემთხვევით ხდება. ალელების სიხშირე დროის განმავლობაში არ შეიცვლება, თუ სხვა ფაქტორთა ზემოქმედებას არა აქვს ადგილი. ისევე, როგორც ის არ იცვლება პოპულაციებში, სადაც შეჯვარება შემთხვევითია. მემკვიდრეობითი ცვალებადობა წარმოადგენს ევოლუციური ცვლილებებისთვის საწყის (გადაუმუშავებელ) მასალას. მემკვიდრეობითი ცვალებადობა არსებობს თვითმტვერია ბარდას შემთხვევაშიც.

ჰარდი-ვაინბერგის წონასწორობის პირობები

ჰარდი-ვაინბერგის თეორემა აღწერს წარმოსახვით უცვლელ პოპულაციას. მაგრამ ბუნებრივ პოპულაციებში ალელების და გენოტიპების სიხშირე დროთა განმავლობაში იცვლება. ეს იმიტომ ხდება, რომ ხანგრძლივი დროის განმავლობაში პოპულაციის უცვლელობისთვის საჭიროა დაცული იყოს შემდეგი ხუთი წესი. ბუნებაში კი ამ წესების დაცვა იშვიათად თუ ხდება. ეს წესებია:

1. პოპულაციის მრავალრიცხოვნობა. რაც უფრო მცირე რიცხოვანია პოპულაცია, მით მეტია ალელების სიხშირეში შემთხვევითი გადახრები. სიხშირეში გადახრილი ალელები თაობიდან თაობაზე გადადიან. ეს მოვლენა გენთა დრეიფის სახელითაა ცნობილი.
2. გენთა ნაკადის არ არსებობა. გენების ნაკადი, ანუ პოპულაციათა შორის ალელების მიმოცვლა, მოქმედებს ალელების სიხშირეზე.
3. მუტაციების არ არსებობა. მუტაციების შედეგად ხდება ქრომოსომაში გენების ჩართვა ან ქრომოსომებიდან გენების ამოვარდნა, ან ერთი ალელის მეორეთი შეცვლა. ამ პროცესების შედეგად გენოფონდი იცვლება.
4. შემთხვევითი შეჯვარება. თუ ინდივიდები უპირატესობას გარკვეული გენოტიპის მქონე პარტნიორებს ანიჭებენ და ახლო ნათესავებს (ინბრიდინგი), გამეტების შემთხვევითი კომბინირება არ მოხდება.
5. ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედების არ არსებობა. განსხვავებული გენოტიპის მქონე ინდივიდების რეპროდუქციული წარმატება და გადარჩენის განსხვავებული შესაძლებლობა მოქმედებს ალელების სიხშირეზე.

ამ წესებიდან გადახრა აისახება ევოლუციაზე. ბუნებრივი

პოპულაციები იშვიათად ან თითქმის არასოდეს იმყოფებიან ჭეშმარიტ ჰარდი-ვაინბერგის წონასწორობაში, მაგრამ მრავალ პოპულაციაში ევოლუციური ცვლილებების სიჩქარე იმდენად ნელია, რომ ისინი ახლოს დგანან წონასწორობის მდგომარეობასთან. ამიტომ შესაძლებელია მიახლოებით შევაფასოთ ალელების და გენოტიპის სიხშირეები. ამას შემდეგი მაგალითები გვაჩვენებენ.

პოპულაციური გენეტიკა და ადამიანის ჯანმრთელობა

ჰარდი-ვაინბერგის განტოლების გამოყენება შეიძლება პოპულაციის ინდივიდების იმ პროცენტის დასადგენად, რომელიც მემკვიდრეობითი დაავადებების ალელების მტარებელია. მაგალითად: შეერთებულ შტატებში დაბადებული 10 000 ბავშვიდან დაახლოებით ერთი არის ფენილკეტონურიის (ფკუ) მტარებელი. ფენილკეტონურია მეტაბოლიზმის დარღვევაა, რომელიც ვითარდება რეცესიული გენის ჰომოზიგოტურ მდგომარეობაში ყოფნის შედეგად. მკურნალობის გარეშე ფკუ იწვევს ოლიგოფრენიას და ჯანმრთელობის სხვა დარღვევებს. (ამჟამად ახალშობილებში ატარებენ ტესტს ფკუ-ზე. დაავადების სიმპტომები შეიძლება შევამციროთ დიეტით, რომელიც გამორიცხავს ფენილანალინს). ჰარდი-ვაინბერგის განტოლების გამოსაყენებლად უნდა მივიღოთ, რომ ადამიანები არ ირჩევენ პარტნიორს გარკვეული გენების ქონა არ ქონის მიხედვით, მაგალითად ფკუ-ს. როგორც წესი ადამიანები არ ირჩევენ პარტნიორად ახლო ნათესავებს (ინბრიდინგი). ამავე დროს უნდა ვუარყოთ შეერთებული შტატების პოპულაციაზე სხვა პოპულაციებიდან გენების ნაკადის გავლენა, ახალი ფკუ-ს მუტაციების გაჩენა, გადარჩენაში განსხვავება და ფკუ გენოტიპების რეპროდუქციუ-ლი წარმატება. ეს დაშვებები საფუძვლიანია, რადგანაც ინბრიდინგი შეერთებულ შტატებში იშვიათია და შეერთებული შტატების ფარგლებს გარეთ მობინადრე პოპულაციებს ფკუ ალელის იგივე სიხშირე ახასიათებთ, როგორც შეერთებულ შტატებში. ამის გარდა ფკუ გენისთვის მუტაციების სიხშირე არის საკმაოდ დაბალი და გადარჩევა მოქმედებს მხოლოდ იშვიათი ჰომოზიგოტების წინააღმდეგ. თუ ყველა ეს დაშვება დაცულია, მაშინ ფკუ –თი დაბადებული ინდივიდების სიხშირე ჰარდი-ვაინბერგის განტოლებაში იქნება ქ2-ის ტოლი (ქ2 = ჰომოზიგოტების სიხშირეს ამ ალელისთვის). ვინაიდან ალელი რეცესიულია, ჩვენ შეგვიძლია უშუალოდ, გამოთვლის გარეშე დავადგინოთ ჰეტეროზიგოტების რაოდენობა, როგორც ეს ვარდისფერი ყვავილების შემთხვევაში გავაკეთეთ. ჩვენ ვიცით, რომ 10 000 დაბადებულზე ერთი ფკუ–ს შემთხვევა გვაქვს (ქ2=0,0001), რეცესიული ფკუ ალელის სიხშირე იქნება:

$$q = \sqrt{0{,}0001} = 0{,}01$$

დომინანტური ალელისთვის სიხშირე იქნება

$$p = 1 - q = 1 - 0{,}01 = 0{,}99$$

ფკუ-ს მატარებელი ჰეტეროზიგოტების სიხშირე, რომლებიც არ ავადდებიან ფკუ-თი, მაგრამ გადასცემენ ფკუ ალელს შთამომავლობას არის:

$$2pq = 2 \times 0{,}99 \times 0{,}01 = 0{,}0198$$

(აშშ-ს პოპულაციის დაახლოებით 2%)

გახსოვდეთ, რომ ჰარდი-ვაინბერგის წონასწორობა მხოლოდ მიახლოებითია; ფკუ-ს მტარებლების რეალური რიცხვი შეიძლება განსხვავებული იყოს. მიუხედავად ამისა ჩვენ შეგვიძლია დავასკვნათ, რომ ადამიანების პოპულაციაში ამ და სხვა ლოკუსებშიც ფარულად ბევრი სახიფათო რეცესიული ალელი იმყოფება. ამ ალელების მტარებლები კი ჯანმრთელი ჰეტეროზიგოტები არიან.

ვონცეფცია 23.1 შემოწმება

1. რა შემატა მენდელის აღმოჩენამ დარვინის ევოლუციურ თეორიას?
2. წარმოიდგინეთ პოპულაცია, რომლის თითოეულ ინდივიდს 500 გენეტიკური ლოკუსი გააჩნია. ამ ლოკუსების ნახევარი ერთადერთი ალელითაა წარმოდგენილი, ხოლო დანარჩენი ლოკუსი – ორი ალელით. რამდენ ალელს შეიცავს პოპულაციის გენოფონდი? ახსენით
3. ჰარდი-ვაინბერგი განტოლების ($p^2 + 2pq + q^2 = 1$) რომელი წევრი დაკავშირებულია ფკუ ალალების მტარებელი ინდივიდების სიხშირესთან?

ვონცეფცია 23.2

მუტაციების და სექსობრივი გამრავლების შედეგად წარმოიქმნება გენეტიკური მრავალფეროვნება (მემკვიდრეობითი ცვალებადობა). ცვალებადობის შედეგად კი მიმდინარეობს ევოლუცია

როგორც უკვე გაიგეთ, ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედება მემკვიდრეობით ცვლილებებს ემყარება. ზოგჯერ პოპულაციის ინდივიდებში ცვლილებები მეტად უმნიშვნელოა. ორი პროცესი: მუტაციები და სექსობრივი რეკომბინაციები გენოფონდის ცვალებადობას იწვევენ. გენოფონდის ცვლილება კი პოპულაციის ინდივიდებში მომხდარ ცვლილებებთან არის დაკავშირებული.

მუტაციები

ახალი გენები და ახალი ალელები მხოლოდ **მუტაციის** შედეგად წარმოიქმნება (სურათი 23.6) მუტაცია წარმოადგენს **დნმ**-ის თანამიმდევრების ცვლილებას. მუტაცია ჰგავს თოფის გასროლას სიბნელეში. შეუძლებელია განვსაზღვროთ, თუ როგორ შეცვლის ის **დნმ**-ს და რა იქნება ამ ცვლილების შედეგი. მუტაციების უმეტე-

სობა სომატურ (არა სასქესო) უჯრედებში წარმოიქმნება. ინდივიდის სიკვდილთან ერთად ეს მუტაციები იკარგებიან. მხოლოდ ის მუტაციები, რომლებიც გამეტების წაქრმომქმნელ სასქესო უჯრედებში ინდუცირდება, შეიძლება გადაეცეს შთამომავლობას. ამავე დროს მათი მხოლოდ მცირე ნაწილი ვრცელდება პოპულაციაში.

წერტილოვანი მუტაციები

ისეთ მცირე ცვლილებასაც, როგორიცაა ერთი წყვილი ნუკლეოტიდის შეცვლა, ანუ „წერტილოვანი მუტაცია“ შეიძლება მნიშვნელოვანი გავლენა მოახდინოს ფენოტიპზე. ამის მაგალითია ნამგლისებრუჯრედოვანი ანემია (მემკვიდრული დაავადება) (იხილეთ სურათი 5.21). მაგრამ წერტილოვანი მუტაციების უმეტესობა სავარაუდოდ უვნებელია. ამის ერთი მიზეზია ის, რომ ეუკარიოტული გენომის **ᲓᲜᲛ**-ის უმეტესი ნაწილი არ კოდირებს ცილოვან პროდუქტებს. გენეტიკური კოდში არსებობს სინონიმური კოდონები, რის გამო ცილების მაკოდირებელ გენებში მომხდარი წერტილოვანი მუტაციები ცილის ამინომჟავურ შემადგენლობას არ ცვლიან (იხილეთ სურათი 17.24) და ამგვარად მათი გავლენა მცირეა. თუმცა ზოგი, კოდირების უნარის არამქონე **ᲓᲜᲛ**-ის რეგიონი გენების ექსპრესიას არეგულირებს. ამდაგვარ მარეგულირებელ რეგიონის **ᲓᲜᲛ**-ში მომხდარი ცვლილებები მნიშვნელოვან ეფექტს იძლევიან.



▲ *სურათი 23.6* ***მუტაციები ყველა მემკვიდრეობითი ცვალებადობის წყაროა.*** *ამ ველური მუსტანგების განსხვავებული შეფერილობა მრავალი თაობის განმავლობაში მომხდარი მუტაციების შედეგია.*

ცალკე აღებულ ორგანიზმზე აისახება გადარჩევის შედეგი, რომელიც ათასობით თაობის განმავლობაში წარსულში ხდებოდა. ამიტომ გენომზე ერთი მუტაციური ცვლილების მოქმედების ალბათობა იგივეა, რაც მანქანის კაპოტის მიმართულებით ბრმა გასროლის შედეგად მანქანის ძრავას თვისებების გააუმჯობესების ალბათობა. თუმცა, იშვიათ შემთხვევებში მუტანტური ალელის მტარებელი უკეთ ესადაგება გარემოს, ვინაიდან იზრდება მისი რეპროდუქციული წარმატება. ეს ხდება მაშინ, თუ გარემო პირობები იცვლება. ის მუტაციები, რომლებიც ადრე ორგანიზმისთვის მავნე იყვნენ შეცვლილ გარემოში უპირატესობას ანიჭებენ მას. მაგალითად: როგორც 22 თავში წაიკითხეთ, მუტაციები, რომლებიც **ᲐᲘᲕ**-ს ვირუსს სამკურნალო პრეპარატის მიმართ მდგრადობას ანიჭებენ, ამავე დროს ამცირებენ მისი გამრავლების სიჩქარეს. ამ მუტანტურ ალელებს უპირატესობა ენიჭებათ პრეპარატის მოქმედების შემდეგ. წამლის მიღების შემდეგ ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედების შედეგად იზრდება მუტანტური ალელების რაოდენობა.

მუტაციები რომლებიც ცვლიან გენების რაოდენობას ან თანამიმდევრობას

ქრომოსომული მუტაციები, რომლებიც ერთბაშად შლიან, ანაწევრებენ ან ადგილებს უცვლიან მრავალ ლოკუსს თითქმის ყოველთვის სახიფათოა ორგანიზმისთვის. თუმცა, თუ გენები ხელშეუხლებლები რჩებიან ასეთი მუტაციების გავლენა ორგანიზმზე შეიძლება ნეიტრალური იყოს. იშვიათ შემთხვევებში ქრომოსომათა შორის უბნების გადაატანა წარმატებულიც კი არის. მაგალითად, ერთი ქრომოსომის ნაწილის გადატანამ სხვა ქრომოსომაზე შეიძლება ისე გააერთიანოს გენები, რომ მათ ერთად მეტი პოზიტიური ეფექტი ექნებათ.

გენების **დუპლიკაცია (გაორმაგება)** ცვალებადობის მნიშვნელობვანი რესურსია. სხვა ქრომოსომული მუტაციების მსგავსად, ქრომოსომების სეგმენტების გაორმაგებაც თითქმის ყოველთვის საზიანოა ორგანიზმისთვის. თუ სეგმენტების ასეთ გაორმაგებას არა აქვს მკვეთრი ეფექტი, ის შეიძლება თაობების განმავლობაში გრძელდებოდეს. ამავე დროს სხვადასხვა მობილური გენეტიკური ელემენტების მეშვეობით (იხილეთ თავი 19) გენომში ხშირად ხვდება **ᲓᲜᲛ**-ის უფრო მცირე მონაკვეთები. ყოველივე ამის გამო წარმოიქმნება ახალი ლოკუსებით გაზრდილი გენომი. გაზრდილმა გენომმა შემდგომი მუტაციების და შემდგომი გადარჩევის შედეგად შეიძლება ახალი ფუნქციები შეიძინოს. ახალი გენები წარმოიქმნება მაშინაც, როცა მაკოდირებელი გენების (ეკზონების) გარკვეული რაოდენობა გენომში გადაადგილებულია.

გენების რიცხვის ნაირგვარი გაზრდა როგორც ჩანს მნიშვნელოვან როლს თამაშობს ევოლუციაში. მაგალითად ძუძუმწოვრების შორეულ წინაპარს სურნელის გასარჩევად ერთეული გენი მოეპოვებოდა. მრავალი მუტაციების შედეგად გენი დუპლიცირდა. ამჟამად თანამედროვე ადამიანს ყნოსვის რეცეპტორების 1 000-მდე გენი აქვს, თაგვს კი 1 300. შემდგომმა მუტაციებმა ადამიანის ყნოსვის რეცეპტორთა გენების დაახლოებით 60% ინაქტივაცია მოახდინეს. თაგვმა კი დაკარგა გენების მხოლოდ 20%. ეს მკეთრი დემონსტრაციაა იმის, რომ მრავალმხვრივი და მძაფრი ყნოსვა უფრო მნიშვნელოვანია თაგვისთვის ვიდრე ჩვენთვის!

მუტაციების სიხშირე

მუტაციების სიხშირე ცხოველებში და მცენარეებში დაბალია, ყოველ თაობაში საშუალოდ ყოველ 100 000 გენზე ერთი მუტაცია მოდის. მაგრამ სიცოცხლის მცირე ხანგრძლიობის მქონე მიკროორგანიზმებში და ვირუსებში მუტაციები სწრაფად ქმნიან გენეტიკურ ცვლილებებს. მაგალითად, **ᲐᲘᲕ** ვირუსის თაობის

სიცოცხლის ხანგრძლივობა დაახლოებით ორი დღეა. ვირუსის გენომი წარმოადგენს **რნმ**-ს, რომელსაც მუტაციის გაცილებით მაღალი სიხშირე ახასიათებს, ვიდრე **დნმ**-ის გენომს. ამ მიზეზის გამო ერთი პრეპარატის გამოყენება **აივ**-ის წინააღმდეგ არაეფექტურია, ვინაიდან ძალიან სწრაფად ჩნდებიან კონკრეტული წამლის მიმართ რეზისტენტული ვირუსის მუტანტური ფორმები. ორი წამლით მკურნალობასაც კი არა აქვს ხანგრძლივი ეფექტი, ვინაიდან ორი მუტაციის მქონე და ორივე წამლის მიმართ რეზისტენტული ვირუსები ყოველდღე ჩნდებიან. შიდსის წინააღმდეგ ყველაზე უფრო ეფექტურია წამლების „კოკტეილი“, ანუ რამდენიმე მედიკამენტის ნარევი. ნაკლებად მოსალოდნელია, რომ ხანმოკლე პერიოდის განმავლობაში გაჩნდებიან ყველა წამლის მიმართ მრავალი მუტაციების მქონე ვირუსები.

სქესობრივი რეკომბინაცია

სქესობრივი გამრავლების უნარის მქონე პოპულაციებში სქესობრივი რეკომბინაცია გაცილებით უფრო მნიშვნელოვანია ვიდრე მუტაციები. დროთა განმავლობაში სქესობრივი რეკომბინაციების შედეგად წარმოიქმნება ცვლილებები, რომლებიც ზრდიან ორგანიზმის ადაპტაციას. ფენოტიპური მრავალფეროვნება დაფუძნებულია ორგანიზმებს შორის გენეტიკურ განსხვავებაზე. თითქმის ყველა ფენოტიპური ვარიაცია გენოფონდის ალელების რეკომბინაციული გადაადგილების შედეგია (ალელების ეს ვარიაციები ჩნდებიან წარსულში მომხდარი მუტაციების შედეგად). პოპულაციაში პარტნიორის შერჩევის მილიონობით ვარიანტი არსებობს. განაყოფიერების შედეგად გენეტიკური შემადგენლობით განსხვავებული ინდივიდების გამეტები ერთიანდებიან. სქესობრივი გამრავლების შედეგად ყოველ თაობაში ხდება ალელების რეორგანიზაცია და ახალი კომბინაციების შექმნა. ასევე გენთა რეკომბინაცია მიმდინარეობს მრავალ ვირუსსა და ბაქტერიაში. მათში ეს პროცესი გაცილებით ნაკლებ რეგულარულად და სხვა გზით ხორციელდება, ვიდრე ცხოველებსა და მცენარეებში. ამის საშუალებით მათ შეუძლიათ სახეობათა შორის არსებული ბარიერები გადალახონ (იხილეთ თავი 18). საჭმლით მოწამვლის მრავალ შემთხვევებში „დამნაშავეა“ ცოლის ბაქტერია ესცჰერიცჰია-ს 157:7-ს შტამი. მისი მრავალი გენი სხვადასხვა სახეობის ბაქტერიების გენთა მოზაიკას წარმოადგენს. ინტენსიური რეკომბინაციის შედეგად პათოგენები სწრაფად იცვლებიან. მუტაციების მაღალ სიხშირესთან ერთად რეკომბინაციის უნარი, განსაკუთრებით საშიშს ხდის პათოგენებს.

კონცეფცია 23.2 შემოწმება

1. გენოფონდში ვრცელდება ყველა წარმოქმნილი მუტაციების მხოლოდ მცირე ნაწილი, რატომ?
2. როგორ წარმოიქნება ვარიაციები სქესობრივი რეკომბინაციების შედეგად?

კონცეფცია 23.3

მუნემრივი გადარჩევა, გენთა დრეიფი და გენთა ნაკადი ცვლის პოპულაციის გენეტიკურ შემადგენლობას

გადახედეთ ისევ ხუთ წესს ..... გვერდზე. პოპულაცია რომ ჰარდი-ვაინგერგის წონასწორობაში იმყოფებოდეს, ამ წესების დაცვაა საჭირო. ამ მდგომარეობიდან ნებისმიერი გადახრა ევოლუციის პოტენციური მიზეზია. თუმცა მართალია, რომ ახალ მუტაციებს შეუძლიათ შეცვალონ ალელების სიხშირე, მაგრამ ერთი თაობიდან მეორეზე გადასვლისას, როგორც ჩანს მცირე ცვლილებები ხდება. რეკომბინაციების შედეგად ხდება ალელების გადაადგილება, მაგრამ არ იცვლება მათი სიხშირე. იმ შემთხვევში, როცა შეჯვარება არ არის შემთხვევითი, ალელების სიხშირეზე შეიძლება იმოქმედოს ჰომოზიგოტი და ჰეტეროზიგოტი გენოტიპების შეფარდებითმა სიხშირეებმა. როგორც წესი ისინი არ ახდენენ ალელების სიხშირეზე გავლენას. ალელების სიხშირეს ცვლის სამი ძირითადი ფაქტორი. იგივე ფაქტორები გვაძლევენ ევოლუციური ცვლილებების ძირითად რაოდენობას. ეს არის ბუნებრივი გადარჩევა, გენთა დრეიფი და გენთა ნაკადი.

მუნემრივი გადარჩევა

როგორც 22 თავში გაეცანით დარვინის ბუნებრივი გადარჩევის კონცეფცია ემყარება განსხვავებულ წარმატებულ გამრავლებას. პოპულაციაში ინდივიდებს მემკვიდრეობით ნიშან-თვისებების ვარიაციები ახასიათებთ. გარემოსთან უკეთ მისადაგებული ცვლილებების მქონე ინდივიდები მეტ შთამომავლობას ტოვებენ, ვიდრე ისინი, ვისი თვისებები ნაკლებად მორგებულია გარემოს პირობებს.

ჩვენ ვიცით, რომ გადარჩევა აისახება ალელების პროპორციებში, რომლებიც შემდეგ თაობას გადაეცემიან. შემდგომი თაობების ალელების შეფარდებითი სიხშირეები განსხვავდებიან წინა თაობების შეფარდებითი სიხშირეებისგან. მაგალითად ჩვენი წარმოსახვითი ყვავილოვანი მცენარის პოპულაციის შემთხვევაში, თეთრი ყვავილები ($C^W C^W$) მცენარეჭამია მწერებისთვის შეიძლება უფრო ადვილად შესამჩნევი აღმოჩნდნენ. ამის შედეგად ძირითადად თეთრ ყვავილიანი მცენარეები ნადგურდებიან. დაუშვათ, რომ წითელი ყვავილები ($C^R C^R$) მეტად იზიდავენ დამტვერავ მწერებს. ამის შედეგად წითელყვავილიან მცენარეებს მეტი შანსი აქვთ დატოვონ შთამომავლობა. ორივე ეს სხვაობა — გადარჩენაში და რეპროდუქციულ წარმატებაში არღვევს ჰარდი-ვაინბერგის წონასწორობას: C^W ალელის სიხშირე გენოფონდში მცირდება და C^R ალელის სიხშირე კი იზრდება. მოგვიანებით ამ თავში უფრო ახლოს განვიხილავთ ბუნებრივი გადარჩევის პროცესს.

გენთა დრეიფი

ააგდეთ მონეტა 1 000 ჯერ. თუ მონეტის დავარდნის შედეგად მიიღებთ 700 ავერსს და 300 რევერსს ეჭვი შეგეპარებათ მონეტის სინამდვილეში (შეიძლება ის ყალბია). მაგრამ თუ ააგდებთ მხოლოდ 10 ჯერ და შედეგად მიიღებთ 7 ავერსს და 3 რევერსს ეს იქნება ნორმალური მოვლენა. რაც უფრო მცირეა ნიმუში, მით მეტია მოსალოდნელი შედეგიდან გადახრა. ჩვენს შემთხვევაში ავერსის და რევერსის წარმოქმნის ალბათობიდან გადახრა თანაბარია. მსგავსი გადახრა მოსალოდნელი შედეგიდან (ის იმის შედეგია, რომ რეალური პოპულაციების ზომა განსაზღვრულია და არა განუსაზღვრელი), ხსნის ერთი თაობიდან მერორემდე ალელების სიხშირის მოულოდნელი ცვლილებებს. ასეთ ფლუქტუაციებს (გადახრებს) **გენთა დრეიფს** უწოდებენ. განვიხილოთ 23.7 სურათზე გამოსახული მაგალითი. გავითვალისწინოთ, რომ ამ შემთხვევაში ერთ-ერთი ალელი გაურკვეველი მიზეზის გამო დაიკარგა; რაც ნიშნავს, რომ C^W და არა C^R ალელის დაკარგვა სუფთა შემთხვევითობაა. დროის განმავლობაში გენების დრეიფი აქრობს ალელებს და ამცირებს გენოფონდის გენეტიკურ ცვალებადობას.

ორი მოვლენა, ვიწრო ყელის ეფექტი და დამფუძნებლის ეფექტი ზრდის გენეტიკური დრეიფის პოპულაციაზე გავლენის ალბათობას.

ბოთლის (ვიწრო) ყელის ეფექტი

გარემოს პირობების მკვეთრმა ცვლილებამ შეიძლება ძლიერ შეამციროს პოპულაციის რიცხოვნობა. ამის შედეგად რამდენიმე გადარჩენილმა ორგანიზმმა შეიძლება გააღწიოს შეზღუდულ „ვიწრო ყელში“. ამ შემთხვევაში მათი გენოფონდი უკვე არ ასახავს საწყისი პოპულაციის გენოფონდს; ამ მოვლენას **ვიწრო ყელის ეფექტს** უწოდებენ (სურათი 23.8ა). გადარჩენილთა შორის გარკვეული ალელები რაღაც ალბათობით შეიძლება ჭარბი რაოდენობით იყვნენ წარმოდგენილნი. სხვა ალელები შეიძლება არ იყვნენ წარმოდგენილნი, ან ძალიან მცირე რაოდენობით იყვნენ წარმოდგენილნი გადარჩენილებს შორის. გენთა დრეიფი მრავალი თაობის განმავლობაში საკმაოდ ძლიერად ცვლის გენოფონდს, სანამ პოპულაცია იქამდე არ გიზრდება, რომ ფლუქტუაციას ნაკლები ეფექტი ექნება.

მნიშვნელოვანია გვესმოდეს ვიწრო ყელის ეფექტის გავლენა. ამის ერთი მიზეზი იმაშია, რომ ადამიანის ზემოქმედების შედეგად ზოგიერთი სახეობებისთვის ხანდახან წარმოიქმნება ვიწრო ყელის ეფექტი. მაგალითად 1890 წლებში ნადირობის შედეგად ჩრდილოეთის ზღვის სპილოს კალიფორნიის პოპულაცია 20 ინდივიდამდე შემცირდა. ამის გა-მოც ის დაცულ სახეობათა ნუსხაში შეიტანეს. დაცვის შედეგად პოპულაცია 30 000 ინდივიდამდე გაიზარდა (სურათი 23.8ბ). მკვლევარებმა აიღეს ზღვის სპილოების რეპრეზენტატიული სინჯი და გენების 24 ლოკუსი გამოიკვლიეს. მათ ლოკუსთა ცვლილებები ვერ აღმოაჩინეს. თითოეული გენიი მხოლოდ ერთი ალელი იყო წარმოდგენილი. მონაცემები სამხრეთის ზღვის სპილოების პოპულაციას შეადარეს, რომელიც ჩრდილოეთის სახეობის ახლო ნათესავია. ამ უკანასკნელს ვიწრო ყელი არ გაუვლია. სამხრეთის ზღვის სპილოებს მნიშვნელოვანი გენეტიკური ცვალებადობა აღენიშნებოდა.

დამფუძნებლის ეფექტი

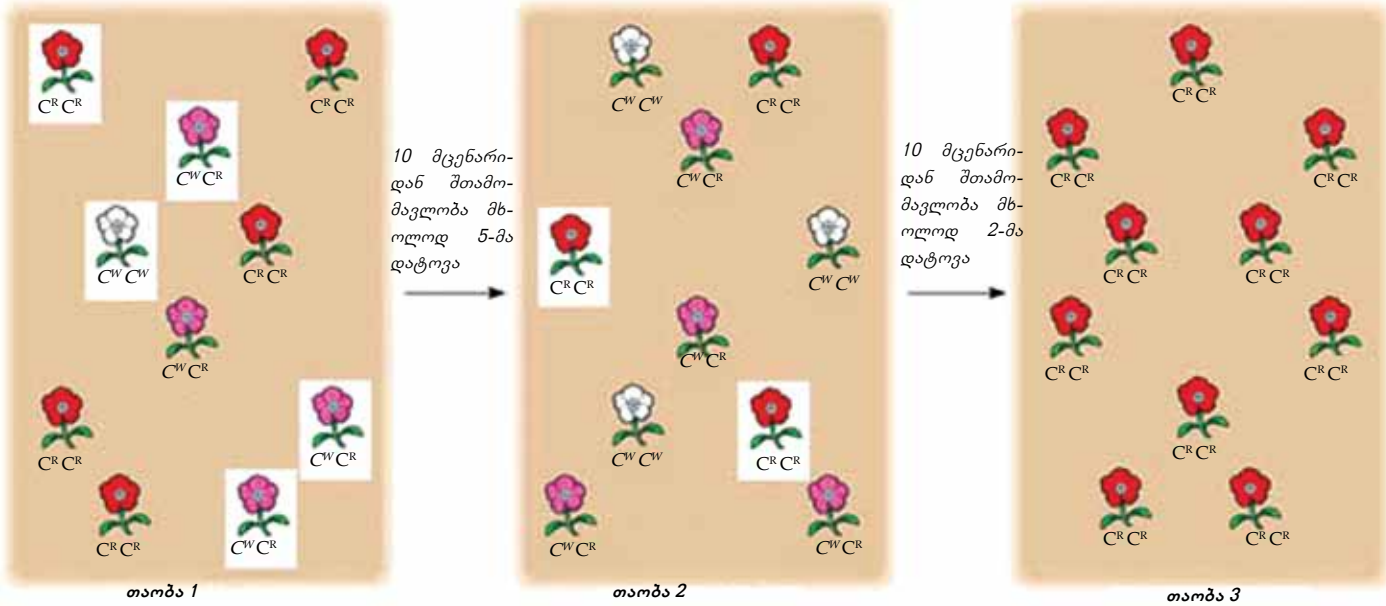
როცა ხდება რამდენიმე ინდივიდის იზოლირება უფრო დიდი პოპულაციიდან, ამ მცირე ჯგუფმა (რამდენიმე ინდივიდმა) შეიძლება დააარსოს ახალი პოპულაცია. ახალი პოპულაციის გენოფონდი საწყისი პოპულაციის გენოფონდისგან განსხვავებული იქნება; ამ მოვლენას **დამფუძნებლის ეფექტს** უწოდებენ. მაგალითად დამფუძნებლის ეფექტს შეიძლება ადგილი ჰქონდეს როცა ხდება ახალ ტერიტორიაზე პოპულაციის რამდენიმე წევრის დასახლება. ეს დამფუძნებლები „იზოლაციის ვიწრო ყელში“ გადიან და დამოუკიდებელ გენოფონდს ქმნიან. ამ გენოფონდში ალელების სიხშირე განსხვავდება საწყისი პოპულაციის გენოფონდის ალელთა სიხშირისგან.

დამფუძნებლის ეფექტი გამოვლენილია ადამიანის იზოლირებულ პოპულაციაშიც მათ გარკვეული მემკვიდრეობითი დარღვევების შედარებით მაღალი სიხშირე აღენიშნებათ. მაგალითად, 1814 წელს 15 კოლონისტმა დააარსა ტრისტან დე კუნიაში (აფრიკასა და სამხრეთ ამერიკას შორის შუა გზაზე, ატლანტიკის ოკეანეში, მდებარე მცირე კუნძულების ჯგუფი) ბრიტანული დასახლება. უეჭველია, რომ ერთ-ერთი კოლონისტი რეტინიტ პიგმენტოზის რეცესიული ალელის მტარებელი იყო (სიბრმავის პროგრესული ფორმა, რომელიც ვლინდება ჰომოზიგოტ ინდივიდებში). გვიან 1960 წლებში ამ პირველი კოლონისტების 240 შთამომავალიდან დაავადება ოთხს აღენიშნებდა. ამ ალელის სიხშირე ტრისტან დე კუნიაზე ათჯერ მეტი აღმოჩნდა, ვიდრე იმ პოპულაციაში, საიდანაც დამფუძნებლები მოვიდნენ.

გენთა ნაკადი

გენთა ნაკადის არსებობის გამო პოპულაციამ შეიძლება შეიძინოს ან დაკარგოს გარკვეული ალელები. პოპულაციას გენეტიკური მასალა ემატება ან აკლდება. ეს პროცესი ხდება ფერტილური (ნაყოფიერი) ინდივიდების ან გამეტების გადაადგილების შედეგად. მაგალითად: წარმოვიდგინოთ, რომ ჩვენს წარმოსახვით ყვავილოვან მცენარეთა პოპულაციასთან ახლოს არის ახლად დაფუძნებული ველურად მოზარდი ყვავილოვან მცენარეთა პოპულაცია. ახალი პოპულაცია ძირითადად შედგება თეთრყვავილიანი ინდივიდებისგან (C^W C^W). დამტვერავ მწერებს შეუძლიათ გადაფრენა და საწყისი პოპულაციის მცენარეების დამტვერვა. შემოტანილმა C^W ალელებმა შეიძლება შეცვალონ ალელების სიხშირე ჩვენი საწყისი პოპულაციის მომდევნო თაობაში.

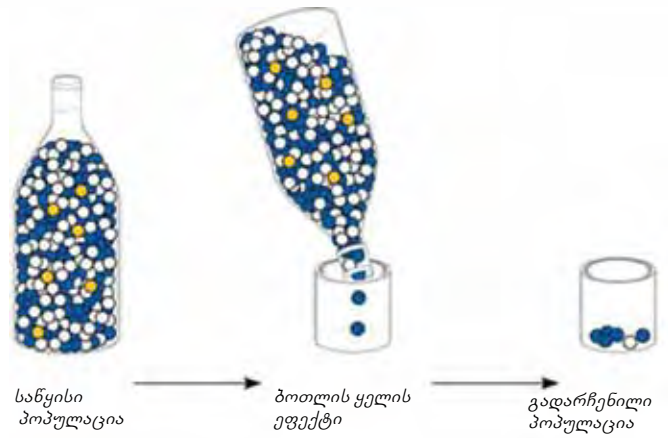
გენების ნაკადს აქვს ტენდენცია შეამციროს პოპულაციებს შორის გენეტიკური სხვაობა. თუ გენთა ნაკადი საკმაოდ ინტენსიურია, მას შეუძლია მეზობელი პოპულაციები საერთო გენოფონდის მქონე ერთ პოპულაციად გააერთიანოს. მაგალითად: დღეს ადამიანები გაცილებით ადვილად გადაადგილდებიან მსოფლიოს მასშტაბით, ვიდრე ეს ადრე იყო. ამის შედეგად გენების ნაკადი უფრო მნიშვნელოვანი გახდა ადამიანის პოპულაციაში არსებული ევოლუციური ცვლილებებისთვის, ვიდრე იმ დროს, როცა ადამიანები შედარებით იზოლირებულები იყვნენ.



▲ *სურათი 23.7* **გენთა დრეიფი.** *ამ ველური ყვავილოვანი მცენარის მცირე პოპულაცია 10 მცენარისგან (სტაბილური რიცხვი) შედგება. აქედან პირველ თაობაში მხოლოდ 5 მცენარე (თეთრ ჩარჩოში არიან) გვაძლევს ფერტილურ (გამრავლების უნარის მქონე) შთამომავლობას. მეორე თაობიდან შემთხვევით მხოლოდ 2 მცენარე ტოვებს ფერტილურ შთამომავლობას. C^W ალელის რაოდენობა ჯერ იზრდება მეორე თაობაში, შემდეგ კი ნოლამდე ეცემა მესამე თაობაში.*

კონცეფცია 23.3 შემოწმება

1. ერთი მხვრივ ბუნებრივი გადარჩევა უკეთ გვაძლევს მომავლის სურათს, ვიდრე გენთა დრეიფი. რატომ?
2. განასხვავეთ გენთა დრეიფი და გენთა ნაკადი იმის მიხედვით თუ: (ა) როგორ მიმდინარეობენ ისინი და (ბ) მათი წვლილი პოპულაციაში მიმდინარე შემდგომ გენეტიკურ ცვალებადობაში.



(ა) *რამდენიმე ბურთულას ბოთლის ვიწრო ყელში გატარება ანალოგიურია გარემოს არახელსაყრელი ცვლილებების შედეგად პოპულაციის ზომის მნიშვნელოვანი შემცირების. სრულიად შემთხვევით, ლურჯი ბურთულები ახალ პოპულაციაში ძველთან შეფარდებით ბევრია, ყვითელი კი არ არის.*



(ბ) *ორგანიზმების პოპულაციის ბოთლის ყელში გატარება ამცირებს გენეტიკურ ცვალებადობას. ამის მაგალითია კალიფორნიის ჩრდილოეთის ზღვის ზღვის ლომების პოპულაცია, რომლებიც გადაჭარბებული ნადირობის გამო გადაშენების პირას იყვნენ.*

▲ *სურათი 23.8* ***ვიწრო (ბოთლის) ყელის ეფექტი***

კონცეფცია 23.4

ბუნებრივი გადარჩევა ადაპტური ევოლუციის ძირითადი მექანიზმია

ყველა იმ ფაქტორიდან, რომელსაც შეუძლია გენოფონდის შეცვლა, მხოლოდ ბუნებრივ გადარჩევას შეუძლია მოახდინოს პოპულაციის ადაპტაცია გარემოსთან. ბუნებრივი გადარჩე-

ვის შედეგად პოპულაციაში გროვდებიან წამყვანი (ფავორიტი) გენოტიპები. ამავე დროს ხდება ამ გენოტიპების შენახვა. როგორც ადრე წაიკითხეთ, ბუნებრივი გადარჩევის პროცესი გენეტიკური ცვალებადობაზეა დამოკიდებული.

გენეტიკური ცვალებადობა

ალბათ არ გაგიჭირდებათ ხალხში მეგობრების ამოცნობა. ყველა ადამიანს აქვს უნიკალური გენომი. გენომი აისახება ინდივიდუალურ ფენოტიპურ ცვალებადობაში, როგორიცაა: გარეგნობა, ხმა და ტემპერამენტი და მისთ. ინდივიდუალური ცვალებადობა ყველა სახეობის ინდივიდისთვის არის დამახასიათებელი. ადამიანების უმეტესობა ძალიან მგრძნობიარეა საკუთარი სახეობის ცვალებადობის მიმართ, მაგრამ ნაკლებად მგრძნობიარეა სხვა სახეობებში არსებული ინდივიდუალიზმის მიმართ. მაგრამ ცვალებადობა ყოველთვის არსებობს ყველა სახეობაში. დარვინი აღნიშნავდა, რომ მემკვიდრეობითი ცვალებადობა მასალას ქმნის ბუნებრივი გადარჩევისთვის. იმ განსხვავებასთან ერთად, რომელთა დანახვა ან გაგონება შეგვიძლია, პოპულაციებს ახასიათებთ ინტენსიური გენეტიკური ცვალებადობა. გენეტიკური ცვალებადობის დანახვა შესაძლებელია მხოლოდ მოლეკულურ დონეზე. მაგალითად: შეუძლებელია ინდივიდის სისხლის ჯგუფის დადგენა (, , , ან), მხოლოდ სისხლის გარეგნული სახის მიხედვით.

ყველა ფენოტიპური ცვლილება არ არის მემკვიდრეობითი (სურათი 23.9). ფენოტიპი ყალიბდება გენოტიპის და გა-რემოს გავლენის ერთიანი მოქმედების შედეგად. მაგალითად: ატლეტები მნიშვნელოვნად ცვლიან საკუთარ ფენოტიპს, მაგრამ მათი მძლავრად განვითარებული კუნთები მომდევნო თაობას მემკვიდრეობით არ გადაეცემა. მნიშვნელოვანია გვახსოვდეთ, რომ ცვალებადობის მხოლოდ გენეტიკურ კომპონენტს შეუძლია ევოლუციური როლი ჰქონდეს და ბუნებრივი გადარჩევის შედეგს წარმოადგენდეს.



(ა) გაზაფხულზე გამოსული ჭრელურა: ნარინჯისფერი და ყავისფერია

(ბ) გვიან ზაფხულში გამოსული ჭრელურა: შავი და თეთრია

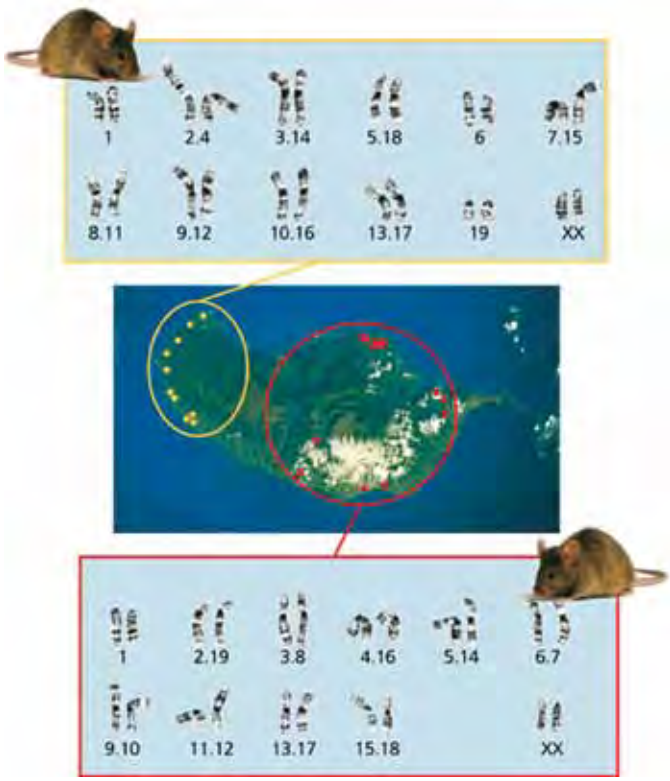
▲ *სურათი 23.9* ***არამემკვიდრეობითი ცვალებადობა პოპულაციაში.*** *ამ სურათზე გამოსახულია ჭრელურა (Araschnia levana), რომელიც იგივე სახეობის სეზონური ფორმაა. გამომუშავებული ჰორმონების სეზონური სხვაობის გამო* ***(ა)*** *გაზაფხულობით გამოსული ინდივიდები ნარინჯისფერნი და ყავისფერნი არიან* ***(ბ)****. გვიან ზაფხულში გამოსული ინდივიდები კი თეთრი და შავი შეფერილობის. შეფერილობის განმსაზღვრელი ლოკუსის მიხედვით ეს ორი ფორმა გენეტიკურად იდენტურია. აქედან გამომდინარე, თუ ამ ორი ფორმის რეპროდუქციული წარმატება განსხვავებულია, ჩვენ მაინც ვერ მივიღებთ გენოტიპში ცვლილებას.*

ცვალებადობა პოპულაციებში

ორივე: დისკრეტული (წყვეტილი) და რაოდენობრივი (უწყვეტი) მაჩვენებლები დაკავშირებულია პოპულაციაში არსებულ ცვალებადობასთან. დისკრეტული თვისებებია მაგალითად: წითელი, ვარდისფერი და თეთრი შეფერილობა ველურად მოზარდ ყვავილოვან მცენარეთა წარმოსახვით პოპულაციაში. ყვავილების შეფერილობა მაშინ იქნება შემდეგი: ყოველ მცენარეს აქვს ყვავილი, რომელიც ან ყველა ვარდისფერია, ან წითელი, ან თეთრი. დისკრეტული თვისებები ხშირად ერთი გენის განსხვავებული ალელებით არის დეტერმინიტებული, რომლებიც განსხვავებულ ფენოტიპს აყალიბებენ. როგორც 22 თავში იყო ნათქვამი, გენეტიკურ მრავალფეროვნებას ძირითად უწყვეტი (რაოდენობრივი) მახასიათებლები ქმნიან. რაოდენობრივი მახასიათებლები პოპულაციის შიგნით უწყვეტად იცვლებიან. უწყვეტი მემკვიდრეობითი ცვალებადობა ერთ ფენოტიპურ ნიშანზე ორი ან მეტი გენის ზემოქმედების შედეგია.

პოლიმორფიზმი. როდესაც ინდივიდები ცალკეული ნიშან-თვისების მიხედვით განსხვავდებიან, ისინი განსხვავებულ ფორმებს ქმნიან. ამ განსხვავებულ ფორმებს მორფებს უწოდებენ. ამბობენ, რომ პოპულაცია ავლენს გარკვეული ნიშან-თვისების მიხედვით **ფენოტიპურ პოლიმორფიზმს**. ამ შემთხვევაში ორი ან მეტი განსხვავებული მორფა საკმაოდ მაღალი სიხშირით არის წარმოდგენილი პოპულაციაში. ამავე დროს ეს მორფები ადვილად შესამჩნევი არიან პოპულაციაში. (განსაზღვრება „ადვილად შესამჩნევი“ გარკვეულწილად სუბიექტურია, მაგრამ პოპულაცია არ არის პოლიმორფული, თუ ის ძირითადად ერთი მორფისგან შედგება, სხვა მორფები კი ძალიან იშვიათად გვხვდებიან). საპირისპიროდ, ადამიანის პოპულაციაში სიმაღლის ცვაებადობა არ აჩვენებს ფენოტიპურ პოლიმორფიზმს, ვინაიდან ადამიანის პოპულაცია არ შედგება განსხვავებული და განცალკევებული მორფებისგან — ფენოტიპი იცვლება უწყვეტად. ანუ სიმაღლის ცვლილებაც უწყვეტია ადამიანის პოპულაციაში. თუმცა გენეტიკურ დონეზე უწყვეტად ცვალებადი თვისებების ფორმირებაში პოლიმორფიზმი გარკვეულ როლს თამაშობს. სიმაღლის განმსაზღვრელი მემკვიდრეობითი კომპონენტი **გენეტიკური პოლიმორფიზმის** შედეგია. გენეტიკური პოლიმორფიზმი არსებობს იმ რამდენიმე ლოკუსის ალელებისთვის, რომლებიც გავლენას ახდენენ სიმაღლე.

გენეტიკური ცვალებადობის გაზომვა. პოპულაციურ გენეტიკაში არსებობს პოპულაციაში პოლიმორფიზმის რიცხვის განსაზღვრის მეთოდი. ამისთვის საჭიროა განისაზღვროს ჰეტეროზიგოტების რაოდენობა ორივე დონეზე: გენის დონეზე (გენეტიკური ცვალებადობა) და მოლეკულურ, **DნმA**-ის დონეზე (ნუკლეოტიდური ცვალებადობა). რომ დავინახოთ ამ მექანიზმის მოქმედება, განვიხილოთ ხილის ბუზის (დროზოფილას) პოპულაცია. ხილის ბუზის გენომი შედგება დაახლოებით 13 000 ლოკუსისგან შედგება. დროზოფილას **საშუალო ჰეტეროზიგოტულობა** იზომება, როგორც ჰეტეროზიგოტი ლოკუსების საშუალო პროცენტი. საშუალოდ ხილის ბუზი არის ჰეტეროზიგოტი (აქვს ორი განსხვავებული ალელი) ლოკუსების დაახლოებით 14% მიხედვით. ასე რომ, შეგვიძლია ვთქვათ, რომ ბუზის პოპულაციის საშუალო ჰეტეროზიგოტულობა 14%. ანუ რომ ტიპური ხილის ბუზი ჰეტეროზიგოტულია 13 000 გენის ლოკუსიდან



▲ *სურათი 23.10* ***ქრომოსომული მუტაციების კავშირი გეოგრაფიულ ცვალებადობასთან.*** *კუნძულ მადეირაზე სახლის თაგვის რამდენიმე პოპულაცია ბინადრობს. ისინი ერთმანეთისგან მთებით განცალკევებულნი არიან და ამიტომ იზოლირებულად ვითარდებოდნენ. მკვლევრებმა იზლოლირებული პოპულაციების კარიოტიპში (ქრომოსომთა ნაკრები) სხვაობა ნახეს. ზოგ პოპულაციაში საწყისი ქრომოსომების შერწყმა მოხდა. მაგალითად: "2,4"-ით ავღნიშნავთ მეორე და მეოთხე ქრომოსომის შერწყმას. შერწყმული ქრომოსომების ტიპი თაგვის სხვადასხვა პოპულაციაში განსხვავდება. შერწყმული ქრომოსომების ნაკრების მქონე თაგვები ოქროსფერი წერტილებით აღნიშნული არეალიდან ოქროსფერ ყუთში მოათავსეს, შერწყმის განსხვავებული ტიპის მქონე თაგვები წითელი წერტილებით აღნიშნული არეალიდან, წითელ ყუთში არიან. ეს მუტაცია გენებს ხელშეუხებლებს ტოვებს, ამიტომ მისი გავლენა თაგვზე ნეიტრალური რჩება.*

1 800 ლოკუსით, და ჰომოზიგოტურია ყველა დანარჩენი ლოკუსის მიხედვით.

ნუკლეოტიდური ცვალებადობა იზომება ორი ინდივიდის **დნმ**-ის ნიმუშის ნუკლეოტიდური თანმიმდევრობის შედარებით. შემდეგ ხდება მრავალი ასეთი მონაცემების შედარების შედეგის გასაშუალოება. ხილის ბუზის გენომი შედგება დაახლოებით 180 მილიონი ნუკლეოტიდისგან. ნებისმიერი ორი ბუზის ნუკლეოტიდების თანმიმდევრობა საშუალოდ დაახლოებით 1%-ით განსხვავდება.

რატომ არის საშუალო ჰეტეროზიგოტულობა უფრო მაღალი, ვიდრე ნუკლეოტიდური ცვალებადობა? გენი შედგება **დნმ**-ის ათასობით ფუძისგან. ერთ ფუძეშიც სხვაობის შედეგად კი გენის ორი ალელი განსხვავებულად ითვლება და ეს ზრდის პოპულაციის ჰეტეროზიგოტულობას.

ნუკლეოტიდური ცვალებადობის გაზომვის საფუძველზე აღმოჩნდა, რომ ადამიანებს, სახეობების უმრავლესობასთან შედარებით შედარებით მცირე გენეტიკური ცვალებადობა აქვთ. ორი ადამიანი მათი ფუძეების მხოლოდ 0,1% განსხვავდება, ეს დროზოფილის პოპულაციაში ნაპოვნი ნუკლეოდიტური ცვალებადობის მეათედია. ჩვენ, ადამიანები, სარწმუნოდ უფრო მსგავსნი ვართ გენეტიკურად, ვიდრე განსხვავებულნი. მაგრამ ნუკლეოტიდური ცვალებადობის 0,1% მოიცავს მთელ მემკვიდრეულ კომპონენტს, ანუ ყველა სხვაობას ადამიანების იერში, ჟღერადობაში და მოქმედებაში, ბიოქიმიურ ცვალებადობასთან ერთად. მაგალითად: სისხლის ჯგუფობრიობა, რომელიც მორფოლოგიურად არ ჩანს.

ცვალებადობა პოპულაციებს შორის

სახეობების უმეტესობა **გეოგრაფიულ ცვალებადობას** ავლენს, სხვაობას პოპულაციების განცალკევებულ გენოფონდსა ან პოპულაციების ქვეჯგუფებს შორის. **სურათი 23.10** ასახავს გეოგრაფიული ცვალებადობის მაგალითს. გეოგრაფიული ცვალებადობა ნანახია სახლის თაგვის (უს მუსცულუს) იზოლირებულ პოპულაციებში. მე-15 საუკუნეში შემთხვევით მოხდა პორტუგალიელი კოლონისტების მიერ ამ პოპულაციათა ინტროდუცირება (შეყვანა) ატლანტის ოკეანის კუნძულ მადეირაზე.

ერთი ადგილიდან მეორეზე გადასვლის დროს გარემო ფაქტორები იცვლება, ამიტომ ბუნებრივი გადარჩევა ხელს უწყობს პოპულაციების გეოგრაფიულ ცვალებადობას. მაგალითად, ჩვენ წარმოსახვით, ბუნებაში ველურად მოზარდი ყვავილოვან მცენარეთა ერთ პოპულაციაში C^W ალელის სიხშირე შეიძლება მაღალი იყოს, ვიდრე სხვა პოპულაცი ებში, ვინაიდან ადგილობრივი დამტვერავი მწერები თეთრ ყვავილებს უფრო ირჩევენ. ამავე დროს გენთა დრეიფის მოქმედების შედეგად გაცილებით მეტად წარმოიქმნება სხვაობა პოპულაციების ალელების სიხშირეებს შორის, ვიდრე ბუნებრივი გადარჩევით. (ალელების სიხშირეში ხდება იშვიათი ფლუქტუაციები. ფლუქტუაციების ერთიანი ეფექტის გამო გენთა დრეიფის გავლენა პოპულაციების ალელებს სიხშირეებს შორის სხვაობაზე მეტია ბუნებრივი გადარჩევის გავლენაზე).

გეოგრაფიული ცვალებადობის ზოგ მაგალითს **კლინი** წარმოადგენს. კლინი არის გეოგრაფიული ღერძის (განედის ან გრძედის) გასწვრივ ნიშნების თანდათანობითი ცვლილება. ზოგიერთ შემთხვევაში კლინს ქმნის გადაფარვის რეგიონი, სადაც მეზობელი პოპულაციების ინდივიდები ერთმანეთს ეჯვარებიან. სხვა შემთხვევებში გარემოს თანდათანობითი ცვლილება ქმნის კლინს. მაგალითად, ჩრდილოეთ ამერიკაში ფრინველის და ძუძუმწოვრის მრავალ სახეობაში განედის მატებასთან ერთად სხეულის საშუალო ზომა თანდათან იზრდება. როგორც ჩანს, სხეულის ზედაპირის ფართობის მოცულობასთან შეფარდების შემცირება ცხოველის ტანის ზრდის უკუპროპორციულია. ეს არის ადაპტაცია, რომლის მეშვეობით ცხოველი ცივ გარემოში მუდმივ ტემპერატურას ადვილად ინარჩუნებს. კლინების ექსპერიმენტული შესწავლით დადგინდა, რომ ორივე: გენეტიკური ცვალებადობაც და გარემოც თავის როლს ასრულებს გეოგრაფიულად დაშორებულ ფენოტიპთა სხვაობაში **(სურათი 23.11)**.

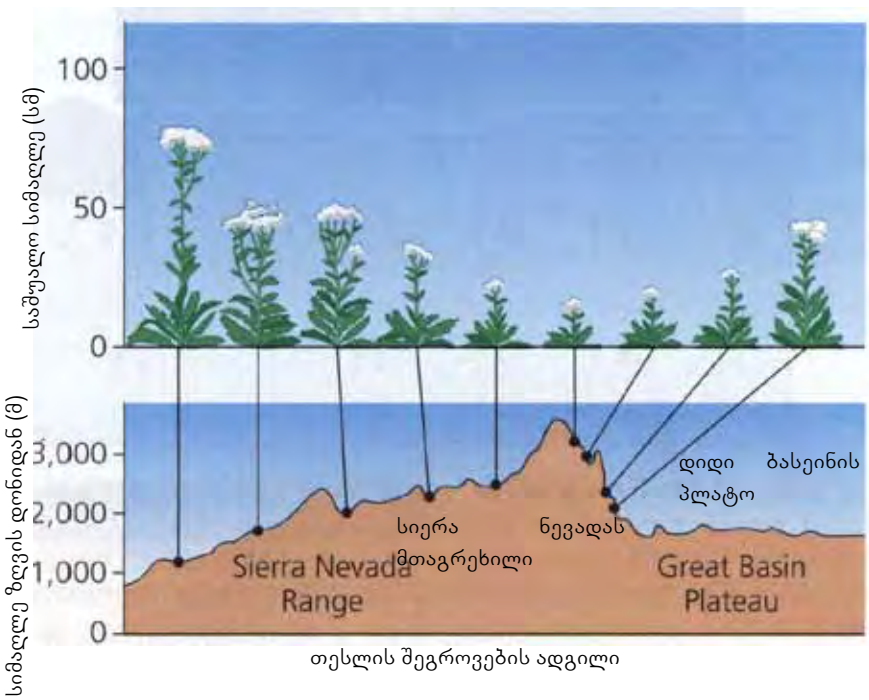
სურათი 23.11

კვლევა: აქვს თუ არა ასფურცელას გეოგრაფიული ცვალებადობას გენეტიკური კომპონენტი?

ექსპერიმენტი მკვლევრებმა შეამჩნიეს, რომ სიერა ნევადას მთების ფერდობებზე გაზრდილი ასფურცელას (Achillea) საშუალო ზომა მცირდება ზღვის დონიდან სიმაღლის მატებასთან ერთად. იმისთვის, რომ გამოერიცხათ სხვადასხვა სიმაღლეზე სხვადასხვა გარემოს მოქმედება, მკვლევრებმა შეაგროვეს სხვადასხვა სიმაღლეზე მზარდი მცენარეების თესლი და ერთ ბაღში დათესეს. შემდეგ გაზრდილი მცენარეების სიმაღლე გაზომეს.

შედეგები ჩვეულებრივ ბაღში გაზრდილი მცენარეების საშუალო ზომა აღმოჩნდა მათი თესლის შეგროვების სიმაღლის უკუპროპორციული. თუმცა ამ შემთხვევაში ცვლილებები უფრო მცირე იყო, ვიდრე ბუნებრივ გარემოში გაზრდილ მცენარეებში.

ბაღში გაზრდილი მცენარეების საშუალო სიმაღლე



თესლის შეგროვების ადგილი

დასკვნა ერთ სიმაღლეზე გაზრდილი მცენარეების შედარებით მცირე, მაგრამ გაზომვადი კლინალური ცვალებადობა ავლენს როგორც გენეტიკური, ასევე გარემოს ფაქტორის როლს.

უფრო ახლოს გავეცნოთ მუნქმრივ გადარჩევას

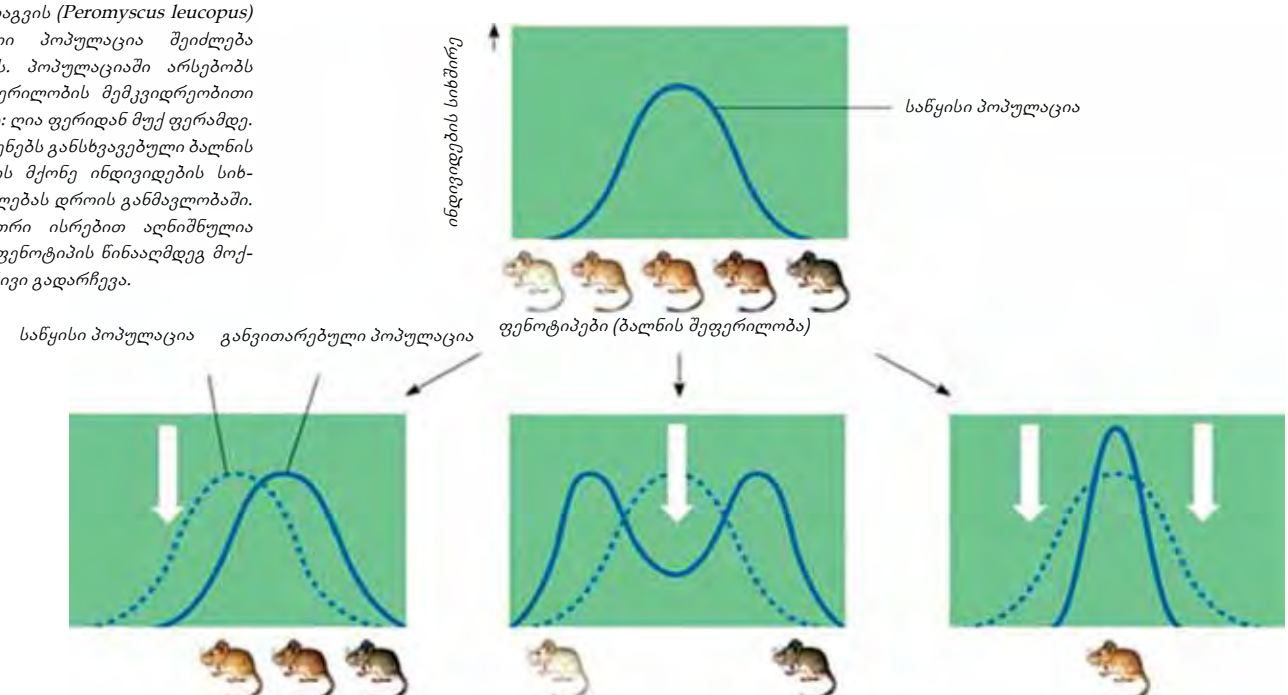
პოპულაციაში არსებული შეცვლილი გენოტიპებიდან ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედებით ზოგიერთი მათგანის სიხშირე იზრდება, ანუ იმ ორგანიზმების რაოდენობა, რომლებიც თაობათა განმავლობაში უკეთ შეეგუებენ კონკრეტულ გარემოს. ამ ნაწილში უფრო ახლოს გავეცნობით ბუნებრივ გადარჩევას, როგორც ევოლუციური ადაპტაციის მექანიზმს.

ევოლუციური წარმატება

ფრაზა „ბრძოლა არსებობისათვის“ და უკეთ შეგუებულთა გადარჩენა“ ჩვეულებრივად იხმარება ბუნებრივი გადარჩევის აღწერის დროს, თუმცა ეს გამოთქმა არასწორია, თუ ვგულისხმობთ პირდაპირ ბრძოლას ინდივიდებს შორის. არის ისეთი სახეობები, სადაც მამრებს მოეპოვებათ რქები. მამრები (მდედრის დასაუფლებლად) ერთმანეთს რქებით ან სხვანაირად ებრძვიან. მაგრამ რეპროდუქციული წარმატება ზოგადად უფრო ნაზია და მდედრისთვის უშუალო ბრძოლის გარდა დამოკიდებულია სხვა ფაქტორებზეც. მაგალითად: ერთ-ერთ კიბოსნაირს (Cirripedia) შეუძლია მეტი კვერცხის დადება, ვიდრე მეზობელ კიბოსნაირს, ვინაიდან უკეთ შეუძლია საკვების მოპოვება წყალში. პოპულაციაში ერთ-ერთ ჩრჩილს შეიძლება მეტი შთამომავალი ჰყავდეს, ვიდრე იმავე პოპულაციის სხვა ჩრჩილს, ვინაიდან სხეულის შეფერილობა მას მტრისგან უკეთ იცავს.

ბუნებაში ველურად მოზარდი ყვავილოვანი მცენარის რეპროდუქციული წარმატება განსხვავებულია, ვინაიდან ზოგს (ყვავილის შეფერილობაში, ზომაში ან სურნელში არსებული მცირე ცვალებადობის გამო) მეტი დამტვერავი მწერის მიზიდვა შეუძლია. ყოველივე ეს ადაპტური უპირატესობის მაგალითია. ამავე დროს კომპონენტია იმისა, რასაც ჩვენ **წარმატებას** ვუწოდებთ. ინდივიდს გარკვეული წვლილი შეაქვს შემდეგი თაობის გენოფონდის ფორმირებაში. ამ შენატანის შეფარდება სხვა ინდივიდების შენატანთან გვაძლევს წარმატებას.

ბუნებრივი გადარჩევის ეფექტურობის



▶ *სურათი 23.12* ***გადარჩევის მეთოდი.*** *ეს შემთხვევა აღწერს სამ გზას რომლითაც ირმის თაგვის (Peromyscus leucopus) წარმოსახვითი პოპულაცია შეიძლება განვითარდეს. პოპულაციაში არსებობს ბალნის შეფერილობის მემკვიდრეობითი ცვლილებები: ღია ფერიდან მუქ ფერამდე. გრაფიკი აჩვენებს განსხვავებული ბალნის შეფერილობის მქონე ინდივიდების სიხშირის ცვლილებას დროის განმავლობაში. ფართო თეთრი ისრებით აღნიშნულია გარკვეული ფენოტიპის წინააღმდეგ მოქმედი ბუნებრივი გადარჩევა.*

(ა) პირდაპირი გადარჩევა*. პოპულაციის საერთო სტრუქტურის გადაწევა გავრცელების ერთი პოლუსის მქონე ვარიანტების სასარგებლოდ. ამ შემთხვევაში უპირატესობა ენიჭება მუქ თაგვებს, ვინაიდან, როცა ისინი მუქ კლდეებში ბინადრობენ შეფერილობა იცავს მათ მტაცებლებისგან*

(ბ) დიზრუპტიული გადარჩევა. *უპირატესობას ანიჭებს გავრცელების ორივე პოლუსის ვარიანტებს. ეს თაგვი გავრცელდა შერეულ ჰაბიტატში სადაც როგორც ღია ასევე მუქი ფერის კლდეებია.თუ გარემოში ჭარბობს შუალედური შეფერილობის თაგვები იჩაგრებიან.*

(გ) მასტაბილიზებელი გადარჩევა*. პოპულაციის ევოლუციის შედეგად შუალედური შეფერილობის თაგვები თეთრი და შავი თაგვების გამორჩევა მოხდება*

რიცხვებში გამოსახატავად, პოპულაციურმა გენეტიკოსებმა განსაზღვრეს **ფარდობითი წარმატების** ცნება. ეს არის გენოტიპის შენატანი შემდეგ თაობაში შეფარდებული ამავე ლოკუსის მიხედვით ალტერნატიული გენოტიპის შენატანთან. განვიხილოთ კიდევ ერთხელ ჩვენი ველურად მზარდი ყვავილოვანი მცენარის პოპულაცია. ჩავთვალოთ, რომ წითელი ყვავილების მქონე ინდივიდები საშუალოდ უფრო მცირე რაოდენობით გვაძლევენ შთამომავლობას, ვიდრე თეთრი ან ვარდისფერი ყვავილების მქონე ინდივიდები. თეთრი და ვარდისფერი ყვავილების მქონე ინდივიდები კი თანაბარი რაოდენობის შთამომავლობას იძლევიან. რეპროდუქციულად ყველაზე წარმატებული ვარიანტის ფარდობითი წარმატება მივიჩნიოთ 1-ის ტოლად. ეს იქნება საფუძველი შესადარებლად, ასე რომ თეთრყვავილიანი ან ვარდისფერ ყვავილიანი მცენარეების ფარდობითი წარმატება არის 1. თუ წითელი ყვავილები მოგვცემენ 80% -ს წითელყვავილიან შთამომავლობას, მათი ფარდობითი წარმატება იქნება 0,8 ტოლი და არა ერთის.

თუმცა პოპულაციური გენეტიკის მკვლევარები ხშირად განიხილავენ გენოტიპის ფარდობით წარმატებას. მნიშვნელოვანია გვახსოვდეს, რომ ბუნებრივი გადარჩევა ამოქმედებს ფენოტიპზე და არა გენოტიპზე. ის ცოცხალი ერთეული, რომელზეც ბუნებრივი გადარჩევა ზემოქმედებს არის მთელი ორგანიზმი. ასე რომ გარკვეული ალელის ფარდობითი წარმატება დამოკიდებულია გარემოსა და გენეტიკურ სტრუქტურაზე, რომელშიც ის თავს ავლენს. მაგალითად: გვაქვს ალელი, რომელიც აკონტროლებს ხის ზროს და ღეროების ზომას. ამ ალელის მოქმედებით ზროსა და ღეროების ზომა იზრდება. თუ ამავე დროს სხვა ლოკუსში არ მოიპოვება ალელები, რომელთა მოქმედება გაზრდის ფესვთა სისტემას, პირველი ალელის მოქმედება ხისთვის მავნე იქნება. ხეს ზრო გაეზრდება, ფესვების კი არა. ფესვები ვერ დაიჭერენ გაზრდილ ხეს. მაღალი წარმატების მქონე ინდივიდებში შეიძლება ვნახოთ ალელები ან **ДНმ**-ის სხვა ნაწილები, რომლებსაც არავითარი წვლილი არ შეაქვთ ორგანიზმის წარმატებაში (ან ნაკლებად ემორჩილებიან ადაპტაციას). მაგალითად: რეტროვირუსების ათასობით ნაწილი ან სხვა ურთიერთდაკავშირებული ელემენტი აგრძელებს ინტეგრირებას და დაგროვებას ჩვენს გენომში. **ДНმ**-ის ამ მონაცვეთებს არა აქვთ ფუნქცია. ისინი ერთი თაობიდან მეორე თაობაზე გადადიან, ვინაიდან უმეტეს შემთხვევაში არ აყენებენ ორგანიზმს ზიანს.

თავისთავად გადარჩენა გამრავლების წარმატების გარანტიას არ ქმნის. სტერილური მცენარეების ან ცხოველის ფარდობითი წარმატება ნულის ტოლია, მაშინაც თუ ეს ორგანიზმი ძლიერია და პოპულაციის სხვა წევრებზე უფრო დიდხანს ცოცხლობს. მაგრამ გადარჩენა აუცილებელია გამრავლებისთვის და ხანგრძლივი სიცოცხლე კი ზრდის ორგანიზმის წარმატებას. ანუ ეს ნიშნავს, რომ ხანგრძლივად მცხოვრები ინდივიდი მეტ

შთამომავალს ტოვებს ვიდრე ის ორგანიზმი, რომელიც უფრო მალე კვდება. სხვა მხვრივ, ხანმოკლედ მცხოვრებ ინდივიდს შეუძლია მეტი შთამომავალი დატოვოს, თუ ის უფრო მალე ხდება სქესმწიფე და სქესობრივ გამრავლებას უფრო ადრეულ ასაკში იწყებს. ასე რომ ორივე: გადარჩენაც და ნაყოფიერებაც ხელს უწყობს ევოლუციურ წარმატებას.

მამოძრავებელი, დიზრუპტიული (დამანაწევრებელი) და მასტაბილიზირებელი ბუნებრივი გადარჩევა

მემკვიდრეობითი თვისებების გავრცელების სიხშირე ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად სამი გზით იცვლება. თუ რომელით, დამოკიდებულია იმაზე, თუ რომელი ფენოტიპია დომინანტური პოპულაციაში. არსებობს გადარჩევის სამი ტიპი: მამოძრავებელი, დიზრუპტიული და მასტაბილიზირებელი გადარჩევა.

მამოძრავებლი გადარჩევა (სურათი 23.12ა) ყველაზე ფართოდაა გავრცელებული. იგი მოქმედებს მაშინ, როცა პოპულაციის გარემო იცვლება ან როცა პოპულაციის წევრები ახალ, განსხვავებული გარემო პირობების მქონე ჰაბიტატში მიგრირებენ. მამოძრავებელი გადარჩევა ზოგი ფენოტიპური ცვლილებების განაწილების მრუდს გადაწევს ერთი ან მეორე მიმართულებით. ამ დროს უპირატესობა ენიჭებათ იმ ინდივიდებს, რომლებიც საშუალო მნიშვნელობიდან გადაიხრებიან. მაგალითად, განამარხებული ნაშთებიდან ჩანს, რომ ევროპაში გავრცელებული შავი დათვის საშუალო ზომა ყოველ გამყინვარების პერიოდში იზრდებოდა, შემდეგ გამყინვარებათა შორის პერიოდში დათბობის დროს ისევ მცირდებოდა. უფრო დიდი ზომის დათვები, რომლებთაც ზედაპირი/მოცულობის შეფარდება ნაკლები ჰქონდათ უკეთ ინარჩუნებდნენ სხეულის მუდმივ ტემპერატურას, ექსტრემალურ სიცივეში მათ გადარჩენის მეტი შანსი გააჩნდათ.

დიზრუპტიული (დამანაწევრებელი) გადარჩევა (სურათი 23.12ბ) მიმდინარეობს მაშინ, როცა გარემო პირობები ანიჭებენ უპირატესობას ფენოტიპის რომელიმე ან ორივე ექსტრემუმს (უკიდერუსობას), შუალედურ ფენოტიპთან შედარებით. მაგალითად კამერუნში გავრცელებული შავმუცელა, მარცვლეულით მკვებავი მთიულების პოპულაციში გვხვდება ორგვარი, მეტად განსხვავებული ნისკარტის მქონე ფრინველები. პატარა ნისკარტის მქონე ინდივიდები იკვებებიან ძირითადად რბილი მარცვლებით. დიდი ნისკარტის მქონე ფრინველები კი სპეციალიზირებულები არიან მკვრივი მარცლების მტვრევაზე. როგორც ჩანს საშუალო ნისკარტიანი ფრინველებს უჭირთ ორივე ტიპის მარცვლების მტვრევა (რბილის და მაგარის), ამიტომ აქვთ უფრო დაბალი ფარდობითი წარმატება. როგორც წაიკითხავთ შემდეგ თავში, დიზრუპტული გადარჩევა შეიძლება მნიშვნელოვანი იყოს სახეობათა წარმოშობის ადრეულ სტადიებზე.

მასტაბილიზირებელი გადარჩევა (სურათი 23.12 ა) მოქმედებს ექსტრემალური ფენოტიპების წინააღმდეგ და უპირატესობას ანიჭებს საშუალო ადრე ჩამოყალიბებულ ვარიანტებს. გადარჩევის ეს ტიპი ამცირებს ცვალებადობას და ხელს უწყობს გარკვეული ფენოტიპური თვისებებისთვის სტატუს ქვოს (იგივე მდგომარეობის) შენარჩუნებას. მაგალითად: ადამიანებში უმეტესი ახალშობილი ბავშვის წონა მერყეობს 3-4 კგ-ის ფარგლებში. ბავშვებს, რომელთა წონა ამაზე ბევრად მცირე ან დიდია აქვთ დაღუპვის მეტი შანსი.

გადარჩევის ტიპის მიუხედავად, მისი ძირითადი მექანიზმი იგივე რჩება. გადარჩევა არჩევს გარკვეულ მემკვიდრეობით თვისებებს, რომლებთაც განსხვავებული რეპროდუქციული წარმატება გააჩნიათ.

გენეტიკური მრავალფეროვნების შენარჩუნება

რა იცავს გენეტიკურ მრავალფეროვნებას შემცირებისგან თუ ბუნებრივ გადარჩევის მიერ ხდება ყველა არახელსაყრელი გენოტიპის ელიმინაცია? მამოძრავებელი და მასტაბილიზირებელი გადარჩევა ამცირებს ცვალებადობას. ამას ეწინააღმდეგებიან ცვალებადობის დამცავი ან აღმდგენელი მექანიზმები.

დიპლოიდურობა

ეუკარიოტების უმეტესობა დიპლოიდური ორგანიზმებია. ამიტომ მემკვიდრეული ცვალებადობის საკმაოდ დიდი ნაწილი გადარჩევისგან დაფარულია. ის არსებობს რეცესიული ალელების ფორმით. რეცესიული ალელები დომინანტურ ალელებთან შედარებით მოცემულ გარემოში ან ნაკლებად ხელსაყრელნი არიან, ან სრულებითაც მავნეა. მაგრამ მათი დაგროვება შესაძლებელია, ვინაიდან ისინი არიან ჰეტეროზიგოტ ინდივიდებში. ეს ფარული ცვლილება მარტო მაშინ მონაწილეობს ბუნებრივ გადარჩევაში, როცა ორივე მშობელი ერთი და იგივე რეცესიული ალელის მტარებელია და ერთ ზიგოტაში ერთიანდება ორივე რეცესიული ალელი. ეს იშვიათად ხდება მაშინ, თუ რეცესიული ალელის სიხშირე ძალიან დაბალია. რაც უფრო იშვიათია რეცესიული ალელის სიხშირე, მით უფრო დაცულია ბუნებრივი გადარჩევისგან. ჰეტეროზიგოტებში დაცულობის გამო ხდება დიდი რაოდენობის რეცესიული ალელების დაგროვება. არსებულ პირობებში რეცესიული ალელი შეიძლება არ იყოს ხელსახრელი, მაგრამ შეცვლილ გარემო პირობებში ზოგმა ორგანიზმმა შეიძლება წარმატებას მიაღწიოს.

გამაწონასწორებელი გადარჩევა

გადარჩევის შედეგად ზოგი გენის ლოკუსში შეიძლება მოხდეს ცვლილების შენახვა. **გამწონასწორებელი გადარჩევა** ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად პოპულაციაში ორი ან მეტი ფენოტიპის სტაბილურ სიხშირეს ინარჩუნებს. ამ მდგომარეობას **დამაბალანსებელ პოლიმორფიზმს ან წონასწორულ პოლიმორფიზმს** უწოდებენ. ამ ტიპის გადარჩევა მოიცავს ჰეტეროზიგოტულ უპირატესობას და სიხშირეზე დამოკიდებულ გადარჩევას.

ჰეტეროზიგოტული უპირატესობა. თუ გარკვეული გენის ლოკუსის მტარებელ ჰეტეროზიგოტ ინდივიდს აქვს მეტი წარმატება, ვიდრე ჰომოზიგოტ ინდივიდს, ბუნებრივი გადარჩევა ინარჩუნებს ამ ლოკუსში ორ ან მეტ ალელს. **ჰეტეროზიგოტული უპირატესობის** მაგალითია ადამიანის გენომის ლოკუსი, რომელიც ჰემოგლობინის (სისხლის წითელი უჯრედის ჟანგბადის გადამტანი ცილა) ერთ –ერთ პეპტიდურ ქვეერთეულს აკოდირებს. ჰომოზიგოტურ ინდივიდებში ამ ლოკუსის რეცესიული ალელი იწვევს ნამგლისებრუჯრედოვანი ანემიას (იხილეთ სურათი 5.21 და 17.23). ჰეტეროზიგოტები არ ავადდებიანიან მალარიით (თუმცა მალარიის მიმართ რეზისტენ-

სურათი 23.14 კვლევის მეთოდი ვირტუალური პოპულაციის გამოყენება გადარჩევის ეფექტის შესასწავლად

გამოყენება ვირტუალური ორგანიზმების გამოყენებით, რომლებიც "მრავლდებიან" და თავის თვისებებს შემდეგ თაობას გადაცემენ, გენეტიკოსები დროის შეკუმშული მონაკვეთისთვის გადარჩევის ეფექტს მოდელირებენ. სინამდვილეში გადარჩევა მრავალი თაობის განმავლობაში მიმდინარეობს. ამ მეთოდის საშუალებით მკვლევრები ცალკე გამოყოფენ შესასწავლი ცვალებადის გავლენას, პოპულაციის ევოლუციაზე სხვა მოქმედი ფაქტორების კონტროლით. ბუნებაში ეს თითქმის შეუძლებელია.

მეთოდი ვირტუალური პოპულაციის გამოყენებით კვლევა უფრო ეფექტურია, თუ ის დაფუძნებულია ბუნებრივ სისტემაზე. მაგალითად: ალან ბონდმა და ალან კამილმა (ნებრასკის უნივერსიტეტი) შექმნეს "ვირტუალური ეკოლოგია" მტაცებელი-მსხვერპლის დაფუძნებულ ურთიერთკავშირზე. ეს კავშირი კარგად არის შესწავლილი. მკვლევრებმა გამოიყენეს ჩრდილოეთი ამერიკის ცისფერი ჩხიკვისა და ტყის პეპელას შორის კავშირი. ჯერ პეპელას ფოტოები დიგიტალურ გამოსახულებად გარდაქმნეს. ფრთების თვისებებს რთული კომპიუტერიზირებული გენომი განაპირობებდა, რომელიც დაფუძნებულია ნამდვილი პეპლების გენეტიკაზე. მკვლევრებმა პოლიგენური მემკვიდრეობა, კროსინგოვერი და მუტაციები გაითვალისწინეს. პეპლები შეიძლება შევაჯვაროთ. მათი შთამომავლობის გენოტიპი და ფენოტიპი სხვადასხვა მათემატიკური მოდელებით დგინდება. ბონდი და კამილი ცისფერ ჩხიკვებს ავარჯიშებდნენ. ჩხიკვები შეეჩვივნენ დიგიტალურ პეპლებზე ნადირობას. პეპლები ჩნდებოდნენ ეკრანზე. ეკრანის ფონი ბუნებაში არსებულ ფონს, ანუ ხის ღეროს ჰგავდა. ჩხიკვის პეპელაზე ნადირობის ეფექტის მოდელირებისთვის მკვლევარები ყოველ ჩხიკვს პეპელას გამოსახულებას აჩვენებდნენ და ზომავდნენ დროს, რომელშიც ჩხიკვი გამოსახულებას ცნობდა (ან ვერ ცნობდა). ყოველი პეპელას შეჯვარების ალბათობის გამოსათვლელათ მკვლევრები სტატისტიკურ მოდელს იყენებდნენ. ამის შედეგად წარმოიქმნება მსხვერპლის შემდეგი თაობა. ამ პროცესს ისინი 100 თაობის განმავლობაში პეპელას ყოველი ექსპერიმენტული ჯგუფისთვის იმეორებდნენ (ამ დროს ჩხიკვები სიხშირეზე დამოკიდებულ გადარჩევას ახორციელებდნენ). ცდა ორი საკონტროლო ჯგუფისთვის ტარდებოდა (ამ შემთხვევაში ჩხიკვები გადარჩევას არ აწარმოებდნენ), მკველვრები ყოველ თაობაში გენოტიპების შემთხვევით რეკომბინაციას აწარმოებდნენ. სხვა საკონტროლო, სიხშირეზე დამოუკიდებელ გადარჩევაში, ჩხიკვები პეპლებს არჩევდნენ, მაგრამ კომპიოუტერული პროგრამა "გამოსახულების ძებნის" ეფექტს შლიდა.



პეპელას გამოსახულებაზე დანისკარტების შემდეგ მკვლევრები ჩხიკვს საკვებს აძლევდნენ. თუ ფრინველი ვერც ერთ ეკრანზე ვერ ამჩნევს პეპელას გამოსახულებას, ის მწვანე რგოლს უნისკარტებს. ამის შემდეგ ეკრანზე გამოსახულების ახალი სერია ჩნდება (კვების ახალი შესაძლებლობა).

შედეგები

ვირტუალური მსხვერპლის პოპულაციის გამოყენებით მკვლევრებმა შეძლეს რეალური მტაცებლის მიერ გრძელვადიანი გადარჩევის შედეგად მომხდარი ევოლუციური ცვლილებების მოდელირება. ამ კვლევაში ექსპერიმენტული პოპულაციის პეპლების აღმოჩენა ნაკლებად გადარჩევად საკონტროლო პოპულაციის პეპლებთან შედარებით რთულია (როგორც ეს სიხშირეზე დამოუკიდებელი გადარჩევისას ხდება), მაგრამ როგორც ნაჩვენებია ქვევით მოყვანილ გრაფიკზე, სამ ცდაში ექსპერიმენტული ჯგუფი (ფერადი ხაზები) უფრო დიდ ფენოტიპურ მრავალფეროვნებას ავლენს ვიდრე სიხშირეზე დამოუკიდებელი საკონტროლო ჯგუფი (შავი ხაზები). შედეგები ბონდის და კამილის ჰიპოთეზას ადასტურებს, რომ მტაცებლის მიერ სიხშირეზე დამოკიდებული გადარჩევა მსხვერპლის პოპულაციაში პოლიმორფიზმს ხელს უწყობს.

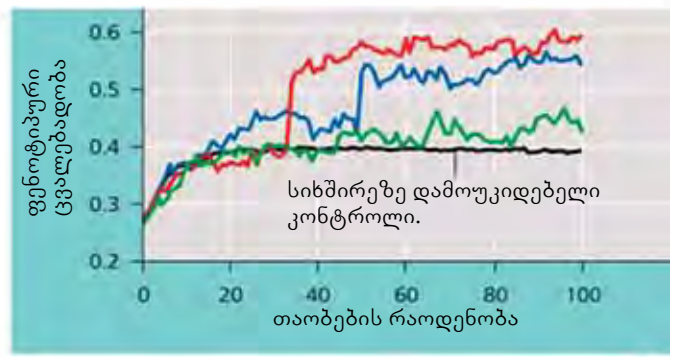
მშობლიური პოპულაციის ნიმუში



ექსპერიმენტული ჯგუფის ნიმუში



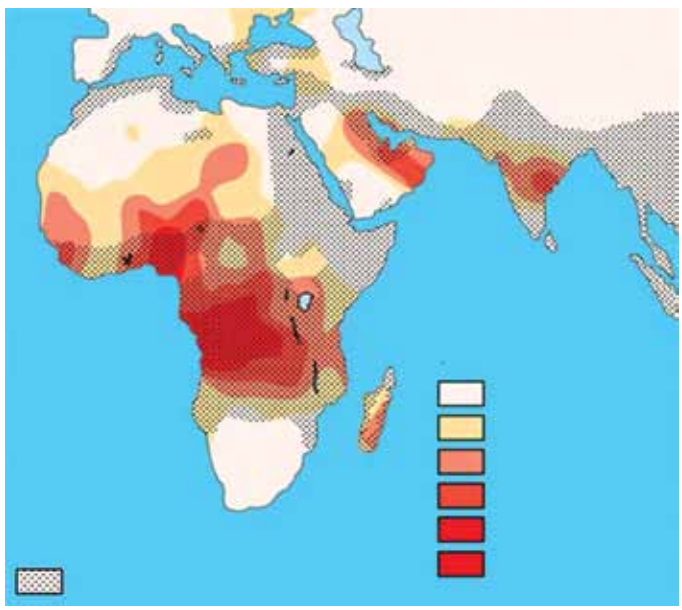
ერთფეროვანი ეკრანი ორნამენტიანი ეკრანი



ტულები არ არიან). ტროპიკულ რეგიონებში, სადაც ადამიანები ძირითადი მალარიით იღუპებიან, ასეთი დამცველობა მნიშვნელოვან უპირატესობას ქმნის.

ამ არეალში არსებული გარემო პირობები უპირატესობას ანიჭებენ ჰეტეროზიგოტებს, დომინანტ ჰომოზიგოტ ინდივიდებთან შედარებით. დომინანტი ჰომოზიგოტი ინდივიდები უფრო მგრძნობიარენი არიან მალარიის მიმართ, მაგრამ არ ავადდებიან ანემიით. ამავე დროს ჰეტეროზიგოტებს უპირატესობა აქვთ ჰომოზიგოტ რეცესიულ ინდივიდებთან შედარებით, ვინაიდან რეცესიული ჰომოზიგოტები ავადდებიან ნამგლისებრუჯრედოვანი ანემიით და იღუპებიან. ნამგლისებრუჯრედოვანი ანემიის განმსაზღვრელი ალელის სიხშირე ყველაზე მაღალია აფრიკის იმ რეგიონებში, სადაც ფართოდ არის გავრცელებული მალარიის პარაზიტი **(სურათი 23.13)**. ზოგ ოჯახში ჰემოგლობინის ალელების გენოფონდის 20% -ს ნამგლისებრუჯრედოვანი ანემიის ალელი შეადგენს. ეს ძალიან მაღალი სიხშირეა

ასეთი სახიფათო ალელისთვის. მაგრამ ასეთი მაღალი სიხშირის მიუხედავად ($q = 0,2$), ნამგლისებრუჯრედოვანი ანემიით ავადდება პოპულაციის მხოლოდ 4% ($q^2 = 0,04$). გაცილებით მაღალია ჰეტეროზიგოტების რიცხვი, რომლებიც რეზისტენტულები არიან მალარიის მიმართ ($2pq = 2 \times 0,8 \times 0,2 = 0,32$). თუმცა ჰეტეროზიგოტების ფარდობითი წარმატება ბევრად ნაკლებია ჰომოზიგოტების წარუმატებლობასთან შედარებით, პოპულაციაში ჰეტეროზიგოტების რაოდენობა ბევრად ჭარბობს ჰომოზიგოტების რაოდენობას. ამიტომ პოპულაციაში ამ ალელის არსებობის სარგებელი აბალანსებს მის მავნე ეფექტს.



▲ *სურათი 23.13* ***მალარიის და ნამგლისებრუჯრედოვანი ანემიის გავრცელების რუკა.*** *ნამგლისებრუჯრედოვანი ანემიის ალელი აფრიკაში ფართოდ გავრცელებულია. ამ პოლიმორფიზმის გარდა არსებობს სხვა წონასწორული პოლიმორფიზმიც, რომლებიც ორგანიზმს მალარიისგან იცავს. განსხვავებული სახის წონასწორული პოლიმორფიზმი აღმოაჩინეს მსოფლიოს სხვა კუთხეების პოპულაციებში, მაგალითად ხმელთაშუა ზღვის რეგიონში და სამხრეთ – აღმოსავლეთ აზიაში, სადაც მალარია ფართოდ გავრცელებულია.*

სიხშირეზე დამოკიდებული გადარჩევა. სიხშირეზე დამოკიდებული გადარჩევის შემთხვევაში ნებისმიერი მორფის წარმატება მცირდება, თუ ის ძალიან ჩვეულებრივი ხდება პოპულაციაში. **23.14 სურათზე** გამოსახულია ექსპერიმენტი, რომლის ჩატარების დროს მოხერხდა სიხშირეზე დამოკიდებული გადარჩევის სიმულირება. ველურ ბუნებაში ცისფერი ჩხიკვები ნადირობენ პეპლებზე. ისინი პოულობენ იმ პეპლების ადგილსამყოფელს, რომლებიც დღის განმავლობაში გაუნძრევლად სხედან ტოტებზე. ჩხიკვები ჭამენ ამ პეპლებს. დატყვევებულ ჩხიკვებს შეიძლება ვასწავლოთ კომპიუტერის ეკრანზე გამოსახული ვირტუალური მსხვერპლის პოვნა. ჩხიკვებს უჩვენებენ კომპიუტერის ეკრანების სერიას. ამ კომპიუტერებზე არის წერტილებისგან შემდგარი ფონი, რომელზეც ხანდახან ჩნდება პეპლის გამოსახულება. როცა ჩხიკვი უნისკარტებს პეპლის გამოსახულებას, მას აძლევენ საჭმლის მცირე ულუფას. ჩხიკვებმა მალე დაისწავლეს „გამოსახულების პოვნა“, მიაგნეს სწრაფ გზას ყველაზე გავრცელებული პეპლების გამოსაცნობად. მათი ცოდნის გაღრმავებასთან ერთად კომპიუტერული პროგრამა ცვლიდა ვირტუალური მსხვერპლის სიხშირეს.

ჩვეულებრივი ტიპის პეპელა ხდებოდა იშვიათი, იშვიათი ტიპის პეპელა კი ჩვეულებრივი. ამას კომპიუტერში აკეთებდნენ ზუსტად ისე, როგორც ბუნებრივი გადარჩევა აკეთებს ბუნებაში. მკვლევარებმა ასევე შეიყვანეს პროგრამაში მუტაციები, რომელთა შედეგად ვიღებთ ახალი ნიშნების მქონე პეპლებს. როგორც კი ახალი პეპლის ტიპი ჩვეულებრივი ხდება, ჩხიკვები სწრაფად სწავლობენ ახალ გამოსახულებას და უნისკარტებენ მას. ამ პოპულაციაში პოლიმორფიზმის შენარჩუნება ხდება სიხშირეზე დამოკიდებული გადარჩევის გამო: ნებისმიერი თვისებების მქონე იშვიათი პეპლები იღებენ უპირატესობას ჩვეულებრივ პეპლებთან შედარებით, ნებისმიერი თვისებების მქონე ჩვეულებრივი პეპლები კი ხდებიან წარუმატებლები, ვინაიდან ჩხიკვები უფრო ადვილად სწავლობენ ჩვეულებრივი პეპლების მოძებნას, ვიდრე იშვიათი პეპლების. ველურ ბუნებაში მტაცებელი-მსხვერპლი ურთიერთკავშირისას ნანახია მსგავსი, სიხშირეზე დამოკიდებული გადარჩევა.

ნეიტრალური ცვალებადობა

პოპულაციაში არსებულ ზოგ მემკვიდრეობით ცვალებადობას ალბათ მცირე გავლენა აქვს ან საერთოდ არა აქვს გავლენა რეპროდუქციულ წარმატებაზე, ასე რომ ბუნებრივი გადარჩევა არ მოქმედებს ამ ალელებზე. მაგალითად: ადამიანის გენომის **დნმ**-ის არატრანსლირებადი ნაწილი საკმაოდ განსხვავებულია სხვადასხვა ადამიანში, მაგრამ ეს ცვალებადობა არ იძლევა უპირატესობას გადარჩევაში. ასეთ ცვალებადობას **ნეიტრალური ცვალებადობა** დაარქვეს. **პსევდოგენებში,** ანუ გენებში რომლებიც ინაქტივირებულები არიან მუტაციებით, გენის ყველა ნაწილში თავისუფლად გროვდება გენეტიკური “ხმაური” ანუ ნეიტრალური ცვალებადობა. ნეიტრალური ცვალებადობის შეფარდებითი სიხშირეები არ ექვემდებარებიან ბუნებრივ გადარჩევას; გენეტიკური დრეიფის არსებობის გამო, დროის განმავლობაში ზოგი ნეიტრალური ალელის სიხშირე იზრდება და სხვების კი მცირდება. ცილის სტრუქტურის კოდის შემცვლელი მუტაციური ცვლილებებიც შეიძლება ნეიტრალურები იყვნენ. მაგალითად: დროზოფილას გენომში წარმოიქმნებიან მუტაციები. ხდება ამ მუტაციების გენომში ფიქსირება, მაგრამ დროზოფილის გენეტიკური მონაცემებიდან ჩანს, რომ ამინომჟავების მაკოდირებელი ალელების მუტაციების დაახლოებით ნახევარი გადარჩევის ეფექტს არ ექვემდებარება, ანუ ეს მუტაციები არ ახდენენ გავლენას ცილების ფუნქციებზე.

რა თქმა უნდა შესაძლებელია, რომ ნეიტრალურმა გენეტიკურმა სხვაობამ იმოქმედოს გადარჩევაზე და რეპროდუქციულ წარმატებაზე. ამ მოქმედების გზების განსაზღვრა რთულია. უფრო მეტიც, შეცვლილი ალელი შეიძლება იყოს ნეიტრალური ერთ გარემოში, მაგრამ სხვა გარემოში არ იქნება ნეიტრალური. დებატები ნეიტრალური ცვალებადობის მასშტაბზე გრძელდება (რომელსაც 25 თავში გაეცნობით) მაგრამ ერთი რამ ცხადია: მაშინაც, თუ გენოფონდში არსებული ინტენსიური ცვალებადობის მხოლოდ ნაწილი ახდენს მნიშვნელოვან გავლენას წარმატებაზე, ეს ცვლილება უდიდეს რეზერვს წარმოადგენს ბუნებრივი გადარჩევისთვის და ადაპტური ევოლუციისთვის.



▲ *სურათი 23.15* ***სქესობრივი დიმორფიზმი და სქესობრივი გადარჩევა.*** *ფარშევანგების შემთხვევაში ექსტრემალურ სქესობრივ დიმორფიზმს ვხვდავთ. ეს მამრებს შორის არსებული კონკურენციის შედეგია. მამრების შეჯიბრი სქესთაშორის გადარჩევას იწვევს. სქესთაშორისი გადარჩევისას მდედრები მამრებს შორის ყველაზე ლამაზსირჩევენ.*

სქესობრივი გადარჩევა

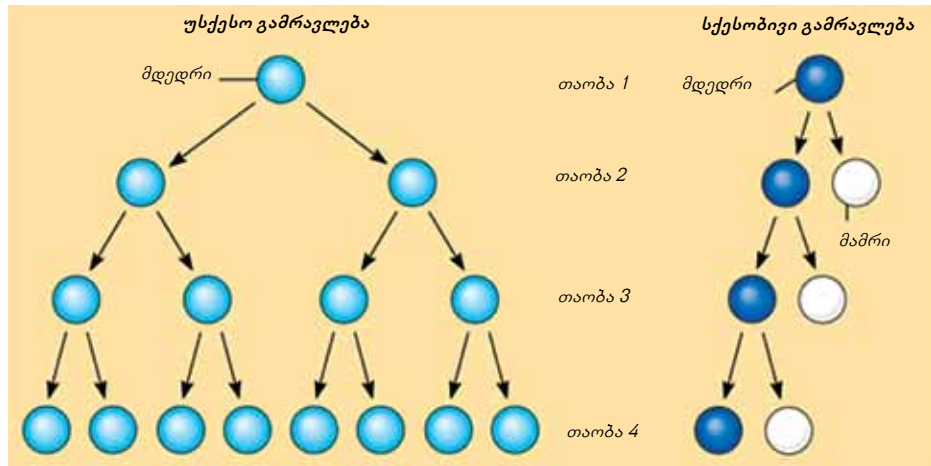
ჩარლზ დარვინი პირველი იყო, რომელმაც გამოიკვლია **სქესობრივი გადარჩევის** გავლენა ევოლუციაზე. წარმატებულ შეჯვარებაში სქესობრივი გადარჩევა იგივე როლს ასრულებს, რასერაც ბუნებრივ გადარჩევა. გადარჩევის ეს ტიპი აისახება **სქესობრივ დიმორფიზმში**, ანუ სქესთა შორის სხვაობაში. სქესთა შორის სხვაობა კი გამოიხატება მეორად სქესქესო ნიშნებში. მეორადი სასქესო ნიშნები პირდაპირ არ ასოცირდებიან რეპროდუქციასთან **(სურათი 23.15)**. ამ ნიშნებს მიეკუთვნება სხეულის ზომაში, შეფერილობაში და მოხატულობაში განსხვავება. ხერხემლიანებში მამრები წესისამებრ „ძლიერ სქესს“ წარმოადგენენ. მნიშვნელოვანია შევძლოთ სქესთაშორისი (ინტრასექსუალური) და შიდასქესობრივი გადარჩევის გარჩევა. **შიდასქესობრივი გადარჩევა** ნიშნავს გადარჩევას “ერთი და იმავე სქესს შორის”. ამ დროს ადგილი აქვს პირდაპირ შეჯიბრს ერთი სქესის ინდივიდებს შორის მდედრის დასაუფლებლად. შიდასქესობრივი გადარჩევა ყველაზე ადვილად შესამჩნევია მამრებში. მაგალითად: მრავალ სახეობაში ერთი მამრი მდედრების ჯგუფს პატრონობს. სხვა მამრებს არ აკარებს თავის მდედრებს იმიტომ, რომ მის მდედრებს არ შეეჯვაროს. ასეთი მამრი იცავს თავის მდგომარეობას და ჩაგრავს უფრო მცირე ზომის, სუსტ ან ნაკლებად აგრესიულ მამრებს; ამ შეჯიბრის დროს უფრო ხშირია ფსიქოლოგიური გამარჯვება რიტუალურ შეჯიბრში. ფსიქოლოგიური გამარჯვების შედეგად მეორე მეტოქე უკან იხევს და თავს არიდებს ტრამვის რისკს. ტრამვები ამცირებენ მის საკუთარ წარმატებას (იხილეთ თავი 51).

როგორც ჩანს შიდასქესობრივი გადარჩევა ზოგჯერ მემდრებშიც მიმდინარეობს. მაგალითად: მრგვალკუდა ლემურებში დომინანტები არიან მდედრები და არა მამრები. ამიტომ იერარქიას ერთმანეთში მდედრები ადგენენ.

სქესთაშორისი გადარჩევის დროს, რომელსაც ასევე მამრის შერჩევას უწოდებენ, ერთი სქესის ინდივიდები (როგორც წესი მდედრები) ირჩევენ თავიანთ პარტნიორებს მეორე სქესის წარმომადგენლებს შორის. უმეტეს შემთხვევაში მდედრის არჩევანი დამოკიდებულია მამრის გარეგნობაზე ან ქცევაზე (იხილეთ სურათი 23.15). მდედრები მამრებთან შედარებით უფრო იშვიათად უწყვილდებიან. ამიტომ უპირატესობა იმ მდედრს ექნება, რომელიც უფრო მეტ შთამომავლებს დატოვებს, ანუ ისეთ მამრს შეირჩევს, რომლისგან მეტი ნაშიერი ეყოლება.

სქესობრივი გადარჩევის კვლევისას დარვინს აოცებდა ის, რომ ზოგი სახეობის მამრის მკვეთრი გარეგნობა მისთვის მომგებიანია მხოლოდ მდედრის მისაზიდად. სხვა მხვრივ ის სულ არ არის ადაპტური და უქმნის მის პატრონს გარკვეულ რისკს. მაგალითად კაშკაშა შეფერილობა მამრ ფრინველებს უფრო შესამჩნევს ხდის მტაცებლებისთვის. მაგრამ თუ ეს მეორადი სქესობრივი მაჩვენებელი ეხმარება მამრს მდედრის მოხიბლვას და სარგებელი აქედან რისკთან შედარებით მეტია, მაშინ ორივე, კაშკაშა შეფერილობაც და მდედრის არჩევანიც ზრდიან რეპროდუქციულ წარმატებას. ამით მტკიცდება დარვინის ძირითადი იდეა. მდედრი ყოველ ჯერზე პარტნიორს ირჩევს გარკვეული გარეგნობის ან ქცევის მიხედვით. ასე ხდება იმ ალელების შენახვა, რომელთა არსებობის გამო მდედრი აკეთებს ამ არჩევანს. ეს კი აძლევს საშუალებას განსაკუთრებით მკვეთრი ფენოტიპის მქონე მამრს გადასცეს შთამომავლობას მისი ალელები.

როგორ ვითარდება მამრის გარკვეული ნიშან-თვისებების შერჩევა მდედრის მიერ? აქვს თუ არა მამრს შესაბამისი სარგებელი მკაფიო ნიშან-თვისებებისგან? რამდენიმე მკველვარი მუშაობს ჰიპოთეზაზე, რომ მკვეთრი სქესობრივი ნიშნები ასახავენ ცხოველის ჯანმრთელობას. მაგალითად: სერიოზული პარაზიტული ინფექციების მატარებელ მამრ ფრინველებს აქვთ



▲ *სურათი 23.16* ***სქესობივი გამრავლება წინააღმდეგობაშია რეპროდუქციულ წარმატებასთან.*** *ეს დიაგრამა ასახავს ოთხი თაობის შემდეგ უსქესო გამრავლების მქონე მდედრების რეპროდუქციულ წარმატებას (ცისფერი წრეები). სცენარით დასაშვებია ერთ მდედრზე ორი გადარჩენილი შთამომავალი მოდიოდეს. უსქესო გამრავლების მქონე პოპულაცია სწრაფად იზრდება სქესობრივად გამრავლებადთან შედარებით*

შეუხედავი, აჩეჩილი ბუმბული. როგორც წესი ისინი ვერ ახერხებენ საკმარისი რაოდენობის მდედრების მოხიბლვას. როცა მდედრი ყველაზე ლამაზ მამრს ირჩევს, ის ამავე დროს პარტნიორად ირჩევს ჯანმრთელ ინდივიდს. ამით კი მეტი შანსი აქვს ჯანმრთელი შთამომავლობა დატოვოს.

სქესობრივი გამრავლების ევოლუციური გამოცანა

ბიოლოგები არა მარტო სქესობრივი გამრავლების მექანიზმებს სწავლობენ, არამედ სქესის ევოლუციასაც, როგორც ცალკე აღებულ მოვლენას. პოპულაციის სწრაფი გამრავლებისთვის უსქესო გამრავლება სქესობრივ გამრავლებასთან შედარებით უფრო მომგებიანია. მაგალითად: განვიხილოთ მწერების პოპულაცია, სადაც მდედრების ნახევარი მრავლდება მხოლოდ სქესობრივად და ნახევარი მხოლოდ უსქესოდ. მაშინაც, როცა ორივე ტიპის მდედრები ყოველ თაობაში ერთი და იგივე რაოდენობის შთამომავლობას ტოვებენ, უსქესოდ მომრავლე მდედრებს უპირატესობა ექნებათ. უსქესო გამრავლების დროს მდედრების ყველა შთამომავალი იქნება მდედრი, ყველა მდედრს კი ასევე შთამომავლობის მოცემა შეუძლია. მდედრების შთამომავლობა ისევ მდედრები იქნება და ა.შ. საპირისპიროდ, ორსქესიანი გამრავლებისას მდედრების შთამომავლობის ნახევარს მამრები შეადგენენ. ეს აუცილებელია გამრავლებისთვის, მაგრამ მამრები თვითონ არ ტოვებენ შთამომავლობას. 23.16 სურათზე მოცემული დიაგრამა ასახავს სქესის არსებობის ამ „რეპროდუქციულ წინაღობას“

ეუკარიოტული სახეობების უმეტესობაში შენარჩუნებულია სქესობრივი გამრავლება. სქესობრივად მრავლდებიან ის ეუკარიოტული ორგანიზმებიც, რომლებთაც უსქესო გამრავლების უნარი გააჩნიათ. როგორც ჩანს სქესობრივი გამრავლება რაღაცნაირად აძლიერებს რეპროდუქციულ წარმატებას. ასე რომ არ ყოფილიყო, ბუნებრივი გადარჩევა ითამაშებდა უსქესო გამრავლების ალალების სასარგებლოდ. მაგრამ რა უპირატესობა აქვს სქესობრივ გამრავლებას?

ერთი ვერსიით მეიოზური რეკომბინაციის და განაყოფიერების პროცესის შედეგად გროვდება მემკვიდრეობითი ცვალებადობა (გენეტიკური მრავალფეროვნება), რომელზეც მოქმედებს ბუნებრივი გადარჩევა. სავარაუდოდ, ბუნებრივი გადარჩევა ინარჩუნებს სქესის არსებობას, მიუხედავად მისი რეპროდუქციული ნაკლისა, ვინაიდან მომავალში მას სარგებელი მოაქვს. მემკვიდრეობითი ცვალებადობა სქესის არსებობის შედეგია. ის იძლევა ორგანიზმის ადაპტაციის შესაძლებლობას ცვალებად გარემოსთან. მაგრამ ამ ვარაუდის დაცვა ძნელია. ბუნებრივი გადარჩევა ყოველთვის მოქმედებს „ახლა და აქ“, ის არ მოქმედებს მომავალზე გათვალისწინებით, ამიტომ იმ ინდივიდების რეპროდუქციულ წარმატებას ხელს უწყობს, რომლებიც უკეთ მრავლდებიან კონკრეტულ გარემოში.

შეეცადეთ განსაზღვროთ, თუ რა გზით ანიჭებს უპირატესობას გამრავლებად ინდივიდებს მემკვიდრეობითი ცვალებადობა ანუ გენეტიკური მრავალფეროვნება დროის მცირე მონაკვეთის, თაობიდან –თაობამდე, განმავლობაში. ერთი ჰიპოთეზით მემკვიდრეობითი ცვალებადობის არსებობა მნიშვნელოვან როლს თამაშობს დაავადებათა მიმართ ორგანიზმის მდგრადობაში. მრავალი ბაქტერიული და ვირუსული პათოგენი ცნობს მასპინძელს და აინფიცირებს. ის უკავშირდება მასპინძელის რეცეპტორების მოლეკულებს. ასე რომ, მომგებიანი უნდა იყოს სხვადასხვა დაავადების მიმართ ცვალებადები მდგრადობის მქონე შთამომავლობა. მაგალითად: ერთ შთამომავალს შეიძლება ჰქონდეს უჯრედული მარკერი, რომელიც მას ვირუსის მიმართ რეზისტენტულს ხდის. მეორე შეიძლება რეზისტენტული იყოს ვირუსის მიმართ. ამ ჰიპოთეზიდან გამომდინარეობს, რომ რეცეპტორების (რომლებსაც ემაგრებიან პათოგენები) მაკოდირებელი გენის ლოკუსს უნდა ჰქონდეს მრავალი ალელი. როგორც ჩანს ზუსტად ეს არის სქესობრივი გამრავლების წარმატების მიმზეზი. მაგალითად: ადამიანებში ორიდან ყოველი გენის ლოკუსისთვის არსებობს ასეულობით ალელი, რომლებიც აკოდირებენ ცილებს. ეს ცილები უჯრედის ზედაპირს მის მოლეკულურ უნიკალობას ანიჭებენ (ამ უჯრედული მარკერების შესახებ მეტი ინფორმაცია მოცემულია 43 თავში). პათოგენების უმეტესობას უნარი აქვს სწრაფად იპოვოს მასპინძელის სპეციფიკური რეცეპტორის გასაღები, ამიტომ ცალკეული გენოტიპის მდგრადობა მოცემული დაავადების მიმართ არ არის მუდმივი. მაგრამ სქესის არსებობა იძლევა „კლიტეების შეცვლის“ მექანიზმს და ეს მექანიზმი ცვალებადია შთამომავალთა შორის. ასეთი ერთდროული კოევოლუციის (ამ დროს მასპინძელი და პარაზიტი ერთმანეთზე უპირატესობის შესანარჩუნებლად სწრაფად იცვლებიან) კარგი ილუსტრაცია არის ლუის კეროლის ნაწარმოებში „ალისა სარკის მიღმა“ აღწერილი „წითელი დედოფლის რბოლა“. ერთ-ერთ ეპიზოდში წითელი დედოფალი თავაზობს ალისას რაც შეიძლება სწრაფად ირბინოს, რომ ერთ ადგილას დარჩეს.

რატომ არ წარმოიქმნებიან მუნებრივი გადარჩევის შედეგად სრულყოფილი ორგანიზმები?

როგორც 22 თავში ავღნიშნეთ, ბუნებაში არსებობს უამრავი ორგანიზმი რომელიც არც ისე კარგად არის მორგებული თავის ცხოვრების ნირთან. ეს ხდება რამდენიმე მიზეზის გამო.

1. ევოლუცია შეზღუდულია ისტორიული ზეწოლით. ყოველ სახეობას წინაპარი ფორმები ყავს. წინაპარი ფორმების შთამომავლობა ხანგრძლივი დროის განმავლობაში იცვლებოდა. ევოლუციის შედეგად არ ხდება წინაპარი ორგანიზმის აგებულების „წაშლა“ და თითქმის არაფრისგან ახალი სტრუქტურის შექმნა. ევოლუცია ოპერირებს არსებული სტრუქტურის ფარგლებში და ახდენს ამ სტრუქტურის ახალ სიტუაციასთან მოდიფიცირებას. მაგალითად: ჩვენ შეგვიძლია წარმოვიდგინოთ რა სარგებელი ექნებოდათ ფრინველებს, რომ საფრენი ფრთების გარდა ორის მაგივრად ოთხი ფეხი ჰქონოდათ. მაშინ ისინი ხმელეთზე სწრაფ, მანევრირებად სირბილს შეძლებდნენ. მაგრამ ფრინველები განვითარდნენ რეპტილიებისგან, რომლებთაც აქვთ მხოლოდ ორი წყვილი კიდური. წინა კიდურების ფრთებად გადაქცევის შემდეგ ხმელეთზე სასიარულოდ მხოლოდ ერთი წყვილი უკანა კიდური დარჩა.

2. ადაპტაცია ხშირად კომპრომისს წარმოადგენს. ყოველ ორგანიზმს მრავალი სხვადასხვა საგნის კეთება შეუძლია. სელაპი დროის გარკვეულ ნაწილს ატარებს ხმელეთზე; ის ალბათ უკეთ

შეძლებდა სიარულს ლასტების მაგივრად კიდურები რომ ჰქონოდა. მაგრამ ამ შემთხვევაში ასე კარგად ვერ იცურებდა. ადამიანებს უნივერსალობას და ატლეტიზმს ანიჭებენ მოქნილი კიდურები და საგნების დაჭერის უნარის მქონე ხელები. ამავე დროს ჩვენ ადვილად ვიღებთ კიდურების სხვადასხვა ტრამვებს: ხშირია სახსრის გაჭიმვა, ფეხის გადაბრუნება, კუნთის დაზიანება. ადვილად ტრამვირების თვისება საზღაურია მოქმნილობისთვის. 3. ბუნებრივი გადარჩევისა და შანსის ურთიერთგავლენა. პოპულაციის შემდგომ ევოლუციაზე მოქმედებენ შემთხვევითი მოვლენები. მაგალითად: ხანდახან შტორმს გადააქვს ფრინველები ან მწერები ოკეანეში განლაგებულ რომელიმე კუნძულზე პირვანდელი ადგილიდან ასობით კილომეტრზე. არ არის აუცილებელი რომ ქარმა გადაიტანოს ახალ გარემოსთან საუკეთესოდ მორგებული სახეობები ან სახეობების წარმომადგენლები. ამის შედეგად კუნძულზე წარმოიქმნება ახალი პოპულაცია. მაგრამ ამ პოპულაციის გენოფონდში არსებული ალელები არ იქნებიან უკეთ მორგებულნი ახალ გარემოს, ვიდრე იმ ორგანიზმების ალელები, რომლებიც „თამაშგარეთ დარჩნენ“, ანუ არ მოხვდნენ ახალ გარემოში.

4. გადარჩევა მხოლოდ არჩევს არსებული ცვალებადობიდან. ბუნებრივი გადარჩევა უპირატესობას ანიჭებს პოპულაციაში არსებული ფენოტიპებიდან მხოლოდ წარმატებულებს. ასეთი მოქმედება შეიძლება არ იყოს იდეალური. ახალი ალელები არ წარმოიქმნებიან მოთხოვნით. ყველა ამ ფაქტორის გათვალისწინებით ევოლუციას არ შეუძლია შექმნას სრულყოფილი ორგანიზმები. ბუნებრივი გადარჩევა ოპერირებს „უკეთესი ვიდრე“ ბაზისზე. ევოლუციის მტკიცების ნახვა შეიძლება იმ ორგანიზმების არასრულყოფილებაში რომლებსაც ის წარმოქმნის.

კონცეფცია 23.4 შემოწმება

1. ყოველთვის დაკავშირებულია თუ არა პოპულაციაში არსებული ნუკლეოტიდური ცვალებადობა ფენოტიპურ პოლიმორფიზმთან? რატომ ან რატომ არა?
2. რაში მდგომარეობს სტერილური ჯორის ფარდობითი წარმატება?
3. ახსენით როგორ მივყევართ სქესობრივ გადარჩევას სქესობრივ დიმორფიზმამდე?

23-ე თავის შემოწმება

ძირითადი კონცეფციების შემოწმებაა:

კონცეფცია 23.1

პოპულაციური გენეტიკა ევოლუციის შესწავლის საფუძველია

- **თანამედროვე სინთეზური თეორია.** თანამედროვე სინთეზური თეორია აერთიანებს მენდელურ გენეტიკას დარვინის ევოლუციის თეორიასთან. თანამედროვე სინთეზური თეორია ფოკუსირებულია ევოლუციის ძირითად ერთეულზე - პოპულაციაზე.

- **გენოფონდი და ალელების სიხშირე.** პოპულაცია არის ორგანიზმების ჯგუფი, რომლებიც ერთ გარკვეულ ადგილას ბინადრობენ, განეკუთვნებიან ერთ სახეობას და ერთიანი გენოფონდი გააჩნიათ. გენოფონდს ქმნის პოპულაციაში არსებული ყველა ალელი ერთად.

- **ჰარდი-ვაინბერგის თეორემა.** ჰარდი-ვაინბერგის თეორემა: თუ მენდელისეული იზოლაცია და შემთხვევითი შეჯვარება ერთადერთი პროცესებია, რომლებიც გენოფონდზე მოქმედებენ ალელების და გენოტიპების სიხშირე პოპულაციაში რჩება მუდმივი. თუ p და q - თი შესაბამისად ავღნიშნავთ ცალკეულ ლოკუსში ორი შესაძლებელი ალელის სიხშირეებს, მაშინ $p^2+2pq+q^2=1$, სადაც p^2 და q^2 არის ჰომოზიგოტი გენოტიპების სიხშირე და 2pქ არის ჰეტეროზიგოტი გენოტიპების სიხშირე. თუმცა მრავალი პოპულაცია ახლოს არის ჰარდი-ვაინბერგის წონასწორობასთან, მაგრამ ჭეშმარიტი წონასწორობა შეიძლება მიღწეული იყოს შემდეგი ხუთი წესის დაცვისას: თუ პოპულაცია არის საკმაოდ დიდი, შეჯვარება შემთხვევითია, მუტაციები არ წარმოიქმნება, არ არის გენების ნაკადი სხვა პოპულაციებიდან, და ყველა ინდივიდს ერთნაირი რეპროდუქციული წარმატება გააჩნია (ბუნებრივი გადარჩევის ზეწოლა ერთნაირია).

კონცეფცია 23.2

მუტაციების და სქესობრივი გამრავლების შედეგად წარმოიქმნება გენეტიკური მრავალფეროვნება (მემკვიდრეობითი ცვალებადობა). ცვალებადობის შედეგად კი მიმდინარეობს ევოლუცია

მუტაციები და რეკომბინაციები ქმნიან გენეტიკურ მრავალფეროვნებას, მრავალფეროვნების გამო კი შესაძლებელი ხდება ევოლუცია.

- **მუტაცია.** ახალი გენები და ახალი ალელები მხოლოდ მუტაციის გზით ჩნდებიან. მუტაციების უმეტესობას ან არა აქვს გავლენა ორგანიზმზე, ან არის მისთვის საზიანო, მაგრამ ზოგი მუტაცია ზრდის ორგანიზმის ადაპტაციას გარემოსთან.
- **სქესობრივი რეკომბინაცია.** სქესობრივად გამრავლებად ორგანიზმებში გენეტიკური რეკომბინაციის შედეგად ვიღებთ მემკვიდრეობით ცვალებადობას (მრავალფეროვნებას), რომლის გამო ადაპტაცია შესაძლებელი ხდება.

აქტიურობა: მემკვიდრეობითი ცვალებადობა (გენეტიკური მრავალფეროვნება) სქესობრივი გამრავლებიდან გამომდინარე

კონცეფცია 23.3

მუნემრივი გადარჩევა, გენთა დრეიფი და გენთა ნაკადი ცვლის პოპულაციის გენეტიკურ შემადგენლობას.

- **ბუნებრივი გადარჩევა.** რეპროდუქციის განსხვავებული წარმატების შედეგად გარკვეული ალელები სხვა ალელებთან შედარებით შემდეგ თაობას მეტი რაოდენობით გადაეცემა.
- **გენთა დრეიფი.** დროის განმავლობაში მომხდარი ალელების სიხშირის შემთხვევითი ფლუქტუაციები ამცირებენ პოპულაციის გენეტიკურ მრავალფეროვნებას.
- **გენთა ნაკადი.** დროის განმავლობაში მიმდინარე პოპულაციებს შორის გენეტიკური მასალის მიმოცვლა ამცირებს პოპულაციებს შორის სხვაობას.

კონცეფცია 23.4

მუნემრივი გადარჩევა ადაპტური ევოლუციის ძირითადი მექანიზმია

- **მემკვიდრეობითი ცვალებადობა (გენეტიკური მრავალფეროვნება)** მემკვიდრეობითი ცვალებადობა მოიცავს პოპულაციის ინდივიდებს შორის სხვაობას დისკრეტული და უწყვეტი თვისებების მიხედვით. ამავე დროს ის მოიცავს პოპულაციების გეოგრაფიულ ცვალებადობას.
- **ახლოს დავხედოთ ბუნებრივ გადარჩევას.** ერთ-ერთ ორგანიზმს მეორესთან შედარებით მეტი ფარდობითი წარმატება გააჩნია, თუ ის მეტ შთამომავლობას ტოვებს. გადარჩევა უპირატესობას ანიჭებს პოპულაციაში არსებულ გარკვეულ გენოტიპებს. ის მოქმედებს ინდივიდების ფენოტიპზე. ბუნებრივმა გადარჩევამ შეიძლება უპირატესობა მიანიჭოს შედარებით იშვიათ ინდივიდებს. ამ იშვიათ ინდივიდებს აქვთ უკიდურესი ფენოტიპური ნიშანი (მამოძრავებელი გადარჩევა). შეიძლება ბუნებრივმა გადარჩევამ უპირატესობა მიანიჭოს ინდივიდებს ორივე ექსტრემალური ფენოტიპური ნიშნით, (დიზრუპტიული ანუ დამანაწილებელი გადარჩევა). გადარჩევამ შეიძლება იმოქმედოს ექსტრემალური გენოტიპების წინააღმდეგ (მასტაბილიზირებელი გადარჩევა)
- **გენეტიკური მრავალფეროვნების დაცვა.** დიპლოიდია ქმნის ჰეტეროზიგოტებში დაფარული, რეცესიული ცვლილებების რეზერვს. დაბალანსებული პოლიმორფიზმი ზოგ გენეტიკურ ლოკუსში ინახავს ცვალებადობას (მრავალფეროვნებას). მრავალფეროვნება ჰეტეროზიგოტების უპირატესობის ან ალელების სიხშირეზე დამოკიდებული გადარჩევის შედეგია.
- **სქესობრივი გადარჩევა.** სქესობრივი გადარჩევის შედეგია მეორადი სასქესო ნიშნების ევოლუცია. მეორადი სასქესო ნიშნები უპირატესობას ანიჭებენ გამრავლებად ინდივიდებს პარტნიორის მოძებნაში.
- **სქესობრივი გამრავლების ევოლუციური გამოცანა.** დაავადებათა მიმართ მდგრადობის გაზრდა გენეტიკურ მრავალფეროვნებაზეა დაფუძნებული. ის სქესობრივი გამრავლების არსებობის ერთადერთი შესაძლო ახსნაა. სქესობრივ გამრავლებას უსქესო გამრავლებასთან შედარებით ნაკლები რეპროდუქციული წარმატება გააჩნია.

► **რატომ არ ქმნის ბუნებრივი გადარჩევა სრულყოფილ ორგანიზმებს.** ნებისმიერი თანამედროვე ცოცხალი ორგანიზმის სხეულის აგებულება ცარიელ ადგილას არ წარმოიქმნა. ის შედეგია წინაპარი ორგანიზმის აგებულების მოდიფიკაციის; ადაპტაციები ხშირად კომპრომისია; გენოფონდი გენეტიკური დრეიფის გავლენის ქვეშ არის და ბუნებრივი გადარჩევა შეიძლება მხოლოდ ხელმისაწვდომ მრავალფეროვნების ფარგლებში „მუშაობდეს“.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშემოწმება

1. 100 ინდივიდისგან შემდგარი პოპულაციის გენოფონდის ცალკეული გენის ლოკუსის ფიქსირებული ალელის სიხშირე არის
   ა) 0 გ) 1
   ბ) 0.5 დ) 100
   ე) შეუძლებელია დათვლა, ინფორმაცია არასაკმარისია.

2. მკვლევარებმა ხილის ბუზის პოპულაციაში ცალკე აღებული გენი გამოიკვლიეს და აღმოაჩინეს, რომ გენს შეიძლება ჰქონდეს მცირედ განსხვავებული ორი თანმიმდევრობა. თანმიმდევრობები აღნიშნეს 1 და 2. შემდეგი გამოკვლევის შედეგად აღმოჩნდა, რომ პოპულაციაში გამეტების 70% შეესაბამება 1 თანმიმდევრობას. თუ პოპულაცია არის ჰარდი-ვაინბერგის წონასწორობაში ბუზების რა რაოდენობა არის ორივე: 1 და 2 თანმიმდევრობის მატარებელი?
   ა) 0.7 გ) 0.21 ე) 0.09
   ბ) 0.49 დ) 0.42

3. დომინანტური და რეცესიული ალელების შემცველ ლოკუსში, რომელიც ჰარდი ვაინბერგის წონასწორობაშია ინდივიდების 16% ჰომოზიგოტია რეცესიული ალელის მიხედვით. რას უდრის დომინანტი ალელის სიხშირე პოპულაციაში?
   ა) 0.84 გ) 0.6 ე) 0.48
   ბ) 0.36 დ) 0.4

4. კალიფორნიული შავკუდა კურდღლის ყურების საშუალო სიგრძე გრადუალურად (თანდათან) მცირდება განედის ზრდასთან ერთად. ეს ცვალებადობა მაგალითია.
   ა) მამოძრავებელი გადარჩევის
   ბ) დისკრეტული ცვალებადობის
   გ) პოლიმორფიზმის
   დ) გენთა დრეიფის
   ე) დიზრუპტიული (დამანაწევრებელი) გადარჩევის

5. ადამიანებში შემდეგი თვისებებიდან რომელია პოლიმორფული?
   ა) სიმაღლის ცვალებადობა
   ბ) ინტელექტის ცვალებადობა
   გ) მიმაგრებული ყურის ბიბილო (იხილეთ სურათი 14.14)
   დ) თითების რაოდენობის ცვალებადობა
   ე) თითის ანაბეჭდების ცვალებადობა

6. ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად პოპულაციაში იცვლება ალელების სიხშირე. ვინაიდან ზოგი ინდივიდი სხვებთან შედარებით უკეთ გადარჩება და მრავლდება
   ა) ალელები გ) გენოფონდი
   ბ) ცალკეული ორგანიზი დ) გენის ლოკუსი
   ე) სახეობა

7. სოფლის მერცხლის მამლებს უფრო გრძელი კუდი განუვითარდა, ვინადან დედალ მერცხლებს ურჩევნიათ გრძელკუდიან მამლებთან შეჯვარება. ეს პროცესი აღწერილია როგორც
   ა) გენთა დრეიფი. ის ცვლის კუდის სიგრძის მაკოდირებელი ალელების სიხშირეს
   ბ) ბუნებრივი გადარჩევა სქესობრივი გამრავლების დროს. ის ინახავს იმ გენთა ვარიაციებს, რომლებიც კუდის სიგრძეზე მოქმედებენ.
   გ) სქესთაშორისი გადარჩევა ისეთი თვისებებისთვის, როგორიცაა კუდის სიგრძე. ეს თვისებები ეხმარებიან მამრებს მდედრების მოხიბლვაში.
   დ) შიდასქესობრივი გადარჩევა ისეთი თვისებებისთვის, როგორიცაა გრძელი კუდი. ის ეხმარება მამრებს მოიგონ შეჯიბრი მდედრისთვის
   ე) მამოძრავებელი გადარჩევა ისეთი თვისებების, როგორიცაა გრძელი კუდი. გრძელი კუდი ზრდის მამრის შესაძლებლობას კარგად იფრინოს და უფრო ფართო არეალიდან შეაგროვოს საკვები.

8. არ არსებობს ერთმანეთის იდენტური ორი ადამიანი, თუ არ ჩავთვლით იდენტურ ტყუპებს. ინდივიდებში მრავალფეროვნების მთავარი მიზეზი არის
   ა) ახალი მუტაციები, რომლებიც წინა თაობებში წარმოიქმნენ
   ბ) სქესობრივი რეკომბინაციები
   გ) გენთა დრეიფი, პოპულაციის მცირე ზომასთან ერთად
   დ) გეოგრაფიული ცვალებადობა პოპულაციაში
   ე) გარემოს ზეგავლენა

9. გზის მშენებლობის შედეგად ხოჭოების პოპულაციის მცირე ნაწილი მთავარი პოპულაციიდან იზოლირდა. რამდენიმე თაობის შემდეგ ახალი პოპულაცია გენეტიკურად მნიშვნელოვნად ძველი პოპულაციისგან განსხვავებული აღმოჩნდა. როგორც ჩანს ეს იმიტომ მოხდა, რომ
   ა) ახალ გარემოში უფრო იშვიათად ხდება მუტაციები
   ბ) მთავარი პოპულაციიდან გამოყოფილი ხოჭოების ალელების სიხშირე შემთხვევით განსხვავდება მშობლიური პოპულაციის გენოფონდში არსებული ალელების სიხშირისგან. შემდგომი გენეტიკური დრეიფი ქმნის მეტ სხვაობას თავდაპირველ გენოფონდთან შედარებით
   გ) ახალი გარემო განსხვავებულია ძველისგან და უპირატესობას ანიჭებს მამოძრავებელ გადარჩევას

დ) ახალ გარემოში გენთა ნაკადი იზრდება
ე) მცირე ზომის პოპულაციის წევრები მიგრირებენ, რის შედეგად გენოფონდიდან ხდება ალელების გადატანა

10. საშუალო ზომის ფრთების მქონე მერცხლები გრიგალს უკეთ უძლევენ, ვიდრე უფრო გრძელი ან მოკლე ფრთების მქონე მერცხლები. რაც ილუსტრირებს
ა) ვიწრო ყელის ეფექტს
ბ) მასტაბილიზირებელ გადარჩევას
გ) სიხშირეზე დამოკიდებულ გადარჩევას
დ) ნეიტრალურ ცვალებადობას
ე) დიზრუპტიულ გადარჩევას

ევოლუციური კავშირი

როგორ ხსნის ევოლუციის პროცესს ცოცხალი ორგანიზმების არასრულყოფილება?

მეცნიერული კვლევა

ველურად მოზარდი მცენარეების პოპულაციაში, რომელიც ჩვენ გამოვიყენეთ ჰარდი-ვაინბერგის თეორემის შესამოწმებლად ჩღ ალელის სიხშირე არის 0.8 და C^W ალელის სიხშირე კი 0.2. ამ ყვავილების განსხვავებულ პოპულაციებში გენოტიპის სიხშირეები არ ეთანხმება ჰარდი-ვაინბერგის წონასწორობას: მცენარეების 60% მატარებელია ჩღჩღ ალელების და 40% C^W C^W ალელების. აჩვენეთ, რომ გენოტიპები მიაღწევენ წონასწორობას შემდეგ თაობაში იმ შემთხვევაში, თუ ჰარდი-ვაინბერგის წონასწორობის ყველა წესი დაცულია,. შემდეგ იგულისხმეთ, რომ მცენარეები ქმნიან წყვილებს მხოლოდ თვითდამტვერვით. როგორი იქმნება ალელების და გენოტიპების სიხშირე შემდგომ თაობაში?

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

რამდენად თავისუფალია ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედებისგან თანამედროვე ადამიანი?

24 სახეობათა წარმოშობა



▲ *სურათი 24.1* **გალაპაგოსის ჩვამა (***Nannopterum harrisi***),** *მას ფრენა არ შეუძლია. ის ერთ-ერთია იმ მრავალი სახეობიდან, რომლებიც გალაპაგოსის კუნძულებზე წარმოიშვნენ.*

ძირითადი კონცეფციები

24.1 **ბიოლოგიური სახეობის კონცეფციის თანახმად დიდი მნიშვნელობა ენიჭება რეპროდუქციულ იზოლაციას.**

24.2 **სახეობათა წარმოქმნა შეიძლება მიმდინარეობდეს როგორც გეოგრაფიული იზოლაციის პირობებში, ისე მის გარეშე.**

24.3 **სახეობათა წარმოქმნის დროს შეიძლება დაგროვდეს მაკროევოლუციური ცვლილებები.**

შესავალი

ყველაზე დიდი მისტერია

გალაპაგოსის კუნძულებზე მოგზაურობის დროს დარვინი დიდი ინტერესით იკვლევდა ხმელეთის იმ მობინადრეებს, რომლებმაც შედარებით გვიან დატოვეს ზღვის გარემო. დარვინი აღნიშნავდა, რომ მიუხედავად იმისა, რომ გალაპაგოსის კუძულები შედარებით ახალი, ვულკანური წარმოშობის კუნძულები არიან, ისინი მდიდარია მცენარეთა და ცხოველების ისეთი სახეობებით, რომლებიც არსად მსოფლიოში სხვაგან არ გვხვდებიან. დარვინი მიხვდა, რომ ეს სახეობები, ისევე როგორც თვითონ კუნძულები, ახალად წარმოშობილია **(სურათი 24.1)**. მან ჩაწერა დღიურში: ჩვენ როგორც ჩანს მივუახლოვდით დროში და სივრცეში არსებულ უდიდეს მისტერიას — დედამიწაზე ახალი სახეობების გაჩენას.

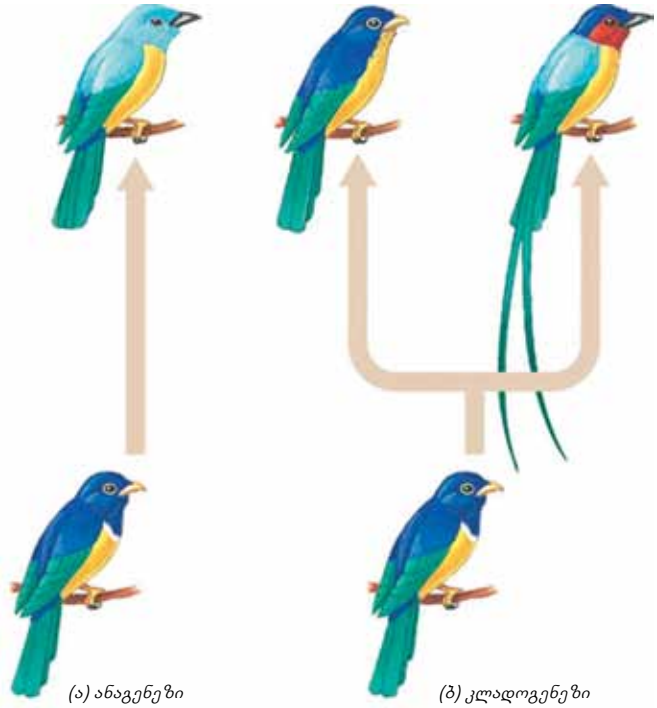
ახალი სახეობები განუწყვეტლად წარმოიქმნებიან. ამიტომ ბუნებაში არსებობს ბიოლოგიური მრავალფეროვნება. ახალი სახეობების წარმოქმნა, ან სახეობათა წარმოშობაობა, ევოლუციური თეორიის ძირითადი საკითხია. ევოლუციის ასახსნელად არ არის საკმარისი პოპულაციაში ადაპტაციების ჩამოყალიბების ახსნა (ეს პროცესი ჩვენ 23 თავში განვიხილეთ; ცვლილებებს, რომლებიც ერთი გენოფონდითაა შემოსაზღვრული მიკროევოლუცია სწავლობს). გენოფონდის დაყოფის და შემდგომი დივერგენციის (დაცილების) შედეგად წარმოიქმნება ახალი სახეობები. ევოლუციური თეორიის დახმარებით უნდა შევძლოთ ამ პროცესანაის ახსნა. მიკროევოლუციური ცვლილებების გარდა გვხდება მაკროევოლუციური ცვლილებებიც. განამარხებული ფორმრბიდან ჩანს ხანგრძლივი დროის განმავლობაში მიმ-დინარე სახეობათა წარმოქმნის პროცესი და მისი შედეგებიც. ტერმინს „მაკროევოლუცია“ ვიყენებთ სახეობის დონესთან შედარებით, უფრო მაღალ დონეზე მომხდარი ევოლუციური ცვლილებების აღსანიშნავად. მაგალითად: ფრინველების ევოლუციის დროს დინოზავრების ერთ ჯგუფში ბუმბულის გაჩენა მაკროევოლუციური ცვლილებაა. მაკროევოლუცია სწავლობს ასეთი სახის სხვა „ევოლუციურ სიახლეებს“. ეს სიახლეები შეიძლება გამოვიყენოთ უფრო დიდი ტაქსონის განვითარების განხილვისას.

ჩვენ განვანსხვავებთ ევოლუციური ცვლილებების ორ ძირითად მოდელს: ანაგენეზს და კლადოგენეზს **(სურათი 24.2)** ანაგენეზს (ბერძნულიდან: ana - ახალი genos - რასა) ასევე ფილეტურ ევოლუციას უწოდებენ. ის იკვლევს იმ ცვლილებების დაგროვების პროცესს, რომლებიც თანდათან გარდაქმნიან მოცემულ სახეობას სხვა ნიშნების მქონე სახეობად. კლადოგენეზს (ბერძნულიდან klados - ტოტი) ასევე განშტოებების ევოლუციას უწოდებენ, ის იკვლევს გენოფონდის დაყოფას ორ ან მეტ განცალკევებულ გენოფონდად, ყოველი ახალი გენოფონდი შემდგომში დასაბამს აძლევს ორ ან მეტ ახალ სახეობას. კლადოგენეზი უზრუნველყოფს ბიოლოგიურ მრავალფეროვნებას სახეობების რაოდენობის ზრდით.

კონცეფცია 24.1

ბიოლოგიური სახეობის კონცეფციის თანახმად დიდი მნიშვნელობა ენიჭება რეპროდუქციულ იზოლაციას

სახეობა — Species არის ლათინური სიტყვა. ის ნიშნავს „გარეგნულ გამოვლენას“. ჩვენ შეგვიძლია სხვადასხვა მცენარეს და ცხოველს შორის სხვაობის დადგენა მათი გარეგნობის მიხედვით. მაგალითად: ჩვენ ვანსხვავებთ ძაღლს და კატას,



(ა) ანაგენეზი (ბ) კლადოგენეზი

▲ *სურათი 24.2* ***ევოლუციური ცვლილებების ორი მოდელი*** *(ა) ანაგენეზი მემკვიდრეობითი ცვლილებების დაგროვების პროცესია. ამ დროს ხდება სახეობების თვისებების შეცვლა. (ბ) კლადოგენეზი (განშტოებების ევოლუცია) ამ დროს პოპულაციაში ახალი სახეობები მშობლიური სახეობიდან წარმოიქმნებიან (გაითვალისწინეთ, რომ მშობლიური სახეობაც შეიძლება შეიცვალოს). კლადოგენეზი ბიოლოგიური მრავალფეროვნების საფუძველია. ამ თავში განვიხილავთ სახეობების წარმოშობის მექანიზმს. ამავე დროს შეგვიძლია განვიხილოთ ახალი თვისებების გაჩენა, რომლებიც უფრო დიდ ტაქსონომიურ ჯგუფებში ხდება. მაგრამ უპირველეს ყოვლისა უნდა განვსაზღვროთ რას ვგულისხმობთ, როცა ვსაუბრობთ „სახეობაზე“.*

მათი განსხვავებული გარეგნობის მიხედვით. მაგრამ მართლაც ჯგუფდებიან თუ არა ორგანიზმები დისკრეტულ (ცალკეულ) ერთეულებად, რომლებთაც ჩვენ სახეობებს ვუწოდებთ? ან ჩვენი კლასიფიკაცია უბრალოდ მცდელობაა რაღაც წესრიგი დავამყაროთ ორგანულ სამყაროში? ამ კითხვას ბიოლოგებმა რომ უპასუხონ, მათ სხვადასხვა ჯგუფებში გაერთიანებული ორგანიზმების არა მარტო მორფოლოგია (სხეულის ფორმა) უნდა შეადარონ, არამედ მხედველობაში უნდა მიიღონ გარეგნულად ნაკლებად შესამჩნევი სხვაობა ფიზიოლოგიაში, ბიოქიმიაში და დნმ-ის თანმიმდევრობაში. ასეთი მრავალმხრივი შედარების შედეგებით ძირითადად დასტურდება, რომ მორფოლოგიურად განსხვავებული სახეობები მართლაც დისკრეტულ ჯგუფებს წარმოადგენენ და მორფოლოგიური სხვაობის გარდა ბევრი სხვა სხვაობა ახასიათებთ.

ბიოლოგიური სახეობის კონცეფცია

ყველაზე ხშირად ამ წიგნში ვხმარობთ სახეობის განმარტებას, რომელიც შემოიღო ბიოლოგმა ერნსტ მაირმა 1942 წელს. **ბიოლოგიური სახეობის კონცეფციის** მიხედვით სახეობა წარმოადგენს პოპულაციას ან პოპულაციათა ჯგუფს, რომლის წევრებს ბუნებაში შეჯვარების უნარი გააჩნიათ და სიცოცხლისუნარიან, ნაყოფიერ შთამომავლობას გვაძლევენ. მაგრამ სხვა პოპულაციების წევრებთან შეჯვარებისას არ შეუძლიათ სიცოცხლისუნარიანი და ნაყოფიერი შთამომავლობის დატოვება. **(სურათი 24.3)** სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ ბიოლოგიური სახეობის წევრებს აერთიანებს რეპროდუქციული შესაბამისობა. შესაძლებელია ის მხოლოდ პოტენციური იყოს. მაგალითად: ყველა ადამიანი ეკუთვნის ერთ ბიოლოგიურ სახეობას. ბიზნეს ლედი მანჰეტენიდან ცო-



(ა) მსგავსება სხვადასხვა სახეობას შორის. აღმოსავლეთის მდელოს ტროლას (*Sturnella magna*, მარცხვნივ) და დასავლეთის ტროლას (*Sturnella neglecta*, მარჯვნივ) სხეულის მსგავსი აგებულება და შეფერილობა ახასიათებს. ამის მიუხედავად ეს განსხვავებული ბიოლოგიური სახეობებია. მათი გალობა და ქცევა იმდენად განსხვავებულია, რომ ბუნებაში შეჯვარებისგან დაცვას უზრუნველყოფს. .



(ბ) მრავალფეროვნება სახეობებში. გარეგნული მრავალფეროვნების მიუხედავად ყველა ადამიანი ერთ ბიოლოგიურ სახეობას (*Homo sapiens*) ეკუთვნის. ყველა ადამიანი ერთმანეთს ეჯვარება, რაც ადასტურებს, რომ ეს ერთი სახეობაა.

▲ *სურათი 24.3* ***ბიოლოგიური სახეობის კონცეფცია უფრო მეტად დამყარებულია შეჯვარების უნარზე, ვიდრე ფიზიკურ მსგავსებაზე***

ლად მონღოლელ ფერმერს თავისი ნებით ალბათ არ გაყვება, მაგრამ თუ ისინი ერთად ცხოვრებას გადაწყვეტენ, მათ მრავალი შვილი ეყოლებათ. ყველა მათი შვილი განვითარდება ზრდასრულ, გამრავლებად ორგანიზმად. საპირისპიროდ, ადამიანი და შიმპანძე არიან სხვადასხვა ბიოლოგიური სახეობები, თუნდაც ერთ ჰაბიტატს იყოფდნენ. მათ შეჯვარებას და ნაყოფიერი შთამომავლობის დატოვებას ბევრი ფაქტორი ეწინააღმდეგება.

რეპროდუქტიული იზოლაცია

ვინაიდან ბიოლოგიურ სახეობებს შორის განსხვავება რეპროდუქციულ შეუთავსებლობაზე დაფუძნებული, ბიოლოგიური სახეობის კონცეფცია დამყარებულია **რეპროდუქციულ იზოლაციაზე** — ანუ ბიოლოგიური ფაქტორების (ბარიერების) არსებობაზე. იგი ხელს უშლის ორი სახეობის წარმომადგენლებს დატოვონ სიცოცხლისუნარიანი, ნაყოფერი ჰიბრიდები. ერთ ბარიერს არ ძალუძს სახეობებს შორის გენეტიკური მასალის გაცვლის ყველა შესაძლებელი ვარიანტის ბლოკირება. სახეობათა გენოფონდების ეფექტურ იზოლაციას რამდენიმე ბარიერის კომბინაცია ქმნის.

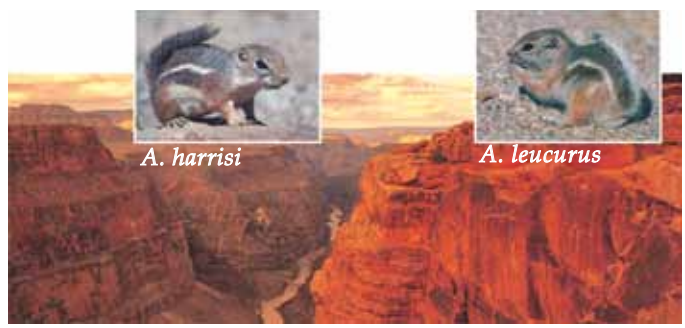
ცხადია ბუზი ბაყაყს ან ხავსს ვერ შეეჯვარება. მაგრამ უფრო ახლო მონათესავე სახეობებს შორის ამდენად ცხადი რეპროდუქციული ბარიერები არ არსებობს. რეპროდუქციული ბარიერების კლასიფიკაციას იმის მიხედვით ახდენენ, თუ როდის ჩამოყალიბდა რეპროდუქციული იზოლაცია: განაყოფიერების წინ თუ განაყოფიერების შემდეგ**. პრეზიგოტური ბარიერი** (ზიგოტის წარმოქმნამდე) მოქმედებს იმ შემთხვევაში, თუ სხვადასხვა სახეობის ინდივიდები ცდილობენ შეჯვარებას. ის ხელს უშლის სახეობების შეჯვარებას ან კვერცხუჯრედის განაყოფიერებას. თუ ერთი სახეობის სპერმამ დაარღვია პრეზიგოტური ბარიერი და გაანაყოფიერა სხვა სახეობის კვერცხუჯრედი მაშინ ხშირად **პოსტზიგოტური ბარიერი** (ზიგოტის წარმოქმნის შემდეგ) არ აძლევს ჰიბრიდულ ზიგოტას განვითარების საშუალებას. პოსტზიგოტური ბარიერის მოქმედების შედეგად ჰიბრიდული ზიგოტა სიცოცხლისუნარიან, ნაყოფიერ ზიგოტად ვერ ყალიბდება. 24.4 სურათზე გამოხატულია სხვადასხვა პრეზიგოტური და პოსტზიგოტური ბარიერი.

ბიოლოგიური სახეობების კონცეფციის იმიტაციები

რეპროდუქციულ იზოლაციაზე დაფუძნებული ბიოლოგიური სახეობების კონცეფცია დიდ გავლენას ახდენს ევოლუციურ თეორიაზე, მაგრამ ამ კონცეფციას სახეობების ლიმიტირებული რაოდენობა ესადაგება. მაგალითად, შეუძლებელია შევისწავლოთ ნამარხი ფორმების ან სქესობრივი გამრავლების არამქონე ორგანიზმების რეპროდუქციული იზოლაცია. მაგალითად პროკარიოტების რეპროდუქციული იზოლაცია. (ბევრ პროკარიოტ ორგანიზმში გენების მიმოცვლა ხდება კონიუგაციის და სხვა პროცესების მეშვეობით – იხილეთ თავი 18 – მაგრამ გენეტიკური მასალის მიმოცვლის ეს ხერხები განსხვავდება სქესობრივი რეკომბინაციისგან. გენების მიმოცვლა ხშირად შორეულ არამონათესავე პროკარიოტულ ორგანიზმებს შორისაც ხდება). ძნელია მივმართოთ ბიოლოგიური სახეობების კონცეფციას იმ სქესობრივად გამრავლებადი სახეობების შემთხვევაშიც, რომლებზე ცოტა რამ არის ცნობილი. მათ ხშირად სხვა სახეობის წარმომადგენლებთან შეჯვარება შეუძლიათ. ყველა ამ მიზეზის გამო გარკვეულ სიტუაციებში მართებულია ვიხმაროთ სახეობის ალტერნატიული კონცეფცია.

სახეობის სხვა განსაზღვრება

ბიოლოგიური სახეობის კონცეფცია დაფუძნებულია სახეობების განცალკევებაზე რეპროდუქციული ბარიერების მეშვეობით. სხვა კონცეფციები დაფუძნებულია სახეობებს შორის კავშირზე. მაგალითად: **მორფოლოგიური სახეობის კონცეფციის** თანახმად სახეობას განსაზღვრავენ მისი სხეულის ფორმის, ზომის და სხვა მსგავსი სტრუქტურული თვისებების მიხედვით. მორფოლოგიური სახეობის კონცეფციას აქვს გარკვეული უპირატესობა: ის შეიძლება გამოვიყენოთ როგორც უსქესოდ ისე სქესობრივად გამრავლებადი ორგანიზმების შემთხვევაში, ის შეიძლება გამოვიყენოთ მაშინაც, თუ არა გვაქვს ინფორმაცია გენთა ნაკადის სიდიდეზე. ამ კონცეფციის ნაკლია, რომ ის არის დამყარებული სუბიექტურ კრიტერიუმზე. მკვლევარებმა შეიძლება ვერ მიაღწიონ შეთანხმებას იმ სტრუქტურების თაობაზე, რომელიც განასხვავებს სახეობას.



▲ *სურათი 24.6* ***ალოპატრიული სახეობათა წარმოქმნა დიდი კანიონის მოპირდაპირე ნაწილებზე მობინადრე თრიას მაგალითზე.*** *ჰარისის თრია (*Ammospermophilus harrisi*) ბინადრობს კანიონის სამხრეთ ნაწილში (მარცხვნივ). რამდენიმე მილის დაშორებით, კანიონის ჩრდილოეთ ნაწილში (მარჯვნივ) ცხოვრობს მისი ახლო მონათესავე თეთრკუდა თრია (*Ammospermophilus leucurus*).*

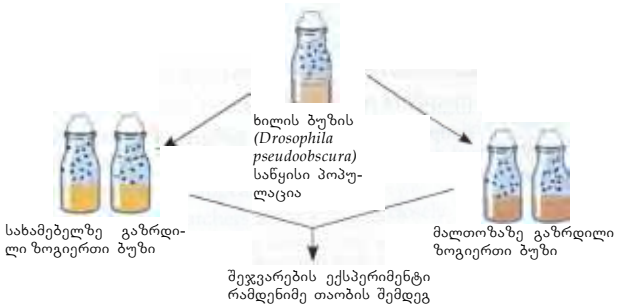
პალეონტოლოგიური სახეობის კონცეფცია. ეს კონცეფცია ეხება მორფოლოგიურად განსხვავებულ სახეობებს, რომელთა ნაშთები მხოლოდ ნამარხებით არის ცნობილი. მრავალი სახეობის დადგენა ზუსტად ამ გზით ხდება, ვინაიდან მათი შეჯვარების შესაძლებლობაზე ინფორმაცია ან ძალიან ცოტა არის, ან სულ არ არსებობს.

ეკოლოგიური სახეობის კონცეფცია სახეობებს განიხილავს მათი ეკოლოგიური ნიშების მიხედვით და როლის მიხედვით ბიოლოგიურ თანასაზოგადოებაში **(იხილეთ თავი 53).** მაგალითად: გალაპაგოსის მთიულების ორი სახეობა გარეგნულად შეიძლება მსგავსი იყოს, მაგრამ სხვაობა მათ შორის დაფუძნებულია განსხვავებულ საკვებზე. სახეობის ბიოლოგიური კონცეფციისგან განსხვავებით, ეს განმარტება

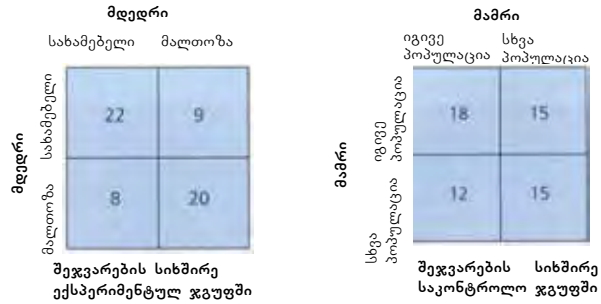
სურათი 24.7

კვლევა: იწვევს თუ არა რეპროდუქციულ იზოლაციას ხილის მუხის ლამფრაცფრიულ პოპულაციაში მიმდინარე დათიშვა?

ექსპერიმენტი დიანა დოდიმ (იელის უნივერსიტეტი) ხილის ბუზის პოპულაცია ორ ნაწილად დაყო. ერთ ნაწილს ის სახამებელზე ზრდიდა, მეორეს მალთოზაზე. მრავალი თაობის შემდეგ ბუნებრივი გადარჩევა დივერგენტულ ევოლუციაში აისახა: სახამებელზე გაზრდილი პოპულაციები უფრო რაციონალურად სახამებელს ინელებდნენ, მალთოზაზე გაზრდილები კი მალთოზას. შემდეგ დოდმა სხვადასხვა პოპულაციის ბუზები შესაჯვარებლად ერთად მოათავსა და შეჯვარების სიხშირეები გაზომა.



შედეგები „სახამებელის პოპულაციის“ ბუზები „მალთოზის პოპულაციის“ ბუზებს შეერივნენ, მაგრამ შესაჯვარებლად მაინც საკუთარი პოპულაციის წევრებს ირჩევდნენ. საკონტროლო ჯგუფში სხვადასხვა პოპულაციიდან აღებული ბუზები იყვნენ, რომლებიც ერთ და იგივე საკვებზე იზრდებოდნენ. ეს ბუზები ერთნაირად როგორც ერთამნეთს, ასევე სხვა პოპულაციის წევრებს ეჯვარებოდნენ.



დასკვნა „სახამებელის ბუზები“ და „მალთოზას ბუზები“ უპირატესობას შეჯვარებისას მათ მსგავსად ადაპტირებულ ბუზებს მაშინაც ანიჭებდნენ, თუ ისინი სხვადასხვა პოპულაციებიდან არიან. ცდა აჩვენებს, რომ ბუზების დივერგენტულ (გათიშვად) პოპულაციებს შორის რეპროდუქციული ბარიერის ჩამოყალიბება მიმდინარეობდა. ბარიერი ჯერ გადაულახავი არ არის (სახამებელზე გაზრდილი ბუზებიის გარკვეული რაოდენობა ეჯვარება მალთოზას ბუზებს), მაგრამ რამდენიმე თაობის განმავლობაში მიმდინარეობდა ძლიერი დათიშვა, რაც სხვადასხვა გარემოში ალოპატრიული პოპულაციების იზოლაციის შედეგია.

შეიძლება მოერგოს როგორც სქესობრივად, ასევე უსქესოდ გამრავლებად სახეობებს.

ფილოგენეტიკური სახეობის კონცეფცია. განსაზღვრავს სახეობას, როგორც ერთიანი გენეტიკური წარმომავლობის მქონე ორგანიზმების ნაკრებს – ანუ სიცოცხლის ხის ერთი ტოტს. ბიოლოგები სახეობების ფილოგენეტიკური ისტორიის გამოსაკვლევად ადარებენ მათ ფიზიკურ თვისებებს ან ერთი სახეობის დნმ-ის თანმიმდევრობას სხვა ორგანიზმების დნმ-ის თანმიმდევრობასთან. ასეთი ანალიზის შედეგად შეიძლება ერთმანეთისგან განვასხვავოთ სხვა მხვრივ ერთმანეთთან საკმაოდ ახლოს მდგომი ინდივიდები ან ინდივიდთა ჯგუფები. ამ მეთოდების გამოყენების გარეშე ვერ განვიხილავთ მათ ცალკეულ სახეობებად. (რა თქმა უნდა ძნელია სხვაობის იმ ხარისხის დადგენა, რომლის მიხედვით სახეობა ცალკეულ სახეობად განისაზღვრება). ფილოგენეტიკური ინფორმაციის მეშვეობით ხანდახან ხდება „მონათესავე, შვილეული სახეობების“ გამოვლენა. ეს სახეობები იმდენად მსგავსნი არიან, რომ მორფოლოგიურად მათი განსხვავება შეუძლებელია. თუ ფილოგენეტიკური სხვაობა რეპროდუქციული შეუთავსებლობის შედეგია, მეცნიერები სახეობის განსაზღვრისთვის ბიოლოგიური სახეობის კონცეფციას მიმართავენ.

ამ განმარტებების გამოყენების წარმატება დამოკიდებულია სიტუაციაზე და ჩვენს მიერ დაყენებულ კითხვებზე. რეპროდუქციულ ბარიერებზე დამყარებული ბიოლოგიური სახეობის კონცეფცია საკმაოდ გამოსადეგია სახეობათა წარმოშობის შესასწავლად.

კონცეფცია 24.1 შემოწმება

1. ტყის ორი ფრინველის სახეობის შეჯვარების შესახებ არაფერი არ არის ცნობილი. ერთი სახეობა იკვებება და მრავლდება ხის კენწეროებზე, მეორე კი ხმელეთზე. ტყეობაში ეს ორი სახეობა ერთმანეთს ეჯვარება და გვაძლევს სიცოცხლიუნარიან, ნაყოფიერ შთამომავლობას. რა ტიპის რეპროდუქციული ბარიერი უშლის ამ ფრინველების შეჯვარებას ბუნებაში? ახსენით.
2. ა. სახეობის რომელი კონცეფცია შეიძლება გამოვიყენოთ ორივე: უსქესო და სქესობრივი გამრავლების უნარის მქონე სახეობისთვის? ბ. რომელი ეხება მხოლოდ სქესობრივი გამრავლების მქონე სახეობებს? გ. რომელი კონცეფცია ყველაზე გამოსადეგია ველში მუშაობის დროს სახეობის განსაზღვრისთვის?

კონცეფცია 24.2

სახეობათა წარმოქმნა შეიძლება როგორც გეოგრაფიული (სივრცით) იზოლაციისას, ისე მის გარეშე მიმდინარეობდეს

სახეობის წარმოქმნა შეიძლება ორი ძირითადი გზით მიმდინარეობდეს: ეს დამოკიდებულია იმაზე, თუ რა გზით ხდება პოპულაციაში გენთა ნაკადის შეწყვეტა **(სურათი 24.5)**.

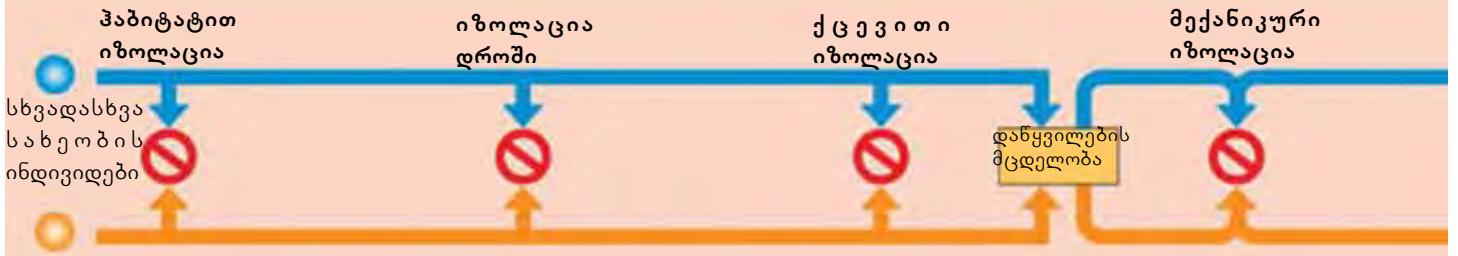
ალოპატრიული (სხვა ქვეყანაში) სახეობათა წარმოშობა

ალოპატრიული სახეობათა წარმოქმნის შემთხვევაში (ბერძნულიდან allos — სხვა patris — სამშობლო) გენების

სურათი 24.4

რეპროდუქციული ბარიერების კვლევა

პრეზიგოტური ბარიერები აბრკოლებენ დაწყვილებას, თუ დაწყვილება მაინც ხდება, აბრკოლებენ განაყოფიერებას



ჰაბიტატით იზოლაცია

ორი სახეობა, რომელიც ერთი და იგივე არეალის სხვადასხვა ჰაბიტატში ბინადრობს ერთმანეთს იშვიათად, ან საერთოდ არ ხვდება, თუმცა ნამდვილი ფიზიკური ბარიერებით, მაგალითად მთაგრეხილით, იზოლირებული არ არის.

მაგალითი: გვარი *Thamnophis*-ის თასმიანი გველის ორი სახეობა ერთ გეოგრაფიულ არეალში ბინადრობს, მაგრამ ერთი სახეობა (ა) ძირითადად წყლის, მეორე კი ძირითადად ხმელეთის ბინადარია (ბ)

იზოლაცია დროში

სახეობები, რომლებიც ერთმანეთს წლის, დღის ან სეზონის სხვადასხვა დროს ეჯვარებიან. ამ სახეობების გამეტები ერთმანეთს არ ერევა.

მაგალითი: ჩრდილოეთ ამერიკაში გავრცელებული აღმოსავლეთის ხალებიანი სკუნსის გეოგრაფიული არეალი (*Spilogale putorius* (ც) და დასავლეთის ხალებიანი სკუნსის (*Spilogale gracilis*) (დ) არეალი გადაიფარება, მაგრამ *S. putorius*–ი მრავლდება გვიან ზამთარში *S. gracilis* კმი გვიან ზაფხულში

ქცევითი იზოლაცია

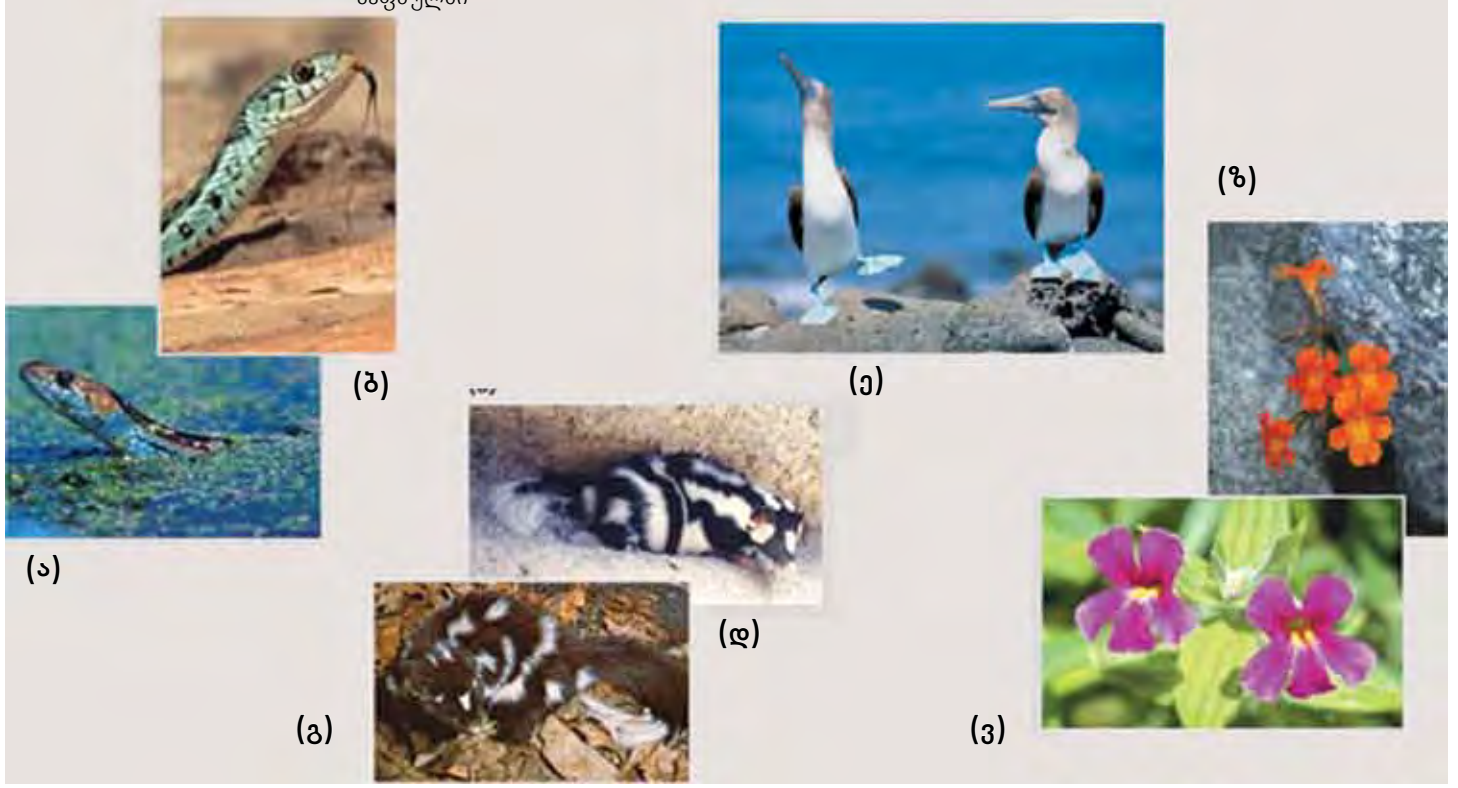
პარტნიორის მოსაზიდი საარშიყო რიტუალი და სხვა უნიკალური ქცევითი თვისებები ახლო მონათესავე სახეობებს შორისაც კი ეფექტურ რეპროდუქციულ ბარიერს ქმნიან.

საარშიყო რიტუალის მაგალითი: გალაპაგოსზე გვარი *Sula* -ს ბინადრობს წარმომადგენელი ლურჯფეხა *Sula nebouxii*. ის პარტნიორს საარშიყო რიტუალის შემდეგ ეჯვარება. ეს რიტუალი ამ სახეობისთვის უნიკალურია. რიტუალის ერთ-ერთი შემადგენელი ნაწილის აღწერა: მამრი დემონსტრირებს ლურჯი ფერის კიდურებს, რითაც მდედრის ყურადღებას იზიდავს (ე).

მექანიკური იზოლაცია

მორფოლოგიური იზოლაცია გამორიცხავს წარმატებულ შეჯვარებას

მაგალითი: ყვავილები გარეგნულად განსხვავებულია მცენარეების ახლო მონათესავე სახეობებშიც. მათ განსხვავეული სურნელი ახასიათებს და ამიტომ სხვადასხვა დამტვერავებს იზიდავენ. გვარი *Mimulus*-ის ეს ორი სახეობა ყვავილების შეფერილობით და ფორმით (ფ, გ) განსხვავდება. ჯვარედინი დამტვერვა ამ მცენარეებში არ ხდება.



პოსტზიგოტური ბარიერები, რომლებიც ზიგოტას არ აძლევენ საშუალებას ნაყოფიერ, ზრდასრულ ორგანიზმად განვითარდეს.



გამეტების იზოლაცია

ერთი სახეობის სპერმამ შეიძლება სხვა სახეობის კვერცუჯრედი ვერ გაანაყოფიეროს. ამ იზოლაციას ბევრი მიზეზი აქვს. მაგალითად, სპერმა შეიძლება ვერ გადარჩეს სხვა სახეობის მდედრის რეპროდუქციულ ტრაქტში, ან ბიოქიმიური მექანიზმების მოქმედების გამო ვერ შეაღწიოს სხვა სახეობის მდედრის კვერცხუჯრედის მემბრანაში.

მაგალითი: წყლის ცხოველების ახლო მონათესავე ზოგ სახეობას, მაგალითად ზღვის ზღარბებს (ჰ) გამეტების იზოლაცია ყოფს. ზღვის ზღარბები სპერმასაც და კვერცხებსაც წყალში გამოყოფენ. განაყოფიერებაც წყალში ხდება, რის შედეგად ზიგოტა წარმოიქმნება. სხვადასხვა სახეობის გამეტები, მაგალითად მოწითალო და წიტელი ზღვის ზღარბების გამეტები კი, ერთმანეთს არ ერწყმის.



(თ)

ჰიბრიდების რედუცირებული სიცოცხლისუნარიანობა

სხვადასხვა სახეობები შეიძლება შეჯვარდნენ, მაგრამ ჰიბრიდის განვითარება შეფერხებული იქნება.

მაგალითი: გვარი *Ensatina*-ს სალამანდრას ზოგი ქვესახეობა ერთ და იმავე რეგიონში და ერთ ჰაბიტატში ბინადრობს. ისინი ხანდახან წყვილდებიან, მაგრამ ჰიბრიდების უმეტესობა განვითარებას არ ამთავრებს. ის ვინც ვითარდება, ძალიან სუსტია.



(ი)

ჰიბრიდების რედუცირებული ნაყოფიერება

თუ ჰიბრიდი გამძლეა, ის შეიძლება სტერილური იყოს. თუბრიდი ორი მშობლიური სახეობებისა ქრომოსომების აგებულება ანისინი ერთმანეთს ან მშობლიური სახეობის წარმომადგენელს ეჯვარებიან, შემდეგი თაობის შთამომავლობა სუსტი ან სტერილურია.

მაგალითი: ვირის (კ) და ცხენის (ლ) ჰიბრიდული შთამომავლობა - ჯორი (მ) გამძლეა, მაგრამ სტერილური.



(ლ)



(კ)



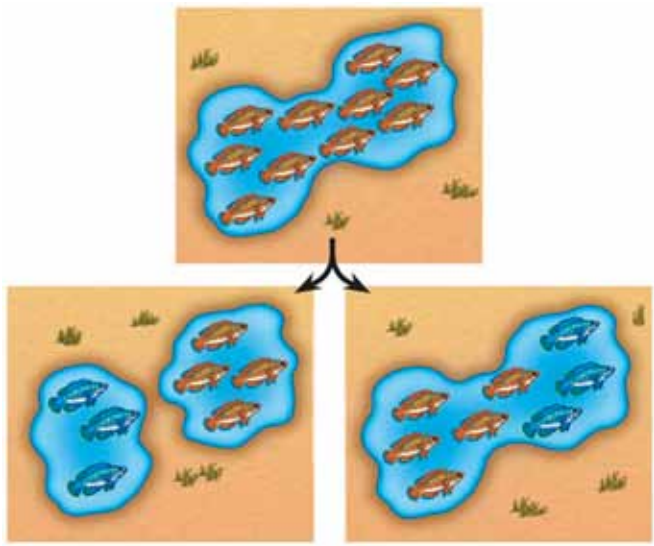
(მ)

ჰიბრიდის სისუსტე

მაგალითი: კულტურული ბრინჯის ჯიშების ორ ლოკუსში დაგროვდა მუტანტური რეცესიული ალელები, რაც საერთო წინაპრიდან დათიშვისას მოხდა. ამ ჯიშების ჰიბრიდი სიცოცხლისუნარიანია და ნაყოფიერი (ნ მარცხვნივ და მარჯვნივ). შემდეგი თაობის მცენარეები მრავალ რეცესიულ ალელს ატარებენ. ამიტომ პატარები და სტერილურები არიან (ნ ცენტრი). მართალია, ბრინჯის ამ ჯიშებს სხვადასხვა სახეობებად არ თვლიან. მათი იზოლაცია პოსტზიგოტური ბარიერების გამო დაიწყო.



(ნ)



(ა) ალოპატრიული სახეობათა-წარმოშობა. მშობლიურ პოპულაციაში მომხდარი გეოგრაფიული იზოლაციის შედეგად ახალი სახეობები წარმოიქმნება.

(ბ) სიმატრიული სახეობა-თაწარმოშობა. მცირე ზომის პოპულაციაში ახალი სახეობა გეოგრაფიული იზოლაციის გარეშეც წარმოიქმნება

▲ *სურათი 24.5* ***სახეობათა წარმოქმნის ორი მთავარი გზა***

ნაკადი წყდება, როცა პოპულაცია გეოგრაფიულად იზოლირებულ ქვეპოპულაციებად იყოფა. მაგალითად: ტბაში წყლის დონემ შეიძლება დაიწიოს, ამის შედეგად წარმოიქმნება პატარა ზომის განცალკევებული ტბები. ამ ტბებში მობინადრე პოპულაციები განცალკევებულები არიან ერთმანეთისგან **(იხილეთ სურათი 24.5).** მდინარის დინების მიმართულება შეიძლება შეიცვალოს. ამის შედეგად ხდება იმ ცხოველების პოპულაციების განცალკევება, რომლებთაც არ შეუძლიათ მდინარის გადაკვეთა. ალოპატრიული სახეობათა წარმოქმნა შეიძლება მიმდინარეობდეს გეოგრაფიული ცვლილებების გარეშეც, მაგალითად როცა ერთი სახეობის ინდივიდები მიგრირებენ საცხოვრებლად შორეულ რეგიონში. ამ ინდივიდების შთამომავლობა ხდება გეოგრაფიულად იზოლირებული მშობლიური პოპულაციიდან. ამის მაგალითია გალაპაგოსის კუნძულებზე მომხდარი სახეობათა წარმოქმნა. ის მოხდა იმის შემდეგ, რაც მატერიკზე ბინადარი ორგანიზმებით დასახლდა გალაპაგოსის კუნძულები.

რამდენად დიდი უნდა იყოს გეოგრაფიული ბარიერი, რომ ალოპატრიული პოპულაციები დარჩნენ ერთმანეთისგან დაცილებულები საკმაოდ დიდი დროის განმავლობაში? პასუხი დამოკიდებულია იმაზე, თუ რამდენად გააჩნიათ ორგანიზმებს ამ ბარიერის გადალახვის უნარი. ფრინველებს, პუმებს და კოიოტებს შეუძლიათ მდინარეების, მთების და კანიონების გადალახვა. ეს ბარიერები ასევე ხელს არ უშლიან ფიჭვის მტვერის ან უამრავი ყვავილოვანი მცენარის თესლის გავრცელებას. ამისგან განსხვავებით მცირე ზომის მრღნელებისთვის ღრმა კანიონი ან ფართე მდინარე გადაულახავ ბარიერს წარმოქმნის **(სურათი 24.6).**

ფრინველები და სხვა ცხოველები, რომლებთაც შეუძლიათ კანიონის ადვილად გადალახვა, არ ქმნიან კანიონის მოპირდაპირე მხარეებზე ახალ სახეობებს.

გეოგრაფიული იზოლაციის გაჩენის შემდეგ, იზოლირებული გენოფონდები ყველა იმ წესის მიხედვით განიცდიან გათიშვას, რომლებიც 23 თავში აღწერილია: წარმოიქმნება სხვადასხვა სახის მუტაციები, სქესობრივი გადარჩევა შესაბამის პოპულაციებში სხვადასხვა გზით მიმდინარეობს, სხვა გადარჩევითი ზეწოლა სხვადასხვანაირად მოქმედებს იზოლირებულ ორგანიზმებზე, გენეტიკური დრეიფი კი ცვლის ალელების სიხშირეს. იზოლირებული მცირერიცხოვანი პოპულაცია დიდ პოპულაციასთან შედარებით უფრო ადვილად განიცდის მნიშვნელოვან ცვლილებებს, ამიტომ მისი გენოფონდი შედარებით მცირე დროის განმავლობაში დამოკიდებულია გადარჩევაზე და გენეტიკურ დრეიფზე. მოსალოდნელია, რომ უფრო მცირე ზომის პოპულაციები, უფრო დიდი ალბათობით განიცდიან ალოპატრიულ სახეობათა წარმოქმნას. სამხრეთი ამერიკის მატერიკიდან დაახლოებით 2 მილიონი წლის წინ რამდენიმე ცხოველი და მცენარე მოხვდა გალაპაგოსის კუნძულებზე. მათ დასაბამი მისცეს ყველა იმ ახალ სახეობას, რომელიც ამჟამად ამ კუნძულებზე ბინადრობს. მაგრამ მცირე ზომის იზოლირებული პოპულაციის დაღუპვის შანსი ახალ გარემოში ბევრად დიდია, ვიდრე ახალ სახეობად გადაქცევის შანსი.

რომ დავადასტუროთ ალოპატრიული სახეობათა წარმოქმნის შემთხვევა, აუცილებელია განვსაზღვროთ, საკმარისად შეიცვალნენ ალოპატრიული პოპულაციები თუ არა, შეძლებენ თუ არა ისინი შეჯვარებას და ნაყოფიერი შთამომავლობის მოცემას. ამის გასარკვევად ზოგ შემთხვევაში მკვლევარები შემდეგ ცდას ატარებენ: იზოლირებული პოპულაციების წევრებს ლაბორატორიულ პირობებში ერთად ათავსებენ **(სურათი 24.7).**

ბიოლოგები ალოპატრიულ სახეობათა წარმოქმნას ველურ ბუნებაშიც აფასებენ. მაგალითად: გალაპაგოსის მიწის მთიულების *ეოსპიზა დიფფიცილის* მდედრებს აქვთ იმავე კუნძულზე მობინადრე მამრის გალობაზე გარკვეული საპასუხო რეაქცია, მაგრამ ისინი არ აქცევენ ყურადრებას სხვა კუნძულიდან მოყვანილი იგივე სახეობის მამრის გალობას (ალოპატრიული პოპულაცია). ამ დაკვირვებიდან შეიძლება დავასკვნათ, რომ ალოპატრიულ. *difficilis* პოპულაციაში ჩამოყალიბდა განსხვავებული ქცევითი (პრეზიგოტური) ბარიერი. საბოლოო ჯამში ეს პოპულაციები შექმნიან ორ, განსხვავებულ სახეობას.

უნდა ავღნიშნოთ, რომ გეოგრაფიული იზოლაცია თავისთავად არ წარმოადგენს ბიოლოგიური იზოლაციის მექანიზმს. თუმცა ნათელია, რომ ის იცავს ალოპატრიულ პოპულაციებს შეჯვარებისგან. იზოლაციური მექანიზმი შეიძლება თვითონ ორგანიზმს ახასიათებდეს, ანუ მასში არსებობდეს. ის მაშინაც უშლის ხელს სხვადასხვა პოპულაციების შეჯვარებას, როცა გეოგრაფიული იზოლაცია აღარ არსებობს.

განვიხილოთ მექანიზმები, რომელთა მოქმედების შედეგად მშობლიური პოპულაციიდან გეოგრაფიული იზოლაციის გარეშე წარმოიქმნება ახალი სახეობები.

სიმპატრიული სახეობათა წარმოქმნა (იმავე ტერიტორიაზე)

სიმპატრიული სახეობათა წარმოქმნისას (ბერძნულიდან syn — ერთად) სახეობების წარმოქმნა ხდება გეოგრაფიულად გადაფარვად პოპულაციებში. როგორ წარმოიქმნება რეპროდუქციული ბარიერები სიმპატრიულ პოპულაციაში, თუ პოპულაციის წევრები ერთმანეთთან კავშირს ინარჩუნებენ? სიმპატრიული სხეობათა წარმოქმნის მექანიზმს ქმნიან ქრომოსომული ცვლილებები და შერჩევითი შეჯვარება, უკანასკნელი ამცირებს გენების ნაკადს.

პოლიპლოიდია

მცენარის ზოგიერთ სახეობაში უჯრედების გაყოფის დროს ხდება შეცდომები. გაყოფის შეცდომები აისახება ან ქრომოსომების დამატებით რაოდენობაში, ან მუტაციურ ცვლილებებში. ამის შედეგად ხშირად ვიღებთ მდგომარეობას, რომელიც **პოლიპლოიდის** სახელით არის აღწერილი.

აუტოპოლიპლოიდური (ბერძნულიდან auto - თვითონ) არის ინდივიდი, რომელსაც ქრომოსომების ორ ნაკრებზე მეტი აქვს. ამ მოვლენას ერთი სახეობის ფარგლებში აქვს ადგილი. მაგალითად: უჯრედის დაყოფის დროს მომხდარი შეცდომის შედეგად ქრომოსომების რიცხვი შეიძლება დიპლოიდურიდან (2n) ტეტრაპოლოიდურამდე (4n) გაიზარდოს **(სურათი 24.8)**.

ამ მუტაციის შედეგად ტეტრაპლოიდური ორგანიზმი ხდება საწყისი პოპულაციის დიპლოიდურ ორგანიზმთან შეჯვარებისგან დაცული. თუ შეჯვარება მაინც მოხდა, მივიღებთ ტრიპლოიდ (3n) შთამომავლობას. ტრიპლოიდური ორგანიზმები სტერილურები არიან, ვინაიდან სასქესო უჯრედებში მეიოზი დარღვეულია. ტეტრაპლოიდურ მცენარეებს კი შეუძლიათ ნაყოფიერი შთამომავლობის დატოვება თვითდამტვერვის შედეგად ან სხვა ტეტრაპლოიდებთან შეჯვარების შედეგად.

ასე რომ აუტოპოლიპლოიდიას ერთი თაობის განმავლობაში შეუძლია წარმოქმნას რეპროდუქციული იზოლაცია, ყოველგვარი გეოგრაფიული იზოლაციის გარეშე.

პოლიპლოიდიის ყველაზე ჩვეულებრივი ფორმა გვაქვს, როცა ორი განსხვავებული სახეობა ჯვარდება და წარმოქმნის ჰიბრიდს. სახეობათა შორის ჰიბრიდები ხშირად სტერილურები არიან, ვინაიდან ერთი სახეობის ქრომოსომული ნაკრები მეიოზის დროს არ ქმნის წყვილებს მეორე სახეობის ქრომოსომულ ნაკრებთან. მართალია ეს ჰიბრიდები უნაყოფოა, მაგრამ მათ შეუძლიათ უსქესო გამრავლების მეშვეობით გავრცელება (ამას ბევრი მცენარე აკეთებს). თაობების შემდეგ სხვადასხვა მექანიზმს შეუძლია სტერილური ჰიბრიდი ნაყოფიერ პოლიპლოიდად გადააქციოს.

ეს პროცესი ცნობილია **ალოპოლიპლოიდიის** სახელით **(სურათი 24.9 ასახავს ერთ ასეთ მოვლენას)** ალოპოლიპლოიდი ნაყოფიერია როცა მისივე მსგავს მცენარეებს ეჯვარება, მაგრამ მშობლიურ სახეობასთან შეჯვარება არ შეუძლია. ასე რომ ის ახალ ბიოლოგიურ სახეობას წარმოადგენს.

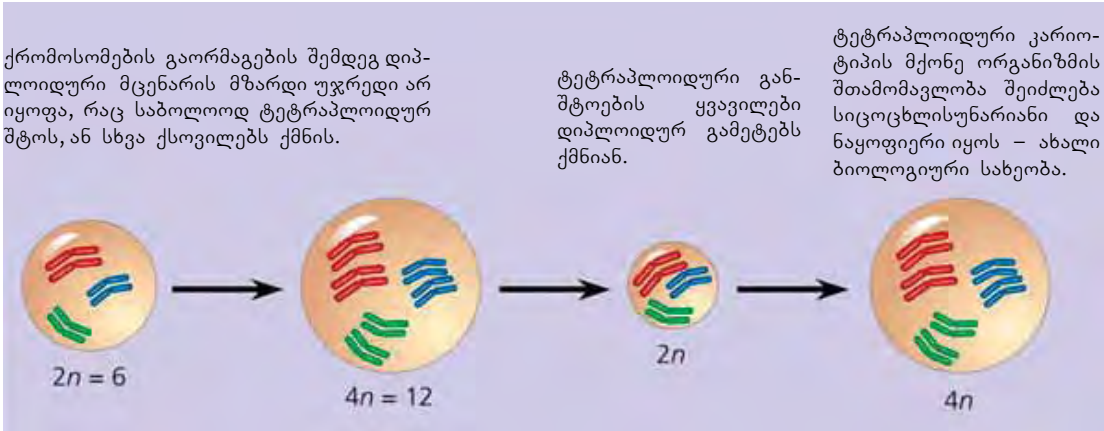
ახალი პოლიპლოიდური სახეობების გაჩენა საკმაოდ ჩვეულებრივი მოვლენაა და საკმაოდ სწრაფად მიმდინარეობს. მეცნიერები სიცოცხლეშივე ასწრებენ რამდენიმე ახალი სახეობათა წარმოქმნის პროცესის დაფიქსირებას. მაგალითად: 1900 წლებში წყნარი ოკეანის ჩრდილო დასავლეთით მცენარე ფამფარას (გვარი *Tragopogon*) ორი ახალი სახეობა ჩამოყალიბდა. *Tragopogon* გვარში გაერთიანებული სახეობები ევროპაშია გავრცელებული. ადრეულ 1900 წლებში ადამიანმა სამი სახეობა გაავრცელეს ამერიკაში. ეს სახეობებია: *T. dubuis, T. pratensis* და *T. porrifolius*. ამჟამად ეს სახეობები პარკებში და სხვა ურბანულ ადგილებში გავრცელებული სარეველებია. 1950-იან წლებში აიდახოს და ვაშინგტონის რეგიონებში ბოტანიკოსებმა გვარ ფამფარას ორი ახალი სახეობა აღწერეს. ამავე დროს აქ სამივე ევროპული სახეობა ბინადრობს. ერთი ახალი სახეობა *T. miscellus* არის *T. dubiusis* და *T. pratensis* ჰიბრიდული ტეტრაპლოიდი. მეორე ახალი სახეობა — *T. mirus* ალოპოლიპლოიდია, მაგრამ მისი წინაპრებია *T. dubius* და *T. porrifolius*. *T. mirus*-ის პოპულაციის ზრდის განმავლობაში (ის ძირითადად პოპულაციის წევრების გამრავლების შედეგად იზრდება) გრძელდება მშობლიური სახეობების ჰიბრიდიზაცია. ჰიბრიდები ემატება *T. mirusis* პოპულაციას. ეს არის მიმდინარე სახეობათა წარმოქმნის ერთი მაგალითი. ეს პროცესი ჩვენს თვალწინ მიმდინარეობს.

მრავალი მნიშვნელოვანი სასოფლო-სამეურნეო კულტურის წარმომადგენელი, მაგალითად: ქერი, ბამბა, კარტოფილი, თამბაქო და ხორბალი პოლიპლოიდებია. ხორბალი — *Ttriticum aestivum*, რომლისგანაც პურს აცხობენ, არის ალოჰექსაპლოიდი (მას ქრომოსომების ექვსი ნაკრები აქვს, ანუ სამი განსხვავებული სახეობის ორ-ორი ნაკრები). თანამედროვე ხორბლის სახეობის ჩამოყალიბება დაიწყო პოლიპლოიდიის პირველი შემთხვევის შედეგად. ეს მოხდა დაახლოებით 8 000 წლის წინათ, შუა აღმოსავლეთში. პოლიპლოიდი ხორბალი სპონტანური ჰიბრიდის სახით წარმოიქმნა. ეს იყო ადრე კულტივირებული ხორბლის და ველურად მოზარდი ბალახის ჰიბრიდი. დღეს მეცნიერები, რომლებიც სწავლობენ მცენარეთა გენეტიკას, ქმნიან ლაბორატორიებში ახალ პოლიპლოიდურ მცენარეებს. ისინი იყენებენ ისეთ ნივთიერებებს, რომლებიც უჯრედის მიტოზური და მეიოზური დაყოფის დარღვევას იწვევენ. ევოლუციური პროცესის გააქტიურებით და გაძლიერებით მკვლევარები ქმნიან ახალ ჰიბრიდულ სახეობებს. ამ სახეობებს მკველვარებისთვის სასურველი თვისებები გააჩნიათ.

მაგალითად: მირებულია ჰიბრიდი, რომელშიც ხორბლის მაღალი მოსავლიანობა ჭვავის გამძლეობასთან არის შეხამებული.

სხვაობა სახეობების ქცევაში და სქესობრივი გადარჩევა

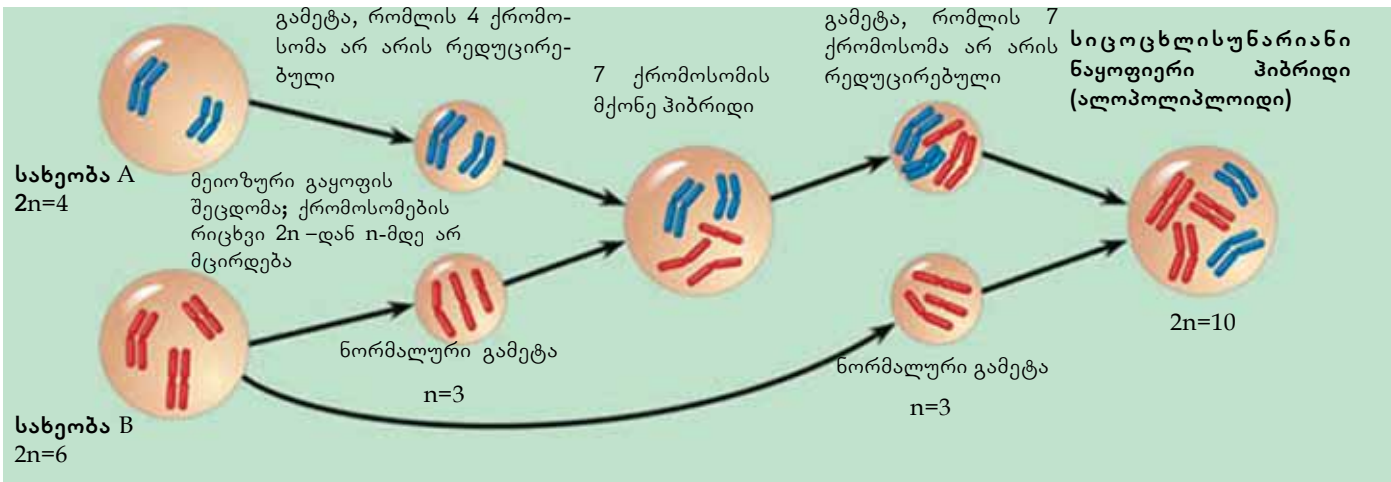
სახეობათა პოლიპლოიდური წარმოქმნა ცხოველებშიც მიმდინარეობს. მცენარეებისგან განსხვავებით ცხოველებში ის უფრო იშვიათია. სიმპატრიული სახეობათა წარმოქმნა როგორც ცხოველებში, ისე მცენარეებშიც ხორციელდება, მაგრამ განსხვავებული მექამნიზმების მოქმედებით. მაგალითად: რეპროდუქციული იზოლაციის შედეგად. ამ დროს ქვე-



▲ *სურათი 24.8* ***აუტოპოლიპლოიდიის (აუტოპლოიდია) შედეგად მცენარეებში მიმდინარე სიმპატრიული სახეობათა წარმოშობა***

პოპულაცია გენეტიკური ფაქტორების მოქმედების შედეგად იყენებს იმ რესურს, რომელიც მშობლიურ პოპულაციას ადრე არ გამოუყენებია. ამის მაგალითია ჩრდილოეთ ამერიკული ვაშლის ჭრელფრთიანი ბუზი *Rhagoletis pomonella*. ბუნებაში ბუზი თავდაპირველად ველურად მოზარდ კუნელზე ბინადრობდა. მაგრამ დაახლოებით 200 წლის წინ ევროპელმა კოლონისტებმა შეიტანეს ბუზის გავრცელების არეალში ვაშლის ხე. ბუზის ზოგი პოპულაცია დასახლდა ვაშლის ხეზე. ვაშლი კუნელზე ადრე მწიფდება. ამიტომ ბუზებს შორის დაიწყო გადარჩევა სწრაფი განვითარების სასარგებლოდ. ვაშლზე მკვებავი პოპულაციები დროებით იზოლირებულები იყვნენ კუნელზე მკვებავი *R. pomonella*-სგან. დღემდე ბუზების ამ ორ ჯგუფს უფრო ქვესახეობებად მიიჩნევენ, ვიდრე იზოლირებულ სახეობებად. როგორც ამ მაგალითიდან ჩანს სახეობათა წარმოქმნის პროცესი ამჟამადაც მიმდინარეობს.

ცხოველთა სახეობათა წარმოქმნის ერთ-ერთი ცხელი წერტილი არის აღმოსავლეთ აფრიკაში მდებარე ტბა ვიქტორია. ეს დიდი და წყალმეჩხერი ტბა ხან ივსება წყლით, ხან კი შრება. ეს კლიმატური ცვლილებების შედეგად ხდება. ტბა ვიქტორია არის მხოლოდ 12 000 წლის. ის წარმოადგენს სამშობლის ციხლიდების 500-ზე მეტი სახეობისთვის. ეს სახეობები გენეტიკურად ძალიან მსგავსნი არიან. როგორც ჩანს ბევრი სახეობა ტბის უკანასკნელი ავსების შემდეგ წარმოიქმნა. თავდაპირველად თევზების პოპულაცია ჯგუფებად დაიყო განსხვავებული კვების რესურსების ასათვისებლად. ეს საკვების ასათვისებლად საჭირო ადაპტაცია იყო. ამ ადაპტაციამ სხვა ფაქტორებთან ერთად სწრაფად გამოიწვია სახეობათა წარმოქმნა. მაგრამ ლაიდენის უნივერსიტეტის (ჰოლანდია) მკვლევარებმა აჩვენეს, რომ სახეობათა წარმოქმნის კიდევ ერთი ფაქტორი შეიძლება ყოფილიყო ასორტატ-



▲ *სურათი 24.9* ***მცენარეებში ალოპოლიპლოიდური (ალოპლოიდია) სახეობათა წარმოქმნის ერთი მექანიზმი.*** *ორი განსხვავებული სახეობის ჰიბრიდი როგორც წესი სტერილურია, ვინაიდან სხვადასხვა სახეობის ქრომოსომები ჰომოლოგიურნი არ არიან და მეიოზის დროს წყვილებს არ ქმნიან. მაგრამ ასეთ ჰიბრიდს უსქესო გამრავლება შეუძლია. ეს დიაგრამა ნაყოფიერი ჰიბრიდების (ალოპოლიპლოიდიის შედეგად ახალი სახეობის) წარმოიქმნის ერთ მექანიზმს ასახავს. ახალ სახეობას აქვს ქრომოსომების დიპლოიდური ნაკრები, რომელიც მშობლიური სახეობების ქრომოსომების დიპლოიდური ნაკრების ჯამის ტოლია.*

სურათი 24.10.

ეკოლოგია: გვაძლევს თუ არა რეპროდუქციულ იზოლაციას ციხლიდეებში მიმდინარე სქესობრივი გადარჩევა?

ექსპერიმენტი

ლაიდენის უნივერსიტეტის მკვლევრებმა *Pundamilia pundamilia*-ს და *P. nyererei*-ის მდედრები ორ აკვარიუმში, ერთად მოათავსეს. ერთი აკვარიუმი ბუნებრივად, მეორე კი მონოქრომატული ნარინჯისფერი ნათურით ნათდებოდა. ბუნებრივ სინათლეზე მყოფი ორი სახეობა შესამჩნევად განსხვავდება შეფერილობით; მკვლევრები ყველა აკვარიუმში პარტნიორის შერჩევას აკვირდებოდნენ.



შედეგები

ბუნებრივი განათების პირობებში ყოველი სახეობის მდედრები მხოლოდ საკუთარი სახეობის მამრებს ეჯვარებიან. მაგრამ ნარინჯისფერი განათების შემთხვევაში ყოველი სახეობის მდედრები ორივე სახეობის მამრებს შეუფერხებლად ეჯვარებიან. მიღებული ჰიბრიდული შთამომავლობა სიცოცხლისუნარიანი და ნაყოფიერია.

დასკვნა

მეცნიერებმა დაასკვნეს, რომ მდედრების მიერ პარტნიორის შერჩევას განაპირობებს მამრის შეფერილობა. შეფერილობა მთავარი რეპროდუქციული ბარიერია. ამის გამო ბუნებაში ორივე სახეობის გენოფონდი იზოლირებული რჩება. ლაბორატორიულ პირობებში პრეზიგოტური ქცევითი ბარიერი დაირღვა. ამიტომ სახეობებმა ერთმანეთთან შეჯვარება შეძლეს. როგორც ჩანს, სახეობებს შორის გენეტიკური დათიშვა საკმაოდ მცირეა. დასკვნა: ამ შემთხვევაში ბუნებაში სახეობათაწარმოშობის პროცესი მცირე ხანს მიმდინარეობს.

ული (არაშემთხვევითი) შეჯვარება (სქესობრივი გადარჩევა). სქესობრივი გადარჩევის დროს მდედრები მამრებს მათი გარეგნობის მიხედვით ირჩევენ. ჰოლანდიელი მკვლევარები იკვლევდნენ ციხლიდების ორ ახლომონათესავე სიმპატრიულ სახეობას. თევზების ეს სახეობები ძირითადად ფერით განსხვავდებოდნენ: *Pundamilia pundamilia*-ს აქვს მოცისფრო ზურგი და *Pundamilia nyererei*-ს აქვს მოწითალო ზურგი. მისაღებია ჰიპოთეზა, რომ შეჯვარების დროს შეფერილობის მიხედვით უპირატესობის მინიჭება წარმოქმნის ქცევით ბარიერს. აკვარიუმში ბუნებრივი განათებისას კონკრეტული სახეობის მდედრები მხოლოდ ამავე სახეობის მამრებს ეჯვარებიან. მაგრამ მონოქრომატული ნარინჯისფერი ნათურით განათებული აკვარიუმში განათება ისეთია, რომ ციხლიდას ორივე სახეობის შეფერილობა არ განსხვავდება. ამ შემთხვევაში ორივე სახეობის მდედრები ვერ არჩევენ მამრების შეფერილობას და განურჩევლად ნებისმიერი სახეობის მამრებს ეჯვარებიან (სურათი 24.10). *P. pundamilia* x *P.nyererei* ჰიბრიდები სიცოცხლისუნარიანები და ნაყოფიერები არიან.

ამ ექსპერიმენტის შედეგებიდან შეგვიძლია დავასკვნათ რომ შეფერილობაზე დაფუძნებული შეჯვარების დროს არჩევანი მთავარ რეპროდუქციულ ბარიერს წარმოადგენს. როგორც წესი მისი წყალობით შენარჩუნებულია იზოლაცია ორი სახეობის გენოფონდებს შორის.

ლაბორატორიულ პირობებში ჩატარებული შეჯვარების შედეგად შეგვიძლია დავასკვნათ, რომ ვაშლის ბუზის მსგავსად, ციხლიდების ამ სახეობებმა მხოლოდ განცალკევება დაიწყეს. როგორც ჩანს, ციხლიდების წინაპარი პოპულაცია შეფერილობის მიხედვით პოლიმორფული იყო. დივერგენცია ორი ეკოლოგიური ნიშის გაჩენის შემდეგ დაიწყო. ეკოლოგიურმა ნიშებმა დაყვეს თევზები ქვეპოპულაციებად. ქვეპოპულაციის წევრების გენეტიკურ შემადგენლობაში იყო შემთხვევითი სხვაობა. იგი გენეტიკური დრეიფის შედეგია. ყველა ამ პროცესების ჯამური მოქმედების შედეგად ერთი ქვეპოპულაციის მდედრებმა უპირატესობა წითელ ფერს, მეორე ქვეპოპულაციის მდედრებმა კი უპირატესობა ცისფერს მიანიჭეს. სქესობრივი გადარჩევის შემდგომმა მოქმედებამ შეფერილობაში განსხვავება გააძლიერა. მდედრები აგრძელებდნენ შეჯვარებას იმ მამრებთან, რომლებთაც უფრო მკვეთრი ცისფერი ან წითელი შეფერილობა ჰქონდათ. (იხილეთ თავი 23 სქესობრივი გადარჩევის გასახსენებლად).

ამჟამად ტბა ვიქტორია ბინძურდება. შესაძლებელია, დაბინძურების გამო ციხლიდების დათიშვა საპირისპირო მიმართულებით წავიდეს. დაბინძურების შედეგად მდედრ ციხლიდებს უჭირთ მამრების ფერის გარჩევა. ამიტომ *pundamilias* და *P.nyererei*-ს გენოფონდები შეიძლება ისევ ერთმანეთს შეერწყას.

ალოპატრიული და სიმპატრიული სახეობათა წარმოქმნა: შეჯამება

სანამ გავაგრძელებდეთ დისკუსიას, გავიხსენოთ ის ორი მთავარი გზა, რომლითაც ახალ სახეობათა წარმოქმნა მიმდინარეობს. ალოპატრიული სახეობათა წარმოქმნისას ახალი სახეობები წინაპარი სახეობიდან ყალიბდება. ეს პროცესი მშობელი პოპულაციის გეოგრაფიული იზოლაციის შედეგად ხდება. იზოლირებული პოპულაცია ბუნებრივი გადარჩევისა და გენეტიკური დრეიფის შედეგად ვითარდება. რეპროდუქციული იზოლაცია გენეტიკური ცვლილებების პარალელურად შეიძლება ჩამოყალიბდეს. რეპროდუქციული ბარიერი შვილეულ პოპულაციას მშობელი პოპულაციის წევრებთან შეჯვარებისგან იცავს. ეს დაცვა გრძელდება მაშინაც, თუ პოპულაციის წევრებს შორის კონტაქტი აღდგება.

სიმპატრიული სახეობათა წარმოქმნის დროს რეპროდუქციული ბარიერი მოქმედებს პოპულაციების ქვეერთეულებზე მშობლიური პოპულაციიდან გეოგრაფიული იზოლაციის გარეშეც. მცენარეებში ჩვეულებრივად გვხვდება ალოპოლიპლოიდია, ანუ ახლო მონათესავე სახეობების ჰიბრიდ-

იზაცია სქრომოსომთა ძირითადი კომპლექტის გაორმაგებით. ქრომოსომული კომპლექტის ჯერადად გაზრდა უჯრედის ნორმალური გაყოფის დარღვევის შედეგია. ალოპოლიპლოიდიის შედეგად ნაყოფიერი პოლიპლოიდური ინდივიდები ყალიბდება. სიმპატრიული სახეობათა წარმოქმნას ჰაბიტატის, საკვების წყაროს, ან სხვა რესურსის შეცვლის შედეგად ხორციელდება. ამ დროს პოპულაციის ქვეერთეული ხდება რეპროდუქციულად იზოლირებული, ვინაიდან იყენებს იმ რესურსებს, რომლებსაც მშობლიური პოპულაცია არ იყენებდა. ცხოველებში სახეობათა წარმოქმნა ხდება სქესობრივი გადარჩევის შედეგად პოლიმორფულ პოპულაციაში.

ადაპტაციური რადიაცია

ერთი საერთო წინაპრიდან მრავალი სხვადასხვანაირად ადაპტირებული სახეობის ევოლუცია არის **ადაპტაციური რადიაცია.** ის ხორციელდება ახალ გარემო პირობებში, ახალი შესაძლებლობების გამოყენებით. როგორც წესი ადაპტირურ რადიაციას ადგილი აქვს, როცა რამდენიმე ორგანიზმი გადაინაცვლებს ახალ, ხშირად ძველისგან დაცილებულ არეალში **(სურათი 24.11),** ან როცა გარემოს ცვლილების შედეგად ხდება სახეობების გადაშენება და გადარჩენილებისთვის ახალი ეკოლოგიური ნიშა ჩნდება. მაგალითად: ნამარხი ნაშთებიდან ჩანს, რომ ძუძუმწოვრებმა განიცადეს ძლიერი ადაპტაციური რადიაცია დინოზავრების გადაშენების შემდეგ, რომელიც 65 მილიონი წლის წინ მოხდა.

როგორც კენეს კანეშირო ამბობს ..... გვერდებზე მოცემულ ინტერვიუში, ჰავაის არქიპელაგი მსოფლიოში ადაპტაციური რადიაციის საუკეთესო ასპარეზია. ჰავაის არქიპელაგი განლაგებულია უახლოესი კონტინენტიდან 3 500 კმ-ის დაშორებით. ეს ახალგაზრდა ვულკანური წარმოშობის კუნძულების ჯაჭვია. ჯაჭვის ბოლოში, სამხრეთ აღმოსავლეთით, განლაგებულია ყველაზე ახალგაზრდა კუნძული ჰავაი. მისი ასაკი ერთ მილიონ წელზე ნაკლებია. მას დღემდე ახასიათებს ვულკანური აქტივობა. არქიპელაგის კუნძულებზე ცოცხალი ორგანიზმების განსახლება ხდებოდა საკმაოდ სწრაფად, კუნძულის წარმოქმნის შემდეგ. ეს პროცესი თანდათან ხორციელდებოდა შედარებით ძველ დასახლებულ კუნძულიდან ახალ დაუსახლებელ კუნძულამდე. კუნძულზე სახლდებოდნენ ორგანიზმები, რომლებიც ოკეანის დინების, ან ქარის საშუალებით დიდი მანძილით დაშორებული ადგილიდან, ან უფრო ძველი კუნძულიდან ახალ კუნძულზე აღწევდნენ. ანუ ყოველ კუნძულზე დასახლება იყო შემთხვევითი.

ყოველი კუნძულის სიმაღლე ზღვის დონიდან და მოსული ნალექების რაოდენობა განსხვავებულია, ანუ კუნძულებს ახასიათებთ ფიზიკური მაჩვენებლების მრავალფეროვნება. ეს ქმნის ბევრ შესაძლებლობას ევოლუციური მრავალფეროვნებისთვის ბუნებრივი გადარჩევის გზით (სურათი 24.12).

მრავლობითი ინვაზია (შეჭრა). ალოპატრიული და სიმპატრიული სახეობათა წარმოქმნა აძლიერებს ადაპტაციურ რადიაციას. თითქოს ხდება ადაპტაციური რადიაციის აფეთქება. წარმოიქმნება სახეობები, რომლებიც კუნძულის გარდა სხვაგან მსოფლიოში არსად არ გვხვდებიან. ასეთია არქიპელაგზე მობინადრე სახეობათა უმეტესობა.



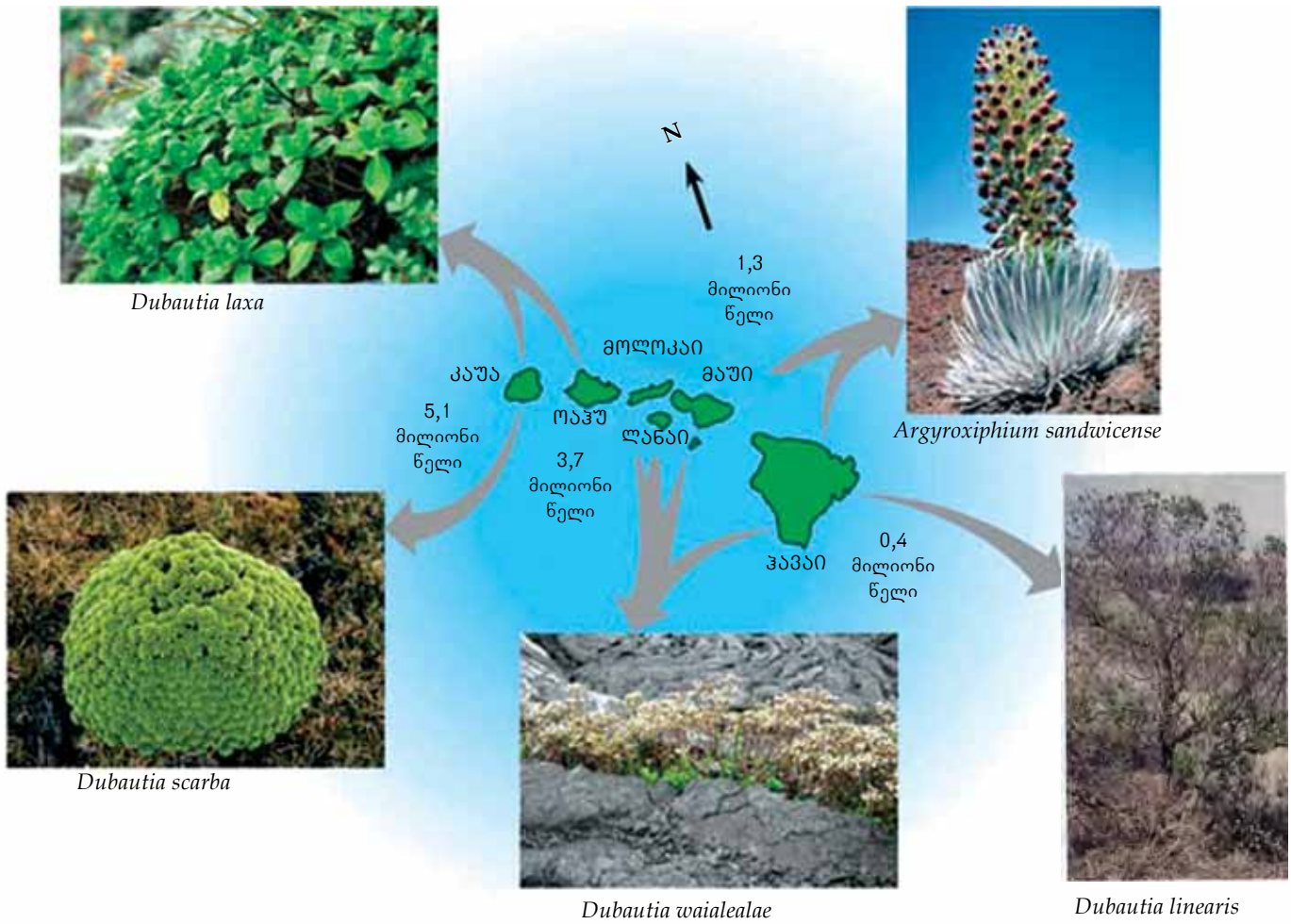
▲ *სურათი 24.11* ***ნაყოფის გაბნევა დიდ მანძილზე.*** *მცენარე პიზონიას (გვ* Pisonia*) ნაყოფი შესაკრავი „ფხრიწის“ მსგავსად შავი თევზიყლაპიას ბუმბულს ემაგრება და ავსტრალიის სანაპიროდან შორს ვრცელდება. ამ მექანიზმის დახმარებით თესლი დიდ მანძილზე ვრცელდება. (ნაყოფის ბუმბულთან მიმაგრების სტრუქტურის შესწავლის შედეგად მკვლევრებმა შესაკრავი „ფხრიწი“ შექმნეს).*

სახეობათა წარმოქმნის გენეტიკის შესწავლა

სადღეისოდ გენეტიკა ვითარდება სწრაფი ნაბიჯებით. ამის საშუალებით მკვლევარებს შეუძლიათ დიდი სიზუსტით განსაზღვრონ გენები, რომლებიც ძირითად როლს თამაშობენ სახეობათა წარმოქმნის გარკვეულ პროცესებში. დუგლას შემსკემ და მისმა კოლეგებმა (მიჩიგანის სახელმწიფო უნივერსიტეტი) ჩაატარეს ერთ-ერთი ასეთი კვლევა მათ განიხილეს გვარი Mimulus–ის ორი სახეობა **(Mimulus; იხილეთ** სურათი 24.4 ე და ზ**)** *იმულუს ლეწისიი*-ს და *Mimulus cardinalis*-ს შესაბამისად ფუტკრები და კოლიბრები მტვერავენ. მათი გენოფონდები პრეზიგოტული იზოლაციით არის განმხოლოებული. მაგრამ ეს სახეობები პოსტზიგოტურ იზოლაციას არ ფლობენ; ორანჟერეაში ისინი ერთმანეთს ეჯვარებიან. მიღებულ ჰიბრიდები ნაირგვარად შეფერილ და სხვადასხვა ზომის ყვავილებს იკეთებენ. ისინი ნაყოფიერ ნაყოფიერ შთამომავლობას იძლევიან. მკვლევარები აკვირდებოდნენ, რომელი დამტვერავი ცხოველი რომელ მცენარეს ირჩევდა. მცენარეებს შორის გენეტიკური სხვაობის გამოკვლევის შედეგად მკვლევარებმა დაადგინეს, რომ ცხოველის მიზიდვაზე ორი გენია პასუხისმგელი. ერთი ლოკუსი მოქმედებს ყვავილის შეფერილობაზე, მეორე კი — ნექტარის რაოდენობაზე, რომელსაც მცენარე წარმოქმნის. მკვლევარებმა დაადგინეს, თუ რომელი მცენარე რომელი დამტვერავისთვის არის მიმზიდველი. ამ ლოკუსის მიხედვით ალელების მრავალფეროვნების შედეგად მიმდინარეობს სახეობათა წარმოქმნა.

სახეობათა წარმოშობის სიხშირე

ნამარხი ნაშთებიდან ჩანს, რომ ხშირად გეოლოგიურ სტრატაში ახალი სახეობა მყისიერად ჩნდება. რამდენიმე



▲ *სურათი 24.12* ***ადაპტაციური რადიაცია.*** *მოლეკულური ანალიზიდან გამომდინარეობს, რომ ჰავაის მცენარეები სხვა მცენარეებისგან მნიშვნელოვნად განსხვავდებიან. მათ „ვერცხლისფერი მცენარეების კავშირის“ სახელით იცნობენ. ყველა ეს მცენარე ერთი წინაპარი მცენარის მადიას (*Madia sativa*) შთამომავლაია. ის ჰავაის კუნძულებზე ჩრდილოეთი ამერიკიდან დაახლოებით 5 მილიონი წლის წინათ მოხვდა. ვერცხლის მცენარეების კავშირის წევრები ამჟამად სხვადასხვა კუნძულზე, განსხვავებულ ჰაბიტატებში ბინადრობენ. ალოპატრიული და სიმპატრიული სახეობათა წარმოშობისას ისინი განსხვავებულ ფორმებად ჩამოყალიბდნენ.*

სტრატაში ჯიუტად რჩება უცვლელი და შემდეგ კი ქრება. პალეონტოლოგებმა ნილს ელდრეჯმა (ამერიკის ბუნების ისტორიის მუზეუმი) და სტეფან ჯეი გოულდმა (ჰარვარდის უნივერსიტეტი) შემოიტანეს ტერმინი **პერიოდულად დარღვევადი წონასწორობა.** ამ ტერმინით შეეცადნენ აღეწერათ სახეობის უცვლელობის პერიოდები, რომლებიც დრო და დრო უეცარი ცვლილებებით ირღვევა.

ზოგიერთი მკვლევარი თვლის, რომ ამ მოვლენის ასახსნელად უნდა გვერდი აუათოთ დარვინის (შთამომავლობა თანდათანობითი მოდიფიკაციებით) მოდელს. თუმცა არ არის აუცილებელი, რომ მართლაც ასე იყოს. უპირველეს ყოვლისა ასეთ პოპულაციებს შეიძლება ნაკლები წყვეტა ჰქონდეთ, ვიდრე ეს განამარხებული ფორმებიდან ჩანს. წარმოიდგინეთ, რომ სახეობა არსებობს 5 მილიონი წლის განმავლობაში, მაგრამ ძირეული მორფოლოგიური ცვლილებების უმეტესობა მოხდა მისი არსებობის პირველი 50 000 წლის განმავლობაში.

რაც მისი არსებობის ერთ პროცენტს წარმოადგენს. დროის ასეთი მცირე მონაკვეთების აღრიცხვა ნამარხებიდან ვერ ხერხდება. ამიტომ შეიძლება მოგვეჩვენოს, რომ სახეობა ჯერ უეცრად გაჩნდა, შემდეგ მცირეთ იცვლებოდა, ან საერთოდ არ შეცვლილა და ასე არსებობდა, შემდეგ კი გადაშენდა. სახეობის განვითარებას ალბათ რამდენიმე ათეული ათასი წელიწადი დასჭირდა, მაგრამ ცვლილებების ამ პერიოდმა ნამარხები ვერ შემოგვინახა **(სურათი 24.13).**

სინამდვილეში დარვინმა შეამჩნია ეს მოვლენა ნამარხების შესწავლის დროს. ის მსჯელობდა პერიოდულად დარღვეული წონასწორობის კონცეფციის თანახმად, როცა წერდა. „ყოველი სახეობა გარკვეული რაოდენობის გარდამავალ სტადიებს გადის, პერიოდები, რომელთა განმავლობაში ყოველი სახეობა განიცდის მოდიფიკაციას წლებში რომ დავთვალოთ გრძელია, ანუ ეს პროცესი მრავალ წელიწადს საჭიროებს. მაგრამ ცვლილების პერიოდები მცირეა იმ პერიოდებთან შე-

დარებით, რომელთა განმავლობაში სახეობა რჩება უცვლელ მდგომარეობაში.“

შეიძლება ასევე ავხსნათ უცვლელობის (სტაზისის) მდგომარეობა. ყველა სახეობა არსებობის დასაწყისიდან განაგრძობს ადაპტაციას. ხშირად ადაპტაციის შედეგებს ნამარხებიდან ჩვენ უბრალოდ ვერ ვხედავთ. მაგალითად ჩვენ ვერ დავინახავთ ორგანიზმის ბიოქიმიურ პროცესებში მომდარ მცირე მოდიფიკაციას. ამიტომ უცვლელი შთამომავლობის ჰიპოტეზა თითქმის მთლიანად მორფოლოგიურ ნიშნებზეა (ჩონჩხი, გარეგანი აგებულება) დამყარებული.

მოჩვენებითი გარეგნული წონასწორობის პერიოდების განმავლობაში ცვლილებები ქცევაში, შინაგან აგებულებაში და ფიზიოლოგიაში შეუმჩნეველი რჩება. თუ გარემო იცვლება, უძრავი მდგომარეობა ირღვევა. მონაცვლეობითი რღვევა ხილვად კვალს ტოვებს ნამარხებში.

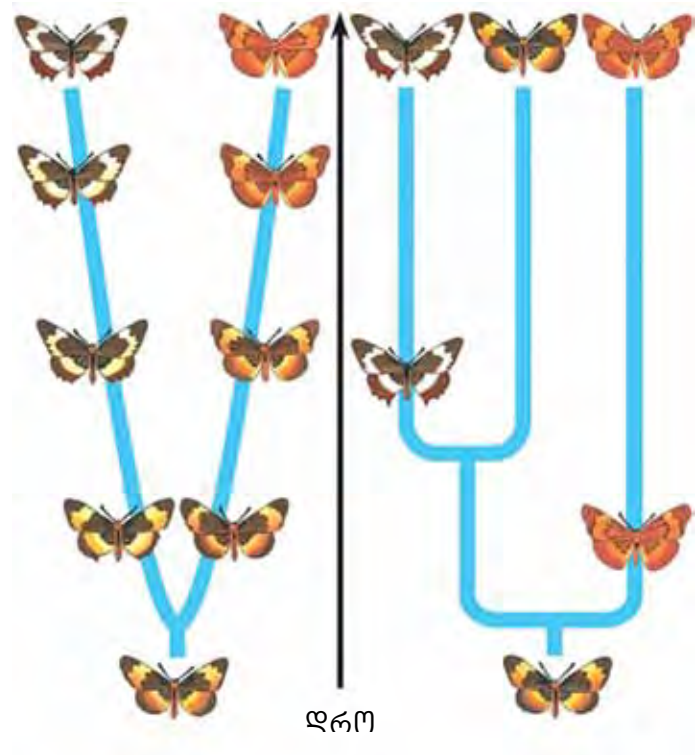
კონცეფცია 24.2 შემოწმება

1. ნაკლებად მოსალოდნელია, რომ ალოპატრიული სახეობათა წარმოქმნა მატერიკთან ახლოს განლაგებულ კუნძულზე მოხდეს, ვიდრე იმავე ფართობის უფრო მეტად იზოლირებულ კუნძულზე. ახსენით რატომ
2. ჩვეულებრივად საზამთრო დიპლოიდურია (2n=22). მაგრამ სქესობრივი გამრავლების დროს წარმოიქმნება ტეტრაპლოიდი (4n=44) მცენარეც. თუ მოხდა ტეტრაპლოიდი მცენარის შეჯვარება დიპლოიდურთან, წარმოიქმნება ტრიპლოიდი (3n=33) თესლები. ტრიპლოიდური შთამომავლობას შეუძლია მოგვცეს ტრიპლოიდური უთესლო საზამთრო. მათი გამრავლება შესაძლებელია მოჭრილი ღეროებით (ვეგეტატიურად). შეიძლება თუ არა დიპლოიდური და ტეტრაპლოიდური საზამთრო განსხვავებულ სახეობათ მივიჩნიოთ? ახსენით
3. ნამარხ ფორმებში შედარებით იშვიათად გვხვდება ისეთი გარდამავალი ნამარხები, რომლებიც შედარებით ახალ სახეობებს უფრო ძველთან აერთიანს. თქვენი აზრით რატომ მოხდა ასე?

კონცეფცია 24.3

სახეობათა წარმოქმნის პროცესის განმავლობაში შეიძლება დაგროვდეს მაკროევოლუციური ცვლილებები

სახეობათა წარმოქმნა შეიძლება უმნიშვნელო სხვაობის საფუძველზე დაიწყოს. ამის მაგალითია ციხლიდას ზურგის შეფერილობა. თუმცა რაც უფრო იზრდება დროის განმავლობაში სხვაობა სახეობებს შორის, სახეობები უფრო გამოკვეთილები ხდებიან. ასე რომ სახეობათა წარმოქმნა



(ა) გრადუალიზმის (თანდათანობითი ცვლილების) მოდელი. საერთო წინაპრისგან წარმოშობილი სახეობები მორფოლოგიურად ერთმანეთს თანდათან ცილდებიან. ეს პროცესი ღრმავდება უნიკალური ადაპტაციების წარმოქმნის შემდეგ

(ბ) პერიოდულად დარღვეული წონასწორობის მოდელი. ახალი სახეობა მშობლიურ სახეობას გამოეყოფა. ძირეული ცვლილებები გამოყოფის შემდეგ მცირე დროში მიმდინარეობს. დანარჩენი დროის განმავლობაში სახეობა მცირედ იცვლება.

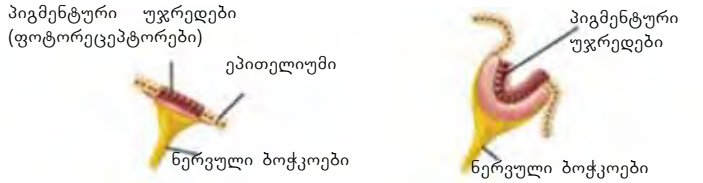
▲ *სურათი 24.13* **სახეობათა წარმოქმნის სისწრაფის ორი მოდელი**

მაკროევოლუციური ცვლილებების დასაწყისია. მიკროევოლუციურ ცვლილებებს ადგილი აქვთ ერთი გენოფონდის ფარგლებში.

ამის მსგავსად მაკროევოლუციური ცვლილება გროვდება იმ პროცესების განმავლობაში, რომლებზეც საუბარი გვქონდა 23 თავში. ეს არის ბუნებრივი გადარჩევა, მუტაცია, გენეტიკური დრეიფი და გენთა ნაკადი. მაკროევოლუციური ცვლილება შემაჯამებელი ცვლილება არის. ის სახეობათა წარმოქმნის მცირე ეპიზოდების დაგროვების შედეგია. ყველაფერს ამას მივყევართ ძირეულ ევოლუციურ ცვლილებამდე. ახლა განვიხილავთ ზოგიერთ გზას, რომლითაც მიმდინარეობენ ძირეული გარდაქმნები.

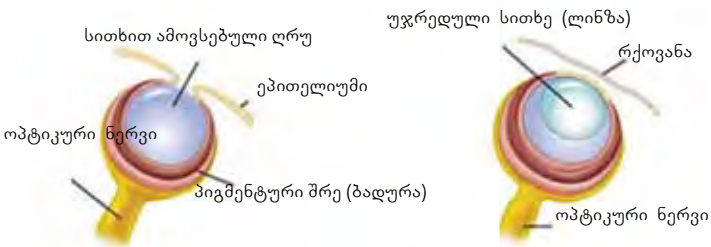
ევოლუციური სიახლეები

დარვინის კონცეფცია სახეშეცვლილ შთამომავლობაზე შეიძლება გამოვიყენოთ უფრო ძირეული მორფოლოგიური გარდაქმნების განხილვის დროს. უმეტეს შემთხვევაში რთული სტრუქტურები ვითარდებიან გაცილებით მარტივი



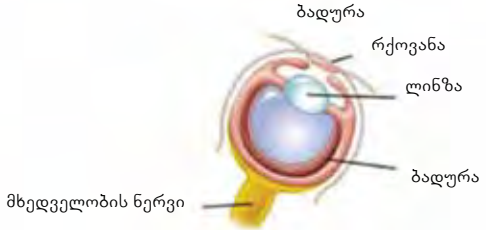
(ა) პიგმენტური უჯრედების ჯგუფი. რიგი *Patellogastropoda*–ს წარმომადგენელს *Patella*-ს ფოტორეცეფტორების მარტივი გროვა აქვს

(ბ) თვალის ბუდე. ნიჟარიან მოლუსკს *Pleurotomaria*-ს აქვს თვალბუდე. სითხით სავსე ღრუ



(გ) პატარა ნახვრეტის (ნემსის თავის ხელა) მქონე კამერის მსგავსი თვალი. *Nautilus*-ის თვალი ნემსის თავის ნახვრეტის მქონე კამერის მსგავსად ფუნქციონირებს (ულინზო კამერის ძველი ტიპი).

(დ) თვალი პრიმიტიული ლინზით. ზღვის ლოკოკინას *Murex*–ს აქვს პრიმიტიული ლინზა. ის კრისტალის მსგავსი უჯრედებისგან შედგება. რქოვანა ეპითელიუმის გამჭვირვალე რეგიონია (ეპიდერმა). ის თვალს იცავს და სინათლის ფოკუსირებაში ეხმარება. ოპტიკური ნერვი, რქოვანა, ლინზა, ბადურა



(ე) რთული კამერის მსგავსი თვალი. კალმარ *Loligo* - ს რთული თვალი აქვს რომლის ნაწილები (რქოვანა ლინზები და ბადურა) ხერხემლიანების თვალის შესაბამისი ნაწილების მსგავსია, მაგრამ დამოუკიდებლად განვითარდნენ.

▲ *სურათი 24.14* ***მოლუსების სხვადასხვა სირთულის თვალი.***

სტრუქტურებიდან, რომლებთაც იგივე ძირითადი ფუნქცია გააჩნიათ. მაგალითად განვიხილოთ ადამიანის თვალი. ადამიანის თვალი რთული ორგანოა. ის რამდენიმე ნაწილისგან შედგება. ეს ნაწილები ერთად ქმნიან გამოსახულებას და რომელსაც ტვინს გადასცემენ. როგორ წარმოიქმნა ადამიანის თვალი თანდათანობითი გართულების შედეგად? თუ თვალს ფუნქციონირებითვის სჭირდება ყველა კომპონენტი, რომელიც თანამედროვე თვალს გააჩნია, მაშინ როგორ შეეძლო „დაუსრულებელ თვალს„ იგივე სამსახური გაეწია ჩვენი წინაპრისთვის?

ამ არგუმენტის ნაკლი, რასაც თვითონ დარვინი ამჩნევდა არის იმის დაშვება, რომ მხოლოდ რთული თვალის გამოყენება არის შესაძლებელი. სინამდვილეში ბევრი ცხოველის სიცოცხლე დამოკიდებულია ისეთ თვალზე, რომელიც ჩვენს თვალთან შედარებით, გაცილებით მარტივი აგებულებისაა (სურათი 24.14). ყველაზე მარტივი თვალი რომელსაც ჩვენ ვიცნობთ არის ფოტორეცეფტორის მქონე უჯრედის თვალაკი. ის მგრძნობიარეა სინათლის მიმართ. მარტივ თვალს როგორც ჩანს ერთი ევოლუციური წარმომავლობა აქვთ, ამჯერად ისინი განსხვავებულ ცხოველებში გვხვდებიან. მაგალითად მციერ ზომის მუცელფეხიანი მოლუსკებში (ტიპი Molluska -ს წარმომადგენლები). ასეთ თვალს გამოსახულების ფოკუსირებისთვის საჭირო ლინზები ან სხვა ორგანოები არა აქვს, მაგრამ ასეთი თვალის საშუალებით ცხოველს შეუძლია სიბნელის და სინათლის გარჩევა. რიგი *Patellogastropoda*-ს წარმომადგენლები (ლამბაქის ფორმის მოლუსკები) კლდეებს უფრო მაგრად ეჭიდებიან, როცა ჩრდილი ეფარებათ ან ბნელდება. ეს არის ქცევითი ადაპტაცია, რომელიც ამცირებს მათი განადგურების (შეჭმის) რისკს. რიგი *Patellogastropoda* -ს წარმომადგენლებს გრძელი ევოლუციური ისტორია აქვთ. ამიტომ შეგვიძლია დავასკვნათ, რომ მათი მარტივი თვალი საკმარისია, რომ უზრუნველყოს მათი გადარჩენა და გამრავლება.

ცხოველთა სამყაროს სხვადასხვა ტიპის წარმომადგენლების რთული თვალი მარტივი საბაზო სტრუქტურიდან დამოუკიდებლად მრავალჯერ განვითარდა. ზოგ მოლუსკს (კალმარების და რვაფეხიანების ჩათვლით) აქვთ ისეთივე სირთულის თვალი, როგორიც ადამიანს ან სხვა ხერხემლიან ცხოველებს მოეპოვებათ (**იხილეთ სურათი 24.14**). მართალია მოლუსკის რთული თვალი დამოუკიდებლად განვითარდა ხერხემლიანების რთული თვალისგან, მაგრამ ორივე ეს სტრუქტურა განვითარდა წინაპარი მარტივი ფოტორეცეპტორული უჯრედებისგან. თვალის აგებულების გამრავალფეროვნება მოხდა თანდათანობითი მოდიფიკაციების შედეგად. მოდიფიკაციის ყოველ სტადიაზე უფრო რთული აგებულების თვალის მფლობელი იღებდა უპირატესობას გადარჩენასა და გამრავლებაში. ევოლუციური დივერგენციის დამამტკიცებელი არგუმენტებს ვიღებთ გენების ფილოგენეტიკური ანალიზის შედეგად. კერძოდ კი იმ გენების, რომლებიც თვალის განვითარების „ძირითადი მარეგულირებლები“ არიან. ეს გენები თვალის მქონე ყველა ცხოველს საერთო აქვთ.

მთელი თავისი ევოლუციური ისტორიის განმავლობაში თალი ინარჩუნებს მხედველობის ფუნქციას. მაგრამ ევოლუციური სიახლე მაშინაც შეიძლება წარმოიქმნას, როცა გარკვეული სტრუქტურა თანდათანობით სხვა ფუნქციას იძენს. სტრუქტურები, რომლებიც ერთი ფუნქციისთვის ვითარდებოდნენ გადავიდნენ სხვა ფუნქციის შესრულებაზე. ასეთი სტრუქტურები ზოგჯერ საჭიროებენ გადასინჯვას. მკვლევარები ცდილობენ დაადგინონ, თუ რა იყო საწყისი სტრუქტურის ადაპტაცია და განასხვავონ საბოლოო სტრუქტურა საწყისი სტრუქტურიდან.

გაითვალისწინეთ, რომ ფუნქციის შეცვლა არ ნიშნავს იმას, რომ სტრუქტურა მიზანმიმართულად, მომავალი ცვლილების გათვალისწინებით ვითარდებოდა. ბუნებრივ გადარჩევას არ შეუძლია მომავლის განსჭვრეტა; მას შეუძლია მხოლოდ გააძლიეროს სტრუქტურა, რომლის გამოყენება მოცემულ მომენტში არის აუცილებელი. მაგალითად: ფრინველების მსუბუქი, ფორებიანი ძვლები ჰომოლოგიურია ხმელეთზე მობინადრე ფრინველების წინაპრის ძვლების. თუმცა ფორიანი ძვლები ფრინველების წინაპრებში არ განვითარებულან, მო-

მავალი ფრენისთვის საჭირო ადაპტაციის სახით. მათ მფლობელებს ალბათ სხვა სარგებელი ჰქონდათ ამ ძვლებისგან. ფრინველის ახლო მონათესავე სახეობის ნამარხები ნაპოვნი იყო ჩინეთში. ეს მცირე ზომის ცხოველები არ დაფრინავდნენ. მათ ჰქონდათ ფეხები, რომელთა საშუალებით დაძვრებოდნენ ხეებზე და იჯდნენ ხის ტოტებზე. მსუბუქი ძვლები ალბათ აადვილებდნენ ხეზე მოძრაობას. ამ ცხოველებს ფრთის მსგავსი წინა კიდურები და ბუმბული ჰქონდათ. ბუმბული ზრდიდა ამ მცირე ზომის ცხოველების წინა კიდურების ფართობს. ალბათ დასაწყისში მას სხვა ფუნქცია ჰონდა, მაგალითად საქორწინო რიტუალის, თერმორეგულაციის ან შენიღბვის (ფუნქციები რომლებსაც ბუმბული დღემდე ასრულებს). შემდეგ კი დაიწყო მისი გამოყენება ფრენისთვის. პირველი ფრენა ალბათ მცირე მანძილზე ირაო იყო.

მართლაც, პირველი ბუმბული, რომელსაც ვხვდებით ნამარხებში იყო მოკლე და ღინღლისმაგვარი. ფრენისთვის ადაპტირებული ბუმბული მოგვიანებით გაჩნდა. დროის განმავლობაში ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად გადაირჩა დამატებითი მუტაციები. ამის შემდეგ ბუმბული და ფრთები ისეთნაირად გარდაქმნა, რომ უკეთ ასრულებდნენ ახალ ფუნქციას.

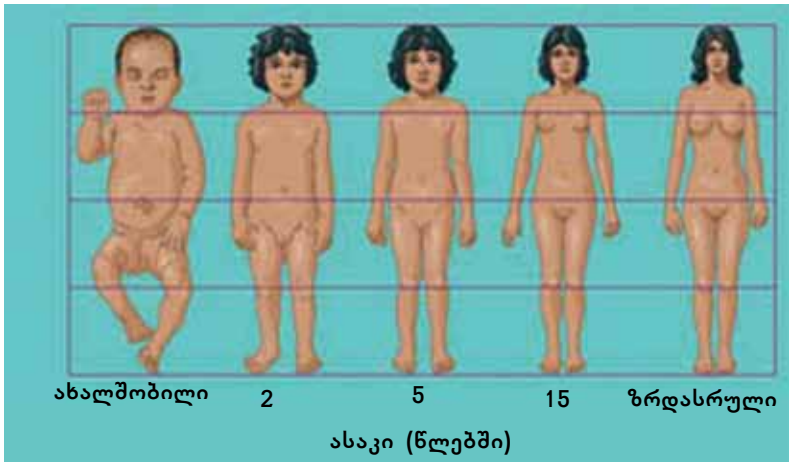
ფუნქციის შეცვლის კონცეფცია გვთავაზობს ახნას, თუ როგორ მოხდა თანდათან ახალი თვისებების განვითარება მთელი რიგი შუამავალი სტადიების გავლით. ყოველ სტადიაზე ამ თვისებებს ორგანიზმისთვის იმ პერიოდისთვის სასარგებლო ფუნქცია ჰქონდათ. ჰარვარდის უნივერსიტეტის ზოოლოგის კარელ ლაიემის სიტყვებით „ევოლუცია ჰგავს მანქანის ახალი მოდელის შექმნის პროცესს, რომელიც მიმდინარეობს მანქანის მოძრაობასთან პარალელურად“.

განვითარების მაჯინცრიღლიგი გენების ევოლუცია

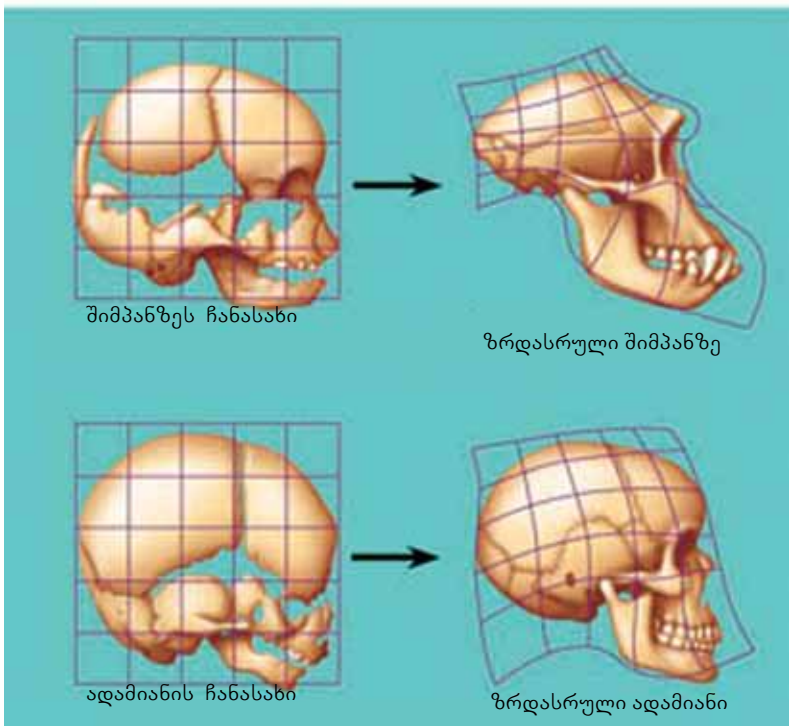
როგორც 21 თავში წაიკითხეთ ევოლუციურ ბიოლოგიასა და განვითარების ბიოლოგიას შორის კავშირით შუქდება, თუ მცირე გენეტიკური სხვაობა ინდივიდებს შორის როგორ გარდაქმნება სახეობათა შორის დიდ მორფოლოგიურ განსხვავებად. გენები, რომლებიც აპროგრამებენ განვითარებას, ამავე დროს აკონტროლებენ სტრუქტურების განვითარების ხარისხს, დროს და სივრცობრივი განლაგების ცვლილებებს. ეს კონტროლი გრძელდება, სანამ ორგანიზმი ზიგოტიდან ზრდასრულ ფორმამდე ვითარდება.

განვითარების დროის მონაკვეთის და სიჩქარის ცვლილება

ბევრი განმაცვიფრებელი ევოლუციური ცვლილება არის **ჰეტეროქრონიის** შედეგი (ბერძნულიდან hetero – განსხვავებული და chronos – დრო). განვითარების ეტაპის გავლისთვის საჭირო დროის



ა) ადამიანის სხეულის ნაწილების ზრდის სხვადასხვა სიჩქარე. ბავშვის ზრდისას მისი ხელები და ფეხები უფრო ჩქარა იზრდება, ვიდრე თავი და სხეული. ამ დიაგრამაზე ნაჩვენებია სხვადასხვა ასაკის ინდივიდები. მასშტაბი ერთნაირია.



ბ) ადამინის და შიმპანზეს ჩანასახის თავის ქალას ფორმა მსგავსია. ალომეტრიული ზრდის გამო ახალშობილი შიმპანზეს მომრგვალებული ქალა და ვერტიკალური პირისახე წაგრძელებულ ქალად და ჩაჭრილ პირისახედ გადაიქცევა. ეს ფორმა ზრდასრული შიმპანზესთვის დამახასიათებელია. ზრდის იგივე ალომეტრიული მოვლენები დამახასიათებელია ადამიანისთვისაც, მაგრამ ყბა თავის ქალას სხვა ნაკვთებთან შედარებით ნაკლებად გრძელდება.

▲ *სურათი 24.15* **ალომეტრიული ზრდა.** *სხეულის სხვადასხვა ნაწილის ზრდის განსხვავებული სიჩქარე განსაზღვრავს სხეულის პროპოციებს.*



(ა) ხმელეთზე მობინადრე სალამანდრა. კიდურის ზრდის პერიოდი უფრო გრძელია, რაც უფრო გრძელ და ნაკლებად შეზრდილ თითებში აისახება



(ბ) ხეზე მობინადრე სალამანდრა. კიდურის ზრდა უფრო მალე მთავრდება. ევოლუციის განმავლობაში თითების სიგრძე დ აშეზრდოილობა იცვლება. ამიტომ სალამანდრა ხის ტოტზე ვერტიკალურად ადვილად ადის.

▲ *სურათი 24.16* ***ჰეტეროქრონია და სალამანდრას, ახლო მონათესავე სახეობების კიდურის ევოლუცია***

მონაკვეთის ან სხეულის ნაწილების ფარდობითი განვითარების ევოლუციური ცვლილებები. მაგალითად: ორგანიზმის ფორმა ნაწილობრივ დამოკიდებულია სხეულის განსხვავებული ნაწილების ზრდის სიჩქარის შეფარდებაზე სხვა ნაწილების ზრდის სიჩქარესთან. ეს პროპოცია ანიჭებს სხეულს სპეციფიკურ ფორმას. მას უწოდებენ **ალომეტრიულ ზრდას** (ბერძნულიდან allos — სხვა და metron — გაზომვა) 24.15ა სურათზე ნაჩვენებია თუ როგორ იცვლება ალომეტრიული ზრდის შედეგად ადამიანის სხეულის პროპორციები მისი განვითარების დროს. ზრდის ფარდობითი სიჩქარის მცირე შეცვლაც კი მნიშვნელოვნად ცვლის ზრდასრული ორგანიზმის ფორმას. მაგალითად განსხვავებული ალომეტრიული თვისებების გამო ადამიანის და შიმპანზის ქალას განსხვავებული ფორმა გააჩნიათ (სურათი 24.15ბ).

ჰეტეროქრონია თამაშობს როლს სალამანდრას კიდურის ევოლუციაშიც (სურათი 24.16). სალამანდრების უმეტესობა ხმელეთზე ბინადრობს, მაგრამ ზოგი სახეობა ცხოვრობს ხეებზე. ხეზე მობინადრე სალამანდრას კიდური უფრო მეტად ადაპტირებულია ხეზე ვერტიკალურად გადაადგილებასთან, ვიდრე ხმელეთზე სიარულთან. მაგალითად: ხეზე მობინადრე სალამანდრას თითები მოკლეა და ინტენსიურად შეზრდილი.

ამის საშუალებით სალამანდრა უკეთ ემაგრება ხეს. ამ ადაპტაციის საწყისი ალბათ იყო იმ ალელების ან გენების გადარჩევა, რომლებიც კიდურის განვითარების დროს აკონტროლებენ. ამ ჰიპოთეზის თანახმად წინაპარი სალამანდრას კიდური იქამდე იზრდებოდა, სანამ ზრდის მარეგულირებელი გენების პროდუქტმა არ შეწყვიტა მათი ზრდა. ამის შედეგად კიდური გარკვეული სიდიდის დარჩა. ერთ ან ორ მარეგულირებელ გენში მომხდარი მუტაცია უფრო მალე წყვიტავს კიდურის ზრდას, რაც აისახება ხეებზე მცხოვრები სალამანდრას უფრო მოკლე ტერფში. ამ მექანიზმის საშუალებით გენეტიკური ცვლილებების შედარებით მცირე რიცხვს შეესაბამება მკვეთრი და მდგრადი მორფოლოგიური ცვლილები.

ჰეტოროქრონიის შედეგად იცვლება რეპროდუქციული ორგანოების განვითარებისთვის საჭირო დროის შეფარდება სომატური (არარეპროდუქციული ორგანოების) განვითარების დროსთან. თუ რეპროდუქციული განვითარების სისჩქარე სომატური განვითარების სიჩქარესთან შედარებით დიდია, სქესობრივი სიმწიფის სტადიაზე ორგანიზმს მოზარდისთვის დამახასიათებელი სხეულის პროპორციები აქვს. ანუ წინაპარ სახეობაში სხეულის ეს პროპორციები მზარდი ორგანიზმისთვის იყო დამახასიათებელი. ამ მდგომარეობას ეძახიან პედამორფოზმს (ბერძნულიდან paedos - ბავშვის და morphosis — ფორმირება). მაგალითად: სალამანდრას სახეობათა უმეტესობას აქვს ლარვული სტადია. ლარვული სტადიის გავლის შემდეგ ის გადის მეტამორფოზს და გარდაიქცევა ზრდასრულ ფორმად. მაგრამ ზოგი სახეობა იზრდება ზრდასრულის ზომამდე და ხდება სქესმწიფე, მაგრამ ამავე დროს აქვს ლაყუჩები და სხვა ლარვული თვისებები (სურათი 24.17).

განვითარების დროის ამ ევოლუციური ცვლილების შედეგად წარმოიქმნება ცხოველები, რომლებიც ძალიან განსხვავდებიან თავიანთი წინაპრებისგან. თუმცა ამ დროს არ



▲ *სურათი 24.17* ***პედამორფოზი.*** *ზოგი სახეობა იუვენილურ თვისებებს ზრდასრულობაშიც ინარჩუნებს. ეს სალამანდრა აქსოლოტლია, რომელიც ზრდასრულის ზომამდე იზრდება, აღწევს სქესორივ ბსიმწიფეს და მრავლდება. ამავე დროს ის კონკრეტულ ლარვულ თვისებებს, მათ შორის ღაყუჩებაც, ინარჩუნებს.*

ხდება დიდი გენეტიკური ცვლილებები. მართლაც, ბოლო დაკვირევებებიდან ჩანს, რომ აქსოლოტლ სალამანდრაში პედამორფოზი წარმოიქმნა ერთ ლოკუსში მომხდარი მცირე გენეტიკური ცვლილებების შედეგად. სხვა გენებში ამ დროს ცვლილებები არ მომხდარა.

ჰეტეროქრონია მოქმედებს მორფოლოგიის ევოლუციაზე. ის ცვლის სხეულის სხვადასხვა ნაწილების განვითარების სიჩქარეს, ან ცვლის სხეულის გარკვეული ნაწილების განვითარების დაწყების ან დასრულების დროს.

ცვლილებები სივრცობრივ სტრუქტურაში

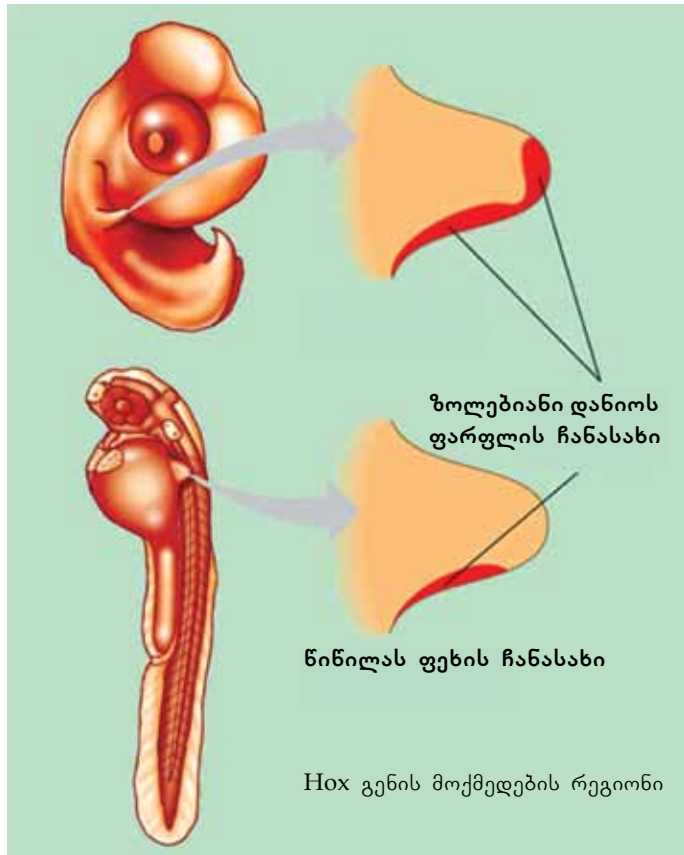
ძირითადი ევოლუციური ცვლილებები შეიძლება გამოწვეული იყოს ცვლილებებით იმ გენებში, რომლებიც აკონტროლებენ სხეულის ნაწილების ადგილმდებარეობას და სივრცობრივ აგებულებას. მაგალითად, როგორც აღწერილია 21 თავში, **ჰომეოზისური გენი** განსაზღვრავს ფრინველებში მნიშვნელოვანი სტრუქტურების — წყვილი ფრთების და წყვილი კიდურების განვითარებას. იგივე გენი განსაზღვრავს, თუ სად განვითარდება ან როგორ იქნება მოწყობილი მცენარის ყვავილის ნაწილები.

ჰომეოსიზური გენების (Hox გენების) პროდუქტები, იძლევიან ინფორმაციას ცხოველის ემბრიონში ორგანოების მდებარეობაზე. ამ ინფორმაციის მიხედვით უჯრედები იკავებენ სივრცეში გარკვეულ მდებარეობას და შემდეგ შესაბამის სტრუქტურებად ვითარდებიან. ცვლილებას ox გენებში და იმ გენებში, რომლებიც ოხ გენების თანმიმდევრულ გამოვლენას არეგულირებენ, უდიდესი გავლენა აქვს მორფოლოგიაზე.

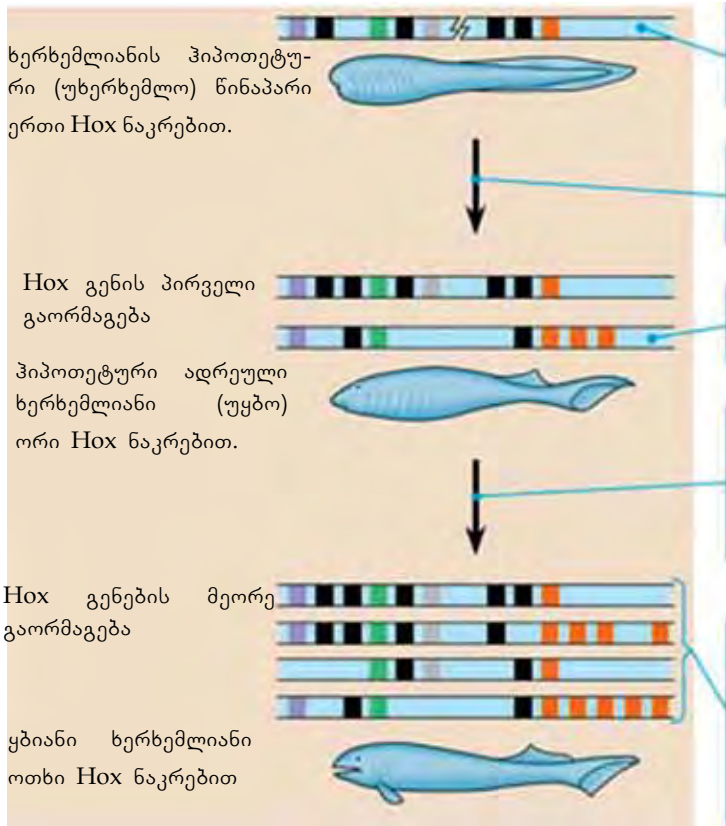
განვიხილოთ მაგალითად ოთხფეხიანების (ხმელეთის ხერხემლიანები ამფიბიების, ფრინველების, სხვა რეპტილიების და ძუძუმწოვრების ჩათვლით) ევოლუცია თევზებიდან, რომლებიც წყლის ხერხემლიანები არიან. ამ პროცესის განმავლობაში თევზის ოთხი ფარფლი კიდურებად გარდაექმნა. ოთხფეხიანის კიდურის ადაპტაციებს შორის არიან თითები (ხელის და ფეხის თითები ადამიანებში, ისინი უზრუნველყოფენ ჩონჩხის უკეთეს მდგრადობას).

თევზის ემბრიონში Hox გენი მოქმედებს ფარფლის ჩანასახის ერთი მხრის გასწვრივ განლაგებულ უჯრედების ჯგუფზე **(სურათი 24.18)**. ოთხფეხიანების ემბრიონში იგივე Hox გენები მოქმედებენ ჩანასახოვანი კიდურის ბოლოს ფორმირებაზე (ემბრიონული სტრუქტურა, რომელიც ვითარდება წინა ან უკანა კიდურებში). Hox გენები იძლევიან დამატებით ინფორმაციას თითების ძვლების და სხვა ძვლების სიგრძის შესახებ.

უხერხემლოებიდან ხერხემლიანების განვითარება დი-დი ევოლუციური ცვლილება იყო. ის ასევე უკავშირდება ცვლილებს Hox გენებში და Hox გენების მარეგულირებელ გენებში **(სურათი 24.19)**. ცვლილებები განვითარების დინამიკაში ქმნიდნენ ასეთ მორფოლოგიურ სიახლეებს. უეჭველია, რომ ეს პროცესი მნიშვნელოვან როლს თამაშობდა მაკროევოლუციაში.



▲ *სურათი 24.18* ***Hox გენები და ოთხფეხიანების კიდურების ევოლუცია.*** *წითელი ზონა იმ რეგიონებს აღნიშნავს, სადაც Hox გენების ჩონჩხის განვითარებაში ირთვება.*



უხერხემლოთა უმეტესობას გომეოზისური გენების (Hox კომპლექსი) ერთი ნაკრები აქვთ. ქრომოსომაზე ის ნაჩვენებია ფერადი ხაზით. Hox გენი სხეულის ძირითადი ნაწილების განვითარებას მართავს.

ერთი Hox კომპლექსის მუტაცია (დუპლიკაცია - გაორმაგება) დაახლოებით 520 მილიონი წლის წინ მოხდა. როგორც ჩანს, მან დამატებითი გენეტიკური მასალა მოგვცა. ეს პროცესი უკავშირდება პირველი ხერხემლიანების გაჩენას.

ადრეულ ხერხემლიანებში გენების გაორმაგებულმა ნაკრებმა სავსებით ახალი როლი იტვირთა, მაგალითად, ზურგის ძვლის განვითარების მართვა.

Hox გენის შემდეგი გაორმაგების შედეგად ოთხი ნაკრები წარმოიქმნა, რაც დღევანდელი ხერხემლიანების უმეტესობას ახასიათებს. ის დაახლოებით 425 მილიონი წლის წინ მოხდა და ალბათ პოლიპლოიდიის შედეგი იყო.მისი საშუალებით განვითარდა უფრო რთული სტრუქტურები, მაგალითად, ყბები და კიდურები.

ხერხემლიანების ჯერადად გაზრდილი Hox გენების კომპლექსი იმ გენების უმეტესობას შეიცავს, რომლებიც უხერხემლოების ერთი კომპლექსის შემადგენლობაშია. გარეგნულად ამ გენების ქრომოსომებში განლაგება მსგავსია და ისინი სხეულის იმავე რეგიონების შემდგომ განვითარებას მართავენ. ამიტომ მეცნიერებმა დაასკვნეს, რომ ხერხემლიანების Hox კომპლექსის ოთხი კლასტერიდან თითოეული უხერხემლოების ერთი კლასტერის ჰომოლოგიურია.

▲ *სურათი 24.19* ***მუტაციები Hox გენებში და ხერხემლიანების წარმოშობა***

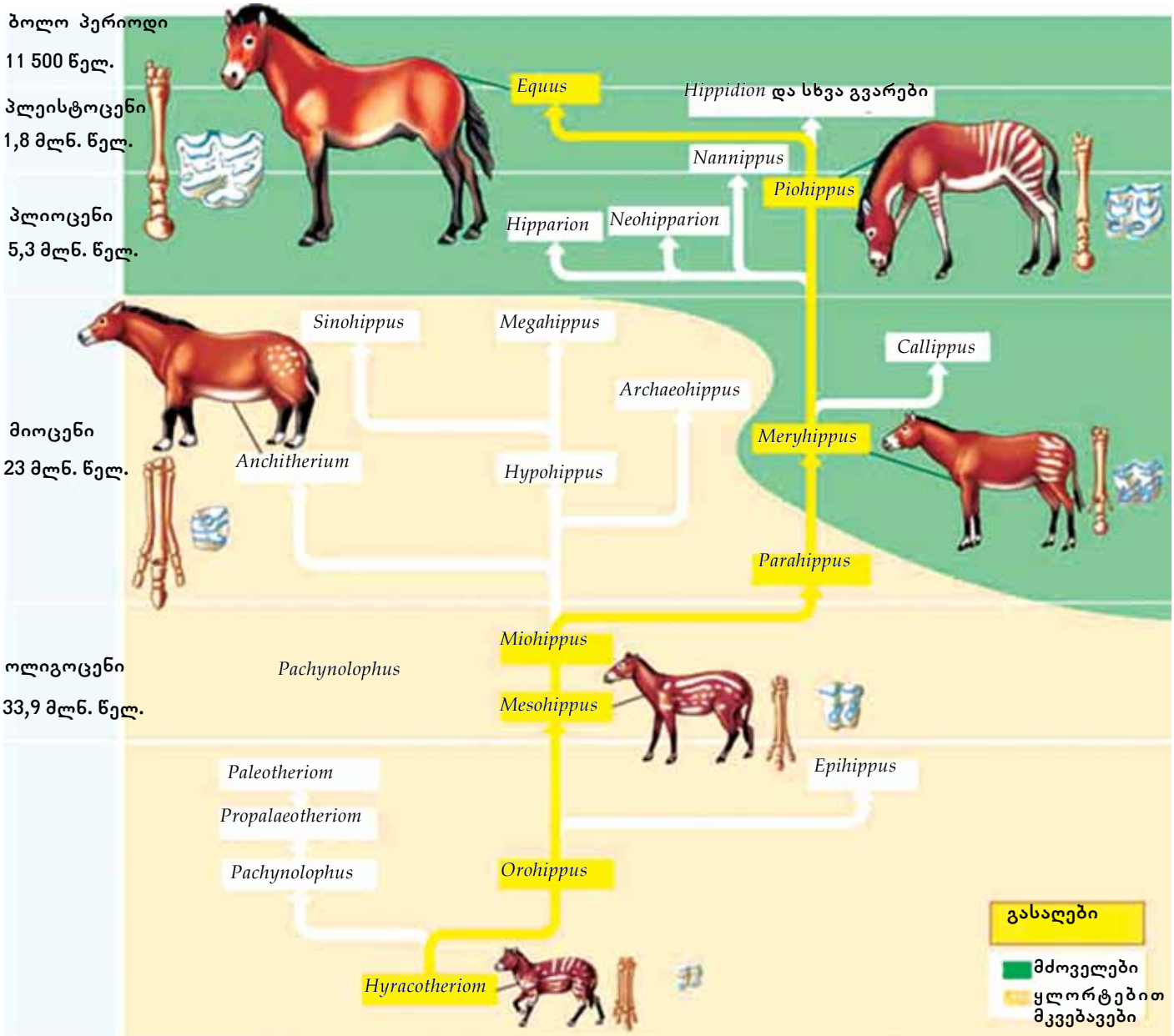
ევოლუცია არ არის თრიენცირემული გარკვეული ამოცანის შესრულებაზე

ნამარხებიდან თითქოს ჩანს ტენდენცია ცოცხალი ორგანიზმების ევოლუციაში. მაგალითად: ზოგ ევოლუციურ ხაზში არის უფრო დიდი ან მცირე სხეულის განვითარების ტენდენცია. ამის მაგალითად გამოდგება თანამედროვე ცხენის (გვარი *Equus*) ევოლუცია.

თანამედროვე ცხენი 40 მილიონი წლის წინ მცხოვრები *Hyracotherium*-ის **(სურათი 24.20)** შთამომავალია. *Hyracotherium*-ი დიდი ძაღლის ხელა იყო, წინა კიდურებზე ოთხ-ოთხი თითი ჰქონდა, უკანა კიდურებზე კი სამ-სამი. კბილები ადაპტირებული იყო ხეებიდან და ბუჩქებიდან ახალგაზრდა ყლორტების მოსაწყვეტად. ის ყლორტებით იკვებებოდა. თანამედროვე ცხენი უფრო დიდი ზომის ცხოველია, ყოველ ფეხზე მხოლოდ ერთი თითი აქვს. კბილები კი ადაპტირებულია ბალახით კვებასთან. აქვთ თუ არა ამ ცვლილებებს გარკვეული მიმართულება? თუ ეს მიმართულება არსებობს, როგორ უნდა გამოვთვალოთ ის?

ნამარხებიდან ევოლუციური პროგრესის „ამოღება“ ცრუ შთაბეჭდილებას ქმნის; ეს იგივეა, რაც დავასკვნათ, რომ ბუჩქი იზრდება ყლორტებისთვის, და განვიხილოთ ის ტოტები, რომელთა ბოლოებზე ეს ყლორტებია განლაგებული. მაგალითად: ნამარხებიდან გარკვეული სახეობების გადარჩევით, შეიძლება დავაწყოთ ის წარმატებული ხაზი, რომელსაც *Hyracotheriumi* - დან თანამედროვა ცხენებამდე მივყევართ. ამ ხაზში გამოხატულია სხეულის ზომის გაზრდის, კბილების რაოდენობის შემცირების და ბალახით კვებისთვის კბილების გარდაქმნის ტენდენცია **(ყვითელი ხაზი 24.20 სურათზე).** თუმცა თუ განვიხილავთ ცხენის ყველა ცნობილ ნამარხებს, ეს ტენდენცია წაიშლება. გვარი *Equus* არ ვითარდებოდა სწორი მიმართულებით; ცხენი არის ევოლუციური ხის ერთადერთი გადარჩენილი ტოტი. თვითონ ხე კი იმდენად დატოტვილია, რომ უფრო ბუჩქს წააგავს. ცხენი მართლაც განვითარდა სახეობათა წარმოქმნის მთელი რიგის შემდეგ, ამ რიგში არის რამდენიმე ადაპტაციური რადიაცია. ყველა რადიაციას არ მივყევართ დიდ ერთ-თითიან ბალახისმჭამელ ცხენამდე. მაგალითად: 24.20 სურათზე ჩანს, რომ მხოლოდ *არაჰიპპუს* - იდან განვითარებულ ევოლუციურ ხაზებში არიან მძოველი ცხოველები; *Miohippus* –იდან განვითარებული სხვა ხაზის ყველა წარმომადგენელი დღეისთვის გადაშენებულია. 35 მილიონი წლის განმავლობაში ისინი მრავალკბილიანი მძოველები იყვნენ.

კლადოგენეზის (განშტოებების ევოლუციის) შედეგად ვიღებთ ევოლუციურ გზას, მაშინაც თუ ზოგი ახალი სახეობა ამ გზიდან უხვევს. მაგალითად: სტივენ სტენლიმ (ჯონ ჰოპკინსის უნივერსიტეტი) წარმოადგინა გრძელი ევოლუციური გზის ერთი მოდელი. ის განიხილავს სახეობას ისევე,



▲ *სურათი 24.20* ***ცხენის წინაპრის და მისი განშტოებების ევოლუცია.*** *ყვითელი ნიშნულით შუალედური ფორმის ნამარხი ცხენების სიხშირეა აღნიშნული. ეს შუალედური ფორმები განლაგებულია თანამედროვე ცხენსა (Equus) და ეოცენში მცხოვრებ მის წინაპარს Hyracotherium-ს შორის. სურათის დათვალიერებისას წარმოიქმნება ილუზია, რომ არსებობს ტენდენცია პროგრესისკენ, უფრო დიდი ზომის ცხოველის განვითარებისკენ. ამავე დროს თითების რაოდენობა მცირდება და კბილები ბალახით საკვებად მოდიფიცირდება. სინამდვილეში თანამედროვე ცხენი მთელი ევოლუციური ბუჩქის ერთადერთი გადარჩენილი ტოტია. ამ ბუჩქზე მრავალი სხვა განსხვავებული ტოტიც იყო.*

როგორც ცალკეულ ინდივიდს: სახეობათა წარმოქმნა არის სახეობის დაბადება, გადაშენება კი არის მისი სიკვდილი. ახალი სახეობები, რომლებიც მისგან გამოიყოფიან, არიან მისი შვილები. ამ მოდელის მიხედვით სტენლი ვარაუდობს, რომ სახეობა გნიცდის **სახეობის გადარჩევას** ისევე, როგორც ინდივიდუალური ორგანიზმი განიცდის ბუნებრივ გადარჩევას. ძირითადი ევოლუციური გზის მიმართულებას განსაზღვრავენ სახეობები, რომლებიც ყველაზე დიდ ხანს არსებობენ და ყველაზე მეტ ახალ შთამომავალ სახეობას ქმნიან. სახეობების გადარჩევის მოდელის მიხედვით იგულისხმება, რომ „დიფერენცრებული სახეობათა წარმოქმნის წარმატება“ თამაშობს მაკროევოლუციაში იგივე როლს, რასაც რეპროდუქციული წარმატება მიკროევოლუციაში.

თუ სახეობათა წარმოქმნის სიჩქარე და სახეობის არსე-

ბობის ვადა ასახავს წარმატებას, ანალოგია ბუნებრივ გადარჩევასთან კიდევ უფრო ძლიერდება. შესაძლებელია, რომ ის თვისებები, რომლებიც გარკვეულ გარემოში არ უწყობენ ხელს ორგანიზმის საერთო წარმატებას, მნიშვნელობას იძენენ სახეობის გადარჩევის დროს. მაგალითად: თუ სახეობა ადვილად ვრცელდება ახალ გარემოში, მან შეიძლება დაკარგოს მისცეს „შვილობილი სახეობების“ დიდ რაოდენობას.

რამდენადაც არ იყოს ფასეული სახეობების გადარჩევის მოდელი, ნამარხებიდან ჩანს, რომ არსებობენ სახეობის ევოლუციის სხვა შესაძლებელი მიმართულებებიც. მაგალითად: სქესობრივი გადარჩევა ირლანდიური (ჩრდილოეთი ევროპა) ცხენირემის შემთხვევაში. ამ გადარჩევის შედეგად ცხენირემის რქები უაღრესად გაიზარდნენ – თუმცა ამან ვერ გადაარჩინა ცხენირემი გადაშენებისგან. შეიცვალნენ მცენარეები, რომლითაც ის იკვებებოდა და ადამიანი მასზე ინტენსიურად ნადირობდა. ძუძუმწოვრების ხანაში ღია სივრცეებს დიდი ფართობი ეკავათ. ცხენის წინაპრები ითვისებდნენ ღია სივრცეებს. პარალელურად მიმდინარეობდა ინტენსიური გადარჩევა იმ ბალახისმჭამელი ცხოველების, რომლებთაც სირბილი სხებზე ჩქარა შეეძლოთ. სხვანაირად თავის დაღწევა მტაცებლებისგან შეუძლებელი იყო. ამ ტენდენციას არ ექნებოდა ადგილი, რომ არ ყოფილიყვნენ დიდი, ბალახით დაფარული სივრცეები.

რაც არ უნდა იყოს განვითარების მიზეზი, ევოლუციური ტენდენციის გაჩენა არ ნიშნავს იმას, რომ არსებობს რაღაც შინაგანი მამოძრავებელი ძალა, რომელიც მოქმედებს გარკვეული ფენოტიპის სასარგებლოდ. ევოლუცია ორგანიზმის და მისი გარემოს ურთიერთქმედების შედეგია. თუ გარემოს პირობები შეიცვლება, გამოხატული ევოლუციური ტენდენცია შეიძლება შეწყდეს ან მიმართულებაც კი შეცვალოს.

შემდეგ თავში გავაგრძელებთ ორგანიზმების და სახეობების შემდგომი დივერგენციის (დათიშვის) უფრო დეტალურ შესწავლას. დავაკვირდებით ნამარხებს და გარემოს პირობების გავლენას.

კონცეფცია 24.3 შემოწმება

1. როგორ ავხსნათ დარვინის სახეშეცვლილი შთამომავლობის კონცეფციის დახმარებით ისეთი რთული სტრუქტურების ევოლუცია, როგორიცაა ხერხემლიანების თვალი ან გული?
2. ფუნქცის შეცვლის კონცეფციის მიხედვით არ იგულისხმება, რომ გარკვეული სტრუქტურა უნდა განვითარდეს გარემოს მომავალი ცვლილებების შესაბამისად. ახსენით რატომ.
3. როგორ შეიძლება გამოიწვიოს ჰეტეროქრონიამ სხეულის სხვადასხვა ფორმის ევოლუცია?

24-ე თავის შემოწმება

მირითადი კონცეფციების შემოწმება:

კონცეფცია 24.1

მიოლოგიური სახეობის კონცეფციის მიხედვით დიდი მნიშვნელობა ენიჭება რეპროდუქციულ იზოლაციას

- **ბიოლოგიური სახეობის კონცეფცია.** ბიოლოგიური სახეობა წარმოადგენს პოპულაციების ჯგუფს. პოპულაციების ინდივიდებს პოტენციურად შეუძლიათ ერთმანეთთან შეჯვარება და ნაყოფიერი შთამომავლობის დატოვება. ისინი არ ეჯვარებიან სხვა სახეობის წარმომადგენლებს. ბიოლოგიური სახეობის კონცეფციის თანახმად დიდი მნიშვნელობა ენიჭება რეპროდუქციულ იზოლაციას. რეპროდუქციულ იზოლაციას ქმნიან პრეზიგოტური და პოსტზიგოტური ბარიერები. გეოგრაფიული იზოლაციის შედეგად ხდება სხვადასხვა პოპულაციის გენოფონდის იზოლაცია.

- **სახეობის სხვანაირი განსაზღვრა.** მართალია ბიოლოგიური სახეობის კონცეფცია სასარგებლოა სახეობათა წარმოქმნაზე მსჯელობისას, მაგრამ მას ამავე დროს აქვს რამდენიმე მნიშვნელოვანი ნაკლი. ეს ზღუდავს მის გამოყენებას. მაგალითად: მას ვერ გამოვიყენებთ იმ ორგანიზმების შემთხვევაში, რომლებიც მხოლოდ ნამარხების სახითაა ცნობილი, ან იმ ორგანიზმების შემთხვევაში, რომლებიც მხოლოდ უსქესოდ მრავლდებიან. ამიტომ მეცნიერებმა შეი-

მუშავეს სახეობათა ალტერნატიული კონცეფციები. მაგალითად მორფოლოგიური სახეობის კონცეფცია. მისი გამოყენება უფრო მრავლისმომცველია.

კონცეფცია 24.2

სახეობათა წარმოქმნა შეიძლება მიმდინარეობდეს როგორც გეოგრაფიული იზოლაციის პირობებში, ისე მის გარეშე

- **ალოპატრიული („სხვა ქვეყნის“) სახეობათა წარმოქმნა.** ალოპატრიულ სახეობათა წარმოქმნა მაშინ ხდება, როცა ერთი სახეობის ორი პოპულაცია გეოგრაფიულად იზოლირებული ხდება ერთმანეთისგან. იზოლაციის პერიოდის განმავლობაში იცვლება ან ერთი პოპულაცია ან ორივე. თუ გარკვეული პერიოდის შემდეგ მათ შორის კონტაქტი აღდგება, შეჯვარება მათ შორის უკვე ვერ განხორციელდება თუ იზოლაციის პერიოდი საკმაოდ დიდია, მის განმავლობაში გროვდება პრეზიგოტური და პოსტზიგოტური იზოლაციის მექანიზმები.
- **სიმპატრიული („იგივე ქვეყნის“) სახეობათა წარმოქმნა.** ახალი სახეობის წარმოიქმნა მაშინაც ხდება, თუ შვილეული პოპულაციის გეოგრაფიული გავრცელების არეალი გადაიკვეთება მშობელი პოპულაციის გავრცელების არეალთან. მაგალითად: მცენარის ბევრი სახეობა გაჩნდა სიმპატრიულად, პოლიპლოიდიის შედეგად (ქრომოსომების რიცხვის ჯერადჯერ გაზრდა). აუტოპოლიპლოიდურები არიან ის სახეობები, რომლებიც ამ გზით წარმოიშვნენ ერთი წინაპარი სახეობიდან. ალოპოლიპლოიდიები სახვადასხვა სახეობებიდან წარმოქმნილი სახეობები არიან. მათი ქრომოსომების რიცხვიც ჯერადჯერ გაზრდილია. სიმპატრიული სახეობათა წარმოქმნა შეიძლება მოხდეს ახალი ეკოლოგიური ნიშის წარმოქმნის შედეგად ან პოლიმორფულ პოპულაციაში არაშემთხვევითი შეჯვარების შემდეგ.
- **ალოპატრიული და სიმპატრიული სახეობათა წარმოქმნა. დასკვნა:** ალოპატრიული სახეობათა წარმოქმნის დროს ახალი სახეობები წარმოიქმნება მშობელი პოპულაციიდან შვილეული პოპულაციის გეოგრაფიული იზოლაციის შედეგად. სიმპატრიული წახეობათა წარმოქმნის დროს რეპროდუქციული ბარიერი პოპულაციის ქვეერთეულებს ყოფს გეოგრაფიული იზოლაციის გარეშე.
- **ადაპტაციური რადიაცია.** ადაპტაციურ რადიაციას ადგილი აქვს, როცა პოპულაცია შემთხვევით ხვდება ახალ ეკოლოგიურ ნიშაში. ეს შეიძლება მოხდეს ახალი ადგილის დასახლების დროს. მაგალითად: ახლად წარმოქმნილი ვულკანური კუნძულების დასახლებისას, ან გარემოს ცვლილებების შედეგად. გარემო პირობების ცვლილებას ხშირად მივყევართ ამ არეალში მობინადრე სხვა სახეობების გადაშენებისკენ.
- **სახეობათა წარმოქმნის გენეტიკის შესწავლა.** გენომის აფეთქების საშუალებით მკვლევარები იკვლევენ სახეობათა წარმოქმაში მონაწილე სპეციფიკურ გენებს.
- **სახეობათა წარმოქმნის სიჩქარე.** ნამარხების შესწავლის შედეგად ელდრეჯმა და გოულდმა პერიოდულად დარღვევადი წონასწორობის მოდელი შექმნეს. ამ მოდელის თანახმად, მშობლიური სახეობიდან გამოყოფის შემდეგ შვილობილი სახეობა შედარებით სწრაფად იცვლება. არსებობის დარჩენილ პერიოდში სახეობა არ განიცდის დიდ ცვლილებებს. ეს მოდელი უპირისპირდება თანდათანობითი ცვლილებების მოდელს.

კონცეფცია 24.3

სახეობათა წარმოქმნის პროცესის განმაჯლობაში შეიძლება დაგროვდეს მაკროევოლუციური ცვლილებები

- **ევოლუციური სიახლეები.** ორგანიზმის არსებობის ყველა ეტაპზე ახალი ბიოლოგიური სტრუქტურები ვითარდებიან ადრე არსებული სტრუქტურებიდან. ზოგ რთულ სტრუქტურას, მაგალითად თვალს, არსებობის ყველა საფეხურზე მსგავსი ფუნქცია ჰქონდა. სხვა სტრუქტურების, მაგალითად ბუმბულის, ფუნქცია შეიცვალა.
- **განვითარების მაკონტროლებელი გენების ევოლუცია.** დიდი ევოლუციური ცვლილებები შეიძლება გავაიგივოთ განვითარების მარეგულირებელ

გენებში მომხდარ მუტაციებთან. ევოლუციური ცვლილების შედეგად იცვლება დროის პერიოდი, რომელშიც ესა თუ ის განვითარების სტადია გრძელდება (ჰეტეროქრონია), ასევე შეიძლება შეიცვალოს სხეულის ნაწილების სივრცობრივი განლაგება. ზოგი ასეთი ცვლილება ხდება გომეოზისურ გენებში მუტაციური ცვლილების შედეგად, ან გომეოზისური გენების მარეგულირებელ გენებში მუტაციების შედეგად.

► **ევოლუცია არ არის ორიენტირებული გარკვეულ შედეგზე.** შეცვლილ გარემოსთან ადაპტაციის გამო შეიძლება გაჩნდეს გრძელვადიანი ევოლუციური ტენდენცია. სახეობათა გადარჩევის მოდელის შესაბამისად ეს ტენდენცია გამოიხატება შემდეგში: გარკვეული თვისებების მქონესახეობები უფრო დიდ ხანს არსებობენ და უფრო ხშირად წარმოქმნიან ახალ სახეობებს ვიდრე სხვა თვისებების მქონე სახეობები.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშემოწმება

1. ბიოლოგიური სახეობების კონცეფცია არ ესადაგება მხოლოდ ნამარხებიდან ცნობილ ორგანიზმებს, ვინაიდან
   ა) ნამარხებზე დაყრდნობით სახეობებს მორფოლოგიურად ძნელად ვანსხვავებთ. (ნამარხები იშვიათად არის კარგად შენახული)
   ბ) შეუძლებელია დავადგინოთ რეპროდუქციული იზოლაციის არსებობა ნამარხ ფორმებში
   გ) შეუძლებელია დავადგინოთ რა ტიპის ჰაბიტატში არსებობდნენ ნამარხი ფორმები გადაშენებამდე
   დ) ნამარხი ორგანიზმების გამოკვლევისას შეუძლებელია მათი სქესის დადგენა.
   ე) ნამარხების გამოყენება მხოლოდ ანაგენეზის შესასწავლად შეიძლება. კლადოგენეზს ნამარხების მეშვეობით ვერ განვიხილავთ
2. ყველაზე დიდი ერთეული, რომელშიც მოქმედებს გენთა ნაკადი არის
   ა) პოპულაცია ბ) სახეობა
   გ) გვარი დ) ჰიბრიდი ე) ტიპი
3. ფრინველების სარკვევში ტყის მგალობელი (*Dendroica coronata*) და უდაუბონის მგალობელი განსხვავებული სახეობებია. ბოლო დროის კლასიფიკაციის მიხედვით ეს ერთი და იგივე სახეობის (ყვითელ ბოლოიანი მგალობელის) აღმოსავლეთი და დასავლეთი ფორმებია. ქვემოთ ჩამოთვლილი მიზეზებიდან რა არის ამის მიზეზი?
   ა) ჰაბიტატების გადაფარვის დროს ეს ორი ფორმა შესანიშნავად ეჯვარება ერთმანეთს.
   ბ) ორივე ფორმა მსგავს ჰაბიტატში ბინადრობს
   გ) ორივე ფორმას ბევრი საერთო გენი აქვს
   დ) ორივე ფორმა ერთნაირი საკვებით იკვებება
   ე) ორივე ფორმის შეფერილობა ძალიან მსგავსია.
4. ჰავაის კუნძულების ერთ და იგივე ნაწილში მობინადრე ხილის ბუზის — დროზოფილას სხვადასხვა სახეობის მამრებს აქვთ სხვადასხვა საქორწინო რიტუალი. რიტუალში შედის ბრძოლა სხვა მამრებთან და გარკვეული მოძრაობები, რომლებიც მდედრებს იზიდავენ. რა ტიპის რეპროდუქციული იზოლაციის შედეგია ეს?
   ა) ჰაბიტატის იზოლაცია
   ბ) დროებითი იზოლაცია
   გ) ქცევითი იზოლაცია
   დ) გამეტების იზოლაცია
   ე) პოსტზიგოტური ბარიერები
5. ქვემოთჩამოთვლილი ფაქტორებიდან, რომლები არ უწყობენ ხელს ალოპატრიულ სახეობათა წარმოქმნას?
   ა) შვილეული პოპულაციის მშობელი პოპულაციიდან გეოგრაფიული იზოლაცია
   ბ) იზოლირებული პოპულაციის სიმცირე და გენეტიკური დრეიფი
   გ) წინაპარი პოპულაცია იზოლირებული პოპულაციისგან განსხვავებულ გადარჩევის დაწოლას განიცდის
   დ) იზოლირებული პოპულაციების გენოფონდები განსხვავებული ხდება სხვადასხვა მუტაციების შედეგად
   ე) ორ პოპულაციას შორის მიმდინარე ინტენსიური გენების ნაკადი
6. მცენარის A სახეობას აქვს ქრომოსომების დიპლოიდური ნაკრები 2n=12. მცენარის B სახეობას აქვს დიპლოიდური ნაკრები 2n=16. ახალი სახეობა C წარმოიქმნება A და B სახეობებიდან ალოპოლიპლოიდიის შედეგად. C სახეობისთვის ყველაზე მოსალოდნელი ქრომოსომების დიპლოიდური რიცხვი

იქნება

ა) 12 ბ) 14 გ) 16

დ) 28 ე) 56

7. მეექვსე საკითხში აღწერილი სახეობათა წარმოქმნის ეპიზოდი ალბათ არის
   ა) ალოპატრიული სახეობათა წარმოქმნის შემთხვევა
   ბ) სიმპატრიული სახეობათა წარმოქმნის შემთხვევა
   გ) სქესობრივ გადარჩევაზე დაფუძნებული სახეობათა წარმოქმნის შემთხვევა
   დ) ადაპტაციური რადიაციის შემთხვევა
   ე) ანაგენეზისის შემთხვევა
8. მცენარეები *Mimulus lewisii* და *M. carsinalis* ბუნებაში ჰიბრიდებს არ ქმნიან. ლაბორატორიულ პირობებში კი მათ აჯვარებენ და შეჯვარების შედეგად იღებენ ნაყოფიერ შთამომავლობას. რა აცილებს ბუნებაში ამ მცენარეების გენოფონდებს ერთმანეთისგან?
   ა) გამეტების შეუთავსებლობა
   ბ) სხვადასხვა მიმზიდველობა დამტვერავი ორგანიზმებისთვის
   გ) სხვადასხვა ეკოლოგიური ნიშები
   დ) სხვადასხვა გეოგრაფიული არეალი
   ე) სეზონური სხვაობა ყვავილობაში
9. პერიოდულად დარღვევადი წონასწორობის მოდელის შესაბამისად
   ა) ბუნებრივი გადარჩევა უმნიშვნელო ევოლუციური მექანიზმია
   ბ) გადაშენებული სახეობების უმეტესობა თანდათან გარდაიქცეოდა ახალ სახეობებად, საკმარისი დრო რომ ჰქონოდათ ამისთვის
   გ) ახალი სახეობების უმეტესობა თავისი არსებობის დასაწყისში აგროვებს ახალ უნიკალურ თვისებებს. შემდეგი არსებობის პერიოდში ისინი მცირედ იცვლებიან.
   დ) ევოლუცია უმეტესწილად მიზანმიმართულია
   ე) სახეობათა წარმოქმნა დამოკიდებულია ერთეულ მუტაციაზე
10. გენეტიკური ცვლილება რომელსაც იწვევს Hox გენი. ის მართავს ხერხემლიანებში კიდურების ზრდას. მისმა მოქმედებამ გამოიწვია ოთხფეხიანების კიდურების ევოლუცია. გამოვლენის ასეთი ცვლილება გამოსახავს
    ა) ინდივიდის განვითარებაზე გარემოს გავლენას
    ბ) პედამორფოზი ან წინაპარის იუვენილური ფორმის სტრუქტურის შენახვა ზრდასრულ ორგანიზმში
    გ) განვითარების გენში ან მის მარეგულირებელ გენებში ცვლილება, რომლის შედეგად იცვლება სხეულის ნაწილების სივრცობრივი ორგანიზაცია.
    დ) პერიოდულად დარღვეული წონასწორობა
    ე) ალოპოლიპლოიდიის შედეგად ახალი სახეობების წარმოქმნა

ევოლუციური კავშირი

ერთ-ერთ თავის რვეულში დარვინმა ჩაინიშნა, რომ მომავალში არასდროს არ განიხილავს სახეობას, უფრო მეტად ან უფრო ნაკლებად განვითარებულს. დღესაც ზოგ სახეობაზე ან სახეობათა ჯგუფზე ადამიანები ფიქრობენ, რომ სხვებთან შედარებით ისინი უფრო განვითარებულნი არიან. ეს ალბათ ევოლუციური „პროგრესის“ ცნების არსებობის შედეგია. მართლაც არსებობს ევოლუციური პროგრესი? რატომ Hox, ან რატომ არა? დაიცავით თქვენი პოზიცია, წარმოიდგინეთ, რომ ეკამათებით პიროვნებას, რომელიც საპირისპირო აზრს ამტკიცებს.

მეცნიერული კვლევა

კულტურულ ამერიკულ ბამბას აქვს 52 ქრომოსომა (2n=52). ყოველი უჯრედის 13 წყვილი ყრომოსომა (26 ქრომოსომა) უფრო მცირე ზომისაა, ვიდრე დანარჩენი 13 წყვილი. აზიაში გავრცელებულ კულტურულ ბამბას აქვს 26 ქრომოსომა (2n=26) ყველა ქრომოსომა არის დიდი ზომის. ველურად მზარდ ამერიკულ ბამბას აქვს 26 ქრომოსომა, ყველა ქრომოსიმა არის პატარა ზომის. წარმოადგინეთ ჰიპოთეზა და ახსენით, თუ როგორ წარმოიქმნა კულტურული ამერიკული ბამბა. როგორ შეგიძლიათ თქვენი ჰიპოთეზის შემოწმება?

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

რა არის ბიოლოგიური საფუძველი იმისა, რომ ადამიანის ყველა პოპულაცია მიჩნეულია ერთ სახეობად? მოიფიქრეთ სცენარი, რომლის მიხედვით მომავალში კლადოგენეზის შედეგად შეიძლება წარმოიქმნს ადამიანის მეორე სახეობა. შეგიძლიათ ეს თუ არა?

25 ფილოგენეზი და სისტემატიკა



▲ *სურათი 14.1* ***ნემსიყლაპიას ნამარხი ბრაზილიიდან. მისი ასაკი 100 მილიონ წელს აღემატება.***

ძირითადი კონცეფციები

25.1 **ფილოგენეზის შესასწავლად აწარმოებენ მორფოლოგიურ და მოლეკულურ კვლევებს, ასევე საერთო წინაპარის ნამარხების კვლევას**

25.2 **ფილოგენეტიკური სისტემატიკა აერთიანებს კლასიფიკაციას და ევოლუციის ისტორიას**

25.3 **ფილოგენეტიკური სისტემატიკის საფუძველზე აგებენ ევოლუციურ ხეს ევოლუციური ხის აგებულება ეფუძნება სახეობათა საერთო თვისებებს**

25.4 **ევოლუციური ისტორის უმეტესი ნაწილი ჩაწერილია ორგანიზმის გენომში**

25.5 **მოლეკულური საათი გვეხმარება დავადგინოთ ევოლუციური ცვლილების დრო**

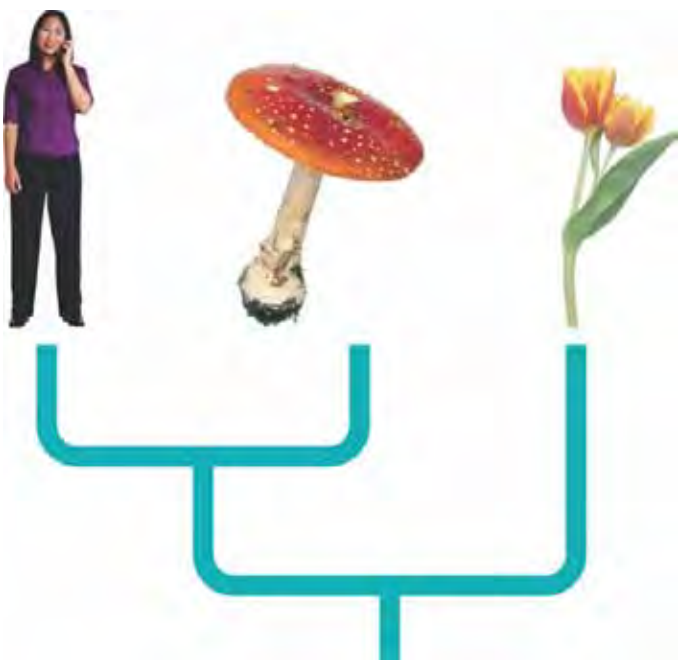
შესავალი

სიცოცხლის ხის კვლევა

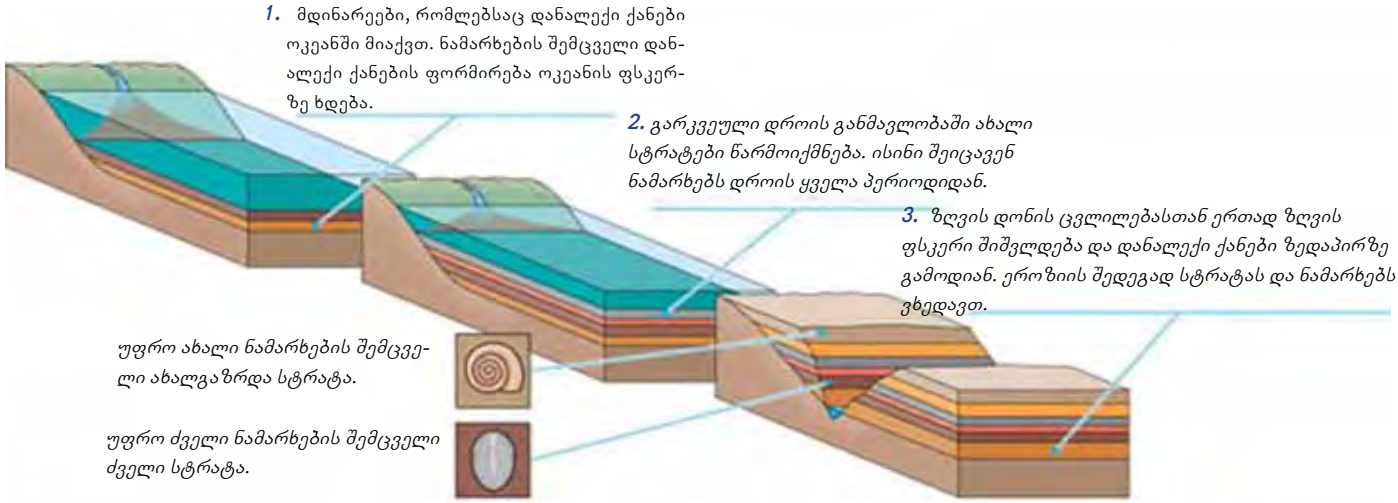
ევოლუციური ბიოლოგია იხილავს ორგანიზმების განვითარების პროცესს და განვითარების ისტორიას. წინა თავებში ჩვენც ამ პრინციპით ვიხილავდით ევოლუციის პროცესს: კერძოდ კი, ბუნებრივ გადარჩევას და პოპულაციის გენეტიკური შემადგენლობის შემცველ სხვა მექანიზმს (იხილეთ თავი 23). საბოლოოდ, ამ მექანიზმების მოქმედების შედეგად ჩნდება ახალი სახეობა (იხილეთ თავი 24). ევოლუციონისტები კი ამ მექანიზმების დახმარებით ცდილობენ დედამიწაზე სიცოცხლის არსებობის მთლიანი ისტორიის აღდგენას.

ამ თავში აღწერილია, თუ როგორ იკვლევენ ბიოლოგები **ფილოგენეზს** (ბერძნულად phylon -ოჯახია, genesis-დასაბამია). ფილოგენეზი სახეობის ან სახეობათა ჯგუფის ევოლუციის ისტორიაა. ფილოგენეზის დასადგენად ბიოლოგები ნამარხებს იხილავენ და წინაპარ ორგანიზმებზე ინფორმაციას იღებენ (სურათი 25.1).

ბიოლოგები ასევე **სისტემატიკას** იყენებენ. ეს ანალიტიკური მიდგომაა თანამედროვე და გადაშენებული ორგანიზმების მრავალფეროვნებისა და ნათესაობის დასადგენად. ტრადიციულად, ევოლუციური ნათესაობის დასადგენად, სისტემატიკოსები ორგანიზმების მორფოლოგიურ და ბიოქიმიურ მსგავსებას სწავლობდნენ. ბოლო ათწლეულების განმავლობაში, სისტემატიკოსების ხელში ახალი ძლიერი ინსტრუმენტი, მოლეკულური სისტემატიკა, აღმოჩნდა. მოლეკულური სისტემატიკოსები ორგანიზმების დნმ-ის, რნმ-ის და სხვა მოლეკულებს ადარებენ. ამ შედარების საფუძველზე ადგენენ ევოლუციურ ნათესაობას სხვადასხვა ორგანიზმების მთლიან გენომებსა და გენებს შორის (სურათი 25.2). მრავალფეროვანი ინფორმაციის საფუძველზე ევოლუციონისტები მთელი სიცოცხლის უნივერსალურ ხეს ქმნიან. ამ ხის განახლება მუდმივად მიმდინარეობს, რადგანაც დნმ-ის და რნმ-ის თანმიმდევრობის შესწავლის შედეგად მიღებული მონაცემების რაოდენობა მუდმივად იზრდება.



▲ *სურათი 25.2* ***მოულოდნელი ევოლუციური ნათესაური კავშირი.*** *რა ევოლუციური ნათესაობაა ადამიანსა, სოკოსა და ტიტას შორის? მოლეკულურმა სისტემატიკოსებმა დაადგინეს, რომ გარეგნობის მიუხედავად ცხოველები (ადამიანის ჩათვლით) და სოკოები, უფრო ახლოს ენათესავებიან ერთმანეთს, ვიდრე მცენარეებს.*



▲ *სურათი 25.3* **ნამარხების შემცველი დანალექი სტრატის ფორმირება.**

კონცეფცია 25.1

ფილოგენეზის შესასწავლად აწარმოებენ მორფოლოგიურ და მოლეკულურ კვლევებს, ასევე საერთო წინაპარის ნამარხების კვლევას

იმისთვის, რომ დავადგინოთ ფილოგენეზი, უნდა შევაგროვოთ რაც შეიძლება მეტი ინფორმაცია თანამედროვე ორგანიზმების მორფოლოგიაზე, განვითარებასა და ბიოქიმიაზე. ასევე მნიშვნელოვანია ნამარხების შესწავლა. ნამარხების შესწავლილას, ჩვენ ვსწავლობთ დედამიწაზე წარსულში მობინადრე ორგანიზმების ნარჩენებს და გამოგვყავს დასკვნა ამ ორგანიზმების რაობაზე. ნამარხების მეშვეობით ვადგენთ ნათესაობას თანამედროვე ორგანიზმებს შორის. ნამარხებს, წინაპარი ორგანიზმების ის თვისებები აქვთ, რომლებიც დროის განმავლობაში ზოგ ევოლუციურ ხაზში დაიკარგა.

ნამარხები

ყველაზე მდიდარი ნამარხების რესურსია დანალექი ქანები. მდინარეების დინების საშუალებით და ეროზიის შედეგად, ქვიშა და შლამი ხვდება ზღვებში და ჭაობებში. იქ ისინი ილექებიან ფსკერზე ორგანიზმების ნარჩენებთან ერთად. ფსკერზე ეს ნარჩენები მილიონობით წლის განმავლობაში გროვდება. უფრო ძველი ნალექები ფენებად იწნეხება. ამ ფენებს სტრატას ეძახიან (სურათი 25.3) **ნამარხების აღრიცხვა** დაფუძნებულია სტრატაში განლაგებული ნამარხების თანმიმდევრობაზე.

ნამარხებიდან ყველაზე გავრცელებულია დანალექი ქანები, მაგრამ პალეონტოლოგები სხვა ტიპის ნამარხებსაც სწავლობენ (სურათი 25.4). ნამარხებიდან ინფორმაციას ვიღებთ მხოლოდ მაშინ, თუ შეგვიძლია მათი ასაკის დადგენა. ასაკის დასადგენად უნდა დავადგინოთ ის თანმიმდევრობა, რომელშიც ჩნდება და ქრება ორგანიზმების სხვადასხვა თვისება. 26 თავში განვიხილავთ ნამარხების დათარიღების და გეოლოგიური თანმიმდევრობის დადგენის მეთოდებს. ახლა კი დავიმახსოვროთ, რომ ნამარხების აღრიცხვა მნიშვნელოვანია ევოლუციური ცვლილებების დასადგენად, მაგრამ ეს არასრულყოფილი მეთოდია.

დედამიწაზე გავრცელებული სახეობების დიდი ნაწილი კვდება ისეთ ადგილას და ისეთ დროს, რომ მათი ნამარხების პოვნა შეუძლებელია; ბევრი ფორმირებული ნამარხი იშლება შემდგომი გეოლოგიური პროცესების ზეგავლენით; დღეისთვის აღმოჩენილია არსებული ნამარხების მხოლოდ ნაწილი; ნამარხებში შეიძლება არ იყოს ასახული დედამიწაზე არსებული სახეობების მრავალფეროვნება. უფრო ხშირად ნამარხებში გვხვდება ის სახეობები, რომლებიც წარსულში დროის დიდი პერიოდის განმავლობაში არსებობდნენ, იყვნენ მრავალრიცხოვანნი და ფართოდ გავრცელებულნი, ჰქონდათ მკვრივი ნიჟარები, ჩონჩხი ან სხვა მკვრივი ნაწილები. მკვრივი ნაწილები აადვილებდნენ მათ ნამარხებად გადაქცევას. ყველა ამ შეზღუდვის მიუხედავად ნამარხები ნამდვილად დეტალურად ასახავენ ცოცხალი ორგანიზმების ცვლილებას დროის განმავლობაში.

მორფოლოგიური და მოლეკულური ჰომოლოგიები

ფილოგენეზი შეიძლება დადგინდეს არა მარტო ნამარხი ორგანიზმების, არამედ თანამედროვე ორგანიზმების მოლეკულური და მორფოლოგიური მსგავსების შესწავლის შედეგად. გავიხსენოთ, რომ ერთიანი წინაპრის არსებობა მოლეკულურ და მორფოლოგიურ მსგავსებასთან ერთად გვაძლევს ჰომოლოგიებს. მაგალითად: ძუძუმწოვრების წინა



(ა) *ქვიშის ქანებში მოპოვებული დინოზავრის ძვლები*



(ბ) *დაახლოებით 190 მილიონი წლის ასაკის ხის ნამარხი არიზონიდან.*



(გ) *დაახლოებით 40 მილიონი წლის ასაკის ფოთლის ნამარხი*



(დ) *დაახლოებით 375 წლის ასაკის ამონიტის ანაბეჭდი*



(ვ) *ქარვაში შენახული მთლიანი მწერები*



(ზ) *ციმბირის ყინულში მთლიანად გაყინული 23000 ათასი წლის ასაკის მამონტის ეშვი.*



(ე) *კოლორადო. ბიჭი, რომელიც 150 მილიონი წლის წინანდელ დინოზავრის ნაკვალევზე დგას*

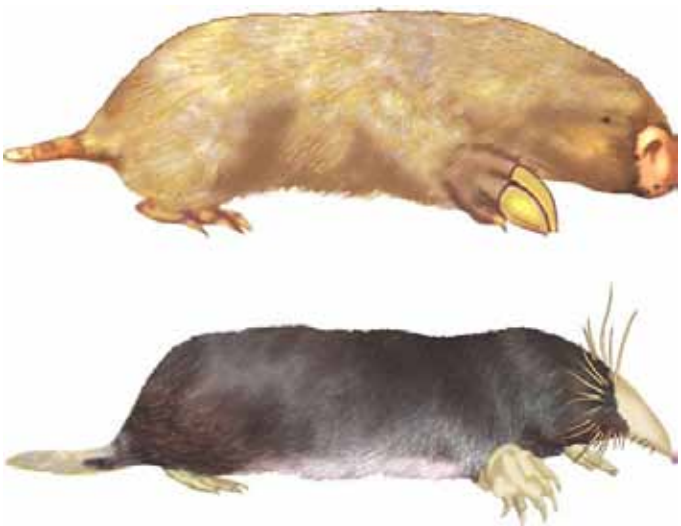
▲ *სურათი 25.4* ***სხვადასხვა ტიპის ნამარხები (ა) მინერალების შემცველი მკვრივი ნაწილების ნამარხები, მაგალითად ძვლები, ნიჟარები ან კბილები, კარგად ინახება. (ბ)*** *ზოგი ნამარხი იმის შემდეგ ფორმირდება, რაც მინერალები ორგანული ნივთიერების ადგილს იკავებენ.* ***(გ)*** *დანალექ ქანებში აღმოჩენილი ზოგი ნამარხი ორგანულ ნივთიერებებს შეიცავს და მეცნიერებს ანალიზისთვის საჭირო მოლეკულების გამოყოფა შეუძლიათ.* ***(დ)*** *ჩამარხული ლპობადი ორგანიზმები ისე გამოიყურებიან, თითქოს წყლით გაჯერებულნი არიან. წყალში კი გაუხსნად მინერალებს შეიცავს. ამ მინერალების გაქვავებისას ყალიბდება ცოცხალი ორგანიზმის ასლები.* ***(ე)*** *ნაკვალევის ნამარხს თვითონ კვალი ქმნის, სოროები და უძველესი ორგანიზმის აქტიურობის სხვა ნიშნები.* ***(ვ)*** *ქარვაში (ხის გაქვავებული ფისი) ხანდახან მთლიან, კარგად შენახულ ორგანიზმებს პოულობენ.* ***(ზ)*** *კარგად შენახული, საკმაოდ დიდი ზომის ორგანიზმები იშვიათად ყინულში ან მჟავის შემცველ ჭაობებში გვხვდება.*

კიდურების ძვლების რაოდენობა და ძვლების განლაგების მსგავსება შედეგია იმისა, რომ მათ ერთიანი წინაპარი ჰყავდათ.

ამ წინაპრის კიდურების ძვლების აგებულება ჰგავდა თანამედროვე სახეობების კიდურების ძვლების აგებულებას; ეს არის მორფოლოგიური ჰომოლოგიის მაგალითი (იხილეთ სურათი 22.14). ასევე, გენები ან დნმ-ის სხვა თანმიმდევრობები ჰომოლოგიურია, თუ მათი მსგავსების ბუნებიდან გამომდინარეობს, რომ საერთო წინაპარს ჰქონდა მსგავსი თანმიმდევრობები.

მსგავსი მორფოლოგიის ან დნმ-ის მსგავსი თანმიმდევრობის მქონე ორგანიზმები, როგორც წესი, უფრო ახლოს ენათესავებიან ერთმანეთს, ვიდრე ორგანიზმები, რომელთა აგებულება ან დნმ-ის თანმიმდევრობა მკვეთრად განსხვავებულია. ზოგ შემთხვევაში, მონათესავე სახეობებში შეიძლება იყოს საკმაოდ დიდი მორფოლოგიური დათიშვა. გენეტიკური

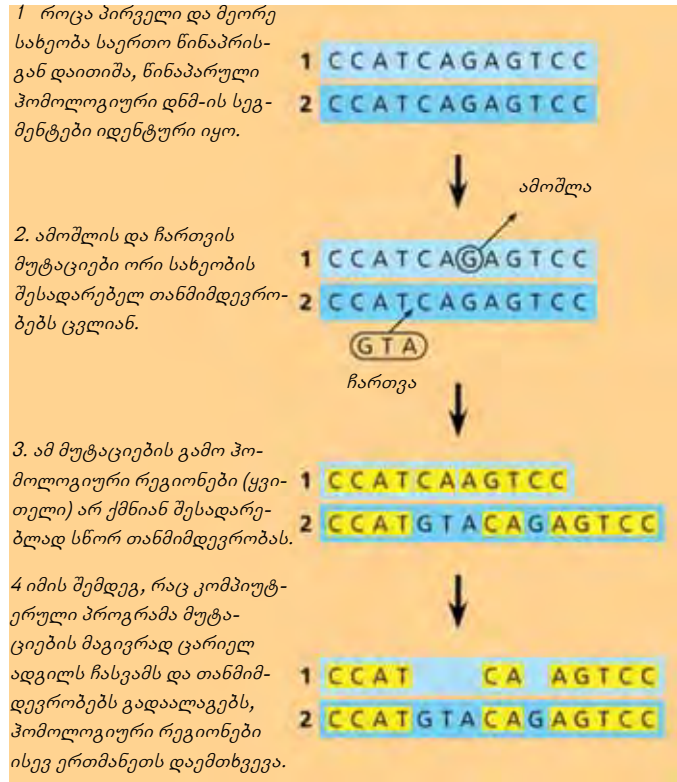
სხვაობა კი შეიძლება საკმაოდ მცირე იყოს (ან პირიქით). მაგალითად: 24 თავში განვიხილეთ ჰავაის ვერცხლისფერი მცენარეების ალიანსი. კუნძულის გასწვრივ მობინადრე სახეობები გარეგნულად მკვეთრად განსხვავდებიან ერთმანეთისგან: ზოგი მაღალი, დატოტვილი ხეა, სხვები კი ხშირი, მიწასთან გართხმული ბუჩქები (იხილეთ სურათი 24.12) მნიშვნელოვანი ფენოტიპური სხვაობის მიუხედავად, ვერცხლიფერი მცენარეების გენები ძალიან მსგავსია. მცირე მოლეკულურ სხვაობაზე დაყრდნობით მეცნიერებს შეუძლიათ დაადგინონ, რომ ვერცხლისფერმა მცენარეებმა დაიწყეს დათიშვა 5 მილიონი წლის წინათ. დაახლოებით ამ დროს მოხდა თანამედროვე კუნძულებიდან ყველაზე ძველი კუნძულის ფორმირება. აქედან შეგვიძლია დავასკვნათ, რომ ამ მცენარეების შემთხვევაში მორფოლოგიურ მრავალფეროვნებას აკონტროლებს შედარებით მცირე გენეტიკური სხვაობა.



▲ *სურათი 25.5* ***თხუნელას ანალოგიური თვისებების კონვერგენტული ევოლუცია.*** *წაგრძელებული სხეული, გაფართოებული წინა კიდურები, მცირე ზომის თვალები და კონუსისმაგვარი ცხვირის დამცველი რბილი, სქელი კანი, დამოუკიდებლად განვითარდა ჩანთოსანში — ავსტრალიურ თხუნელაში (მაღლა) და პლაცენტარულში — ჩრდილო ამერიკულ თხუნელაში (დაბლა).*

სხვაობა ჰომოლოგიებსა და ანალოგიებს შორის

ფილოგენეზის კონსტრუქციის დროს, მნიშვნელოვანია, არ აგვერიოს ჰომოლოგიები, ანუ საერთო წინაპრის თვისებები და **ანალოგია** ანუ კონვერგენტული ევოლუცია. როგორც 22 თავში წაიკითხეთ, კონვერგენტულ ევოლუციას ადგილი აქვს, როცა მსგავსი გარემოს გავლენით და ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად განსხვავებული ევოლუციური ხაზის ორგანიზმებში წარმოიქმნება მსგავსი (ანალოგიური) ადაპტაციები (იხილეთ სურათი 22.17). მაგალითად: ავსტრალიური და ჩრდილო ამერიკული თხუნელები გარეგნულად ძალიან ჰგვანან ერთმანეთს (სურათი 25.5). თუმცა მათი გამრავლება ძალიან განსხვავებულია: ავსტრალიური თხუნელები ჩანთოსნები არიან (მათი ახალშობილი დედის სხეულის გარეთ განლაგებულ მუცლის ნაკეცში – ჯიბეში ამთავრებს ემბრიონულ განვითარებას) მაშინ, როცა ჩრდილო ამერიკული თხუნელები არიან პლაცენტარულები (მათი ჩანასახი დედის სხეულის შიგნით განლაგებულ საშვილოსნოში ამთავრებს ემბრიონულ განვითარებას) მართლაც, ნამარხებიდანაც და გენეტიკური შედარებიდანაც ჩანს, რომ თხუნელების საერთო წინაპარი ბინადრობდა 120 მილიონი წლის წინათ. დაახლოებით იმავე დროს მოხდა ჩანთოსანი ცხოველების და პლაცენტარულების დათიშვა. თხუნელების წინაპარი და მისი შთამომავლობის უმეტესი ნაწილი არ ჰგავდა თანამედროვე თხუნელებს. მაგრამ სანამ თხუნელების ეს ორი ჯგუფი ცხოვრების მსგავს სტილთან ადაპტაციას განიცდიდა, მათში დამოუკიდებლად განვითარდა მსგავსი თვისებები.



1 როცა პირველი და მეორე სახეობა საერთო წინაპრისგან დაითიშა, წინაპარული ჰომოლოგიური დნმ-ის სეგმენტები იდენტური იყო.

2. ამოშლის და ჩართვის მუტაციები ორი სახეობის შესადარებელ თანმიმდევრობებს ცვლიან.

3. ამ მუტაციების გამო ჰომოლოგიური რეგიონები (ყვითელი) არ ქმნიან შესადარებლად სწორ თანმიმდევრობას.

4 იმის შემდეგ, რაც კომპიუტერული პროგრამა მუტაციების მაგივრად ცარიელ ადგილს ჩასვამს და თანმიმდევრობებს გადაალაგებს, ჰომოლოგიური რეგიონები ისევ ერთმანეთს დაემთხვევა.

▲ *გვ. 495. სურათი 25.6* ***დნმ-ის ერთ ხაზად განლაგებული შესადარებელი მონაკვეთები.*** *სისტემატიკოსები დნმ-ის მსგავსი თანმიმდევრობების მოსაძებნად და ხელახლა დასალაგებლად კომპიუტერულ პროგრამებს იყენებენ (ამ მაგალითის შემთხვევაში, ჯერ შესადარებელი მონაკვეთის სიგრძე დადგინდა, შემდეგ აღმოჩნდა, რომ ყველა თანმიმდევრობა შეუცვლელია და შესადარებელი მონაკვეთები იდენტურია).*

ფილოგენეზის დასადგენად, მნიშვნელოვანია, განვასხვავოთ ჰომოლოგია და ანალოგია. მაგალითად: ღამურებსაც და ფრინველებსაც აქვთ ადაპტაციები, რომელთა მეშვეობით ისინი დაფრინავენ. მათ აქვთ გარეგნული მსგავსება. ეს შეიძლება ნიშნავდეს, რომ ღამურები უფრო ახლოს ენათესავებიან ფრინველებს, ვიდრე ვთქვათ, კატებს. კატებს ხომ ფრენა არ შეუძლიათ. მაგრამ უფრო ზუსტი შემოწმების შედეგად აღმოჩნდა, რომ ღამურების საფრენი აპარატი

აგებულებით გაცილებით უფრო ახლოს დგას კატის და სხვა ძუძუმწოვრების წინა კიდურების აგებულებასთან, ვიდრე ფრინველის ფრთების აგებულებასთან. ნამარხებიდანაც ჩანს, რომ ღამურას წინა კიდურები და ფრინველის ფრთები განვითარდნენ დამოუკიდებლად, სხვადასხვა წინაპრების სასიარულო კიდურებიდან. ასე რომ, შეგვიძლია დავასკვნათ, რომ ღამურების წინა კიდურები ძუძუმწოვრების წინა კიდურების ჰომოლოგიურია, მაგრამ ფუნქციის მიხედვით ფრინველების ფრთების ანალოგიურია. ანალოგიური სტრუქტურები, როგორიცაა ღამურას წინა კიდურები და ფრინველის ფრთები, ვითარდება დამოუკიდებლად. ხანდახან მათ ეძახიან **ჰომოპლაზიებს** (ბერძნულიდან — ერთი მიმართულებით ფორმირება).

ნამარხების მსგავსების გარდა, არსებობს ჰომოლოგიების და ანალოგიების განსხვავების სხვა ხერხი. ამ ხერხის მიხედვით უნდა განვსაზღვროთ იმ თვისების სირთულე, რომლის შედარებას ვაპირებთ. რაც უფრო მეტია ორ რთულ სტრუქტურას შორის მსგავსება ძირითადი ნიშნების მიხედვით, მით ნაკლებად მოსალოდნელია, რომ ისინი განვითარდნენ დამოუკიდებლად. მაგალითად: ადამიანისა და შიმპანზის ქალა შედგება არა ერთი, არამედ მრავალი, ერთმანეთთან შეერთებული ძვლისგან. ორივე ქალას შემთხვევაში, ძვლები ერთმანეთთან მჭიდროდ არის შეერთებული და ზუსტად ერგებიან ერთმანეთს. თითქმის წარმოუდგენელია, რომ ასეთ რთულ სტრუქტურებს, რომელთა დეტალები ასე კარგად ერგება ერთმანეთს, აქვთ ერთმანეთისგან დამოუკიდებელი წარმოშობა. როგორც ჩანს, გენები, რომლებიც მონაწილეობენ ამ ორი ქალის განვითარებაში, მემკვიდრეობით მიღებულია საერთო წინაპრისგან. იგივე არგუმენტი მუშაობს, როცა ერთმანეთს ვადარებთ ათასობით ნუკლეოტიდური თანმიმდევრობის შემცველ გენებს. დნმ-ის ოთხი ფუძის განლაგების თანმიმდევრობა დნმ-ის ან რნმ-ის ჯაჭვში ეყრდნობა მემკვიდრეობით თვისებებს. ეს ფუძეებია: (ადენინი), (გუანინი). ჩ (ციტოზინი) ან თ (თიმინი). თუ შესადარებლად ვიღებთ ორი სახეობის 1 000 ნუკლეოტიდის სიგრძის დნმ-ის რეგიონს, მივიღებთ მათ შორის მსგავსების ან განსხვავების 1 000 წერტილს. სახეობებს შორის ნათესაური კავშირის დასადგენად სისტემატიკოსები ერთმანეთს ადარებენ დნმ-ის გრძელ ჯაჭვებს და მთლიან გენომებს. თუ ორი ორგანიზმის გენებს ბევრი საერთო ნუკლეოტიდრი თანმიმდევრობები აქვთ, მოსალოდნელია, რომ ეს გენები ჰომოლოგიურია.

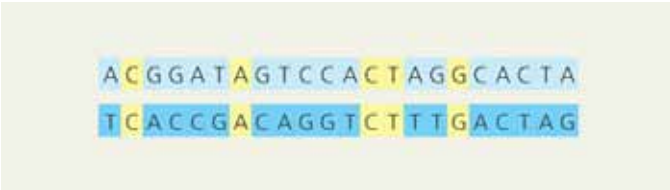
მოლეკულური ჰომოლოგიების შეფასება

ნუკლეინის მჟავების შედარება ხშირად დაკავშირებულია ტექნიკურ სირთულეებთან. პირველი ნაბიჯის სახით უნდა განისაზღვროს იმ მონაკვეთის ნუკლეინის მჟავების თანმიმდევრობა, რომლის მიხედვით ვაპირებთ ორი სახეობის შედარებას. თუ ეს სახეობები ახლო ნათესავები არიან, თანმიმდევრობებში განსხვავება მხოლოდ რამდენიმე ადგილას იქნება. არამონათესავე სახეობებში კი ნუკლეინის მჟავების თანმიმდევრობა დიდად განსხვავდება. ამ შემთხვევაში ჯაჭვში იქნება წარმოდგენილი სხვადასხვა ფუძე. ჯაჭვის სიგრძეც კი შეიძლება განსხვავებული იყოს. ამის მიზეზი არის ის, რომ დროის უფრო დიდი მონაკვეთის განმავლობაში, ჯაჭვიდან ხდება ბევრი ფუძის ჩართვა ან ამოშლა. ეს კი მოქმდებს ჯაჭვის სიგრძეზე (იხილეთ თავი 23).

წარმოიდგინეთ, რომ ორი სახეობის გარკვეულ გენში არამაკოდირებელი დნმ-ის თანმიმდევრობა ძალიან მსგავსია. მაგრამ ერთ-ერთი სახეობის შემთხვევაში მუტაციის შედეგად ამოიშალა თანმიმდევრობის პირველი ფუძე. ამის შედეგად დანარჩენი თანმიმდევრობა გადაიწევს ერთი ფუძით. თუ ასეთ ორ ნუკლეოტიდურ თანმიმდევრობას შევადარებთ ერთმანეთს, ხელად მივხვდებით, თუ რა სიძნელე წარმოქმნება შედარების დროს. ამ პრობლემის თავიდან ასაცილებლად, დნმ-ის მონაკვეთების შედარების და შედარების შედეგების ანალიზის დროს სისტემატიკოსები იყენებენ კომპიუტერულ პროგრამას. კომპიუტერული პროგრამის მეშვეობით ხდება სხვაობის დაადგენა შესადარებელი ჯაჭვების სიგრძეებს შორის და მათი ახლიდან დალაგება. (სურათი 25.6)

დნმ-ის ფუძეების შედარების შედეგად აღმოჩნდა, რომ ავსტრალიის და ჩრდილო ამერიკის თხუნელების გენებში ბევრი ფუძე განსხვავებულია. ამის გარდა, დროის განმავლობაში მათ შორის სხვა სხვაობაც დაგროვდა. აქედან შეგვიძლია დავასკვნათ, რომ საერთო წინაპრისგან განვითარების შემდეგ თხუნელების ეს ორი ხაზი საკმაოდ დასცილდა ერთანეთს. ანუ, თანამედროვე თხუნელების ეს სახეობები არ არაინ ერთმანეთის ახლო ნათესავები. საპირისპიროდ, ვერცხლის მცენარეების ალიანსის ფუძეების განლაგება ძალიან ჰგავს ერთმანეთს. ეს ადასტურებს ჰიპოტეზას, რომ განსხვავებული აგებულების მიუხედავად ალიანსის ყველა წევრი ერთმანეთის ახლო ნათესავია.

ის ფაქტი, რომ სხვადასხვა სახეობის მოლეკულური თანმიმდევრობა განსხვავებულია, თავისთავად არაფერს არ გვეუბნება იმაზე, თუ როდის ცოცხლობდა ამ სახეობების საერთო წინაპარი. ხანდახან, მაგალითად თხუნელების შემთხვევაში, ამის გაგება შესაძლებელია ნამარხებიდან. მაგრამ ვერცხლის ალიანსის შემთხვევაში, ნაპოვნი ნამარხები ძალიან ცოტაა. ასეთ სახეობებთან მუშაობისას მკვლევრები ადარებენ მათ მოლეკულურ თანმიმდევრობას მცენარეების იმ ხაზის მოლეკულურ თანმიმდევრობასთან, რომელშიც მეტი ნამარხებია ნაპოვნი. ასე ქმნიან მოლეკულურ საზომს. ამ საზომით მიახლოებით იზომება დათიშვის სხვადასხვა ხარისხის დროის დიაპაზონი (მოლეკულური საზომის გამოყენების შედეგად მკვლევარები თვლიან, რომ ვერცხლის მცენარეების ალიანსის საერთო წინაპარი ცხოვრობდა დაახლოებით 5 მილიონი წლის წინათ). იმისთვის, რომ განვსაზღვროთ, რამდენად გამოსადეგია ევოლუციის შესასწავლად მოლეკულური მსგავსება, აუცილებელია განვასხვავოთ ჰომოლოგიები ანალოგიებისგან. იგივე არის საჭირო მორფოლოგიური მახასიათებლების შემთხვევაში. ორი თანმიმდევრობა, რომელიც თავისი სიგრძის გასწვრივ ბევრ წერტილში აქვს ერთმანეთს უფრო მეტად ჰომოლოგიურია (იხილეთ სურათი 25.6). მაგრამ შორეულად მონათესავე ორგანიზმებსაც ხანდახან ახასიათებთ თანმიმდევრობების დამთხვევა. როგორც ჩანს, ეს შემთხვევითი მსგავსებაა ან მოლეკულური ჰომოპლაზია (სურათი 25.7). მეცნიერები ავითარებენ მათემატიკურ მეთოდებს, რომ განასხვავონ “დაშორებული” ჰომოლოგიები შემთხვევითი მსგავსებისგან, რომელსაც ადგილი აქვთ საკმაოდ დაცილებულ



▲ *სურათი 25.7* ***მოლეკულური ჰომოპლაზია.*** *შორეულად მონათესავე ორი ორგანიზმის დნმ-ის თანმიმდევრობის ფუძეების 25% შემთხვევით საერთოა. იმის დასადგენად, ჰომოლოგიურია თუ მრავალი საერთო ფუძის შემცველი დნმ-ის მოლეკულები, მრავალი ხერხი შემუშავდა.*

თანმიმდევრობებში. მაგალითად: ასეთი მოლეკულური ანალიზის შედეგად მივიღეთ, რომ მორფოლოგიური მსგავსების უქონლობის მიუხედავად, ადამიანებს და ბაქტერიებს ნამდვილად ჰყავთ საერთო წინაპარი.

მეცნიერებმა დაადგინეს ათასობით სახეობების 20 მილიარდი ნუკლეოტიდური ფუძის თანმიმდევრობა. ამ უზარმაზარმა მონაცემთა კოლექციამ ფილოგენეზის შესწავლაში ბუმი წარმოქმნა. დადგინდა ბევრი ევოლუციური კავშირი. მაგალითად, ავსტრალიურ და ჩრდილო ამერიკულ თხუნელებს შორის და ვერცხლის მცენარეების ალიანსის განსხვავებულ წევრებს შორის. ამ თავის ბოლოში და შემდეგ თავებში თქვენ ნახავთ მოლეკულურ სისტემატიკაში მომხდარი დიდი ძვრების ბევრ მაგალითს.

კონცეფცია ტესტი 25.1

1. შემდეგი წყვილი სტრუქტურიდან, რომელი უფრო ჰგავს ანალოგიას ან ჰომოლოგიას? ახსენით თქვენი დასკვნა: (ა) მაჩვზღარბას და კაქტუსის ნემსები: (ბ) კატის თათი და ადამიანის ხელი; (გ) ბუს ფრთა და კრაზანას ფრთა.
2. შემდეგიდან, რომლები უფრო ახლოს ენათესავებიან ერთმანეთს: ორი სახეობა, რომელიც გარეგნულად მსგავსია, მაგრამ მათი გენების თანმიმდევრობა ძლიერ განსხვავებულია, ან ორი სახეობა, რომელიც გარეგნულად ძალიან განსხვავებულია, მაგრამ აქვთ თითქმის იდენტური გენები. ახსენით.

კონცეფცია 25.2

ფილოგენეტიკური სისტემატიკა აერთიანებს კლასიფიკაციას და ევოლუციის ისტორიას

სისტემატიკა, როგორც მეცნიერება, დასაბამს იღებს მეთვრამეტე საუკუნეში. 1748 წელს შვედმა ბოტანიკოსმა და ანატომმა კარლ ლინემ გამოაქვეყნა ნაშრომი "შყსტემა ნატურაე" ("ბუნების სისტემა"). ეს არის მის მიერ შედგენილი იმ დროისთვის ცნობილი მცენარეების და ცხოველების ტაქსონომიური კლასიფიკაცია.

ტაქსონომია არის ორგანიზმების დაყოფა კატეგორიებად. ეს პროცესი დაფუძნებულია მრავალი თვისების შესწავლაზე, რომლებსაც იყენებენ სხვადასხვა ორგანიზმებს შორის მსგავსების და განსხვავების დასადგენად. ლინეს კლასიფიკაცია არ იყო დაფუძნებული ევოლუციურ კავშირებზე. მას საფუძვლად ედო ორგანიზმის აგებულება. მიუხედავად ამისა, მისი სისტემატიკის ბევრი ასპექტი ფილოგენეტიკურ სისტემატიკაშიც გამოიყენება. მაგალითად, სახეობის ბინომინალური სახელი და იერარქიული კლასიფიკაცია.

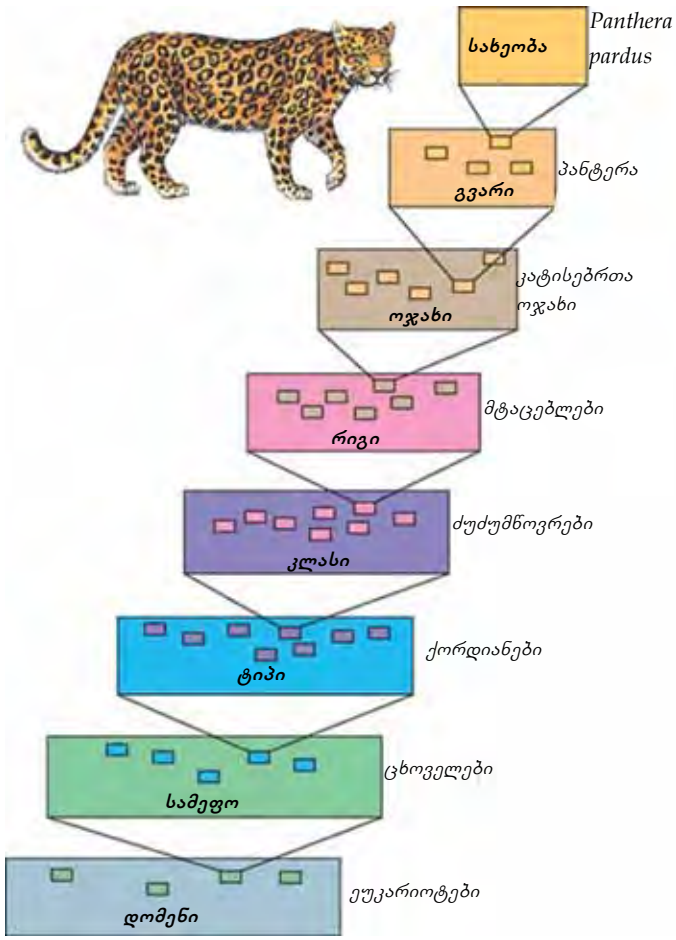
ბინომინალური ნომენკლატურა

ორგანიზმების სახელები, მაგალითად: მაიმუნი, თევზი ან იასამანი, გამოსადეგია ჩვეულებრივი საუბრის დროს. მაგრამ ამ სახელებს შეუძლიათ შეცდომის გამოწვევაც. ამ სახელებიდან, ყოველი, ერთზე მეტ სახეობას ეხება. მეტიც, ზოგი ჩვეულებრივი სახელი ორგანიზმის ტიპსაც არ ასახავს. მაგალითად: ვირი (ჩლიქოსანი), თხა (ჩლიქოსანი) და ვირთხა (მღრღნელი). ამის გარდა, რა თქმა უნდა, სხვადასხვა ენაში სხვადასხვა ორგანიზმის აღსანიშნავად გამოიყენება სხვადასხვა სიტყვა.

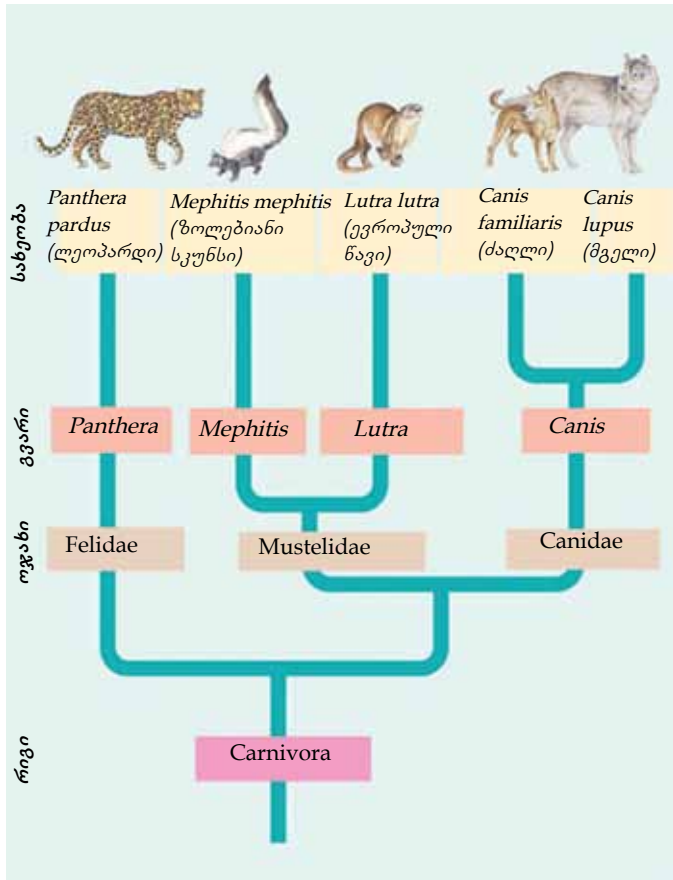
სახეობის კვლევისას თავიდან რომ ავიცილოთ გაუგებრობა, ბიოლოგები მიმართავენ სახეობის ლათინურ, მეცნიერულ სახელს. ეს არის ორი სიტყვისგან შემდგარი ანუ **ბინომინალური** მეცნიერული სახელი. ის იყო შემოთავაზებული ლინეს მიერ. ბინომინალური სახელის პირველი ნაწილი აღნიშნავს იმ გვარს **გენუს** - გვარი (მრავლობითში გენერა), რომელსაც სახეობა ეკუთვნის. მეორე ნაწილი **სპეციფიკური ეპითეტი** აღნიშნავს ამ გვარის ერთ სახეობას. ბინომინალური სისტემის მაგალითია *ანტჰერა პარდუს*. ეს არის დიდი კატის, რომელსაც ჩვეულებრივად ლეოპარდს (ჯიქს) ეძახიან, მეცნიერული სახელი. მიაქციეთ ყურადღება, რომ სახეობის პირველი სახელი იწერება დიდი ასოთი, მთლიანი სახელი კი დახრილით (მეცნიერული სახელები ლათინიზირებულია. თუ თქვენ ახალი სახეობის მწერს აღმოჩენთ, შეგიძლიათ დაარქვათ თქვენი ამხანაგის სახელი, მაგრამ სახელის დაბოლოება უნდა იყოს ლათინური). ლინემ შემოიღო 11000 ბინომინალური სახელწოდება. მათგან მრავალი დღესაც არსებობს. არსებობს ის ოპტიმისტური სახელიც, რომელიც მან ჩვენი საკუთარი სახეობისთვის შეარჩია: *ომო საპიენს,* რაც ნიშნავს: გონიერი ადამიანი.

იერარქიული კლასიფიკაცია

სახეობების დარქმევის გარდა, ლინემ დააჯგუფა ისინი იერარქიულად: მცირე კატეგორიები გააერთიანა უფრო დიდ კატეგორიებში. პირველი დაჯგუფება დამყარებულია ბინომინალურ პრინციპზე; უფრო ახლო მონათესავე სახეობები გაერთიანებულები არიან ერთ და იგივე გვარში. მაგალითად, ლეოპარდი (*ანტჰერა პარდუს*) ეკუთვნის იმ გვარს, სადაც ასევე შედის აფრიკული ლომი (*ანტჰერა ლეო*) ვეფხვი (*ანტჰერა ტიგრის*) და იაგუარი (*ანტჰერა ონცა*). გვარის გარდა სისტემატიკოსები მიმართავენ პროგრესულად მზარდ კლასიფიკაციის ერთეულებს (სურათი 25.8).



▲ *სურათი 25.8* ***იერარქიული კლასიფიკაცია.*** *სახეობები გაერთიანებულია ჯგუფებში, რომლებიც თავის მხვრივ უფრო დიდ ჯგუფებში ერთიანდება.*



▲ *სურათი 25.9* ***კავშირი კლასიფიკაციასა და ფილოგენეზს შორის.*** *იერარქიული კლასიფიკაცია ასახულია ფილოგენეტიკური ხის მზარდ დატოტვაში. ამ ხეზე გამოხატულია მტაცებლების რიგის ზოგი ტაქსონის შესაძლო ევოლუციური კავშირები, თვით ხე კი კლასი ძუძუმწოვრების განშტოებაა.*

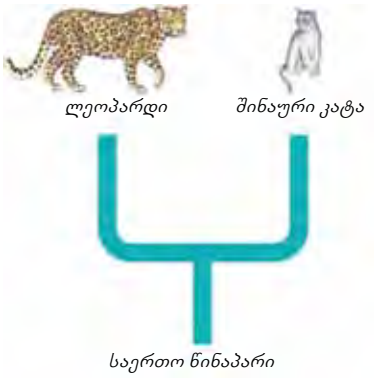
ისინი ათავსებენ მონათესავე გვარებს **ოჯახებში**, ოჯახებს **რიგებში**, რიგებს **კლასებში**, კლასებს **ტიპებში** ტიპებს **სამეფოებში**, და იშვიათად, სამეფოებს **დომენებში**. ყველა დონის ტაქსონომიურ ერთეულს ეძახიან **ტაქსონს** (მრავლობითი *ტახა*). მაგალითად, *ანტჰერა* არის ტაქსონი გვარის დონეზე, ძუძუმწოვრები კი ტაქსონია კლასის დონეზე. აქ შედიან ძუძუმწოვრების უამრავი რიგები. მიაქციეთ ყურადღება, რომ გვარის დონის ზევით მყოფი ტაქსონები არ იწერება დახრილად, თუმცა იწერება დიდი ასოთი. ცალკეული ორგანიზმის კლასიფიკაცია ჰგავს საფოსტო მისამართს, რომლის მიხედვით ვახდენთ ინდივიდის იდენტიფიკაციას ჯერ გარკვეულ ბინაში, შემდეგ შენობაში, სადაც ბევრი ბინაა, ქუჩაში, სადაც ბევრი შენობაა, ქალაქში სადაც ბევრი ქუჩაა, შტატში სადაც ბევრი ქალაქია, და ა. შ

როგორც ჩანს, ადამიანისთვის ბუნებრივია ცოცხალი ორგანიზმების ამგვარი კლასიფიკაცია. ჩვენ ასე ვხედავთ მსოფლიოს. ჩვენ ვაერთიანებთ ხის რამდენიმე სახეობას, ვაძლევთ მათ საერთო სახელს, მაგალითად მუხას და ასე ვასხვავებთ სხვა სახეობებისგან, რომლებსაც ვარქმევთ ვთქვათ, წაბლს. ტაქსონომებმა გადაწყვიტეს, რომ მუხა და წაბლი იმდენად განსხვავებულია, რომ ცალკე გვარებს უნდა მივაკუთვნოდ. მაგრამ ისინი საკმაოდ მსგავსნი არიან იმისთვის, რომ გავაერთიანოთ ერთ აგაცეაე -ს ოჯახში.

ეს გადაწყვეტილება შემთხვევითია. უფრო მსხვილი დონეების განსაზღვრისთვის ძირითადად გამოიყენება მეცნიერების მიერ შერჩეული მრავალფეროვანი მორფოლოგიური თვისებები და არა რომელიმე რაოდენობრივი მაჩვენებლები. რაოდენობრივი მონაცემების მიხედვით ორგანიზმების განსაზღვრა უფრო ობიექტურია, ვინაიდან ისინი ყველა ორგანიზმს უნდა მიესადაგონ. ამის გამო შეუძლებელია უფრო დიდი კატეგორიების შედარება სხვადასხვა ევოლუციურ ხაზებში. მაგალითად, არ არის აუცილებელი ლოკოკინების კლასში იგივე მორფოლოგიური ან გენეტიკური მრავალფეროვნება იყოს, როგორიც არის ძუძუმწოვრების კლასში. ეს აძნელებს მათ შედარებას.

კლასიფიკაციის და ფილოგენეზის ურთიერთობა

ადრე განვიხილეთ, როგორ იკვლევენ ფილოგენეზს სისტე-



მატიკოსები, როცა სწავლობენ თანამედროვე და ნამარხი ორგანიზმების სხვადასხვა თვისებებს. ისინი იყენებენ დატოტვილ დიაგრამებს. ამ დიაგრამებს ეძახიან **ფილოგენეტიკურ ხეებს**. ფილოგენეტიკური ხეების მეშვეობით გამოხატავენ თავიანთ ჰიპოთეზებს ევოლუციურ კავშირებზე. ხეების განშტოებები იმ ჯგუფების იერარქიულ კლასიფიკაციას ასახავენ, რომლებიც უფრო დიდ ჯგუფებშია მოთავსებული (სურათი 25.9). ფილოგენეტიკური ხე ხშირად შედგება დიქოტომიური, ანუ ორ-ორად დატოტვილი განშტოებების სერიიდან; დატოტვის ყოველი წერტილი ასახავს საერთო წინაპრისგან ორი სახეობის დათიშვას. მაგალითად: კატისებრთა ოჯახში დატოტვის წარტილი შეგვიძილა შემდეგნაირად გამოვსახოთ: ლეოპარდი, შინაური კატა, საერთო წინაპარი.

როგორც ეს 25.9 სურათზეა მოცემული, ტაქსონის დიქოტომიური დატოტვა, რომელიც სახეობაზე უფრო მსხვილ კატეგორიებს მოიცავს შეიძლება გამოვსახოთ დიაგრამაზე. მაგალითად: ოჯახები და რიგები. ყოველი, უფრო "ღრმა" დატოტვის წერტილი, ასახავს პროგრესულად მეტ მრავალფეროვნებას (დათიშვას).

არ აგერიოთ ფილოგენეტიკურ ხეზე მოცემული დატოტვის თანმიმდევრობა თითოეული სახეობის არსებობის ასაკთან (ფაქტიურ ასაკთან). 25.9 სურათზე გამოსახულ ხეზე არ არის აღნიშნული, რომ მგელი ევროპული წავთან შედარებით გვიან განვითარდა, ის აღნიშნავს მხოლოდ, რომ მათი საერთო წინაპარი უფრო ადრე არსებობდა, ვიდრე მგლის და ძაღლის საერთო წინაპარი.

ფილოგენეზის განსაზღვრის მეთოდები დასაბამს იღებენ დარვინის დროიდან. დარვინმა ლინესგან განსხვავებით იერარქიული კლასიფიკაცია გააერთიანა ევოლუციასთან. მან სახეობათა წარმოშობაში წარმოგვიდგინა ფილოგენეტიკური სისტემატიკა, როცა წერდა: ,,ჩვენი კლასიფიკაცია რამდენადაც ეს შესაძლებელია გენეალოგიას უნდა წარმოადგენდეს".

კონცეფცია ტესტი 25.2

1. 25.8 სურათზე გამოსახული კლასიფიკაციის რომელი დონეები საერთოა ადამიანისთვის და ლეოპარდისთვის.
2. რას გვეუბნება 25.9 სურათზე გამოსახული ევოლუციური ხე ლეოპარდის, ზოლებიანი სკუნსის და მგლის ევოლუციურ კავშირებზე?

კონცეფცია 25.3

ფილოგენეტიკური სისტემატიკის საფუძვლზე აგებენ ევოლუციურ ხეს ევოლუციური ხის აგებულებამ ეფუძნება სახეობათა საერთო თვისებებს

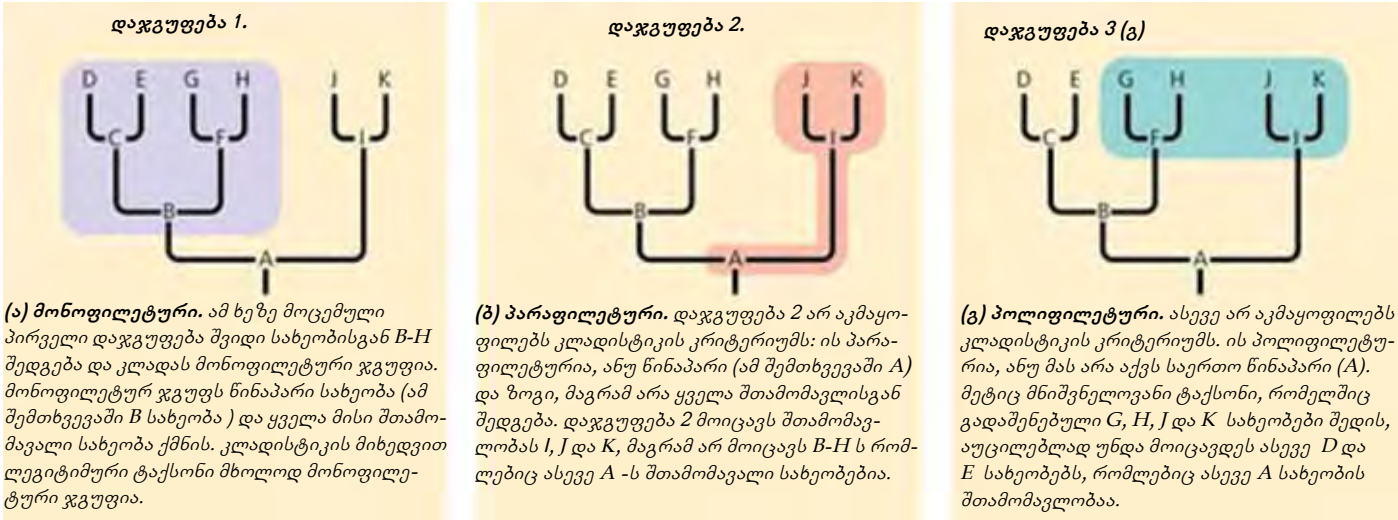
საერთო თვისებების მოდელი შეიძლება გამოვსახოთ დიაგრამაზე, რომელსაც **კლადოგრამას** ეძახიან (იხილეთ სურათი 25.11ბ) თავისთავად კლადოგრამა არ ასახავს ევოლუციურ ისტორიას. მაგრამ თუ საერთო თვისებები ორგანიზმებს აქვთ იმის შედეგად, რომ მათ საერთო წინაპარი ჰქონდათ (თუ ისინი ჰომოლოგიებს წარმოადგენენ), მაშინ კლადოგრამა ფილოგენეტიკური ხის ფუძესაც გვაძლევს. ხის ფარგლებში **კლადა** (ბერძნულიდან *კლადოს* — ტოტი) განისაზღვრება, როგორც სახეობების ჯგუფი, რომელშიც შედის წინაპარი სახეობა და მის ყველა შთამომავალი სახეობა. **კლადისტიკა** არის იმის ანალიზი, თუ როგორ ხდება კლადაში სახეობების დაჯგუფება.

კლადისტიკა

კლადა, ისევე როგორც ტაქსონომიური ხაზი, შეიძლება მოვათავსოთ უფრო დიდ კლადაში. მაგალითად: კატისებრთა ოჯახი ქმნის კლადას, უფრო დიდ კლადაში, რომელშიც შედის ასევე ძაღლისებრთა ოჯახი. მაგრამ ორგანიზმის ყველა დაჯგუფება არ ქმნის კლადას. ნამდვილი კლადა არის **მონოფილეტური** („ერთი გვარის წარმომადგენლები"), რაც ნიშნავს, რომ ის შედგება წინაპარი სახეობიდან და ყველა მისი შთამომავლისგან (სურათი 25.10 ა). თუ კლადის ზოგიერთ წევრზე ინფორმაცია არ გვაქვს, ვიღებთ **პარაფილეტურ** ჯგუფს. ის შედგება წინაპარი სახეობიდან და ზოგი, მაგრამ არა ყველა, შთამომავალი სახეობიდან. (სურათი 25. 10 ბ). ან ვიღებთ რამდენიმე სახეობის **პოლიფილეტურ** ჯგუფს. ეს იმ შემთხვევაში იქნება, თუ ჯგუფის სახეობებს არ აქვთ საერთო წინაპარი, ან ის უცნობია (სურათი 25.10 გ). თუ გვაქვს ასეთი ვითარება, ის მოითხოვს შემდგომ რეკონსტრუქციას. უნდა შევავსოთ ჯგუფი ისეთი სახეობებით, რომ მივიღოთ მონოფილეტური კლადა.

საერთო პრიმიტიული და საერთო წარმოქმნილი თვისებები

სისტემატიკოსებმა განსაზღვრეს ჰომოლოგიური და ანალოგიური მსგავსება. ახლა მათ შეუძლიათ ჰომოლოგიების მიხედვით განასხვავონ საერთო პრიმიტიული და წარმოქმნილი თვისებები. ,,თვისება" ამ შემთხვევაში არის ყოველი ის თვისება, რომელიც ცალკეულ ტაქსონს გააჩნია. ფილოგენეზისთვის რა თქმა უნდა მნიშვნელოვანია ჰომოლოგიური თვისებები. მაგალითად: ძუძუმწოვრების საერთო ჰომოლო-



(ა) მონოფილეტური. *ამ ხეზე მოცემული პირველი დაჯგუფება შვიდი სახეობისგან B-H შედგება და კლადას მონოფილეტური ჯგუფია. მონოფილეტურ ჯგუფს წინაპარი სახეობა (ამ შემთხვევაში B სახეობა) და ყველა მისი შთამომავალი სახეობა ქმნის. კლადისტიკის მიხედვით ლეგიტიმური ტაქსონი მხოლოდ მონოფილეტური ჯგუფია.*

(ბ) პარაფილეტური. *დაჯგუფება 2 არ აკმაყოფილებს კლადისტიკის კრიტერიუმს: ის პარაფილეტურია, ანუ წინაპარი (ამ შემთხვევაში A) და ზოგი, მაგრამ არა ყველა შთამომავლისგან შედგება. დაჯგუფება 2 მოიცავს შთამომავლობას I, J და K, მაგრამ არ მოიცავს B-H ს რომლებიც ასევე A -ს შთამომავალი სახეობებია.*

(გ) პოლიფილეტური. *ასევე არ აკმაყოფილებს კლადისტიკის კრიტერიუმს. ის პოლიფილეტურია, ანუ მას არა აქვს საერთო წინაპარი (A). მეტიც მნიშვნელოვანი ტაქსონი, რომელშიც გადაშენებული G, H, J და K სახეობები შედის, აუცილებლად უნდა მოიცავდეს ასევე D და E სახეობებს, რომლებიც ასევე A სახეობის შთამომავლობაა.*

▲ *სურათი 25.10* ***მონოფილეტური, პარაფილეტური და პოლიფილეტური ჯგუფები.***

გიური თვისებაა ხერხემლის მალა. თუმცა ხერხემალი არ განასხვავებს ძუძუმწოვრებს სხვა ხერხემლიანებისგან, ვინაიდან თევზებს და რეპტილიებს ასევე გააჩნიათ ხერხემალი. ხერხემალი არის ჰომოლოგიური სტრუქტურა, რომელიც წინ უსწრებს ძუძუმწოვრების კლადის გამოყოფას სხვა ხერხემლიანებისგან;

ის არის **საერთო პრიმიტიული თვისება**, თვისება, რომელიც საერთოა იმ ტაქსონის ფარგლებს გარეთაც, რომელსაც ჩვენ განვიხილავთ. საპირისპიროდ, ბალანი არის ყველა ძუძუმწოვრისთვის საერთო თვისება, მაგრამ ის არ მოიძებნება არაძუძუმწოვარ ხერხემლიანებში. ასეთი თვისება არის **საერთო წარმოქმნილი თვისება.** იგი წარმოადგენს გარკვეული კლადისთვის დამახასიათებელ ევოლუციურ სიახლეს. ამ შემთხვევაში იგი არის ევოლუციური სიახლე ძუძუმწოვრების კლადისთვის.

გაითვალისწინეთ, რომ განშტოების უფრო ღრმა წერტილში ხერხემალი ასევე შეიძლება განხილული იყოს, როგორც საერთო წარმოებული თვისება, რომლის შეძენის შემდეგ ყველა ხერხემლიანი გამოეყო სხვა ცხოველებს. ხერხემლიანებს შორის კი ხერხემალი არის საერთო პრიმიტიული თვისება, ვინაიდან ის განუვითარდა ყველა ხერხემლიანის საერთო წინაპარს.

ჯგუფის ფარგლებს გარეთა სახეობა

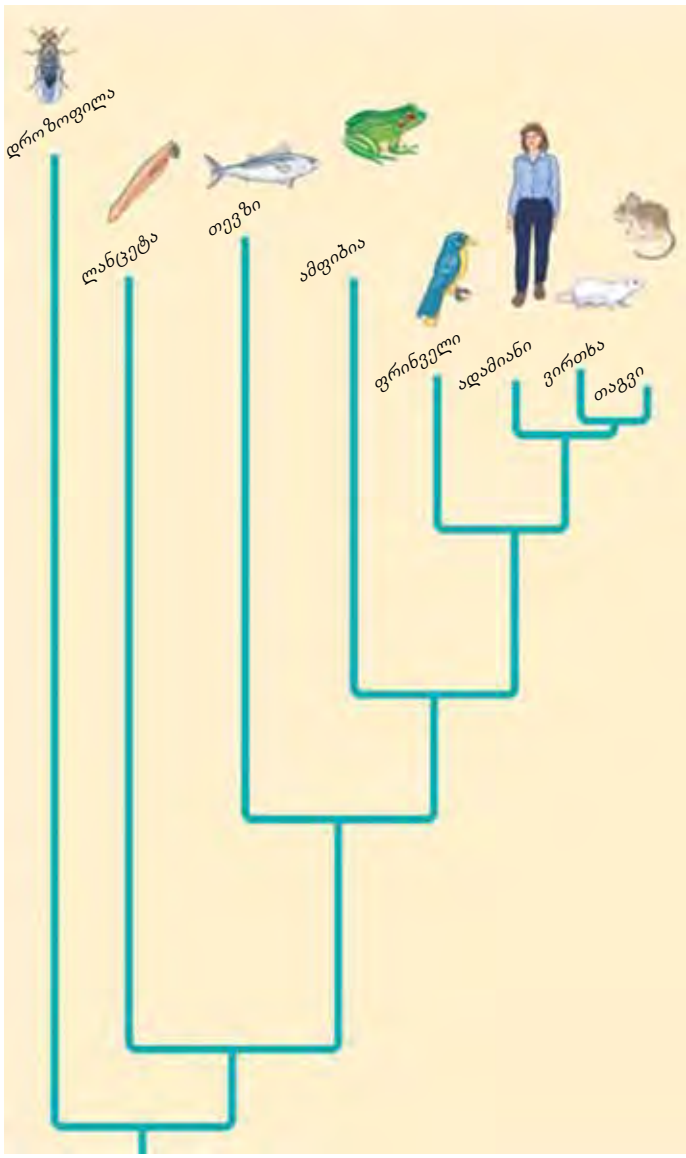
სისტემატიკოსები ჯგუფის შედარებისას იყენებენ შესადარებელი ჯგუფის ფარგლებს გარეთ მდგომ სახეობებს. მათ ადარებენ ჯგუფის შიგნით მყოფ სახეობებს იმისთვის, რომ განასხვავონ საერთო წარმოქმნილი თვისებები და საერთო პრიმიტიული თვისებები. ამ მეთოდის განსახილველად, მოდით, შევადგინოთ ხუთი ხერხემლიანის კლადოგრამა. ეს ხერხემლიანებია: ლეოპარდი, კუ, სალამანდრა, ტუნა და მინოგა (წყლის უყბო ხერხემლიანი). საფუძველს შედარებისთვის უნდა წარმოქმნიდეს **ჯგუფის ფარგლებს გარეთა სახეობა.** ეს არის სახეობა ან სახეობათა ჯგუფი, რომლებიც ახლოს ენათესავებიან **ჯგუფის შიგნით მყოფ სახეობებს**, ანუ იმ სხვადასხვა სახეობებს, რომლებსაც ჩვენ ვსწავლობთ. ჯგუფის ფარგლებს გარეთ მყოფი სახეობა ნაკლებად ენათესავება ჯგუფის ფარგლებში მყოფ სახეობებს, ვიდრე ჯგუფის შიგნით მყოფი სახეობები სხვადასხვა თვისებების მიხედვით, (ანუ პალეონტოლოგიის, ემბრიონული განვითარების და გენების თანმიმდევრობის მიხედვით) ენათესავებიან ერთმანეთს.

ჩვენს შემთხვევაში ჯგუფის ფარგლებს გარეთ მყოფი სახეობის კარგი არჩევანი არის ლანცეტა. ლანცეტა არის მცირე ზომის ცხოველი, რომელიც ბინადრობს ზღვის ნაპირებთან და (ხერხემლიანების მსგავსად) არის ტიპი ქორდიანების წევრი, მაგრამ არ აქვს ხერხემალი. ჯგუფგარე სახეობის ჯგუფშიდა სახეობებთან შედარებით შეგვიძლია დავიწყოთ ჩვენი კლადოგრამის შენება.

ჯგუფგარე სახეობის შედარება ჯგუფშიდა სახეობებთან დაფუძნებლია იმის დაშვებაზე, რომ ორივეში, ჯგუფგარე სახეობაშიც და ჯგუფშიდა სახეობაშიც არსებული ჰომოლოგიები, უნდა იყვნენ ის პრიმიტიული თვისებები, რომლებიც წინ უსწრებენ ორივე ჯგუფის დათიშვას საერთო წინაპრისგან. ჩვენს შემთხვევაში, ასეთი თვისების მაგალითია სტრუქტურა, რომელსაც ნოტოქორდას ეძახიან. ეს არის მოქნილი ჭიმი, რო

მელიც გასდევს ცხოველის ზურგის მხარეს. ლანცეტებში ნოტოქორდა არსებობს მთელი მათი სიცოცხლის განმავლობაში, მაგრამ ხერხემლიანებში ნოტოქორდა არსებობს მხოლოდ ემბრიონული განვითარების პერიოდში.

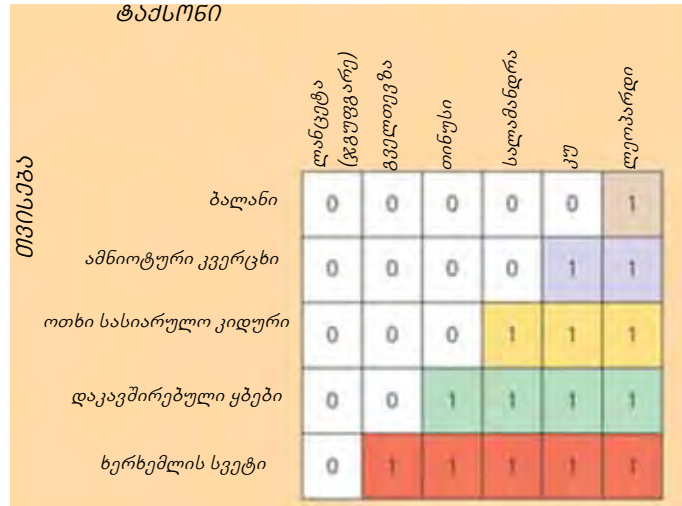
შემდგომი განვითარების დროს ის იცვლება ხერხემლით. ჯგუფის შიდა სახეობები აჩვენებენ შერეულ, საერთო პრიმიტიულ და საერთო წარმოქმნილ თვისებებს. ჯგუფგარე სახეობის შედარება საშუალებას გვაძლევს, ყურადღება გავამახვილოთ ისეთ თვისებებზე, რომლებიც წარმოიქმნენ ხერხემლიანების ევოლუციის დროს განშტოებების სხვადასხვა წერტილებში. სურათი 25.11ა გვაძლევს ასეთი თვისებების ჩამონათვალს. გაითვალისწინეთ, რომ ჯგუფის შიგნით მყოფ ყველა ხერხემლიანს აქვს ხერხემალი; ეს არის ის საერთო



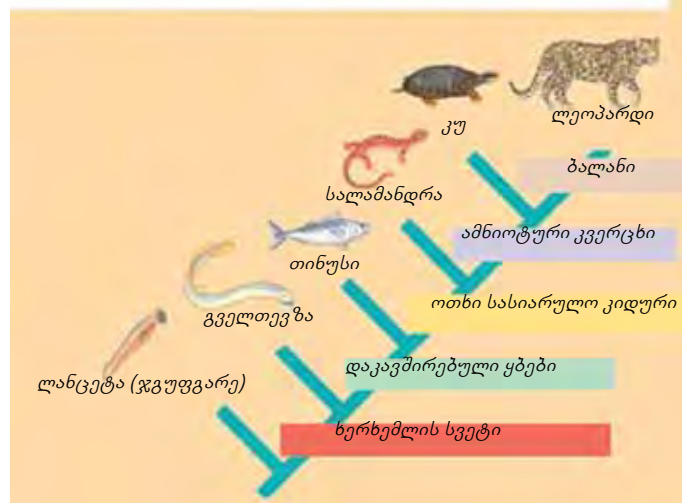
▲ *სურათი 25.11* ***კლადოგრამის შექმნა.***

პრიმიტიული თვისება, რომელიც წინაპარ ხერხემლიანს გააჩნდა, თუმცა ჯგუფგარე სახეობაში ეს თვისება არ არის. ახლა გაითვალისწინეთ, რომ მოძრავად შეერთებული ყბები არის თვისება, რომელიც არ აქვს მინოგებს, მაგრამ აქვს ჯგუფის შიგნით მყოფ ყველა სხვა წევრს; ეს თვისება გვეხმარება, დავადგინოთ ადრეული განშტოების ადგილი ხერხემლიანების კლადაში. **სურათი 25.11 ბ** ასევე აჩვენებს, თუ რა გზით გადავაქციოთ კლადოგრამაში ჰომოლოგიების ტაბულაში მოცემული მონაცემები.

გაითვალისწინეთ, რომ 25-ე სურათზე გამოსახული კლადოგრამა არ არის ფილოგენეტიკური ხე. ჩვენ შეიძლება ვიფიქროთ, რომ ის გვიყვება ევოლუციის ისტორიას, მაგრამ ფილოგენეტიკურ ხედ რომ გადავაქციოთ, დაგვჭირდება მეტი ინფორმაცია. მაგალითად იმისთვის, რომ გავიგოთ, როდის და



(ა) თვისებების ცხრილი: *0 ნიშნავს, რომ კონკრეტული თვისება არ არსებობს, 1, რომ არსებობს.*



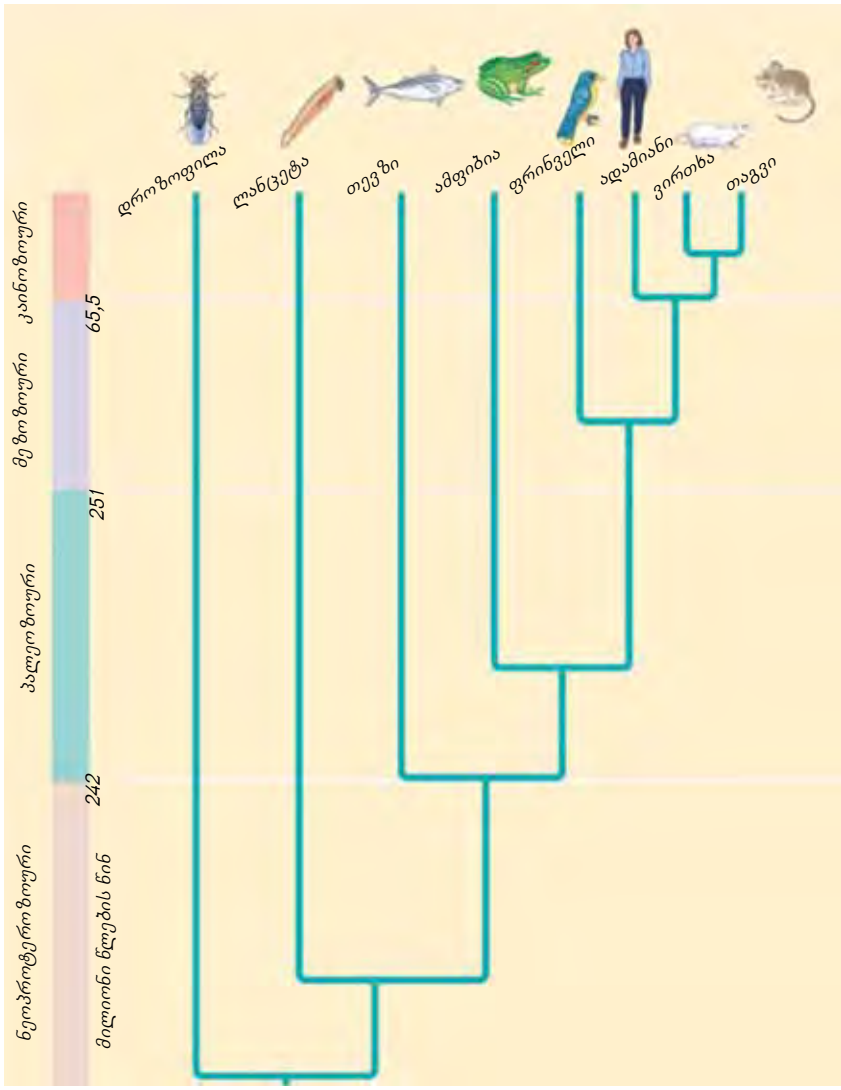
(ბ) კლადოგრამა: *ამ ახალი თვისებების განაწილების ანალიზი ხერხემლიანების ფილოგენზს ასახავს.*

▲ *სურათი 25.12* ***ფილოგრამა.*** *ამ ფილოგრამაზე მოცემულია ჰომოლოგიური* ***hedghog*** *გენების დროზოფილას გენებთან შედარება. დროზოფილას გენები გამოყენებულია ჯგუფგარე გენების სახით.* ***hedghog*** *გენი მნიშვნელოვანია განვითარებისთვის. განშტოების სხვადასხვა სიგრძე მიუთითებს, რომ სხვადასხვა ევოლუციურ შტოებში გენი ოდნავ განსხვავებული სიჩქარით განვითარდა.*

რომელ ჯგუფში გაჩნდნენ პირველად ესა თუ ის თვისებები, უნდა განვიხილოთ ნამარხები.

ფილოგენეტიკური ხე და დროის დადგენა

ყველანაირი ქრონოლოგია, რომელსაც ფილოგენეტიკური ხის განშტოებებიდან ვიღებთ, უფრო ფარდობითია (,ასზე ადრე ან მასზე გვიან), ვიდრე აბსოლუტური (მილიონი წლების წინ). მაგრამ ხის ზოგი ტიპი შეიძლება გამოვიყენოთ იმისთ-



▲ *სურათი 25.13* **ულტრამეტრიული ხე.** *ეს ულტრამეტრიული ხე აწყობილია იმავე მოლეკულური მონაცემების საფუძველზე, რომლებზეც ავაწყვეთ 25.12 სურათზე გამოსახული ფილოგრამა. დატოტვის დროის დასადგენად ეს მონაცემები ნამარხებიდან მიღე ბული მონაცემებით შეივსო. ამ ულტრამეტრულ ხეზე ხის ფუძიდან განშტოებული ყველა ტოტი ერთნაირი სიგრძისაა. ისინი გადიან განსხვავებული სიგრძის ვერტიკალურ სეგმენტებს, რომლებსაც განშტოების ბოლოში განლაგებულ წარწერებამდე მივყევართ. ხეზე ჩანს, რომ ყველა ეს ხაზი საერთო წინაპრიდან დროის ერთსა და იმავე მონაკვეთში განვითარდა. გაითალისწინეთ, რომ, ხის ყოველი განშტოების წერტილიდან მაღლა ერთი და იგივე სიგრძის ორი განშტოება ვრცელდება, რაც საერთო წინაპრიდან დათიშვის ერთსადა იმავე დროზე მიუთითებს. ხის ფესვი ემთხვევა დროს, საიდანაც ნამარხები არა გვაქვს. ამიტომ, მისი წარმოქმნისა და არსებობის პერიოდი ნაკლებად სარწმუნოა.*

ვის, რომ უფრო სპეციფიური ინფორმაცია მივიღოთ განვითარების დროის შესახებ: ფილოგრამა გვაძლევს ინფორმაციას იმ მოვლენების თანმიმდევრობაზე, რომლებიც ერთმანეთს ენათესავებიან. ულტრამეტრული ხეები გვაძლევენ ინფორმაციას იმ დროზე, სადაც მოხდა ესა თუ ის მოვლენა.

ფილოგრამა

ფილოგრამაზე განშტოების სიგრძის მეშვეობით ვიგებთ იმ ცვლილებების რიცხვს, რომელიც მოხდა დნმ-ის თანმიმდევრობაში ამ ევოლუციურ ხაზში (სურათი 25.12). გაითვალისწინეთ, რომ 25.12 სურათზე მოცემულ ფილოგრამაზე ვერტიკალური ხაზების მთლიანი სიგრძე განშტოების ადგილიდან წვერამდე ნაკლებია, ვიდრე იმ ხაზის, რომელსაც მივყავართ ჯგუფის გარეთ მყოფ სახეობამდე, ანუ ხილის ბუზ დროზოფილამდე. ეს მეტყველებს იმაზე, რომ დროზოფილას ხაზში მეტი გენეტიკური ცვლილება მოხდა, ვიდრე ფრინველებისა და ძუძუმწოვრების ხაზებში, მათი დათიშვის შემდეგ. მოგვიანებით ამ თავში წაიკითხავთ, როგორ ადგენენ დროს, რომელიც საჭირო იყო, რომ დნმ-ის და რნმ-ის თანმიმდევრობაში მომხდარიყო ცვლილებების გარკვეული რაოდენობა.

ულტრამეტრული ხეები

მიუხედავად იმისა, რომ ფილოგრამაზე გამოხატულ განშტოებებს შიძლება განსხვავებული სიგრძე ჰქონდეთ, საერთო წინაპარის შთამომავალი ყველა განსხვავებული ხაზი არსებობს ერთი და იგივე დროის განმავლობაში. მაგალითად: ადამიანებსა და ბაქტერიებს ჰყავდა საერტო წინაპარი, რომელიც ცოცხლობდა 3 მილიარდ წელზე მეტი ხნის წინ.

ფაქტები ადასტურებს, რომ ეს წინაპარი იყო ერთუჯრედიანი პროკარიოტი. ბუნებრივია, რომ ის უფრო ჰგავდა ბაქტერიას, ვიდრე თანამედროვე ადამიანს. თუმცა თანამედროვე ბაქტერიები სტრუქტურულად შედარებით მცირედ შეიცვალნენ საერთო წინაპრისგან განვითარების შემდეგ, მათ ევოლუციურ ხაზშიც გავიდა ევოლუციის 3 მილიარდ წელზე მეტი. ასევე 3 მილიარდ წელზე მეტი მიმდინარეობს ევოლუცია ეუკარიოტების ხაზში, რომელიც ადამიანს მოიცავს. დროის ეს ერთნაირი მონაკვეთი აისახება **ულტრამეტრულ ხეზე**. დატოტვა ულტრამეტრულ ხეზე იგივეა, როგორიც ფილოგრამაზე, მაგრამ საერთო წინაპრიდან წარმოშობილი და თანამედროვე სახეობებამდე მოსული ყველა განშტოება არის ერთნაირი სიგრძის (სურათი 25.13).

ულტრამეტრული ხეები არ შეიცავს ინფორმაციას ევოლუციის განსხვავებულ სიჩქარეზე. ამის ნახვა შეიძლება ფილოგრამაში. ულტრამეტრულ ხეებს შეუძლიათ ნამარხებიდან მიღებული მონაცემები ასახონ. ამის საშუალებით შეიძლება შესაბამისი დატოტვის წერტილი მოვათავსოთ გეოლოგიური დროის კონტექსტში.

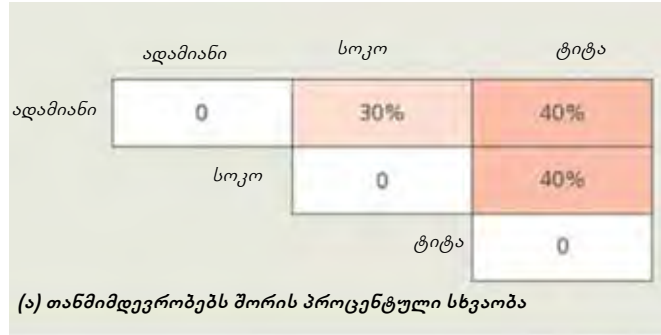
მაქსიმალური ეკონომიურობა და მაქსიმალური მსგავსება

ვინაიდან დნმ-ის თანმიმდევრობაზე არსებული მონაცემების რაოდენობა იზრდება, შესაძლებელი ხდება უფრო მეტი სახეობის დაკავშირება. ამასთან უფრო ძნელი ხდება ისეთი ფილოგენეტიკური ხის აგება, რომელიც უკეთ ასახავს ევოლუციურ ისტორიას. ვთქვათ, ატარებთ 50 სახეობის ანალიზს. არსებობს 3×10^{76} განსხვავებული გზა, რომ დავალაგოთ ეს 50 სახეობა და მივიღოთ ფილოგენეტიკური ხე! საკითხავია, ამ უზარმაზარი ტყის რომელი ხე უკეთ ასახავს ნამდვილ ფილოგენიას? სისტემატიკოსები ვერასდროს იტყვიან დარწმუნებით, რომელი ხეა საუკეთესო ამ უზარმაზარ რაოდენობაში. მაგრამ მათ შეუძლიათ, შეამცირონ შესაძლებლობების რაოდენობა, თუ მიმართავენ მაქსიმალური ეკონომიისა და მაქსიმალური მიმსგავსების პრინციპს.

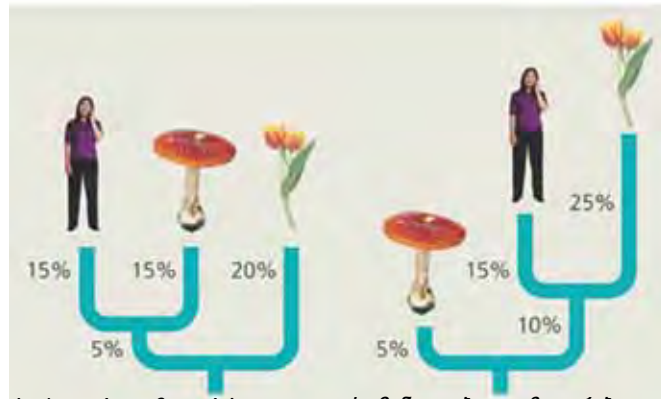
მაქსიმალური ეკონომიის პრინციპის თანახმად, პირველად უნდა განვიხილოთ ფაქტებით დადასტურებული ყველაზე მარტივი ახსნა (ეკონომიის პრინციპს ასევე ეძახიან ოკამის სამართებელს, მეთოთხმეტე საუკუნის ინგლისელი ფილოსოფოსის უილიამ ოკამის საპატივცემულოდ. მან წარმოადგინა პრობლემის გადაწყვეტის მინიმალისტური გზა არააუცილებელი სირთულეების "ამოპარსვის" მეშვეობით). მორფოლოგიურ თვისებებზე დაფუძნებული ხეების შემთხვევაში, ყველაზე ეკონომიური ხე იქნება ის, რომლის ასაგებად საკმარისია მცირე რაოდენობის ევოლუციური მოვლენები. ამავე დროს ევოლუციური მოვლენების რაოდენობა საკმარისი უნდა იყოს, რომ ხემ ასახოს საერთო მეორეული თვისებები. დნმ-ის თანმიმდევრობაზე დაფუძნებული ფილოგრამის შემთხვევაში, ყველაზე ეკონომიური ხე იქნება ის, რომელიც დაფუძნებულია თანმიმდევრობების რაოდენობის მცირე ცვლილებაზე.

მაქსიმალური მიმსგავსების პრინციპი ამტკიცებს, რომ თუ გვაქვს გარკვეული წესი, რომლის მიხედვით, დნმ იცვლება დროის განმავლობაში, შეიძლება მოიძებნოს ისეთი ხე, რომელიც ყველაზე ზუსტად ასახავს ევოლუციური ცვლილებების თანმიმდევრობას. მაქსიმალური მიმსგავსების პრინციპი იყენებს ყველა შესაძლებელ ინფორმაციას. უფრო მეტად შესაძლებელი და ნაკლებად შესაძლებელი ხეების მარტივი მაგალითია ფილოგენეტიკური კავშირების დადგენა ადამიანს, სოკოსა და ტიტას შორის. დავუბრუნდეთ ამ მაგალითს. 25.14 სურათზე გამოსახულია ამ სამი სახეობის ერთნაირად ეკონომიური, ორი შესაძლებელი ხე. პირველ ხეზე ადამიანი უფრო ახლოს ენათესავება სოკოს, მეორე ხის შემთხვევაში, ადამიანი უფრო ახლოს ენათესავება ტიტას. თუ დავუშვებთ, რომ დნმ-ის ცვლილებები საერთო წინაპრიდან წამოსული ყველა ტოტის გასწვრივ ერთი სიჩქარით მიმდინარეობდა, მაშინ უფრო მოსალოდნელია პირველი ხე.

თუ დავუშვებთ მეორე ხეს, რაც ასევე შესაძლებელია, მაშინ უნდა მივიღოთ, რომ სოკოს კლადაში ევოლუციის სიჩქარე ძალიან შენელდა, ტიტას კლადაში კი ძალიან დაჩქარდა. იმის გათვალისწინებით, რომ განვითარების ერთნაირი სიჩქარე უფრო ჩვეულებრივი მოვლენაა, ვიდრე განსხვავებული, უფრო მოსალოდნელია პირველი ხის ვარიანტი. მალე დავინახავთ, რომ სხვადასხვა ევოლუციურ ხაზში მრავალი გენის ევოლუცია შედარებით თანაბარი სიჩქარით მიმდინარეობს. მაგრამ უნდა გავითვალისწინოთ, რომ თუ გამოჩნდება განვითარების არათანაბარი სიჩქარის არსებობის ახალი მონაცემები, მეორე ხე გახდება უფრო მოსალოდნელი! ხის ტიპის ალბათობა დამოკიდებულია იმ დაშვებაზე, რომელზეც ის აგებულია.



(ა) თანმიმდევრობებს შორის პროცენტული სხვაობა



ხე 1: უფრო დამაჯერებელი *ხე 2: ნაკლებად დამაჯერებელი*

(ბ) შესაძლებელი ხეების შედარება.

▲ *გვ. 501. სურათი 25.14* ***სხვადასხვა მიმსგავსების მქონე ხეები.*** *ეს ხეები დაფუძნებულია ადამიანის, სოკოსა და ტიტას გენებს შორის პროცენტულ სხვაობაზე (ა). შეგვიძლია შევადგინოთ ტოტების ერთნაირი სიგრძის მქონე ორი ფილოგრამა (ბ). ხეზე დათიშვის წერტილების პროცენტების ჯამი (ა)–ზე გამოსახული პროცენტების ჯამის ტოლია. მაგალითად; პირველი ხის შემთხვევაში ადამიანი-ტიტას დათიშვა უდრის 15%+5%+20%=40%. მეორე ხის შემთხვევაში ეს დათიშვა ასევე უდრის 40% (15%+25%). იმის გათვალისწინებით, რომ სხვადასხვა ტოტში გენების ევოლუცია ერთი სიჩქარით მიმდინარეობს, პირველი ხე უფრო ახლოა სინამდვილესთან, ვიდრე მეორე.*

მაქსიმალურად ეკონომიური და უფრო დამაჯერებელი ხეების მოძიებისთვის მრავალი კომპიუტერული პროგრამა შეიქმნა, ეს პროცესი შემდეგ პრინციპებს ეყრდნობა:

1. "დისტანციური" მეთოდების საშუალებით ხდება ყველა თანმიმდევრობებს შორის ყველა პროცენტული სხვაობის ჯამის მინიმიზაცია.

2. უფრო რთული, თვისებაზე დამყარებული, მეთოდების მეშვეობით ახდენენ ნუკლეოტიდური ფუძის ცვლილებების მიღებული რიცხვის მინიმიზაციას ან ყველა თანმიმდევრო-

სურათი 25.15

კვლევის მეთოდი: ეკონომიურობის პრინციპი მოლეკულური სისტემატიკის პრობლემების გადაწყვეტაში

გამოყენება

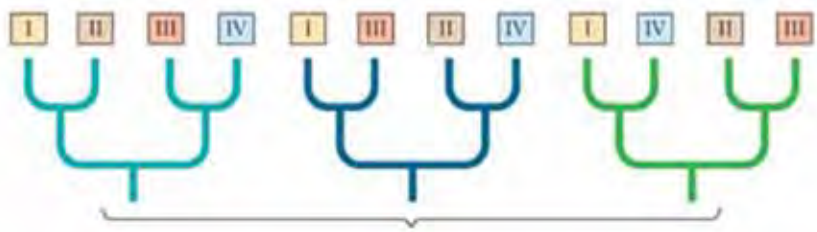
სახეობების ჯგუფის ფილოგენეზის დადგენისას სისტემატიკოსები ადარებენ ამ სახეობების მოლეკულურ მონაცემებს, სხვადასხვა ფილოგენეტიკური ჰიპოთეზის შემოწმებისთვის ყველაზე ეფექტურია პირველ რიგში მაქსიმალური ეკონომიურობის პირნციპის გამოყენება ანუ იმ ჰიპოთეზის დადგენა, რომელი ყველაზე ნაკლებ მოლეკულურ (ევოლუციურ) ცვლილებებს უშვებს.

მეთოდი

მიჰყევი დანომრილ ნაბიჯებს, როცა ახლო მონათესავე ფრინველების ოთხი სახეობის ჰიპოთეტური ფილოგენეტიკური პრობლემის გადასაწყვეტისას მაქსიმალური ეკონომიურობის პრინციპს მიმართავ.



1. პირველ რიგში დავხაზოთ ყველა შესაძლებელი ფილოგენეზური ხე (ამ ოთხი სახეობის 15 შესაძლებელი ხიდან აქ მხოლოდ 3 -ია ნაჩვენები)



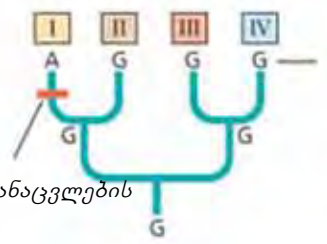
სამი შესაძლებელი ფილოგენეტიკური ჰიპოთეზა

2. შეადგინეთ მონათესავე სახეობების მოლეკულური მონაცემების ცხრილი (ამ მარტივ შემთხვევაში გვაქვს დნმ-ის თანმიმდევრობა, რომელიც მხოლოდ 7 ფუძე ნუკლეოტიდისგან შედგება).

საიტები დნმ-ის თანმიმდევრობაში.

სახეობები	1	2	3	4	5	6	7
I	A	G	G	G	G	G	T
II	G	G	G	A	G	G	G
III	G	A	G	G	A	A	T
IV	G	G	A	G	A	A	G

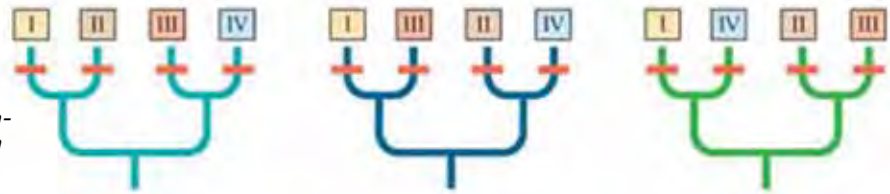
3. ახლა განვიხილოთ დნმ-ის თანმიმდევრობის პირველი საიტი. ფუძე ნუკლეოტიდის ჩანაცვლების ერთი შემთხვევა აღნიშნულია პარალელური ხაზით ტოტზე, რომელიც პირველ სახეობასთან მიდის და საკმარისია, რომ შევაფასოთ პირველი საიტის მონაცემები.



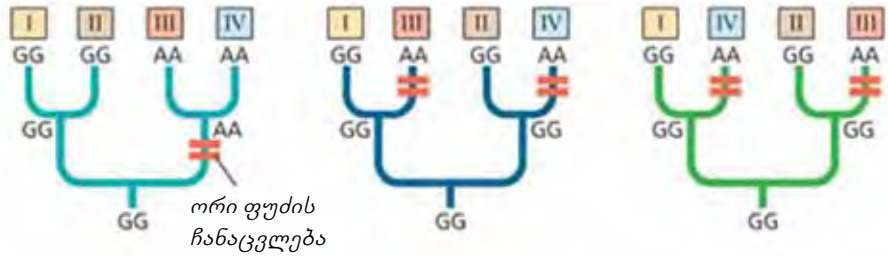
ყველა სახეობის პირველი საიტის ფუძეები

ნუკლეოტიდის ჩანაცვლების მოვლენა

4. თუ გავაგრძელებთ 2,3 და 4 საიტებზე ფუძეების შედარებას, მივიღებთ, რომ ყოველი შესაძლებელი ხე ოთხი ფუძეთა ჩანაცვლების მოვლენის შეჯამებას ითხოვს (ეს მოვლენები პარალელური ხაზებით მონიშნულია). ასე რომ დნმ-ის ამ თანმიმდევრობის პირველი ოთხი საიტი არ გვეხმარება ყველაზე ეკონომიური ხის აგებაში.

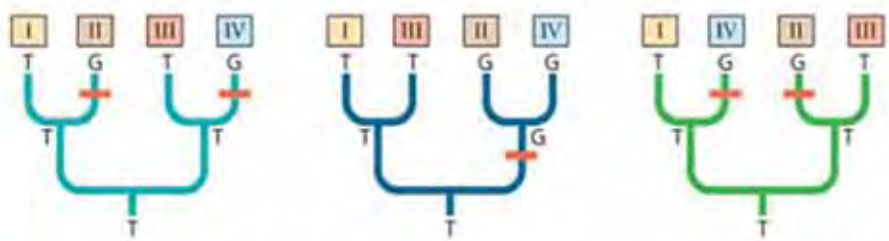


5. მეხუთე და დიაგრამის შემთხვევაში ვიღებთ, რომ მეექვსე საიტების ანალიზის შემდეგ, ვხედავთ, რომ პირველი ხე ნაკლებ ევოლუციურ მოვლენას ითხოვს, ვიდრე დანარჩენი ორი (ფუძეთა ჩანაცვლების ორი მოვლენა ოთხის ნაცვლად). გაითალისწინეთ: ამ დიაგრამის შემთხვევაში ვუშვებთ, რომ საერთო წინაპარს, მეხუთე და მეექვსე საიტებზე ჰქონდა . მაგრამ მაშინაც, თუ დავიწყებთ წინაპრით, პირველი ხე მაინც მხოლოდ ორ ჩანაცვლებას ითხოვს, მაშინ როცა სხვა ჰიპოთეზების ასამუშავებლად უნდა დავუშვათ ოთხი ჩანაცვლება. გახსოვდეთ, რომ მაქსიმალური ეკონომია მოვლენების სრულ რაოდენობას ითვალისწინებს და არა მოვლენის კონკრეტულ თვისებას (რა ალბათობით მოხდება კონკრეტული ჩანაცვლება).



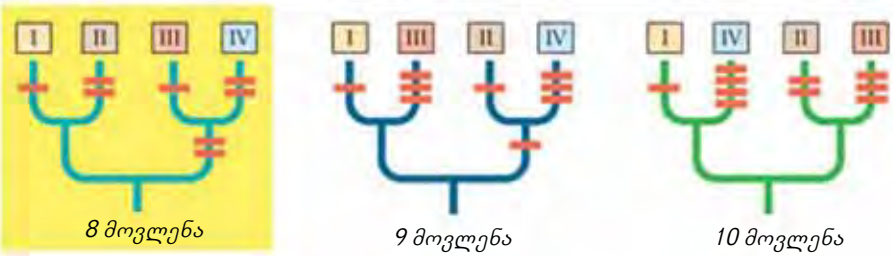
ორი ფუძის ჩანაცვლება

6. მეშვიდე საიტზე სამი ხე განსხვავდება ევოლუციური მოვლენების რაოდენობით, რომლებიც საჭიროა დნმ-ის მონაცემების ასახსნელად



ᲨᲔᲯᲐᲛᲔᲑᲘ

ყველაზე პარსიმონიული (ეკონომიური) ხის დასადგენად, ვაჯამებთ ფუძე ჩანაცვლებების ყველა შემთხვევას, რომლებიც 3-6 მოვლენებში აღნიშნულია (არ დაგავიწყდეთ პირველი საიტის ჩანაცვლებების ჩართვა, რომელიც წინა გვერდზეა მოცენული). ვასკვნით, რომ პირველი ხე სამი შესაძლო ფილოგენეზიდან ყველაზე ეკონომიურია. (მაგრამ ახლა უნდა დავასრულოთ კვლევა 13 დანარჩენი შესაძლებელი მოვლენის შემოწმებით).



8 მოვლენა 9 მოვლენა 10 მოვლენა

ბებში ეძებენ ფუძე ნუკლეოტიდის ყველაზე მოსალოდნელ ცვლილებებს.

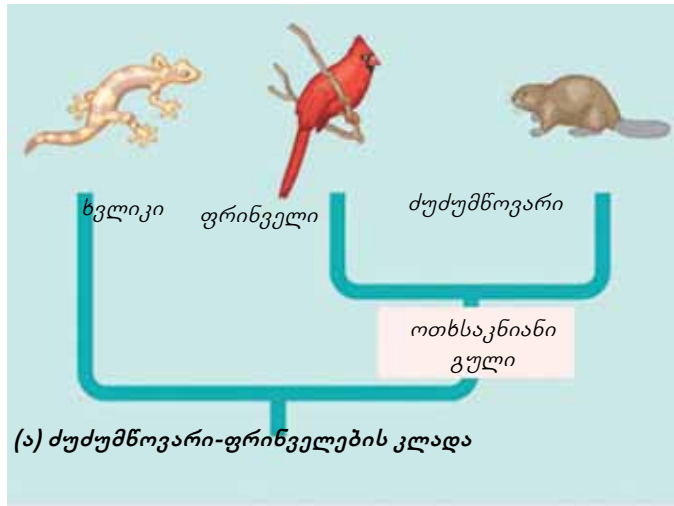
თუმცა მკვლევრები ვერასდროს იქნებიან დარწმუნებული იმაში, რომელი ხე უფრო სრულად ასახავს ფილოგენეზს, თუ დიდი რაოდენობით ზუსტ მონაცემს შეაგროვებენ და სხვადასხვა მეთოდს გამოყენებენ, როგორც წესი, მაინც მიიღებენ შესაბამის ხეებს. 25.15 სურათზე არის ერთ-ერთი ასეთი მეთოდის მაგალითი. ნაჩვენებია ყველაზე ეკონომიური მოლეკულური ხის ძებნის პროცესი ოთხსახეობიანი პრობლემის შემთხვევაში.

ფილოგენეტიკური ხე რომელს ჰიპოთეზა

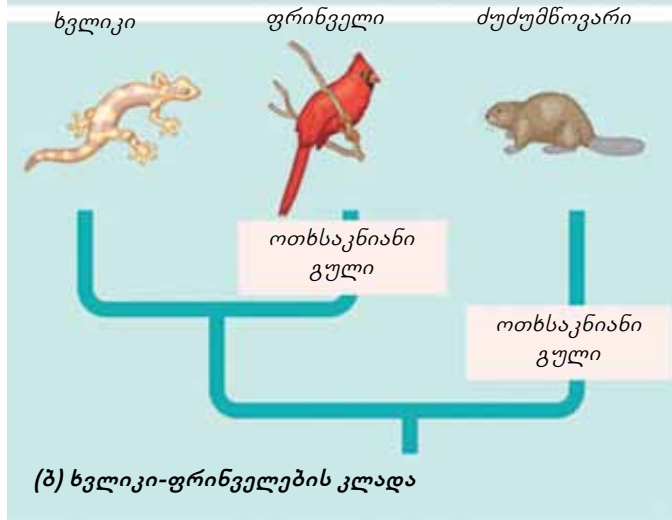
ყოველი ფილოგენეტიკური ხე წარმოადგენს ჰიპოთეზას იმის შესახებ, როგორ ენათესავებიან ერთმანეთს ამ ხეზე განლაგებული სხვადასხვა ორგანიზმები. ყველაზე კარგი ჰიპოთეზა არის ის, რომელიც საუკეთესოდ იყენებს ყველა არსებულ მონაცემს. ფილოგენეტიკური ჰიპოთეზა შეიძლება შეიცვალოს მაშინ, როცა ახალი მონაცემები აიძულებენ სისტემატიკოსებს გადაამოწმონ მათი ხეები. მართლაც ბევრი ძველი ფილოგენეტიკური ჰიპოთეზა შეიცვალა ან საერთოდ უარყოფილ იქნა მოლეკულური მეთოდების გაჩენის შემდეგ. მათი საშუალებით ამჯერად ადარებენ სახეობებს და განსაზღვრავენ ფილოგენეზს.

ხშირად, საპირისპირო ინფორმაციის უქონლობის შემთხვევაში, ყველაზე ეკონომიური ხე ამავე დროს ყველაზე მოსალოდნელია. მაგრამ ზოგჯერ გვაქვს სარწმუნო მონაცემები იმისა, რომ საუკეთესო ჰიპოთეზა არ არის ყველაზე ეკონომიური (სურათი 25.16). ბუნება ყოველთვის არ იყენებს ყველაზე მარტივ გზას. შესაძლებელია, რომ ჩვენს მიერ ტაქსონის დასახარისხებლად გამოყენებული გარკვეული მორფოლოგიური ან მოლეკულური თვისებები სინამდვილეში რამდენჯერმე გაჩნდნენ. მაგალითად, ორივეს, ფრინველებსაც და ძუძუმწოვრებს ოთხსაკნიანი გული აქვთ, მაშინ, როცა ხვლიკებს, გველებს, კუსა და ნიანგებს აქვთ სამსაკნიანი გული (იხილეთ თავი 42). ეკონომიური მოდელიდან გამომდინარეობს, რომ ოთხსაკნიანი გული ერთხელ განვითარდა და ის ჰქონდა ფრინველებისა და ძუძუმწოვრების საერთო წინაპარს, მაგრამ არ ჰქონდა ხვლიკების, გველების, კუსა და ნიანგის საერთო წინაპარს. თუმცა მრავალრიცხოვანი მონაცემები ადასტურებს, რომ ფრინველები უფრო ახლოს დგანან ხვლიკებთან, გველებთან, კუსთან და ნიანგთან, ვიდრე ძუძუმწოვრებთან. ასე რომ, ოთხსაკნიანი გული, როგორც ჩანს *გვ. 504.* ***სურათი 25.16 პარსიმონმია და ანალოგია/ჰომოლოგიების მახე.*** *თუ ჩავთვლით, რომ ფრინველებისა და ძუძუმწოვრების ოთხსაკნიანი გული ჰომოლოგიებია და არა ანალოგიები და ამავე დროს სხვა ინფორმაციას არ გამოვიყენებთ, მაშინ ყველაზე ეკონომიური (ა) სურათზე გამოსახული ხე იქნება. სინამდვილეში უამრავი მონაცემებით დასტურდება ჰიპოთეზა, რომ ფრინველები და ხვლიკები უფრო ახლოს ენათესავებიან ერთმანეთს, ვიდრე ფრინველები და ძუძუმწოვრები. ოთხსაკნიანი გული კი არაერთხელ განვითარდა, რაც ასახულია (ბ) ხეზე.*

ფრინველებში და ძუძუმწოვრებში დამოუკიდებლად განვითარდა. მართლაც, კვლევამ აჩვენა, რომ ფრინველებისა და



(ა) ძუძუმწოვარი-ფრინველების კლადა



(ბ) ხვლიკი-ფრინველების კლადა

ძუძუმწოვრების ოთხსაკნიანი გული განვითარდა განსხვავებულად. ეს ეთანხმება ჰიპოთეზას, რომ ის დამოუკიდებლად განვითარდა. ცხადია, რომ 25.16ა სურათზე გამოსახული ეკონომიური ხე არ ეთანხმება ამ ფაქტს, მაშინ როცა 25.16ბ სურათზე გამოსახული ნაკლებად ეკონომიური ხე ეთანხმება ამ ფაქტებს.

ამ შემთხვევაში პრობლემა გვაქვს არა ეკონომიუობის პრინციპთან, არამედ ანალოგია-ჰომოლოგიურ მოძღვრებასთან. ფრინველებისა და ძუძუმწოვრების ოთხსაკნიანი გული, როგორც ჩანს, არის ანალოგია, და არა ჰომოლოგია. შესაბამისი ცვლილებები, რომლებიც არსებობს ორი სახეობის დნმ-ის ფუძეების თანმიმდევრობაში ასევე შეიძლება იყოს დამოუკიდებლად განვითარებული. მაგრამ რაც უფრო მეტ ფუძეს განვიხილავთ, მით ნაკლებად მოსალოდნელია, რომ შესაბამისი ცვლილებები არის დამოუკიდებელი, და ეს უბრალო თანხვედრაა. როცა ეკონომიის პრინციპს ვიყენებთ მოლეკულურ სისტემატიკაში, უკეთესია გამოვიყენოთ დნმ-ის უფრო ბევრი და გრძელი თანმიმდევრობა, ვიდრე უფრო მცირე და მოკლე. ასევე მორფოლოგიაში არსებული ანალოგიური მსგავსება ხანდახან ერევათ საერთო წარმოქმნილ (ჰომოლოგიურ) თვისებებთან. ნაკლებად მოსალოდნელია, რომ ერთი

ასეთი შეცდომა დაარღვევს ფილოგენეტიკურ ხეს, თუ ყოველი კლადა ხეზე განისაზღვრება რამდენიმე წარმოქმნილი თვისებით. ყველაზე მძლავრია ის ფილოგენეტიკური ჰიპოთეზები, რომლებიც დადსტურებულია მრავალი მოლეკულური და მორფოლოგიური თვალსაჩინოებით d

კონცეფცია ტესტი 25.3

1. არის თუ არა თმა კარგი თვისება იმისთვის, რომ ძუძუმწოვრების დიდ კლადაში განვასხვავოთ უფრო მცირე კლადა, რომელიც ასევე შედის ძუძუმწოვრების კლასში? რატომ, ან რატომ არა?
2. რატომ ხდება, რომ ეკონომიური ხეების უმეტესობა არ წარმოადგენს ზუსტ ხერხს სახეობების გარკვეულ ჯგუფში ევოლუციური ნათესაური კავშირების დასადგენად.

კონცეფცია 25.4

ევოლუციური ისტორიის უმეტესი ნაწილი ჩაწერილია ორგანიზმის გენომში

ამ თავში წაიკითხეთ, რომ მოლეკულური სისტემატიკოსები ორგანიზმების ნათესაობის დასადგენად ერთმანეთს ადარებენ ამ ორგანიზმების ნუკლეინის მჟავებს ან სხვა მოლეკულებს. მოლეკულური სისტემატიკა არის ძვირფასი იარაღი ორგანიზმების ევოლუციური ისტორიის დასადგენად. მოლეკულური მიდგომით შეგვიძლია დავადგინოთ ფილოგენეტიკური ნათესაური კავშირი, რომლის დადგენა შეუძლებელია არა მოლეკულური მეთოდებით, მაგალითად შედარებითი ანატომიით. მოლეკულური სისტემატიკა გვეხმარება დავადგინოთ ევოლუციური კავშირი იმ ჯგუფებს შორის, რომლებიც მორფოლოგიურად საკმაოდ განსხვავებულები არიან. მაგალითად: ძუძუმწოვრები და ბაქტერია. ამ მეთოდებით შესაძლებელია ფილოგენეზის რეკონსტრუქცია ისეთი ორგანიზმების, რომელთა ნამარხები სულ არ არსებობენ. მაგალითად, თანამედროვე ბაქტერიებისა და სხვა მოკროორგანიზმების.

მოლეკულური სისტემატიკის წყალობით მეცნიერებს შეუძლიათ სახეობების გენეტიკური დათიშვის შედარება. მოლეკულური ბიოლოგიის დახმარებით შესაძლებელია გავავრცელოთ სისტემატიკა, სახეობის დონის მაღლა და დაბლა მყოფ ორგანიზმებზე და დავადგინოთ მათი ევოლუციური ნათესაური კავშირი. თუმცა მოლეკულური მეთოდების მეშვეობით ჩატარებული გამოკვლევები ხშირად არ არის სარწმუნო, განსაკუთრებით იმ შემთხვევებში, როცა ტაქსონის დათიშვა მოხდა შორეულ წარსულში, დაახლოებით ერთსა და იმავე დროს. სხვაობა ორგანიზმებს შორის შეიძლება იყოს ადვილად დასანახი, მაგრამ ვერ დავადგენთ ახალი თვისებების გაჩენის თანმიმდევრობას.

მოლეკულური ხეების თვისებაა, ასახონ დროის გრძელი და მოკლე პერიოდები. ეს თვისება დამყარებულია იმ ფაქტზე, რომ სხვადასხვა გენი ერთ ევოლუციურ ხაზშიც კი სხვადასხვა დროს ჩნდებოდა. მაგალითად, დნმ, რომელიც აკოდირებს რიბოსომულ რნმ-ს (რრნმ) იცვლება შედარებით ნელა. ამიტომ ასეული მილიონი წლის წინ დათიშული ტაქსონების გამოსაკვლევად მისაღებია ამ გენის დნმ-ის თანმიმდევრობების შედარება. რრნმ თანმიმდევრობის შესწავლის შედეგად დადგინდა, რომ სოკოები უფრო ახლოს ენათესავებიან ცხოველებს, ვიდრე მწვანე მცენარეებს (იხილეთ სურათი 25.2). საპირისპიროდ, მიტოქონდრიული დნმ (მტ-დნმ) შედარებით სწრაფად იცვლება. ის შეიძლება გამოვიყენოთ, რომ შევისწავლოთ შედარებით ახლახანს მომხდარი ევოლუციური მოვლენები. მკვლევრების ერთ-ერთმა ჯგუფმა მტ-დნმ თანმიმდევრობების საშუალებით გამოიკვლია მკვიდრი ამერიკელების ნათესაური კავშირი. მოლეკულური მეთოდებით დამტკიცდა მოსაზრება, რომ ტომი პიმა არიზონიდან, მაია მექსიკიდან და იანომამო ვენესუელიდან ახლო მონათესავე ტომები არიან. ალბათ ისინი არიან იმ პირველი იმიგრანტების შთამომავლები, რომლებმაც გადალახეს ბერინგის სრუტე და აზიიდან ამერიკაში გადავიდნენ დაახლოებით 13 000 წლის წინათ.

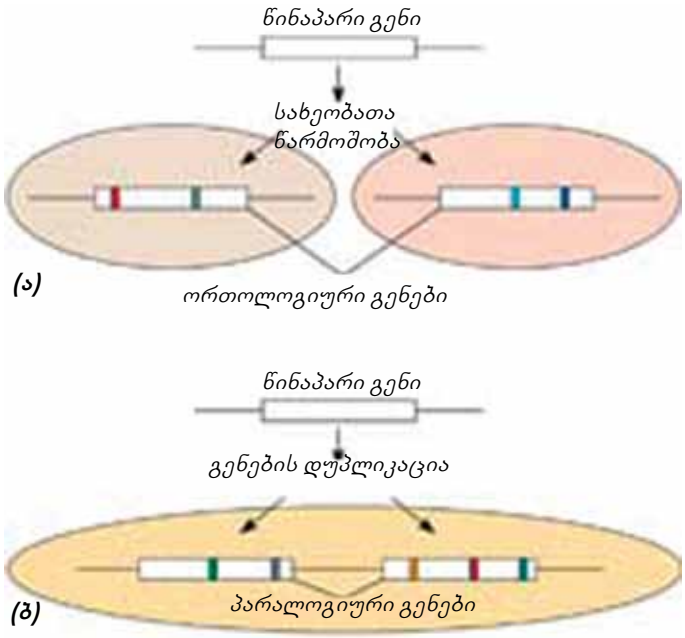
გენების დუპლიკაციები და გენთა ოჯახები

გენების დუპლიკაციები მუტაციის ერთ-ერთი ყველაზე მნიშვნელოვანი ნაირსახეობაა ევოლუციაში, ვინაიდან იგი ზრდის გენომში გენების რაოდენობას და შემდგომი ევოლუციური ცვლილებების შესაძლებლობას იძლევა. ახლა შეიძლება დეტალურად განხვიხილოთ გენის დუპლიკაციის მოლეკულური ფილოგენეზი და დუპლიკაციის გავლენა გენომის ევოლუციაზე. ეს ფილოგენეზი შეიძლება მოვარგოთ გამეორებად დუპლიკაციებს, რომლებიც აისახება გენების ოჯახებზე. გენთა ოჯახი არის ორგანიზმის გენომში მონათესავე გენების ჯგუფი **(იხილეთ სურათი 19.17)**. ისევე როგორც სხვადასხვა სახეობის ჰომოლოგიურ გენებს, დუპლიცირებულ გენებსაც აქვთ საერთო წინაპარი. ამ ტიპის ჰომოლოგიურ გენებს ჩვენ სხვადასხვა სახელებით განვასხვავებთ: ორთოლოგიური გენები და პარალოგიური გენები.

ტერმინი **ორთოლოგიური გენები** (ბერძნულიდან ორტჰოს – სწორი) არის ის ჰომოლოგიური გენები, რომლებიც პირდაპირი ხაზით გადაეცემიან ერთი თაობიდან მეორე თაობას, მაგრამ სახეობათა წარმოქმნის გამო სხვადასხვა გენოფონდებში წყდებიან (სურათი 25.17ა). ადამიანისა და თაგვის β ჰემოგლობინის გენები ორთოლოგიურები არიან.

პარალოგიური გენები (ბერძნულიდან პარა – რაღაცის ერთ მხარეს) გენების დუპლიკაციის შედეგია. ისინი გენომში ერთ ასლზე მეტი რაოდენობით არსებობენ (სურათი 25.17ბ). 23 თავში იყო მოყვანილი ამის მაგალითი: ყნოსვის რეცეპტორის გენებმა ხერხემლიან ცხოველებში გაიარეს გენების დუპლიკაციის მრავალი შემთხვევა. ადამიანსა და თაგვს აქვთ 1 000 მეტი პარალოგიური გენი, ანუ საკმაოდ დიდი ოჯახი.

გენომის შემადგენელი გენების უმეტესობა ამ ორი ტიპი



▲ *სურათი 25.17* ***ჰომოლოგიური გენების ორი ტიპი.*** *ფერადი ხაზებით აღნიშნულია გენების რეგიონი, სადაც გროვდება სხვაობა ფუძეების თანმიმდევრობაში. ორთოლოგიური გენების დაითიშვა ხდება მხოლოდ სახეობათა წარმოქმნის შემდეგ, მაშინ, როცა პარალოგიური გენების დაითშვა ხდება ერთი ევოლუციური ხაზის ფარგლებში.*

ჰომოლოგიების ამსახველია. გაითვალისწინეთ, რომ ორთოლოგიური გენების დათიშვა ხდება მხოლოდ სახეობის წარმოქმნის შემდეგ. ამიტომ ეს გენები მოიძებნება დაცილებულ გენოფონდებში. მაგალითად: ადამიანსა და თაგვს ორივეს აქვთ ერთი β ჰემოგლობინის გენი. ეს გენები ემსახურება ერთსა და იმავე ფუნქციას, მაგრამ საერთო წინაპრის არსებობის შემდეგ მათი თანმიმდევრობები დაითიშა. პარალოგიური გენების დაითიშვა მაშინაც შეიძლება მოხდეს, თუ ისინი ერთ და იმავე გენოფონდში არიან, ვინაიდან გენომში არსებობს მათი ერთზე მეტი ასლი. პარალოგიური გენები, რომლებიც ადამიანებში ქმნიან ყნოსვის რეცეპტორის გენების ოჯახს, დაითიშნენ ჩვენი გრძელი ევოლუციური ისტორიის განმავლობაში. ამჯერად ისინი მუშაობენ იმ ცილების დასადგენად, რომლებიც განსაზღვრავენ ჩვენს მგრძობელობას მრავალი სურნელის მიმართ. ამ გენების მეშვეობით ჩვენ ვარჩევთ საკვების სუნსაც და სასქესო ფერომონებსაც.

გენომის ევოლუცია

ახლა, როცა შეგვიძლია შევადაროთ განსხვავებული ორგანიზმების მთლიანი გენომები, ჩვენი საკუთარი გენომის ჩათვლით, ჩნდება ორი აღსანიშნავი მოვლენა. პირველი: ორთოლოგიური გენები არიან ფართოდ გავრცელებულნი. ისინი შეიძლება ევოლუციის დიდ მანძილზე გავრცელდნენ. ადამიანისა და თაგვის გენების ოთხმოცდაცხრამეტი პროცენტი ნამდვილად ორთოლოგიურია. ჩვენი გენების 50% არის საფუარის გენების ორთოლოგიური. ამ შთამბეჭდავი მსგავსებიდან გამომდინარეობს, რომ ყველა ცოცხალმა ორგანიზმმა გაიარა ბიოქიმიური განვითარების საერთო გზები.

მეორე: გენების რიცხვი დუპლიკაციის შედეგად არ გაიზარდა იგივე სიჩქარით, რა სიჩქარითაც გაიზარდა ფენოტიპური სირთულე. ადამიანს მხოლოდ ხუთჯერ მეტი გენი აქვს, ვიდრე საფუარს. ამ დროს საფუარი არის ერთუჯრედიანი ეუკარიოტი. საფუარის უჯრედებისგან განსხვავებით, ჩვენ გვაქვს დიდი, რთული ტვინი და ჩვენი სხეული შედგება 200 განსხვავებული ტიპის ქსოვილისგან. ჩნდება აზრი, რომ ადამიანის ბევრი გენი უფრო მრავალფეროვანია, ვიდრე საფუარის. ამ გენებს სხეულის სხვადასხვა ქსოვილში შეუძლიათ მრავალი დავალების შესრულება. ჩვენს წინ დგას დიდი და უაღრესად საინტერესო მეცნიერული გამოცანა: დავადგინოთ მექანიზმები, რომელთა მეშვეობით არსებობს ეს გენომური მრავალფეროვნება.

კონცეფცია ტესტი 25.4

1. ახსენით, როგორ ვიღებთ ორი სახეობის ცილების შედარებით მონაცემებს მათ ევოლუციურ ნათესაურ კავშირზე.
2. განასხვავეთ ორთოლოგიური და პარალოგიური გენები.

კონცეფცია 25.5

მოლეკულური საათი გვეხმარება დავადგინოთ ევოლუციური ცვლილების დრო

როგორც ამ თავის დასაწყისში ვთქვით, ევოლუციური ბიოლოგიის ერთ-ერთი მიზანია ყველა ცოცხალ ორგანიზმს შორის, ნამარხი ორგანიზმების ჩათვლით, ნათესაური კავშირის დადგენა. როცა მოლეკულურ ფილოგენეზს ვავრცელებთ ნამარხებზე, უნდა ვიმედოვნოთ, რომ ჩვენი დაშვება, როგორ ხდებოდა ცვლილებები მოლეკულურ დონეზე, სწორი იქნება.

მოლეკულური საათი

გავიხსენოთ მკვლევრების დასკვნა, რომ ჰავაის ვერცლის მცენარეების ალიანსის საერთო წინაპარი ცოცხლობდა დაახლოებით 5 მილიონი წლის წინათ. როგორ მივიდნენ ისინი ამ დასკვნამდე? ეს დასკვნა დამყარებულია **მოლეკულური საათის** კონცეფციაზე, ევოლუციური ცვლილებების აბსოლუტური დროის გაზომვაზე. ასევე იმ დაკვირვებაზეც, რომ ზოგი გენი და გენომის სხვა რეგიონები განიცდიან ევოლუციას მუდმივი ინტენსივობით (ტემპით). მოლეკულურ საათს საფუძვლად უდევს ის აზრი, რომ ორთოლოგიურ გენებში ნუკლეოტიდური ჩანაცვლების რიცხვი იმ დროის პროპორციულია, რომელიც გავიდა სახეობების საერთო წინაპრისგან

დათიშვის შემდეგ. პარალოგიური გენების შემთხვევაში ჩანაცვლებების რიცხვი იმ დროის პროპორციულია, რომელშიც მოხდა გენების დუპლიკაცია.

ჩვენ შეგვიძლია იმ გენის მოლეკულური საათის გრადუირება, რომელსაც ევოლუციის სარწმუნო საშუალო სიჩქარე აქვს. ამისთვის უნდა შევადგინოთ გრაფიკი. დავაკავშიროთ ნუკლეოტიდური სხვაობის რიცხვი, ევოლუციური დატოტვის წერტილების დროსთან. ევოლუციური დატოტვის დრო ცნობილია ნამარხებიდან. გრაფიკის ხაზი აჩვენებს მოლეკულური საათის ევოლუციის სიჩქარეს. ის შეიძლება შემდეგ გამოვიყენოთ იმ ევოლუციური მოვლენების დროის დასადგენად, რომელთა დროის დადგენა შეუძლებელია ნამარხებიდან. მაგალითად: ვერცხლის მცენარეების ალიანსის დაარსების დრო.

რა თქმა უნდა გენები დიდი სიზუსტით არ ასახავენ დროს. სინამდვილეში ზუსტად ვერ დავადგენთ, რომელ საათზე დაიწყო მუშაობა ან განვითარება გენომის ზოგმა ნაწილმა. შედარებით ზუსტი მოლეკულური საათის მქონე გენებიც კი მხოლოდ სტატისტიკის თვალსაზრისით არიან ზუსტი. ისინი ობიექტურად გვიჩვენებენ ნელი ცვლილებების საშუალო სიჩქარეს. დიდი დროის განმავლობაში კი შეიძლება ადგილი ჰქონდეს შემთხვევით გადახრებს ამ საშუალო სიჩქარიდან. იმ გენებშიც კი, რომლებიც საათის მსგავსად ზუსტად მუშაობენ, ამ საათის სიჩქარე სხვადასხვა გენში შეიძლება განსხვავებული იყოს. ზოგი გენი იცვლება მილიონჯერ უფრო სწრაფად, ვიდრე სხვები.

ნეიტრალური თეორია

ცვლილებების რეგულარობის წყალობით ზოგი გენი შეიძლება მოლეკულური საათის სახით გამოვიყენოთ. ცვლილებების რეგულარობა ზრდის იმის ალბათობას, რომ თანმიმდევრობებში მომხდარი მრავალი ცვლილება გენთა დრეიფის შედეგია. ეს ცვლილებები ძირითადად ნეიტრალურია. ისინი ადაპტაციებისთვის არც სასარგებლოა და არც მავნე.

1960 წელს ჯეკ კინგმა, თომას ჯუკმა (კალიფორნიის უნივერსიტეტი, ბერკლი) და მეთიუ კიმურამ (გენეტიკის ნაციონალური ინსტიტუტი, იაპონია) გამოაქვეყნეს სტატია, რომელშიც ამტკიცებენ **ნეიტრალურ თეორიას.** ისინი ამტკიცებდნენ, რომ ევოლუციური ცვლილებების უმეტესობა არ ახდენს გავლენას გენებზე და ცილებზე. ასე რომ, მათ არ აქვთ ეფექტი და მათზე არ მოქმედებს დარვინის გადარჩევა. კიმურა აღნიშნავდა, რომ მრავალი ახალი მუტაცია არის მავნე და ისინი მალევე ნადგურდებიან. მაგრამ თუ დანარჩენი მუტაციების უმეტესობა არის ნეიტრალური და მცირე ეფექტი აქვთ ან საერთოდ არ აქვთ ეფექტი, მაშინ მოლეკულური ცვლილებების სიჩქარე, საათის მსგავსად, მართლაც უნდა იყოს მუდმივი. სხვადასხვა გენში არსებული ცვლილების სიჩქარის სხვაობა არის იმის მაჩვენებელი, რამდენად მნიშვნელოვანია ესა თუ ის გენი. თუ გადარჩენისთვის აუცილებელია გენში ამინომჟავების ზუსტი თანმიმდევრობა, მუტაციური ცვლილებების უმეტესობა იქნება მავნე ორგანიზმისთვის და მხოლოდ რამდენიმეს ექნება ნეიტრალური ეფექტი. ამის შედეგად ასეთი გენები ნელა იცვლება. მაგრამ თუ ამინომჟავების ზუსტი თანმიმდევრობა არ არის ამდენად მნიშვნელოვანი, მაშინ ახალი მუტაციების მხოლოდ ნაწილი იქნება მავნე, მუტაციების უმეტესობა კი ნეიტრალური იქნება. ასეთი გენები უფრო სწრაფად იცვლება.

მოლეკულურ საათთან დაკავშირებული სირთულეები

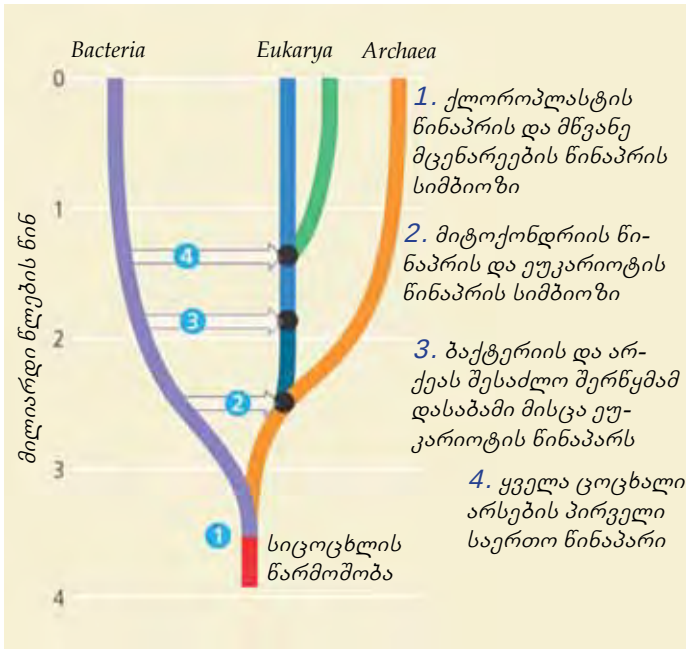
სინამდვილეში, მოლეკულური საათი არ მუშაობს ისე ზუსტად, როგორც ამას ნეიტრალური თეორია ამტკიცებს. ბევრი უზუსტობა, როგორც ჩანს, ბუნებრივი გადარჩევის შედეგია. ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად დნმ-ში მომხდარ ზოგ ცვლილებას უპირატესობა აქვთ სხვა ცვლილებებთან შედარებით. ამიტომ, ზოგი მეცნიერი ვარაუდობს, შეიძლება თუ არა ევოლუციის დათარიღებისთვის მოლეკულური საათის გამოყენება. დიდი დებატები იმართება იმის თაობაზე, რამდენად ახდენს გავლენას ნეიტრალური გენეტიკური ცვლილებები დნმ-ის მრავალფეროვნებაზე. მართლაც, ახალი მონაცემებიდან გამომდინარეობს, რომ დროზოფილას ორ სახეობაში *შ. სიმულანს* და *შ. ყაკუბა* ამინომჟავების სხვაობის თითქმის ნახევარი არ არის ნეიტრალური.

ეს სხვაობა მიმართული ბუნებრივი გადარჩევის შედეგია. თუმცა, თუ ევოლუციის სიჩქარე დროის ძალიან დიდი პერიოდის განმავლობაში იცვლება და ამავე დროს გვაქვს გადარჩევის გავლენა, ეს ორი ფაქტორი ერთად საშუალო სიდიდეს წარმოქმნის. ის გენებიც კი, რომელთა საათი არარეგულარულია, მუშაობენ როგორც გასული დროის მიახლოებითი მარკერები.

სხვა საკითხია, როცა მკვლევრები ცდილობენ, გაავრცელონ მოლეკულური საათი იმ დროზეც, რომელიც არ არის დოკუმენტირებული ნამარხებიდან. მართალია, ზოგი ნამარხი 3 მილიარდ წელზე მეტისაა, მაგრამ ეს ძალიან იშვიათი მოვლენაა. ნამარხების უმეტესობა 550 მილიონი წლით თარიღდება, მაგრამ მოლეკულური საათის გამოყენება ხდება იმ ევოლუციური დათიშვის დასათარიღებლად, რომელიც მილიარდ წელიწადზე ადრე მოხდა. ეს შესაძლებელია, თუ მივიღებთ, რომ საათი მთელი ამ დროის განმავლობაში ერთნაირად მუშაობდა. ასეთი დასკვნა კი ნაკლებად დამაჯერებელია.

ადამიანის იმუნოდეფიციტის ვირუსის წარმოშობის მოლეკულური საათი

ლოს ალამოსის (ახალი მეხიკო) ნაციონალური ლაბორატორიის მკვლევრებმა ბოლო დროს გამოიყენეს მოლეკულური საათი, რომ დაედგინათ ადამიანებში IV ვირუსის გაჩენის დრო. IV ვირუსი იწვევს შეძენილი იმუნოდეფიციტის სინდრომს. ფილოგენეტიკური ანალიზი აჩვენებს, რომ ის არის იმ ვირუსების შთამომავალი, რომლითაც ინფიცირდება შიმპანზე და სხვა პრიმატები (ამ ცხოველებში ვირუსი არ იწვევს შიდსის მსგავს არანაირ დაავადებას). როდის გადავიდა IV ადამიანებზე? ამ კითხვაზე არ არსებობს მარტივი პასუხი, ვინაიდან ვირუსი არაერთხელ გავრცელდა ადამიანებში. IV-ის გაჩენის მრავალი ფაქტი ასახულია ვირუსის მრავალ ხაზში (გენეტიკურ ტიპში). IV გენომი შედგება რნმ-სგან და სხვა რნმ-ის ვირუსების მსგავსად, იგი სწრაფად იცვლება.



▲ *სურათი 25.18* ***სიცოცხლის უნივერსალური ხე.*** *ყველა ცოცხალი ორგანიზმი დაყოფილია სამ დომენად: ბაქტერია, არქეა და ეუკარია. ორგანიზმებზე ინფორმაციის დაგროვებასთან ერთად ხის აგებულების დეტალები იცვლება. მაგრამ ხის ძირითადი კონტურები ზუსტია და უცვლელია.*

ყველაზე გავრცელებული ვირუსის ხაზი ადამიანებში არის IV-1. ზუსტად რომ განვსაზღვროთ IV-1-ით გამოწვეული ინფექციის დრო, მკვლევრები ადარებდნენ ეპიდემიის არსებობის სხვადასხვა დროის ვირუსის ნიმუშებს. ამ შედარებაში ჩართეს 1959 წლის ვირუსის არასრული თანმიმდევრობაც. ნიმუშები აჩვენებენ, რომ 1959 წლის შემდეგ ვირუსის განვითარება საკმაოდ ჰგავს საათის მუშაობის პრინციპს. ანუ დროის ერთეულში ხდებოდა რეგულარული ცვლილებები. მოლეკულური საათის პრინციპის დახმარებით მკვლევრებმა დაადგინეს, რომ IV-1-ით ადამიანის ინფიცირება პირველად მოხდა 1930-ან წლებში.

სიცოცხლის უნივერსალური ხე

1960-იან წლებში მკვლევრებმა პირველად გაშიფრეს გენეტიკური კოდი და აღმოაჩინეს, რომ ის სიცოცხლის ყველა ფორმისთვის უნივერსალურია. მათ დაასკვნეს, რომ ყველა დღევანდელ ორგანიზმს უნდა ჰყავდეს საერთო წინაპარი. დღეს სისტემატიკოსები ცდილობენ ყველა ორგანიზმის გაერთიანებას სიცოცხლის ხეში (სურათი 25.18).

მკვლევრები დნმ-ის მოლეკულის იმ რეგიონების იდენტიფიცირებისთვის, რომლებიც ამ ხის განშტოებების მოდელს გვაძლევენ, იყენებენ ორ შესაძლებელ კრიტერიუმს: პირველი, უნდა დადგინდეს ამ რეგიონების თანმიმდევრობები. მეორე, ამ რეგიონების ევოლუცია ისე ნელა უნდა მიმდინარეობდეს, რომ დღესაც შესაძლებელი იყოს საკმაოდ დაშორებული ორგანიზმების ჰომოლოგიების დადგენა. რიბოსომული რნმ-ის ნაწილების მაკოდირებელი რნმ-ის გენებიც ასევე უნდა აკმაყოფილებდნენ ამ მოთხოვნებს. უჯრედის ფუნქციონირებისთვის რნმ გენებს ფუნდამენტური მნიშვნელობა აქვთ, ვინაიდან მათი მოლეკულური საათი ისე ნელა მიდის, რომ მათ შეუძლიათ საფუძველი შეადგინონ სიცოცხლის უნივერსალური ხისთვის. ამ ხეს უფრო ახლოს და დეტალურად შემდეგ თავებში განვიხილავთ. ამჯერად კი უნდა გავაკეთოთ ორი შენიშვნა:

1. **სიცოცხლის ხე შედგება სამი დიდი დომენისგან: ბაქტერია, არქეა და ეუკარია.** დომენი ბაქტერია მოიცავს დღეისთვის ცნობილი პროკარიოტების უმეტესობას, იმ ბაქტერიების ჩათვლით, რომლებიც ქლოროპლასტების და მიტოქონდრიის ახლო ნათესავები არიან (26 თავში განვიხილავთ ამ ორგანელების ბაქტერიულ წარმოშობის იდეას). მეორე დომენი — არქეა, შედგება პროკარიოტული ორგანიზმების სხვადასხვა ჯგუფისგან. ეს პროკარიოტები განსხვავებულ გარემოში ბინადრობენ. ზოგი არქეა ენერგიის რესურსად იყენებს წყალბადს, ზოგი დედამიწის ქერქში აღმოჩენილი ბუნებრივი აირის საბადოების ძირითადი რესურსია. ოცდამეშვიდე თავში უფრო დეტალურად განვიხილავთ ბაქტერიებს და არქეებს. მესამე დომენი, ეუკარია შედგება ყველა ორგანიზმისგან, რომლებსაც აქვთ უჯრედები და ნამდვილი ბირთვი. ამ დომენში შედიან ბევრი ერთუჯრედიანი ორგანიზმი, ისევე, როგორც მრავალუჯრედიანი მცენარეები, სოკოები და ცხოველები. ეს არის 28-34 თავების მთავარი თემა.
2. **ამ დომენების ადრეული ისტორია დღემდე არ არის ცნობილი.** სამი დომენის მთლიანი გენომის შედარება აჩვენებს, რომ სიცოცხლის ისტორიის ადრეულ ეტაპზე სამივე დომენის ორგანიზმებში მოხდა გენების მნიშვნელოვანი ცვლილება. **მოხდა გენების ჰორიზონტალური გადაადგილება.** ამ დროს გენები ერთი გენომიდან მეორე გენომში გადადიან ან გადამტანი ელემენტების მეშვეობით, ან ერთი ორგანიზმების მიერ განსხვავებული ორგანიზმების შთანთქმის შედეგად. შეიძლება პირველი ეუკარიოტი ასეთი შთანთქმის შემდეგ გაჩენილიყო. ეს პროცესი ალბათ მოხდა წინაპარი ბაქტერიისა და წინაპარ არქეას შორის. ფილოგენეტიკური ხეები კი დაფუძნებულია იმ დაშვებაზე, რომ გენები ერთი თაობიდან მეორე თაობაში გადადიან ვერტიკალურად. მაშინ ჰორიზონტალური მოვლენების არსებობიდან გამომდინარეობს, რომ განსხვავებულ გენებზე დაყრდნობით აშენებული უნივერსალური ხეები ხშირად გვაძლევენ არათავსებად შედეგებს, განსაკუთრებით კი ხის ფუძესთან. ამის შედეგად ხის დეტალები მუდმივად გადაისინჯება. თუმცა დაყოფა სამ დიდ დომენად რჩება ხელუხლებელი იმის შემდეგ, რაც სისტემატიკოსებმა პირველად შექმნეს უნივერსალური ხის მთლიანი ფორმა.

შემდეგ ორ ნაწილში ჩვენ განვიხილავთ ბიოლოგიური მრავალფეროვნების ისტორიას და არსებულ მრავალფეროვნებას. ჩვენი კვლევა გაშუქდება ევოლუციის კონცეფციით და სისტემატიკით, რომელიც თქვენ ამ ნაწილში ისწავლეთ.

კონცეფცია ტესტი 25.5

1. რა არის მოლეკულური საათი? რა დაშვება უდევს საფუძვლად მოლეკულური საათის გამოყენებას?
2. ახსენით, როგორ ხდება, რომ დნმ-ში მომხდარ ფუძე ნუკლეოტიდების ცვლილებებს არ აქვთ გავლენა ორგანიზმზე?

25-ე თავის შემაჯამებელი

ძირითადი კონცეფციების შემაჯამებელი

კონცეფცია 25.1

ფილოგენეზის შესასწავლად აწარმოებენ მორფოლოგიურ და მოლეკულურ კვლევებს, ასევე საერთო წინაპარის ნამარხების კვლევას

- **ნამარხები** ნამარხების შესწავლა დამყარებულია ნამარხი ორგანიზმების შესწავლაზე. ნამარხი ორგანიზმები მოიძებნებიან სხვადასხვა ასაკის გეოლოგიურ სტრატებში. მათ აქვთ წინაპრის ის თვისებები, რომლებიც ამჯერად დაკარგულია.
- **მორფოლოგიური და მოლეკულური ჰომოლოგიები** მსგავსი აგებულების ან დნმ-ის მსგავსი თანმიმდევრობის მქონე ორგანიზმები, როგორც წესი, უფრო ახლო ნათესავები არიან, ვიდრე განსხვავებული აგებულების და განსხვავებული დნმ-ის თანმიმდევრობის მქონე ორგანიზმები. მაგრამ ჰომოლოგია (საერთო წინაპართან მსგავსება) უნდა განვასხვავოთ ანალოგიისგან (მსგავსება, რომელიც წარმოიქმნება კონვერგენტული ევოლუციის შედეგად).

კონცეფცია 25.2

ფილოგენეტიკური სისტემატიკა აერთიანებს კლასიფიკაციას და ევოლუციის ისტორიას

- **ბინომინალური ნომენკლატურა** ლინეს სისტემის მიხედვით ორგანიზმს ერქმევა ორი ნაწილისგან შემდგარი სახელები: გვარი და სპეციფიკური ეპითეტი.
- **იერარქიული კლასიფიკაცია** ლინემ შემოიღო სისტემა, რომლის მიხედვით, უფრო მცირე კატეგორიებს ვაერთიანებთ უფრო დიდ კატეგორიებში.
- **კლასიფიკაციის და ფილოგენეტიკის ერთობა** სისტემატიკოსები ევოლუციურ კავშირებს გამოსახავენ დატოტვილი ფილოგენეტიკური ხის სახით. ფილოგენეტიკური ხის აგებულება დამყარებულია სხვადასხვა მონაცემებზე, თვალსაჩინოებასა და მოსაზრებებზე.

კონცეფცია 25.3

ფილოგენეტიკური სისტემატიკის საფუძველზე აგებენ ევოლუციურ ხეს ევოლუციური ხის აგებულება იფუძნება სახეობათა საერთო თვისებებს

- **კლადისტიკა** კლადა არის სახეობების მონოფილეტური ჯგუფი. ჯგუფში შედის წინაპარი ორგანიზმი და მისი ყველა შთამომავალი. კლადისტური ანალიზის მიხედვით, კლადები განისაზღვრება ევოლუციური სიახლეების, ანუ საერთო წარმოქმნილი თვისებების მიხედვით. იდენტიფიცირება ხდება ჯგუფის შიგნით მყოფი სახეობების შედარებით ჯგუფგარე სახეობებთან. ჯგუფგარე სახეობას არ ახასიათებს საერთო წარმოქმნილი თვისება.
- **ფილოგენეტიკური ხე და დროის დადგენა** ფილოგრამაზე ტოტის სიგრძე ასახავს ამ ევოლუციურ ხაზში ევოლუციური ცვლილებების რაოდენობას. ულტრამეტრული ხეების შემთხვევაში ევოლუციური დატოტვა გეოლოგიური დროის კონტექსტში განიხილება. როგორ შეიძლება ფილოგენეზის დაგდგენა ცილების შედარებით?
- **მაქსიმალური ეკონომიურობა და მაქსიმალური მსგავსება** ფილოგენეტიკურ ხეებს შორის ყველაზე ეკონომიური ხე არის ის, რომელიც ითხოვს ყველაზე ნაკლებ

ევოლუციურ ცვლილებებს. ყველაზე მსგავსი ხე არის ის, რომელიც ცვლილებებს ყველაზე სარწმუნოდ (მსგავსად) ასახავს.

- **ფილოგენეტიკური ხეები და ჰიპოთეზები** საუკეთესო ფილოგენეტიკური ჰიპოთეზები ეყრდნობიან მრავალ მორფოლოგიურ, მოლეკულურ მონაცემებს და ნამარხებს.

კონცეფცია 25.4

ევოლუციური ისტორის უმეტესი ნაწილი ჩაწერილია ორგანიზმის გენომში

- **გენების დუპლიკაცია და გენების ოჯახები** ორთოლოგიური გენები გენომში ერთი ასლით არის წარმოდგენილი. მათ შეუძლიათ დათიშვა მხოლოდ სახეობათა წარმოქმნის შემდეგ. პარალოგიური გენები წარმოიქმნება გენომში გენების დუპლიკაციის შემდეგ და შეუძლიათ კლადის ფარგლებში დაითიშვა. ხშირად ისინი ერთ ფუნქციას იმატებენ.
- **გენომის ევოლუცია** ორთოლოგიური გენები ხშირად საერთოა შორეულად მონათესავე სახეობებში. სხვადასხვა სირთულის ორგანიზმის გენების რიცხვში არსებობს შედარებით მცირე ვარიაციები, რაც იმის მაჩვენებელია, რომ რთულ ორგანიზმებში გენები ძალიან მრავალმხვრივია და ყოველ გენს მრავალი ფუნქციის შესრულება შეუძლ

კონცეფცია 25.5

მოლეკულური საათი გვეხმარება დავადგინოთ ევოლუციური ცვლილების დრო

- **მოლეკულური საათი** დნმ-ის ზოგი რეგიონის ფუძე თანმიმდევრობები იცვლება იმ სიჩქარით, რომლის მიხედვით შეგვიძლია დავადგინოთ, როდის მოხდა წარსულში ესა თუ ის მოვლენა. ეს მოლეკულური საათი შეიძლება შეიქმნას ნეიტრალური მუტაციების დაფიქსირების შედეგად. მაშინაც, როცა გადარჩევა გარკვეულ როლს თამაშობს, ბევრი გენი დროის დიდი მონაკვეთის განმავლობაში იცვლება საათის მსგავსი, რეგულარული სიჩქარით. მკვლევრებმა გაზომეს ზოგი გენის მოლეკულური საათი და აჩვენეს, რომ ის საკმაოდ მუდმივია. ვარაუდი სხვა გენების ცვლილების შესახებ ნაკლებად შესაძლებელია.
- **სიცოცხლის უნივერსალური ხე** სიცოცხლის ხე შედგება სამი დიდი კლადისგან (დომენისგან): ბაქტერია, არქეა და ეუკარია.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშეფასება

1. თუ ადამიანი და პანდა ერთ კლასს ეკუთვნიან, მაშინ შესაძლებელია, რომ ისინი ეკუთვნიან ერთსა და იმავე
   ა. რიგს ბ. ტიპს გ. ოჯახს
   დ. გვარს ე. სახეობას

2. სამ თანამედროვე X, და ძ სახეობას ჰყავთ საერტო წინაპარი თ, იგივე წინაპარი ჰყავთ გადაშენებულ და V სახეობებს. თ, X, და ძ სახეობების დაჯგუფება ქმნის
   ა. ნამდვილ ტაქსონს
   ბ. მონოფილეტურ კლადას
   გ. პარაფილეტურ ჯგუფს
   დ. პოლიფილეტურ ჯგუფს
   ე. შიდა ჯგუფს, რომელიც შესადარებელია ჯგუფგარეშე სახეობასთან

3. ფრინველებს და ძუძუმწოვრებს ოთხი გამონაზარდი (კიდური) აქვთ, ეს ნიშანი არის
   ა. საერთო პრიმიტიული თვისება
   ბ. საერთო წარმოებული თვისება
   გ. თვისება, რომლის მიხედვით შეგვიძლია განვასხვავოთ ფრინველები და ძუძუმწოვრები
   დ. ეს ანალოგიის მაგალითია, და არა ჰომოლოგიის
   ე. ფრინველების სახეობების შესარჩევად გამოსადეგი თვისებაა

4. როგორ მივმართოთ ეკონომიურობის პრინციპს ფილოგენეტიკური ხის აგების დროს?
   ა. შევარჩიოთ ხე, რომლის მიხედვით ევოლუციური ცვლილებები ერთნაირად შესაძლებელია
   ბ. შევარჩიოთ ხე, რომელზეც ტოტების განშტოებების ადგილები დაფუძნებულია ყველა შესაძლებელ საერთო წარმოებულ თვისებაზე
   გ. ფილოგენეტიკური ხე ავაგოთ მხოლოდ ნამარხებზე, ვინაიდან ისინი ევოლუციის ყველაზე მარტივ ახსნას იძლევიან
   დ. შევარჩიოთ ხე, რომელზეც როგორც დნმ-ის თანმიმდევრობაში, ასევე მორფოლოგიაში, მცირე რაოდენობის ევოლუციური ცვლილებები აღინიშნება.
   ე. შევარჩიოთ ხე დატოტვის წერტილებით მცირე რაოდენობით.

5. პროტისტების, რომლებიც დაითიშნენ ასეული მილიონი წლის წინათ, ევოლუციურ ხაზებში ფილოგენეტიკური ნათესაობის დასადგენად, რომელი მონაცემებია საუკეთესო?
   ა. პროტეროზოური ეონის ნამარხები
   ბ. საერთო წარმოებული მორფოლოგიური თვისებები
   გ. ქლოროფილის მოლეკულების განსხვავებული ამინომჟავების თანმიმდევრობები

დ. მიტოქონდრიული დნმ-ის თანმიმდევრობები
ე. რრნმ-ის გენის თანმიმდევრობები

6. თუ კატების ფილოგენეტიკური ხის ასაგებად გამოიყენებთ კლადისტიკურ ანალიზს, რომელი იქნება საუკეთესო ჯგუფგარეშე სახეობა
ა. ლომი ბ. შინაური კატა გ. მგელი
დ. ლეოპარდი ე. ვეფხვი

7. თუ გვინდა ავაგოთ თევზის რამდენიმე სახეობის ფილოგენეტიკური ხე, შემდეგიდან, რომელი თვისება იქნება ყველაზე გამოსადეგი?
ა. ყველა თევზისთვის საერთო რამდენიმე ანალოგიური თვისება
ბ. ყველა თევზისთვის საერთო ერთი ჰომოლოგიური თვისება
გ. სხვადასხვა თევზის სახეობაში მორფოლოგიური მსგავსების სრული ხარისხი
დ. რამდენიმე თვისება, რომელიც როგორც ჩანს, გაჩნდა იმის შემდეგ, რაც თევზების სხვადასხვა სახეობები დაითიშნენ
ე. ერთი თვისება, რომელიც ყველა თევზში განსხვავებულია

8. 25.12 სურათზე მოცემულ ფილოგრამაზე ამფიბიების და თაგვების ტოტების შეფარდებითი სიგრძე ასახავს იმას, რომ
ა. ამფიბიები განვითარდნენ თაგვებზე ადრე
ბ. თაგვები ამფიბიებზე ადრე განვითარდნენ
გ. ამფიბიების და თაგვების გენებს მხოლოდ შემთხვევითი ჰომოპლაზიები გააჩნიათ
დ. ჰომოლოგიური გენები უფრო ჩქარა ამფიბიებში განვითარდნენ
ე. ჰომოლოგიური გენები უფრო ჩქარა განვითარდნენ თაგვებში

9. შემდეგი ჩამონათვალიდან შეარჩიე ორთოლოგიური გენების წყვილი
ა. ადამიანის α ჰემოგლობინი და შიმპანზის α ჰემოგლობინის გენები
ბ. ადამიანის α ჰემოგლობინის გენის ორი ალელი
გ. თაგვის ინსულინის გენი და საფუარის შეჯვარების ნაირსახეობის გენი
დ. ორი სხვადასხვა ვირთხის ყნოსვის რეცეპტორის გენი
ე. ეუკარიოტის გენომში რრნმ-ის გენის მრავალი ასლი

10. ბოლო დროს დადგინდა, რომ პირველად IV–1 შიმპანზიდან ადამიანზე გადავიდა 1930 წლებში, ეს დასკვნა დამყარებულია
ა. აფრიკის სოფელში ნახეს შიდსის პირველი კლინიკური გამოვლინება
ბ. მოლეკულური საათი, რომელიც აღრიცხავდა IV გენის თანმიმდევრობების ცვლილებას, დამყარებულია პაციენტებისგან ბოლო 40 წლის განმავლობაში აღებულ სინჯებზე
გ. აივის ჰომოლოგიური გენების შედარება, რომლებიც ნახეს ადამიანში და შიმპანზეში
დ. ადამიანებში ნანახი ვირუსის სხვადასხვა შტამებს შორის ეკონომიურობის პრინციპის მიხედვით ევოლუციური კავშირების ახსნა
ე. 1930 წლის სისხლის ნიმუშში აი ვირუსის აღმოჩენა.

ევოლუციური კავშირი

დარვინი თვლიდა, რომ თუ განვიხილავთ სახეობის უახლოეს ნათესავს, მივიღებთ ინფორმაციას იმის შესახებ, როგორ გამოიყურებოდა მათი წინაპარი. როგორ განაპირობებდა მისი რჩევა კლადისტიკური ანალიზისთვის ჯგუფგარეშე სახეობების გამოყენების მეთოდს?

მეცნიერული კვლევა

ზოგი ნუკლეოტიდური ცვლილება იწვევს ამინომჟავის ჩანაცვლებას ცილაში სხვა ამინომჟავით (არასინონიმური ჩანაცვლება, რომელიც ცვლის ცილის ბუნებას) და ნუკლეოტიდური ცვლილება კი არ იწვევს ამ მოვლენას (სინონიმური ჩანაცვლება, რომელიც არ ცვლის ცილის ბუნებას). მღრღნელის და ადამიანის გენების შედარებისას, აღმოჩნდა, რომ სინონიმური ჩანაცვლებების დაგროვება მღრღნელებში ხდება 2.0 ჯერ უფრო სწრაფად, ვიდრე ადამიანებში. არასინონიმური ჩანაცვლებები კი 1.3 ჯერ უფრო სწრაფად ხდება. რა ფაქტორებით აიხსნება ეს სხვაობა? რა გზით ართულებენ ეს მონაცემები ევოლუციური მოვლენების დასათარიღებელი მოლეკულური საათის გამოყენებას?

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

გენომის შედარება იძლევა ახალ შესაძლებლობებს სამედიცინო კვლევებში. ადამიანებს და თაგვებს აქვთ ბევრი საერთო ორთოლოგიური გენები. ამიტომ, შესაძლებელია ადამიანში გენის ფუნქციის დადგენა, თაგვის გენომიდან მეზობელი ორთოლოგიური გენების ,,გამოგდებით". ამ გამოკვლევების შედეგად, რა სამედიცინო მიღწევებს მივიღებთ? როგორია ასეთი აღმოჩენის მნიშვნელობა საზოგადოებისთვის?

5 ბიოლოგიური მრავალფეროვნების ევოლუციის ისტორია. ორგანიზმების ქიმია



ინტერვიუ ლინდა გრეჰემთან

პროფესორი ლინდა გრეჰემი დროში ნამდვილად მოგზაურობს. იგი მოკროსკოპით იმ მცენარეების ნამარხებს აკვირდება, რომლებიც დედამიწაზე დიდი ხნის წინ ბინადრობდნენ. დოქტორი გრეჰემი გადაშენებული მცენარეების ნამარხებს მათ უახლოეს თანამედროვე ნათესავებს ადარებს. მიკროსკოპის საშუალებით მას იმ მცენარეების დანახვაც შეუძლია, რომლებიც ნახევარი მილიარდი წლის წინათ არსებობდნენ. ის სიცოცხლის განვითარების დროის დადგენას ცდილობს. მას სიცოცხლის განვითარების ძირითადი გარდამტეხი მომენტებიც აინტერესებს. მაგალითად, ხმელეთის მცენარეების წყალმცენარეებისგან წარმოშობა. ხმელეთზე მობინადრე პირველი მცენარეების ზომა მიკროსკოპული იყო. გრეჰემი და მისი სტუდენტები ხმელეთის მცენარეების წარმოშობასა და გამრავალფეროვნებას იკვლევენ. ამის გარდა მათ აინტერესებთ მცენარეების, განსაკუთრებით კი ხავსების ბიოსფეროზე უდიდესი გავლენა. მცენარეები ბიოსფეროზე დღესაც მოქმედებენ. დოქტორი გრეჰემი (ვისკინსინ-მედისონის უნივერსიტეტი) ბოტანიკას და მცენარეებზე გარემოს გავლენას სწავლობს. ამავე დროს, ის წარმატებული მასწავლებელია. ამ ინტერვიუში ლინდა გრეჰემი ზოგადი განათლებისთვის ბიოლოგიური მრავალფეროვნების შესწავლის მნიშვნელობაზე საუბრობს.

რომელი ორგანიზმი იყო ხმელეთის მცენარეების წინაპარი?

ხმელეთის მცენარეები წყალმცენარეების კონკრეტული ჯგუფისგან წარმოიშვნენ. ეს ჯგუფი ცნობილია charophycea–ს სახელით. დადასტურებულია, რომ ამ წინაპრების აგებულება საკმაოდ რთული იყო, რამაც მათი დატოტვის თვისება განაპირობა. რეპროდუქციაც რთული ჰქონდათ. როგორც ჩანს, უძველესმა ხმელეთის მცენარეებმა ეს თვისებები მათგან მემკვიდრეობით მიიღეს.

რომდის წარმოიშვნენ წყალმცენარეებისგან ხმელეთის მცენარეები?

ხმელეთის მცენარეების წარმოშობის ზუსტი თარიღი დღემდე არ არის დადგენილი. პალეობიოლოგები შეთანხმდნენ, რომ მცენარეები ხმელეთზე დაახლოებით 475 მილიონი წელი ბინადრობენ. ეს დასკვნა ნამარხი სპორებისა და მცენარეების სხვა ტიპის ნამარხების კვლევას ეფუძნება. თუმცა, ზოგი კოლეგა თვლის, რომ მცენარეები ხმელეთზე უკვე შუა კემბრიუმში ანუ 500 მილიონი წლის წინათ არსებობდნენ. ამას ნამარხი სპორების კვლევის საფუძველზე ასკვნიან. ჩემი ვარაუდით მომავალში ხმელეთის მცენარეების წარმოშობის თარიღი დაახლოებით კემბრიული პერიოდის შუაში გადაინაცვლებს. შესაძლებელია, რომ მცენარეები ხმელეთზე უფრო ადრეც არსებობდნენ.

თქვენი აზრით რომელი თანამედროვე მცენარეები უფრო გვანან ხმელეთის უძველეს მცენარეებს?

მოლეკულური მონაცემებით დასტურდება, რომ ხავსები (bryophyta): ღვიძლის ხავსი, რქაფოთოლა და ხავსები მცენარეების სამეფოს უძველესი შტოებია. მთელი ხავსის ნამარხი დღემდე ვერ იპოვეს. უძველესი ჭურჭლოვანი მცენარეების ამ ტიპის ნამარხები კი ნაპოვნია. ამ მცენარეებს აქვთ ძარღვები, რომელთა მეშვეობით წყალი და საკვები ნივთიერებები გადაადგილდება. მოლეკულური მონაცემებიდან გამომდინარეობს, რომ ისინი საერთო წინაპარს ხავსების შემდეგ გამოეყვნენ. ხავსების ნამარხების არ არსებობას იმით ხსნიან, რომ ისინი ცუდად ინახება. თუმცა ვიცით, რომ ხავსებს აქვს სპორები და სხვა რეზისტენტული (მდგრადი) მასალა. ჩვენ იმ იდეის შემოწმება გვინდოდა, რომ ხავსებსაც შეეძლოთ ნამარხების დატოვება.

როგორ შეამოწმეთ ეს იდეა?

ჩვენ გამოვიყენეთ მეთოდიკა, რომლის მეშვეობით დაშლის ეფექტის იმიტირება ვცადეთ. ასეთი დაშლა მცენარეს სიკვდილის და წყალში ჩავარდნის შემდეგ ხდება. მიკრობების მოქმედების შედეგად წყალში მცენარე ნაწილობრივ იშლება. ცოცხალი ხავსები პირველ რიგში ექსტრემალური მეთოდით დავამუშავეთ, რომელიც აცეტოლიზის სახელით ცნობილია. ამ დროს გამოსაკვლევ მასალაზე მაღალი ტემპერატურის პირობებში ძლიერი მჟავებით მოქმედებენ. იგივე მეთოდს პალეობიოლოგებიც მიმართავენ როცა დანალექი ქანებიდან სპორებს ექსტრაგირებენ. ჩვენი ჰიპოთეზის თანახმად ის მცენარეული მასალა, რომელიც ასეთ დამუშავებას გადაურჩება, ნამარხებშიც უნდა იყოს. ზოგი ჩვენი კოლეგა თვლიდა, რომ ამ დამუშავებით ჩვენ თვითონ ვქმნით რეზისტენტულ მასალას. ამიტომ ჩვენ ამ მეთოდში ლპობის ფაქტორი ჩავრთეთ. თვეების განმავლობაში ხავსის ცოცხალი მასალა სველ ნიადაგში დავტოვეთ. შემდეგ ამოვიღეთ და ვნახეთ, დარჩა იქ რამე, თუ არა. აღმოჩნდა, რომ იმავე ტიპის რეზისტენტულ-

მა მასალამ, რომელმაც აცეტოლიზს გაუძლო, ლპობის უფრო ნაზ პროცესსაც გადაურჩა. ის ნაწილები, რომლებიც ლპობასაც და აცეტოლიზსაც გადაურჩნენ, ძველი განმარხებული ორგანიზმების ფრაგმენტების მსგავსად გამოიყურებდნენ. ადამიანი ერთი შეხედვით ვერ ცნობდა, რომ ოდესღაც ეს ფრაგმენტი მცენარე იყო.

ამ ორგანიზმების ფრაგმენტებიდან არის თუ არა რომელიმე უფრო ძველი, ვიდრე ჭურჭლოვანი მცენარეები?

დიახ. ეს ფრაგმენტები სპორებისგან, მილისმაგვარი სტრუქტურებიდან და უჯრედის ნაწილებისგან შედგება. აღმოჩნდა, რომ ისინი გაცილებით უფრო ძველია, ვიდრე ჭურჭლოვანი მცენარეების ნარჩენები. ჩვენ გვინდოდა დამტკიცება, რომ ხავსების მსგავსი მცენარეები ჭურჭლოვანიი მცენარეების წარმოშობამდე გავილებით ადრე არსებობდნენ. იგივეს მოწმობს მოლეკულური მონაცემებიც.

როგორ შეიცვალა ბიოსფერო ხმელეთზე უძველესი მცენარეების გავრცელების შედეგად?

პიველ რიგში მათი დახმარებით ადრეული ნიადაგი წარმოიქმნა. უძველესი მცენარეების შემადგენელ ზოგ ორგანულ მასალას მიკრობები არ შლიდა. იგივე ჩვენს ცდაშიც მოხდა. ეს დაუშლელი მასალა ნიადაგში ორგანულ ფენას ქმნიდა. მეორე, ფოტოსინთეზის შედეგად ნახშირბადის ორჟანგი (CO2) რეზისტენტულ ორგანულ მასალად გადაიქცეოდა. ამას მოჰყვა ატმოსფეროში CO2-ის რაოდენობის შემცირება. ატმოსფეროში CO2-ის შემცირების ტენდენციამ კულმინაციას ქვანახშირის პერიოდის განმავლობაში მიაღწია, როცა უძველესი ხეები ნახშირის საბადოებს ქმნიდნენ. ეს პერიოდი CO2-ის ყველაზე მცირე რაოდენობით ხასიათდება. ამავე დროს, უძველესი მცენარეები ასინთეზებდნენ ორგანულ მჟავებს და ნიადაგიდან ფოსფატებს ათავისუფლებდნენ. ამის შედეგად ზღისა და მტკანი წყლის ეკოსისტემებში ალბათ გაიზარდა ფოტოსინთეზის უნარის მქონე მიკროორგანიზმების რაოდნეობა. საბოლოოდ ხმელეთის უძველესმა მცენარეებმა ხმელეთის ეკოსისტემა შექმნეს, რომელიც საკმარისს ორგანულ პროდუქტს ქმნიდა. ასე რომ, ხმელეთის უძველეს ცხოველებს საკვების დეფეციტი არ ჰქონდათ.

თქვენ სწავლობთ ხმელეთის მცენარეების წარმოშობას. ამავე დროს ტორფის ჭაობების ეკოლოგიასაც იკვლევთ. რას წარმოადგენს ტორფის ჭაობი და რატომაა ის მნიშვნელოვანი?

ტორფის ჭაობი დაჭაობებული ტერიტორიაა, რომელზეც დომინანტი მცენარე სფაგნუმია, ანუ “ტორფის ხავსი”. სფაგნუმი ძალიან მნიშვნელოვანი ხავსია, ვინაიდან ის ეკოლოგიური ინჟინერია. ტორფის ჭაობების სფაგნუმი ატმოსფეროდან დიდი რაოდენობის CO2-ს აბსორბირებს და ორგანული ნივთიერების სახით ინახავს. ამ ნივთიერებას მიკროორგანიზმები რთულად შლიან. იგივე ეხება უძველესი ხავსების ორგანულ ნივთიერებას, რაზეც უკვე ვისაუბრეთ. ტორფიანი ჭაობები მრავლადაა ჩრდილოეთ ნახევარსფეროში. ჩრდილოეთი რეგიონები ნაკლებად დასახლებულია, ამიტომ მრავალ ადამიანს არა აქვს წარმოდგენა ტორფის ჭაობების რაოდენობის შესახებ. ჩრდილოეთი ამერიკის, ევროპისა და აზიის საკმაოდ დიდი ფართობი ტორფის დიდი ჭაობებით დაფარულია. აქ ნახშირბადის უზარმაზარი მარაგი ინახება. ატმოსფერული CO2-ის რაოდენობის რეგულაციისას (რომელსაც ასევე სათბურის გაზს ეძახიან) ტორფის ჭაობები გლობალური თერმოსტატების როლს ასრულებენ. კლიმატის რეგულირებაში ხავსი გვეხმარება. თუ ტემპერატურა ოდნავ მაღლა იწევს, ხავსი იზრდება და ატმოსფეროდან მეტ CO2-ს შთანთქავს. ამის შედეგად პლანეტა ცივდება. აციებისას ხავსი ნელა იზრდება და მიკრობული დეჰიტრატაციის შედეგად მეტი CO2 თავისუფლება. ამიტომ კლიმატი უფრო თბილი ხდება. ასე რომ, ჩვენ ტორფის დიდ ჭაობებს უნდა ვუმადლოდეთ. ისინი ჩვენი პლანეტის თერმოსტატის ფუნქციას ასრულებენ.

როგორ უკლის ადამიანი ტორფის ჭაობების ძალიან მნიშვნელოვან ეკოსისტემას?

ეკოლოგები, რომლებიც ტორფის ჭაობებს სწავლობენ, წუხან, რომ მათ მაღაროების მშენებლობა (სამთო საქმიანობა) და სოფლის მეურნეობა ანადგურებს. მაგალითად შტოშის წარმოება. ტორფის ჭაობების არეალის შემცირება ხელს უწყობს გლობალური დათბობის ეფექტის მოახლოებას. ტორფის ჭაობები ძალიან დიდ როლს თამაშობს კლიმატის რეგულაციაში.

დოქტორ გრეჰემ, როგორ დაიწყეთ სამეცნიერო მოღვაწეობა? რატომ დაინტერესდით მცენარეებით?

დაწყებით, საშუალო და უმაღლეს სკოლებში რამდენიმე არაჩვეულებრივი მასწავლებელი მყავდა. მათ განავითარეს ჩემში მეცნიერების ინტერესი. კერძოდ, ჩემი ქიმიის მასწავლებელი ჩემთვის მისაბაძი მაგალითია. ის განათლებული და თვითდაჯერებული ადამიანია. მის გაკვეთილებზე ვიფიქრე, რომ მეც შემიძლია მეცნიერი გავხდე. მიკროსკოპი ყოველთვის მიზიდავდა და შინაგანი სტრუქტურების საოცრებას კარგად აღვიქვამდი. მცენარეების შინაგანი აგებულება ძალიან საინტერესოა. მათი ნათესავები, წყალმცენარეები, მიკროსკოპში ასევე ძალიან ლამაზად გამოიჰყურებიან. ასე რომ, მიკროსკოპული აგებულებით გატაცებამ გაოიწვია ინტერესი მცენარეების მიმართაც.

როგორ მოხდა, რომ ეს გატაცება გადაიზარდა ინტერესში ხმელეთის მცენარეების წარმოშობის მიმართ?

გადამწყვეტი მომენტი ბოტანიკის ბოლო გამოცდისთვის სამზადისი იყო. მაშინ წმინდა ლუისის იუნივერსიტეტის (ვაშინგტონი) ბაკალავრი ვიყავი. გამოცდის ერთ-ერთი საკითხი მცენარეების სასიცოცხლო ციკლი იყო. ამ სასიცოცხლო ციკლში მრავალუჯრედიანი ჰაპლოიდი და დიპლოიდი თაობები მონაცვლეობს. როგორ გაჩნდნენ ეს რთული სასიცოცხლო ციკლები? ამ

საკითხმა ძალიან დამაინტერესა. ამან განაპირობა ჩემი ინტერესი მცენარეების ევოლუციის მიმართ.

რატომ ფიქრობთ, რომ მაკალავრიატის სტუდენტი მიოლოგისთვის პირველ წელსვე მნიშვნელოვანია სიცოცხლის მრავალ-ფეროვნების, მათ შორის მცენარეების მრავალფეროვნების შესწავლა მაშინაც, თუ სტუდენტი მომავალში უჯრედულ ან მოლეკულურ მიოლოგიაში სპეციალიზაციას, ან სამედიცინო სკოლაში გადასვლას აპირებს?

ვისკონსინის უნივერსიტეტის კურიკულუმში ბიოლოგიური მრავალფეროვნების კურსის ჩართვის პირველი მიზეზია ის, რომ ეს შეიძლება სტუდენტი ბიოლოგისთვის ერთადერთი შესაძლებლობაა, რომ განათლების მიღების პერიოდში ორგანიზმების მრავალფეროვნებას გაეცნოს. ჩვენ გვესმის, რომ ბიოლოგიური მრავალფეროვნების ცოდნა ყველა მოქალაქისთვის მნიშვნელოვანია, ვინაიდან ბიოლოგიური მრავალფეროვნება ადამიანის ჯანრთელობაზეც მოქმედებს. როცა სტუდენტები პროკარიოტებს, უმარტივესებს, მცენარეებს, სოკოებსა და ცხოველებს, მათ შორის უხერხემლოებს ეცნობიან, ისინი ამ მრავალფეროვანი ორგანიზმების ეკოსისტემაზე გავლენას ხვდებიან. და საბოლოოდ: ჩვენი საკუთარი ჯანრთელობა დამოკიდებულია ეკოსისტემის ჯანმრთელობაზე, რომელიც ადამიანს სხვადასხვა რესურსებით ამარაგებს. მაგალითად, სუფთა წყალით და სუფთა ჰაერით.

რომელ თემებს ანიჭებთ უპირატესობას პირველი კურსის განმავლობაში?

მე ვფიქრობ, რომ ბიოლოგიაში ყველაზე საინტერესოა სხვადასხვა იერარქიულ მიდგომას შორის კავშირი. მაგალითად, მოლეკულური პროცესებისა და აგებულების გაცნობა ბევრს გვეუბნება ორგანიზმისა და ეკოლოგიურ დონეებზე მიმდინარე პროცესებზე. მე ვფიქრობ, რომ დამწყები ბიოლოგებისთვის მნიშვნელოვანია ინტეგრირებული (რთული) აზროვნების ჩამოყალიბება. მათ უნდა ისწავლონ იერარქიული დონეების დაკავშირება. ჩემ კლასებში ვცდილობ ავხსნა, რომ ბიოლოგია არ არის დაყოფილი ცალკეულ "ოთახებად". ყოველი თემა სხვა თემასთან დაკავშირებულია. მათი ერთმანეთისგან განცალკევება სრულყოფილ განათლებას არ მოგვცემს. ვცდილობ პირველი კურსის სტუდენტების დაინტერესებას გლობალური თემებით და მნიშვნელოვან პრობლემებზე პასუხებით, თუნდაც მათზე პასუხის გაცემა ერთი ექსპერიმენტის ან ექპერიმენტების ერთი სერიის შედეგად შეუძლებელი იყოს. ჩემი კვლევის სფეროში — მცენარეთა წარმოშობაში, უამრავი შეკითხვა არსებობს. უამრავი კითხვა უფრო გლობალურ თემაზე, სიცოცხლის წარმოშობაზე იბადება. მრავალი ადამიანი თვლის, რომ ამ კითხვებზე პასუხის გაცემა შეუძლებელია. ჩვენ ხომ ამ შემთხვევაში არ შეგვიძლია პირდაპირი დაკვირვება. მაგრამ მე უნდა წავახალისო სტუდენტები, რომ ამ კითხვებზე პასუხი დედუქციისა და ინტეგრირებული აზროვნების მეშვეობით ცადონ. ბიოლოგიის არსის ჩაწვდომას უფრო ფართო აზროვნება და სისტემების ცალკეულ დეტალებზე ნაკლები ფოკუსირება სჭირდება.

ატმოსფერული CO_2-ის (სათბურის აირი) რეგულაციით ტორფის ჭაობები გლობალური თერმოსტატების როლს ასრულებენ. ხავსი მდგრადი კლიმატის შენარჩუნებაში გვეხმარება.



26 სიცოცხლის ხე და შესავალი ბიოლოგიურ მრავალფეროვნებაში



▲ *სურათი 26.1* **მხატვრის მიერ წარმოსახული დედამიწის ზედაპირი 3 მილიარდი წლის წინათ.**

ძირითადი კონცეფციები

26.1 **ადრეულ დედამიწაზე სიცოცხლის წარმოშობისათვის ხელსაყრელი პირობები იყო.**

26.2 **დედამიწაზე არსებული ცოცხალი ორგანიზმების დათარიღება ნამარხების მეშვეობით.**

26.3 **პროკარიოტების ევოლუცია და მათი გავლენა ახალგაზრდა დედამიწაზე.**

26.4 **ეუკარიოტული უჯრედები სიმბიოზისა და პროკარიოტულ უჯრედებს შორის გენეტიკური ინფორმაციის მიმოცვლის შედეგად წარმოიქმნა.**

26.5 **ეუკარიოტებში მრავალუჯრედიანობა რამდენჯერმე განვითარდა.**

26.6 **ახალმა ინფორმაციამ შეცვალა ჩვენი წარმოდგენა სიცოცხლის ხის შესახებ.**

შესავალი

ცვალმადი სიცოცხლე ცვალმად დედამიწაზე

სიცოცხლე განუწყვეტელი პროცესია. ის დაიწყო პირველი ორგანიზმების წარმოქმნით და დღემდე გრძელდება. ამჟამად დედამიწაზე მცენარეთა და ცხოველთა უამრავი სახეობა არსებობს. ამ ნაწილში განვიხილავთ სიცოცხლის მრავალფეროვნებას და ევოლუციას.

ამ წიგნში განხილული მრავალი თემიდან ერთ-ერთი მთავარია ორგანიზმებისა და მათი საარსებო გარემოს ურთიერთქმედება (იხ. თავი 1). ამ თავში გავეცნობით ბიოლოგიურ ისტორიასა და გეოლოგიურ ისტორიას შორის კავშირს. გეოლოგიური მოვლენები გარემოზე ძლიერ მოქმედებს და ბიოლოგიური ევოლუციის მიმართულებასაც ცვლის. როცა დიდი ტბა რამდენიმე მცირე ზომის ტბად იყოფა, დიდ ტბაში მობინადრე სახეობების პოპულაციები იზოლაციში ხვდებიან და ახალ სახეობებს აძლევენ დასაბამს **(იხ.თავი 24)**. ამავე დროს ცოცხალი ორგანიზმების ცხოველმოქმედების შედეგად საკუთრივ პლანეტაც იცვლება. მაგალითად, ფოტოსინთეზის უნარის მქონე ორგანიზმების ანუ იმ ორგანიზმების ევოლუციამ, რომლებიც ჰაერში ჟანგბადს გამოყოფენ, დედამიწის ატმოსფეროს შემადგენლობა განსაზღვრა (**26.1 სურათზე** გამოსახულია ორგანიზმები, რომლებიც ქვების მსგავსს სქელ მასას ქმნიდნენ. მათ შორის ალბათ პროკარიოტებიც იყვნენ). ლინდა გრეჰემის ინტერვიუში ნახსენებია, რომ მცენარეების ხმელეთზე გამოსვლის შედეგად პირობები დედამიწაზე ისევ მკვეთრად შეიცვალა. უახლესი ცვლილებები კი მოხდა ადამიანის წარმოშობის შემდეგ, რომლის ცხოველქმედების შედეგად ნიადაგის, წყლისა და ჰაერის შემადგენლობა ისევ მკვეთრად შეცვალა, თან ზოგიერთი სახეობისთვის საკმაოდ არასასურველი მიმართულებით. დედამიწის და მასზე მობინდარე ორგანიზმების სიცოცხლის ისტორია ერთმანეთისგან განუყოფელია.

ამ ნაწილის თავებში განხილულია ევოლუციის ის მომენტები, რომლებსაც ბიოლოგიური მრავალფეროვნების ისტორიისთვის დიდი მნიშვნელობა აქვს. გეოლოგიურ და ბიოლოგიურ ისტორიაში ხდებოდა რევოლუციური ცვლილებები, რომლებიც სიცოცხლის განვითარებას ახალი გზებით წარმართავდნენ.

ნებისმიერი ისტორიული დისციპლინა არ არის ზუსტი მეცნიერება. ის დამოკიდებულია თვალსაჩინო მასალაზე, მისი შენახვის ხარისხზე და წარსული მოვლენების ინტერპრეტაციაზე. რაც უფრო ღრმად წარსულში ვიხედებით, მით ნაკლებად მისაწვდომია ნამარხები, რომლებიც ჩვენთვის ერთადერთი თვალსაჩინო მასალაა. ამავე დროს, თანამედროვე ორგანიზმის მოლეკულების აგებულებაში, ნივთიერებათა ცვლის ფორმასა და ანატომიაში ევოლუციური ისტორიის ნაკვალევის პოვნა შეიძლება. შემდგომში ვნახავთ, რომ ეს კვალი წარსულის გასაღებია და ნამარხებისგან მიღებულ მონაცემებს ავსებს. მაგრამ შორეული წარსულის ევოლუციური მოვლენების უმეტესობა ბურუსით მოცული რჩება.

ამ თავს სიცოცხლის წარმოშობის განხილვით ვიწყებთ. სიცოცხლის წარმოშობა ყველაზე რთული ნაწილია, რადგანაც ამ მოვლენების დამადასტურებელი ნამარხები არ არსებობს. შემდეგ განვიხილავთ ნამარხების დათარიღების ხერხებს და კავშირს ბიოლოგიურ მოვლენებსა და დედამიწის ისტორიას შორის. გავეცნობით დედამიწაზე არსებული სიცოცხლის 3,8 მილიარდი წლის ისტორიის ძირითად მოვლენებს. ბოლოს ვისაუბრებთ ბიოლოგების მიერ სიცოცხლის ხეების აგების

ხერხებზე. ეს შესავალია 27-34 თავებში განხილულ ბიოლოგიურ მრავალფეროვნებაში.

კონცეფცია 26.1

ადრეულ დედამიწაზე სიცოცხლის გაჩენისთვის ხელსაყრელი პირობები იყო

მეცნიერული კვლევებიდან გამომდინარეობს, რომ ქიმიური და ფიზიკური პროცესების და გადარჩევის შედეგად ადრეულ დედამიწაზე ძალიან მარტივი უჯრედები გაჩნდა. ეს პროცესი სავარაუდოდ, 4 მთავარი სტადიისგან შედგებოდა: 1. პატარა ორგანული მოლეკულების, მაგალითად ამინომჟავების და ნუკლეოტიდების, აბიოტური (არაცოცხალი) სინთეზი; 2. მათი (მონომერების) შეერთება პოლიმერებად, ცილისა და ნუკლეინის მჟავების წარმოქმნა; 3. ამ დიდი მოლეკულების მემბრანის მქონე პროტობიონტებში — წვეთებში დალაგება. მემბრანის გამო პროტობიონტების შინაგანი გარემოს ქიმიური შემადგენლობა გარეგანისგან განსხვავედებოდა; 4. გამრავლების უნარის მქონე მოლეკულების ანუ მემკვიდრეობითობის წარმოქმნა. ამ სქემაში ბევრი დაუზუსტებელი მომენტია, მაგრამ შესაძლებელია ამ ჰიპოთეზის ლაბორატორიაში შემოწმება. აქ განვიხილავთ ამ ოთხი პუნქტის შესახებ არსებულ ზოგიერთ მოსაზრებას.

ორგანული კომპონენტების სინთეზი ადრეულ დედამიწაზე

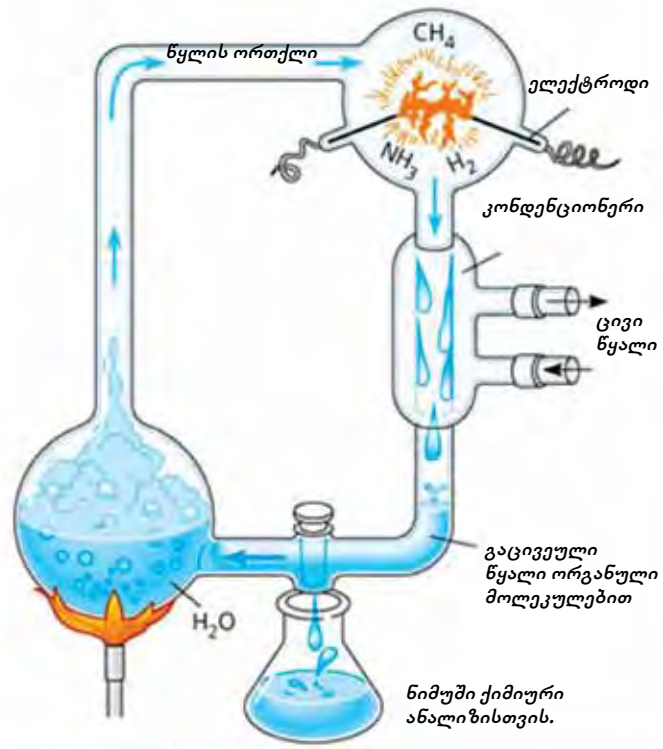
მზის სისტემაში შემავალი პლანეტების, მათ შორის დედამიწის ფორმირება დაახლოებით 4,6 მილიარდი წლის წინ მოხდა. ეს იყო ახალგაზრდა მზის ირგვლივ არსებული მტვრის უზარმაზარი ღრუბელისა და ნამსხვრევების კონდენსირების შედეგი. პირველი რამდენიმე ასეული მილიონი წლის განმავლობაში დედამიწაზე სიცოცხლე ალბათ ვერ გაჩნდებოდა, ვინაიდან პლანეტაზე ქვებისა და ყინულის უზარმაზარი ლოდები ცვიოდა, რომლებიც მზის სისტემის ფორმირების შემდეგ სივრცეში დარჩა. შეჯახებებს თან სდევდა სითბოს უზარმაზარი რაოდენობის გამოყოფა, რაც მთელი წყლის აორთქლებას იწვევდა. ამიტომ ზღვები ვერ წარმოიქმნებოდა. ეს ფაზა დაახლოებით 3,9 მილიარდი წლის წინათ დამთავრდა. დედამიწის კლდეებიდან უძველესია გრენლანდიის, ისუას მხარის კლდეები, რომელთა ასაკი 3,8 მილიარდი წელია. მათი ასაკი დადგენილია ქიმიური დათარიღების მეშვეობით. შეიძლება ამ დროს დედამიწაზე სიცოცხლე უკვე არსებობდა, მაგრამ ამას ვერ დავასაბუთებთ, რადგან ამ ასაკის ნამარხები არ არის აღმოჩენილი. ქვის უზარმაზარი ლოდებითა და ყინულით დედამიწის „დაბომბვა“თანდათან შენელდა. მაგრამ პლანეტაზე არსებული პირობები დღევანდელი პირობებისგან ძალიან განსხვავდებოდა. პირველადი ატმოსფერო ალბათ წყლის ორთქლით იყო გაჯერებული. მის შემადგენლობაში კიდევ სხვადასხვა ნივთიერებები შედიოდა, რომლებიც ატმოსფეროში ვულკანური ამოფრქვევების შედეგად მოხვდა. მათ შორის აზოტი და მისი მჟავები, ნახშირორჟანგი, მეთანი, ამონიუმი, წყალბადი და წყალბადის სულფიდები. დედამიწის გაცივებასთან ერთად წყლის ორთქლის კონდენსირდებოდა ოკეანეებში, წყალბადის ჭარბი რაოდენობა კი გარემოში იფანტებოდა.

სურათი 26.2

კვლევა შესაძლებელია თუ არა აღდგენით ატმოსფეროში ორგანული მოლეკულების წარმოქმნა?

ექსპერიმენტი

მილერმა და ურეიმ ადრეულ დედამიწაზე სავარაუდოდ არსებული პირობების გასამეორებლად თავიანთ ლაბორატორიაში დახურული სისტემა შექმნეს. თბილი წყლის შემცველ კოლბას პირველადი ზღვის მაგივრად იყენებდნენ. სისტემის ძლიერი აღდგენითი თვისებების მქონე "ატმოსფერო" წყალბადის (H_2), მეთანის (NH_4), ამიაკისა (NH_3) და წყლის ორთქლისგან შედგებოდა. ხელოვნურ ატმოსფეროში ელვის მაგივრობას ელექტრო განმუხტვა უწევდა. კონდიციონერში ატმოსფეროს აციებდნენ, რაც მინიატურულ ზღვაში წყლისა და მასში გახსნილი ნივთიერებების ნაკადს უზრუნველყოფდა.



შედეგები

სანამ ეს მასალა აპარატში ცირკულირებდა, მილერი და ურეი ანალიზისთვის პერიოდულად ნიმუშებს იღებდნენ. მათ სხვადასხვა ორგანული მოლეკულის, (მაგალითად ორგანიზმის ცილებში გავრცელებული ამინომჟავების ალანინის და გლუტამინის მჟავის) არსებობა დაადგინეს. მრავალი სხვა ამინომჟავა და რთული ცხიმოვანი ჰიდროკარბონატებიც აღმოაჩინეს.

დასკვნა

ორგანული მოლეკულები, რომლებიც სიცოცხლის წარმოშობის პირველი ეტაპია, შეიძლება ძლიერ აღდგენად ატმოსფეროში წარმოიქმნას.

1920 წელს რუსმა ქიმიკოსმა ი. ოპარინმა და ბრიტანელმა მეცნიერმა ჯ. შ. ჰელდენმა ერთმანეთისგან დამოუკიდებლად წამოაყენეს იდეა, რომ დედამიწის პირველადი ატმოსფერო აღდგენითი (ჭარბი ელექტრონების შემცველი) გარემო იყო, რომელშიც მარტივი მოლეკულებიდან ორგანული კომპონენტების ფორმირება ხდებოდა. ორგანული სინთეზისთვის საჭირო ენერგიას ალბათ სინათლე და ულტრაიისფერი გამოსხივება უზრუნველყოფდა. ჰელდენი ფიქრობდა, რომ პირველადი ოკეანეები ორგანული



▲ *სურათი 26.3* ***სარკმელი ადრეულ სიცოცხლეში?*** *კვლევითი წყალქვეშა ნავის ალვინის ინსტრუმენტი, რომელსაც რობოტის ხელი მართავს, კორტესის ზღვის ჰიდროთერმულ გასასვლელთან წყლის ნიმუშებს იღებს. წყლის ზედაპირიდან 1,5 კმ სიღრმეზე გასასვლელიდან წყალში წყალბადისა და რკინის სულფიდები ხვდება, რომლებიც რეაქციაში შედიან და პირიტს და წყალბადის გაზს ქმნიან. გასასვლელთან ახლოს მობინადრე პროკარიოტები წყალბადს ენერგიის რესურსად იყენებენ. ეს ერთ-ერთი ყველაზე ექსტრემალური პირობებია, რომელშიც სიცოცხლეს არსებობა შეუძლია. ზოგიერთი მეცნიერი თვლის, რომ ადრეულ დედამიწაზე სიცოცხლე ზუსტად ასეთ ადგილებში წარმოიქმნა.*

მოლეკულების ნარევი (პრიმიტიული ბულიონი) იყო, და სიცოცხლე სწორედ იქ წარმოიქმნა. 1953 წელს ჩიკაგოს უნივერსიტეტის თანამშრომლებმა სტენლი მილერმა და ჰაროლდ ურეიმ ოპარინ-ჰელდენის ჰიპოთეზა ექსპერიმენტულად შეამოწმეს. მათ ადრეულ დედამიწაზე სავარაუდოდ არსებული პირობების მსგავსი პირობები ლაბორატორიაში შექმნეს. ხელსაწყოების დახმარებით მოხერხდა თანამედროვე ორგანიზმებში არსებული მრავალი ამინომჟავის და სხვა ორგანული კომპონენტების მიღება (**სურათი 26.2**, ასევე **სურათი 4.2**)

ეს ექსპერიმენტი მრავალ ლაბორატორიაში გამეორდა. სხვადასხვა ექსპერიმენტებში განსხვავდებოდა ძირითადად ატმოსფეროს შემადგენლობა. ზოგიერთი ექსპერიმენტის შედეგად ორგანული ნაერთები მართლაც მიიღეს. მაგრამ გაურკვეველია იყო თუ არა ადრეული დედამიწის ატმოსფეროში საკმარისი მეთანი და ამონიუმი, რომ ის აღდგენითი ყოფილიყო. ახლა ითვლება, რომ პირველადი ატმოსფერო ძირითადად აზოტისა და ნახშირორჟანგისგან შედგებოდა და არც დაჟანგვითი (ელექტრონების გამომყოფი) და არც აღდგენითი იყო. როცა მილერ-ურეის ექსპერიმენტი ასეთ ატმოსფეროში ჩაატარეს, ორგანული მოლეკულები ვერ მიიღეს. როგორც ჩანს, პირველადი ატმოსფეროს მცირე უბნებს (იმ უბნებს, რომლებიც ვულკანების კრატერებთან ახლოს იყო), აღდგენითი თვისებები ჰქონდა. შესაძლებელია, რომ პირველი ორგანული ნაერთები დედამიწაზე სინთეზირდებოდა არა ატმოსფეროში, არამედ წყალქვეშა ვულკანებთან და ზღვის ფსკერზე არსებულ დედამიწის ქერქის გახლეჩის ადგილებთან ახლოს (დედამიწის ქერქის სუსტი წერტილები, საიდანაც ცხელი წყალი და მინერალები ოკეანეში ჩაედინება, **სურათი 26.3**) ეს რეგიონები მდიდარია არაორგანული გოგირდისა და რკინის შენაერთებით, რომლებიც თანამედროვე ორგანიზმებში ატფ-ის სინთეზის შემადგენელი ნაწილია.

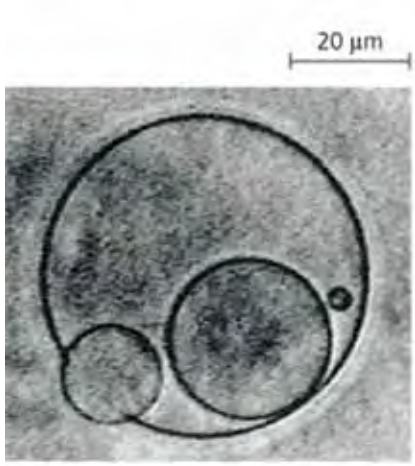
დედამიწის ფარგლებს გარეთ არსებული ორგანული ნივთიერებების წყარო

შესაძლებელია, რომ პირველადი სიცოცხლის შემადგენელი ზოგიერთი ორგანული ნაერთი დედამიწაზე კოსმოსიდან მოხვდა. დედამიწაზე დაცემულ მეტეორიტებს შორის იყო ნახშირბადის შემცველი ქონდრიტებია ანუ ქვები, რომელთა მასის 1-2% ნახშირბადის ნაერთები შეადგენს. 1969 წელს სამხრეთ ავსტრალიაში აღმოაჩინეს 4,5 მილიარდი წლის ასაკის ქონდრიტი, რომელიც 80 ამინომჟავას შეიცავს. ზოგი ამინომჟავას რაოდენობა ქონდრიტში საკმაოდ დიდია. აღსანიშნავია, რომ ამ ამინომჟავების შეფარდება იმ შეფარდების მსგავსია, რომელიც მილერ-ურეის ექსპერიმენტში მიიღეს. ამ ამინომჟავებს ქონდრიტი დედამიწაზე ვერ შეიძენდა (გაჭუჭყიანების შედეგად), ვინაიდან ისინი შედგებიან-თანაბარი რაოდენობის D და L იზომერებსგან (იხ. თავი 4.) ორგანიზმები, მცირე გამონაკლისის გარდა, ასინთეზებენ და იყენებენ მხოლოდ L იზომერებს. ამინომჟავები, რომლებიც დედამიწაზე ქონდრიტთან ერთად მოხვდა, ალბათ შევიდა პირველადი ბულიონის შემადგენლობაში. მაგრამ უკანასკნელი კვლევების თანახმად მათი როლი სიცოცხლის წარმოქმნაში ძალიან უმნიშვნელო იყო.

სიცოცხლის ნიშნების ძიება დედამიწის გარეთ

ამჟამად შესაძლებელია იმ ვარაუდის შემოწმება, რომ სიცოცხლე არა მარო დედამიწაზე არსებობს. მარსიდან აღებული ნიმუშების გამოყენებით შესაძლებელია ადრეული დედამიწისთვის (სიცოცხლის გაჩენამდე-პრებიოტური ქიმია) დამახასიათებელი ქიმიური შემადგენლობის შესასწავლა. მარსის ზედაპირი ამჟამად ცივი, მშრალი და უსიცოცხლო უდაბნოა. მაგრამ დღეს აღიარებულია, რომ მილიარდი წლის წინათ მოკლე პერიოდის განმავლობაში მარსი შედარებით თბილი იყო. მასზე იყო წყალი და ნახშირორჟანგის შემცველი ატმოსფერო. ალბათ მარსზეც არსებობდა ადრეული დედამიწის მსგავსი პრებიოტური ქიმიური სტრუქტურები. განვითარდა თუ არა მარსზე სიცოცხლე, რომელიც შემდეგში განადგურდა, თუ პრებიოტური ქიმიური განვითარება ტემპერატურის დაცემისა და ატმოსფეროს შეთხელების გამო სიცოცხლის გაჩენამდე შეწყდა? რობოტები მარსზე აგროვებენ ახალ მასალას, მეცნიერები მას იკვლევენ და ამ კითხვებზე პასუხი შემდეგ ათწლეულში შესაძლებელი გახდება.

კოსმოსურმა ხომალდმა „გალილეომ“ ჩატარებული დაკვირვების შედეგად ყინულით დაფარული ევროპის (იუპიტერის ერთ-ერთი მთვარის) ზედაპირზე თხევადი წყალი დააფიქსირა. ევროპის ოკეანეში ალბათ არის პროკარიოტული სიცოცხლე. მზის სისტემის ფარგლებს გარეთ აღმოაჩინეს ასზე მეტი პლანეტა, რომლებიც თავიანთი მზის ორბიტების ირგვლივ ტრიალებენ. ეს პლანეტები იუპიტერის ტოლები ან უფრო დიდებია. უახლესი ათწლეულების განმავლობაში კოსმოსური ობსერვატორიები აპირებენ უფრო მგრძნობიარე ტელესკოპების გამოყენებას და



(ა) მარტივი გამრავლება. *ეს ლიპოსომა "შობს უფრო პატარა ლიპოსომას (LM)*



(ბ) მარტივი მეტაბოლიზმი. *თუ ფერმენტები, ამ შემთხვევაში ფოსფორილზა და ამილაზა, დამატებულია ხსნარში, რომელშიც წვეთები წარმოიქმნება, ზოგი ლიპოსომა იწყებს მარტივი მეტაბოლური რეაქციების წარმოებას და ქიმიური ნაერთების გარემოში გამოყოფას*

▲ *სურათი 26.4* **პროტობიონტების ლაბორატორიული ვერსია.**

პატარა პლანეტების, ან იუპიტერის მსგავსი დიდი პლანეტების მთვარეებზე დაკვირვებას. თუ რომელიმე ობსერვატორია მიიღებს ამ პლანეტების ატმოსფეროებში თავისუფალი ჟანგბადის არსებობის დამადასტურებელ მძლავრ სპექტროსკოპიულ სიგნალს, ეს დაადასტურებს, რომ იქ ჟანგბადის წარმომქმნელი ფოტოსინთეზის უნარის მქონე ორგანიზმები არსებობს. ამჟამად სიცოცხლის არსებობის დამადასტურებელი სხვა ატმოსფერული ნიშნები არ არის ცნობილი.

პოლიმერების ამოცანური სინთეზი

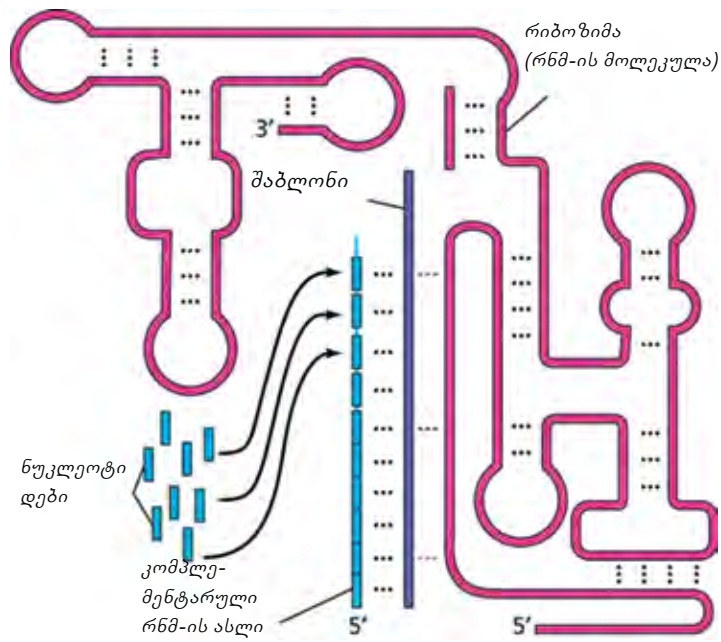
ცხადია, ცოცხალი უჯრედი არ არის მხოლოდ ამინომჟავების უბრალო ერთობა. ყოველ უჯრედში მაკრომოლეკულების დიდი ასორტიმენტია. ეს თვითგანახლებისათვის აუცილებელი ცილები და ნუკლეინის მჟავებია. წარმოუდგენელია სიცოცხლის გაჩენა გარემოში, სადაც მსგავს მაკრომოლეკულებს არ არის. მკვლევრებმა ცხელ ქვიშაზე, თიხასა ან ქვაზე ამინომჟავების დაწვეთებით ამინომჟავების პოლიმერების სინთეზი შეძლეს. პოლიმერი სპონტანურად, ენზიმებისა და რიბოსომების დახმარების გარეშე წარმოიქმნება. მაგრამ ცილებისგან განსხვავებით, ეს პოლიმერები დაკავშირებული, ან ჯვარედინად დაკავშირებული ამინომჟავების რთულ ნარევია. ნარევის ყოველი პოლიმერი განსხვავებულია. მიუხედავად ამისა, ადრეულ დედამიწაზე მიმდინარე სხვადასხვა ქიმიური რეაქციაში ამ მაკრომოლეკულებს შეეძლოთ სუსტი კატალიზატორის როლის შესრულება.

პროტომიონტები

სიცოცხლე ნაწილობრივ ორი თვისებით, ზუსტი რეპლიკაციითა და მეტაბოლიზმით, განისაზღვრება. ერთი თვისება მეორის გარეშე არ არსებობს. Dნმ-ის მოლეკულები შეიცავს გენეტიკურ ინფორმაციას. იმ ინსტრუქციის ჩათვლით, რომელიც ზუსტი თვითრეპლიკაციისთვის საჭიროა. მაგრამ Dნმ-ის რეპლიკაციას უზრუნველყოფს რთული ფერმენტული მექანიზმი და ნუკლეოტიდური სამშენებლო „ბლოკებით" უხვი მომარაგება. ეს ბლოკები კი უჯრედის მეტაბოლიზმის ანუ ნივთიერებათა ცვლის შედეგად წარმოიქმნება (იხ. თავი 16). მილერ-ურეის ექსპერიმენტებში შეგვიძლია ზოგიერთი Dნმ-ის და რნმ-ის აზოტოვანი ფუძეების მიღება. მაგრამ ამ ექსპერიმენტების შედეგად ვერ ვიღებთ ნუკლეოტიდებს. ასე რომ, ნუკლეინმჟავებისგან შემდგარი საშენებლო „ბლოკები" ალბათ პირველადი ორგანული ბულიონის შედგენილობაში არ შედიოდა. მეტაბოლიზმის მსგავსი პროცესები და სამშენებლო ბლოკების შესაქმნელად საჭირო თვითგამრავლებადი მოლეკულები ერთდროულად უნდა წარმოქმნილიყო. როგორ მოხდა ეს?

ყველა ამ პირობას პროტობიონტები აკმაყოფილებს. ეს აბიოტურად წარმოქმნილი მოლეკულების ერთობლიობაა, რომელიც მემბრანით ან მემბრანის მსგავსი სტრუქტურით გარშემორტყმულია. პროტობიონტებს სიცოცხლესთან ასოცირებული ზოგიერთი თვისება აქვს. ამ თვისებებს შორის მარტივი რეპროდუქცია და მეტაბოლიზმია. მათი შინაგანი ქიმიური შემადგენლობა განსხვავდება გარემოს ქიმიური შემადგენლობისგან.

ექსპერიმენტებით დასტურდება, რომ პროტობიონტები აბიოტურად წარმოქმნილი ორგანული სტრუქტურებისგან სპონტანურად გაჩნდა. მაგალითად, პატარა, მემბრანით შემოსაზღვრული



▲ *სურათი 26.5* **რნმ-ის რეპლიკაციაზე პასუხისმგებელი რიბოზიმა.** *რნმ-ის ამ მოლეკულას შეუძლია მეორე მოლეკულის, დაახლოებით 14 ნუკლეოტიდის შემცველი მონაკვეთის, კომპლემენტარული ასლის შექმნა.*

წვეთები, ლიპოსომები, შეიძლება ლიპიდების ან სხვა ორგანული მოლეკულების წყალთან შერევის შედეგად გაჩნდეს **(სურათი 26.4)**. ნარევის წვეთის ზედაპირის ჰიდროფობური მოლეკულები ორმაგ შრეს ქმნიან, რომელიც პლაზმის მემბრანის ლიპიდური ორმაგი შრის მსგავსია. ორმაგი შრის შერჩევითი შეღწევადობის გამო ლიპოსომები ოსმოსის შედეგად ფართოვდება ან იკუმშება, როცა მათ სხვადასხვა კონცენტრაციის ხსნარებში ათავსებენ. ზოგი ლიპოსომა ენერგიას მემბრანული პოტენციალის ფორმით (მემბრანის ზედაპირის გასწვრივ არსებული ელექტრული მუხტი) ინახავს. ასეთ ლიპოსომებს, ნერვული უჯრედების მსგავსად აღგზნება შეუძლია. ამ ტიპის აღგზნებადობა ყველა ცოცხალი ფორმისთვის დამახასიათებელია (ეს არ ნიშნავს, რომ ლიპოსომები ცოცხალია, უბრალოდ მათ ცოცხალი ორგანიზმის ზოგი თვისება ახასიათებს). თუ ადრეული დედამიწის გუბეებში წარმოქმნილი ეს წვეთები თავიანთ მემბრანებში ამინომჟავების შემთხვევითად შერჩეულ პოლიმერებს ჩართავდნენ, და თუ ზოგი დაკავშირებული პოლიმერი კონკრეტული ორგანული მოლეკულებისთვის შეღწევად მემბრანებს შექმნიდა, მაშინ ასეთი წვეთები შეძლებდნენ გარემოდან ორგანული მოლეკულების შერჩევით ათვისებას.

პირველი გენეტიკური მასალა ალბათ რნმ და არა Დნმ იყო. თომას ჩეხმა (კოლორადოს უნივერსიტეტი) და სიდნეი ალტმანმა (იელის უნივერსიტეტი) გამოიკვლიეს, რომ რნმ-ს, რომელიც ცილების სინთეზში მთავარ როლს ასრულებს, შეუძლია ფერმენტის მსგავსი რამდენიმე კატალიზური ფუნქციის შესრულება. ჩეხმა მათ რნმ ფერმენტები უწოდა. ზოგიერთი რიბოზიმა ნუკლეოტიდური სამშენებლო ბლოკებით მომარაგებისას მცირე მონაკვეთების კომპლემენტალურ ასლებს ქმნის **(სურათი 26.5)** სხვები თვითონ გადაადგილებენ საკუთარ სეგმენტებს (თვითმოდიფიცირებადი ინტრონები, იხ. თავი 17), მოქმედებენ სხვადასხვა მოლეკულებზე, მაგალითად სატრანსპორტო რნმ-ზე, ან შლიან მოლეკულების ნაწილებს. ეს მათ სრულფასოვანი ფუნქციონირების უნარს ანიჭებს. რიბოზიმებით კატალიზირებული რეაქციები შედარებით ნელია. მაგრამ რიბოზიმებთან დაკავშირებულ ცილებს რეაქციის სიჩქარის ათასჯერ გაზრდა შეუძლია.

რნმ-ის მოლეკულების ბუნებრივ გადარჩევაზე ლაბორატორიულ პირობებში ექსპერიმენტი ტარდებოდა. Დნმ-ის ორმაგი ჯაჭვისგან განსხვავებით, რომელიც ორმაგი სპირალის სტანდარტულ ფორმას იღებს, რნმ-ის ერთჯაჭვიანი მოლეკულები სხვადასხვა სამგანზომილებიან ფორმას იღებს, რომელსაც მათი ნუკლეოტიდური თანმიმდევრობა განსაზღვრავს. ასეთ მოლეკულას აქვს ორივე: — გენოტიპური (მისი ნუკლეოტიდური თანმიმდევრობა) და ფენოტიპური (მისი სტრუქტურა, რომელიც კონკრეტული მიმართულებით გარშემო მყოფ მოლეკულებთან ურთიერთმოქმედებს) თვისებები. გარემოს ექსტრემალურ პირობებში რნმ-ის მოლეკულები, რომლებსაც ზუსტი ძირითადი თანმიმდევრობა აქვს, უფრო სტაბილურია. მათი რეპლიკაციაც უფრო სწრაფია და ნაკლები შეცდომებით მიმდინარეობს, ვიდრე სხვა თანმიმდევრობების რეპლიკაცია. რნმ-ის განსხვავეული მოლეკულები კონკურირებენ რეპლიკაციისთვის საჭირო მონომერებისთვის. იმარჯვებს თანმიმდევრობა, რომელიც უკეთ შეგუებულია ტემპერატურას, მარილის კონცენტრაციასა და ხსნარის სხვა თვისებებს, და საუკეთესო თვითკატალიზური აქტიობა ახასიათებს. ასეთი მოლეკულების შთამომავლობა ერთი რნმ-ის აბსოლუტურად იდენტური ასლი არ არის. ახლომონათესავე თანმიმდევრობათა ოჯახს შვილეული რნმ-ები ქმნიან. მათ თანმიმდევრობაში განსხვავება მაინც იქნება, ვინაიდან რეპლიკაციისას გარდაუვალია შეცდომები. გადარჩევა პირველად თანმიმდევრობაში მუტაციებს ცხრილავს. კოპირებისას დაშვებული შემთხვევითი შეცდომები აისახება მოლეკულებზე. გადარჩევა უფრო სტაბილური ფორმის მოლეკულებს არჩევს, ან მათ, ვინც წინაპარ თანმიმდევრობებთან შედარებით უკეთ თვითრეპლიცირდება. მსგავი გადარჩევა ალბათ ადრეულ დედამიწაზეც იყო. ასე რომ, დღევანდელი მოლეკულური ბიოლოგიის საფუძველი რნმ-ის „სამყაროა“. ამ სამყაროში პატარა რნმ-ის მოლეკულებს, რომლებიც გენეტიკური ინფორმაციის მატარებლები იყვნენ, შეეძლოთ რეპლიკაცია და რნმ-ის მატარებელ პროტობიონტებზე ინფორმაციის გადატანა.

პრინსტონის უნივერსიტეტის ფიზიკოსი ფრიმან დისონი თვლის, რომ რნმ-ის პირველი მოლეკულები ალბათ მოკლე, ვირუსის მაგვარი თანმიმდევრობება იყო. ამ თანმიმდევრობათა რეპლიკაციისას კატალიზურ ფუნქციას შემთხვევითად შერჩეული ამინომჟავური პოლიმერები ასრულებდა, მაგრამ მათი კატალიზური თვისებები სუსტი იყო. სავარაუდოდ, ეს ადრეული რეპლიკაცია პროტობიონტების შიგნით მიმდინარეობდა, რომლებმაც დიდი რაოდენობით ორგანული მონომერები შეაგროვეს. თუ რნმ-ის ზოგ მოლეკულას შეეძლო სპეციფიკური ამინომჟვების დაკავშირებარივ მათი სიგრძის ნაწილის გასწვრივ განლაგებულ ფუძეებთან, ეს კავშირი რამდენიმე ამინომჟავას იმ დროის განმავლობაში დაიკავებდა, რამდენიც საჭიროა პეპტიდის ფორმირებისთვის მართლაც, ეს თანამედროვე რიბოსომებში (ცილის სინთეზის ადგილები უჯრედში) რიბოსომული რნმ-ის ერთ-ერთი ფუნქციაა. ზოგი პეპტიდი ფერმენტის მაგვარ ფუნქციას ასრულებდა — რნმ-ის მოლეკულის რეპლიკაციის დახმარება. სხვები პროტობიონტური მემბრანის შემადგენლობაში შევიდნენ, რის გამოც მემბრანამ მაღალენერგიული არაორგანული მოლეკულების, მაგალითად წყალბათის სულფიდის გამოყენება შეძლო და ორგანული რეაქციების, მათ შორის რნმ-ის სამშენებლო „ბლოკების “ შექმნა ბოლომდე მიიყვანა.

თვითრეპლიკაციის უნარის მქონე კატალიზური რნმ-ის შემცველი პროტობიონტები უნდა განსხვავდებოდნენ მეზობლებისგან, რომლებსაც არ ჰქონდათ რნმ, ან რომელთა რნმ-ს ეს თვისებები არ ჰქონდა. თუ ასეთი პროტობიონტები იზრდებოდა, იხლიჩებოდა და რნმ-ის მოლეკულებს შვილეულ უჯრედებს გადასცემდა, მათ მშობლების ზოგი თვისებაც უნდა მიეღოთ. პირველად პროტობიონტები ალბათ შეზღუდულ გენეტიკურ ინფორმაციას ატარებდნენ. ეს ინფორმაცია რამდენიმე თვისებას აკონტროლებდა, რომელიც მათ მემკვიდრეობით მიიღეს და რომელზეც ბუნებრივი გადარჩევა მოქმედებდა. ყველაზე წარმატებული პროტობიონტების რაოდენობა ნელ-ნელა იზრდებოდა, ვინაიდან ისინი რესურსებს უფრო ეფექტურად იყენებდნენ და შემდგომ თაობებსაც ამ თვისებას გადაცემდნენ. ასეთი პროტობიონტების გაჩენა შეიძლება არარეალურად გეჩვენებათ, მაგრამ გახსოვდეთ, რომ ადრეული დედამიწის წყლებში მილიარდობით პროტობიონტი არსებობდა. მემკვიდრეობითობის თუნდაც შეზღუდული უნარის მქონეს სხვებთან შედარებით უზარმაზარი უპირატესობა ჰქონდა.

პროტობიონტებში გენეტიკური ინფორმაციის მატარებელი რნმ-ის თანმიმდევრობის გაჩენის შემდეგ ბევრი სხვა ცვლილებაც გახდა შესაძლებელი. მაგალითად, რნმ ისეთ მატრიცას ქმნიდა, რომელშიც გროვდებოდა Დნმ-ის ნუკლეოტიდები. გენეტიკური ინფორმაციის შესანახად Დნმ-ის ორმაგი სპირალი რნმ-ის ერთმაგ ჯაჭვზე გაცილებით სტაბილურია. Დნმ-ის რეპლიკაციაც უფრო ზუსტია. გენომის ზრდასთან ერთად ზუსტი რეპლიკაცია-

ლი აუცილებელი ხდება გენის გაორმაგებისა და სხვა პროცესებისთვის. ის აუცილებელია, თუ საჭიროა მრავალი თვისების გენეტიკური კოდირება. დნმ-ის გაჩენის შემდეგ რნმ-ის მოლეკულებს სხვა ფუნქციები დაეკისრა. ეს ფუნქციები მათი ამჟამინდელი ფუნქციების მსგავსი იყო. კერძოდ, გენეტიკური ინფორმაციის გადატანისას შუამდგომლობა. „რნმ-ის სამყარომ“ ადგილი „დნმ-ის სამყაროს“ დაუთმო. ბუნებრივი გადარჩევის პროცესში გაჩნდა სიცოცხლის სხვადასხვა ფორმების გაჩენისათვის აუცილებელი პირობები. ეს პროცესი დღემდე მიმდინარეობს.

კონცეპტია ტესტი 26.1

1. რა ჰიპოთეზა შეამოწმეს მილერმა და ურეიმ თავიანთი ექსპერიმენტებით?
2. რატომ იყო მემბრანით შემოსაზღვრული პროტობიონტების გაჩენა სიცოცხლის წარმოშობის ძირითადი პირობა?
3. რა არის რიბოზიმა?

კონცეპტია 26.2

დედამიწაზე არსებული სიცოცხლის დათარიღება ნამარხების მეშვეობით

სიცოცხლის წარმოშობასთან დაკავშირებულ კითხვებზე სრულ პასუხს ვერ მივიღებთ, ვინაიდან ამ პროცესის დამადასტურებელი ნამარხები დღეისთვის არ არსებობს. უფრო გვიანი მრავალი მოვლენა ნამარხებში კარგად დოკუმენტირებულია. ნამარხების ზედმიწევნითი შესწავლა გვაძლევს ინფორმაციას დედამიწაზე დიდი ხნის წინ არსებულ ორგანიზმებზე და მილიარდობით წლის განმავლობაში მიმდინარე სიცოცხლის ევოლუციაზე.

როგორ ათარიღებენ დანალექ ქანებსა და ნამარხებს

25-ე თავში წაიკითხეთ, რომ ნამარხების უმრავლესობა აღმოჩენილია დანალექ ქანებში. აქ შენახული ნამარხები თითქოს დროში გაყინულია. ქანების ყოველი ფენის ნამარხები ამ ქანის ფორმირების პერიოდის ორგანიზმებს შეიცავს. უფრო ახალი ქანები უფრო ძველზე ილექება. დანალექი ფენები თითქოს წიგნის გვერდებს ქმნიან, რომლებზეც ჩაწერილია ნამარხების მიახლოებითი ასაკი (სურათი 25.3).

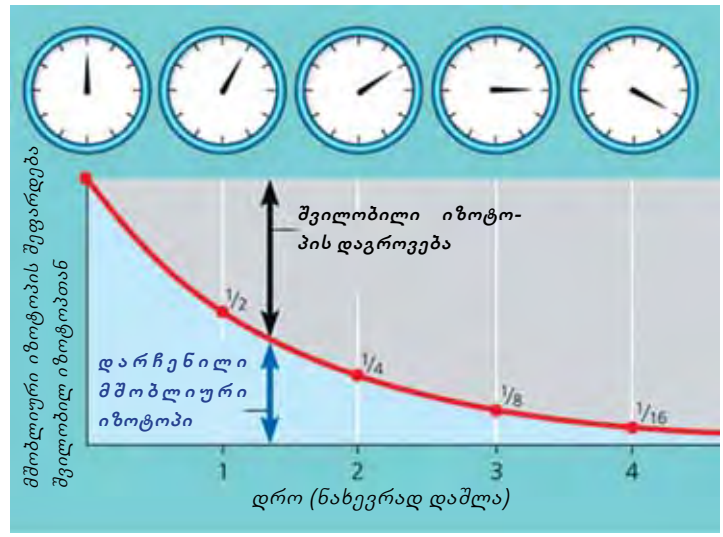
ერთ გეოგრაფიულ წერტილში განლაგებულ ფენაში შეიძლება სხვა ადგილას განლაგებული ფენის მსგავსი ნამარხები იყოს. ასეთი ნამარხები ცნობილია ინდექსური ნამარხების სახელით. საუკეთესო ინდექსური ნამარხები წარსულში დედამიწაზე ფართოდ გავრცელებული წყლის ნიჟარიანი ორგანიზმებია (სურათი 26.6). ინდექსური ნამარხებიდან ჩანს, რომ ყველა ადგილს ახასიათებს ნამარხების თანმიმდევრობის დარღვევები. ზოგი ადგილი გარკვეული პერიოდის განმავლობაში ზღვის დონეზე



▲ სურათი 26.6 **ნამარხების ინდექსირება.** *ნიჟარიანი ცხოველები ბრაქიოპოდები (მხარფეხიანები) უძველეს ზღვებში ფართოდ იყვნენ გავრცელებულნი. მათი ნამარხები შესანიშნავი საშუალებაა სხვადასხვა ადგილის დანალექი ქანების ფარდობითი ასაკის დასადგენად.*

მაღლა იყო განლაგებული და ნიჟარიანი ორგანიზმების შემცველი დალექილი ქანები იქ არ ჩამოყალიბდა. ზოგი დანალექი ქანის შრემ ადგილი შეიცვალა (რომელიც ყალიბდებოდა, როცა ეს ადგილი წყლით იყო დაფარული).

დანალექ შრეებში არსებული ნამარხების შედარებით ვხედავთ ნამარხების დალაგების თანმიმდევრობას, მაგრამ მათ



▲ სურათი 26.7 **რაიოაქტიური დათარიღება.** *რადიოაქტიური მშობელი იზოტოპი შვილობილ იზოტოპებად მუდმივი სიჩქარით იშლება. დაშლის სიჩქარე გამოიხატება სიცოცხლის ნახევრად-პერიოდით. ეს არის მშობლიური იზოტოპის 50% დაშლისთვის საჭირო დრო (ამ საათზე ყოველი დანაყოფი ნახევრად პერიოდს შეესაბამება). ყოველი ტიპის რადიოაქტიურ იზოტოპს მისთვის დამახასიათებელი ნახევრად დაშლის პერიოდი აქვს. მაგალითად, ნახშირბად -14 შედარებით სწრაფად იშლება, მისი ნახევრად დაშლის პერიოდი 5 730 წელია. ურანიუმ 238 ნელა იშლება. მისი ნახევრად დაშლის პერიოდი 4, 5 მილიარდი წელია.*

ასაკს ვერ ვიგებთ. ქანებში ნამარხების ადგილმდებარეობის დადგენა შეიძლება შევადაროთ ძალიან ძველი სახლის კედლიდან ქაღალდის ფენების მოცილებას. შევძლებთ კედელზე გაკრული ქაღალდის თანმიმდევრობის დადგენას, მაგრამ მისი კედელზე დაწებების დროს ვერ დაადგენთ. გეოლოგებმა ნამარხების ზუსტი ასაკის დასადგენად რამდენიმე მეთოდი შეიმუშავეს. (ზუსტი ან „აბსოლუტური“ თარიღი არ ნიშნავს მართლაც ზუსტ თარიღს. უბრალოდ ამ შემთხვევაში ასაკი მოცემულია წლებში და არ არის დადგენილი რამე მოვლენასთან შედარებით. მაგალითად, იქამდე და იმის შემდეგ). ყველაზე გავრცელებული მეთოდია რადიომეტრიული დათარიღება. ის დაფუძნებულია რადიოაქტიური იზოტოპების დაშლის სიჩქარეზე. ყოველ რადიოაქტიურ ელემენტს დაშლის ზუსტი პერიოდი ახასიათებს. იზოტოპის ნახევრად დაშლის პერიოდი არის დრო, რომელიც საწყისი ნივთიერების 50%-ის დაშლას სჭირდება. დაშლის პროცესზე ტემპერატურა, წნევა და გარემოს სხვა ფაქტორები არ მოქმედებს **(სურათი 26.7)**.

ნამარხები შეიცავს ორგანიზმში მისი სიცოცხლის განმავლობაში დაგროვილ იზოტოპებს. მაგალითად, ცოცხალ ორგანიზმში შემავალი ნახშირბადი შეიცავს ნახშირბადის ყველაზე გავრცელებულ იზოტოპს, ნახშირბად-12-ს და რადიოაქტიურ ნახშირბად-14 იზოტოპს. როცა ორგანიზმი კვდება ნახშირბადის დაგროვებაც წყდება. ნახშირბად-14, რომელსაც ის სიკვდილის მომენტში შეიცავდა, ნელა იშლება და სხვა ელემენტად — აზოტ-14-ად გარდაიქმნება. ნახშირბად-14-ის მთელ ნახშირბადთან ან აზოტ 14-თან შეფარდების გამოანგარიშებით ნამარხის ასაკის დადგენა შეიძლება. ნახშირბად-14, რომლის ნახევრად დაშლის პერიოდი 5 730 წელია, 75 000 წლის ნამარხების დათარიღებისთვის გამოდგება. ამაზე ძველი ნამარხები ნახშირბად-14-ის იმდენად მცირე რაოდენობას შეიცავს, რომ მისი დაფიქსირება ხელსაწყოებით შეუძლებელია (13 ნახევრად დაშლის პერიოდის ანუ 74 490 წლის შემდეგ ნამარხი იმ ნახშირბად-14-ის მხოლოდ $1/2^{13}$ ანუ 0.012% შეიცავს, რომელიც ამ ნამარხში ფორმირების მომენტში იყო). უფრო დიდი ნახევრადდაშლის პეროიდის მქონე რადიოაქტიურ იზოტოპებს უფრო ძველი ნამარხების დასათარიღებლად იყენებენ.

ვულკანური დანალექი ქანების ნამარხების ასაკის დადგენა პალეონტოლოგებს ვულკანურ ფენებში რადიოაქტიური იზოტოპის პოტასიუმ-40-ის რაოდენობის განსაზღვრით შეუძლია. პოტასიუმ-40 ქიმიურად ნეიტრალურ გაზად - არგონ-40-ად იშლება, რომელიც ვულკანურ ქანებში თითქოს „დაჭერილია“. ვულკანური ამოფრქვევისას ქანები ცხელდება, არგონი ქანებიდან გამოიდევნება, მაგრამ პოტასიუმი იქ რჩება. ამით შეგვიძლია პოტასიუმ-40-ის დაშლის დასაწყისის დრო დავადგინოთ. ვულკანურ შრეებში პოტასიუმ-40-ის არგონ-40-ად დაშლის სიჩარის მიხედვით ამ შრის ფორმირების თარიღს განსაზღვრავენ. ასე რომ, თუ ნამარხები ნაპოვნია ორ ვულკანურ შრეს შორის განლაგებულ დანალექ ქანებში, რომელთა ასაკი შესაბამისად 530 და 520 მილიონი წელია, შეგვიძლია დავადგინოთ, რომ ისინი დაახლოებით 525 მილიონი წლის ასაკის ორგანიზმებს ეკუთვნის.

ქანების მაგნეტიზმის საშუალებით ასევე შეგვიძლია მათი დათარიღება. ვულკანური ან დანალექი ქანების ფორმირების მომენტში ამ ქანებში შემავალი რკინის ნაწილაკები განლაგებული იყო დედამიწის მაგნიტური ველის შესაბამისად. როცა ქანები ქვავდება, რკინის ნაწილაკების ორიენტაცია „დროში იყინება“. ამ ქანების მაგნეტიზმს მაგნიტომეტრის მეშვეობით ზომავენ. ამ ხერხის გამოყენებით გეოლოგებმა განსაზღვრეს, რომ დედამიწის ჩრდილოეთის და სამხრეთის მაგნიტური პოლუსები წარსულში ადგილს მრავალჯერ იცვლიდნენ. მაგნიტური პოლუსების ცვლილება მთელ პლანეტაზე მოქმედებდა და დანალექ ქანებზეც საკუთარი კვალი დატოვა. ერთ ადგილას მაგნიტური პოლუსების ცვლილების სტრუქტურა მსგავსია ნებისმიერ სხვა ადგილას შესაბამისი სტრუქტურის. ამიტომ სხვა მეთოდების მიუწვდომლობის შემთხვევაში ქანების დათარიღება ამ მეთოდითაც შეიძლება.

გეოლოგიური მატიანე

დედამიწის ისტორიის აღწერისთვის გეოლოგებმა გეოლოგიური მატიანე შემოიღეს. დედამიწის ისტორია სამ ეონად დაიყო (**ცხრილი 26.1** პირველ გვერდზე). პირველი ორი, არქეის და პროტეროზოური ეონი, დაახლოებით 4 მილიარდ წელს გრძელდებოდა. ერთად ამ ორ ეონს პრეკემბიულ პერიოდს უწოდებენ. ფანეროზოური ეონი, რომელიც უკანასკნელ ნახევარ მილიარდ წელს გრძელდება, ემთხვევა დედამიწაზე ეუკარიოტული ორგანიზმების არსებობის უმეტეს ნაწილს. ამ ეონს სამ — პალეოზოურ, მეზოზოურ და კაინოზოურ ერებად ყოფენ. ყოველი ერა დედამიწის ისტორიის განსხვავებულ დროს წარმადგენს. მაგალითად: მეზოზოურ ერას ხანდახან „რეპტილიების ერას“ ეძახიან, დიდი რაოდენობის რეპტილიების, მათ შორის დინოზავრების ნამარხების გამო. ერებს შორის არსებული დროის საზღვრები მასობრივ გადაშენებებს უკავშირდება, რომელთა კვალს ნამარხების კვლევისას ვხედავთ. დედამიწაზე ოდესმე არსებული მრავალი ორგანიზმი მთლიანად გადაშენდა, გადარჩენილებმა კი ახალი ფორმები მოგვცეს. ერებს პერიოდებად ყოფენ. ბევრი პერიოდის საზღვრებს შედარებით მცირე მასშტაბის კატასტროფების მიხედვით ადგენენ. პერიოდები იყოფა ინტერვალებად, რომლებსაც ეპოქებს ეძახიან. კაინოზოური ერის ეპოქების ჩამონათვალი მოცემულია 26.1 ცხრილში.

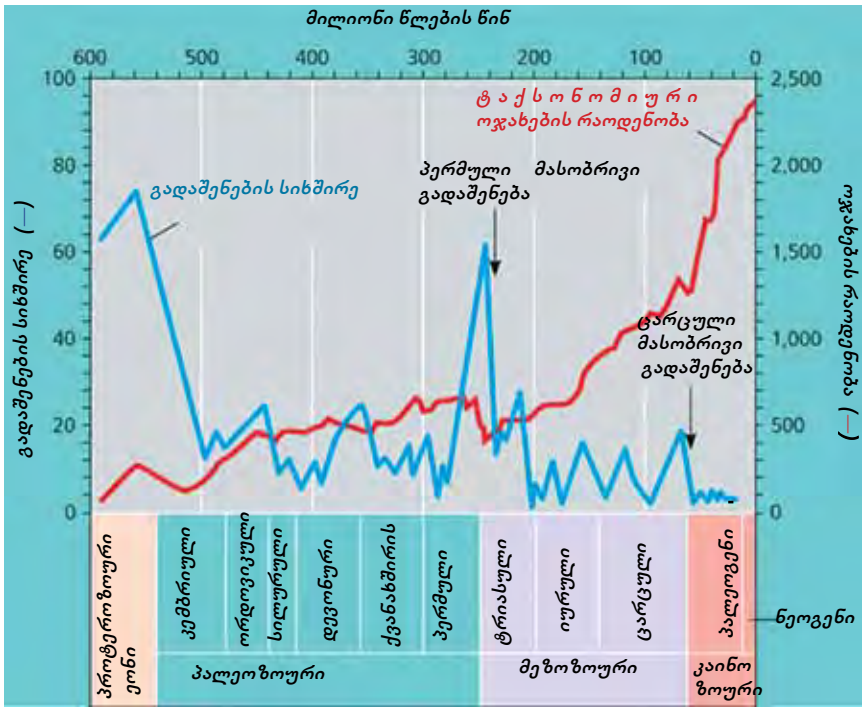
მასობრივი გადაშენება

სახეობების გადაშენებას შეიძლება უამრავი მიზეზი ჰქონდეს: საბინდრო არეალი შეიძლება განადგურდეს ან გარემო სახეობისთვის არასასურველი მიმართულებით შეიცვალოს. ოკეანის ტემპერატურა რამდენიმე გრადუსით თუ დაიწევს, თანამედროვე პირობებთან კარგად ადაპტირებული მრავალი სახეობა გადაშენდება. გარემოს ფიზიკური ფაქტორების სტაბილურობის შემთხვევაში შეიძლება შეიცვალოს ბიოლოგიური ფაქტორებიც. ერთი სახეობის საბინადრო გარემოში სხვა სახეობებიც ბინადრობენ. ამიტომ ერთი სახეობის ევოლუციური ცვლილება სხვებზეც აისახება.

ნამარხების შესწავლით დასტურდება გარემოს სწრაფი და გამანადგურებელი ცვლილებების რამდენიმე შემთხვევა, რომლის შედეგად სახეობების უმრავლესობა გადაშენდა **(სურათი 26.8)**. მასობრივი გადაშენების მაგალითია სხეულის მკვრივი საფარის მქონე ცხოველების გადაშენება, რომლებიც წყალმარჩხ ზღვებში ბინადრობდნენ. სხვებთან შედარებით ამ ორგანიზმების ნამარხები უფრო სრულყოფილია. დიდ ინტერესს ორი მასობრივი გადაშენება – პერმული და ცარცული იწვევს. პერმული მასობრივი გადაშენება პალეოზოური და მეზოზოური ერების საზღვარზე მოხდა და ზღვის სახეობების 96%-მდე შეიწირა. მან იმოქმედა დედამიწის ზედაპირზე გავრცელებულ სიცოცხლეზეც. მაგალითად, მწერების 27 რიგიდან 8 გადაშენდა. ეს მასობრივი გადაშენე-

ცხრილი 26.1 გეოლოგიური ათვლა

ეონების ფარდობითი ხანგრძლივობა	ერა	პერიოდი	ეპოქა	ასაკი (მილიონი წლების წინ	სიცოცხლის ისტორიის ზოგი მნიშვნელოვანი მოვლენა
ფანეროზოური	კაინოზოური	ნეოგენი	ჰოლოცენი		თანამედროვეობა
			პლეისტოცენი	0.01	გამყინვარება: ადამიანის წარმოშობა
			პლიოცენი	1.8	გვარი Homo-ს წარმოშობა
		პალეოგენი	მიოცენი	5.3	ძუძუმწოვრების და ფარულთესლოვანების დათიშვის გაგრძელება. ადამიანის წინაპრის ადამიანისმაგვარი მაიმუნის წარმოშობა
			ოლიგოცენი	23	პრიმატების მრავალი ჯგუფის, მათ შორის ადამიანისმაგვარი მაიმუნების წარმოშობა
			ეოცენი	33.9	იზრდება ფარულთესლოვანების უპირატესობა. ძუძუმწოვრების უმეტესი თანამედროვე რიგის დათიშვის გაგრძელება
			პალეოცენი	55.8	ძუძუმწოვრების, ფრინველებისა და დამტვერავი მწერების ძირითადი დათიშვა
პროტეროზოური	მეზოზოური	ცარცის		65.5	ყვავილოვანი მცენარეების (ფარულთესლოვანიების) წარმოშობა; მრავალი ორგანიზმის, დინოზავრების ჩათვლით, გადაშენება პეიოდის ბოლოს (ცარცული გადაშენება)
		იურული		145.5	შიშველთესლოვანიების დომინანტობის გაგრძელება; დინოზავრები მრავალრიცხოვანი და მრავალფეროვანია
		ტრიასული		199.6	გირჩიანი (შიშველთესლოვანი) მცენარეების დომინირება; დინოზავრების დათიშვა; ძუძმწოვრებისმაგვარი რეპტილიების წარმოშობა
არქეული	პალეოზოური	პერმული		251	რეპტილიების დათიშვა; მწერების თანამერდოვე რიგების უმეტესობის წარმოშობა; პერიოდის ბოლოს უამრავი ზღვის და ხმელეთის ორგანიზმის გადაშენება
		ქვანახშირის		299	ჭურჭლოვანი მცენარეების დიდი ტყეები; პირველი თესლოვანი მცენარეები; რეპტილიების წარმოშობა; ამფიბიების დომინანტობა
		დევონური		359.2	ძვლოვანი თევზების გამრავალფეროვნება; პირველი ოთხფეხიანები და მწერები
		სილურული		416	ადრეული ჭურჭლოვანი მცენარეების გამრავალფეროვნება
		ორდოვიკული		443.7	ზღვის მრავალრიცხოვანი წყალმცენარეები; ფეხსახრიანები და მცენარეები ხმელეთს ითვისებენ
		კემბრიული		488.3	ცხოველების მრავალი ტიპის მრავალფეროვნების სწრაფი ზრდა (კემბრიული აფეთქება)
				542	მრავალფეროვანი წყალმცენარეები და რბილტანიანი უხერხემლო ცხოველები
				600	
				2,200	ეუკარიოტული უჯრედების უძველესი ნამარხები
				2,500	
				2,700	ატმოსფერული ჟანგბადის კონცენტრაცია იზრდება
				3,500	პროკარიოტული უჯრედების უძველესი ნამარხები
				3,800	დედამიწის ზედაპირის ყველაზე ძველი ცნობილი ქანები
			დაახლოებით	4,600	დედამიწის წარმოშობა



◀ *სურათი 26.8* ***სიცოცხლის მრავალფეროვნება და მასობრივი გადაშენების პერიოდები.*** *ხმელეთისა და ზღვის ორგანიზმების ნამარხები დროის განმავლობაში ორგანიზმების მრავალფეროვნების ზრდის მაჩვენებელია (წითელი ხაზი და მარჯვენა ვერტიკალური ღერძი) მასობრიოვი გადაშენებები ნაჩვენებია გადაშენების სიხშირის მწვერვალებით (ლურჯი ხაზი და მარცხენა ვერტიკალური ღერძი) რომლებიც მრავალფეროვნების მუდმივ ზრდას წყვეტს. ყოველი გეოლოგიური პერიოდის განმავლობაში გადაშენებული ტაქსონომიური ოჯახების დადგენილი პროცენტი გადაშენების სიხშირეა.*

ბა 5 მილიონზე ნაკლები წლის წინ მოხდა. გეოლოგიური დროის თვალსაზრისით ეს წამებია. ცარცის მასობრივი გადაშენება 65 მილიონი წლის წინათ მეზოზოური და კაინოზოური ერების საზღვარზე მოხდა. ზღვის სახეობების ნახევარზე მეტი და ხმელეთის ბინადართი მრავალი მცენარე და ცხოველი გადაშენდა. ამ დროს გადაშენდა დინოზავრების უმეტესობაც.

პერმული მასობრივი გადაშენება დაემთხვა უზარმაზარ ვულკანურ ამოფრქვევებს, რომლებიც ტამანედროვე ციმბირის ადგილას მოხდა. ბოლო ნახევარი მილიარდი წლის განმავლობაში ეს ყველაზე მასშტაბური ვულკანური ამოფრქვევები იყო. ლავის გამოსვლისა და ატმოსფეროში ნაცრის ამოფრქვევის გარდა, ატმოსფეროში დიდი რაოდენობით ნახშირორჟანგი მოხვდა, რამაც გლობალური კლიმატური ცვლილებები, კერძოდ კი გლობალური დათბობა გამოიწვია. ეკვატორსა და პოლუსებს შორის ტემპერატურის სხვაობა შემცირდა, რამაც ოკეანური წყლების შერევის შენელება გამოიწვია. ამან თავის მხრივ შეამცირა ზღვის ცხოველებისთვის საჭირო ჟანგბადის რაოდენობა. ოკეანეებში ჟანგბადის დეფიციტმა პერმულ გადაშენებაში დიდი როლი შეასრულა.

ცარცის მასობრივი გადაშენების შესაძლებელი მიზეზის ასახსნელად იკვლევენ ირიდიუმით გამდიდრებულ თიხის თხელ ფენას, რომელიც განლაგებულია მეზოზოური და ცარცის ერების დანალექი ქანების საზღვარზე. ირიდიუმი დედამიწაზე ძალიან იშვიათად გვხვდება, მაგრამ ბევრია დედამიწაზე მოხვერილი მეტეორიტების და სხვა კოსმოსური ობიექტების შემადგენლობაში. ვალტერ და ლუის ალვარეზებმა და მათმა კოლეგებმა (კალიფორნიის უნივერსიტეტი) ივარაუდეს, რომ ეს შრე სხვადასხვანაირი ნამსხვრევების შემცველი უზარმაზარი ღრუბლის დალექვის შედეგად წარმოიქმნა, რომელიც ასტეროიდის ან დიდი კომეტის დედამიწასთან შეჯახების შედეგად ატმოსფეროში გავრცელდა. ამ ღრუბელს მზის სინათლის დაფარვა და რამდენიმე თვის განმავლობაში გლობალური კლიმატის სერიოზული ცვლილების გამოწვევა შეეძლო. სად ჩამოვარდა ეს ასტეროიდი ან კომეტა? მკვლევრები თვლიან, რომ ის ჩიქსულუბის კრატერის, 65 მილიონი წლის წინათ წარმოქმნილი ღრმულის, ადგილას ჩამოვარდა, რომელიც მექსიკაში, იუკატანის სანაპიროსთან, დანალექი ქანების ქვევით მდებარეობს (**სურათი 26.9**). კრატერის დიამეტრი - 180 კმ-ია, ასეთი ღმულის დატოვებას 10 კილომეტრი დიამეტრის ობიექტს შეეძლო.

მასობრივი გადაშენების სხვადასხვა მიზეზებზე არსებული ჰიპოთეზების განხილვა დღესაც გრძელდება. ცარცულ პერიოდში მომხდარი მასობრივი გადაშენებისას ვულკანური აქტივობის პიკი თანამედროვე ინდოეთის ადგილას იყო. გამოიწვია თუ არა ეს პიკი ჩიქსულუბის გავლენამ? ზოგი მეცნიერი თვლის, რომ პერმულ მასობრივ გადაშენებასთან დაკავშირებული ციმბირული ვულკანური აქტივობა შეიძლება კოსმოსურმა მოვლენებმა გამოიწვია. ამ დროს დიდი ავსტრალიის ნაპირთანაც ჩამოვარდა მეტეორიტი, რამაც ავსტრალიაზე გავლენა იქონია. ეს მოსაზრება დაუდასტურებელია. პერმულ დანალექ ქანებში ირიდიუმით მდიდარი შრეები არ არის აღნიშნული. მაგრამ ვულკანური აქტივობის გამოსაწვევად საკმარისია მეტეორიტის ან სხვა დიდი სხეულის სიახლოვე ან ირიბი დარტყმა.

მასობრივი გადაშენებების მიზეზები ჯერ გამოსაკვლევია. მაგრამ ამ პერიოდში სიცოცხლეს განთავისუფლებულ ეკოლოგიურ ნიშებში ადაპტაციური რადიაციის შესანიშნავი შესაძლებლობა უჩნდებოდა. თავის ბოლოში სიცოცხლის ისტორიის ძირითად მომენტებზე ვისაუბრებთ. 26.10 **სურათზე** ასახულია ამ მოვლენების გეოლოგიურ აღრიცხვასთან შესაბამისობაში მოსაყვანად საათის პრინციპის გამოყენება. ამ საათს თავის სხვადასხვა ნაწილშიც გამოვიყენებთ. ის ამა თუ იმ მოვლენის თარიღის სწრაფ გახსენებაში დაგვეხმარება.

კონცეპტია ტესტი 26.2

1. ანალიზის საშუალებით დაადგინეთ, რომ თქვენს მიერ აღმოჩენილი თავის ქალაში ნახშირბად-14/ნახშირბად-12-თან, თანამედროვე ცხოველების თავის ქალების მსგავსი შემარდების 1/16-ია. რას უდრის გაქვავებული ნამარხის მიახლოებითი ასაკი?
2. 26.1 ცხრილზე დაყრდნობით გამოთვალეთ, რამდენ ხანს იყო დედამიწა მხოლოდ პროკარიოტებით დასახლებული?

კონცეპტია 26.3

პროკარიოტების ევოლუცია და მათი გავლენა ახლაგაზრდა დედამიწაზე

ყველაზე ძველი ნამარხი ფორმები სტრომატოლითებია, რომელთა ასაკი 3,5 მილიარდი წელია. სტრომატოლითები კლდოვანი სტრუქტურებია, რომლებიც ბაქტერიებისა და მისი სედიმენტების მრავალი შრისგან შედგება **(სურ. 26.11)**. დღესდღეობით სტრომატოლითები მცირე ზომის თბილ გუბეებში, წყალმარჩხ ადგილებში და მლაშე წყლებში გვხვდება.



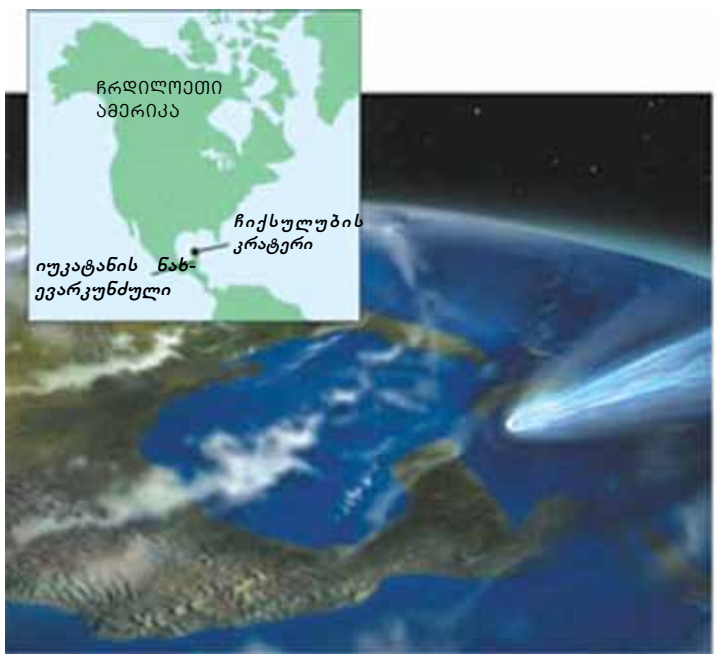
თუ მივიჩნევთ, რომ ბაქტერიები 3.5 მილიარდი წლის წინ არსებობდა, უნდა ვივარაუდოთ, რომ სიცოცხლე დედამიწაზე გაცილებით ადრე, დაახლოებით 3.9 მილიარდი წლის წინ წარმოიშვა, როცა დედამიწა იმდენად გაცივდა, რომ წყალი თხევადი გახდა. ამდენად, პროკარიოტები წარმოიშვა და განვითარდა, როცა დედამიწა ძალიან „ახალგაზრდა იყო“. ფაქტიურად პროკარიოტების განვითარების ადრეულ სტადიაში ჩამოყალიბდა ორი ძირითადი ევოლუციური ხაზი — ბაქტერიები და არქებაქტერიები. როგორც 27-ე თავში ნახავთ, ეს ორი ხაზი არსებობას დღესაც განაგრძობს და სხვადასხვა ბუნებრივ პირობებში გვხვდება.

პირველი პროკარიოტები

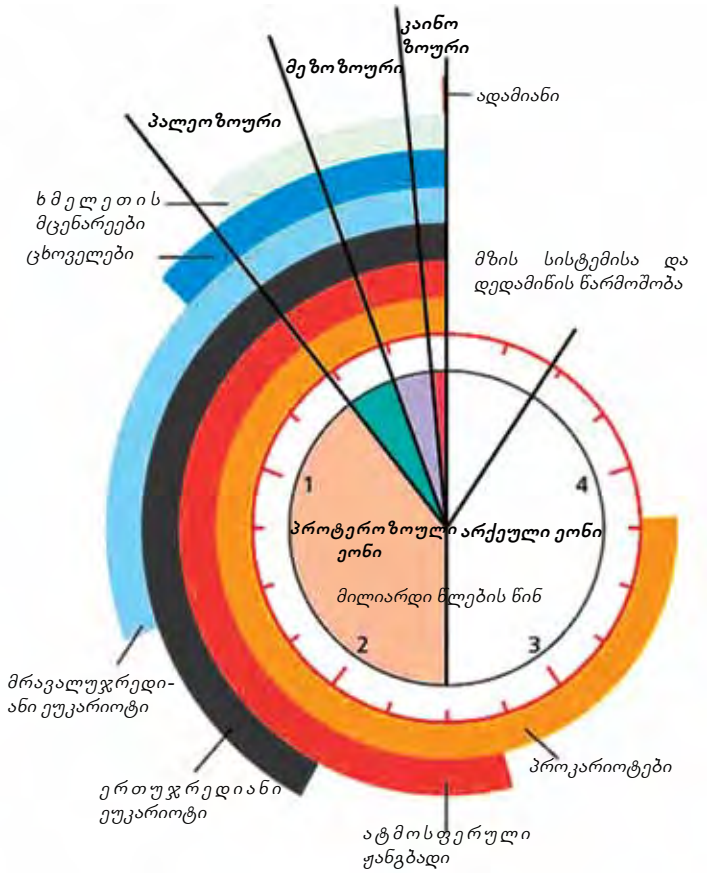
გამრავლების უნარის მქონე ადრეული პროტობიონტები მეტაბოლიზმისთვის პრიმიტიულ ბულიონში არსებულ მოლეკულებს იყენებდნენ. უმარტივეს პროტობიონტებსაც კი არებობისთვის გარემოს კონკრეტული პირობები ესაჭიროებოდა. სიცოცხლის ეს ფორმები იძულებული იყვნენ სინთეზის გზით შეექმნათ მათთვის სასიცოცხლოდ აუცილებელი ნივთიერებები. მოგვიანებით, პროტობიონტთა შორის ისეთი ორგანიზმები გაჩნდა, რომლებიც სინათლის ენერგიის გამოყენებით საარსებო გარემოს არაორგანული მოლეკულებიდან, ორგანული ნაერთების სინთეზს აწარმოებენ ანუ პირველი აუტოტროფები განვითარდნენ. აუტოტროფების შემდგომ განვითარებამ ხელი შეუწყო ჰეტეროტროფების წარმოშობას, რადგანაც ისინი საკვებად სწორედ აუტოტროფების მიერ წარმოებულ ნივთიერებებს იყენებდნენ.

3,5 – 2 მილიარდი წლის წინ ჰეტეროტროფები და აუტოტროფები დედამიწის პირველი პროკარიოტული ორგანიზმები და სიცოცხლის ერთადერთი ფორმები იყვნენ. სწორედ ისინი არიან ჩვენი პლანეტის ყველა ცოცხალი ორგანიზმის წინაპრები.

▼ *სურათი 26.9* ***დედამიწაზე მომხდარი კატასტროფა და ცარცული პერიოდის სიცოცხლე.*** *65 მილიონი წლის ასაკის ჩიქსულუბის კრატერი განლაგებულია მექსიკაში, იუკატანის ნახევარკუნძულთან ახლოს კარიბის ზღვაში. კრატერის ნალის ფორმა და დანალექი ქანების შემადგენელი ნაწილების თვისებები ადასტურებს, რომ დედამიწაზე სამხრეთ-აღმოსავლეთიდან მცირე კუთხით ასტეროიდი ან კომეტა ჩამოვარდა. მხატვარმა გამოსახა შეჯახება და მისი მყისიერი შედეგი: ცხელი ორთქლის ღრუბელი და ნამსვრევები, რომლებმაც საათების განმავლობაში ჩრდილოეთი ამერიკის ცხოველებისა და მცენარეების უმეტესობა გაანადგურეს.*



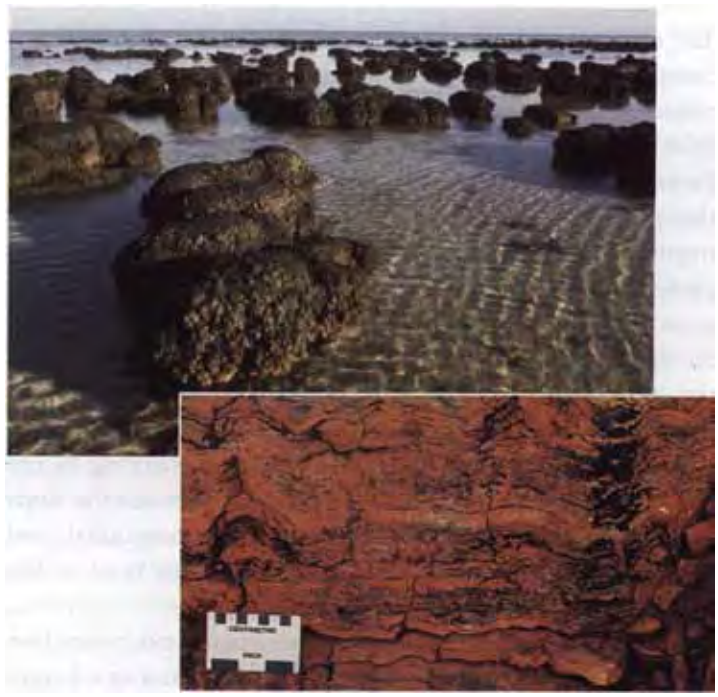




▲ *სურათი 26.10* ***დედამიწის ისტორიის ზოგიერთი ძირითადი მოვლენის ამსახველი საათი.*** *ამ საათზე ნაჩვენებია ათვლა დედამიწის წარმოშობის მომენტიდან დღემდე*



??



(ბ) *კდოვანი სტრუქტურის ზოგიერთ ბაქტერიულ ნამარხ შრეს სტრომატოლიტი ეწოდება. ეს სტრომატოლიტი მოპოვებულია დასავლეთი ავსტრალიის ზვიგენის ყურეში. ზვიგენის ყურეს სტრომატოლიტების ფორმირება 3 მილიარდი წლის წინათ დაიწყო. ნიშნული მიუთითებს გაქვავებული სტრომატოლიტის გასწვრივ განლაგებულ სექციაზე, რომლის ასაკი დაახლოებით 3,5 მილიარდი წელია.*

▲ *სურათი 26.11* ***ბაქტერიების ნამარხი ფენები და სტრომატოლიტები (ა)*** *ლინ მარგულისი (მარჯვნივ ზევით) მასაჩუსეტის უნივერსიტეტიდან და კენეს ნელსონი სამხრეთი კაროლინის უნივერისტეტიდან ბახა კალიფორნიის ლაგუნასთან შეგროვებულ ბაქტერიულ ნამარხებს ათვალიერებენ. ნამარხები ბაქტერიების კოლონიებს ეკუთვნის, რომლებიც ბინადრობდნენ სხვა ორგანიზმებისთვის არახელსაყრელ გარემოში. ნამარხის გასწვრივ განლაგებული ზოლი ნალექების შრეა რომელიც მიეწება ბაქტერიას, როცა ის მაღლა მოძრაობდა.*

ელექტრონების გადაცემის სისტემები

ატფ-ს სინთეზის ქემიოსმოსური მექანიზმი, რომელშიც მემბრანასთან დაკავშირებული ცილები მონაწილეობს, ელექტრონების ტრანსპორტს და ადენინდიფოსფატიდან ადენინტრიფოსფატს წარმოქმნას განაპირობებს. ეს სიცოცხლის სამივე ფორმას — ბაქტერიებს, არქებაქტერიებსა და ეუკარიოტებს ახასიათებს. გვაქვს უტყუარი მტკიცებულება, რომ ელექტრონების გადაცემის მექანიზმი პირველად იმ ცოცხალ ორგანიზმებში გაჩნდა, რომლებიც თანამედროვე სასიცოცხლო ფორმების წინაპრები იყვნენ. ელექტრონების გადაცემის მექანიზმის ევოლუცია სავარაუდოდ მაშინ დაიწყო, როცა ფოტოსინთეზის შედეგად წარმოქმნილი თავისუფალი ჟანგბადის მოლეკულები ატმოსფეროში ჯერ არ არსებობდა. იმ დროს ორგანიზმები ენერგიის წყაროდ მეთანს და წყალბადის სულფიდს იყენებდნენ. სიცოცხლის წარმოშობის შემსწავლელი მეცნიერები ცდილობენ ელექტრონების გადაცემის მექანიზმების წარმოშობის ეტაპებისა და პირველად უჯრედებში მათი ფუნქციების დადგენას.

პროკარიოტების მეტაბოლიზმსა და ელექტრონების გადაცემის მექანიზმებს დეტალურად 27-ე თავში განვიხილავთ. ერთი რამ ცხადია: სხვადასხვა გარემო პირობებში მობინადრე პროკარიოტების ევოლუცია 3 მილიარდი წლის წინ დაიწყო. მაგრამ პროკარიოტების აგებულების ევოლუცია მნიშვნელოვნად ჩამორჩებოდა მათი მეტაბოლიზმის ევოლუციას.

ფოტოსინთეზი და ჟანგბადური რევოლუცია



სავარაუდოთ, ფოტოსინთეზი პროკარიოტების განვითარების ადრეულ სტადიაზე წარმოიქმნა, მაგრამ თავდაპირველად მეტაბოლიზმის დროს წყლის მოლეკულები არ იშლებოდა და თავისუფალ ჟანგბადის -O_2-ის მოლეკულებს არ წარმოქმნიდა. 27-ე თავში დეტალურად განხილულია პროკარიოტებში არსებული "არაჟანგბადური" ფოტოსინთეზი. დღეს პროკარიოტებიდან ფოტოსინთეზს მხოლოდ ციანობაქტერიები (ლურჯ-მწვანე წყალმცენარეები) აწარმოებენ.

ატმოსფეროში არსებული ჟანგბადის - O_2-ის დიდი ნაწილი ბიოლოგიური წარმოშობისაა და წყლის მოლეკულების გახლეჩით წარმოიქმნა. პირველი ჟანგბადური ფოტოსინთეზიას თავისუფალი ჟანგბადი ჯერ წყალში დაგროვდა, რის შედეგად ზღვები და ტბები ჟანგბადის მოლეკულებით გაჯერდა. ჟანგბადი რეაქციაში რკინასთან შედიოდა და რკინის ოქსიდს წარმოქმნიდა. რკინის ოქსიდი წითელია და დღესაც რკინის წყაროა **(სურათი 26.12)**. როცა თავისუფალი რკინის კონცენტრაცია ოკეანეში პირველად შემცირდა, O_2 -ის მოლეკულები წყლიდან ატმოფეროში მოხვდა. რკინის დაჟანგვა დაახლოებით 2.7 მილიარდი წლის წინ რკინით მდიდარ კლდოვან შრეებშიც მიმდინარეობდა. რკინის დაჟანგვის ქრონოლოგიის მიხედვით შეგვიძლია ციანობაქტერიების ევოლუციაზე მსჯელობა. ისინი დაახლოებით 3,5 მილიარდი წლის წინ წარმოიშვნენ, როცა სტრომატოლითების ფორმირება დაიწყო.



▲ *სურათი 26.12* ***დაკავშირებული რკინის ფორმაცია: ჟანგბადური ფოტოსინთეზის დადასტურება.*** *დანალექი ქანის წითელი ჩანართები რკინის ოქსიდის ზოლებია.*

ატმოსფერული ჟანგბადის რაოდენობა 2.7 - 2.2 მილიარდი წლის ინტერვალში მნიშვნელოვნად გაიზარდა, მაგრამ მაშინ ის ატმოსფეროს მხოლოდ 10% -ს შეადგენდა. ამ „ჟანგბადურმა რევოლუციამ" მაშინდელ ცოცხალ ორგანიზმებზე მნიშვნელოვნად იმოქმედა. ჟანგბადის თავისუფალი და იონიზირებული მოლეკულები და მისი კომპონენტები, მაგალითად წყალბადის ზეჟანგი (H_2O_2), არღვევს ქიმიურ კავშირებს და ინჰიბირებს (აკავებს) ფერმენტებს, რაც უჯრედს აზიანებს. ჟანგბადის იონების კონცენტრაციის ზრდამ ატმოსფეროში პროკარიოტების დიდი ჯგუფის გადაშენება გამოიწვია. პროკარიოტების სახეობათა ნაწილი ანაერობულ ჰაბიტატში (გარემოში) გადარჩა. მათი ნაწილი დღესაც ობლიგატური ანაერობის (დაკავშირებული ანაერობის) სახით არსებობს (იხ. თავი 27). პროკარიოტების ზოგიერთმა ფორმამ ატმოსფეროს ცვლილების შედეგად სხვადასხვაგვარი ადაპტაცია შეიძინა ანუ უჯრედული სუნქვისთვის ენერგიის წყაროდ ჟანგბადის და ორგანული მოლეკულების გამოყენება დაიწყო.

ატმოსფეროში ჟანგბადის კონცენტრაციის მომატება ციანობაქტერიების წინაპრების მიერ ფოტოსინთეზის წარმოებამ გამოიწვია. მაგრამ რამ გამოიწვია ჟანგბადის რაოდენობის სწრაფი მომატება რამდენიმე ასეული მილიონი წლის წინ? ერთ-ერთი ჰიპოტეზის თანახმად ეს ეუკარიოტების ევოლუციის შედეგი იყო, რომელთა უჯრედები ქლოროპლასტებს შეიცავდა. ეუკარიოტების ევოლუციას შემდეგ ნაწილში განვიხილავთ.

კონცეფციის ტესტი 26.3

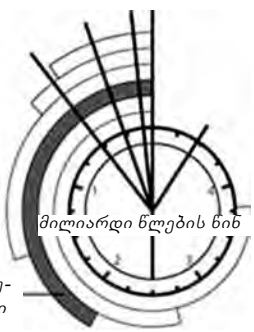
1. რა ინფორმაციას ვიღებთ ნამარხი სტრომატოლითებიდან პროკარიოტების ევოლუციის შესახებ?
2. ატმოსფეროში თავისუფალი ჟანგბადის (O_2) წარმოშობამ პროკარიოტების მასობრივი გადაშენება გამოიწვია. რატომ?

კონცეფცია 26.4

ეუკარიოტული უჯრედები წარმოიქმნა სიმბიოზისა და პროკარიოტულ უჯრედებს შორის გენეტიკური ინფორმაციის მიმოცვლის შედეგად

ეუკარიოტული უჯრედების მრავალი თვისება განსხვავდება უფრო მცირე ზომის ბაქტერიების ან არქეების უჯრედების თვისებებისგან (იხ. თავი 6). ყველაზე პატარა ერთუჯრედიანი ეუკარიოტების აგებულებაც კი უფრო რთულია, ვიდრე ნებისმიერი პროკარიოტის. ბიოლოგიის ერთ-ერთი ფუნდამენტური საკითხია მარტივი პროკარიოტული უჯრედისგან გავილებით უფრო რთული ეუკარიოტული უჯრედების წარმოქმნა.

პირველი ეუკარიოტები



პირველი ეუკარიოტული უჯრედი

მკვლევრების უმრავლესობა თვლის, რომ ყველაზე ძველი ეუკარიოტების ნამარხები 2,1 მილიარდი წლით თარიღდება. მეცნიერებმა აღმოაჩინეს სხვა ნამარხებიც, რომლებიც ერთუჯრედიანი ალგის (წყალმცენარის) სპირალური ფორმის მარტივ ორგანიზმებს ეკუთვნის. ამ ნამარხების ასაკი ოდნავ დიდია (2,2 მილიარდი წელი), მაგრამ გაურკვეველია იყვნენ თუ არა ეს ორგანიზმები ეუკარიოტები. ზოგი მკვლევარი ამტკიცებს, რომ ეუკარიოტები გაცილებით ადრე არსებობდნენ, რსთვისაც ისინი ქოლესტეროლის მსგავსი მოლეკულების ნაკვალევს ეყრდნობიან, რომლებიც 2,7 მილიარდი წლის ასაკის დანალექ ქანებში აღმოაჩინეს. ამ მოლეკულების სინთეზი მხოლოდ აერობული (სუნთქვა) ნივთიერებათა ცვლის მქონე ეუკარიოტულ უჯრედებში მიმდინარეობს. თუ ეს სიმართლეა, ეუკარიოტები იმ რევოლუციის დროს წარმოიშვნენ, რომელმაც დედამიწის საარსებო გარემო (ჟანგბადის ატმოსფეროში დაგროვებით) ძირფესვიანად შეცვალა.

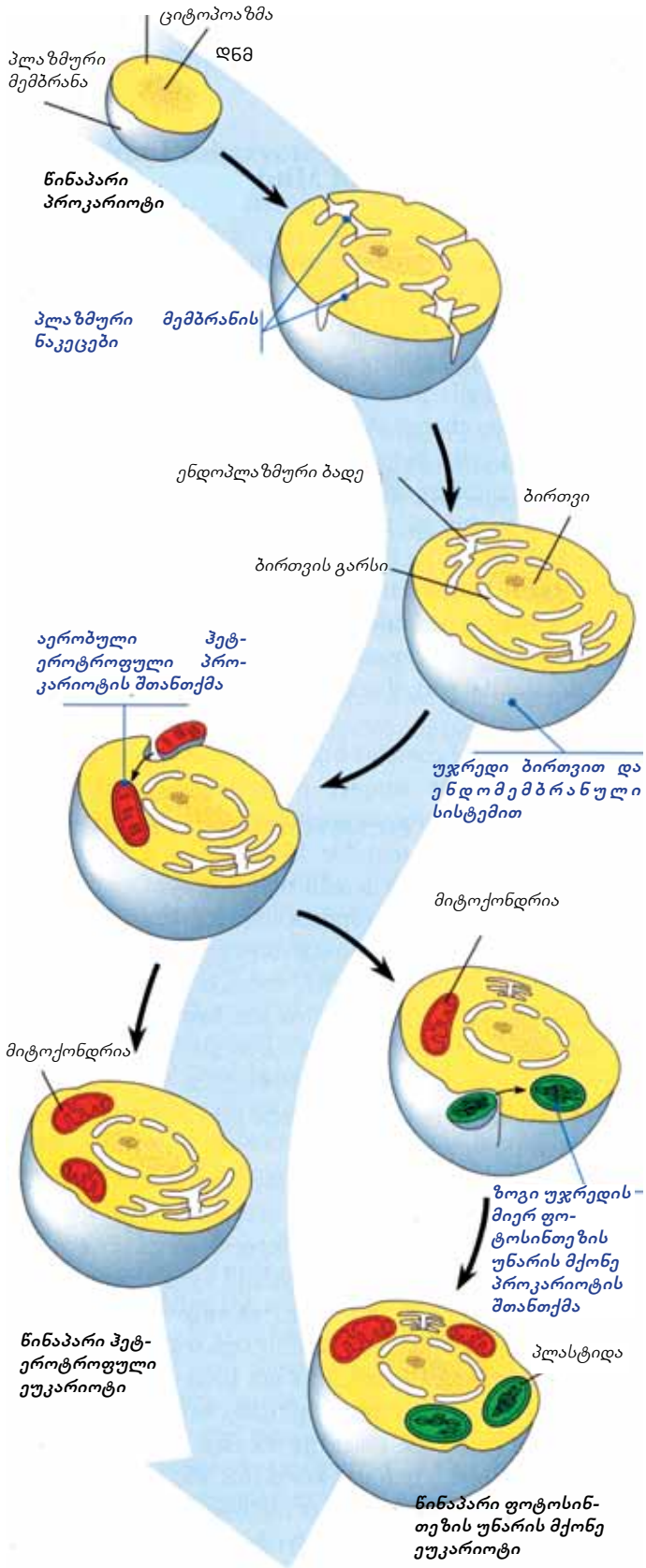
მიტოქონდრიებისა და პლასტიდების ენდოსიმბიოზური წარმოშობა

პროკარიოტების უჯრედებში არ გვხვდება მრავალი სტრუქტურა. ესენია: ბირთვის გარსი, ენდოპლაზმური ბადე და გოლჯის აპარატი. ეს სტრუქტურები დამახასიათებელია ეუკარიოტული უჯრედებისთვის. პროკარიოტებს არა აქვს უჯრედული ჩონჩხი (ციტოპლაზმის საყრდენი სტრუქტურები) და უჯრედის ფორმის შეცვლა მათ არ შეუძლია. ეუკარიოტულ უჯრედს კი აქვს ეს სტრუქტურები. მათ ფორმის შეცვლით სხვა უჯრედის დატყვევება და შთანთქმა შეუძლია. მართლაც, პირველი ეუკარიოტები ალბათ სხვა უჯრედებზე მონადირე მტაცებლები იყვნენ. საყრდენი ჩონჩხის საშუალებით ეუკარიოტულ უჯრედს შეუძლია შინაგანი სტრუქტურების ადგილმდებარეობა შეცვლა, უჯრედის ერთი ნაწილიდან მეორე ნაწილში მათი გადაადგილებით. საყრდენი სტრუქტურა ხელს უწყობს მიტოზისა და მეოზის მსვლელობისას ქრომოსომების მწყობრ მოძრაობას (იხ.თავები 12 და 13). მიტოზის გამო შესაძლებელი გახდა ეუკარიოტების დიდი გენომის რეპროდუქცია. ამ პროცესთან მჭიდროდ დაკავშირებულია მეიოზის მექანიზმი, რომელიც სქესობრივი გამრავლების შედეგად მიღებული გენების რეკომბინაციის განუყოფელი ნაწილია.

როგორ განვითარდა ეუკარიოტული უჯრედების უფრო რთული ორგანიზაცია მარტივი პროკარიოტული უჯრედებისგან? მიტოქონდრიების და პლასტიდების (პლასტიდები ზოგადი სახელია როგორც ფოტოსინთეზის უნარის მქონე, ასევე ამ უნარის არმქონე ქლოროპლასტებისა და მათი მონათესავე ორგანელების) წარმოქმნა განაპირობა ენდოსიმბიოზმა. ენდოსიმბიოზის თეორიის მიხედვით, ადრე მიტოქონდრიები და პლასტიდები პატარა პროკარიოტების სახით არსებობნენ და უფრო დიდ უჯრედებში ცხოვრობდნენ. ტერმინი ენდოსიმბიოტი სხვა უჯრედში მობინადრე უჯრედს ნიშნავს. უჯრედს, რომელშიც სხვა უჯრედი ცხოვრობს, მასპინძელს უწოდებენ. მიტოქონდრიების სავარაუდო წინაპარი აერობული ჰეტეროტროფული პროკარიოტებია, რომლებიც შემდგომში ენდოსიმბიონტები გახდნენ; პლასტიდების სავარაუდო წინაპარი კი ფოტოსინთეზის უნარის მქონე პროკარიოტია, რომელიც ასევე ენდოსიმბიონტი გახდა.

როგორც ჩანს, მიტოქონდრიებისა და პლასტიდების წინაპრები მასპინძელ უჯრედში მოუნელებელი მსხვერპლის ან შინაგანი პარაზიტის სახით მოხვდნენ. ამ ჰიპოთეზიდან ენდომემბრანული სისტემისა და საყრდენი ჩონჩხის ადრეული ევოლუცია გამომდინარეობს, რომლის შედეგად უფრო დიდმა ზომის უჯრედმა პატარა პროკარიოტები შთანთქა და ბუშტუკებში (ვეზიკულებში) ჩაალაგა. ადვილი წარმოსადგენია, რომ ასეთი ურთიერთობის ჩამოყალიბების შემდეგ სიმბიოზი ურთიერთსასარგებლო გახდა. ჰეტეროტროფულ მასპინძელი ენდოსიმბიონტების ცხოველმოქმედების - ფოტოსინთეზის შედეგად მიღებულ საკვებს იყენებდა. ჟანგბადის კონცენტრაციის ზრდასთან ერთად გარემო აერობული გახდა, ანაერობული უჯრედი კი აერობული ენდოსიმბიონტით სარგებლობდა. ეს ენდოსიმბიონტები ჟანგბადს მასპინძელი უჯრედის სასარგებლოდ იყენებდნენ. მასპინძელისა და პარაზიტის ურთიერთდამოკიდებულება იზრდებოდა. ამ პროცესის შედეგად ერთიანი ორგანიზმი წარმოიქმნა, რომლის ნაწილები განუყოფელი გახდა. ჰეტეროტროფულ და აუტოტროფულ ეუკარიოტსაც ან საკუთრივ მიტოქონდრია, ან მისი მსგავსი ორგანიზმის არსებობის გენეტიკური კვალი აქვს. მაგრამ ზოგ ეუკარიოტს პლასტიდები არ ჰქონდა. სერიული ენდოსიმბიოზის (ენდოსიმბიოზური მოვლენების თანმიმდევრობა) ჰიპოთეზის თანახმად პლასტიდებზე ადრე ამ პროცესში მიტოქონდრია ჩაება **(სურათი 26.13)**.

პლასტიდებისა და მიტოქონდრიების ენდოსიმბიოზური ბუნების დამამტკიცებელი მრავალი არგუმენტი არსებობს. ორივე ორგანელას შინაგან მემბრანას აქვს ფერმენტები და სატრანსპორტო სისტემა, რომელიც პროკარიოტების პლაზმური მემბრანის იგივე სტრუქტურების ჰომოლოგიურია. მიტოქონდრიებისა და პლასტიდების რეპლიკაცია გახლეჩის გზით, ზოგი პროკარიოტის გაყოფის მსგავსად მიმდინარეობს. ყოველი ორგანელა **Dნმ**-ის ერთმაგ რგოლისებრ მოლეკულას შეიცავს, რომელიც ბაქტერიის ქრომოსომის მსგავსად ჰისტონებთან ან სხვა ცილებთან არ არის დაკავშირებული. ეს ორგანელები შეიცავს სატრანსპორტო რნმ-ს, რიბო-



▲ *სურათი 26.13* **რამდენიმე ენდოსიმბიოზის შედეგად ეუკარიოტის წარმოშობის მოდელი**

სომებს ან მათი დნმ-ის ცილებში გადაწერისა და კოდირებისთვის საჭირო სხვა მოლეკულებს. ზომით, ნუკლეოტიდური თანმიმდევრობითა ან გარკვეული ანტიბიოტიკების მიმართ მგრძნობელობის მიხედვით მიტოქონდრიების და პლასტიდების რიბოსომები უფრო წააგავს პროკარიოტების რიბოსომებს, ვიდრე ეუკარიოტული უჯრედის ციტოპლაზმურ რიბოსომებს.

პროკარიოტების რომელმა შტომ მისცა დასაბამი მიტოქონდრიებს და პლასტიდებს? ამ კითხვაზე პასუხის გასაცემად სისტემატიკოსებმა რიბოსომის ერთი სუბერთეულის რნმ-ის ნუკლეოტიდების თანმიმდევრობა შეისწავლეს. გენი ამ მცირე რიბოსომული სუბერთეულის რნმ-ის გენი (SSU–rRNA) ყველა ორგანიზმში არსებობს და სიცოცხლის ხის განშტოებების უფრო დაწვრილებითი შესწავლის საშუალებას იძლევა (იხ. თავი 25). მიტოქონდრიების, პლასტიდებისა და სხვადასხვა თანამედროვე პროკარიოტების SSU-rRNA-ის შედარებიდან ჩანს, რომ ბაქტერიების ჯგუფი - ალფა პროტეობაქტერიები მიტოქონდრიების უახლოესი ნათესავებია. ლურჯ-მწვანე წყალმცენარეები კი პლასტიდების უახლოესი ნათესავებია.

დროთა განმავლობაში ზოგი გენი, რომელიც დასაწყისში მიტოქონდრიებსა და პლასტიდებში იყო ლოკალიზებული, ბირთვში გადაინაცვლა. ამ პროცესის დასრულებას ალბათ ხელი შეუწყო მობილურმა გენეტიკურმა ელემენტმა (იხ. თავი 18). ამის შედეგად ზოგ მიტოქონდრიულ და პლასტიდურ ცილას დნმ-ის მქონე ორგანელები აკოდირებს, სხვა ცილებს კი ბირთვის გენები. ზოგი ცილა დღესაც პოლიპეპტიდების კომბინაციაა, რომელსაც ორივე ადგილას (ორგანელებშიც და ბირთვშიც) მდებარე გენები აკოდირებს: მაგალითად, მიტოქონდრიული ატფ-სინთაზა, ცილების კომლექსი, რომელიც უჯრედული სუნთქვისას ატფ-ს წარმოქმნის (იხ. თავი 9). გენების ბირთვში გადატანის პროცესი ზოგ ეუკარიოტში უფრო შორს წავიდა. მტკნარი წყლის უმარტივესის *Reclimonas*-ის მიტოქონდრიას 97 გენი აქვს (იმ გენების ჩათვლით, რომლებიც სხვა ეუკარიოტებში ბირთვში გადაინაცვლა), ხერხემლიანების მიტოქონდრიას კი მხოლოდ 34 გენი. ეუკარიოტულ უჯრედს ამჟამად ერთი, ძირითადად ბირთვული გენომი აქვს, მაგრამ ამ გენომს ავსებს მიტოქონდრიებსა და პლასტიდებში შემორჩენილი დნმ.

ეუკარიოტული უჯრედი გენეტიკური ქიმერაა

ბერძნულ მითოლოგიაში ქიმერა მონსტრია, რომელსაც სხეულის ერთი ნაწილი თხის, მეორე ლომის, მესამე კი გველის აქვს. ეუკარიოტული უჯრედები პროკარიოტების ნაწილებისგან შემდგარი ქიმერებია. მათი მიტოქონდრიები ერთი ტიპის ბაქტერიებიდან, პლასტიდები სხვა ტიპის ბაქტერიებიდან, ბირთვული გენომი კი ენდოსიმბიონტების გენომის ნაწილებიდან და ენდოსიმბიონტების მასპინძელი უჯრედის გენომიდან წარმოიქმნა. მიტოქონდრიებისა და პლასტიდების წარმოშობის დადგენა შესაძლებელია, რადგანაც მათში დღემდე შემორჩა დნმ-ის პატარა მოლეკულები, რომელთა გენები პროკარიოტული ორგანიზმების ორთოლოგიურია (იხ. სურათი 25.17) (ორთოლოგიური გენები, ფილოგენეტიკურად მონათესავე ორგანიზმების გენების ჰომოლოგიური გენებია). ეუკარიოტული უჯრედების წარმოქმნის სხვა საკითხები გაცილებით უფრო მრავალფეროვანი და დამაბნეველია. ზოგი მკვლევარი ამტკიცებს, რომ ბირთვი არქეას დომენში შემავალი ენდოსიმბიოტებიდან წარმოიქმნა. ეუკარიოტების ბირთვში აღ-



▲ *სურათი 26.14* ***რთული სიმბიოზი.*** *ტერმიტების ნაწლავებში ცხოვრობს საინტერესო უმარტივესი Mixotricha paradoxa. მის ზედაპირზე მიმაგრებულია სამი ტიპის ბაქტერია, რომელიც უზრუნველყოფს მის მოძრაობას (SEM). მეოთხე ტიპის ბაქტერია უმარტივესის შიგნით ცხოვრობს და ეხმარება ტერმიტს მისი საკვების - ხის ნაწილაკების მონელებაში.*

მოაჩინეს ერთდროულად ბაქტერიებისა და არქეების გენების ახლო მონათესავე გენები. მაგრამ ამ მტკიცებულების დამადასტურებელი მასალა არ არსებობს, ვინაიდან სხვადასხვა ბირთვს ამ გენების განსხვავებული კომბინაციები აქვს.

ეუკარიოტული უჯრედის გენომი შეიძლება გენეტიკური ანილინგის პროდუქტი იყოს (ᲓᲜᲛ-ის და რნმ-ის შემთხვევაში ანილინგი წყალბადური ბმების მეშვეობით კომპლემენტალური თანმიმდევრობებისა და ორმაგი სპირალის ფორმის პოლინუკლეოტიდის წარმოქმნას ნიშნავს). ბაქტერიებისა და არქეების ბევრ შტოში ამ დროს გენების ჰორიზონტალურ გადატანა ხდება. კარლ ვოისი (ილინოის უნივერსიტეტი) თვლის, რომ ამ გადატანის უმეტესი ნაწილი სიცოცხლის ევოლუციის ადრეულ ეტაპებზე მოხდა. თუმცა, ახალი გამოკვლევები ადასტურებს, რომ გენების ჰორიზონტალური გადატანა დრო და დრო დღემდე ხდება. ფორდ დულიტლმა (დალჰაუსის უნივერსიტეტი) გენების განმეორებადი გადაადგილების ცნება გამოიყენა და გენეტიკური ანილინგის საკუთარი ვარიანტი შემოგვთავაზა. მისი ჰიპოთეზა აგებულია ცნობილ გამოთქმაზე: „ის ხარ, რასაც ჭამ“. ის თვლის, რომ ეუკარიოტების მიერ სხვადასხვა ბაქტერიის და არქეას მონელებისას, ამ ბაქტერიების გენები (შემთხვევითად შერჩეული) ეუკარიოტების ბირთვში ხვდებოდა. ეუკარიოტების უჯრედის სხვა ორგანელების წარმოშობის საკითხი დღემდე აქტიური კვლევების საგანია. გოლჯის აპარატი და ენდოპლაზმური ბადე ალბათ პლაზმის მემბრანის ნაკეცებიდან წარმოიქმნა. აქტინისა და ტუბულინის (უჯრედული ჩონჩხის ცილების) ჰომოლოგიური ცილები ბაქტერიებში აღმოაჩინეს. ეს ცილები ბაქტერიული უჯრედის დაყოფაში მონაწილეობს. ბაქტერიული ცილებისა და მათი ფუნქციების შემდგომი შესწავლის შედეგად ეუკარიუტი უჯრედის ჩონჩხის წარმოშობის შესახებ ინფორმაციას ვიღებთ. ზოგი მკვლევარი თვლის, რომ ეუკარიოტული უჯრედების შოლტი და წამწამები სიმბიოტური ბაქტერიებისგან წარმოიქმნა. ამ იდეის დასამტკიცებლად ბაქტერიებსა და ზოგ უმარტივესს შორისშე დარებით გვიან ჩამოყალიბებულ სიმბიოტურ კავშირს იყენებენ (სურათი 26.14). ეუკარიოტების შოლტებისა და წამწამების მიკრომილაკების 9+2 სტრუქტურა (იხ. თავი 6) პროკარიოტებში აღმოჩენილი არ არის.

დიდ ორკესტრს, ერთ მევიოლინესთან შედარებით, მეტი მუსიკალური ნაწარმოების შესრულება შეუძლია. რთულ ორგანიზმს, მარტივთან შედარებით, მეტი შესაძლებლობა აქვს. ეუკარიოტული უჯრედების წარმოქმნამ აგებულების მრავალფეროვნების ევოლუცია დააჩქარა. პროკარიოტულ ორგანიზმებთან შედარებით ეუკარიოტს ამის მეტი შესაძლებლობა აქვს. ამ ევოლუციის შედეგად წარმოიქმნა პირველი დიდი ადაპტაციური რადიაცია, პროკარიოტების ნივთიერებათა ცვლის დივერსიფიკაცია (გამრავალფეროვნება). დივერსიფიკაციის მესამე ტალღა ეუკარიოტის ზოგიერთ ევოლუციურ შტოში მრავალუჯრედიანი სხეულის წარმოქმნას მოჰყვა.

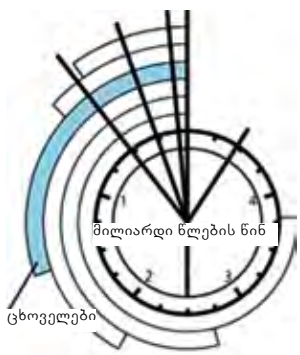
ᲙᲝᲜᲪᲔᲞᲪᲘᲐ ᲪᲔᲜᲢᲠᲘ 26.4

1. რა ადასტურებს იმ ჰიპოთეზისა, რომლის მიხედვით ეუკარიოტული უჯრედის ევოლუციისას პლასტიდებზე ადრე მიტოქონდრია წარმოიქმნა?
2. რითი ჰგავს ქიმერას ეუკარიოტული უჯრედი?

ᲙᲝᲜᲪᲔᲤᲪᲘᲐ 26.5

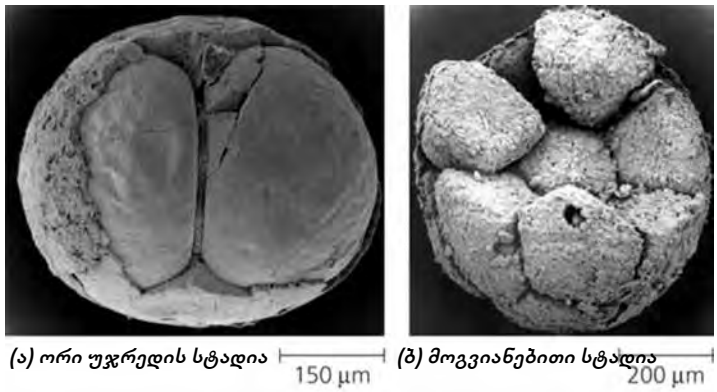
ეუკარიოტებში მრავალუჯრედიანობა რამდენჯერმე განვითარდა

პირველი ეუკარიოტების წწარმოშობის შემდეგ დიდი რაოდენობით ერთუჯრედიანი ორგანიზმები გაჩნდა. მათ დასაბამი მისცეს ერთუჯრედიანი ეუკარიოტების მრავალფეროვნების განვითარებას. ზოგი ეს ორგანიზმი დღესაც არსებობს. ამასთან ერთად, მრავალუჯრედიანი პრგანიზმებიც წარმოიშვა, რომელთა შთამომავლობაა სხვადასხვა წყალმცენარეები, ხმელეთის მცენარეები, სოკოები და ცხოველები.



მრავალუჯრედიანი ეუკარიოტების ადრეული ფოთრმები

მოლეკულური საათის მიხედვით მრავალუჯრედიანი ეუკარიოტების საერთო წინაპრები 1,5 მილიარდი წლის წინათ არსებობდნენ. პირველი ნამარხი მრავალუჯრედიანი ეუკარიოტები შედარებით მცირე ზომის წყალმცენარეებია, რომლებიც დედამიწაზე 1,2 მილიარდი წლის წინათ ცხოვრობდნენ. უფრო დიდი ორგანიზმების ნამარხები რამდენიმე ასეული მილიონი წლის ასაკისაა ანუ მრავალუჯრედიანი ორგანიზმების ნამარხები მხოლოდ პრო-



▲ *სურათი 26.15* ***პროტეროზოული ცხოველის ემბრიონის ნამარხი***

ტეროზოული ბოლოდან გვაქვს. ჩინელმა პალეონტოლოგებმა ახლახანს წყალმცენარეებისა და ცხოველების ნამარხებით განსაკუთრებით მდიდარი ადგილსამყოფელი აღმოაჩინეს. მისი ასაკი 570 მილიონი წელია და ნამარხები აქ შესანიშნავად შენახულია. სავარაუდოდ მათ შორის ცხოველთა ემბრიონების ნამარხებიცაა (სურათი 26.15).

რატომ იყო პროტეროზოული ერის ბოლომდე მრავალუჯრედიანი ეუკარიოტების ზომა, გავრცელება და მრავალფეროვნება შედარებით შეზღუდული? გეოლოგიური მონაცემებით დადასტურდა, რომ მკაცრი გამყინვარების პერიოდი 750 მილიონი წლის წინ დაიწყო და 570 მილიონი წლის წინ დამთავრდა. ამ პერიოდის განმავლობაში დედამიწა პოლუსიდან პოლუსამდე ყინულით იყო დაფარული და ზღვებიც გაიყინა. დედამიწაზე, რომელიც ამ ჰიპოთეზის თანახმად ყინულის ბურთს ჰგავდა, სიცოცხლე ძირითადად ზღვებში, ღრმა კრატერებსა და ცხელ წყაროებთან ახლოს არსებობდა, ან ოკეანეში, ყინულის თხელი საფარის ადგილებში, სადაც მზის სხივებს შეღწევა შეეძლო. მრავალუჯრედიანი ეუკარიოტების ნამარხების პირველი დიდი საბადო ყინულის დნობის პერიოდით თარიღდება.

კოლონიური ორგანიზმები

პირველი მრავალუჯრედიანები კოლონიური ორგანიზმები იყვნენ ანუ უჯრედების ერთობლიობა, რომლებიც ერთმანეთისგან დამოუკიდებლად მრავლდებოდა (სურათი 26.16). დროთა განმავლობაში კოლონიის ზოგმა უჯრედმა სპეციფიკური ფუნქცია შეიძინა. სპეციალიზაცია პროკარიოტულ ორგანიზმებში ადრეც არსებობდა. მაგალითად, გვარი Nostoc-ის, ძაფისებრი ლურჯ-მწვანე წყალმცენარის ზოგიერთი უჯრედი დიფერენცირდება და აზოტის შემკავების ფუნქციას იძენს. ასეთ უჯრედს ჰეტეროციტს უწოდებენ. მან დაკარგა გამრავლების უნარი; არადიფერენცირებულ უჯრედებს კი ფოტოსინთეზისა და გამრავლების უნარი აქვს. გამრავლებისას დროს ძაფი გრძელდება და შემდეგ მცირე ზომის მონაკვეთებად იყოფა. Nostoc-ს 7 000-ზე მეტი გენი აქვს, ორჯერ მეტი, ვიდრე მონათესავე ერთუჯრედიან ორგანიზმებს, მაგალითად Synechocyt-ის. ამ გენების უმრავლესობა უჯრედების დიფერენცირების რეგულაციას უზრუნველყოფს.

კოლონიების განვითარება და უჯრედული სპეციალიზაცია ეუკარიოტებში მკვეთრად გამოხატულია. ნებისმიერი მრავალუჯრედიანი ეუკარიოტი, მაგალითად, ცხოველი, სქესობრივი გამრავლების შედეგად ერთი უჯრედიდან, განაყოფიერებული კვერცხუჯრედიდან ანუ ზიგოტადან, ვითარდება (სურათი 13.5). უჯრედების გაყოფისა და დიფერენცირების შედეგად ერთი უჯრედი მრავალუჯრედიან ორგანიზმად ვითარდება. ორგანიზმი კი მრავალი, სხვადასხვა ფუნქციების მქონე უჯრედებისგან შედგება. უჯრედების მზარდი სპეციალიზაციის დახმარებით მრავალუჯრედიანმა ორგანიზმმა სასიცოცხლო ფუნქციები სპეციალიზებული უჯრედების ჯგუფებს შორის გაანაწილა, მათ შორის საკვების მიღება და გარემოს შეგრძნება. ეუკარიოტულ ორგანიზმში ფუნქციების განაწილება ქსოვილების, ორგანოებისა და ორგანოთა სისტემების ევოლუციას იწვევს.

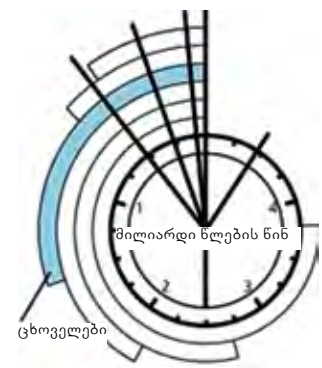


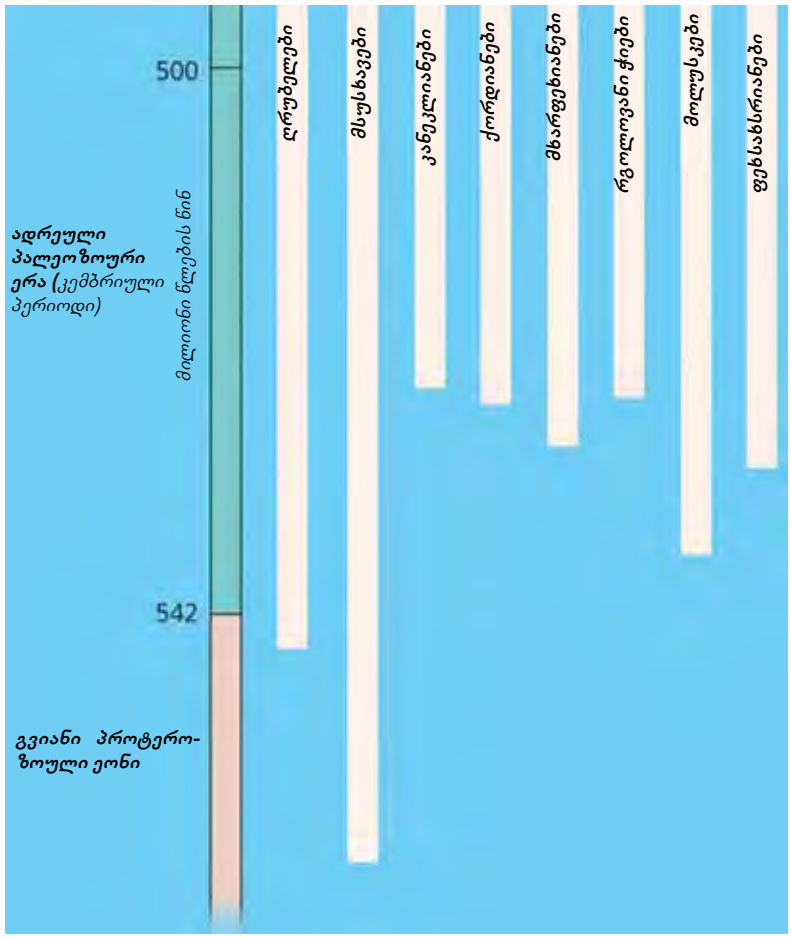
▲ *სურათი 26.16* *კოლონიური ეუკარიოტი. Pediastrum ფოტოსინთეზის უნარის მქონე ეუკარიოტია, რომელიც კოლონიებს წარმოქმნის*

ერთუჯრედიანი ეუკარიოტების ევოლუციის შედეგად უჯრედის აგებულების სირთულე გაიზარდა. მრავალუჯრედიანი ეუკარიოტების განვითარებამ კი სტრუქტურული ორგანიზაციის ბარიერები გაარღვია და დასაბამი მისცა მრავალფეროვნების განვითარების ახალ ეტაპს. უძველეს ეუკარიოტებში მრავალუჯრედიანობის ევოლუცია რამდენჯერმე მოხდა. რის შედეგად წყალმცენარეების, ხმელეთის მცენარეების, სოკოებისა და ცხოველების სახეობები წარმოიშვა.

„კემბრიული აფეთქება“

ცხოველების ტიპების უმეტესობის ნამარხები კემბრიული პერიოდის პირველი 20 მილიონი წლის დანალაქ ქანებში აღმაჩინეს. ამ ფენომენს „კემბრიული აფეთქება“ უწოდეს. ცხოველების ორი ტიპის, მსუსხვაების (ზღვის ანემომები და მონათესავე ორგანიზმები) და ღრუბელების (ღრუბელა) ნამარხები გვიანი პროტეროზოული პერიოდით თარიღდება ანუ ოდნავ ძველია (სურათი 26.17).





▲ *სურათი 26.17* ***ცხოველების კემბრიული დათიშვა.*** *ამ დიაგრამის მონაკვეთები მიუთითებს ნამარხებში ცხოველების რამდენიმე ტიპის გამოჩენაზე. თუმცა მოლეკულური მონაცემების თანახმად ეს ტიპები გაცილებით ადრე წარმოიშვა.*

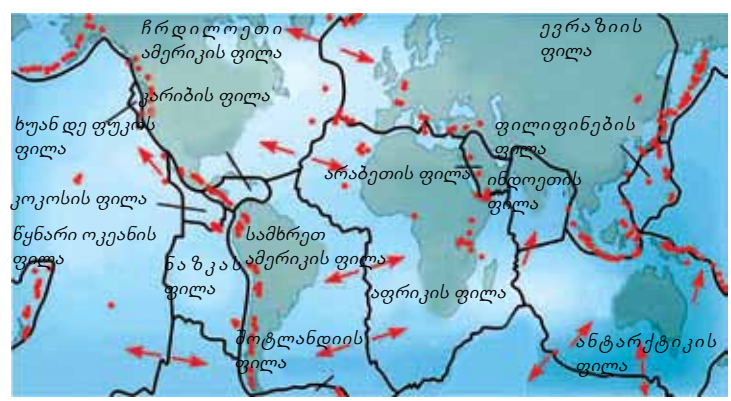
მაგრამ მოლეკულურ საათზე დაყრდნობით ვარაუდობენ, რომ ცხოველების ტიპების უმეტესი ნაწილი წარმოიშვა და განვითარდა გაცილებით ადრე, 1 მილიარდი - 700 მილიონი წლის წინათ. კემბრიჯის უნივერსიტეტის პალეონტოლოგს საიმონ კონვეი მორისს შესანიშნავი ფრაზა ეკუთვნის: „კემბრიულ აფეთქებას გრძელი პატრუქი (ფიტილი) ჰქონდა“. ჩვენთვის უცნობი მიზეზების გამო კემბრიული პერიოდის დასაწყისში ორგანიზმების სხვადასხვა ტიპები ერთდროულად და უეცრად შეიცვალა ანუ სახეობათა დივერსიფიკაცია (გამრავალფეროვნება) მოხდა. მრავალი დიდი ცხოველის მრავალფეროვნებაც გაიზარდა, მაგალითად მკვრივი ნიჟარისა (ჯავშნის) და გარეგანი ჩონჩხის მქონე ცხოველების, რაც ნამარხებით დასტურდება. მრავალფეროვნების ზრდის მიზეზების ჰიპოთეზას 32-ე თავში განვიხილავთ.

ხმელეთის კოლონიზაცია მცენარეების, სოკოებისა და ცხოველების მიერ

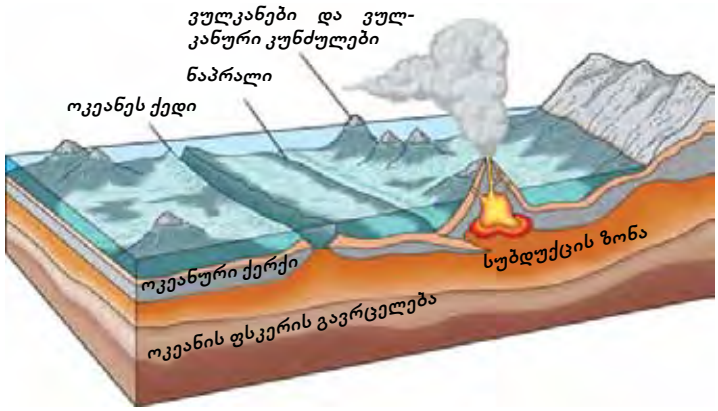
ორგანიზმების მიერ ხმელეთის ათვისება სიცოცხლის ისტორიის ყველაზე მნიშვნელოვანი პერიოდი იყო. ნამარხები ადასტურებს, რომ მილიარდზე მეტი წლის წინათ ლურჯ-მწვანე წყალმცენარეები და ფოტოსინტეზის უნარის მქონე სხვა უმარტივესები დედამიწის ტენიან ზედაპირს ფარავდენენ. დიდი ორგანიზმები: მცენარეები, სოკოები და ცხოველები, ადრეულ პალეოზოურ ერამდე ანუ 500 მილიონი წლის წინათ დედამიწაზე არ არსებობდნენ. წყლის გარემოდან გასახწევად საჭირო იყო დეჰიდრატაციის დამაბრკოლებელი ადაპტაციური მექანიზმების თანდათანობითი ევოლუცია. ასეთი მექანიზმების ჩამოყალიბების შემდეგ შესაძლებელი გახდა ხმელეთზე გამრავლება. მაგალითად, ზღვის მწვანე წყალმცენარეებიდან განვითარებული ხმელეთის მცენარეების ფოთლები დაფარულია წყალგაუმტარი ცვილით, რომელიც წყლის აორთქლებას აფერხებს.

მცენარეებმა და სოკოებმა ხმელეთი ერთდროულად დაიპყრეს. მრავალი მცენარის ფესვები დღესაც დაკავშირებულია სოკოებთან, რომლებიც მათ ეხმარებიან ნიადაგიდან წყლისა და სასარგებლო ნივთიერებების მიღებაში (იხ. თავი 31). ფესვებთან მობინადრე სოკოები კი მცენარისაგან ორგანულ საკვებ ნივთიერებებს იღებენ. მცენარესა და სოკოების ამგვარი სიმბიოზური კავშირი ზოგიერთ ფაესვის უძველეს ნამარხში გვხვდება, რომელიც ხმელეთზე სიცოცხლის გავრცელების უძველესი პერიოდით თარიღდება.

ხმელეთზე ცხოველების მრავალი ჯგუფი ბინადრობს, მაგრამ ყველაზე მრავალრიცხოვანი და მრავალფეროვანია ფეხსახსრიანები (განსაკუთრებით მწერები და ობობასნაირები) და ხერხემლიანები (ამფიბიები, რეპტილიები, ფრინველები და ძუძუმწოვრები). ხმელეთის ხერხემლიანებს ოთხფეხიანებს (ტეტრაპოდა) უწოდებენ, ვინაიდან მათ ოთხი კიდური აქვს. ამით ისინი სხვა, წყალში მობინადრე ხერხემლიანებისაგან განასხვავდებიან. ადამიანიც ოთხფეხიანებში შედის, მაგრამ ჩვენ „ასპარეზზე“ შედარებით გვიან გამოვედით. ადამიანის ევოლუციური შტო სხვა ჰომინიდებს (ადამიანისმაგვარ მაიმუნებს) მხოლოდ 6-7 მილიონი წლის წინ გამოეყო. დედამიწის ისტორიის საათი ჩვეულებრივი საათი რომ ყოფილიყო, ადამიანი გაჩენიდან მხოლოდ ერთი წამი გავიდოდა.



▶ *სურათი 26.18* ***დედამიწის ქერქის ძირითადი ფილები.*** *ფილები მუდმივად იცვლება. მაგალითად, ფილების ახალი საზღვარის ფორმირება მიმდინარეობს აღმოსავლეთ აფრიკასა და დანარჩენ კონტინენტს შორის. წითელი წერტილები სახიფათო ტექტონიკურ ზონებს აღნიშნავს, რომელთაგან მრავალი სუბდუქციის ზონებია (იხილეთ სურ. 26.19)*

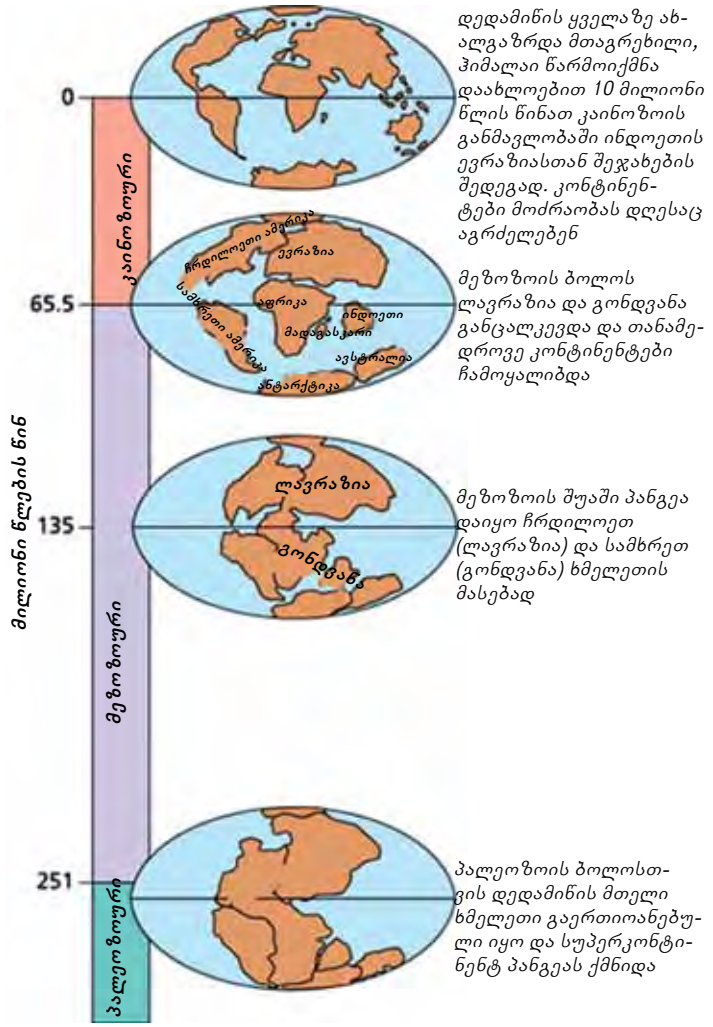


▲ *სურათი 26.19* ***ფილების საზღვრებზე მომხდარი მოვლენები.*** *ზოგიერთი ფილის საზღვარზე, მაგალითად ოკეანეს ფსკერის ქედზე (26.18 სურათზე აღნიშნულია წყვილი მოპირდაპირე ისრებით) ფილები ცალკევდება და გამდნარი ქანები ნაპრალიდან გადმოედინება. შემდგომში ქანები მკვრივდება და ორივე ფილას სიმეტრიულად ქერქი ემატება. სუბდუქციის ზონებში, სადაც ფილები ერთმანეთის შესახვედრად მოძრაობს, უფრო მკვრივი ფენა ნაკლებად მკვრივის ქვევით ექცევა და ნაპრალი წარმოიქმნება. სუბდუქციის ზონაში დაგროვილი დაძაბულობის უეცარი განთავისუფლება მიწისძვრებს იწვევს. როცა სხვადასხვა ფილებზე განლაგებული კონტინენტები ერთმანეთს ეჯახება, კონტინენტური და ოკეანის ფსკერის მასალა მაღლა იწევს და მთაგრეხილებს წარმოქმნის.*

კონტინენტების გადაადგილება

დედამიწაზე სიცოცხლის გავრცელების ამ მიმოხილვაში უნდა ავღნიშნოთ, რომ ევოლუცია როგორც დროში ასევე სივრცეში მიმდინარეობდა. დარვინი და უოლესი სიცოცხლის განვითარებას მრავალ ადგილებში იკვლევდნენ, რამაც დასაბამი მისცა სიცოცხლის ევოლუციის მოძღვრების ჩამოყალიბებას. ამჟამად ეს ბიოგეოგრაფიის საგანია. გლობალურად რომ ვიმსჯელოთ, კონტინენტების გადაადგილება ის მთავარი ფაქტორია, რომელიც სიცოცხლის სივრცეში განაწილებას განსაზღვარვს. დედამიწის კონტინენტები მოძრაობს. ისინი დედამიწის ზედაპირის გარშემო, მისი ქერქის უზარმაზარ სიბრტყეზე (ფილებზე) გადაადგილდება. ფილები მანტიის ქვეშ მოქცეულ გავარვარებულ ლავაზე ტივტივებენ. ხშირ შემთხვევაში ეს სიბრტყეები ერთმანეთს შორდება ან უახლოვდება და ეჯახება კიდევაც **(სურათი 26.18)**. მაგალითად, ჩრდილოეთი ამერიკა და ევროპა ამჟამად ერთმანეთის საწინააღმდეგო მიმართულებით, წელიწადში 2 სმ სიჩქარით, გადაადგილდება და კალიფორნიის, ცუდი რეპუტაციის მქონე სან ანდრეასის ბზარი, იმ საზღვრის ნაწილია, რომეზეც ორი ფილა ერთმანეთის მიმართ მოძრაობს. ფილების გადაადგილება ნელნელა ცვლის გეოგრაფიას. ამ პროცესის საბოლოო ეფექტი ძალზე შთამბეჭდავია. მრავალი მნიშვნელოვანი გეოლოგიური პროცესი, მაგალითად მთებისა და კუნძულების წარმოქმნა, ფილების საზღვარზე ან უშუალოდ მათ სუსტ ადგილებში ხდება **(სურათი 26.19)**.

კონტინენტების ცვლილების ორ მომენტს სიცოცხლის განვითარებისთვის განსაკუთრებული მნიშვნელობა ჰქონდა. დაახლოებით 250 მილიონი წლის წინ, პალეოზოური ერის ბოლოს, დედამიწის ქერქის სიბრტყეების გადაადგილების შედეგად მთელი ხმელეთი ერთ კონტინენტად შეერთდა. ამ კონტინენტს პანგეა უწოდეს, რაც „მთელ ხმელეთს“ ნიშნავს **(სურათი 26.20)**. ოკეანის ღრმულები უფრო გაღრმავდა, რამაც წყლის დონე დაწია და მცირე სანაპირო ზღვების დრენაჟი გამოიწვია. წყალმარჩხ



დედამიწის ყველაზე ახალგაზრდა მთაგრეხილი, ჰიმალაი წარმოიქმნა დაახლოებით 10 მილიონი წლის წინათ კაინოზოის განმავლობაში ინდოეთის ევრაზიასთან შეჯახების შედეგად. კონტინენტები მოძრაობას დღესაც აგრძელებენ

მეზოზოის ბოლოს ლავრაზია და გონდვანა განცალკევდა და თანამედროვე კონტინენტები ჩამოყალიბდა

მეზოზოის შუაში პანგეა დაიყო ჩრდილოეთ (ლავრაზია) და სამხრეთ (გონდვანა) ხმელეთის მასებად

პალეოზოის ბოლოსთვის დედამიწის მთელი ხმელეთი გაერთიანებული იყო და სუპერკონტინენტ პანგეას ქმნიდა

▲ *სურათი 26.20* ***კონტინენტების მოძრაობის ისტორია ფანეროზოის განმავლობაში.***

ადგილებში მაშინაც მრავალი ზღვის ორგანიზმი ცხოვრობდა. პანგეას ჩამოყალიბებამ ამ ორგანიზმების საარსებო გარემო მნიშვნელოვნად დაარღვია. ვრცელი კონტინენტის შიდა რეგიონები ცივი და მშრალი იყო. ალბათ იქ უფრო მკაცრი საარსებო პირობები იყო, ვიდრე დღეს ცენტრალურ აზიაში გვაქვს. პანგეას ჩამოყალიბებამ დიდი გავლენა იქონია ბიოლოგიური მრავალფეროვნების ზრდაზე. ზოგი სახეობა გადაშენდა. გადარჩენილი ტაქსონებისთვის კი განვითარების ხელშემწყობი ახალი პირობები შეიქმნა.

კონტინენტების ცვლილების ისტორიის მეორე თავი დაახლოებით 180 მილიონი წლის წინ, მეზოზოურ ერაში „დაიწერა“. კონტინენტები ერთმანეთს შორდებოდნენ და ორგანიზმების საარსებო გარემო უფრო მრავალფეროვანი გახდა, რამაც მცენარეების და ცხოველების განვითარების შესაძლებლობა გაზარდა. კონტინენტების გაერთიანებისა და დაცილების სქემა ბიოგეოგრაფიის მრავალი გამოცანის ახსნის შესაძლებლობას იძლევა. მაგალითად, განასა (დასავლეთი აფრიკა) და ბრაზილიაში პალეონტოლოგებმა მტკნარი წყლის რეპტილიების ერთ-ერთი სახეობის პერმიული პერიოდის ნამარხები აღმოაჩინეს. დედამიწის ეს ორი ნაწილი ამჟამად 3.000 კილომეტრით დაშორებულია ოკეანით. გვიან პალეოზოურ

და ადრეულ მეზოზოურ ერებში კი გაერთიანებული იყო. კონტინენტების ცვლილება ორგანიზმების დღევანდელ განაწილებასთან დაკავშირებულ მრავალ კოთხვაზე პასუხობს; მაგალითად, რატომ განსხვავდება ავსტრალიის ფაუნა და ფლორა დანარჩენი სამყაროს ფაუნისა და ფლორისგან? ავსტრალიის ეკოლოგიურ ნიშას ჩანთოსანი ძუძუმწოვრები ავსებენ, დანარჩენი კონტინენტების ეკოლოგიურ ნიშებს კი პლაცენტური ძუძუმწოვრები (სურათი 25.5). სავარაუდოდ ჩანთოსნები დღევანდელი ჩრდილოეთი ამერიკის ტერიტორიაზე განვითარდნენ და ავსტრალიას სამხრეთი ამერიკისა და ანტარქტიკის გავლით მიაღწიეს. ეს მაშინ მოხდა, როცა ეს კონტინენტები ერთმანეთს უკავშირდებოდა. კონტინენტების შემდგომმა დაცილებამ ავსტრალია ჩანთოსნების „მოტივტივე“ დიდ კიდობნად გადააქცია. ავსტრალიაში ჩანთოსნების მრავალფეროვანი სახეობები განვითარდნენ, სხვა ძუძუმწოვრები კი გადაშენდნენ. სხვა კონტინენტებზე კი პირიქით მოხდა; ჩანთოსნების უმეტესობა გადაშენდა და განთავისუფლებული ადგილი პლაცენტური ძუძუმწოვრების მრავალფეროვანმა სახეობებმა დაიკავა.

კონცეფცია ტესტი 26.5

1. რითი განსხვავდება ერთუჯრედიანი და მრავალუჯრედიანი ორგანიზმების უჯრედების ფუნქციების განაწილება?
2. „კემბრიული აფეთქება“ იძლევა უძველესი დროის ცხოველების ნამარხების კარგ ჩამონათვალს. რატომ? რას იგოლისმხება გამონათქვამში „გრძელი პატრუქი“ კემბრიულ აფეთქებასთან დაკავშირებით?

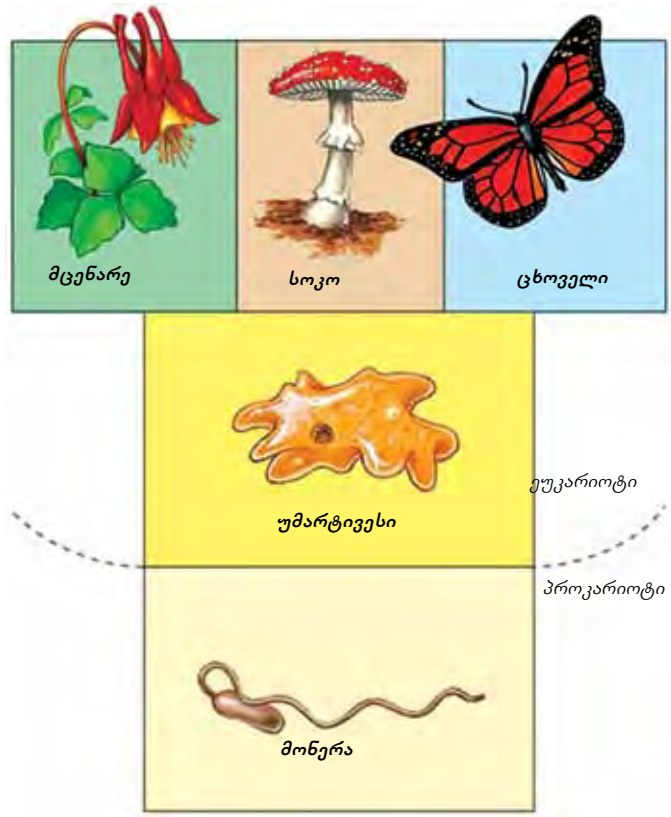
კონცეფცია 26.6

ახალმა ინფორმაციამ შეცვალა ჩვენი წარმოდგენა სიცოცხლის ხის შესახებ

როგორც 25-ე თავში ვთქვით, სისტემატიკა მათ შორის ანალიტიკური მიდგომაა, რომელსაც სიცოცხლის მრავალფეროვანი ფორმების ევოლუციური ნათესაური კავშირების დასადგენად ვიყენებთ. ბოლო ათწლეულებში მოლეკულურ-გენეტიკური მონაცემების ანალიზის შედეგად სიცოცხლის ხის ყველაზე უცნობ განშტოებებზე წარმოდგენა შეიცვალა. მიმდინარე კვლევების მასალებზე დაყრდობით მიმდინარეობს სიცოცხლის ხის განშტოებების მუდმივი გადასინჯვა.

წარსულის ტაქსონომიური (კლასიფიკაციის) სისტემები

უფროსი თასობა ცოცხალი ორგანიზმების მხოლოდ ორ სამეფოს, მცენარეებსა და ცხოველებს იცნობდა. ადამიანი ძირითადად დედამიწის მაკროსკოპულ სამყაროს იკვლევს და იშვიათად აკვირდება იმ ორგანიზმებს, რომლებიც არც მცენარეები და არც ცხოველებია. ფორმალურ ტაქსონომიაში ცოცხალი სამყაროს ორ

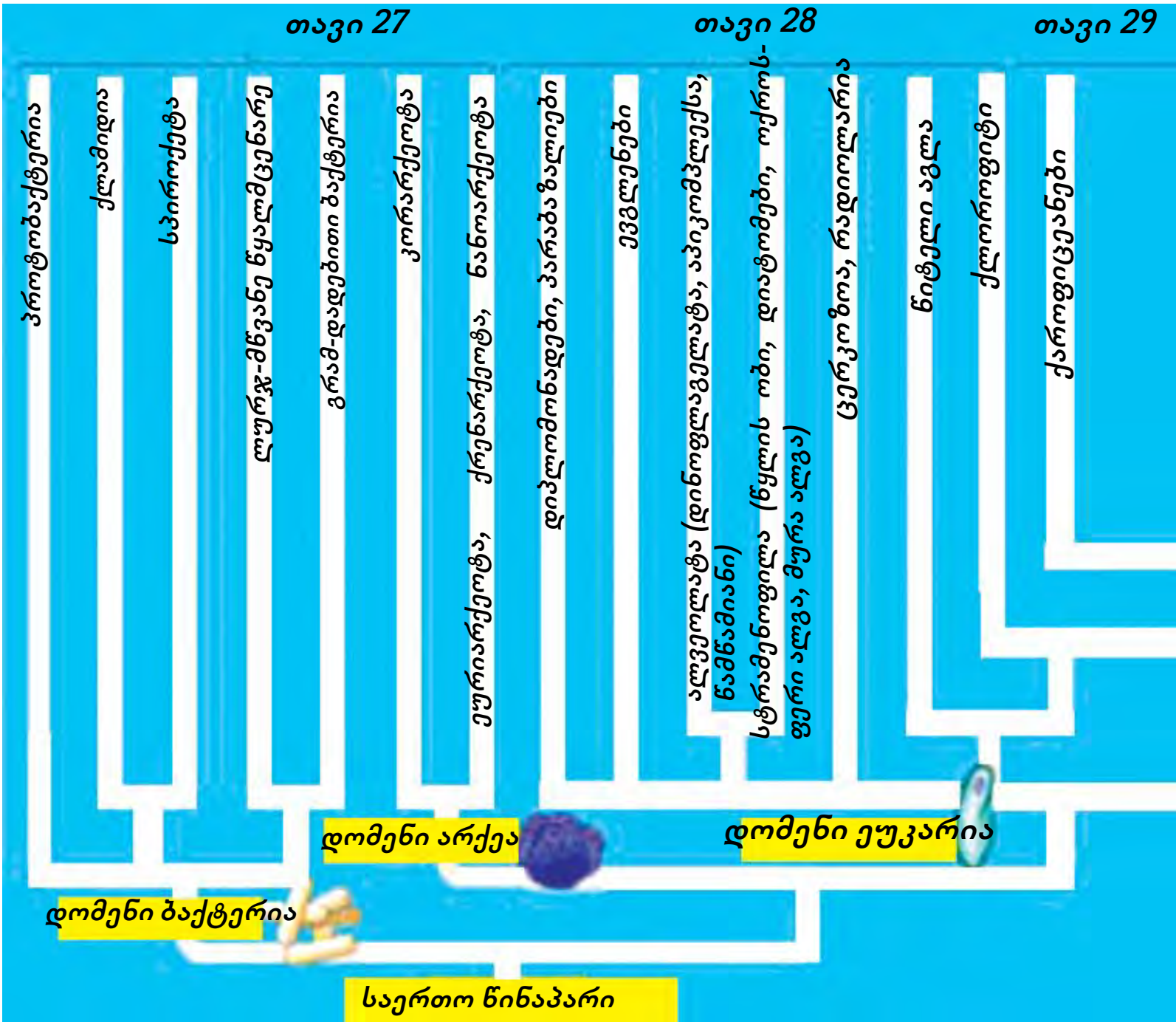


▲ სურათი 26.21 უიტტეკერის ხუთი სამეფოს სისტემა

სამეფოდ დაყოფას ხანგრძლივი ტრადიცია აქვს; კარლ ლინეი სიცოცხლის ყველა ფორმას ცხოველებსა და მცენარეებს მიაკუთვნებდა.

მიკროორგანიზმების მრავალფეროვანი სამყაროს აღმოჩენის შემდეგაც ცოცხალი ორგანიზმების ორ სამეფოდ დაყოფის სისტემა მაინც არსებობდა. ტაქსონომისტებმა ბაქტერიები მცენარეთა სამეფოს მიაკუთვნეს, ვინაიდან მათ უჯრედებს მკვრივი გარსი აქვს. ქლოროპლასტების მქონე ერთუჯრედიანი ეუკარიოტებიც მცენარეებში მოხვდნენ. სოკოებს ფოტოსინთეზის უნარი არა აქვს და აგებულებითაც მცენარეებისგან მნიშვნელოვნად განსხვავდებიან, მაგრამ ისინიც მცენარეებს მიაკუთვნეს, ვინაიდან მათ უმრავლესობას, ისევე როგორც მცენარეების უმრავლესობას, გადაადგილება არ შეუძლია. ერთუჯრედიანი ორგანიზმები, უმარტივესები, რომლებიც გადაადგილდებიან და საკვებს ითვისებენ ცხოველთა სამეფოში შეიყვანეს. გადაადგილებისა დაფოტოსინთეზის უნარი მქონე ევგლენა როგორც ბოტანიკოსების, ასევე ზოოლოგების მოთხოვნებს აკმაყოფილებს, ამიტომ ის როგორც ცხოველების, ასევე მცენარეების სამეფოში გვხვდება.

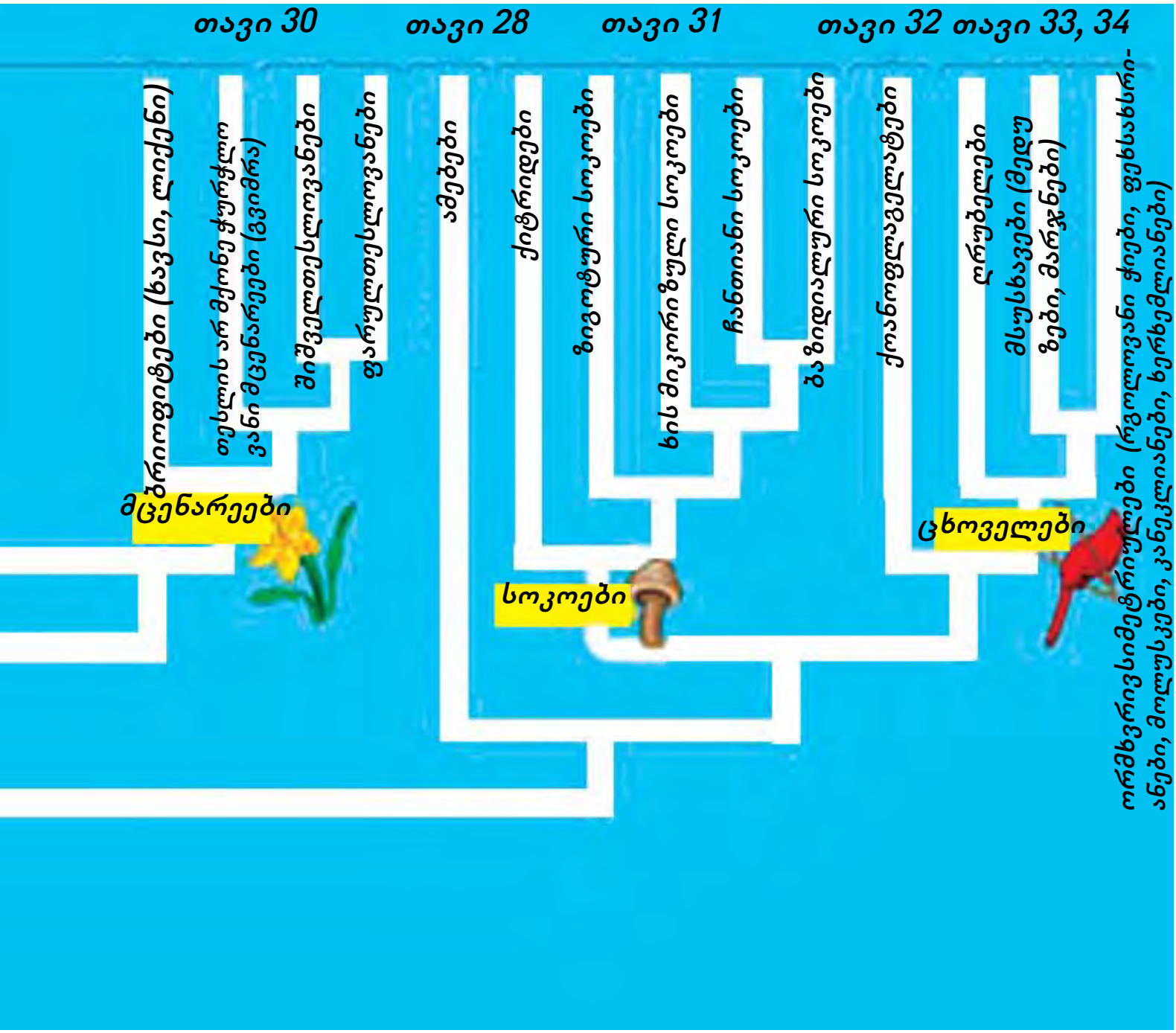
1969 წლამდე ორზე მეტი სამეფოს მქონე ტაქსონომიური სქემები ბიოლოგებში პოპულარულობით არ სარგებლობდა. 1969 წელს რობერტ ჰ. უიტეკერმა (კორნელის უნივერსიტეტი) კარგად არგუმენტირებული სისტემა შექმნა. ამ სისტემაში ხუთი სამეფო შედიოდა: მონერა, უმარტივესები, მცენარეები, სოკოები და ცხოველები (Monera, Protista, Plantae, Fungi, Animalia) (სურათი 26.21). უიტეკერი უჯრედების ორ ფუნდამენტურად განსხვავებულ ტიპს, პროკარიოტებს და ეუკარიოტებს გამოყოფდა. მან პროკატრიოტები ეუკარიოტებისგან ცალკე, მონერას ჯგუფში მოათავსა.



▲ *სურათი 26.22* ***ბიოლოგიური მრავალფეროვნების ერთ-ერთი თანამედროვე სქემა.*** *ამ ხეზე ასახულია სიცოცხლის გამრავალფეროვნება ევოლუციური დროის განმავლობაში. ცხარე კამათი მიმდინარეობს აქ ასახულ ზოგიერთ ნათესაურ კავშირზე, რასაც სქემაზე მითითებულ თავებში გაეცნობით.*

უიტეკერმა მრავალუჯრედიანი ეუკარიოტების სამი, მცენარეების, სოკოებისა და ცხოველების სამეფო გამოყო. ეს კლასიფიკაცია ძირითადად კვების თავისებურებებს ეფუძნებოდა. მცენარეები აუტოტროფებია, რომლებიც თავიანთ საკვებს ფოტოსინთეზის გზით ქმნიან. სოკოები და ცხოველები ჰეტეროტროფებია. სოკოების უმრავლესობა რედუცენტის (დამშლელი). ის საკვებ ობიექტში იჭრება, საჭმლის მომნელებელ ფერმენტებს გამოყოფს და მონელებული საკვების მცირე მოლეკულებს იწოვს. ცხოველების უმრავლესობა საკვებს გარემოდან იღებს და ორგანიზმში არსებულ სპეციალურ ღრუში ინელებს.

უიტეკერის ხუთი სამეფოს სისტემაში უმარტივესების სამეფო შედარებით ბუნდოვნად განსაზღვრულია. უმარტივესების სამეფოში ყველა ეუკარიოტი შედიოდა, რომლებიც მცენარეების, სოკოებისა ან ცხოველების განსაზღვრას არ შეესაბამებოდა. უმარტივესთა უმრავლესობა ერთუჯრედიანია, მაგრამ მათი სამეფოს საზღვრები გააფართოეს დამასში ზოგიერთი



მრავალუჯრედიანი ორგანიზმიც მოათავსეს, მაგალითად ზღვის წყალმცენარეები, რომლებიც ერთუჯრედიანი უმარტივესების ნათესავებია. ხუთი სამეფოს სისტემამ ბიოლოგიაში 20 წელზე მეტი იარსება.

სიცოცხლის ხის აღდგენა. სამუშაო გრძელდება

ტაქსონომიური სისტემები ადამიანის შექმნილია. ეს სიცოცხლის მრავალფეროვნების სქემის შექმნის მცდელობაა. ასეთი სქემა ფილოგენეტიკურ კავშირებს ასახავს და ხმარებაში მოსახერხებელია. ბოლო სამი ათწლეულის განმავლობაში სისტემატიკოსები ტაქსონომიური საკითხების გადასაწყვეტად მოლეკულურ-გენეტიკურ მონაცემებს იყენებენ. ამ მონაცემებზე დაყრდნობით სახეობათა გენეალოგიურ ხეებს, კლადოგრამებს აგებენ. 25-ე თავში ვნახეთ, რომ ამ მონაცემებზე დაყრდნობით ბიოლოგებმა სამი დომენისგან (სამფლობელოსგან) შემდგარი სისტემა შექმნეს. ბაქტერიების, არქეებისა და ეუკარიების (Bacteria, Archaea, Eukarya) დომენები ფაქტობრივად ზესამეფოებია. დომენი ტაქსონომიურად უფრო მაღალი რანგია, ვიდრე სამეფო. ბაქტერიები არქეებისაგან მრავალი ძირითადი მახასიათებლით, აგებულებით, ბიოქიმიით და ფიზიოლოგიით განსხვავდება. ამ მახასიათებლებს 27-ე თავში განვიხილავთ. ამ სხვაობაზე დაყრდნობით ბაქტერიები და არქეები სხვადასხვა ზესამეფოში (დომენში) მოათავსეს. სამი დომენის სისტემის შემოღების შემდეგ

მონერების სამეფო ამოვარდა, რადგან მისი წარმომადგენლები ორ განსხვავებულ დომენში აღმოჩნდნენ. დღეს მოლეკულური მონაცემების ფილოგენეზური ანალიზის საფუძველზე მრავალი მიკრობიოლოგი ორივე პროკარიოტულ დომენს მრავალ სამეფოდ ყოფს **(სურათი 26.22)**.

ხუთი სამეფოს სისტემის მიმართ სხვა მნიშვნელოვანი შენიშვნები იმ სისტემატიკოსებმაც გამოთქვეს, რომლებიც უმარტივესების სამეფოში შემავალი ეუკარიოტების ფილოგენეზს იკვლევენ. ამჯამად ამ ორგანიზმებს ხუთ ან მეტ სამეფოდ ყოფენ, რომლებსაც სიცოცხლის ხის ეუკარიოტული შტოს ფუძეში საერთო წინაპარი ჰყავთ. კამათი ზოგიერთი ერთუჯრედიანი უმარტივესის მცენარეების, სოკოების ან ცხოველების სამეფოში გადაყვანაზე დღემდე გრძელდება. სრული თანხმობის მიღწევას მრავალი კვლევა დასჭირდება. დასადგენია სიცოცხლის სამ დომენს შორის არსებული კავშირი და მათში შემავალი სამეფოების რაოდენობა. მეცნიერები განაგრძობენ ორგანიზმების კოლონიების აღმოჩენას და შესწავლას, მაგალითად ღრმად მიწისქვეშ მობინადრე ორგანიზმების და მათ კულტივირებას ცდილობენ.

კონცეფცია ტესტი 26.6

1. ხუთი სამეფოს სისტემის რომელ სამეფოშია ორგანიზმები, რომლებიც ამჟამად ეუკარიოტების დომენში შედიან?
2. 26.22 სურათზე დაყრდნობით ახსენით, რატომ აღარ ითვლება მონერების სამეფო სრულფასოვან ტაქსონად.

ძირითადი კონცეფციების შემოწმება

კონცეფცია 26.1

ახალგაზრდა დედამიწაზე სიცოცხლის წარმოშობისთვის ხელსაყრელი პირობები იყო

- **ორგანული კომპონენტების სინთეზი უძველეს დედამიწაზე** დედამიწის ფორმირება დაახლოებით 4.6 მილიარდი წლის წინ მოხდა. ლაბორატორიულ ექსპერიმენტებში მეცნიერებმა რედუცირებული ატმოსფეროს შექმნეს. ამ ექსპერიმენტში არაორგანული ნივთიერებებისგან ორგანული მოლეკულები წარმოიქმნა. ამინომჟავები უძველეს დედამიწაზე დაცემული მეტეორიტების შემადგენლობაშიც აღმოაჩინეს.
- **პოლიმერების აბიოტური სინთეზი** ამინომჟავების პოლიმერაზას დაწვეთებისას თბილ ქვიშაზე, თიხაზე ან ქვაზე.
- **პროტობიონტები** ლაბორატორიულ ცდებში, ორგანული კომპონენტები თავისთავად ლაგდებიან და ქმნიან პროტობიონტებს — ცხიმოვან წვეთებს, რომლებსაც უჯრედის ზოგი თვისება აქვს.
- **რნმ-ის სამყარო და ბუნებრივი სელექციის გარიჟრაჟი** პირველ გენეტიკური მასალა ალბათ რნმ-ის მოკლე მოლეკულები იყო. ისინი ქმნიდნენ ტრაფარეტს ამინომჟავებისთვის პოლიპეპტიდების სინთეზის დროს და ნუკლეოტიდებისთვის — პრიმიტიული თვითრეპლიკაციისას. ადრეული პროტობიონტები, რომლებიც თვითრეპლიცირებად კატალიზურ რნმ-ს შეიცავდნენ, უფრო ეფექტურად იყენებდნენ რესურსებს. ამის გამო ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად მათი რიცხვი უნდა გაზრდილიყო.

კონცეფცია 26.2

დედამიწის სიცოცხლის დათარიღება ნამარხებით

- **როგორ ხდება დანალექი ქანებისა და ნამარხების დათარიღება** ნამარხების მიახლოებით ასაკზე ინფორმაცია დანალექ ქანებშია. ნამარხების აბსოლუტური ასაკი შეიძლება რადიომეტრიული და სხვა მეთოდების საშუალებით დავადგინოთ.
- **გეოლოგიური მატიანე** დედამიწის ისტორიას გეოლოგიურ ეონებად, ერებად და პერიოდებად ყოფენ. ამ პერიოდებში ცოცხალ ბუნებაში მნიშვნელოვანი ცვლილებები მოხდა, რაც ნამარხებში აისახება.
- **მასობრივი გადაშენებები** ევოლუციის ისტორიაში რამდენიმე მასობრივი გადაშენება მოხდა, რაც მკვეთრად ზრდიდა ადაპტაციურ რადიაციას. ეს გადაშენებები ალბათ ვულკანურმა აქტივობამ ან მეტეორიტის თუ კომეტის ჩამოვარდნამ გამოიწვია.

კონცეფცია 26.3

პროკარიოტების ევოლუცია და მათი გავლენა ახალგაზრდა დედამიწაზე

- **პირველი პროკარიოტები**
  3.5-2 მილიარდი წლის წინ დედამიწაზე მხოლოდ პროკარიოტები არსებობდნენ.

- **ელექტრონების გადატანის სისტემები** ელექტრონების პირველი სატრანსპორტო ჯაჭვები ალბათ ატფ-ის შენახვას ემსახურებოდა, რაც ორგანული მჟავების დაჟანგვასა და H^+-ის უჯრედის ფარგლებს გარეთ ტრანსპორტირებას შორის კავშირის შექმნით ხდებოდა.
- **ფოტოსინთეზის წარმოშობა და ჟანგბადის რევოლუცია** ადრეული ფოტოსინთეზის სხვადასხვა ფორმის არსებობის პერიოდში, ჟანგბადი ალბათ არ წარმოქმნებოდა. სავარაუდოდ, ჟანგბადის წარმომქნელი ფოტოსინთეზი ლურჯ-მწვანე ბაქტერიებში 3,5 მილიარდი წლის წინ განვითარდა. ჟანგბადის დაგროვება ატმოსფეროში დაახლოებით 2.7 მილიარდი წლის წინ მოხდა, რამაც ორგანიზმების საარსებო გარემო შეცვალა. ამ პროცესის შედეგად კონკრეტული ადაპტაციები გაჩნდა, მაგალითად, უჯრედული სუნთქვა ჟანგბადის გამოყენებით.

ცნებაფცია 26.4

ეუკარიოტული უჯრედები სიმბიოზისა და პროკარიოტულ უჯრედებს შორის გენეტიკური ინფორმაციის მიმოცვლის შედეგად წარმოიქმნა

- **პიველი ეუკარიოტები** ეუკარიოტული უჯრედების უძველესი ნამარხები 2.1 მილიარდი წლით თარიღდება.
- **მიტოქონდრიებისა და პლასტიდების ენდოსიმბიოზური წარმოშობა** პირველი ეუკარიოტები სხვა უჯრედებზე მონადირე მტაცებლები იყვნენ. მიტოქონდრია და პლასტიდები ეუკარიოტულ უჯრედებში ალბათ პროკარიოტებიდან მოხვდნენ. ეუკარიოტული უჯრედები უფრო მცირე პროკარიოტული უჯრედებით იკვებებოდნენ. ზოგი პროკარიოტული უჯრედის არ მოინელა და მასპინძელი ეუკარიოტული უჯრედის შემადგენლობაში შევიდა. განვითარდა სიმბიოზი. პროკარიოტულმა უჯრედებმა არსებობა ეუკარიოტული უჯრედების შემადგენლობაში განაგრძეს.
- **ეუკარიოტული უჯრედები გენეტიკური ქიმერებია.** ენდოსიმბიოზმა და გენების ჰორიზონტალურმა გადატანამ ხელი შეუწყო ეუკარიოტული უჯრედების აგებულების სირთულის ზრდას.

ცნებაფცია 26.5

ეუკარიოტებში მრავალუჯრედიანობა რამდენჯერმე განვითარდა

- **მრავალუჯრედიანი ეუკარიოტების ადრეული ფორმები** მრავალუჯრედიანი ეუკარიოტების უძველესი ნამარხები 1.2 მილიარდი წლით თარიღდება, მაგრამ მოლეკულური საათის მიხედვით მრავალუჯრედიანი ეუკარიოტების საერთო წინაპარი 1.5 მილიარდი წლის წინ უკვე არსებობდა.
- **კოლონიური ორგანიზმები** პირველი მრავალუჯრედიანი ორგანიზმები სპეციალიზებული უჯრედების მქონე კოლონიებია.
- **„კემბრიული აფეთქება“** ცხოველთა ტიპების უმეტესობის უძველესი ნამარხები კემბრიული პერიოდით თარიღდება, მაგრამ მოლეკულურ-გენეტიკური კვლევები მიუთითებს, რომ ამ ტიპების უმრავლესობა გაცილებით ადრე, დაახლოებით 1 მილიარდი - 700 მილიონი წლის წინ გაჩნდა.
- **ხმელეთის კოლონიზაცია მცენარეების, სოკოებისა და ცხოველების მიერ** მცენარეები, სოკოები და ცხოველები ხმელეთზე დაახლოებით 500 მილიონი წლის წინ დასახლდნენ. მცენარეების ფესვებსა და სოკოებს შორის სიმბიოზური კავშირის ჩამოყალიბება ზუსტად ამ დროით თარიღდება და დღესაც გავრცელებული მოვლენაა.
- **კონტინენტების გადაადგილება** დედამიწის ფილების მოძრაობამ ევოლუციაზე დიდი გავლენა იქონია. სუპერკონტინენტ პანგეას ფორმირება, შემდეგ კი სხვადასხვა კონტინენტებად დაშლა, ბევრ ბიოგეოგრაფიულ გამოცანას ხსნის.

ცნებაფცია 26.6

სიცოცხლის ხეზე წარმოდგენა ახლმა ინფორმაციამ შეცვალა

- **წარსულის ტაქსონომური სისტემები** წარსულის ტაქსონომიურ სისტემებში ორ, მცენარეებისა და ცხოველების სამეფოს, გამოყოფდნენ. შემდეგში ჩამოყალიბდა 5 სამეფოსგან შემდგარი სისტემა. ესენია: მონერა, უმარტივესები, მცენარეები, სოკოები და ცხოველები.
- **სიცოცხლის ხის განახლება. სამუშაო გრძელდება** სამი დომენის სისტემამ (ბაქტერიები, არქეები და ეუკარიოტები) ხუთი სამეფოს სისტემა შეცვალა. ყოველი დომენი სისტემატიკოსებმა მრავალ სამეფოდ დაყვეს.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშეფასება

1. სიცოცხლის წარმოშობაზე ერთ-ერთი მოსაზრებიდან გამომდინარეობს, რომ დედამიწაზე პირველი ორგანული ნაერთები ატმოსფეროში კი არა არამედ წარმოიქმნა....
   ა) მშრალ მიწაზე;
   ბ) ზღვაში ღრმა ნაპრალებთან ახლოს;
   გ) ვირუსებისგან;
   დ) სამხრეთ აფრიკაში;
   ე) დედამიწაზე მთვარის ნამსხვრევების ჩამოცვენისას.
2. რისი შესწავლა დღემდე ვერ დაასრულეს სიცოცხლის წარმოშობის საკითხებზე მომუშავე მეცნიერებმა?
   ა) რიბოზიმების მიერ რნმ-ის პატარა პოლიმერების სინთეზის;
   ბ) პოლიპეპტიდების აბიოტური სინთეზის;
   გ) მოლეკულური ერთობლიობების, რომლებიც მემბრანის შერჩევით შეღწევადობას უზრუნველყოფენ;
   დ) პროტობიონტების ფორმირების, რომლებიც ამინომჟა-

ვების სინთეზისთვის Დნმ-ს იყენებენ;
ე) ორგანული მოლეკულების აბიოტური სინთეზის.

3. ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად პროტობიონტების პოპულაციაში ევოლუციური ცვლილებები მხოლოდ მაშინ მიმდინარეობდა, როცა
ა) მათ პირველად შეძლეს ქიმიური რეაქციების კატალიზი;
ბ) მემკვიდრეობითობის ზოგი მექანიზმი განვითარდა;
გ) მათ ზრდა და ორად დაყოფა შეძლეს;
დ) ფოტოსინთეზი წარმოიქმნა;
ე) Დნმ პირველად გაჩნდა.

4. რომელი მოსაზრება არ ეთანხმება ჰიპოტეზას, რომ რნმ იყო უძველესი პროტობიონტების გენეტიკური მასალა და ამ სახით ფუნქციონირებდა?
ა) რნმ-ის მოკლე თანმიმდევრობებს დნმ-ის ჯაჭვისთვის მხოლოდ შეზღუდული რაოდენობის კომპლემენტალური ფუძეების დამატება შეუძლია;
ბ) ცოცხალ უჯრედებში რნმ-ს კატალიზური აქტივობა აქვს;
გ) თანმიმდევრობების შემადგენლობაში ცვლილებების შედეგად გარემოს სხვადასხვა პირობების მიმართ სხვადასხვა მდგრადობის მქონე მოლეკულებს ვიღებთ;
დ) დღევანდელ უჯრედებში ცილების სინთეზისთვის რნმ მატრიცის როლს ასრულებს;
ე) დღევანდელ უჯრედებში რნმ მატრიცაა, რომლის მიხედვით Დნმ-ის ნუკლეოტიდები ლაგდება.

5. კონკრეტულ დანალექ ქანებში მათი ფორმირებისას პოტასიუმ-40-ის 12მგ იყო. ამჟამად ეს ქანები 3მგ პოტასიუმ-40-ს შეიცავს. პოტასიუმის ნახევრად დაშლის პერიოდი 1.3 მილიარდი წელია. რას უდრის ამ ქანების ასაკი?
ა) 0.4 მილიარდი წელი; ბ) 0.3 მილიარდი წელი;
გ) 1.3 მილიარდი წელი; დ) 2.6 მილიარდი წელი;
ე) 5.2 მილიარდი წელი.

6. ნამარხი სტრომატოლიტები
ა) 2.7 მილიარდი წლით თარიღდება;
ბ) მათი ფორმირება ზღვებში, ნაპრალების ახლოს მოხდა;
გ) ისინი ბაქტერიების თანასაზოგადოებებს ჰგვანან, რომლებიც დღეს ზოგიერთ თბილ, მარილიან, წყალმარჩხ ყურეებში ბინადრობენ;
დ) მოწმობენ, რომ მცენარეები ხმელეთზე სოკოებთან ერთად, დაახლოებით 500 მილიონი წლის წინ დასახლდნენ;
ე) შეიცავენ პირველი ნამდვილი ეუკარიოტების ნამარხებს, რომლებიც 2.1 მილიარდი წლით თარიღდება.

7. ჟანგბადის რევოლუციამ დედამიწის საარსებო გარემო მკვეთრად შეცვალა. ოკეანეებსა და ატმოსფეროში თავისუფალი ჟანგბადის არსებობამ გამოიწვია:
ა) ქლოროპლასტების ევოლუცია, იმის შემდეგ, რაც ადრეულმა უმარტივესებმა ფოტოსინთეზის უნარის მქონე ლურჯ-მწვანე წყალმცენარეები შთანთქეს;
ბ) ანაერობულ ადგილებში მობინადრე ცხოველების ზოგი ჯგუფის მდგრადობის გაზრდა;
გ) ფოტოსინთეზური პიგმენტების ევოლუცია, რომლებიც ადრეულ წყალმცენარეს ჟანგბადის კოროზიული (ჟანგვითი) მოქმედებისგან იცავდნენ;
დ) უჯრედული სუნთქვის ევოლუცია: ჟანგბადის გამოყენება საკვები მოლეკულებისგან ენერგიის მისაღებად;
ე) პროკარიოტების სიმბიოტური თანასაზოგადოებებიდან მრავალუჯრედიანი ეუკარიოტების კოლონიების განვითარება.

8. შემდეგი ჩამონათვალიდან, რომელი ასახავს დედამიწის ბიოლოგიური ისტორიის მოვლენების შესაძლო თანმიმდევრობას?
ა) ჯერ მეტაბოლიზმი, შემდეგ მიტოზი;
ბ) ჯერ ჟანგბადის შემცველი ატმოსფერო, შემდეგ რედუცირებული ატმოსფერო;
გ) ჯერ ეუკარიოტები, შემდეგ პროკარიოტები;
დ) ჯერ Დნმ გენები, შემდეგ რნმ გენები;
ე) ჯერ ცხოველები, შემდეგ წყალმცენარეები.

9. ინდოეთის მცენარეები და ცხოველები შესამჩნევად განსხვავდებიან მასთან მეზობლად მდებარე სამხრეთ-აღმოსავლეთი აზიის სახეობებისგან. იმიტომ, რომ:
ა) სახეობები კონვერგენტული ევოლუციის შედეგად ერთმანეთს დაცილდნენ;
ბ) ორი რეგიონის კლიმატი აბსოლუტურად განსხვავდება;
გ) ინდოეთი დანარჩენი აზიიდან გამოყოფის პროცესშია;
დ) ვულკანური აქტივობის შედეგად სიცოცხლე ინდოეთში დიდი ხნის წინ შეიცვალა;
ე) ინდოეთი შედარებით ახლახანს ცალკე კონტინენტი იყო.

10. კამათი სიცოცხლის სამეფოების რიცხვსა და საზღვრებზე ძირითადად ორგანიზმების შემდეგ ჯგუფებს ეხება:
ა) მცენარეებსა და ცხოველებს;
ბ) მცენარეებსა და სოკოებს;
გ) პროკარიოტებსა და ერთუჯრედიან ეუკარიოტებს;
დ) სოკოებსა და ცხოველებს;
ე) ამფიბიებსა და რეპტილიებს.

ევოლუციური კავშირი

აღწერეთ აგებულების, მეტაბოლური და გენეტიკური ელემენტების მინიმუმი, რომლებიც პროტობიონტს ესაჭიროება ნამდვილ უჯრედად განვითარებისთვის.

მეცნიერული კვლევა

თუ მზის სისტემის ფარგლებში სიცოცხლეს კიდევ სადმე აღმოაჩენთ, გაჩნდება კითხვა: წარმოიშვა თუ არა დედამიწაზე არსებული და ეს აღმოჩენილი სიცოცხლე ერთმანეთისგან დამოუკიდებლად? ახალად აღმოჩენილი სიცოცხლის ფიზიკური და ქიმიური თვისებების შესაწავლის შედეგად, რა თვისებები დაადასტურებს მათ ერთიან წარმოშობას? რა კითხვები გაჩნდება, თუ აღმოჩნდება, რომ ეს სიცოცხლეები საერთო ან სხვადასხვა წარმოშობისაა?

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

ექსპერტების მტკიცებით, ადამიანის ცხოველქმედების შედეგად ყოველწლიურად ასეულობით სახეობა ნადგურდება. სახეობების გადაშენების ბუნებრივი სიხშირე კი წელიწადში საშუალოდ რამდენიმე სახეობას უდრის. ადამიანი გარემოზე ზემოქმედებას, მაგალითად, ტროპიკული ტყეების განადგურებას აგრძელებს და ხელს უწყობს დედამიწაზე კლიმატის ცვლილებას. ამის გამო სახეობების ჯამური გადაშენება შეიძლება ცარცული პერიოდის ბოლოს მოხდარ გადაშენებას გაუტოლდეს. უნდა გვაღელვებდეს თუ არა მოსალოდნელი მასობრივი გადაშენება? პასუხისას გაითვალისწინოთ, რომ სიცოცხლემ დედამიწაზე რამდენიმე მასობრივ გადაშენებას გაუძლო. რითი განსხვავდება წინა მასობრივი გადაშენებები მოსალოდნელი გადაშენებისგან? რა ბედი ელის გადარჩენილ სახეობებს, მათ შორის ჩვენსაც?

27 პროკარიოტები



▲ *სურათი 27.1* ***„სითბოს მოყვარული“ პროკარიოტების ნარინჯისფერი და ყვითელი კოლონიები.*** *ნევადა, ცხელი გეიზერი.*

ძირითადი კონცეფციები

27.1 პროკარიოტების წარმატებაში დიდ როლს ასრულებენ სტრუქტურული, ფუნქციონალური და გენეტიკური ადაპტაციები

27.2 პროკარიოტებში განვითარდა მრავალფეროვანი კვებითი და მეტაბოლური ადაპტაციები

27.3 პროკარიოტების ფილოგენეზის შესწავლას აწარმოებენ მოლეკულური სისტემატიკის საფუძველზე

27.4 პროკარიოტების როლი ბიოსფეროს ფორმირებაში ძალიან დიდია

27.5 პროკარიოტების აქვთ ადამიანებზე როგორც უარყოფითი, ასევე დადებითი გავლენა.

შესავალი

ისინი თითქმის ყველგან არსებობენ

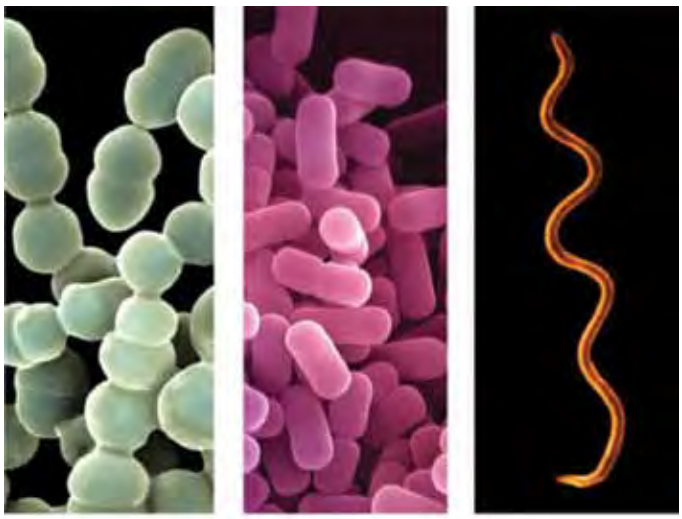
პროკარიოტების უმრავლესობის ზომა მიკროსკოპულია. ზომის დანაკლისს ისინი მრავალრიცხოვნობით აკომპენსირებენ. ყველა პროკარიოტის ბიოლოგიური მასა (ბიომასა) ეუკარიოტების მასაზე ათჯერ მეტია. პროკარიოტების რაოდენობა ნოყიერი ნიადაგის ერთ მუჭაში მეტია, ვიდრე ადამიანების რაოდენობა, რომლებიც მისი წარმოშობის შემდეგ დედამიწაზე ბინადრობდნენ. თავისი არსებობის ისტორიის განმავლობაში ეს ნაზი ორგანიზმები ბიოსფეროში ბატონობენ. რატომ და რით არის ეს გამოწვეული? პროკარიოტების წარმატების ერთ-ერთი მიზეზია ადაპტაციების დიდი რაოდენობა, რომელთა საშუალებით სხვადასხვა პროკარიოტი სხვადასხვა გარემოს ადვილად ითვისებს. პროკარიოტები თითქმის ყველგან გვხვდებიან, სადაც სხვა ორგანიზმები ვერ ძლებენ: ძალიან მჟავე ან ძალიან მარილიან გარემოში, ძალიან ცივ ან ძალიან ცხელ ადგილებში (სურათი 27.1). ისინი დანალექ ქანებში, 2 კილომეტრის სიღრმეზეც აღმოაჩინეს. როცა ბიოლოგები ცდილობდნენ პროკარიოტების ევოლუციის ისტორიის რეკონსტრუქციას, რომელიც საფუძვლად უდევს მათი ტიპების მრავალფეროვნებას, აღმოაჩინეს, რომ მათ გასაოცარი გენეტიკური მრავალფეროვნებაც ახასიათებს. მაგალითად: რიბოსომული რნმ-ის შედარება აჩვენებს, რომ ბაქტერიის, *Escherichia cloli*-ს ორი შტამი გენეტიკურად უფრო განსხვდება, ვიდრე იხვნისკარტა და ადამიანი.

როგორც 26-ე თავში წაიკითხეთ, პროკარიოტებს ყოფენ ორ დომენად: ბაქტერიებად და არქეებად. ეს დომენები განსხვავდებიან ერთმანეთისგან მრავალი სტრუქტურული, ფიზიოლოგიური და ბიოქიმიური მაჩვენებლებით. ამ თავში პროკარიოტების ბიოლოგიურ მნიშვნელობაზე და მათ ძირითად ადაპტაციებზე წაიკითხავთ. მაგალითად, პროკარიოტები მონაწილეობენ ქიმიური ნივთიერებების წრებრუნვაში. წაიკითხავთ პროკარიოტების იმ სახეობებზე, რომლებიც ადამიანის სერიოზულ დაავადებებს იწვევენ. საბოლოოდ კი გაეცნობით ადამიანების სიცოცხლის დამოკიდებულებას „კეთილ“ პროკარიოტებზე და ბიოტექნოლოგიის მიერა ამ ფართოდ გავრცელებული ორგანიზმების მეტაბოლური (ნივთიერებათა ცვლის) აქტიობის გამოყენებას.

კონცეფცია 27.1

ფუნქციონალური და გენეტიკური ადაპტაციების როლი პროკარიოტების განვითარებაში

პროკარიოტების უმეტესობა ერთუჯრედიანი ორგანიზმია, თუმცა ზოგი სახეობა მცირე დროით აგრეგაციებს (მრავალი უჯრედის გროვა) ქმნის. ხანდახან აგრეგაცია მუდმივია და კოლონიები წარმოიქმნება. პროკარიოტული უჯრედების დიამეტრი, როგორც წესი, 1-5 μმ-ია. ეუკარიოტული უჯრედების დიამეტრი კი საშუალოდ 10-100 μმ–ია. პროკარიოტული უჯრედები ზომა ეუკარიოტული უკრედების ზომაზე ბევრად მცირეა (ერთი გამონაკლისია გიგანტი პროკარიოტი *Thiomargarita namibiensis*, რომლის დიამეტრი 750 μმ-ია. მას შეუიარაღებელი თვალითაც ნახავთ). პროკარიოტული უჯრედების ფორმა სხვადასხვაა. ყველზე გავრცელებული ფორმებია; სფერო (კოკი), ჩხირი (ბაცილა) და სპირალი **(სურათი 27.2).**



(ა) სფერული კოკი (ბ) ჩხირის ფორმის ბაცილა (გ) სპირალი

▲ *სურათი 27.2* ***პროკარიოტების ყველაზე გავრცელებული ფორმები*** *(ა) კოკი, სფერული ფორმის პროკარიოტია. კოკები ცალკეული ორგანიზმებია, წყვილებს (დიპლოკოკები) და მრავალუჯრედებიან ძეწკვს (ამ სურათზე ნაჩვენები სტრეპტოკოკები) ან ქმნიან. კოკები ხანდახან მტევნებად გროვდებიან (სტაფილოკოკები). (ბ) ბაცილა ჩხირისმაგვარი პროკარიოტია. როგორც წესი, ცალკეული უჯრედების სახით გვხვდება. ხანდახან ჩხირები ძეწკვს (სტრეპტობაცილები) ქმნიან. (გ) სპირალური პროკარიოტები, სპირილას ჩათვლით. მათი ფორმა მძივისმაგვარი ფორმიდან — გრძელ სპირალამდე მერყეობს. აქ ნაჩვენებია სპირალის ფორმის სპიროქეტები. (შეღებილია შ)*

უჯრედის ზედაპირის სტრუქტურები

უჯრედის გარსი თითქმის ყველა პორკარიოტული უჯრედის ერთ-ერთი ძირითადი სტრუქტურაა, რომლის საშუალებით უჯრედი სტაბილურ ფორმას ინარჩუნებს. ის ასევე ქმნის ფიზიკურ ბარიერს და უჯრედს ჰიპოტონიურ გარემოში გასკდომისგან იცავს **(იხილეთ თავი 7).** ჰიპერტონიულ გარემოში პროკარიოტების უმეტესობა, ისევე როგორც გარსის მქონე სხვა უჯრედები, წყალს კარგავს და იკუმშება - მისი შიგთავსი უჯრედის გარსს შორდება (პლაზმოლიზი). წყლის დიდი დანაკლისი პროკარიოტების რეპროდუქციას (გამრავლებას) აბრკოლებს. მარილის გამოყენება კონკრეტული საკვების შესანახად, მაგალითად ლორისა და თევზის, ზუსტად ამ თვისებით აიხსნება.

პროკარიოტული უჯრედის გარსის მოლეკულური აგებულება და შემადგენლობა ეუკარიოტული უჯრედის გარსისგან განსხვავდება. მეხუთე თავში წაიკითხეთ, რომ ეუკარიოტების უჯრედის გარსი ძირითადად ცელულოზისგან ან ქიტინისგან შედგება.

ბაქტერიების უმეტესობის უჯრედის გარსი კი **პეპტიდოგლიკანს,** შაქრის მოდიფიცირებულ პოლიმერს, შეიცავს**.** პოლიმერი ქმნის ბადეს, რომელიც მოკლე პოლიპეპტიდებით ჯვარედინად შეერთებულია. ეს მოლეკულური მასალა ბაქტერიის შიგთავსის შეკვრას ემსახურება და ბაქტერიის ზედაპირს მოსგან მოშორებულ მოლეკულებსაც აბავს. არქეების უჯრედის გარსი მრავალფეროვანი პოლისაქარიდებისა და ცილებისგან შედგება, მაგრამ პეპტიდოგლიკანს ანუ მუკოპეპტიდს არ შეიცავს.

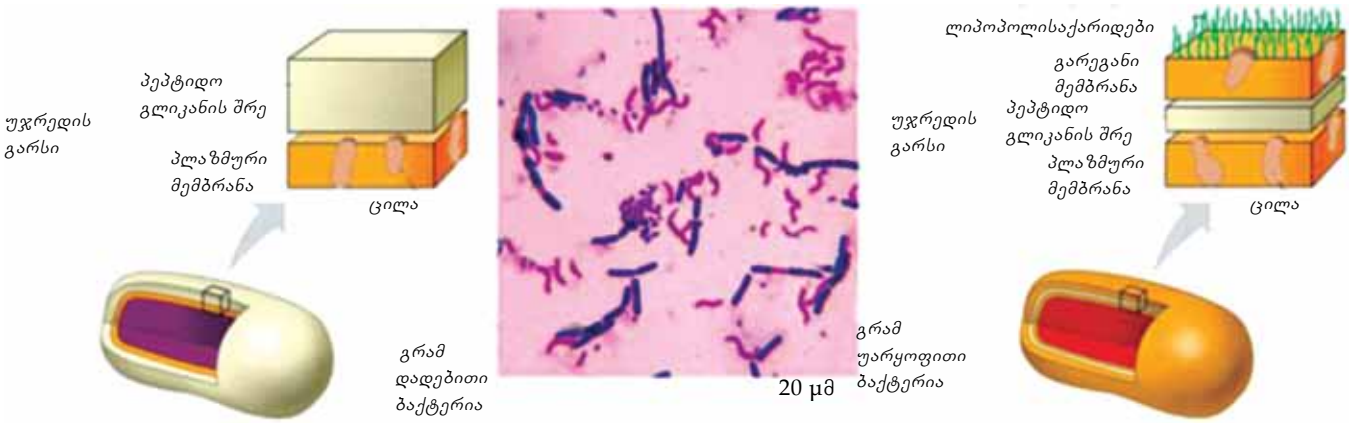
მეცხრამეტე საუკუნეში დანიელმა ექიმმა, ჰანს ქრისტიან გრამმა ბაქტერიული უჯრედის გარსის შეღებვის მეთოდიკა განავითარა, რომელსაც გრამის სახელი უწოდეს**. ამ მეთოდიკაზე (გრამის საღებავი)** დაყრდნობით მეცნიერები ბაქტერიებს ორ ჯგუფად ყოფენ, რაც უჯრედის გარსის სხვადასხვა შემადგენლობას ეფუძნება. გრამდადებითი ბაქტერიების გარსი მარტივი აგებულებისაა და შედარებით დიდი რაოდენობის პეპტიდოგლიკანს შეიცავს **(სურათი 27.3 ა)**. გრამუარყოფითი ბაქტერიების გარსი ნაკლებ პეპტიდოგლიკანს შეიცავს და მისი აგებულება უფრო რთულია. მათ აქვთ გარეგანი მემბრანა, რომელიც ლიპოპოლისაქარიდებს შეიცავს (ნახშირწყალბადების ნაერთი ლიპიდებთან) **(სურათი 27.3 ბ)**.

მედიცინაში გრამის მიხედვით შეღებვა ძალიან მნიშვნელოვანი საიდენტიფიკაციო მეთოდია. ბაქტერიების პათოგენური და დაავადების გამომწვევი გრამუარყოფითი სახეობები ძირითადად უფრო სახიფათონი არიან, ვიდრე გრამდადებითი სახეობები. გრამუარყოფითი ბაქტერიების კედლებზე არსებული ლიპოპოლისაქარიდები ხშირად ტოქსიკურია. გარეგანი მემბრანა კი ეხმარება ბაქტერიას მასპინძელის თავდაცვითი მექანიზმებისგან დცვაში. მეტიც, გრამუარყოფითი ბაქტერიები გრამდადებითებთან შედარებით ანტიბიოტიკების მიმართ უფრო რეზისტენტულნი (მდგრადები) არიან. მათი გარეგანი მემბრანა ხელს უშლის წამლის შეღწევას უჯრედში.

კონკრეტული ანტიბიოტიკების ეფექტურობას, პენიცილინის ჩათვლით, განაპირობებს მათი უნარი დააბრკოლონ პეპტიდოგლიკანის ჯვარედინი შეკვრის პროცესი. ანტიბიოტიკი ბლოკავს სრულყოფილი ბაქტერიული გარსის ჩამოყალიბებას. განსაკუთრებით ეფექტურია ანტიბიოტიკების გამოყენება გრამდადებითი ბაქტერიების წინააღმდეგ. ანტიბიოტიკები უამრავ სხვადასხვა პათოგენურ ბაქტერიას შლიან, მაგრამ არ აზიანებენ ადამიანის სხეულის უჯრედებს, რომლებიც პეპტიდოგლიკანს არ შეიცავენ.

მრავალი პროკარიოტის უჯრედის გარსი დაფარულია **კაპსულით.** კაპსულა პოლისაქარიდების ან ცილების წებოვანი შრეა **(სურათი 27.40)**. მისი საშუალებით პროკარიოტები სუბსტრატს, ან კოლონიის სხვა ინდივიდებს ემაგრებიან. პათოგენურ პროკარიოტებს კაპსულა მასპინძლის იმუნური სისტემის იერიშისგან იცავს.

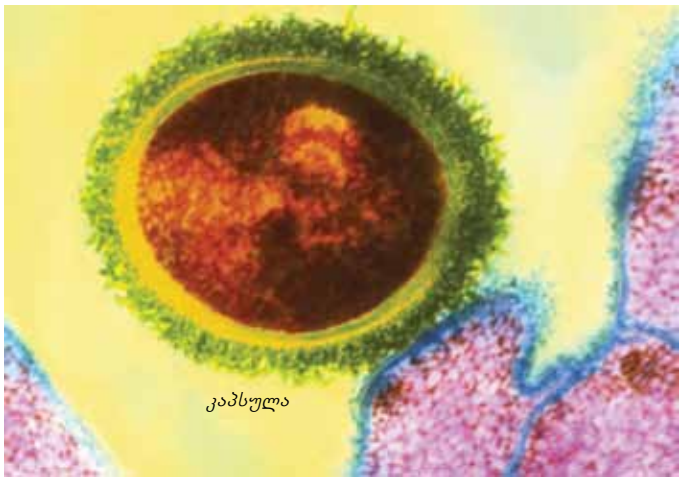
ზოგი პროკარიოტი ერთმანეთს ან სუბსტრატს თმისმაგვარი გამონაზარდების საშუალებით ემაგრება. ამ გამონაზარდებს **ფიმბრიებს – წამწამებს** ეძახიან. ზოგი კი ამისთვის **პილებს** იყენებს. როგორც წესი, ფიმბრიები უფრო მრავალრიცხოვანია და მოკლეა, ვიდრე პილები **(სურათი 27.5)** *Neisseria gonorrhoeae* — ბაქტერია, რომელიც გონორეას იწვევს, ფიმბრიებს მასპინძელის უჯრედების ლორწოვან მემბრანასთან მისამაგრებლად იყენებს. სპეციალიზირებული პილები, რომლებსაც სასქესო პილებს უწოდებენ, პროკარიოტებს კონიუგაციის მსვლელობისას აერთიანებენ. ამ პროცესის დროს ერთი უჯრედის DნმDნმ მეორე უჯრედში გადადის **(იხ. სურათი 18.17)**.



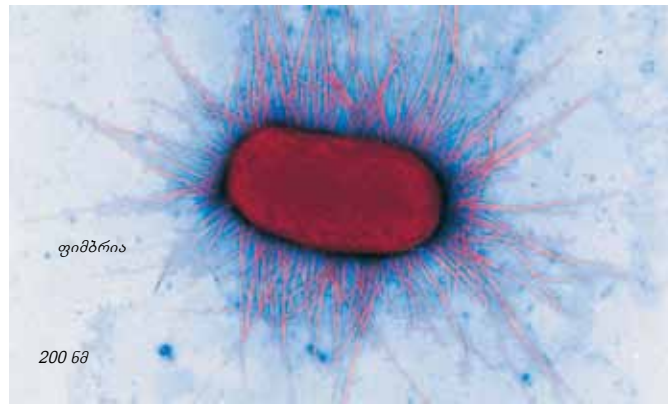
(ა) გრამდადებითი. *გრამდადებით ბაქტერიას აქვს დიდი რაოდენობის პეპტიდოგლიკანის შემცველი უჯრედის გარსი, რომელიც იისფერ საღებავს ციტოპლაზმაში იკავებს. სპირტით გამორეცხვა დამატებული წითელ საღებავის მფარავ იისფერ საღებავს არ აუფერულებს.*

(ბ) გრამუარყოფითი. *გრამუარყოფითი ბაქტერია პეპტიდოგლიკანს ნაკლები რაოდენობით შეიცავს და ის განლაგებულია პლაზმური მემბრანისა და გარეგანი მემბრანის შუაში. იისფერი საღებავის ამორეცხვა არ არის რთული, რის შედეგად უჯრედი წითელ ან ვარდისფერ ფერს იძენს.*

▲ *სურათი 27.3* ***შეღებვა გრამის მიხედვით.*** *ბაქტერიები შეღებილია ლილისფერი საღებავით და სპირტში გახსნილით იოდით, შემდეგ კი წითელი საღებავით, ფუქსინით. გარსის აგებულება მისი შეღებვის უნარს განაპირობებს (ლმ).*



▲ *სურათი 27.4* ***კაპსულა.*** *სტრეპტოკოკის ბაქტერიას გარს ერტყმის პოლისაქარიდის კაპსულა, რომლის საშუალებით პათოგენური პროკარიოტი ადამიანის ტრაქტის შემომსაზღვრელ უჯრედებს ემაგრება. ამ სურათზე ნაჩვენებია სტრეპტოკოკის მიმაგრება ნუშისებრი ჯირკვლის უჯრედთან (შეღებილი ტრანსმისიული ელექტრონული მიკროსკოპისთვის).*



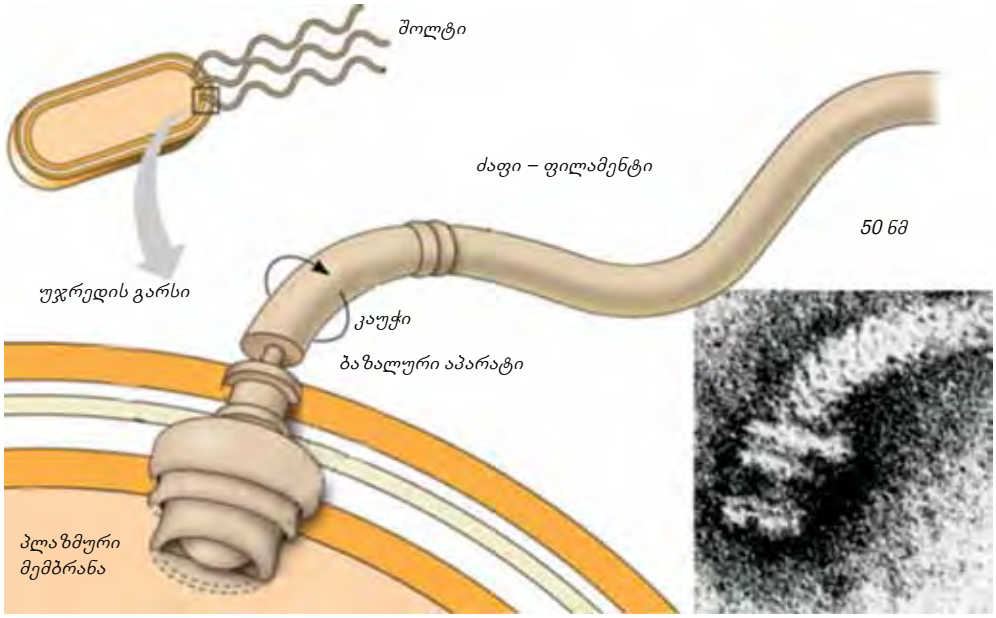
▲ *სურათი 27.5* ***ფიმბრია.*** *მრავალრიცხოვანი გამონაზარდების საშუალებით ზოგი პროკარიოტი ეუკარიოტული უჯრედების ზედაპირს ან სხვა პროკარიოტებს ემაგრება (შეღებილი თ)*

მოძრაობის უნარი

პროკარიოტებიდან დაახლოებით ნახევარს მიმართული მოძრაობა შეუძლია. ზოგი სახეობა უზარმაზარი სიჩქარით, 50 µმ/წამში მოძრაობს. ეს 50-ჯერ აღემატება მათი სხეულის სიგრძის ტოლი მანძილის წამში გავლის სიჩქარეს.

პროკარიოტის სამოძრაო მრავალფეროვანი სტრუქტურებიდან ყველაზე გავრცელებულია შოლტი. ის შეიძლება უჯრედის მთელ ზედაპირზე ვრცელდებოდეს, ან უჯრედის ერთ, ან ორივე ბოლოზე მდებარეობდეს. პროკარიოტების შოლტი ეუკარიოტების შოლტისგან როგორც სტრუქტურულად, ასევე ბიძგების მექანიზმით განსხვავდება (**სურათი 27.6**). პროკარიოტის შოლტის სისქე ეუკარიოტის შოლტის ერთი მეათედია. ის არ არის დაფარული პლაზმური მემბრანის გამონაზარდებით (იხილეთ **სურათი** 6.24 და 6.25 ეუკარიოტის შოლტის აგებულების გასახსენებლად)

შედარებით ერთგვაროვან გარემოში შოლტიანი პროკარიოტები ქაოტურად მოძრაობენ. ჰეტეროგენურ გარემოში კი ბევრ პროკარიოტს **ტაქსისი** ახასიათებს. ტაქსისი არის მოძრაობა სტიმულის, ან სტიმულის საპირისპირო მიმართულებით (ბერძნულად ტაქსისი წესრიგში მოყვანაა). მაგალითად, ქემოტაქსისის მქონე პროკარიოტები კონკრეტულ ქიმიურ ნივთიერებებზე მოძრაობის მიმართულების შეცვლით პასუხობენ. ისინი საკვების ან ჟანგბადის მიმართულებით



▲ *სურათი 27.6* ***პროკარიოტის შოლტი.*** *ბაზალური მექანიზმი, პროკარიოტის შოლტის მამოძრავებელი აპარატი, რგოლების სისტემაა, რომელიც ჩასმულია უჯრედის კელედში და პლაზმურ მემბრანაში (თ). ატფ-ით მართულ ტუმბოს გადააქვს პროტონები უჯრედის გარეთ. პროტონების დიფუზია უჯრედში კი ენერგიას ანიჭებს ბაზალურ აპარატს და ის კაუჭად იგრიხება. კაუჭი მიმაგრებულია ძაფებზე, რომლებიცი ფლაგელინის, გლობულარული ცილის, ძეწკვისგან შედგება. (ამ დიაგრამაზე ნაჩვენებია გრამუარყოფითი ბაქტერიებისთვის დამახასიათებელი შოლტის აგებულება).*



(ა) აერობული პროკარიოტი.



(ბ) ფოტოსინთეზის უნარის პროკარიოტი

▲ *სურათი 27.7* ***როკარიოტების სპეციალიზებული მემბრანები (ა) პლაზმური მემბრანის ნაკეცები მიტოქონდრიის კრისტებს წააგავს.*** *ზოგ აერობულ პროკარიოტში ისინი უჯრედის სუნთქვაში მონაწილეობენ (თ) (ბ) ციანობაქტერიებს, ფოტოსინთეზის უნარის მქონე პროკარიოტული უჯრედებს, თილაკოიდური მემბრანა აქვს, რომელიც ძალიან ჰგავს ქლოროპლასტების მემბრანას. (თ)*

მოძრაობენ (დადებითი ქემოტაქსისი) ან პირიქით, ტოქსიკურ ნივთიერებას გაურბიან (უარყოფითი ქემოტაქსისი). 2003 წელს პრინსტონის უნივერსიტეტის და კიურის ინსტიტუტის (პარიზი) თანამშრობლებმა აჩვენეს, რომ E. coli-ს უჯრედი მისი სახეობის სხვა წარმომადგენლების მიმართ დადებით ქემოტაქსისს ავლენს, რის გამოც კოლონიებს წარმოიქმნის.

შინაგანი და გენეტიკური შემადგენლობა

პროკარიოტის უჯრედის შინაგანი აგებულება და გენეტიკური შემადგენლობა უფრო მარტივია, ვიდრე ეუკარიოტის. პროკარიოტულ უჯრედს არ ახასიათებს ცალკეული სტრუქტურები, რომლებიც ეუკარიოტულ უჯრედში არსებობს **(იხილეთ სურათი 6.6)**. ზოგ პროკარიოტულ უჯრედს აქვს სპეციალიზირებული მემბრანები, რომლებიც მეტაბოლურ ფუნქციებს ასრულებს **(სურათი 27.7).** როგორც წესი, ეს მემბრანები პლაზმური მემბრანის ნაკეცებია.

პროკარიოტების გენომის აგებულება ეუკარიოტების გენომისგან ძალიან განსხვავებულია. მათი Дნმ ეუკარიოტების Дნმ-ის საშუალოდ მეათასედს შეადგენს. პროკარიოტების უმეტესობის გენომის უდიდესი ნაწილი რგოლოვანი Дნმ-გან შედგება. მასთან დაკავშირებულია შედარებით ნაკლები რაოდენობის ცილა. გენეტიკური მასალის ამ რგოლს პროკარიოტულ ქრომოსომას



▲ *სურათი 27.8 პროკარიოტული ქრომოსომა. E. coli-ს დაშლილ უჯრედს გარს ერტყმის თხელი დახვეული მარყუჟები. ეს Дნმ-ის ერთი რგოლის ნაწილებია (შეღებილი TEM).*

ეძახიან **(სურათი 27.8)**. ეუკარიოტების ქრომოსომები განლაგებულია ბირთვში, პროკარიოტული ქრომოსომა კი **ბირთვის რეგიონში.** ბირთვის რეგიონი ციტოპლაზმის ადგილია, რომელიც ელექტრონულ მოკროსურათზე უფრო ღიაა, ვიდრე მის გარშემო მყოფი ციტოპლაზმა.

ქრომოსომას გარდა, ტიპური პროკარიოტული უჯრედი შეიძლება Дნმ-ის მცირე რგოლებსაც შეიცავდეს, რომლებ-

საც **პლაზმიდებს** უწოდებენ. პლაზმიდების უმეტესობა მხოლოდ რამდენიმე გენისგან შედგება, რომლებიც ანტიბიოტიკების მიმართ მდგრადობას განაპირობებს. ისინი აგრეთვე იშვიათი საკვები ნივთიერებების მეტაბოლიზმს მართავენ, ან სხვა ,,იშვიათ" ფუნქციას ასრულებენ. ხშირად პროკარიოტულ უჯრედს პლაზმიდების გარეშეც შეუძლია არსებობა, ვინაიდან მისი ქრომოსომა ყველა მნიშვნელოვან ფუნქციას აკოდირებს. მაგრამ, კონკრეტულ პირობებში, მაგალითად ინფექციის წინააღმდეგ ანტიბიოტიკების გამოყენებისას, პლაზმიდამ პროკარიოტის გადარჩენის შანსი შეიძლება მნიშვნელოვანდ გაზარდოს. პლაზმიდების რეპლიკაცია მთავარი ქრომოსომისგან დამოუკიდებელია. მრავალი პლაზმიდა კონიუგაციის პროცესში სხვა უჯრედში ადვილად აღწევს **(იხ. სურათი 18.18)**.

მეთექვსმეტე და მეჩვიდმეტე თავებში ვახსენეთ, რომ პროკარიოტებში და ეუკარიოტებში ᲓᲜᲛ-ის რეპლიკაცია, ტრასკრიპცია და ტრანსლაცია ძირითადად მსგავსად მიმდინარეობს. თუმცა არის გარკვეული სხვაობაც. მაგალითად, პროკარიოტების რიბოსომები ოდნავ მცირე ზომისაა, ვიდრე ეუკარიოტების. ისინი ასევე ცილებისა და რნმ-ის შემადგენლობით განსხვავდებიან. ეს სხვაობა საკმარისია, რომ კონკრეტული ანტიბიოტი, მაგალითად ერითრომიცინი და ტეტრაციკლინი, პროკარიოტების, და არა ეუკარიოტების რიბოსომას დაუკავშირდეს და ცილების სინთეზის დაბლოკოს. ამიტომ ბაქტერიების მოსაკლავად ადამიანს შეუძლია ამ ანტიბიოტიკების გამოყენება საკუთარი თავისთვის ზიანის მიყენების გარეშე.

რეპროდუქცია და ადაპტაცია

ერთი მხვრივ, პროკარიოტები ძალიან წარმატებული ორგანიზმებია. ხელსაყრელ გარემოში ისინი სწრაფად, გაყოფით მრავლდებიან **(იხილეთ სურათი 12.11)** გაყოფის შედეგად ერთი პროკარიოტული უჯრედი 2 უჯრედს, შემდეგ კი შესაბამისად 4, 8, 16 და ა.შ გვაძლევს. პროკარიოტების უმრავლესობა ყოველ 1-3 საათში ერთხელ იყოფა. კარგ პირობებში ზოგი სახეობა ახალ თაობას ყოველ 20 წუთში ერთხელ იძლევა. თუ ერთი პროკარიოტული უჯრედი ასეთი სისწრაფით დაბრკოლების გარეშე გამრავლდება, მისი კოლონია დედამიწას სამ დღეში დაფარავს!. სინამდვილეში პროკარიოტების გამრავლება შეზღუდულია. პროკარიოტულ უჯრედს საკვებით მომარაგება სჭირდება, საკვები კი მილევადი რესურსია. ამის გარდა, უჯრედი ნივთიერებათა ცვლის შედეგად წარმოქმნილი ნარჩენებით იწამლება, ან მას სხვა ორგანიზმები ანადგურებენ. ბუნებაში პროკარიოტებთან სხვა მიკროორგანიზმები კონკურირებს. ბევრი მათგანი თვითონ ასინთეზებს ანტიბიოტიკებს, რომლებიც პროკარიოტების რეპროდუქციას ანელებენ.

ზოგი პროკარიოტი საკმაოდ მძიმე პირობებს უძლევს, რაც ასევე ზრდის მათ წარმატებას. მაგალითად, კონკრეტული ბაქტერიები რეზისტენტულ უჯრედს – **ენდოსპორას** ქმნიან, როცა გარემოში ბაქტერიისთვის საჭირო საკვები არ არის **(სურათი 27.9)**.

ენდოსპორის ჩამოყალიბებისას ბაქტერია მკვრივი გარსით დაცული, საკუთარი ქრომოსომების ასლებს წარმოქმნის. ამ პროცესში უჯრედი წყალს კარგავს, ნივთიერებათა ცვლა მასში წყდება, მისი დანარჩენი ნაწილი იშლება და საკუთარი თავის მაგივრად უჯრედი ენდოსპორას ტოვებს. ენდოსპორების უმეტესობა იმდენად მდგრადია, რომ მდუღარე წყალს უძლევს. მათ მოსაკლავად მიკრობიოლოგები ლაბორატორულ ინსტრუმენტებს 121°C - ზე გაცხელებული ორთქლით მაღალი წნევის ქვეშ ამუშავებენ. ცუდ პირობებში ენდოსპორა საუკუნეების განმავლობაში შეიძლება მიძინებული, მაგრამ ცოცხალი იყოს და რეჰიდრატაციის უნარს ინარჩუნებდეს. ხელსაყრელ გარემო პირობებში მისი ნივთიერებათა ცვლა აღდგება.



▲ *სურათი 27.9* **ენდოსპორა.** *ბაქტერია Bacillus anthracis სასიკვდილო დაავადებას, ციმბირულ წყლულს, იწვევს. მისი ენდოსპორა (TEM) სქელი, დამცველი გარსის გამო, ნიადაგში წლების განმავლობაში ცოცხალი რჩება.*

პროკარიოტებს ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად გარემო პირობების ცვლილებებთან სწრაფი ადაპტაცია შეუძლია. ისინი სწრაფად მრავლდებიან, ამიტომ პოპულაციაში სწრაფად ვრცელდება მუტაციები, რომლებიც ზრდიან მათ წარმატებას გარემოს ახალ პირობებში. ლაბორატორულ პირობებში ევოლუციის შემსწავლელი მეცნიერებებისთვის პროკარიოტები შესანიშნავი მოდელია.

მაგალითად, რიჩარდ ლენსკი და მისი გუნდი (მიჩიგანის სახელმწიფო უნივერსიტეტი) E. coli-ს კოლონიებს 988 წლიდან, 1 20 000-ზე მეტი თაობის განმავლობაში აკვირდებიან. მკვლევრები კოლონიების ნიმუშებს რეგულარულად ყინავენ, შემდეგ ალღობენ და მათ თვისებებს შემდგომი თაობების თვისებებს ადარებენ. შედარებამ აჩვენა, რომ ერთსა და იმავე პირობებში, დღევანდელი კოლონია 1988 წლის კოლონიაზე 60%-ით სწრაფად იზრდება. ლენსკის გუნდი იმ გენეტიკურ ცვლილებებს სწავლობს, რომლებიც კოლონიის გარემოსთან ევოლუციური ადაპტაციის საფუძველია. 2003 წელს მკვლევრებმა გამოავლინეს, რომ ორ კოლონიაში, საწყის კოლონიებთან შედარებით, ერთი და იგივე 59 გენის ექსპრესიის პარალელური ცვლილებები მოხდა. E. coli სწრაფად მრავლდება და მეცნიერებს ადაპტაციური ევოლუციის დაფიქსირება შეუძლიათ.

გენების ჰორიზონტალური გადატანა (**იხილეთ თავი 25**)

პროკარიოტების სწრაფ ევოლუციას ასევე აადვილებს. მაგალითად, კონიუგაციის შედეგად პლაზმიდების გაცვლა ხდება. პლაზმიდები რამდენიმე გენს, ან თუნდაც გენების უფრო ფართე ჯგუფს შეიცავენ. გადატანილი გენები პროკარიოტის გენომში აღწევს. დაყოფის სერიების მსვლელობისას ისინი ბუნებრივი გადარჩევის სუბიექტები ხდებიან. გენების ჰორიზონტალური გადატანა პათოგენური ბაქტერიების გრძელვადიანი ევოლუციის ძირითადი მამოძრავებელი ძალაა. ამ თემას მოგვიანებით განვიხილავთ.

კონცეფცია ცხრილი 27.1

1. პროკარიოტებს შეუძლია სხვა ორგანიზმებისთვის ძალიან ცუდ პირობებში გადარჩენა. დაადგინეთ და ახსენით იმ ადაპტაციის ორი მაგალითი, რომლის მეშვეობით ეს შესაძლებელია.
2. განასხვავეთ პროკარიოტებისა და ეუკარიოტების უჯრედული და გენომური ორგანიზაცია.
3. ახსენით, როგორ ადაპტირდებიან პროკარიოტები სწრაფი რეპროდუქციის საშუალებით ცვალებად გარემოსთან.

კონცეფცია 27.2

პროკარიოტებში განვითარდა მრავალფეროვანი კვებითი და მეტაბოლური ადაპტაციები

ყველა ორგანიზმის კლასიფიკაცია კვების ტიპის მიხედვით შეიძლება, ანუ მათ მიერ ენერგიისა და ნახშირბადის მიღების საშუალების მიხედვით. ენერგია და ნახშირბადი ორგანული მოლეკულების ასაშენებლად საჭიროა, რომლებისგანაც უჯრედი შედგება. პროკარიოტების კვებითი ტიპების მრავალფეროვნება ეუკარიოტებთან შედარებით მეტია: ეუკარიოტების კვების ყველა ტიპი პროკარიოტებშიც არსებობს. მაგრამ არის მხოლოდ პროკარიოტებისთვის დამახასიათებელი კვების ტიპებიც.

ფოტოტროფები ორგანიზმებია, რომლებიც ენერგიას სინათლიდან იღებენ. *ქემოტროფები* კი ენერგიას ქიმიური ნივთიერებებისგან იღებენ. ორგნიზმები, რომლებსაც ნახშირბადის წყაროდ მხოლოდ არაორგანული კომპონენტი CO2 სჭირდება, *აუტოტროფებია*. *ჰეტეროტროფებს* კი, როგორც მინიმუმ, ერთი ორგანული საკვები, მაგალითად გლუკოზა სჭირდება, სხვანაირად ისინი ორგანულ ნაერთებს ვერ შექმნიან. ენერგიისა და ნახშირბადის წყაროს მიხედვით კვების ოთხ ძირითად მეთოდს გამოყოფენ. 27.1 ცხრილში ეს მეთოდები აღწერილია და შეჯამებული.

1. **ფოტოაუტოტროფები** ფოტოსინთეზის უნარის მქონე ორგანიზმებია. ისინი სინათლის ენერგიას „იჭერენ“ და CO_2-სგან ორგანული ნაერთების სინთეზისთვის იყენებენ. ციანობაქტერიები და მრავალი სხვა პროკარიოტი ფოტოაუტოტროფია. ფოტოაუტოტროფებია მცენარეებიც და წყალმცენარეებიც.

2. **ქემოაუტოტროფები** ნახშირბადის რესურსის სახით მხოლოდ CO_2-ს საჭიროებენ. თუმცა ენერგიის წყაროდ სინათლეს არ იყენებენ. ისინი არაორგანულ ნივთიერებებს ჟანგავენ, მაგალითად, გოგირდწყალბადს (H_2S), ამიაკს (NH_3) ან რკინის იონებს (Fe_2^+). კვების ეს ტიპი უნიკალურია კონკრეტული პროკარიოტებისთვის.

3. **ფოტოჰეტეროტროფები** სინათლეს ენერგიის წყაროდ იყენებენ, მაგრამ ნახშირბადი უნდა ორგანული ნივთიერებების შემადგენლობაში მიიღონ. ზღვის პროკარიოტების ნაწილი ასე იკვებება.

4. **ქემოჰეტეროტროფები** ორგანული მოლეკულების გამოიყენება როგორც ენერგიისთვის, ასევე ნახშირბადის წყაროს სახით შეუძლია. კვების ეს ტიპი ფართოდ გავრცელებულია პროკარიოტებში, უმარტივესებში, სოკოებში, ცხოველებში და ზოგ პარაზიტულ მცენარეშიც.

მეტაბოლური კავშირი ჟანგბადთან

ჟანგბადის მხვრივ პროკარიოტების მეტაბოლიზმი ასევე განსხვავდება (იხილეთ თავი 9). **ობლიგატური აერობები** O_2-ს უჯრედული სუნთქვისთვის იყენებენ და O_2-ის გარეშე ზრდა არ შეუძლია. **ფაკულტატური ანაერობები** O_2-ს იყენებენ, თუ ის გარემოშია, მაგრამ ფერმენტაციის შედეგად უჟანგბადო (ანაერობულ) გარემოშიც იზრდებიან. **ობლიგატური ანაერობები** O_2-ით იწამლებიან. ზოგი ობლიგატური ანაერობი მხოლოდ ფერმენტაციის გამო ცოცხლობს; სხვები ქიმიურ ენერგიას **ანაერობული სუნთქვის** გზით იღებენ. ამ დროს სხვა ნივთიერებები, და არა O_2, მაგალითად ნიტრატების იონები (NO_3^-) ან სულფატის იონები (SO_4^{2-}), ელექტრონებს ელექტრონების სატრანსპორტო ჯაჭვის ბოლოში იძენენ.

აზოტური მეტაბოლიზმი

აზოტი მთელ რიგ ორგანიზმებს ამინომჟავებისა და ნუკლეინის მჟავების სინთეზისთვის სჭირდება. ეუკარიოტების შესაძლებლობა აზოტის სხვადასხვა ნაერთების შეთვისების შეზღუდულია. პროკარიოტები კი აზოტს მრავალი ფორმით იღებენ. მაგალითად, კონკრეტული პროკარიოტები, ზოგი ციანობაქტერიის (ლურჯ-მწვანე წყალმცენარის) ჩათვლით, ატმოსფერულ აზოტს — (N_2) ამიაკად (NH_3) გარდაქმნიან. ამ პროცესს **აზოტის ფიქსაცია** ჰქვია. „ფიქსირებული“ აზოტი შემდეგ უჯრედის ამინომჟავებისა და სხვა ორგანული მოლეკულების შემადგენლობაში შედის. აზოტის ფიქსირებად ციანობაქტერიებს, სხვა ორგანიზმებთან შედარებით, თვითდაკმაყოფილების ყველაზე მეტი უნარი აქვთ. მათ ზრდისთვის მხოლოდ სინათლე, CO_2, O_2, წყალი და ზოგი მინერალი სჭირდება. 54 თავში განხილულია ეკოსისტემაში მიმდინარე აზოტის ციკლისთვის პროკარიოტების დიდი მნიშვნელობა.

ცხრილი 27.1 ჯგუფის ძირითადი ტიპები

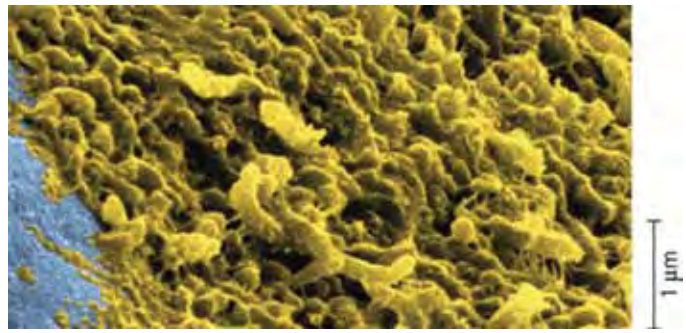
კვების ტიპი	ენერგიის რესურსი	ნახშირბადის რესურსი	ორგანიზმების ტიპები
აუტოტროფები			
ფოტოაუტოტროფები	სინათლე	CO_2	მაფოტოსინთეზირებელი პროკარიოტი (მაგ. ციანობაქტერია), ხმელეთის მცენარეები, ზოგი უმარტივესი (წყალმცენარე)
ქემოაუტოტროფები	არაორგანული ქიმ. ნივთ	CO_2	კონკრეტული პროკარიოტი მაგალითად (*Sulfolobus*)
ჰეტეროტროფები			
ფოტოჰეტეროტროფები	სინათლე	ორგანული ნივთ	კონკრეტული პროკარიოტები (მაგ *Rhodobacter, Chloroflexus*)
ქემოაუტოტროფები	ორგანული ნივთ	ორგანული ნივთ	მრავალი პროკარიოტი (მაგ. *Clostridium*) და პროტისტი; სოკოები, ცხოველები, ზოგი მცენარე..

თეზით დაკავებულია. რამდენიმე სპეციალიზებული უჯრედი, ჰეტეროცისტი, კი მხოლოდ აზოტს ფიქსირებს. ჰეტეროცისტები გარშემორტყმულია უჯრედის სქელი გარსით. ეს გარსი ზღუდავს უჯრედში ფოტოსინტეზის უნარის მქონე მეზობელი უჯრედებიდან O_2-ის შეღწევას. უჯრედშორისი კავშირების საშუალებით ჰეტეროცისტებს მეზობელ უჯრედებში ფიქსირებული აზოტი გადააქვთ და ნახშირწყლებში ცვლიან.

ზოგ პროკარიოტულ სახეობაში მეტაბოლური კავშირი ზედაპირული შრის შემქმნელ კოლონიებში არსებობს. ზედაპირული შრე ცნობილია **ბიოპაკის** სახელით (სურათი 27.11). კოლონიის უჯრედები ასინთეზებს სასიგნალო მოლეკულებს, რომლებიც უჯრედების ირგვლივ გროვდება და კოლონიის ზრდას ასტიმულირებს. ამის გარდა, უჯრედები ცილებს ასინთეზებს რომელთა საშუალებით უჯრედები სუბსტრატს და ერთმანეთს ემაგრება. ბიოპაკებში არსებობს არხები, რომელთა საშუალებით საკვები უჯრედის შიგნით აღწევს, ცხოველმოქმედების ნარჩენები კი გარეთ გამოიდევნება.



▲ *სურათი 27.10* **მეტაბოლური თანამშრომლობა კოლონიურ პროკარიოტებში.** *ძაფისმაგვარი ციანობაქტერიის Anabaena-ს უჯრედები, ჰეტეროცისტები, აზოტს აფიქსირებს, სხვა უჯდრედები კი მხოლოდ ფოტოსინთეზირებენ (სინათლის მიკროსკოპი) Anabaena მტკნარი წყლის ტბებში ბინადრობს.*



▲ *სურათი 27.11.* **ბიოპაკი.** *ყვითელი მასა, რომელიც სკანირებულ ელექტრონულ მიკროსკოპში ჩანს, დენტალური ნადებია. დენტალური ნადები ბიოპაკია, რომელიც კბილის ზედაპირზე წარმოიქმნება.*

მეტაბოლური კოოპერაცია

პროკარიოტები კოოპერაციის (თანამშრომლობის) საშუალებით გარემოს იმ რესურსებს იყენებენ, რომლებსაც ცალკეული უჯრედი ვერ იყენებს. ზოგ შემთხვევაში კოლონიის სპეციალიზებული უჯრედები თანამშრომლობენ. მაგალითად, ციანობაქტერია Anabaena-ს აქვს გენები, რომლებიც ფოტოსინთეზისთვის და აზოტის ფიქსაციისთვის საჭირო ცილებს აკოდირებს. ცალკეულ უჯრედს ერთსა და იმავე დროს ორივე პროცესის შესრულება არ შეუძლია, იმიტომ, რომ ფოტოსინთეზის შედეგად O_2 წარმოიქმნება, რომელიც აზოტის ფიქსაციაში მონაწილე ფერმენტებს დეზაქტივირებს. ამიტომ Anabaena არა იზოლირებული უჯრედების სახით არსებობს, არამედ ძაფისებრ კოლონიებს ქმნის (სურათი 27.10). ძაფის შემადგენელი უჯრედების უმეტესობა მხოლოდ ფოტოსინ-

მნიშვნელობა აქვს: ყოველ წელს არქეები დაახლოებით 300 მილიარდ კგ მეთანს სპობენ, რომელიც სათბურის ეფექტის ძირითადი მონაწილეა (იხილეთ თავი 54).

კონცეფცია ტესტი 27.2

1. ბნელ გამოქვაბულებში მობინადრე ბაქტერიას ორგანული საკვების სახით მხოლოდ ამინომჟავა მეთიონინი სჭირდება. კვების რა ტიპთან გვაქვს საქმე?
2. რა შეადგენს ნახშირბადის წყაროს აზოტის ციანობაქტერია Anabaena-სთვის?

კონცეფცია 27.3

პროკარიოტების ფილოგენეზს მოლეკულური სისტემატიკის საფუძველზე სწავლობენ

მეოცე საუკუნის ბოლომდე პროკარიოტების ტაქსონომიის დასადგენად სისტემატიკოსები ფენოტიპური კრიტერიუმებით ხელმძღვანელობდნენ, მაგალითად, ფორმით, მოძრაობის უნარით, კვების ტიპითა და გრამის მეთოდით შეღებვაზე საპასუხო რეაქციით. გარკვეული თვალსაზრისით ეს კრიტერიუმები დღემდე მნიშვნელოვანია, მაგალითად, როცა საჭიროა პაციენტის სისხლის პათოგენური ბაქტერიების კლასიფიკაცია. მაგრამ, როცა საქმე პროკარიოტების ფილოგენეზს ეხება, მათი თვისებების შედარება ნათელ სურათს არ იძლევა. მოლეკულური სისტემატიკა კი პროკარიოტების ფილოგენეზის კვლევისას საოცარ შედეგებს იძლევა.

მოლეკულური სისტემატიკის გამოყენებიდან მიღებული გაკვეთილები

როგორც 25 თავში ვთქვით, მოკრობიოლოგებმა პროკარიოტული გენების თანმიმდევრობების შედარება 1970 წელს დაიწყეს. ევოლუციური ნათესაური კავშირის დასადგენად მარკერის სახით რიბოსომულ რნმ-ს მცირე ქვეერთეულს (SSU–rRNA) იყენებდნენ. კარლ უოზემ და მისმა კოლეგებმა ამ მეთოდის გამოყენებით დაასკვნეს, რომ მრავალი პროკარიოტი, რომლებსაც ადრე ბაქტერიებად თვლიდნენ, სინამდვილეში უფრო ახლოს ეუკარიოტებს ენათესავებიან. ეს ორგანიზმები ცალკე დომენად — არქეებად გამოყვეს. დღეს მიკრობიოლოგებმა გენეტიკური მონაცემების დიდი ბაზა შეისწავლეს, ზოგი ორგანიზმის მთლიანი გენომიც გაშიფრეს. მათ დაასკვნეს, რომ რამდენიმე ტრადიციული ტაქსონომიური ჯგუფი, მაგალითად ციანობაქტერიები, მართლაც მონოფილეტური ჯგუფია. სხვა ჯგუფები, მაგალითად გრამუარყოფითი ბაქტერიები, რამდენიმე ევოლუციურ შტოს შორის გაფანტულია (**სურათი 27.12**. ამ სურათზე ნაჩვენებია პროკარიოტების ზოგი ძირითადი ტაქსონის ფილოგენეზის ფრთხილი მცდელობა, რომელიც მოლეკულურ სისტემატიკას ეფუძნება).

პროკარიოტების ფილოგენეზი დღემდე კვლევის საგანია, მაგრამ ორი მნიშვნელოვანი გაკვეთილი უკვე მივიღეთ. პირველი: პროკარიოტების გენეტიკური მრავალფეროვნება საოცრად დიდია. როცა მკვლევრებმა პროკარიოტების გენების სეკვენირება დაიწყეს, მათ მხოლოდ ლაბორატორიულ პირობებში გამრავლებადი სახეობების გამოკვლევა შეძლეს. რა თქმა უნდა, ეს პროკარიოტული სახეობების მხოლოდ მცირე ნაწილია.

ნორმან ფეისმა (კოლორადოს უნივერსიტი) 1980-იან წლებში შეიმუშავა მეთოდები, რომელთა საშუალებით მკვლევრებს გენეტიკური მასალის აღება პირდაპირ გარემოდან შეუძლიათ. ამ „გენეტიკური კვლევის“ საშუალებით, სიცოცხლის ხის ძირითად ნაწილს ყოველ წელს ახალი ტოტები ემატება (ზოგი მკვლევარი თვლის, რომ კონკრეტული ტოტები სინამდვილეში ახალი სამეფოებია). დღეისთვის მთლიანად აღწერილია პროკარიოტების მხოლოდ 4 500 სახეობა. ზოგი მონაცემების მიხედვით კი ერთი მუჭა ნიადაგი შეიძლება პროკარიოტების 10 000 სახეობას შეიცავდეს. ცხადია, რომ ამ მრავალფეროვნებიდან სრული მონაცემების შეგროვებისთვის კვლევის მრავალი წელია საჭირო.

მეორე მნიშვნელოვანი გაკვეთილია პროკარიოტების ევოლუციაში გენების ჰორიზონტალური გადატანის მნიშვნელობა. ასეულობით მილიონი წლის განმავლობაში პროკარიოტები გენებს შორეულად მონათესავე სახეობებიდან იღებდნენ და ეს პროცესი დღესაც ფრძელდება. ამიტომ მრავალი პროკარიოტის გენომის მნიშვნელოვანი წილი სხვა სახეობებიდან იმპორტირებული გენების მოზაიკაა.

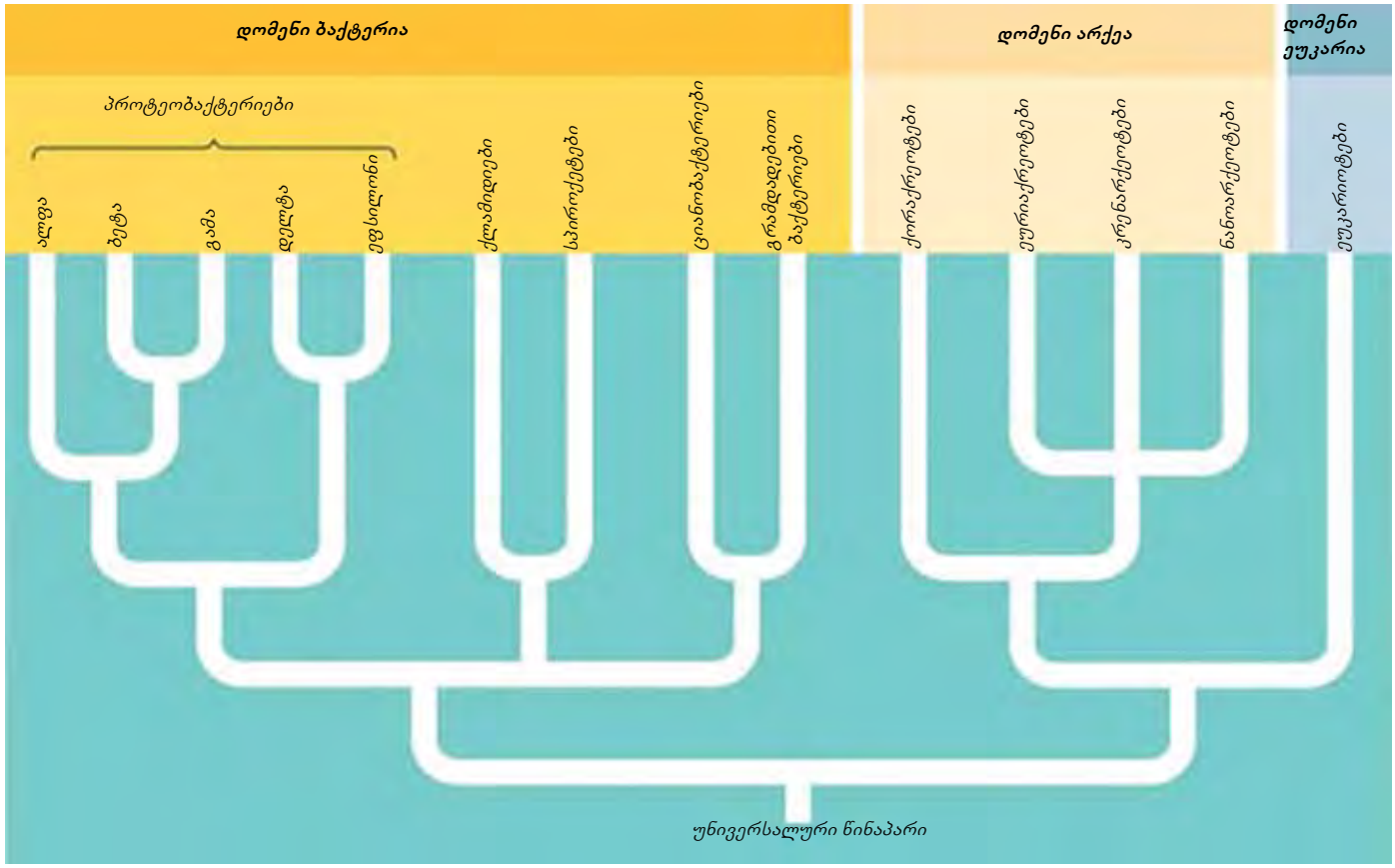
კვლავ დახედეთ 27.12 სურათს, რომელიც მოლეკულურ სისტემატიკას ეფუძნება: პროკარიოტების ორ მთავარ ხაზად, ბაქტერიებად და არქეად ადრეული დათიშვა.

ბაქტერიები

პროკარიოტების უმეტესობა ბაქტერიებია, რომლებსაც მრავალი ადამიანი კარგად იცნობს. ეს როგორ პათოგენური სახეობებია, რომლებიც ყელის სტრეპტოკოკულ ინფექციას და სხვა დაავადებებს იწვევს, ასევე სახეობები, რომლებსაც მაგალითად შვეიცარიული ყველის დამზადებაში იყენებენ. ბაქტერიებში და ბაქტერიების მცირე ტაქსონომიური ჯგუფიც კი კვებისა და მეტაბოლიზმის ყველა ძირითადი ტიპი გვსვდება. დააკვირდით **27.13 სურათს**, რომ უფრო ახლოს გაიცნოთ ბაქტერიების რამდენიმე ძირითადი ჯგუფი.

არქეები

არქეებს ზოგი თვისება ბაქტერიის, ზოგი კი ეუკარიოტის აქვს (ცხრილი 27.2). თუმცა არქეებს მრავალი უნიკალური თვისებაც ახასიათებს, როგორც ეს მოსალოდნელია გრძელი, იზოლირებული ევოლუციური გზის მქონე ტაქსონისგან.



▲ *სურათი 27.12* ***პროკარიოტების გამარტივებული ფილოგენეზი.*** *ეს ფილოგენეტიკური ხე ეფუძნება მოლეკულურ მონაცემებს. მასზე ნაჩვენებია პროკარიოტების ძირითად ჯგუფებს შორის ნათესაური კავშირი, რომლებსაც ამ თავში განვიხილავთ.*

პირველი პროკარიოტები, რომლებიც არქეას დომენში შეიყვანეს, სახეობებია, რომლებიც სხვა ორგანიზმებისთვის მომაკვდინებელ ექსტრემალურ გარემოში ბინადრობენ. ასეთ ორგანიზმები ცნობილია **ექსტრემოფილების სახელით**, რაც ექსტრემალური პირობების მოყვარულებს ნიშნავს (ბერძნულად *philos* — მოყვარულია). ექსტრემოფილებში ექსტრემალური თერმოფილები, ექსტრემალური გალოფილები და მეთანოგენები შედიან.

ექსტრემალური თერმოფილები (ბერძნულად *thermos* — ცხელია) ძალიან ცხელ გარემოში ყვავიან (იხილეთ სურათი 27.1). მაგალითად, არქეა, გვარი Sulfolobus-ის წარმომადგენელი, გოგირდით მდიდარ ვულკანურ წყაროებში 90°C -ზე მეტ ტემპერატურაზე ბინადრობს. *Pyrolobus fumarii,* ექსტრემალური თერმოფილი, შუა ატლანტიკური მთაგრეხილის ღრმა ჰიდროთერმულ გასასვლელთან ბინადრობს. ის 113°C-ზე მეტ ტემპერატურაზე ცოცხლობს. სხვა მაგალითია თერმოფილი *Pyrococcus furiosus*-ის ბიოტექნოლოგიებში გამოიყენება პოლიმერაზას ჯაჭვური რეაქციის (PCR) მეთოდიკაში Ɒნმ პოლიმერაზას რესურსის სახით (იხილეთ თავი 20).

ექსტრემალური ჰალოფილები (ბერძნულად *halo* – მარილიანი) ძალიან მარილიან გარემოში ბინადრობენ, როგორიცაა დიდი მარილიანი ტბა და მკვდარი ზღვა. ზოგი სახეობა მარილის მიმართ უბრალოდ მდგრადია, სხვებს კი სჭირდება ზღვის წყალზე რამდენჯერმე მარილიანი გარემო. ზოგი ექსტრემალური ჰალოფიტის კოლონია ქმნის ლილისფერ ქაფს, რომლის შეფერილობას ბაქტერიოროდოფინი, ხერხემლიანების ბადურის მხედველობითი პიგმენტის მსგავსი ფოტოსინთეზური პიგმენტი განაპირობებს (სურათი 27.14).

მეთანოგენებს იმ უნიკალური ხერხის გამო დაერქვათ, რომლითაც ისინი ენერგიას იღებენ. ისინი H_2-ის დასაჟანგად CO_2-ს იყენებენ და ნარჩენი პროდუქტის სახით მეთანს გამოყოფენ. მეთანოგენები მკვეთრად გამოხატული ანაერობებიამ რომლებიც O_2-ით იწამლებიან. ზოგი სახეობა ჭაობებში და დაჭაობებულ ადგილებში ბინადრობს, სადაც მთელ O_2-ს სხვა მიკროორგანიზმები იყენებენ. ამ ადგილების „ჟაობის აირი" ამ არქეების მიერ გამოყოფილი მეთანია. მეთანოგენების სხვა სახეობები ანაერობულ გარემოში ბინადრობენ. მაგალითად მსხვილფეხა რქოსანი საქონელის ნაწლავებში, ტერმიტებისა და მცენარეებით მკვებავი სხვა ცხოველების ნაწლავებში და ამ ცხოველების კვებაში მნიშვნელოვან როლს თამაშობენ. მეთანოგენები აგრეთვე დამშლელებია და დაბინძურებული წყლის გაწმენდაშიც მონაწილეობენ.

ყველა ცნობილი ექსტრემალური ჰალოფილები და მეთანოგენები იმ კლადას წევრებია, რომელსაც Euryarchaeo-

ცხრილი 27.2 სიცოცხლის სამი დომენის შედარება

თვისება	დომენი		
	ბაქტერია	არქეა	ეუკარია
ბირთვის გარსი	არა	არა	არის
მემბრანის მქონე ორგანელები	არა	არა	არის
უჯრედის გარსის პეპტიდოგლიკანი	არის	არა	არა
მემბრანის ლიპიდები	არადატოტვილი ნახშირწყალბადები	ზოგი არადატოტვილი ნახშირწყალბადი	არადატოტვილი ნახშირწყალბადები
რნმ პოლიმერაზა	ერთი ტიპის	რამდენიმე ტიპის	რამდენიმე ტიპის
ცილის სინთეზის ინიციატორი ამინომჟავა	ფორმალმეთიონინი	მეთიონინი	მეთიონინი
ინტრონები (გენის არამაკოდირებელი ნაწილები)	იშვიათი	არის რამდენიმე გენში	არის
ანტიბიოტიკებზე რეაქცია სტრეპტომიცინი და ქლორამფენიკოლი	ზრდა ითრგუნება	ზრდა არ ითრგუნება	ზრდა არ ითრგუნება
დნმ-თან ასოცირებული ჰისტონები	არ არის	არის	არის
რგოლისებრი ქრომოსომა	არის	არის	არ არის
>100°C –ზე ზრდის უნარი	არა	ზოგ სახეობას	არა

ta ქვია (ბერძნულად *eurys* — ფართე, ამ პროკარიოტების გავრცელების შესაძლებლობას აღნიშნავს). Euryarchaeota-ში ზოგი ექსტრემალური თერმოფილიც შედის, თუმცა თერმოფილური სახეობების უმეტესობა მეორე კლადას Crenarchaeota-ს ეკუთვნის (*cren* — „ნაკადულს" ნიშნავს, ისინი ჰიდროთერმულ ნაკადულებში ბინადრობენ). გენეტიკური კვლევების შედეგად დადგინდა, რომ ორივე კლადი Euryarchaeota და Crenarchaeota - ში შედის არქეების მრავალი სახეობა, რომლებსაც აექსტრემალური პირობები არ უყვარს. ეს სახეობები ბინადრობენ მრავალფეროვან ადგილებში, მაგალითად ფერმერმის ნიადაგში, ტბის შლამში და ღია ოკეანის ზედაპირულ წყლებში.

ახალი აღმოჩენების შედეგად არქეების ფილოგენეზის სურათი შეიცვალა. 1996 წელს მკვლევრებმა იელოვსტონის ნაციონალური პარკის ცხელი ნაკადულებიდან ნიმუშები აიღეს და აღმოაჩინეს არქეა, რომელიც არც ერთ კლადაში არ შედის. მკვლევრებმა ის ახალ კლადაში Korarchaeota-ში მოათავსეს (ბერძნულად *koron* – ახალგაზრდა კაცი). დომენ არქეაში Koararchaeota ყველაზე ძველი ევოლუციური შტოა და მისი შესწავლის შედეგად შეიძლება დედამიწის მთელი სიცოცხლის ევოლუციას უკეთ ჩავწვდეთ. 2002 წელს მკვლევრებმა, რომლებიც ისლანდიის სანაპიროსთან მდებარე ჰიდროთერმულ წყლებს იკვლევდნენ, აღმოაჩინეს მხოლოდ 0.4 μმ დიამეტრის არქეას უჯრედები, რომლებიც გაცილებით უფრო დიდ crenarchaeote-ს ემაგრებიან.

ამ პატარა არქეებს სხვა ორგანიზმებთან შედარებით ყველაზე მცირე გენომი აქვს. მასში მხოლოდ 500 000 ფუძე წყვილია. გენომის ანალიზი აჩვენებს, რომ ეს პროკარიოტები არქეების მეოთხე კლადას ეკუთვნის, რომელსაც ახლა Nanoarchaeota-ს უწოდებენ (ბერძნულად *nanos* — ჯუჯა). ამ კლადას დარქმევიდან ერთ წელიწადში Nanoarchaeote-ს სხვა სამი სახეობის დნმ-ის თანმიმდევრობა გამოყვეს: ერთი იელოუსტონის ცხელი ნაკადულებიდან, ესთო ციმბირის ცხელი ნაკადულებიდან და ერთი წყნარ ოკეანეში ჰიდრეოთერმული გასასვლელიდან. კვლევა გრძელდება, და **27.12 სურათზე** გამოსახული ხე, როგორც ჩანს, უახლოეს წლებში ისევ შეიცვლება.

კონცეპტუალური ტესტი 27.3

1. ახსენით, რამდენად ზრდის მოლეკულური სისტემატიკა პროკარიოტების ფილოგენეზის სიზუსტეს?
2. რა აქვთ საერთო სიფილისსა და ლაიმის დაავადებას?
3. რა თვისებების საშუალებით არქეების გარკვეული სახეობები ექსტრემალურ გარემოში არსებობენ?

კონცეფცია 27.4

პროკარიოტები ბიოსფეროში ძირეულ როლს თამაშობენ

თუ ადამიანი დედამიწის ზურგიდან დღესვე გაქრება, სახეობების უმეტესობა არსებობას, რა თქმა უნდა, გააგრძელებს. პროკარიოტების მნიშვნელობა ბიოსფეროსთვის კი იმდენად დიდია, რომ მათი გადაშენების შემთხვევაში ყველა სხვა სახეობაც გაქრება.

ნარჩენების ქიმიური გადამუშავება

ატომები, რომლებიც ყველა ცოცხალი ორგანიზმის ორგანულ მოლეკულებს ქმნიან, ერთ დროს ნიადაგის, ჰაერისა და წყლის არაორგანული კომპონენტების შემადგენლობაში შედიოდა. ადრე თუ გვიან, ისინი უკან ბრუნდებიან. ეკოსისტემები დამოკიდებულია გარემოს ცოცხალსა და არაცოცხალ კომპონენტებს შორის ქიმიური ელემენტების მიმოქცევაზე. ამ პროცესში ძირითად როლს პროკარიოტები თამაშობენ. მაგალითად, ქემოჰეტეროტროფული პროკარიოტები **დამშლელების სახით** ფუნქციონირებენ, ისინი ლეშს, აზოტსა და სხვა ელემენტებს შლიან (იხილეთ თავი 54 ქიმიური ციკლის დეტალური განხილვისთვის).

პროკარიოტები არაორგანულ კომპონენტებს ისეთ

სურათი 27.13

ცვლილება: მიკრობების ძირითადი ჯგუფები

ჯგუფი/აღწერა	მაგალითი

პროტეობაქტერიები

გრამუარყოფითი ბაქტერიების დიდი და მრავალფეროვანი კლადა ფოტოავტოტროფებს, ქემოავტოტროფებს და ჰეტეროტროფებს მოიცავს. ზოგი პროტეობაქტერია ანაერობია, სხვები აერობები. მოლეკულური სისტემატიკოსები პროტეობაქტერიებს ხუთ ქვეჯგუფად ყოფენ.

ქვეჯგუფი ალფა პროტეობაქტერიები

ამ ქვეჯგუფის მრავალი სახეობა მჭიდროდ ასოცირებულია ეუკარიოტულ მასპინძლებთან. მაგალითად, *Rhizobium species* ბინადრობს legume-ს ფესვის კვანძებში (ცერცვის/ბარდის ჯგუფის მცენარეები). აქ მობინადრე ბაქტერიები ატმოსფერულ N_2-ს მცენარესთვის ადვილად შესათვისებელ კომპონენტად გარდაქმნიან და მცენარეს ცილების სინთეზი შეუძლია. გვარი *Agrobacterium*-ის სახეობები მცენარეების სიმსივნეებს იწვევს; გენურ ინჟინერიაში ამ ბაქტერიას უცხო დნმ -ის მცენარეული უჯრედის გენომში გადასატანად იყენებენ (იხილეთ სურათი 20.19) როგორც 26 თავში ვთქვით, მეცნიერები ვარაუდობენ, რომ მიტოქონდრია აერობული ალფა პროტეობაქტერიიდან ენდოსიმბიოზის გზით განვითარდა.



Rhizobium (ისარი) ბარდისებრთა ფესვის უჯრედში (TEM)

ქვეჯგუფი: ბეტა პროტეობაქტერია

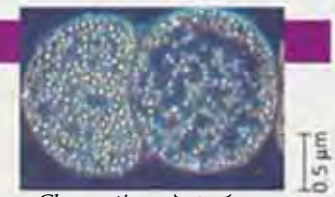
კვების მრავალფეროვანი ტიპები ახასიათებს ჯგუფს, რომელშიც *Nitrosomosa*, ნიადაგის ბაქტერიების გვარი შედის, რომლებიც აზოტის წრებრუნვაში მნიშვნელოვან როლს თამაშობენ. ამ დროს ამონიუმი (NH_4^{+}) -იჟანგება და ნარჩენი პროდუქტის სახით ნიტრიტი (NO_2^-) წარმოიქმნება.



Nitrosomonas (შეღებილი TEM)

ქვეჯგუფი გამა პროტეობაქტერია

ამ ქვეჯგუფის ფოტოსინთეზის უნარის მქონე ორგანიზმებია, მათ შორის გოგირდის ბაქტერიები, მაგალითად, *Chromatiom*, რომლებიც ენერგიას H_2S-ის დაჟანგვისთ იღებენ, გოგირდი კი ნარჩენი პროდუქტის სახით წარმოქმნება. ზოგი ჰეტეროტროფი გამა პროტეობაქტერია პათოგენია, მაგალითად, *Legionella* დაავადება ლეგიონელოზს იწვევს, *Salmonella* საკვებით მოწამვლას, და *Vibrio cholerae* ქოლერას იწვევს. *Escherichia coli*, ადამიანის და სხვა ძუძუმწოვრების ნაწლავების ჩვეულებრივი ბინადარია და როგორც წესი არ არის პათოგენი.



Chromatium; პატარა ბურთები გოგირდის ნარჩენებია (LM)

ქვეჯგუფი დელტა პროტეობაქტერია

ამ ქვეჯგუფში ლორწოს სინთეზის უნარის მქონე მიქსობაქტერიები შედიან, რომლებიც კოლონიებს ქმნიან. ნიადაგის გამოშრობისას, ან საკვების გამოლევისას უჯრედები ნაყოფსხეულში გროვდება, რომელიც რეზისტენტულ სპორებს ათავისუფლებს. გარემოს შესაბამის პირობებში სპორები აქტიურდებიან და ახალ კოლონიებს ქმნიან. *Bdellovibrios* დელტა პროტეობაქტერიებია, რომლებიც სხვა ბაქტერიებზე ნადირობენ. ისინი მსხვერპლს 100 მმ/წამში სიჩქარით ესხმიან. (ადამიანისთვის ეს 600 კმ/სთ-ში სიჩქარით სირბილის ტოლია) და მსხვერპლის სხეულში წამში 100 ბრუნვითი მოძრაობით იხრახნებიან.



მიქსობაქტერია Chondromyces crocatus -ის ნაყოფსხეულები (SEM)



Bdellovibrio bacteriophorus, უფრო დიდი ზომის ბაქტერიას უტევს (შეღებილი TEM)

ქვეჯგუფი ეფსილონ პროტეობაქტერიები

ამ ქვეჯგუფის სახეობების უმეტესობა ადამიანისა და სხვა ცხოველების პათოგენებია. ეფსილონ პროტეობაქტერიებში შედის *Campylobacter*, რომელიც სისხლის მოწამვლას და ნაწლავების ანთებას იწვევს და *Heliobacter pylari*, რომელიც კუჭის წყლულს იწვევს.



Heliobacter pylori (შეღებილი TEM)

ჯგუფი/აღწერა	მაგალითი

ქლამიდიები

ეს პარაზიტები მხოლოდ ცხოველების უჯრედებში ბინადრობენ, ისინი ატფ -ის მიხედვით მასპინძელზე არიან დამოკიდებულები. ქლამიდიების გრამუარყოფითი გარსი ან შეიცავს პეპტიდოგლიკანს. ერთი სახეობა **Chlamydia trachomatis** სიბრმავის ერთ-ერთი ჩვეულებრივი გამომწვევია, ასევე არაგონოკოკურ ურეთრითს იწვევს. შეერთებულ შტატებში ერთ-ერთი ყველაზე გავრცელებულ დაავადებას. გადადოს სქესობრივი გ ზით



Chlamydia (ისრები) ცხოველური უჯრედის შიგნით (შეღებილი TEM)

სპიროქეტები

სპირალური ფორმის ჰეტეროტროფები გარემოში შინაგანი შოლტის მსგავსი ძაფების ბრუნვის საშუალებით გადაადგილდებიან. სპიროქეტას ბევრი სახეობა თავისუფლად მცხოვრებია, სხვები გამოკვეთილი პათოგენური პარაზიტებია: **Treponema pallidum** სიფილისს იწვევს, **Borrelia burgdorferi** კი ლაიმის დაავადებას



Leptospira, სპიროქეტა (შეღებილი TEM)

გრამდადებითი ბაქტერიები

მრავალფეროვნების მიხედვით პროტეობაქტერიების კონკურენტია. ერთი ქვეჯგუფის სახეობები, აქტინომიცეტები (ბერძნულად *mykes* – სოკო, რომელშიც ეს ბაქტერიები წარსულში ეშლებოდათ) კოლონიებს ქმნიან, რომლებიც უჯრედების დატოტვილი ძეწკვისგან შედგება. აქტინომიცეტების ორი სახეობა ტუბერკულოზსა და ლეპროზს იწვევს: თუმცა მათი უმეტესობა თავისუფლად მცხოვრები ორგანიზმებია და ნიადაგში ორგანულ მასალას შლის: ნოყიერი ნიადაგის დამახასიათებელ სუნს მათი სეკრეტი იწვევს. გვარი **Streptomyces**-ის ნიადაგში მობინადრე სახეობებს ფარმაცევტული კომპანიები მრავალი ანტიბიოტიკის, სტრეპტომიცინის ჩათვლით, რესურსის სახით იყენებენ .
კოლონიალურ აქტინომიცეტებთან ერთად გრამდადებით ბაქტერიებში ინდივიდუალური ორგანიზმების მრავალი სახეობა შედის. მაგალითად **Bacillus anthracis** (იხილეთ სურათი 27.9), რომელიც ციმბირულ წყლულს იწვევს და **Clostridium botulinum**, რომელიც ბოტულიზმს იწვევს. **Staphylococcus**-ის და **Streptococcus**-ის მრავალი სახეობა ასევე გრამდადებითი ბაქტერიებია. მიკოპლაზმები ბაქტერიებია, რომლებსაც უჯრედის გარსი. არა აქვს. მათი უჯრედები სხვა ცნობილ უჯრედებთან შედარებით ყველაზე პატარაა, მათი სხეული რიბოსომაზე მხოლოდ ხუთჯერ დიდია და დიამეტრი 0.1 µმ -ს შეადგენს. მიკოპლაზმების გენომიც პატარაა. **Mycoplasma genitalium**-ს მხოლოდ 517 გენი აქვს. მრავალი მიკოპლაზმა ნიადაგის თავისუფლად მცხოვრები ბაქტერიაა, სხვები პათოგენებია, იმ სახეობების ჩათვლით, რომლებიც ადამიანში ,,მოხეტიალე პნევმონიას" იწვევენ.



Streptomyces მრავალი ანტიბიოტიკის რესურსი (შეღებილია SEM)



ადამიანის ფიბრობლასტის უჯრედს ასობით მიკოპლაზმა ფარავს (შეღებილია SEM)

ციანობაქტერიები (ლურჯ-მწვანე წყალმცენარეები

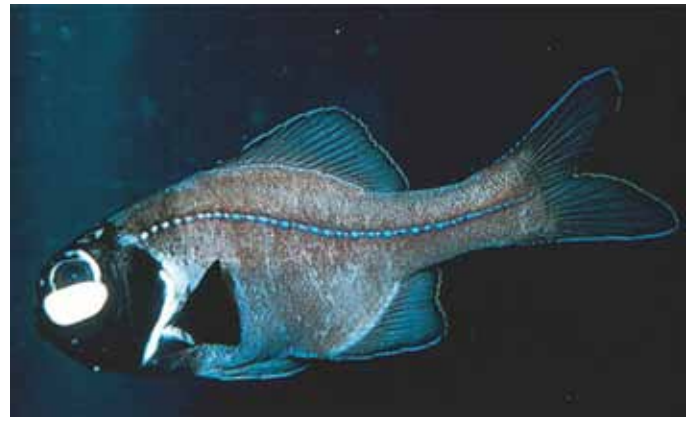
ეს ფოტოავტოტროფები ჟანგბადის წარმომქმნელი ფოტოსინთეზის მქონე მცენარესმაგვარი პროკარიოტებია (ქლოროპლასტები, როგორც ჩანს, ენდოსიმბიოზური ციანობაქტერიებისგან წარმოიქმნენ: იხილეთ თავი 26). როგორც ინდივიდუალური, ასევე კოლონიური ციანობაქტერია წყალშია გავრცელებული. ისინი მტკნარი წყლისა და ზღვის აკოსისტემებისთვის დიდი რაოდენობის საკვებს წარმოქმნიან. ზოგ ძაფისებრ კოლონიებს აზოტის ფიქსაციის სპეციალიზირებული უჯრედები აქვს; პროცესი, რომლის დროს ატმოსფერული N_2-ი გარდაქმნება ნივთიერებებად, რომელიც ცილებში და სხვა ორგანულ მოლეკულებში ჩართულია (იხილეთ სურათი 27.10).



Oscillatoria-ს ძაფისებრი ციანობაქტერიაა ორი სახეობა (LM)



▲ *გვ. 544. სურათი 27.14* ***ექსტრემალური ჰალოფილები.*** *„მარილის მოყვარული“ ფერადი არქეა სან ფრანცისკოსთან ახლოს განლაგებულ ტბებში ყვავის. ტბებს მარილის კომერციული მოპოვებისთვის იყენებენ, ვინაიდან მათში წყლის მარილიანობა დაახლოებით ექვსჯერ აღემატება ზღვის წყლის მარილიანობას.*



▲ *გვ. 545. სურათი 27.15* ***მუტუალიზმი: ბაქტერიების შექმნილი „პროჟექტორები“.*** *მანათებელი თევზის (Photoblepharon palpebratus) თვალის ქვეშ აორგანოა, რომელშიც ბიოლუმინესცენციის უნარის მქონე ბაქტერიები იმალებიან. თევზი ამ სინათლეს მსხვერპლის მისაზიდად და პოტენციური პარტნიორის მოსაძებნად იყენებს. ბაქტერია კი თევზისგან საკვებს იღებს.*

ნაერთებად ცვლიან, რომელთა შეთვისება სხვა ორგანიზმებსაც შეუძლია. მაგალითად, აუტოტროფული პროკარიოტები, ორგანული ნივთიერებების შესაქმნელად CO_2-ს იყენებენ, შემდეგ ეს ნივთიერებები კვებით ჯაჭვში მაღლა გადადის. ციანობაქტერიები ათავისუფლებენ ატმოსფეროში O_2-ს. ზოგი სახეობა აზოტს ისეთი ფორმით აფიქსირებს, რომლის შეთვისება სხვა ორგანიზმებს ცილის სინთეზისთვის შეუძლია.

სიმბიოზური ნათესაური კავშირი

პროკარიოტების კონკრეტულ სახეობებს მომგებიანი კავშირი აქვს სხვა პროკარიოტებთან (მეტაბოლური კოოპერაცია), ზოგი პროკარიოტი კი მსგავს ინტიმურ კავშირს ეუკარიოტებთან ქმნის. პირდაპირი კავშირის მქონე სხვადასხვა სახეობის ორგანიზმების ეკოლოგიური კავშირი **სიმბიოზის** სახელით ცნობილია (ბერძნულად „ ერთად ცხოვრება”). თუ ერთი სიმბიოტური ორგანიზმი მეორეზე ბევრად დიდია, უფრო დიდს **მასპინძელს** უწოდებენ, პატარსა კი სიმბიონტს. სიმბიოზურ კავშირებს ყოფენ მუტუალიზმად, კომენსალიზმად და პარაზიტიზმად. **მუტუალიზმის** შემთხვევაში ორივე სიმბიონტი სარგებელს იღებს (სურათი 27.15). **კომენსალიზმის** შემთხვევაში სარგებელს ერთი ორგანიზმი იღებს, მეორე კი არც ზინდება და არც სარგებლობს (კომენსალიზმი ბუნებაში იშვიათია, როგორც ამას 53 თავში ვნახავთ). **პარაზიტიზმის** შემთხვევაში ერთი ორგანიზმი, **პარაზიტი**, მასპინძელის ხარჯზე იღებს სარგებელს.

მრავალი ეუკარიოტის კეთილდღეობა, მათ შორის ჩვენიც, დამოკიდებულია მიტუალისტურ პროკარიოტებზე. მაგალითად, ადამიანის ნაწლავები დაახლოებით 500-1000 სახეობის ბაქტერიის სახლია; მათი უჯრედების რაოდენობა ადამიანის ხსეულის ყველა უჯრედის რაოდენობაზე მეტია. აქედან მრავალი სახეობა მუტუალისტია, ისინი იმ საკვებს ინელებენ, რომელსაც ჩვენი ნაწლავები ვერ შლიან. 2003 წელს ვაშინგტონის უნივერსიტეტის (სენტ ლუისი) მეცნიერებმა ნაწლავების ერთ-ერთი მუტუალისტის, Bacteroides thetaiotaomicron-ის პირველი სრული გენომი გაშიფრეს.

გენომში გენების ფართო სპექტრია, რომლებიც ნახშირწყალბადების, ვიტამინებისა და ადამინისთვის საჭირო სხვა საკვების სინთეზში მონაწილეობს. ბაქტერიის სიგნალი საკვების აბსორბციისთვის აუცილებელ, ადამიანის ნაწლავების სისხლძარღვების ბადის გენებს ააქტიურებს. სხვა სიგნალები იწვევს ადამიანის უჯრედების ინდუქციას და ისინი ისეთი ანტიმიკრობული კომპონენტის სინთეზს იწყებენ, რომლის მიმართ *B.thetaiotaomicron* არ არის მგრძნობიარე. *B. thetaiotaomicron*-ის წარმატებისთვის საჭიროა სხვა კონკურენტი ბაქტერიების მოცილება, რაც ადამიანისთვისაც სასარგებლოა.

კონცეფცია ტესტი 27.4

1. ცალკეული პროკარიოტების მცირე ზომის მიუხედავად, დედამიწაზე არსებულ სიცოცხლეზე მათი ერთობლივი გავლენა უზარმაზარია. ახსენით რატომ.
2. *B. thetaiotaomicron*-სა და ადამიანს შორის კავშირი მუტალიზმის მაგალითია. ახსენით, რატომ.

კონცეფცია 27.5

პროკარიოტებს ადამიანებზე ორივე, კარგი და ცუდი გავლენა აქვს

ყველაზე კარგად ცნობილია ის პროკარიოტები, რომლებიც ადამიანის დაავადებების გამომწვევია. პათოგენები პროკარიოტების მხოლოდ მცირე ნაწილია. მრავალ პროკარიოტს ადამიანთან დადებითი კავშირი აქვს და სასოფლო-სამეურნეო საქიანობისა და ინდუსტრიის მნიშვნელოვანი ინსტრუმენტია.

პათოგენური პროკარიოტები

ადამიანის პარაზიტ პროკარიოტულ სახეობებს ცუდი რეპუტაცია აქვს. ისინი ადამიანის ნახევარზე მეტი დაავადების მიზეზია. წელიწადში 2-3 მილიონი ადამიანი ფილტვების დაავადებით ტუბერკულოზით იღუპება, რომელსაც ბაცილა *Mycobacterium tuberculosis* იწვევს. კიდევ 2 მილიონი სხვა პროკარიოტებით გამოწვეული სხვადასხვა დიარეული დაავადებებით იღუპება. შეერთებულ შტატებში პარაზიტებით გამოწვეული დაავადებებიდან ყველაზე გავრცელებულია ლაიმის დაავადება (სურათი 27.16). მას იწვევს ბაქტერია, რომლის გადამტანია ირმისა და მინდვრის თაგვის ტკიპები. ლაიმის დაავადება, თუ დროზე ს არ უმკურნალებთ, არტრითს, გულის დაავადებასა და ნერვულ აშლილობას იწვევს.

როგორც წესი, პათოგენური პროკარიოტები დაავადებას იმით იწვევენ, რომ შხამს, ეგზოტოქსინს ან ენდოტოქსინს გამოყოფენ. **ეგზოტოქსინი** პროკარიოტების მიერ სინთეზირებული ცილებია. სახიფათო დიარეული დაავადება ქოლერა, გამოწვეულია ეკზოტოქსინით, რომელსაც პროტეობაქტერია *Vibrio cholerae* ასინთეზებს. ეგზოტოქსინი ნაწლავის უჯრედებს ასტიმულირებს და ისინი ნაწლავებში და წყალში, ოსმოსის შედეგად, ქლორის იონებს ათავისუფლებენ. ეგზოტოქსინის მოქმედების შედეგად დაავადება მაშინაც ვითარდება, როცა ეგზოტოქსინის მწარმოებელი პროკარიოტი ორგანიზმში აღარ არის. მაგალითად, სასიკვდილო დაავადება ბოტულიზმს იწვევს ბოტულინი. ეს ეგზოტოქსინია, რომელსაც გრამდადებითი ბაქტერია *Clostridium botulinum* გამოყოფს, რომელიც არასწორად დახუფული საკვების დუღილს იწვევს.



▲ *სურათი 27.16* **ლაიმის დაავადება.** *Ixodes-ს გვარის ტკიპები დაავადებას სპიროქეტა Borrelia burgdorferi-ს გადატანით ავრცელებენ (შეღებილი მასკანირებული ელექტრონული მიკროსკოპისთვის). ნაკბენის ადგილას ფართე რგოლის ფორმის გამონაყარი შეიძლება განვითარდეს, რაც ადამიანის ფეხის ქვედა ნაწილზე ჩანს.*

ენდოტოქსინები გრამუარყოფითი ბაქტერიის გარეგანი მემბრანის ლიპოპოლისაქარიდული კომპონენტებია. ეგზოტოქსინებისგან განსხვავებით, ენდოტოქსინები მხოლოდ ბაქტერიის სიკვდილის და მისი უჯრედის გარსის დაშლის შემდეგ გამოიყოფა. ენდოტოქსინის მწარმოებელი ბაქტერიის მაგალითია Salmonella-ს გვარის თითქმის ყველა სახეობა, რომლებიც, როგორც წესი, ჯამრთელ ცხოველებში არ ბინადრობენ. Salmonella typhi ტიფის ციებ-ცხელებას იწვევს. Salmonellas რამდენიმე სხვა სახეობა, (ზოგი მათგანი ხშირია ფრინველებში) საკვებით მოწამვლას იწვევს.

მეცხრამეტე საუკუნიდან განვითარებად ქვეყნებში დაიწყო კანალიზაციის სისტემის გაუმჯობესება, რამაც პათოგენური პროკარიოტების მავნე გავლენა მნიშვნელოვნად შეამცირა. მრავალი სიცოცხლე ანტიბიოტიკებმა გადაარჩინა და ამან დაავადებების შემთხვევები შეამცირა. თუმცა ანტიბიოტიკების მიმართ მდგრადობა პროკარიოტების მრავალ შტამში ვითარდება. როგორც უკვე წაიკითხეთ, პროკარიოტების სწრაფი გამრავლების გამო ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად პროკარიოტის პოპულაციაში რეზისტენტული გენები სწრაფად ვრცელდება. ეს გენები შეიძლება სხვა სახეობებშიც გავრცელდეს, გენების ჰორიზონტალური გადატანის შედეგად.

გენების ჰორიზონტალური გადატანის შედეგად ვირულენტობასთან ასოცირებული გენებიც ვრცელდება,ამიტომ უვნებელი პროკარიოტი გახდეს ფატალური პათოგენი შეიძლება. მაგალითად, *E. coli,* ჩვეულებრივ, ადამიანის ნაწლავების უვნებელი სიმბიონტია. მაგრამ წარმოიშვა პათოგენური შტამი, რომელიც სისხლიან დიარეას იწვევს. ერთ-ერთი ყველაზე სახიფათო შტამი, O157:H7, მიკრობიოლოგების ყურადღების ცენტრში პირველად 1982 წელს მოხვდა.

დღეს მან გლობალური საფრთხე შექმნა. მხოლოდ შეერთებულ შტატებში O157:H7-ით ყოველწლიურად 75 000 ადამიანი ინფიცირდება, ინფექცია ხშირად ხორციდან ხვდება. 2001 წელს მეცნიერების საერთაშორისო გუნდმა O157:H7-ის გენომის სეკვენირება გააკეთა და E. coli-ს უვნებელი შტამის გენომს, K-12, შეადარა. მათ აღმოაჩინეს, რომ O157:H7-ის 5,416 გენიდანს 1,387 გენს K-12-ში ორეული არა აქვს. ეს 1 387 გენი O157:H7 გენომში უნდა გენების ჰორიზონტალური გადატანის შედეგად მოხვედრილიყო. როგორც ჩანს, ბაქტერიოფაგების მოქმედების შედეგად (იხილეთ სურათი 18.16). მრავალი შემოტანილი გენი ასოცრებულია პათოგენური ბაქტერიებით მასპინძლის ინვაზიასთან. მაგალითად, ზოგი გენი აკოდირებს ეგზოტოქსინს, რომლის მეშვეობით O157:H7 უკავშირდება ნაწლავის კედელს და იღებს იქიდან საკვებს.

პათოგენური პროკარიოტები ბიოტერორიზმის მხრივაც პოტენციური საფრთხეა. 2001 წლის ოქტომბერში ციმბირული წყლულის გამომწვევი ბაქტერიის, *Bacillus anthracis*-ის ენდოსპორები, იპოვეს კონვერტებში, რომლებიც მედიისა და შეერთებული შტატების სენატის წარმომადგენლებმა მიიღეს. ციმბირული წყლულით თვრამეტი ადამიანი დაავადდა და ხუთი აქედან გარდაიცვალა. ასეთ იარაღად გადაქცევის კანდიდატებია სხვა პროკარიოტებიც. *C. botulinum*-ისა და *Yersinia pestis*-ის ჩათვლით, რომელიც შავ ჭირს იწვევს. ეს საფრთხე გახდა პათოგენური პროკარიოტების სახეობების ინტენსიური კვლევის სტიმული. ახალი ვაქცინებისა და ანტიბიოტიკების განვითარების იმედით, 2003 წლის მაისში, მერილენდის გენეტიკური კვლევების ინსტიტუტის მეცნიერებმა, 2001 წლის იერიშში გამოყენებული *B. anthracis*-ის სრული გენომი გამოაქვეყნეს.

პროკარიოტები კვლევასა და ტექნოლოგიებში

პროკარიოტების მეტაბოლური შესაძლებლობების ხარჯზე უამრავ სარგებელს ვიღებთ. მაგალითად, რძიდან ყველისა და იოგურტის მისაღებად ბაქტერიებს დიდი ხანია ვიყენებთ. ჩვენი ცოდნის გაღრმავებასთან ერთად ბოლო წლებში პროკარიოტების გამოყენება ბიოტექნოლოგიაშიც დავიწყეთ. მაგალითად, E. coli-ს გენების კლონირებაში, *Agrobacterium tumefaciens* კი ტრანსგენური მცენარეების შექმნაში იყენებენ (იხილეთ თავი 20).

პროკარიოტების ძირითადი როლი **ბიოაღდგენაა.** ისინი ნარჩენებისგან ნიადაგს, ჰაერს ან წყალს ათავისუფლებენ. მაგალითად, ანაერობული ბაქტერიები და არქეები დაბინძურებულ ორგანულ მასალას შლიან, მაგალითად, კანალიზაციის დაბინძურებულ წყალს ასუფთავებენ, და იქ არსებულ მასალას გარდაქმნიან ნივთიერებად, რომლის გამოყენება, ქიმიური სტერილიზაციის შემდეგ, როგორც ნარჩენების გადასამუშავებლად, ასევე სასუქად შეიძლება. ბიოაღდგენის სხვა მეთოდებში რადიოაქტიური ნარჩენების დაშლა და ნავთობის დაღვრის შედეგების ნეიტრალიზაცია (შედის **სურათი 27.17**).

სამთო წარმოებაში პროკარიოტები მადნეულიდან მეტალების ექსტრაქციაში გვეხმარება. ბაქტერია სპილენძის სულფიდებიდან ყოველ წელს 30 მილიარდი კგ სპილენძის მიღებაში გვეხმარება. სხვა პროკარიოტების მონაწილეობენ მადნეულიდან ოქროს ექსტრაქციაში. განას (აფრიკა) ერთი ქარხანა 1 მილიონი კგ ოქროს კონცენტრატს აწარმოებს, რაც განას ყოველდღიური ექსპორტის ნახევარის ტოლია.

გენური ინჟინერიის დახმარებით ადამიანს შეუძლია პროკარიოტების გარდაქმნა ვიტამინების, ანტიბიოტიკების, ჰორმონებისა და სხვა პროდუქტების მისაღებად (იხილეთ თავი 20). პროკარიოტების მოდიფიცირების ერთ-ერთი ყველაზე რადიკალური იდეა კრაიგ ვენტერს ეკუთვნის (ადამიანის გენომის პროექტის ერთ-ერთი ლიდერი), რომელმაც გამოაცხადა, რომ ის და მისი კოლეგები პროკარიოტების „ხელოვნური ქრომოსომები"-ს აშენებას ცდილობენ, რაც სინამდვილეში ცარიელი ადგილიდან მთლიანად ახალი სახეობების შექმნას ნიშნავს. ვენტერის იმედოვნებს ისეთი პროკარიოტების შექმნას, რომლებიც სპეციფიკურ სამუშაოს, მაგალითად დიდი რაოდენობის წყალბადის წარმოებას, შეასრულებენ, რაც ნამარხ საწვავზე ადამიანის დამოკიდებულებას შეამცირებს.

პროკარიოტების გამოყენების შესაძლებლობა დიდად დამოკიდებულია მათი კვებისა და მეტაბოლიზმის მრავალფეროვან ფორმაზე. ეს მეტაბოლური მრავალფეროვნება იმ სტრუქტურული სიახლეების გაჩენამდე განვითარდა, რომლებმაც ეუკარიოტული ორგანიზმების ევოლუციას წინ უძღოდა.



▲ *სურათი 27.17* ***ნავთობის დაღვრის შედეგების ბიოგაწმენდა.*** *ალასკის სანაპიროსთან მუშა ხსნარს ნავთობით დაბინძურებულ ადგილს ასხურებს. ხსნარი ბუნებრივი ბაქტერიების ზრდას ასტიმულირებს, რომლებიც ნავთობს შლიან და ზოგ შემთხვევაში ბუნებრივი დაშლის პროცესს ხუთჯერ აჩქარებენ..*

კონცეფცია ცხრილი 27.5

1. განასხვავეთ ეგზოტოქსინი და ენდოტოქსინი.
2. რა თვისებების გამო პროკარიოტები ბიოტერორისტების პოტენციური იარაღია?
3. განსაზღვრეთ, როგორც მინიმუმ, ორი გზა, რომლითაც პროკარიოტები თქვენს ცხოვრებაზე დღეს დადებითად მოქმედებენ

27-ე თავის შემოწმება

ძირითადი კონცეფციების შემოწმება

კონცეფცია 27.1

პროკარიოტების წარმატებას ხელს უწყობს სტრუქტურული, ფუნქციონალური და გენეტიკური ადაპტაციები

უჯრედის ზედაპირის სტრუქტურები. თითქმის ყველა პროკარიოტს აქვს უჯრედის გარსი. გრამდადებითი და გრამუარყოფითი ბაქტერიები განსხვავდებიან გარსის აგებულებით. ბევრ სახეობას უჯრედის გარსის გარეთა ნაწილზე აქვს კაფსულა, ფიმბრიები (ფოჩისმაგვარი გამონაზარდები) და პილები, რომელთა დახმარებით უჯრედები ერთმანეთს ან სუბსტრატს ემაგრებიან.

- **მოძრაობა** ყველაზე მოძრავი ბაქტერიები შოლტის მეშვეობით მოძრაობენ. შოლტები აგებულებითა და ფუნქციებით ეუკარიოტების შოლტებისგან განსხვავდება. ჰეტეროგენურ (მრავალფეროვან) გარემოში ბევრ პროკარიოტს გარკვეული სტიმულის ან მისი საწინააღმდეგო მიმართულებით მოძრაობა შეუძლია.
- **შინაგანი და გენეტიკური აგებულება** როგორც წესი, პროკარიოტების უჯრედების აგებულება მარტივია. ტიპური პროკარიოტული გენომი Dნმ-ის რგოლია, რომელიც არ არის მემბრანით გარშემორტყმული. ზოგ სახეობას ასევე აქვს Dნმ-ის მცირე რგოლები, პლაზმიდები.
- **რეპროდუქცია და ადაპტაცია** პროკარიოტები სწრაფად მრავლდებიან მარტივი დაყოფით. ენდოსპორის მრავალი ფორმა მძიმე პირობებს საუკუნეების განმავლობაში უძლევს. სწრაფი რეპროდუქცია და გენების ჰორიზონტალური გადატანა პროკარიოტების ევოლუციას ცვალებად გარემოში აადვილებს.

კონცეფცია 27.2

პროკარიოტებში კვების მიმართ და მეტაბოლური ადაპტაციების დიდი მრავალფეროვნება განვითარდა

- პროკარიოტებში აღმოჩენილია კვების ოთხი ტიპი: ფოტოაუტოტროფია, ქემოაუტოტროფია, ფოტოჰეტეროტროფია და ქემოჰეტეროტროფია.
- **მეტაბოლური კავშირი ჟანგბადთან** ობლიგატურ აერობებს O_2 სჭირდება, ობლიგატური ანაერობები კი O_2-ით იწამლებიან. ფაკულტატურ ანაერობებს O_2-ის გარეშე არსებობა შეუძლია.
- **აზოტის მეტაბოლიზმი** პროკარიოტებს ფართო სპექტრის აზოტოვანი კომპონენტების მეტაბოლიზმი შეუძლია. ზოგი აზოტის ფიქსაციის პროცესში ატმოსფერულ აზოტს ამიაკად გარდაქმნის.
- **მეტაბოლური თანამშრომლობა** მრავალი პროკარიოტი დამოკიდებულია სხვა პროკარიოტების მეტაბოლურ აქტიობაზე. ციანობაქტერია Anabaena-ში ფოტოსინთეზის უნარის მქონე და აზოტის ფიქსაციის უჯრედები მეტაბოლიზმის პროდუქტებს ცვლიან. ზოგი პროკარიოტი ზედაპირის მფარავ კოლონიებს, ბიოაპკს ქმნის, სადაც ხანდახან სხვადასხვა სახეობები შედის.

კონცეფცია 27.3

მოლეკულური სისტემატიკა პროკარიოტების ფილოგენეზს აშუქებს

- **გაკვეთილები მოლეკულური სისტემატიკიდან** მოლეკულური სისტემატიკის როლი პროკარიოტების ფილოგენეტიკურ კლასიფიკაციაში უდიდესია. მისი საშუალებით სისტემატიკოსებს ახალი ძირითადი კლადების იდენტიფიკაცია შეუძლიათ.
- **ბაქტერია** ბაქტერიების სხვადასხვა ჯგუფისთვის დამახასიათებელია კვების სხვადასხვა ტიპი. ორი ყველაზე დიდი ჯგუფი პროტობაქტერიები და გრამდადებითი ბაქტერიებია.
- **არქეები** არქეებსა და ბაქტერიებს, აგრეთვე არქეებსა და ეუკარიოტებს ზოგი თვისება საერთო აქვს. ზოგი არქეა ექსტრემალურ გარემოში ბინადრობს. ესენია; ექსტრემალური თერმოფილები, ექსტრემალური ჰალოფილები და მეთანოგენები (მეთანის წარმომქმნელი ბაქტერიები)

კონცეფცია 27.4

პროკარიოტები მიოსფეროში ხდიდნენ როლს თამაშობენ

- **ქიმიური წრებრუნვა** ჰეტეროტროფული პროკარიოტების, აუტოტროფებისა და აზოტის ფიქსატორი პროკარი-

ოტების მიერ წარმოებული სინთეზი ხელს უწყობს ეკოსისტემაში ნივთიერებათა წრებრუნვას.

▶ **სიმბიოზური კავშირები** მრავალი პროკარიოტი სხვა ორგანიზმებთან სიმბიოზურ კავშირს ქმნის ან მათში პარაზიტობს. ესენია: მუტუალისტები, კომენსალისტები ან პარაზიტები

კონცეფცია 27.5

პროკარიოტებს ადამიანებზე როგორც უარყოფითი, ასევე დადებითი გავლენა აქვთ

▶ **პათოგენური პროკარიოტები** პათოგენური პროკარიოტები ეგზოტოქსინებსა და ენდოტოქსინებს გამოყოფენ და დაავადებებს რიწვევენ, ამიტომ ბიოტერორიზმის პოტენციურ იარაღს წარმოადგენენ. სახიფათო შტამების ვირულენტობასთან დაკავშირებული გენები ჰორიზონტალური გადაცემის საშუალებით ვრცელდება.

▶ **პროკარიოტები კვლევაში და ატექნოლოგიებში** E. coli და A. tumefaciens -ის მსგავს პროკარიოტებზე ჩატარებული ხელს უწყობს დნმ-ის ტექნოლოგიების მნიშვნელოვან პროგრესს. პროკარიოტებს იყენებენ ბიოაღდგენაში და მაღაროების, ვიტამინების, ანტიბიოტიკებისა და სხვა ნივთიერებების სინთეზში.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშეფასება

1. ქვეოთ ჩამოთვლილიდან რა არ შეესაბამება პეპტიდოგლიკანს?
   ა. ის შაქრის მოდიფიცირებული პოლიმერისგან შედგება.
   ბ. ის ბაქტერიის ზედაპირზესხვა მოლეკულებს იერთებს.
   გ. გრამდადებით ბაქტერიებში მისი რაოდენობა შედარებით დიდია.
   დ. ის ყველა პროკარიოტის უჯრედის გარსშია.
   ე. ის ბაქტერიების უმეტესობის პლაზმური მემბრანის გარეთ მდებარეობს.

2. ფოტოაუტოტროფები იყენებენ
   ა. ენერგიის წყაროდ სინათლეს და ნახშირბადის წყაროდ CO_2-ს.
   ბ. ენერგიის წყაროდ სინათლეს და ნახშირბადის წყაროდ მეთანს.
   გ. ენერგიის წყაროდ N_2-ს და ნახშირბადის წყაროდ CO_2-ს.
   დ. ენერგიის წყაროდ H_2S-ს და ნახშირბადის წყაროდ CO_2-ს.

3. შემდეგი დებულებიდან რომელი არ არის სწორი?
   ა. არქეებსა და ბაქტერიებს განსხვავებული მემბრანული ლიპიდები აქვს.
   ბ. ორივეს, არქეებისა და ბაქტერიების ორგანელებს ძირითადად მემბრანა არა აქვს.
   გ. არქეების უჯრედის გარსს არა აქვს პეპტიდოგლიკანი.
   დ. მხოლოდ ბაქტერიას აქვს დნმ-თან ასოცირებული ჰისტონები.
   ე. ბაქტერიებში სპიროქეტები შედიან.

4. პროკარიოტების ბიოლოგიის შემდეგი თვისებებიდან რომელი მოიცავს უჯრედებს შორის მეტაბოლურ კოოპერაციას?
   ა. უჯრედის ორად დაყოფა.
   ბ. ენდოსპერმის ფორმირება.
   გ. ენდოტოქსინის განთავისუფლება.
   დ. ბიოაპკი.
   ე. ფოტოაუტოტროფია.

5. შემდეგი დებულებებიდან რომელი არ არის სწორი?
   ა. არქეებში ეურიარქეოტები და კრენარქეოტები შედიან.
   ბ. არქეებში მეთანოგენები და ექსტრემალური თერმოფილები შედიან.
   გ. არქეები ხმელეთის ჰაბიტატებში არ ბინადრობენ.
   დ. არქეების თვისებები როგორც ბაქტერიების, ასევე ეუკარიოტების თვისებების მსგავსია.
   ე. არქეები ბაქტერიებისგან ნაწილობრივ მოლეკულური სისტემატიკის წყალობით განასხვავეს.

6. პროკარიოტების რომელი ჯგუფი არ შეესაბამება მის წევრებს?
   ა. პ რ ო ტ ე ო ბ ა ქ ტ ე რ ი ა — მ რ ა ვ ა ლ ფ ე რ ო ვ ა ნ ი გრამუარყოფითი ბაქტერიებია.
   ბ. ქლამიდია — შიდაუჯრედული პარაზიტებია.
   გ. სპიროქეტა — სპირალური ჰეტეროტროფებია.
   დ. გრამდადებითი ბაქტერია — სიმბიონტებია.
   ე. ციანობაქტერია — ინდივიდუალური და კოლონიური ფოტოაუტოტროფებია.

7. რა ტიპის კავშირია ლაიმის დაავადების გამომწვევ B. burgdorferi-სა და ადამიანს შორის?
   ა. მუტუალიზმი.
   ბ. კომენსალიზმი.
   გ. პარაზიტიზმი.
   დ. მეტაბოლური კოოპერაცია.
   ე. არც ერთი.

8. ანტიბიოტიკი ერიტრომიცინი ამცირებს ზოგიერთი პროკარიოტის შესაძლებლობას
   ა. სპორების შექმნის.
   ბ. დნმ-ის რეპლიკაციის.
   გ. უჯრედის ნორმალური გარსის სინთეზის.
   დ. რიბოსომებში ცილების სინთეზის.
   ე. ატფ-ის სინთეზის.

9. მცენარეების ფოტოსინთეზის მსგავსი ფოტოსინთეზი,

რომლის შედეგად O_2 თავისუფლდება, მიმდინარეიბს

ა. ციანობაქტერიებში.
ბ. ქლამიდიებში.
გ. არქეებში.
დ. აქტინომიცეტებში.
ე. ქემოაუტოტროფულ ბაქტერიებში.

10. ბიოაღდგენის მაგალითია

ა. პროკარიოტების გამოყენება დაბინძურებული წყლებისა ან დაღვრილი ნავთობის გასაწმენდად.
ბ. ანტიბიოტიკების პროდუცირება კულტივირებული პროკარიოტების მიერ.
გ. ბაქტერიის გამოყენება ტრანსგენური მცენარეების მისარებად.
დ. პარაზიტული ბაქტერიის შეღწევა სხვა ბაქტერიის მოსაკლავად.
ე. ყველაფერი ერთად.

ეკოლუციური კავშირი

ჯანდაცვის მუშაკებს აღელვებთ იმ დაავადებების აღდგენა, რომელთა გამომწვევი ბაქტერიები მდგრადებია სტანდარტული ანტიბიოტიკების მიმართ. მაგალითად, ანტიბიოტიკის მიმართ რეზისტენტული ბაქტერია ტუბერკულოზის (TB) ეპიდემიას იწვევს. ეს ფილტვების დაავადება ჰაერის წვეთებით ვრცელდება. წამალი TB სიმპტომებს რამდენიმე კვირაში ხსნის, მაგრამ ინფექციის განადგურებას გაცილებით მეტი დრო სჭირდება. პაციენტები ხშირად ბქტერიის განადგურებამდე წყვეტენ მკურნალობას. რატომ შეუძლია პროკარიოტს პაციენტის სწრაფი რეინფიცირება, თუ ის არ არის მთლიანად განადგურებული? როგორ აისახება ეს მოვლენა წამლის მიმართ რეზისტენტული პათოგენების ევოლუციაზე?

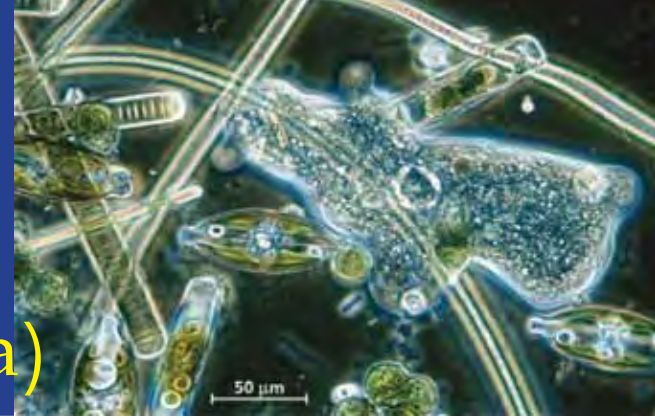
მეცნიერული კვლევა

თქვენ წაიკითხეთ, რომ ზოგი მეცნიერი იკვლევს სრულიად ახალი პროკარიოტული სახეობების შექმნის შესაძლებლობას. რშია ამ პროექტის რისკი და პოტენციური სარგებელი? რითი დაეხმარება ამ კვლევას პროკარიოტების ბუნების ისტორია და ევოლუცია?

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

მრავალი ადგილობრივი გაზეთი რეგულარულად აქვეყნებს იმ რესტორნების ჩამონათვალს, რომლებიც სანიტარულმა ინსპექციამ აღრიცხა. გაეცანით ასეთ მოხსენებას და დაადგინეთ შემთხვევები, რომლებიც მართლაც უკავშირდება პათოგენური პროკარიოტებით საკვების დაბინძურების შესაძლებლობას.

28 უმარტივესები (Protista)



▲ *სურათი 28.1 ერთუჯრედიანი და კოლონიური ეუკარიოტები გუბის წყლის წვეთში (სინათლის მიკროსკოპი LM).*

ძირითადი კონცეფციები

28.1 უმარტივესები ეუკარიოტების უაღრესად მრავალფეროვანი ჯგუფია

28.2 დიპლომონადებისა და პარაბაზალიების მიტოქონდრია მოდიფიცირებულია

28.3 ევგლენასნაირების შოლტი უნიკალური შინაგანი აგებულებისაა

28.4 ალვეოლატების პლაზმურ მემბრანასთან განლაგებულია ტომარაკები

28.5 სტრამენოფილებს აქვთ „ბუსუსიანი“ და გლუვი შოლტები

28.6 ცერკოზოას და რადიოლარიების ფსევდოპოდიები ძაფისებრია

28.7 ამებასნაირების ფსევდოპოდია მომრგვალოა

28.8 ძოწეული და მწვანე წყალმცენარეები ხმელეთის მცენარეების უახლოესი ნათესავებია.

შესავალი

სამყარო წყლის წვეთში

გუბეს წყლის წვეთზე დაბალი სიმძლავრის სინათლის მიკროსკოპით დაკვირვებისას საოცრად მრავალფეროვან ორგანიზმებს აღმოაჩენთ (სურათი 28.1). ამ პატარა ორგანიზმებიდან ზოგი შოლტის საშუალებით მოძრაობს, სხვები კი წვეთის ფორმის გამონაზარდებით. ზოგი მინიატურულ საიუველირო ნამუშევარს ჰგავს, სხვები კი მბრუნავ მწვანე ბურთებს. ამ მშვენიერ არსებებს მრავალ განსხვავებულ სამეფოში აერთიანებენ, სადაც ძირითადად ერთუჯრედიანი ეუკარიოტები შედიან. ყველა მათგანს **პროტისტებს** – უმარტივესებს უწოდებენ. 300 წლის წინათ ეს ორგანიზმები პირველმა მიკროსკოპის გამომგონებელმა, ჰოლანდიელმა, ანტონ ვან ლევენჰუკმა დაინახა. მან დაწერა: „ამაზე ლამაზი სანახაობა მე დღემდე არ მინახია“. ამ დროიდან მოყოლებული უმარტივესები მეცნიერებში დიდ ინტერესს იწვევენ.

ადრე სისტემატიკოსები ყველა ერთუჯრედიან ორგანიზმს ერთ სამეფოში - უმარტივესებში (Protista) აერთიანებდნენ. მაგრამ ეუკარიოტების სისტემატიკის განვითარებასთან ერთად ეს სამეფო დაიშალა. ცხადი გახდა, რომ სინამდვილეში უმარტივესები პარაფილეტური სამეფოა (იხილეთ სურათი 25.10). ზოგი უმარტივესი უფრო ახლოს ენათესავება მცენარეებს, სოკოებს ან ცხოველებს, ვიდრე სხვა უმარტივესებს. ამიტომ ზოგი თანამედროვე ბიოლოგი უმარტივესების სხვადასხვა ევოლუციურ შტოს დამოუკიდებელ სამეფოდ თვლის. ბიოლოგების უმეტესობა ტერმინ პროტისტას ახლაც იყენებს, მაგრამ მხოლოდ იმ ეუკარიოტების მიმართ, რომლებიც არც მცენარეები, არც ცხოველები და არც სოკოებია.

ამ თავში გაეცნობით უმარტივესების ყველაზე მნიშვნელოვან ჯგუფებს, მათ სტრუქტურულ და ბიოქიმიურ ადაპტაციებსა და ეკოსისტემაზე, ინდუსტრიაზე და ადამიანის ჯანმრთელობაზე მათ უდიდეს გავლენას.

კონცეფცია 28.1

უმარტივესები ეუკარიოტების უკიდურესად მრავალფეროვანი ჯგუფია

ვინაიდან უმარტივესები აღმოჩნდა პარაფილეტური ჯგუფი ლოგიკურია, რომ მათი მხოლოდ რამდენიმე ძირითადი თვისება მოვიყვანოთ. სინამდვილეში იმარტივესებს მეტი სტრუქტურული და ფუნქციონალური მრავალფეროვნება ახასიათებს, ვიდრე ორგანიზმების ნებისმიერ სხვა ჯგუფს.

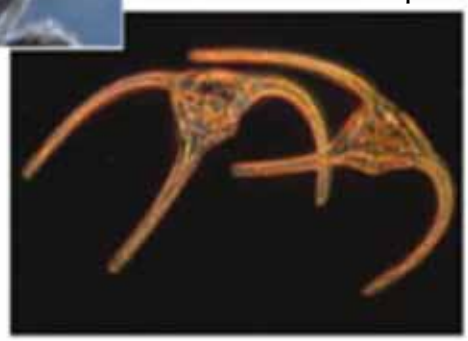
უმარტივესების უმეტესობა ერთუჯრედიანია, თუმცა ამ ჯგუფში შედის რამდენიმე კოლონიური და მრავალუჯრედიანი სახეობაც. ერთუჯრედიანი უმარტივესები ნამდვილად ყველაზე მარტივი ეუკარიოტებია, მაგრამ უჯრედულ დონეზე მრავალი მათგანის აგებულება ძალიან რთულია - სხვა უჯრედებთან შედარებით ალბათ ყველაზე უფრო. ეს მოსალოდნელია, ვინაიდან ამ ორგანიზმების შემთხვევაში ერთმა უჯრედმა ყველა ეს ძირითადი ფუნქცია უნდა შეასრულოს,



(ა) მტკნარი წყლის უმარტივესი წამწამიანი ერთუჯრედიანი *Stentor* (LM)

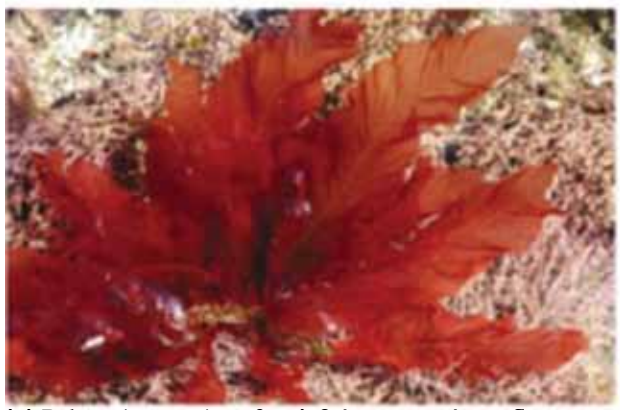
100μმ

100μმ



(ბ) *Ceratium tripos*, **ზღვის ერთუჯრედიანი პიროფიტული წყალმცენარე (LM).**

4სმ



(გ) *Delesseria sanguinea*, **ზღის მრავალუჯრედეანი ძოწეული წყალმცენარე.**

500μმ



(დ) *Spirogyra*, **მტკნარი წყლის მწვანე ძაფისებრი წყალმცენარე**

▲ *სურათი 28.2* ***უმარტივესების მრავალფეროვნების მცირე ნიმუში.***

რომელსაც მრავალუჯრედიან ორგანიზმში სპეციალიზებული უჯრედები ასრულებენ.

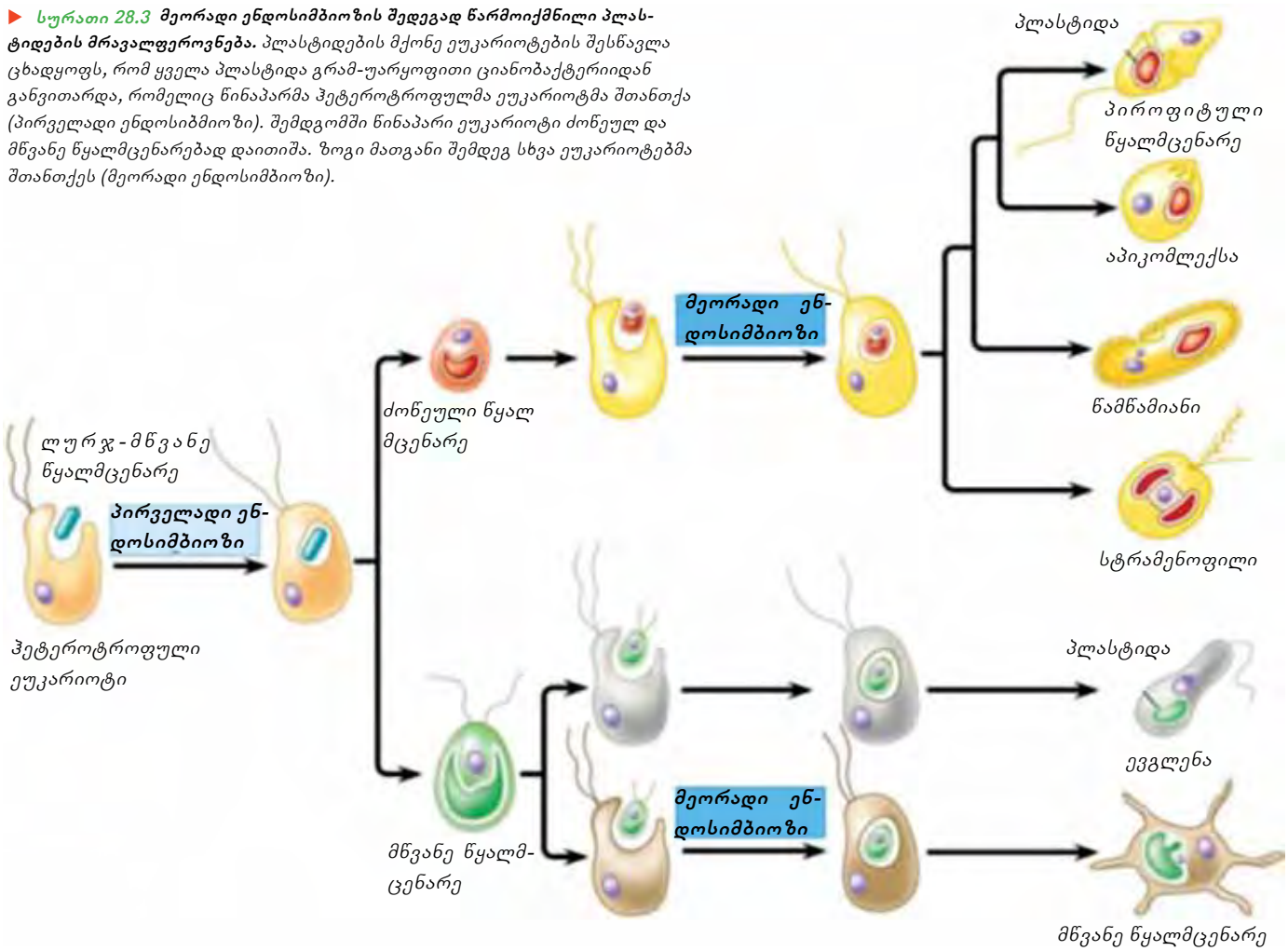
სხვა ეუკარიოტულ ორგანიზმებთან შედარებით უმარტივესების კვების ტიპი ყველაზე მრავალფეროვანია. ზოგი ქლოროპლასტებს შეიცავს და ფოტოაუტოტროფია. ზოგი ჰეტეროტროფია, ისინი ორგანულ მოლეკულებს შთანთქავენ, ან საკვების უფრო დიდ ნაწილაკებს ინელებენ. სხვები – **მიქსოტროფებია**, ისინი ერთდროულად ფოტოსინთეზით და ჰეტეროტროფულად იკვებებიან. უმარტივესების მრავალ ევოლუციურ შტოში ფოტოაუტოტროფია, ჰეტეროტროფია და მიქსოტროფია დამოუკიდებლად განვითარდა. კვების ტიპში სხვაობის დახმარებით შეგვიძლია ბიოლოგიურ თანასაზოგადოებაში უმარტივესების როლის უკეთერსი განსაზღვრა. ეკოლოგიურ კონტექსტში უმარტივესები შეგვიძლია სამ კატეგორიად დავყოთ: ფოტოსინთეზის უნარის მქონე (მცენარეების მსგავსი) უმარტივესები ან ზღვის წყალმცენარეები (ალგა); მონელების უნარის მქონე (ცხოველების მსგავსი) უმარტივესები ან პროტოზოანები; და შთანთქმის უნარის მქონე (სოკოების მსგავსი) უმარტივესები, რომლებსაც სხვა ზოგადი სახელი არა აქვთ. გახსოვდეთ, რომ თუმცა უმარტივესების ეკოლოგიაზე საუბრისას იყენებენ ტერმინებს ალგა და *უმარტივესი ცხოველი*, ამ ტერმინებით მონოფილეტურ ჯგუფებს არ აღნიშნავენ.

უმარტივესების ჰაბიტატი ძალიან მრავალფეროვანია (სურათი 28.2). მათი უმეტესობა წყალში თითქმის ყველგან ბინადრობს. ისინი ხმელეთზეც, ტენიან ადგილებში ბინადრობენ, მაგალითად სველ ნიადაგში და დაცვენილ, ლპობად ფოთლებში. ოკეანეებში, წყალსატევებში და ტბებში გავრცელებული უმარტივესების უმეტესობა ფსკერის ბინადარია. ისინი კლდეებსა და სხვა სუბსტრატს ემაგრებიან, ან სილასა და შლამში დახოხავენ. პლანქტონიც ძირითადად უმარტივესებისგან შედგება (ბერძნულად *planktos* — მოხეტიალეა). პლანქტონი ორგანიზმების ერთობლიობაა, რომლებიც წყლის ზედაპირთან ახლოს პასიურად ტივტივებენ. ფიტოპლანქტონი (პლანქტონური წყალმცენარეები და ლურჯ-მწვანე წყალმცენარეები-cyanobacteria) ზღვისა და მტკნარი წყლის უმეტესი კვებითი ჯაჭვის საფუძველია. თავისუფლად მცხოვრები სახეობების გარდა, გვხვდება მრავალი უმარტივესი, რომელიც სხვა ორგანიზმებში სიმბიონტის სახით ბინადროს.

უმარტივესების გამრავლება და სასიცოცხლო ციკლი ასევე ძალიან მრავალფეროვანია. ზოგი მხოლოდ უსქესოდ მრავლდება. სხვები სქესობრივად მრავლდებიან ან როგორც მინიმუმ, მეიოზისა და სინგამიის სქესობრივ მექანიზმებს იყენებენ. უმარტივესებში ვხვდებით სქესობრივი სასიცოცხლო ციკლის სამივე ძირითად ტიპს (იხილეთ სურათი 13.6) და ამასთან ერთად რამდენიმე ვარიაციას, რომელიც სამიდან არც ერთ ტიპს არ უხდება. ამ თავში უმარტივესების რამდენიმე ჯგუფის სასიცოცხლო ციკლს განვიხილავთ.

ენდოსიმბიოზი ეუკარიოტების ევოლუციაში

რამ განაპირობა უმარტივესების საოცარი მრავალფეროვნება? დღეს მრავალი მტკიცებულება გაგვაჩნია, რომ უმარტივესების მრავალფეროვნებას დასაბამი ენდოსიმბი-

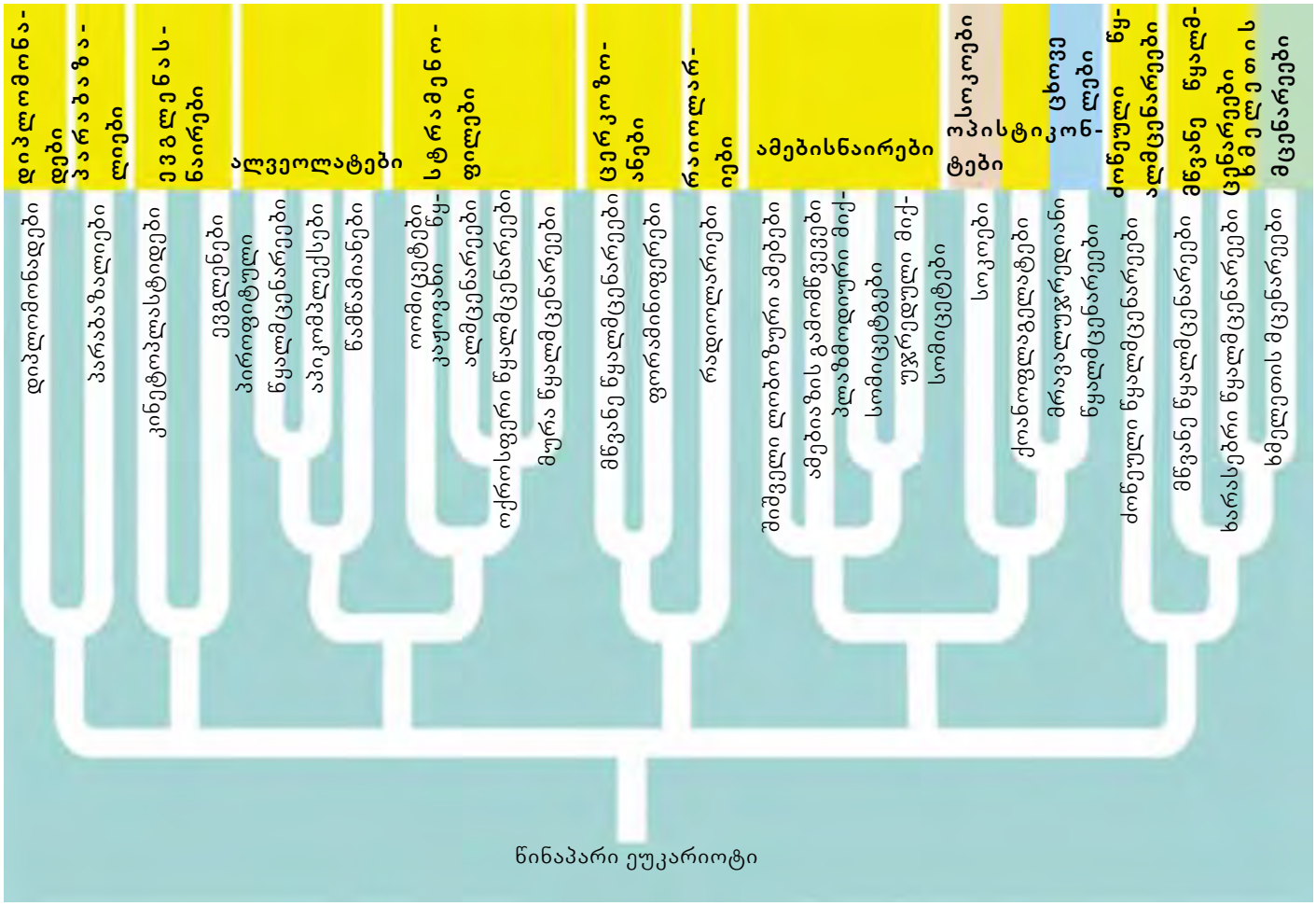


▶ *სურათი 28.3* ***მეორადი ენდოსიმბიოზის შედეგად წარმოიქმნილი პლასტიდების მრავალფეროვნება.*** *პლასტიდების მქონე ეუკარიოტების შესწავლა ცხადყოფს, რომ ყველა პლასტიდა გრამ-უარყოფითი ციანობაქტერიიდან განვითარდა, რომელიც წინაპარმა ჰეტეროტროფულმა ეუკარიოტმა შთანთქა (პირველადი ენდოსიბმიოზი). შემდგომში წინაპარი ეუკარიოტი ძოწეულ და მწვანე წყალმცენარებად დაითიშა. ზოგი მათგანი შემდეგ სხვა ეუკარიოტებმა შთანთქეს (მეორადი ენდოსიმბიოზი).*

ოზმა დაუდო. ეს პროცესია, როცა ზოგი ერთუჯრედიანი ორგანიზმი სხვა უჯრედებს შთანთქავს, რომლებიც შემდგომში მასპინძელ უჯრედებში ენდოსიმბიონტებად, საბოლოოდ კი ორგანელებად გადაიქცევა. მაგალითად, როგორც 26 თავში ვთქვით, მიტოქონდრია უძველესმა ეუკარიოტებმა ალბათ ალფა პროტეობაქტერიების შთანთქმის შედეგად შეიძინეს. დღეისთვის ყველა შესწავლილ ეუკარიოტში მიტოქონდრია ან გვხვდება, ან გვაქვს იმის ნიშნები, რომ წარსულში არსებობდა. ეს მიტოქონდრიის ძალიან ძველ წარმოშობას ადასტურებს.

ბიოლოგები ამტკიცებენ, რომ მოგვიანებით ჰეტეროტროფული ეუკარიოტების ევოლუციურმა შტომ დამატებითი ენდოსიმბიონტები – ფოტოსინთეზის უნარის მქონე ლურჯ-მწვანე წყალმცენარეებიც შეიძინა, რომლებიც შემდგომში პლასტიდებად განვითარდნენ. 28.3 სურათზე მოცემულ მოდელზე ნაჩვენებია პლასტიდების მატარებელი ევოლუციური შტო, რომელმაც საბოლოოდ დასაბამი მწვანე და ძოწეულ წყალმცენარეებს მისცა. ამ ჰიპოთეზას ადასტურებს მონაცემი, რომ ძოწეული და მწვანე წყალმცენარეების პლასტიდების გენების დნმ ძალიან ჰგავს ლურჯ-მწვანე წყალმცენარეების დნმ-ს. ამასთან ერთად, ძოწეული და მწვანე წყალმცენარეების პლასტიდებს აქვს ორი მემბრანა, რომლებიც გრამ-უარყოფითი ლურჯ-მწვანე წყალმცენარეების ენდოსიმბიონტების შიდა და გარე მემბრანებს შეესაბამება.

ეუკარიოტების ევოლუციის მსვლელობისას რამდენიმე შემთხვევაში ძოწეულმა და მწვანე წყალმცენარეებმა **მეორადი ენდოსიმბიოზი** განიცადეს. ისინი ჰეტეროტროფული ეუკარიოტის საკვებ ვაკუოლში მოხვდნენ და თვითონ გახდნენ ენდოსიმბიონტები. მაგალითად, ქლორარაქნიოფიტას სახელით ცნობილი წყალმცენარე მაშინ წარმოიქმნა, როცა ჰეტეროტროფულმა ეუკარიოტმა მწვანე წყალმცენარე შთანთქა. ევოლუციური დროის შკალაზე ეს შედარებით ახალ მოვლენად გვეჩვენება, ვინაიდან შთანთქმული წყალმცენარის პლასტიდებში ფოტოსინთეზი ახლაც მიმდინარეობს და მას საკუთარი პატარა, რუდიმენტული ბირთვიც – ნუკლეომორფი აქვს. ქლორარაქნიოფიტების პლასტიდებს ოთხი მემბრანა აქვს, რაც შეესაბამება იმ ჰიპოთეზის, რომ ქლორარაქნიოფიტები განვითარდნენ ეუკარიოტისგან, რომელმაც სხვა ეუკარიოტი შთანთქა. ორი შიდა მემბრანა წინაპარი ციანობაქტერიის შიდა და გარე მემბრანისგან წარმოიქმნა, მესამე შთანთქმული წყალმცენარის პლაზმური მემბრანისგან და



▲ *სურათი 28.4* ***ეუკარიოტების წარმოსახვითი ფილოგენეზი.*** *ტოტებზე აღნიშნული ეუკარიოტები დაჯგუფებულია უფრო მსხვილ კლადებში, რომელთა სახელები მოცემულია ფილოგენეტიკური ხის კენწეროში. ხუთი სამეფოს კლასიფიკაციის სისტემიდან შემორჩნენ სოკოების, ცხოველებისა და მცენარეების სამეფოები, თუმცა მათი საზღვრები შეიცვალა. უმარტივესების სამეფოში შეტანილი კლადები აღნიშნულია ყვითლად.*

ყველაზე გარე მემბრანა ჰეტეროტროფული ეუკარიოტის საკვები ვაკუოლისგან.

იმ ევოლუციურ შტოებში, სადაც მეორადი ენდოსიმბიოზი შორეულ წარსულში მოხდა, შთანთქმული წყალმცენარის ბევრი ნაწილი რედუცირდა, ან მთლიანად დაიკარგა. მაგალითად, ამ შტოების უმეტესობაში ნუკლეომორფი უბრალოდ გაქრა.

კონცეფცია ტესტი 28.1

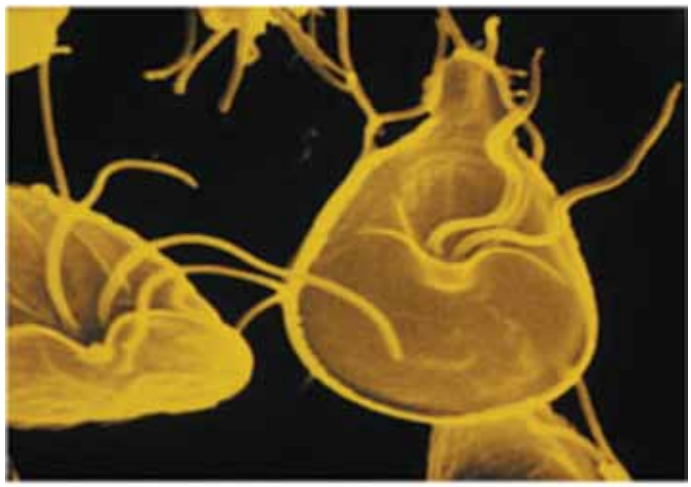
1. მოიყვანეთ უმარტივესების სტრუქტურული და ფუნქციონალური მრავალფეროვნების ოთხი მაგალითი.
2. მას შემდეგ, რაც პირველადი ენდოსიმბიოზის შედეგად ეუკარიოტულმა უჯრედმა გრამ-უარყოფითი ციანობაქტერია შთანთქა, რამდენი მემბრანა გამოყოფს ბაქტერიის ციტოპლაზმას ეუკარიოტული უჯრედის გარეთ არსებული სითხისგან? ჩამოთვალე ყველა მემბრანა.

კონცეფცია 28.2

დიპლომონადებისა და პარაბაზალიების მიტოქონდრია მოდიფიცირებულია

ახლა, როცა განვიხილეთ ეუკარიოტების ევოლუციის ზოგი კონკრეტული თვისება, შეგვიძლია უფრო ახლოს გავეცნოთ უმარტივესების რამდენიმე მთავარ კლადას (სურათი 28.4).

მიმოხილვას ვიწყებთ Diplomonadida (დიპლომონადებით) და Parabasala (პარაბაზალიებით). ამ ორ კლადაში გაერთიანებულ უმარტივესებს არა აქვთ პლასტიდები, მათ მიტოქონდრიას არა აქვს დნმ, ელექტრონების გადატანის ჯაჭვი, ან კრებსის ციკლისთვის საჭირო ფერმენტები. ზოგ სახეობაში მიტოქონდრია ძალიან პატარაა და იმ ფერმენტებისთვის კოფაქტორებს აწარმოებს, რომლებიც ჩართულია ციტოზოლში



(ა) *Giardia intestinalis* **დიპლომონადა (შეღებილი SEM)** 5 μმ

შოლტი



ტალღოვანი მემბრანა. 5 μმ

(ბ) *Trichomonas vaginalis* **– პარაბაზალია (შეღებილი SEM).**

▲ *სურათი 28.5* ***დიპლომონადები და პარაბაზალიები***

მიმდინარე ატფ-ის სინთეზში. დიპლომონადებისა და პარაბაზალიების უმეტესობა ანაერობულ გარემოში ბინადრობს.

დიპლომონადები

დიპლომონადებს ორი ერთნაირი ზომის ბირთვი და მრავალი შოლტი აქვთ. გაიხსენეთ, რომ ეუკარიოტების შოლტი ციტოპლაზმის წაგრძელებაა და უჯრედის პლაზმური მემბრანით დაფარული მიკრომილაკების კონებისგან შედგება (იხილეთ სურათი 6.24). ის საკმაოდ განსხვავდება პროკარიოტების შოლტისგან, რომელიც უჯრედის ზედაპირთან მიმაგრებული გლობულარული ცილა ფლაგელინისგან შემდგარი ბოჭკოებია (იხილეთ სურათი 27.6).

ზოგ დიპლომონადას აქვს ცუდი სახელი. მაგალითად, ძუძუმწოვრების ნაწლავებში მობინადრე პარაზიტს - ნაწლავის ლამბლიას (სურათი 28.5ა). ადამიანი ლამბლიოზით ხშირად ავადდება, როცა ცისტის სტადიაში მყოფი პარაზიტის შემცველი ფეკალიებით დაბინძურებულ წყალს დალევს. პარაზიტით დაბინძურებული ნაკადულის ან მდინარის წყალი გარეგნულად სუფთაა, მაგრამ მისი დალევის შემდეგ ვითარდება დიარეა, რომელსაც ტურისტული ლაშქრობის ჩაშლა ნამდვილად შეუძლია. თუ დალევის წინ წყალს აადუღებთ, ცისტა მოკვდება.

პარაბაზალიები

პარაბაზალიებში უმარტივესები - ტრიქომონადები შედიან. ყველაზე ცნობილი სახეობა *Trichomonas vaginalis* ქალის ვაგინის ჩვეულებრივი ბინადარია (სურათი 28.5ბ) *T. vaginalis* მასპინძლის სასქესო და გამომყოფი სისტემის ლორწოვან ზედაპირზე შოლტის საშუალებით და პლაზმური მემბრანის ნაწილის ტალღისებრი მოძრაობით გადაადგილდება. თუ ვაგინის ნორმალური მჟავე გარემო დარღვეულია, ტრიქომონა სხვა სასარგებლო მიკრობებს ჩაგრავს და ვაგინის გარსს აავადებს. სქესობრივი გზით გადამდები ეს ინფექცია შეიძლება ასევე მამრის შარდსადენში განვითარდეს, თუმცა ამ შემთხვევაში დაავადება ხშირად სიმპტომების გარეშე მიმდინარეობს.

T. vaginalis-ის გენეტიკურმა შესწავლამ აჩვენა, რომ ეს სახეობა პათოგენური გახდა, როცა ზოგმა პარაბაზალიამ ვაგინაში მობინადრე ერთ-ერთი ბაქტერიისგან გარკვეული გენი გენების ჰორიზონტალური გადაცემის შედეგად შეიძინა. ამ გენის საშუალებით *T. vaginalis*-ს ეპითელიურ უჯრედებზე კვება შეუძლია, რაც ინფექციის განვითარებას იწვევს.

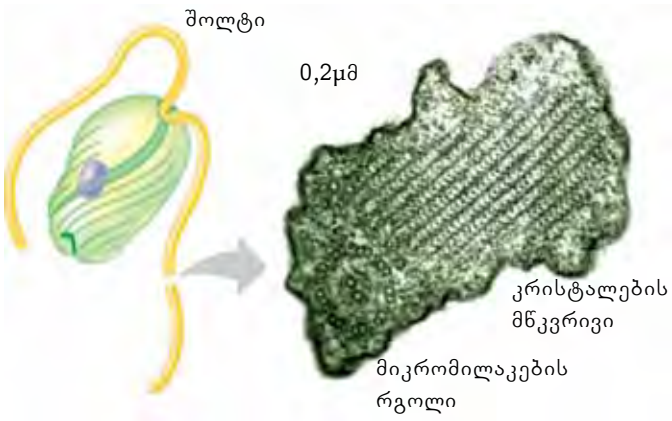
კონცეფცია ტესტი 28.2

1. რატომ თვლის ზოგი ბიოლოგი დიპლომონადებისა და პარაბაზალიების მიტოქონდრიას “ძალიან რედუცირებულად”?
2. რამდენად შეესაბამება *Trichomonas vaginalis*-ის აგებულება მასპინძლის გამრავლებისა და საშარდე სისტემებში მის პარაზიტულ ცხოვრების ნირს?

კონცეფცია 28.3

ევგლენასნაირების შოლტი უნიკალური შინაგანი აგებულებისაა

ევგლენასნაირები (Euglenozoa) მრავალფეროვანი კლადაა, სადაც მტაცებელი ჰეტეროტროფები, ფოტოსინთეზის უნარის მქონე აუტოტროფები და პათოგენური პარაზიტები შედიან. მთავარი ნიშანი, რომელიც ამ კლადაში გაერთიანებულ უმარტივესებს განასხვავებს, შოლტში გან-



▲ *სურათი 28.6* ***ევგლენასნაირების შოლტები.*** ევგლენასნაირების უმეტესობას ერთ-ერთ შოლტში აქვს კრისტალური ღერძი (TEM). ეს ღერძი განლაგებულია 9 + 2 მოკრომილაკების რგოლის გასწვრივ, რომელიც ყველა ეუკარიოტის შოლტში არსებობს (შეადარეთ 6.24 სურათთან).

ლაგებული სპირალური ან კრისტალური ღერძია, რომლის ფუნქცია დღემდე უცნობია (სურათი 28.6). ევგლენასნაირების უმეტესობას აქვს დისკის ფორმის მიტოქონდრიული კრისტა. კინეტოპლასტიდები და ევგლენები ორი ყველაზე უკეთ შესწავლილი ჯგუფია.

კინეტოპლასტიდები

კინეტოპლასტიდებს აქვთ ერთი დიდი მიტოქონდრია, რომელიც დალაგებულ დნმ-ს - კინეტოპლასტს შეიცავს. ამ უმარტივესებში შედიან მტკნარი წყლის, მლაშე წყლისა და ნესტიანი ნიადაგის ეკოსისტემების თავისუფლად მცხოვრები ორგანიზმები, რომლებიც პროკარიოტებით იკვებებიან. აგრეთვე ცხოველების, მცენარეებისა და სხვა უმარტივესების პარაზიტები. მაგალითად, გვარი *Trypanosoma*-ს კინეტოპლასტიდები ადამიანში ძილის დაავადებას იწვევენ, რომელსაც აფრიკული ბუზი — ცეცე ავრცელებს. მკურნალობის გარეშე ეს დაავადება სასიკვდილოა (სურათი 28.7) ტრიპანოსომები ჩაგას დაავადებასაც იწვევენ, რომელიც სისხლისმწოველ მწერებს გადააქვთ და რომელმაც შეიძლება გულის გაჩერება გამოიწვიოს.



▲ *სურათი 28.7* ***კინეტოპლასიდა ტრიპანოსომა, რომელიც ძილის დაავადებას იწვევს.*** *სისხლის წითელ უჯრედებს შორის განლაგებული არსებები ტრიპანოსომებია (შეღებილია SEM).*

ტრიპანოსომებს იმუნური სისტემისგან ეფექტური სტრატეგია - „მიიზიდე და მოატყუე“ იცავს. ტრიპანოსომას უკრედის ზედაპირზე ერთი ცილის მილიონობით ასლია განლაგებული. სანამ მასპინძლის იმუნური სისტემა ცილას ამოიცნობს და შეუტევს, პარაზიტის ახალი თაობა სხვა ზედაპირული ცილის სინთესზე გადადის, რომლის მოლეკულური სტრუქტურა მცირედ განსხვავებულია. ზედაპირული ცილის აგებულება ხშირად იცვლება, ამიტომ მასპინძელი იმუნიტეტს ვერ ივითარებს. ტრიპანოსომას გენომის მესამედი დაკავებულია ზედაპირული ცილების სინთეზით.

ევგლენასნაირები

ევგლენასნაირებს უჯრედის ერთ-ერთ ბოლოზე აქვს ჯიბე, რომლიდანაც ერთი ან ორი შოლტი გამოდის (სურათი 28.8). ევგლენასნაირების დამახასიათებელი ნიშანია პარამილონი — გლუკოზის პოლიმერი, რომელიც სამარაგო მოლეკულის სახით ფუნქციონირებს. ევგლენასნაირის *Euglena*-ს მრავალი სახეობა აუტოტროფია, მაგრამ სიბნელეში ჰეტეროტროფებად გადაიქცევა და გარემოდან ორგანულ საკვებს აბსორბირებს. მრავალ ევგლენანსაირს მსხვერპლის შთანთქმა ფაგოციტოზის გზითაც შეუძლია.

კონცეფცია ტესტი 28.3

1. ტრიპანოსომას გადარჩენისთვის რითია სასარგებლო უჯრედის ზედაპირზე განლაგებული ცილების სინთეზის უნარი?
2. არის თუ არა ევგლენა წყალმცენარე? ახსენით თქვენი პასუხი.

კონცეფცია 28.4

ალვეოლატების პლაზმურ მემბრანასთან განლაგებულია ტომარაკები

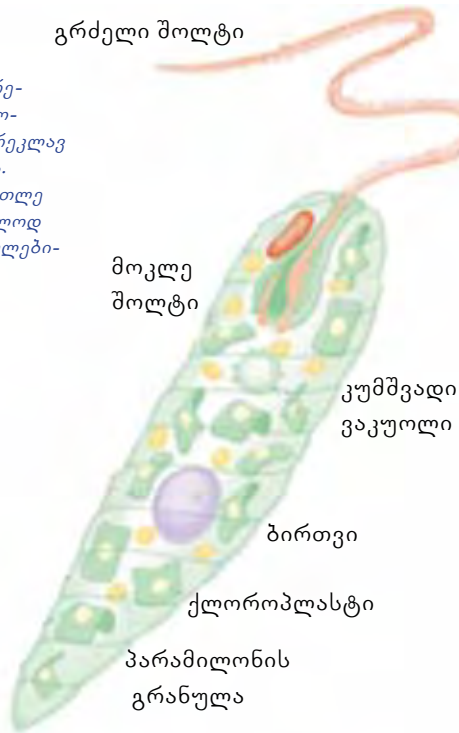
ალვეოლატები (Alveolata) უმარტივესების კლადაა, რომლის იდენტიფიკაცია მოლეკულური სისტემატიკის საფუძველზე მოხდა. მათთვის დამახასიათებელია პლაზმური მემბრანის შიგნით განლაგებული და მასთან მიმაგრებული ტომარაკები (ალვეოლები) (სურათი 28.9). ალვეოლების ფუნქცია უცნობია; მკვლევრები ვარაუდობენ, რომ ისინი ალ-



ევგლენა (LM) 5 µმ

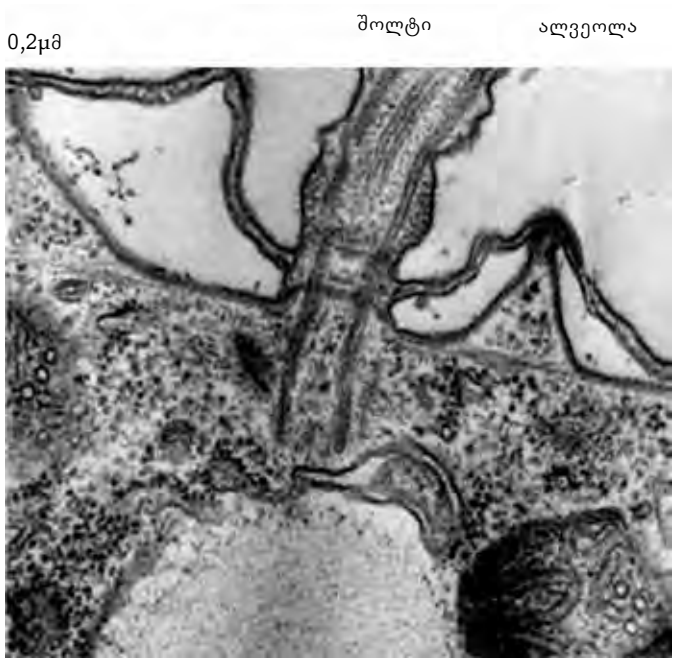
თვალაკი: *პიგმენტირებული ორგანელაა, რომელიც სინათლის ამრეკლავ ფუნქციას ასრულებს. მისი მეშვეობით სინათლე ფოტომიმღებზე მხოლოდ გარკვეული მიმართულებიდან მოქმედებს.*

პელიკულა: *პლაზმური მემბრანის უკან განლაგებული ცილის შრე, რომელიც სიმკვირივესა და მოქნილობას უზრუნველყოფს (ევგლენას უჯრედის კედელი არა აქვს).*



ფოტომიმღები: *გრძელი შოლტის ფუძის ახლოს მდებარე ამობურცული ადგილი; გრძნობს სინათლეს, რომელიც თვალაკით არ იბლოკება. ამის შედეგად ევგლენა სინათლის მიმართულებით შესაბამისი ინტენსიურობით მოძრაობს. ეს მნიშვნელოვანი ადაპტაცია ფოტოსინთეზის ალბათობას ზრდის.*

▲ *სურათი 28.8* ***ევგლენა - ევგლენასნაირი, რომელსაც ჩვეულებრივ გუბეში პოულობენ.***



▲ *სურათი 28.9* ***ალვეოლატები.*** *ალვეოლატების განმასხვავებელი ნიშანია პლაზმურ მემბრანასთან განლაგებული ტომარაკები (TEM).*

ბათ ხელს უწყობენ უჯრედის ზედაპირის სტაბილურობას ან უჯრედში წყლისა და იონების შემცველობას არეგულირებენ. ალვეოლატებში გაერთიანებულია სამი ჯგუფი: შოლტიანები (dinoflagellates) პარაზიტები (apicompexans) და წამწამების საშუალებით მოძრავი უმარტივესები (ciliates).

პიროფიტული წყალმცენარეები (dinoflagellates)

პიროფიტული წყალმცენარეები როგორც მლაშე, ასევე მტკნარი წყლის ფიტოპლანქტონის მრავალრიცხოვანი ორგანიზმებია. ხშირად გვხვდება ჰეტეროტროფული პიროფიტული წყალმცენარეებიც. ამჯერად ცნობილია პიროფიტული წყალმცენარეების რამდენიმე ათასი სახეობა. მათი უმეტესობა ერთუჯრედიანია, ზოგი კოლონიურია. ყოველ სახეობას აქვს დამახასიათებელი ფორმა, რომელსაც მეტ სიმყარეს ხშირად ცელულოზის შინაგანი შრეები ანიჭებენ. ამ შრეების პერპენდიკულარულ ღარებში განლაგებულია ორი შოლტი, რომელთა საშუალებით ორგანიზმი წყალში მოძრაობისას ბრუნავს (ბერძნულად *dinos* – მბრუნავია) (სურათი 28.10).

პიროფიტული წყალმცენარეების ყვავილობამ – პოპულაციის დემოგრაფიული აფეთქების ეპიზოდმა – შეიძლება წარმოქმნას ფენომენი, რომელიც ცნობილია სანაპიროს წყლების ,,წითელი მოქცევის" სახელით. ყვავილობა მოყავისფრო წითელი ან მოვარდისფრო-ნარინჯისფერია, ამ შეფერილობას განაპირობებს კაროტინოიდები - პიროფიტული წყალმცენარეების პლასტიდების ყველაზე მრავალრიცხოვანი პიგმენტები. ზოგი პიროფიტული წყალმცენარე გამოყოფს ტოქსინებს, რომლებმაც შეიძლება უხერხემლოებისა და თევ-



▲ *სურათი 28.10* ***Pfiesteria shumwayae*, პიროფიტული წყალმცენარე.** *ალვეოლატა ბრუნავს სპირალური შოლტის დარტყმებით, რომელიც განლაგებულია უჯრედის გარშემო არსებულ ღარში (შეღებილია SEM).*

ზების მასობრივი დახოცვა გამოიწვიონ. თუ ადამიანი შეჭამს მოლუსკებს, რომლებშიც ეს შხამი დაგროვდა, ის მასზეც იმოქმედებს და ხანდახან მის სიკვდილსაც იწვევს.

ზოგი პიროფიტული წყალმცენარე ეფექტური ბიოლუმინესცენტია: ღამით, როცა ტალღები, ნავები ან მოცურავეები პიროფიტული წყალმცენარეების მჭიდრო პოპულაციის ადგილას მოძრაობენ, **ატფ**-ის გადატანის ქიმიური რეაქციის შედეგად ზებუნებრივი ნათება წარმოიქმნება. ბიოლუმინესცენციის ერთ-ერთი შესაძლებელი ფუნქციაა პიროფიტული წყალმცენარეებით მკვებავი ორგანიზმებისგან დაცვა, რადგანაც სინათლე იზიდავს თევზებს, რომლებიც პიროფიტული წყალმცენარეების მოყვარულებით იკვებებიან.

ზოგი პიროფიტული წყალმცენარე მარჯნის პოლიპების - ცხოველების, რომლებიც მარჯნის რიფებს აშენებენ - მუტუალისტი სიმბიონტია. პიროფიტული წყალმცენარეების ფოტოსინთეზის პროდუქტი რიფების თანასაზოგადოებების მთავარი საკვებია.

აპიკომპლექსები ანუ სპორიანები

ყველა **სპორიანი** ცხოველების პარაზიტია, ზოგი მათგანი ადამინის სერიოზულ დაავადებებს იწვევს. პარაზიტები მასპინძლებში პატარა, ინფექციის გადამტანი უჯრედების - **სპოროზოიტების** სახით ვრცელდებიან. აპიკომპლექსებს ეს სახელი იმიტომ დაარქვეს, რომ სპორიანი უჯრედის ერთ ბოლოზე (აპექსზე) მასპინძლის უჯრედებისა და ქსოვილების გასარღვევად სპეციალიზირებული ორგანელების კომლექსი აქვთ. სპორიანებს აქვთ პლასტიდა – აპიკოპლასტი, რომელიც ფოტოსინთეზს არ აწარმოებს. ამის მიუხედავად, სპორიანების აპიკიპლასტი სასიცოცხლო მნიშვნელობის ფუნქციებს მაინც ასრულებს, მაგალითად ცხიმოვანი მჟავების სინთეზს.

აპიკომპლექსების უმეტესობის სასიცოცხლო ციკლი ძალიან რთულია და როგორც სქესობრივ, ასევე უსქესო სტადიებს მოიცავს. ასეთი სასიცოცხლო ციკლის დასამთავრებლად ხშირად საჭიროა ორი ან მეტი სხვადასხვა სახეობის მასპინძელი. მაგალითად, მალარიის გამომწვევი პარაზიტი - პლაზმოდიუმი როგორც კოღოებში, ასევე ადამიანებში ბინადრობს (სურათი 28.11, შემდეგ გვერდზე).

1960 წლებში დაიწყეს მალარიის გამავრცელებელი კოღო ანოფელესის საწინააღმდეგო ინსექციტიდების წარმოება და მალარიის საწინააღმდეგო წამლების გამოყენება, რომლებიც დაინფიცირებულ ადამიანში პლაზმოდიუმს კლავენ. ამის შედეგად მალარიის შემთხვევების რაოდენობა მნიშვნელოვნად შემცირდა. მაგრამ მალარია ნელ-ნელა აღდგა, ვინაიდან გაიზარდა როგორც ინსექციტიდების მიმართ რეზისტენტული კოღოების, ასევე წამლის მიმართ რეზისტენტული პლაზმოდიუმების რაოდენობა. ტროპიკულ ქვეყნებში ამჟამად მალარიით დაავადებულია დაახლოებით 300 მილიონი ადამიანი, რომელთაგან ყოველ წელს 2 მილიონი იღუპება.

მალარიის საწინააღმდეგო ვაქცინის შექმნას ის ართულებს, რომ პლაზმოდიუმი უმეტეს დროს ადამიანის უჯრედებში ატარებს და იმუნური სისტემის მოქმედებისთვის მიუწვდომელია. ტრიპანოსომას მსგავსად, პლაზმოდიუმიც განუწყვეტლივ ცვლის უჯრედის ზედაპირზე განლაგებულ ცილებს. მალარიის საწინააღმდეგო ახალი მეთოდების შემუშავების აუცილებლობამ განაპირობა პლაზმოდიუმის გენომის სეკვენირება. მკვლევრებმა 2003 წლისთვის დაადგინეს პარაზიტის გენების უმეტესობის გამოვლენა მისი სასიცოცხლო ციკლის სხვადასხვა ეტაპზე. კვლევამ უნდა დაეხმაროს მეცნიერებს ვაქცინის მოქმედების ახალი შესაძლო მიზანის გამოავლენაში.

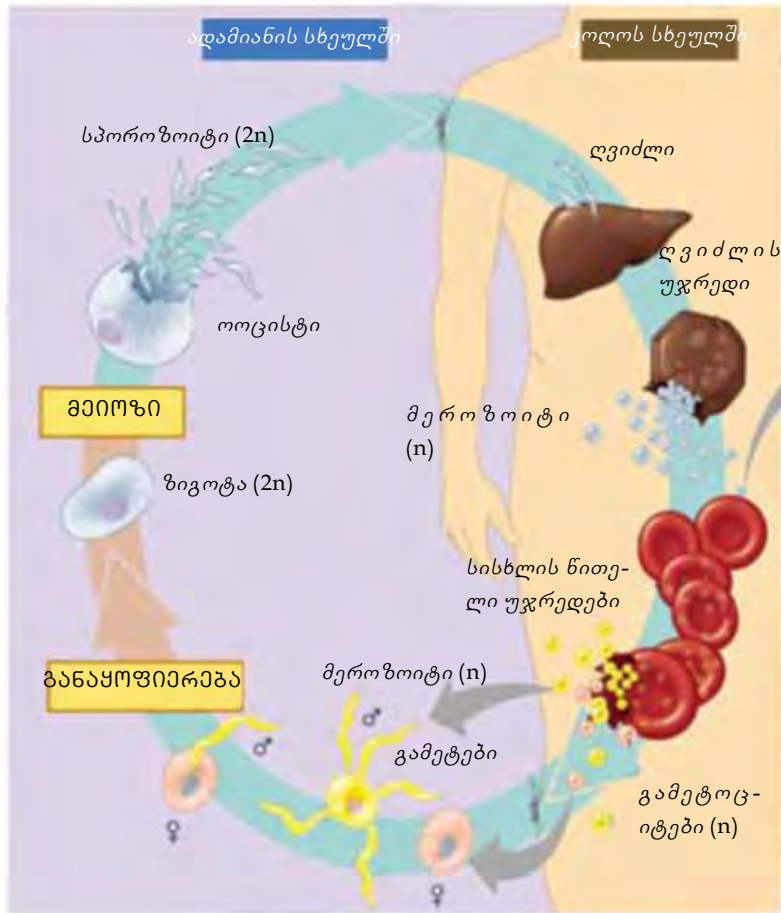
წამწამიანები

წამწამიანები უმარტივესების მრავალფეროვანი ჯგუფია, რომლებიც მოძრაობისას და საკვების მოსაპოვებლად წამწამებს იყენებენ. ეს სახელიც ამიტომ დაერქვათ. წამწამები უჯრედის ზედაპირს ან მთლიანად ფარავენ, ან რამდენიმე მწკვრივს ან კონას ქმნიან. ზოგ სახეობაში, მაგალითად *Stentor* (იხილეთ სურათი 28.2ა) მჭიდროდ განლაგებული წამწამების მწკვრივები მოძრაობისას ერთად ფუნქციონირებენ. სხვა წამწამიანები სწრაფად მოძრაობენ ფეხისმაგვარი სტრუქტურების საშუალებით, რომლებსაც ერთმანეთთან შეერთებული მრავალი წამწამი ქმნის. წამწამების მოძრაობას მიკრომილაკების სუბმემბრანული სისტემა არეგულწამწამიანების საიდენტიფიკაციო თვისებაა ორი ტიპის ბირთვი: დიდი -მაკრონუკლეუსი და მცირე - მიკრონუკლეუსი. უჯრედში შეიძლება ყოველი ტიპის ერთი ან მეტი ბირთვი იყოს. როგორც წესი, ყოველ მაკრონუკლეუსში წამწამიანის გენომის ათეულობით ასლია. გენები ქრომოსომებში არ ლაგდებიან, ისინი მცირე კოპლექტებს ქმნიან, რომელთაგან ყოველი რამდენიმე გენის მრავალი ასლის მატარებელია. მაკრონუკლეუსის გენები ყოველდღიურ ფუნქციებს აკონტროლებენ, მაგალითად კვებას, ნარჩენების განდევნასა და წყლის ბალანსის შენარჩუნებას. 28.12 სურათის ზედა ნაწილზე გამოსახულია წამწამიანი პარამეციუმი, რომლის მაგალითზე განხილულია ეს ფუნქციები.

წამწამიანები ძირითადად უსქესოდ, ორად დაყოფით,

1. ინფიცირებული კოღო ანოფელესი კბენს ადამიანს. მის ნერწყვთან ერთად ადამიანის სხეულში სპოროზოიტები ხვდება.

2. სპოროზოიტები ადამიანის ღვიძლის უჯრედებში აღწევენ. რამდენიმე დღის შემდეგ ისინი რამდენიმე დაყოფას გადიან და მეროზოიტებად გარდაიქმნებიან, რომლებიც აპიკალური აპარატის დახმარებით სისხლის წითელი უჯრედების კედელს ხვრეტენ (იხილეთ ქვევით TEM).



7. ოოცისტა კოღოს ნაწლავის კედელში ზიგოტიდან ვითარდება. ის ათასობით სპოროზოიტს ათავისუფლებს, რომლებიც კოღოს სანერწყვე ჯირკვალში გადადიან.

მეროზოიტი



სისხლის წითელი უჯრედი

აპექსი

0,5μმ

3. მეროზოიტები სისხლის წითელ უჯრედებში 48 ან 72 საათის ინტერვალით (დამოკიდებულია სახეობაზე) უსქესოდ მრავლდებიან. შემდეგ მრავალი მეროზოიტი სისხლის უჯრედებიდან გამოდის, რაც პერიოდულ ციებცხელებას იწვევს. ზოგი მეროზოიტი ახალ სისხლის უჯრედებს ინფიცირებს.

4. ზოგი მეროზოიტი გარდაიქმნება გამეტოციტად.

5. სხვა კოღო ანოფელესი კბენს დაავადებულ ადამიანს და სისხლთან ერთად პლაზმოდიუმის გამეტოციტებს იწოვს.

6. გამეტები ყლიბდება გამეტოციტებიადან, განაყოფიერება კოღოს მომნელებელ ტრაქტში მიმდინარეობს და ზიგოტა ფორმირდება. ზიგოტა მთელი სასიცოცხლო ციკლის ერთადერთი დიპლოიდური სტადიაა.

▲ *სურათი 28.11* ***პლაზმოდიუმის, მალარიის გამომწვევი სპორიანის, ორსახლიანი სასიცოცხლო ციკლი.*** *(ფერი ბუნებრივს არ შეესაბამება).*

მრავლდებიან. ამ დროს მაკრონუკლეუსი გრძელდება და უფრო იხლიჩება, ვიდრე მიტოზურ დაყოფას გადის. გენეტიკური ცვალებადობა **კონიუგაციის** (სქესობრივი პროცესის, რომლის დროს ორი ინდივიდი ჰაპლოიდურ მიკრონუკლეუსებს ცვლის) შედეგია. მიაქციეთ ყურადღება 28.12 სურათის ქვედა ნაწილს, სადაც ჩანს, რომ წამწამიანებში რეპროდუქცია და კონიუგაცია დამოუკიდებელი პროცესებია. 2003 წელს ფრედ ჰატჩინსონის კიბოს კვლევის ცენტრის (სიეტლი) მეცნიერების გუნდმა აღმოაჩინა, რომ კუნიუგაციის გზით წამწამიანებს შეუძლიათ ტრანსპოზონებისა და ,,ეგოისტური" დნმ-ის სხვა ტიპების რაოდენობის შემცირება, რომელსაც გენომის შიგნით რეპლიკაცია შეუძლიათ. კონიუგაციის დროს, როცა მიკრონუკლეუსი მაკრონუკლეუსად ვითარდება, უცხო გენეტიკური ელემენტების ამოშლა მიმდინარეობს. ამ გზით ყოველი კონიუგაციის მსვლელობისას წამწამიანის გენომის თითქმის 15% პროცენტი შეიძლება ამოიშალოს.

კონცეფცია ტესტი 28.4

1. რა მორფოლოგიური თვისება შეესაბამება მოლეკულურ მონაცემებს, რომელთა მიხედვით პიროფიტული წყალმცენარეები, სპორიანები და წამწამიანები ერთ კლადაში შედიან?
2. „წითელმა მოქცევამ“ შეიძლება ჯანმრთელობის პრობლემა შეუქმნას ადამიანებს, რომლებიც ამ ადგილას მოპოვებული ზღვის პროდუქტებით იკვებებიან. რატომ?
3 რატომ არ არის სწორი წამწამებში მიმდინარე კონიუგაცია რეპროდუქციის ფორმად ჩავთვალოთ?

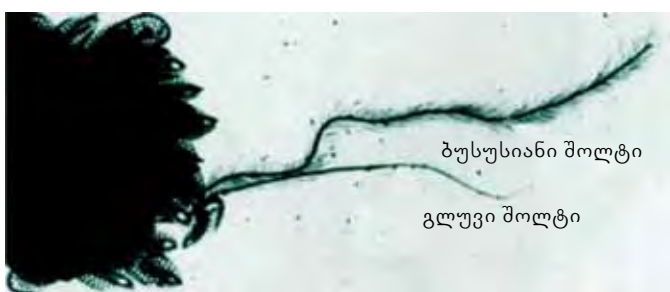
კონცეფცია 28.5

სტრამენოფილებს აქვთ „ბუსუსებიანი“ და გლუვი შოლტები

კლადა სტრამენოფილებში (Stramenopila, იგივე ჰეტეროკონტები) შედის როგორც ჰეტეროტროფების რამდენიმე ჯგუფი, ასევე წყალმცენარეების კონკრეტული ჯგუფები. კლადას სახელი (ლათინურად stramen – ჩალა, და *pilos* — თმა) დაერქვა იმ შოლტის გამო, რომელსაც მრავალი, ნაზი, თმისმაგვარი გამონაზარდი აქვს, რაც ამ უმარტივესების დამახასიათებელი ნიშანია. სტრამენოფილების უმეტესობაში ,,ბუსუსებიანი” შოლტი ,,გლუვ” (უთმო) შოლტთან დაწყვილებულია (სურათი 28.13). სტრამენოფილების ზოგ ჯგუფში შოლტიანია მხოლოდ მოძრავი, რეპროდუქციული უჯრედები.

ოომიცეტები (წყლის ობი და ნათესავები)

ოომიცეტებში შედის წყლის ობი, თეთრი ჟანგი და ვაზის ჭრაქი. ადრეული მორფოლოგიური კვლევებიდან გამომდინარეობდა, რომ ეს ორგანიზმები სოკოებია (oomyce ,,სოკოს კვერცხს” ნიშნავს). ოომიცეტების უმეტესობას აქვს მრავალ-



▲ *სურათი 28.13* ***სტრამენოფილას შოლტი.*** *სტრამენოფილების უმეტესობას, მაგალითად Synura petersenii - ს, აქვს ორი შოლტი: ერთი დაფარულია თხელი, ხშირი ბუსუსებით, ერთი კი გლუვია.*

ბირთვიანი ძაფები (ჰიფები) რომლებიც სოკოების ჰიფებს გვანან. თუმცა ოომიცეტებსა და სოკოებს შორის მნიშვნელოვანი სხვაობაა. როგორც წესი, ოომიცეტების უჯრედის კედელი ცელულოზისგან შედგება, სოკოების უჯრედის კედელი კი სხვა პოლისაქარიდისგან — ქიტინისგან. ოომიცეტების უმეტესობის სასიცოცხლო ციკლში დიპლოიდური მდგომარეობა ჭარბობს, რომელიც სოკოებში რედუცირებულია. ოომიცეტებს აქვს შოლტიანი უჯრედები, თითქმის ყველა სოკოს კი შოლტი არა აქვს. მოლეკულური სისტემატიკის საშუალებით დადგინდა, რომ ოომიცეტები სოკოების ახლო ნათესავები არ არიან. მათი გარეგნული მსგავსება კი კონვერგენტული ევოლუციის შედეგია (იხილეთ თავი 25). ორივეში, ოომიცეტებსა და სოკოებშიც, ძაფისმაგვარი სტრუქტურების ზედაპირის მოცულობასთან შეფარდების მაღალი კოეფიციენტი ზრდის ორგანიზმის გარემოდან საკვების ათვისების უნარს.

თუმცა ოომიცეტები პლასტიდების მატარებელი წინაპრების შთამომავლებია, მათ არც პლასტიდები და არც ფოტოსინთეზის უნარი აღარ აქვთ. ისინი ძირითადად პარაზიტებია ან რედუცენტები. წყლის ობის სახეობების უმეტესობა რედუცენტია, ისინი ძირითადად მტკნარ წყალში, მკვდარ წყალმცენარეებსა და ცხოველებზე ბუსუსებიანი მასის სახით იზრდებიან (სურათი 28.14). თეთრი ჟანგი და ვაზის ჭრაქი ხმელეთზე მობინადრე მცენარეების პარაზიტებია. მათი სპორები ძირითადად ქარით ვრცელდება, თუმცა სასიცოცხლო ციკლის გარკვეულ მომენტში ისინი შოლტიან ზოოსპორებს ქმნიან.

ოომიცეტების ეკოლოგიური გავლენა შეიძლება ძალიან დიდი იყოს. მაგალითად, ოომიცეტა *phytophthora infestans* კარტოფილის დაავადებას, ფიტოფტოროზს იწვევს, რომლის შედეგად კარტოფილის ღერო და ყუნწი შავ ლორწოდ გადაიქცევა. ფიტოფტოროზი იყო მეცხრამეტე საუკუნეში ირლანდიაში მომხდარი გამანადგურებელი შიმშილის მიზეზი, რომლის შედეგად მილიონი ადამიანი დაიღუპა და თითქმის ამდენივემ ირლანდია დატოვა. ეს დაავადება დღესაც დიდი პრობლემაა. ის იწვევს შეერთებულ შტატებში მოსავლის 15%-იან დანაკარგს. რუსეთის იმ ნაწილებში, სადაც პესტიციდებს არ იყენებენ კი 70%-ანს. პათოგენის უკეთესი კვლევისთვის მოლეკულურმა ბიოლოგებმა 1840 წლის ირლანდიური დაავადებული კარტოფილიდან ფიტოფტორას დნმ გამოყვეს. გენეტიკური კვლევებით დადასტურდა, რომ ოომიცეტამ ბოლო ათწლეულების განმავლობაში მეტი პათოგენურობის და პესტიციდების მიმართ მეტი მდგრადობის გენები შეიძინა. მეცნიერები დაავადების წინააღმდეგ ახალი საშუალებების შესაქმნელად როგორც ფიტოფტორას, ასევე კარტოფილის გენომს იკვლევენ.. მაგალითად, 2003 წელს მკვლევრების გუნდმა ფიტოფტორიზის მიმართ რეზისტენტული გარეული კარტოფილიდან გენები გადაიტანა და ფიტოფტორიზის მიმართ რეზისტენტული კარტოფილის ხაზი გამოიყვანა.

კაჟოვანი წყალმცენარეები (Diatomeae)

კაჟოვანი წყალმცენარეები (ლათ. Diatomeae, anu Bacillariophyta) ერთუჯრედიანი წყალმცენარეებია, რომელთა უჯრედს ორგანულ მატრიქსში მოთავსებული და ჰიდრატ-

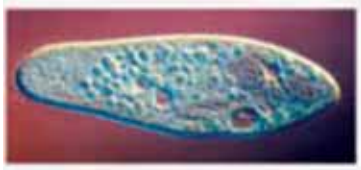
სურათი 28.12

კვლევა: წამწამიანი *Paramecium caudatum*-ის სტრუქტურა და ფუნქცია

კვება, ნარჩენების გამოყოფა და წყლის ბალანსი.

პარამეციუმი მტკნარი წყლის სხვა უმარტივესების მსგავსად, ჰიპოტონური გარემოდან წყალს ოსმოსის გზით მუდმივად იღებს. რადიალური არხებიდან ბუშტის მსგავს კუმშვად ვაკუოლში ზედმეტი წყალი გროვდება და პლაზმური მემბრანის გავლით გარეთ პერიოდულად გამოიდევნება.

პარამეციუმის ზედაპირს ათასობით წამწამი ფარავს.



50 µმ

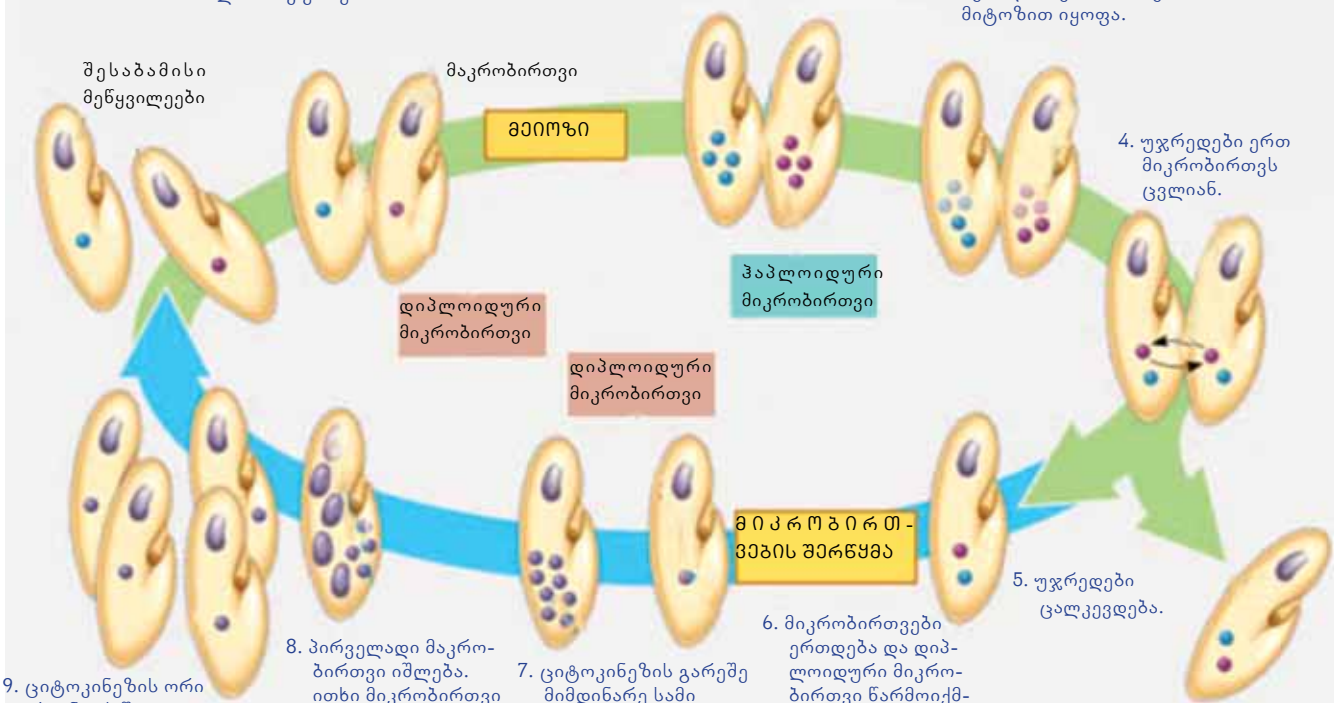


პარამეციუმი ძირთადად ბაქტერიებით იკვებება. წამწამების რიგები განლაგებულია ძაბრის ფორმის პირის ჩაღრმავებასთან, საკვები უჯრედის ,,პირში" წამწამების მოძრაობით ხვდება. აქ მას საკვები ვაკუოლებით ფაგოციტოზის საშუალებით შთაინთქავს.

საკვები ვაკუოლები დაკავშირებულია ლიზოსომებთან. საკვების მონელების შემდეგ ვაკუოლი უჯრედში მარყუჟის ფორმის გზით მოძრაობს.

საკვები ვაკუოლის მოუნელებელი ნაწილი გამოიყოფა, როცა ვაკუოლი პლაზმური მემბრანის სპეციალიზირებულ რეგიონს ემაგრება, რომელიც ანალური ხვრელის მსგავსად ფუნქციონირებს.

კონიუგაცია და გამრავლება



1. დაწყვილებად ორი უჯრედი ერთმანეთის გვერდი-გვერდ ლაგდება და ერთმანეთს ნაწილობრივ ერწყმის.

2. მიკრობირთვი გადის მეიოზს. ყოველ უჯრედში ოთხი ჰაპლოიდური მიკრობირთვი წარმოიქმნება.

3. ოთხიდან სამი მიკრობირთვი იშლება. დარჩენილი მიკრობირთვი მიტოზით იყოფა.

4. უჯრედები ერთ მიკრობირთვს ცვლიან.

5. უჯრედები ცალკევდება.

6. მიკრობირთვები ერთდება და დიპლოიდური მიკრობირთვი წარმოიქმნება.

7. ციტოკინეზის გარეშე მიმდინარე სამი მიტოზური დაყოფის შედეგად რვა მიკრობირთვი წარმოიქმნება.

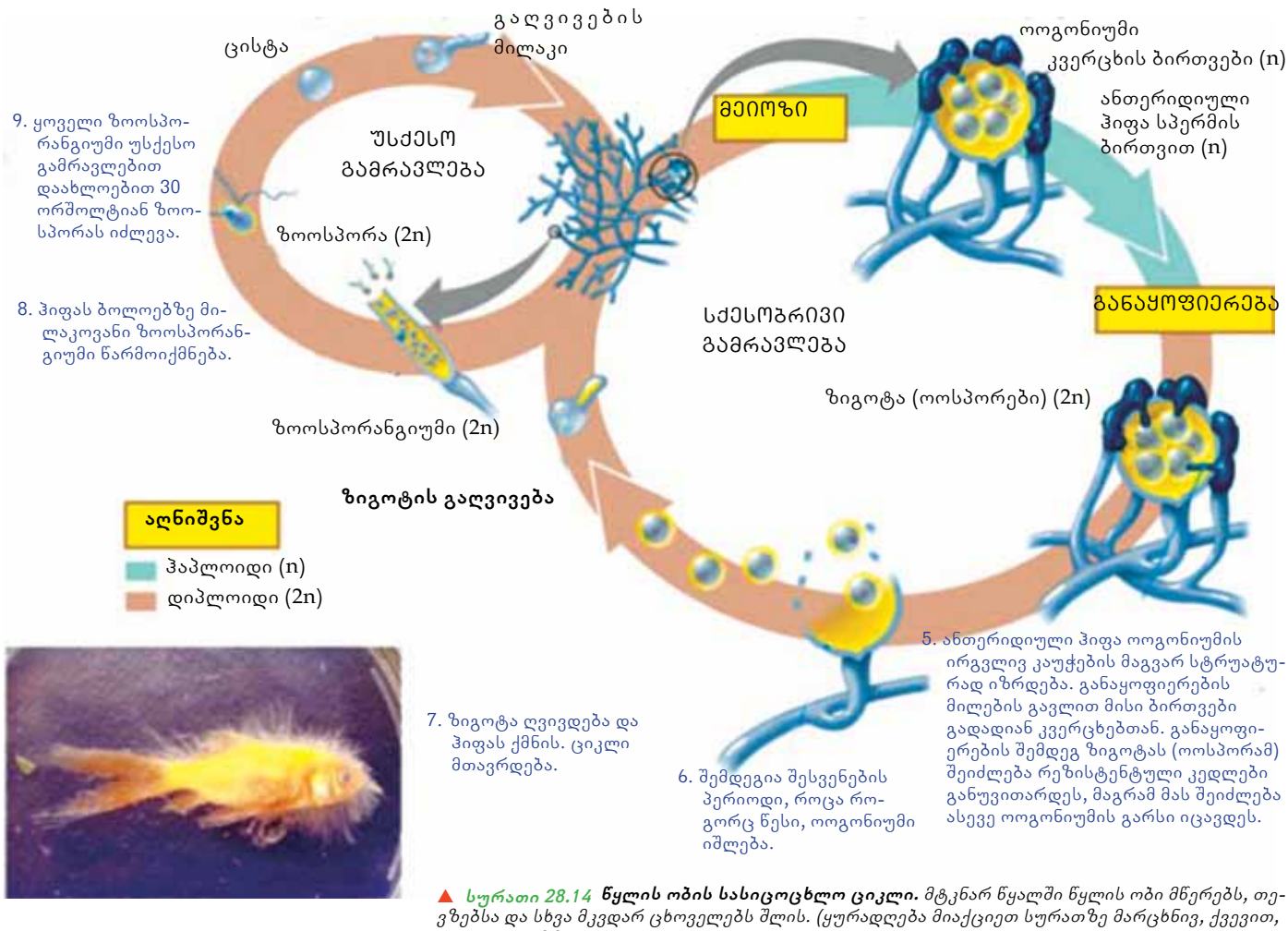
8. პირველადი მაკრობირთვი იშლება. ითხი მიკრობირთვი მაკრობირთვებად გარდაიქმნება, დანარჩენი ოთხი მიკრობირთვებად რჩება.

9. ციტოკინეზის ორი რაუნდის შედეგად უჯრედი ოთხად იყოფა. თითოეულში ერთი მაკრობირთვი და ერთი მიკრობირთვი ხვდება.

გასაღები

კონიუგაცია

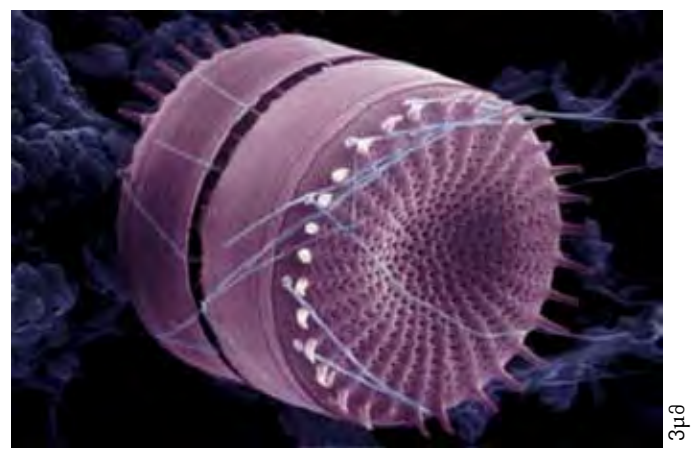
გამრავლება



▲ *სურათი 28.14* ***წყლის ობის სასიცოცხლო ციკლი.*** *მტკნარ წყალში წყლის ობი მწერებს, თევზებსა და სხვა მკვდარ ცხოველებს შლის. (ყურადღება მიაქციეთ სურათზე მარცხნივ, ქვევით, ოქროს თევზზე გამოსახულ ჰიფებს).*

ირებული კვარცისგან შემდგარი უნიკალური, შუშის მსგავსი კედელი აქვს. ის ორი ნაწილისგან შედგება, რომლებიც ფეხსაცმლის კოლოფისა და მისი სახურავის მსგავსად გადაიფარება (სურათი 28.15). კედლები მტაცებლის ყბებისგან ეფექტურ დაცვას უზეუნვეკყოფენ: 2003 წელს გერმანელმა მკვლევრებმა აღმოაჩინეს, რომ ცოცხალი კაჟოვანი წყალმცენარეები დაახლოებით 1,4 მილიონ კგ/მ2 წნევას უძლევენ. ეს იგივე წნევაა, რომელიც მაგიდის ფეხზე მოვა, თუ მასზე სპილო დადგება! დიატომების ძალის უმეტეს ნაწილს უზრუნველყოფს მათი უჯრედის კედელში არსებული ნახვრეტებისა და ღარების ნატიფი ბადე. უჯრედის კედელი გლუვი რომ ყოფილიყო, მის დასამტვრევად 60%-ით ნაკლები ძალა იქნებოდა საჭირო.

წლის უმეტესი ნაწილის განმავლობაში კაჟოვანი წყალმცენარეები უსქესოდ, მიტოზით მრავლდებიან. ამ დროს ყოველი შვილობილი უჯრედი მშობლიური უჯრედის კედელ-



▲ *სურათი 28.15* ***მტკნარი წყლის კაჟოვანი წყალმცენარეები (შეღებილი SEM).***



▲ *სურათი 28.16* ***კაჟოვანი წყალმცენარეების მრავალფეროვნება (LM).***

ის ნახევარს იღებს და ახალ კედელს ქმნის, რომელიც ძველზე შიგნიდან მორგებულია. ზოგი სახეობას ცისტის სახით რეზისტენტული სტადია ახასიათებს. კაჟოვან წყალმცენარეებში სქესობრივი გამრავლება იშვიათია. ამ დროს წარმოქმნება კვერცხუჯრედი და სპერმა; სხვადასხვა სახეობებში სპერმის უჯრედები შეიძლება ამებოიდური ან შოლტიანი იყოს.

კაჟოვანი წყალმცენარეები უმარტივესების ძალიან მრავალფეროვანი ჯგუფია. დღეისთვის იდენტიფიცირებულია 100,000 სახეობა (სურათი 28.16). ისინი როგორც ოკეანეების, ასევე ტბების ფიტოპლანქტონის ძირითადი შემადგენელი ნაწილია: ზღვის ზედაპირიდან აღებული წყლის ერთი კასრი შეიძლება მილიონობით მიკროსკოპულ წყალმცენარეს შეიცავდეს. ოქროსფერი და მურა წყალმცენარეების მსგავსად, კაჟოვანები საკვებს გლუკოზის პოლიმერის - ლამინარინის ფორმით ინახავენ. ზოგი კაჟოვანი წყალმცენარე საკვებს ზეთოვანი ნივთიერების სახით ინახავს.

დანალექი ქანების ძირითადი კომპონენტია ნამარხი კაჟოვანი წყალმენარეების კედლების უზარმაზარი რაოდენობა, რომელიც ცნობილია კიზელგურის სახელით. მას ფილტრების მოსამზადებლად და სხვა მრავალი მიზნისთვის მოიპოვებენ. აღსანიშნავია კაჟოვანების შენატანი ნანოტექნოლოგიის განვითარებაში, სხვადასხვა ფორმის მიკროსკოპული დეტალების სახით. კაჟოვანები ნიჟარების მშენებლობისას მიკროსკოპული კომპონენტების რთულ, სამგანზომილებიან ერთობას ქმნიან. ნანო-ინჟინერებისთვის ეს პროცესი მინიატურული ძრავების, ლაზერებისა და სამედიცინო აღჭურვილობის სისტემების შექმნის ხერხია. ისინი იმაზეც კი ფიქრობენ, რომ შეცვალონ კაჟოვანების დნმ ადამიანისთვის სპეციფიკური სტრუქტურების შესაქმნელად.

ოქროსფერი წყალმცენარეები

ოქროსფერ წყალმცენარეებს ანუ chrysophyta-s (ბერძნულად *chrysos* – ოქროსფერი), სახელი ფერის გამო დაერქვა, რომელსაც ყვითელი და ყავისფერი კაროტინოიდები განაპირობებს. როგორც წესი, ოქროსფერი წყალმცენარეების უჯრედები ორშოლტიანია. ორივე შოლტი მიმაგრებულია უჯრედის ერთ ბოლოსთან. მრავალი ოქროსფერი წყალმცენარე მტკნარი წყლისა და ზღვის პლანქტონის შემადგენელი ნაწილია. ყველა ოქროსფერი წყალმცენარე ფოტოსინთეზს აწარმოებს, მაგრამ, ამავე დროს ზოგი სახეობა მიქსოტროფია. მათ გახსნილი ორგანული კომპონენტების აბსორბცია ან ფაგოციტოზის გზით საკვების ნაწილაკებისა და პროკარიოტების მონელება შეუძლია. სახეობების უმეტესობა ერთუჯრედიანია, მაგრამ ზოგი, მაგალითად მტკნარი წყლის გვარი *Dinobryon*-ი, კოლონიურია (სურათი 28.17). თუ უჯრედების სიმჭიდროვემ გარკვეულ დონეს გადააჭარბა, ბევრი სახეობა ქმნის რეზისტენტულ ცისტას, რომელიც ათწლეულების განმავლობაში არსებობს.



▲ *სურათი 28.17* ***ოქროსფერი კოლონიური წყალმცენარე — დინობრიონი, რომელიც მტკნარ წყალში ბინადრობს (LM).***

მურა წყალმცენარეები

ყველაზე დიდი და რთული აგებულების წყალმცენარეა **მურა წყალმცენარე** -phaeophyta (ბერძნულად *phaios* — მუქი, ყავისფერი). ყველა მათგანი მრავალუჯრედიანია, უმეტესობა ზღვის ბინადარია. მურა წყალმცენარეები ფართოდ გავრცელებულია ზომიერი სარტყელის სანაპირო ზოლის ცივ წყლებში. მათთვის დამახასიათებელია ყავისფერი ან მუქი შეფერილობა, რომელსაც პლასტიდებში არსებული კაროტინები განაპირობებს. მათი პლასტიდები ოქროსფერია და კაჟოვანი წყალმცენარეების პლასტიდების ჰომოლოგიურია.

მურა წყალმცენარეებში შედის მრავალი სახეობა, რომელსაც ჩვეულებრივ ზღვის წყალმცენარეებს ეძახიან (ზოგი დიდი ძოწეული და მწვანე წყალმცენარეების მრავალუჯრედიან სახეობებსაც წყალმცენარეებს მიაკუთვნებენ. ჩვენ



▲ *სურათი 28.18* ***ოკეანის ნაპირთან ცხოვრებასთან ადაპტირებული წყალმცენარეები.*** *ზღვის პალმა (Postelsia) ჩრდილო-დასავლეთი შეერთებული შტატებისა და დასავლეთი კანადის სანაპიროსთან, კლდეებზე ბინადრობს. ამ მურა წყალმცენარის თალუსი კარგადაა ადაპტირებული. ის მტკიცედაა დამაგრებული და მიმოქცევის დიდ ტალღებს შესანიშნავად უძლევს.*



▲ *სურათი 28.19* ***ლამინარიის ტყე.*** *ზომიერ სანაპირო წყლებში მობინადრე ლამინარია უამრავი ორგანიზმის ჰაბიტატია და საკვების წყაროც (სარეწაო მნიშვნელობის თევზების მრავალი სახეობის ჩათვლით),. Macrocystis გვარის წარმომადგენელი, ჩვეულებრივი ლამინარია, რომელიც შეერტებული შტატების სანაპიროებთან წყნარ ოკეანეში ბინადრობს, შეიძლება ერთ სეზონში 60 მეტრამდე გაიზარდოს. სხვა ორგანიზმთან შედარებით ის ყველაზე სწრაფ ხაზობრივ ზრდას ავლენს.*

მათზე ამ თავში, მოგვიანებით, ვისაუბრებთ). ამ წყალმცენარეებს ყველა სხვა წყალმცენარეებთან შედარებით რთული, მრავალუჯრედიანი აგებულება ახასიათებს. ზოგს სპეციალიზირებული ქსოვილებიც და ორგანოებიც აქვს, რომლებიც ხმელეთის მცენარეების შესაბამის ორგანოებს წააგავს. მაგრამ მრავალი კვლევა ადასტურებს, რომ წყალმცენარებისა და ხმელეთის მცენარეების ევოლუციურ შტოებში მსგავსება დამოუკიდებლად განვითარდა და ანალოგიას, და არა ჰომოლოგიას წარმოადგენს.

თალუსი (ბერძნულად *thallos* – ყლორტია) წყალმცენარის სხეულს დაერქვა, რომელიც ხმელეთის მცენარეების სხეულის მსგავსია. ხმელეთის მცენარის სხეულისგან განსხვავებით, თალუსს ნამდვილი ფესვები, ღეროები და ფოთლები არა აქვს. წყალმცენარის ტიპური თალუსი შედგება ფესვისმაგვარი "**კავისგან**", რომლითაც ის ნიადაგს ემაგრება, ღეროსმაგვარი **ღერძისგან**, რომელსაც ემაგრება ფოთლისმაგვარი **ფირფიტები** (სურათი 28.18). ფოტოსინთეზი ძირითადად ფოთლისმაგვარ ფირფიტებში ხდება. ზოგ მურა წყალმცენარეს აქვს "ტივტივა", რომლის საშუალებით ფირფიტები წყლის ზედაპირთან ახლოს ჩერდებიან. მიმოქცევის ზონიდან მოშორებით, ღრმა წყლებში, გიგანტური წყალმცენარე ლამინარია ბინადრობს (სურათი 28.19). ამ მურა წყალმცენარის ღერძმა შეიძლება სიგრძეში 60 მეტრს მიაღწიოს.

მიმოქცევის ზონაში მობინადრე წყალმცენარეებმა უნდა ტალღების დარტყის ძალას და უკუქცევას გაუძლონ (დღეში ორჯერ), რომლის შედეგად წყალმცენარე მშრალი ატმოსფეროსა და ინტენსიური გამოსხივების გავლენის ქვეშ ექცევა. უნიკალური ადაპტაციები ხელს უწყობს წყალმცენარეების გადარჩენას. მაგალითად, მათი უჯრედების გარსი ცელულოზისგან და ჟელეს მაგვარი პოლისაქარიდებისგან შედგება, რაც თალუსზე ტალღების დარტყმას ამცირებს და უკუქცევისას წყალმცენარეს ამოშრობისგან იცავს.

ადამიანის მიერ წყალმცენარეების გამოყენება

წყალმცენარეები – მურა და მრავალუჯრედიანი ძოწეული და მწვანე წყალმცენარეები - ადამიანისთვის მნიშვნელოვანი რესურსია. მრავალ წყალმცენარეს საკვებად იყენებენ. მაგალითად, მურა წყალმცენარე ლამინარიას (იაპონურად ,,კომბუ") წვნიანის მოსამზადებლად იყენებენ, ძოწეული წყალმცენარე პორფირასგან (იაპონურად ,,ნორი") ხრაშუნა ფირფიტებს ამზადებენ ან მის ფირფიტებში სუშის ახვევენ (სურათი 28.20). წყალმცენარის უჯრედის გარსის ჟელესმაგვარ ნივთიერებას (მურა წყალმცენარეებში - ალგინი, ძოწეულ წყალმცენარეებში - აგარი და კარაგინანი) მრავალი საკვების მომზადებისას იყენებენ, მაგალითად: პუდინგის, ნაყინისა და სალათის საწებლების.



(ა) წყალმცენარეები ბადეზე ნაპირის წყალმარჩხ ადგილეზე იზრდება.



(ბ) მუშა წყალმცენარეებს ბამბუკის ფიცრებზე გასაშრობად ათავსებს.



(გ) ქაღალდის ფურცლის სისქის ნორის პრიალა, მინარელებით მდიდარ ფირფიტებს ზღვის პროდუქტებისგან და ბოსტნეულისგან სუშის მომზადებისას იყენებენ.

▲ *სურათი 28.20* ***საკვებად ვარგისი წყალმცენარეები.*** *ნორი ტრადიციული იაპონური საკვებია, რომელსაც წყალმცენარე პორფირასგან ამზადებენ (ძოწეული წყალმცენარე, რომელზეც ამ თავში უფრო დაწვრილებით ვისაუბრებთ).*

თაობათა მონაცვლეობა

მრავალუჯრედიან წყალმცენარეებში სხვადასხვა სასიცოცხლო ციკლი განვითარდა. ყველაზე რთულია სასიცოცხლო ციკლი, რომელსაც **თაობათა მონაცვლეობა** ახლავს ანუ ჰაპლოიდური და დიპლოიდური ფორმები ერთმანეთს ენაცვლება. მაგრამ ჰაპლოიდური და დიპლოიდური მდგომარეობის მონაცვლეობა ყველა სქესობრივი სასიცოცხლო ციკლის შემადგენელი ნაწილია. მაგალითად, ადამიანის გამეტა ჰაპლოიდურია. მაგრამ თაობათა მონაცვლეობაზე საუბრისას მხოლოდ ისეთ სასიცოცხლო ციკლს ვგულისხმობთ, როცა ჰაპლოიდური და დიპლოიდური სტადიაც მრავალუჯრედიანია. როგორც 29-ე თავში ნახავთ, თაობათა მონაცვლეობა ყველა მცენარის სასიცოცხლო ციკლში განვითარდა.

მურა წყალმცენარის - ლამინარიას რთული სასიცოცხლო ციკლი თაობათა მონაცვლეობის მალაგითია (სურათი 28.21). დიპლოიდურ ინდივიდს სპოროფიტი დაარქვეს, ვინაიდან ის რეპროდუქციულ უჯრედებს - ზოოსპორებს იძლევა. ზოოსპორა მდედრ და მამრ ჰაპლოიდ გამეტოფიტად ვითარდება, რომლებიც გამეტებს ქმნიან. ორი გამეტას შერწყმის შედეგად (განაყოფიერება ან სინგამია) დიპლოიდურ ზიგოტას ვიღებთ, რომელიც ახალ სპოროფიტს აძლევს დასაბამს. ლამინარიის შემთხვევაში ორი თაობა **ჰეტერომორფულია**, ანუ სპოროფიტი და გამეტოფიტი სტრუქტურულად განსხვავებულია. სხვა წყალმცენარეების სასიცოცხლო ციკლში გვაქვს **იზომორფული** თაობების მონაცვლეობა, როცა სპოროფიტი და გამეტოფიტი გარეგნულად ერთმანეთის მსგავსია, თუმცა მათი ქრომოსომების რიცხვი განსხვავდება.

კონცეფცია ცდისა 28.5

1. რომელი უნიკალური უჯრედული თვისება საერთოა ყველა სტრამენოფილისთვის?
2. შეადარეთ ოომიცეტებისა და ოქროსფერი წყალმცენარეების კვება.
3. როგორაა მორგებული მურა წყალმცენარის - ლამინარიას აგებულება მის ჰაბიტატს, მიმოქცევის ზონას?

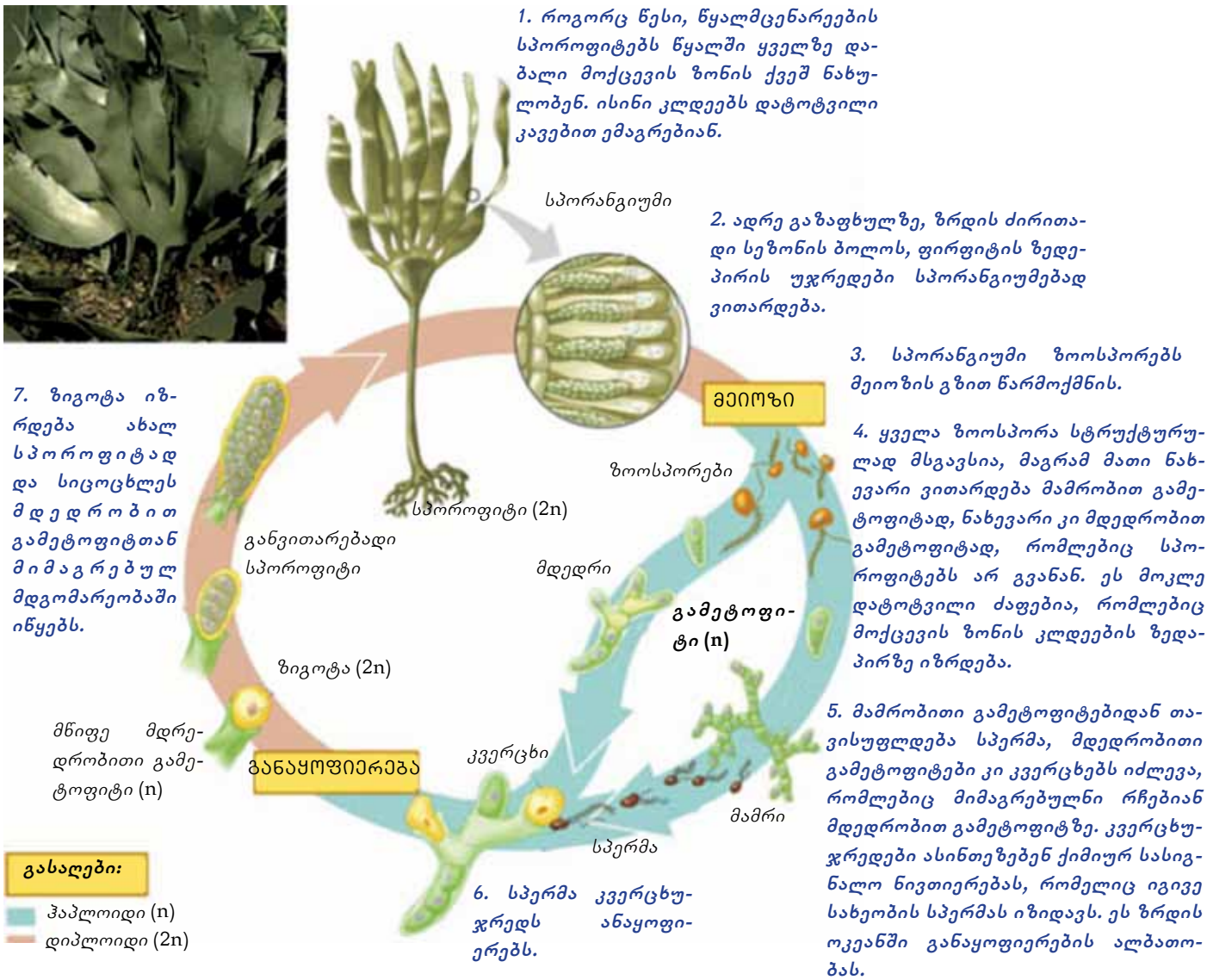
კონცეფცია 28.6

ცერკოზოას და რადიოლარიების ფსევდოპოდიები ძაფისებრია

ახალ კლადა ცერკოზოაში (Cercozoa) შედის მრავალი სახეობა. ისინი იმ ორგანიზმებს მიეკუთვნებიან, რომელსაც ზოგადად **ამებებს** ვეძახით. **ამებას** ადრე **ფსევდოპოდიების** (ცრუფეხების) მეშვეობით მოძრავ და მკვებავ უმარტივესებს მიაკუთვნებდნენ. ფსევდოპოდა წაგრძელებაა, რომელიც უჯრედის ზედაპირის ნებისმიერ ადგილას შეიძლება გაჩნდეს. ამებას გადაადგილებისას ფსევდოპოდია იწელება, გარკვეულ წერტილზე ფიქსირდება და შემდეგ იქ დანარჩენი ციტოპლაზმაც გადაიღვრება. მოლეკულურ სისტემატიკაზე დაყრდნობით ცხადი გახდა, რომ ამება არ არის მონოფილეტური ჯგუფი. ეს ორგანიზმები ეუკარიოტების შორეულად მონათესავე მრავალ ტაქსონს შორის გაბნეულია. კლადა ცერკოზოას წარმომადგენლები სხვა ამებებისგან ძაფისმაგვარი ფსევდოპოდიებით განსხვავდება. ცერკოზოაში შედიან ქლორარაქნიოფიტები (ისინი ამ თავში ადრეც ვახსენეთ, როცა მეორად ენდოსიმბიოზზე ვსაუბრობდით) და ფორამინიფერები. მეორე კლადას, რადიოლარიას (Radiolaria) წარმომადგენლებს ასევე აქვთ ძაფისმაგვარი ფსევდოპოდია და ცერკოზოას ახლო ნათესავები არიან.

ფორამინიფერები

ფორამინიფერებს (ლათინურად *foramen* — პატარა ნახვრეტი და *ferre* — მატარებელი) ან ფორამებს სახელი ფორებიანი ნიჟარის — **ტესტის** გამო დაერქვათ (სურათი 28.22). ფორამების ტესტები მრავალსაკნიანია და ორგანული მასალისგან შედგება, რომელსაც სიმკვრივეს კალციუმის კარბონატი ანიჭებს. ფორებიდან გაშვერილი ფსევდოპოდიები ცურვაში, ნიჟარის ფორმირებასა და კვებაში მონაწილეობს. ნიჟარაში მობინადრე ფოთოსინთეზის უნარის მქონე წყალმცენარე მრავალი ფორამის სიმბიონტია და მას საკვებს ასევე აწვდის. ფორამინიფერები როგორც ოკეანეში, ასევე მტკნარ წყალში ბინადრობენ. სახეობების უმეტესობა ქვიშაში ცხოვრობს ან კლდეებსა და წყალმცენარეებს ემაგრება, ზოგი კი პლანქტონის მრავალრიცხოვანი ბინადარია. ყველაზე დიდი ფორა-



▲ *სურათი 28.21* **ლამინარიას სასიცოცხლო ციკლი თაობათა მონაცვლეობის მაგალითია.**

მინიფერები დიამეტრში რამდენიმე სანტიმეტრს აღწევენ, თუმცა ერთუჯრედიანი ორგანიზმები არიან.

ფორამინიფერების დადგენილი სახეობების ოთხმოცდაათი პროცენტი ცნობილია ნამარხებიდან. სხვა უმარტივესების კიროვან ნამარხებთან ერთად, ფორამინიფერების ნიჟარები ზღვის დანალექი ქანების (ხმელეთზე განლაგებული დანალექი კლდეების ჩათვლით) შემადგენელი ნაწილია. ფორამინიფერების ნამარხები მსოფლიოს სხვადასხვა ადგილას განლაგებული დანალექი ქანების ასაკის დადგენისთვის შესანიშნავი მარკერია.

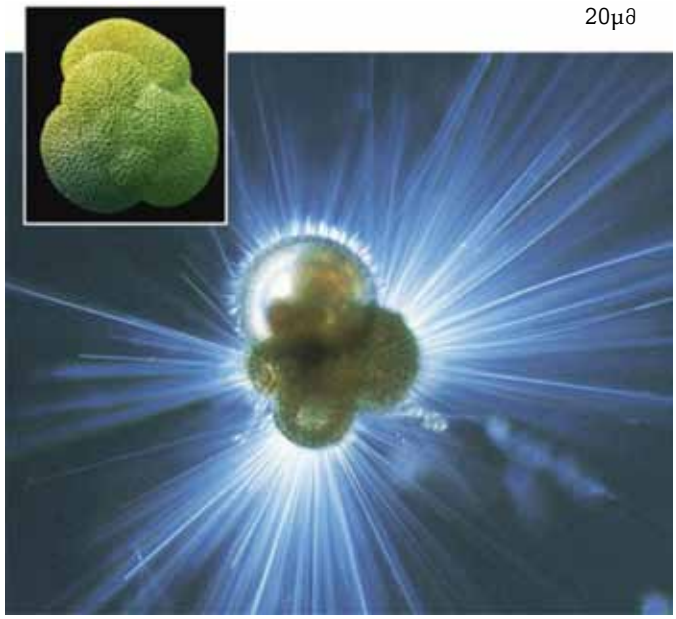
რადიოლარიები

რადიოლარიები კვარცისგან შემდგარი ნატიფი აგებულების ნიჟარების მქონე ზღვის უმარტივესებია. რადიოლარიების ფსევდოპოდიები – აქსოპოდიები - ცენტრალური სხეულიდან იტოტება. სიმტკიცეს მათ მიკრომილაკების შეკვრები ანიჭებს (სურათი 28.23). მიკრომილაკები დაფარულია ციტოპლაზმის თხელი ფენით. ფაგოციტოზისას ციტოპლაზმა გარს ერტყმის მცირე მიკროორგანიზმებს, რომლებიც აქსოპოდიას ეხებიან. შთანთქმული მსხვერპლი ციტოპლაზმის ნა-

კადს უჯრედის მთავარი ნაწილისკენ მიაქვს. რადიოლარიების სიკვდილის შემდეგ მათი ნიჟარები ზღვის ფსკერზე ილექება და შლამის მასას ქმნის. ზოგიერთ ადგილას შლამის სისქე რამდენიმე ასეულ მეტრს აღწევს.

კონცეფცია ცხრილი 28.6

1. ფორამინიფერების ნამარხები კარგად შემონახულია. რატომ?
2. შეადარე ფორამინიფერებისა და რადიოლარიებია კვება.

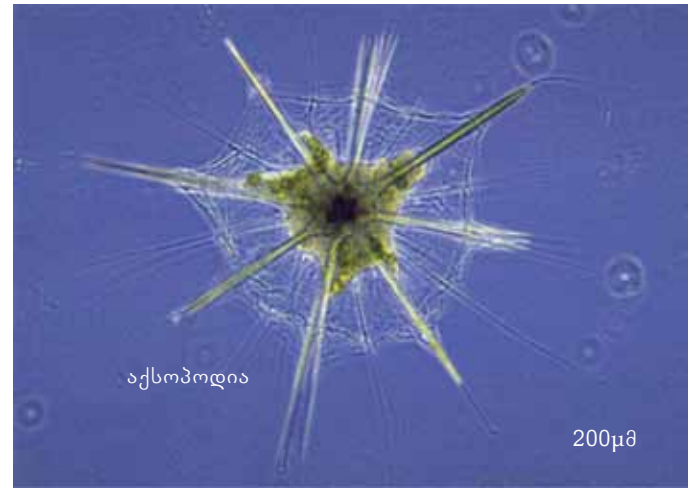


▲ *სურათი 28.22* ***გლობიგერინა (რიგი Globigerinida) ფორამი ლოკოკინას მსგავსი ნიჟარის მქონე ფორამინიფერაა.*** *ძაფისმაგვარი ფსევდოპოდიები ნიჟარის ფორებიდან ვრცელდება (LM). ელექტრონულ მიკროსკოპში ჩანს ფორამინიფერას კიროვანი ნიჟარა.*

კონცეფცია 28.7

ამებასნაირების ფსევდოპოდია მომრგვალოა

ამებას მრავალი სახეობა, რომელსაც უფრო მომრგვალებული, ვიდრე ძაფისმაგვარი ფსევდოპოდიები აქვს, კლადა ამებოზოაში (Amoebozoa) შედის. ამ კლადაში გაერთიანებულია შიშველი ლობოზური ამებები (Gymnamoeba), ამებიოზის გამომწვევი ამებები (Entamoeba) და მიკსომიცეტები.



▲ *სურათი 28.23* ***რადიოლარია.*** *წითელ ზღვაში ნაპოვნი რადიოლარიას ცენტრალური სხეულიდან მრავალი ძაფისმაგვარი აქსოპოდია იტოტება (LM).*

შიშველი ლობოზური ამებები

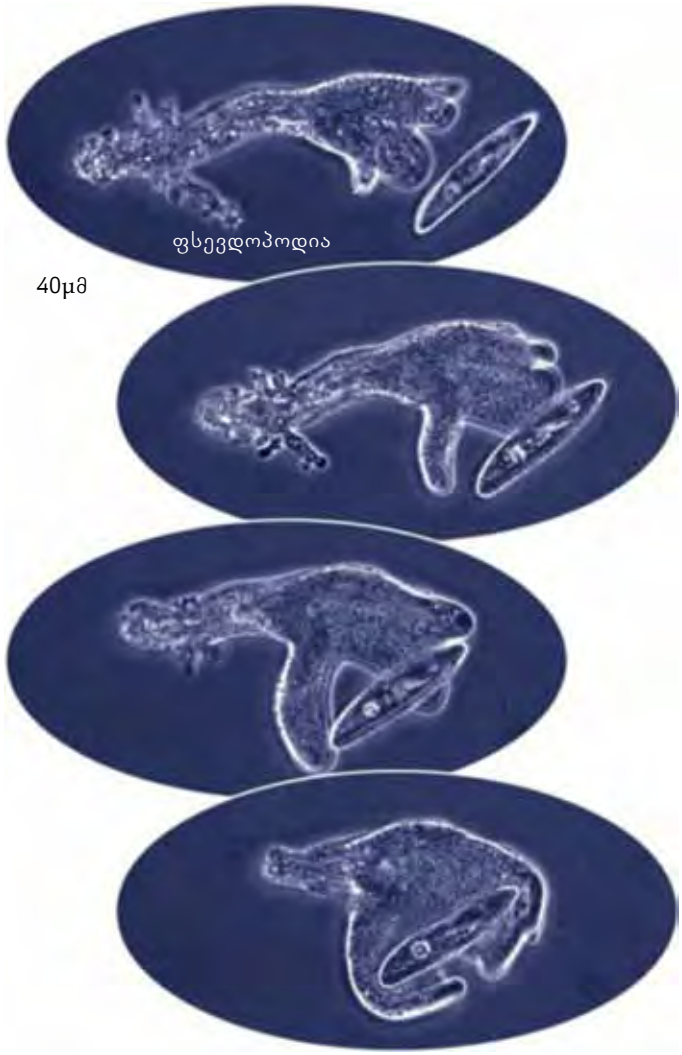
Gymnamoeba ამებების დიდი და მრავალფეროვანი ჯგუფია. ეს ერთუჯრედიანი უმარტივესები ნიადაგში, მტკნარ წყალში და ზღვაშიც გვხვდება. მათი უმეტესობა ჰეტეროტროფია, რომლებიც ბაქტერიებსა და სხვა უმარტივესებს აქტიურად ეძებენ და სპობენ (სურათი 28.24). ზოგი შიშველი ამება დეტრიტით (მკვდარი ორგანიზმებით) იკვებება.

ამებიაზის გამომწვევი ამებები

ამებების უმეტესობა თავისუფლად მცხოვრები ორგანიზმია. გვარ Entamoeba-ში კი შედიან პარაზიტები, რომლებიც როგორც ხერხემლიანების ყველა კლასის წარმომადგენლებს, ასევე უხერხემლოებსაც აინფიცირებენ. ადამიანი, როგორც მინიმუმ, Entamoeba-ს ექვსი სახეობის მასპინძელია, მაგრამ პათოგენად მხოლოდ ერთია - *E. histolytica* აღიარებული. ის ამების დიზენტერიას იწვევს და დაინფიცირებული სასმელი წყალით, საკვებით ან ჭურჭელით ვრცელდება. ამ დაავადებით მსოფლიოში ყოველ წელს 100000 ადამიანი იღუპება. პარაზიტებით გამოწვეული სიკვდილიანობის მიხედვით ის, მალარიისა და შისტოსომოზის შემდეგ, მესამე ადგილზე იმყოფება (იხილეთ თავი 33).

მიქსომიცეტები

მიქსომიცეტები ან mycetozoa (რაც ლათინურად ,,სოკო ცხოველს" ნიშნავს) ადრე სოკოდ ითვლებოდა, ვინაიდან სოკოს მსგავსად ნაყოფსხეულს წარმოქმნის, რომელიც სპორების გავრცელებას ეხმარება. თუმცა მსგავსება მიქსომიცეტებსა და სოკოებს შორის ევოლუციური კონვერგენციის კიდევ ერთი მაგალითია. მოლეკულურმა სისტემატიკოსებმა მოათავსეს მიქსომიცეტები კლადა Amoebozoa –ში და თვლიან, რომ ისინი ერთუჯრედიანი gymnamoeba-ს მსგავსი წი-



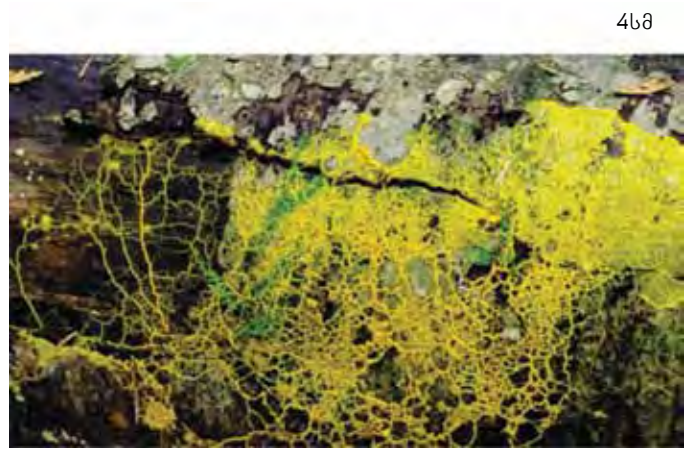
▲ *სურათი 28.24* ***შიშველი ლობოზური ამებას კვება.*** *ვიდეოფირიდან შერჩეულ გამოსახულებებზე ნაჩვენებია Amoeba sp., რომელიც მომრგვალო ფსევდოპოდიას მისი მსხვერპლის, წამწამიანის შთანთქმისთვის იყენებს.*

ნაპრების შთამომავლებია. მიქსომიცეტები ორ მთავარ შტოდ, პლაზმოდიურ მიქსომიცეტებად და უჯრედულ მიქსომიცეტებად დაითიშნენ, რომლებსაც ნაწილობრივ სასიცოცხლო ციკლის

პლაზმოდიური მიქსომიცეტები

პლაზმოდიური მიქსომიცეტების მრავალი სახეობა მკვეთრად პიგმენტირებულია და ხშირად ყვითელი ან ნარინჯისფერია (სურათი 28.25). სასიცოცხლო ციკლის ერთ-ერთ სტადიაზე ისინი მასას - **პლაზმოდიუმს** ქმნიან, რომელმაც დიამეტრში შეიძლება მრავალ სანტიმეტრს მიაღწიოს (სურათი 28.26). (არ აგერიოთ მიქსომიცეტას პლაზმოდიუმი აპიკომპლექსების პარაზიტ პლაზმოდიუმთან).

ზომის მიუხედავად, პლაზმოდიუმი არ არის მრავალუჯრედიანი. ეს ციტოპლაზმის მასაა, რომელსაც მემბრანები არ



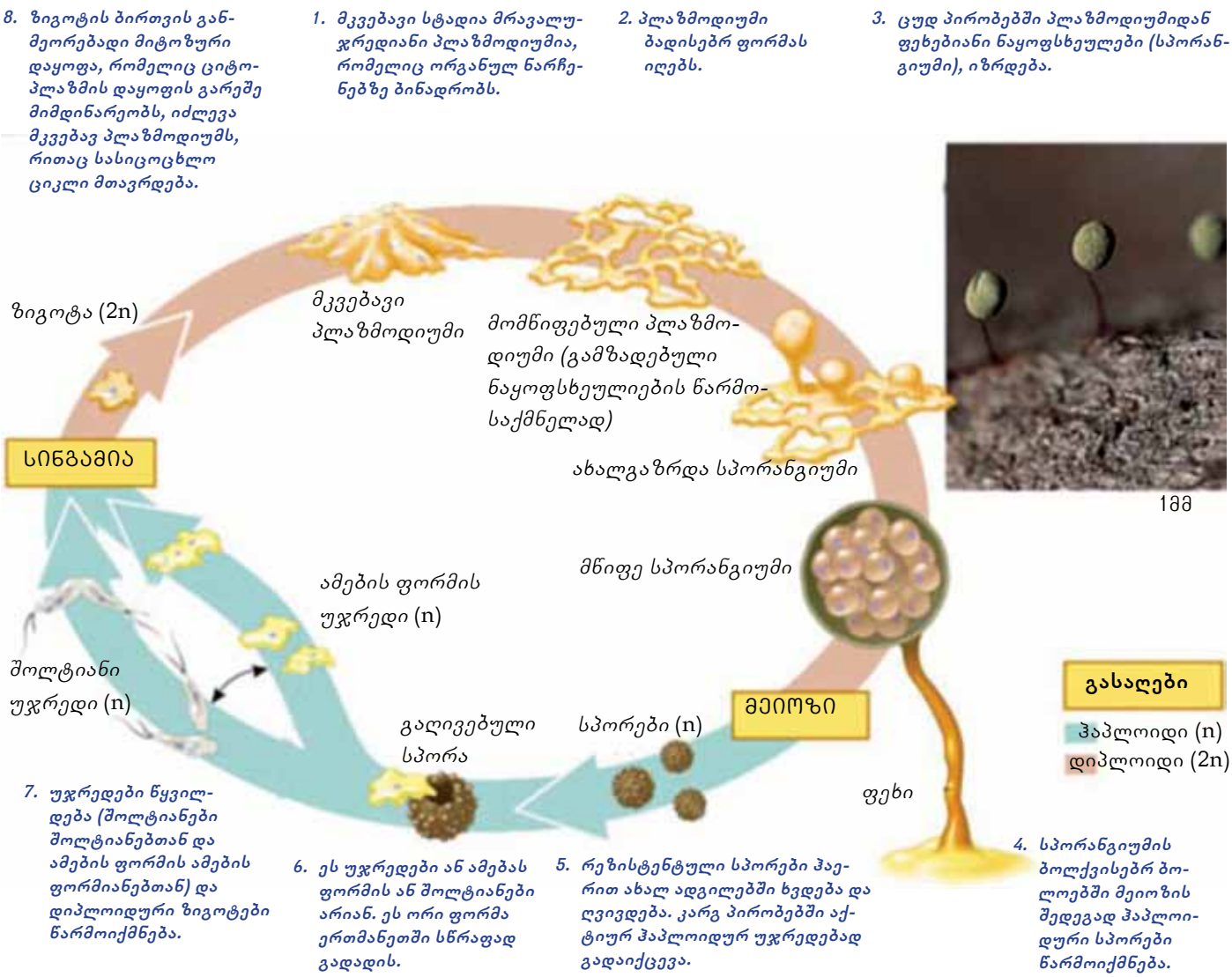
▲ *სურათი 28.25* ***პლაზმოდიური მიქსომიცეტა*** *- Physarum polycephalum*

ყოფენ და რომელსაც მრავალი დიპლოიდური ბირთვი აქვს. ეს ,,სუპერუჯრედი" ბირთვის მიტოზური დაყოფის პროდუქტია, რომელსაც ციტოკინეზი (ციტოპლაზმის დაყოფა) არ ახლავს. პლაზმოდიური მიქსომიცეტების სახეობათა უმეტესობაში მიტოზური დაყოფა სინქრონულია ანუ ათასობით ბირთვი მიტოზის ყოველ ფაზას ერთდროულად გადის. ამ თვისების გამო პლაზმოდიურ მიქსომიცეტებს უჯრედის ციკლის მოლეკულური დეტალების შესასწავლად იყენებენ.

პლაზმოდიუმის წვრილ არხებში ციტოპლაზმა პულსაციის მსგავსი ნაკადებით ჯერ ერთი გზით, შემდეგ კი მეორეთი მიედინება. მიკროსკოპში ეს ძალიან ლამაზი სანახაობაა. ციტოპლაზმური ნაკადები საკვებისა და ჟანგბადის გადატანაში მონაწილეობს. პლაზმოდიუმი ფსევდოპოდიას სველ ნიადაგში, ლპობად ფოთლებში და კუნძებშიც ავრცელებს. ის საკვების ნაწილაკებს ფაგოციტოზის გზით შთანთქავს და იზრდება. თუ ჰაბიტატი შრება, ან საკვები ილევა, პლაზმოდიუმის ზრდა ჩერდება და იწყება სასიცოცხლო ციკლის სხვა სტადია - ნაყოფსხეულის წარმოქმნა, რომელიც სქესობრივ გამრავლებაში მონაწილებს. პლაზმოდიური მიქსომიცეტების უმეტესობაში დიპლოიდური მდგომარეობა სასიცოცხლო ციკლის ძირითადი სტადიაა.

უჯრედული მიქსომიცეტები

უჯრედულ მიქსომიცეტებზე დაკვირვებისას იბადება ფილოსოფიური შეკითხვა: რას ნიშნავს იყო ინდივიდუალური ორგანიზმი? სასიცოცხლო ციკლის კვების სტადია ცალკეული უჯრედებისგან შედგება, რომლებიც ინდივიდუალურად ფუნქციონირებენ. მაგრამ, როცა საკვები ქრება, უჯრედები ერთიანდებიან და ერთად ფუნქციონირებენ (სურათი 28.27 შემდეგ გვერდზე). გარეგნულად ეს მასა პლაზმოდიურ მიქსომიცეტას წააგავს, მაგრამ ამ შემთხვევაში უჯრედებს მემბრანები ყოფენ. უჯრედული მიქსომიცეტები პლაზმოდიური მიქსომიცეტებისგან იმითაც განსხვავდებიან, რომ ჰაპლოიდური ორგანიზმები არიან (დიპლოიდი მხოლოდ ზიგოტაა). მათ აქვთ ნაყოფსხეულები, რომლებიც ძირითადად უსქესო და არა სქესობრივი

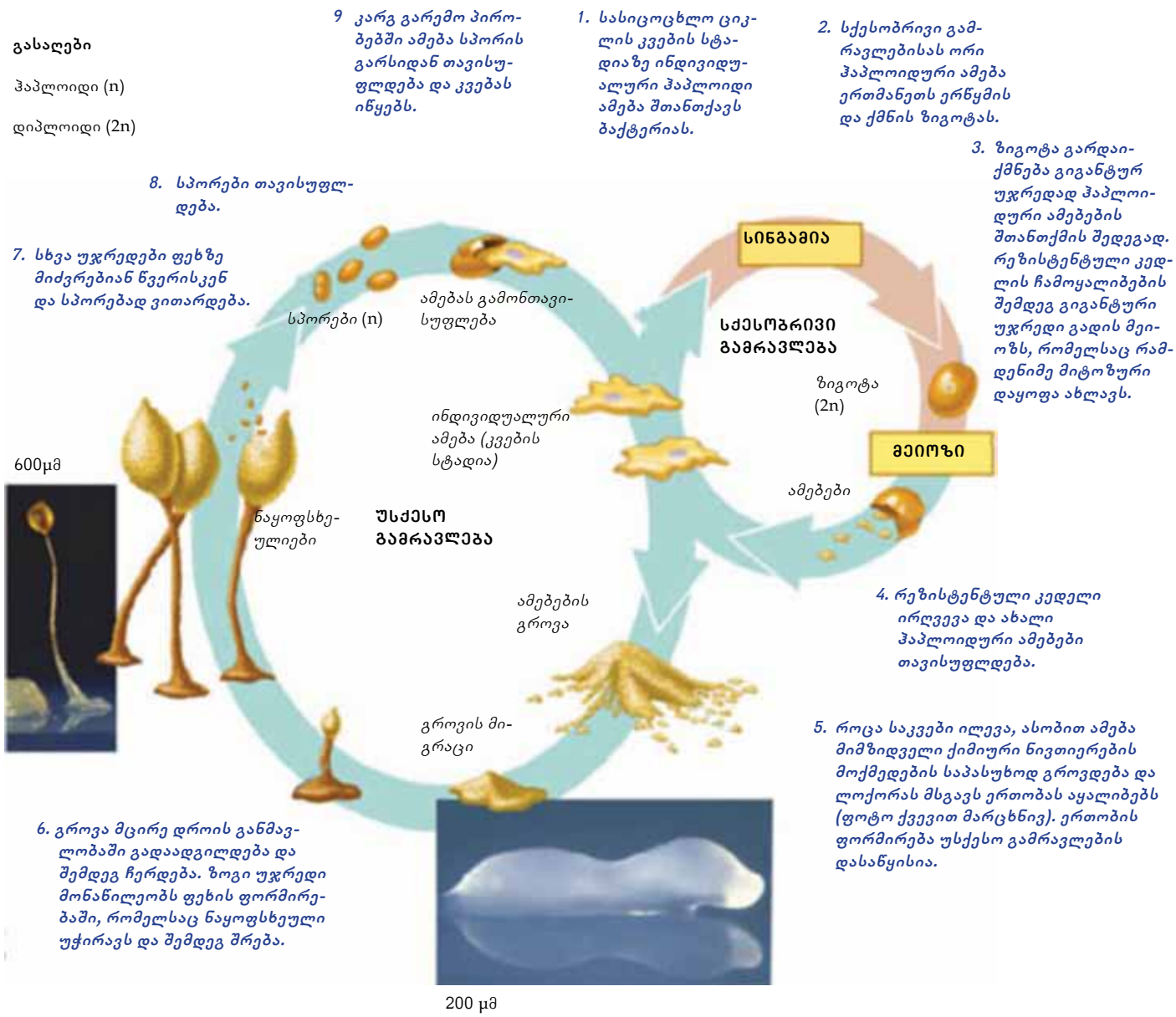


▲ *სურათი 28.26* ***პლაზმოდიური მიქსომიცეტას სასიცოცხლო ციკლი.***

გამრავლების დროს ფუნქციონირებენ. მეტიც, უჯრედოვან მიქსომიცეტებს შოლტიანი სტადია არ აქვს.

Dictyostelium discoideum, ტყეების ნიადაგის ჩვეულებრივი უჯრედული მიქსომიცეტა მრავალუჯრედიანობის ევოლუციის შესწავლის ობიექტია. ზოგი მკვლევარი ნაყოფსხეულის სტადიას იკვლევს. ამ სტადიისას "ღეროს" შემქმნელი უჯრედები გაშრობისას კვდებიან, მაშინ, როცა კენწეროში განლაგებული სპორის უჯრედები გადარჩებიან და გამრავლების შესაძლებლობა აქვთ. მეცნიერებმა აღმოაჩინეს, რომ ერთ გენში მომხდარი მუტაციის შედეგად Dictyostelium-ის ზოგი უჯრედი "მატყუარად" გადაიქცევა და ღეროს შემადგენლობაში არასდროს არ შედის. ამ უჯრედებს "პატიოსნებთან" შედარებით დიდი რეპროდუქციული უპირატესობა აქვთ, ამიტომ გასაკვირია, რომ Dictyostelium -ის ყველა უჯრედი არ არის მატყუარა.

2003 წელს რაისისა და ტურინის უნივერსიტეტების მეცნიერებმა (იტალია) აღმოაჩინეს, თუ რატომ არ არიან სხვა უჯრედებიც მატყუარები. მატყუარა მუტანტებს უჯრედის ზედაპირზე არა აქვთ ცილა და პატიოსან უჯრედებს შეუძლიათ მათი ამოცნობა. პატიოსნები უპირატესობას სხვა პატიოსნებთან გაერთიანებას ანიჭებენ და მატყუარებს თავისი ექსპლოატაციის საშუალებას არ აძლევენ. ამნოცნობის ასეთი სისტემა მრავალუჯრედიანი ეუკარიოტების, მაგალითად მცენარეებისა და ცხოველების, ევოლუციისას ალბათ ძალიან მნიშვნელოვანი იყო.



▲ *სურათი 28.27* ***უჯრედული მიქსომიცეტას, Dictyostelium-ის, სასიცოცხლო ციკლი***

კონცეფცია ტესტი 28.7

1. განასხვავეთ ამოებოზოა -ს და ფორამინიფერების ფსევდოპოდიები.
2. რატომ უხდება მიქსომიცეტებს განმარტება ,,სოკო ცხოველი" და რატომ არ უხდება?
3. არსებობს თუ არა ამოებოზოა-ში უჯრედების თანამშრომლობა? ახსენით.

კონცეფცია 28.8

ძუწუილი და მწვანე წყალმცენარეები სმილეთის მცენარეების უახლოესი ნათესავებია

როგორც 26-ე თავში ავღწერეთ, მოლეკულური სისტემატიკისა და უჯრედის აგებულების შესწავლის შედეგები შემდეგ ფილოგენეტიკურ სურათს ადასტურებს: მილიარდ წელზე მეტი გავიდა, რაც ლურჯ-მწვანე წყალმცენარე (ციანობაქტერია) ჰეტეროტროფულ უმარტივესში სიმბიონტის



(ა) Bonnemaisonia hamifera. *ეს ძოწეულიუ წყალმცენარე ძაფისებრი აგებულებისაა.*



(ბ) მუქი წითელი ფერის საკვებად ვარგისი წყალმცენარე (Palmaria palmata). *ამ წყალმცენარეს აქვს ფოთლის ფორმა*

(გ) მარჯნისებრი წყალმცენარე. *ამ წყალმცენარის უჯრედის კედლებს სიმაგრეს კალციუმის კარბონატი ანიჭებს. ზოგი მარჯნისებრი წყალმცენარე მარჯნის რიფებთან არსებული ბიოლოგიური თანასაზოგადოების წევრია.*



სახით დამკვიდრდა. ამ უმარტივესის ფოტოსინთეზის უნარის მქონე შთამომავლობა ძოწეულ და მწვანე წყალმცენარეებად განვითარდა (იხილეთ სურათი 28.3). დაახლოებით 475 მილიონი წლის წინათ, მწვანე წყალმცენარეების ევოლუციურმა შტომ დასაბამი მისცა ხმელეთის მცენარეების განვითარებას. ხმელეთის მცენარეებზე 29 და 30 თავებში ვისაუბრებთ. ამ თავში კი განვიხილავთ მათი უახლოესი ნათესავების, ძოწეული და მწვანე წყალმცენარეების მრავალფეროვნებას.

ძოწეული წყალმცენარეები

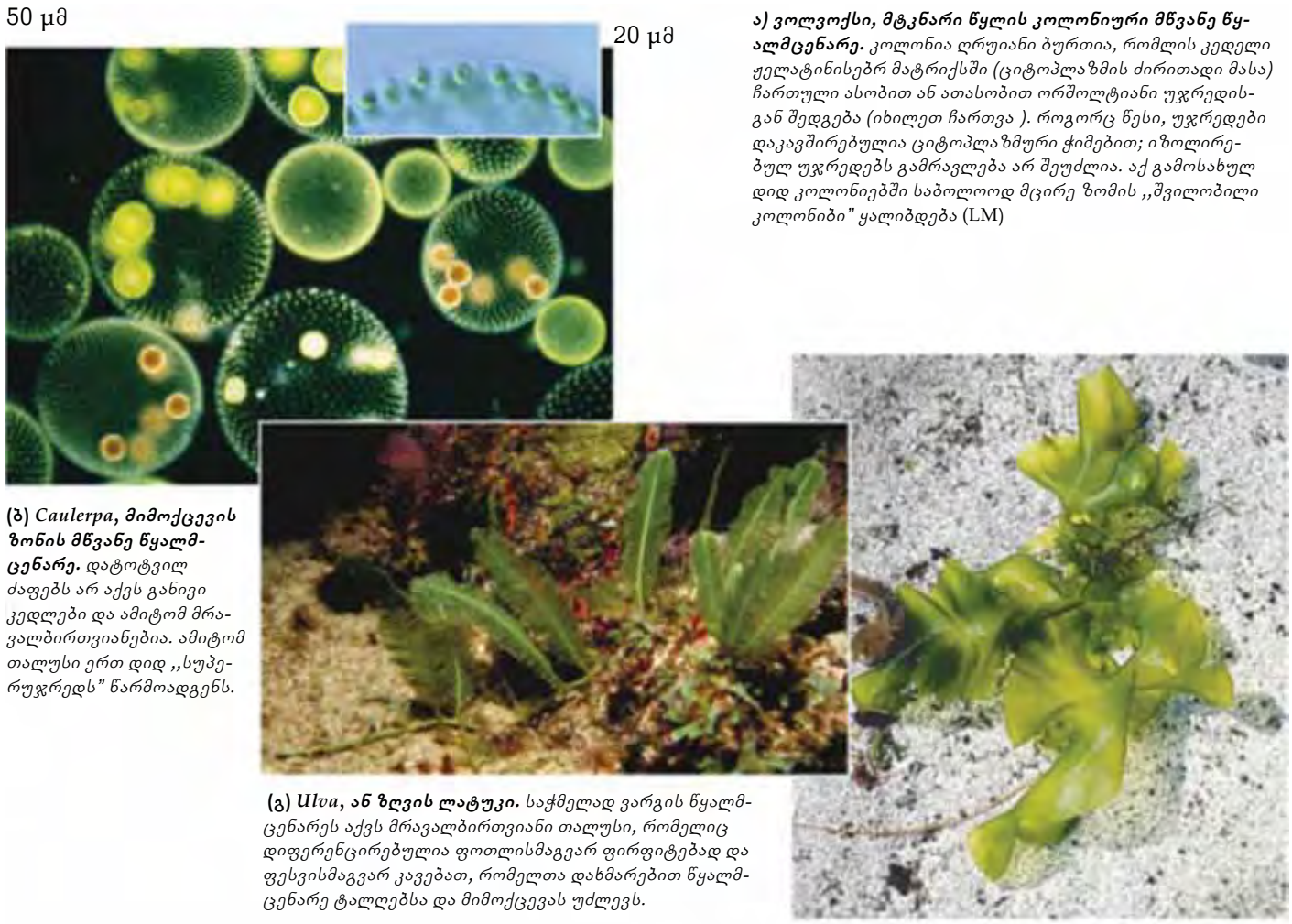
ძოწეული წყალმცენარეების (ბერძნულად rhodophytes–*rhodos* — წითელია) 6 000 ცნობილი სახეობიდან ბევრი მოწითალო შეფერილობისაა, რაც გამოწვეულია დამატებითი პიგმენტით - ფიკოერითრინით, რომელიც ქლოროფილის მწვანე ფერს ფარავს. თუმცა, წყალმარჩხ ადგილებში ცხოვრებას ადაპტირებული სახეობები ფიკოერითრინს ნაკლები რაოდენობით შეიცავს. ამიტომ ძოწეული წყალმცენარეების სახეობები ღრმა წყალში თითქმის შავი ფერის შტაბეჭდილებას ტოვებენ, საშუალო სიღრმის წყალში - მკვეთრი წითელისა და წყალმარჩხ ადგილებში - მომწვანოსი. ზოგიერთი სახეობა საერთოდ არ არის პიგმენტირებული და სხვა ძოწეული წყალმცენარეების ჰეტეროტროფი პარაზიტია.

ძოწეული წყალმცენარე ტროპიკული ოკეანის თბილ სანაპიროს წყლებში ყველაზე გავრცელებული დიდი წყალმცენარეა. დამატებითი პიგმენტების საშუალებით მას შეუძლია ცისფერი და მწვანე სინათლის შთანთქმა, რომელიც წყალში შედარებით ღრმად აღწევს. ახლახანს აღმოაჩინეს, რომ ბაჰამას ახლოს მობინადრე ძოწეული წყალმცენარეების სახეობები 260 მეტრის სიღრმეზეც ცხოვრობენ. იდენტიფიცირეულია მტკნარი წყლისა და ხმელეთის სახეობებიც.

ძოწეული წყალმცენარეების უმეტესობა მრავალუჯრედიანია, ყველაზე დიდებს უბრალოდ "წყალმცენარეებს" ეძახიან (სურათი 28.28), თუმცა ვერც ერთი ძოწეული წყალმ-



▲ *სურათი 28.29* ***საზამთროს თოვლი.*** *თოვლში მობინადრე ზოგი წყალმცენარის, როგორიცაა Chlamydomonas nivalis, კაროტინოიდები თოვლს წითლად ღებავენ.*



(ა) *ვოლვოქსი, მტკნარი წყლის კოლონიური მწვანე წყალმცენარე.* *კოლონია ღრუიანი ბურთია, რომლის კედელი ჟელატინისებრ მატრიქსში (ციტოპლაზმის ძირითადი მასა) ჩართული ასობით ან ათასობით ორშოლტიანი უჯრედისგან შედგება (იხილეთ ჩართვა). როგორც წესი, უჯრედები დაკავშირებულია ციტოპლაზმური ჭიმებით; იზოლირებულ უჯრედებს გამრავლება არ შეუძლია. აქ გამოსახულ დიდ კოლონიებში საბოლოოდ მცირე ზომის ,,შვილობილი კოლონიბი" ყალიბდება* (LM)

(ბ) *Caulerpa, მიმოქცევის ზონის მწვანე წყალმცენარე.* *დატოტვილ ძაფებს არ აქვს განივი კედლები და ამიტომ მრავალბირთვიანებია. ამიტომ თალუსი ერთ დიდ ,,სუპერუჯრედს" წარმოადგენს.*

(გ) *Ulva, ან ზღვის ლატუკი.* *საჭმელად ვარგის წყალმცენარეს აქვს მრავალბირთვიანი თალუსი, რომელიც დიფერენცირებულია ფოთლისმაგვარ ფირფიტებად და ფესვისმაგვარ კავებათ, რომელთა დახმარებით წყალმცენარე ტალღებსა და მიმოქცევას უძლევს.*

▲ *სურათი 28.30* ***კოლონიალური და მრავალუჯრედიანი მწვანე წყალმცენარეები.***

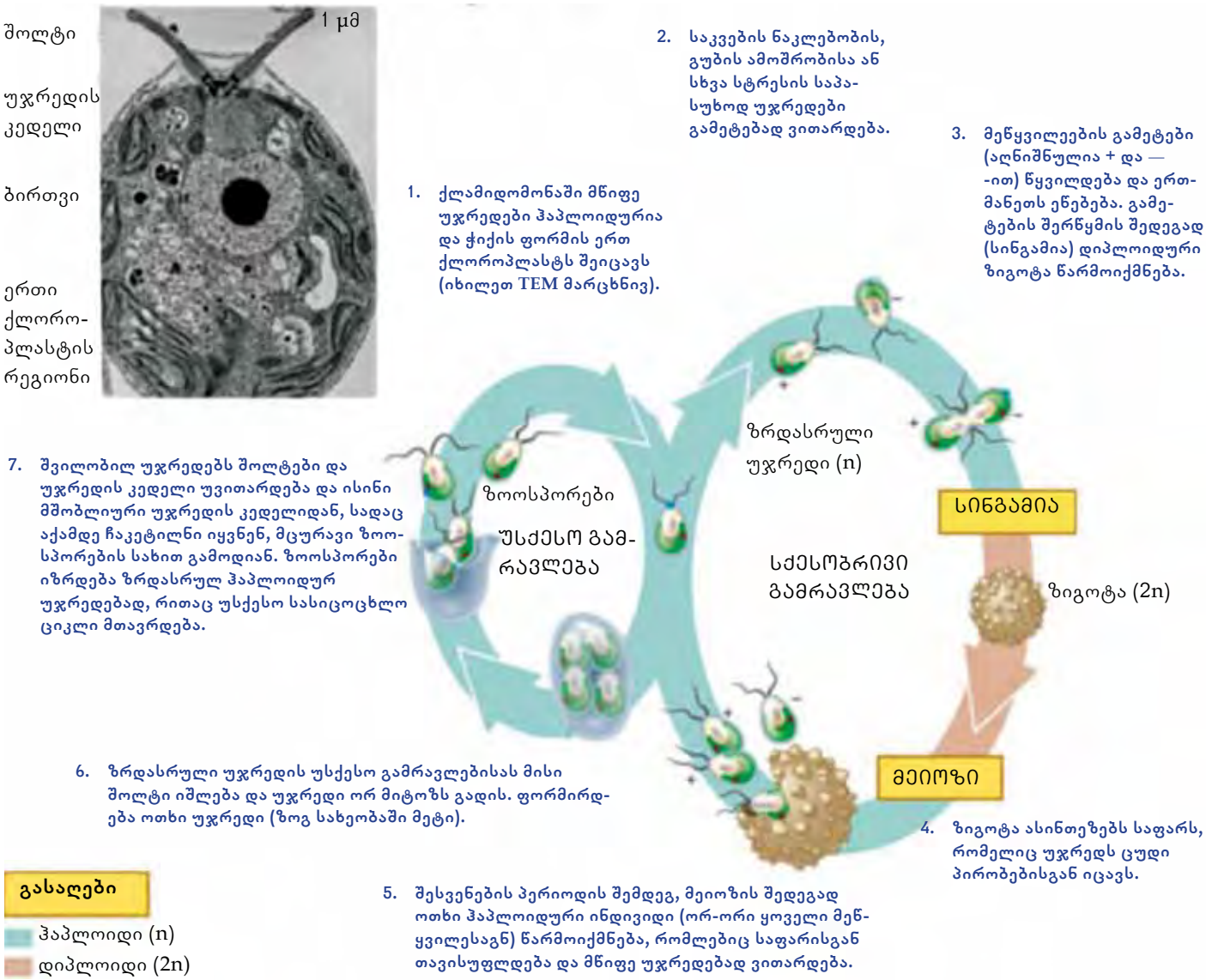
ცენარე გიგანტური მურა ლამინარიის ზომას ვერ აღწევს. მრავალი ძოწეული წყალმცენარის თალუსი ბოჭკოვანია, ხშირად დატოტვილია და ტოტები ერთმანეთში გადახლართულია. თალუსის ფუძე ხშირად უბრალო კავივით გამოიყურება.

ძოწეულ წყალმცენარეს განსაკუთრებით მრავალფეროვანი სასიცოცხლო ციკლი ახასიათებს, სადაც თაობების მონაცვლეობა ჩვეულებრივი მოვლენაა. მაგრამ სხვა წყალმცენარეებისგან განსხვავებით, მათ სასიცოცხლო ციკლში შოლტიანი სტადია არ არის. გამრავლებისას მათი გამეტების დაახლოება წყლის ნაკადზეა დამუკიდებულნი.

მწვანე წყალმცენარეები

მწვანე წყალმცენარებს სახელი მწვანე ქლოროპლასტების გამო დაერქვათ. ულტრასტრუქტურითა და პიგმენტის შემადგენლობით ისინი იმ ორგანიზმების ქლოროპლასტებს ძალიან ჰგვანან, რომლებსაც ჩვენ ტრადიციულად უბრალოდ მცენარეებს ვეძახით. მოლეკულური სისტემატიკისა და უჯრედული მორფოლოგიის გამოკვლევების შედეგად ცხადი გახდა, რომ მწვანე წყალმცენარეები და ხმელეთის მცენარეები ახლო ნათესავებია. ზოგი სისტემატიკოსი მოითხოვს კიდევაც მწვანე წყალმცენარეების ,,მცენარეების" სამეფოში, Viridiplantae-ში ჩართვას (ლათინურად *viridis* – მწვანეა).

მწვანე წყალმცენარეები ორ მთავარ ჯგუფად – მწვანე წყალმცენარეებად — chlorophyta (ბერძნულიდან *chloros* — მწვანე) და ხაროვანებად — charophycea (იხილეთ სურათი 28.4) იყოფა. დღეისთვის იდენტიფიცირებულია chlorophyta –ს 7 000 სახეობაზე მეტი. მათი უმეტესობა მტკნარ წყალში ბინადრობს, მაგრამ ბევრია ზღვის სახეობაც. ყველაზე მარტივი აგებულების მწვანე წყალმენარეები ორშოლტიანი ერთუჯრედიანი ორგანიზმებია, მაგალითად ქლამიდომონადა, რომელიც უფრო რთული აგებულების მწვანე წყალმცენარეების გამეტებსა და ზოოსპორებს წააგავს. ერთუჯრედიანი ქლოროფიტების მრავალი სახეობა პლანქტონის სახით არსებობს ან ტენიან ნიადაგში ბინადრობს. ზოგი სხვა სახეობა ეუკარიოტებში სიმბიოტის სახით არსებობს და ფოტოსინთეზის შედეგად მიღებული პროდუქტის ნაწილს მასპინძელს საკვებად უწილადებს. სოკოების სიმბიონტები, სხვა წყალმ-



▲ *სურათი 28.31* ***ერთუჯრედიანი მწვანე წყალმცენარის - ქლამიდომონადას სასიცოცხლო ციკლი.***

ცენარეების გარდა, მწვანე წყალმცენარეებიც არიან. ასეთი სიმბიოზის პროდუქტს ლიქენებს ეძახიან. (იხილეთ სურათი 31.24).

ზოგი მწვანე წყალმცენარე ისეთ ადგილებში ცხოვრებას შეეგუა, სადაც მათ ნახვას ნამდვილად არ ელოდებით. მაგალითად, წყალმცენარე *Chlamydomonas nivalis* დიდ სიმაღლეზე განლაგებულ მყინვარებსა და თოვლის მდელოებზე ,,ყვავილობს", მისი მოწითალო პიგმენტი აქ ,,საზამთროს თოვლის" სახელით ცნობილ ეფექტს იძლევა (სურათი 28.29). ამ წყალმცენარეებში ფოტოსინთეზი მიმდინარეობს ყინვისა და ხილვადი და ულტრაიისფერი ინტენსიური გამოსხივების მიუხედავად. მათ იცავს ციტოპლაზმაში არსებული რადიაციის დამბლოკავი ნაერთები და თვით თოვლიც, რომელიც დამცავი ფარის როლს ასრულებს.

მწვანე წყალმცენარეების დიდი ზომა და რთული აგებულება სამი სხვადასხვა მექანიზმით განვითარდა: (1) ინდივიდუალური უჯრედების კოლონიების, მაგალითად ვოლვოქსი, (სურათი 28.30) და ძაფისებრი ფორმების წამოქმნით რომლებიც ,,გუბის ქაფის" სახელით ცნობილ ძაფისმაგვარ მასას ქმნიან (2) ბირთვის განმეორებადი დაყოფით, რომელსაც ციტოპლაზმის დაყოფა არ ახლავს, მაგალითად, *Caulerpa*-ს მრავალბირთვიანი ძაფები (სურათი 28.30ბ); (3) უჯრედის დაყოფისა და უჯრედული დიფერენცირების გზით ნამდვილი მრავალუჯრედიანი ფორმების ჩამოყალიბებით, მაგალითად *Ulva* (სურათი 28.30გ). ზღვის ზოგი მრავალუჯრედიანი მწვანე წყალმცენარე იმდენად დიდი და რთული აგებულებისაა, რომ წყალმცენარის სახელს იმსახურებს.

მწვანე წყალმცენარეების უმეტესობას აქვს სქესობრივი

და უსქესო გამრავლების სტადიების შემცველი რთული სასიცოცხლო ციკლი. თითქმის ყველა მრავლდება სქესობრივად, ჭიქის ფორმის ქლოროპლასტების მქონე ორშოლტიანი გამეტებით (სურათი 28.31). გამონაკლისია კონიუგაციის მქონე წყალმცენარე *Spirogyra*, რომელიც ამებოიდურ გამეტებს წარმოქმნის (იხილეთ სურათი 28.2დ). თაობათა მონაცვლეობა ზოგი მწვანე წყალმცენარის სასიცოცხლო ციკლში განვითარდა, მათ შორის *Ulva*-ს შემთხვევაშიც, სადაც ეს თაობები იზომორფულია.

მწვანე წყალმცენარეების მეორე ძირითადი ჯგუფია ხაროვანები, რომლებიც ყველაზე ახლოს ხმელეთის მცენარეებს ენათესავებიან. ამის გამო მათ 29 თავში, ხმელეთის მცენარეებთან ერთად განვიხილავთ.

კონცეფცია ტესტი 28.8

1. დაადგინეთ ორი გზა, რომლითაც ძოწეული წყალმცენარეები მურა წყალმცენარეებისგან განსხვავდება.
2. რატომ არის სწორი, რომ *Ulva* ნამდვილი მრავალუჯრედიანი ორგანიზმია და *Caulerpa* არა?

28-ე თავის შემჯამება

ძირითადი კონცეფციების შემჯამება

კონცეფცია 28.1

უმარტივესები ეუკარიოტების უკიდურესად მრავალფეროვანი ჯგუფია

- უმარტივესები ეუკარიოტების ყველაზე მრავალფეროვანი ჯგუფია. ერთ სამეფოში მათ აღარ აერთიანებენ. უმარტივესების უმეტესობა ერთუჯრედიანია, ზოგი ორგანიზმი კოლონიური ან მრავალუჯრედიანია. უმარტივესებში შედიან ფიტოაუტოტროფები, ჰეტეროტროფები და მიქსოტროფები. სახეობების უმეტესობა წყალში ბინადრობს, სხვები ხმელეთის ტენიანი ადგილების ბინადრებია. ზოგი სახეობა მხოლოდ უსქესოდ მრავლდება, სხვები კი სქესობრივად. 28.1 ცხრილში მოყვანილია ამ თავში განხილული უმარტივესების ჯგუფები.
- **ენდოსიმბიოზი ეუკარიოტების ევოლუციაში** ზოგი ბიოლოგი თვლის, რომ მიტოქონდრია და პლასტიდები შესაბამისად ალფა პროტეობაქტერიებისა და ლურჯ-მწვანე წყალმცენარეების შთამომავლობაა, რომლებიც ეუკარიოტულმა უჯრედმა შთანთქა, რის შემდეგ ისინი ენდოსიმბიონტებად გადაიქცენენ. საბოლოოდ კი პლასტიდების მატარებელი ევოლუციური შტო ძოწეულ და მწვანე წყალმცენარეებად განვითარდა. უმარტივესების სხვა ჯგუფები მეორადი ენდოსიმბიოტური მოვლენების შედეგად განვითარდნენ, როცა სხვა ორგანიზმებმა თვით ძოწეული ან მწვანე წყალმცენარეები შთანთქეს.

კონცეფცია 28.2

დიპლომონადებს და პარაბაზალიებს აქვთ მოდიფიცირებული მიტოქონდრია

- დიპლომონადებისა და პარაბაზალიების მიტოქონდრია მოდიფიცირებულია დიპლომონადები და პარაბაზალიები ადაპტირებულია ანაერობულ გარემოსთან. მათ არა აქვთ პლასტიდები. მათ მიტოქონდრიას არა აქვს დნმ, ელექტრონების გადაცემის ჯაჭვი, ან კრებსის ციკლის ფერმენტები.
- **დიპლომონადები** დიპლომონადებს აქვთ მრავალი შოლტი და ორი ბირთვი.
- **პარაბაზალიები** პარაბაზალიებში შედიან ტრიქომონები, რომლებიც შოლტისა და პლაზმური მემბრანის ტალღისებრი მოძრაობით გადაადგილდებიან.

კონცეფცია 28.3

Euglenozoan-ებს აქვთ შოლტი უნიკალური შინაგანი სტრუქტურა

- ევგლენასნაირების შოლტი უნიკალური შინაგანი აგებულებისაა. ევგლენასნაირების შოლტის შიგნით განლაგებულია სპირალური ან კრისტალური ღერძი. სახეობების უმეტესობას აქვს დისკის ფორმის მიტოქონდრიალური კრისტა. ევგლენასნაირებში შედიან აუტოტროფები, მტაცებელი ჰეტეროტროფები და პარაზიტები.

- **კონეტოპლასტიდები** კონეტოპლასტიდების დიდ მიტოქონდრიაში განლაგებულია დნმ-ის დალაგებული მასა - კინეტოპლასტი. პარაზიტული კინეტოპლასტიდები ძილისა და ჩაგას დაავადებას იწვევენ.
- **ევგლენები** ევგლენებს აქვთ ერთი ან ორი შოლტი, რომლებიც უჯრედის ერთ ბოლოში არსებული ჯიბიდან ვრცელდება. ეს უმარტივესები აგროვებენ გლუკოზის პოლიმერის - პარამილონის მარაგს. ევგლენას ზოგ სახეობას სიბნელეში აუტოტროფიული კვებიდან ჰეტეროტროფიულზე გადართვა შეუძლია.

კონცეფცია 28.4

ალვეოლატების პლაზმურ მემბრანასთან განლაგებულია ცომარაკები

- ალვეოლები, პლაზმური მემბრანის შიდა მხრიდან მიბმული ტომარაკებია, რომლებიც ალვეოლატებს სხვა უმარტივესებისგან განასხვავებენ.
- **პიროფიტული წყალმცენარეები** (dinoflagellatae) პიროფიტული წყალმცენარეები წყლის ფოტოაუტოტროფებისა და ჰეტეროტროფების მრავალფეროვანი ჯგუფია. მათთვის დამახასიათებელია ბრუნვადი მოძრაობა, რომელსაც უჯრედის ზედაპირზე პერპენდიკულარულ ღარებში განლაგებული ორი შოლტით ახორციელებენ. ზოგი პიროფიტული წყალმცენარის პოპულაციის სწრაფი ზრდა წითელი მოქცევის ეფექტს იძლევა.
- **აპიკომპლექსები ანუ სპორიანები** აპიკომპლექსები პარაზიტებია, რომლებსაც მასპინძელის უჯრედში შესაღწევად სპეციალიზირებული ორგანელების აპიკალური კომპლექსი აქვთ. მათ ასევე ახასიათებს აპიკოპლასტი - ფოტოსინთეზის უნარის არმქონე პლასტიდა. სპორიანი პლაზმოდიუმი მალარიას იწვევს.
- **წამწამიანები** წამწამიანები წამწამების საშუალებით მოძრაობენ და იკვებებიან. მათ აქვთ დიდი მაკრობირთვი და მცირე მიკრობირთვი. მიკრობირთვი ფუნქციონირებს კონიუგაციისას - სქესობრივი პროცესის დროს, რომელიც ხელს უწყობს გენეტიკურ მრავალფეროვნებას. კონიუგაცია განსხვავდება რეპროდუქციისგან, რომელიც ძირითადად ორად დაყოფით ხორციელდება.

კონცეფცია 28.5

სტრამენოფილებს აქვთ „მუსუსებიანი“ და გლუვი შოლტები

- **ოომიცეტები („წყლის ობი“ და ნათესავები)** ოომიცეტების უმეტესობა ძაფების (ჰიფების) მქონე ლპობის ორგანიზმი ან პარაზიტია. ჰიპები საკვების შეთვისებას აადვილებს. ოომიცეტა *Phytophthora infestans* კარტოფილის ლპობას იწვევს.
- **კაჟოვანი წყალმცენარეები** (Diatomeae) კაჟოვანი წყალმცენარეების უჯრედი გარშემორტყმულია ორი ნაწილისგან შემდგარი შუშისმაგვარი კედლით. ეს წყალმცენარეები ფიტოპლანქტონის ძირითადი კომპონენტია. ნამარხი დიატომების უჯრედების კედლები დანალექი ქანების უმეტეს ნაწილს შეადგენს, მათ კაჟის სახელით იცნობენ.
- **ოქროსფერი წყალმცენარეები** როგორც წესი, ოქროსფერ წყალმცენარეს აქვს ორი შოლტი, რომლებიც უჯრედის ერთ ბოლოსთან მიმაგრებულია. მრავალი სახეობა პლანქტონურია. მათ ფერს კაროტინოიდები განაპირობებს.
- **მურა წყალმცენერეები** მურა წყალმცენარეები მრავალუჯრედიანი უმარტივესებია, რომლებიც ძირითადად ზღვაში ბინადრობენ. მათ შორის არის ყველაზე რთულად აგებული ზღვის წყალმცენარეები. მრავალ სახეობას ადამიანი მეურნეობაში იყენებს. ზოგი მურა წყალმცენარის სასიცოცხლო ციკლი თაობათა მონაცვლეობით ხასიათდება, ისევე, როგორც ზოგი ძოწეული და მწვანე წყალმცენარის და ყველა ხმელეთის მცენარის სასიცოცხლო ციკლი. მრავალუჯრედიან დიპლოიდურ ფორმას მრავალუჯრედიანი ჰაპლოიდური ფორმა ცვლის.

კონცეფცია 28.6

ცრუკუზოასა და რადიოლარიების ფსევდოპოდიები ძალისმიერია

- **ფორამინიფერანები (ფორამები)** ფორამები ზღვისა და მტკნარი წყლის ამებებია, რომელთა მრავალსაკნიანი ფორებიანი ნიჟარები ორგანული მასალისგან და კალციუმის კარბონატისგან შედგება. ფსევდოპოდიებს ფორებიდან ავრცელებს. დანალექი ქანების ნამარხების უმეტეს ნაწილს ფორამების ნიჟარები წარმოადგენს.
- **რადიოლარიები** რადიოლარიების შერწყმული ნიჟარა, როგორც წესი, კვარცისგან შედგება. ისინი სხვადასხვა მიკროორგანიზმებს ცენტრალური სხეულიდან გავრცელებული ფსევდოპოდიების საშუალებით იჭერენ და ინელებენ.

კონცეფცია 28.7

ამებასნაირების ფსევდოპოდია მოძრაობა

- **შიშველი ლობოზური ამებები (Gymnamoeba)** შიშველი ლობოზური ამება ჩვეულებრივი ერთუჯრედიანი ამებასნაირია, რომელიც გავრცელებულია ნიადაგში და მტკნარსა და მლაშე წყალში. მათი უმეტესობა ჰეტეროტროფია.
- **ამებიაზის გამომწვევი ამებები. (Entamoeba)** ხერხემლიანების და ზოგი უხერხემლოს ამებიაზის გამომწვევი

ცხრილი 28.1
უმარტივესების მრავალფეროვნების ნიმუში

ძირითადი კლადა	ძირითადი თვისებები	მაგალითები ამ თავიდან
Diplomonadida (დიპლომონადები)	ორი, ერთნაირი სიდიდის ბირთვი; მოდიფიცირებული მიტოქონდრია	*Giardia*
Parabasala (პარაბაზალები)	ტალღისებრიმემბრანა; მოდიფიცირებული მიტოქონდრია	*Trichomonas*
Euglenozoa (ევგლენები)	სპირალური ან კრისტალური მწკვრივი შოლტის შიგნით	*Trypanosoma*
Kinetoplastida (კინეტოპლასტიდები)	კინეტოპლასტი (დნმ მიტოქონდრიაში)	*Euglena*
Euglenophyta (ევგლენიდები)	მარაგი მოლეკულები პარამილონი	
Alveolata (ალვეოლატები)	ალვეოლა პლაზმური მემბრანის შიგნით	
Dinoflagellata (პიროფიტული წყალმცენარეები)	შეიარაღებულია ცელულოზის ფირფიტებით	*Ceratium, Phyesteria*
Apicomplexa (აპიკომპლექები)	ორგანელების აპიკალური კომპლექსი	*Plasmodium*
Ciliophora (ინფუზორიები)	წამწამებს იყენებენ მოძრაობისას და კვებისას. მაკრო და მიკრობირთვები	*Paramecium Stentor*
Stramenopila (ჰეტეროკონტები)	ბუსუსიანი და გლუვი შოლტი	
Oomycota (ოომიცეტები)	ჰიფები, რომლებიც აბსორბირებენ საკვებს	წყლის ობი, თეთრი ჟანგი, ვაზის ჭრაქი
Bacillariophyta (კაჟოვანი წყალმცენარეები)	შუშისებრი, ორნაწილიანი კედელი	
Chysophyta (ოქროსფერი წყალმცენარე)	შოლტი უჯრედის ერთ ბოლოსთან მიმაგრებული	*Dinobryon*
Phaeophyta (მურა წყალმცენარე)	ყველა მრავალუჯრედიანი, ზოგი თაობათა მონაცვლეობით	*Laminaria, Macrocystis, Postelsia*
Cercozoa (ცერკოზოები) და Radiolaria (რადიოლარიები)	ამება ძაფისმაგვარი ფსევდოპოდიებით	
Foraminifera (ფორამები)	ფორიანი ნიჟარა	
Radiolaria (რადიოლარიები)	ფსევდოპოდია ცენტრალური სხეულიდან გამოდის	*Globigerina*
Amoebozia (ამებები)	ამება მომრგვალო ფსევდოპოდიებით	
Gymnamoeba (შიშველი ლობოზური ამება)	ნიადაგის, მკნარი და მლაშე წყლის ბინადარი	*Amoeba*
Entamoeba (ამებიაზის გამომწვევი)	პარაზიტები	*Entamoeba*
Myxogastrida (პლაზმოდიური ლორწოვანები)	მრავალუჯრედიანი პლაზმოდიუმი; ნაყოფსხეული მონაწილეობს სქესობრივ გამრავლებაში	*Physarum*
Dictyostelida (უჯრედულ ილორწოვანები)	მრავალუჯრედიანი აგრეგატი რომელიც უსქესო ნაყოფსხეულებს წარმოქმნის	*Dictyostelium*
Rhodophyta (ძოწეული წყალმცენარე)	ფიკოერითრინი (დამატებითი პიგმენტი) არ არის შოლტიანი სტადია	*Bonnemaisonia, Delesseria, Palmaria*
Chlorophyta (მწვანე წყალმცენარე)	მწვანე წყალმცენარეს ქლოროპლასტი სმელეთის მცენარის ტიპისაა	*Caulerpa, Chlamydomonas Spirogyra, Ulva, Volvox*

პარაზიტებია. *Entamoeba histolytica* ადამიანის ამებას დიზენტერიის გამომწვევია.

მიქსომიცეტები პლაზმოდიური მიქსომიცეტები ციტოპლაზმის მრავალბირთვიან მასაში - პლაზმოდიუმში ერთიანდება, რომელსაც უჯრედის მემბრანები ყოფენ. პლაზმოდიუმი ცრუფეხებს ლპობად მასაში ავრცელებს და საკვებს ფაგოციტოზის საშუალებით შთანთქავს. უჯრედული მიქსომიცეტები მრავალუჯრედიან ორგანიზმს ქმნიან, რომელშიც უჯრედები გამოყოფილია მემბრანებით. უჯრედული მიქსომიცეტა *Dictyostelium discoideum* მრავალუჯრედიანების ევოლუციის შესწავლის ექსპერიმენტული მოდელია.

კონცეფცია 28.8

ძოწეული და მწვანე წყალმცენარეები ხმელეთის მცენარეების უახლოესი ნათესავებია

- **ძოწეული წყალმცენარეები** ძოწეული წყალმცენარეების შეფერილობა მწვანედან შავ ფერამდე მერყეობს, რაც დამოკიდებულია დამატებითი პიგმენტის ფიკოერითრინის რაოდენობაზე. ძოწეული ზღვის წყალმცენარის უმეტესობა მრავალუჯრედიანია, ყველაზე დიდებს უბრალოდ წყალმცენარეების სახელით იცნობენ. დიდი ძოწეული წყალმცენარეები ფართოდ გავრცელებულია ტროპიკულ სანაპირო წყლებში.

- **მწვანე წყალმცენარეები** მწვანე წყალმცენარეები (chlorophytae და charophycea) ხმელეთის მცენარეების ახლო ნათესავებია. მწვანე წყალმცეწნარეების უმეტესობა მტკნარი წყლის ბინადარია, თუმცა ბევრია ზღვის სახეობაც. სხვები ტენიან ნიადაგში და თოვლშიც ბინადრობენ ან ლიქენების სიმბიონტები არიან. მწვანე წყალმცენარეებში შედის ერთუჯრედიანი, კოლონიური და მრავალუჯრედიანი ფორმები. უმეტესობის სასიცოცხლო ციკლი რთულია.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშეფასება

1. ორზე მეტი მემბრანით შემოსაზღვრული პლასტიდები მანიშნებელია:
   ა. მიტოქონდრიიდან განვითარების;
   ბ. პლასტიდების შერწყმის;
   გ. პლასტიდების არქეადან წარმოშობის;
   დ. მეორადი ენდოსიმბიოზის;
   ე. პლასტიდების ბირთვის მემბრანიდან გამოყოფის;

2. ბიოლოგები ვარაუდობენ, რომ პლასტიდებამდე ენდოსიმბიოზის გზით მიტოქონდრიები წარმოიქმნენ, ვინაიდან:
   ა. მიტოქონდრიული ფერმენტების გარეშე არ ხდება ფოტოსინთეზის პროდუქტების მეტაბოლიზმი;
   ბ. თითქმის ყველა ეუკარიოტს აქვს მიტოქონდრია, პლასტიდები კი მხოლოდ აუტოტროფულ ეუკარიოტებს აქვს;
   გ. პლასტიდების დნმ უფრო ჰგავს უმარტივესების დნმ-ს, ვიდრე მიტოქონდრიული დნმ;
   დ. მიტოქონდრიების მიერ წარმოებული CO2-ის გარეშე ფოტოსინთეზი არ მიმდინარეობს;
   ე. მიტოქონდრიული ცილების სინთეზი ხდება ციტოზოლის რიბოსომებზე, პლასტიდები კი საკუთარ რიბოსომებს იყენებენ;

3. შემდეგი ეუკარიოტებიდან, რომელს აქვს ელექტრონების გადატანის ჯაჭვის არ მქონე მიტოქონდრია?
   ა. ოქროსფერ წყალმცენარეს;
   ბ. დიპლომონადებს;
   გ. აპიკომპლექსებს;
   დ. კინეტოპლასტიდებს;
   ე. კაჟოვან წყალმცენარეებს;

4. რომელი ორგანიზმები არ შეესაბამება თავიანთ აღწერას?
   ა. ცერკოზოა – ძაფისმაგვარი ფსევდოპოდიების მქონე ამებებია;
   ბ. ევგლენები – პარამილონის მარაგის შემგროვებელი უმარტივესებია;
   გ. ფორამები – მრავალი მიკრობირთვის მქონე წამწამიანი წყალმცენარეებია;
   დ. აპიკომპლექსები – რთული სასიცოცხლო ციკლის მქონე პარაზიტებია;
   ე. დიპლომონადები – მოდიფიცირებული მიტოქონდრიის მქონე უმქრტივესებია.

5. კლადა ალვეოლატაში მოათავსეს პიროფიტული წყალმცენარეები, აპიკოპლექსები და წამწამიანები, ვინაიდან ყველას აქვს:
   ა. შოლტი ან წამწამები;
   ბ. ცხოველების პარაზიტებია;
   გ. მხოლოდ ზღვისა ან მტკნარი წყლის ჰაბიტატში არსებობენ;
   დ. აქვთ მიტოქონდრია;
   ე. პლაზმური მემბრანის შიდა მხარეს მემბრანასთან მიბმული ტომარაკები აქვთ;

6. წამწამიანებში ბირთვების გაცვლა უზრუნველყობს გენეტიკური მრავალფეროვნების წარმომქმნას. ეს პროცესია:
   ა. მიქსოტროფია; ბ. ენდოსიმბიოზი;
   გ. მეიოზი; დ. კონიუგაცია;
   ე. ორად დაყოფა;

7. უმარტივესი, რომელმაც ირლანდიაში კარტოფილის შიმშილი გამოიწვია იყო:
   ა. ფორამი; ბ. წამწამიანიი;
   გ. ოომიცეტი; დ. პლაზმოდიური მიქსომიცეტა;
   ე. უჯრედული მიქსომიცეტა;

8. წყალმცენარეების რომელ ჯგუფს არ შეესაბამება მისი აღწერა:
   ა. პიროფიტული წყალმცენარეები – შუშისმაგვარი, ორი ნაწილისგან შემდგარი ნიჟარა;
   ბ. მწვანე წყალმცენარე – ხმელეთის მცენარეების უახლოესი ნათესავია;
   გ. ძოწეულ წყალმცენარეს სასიცოცხლო ციკლში შოლტიანი სტადია არა აქვს;
   დ. მურა წყალმცენარეებში უდიდესი წყალმცენარეები შედიან;
   ე. კაჟოვანი წყალმცენარეები ფიტოპლანქტონის ძირითა დი კომპონენტია;

9. თაობათა მონაცვლეობით მიმდინარე სასიცოცხლო

ციკლში მრავალუჯრედიან ჰაპლოიდურ ფორმას ცვლის:

ა. ერთუჯრედიანი ჰაპლოიდური ფორმა;
ბ. ერთუჯრედიანი დიპლოიდური ფორმა;
გ. მრავალუჯრედიანი ჰაპლოიდური ფორმა;
დ. მრავალუჯრედიანი დიპლოიდური ფორმა;
ე. მრავალუჯრედიანი პოლიპლოიდური ფორმა;

10. რომელი უმარტივესები ქმნიან მკვეთრი შეფერილობის მქონე მრავალბირთვიან მასას:

ა. ევგლენები;
ბ. პლაზმოდიური მიქსომიცეტა;
გ. უჯრედული მიქსომიცეტა;
დ. ფორამები;
ე. წყლის ობი;

ევოლუციური კავშირი

სისტემატიკოსებმა გადაწყვიტეს, რომ სამეფო უმარტივესები დაძველებული ტაქსონია

მეცნიერული კვლევა

მეცნიერული „თუ...მაშინ“ ლოგიკიდან გამომდინარე (იხილეთ თავი 1) რა პროგნოზებამდე მივყევართ ჰიპოთეზას, რომ ხმელეთის მცენარეები მწვანე წყალმცენარეებისგან განვითარდნენ? როგორ შეგიძლიათ ამ ჰიპოთეზის სხვა გზით შემოწმება?

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

პათოგენპლაზმოდიუმს შეუძლია ადამიანის იმუნური სისტემის მოქმედების არიდება. ამიტომ მალარიის საწინააღმდეგო ვაქცინის შემუშავება საკმაოდ რთულია. მეორე მხვრივ, მალარიის კვლევაზე ნაკლები ფული იხარჯება, ვიდრე იმ დაავადებების, რომლებიც გაცილებით ნაკლებ ადამიანს ემართება, მაგალითად, შარდის ბუშტის ფიბროზის. რა მიზეზები იწვევს ამ კვლევების დისბალანსს?

29 მცენარეთა მრავალფეროვნება I
რატომ განსახლდნენ მცენარეები ხმელეთზე



▲ *სურათი 14.1* ***ხისმაგვარი გვიმრები და ხავსით დაფარული მორი***

ძირითადი კონცეფციები

29.1 **ხმელეთის მცენარეები მწვანე წყალმცენარეებისგან წარმოიშვნენ**

29.2 **ხმელეთის მცენარეებს, ხმელეთზე ცხოვრებასთან დაკავშირებული შეგუებები ანუ ადაპტაციები განუვითარდათ**

29.3 **ხავსებისა და სხვა ხავსისნაირების ანუ ბრიოფიტების სასიცოცხლო ციკლში გამეტოფიტის სტადია დომინირებს**

29.4 **გვიმრები და სხვა უთესლო ჭურჭლოვანი მცენარეები პირველ ტყეებს ქმნიდნენ**

შესავალი

დედამიწის მწვანე საფარის განვითარება

როცა ვუყურებთ მცენარეებით მდიდარ მწვანე ლანდშაფტს, მაგალითად ტყეს, **29.1 სურათზე**, ძნელად წარმოვიდგენთ დედამიწას მცენარეებისა ან სხვა ორგანიზმების გარეშე. თუმცა დედამიწის ისტორიის პირველი 3 მილიარდი წლის განმავლობაში ხმელეთის ზედაპირზე სიცოცხლე არ იყო. გეოქიმიური მონაცემების მიხედვით ბაქტერიები ხმელეთზე, დაახლოებით 3,5 მილიარდი წლის წინათ, უკვე არსებობდნენ, მაგრამ ხმელეთის პირველი მცენარეები, სოკოები და ცხოველები მათ მხოლოდ 500 მილიონი წლის წინ შეუერთდნენ.

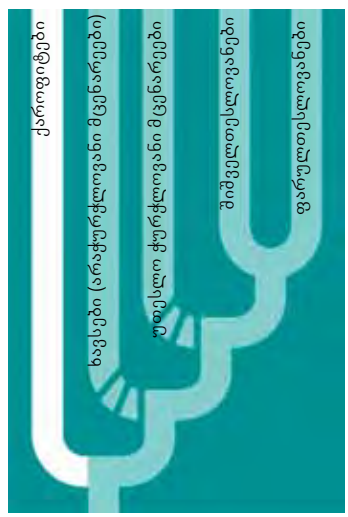
ამ თავში განვიხილავთ ხმელეთის მცენარეებსა და მათ წარმოშობას წყალში მობინადრე მწვანე წყალმცენარეებისგან. მართალია, მცენარეების ზოგიერთი სახეობა, როგორიცაა ზღვის ბალახები, ევოლუციის პროცესში წყალში დაბრუნდა, მაგრამ მცენარეთა უმეტესობა ხმელეთზე დარჩა. ამიტომ, ყველა მცენარეს, მათ შორის წყალში მობინადრეს, ხმელეთის მცენარეებს ვუწოდებთ, რითაც მათ, ფოტოსინთეზის უნარის მქონე, უმარტივესი წყალმცენარეებისგან ვანსხვავებთ. ხმელეთის კოლონიზაციის შემდეგ მცენარეების მრავალფეროვნება დახლოებით 290,000 სახეობამდე გაიზარდა, რომლებიც ყველა ჰიტატში, მთის მწვერვალებისა და პოლარული რეგიონების გარდა, განსახლდნენ. მცენარეებმა ხელი შეუწყვეს სიცოცხლის სხვა ფორმების, მათ შორის, ადამიანის ხმელეთზე არსებობას. ლანდშაფტების სტაბილიზაციით მცენარეების ფესვებმა საარსებო გარემო სხვა ორგანიზმებისთვისაც შექმეს. უფრო მნიშვნელოვანა, რომ მცენარეები ჟანგბადს გამოყოფენ და ხმელეთზე მობინადრე ცხოველებისთვის საკვების პირველადი მიმწოდებლები არიან.

ამ თავში მცენარეების ევოლუციის პირველ 100 მილიონ წელს გადავხედავთ, მათ შორის უთესლო მცენარეების, ხავსებისა და გვიმრების წარმოშობას. 30-ე თავში თესლოვანი მცენარეების ევოლუციას განვიხილავთ.

კონცეფცია 29.1

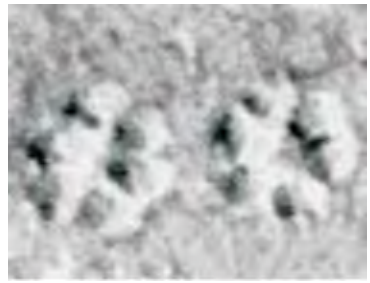
ხმელეთის მცენარეები მწვანე წყალმცენარეებისგან წარმოიშვნენ

როგორც 28-ე თავში წაიკითხეთ, მეცნიერებმა აღიარეს, რომ ქაროფიტები ხმელეთის მცენარეების უახლოესი ნათესავებია. აქ განვიხილავთ ამ კავშირის დამადასტურებელ მასალას და ჰიპოთეზას იმ ადაპტაციებზე, რომელთა საშუალებით ხმელეთის მცენარეების წინაპარი წყალმცენარეები ხმელეთზე დასახლდნენ.



მორფოლოგიური და მოლეკულური მტკიცებულებები

ხმელეთის მცენარეთა მრავალი ძირითადი ნიშან-თვისება ბევრ უმარტივესს, ძირითადად წყალმცენარეებს, ახასიათებს.



30 ნმ

▶ *სურ. 29.2* ***ცელულოზის მასინთეზირებელი როზეტისებრი კომპლექსები.*** *ცილების ფორმა ვარდს გვაგონებს, რაც დამახასიათებელია მხოლოდ ხმელეთის მცენარეებისა და ხარას მსგავსი წყალმცენარეებისთვის და მათ ახლო ნათესაობაზე მიუთითებს (მასკანირებელი ელექტრონული მიკროსკოპი).*

მაგალითად, ისევე, როგორც მურა, ძოწეული და მწვანე წყალმცენარეები, ხმელეთის მცენარეებიც მრავალუჯრედიანი, ეუკარიოტული, ფოტოსინთეზის უნარის მქონე აუტოტროფებია (იხ. თავი 28). მცენარეების უჯრედის გარსი აგებულია ცელულოზისგან, უჯრედის გარსის მსგავსი აგებულება მწვანე წყალმცენარეებს, პიროფიტულ და მურა წყალმცენარეებსაც ახასიათებს. ხმელეთის მცენარეების მსგავსად *a* და *b* ქლოროფილის შემცველი ქლოროპლასტები აქვს მწვანე წყალმცენარეებს, ევგლენიდებსა და რამდენიმე პიროფიტულ წყალმცენარეს *(Dinoflagellate)*.

ოთხი ძირითადი ნიშან-თვისება მხოლოდ ხმელეთის მცენარეებსა და ხარას მსგავს წყალმცენარეებს ახასიათებს და ამ ორი ჯგუფის ახლო ნათესაობას ადასტურებს:

ცელულოზის სინთეზის როზეტისებრი კომპლექსები. ხმელეთის მცენარეების და ხარას მსგავსი წყალმცენარეების უჯრედებში განლაგებულია **ცელულოზის მასინთეზირებელი როზეტისებრი კომპლექსები.** ეს პლაზმურ მემბრანაში განლაგებული ვარდის ფორმის ცილებია, რომლებიც უჯრედის გარსის ცელულოზის მიკროფიბრილებს ასინთეზებს (სურ. 29.2). სხვა წყალმცენარეებში ცელულოზას ცილების არა როზეტისებრი, არამედ წრფივი კომპლექსი ასინთეზებს. გარდა ამისა, ცელულოზის წილი მცენარეებისა და ქაროფიტების უჯრედის გარსში უფრო მაღალია, ვიდრე სხვა წყალმცენარეების შემთხვევაში. ეს განსხვავება მიუთითებს, რომ ხმელეთის მცენარეებისა და ქაროფიტების ცელულოზის შემცველი გარსი სხვა წყალმცენარეების უჯრედის გარსისგან დამოუკიდებლად განვითარდა.

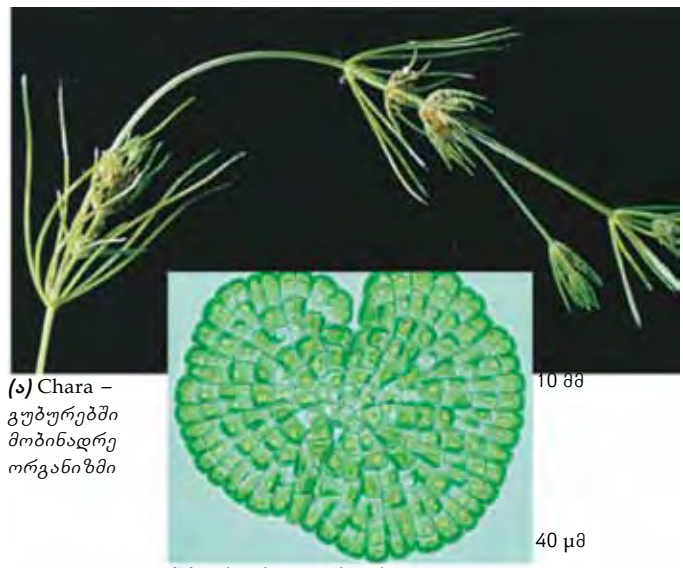
პეროქსისომების ფერმენტები. ხმელეთის მცენარეებისა და ქაროფიტების მსგავსი წყალმცენარეების პეროქსისომები (იხ. სურ. 6.19) შეიცავს ფერმენტებს, რომლებიც ფოტოსუნთქვის (იხ. თავი 10) შედეგად მიღებული ორგანული ნივთიერებების დანაკარგს ამცირებს. სხვა წყალმცენარეების პეროქსისომებში ასეთი ფერმენტები არ არის.

შოლტიანი სპერმატოზოიდის აგებულება. ხმელეთის მცენარეების შოლტიანი სპერმატოზოიდების მქონე სახეობებში სპერმატოზოიდის აგებულება ძალიან ჰგავს ქაროფიტების სპერმატოზოიდის აგებულებას.

ფრაგმობლასტის ჩამოყალიბება. უჯრედის გაყოფის პროცესის ზოგიერთი დეტალი დამახასიათებელია მხოლოდ ხმელეთის მცენარეებისა და კონკრეტული ქაროფიტებისთვის, მათ შორის *Chara* და *Coleochaete* გვარებისთვის. მაგალითად, უჯრედის გაყოფისას ახალი უჯრედული ფირფიტის სინთეზის დროს ყალიბდება **ფრაგმობლასტი**. ეს გაყოფის პროცესში მყოფი უჯრედის შუა ხაზის გასწვრივ განლაგებული უჯრედის ჩონჩხის ელემენტებისა და გოლჯის აპარატში წარმოქმნილი ბუშტუკების ერთობლიობაა (იხ სურ. 12.10).

გენეტიკური მტკიცებულებები

ბოლო პერიოდში მეცნიერებმა, რომლებიც „Deep Green" საერთაშორისო პროექტში მონაწილეობდნენ, მცენარეების ევოლუციის ძირითადი საფეხურების დასადგენად დიდი კვლევა ჩაატარეს და ხმელეთის მცენარეებისა და წყალმცენარეების მრავალი სახეობის გენები გამოიკვლიეს. ბირთვისა და ქლოროპლასტების გენების შედარება მორფოლოგიურ და ბიოქიმიურ მონაცემებს ადასტურებს, რომლებიც მოწმობს ქაროფიტების კერძოდ, *Chara* და *Coleochaete* და ხმელეთის მცენარეების თანამედროვე სახეობების ახლო ნათესაობაზე (სურ. 29.3). ეს არ ნიშნავს, რომ თანამედროვე წყალმცენარეები ხმელეთის მცენარეების წინაპრებია; მაგრამ მათი დახმარებით ამ წინაპრების ფენოტიპის წარმოდგენა შეგვიძლია.



(ა) Chara – *გუბურებში მობინადრე ორგანიზმი*

10 მმ

40 µმ

(ბ) Coleochaete orbicularis – *დისკოს ფორმის ქაროფიტი (LM).*

▲ *სურ. 29.3* ***ქაროფიტები, ხმელეთის მცენარეების უახლოესი ნათესავები.***

ადაპტაციები, რომლთა დახმარებით მცენარეები წყლიდან ხმელეთზე გადავიდნენ

ქაროფიტების მრავალი სახეობა წყალმარჩხ ადგილებში, გუბურებისა და ტბების ნაპირებთან ბინადრობს, რომლებიც დროდადრო შრება. ასეთ გარემოში ბუნებრივი გადარჩევა ხელს უწყობს იმ ინდივიდების გადარჩენას, რომლებსაც უწყლობას დროის კონკრეტული მონაკვეთის განმავლობაში უძლევენ. ქაროფიტების ზიგოტებს გამოშრობისგან მდგრადი პოლიმერის – **სპოროპოლენინის** შრე იცავს. ამ ქიმიური ადაპტაციის წინაპარის ფორმა შეიძლება სპოროპოლენი-

ნის მკვრივი გარსის წინამორბედი იყო, რომელიც ხმელეთის მცენარეების სპორებს ფარავს.

ქაროფიტების მსგავსი წინაპრების, როგორც მინიმუმ, ერთი პოპულაციის მიერ ასეთი ნიშან-თვისებების დაგროვება, მათ შთამომავლობას, ხმელეთის პირველ მცენარეებს, სანაპირო ზოლში მუდმივად არსებობის საშუალებას აძლევდა. ასეთი ევოლუციური სიახლეების საშუალებით შესაძლებელი გახდა ხმელეთზე განსახლება, რასაც მრავალი სარგებელი ჰქონდა. მზის კაშკაშა სინათლეს აქ წყალი და პლანქტონი არ ფილტრავდა, ატმოსფერო დიდი რაოდენობით CO_2-ს შეიცავდა; მინერალური საკვები ნივთიერებებით მდიდარ ნიადაგში ფიტოფაგები და პათოგენები მხოლოდ მცირე რაოდენობით იყო. სარგებელი ამ ფაქტორებიდან მცენარეებმა მას შემდეგ მიიღეს, რაც ევოლუციის შედეგად ხმელეთზე გადარჩენისა და გამრავლების ადაპტაციები განუვითარდათ.

კონცეფცია ტესტი 29.1

1. დაასახელეთ მტკიცებულებები, რომლებიც ხმელეთის მცენარეებს ქაროფიტების მსგავს წინაპრებთან აკავშირებს.

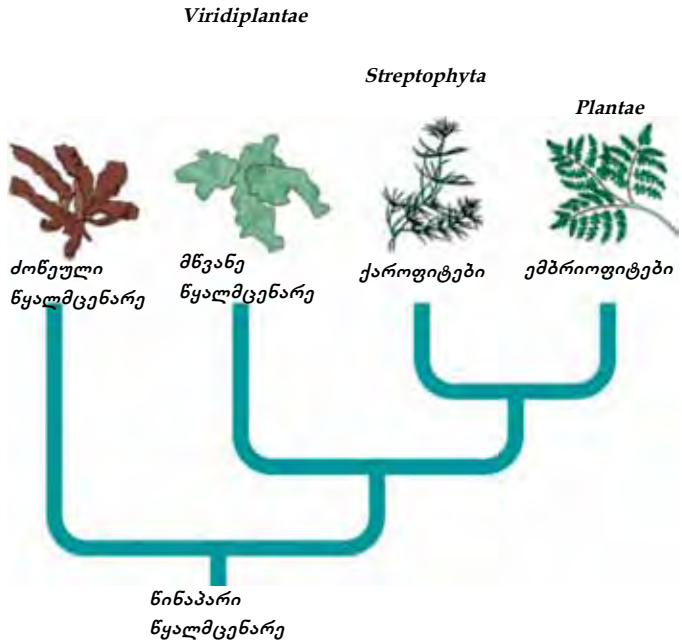
კონცეფცია 29.2

ხმელეთის მცენარეებს განუვითარდათ ხმელეთზე ცხოვრებასთან დაკავშირებული ადაპტაციები

ბევრი ადაპტაცია, რომელიც ქაროფიტების მსგავსი ხმელეთის მცენარეების დივერგენციის შემდეგ გაჩნდა, ხმელეთზე მათი გადარჩენა და გამრავლება გაამარტივა. მცენარეების ამ ნიშან-თვისებებიდან ყველაზე მნიშვნელოვანს განვიხილავთ. შემდეგ ქაროფიტების მსგავსი ხმელეთის მცენარეების დივერგენციის დამამკიცებელ ნამარხებსა და მცენარეების ძირითად ჯგუფებს გავეცნობით.

მცენარეთა სამეფოს განმარტება

სად გადის ზღვარი ხმელეთის მცენარეებსა და წყალმცენარეებს შორის? სისტემატიკოსები ამ საზღვრების თაობაზე ჯერ ვერ შეთანხმდნენ (სურ. **29.4**). ტრადიციული სქემის მიხედვით, სამეფო მცენარეები (Plantae) ემბრიოფიტების (ჩანასახის მქონე მცენარეების) ექვივალენტურია (*phyte* ბერძნულად მცენარეა). ზოგი ბოტანიკოსის შემოთავაზებით მცენარეთა სამეფოს საზღვრები უნდა გაფართოვდეს და მასში მცენარეთა უახლოესი ნათესავები - მწვანე წყალმცენარეები, ქაროფიტები და კიდევ რამდენიმე მონათესავე ჯგუფი უნდა შევიდეს, ყველაფერს ერთად კი სამეფო Streptophyta უნდა დაერქვას. სხვები თვლიან, რომ მცენარეს ცნება უფრო ფართეა და უნდა მწვანე წყალმცენარეებიც მოიცვას (ქაროფიტებისგან განსხვავებული მწვანე წყალმცენარეების ჩათვლით). სამეფოს კი Viridiplantae უნდა დაერქვას (იხ. თავი 28). სანამ კამათი გრძელდება, ამ სახელმძღვანელოში მცენარეების სამეფოს ემბრიოფიტული განმარტება მივიღეთ, ხოლო ტაქსონს ფორმალურად მცენარეების (Plantae) სამეფო დავარქვით.



▲ *სურათი 29.4* ***სამი კლადა, რომლებიც მცენარეთა სამეფოს სხვადასხვა განმარტებას შეესაბამება.*** *ამ სახელმძღვანელოში მიღებულია მცენარეების ემბრიოფიტული განმარტება და სამეფოს აღსანიშნავად გამოყენებულია ტერმინი* ***Plantae****.*

მცენარეების შემქნილი ნიშან-თვისებები

ხმელეთის თითქმის ყველა მცენარეს ხუთი ძირითადი ნიშან-თვისება ახასიათებს, რომელიც ქაროფიტებს არა აქვს: აპიკალური მერისტემა; თაობათა მონაცვლეობა; სპორანგიუმებში წარმოქმნილი გარსიანი სპორები; მრავალუჯრედიანი გამეტანგიუმი და მრავალუჯრედიანი დამოკიდებული ჩანასახი. ეს ნიშნები ასახულია **29.5** სურათზე. ეს ნიშან-თვისებები ხმელეთის მცანრეების და ქაროფიტების საერთო წინაპარს ალბათ არ ჰქონდა. ისინი დამოუკიდებლად განვითარდა, ხმელეთის მცენარეთების შეძენილი ნიშან-თვისებების სახით. ზოგიერთი ნიშან-თვისება არა მხოლოდ მცენარეების, არამედ სხვა ევოლუციურ შტოებშიც დამოუკიდებლად განვითარდა. ზოგი თვისება კი მცენარეების ზოგმა ევოლუციურმა შტომ დაკარგა. თუმცა ამ ნიშან-თვისებებით ხმელეთის პირველი მცენარეები მათი უახლოესი მონათესავე წყალმცენარეებისგან განსხვავდება.

სურათი 29.5
კვლევა: ხმელეთის მცენარეების შემნილი ნიშან-თვისებები

აპიკალური მერისტემა

ფოტოსინთეზის უნარის მქონე ორგანიზმი მისთვის აუცილებელ რესურსებს ხმელეთზე ორ განსხვავებულ გარემოში პოულობს. სინათლე და CO_2 ძირითადად ხმელეთის ზედაპირზე მაღლაა, წყალი და მინერალური საკვები ნივთიერებები კი ნიადაგშია. მცენარეს ერთი ადგილიდან მეორეზე გადასვლა არ შეუძლია, მაგრამ მისი ფესვები და ყლორტები შეიძლება დაგრძელდეს, რაც ზრდის მცენარის მიერ გარემოდან რესურსების მოპოვების შესაძლებლობას. ზრდის უნარს მცენარე მთელი სიცოცხლის მანძილზე ინარჩუნებს. ამ თვისებას უზრუნველყოფს **აპიკალური მერისტემები**, რომლებიც ყლორტებისა და ფესვების წვეროსთან, უჯრედების ზრდის უბნებშია განლაგებული. აპიკალური მერისტემების უჯრედები სხვადასხვა ქსოვილად, მათ შორის, ზედაპირის ეპიდერმისად დიფერენცირდება, რომელიც მცენარის სხეულს და მის სხვადასხვა შიდა ქსოვილებს იცავს. მცენარეების უმრავლესობის ყლორტების აპიკალური მერისტემა ფოთლებსაც წარმოშობს. ამგვარად, მცენარეების უმეტესობის რთული სხეული ავლენს სტრუქტურულ სპეციალიზაციას მიწისქვეშა და მიწისზედა ორგანოების მიხედვით, შესაბამისად ფესვებისა და ფოთლებიანი ღეროების მიხედვით.



მცენარის ყლორტისა და ფესვის წვეროს აპიკალური მერისტემა. სინათლის მიკროგრაფები ყლორტისა და ფესვის სიგრძივი ჭრილებია.

თაობათა მონაცვლეობა

ხმელეთის ყველა მცენარის სასიცოცხლო ციკლი შედგება ორი განსხვავებული მრავალუჯრედიანი სხეულის მონაცვლეობისა და ერთი სხეულის მიერ მეორეს წარმოშობისგან. რეპროდუქციული ციკლის ამ ტიპს **თაობათა მონაცვლეობა** ეწოდება და ის წყალმცენარეების სხვადასხვა ჯგუფშიც განვითარდა. ის არ ახასიათებდს ქაროფიტებს ანუ წყალმცენარეების იმ ჯგუფს, რომელიც ხმელეთის მცენარეების ყველაზე ახლო ნათესავია. შეიძლება დავასკვნათ, რომ თაობათა მონაცვლეობა ხმელეთის მცენარეების შეძენილი ნიშან-თვისებაა, რომელიც არ ახასიათებდა ხმელეთის მცენარეებისა და ქაროფიტების საერთო წინაპარს.

არ აგერიოთ ჰაპლოიდური და დიპლოიდური სტადიების მქონე მცენარეების თაობათა მონაცვლეობა და *ყველა* სქესობრივი გამრავლების მქონე ორგანიზმის სასიცოცხლო ციკლების ჰაპლოიდური და დიპლოიდური სტადიები (იხ. სურათი 13.6). მაგალითად, ადამიანის სასქესო ჯირკვლებში (საკვერცხეებსა და სათესლეებში) მეიოზის შედეგად ჰაპლოიდური გამეტები წარმოიქმნება, რომლებიც ერთმანეთს ერწყმის და დიპლოიდურ ზიგოტას გვაძლევენ. ზიგოტა შემდეგ იყოფა და მრავალუჯრედიანი ორგანიზმი ყალიბდება. ჰაპლოიდური სტადია აქ მხოლოდ ერთუჯრედიანი გამეტებია. თაობათა მონაცვლეობის სასიცოცხლო ციკლში კი მრავალუჯრედიანი ჰაპლოიდური და მრავალუჯრედიანი დიპლოიდური სტადიებია.



თაობათა მონაცვლეობა: საერთო სქემა

ხმელეთის მცენარეების სასიცოხცლო ციკლში ერთმანეთს ენაცვლება გამეტოფიტისა და სპოროფიტის თაობები ანუ სხეულის ორი მრავალუჯრედიანი ფორმა. **გამეტოფიტის** უჯრედები ჰაპლოიდურია ანუ მათ ქრომოსომების კენტი ნაკრები აქვს. მიტოზის შედეგად გამეტოფიტი ჰაპლოიდურ გამეტებს, კვერცხუჯრედებსა და სპერმატოზოიდებს წარმოქმნის, რომლებიც ერთმანეთს ერწყმის და დიპლოიდურ ზიგოტას ქმნის. ზიგოტა მიტოზურად იყოფა და მრა ვალუჯრედიანი **სპოროფიტი**, სპორების წარმომშობი თაობა, წარმოიქმნება. ამგვარად, სპოროფიტის უჯრედები დიპლოიდურია ანუ მათ ქრომოსომების ერთი ნაკრები ერთი გამეტიდან, მეორე კი მეორე გამეტიდან აქვთ მიღებული. მომწიფებულ სპოროფიტში მეიოზის შედეგად ჰაპლოიდური **სპორები** ყალობდება ანუ რეპროდუქციული უჯრედები, საიდანაც ახალი ორგანიზმი სხვა უჯრედთან შერყმის გარეშე ვითარდება. სპორებისგან განსხვავებით, გამეტა მეორე გამეტასთან შერყმის და ზიგოტას წარმოქმნის გარეშე მრავალუჯრედიან ორგანიზმად ვერ განვითარდება. მცენარეს სპორა მიტოზურად იყოფა და ახალ მრავალუჯრედიან გამეტოფიტს იძლევა. თაობათა მონაცვლეობა გრძელდება: სპოროფიტი წარმოშობს სპორებს, სპორებიდან ვითარდება გამეტოფიტი, გამეტოფიტი წარმოშობს გამეტებს, გამეტები ერთმანეთს ერწყმის, ვიღებთ ზიგოტას, ზიგოტიდან კი სპოროფიტი ვითარდება.

სპორანგიუმებში გარსიანი სპორები ვითარდება

მცენარეების სპორები ჰაპლოიდური რეპროდუქციული უჯრედებია, რომლებიც ხელსაყრელ პირობებში მიტოზური დაყოფის გზით მრავალუჯრედიან ჰაპლოიდურ გამეტოფიტებად ვითარდება. პოლიმერი სპოროპოლენინი მცენარის სპორის გარსს სიმკვრივესა და გარემოს მკაცრი პირობების მიმართ მდგრადობას ანიჭებს. ამ ქიმიური შეფუთების დახმარებით სპორები მშრალი ჰაერის ნაკადებით გავრცელებისას არ ზიანდება.

სპოროფიტში მდებარეობს სპორების წარმომშობი მრავალუჯრედიანი ორგანოები - **სპორანგიუმები**. სპორანგიუმის დიპლოიდური უჯრედები, სპორიციტები ანუ სპორების დედა უჯრედები, მეიოზით იყოფა და ჰაპლოიდურ სპორებს ქმნის. განვითარებად სპორებს იქამდე იცავს სპორანგიუმის გარეთა ქსოვილები, სანამ ისინი ჰაერში მიმოიფანტება.

მრავალუჯრედიანი სპორანგიუმი, რომელიც სპოროპოლენინის გარსიან სპორებს ქმნის, ხმელეთის მცენარეების ერთ-ერთი ძირითადი ადაპტაციაა. ქაროფიტები სპორებით მრავლდება, მაგრამ მათ არ აქვთ მრავალუჯრდიანი სპორანგიუმი და მათი, სპოროპოლენინის არ მქონე, შოლტიანი სპორები წყალში ვრცელდება.



ხავსის (*Sphagnum*)-ის სპოროფიტი და სპორანგიუმი

მრავალუჯრედიანი გამეტანგიუმი

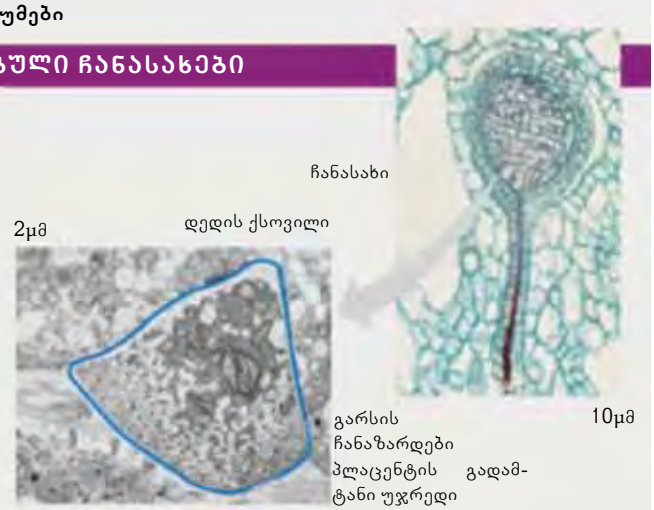


ხმელეთის უძველეს მცენარეებს და მათ წინაპარ წყალმცენარეებს განასხვავებს კიდევ ერთი ნიშანი - გამეტების წარმოქმნა მრავალუჯრედიან ორგანოებში, **გამეტანგიუმებში**. მდედრობით გამეტანგიუმს არქეგონიუმი ეწოდება. არქეგონიუმში (ლარნაკისებრი ორგანო) ერთი კვერცხუჯრედი წარმოიქმნება, რომელიც მის ფსკერზე რჩება. მამრობითი გამეტანგიუმები, ანთერიდიუმები, სპერმატოზოიდებს წარმოქმნიან და გარეთ ათავისუფლებენ. თანამედროვე მცენარეების მრავალი ძირითადი ჯგუფის სპერმატოზოიდებს აქვს შოლტები. ისინი წყლის წვეთში ან აპკში კვერცხუჯრედის მიმართულებით მიცურავენ. კვერცხუჯრედის განაყოფიერება არქეგონიუმში ხდება და ჩანასახი ზიგოტიდან იქვე ვითარდება. როგორც 30-ე თავში ნახავთ, თესლოვან მცენარეთა გამეტოფიტების ზომა იმდენად რედუცირებულია, რომ ზოგიერთ ევოლუციურ ხაზში არქეგონიუმები და ანთერიდიუმები საერთოდ დაკარგულია.

ღვიძლის ხავსის (*Marchantia*)-ს არქეგონიუმები და ანთერიდიუმები

მრავალუჯრედიანი დამოკიდებული ჩანასახები

მცენარეთა მრავალუჯრედიანი ჩანასახი ზიგოტიდან ვითარდება, რომელიც მშობელი მცენარის ქსოვილებში რჩება. მშობელის ქსოვილები განვითარებად ჩანასახს საკვებ ნივთიერებებს, მაგალითად შაქრებსა და ამინომჟავებს აწვდიან. ჩანასახს აქვს **პლაცენტის გადამტანი** სპეციალიზებული **უჯრედები**, რომლებიც ზოგჯერ მომიჯნავე დედისეულ ქსოვილშიც გვხვდება. ისინი გარსის (პლაზმური მემბრანისა და უკრედის გარსის) ზედაპირის რთული ჩანაზარდების მეშვეობით, აადვილებენ საკვები ნივთიერებების გადაადგილებას მშობლიდან ჩანასახის მიმართულებით. ეს ანალოგიურია პლაცენტარულ ძუძუმწოვრებში საკვები ნივთიერებების დედა - ემბრიონის მიმართულებით გადაადგილების. ხმელეთის მცენარეების მრავალუჯრედიანი, დამოკიდებული ჩანასახი, ძალიან მნიშვნელოვანი შეძენილი ნიშან-თვისებაა. ხმელეთის მცენარეებს ემბრიოფიტებსაც კი უწოდებენ.



მარშანციას ჩანასახი (LM) და პლაცენტის გადამტანი უჯრედები (TEM)

ხმელეთზე ცხოვრებასთან დაკავშირებული შეძენილი ნიშან-თვისებები, ევოლუციურად მცენარეების მრავალ სახეობას განუვითარდა. ხმელეთის მცენარეებს გაცილებით მეტად ემუქრებათ გამოშრობა, ვიდრე მათ წინაპარ წყალმცენარეებს, ვინაიდან მუდმივად ჰაერის გარემოში იმყოფებიან. მრავალი სახეობის ეპიდერმისს აქვს საფარი, რომელსაც **კუტიკულას** უწოდებენ და რომელიც პოლიმერებს: პოლიეთერებსა და ცვილებს შეიცავს. კუტიკულა წყალგაუმტარი გარსის სახით მოქმედებს, აბრკოლებს მცენარის მიწისზედა ორგანოებიდან ჭარბი წყლის დაკარგვას და მცენარეს გარკვეულწილად მიკრობების თავდასხმისგან იცავს.

ხმელეთის მრავალი მცენარე წარმოქმნის მოლეკულებს, რომლებსაც *მეორად ნაერთებს* უწოდებენ. ისინი მეორადი მეტაბოლური გზების პროდუქტია. მეორადი მეტაბოლური გზა პირველადი მეტაბოლური გზის (ყველა ორგანიზმისთვის საერთო ლიპიდების, ნახშირწყლების, ამინომჟავებისა და სხვა ნაერთების სინთეზის) გვერდითი განშტოებაა. მეორად ნაერთებს შორის ალკალოიდები, ტერპენები, ტანინები და ფენოლის ნაერთებია, მაგალითად ფლავონოიდები. სხვადასხვა ალკალოიდს, ტერპენსა და ტანინს მწარე გემო, ძლიერი სუნი ან ტოქსიკური ეფექტი აქვს, რაც მცენარეს ფიტოფაგებისა და პარაზიტებისგან თავდაცვაში ეხმარება. ფლავონოიდები მავნე ულტრაიისფერ გამოსხივებას შთანთქავს და ხანდახან ნიადაგის სასარგებლო მიკრობებთან სიმბიოზური ურთიერთქმედების სასიგნალო ფუნქციას ასრულებს. ზოგიერთი ფენოლური ნაერთი მცენარეს პათოგენური მიკრობების იერიშის მოგერიებაში ეხმარება. მცენარეების გადარჩენაში მეორადი ნაერთების როლს ხმელეთის მცენარეების ძირითადი ჯგუფების განხილვისას გაეცნობით. ფენოლური ნაერთებით ადამიანიც სარგებლობს; მაგალითად, ალკალოიდ კინინის ანტიმიკრობულ თვისებებს მალარიის წინააღმდეგ იყენებენ.

მცენარეების წარმოშობა და მრავალფეროვნების ჩამოყალიბება

პალეობოტანიკოსები, რომლებიც მცენარეების ევოლუციის დასაწყისის ნიშნებს ეძებენ, დიდი ხანია კამათობენ ხმელეთის მცენარეების უძველესი ნამარხი ფორმის რაობაზე. 1970-იან წლებში მეცნიერებმა ნამარხი სპორები აღმოაჩინეს და ორდოვიციული პერიოდით დაათარიღეს ანუ მათი ასაკი 475 მილიონი წელია. მართალია, ნამარხი სპორები თანამედროვე მცენარეების სპორებს ჰგავს, მაგრამ ისინი რამდენიმე მნიშვნელოვანი ნიშნით განსხვავდება. მაგალითად, თანამედროვე მცენარეების სპორები ცალკეული მარცვლების სახით ვრცელდება, ნამარხი სპორები 2-4-სპორისგან შემდგარ ჯგუფში შეკრებილია. შესაძლებელია, რომ ეს ნამარხი სპორები რომელიმე გადაშენებიულ, ხმელეთის მცენარეს მონათესავე წყალმცენარეებს ეკუთვნის. გარდა ამისა, მცენარეული ქსოვილის უძველესი ცნობილი ფრაგმენტები ამოუცნობ სპორებზე 50 მილიონი წლით ახალგარზდაა.

ომანში 2003 წელს დიდი ბრიტანეთისა და ომანის მეცნიერებმა სპორები 475 მილიონი წლის ასაკის ქანიდან გამოყვეს (სურ. **29.6ა**). ამავე ასაკის ადრე აღმოჩენილი



(ა) განამარხებული სპორები. *თანამედროვე მცენარეების სპორებისგან განსხვავებით, რომლებიც ცალკეული მარცვლებია, ომანში აღმოჩენილი სპორები 4-სპორიან (მარცხენა; ერთი არ ჩანს) და 2-სპორიან (მარჯვენა) ჯგუფებად ერთიანდება.*

(ბ) სპოროფიტის განამარხებული ქსოვილი. *სპორები ჩამჯდარია ქსოვილში, რომელიც სავარაუდოდ მცენარეს ეკუთვნის.*

▲ *გვ. 578. სურ. 29.6* ***უძველესი მცენარეების სპორები და ქსოვილები (SEM)***

სპორებისგან განსხვავებით, ეს სპორები მცენარის კუტიკულის მასალაში იყო, რომელიც თანამედროვე მცენარეების სპორების მატარებელი ქსოვილის მსგავსია (სურ. **29.6ბ**). ქსოვილის სხვა მცირე ფრაგმენტების აღმოჩენის შემდეგ, რომლებიც აშკარად მცენარეს ეკუთვნოდა, მეცნიერებმა დაასკვნეს, რომ ომანში ნაპოვნი სპორები მეტი ალბათობით ხმელეთის მცენარეებს, ვიდრე წყალმცენარეებს ეკუთვნოდა.

2001 წელს მცენარეების „მოლეკულური საათის“ (იხ. თავი 25) შესწავლის შედეგად დადგინდა, რომ თანამედროვე მცენარეების საერთო წინაპარი სავარაუდოდ 700 მილიონი წლის წინათ არსებობდა. თუ ეს მართლია, მცენარეთა ევოლუციის პირველი 225 მილიონი წლის დამადასტურებელი ნამარხები არა გვაქვს. თუმცა 2003 წელს მაიკლ სანდერსონმა (კალიფორნიის უნივერსიტეტი) მოლეკულური მონაცემების საფუძველზე გამოთვალა ომანში აღმოჩენილი სპორების ასაკი და ის დაახლოებით 490-425 მილიონი წელი აღმოჩნდა.

რა ასაკის არ უნდა იყოს პირველი მცენარეები, ამ წინაპარმა სახეობებმა დასაბამი მისცეს თანამედროვე მცენარეების დიდ მრავალფეროვნებას. **29.1 ცხრილში** შეჯამებულია ამ თავსა და 30-ე თავში გამოყენებული ტაქსონომიური სქემის 10 ტიპი. ხმელეთის მცენარეების მიმოხილვის გაცნობისას 29.1 ცხრილს და **29.7** სურათს ერთდროულად დააკვირდით. **29.7** სურათზე მოცემულია მცენარეების ფილოგენეზის სქემა, რომელიც დამყარებულია მათ მორფოლოგიაზე, ბიოქიმიასა და გენეტიკაზე.

ხმელეთის მცენარეები შეიძლება **ჭურჭლოვანი ქსოვილის** არსებობა-არარსებობის მიხედვით დავაჯგუფოთ. ეს ქსოვილი შედგება მილებში გაერთიანებული უჯრედებისგან, რომელთა საშუალებით მცენარეში წყალი და საკვები ნივთიერებები გადაადგილდება. მცენარეთა უმეტესობას ჭურჭლოვანი ქსოვილის რთული სისტემა აქვს და ამიტომ მათ **ჭურჭლოვან მცენარეებს** უწოდებენ. მცენარეებს, რომ-

ლებსაც ფართე სატრანსპორტო სისტემა არა აქვს – ღვიძლის ხავსებს, რქაფოთოლა ხავსებსა და საკუთრივ ხავსებს – „არაჭურჭლოვან“მცენარეებს უწოდებენ, თუმცა ზოგიერთ ხავსს მარტივი ჭურჭლოვანი ქსოვილი აქვს. არაჭურჭლოვან მცენარეს ხშირად **ხავსისნაირებს** ანუ **ბრიოფიტებს** უწოდებენ (ბერძნულად *bryon* – ხავსი და *phyton* – მცენარე).

მართალია, ტერმინ ბრიოფიტს კვლავ იყენებენ არაჭურჭლოვანი მცენარეების აღსანიშნავად, კამათი ღვიძლის ხავსებს, რქაფოთოლა ხავსებსა და საკუთრივ ხავსებსა და ჭურჭლოვან მცენარეებს შორის არსებულ ნათესაობაზე დღემდე გრძელდება. ზოგიერთი მოლეკულური კვლევის-შედეგების მიხედვით, ხავსები არ არის მონოფილეტური ჯგუფი, თუმცა ქლოროპლასტის ამინომჟავების ბოლო პერიოდის ანალიზის მიხედვით, ხავსები ნამდვილი კლადაა. 29.7 სურათზე წყვეტილი ხაზი ბრიოფიტების ჯერ გაურკვეველ ფილოგენას აღნიშნავს. მაგრამ ხავსებსა და ჭურჭლოვან მცენარეებს ზოგიერთი საერთო შეძენილი ნიშან-თვისება აქვს, მაგალითად მრავალუჯრედიანი ჩანასახი და აპიკალური მერისტემა, თუმცა ხავსებს არა აქვს ჭურჭლოვანი მცენარეებისთვის დამახასიათებელი სიახლეები, როგორიცაა ფესვები და ჭეშმარიტი ფოთლები.

ჭურჭლოვანი მცენარეები ქმნიან კლადას, რომელიც მცენარეების სახეობების დაახლოებით 93%-ს მოიცავს. შეიძლება ჭურჭლოვანი მცენარეების შემდგომი კლასიფიკაცია უფრო მცირე კლადებად. მათ შორის ორი კლადა **ლიკოფიტები** (ლიკოპოდიუმები და მათი მონათესავე ჯგუფები) და **პტეროფიტებია** (გვიმრები და მათი მონათესავე ჯგუფები). ამ კლადებში გაერთიანებულ მცენარებს არა აქვს თესლი, ამიტომ ამ ორ კლადას ხშირად არაფორმალურად **უთესლო ჭურჭლოვან მცენარეებს** უწოდებენ. თუმცა 29.7 სურათზე ჩანს, რომ უთესლო ჭურჭლოვანი მცენარეები არ არიან მონოფილეტური კლადა. ჭურჭლოვანი მცენარეების მესამე კლადში თესლოვანი მცენარეები შედის, რომელთა უმეტესობა თანამედროვე სახეობებია. **თესლი** ჩანასახია, რომელიც საკვებ ნივთიერებათა მარაგთან ერთად დამცავ გარსშია მოთავსებული. თესლოვანი მცენარეები, თესლის მომწიფების დახურული კამერის ქონა არ ქონის მიხედვით, შეიძლება ორ ჯგუფად: შიშველთესლოვნებად და ფარულთესლოვნებად, დავყოთ. შიშველთესლოვნები (Gymnospermae: ბერძნულად *gymnos* – შიშველი, *sperm* – თესლი) ერთ ჯგუფში ერთიანდება თესლის ღია მდებარეობის მიხედვით. შიშველთესლოვნების დღემდე გადარჩენილი სახეობები მეტწილად წიწვიანების, და სავარაუდოდ კლადას ქმნიან. ფარულთესლოვნები (Angiospermae: ბერძნულად *angion* – სათავსო) დიდი კლადაა, რომელშიც გაერთიანებულია ყველა ყვავილოვანი მცენარე. ფარულთესლოვანთა თესლი ვითარდება კამერაში, რომელსაც ნასკვი ეწოდება, რომელიც ყვავილში მდებარეობს და თესლის მომწიფებისას ნაყოფად გარდაიქმნება.

29.7 სურათზე მოცემულ ფილოგენეტიკურ სქემაზე ნაჩვენებია *თანამედროვე* მცენარეების ევოლუციური ხაზები, სადაც გადაშენებულ წევრებთან ერთად გადარჩენილებიც შედის. პალეობოტანიკოსებმა აღმოაჩინეს ნამარხი ფორმები, რომლებიც მცენარეების გადაშენებულ ხაზებს ეკუთვნის. ბევრი ნამარხი ფორმა გარდამავალია და დედამიწაზე თანამედროვე მცენარეების ჯგუფების ევოლუციის სხვადასხვა ეტაპზე არსებობდა.

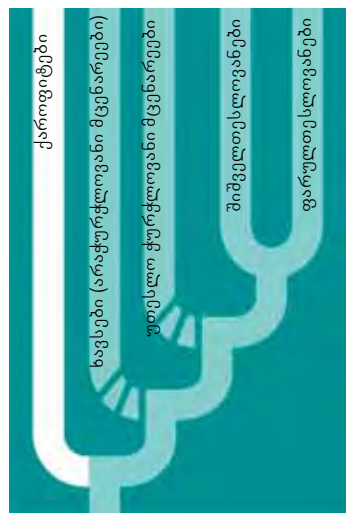
კონცეფცია ცოდნა 29.2

1. დაასახელეთ სამი შეძენილი ნიშანი, რომლებიც ხმელეთის მცენარეებს ქაროფიტებისგან განასხვავებს და ხმელეთზე არსებობას აადვილებს. ახსენით.
2. შემდეგი სტრუქტურებიდან, რომელი ჰაპლოიდურია და რომელი დიპლოიდური:

   (ა) სპოროფიტი; (ბ) სპორა; (გ) გამეტოფიტი; (დ) ზიგოტა; (ე) სპერმატოზიოდი; (ვ) კვერცხუჯრედი.

კონცეფცია 29.3

ხავსებისა და სხვა ხავსისნაირების სასიცოცხლო ციკლში გამეტოფიტის სტადია დომინირებს



ხავსები, მცირე ზომის ბალახოვანი მცენარეები სამ ტიპშია გაერთიანებული: ღვიძლის ხავსები (ტიპი Hepatophyta), რქაფოთოლა ხავსები (ტიპი Anthocerophyta) და საკუთრივ ხავსები (ტიპი Bryophyta). ღვიძლის ხავსებსა და რქაფოთოლას სახელები ფორმის გამო დაერქვა. ადამიანი ყველაზე უკეთ საკუთრივ ხავსებს იცნობს, თუმცა ზოგი მცენარე, რომელსაც „ხავსს“ უწოდებენ, სინამდვილეში ხავსი არ არის. ასეთებია: ირლანდიური ხავსი (ზღვის ძოწეული წყალმცენარე), ირმის ხავსი (ლიქენი), ესპანური ხავსები (ზოგიერთ რეგიონში ლიქენები, სხვაგან კი ყვავილოვანი მცენარეები).

Bryophyta და *ხავსისნაირები* არ არის სინონიმი. Bryophyta იმ ტიპის ფორმალური ტაქსონომიური სახელწოდებაა, რომელიც მხოლოდ ხავსებს მოიცავს. ხავსისნაირებს კი იყენებენ *ყველა* არაჭურჭლოვანი მცენარის: ღვიძლის ხავსების, რქაფოთოლას და საკუთრივ ხავსების აღსანიშნავად. როგორც

ცხრილი 29.1 თანამედროვე მცენარეების ტიპები

	ქართული სახელწოდება	თანამედროვე სახეობათა მიახლოებითი რაოდენობა
ხავსისნაირები (ბრიოფიტები) (არაჭურჭლოვანი მცენარეები)		
ტიპი *Hepatophyta*	ღვიძლის ხავსები	9 000
ტიპი *Anthocerophyta*	რქაფოთოლა ხავსები	100
ტიპი *Bryophyta*	ხავსები	15 000
ჭურჭლოვანი მცენარეები		
უთესლო ჭურჭლოვანი მცენარეები		
ტიპი *Lycophyta*	ლიკოფიტები (ლიკოპოდიუმები, გვარები *Selaginella* და *Isoetes*)	1 200
ტიპი *Pterophyta*	პტეროფიტები (გვიმრები, შვიტები და ფსილოფიტები)	12 000
თესლოვანი მცენარეები		
შიშველთესლოვნები		
ტიპი *Ginkgophyta*	გინკგო	1
ტიპი *Cycadophyta*	საგოვანები	130
ტიპი *Gnetophyta*	გნეტოფიტები (გვარები *Gnetum, Ephedra* და *Welwitschia*)	75
ტიპი *Coniferophyta*	წიწვოვანები	600
ფარულთესლოვნები		
ტიპი *Anthophyta*	ყვავილოვანი მცენარეები	250 000

ზემოთ ვთქვით, ეს ტერმინი არ იარსებებდა, ეს სამი ჯგუფი კლადას რომ არ ქმნიდეს. სისტემატიკოსები განაგრძობენ კამათს ხავსისნაირების ამ სამი ტიპის ევოლუციის თანმიმდევრობაზე.

ხავსისნაირებმა წინაპრებისგან ევოლუცირი გამიჯვნის შემდეგ ბევრი უნიკალური შეგუება შეიძინეს, რომელიც თანამედროვე ჭურჭლოვან მცენარეებს ახასიათებს. მიუხედავად ამისა, თანამედროვე ხავსისნაირები სავარაუდოდ უძველესი მცენარეების ზოგიერთ ნიშან-თვისებას ფლობენ. მაგალითად, მცენარეების ფრაგმენტების უძველესი ცნობილი ნამარხები ისეთ ქსოვილებს შეიცავს, რომლებიც ძალიან ჰგავს ღვიძლის ხავსების შიდა ქსოვილებს. მკვლევრებს უნდათ ამ უძველესი მცენარეების მეტი ნაწილის აღმოჩენა, რომ გაარკვიონ, რამდენად მრავლისმომცველია ეს მსგავსება.

ხავსისნაირების გამეტოფიტები

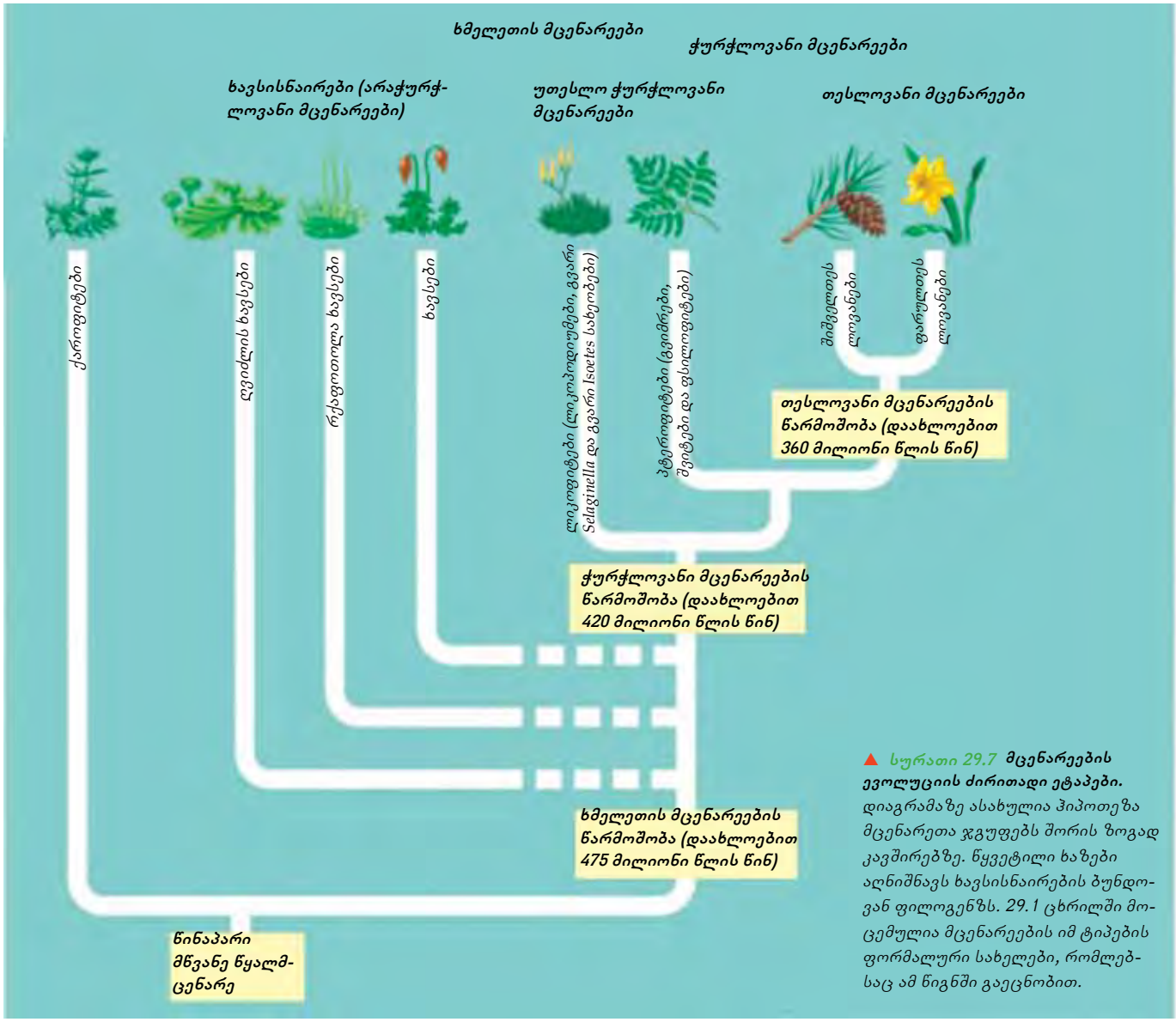
ჭურჭლოვანი მცენარეებისგან განსხვავებით, ხავსისნაირების სამივე ტიპში გამეტოფიტები სპოროფიტებზე უფრო მსხვილი და სიცოცხლისუნარიანია, რაც ნაჩვენებია 29.8 სურათზე, ხავსის სასიცოცხლო ციკლის სქემაზე. სპოროფიტები სასიცოცხლო ციკლის მხოლოდ ნაწილის განმავლობაში არსებობს.

თუ ხავსისნაირების სპორები ხელსაყრელ პირობებში მოხვდება, მაგალითად ნოტიო ნიადაგში ან ხის ქერქში, ისინი ღივდება და გამეტოფიტებად ვითარდება. ხავსის სპორის გაღივებისას ჩვეულებრივ მწვანე, დატოტვილი, ერთუჯრედიანი ძაფებისა გროვა, **პროტონემა** ვითარდება (ბერძნულად *proto* – პირველი, *nema* – ძაფი). პროტონემას აქვს დიდი ზედაპირი, რომელიც ხელს უწყობს წყლისა და მინერალური მარილების აბსორბციას. ხელსაყრელ პირობებში პროტონემა ერთ ან მეტ „კვირტს“ შობს, რომელსაც აპიკალური მერისტემა აქვს. ის კი თავის მხრივ **გამეტოფორს** („გამეტების მატარებელ”), გამეტების წარმომქმნელ სტრუქტურას იძლევა. პროტონემა და გამეტოფორი ხავსის გამეტოფიტის სხეულს ქმნიან.

ხავსისნაირების გამეტოფიტი, როგორც წესი, მიწაზე მიკრულ ხალიჩებს ქმნის, რომელიც რამდენიმე უჯრედის სისქისაა. სხეულის ასეთი თხელი ნაწილები ვერ იკავებს მაღალ მცენარეს. მეორე ფაქტორი, რომელიც მოქმედებს ხავსისნაირების სიმაღლეზე, სახეობათა უმეტესობაში წყლისა და საკვები ნივთიერებების დიდ მანძილზე გადაადგილებისთვის საჭირო ჭურჭლოვანი ქსოვილებია. ხავსისნაირების ორგანოების ნატიფი აგებულების გამო შესაძლებელია ნივთიერებების გადაადგილება სპეციალიზებული ჭურჭლოვანი ქსოვილის გარეშეც. თუმცა ზოგიერთ ხავსს, მათ შორის გუგულის სელს (*Polytrichum*) გამტარი ქსოვილები „ღეროს“ცენტრში აქვს და მხოლოდ რამდენიმე სახებას შეუძლია 2მ სიმაღლემდე გაზრდა. ბოტანიკოსები ცდილობენ დაადგინონ ჰომოლოგიურია თუ არა გადამტანი და ჭურჭლოვანი ქსოვილები თუ კონვერგენტული ევოლუციის შედეგად განვითარდნენ.

გამეტოფიტებს სუბსტრატზე თხელი **რიზოიდები** აკავებს, რომლებიც ცალკეული გრძელი, მილისებრი უჯრედებია (ღვიძლის ხავსებსა და რქაფოთოლა ხავსებში) ან უჯრედების ძაფებია (საკუთრივ ხავსებში). ჭურჭლოვანი მცენარეების ფესვებისგან განსხვავებით, რიზოიდები არ შედგება ქსოვილებისგან, არ აქვს სპეციალიზებული გამტარი უჯრედები და არ არის წამყვანი წყლისა და მინერალური მარილების აბსორბციაში.

მომწიფებული გამეტოფიტები გამეტებს დამცავი ქსოვილით დაფარულ გამეტანგიუმებში წარმოშობენ. გამეტოფიტზე შეიძლება მრავალი გამეტანგიუმი განლაგდეს. კვერცხუჯრედები სათითაოდ ლარნაკისებრ არქეგონიუმებში წარმოიქმნება, ყოველი ანთერიდიუმი კი მრავალ სპერმატოზოიდს წარმოშობს. ზოგიერთი ხავსისნაირის გამეტოფიტები ორსქესიანია, მაგრამ საკუთრივ ხავსებში არქეგონიუმი და ანთერიდიუმი ჩვეულებრივ განცალკევებულ მდედრობით და მამრობით გამეტოფიტებზეა განლაგებული. შოლტიანი სპერმატოზოიდი წყლის აპკში კვერცხუჯრედისკენ მიცურავს და ქიმიური მიმზიდველი ნივთიერებების ანუ ატრაქტანტების გავლენით არქეგონიუმის ყელში შედის. კვერცხუჯრედი რჩება არქეგონიუმის ფსკერზე. განაყოფიერების შემდეგ ჩანასახი არქეგონიუმში აგრძელებს განვითარებას. პლაცენტის გადამტანი უჯრედების შრეებს საკვები ნივთიერებები ჩანასახისაკენ გადააქვს, რომელიც სპოროფიტად ვითარდება.



▲ *სურათი 29.7* **მცენარეების ევოლუციის ძირითადი ეტაპები.** *დიაგრამაზე ასახულია ჰიპოთეზა მცენარეთა ჯგუფებს შორის ზოგად კავშირებზე. წყვეტილი ხაზები აღნიშნავს ხავსისნაირების ბუნდოვან ფილოგენზს. 29.1 ცხრილში მოცემულია მცენარეების იმ ტიპების ფორმალური სახელები, რომლებსაც ამ წიგნში გაეცნობით.*

ხავსისნაირების სპოროფიტი

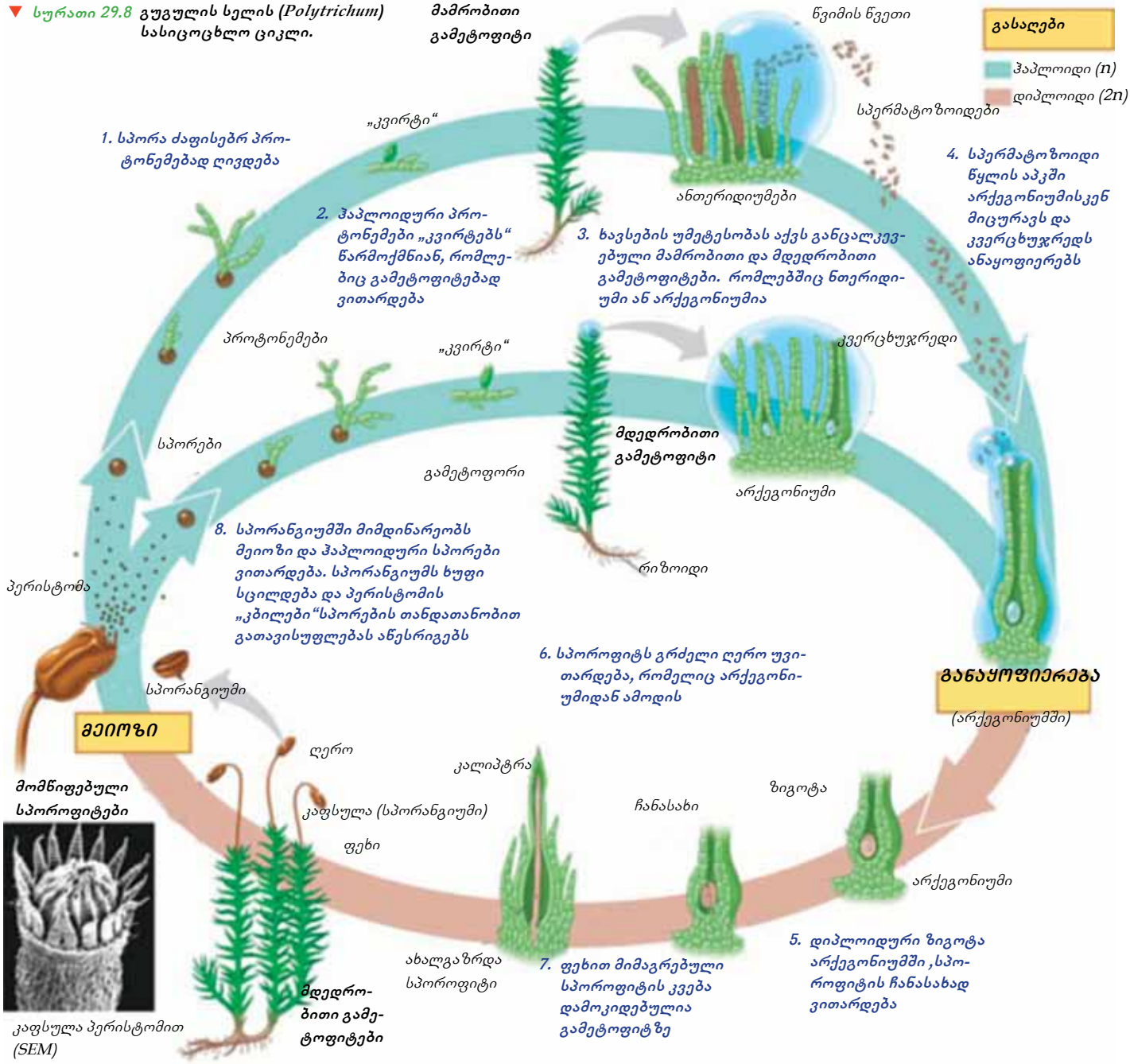
ხავსისნარიების ახალგაზრდა სპოროფიტები ჩვეულებრივ მწვანეა და ფოტოსინთეზის უნარი აქვს, მაგრამ დამოუკიდებლად არსებობა არ შეუძლია. ისინი მშობლის გამეტოფიტზე მიმაგრებულნი რჩებიან, და იქიდან შაქრებს, ამინომჟავებს, მინერალურ მარილებსა და წყალს იწოვენ.

ხავსისნაირებს მცენარეების ყველა სხვა თანამედროვე ჯგუფთან შედარებით, ყველაზე პატარა და მარტივი სპოროფიტები აქვს, რაც შეესაბამება ჰიპოთეზას, რომ დიდი და უფრო რთული სპოროფიტების ევოლუცია უფრო გვიან – ჭურჭლოვან მცენარეებში მოხდა. ჩვეულებრივ სპოროფიტი **ფეხის**, ღეროსა და სპორანგიუმისგან შედგება. არქეგონიუმში ჩამჯდარი ფეხი გამეტოფიტიდან საკვებ ნივთიერებებს იწოვს. ღეროს გავლით ნივთიერებები სპორანგიუმისკენ ანუ **კაფსულისკენ** მოძრაობს, რომელიც მათ სპორების (მეიოზით) წარმოსაქმნელად იყენებს. ერთ კაფსულაში შეიძლება 50 მოლიონი სპორა წარმოიქმნას.

ხავსების უმეტესობას სპოროფიტის ღერო უგრძელდება, კაფსულა ზევით იწევა და სპორები ასე უკეთ ვრცელდება. მოუმწიფებელ კაფსულას გამეტოფიტის ქსოვილისგან შექმნილი დამცავი ჩაჩი, **კალიპტრა** აქვს, რომელიც მომწიფებისას კაფსულას სცილდება. ხავსების სახეობათა უმეტესობაში კაფსულის ზედა ნაწილზე შემოვლებულია დაკბილული რგოლი, რომელსაც **პერისტომა** ეწოდება (იხ. სურათი 29.8). პერისტომის ფუნქციაა ქარის ყოველი დაბერვისას სპორების თანდათანობითი განთავისუფლება, რაც სპორების დიდ მანძილზე გადატანას უზრუნველყოფს.

რქაფოთოლა ხავსებისა და საკუთრივ ხავსების სპოროფიტები ღვიძლის ხავსების სპოროფიტებზე დიდი და უფრო რთულად აგებულია. რქაფოთოლა ხავსებისა და საკუთრივ

▼ *სურათი 29.8* **გუგულის სელის (*Polytrichum*) სასიცოცხლო ციკლი.**



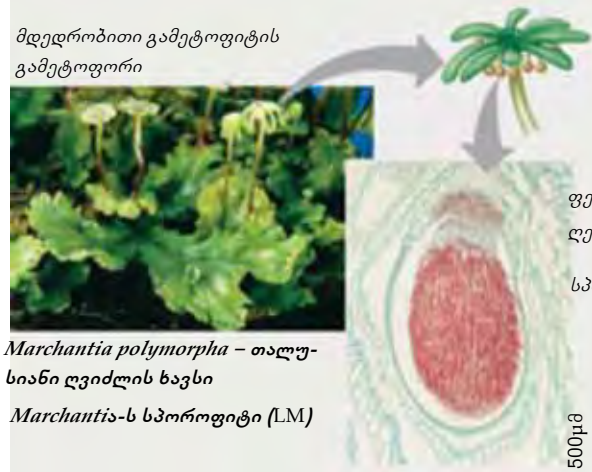
ხავსების სპოროფიტებს აქვს სპეციალიზებული ფორები – **ბაგეები**, რომლებიც ყველა ჭურჭლოვან მცენარესაც ახასიათებს. ეს ფორები ფოტოსინთეზს ხელს უწყობს. მათი საშუალებით შესაძლებელია CO_2-ისა და O_2-ის მიმოცვლას ჰაერსა და სპოროფიტის შიდა ქსოვილებს შორის (იხ. **სურ.** 10.3). წყალიც ბაგეებით ორთქლდება. ცხელ და მშრალ პირობებში ბაგეები იხურება, რაც წყლის დანაკარგს მინიმუმამდე ამცირებს.

საკუთრივ ხავსებსა და რქაფოთოლა ხავსებს აქვს ბაგეები ღვიძლის ხავსებს კი არა, რაც ხავსისნაირების ევილუციის სამი ჰიპოთეზის წამოყენების საშუალებას გვაძლევს. თუ ღვიძლის ხავსები ხმელეთის მცენარეების ყველაზე ღრმად განშტოებული ევოლუციური ხაზია, მაშინ რქაფოთოლა ხავსების, საკუთრივ ხავსებისა და ჭურჭლოვანი მცენარეების წინაპარში ბაგეები ერთხელ წარმოიქმნა. თუ რქაფოთოლა ხავსები ყველაზე ღრმად განშტოებული ევოლუციური ხაზია, მაშინ ბაგეები ერთხელ წარმოიქმნა და ღვიძლის ხავსების ხაზში შემდეგ დაიკარგა. შესაძლებელია, რომ რქაფოთოლა ხავსებში ბაგეები საკუთრივ ხავსებისა და ჭურჭლოვანი მცენარეებისგან დამოუკიდებლად განვითარდა. ამ კითხვის გადაჭრა მნიშვნელოვანია მცენარეების ევოლუციის გასარკვევად, რადგან

სურათი 29.9
ევოლუცია: ხავსების მრავალფეროვნება

ღვიძლის ხავსი (ტიპი Hepatophyta)

ღვიძლის ხავსების ჩვეულებრივი და სამეცნიერო სახელწოდებები (ლათინურად: *hepaticus* – ღვიძლი), ჩრდილოეთ ნახევარსფეროში ფართოდ გავრელებული გვარის *Marchantia*-ს გემეტოფიტის ღვიძლის მსგავსს ფორმას ეფუძნება. შუა საუკუნეებში ამ მცენარეს მისი ფორმის გამო ღვიძლის დაავადებების სამკურნალოდ იყენებდნენ. ზოგიერთ ღვიძლის ხავსს, მაგალითად *Marchantia*, გამეტოფიტის ბრტყელი ფორმის გამო „თალუსიანებად" თვლიდნენ (გაიხსენეთ 28-ე თავიდან, რომ მრავალუჯრედიანი წყალმცენარის სხეულს თალუსი ეწოდება). *Marchantia*-ს გამეტანგიუმები აღმართულია გამეტოფორებზე, რომლებიც პატარა ხეებს წააგავს (იხ. ასევე სურ. 29.5). მოკლე ღეროს და მრგვალი სპორანგიუმის მქონე სპოროფიტების დასანახად ლუპა დაგჭირდებათ. ზოგიერთ ღვიძლის ხავსს „ფოთლოვანს"უწოდებენ, რადგან მათ გამეტოფიტებს აქვს ღეროს მსგავსი სტრუქტურები მრავალი ფოთლისებრი დანამატით. ფოთლოვანი ღვიძლის ხავსები, რომლებიც ტროპიკულ და სუბტროპიკულ რეგიონებში გვხვდება, თალუსიან სახეობებზე გაცილებით მეტია.



***Marchantia polymorpha* – თალუსიანი ღვიძლის ხავსი**

***Marchantia*-ს სპოროფიტი (LM)**



***Plagiochilla deltoidea* – „ფოთლოვანი" ღვიძლის ხავსი**

რქაფოთოლა ხავსები (ტიპი Anthocerophyta)

რქაფოთოლა ხავსების ჩვეულებრივი და სამეცნიერო სახელწოდებები (ბერძნულად: *keras* – რქა) სპოროფიტის ფორმას ასახავს, რომელიც მარცვლოვნი ფოთოლსაც წააგავს. ტიპური სპოროფიტის სიმაღლემ შეიძლება 5 სმ-ს მიაღწიოს. სპორანგიუმი სპოროფიტის გასწვრივ ვითარდება და სპორების მომწიფებისას რქის წვეროდან დაწყებული სკდება. გამეტოფიტები, რომელთა დიამეტრი ჩვეულებრივ 1-2 სმ-ია, ჰორიზონტალურად იზრდება. ერთ გამეტოფიტზე ხშირად მრავალი სპოროფიტია.

საკუთრივ ხავსები (ტიპი Bryophyta)

ღვიძლის ხავსებისა და რქაფოთოლა ხავსებისგან განსხვავებით საკუთრივ ხავსების გამეტოფიტი, როგორც წესი, ვერტიკალურად იზრდება. მისი სიამღლე 1 მმ-ზე ნაკლებიდან 50 სმ-ზე მეტია, მაგრამ სახეობათა უმეტესობის სიმაღლე 15 სმ-ზე ნაკლებია. გამეტოფიტი სტრუქტურაა, რომელიც ხავსების ხალიჩას ქმნის. ხავსის „ფოთლები" ჩვეულებრივ ერთი უჯრედის სისქისაა, თუმცა გუგულის სელსა და მის ახლომონათესავე ხავსებს უფრო რთული, კუტიკულით დაფარული თხემების მქონე „ფოთლები" აქვს. როგორც წესი, ხავსების სპოროფიტები წარგძელებულია და მათი დანახვა შეუიარაღებელი თვალითაც შეიძლება. სპოროფიტის სიმაღლე შეიძლება 20 სმ-ს აღწევდეს. ახალგაზრდა სპოროფიტი მწვანეა და ფოტოსინთეზის უნარი აქვს, მაგრამ სპორების მომწიფებისას მოყვითალო-მურა ან მოყავისფრო ხდება.

***Anthoceros* – რქაფოთოლა ხავსი**





***Polytrichum commune* – გუგულის სელი**

სპოროფიტი

გამეტოფიტი



(ა) ტორფის შეგროვება ტორფის ჭაობში



(ბ) *Sphagnum*-ის გარეგნული სახე. *მიაქციეთ ყურადღება „ფოთლოვან“ გამეტოფიტებსა და მათ შთამომავლობას – სპოროფიტებს.*

(გ) *Sphagnum*-ის „ფოთოლი“ (LM). *ცოცხალი ფოტოსინტეზის უნარის მქონე უჯრედებისა და წყლის შემკრები მკვდარი უჯრედების კომბინაცია ხავსს ღრუბელას თვისებებს ანიჭებს.*



(დ) „ტოლანდიელი კაცი“ – ტორფის მუმია, რომელიც ძვ. წ. აღ.-ის 405-100 წლითაა დათარიღებული. *Sphagnum-ის მიერ შექმნილი მჟავე, ჟანგბადით ღარიბ გარემოში ადამიანის ან ცხოველების სხეულები შეიძლება ათასობით წლის მანძილზე შეინახოს.*

▲ *სურათი 29.10* **ტორფის ხავსს აქვს ეკონომიკური, ეკოლოგიური და არქეოლოგიური მნიშვნელობა.**

ბაგეები ჭურჭლოვანი მცენარეების წარმატების ძირითადი ფაქტორია, რასაც 36-ე თავში ნახავთ.

ამ ნაწილის პირველ გვერდზე, 29.9 სურათზე, მოცემულია ხავსისნაირების სამი ტიპის გამეტოფიტებისა და სპოროფიტების მაგალითები.

ხავსების ეკოლოგიური და ეკონომიკური მნიშვნელობა

ხავსების მსუბუქი სპორები ჰაერის ნაკადებით მთელ პლანეტაზე ვრცელდება. ეს მცენარეები განსაკუთრებით გავრცელებული და მრავალფეროვანია ტენიან ტყეებსა და დაჭაობებულ ადგილებში, სადაც ისინი პატარა ცხოველებისთვის საარსებო გარემოს ქმნიან. ზოგიერთი ხავსი ექსტრემალურ გარემოშიც კი ბინადრობს, მაგალითად მწვერვალებზე, ტუნდრასა და უდაბნოში (იხ. 50-ე თავი). მრავალი ხავსი ბინადრობს ძალინ ცივ ან მშრალ გარემოში, რადგან ისინი უძლევენ სხეულის მიერ წყლის უმეტესი ნაწილის დაკარგვას. ხელსაყრელ პირობებში ხავსის სხეული წყალს ისევ იწოვს. ჭურჭლოვანი მცენარეების მხოლოდ მცირე ნაწილს ასეთი ძლიერი გამოშრობის ანუ დესიკაციის გადატანა შეუძლია. მეტიც, ხავსის უჯრედების ფენოლური ნაერთები უდაბნოში, დიდ სიმაღლეებზე ან მაღალ განედებზე მზის ჭარბ გამოსხივებას შთანთქავს.

ჭაობის ხავსების გვარი სფაგნუმი (*Sphagnum*) ანუ „ტორფის ხავსი“ განსაკუთრებით ფართოდ გავრცელებულია და ნაწილობრივ გახრწნილი ორგანული მასალის უზარმაზარ საბადოებს ქმნის, რომლებიც ცნობილია **ტორფის** სახელით (სურათი 29.10). დაჭაობებულ ადგილებს, სადაც ეს ხავსი დომინირებს, ტორფიანი ჭაობები ეწოდება. უჯრედის გარსის რეზისტენტული ფენოლური ნაერთების წყალობით სფაგნუმი ნელა იხრწნება. გარდა ამისა, იგი გამოყოფს ნივთიერებებს, რომლებიც ბაქტერიულ აქტიობას აქვეითებენ. ტორფიან ჭაობებში ხრწნის პროცესს დაბალი ტემპერატურა და საკვები ნივთიერებების სიმცირეც თრგუნავს. ამის შედეგად, ტორფიან ჭაობებში მუმიფიცირებული სხეული შეიძლება ათასობით წლის მანძილზე ინახებოდეს.

მთელ მსოფლიოში ტორფის სახით დაახლოებით 400 მილიარდ ტონა ორგანული ნახშირბადი. ნახშირბადის რეზერვუარები ხელს უწყობს ატმოსფეროში CO_2-ის კონცენტრაციის სტაბილიზაციას (იხ. 54-ე თავი).

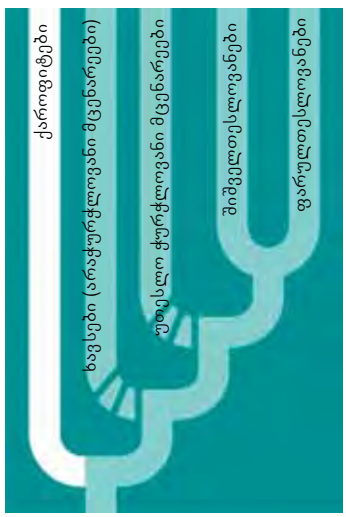
ევროპასა და აზიაში ტორფს დიდი ხნის მანძილზე საწვავად გამოიყენებდნენ. ირლანდიასა და კანადაში იგივე მიზნით მას დღესაც აგროვებენ. ტორფის ხავსის მკვდარ უჯრედებს შეუძლია ხავსის მასაზე დაახლოებით 20-ჯერ მეტი წყლის შეწოვა, ამიტომ იგი ნიადაგსაც აუმჯობესებს. მას ასევე იყენებენ მცენარეების ფესვების შესაფუთად მათი ტრანსპორტირების დროს. სფაგნუმის გადაჭარბებულმა მოხმარებამ შეიძლება შეასუსტოს მისი ეკოლოგიური სარგებელი.

კონცეფცია ცისტი 29.3

1. რით განსხვავდება ხავსნაირები სხვა მცენარეებისგან?
2. დაასახელეთ ხავსნაირებში სტრუქტურასა და ფუნქციას შორის შესაბამისობის სამი მაგალითი.

კონცეფცია 29.4

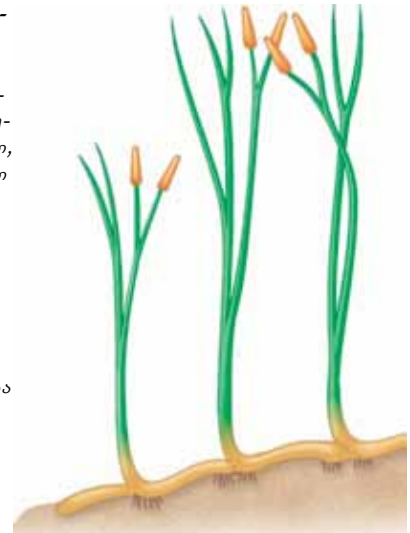
გვიმრები და სხვა უთესლო ჭურჭლოვანი მცენარეები პირველ ცყეებს ქმნიდნენ



თუ ხავსისნაირები და მათი მსგავსი მცენარეები მცენარეთა ევოლუციის პირველი 100 მილიონი წლის მანძილზე ბატონობდნენ, ამჟამად უმეტეს ადგილებში ჭურჭლოვანი მცენარეები დომინირებენ. თანამედროვე უთესლო ჭურჭლოვანი მცენარეების დახმარებით შეიძლება უკეთ გავიგოთ ქვანახშირის პერიოდის მცენარეების ევოლუცია. ეს ის პერიოდია, როცა ჭურჭლოვანი მცენარეების მრავალფეროვნების ჩამოყალიბება დაიწყო, თუმცა თესლოვანი მცენარეების ჯგუფების უმეტესობა ჯერ არ არსებობდა. გვიმრებსა და ყველა სხვა უთესლო ჭურჭლოვან მცენარეებს, ხავსისნაირების მსგავსად, აქვს შოლტიანი სპერმატოზოიდები, რომლებსაც კვერცხუჯრედამდე მისაღწევად წყალი სჭირდება. ამიტომ და ასევე გამეტოფიტების სინატიფის გამო, თანამედროვე უთესლო ჭურჭლოვანი მცენარეები ძირითადად ჭარბტენიან ადგილებშია გავრცელებული. თესლოვანი მცენარეების გამოჩენამდე მცენარეები დედამიწაზე ძირითადად ჭარბტენიან ადგილებზე ბინადრობდნენ.

ჭურჭლოვანი მცენარეების წარმოშობა და ნიშან-თვისებები

თანამედროვე ჭურჭლოვანი მცენარეების წინაპარების ნამარხების ასაკი დაახლოებით 420 მილიონი წელია. ხავსისნაირებისგან განსხვავებით, ამ სახეობებს დატოტვილი სპოროფიტები ჰქონდათ, რომელთა ზრდა-განვითარება გამეტოფიტზე დამოკიდებული არ იყო (სურათი 29.11). მართალია, ამ მცენარეების სიმაღლე 50 სმ-ს არ აღემატებოდა, მაგრამ დატოტვა ქმნიდა უფრო რთულ, მრავალი სპორანგიუმის მქონე სხეულს. ევოლუციის წყალობით შესაძლებელი გახდა მეტი სპორის წარმოქმნა და ფიტოფაგების მიერ მიყენებული ზიანის მიუხედავად, მეტი შთამომავლის გადარჩენა. სპორანგიუმების ნაწილიც რომ დაზიანებულიყო, მეორე ნაწილი გადარჩებოდა.

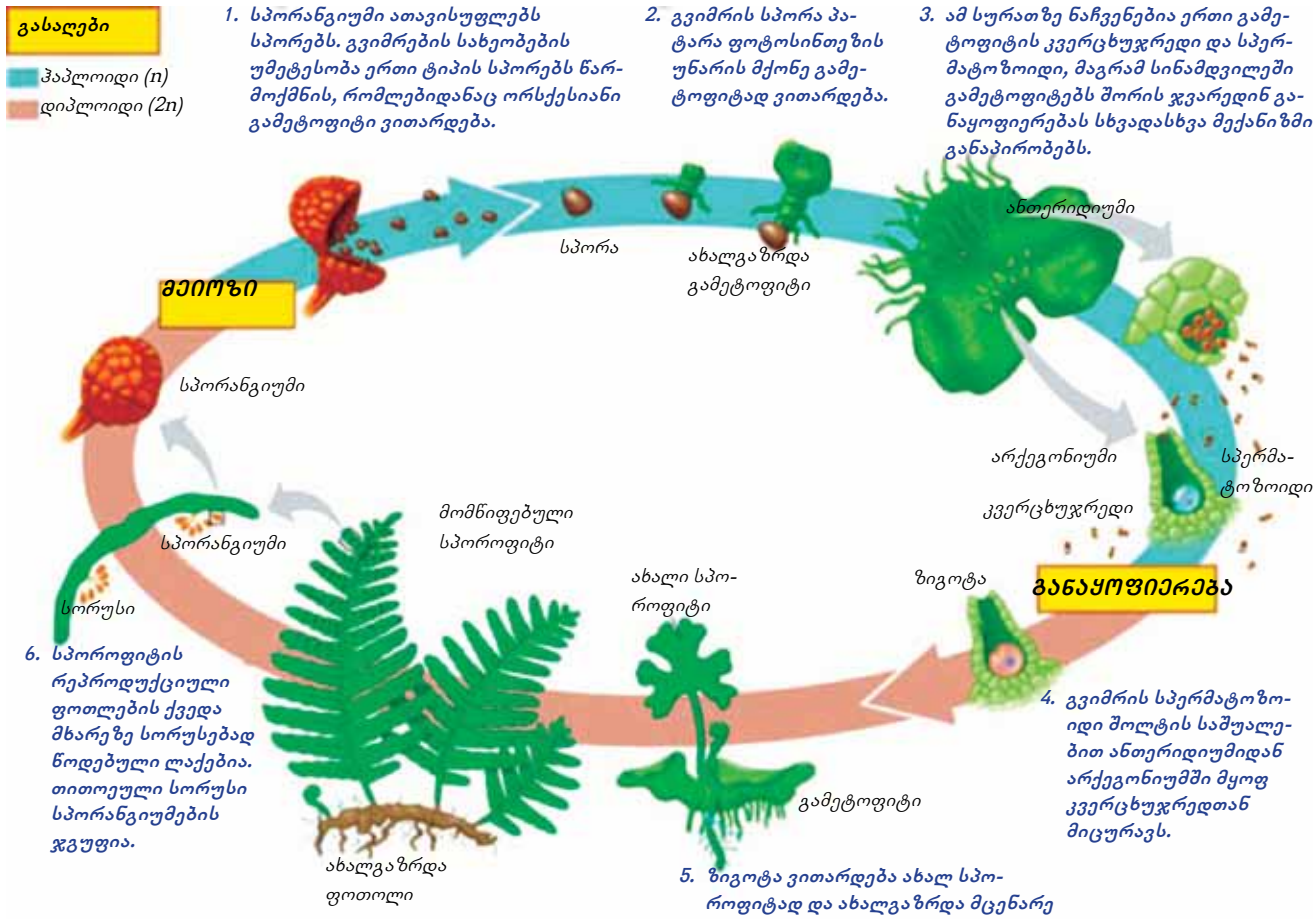


▶ სურათი 29.11 ***Aglaophyton major* – თანამედროვე ჭურჭლოვანი მცენარეების უძველესი ნათესავია.** *მცენარის გარეგნული სახე აღდგენილია ნამარხების მიხედვით, რომელთა ასაკი დახლოებით 420 მილიონი წელია. მცენარეს აქვს დიქოტომიური დატოტვა (Y-ის ფორმის) და კიდურა სპორანგიუმები. ეს ნიშნები დამახასიათებელია თანამედროვე ჭურჭლოვანი მცენარეებისთვის, მაგრამ ხავსისნაირებში არ გვხვდება (არაჭურჭლოვან მცენარეებში).*

ჭურჭლოვანი მცენარეების წინაპრებს უკვე ჰქონდათ თანამედროვე ჭურჭლოვანი მცენარეებისთვის დამახასიათებელი ზოგიერთი შეძენილი ნიშან-თვისება, თუმცა არ ჰქონდათ სხვა, უფრო გვიან განვითარებული შეგუებები. ამ ნაწილში აღწერილია თანამედროვე ჭურჭლოვანი მცენარეების ძირითადი ნიშან-თვისებები: სასიცოცხლო ციკლი დომინანტური სპოროფიტებით, ჭურჭლოვან ქსოვილებში, ქსილემაში და ფლოემაში ნივთიერებების ტრანსპორტი, ფესვები და ფოთლები, მათ შორის სპორების მატარებელი ფოთლები, რომლებსაც სპოროფილები ეწოდება.

სასიცოცხლო ციკლები დომინანტური სპოროფიტებით

ნამარხი ფორმების საშუალებით შეგვიძლია ვივარაუდოთ, რომ ჭურჭლოვანი მცენარეების წინაპრების სასიცოცხლო ციკლებში გამეტოფიტებისა და სპოროფიტების ზომა დაახლოებით თანაბარი იყო. თუმცა თანამედროვე ჭურჭლოვანი მცენარეების სპოროფიტი (დიპლოიდური თაობა) თაობათა მონაცვლეობის უფრო მსხვილი და რთულად აგებული ფორმაა. მაგალითად, გვიმრების შემთხვევაში საყოველთაოდ ცნობილი ფოთლოვანი მცენარეები სპოროფიტებია. გამეტოფიტების საპოვნელად უნდა დაიკუზოთ და ნიადაგი ყურადღებით დაათვალიეროთ, რადგან გვიმრების გამეტოფიტი პატარა სტრუქტურაა, რომელიც მიწის ზედაპირზე ან მიწაში, ზედაპირთან ახლოს იზრდება. სანამ ამას გააკეთებთ, უთესლო ჭურჭლოვანი მცენარეებისთვის დამახა-



▲ *სურათი 29.12* **გვიმრის სასიცოცხლო ციკლი**

სიათებელი დომინანტური სპოროფიტის მქონე სასიცოცხლო ციკლი შეგიძლიათ გვიმრის მაგალითზე განიხილოთ. შემდეგ **29.12-სურათზე** გამოსახული ეს სასიცოცხლო ციკლი **29.8 სურათ**ს შეადარეთ, სადაც მოცემულია ხავსებისა და სხვა არაჭურჭლოვანი მცენარეებისთვის დამახასიათებელი ტიპური დომინანტ-გამეტოფიტიანი სასიცოცხლო ციკლი. 30-ე თავში ნახავთ, რომ თესლოვანი მცენარეების ევოლუციის პროცესში გამეტოფიტი კიდევ უფრო მეტად ითრგუნება ანუ მეტი რედუქცია ხდება.

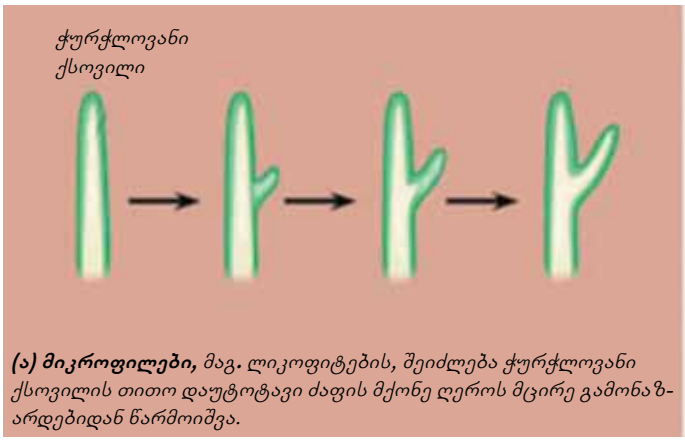
ნივთიერებათა ტრანსპორტი ქსილემასა და ფლოემაში

ჭურჭლოვან მცენარეებს აქვს ორი სახის ჭურჭლოვანი ქსოვილი: ქსილემა და ფლოემა. **ქსილემით** გადადგილდება წყლისა და მინერალური მარილების უდიდესი ნაწილი. ყველა ჭურჭლოვანი მცენარის ქსილემა შეიცავს ტრაქეიდებს – მილისებრ უჯრედებს, რომელთა დახმარებით წყალი და მინერალური მარილები ფესვებიდან ზევით მიემართება **(იხ. სურათი 35.9)**. არაჭურჭლოვან მცენარეებს არა აქვს ტრაქეიდები, ჭურჭლოვან მცენარეებს კი ზოგჯერ ტრაქეოფიტებს უწოდებენ. ტრაქეიდები ჩვეულებრივ მკვდარი უჯრედებია (მხოლოდ გარსი შემორჩა) და წყლის მიკროსკოპული მილების სისტემას ქმნიან. ჭურჭლოვანი მცენარეების წყლის გამტარი უჯრედები *ლიგნინფიცირებულია* ანუ უჯრედების გარსს სიმკვრივეს ფენოლური პოლიმერი, **ლიგნინი,** ანიჭებს. ქსოვილი, რომელსაც **ფლოემა** ეწოდება, შეიცავს შაქრების გადამტან ცოცხალ უჯრედებს, რომლებიც გაერთიანებულია შაქრების, ამინომჟავებისა და სხვა ორგანული პროდუქტების გამტარ მილაკებად **(იხ. სურათი 35.9)**.

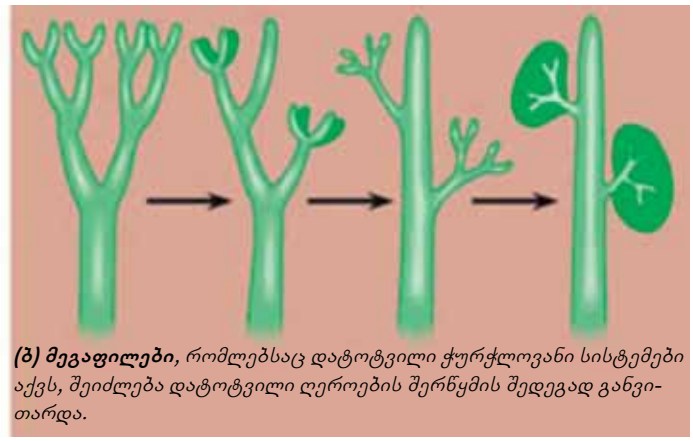
ლიგნინფიცირებული ჭურჭლოვანი ქსოვილის საშუალებით ჭურჭლოვანი მცენარეები ხავსისნაირებზე მაღლა იზრდებიან. მათი ღერო გამკვრივდა და ნაკლებად იხრებოდა. შესაძლებელი გახდა ღეროს საშუალებით წყლისა და მინერალური მარილების მიწის ზედაპირიდან საკმაოდ დიდ სიმაღლემდე გადაადგილება.

ფესვების ევოლუცია

ლიგნინფიცირებული ჭურჭლოვანი ქსოვილი მიწის ქვეშაც წარმატების მომტანია. ხავსისნაირების რიზოიდების ნაცვლად, თითქმის ყველა ჭურჭლოვან მცენარეს ფესვები განუვითარდა. **ფესვები** ორგანოებია, რომლებიც ჭურჭლოვან მცენარეებს იკავებს და ნიადაგიდან წყალსა და საკვებ ნივ-



(ა) მიკროფილები, *მაგ. ლიკოფიტების, შეიძლება ჭურჭლოვანი ქსოვილის თითო დატოტვილი ძაფის მქონე ღეროს მცირე გამონაზარდებიდან წარმოიშვა.*



(ბ) მეგაფილები, *რომლებსაც დატოტვილი ჭურჭლოვანი სისტემები აქვს, შეიძლება დატოტვილი ღეროების შერწყმის შედეგად განვითარდა.*

▲ *სურათი 29.13* ***ფოთლების ევოლუციის ჰიპოთეზები.***

თიერებებს იწოვს. ფესვების საშუალებით ყლორტების სისტემა უფრო მაღლა იზრდება.

თანამედროვე მცენარეების ფესვების ქსოვილები ძალიან წააგავს ნამარხების სახით შემორჩენილი უძველესი ჭურჭლოვანი მცენარეების ღეროს ქსოვილებს. აქედან გამომდინარეობს, რომ ფესვები ალბათ უძველესი ჭურჭლოვანი მცენარეების ღეროს ქვედა, მიწისქვეშა ნაწილებისგან განვითარდა. გაურკვეველია, ყველა ჭურჭლოვანი მცენარის საერთო წინაპარში ფესვები ერთხელ განვითარდა თუ სხვადასხვა ევოლუციურ ხაზში დამოუკიდებლად ჩამოყალიბდა. ჭურჭლოვანი მცენარეების ამ ხაზების თანამედროვე წარმომადგენლებს მრავალი საერთო ნიშანი აქვთ, მაგრამ ნამარხი მტკიცებულებები კონვერგენტულ ევოლუციაზე მიუთითებს. მაგალითად, ლიკოფიტების უძველეს ნამარხებს, რომელთა ასაკი 400 მილიონი წელია, უკვე აქვთ მარტივი ფესვები, ხოლო გვიმრებისა და თესლოვანი მცენარეების წინაპრებს კი არა. ამ საკითხის გარკვევას ხელს შეუწყობს სხვადასხვა ჭურჭლოვანი მცენარის ფესვების განვითარების მაკონტროლებელი გენების შესწავლა.

ფოთლების ევოლუცია

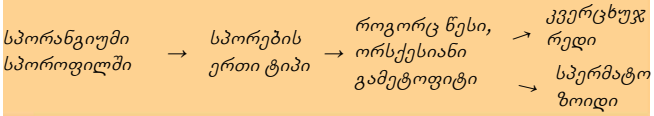
ფოთლები ორგანოებია, რომლებიც ჭურჭლოვანი მცენარეების ზედაპირის ფართობს ზრდის, რაც ფოტოსინთეზისათვის საჭირო მეტი მზის ენერგიის შთანთქვას უზრუნველყოფს. ზომისა და აგებულების სირთულის მხრივ ფოთლები შეიძლება მიკროფილებად და მეგაფილებად დავყოთ. ყველა ლიკოფიტს (თანამედროვე ჭურჭლოვანი მცენარეების უძველესი ევოლუციური ხაზი) აქვს **მიკროფილები,** პატარა, ჩვეულებრივ, ეკლის ფორმის ერთძარღვიანი ფოთლები. თითქმის ყველა სხვა ჭურჭლოვან მცენარეს აქვს **მეგაფილები,** ძლიერ დაძარღვული ფოთლები. მეგაფილები ჩვეულებრივ მიკროფილებზე დიდია და მათი სახელიც იგივეს მოწმობს. მეგაფილები მიკროფილებზე უკეთ უზრუნველყოფს ფოტოსინთეზის გასავლიანობას, ზედაპირის მეტი ფართობის გამო, რომელსაც ძარღვების ქსელი „ემსახურება". მიკროფილები ნამარხებში პირველად 410 მილიონი წლის წინ ჩნდება, ხოლო მეგაფილები – მხოლოდ 370 მილიონი წლის წინ, დევონური პერიოდის დასასრულისკენ.

ფოთლის ევოლუციის ერთ-ერთი მოდელის მიხედვით, მიკროფილები ღეროს მცირე გამონაზარდების სახით წარმოიშვა. ამ გამონაზარდებში ჭურჭლოვანი ქსოვილის თითო ძაფი შედიოდა **(სურათი 29.13 ა)**. მეგაფილები, პირიქით, ალბათ ღეროზე ახლოს განლაგებული რამდენიმე ტოტისგან განვითარდა, ამ ტოტების გაბრტყელებისა და მათი შემაერთებელი აპკის წარმოშობის შედეგად **(სურათი 29.13 ბ)**. ფოთლების წარმოშობის გასარკვევად მეცნიერები ფოთლების განვითარების გენეტიკური კონტროლის მექანიზმებს იკვლევენ.

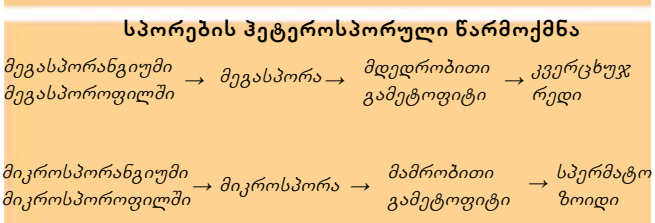
სპოროფილებისა და სპორების ვარიაციები

ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი ევოლუციური საფეხური **სპოროფილების** – სპორანგიუმების მატარებელი მოდიფიცირებული ფოთლების წარმოშობაა. სპოროფილების აგებულება მრავალფეროვანია. მაგალითად, გვიმრების სპოროფილები სპორანგიუმების ჯგუფებს ქმნიან, რომლებსაც **სორუსები** ეწოდება. სორუსები ჩვეულებრივ განლაგებულია ფოთლების ქვედა მხარეზე (იხ. **სურ.** 29.12). მრავალ ლიკოფიტსა და შიშველთსლოვნების უმრავლესობის სპოროფილების ჯგუფები ქმნიან გირჩებს, რომლებსაც **სტრობილები** ეწოდება (ბერძნულად: *strobilos* – გირჩა). 30-ე თავში ნახავთ, თუ როგორ იქმნება სპოროფილებისგან შიშველთესლოვნების სტრობილები და ყვავილის ნაწილები.

სპორების ჰომოსპორული წარმოქმნა



სპორების ჰეტეროსპორული წარმოქმნა



სურათი 29.14

კვლევა: უთესლო ჭურჭლოვანი მცენარეების მრავალფეროვნება

ლიკოფიტები (ტიპი Lycophyta)

მრავალი ლიკოფიტა ტროპიკულ ხეებზე ეპიფიტების სახით იზრდება (ეპიფიტები მცენარეებია, რომლებიც სხვა მცენარეებს სუბსტრატად იყენებენ, მაგრამ პარაზიტები არ არიან). სხვა სახეობები ზომიერი სარტყლის ტყეების ნიადაგზე სახლდებიან. ზოგი სახეობის ნაზი გამეტოფიტები განლაგებულია მიწის ზემოთ და ფოტოსინთეზის უნარი აქვს. სხვები მიწის ქვეშაა და მათ სიმბიოზური სოკოები კვებავენ.

სპოროფიტებს აქვთ მრავალი პატარა ფოთლის მატარებელი ზეაღმართული ღეროები და ნიადაგზე მიმაგრებული ღეროები, რომლებიც დიქოტომიურად დატოტვილ ფესვებს ქმნიან. ლიკოპოდიუმების სპოროფილები შეკრებილია გურზისებრ გირჩებად (სტრობილებად). გვარის *Selaginella* სახეობები შედარებით პატარაა და ხშირად ჰორიზონტალურად იზრდება. გვარის *Isoetes* სახეობები დაჭაობებულ ადგილებში გვხვდება. ყველა ლიკოპოდიუმი ჰომოსპორულია, ხოლო გვარი *Selaginella* და გვარი *Isoetes* სახეობები – ჰეტეროსპორულია. სპორები თავისუფლდება ღრუბლისებრი მასის სახით და იმდენ ზეთს შეიცავს, რომ ადვილად ადღება. ილუზიონისტები და ფოტოგრაფები ამ უნარს ერთ შემთხვევაში ცეცხლოვანი კვამლის, ხოლო მეორე შემთხვევაში ფოტოსურათის გადაღებისას გაელვების ეფექტის მისაღებად იყენებდნენ.



Isoetes gunnii





***Diphasiastrum tristachyum* – ლიკოპოდიუმი**

***Selaginella apoda* წვეტიანი ხავსი**

პტეროფიტები (ტიპი pterophyta)



Psilotum nudum



***Equisetum arvense* – მინდვრის შვიტა**

ვეგეტაციური ღერო

სტრობილა ნაყოფიერ ღეროზე



***Athyrium filix-femina* – ჩადუნა**

ფსილოტუმი და მისი ნათესავები | **შვიტები** | **გვიმრები**

ჭურჭლოვანი მცენარეების პრიმიტიული ნამარხების მსგავსად, ფსილოტუმების (*Psilotum*) სპოროფიტებს აქვთ დიქოტომიურად დატოტვილი ღეროები, მაგრამ ფესვები არ აქვთ. ღეროებს ჭურჭლოვანი ქსოვილის არ მქონე ქერცლისებრი გამონაზარდები აქვს, რომელებიც, ალბათ, ძლიერ რედუცირებული ფოთლების სახით ვითარდებოდნენ. ღეროზე განლაგებული ყოველი ყვითელი მეჭეჭი სამ შერწყმულ სპორანგიუმს შეიცავს. ფსილოტუმების ახლომონათესავე გვარის *Tmesipteris* სახეობები მხოლოდ წყნარი ოკეანეს სამხრეთშია ნაპოვნი. ფესვები მათაც არ აქვთ, მაგრამ ღეროებზე აქვთ პატარა ფოთლისებრი გამონაზარდები, რითაც გარეგნულად ვაზს გვანან. ორივე გვარი ჰომოსპორულია და სპორებიდან ორსქესიანი გამეტოფიტები ვითარდება, რომლებიც მიწისქვეშ იზრდება და სიგრძეში დახლოებით 1 სმ-ს აღწევს.

შვიტებს ჯაგრისისებრი უხეში ღერო აქვთ, რის გამოც საუკუნეების მანძილზე ამ მცენარეებს ჭურჭლის სახეხად იყენებდნენ. ზოგ სახეობას აქვს განცალკევებული გენერაციული ანუ ფერტილური (გირჩებიანი) და ვეგეტატიური ღეროები. შვიტები ჰომოსპორულია და მათი გირჩები სპორებს ათავისუფლებენ, რომლებიდანაც წვრილი მამრობითი ან ორსქესიანი გამეტოფიტები ვითარდება.

შვიტებს ასევე ართროფიტებს („სახსრიან მცენარეებს") უწოდებენ, რადგან მათ ღეროებს აქვს მუხლები. თითოეული მუხლიდან პატარა ფოთლების ან ტოტების რგოლი გამოდის, მაგრამ ფოტოსინთეზის ძირითადი ორგანო ღეროა. ჟანგბადი ფესვებს ფართო საჰაერო არხებით მიეწოდება. ფესვები ხშირად დატბორილ ნიადაგში იზრდება.

სხვა უთესლო ჭურჭლოვანი მცებარეებისგან განსხვავებით, გვიმრებს მეგაფილები აქვთ (იხ. სურ. 29.13ბ). სპოროფიტების ღეროები, როგორც წესი, ჰორიზონტალურია. მათზე განლაგებულია ხშირ ფოთოლაკებად დანაწევრებული დიდი ფოთლები. ფოთოლი ლოკოკინასავით დახვეული წვეროთი იზრდება (იხ. წიგნის ყდა).

თითქმის ყველა სახეობა ჰომოსპორულია. ახალგარზდა სპოროფიტის გამეტოფიტისგან განცალკევების შემდეგ, გამეტოფიტი ჭკნება და კვდება. სახეობათა უმეტესობის სპოროფიტებს ზამბარისებრი მოწყობილობის ღეროიანი სპორანგიუმები აქვთ, რომელიც სპორებს რამდენიმე მეტრზე გადატყორცნის. ქარმა შეიძლება სპორები, მათი წარმოქმნის ადგილიდან, ძალიან შორს გადაიტანოს. ზოგი სახეობა სიცოცხლის მანძილზე ტრილიონზე მეტ სპორას წარმოქმნის.



▲ *სურ. 29. 15* ***ნამარხი მტკიცებულებების საფუძველზე მხატვრის მიერ აღდგენილი ქვანახშირის პერიოდის ტყის სურათი.*** *დიდი სწორღეროიანი ხეების უმეტესობა ლიკოფიტებია. მარცხნივ ფრთისებრი ტოტების მქონე ხე შვიტაა. აქ არ არის ნაჩვენები ხისმაგვარი გვიმრები, რომლებიც „ქვანახშირის ტყეებში"ასევე მრავილი იყო . ამ ტყეებში ცხოველებიც, მათ შორის გიგანტური ჭრიჭინები, ბინადრობდნენ.*

უთესლო ჭურჭლოვანი მცენარეების სახეობების უმეტესობა **ჰომოსპორულია** ანუ ერთი ტიპის სპოროფილები აქვს, რომლებიც ერთი ტიპის სპორებს წარმოქმნან. როგორც წესი ამ სპორებიდან, ისევე, როგორც გვიმრებში, ორსქესიანი გამეტოფიტი ვითარდება. პირიქით, **ჰეტეროსპორულ** სახეობებს ორი ტიპის სპორიფილები აქვს და ორი ტიპის სპორებს ქმნიან. მეგასპოროფილებზე განვითარებული მეგასპორანგიუმები **მეგასპორებს** წარმოშობს, რომლებიდანაც მდედრობითი გამეტოფიტები ვითარდება. მიკროსპოროფილებზე განვითარებული მიკროსპორანგიუმები კი **მიკროსპორებს** წარმოშობს, რომლებიდანაც მამრობითი გამეტოფიტები ვითარდება. ყველა თესლოვანი და რამდენიმე უთესლო ჭურჭლოვანი მცენარე ჰეტეროსპორულია. ქვემოთ მოცემულ დიაგრამაზე შედარებულია ეს ორი მდგომარეობა:

უთესლო ჭურჭლოვანი მცენარეების კლასიფიკაცია

როგორც უკვე აღვნიშნეთ, თანამერდოვე ჭურჭლოვანი მცენარეები ორ კლადას ქმნიან: ლიკოფიტებსა და პრეტოფიტებს. ლიკოფიტების კლადი (ტიპი Lycophyta) ლიკოპოდიუმებს, *Selaginella* გვარის და *Isoetes* გვარის სახეობებს მოიცავს. პრეტოფიტების კლადაში შედის: გვიმრები, შვიტები, ფსილოფიტები და მათი ნათესავები. დიდი გარეგნული სხვაობის გამო, გვიმრები, შვიტები და ფსილოფიტები დიდი ხნის განმავლობაში ცალკეულ ტიპებად ითვლებოდა: Pterophyta (გვიმრები), Sphenophyta (შვიტები) და Psilophyta (ფსილოფიტები). თუმცა ბოლო დროის მოლეკულური კვლევებით დადასტურდა, რომ ეს სამი ჯგუფი ერთ კლადას ქმნის. აქედან გამომდინარე ბევრი სისტემატიკოსი ამ სამ ჯგუფს ერთ ტიპში - Pterophyta აერთიანებს. ჩვენს სახელმძღვანელოში ეს კლასიფიკაცია მივიღეთ. სხვები მათ ერთი კლადის სამ სხვადასხვა ტიპად განიხილავენ.

29.14 სურათზე დახასიათებულია უთესლო ჭურჭლოვანი მცენარეების ჯგუფები.

ტიპი Lycophyta: ლიკოპოდიუმები, გვარი Selaginella და გვარი Isoetes

ჭურჭლოვანი მცენარეების ყველაზე პრიმიტიული ჯგუფის, ლიკოფიტების, თანამედროვე სახეობები რელიქტებია. ქვანახშირის პერიოდში ორი ევოლუციური ხაზი არსებობდა: ერთი - პატარა ბალახოვანი მცენარეები, ხოლო მეორე - 2მ-ზე მეტი დიამეტრისა და 40 მ-ზე მეტი სიმაღლის გიგანტური მერქნიანი ხეები. გიგანტური ლიკოფიტები მილიონობით წლის მანძილზე დაჭაობებულ ადგილებში იზრდებოდნენ, მაგრამ გადაშენდნენ, როცა ქვანახშირის პერიოდის მიწურულს ჰავა უფრო მშრალი გახდა. პატარა ლიკოფიტები გადარჩნენ და დღეს მათი სახეობების რიცხვი 1,200-ს აღწევს.

ტიპი Pterophyta: გვიმრები, შვიტები და ფსილოფიტები

დევონურ პერიოდში წარმოშობილი გვიმრები ფართოდ განსახლდნენ. ხისმაგვარ ლიკოფიტებთან და შვიტებთან ერთად ისინი ქვანახშირის პერიოდის ვრცელ ჭაობიან ტყეებში იზრდებოდნენ. ამჟამად გვიმრები ძალიან ფართოდ

გავრცელებული უთესლო ჭურჭლოვანი მცენარეებია. მათი სახეობების რაოდენობა 12,000-ს აღემატება. მართალია, ტროპიკებში გვიმრები ყველაზე მრავალფეროვანია, მაგრამ ბევრი სახეობა ზომიერი სარტყლის ტყეებშიც იზრდება. ზოგი არიდულ საარსებო გარემოში ცხოვრებას შეეგუა.

ქვანახშირის პერიოდში შვიტების მრავალფეროვნება ძალიან დიდი იყო. ზოგიერთის სიმაღლე 15მ-ს აღწევდა. დღეისთვის ერთადერთ ფართოდ გავრცელებული გვარის *Equisetum* მხოლოდ 15 სახეობა გვაქვს, რომლებიც დაჭაობებულ ადგილებში ან მდინარეების პირას გვხვდება.

გვარი *Psilotum* და მისი ახლომონთესავე გვარი *Tmesipteris* კლადას ქმნიან, რომელიც მხოლოდ ტროპიკულ ეპიფიტებს მოიცავს. ჭურჭლოვანი მცენარეებიდან მხოლოდ ფსილოტუმებს ნამდვილი ფესვები და ფოთლები არა აქვს. თანამედროვე ჭურჭლოვანი მცენარეების უძველეს ნათესავებთან საოცარი მსგავსების გამო მათ „ცოცხალ ნამარხებს“ უწოდებენ (იხ. სურ. 29.11 და 29.14). მრავალი მონაცემი, მათ შორის ᲓᲜᲛ-ის თანმიმდევრობების ანალიზი და სპერმატოზოიდის აგებულება, მიუთეთებს, რომ გვარი *Psilotum* და *Temsipteris* გვიმრების ახლო ნათესავებია. ამ ჰიპოთეზის თანახმად მათში წინაპრებისთვის დამახასიათებელი ნამდვილი ფესვები და ფოთლები ევოლუციის პროცესში დაიკარგა.

უთესლო ჭურჭლოვანი მცენარეების მნიშვნელობა

ქვნახსირის პერიოდში თანამედროვე ლიკოფიტების, შვიტებისა და გვიმრების წინაპრები და მათი უთესლო ჭურჭლოვანი ნათესავები გაცილებით მაღლები იყვნენ და პირველ ტყეებს ქმნიდნენ (სურ. 29.15). ჭურჭლოვანი ქსოვილის, ფესვებისა და ფოთლების ევოლუციასთან ერთად ამ მცენარეებში გაიზარდა ფოტოსინთეზის დონე, რამაც ატმოსფეროდან CO_2-ის შთანთქვა ძლიერ გაზარდა. მეცნიერთა შეფასებით, CO_2-ის დონე ქვანახშირის პერიოდის მანძილზე 5-ჯერ დაეცა, რამაც გლობალური აცივება გამოიწვია, რომელსაც გამყინვარება მოჰყვა.

პირველი ტყეების შემქმნელი უთესლო ჭურჭლოვანი მცენარეები საბოლოოდ ქვანახშირად გარდაიქმნენ. ქვანახშირის პერიოდის ჭაობების დამდგარ წყალში მკვდარი მცენარეები მთლიანად არ იხრწნებოდა. ეს ორგანული მასალა ტორფის სქელ შრედ გადაიქცა, რომელიც შემდეგ ზღვამ დაფარა. ტორფის ფენის ზედაპირზე ზღვის დანალექები დაგროვდა და მილიონობით წლის შემდეგ სითბოსა და წნევის ზემოქმედებით ტორფი ქვანახშირად გარდაიქმნა. ქვანახშირის პერიოდის ეს საბადოები ქვანახშირის არსებულ საბადოებს შორის ყველაზე დიდია. ქვანახშირს გადამწყვეტი მნიშვნელობა ჰქონდა ინდუსტრიული რევოლუციისთვის. მთელ მსოფლიოში ადამიანი საწვავად წელიწადში 6 მილიარდ ტონა ქვანახშირს იყენებს. იმ მცენარეების მიერ წარმოქმნილი ქვანახშირი, რომლებმაც გლობალურ აციებაში საკუთარი წვლილი შეიტანეს, ახლა ნახშირორჟანგს ატმოსფეროში აბრუნებს და გლობალურ დათბობას განაპირობებს (იხ. თავი 54).

კარბონული პერიოდის ჭაობებში უთესლო მცენარეებთან ერთად პრიმიტიული თესლოვანი მცენარეებიც იზრდებოდა. მართალია, მაშინ თესლოვანი მცენარეები არ დომინირებდნენ, მათი ბატონობა ჭაობების ამოშრობის შემდეგ, ქვანახშირის პერიოდის დასასრულს დაიწყო. მომდევნო თავში თესლოვანი მცენარეების წარმოშობასა და მათი მრავალფეროვნების ჩამოყალიბებას განვიხილავთ, რითაც ხმელეთის მიმართ შეგუების თემას გავაგრძელებთ.

კონცეფცია ცვლა 29.4

1. რა ძირითადი სხვაობაა უთესლო ჭურჭლოვან მცენარეებსა და ხავსისნაირებს შორის?
2. რა ძირითადი სხვაობაა ლიკოფიტების უმეტესობასა და გვიმრებისა და მათი ნათესავების უმეტესობას შორის?

29-ე თავის შემოწმება

ძირითადი კონცეფციების შემოწმება

კონცეფცია 29.1

ხმელეთის მცენარეები მწვანე წყალმცენარეებისგან წარმოიშვა

- **მორფოლოგიური და ბიოქიმიური მტკიცებულებები.** მცენარეებისა და ქაროფიტების საერთო ნიშან-თვისებებია: ცელულოზის მასინთეზირებელი როზეტისებრი კომპლექსები, პეროქსისომების ფერმენტები, შოლტიანი სპერმატოზოიდების აგებულების მსგავსება და უჯრედის გაყოფისას ფრაგმობლასტების ფორმირება.
- **გენეტიკური მტკიცებულებები.** ბირთვისა და ქლოროპლასტების გენების მსგავსება მიუთითებს, რომ ქაროფიტები ხმელეთის მცენარეების უახლოესი ნათესავებია.
- **ადაპტაციები, რომელთა დახმარებით შესაძლებელი გახდა ხმელეთზე გადასვლა.** სპოროპოლენინის საშუალებით გუბურებისა და ტბების კიდეებთან მობინადრე ქაროფიტები პერიოდულ გამოშრობას უძლევენ. ამ ნიშან-თვისებების წყალობით ხმელეთის მცენარეების წინაპარი წყალმცენარეები ალბათ ხმელეთის პირობებში გადარჩნენ, რამაც გზა გაუხსნა ხმელეთის დაპყრობისკენ.

კონცეფცია 29.2

ხმელეთის მცენარეებს აქვთშეძენილი შეგუებების ერთობლიობა, რომელიც ხმელეთზე ცხოვრებას ემსახურება

მცენარეების სამეფოს განსაზღვრა. ზოგიერთი ბიოლოგი ფიქრობს, რომ მცენარეების სამეფოს ცნება უნდა გაფართოვდეს , რომ სამეფოში ზოგიერთი, ან ყველა მწვანე წყალმცენარე შევიდეს. ამ სახელმძღვანელოში მიღებულია სამეფო Plantae -ს ემბრიოფიტული განმარტება.

- **მცენარეების შეძენილი ნიშან-თვისებები.** შეძენილი ნიშან-თვისებები, რომლებიც ხმელეთის მცენარეების კლადას აქროფიტებისა ანუ უახლოასი მონათესავე წყალმცენარეებისგან განასხვავებს: აპიკალური მერისტემა, თაობათა მონაცვლეობა, სპორანგიუმში გარსიანი სპორები, მრავალუჯრედიანი გამეტანგიუმები და მრავალუჯრედიანი, დამოკიდებული ჩანასახები. დამატებითი შეძენილი ნიშან-თვისებები, მაგალითად კუტიკულა და მეორადი ნაერთები, განვითარდა მცენარეების მრავალ სახეობაში.
- **მცენარეების წარმოშობა და მრავალფეროვნების ზრდა.** ნამარხი მტკიცებულებები მიუთითებს, რომ მცენარეები ხმელეთზე სულ მცირე 475 მილიონი წლის წინათ უკვე ბინადრობდნენ. ესე იგი მცენარეები რამდენიმე ძირითად ჯგუფად დაითიშნენ: ხავსისნაირებად (არაჭურჭლოვან მცენარეებად); უთესლო ჭურჭლოვან მცენარეებად, მაგ. ლიკოფიტები და გვიმრები და თესლოვან მცენარეთა ორი ჯგუფად: შიშველთესლოვნებად და ფარულთესლოვნებად (ყვავილოვან მცენარეებად). სისტემატიკოსების უმრავლესობა მცენარეებს ათ ტიპად ყოფს.

კონცეფცია 29.3

ხავსების და სხვა ხავსისნაირების სასიცოცხლო ციკლებში გამეტოფიტის სტადია დომინირებს

- ხავსისნაირების სამი ტიპი – ღვიძლის ხავსები, რქაფოთოლა ხავსები და საკუთრივ ხავსები შეიძლება კლადას არ ქმნიან. კამათი მათი ევოლუციის თანმიმდევრობის შესახებ დღემდე გრძელდება.
- **ხავსისნაირების გამეტოფიტები.** ღვიძლის ხავსებისა და რქაფოთოლა ხავსების გამეტოფიტები ძირითადად ჰორიზონტალურად იზრდება. საკუთრივ ხავსების კი მეტწილად ვერტიკალურად. გამეტოფიტები დომინანტური თაობაა და მათი დანახვა, მაგალითად ხავისი ხალიჩის, უფრო ადვილია. რიზოიდები გამეტოფიტებს სუბსტრატზე ამაგრებს. ანთერიდიუმებში წარმოქმნილ შოლტიან სპერმატოზოიდებს არქეგონიუმებში მყოფ კვერცხუჯრედებთან მისაღწევად წყალი სჭირდება.
- **ხავსისნაირების სპოროფიტები.** სპოროფიტი არქეგონიუმიდან იზრდება და კვებას ჰაპლოიდური გამეტოფიტის ხარჯზე განაგრძობს. სპოროფიტი, ჭურჭლოვანი მცენარეების სპოროფიტებზე პატარა და მარტივია. ის ფეხის, ღეროსა და სპორანგიუმისგან შედგება. რქაფოთოლა ხავსებისა და საკუთრივ ხავსების სპორფიტებს ბაგეები აქვს.

კონცეფცია 29.4

გვიმრები და სხვა უთესლო ჭურჭლოვანი მცენარეები პირველ ტყეებს ქმნიდნენ

- **ჭურჭლოვანი მცენარეების წარმოშობა და ნიშან-თვისებები.** თანამედროვე ჭურჭლოვანი მცენარეების წინაპრე-

ბის ნამარხების ასაკი 420 მილიონი წელია. ნამარხების მიხედვით, ამ პატარა მცენარეებს დამოუკიდებელი დატოტვილი სპოროფიტები ჰქონდა, მაგრამ ჭურჭლოვანი მცენარეების სხვა შეძენილი ნიშნები, როგორიცაა ქსილემა და ფლოემა, ფესვები და ფოთლები არ ჰქონდა.

- *სასიცოცხლო ციკლები სპოროფიტების დომინირებით.* ხავსისნაირებისგან განსხვავებით, უთესლო ჭურჭლოვანი მცენარეების სპოროფიტი უფრო დიდი ზომისაა, მაგალითად ფოთლოვანი გვიმრის. გამეტოფიტები პატარა მცენარეებია, რომლებიც მიწის ზედაპირზე ამ მიწის ქვეშ იზრდება.

- *ქსილემასა და ფლოემაში ნივთიერებების ტრანსპორტი.* ჭურჭლოვან მცენარეებს ორი სახის ჭურჭლოვანი ქსოვილი აქვს: ქსილემა და ფლოემა. ქსილემას წყლისა და მინერალური მარილების უმეტესი ნაწილი გადააქვს. ყველა ჭურჭლოვანი მცენარის ქსილემა მკვდარი უჯრედებისაგან, ტრაქეიდებისგან, შედგება. ქსილემაში არსებული ლიგნინის საშუალებით ჭურჭლოვანი მცენარეების უმეტესობა ხავსნაირებზე მაღალია. ფლოემა ცოცხალი ქსოვილია, რომლითაც შაქრები და სხვა ორგანული საკვები ნივთიერებები გადაადგილება.

- *ფესვების ევოლუცია.* ხავსისნაირების რიზოიდებისგან განსხვავებით ფესვები, წყლისა და მინერალური მარილების შეწოვაში, მნიშვნელოვან როლს ასრულებს. ფესვები შეიძლება მიწისქვეშა ღეროებისგან განვითარებულიყო. სხვადასხვა ევოლუციურ ხაზში ფესვების დამოუკიდებელი განვითარების საკითხი გაურკვეველია.

- *ფოთლების ევოლუცია.* ევოლუციის მხრივ ფოთლები ორ ტიპად: მიკროფილებად და მეგაფილებად იყოფა. მიკროფილები, ერთადერთი ძარღვის მქონე ფოთლები, მეგაფილებზე ადრე განვითარდა და ლიკოფიტებს ახასიათებს. თითქმის ყველა სხვა ჭურჭლოვან მცენარეს აქვს მეგაფილები, ძლიერ დაძარღვული ფოთლები. ჩვეულებრივ, მეგაფილები შედარებით მსხვილია და მათში მიმდინარე ფოტოსინთეზიც უფრო პროდუქტიულია.

- *სპოროფილებისა და სპორების ვარიაციები.* სპოროფილები სპორანგიუმების მქონე მოდიფიცირებული ფოთლებია. უთესლო ჭურჭლოვანი მცენარეების უმეტესობა ჰომოსპორულია და ერთი ტიპის სპორებს ქმნის, რომლებიც ჩვეულებრივ ორსქესიან გამეტოფიტებად ვითარდება. ყველა თესლოვანი და ზოგიერთი უთესლო ჭურჭლოვანი მცენარე ჰეტეროსპორულია და ორი ტიპის სპორა აქვს, რომლებიც მამრობით და მდედრობით გამეტოფიტებს ქმნიან.

- **უთესლო ჭურჭლოვანი მცენარეების კლასიფიკაცია** უთესლო ჭურჭლოვანი მცენარეებში შედის: ტიპი Lycophyta (ლიკოპოდიუმები, *Selaginella* გვარის და *Isoetes* გვარის სახეობები) და ტიპი Pterophyta (გვიმრები, შვიტები, ფსილოფიტები და მათი ნათესავები). უძველესი ლიკოფიტები მერქნიანი და ბალახოვანი მცენარეებია, რომლებიც პირველ ტყეებში დომინირებდნენ. თანამედროვე ლიკოფიტები პატარა ბალახოვანი მცენარეებია. ლიკოფიტის სპოროფიტს აქვს მრავალი მიკროფილის მატარებელი, ზევით აღმართული ღეროები და ჰორიზონტალური ღეროები, რომლებიც სუბსტრატის ზედაპირის გასწვრივ იზრდება. გვიმრები ყველაზე მრავალფეროვანი უთესლო ჭურჭლოვანი მცენარეებია. გვიმრების სახეობათა უმეტესობა ჰომოსპორულია და სპორანგიუმების კლასტერებს ქმნის, რომლებსაც სორუსები ეწოდება. შვიტები და ფსილოფიტები გვიმრების ახლო ნათესავებია.

- **უთესლო ჭურჭლოვანი მცენარეების მნიშვნელობა.** უთესლო ჭურჭლოვანი მცენარეები უძველეს ტყეებში ბატონობდნენ. შესაძლებელია, რომ მათმა ზრდამ ხელი შეუწყო მთავარ გლობალურ აცივებას, რომელიც ქვანახშირის პერიოდის დასასრულს მოხდა. პირველი ტყეების ხრწნადი ნაშთები საბოლოოდ ქვანახშირად იქცა.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშეფასება

1. ქვემოთ ჩამოთვლიდან რომელი არ ადასტურებს, რომ ქაროფიტები ხმელეთის მცენარეთა მონთესავე წყალმცენარეებია?
   ა. სპერმატოზოიდის აგებულების მსგავსება;
   ბ. უჯრედის გარსის აგებულების მსგავსება;
   გ. უჯრედის გაყოფისას უჯრედის გარსის ფორმირების მსგავსება;
   დ. ქლოროპლასტების გენეტიკური მსგავსება;
   ე. ცელულოზის სინთეზში მონაწილე ცილების მსგავსება.

2. მცენარეების შემდეგი ნიშან-თვისებებიდან რომელი არ აქვთ მათ უახლოეს ნათესავებს – ქაროფიტებს?
   ა. ქლოროფილი *b*;
   ბ. ცელულოზა უჯრედის გარსში;
   გ. მრავალუჯრედიანი თაობების მონაცვლეობა;
   დ. სქესობრივი გამრავლება;
   ე. უჯრედის ფირფიტის ფორმირება ციტოკინეზის დროს.

3. ქვემოთ ჩამოთვლილიდან რომელია კლადა (მონოფილეტური ჯგუფი)?
   ა. ხავსისნაირები და უთესლო ჭურჭლოვანი მცენარეები;
   ბ. ლიკოფიტები და პტეროფიტები;
   გ. ღვიძლის ხავსები, რქაფოთოლა ხავსები და საკუთრივ ხავსები;
   დ. უთესლო ჭურჭლოვანი მცენარეები და თესლოვანი მცენარეები;
   ე. ქაროფიტები და ხავსისნაირები.

4. ჩამოთვლილი ნიშან-თვისებებიდან, რომელია საერთო ხავსების, ღვიძლის ხავსებისა და რქაფოთოლა ხავსებისათვის?

ა. რეპროდუქციული უჯრედები გამეტანგიუმებში; ჩანასახები;
ბ. დატოტვილი სპოროფიტები;
გ. ჭურჭლოვანი ქსოვილი, ნამდვილი ფოთლები და ცვილის შემცველი კუტიკულა;
დ. თესლი;
ე. ლიგნიფიცირებული გარსი.

5. ქვემოთ ჩამოთვლილიდან, რომლები არ არის საერთო ჭურჭლოვანი მცენარეების ყველა ტიპისთვის?
ა. თესლის განვითარება;
ბ. თაობათა მონაცვლეობა;
გ. დიპლოიდური თაობის დომინირება;
დ. ქსილემა და ფლოემა;
ე. ლიგნინი უჯრედის გარსში;

6. ჰეტეროსპორული მცენარე არის ის, რომელიც
ა. წარმოქმნის გამეტოფიტს, რომელზეც ანთერიდიუმებიც და არქეგონიუმებიც მდებარეობს;
ბ. წარმოშობს მიკროსპორებსა და მეგასპორებს, რომლებიდანაც მამრობითი და მდედრობითი გამეტოფიტები ვითარდება;
გ. წარმოშობს სპორებს წელიწადში მხოლოდ ერთი სეზონის განმავლობაში;
დ. წარმოშობს ორი ტიპის სპორებს: ერთს უსქესოდ, მიტოზით და მეორეს – სქესობრივად, მეიოზით;
ე. მხოლოდ სქესობრივად მრავლდება.

7. ქვემოთ ჩამოთვლილიდან რომელია დიპლოიდი?
ა. ღვიძლის ხავსის არქეგონიუმები;
ბ. არარეპროდუქციული უჯრედები ხავსის გამეტანგიუმში;
გ. უჯრედი, რომელიც ხავსის სპოროფიტის ღეროს ნაწილია;
დ. გვიმრის სპოროფიტის მიერ წარმოქმნილი სპორა;
ე. ლიკოფიტის მიწისქვეშა გამეტოფიტი.

8. რომელი ტიპის მცენარეებისთვის დამახასიათებელია მიკროფილები?
ა. ხავსები;
ბ. ღვიძლის ხავსები;
გ. ლიკოფიტები;
დ. გვიმრები;
ე. რქაფოთოლა ხავსები.

9. ქვანახშირის პერიოდის განმავლობაში ბატონობდნენ
ა. გიგანტური ლიკოფიტები, შვიტები და გვიმრები;
ბ. შიშველთესლოვანები
ბ. ფარულთესლოვანები;
გ. ქაროფიტები;
დ. უძველესი თესლოვანი მცენარეები.

10. ქვემოთ ჩამოთვლილოდან რომელია ხმელეთის მცენარე, რომელიც შოლტიან სპერმატოზოიდებს წარმოშობს და რომლის სასიცოცხლო ციკლში სპოროფიტი დომინირებს?
ა. გვიმრა;
ბ. ხავსი;
გ. ღვიძლის ხავსი;
დ. ქაროფიტი;
ე. რქაფოთოლა ხავსი.

ევოლუციური კავშირი

დახაზეთ დიაგრამა, რომელზეც ასახულია ხავსი, გვიმრა და შიშველთესლეოვანი მცენარე. გარე ჯგუფის სახით ქაროფიტი გამოიყენეთ. (კლადისტიკის მიმოხილვა იხ. 25-ე თავში). კლადოგრამის თითოეულ განშტოებასთან სულ მცირე, ერთი შეძენილი ნიშან-თვისება აღნიშნეთ, რომელიც მხოლოდ ამ კლადას ახასიათებს.

მეცნიერული კვლევა

1986 წლის აპრილში ჩერნობილში (უკრაინა) ბირთვულ რეაქტორზე ავარია მოხდა და რადიოაქტიური გამოსხივება ასეულობით კილომეტრზე გავრცელდა. გამოსხივების ბიოლოგიური ეფექტების შეფასებისას მეცნიერებმა აღმოაჩინეს, რომ ზიანის ხარისხის მონიტორინგისთვის ხავსები ყველაზე კარგი ობიექტია. რადიაცია ორგანიზმებში მუტაციებს იწვევს, რაც მათ აზიანებს.

ახსენით, რატომ შეიძლება რადიაციის გენეტიკური ეფექტები უფრო სწრაფად გამოვლინდეს ხავსისნაირებში, ვიდრე სხვა ჯგუფების მცენარეებში. წარმოიდგინეთ, რომ ბირთვული ავარიიდან მცირე ხნის შემდეგ ცდას ატარებთ. ქოთნებში ჩარგული ხავსების, როგორც საცდელი ორგანიზმების, გამოყენებით შეადგინეთ ექსპერიმენტის გეგმა და შეამოწმეთ ჰიპოთეზა რომლის თანახმად გამოსხივების წყაროდან უფრო დაცილებულ ორგანიზმი მუტაციების სიხშირე ნაკლებია.

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

ხავსისნაირები (არაჭურჭლოვანი მცენარეები) და უთესლო ჭურჭლოვანი მცენარეები ფართოდაა გავრცელებული. რამდენიმე მათგანს დიდი ეკონომიკური და ეკოლოგიური მნიშვნელობა აქვს. მიუხედავად ამისა, სოფლის მეურნეობაში მხოლოდ ძალიან მცირე რაოდენობას იყენებენ. რატომ? რა თვისებები არა აქვთ, რომლებიც საჭიროა სოფლის მეურნეობაში მათი გამოყენებისთვის? რა თვისებები ზღუდავს მათ სასოფლო-სამეურნეო გამოყენებას?

30 მცენარეთა მრავალფეროვნება II
თესლოვანი მცენარეების ევოლუცია



▲ *სურათი 30.1* *გოგრის უძველესი თესლი*

ძირითადი კონცეფციები

30.1 **თესლოვანი მცენარეების რედუცირებული გამეტოფიტები დაცულია თესლკვირტებსა და მტვრის მარცვლებში**

30.2 **შიშველთესლოვნებს აქვთ „შიშველი“ თესლი, ჩვეულებრივ, გირჩებში**

30.3 **ფარულთესლოვანთა რეპროდუქციული ადაპტაციები ყვავილი და ნაყოფია**

30.4 **ადამიანის კეთილდღეობა დიდადაა დამოკიდებული თესლოვან მცენარეებზე**

შესავალი

მსოფლიოს დომინანტური პროდუცენტები

ამ თავში განვაგრძობთ იმის თხრობას, როგორ გარდაქმნეს დედამიწა მცენარეებმა და თესლოვან მცენარეთა წარმოშობასა და მათი მრავალფეროვნების ჩამოყალიბებას განვიხილავთ. ნამარხებისა და თანამედროვე მცენარეების შედარებითი კვლევა გვაძლევს საშუალებას, გავაკეთოთ დასკვნა, რომ თესლოვანი მცენარეები დაახლოებით 360 მილიონი წლის წინ წარმოიშვნენ. თესლმა შეცვალა მცენარეთა ევოლუციის მსვლელობა და თესლის მქონე მცენარეებს შესაძლებლობა მისცა, გამხდარიყვნენ დომინანტური პროდუცენტები ხმელეთის ეკოსისტემების უმეტესობაში და მცენარეთა ყველაზე მრავალფეროვან ჯგუფად ქცეულიყვნენ.

თესლოვანმა მცენარეებმა უდიდესი გავლენა მოახდინეს ადამიანთა საზოგადოებაზეც. როგორც ვარაუდობენ, დაახლოებით 13,000 წლის წინ ადამიანებმა დაიწყეს ხორბლის, სიმინდის, ბანანის და სხვა ველური თესლოვანი მცენარეების მოყვანა. ეს პრაქტიკა ადამიანებმა დამოუკიდებლად წამოიწყეს მსოფლიოს სხვადასხვა რეგიონში, მათ შორის, შორეულ აღმოსავლეთში, აღმოსავლეთ აზიაში, აფრიკასა და ამერიკაში. ერთ-ერთი მტკიცებულება – კარგად შემონახული გოგრის თესლი, რომელიც ნაჩვენებია **სურათ 30.1-ზე** ნაპოვნია მეხიკოს გამოქვაბულში და მისი ასაკი 8,000-დან 10,000 წლამდეა. ეს თესლი განსხვავდება ველური გოგრის თესლისგან, რაც იძლევა საფუძველს ვივარაუდოთ, რომ გოგრა დაახლოებით 10,000-8,000 წლის წინ იყო კულტივირებული. თესლოვანი მცენარეების, კერძოდ, ყვავილოვნების მოშინაურებამ განაპირობა უმნიშვნელოვანესი კულტურული ცვლილება ადამიანის ისტორიაში და ადამიანთა საზოგადოება მონადირე-შემგროვებელთა მომთაბარე ჯგუფებიდან სოფლის მეურნეობით ერთ ადგილთან მიჯაჭვულ მუდმივ მოსახლეებად აქცია.

ამ თავში თავდაპირველად განვიხილავთ თესლოვან მცენარეთა ზოგად ნიშან-თვისებებს, შემდეგ ყურადღებას გავამახვილებთ ჯგუფებში განმასხვავებელ ნიშან-თვისებებზე და შიშველთესლოვნებისა და ფარულთესლოვნების ევოლუციაზე.

კონცეფცია 30.1

თესლოვანი მცენარეების რედუცირებული გამეტოფიტები დაცულია თესლკვირტებსა და მტვრის მარცვლებში

თემის შესწავლას ვიწყებთ ხმელეთზე არსებობისადმი იმ საკვანძო შეგუებების ანუ ადაპტაციების განხილვით, რომლებიც თესლოვან მცენარეებში დაემატა ხავსნაირებსა და უთესლო ჭურჭლოვან მცენარეებში უკვე არსებულ ადაპტაციებს (იხ. თავი 29). თესლის გარდა, შემდეგი ნიშან-თვისებები საერთოა ყველა თესლოვანი მცენარისთვის: რედუცირებული გამეტოფიტები, ჰეტეროსპორია, თესლკვირტები და მტვერი. უთესლო მცენარეებს არ აქვთ ეს ადაპტაციები, გარდა იმისა, რომ რამდენიმე სახეობას ჰეტეროსპორია ახასიათებს.

რედუცირებულ გამეტოფიტთა უპირატესობები

ხავსებისა და სხვა ხავსნაირების სასიცოცხლო ციკლებში დომინირებს გამეტოფიტი, ხოლო გვიმრებისა და სხვა უთეს-



▲ *სურათი 30.2* **გამეტოფიტისა და სპოროფიტის კავშირი.**

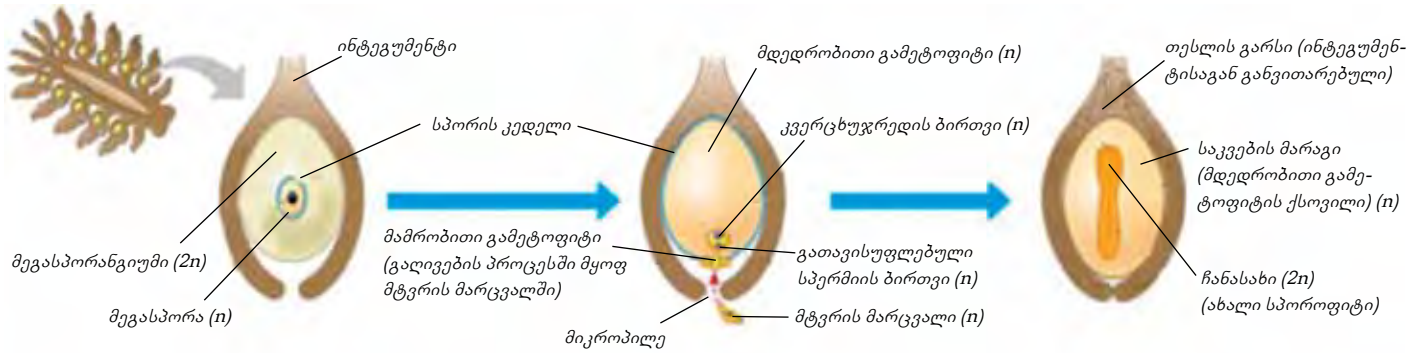
ლო ჭურჭლოვანი მცენარეების სასიცოცხლო ციკლებში – სპოროფიტი. გამეტოფიტის რედუქციის ევოლუციური ტენდენცია უფრო შორს წავიდა ჭურჭლოვან მცენარეთა ხაზში, რამაც თესლოვან მცენარეთა წარმოშობამდე მიგვიყვანა. თუ უთესლო ჭურჭლოვან მცენარეთა გამეტოფიტები ხილულია შეუიარაღებელი თვალისთვის, თესლოვან მცენარეთა გამეტოფიტები მეტწილად მიკროსკოპულია.

გამეტოფიტის ზომაში შემცირებამ განაპირობა მნიშვნელოვანი ევოლუციური ინოვაცია თესლოვან მცენარეებში: გამეტოფიტები შეიძლება მშობლისეული სპოროფიტის სპორანგიუმში დარჩენილი სპორიდანვე განვითარდეს. ეს იცავს ნაზ (კვერცხუჯრედის შემცველ) მდედრობით გამეტოფიტს გარემოს სტრესული ზემოქმედებისგან. სპოროფიტის ნოტიო რეპროდუქციული ქსოვილები იცავს გამეტოფიტს სიმშრალისა და ულტრაიისფერი გამოსხივების გავლენისგან. ასეთი ურთიერთკავშირი დამოკიდებულ გამეტოფიტს სპოროფიტიდან საკვები ნივთიერებების მიღების საშუალებასაც აძლევს. ამისგან განსხვავებით, უთესლო ჭურჭლოვან მცენარეთა თავისუფლად მცხოვრებმა გამეტოფიტებმა საკუთარ თავზე თავად უნდა იზრუნონ. **სურათზე 30.2** შედარებულია სპოროფიტისა და გამეტოფიტის კავშირი ხავსისნაირებში, უთესლო ჭურჭლოვან მცენარეებში და თესლოვან მცენარეებში.

ჰეტეროსპორია: წესი თესლოვან მცენარეებში

29-ე თავში წაიკითხეთ, რომ თითქმის ყველა უთესლო მცენარე ჰომოსპორულია – ისინი წარმოშობენ ერთი სახის სპორებს, რომლებიც ჩვეულებრივ ორსქესიან გამეტოფიტებს აძლევენ დასაბამს. თესლოვან მცენარეთა ყველა უახლოესი ნათესავი ჰომოსპორულია, საიდანაც გამომდინარეობს, რომ თესლოვან მცენარეთა წინაპარიც ჰომოსპორული უნდა ყოფილიყო. ევოლუციის ერთ-ერთ ეტაპზე, თესლოვან მცენარეთა წინაპრები ჰეტეროსპორული გახდნენ: მეგასპოროფილებზე განლაგებულმა მეგასპორანგიუმებმა დაიწყო მეგასპორების წარმოშობა, რომლებიც დასაბამს აძლევდნენ მდედრობით გამეტოფიტებს და მიკროსპოროფილებზე განლაგებულმა მიკროსპორანგიუმებმა დაიწყო მიკროსპორების წარმოშობა, რომლებიც დასაბამს აძლევდნენ მამრობით გამეტოფიტებს. ყოველ მეგასპორანგიუმს აქვს ერთი ფუნქციური მეგასპორა, ხოლო ყოველი მიკროსპორანგიუმი შეიცავს უამრავ მიკროსპორას.

როგორც ადრეც აღვნიშნეთ, თესლოვანი მცენარეების გამეტოფიტის მომწიფებამ წვლილი შეიტანა ამ კლადას დიდ წარმატებაში. განვიხილავთ მდედრობითი გამეტოფიტის განვითარებას თესლკვირტში და მამრობითი გამეტოფიტის განვითარებას მტვრის მარცვალში და თვალს გავადევნებთ გაანაყოფიერების შემდეგ თესლკვირტის თესლად გარდაქმნას.



(ა) გაუნაყოფიერებელი თესლკვირტი. *ფიჭვის (შიშველთესლოვანი) თესლკვირტის ამ ჭრილზე ხორცოვანი მეგასპორანგიუმი გარემოცულია ინტეგუმენტად წოდებული ქსოვილის დამცავი შრით (ფარულთესლოვნებს აქვთ ორი ინტეგუმენტი).*

(ბ) განაყოფიერებული თესლკვირტი. *მეგასპორა ვითარდება მრავალუჯრედიან მდედრობით გამეტოფიტად. მიკროპილე — ინტეგუმენტის ერთადერთი ხვრელი მტვრის მარცვალს ინტეგუმენტში გავლის საშუალებას აძლევს. მტვრის მარცვალი შეიცავს მამრობით გამეტოფიტს, რომელიც ვითარდება სამტვრე მილად, სამტვრე მილს კი სპერმიები გადააქვს თესლკვირტში.*

(გ) შიშველთესლოვნის თესლი. *განაყოფიერებით იწყება თესლკვირტის გარდაქმნა თესლად, რომელიც შეიცავს სპოროფიტის ჩანასახს, საკვების მარაგს და თესლის დამცავ გარსს, რომელიც ინტეგუმენტისგან ვითარდება.*

▲ *სურათი 30.3* ***თესლკვირტიდან თესლამდე.***

თესლკვირტები და კვერცხუჯრედის წარმოქმნა

მართალია, უთესლო მცენარეთა მხოლოდ რამდენიმე სახეობაა ჰეტეროსპორული, მაგრამ მეგასპორა მშობლისეულ სპოროფიტში მხოლოდ თესლოვან მცენარეებში რჩება (იხ. სურათი 30.2 გ). სპოროფიტის ქსოვილის შრეები, რომლებსაც **ინტეგუმენტები** ეწოდება, ფარავს და იცავს მეგასპორანგიუმს. შიშველთესლოვანთა მეგასპორანგიუმები გარემოცულია ერთი ინტეგუმენტით, ხოლო ფარულთესლოვანთა მეგასპორანგიუმები – ჩვეულებრივ ორი ინტეგუმენტით. მთელ სტრუქტურას – მეგასპორანგიუმს, მეგასპორასა და მათ ინტეგუმენტ(ებ)ს – ეწოდება **თესლკვირტი** (სურათი 30.3 ა). თითოეულ თესლკვირტში მდედრობითი გამეტოფიტი ვითარდება მეგასპორიდან და ერთან მეტ კვერცხუჯრედს წარმოქმნის.

მტვრი და სპერმის წარმოქმნა

მიკროსპორები ვითარდება **მტვრის მარცვლებად**, რომლებიც თესლოვან მცენარეთა მამრობით გამეტოფიტებს შეიცავენ. მტვრის მარცვალი დაცულია უხეში გარსით, რომელიც პოლიმერ სპოროპოლენინს შეიცავს და შეიძლება მშობელი მცენარიდან შორს იქნას გადატანილი ქარით ან ცხოველების მიერ, რომლებიც ამ მცენარით იკვებებიან. მტვრის გადატანას მცენარის იმ ნაწილზე, რომელიც თესლკვირტებს შეიცავს, **დამტვერვა** ეწოდება. თუ მტვრის მარცვალი ღივდება (ზრდას იწყებს), იგი წარმოქმნის სამტვრე მილს, რომელსაც ორი სპერმა გადააქვს მდედრობითი გამეტოფიტის თესლკვირტში, რაც ნაჩვენებია სურათზე 30.3 ბ.

გაიხსენეთ, რომ ხავსისნაირებსა და უთესლო ჭურჭლოვან მცენარეებში, როგორიცაა გვიმრები, თავისუფლად მცხოვრები გამეტოფიტები ათავისუფლებენ შოლტიან სპერმატოზოიდებს, რომლებმაც უნდა გაცურონ წყლის აპკში კვერცხუჯრედთან მისაღწევად. სპერმატოზოიდის გადაადგილების მანძილი აქ რამდენიმე სანტიმეტრს არ აღემატება. ამისგან განსხვავებით, თესლოვან მცენარეებში მდედრობითი გამეტოფიტი არასოდეს ტოვებს სპოროფიტის თესლკვირტს, ხოლო მტვრის მარცვლებში მყოფი მამრობითი გამეტოფიტები ხანგრძლივად მოგზაურობენ და შეიძლება დიდ მანძილზე იქნენ გადატანილი ქარით ან დამტვერავების მიერ, რაც მცენარის სახეობაზეა დამოკიდებული. თანამედროვე შიშველთესლოვნები ამ ევოლუციურ გარდაქმნას ადასტურებენ. შიშველთესლოვანთა ზოგიერთი სახეობის მამრობით სასქესო უჯრედებს აქვთ შოლტები, თუმცა ისინი დაკარგული აქვთ შიშველთესლოვანთა უმეტესობისა და ყველა ფარულთესლოვნის სპერმას. თესლოვანი მცენარეების სპერმას არ სჭირდება წყალი ან მოძრაობის უნარი, რადგან მტვერი წარმოქმნის სამტვრე მილს, რომელსაც სპერმა თესლკვირტში გადააქვს.

თესლის ევოლუციური უპირატესობა

ჩვენ ვიხილავდით თესლოვან მცენარეთა ნიშან-თვისებებს, მაგრამ რა არის თვით თესლი? თუ სპერმა ანაყოფიერებს თესლოვანი მცენარის კვერცხუჯრედს, ზიგოტა სპოროფიტის ჩანასახად ვითარდება. როგორც ნაჩვენებია **სურათზე 30.3გ**, თესლკვირტისაგან ვითარდება **თესლი**, რომელიც შეიცავს ინტეგუმენტ(ებ)ისგან განვითარებულ თესლის გარსში საკვების მარაგთან ერთად შეფუთულ ჩანასახს.

თესლის ევოლუციამ საშუალება მისცა თესლის მქონე მცენარეებს, უკეთ გაეძლოთ მკაცრი პირობებისთვის და უფრო ფართოდ გაევრცელებინათ შთამომავლობა. თესლის წარმოშობამდე ნებისმიერი მცენარის სასიცოცხლო ციკლში სპორა მცენარის სასიცოცხლო ციკლის ერთადერთი დაცული სტადია იყო. მაგალითად, ხავსის სპორები შეიძლება გადარჩნენ მაშინაც კი, როცა ადგილობრივი გარემო ხავსების საა-

რსებოდ ძალიან ცივი, ცხელი ან მშრალი ხდება. მათი მცირე ზომა საშუალებას აძლევს ხავსების სპორებს, მღვიძარე მდგომარეობაში ახალ ტერიტორიაზე გავრცელდნენ, სადაც ისინი შეიძლება გაღვივდნენ და დასაბამი მისცენ ხავსების ახალ გამეტოფიტებს, როცა გარემო საკმარისად ხელსაყრელია მათ გამოსაყვანად სვენების მდგომარეობიდან. სპორები ის მთავარი საშუალება იყო, რომლითაც ხავსები და სხვა უთესლო მცენარეები დედამიწაზე გავრცელდნენ ხმელეთზე მცენარეთა არსებობის პირველი 100 მილიონი წლის განმავლობაში.

ერთუჯრდიანი სპორებისგან განსხვავებით, თესლი მრავალუჯრედიანი სტრუქტურაა, რომელიც სპორაზე გაცილებით უფრო მდგრადია და რთულად აგებული. მისი დამცავი გარსი თესლკვირტის ინტეგუმენტ(ებ)ისგან ვითარდება. მშობელი მცენარის მიერ გათავისუფლების შემდეგ თესლი შეიძლება მოსვენებულ მდგომარეობაში დარჩეს დღეების, თვეების ან წლების მანძილზეც კი. ხელსაყრელ პირობებში თესლი შეიძლება გაღვივდეს და სპოროფიტის ჩანასახი ამოიზარდოს. ზოგი თესლი მშობლისეული სპოროფიტი მცენარის ახლოს ვარდება; სხვები ქარს ან ცხოველებს შორს გადაქვთ.

კონცეფცია ტესტი 30.1

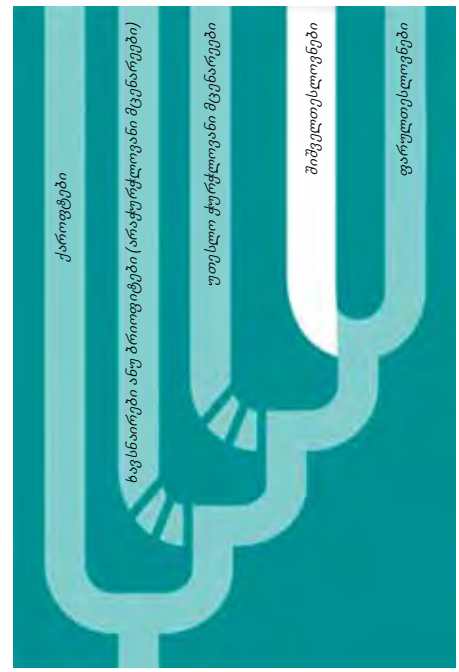
1. შეადარეთ მამრობითი სასქესო უჯრედების გადაადგილება უთესლო ჭურჭლოვან მცენარეებსა და თესლოვან მცენარეებში.
2. თესლოვან მცენარეთა რომელმა დამატებითმა ნიშან-თვისებებმა, რომლებიც არ აქვთ უთესლო მცენარეებს, შეუწყო ხელი თესლოვანი მცენარეების მიერ ხმელეთის დაპყრობას?

სავარაუდო პასუხები იხილე დანართში A.

კონცეფცია 30.2

შიშველთესლოვნებს აქვთ „შიშველი“ თესლი, ჩვეულებრივ, გირჩებში

გაიხსენეთ 29-ე თავიდან, რომ შიშველთესლოვნებს აქვთ შიშველი თესლი, რომელიც არ არის მოთავსებული თესლკვირტში. მათი თესლი განლაგებულია სახეცვლილ ფოთლებზე, რომლებიც ჩვეულებრივ გირჩებს (სტრობილებს) ქმნიან. ამისგან განსხვავებით, ფარულთესლოვანთა თესლი მოთავსებულია ნაყოფებში, რომლებიც მომწიფებული ნასკვებია. შიშველთესლოვნებს შორისაა გირჩიანი მცენარეები, რომლებსაც **წიწვიანებს** უწოდებენ და რომელთა შორისაა ისეთი ხეები, როგორიცაა ფიჭვი, ნაძვი და სექვოია. ამ სახელმძღვანელოში მიღებული მცენარეთა ტაქსონომიური სქემის ათი ფილუმიდან (იხ. ცხრილი 29.1)



ოთხი შიშველთესლოვანთა ფილუმებია: Cycadophyta, Ginkgophyta, Gnetophyta და Coniferophyta. ამ ოთხი ფილუმის ურთიერთკავშირი არ არის ნათელი. **სურათზე 30.4** განხილულია თანამედროვე შიშველთესლოვნების მრავალფეროვნება.

შიშველთესლოვანთა ევოლუცია

ნამარხი მასალების მიხედვით, გვიან დევონურ პერიოდში ზოგმა მცენარემ შეიძინა ის ადაპტაციები, რომლებიც თესლოვან მცენარეებს ახასიათებს. მაგალითად, *Archaeopteris* იყო ჰეტეროსპორული ხე, რომელსაც ჰქონდა მერქანი **(სურათი 30.5)**, თუმცა მას არ ჰქონდა თესლი. უთესლო ჭურჭლოვან მცენარეთა ასეთ გარდამავალ სახეობებს ზოგჯერ **პრო-შიშველთესლოვნებს** უწოდებენ.

პირველი თესლის მქონე მცენარეები, რომლებიც ნამარხ მასალებში ჩნდება, შიშველთესლოვნებია, რომელთა ასაკი დაახლოებით 360 მილიონი წელია ანუ 200 მილიონი წლით მეტი ფარულთესლოვანთა უძველესი ნამარხების ასაკზე. ეს ადრეული შიშველთესლოვნები ამოწყდნენ ისევე, როგორც შიშველთესლოვანთა რამდენიმე უფრო გვიანდელი ხაზი. მართალია, კავშირი თესლოვან მცენარეთა გადაშენებულ და გადარჩენილ ხაზებს შორის გაურკვეველი რჩება, მაგრამ მორფოლოგიური და მოლეკულური მონაცემების საფუძველზე თესლოვან მცენარეთა გადარჩენილ ხაზებს ორ კლადად ყოფენ: შიშველთესლოვნებად და ფარულთესლოვნებად **(იხ. სურათი 29.7)**.

ადრეული შიშველთესლოვნები არსებობდნენ კარბონული პერიოდის ეკოსისტემებში, რომლებშიც კვლავაც დომინირებდნენ ლიკოფიტები, შვიტები, გვიმრები და სხვა უთესლო ჭურჭლოვანი მცენარეები. კარბონული პერიოდი პერმულმა პერიოდმა შეცვალა, რომელშიც მშრალმა ჰავამ შიშველთეს-



სურათი 30.5
პრო-შიშველთესლოვანი. *Archaeopteris*-**ს, რომელიც არსებობდა 360 მილიონი წლის წინ, ჰქონდა მერქანი და იგი ჰეტეროსპორული იყო, თუმცა თესლს არ წარმოქმნიდა.** მისი სიმაღლე აღწევდა 20მ-ს და მას გვიმრის მსგავსი ფოთლები ჰქონდა.

ლოვნების გავრცელებას შეუწყო ხელი. ფლორა და ფაუნა ძლიერ შეიცვალა, რადგან ორგანიზმების მრავალი ჯგუფი გაქრა, სხვები კი უფრო მეტად გავრცელდნენ (იხ. თავი 26). მართალია, ცვლილებები ზღვებში უფრო გამოკვეთილი იყო, მაგრამ ეს ცვლილებები შეეხო ხმელეთის ცოცხალ სამყაროსაც. მაგალითად, ცხოველთა სამეფოში შემცირდა ამფიბიების მრავალფეროვნება და გამქრალი ამფიბიები ჩაანაცვლეს ქვეწარმავლებმა, რომლებიც განსაკუთრებით კარგად იყვნენ შეგუებული არიდულ პირობებს. ამის მსგავსად, ლიკოფიტები, შვიტები და გვიმრები, რომლებიც დომინირებდნენ კარბონული პერიოდის ჭაობებში, მნიშვნელოვანწილად ჩაანაცვლეს შიშველთესლოვნებმა, რომლებიც უფრო უკეთ იყვნენ შეგუებული მშრალ ჰავას. ისეთ შიშველთესლოვნებში, როგორიცაა ფიჭვი და ნაძვი, არიდული პირობებისადმი ადაპტაციებს შორისაა ნემსისებრი ფოთლები – წიწვები, რომლებსაც აქვს სქელი კუტიკულა და ზედაპირის შედარებით მცირე ფართობი.

მეცნიერთა შეფასებით პერმული პერიოდი დასრულდა 251 მილიონი წლის წინ და ეს იყო საზღვარი პალეოზოურ („ძველი სიცოცხლე“) და მეზოზოურ („შუა სიცოცხლე“) ერებს შორის. ცოცხალი სამყარო ძლიერ შეიცვალა მას შემდეგ, რაც შიშველთესლოვნები გაბატონდნენ ხმელეთის ეკოსისტემებში. ისინი ბატონობდნენ მთელი მეზოზოური ერის განმავლობაში და საკვების წყაროს ქმნიდნენ გიგანტური ფიტოფაგი დინოზავრებისთვის. მეზოზოური ერა დასრულდა დინოზავრების უმეტესი ნაწილისა და ბევრი სხვა ჯგუფის მასობრივი ამოწყვეტით და მას შემდეგ დედამიწა თანდათან გაცივდა. მართალია, ფარულთესლოვნები ახლა ხმელეთის ეკოსისტემების უმეტესობაში დომინირებენ, მაგრამ მრავალი შიშველთესლოვანი დედამიწის ფლორის მნიშვნელოვან ნაწილად რჩება.

უფრო დაწვრილებით ფიჭვის სასიცოცხლო ციკლის შესახებ

როგორც ზემოთ ამავე თავში წაიკითხეთ, თესლოვანი მცენარეების ევოლუცია მოიცავდა სამ საკვანძო რეპროდუქციულ ადაპტაციას: სპოროფიტის თაობის დომინირების გაძლიერებას; თესლის, როგორც სასოცოცხლო ციკლის მდგრადი, გავრცელებადი სტადიის განვითარებასა და მტვრის, როგორც გამეტების შეხვედრისთვის საჭირო ჰაერით გავრცელებადი სამარჯვის ევოლუციას. ამ ადაპტაციების უკეთ გასაგებად გაარჩიეთ **სურათი 30.6**, რომელზეც მოცემულია ერთ-ერთი ყველაზე ნაცნობი შიშველთესლოვნის სასიცოცხლო ციკლი.

ფიჭვის ხე სპოროფიტია; მისი სპორანგიუმები განლაგებულია ქერცლისებრ წარმონაქმნებზე, რომლებიც მჭიდროდაა შეკრებილი გირჩებად. ყველა თესლოვანი მცენარის მსგავსად წიწვიანები ჰეტეროსპორულია. წიწვიანებში სპორების ორი ტიპი სხვადასხვა გირჩაში წარმოიქმნება: პატარა სამტვრე გირჩებში და დიდ თესლკვირტებიან გირჩებში. ფიჭვის სახეობათა უმეტესობაში ყოველ ხეს ორივე ტიპის გირჩები აქვთ. სამტვრე გირჩებში მიკროსპოროციტები (მიკროსპორების დედა უჯრედები) მეიოზით იყოფიან და ჰაპლოიდურ მიკროსპორებს წარმოშობენ. თითოეული მიკროსპორა ვითარდება მტვრის მარცვლად, რომელიც მამრობით გამეტოფიტს შეიცავს. ფიჭვსა და სხვა წიწვიანებში ყვითელი მტვერი დიდი რაოდენობით თავისუფლდება, იგი ქარს გადააქვს და გზად ყველაფერი ამ ყვითელი მტვრით იფარება. თესლკვირტებიან გირჩებში მეგასპოროციტები (მეგასპორების დედა უჯრედები) მეიოზით იყოფიან და ჰაპლოიდურ მეგასპორებს წარმოშობენ. გადარჩენილი მეგასპორები ვითარდებიან მდედრობით გამეტოფიტებად, რომლებიც სპორანგიუმებში რჩებიან. მას შემდეგ რაც ხეზე ახალგაზრდა მტვერი და თესლკვირტებიანი გირჩები ჩნდება, მამრობითი და მდედრობითი გამეტოფიტების განვითარებას, შემდეგ მათ შეხვედრასა და განაყოფიერებული თესლკვირტიდან მომწიფებული თესლის განვითარებას სამი წელი სჭირდება. შემდეგ თესლკვირტებიანი გირჩის ქერცლები ცალკევდება და თესლი ქარს გადააქვს. თესლი, რომელიც ხელსაყრელ ადგილას ეშვება, ღივდება და მისი ჩანასახიდან ღივი ვითარდება.

კონცეფცია შესწი 30.2

1. სურათის 30.4 მიხედვით ახსენით, რა მსგავსება და რა განსხვავებაა სხვადასხვა ტიპის შიშველთესლოვნებს შორის.
2. ახსენით, როგორ ასახავს ფიჭვის სასიცოცხლო ციკლი (იხ. სურ. 30.6) თესლოვან მცენარეთა ძირითად ნიშან-თვისებებს.

სავარაუდო პასუხები იხილე დანართში A.

კონცეფცია 30.3

ფარულთესლოვანთა რეპროდუქციული ადაპტაციები ყვავილი და ნაყოფია

ყვავილოვან მცენარეებად ცნობილი ფარულთესლოვნები თესლოვანი მცენარეებია, რომლებსაც ყვავილებად და ნაყ-

სურათი 30.4
შიშველთესლოვანთა მრავალფეროვნება

ტიპი CYCADOPHYTA

საგოვანები წიწვიანების შემდეგ შიშველთესლოვანთა ყველაზე დიდი ჯგუფია. მათ აქვთ დიდი გირჩები და პალმის მსგავსი ფოთლები (ნამდვილი პალმები ფარულთესლოვნებია). ამჟამად არსებობს მხოლოდ 130-მდე სახეობა, თუმცა საგოვანები ბატონობდნენ მეზოზოურ ერაში, რომელსაც „საგოვანთა ერასაც“ უწოდებენ ისევე, ოგორც „დინოზავრების ერას“.



Cycas REVOLUTA

ტიპი GINKGOPHYTA

Ginkgo biloba ამ ფილუმის ერთადერთი თანამედროვე სახეობაა. ეს არის ფოთოლმცვენი ხე მარაოსებრი ფოთლებით, რომლებიც შემოდგომაზე ოქროსფერი ხდება. გინკგო პოპულარული დეკორატიული ხეა ქალაქებში, რადგან იგი კარგად იტანს ჰაერის დაბინძურებას. ლანდშაფტის დიზაინერები ჩვეულებრივ მხოლოდ მტერის წარმომქმნელ (მამრობით) ინდივიდებს რგავენ, რადგან ხორცოვან ნაყოფს გახრწნისას მძაფრი უსიამოვნო სუნი აქვს.





ტიპი GNETOPHYTA

ფილუმი Gnetophyta სამი გვარისგან შედგება: *Gnetum, Ephedra* და *Welwitschia*. ზოგი სახეობა ტროპიკულია, სხვები უდაბნოებში გვხვდება. გარეგნულად ძლიერ განსხვავებული ეს გვარები მოლეკულური მონაცემების საფუძველზე ერთ ფილუმშია გაერთიანებული.

Welwitschia. ამ გვარში ერთადერთი სახეობაა – *Welwitschia mirabilis*, მცენარე, რომელიც მხოლოდ სამხრეთ-დასავლეთი აფრიკის უდაბნოებში გვხვდება. მას მცენარეების ცნობილ სახეობათა შორის ყველაზე დიდი, თასმისებრი ფოთლები აქვს.





Gnetum. ამ გვარში ტროპიკული ხეების, ბუჩქებისა და ლიანების 35-მდე სახეობაა, რომლებიც მეტწილად აფრიკასა და აზიაში გვხვდება. მათი ფოთლები ყვავილოვან მცენარეთა ფოთლების მსგავსია, ხოლო თესლი – ნაყოფებისა.

Ephedra. ამ გვარში 40-მდე სახეობაა, რომლებიც მსოფლიოს არიდულ რეგიონებში გვხვდება. ეს უდაბნოს ბუჩქები წარმოქმნიან ნაერთ ეფედრინს, რომელიც შეშუპების საწინააღმდეგო წამლად გამოიყენება.

ოვალური გირჩები





ტიპი CONIFEROPHYTA

ტიპი **Gnetophyta** შიშველთესლოვანთა უდიდესი ფილუმია და წიწვიანთა 600-მდე სახეობას მოიცავს. ბევრი მათგანი დიდი ხეა, როგორებიცაა კვიპაროსი და სექვოია. წიწვიანთა რამდენიმე სახეობა ბატონობს ჩრდილოეთ ნახევარსფეროს უზარმაზარ ტყიან რეგიონებში, სადაც განედის ან ზღვის დონიდან სიმაღლის გამო სავეგეტაციო პერიოდი შედარებით მოკლეა.

წიწვიანების უმეტესობა მარადმწვანეა და ისინი წიწვებს მთელი წლის მანძილზე ინარჩუნებენ. ზამთარშიც კი მზიან დღეებში მათ წიწვებში ფოტოსინთეზი მცირე ხარისხით, მაგრამ მაინც მიმდინარეობს. გაზაფხულის მზიან, თბილ დღეებში წიწვიანების სრულყოფილად განვითარებულ ფოთლებში ფოტოსინთეზი ძლიერდება. ზოგი წიწვიანი, როგორიცაა მეტასექვოია, ფოთოლმცვენი ხეებია, რომლებსაც ფოთლები შემოდგომაზე სცვივა.



დუგლასის სოჭი. *Pseudotsuga menziesii* მეტ მერქანს იძლევა, ვიდრე ნებისმიერი სხვა ჩრდილოეთამერიკული სახეობის ხე. მერქანი გამოიყენება შენობების ჩარჩოების, ფანერის, ქაღალდის მასალის, შპალების, ყუთების დასამზადებლად.

წყნაროკეანური ურთხელი (*Taxus brevifolia*) არის ტაქსოლის – საკვერცხის კიბოს სამკურნალო ნაერთის – წყარო. ჩვეულებრივი ურთხელის ფოთლებშიც წარმოიქმნება მსგავსი ნაერთი, რომელიც შეიძლება შეგროვდეს მცენარის დაუზიანებლად. ფარმაცევტული კომპანიები ტაქსოლის მსგავსი თვისებების მქონე წამლების სინთეზის მეთოდების შექმნაზე მუშაობენ.



გირჩაჯაგრიანი ფიჭვი. გირჩაჯაგრიანი ფიჭვი (*Pinus longaeva*), რომელიც ნაპოვნია კალიფორნიის თეთრ მთებში, მოიცავს ზოგიერთ უძველეს ცოცხალ ორგანიზმს, რომელთა ასაკი 4600 წელს აღწევს. ერთ-ერთ ხეს (აქ არ არის ნაჩვენები) უწოდებენ მეთუსალას, რადგან შესაძლებელია, ის იყოს მსოფლიოს უძველესი ცოცხალი ხე. ამ ხის დასაცავად მეცნიერებმა გაასაიდუმლოეს მისი მდებარეობა.



(*Juniperus communis*) „ნაყოფები" სინამდვილეში მდედრობითი, თესლკვირტიანი გირჩებია, რომლებიც ხორცოვანი სპოროფილებისგან შედგება.

ვოლემია. წიწვიანთა ჯგუფის ერთ-ერთი



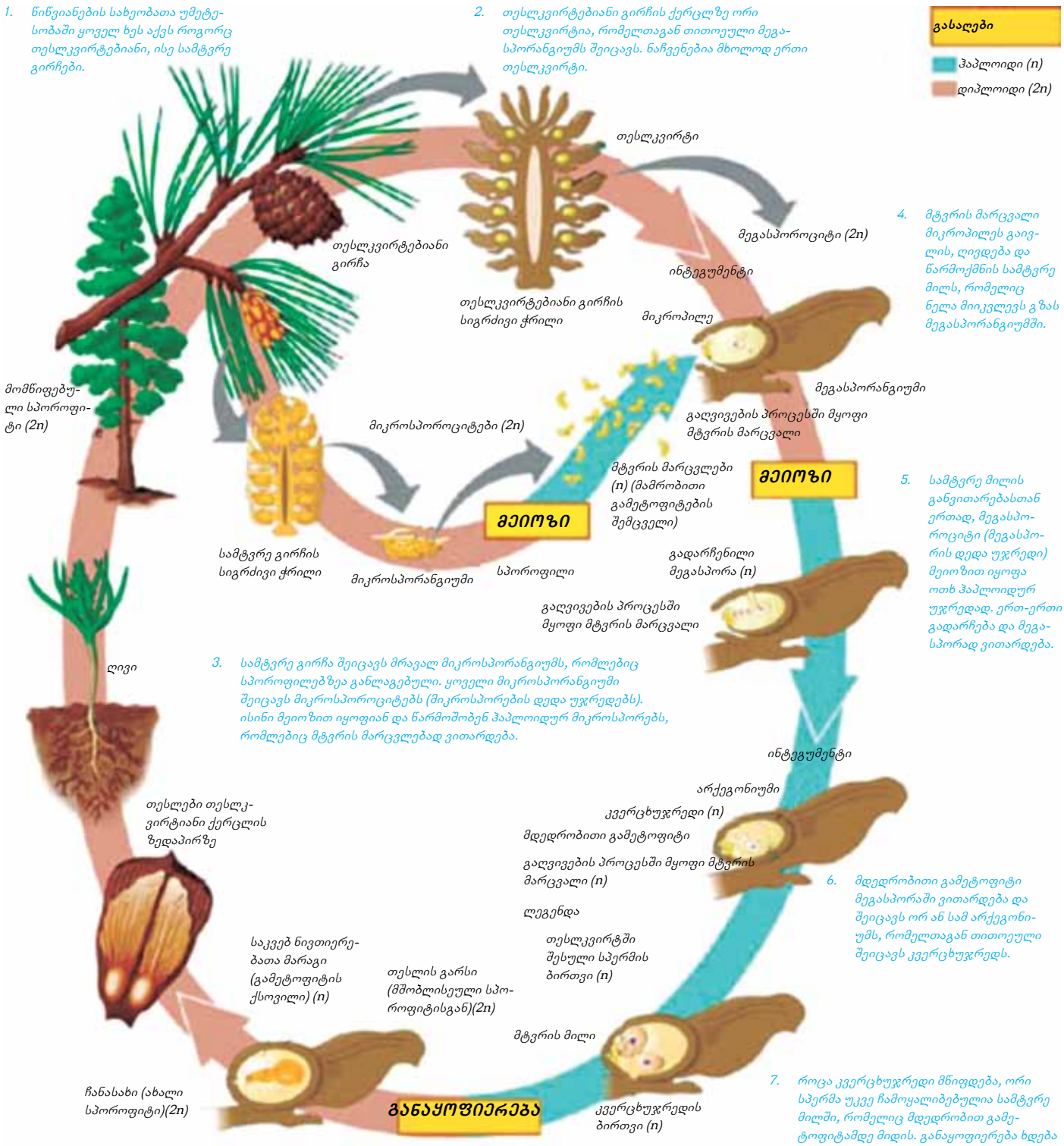
ჩვეულებრივი ღვია. ჩვეულებრივი ღვიის



წარმომადგენელი, რომელიც თავდაპირველად მხოლოდ ნამარხებიდან იყო ცნობილი – ვოლემია (*Wollemia nobilis*) აღმოაჩინეს 1994 წელს სიდნეიდან (ავსტრალია) სულ 150 კმ-ის დაშორებით მდებარე ეროვნულ პარკში. არსებობს ამ სახეობის მხოლოდ 40 მცენარე, რომლებიც ორ კორომს ქმნიან. ფოტოზე ამ „ცოცხალი ნამარხის" ფოთლები შედარებულია ნამდვილ ნამარხებთან.

სექვოია. გიგანტური სექვოია (*Sequoiadendron giganteum*) (კალიფორნიის სექვოიას ეროვნულ პარკში) დაახლოებით 2,500 ტონას იწონის, რაც დაახლოებით 24 ლურჯი ვეშაპის (უდიდესი ცხოველის) ან 40,000 ადამიანის მასის ეკვივალენტურია. გიგანტური სექვოია არის ერთ-ერთი უდიდესი ცოცხალი ორგანიზმი და ამავე დროს ერთ-ერთი უძველესი მცენარე, რომლის ზოგიერთი ინდივიდის ასაკი 1,800-დან 2,700 წლამდეა. გიგანტური სექვოიას მონათესავე მარადმწვანე სექვოია (*Sequoia sempervirens*) 110 მეტრზე მაღალი იზრდება (თავისუფლების ქანდაკებაზე მაღალი) და გვხვდება მხოლოდ ჩრდილოეთ კალიფორნიის ვიწრო სანაპირო ზოლსა და სამხრეთ ორეგონში.





▲ **სურათი 30.6** **ფიჭვის სასიცოცხლო ციკლი.**



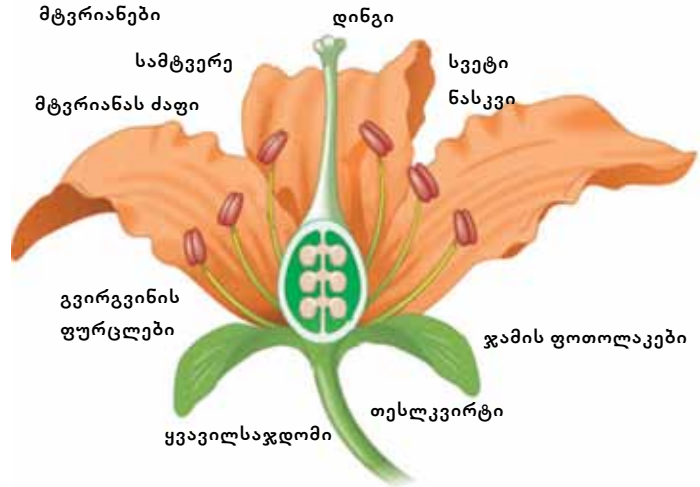
ოფებად ცნობილი რეპროდუქციული სტრუქტურები აქვთ. სახელწოდება ფარულთესლოვანი (Angiospermae: ბერძნულიდან *angion* – სათავსო) იმაზე მიუთითებს, რომ თესლი მოთავსებულია ნაყოფებში ანუ მომწიფებულ თესლკვირტებში. ამჟამად ფარულთესლოვნები ყველაზე მრავალფეროვანი და ფართოდ გავრცელებული მცენარეებია და ეს ჯგუფი 250,000-ზე მეტ სახეობას მოიცავს (მცენარეთა ყველა სახეობის 90%).

ფარულთესლოვანთა ნიშან-თვისებები

ყველა ფარულთესლოვანი გაერთიანებულია ერთ ფილუმში Anthophyta (ბერძნულიდან *anthos* – ყვავილი). ფარულთესლოვანთა ევოლუციის განხილვამდე ყურადღებას გავამახვილებთ მათ საკვანძო ადაპტაციებზე – ყვავილებსა და ნაყოფებზე, და იმ როლზე, რომელსაც ეს ადაპტაციები ასრულებს ფარულთესლოვანთა სასიცოცხლო ციკლში.

ყვავილი

ყვავილი არის ფარულთესლოვანთა სტრუქტურა, რომელიც სქესობრივი გამრავლების ორგანოა. ფარულთესლოვანთა მრავალ სახეობაში მწერებს ან სხვა ცხოველებს გადააქვთ მტვერი ერთი ყვავილიდან მეორე ყვავილის მდედრობით სასქესო ორგანოზე, რაც დამტვერვას უფრო მიზანმიმართულს ხდის შიშველთესლოვანთა უმეტესობისთვის დამახასიათებელ, ქარზე დამოკიდებულ დამტვერვასთან შედარებით. თუმცა ზოგიერთი ფარულთესლოვანიც ქარით იმტვერება, კერძოდ, ასეთია სახეობები, რომლებიც მჭიდრო პოპულაციებს ქმნიან, მაგალითად, მარცვლოვნები და ხეების სახეობები ზომიერი სარტყლის ტყეებში.



▲ *სურათი 30.7 ყვავილის სტრუქტურა*

ყვავილი არის სპეციალიზებული ყლორტი, რომელსაც შეიძლება ჰქონდეს ფოთლის ორგანოებად წოდებული სახეცვლილი ანუ მოდიფიცირებული ფოთლების: ჯამის ფოთოლაკების, გვირგვინის ფურცლების, მტვრიანებისა და ნაყოფფოთლების ოთხამდე წრე **(სურათი 30.7)**.

ყვავილის ფუძესთან ყველაზე ახლოს განლაგებულია **ჯამის ფოთოლაკები**, რომლებიც, როგორც წესი, მწვანეა და გაშლამდე ფარავს ყვავილს (გაიხსენეთ ვარდის კოკორი). ჯამის ფოთოლაკების ზემოთ განლაგებულია **გვირგვინის ფურცლები**, რომლებიც ყვავილების უმრავლესობაში კაშკაშა ფერისაა და მწერების მიზიდვას უწყობს ხელს. ყვავილები, რომლებიც ქარით იმტვერება, როგორც წესი, კაშკაშა ფერის ნაწილებს მოკლებულია. ჯამის ფოთოლაკები და გვირგვინის ფურცლები ყვავილის სტერილური ორგანოებია, რაც იმას ნიშნავს, რომ ისინი უშუალოდ არაა ჩართული რეპროდუქციაში. გვირგვინის ფურცლების წრით გარშემორტყმულია ფერტილური სპოროფილები – ყვავილის ორგანოები, რომლებიც სპორებს წარმოქმნის. სპოროფილების ორი წრე მტვრიანებისა და ნაყოფისფოთლების წრეებია. **მტვრიანები** – მიკროსპოროფილები – წარმოშობენ მიკროსპორებს, რომლებიც დასაბამს აძლევენ მამრობითი გამეტოფიტების შემცველ მტვრის მარცვლებს. მტვრიანა შედგება ღეროსგან, რომელსაც ეწოდება **მტვრიანას ძაფი** და კიდურა ანუ ტერმინალური პარკისგან, რომელსაც ეწოდება **სამტვრე** და რომელშიც მტვერი წარმოიქმნება. **ნაყოფფოთლები** მეგასპოროფილებია, რომლებიც წარმოქმნიან მეგასპორებსა და მათ პროდუქტებს – მდედრობით გამეტოფიტებს. ბევრ ფარულთესლოვანს აქვს მრავალნაყოფფოთლიანი ყვავილები. ნაყოფფოთლის წვერო არის წებოვანი **დინგი**, რომელიც იღებს მტვერს. **სვეტი** გადადის **ნასკვში** ნაყოფფოთლის ფუძესთან, რომელიც ერთ ან მეტ თესლკვირტს შეიცავს. თუ თესლკვირტი ნაყოფიერდება, იგი თესლად ვითარდება. ყვავილის ორგანოების – ჯამის ფოთოლაკების, გვირგვინის ფურცლების, მტვრიანებისა და

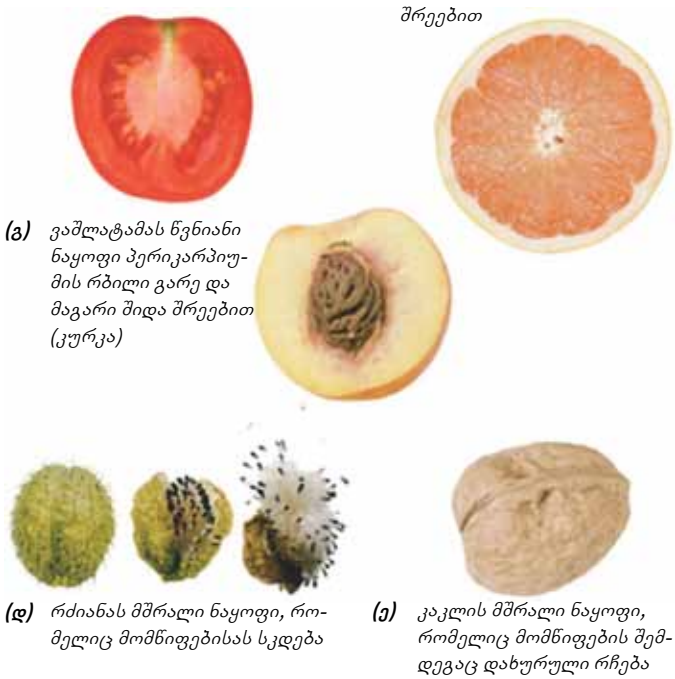
ნაყოფფოთლების – წრეები განლაგებულია ღეროს იმ ნაწილზე, რომელსაც **ყვავილსაჯდომი** ეწოდება.

ზოგიერთ ფარულთესლოვანს, როგორიცაა ბაღის არჯაკელი, აქვს ერთნაყოფფოთლიანი ყვავილები. სხვებს, როგორიცაა მაგნოლიები, აქვთ რამდენიმე განცალკევებული ნაყოფფოთოლი. სხვა სახეობებს, როგორიცაა შროშანები, აქვთ ორი ან მეტი შერწყმული ნაყოფფოთოლი, რომლებიც ჩვეულებრივ ქმნის თესლკვირტების შემცველ მრავალსაკნიან ნასკვს. ერთ ნაყოფფოთოლს ან შერწყმული ნაყოფფოთლების ჯგუფს **ბუტკო** ეწოდება.

ნაყოფი

ნაყოფი, როგორც წესი, მომწიფებული ნასკვია, თუმცა იგი შეიძლება შეიცავდეს ყვავილის სხვა ნაწილებსაც. განაყოფიერების შემდეგ თესლკვირტიდან თესლის განვითარებასთან ერთად სქელდება თესლკვირტის კედელი. ბარდის პარკი მაგალითია ნაყოფისა, რომელშიც თესლი (მომწიფებული თესლკვირტები) მომწიფებულ ნასკვშია (პარკშია) მოთავსებული. ნაყოფი იცავს მსვენებარე თესლს და ხელს უწყობს მის გავრცელებას.

ნაყოფი განვითრებას იწყებს მას შემდეგ, რაც დამტვერვა აღძრავს ნასკვის ზრდის გამომწვევ ჰორმონულ ცვლილებებს. ნასკვის კედელი იქცევა **პერიკარპიუმად** – ნაყოფის გასქელებულ კედლად. ნასკვის ზრდასთან ერთად, ყვავილის გარეთა ნაწილები ბევრ სახეობაში ჭკნება. თუ ყვავილი არ იმტვერება, ნაყოფი ჩვეულებრივ არ ვითარდება, ყვავილი მთლიანად



(ა) *პომიდვრის წვნიანი ნაყოფი პერიკარპიუმის რბილი გარე და შიდა შრეებით*

(ბ) *წითელი გრეიპფრუტის წვნიანი ნაყოფი პერიკარპიუმის მაგარი გარე და რბილი შიდა შრეებით*

(გ) *ვაშლატამას წვნიანი ნაყოფი პერიკარპიუმის რბილი გარე და მაგარი შიდა შრეებით (კურკა)*

(დ) *რძიანას მშრალი ნაყოფი, რომელიც მომწიფებისას სკდება*

(ე) *კაკლის მშრალი ნაყოფი, რომელიც მომწიფების შემდეგაც დახურული რჩება*

▲ *სურათი 30.8* ***ნაყოფის აგებულების ზოგიერთი ვარიაცია.***



(ა) *ნეკერჩხლის ნაყოფს ქარი მისი ფრთების წყალობით იოლად ავრცელებს*

(ბ) *კენკრასა და სხვა საკვებად ვარგის ნაყოფების თესლი ხშირად ცხოველთა ექსკრემენტებთან ერთად ვრცელდე*

(გ) *ცეცხლეკალას ნაყოფი კაუჭებით ცხოველის ბალანს ეჭიდება, რაც თესლის გავრცელებას აადვილებს*

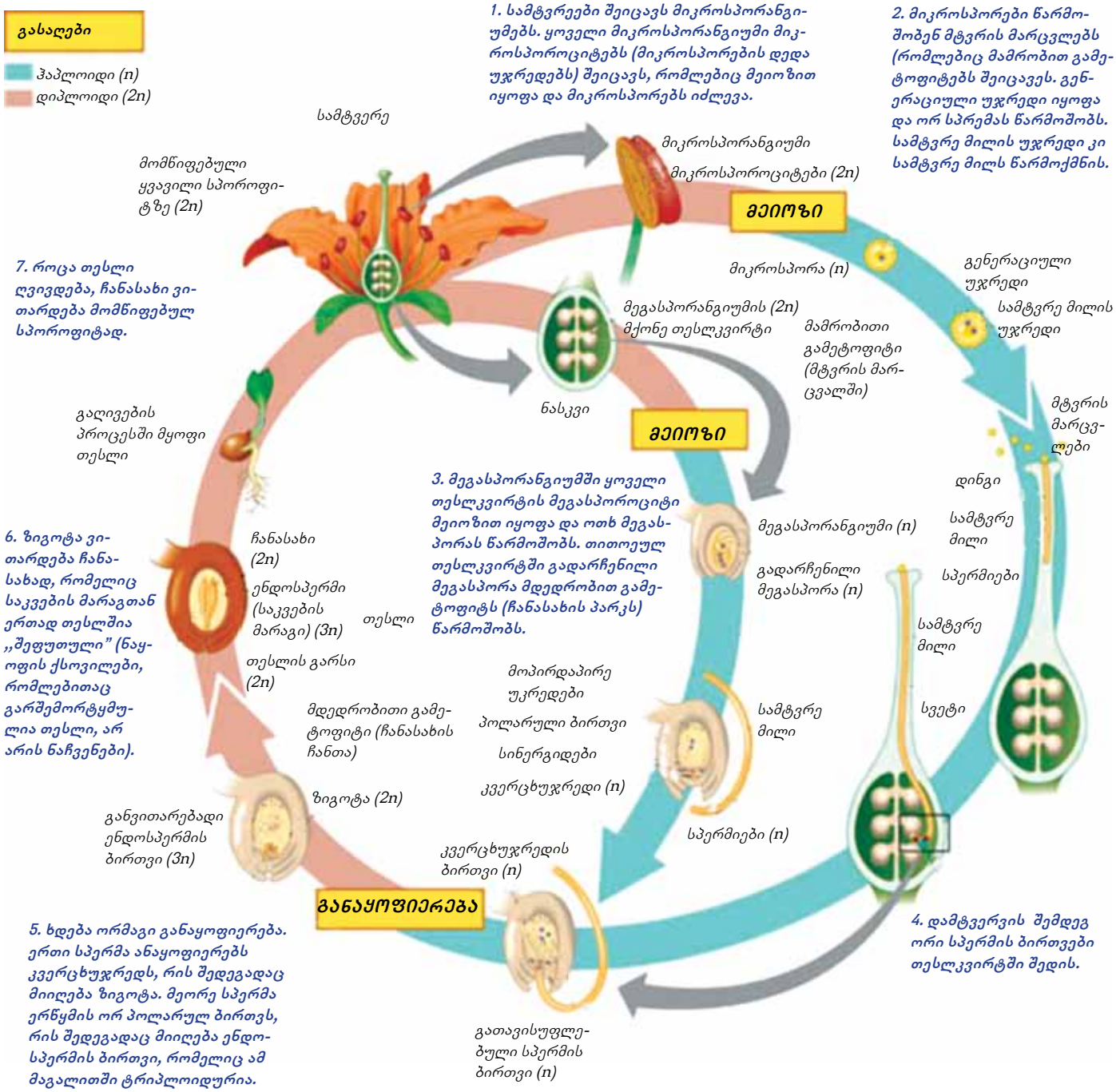
▲ *სურათი 30.9* ***ნაყოფების სამარჯვები, რომლებიც მათ გავრცელებას უწყობს ხელს.***

ჭკნება და ვარდება.

მომწიფებული ნაყოფი შეიძლება იყოს წვნიანი ან მშრალი (სურათი 30.8). ფორთოხალი, მარწყვი და ყურძენი წვნიანი ნაყოფის მაგალითებია. წვნიან ნაყოფში პერიკარპიუმის ერთი ან მეტი შრე ნაყოფის მომწიფებისას რბილდება. მშრალი ნაყოფის მაგალითებია პარკი, კაკალი და მარცვალი. მარცვლოვნების მშრალი, ქარით გავრცელებადი ნაყოფი, რომელსაც ჯერ კიდევ მაშინ იღებენ, როცა იგი მცენარეზეა, ადამიანის კვების მთავარი პროდუქტია. ხორბლის, ბრინჯის, სიმინდისა და სხვა მარცვლოვანთა მარცვლები ერთი შეხედვით შეიძლება თესლად მოგვეჩვენოს, მაგრამ სინამდვილეში ეს ნაყოფია მშრალი პერიკარპიუმით, რომელიც მჭიდროდ ეკვრის თესლის კანს. მშრალი თესლის მომწიფება ნაყოფის ქსოვილების ასაკის მატებასა და გაშრობას გულისხმობს.

ნაყოფების კატეგორიზაცია ასევე შეიძლება იმის მიხედვით, ისინი ერთი ნასკვიდან ვითარდება, მრავალი ნასკვიდან თუ ერთზე მეტი ყვავილიდან. 38-ე თავში ყვავილის ნაყოფად გარდაქმნას უფრო დაწვრილებით განვიხილავთ.

ნაყოფის სხვადასხვა სამარჯვი თესლის გავრცელებას ემსახურება (სურათი 30.9). ზოგიერთი ყვავილოვანი მცენარის, როგორიცაა ბაბუაწვერა და ნეკერჩხალი, თესლი მოთავსებულია ნაყოფში, რომელიც ფრანის ან პროპელერის პრინციპით ვრცელდება ისეთი სამარჯვების მეშვეობით, რომლებიც ქარით გავრცელებას უწყობს ხელს. ზოგი მცენარის ნაყოფი, მაგალითად, ქოქოსის კაკალი, წყლით გავრცელებასაა შეგ-



▲ გვ. 600. სურათი 30.10 **ფარულთესლოვანთა სასიცოცხლო ციკლი**

უებული. ბევრი ფარულთესლოვნის ნაყოფი ცხოველებით ვრცელდება. ზოგიერთი ასეთი მცენარის ნაყოფს აქვს კაუჭები, რომლებიც ეჭიდება ცხოველის ბალანს (ან ადამიანის ტანისამოსს). სხვა ყვავილოვნები წარმოქმნიან საკვებად ვარგის ნაყოფებს, რომლებიც მომწიფებისას ჩვეულებრივ ყუათიანი, ტკბილი და კაშკაშა ფერისაა. როცა ცხოველი ნაყოფს ჭამს, იგი ნაყოფის წვნიან ნაწილს ინელებს, მკვრივი თესლი კი ჩვეულებრივ დაუზიანებლად გადის ცხოველის საჭმლის მომნელებელ ტრაქტში. ცხოველმა ამ გზით შეიძლება თესლი შორს გადაიტანოს და მომავალი მცენარე სასუქითაც უზრუნველყოს.

ფარულთესლოვანთა სასიცოცხლო ციკლი

ფარულთესლოვანთა ტიპური სასიცოცხლო ციკლი ნაჩვენებია **სურათზე 30.10-ზე**. სპოროფიტის ყვავილი წარმოშობს მიკროსპორებს, რომლებიდანაც ვითარდება მამრობითი გამეტოფიტები და მეგასპორებს, რომლებიდანაც ვითარდება მდედრობითი გამეტოფიტები. მამრობითი გამეტოფიტები მტვრის მარცვლებშია, რომლებიც სამტვრეს მიკროსპორანგიუმებში ვითარდება. ყოველ მტვრის მარცვალს აქვს ორი ჰაპლოიდური უჯრედი: *გენერაციული უჯრედი*, რომელიც იყოფა და ორ სპერმას წარმოშობს და *სამტვრე მილის უჯრედი*, რომელიც სამტვრე მილს წარმოშობს. თითოეული თესლკვირტი, რომელიც ნასკვში ვითარდება, შეიცავს მდედრობით გამეტოფიტს, რომელსაც ასევე **ჩანასახის პარკი** ეწოდება. ჩანასახის პარკი შედგება მხოლოდ რამდენიმე უჯრედისგან, რომელთაგან ერთ-ერთი კვერცხუჯრდია. 38-ე თავში უფრო დაწვრილებით განვიხილავთ გამეტოფიტის განვითარებას.

სამტვრედან გათავისუფლების შემდეგ მტვერი ხვდება ბუტკოს წებოვან დინგზე. მართალია, ზოგიერთი მცენარის ყვავილი თვითდამტვერვია, მაგრამ უმრავლესობას აქვს **ჯვარედინი დამტვერვის** უზრუნველმყოფი მექანიზმები. ჯვარედინი დამტვერვა გულისხმობს მტვრის გადატანას ერთი მცენარის ყვავილის სამტვრედან იმავე სახეობის სხვა მცენარის ყვავილის ბუტკოს დინგზე. ჯვარედინი დამტვერვა გენეტიკურ ვარიაბელობას უწყობს ხელს. ზოგ შემთხვევაში ერთი ყვავილის მტვრიანები და ბუტკოები სხვადასხვა დროს მწიფდება ან ისინი შეიძლება ისე იყოს განლაგებული, რომ მცირდება თვითდამტვერვის ალბათობა.

მტვრის მარცვალი ღვივდება მას შემდეგ, რაც ის ბუტკოს დინგს მიეწებება. ახლა ის უკვე მომწიფებული მამრობითი გამეტოფიტია და მას უვითრდება სამტვრე მილი, რომელიც იწყებს გზის გაკვლევას ბუტკოს სვეტში. მიაღწევს რა ნასკვს, სამტვრე მილი გადის მიკროპილეში – თესლკვირტის ინტეგუმენტის ხვრელში და სპერმის ორ უჯრედს ათავისუფლებს მდედრობით გამეტოფიტში (ჩანასახის პარკში). ერთი სპერმა ანაყოფიერებს კვერცხუჯრედს, რის შედეგადაც დიპლოიდური ზიგოტა მიიღება. მეორე სპერმა ერწყმის ორ ბირთვს მდედრობითი გამეტოფიტის დიდ ცენტრალურ უჯრედში. ეს **ორმაგი განაყოფიერება** მხოლოდ ფარულთესლოვნებისთვისაა დამახასიათებელი.

ორმაგი განაყოფიერების შემდეგ თესლკვირტი თესლად ვითარდება. ზიგოტა ვითარდება სპოროფიტის ჩანასახად რუდიმენტული ფესვითა და ჩანასახის ერთი ან ორი ფოთლით, რომლებსაც **ლებნები** ეწოდება. მდედრობითი გამეტოფიტის ცენტრალური უჯერდის ბირთვი იყოფა და მდედრობითი გამეტოფიტი ენდოსპერმად – სახამებლითა და სხვა სამარაგო საკვები ნივთიერებებით მდიდარ ქსოვილად ვითარდება.

რა არის ორმაგი განაყოფიერების ფუნქცია ფარულთესლოვნებში? ერთ-ერთი ჰიპოთეზის თანახმად, ორმაგი განაყოფიერება ახდენს თესლში საკვების მარაგის ჩამოყალიბების სინქრონიზაციას ჩანასახის განვითარებასთან. თუ ესა თუ ის ყვავილი არ იმტვერება ან სპერმა არ ხვდება ჩანასახის პარკში, განაყოფიერება არ ხდება და არ ვითარდება არც ენდოსპერმი და არც ჩანასახი. ასე რომ, ალბათ ორმაგი განაყოფიერება არის შეგუება, რომელიც თავიდან აცილებს ყვავილოვან მცენარეს საკვები ნივთიერებების უსარგებლო ხარჯვას გაუნაყოფიერებელი თესლკვირტების განვითარებაზე.

ორმაგი განაყოფიერების კიდევ ერთი ტიპი დამახასიათებელია ზოგიერთი შიშველთესლოვნისთვის ფილუმიდან Gnetophyta. თუმცა ამ სახეობებში ორმაგი განაყოფიერების შედეგად მიიღება ორი ჩანასახი და არა ჩანასახი და ენდოსპერმი. ეს განსხვავება იმაზე მეტყველებს, რომ ორმაგი განაყოფიერება ფარულთესლოვნებსა და შიშველთესლოვნებში ერთმანეთისგან დამოუკიდებლად განვითარდა.

როგორც უკვე იცით, თესლი შედგება ჩანასახის, ენდოსპერმის, სპორანგიუმის ნაშთებისა და ინტეგუმენტებიდან განვითარებული თესლის გარსისგან. თესლკვირტებიდან თესლის განვითარებასთან ერთად, ნასკვი ვითარდება ნაყოფად. გავრცელების შემდეგ, თესლი შეიძლება





(ა) *Archaefructus sinensis*, 125 მილიონი წლის ასაკის ნამარხი. *ეს სახეობა შეიძლება წარმოადგენდეს ყველა სხვა ფარულთესლოვნის „დისეულ“ ჯგუფს.*

(ბ) *Archaefructus sinensis*-ის მხატვრისეული რეკონსტრუქცია.

▲ *გვ. 601. სურათი 30.11* **პრიმიტიული ყვავილოვანი მცენარე?**

გაღვივდეს, თუ გარემო პირობები ხელსაყრელია. გარსი სკდება და ჩანასახი გარეთ გამოდის – ამის შემდეგ იგი უკვე ღივია, რომელიც იყენებს ენდოსპერმსა და ლებნებში არსებულ საკვებ ნივთიერებებს.

ფარულთესლოვანთა ევოლუცია

ფარულთესლოვანთა წარმოშობისა და ევოლუციის დეტალების დადგენა, რასაც ჩარლზ დარვინმა ,,საშინელი საიდუმლო" უწოდა, დიდ ამოცანებს აყენებს ევოლუციური ბიოლოგიის სპეციალისტების წინაშე. ფარულთესლოვნები წარმოიშვნენ სულ მცირე, 140 მილიონი წლის წინ და გვიანი მეზოზოური ერის განმავლობაში საერთო წინაპარი კლადას ძირითადი განშტოებების მიმართულებით განვითარდნენ. მაგრამ ხმელეთის ბევრ ეკოსისტემაში ბატონობა ფარულთესლოვნებმა მხოლოდ მეზოზოური ერის ბოლოს დაიწყეს. ლანდშაფტები ძლიერ შეიცვალა მას შემდეგ, რაც წიწვიანებმა, საგოვანებმა და სხვა შიშველთესლოვნებმა გზა დაუთმეს ყვავილოვან მცენარეებს დედამიწის მრავალ ნაწილში.

ყვავილებითა და ნაყოფებით ფარულთესლოვნები ძლიერ განსხვავდებიან თანამედროვე თუ ნამარხი შიშველთესლოვნებისგან, რაც მათ წარმოშობას ამოუცნობს ხდის. იმის გასაგებად, როგორ გაჩნდა ფარულთესლოვნის აგებულების თავისებურებები, მეცნიერები სწავლობენ ახლად აღმოჩენილ ნამარხებს და განვითარებასთან დაკავშირებულ გენებს, რომლებიც ყვავილებისა და ფარულთესლოვანთა სხვა ინოვაციების საფუძველია (იხ. თავი 35)

ნამარხი ფარულთესლოვნები

1990-იანი წლების დასასრულს, ჩინელმა მეცნიერებმა აღმოაჩინეს საინტერესო ნამარხი ფარულთესლოვნები, რომელთა ასაკი 125 მილიონი წელია. ამ ნამარხებს, რომლებსაც უწოდეს *Archaefructus liaoningensis* და *Archaefructus sinensis* (სურათი 30.11), აქვთ შეძენილი და პრიმიტიული ნიშნები. მაგალითად, *A.sinensis*-ს აქვს სამტვრეები და ასევე თესლი დახურულ ნაყოფფოთლებში, მაგარამ არ აქვს ჯამის ფოთოლაკები და გვირგვინის ფურცლები. 2002 წელს მეცნიერებმა დასრულეს *A. sinensis*-ის ფილოგენეტიკური შედარება 173 თანამედროვე მცენარესთან (*A. liaoningensis* ამ მხრივ არ შეისწავლეს, რადგან მისი ნამარხები ისე კარგად არ არის შემონახული, როგორც *A. sinensis*-ისა.) მეცნიერებმა დაასკვნეს, რომ მცენარეთა ყველა ცნობილი ნამარხიდან *Archaefructus*-ი ყველა თანამედროვე ფარულთესლოვნის ყველაზე ახლო ნათესავია.

თუ *Archaefructus* მართლაც ,,პროტო-ფარულთესლოვანია", უნდა ვივარაუდოთ, რომ ყვავილოვან მცენარეთა წინაპრები ბალახოვანი და არა მერქნიანი მცენარეები იყვნენ. *Archaefructus* აღმოაჩინეს თევზის ნამარხებთან ერთად და ამ მცენარეს ჰქონდა ბოლქვისებრი წარმონაქმნები, რომლებიც შეიძლება ყოფილიყო ადაპტაცია წყალში არსებობასთან. ეს შეიძლება იმას ნიშნავდეს, რომ ფარულთესლოვნები წარმოიშვნენ, როგორც წყლის მცენარეები. მკვლევრებმა, რომლებმაც *Archaefructus* აღმოაჩინეს, ივარაუდეს, რომ სწრაფად მზარდი ბალახოვანი მცენარე, შესაძლებელია, დაბრუნდა წყალში და იქ ბინადრობდა, გაურბოდა რა კონკურენციას სხვა თესლოვან მცენარეებთან და შემდეგ კვლავ დაბრუნდა ხმელეთზე.

მცირე ხნის წინ ზოგიერთმა პალეობოტანიკოსმა ეს ინტერპრეტაცია გააკრიტიკა. ფარულთესლოვანთა უფრო გვიანდელი ევოლუციური ხაზები ასევე წყალში დაბრუნდნენ და ამასთან ერთად მათი ყვავილები გამარტივდა და *Archaefructus*-ის „პრიმიტიულ" ყვავილებს დაემსგავსა. ასეთი კამათი ჩვეულებრივი მოვლენაა, როცა გარდამავალ ნამარხს პოულობენ და ეს კამათი შეიძლება გადაწყდეს მაშინ, როცა აღმოაჩენენ მეტ ნამარხს და სხვა ტიპის მტკიცებულებებს.

ყვავილის წარმოშობის „ევოლუციური/განვითარების" („Evo-Devo") ჰიპოთეზა

24-ე თავში განვიხილეთ, როგორ ყალიბდება ცხოველთა წარმოშობის შესახებ ჰიპოთეზები განვითარებასთან დაკავშირებული გენების შესწავლის შედეგად მიღებული მონაცემების საფუძველზე. ასეა ყვავილოვანი მცენარეების შემთხვევაშიც. ბოტანიკოსმა მაიკლ ფროლიჩმა ლონდონის ბუნების ისტორიის მუზეუმიდან ჩამოაყალიბა ,,ევოლუციური /განვითარების" (,,Evo-Devo") ჰიპოთეზა – ევოლუციური და განვითარების ბიოლოგიის სინთეზი, რომელიც ხსნის, როგორ მოხდა მტვრის წარმომშობი და თესლკვირტების წარმომშობი სტრუქტურების კომბინირება ერთ ყვავილში. ავტორი ვარაუდობს, რომ ფარულთესლოვანთა წინაპარს ჰქონდა განცალკევებული მტვრის წარმომშობი და თესლკვირტების წარმომშობი სტრუქტურები. შემდეგ მუტაციის გამო ზოგიერთ მიკროსპოროფილზე განვითარდა თესლკვირტები და ეს მიკროსპოროფილები ნაყოფფოთლებად ჩამოყალიბდა.

ვინაიდან ფროლიჩი ამტკიცებს, რომ ყვავილი განვითარდა შიშველთესლოვანი წინაპრის მტვრის წარმომშობი („მამრობითი") რეპროდუქციული სტრუქტურებისგან, მისი მოსაზრება ცნობილია, როგორც „მეტწილად მამრობითი" ჰიპოთეზა. ამ ჰიპოთეზის მხარდამჭერი მტკიცებულებები მიღებულია იმ გენების შედარების შედეგად, რომლებიც ყვავილებისა და გირჩების განვითარებას უდევს საფუძვლად. ყვავილის განვითარებასთან დაკავშირებული გენები ჩვეულებრივ ენათესავება შიშველთესლოვანთა მტვრის წარმოქმნასთან დაკავშირებულ გენებს. გარდა ამისა, გარკვეული მუტაციები იწვევს ყვავილოვან მცენარეთა თესლკვირტების განვითარებას ჯამის ფოთოლაკებსა და გვირგვინის ფურცლებზე, რაც იმაზე მიუთეთებს, რომ თესლკვირტების მდებარეობა შეიძლება იოლად შეიცვალოს. ფარულთესლოვანთა და შიშველთესლოვანთა გენების შედარებით ბოტანიკოსები ამოწმებენ ფროლიჩის ჰიპოთეზას და ყვავილის წარმოშობის სხვა ,,ევოლუციურ/განვითარების" (,,Evo-Devo") მოდელებს.

ფარულთესლოვანთა მრავალფეროვნება

მეზოზოური ერიდან მოყოლებული ფარულთესლოვანთა მრავალფეროვნება ძლიერ გაიზარდა და სახეობათა რიცხვი ამჟამად 250,000-ზე მეტია. ფარულთესლოვნები დომინირებენ ხმელეთის ეკოსისტემების უმეტესობაში. 1990-იანი წლების დასასრულამდე სისტემატიკოსების უმრავლესობა

ყვავილოვან მცენარეებს ყოფდა ორ ჯგუფად, რაც ნაწილობრივ ეფუძნებოდა ჩანასახის ლებნების რაოდენობას; ეს ჯგუფებია: **ერთლებნიანები** და **ორლებნიანები**. ამ ორი ჯგუფის გამოყოფისას ეყრდნობოდნენ სხვა ნიშან-თვისებებსაც, როგორიცაა ყვავილისა და ფოთლის აგებულება. მაგალითად, ერთლებნიანებს, როგორც წესი, აქვთ ფოთლის პარალელური ძარღვები (გაიხსენეთ მარცვლოვნის ფოთოლი), ხოლო ორლებნიანთა უმეტესობას აქვს ბადისებურად დაძარღვული ფოთლები (გაიხსენეთ მუხის ფოთოლი). ერთლებნიანთა მაგალითებია პალმები და კულტურული მარცვლოვნები, როგორიცაა სიმინდი, ხორბალი და ბრინჯი. ორლებნიანთა ზოგიერთი მაგალითია ვარდი, ბარდა, მზესუმზირა და ნეკერჩხალი.

DNA-ის ბოლოდროინდელი გამოკვლევების შედეგების მიხედვით, ფარულთესლოვნების დაყოფა ერთლებნიანებად და ორლებნიანებად მთლიანად არ ასახავს არსებულ ევოლუციურ კავშირებს. თანამედროვე კვლევების შედეგები მხარს უჭერს იმ მოსაზრებას, რომ ერთლებნიანები ქმნიან კლადს, მაგრამ ამავე დროს მიუთითებს, რომ დანარჩენი ფარულთესლოვნები მონოფილეტური არ არიან. ტრადიციულად ორლებნიანებად წოდებული სახეობების უმეტესობა კლადას ქმნის და მათ ამჟამად **ჭეშმარიტ ორლებნიანებს** უწოდებენ. სხვები რამდენიმე მცირე ხაზადაა გაყოფილი. ამ ხაზებიდან სამს არაფორმალურად ეწოდება **ფუძე ფარულთესლოვნები**, რადგან ისინი, როგორც ჩანს, მოიცავენ უძველესი ხაზების ყვავილოვან მცენარეებს. კიდევ ერთი ხაზი, რომელსაც **მაგნოლიიდებს** უწოდებენ, უფრო გვიან განვითარდა. სურათზე 30.12 ფარულთესლოვანთა მრავალფეროვნებაა გადმოცემული.

ევოლუციური კავშირები ფარულთესლოვნებსა და ცხოველებს შორის

მას შემდეგ, რაც ცხოველებმა ხმელეთი დაიპყრეს, ისინი გავლენას ახდენდნენ ხმელეთის მცენარეების ევოლუციაზე და პირიქით. ტყეში მიწაზე მხოხავმა ცხოველებმა შექმნეს

სურათი 30.12

ფარულთესლოვანთა მრავალფეროვნება

ძირითადი ფარულთესლოვნები

ითვლება, რომ თანამედროვე ფუძე ფარულთესლოვნების ჯგუფი შედგება სამი პატარა ხაზისგან, რომლებშიც მხოლოდ დაახლოებით 100 სახეობა შედის. უძველესი ხაზი, როგორც ჩანს, წარმოდგენილია ერთადერთი სახეობით Amborella trichopoda. ორი სხვა თანამედროვე ხაზის დივერგენცია უფრო გვიან მოხდა: ეს არის ხაზი, რომელიც აერთიანებს დუმფარებს და კლადა, რომელშიც შედის სახეობა Illicium verum და მისი მონათესავე სახეობები.

Amborella trichopoda. *ეს პატარა ბუჩქი, რომელიც გვხვდება მხოლოდ სამხრეთ წყნარი ოკეანის კუნძულ ახალ კალედონიაზე, შესაძლებელია, არის ერთადერთი გადარჩენილი განშტოება ფარულთესლოვანთა ევოლუციური ხის ფუძესთან. Amborella-ს არ აქვს ჭურჭლოვანი ქსოვილი, რომელიც აქვთ უფრო გვიანდელ ფარულთესლოვნებს. ქსილემის უწყვეტ მილებად გაერთიანებულ უჯრედებს უფრო ეფექტურად გადააქვს წყალი, ვიდრე ტრაქეიდებს. მათი არარსებობა Amborella-ში იმაზე მიუთითებს, რომ ტრაქეიდები გაჩნდა მას შემდეგ, რაც გამოცალკევდა ხაზი, რომელმაც დასაბამი მისცა Amborella-ს.*





დუმფარა (Nymphaea „Rene Gerard"). *დუმფარები იმ კლადას თანამედროვე წევრებია, რომელსაც, შესაძლებელია, მხოლოდ Amborella-ს ხაზი უსწრებდა წინ.*



Illicium floridanum. *ეს სახეობა ფუძე ფარულთესლოვნების დღემდე შემორჩენილი მესამე ხაზის წარმომადგენელია.*

ყვავილოვანი მცენარეების ჰიპოთეზური ევოლუციური ხე



მაგნოლიიდები

მაგნოლიიდების ჯგუფი მოიცავს დახლოებით 8,000 სახეობას, რომელთაგან აღსანიშნავია მაგნოლია, დაფნა და შავი პილპილი. ამ ჯგუფში არის მერქნიანი და ბალახოვანი მცენარეები. მართალია, მათ აქვთ იგივე პრიმიტიული ნიშან-თვისებები, რაც ფუძე ფარულთესლოვნებს, როგორიცაა ყვავილის ორგანოების სპირალური და არა წრიული განლაგება, მაგრამ მაგნოლიიდები უფრო მეტად ენათესავებიან ერთლებნიანებსა და ჭეშმარიტ ორლებნიანებს.

დიდყვავილა მაგნოლია (Magnolia grandiflora). *მაგნოლიასებრთა ოჯახის ეს წევრი მერქნიანი მაგნოლიაა. დიდყვავილა მაგნოლიის ამ სახესხვაობას, რომელსაც „გოლიათს" უწოდებენ, ერთი ფუტის (1 ფუტი = 30,48 სმ) დიამეტრის ყვავილები აქვს.*



ერთლებნიანები

ფარულთესლოვანთა სახეობების ერთ მეოთხედზე მეტი – დაახლოებით 70,000 სახეობა ერთლებნიანებია. ქვემოთ მოცემულია ზოგიერთი დიდი ოჯახის წარმომადგენლები.

ჭეშმარიტი ორლებნიანები

ფარულთესლოვანთა სახეობების ორი მესამედი – დაახლოებით 170,000 სახეობა ჭეშმარიტი ორლებნიანებია. ქვემოთ ნაჩვენებია ამ ჯგუფის ზოგიერთი წარმომადგენლის ყვავილები.



ჯადვარი (*Lemboglossum rossii*)



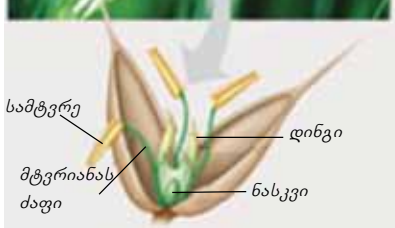
ჯუჯა ფინიკის პალმა (*Phoenix roebelenii*)



შროშანი (*Lilium „Enchantment“*)

ქერი (*Hordeum vulgare*) – მარცვლოვანი





ერთლებნიანთა ნიშან-თვისებები

ორლებნიანთა ნიშან-თვისებები

ჩანასახები



ერთი ლებანი



ორი ლებანი



ფოთლის დაძარღვა



დაძარღვა ჩვეულებრივ პარალელურია

დაძარღვა



ჩვეულებრივ ბადისებრია ღეროები



ჭურჭლოვანი ქსოვილი გაფანტულია ჭურჭლოვანი ქსოვილი ჩვეულებრივ წრიულად განლაგებული

ფესვები



ფესვთა სისტემა ჩვეულებრივ ფუნჯაა (არა აქვს მთავარი



ფესვი)ფესვთა სისტემა მთავარღერძიანია

მტვერი



მტვრის მარცვალს ერთი ხვრელი აქვს მტვრის მარცვალს



სამი ხვრელი აქვს ყვავილები



ყვავილის ორგანოები ჩვეულებრივ სამის ჯერადია



ყვავილის ორგანოები ჩვეულებრივ ოთხის ან ხუთის ჯერადია

კალიფორნიული ყაყაჩო (*Eschscholzia californica*)





პირენეის მუხა (*Quercus pyrenaica*)



ასკილი (*Rosa canina*)

არჯაკელი (*Lathyrus nervosus*, ლორდ ანსონის ლურჯი არჯაკელი) – პარკოსანი





გოგრა (*Cucurbita pepo*), მდედრობითი (მარცხნივ) და მამრობითი ყვავილები

ხელსაყრელი პირობები მცენარეებისთვის, რომელთა სპორები და გამეტოფიტები მიწის ზედაპირიდან დაშორებული იყო. ასეთმა ტენდენციამ მცენარეებში, შესაძლებელია, ხელი შეუწყო მფრინავი მწერების ევოლუციას.

სახეობებს შორის ორმხრივი ევოლუციური გავლენის ეს ტიპი ხშირად ორივე პარტნიორისთვის მომგებიანია. მაგალითად, მას შემდეგ, რაც ფარულთესლოვნებს განუვითარდათ ყვავილი და ნაყოფი, ცხოველებმა დაიწყეს მათი მტვრისა და თესლის გავრცელება. ფარულთესლოვნებში ყვავილისა და ნაყოფის განვითარება ცხოველებისთვისაც მომგებიანი იყო, რადგან ისინი იკვებებოდნენ მცენარის ნექტარით, თესლითა და ნაყოფით.

როგორც ჩანს, მცენარისა და მისი დამტვერავის ურთიერთობამ ხელი შეუწყო ფარულთესლოვნებისა და ცხოველების მრავალფეროვნების ზრდას **(სურათი 30.13)**. ამ ურთიერთობათა უკიდურესი გამოვლინებაა, როცა ყვავილოვანი მცენარის ამა თუ იმ სახეობას მტვერავს მხოლოდ ერთი რომელიმე სახეობის ცხოველი. მაგალითად, მადაგასკარზე ჯადვარის ერთ-ერთ სახეობას აქვს 11 დუიმის (1 დუიმი = 2,5სმ) სიგრძის სანექტრე და მის ნექტარს შეიძლება მიწვდეს მხოლოდ 11 დუიმის სიგრძის ხორთუმის მქონე პეპელა! ასეთ შეუღლებული ადაპტაციებზე, რომლებიც დაკავშირებულია ურთიერთდამოკიდებულ ანუ რეციპროკულ გენეტიკურ ცვლილებებზე ორ სახეობაში, საუბრობენ, როგორც *კოევოლუციაზე*, რომელსაც 53-ე თავში განვიხილავთ.

სახეობათა ურთიერთქმედებები მეტწილად ნაკლებად სპეციფიკურია. მაგალითად, ამა თუ იმ სახეობის ყვავილმა შეიძლება მიიზიდოს მწერები და არა ფრინველები, მაგრამ ამ ყვავილის დამტვერვას შეიძლება ბევრი სხვადასხვა სახეობის მწერი ემსახურებოდეს და პირიქით, ცხოველის ერთი სახეობა, მაგალითად, ფუტკრის სახეობა შეიძლება მრავალი მცენარის ყვავილებს მტვერავდეს. თუმცა ნაკლებად სპეციფიკურ ურთიერთობებშიც კი ყვავილის ფერი, სურნელი და აგებულება ხშირად ასახავს სპეციალიზაციას დამტვერავთა კერძო ტაქსონომიური ჯგუფის მიმართ, როგორიცაა ფუტკრის ან კოლიბრის სხვადასხვა სახეობა. სხვაგვარმა ზემოქმედებამ, როგორიცაა იმ ცხოველთა გავლენა, რომლებიც იკვებებიან ყვავილებით და არ ემსახურებიან დამტვერვას, ასევე შეიძლება გარკვეულწილად განსაზღვროს ყვავილების მრავალფეროვნება.

ფარულთესლოვნების ევოლუციამ განსაკუთრებული წვლილი მწერების ევოლუციაში შეიტანა. თუმცა ისიც აღსანიშნავია, რომ ბალახოვანი ცენოზების გავრცელებამ ბოლო 65 მილიონი წლის განმავლობაში გაზარდა ბალახის მჭამელი ძუძუმწოვრების (მაგალითად, ცხენი) მრავალფეროვნება. მარცვლოვნებისათვის დამახასიათებელია C4 ფოტოსინთეზი და მათ გავრცელებას ხელი შეუწყო ატმოსფეროში CO2-ის დონის დაქვეითებამ, რამაც ბუნებრივ გადარჩევაში C4 ფოტოსინთეზი უპირატესი გახადა (იხ. თავი 10). როგორც 34-ე თავში წაიკითხავთ, მაგალითად, აფრიკაში ტყეების ბალახოვანი ცენოზებით შეცვლა მოხდა 10-2 მილიონი წლის წინ.



(ა) ყვავილი, რომელსაც ფუტკარი მტვერავს. *ეს ფუტკარი აგროვებს მტვერსა და ნექტარს (შაქრის შემცველი ხსნარი, რომელსაც ყვავილის ჯირკვლები გამოყოფს) ტყის ცოცხის ყვავილიდან. ყვავილს აქვს მექანიზმი, რომელიც იწვევს მტვრიანების მწერის ზემოდან გადაღუნვას და მასზე მტვრის ჩამოფანტვას. მტვრის ნაწილი მიეკრობა მომდევნო ყვავილს, რომელსაც ეწვევა მწერი.*



(ბ) ყვავილი, რომელსაც მტვერავს კოლიბრი. *ამ წითური კოლიბრის ნისკარტი და ენა ფრინველს საშუალებას აძლევს შეაგროვოს ნექტარი ისეთი ყვავილებიდან, რომელთა ნექტარი ყვავილების გრძელი მილების სიღრმეში გამოიყოფა. ფრინველი იკვებება ნექტრით, სამტვრეებიდან კი მის ნისკარტს და თავის ბუმბულს ეყრება მტვერი. ბევრი ყვავილი, რომლებსაც ფრინველები მტვერავენ, წითელი ან ვარდისფერია ან ისეთი ფერი აქვს, რომლის მიმართ ფრინველის თვალი განსაკუთრებით მგრძნობიარეა.*



(გ) ყვავილი, რომელსაც ღამის ცხოველები მტვერავენ. *ზოგიერთი ფარულთესლოვანი, როგორიცაა ეს კაქტუსი, ძირითადად დამოკიდებულია ღამის დამტვერავებზე, მათ შორის, ღამურებზე. ასეთ მცენარეთა ზოგადი შეგუებებია დიდი, ღია ფერის, ძლიერ სურნელოვანი ყვავილები, რომლებიც შესამჩნევია ღამის დამტვერავებისათვის.*

▲ *სურათი 30.13* ***ყვავილისა და მისი დამტვერავის ურთიერთდამოკიდებულება.***

კონცეფციის ტესტი 30.3

1. ნათქვამია, რომ მუხა არის რკოს გზა, წარმოქმნას მეტი რკო. დაწერეთ ახსნა-განმარტება, რომელშიც გამოყენებული იქნება ტერმინები: სპოროფიტი, გამეტოფიტი, თესლკვირტი, თესლი, ნასკვი და ნაყოფი.
2. შეადარეთ ფიჭვის გირჩის აგებულება და ფუნქციები ყვავილისას.
3. ახსენით ტერმინები ერთლებნიანი, ორლებნიანი და ჭეშმარიტი ორლებნიანი.

სავარაუდო პასუხები იხილე დანართში A.

კონცეფცია 30.4

ადამიანის კეთილდღეობა დიდადაა დამოკიდებული თესლოვან მცენარეებზე

მცენარეთა არც ერთი ჯგუფი არ არის ისეთი მნიშვნელოვანი ადამიანისათვის, როგორც თესლოვანი მცენარეები. ტყეების თუ სასოფლო-სამეურნეო ნაკვეთების მცენარეები საკვების, საწვავის, მერქნის პროდუქტებისა და მედიკამენტების უმნიშვნელოვანესი წყაროა. მცენარეებზე ჩვენი დამოკიდებულება მცენარეთა მრავალფეროვნების შენარჩუნებას უმიშვნელოვანეს ამოცანად აქცევს.

თესლოვანი მცენარეებისგან მიღებული პროდუქტები

ჩვენი საკვების უმეტესი ნაწილი ფარულთესლოვნებიდან მოდის. ექვსი კულტურული მცენარე: ხორბალი, ბრინჯი, სიმინდი, კარტოფილი, მანიოკა და ბატატი ანუ ტკბილი კარტოფილი ადამიანის მიერ მიღებული კალორიების 80%-ს იძლევა. ჩვენ ფარულთესლოვნებზე იმითაც ვართ დამოკიდებული, რომ ფარულთესლოვნებით ვკვებავთ შინაურ პირუტყვს: მარცვლით ნაკვები ძროხის ხორცის 1კგ-ის მისაღებად იხარჯება 4,8კგ მარცვალი.

თანამედროვე კულტურული მცენარეები შედარებით ახლო წარსულში მომხდარი გენეტიკური ცვლილებების პროდუქტია და ეს პროდუქტი მიღებული იქნა ხელოვნური შერჩევით მას შემდეგ, რაც ადამიანმა სავარაუდოდ 13,000 წლის წინ დაიწყო მცენარეების მოშინაურება. გარდაქმნის მასშტაბის შესაფასებლად შეადარეთ კულტურული მცენარეებისა და მათი ველური ნათესავების, მაგალითად, სიმინდისა და ტეოსინტის ზომები (იხ. სურ. 38.14). გენეტიკურ დონეზე მეცნიერებს მოშინაურების შესახებ ცნობების მოპოვება შეუძლიათ კულტურული მცენარეებისა და მათი ველური ნათესავების გენების შედარებით. სიმინდის შემთხვევაში ძლიერი ცვლილებები, როგორიცაა ტაროს ღერძის გამსხვილება და ტეოსინტის მარცვლებისათვის დამახასიათებელი მკვრივი გარსის გაქრობა, შეძლება გამოეწვია სულ ხუთ გენურ მუტაციას.

როგორ შეიცვალა ველური მცენარეები ასე ძლიერ ასეთი მცირე დროის განმავლობაში? ათასწლეულების მანძილზე მიწათმოქმედები არჩევდნენ სასურველი ნიშან-თვისებების (მაგალითად, დიდი ნაყოფების) მქონე მცენარეთა თესლს მომდევნო წლის ნათესებისთვის. თუმცა ადამიანებს გაუცნობიერებლად კულტურაში შემოჰქონდათ სხვა მცენარეებიც, მაგალითად, ველური ნუში. ნუში შეიცავს მწარე ნივთიერებას, ე.წ. ამიგდალინს, რომელიც აფრთხობს ფრინველებსა და სხვა ცხოველებს. ამიგდალინის დაშლის შედეგად მიიღება ციანიდი და ამიტომ ველური ნუშის დიდი რაოდენობით მიღებას შეიძლება სიკვდილი მოჰყვეს. მუტაციებმა შეიძლება შეამციროს ამიგდალინის შემცველობა, რის გამოც ნუშის მწარე თესლი შედარებით ტკბილი ხდება. ველური ფრინველები ასეთი მუტაციების შედეგად მიღებულ ნუშს ხიდან ჭამენ. ერთ-ერთი ჰიპოთეზის მიხედვით, შესაძლებელია, ადამიანებმა დაინახეს, თუ როგორ ჭამდნენ ფრინველები ასეთ ნუშს, შემდეგ თავადაც გასინჯეს იგი და გაავრცელეს ნუშის თესლი, რომლის ნაწილი საჭმლის მომნელებელ ტრაქტს დაუზიანებლად გადიოდა. თესლი ღვივდებოდა ადამიანის დასახლებების გარშემო და ასე ვრცელდებოდა ხეები შედარებით ტკბილი და ნაკლებად საზიანო თესლით.

ძირითადი კულტურული მცენარეების გარდა, მნიშვნელოვანია ის ყვავილოვანი მცენარეებიც, რომლებიც მეორეხარისხოვან პროდუქტს იძლევა. მსოფლიოს ორი ყველაზე პოპულარული სასმელი – ჩაის ფოთლებისა და ყავის თესლისაგან მზადდება, ხოლო კაკაოსა და შოკოლადის წყარო, ტროპიკული კაკაოს ხეა. სანელებლები მცენარის სხვადასხვა ნაწილისგან მიიღება, როგორიცაა ყვავილი (მიხაკი, ზაფრა-

სურათი 30.1 თესლოვანი მცენარეებისგან წარმოებული წამლები

ნაერთი	წყარო (მაგალითი)	გამოყენება (მაგალითი)
ატროპინი	*ბელადონა*	*თვალის შემოწმებისას გუგის გამაფართოებელი*
დიგიტალინი	*ფუტკარა*	*გულის წამალი*
მენთოლი	*ევკალიპტი*	*ხველის წამალი*
მორფინი	*ხაშხაში*	*ტკივილგამაყუჩებელი*
ქინინი	*ქინაქინის ხე*	*მალარიის პრევენციის საშუალება*
ტაქსოლი	*წყნაროკეანური ურთხმელი*	*საკვერცხის კიბოს წამალი*
ტუბოკურანინი	*კურარე*	*ქირურგიული ოპერაციების დროს კუნთების მომადუნებელი*
ვინბლასტინი	*გველის სურო*	*ლეიკემიის წამალი*



ქინაქინის ხის ქერქი, ქინინის წყარო

ნი), ნაყოფი და თესლი (ვანილი, შავი პილპილი, მდოგვი, ძირა), ფოთლები (რეჰანი, პიტნა, სალბი) და ქერქიც კი (დარიჩინი).

ბევრი თესლოვანი მცენარე – შიშველთესლოვანიც და ფარულთესლოვანიც – მერქნის წყაროა. უთესლო მცენარეებს მერქანი არ აქვთ. მერქანი ქსილემის უხეშკედლიანი უჯრედებისგან შედგება (იხ. თავი 35). მერქანი მსოფლიოს უდიდესი ნაწილისთვის არის საწვავისა და ქაღალდის დასამზადებელი მასის წყარო (ქაღალდის დასამზადებლად მეტწილად წივნიანების, მაგალითად, ნაძვისა და ფიჭვის მერქანი გამოიყენება). მთელ მსოფლიოში მერქანი კვლავაც რჩება ყველაზე ფართოდ გამოყენებულ სამშენებლო მასალად.

საუკუნეების მანძილზე მედიცინაც მცენარეებზე იყო დამოკიდებული. ბევრ კულტურას აქვს ბალახოვანი წამლების გამოყენების ძველი ტრადიციები. სამეცნიერო გამოკვლევების შედეგად კი ტრადიციულად სამკურნალოდ გამოყენებული ბევრ მცენარეში აღმოჩენილი ნაერთების მიხედვით შეიქმნა მეორადი ნაერთები, რამაც შესაძლებელი გახადა წამლების სინთეზი. მაგალითად, ტირიფის ფოთლები და ქერქი უძველესი დროიდან გამოიყენება ტკივილგამაყუჩებელი წამლების დასამზადებლად და ეს საშუალება ჯერ კიდევ ბერძენი ექიმის ჰიპოკრატესდროინდელ საბუთებშია მოხსენიებული. 1800-იან წლებში მეცნიერებმა ტირიფიდან გამოყვეს ნივთიერება სალიცინი. ამ ნივთიერების სინთეზირებული წარმოებული – აცეტილსალიცილის მჟავა არის წამალი, რომელსაც ასპირინს ვუწოდებთ. მართალია, თანამედროვე ქიმიამ შესაძლებელი გახადა ლაბორატორული სინთეზი, მაგრამ მცენარეები მაინც რჩება სამკურნალო ნივთიერებების მნიშვნელოვან უშუალო წყაროდ.

მაგალითად, აშშ-ში წამლების დაახლოებით 25% შეიცავს მცენარეებიდან, უფრო ხშირად, თესლოვანი მცენარეებიდან გამოყოფილ ან წარმოებულ ინგრედიენტებს. სხვა ინგრედიენტები ჯერ მცენარეებში იყო აღმოჩენილი და შემდეგ დაიწყეს მათი ხელოვნური სინთეზი. ცხრილში 30.1 ჩამოთვლილია თესლოვანი მცენარეების მეორადი ნაერთების ზოგიერთი სამკურნალო თვისება.

საფრთხეში, რომლებიც მცენარეთა მრავალფეროვნებას ემუქრება

მცენარეები შეიძლება განახლებადი რესურსი იყოს, მაგრამ მცენარეთა მრავალფეროვნება არ არის განახლებადი. მოსახლეობისა და მასთან ერთად სივრცესა და რესურსებზე მოთხოვნილების ზრდასთან ერთად, ნადგურდება მცენარეთა სახეობები. ეს პრობლემა განსაკუთებით მწვავეა ტროპიკებში, სადაც დედამიწის მოსახლეობის ნახევარზე მეტი ცხოვრობს და სადაც მოსახლეობის ზრდის სიჩქარე უდიდესია. ყოველწლიურად ნადგურდება ტენიანი ტროპიკული ტყის 50 მილიონ აკრზე (1 აკრი = 0,4ჰა) მეტი, რაც დაახლოებით ვაშინგტონის შტატის ფართობია. ამ სიჩქარით დედამიწის ტროპიკული ტყეები 25 წელიწადში შეიძლება მთლიანად მოისპოს. ტენიანი ტროპიკული ტყეების განადგურების ყველაზე გავრცელებული ხერხია ტყის გაჩეხვა და შემდეგ გადაწვა ადგილის სასოფლო-სამეურნეო მიზნით გამოსაყენებლად (იხ. თავი 55). ტყეების განადგურებით ისპობა მცენარეთა ათასობით სახეობა. თუ სახეობა ამოწყდა, მისი აღდგენა შეუძლებელი ხდება.

მცენარეთა სახეობების გაქრობას ხშირად თან ახლავს მწერებისა და ტენიანი ტყის სხვა ცხოველების გაქრობა. მეცნიერთა შეფასებით ადგილსამყოფელთა განადგურებით ტენიან ტყეებსა და სხვა ეკოსისტემებში ყოველ წელს ისპობა ასობით სახეობა. სახეობების გაქრობის სიჩქარე უფრო მეტია, ვიდრე ოდესმე ყოფილა, პერმულ და ცარცულ პერიოდებში სახეობათა ფართომასშტაბიან ამოწყვეტასთან შედარებითაც კი. მართალია, სახეობათა გაქრობა ყველაზე სწრაფად ტროპიკებში ხდება, მაგრამ ეს საფრთხე გლობალურია.

ბევრ ადამიანს ცოცხალი ორგანიზმების ამოწყვეტის პრობლემა ეთიკური თვლათახედვით აღელვებს, თუმცა არსებობს უამრავი პრაქტიკული მიზეზიც, რომელთა გამო ეს პრობლემა ძალზე მწვავეა. ჩვენ მიმოვიხილეთ მცენარეთა 290,000 ცნობილი სახეობიდან მხოლოდ მცირე რიცხვის გამოყენების გზები. მაგალითად, ჩვენი საკვების უდიდესი ნაწილის მისაღებად საკმარისია თესლოვან მცენარეთა ათამდე სახეობის მოყვანა. მცენარეთა 5,000-ზე ნაკლები სახეობაა შესწავლილი, როგორც წამლების პოტენციური წყარო. ტენიანი ტროპიკული ტყე შეიძლება სამკურნალო მცენარეთა უდიდესი საგანძური იყოს და ეს მცენარეები შეიძლება იქამდე ამოწყდნენ, სანამ ჩვენ მათი არსებობის შესახებ შევიტყობთ. თუ ტენიან ტყეებსა და სხვა ეკოსისტემებს შევხედავთ, როგორც ცოცხალ საგანძურს, რომელიც მხოლოდ ძალიან ნელა თუ შეიძლება აღდგეს, ჩვენ ვისწავლით მათი პროდუქტების მდგრად გამოყენებას. კიდევ რა შეიძლება გავაკეთოთ მცენარეთა მრავალფეროვნების შესანარჩუნებლად? ეს პრობლემა ბევრ სხვა პრობლემაზე მნიშვნელოვანია.

კონცეფცია ტესტი 30.4

1. ახსენით, რატომ უნდა ჩაითვალოს მცენარეთა მრავალფეროვნება აღუდგენელ რესურსად.

30-ე თავის შემოწმება

ძირითადი კონცეფციების შემოწმება

კონცეფცია 30.1

თესლოვანი მცენარეების რედუცირებული გამეტოფიტები დაცულია თესლკვირტებსა და მტვრის მარცვლებში

- **რედუცირებულ გამეტოფიტთა უპირატესობები.** თესლოვან მცენარეთა გამეტოფიტები გამემოცული არიან სპორის კედლებით და რჩება მშობლისეული სპოროფიტის ქსოვილებში, რომლებიც მათ იცავს და საკვები ნივთიერებებით უზრუნველყოფს.
- **ჰეტეროსპორია: კანონი თესლოვან მცენარეებში.** თესლოვანი მცენარეები განვითარდნენ მცენარეებისგან, რომლებსაც ჰქონდათ მეგასპორანგიუმები (მეგასპორანგიუმებში ვითარდება მეგასპორები, რომლებიც დასაბამს აძლევენ მდედრობით გამეტოფიტებს) და მიკროსპორანგიუმები (მიკროსპორანგიუმებში ვითარდებიან მიკროსპორები, რომლებიც დასაბამს აძლევენ მამრობით გამეტოფიტებს).
- **თესლკვირტები და კვერცხუჯრედების წარმოქმნა.** თესლკვირტი შეიცავს მეგასპორანგიუმს, მეგასპორასა და დამცავ ინტეგუმენტ(ებ)ს. მდედრობითი გამეტოფიტი ვითარდება მეგასპორიდან და წარმოშობს ერთ ან მეტ კვერცხუჯრედს.
- **მტვერი და სპერმის წარმოქმნა.** მტვერი, რომელიც შეიძლება გავრცელდეს ქარისა და ცხოველების მეშვეობით, განაყოფიერების უზრუნველსაყოფად წყალს არ საჭიროებს.
- **თესლის ევოლუციური უპირატესობები.** თესლი არის სპოროფიტის ჩანასახი, რომელიც საკვების მარაგთან ერთად მოთავსებულია დამცავ გარსში. თესლი უფრო მდგრადია, ვიდრე სპორები და შეიძლება დიდ მანძილებზე გავრცელდეს ქარისა და ცხოველების მეშვეობით.

კონცეფცია 30.2

შიშველთესლოვნებს აქვთ „შიშველი“ თესლი, ჩვეულებრივ, გირჩებში

- თანამედროვე შიშველთესლოვნების ჯგუფი მოიცავს საგოვანებს, გინკგოს (*Ginkgo biloba*), გნეტოფიტებსა და წიწვიანებს.
- **შიშველთესლოვანთა ევოლუცია.** შიშველთესლოვნები მცენარეთა ნამარხებს შორის ადრე ჩნდება. ისინი ბატონობდნენ მეზოზოური ერის ხმელეთის ეკოსისტემებში. თანამედროვე თესლოვანი მცენარეები შეიძლება გაიყოს ორ ჯგუფად: შიშველთესლოვნებად და ფარულთესლოვნებად.
- **უფრო დაწვრილებით ფიჭვის სასიცოცხლო ციკლის შესახებ.** ტიპური შიშველთესლოვნის სასოცოცხლო ციკლისათვის დამახასიათებელია: სპოროფიტის თაობის დომინირება, თესლის განვითარება განაყოფიერებული თესლკვირტებიდან და მტვერი, როგორც თესლკვირტებთან სპერმის მიტანის საშუალება.

კონცეფცია 30.3

ფარულთესლოვანთა რეპროდუქციული ადაპტაციები ყვავილი და ნაყოფია

- **ფარულთესლოვანთა ნიშან-თვისებები.** ზოგადად, ყვავილები შედგება სახეცვლილი ანუ მოდიფიცირებული ფოთლების: ჯამის ფოთოლაკების, გვირგვინის ფურცლების, მტვრიანების (რომლებიც მტვერს წარმოქმნის) და ნაყოფისფოთლების (რომლებიც თესლკვირტებს წარმოქმნის) ოთხი წრისგან. ნასკვი მომწიფებისას ნაყოფად იქცევა და ნაყოფი ხშირად ვრცელდება ქარის, წყლის ან ცხოველების მეშვეობით. ფარულთესლოვანთა სასიცოცხლო ციკლში ხდება ორმაგი განაყოფიერება, როცა სამტვრე მილი ათავისუფლებს ორ სპერმას თესლკვირტში მყოფ მდედრობით გამეტოფიტში (ჩანასახის პარკში). ერთი სპერმა ანაყოფიერებს კვერცხუჯრედს, ხოლო მეორე ერწყმის ორ ბირთვს მდედრობითი გამეტოფიტის ცენტრში და ეს განაპირობებს საკვები ნივთიერებების შემნახველი ენდოსპერმის ქსოვილის განვითარებას. ენდოსპერმი კვებავს განვითარებად ჩანასახს.
- **ფარულთესლოვანთა ევოლუცია.** ფარულთესლოვანთა შეგუებითი ანუ ადაპტური რადიაცია გვიან მეზოზოურ ერაში მოხდა. ყვავილის წარმოშობაზე მსჯელობის საშუალებას იძლევა ნამარხები და ევოლუციის/განვითარების შემსწავლელი გამოკვლევები.
- **ფარულთესლოვანთა მრავალფეროვნება.** ფარულთესლოვანთა ორი ძირითადი ჯგუფია: ერთლებნიანები და ჭეშმარიტი ორლებნიანები. ფუძე ფარულთესლოვნები ნაკლებად განვითარებული ჯგუფია. მაგნოლიიდებს აქვთ ფუძე ფარულთესლოვნების ზოგიერთი ნიშან-თვისება, მაგრამ უფრო მჭიდროდ ენათესავებიან ერთლებნიანებსა და ჭეშმარიტ ორლებნიანებს.
- **ევოლუციური კავშირები ფარულთესლოვნებსა და ცხოველებს შორის.** ცხოველების მიერ ყვავილების დამტ-

ვერვა და თესლის გადატანა ორგანიზმებს შორის კავშირის ორი მნიშვნელოვანი ფორმაა ხმელეთის ეკოსისტემებში.

კონცეფცია 30.4

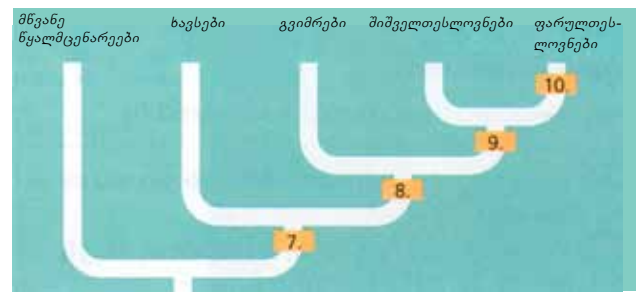
ადამიანის ქცევილდგომა დიდადაა დამოკიდებული თესლოვან მცენარეებზე

- **თესლოვანი მცენარეებისაგან მიღებული პროდუქტები.** ადამიანები დამოკიდებული არიან მცენარეებზე, რადგან მცენარეები საკვების, მერქნისა და მრავალი წამლის წყაროა.
- **საფრთხეები, რომლებიც მცენარეთა მრავალფეროვნებას ემუქრება.** საარსებო სარემოს განადგურება მცენარეთა მრავალი სახეობისა და ცხოველთა იმ სახეობების მოსპობის მიზეზია, რომლებიც ამ მცენარეებზე არიან დამოკიდებული.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშეფასება

1. ფარულთესლოვანი მცენარის რომელ ნაწილში იმყოფება მეგასპორანგიუმი?
   ა. ყვავილის ბუტკოს სვეტში;
   ბ. სამტვრე მილის წვეროში;
   გ. ყვავილის ბუტკოს დინგში;
   დ. ყვავილის ბუტკოს ნასკვში მყოფ თესლკვირტში;
   ე. მტვრიანაზე – სამტვრეში მყოფ მტვრის პარკებში;
2. ნაყოფი ჩვეულებრივ არის:
   ა. მომწიფებული ნასკვი;
   ბ. გამსხვილებული სვეტი;
   გ. გაზრდილი თესლკვირტი;
   დ. სახეცვლილი ფესვი;
   ე. მომწიფებული მდედრობითი გამეტოფიტი;
3. ფარულთესლოვნების შემთხვევაში ქვემოთ მოცემული კომბინაციებიდან რომელია *არასწორი*?
   ა. კვერცხუჯრედი – n;
   ბ. მეგასპორა – 2n;
   გ. მიკროსპორა – n;
   დ. ზიგოტა – 2n;
   ე. სპერმია – n.
4. ჩამოთვლილი ნიშან-თვისებებიდან, რომელი არ განასხვავებს ფარულთესლოვნებსა და შიშველთესლოვნებს სხვა მცენარეებისგან?
   ა. თაობათა მორიგეობა;
   ბ. თესლკვირტები;
   გ. ინტეგუმენტები;
   დ. მტვერი;
   ე. დამოკიდებული გამეტოფიტები.
5. ჩამოთვლილთაგან, რომელი ნიშან-თვისებები არ არის საერთო ფარულთესლოვნების უმეტესობისათვის?
   ა. ორი ლებანი;
   ბ. ჭურჭლები;
   გ. მთავარი ფესვი;
   დ. მტვრის მარცვალი სამი ხვრელით;
   ე. ფოთლის პარალელური დაძარღვა.



6. ჩამოთვლილი ნიშან-თვისებები საერთოა შიშველთესლოვნებისა და ფარულთესლოვნებისთვის, გარდა შემდეგისა
   ა. თესლი;
   ბ. მტვერი;
   გ. ჭურჭლოვანი ქსოვილი;
   დ. ნასკვები;
   ე. თესლკვირტები.

7-10. შეუსაბამეთ ქვემოთ ჩამოთვლილი ნიშან-თვისებები სათანადო განშტოებებს დიაგრამაზე:
   ა. ყვავილები;
   ბ. ჩანასახები;
   გ. თესლი;
   დ. ჭურჭლოვანი ქსოვილი.

ევოლუციური კავშირი

ცოცხალი სამყაროს ისტორიაში რამდენჯერმე მოხდა ცოცხალი ორგანიზმების მასობრივი გადაშენება. მაგალითად, შესაძლებელია, რომ მეტეორიტის ჩამოვარდნამ გამოიწვია დინოზავრების უმეტესობისა და ზღვის მრავალი ცოცხალი ფორმის გადაშენება ცარცული პერიოდის ბოლოს (იხ. თავი 26). ნამარხები იმაზე მეტყველებს, რომ მცენარეებს გაც-

ილებით ნაკლები ზიანი მიადგა სახეობათა ამ და სხვა დროის მასობრივი ამოწყვეტის დროს.

რა ადაპტაციები შეიძლება დახმარებოდა მცენარეებს, რომ მათ კატასტროფებისთვის ცხოველებზე უკეთ გაეძლოთ?

მეცნიერული კვლევა

მოიფიქრეთ იმ ჰიპოთეზის შემოწმების ხერხი, რომლის მიხედვით ფარულთესლოვნის ამა თუ იმ სახეობას მხოლოდ ხოჭოები მტვერავენ.

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

რატომ ნადგურდება ტენიანი ტროპიკული ტყეები დიდი სისწრაფით? რა სოციალური, ტექნოლოგიური და ეკონომიკური ფაქტორები განაპირობებს ამას? ტყეების უმეტესი ნაწილი ჩრდილოეთ ნახევარსფეროს განვითარებულ ქვეყნებში გაკაფულია. აქვთ თუ არა განვითარებულ ქვეყნებს უფლება, მოსთხოვონ სამხრეთ ნახევარსფეროს განვითარებად ქვეყნებს მათი ტყეების გაკაფვის შენელება ან შეჩერება? დაიცავით თქვენი პოზიცია. რა სახის პროგრამებმა შეიძლება შეანელოს ტენიანი ტყეების განადგურება?

31 სოკოები



▲ *სურათი 31.1* ***ორი სახეობის სოკო იწვევს მერქნის დეკომპოსტირებას.***

ძირითადი კონცეფციები

31.1 **სოკოები ჰეტეროტროფები არიან, რომლებიც აბსორბციით იკვებებიან**

31.2 **სოკოები წარმოქმნიან სპორებს სასქესო ან უსქესო გამრავლების შედეგად**

31.3 **სოკოები წარმოიქმნენ წყალში მცხოვრები ერთუჯრედიანი, მოძრავი უმარტივესებისგან**

31.4 **სოკოების განვითარება და კლასებად დაყოფა**

31.5 **სოკოები დიდ როლს ასრულებენ ეკოსისტემის მდგრადობისა და ადამიანის სამეურნეო საქმიანობაში**

შესავალი

სოკოები

თუ თქვენ სეირნობთ მალჰეურის ეროვნულ ტყეში ორეგენოს შტატის აღმოსავლეთით, შენიშნავთ სოკოების ჯგუფებს (Armillaria ostoyae), რომლითაც დაფარულია ხეების დიდი ნაწილი. ხეებს შორის აუცილებლად შენიშნავთ ჯუჯა სოკოებს, უცნაურად შეიძლება მოგეჩვენოთ, მაგრამ ეს სიმართლეა. ეს სოკოები წარმოადგენენ ერთი უზარმაზარი სოკოს ზედა ნაწილებს, რომელთა მიწისქვეშა ფილამენტები 890 ჰექტარზე ვრცელდება, რაც 1600 ფეხბურთის სტადიონის ზომისაა. ამ სოკოების ზრდის ტემპს თუ მივიღებთ მხედველობაში, ამასთან ამ გიგანტური სოკოს მასა რამდენიმე ასეულ ტონას აღემატება, მაშინ უნდა ვივარაუდოთ რომ ეს სოკო 2600 წლის განმავლობაში იზრდებოდა.

Armillaria ostoyae თავისუფლად შეგვიძლია მივიჩნიოთ სოკოების სამეფოს სიმბოლოდ. ადამიანი კარგად იცნობს სოკოებს, როგორც საკვებს, როგორც ობის გამომწვევს ან საფუარს.

სოკოების სამეფო ბიოსფეროს ერთ-ერთ უმნიშვნელოვანეს კომპონენტს წარმოადგენს, დღეისთვის 100 000 სახეობაა აღწერილი, მეცნიერები ვარაუდობენ, რომ დედამიწაზე სოკოების 1.5 მილიონი სახეობა უნდა იყოს გავრცელებული. სოკოების ზოგიერთი წარმომადგენელი არის ერთუჯრედიანი, თუმცა უმრავლესობას მრავალუჯრედიანი ნაყოფსხეული ახასიათებს. სწორედ მათი მიწისზედა ნაწილი არის სოკოს სახელით ცნობილი. სოკოები გავრცელებული არიან დედამიწის ყველა საარსებო გარემოში, მათი სპორები ნაპოვნია მიწის ზედაპირიდან 160 კმ სიმაღლეზე.

სოკოები ასრულებენ უდიდეს როლს დედამიწის ეკოსისტემის მდგრადობაში, სოკოები ორგანულ ნაერთებს არაორგანულ ნივთიერებებად გარდაქმნიან და ამით ხელს უწყობენ სხვა ორგანიზმებს მიერ ქიმიური ელემენტების ასიმილაციას, შესაბამისად, არაორგანული ნივთიერებები ისევ ერთვებიან ნივთიერებათა ცვლის ციკლში (სურათი 31.1). თითქმის ყველა მცენარე დამოკიდებულია სოკოებთან სიმბიოზურ თანაცხოვრებაზე, რაც მცენარეებს საშუალებას აძლევს, ნიადაგიდან არაორგანული ნივთიერებები შეიწოვონ.

დიდია სოკოების მნიშვნელობა ადამიანისთვისაც, გარდა საუცხოო კვებითი ღირებულებებისა, სოკოების გარეშე შეუძლებელია პურის დამზადება, ადამიანი იყენებს სოკოს სხვადასხვა სახეობას დაწყებული სასოფლო-სამეურნეო მიზნებით და ანტიბიოტიკებით დამთავრებული, ამასთან ყურადსაღებია ისიც, რომ ზოგიერთი სოკოს უმცირესი დოზაც კი მცენარეთა და ცხოველთა უმძიმეს დაავადებებს იწვევს.

ამ თავში ჩვენ გავეცნობით სოკოების სტრუქტურას, მიმოვიხილავთ სოკოების სამეფოს და განვიხილავთ სოკოების ეკოლოგიურ და კომერციულ მნიშვნელობას.

კონცეფცია 31.1

სოკოები არიან ჰეტეროტროფები, რომლებიც აბსორბციით იკვებებიან

მიუხედავად სოკოების დიდი მრავალფეროვნებისა, თითქმის ყველა წარმომადგენელს ერთი დამახასიათებელი ნიშანი აქვს, ეს ეხება მათ ნივთიერებათა ცვლას. ცხოველების მსგავსად, სოკოები ჰეტეროტროფები არიან — მათ არ შეუძლიათ აწარმოონ საკვები ნივთიერებები, როგორც მცენარეებს ან წყალმცენარეებს, მაგრამ სოკოები ცხოველებისგან განსხვავებით მცენარეული საკვებითაც არ იკვებებიან. პირიქით, სოკოები საკვების შესათვისებლად გამოყოფენ ჰიდროლიზურ ფერმენტებს — ეგზოფერმენტებს. სწორედ ეს ეგზოფერმენტები რთულ ორგანულ ნაერთებს შლიან მცირე ზომის მარტივ ორგანულ ნაერთებად, რომელთა შეთვისება სოკოებს აბსორბციით (შეწოვით) შეუძლია. კვების ეს ტიპი განაპირო-

ბებს სოკოების ფართო გავრცელებას. სოკოების ზოგიერთი სახეობა წარმოადგენს ეგრეთ წოდებულ რედუცენტს (იწოდებიან საპროფიტებად), ზოგი სახეობა პარაზიტია და ზოგი მუტუალისტური სიმბიონტი.

საპროფიტები აბსორბციით იკვებებიან არაცოცხალი ორგანული ნივთიერებებით, როგორიცაა ცხოველთა ლეში, ორგანული ნარჩენი, მკვდარი მცენარეები. პარაზიტი სოკოები საკვებს იღებენ ცოცხალი მასპინძლებისგან. ზოგიერთი პარაზიტი სოკო წარმოადგენს პათოგენს და იწვევს მცენარეთა დაავადებების 80%, ასევე აზიანებს ადამიანის სასუნთქ სისტემას. მუტუალისტი სოკოები საკვებს იღებენ ცოცხალი ორგანიზმებისგან, მაგრამ პარაზიტებისგან განსხვავებით არ აზიანებენ მასპინძლებს, პირიქით, გარკვეული სარგებლობაც კი მოაქვთ — ეხმარებიან მცენარეებს ნიადაგიდან მინერალური ნივთიერებების შეთვისებაში.

სხეულის აგებულება

ზოგიერთი სოკო ერთუჯრედიან ორგანიზმს წარმოადგენს, მაგალითად, საფუარი, თუმცა მათი უმრავლესობა მრავალუჯრედიანია.

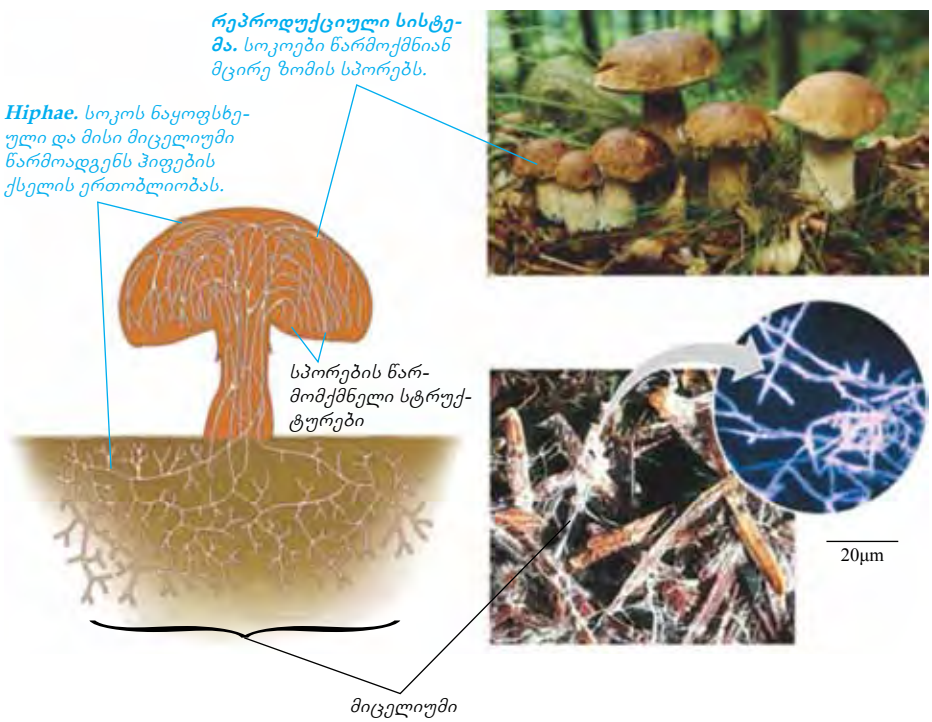
სოკოების მრავალუჯრედიანი ორგანიზმი სრულიად ადაპტირებულია კვების აბსორბციის ტიპთან **(სურათი 31.2)**. სოკოების სხეული შედგება მცირე ზომის ფილამენტების ქსელისგან, რომელსაც ჰიფები (ჰიფი მხოლობით რიცხვში) ეწოდება. ჰიფი შედგება ტუბულარული უჯრედებისგან, ხოლო თავის მხრივ უჯდერები — პლაზმური მემბრანისგან და ციტოპლაზმისგან. მცენარეთა ცელულოზური უჯრედებისგან განსხვავებით, სოკოების უჯრედის კედელი შეიცავს ქიტინს. ქიტინი აზოტის შემცველი პოლისაქარიდია და ფართოდაა გავრცელებული ცოცხალ სამყაროში და მწერების, ფეხსახსრიანებისა და ზოგიერთი მოლუსკის სხეულის საფარველს წარმოადგენს.

ზედა ფოტოზე ნაჩვენებია მჭადა სოკოს (Boletus edulis) სასქესო ორგანოები, ზოგადად, სოკოს ეს ნაწილი ნაყოფსხეულის სახელითაა ცნობილი. ქვედა მარცხენა ფოტოზე ნაჩვენებია მიცელიუმის მაკროსკოპული გამოსახულება, ხოლო ქვედა მარჯვენა ფოტოზე კი მიცელიუმის მიკროსკოპული ფოტო.

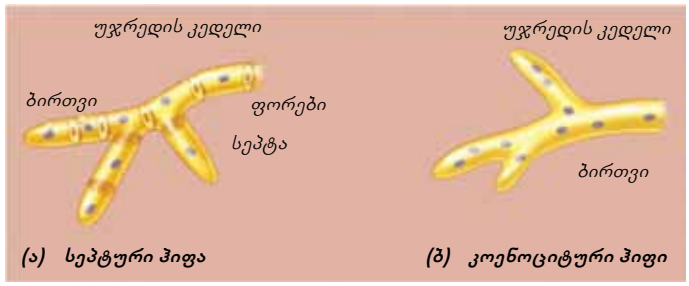
სოკოების ჰიფები გარშემორტყმულია მიცელიუმით. მიცელიუმის მეშვეობით ხდება სოკოების მეტაბოლოზმისთვის აუცილებელი ნივთიერებების გაფილტრვა და შეწოვა. მიცელიუმის სტრუქტურა განაპირობებს აბსორბციის ეფექტურობას, რადგან შემწოვი ზედაპირი მაქსიმუმამდეა გაზრდილი. მაგალითად, 1სმ3 ნიადაგი შესაძლებელია შეიცავდეს ჰიფებს, რომელთა ჯამური სიგრძე 1კმ აღემატებოდეს და შემწოვი ზედაპირი 300სმ2 ტოლია. სოკოს მიცელიუმი სწრაფად იზრდება, ცილები და სხვა ნივთიერებები, რომლებსაც სოკოები ასინთეზებენ, იწვევენ ჰიფების ზრდას. სოკოებს აქვთ შემდეგი ზრდის ეგრეთ წოდებული სტრატეგია, მთელი ენერგია ხმარდება ჰიფების ზომის ზრდას და, შესაბამისად, შემწოვი ზედაპირის გაფართოებას და არა ჰიფების რაოდენობის მომატებას. სოკოს მიცელიუმი უძრავია, მას არ შეუძლია სირბილი, ცურვა, თუმცა ჰიფების მეშვეობით ახერხებს სივრცეში ახალი ტერიტორიების ათვისებას.

სოკოების დიდ უმრავლესობაში ჰიფები გაყოფილია ჰორიზონტალური კედლებით, რასაც სეპტა ეწოდება. სეპტას აქვს ფორები, ამ ფორების მეშვეობით რობოსომები, მიტოქონდრიები და ბირთვიც კი თავისუფლად მოძრაობს უჯრედიდან უჯრედში **(სურათი 31.3 ა)**.

სოკოს ზოგიერთ სახეობას არ აქვს სეპტა, რაც კოენოციტური სოკოს სახელითააა ცნობილი. ასეთ სოკოებს აქვს ერთი გიგანტური უჯრედი, რომელიც თავის მხრივ, მრავალ ასეულ ბირთვს შეიცავს **(სურათი 31.3 ბ)**. კოენოციტური მდგომარეობა გამოწვეულია ბირთვის გაყოფით ციტოპლაზმის გაყოფის გარეშე. რაც მოგვაგონებს პლაზმოიდური ლორწოვან ობს, რომლის ციტოპლაზმა შეიცავს მრავალ უჯრედს (იხილეთ 28-ე თავი). სწორედ ესაა მიზეზი იმისა, რომ ეს ორგანიზმები მიეკუთვნება სოკოების სამეფოს. თუმცა მოლეკულურ-გენეტიკური კვლევები აჩვენებს, რომ ეს ჯგუფები არ არის ერთმანეთის ახლო ნათესავები.



◀ *სურათი 31.2* ***მრავალუჯრედიანი სოკოების აგებულება.*** *ზედა ფოტოზე ნაჩვენებია მჭადა სოკოს (Boletus edulis) სასქესო ორგანოები, ზოგადად, სოკოს ეს ნაწილი ნაყოფსხეულის სახელითაა ცნობილი. ქვედა მარცხენა ფოტოზე ნაჩვენებია მიცელიუმის მაკროსკოპული გამოსახულება, ხოლო ქვედა მარჯვენა ფოტოზე კი მიცელიუმის მიკროსკოპული ფოტო.*

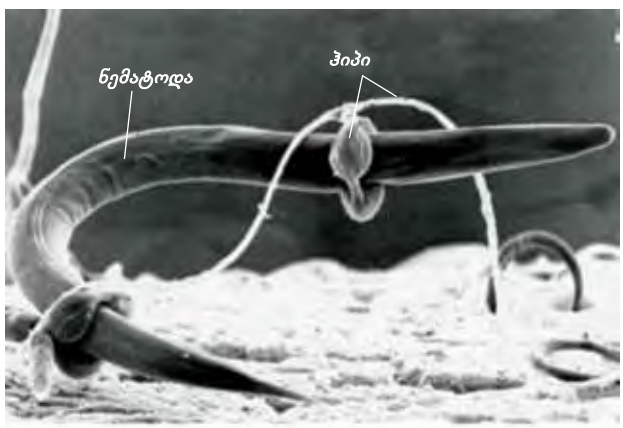


▲ *სურათი 31.3* **ჰიფის სტრუქტურა**

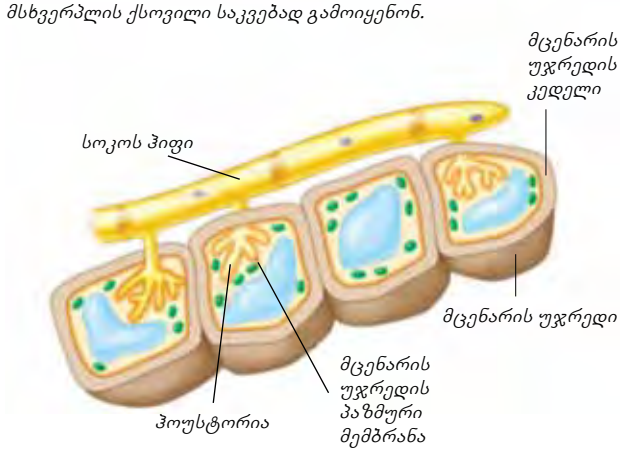
ზოგიერთი სოკოს ჰიფს ისეთი აგებულება აქვს, რომ შეუძლია ცოცხალ ორგანიზმზე დასახლდეს და მიიღოს მეტაბოლოზმისთვის საჭირო ყველა ნივთიერება **(სურათი 31.4 ა)**. სხვა სახეობის სოკოებს აქვთ სპეციალური ჰიფი ჰაუსტორია, რისი მეშვეობითაც შეუძლიათ შეიჭრანენ მასპინძელი ორგანიზმის ქსოვილში **(სურათი 31.4 ბ)**. ზემოთ აღვნიშნეთ მცენარეებისა და სოკოების მუტუალისტური ურთიერობა, ასეთ სოკოებს მიკორიზა სოკოები ეწოდება („მიკორიზა" ნიშნავს სოკოს ფესვი).

მიკორიზა სოკოები მცენარეებს აზოტისა და სხვა მინერალების შეწოვაში ეხმარება, რისი შეწოვაც ამ უკანასკნელებს დამოუკიდებლად არ შეუძლია, თავის მხრივ, მცენარეები სოკოებს ორგანული ნივთიერებებით უზრუნველყოფენ. არსებობს მიკორიზა სოკოების რამდენიმე სახესხვაობა — ექტომიკორიზული სოკოები (ბერძნული სიტყვიდან *ektos* — გარეთ) და ენდომიკორიზული სოკოები.

ექტომიკორიზული სოკოების ჰიფები მცენარეთა ფესვებს გარედან ეხვევა და ზოგჯერ ფესვების უჯრედშორისშიც იჭრება **(სურათი 37.12 ა)**. ენდომიკორიზული სოკოების (ბერძნული სიტყვიდან *entos* — შიგნით) ჰიფები იჭრება ფესვის უჯრედის კედელში ინვაგინაციის გზით **(სურათი 37.12 ბ)** ამ საკითხებს ჩვენ ქვემოთ უფრო დეტალურად შევეხებით.



(ა) ჰიფა, რომელიც მასპინძლის დაღუპვას იწვევს. *Arthrobotrys* ჰიფებს შეუძლიათ ნემატოდების (რგოლოვანი ჭიები) სხეულზე რამოდენიმე წამის განმავლობაში შემოეხვიონ და შემდეგ მსხვერპლის ქსოვილი საკვებად გამოიყენონ.



(ბ) Haustoria. *მუტუალისტ და პარაზიტ სოკოებს აქვთ ჰაუსტორია-ასპეციალიზირებული ჰიფები, რომლებიც მცენარეულ უჯრედში იჭრება და ამ უკანასკნელის ციტოპლაზმაში პლაზმური მემბრანით გამოყოფილ სტრუქტურებს ქმნიან.*

▲ *სურათი 31.4* **ჰიფების სპეციალიზაცია**

კონცეფცია ცხრა 31.1

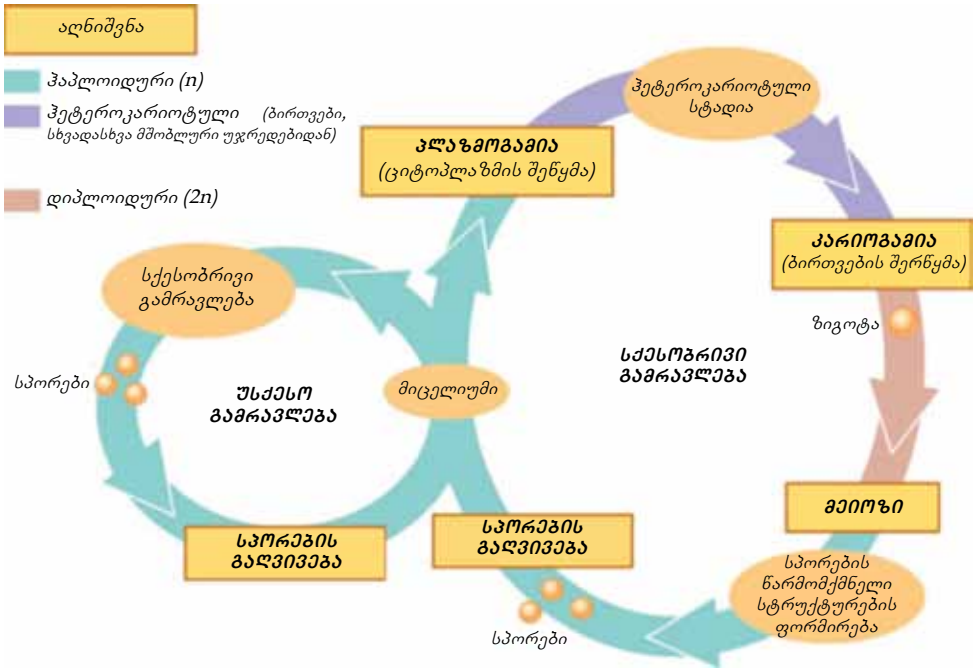
1. შეადარეთ სოკოების ნივთიერებათა ცვლის სისტემა ადამიანის ნივთიერებათა ცვლას.
2. აღწერეთ, როგორ არის ადაპტირებული სოკოების სტრუქტურა კვების აბსორბციის ტიპთან.

კონცეფცია 31.2

სოკოები წარმოქმნიან სპორებს სქესობრივი ან უსქესო გამრავლების შედეგად

სოკოების გამრავლება ხდება სპორებით, თავის მხრივ კი, სპორები წარმოიქმნება სქესობრივი ან უსქესო გამრავლების შედეგად. მაგალითად, ზოგიერთ სოკოს შეუძლია წარმოქმნას რამდენიმე მილიარდი სპორა, რომლებიც შეუიარაღებელი თვალითაც კი არის შესამჩნევი **(სურათი 31.18 დ)**. სპორები ქარის ან წყლის მეშვეობით დიდ მანძილზე ვრცელდება და ტენიან, საკვებით მდიდარ ადგილას ღვივდება, წარმოქმნის ახალ მიცელიუმს. ამ პროცესის თვალსაჩინოებისთვის შეგიძლიათ ნესვის პატარა ნაჭერს დააკვირდეთ. ერთი კვირის, ან შესაძლოა უფრო მცირე დროის შემდეგ დაინახავთ, რომ ნესვის ნაჭერი სოკოს მიცელიუმით დაიფარა, რომელიც მიკროსკოპული ზომის სპორების გაღვივების შედეგია.

სურათი 31.5 სასიცოცხლო ციკლი, სადაც აღწერილია სპორების წარმოქმნის სხვადასხვა გზა. ამ თავში თქვენ გაეცნობით სოკოების სქესობრივ და უსქესო გამრავლების ტიპებს. მოგვიანებით, განვიხილავთ სოკოების სამეფოს სასიცოცხლო ციკლებს.



◀ *სურათი 31.5* ***სოკოების წარმოქმნის სასიცოცხლო ციკლი.*** *ბავრი, მაგრამ არა ყველა სოკო წარმოიქმნება ორივე სქესობრივი და არასქესობრივიგ ზით. ზოგი მრავლდება მხოლოდ სქესობრივასდ, ზოგი კი უსქესოდ.*

სქესობრივი გამრავლება

სოკოების უმრავლესობაში ჰიფები და ბირთვი არის ჰაპლოიდური, გამონაკლისია ხანმოკლე დიპლოიდური ფაზა. სოკოების სქესობრივი გამრავლება მაშინ იწყება, როცა ორი სხვადასხვა ინდივიდის ჰიფებში წარმოიქმნება სქესობრივი გამრავლების სასიგნალო მოლეკულები — ფერომონები.

სხვადასხვა ინდივიდის ფერომონები ხვდება ერთმანეთს და ხდება ჰიფების შერწყმა. ფერომონები ხელს უშლის გენეტიკურად იდენტური მიცელიუმების შეხვედრას და, შესაბამისად, იდენტური ჰიფების შერწყმას. ორი მშობლიური მიცელიუმის ციტოპლაზმის შერწყმას პლაზმოგამია ეწოდება. სოკოების უმრავლესობაში მშობლიური ჰაპლოიდური ბირთვების შერწყმა არ ხდება ჰიფების შერწყმისთანავე და მიცელიუმი ხშირად ორივე მშობლის ბირთვებს შეიცავს. ასეთი მიცელიუმი ჰეტეროკარიონის (განსხვავებული ბირთვები) სახელითაა ცნობილი. ზოგიერთ სახეობაში ჰეტეროკარიონული მიცელიუმი მოზაიკურად ვრცელდება სოკოს მთელ გაანტურ სხეულში.

ზოგიერთი სახეობის სოკოებში ჰიფების შერწყმის შემდეგ გენეტიკურად სხვადასხვა ბირთვები ერწყმის ერთმანეთს, ხდება გენების მიმოცვლა კროსინგოვერის გზით (იხ. თავი 13). ზოგჯერ სქესობრივი გამრავლების შედეგად, მიცელიუმი დიკარიოტული (ორ ბირთვიანი) ხდება. მიცელიუმის ზრდასთან ერთად ბირთვების გაყოფა ერთმანეთისგან დამოუკიდებლად ხდება, შერწყმის გარეშე.

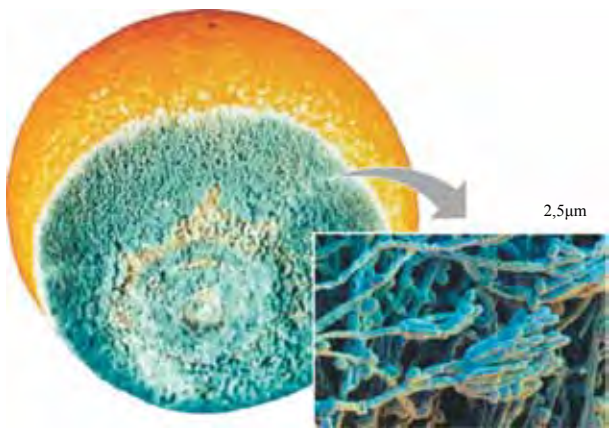
საათები, დღეები, შესაძლოა საუკუნეებიც კი გავიდეს პლაზმოგამიასა და კარიოგამიას შორის. კარიოგამიის დროს ხდება ორი მშობლიური ბირთვის შერწყმა და დიპლოიდური უჯრედების წარმოქმნა. ზიგოტა არის სოკოს უმრავლეს სახეობაში, სასიცოცხლო ციკლის ერთადერთი დიპლოიდური სტადია. ჰაპლოიდური სტადია მიიღწევა ბირთვის მეიოზის გზით. მიცელიუმში წარმოიქმნება სპეციალური სტრუქტურები, რომლებიც სპორების წარმოქმნასა და გავრცელებას უწყობს ხელს.

სქესობრივი გამრავლება, კარიოგამია და მეიოზი იწვევს გენეტიკური მრავალფეროვნებას, რაც განაპირობებს სახეობის უნარს, შეეგუოს მუდმივად ცვალებად გარემო პირობებს (იხილეთ თავი 13 და 23 პოპულაციის გენეტიკური მრავალფეროვნების საკითხებში უკეთ გასარკვევად).

უსქესო გამრავლება

სოკოების დიდ უმრავლესობას უსქესო გამრავლება ახასიათებს. მიტოზური დაყოფით კლონები წარმოიქმნება, სადაც სპორების მომწიფება ხდება. სპორები ქარის ან წყლის საშუალებით ვრცელდება.

სოკოს ზოგიერთი სახეობა უსქესო გზით მრავლდება, ისევე როგორც ობის სოკო. ობის სოკოს ნახვა ყველგან შეგიძლიათ, ხილზე, პურზე და ა.შ. ხალიჩასავით ეკვრის საკვებ პროდუქტებს **(სურათი 31.6)** ობის სოკო სწრაფად იზრდება და სპორებს წარმოქმნის. ობის სოკოს ზოგჯერ სქესობრივი გზით გამრავლებაც ახასიათებს.



▲ *სურათი 31.6* ***პენიცილინი.*** *ობის სოკო, რომელსაც ხშირად საკვების დამშლელად თვლიან. ბურთისმაგვარი სტრუქტურების ჯგუფები კონიდებია, რომლებიც უსქესო გამრავლებაში მონაწილეობენ (Sem)*

სოკოს კიდევ ერთი სახეობა, რომელსაც უსქესო გამრავლება ახასიათებს, არის საფუარი. საფუარი იზრდება ტენიან არეზე, როგორც მცენარეულ, ისე ცხოველურ ქსოვილებზე. სპორების ნაცვლად, საფუარი წარმოქმნის მცირე ზომის უჯრედებს და მშობლიურ უჯრედს გამოეყოფა (სურათი 31.7). საფუარის ზოგიერთ სახეობა იზრდება მიცელიუმის ფილამენტებით, რაც საკვებ არეზეა დამოკიდებული. საფუარს ზოგჯერ სქესობრივი გზით გამრავლებაც ახასიათებს.



◀ *სურათი 31.7* ***საფუარის** Sacharomyces cerevisiae **უჯრედები განვითარების სხვადასხვა სტადიაზე.***

ობისა და საფუარის სოკოების დიდ უმრავლესობაში არ არის ცნობილი სქესობრივი გამრავლების შემთხვევა.

ბიოლოგებს, რომლებიც სოკოების შესწავლით არიან დაკავებულნი, მიკოლოგები ეწოდებათ. მიკოლოგები ასეთ სოკოებს დეუტერომიცეტებს ან იმპერფექტულ (ბოტანიკური ტერმინი, სასიცოცხლო ციკლში სქესობრივი სტადიის არქონას ნიშნავს) სოკოებს უწოდებენ. როცა ობისა და საფუარის სოკოებში სქესობრივი გამრავლება იქნა აღწერილი ეს სოკოები, გამრავლების ტიპის გამო, ცალკე კლასად დეუტერომიცეტებად გამოიყო.

კონცეფცია ცვლა 31.2

1. როგორ განსხვავდება სოკოებისა და ადამიანების სასიცოცხლო ციკლები ჰაპლოიდურობისა და დიპლოიდურობის მიხედვით?
2. წარმოიდგინეთ, რომ თქვენს სინჯში მოხვდა ორი გენეტიკურად იდენტური სოკო სხვადასხვა ტერიტორიიდან, როგორ ახსნით მსგავს შემთხვევას?

კონცეფცია 31.3

სოკოები წარმოიშვნენ ერთუჯრედიანი, წყალში მცურავი უმარტივესებისგან

პალეონტოლოგიური და მოლეკულურ-სისტემატიკური კვლევები სოკოების ადრეულ წარმოშობაზე მეტყველებს. სისტემატიკოსები ცხოველებისა და სოკოების სამეფოს ახლოს მდგომად მიიჩნევენ. სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, სოკოები ცხოველებთან უფრო ახლოს დგანან, ვიდრე მცენარეებთან და სხვა ეუკარიოტებთან.

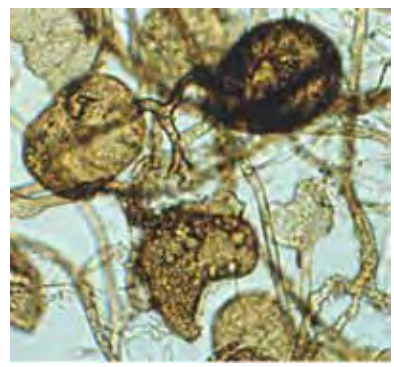
სოკოების წარმოშობა

ევოლუციონისტები მიიჩნევენ, რომ სოკოები შოლტიანი წინაპრისგან განვითარდნენ. თუმცა თანამედროვე სოკოების უმრავლესობას შოლტი აღარ აქვს. სოკოების სხვადასხვა კლასებმა დიდი ხნის წინ დივერგენცია განიცადეს, მაშინ, როცა ქიტრიდებს (chytrids), თქვენ მათ მოგვიანებით გაეცნობით, აქვს შოლტი. უფრო მეტიც, ცხოველებისა და სოკოების საერთო წინაპარი უმარტივესები (პროტისტები) შოლტიანია.

ეუკარიოტების სამი სამეფო, ცხოველები, სოკოები და მათი პროტისტული წინაპრები — ოპისტოკონტებად იწოდება. სამივე ერთიანდება ოპისტოკონტას ჯგუფში. სახელი განპირობებულია ამ ორგანიზმებში შოლტის მდებარეობით (*opistho* — უკან).

ფილოგენეტიკური მონაცემები ცხადყოფს, რომ სოკოების წინაპარი ერთუჯრედიანი ორგანიზმი იყო. ცხოველები განვითარდნენ ასევე ერთუჯრედიანი, მაგრამ სხვა წინაპრისგან. ანუ სოკოებს და ცხოველებს ჰყავდა ერთი საერთო წინაპარი. მრავალუჯრედიანობა სოკოებში და ცხოველებში ერთმანეთისგან დამოუკიდებლად განვითარდა.

მოლეკულური საათის (იხ. თავი 25) მიხედვით, მეცნიერებმა დაადგინეს, რომ სოკოები და ცხოველები ერთმანეთს 1.5 მილიარდი წლის წინ დაშორდნენ. სოკოების უძველესი წარმომადგენლის ნამარხი ფორმა 460 მილიონი წლით თარიღდება (სურათი 31.8). არ არის ცნობილი უფრო ადრეული ფორმები, რადგან სოკოების განამარხება რთულად ხდება.



◀ *სურათი 31.8* ***460 მილიონი წლის წინ განამარხებული სოკოს ჰიფები და სპორები (ორდოვიკული ერა)***

ხმელეთის ათვისება

სოკოების დიდმა უმრავლესობამ ხმელეთის ათვისება საკმაოდ ადრე დაიწყო. სილურული პერიოდის ნამარხ, ჭურჭლოვან მცენარეებზე მიკორიზა სოკოებია აღმოჩენილი. მცენარე-სოკოს სიმბიოზს ჩვენ უკვე წინა თავში გავეცანით. ეს სიმბიოზური თანაცხოვრება ხმელეთის კოლონიზაციის ადრეულ ეტაპზე ჩამოყალიბდა.

კონცეფცია ტესტი 31.3

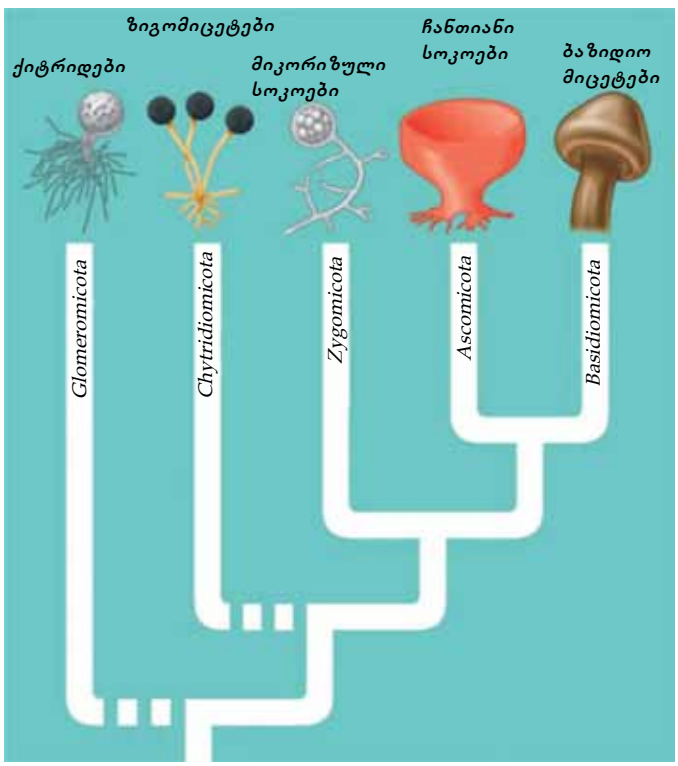
1. რატომ კლასიფიცირდებიან სოკოები ოპისტოკონტებად, მაშინ, როცა მათ დიდ უმრავლესობას შოლტი არ აქვს?
2. ახსენით, რა ადასტურებს მიკორიზა სოკოების არსებობას ადრეულ მცენარეებში?

სავარაუდო პასუხები იხილე დანართში A.

კონცეფცია 31.4

სოკოების განვითარება და კლასებად დაყოფა (დივერსიფიკაცია)

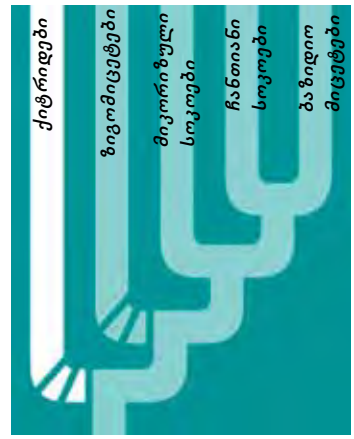
სოკოების ფოლოგენიის დადგენა მეცნიერების დიდ ინტერესს წარმოადგენს. წინა დეკადის განმავლობაში მოლეკულურ-გენეტიკური კვლევების შედეგებით დადგინდა სოკოების სხვადასხვა ჯგუფს შორის კავშირი. თუმცა, დღესაც მრავალი კითხვა პასუხის გარეშეა დარჩენილი. სურათი 31.9



▲ *სურათი 31.9* ***სოკოების ფილოგენია.*** *მიკოლოგების უმრავლესობა სოკოების 5 კლასს გამოყოფს. მოლეკულურ სისტემატიკოსები ამ ჯგუფებს შორის ნათესაობას ასე განსაზღვრავენ. წყვეტილით ნაჩვენებია პარაფილეტური ჯგუფები (იხ. სურათი 31.11)*

ასახავს სოკოების ფილოგენიის გამარტივებულ სურათს. ამ ნაწილში ჩვენ შევეხებით სოკოების სამეფოს მთავარ ჯგუფებს, მათ ფილოგენეტიკურ ხეს.

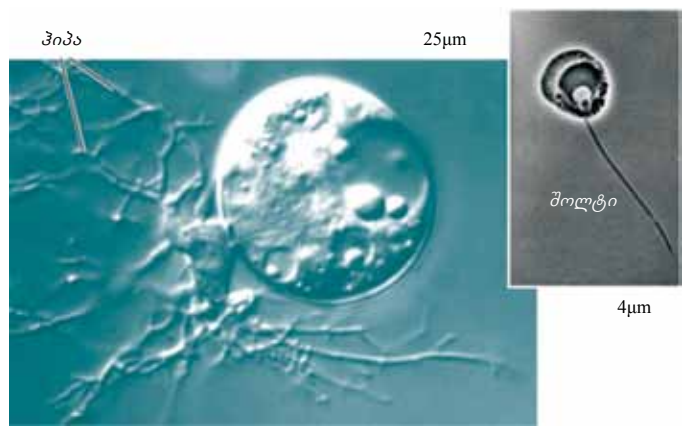
ქიტრიდები



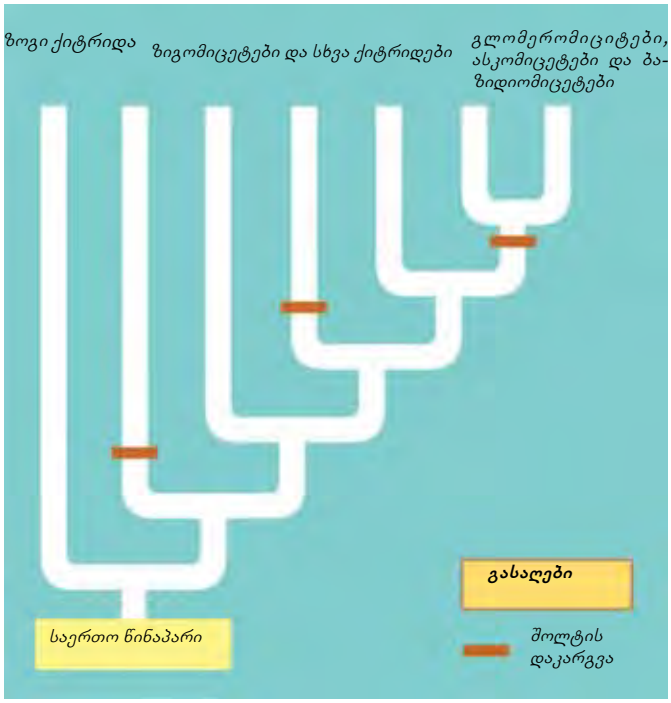
სოკოები, როლმებიც ერთიანდება კლასში ქიტრიდიომიცეტები, ქიტრიდების სახელითაა ცნობილი. ზოგიერთი მათგანი საპროფიტია, ზოგი კი პარაზიტობს უმარტივესებზე, მცენარეებსა და ცხოველებზე.

მოლეკულური კვლევები აჩვენებს, რომ ქიტრიდები სოკოების ყველაზე ადრინდელი ჯგუფია. ქიტრიდებს, როგორც ყველა სოკოს, აქვს ქიტინი და სოკოების მსგავსი ფერმენტები. ქიტრიდის ჰიფები კოლონიურად იზრდება, მაშინ, როცა ზოგიერთი სფერულ უჯრედს წარმოადგენს. ქიტრიდები უნიკალური ჯგუფია სოკოების მთელ სამეფოში, მათ შოლტიანი სპორები აქვთ, რომელთაც ზოოსპორები ეწოდება (სურათი 31.10).

დღემდე სისტემატიკოსები ფიქრობდნენ, რომ სოკოებმა შოლტი ევოლუციის გარკვეულ სტადიაზე, მხოლოდ ერთხელ დაკარგეს, მაშინ, როცა ქიტრიდები გამოეყვნენ დანარჩენ სოკოებს. მოლეკულური კვლევები აჩვენებს, რომ ქიტრიდები საკმაოდ ახლოს დგანან ზიგომიცეტებთან, თუ ეს ვარაუდი მართალია, მაშინ გამოდის, რომ შოლტის დაკარგვას ევოლუციის განმავლობაში არაერთხელ ჰქონია ადგილი (სურათი 31.11). სწორედ ამ ჰიპოთეზაზე დაყრდნობით სისტემატიკოსები ქიტრიდიომიცეტებს და ზოგომიცეტებს პარაფილეტურ კლასებად მიიჩნევენ (შეადარეთ სურათი 31.9 და 31.11).

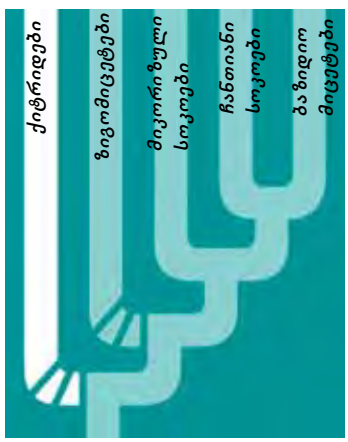


▲ *სურათი 31.10* ***ქიტრიდები.*** *გლობულარული სხეული დატოტვილი ჰიფებით. (ჩართული სურათი) ქიტრიდებს აქვთ შოლტიანი სტადია ზოოსპორა.*



▲ *სურათი 31.11* ***სოკოების ევოლუცია, შოლტის დაკარგვის ევოლუცია.*** *ფილოგენეტიკური კვლევები აჩვენებს, რომ სოკოების წინაპარმა შოლტი რამდენჯერმე დაკარგა ევოლუციის დროს.*

ზიგომიცეტები (Zygomicetes)



1000 სახეობის სოკოა აღწერილი ზიგომიცეტების კლასიდან. ეს კლასი აერთიანებს ობის სოკოებს, ზოგიერთი მათგანი მცენარეებსა და ცხოველებზე პარაზიტული ცხოვრების ნირს ეწევა ან კომენსალური (ნეიტრალური) სიმბიონტია..

ობის სოკო (Rhizopus stolonifer) ზიგომიცეტების ტიპური წარმომადგენელია **(სურათი 31.12)** ჰორიზონტალური ჰიფი ვრცელდება ჰაერით, სახლდება საკვებზე, იჭრება და იწოვს მისი ცხოველმყოფელობისთვის აუცილებელ საკვებ ნივთიერებებს. ობის სოკოს ჰიფი კოენოსტიკურია, სეპტა ჩნდება მხოლოდ მაშინ, როცა ხდება რეპროდუქტიული უჯრედების ფორმირება.

არასქესობრივი სასიცოცხლო ციკლის დროს ჰიფის ბოლოში ხახვისთავისმაგვარი შავი სპორანგიუმი ვითარდება. სპორანგიუმში ასეულობით ჰაპლოიდური სპორა მწიფდება. სპორები მცირე ზომისაა და ჰაერის ნაკადით ვრცელდება. ტენიან საკვებ არეზე მოხვედრის შემდეგ, განაგრძნობს განვითარებას და ხდება ახალი მიცელიუმის განვითარება. კლასს ზიგომიცეტას ზოგიერთ წარმომადგენელს, მაგალითად, პილობოლუსს, შეუძლია თავისი სპორანგიუმი საკვები არისკენ მიმართოს **(სურათი 31.13)**.

ზიგომიცეტების ეს ჯგუფი ცხოველური ნარჩენების დეკომპოსტირებას ახორციელებს. სპორანგიუმი მიმართულია სინათლისკენ, სადაც მცენარეების განვითარება მიმდინარეობს, სპორების მომწიფების შემდეგ მათი გადმოტყორცნა 2 მეტრზე ხდება, მცენარისმჭამელი ცხოველების საჭმლის მომნელებელ ტრაქტში, ბალახთან ერთად სპორებიც ხვდება, სადაც სოკოების განვითარება იწყება.

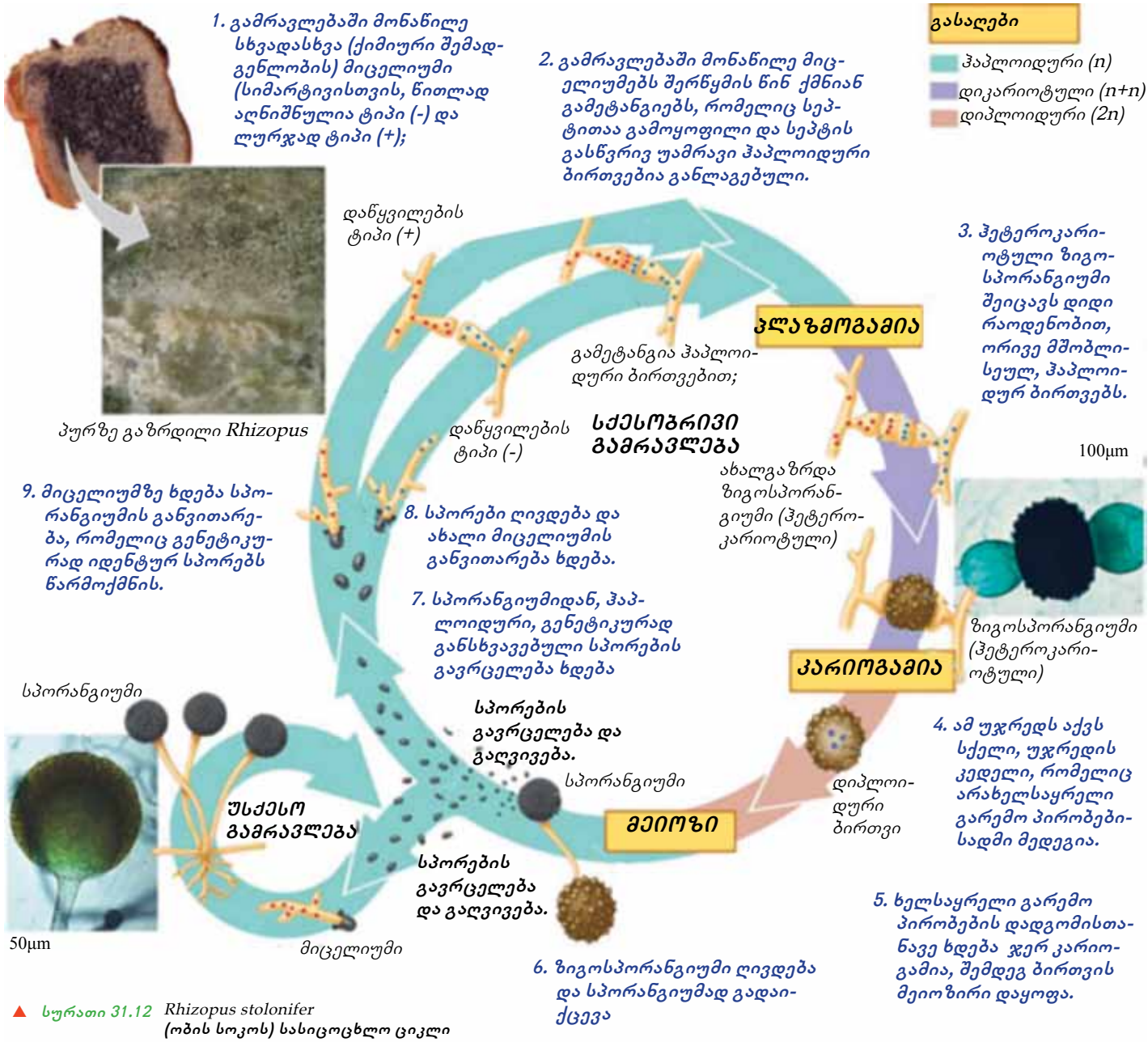
თუ გარემოს პირობები არ არის ხელსაყრელი, მაგალითად, საკმარისი საკვები ნივთიერებები, არასასურველი ტემპერატურული რეჟიმი და ა.შ. მაშინ Rhizopus იწყებს სქესობრივ გამრავლებას. გამრავლებაში მონაწილე ,,მშობლებს" სხვადასხვა ქიმიური შემადგენლობის მიცელიუმი აქვთ, თუმცა ზოგჯერ შეიძლება მიცელიუმი იდენტურიც კი იყოს. პლაზმოგამიის შედეგად, გარემო პირობებისადმი მდგრადი სტრუქტურა, ზიგოსპორანგიუმი წარმოიქმნება. ზოგოსპორანგიუმში ხდება კარიოგამია და შემდეგ მეიოზის გზით სპორების ფორმირება. მხედველობაში მისაღები ის გარემოება, რომ სასიცოცხლო ციკლის 2n სტადიაზე **(იხ. სურათი)**, როცა ზიგოსპორანგიუმი წარმოადგენს ე.წ. ზიგოტას — ეს არ არის ნამდვილი ზიგოტა (შეგახსენებთ, რომ ზიგოტა არის უჯრედი, ერთი დიპლოიდური ბირთვით). ზიგოსპორანგიუმი არის მრავალბირთვიანი სტრუქტურა, დასაწყისში ის ჰეტეროკარიოტულია — ორივე მშობლის მრავალი ჰაპლოიდური ბირთვით, შემდეგ უკვე კარიოგამიის დასრულებისთანავე, ზოგოსპორანგიუმი რამდენიმე ასეულ დიპლოიდურ ბირთვებიან ნაწილად ყალიბდება.

ზიგოსპორანგიუმის მეტაბოლური აქტივობა ძალიან დაბალია ან შესაძლოა საერთოდ ინაქტურიც კი იყოს, ამასთან, მედეგია გამოშობისა და გაყინვის მიმართ. ხელსაყრელი პირობების დადგომისთანავე იწყება მეიოზი, ფორმირდება სპორანგიუმი, რომელშიც მწიფდება ათასობით გენეტიკურად მრავალფეროვანი ჰაპლოიდური სპორა. სპორანგიუმიდან გაბნევის შემდეგ, სპორებს ახალი ადგილების კოლონიზაციის უნარი აქვთ.

მიკროსპორადია

მიკროსპორადია არის უმარტივესებისა და ცხოველების ერთუჯრედიანი პარაზიტი **(სურათი 31.14)**. ეს ორგანიზმები ხშირად გამოიყენება მწერების პარაზიტების ბიოლოგიურ მაკონტროლებლად. როგორც წესი, მიკროსპორადია არ აზიანებს ადამიანებს, ის აძლიერებს HIV-სა და სხვა ვირუსებით დაავადების რისკს.

ხშირად, მიკროსპორადია არ ჰგავს სხვა ეუკარიოტებს. მაგალითად, მას არ აქვს მიტოქონდრია. შედეგად, მიკროსპორადია იყო რაღაც ტაქსონომიური, საოცრება. ზოგიერთი მკვლევარის აზრით, ის იყო უძველესი, ღრმად დატოტვილი ეუკარიოტების ოჯახის წარმომადგენელი. ბოლო წლებში ნათელი გახდა, რომ მიკროსპორადია არ არის პრიმიტიული ეუკარიოტი, ის მეორადი პარაზიტია. 2002 წელს ბრიონი უილიამსმა და მისმა კოლეგებმა ლონდონის ბუნების ისტორიის



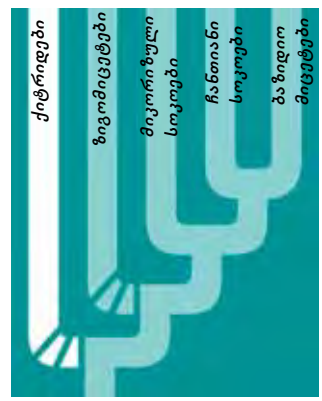
▲ სურათი 31.12 *Rhizopus stolonifer* **(ობის სოკოს) სასიცოცხლო ციკლი**

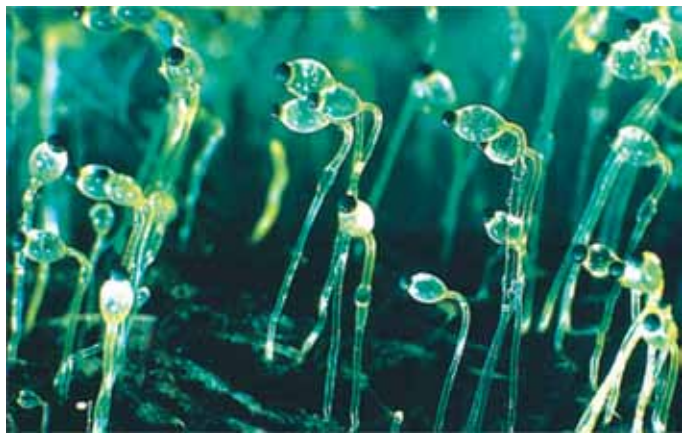
მუზეუმიდან აღმოაჩინეს, რომ რეალურად მიკროსპორადიას აქვს მიტოქონდრიისგან წარმოქმნილი პატარა ორგანელები. დროთა განმავლობაში მოლეკულურმა კვლევებმა ცხადყო, რომ მიკროსპორადია უფრო ახლოს დგას სოკოებთან, ვიდრე ნებისმიერ სხვა ეუკარიოტთან. 2003 წელს გამოქვეყნებულმა შრომებმა აჩვენა, რომ მიკროსპორადია მიეკუთვნება ზიგომიცეტების კლასს.

მიკროსპორადიამ პარაზიტული ცხოვრების ნირის გამო თითქმის დაკარგა მსგავსება თავის მონათესავე სოკოებთან.

გლომერომიცეტები (Glomeromycetes)

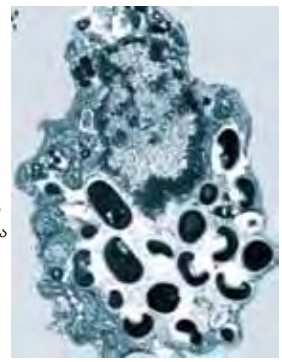
გლომერომიცეტებს ადრე გლომერომიცეტას კლასში აერთიანებდნენ, რომლებიც ზიგომიცეტებს გამოეყვნენ, მაგრამ ათასობით სოკოს გენომის ანალიზმა აჩვენა, რომ გლომერომიცეტები ფორმირდებიან ცალკეულ კლადად (მონოფილეტური



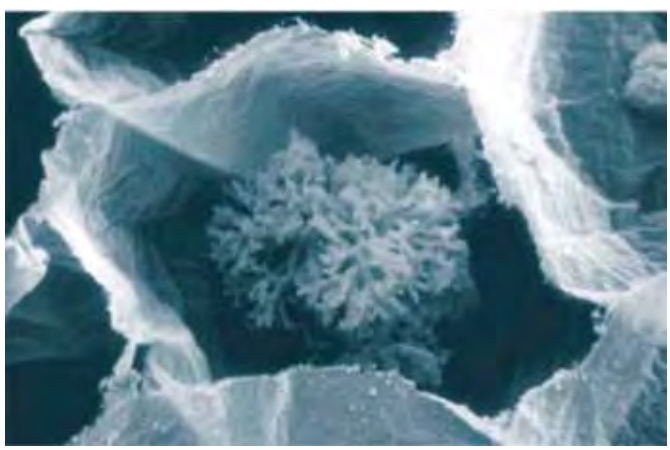


5მმ

▲ *სურათი 31.13* ***პილობუსის სპორანგიუმი საკვები არისკენაა მიმართული.***



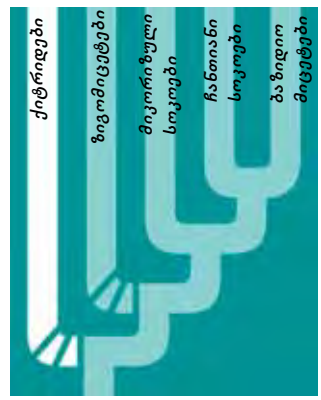
▶ *სურათი 31.14* ***მიკროსპორადიის მიერ დაზიანებული ეუკარიოტული უჯრედი.*** *მასპინძელი ეუკარიოტული უჯრედი შეიცავს სპორებს და განვითარების სხვადასხვა სტადიაზე მყოფ პარაზიტს Encephalitozoon intestinalis.*



▲ *სურათი 31.15* ***არბუსკულარული მიკორიზა.*** *გლომერომიცეტის ეს ფორმა წარმოადგენს მცენარეთა ფესვების ენდომიკორიზას, რომელიც მცენარეთა ფესვებს უზრუნველყოფს მინერალებითა და სხვა საკვები ნივთიერებებით. გლომუსის არბუსკულას ჰიფები აღწევს მცენარის ფესვების უჯრედებში მემბრანის დაზიანებით გზით.*

ჯგუფი). მიუხედავად მათი მცირე რიცხვისა, მხოლოდ 160 სახეობა იქნა იდენტიფიცირებული. გლომერომიცეტები ეკოლოგიურად მნიშვნელოვანი ჯგუფია. ყველა გლომერომიცეტი ჩამოყალიბდა ენდომიკორიზას განსაკუთრებულ ჯგუფად, სახელწოდებით არბუსკულარული მიკორიზა **(სურათი 31.15)** ჰიფების გამონაზარდები, რომლებიც ჩაიზრდება მცენარის ფესვების უჯრედებში, იტოტება პატარა ხის მსგავსად და არბუსკულის სახელწოდებითაა ცნობილი. დაახლოებით მათ 90%-ს აქვს ასეთივე სიმბიოზური ურთიერთობა გლომერომიცეტებთან.

ასკომიცეტები



მიკოლოგებმა აღწერეს ასკომიცეტების 32 000-ზე მეტი სახეობა (სოკო ასკომიცეტას კლასში). ასკომიცეტები გავრცელებულია ზღვის, მტკნარ წყლებში და ხმელეთზე. სავარაუდოდ, ეს ჯგუფი წარმოიქმნა ასკის (*asci* — მხოლობით რიცხვში, *ascus* — მრავლობით რიცხვში) ჩანთისმაგვარი სქესობრივი სპორებისგან, ამიტომ მას ეძახიან sacfungi (ჩანთოსანი სოკო). განსხვავებით ზიგომიცეტებისაგან, ასკომიცეტების უმრავლესობა, თავიანთი სქესობრივი სტადიის დროს, წარმოქმნის დატოტვილ სხეულებს ანუ ასკოკარპებს, რომელთა შემჩნევა შეუიარაღებელი თვალითაც არის შესაძლებელი. სპორა, ასკის ფორმირების პროცესში აღმოჩენილია ასკოკარპებშიც.

ასკომიცეტების კლასში გაერთიანებულია როგორც ერთუჯრედიანი, მაგალითად, საფუარის სოკოები, ისე მრავალუჯრედიანი — ქუდიანი სოკოები **(სურათი 31.16)**. კლასის ზოგიერთი წარმომადგენელი მცენარეთა პარაზიტია, რაც განხილული მოგვიანებით იქნება ამ თავში. მიუხედავად ამისა, ბევრი ასკომიცეტი მცენარეთა საპროფიტია. ასკომიცეტების სახეობების 40%-ზე მეტი მწვანე ან ლურჯ-მწვანე წყალმცენარეებთან სიმბიოზში ქმნიან ლიქენებს. ზოგიერთი ასკომიცეტი ფორმირდება მიკორიზად მცენარეებთან, სხვები სახლობენ ფოთლებში, მეზოფილის უჯრედებს შორის, სადაც ისინი გამოყოფენ ტოქსიკურ ნივთიერებებს, რაც ხელს უწყობს მცენარეების დაცვას მავნე მწერებისგან.

ერთ-ერთი ყველაზე უკეთ შესწავლილი ასკომიცეტი არის Neurospora crassa პურის ობის სოკო (იხ.სურათი 31.16 დ) მიუხედავად იმისა, რომ ეუროსპორა სწრაფად და იოლად იზრდება პურზე, ბუნებაში ასევე აღმოჩენილ იქნა მისი ზრდა ბოსტნეულზე, როგორც მე-17 თავში იყო განხილული.

ბიოლოგები 1930-იან წლებში ეუროსპორა-ს იყენებდნენ ,,ერთი გენი — ერთი ფერმენტი" ჰიპოთეზის შესამოწმებლად. დღესდღეობით, იგი ისევ მრავალი ექსპერიმენტის წარმატებული ობიექტია. 2003 წელს ნეუროსპორას გაშიფრული გენომი გამოქვეყნდა. ამ სოკოს აქვს 10000 გენი, რომელიც არის დროზოფილას გენომის 3/4 და 1/3 ადამიანის გენომისა! ნეუ-



(ა) *Aleunia aurantia* *ჭიქის ფორმის ნარინჯისფერი ასკოკარპიუმი (ნაყოფსხეული)*



(ბ) *Morchella esculenta* *სუკილენტური სოკოს საჭმელად ვარგისს ნაყოფსხეულს ხშირად ნახავთ ბახში ხეების ძირას*



(გ) *Tuber melanosporum* *ტრუფელია, რომლის ნაყოფსხეული იზრდება მიწის ქვეშ და ძლიერი სუნი აქვს. მისი ნაყოფსხეულები ამოთხრილია. შუა ნაყოფსხეული გახსნილია.*



10µm

(დ) *Neurospora crassa* *ობია, რომელიც პურზე და სხვა საკვებზე იკვებება (SEM)*

▲ *სურათი 31.16* ***ასკომიცეტები (ჩანთიანი სოკო)***

როსპორას გენომი კომპაქტურია და აქვს მცირე ნაწილი არამაკოდირებელი დნმ-სა, რომელიც იკავებს ადამიანისა და სხვა ეუკარიოტების გენომების დიდ ნაწილს. ბიოლოგებმა აღმოაჩინეს, რომ ნეუროსპორას აქვს გენეტიკური ინფორმაციის დაცვის სისტემა ე.წ. „უსარგებლო დნმ“ რომელსაც, თავის მხრივ, ორგანიზმის დაცვის ფუნქცია აქვს.

ასკომიცეტების წარმომადგენლები განსხვავდებიან რეპროდუქციული სტრუქტურით, თუმცა არის საერთო ელემენტებიც. ასკომიცეტები მრავლდებიან უსქესოდ ათასობით სპორების წარმოქმნით, რომელთაც conidia **(სურათი 31.17)** ეწოდება. კონიდია არ არის მოთავსებული სპორანგიუმში, განსხვავებით ზიგომიცეტების სპორების უმეტესობისგან, ისინი წარმოიქმნებიან გარეთა ჰიფების გამონაზარდებზე, რომელთაც კონიდიოფორები ეწოდება და ქარის მეშვეობით ვრცელდებიან. კონიდია შეიძლება ჩართული იქნას სქესობრივ რეპროდუქციაში, სადაც სხვადასხვა ტიპის მუცელიუმის ჰიფებს ერევა, ისევე როგორც, ეს ხდება ნეუროსპორაში (იხ. სურათი 31.17).

ორი სხვადასხვა „მშობლის“ ჰიფების შერწყმას პალზმოგამია ეწოდება. პაზმოგამიის შედეგად ჰეტეროკარიოტული, კოენოციტური (ტიხრების გარეშე) სტრუქტურა ასკოგონიუმი წარმოიქმნება. ასკოგონიუმს სეპტით ჰიფი გამოეყოფა, რომელიც დიკარიოტულია და ორივე მშობლისეული ბირთვებით არის წარმოდგენილი. კარიოგამიის შემდეგ წარმოქმნილი დიპლოიდური ბირთვის მეიოზური დაყოფა ხდება და ოთხი გენეტიკურად განსხვავებული ბირთვი მიიღება, რომლებიც მიტოზური დაყოფის შემდეგ რვა ასკოსპორას წარმოქმნის. asc-ში ასკოსპორები პარალელურ, ვერტიკალურ რიგებადაა განლაგებული, სპორების მომწიფება ასკოსპორებში ხდება. ეს სტრუქტურა მთლიანად ასკოკარპად იწოდება **(სურათი 31.17)**.

ზიგომიცეტებისგან განსხვავებით, ასკომიცეტებსა და ბაზიდიომიცეტებში დიკარიოტული სტადია, სასიცოცხლო ციკლის განმავლობაში, გენეტიკური მრავალფეროვნების წარმოქმნას უწყობს ხელს, რაც თავის მხრივ, ზრდის ორგანიზმის უნარს, შეეგუოს მუდმივად ცვალებად გარემო პირობებს.

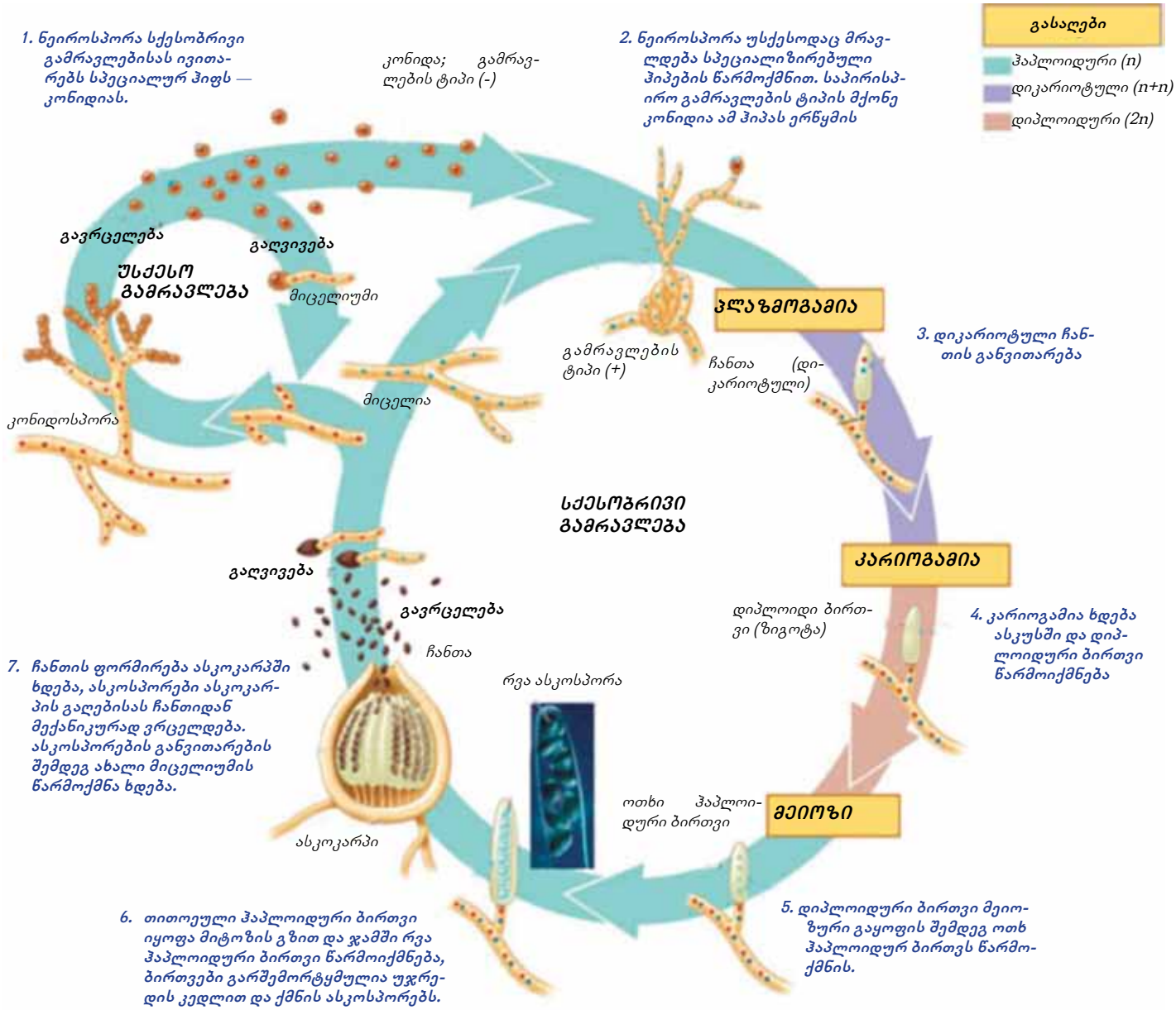
ბაზიდიომიცეტები (Basidiomycetes)

დაახლოებით 30,000 სოკოს, რომელიც მოიცავს სოკოებსა და ქუდიან სოკოებს, სურათი 31.18 ბაზიდიომიცეტები (ქუდიანი სოკოები) ეწოდება ბაზიდიომიცეტები და მიეკუთვნება ბაზიდიომიცეტის კლასს **(სურათი 31.18)**. აღნიშულ კლასს მიეკუთვნება ობის სოკოები, მუტუალისტი მიკორიზა სოკოები, რომლებიც ფორმირდებიან მიკორიზად, ასევე კულტურული მცენარეების პარაზიტების ორი ჯგუფი, ჟანგა და ჭრაქი. ამ კლასის სახელწოდება წარმოდგება *basidium*-გან (ლათ. „პატარა საძირკველი“), უჯრედი, რომელიც დიპლოიდურია სოკოს სასიცოცხლო ციკლის დროს. დისკოს მსგავს თავს, ქუდი ეწოდება, რაც დაედო საფუძვლად კლასის მეორე სახელწოდებას და ხშირად მათ ქუდიან სოკოებსაც ეძახიან.

ბაზიდიომიცეტები არიან მცენარეთა მნიშვნელოვანი მაკომპოსტირებლები (დამშლელები). სოკოებს შორის საპროფიტული ბაზიომიცეტი არის მერქნის ყველაზე გავრცელებული კომპონენტის პოლიმერული ლიგნინის საუკეთესო დამშლელი. ბევრი სოკო შლის სუსტი და დაზიანებული ხის მერქანს, ხოლო მცენარის სიკვდილის შემდეგ აგრძელებს მისი ნაწილების დაკომპოსტირებას.

ბაზიდიომიცეტების სასიცოცხლო ციკლი ყოველთვის შეიცავს მერქნისა და სხვა მცენარეების მაკომპოსტირებლებს. ასკომიცეტების მსგავსად, ბაზიდიომიცეტებში დიკაროიტული სტადია ხელს უწყობს გენეტიკურ რეკომბინაციას, რაც ზრდის სახეობის მრავალფეროვნებას და შესაბამისად, უნარს, შეეგუოს მუდმივად ცვლად გარემო პირობებს. ზოგჯერ გარემო პირობების ზემოქმედების შედეგად, სხვადასხვა მიცელიუმი ერწყმის ერთმანეთს. ხდება პლაზმოგამია და დიკარიოტული, დატოტვილი მიცელიუმის ფორმირება, რის შემდეგაც წარმოიქმნება დიპლოიდური ბაზიდიოკარპი (basidiocarps) (იხ. სურათი 31.20).

სოკოების ჰიფების ზრდის შედეგად ბაზიდიომიკოტის მიცელიუმი სწრაფად იზრდება, ქმნის დატოტვილ სტრუქტურას. იწოვს დიდი რაოდენობით წყალს და ხდება დიკარიოტიკული მიცელიუმიდან სოკოს ნაყოფსხეულების ზრდა. დატოტვილ მიცელიუმზე სოკოს ნაყოფსხეულები ზოგჯერ წრეებს ქმნიან, რომელსაც ,,ფერიების წრე” ეწოდება **(სუ-**



▲ *სურათი 31.17* **ასკომიცეტი — ნეიროსპორა კრაზას ეიროსპორა *crassa* სასიცოცხლო ციკლი**

რათი 31.19). მიცელიუმი წელიწადში დაახლოებით 30სმ-ით იზრდება ფერიების წრის ქვეშ. ზრდის შედეგად იგი ნიადაგში ახდენს ორგანული ნივთიერებების დაკომპოსტირებას. ზოგიერთი უზარმაზარი ფერიების წრე შეიძლება საუკუნეებსაც ითვლიდეს.

ბაზიდიოკარპში უამრავი სქესობრივი სპორა, ბაზიდია წარმოიქმნება, რომელთაც ბაზიდიოსპორები ეწოდება (სურათი 31.20). სოკოს ქუდში წარმოქმნილი მილიარდობით სპორა ქარის საშუალებით იფანტება. უსქესო გამრავლება გაცილებით იშვიათია ბაზიდიომიცეტებში, ვიდრე ასკომიცეტებში.

კონცეფცია ცესცი 31.4

1. ქიტრიდები სოკოთა სამეფოს ყველაზე პრიმიტიული წარმომადგენლები არიან. მათი რომელი თვისებით მტკიცდება ეს ჰიპოთეზა?
2. რატომ არიან გლორომიცეტები ეკოლოგიურად ასეთი მნიშვნელოვანნი?
3. მოიყვანეთ ზიგომიცეტების, ასკომიცეტებისა და ბაზიდიომიცეტების განვითარების მაგალითები.



(ა) *Amanita muscaria ჩრდილოეთი ნახევრსფეროს წიწვოვანი ტყეების ბინადარი შხამიანი სოკო*



(ბ) *Dyctifora, მალდენის ვუალის მქონე სოკო, რომელსაც დამპალი ხორცის სუნი აქვს*



(დ) *ბურთის ფორმის სოკო სპორებს ფანტავს*



(გ) *ნიჟარის მსგავსი სოკო ხის ძირითადი დამშლელია.*

▲ *სურათი 31.18* **ბაზიდიომიცეტები (ქუდიანი სოკოები)**



▲ *სურათი 31.19* **ფერიების წრე.** *ლეგენდის მიხედვით, ეს სოკოები წრეზე იზრდებიან, იქ, სადაც მთვარის შუქზე ფერიებმა იცეკვეს (ტექსტში ახსნილია მათი ბიოლოგიური საფუძველი)*

კონცეფცია 31.5

სოკოები დიდ როლს ასრულებენ ეკოსისტემაში მიმდინარე პროცესებში

სოკოთა კლასიფიკაციის მიმოხილვაში შევეხეთ, ჩვენი ჩათვლით, მათ გავლენას სხვადასხვა ორგანიზმზე. ჩვენ უფრო მეტს გავიგებთ მათი გაცლენის შესახებ.

დამშლელები

სოკოები ორგანული ნაერთების, ცელულოზისა და მცენარეთა უჯრედების ლიგნინის დამშლელები არიან. სოკოებს უნარი აქვთ, დაშალონ ნახშირბადის შემცველი ნებისმიერი ნაერთი, მათ შორის ქარვა, ნავთობი და კედლის საღებავიც კი. სოკოები და ბაქტერიები ქმნიან ნაერთებს, რომლებსაც ადვილად იწოვენ მცენარეები, რაც აუცილებელია მათი ზრდა-განვითარებისთვის. სოკოებს ამ თვისების გამო, რედუცენტებს უწოდებენ და მათ გარეშე ნახშირბადის, აზოტისა და ზოგიერთი სხვა ელემენტის გამოყენება შეუძლებელი იქნებოდა. რაც იმას ნიშნავს, რომ ხდება ელემენტთა უწყვეტი ბრუნვა (იხ. 54-ე თავი).

სიმბიონტები

სოკოები სიმბიოზს ქმნიან მცენარეებთან, წყალმცენარეებთან და ცხოველებთან და ეს ურთიერთმოკიდებულება დიდი ეკოლოგიური მნიშვნელობისაა.

მიკორიზა

მიკორიზა დიდ როლს ასრულებს ბუნებრივ ეკოსისტემასა და სოფლის მეურნეობაში. როგორც ზემოთ იყო ნათქვამი, გამტარი ქსოვილის მქონე ყველა მცენარეს აქვს მიკორიზა და მათი კვება დამოკიდებულია სიმბიონტ სოკოებზე (სურათი 31.21). მეტყევეები, როგორც წესი, წიწვიანების ამონაყარს ხელოვნურად ,,ასნებოვნებენ" მიკორიზა სოკოებით, რაც უზრუნველყოფს ნერგების სწრაფ ზრდას.

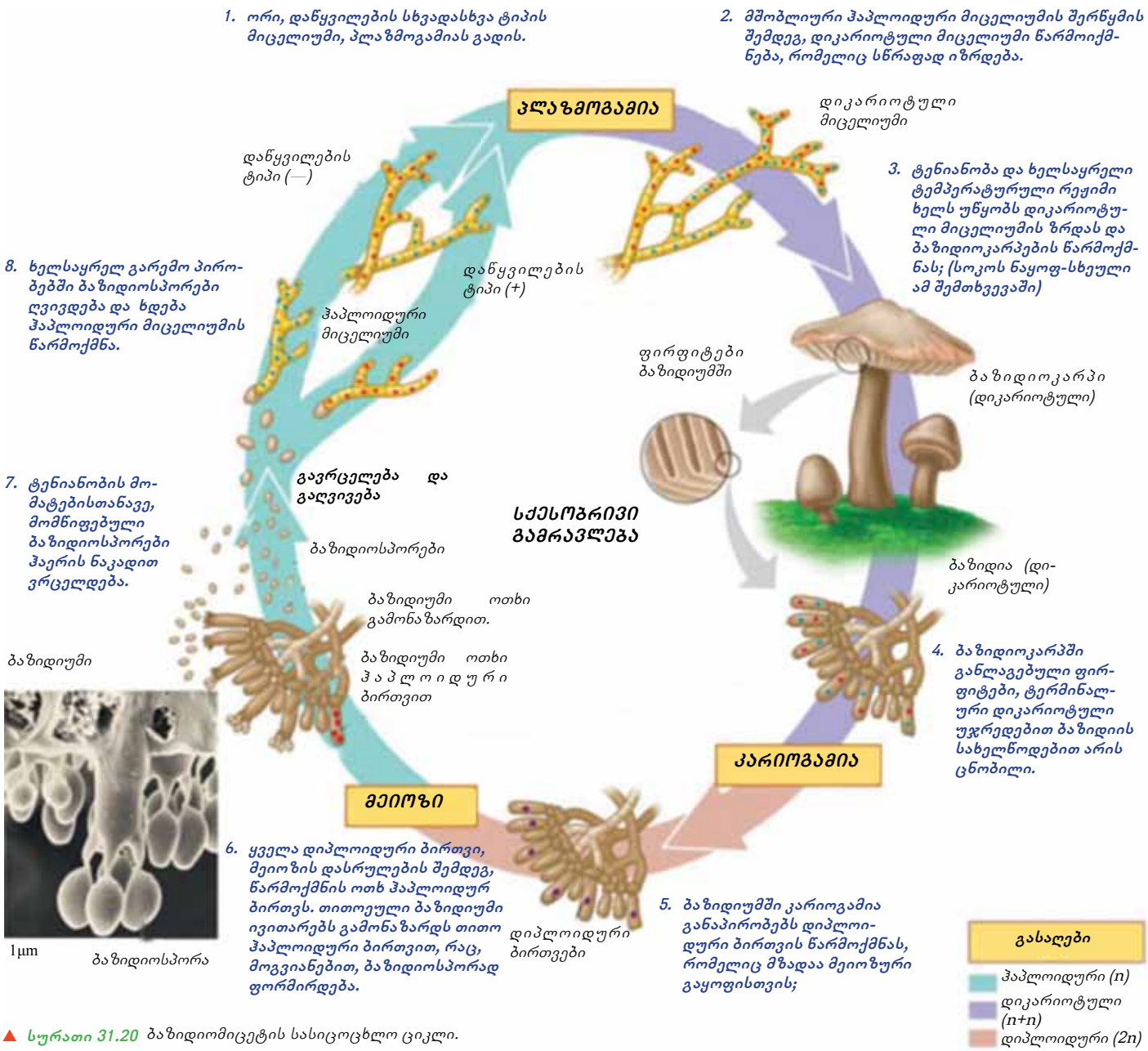
სოკო-ცხოველის სიმბიოზი

სოკოები ცხოველებს ეხმარებიან საჭმლის მონელებაში. ასე, მაგალითად, მცოხნელების კუჭში არსებული სოკოები მცენარეული ნაწილების (ცელულოზის) დაშლას განაპირობებენ. ჭიანჭველებისა და ტერმიტების მრავალი სახეობა სოკოებს თავიანთ საკუჭნაოებში ხელოვნურად „ამრავლებს" — უქმნის განვითარებისთვის ხელსაყრელ გარემო პირობებს (სურათი 31.22). სოკოები ფოთლებს შლიან ისეთ ნივთიერებებად, რომელთა მონელებაც მწერებს უადვილდებათ.

სოკოებისა და მწერების სიმბიოზური თანაცხოვრება 50 მილიონ წელს ითვლის. სოკოები იმდენად დამოკიდებულნი გახდნენ თავის ,,მცველებზე", რომ ხშირად ნადგურდებიან ამ მწერების გარეშე.

ლიქენები

ლიქენები არის სოკოებისა და მაფოტოსინთეზირებელი



▲ *სურათი 31.20* ბაზიდიომიცეტის სასიცოცხლო ციკლი.

მიკროორგანიზმების სიმბიოზური გაერთიანება. სხვადასხვა ფერისა და ფორმის ლიქენები გვხვდება ხეებზე, ქვებზე, სახლის სახურავებზე, კლდეებზე და ა.შ. **(სურათი 31.23)**. მაფოტოსინთეზირებელს ძირითადად წარმოადგენს ერთუჯრედიანი წყალმცენარე ან ციანობაქტერია, რომელიც სოკოების ჰიფებში ცხოვრობს; სოკოს კომპონენტს — ასკომიცეტები, თუმცა ბაზიდიომიცეტებიც არიან ცნობილნი. სოკოები ლიქენების ფორმასა და ფერს განაპირობებენ და მის ძირითად მასას წარმოადგენენ **(სურათი 31.24)**. მაშინ, როცა წყალმცენარეები და ბაქტერიები ლიქენების სხეულის უფრო ღრმა ნაწილებშია მოთავსებული.

დღესდღეობით სოკოსა და მაფოტოსინთეზირებელი ერთუჯრედიანის სიმბიოზს ანუ ლიქენებს, როგორც ერთ ორგანიზმს ისე მოიხსენიებენ და მათი 13 000 სახეობაა აღწერილი, რაც სოკოების სახეობების 1/5 შეადგენს.

შესწავლილი ლიქენების უმრავლესობამ აჩვენა, რომ რისი გაკეთებაც შეუძლია ერთ პარტნიორს, შეუძლებელია — სხვისთვის. წყალმცენარე ახდენს ფოტოსინთეზს და ქმნის ორგანულ ნაერთებს, ციანობაქტერია კი აზოტს გარდაქმნის ორგანულ აზოტად (იხ. 27-ე თავი). სოკოები, ,,მაფოტოსინტეზირებელ პარტნიორებს" უზრუნველყოფენ არაორგანული ნივთიერებებით. ჰიფების ფიზიკური შემადგენლობა ხელს უწყობს აირის გამოყოფას, იცავს წვიმისა და მტვრის ნაწილაკებისგან შთანთქმულ წყალსა და მინერალებს. სო-

სურათი 39.13 კვლევა: აძლებთ თუ არა "უპირატესობას" მიკორიზა სოკოებით დაავადებულ მცენარეებს

ექსპერიმენტი

მკვლევრებმა სოიოს აღმონაცენი გაზარდეს: ერთ შემთხვევაში — ფუნგიციდურ (სოკოებისგან თავისუფალი) ნიადაგში და მეორე შემთხვევაში — ნიადაგში, სადაც ხდებოდა მიკორიზა სოკოებით მცენარის ,,დასნებოვნება".

შედეგები

სურათზე მარცხნივ არის მიკორიზა სოკოსთან თავისუფალი აღმონაცენი, ხოლო მარჯვნივ — უფრო დიდი და ჯანმრთელი მცენარე წარმოადგენს კონტროლს, რომლის ფესვებზეც მიკორიზა სოკოებია განვითარებული.



დასკვნა *ექსპერიმენტი საშუალებას გვაძლევს დავასკვნათ, რომ მიკორიზა სოკოები უპირატესობას ანიჭებს მცენარეებს და ეხმარება მათ ფოსფატებისა და სხვა მინერალური ნივთიერებების შეთვისებაში.*



▲ *სურათი 31.22* ***სოკოებისა და მწერების სიმბიოზი.*** *ჭიანჭველების მიერ მოჭრილ ფოთლებზე იზრდება და მრავლდება სოკოები, რომლებიც, თავის მხრივ, თავიანთი ცხოველმყოფელობის შედეგად ქმნიან ჭიანჭველებისთვის საკვებ ნივთიერებებს.*

კოები აუვნებელყოფენ ზოგიერთ მჟავას, რომლებიც დამღუპველად მოქმედებენ ფოტოსინთეზის პროცესებზე. სოკოების პიგმენტები წყალმცენარეებსა და ციანობაქტერიებს იცავენ მზის ინტენსიური დასხივებისგან. ზოგიერთი სოკოს შემადგენლობა არის მომწამვლელი და იცავს ლიქენს განადგურებისგან.

ლიქენების უმრავლესობაში სოკოები სქესობრივად მრავლდებიან ასკოკარპების ან ბაზიდიოკარპების წარმოქმნის გზით, ხოლო წყალმცენარეები სოკოებისგან დამოუკიდებლად უსქესო გამრავლებით — ვეგეტატიური დაყოფით ან სპორედიის წარმოქმნით (**სურათი** 31.24).

ლიქენების დნმ-ს ფილოგენეტიკურმა კვლევებმა ნათელი მოჰფინა სოკო-წყალმცენარის სიმბიოზის ევოლუციას. 2001 წელს გამოქვეყნებულმა მოლეკულურმა შრომებმა აჩვენა, რომ ყველა ლიქენი სოკოსა და მაფოტოსინტეზირებელი კომპონენტის ერთობლიობაა, თუმცა არსებობს ვარაუდი, რომ დღეს თავისუფლად მცხოვრები ბევრი სოკოს წინაპარი სწორედ ლიქენია. მაგალითად, პენიცილიუმის — სოკოს, რომლისგანაც ანტიბიოტიკი პენიცილინი მიიღება, წინაპარი ლიქენი იყო.

ლიქენები ვულკანების ამოფრქვევის შემდეგ ან გადამწვარ ტყეებზე პირველები სახლდებიან და დაუსახლებელი ადგილების ათვისებაში პიონერები არიან. სახლდებიან კლდეებსა და ქვებზე და ამ გზით წარმოქმნიან პირველად ნეშომპალას. აზოტმაფიქსირებელი ლიქენები, ორგანული აზოტის ფიქსაციასაც განაპირობებენ. ყველა ზემოთჩამოთვლილი პროცესი პირველადი სუქცესიების წარმოქმნას უწყობს ხელს.

ლიქენები ჰაერის დაბინძურების ინდიკატორები არიან. მათი ზოგიერთი სახეობა ძალიან მგრძნობიარეა ჰაერში გოგირდის დიოქსიდის მიმართ.

პათოგენები

სოკოების 100000 აღწერილი სახეობიდან დაახლოებით 30% ცოცხალი ორგანიზმის პარაზიტია. მათი უმეტესობა მცენარეებზე პარაზიტობს (**სურათი** 31.25) მაგალითად, ასკომიცეტების წარმომადგენელი Ophiostoma ulmi ფოთლოვანი მცენარეების დაავადებას იწვევს. სოკოს ეს სახეობა, პირველი მსოფლიო ომის დროს, შემთხვევით მოხვდა ამერიკის შეერთებულ შტატებში ევროპიდან და დღეს უკვე ხოჭოების პირის აპარატით ხიდან ხეზე ვრცელდება. ასკომიცეტების მეორე წარმომადგენელმა Cryphonectria parasitica აშშ-ში წაბლის ოთხ მილიარდამდე ინდივიდი გაანადგურა. დედამიწის ხილისა და ბოსტნეულის მოსავლის 10%- 50% ყოველწლიურად სოკოების მიერ ნადგურდება. ხორბალი მნიშვნელოვნად ზიანდება ბაზიდიომიცეტის კლასის წარმომადგენელი სოკოთი Puccinia graminis, მარცვლეულის დაავადებას — ჭრაქს იწვევს.

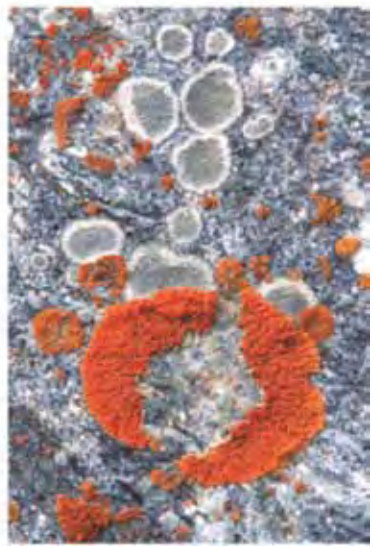
სოკოების მიერ დაავადებული ხილი ან ბოსტნეული ზოგჯერ ადამიანის ჯანმრთელობისთვის მავნებელია, მაგალითად Aspergillus, ასკომიცეტების კლასიდან, მიწის თხილზე



(ა) ბუჩქის მსგავსი ლიქენა



(ბ) ფოთლის მსგავსი ლიქენა



(გ) ქერქის მსგავსი ლიქენა

▲ *სურათი 31.23* ***ლიქენების სხვადასხვა ფორმები***

ან სხვა მარცვლეულზე დასახლების შემდეგ გამოყოფს კანცეროგენულ ნივთიერებას აფლატოქსინს (aflatoxins). Claviceps purpurea იმავე კლასიდან ჭვავის დაავადებას ერგოტს და მარცვლეულის მეწამულ შეფერილობას განაპირობებს, თუ ასეთი დაავადებული მარცვლეული ადამიანის საჭმლის მომნელებელ ტრაქტში მოხვდა, იწვევს ერგოტიზმს — განგრენას, ნერვულ სპაზმებს, ჰალუცინაციას, გონებრივ ჩამორჩენილობას. ერგოტიზმის ეპიდემიამ 944 წელს 40 000 ადამიანის სიცოცხლე შეიწირა საფრანგეთში. ამასთან, ამ ერგოტიდან გამოყოფილია ლიზერგის მჟავა, რომელიც ჰალუცინოგენია და ნარკოტიკული ნივთიერება LSD-ს ერთ-ერთი ძირითადი შემადგენელია.

ცხოველები სოკოების მიმართ უფრო მდგრადები არიან ვიდრე მცენარეები. სოკოების მხოლოდ 50 სახეობაა ძუძუმწოვრების პარაზიტი და იწვევს სოკოვან ინფექციებს საერთო სახელწოდებით მიკოზი.

კანის სოკოვანი დაავადება ringworm კანზე წითელი წრიული რგოლების გაჩენას იწვევს. დაავადებაში ასკომიცეტების კლასის წარმომადგენლები არიან დამნაშავენი. ძირითადად ფეხებზე ჩნდება და ათლეტის ფეხის სახელითაა ცნობილი. დაავადების სამკურნალოდ ანტიმიკოზური, ფუნგიციდური ლოსიონები და აბები გამოიყენება.

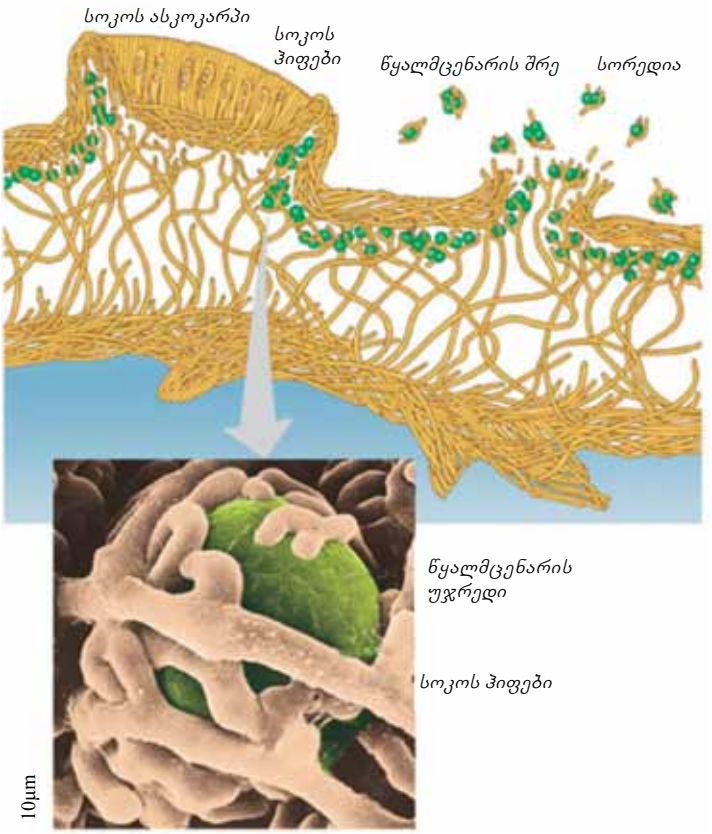
Coccidioidomycosis — ტუბერკულიოზის მსგავს სიმპტომებს და ფილტვების მძიმე დაავადებას იწვევს. საუბედუროდ, ამ სოკოს გამოყენება წარმატებით მიმდინარეობდა ბიოლოგიური იარაღის დამზადების დროს.

ზოგიერთი მიკოზა ოპორტუნისტულია ანუ დაავადება ვლინდება სხეულის მიკრობიოლოგიური, იმუნოლოგიური ან სხვა ცვლილებების დროს, რაც შესაძლებლობას აძლევს სოკოს, სწრაფად გამრავლდეს. ამის ნათელი მაგალითია ლორწოვანი ეპითელიუმის (ვაგინის) პარაზიტი Candida albicans.

ბოლო ათწლეულის განმავლობაში გამოქვეყნდა შრომები Stachybotrys chartarum (ასკომიცეტა) მიერ გამოწვეული დაავადებების შესახებ. ობის სოკოს ეს სახეობა ძველ შენობებში გვხვდება და ადამიანის დაავადებებს იწვევს.

სოკოების პრაქტიკული გამოყენება

სოკოები, დაავადებების მიუხედავად, უდიდეს როლს ასრულებენ ადამიანის კეთილდღეობაში. ეკოსისტემაში ნივთიერებათა წრებრუნვას და დაღუპული ორგანიზმების შემადგენლობაში მყოფი მაკრომოლეკულების დაშლას სწორედ სოკოები განაპირობებენ. მოკორიზა სოკოების გარეშე გაცილებით ნაკლებ მოსავალს მივიღებდით.



▲ *სურათი 31.24* ***ასკომიცეტების ანატომია*** *(SEM).*



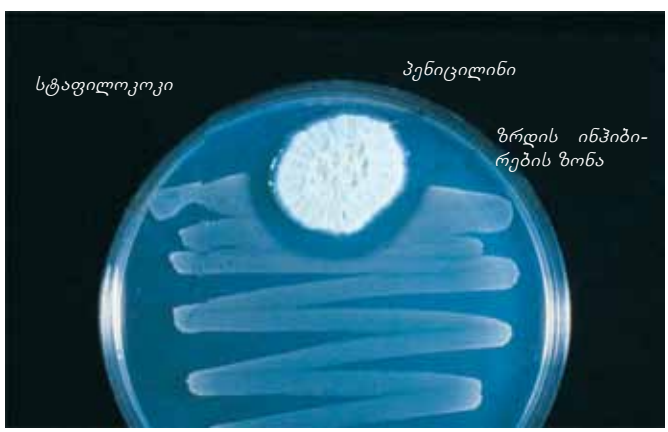
▼ *სურათი 31.25* ***სოკოებით გამოწვეული მცენარეების დაავადებები.***

(ა) სიმინდის ჭრაქი სიმინდზე *(ბ) ფისისებრი ხალები ნაკერჩხლის ფოთლებზე* *(გ) ჭვავის ჭრაქი ჭვავზე*

სოკოების ზოგიერთ ინდივიდს მაღალი კვებითი ღირებულება აქვს (იხილე სურათი 31.16ბ და ც), ზოგიერთ ქვეყანაში კარგი საგემოვნო თვისებების გამო, ამ სახეობების ერთი კილოგრამის ფასი რამდენიმე ათეულ დოლარს შეადგენს. ამას გარდა, სოკოების ზოგიერთი სახეობა გამოიყენება მაღალი ხარისხის ყველის — Roquefort da blue cheese დასამზადებლად.

უალკოჰოლო სასმელების ინდუსტრიაში სოკოებს უმნიშვნელოვანესი დატვირთვა აქვთ. მაგალითად, Aspergillus სახეობებისგან მზადდება ლიმონმჟავა, რომელიც გაზიანი სასმელების მთავარი კომპონენტია.

ადამიანები, მრავალი ასეული წლის განმავლობაში, დიდი წარმატებით იყენებდენ საფუარის სოკოს. ანაერობულ გარემოში საფუარის სოკო გამოყოფს ფერმენტებს და გლუკოზას შლის სპირტად და CO_2, რაც ცომის აფუებას იწვევს. მხოლოდ რამდენიმე ათეული წელია, რაც მოხდა საფუარის სოკოს სუფთა კულტურის გამოყოფა Saccharomyces cerevisiae **(სურათი 31.7)**. საფუარის სოკოები საკონდიტრო საქმის გარდა, ასევე წარმატებით გამოიყენება ლუდის წარმოებაში.



▲ *სურათი 31.25* ***სოკოს მიერ ანტიბიოტიკის წარმოება.*** Penicilium -ის ობი ასინთეზებს ანტიბიოტიკს, რომელიც აბრკოლებს Staphylococcus ბქტერიის ზრდას, რასაც ვხედავთ სოკოსა და ბაქტერიას შორის არსებულ სუფთა მონაკვთზე.

ბევრ სოკოს მაღალი სამედიცინო ღირებულება აქვს. ერგოტიდან გამოყოფილი ნივთიერება გამოიყენება სისხლდენის შესამცირებლად და მაღალი არტერიული წნევის დასარეგულირებლად. ზოგიერთი სოკოსგან ანტიბიოტიკი მზადდება და ბაქტერიული დაავადებების სამკურნალოდ გამოიყენება. პირველი ანტიბიოტიკი პენიცილინისგან დამზადდა **(სურათი 31.26)**.

სოკოები წარმატებით გამოიყენება ბიოტექნოლოგიაში. Saccharomyces მოლეკულურ-გენეტიკური კვლევის კარგი ობიექტია (იხ. თავი 19). პარკინსონისა და ჰანტინგტონის დაავადებების კვლევისას მეცნიერები საფუარის ჰომოლოგიური გენების შესწავლას ახდენენ.

ნაწლავის ჩხირი (Echerichia coli) წარმოქმნის ცილებს, თუმცა ის გლოკოპროტეინებს ვერ ასინთეზირებს, სოკო S. Cerevisiae-ს ადამიანის გლიკოპროტეინების სითეზირება შეუძლია. მეცნიერებმა გენური ინჟინერიის გზით შეძლეს ინსულინის მიღება. ბაზიდიომიცეტების წარმომადგენელი Phanerochaete chrysosporium ქაღალდის წარმოებაში გამოიყენება.

ამ თავში ჩვენ მიმოვიხილეთ სოკოების სამეფო, რომელიც ცხოველების სამეფოს უახლოესს ნათესავს წარმოადგენს.

კონცეფცია ცნება 31.5

1. აღწერეთ ლიქენებში წყალმცენარისა და სოკოს როლი.
2. პათოგენური სოკოების რა თვისება განაპირობებს მათი გავრცელების ეფექტურობას?

31-ე თავის შემოწმება

ძირითადი კონცეფციების შემოწმება

კონცეფცია 31.1

სოკოები ჰეტეროტროფული ორგანიზმები არიან და ამსორბციით იკვებებიან

- **სოკოების სასიცოცხლო ციკლი** ყველა სოკო ჰეტეროტროფია ცხოვრების ნირის მიხედვით და მეტაბოლიზმისთვის აუცილებელ ნივთიერებებს აბსორბციით იღებს. სოკოები ასინთეზირებენ ფერმენტებს, რომლებიც მაკრომოლეკულებს შლიან მცირე ზომის მოლეკულებად, რომელთა შეწოვაც ხდება.
- **სხეულის აგებულება** სოკოების სხეული აბსორბციისთვის ადაპტირებული დატოტვილი ჰიფებისგან შედგება. უჯრედის კედელი ქიტინისაა. ზოგიერთი სოკოს ჰიფი სეპტით იყოფა, სეპტას ფორები აქვს, რაც ნივთიერებების თავისუფალ გადაადგილებას განაპირობებს. კოენოციტულ სოკოებს სეპტა არ აქვთ.

მიკორიზა სოკოები მცენარეებთან სიმბიოზს ქმნიან.

კონცეფცია 31.2

სოკოები სპორებს სქესობრივი და უსქესო გამრავლების გზით წარმოქმნიან.

- **სქესობრივი გამრავლება** სქესობრივი გამრავლებისას ხდება ციტოპლაზმისა (პლაზმოგამია) და ბირთვის (კარიოგამია) შერწყმა. ზოგჯერ შეიმჩნევა ჰეტეროკარიოტული სტადია, მშობლებისეული, ორი, ჰაპლოიდური ბირთვით. კარიოგამიის შემდგომი, დიპლოიდური სტადია ხანმოკლეა, მეიოზის შემდეგ ხდება ჰაპლოიდური სპორების წარმოქმნა.
- **უსქესო გამრავლება** ობის სოკოების უსქესოდ მრავლდებიან. საფუარის სოკოები გლუკოზით მდიდარ სითხეებში ცხოვრებისთვის არიან ადაპტირებული. სქესობრივი გარმავლების სტადიის მქონე სოკოებს დეუტერომიცეტები ეწოდება. თუმცა დეუტერომიცეტების სისტემატიკა მიკოლოგების შესწავლის საგანს წარმოადგენს.

კონცეფცია 31.3

სოკოები წყალში მცხოვრები, ერთუჯრედიანი, შოლტიანი უმარტივესებისგან პროტისტებისგან წარმოიშვნენ

- **სოკოების წარმოშობა** მოლეკულურმა კვლევებმა ცხადყო, რომ სოკოებს და ცხოველებს ერთი, საერთო, ერთიუჯრედიანი, შოლტიანი წინაპარი ჰყავდა.
- **ხმელეთის ათვისება** სოკოები ხმელეთის ერთ-ერთი უძველესი კოლონიზატორები არიან, სავარაუდოდ, დასაწყისში, ისინი ხმელეთის მცენარეებთან სიმბიოზური თანაცხოვრების ნირს ეწეოდნენ.

კონცეფცია 31.4

სოკოების სამეფოს მრავალფეროვნება

ცხრილი 31.1, სოკოების სამეფოს მრავალფეროვნება და მათი დამახასიათებელი ძირითადი ნიშნები

- **ქიტრიდები** ქიტრიდები გავრცელებულნი არიან მტკნარ წყლებსა და წყლისპირა გარემოში, ისინი საპროფიტული ან პარაზიტული ცხოვრების ნირს ეწევიან. ქიტრიდები ერთადერთი ჯგუფია სოკოების სამეფოში, რომლებიც შოლტიან სპორებს წარმოქმნიან.
- **ზიგომიცეტები** ზიგომიცეტები სქესობრივი გამრავლებისას წარმოქმნიან ზიგოსპორანგიუმს, სწორედ აქედან წარმოდგება ამ ჯგუფის სახელწოდება. ზიგოსპორანგიუმი ჰეტეროკარიოტული სტრუქტურაა, რომელსაც უნ-

არი აქვს, შეეგუოს გარემოს არახელსაყრელ პირობებს. ერთუჯრედიანი პარაზიტი მიკროსპორადია ზიგომიცეტების კლასს მიეკუთვნება.

- **გლომერომიცეტები** მცენარეთა დიდი უმრავლესობა გლომერომიცეტებთან — არბუსკულარულ მიკორიზასთან სიმბიოზს ქმნის.
- **ასკომიცეტები** ასკომიცეტები უსქესოდ მრავლდებიან და დიდი რაოდენობის სპორებს წარმოქმნიან, რომლებიც კონიდიების სახელწოდებითაა ცნობილი. ასკომიცეტები ზოგჯერ სქესობრივადაც მრავლდება და მათ სპორები დიკარიოტულ, დატოტვილ ჰიფებს — ასკოკარპებს ივითარებენ.
- **ბაზიდიომიცეტები** ბაზიდიომიცეტები ანუ ქუდიანი სოკოები მერქნის აქტიური დამშლელებია არიან, მათ შუძლიათ რამდენიმე წელი ჰეტეროკარიოტულ სტადიაზე გაატარონ. სქესობრივი გამრავლებისას წარმოქმნიან ბაზიდიოკარპებს. დიკარიოტული ჰიფების ბოლოს ვითარდება ბაზიდიუმი, რომელშიც სპორები მწიფდება.
- **სოკოების სასიცოცხლო ციკლი**

კონცეფცია 31.5

სოკოების მნიშვნელობა ეკოსისტემაში

- **რედუცენტები** სოკოები ბაქტერიებთან ერთად ახდენენ ორგანული ნაერთების დაშლას და ასრულებენ უმნიშვნელოვანეს როლს ეკოსისტემაში.
- **სიმბიონტები** სოკოები მცენარეების ფესვებთან სიმბიოზს ქმნიან და აზოტის უკეთ შეთვისებას განაპირობებენ. ამასთან სოკოები ბალახისმჭამელ ცხოველებს და ზოგიერთ მწერს მცენარეული საკვების მონელებაში ეხმარებიან.
- სოკოებისა და წყალმცენარეების ან ციანობაქტერიების სიმბიოზი ლიქენების სახელწოდებითაა ცნობილი.
- **პათოგენები** სოკოების სახეობების 30 % მცენარეთა პარაზიტია, სოკოს ზოგიერთი სახეობა ადამიანში სხვადასხვა დაავადებებს იწვევს.
- **სოკოების პრაქტიკული გამოყენება** საკვები ღირებულების გარდა, ადამიანი სოკოებს იყენებს ალკოჰოლური სასმელების, ყველისა და საკონდიტრო ნაწარმების დასამზადებლად. სოკოების ზოგიერთი სახეობა ბაქტერიული დაავადებების სამკურნალოდ გამოიყენება.

ცხრილი 31.21 სოკოების ტიპების მიმოხილვა

ტიპი	განმასხვავებელი ნიშნები	
Chytridiomycota (*ქიტრიდები*)	*შოლტიანი მოძვარი სპორები*	
Zygomycota	*სქესობრივ სტადიაზე რეზისტენტული ზიგოსპორანგიუმი*	
Glomeromycota	*ხისმაგვარი მიკორიზა*	
Ascornycota (*ქანთიანი სოკოები*)	*ჩანთაში, ასკებში, სქესობრივი სპორებია*	
Basidiomycota (*ქუდიანი სოკოები*)	*ივითარებენ ნაყოფსხეულს, ბაზიდიოკარპს.*	

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშეფასება

1. რომელი ნიშან-თვისება აქვთ საერთო სოკოებს?
   ა. სიმბიოზი ბ. ჰეტეროტროფია
   გ.შოლტი დ.პათოგენურობა
   ე. საპროფიტურობა

2. რა ნიშანია ნაპოვნი ქიტრიდებში, რომელიც საერთოა პრიმიტიული სოკოებისთვის?
   ა. ქიტინის არ არსებობა უჯრედის კედელში
   ბ. კოენოსტიკური ჰიფა
   გ. შოლტიანი სპორები
   დ.ზოგოსპორანგიუმის წარმოქმნა
   ე. პარაზიტული ცხოვრების ნირი

3. რომელი სტრუქტურაა დაკავშირებული სოკოების უსქესო გამრავლებასთან?
ა. ასკოსპორა ბ. ბაზიდიოსპორა
გ. კონდიოფორა დ. ზიგოსპორანგიუმი
ე.ასკოკარპი

4. ქვემოთ ჩამოთვლილი მაგალითებიდან, რომელი პათოგენი იწვევს მიკოზს?
ა. Claviceps purpurea, წარმოქმნისს ერგოტს და ადამიანის დაავადებებს იწვევს.
ბ. Ophiostoma ulmi
გ. ასკომიცეტები, რომლებიც ringworm იწვევს
დ. Candida albicans, ვაგინის კანდიდოზის გამომწვევი
ე. Penicillium, წარმოქმნის ანტიბიოტიკებს

5. ფილამენტები სოკოს მიცელიუმში:
ა. წარმოქმნის ჰაუტოსტორიას, რომელიც სხვა ორგანიზმებზე პარაზიტობს;
ბ. არახელსაყრელი გარემო პირობების დროს სქესობრივი გამრავლების ინიციატორია;
გ. ახდენს ახალი ტერიტორიების ათვისებას;
დ. ზრდის გამრავლებაში მონაწილე „სხვადასხვა“ მშობლების შეხვედრის ალბათობას;
ე. ზრდის საკვების შემწოვ ზედაპირს.

6. სპორანგია, რომელიც წარმოქმნის უსქესო სპორებს დამახასიათებელია:
ა. ასკომიცეტებისთვის;
ბ. ბაზიდიომიცეტებისთვის;
გ. ქუდიანი სოკოებისთვის;
დ. ზიგომიცეტებისთვის;
ე. ლიქენებისთვის.

7. ბაზიდიომიცეტები სხვა სოკოებისგან განსხვავდებიან:
ა. არ აქვთ სქესობრივი სტადია;
ბ. მათი დიკარიული მიცელიუმი დიდხანს ცოცხლობს.
გ. წარმოქმნიან სპორანგიუმს, რომელიც კარიოგამიისა და მეიოზის დაწყებამდე ჰეტეროკარიოტულია;
დ. კლასის წარმომადგენლები წყალმცენარეებთან სიმბიოზში იმყოფებიან და ლიქენებს ქმნიან;
ე. რვა რიგად განლაგებული სპორები, რომლებიც მეიოზის შედეგად წარმოიქმნენ.

8. რა ახასიათებს ყველაზე უკეთ ობის სოკოს?
ა. დეუტერომიცეტი, სადაც სქესობრივი სტადია არ არის ცნობილი.
ბ. კოენოსიტური მიცელიუმი;
გ. მიკორიზა, რომელიც ეხვევა მცენარეთა ფესვებს და მრავლდება სპორების ფორმირების გარეშე;
დ. ერთუჯრედიანი სოკო, რომელიც ტენიან არეზე იზრდება;
ე. სოკოების მიერ სწრაფად მზარდი მიცელიუმის ფორმირება.

9. ლიქენების მაფოტოსინთეზირებელი ყველაზე ხშირად არის:
ა. ხავსი; ბ. მწვანე წყალმცენარე;
გ. მურა წყალმცენარე; დ. აკომიცეტი;
ე. ჭურჭლოვანი მცენარე;

10. სოკოების უახლოესი ნათესავია
ა. ცხოველები; ბ. ჭურჭლოვანი მცენარეები;
გ. ხავსები; დ. მურა წყალმცენარეები;
ე. ტორფის ხავსი;

ევოლუციური კავშირი

სოკო-წყალმცენარის სიმბიოზი ქმნის ლიქენებს, რომლებიც ევოლუციის სხვადასხვა ეტაპზე რამდენჯერმე წარმოიქმნა. რომელი კვლევა/ფაქტები გაძლევთ ამ ჰიპოთეზის დადასტურების შესაძლებლობას (სურათი 31.32)? ჰიპოთეზა1: Crustose, foliose, და fruticose წარმოადგენს მონოფილეტურ ჯგუფს. lichens each represent a monophyletic group. ჰიპოთეზა 2: ყველა ლიქენი წარმოადგენს სოკოს კონვერგენტულ ფორმას და ტაქსონომიურად განსხვავდება მათგან.

მეცნიერული კვლევა

ლიქენები სახლდებიან ქვებზე და საუკუნეების მანძილზე იზრდებიან მასზე (იხილეთ ფოტო. აღწერეთ, როგორ შეგიძლიათ ძველი საფლავის ქვების შეგროვებით დაადგინოთ ლიქენების ზრდის სიჩქარე?

კვლევა:

რა წარმატება აქვს Fungus Pilobolus როგორც დეკომპოზერს?

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

წაბლი ამერიკის შეერთებული შტატების ფართოფოთლოვანი ტყეების 25% წარმოადგენს. ეს ხე მცენარეები განადგურდნენ ევრაზიის კონტინენტიდან შემოტანილი სოკოს მიერ. რატომ არიან ხეები მგრძნობიარე შემოტანილი სახეობების (პარაზიტების) მიმართ? როგორ შეიძლება შეაჩეროს ადამიანმა დაავადების გავრცელება? როგორ ფიქრობთ მცენარეთა დაავადებას შემოტანილი სახეობებით კიდევ ექნება ადგილი მომავალში? რატომ?

32 შესავალი ცხოველთა მრავალფეროვნებაში



▲ სურათი 32.1 *წყალქვეშა დაკვირვება მარჯნის რიფების ცხოველთა მრავალფეროვნებაზე.*

ძირითადი კონცეფციები

32.1 **ცხოველები არიან მრავალუჯრედიანი ჰეტეროტროფული ეუკარიოტები. მათი ქსოვილები ემბრიონული შრეებიდან ვითარდებიან.**

32.2 **ცხოველთა ისტორია შესაძლებელია მილიარდ წელზე მეტ დროს გრძელდება.**

32.3 **ცხოველების დახასიათება შესაძლებელია მათი „სხეულის ზოგადი აგებულების“ მიხედვით**

32.4 **ორ წამყვან ჰიპოთეზას შორის თანხმობაა ცხოველთა ფილოგენეტური ხის ძირითადი თვისებების შესახებ.**

შესავალი

კეთილი იყოს თქვენი მობრძანება თქვენს (ცხოველთა) სამეფოში

წინა რამდენიმე თავის წაკითხვისას თქვენ ალბათ თავს გრძნობდით „ტურისტად“, რომელიც მოგზაურობს უჩვეულო ორგანიზმებს შორის, როგორებიცაა: Physarum polycephalum (ფიზარუმი), Psilotum (ფსილოტუმი - გვიმრაა) და Ascomiceta (ჩანთიანი სოკოები). ცხოველთა სამეფოში, რომელსაც ამ თავში განვიხილავთ თქვენ ალბათ უფრო შინაურულად იგრძნობთ თავს. ამ სამეფოში თქვენც შედიხართ. ცხოველთა სამეფოში ადამიანების, ძაღლების, კატების, ფრინველების და სხვა ცხოველების გარდა (რომლებსაც ადამიანები ყოველდღე ხედავენ) შედის უამრავი სხვადასხვა ცხოველი (სურათი 32.1). ბიოლოგებმა აღწერეს ცხოველთა 1,3 მილიონი სახეობა. სადღეისოდ არსებული სახეობების რიცხვი გაცილებით დიდია. ზოგიერთი მკვლევარის აზრით ის მერყეობს 10 - 20 მილიონიდან 100-200 მილიონამდე. ცხოველთა სამყარო საოცრად მრავალფეროვანია, მასში შედიან განსხვავებული აგებულების მქონე ცხოველები: მარჯნებიდან და ტარაკნებიდან – ნიანგებამდე.

ამ თავში ჩვენ ვიწყებთ მოგზაურობას ცხოველთა სამყაროში, რომელსაც გავაგრძელებთ შემდეგ ორ თავშიც. ჩვენ ცხოველთა სხვადასხვა სახეობისთვის დამახასიათებელ საერთო ნიშან-თვისებებს განვიხილავთ, ასევე ვნახავთ თუ რა სხვაობაა ამ სახეობებს შორის. ამ თავში მოცემული ინფორმაცია დაგეხმარებათ გაიგოთ, თუ რატომ არის ცხოველთა ფილოგენია ბიოლოგიის ერთ-ერთი ყველაზე საინტერესო განხრა. ამ თემაზე მუდმივად მიმდინარეობს კველვივები და დებატები.

კონცეფცია 32.1

ცხოველებში არიან მრავალუჯრედიანი ჰეტეროტროფული ეუკარიოტები. მათი ქსოვილები ემბრიონული შრეებიდან ვითარდებიან

ცხოველებისთვის სწორი განმარტების მიცემა ჩვენი მიზანი არ არის. ზუსტი განმარტება იმდენად მნიშვნელოვანი არ არის, ვინაიდან თითქმის ყველა კრიტერიუმისთვის, რომელიც ცხოველს სხვა ცოცხალი ფორმებისგან განასხვავებს არსებობს გამონაკლისი. ამდენად ჩვენი მიზნებისთვის (ცხოველებს რომ მივცეთ განმარტება) საკმარისია ამ ჯგუფისთის დამახასიათებელი რამდენიმე ნიშანი.

კვების ფორმა

ცხოველები განსხვავდებიან მცენარეებისგან და სოკოებისგან კვების ფორმით. გავიხსენოთ, რომ მცენარეები არიან აუტოტროფული ეუკარიოტები, რომლებსაც შეუძლიათ ორგანული მოლეკულების სინთეზი ფოტოსინთეზის მეშვეობით; სოკოები არიან ჰეტეროტროფები, რომლებიც იზრდებიან თავიანთ საკვებზე ან საკვებთან ახლოს. ისინი გამოყოფენ ეგზოფერმენტებს, რომელთა მეშვეობით საკვებს ინელებენ სხეულის ფარგლებს გარეთ. ცხოველებს მცენარეებისგან განსხვავებით, არ შეუძლიათ საკუთარი ორგანული მოლეკულების სინთეზი, ასე რომ უმეტეს შემთხვევაში ისინი ინელებენ ორგანულ საკვებს. ეს ხდება ცოცხალი ორგანიზმების ან არაცოცხალი ორგანული საკვების საჭმლის მომნელებელ სისტემაში მოხვედრის შედეგად. სოკოებისგან

განსხვავებით ცხოველთა უმეტესობა საკვების მოსანელებლად ენზიმებს იყენებს მარტო საკვების ჩაყლაპვის შემდეგ.

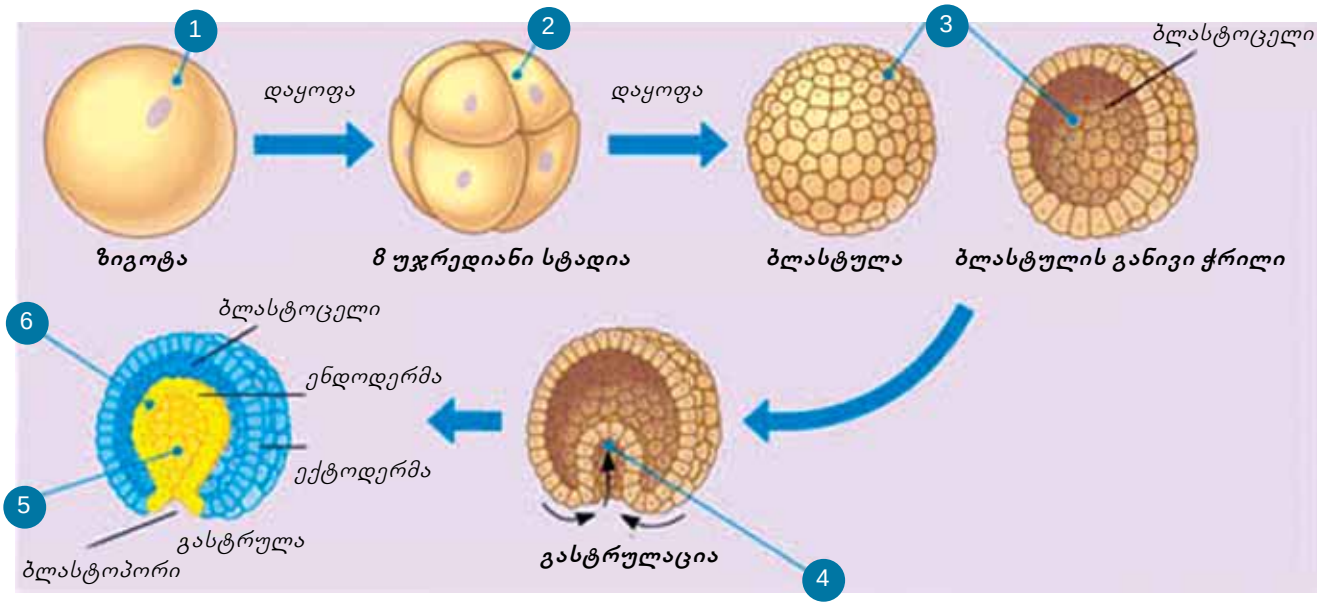
უჯრედის სტრუქტურა და სპეციალიზაცია

მცენარეების და სოკოების მსაგვსად (მაგრამ პროტისტების უმეტესობისგან განსხვავებით) ცხოველებიც მრავალუჯრედიანი ეუკარიოტები არიან. მცენარეების და სოკოებისგან განსხვავებით ცხოველებს უჯრედული გარსების სტრუქტურა ნაკლებად აქვთ განვითარებული. ცხოველის სხეული ინარჩუნებს მთლიანობას სტრუქტურული ცილების მეშვეობით, რომელთა შორის ყველაზე გავრცელებულია კოლაგენი. (ნახეთ სურათი 6.26.) კოლაგენთან ერთად, რომელიც ძირითადად უჯრედებს შორის სივრცეში გვხვდება, ცხოველებს უჯრედშორისი კავშირების სამი განსაკუტრებული ტიპი გააჩნიათ: მჭიდრო კონტაქტი, დესმოსომები (შერწყმის წერტილები) და ნექსუსი (ნახვრეტისებრი კავშირი) — რომელიც შედგება სხვადასხვა სტრუქტურული ცილებისგან (ნახეთ სურათი 6.31)

ცხოველურ უჯრედებს შორის არის ორი სპეციალიზირებული უჯრედის ფორმა, რომელიც სხვა მრავალუჯრედებიან ორგანიზმებს არ გააჩნიათ: კუნთოვანი უჯრედები და ნერვული უჯრედები. ცხოველთა უმეტესობაში ეს სპეციალიზირებული უჯრედები ორგანიზებულნი არიან კუნთოვან და ნერვულ ქსოვილებად სადაც გარკვეული თანმიმდევრობით არიან განლაგებულები. ეს ქსოვილები ახორციელებენ მოძრაობის და იმპულსების (სიგნალების) გადაცემის ფუნქციას.

გამრავლება და განვითარება

ცხოველების უმეტესობა სქესობრივი გზით მრავლდება. სიცოცხლის ციკლის განმავლობაში უჯრედების დიპლოიდური სტადია ჭარბობს. ჰაპლოიდური სტადია გვხდება სასქესო უჯრედებში. სახეობათა უმეტესობაში პატარა ზომის შოლტიანი სპერმატოზოიდი ანაყოფიერებს დიდი ზომის უძრავ კვერცხუჯრედს რის შედეგად წარმოიქმნება დიპლოიდური ზიგოტა. ზიგოტა შემდგომ იწყებს დაყოფას. ერთი უჯრედის მაგივრად მრავალი უჯრედი წარმოიქმნება, მაგრამ



1. *ცხოველის ზიგოტა იწყებს მიტოზურ დაყოფას.*
2. *აქ გამოხატულია 8 უჯრედიანი ემბრიონის სტადია.*
3. *ცხოველთა უმეტესობაში ჩანასახის უჯრედის დაყოფის შემდეგ ფორმირდება მრავალუჯრედიანი ჩანასახი, რომელიც წააგავს ცარიელ ბურთს. დაყოფის ამ სტადიას ბლასტულის სტადიას უწოდებენ.*
4. *ცხოველთა უმეტესობაში ბლასტულა განიცდის გასტრულაციას. ამ დროს ჩანასახის ერთი გვერდი შიგნით იზნიქება და წარმოქმნის ბლასტოცელს. ამ დროს ხდება ემბრიონული ქსოვილების ექტოდერმის (გარეთა შრე) და ენდოდერმის (შიგნითა შრე) ფორმირება.*
5. *გასტრულაციის შედეგად წარმოიქმნება „ტომარა“, რომელიც პირველად ნაწლავს (არქენტერონს) წარმოადგენს. მისი ღია ბოლო არის ბლასტოპორი.*
6. *პირველადი ნაწლავის ენდოდერმა ვითარდება ქსოვილად, რომელიც ცხოველის საჭმლის მომნელებელი ტრაქტის შემომსაზღვრელია.*

▲ *სურათი 32.2* **ცხოველების ადრეული ემბრიონული განვითარება**

ამ დაყოფის ციკლის დასაწყისში არ ხდება უჯრედების ზრდა. უმეტესი ცხოველის განვითარების პროცესში ზიგოტის (ჩანასახის) დაყოფის შედეგად წარმოიქმნება მრავალუჯრედიანი სტადია, რომელსაც ბლასტულას ეძახიან. ბევრი ცხოველის ჩანასახს ამ სტადიაზე ცარიელი ბურთის ფორმა აქვს (სურათი 32.2). ბლასტულას სტადიის შემდეგ იწყება გასტრულაციის პროცესი. ამ პროცესის შედეგად წარმოიქმნება გასტრულა. გასტრულაციის დროს წარმოიქმნებიან ემბრიონული ქსოვილების შრეები, რომლებიც მომავალში განვითარდებიან ზრდასრული ცხოველის სხეულის ნაწილებში.

ზოგი ცხოველი განვითარების სტადიებს სწრაფად გადის და პირდაპირ ზრდასრულ ფორმად ვითარდება. მაგრამ ბევრი ცხოველის სასიცოცხლო ციკლში ერთი ლარვული სტადია მაინც შედის. ლარვა არის ცხოველის სქესობრივად მოუმწიფებელი ფორმა, ის მორფოლოგიურად განსხვავდება ზრდასრული ფორმისგან, განსხვავებულად იკვებება, და შეიძლება ზრდასრული ფორმისგან განსხვავებული გავრცელების არეალიც კი ჰქონდეს. მაგალითად ხმელეთის ბაყაყის ლარვა – თავკომბალა, წყალში ბინადრობს. ცხოველთა ლარვები განიცდიან საბოლოო მეტამორფოზს – განვითარებას, რომლის შედეგად ლარვა გარდაიქმნება ზრდასრულ ცხოველად. (ზრდასრული ფორმის აღდგენა)

მორფოლოგიის მრავალფეროვნების მიუხედავად რომელიც ზრდასრულ ცხოველებს ახასიათებს, მათი განვითარების გენეტიკური საფუძველი (გენეტიკური კოდი, რომელიც აკონტროლებს ცხოველთა განვითარებას) შედარებით სტაბილურია, ერთგვაროვანია. ყველა ეუკარიოტს გააჩნიათ გენები, რომლებიც მართავენ სხვა გენების მუშაობას, ამ რეგულატორული გენების უმრავლესობას აქვთ დნმ-ის თანმიმდევრობის საერთო მონაკვეთები, რომლებსაც ჰომეობოქსებს (დნმ-ის ნუკლეოტიდების გარკვეული თანმიმდევრობა) ეძახიან. (ნახეთ თავი 21) ცხოველებს აქვთ საერთო უნიკალური ჰომეობოქს-შემცველი გენების ოჯახი, ის Hox გენების სახელით არის ცნობილი. ფიქრობენ, რომ გენების ეს ოჯახი განვითარდა ეუკარიოტებში, რამაც დასაბამი მისცა ცხოველების განვითარებას. Hox-გენები ძალიან დიდ როლს თამაშობენ ცხოველების ემბრიონების განვითარებაში. ისინი აკონტროლებენ ათეულობით ან ასეულობით სხვა გენებს და მათ მუშაობას. ამგვარად Hox-გენებს შეუძლიათ უჯრედის დაყოფის და დიფერენციაციის კონტროლი და ცხოველის სხვადასხვა მორფოლოგიური ნიშან-თვისებების შექმნა.

ღრუბელებს, რომლებიც თანამედროვე ცხოველებს შორის უმარტივესები არიან, აქვთ Hox-გენები, რომლებიც არეგულირებენ სხეულის კედელში წყლის არხების ფორმირებას (ღრუბელების მორფოლოგიის ძირითადი დამახასიათებელი ნიშანი). (ნახეთ თავი 33). უფრო რთული აგებულების ცხოველებში Hox-გენებმა განიცადეს შემდგომი გაორმაგება, რითაც შეიძინეს განვითარების რეგულაციის მეტი შესაძლებლობა. ბილატერალებში, (ორმხვრივი სიმეტრიის მქონე ცხოველები, ჯგუფი, რომელშიც შედიან ხერხემლიანიები, მწერები და სხვა ცხოველების უმრავლესობა) ოხ-გენები აკონტროლებენ და არეგულირებენ წინა-უკანა ღერძის ჩამოყალიბებას, ისევე როგორც განვითარების სხვა მომენტებს. გენების ეს უცვლელი ქსელი მართავს ადამიანის და ბუზის განვითარებას, მიუხედავათ მათ შორის არსებული ღრმა განსხვავებების და ათეული მილიონობით წლების განმავლობაში მათი განსხვავებული (დივერგენტული) ევოლუციის.

კონცეპცია ტესტი 32.1

1. ორივე მცენარეები და ცხოველები მრავალუჯრედიანი ეუკარიოტები არიან. დაასახელეთ ოთხი გზა, რომლებითაც მცენარეები და ცხოველები განსხვავდებიან.
2. ორგანიზმის ადრეული განვითარების პროცესები, როგორიცაა ბლასტულის და გასტრულის ჩამოყალიბება, ახასიათებს ისეთ განსხვავებულ ცხოველებს, როგორიცაა კალია, მოლუსკი ან ადამიანი. შეგვიძლია თუ არა დავასკვნათ, ცხოველთა ევოლუციის რომელ ეტაპზე დაიწყო ამ სტრუქტურების ჩამოყალიბება?

კონცეპცია 32.2

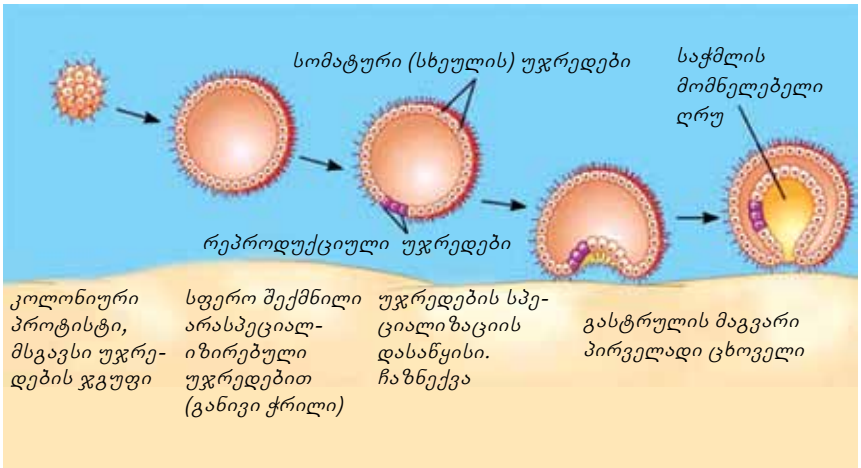
ცხოველთა ისტორია შესაძლებელია მილიარდ წელზე მეტ დროს გრძელდება

ცხოველთა სამეფოში შედიან არა მარტო მრავალნაირი თანამედროვე სახეობები, არამედ გადაშენებული სახეობები, რომელთა რიცხვი გაცილებით მეტია ამჟამად არსებულ სახეობათა რიცხვზე. (ზოგიერთი პალეობიოლოგი თვლის, რომ ოდესმე არსებული სახეობების 99% გადაშენდა) სხვადასხვა გამოკვლევების მიხედვით ცხოველთა გავრცელება დაიწყო მილიარდ წელზე მეტი დროს წინათ. მაგალითად, მოლეკულურ საათზე დაფუძნებული გამოკვლევებიდან გამომდინარეობს ვარაუდი, რომ ცხოველთა წინაპრები გამოეყვნენ სოკოების წინაპრებს 1,5 მილიარდი წლის წინ. თანამედროვე ცხოველების საერთო წინაპრის ანალოგიურმა გამოკვლევებმა გვაჩვენეს, რომ ის ცხოვრობდა 1,2 მილიარდიდან-800 მილიონი წლის წინათ. ეს საერთო წინაპარი წააგავდა თანამედროვე choanoflagellata-ს (სურათი 32.3) - უმარტივესებს (პროტისტებს), რომლებიც ცხოველების უახლოესი თანამედროვე ნათესავები არიან. ცხოველების საერთო წინაპარი როგორც ჩანს იყო კოლონიური, შოლტიანი უმარტივესი. (სურათი 32.4)

ამ სექციაში განვიხილავთ ნამარხებს რომლებიც ადასტურებენ ცხოველთა ევოლუციას ოთხი გეოლოგიური ერის განმავლობაში.



▲ სურათი 2.3 choanoflagellata-ს (ქოანოფლაგელატების) კოლონია. კოლონიის სიმაღლე 0,02 მმ არის.



▲ **სურათი 32.4** **ცხოველების შოლტიანი პროტისტებისგან წარმოშობის ჰიპოტეზა.** *(ისრები ევოლუციური დროის მაჩვენებელია).*

ნეოპროტეოზოური ერა (1 მილიარდი – 542 მილიონი წლის წინათ)

მიუხედავათ იმისა, რომ მოლეკულური მონაცემების მიხედვით ცხოველები 1,5 მილიარდი წლის წინათ წარმოიქმნენ, პირველი დადასტურებული ცხოველთა ნამარხები ითვლიან მხოლოდ 575 მილიონ წელიწადს. ამ ნამარხების ერთობლიობას ეძახიან ედიაკარას ფაუნას ავსტრალიის ედიაკარა მთების სახელით, სადაც ისინი პირველად აღმოაჩინეს. (სურათი 32.5) მსგავსი ნამარხები სხვა კონტინენტებზეც იყო აღმოჩენილი. აღმოჩნდა, რომ ზოგი ნანახი ცხოველი ენათესავება თანამედროვე კნიდარიებს, როგორიცაა მარჯნები (ნახეთ თავი 33). სხვა ნამარხები წარმოადგენენ რბილტანიან მოლუსკებს, გაქვავებული ანაბეჭდების გარკვეული რაოდენობა კი მიუთითებს რამდენიმე ფორმის ჭიების არსებობაზე.

მაკროსკოპულ ნამარხებთან ერთად ნეოპროტეოზოურ ქანებში ნანახია გადაშენებული მიკროსკოპული ცხოველების ნიშნები. როგორც ავღნიშნეთ 26 თავში ნათელია ჩინეთში აღმოჩენილი 570 მილიონი წლის ასაკის ემბრიონის ძირითადი სტრუქტურული ორგანიზაციის მსგავსება თანამედროვე ცხოველების ემბრიონებთან, თუმცა პალეონტოლოგებმა დღემდე დარწმუნებით არ იციან რომელ მონოფილეტურ ტაქსონს მიეკუთვნება ეს ემბრიონი. მომავალში ალბათ აღმოაჩენენ უფრო ძველ ნამარხებს, დღეისთვის ცნობილი ნამარხებიდან ნათლად ჩანს, რომ ნეოპროტეოზოური ერის დასასრული იყო ცხოველთა მრავალფეროვნების ზრდის პერიოდი.

▼ **სურათი 32.5** **ედიაკარას ნამარხები.** *575 მილიონი წლის ასაკის ნამარხები მოიცავენ:*

(ა) *მარტივი, რადიალური ფორმის, და*
(ბ) *მრავალსეგმენტიანი და მრავალკიდურიანი სხეულის მქონე ცხოველებს.*



პალეოზოური ერა (542–251 მილიონი წლის წინ)

ცხოველთა მრავალფეროვნება როგორც ჩანს მკვეთრად გაიზარდა 542-დან 525-მდე მილიონი წლის წინათ, პალეოზოური ერის ადრეულ კემბრიულ პერიოდში – ამ ფენომენს ხშირად იხენიებენ კემბრიულ აფეთქებად. იმ ქანებში, რომელთა ფორმირება მოხდა კემბრიული აფეთქების წინ, განასხვავებენ ცხოველთა ტიპების მცირე რაოდენობას. მაგრამ იმ ქანებში, რომელთა ასაკი 542-დან 525-მდე მილიონი წელია, პალეონტოლოგებმა ნახეს უძველესი ცხოველთა ნამარხები რომლებიც თანამედროვე ცხოველთა ტიპების ნახევარზე მეტს მოიცავენ. ბევრი ამ ნამარხებიდან, ვთქვათ ცხოველების გაქვავებული ჩონჩხები, გარეგნულად საკმაოდ განსხვავებულია თანამედროვე ცხოველების უმეტესობისგან (სურათი 32.6) მაგრამ პალეონტოლოგებმა დაადგინეს რომ კემბრიული ცხოველების ნამარხების უმეტესი ნაწილი თანამედროვე ცხოველთა ტიპების წარმომადგენლები ან ახლო ნათესავები არიან. ანუ კემბრიულ პერიოდში თანამედროვე ცხოველთა ტიპების ნახევარზე მეტი უკვე არსებობდა

კემბრიული აფეთქების მიზეზებზე მუშავდება რამდენიმე ჰიპოთეზა. ზოგი მკვლევარი თვლის, რომ კემბრიულ პერიოდში წარმოიქმნენ ახალი კავშირები მტაცებელსა და მსხვერპლს შორის, რის გამო ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედების შედეგად გაიზარდა სახეობათა მრავალფეროვნება. მტაცებლებმა შეიძინეს ადაპტაციები, მაგალითად მოძრაობის ახალი ფორმები, რომლებიც ეხმარებოდნენ მსხვერპლის დაჭერაში. მსხვერპლს ამასობაში გამოუმუშავდა ახალი დაცვის მექანიზმები, მაგალითად დამცველი ნიჟარები. მეორე ჰიპოთეზა დაფუძნებულია ატმოსფერული ჟანგბადის კონცენტრაციის ზრდაზე, რომელმაც განაპირობა კემბრიული აფეთქება. მეტი ჟანგბადის გამოყენების შესაძლებლობამ გაზარდა მაღალი მეტაბოლური კოეფიციენტის და დიდი სხეულის მქონე ცხოველების წარმატება. მესამე ჰიპოთეზიდან გამომდინარეობს, რომ hox გენების კომპლექსის ევოლუციამ გაზარდა განვითარების შესაძლებლობები, რაც გამოიხატა მორფოლოგიურ მრავალფეროვნებაში. ეს ჰიპოთეზები ერთმანეთს არ ეწინააღმდეგებიან, ასე რომ მტაცებელი — მსხვერპლის კა-



◀ *სურათი 32.6* ***კემბრიული ნამარხები.*** *მხატვარმა სხვადასხვა ორგანიზმების გარეგანი სახე აღადგინა. ეს ორგანიზმები ნაპოვნი იყო ბრიტანულ კოლუმბიაში, კანადაში. რკინის მადნის კაჟის ფენებში. სურათზე გამოსახულია ეს ცხოველები: იკაია (გველთევზას მსგავსი მცურავი ხერხემლიანი), Haluciginia (ზღვის ფსკერის ცხოველი გრძელი ბასრი გამონაზარდებით), Anomalocaris (დიდი ცხოველი კაუჭისმაგვარი კლანჭებით) და Marella (მარცხენა მხარეს მოცურავე ფეხსახსრიანი)*

ვშირი, ატმოსფერული ცვლილებები და განვითარების შესაძლებლობების ზრდა, ყველა ამ ფაქტორს შეიძლება საკუთარი როლი ეთამაშა ცხოველთა მრავალფეროვნების გაზრდაში.

კემბრიულ პერიოდს მოჰყვა ორდოვიკის, სილურის და დევონის პერიოდები. ამ დროს იზრდებოდა ცხოველთა მრავალფეროვნება, ცხოველთა ზოგი ტიპის მასობრივი გადაშენების პერიოდებთან მონაცვლეობით. ხერხემლიანები (თევზები) წყლის სამყაროს მთავარი მტაცებლები გახდნენ. მთავარი დიდი სიახლე „ინოვაცია“ რომელიც მოხდა 460 მილიონი წლის წინათ იყო ცხოველების ხმელეთზე გამოსვლა. ფეხსახსრიანებმა დაიწყეს ხმელეთის ათვისება, გაჩნდნენ ორწყვილფეხიანები (Diplopoda) და მრავალფეხიანები. გვიმრის გალებმა – გააფართოვეს იქ მობინადრე მწერების სასიცოცხლო შესაძლებლობები, ეს გალები ამ მწერების ზეგავლენით წარმოიქმნენ და 320 მილიონი წლის წინათ მათთვის სარგებლობა მოჰქონდათ. ისინი თავშესაფარს წარმოადგენდნენ მწერებისთვის. იმ დროდან მოყოლებული მწერები და მცენარეები ურთიერთმოქმედებენ ერთმანეთის ევოლუციაზე.

ხერხემლიანები გამოვიდნენ ხმელეთზე დაახლოებით 360 მილიონი წლის წინათ. წარმოიქმნა ხმელეთის ხერხემლიანების რამდენიმე ევოლუციური შტო. აქედან ორი დღემდე შემორჩა: ამფიბიები, როგორიცაა ბაყაყები და სალამანდრები და ამნიოტები (რეპტილიები და ძუძუმწოვრები) ამ ჯგუფის ყველა წარმომადგენლებს ტეტრაპოდებს (ოთხფეხიანებს) უწოდებენ. დაწვრილებით ამ ჯგუფზე 34-ე თავში ვისაუბრებთ.

მეზოზოური ერა (251–65.5 მილიონი წლის წინათ)

მეზოზოური ერის განმავლობაში ცხოველებში გაჩნდა სხეულის აგებულების რამდენიმე ფუნდამენტალურად ახალი ფორმა. ცხოველთა ტიპები რომელებიც პალეოზოური ერის განმავლობაში განვითარდნენ მეზოზოურ ერაში დაიწყეს გავრცელება ახალი ეკოლოგიური ნიშის ფარგლებში. ოკეანეებში გაჩნდნენ პირველი მარჯნის რიფები და ცხოველებს გაუჩნდათ ახალი საცხოვრებელი ადგილები (ნიშები). ზოგი რეპტილია დაბრუნდა წყალში და წარმატებას მიაღწია წყლის დიდი მტაცებლის სახით. ხმელეთზე მოხდა ტეტრაპოდების სხეულის აგებულების მოდიფიკაცია. პტეროზავრებს და ფრინველებს გაუჩნდათ ფრთები და ფრენისთვის აუცილებელი სხვა აღჭურვილობა. გაჩნდნენ, როგორც მტაცებელი ისე ბალახისმჭამელი დიდი დინოზავრები. ამავე დროს გაჩნდნენ პირველი ძუძუმწოვრები, ანუ სცენაზე გამოჩნდნენ პატარა მწერიჭამია ღამის ცხოველები.

ცენოზოური ერა (65.5 მილიონი წლის წინათ – დღემდე)

როგორც 30 თავში წაიკითხეთ ცენოზოურ ერაში მოხდა ძირეული ცვლილებები მწერებში და ყვავოლოვან მცენარეებში. ამ ერის დასაწყისში მოხდა ხმელეთის და ზღვის ცხოველების უამრავი სახეობის მასობრივი გადაშენება. გადაშენებულ სახეობებათა ჯგუფებს შორის იყვნენ ხმელეთის დიდი დინოზავრები და წყლის რეპტილიები. ადრეული ცენოზოური ერის ნამარხებიდან ნათელია დიდი ძუძუმწოვრების (მტაცებლების და ბალახისმჭამელების) რაოდენობის ზრდა. დინოზავრებისგან განთავისუფლებული ეკოლოგიური ნიშის დაკავება დაიწყეს ძუძუმწოვრებმა. ცენოზოური ერის განმავლობაში მოხდა კლიმატის თანდათანობითი ცვლილებაცივება. ამან გამოიწვია მნიშვნელოვანი ცვლილებები ძუძუმწოვრების ბევრ ევოლუციური შტოში. პრიმატების ზოგი აფრიკული სახეობა აღმოჩნდა ახალ საცხოვრებელ პირობებში (ღია სავანებში და მეჩხერ ტყეებში), რომლებმაც შეცვალეს ხშირი ტყეები. ამ სავანების მაიმუნებს შორის იყვნენ ჩვენი წინაპრებიც.

კონცეფცია ცხრილი 32.2

1. დაალაგეთ ცხოველთა ევოლუცის სტადიები შემდეგი ქრონოლოგიის მიხედვით — უძველესიდან უახლოესამდე. (ა) ძუძუმწოვრების გამოჩენა, (ბ) ხმელეთის ანტროპოდების გამოჩენა, (გ) ედიაკარული ფაუნა, (დ) დიდი, ფრენის უნარის არამქონე დინოზავრების გადაშენება.
2. ახსენით როგორ იყო განპირობებული კემბრიული პერიოდის ცხოველთა ევოლუციური შტოების მრავალფეროვნების შედარებით სწრაფი ზრდა იმ მიზეზებით, რომლებმაც გამოიწვიეს ორგანიზმების გარეგანი და შინაგანი ცვლილებები grade _ ევოლუციური საფეხური, clade – ევოლუციური შტო. lineage _ ასევე ევოლუციური შტო

თავი 32.3

ცხოველების დახასიათება შესაძლებელია მათი „სხეულის ზოგადი აგებულების“ მიხედვით

ერთ-ერთი კრიტერიუმი რომელსაც ზოოლოგები მიმართავენ ცხოველების კატეგორიებად დაჯგუფებისას არის განვითარების თვისებები და მორფოლოგიური ნიშნები. ცხოველების ჯგუფი, რომლებთაც ახასიათებთ ორგანიზაციის სირთულის ერთი და იგივე დონე ცნობილია ევოლუციური საფეხურის (grade) სახელით. ევოლუციური საფეხური და ევოლუციური შტო (კლადა) ერთი და იგივე არ არის. მაგალითისთვის მოვიყვანოთ ლოქორა: ცხოველთა კლასში, რომელსაც გასტროპოდებს, (მუცელფეხიანებს) ვეძახით შედის ბევრი ნიჟარის არამქონე სახეობა. ისინი ცნობილები არიან ლოქორების სახელით. მათთან ერთად ბევრი ნიჟარიანი სახეობაა, მაგალითად ლოკოკინები. ალბათ შეგიმჩნევით ბაღში ხმელეთის ლოქორები. ლოქორების ბევრი სახეობა კი წყლის ბინადარია. საერთო წინაპარი ყველა ამ სახეობას არ გააჩნია, ასე რომ ისისნი არ ქმნიან მონოფილეტურ კლადას (**იხ. სურათი 25.10**). მეტიც, ფილოგენეტურმა გამოკვლევებმა გვაჩვენა, რომ გასტროპოდების რამდენიმე ხაზმა დამოუკიდებლად დაკარგა ნიჟარები და გარდაიქმნა „ლოქორებად“. სხვა სიტყვებით, ლოქორების ევოლუციური საფეხური (გრეიდი) პოლიფილეტურია.

მორფოლოგიის და განვითარების თავისებურებები, რომლებიც განაპირობებენ ევოლუციურ საფეხურს (გრეიდს) გაერთიანებულნი არიან ფუნქციუნალურ ერთეულად რომელსაც „სხეულის გეგმას“(სხეულის ზოგადი აგებულება) ვეძახით. ახლა განვიხილოთ ცხოველების სხეულის აგებულების ზოგიერთი ძირითადი ნიშნები.

სიმეტრია

ცხოველების კატეგორიებად დაჯგუფება შესაძლებელია მათი სხეულის სიმეტრიის (ან მისი უქონლობის) მიხედვით. მაგალითად ღრუბელების უმეტესობას სიმეტრია საერთოდ არ გააჩნიათ. იმ ცხოველებს შორის, რომლებთაც აქვთ სიმეტრიული სხეული, სიმეტრია შეიძლება სხვადასხვა ფორმით იყოს წარმოდგენილი. ზოგიერთ ცხოველს აქვთ რადიალური სიმეტრა, ფორმა რომელიც ახასიათებს ყვავილის ქოთანს (**სურათი 32.7ა**). მაგალითად ზღვის ანემონებს აქვთ სხეულის ზევითა ნაწილი (ორალური ან პირის მხარე) და ფუძე (აბორალური, პირს მოშორებული), მხარე. მაგრამ მათ არ გააჩნიათ თავი, იშვიათად გააჩნია უკანა მხარე, და მარჯვენა და მარცხენა მხარეები.

ორმხვრივი სიმეტრია, ნიჩაბი ბილატერალური სიმეტრიის მაგალითია. (**სურათი 32.7 ბ**). ბილატერალური სიმეტრიის მქონე ცხოველს გააჩნია დორსალური ანუ ზედა ნაწილი და ვენტრალური ანუ (ქვევდა) ნაწილი ისევე, როგორც მარჯვენა და მარცხენა მხარეები. ასევე ანტერიორული (თავის) ბოლო პირით და პოსტერიორული (კუდის) ბოლო. ბევრ ბილატერალური სიმეტრიის სხეულის გეგმის მქონე ცხოველს (როგორებიცაა ანტროპოდები ანუ ფეხსასრიანები და ძუძუმწოვრები) აქვთ მგრძნობიარე ორგანოები, რომლებიც თავმოყრილია ანტერიორულ ბოლოზე, მათ შორის ცენტრალური ნერვული სისტემა „ტვინი“ რომელიც თავშია მოთავსებული. ევოლუციის ამ გზას კეფალიზაცია ჰქვია. (ბერძნულიდან kephale, თავი).

ცხოველების სხეულის სიმეტრია ძირითადად შეესაბამება მათ ცხოვრების ნირს, ბევრი რადიალური სიმეტრიის მქონე ცხოველი არის მჯდომიარე (უძრავი, სუბსტრატზე მიმაგრებულები მთელი ცხოვრების მანძილზე) ან პლანქტონური (დინებას მიჰყვება ან ნელა მიცურავს, მაგალითად მედუზები). სხეულის სიმეტრიული აგებულება ეხმარება ამ ცხოველებს სხეულის ყველა მხარით თანაბრად შეეხონ გარემოს. საპირისპიროდ, ბილატერალური სიმეტრიის მქონე ცხოველები ძირითადად აქტიურად გადაადგილდებიან. ცენტრალური ნერვული სისტა საშუალებას აძლევს ამ ცხოველებს განახორციელონ



(ა) რადიალური სიმეტრია. რადიალური სიმეტრიის მქონე ცხოველის სხეულის ნაწილები, მაგალითად ზღვის ანემონის (ჯგუფი cnidaria) განშტოვდება ცენტრიდან. ცენტრზე გამავალი ნებისმიერი წარმოსახვითი კვეთა დაყოფს მას ორ თანაბარ ნაწილად.



(ბ) ბილატერალური სიმეტრია. ბილატერალური სიმეტრიის მქონე ცხოველს, როგორიც კიბორჩხალაა (ჯგუფი ფეხსასრიანები) აქვს სხეულის მარჯვენა და მარცხენა მხარეები. მარტო ერთი წარმოსახვითი კვეტა გაყოს მის სხეულს ორ თანაბარ ნაწილად.

▲ *სურათი 32.7* ***სხეულის სიმეტრია.*** *ამ სურათზე გამოხატულია ყვავილის ქოთანი და ნიჩაბი, იმისთვის, რომ დაგეხმაროთ რადიალური და ბილატერალური (ორმხვრივი) სიმეტრიის გაიხსენებაში*

რთული მოძრაობები, როგორიცაა: ცოცვა, მიწის თხრა და სოროების შექმნა, ფრენა, ან ცურვა. სხეულის სიმეტრიის ეს ორი ფუნდამენტალურად განსხვავებული სახე ალბათ გაჩნდა ცხოველთა არსებობის ისტორიის ადრეულ ეტაპზე. (**ნახეთ სურათი 32.5**).

ქსოვილები

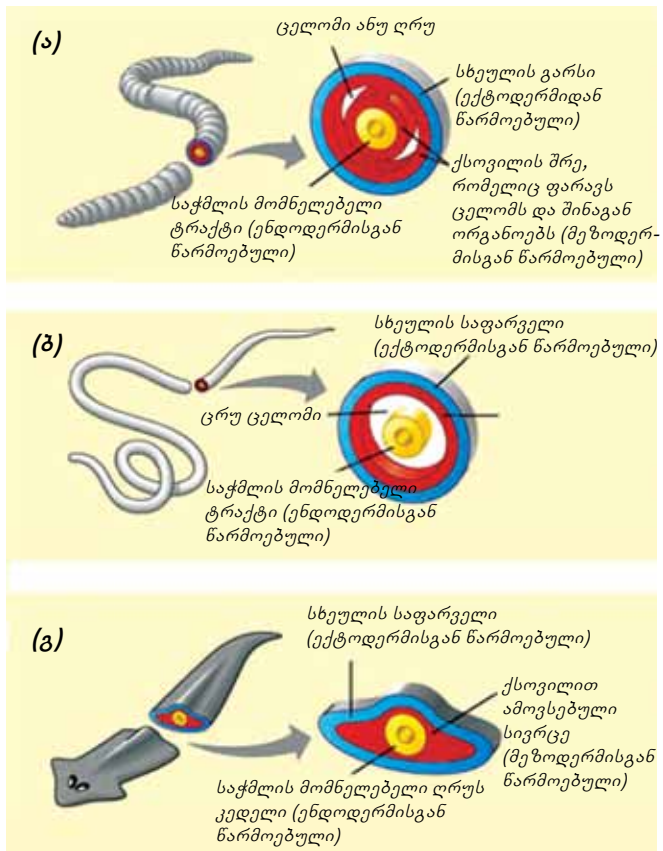
ცხოველთა სხეულის აგებულება იცვლება ასევე მათი ქსოვილების ორგანიზაციის შესაბამისად. ნამდვილი ქსოვილი წარმოადგენს სპეციალიზირებული უჯრედების ერთობლიობას, რომლებიც სხვა ქსოვილებისგან მემბრანის შრეებით არიან გამოყოფილნი. ღრუბელებს არა აქვთ ნამდვილი ქსოვილები. ყველა სხვა ცხოველებს ემბრიონული შრეები უვითარდებათ გასტრულაციის პროცესში, როგორც ამ თავის დასაწყისში წაიკითხეთ (ნახეთ სურათი 32.2). განვითარების განმავლობაში ამ კონცენტრირებული შრეებიდან რომლებსაც ემბრიონულ შრეებს ეძახიან წარმოიქმნება სხეულის სხვადასხვა ქსოვილი და ორგანო. ექტოდერმა ემბრიონული შრეა რომელიც ემბრიონის ზედაპირს ფარავს, ის აძლევს დასაბამს ცხოველის სხვა მფარავი ქსოვილების განვითარებას და ზოგიერთ ტიპში9 ცენტრეალური ნერვული სისტემის განვითარებას. ენდოდერმა ყველაზე ღრმა ემბრიონული შრე, საჭმლის მომნელებელი მილის ან არქენტერონის განვითარებას აძლევს დასაბამს. მისგან ასევე საჭმლის მომნელებელი ტრაქტი და მისგან წარმოებული სხვა ორგანოები ვითარდებიან, მაგალითად ხერხემლიანებში ღვიძლი და ფილტვები.

ცხოველებს, რომლებსაც მარტო ეს ორი ემბრიონული შრე გააჩნიათ დიპლობლასტები უწოდეს. დიპლობლასტებში შედიან ცხოველები, რომლებსაც კნიდარიებს ვეძახით (მაგალითად ზოოპლანქტონის ჟელესმაგვარი ცხოველები, მარჯნები და სავარცხლურები (Ctenophora) (ნახეთ თავი 33)). სხვა ცხოველებს აქვთ მესამე ემბრიონული შრე, რომელსაც მეზოდერმა ჰქვია. ის განლაგებულია ექტოდერმასა და ენდოდერმას შორის. ამ ცხოველებს ტრიპლობლასტებს ეძახიან. (სამი ემბრიონული შრის მქონე). ტრიპლობლასტებში მეზოდერმიდან ვითარდებიან კუნთები და სხვა ორგანოების უმეტესობა. ეს ორგანოები განლაგებულნი არიან საჭმლის მომნელებელ მილსა და გარეგან საფარს შორის. ტრიპლობლასტებში შედიან ყველა ბილატერალური სიმეტრიის მქონე ცხოველები, ბრტყელი ჭიებიდან – ფეხსასრიანები –ხერხემლიანებამდე. (ზოგიერთ დიპლობლასტურ ცხოველს გააჩნია მესამე შრე, მა-

(ა) ცელომატი. *ცელომატებს, მაგალითად ანელიდებს აქვთ ნამდვილი ცელომი, სხეულის ღრუ, რომელიც მთლიანად მეზოდერმული წარმოშობის ქსოვილითაა შემოსაზღვრული. საჭმლის მომნელებელი ტრაქტი (ენდოდერმისგან) ცელომი, სხეულის საფარი (ექტოდერმისგან) ცელომის შემოსაზღვრელი ქსოვილის შრეები, იგივე შრეებზე არიან ჩამოკიდებულები შინაგანი ორგანოები (მეზოდერმისგან)*

(ბ) ფსევდოცელომატები. *ფსევდოცელომატებს, მაგალითად ნემატოდებს აქვთ სხეულის ღრუ, რომელიც მარტო ნაწილობრივ შემოსაზღვრულია მეზოდერმიდან წარმოებული ქსოვილით. ფსევდოცელომი. საჭმლის მომნელებელი ტრაქტი. (ენდოდერმისგან) სხეულის საფარი(ექტოდერმისგან) კუნთოვანი შრე (მეზოდერმისგან)*

(გ) აცელომატები. *აცელომატებს, მაგალითად ბრტყელ ჭიებს არა აქვთ სხეულის ღრუ საჭმლის მომნელებელ ღრუსა და სხეულის გარეგან კედელს შორის. სხეულის საფარი (ექტოდერმისგან) ქსოვილით ამოვსებული ადგილი (მეზოდერმისგან), საჭმლის მომნელებელი ღრუს კედელი (ენდოდერმისგან)*



▲ *სურათი 32.8* ***ტრიპლობლასტური ცხოველების სხეულის გეგმა. ცხოველების სხვადასხვა ორგანოთა სისტემები ვითარდებიან სამიემბრიონული შრიდან. ცისფერია ექტოდერმიდან განვითარებული ქსოვილები, წითელი – მეზოდერმიდან, ყვითელი- ენდოდერმიდან.***

გრამ ის არ არის იმდენად კარგად განვითარებული როგორც იმ ცხოველების მეზოდერმა, რომლებსაც ტრიპლობლასტები დაარქვეს).

სხეულის ღრუ

ზოგ ტრიპლობლატურ ცხოველს აქვს სხეულის ღრუ, სითხით ამოვსებული სივრცე რომელიც გამოყოფს საჭმლის მომნელებელ სისტემას სხეულის გარეგანი კედელისგან. ეს სხეულის ღრუ ასევე ცნობილია ცელომის სახელით(ბერძნულად koilos, ცარიელი). ეგრეთ წოდებული „ნამდვილი“ ცელომები წარმოიქმნება მეზოდერმიდან წარმოებული ქსოვილისგან. სხეულის ღრუს შემომფარგლელი ქსოვილის შიგნითა და გარეთა შრეები, დორსალურად (ზემოდან) და ვენტრალურად (ქვემოდან) უერთებიან ერთმანეთს და ქმნიან სტრუქტურას, რომელსაც მეზენტერიას ეძახიან. მასზე მიმაგრებულები (ჩამოკიდებულები) არიან შინაგანი ორგანოები. ცხოველებს რომლებსაც „ნამდვილი“ ცელომი გააჩნიათ ეძახიან ცელომატებს (ცელომიანებს) (სურათი 32.8ა). ზოგ ტრიპლობლასტურ ცხოველს აქვს ღრუ, რომელიც ბლასტოცელომიდან არის ფორმირებული და არა მეზოდერმიდან (სურათი 32.8ბ). ასეთ ღრუს „ცრუცელომს, ფსევდოცელომს“ ეძახიან (ბერძნულიდან pseudo — ცრუ) და ცხოველებს, რომლებსაც ასეთი ღრუ გააჩნიათ ფსევდოცელომატებს (ცრუცელომიანებს). სახელის მიუხედავად თვით ფსევდოცელომი ცრუ არ არის ის სრულიად ფუნქციონალური ღრუა.

და ბოლოს, ზოგ ტრიპლობლასტურ ცხოველს ცელომი სრულებითაც არ გააჩნია. (სურათი 32.8 ბ). ისინი ცნობილნი არიან როგორც აცელომატები (ცელომის არა მქონე) (ბერძნულად a ნიშნავს გარეშე).

სხეულის ღრუს ბევრი ფუნქცია გააჩნია. მისი სითხით გარშემორტყმულნი არიან შინაგანი ორგანოები, ის იცავს მათ შინაგანი დაზიანებისგან. რბილტანიან ცელომატებში, როგორიცაა მიწის ჭიები, ცელომი შეიცავს არაკუმშვად სითხეს, რომელიც ხერხემლის მაგივრობას უწევს ორგანიზმს. მისი დახმარებით კუნთებს შეუძლიათ ფუნქციონირება. სხეულის ღრუ არ აძლევს შინაგან ორგანოებს გარეგანი კედლისგან დამოუკიდებლად ზრდის და მოძრაობის საშუალებას. თქვენი ცელომი რომ არა, სხეულის ზედაპირზე შესამჩნევი იქმნებოდა გულის ყოველი ძგერა და ნაწლავების შეკუმშვა.

ფილოგენეტური კვლევები ადასტურებენ, რომ ნამდვილი ცელომი და ფსევდოცელომი რამდენჯერმე წარმოიქმნებოდა ევოლუციის განმავლობაში. ასე რომ ცნება ცელომატები და ფსევდოცელომატები ეხება ევოლუციურ საფეხურს და არა ევოლუციურ შტოს.

პროტოსტომების (პირველადპირიანების) და დეუტეროსტომების (მეორადპირიანების) განვითარება

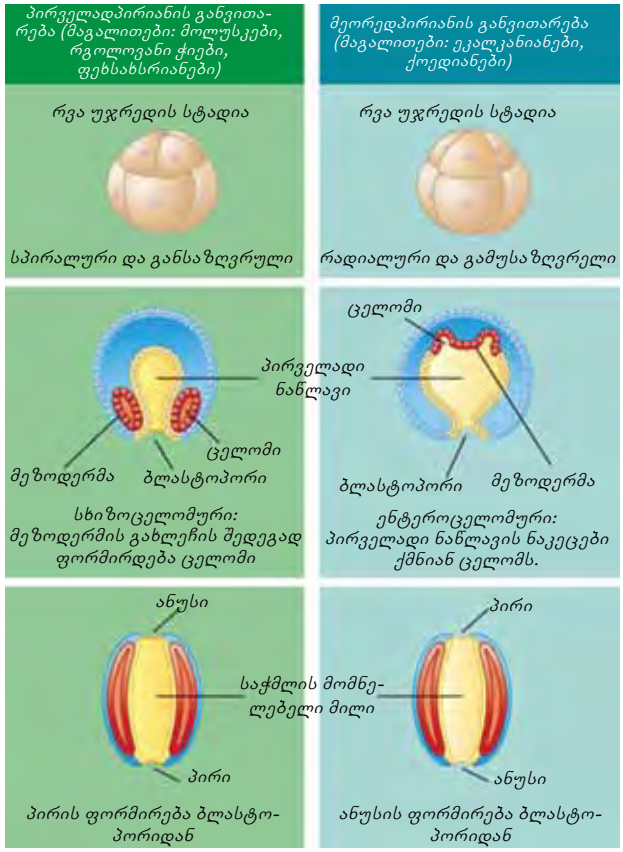
ადრეული განვითარების გარკვეულ თვისებებზე დაყრდნობით, ბევრი ცხოველი განვითარების ხერხის მიხედვით შეიძლება ორ ჯგუფად დავყოთ. პროტოსტომული განვითარების და დეუტოროსტომული განვითარების მქონე ცხოველებად. ანუ პირველადპირიანებად და მეორადპირიანებად. განვითარების ამ გზებს ხშირად სამი ნიშნით ვასხვავებთ.

დაყოფა

ბევრი პირველადპირიანი ცხოველის თვისებაა სპირალური დაყოფა, რომლის დროს უჯრედის დაყოფის მიმართულება დიაგონალურია ემბრიონის ვერტიკალური ღერძის მიმართ. როგორც ჩანს სპირალური დაყოფის მქონე ჩანასახის რვა უჯრედიანი სტადიიდან, ზედა შრის მცირე ზომის ოთხი უჯრედი განლაგდება ქვედა შრის, დიდი ზომის უჯრედებს შორის არსებულ ჩაღრმავებებში. (სურათი 32.9ა). ეგრეთ წოდებული დეტერმინირებული ანუ განსაზღვრული დაყოფის დროს, რომელიც ზოგიერთი ცხოველის ემბრიონს ახასიათებს ყოველ ემბრიონულ უჯრედს მკაცრად განსაზღვრული „ბედი“ აქვს გაყოფის ძალიან ადრეულ სტადიაზე. ლოკოკინის ოთხუჯრედიან სტადიაზე მყოფი ემბრიონიდან თუ ერთ უჯრედს გამოვყოფთ, ის ვერ განვითარდება სიცოცხლის უნარიან ემბრიონში, მას სხეულის ბევრი ნაწილი დააკლდება.

პირველადპირიანების განვითარება: მაგალითები: მოლუსკები, რგოლოვანი ჭიები, ფეხსასრიანები. რვა უჯრედის სტადია. სპირალური და დეტერმინირებული. სხიზოცელომური მეზოდერმის მასივი იხლიჩება და წარმოქმნის ცელომს. მეზოდერმა, ცელომი, ბლასტოპორი, პირველადი ნაწლავი. პირი წარმოიქმნება ბლასტოპორიდან. ანუსი, პირი. მეორადპირიანების განვითარება. (მაგალითი: ეკალკანიანები, ხერხემლიანები) რვაუჯრედის სტადია. რადიალური და განუსაზღვრელი. ენტეროცელომური – პირველადი ნაწლავის ნაკეცები წარმოქმნიან ცელომს. ცელომი, ბლასტოპორი, მეზოდერმა. ანუსი ვითარდება ბლასტოპორიდან. პირი, ანუსი.

დაყოფის სპირალური მოდელის საპირისპიროდ, მეორადპირიანების განვითარებისთვის ძირითადად დამახასიათებელია რადიალური დაყოფა. ამ დროს დაყოფა მიმდინარეობს პარალელურად ან პერპენდიკულარულად კვერცხის ვერტიკალური ღერძის მიმართ; როგორც ჩანს ჩანასახის რვა-უჯრედის სტადიიდან, უჯრედები ზუსტად ერთი მეორის ქვევით არიან განლაგებულნი. მეორადპირიანების უმეტესობისთვის დამახასიათებელია განუსაზღვრელი ანუ არადეტერმინირებული დაყოფა, რაც იმას ნიშნავს, რომ ყოველი უჯრედი დაყოფის ადრეულ სტადიაზე ინარჩუნებს ნორმალურ ემბრიონად განვითარების შესაძლებლობას. მაგალითად, თუ ზღვის ვარსკვლავის უჯრედებს ერთმანეთისგან გამოვყოფთ ოთხი უჯრედის სტადიის დროს, ყოველი ამ ოთხი უჯრედიდან ლარვად გადაიქცევა. ადამიანის ჩანასახის არადეტერმინირებული დაყოფის შედეგად, შესაძლებელია იდენტური ტყუპების გაჩენა. ეს თვისება ასევე ხსნის ემბრიონული „ღერძული უჯრედების“ განვითარების ცვალებადობას, რის გამო ჩნდება მრავალ დაავადებასთან ბრძოლის ახალი გზები, მაგალითად: დიაბეტი ბავშვებში, პარკინსონის დაავადება, ალცჰაიმერის დაავადება და ა.შ. (ნახეთ თავი 21)



ა) ***დაყოფა.*** *როგორც წესი პირველად პირიანების განვითარება იწყება სპირალური დეტერმინირებული (განსაზღვრული) გაყოფით. მეორადპირიანების განვითარებისთვის დამახასიათებელია რადიალური არადეტერმინირებული (განუსაზღვრელი) დაყოფა.*

(ბ) ***ცელომის ფორმირება.*** *ცელომის ფორმირება იწყება გასტრულაციის დროს. პირველადპირიანებში ცელომი ვითარდება მეზოდერმის გახლეჩის ადგილას (სხიზოცელომური განვითარება). მეორადპირიანებში ცელომი ვითარდება პირველადი ნაწლავის მეზოდერმალური გამონაბურცებიდან (ენტეროცელომური განვითარება)*

(გ) ***ბლასტოპორის ბედი.*** *პირველადპირიანებში პირი ბლასტოპორიდან ვითარდება. მეორადპირიანებში მეორე ღია ბოლოდან ვითარდება პირი.*

◀ *სურათი 32.9* ***პირველადპირიანების და მეორადპირიანების განვითარების შედარება.*** *აქ გამოხატულია ზოგადი სხვაობა განვითარების ამ გზებს შორის, თუმცა არსებობს ბევრი გამონაკლისი ამ მოდელიდან — (ცისფერია ექტოდერმა; წითელი — მეზოდერმა; ყვითელი — ენდოდერმა)*

ცელომის ფორმირება

მეორე სხვაობა პროტოსტომებსა (პირველადპირიანები) და დეუტეროსტომების (მეორადპირიანები) განვითარებას შორის თავს იჩენს განვითარების უფრო გვიან სტადიაზე. გასტრულაციის დროს ხდება ემბრიონის საჭმლის მომნელებელი მილის ფორმირება. საწყის სტადიაზე მას დახურული, ბრმა ტომარის ფორმა აქვს. ამას პირველადი ნაწლავი, ანუ არქენტერონი ჰქვია. (**სურათი 32.9 ბ**). პირველადპირიანებში არქენტერონის ფორმირების შემდეგ მეზოდერმის საწყისი მასივი იხლიჩება და ქმნის ცელომურ ღრუს, ეს სქემა ცნობილია სხიზოცელური განვითარების სახელით (ბერძნულიდან schizein – გახლეჩა). საპირისპიროდ, მეორადპირიანების განვითარებისას სხეულის ღრუს ფორმირება ენტეროცელური გზით ხდება: მეზოდერმა გამოეყოფა პირველადი ნაწლავის კედელს და წარმოქმნილი სივრცე ქმნის ცელომს (**იხ. სურათი 32.9 ბ**)

ბლასტოპორის ბედი

ძირითადი ნიშანი, რომელიც განასხვავებს განვითარების ორ სახეს არის ბლასტოპორის ბედი. ბლასტოპორი ჩაღრმავებაა, რომელიც გასტრულაციის დროს პირველადი ნაწლავის ფორმირებას აძლევს დასაბამს (**სურათი 32.9 გ**). პირველადი ნაწლავის განვითარების მერე გასტრულის მოპირდაპირე მხარეს წარმოიქმნება მეორე ნახვრეტი. საბოლოოდ ბლასტოპორი და მეორე ნახვრეტი გარდაიქმნებიან საჭმლის მომნელებელი მილის ორ ღია ბოლოდ (პირი და ანუსი). პირველადპირიანებში პირი ძირითადად ვითარდება პირველი ღია ბოლოდან, ბლასტოპორიდან. ამის გამო მათ დაარქვეს პირველადპირიანები (პროტოსტომები) (ბერძნულად protos პირველია და stoma პირი) მეორედპირიანების - დეუტეროსტომების (ბერძნულიდან deuteros მეორე) განვითარებისას პირი წარმოიქმნება მეორე ღია ბოლოდან, და ბლასტოპორი კი გარდაიქმნება ანუსად.

კონტროლის ტესტი 32.3

1. რატომ არის მნიშვნელოვანი განვასხვავოთ ევოლუციური საფეხური და ევოლუციური შტო?
2. შეადარეთ ლოკოკინას (მოლუსკი) და ადამიანის (ხერხემლიანი) ადრეული განვითარების სამი დამახასიათებელი ნიშანი.

კონცეფცია 32.4

ორ ჩამყვან ჰიპოთეზას შორის თანხმობაა ცხოველთა ფილოგენეტიკური ხის ძირითადი თვისებების შესახებ

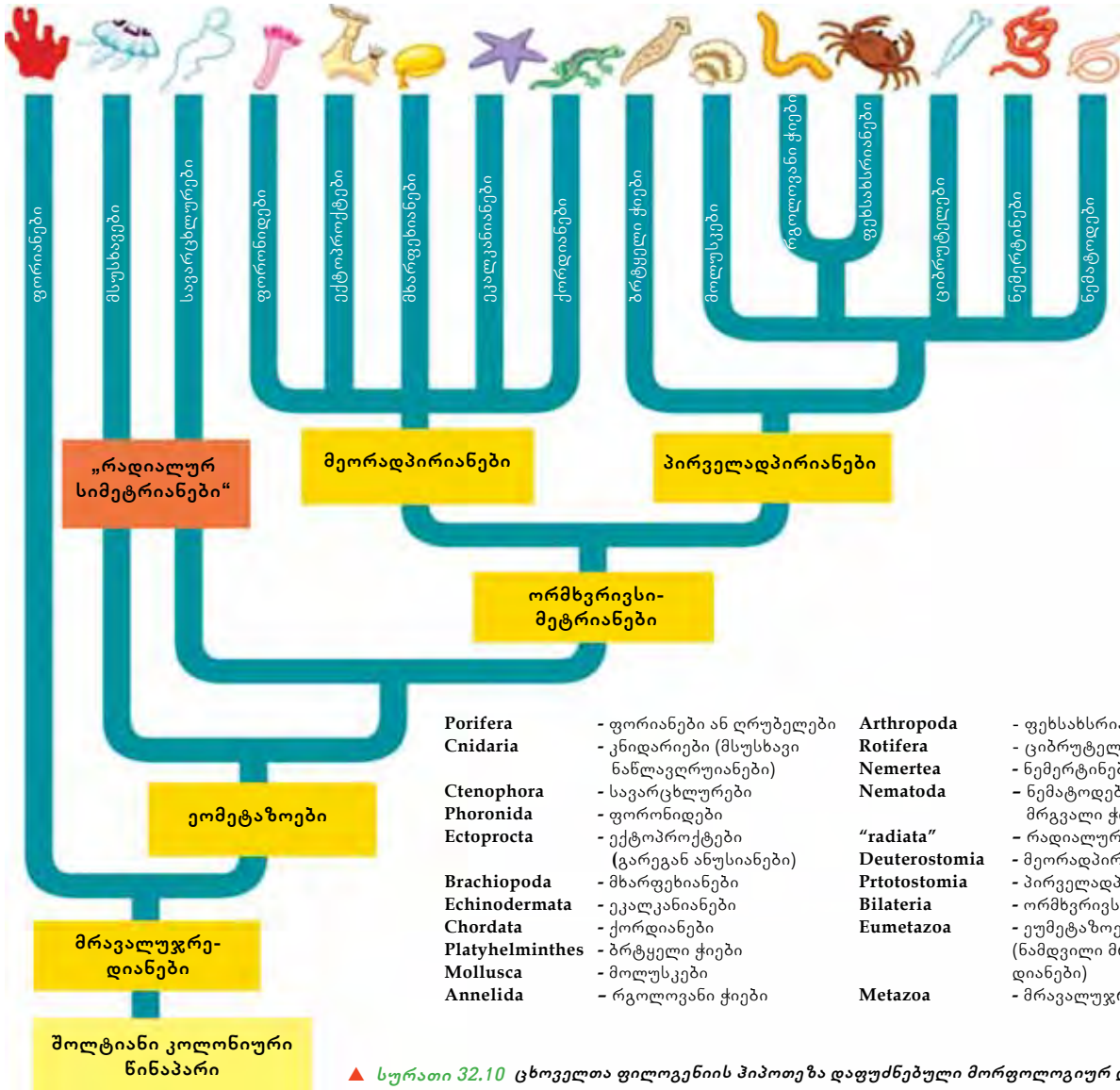
ზოოლოგები სადღეისოდ არჩევენ ცხოველთა 35 ტიპს (ფილას). ნათესაური კავშირი ამ ფილებს შორის კამათის საგნად რჩება. ბევრი ბიოლოგი სტუდენტი გაოგნებულია იმით, რომ სახეძღვანელოებში გამოხატული ფილოგენეტური ხე შეიძლება განსხვავდებოდეს რომელიმე სამეცნიერო ნაშრომში გამოხატული ფილოგენეტური ხისგან. ანუ ძნელია ამ ხის „დაჯერება“. ამ მიმართულებით კვლევები გრძელდება და ფილოგენეტური ხე მუდმივად იცვლება. ამ სქემისთვის დამახასიათებელი არასარწმუნოება იმის ცოცხალი შეხსენებაა, რომ მეცნიერება კვლევის პროცესია და როგორც ყველა პროცესი არის დინამიური. მკვლევარების ჰიპოთეზები ცხოველთა ფილოგენიაზე ეფუძნებოდნენ ცხოველთა მორფოლოგიის (აგებულების) შესწავლას. ზოოლოგებმა 1990 წლებში მიმართეს მოლეკულურ გენეტიკას ცხოველთა სისტემატიკის შესასწავლად. ნაკლებად შესწავლილი ტიპების გამოკვლევამ ახალი მეთოდების გამოყენებით, (მათ შორის ნამარხების ანალიზი მოლეკულურ-გენეტიკური მეთოდების მეშვეობით), გვაჩვენა ცხოველთა სხვადასხვა ჯგუფებში რომელი ნიშნებია პირველადი და რომლები არიან წარმოებულები. გახსოვდეთ, რომ მეცნიერება ცოდნის სხვა გზებისგან იმით განსხვავდება, რომ მეცნიერული იდეების უარყოფა შესაძლებელია ექსპერიმენტით მათი შემოწმების მერე, დაკვირვებების და ახალი ანალიტიკური მეთოდების გამოყენებით.

ფილოგენეტური სისტემატიკა დღეს დაფუძნებულია ევოლუციური შტოების იდენტიფიკაციაზე. ევოლუციური შტო (კლადა) როგორც ვთქვით მონოფილეტური ტაქსონების ერთობლიობაა, ამ ტაქსონებისთვის და მათი საერთო ნათესავებისთვის უნიკალური მეორადი (პირველადიდან წარმოებული) საერთო თვისებებით. (ნახეთ თავი 25, რომ გაიხსენოთ კლადისტური ანალიზი და ფილოგენეტური სისტემატიკა) კლადისტურ მეთოდებზე დაყრდნობით აგებულ ფილოგენეტურ ხეს აქვს კლადების იერარქიის ფორმა, მცირე კლადები მოთავსებულნი არიან უფრო დიდ კლადებში (შესაბამისად ხის უფრო წვრილი და უფრო მსხვილი ტოტები). ცხოველების საერთო მეორადი თვისებების აღწერა - კერძო ჰიპოთეზების წარმოქმნის წყაროა. ევოლუციური შტო (კლადა) შეიძლება განისაზღვროს ანატომიური და ემბრიონული მსგავსებების მიხედვით, რომლთა ჰომოლოგიურობის შესახებ მკვლევარები შეთანხმდნენ.

მოგვიანებით, მკვლევარებმა ახალი მონაცემები მიიღეს სხვადასხვა სახეობების ცილების მონომერული თანმიმდევრობების ან ბირთვის ამინომჟავების შედარების შედეგად. ამ მონაცემების მიხედვით ხდება საერთო წინაპრის დადგენა და კლადას განსაზღვრა. გამოვიყენებთ „ტრადიციულ“ მორფოლოგიურ თვისებებზე აგებულ მონაცემებს, თუ „ახალ“ მოლეკულურ — განეტიკურ მონაცემებს ან ორივეს ერთად, შედეგი ასახული ფილოგენეტურ ხეზე ერთი და იგივე იქნება. რომ მივხვდეთ რაზე კამათობენ ცხოველთა სისტემატიკოსები, მოდით შევამოწმოთ ორი ფილოგენეტური ჰიპოთეზა. ეს ჰიპოთეზები შემდეგ ორ გვერდზე ფილოგენეტური ხეების სახითაა წარმოდგენილი. **32.10 სურათზე** გამოსახული ხე დაფუძნებულია მორფოლოგიური თვისებების სისტემატიკურ ანალისზე. **სურათი 32.11** გამარტივებული მოდელია უკანასკნელი მოლეკულური-გენეტიკური გამოკვლევების.

საკითხები, რომლებზეც არსებობს თანხმობა ჰიპოთეზები თანხმდებიან ცხოველების ფილოგენიის ძირითადი თვისებების რაოდენობის თაობაზე. ყოველი პუნქტის წაკითხვისას ყურადღება მიაქციეთ, თუ როგორ აისახება ეს პუნქტი ფილოგენეტურ ხეებზე (**სურათები 32.10 და 32.11.**)

1. **ყველა ცხოველს საერთო წინაპარი გააჩნია**. ფილოგენეტური ხეების უმეტესობიდან ჩანს, რომ ცხოველთა სამეფო არის მონოფილეტური. ის მრავალუჯრედებიანების ევოლუციურ შტოს წარმოადგენს. სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, ყველა თანამედროვე და გადაშენებული ცხოველების ევოლუციურ შტოებს უკანა სვლით რომ მივყვეთ, მათ საერთო წინაპრამდე მივალთ.
2. **ღრუბელები პრიმიტიული ცხოველები არიან**. თანამედროვე ტიპებს შორის ცხოველთა ორივე ფილოგენეტიკურ ხეზე ღრუბელები (ფილა პორიფერა – ნასვრეტებიანები) ხის ფუძესთან ახლოს გამოეყოფიან სხვა ცხოველებს. ისინი წარმოადგენენ პარაზოანების (ეს ნიშნავს ცხოველებს გარეთ) ევოლუციური ორგანიზაცის საფეხურს. ქსოვილები გაჩნდნენ იმის მერე, რაც ღრუბელები სხვა ცხოველებს გამოეყვნენ. თანამედროვე მოლეკულურ-გენეტიკური გამოკვლევების მიხედვით ღრუბელები პარაფილეტურები არიან, როგორც ეს 32.11 სურათზეა აღნიშნულია.
3. **Eumetazoa -** ეს ევოლუციური შტო აერთიანებს ნამდვილი ქსოვილების მქონე ცხოველებს. ყველა ცხოველი ღრუბელების გარდა მიეკუთვნება ეუმეტაზოანების „ნამდვილი ცხოველები“ ევოლუციურ შტოს. თანამედროვე ნამდვილი ცხოველების საერთო წინაპარმა ევოლუციის პროცესში შეიძინა ნამდვილი ქსოვილები. ნამდვილი ცხოველების ევოლუციური შტოს პრიმიტიული წარმომადგენლები არიან ტიპი Cnidaria (მსუსხავი ნაწლავღრუიანები, აქ შეიდიან მედუზები) და Ctenophora (სავარცხლურები) ამ პრიმიტიულ ნამდვილ ცხოველებს ორი ჩანასახოვანი შრე და როგორც წესი რადიალური სიმეტრია გააჩნიათ. ამოტიმ მათ ერთ ევოლუციურ საფეხურში (გრადა) ათავსებენ, რომელსაც Radiata (სხივარები) ეძახიან.
4. **ცხოველების ძირითადი ჯგუფი ეკუთვნის Bilateria (ორმხრივსიმეტრიანები) ევოლუციურ შტოს (კლადას).** ორმხრივი სიმეტრია არის ის საერთო მეორადი თვისება რომელიც გვეხმარება იმ ევოლუციური შტოს (და ევოლუციური საფეხურის) განსაზღვრაში, სადაც ორმხრივსიმეტრიანების ძირითადი ტიპები შედიან. კემბრიული აფეთქება ძირითადად ორმხრივსიმეტრიანების მრავალფეროვნების სწრაფ ზრდასთან არის დაკავშირებული.
5. **ხერხემლიანები და ზოგი სხვა ტიპები მიეკუთვნებიან მეორადპირიანებს**. ტერმინი მეორადპირიანები არა მარტო ევოლუციურ საფეხურს გულისხმობს, არამედ ევოლუციურ შტოსაც, რომელშიც შედიან ხერხემლიანე-



Porifera	- ფორიანები ან ღრუბელები	**Arthropoda**	- ფეხსახსრიანები
Cnidaria	- კნიდარიები (მსუსხავი ნაწლავღრუიანები)	**Rotifera**	- ციბრუტელები
		Nemertea	- ნემერტინები
Ctenophora	- სავარცხლურები	**Nematoda**	– ნემატოდები ან მრგვალი ჭიები
Phoronida	- ფორონიდები		
Ectoprocta	- ექტოპროქტები (გარეგან ანუსიანები)	**“radiata”**	– რადიალურ სიმეტრიანები
		Deuterostomia	- მეორადპირიანები
Brachiopoda	- მხარფეხიანები	**Prtotostomia**	- პირველადპირიანები
Echinodermata	- ეკალკანიანები	**Bilateria**	- ორმხვრივსიმეტრიანები
Chordata	- ქორდიანები	**Eumetazoa**	- ეუმეტაზოები (ნამდვილი მრავალუჯრედიანები)
Platyhelminthes	- ბრტყელი ჭიები		
Mollusca	- მოლუსკები		
Annelida	– რგოლოვანი ჭიები	**Metazoa**	- მრავალუჯრედიანები

▲ *სურათი 32.10 ცხოველთა ფილოგენიის ჰიპოთეზა დაფუძნებული მორფოლოგიურ და განვითარების თვისებებზე. ორმხრივსიმეტრიულ ცხოველებში შედის ორი დიდი ჯგუფი: პირველადპირიანები და მეორადპირიანები.*

ბი. (გაითვალისწინეთ, რომ ეს ორი ჰიპოთეზა არ თანხმდება იმაში, თუ კიდევ რომელი ტიპები შედიან მეორედპირიანებში)

უთანხმოება ორმხრივსიმეტრიული ცხოველების გამო

მართალია ეს ორი ფილოგენეტური ჰიპოთეზა თანხმდება ცხოველთა ფილოგენეტური ხის ზოგადი აგებულების თაობაზე, მაგრამ მათ შორის უთანხმოებაა რამდენიმე მნიშვნელოვანი პუნქტის გამო. აქედან ყველაზე მნიშვნელოვანია ნათესაური კავშირი ორმხვრივსიმეტრიანებს შორის. მორფოლოგიაზე აგებული ფილოგენეტიკური ხე 32.10 სურათზე ყოფს ორმხრივსიმეტრიანებს ორ ევოლუციურ შტოდ: მეორადპირიანებად და პირველადპირიანებად. ანუ განვითარების ამ ორ ტიპში ასახულია ორგანიზმების ფილოგენია. ასეთი დაყოფა დიდი ხნის განმავლობაში მიღებული იყო ზოოლოგიაში. აღსანიშნავია, რომ პირველადპირიანებში (სურათი 32.10) ფეხსასრიანები (სადაც შედიან მწერები და კიბოსნაირები, კიბოს ჩათვლით) გაერთიანებულები არიან რგოლოვან ჭიებთან (სადაც შედის მიწის ჭია). ორივე ჯგუფის წარმომადგენლებს აქვთ სეგმენტირებული ანუ დანაწევრებული სხეული (გაიხსენეთ ჭიაყელა, რომელიც რგოლოვან ჭიებს მიეკუთვნება, და კიბოს მუცლის ქვედა მხარე, რომელიც ფეხსასრიანებს მიეკუთვნება.)

უკანასკნელი მოლეკულურ-განატიკური გამოკვლევების შედეგად, როგორც ნაჩვენებია 32.11 სურათზე, პირველადპირიანებს ორ ტაქსონად ყოფენ: კუტიკულიანებად და ლო-

ფოტროქოზოანებად. სახელი კუტიკულიანები გამომდინარეობს ნემატოდების, ფეხსასრიანების და კუტიკულიანების ზოგი სხვა ტიპის წარმომადგერნლების (რომლებიც არ არიან ჩართულები ჩვენს მიმოხილვაში) საერთო დამახასიათებელი ნიშნებიდან. ამ ცხოველებს გარეგანი ჩონჩხი გააჩნიათ. ამის მაგალითია მკვრივი გარსი, რომელიც ფარავს ჭრიჭინას. როცა ცხოველი იზრდება, ის კანს იცვლის, გამოძვრება ძველი კანიდან (გარეგანი ჩონჩხიდან) და ახალს, უფრო დიდს ქმნის. ძველი გარეგანი ჩონჩხის მოშლის პროცესს ექდისი ჰქვია. ამიტომ ამ ცხოველებს ლათინურად Ecdisozoa (კუტიკულიანები) ჰქვიათ. (სურათი 32.12). მოლეკულურ-გენეტიკური გამოკვლევებიდან ჩანს, რომ ამ ევოლუციური შტოს წარმომადგენლებს საერთო წინაპარი ჰყავდათ. ზოგი ტაქსონი, რომელიც მოლეკულურ-გენეტიკური გამოკვლევების მერე გამოყვეს ამ ევოლუციური შტოდან ასევე იცვლის კანს, მაგალითად ნამდვილი წურბელები.

სახელი Lophotrochozoa დაერქვა ცხოველებს, რომლებთაც შემდეგი ორი სტრუქტურიდან ერთ-ერთი გააჩნიათ. ამ სტრუქტურების მქონე ცხოველები ერთ ევოლუციურ შტოში გააერთიანეს. ზოგი ცხოველი, როგორიცაა Ectoprocta (ხავსელები) ავითარებენ სტრუქტურას, რომელიც ცნობილია ლოფოფორის სახელით. (ბერძნულიდან lophos — სავარცხელი და pherein — ქონა) ლოფოფორი წარმოადგენს წამწამოვანი მარწუხების გვირგვინს, რომელიც საკვების მოპოვებაში და მიღებაში მონაწილეობს. (სურათი 32.13ა) ცხოველთა სხვა ტიპები რგოლოვანი ჭიების და მოლუსკების ჩათვლით გადიან განსაკუთრებულ ლარვულ სტადიას, რომელსაც ტროქოფორა ჰქვია. (სურათი 32.13ბ) — აქედან სახელწოდება lophotrochozoan.

ცხოველთა სისტემატიკის მომავალი მიმართულებები

ისევე როგორც სხვა სამეცნიერო მიმართულებები ცხოველთა სისტემატიკაც მუდმივად ვითარდება. ჩნდება ახალი ინფორმაცია, რომლის მეშვეობით შესაძლებელია არსებული ჰიპოთეზების გადამოწმება, და მოძველებული ჰიპოთეზების ახალით შეცვლა.. დღევანდელი სისტემატიკა ეფუძნება ცხოველების ტიპების მოლეკულურ — გენეტიკურ ანალიზს. ამ ტიპებს შორის ნათესაური კავშირების დადგენა ეხმარება მეცნიერებს ცხოველთა სხეულის აგებულების მრავალფეროვნების წარმოქმნის გაგებაში. მომდევნო თავებში (33 და 34) უფრო დაწვრილებით გავეცნობით თანამედროვე ცხოველების ტიპებს და მათი ევოლუციის ისტორიას.

32-ე თავის შემოწმება

ძირითადი კონცეფციების შემოწმება

კონცეფცია 32.1

ცხოველებში არიან მრავალუჯრედიანი ჰეტეროტროფული ეუკარიოტები. მათი ქსოვილები ემბრიონული შრეებიდან ვითარდებიან

- **კვების ფორმა.** ცხოველები არიან ჰეტეროტროფები, რომლებიც ინელებენ საკვებს.
- **უჯრედის სტრუქტურა და სპეციალიზაცია.** ცხოველები მრავალუჯრედიანი ეუკარიოტები არიან. მათ უჯრედებს უჯრედული კედელი (გარსები) არ გააჩნიათ. მათი სხეული ინარჩუნებს მთლიანობას სტრუქტურული ცილების (როგორიცაა კოლაგენი) მეშვეობით. მარტო ცხოველებს გააჩნიათ ნერვული და კუნთოვანი ქსოვილები.
- **გამრავლება და განვითარება.** გასტრულაცია იწყება ბლასტულის ფორმირების შემდეგ. გასტრულაციისას ხდება ემბრიონული ქსოვილების შრეების ფორმირება. ყველა ცხოველს, და მარტო ცხოველებს გააჩნიათ Hox-გენები, რომლებიც არეგულირებენ სხეულის ფორმის განვითარებას. მიუხედავად იმისა, რომ Hox-გენების ოჯახი სხვადასხვა სახეობებში თითქმის ერთნაირია, მათ შეუძლიათ ცხოველთა აგებულების მრავალფეროვანი ფორმების განვითარების კონტროლი.

კონცეფცია 32.2

ცხოველთა ისტორია შესაძლებელია მილიარდ წელზე მეტ დროს გრძელდება

- **ნეოპროტეოზოური ერა (1 მილიარდი – 542 მილიონი წლის წინათ).** ადრეულ ნამარხებში შედის ედიაკარას ფაუნა.
- **პალეოზოური ერა (542-251 მილიონი წლის წინ).** კემბრიული აფეთქების დროს თანამედროვე ცხოველების ბევრი ტიპი გაჩნდა.
- **მეზოზოური ერა (251-65.5 მილიონი წლის წინათ).** მეზოზოური ერის განმავლობაში დინოზავრები მთავარი ხერხემლიანი ცხოველები იყვნენ დედამიწაზე. გაჩნდნენ მარჯნის რიფები, რომლებმაც შექმნეს ბევრი წყლის ორგანიზმისთვის საცხოვრებელი ადგილი.
- **ცენოზოური ერა (65.5 მილიონი წლის წინათ — დღემდე).** თანამედროვე ძუძუმწოვრების ისევე როგორც მწერების მრავალფეროვნება გაიზარდა ცენოზოურ ერაში.

კონცეფცია 32.3

ცხოველების დახასიათება შესაძლებლია მათი „სხეულის ზოგადი აგებულების“ მიხედვით

- **სიმეტრია.** ცხოველებს შეიძლება არ ჰქონდეთ სიმეტრიული სხეული, ან ჰქონდეთ რადიალური ან ორმხრივი სიმეტრია. ორმხრივი სიმეტრიის მქონე ცხოველებს აქვთ მუცლის და ზურგის მხარეები, ისევე როგორც მარჯვენა და მარცხენა მხარეები. ბევრ ორმხვრივსიმეტრიან ცხოველს კეფალიზაცია ახასიათებთ (თავის ქალა გააჩნიათ)
- **ქსოვილები** – ცხოველების ემბრიონებს უვითარდებათ ემბრიონული შრეები, ისინი შეიძლება იყვნენ დიპლობლასტები (ორი ემბრიონული შრის მქონე) და ტრიპლობლასტები (სამი ემბრიონული შრის მქონე)
- **სხეულის ღრუ.** ტრიპლობლასტულ ცხოველებში შეიძლება იყოს, ან არ იყოს სხეულის ღრუ. სხეულის ღრუ შეიძლება წარმოადგენდეს ფსევდოცელომს (ცრუ ღრუ) რომელიც ვითარდება ბლასტოცელომიდან ან ნამდვილ ცელომს, რომელიც მეზოდერმიდან ვითარდება.
- **პროტოსტომების (პირველადპირიანების) და დეუტეროსტომების (მეორადპირიანების) განვითარება.** განვიტარების ორი ფორმა რომელიც განსხვავდება ჩანასახის უჯრედების გაყოფის ტიპის, ცელომის ფორმირების და ბლასტოპორის „ბედის“ მიხედვით.

კონცეფცია 32.4

ორ წამყვან ჰიპოთეზას შორის თანხმობაა ცხოველთა ფილოგენეტური ხის ძირითადი თვისებების შესახებ

- **საკითხები, რომლებზეც არსებობს თანხმობა.** ცხოველთა სამყარო მონოფილეტურია. ცხოველთა საერთო წინაპარი ალბათ იყო კოლონიური შოლტიანი უმარტივესი. ღრუბელები არიან Parazoan - ებისთვის დამახასიათებელი ორგანიზაციის ევოლუციურ საფეხურზე. „ნამდვილ ცხოველებს“ გააჩნიათ ქსოვილები, აქ შეიდის ყველა ცხოველი ღრუბელების გარდა. Cnidaria და Ctenofora –ს ხანდახან Radiata-ს ევოლუციურ საფეხურზე ათავსებენ. ორმხრივი სიმეტრია არის თვისება, რომელიც საერთოა ევოლუციური შტოსთვის (კლადასთვის) რომელშიც ცხოველების სხვა ტიპებიც შედიან.
- **უთანხმოება ორმხრივსიმეტრიული ცხოველების გამო.** ცხოველთა სისტემატიკის მორფოლოგიური კვლევებზე ერთი მხრივ და მეორე მხრივ მოლეკულურ-გენეტიკური ანალიზის შედეგებზე დაყრდნობით მეცნიერები ვერ თანხმდებიან ორმხრივსიმეტრიანების ევოლუციური შტოების (კლადების) რაოდენობაზე.
- **ცხოველთა სისტემატიკის განვითარების მომავალი მიმართულებები.** რაც უფრო მეტ მონაცემებზე იქნებიან აგებულნი ფილოგენეტური კვლევები, მით უფრო ღრმად ჩაწვდებიან მეცნიერები ცხოველთა ევოლუციის ისტორიას.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშეფასება

1. **ცხოველებისთვის დამახასიათებელ უნიკალურ თვისებებს შორის არის:**
   ა) გასტრულაცია
   ბ) მრავალუჯრედიანობა
   გ) სქესობრივი გამრავლება
   დ) შოლტიანი სპერმა
   ე) ჰეტეროტროფული კვება
2. **რომელი ფაქტორი ნაკლებად მოქმედებდა კემბრიულ აფეთქებაზე?**
   ა) ცხოველებში მტაცებელი-მსხვერპლის კავშირების გაჩენა
   ბ) სხვადასხვა ადაპტაციების დაგროვება, როგორიცაა ნიჟარები, და მოძრაობის სხვადასხვა ტიპების გაჩენა.
   გ) ცხოველების გამოსვლა ხმელეთზე
   დ) Hox გენების ევოლუცია, რომლებიც აკონტროლებდნენ განვითარებას
   ე) ატმოსფერული ჟანგბადის კონცენტრაციის ზრდა, რომელიც აუცილებელია მოძრავი ცხოველების უფრო ინტენსიური ნივთიერებათა ცვლისთის.
3. **ცხოველთა სამყაროში ორმხრივი სიმეტრია საუკეთესოდ კორელირებს:**
   ა) თვისებასთან ყველა მიმართულებით ერთნაირად შეიგრძნონ გარემო
   ბ) ჩონჩხის გაჩენასთან
   გ) აქტიური მოძრაობის უნართან, მტაცებლობასთან და მტაცებლისგან თავის დაცვასთან
   დ) ნამდვილი ცელომის განვითარებასთან
   ე) ხმელეთთან შეგუებასთან
4. **აცელომატებისთვის დამახასიათებელია:**
   ა) ტვინის უქონლობა
   ბ) მეზოდერმის უქონლობა
   გ) მეორედპირიანობის განვითარება
   დ) ცელომი, რომელიც მთლიანად არ არის შემოსაზღვრული მეზოდერმით
   ე) მკვრივი სხეული, რომელსაც არ გააჩნია შინაგანი ორგანოების შემომსაზღვრელი ღრუ.
5. **არადეტერმინირებული (განუსაზღვრელი) დაყოფის პირდაპირი შედეგი არის:**
   ა) პირველადი ნაწლავის ფორმირება
   ბ) უჯრედების, (რომლ;ებიც ადრეულ ემბრიონულ სტადიაზე გამოეყო ჩანასახის სხვა უჯრედებს) სიცოცხლისუნარიან ორგანიზმად განვითა-

რების უნარი
გ) დაყოფის მიმართულება პერპენდიკულარული კვერცხის ვერტიკალური ღერძის მიმართ
დ) წინასწარი განსაზღვრის შეუძლებლობა მოხდება მომავალში სხიზოცელომური თუ ენტეროცელომური სხეულის ღრუს ფორმირება

6. ღრუბელებსა და სხვა ცხოველებს შორის განსხვავება გამოიხატება იმაში, რომ მათ არ გააჩნიათ:
ა) სხეულის ღრუ
ბ) ჩამოყალიბებული საჭმლის მომნელებელი სისტემა
გ) ნამდვილი ქსოვილები
დ) მიმოქცევის სყსტემა
ე) მეზოდერმა

7. რა არის ორი ფილოგენეტური ხის ავტორებს შორის კამათის მიზეზი. ფილოგენეტური ხეები გამოხატულია შესაბამისად 32.10 და 32.11 სურათებზე.
ა) ცხოველთა სამეფოს მონოფილია
ბ) ორმხრივსიმეტრიანების Lophotrochozoa და Ecdysozoa ევოლუციური საფეხურის არსებობა
გ) რომ ღრუბელები მარტივი ცხოველები არიან
დ) რომ ხერხემლიანები მეორადპირიანები არიან
ე) ორმხრივსიმერტიანების მონოფილია

8. ცხოველების ფილოგენიის ერთ-ერთი ჰიპოთეზის მიხედვით ფეხსასრიანები და ნემატოდები Ecdysozoa – ში არიან გაერთიანებულები. რა არის ამის მიზეზი
ა) ორივე ჯგუფის ცხოველები სეგმენტურები არიან
ბ) ორივე ჯგუფის ცხოველები გადიან კანის ცვლის სტადიას
გ) ორივეს ჩანასახის უჯრედი რადიალურ, დეტერმინირებულ გაყოფას გადის, და მათი ემბრიონალური განვითარება მსგავსია
დ) ნამარხების შესწავლისას აღმოჩენილია მათი საერთო წინაპარი
ე) გენეტიკურმა ანალიზმა აჩვენა, რომ მათი თანმიმდევრობები მსგავსია და განსხვავდებიან ლოფორიანების და მეორადპირიანებისგან.

9. შემდეგი განმარტებებიდან რომელი არ არის სწორი?
ა) Echinodermata – ორმხრივსიმეტრიანების შტო, ცელომი ვითარდება პირველადი ნაწლავიდან
ბ) Nematoda – მგრვალი ჭიები, ცრუცელომიანები
გ) Cnidaria – რადიალური სიმეტრია – დიპლობლასტები
დ) Platyhelmintes (ბრტყელი ჭიები) – ბრტყელი ჭიები, ცელომის არამქონე აცელომატები
ე) Porifera – ცელომიანები, პირი ბლასტოპორიდან ვიტარდება

10. ცხოველთა სამყაროს შემდეგი ერთობლიობებიდან რომელი მოიცავს ყველა დანარჩენს?
ა) Protostomia — პირველადპირიანები
ბ) Bilateria — ორმხრივსიმეტრიულები
გ) Radiata — სხივარები
დ) Eumetazoa — მრავალუჯრედებიანი „ნამდვილი“ ცხოველები
ე) ეუტეროსტომია — ორმხრივსიმეტრიულობა

ევოლუციური კამათი

ზოგიერთი მკვლევარის აზრით, გამოთქმა კემბრიული აფეთქება უნდა შეიცვალოს გამოთქმით „კემბრიული ილუზია“. მიღებულია, რომ ცხოველთა მრავალფეროვნება მკვეთრად გაიზარდა კემბრიულ პერიოდში. მაგრამ ზოგი მკვლევარი, მაგალითად ლინ მარგულისი მასაჩუსეტის უნივერსიტეტიდან ადარებს კემბრიულ შრეებში ნაპოვნ მრავალნაირი ცხოველთა ნამარხებს, დაკვირვებას დედამიწაზე კოსმოსიდან, საიდანაც ჩანან მარტო დიდი ქალაქები, ისიც თუ მიუახლოვდები ამისთვის საკმარისად ახლო მანძილზე. თუ ამ შედარების გამოყენებით რა დასკვნა შეიძლება გავაკეთოთ კემბრიული პერიოდის ცხოველთა ევოლუციის შესახებ?

მეცნიერული კვლევა

ვთქვათ თქვენ ახორციელებთ ცხოველთა სამეფოს ფილოგენეტურ ანალიზს, რომელიც ეფუძნება მორფოლოგიური თვისებების შედარებას და გინდათ შოლტის ქონა-არქონის მიხედვით გააერთიანოთ ცხოველთა ტიპები ევოლუციურ შტოებად. რატომ არ არის საკმარისი ეს თვისება (შოლტის ქონა) რომ მის მიხედვით გავაერთიანოთ ტიპები ევოლუციურ შტოებათ?

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

ცხოველთა ფილოგენიის შესწავლას ბევრი უყურებს, როგორც „მეცნიერებას მეცნიერებისათვის“ ანუ ამ ხალხის აზრით პრაქტიკული გამოსავალი ამ საქმიანობას არ გააჩნია. ზოგი ორგანიზაცია, რომელიც აფინანსებს მეცნიერულ კვლევებს უპირატესობას ანიჭებს ადამიანის მოთხოვნებთან უფრო მჭიდროდ დაკავშირებულ პროექტებს. მეორე მხვრივ, საერთო ინტერესი სიცოცხლის ისტორიისადმი საკმაოდ დიდია. პოპულარულ ჟურნალებში ხშირად იბეჭდება სტატიები ახალ აღმოჩენებზე ამ დარგში. ვთქვათ თქვენ გქონდათ მუშაობის შესაძლებლობა იმ მკვლევარების გუნდში, რომლებიც ცხოველთა ფილოგენიას შეისწავლიან. მისწერეთ მოკლე წერილი არა ბიოლოგებს იმის ახსნით, თუ რატომ უკეთ უნდა ფინანსდებოდეს ფილოგენეტური კვლევები.

33

უხერხემლოები



▲ *სურათი 33.1* ***ჭია Spirobranchus giganteus „საშობაო ხის მსგავსი ჭია“, წყლის უხერხემლო.***

ძირითადი კონცეფციები

33.1 **ღრუბელებს მიმაგრებული ცხოვრების ნირი, ფორებიანი სხეული და ქოანოციტები ახასიათებს**

33.2 **მსუსხავებისთვის დამახასიათებელია რადიალური სიმეტრია, გასტროვასკულარული ღრუ და კნიდოციტი.**

33.3 **ცხოველთა უმეტესობა ორმხრივსიმეტრიულია**

33.4 **მოლუსკებს აქვს კუნთოვანი ფეხი, ვისცერალური მასა და მანტია**

33.5 **ანელიდები სეგმენტირებული ჭიებია**

33.6 **ნემატოდები მკვრივი კუტიკულით დაფარული არასეგმენტირებული ცრუცელომიანებია**

33.7 **ფეხსახსრიანები სეგმენტირებული, ცელომიანი ცხოველებია. აქვთ გარეგანი ჩონჩხი და დასახსრული გამონაზარდები**

33.8 **კანეკლიანები და ქორდიანები მეორადპირიანებია**

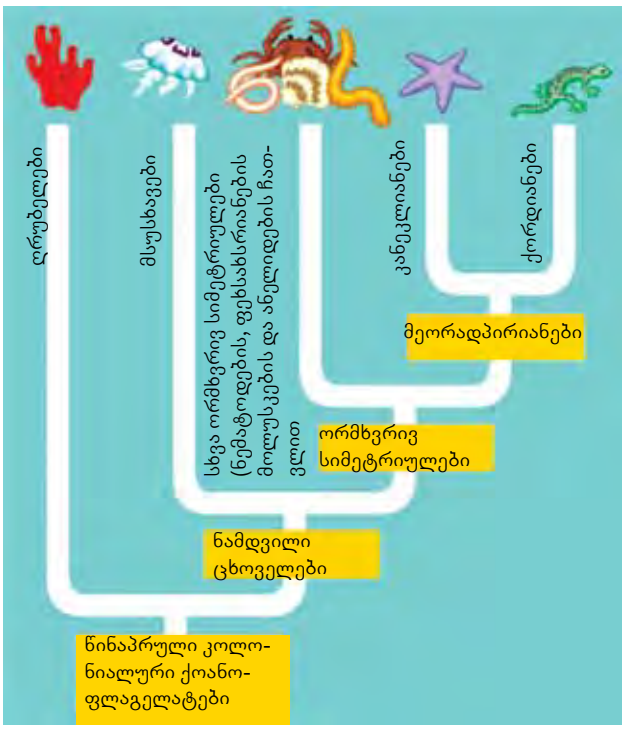
შესავალი

სიცოცხლე ხერხემლის გარეშე

33.1 სურათზე გამოსახული ორგანიზმი პირველი შეხედვით რომელიმე წყალმცენარედ მოგვეჩვენება. სინამდვილეში კი ეს ლამაზი არსება მარჯნის რიფების ბინადარია. ის წყალმცენარე კი არა, არამედ ცხოველია, კერძოდ კი სეგმენტური ჭიის *Spirobranchus giganteus*-ის ნაირსახეობაა. ინგლისურიდან მისი სახელი ,,საშობაო ხის მსგავსი ჭია”-დ ითარგმნება. ფოთლების ორი რგოლი სინამდვილეში საცეცებია. ჭია მათ აირების მიმოცვლისთვის იყენებს. მათი საშუალებით წყლიდან მცირე ორგანიზმებისაც იჭერს. ამ ჭიისთვის დამახასიათებელია კალციუმის კარბონატის სეკრეცია. კალციუმის კარბონატისგან ის მილაკებს აშენებს და იქიდან საცეცებს გამოყოფს. მილაკი ჭიის სხეულს სიმკვრივეს ანიჭებს და იცავს. ჭიის საცეცებზე განლაგებულია სინათლის შემგრძნები სტრუქტურები. ისინი ,,ხედავენ” მტაცებლის ჩრდილსა და სიგნალს კუნთებს გადასცემენ. კუნთები იკუმშება და საცეცები მილაკში უმალვე იმალება.

ეს ჭიები უხერხემლოებია ანუ ცხოველები, რომლებსაც ხერხემალი არა აქვთ. ცხოველთა 35 აღწერილი ტიპიდან (ერთის გარდა), ყველა უხერხემლოა. ყველა ცნობილი სახეობების 95% უხერხემლოებია. უხერხემლოები დედამიწაზე ყველგან ბინადრობენ: მუდმივი გამყინვარებიდან — მდუღარე წყლებამდე. ასეთი წყლები ზღვაში ღრმად მდებარე ჰიდროთერმული ნაპრალებიდან გამოედინება.

ამ თავში განვიხილავთ უხერხემლოების სამყაროს. გიდობას 33.2 სურათზე გამოხატული ფილოგენეტიკური ხე გაგვიწევს. 33.3 სურათზე მოცემულია უხერხემლოების ორი ათეული ტიპის წარმომადგენელი და ამ ტიპების მოკლე აღწერა. აქედან 14 ტიპს უფრო დეტალურად 33 თავში განვიხილავთ.



▲ *სურათი 33.2* ***ცხოველთა ფილოგენეზის მიმოხილვა.***

სურათი 33.3
უხერხემლოების მრავალფეროვნების მიმოხილვა

ცხოველთა სამეფოს ამჟამად 35 ტიპად ყოფენ. ამ ტიპებში გაერთიანებულია 1.3 მილიონი აღწერილი სახეობა. მეცნიერები ვარაუდობენ, რომ სინამდვილეში დედამიწაზე 10-200 მილიონამდე სახეობა არსებობს. მათი უმეტესობა არ არის აღწერილი. ამ თავში ცხოველთა 24 ტიპს განვიხილავთ და სურათებზე გამოხატული ყველა ტიპის წარმომადგენელს გავეცნობით. 24-ვე ტიპის წარმომადგენლები უხერხემლოებია.

Porifera ღრუბელები (ფორიანები) (5 500 სახეობა)



ღრუბელა

ღრუბელები მარტივი აგებულების, მიმაგრებული ცხოვრების ნირის მქონე ცხოველებია. ნამდვილი ქსოვილები არა აქვთ. იკვებებიან სუსპენზიით, ანუ წყალში მოტივტივე საკვების ნაწილაკებს „იჭერენ". წყალთან ერთად სხეულის შინაგან არხებში საკვებიც ხვდება. (იხილეთ კონცეფცია 33.1).

Cnidaria კნიდარიები ანუ მსუსხავები (10 000 სახეობა)

კნიდარიებში გაერთიანებულია მარჯნები, მედუზები და ჰიდრები. ამ ცხოველების სხეულის აგებულება განსხვავებულია. მაგრამ აქვთ საერთო ნიშნებიც. მაგალითად, ერთი გასახნელის მქონე გასტროვასკულარული ღრუ. ეს გასახსნელი პირისა და ანუსის ფუნქციას ერთდროულად ასრულებს (იხილეთ კონცეფცია 33.2)



მედუზა

Placozoa პლაკოზოანები (1 სახეობა)

ამ ტიპის ერთადერთი ცნობილი სახეობა *Inchoplax adhaerens* ცხოველს თითქოს არც კი ჰგავს. მისი სხეული ათასობით უჯრედისგან შედგება. უჯრედები 2მმ სისქის ორმაგ შრეს ქმნიან. *Inchoplax adhaerens* ორგანული ნარჩენებით იკვებება. მრავლდება ან ორად დაყოფით ან დაკვირტვით, რის შედეგად მრავალი მრავალუჯრედიანი ორგანიზმი წარმოიქმნება.



პლაკოზოა (ს. მ.)

Kinorhyncha კინორინხები (150 სახეობა)



კინორინხა (ს. მ.)

კინორინხები (მოძრავ ცხვირიანები ანუ ჭუჭყის დრაკონები) ზომით 1 მმ-ზე პატარა ცხოველებია. ბინადრობენ მთელი მსოფლიოს ოკეანეების ფსკერზე, ქვიშასა და შლამში, მიმოქცევის ზონიდან 8000მ სიღრმემდე. სხეული 13 სეგმენტისგან შედგება. სეგმენტები ერთმანეთზე კრამიტივით გადაფარებულია. პირი შეიარაღებულია ნემსისმაგვარი გამონაზარდების რგოლით. შეუძლია პირის სხეულში ჩამალვა.

Platyhelminthes ბრტყელი ჭიები (20 000 სახეობა)



ზღვის ბრტყელი ჭია

Platyhelminthes ბრტყელი ჭიები (თასმიანი ჭიების, პლანარიებისა და ტრემატოდების ჩათვლით). ამ ჭიებს ორმხვრივი სიმეტრია და ცენტრალური ნერვული სისტემა აქვთ. ნერვული სისტემა თვალებიდან და სხვა გრძნობის ორგანოებიდან მიღებულ ინფორმაციას ამუშავებს (იხილეთ კონცეფცია 33.3).

Rotifera ციბრუტელები (1 800 სახეობა)



ციბრუტელა (ს.მ.)

მიკროსკოპული ზომების მიუხედავად, ციბრუტელებს აქვთ ორგანოთა სპეციალიზირებული სისტემები, მათ შორის საჭმლის მომნელებელი არხიც (საჭმლის მომნელებელი ტრაქტი). ისინი წყალში მოტივტივე მიკროორგანიზმებით იკვებებიან (იხილეთ კონცეფცია 33.3).

Ectoprocta ექტოპროქტები (გარე ანუსიანები) (4 5000 სახეობა)

ექტოპროქტები ანუ ხავსულები სუბსტრატს მიმაგრებული, კოლონიური ცხოველებია. მათ მკვრივი გარეგანი ჩონჩხი აქვთ (იხილეთ კონცეფცია 33.3)



ხავსულები

Phoronida ფორონიდები (20 სახეობა)



ფორონიდები

ფორონიდები ზღვის ჭიებია. ისინი ზღვის ფსკერში გამოთხრილ გვირაბებში ბინადრობენ. გვირაბის გასასვლელებიდან გამოყოფილია მათი საცეცები. საცეცებით საკვების ნაწილაკებს იჭერენ (იხილეთ კონცეფცია 33.3).

Brachiopoda – მხარფეხიანები (335 სახეობა)



მხარფეხიანი

მხარფეხიანები შეიძლება ხამანწკებში და სხვა მოლუსკებში აგვერიოს. მხარფეხიანების უმეტესობას აქვს დამახასიათებელი ღერძი, რომლის საშუალებით ისინი სუბსტრატს ემაგრებიან (იხილეთ კონცეფცია 33.3).

Nemertea ნემერტინები (900 სახეობა)

სტილეტიანი ან თასმიანი ჭიებია. ბინადრობენ წყალში ან ქვიშაში. ქვიშაში დამალული ჭია სტილეტს გარეთ გამოყოფს და მსხვერპლს იჭერს. ბრტყელი ჭიების მსგავსად ნამდვილი ცელომი (ღრუ) არა აქვთ, მაგრამ გააჩნიათ საჭმლის მომნელებელი არხი (იხილეთ კონცეფცია 33.3).



თასმიანი ჭია

Acanthocephala (1 100 სახეობა) თავეკლიანი ჭიები

(ბერძნულად *acanthias* – ეკლიანი, *cephale* – თავი). ამ ჭიების სხეულის წინა ნაწილზე, სტილეტზე (პრობოსციტზე) კაუჭებია განლაგებული. ყველა სახეობა პარაზიტია. ლარვა ფეხსახსრიან მასპინძელში ვითარდება, ზრდასრული ფორმა კი ხერხემლიანში. ზოგი თავეკლიანი საბოლოო მასპინძლამდე საოცარი ტაქტიკის დახმარებით აღწევს. მაგალითად: თავეკლიანი ჭია, რომლის შუალედური მასპინძელი ახალ ზელანდიაში მობინადრე ტალახის კიბორჩხალაა, აიძულებს, მას ნაპირზე ისეთ ადგილზე გამოსვლას, სადაც მას ფრინველები (საბოლოო მასპინძლები) უკეთ დაინახავენ და დაიჭერენ.



თავეკლიანი ჭია

Ctenophora ქტენოფრები (100 სახეობა)



ქტენოფორა ანუ კუბური მედუზა

ქტენოფორებს (კუბური მედუზები) მსუსხავების მსგავსად, აქვთ ორი ჩანასახოვანი შრე. ორივე ტიპი სხვა ცხოველებსე ვოლუციის ადრეულ საფეხურზე გამოეყო. გარეგნულად ისინი მსუსხავებს არ გვანან. მსუსხავებისგან მათ წამწამების რვა რიგი განასხვავებს, რომელთა მეშვეობით მედუზა წყალში გადაადგილდება. მსხვერპლის დასაჭერად საცეცებს იყენებენ: როცა პატარა ცხოველი ორი საცეციდან ერთ-ერთს ეხება, სპეციალიზებული უჯრედები უცებ იხსნება და მსხვერპლი წებოვანი ძაფებით იფარება. კუბური მედუზები ოკეანის პლანქტონის ძირითადი შემადგენელი ნაწილია.

Mollusca მოლუსკები (93 000 სახეობა)

მოლუსკებს (ლოკოკინებს, საჭმელად ვარგის მოლუსკებს, კალმარებსა და რვაფეხებს) აქვთ რბილი ტანი. მრავალი სახეობის ტანს მკვრივი გარსი იცავს (იხილეთ კონცეფცია 33.4)



რვაფეხა

Annelida ანელიდები ანუ რგოლოვანი ჭიები (16 500 სახეობა)

რგოლოვანი ჭიები სხვა ჭიებისგან სხეულის სეგმენტაციით განსხვავდებიან. ჭიაყელები ყველაზე ცნობილი რგოლოვანი ჭიებია. ამ ტიპში ზღვისა და მტკნარი წყლის სახეობები შეიდან (იხილეთ კონცეფცია 33.5)



ზღვის მრგვალი ჭია

Loricifera ლორიციფერები (10 სახეობა)

ლორიციფერები (ლათინურად *lorica* – კორსეტი და *ferre* – ტარება) 0,1-0,4 მმ სიგრძის ცხოველებია. ისინი ზღვის ფსკერზე დიდ სიღრმეზე ბინადრობენ. მათ ჯავშანი ჯიბე აქვთ, რომელსაც ქმნის მუცლის შემომსაზღვრელი ექვსი ფარი. ჯავშნიდან თავსა, კისერსა და მკერდს გამოყოფენ. ლორიციფერების ცხოვრების ნირი უცნობია. როგორც ჩანს, რამდენიმე სახეობა ბაქტერიებით იკვებება.



ლორიციფერა (ს. მიკრ.)

Priapula პრიაპულები (16 სახეობა)



პრიაპულა

პრიაპულები ჭიებია. სხეულის წინა ბოლოზე ფართო მრგვალი ლანცეტაა (სახელი ძველი ბერძნების ნაყოფიერების ღმერთის *Priapos*-ის საპატივცემლოდ დაარქვეს, რომელსაც გიგანტური პენისით გამოსახავდნენ). ჭიების სიგრძე 0,5მმ-დან 20 სანტიმეტრამდე მერყეობს. სახეობების უმეტესობა ზღვის ფსკერში ეფლობა. ნამარხებიდან ჩანს, რომ პრიაპულები კემბრიულ პერიოდში გამეფებულ მტაცებლებს შორის იყვნენ.

Nematoda ნემატოდები ანუ მრგვალი ჭიები (25 000 სახეობა)



მრგვალი ჭია

მრგვალი ჭიები ნიადაგში და წყლის გარემოში ძალიან გავრცელებულება. ძალიან მრავალფეროვანი ჭიებია. ბევრი სახეობა მცენარეებისა და ცხოველების პარაზიტია. მრგვალი ჭიების ყველაზე დამახასიათებელი ნიშანიასხეულის საფარი — მკვრივი კუტიკულა (იხილეთ კონცეფცია 33.6)

Arthropoda ფეხსახსრიანები (1 000 000 + სახეობა)

ცხოველთა აღწერილი სახეობების უმეტესობა მწერების, კიბოსნაირების და ობობების ჩათვლით ფეხსახსრიანებს მიეკუთვნება. ყველა ფეხსახსრიან ცხოველს აქვს სეგმენტირებული გარეგანი ჩონჩხი და დანაწევრებული (დასახსრული) გამონაზარდები (იხილეთ კონცეფცია 33.7)



მორიელი (ობობასნაირი)

Cycliophora ციკლიოფორა (1 სახეობა)

ციკლიოფორების ერთადერთი ცნობილი სახეობა *Symbion pandora*, 1995 წელს აღწერეს. იგი ბინადრობს კიბოს პირის ნაწილებში. მას საოცარი სასიცოცხლო ციკლი აქვს. მამრები ანაყოფიერებენ მდედრებს, რომლებიც თავიანთი დედების სხეულში აგრძელებენ განვითარებას. განაყოფიერებული მდედრები გა რეთ გამოდიან, კიბოს სხეულში ვრცელდებიან და ახალშობილებს ჩეკავენ. ახალი თაობა ტოვებს კიბოს და ახალ მასპინძელს ეძებს.



ციკლოფორა (შეღებილი)

Tardigrada ტარდიგრადები (800 სახეობა)



ტარდიგრადა

ტარდიგრადებს (ლათინურად *tardus*–ნელი და *gradus*–ნაბიჯი) წყლის დათვებსაც უწოდებენ. მათ აქვთ მკვრივი გამონაზარდების მქონე მომრგვალო სხეული. მოძრაობის მანერით დათვს ამსგავსებენ. ტარდიგრადების ზომა 0.5მმ-ზე ნაკლებია. ზოგი სახეობა ოკეანეებისა ან მტკნარი წყლების ბინადარია, სხვები მცენარეებზე ან ცხოველებზე ბინადრობენ. ხავსის 12კვ.მ.-ზე შეიძლება დაახოებით 2 მილიონი ტარდიგრადა ცხოვრობდეს. ცუდ პირობებში ტარდიგრადები ,,იძინებენ" და -272 გრადუსს ყინვას უძლებენ.

Onychophora – ონიქოფორები (110 სახეობა)

ონიქოფორები ანუ ხავერდოვანი ჭიები კემბრიული აფეთქებისას განვითარდნენ (იხილეთ თავი 32). თავდაპირველად ისინი ოკეანეში ბინადრობდნენ, მაგრამ შემდგომ წარმატებას ხმელეთზეც მიაღწიეს. დღეის მხოლოდ ტენიან ტყეებში გვხვდება. ონიქოფორებს აქვთ ხორციანი საცეცები და რამდენიმე ათეული წყვილი ტომარასნაირი ფეხი.



ონიქოფორა

Hemichordata ნახევრადქორდიანები (85 სახეობა)



რკოს ჭია

ნახევრადქორდიანები, ისევე როგორც კანეკლიანები და ქორდიანები მეორადპირიანებია (იხილეთ თავი 32). ნახევრადქორდიანების და ქორდიანების საერთო თვისებებია ლაყუჩის ხვრელი და დორსალური ნერვული ქორდა. მათი უმეტესობა ცნობილია enteropneust-ების ანუ რკოს ჭიების სახელით. რკოს ჭიები ზღვის ცხოველებია. ისინი ძირითადად შლამში ან კლდეების ქვეშ იმალებიან; სხეულის სიგრძე შეიძლება 2 მეტრს აღემატებოდეს.

Echinodermata კანეკლიანები — (7 000 სახეობა)



ზღვის ზღარბი

კანეკლიანები, მაგალითად, ზღვის ბრტყელი ზღარბები (Clypeasteroida), ზღვის ვარსკვლავა და ზღვის ზღარბები წყლის ბინადრებია. ზრდასრულ ასაკში რადიალური სიმეტრია ახასიათებს. აქვთ შინაგანი არხების ბადე, რომლის მეშვეობით მოძრაობენ და იკვებებიან. არხებით წყალი სხეულის სხვადასხვა ნაწილებს მიეწოდება(იხილეთ კონცეფცია 33.8)

Chordata ქორდიანები (52 000 სახეობა)

ქორდიანების სახეობების 90% მეტს ხერხემლიანი ცხოველები შეადგენენ. ქორდიანების ტიპში კიდევ უხერხემლოების სამი ჯგუფია: გარსიანები, ლანცეტები და მიქსინები. ინფორმაცია ხერხემლიანებზე მოცემულია 34 თავში.



გარსიანები

კონცეფცია 33.1

ღრუმფლებს მიმაგრებული ცხოვრების ნირი, ღრუმფლისებრი სხეული და ქოანოციტური ახასიათებს

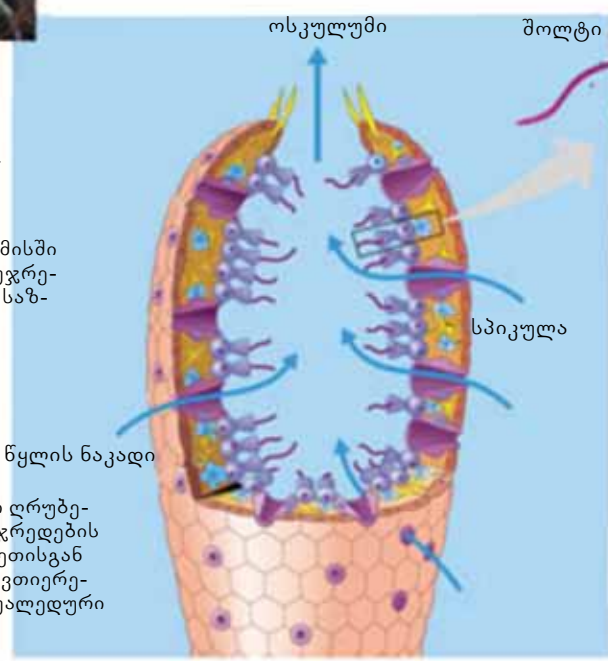
ღრუბელებს (ტიპი — Porifera) მიმაგრებული ცხოვრების ნირი ახასიათებს. ძველ ბერძნებს ეგონათ, რომ ისინი მცენარეებია. ღრუბელები ბინადრობენ ზღვებში და მტკნარ წყლებში. იკვებებიან წყალში მოტივტივე მცირე ზომის საკვები ნაწილაკებით ანუ სუსპენზიით (სუსპენზიით მკვებავები). წყალი, მასში გახსნილი ნაწილაკებით, ღრუბელების სხეულში ადვილად აღწევს. სხეული ფორებით დასვრეტილ ტომარას წააგავს (Porifera — ნიშნავს ფორების მქონეს) წყალი ფორების გავლით ცენტრალურ ღრუმდე, ანუ სპონგოცელომდე მიედინება, შემდეგ კი გარეთ გამოდის ღრუბელას ფართო ღია ნაწილიდან, რომელსაც ოსკულუმს ეძახიან (სურათი 33.4).

უფრო რთული აგებულების მქონე ღრუბელებს აქვთ სხეულის დანაოჭებული კედლები, მრავალი, დატოტვილი წყლის სადინარი და რამდენიმე ოსკულუმი. გარკვეული პირობების ზეგავლენით ფორებისა და ოსკულუმის ირგვლივ განლაგებული უჯრედები იკუმშება და სხეულის ღია ნაწილს კეტავს.

ღრუბელების ზომა რამდენიმე მილიმეტრიდან რამდენიმე მეტრამდე მერყეობს. ნამდვილი ცხოველებისგან (eumetazoan) განსხვავებით, ღრუბელებს ნამდვილი ქსოვილები (ერთი ფუნქციის შემსრულებელი მსგავსი უჯრედების ჯგუფი, რომელიც სხვა ქსოვილებისგან მემბრანული შრეებით გამოყოფილია) არ აქვთ. ასე რომ, ღრუბელების სხეული უჯრედების რამდენიმე განსხვავებული ტიპისგან შედგება. სპონგოცელომის (spongocoel) შინაგანი ზედაპირი შემოსაზღვრულია წყლის კამერებითა და შოლტიანი ქოანოციტებით ანუ საყელოიანი უჯრედებით (მათ შოლტის ფუძესთან მემბრანული საყელო აქვთ, ამიტომ საყელოიანი უჯრედები დაარქვეს). შოლტი წყლის ნაკადს წარმოქმნის, საკვების ნაწილაკები საყელოში კავდება, ქოანოციტები კი მათ ფაგოციტოზის გზით ინელებენ. ქოანოფლაგელატების უჯრედებსა და ქოანოციტებს შორის მსგავსება მოლეკულურ-გენეტიკური კველვების მეშვეობით დადგინდა. ის ადასტურებს ჰიპოთეზას, რომლის მიხედვით,



ღრუბელა ცისფერი ლარნაკი (*Calyspongia plicifera*).



▲ *სურათი 33.4* **ღრუბელების აგებულება.**

ცხოველები ქოანოფლაგელატის მსგავსი წინაპრისგან წარმოიშვნენ (იხილეთ თავი 32).

ღრუბელას სხეული შედგება უჯრედების ორი შრისგან, რომლებიც ერთმანეთისგან გამოყოფილია ჟელატინისებრი ნივთიერებით. ამ ნივთიერებას მეზოჰილი (მეზოგლეა) ეწოდება. მეზოჰილში და მის გარეთ მოგზაურობენ უჯრედები, რომლებსაც ამოებოციტებს უწოდებენ, ვინაიდან მათ ცრუფეხები აქვთ. ამებოციტებს ბევრი ფუნქცია ახასიათებს. ისინი წყლიდან და ქოანოციტებიდან საკვების ნაწილაკებს იღებენ, ინელებენ და საკვებს სხვა უჯრედებს აწვდიან. ამებოციტები მეზოჰილის შიგნით ჩონჩხის მკვრივ ბოჭკოებს ქმნიან. ღრუბელების ზოგიერთ ჯგუფში ეს ბოჭკოები კვარცისგან ან კირისგან შემდგარ ბასრ სპიკულებს ფორმირებენ. სხვა ღრუბელებში ისინი ცილა კოლაგენისგან შემდგარ ელასტიურ ბოჭკოებს — სპონგინს ქმნიან (აბანოს ღრუბელები, ღრუბელების ელასტიური ჩონჩხებია).

ღრუბელების უმეტესობა ჰერმაფროდიტია (ბერძნული ღმერთის ჰერმესის და ქალღმერთის აფროდიტას გაერთიანებული სახელები). სქესობრივი გამრავლებისას ყოველი ინდივიდი მამრისა და მდედრის ფუნქციას ითავსებს, ანუ როგორც კვერცუჯრედს, ასევე სპერმატოზოიდს წარმოქმნის. თითქმის ყველა ღრუბელას თანმიმდევრული ჰერმაფროდიტიზმი ახასიათებს, ანუ ჯერ ერთი სქესის თვისებებს ავლენს, შემდეგ კი მეორეს. გამეტები ქოანოციტებისგან ან ამებოციტებისგან წარმოიქმნება. კვერცხუჯრედები მეზოჰილშია განლაგებული, სპერმა კი წყლის ნაკადთან ერთად გარეთ გამოედინება. ჯვარედინი გამრავლებისას სპერმა მეზობელ ინდივიდებთან გადადის. განაყოფიერება ხდება მეზოჰილში, იქვე ვითარდება ზიგოტა, რომელიც მცურავი ლარვის ფორმას იღებს. ის გამოდის მშობლიური ღრუბელისგან და იქამდე დაცურავს, სანამ შესაბამის სუბსტრატს მიემაგრება. მისგან ვითარდება მოზრდილი, მიმაგრებული ღრუბელა.

ღრუბელა სხვადასხვა დამცველ სტრუქტურებსა და ანტიბიოტიკებს ასინთეზებს. მკვლევრები იმ ნივთიერებების გამოყოფაზე მუშაობენ, რომელთა საშუალებით შესაძლებელია ადამიანის დაავადებებთან ბრძოლა. მაგალითად, არიზონის სახელწიფო უნივერსიტეტის თანამშრომლებმა, რობერტ პეტიტმა და მისმა კოლეგებმა, ზღვის ღრუბელებში აღმოაჩინეს ნივთიერება, რომელსაც კრიბროსტატინი დაარქვეს. კრიბროსტატინი კლავს პენიცილინის მიმართ მდგრად სტრეპტოკოკის ბაქტერიებს. მეცნიერები ღრუბელებისგან გამოყოფილ სხვა ნივთიერებებსაც სწავლობენ და მათ გამოყენებას კიბოსთან საბრძოლველად აპირებენ.

კონცეფცია ტესტი 33.1

1. აღწერეთ ღრუბელას კვება.
2. აღწერეთ, როგორ შეიძლება იმოქმედოს ღრუბელების გამრავლებაზე წყლის ნაკადის დინების შეცვლამ.

კონცეფცია 33.2

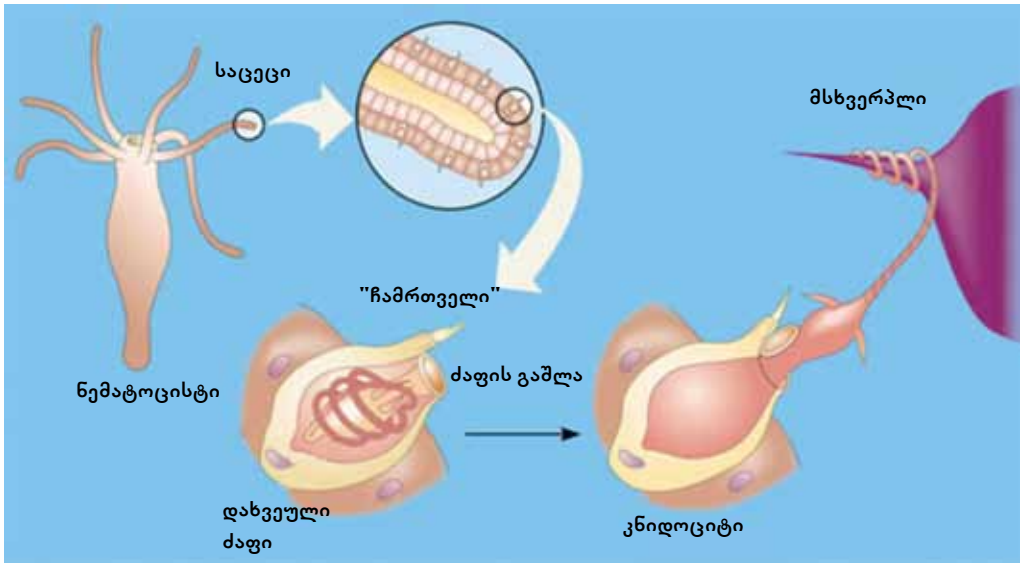
მსუსხავებისთვის დამახასიათებელია რადიალური სიმეტრია, გასტროვასკულარული ღრუ და ჯიდოციტი

ღრუბელების გარდა ყველა სხვა ცხოველი ეუმეტაზოას (ნამდვილი ქსოვილების მქონე ცხოველების) კლადას მიეკუთვნება (იხილეთ თავი 32). ამ კლადაში შემავალი ცხოვლთა ჯგუფის ერთ-ერთი უძველესი ტიპი მსუსხავებია (Cnidaria). მსუსხავებს ახასიათებს მრავალფეროვანი ფორმები: მიმაგრებული (მარჯნები და ჰიდრები) და მოტივტივე (მედუზების ჩათვლით). მსუსხავებს აქვთ შედარებით მარტივი, დიპლობლასტური (ორი ჩანასახოვანი შრის მქონე), რადიალური სიმეტრიის მქონე სხეული. მსუსხავები ბოლო 570 მილიონი წლის განმავლობაში არსებობენ.

მსუსხვაების სხეულის ძირითადი ნაწილია ცენტრალური საჭმლის მომნელებელი განყოფილების ანუ გასტროვასკულარული ღრუს მქონე ტომარა. ღრუ ერთი მხრიდან იხსნება. ამ გასასვლელს ერთდროულად პირის და ანუსის ფუნქცია აქვს. მსუსხავებს სხეულის აგებულების ორი ტიპი ახასიათებს. ერთი — მიმაგრებული პოლიპია, მეორე — მოტივტივე მედუზაა (**სურათი 33.5**). პოლიპი ფორმაა, რომელიც სუბსტრატს სხეულის აბორალური ნაწილით (პირის მოპირდაპირე მხარით) ემაგრება. პოლიპის საცეცები, მსხვერპლის მოლოდინში, სხვადასხვა მხარეს გაჭიმულია. ჰიდრები და ზღვის ანემონები პოლიპის ფორმის ცხოველებია. მედუზა პოლიპის შებრტყელებული ფორმაა. პირი ფსკერის მხარეს აქვს. პასიური ტივტივისა და ზარის მსგავსი სხეულის შეკუმშვის საშუ-



▲ *სურათი 33.5.* ***მსუსხავების ორი ფორმა — პოლიპი და მედუზა.*** *მსუსხავების სხეულის კედელი უჯრედების ორი შრისგან შედგება: ეპიდერმის გარეგანი შრისგან (წარმოიქმნა ექტოდერმისგან) და გასტროდერმის შინაგანი შრისგან – (წარმოიქმნა ენტოდერმისგან). მონელება გასტროვასკულარულ ღრუში იწყება და გასტროდერმალური უჯრედების საკვებ ვაკუოლებში მთავრდება. გასტროდერმალური უჯრედების შოლტების მეშვეობით გასტროვასკულარული ღრუს შემცველობა ირევა და საკვები ნივთიერება დანარჩენ სხეულში ვრცელდება. ეპიდერმისა და გასტროდერმის შრეებს შორის განლაგებულია ჟელატინისებრი შრე — მეზოგლია.*



◀ *სურათი 33.6* ***ჰიდრის კნიდოციტი.*** *კნიდოციტის ეს ტიპი მსუსხავ კაპსულას — ნემატოციტს შეიცავს, რომელშიც განლაგებულია დახვეული ძაფი. შეხების ან ქიმიური ზემოქმედების შედეგად ძაფი გამოისროლება, მსხვერპლს ერჭობა და მსხვერპლის სხეულში შხამს უშვებს.*

ალებით წყალში თავისუფლად გადაადგილდება. მედუზებს თავისუფლად მცურავი ჟელესმაგვარი ცხოველები მიეკუთვნება. ამ ცხოველებს ორალურ (პირის) მხარეს განლაგებული და ფსკერისკენ ჩამოშვებული საცეცები აქვთ. ზოგი მსუსხავი მხოლოდ მიმაგრებული ფორმით (პოლიპის სახით) არსებობს, ზოგი მხოლოდ მედუზის ფორმით (მოცურავე). სხვები სიცოცხლის ციკლის განმავლობაში ორივე სტადიას — მიმაგრებულსაც და მოცურავესაც გადიან.

მსუსხავები ცოცხალი ორგანიზმებით იკვებებიან. პირის გარშემო განლაგებული საცეცებით მსხვერპლს იჭერენ და საკვების გასტროვასკულარულ ღრუში გადააქვთ. გასტროვასკულარულ ღრუში ხდება საკვების მონელება. მოუნელებელი საკვები გამოიდევნება პირის/ანუსის გავლით. საცეცები შეიარაღებულია კნიდოციტების კომპლექტით - უჯრედებით, რომლებიც ცხოველს საშიშროების შემთხვევაში იცავენ და მსხვერპლის დაჭერაში მონაწილეობენ **(სურათი 33.6)**. კნიდოციტების შემადგენლობაში შედის კნიდა (ბერძნულად *cnide* ჭინჭარია). ტიპი კნიდარიების სახელი კნიდისგან წარმოიშვა.

კნიდა კაპსულის მაგვარი ორგანელაა, რომელსაც ამობრუნება შეუძლია. კნიდების ერთ-ერთი ფორმა — ნემატოციტები მსუსხავი კაპსულებია. სხვა კნიდებს ძალიან გრძელი მსუსხავი ან მხლართავი ძაფები აქვთ, რომლებიც საცეცებში მოხვედრილ პატარა ზომის მსხვერპლს იჭერენ.

მსუსხავების კუმშვადი ქსოვილები და ნერვები პრიმიტი-



ა) ეს კოლონიური პოლიპი კლასი ჰიდროზოას წარმომადგენელია.



ბ) კლასი სციფოზოას მედუზების მრავალი სახეობა, აქ გამოსახული სახეობების ჩათვლით, ბიოლუმინესცენტებია. ყველაზე დიდი სციფოზოანების საცეცები სიგრძეში 10მ აღწევს, ზარის ფორმის სხეულის დიამეტრი კი 2მ-სმ-მდეა.



გ) ზღვის ბზიკი (*Chironex fleckeri*) კუბოზოას კლასის წარმომადგენელია. მისი შხამი კობრას შხამზე ძლიერია და თევზებსა და სხვა მსხვერპლს კლავს.



დ) ზღვის ანემონები და კლასი ანთოზოას სხვა წარმომადგენლები მხოლოდ პოლიპის სახით არსებობენ.

▲ *სურათი 33.7* ***კნიდარიები.***

ული ფორმისაა. ეპიდერმის უჯრედები (გარეგანი შრე) და გასტროდერმის უჯრედები (შინაგანი შრე) მიკროფილამენტების (მიკროძაფების) შეკვრებს შეიცავენ. ეს შეკვრები კუმშვად ბოჭკოებს ქმნიან (იხილეთ თავი 6).

გასტროვასკულარული ღრუ ჰიდროსტატიკური ჩონჩხის ფუნქციას ასრულებს. კუმშვადი უჯრედები მასზე დაყრდნობით ფუნქციონირებენ. როცა კნიდარია პირს ხურავს, ღრუს მოცულობა ფიქსირებული რჩება. ცხოველის სხეულის ფორმის ცვლილება შესაძლებელია უჯრედების შერჩევითი შეკუმშვის შედეგად. მოძრაობის კოორდინაციას ნერვული ქსელი ახორციელებს. მსუსხავებს ტვინი და ცენტრალური ნერვული სისტემა არ აქვს. ნერვული ქსელი დაკავშირებულია სხეულში რადიალურად განლაგებულ მარტივ მგრძნობიარე სტრუქტურებთან. ასე რომ, ცხოველი ყველა მიმართულებიდან მოსულ გაღიზიანებას შეიგრძნობს და შესაბამისად რეაგირებს.

33.1 ცხრილში მოყვანილია მსუსხავების კლასიფიკაცია. ტიპი მსუსხავები ოთხ მთავარ კლასად იყოფა: Hydrozoa (ჰიდროიდულები), Scyphozoa (სციფოიდური მედუზები), Cubozoa (კუბური მედუზები) და Anthozoa (მარჯნის პოლიპები) (სურათი 33.7).

ჰიდროიდულები

ობელიას (სურათი 33.8) სასიცოცხლო ციკლის მაგალითზე ვხედავთ, რომ ჰიდროიდულების უმეტესობის ფორმა გარდამავალია პოლიპისა და მედუზას ფორმებს შორის. ობელიას შემთხვევაში პოლიპის სტადია (ურთიერთდაკავშირებული პოლიპების კოლონია) უფრო გამოხატულია, ვიდრე მედუზას სტადია. მტკნარ წყალში მობინადრე მსუსხავებს შორის სხვა ჰიდროიდულებისგან განსხვავებული ჰიდრებიცაა. ისინი მხოლოდ პოლიპის ფორმით არსებობენ. გარემოს ხელსაყრელი პირობებისას ჰიდრა უსქესოდ (დაკვირტვით) მრავლდება. დაკვირტვით გამრავლების დროს ჰიდრას უჩნდება გამონაზარდი, რომელიც შემდგომში მშობელს გამოეყოფა და დამოუკიდებლად იწყებს ცხოვრებას (იხილეთ სურათი 13.2) გარემო პირობების გაუარესებისას ჰიდრები სქესობრივად მრავლდებიან. ამ დროს წარმოიქმნება გარემო პირობებისადმი რეზისტენტული ზიგოტა, რომელიც იქამდე რჩება განუვითარებელი, სანამ პირობები არ გაუმჯობესდება.

სციფოიდური მედუზები

კლასი სციფოიდური მედუზების სასიცოცხლო ციკლის ძირითადი სტადია მედუზაა. მედუზების სახეობების უმეტესობა პლანქტონის ჟელესმაგვარი ცხოველებია. პლანქტონში ისინი თავისუფლად მოცურავე მედუზების სახით გვხვდება. სანაპიროსთან მობინადრე სციფოიდური მედუზების უმეტესობა სასიცოცხლო ციკლში პოლიპის სტადიას გადის. ღია ოკეანეში მცხოვრებ მედუზებს ეს სტადია არა აქვს.

ცხრილი 33.1 ტიპი მსუსხავების კლასები

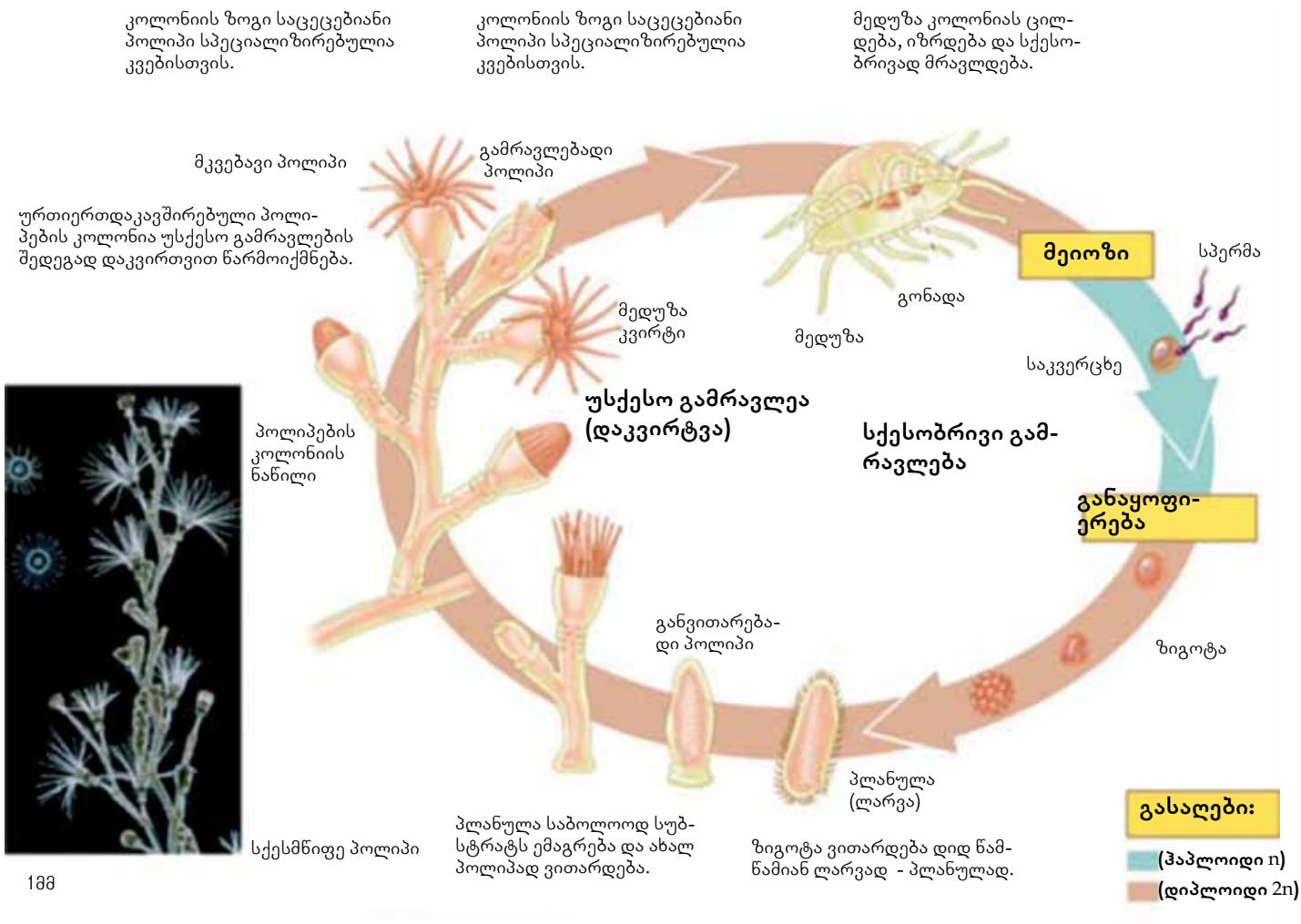
კლასი და მაგალითები	ძირითადი თვისებები
Hydrozoa (ფიზალია, ჰიდრა, ობელია, ზოგი მარჯანი); იხილეთ სურათი 33.7ა და 33.8	ძირითადად ზღვის, ზოგი მტკნარი წყლის ბინადარია; სახეობათა უმეტესობას როგორც მედუზას, ასევე პოლიპის სტადია აქვს. პოლიპის სტადიისას ხშირად კოლონიური ცხოვრების ნირი ახასიათებს.
Scyphozoa (მედუზები, ზღვის ძაფები — სეა მსუსხავები; იხილეთ სურათი 33.7ბ)	ზღვის ცხოველებია; პოლიპის სტადია რედუცირებულია; თავისუფლად მცურავები, ზოგი მედუზა დიამეტრი 2 მეტრს აღწევს.
Cubozoa (კუბის ფორმის მედუზები, ზღვის ბზიკები; იხილეთ სურათი 33.7გ)	კუბის ფორმის ზღვის ცხოველებია, აქვთ რთული თვალები
Anthozoa (ზღვის ანემონები, მარჯნების უმეტესობა, ზღვის მარაოები იხილეთ სურათი 33.7დ)	ყველა ზღვის ცხოვბელია. მედუზას სტადია არა აქვს, უმეტესობას მიმაგრებული ცხოვრების ნირი ახასიათებს. ამ კლასში ბევრი კოლონიური ფორმაა.

კუბოიდური მედუზები

როგორც მათი სახელიდან (კუბის ფორმის ცხოველები) გამომდინარეობს, ეს კუბისმაგვარი მედუზებია. კუბომედუზები სციფომედუზებისგან სხვა მნიშვნელოვანი ნიშნებითაც განსხვავდება. მაგალითად, რთული თვალებით (თვალები განლაგებულია გამონაზარდებში). ტროპიკულ ოკეანეებში მობინადრე კუბომედუზებს ხშირად აქვს ძლიერი შხამის შემცველი კნიდოციტები. მაგალითად, ჩრდილოეთი ავსტრალიის სანაპიროსგან მოშორებით მობინადრე კუბომედუზა — ზღვის ბზიკი (Chironex fleckeri), ერთ-ერთი ყველაზე შხამიანი ცხოველია დედამიწაზე. ამ მედუზით დასუსხული ადამიანი ძლიერ ტკივილს გრძნობს, შეიძლება სუნთქვის უკმარისობა განუვითარდეს, რასაც წუთების განმავლობაში გულის გაჩერება და სიკვდილი მოჰყვება. ზღვის ერთი ბზიკი 60 ადამიანის მოსაკლავად საკმარის შხამსშეიცავს . ზღვის ბზიკის შხამი ყველა ცხოველისთვის სასიკვდილო არ არის. მაგალითად: ზღვის კუ ამ შხამის მიმართ მდგრადია და ამიტომ ამ ცხოველებით იკვებება.

მარჯნის პოლიპები

ზღვის ანემონები და მარჯნები მიეკუთვნება მარჯნის პოლიპების — Anthozoa-ს („ყვავილისმაგვარი ცხოველები”) კლასს. ეს ცხოველები მარტო პოლიპის ფორმით გვხვდება. მარჯნები ან ერთმანეთისგან განცალკევებულად ცხოვრობენ ან კოლონიებს ქმნიან. მათ აქვთ კალციუმის კარბონატისგან შემდგარი მაგარი გარეგანი ჩონჩხი. პოლიპების ახალი თაობა ძველი თაობის ჩონჩხებზე სახლდება. სხვადასხვა სახეობები მათთვის დამახასიათებელი ფორმის „კლდეებს” — მარჯნის



▲ *სურათი 33.8* **კლასი ჰიდროზოას სასიცოცხლო ციკლი.** პოლიპის სტადია უსქესოა, მედუზას სტადია კი სქესობრივი. ეს ორი სტადა მონაცვლობს, ერთი მეორეს იწვევს. არ აგერიოთ თაობების მონაცვლეობასთან, რომელსაც ადგილი აქვს ხმელეთის მცენარეებში და ზოგიერთ ზღვის წყალმცენარეში, როგორც მედუზა ასევე პოლიპი დიპლოიდური ორგანიზმებია, (მხოლოდ ობელიას შემთხვევაში გამეტები ჰაპლოიდურია, ისევე, როგორც ცხოვლებში). მცენარეებში კი ერთი თაობა დიპლოიდია, მეორე კი ჰაპლოიდი.

რიფებს აშენებენ. რასაც ჩვენ მარჯანს ვეძახით, სინამდვილეში მარჯნის პოლიპის ჩონჩხია.

ტროპიკული ზღვებისთვის მარჯნის რიფებს იგივე მნიშვნელობა აქვს, რაც ტენიან ტყეებს დედამიწის ტროპიკული ნაწილისთვის. მარჯნის რიფებში ბინადრობს ცხოველთა უამრავი სახეობა. საუბედუროდ, ადამიანის ცხოველმოქმედების შედეგად მარჯნის რიფები ისეთივე დეგრადაციას განიცდის, როგორსაც ტენიანი ტყეები. გადაჭარბებული თევზჭერა და დაბინძურება მარჯნის პოლიპებს დიდ საშიშროებას უქმნის. მათ გადაშენებას ხელს უწყობს გლობალური დათბობაც. ამაზე უფრო დაწვრილებით 54 თავში ვისაუბრებთ.

კონტროლის ტესტი 33.2

1. შეადარეთ ერთმანეთს მსუსხავების — პოლიპისა და მედუზას ფორმები. მოძებნეთ მათ შორის მსგავსება და სხვაობა.
2. აღწერეთ მსუსხავი უჯრედების (კნიდების) ფუნქციები და სტრუქტურა.

კონცეფცია 33.3

ცხოველთა უმეტესობა ორმხრივსიმეტრიულია

ცხოველთა სახეობების უმეტესობა ორმხვრივი სიმეტრიის მქონე ცხოველთა კლადას ანუ მონოფილეტურ შტოს (ერთი წინაპრის მქონე ცხოველებს) მიეკუთვნება. ეს კლადა შედგება ორმხრივი სიმეტრიისა და ტრიპლობლასტური (სამი ჩანასახოვანი შრის) განვითარების მქონე ცხოველებისგან (იხილეთ თავი 32). ორმხვრივსიმეტრიანების უმრავლესობას აქვს ცელომი (ღრუ). ორმხრივსიმეტრიანების ევოლუცია დღესაც აქტიური კვლევის საგანია. მკვლევრები ვარაუდობენ, რომ თანამედროვე ორმხვრივსიმეტრიანების უახლოესი საერთო წინაპარი გვიან პროტეროზოულ ერაში არსებობდა. ორმხვირვსიმეტრიანების ძირითადი ჯგუფები კემბრიული აფეთქების დროს წარმოიქმნენ. აქ ჩვენ განვიხილავთ ორმხრმხრივსიმეტრიანების ექვს ტიპს. 33.4-33.8 კონცეფციებში კი ორმხვრივსიმეტრიანების კიდევ ექვს ძირითად ტიპს გავეცნობით.

ბრტყელი ჭიები

ბრტყელი ჭიები (ტიპი ბრტყელი ანუ პარენქიმული ჭიები — Platyhelminthes) ზღვებში, მტკნარ წყლებში და დაჭაობებულ ადგილებში ბინადრობენ. თავისუფლად მცხოვრები ფორმების გარდა ბევრი ფორმა ცხოველების ან ადამიანის პარაზიტია, მაგალითად: ტრემატოდები და თასმიანი ჭიები (სოლიტერი). ამ ტიპის წარმომადგენლებს ბრტყელი ჭიები დაერქვათ, ვინაიდან დორსალური (ზურგის) და ვენტრალური (მუცლის) მხრიდან მათი სხეული შებრტყელებულია (platyhelminthes ბრტყელ ჭიებს ნიშნავს). ტიპის ყველაზე პატარა (თითქმის მიკროსკოპული) წარმომადგენლები თავისუფლად მცხოვრები სახეობებია. ზოგი პარაზიტი ბრტყელი ჭიას სიგრძე კი 20 მეტრს აღწევს (გაითვალისწინეთ, რომ ,,ჭია" საერთო სახელია გრძელი, თხელი სხეულის მქონე ცხოველებისთვის და არა ტაქსონის).

თუმცა ბრტყელ ჭიებს სამჩანასახოვანი შრის განვითარება ახასიათებს, ისინი ნაწლავღრუიანებია (acoelomates)ანუ ცხოველები, რომლებსაც სხეულის ღრუ არა აქვს. სხეულის ბრტყელი ფორმის გამო ყველა უჯრედი გარემოსთან ახლოსაა, ამიტომ შესაძლებელია გარემოსთან აირების პირდაპირი მიმოცვლა და დიფუზიის გზით აზოტოვანი ნარჩენების (ამონიუმის) გარეთ გამოდევნა. ბრტყელ ჭიებს არ აქვთ აირების მიმოცვლისთვის ან სითხის ცირკულაციისთვის საჭირო სპეციალიზებული ორგანოები. მათი (შედარებით მარტივი) გამომყოფი აპარატი ძირითადად ფუნქციონირებს გარემოსთან ოსმოსური ბალანსის შესანარჩუნებლად. ეს აპარატი წამწამოვანი უჯრედებისგან შედგება, რომლებსაც „ალის ბოლქვებს" ეძახიან.

ალის ბოლქვები დევნიან სითხეს დატოტვილ არხებში, რომლებიც გარეთ იხნება (იხილეთ სურათი 44.10). ბრტყელი ჭიების უმეტესობას აქვს ერთი ღია ნაწილის მქონე საჭმლის მომნელებელი ღრუ. საჭმლის მომნელებელი ღრუს წვრილი განშტოებების მეშვეობით საჭმელი მთელ სხეულს მიეწოდება.

ბრტყელ ჭიებს ოთხ კლასად აჯგუფებენ (ცხრილი 33.2). ტურბელარიები (Turbellaria) (ძირითადად თავისუფლად მცხოვრები ბრტყელი ჭიები), მონოგენური მწოველები (Monogenea), ტრემატოდები (Trematoda) და თასმისებრი ჭიები (Cestoda).

ცხრილი 33.2 ტიპი მბრტყელი ჭიების კლასები

კლასი და მაგალითები	ძირითადი თვისებები
Turbellaria (ძირითადად თავისუფლად მცხოვრები ბრტყელი ჭიები, მაგალითად, დუგესია; იხილეთ სურათები 33.9 და 33.10)	ძირითადად ზღვის, ზოგი კი მტკნარი წყლის ბინადარია, რამდენიმე სახეობა ხმელეთზე ცხოვრობს. ძირითადად მტაცებლები და ლეშიჭამიებია. სხეულის ზედაპირი წამწამებითაა დაფარული.
Monogenea (მონოგენეზური ტრემატოდები)	ზღვის და მტკნარი წყლის პარაზიტებია. უმეტესობა თევზების სხეულის ზედაპირზე პარაზიტობს. სასიცოცხლო ციკლი მარტივია. წამწამოვანი ლარვა მასპინძელს ინფიცირებს.
Trematoda (ტრემატოდები; იხილეთ სურათი 33.11	თითქმის ყოველთვის ხერხემლიანების პარაზიტებია მასპინძელს ორი მისაწოვრით ემაგრებიან. სახეობების უმეტესობის სასიცოცხლო ციკლში შუალედური მასპინძელი შედის.
Cestoda (თასმიანი ჭიები, იხილეთ სურატი 33.12))	ხერხემლიანების პარაზიტები, სკოლექსი ემაგრება მასპინძელს. პროგლოტიდებში კვერცხები ყალიბდება. განაყოფიერების შემდეგ კვერცხები ჭიის სხეულს წყდება, არა აქვთ თავი და საჭმლის მომნელებელი სისტემა, სასიცოცხლო ციკლი ერთი ან მეტი შუალედური მასპინძლით.



▲ *სურათი 33.9 მლაშე წყლის ბრტყელი ჭია (კლასი ტურბელარია).*

ა) ფარინქსი. პირი განლაგებულია კუნთოვანი ფარინქსის კენწეროზე, რომელიც გრძელდება ცხოველის ვენტრალური მხარედან. საჭმლის მომნელებელი წვენი იღვრება მსხვერპლში და ფარინქსი საკვების მცირე ნაწილაკებს გასტროვასკულარულ ღრუში იწოვს, სადაც მონელება გრძელდება.



ბ) მონელება მთავრდება გასტროვასკულარული ღრუს შემომსაზღვრელ უჯრედებში. ღრუს სამი განშტოება აქვს. ყოველი მათგანი შეიარაღებულია წვრილი განშტოებებით, რომლებიც მონელებისთვის დიდ ზედაპირს უზრუნველყოფენ.

გ) მოუნელებელი ნარჩენები პირიდან გამოიყოფა.

დ) განგლია. განლაგებულია ჭიის წინა ბოლოზე, გრძნობის ორგანოებთან. განგლიების წყვილი მჭიდროდ განლაგებულ ნერვულ უჯრედებს წარმოადგენს.

ე) ვენტრალური ნერვული ქორდა. ვენტრალური ნერვული ქორდის წყვილი განგლიიდან მთელს სზეულზე ვრცელდება,

◀ *სურათი 33.10* **პლანარია – ტურბელარიას აგებულება.**

ტურბელარიები

ტურბელარიები (თითქმის ყველა) მლაშე წყლის თავისუფლად მცხოვრები ბინადრებია (სურათი 33.9). ყველაზე ცნობილი ტურბელარიები გვარი Dugesia-ს წარმომადგენლები — პლანარიებია. ისინი მრავლად არიან სუფთა გუბეებში და ნაკადულებში. მათი ნაწილი მტაცებელია, ნაწილი კი მკვდარი ცხოველებით იკვებება.

პლანარიები მოძრაობენ ვენტრალურ ეპიდერმისზე განლაგებული წამწამების საშუალებით. ისინი ლორწოს გამოყოფენ და მის შრეზე სრიალებენ. ტურბელარიების სხვა წარმომადგენლები კუნთების მეშვეობით მოძრაობენ. ისინი წყალში ტალღისებრი მოძრაობით გადაადგილდებიან.

პლანარიების თავი შეიარაღებულია სინათლის მიმართ მგრძნობიარე წყვილი თვალაკით და გვერდითი საცეცის-მაგვარი გამონაზარდებით (ყურებით). მათი დანიშნულება გარკვეული ქიმიური ნივთიერებების შეგრძნებაა. პლანარიების ნერვული ქსელი უფრო რთული და ცენტრალიზირებულია, ვიდრე მსუსხავების (სურათი 33.10). პლანარიებს გამღიზიანებელზე საპასუხო რეაქციების ცვლილების დასწავლა შეუძლიათ.

პლანარიას უსქესო რეგენერაციის გზით მრავლდება. მშობლიური პლანარია შუაზე იხლიჩება და ყოველი ნახევარისგან მეორე ნახევარი აღდგება. პლანარიებს სქესობრივი გამრავლებაც ახასიათებს. ისინი ჰერმაფროდიტებია. კოპულაციის დროს ადგილი აქვს ჯვარედინ განაყოფიერებას.

მონოგენეზური მწოველები და ტრემატოდები

მონოგენეზური მწოველები და ტრემატოდები პარაზიტებია. ისინი ან სხვა ცხოველების ორგანიზმებში ან მათი სხეულის ზედაპირზე ბინადრობენ. ბევრს აქვს მასპინძლის სხეულის ზედაპირზე ან შინაგან ორგანოებზე მისამაგრებელი მისაწოვრები. მასპინძლის სხეულში დაზიანებისგან მათ მკვრივი გარსი იცავს. ამ ჭიების რეპროდუქციული (სასქესო) ორგანოები სხეულის თითქმის მთელ შიგთავსს იკავებს.

ტრემატოდები უამრავი სახეობის პარაზიტებია. ტრემატოდების უმეტესობას რთული სასიცოცხლო ციკლი აქვს. ციკლში მონაცვლეობს სქესობრივი და უსქესო გამრავლების სტადიები. ბევრ ტრემატოდას გამრავლებისთვის შუალედური მასპინძელი ესაჭიროება. ლარვა ჯერ შუალედური მასპინძლის სხეულში ვითარდება, შემდეგ კი საბოლოო მასპინძელში (როგორც წესი, ხერხემლიან ცხოველში) ხვდება. ზრდასრული ჭიები საბოლოო მასპინძელში ბინადრობენ. მაგალითად: ადამიანის პარაზიტი ტრემატოდები სიცოცხლის ნაწილს ლოკოკინაში ატარებენ (სურათი 33.11). მსოფლიოში სისხლის მწოველებით (Schistosoma) 200 მილიონი ადამიანია ინფიცირებული. ეს პარაზიტი იწვევს შისტოსომოზს, დაავადებას, რომლის სიმპტომებს შორის ტკივილია, ანემია და დიზენტერია.

სხვადასხვა მასპინძელში ცხოვრების შედეგად ტრემატოდებს თავისუფლად მცხოვრები ცხოველებისგან განსხვავებული მოთხოვნები გაუჩნდა. მაგალითად: სისხლის მწოველა როგორც ადამიანის, ასევე ლოკოკინას იმუნური სისტემის მიმართ მდგრადი უნდა იყოს. საკუთარი ცილების მიმსგავსებით მასპინძლის ზედაპირის (სადაც ის მიმაგრებულია) ცილებთან, სისხლის მწოველა იმუნურ თავდაცვას ანუ შენიღბვას ახერხებს. ამავე დროს, იგი მოლეკულებს გამოყოფს, რომლებიც იწვევს მასპინძლის იმუნური სისტემის შემწყნარებლობას პარაზიტის მიმართ. ეს თავდაცვა იმდენად ქმედითია, რომ ზოგი მწოველა მასპინძელში 40 წელზე მეტ ხანს ცოცხლობს.

მონოგენეზური მწოველების უმეტესობა თევზის გარეგანი პარაზიტია. მონოგენეზური მწოველების სასიცოცხლო ციკლი შედარებით მარტივია. ის წამწამიანი, თავისუფლად მცურავი ლარვას სტადიას მოიცავს. ლარვა მასპინძელს ინფიცირებს. მონოგენეზურ მწოველებს ტრადიციულად ტრემატოდებთან აერთიანებდნენ, მაგრამ ზოგი სტრუქტურული და ქიმიური თვისებების მიხედვით ისინი უფრო ახლოს თასმიან ჭიებთან დგანან.

თასმიანი ჭიები

თასმიანი ჭიები (კლასი ცესტოდები Cestoidea) ასევე პარაზიტებია (სურათი 33.12). ზრდასრული ფორმები ძირითადად

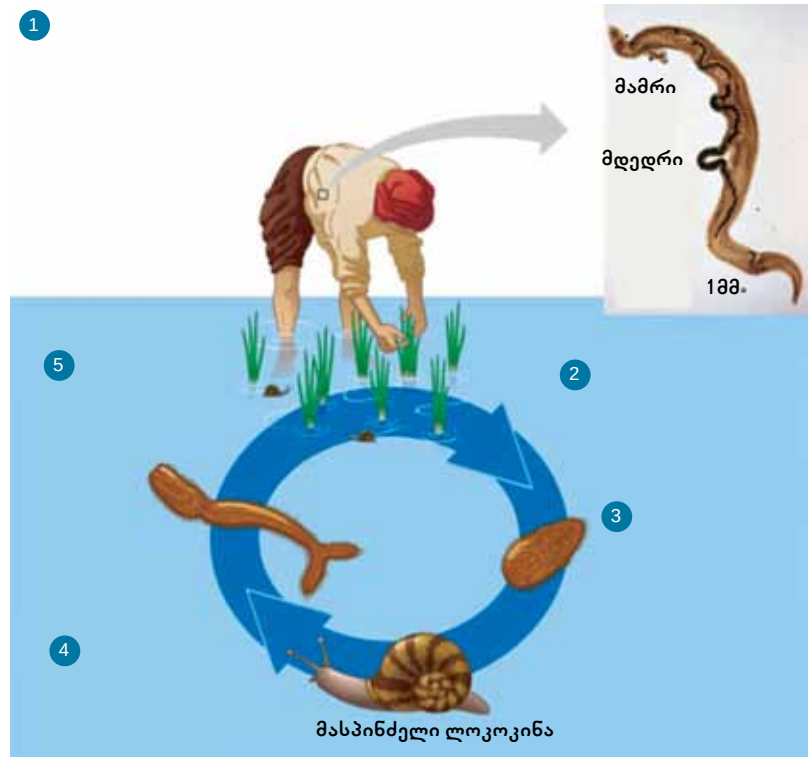
1. ზრდასრული ორპირა ადამიანის ნაწლავების სისხლძარღვებში ბინადრობს. მედრი ორპირა უფრო დიდი მამრის სხეულის გასწვრივ არსებულ ღრუში თავსდება, როგორც ეს მარჯვენა სურათზეა ნაჩვენები

2. სისხლის ორპირები მასპინძელ ადამიანში სქესობრივად მრავლდება

3. კვერცხები წყალში წამწამოვან ლარვად ვითარდება

4. ლოკოკინაში მიმდინარე უსქესო გამრავლება სხვა ტიპის მოძრავ ლარვას იძლევა, რომელიც მასპინძელი ლოკოკინიდან გამოიყოფა.

5. ეს ლარვა არღვევს ინფიცირებული ადამისნის ფეკალიებით დაბინძურებულ ნესტიან ნიადაგში მომუშავე ადამიანის კანსა და სისხლძაღვების გარსს



▶ *სურათი 33.11* ***ტრემატოდა სისხლის ორპირას (მწოველას)*** *(Schistosoma mansoni)* ***სასიცოცხლო ციკლი.***

ხერხემლიანებში (ადამიანის ჩათვლით) პარაზიტობენ. ბევრი თასმიანი ჭიის თავის ბოლო, ანუ სკოლექსი შეიარაღებულია მისაწოვრებითა და კაუჭებით. მათი მეშვეობით ჭია ემაგრება მასპინძლის ნაწლავის კედელს. თასმიან ჭიებს საჭმლის მომნელებელი ღრუ არა აქვთ. ისინი იწოვენ მასპინძლის ნაწლავებში მონელებულ საკვებს. საკვების შეწოვა ხდება ჭიის სხეულის მთელი ზედაპირით.

სკოლექსის უკან განლაგებულია სეგმენტებისგან — პროგლოტიდებისგან შემდგარი გრძელი თასმა. პროგლოტიდი ფაქტიურად სქესობრივი ორგანოების შემცველი ტომარაა. მწიფე, ათასობით კვერცხით შეიარაღებული პროგლოტიდი ზრდასრული თასმიანი ჭიის ბოლო ნაწილს გამოეყოფადა ფეკალურ მასებთან ერთად მასპინძლის ორგანიზმს ტოვებს. ადამიანის ფეკალიები შემდეგ შუალედური მასპინძლის სასმელ წყალში ან საკვებში ხვდება. ამ შემთხვევაში, შუალედური მასპინძლები ღორები ან მსხვილი რქოსანი საქონელია. თასმიანი ჭიის კვერცხიდან ვითარდება ლარვა. ლარვა კაპსულის სახით მასპინძელი ცხოველების კუნთებში ცხოვრობს. ადამიანი ლარვას იღებს, როცა ცისტებით ინვაზირებულ, ცუდად შემწვარ (ან ნაწილობრივ უმ) ხორცს ჭამს. ზრდასრულობას ჭიები ადამიანის სხეულში აღწევენ. დიდ თასმიან ჭიას შეუძლია ნაწლავების ამოვსება და მასპინძელი ადამიანის სხეულიდან თითქმის მთელი საკვების შეთვისება. ასეთი ჭია შეიძლება საკვების უკმარისობის სერიოზული მიზეზი გახდეს. ორალური წამალი — ნიკლოზამიდი კლავს ზრდასრულ ჭიებს.

როტიფერები — ციბრუტელები

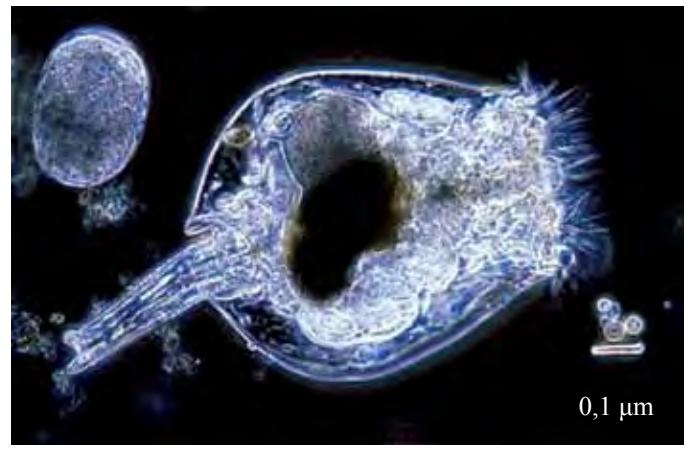
ციბრუტელები (ტიპი Rotifera) პატარა ზომის ცხოველებია. ისინი მტკნარ წყალში, ზღვებში და ტენიან ნიადაგში ბინადრობენ. მათი ზომა 50µმ –დან 2 მმ – მდე მერყეობს. ციბრუტელების ზომა მრავალი უმარტივესის ზომაზე ნაკლებია. ზომის მიუხედავად, ისინი ნამდვილი მრავალუჯრედიანი ორგანიზმებია და ორგანოთა სპეციალიზირებული სისტემები ახასიათებს **(სურათი 33.13)**. მსუსხავებისა და ბრტყელი ჭიებისგან განსხვავებით, რომლებსაც საჭმლის მომნელებელი ღრუ აქვთ, ციბრუტელებს საჭმლის მომნელებელი არხი – მკვეთრად გამოხატული პირისა და ანუსის მქონე საჭმლის მომნელებელი მილი ახასიათებს. შინაგანი ორგანოები ცრუ ცელომშია განლაგებული (სხეულის ღრუ, რომელიც არ არის მეზოდერმით მთლიანად შემოსაზღვრული). (იხილეთ სურათი 32.8ბ). ცრუცელომის სითხე ჰიდროსტატიკური ჩონჩხის როლს ასრულებს(იხილეთ თავი 49). სხეულის მოძრაობის შედეგად სითხე მთელ სხეულში მიმოიქცევა, რაც ხელს უწყობს საკვების გადანაწილებას და ამ პატარა ცხოველის სხეულიდან ნარჩენების გამოიყოფას.

ლათინურად Rotifera „ბორბლის მქონეს“ ნიშნავს. ეს სახელი ციბრუტელებს წამწამების გვირგვინის გამო დაერქვათ. წამწამების გვირგვინის საშუალებით წყლის ნაკადი ცხოველის პირში ხვდება. პირის უკან განლაგებულია საჭმლის მომნელებელი ტრაქტი, რომელსაც ფარინქსს ანუ მასტაქს ეძახიან. ფარინქსი შეიარაღებულია ყბებით. მისი მეშვეობით

ციბრუტელა მსხვერპლს, ძირითადად წყალში მობინადრე მიკროორგანიზმებს აქუცმაცებს. ციბრუტელების გამრავლება თავისებურია.

ზოგი სახეობა წარმოდგენილია მარტო მდედრებით, რომლებიც გაუნაყოფირებელ კვერცხებს დებენ. კვერცხებიდან ისევ მდედრები ვითარდებიან (გამრავლების ეს ტიპი ცნობილია პართენოგენეზის სახელით). სხვა სახეობებში ორი ტიპის კვერცხი გვხვდება, რომლებიც პართენოგენეზურად ვითარდება. ერთი ტიპის კვერცხიდან მდედრები გამოდიან, მეორე ტიპის კვერცხიდან მარტივი მამრები ვითარდებიან. მამრებს დამოუკიდებლად კვებაც კი არ შეუძლია. ისინი იქამდე ცოცხლობენ, სანამ სპერმას გამოიმუშავებენ და კვერცხებს გაანაყოფიერებენ. განაყოფიერების შემდეგ ვითარდება არახელსაყრელი პირობების მიმართ მდგრადი ზიგოტა. მაგალითად, ის გუბის ამოშრობას უძლევს. პირობების გაუმჯობისას ზიგოტა იყოფა და მდედრების ახალი თაობა ვითარდება, რომელიც პირობების გაუარესებამდე ისევ პართენოგენეზით მრავლდება.

უცნაურია, რომ ციბრუტელების უამრავი სახეობა მამრების გარეშე არსებობს. თითქმის ყველა ცხოველისა და მცენარის სახეობა, გარკვეული პერიოდის განმავლობაში, სქესობრივად მრავლდება. სქესობრივ გამრავლებას უსქესოსთან შედარებით ბევრი უპირატესობა აქვს. მაგალითად: სახეობები, რომლებიც უსქესოდ მრავლდებიან უფრო მალე აგროვებენ თავიანთ გენომში საზიანო მუტაციებს, ვიდრე სქესობრივი გამრავლების მქონე სახეობები. საზიანო მუტაციების გამო, უსქესო გამრავლების მქონე სახეობებს გადაშენების მეტი საფრთხე ემუქრებათ. ამავე დროს, ახალი სახეობების წარმოქმნის უნარი დაქვეითებულია.

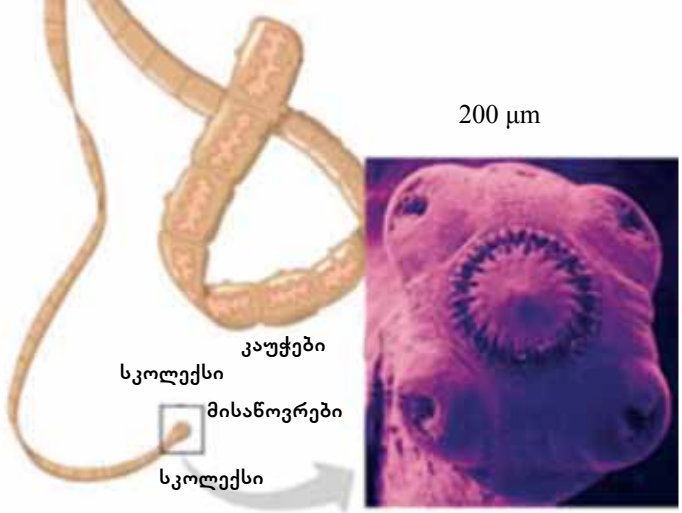


▲ *სურათი 33.13.* ***ციბრუტელა.*** *ამ ცრუცელომიანი, მცირე ზომის ცხოველების აგებულება ბრტყელი ჭიების უმრავლესობის აგებულებაზე უფრო რთულია.*

მეთიუ მეზელსონი, ჰარვარდის უნივერსიტეტის თანამშრომელი და ნობელის პრემიის ლაურეატი, სწავლობდა უსქესო გამრავლების მქონე ციბრუტელების კლასს — Bdelloidea-ს. ამ კლასის 360 სახეობის ციბრუტელაა ცნობილი. ისინი ყველანი პართენოგენეზით ანუ მამრების გარეშე მრავლდებიან.

პალეონტოლოგებმა ბდელოიდები 35 მილონი წლის ასაკის ქარვაში აღმოაჩინეს. ქარვაში მარტო მდედრები იყვნენ. მეზელსონმა და მისმა კოლეგებმა ბდელოიდების დნმ მათი უახლოესი ნათესავის, სქესობრივი გამრავლების მქონე ციბრუტელების დნმ-ს შეადარეს. შედარების შემდეგ დადგინდა, რომ 35 მილიონ წელზე მეტი გავიდა, რაც ბდელოიდები უსქესოდ მრავლდებიან. როგორ ახერხებენ ისინი ამას, გამოცანაა, ვინაიდან საერთო წესის მიხედვით უსქესო გამრავლების მქონე ორგანიზმი დიდ ხანს ვერ იარსებებს.

პროგლოდიტები რეპროდუცირებადი ს ტრუქტურებით (სასქესო მასალით)



ლოფოფორიანები: ექტოპროქტები, ფორონიდები და მხარფეხიანები.

ორმხრივსიმეტრიულებს, რომლებიც სამ ტიპს: Ectoprocta, Phoronida და Brachiopoda-ს ეკუთვნის, ტრადიციულად ლოფოფორიანებს უწოდებენ. მათ აქვთ ლოფოფორი — პირის გარშემო განლაგებული ნალის ფორმის ან მრგვალი წამწამოვანი გამონაზარდების (მარწუხების) მქონე გვირგვინი (იხილეთ სურათი 32.13ა). წამწამების მეშვეობით წყალი პირისკენ მიედინება, მარწუხები კი საკვების ნაწილაკებს

◀ *სურათი 33.12* ***თასმისებრი ჭიის აგებულება.*** *სურათზე ნაჩვენებია ელექტრონული მიკროსკოპით დანახული სკოლექსი (შეღებილია SEM scanning electron microscope)*

იჭერს. ეს რთული აპარატი სამივე ტიპს ახასიათებს, მათი ნათესაური კავშირიც ამის მიხედვით დადგინდა. სამ ტიპს შორის სხვა მსგავსებაროგორიცაა U-ფორმის საჭმლის მომნელებელი არხი და თავი, რომელიც არ არის სხეულისგან გამოყოფილი, მიმაგრებულ ცხოვრების ნირთან დაკავშირებული ადაპტაციებია. ბრტყელი ჭიებისგან (სხეულის ღრუ არა აქვს) და ციბრუტელებისგან (ცრუ ცელომი ანუ ცრუ ღრუ აქვს) (იხილეთ სურათი 32.8ა), განსხვავებით ლოფოფორიანებს ნამდვილი ცელომი (ღრუ) აქვთ. ის მთლიანად შემოსაზღვრულია მეზოდერმით.

ექტოპროქტები Ectoprocta (ბერძნულად *ecto* — გარეთ და *procta* — ანუსი) კოლონიური ცხოველებია. მათ მცენარეებთან გარეგნული მსგავსება ახასიათებს (მათი საერთო სახელია *bryozoan*, რაც „ხავსის ცხოველებს“ ნიშნავს). ამ ტიპში შემავალი სახეობების უმეტესობა კოლონიურია. კოლონიები განლაგებულია მკვრივ, ფორებიან, გარეგან ჩონჩხში. ლოფოფორები გამოშვერილია ფორებში **(სურათი 33.14 ა)**. ექტოპროქტების სახეობათა უმრავლესობა ზღვებში ბინადრობს. მიმაგრებული ცხოვრების ნირის მქონე ცხოველებს შორის ისინი ყველაზე გავრცელებულები და მრავალრიცხოვნებია. რამდენიმე სახეობა რიფების მშენებელია. ექტოპროქტები ტბებშიც და მდინარეებშიც ბინადრობენ. მაგალითად: მტკნარი წყლის ექტოპროქტას *Pectinatella magnifica*-ს კოლონიების ფორმირება წყალქვეშა სუბსტრატზე (ჯოხებზე ან კლდეებზე) მიმდინარეობს, სადაც ისინი 10სმ დიამეტრის, ჟელატინისმაგვარ, ბურთს ქმნიან.

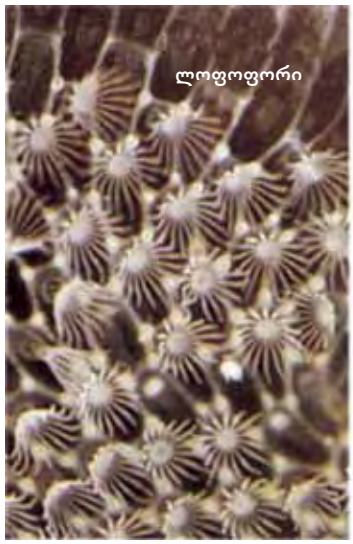
ფორონიდები – მლაშე წყალში მობინადრე ჭიებია. მათი სიგრძე 1მმ-დან 50 სმ-მდე მერყეობს. ზოგი სახეობა მიწაში ქიტინისგან მილებს აშენებს და იქ ბინადრობს. ამ შემთხვევაში ლოფოფორი გამოყოფილია მილის ღია ბოლოდან. შეშინებული ცხოველი მას მილში მალავს **(სურათი 33.14ბ)**.

მხარფეხიანები ანუ ბრაქიოპოდები. გარეგნულად სხვა მოლუსკებს ჰგვანან, მაგრამ საჭმელად ვარგისი მოლუსკებისგან განსხვავებით, მათი ნიჟარა დორსალური და ვენტრალური და არა ლატერალური (გვერდითი) ნაწილებისგან შედგება **(სურათი 33.14 გ)**. ყველა მხარფეხიანი მლაშე წყლის ბინადარია. უმეტესობას მიმაგრებული ცხოვრების ნირი ახასიათებს და ზღვის ფსკერს ღეროთი ემაგრებიან. ამ დროს ნიჟარას ოდნავ აღებენ, რომ ლოფოფორში წყლის დინება უზრუნველყონ. პალეოზოის და მეზოზოის განმავლობაში არსებობდა მხარფეხიანების დაახლოებით 30 000 სახეობა. თანამედროვე მხარფეხიანების რაოდენობა მკვეთრად შემცირებულია.მხარფეხიანების თანამედროვე გვარის – Lingula-ს წარმომადგენლები 400 მილიონი წლის წინათ მობინადრე მხარფეხიანების თითქმის იდენტურები არიან.

ნემერტინები

ტიპი nemertea-ს წარმომადგენლებს სტილეტიან ან თასმისებრ ჭიებს ეძახიან **(სურათი 33.15)**.

ბრტყელი ჭიების მსგავსად ნემერტინები ნაწლავღრუიანიებია (Acoelomates). ამავე დროს, მათი სხეული სითხით ამოვსებულ პატარა ტომარას შეიცავს. სავარაუდოდ ეს სტრუქტურა რედუცირებული ცელომია (ღრუ). სითხიანი ტომარა ელასტიურ „სტილეტს“ ჰიდრავლიკურად მართავს. გაღიზიანებისას სტილეტი ჭიის სხეულიდან სწრაფად გამოიტყორცნება. ბევრ შემთხვევაში ის შხამს შეიცავს, რომელსაც ჭია მსხვერპლის დასაჭერად იყენებს.



ა) ექტოპროქტი, მაგალითად *Membranipora membranacea* (ზღვის ხალიჩა) კოლონიური ლოფოფორიანია.



ბ) ფორონიდებში, მაგალითად *Phoronis hippocrepia*-ს ლოფოფორი და პირი წაგრძელებული ხორთუმის ერთ მხარესაა მოთავსებული.



გ) მხარფეხიანებს აქვთ ორსაგდულიანი ნიჟარა. ის შეერთებულია ჭანჭიკის მაგვარი შენაერთით. ნიჟარა ორი — ვენტრალური და დორსალური ნაწილისგან შედგება.

◀ *სურათი 33.14*
ლოფოფორიანები.



▲ *სურათი 33.15* ***თასმისებრი ჭიები ტიპი ნემერტინა***

ნემერტინების სიგრძე 1მმ-ზე ნაკლებიდან რამდენიმე მეტრამდე მერყეობს. ამ ტიპის თითქმის ყველა წევრი მლაშე წყლის ბინადარია. რამდენიმე სახეობა მტკნარ წყალში და ტენიან ნიადაგშიც გვხვდება. ზოგი აქტიურად ცურავს, სხვები ქვიშაში იმალებიან.

ნემერტინებისა და ბრტყელი ჭიების გამომყოფი, გრძნობის და ნერვული სისტემები მსგავსია, მაგრამ ,,სტილეტიანი" აპარატი მარტო ნემერტინებს ახასიათებს. ნემერტინებს, ბრტყელი ჭიებისგან განმასხვავებელი კიდევ ორი თვისება განუვითარდათ: საჭმლის მომნელებელი არხი და დახურული მიმოქცევის სისტემა. დახურული მიმოქცევის სისტემის შემთხვევაში სისხლი სისხლძარღვებში მოძრაობს და სხეულის ღრუს სითხეს არ ერევა. ნემერტინებს არ აქვთ გული. სისხლის მიმოქცევას უზრუნველყოფს სისხლძარღვების შემავიწროებელი კუნთები.

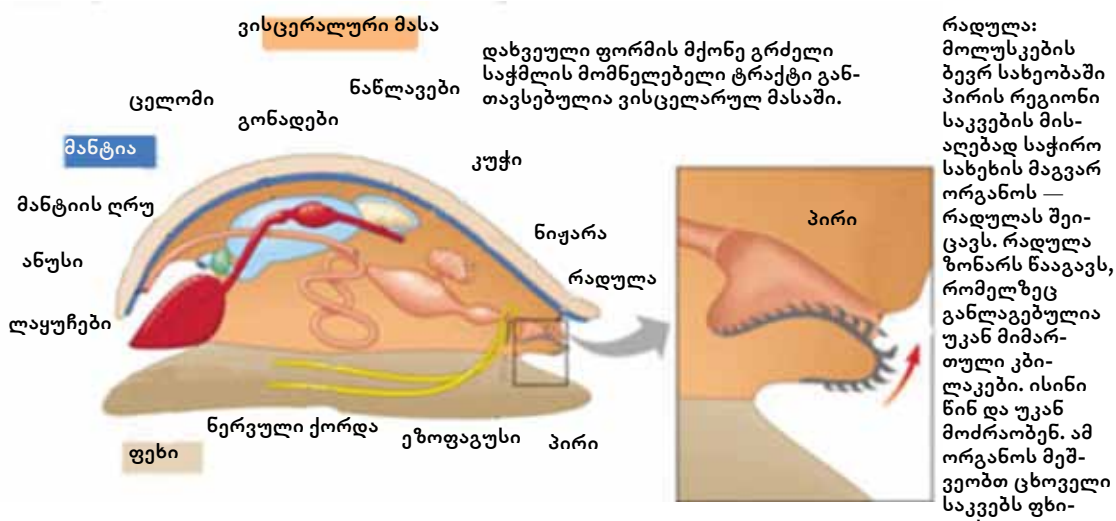
კონცეფცია ტესტი 33.3

1. ახსენით, როგორ არსებობენ თასმიანი ჭიები ცელომის, პირის, საჭმლის მომნელებელი და გამომყოფი სისტემების გარეშე.
2. არის თუ არა დაკავშირებული ცხოველის ზომასთან საჭმლის მომნელებელი არხის არსებობა-არარსებობა? დაამტკიცეთ თქვენი პასუხი ორი მაგალითით.
3. ახსენით, რატომ აქვთ ექტოპროქტებს მეტი საერთო მარჯნებთან (არ არიან ორმხრივსიმეტრიანები), ვიდრე ორმხრივსიმეტრიანებთან, რომლებიც ექტოპროქტების უახლოესი ნათესავებია.

კონცეფცია 33.4

მოლუსკებს აქვს კუნთოვანი ფეხი, ვისცერალური მასა და მანტია

ლოკოკინები და ლოქორები, ხამანწკები და სავარცხლურები, რვაფეხები და კალმარები ყველანი მოლუსკებია (ტიპი მოლუსკები). მოლუსკების უმეტესობა ზღვის ბინადარია, თუმცა ზოგიერთი სახეობა მტკნარ წყალშიც გვხვდება. ხმელეთზე მობინადრე ლოკოკინებიც და ლოქორებიც მოლუსკებს მიეკუთვნება. მოლუსკები რბილტანიანი ცხოველებია (ლათინურად *moluscis* — რბილია), მაგრამ მათი უმეტესობის სხეულს მკვრივი ნიჟარა იცავს, რომელიც კალციუმის კარბონატისგან შედგება. ლოქორებს, რვაფეხებსა და



ნეფრიდიუმი: გამომყოფ ორგანოებს ნეფრიდიებს ჰემოლიმფიდან მეტაბოლური ნარჩენები გამოჰყავს.

გული: მოლუსკების უმეტესობას ღია ცირკულაციის სისტემა ახასიათებს. დორსალურად განლაგებული გულის საქაჩი სითხეს (ჰემოლიმფას) არტერის გავლით სინუსებისკენ ამოძრავებს (სხეულის სივრცესთან). ამიტომ მოლუსკის ორგანოები მუდმივად გარსშემორტყმულია ჰემოლიმფით.

დახვეული ფორმის მქონე გრძელი საჭმლის მომნელებელი ტრაქტი განთავსებულია ვისცელარულ მასაში.

რადულა: მოლუსკების ბევრ სახეობაში პირის რეგიონი საკვების მისაღებად საჭირო სახეხის მაგვარ ორგანოს — რადულას შეიცავს. რადულა ზონარს წააგავს, რომელზეც განლაგებულია უკან მიმართული კბილაკები. ისინი წინ და უკან მოძრაობენ. ამ ორგანოს მეშვეობთ ცხოველი საკვებს ფხიკავს.

ნერვული სისტემა შედგება ეზოფაგუსის ირგვლივ განლაგებული ნერვული რგოლისგან, რომლისგანაც ნერვული ქორდა ვრცელდება

▲ *სურათი 33.16* ***მოლუსკის სხეულის აგებულება.***



▲ *სურათი 33.17* ***ქიტონი.*** *ეს ქიტონი მიმოქცევების შუა პერიოდებში ქვას მაგრად ეჭიდება. მას აქვს კლასი* ***polyplacophoras*** *მოლუსკებისთვის დამახასიათებელი რვა ფირფიტიანი ნიჭარა.*

კალმარებს ან რედუცირებული შინაგანი ნიჭარა აქვთ, ან ევოლუციის პროცესში ნიჭარა მთლიანად დაკარგეს.

სხვაობის მიუხედავად, ყველა მოლუსკის სხეულის აგებულება მსგავსია **(სურათი 33.16)**. სხეული სამი მთავარი ნაწილისგან შედგება: კუნთოვანი ფეხისგან, რომელიც, როგორც წესი, მოძრაობისთვის გამოიყენება, ვისცერალური მასისგან, რომელიც შინაგანი ორგანოების უმეტესობას შეიცავს და მანტიისგან — ქსოვილის ნაკეცისგან, რომელიც ვისცერალურ მასას გარს ერტყმის. მანტიის უჯრედები ნიჭარის (თუ ის მოლუსკს აქვს) შესაქმნელად საჭირო ნივთიერებას გამოყოფენ. მრავალი მოლუსკის მანტია ვისცელარლი მასის ფარგლებს გარეთ ვრცელდება და წყლით სავსე ღრუს ანუ მანტიის ღრუს ქმნის. მანტიის ღრუში მოთავსებულია ლაყუჩები, ანუსი და გამომყოფი ფორები. მოლუსკების უმრავლესობა ენაკის ფორმის, სახეხის მაგვარი ორგანოს — რადულას საშუალებით იკვებება.

მოლუსკები ძირითადად განცალკევებულ სქესიანი ცხოველებია. სასქესო ორგანოები (საკვერცხეები ან სათესლეები) მოთავსებულია ვისცელარულ მასაში. ლოკოკინების უმრავლესობა კი ჰერმაფროდიტია. ზღვის მოლუსკების დიდი ნაწილის სასიცოცხლო ციკლი წამწამიანი ლარვას სტადიას, ტრიქოფორას მოიცავს. ეს სტადია დამახასიათებელია ზღვის ანელიდებისთვის (რგოლოვანი ჭიები) და ზოგი უხერხემლოსთვის (იხილეთ სურათი 32.13 ბ).

მოლუსკების ტიპის 8 კლასის წარმომადგენლების სხეულის აგებულება სხვადასხვა გზით ჩამოყალიბდა. აქ განვიხილავთ 4 კლასს (ცხრილი 33.3): Polyplacophora (ქიტონიანები), Gastropoda (მუცელფეხიანები-ლოკოკინები და ლოქორები), Bivalvia (ორსაგდულიანები-ხამანწკები, სავარცხლურები და სხვა ორსაგდულიანები), და Cephalopoda (თავფეხიანები-კალმარები, რვაფეხები, სიპინები და ნაუტილუსები).

ქიტონიანები

ქიტონიანების სხეული ოვალური ფორმისაა და არ არის დანაწევრებული, ნიჭარა კი 8 დორსალურ ნაწილად (ფირფიტად) დაყოფილია **(სურათი 33.17)**: ზღვის ამ ცხოველებს ზღვის ნაპირის გასწვრივ, კლდეებზე უკუქცევისას ნახავთ. შეეცადეთ, ერთ-ერთი კლდეს მოაცილოთ. გაგიკვირდებათ, რა ძალით ეჭიდება კლდეს მისი მისაწოვრის მსგავსი ფეხი. ქიტონი ფეხის მეშვეობით ქვის ზედაპირზე ნელა გადაადგილდება. რადულას კი წყალმცენარის მოსაჭრელად და მოსანელებლად იყენებს.

ცხრილი 33.3 ტიპი მოლუსკების ძირითადი კლასები

კლასი და მაგალითი	ძირითადი თვისებები
Polyplacophora **(ქიტონები, იხილეთ სურათი 33.17**	**ზღვის ცხოველები, ნიჭარა რვა ნაწილიანია, ფეხს გადაადგილებისთვის იყენებენ, რადულა აქვთ, თავი კი არა.**
Gastropoda **(მუცელფეხიანები - ლოკოკინები, ლოქორები, იხილეთ სურათი 33.18 და 33.19))**	**ზღვის,მტკნარი წყლის ან ხმელეთის ცხოველებია. სხეული ასიმეტრიულია, ნიჭარა, როგორც წესი, დახვეულია. ზოგიერთი წარმომადგენელის ნიჭარა რედუცრებული ან დაკარგულია, ფეხს გადაადგილებისთვის იყენებენ, აქვთ რადულა**
Bivalvia **(ორსაგდულიანები — საჭმელად ვარგისი ზღვის მოლუსკები, მიდიები, სავარცხლურები, ხამანწკა). იხილეთ სურათი 33.20 და 33.21)**	**ზღვის და მტკნარი წყლის ცხოველებია; აქვთ შებრტყელებული ორსაგდულიანი ნიჭარა; თავი არა აქვთ; აქვთ წყვილი ლაყუჩები; არა აქვთ რადულა; უმეტესობა სუსპენზიით იკვებება; მანტიიდან სიფონები ვითარდება** Cephalopoda
Cephalopoda **(თავფეხიანები — კალმარები, რვაფეხები, სიპინები, კამერიანი ნაუტილუსი, იხილეთ სურათი 33.22)**	**ზღვის ცხოველებია; თავი გარშემორტყმულია ძლიერი საცეცებით; როგორც წესი საცეცები მისაწოვრებიანია; ნიჭარა გარეგანი, შინაგანია, ან საერთოდ არ არის; პირი რადულით ან რადულას გარეშე; მოძრაობენ წყლის ჭავლის სიფონიდან გამორტყოცნით (სიფონი ფეხიდან განვითარდა).**

მუცელფეხიანები

მუცელფეხიანები მოლუსკების თანამედროვე სახეობების დაახლოებით სამი მეოთხედია **(სურათი 33.18)**. მათი უმეტესობა ზღვის ბინადარია, მაგრამ მტკნარი წყლის მრავალი სახეობაც გვხვდება; ბაღის ლოკოკინები და ლოქორები ხმელეთზე არსებობას შეგუებული მუცელფეხიანებია.

მუცელფეხიანების კლასის განმასხვავებელი დამახასიათებელი ნიშანია განვითარების პროცესი, რომელიც ცნობილია შემობრუნების ანუ ლარვული დახვევის სახელით. მუცელფეხიანის ემბრიონის განვითარებისას მისი ვისცე-



ა) ხმელეთის ლოკოკინა

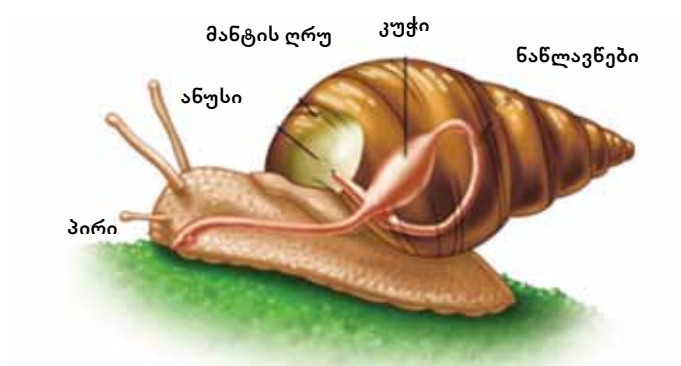
ბ) ზღვის ლოქორა – მან ევილოცის პროცესში დაკარგა ნიჟარა.

▲ *სურათი 33.18* ***მუცელფეხიანები.***

ლარული მასა 1800-ით ბრუნდება, რის გამოც, მანტიის ღრუ და ანუსი თავის ზევით აღმოჩნდება **(სურათი 33.19)**. ზოგი ორგანო, რომელიც შემობრუნების მოვლენამდე ორმხრივსიმეტრიული იყო, მის შემდეგ ზომაში მცირდება, ან სხეულის ერთი ნაწილიდან სრულებით ქრება. შემობრუნების პროცესი არ უნდა აგვერიოს დახვეული ნიჟარის ფორმირების პროცესთან. ნიჟარის ფორმირება განვითარების დამოუკიდებელი პროცესია.

მუცელფეხიანების უმეტესობას აქვს ერთი, სპირალური ნიჟარა, რომელშიც ცხოველი გაღიზიანებისას იმალება. ნიჟარა ხშირად კონუსის ფორმისაა, მაგრამ Haliotidae (ზღვის ყური)-ს და Patellogastropoda (წყლის ლოკოკინები)-ს შემთხვევაში ის თითქოს შებრტყელებულია. ბევრ მუცელფეხიანს აქვს კარგად გამოხატული თავი. მარწუხების ბოლოებზე მოთავსებულია თვალები. მუცელფეხიანების უმეტესობა ფეხის ტალღისებრი მოძრაობის ან წამწამების მეშვეობით, მხატვრულად რომ ვთქვათ, ლოკოკინას სიჩქარით გადაადგილდება. რადულას ისინი წყალმცენარის ან სხვა მცენარეების დასაღრღნელად იყენებს. რამდენიმე ჯგუფი მტაცებელი ცხოველებითაა წარმოდგენილი. მათი რადულა გადაიქცა იარაღად, რომლის საშუალებით სხვა მოლუსკების ნიჟარებს ხვრეტენ ან ნანადირევს გლიჯავენ. კონუსური ლოკოკინების რადულას კბილში კი შხამიანი ისრები წარმოქმნა, რომელთა საშუალებით ისინი მსხვერპლს იჭერენ.

ხმელეთის ლოკოკინებს არ აქვთ წყლის მუცელფეხიანების უმრავლესობისთვის დამახასიათებელი ლაყუჩები; სამაგიეროდ, მანტიის ღრუს შიგნითა ფენა ფილტვის ფუნქციებს ასრულებს. ის ატმოსფერულ ჰაერთან აირების მიმოცვლაში მონაწილეობს.



▲ *სურათი 33.19.* ***თორსიონის შედეგი მუცელფეხიანებში.*** *ემბრიონული განვითარების დროს ხდება თორსიონი (ვისცელარული მასის მობრუნება), რის გამოც, საჭმლის მომნელებელი ტრაქტი მობრუნდება 1800-ით და ანუსი აღმოჩნდება ცხოველის სხეულის წინა ბოლოსთან.*

ორსაგდულიანი

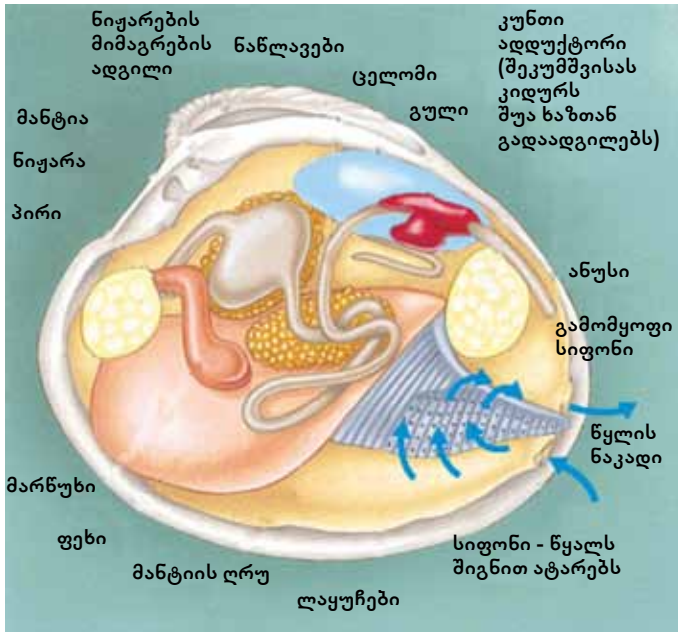
ორსაგდულიანი მოლუსკების კლასში საჭმელად ვარგისი მოლუსკების დიდი რაოდენობაა: ხამანწკები, სავარცხლურები, მიდიები და ზღვის ორსაგდულიანი საჭმელად ვარგისი მოლუსკები. ორსაგდულიანების ნიჟარა ორი ნაწილისგან შედგება **(სურათი 33.20)**. ეს ნაწილები შუა დორსალურ ხაზზე ერთიანდება. ნიჟარის ნაწილებს მჭიდროდ კეტავს ძლიერი ჩამკეტი კუნთი. ეს რბილტანიანი ცხოველი ასე იცავს თავს. ორსაგდულიანების თავი და რადულა სხეულისგან გამოყოფილი არ არის. ზოგ ორსაგდულიანს მანტიის გარეთა კიდეზე თვალები და მგრძნობიარე მარწუხები აქვს.

ორსაგდულიანების მანტიის ღრუში მოთავსებულია ლაყუჩები, რომლებიც არა მარტო აირების მიმოცვლაშივის, არამედ საკვების მოპოვებაშიც მონაწილეობს **(სურათი 33.21)**. ორსაგდულიანების უმეტესობა სუსპენზიით იკვებება. ლორწო, რომელიც გარს ერტყმის ლაყუჩებს, საკვების პატარა ნაწილაკებს აკავებს. წამწამების მეშვეობით კი ნაწილაკები პირში ხვდება. მანტიის ღრუში განლაგებულია სიფონი, რომლის გავლით წყალი მანტიაში აღწევს, ლაყუჩებს შემოუვლის და მანტიის ღრუდან გამომყოფი სიფონის მეშვეობით გამოედინება.



▲ *სურათი 33.20* ***ორსაგდულიანი მოლუსკი.*** *ამ სავარცხლურს აქვს უამრავი თვალაკი (ლურჯი წერტილები), რომელთა დახმარებით ის ჩაკეტილი ნიჟარიდან იხედება.*

ორსაგდულიანების უმეტესობისთვის დამახასიათებელია მიმაგრებული ცხოვრების ნირი. სუსპენზიით კვება ამ თვისებასთანაა დაკავშირებული. ფიქსირებული კუნთები მკვრივ ძაფებს გამოყოფს. ძაფების საშუალებით ისინი ქვებს, ნავის ძირებს, გემების მისადგომებს და ცხოველების ნიჟარებს



▲ *სურათი 33.21* ***საჭმელად ვარგისი მოლუსკის აგებულება.*** *ზღვის, საჭმელად ვარგისი ორსაგდულიანი მოლუსკის ნიჟარის მარცხენა ნაწილი მოხსნილია. წყალში მოტივტივე საკვების ნაწილაკები სიფონის გავლით მანტიაში ხვდება. ლაყუჩები და წამწამები მათ აგროვებენ, დაგრძელებული გამონაზარდები, პალპები ანუ მარწუხები კი პირში აგზავნიან.*

ემაგრება. ზღვის ორსაგდულიან მოლუსკებს შეუძლია ქვიშაში ან შლამში ჩაფლობა. მაშინ კუნთოვან ფეხს ისინი იალქანივით იყენებენ. სავარცხლურები ზღვის ფსკერზე ნიჟარის გახსნა — დახურვის საშუალებით სრიალებენ. ნიჟარის გახსნა-დახურვა მექანიკური ხელოვნური ყბების მოძარაობას წააგავს. ასეთი ხელოვნურ ყბებს თანამედროვე აფთიაქებში ნახავთ.

თავფეხიანები

თავფეხიანები ტიპიური მტაცებლებია. ისინი მარწუხებს მსხვერპლის დასაჭერად იყენებენ. ნისკარტის მსგავსი ყბების მეშვეობით მსხვერპლის სხეულში დამბლის გამომწვევი შხამი შეჰყავთ. თავფეხიანების ფეხი კუნთოვან გამომყოფ სიფონად, თავად და მარწუხების ნაწილად გარდაიქმნა (Cephalopoda თავის ფეხს ნიშნავს). რვაფეხების უმეტესობა კიბორჩხალებისა და სხვა საჭმლის ძებნაში ზღვის ფსკერზე დაცოცავს **(სურათი 33.22 ა)**. კალმარები გადაადგილდებიან წყლის ნაკადის საშუალებით, რომელიც მანტიის ღრუში გადის და გარეთა სიფონიდან წყლის ძლიერი ჭავლის სახით გამოიტყორცნება **(სურათი 33.22 ბ)**. მოძრაობის მიმართულებას ისინი სიფონის მიმართულების მართვით იცვლიან.

მანტია თავფეხიანების ვისცერალურ (შინაგან) მასას ფარავს. ნიჟარა ან რედუცირებულია, ან შინაგანი (კალმარებში და სიპინებში), ან მთლიანად დაკარგულია (ბევრ რვაფეხიანში). დღესაც არსებობს ნიჟარიანი თავფეხიანების ერთი პატარა ჯგუფი (სადაფის ან მარგალიტისებრი ნაუტილუსი) **(სურათი 33.22 გ)**.

მოლუსკებს შორის დახურული მიმოქცევის სისტემა მარტო თავფეხიანებს ახასიათებს. მათი ტვინი რთული აგებულებისაა და კარგად განვითარებული გრძნობის ორგანოები აქვთ. რთული ქცევა და დასწავლის უნარი სწრაფად მოძრავი მტაცებლებისთვის უფრო მნიშვნელოვანია, ვიდრე მიმაგრებული ცხოვრების ნირის მქონე ცხოველებისთვის, როგორებიცაა ზღვის ორსაგდულიანი მოლუსკები. რვაფეხებისა და კალმარების წინაპრები ალბათ ნიჟარიანი მოლუსკები იყვნენ. ევოლუციის პროცესში ისინი მტაცებლურ ცხოვრების ნირზე გადავიდნენ. მათი შემდგომი განვითარებისას ნიჟარა დაიკარგა. ასეულობით მილიონი წლის განმავლობაში ნიჟარიანი თავფეხიანები ანუ ამონიტები (ზოგი მათგანის ზომია სატვირთო მანქანის ბორბლის ტოლი იყო) ზღვის დომინანტი უხერხემლო მტაცებლები იყვნენ. მათი მასობრივი გადაშენება ცარცის პერიოდის ბოლოს მოხდა (იხილეთ თავი 26).

კალმარების სახეობების უმეტესობის ზომა 75სმ-ს არ აღემატება, მაგრამ მნიშვნელოვნად უფრო დიდი ზომის სახეობებიც გვხვდება. გიგანტური კალმარი (Architeuthis dux) კალმარების ცნობილ სახეობებს შორის ყველაზე დიდად ითვლებოდა. მისი მანტიის სიგრძე 2.25 მეტრს აღწევს, მთლიანი სიგრძე კი 18 მეტრია. მაგრამ 2003 წელს ანტარქტიკის ახლოს დაიჭირეს სახეობა Mesonychoteuthis hamiltoni, რომლის მანტიის სიგრძე 2.5 მეტრს აღწევს. ზოგი ზოოლოგი თვლის, რომ ეს ახალგაზრდა ეკზემპლიარი იყო, მოზრდილის სიგრძე კი ალბათ ორჯერ მეტია! A. dux-ისგან განსხვავებით, რომელსაც დიდი მისაწოვრები და მარწუხებზე პატარა კბილები აქვს, M. hamiltoni-ს აქვს მარწუხების ბოლოებზე მბრუნავი, ბორბლისმაგვარი ბასრი ფირფიტები. მათ სასიკვდილო ჭრილობების მიყენება შეუძლიათ. A. duxi და M. hamiltoni ცხოვრების მეტ ნაწილს ოკეანის სიღრმეში ატარებენ, სადაც დიდი თევზებით იკვებებიან. ორივე სახეობის ნარჩენები ნაპოვნია კბილებიანი ვეშაპის კუჭში, რომელიც, როგოც ჩანს, მათი ერთადერთი ბუნებრივი მტერია. ბუნებრივ გარემოში ეს გიგანტური სახეობები მეცნიერებს არ უნახავთ. ამიტომ, ეს უზარმაზარი ზღვის ცხოველები უხერხემლოებზე შექმნილი დიდი მისტერიების გმირებად რჩებიან.

კონცეფცია ცოდნა 33.4

1. ახსენით, როგორ არის დაკავშირებული მუცელფეხიანებისა და თავფეხიანების ფეხის მოდიფიკაცია მათი ცხოვრების ნირთან.
2. როგორ მოხდა ორსაგდულიანი მოლუსკების ფორმის დივერგენცია მოლუსკების საწყისი ფორმიდან?



ა) რვაფეხები ყველაზე გონიერი რბილტანიანებია .



ბ) კალმარები სწრაფად გადაადგილდებიან. ისინი მტაცებლები არიან, მათი ყბები ნისკარტს წააგავს. აქვთ კარგად განვითარებული თვალები.



გ) კამერებიანი ნაუტილუსი (. პომპილიუს) ერთადერთი თანამედროვე, გარეგანი ნიჟარის მქონე თავფეხიანია.

▲ *სურათი 33.22* თავფეხიანები.

კონცეფცია 33.5

ანელიდები სეგმენტური ჭიებია

ანელიდა „პატარა რგოლს“ ნიშნავს. ეს სახელი რგოლებად დაყოფილი სხეულის გამო დაერქვათ. რგოლოვანი ჭიები ზღვებში, მტკნარ წყლებში და ტენიან ნიადაგში ბინადრობენ. მათი ზომა 1მმ-ზე ნაკლებიდან 3 მეტრამდე მერყეობს (ავსტრალიის გიგანტური ჭიაყელას სიგრძე). ტიპი რგოლოვანი ჭიები 3 კლასად იყოფა (ცხრილი 33.4): Oligochaeta (ჭიაყელები და მათი ნათესავები), Polychaeta (მრავალჯაგრიანი ჭიები) და Hirudinea (წურბელები).

ოლიგოქეტები

ოლიგოქეტები ანუ მცირეჯაგრიანი ჭიები (ბერძნულად *oligos* — ცოტა, *chaite* – გრძელი თმა). სახელი შედარებით იშვიათი ,,ჯაგრისის” ანუ ქიტინის გამონაზარდების გამო დაერქვა. ამ სეგმენტირებული ჭიების კლასში წყლის ბევრი სახეობა და ჭიაყელები შედის. ჭიაყელები ნიადაგით იკვებებიან და კვების დროს მიწაში გზას იკვლევენ. ნიადაგში მოძრაობისას ჭიაყელას საჭმლის მომნელებელი არხი საკვებ ნივთიერებებს ითვისებს. არხშივე მიმდინარეობს ლორწოს სეკრეცია, რომელიც მოუნელებელ მასალას ერევა. ანუსის მეშვეობით ეს მასა გარეთ გამოიყოფა. ფერმერები ჭიაყელებს ძალიან აფასებენ, ვინაიდან ისინი ნიადაგს აფხვიერებენ და თავიანთი ექსკრემენტებით ამდიდრებენ (დარვინმა დაადგინა, რომ ბრიტანელი ფერმერის 0,4 ჰექტარი ნიადაგი დაახლოებით 50.000 ჭიაყელას შეიცავს, რომლებიც წლის განმავლობაში 18 ტონა ექსკრემენტს იძლევიან). ჭიაყელა რგოლოვანი ჭიების (ანელიდების) წარმომადგენელია. 33.23 – სურათზე მოცემულია ჭიაყელას აგებულება.

ცხრილი 33.4 ტიპი რგოლოვანი ჭიების კლასები

კლასი და მაგალითები	ძირითადი თვისებები
Oligochaeta **(მტკნარი წყლის, ზღვისა და ხმელეთის სეგმენტირებული ჭიები, მაგ. ჭიაყელა იხ. სურ. 33.23)**	**თავი და პარაპოდიები არა აქვს, მაგრამ აქვს ჯაგრისები.**
Polychaeta **(ძირითადად ზღვის სეგმენტირებული ჭიები, იხ. სურ. 33.24)**	**აქვთ კარგად განვითარებული თავი; ყოველ სეგმენტზე ჯაგრისიანი პარაპოდიაა; თავისუფლად მცხოვრები ცხოველებია; ბინადრობენ მილაკებში**
Hirudinea **(წურბელები; იხ. სურ. 33.25)**	**სხეულიშებრტყელებულია, რედუცირებული ცელომით და სეგმენტაციით; ჯაგრისები არა აქვთ; მისაწოვრები წინა და უკანა ბოლოებზეა; პარაზიტები, მტაცებლები და ლეშიჭამიებია**

ჭიაყელები ჰერმაფროდიტებია, მაგრამ ჯვარედინი განაყოფიერება ახასიათებს. ჯვარედინი განაყოფიერების დროს ჭიაყელები ერთმანეთს უკავშირდებიან, ცვლიან სპერმას, შემდეგ კი ცალკევდებიან. მიღებული სპერმა იქამდე ინახება, სანამ სარტყელში (კლიტელუმში) ლორწოვანი პარკი არ შეიქმნება. პარკი ჭიაყელას გასწვრივ სრიალებს და ჯერ კვერცხებსა და შემდეგ კი შენახულ სპერმას აგროვებს. შემდეგ პარკი ჭიაყელას თავის მხრიდან ჩამოსრიალდება და ნიადაგში ხვდება. ემბრიონები ნიადაგშივე ვითარდება. ზოგი ჭიაყელა უსქესოდ ფრაგმენტაციით მრავლდება. ფრაგმენტაციასთან ერთად რეგენერაცია მიმდინარეობს.

▼ *სურათი 33.23* **ჭიაყელას აგებულება.**

სხეულის ყოველი სეგმენტი გარშემორტყმულია გრძივი კუნთით, რომლიც თავის მხვრივ განივი კუნთითაა ფარსშემორტყმული. მოძრაობისას ჭიაყელა ამ ორი ტიპის კუნთებს კოორდინირებს (იხილეთ სურათი 49.25). კუნთების მუშაობა დამოკიდებულია არაკუმშვადი ცელომის სითხეზე, რომელიც ჰიდროსტატიკური ჩონჩხის ფუნქციას ასრულებს.

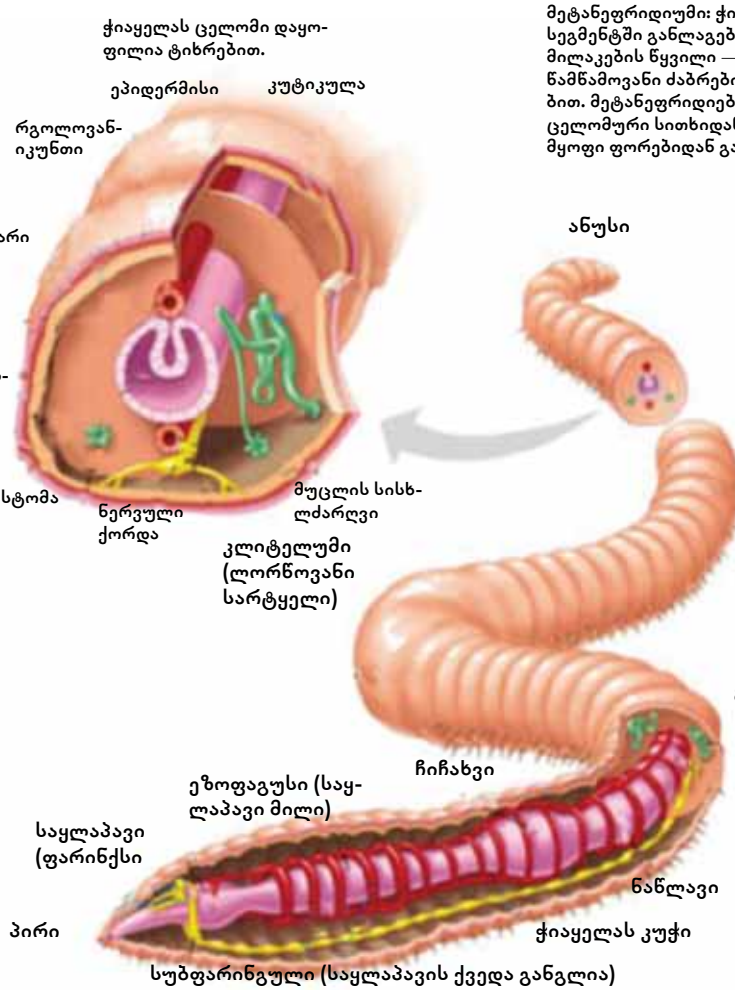
შინაგანი სტრუქტურების უმეტესობა ჭიაყელას ყოველ სეგმენტში მეორდება.

ჯაგრისები: ყოველ სეგმენტს ოთხი წყვილი ჯაგრისი აქვს. ეს ჯაგრისები საჭიროა მიწაში ჩასაფლობად.



ავსტრალიური გიგანტური ჭიაყელა

ცერებრალური (ტვინის) განგლია: ჭიაყელას ნერვული სისტემა შედგება ფარინქსის წინ და უკან განლაგებული წყვილი ცერებრალური განგლიისგან . ფარინქსის ირგვლივ არსებული ნერვული რგოლი სუბფარინგულ განგლიას უკავშირდება, საიდანაც უკანა მიმართულებით ვრცელდება შერწყმული ნერვული ჭიმების წყვილი.



მეტანეფრიდიუმი: ჭიაყელას ყოველ სეგმენტში განლაგებულია გამომყოფი მილაკების წყვილი — მეტანეფრიდიები, წამწამოვანი ძაბრებით – ნეფროსტომებით. მეტანეფრიდიებს სისხლიდან და ცელომური სითხიდან ნარჩენები გამომყოფი ფორებიდან გამოაქვთ.

მიმოქცევის სისტემა შედგება სისლძარღვების ბადისგან და დახურულია. დორსალურ და ვენტრალურ სისხლძარღვებს სეგმენტირებული სისხლძარღვების წყვილი აკავშირებს. დორსალური სისხლძარღვები და ჭიაყელას საყლაპავის გარშემო განლაგებული სისხლძარღვების ხუთი წყვილი კუნთოვანია და სისხლს მიმოქცევის სისტემაში ამოძრავებს.

პოლიქეტები (მრავალჯაგრიანები)

პოლიქეტების ყოველ სეგმენტს აქვს წყვილი, ნიჩბის ან სავარცხლისმაგვარი სტრუქტურა — პარაპოდია (თითქმის ფეხი). პარაპოდიები მონაწილეობენ მოძრაობაში **(სურათი 33.24)**. ყოველ პარაპოდიას აქვს რამდენიმე ჯაგარი. ჯაგრები უფრო მრავალრიცხოვანია, ვიდრე ოლიგოქეტებში. ბევრ პოლიქეტაში პარაპოდია უხვად მომარაგებულია სისხლძარღვებით და ფილტვის ფუნქციას ასრულებს.

პოლიქეტები დიდი და მრავალფეროვანი კლასია. ამ კლასის წარმომადგენლების უმეტესობა ზღვის ცხოველებია. რამდენიმე სახეობა პლანქტონთან ერთად გადაადგილდება, ბევრი ზღვის ფსკერზე დაცოცავს ან მასში ეფლობა. სხვები ბინადრობენ მილაკებში, რომლებსაც თვითონვე აშენებენ. მილაკის ზოგი ბინადარი, როგორიცაა ქვერიგი Sabellida-ს სახეობა Sabella spallanzanii (მარაოს ჭია) და *Sabella crassicornis* (მტვრის საგველის მსგავსი ჭია) მილაკებს ლორწოსა და ქვიშის ან ნიჟარების ნამსხვრევების ნარევიდან აშენებენ. სხვები, როგორიცაა *Spirobranchus giganteus (საშობაო ხის მსგავსი ჭია)* (იხილეთ სურათი 33.1) მილაკებს მხოლოდ საკუთარი გამონაყოფიდან ქმნიან.

წურბელები

წურბელების უმეტესობა მტკნარ წყლებში ბინადრობს, მაგრამ გვხვდება ზღვისა და ხმელეთის სახეობებიც. ხმელეთის სახეობები მცენარეებით დაფარულ, ტენიან ადგილებში ბინადრობენ.



▶ *სურათი 33.24* **პოლიქეტა.** *ღრმად ზღვაში ფსკერზე ჰიდროთერმულ ნაპრალებთან ბინადრობს ესიოლყრა ბერგი.*

პარაპოდია



▲ *სურათი 33.25* ***წურბელა.***

წურბელების ზომა 1-დან 30 სმ-მდე მერყეობს. მრავალი წურბელა მტაცებელია, რომლებიც სხვა უხერხემლოებით იკვებებიან. ზოგი წურბელა პარაზიტია. ისინი სხვა ცხოველების (ადამიანის ჩათვლით) სხეულს დროებით ემაგრებიან და სისხლს წოვენ **(სურათი 33.25)**. ზოგი პარაზიტი სახეობა მასპინძლის კანს ბასრი ყბებით ჭრის, სხვები ფერმენტს გამოყოფენ, რომელიც კანს შლის და მასში ჩნდება. როგორც წესი, მასპინძელი ამ შემოტევას ვერ გრძნობს, ვინაიდან წურბელა ანესთეზიური მოქმედების მქონე ნივთიერებას გამოყოფს. კანში ნახვრეტის გაკეთების შემდეგ, წურბელა მეორე ნივთიერებას — ჰირუდინს გამოყოფს, რომელიც ჭრილობის მიდამოებში ხელს უშლის მასპინძლის სისხლის შედედებას (კოაგულაციას). კვების დროს პარაზიტი იმდენ სისხლს შეიწოვს, რამდენის შეთვისება შეუძლია. ხშირად თავისი სხეულის წონაზე ათჯერ მეტს. გამძღარი წურბელა საკვების გარეშე ერთ თვეს ძლევს.

პაციენტის დაზიანებულ თითზე მედდა სამედიცინო წურბელას ამაგრებს (Hirudo medicinalis). ეს ხელს უწყობს ჰემატომიდან (შინაგანი დაზიანების დროს წარმოქმნილი სისხლის გროვა) სისხლის ამოწოვას.

მეოცე საუკუნემდე წურბელებს ხშირად წნევიანი ადამიანის სისხლის ამოსაწოვად იყენებდნენ. სადღეისოდ მათ ქსოვილებიდან სისხლის ამოსაქაჩად იყენებენ (ადგილებიდან, სადაც სისხლი გროვდება დაზიანებისა ან ქირურგიული ჩარევის შედეგად და ჰემატომებს წარმოქმნის). მკლევრები იკვლევენ ჰირუდინის პოტენციური გამოყენების შესაძლებლობას არასასურველი სისხლის გროვების დასაშლელად, რომლებიც ქირურგიული ჩარევისას ჩნდება ან გულის დაავადებების შედეგად ვითარდება. მეცნიერებმა ჰირუდინის რეკომბინანტული ფორმები შექმნეს და მათ კლინიკებში ცდიან.

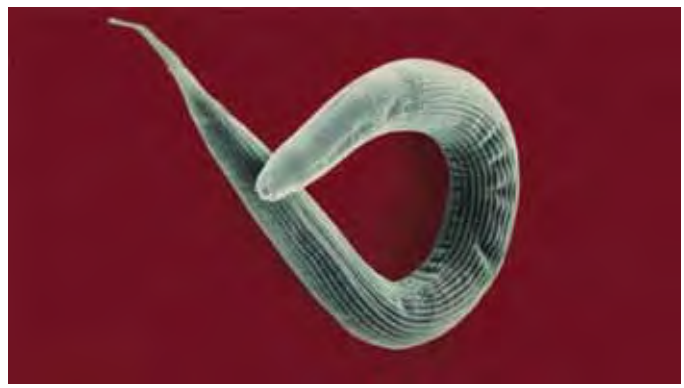
კონცეფცია ტესტი 33.5

1. რგოლოვან ჭიას, როგორც „მილში მოთავსებულ მილს“ აღწერენ. ახსენით რატომ.
2. ახსენით, როგორ იყენებს ჭიაყელა მოძრაობისას სეგმენტირებულ კუნთებსა და ცელომს.

კონცეფცია 33.6

ნემატოდები მკვრივი კუტიკულით დაფარული არასეგმენტირებული ცრუცელომიანებია

ნემატოდები ან მრგვალი ჭიები ერთ-ერთი ყველაზე ფართოდ გავრცელებული ცხოველებია. ისინი წყალში, ნიადაგში, მცენარეების ქსოვილებში, ცხოველების სხეულის ქსოვილებში და სითხეში ბინადრობენ. რგოლოვანი ჭიებისგან განსხვავებით, ნემატოდების სხეული არ არის სეგმენტირებული. ნემატოდების (ტიპი ნემატოდა) ცილინდრული სხეულის სიგრძე 1მმ-ზე ნაკლებიდან 1 მეტრამდე მერყეობს. როგორც წესი, მათი სხეული პოსტერიური (უკანა) ბოლოსკენ ვიწროვდება. ანტერიურ (წინა) ბოლოზე კი უფრო ბლაგვია **(სურათი 33.26)**. სხეული დაფარულია მკვრივი საფარით, რომელსაც კუტიკულას ეძახიან; როცა ჭია იზრდება, ძველ კუტიკულას პერიოდულად იცილებს და ახალ, უფრო ფართე კუტიკულას ასინთეზებს. ნემატოდებს აქვთ საჭმლის მომნელებელი არხი, გამომყოფი სისტემა კი არა. სითხის შემადგენლობაში შემავალი საკვები სხეულის ცრუცელომში ცირკულირებს. ნემატოდებს გრძივი კუნთები აქვთ. მათი შეკუმშვის შედეგად ისინი ბიძგებით მოძრაობენ.



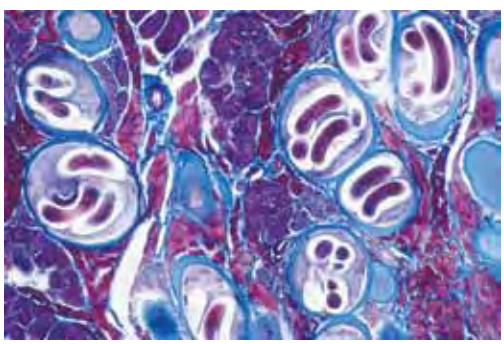
▲ *სურათი 33.26* ***თავისუფლად მცხოვრები ნემატოდა (შეღებილი SEM).***

როგორც წესი, ნემატოდები სქესობრივად მრავლდებიან და შინაგანი განაყოფიერება ახასიათებს. სახეობათა უმრავლესობაში სქესის გაღცევა გარეგნულად შესაძლებელია. მდედრი მამრზე უფრო დიდი ზომისაა. მას დღეში 100.000-ზე მეტი განაყოფიერებული კვერცხის დადება შეუძლია. სახეობების უმეტესობაში ზიგოტა რეზისტენტული უჯრედია. ის არახელსაყრელ პირობებს შესანიშნავად უძლევს.

ბევრი ნემატოდა ტენიან ნიადაგში ან ტბებისა და ოკეანეების ფსკერზე ხრწნად ორგანულ ნივთიერებაში ბინადრობს. სადღეისოდ ცნობილია ნემატოდების 25 000 სახეობა, მაგრამ მათი რიცხვი ალბათ 20-ჯერ მეტია. თუ ნემატოდების გარდა დედამიწაზე სხვა ცოცხალი არსებები არ დარჩება, ისინი მაინც შეინარჩუნებენ პლანეტის სახის და თვისებებს. ეს მრავალრიცხოვანი და თავისუფლად მცხოვრები ჭიები ნივთიერებათა დაშლისა და ნივთიერებათა მიმოცვლის პროცესში დიდ

როლს თამაშობენ. ამავე დროს ნემატოდების სახეობების უმეტესობაზე ძალიან ცოტა რამ არის ცნობილი. ნიადაგის ნემატოდების ერთ-ერთი სახეობა *Caenorhabditis elegans* კარგად არის შესწავლილი. ის განვითარების ბიოლოგიის კველვის კლასიკური ობიექტია (იხილეთ თავი 21) C. elegans-ზე მიმდინარე კვლევების შედეგად ადამიანის დაბერების ზოგი მექანიზმი გამოვლინდა და სხვა აღმოჩენებიც გაკეთდა.

ტიპი ნემატოდების უამრავი წარმომადგენელი მცენარეების პრობლემური პარაზიტია. ისინი მცენარეების ფესვებს აზიანებენ და რითაც სოფლის მეურნეობა ზარალდება. ნემატოდების სხვა სახეობები ცხოველების პარაზიტებია. როგორც მინიმუმ, 50 სახეობა სხვადასხვა *Enterobius*-ების (მაგ. მახვილას) და ანკილოსტომების ჩათვლით კი ადამიანის პარაზიტია. ნემატოდების ერთ-ერთი ცნობილი სახეობაა ტრიქინელა (*Trichinella spiralis)*, ჭია, რომელიც ტრიქინელოზს იწვევს **(სურათი 33.27)**. ადამიანის სხეულში ეს ნემატოდა ინფიცირებული ნახევრად უმი ღორის ან სხვა ცხოველის ხორციდან ხვდება, რომლის კუნთოვან ქსოვილში იუვენილური (ახალგაზრდა) ჭიების ცისტებია. ადამიანის ნაწლავებში ცისტები სქესობრივად მომწიფებულ ზრდასრულ ჭიებად ვითარდება. მდედრები ნაწლავების კუნთებში იჭრებიან და ახალ ნემატოდებს ჩეკავენ. ახალი თაობა მასპინძლის სხეულში ან ქსოვილების გაბურღვის მეშვეობით, ან ლიმფური ძარღვებით სხვა ორგანოებამდე მოგზაურობით ვრცელდება. ასე ის ჩონჩხის კუნთებს აღწევს, სადაც ცისტებად გარდაიქმნება.



▲ *სურათი 33.27. **Trichinella spiralisis-პარაზიტული ნემატოდის იუვენილები და ცისტები ადამიანის კუნთოვან ქსოვილში** (LM).*

პარაზიტულ ნემატოდებს რამდენიმე საოცარი ხრიკი ახასიათებს, რომელთა საშუალებით მასპინძელის უჯრედების ფუნქციას ცვლიან. მცენარეების ნემატოდები მასპინძელის ქსოვილებში მოლეკულებს გამოყოფენ, რომლებიც ფესვის უჯრედების წარმოქნას ასტიმულირებს. ფესვის უჯრედები კი ამ პარაზიტებს საკვებით ამარაგებენ. ტრიქინელა კუნთის უჯრედში იჭრება და კუნთის სპეციფიკური გენის მუშაობას აკონტროლებს, რომელიც უჯრედის ელასტიურობის განმაპირობებელი ცილის კოდია. ელასტიურ კუნთოვან უჯრედში კი ნემატოდა თავს კარგად გრძნობს. ამასთან ერთად უჯრედი სისხლძარღვების მიმზიდველ სიგნალს უშვებს. სისხლძარღვები კი ნემატოდას საკვებით ამარაგებენ. ამ საოცარ პარაზიტებს იცნობენ, როგორც ,,ვირუსის მსგავსი საქციელის მქონე ცხოველებს“.

50µm

კონცეფცია ცოდნა 33.6

1. რესტორანში კვებისას რატომ არ არის სასურველი ღორის სისხლიანი მწვადის შეკვეთა?
2. რა სხვაობაა ნემატოდების სხეულის აგებულებასა და რგოლოვანი ჭიების სხეულის აგებულებას შორის?

კონცეფცია 33.7

ფეხსახსრიანებს სეგმენტირებული, ცელომიანი ცხოველებია. აქვთ გარეგანი ჩონჩხი და სახსრიანი გამონაზარდები.

ზოოლოგებმა ფეხსასრიანების (კიბოსნაირების, ობობების და მწერების ჩათვლით) მსოფლიო პოპულაციების რაოდენობა მიახლოებით შეაფასეს. აღმოჩნდა, რომ ის მილიარდჯერ მილიარდს, ანუ 10^{18} ინდივიდს აღწევს. დღეისთვის აღწერილია ფეხსახსრიანების მილიონზე მეტი სახეობა. მათ უმეტესობას მწერები შეადგენენ. ზოოლოგებისთვის ცნობილი სამი სახეობიდან 2 ფეხსახსრიანია. ფეხსახსრიანების ტიპის წარმომადგენლები გავრცელებულნი არიან მთელ ბიოსფეროში. სახეობათა მრავალფეროვნებით, აბსოლუტური რიცხვითა და გავრცელებით, ფეხსახსრიანები ცხოველთა სამეფოს ყველაზე წარმატებული წარმომადგენლებია.

ფეხსახსრიანების ზოგადი დახასიათება

ფეხსახსრიანების მრავალფეროვნება და წარმატება მჭიდროდ დაკავშირებულია მათ სეგმენტაციასთან (დანაწევრებასთან), მკვრივი გარეგანი ჩონჩხის არსებობასთან და სახსრიან გამონაზარდებთან (*arthropod* ნიშნავს ,,სახსრიან ფეხს”). უძველეს დროში მობინადრე ფეხსახსრიანებს, მაგალითად, ტრილობიტებს, გამოხატული სეგმენტაცია ჰქონდათ, მაგრამ სხეულის სხვადასხვა სეგმენტების გამონაზარდები ნაკლებად განსხვავდებოდნენ **(სურათი 33.28)**. ფეხსახსრიანების ევოლუციის პროცესში სეგმენტების რაოდენობა შემცირდა და გამონაზარდების სპეციალიზაცია განვითარდა. მათ უამრავი ფუნქცია გაუჩნდათ. ეს ევოლუციური ცვლილებები მრავალფეროვნებისა და სხეულის აგებულების ეფექტურობის (რაციონალურობის) ზრდაში აისახა. სხეულის რაციონალური აგებულების წყალობით, სხეულის სხვადასხვა რეგიონები სამუშაოს ეფექტურად ინაწილებენ. მაგალითად: ზოგიერთი ფეხსახსრიანის სხვადასხვა გამონაზარდი სასიარულო, საკვების მოპოვების, გრძნობის, კოპულაციისა და თავდაცვის ორგანოებად გადაიქცა. 33.29 სურათზე გამოხატულია კიბოს - Nephropidae-ს ოჯახის წარმომადგენელის მრავ-

25 µm

ლფეროვანი გამონაზარდები. კიბოს ფეხსახსრიანებისთვის დამახასიათებელი სხვა ნიშნებიც ახასიათებს.



▲ *სურათი 33.28* ***ნამარხი ტრილობიტა.*** *მთელი პალეოზოური ერის განმავლობაში ტრილობიტები იყვნენ ღია მეჩხერი ზღვების ბინადრები. ისინი დიდი პერმული გადაშენებისას, დაახლოებით 250 მილიონი წლის წინათ გაქრნენ. პალეონტოლოგებმა ტრილობიტების დაახლოებით 4 000 სახეობა აღწერეს.*



▲ *სურათი 33.29* ***ფეხსახსრიანების გარეგანი აგებულება.***

ფეხსახსრიანების ზოგი ნიშანი და კიბოსნაირების უნიკალური ნიშნები ნათლად ჩანს კიბოსნაირის — ომარის (ოჯახი Nephropidae) ზურგის მხარის დათვალიერებისას. ომარის სხეული დანაწევრებულია, მაგრამ ამის დანახვა შესაძლებელია მხოლოდ მუცლის მხრიდან დაკვირვებისას. დანაწევრებულია მისი გამონაზარდებიც (საცეცების, მარწუხების, პირის ნაწილების, სასიარულო ფეხებისა და საცურაო გამონაზარდების ჩათვლით). თავზე წყვილი რთული (მრავალლინზიანი) თვალია. ყოველი თვალი განლაგებულია მოძრავ ღერძზე. მთელი სხეული, გამონაზარდების ჩათვლით, დაფარულია გარეგანი ჩონჩხით.

ფეხსახსრიანების სხეული კუტიკულით — გარეგანი ჩონჩხით ანუ ეგზოსკელეტონით მთლიანად დაფარულია. გარეგანი ჩონჩხი ცილისა და პოლისაქარიდი ქიტინის შრეებისგან შედგება. სხეულის ზოგიერთი ნაწილის მფარავი კუტიკულა შეიძლება სქელი და მკვრივი იყოს, ზოგიერთის კი ქაღალდივით თხელი და ელასტიური (მაგალითად ნაწევრების მფარავი კუტიკულა). მკვრივი გარეგანი ჩონჩხი იცავს ცხოველს და ამავე დროს კუნთების მიერთების ადგილებს ქმნის. კუნთები კი გამონაზარდებს ამოძრავებს. ამავე დროს, მკვრივი ჩონჩხი ხელს უშლის ფეხსახსრიანი ცხოველის ზრდას. ეს შეუძლებელია გარეგანი ჩონჩხის პერიოდული ცვლისა და უფრო ფართე გარეგანი ჩონჩხის შექმნის გარეშე. ამ პროცესს კანის ცვლა ან ეკდიზისი ჰქვია. კანის ცვლა ბევრ ენერგეტიკულ დანახარჯს მოითხოვს. კანისცვლის შემდეგ ფეხსახსრიანი მტაცებლებისთვის კარგი სამიზნეა. სანამ მისი გარეგანი ჩონჩხის სიმკვრივეს შეიძენს, ის დაუცველია სხვა ხიფათის მიმართაც. რამდენიმე ხანში რბილი გარეგანი ჩონჩხი მაგრდება.

როცა ზღვის ფეხსახსრიანებში გარეგანი ჩონჩხი პირველად განვითარდა, მისი მთავარი ფუნქცია ალბათ კუნთების დაცვა და მათთვის საყრდენის შექმნა იყო. მაგრამ გარეგანი ჩონჩხის დახმარებით ზოგიერთმა ფეხსახსრიანმა ხმელეთზე ცხოვრება შეძლო. გარეგანი ჩონჩხი წყლისთვის შედარებით შეუღწევადია, რაც ამ ცხოველებს გამოშრობისგან იცავს. ჩონჩხის სიმკვრივემ საყრდენის პრობლემაც გადაჭრა, როცა ფეხსახსრიანებმა წყლის გარემო დატოვეს. ხმელეთზე ფეხსახსრიანების მრავალფეროვნება ადრეულ პალეოზოურ ერაში გაიზარდა, რაც მცენარეებით ხმელეთის დასახლებას დაემთხვა. 2004 წელს შოტლანდიაში, მოყვარულმა პალეონთოლოგმა მრავალფეხას 428 მილიონი წლის ნამარხი აღმოაჩინა. სხვა ხმელეთის ფეხსახსრიანების გაქვავებული ნარჩენები დაახლოებით 450 მილიონი წლით თარიღდება.

ფეხსახსრიანებს გრძნობის ორგანოები (თვალები, ყნოსვის რეცეპტორები და საცეცები) კარგად განვითარებულია. საცეცები როგორც შეხების, ისე ყნოსვის ორგანოების ფუნქციას ასრულებს. გრძნობის ორგანოების უმეტესობა კონცენტრირებულია ცხოველის სვეულის წინა ბოლოზე.

მოლუსკების უმრავლესობის მსგავსად, ფეხსახსრიანებს ღია მიმოქცევის სისტემა ახასიათებს. გულის მეშვეობით, სითხე – ჰემოლიმფა (ტერმინი — სისხლი უფრო უხდება სითხეს, რომელიც დახურულ მიმოქცევის სისტემაში ბრუნავს), მოკლე არტერიებში ცირკულირებს და სივრცეებში იღვრება (სინუსებში). სინუსები განლაგებულია ქსოვილების და ორგანოების გარშემო. სარქველიანი ფორების გავლით ჰემოლიმფა ფეხსახსრიანის გულში ბრუნდება. ერთად აღებულ ყველა სინუსს ჰემოცელი ეწოდება. ჰემოცელი არ არის ცელომის (სხეულის ღრუს) ნაწილი. ფეხსახსრიანების უმეტესობაში ცელომი (რომლის ფორმირება ემბრიონში ხდება) ზრდასთან და განვითარებასთან ერთად მცირდება. მოზრდილებში ჰემოცელი სხეულის მთავარ ღრუდ გარდაიქმნება. მოლუსკებში და ფეხსახსრიანებში ღია მიმოქცევის სისტემები (მათი მსგავსების მიუხედავად) ალბათ დამოუკიდებლად განვითარდა.

ფეხსახსრიანებში აირების მიმოცვლაში მონაწილე რამდენიმე სპეციალიზებული ორგანო ჩამოყალიბდა. გარეგანი ჩონჩხის მიუხედავად, ეს ორგანოები რესპირატორული (სასუნთქი) აირების დიფუზიას უზრუნველყოფს. წყლის სახეობების უმეტესობას აქვს თხელი, ბუმბულისმაგვარი გამონაზარდებიანი ლაყუჩები. გამონაზარდები წყალთან შეხების ზედაპირს ზრდიან. ხმელეთის ფეხსახსრიანებს აქვთ შინაგანი ზედაპირი, რომელიც აირების მიმოცვლისთვის სპეციალიზირებულია. მაგალითად: მწერების უმეტესობას აქვს ტრაქეალური სისტემა. ეს დატოტვილი საჰაერო არხების სისტემაა, რომლებიც კუტიკულის ფორებიდან სხეულის შიგნით ვრცელდება.

სენსორული სიგნალების მიმღები (მგრძნობიარე) ანტენები

თავი

მარწუხი (დაცვა)

მოლეკულური გენეტიკის აღმოჩენებმა საშუალება მისცა ბიოლოგებს, ფეხსახსრიანების ევოლუციურ ნათესაურ კავშირებზე ახალი ჰიპოთეზები განევითარებინათ. კერძოდ კი ჰიპოთეზა, რომ ისინი სიცოცხლის ხის სხვადასხვა განშტოებებს ქმნიან. ახალი მონაცემებიდან ცხადია, რომ დღეისთვის არსებობს ფეხსახსრიანების ოთხი ძირითადი ევოლუციური შტო, რომლებიც ერთმანეთისგან ფეხსახსრიანთა ტიპის ევოლუციის ადრეულ სტადიებზე დაითიშნენ (ცხრილი 33.5): ქელიცერიანები (ზღვის ობობები, კამჩატკის კიბორჩხალა, ხმალკუდიანები, კიბო განდეგილები, მორიელები, ტკიპები და ობობები); მრავალფეხიანები (ორმოცფეხიანები და ორწყვილფეხიანები), ექვსფეხიანები (მწერები და მათი უფრთო ექვსფეხა ნათესავები); და კიბოსნაირები (კიბორჩხალები, ომარები, კრევეტები, ზღვის სხვადასხვა კიბოსნაირები და მრავალი სხვა).

ცხრილი 33.5 ტიპი ფეხსახსრიანების ქვეტიპი

ქვეტიპი და მაგალითები	ძირითადი ნიშნები
Cheliceriformes **(ხმალკუდები, ობობა, მორიელი, ტკიპი; იხილეთ სურათი 33-30, 33-32)**	**გამოხატული თავი ანტენებითა და პირის საღეჭი ნაწილებით, ხმელეთის ათასფეხები მცენარეებით იკვებებიან. სხეულის ყოველ სეგმენტზე 2 წყვილი ფეხია. ასფეხები მტაცებლებია და მათი სხეულის ყოველ სეგმენტზე ერთი წყვილი ფეხია; სხეულის პირველ სეგმენტზე შხამიანი კაუჭია.**
Miriapoda **(მრავალფეხიანები — ათასფეხები და ასფეხები; იხილეთ სურათი 33.33 და 33.34)**	**გამოხატული თავი ანტენებითა და პირის საღეჭი ნაწილებით, ხმელეთის ათასფეხები მცენარეებით იკვებებიან. სხეულის ყოველ სეგმენტზე 2 წყვილი ფეხია. ასფეხები მტაცებლებია და მათი სხეულის ყოველ სეგმენტზე ერთი წყვილი ფეხია; სხეულის პირველ სეგმენტზე შხამიანი კაუჭია.**
Hexapoda **(ექვსფეხიანები — მწერები, კოლემბოლა იხილეთ სურათი 33.35-33.37)**	**სხეული თავის, მკერდის და მუცლის ნაწილებად დაყოფილია; აქვთ საცეცები; პირის აპარატის ნაწილები მოდიფიცირებულია საღეჭად, წოვისთვის ან სალოკავად; ფეხების სამი წყვილი და როგორც წესი, ორი წყვილი ფრთა ახასიათებს. ძირითადად ხმელეთზე ბინადრობენ.**
Crustacea **(კიბოსნაირები — კრაბი, ზღვის კიბო, მტკნარი წყლის კიბო, კრევეტი; იხილეთ სურათი 33.29 და 33.38).**	**სხეული ორი ან სამი ნაწილისგან შედგება, აქვთ საცეცები; პირის საღეჭი აპარატი; სამი ან მეტი წყვილი ფეხი; ძირითადად ზღვის ან მტკნარი წყლის ცხოველებია.**

ქელიცერიანები

ქელიცერიანებს (ქვეტიპი Cheliceriformes; ბერძნულად *chelios* – ტუჩები და *cheir* — მკვლავი) სახელი ბრჭყალისმაგვარი გამონაზარდის — ქელიცერის გამო დაერქვა. ეს გამონაზარდი პინცეტის ან ეშვის როლს ასრულებს და საკვების მოპოვებაში მონაწილეობს. ქელიცერიანებს წინ თავმკერდი, უკან კი მუცელი აქვთ. მათ არა აქვთ საცეცები. უმეტესობას მარტივი თვალი (ერთ ლინზიანი) აქვს.

უძველესი ქელიცერიანები, წყლის მორიელები ან ევრიპტერიდები, ძირითადად ზღვისა და მტკნარი წყლის მტაცებლები იყვნენ. სიგრძეში 3 მეტრს აღწევდნენ. ზღვის ქელიცერიანების უმეტესობა, ევრიპტერიდების ჩათვლით, გადაშენდა; დღეისთვის ქელიცერიანების ზღვის სახეობები წარმოდგენილია ზღვის ობობებით (პიკნოგონიდები) და ხმალკუდიანებით **(სურათი 33.30)**.



▲ *სურათი 33.30.* ***ხმალკუდა (Limulous polyphemus).*** *ატლანტიკის და შეერთებული შტატების (მექსიკის ყურის ჩრდილოეთი ნაწილის) ჩვეულებრივი ბინადრებია. ეს „ცოცხალი ნამარხები“ ბოლო ასეული მილიონი წლის განმავლობაში დიდად არ შეცვლილან. ასეული მილიონი წლის წინათ ზღვებში მობინადრე ქელიცერიანების დიდი მრავალფეროვნებიდან ისინი დღემდე შემორჩნენ.*

თანამედროვე ქელიცერიანების ძირითად ნაწილს ობობასნაირები შეადგენენ. ამ ჯგუფში შედიან მორიელები, ობობები, ტკიპები და ბუგრები. ტკიპები და ბუგრები პარაზიტული ფეხსახსრიანების დიდი ჯგუფის წარმომადგენლებია. თითქმის ყველა ტკიპა სისხლისმწოველი პარაზიტია, რომლებიც რეპტილიების ან ძუძუმწოვრების სხეულის ზედაპირზე პარაზიტობენ. ბუგრები ბინადრობენ ხერხემლიანების, უხერხემლოების და მცენარეების სხეულის ზედაპირზე ან სხეულში.

ობობასნაირებს აქვთ ექვსი წყვილი გამონაზარდის მქონე თავმკერდი: ქელიცერა, წყვილი პედიპალპა (როგორც წესი საკვების შეგრძნებაში მონაწილეობენ) და ოთხი წყვილი სასიარულო ფეხი **(სურათი 33.32)**. ობობასნაირებს აქვთ ეშვისმაგვარი, შხამიანი ჯირკვლებით შეიარაღებული ქელიცერა, რომელსაც ისინი მსხვერპლზე ნადირობისთვის იყენებენ. ქელიცერა აქუცმაცებს (ღეჭავს) მსხვერპლს და ობობას მსხვერპლის დაზიანებულ ქსოვილში საჭმლის მომნელებელი წვენი შეჰყავს. საკვები რბილდება და ობობა თხევად საკვებს შეიწოვს.

ობობების უმეტესობაში აირების მიმოცვლას წიგნაკოვანი ფილტვები ახორციელებს. ეს ფილტვები შინაგან გან-

▼ *სურათი 33.31* **ობობასნაირები.**



(ა) სკორპიონის პედიპალპები მარწუხებია, რომლესაც ის თავდაცვის და საკვების მოსაპოვებლად იყენებს. კუდის ბოლოზე მომწამლავი ნესტარია.



(ბ) მტვერის ტკიპა ადამიანის საბინადროში ფართოდ გავრცელებული ორგანიზმია, რომელიც ნარჩენებით იკვებება. ის ადამისნისთვის უვნებელია, იმ შემთხვევების გარდა, როცა მასზე ალერგია ვითარდება. (შეღებილია Sem).



(გ) ქსელის მშენებელი ობობები აქტიურობას ძირითადად დღის განმავლობაში ინარჩუნებენ.

ყოფილებაში განლაგებული ფირფიტების წყებაა (იხილეთ სურათი 33.32). სასუნთქი ორგანოს ზედაპირი საკმაოდ დიდია და სტრუქტურულ ადაპტაციას წარმოადგენს. დიდი ზედაპირი ჰემოლიმფასა და ჰაერს შორის O_2 და CO_2-ის მიმოცვლას აუმჯობესებს.

ბევრ ობობას უნიკალური ადაპტაცია აქვს. ეს აბრეშუმისმაგვარი ძაფისგან ქსელის შექმნის უნარია. ქსელის მეშვეობით ობობა მწერებს იჭერს. ძაფი თხევადი ცილისგან შედგება. ცილა მუცლის სპეციალიზებულ ჯირკვლებში წარმოიქმნება. აბრეშუმს საქსოვი ორგანოები გამოყოფენ. საქსოვ ორგანოებში იგი ძაფებად იხვევა და შემდეგ მაგრდება. ყოველი ობობა მისი სახეობისთვის დამახასიათებელ ქსელს ქსოვს. სამუშაოს პირველივე მცდელობისას შესანიშნავად ართმევს თავს. როგორც ჩანს, ეს რთული ქცევა მემკვიდრეობითია. სხვადასხვა ობობები აბრეშუმს სხვადასხვანაირად იყენებენ: გაქცევისას აბრეშუმის ძაფით დაბლა ეშვებიან, ქსოვენ კვერცხისთვის საფარს ან „საჩუქარს ფუთავენ“. მამრი ობობები მდედრებს შეუღლებამდე საჭმელს თავაზობენ. ამ საკვებს კი ძაფში ახვევენ.

მრავალფეხიანები

ცხრაფეხები (centipede) და ორწყვილფეხიანები (millipede) ქვეტიპ Myriapoda-ს (მრავალფეხიანებს) ეკუთვნის. ყველა თანამედროვე მრავალფეხიანი ხმელეთის ბინადარია. თავზე წყვილი ანტენა და სამი წყვილი გამონაზარდია. გამონაზარდები, ყბის მსგავსი მანდიბულას ჩათვლით, გარდაქმნილია პირის ნაწილებად.

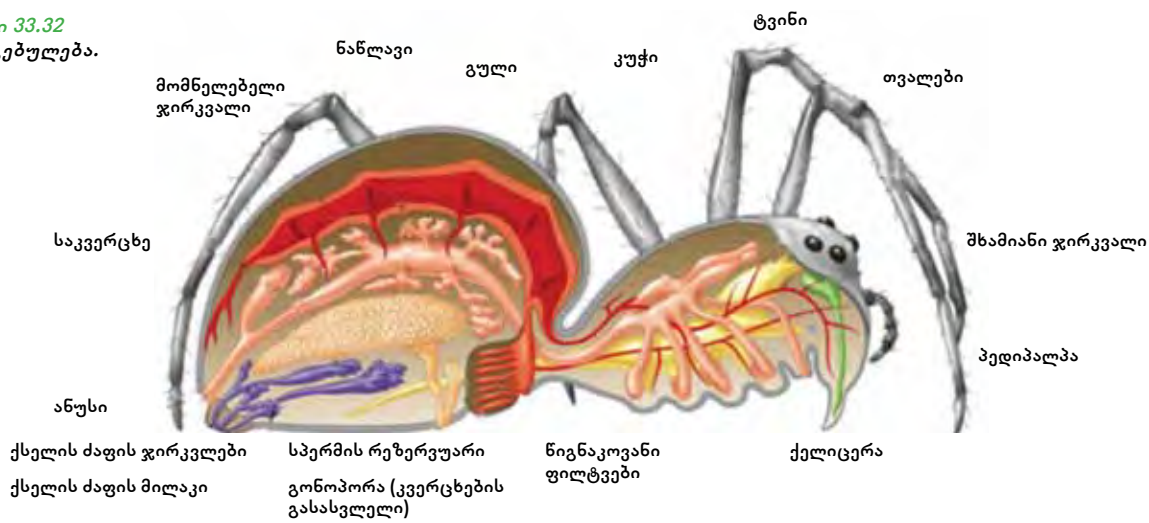
ორწყვილფეხიანებს (კლასი Diplopoda) აქვთ ფეხების დიდი რაოდენობა, თუმცა მიუხედავად მათი ლათინური სახელისა — millipede (ათასფეხიანებია) ის ათასზე ნაკლებია **(სურათი 33.33)**. სხეულის ყოველი სეგმენტი ორი შერწყმული სეგმენტისგან შედგება, რომელსაც ფეხების ორი წყვილი აქვს. ორწყვილფეხიანები ხრწნადი ფოთლებითა და მცენარეების სხვა ნარჩენებით იკვებებიან. დედამიწის ისტორიაში ისინი ალბათ ყველაზე უძველეს ცხოველებს შორის იყვნენ. ბინადრობდნენ ხავსებში და პრიმიტიულ ჭურჭლოვან მცენარეებში.

ორწყვილფეხიანებისგან განსხვავებით ცხრაფეხები (კლასი Chilopoda — ტუჩფეხიანები) მტაცებლებია. მათი სხეულის ყოველ სეგმენტს მხოლოდ ერთი წყვილი ფეხი აქვს **(სურათი 33.34)**. სხეულის წინა სეგმენტზე შხამიანი ბრჭყალია. შხამის მოქმედებით მსხვერპლს დამბლა ემართება. ამის გარდა ბრჭყალი თავდაცვის იარაღია.

მწერები

მწერები და მათი ნათესავები (ქვეტიპი Hexapoda — ექვსფეხიანები) სხვა სახეობებზე (ერთად აღებულზე) მეტნია. ისინი ხმელეთზეც და მტკნარ წყალშიც თითქმის ყველგან

▶ *სურათი 33.32*
ობობას აგებულება.





▲ *სურათი 33.33* ***ორწყვილფეხიანი — ათასფეხა.***



▲ *სურათი 33.34* ***ცხრაფეხა.***

ბინადრობენ. ჰარში კი მფრინავი მწერები მეფობენ. ზღვებში მწერები იშვიათად გვხვდება. აქ წამყვანი როლი ფეხსასრიანებს - კიბოსნაირებს უჭირავს. მწერების შინაგანი ორგანოების აგებულება ნაჩვენებია 33.35 სურათზე. მწერებს ორგანოთა რამდენიმე რთული სისტემა აქვთ.

მწერების ნამარხები ცნობილია დევონური პერიოდიდან, რომელიც 416 მილიონი წლის წინ დაიწყო. ქვანახშირისა და პერმულ პერიოდებში მწერებს ფრენის უნარი განუვითარდა. ფრენის განვითარებასთან ერთად მათი მრავალფეროვნება მკვეთრად გაიზარდა. კვების სპეციალიზაცია შიშველთესლოვანებზე და ქვანახშირის პერიოდის სხვა მცენარეებზე ასევე ხელს უწყობდა მწერების ადაპტაციურ რადიაციას (ერთი წერტილიდან დათიშვას). ეს სხვადასხვა ნამარხი მწერის პირის აპარატის აგებულების მაგალითზე ჩანს. ფართოდ გავრცელებულია ჰიპოთეზა, რომ მწერების მრავალფეროვნების მკვეთრი ზრდა ცარცისა და ადრეული მესამეული პერიოდების განმავლობაში ყვავილოვანი მცენარეების ევოლუციურ რადიაციასთან ერთად მიმდინარეობდა (დაახლოებით 65-60 მილიონი წლის წინათ).

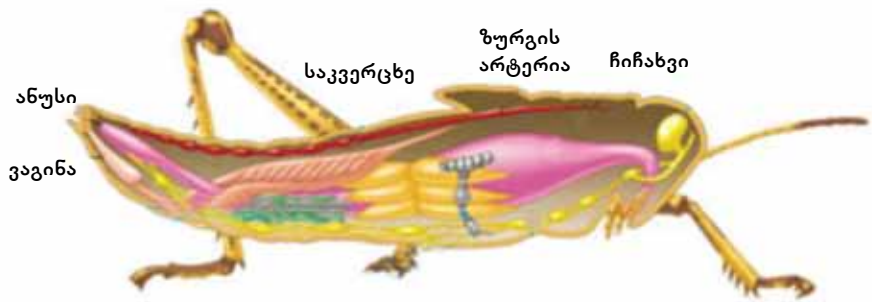
ახალმა გამოკვლევებმა ეს მოსაზრება ეჭვის ქვეშ დააყენა. აღმოჩნდა, რომ მწერების მრავალფეროვნება მკვეთრად გაიზარდა ფარულთესლოვანი მცენარეების რადიაციამდე. ახალი ჰიპოთეზის თანახმად მწერების მრავალფეროვნების ზრდა შეიძლება ფარულთესლოვნების რადიაციის მიზეზი

მწერის სხეული სამი ნაწილისგან: თავის, მკერდისა და მუცელისგან შედგება. მკერდის და მუცლის დანაწევრება ადვილად შესამჩნევია, თავი კი დანაწევრებული არ არის.

გული: მწერის გულს ღია მიმოქცევის სისტემაში ჰემოლიმფა გადააქვს.

ტვინის განგლიები: თავის არეში რამდენიმე ანტერიალური სეგმენტის განგლია გაერთიანებულია ტვინის განგლიად (ტვინი) . აქ ერთიანდება ორი ნერვული ქორდა. ანტენები, თვალები და სხვა გრძნობის ორგანოები კონცენტრირებულია თავის მიდამოებში.





მალპიგის მილაკები: მეტაბოლური ნარჩენები ჰემოლიმფიდან გამომყოფი ორგანოების – მალპიგის მილაკებით გამოიყოფა. მალპიგის მილაკები საჭმლის მომნელებელი ტრაქტის ამობურცული ადგილებებია.

ტრაქეის მილაკები: მწერებში აირების მიმოცვლას ტრაქეული სისტემა უზრუნველყოფს. ეს დატოტვილი, ქიტინიანი მილაკების სისტემაა, რომლებიც სხეულის სხვადასხვა ნაწილებში აღწევენ და უჯრედებს ჟანგბადს აწვდიან. ტრაქეების სისტემა სხეულის გარეთ იხსნება სასუნთქი ხვრელებით: ფორებით, რომლებიც დახურვა – გახსნით სხეულში აირებისა და წყლის შეღწევას აკონტროლებენ.

ნერვული ქორდა: მწერების ნერვული სისტემა შედგება რამდენიმე სეგმენტირებული განგლიის მქონე წყვილი ვენტრალური (მუცლის) ნერვული ქორდისგან.

პირის ნაწილები ფორმირებულია რამდენიმე წყვილი მოდიფიცირებული დანამატისგან. პირის ნაწილები მანდიბულების ჩათვლით, რომლებსაც კალია საღეჭად იყენებს. სხვა მწერებში პირის ნაწილები სპეციალიზებულია სალოკავად, ამოსაწოვად ან საჩხვლეტად.

▲ *სურათი 33.35* ***კალიას აგებულება (მწერი).***

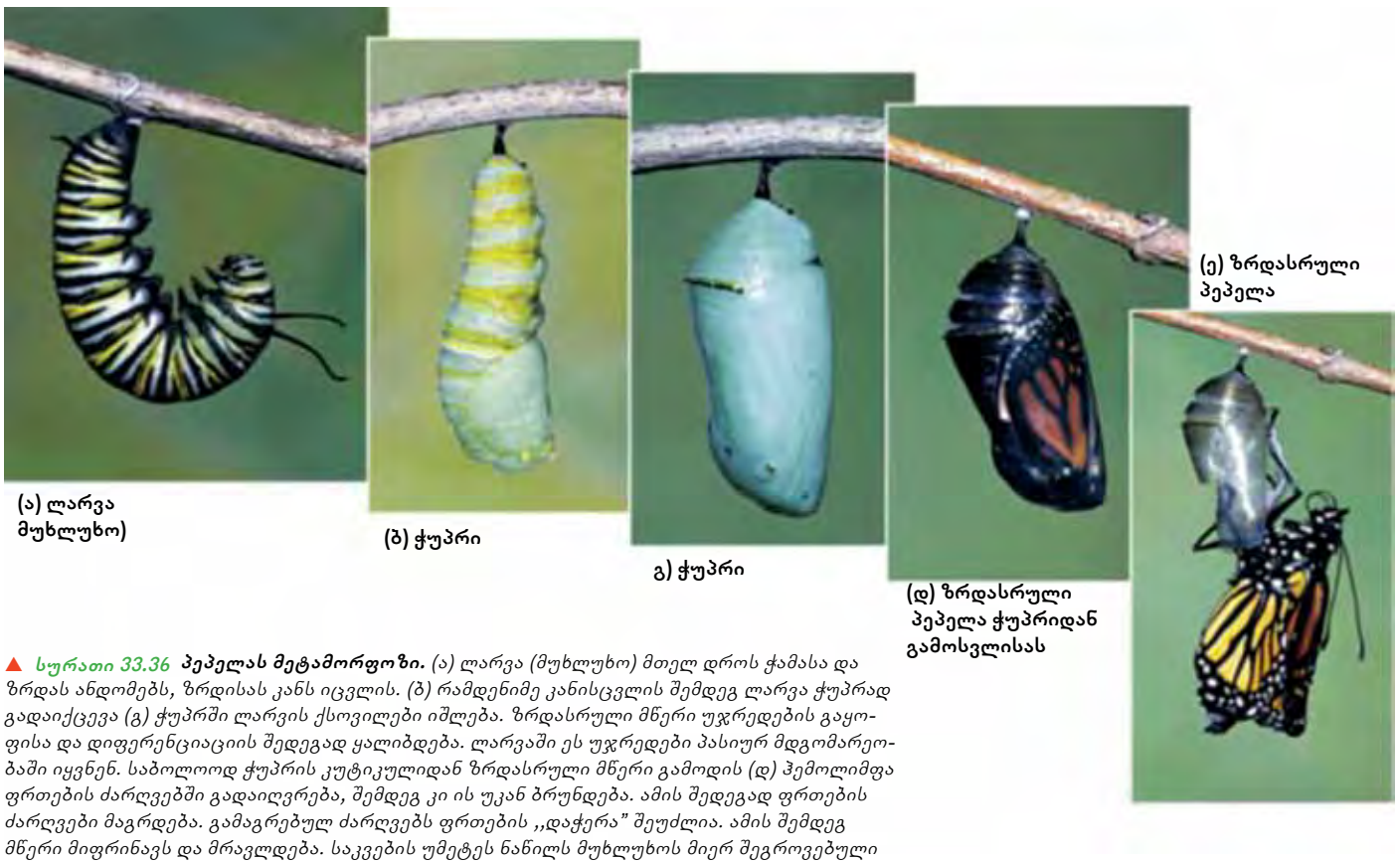
ყოფილიყო, და არა შედეგი. მართლაც, მწერები ყვავილოვან მცენარეებს ამტვერებენ და ამით ხელს უწყობენ მათ გავრცელებას.

ფრენის უნარის შეძენა მწერების დიდი წარმატების ერთერთი მიზეზია. ფრენის უნარის მქონე ცხოველს შეუძლია უამრავი მტაცებლისგან თავის დაღწევა, მეწყვილეს და საკვების მეტი წარმატებით მოძებნა, ახალი ჰაბიტატის ბევრად უფრო სწრაფი ათვისება, ვიდრე მხოლოდ ხმელეთზე გადაადგილების უნარის მქონე ცხოველს. ბევრ მწერს ერთი წყვილი ფრთა აქვს, რომელიც მკერდის დორსალური მხრიდან განვითარდა. ფრთები კუტიკულის და არა ნამდვილი გამონაზარდებია (კიდურები). ამიტომ მწერებს ფრენისთვის სასიარულო ფეხების რაოდენობის შემცირება არ დასჭირვებია. მფრინავი ხერხემლიანების კი (ფრინველებისა და ღამურების) ორი წყვილი სასიარულო ფეხიდან ერთი ფრთებად გადაიქცა. ამის გამო ისინი ხმელეთზე მოუხერხებლად გადაადგილდებიან.

თავდაპირველად ალბათ მწერებს ფრთები კუტიკულის გამონაზარდების სახით განუვითარდათ. ეს გამონაზარდები მწერს სითბოს აბსორბციაში ეხმარებოდნენ. მოგვიანებით კი საფრენ ორგანოებად გარდაიქმნენ. არსებობს სხვა მოსაზრებებიც; ერთი, რომ ფრთების მეშვეობით მწერებს მაღალი მცენარეებიდან ძირს ჩამოსვლა უადვილდებოდათ; მეორე, რომ წყლის მწერებში ფრთები ლაყუჩების მაგივრობას ასრულებდნენ. დღემდე არსებობს ჰიპოთეზა, რომ მწერების ფრთებს საფრენ ფუნქციამდე საცურაო ფუნქცია ჰქონდათ.

მორფოლოგიური და მოლეკულური კვლევები ადასტურებს, რომ ფრთები მწერებში ერთხელ განვითარდა. პირველ მფრინავ მწერებს შორის არიან ნემსიყლაპიები, რომლებსაც მსგავსი ფრთების ორი წყვილი აქვთ. ნემსიყლაპიების შემდეგ მწერების რამდენიმე რიგი განვითარდა, რომლებშიც საფრენი ორგანოების მოდიფიკაცია მოხდა. მაგალითად, ფუტკრებისა და ბზიკების ფრთები ერთმანეთთან გადაბმულია და ერთი წყვილი ფრთასავით მოძრაობს. პეპელას ფრთებიც ასევე ფუნქციონირებს. წინა წყვილი ფრთა უკანა წყვილზე გადაფარებულია და ორივე წყვილი ერთიანად მოძრაობს. ხოჭოების უკანა ფრთები ფრენაში მონაწილეობს, წინა ფრთები კი საფარად გარდაიქმნა. ეს საფარი იცავს საფრენ ფრთებს, როცა ხოჭო მიწაზე დაცოცავს ან მიწაში ეფლობა.

ბევრი მწერი განვითარებისას მეტამორფოზს გადის. ახალგამოჩეკილ კალიებში და სხვა მწერებში გვხვდება არასრული მეტამორფოზი. ამ დროს ახალგამოჩეკილი მწერები (ნიმფის სტადია) მოზრდილებს ჰგვანან, მაგრამ უფრო მცირე ზომის სხეული აქვთ. სხეულის პროპორციებიც ზრდასრულებისგან განსხვავებულია და ფრთები არ აქვთ. ნიმფა რამდენიმე კანის ცვლას გადის და ყოველი მათგანის შემდეგ ზრდასრულ მწერს სულ უფრო ემსგავსება. უკანასკნელი კანის ცვლის შემდეგ მწერი სრულ ზომას აღწევს, ფრთებს იძენს და სქესმწიფე ხდება. სრული მეტამორფოზის (სრული



▲ *სურათი 33.36* **პეპელას მეტამორფოზი.** *(ა) ლარვა (მუხლუხო) მთელ დროს ჭამასა და ზრდას ანდომებს, ზრდისას კანს იცვლის. (ბ) რამდენიმე კანისცვლის შემდეგ ლარვა ჭუპრად გადაიქცევა (გ) ჭუპრში ლარვის ქსოვილები იშლება. ზრდასრული მწერი უჯრედების გაყოფისა და დიფერენციაციის შედეგად ყალიბდება. ლარვაში ეს უჯრედები პასიურ მდგომარეობაში იყვნენ. საბოლოოდ ჭუპრის კუტიკულიდან ზრდასრული მწერი გამოდის (დ) ჰემოლიმფა ფრთების ძარღვებში გადაიღვრება, შემდეგ კი ის უკან ბრუნდება. ამის შედეგად ფრთების ძარღვები მაგრდება. გამაგრებულ ძარღვებს ფრთების ,,დაჭერა" შეუძლია. ამის შემდეგ მწერი მიფრინავს და მრავლდება. საკვების უმეტეს ნაწილს მუხლუხოს მიერ შეგროვებული კალორიებიდან იღებს.*

სურათი 33.37

მწერების მრავალფეროვნების მიმოხილვა

რიგი	სახეობების სავარაუდო რაოდენობა	ძირითადი თვისებები	მაგალითები
ტარაკანები (Blattodea)	4 000	ტარაკანას სხეული დორსოვენტრალურად შებრტყელებულია, კიდურები მოდიფიცირებულია სწრაფი სირბილისთვის. თუ აქვს ზედა ფრთები, ისინი ხეშეშია. ტარაკანას 40–მდე სახეობა სახლებში ბინადრობს; დანარჩენების ჰაბიტატი მრავალფეროვანია: ტროპიკული ტყეების ნიადაგიდან დაწყებული გამოქვაბულებითა და უდაბნოებით დამთავრებული.	 ტარაკანა
ხეშეშფრთიანები (Coleoptera)	350 000	ხოჭოები მწერების ყველაზე მრავალრიცხოვანი რიგია. აქვს ორი წყვილი ფრთა: ერთი სქელი და ხეშეში, მეორე სიფრიფანა. გარეგანი ჩონჩხი მკვრივია. პირის ნაწილები ადაპტირებულია ჩხვლეტისა და ღრღნისთვის. ახასიათებს სრული მეტამორფოზი.	 იაპონური ხოჭო
ყურბელები (Dermaptera)	1 200	ყურბელა ძირითადად ღამის ყველაფრისმჭამელი მწერია. ზოგ სახეობას ფრთები არა აქვს, სხვებს აქვს ორი წყვილი ფრთა: ერთი სქელი და ხეშეში, მეორე სიფრიფანა. ყურბელას ყბები ჩხვლეტისთვის ადაპტირებულია. უკანა მხარეს პინცეტის მაგვარი სტრუქტურაა.	 ყურბელა
ორფრთიანები (Diptera)	151 000	ორფთიანებს აქვს ორი წყვილი ფრთა. მეორე წყვილი წონასწორობის ორგანოებად – მარყუჟებად მოდიფიცირებულია. თავი დიდია და მოძრავი. პირის აპარატი ადაპტირებულია საწუწნად, ჩხვლეტისთვის ან ლოკვისთვის. ახასიათებს სრული მეტამორფოზი. ორფრიანებიდან ყველაზე ცნობილია ბუზები და კოღოები. ორფრთიანები ყველაფრისმჭამელები, მტაცებლები ან პარაზიტებია.	 სახლის ბუზი
ნახევრადხეშეშ ფრთიანები (Hemiptera)	85 000	ამ რიგში ბაღლინჯოები: საწოლის ბაღლინჯო, ლისსუს ლეუცოპტერუს და ღედუვიიდაე ოჯახის წარმომადგენლები შედიან (სხვა რიგის მწერებს ხანდახან შეცდომით ბაღლინჯოებს არქმევენ). ბაღლინჯოებს აქვს ორი წყვილი ფრთა. ერთი ნახევრად ხეშეშია, მეორე სიფრიფანაა. პირის ნაწილები მჩხვლეტავი ან საწუწნია. ახასიათებს არასრული მეტამორფოზი.	 ოჯახი Coreidae -ს წევრი
სიფრიფან ფრთიანები (Hymenoptera)	125 000	ჭიანჭველები, ფუტკრები და ბზიკები როგორც წესი სოციალური მწერებია. აქვს სიფრიფანა ფრთების ორი წყვილი. თავი მოძრავია, პირის აპარატი მრღნელი ან მწუწნავი. მრავალი სახეობის მდედრს სხეულის უკანა ნაწილზე აქვს ნესტარი. სიფრიფანფრთიანები სრულ მეტამორფოზს გადიან.	 ციკადების მკვლელი ბზიკი
ტერმიტები (Isoptera)	2 000	ტერმიტები ფართოდ გავრცელებული სოციალური მწერებია. ისინი უზარმაზარ კოლონიებს ქმნიან. დადგენილია, რომ დედამოწაზე მცოვრებ ყოველ ადამიანზე 700 კგ ტერმიტი მოდის! ზოგ ტერმიტს ორი წყვილი სიფრიფანა ფრთა აქვს, სხვებს ფრთები არა აქვს. იკვებებიან მერქანით, რაშიც სიმბიოზური მიკრობები ეხმარებიან, რომლებიც მწერის უკანა ნაწლავის სპეციალურ კამერებში ბინადრობენ.	 ტერმიტი

რიგი	სახეობების სავარაუდო რაოდენობა	ძირითადი თვისებები	მაგალითები
ქერცლფრთიანები (Lepidoptera)	120 000	პეპლები მწერებიდან ყველაზე ცნობილია. პეპელას აქვს ორი წყვილი ფრთა, რომელიც დაფარულია ნაზი ქერცლებით. პაპლები გრძელი ხორთუმის დახმარებით ყვავილის ნექტარით იკვებებიან. ზოგი სახეობა ცხოველების სისხლით, ცრემლით ან სხვა საკვებით იკვებება.	 მაქაონი
ნემსიყლაპიები (Odonata)	5 000	ნემსიყლაპიებსა და თანაბარფრთიანი ნემსიყლაპიებს დიდი სიფრიფანა ფრთების ორი წყვილი აქვს. მუცელი წაგრძელებულია. ახასიათებს დიდი რთული თვალები და მრღნელი პირის აპარატი. არასრულ მეტამორფოზს გადის და მტაცებელია.	 ნემსიყლაპია
სწორფრთიანები (Orthoptera)	13 000	კალიები და მათი ნათესავები. კალია ძირითადად მცენრეებით იკვებება, აქვს დიდი უკანა კიდურები, რომლებიც ადაპტირებულია ხტომისთვის, ფრთების ორი წყვილი (ერთი ხეშეში მეორე სიფრიფანა), მჩხვლეტავი ან მრღნელი პირის აპარატი. მამრები საარშიყო ბგერებს სხეულის ნაწილების ხახუნის (მაგალითად უკანა კიდურების კიდეების) საშუალებით გამოცემენ. სწორფრთიანები არასრულ მეტამორფოზს გადიან.	 კალია
ჩხირულები (Phasmida)	2 600	ჩხირისა და ფოთლის ფორმის მწერები, რომლებიც მენარეებთან მიმიკრიის შესანიშნავი მაგალითია. ზოგი სახეობის კვერცხებიც კი იმ მცენარეების თესლის მსგავსია, რომლებზეც ისინი ბინადრობენ. სხეული ცილინდრულია ან დორსოვენტრალურად შებრტყელებული. ზედა ფრთები არა აქვთ, ქვედა კი მარაოსებრია. პირის აპარატი ადაპტირებულია ჩხვლეტისა ან ღრღნისთვის.	 ჩხირულა
ტილები (Phithiraptera)	2 400	ეს მწერები ექტოპარაზიტებია, რომლებიც ერთი მასპინძელის თმასა ან ფრთებზე ბინადრობენ. კლანჭისმაგვარი სტრუქტურების მქონე კიდურები ადაპტირებულია მასპინძელზე ცხოვრებასთან. ფრთები არა აქვს. თვალები რედუცირებულია. ახასიათებს არასრული მეტამორფოზი.	 ტილი
რწყილები (Siphonaptera)	2 400	რწყილები ფრინველებისა და ძუძმწოვრები ის სისხლისმწოველი პარაზიტებია. ფრთები არა აქვს, სხეული გვერდებიდან შებრტყელებულია. კიდურები მოდიფიცირებულია გრძელი ნახტომებისა და მასპინძელზე ძრომიალისთვის. სრულ მეტამორფოზს გადის.	 რწყილი
კუდჯაგრიანები (Thysanura)	450	კუდჯაგრიანები პატარა უფრთო მწერებია. სხეული შებრტყელებულია, თვალები რედუცირებული. ბინადრობენ დაცვენილი ფოთლებისა ან კუნძების ქვევით. გვხვდებიან სახლებშიც.	 კუდჯაგრიანი
რუისელები (Trichoptera)	7 100	რუისელების ლარვა ნაკადულებში ცხოვრობს, სადაც ქსელის ძაფის საშუალებით ქვიშისგან, ნახერხისგან ან სხვა მასალისგან სახლებს აშენებს. ზრდასრულებს ორი წყვილი ბუსუსიანი ფრთა და მღრღნელი ან სალოკი პირის აპარატი ახასიათებს. გადის სრულ მეტამორფოზს.	 რუისელა

გარდაქმნის) მქონე მწერებს აქვთ ლარვული სტადია, როცა ლარვა ძირითადად იკვებება და იზრდება. ლარვას სტადიას მუხლუხოს სტადიასაც ეძახიან. სრული მეტამორფოზის მქონე მწერებში ლარვა ზრდასრული ფორმისგან სრულებით განსხვავებულია. ზრდასრულ სტადიაზე მწერი სპეციალიზირებულია გავრცელებასა და გამრავლებისთვის. ლარვული სტადიიდან ზრდასრულამდე მეტამორფოზი ჭუპრის სტადიის გავლით მიმდინარეობს **(სურათი 33.36)**.

როგორც წესი, გამრავლება მწერებში სქესობრივია. მწერები ძირითადად განცალკევებულ სქესიანებია. მდედრობითი და მამრობითი ინდივიდები ცალ-ცალკე არსებობენ. ზრდასრული მწერები წყვილდებიან. ერთი სახეობის წარმომადგენლები ერთმანეთს როგორც შეფერილობით (პეპლებში), ასევე ხმებით (ჭრიჭინებში) ან სუნით (ჩრჩილის შემთხვევაში) ცნობენ. განაყოფიერება, როგორც წესი, შინაგანია. სახეობების უმეტესობაში კოპულაციისას სპერმა უშუალოდ მდედრის ვაგინაში ხვდება, თუმცა ზოგი სახეობის მამრები სპერმის პარკს მდედრის სხეულის გარეთ ათავსებენ, მდედრი კი მას შემდეგ იღებს. მდედრებს აქვთ შინაგანი სტრუქტურა – სპერმათეკა, სადაც სპერმა ინახება. როგორც წესი, შენახული სპერმა საკმარისია რამდენიმე წყება კვერცხების განაყოფიერებლად. ბევრი მწერი სიცოცხლის განმავლობაში მხოლოდ ერთხელ წყვილდება. დაწყვილების შემდეგ მდედრი კვერხს შესაბამის საკვებ რესურსზე დებს. ამიტომ შემდეგ თაობას გამოჩეკვის შემდეგ კვება უმალვე შეუძლია. მწერებს 26 რიგად ყოფენ. 15 რიგი წინა ორ გვერდზე, 33.37 სურათზეა გამოსახული.

მწერები იმდენად მრავალრიცხოვანი, მრავალფეროვანი და ფართოდ გავრცელებულებია, რომ ყველა სხვა ხმელეთის ცხოველების სიცოცხლეზე, ადამიანის ჩათვლით, მოქმედებენ. ერთი მხვრივ, ჩვენ დამოკიდებულები ვართ ფუტკრებზე, ბუზებზე და ბევრ სხვა მწერზე, რომლებიც ამტვერებენ ჩვენს მარცვლეულ კულტურებსა და ხეხილს. მეორე მხვრივ, მწერები უამრავი დაავადების გადამტანებია. მაგალითად, აფრიკული ძილის დაავადების (ავრცელებს ტრიპანოსომის გადამტანი ბუზი ცეცე; იხილეთ სურათი 28.7) და მალარიის (ავრცელებს მალარიის პლაზმოდიუმის მატარებელი კოღო, იხილეთ სურათი 28.11).

უფრო მეტიც, მწერები საკვებისთვის ადამიანთან კონკურირებენ. მაგალითად, აფრიკის ზოგ რაიონში მწერები მარცვლეულის 75% ანადგურებენ. ზარალის შემცირების მცდელობაზე შეერთებული შტატების ფერმერები პესტიციდებში და მარცვლეული კულტურების შესაწამლ უძლიერეს შხამებში ყოველ წელს მილიონობით დოლარს ხარჯავენ. მეცნიერები მწერების საწინააღმდეგო ახალ-ახალ მომაკვდინებელ შხამებს იგონებენ და იყენებენ. მწერებისა და მათი ფეხსახსრიანი ნათესავების უპირატესობა არა მარტო ადამიანისთვის, არამედ სხვა ცხოველებისთვისაც საგრძნობია. როგორც კორნელის უნივერსიტეტის ენტომოლოგმა, თომას აისნერმა თქვა: ,,მწერები დედამიწის ფლობას კი არ აპირებენ, ისინი მას ახლა ფლობენ. ასე რომ, ჩვენ უნდა შევეცადოთ დავზავდეთ და მშვიდობა დავამყაროთ დედამიწის მფლობელებთან.

კიბოსნაირები

ობობასნაირები და მწერები ხმელეთზე ბატონობენ, კიბოსნაირები კი ძირითადად ზღვებში და მტკნარ წყლებში ბინდრობენ. კიბოსნაირებს (ქვეტიპი Crustacea – კიბოსნაირები) როგორც წესი აქვს ორად დატოტვილი, ძალზე სპეციალიზებული გამონაზარდები. მაგალითად ომარებს და ლანგუსტებს 19 წყვილი გამონაზარდი აქვთ **(იხ. სურათი 33.29)**. სხეულის წინა ნაწილზე განლაგებული გამონაზარდები საცეცებია; კიბოსნაირები ერთადერთი ფეხსახსრიანებია, რომლებსაც ორი წყვილი საცეცი აქვთ. გამონაზარდების სამი ან მეტი წყვილი, მკვრივი მანდიბულების ჩათვლით, მოდიფიცირებულია პირის ნაწილებად. სასიარულო ფეხები მკერდზეა განლაგებული. მწერებისგან განსხვავებით კიბოსნაირებს გამონაზარდები მუცლის მხარეზე აქვთ. კიბოსნაირებს დაკარგული გამონაზარდის რეგენერაცია შეუძლია.



(ა) კიბორჩხალა მოჩვენება (გვარი *Ocypode*) გავრცელებულია მთელი მსოფლიოს ოკეანეების ქვიშიან ნაპირებზე. აქტიურია ძირითადად ღამით. დღის განმავლობაში ქვიშაში ეფლობა.



(ბ) ვეშაპი პლანქტონურ კიბოსნაირს - კრილს უზარმაზარი რაოდენობით მოიხმარს.



(გ) ნიჟარიდან მოჩანს მოლუსკის დასახსრული გამონაზარდები, რომელთა საშუალებით ის წყალში მოტივტივე ორგანიზმებსა და საკვების ნაწილაკებს იჭერს.

▲ *სურათი 33.38* ***კიბოსნაირები.***

პატარა ზომის კიბოსნაირებში აირების მიმოცვლა კუტიკულის თხელ ადგილებში მიმდინარეობს; უფრო დიდ სახეობებს აქვს ლაყუჩები. აზოტოვანი ნარჩენებიც კუტიკულის თხელი ადგილებიდან გამოიდევნება. ჯირკვლების წყვილი ჰემოლიმფაში მარილების ბალანსს არეგულირებს.

კიბოსნაირების უმეტესობა ცალსქესიანია. ომარებისა და ლანგუსტების მამრს მუცლის სპეციალიზებული გამონაზარდების წყვილი აქვს, რომელსაც კოპულაციის დროს მდედრის რეპროდუქციულ ფორაში სპერმის გადასატანადიყენებს. წყლის კიბოსნაირების უმეტესობა ზრდისას მცურავი ლარვის ორ ან მეტ სტადიას გადის.

კიბოსნაირების ერთ-ერთ უდიდესს ჯგუფს (დაახლოებით 10 000 სახეობა) იზოპოდები (თანაბარფეხიანი კიბოსნაირები) ქმნიან. ამ ჯგუფში ხმელეთის, მტკნარი წყლისა და ზღვის სახეობები შედიან. იზოპოდების ზოგი სახეობა ოკეანის ღრმა ფსკერზე ბინადრობს. ხმელეთის იზოპოდების წარმომადგენელია ტენის ჭია, რომელიც ჩვეულებრივად მორებისა და დაცვენილი ფოთლების ქვეშ ბინადრობს.

ომარები, ლანგუსტები კიბორჩხალები და კრევეტები შედარებით დიდი ზომის კიბოსნაირებია. მათ ათფეხიანებს უწოდებენ **(სურათი 33.38 ა)**. კალციუმის კარბონატი ათფეხიანების კუტიკულას სიმკვრივეს ანიჭებს; სახეობების უმეტესობა წყლის ბინადარია. მდინარის კიბო მტკნარ წყალში ცხოვრობს, ლანგუსტი ზღვაში, ზოგი ტროპიკული კიბორჩხალა კი ხმელეთის ბინადარია.

ბევრი მცირე ზომის კიბოსნაირი ზღვისა და მტკნარი წყლის პლანქტონის ძირითად მასას ქმნის. პლანქტონის კიბოსნაირებში კოპეპოდების (ნიჩაბფეხიანების) ბევრი სახეობაა, რომლებიც ყველაზე მრავალრიცხოვანი ცხოველებიდან ერთ-ერთია. პლანქტონის შემადგენლობაში ასევე კრევეტისმაგვარი კრილი შედის, რომელიც 3 სანტიმეტრამდე იზრდება **(სურათი 33.38 ბ)**. ეს ცხოველები ნამდვილი ვეშაპების (ცისფერი და ნამდვილი ვეშაპის ჩათვლით) მთავარი საკვები რესურსია. ადამიანი კრილს დიდი რაოდენობით იჭერენ. მას როგორც საკვებად, ასევე მცენარეების სასუქად იყენებენ. ბევრი უფრო დიდი ზომის კიბოსნაირის ლარვაც პლანქტონის შემადგენელი ნაწილია.

Barnacles Cirripedia (ზღვის იხვა) ეს ჯგუფი ძირითადად მიმაგრებული ცხოვრების ნირის მქონე კიბოსნაირებისგან შედგება. მათი კუტიკულა ნიჟარასავით მკვრივია, ვინაიდან კალციუმის კარბონატს შეიცავს. მათი უმეტესობა კლდეებს, ნავების ფსკერსა და სხვა წყალქვეშა ზედაპირს ემაგრება. ნივთიერება, რომელსაც ეს ცხოველები მისამაგრებლად იყენებენ, ისეთივე ძლიერია, როგორც ნებისმიერი ხელოვნური წებო. საკვების მოპოვებისას ისინი ნიჟარებიდან გამონაზარდებს ყოფენ და წყალს ფილტრავენ. ზოგი სახეობა სხვადასხვა მასპინძელის, მაგალითად, კიბორჩხალას, პარაზიტია. მასპინძელის სხეულში ბინადარი პარაზიტის სხეული მცენარის ფესვს წააგავს. მაგალითად Cirripedia-ს კიბოსნაირებად 1800 წლამდე არ თვლიდნენ, სანამ ნატურალისტებმა არ აღმოაჩინეს, რომ Cirripedia-ს ლარვა სხვა კიბოსნაირების ლარვას წააგავს. Cirripedia-ს უნიკალურმა თვისებებმა და ჰომოლოგიებმა, რომელიც მათ სხვა კიბოსნაირებთან აქვს, ჩარლზ დარვინი დააინტერესა, როცა ის ევოლუციის მოძღვრებაზე მუშაობდა.

კონცეფცია ტესტი 33.7

1. ადამიანის ყბებისგან განსხვავებით, რომლებიც ზევით და ქვევით მოძრაობს, ფეხსახსრიანების პირის ნაწილები გვერდულად მოძრაობენ. ახსენით ეს თვისება ფეხსახსრიანების პირის ნაწილების წარმოშობიდან გამომდინარე.
2. სამართლიანია თუ არა ფეხსახსრიანების ტიპს ყველაზე წარმატებული ცხოველების ტიპი დავარქვათ?
3. ახსენით ორი ადაპტაცია, რომელთა საშუალებით მწერები ხმელეთზე ფართოდ გავრცელდნენ.

კონცეფცია 33.8

კანქლიანქმი და ქორდიანქმი მეორადპირიანქმია

გარეგნულად ზღვის ვარსკვლავებსა და სხვა კანეკლიანებს (ტიპი Echinodermata) ქორდიანების ტიპის წარმომადგენლებთან თითქმის არაფერი აქვთ საერთო. ტიპი ქორდიანების წარმომადგენლები ხერხემლიანი ცხოველებია, რომლებსაც ნამდვილი ხერხემალი ახასიათებს. სინამდვილეში კანეკლიანებსა და ქორდიანებს მეორადპირიანებისთვის დამახასიათებელი საერთო ნიშნები აქვს: რადიალური დაყოფა, ცელომის (ღრუს) პირველადი ნაწლავიდან (არქენტერონისგან) განვითარება და პირის ფორმირება ემბრიონის ბლოსტოპორის მოპირდაპირე მხარეს (იხილეთ სურათი 32.9). მოლეკულურმა სისტემატიკამ დაადასტურა ვარაუდი, რომ მეორადპირიანები ორმხვრივსიმეტრიანი ცხოველების კლადაა.

კანქლიანქმი

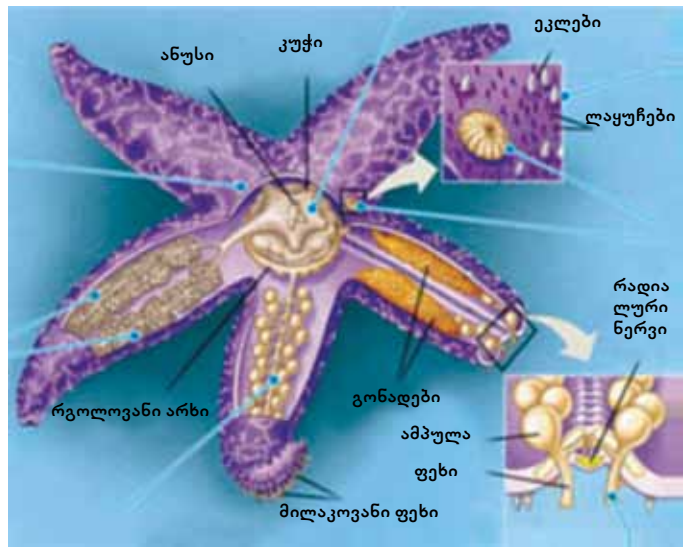
ზღვის ვარსკლავები და Echinodermata-ს ანუ კანეკლიანების (ბერძნულიდან *echin* — ეკლიანი და *derma* – კანი) სხვა წარმომადგენლები ან ნელა მოძრაობენ, ან მიმაგრებული ცხოვრების ნირი ახასიათებს. ისინი ზღვის ცხოველებია. გარეგანი ჩონჩხი კალციუმის შემცველი მკვრივი ფირფიტებისგან შედგება, რომლებსაც თხელი კანი ფარავს. კანეკლიანების უმეტესობის ეკლიანობას ეს გამონაზარდები უზრუნველყოფს. კანეკლიანებს უნიკალური წყალგამტარი ანუ ამბულაკრული სისტემა ახასიათებს. ეს წყლის არხების ბადეა. არხები გამონაზარდებში იტოტება, რომლებსაც მილაკოვან ანუ ამბულაკლურ ფეხებს ეძახიან. გამონაზარდები საჭმლის მოპოვებაში და აირების მიმოცვლაშიც მონაწილეობს **(სურათი 33.39)**. კანეკლიანები სქესობრივად მრავლდებიან. როგორც წესი, ისინი განსხვავებულსქესიანებია. გამრავლებისას მამრობითი და მდედრობითი გამეტები წყალში გამოიყოფა.

კანეკლიანების უმეტესობის გარეგანი და შინაგანი ნაწილები ცენტრიდან განშტოვდება. ხშირად განშტოებები 5

მოკლე საჭმლის მომნელებელი ტრაქტი პირიდან იწყება (ცენტრალური დისკის ფსკერზე) და ანუსთან მთავრდება (დისკის ზედა მხარეზე).

ცენრალური დისკი: ცენტრალურ დისკს აქვს ნერვული რგოლი და ნერვული ქორდები, რომლებიც ვარსკვლავას სხივებში იტოტებიან.

საჭმლის მომნელებელი ჯირკვლები საჭმლის მომნელებელ წვენს ასინთეზებს და საკვების შენახვაში და აბსორბციაში მონაწილეობს.



ზრვის ვარსკვლავას სხეული დაფარულია ეკლებითა და პატარა ლაყუჩებით. ეკლები მას მტაცებლებისგან იცავენ ლაყუჩები კი აირების მიმოცვლას უზრუნველყოფენ.

მადრეპორიტი — წყალი სხეულიდან გამოიდევნება ან აღწევს წყლის მიმოქვევის (არხების) სისტემის გავლით. წყალს მადრეპორიტი ატარებს.

რადიალური არხი: წყლის მიმოქცევის სისტემა ცენტრალურ დისკზე განთავსებული წრიული არხებიდან და ხუთი რადიალური არხიდან შედგება. ყოველი არხი ფეხის მთელ სიგრძეზე ვრცელდება.

ყოველი რადიალური არხიდან სითხით ამოვსებული ასობით კუნთოვანი, მილაკოვანი, ღრუიანი ფეხი იტოტება. ყოველ კუნთოვან ფეხში კოლბისმაგვარი ამპულა და მისაწოვარი ნაწილია (ფეხის ნაწილი). ამპულა იკუმშება, წყალს მისაწოვარის მიმაგრების ადგილში გადაისვრის და მას აფართოვებს. შემდეგ მისაწოვრის მიმაგრების ადგილი სუბსტრატს ეხება. მისაწოვრის კედლის კუნთები იკუმშება და წყალს უკან ამპულაში გადაისვრის. ამის შედეგად მისაწოვარის მიმაგრების რეგიონი მოკლდება.

▲ *სურათი 33.39* ***კანეკლიანის (ზღვის ვარსკვლავას) აგებულება.***

სხივის სახეს იღებს. კანეკლიანების ლარვას ორმხვრივი სიმეტრია ახასიათებს, ამიტომ, ზრდასრული კანეკლიანების რადიალური აგებულება მეორადი ადაპტაციაა. მეტიც, ზრდასრული კანეკლინების სიმეტრია არ არის ზუსტად რადიალური. მაგალითად: ხვრელი (მადრეპორი), რომლითაც ზღვის ვარსკვალავას წყალგამტარი სისტემა გარეთ იხსნება, სხეულის ცენტრის მაგივრად ცოტა გვერდზეა განლაგებული.

თანამედროვე კანეკლიანებს ექვს კლასად ყოფენ (ცხრილი 33.6; სურათი 33.40):

ზღვის ვარსკვლავები (Asteroidea), ოფიურები (Ophiuroidea), ზღვის ზღარბები და ფარისებრი ვარსკვლავები (Echinoidea), ღეროს მქონე და არმქონე ზღვის შროშანები (Crinoidea), ზღვის კიტრები (Holothuroidea) და ზღვის გვირილები (Concentricycloidea).

ზღვის ვარსკვალვები

ზღვის ვარსკვალვებს მრავალი სხივი ახასიათებს, რომლებიც ცენტრალური დისკოდან განშტოვდება. სხივების ქვედა ზედაპირი შეიარაღებულია მილაკოვანი ფეხებით. ყოველ ფეხს მისაწოვარს დისკის როლის შესრულება შეუძლია. მისაწოვარი ჰიდრავლიკური ძალისა და კუნთების საშუალებით მოქმედებს. ამიტომ ცხოველს სუბსტრატზე მიმაგრება ან მოდუნება შეუძლია (იხილეთ სურათი 33.39).

ზღვის ვარსკვლავა ან კლდეებს ძლიერ ემაგრება, ან ნელა დაცოცავს. მოძრაობისას მილაკოვანი ფეხი იწელება, სუბსტრატს ემაგრება, იკუმშება, დუნდება, ისევ იწელება, სუბსტრატს ემაგრება და ა. შ. ზღვის ვარსკვლავა მილაკოვან ფეხს მსხვერპლის, მაგალითად ზღვის მოლუსკებისა და ხამანწკების დასაჭერადაც იყენებს. ეს შემდეგნაირად ხდება: ზღვის ვარსკვლავას სხივები ორსაგდულიანი მოლუსკის დახურულ ნიჟარას გარს ერტყმის და მსხვერპლს მილაკოვანი ფეხებით მჭიდროდ ემაგრება. შემდეგ ზღვის ვარსკვლავა პირიდან კუჭს გარეთ გამოყოფს. კუჭი იმ ვიწრო ნაპრალთან ახლოს თავსდება, რომელიც ორსაგდულიანი მოლუსკის საგდულებს შორისაა. ზღვის ვარსვლავას საჭმლის მომნელებელი სისტემა გამოყოფს წვენს, რომელიც მოლუსკის რბილ სხეულს მისივე ნიჟარაში ინელებს.

ზღვის ვარსკვლავებსა და სხვა კანეკლიანებს რეგენერაციის საკმაოდ დიდი უნარი ახასიათებს. ზღვის ვარსკვლავა მოგლეჯილ სხივს აღადგენს. ერთ-ერთი გვარის წარმომადგენლებს ერთი სხივიდან მთელი სხეულის აღდგენა შეუძლია.

ოფიურები

ოფიურებს ცენტრალური დისკო და გრძელი მოქნილი სხივები ახასიათებს. მილაკოვან ფეხებს მისაწოვრები არა აქვს, შესაბამისად, მისამაგრებლად მათ ვერ გამოიყენებ, ამიტომ ოფიურები სხივების გველისებრი, სწრაფი მოძრაობით გადაადგილდებიან. ზოგი სახეობა სუსპენზიით იკვებება; სხვები მტაცებლები და ჰეტეროტროფებია.

ცხრილი 33.6 ტიპი ჰანგულიანების კლასები

კლასი და მაგალითები	ძირითადი თვისებები
Asteroidea (ზღვის ვარსკვლავები, იხილეთ სურათები 33.39 და 33.40 ა	ვარსკვლავის ფორმის სხეული რამდენიმე სხივით; პირი განლაგებულია სუბსტრატის მხარეს.
Ophiuroidea (ოფიურები; იხილეთ სურათი 33.40ბ))	გამოხატული ცენტრალური დისკი; გრძელი მოძრავი სხივები, ამბულაკლური ფეხები მისაწოვრების გარეშე
Echinoidea (ზღვის ზღარბები, ბრტყელი ზღვის ზღარბები; იხილეთ სურათი 33.40 გ)	სფერული ან დისკის ფორმის ცხოველები; სხივები არა აქვს, ხუთი რიგი მილაკოვანი (ამბულაკლური) ფეხი ნელ გადაადგილებას უზრუნველყოფს; პირი გარსშემორტყმულია რთული ყბების მაგვარი სტრუქტურებით.
Crinoidea (ღეროიანი და ღეროს არ მქონე ზღვის შროშანები, იხილეთ სურათი 33.40 დ)	ზევით მიმართული პირი შემოსაზღვრულია ბუსისიანი ღეროებით (სხივებით)
Holothuioidea (ზღვის კიტრები; იხილეთ სურათი 33.40 ე)	კიტრის ფორმის სხეული; ხუთი რიგი მილაკოვანი (ამბლაკრული) ფეხი, დამატებითი მილაკოვანი ფეხი გადაქცეულია საკვების მოსაპოვებელ საცეცებად; ჩონჩხი რედუცრებულია, ეკლები არა აქვს.
Concentricycloidea (ზღვის გვირილები; იხილეთ სურათი 33.40ფ)	დისკის ფორმის სხეული შემოსაზღვრულია პატარა ეკლებით; არასრულყოფილი საჭმლის მომნელებელი სისტემა; ცხოვრობენ ხის ჩაძირულ ნაწილებზე.

ზღვის ზღარბები და ფარისებრი ვარსკვლავები

ზღვის ზღარბებს და ფარისებრ ვარსკვლავებს (Clypeasteroida) სხივები არა აქვს, სამაგიეროდ აქვს მილაკოვანი ფეხების ხუთი რიგი. ამ ფეხების მეშვეობით ცხოველი ნელა გადაადგილდება. ზღვის ზღარბებს აქვთ კუნთები, რომლებზეც მიმაგრებულია გრძელი ,,ნემსები". კუნთების დახმარებით ნემსები ტრიალებენ და ცხოველიც ასე მოძრაობს. ზღვის ზღარბების პირი გარშემორტყმულია რთული, ყბების მაგვარი სტრუქტურებით, რომლებიც ადაპტირებულია ზღვის წყალმცენარეებისა და სხვა საკვებით კვებისთვის. ზღვის ზღარბები თითქმის მრგვალია, ფარისებრი ვარსკვლავები კი დისკოს ფორმის ანუ შებრტყელებულია.

ღეროს მქონე და არ მქონე ზღვის შროშანები

ზღვის შროშანები მიმაგრებული ცხოვრების ნირის მქონე ცხოველებია. ისინი სუბსტრატს ღერძით ემაგრებიან; ღეროს არ მქონე შროშანები კი დაცოცავენ გრძელი მოქნილი სხივების დახმარებით. ორივენი სხივებს სუსპენზიით კვებაში იყენებენ. სხივები განლაგებულია პირის გარშემო, რომელიც სუბსტრატის მხარესაა მიმართული. Crinoidea ძალიან ძველი კლასია, რომლის ევოლუცია ძალიან ნელა მიმდინარეობდა; ზღვის შროშანების, დაახლოებით 500 მილიონი წლის წინანდელი, გაქვავებული ნარჩენები ამ კლასის თანამედროვე წარმომადგენლებს ძალიან წააგავს.

ზღვის კიტრები

ზღვის კიტრები ერთი შეხედვით სხვა კანეკლიანებს არ გვანან. მათ გარეგანი ჩონჩხის ეკლიანი ფირფიტები არ გააჩნია. ჩონჩხის სხვა ნაწილებიც რედუცირებულია. ზღვის კიტრებს პირი-ანუსის ღერძის მიმართულებით წაგრძელებული ფორმა აქვთ. სხეულის ფორმით კიტრს გვანან. ამიტომ მათი და ზღვის ვარკვლავების ნათესაური კავშირის დადგენა გართულდა. ზღვის კიტრს მილაკოვანი ფეხების ხუთი რიგი აქვს. პირის ირგვლივ განლაგებული ზოგი მილაკოვანი ფეხი საკვების მოსაპოვარ საცეცებად გადაიქცა.

ზღვის გვირილები

ზღვის გვირილები 1986 წელს აღმოაჩინეს. დღეისთვის ცნობილია მარტო ორი სახეობა. ორივე ახალი ზელანდიისა და ბაჰამის კუნძულების ნაპირთან ახლოს ჩაძირულ ხეებზე ბინადრობს. სხეული დისკის ფორმისაა. მისი დიამეტრი ერთ სანტიმეტრზე ნაკლებია. სხივები არა აქვს. ახასიათებს ხუთის ჯერადი სიმეტრია. სხეულის კიდეები შეიარაღებულია მცირე ზომის ეკლებით. ზღვის გვირილების სხეული გარსშემორტყმულია მემბრანით, რომლის გავლით სხეულში საკვები ხვდება. ზღვის გვირილებსა და სხვა კანეკლიანებს შორის ზუსტი ნათესაური კავშირი არ არის დადგენილი. ზოგი ტაქსონომისტი მიიჩნევს, რომ ზღვის გვირილები ზღვის ვარსკვლავებისგან წარმოიშვნენ.

ქორდიანები

ქორდიანების ტიპში შედის: უხერხემლოების ორი ქვეტიპი, მიქსინები და ხერხემლიანები. კანეკლიანებსა და ქორდიანებს შორის არსებული ახლო ნათესაობა არ ნიშნავს, რომ ერთი ტიპი მეორისგან წარმოიშვა. როგორც მინიმუმ, უკანასკნელი ნახევარი მილიარდი წელი კანეკლიანები და ქორდიანები ცალკეული ტიპებია. ქორდიანების ფილოგენიას 34-ე თავში განვიხილავთ და მათ წარმოშობის ისტორიაზე განსაკუთრებით გავამახვილებთ ყურადღებას.



(ა) ზღვის ვარსკვლავა (კლასი Asteroidea — ზღვის ვარსკვლავები)



(ბ) ოფიურა (კლასი Ophiuroidea — ოფიურები)



(გ) ზღვის ზღარბი (კლასი Echinoidea)



(ე) ზღვის კიტრი (კლასი Holothuroidea)



(ვ) ზღვის გვირილა (კლასი Concentricycloidea)



(დ) ღეროს არმქონე ზღვის შროშანები (კლასი Crinoidea)

▲ *სურათი 33.40* *კანეკლიანები.*

კონცეფცია ტესტი 33.8

1. ახსენით, როგორ ასახავს კანეკლიანების და მსუსხავების სიმეტრია კონვერგენტულ ევოლუციას.
2. აღწერეთ ზღვის ვარსკვლავების ჰიდრავლიკური და კუნთოვანი მოძრაობა, რომლის საშუალებით ისინი მილაკოვან ფეხებს ამოძრავებენ.

33-ე თავის შემოწმება

ძირითადი კონცეფციების შემოწმება

33.7 ცხრილში ამ თავში აღწერილი ცხოველთა ჯგუფებია შეჯამებული.

კონცეფცია 33.1

ღრუმღოლებს მიმაგრებული ცხოვრების ნირი, ფთრიანი სხეული და ქოანოციტები ახასიათებს

▶ ღრუბელებს ნამდვილი ქსოვილები და ორგანოები არა აქვს. იკვებებიან სუსპენზიით. საკვებს წყლიდან იღებენ, რომელიც ფორების გავლით ხვდება სხეულში; საკვები ქოანოციტებში (საყელოს შოლტიან უჯრედებში) მოინელება.

კონცეფცია 33.2

მსუსხავებისთვის დამახასიათებელია რადიალური სიმეტრია, გასტროვასკულარული ღრუ და კნიდოციტი

▶ მსუსხავები ძირითადად ზღვის მტაცებლებია. მათი საცეცები შეიარაღებულია კნიდოციტებით და მსხვერპლის დაჭერაში და თავდაცვაში მონაწილეობს. არსებობს კნიდარიების ორი ფორმა. მიმაგრებული — პოლიპები და მცურავი – მედუზები.

ცხრილი 33.7 ცხოველების შერჩეული ტიპები

ტიპი		აღწერა
მრავალუჯრედიანები	Porifera (ღრუბელები)	ნამდვილი ქსოვილები არა აქვს, აქვს ქოანოციტები (საყელოიანი უჯრედები — უნიკალური შოლტიანი უჯრედები, რომლებიც ბაქტერიებსა და საკვების პატარა ნაწილაკებს ინელებს).
ნამდვილი ცხოველები	Cnidaria (მსუსხავები) ჰიდრები, მედუზები, ზღვის ანემონები, მარჯნები.	აქვს უნიკალური მსუსხავი სტრუქტურა (კნიდა). ყოველი კნიდა მოთავსებულია სპეციალიზირებულ უჯრედში (კნიდოციტში), აქვს საჭმლის მომნელებელი ღრუ (საჭმლის მომნელებელი განყოფილება ერთი ღია ბოლოთი)
ორმხვრივსიმეტრიანები	Platyhelminthes (ბრტყელი ჭიები)	დორზოვენტრალურად შებრტყელებული არასეგმენტირებული ნაწლავღრუიანები (აცოელომატეს). საჭმლისმომნელებელი ღრუ ან აქვს ან არა ქვს. ქვს საჭმლის მომნელებელი ტრაქტი.
	Rotfera (ციბრუტელები)	საჭმლის მომნელებელი არხის მქონე (საჭმლისმომნელებელი მილი პირისა და ანუსის) ფსევდოცელომიანებია; ფარინქსში ყბებია (მასტაქსი — პირის აპარატი); თავი წამწამოვანი გვირგვინით.
	Lophophorates (ლოფოფორიანები): (Ectoprocta (გარეანალური), Phoronida (ფორონიდები), Brachiopoda (მხარფეხიანები)	მეორადღრუიანი ლოფოფორიანებია (კვების აპარატი წამწამოვანი საცეცებით)
	Nemertea (სტილეტიანი ჭიები)	უნიკალური სტილეტი წინა მხარესაა განლაგებული. გარშემორტყმულია სითხით ავსებული ტომრით; საჭმლის მომნელებელი არხი; მიმოქცევის სისტემა დახურულია.
	Mollusca (საჭმელად ვარგისი ზღვის მოლუსკები, ლოკოკინები, კალმარი)	სხეულის ძირითადი სამი ნაწილის მქონე მეორადღრუიანებია (კუნთოვანი ფეხის, ვისცერალური მასის და მანტიის); ცელომი (ღრუ) რედუცირებულია; უმეტესობას აქვს კალციუმის კარბონატისგან შემდგარი მკვრივი ნიჟარა.
	Annelida (სეგმენტირებული ჭიები)	სეგმენტირებული სხეულის კედლისა და შინაგანი ორგანოების მქონე (საჭმლის მომნელებელი ტრაქტის გარდა) მეორადღრუიანებია.
	Nematoda (მრგვალი ჭიები)	კონუსის ფორმის ბოლოების მქონე ცილინდრული არასეგმენტირებული ფსევდოცლომიანებია; მიმოქცევის სისტემა არა აქვს.
	Arthropoda (ფეხსახსრიანები- კიბოსნაირები, მწერები, ობობები)	სეგმენტირებული სხეულის მქონე მეორადღრუიანებია, აქვს სახსრიანი გამონაზარდები და გარეგანი ჩონჩხი, რომელიც ცილისგან და ქიტინისგან შედგება.
მეორადპირიანები	Echinodermata (კანეკლიანები- ზღვის ვარსკვლავები, ზღვის კიტრები- ჰოლოთურიები)	მეორადი რადიალური აგებულების მქონე მეორადღრუიანებია; (ორმხვრივსიმეტრიული ლარვა, ზრდასრულ ცხოველებს რადიალური სიმეტრია აქვს); წყლის მიმოქცევის სისტემა უნიკალურია; შინაგანი ჩონჩხი.
	Chordata (ხერხემლიანები- ლანცეტა, საფრიანები)	ქორდიანი მეორადღრუიანებია; დორსალური (ზურგის) ღრუიანი ნერვული ქორდა; ხახის ნაპრალი; კუნთოვანი პოსტანალური კუდი

- **გიდრისნაირები** როგორც წესი, ამ კლასში როგორც პოლიპის ასევე მედუზას ფორმებია, თუმცა პოლიპის ფორმა უფრო ხშირია.
- **კლასი სციფოიდური მედუზები** ამ კლასის წარმომადგენლების სასიცოცხლო ციკლში მედუზას ფორმა ჭარბობს.
- **კლასი კუბოზიანების** (კუბის ფორმის მედუზები და ზღვის ბზიკები) მედუზას კუბის ფორმა და რთული თვალაკები აქვს.
- **მარჯნის პოლიპები** ამ კლასში ზღვის ანემონები და მარჯნები შედიან. ისინი მხოლოდ პოლიპის ფორმით გვხვდებიან.

კონცეფცია 33.3

ცხოველთა უმეტესობა ორმხრივსიმეტრიულია

- **ბრტყელი ჭიები** მათი სხეული დორსოვენტრალურად შებრტყელებულია. აქვთ გასტროვასკულარული ღრუ. ტურბელარიების კლასში (წამწამიანი ჭიები) ძირითადად ზღვის თავისუფლად მცხოვრები სახეობები შედის. trematoda (მწოველები) და monogenea-ს კლასის წარმომადგენლები ცხოველების პარაზიტებია. კლასს ცესტოდაში თასმიანი ჭიები შედის. ყველა მათგანი პარაზიტია და საჭმლის მომნელებელი ტრაქტი არა აქვს.
- **ციბრუტელები — როტიფერები** ძირითადად მტკნარ წყალში ბინადრობენ. როტიფერების ბევრი სახეობა პართენოგენეზურად მრავლდება.
- **ლოფოფორიანები: ექტოპროქტა (გარეთ ანუსიანები) ფორონიდა და ბრაქიოპოდა (მხარფეხიანები).** ლოფოფორიანები ცელომიანი ცხოველებია. მათი ლოფოფორი ცხენის ნალის ფორმისაა. შეიარაღებულია წამწამოვანი საცეცებით და სუსპენზიით კვებაში მონაწილეობს.
- **ნემერტინები:** ნემერტინებს აქვს სტილეტი, რომელიც იკუმშება და იჭიმება. ისინი სტილეტს თავდაცვისთვისა და მსხვერპლის დასაჭერად იყენებენ. სტილეტის მოძრაობას სითხით ამოვსებული ტომარა უზრუნველყოფს.

კონცეფცია 33.4

მოლუსკებს აქვს კუნთოვანი ფეხი, ვისცერალური მასა და მანტია

- **ქიტონიანები** Poliplakofora-ს კლასში შედიან ოვალური ფორმის ზღვის ცხოველები - ქიტონიანები. მათი სხეული დაფარულია ექვსი დორსალური ფირფიტით.
- **მუცელფეხიანები** ამ კლასის წარმომადგენლების უმეტესობას (ლოკოკინებს და მათ ნათესავებს) ერთი, სპირალური ფორმის ნიჟარა აქვს. ემბრიონულ სტადიაზე ახასიათებს სხეულის შემობრუნება ანუ თორსიონი. თორსიონი ამ კლასის დამახასიათებელი ნიშანია. ბევრი ლოქორას ნიჟარა ან რედუცირებულია, ან საერთოდ არ არსებობს.
- **ორსაგდულიანები** ორსაგდულიანების (წყლის საკვებად ვარგისი მოლუსკები და მათი ნათესავები) კლასის წარმომადგენლებს ერთმანეთთან მოძრავად შეერთებული, ორი ნაწილისგან შემდგარი ნიჟარა ახასიათებს.
- **თავფეხიანები** ამ კლასში გაერთიანებულია კალმარები და რვაფეხები. ეს მტაცებელი ცხოველებია. აქვთ საცეცებით გარშემორტყმული ნისკარტის მაგვარი ყბები, რომლებიც სახეშეცვლილი ფეხია.

კონცეფცია 33.5

ანელიდებს სეგმენტირებული ჭიებია

- **ოლიგოქეტების (მცირეჯაგრიანების)** კლასში ჭიაყელები და წყლის სხვადასხვა სახეობები შედის.
- **პოლიქეტები — მრავალჯაგრიანები** ამ კლასის წარმომადგენლებს აქვს ნიჩბის ფორმის პარაპოდიები. პარაპოდიები ლაყუჩების მაგივრად ფუნქციონირებს და მოძრაობაშიც მონაწილეობს.
- **ჰირუდინები - წურბელები:** ჰირუდინების კლასის ბევრი წარმომადგენელი სისხლის მწოველი პარაზიტია.

კონცეფცია 33.6

ნემატოდებს მკვრივი კუტიკულით დაფარული არასეგმენტირებული ცრუტელომიანებია

ნემატოდები ერთ-ერთი ყველაზე ფართოდ გავრცელებული და მრავალრიცხოვანი ცხოველებია. ბინადრობენ როგორც წყლის გარემოში, ასევე ნიადაგში. ზოგი სახეობა მცენარეებისა და ცხოველების პარაზიტია.

კონცეფცია 33.7

ფეხსახსრიანებს სეგმენტირებული, ცელომიანი ცხოველებია. აქვთ გარეგანი ჩონჩხი და სახსრიანი გამონაზარდები

- **ფეხსახსრიანების ზოგადი დახასიათება:** ფეხსახსრიანების მორფოლოგიის ცვალებადობა ძირითადად სხეულის სეგმენტებისა და გამონაზარდების სპეციალიზაციაში გამოიხატება. გარეგანი ჩონჩხი ქიტინისა და ცილებისგან შედგება. ის პერიოდულად იშლება და თავიდან წარმოიქმნება (კანის ცვლა)

- **ქელიცერიანები** ობობები და ტკიპებია. მათი სხეულის წინა ნაწილი თავმკერდია, უკანა კი მუცელი. ქელიცერიანების უმეტესობის წინა გამონაზარდები ქელიცერებად გარდაქმნილია (პინცეტის ან ეშვისმაგვარ გამონაზარდებად)
- **მრავალფეხიანები** ჭიისმაგვარი ცხოველებია. დამახასიათებელია მრავალი სასიარულო ფეხი. უძველესი ცხოველები. ცხრაფეხები ხმელეთის მტაცებლებია. აქვთ შხამიანი კაუჭი ან ბრჭყალი.
- **მწერები** ყველა სხვა ცხოველებთან შედარებით, ყველაზე მრავალფეროვანი და მრავალრიცხოვანი ჯგუფია. მათი წარმატება ფრენის უნარმა განაპირობა.
- **კიბოსნაირები** (კიბოები, კიბორჩხალები, კრევეტები და ზღვის იხვები) ძირითადად წყლის ცხოველებია. აქვთ მრავალრიცხოვანი გამონაზარდები, რომელთა უმეტესობა სპეციალიზებულია საკვების მოსაპოვებლად და გადაადგილებისთვის.

კონცეფცია 33.8

კანეკლიანები და ქორდიანები მეორადპირიანებია

- **კანეკლიანები** (ზღვის ვარსკვლავები და მათი ნათესავები) წყლის გამტარი არხების სისტემა ახასიათებს, რომელიც მილაკოვან ფეხში ვრცელდება. ფეხის მეშვეობით ცხოველი მოძრაობს და იკვებება. მრავალი სახეობის სხეულის რადიალური (სხივური) სიმეტრია მეორადი განვითარების შედეგია, ვინაიდან მათ წინაპრებს ორმხვრივი სიმეტრია ჰქონდა. უხეშ, ეკლიან გამონაზარდებს, რომლებიც კალციუმის შემცველ გარეგან ჩონჩხს ქმნის, თხელი კანი ფარავს.
- **ქორდიანები** უხერხემლოების ორი ქვეტიპი და ყველა ხერხემლიანი ცხოველია. ქორდიანებისა და კანეკლიანების ემბრიონული განვითარებას ბევრი საერთო ნიშანი ახასიათებს.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშეფასება

1. რომელი ორი ძირითადი კლადა გამოიყო ადრეული ეუმეტაზოას წინაპარს?
   ა. Porifera (ფორიანები) და Bilateria (ორმხვრივსიმეტრიანები);
   ბ. Porifera (ფორიანები) და Cnidaria (მსუსხავები);
   გ. Cnidaria (მსუსხავები) და Bilateria (ორმხვრივსიმეტრიანები);
   დ. Rotifera (ციბრუტელები) და Deuterostomia (მეორადპირიანები);
   ე. Deuterostomia (მეორადპირიანები) და Bilateria (ორმხვრივსიმეტრიანები);

2. რა მიმართულებით მოძრაობს წყალი ღრუბელას სხეულში?
   ა. ფოროციტი – სპონგოცელი – ოსკულუმი (ფორა);
   ბ. ბლასტოპორი – გასტროვასკულარული ღრუ – პროტოსტომა;
   გ. ქოანოციტი – მეზოჰილი – სპონგოცელომი;
   დ. ფოროციტი – ქოანოციტი – მეზოჰილი;
   ე. საყელოს უჯრედები – ცელომი – ფოროციტი;

3. მსუსხავების მრავალფეროვან ჯგუფს ახასიათებს:
   ა. გასტროვასკულარული ღრუ;
   ბ. მედუზას და პოლიპის ფორმას შორის არჩევანი;
   გ. ცეფალიზაციის გარკვეული ხარისხი;
   დ. მეზოდერმული წარმოშობის კუნთოვანი ქსოვილები;
   ე. მხოლოდ სქესობრივი გამრავლება

4. ხმელეთის ლოკოკინას, საჭმელად ვარგისი ორსაგდულიანი მოლუსკისა და რვაფეხას საერთო ნიშნებია:
   ა. მანტია;
   ბ. რადულა;
   გ. ლაყუჩები;
   დ. ემბრიონული თორსიონი (მობრუნება);
   ე. შესამჩნები ცეფალიზაცია;

5. შემდეგი თვისებებიდან, რომელი არ ახასიათებს ტიპი ანელიდას (რგოლოვანი ჭიების) წარმომადგენლების უმეტესობას?
   ა. ჰიდროსტატიკური ჩონჩხი;
   ბ. სეგმენტაცია;
   გ. მეტანეფრიდია;
   დ. ფსევდოცელომი;
   ე. დახურული მიმოქცევის სისტემა;

6. რომელი ტიპის ცხოველების სხეული სეგმენტირებულია?
   ა. კნიდარიების (მსუსხავები);
   ბ. ბრტყელი ჭიების;
   გ. ღრუბელების (ფორიანები);
   დ. ფეხსახსრიანების;
   ე. მოლუსკების (რბილტანიანები);

7. რა თვისებები არ ახასიათებს ხელიცერიანებს?
   ა. აქვთ საცეცები;
   ბ. სხეული თავკერდისგან და მუცლისგან შედგება;
   გ. ხმალკუდიანები დღემდე შემორჩენილი ზღვის ცხოველებია;
   დ. ტკიპები, მორიელები და ობობები ხელიცერიანებია;
   ე. წინა გამონაზარდები მოდიფიცირებულია პინცეტისმაგვარ და კლანჭისმაგვარ სტრუქტურებად.

8. რომელი ნიშნები განაპირობებს ხმელეთზე მწერების საოცარ მრავალფეროვნებას?
   ა. სეგმენტაცია;
   ბ. ანტენები;
   გ. ტრაქეების სისტემა;

დ. ორმხვრივი სიმეტრია;
ე. ფრენის უნარი;

9. წყლის გამტარი სისტემა კანეკლიანებში:
ა. მოქმედებს მიმოქცევის სისტემის მსგავსად და საკვები სხეულის უჯრედებისკენ გადააქვს;
ბ. მონაწილეობს მოძრაობაში, კვებაში და აირების მიმოცვლაში;
გ. ორმხვრივსიმეტრიულია, მიუხედავად იმისა, რომ ზრდასრულებს რადიალური აგებულება ახასიათებს;
დ. სუსპენზიით მკვებავი ცხოველის სხეულში წყალი გადააქვს;
ე. ბრტყელი ჭიების გასტროვასკულარული ღრუს ანალოგიურია.

10. რომელი ნიშნები არ ახასიათებს ცხოველთა შემდეგ ტიპებს?
ა. კანეკლიანები – ორმხვრივი და რადიალური სიმეტრია, ცელომი ფორმირებულია არქენტერონისგან (პირველადი ნაწლავისგან);
ბ. ნემატოდები – მრგვალი ჭიები, ფსევდოცელომიანები;
გ. მსუსხავები – რადიალური სიმეტრია, პოლიპის და მედუზას ფორმები;
დ. ბრტყელი ჭიები – ბრტყელი სხეული, გასტროვასკულარული ღრუ, აცელომატები.
ე. ღრუბელები (ფორიანები) – გასტროვასკულარული ღრუ, ცელომი;

ევოლუციური კავშირი

ხმალკუდიანებს „ცოცხალ ნამარხებს“ ეძახიან. ნამარხებიდან დასტურდება, რომ მრავალი მილიონი წლის განმავლობაში ისინი მორფოლოგიურად თითქმის არ შეცვლილან. რატომ შეინარჩუნეს ამდენ ხანს სხეულის იგივე აგებულება? რა შეიცვალა მათ ბიოლოგიაში, რაც ნაკლებად აისახა სხეულის აგებულებაზე?

მეცნიერული კვლევა

ზღვის ბიოლოგებმა უცნობი ცხოველი ფსკერზე დაიჭირეს და ზედაპირზე ამოიყვანეს. აღწერეთ ის ნიშნები, რომლის საშუალებით დავადგენთ, თუ რომელ ტიპს ეკუთვნის ეს ცხოველი.

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

აფრიკულ ქვეყანაში დამბებისა და სარწყავი არხების მშენებლობის წყალობით ფერმერებმა საკვებად ვარგისი მცენარეების რაოდენობა გაზარდეს. ადრე მარცვლეულს მარტო გაზაფხულის წყალდიდობების შემდეგ თესავდნენ. წლის დანარჩენი დროის განმავლობაში მინდვრები მშრალი იყო. ახლა მინდვრები მთელი წლის განმავლობაში ირწყება. მარცვლეულის მოსავალის გაზრდის წარმატებამ მოულოდნელი შედეგი მოიტანა. საგანგაშოდ გაიზარდა შისტოზომოსით დაავადებულთა რიცხვმა. დახედეთ 33.11 სურათზე გამოსახულ ტრემატოდის სასიცოცხლო ციკლს. წარმოიდგინეთ რომ თქვენი მშვიდობის კორპუსის ხარჯები უნდა დაიხარჯოს ადგილობრივი ჯანდაცვის მუშაკების მიერ დაავადების კონტროლზე. რატომ გაზარდა წყალსაცავების მშენებლობამ შისტოსომოზის შემთხვევები? დაავადების კონტროლი წამლების საშუალებით ძალიან ძნელი და ძვირია. შემოგვთავაზეთ სამი სხვა მეთოდი , რომელიც მოსახლეობას ინფიცირებისგან დაიცავს.

34 ხერხემლიანები



▲ *სურათი 34.1* *ხმელეთის ხერხემლიანის (გველის) თავის ქალის და ხერხემლის ძვლები.*

ძირითადი კონცეფციები

34.1 **ხერხემლიანებს აქვთ ზურგის ჭიმი და დორსალური, ღრუიანი ნერვული მილი**

34.2 **თავის ქალას მქონე ქორდიანები ქალიანები არიან**

34.3 **მალების — ხერხემლის მქონე ქალიანები ხერხემლიანები არიან**

34.4 **ყბაპირიანები — Gnathostoma ყბების მქონე ხერხემლიანები არიან**

34.5 **ოთხფეხიანები არიან წინა და უკანა კიდურების მქონე ყბაპირიანები**

34.6 **ამნიოტები არიან ოთხფეხიანები. მათი კვერცხი ადაპტირებულია ხმელეთის პირობებთან**

34.7 **ძუძუმწოვრები არიან ამნიოტები. მათ აქვთ ბეწვი და სარძევე ჯირკვლები. სარძევე ჯირკვლებში რძე წარმოიქმნება**

34.8 **ადამიანები ორფეხა ჰომინოიდები არიან**

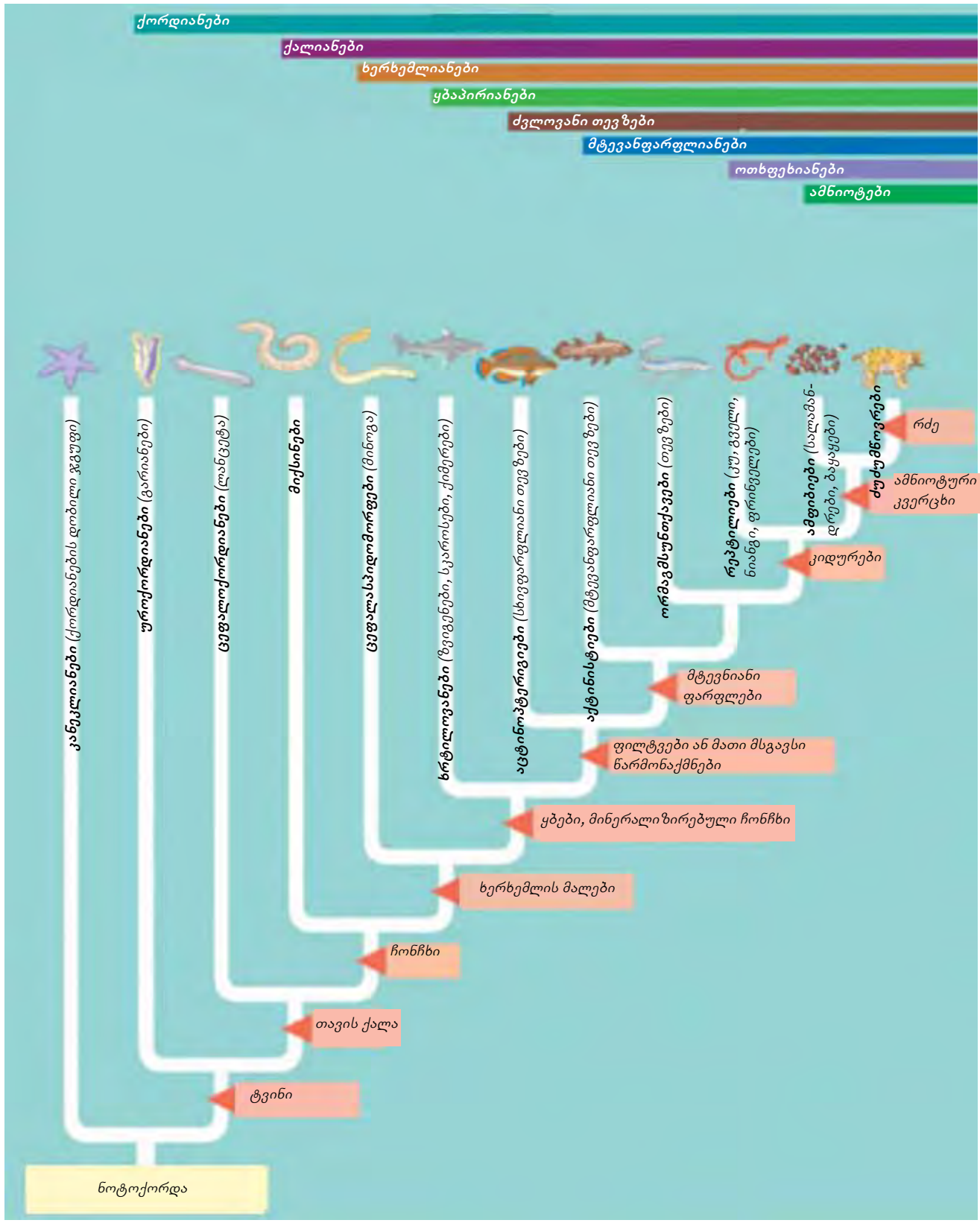
შესავალი

ხერხემლიანები არსებობენ მთლი ნახევარი მილიარდი წლის განმავლობაში

კემბრიული პერიოდის დასაწყისში, დაახლოებით 540 მილიონი წლის წინათ, ცხოველების უამრავი სხვადასხვა სახეობა ბინადრობდა დედამიწის ოკეანეებში. ზოგი იყო მტაცებელი, ჰქონდა კლანჭები და მანდიბულები. მტაცებლები წარმატებით ნადირობდნენ თავიანთ მსხვერპლზე. სხვა ცხოველებს მტაცებლებისგან თავდასაცავად ჰქონდათ დამცველი გარსები და ეკლები. მათ ჰქონდათ რთული, სხვადასხვა ნაწილებისგან შემდგარი პირის აპარატი. ეს ცხოველები ფილტრავდნენ წყალს პირის აპარატის საშუალებით. იკვებებოდნენ წყალში მოტივტივე საკვები ნაწილაკებით. ნაკელში ცოცავდნენ ჭიები. ჭიები ორგანული ნივთიერებებით იკვებებოდნენ. მრავალფეროვან ცხოველებს შორის ძნელი იქნებოდა წყალში მოცურავე არსებების შემჩნევა. მათი სიგრძე 2სმ არ აღემატებოდა. ამ არსებებს არ ჰქონდა კიდურები, თვალები და გამონაზარდები. დაუცველ არსებებს ყოველთვის უჭირთ თავის გადარჩენა. ამიტომ, სხვებისთვის შეუმჩნეველები უნდა ყოფილიყვნენ. ამ შეუმჩნეველმა არსებებმა დასაბამი მისცეს თანამედროვე ცხოველების ერთ-ერთ ყველაზე წარმატებულ ჯგუფს. დღეს ჩვენ მათ ხერხემლიანებს ვეძახით. ხერხემლიანებმა აითვისეს არა მარტო წყლის გარემო, არამედ ხმელეთიც და ჰაერიც. ხერხემალი წარმოადგენს ძვლების მწკრივს. ამ მწკრივს ქმნიან მალები (სურათი 43.1). ხერხემლიანების საარსებო გარემო იყო ოკეანე. ასე გრძელდებოდა დაახლოებით 200 მილიონი წლის განმავლობაში. დაახლოებით 360 მილიონი წლის წინათ ხერხემლიანების ერთ ხაზში მოხდა ცვლილება. ამ ცვლილებამ გამოიწვია კიდურების განვითარება. კიდურებიანი ხერხემლიანები ხმელეთზე გამოვიდნენ. ხმელეთზე მოხდა მათი დაყოფა: ამფიბიებად, რეპტილიებად (ფრინველების ჩათვლით) და ძუძუმწოვრებად.

დღეისთვის დედამიწაზე ხერხემლიანების 52 000 სახეობა არსებობს. მწერების სახეობებოს (1 მილიონი სახეობა) რაოდენობასთან შედარებით ეს არც ისე ბევრია. მაგრამ ხერხემლიანებს შორის ბევრია სხვადასხვა რეკორდსმენი: მცენარეებით მკვებავი დინოზავრების წონა 40 000კგ-ს აღწევდა. ისინი ხმელეთის ყველაზე მძიმე ცხოველები იყვნენ. ყველაზე დიდი ცხოველი, რომელიც ოდესმე არსებობდა დედამიწაზე არის ცისფერი ვეშაპი (ძუძუმწოვარი). მისი მასა აღწევს 100 000კგ-ს. ხერხემლიანებს შეუძლიათ ძალიან დიდ მანძილზე გადაადგილება: მაგალითად: ფრინველი – პოლარული თევზიყლაპია. ის ძირითადად არქტიკული ოკეანის ნაპირებთან მრავლდება. წლის დანარჩენ ნაწილს კი ანტარქტიდაში ატარებს. ამიტომ უხდება მოგზაურობა ძალიან დიდ მანძილზე. ხერხემლიანებში შედის ერთადერთი სახეობა, რომელსაც შეუძლია აბსტრაქტული აზროვნება, რთული მეტყველება და სიმბოლური ხელოვნება – ეს არის ადამიანი.

ამ თავში თქვენ გაეცნობით თანამედროვე ჰიპოთეზებს ხერხემლიანების წარმოშობის შესახებ. გავიგებთ, როგორ განვითარდნენ ხერხემლიანები უხერხემლო წინაპრისგან. ჩვენ ამ პროცესის ყველა საფეხურს განვიხილავთ ხერხემლიანების სხეულის აგებულების მაგალითზე. ზურგის ქორდის წარმოქმნიდან — თავის ქალასა და მინერალიზირებული (ძვლოვ-



▲ *სურათი 34.4.* ***ქორდიოანების სავარაუდო ფილოგენეზი:*** *დიაგრამაზე ნაჩვენება ქორდიანების ძირიდათი კლადების კავშირი ეკალკანიანებთან, მეორადპირიანების სხვა ძირითადი კლადა. (იხილეთ თავი 33).ჩამოთვლილია კონკრეტული კლადების ზოგიერთი შეძენილი ნიშან-თვისება. მაგალითად, ყველა ქორდიანს, და მხოლოდ ქორდიანს, აქვს ნოტოქორდა.*

ანი) ჩონჩხის გაჩენამდე. ასევე განვიხილავთ ხერხემლიანების ძირითად ჯგუფებს (თანამედროვეს და გადაშენებულებსაც) და ჩვენი საკუთარი სახეობის განვითარების ისტორიას.

კონცეფცია 34.1

ხერხემლიანებს აქვთ ზურგის ჭიმი და დორსალური, ღრუიანი ნერვული მილი

ხერხემლიანები მიეკუთვნებიან Chordata-ს (ქორდიანების) ტიპის ქვეტიპს. ქორდიანები არიან ბილატერალური (ორმხვრივი სიმეტრიის მქონე) ცხოველები. ბილატერალურებში ისინი ეკუთვნიან მეორადპირიანების კლადას (იხილეთ თავი 32). კანეკლიანებიც მეორადპირიანები არიან, მაგრამ ისინი ხერხემლიანებისგან განზე დგანან. კანეკლიანების წარმომადგენლებს შორის არის ზღვის ვარსკვლავა და ზღვის ზღარბი. უროქორდიანები და ცეფალოქორდიანები — უხერხემლო მეორადპირიანების ორი ჯგუფი (სურათი 34.2) უფრო ახლოს დგანან ხერხემლიანებთან, ვიდრე უხერხემლოებთან. ისინი მიქსინებთან და ხერხემლიანებთან ერთად ქორდიანების ტიპს ქმნიან.

სურათი 34.2 ქორდიანების წარმოსახვითი (ჰიპოთეტური) ფილოგენია. ამ დიაგრამაზე ნაჩვენებია ქორდიანების ძირითადი კლადების ნათესაური კავშირი კანეკლიანებთან (მეორადპირიანების სხვა ძირითად კლადასთან — იხილეთ თავი 33). აქ ჩამოთვლილია კონკრეტული კლადების ზოგი შეძენილი თვისებები. მაგალითად: ყველა ქორდიანს, და მხოლოდ ქორდიანებს აქვთ ნოტოქორდა (ზურგის ჭიმი).

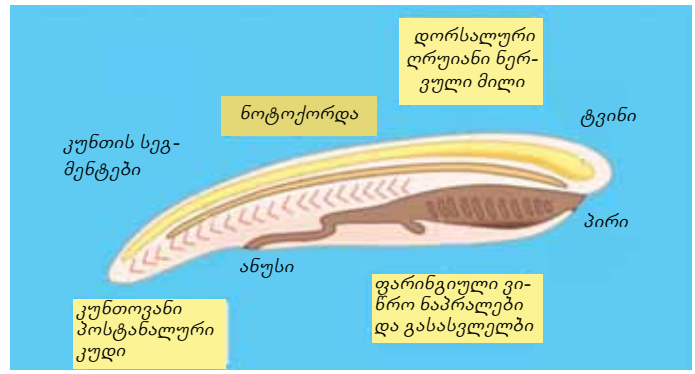
ქორდიანების შეძენილი თვისებები

ყველა ქორდიანს აქვს საერთო შეძენილი თვისებები, თუმცა ბევრ სახეობას გარკვეული თვისებები მარტო ემბრიონული განვითარების პერიოდში ახასიათებს. 34.3 სურათზე ნაჩვენებია ქორდიანების 4 ძირითადი თვისება: ზურგის ჭიმი; დორსალური, ღრუიანი ნერვული მილი; ხახის გრძელი ნაპრალები ან გასასვლელები; და კუნთოვანი, პოსტანალური კუდი.

ნოტოქორდა

ყველა ქორდიანების ემბრიონს, ისევე როგორც ზოგ მოზრდილ ქორდიანს ახასიათებს ჩონჩხის სტრუქტურა — ნოტოქორდა. ნოტოქორდის არსებობა საფუძვლად დაედო მათ სახელს. ნოტოქორდა არის წაგრძელებული მოქნილი ჭიმი. ის განლაგებულია საჭმლის მომნელებელ მილსა და ნერვულ მილს შორის. შედგება ფართო, სითხით ამოვსებული უჯრედებისგან. უჯრედები ჩალაგებულია საკმაოდ მკვრივ, ფიბროზულ (ბოჭკოვან) ქსოვილში. ნოტოქორდა, ქორდიანის სხეულის თითქმის მთელ სიგრძეზე, ქმნის საყრდენს. ლარვაში ან მოზრდილში ის წარმოქმნის მკვრივ, მაგრამ მოქნილ სტრუქტურას. კუნთები ცურვის დროს ამ სტრუქტურაზე დაყრდნობით მუშაობენ. ხერხემლიანების უმეტესობაში ვითარდება უფრო რთული, ერთმანეთთან მჭიდროდ დაკავშირებული მალებისგან შემდგარი ჩონჩხი. ზრდასრულ ასაკში ემბრიონული ნოტოქორდის ნარჩენები რჩება. ადამიანებში ნოტოქორდა რედუცირებულია ჟელატინისებრ დისკებამდე. ეს დისკები მალებს შორის არიან განლაგებულნი.

დორსალური, ღრუიანი ნერვული მილი



▲ სურათი 34.3 **ქორდიანების თვისებები.** *ყველა ქორდიანისთვის დამახასიათებელია ოთხი სტრუქტურული ნიშან-თვისება. ქორდიანების ტიპის ყველა წარმომადგენელს ეს თვისებები განვითარების რომელიმე ეტაპზე ახასიათებს.*

ქორდიანი ემბრიონის ნერვული მილი ექტოდერმის შრისგან ვითარდება. ნოტოქორდის დორსალურად განლაგებული ექტოდერმის შრე იხვევა მილად. ამ პროცესის შედეგად ვიღებთ დორსალურ, ღრუიან ნერვულ მილს. ის ქორდიანების უნიკალურ ორგანოს წარმოადგენს. სხვა ტიპის ცხოველებსაც აქვთ მოზრდილი ნერვული ჭიმი. უმეტეს შემთხვევაში ეს ჭიმი მუცლის (ვენტრალურ) მხარეზეა განლაგებული. ქორდიანი ემბრიონის ნერვული მილისგან ვითარდება ცენტრალური ნერვული სისტემა: თავის ტვინი და ზურგის ტვინი.

ხახის ნაპრალები

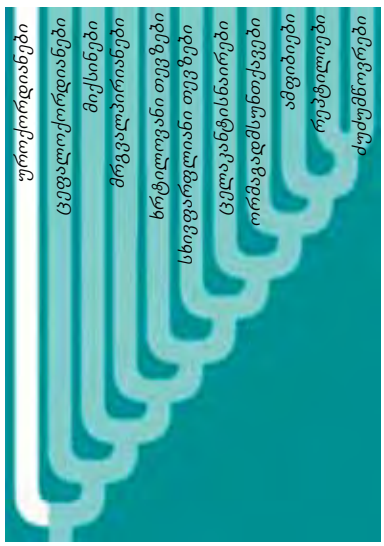
ქორდიანებში საჭმლის მომნელებელი მილი ვრცელდება პირიდან ანუსამდე. პირის შემდეგი რეგიონი არის ხახა (ფარინქსი). ყველა ქორდიანის ემბრიონში, ფარინქსის გვერდების გასწვრივ ყალიბდება ერთმანეთისგან ღრუებით გამოყოფილი ტომარაკების რიგი.

ქორდიანების უმეტესობაში ეს ღრუები, (ფარინგიული ნაპრალები) გადაიქცევა სხეულის გარეთ გახსნილ ნაპრალებად. ამ ვიწრო ფარინგიული ნაპრალების მეშვეობით პირში მოხვედრილი წყალი სხეულიდან გამოდის. ამასთან ერთად, საჭირო აღარ არის, რომ წყალმა გამოსვლის წინ მთელი საჭმლის მომნელებელი ტრაქტი მოიაროს. უხერხემლო ქორდიანებში ვიწრო ფარინგიული ნაპრალები ხშირად სუსპენზიით კვებაში მონაწილეობენ. ხერხემლიანებში (ხმელეთის ხერხემლიანების, ოთხფეხიანების გარდა) ხახის ვიწრო ნაპრალები და მათი თანმდევი სტრუქტურები გარდაიქმნენ ლა-

ყუჩის ნაპრალებად და მონაწილეობას იღებენ აირების მიმოცვლაში. ოთხფეხიანებში ხახის ნაპრალები არ ვითარდება ნამდვილ ნაპრალებად. სამაგიეროდ, ისინი მონაწილეობენ ყურის ნაწილების განვითარებაში და თავისა და კისრის სხვა ნაწილების ფორმირებაში.

კუნთოვანი, პოსტანალური კუდი

ქორდიანებს აქვთ კუდი. კუდი ანუსიდან პოსტერიულად (უკან) ვრცელდება. ბევრმა სახეობამ ემბრიონული განვითარების განმავლობაში კუდი დაკარგა. არაქორდიანების უმეტესობას კი აქვს სხეულის თითქმის მთელს სიგრძეზე გაჭიმული საჭმლის მომნელებელი ტრაქტი. ქორდიანების კუდი შედგება ჩონჩხის ელემენტებისგან და კუნთებისგან. წყლის ბევრ სახეობაში ის მოძრაობის საშუალებას წარმოადგენს.

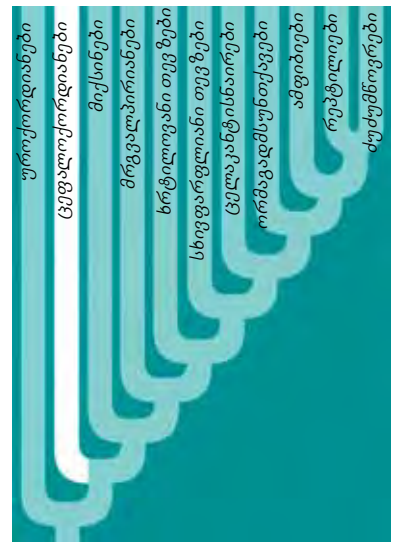


გარსიანები

არსებობს ჰიპოთეზა, რომ გარსიანები (ქვეტიპი უროქორდიანები) ეკუთვნიან ქორდიანების ევოლუციურ ხაზს. ეს ხაზი საერთო წინაპრიდან ყველაზე ადრე განშტოდა. მათი წარმომავლობა დასტურდება სხვადასხვა მორფოლოგიური და მოლეკულური გამოკვლევებით. სხვა ქორდიანებს გარსიანები ძირითადად ლარვული სტადიის დროს გვანან. ამ სტადიის ხანგრძლიობა შეიძლება რამდენიმე წუთს არ აღემატებოდეს. ბევრი სახეობის ლარვა წყალში საცურაოდ კუდის კუნთებს და ნოტოქორდას იყენებს. ცურვისას ლარვა ეძებს შესაბამის სუბსტრატს, რომელსაც შემდეგ ემაგრება. სუბსტრატის ძებნის დროს სიგნალებს იღებს სინათლის და მიზიდულობის მიმართ მგრძნობიარე უჯრედებისგან.

როცა გარსიანი სუბსტრატს მიემაგრება, იგი გადის რიგ რადიკალურ ცვლილებას — მეტამორფოზს. ამ დროს ქრება ქორდიანებისთვის დამახასიათებელი ბევრი თვისება. კუდი და ნოტოქორდა გაიწოვება; ნერვული სისტემა განიცდის დეგენერაციას; სხვა ორგანოები ტრიალდება 900-ით; ზრდასრული გარსიანი შინაგანი სიფონის მეშვეობით იწოვს წყალს; წყალი გადის ხახის ვიწრო ნაპრალებში და ხვდება კამერაში — ატრიუმში. შემდეგ გარეთ გამოიყოფა გამომყოფი სიფონის მეშვეობით (სურათი 34.4). წყლიდან მიღებული საკვები ნაწილაკების ფილტრაცია ხდება ლორწოვანი ბადის და წამწამების მეშვეობით. ფილტრაციის შემდეგ საკვები გადადის საყლაპავში. ანუსი გამომყოფ სიფონში იცლება. გარსიანების ზოგი სახეობა თავდასხმის დროს გამომყოფი სიფონიდან წყლის ჭავლს გამოტყორცნის. ამ ცხოველებს ასციდიებს ეძახიან.

ლანცეტა

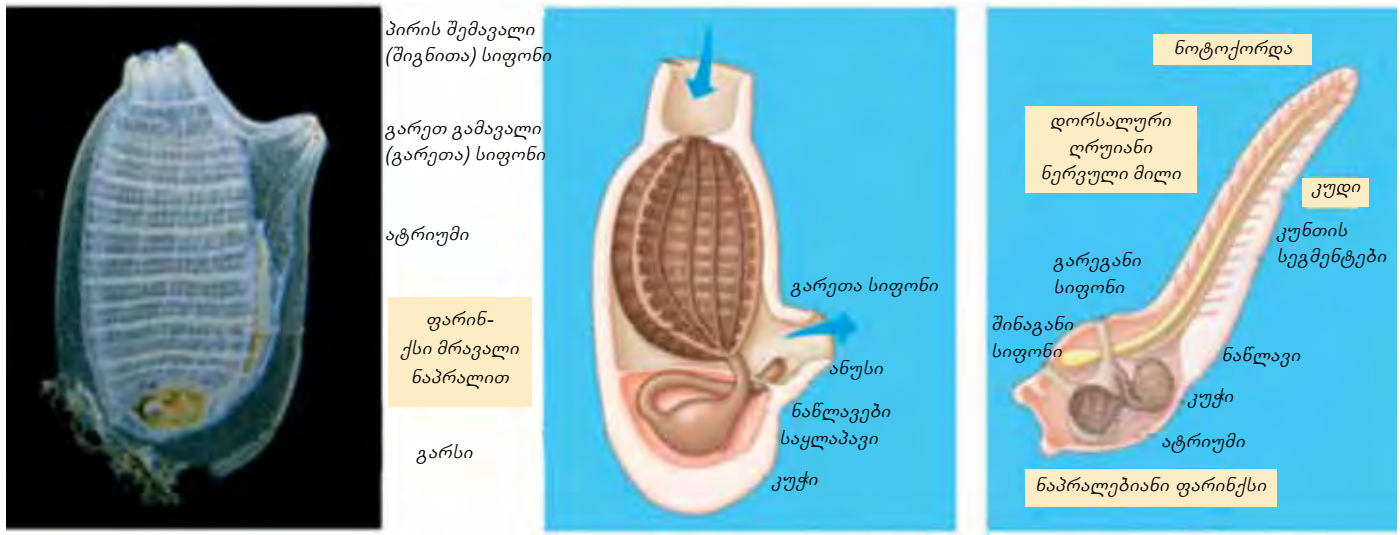


ლანცეტები (ქვეტიპი Cephalochordata — თავქორდიანები). ამ ცხოველების სხეულის ფორმა ჰგავს ლანცეტას (სურათი 34.5). ლარვული სტადიის დროს ლანცეტებს უვითარდებად ნოტოქორდა, დორსალური ღრუიანი ნერვული მილი, ხახის რამდენიმე ნაპრალი და პოსტანალური კუდი. ისინი იკვებებიან წყალში მოტივტივე პლანქტონით. ახასიათებთ ან მიზანმიმართული ცურვა ან პასიური ტივტივი. ტივტივის დროს პლანქტონი და სხვა საკვები ნაწილაკები ხახაში ხვდებიან.

სურათი 34.5 ცეფალოქორდიანი: ლანცეტა ბრანხიოსტომა Branchiostoma-ამ მცირე ზომის უხერხემლოს აქვს ქორდიანებისთვის დამახასიათებელი ყველა მთავარი ნიშანი. წყალი შედის პირში და გაივლის რა ხახის ვიწრო ნაპრალებს ხვდება ატრიუმში. ატრიუმი არის კამერა, რომელიც გარეთ იხსნება ატრიოპორით. ლორწოში მოხვედრილი საკვები ნაწილაკები წამწამების მეშვეობით მიეწოდება საჭმლის მომნელებელ ტრაქტს. კუნთები სეგმენტურია, ერთმანეთის მიყოლებით ჩამწკრივებული. მათი მეშვეობით ლანცეტა ცურავს ტალღისმაგვარი მოძრაობებით.

ზრდასრული ლანცეტების ზომა 5 სმ-ს აღწევს. ისინი ზრდასრულობისას ინარჩუნებენ ქორდიანებისთვის დამახასიათებელ მთავარ ნიშნებს. 34.3 სურათზე გამოხატულია ქორდიანების იდეალიზებული წარმომადგენელი. ლანცეტები მას საკმაოდ გვანან. მეტამორფოზის დროს ზრდასრული ლანცეტები ფსკერზე ეშვებიან და უკანა ნაწილით ქვიშაში იხრახნებიან. გარეთ რჩება მარტო ანტერიული (წინა) ბოლო. ლორწოვანი ბადის მეშვეობით (მისი სეკრეცია ხდება ფარინგიული ნაპრალების გასწვრივ) ლანცეტა ზღვის წყლიდან იჭერს მცირე ზომის საკვებ ნაწილაკებს. წამწამების ტუმბოსმაგვარი მუშაობის შედეგად ნაწილაკები პირში ხვდება. წყალი გაივლის ვიწრო ნაპრალებში, საკვები კი ნაწლავში ხვდება. აირების მიმოცვლაში ფარინქსის და ფარინგიალური ნაპრალების როლი უმნიშვნელოა. აირების მიმოცვლა ძირითადად სხეულის გარეგანი ზედაპირით ხორციელდება.

ლანცეტა ხშირად ტოვებს იმ ადგილს, სადაც ის პირველად ქვიშაში დაიმალა და მიცურავს ახალი ადგილისკენ. ლანცეტები არ არიან კარგი მცურავები, მიუხედავად ამისა, მათი ცურვის მექანიზმი ჰგავს თევზების გამარტივებულ ცურვის



(ა) ზრდასრული გარსიანი (ასციდია) არის მიმაგრებული ცხოვრების ნირის ცხოველი (მასშტაბი თითქმის 1/1).

(ბ) ზრდასრულებში კარგად ჩანს ფარინგიული ნაპრალები. ისინი მონაწილეობენ სუსპენზიით კვებაში. მაგრამ ქორდიანების სხვა თვისებები არ ჩანს.

(გ) გარსიანის ლარვა თავისუფლად დაცურავს, მაგრამ არ იკვებება. ლარვაზე კარგად ჩანს ქორდიანების ოთხი მთავარი თვისება.

▲ *სურათი 34.4* **უროქორდიანი გარსიანი**

მექანიზმს. ნოტოქორდის გვერდების გასწვრივ მწკრივებად განლაგებული კუნთები ანიჭებენ ნოტოქორდას მოქმნილობას (კუნთების განლაგება შემდეგ სურათს გვაგონებს). კუნთების კოორდინირებული შეკუმშვა წარმოქმნის გვერდით, ტალღისებრ მოძრაობებს. ეს მოძრაობები სხეულს წინ გადაადგილებენ. კუნთების მწკრივების არსებობა ადასტურებს ლანცეტის სეგმენტაციას. კუნთის სეგმენტები ვითარდება მეზოდერმის ბლოკებისგან. ამ ბლოკებს სომიტები ეწოდება. სომიტები ყველა ქორდიანის ემბრიონში გვხვდება ნოტოქორდის გვერდების გასწვრივ.

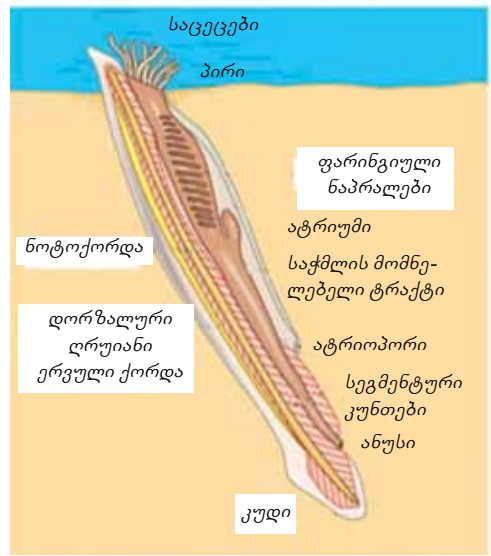
ბუნებაში ლანცეტები იშვიათად გვხვდებიან, მაგრამ რამდენიმე რეგიონში (მაგალითად: ტამპას ყურე, ფლორიდის ნაპირებთან) მათი სიმჭიდროვე საკმაოდ დიდ რიცხვს აღწევს — 5 000 ინდივიდი კვადრატულ მეტრზე.

ადრეული ქორდიანების ევოლუცია

გარსიანები და ლანცეტები შედარებით ნაკლებად ცნობილი ცხოველები არიან, თუმცა ევოლუციური ბიოლოგიის განვითარების შედეგად მათ დიდი ყურადღება ხვდათ წილად. მათ აქვთ ხერხემლიანებისთვის დამახასიათებელი ბევრი საერთო შეძენილი თვისება. ამ თვისებების შესწავლა შეიძლება დაგვეხმაროს ხერხემლიანების სხეულის აგებულების ჩამოყალიბებისა და ევოლუციის უკეთ გაგებაში. როგორც უკვე იცით, გარსიანებს ქორდიანების თვისებები მარტო ლარვული სტადიის დროს ახასიათებთ. ლანცეტებში კი ეს ნიშან-თვისებები მოზრდილ ასაკშიც რჩება. შესაბამისად, ზრდასრული ლანცეტა გაცილებით უფრო ჰგავს ლარვულ სტადიაზე მყოფ გარსიანს, ვიდრე ზრდასრულ გარსიანს. ამ დაკვირვებებზე დაყრდნობით 1920 წელს ბიოლოგმა უილიამ გარსტენგმა ივარაუდა, რომ გარსიანები ქორდიანების ევოლუციის ადრეულ ეტაპს წარმოადგენენ. ის თვლიდა, რომ ქორდიანების წინაპარში, რომელიც ჰგავდა გარსიანს, მოხდა სქესობრივი მომწიფების დაჩქარება. ის ლარვული სტადიის მდომარეობაში აღწევდა სქესმწიფობას. შესაბამისად, ეს წინაპარიც და მისგან შემდგომში განვითარებული ქორდიანიც, ზრდასრულობისას ინარჩუნებდნენ ნოტოქორდას და სხვა დამახასიათებელ თვისებებს. ევოლუციური განვითარების დროს ზოგჯერ ხდება ასეთი მოვლენა. იგი ცნობილია პედამორფოზის სახელით (იხილეთ თავი 24).

გარსტენგის იდეა ძალიან პოპულარი იყო რამდენიმე ათწლეულის განმავლობაში. დღეისთვის დაგროვილი მონაცემები, გარსიანების შემთხვევაში, უარყოფენ ამ მოსაზრების სისწორეს. სახეშეცვლილი ზრდასრული სტადია გარსიანებში, როგორც ჩანს, მეორეული შეძენილი თვისებაა. ეს მოხდა გარსიანების ხაზის სხვა ქორდიანებისგან გამოყოფის შემდეგ. გარსიანების ლარვასაც მეტი შეძენილი თვისება ახასიათებს, ვიდრე ადრეული ქორდიანების ლარვას. Hox გენის გამოვლენის (იხილეთ თავი 21) შესწავლამ აჩვენა, რომ გარსიანების ლარვაში არ ვითარდება სხეულის კოორდინატების სისტემის ღერძის უკანა (პოსტერიული) რეგიონი. სამაგიეროდ, წინა (ანტერიური) რეგიონი წაგრძელებულია და შეიცავს გულს და მომნელებელ სისტემას.

ლანცეტებზე ჩატარებულმა გამოკვლელებმა ახსნა ქორდიანების ტვინის ევოლუცის რამდენიმე მნიშვნელოვანი ასპექტი. ლანცეტებს არ აქვთ განვითარებული ტვინი. აქვთ ოდნავ შემსხვილებული წარმონაქმნი დორსალური ნერვული ქორდის ანტერიულ ბოლოზე. ეს წარმონაქმნი უჯრედების მცირე ჯგუფისგან შედგება. ლანცეტას ნერვული ქორდის უჯრედების მცირე ჯგუფის ფორმირებაში მონაწილეობენ Hox გენები. იგივე Hox გენები მონაწილეობენ ხერხემლიანებში წინა ტვინის, შუა ტვინის და რომბისებრი ტვინის ძირითადი რეგიონების ფორმირებაში **(სურათი 34.6)**. აქედან გამომდინარეობს, რომ ხერხემლიანების ტვინის განვი





▲ *სურათი 34.5* ***ლანცეტა Branchlostoma, თავქორდიანი.*** *მცირე ზომის უხერხემლოს ახასიათებს ქორდიანების ოთხი მთავარი თვისება: წყალი სხეულში აღწევს პირიდან და ფარინგიული ნაპრალების საშუალებით არტრუმში მიედინება, კამერაში, რომელიც გარეთ იხსნება ატრიოპორის გავლით. საკვების ნაწილაკები ლორწოში კავდება და წამწამების საშუალებით საჭმლის მომნელებელ ტრაქტს აღწევს. თანმიმდევრულად განლაგებული სეგმენტირებულიკუნთების საშუალებით ლანცეტა ტალღისებრი დაცურავს მოძრაობებით.*

თერება იყო წინაპარი სტრუქტურის შემდგომი განვითარების შედეგი. ეს სტრუქტურა ჰგავდა ლანცეტას მარტივი ნერვული ქორდის ბოლოში არსებულ სტრუქტურას.

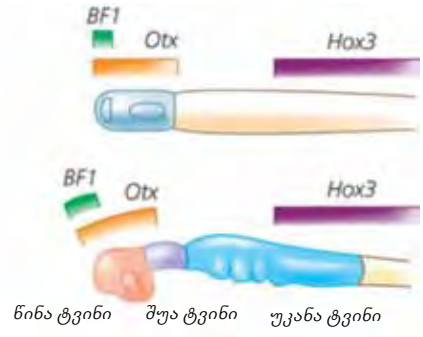
კონცეფცია ტესტი 34.1

1. ადამიანები არიან ქორდიანები, თუმცა დაკარგეს ქორდიანებისთვის დამახასიათებელი შეძენილი ნიშნების უმეტესობა. ახსენით.
2. როგორ მონაწილეობენ ფარინგიული ნაპრალები გარსიანებისა და ლანცეტების კვებაში?

კონცეფცია 34.2

თავის ქალას მქონე ქორდიანები ქალიანები არიან

შემდეგი დიდი ძვრა ქორდიანების ევოლუციაში იყო თავის ქალის განვითარება. ქორდიანებში თავის ქალას განვითარებას წინ უძღოდა სხეულის აგებულების ევოლუცია. ეს ჩანს გარსიანების და ლანცეტების მაგალითზე. თავიანი ქორდიანები ცნობილი არიან ქალიანების ანუ კრანიატას სახელით (კრანიუმი (cranium) ნიშნავს ქალას). თავი შედგება ქალისგან, დორსალური ნერვული მილის წინა ბოლოში განლაგებული ტვინისგან, თვალებისგან და გრძნობის სხვა ორგანოებისგან. ქორდიანებში, თავის განვითარების შედეგად, გაჩნდა აბსოლუტურად ახალი კვების გზა: ეს არის აქტიური მტაცებლობა. (გაითვალისწინეთ, რომ სხვა ცხოველების ევოლუციურ ხაზებშიც დამოუკიდებლად განვითარდა თავი. ეს პროცესი აღწერილია 33-ე თავში).



ლანცეტას ემბრიონის ნერვული ქორდა (მილი)

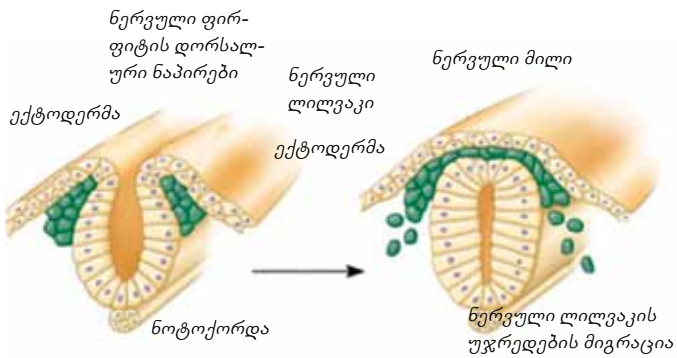
ხერხემლიანის ემბრიონის ტვინი *(ნაჩვენებია გასწორებულ მდგომარეობაში).*

▲ *სურათი 34.6* ***განვითარების გენების მოქმედება ლანცეტაში და ხერხემლიანებში.*** *Hox გენები (BF1, OTx, და Hox3-ის ჩათვლით) აკონტროლებენ ხერხემლიანების ტვინის ძირითადი რეგიონების განვითარებას. ეს გენები ერთი და იგივე ანტერიურ-პოსტერიული მიმართულებით მოქმედებენ ლანცეტებშიც და ხერხემლიანებშიც.*

ქალიანების შეძენილი თვისებები

თანამედროვე ქალიანებს აქვთ საერთო შეძენილი თვისებები. ეს თვისებები მათ სხვა ქორდიანებისგან განასხვავებენ. გენეტიკურ დონეზე ეს არის Hox გენების ორი ჯგუფი (ლანცეტებსა და გარსიანებს მხოლოდ ერთი აქვთ). ქალიანებში ასევე გაორმაგებულია მაკოდირებელი გენების სხვა მნიშვნელოვანი ჯგუფი. ეს გენები აკოდირებენ სასიგნალო მოლეკულებს და ტრანსკრიფციის ფაქტორებს. დამატებითი გენეტიკური მასალის გამო, ქალიანების მორფოლოგია უფრო რთულია, ვიდრე გარსიანებისა და ლანცეტების.

ქალიანებს ერთი უნიკალური თვისება აქვთ. ეს **ნერვული ფირფიტაა**, უჯრედების ჯგუფი, რომლებიც ემბრიონის დახურვადი ნერვული მილის ნაპირებთან ჩნდება (სურათი 34.7). *ნერვული ფირფიტის უჯრედები ვრცელდება მთელ სხეულში. იქ ისინი დასაბამს აძლევენ მრავალი სტრუქტურის განვითარებას: სახის კანის შინაგან შრეს, ნეირონების რამდენ-*



(ა) *ნერვული ლილვაკი შედგება ორმხვრივსიმეტრიული უჯრედების ჯგუფისგან რომლებიც განლაგებულია ემბრიონული ნაკეცების ნაპირებთან. ნაპირები ქმნიან ნერვულ მილს*

(ბ) *ნერვული უჯრედები მიგრირებენ ემბრიონის სხვადასხვა რეგიონებში*



(გ) *უჯრედები აძლევენ დასაბამს ხერხემლიანების უნიკალურ ანატომიურ სტრუქტურებს, ზოგი ძვლის და ქალის ხრტილების ჩათვლით.*

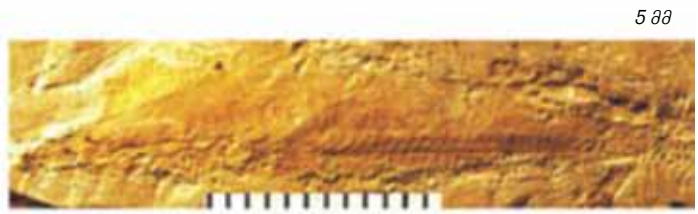
▲ *სურათი 34.7* ***ნერვული ფირფიტა, ხერხემლიანების უამრავი უნიკალური თვისების ემბრიონული რესურსი.***

იმე ტიპს, მგრძნობარე კაპსულებს (რომლებშიც ვითარდება თგვალები და გრძნობის სხვა ორგანოები), კბილებს, ზოგ სხვა ძვალს და ქალის ხრტილებს. ნერვული ფირფიტა არის უჯრედების გროვა, რომელიც ყალიბდება ემბრიონში ნერვული მილის დორსალური კიდეების დახურვის დროს.

წყლის ქალიანებში ფარინგული ნაპრალები ლაყუჩების ნაპრალებად გადაიქცა. ლანცეტების ფარინგული ნაპრალებისგან განსხვავებით (ლანცეტებში ისინი უპირველეს ყოვლისა სუსპენზიით კვებაში მონაწილეობენ), ლაყუჩების ნაპრალები დაკავშირებულია კუნთებთან და ნერვებთან. ამ კავშირის გამო, წყალი ისრუტება ნაპრალებში. წყლის შესრუტვა ხელს უწყობს საკვების შთანთქმას და აირების მიმოცვლას (მოგვიანებით ვნახავთ, რომ ხმელეთის ქალიანებში ფარინგიული ნაპრალები სხვა სტრუქტურებს ქმნიან).

უფრო აქტიურ ქალიანებს (ვიდრე ლანცეტები და გარსიანები) აქვთ უფრო აქტიური მეტაბოლიზმი. მათი კუნთოვანი სისტემა გაცილებით უკეთ არის განვითარებული. კუნთები საზღვრავენ საჭმლის მომნელებელ ტრაქტს. მათი მუშაობის შედეგად საკვები მოძრაობს ამ ტრაქტში. ქალიანებს აქვთ გული. ის, როგორც მინიმუმ, ორსაკნიანია. მათ აქვთ სისხლის წითელი უჯრედები და ჰემოგლობინი. აქვთ თირკმელები. თირკმელები სისხლს წმენდენ ნარჩენებისგან.







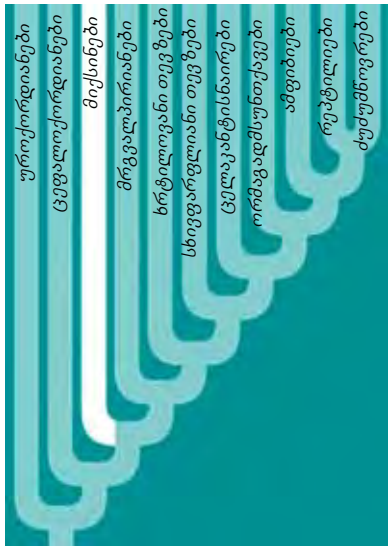


ა) Haikouella. *აღმოაჩინეს 1999 წელს სამხრეთ ჩინეთში. Haikouella-ს აქვს თვალები და ტვინი, მაგრამ არ აქვს თავის ქალა. თავის ქალა ქალიანების შეძენილი თვისებაა.*

(ბ) Haikouichthyes. *Haikouichthyes-ს აქვს თავის ქალა, ის ნამდვილი ქალიანია.*

▲ *სურათი 34.8* ***პრიმიტიული ქორდიანების ნამარხები.*** *სურათზე გამოხატული ცხოველის შეფერილობა წარმოსახვითია. დღეს შეუძლებელია ამ ცხოველების შეფერილობის დადგენა.*

ქალიანების წარმოშობა



1990-იანი წლების ბოლოს ჩინეთში მომუშავე პალეონტოლოგმა აღმოაჩინა ადრეული ქორდიანების უამრავი გაქვავებული ნამარხი. ეს ქორდიანები, როგორც ჩანს, გარდამავალ ეტაპს ქმნიდნენ ქალიანებისკენ. ნამარხების ფორმირება მოხდა კემბრიული აფეთქების დროს, 530 მილიონი წლის წინ. ამავე დროს მოხდა ცხოველთა ბევრი ჯგუფის დივერსიფიკაცია (გამრავალფეროვნება) (იხილეთ თავი 32).

ყველაზე პრიმიტიული ნამარხებიდან ეკუთვნის 3სმ სიგრძის Haikouella-ს (ჰაიკუელა) **(სურათი 34.8ა)**.

ჰაიკუელა ბევრი ნიშნით ჰგავს ლანცეტას. ამას ადასტურებს პირის აგებულება. ლანცეტას მსგავსად, ისიც ალბათ სუსპენზიით იკვებებოდა. ამავე დროს ჰაიკუელას ქალიანების დამახასიათებელი ზოგი ნიშანი ჰქონდა. მაგალითად: მას მცირე ზომის, მაგრამ კარგად გამოხატული ტვინი ჰქონდა, ასევე ჰქონდა თვალები და კუნთოვანი სეგმენტები. ისინი ხერხემლიანების შესაბამის ორგანოებს ჰგვანან. მის ფარინქსში იყო გამკვრივებული სტრუქტურები. შესაძლებელია, რომ ეს სტრუქტურები კბილების მაგვარ ,,კბილაკებს" წარმოადგენდნენ. მაგრამ ჰაიკუელას არ ჰქონდა ქალა. როგორც ჩანს, ქალა ქორდიანების ნერვულ სისტემაში მომხდარ ახალ ცვლილებებთან ერთად გაჩნდა.

კემბრიული პერიოდის სხვა დანალექ ქანებში პალეონტოლოგებმა ნახეს ქორდიანების ნამარხები, რომლებიც კიდევ უფრო განვითარებულ ცხოველს ეკუთვნოდნენ; მაგალითად, Haikouichthys (ჰაიკოიხტისი). ეს ცხოველი ჰაიკუელას ზომის იყო. Haikouichthys-ს ჰქონდა ქალა. ქალა შედგებოდა ხრტილებისგან **(სურათი 34.8 ბ)**. ქალის არსებობაზე და სხვა თვისებებზე დაყრდნობით, პალეონტოლოგებმა დაასკვნეს, რომ ჰაიკოიხტისი ნამდვილი ქალიანი იყო.



▲ *სურათი 34.9* **მიქსინა**

მიქსინები

დღემდე არსებობს ქალიანების ევოლუციური ხაზი, რომელიც ყველაზე გვიან გამოეყო საერთო შტოს. ეს არის კლასი Myxini — მიქსინები. მიქსინების კლასის წარმომადგენელია მიქსინა **(სურათი 34.9)** მიქსინებს აქვთ ხრტილოვანი ქალა, მაგრამ არ აქვთ ყბები და მალებიანი ხერხემალი. დაცურავენ გველისებრი მოძრაობით. სეგმენტირებული კუნთები ეყრდნობიან ნოტოქორდას. ასე იღებენ მოძრაობისთვის საჭირო ძალას. ნოტოქორდა მძლავრი, მოქნილი ხრტილოვანი ჭიმია. ის ზრდასრულ ასაკშიც რჩება (არ იშლება). მიქსინებს აქვთ თვალები, ყურები და პატარა ზომის ტვინი. ცხვირის გასახსნელები დაკავშირებულია ფარინქსთან. მიქსინას პირში არის კბილების მსგავსი წარმონაქმნები. ისინი შედგებიან ცილა კერატინისგან.

თანამედროვე მიქსინას ყველა სახეობა მლაშე წყლის ბინადარია. მათი სიგრძე 60სმ-ს აღწევს. უმეტესობა ფსკერის, ლეშიჭამია ან ნარჩენებით მკვებავი ცხოველია. იკვებებიან ჭიებით, ავადმყოფი ან მკვდარი თევზებით. სხეულის გვერდებზე მიქსინას აქვს ლორწოს შემქმნელი ჯირკვლების რიგი. ეს ჯირკვლები გამოყოფენ ნივთიერებას, რომელიც წყალს აბსორბირებს. ამის შედეგად წარმოიქმნება ლორწო. როცა მიქსინა იკვებება, ლორწო აფრთხობს სხვა ლეშიჭამია ცხოველებს **(იხ. სურათი 34.9)**. მტაცებელის თავდასხმისას მიქსინა ერთი წუთის განმავლობაში რამდენიმე ლიტრ ლორწოს წარმოქმნის. ლორწო გარსს ერტყმის მტაცებელი თევზის ლაყუჩებს. ეს იწვევს მტაცებლის უკან დახევას და ხანდახან მის დახრჩობასაც. ბიოლოგების და ინჟინრების რამდენიმე ჯგუფი იკვლევს მიქსინების ლორწოს თვისებებს. მათ აქვთ ხელოვნური ლორწოს შექმნის იმედი. ხელოვნური ლორწო იმოქმედებს სივრცის ამომვსები ჟელეს მსგავსად. ასეთი ჟელე შეიძლება გამოყენებული იყოს სისხლდენის შესაჩერებლად ოპერაციებისსტემატიკოსები არ თვლიან მიქსინებს თევზებად. თუმცა ინგლისურად მიქსინა ,,ჯადოქარ თევზს" ნიშნავს. ტრადიციულად, ნებისმიერ ქალიან ცხოველს, ოთხფეხიანების გარდა, თევზს ეძახდნენ. მაგრამ დარქმევის ასეთი ხერხი არ ასახავს ჯგუფის მონოფილეტურობას; თანამედროვე სისტემატიკოსები სახელს „თევზი" იყენებენ ხერხემლიანების მხოლოდ განსაზღვრული კლადას მიმართ, ანუ სხივფარფლიანების მიმართ (იხილეთ კონცეფცია 34.4). ჩვენც ამ ხერხს მივყვებით.

კონცეპტია ტესტი 34.2

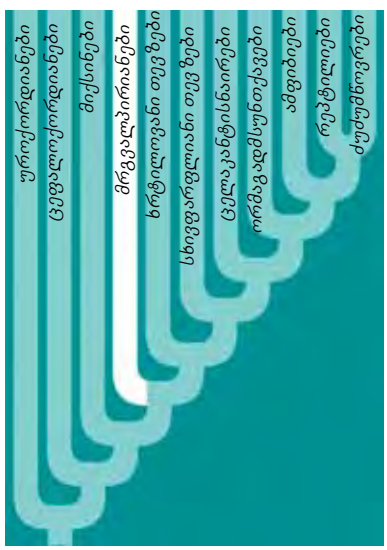
1. გადაშენებული ქორდიანებიდან, რომელი უფრო ახლოს ენათესავება ადამიანებს აიკოუიცჰტჰყს თუ აიკოუელლა? ახსენით თქვენი პასუხი.
2. რა თვისებები აქვთ გარსიანებს და ლანცეტებს და არ აქვთ მიქსინებს?

კონცეფცია 34.3

მალები – ხერხემლის მქონე ქალიანები ხერხემლიანები არიან

ხერხემლიანები გაჩნდნენ ქალიანების ევოლუციურ ხაზში, კემბრიული პერიოდის განმავლობაში. ხერხემლიანებს თავიანთ წინაპრებზე უფრო რთული ნერვული სისტემა და უფრო დახვეწილი ჩონჩხი აქვთ. ბევრი ხერხემლიანი აქტიური მტაცებელი გახდა.

ხერხემლიანების შეძენილი თვისებები



სხვა ქალიანებისგან გამოყოფის შემდეგ ხერხემლიანებში მოხდა გენის შემდგომი გაორმაგება. გაორმაგება შეეხო ტრანსკრიფციის ფაქტორის გენთა ჯგუფს, კერძოდ, Dlx ოჯახის გენებს. გენეტიკური კოდის შემდეგი გართულება უკავშირდება ხერხემლიანების ნერვულ სისტემაში და ჩონჩხში მომხდარ სიახლეებს. თავის ქალა უფრო ფართო გახდა, ხერხემალი ზურგის ძვლებმა – მალებმა შეადგინეს. ბევრ ხერხემლიანში მალების აგებულება გართულდა. ხერხერმალი უფრო რთული სტრუქტურაა, ვიდრე ხრტილის პატარა კბილანები. ქორდიანებში ეს კბილანები დორსალურად, ნოტოქორდის გასწვრივ იყვნენ განლაგებული. წყლის ხერხემლიანებში განვითარდა დორსალური, ვენტრალური და ანალური ფარფლები. ფარფლების სიმაგრე და შეკრულობა ფარფლის სხივებზეა დამოკიდებული. ფარფლების საშუალებით შესაძლებელი გახდა ცურვის მიმართულების კონტროლი. ამავე დროს ფარფლები ცურვის დროს საყრდენს ქმნის.



▲ *სურათი 34.10* **ზღვის მინოგა.** *მინოგების უმეტესობა თევზის გვერდში პირის (სურათზე ის გადიდებულია) და ენის დახმარებით ბურღავს ნახვრეტებს. მინოგები ინელებენ მასპინძლის სისხლს და სხვა ქსოვილებს.*

სწრაფ ცურვას სხვა ადაპტაციებმაც ხელი შეუწყვეს. მათ შორის ლაყუჩებში აირების მიმოცვლის ეფექტური სისტემა.

მინოგები

მინოგები (კლასი Cephalaspidomorphi) თანამედროვე ხერხემლიანებს შორის ყველაზე ძველი ევოლუციური ხაზის წარმომადგენლები არიან. მინოგები მიქსინებთან ერთად ადრეული ქორდიანების ევოლუციის გამოცანის გასაღებს გვაძლევენ. ამავე დროს მათ აქვთ უნიკალური შეძენილი თვისებები.

დღეს მინოგების დაახლოებით 35 სახეობა არსებობს. ისინი ბინადრობენ მლაშე და მტკნარი წყლის გარემოში **(სურათი 34.10)**. მინოგების უმეტესობა პარაზიტია. ისინი მრგვალი, უყბო პირით ცოცხალი თევზის გვერდს ემაგრებიან. ხორკლიან ენას იყენებენ თევზის კანის გასაჭრელად. იკვებებიან თევზის სისხლით.

მინოგების ლარვები ბინადრობენ მტკნარი წყლის ნაკადულებში. ლარვა იკვებება სუსპენზიით. ამით ის ლანცეტას ჰგავს. უმეტეს დორს ლარვა ნახევრად ჩაფლულია ფსკერში ან დანალექ ქანებში. მინოგის ზოგი სახეობა მარტო ლარვული სტადიის დროს იკვებება. რამდენიმე წელიწადს ლარვა წყაროებში ატარებს. იქ მინოგა აღწევს სქესობრივ სიმწიფეს, მრავლდება და რამდენიმე დღეში იღუპება. მინოგების უმეტესობა ზრდასრულ ასაკში მიგრირებს ზღვებში ან ტბებში. ზღვის მინოგა (Petromyzon marinus) ბოლო 170 წლის განმავლობაში ბინადრობს დიდ ტბებში. იქ ის საგრძნობ ზიანს აყენებს თევზსაშენ მეურნეობას.

მინოგების ჩონჩხი ხრტილოვანია. ხერხემლიანების უმეტესობის ხრტილები შეიცავენ კოლაგენს, მინოგების ხრტილები კი არა. კოლაგენის მაგივრად მკვრივი ცილოვანი მარტიქსი აქვთ. ზრდასრულ მინოგებში, ისევე როგორც მიქსინებში, ნოტოქორდა ჩონჩხის მთავარი ღერძია. ჯოხისმაგვარი ნოტოქორდის ირგვლივ მინოგებს ხრტილოვანი მილი აქვთ. მილის სიგრძის გასწვრივ, დორსალურად განლაგებულია მალებთან დაკავშირებული ხრტილოვანი გამონაზარდების წყვილები. ისინი ნაწილობრივ ფარავენ ნერვულ მილს.

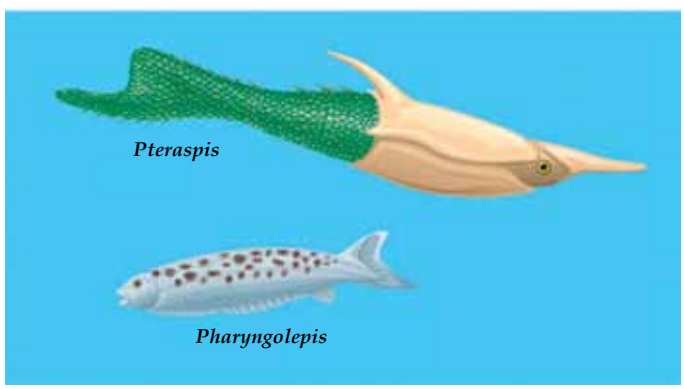


▲ *სურათი 34.11* ***კონოდონტი.*** *კონოდონტები იყვნენ ადრეული ხერხემლიანები. ისინი გვიანი კემბრიიდან გვიან ტრიასამდე არსებობდნენ. მინოგებისგან განსხვავებით, კონოდონტებს პირის ნაწილები მინერალიზებული ჰქონდათ. ამიტომ შესაძლებელი გახდა მტაცებლობა და ღეშიჭამიობა.*

ადრეული ხერხემლიანების ნამარხები

მინოგების წინაპრები გამოეყვნენ სხვა ხერხემლიანებს კემბრიული პერიოდის განმავლობაში. მას მერე გაჩნდა ხერხემლიანების ბევრი სხვა ევოლუციური შტო. ამ შტოების ადრეულ წარმომადგენლებს მინოგების მსგავსად ყბები არ ჰქონდათ, მაგრამ ამით მთავრდება მათ შორის მსგავსება.

კონოდონტები იყვნენ თხელი, რბილტანიანი ხერხემლიანები, წინ გამოწეული თვალებით. თვალებს მრავალნაირი კუნთები მართავდნენ. პირის წინა ბოლოს განლაგებული იყო ეკლიანი კაუჭების მწკრივი. კაუჭები მინერალიზებული ძვლოვანი ქსოვილისგან შედგებოდა **(სურათი 34.11)**. კონოდონტების უმეტესობა 3-10სმ სიგრძის იყო. ზოგიერთის სიგრძე 30სმ-ს აღწევდა. დიდი თვალები ალბათ ნადირობაში ეხმარებოდა. მსხვერპლს თავზე არსებულ კაუჭზე აცვამდნენ. შემდეგ საკვები ფარინქსში გადაინაცვლებდა. ფარინქსში დენტალური (კბილების) ელემენტების სხვადასხვა მწკრივები საკვებს ამტვრევდნენ და აქუცმაცებდნენ.



▲ *სურათი 34.12* ***უყბო, ეკლებით შეიარაღებული ხერხემლიანები.*** *პტერასპისი და ფარინგოლეპისი უყბო ხერხემლიანების ორი მთავარი გვარი იყო. ეს ცხოველები განვითარდნენ ორდოვიკში, სილურის და დევონის პერიოდების განმავლობაში.*

კონოდონტები ფართოდ იყვნენ გავრცელებული 300 მილიონი წლის განმავლობაში. მათი გაქვავებული დენტალური ელემენტები დიდი რაოდენობით მოიძებნება. ამიტომ ათწლეულობის განმავლობაში გეოლოგები ნავთობის ძებნის დროს მათ იყენებდნენ დანალექი ქანების ასაკის დასადგენად (კონოდონტი ნიშნავს ,,კონუსის ფორმის კბილებს"). ახალი შეძენილი თვისებების მქონე სხვა ხერხემლიანები განვითარდნენ ორდოვიკის განმავლობაში სილურის და დევონის პერიოდებში. ამ ხერხემლიანებს ჰქონდათ წყვილი ფარფლი და ორი, ნახევრადწრიული არხის მქონე, შინაგანი ყური. შინაგანი ყური უზრუნველყოფდა წონასწორობის შეგრძნებას. ყბები მათ არ ჰქონდათ, სამაგიეროდ, ჰქონდათ კუნთოვანი, მისაწოვრის მსგავსი ფარინქსი. კუნთოვანი ფარინქსის მეშვეობით ისინი ემაგრებოდნენ ფსკერზე მობინადრე ორგანიზმებს და დეტრიტს. მათი ძვლები მინერალიზირებული იყო. ძვლები ფარავდნენ სხეულის სხვადასხვა ფართობს **(სურათი 34.12)**. ზოგ სახეობას ჰქონდა ეკლიანი გარსი. ეკლები ალბათ იცავდნენ მათ მტაცებლებისგან. ფორმალურად ეს ხერხემლიანები მოათავსეს ostracodermae-ს (ნიჟარიანი კანი) ჯგუფში. უფრო ახალმა გამოკვლევებმა ცხადყო, რომ ეს ჯგუფი არის პარაფილეტური: ზოგი ევოლუციური ხაზი უფრო ახლოს ენათესავება ყბიან ხერხემლიანებს, ვიდრე ამ ჯგუფის სხვა წევრებს. ეკლიანი გარსის მქონე უყბო ხერხემლიანები იყვნენ ძალიან მრავალფეროვანი, თუმცა დევონის პერიოდის ბოლოსთვის ისინი მთლიანად გადაშენდნენ.

ძვლოვანი ქსოვილის გაჩენა

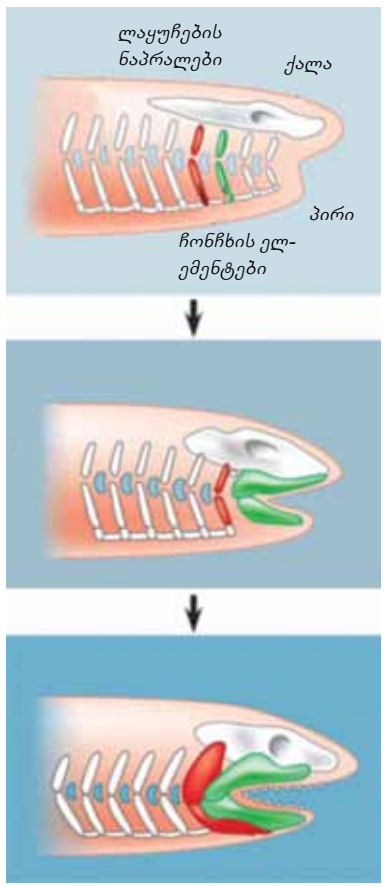
ადამიანის ჩონჩხი ძლიერ მინერალიზებულია. ხრტილები მის შემადგენლობაში საკმაოდ ცოტაა. მაგრამ ხერხემლიანების განვითარების ისტორიაში ეს შედარებით გვიანი მოვლენაა. როგორც ვნახეთ, დასაწყისში ხერხემლიანების ჩონჩხი არამინერალიზებული ხრტილების სტრუქტურას წარმოადგენდა. მინერალიზაცია დაიწყო მინოგების სხვა ხერხემლიანებისგან გამოყოფის შემდეგ.

რა გახდა ხერხემლიანებში მინერალიზაციის პროცესის დასაწყისის მიზეზი? ფილიპ დონოგიუმ (ბირმინგემის უნივერსიტეტი, ინგლისი) ივარაუდა, რომ მინერალიზაცია დაკავშირებულია კვების მექანიზმების შეცვლასთან. ადრეული ქორდიანები, ლანცეტების მსგავსად, ალბათ სუსპენზიით იკვებებოდნენ. დროის განმავლობაში მათი ზომა გაიზარდა. მათ შეძლეს უფრო დიდი ზომის საკვები ნაწილაკების მონელება, პატარა ზომის ცხოველების ჩათვლით. ხერხემლიანების ადრეული მინერალიზებული სტრუქტურებიდან ჩვენ ვიცნობთ ალბათ ყველაზე ადრეულს. ეს არის კონოდონტების დენტალური ელემენტები. ამ ადაპტაციის მეშვეობით კონოდონტები გახდნენ ღეშიჭამიები და მტაცებლები. უფრო გვიან განვითარებულ უყბო ხერხემლიანებს გაუჩნდათ სხვადასხვა ეკლებით და გამონაზარდებით შეიარაღებული

გარსი. ეს გარსი დენტალური მინერალიზაციის წარმოქმნის შედეგია. ასე რომ, დონოგიუს მიხედვით, ხერხემლიანების სხეულის მინერალიზაცია დაიწყო პირიდან. მხოლოდ უფრო მოგვიანებით განვითარებულ ხერხემლიანებში მოხდა შინაგანი ჩონჩხის მინერალიზაცია. ეს პროცესი დაიწყო თავის ქალიდან. როგორც ამას შემდეგ ნაწილში წაიკითხავთ, ხერხემლიანების უფრო ახალგაზრდა ევოლუციურ ხაზებში მინერალიზაცია უფრო შორს წავიდა.

კონცეფცია ცხრა 34.3

1. როგორ აისახება სხვაობა კვების მეთოდებში მინოგებისა და კონოდონტების აგებულებაზე?
2. როგორი ფუნქცია დაეკისრა მინერალიზირებულ ძვალს პირველ ხერხემლიანებში? რა თვისებების განვითარებას შეუწყო მან ხელი?



▶ *სურათი 34.13* ***ჰიპოთეზა: ხერხემლიანების ყბების ევოლუცია.*** *ყბების ძვლები და მათი მიმაგრების ადგილები ჩონჩხის გამონაზარდების ორი წყვილიდან განვითარდნენ (სურათზე წითელი და მწვანე). ეს გამონაზარდები პირთან ახლოს, ლაყუჩების ნაპრალებს შორის იყო განლაგებული. ყბების შემქმნელი გამონაზარდების წინ იყო გამონაზარდების კიდევ ერთი წყვილი. ის ან დაიკარგა, ან შევიდა ყბების ძვლების შემადგენლობაში.*

კონცეფცია 34.4

ყბაპირიანები — Gnathostoma

ყბების მქონე ხერხემლიანები არიან

მიქსინები და მინოგები უყბო ქალიანების ფართოდ გავრცელების დროიდან არსებობენ. დღეს მათი რაოდენობა ყბიანი ხერხემლიანების რაოდენობაზე ბევრად ნაკლებია. ეს ყბიანი ხერხემლიანები ცნობილია ყბაპირიანების gnathostoma-ს სახელით.

ყბაპირიანების შეძენილი თვისებები: gnathostoma (ყბიანი პირი) მათ ყბების გამო დაერქვათ. ყბები მოძრავად შეერთებული სტრუქტურებია. კბილების დახმარებით ეს ცხოველები იჭერენ და აქუცმაცებენ საკვებს. ერთ-ერთი ჰიპოთეზის თანახმად, ყბაპირიანების ყბები ჩონჩხის გამონაზარდების მოდიფიკაციის შედეგია. ჩონჩხის ეს გამონაზარდები აქამდე ემსახურებოდნენ წინა, ფარინგიული ლაყუჩების ნაპრალების შექმნას (სურათი 34.13). ლაყუჩის ნაპრალებს, რომლებიც არ იყვნენ გამოყენებული სუსპენზიით კვებაში, დარჩათ სხვა ფუნქცია. ეს არის გარემოსთან სასუნთქი აირების მიმოცვლა.

სხვა ჰიპოთეზების თანახმად ყბები სულ სხვა სტრუქტურებისგან წარმოიქმნენ. მკვლევრები იკვლევენ გენებს, რომლებიც განაპირობებენ მიქსინების და მინოგების პირის განვითარებას და ამოწმებენ ამ ჰიპოთეზების სისწორეს.

ყბაპირიანებს ყბების გარდა, სხვა საერთო შეძენილი თვისებებიც აქვთ. ყველა ყბაპირიანის საერთო წინაპრებში მოხდა Hox გენების დამატებითი გაორმაგება. ასე რომ, თუ ადრეულ ქორდიანებში გენების ერთი ჯგუფი იყო, ყბაპირიანებში ოთხი ჯგუფია. გენების სხვა ჯგუფებმაც განიცადეს გაორმაგება. ამას მოჰყვა ყბაპირიანების ემბრიონული განვითარების შემდგომი გართულება. ყბაპირიანების წინა ტვინი



(ა) Coccosteus (კოკოსტეუსი) პლაკოდერმა



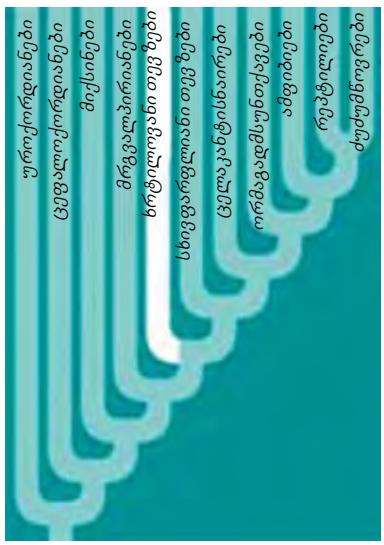
(ბ) Climatius (კლიმატიუსი) აკანტოდა

▲ *სურათი 34.14* ***ადრეული ყბაპირიანები***

სხვა ქალიანების წინა ტვინთან შედარებით უფრო დიდია. ყნოსვისა და მხედველობის გრძნობა უფრო ძლიერია. წყლის ყბაპირიანებს სხეულის ყოველ გვერდზე აქვთ ლატერალური ანუ გვერდითი ხაზის სისტემა. გვერდითი ხაზი გვერდს სიგრძეში გაჰყვება. ის წარმოადგენს მიკროსკოპული ორგანოების მწკვრივს. მიკროსკოპული ორგანოები მგრძნობიარეა წყალში ვიბრაციის მიმართ.

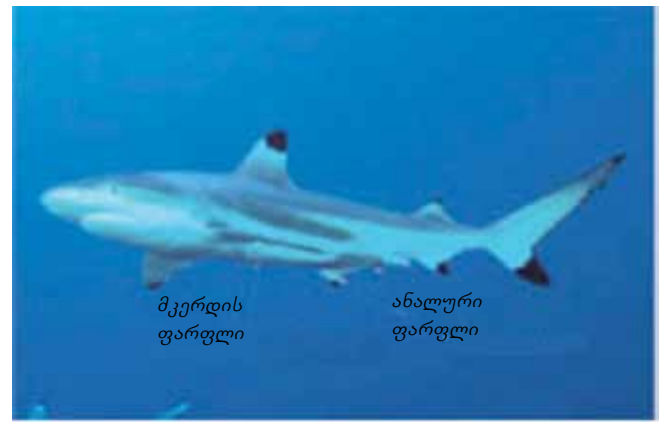
როგორც ადრე ავღნიშნეთ, ყბაპირიანების წინაპრებში დაიწყო მინერალიზებული შინაგანი ჩონჩხის წარმოქმნის პროცესი. თანამედროვე ყბაპირიანების საერთო წინაპარს მინერალიზირებული ჰქონდა ღერძული ჩონჩხი, მხრების სარტყელი და დაწყვილებული გამონაზარდები.

ნამარხი ყბაპირიანები

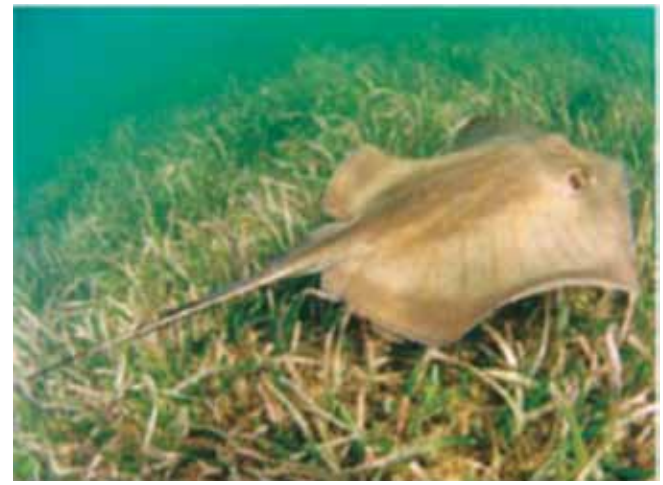


ნამარხებში ყბაპირიანების ნარჩენები შუა ორდოვიკიდან ჩნდება. ყბაპირიანები გაჩნდნენ დაახლოებით 470 მილიონი წლის წინათ და მათი აგებულება თანმიმდევრულად რთულდებოდა. მათი წარმატების საწინდარი ალბათ აგებულების ორ თვისებაში უნდა ვეძებოთ: წყვილი ფარფლისა და კუდის საშუალებით ისინი ეფექტურად ცურავდნენ. ეფექტური ცურვისა და ყბების არსებობის გამო, ნადირობისას მსხვერპლს უკეთ იჭერდნენ ან უბრალოდ ხორცის ნაჭრებს აგლეჯდნენ მას.

ადრეული ყბაპირიანების ნამარხებს ძირითადად ქმნის ჯავშნიანი ხერხემლიანების გადაშენებული ევოლუციური ხაზი. მათ დაარქვეს პლაკოდერმები — placodermi, რაც „ფირფიტა-კანს“ ნიშნავს **(სურათი 34.14 ა)**. პლაკოდერმების უმეტესობის სიგრძე 1 მეტრს არ აღემატებოდა, თუმცა ზოგი გიგანტის სიგრძე 10 მეტრზე მეტი იყო. ყბიანი ხერხემლიანების სხვა ჯგუფი, სახელად აკანტოდიები acanthodii ანუ ეკალფარფლიანები გამოეყვნენ ძირითად შტოს დევონური პერიოდის განმავლობაში. მტკნარ და მარილიან წყალში განვითარდა ბევრი ახალი ფორმა **(სურათი 34.14 ბ)**. აკანტოდიანები ძვლოვანი თევზების (Osteichthyes) წინაპრების ახლო ნათესავები იყვნენ (სხივ-ფარფლიანი თევზები და lobe-fins თევზები) ორივე პლაკოდერმი და acanthodii გადაშენდნენ ქვანახშირის პერიოდის დასაწყისში, დაახლოებით 360 მილიონი წლის წინათ.



(ა) რიფების ზვიგენი. (Carcharhinus melanopterus) *სწრაფი მოცურავეები. ზვიგენებს აქვთ წყვილი მენჯის და მკერდის ფარფლი.*



(ბ). სამხრეთის ელექტრული სკაროსი (Dasyatis americana). *სკაროსების უმეტესობა არის ფსკერის ცხოველი. სხეული შებრტყელებული აქვთ, იკვებებიან მოლუსკებით და კიბოსნაირებით. შესანიშნავად ამტვრევენ მათ. ზოგი სკაროსი მოგ ზაურობს ღია ოკეანეში. საკვების მოსაპოვებლად ფსკერის ქანებს პირით თხრის.*



(გ). ხალებიანი ქიმერა. (Hydrolagus colliei) *ქიმერები ძირითადად 80 მ სიღრმეზე ბინადრობენ. იკვებებიან კრევეტებით, მოლუსკებით და ზღვის კიტრებით. ზოგ სახეობას ზურგის ფარფლის წინ შხამიანი წვეტი აქვს.*

▲ *სურათი 34.15* ***ხრტილოვანი თევზები.***

ხრტილოვანი თევზები
(ზვიგენები, სკაროსი და მათი ნათესავები)

ოკეანის ყველაზე დიდი და წარმატებული ხერხემლიანი მტაცებლები არიან ზვიგენები, სკაროსები და მათი ნათესავები. ისინი ეკუთვნიან კლასს Chondrichthyes, რაც ,,ხრტილოვან თევზებს" ნიშნავს. როგორც მათი სახელიდან გამომდინარეობს Chondrichthyes — ხრტილოვანი თევზების ჩონჩხი ძირითადად შედგება ხრტილისგან. ხშირად ხრტილი კალციუმით არის გაჯერებული.

სახელი – ხრტილოვანი თევზები პირველად 1800 წელს შემოიღეს. მაშინ მეცნიერები ფიქრობდნენ, რომ სახელი ასახავს ხერხემლიანების ჩონჩხის ევოლუციის ადრეულ სტადიას. ვარაუდობდნენ, რომ მინერალიზაცია განვითარდა უფრო განვითარებულ ევოლუციურ ხაზებში (მაგალითად ძვლოვან თევზებში). ამ მოსაზრებას ისიც აძლიერებდა, რომ უფრო გვიან განვითარებულ ევოლუციურ ხაზებში ემბრიონებს თავდაპირველად ხრტილოვანი ჩონჩხი უვითარდებათ. შემდგომი განვითარების დროს ხრტილის უმეტესი ნაწილი ძვლით იცვლება (კალციუმის ფოსფატის შემცველი მკვრივი მასალით). მოსაზრება, რომ ხრტილოვანი თევზები ძვლოვანი თევზების ევოლუციის ადრეულ ეტაპს წარმოადგენენ არ გამართლდა. კონოდონტების და ჯავშნიანი ხერხემლიანების მაგალითზე ჩანს, რომ ხერხემლიანების ჩონჩხის მინერალიზაცია დაიწყო ჩჰონდრიცჰტჰყეს ევოლუციური ხაზის სხვა ხერხემლიანებისგან გამოყოფამდე. მეტიც, ძვლის არსებობის კვალი შეიძლება ვნახოთ თანამედროვე ხრტილოვანებში, კერძოდ კი მათ ქერცლებში, კბილების ფუძეებთან, ზვიგენის ზოგ სახეობაში კი მალების ზედაპირზე არსებულ თხელ ფენაში. ძვლის რედუქცია ხრტილოვან თევზებში როგორც ჩანს მეორადი მოვლენაა. ეს მოხდა სხვა ყბაპირიანებისგან გამოყოფის შემდეგ.

ამჯერად დაფიქსირებულია ხრტილოვანი თევზების 750 სახეობა. ყველაზე დიდ და მრავალფეროვან ქვეკლასში შედიან ზვიგენები და სკაროსები **(სურათი 34.15 ა და ბ)**. შემდეგ ქვეკლასში შედის ქიმერების რამდენიმე ათეული სახეობა **(სურათი 34.15 გ)**.

ზვიგენების უმეტესობა ძალიან სწრაფად ცურავს. სხეულის ფორმა გლუვია. მანევრირების უნარი საკმაოდ ცუდია. სხეულისა და კუდის ფარფლის მძლავრი მოძრაობების მეშვეობით სხეული წინ გადაადგილდება. ზურგის ფარფლები სტაბილურობას ანიჭებს სხეულს. წყვილი მკერდისა (წინა) და მენჯის (უკანა) ფარფლების მეშვეობით ზვიგენს ცურვის დროს ზევით მოძრაობა შეუძლია. ზვიგენის ცურვადობას ხელს უწყობს უზარმაზარ ღვიძლში არსებული ცხიმის დიდი მარაგი. ამის მიუხედავად, ცხოველის სხეულის სიმკვრივე წყლის სიმკვრივეზე უფრო დიდია. თუ ის არ ცურავს (ჩერდება ერთ ადგილას), იგი იძირება. გაუჩერებელი ცურვა უზრუნველყოფს წყლის ნაკადის გადინებას პირიდან ლაყუჩებში. ლაყუჩებში ხდება აირების მიმოცვლა. თუმცა ბევრ სკაროსს და ზოგ ზვიგენს საკმაოდ დიდ ხანს შეუძლია ფსკერზე დასვენება. დასვენების დროს მუშაობენ ყბების და ფარინქსის კუნთები. ისინი უზრუნველყონ წყლის დინებას ლაყუჩების გავლით.

ყველაზე დიდი ზომის ზვიგენები და სკაროსები იკვებებიან სუსპენზიით კერძოდ კი პლანქტონით. სხვა ზვიგენების უმეტესობა მტაცებელია. ისინი ან მთლიანად ყლაპავენ მსხვერპლს, ან თუ ის დიდია და მთლიანად მისი ჩაყლაპვა ძნელია, აგლეჯენ ხორცის ნაჭრებს მძლავრი ყბების და ბასრი კბილების მეშვეობით. ზვიგენს აქვს კბილების რამდენიმე რიგი. ძველი კბილების დაკარგვასთან ერთად, ეს რიგები თანდათან პირის წინა ნაწილისკენ გადაადგილდებიან. ზვიგენის საჭმლის მომნელებელი ტრაქტი სხვა ხერხემლიანების უმეტესობის ტრაქტთან შედარებით პროპორციულად უფრო მოკლეა. ზვიგენის ნაწლავებში განლაგებულია სპირალური კლაპანი. ეს სპირალის ფორმის ნაკეცებია, რომლებიც ზრდიან ნაწლავების ზედაპირის ფართობს და აგრძელებენ საკვების გზას საჭმლის მომნელებელ ტრაქტში.

კარგად განვითარებული გრძნობის ორგანოები და შეგრძნების მძაფრი უნარი არის ადაპტაცია. ის თან სდევს აქტიურ მტაცებლურ ცხოვრების ნირს. ზვიგენებს აქვთ ძლიერი მხედველობა, მაგრამ ფერებს ვერ ასხვავებენ. ზვიგენების ნესტოები იხსნებიან დახურულ კოლბებში (სივრცეებში). ასევე იხნებიან წყლის ხერხემლიანების უმეტესობის ნესტოები,. ნესტოებს მარტო ყნოსვის (სუნის გარჩევის) ფუნქცია აქვთ. კუნთების შეკუმშვა წარმოქმნის ელექტრულ ველს. ზვიგენის თავის ნაწილის კანში განლაგებულია წყვილი ზონა, რომლითაც ის ამ ველს შეიგრძნობს. სხვა წყლის ცხოველების მსგავსად ზვიგენებსაც არ აქვთ დაფის აპკი. ეს არის სტრუქტურა, რომლის მეშვეობით ხმელეთის ხერხემლიანებში ბგერის ტალღები გადაეცემა სმენის ორგანოს. ბგერა აღწევს ზვიგენს წყლის გავლით. შინაგანი ყურის სმენის ორგანოს ის მთელი სხეულით გადაეცემა.

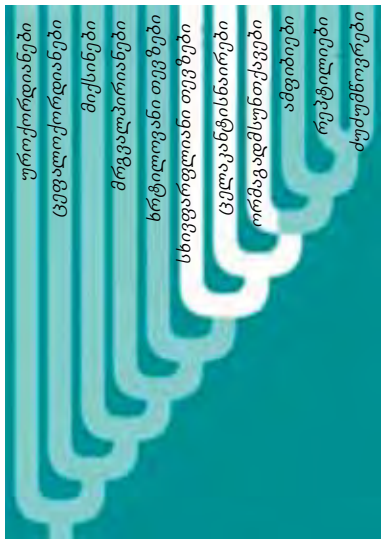
ზვიგენს ახასიათებს კვერცხის შინაგანი განაყოფიერება. მამრს მენჯის ფარფლებთან წყვილი ულვაში აქვს. ამ ულვაშებს გადააქვთ სპერმა მდედრის რეპროდუქციულ ტრაქტში. ზვიგენის ზოგი სახეობა კვერცხისმდებელია, ანუ ისინი დებენ კვერცხს და ნაშიერი კვერცხიდან იჩეკება დედის სხეულის გარეთ. კვერცხიმდებელი ზვიგენები კვერცხებს დადებამდე ფუთავენ დამცავ სამოსში. სხვა სახეობები არიან ცოცხალმშობიარები. ისინი ინახავენ განაყოფიერებულ კვერცხს კვერცხსავალში. ემბრიონები დედის სხეულში იკვებებიან ყვითრით, ვითარდებიან, იჩეკებიან საშვილოსნოში, შემდეგ კი გარეთ გამოდიან (იბადებიან). რამდენიმე სახეობა ცოცხალმშობიარეა. ამ შემთხვევაში ნაშიერი ვითარდება საშვილოსნოში. დაბადებამდე საკვებს იღებს დედის სისხლიდან. საკვები, რომელსაც საშვილოსნო გამოიმუშავებს, აბსორბციის გზით, ყვითრის ტომრის პლაცენტის გავლით ხვდება ემბრიონში. არის შემთხვევები, როცა ემბრიონი სხვა კვერცხს ჭამს. ზვიგენის რეპროდუქტიული ტრაქტი იხსნება კლოაკაში, იქვე იხსნება გამომყოფი და მომნელებელი სისტემები. კლოაკა არის საერთო კამერა, რომელსაც ერთი გარეთა გასახსნელი აქვს.

სკაროსები ზვიგენების ახლო ნათესავები არიან, მაგრამ მათი ცხოვრების ნირი განსხვავებულია ზვიგენების ცხოვრების ნირისგან. სკაროსების უმეტესობას შებრტყელებული ფორმის სხეული აქვს. ისინი ფსკერთან ახლოს ბინადრობენ. იკვებებიან მოლუსკებით და კიბოსნაირებით. ყბების მეშვეობით ამტვრევენ ნიჟარებს. სკაროსებს აქვთ ძალიან მკერდის ფართო ფარფლები. ისინი წყლის ფრთებს წააგავს. ცხოველის წყალში გადაადგილება კი ფრენას ჰგავს. ბევრ

სკაროსს აქვს მათრახისებრი ფორმის კუდი. ზოგ სახეობას კუდზე მომწამლავი კაუჭები გააჩნია. კაუჭებს ცხოველი თავდაცვისთვის იყენებს.

უკანასკნელი 300 მილიონი წლის განმავლობაში ხრტილოვანი თევზები დიდად არ შეცვლილან. დღეს-დღეობით გაზრდილი თევზსჭერის გამო, ისინი საფრთხის ქვეშ იმყოფებიან. 2003 დაფიქსირდა, რომ ბოლო 15 წლის განმავლობაში ჩრდილო- დასავლეთ ატლანტიკაში ზვიგენების რაოდენობა შემცირდა 75%-ით.

სხივფარფლიანი და მცურვანფარფლიანი თევზები

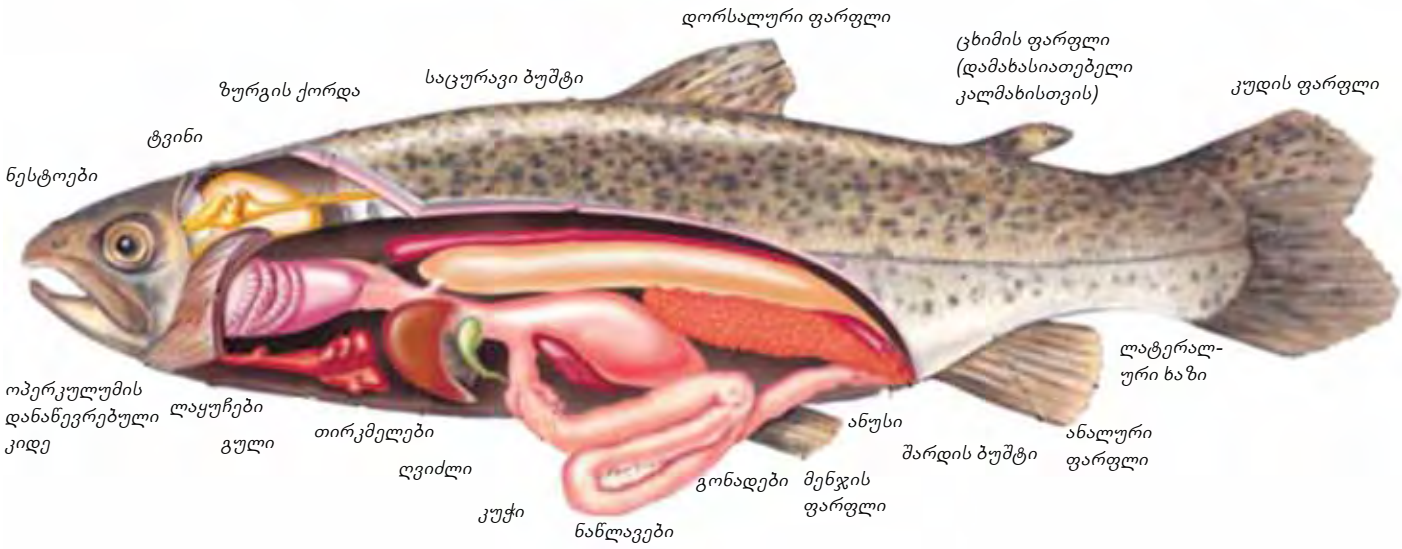


ხერხემლიანების უმეტესობა მიეკუთვნება ყბაპირიანების კლადას — ძვლოვან თევზებს. ბევრი სხვა ტაქსონომიური სახელის მსგავსად სტეიცჰტჰყეს (,,ძვლოვანი თევზების") სახელი არსებობდა ფილოგენეტური სისტემატიკის შემოღებამდე დიდი ხნით ადრე. როცა ეს სახელი პირველად შემოიღეს, ოთხფეხიანები ამ ჯგუფში არ შედიოდნენ. ახლა ჩვენ ვიცით, რომ ძვლოვანი თევზები პარაფილეტური ტაქსონია. **(იხ. სურათი 34.2)**. თანამედროვე სისტემატიკოსები ათავსებენ ოთხფეხიანებს ძვლოვან თევზებთან ერთად კლადა Osteichthyes-ში. სინამდვილეში სახელი ,,ძვლოვანი თევზები" ჯგუფის ყველა წევრს ზუსტად ვერ აღწერს.

ხრტილოვანებისგან განსხვავებით თითქმის ყველა არსებულ Osteichthyes — ძვლოვანს აქვს მკვრივი (გაძვალებული) შინაგანი ჩონჩხი. კალციუმის ფოსფატი ანიჭებს ჩონჩხს სიმაგრეს. დღემდე არ არის ცნობილი, როდის გაჩნდა ძვლოვანი ჩონჩხი ყბაპირიანების ევოლუციის მსვლელობაში. შესაძლებელია, რომ ხრტილოვანების და ძვლოვანების საერთო წინაპარს ძვლოვანი ჩონჩხი ჰქონდა. ხრტილოვანებმა ალბათ დაკარგეს ძვლები შემდგომი ევოლუციის პროცესში. ამ საკითხის გადასაჭრელად საჭიროა მეტი ნამარხის აღმოჩენა და გამოკვლევა.

წყლის ძვლოვანები არიან ხერხემლიანები, რომლებსაც ჩვენ თევზებს ვეძახით. ისინი სუნთქავენ წყლის ნაკადის მეშვეობით. წყლის ნაკადი მეხუთე, მეოთხე წყვილ ლაყუჩებს შორის გადის. ლაყუჩები მოთავსებულია კამერებში და დაფარულია დამცავი ძვლოვანი ფირფიტით. ფირფიტას operculum — ოპერკულუმს ანუ ლაყუჩების საფარს ეძახიან **(სურათი 34.16)**. წყალი გროვდება პირში, შემდეგ ფარინქსის გავლით ვრცელდება ლაყუჩებში. წყლის გავრცელება ხორციელდება ოპერკულუმის მოძრაობისა და ლაყუჩების კამერების გარშემო განლაგებული კუნთების შეკუმშვის მეშვეობით.

წყლის ძვლოვანების უმეტესობა ცურვის უნარს ჰაერის ტომრის მეშვეობით ინარჩუნებს. ჰაერის ტომარა ცნობილია საცურავი ბუშტის სახელით. აირები სისხლიდან ხვდება საცურავ ბუშტში. ეს ზრდის თევზის ცურვისა და ტივტივის უნარს, რის შედეგად თევზს ზევით ასლვა შეუძლია. როცა აირები უკან სისხლში განიდევნება, თევზი ქვევით, ფსკერისკენ მოძრაობას. ჩარლზ დარვინის ვარაუდით, ოთხფეხიანების ფილტვები საცურავი ბუშტიდან განვითარდნენ.



▲ *სურათი 34.16* ***ძვლოვანი თევზის, კალმახის აგებულება.***



(ა) ყვითელფარფლიანი ტუნა (Thunnus albacares). *სწრაფად მოცურავე გუნდური თევზია. მთელ მსოფლიოში ძალიან დიდია მისი კომერციული მნიშვნელობა.*



(ბ) თევზი კლოუნი (Amphiprion ocellaris), *ზღვის ანემონების სიმბიონტი.*



გ) ზღვის ცხენი (Hippocampus ramulosus) *ცხოველების სამყაროში იშვიათია, რომ მამრმა პატარები მათი ემბრიონული განვითარების დროს ატაროს.*



დ) ხალებიანი ფარფლების მქონე მურენა — გველთევზა (Gymnothorax dovii), *მტაცებელი, რომელიც უსაფრთხოდ თავის მსხვერპლს ქვების ნაპრალებში. ის მარჯნის რიფების ბინადარია.*

▲ *სურათი 34.17* ***სხივფარფლიანი თევზები (კლასი*** *Actinopterygii)*

სინამდვილეში, როგორც ჩანს, ყველაფერი პირიქით მოხდა. ძვლოვანების მრავალ, ადრე განშტოებულ ხაზში ასევე არის ფილტვები. ფილტვებს ისინი იყენებდნენ ჰაერით სუნთქვისთვის. ამავე დროს ლაყუჩებსაც იყენებდნენ აირების მიმოცვლისთვის. როგორც ჩანს, ჯერ მოხდა ფილტვების განვითარება, შემდეგ, ზოგ ევოლუციურ ხაზში ისინი საცურავ ბუშტად გადაიქცნენ.

წყლის ძვლოვანი თევზების კანი ხშირად დაფარულია ბრტყელი, ძვლოვანი ქერცლებით. ქერცლები ზვიგენის კბილისმაგვარი ქერცლებისგან განსხვავდება აგებულებით. კანის ჯირკვლები ასინთეზებენ სეკრეტს — სქელ ლორწოს. ლორწო ფარავს კანს და ცურვის დროს ამცირებს წყლის წინაღობას. ისევე, როგორც ზვიგენებს, წყლის ძვლოვანებსაც აქვთ გვერდითი ხაზის სისტემა. გვერდითი ხაზი არის სხეულის ორივე მხარზე კანში განლაგებული პატარწყლის ძვლოვანი თევზების გამრავლება ძალიან განსხვავებულია. სახეობების უმეტესობა ქვირითს ყრის. ქვირითი პატარა კვერცხია, რომელსაც მდედრი დიდი რაოდენობით ყრის. მამრი ქვირითს დაყრის შემდეგ ანაყოფიერებს. ეს არის გარეგანი განაყოფიერება. ამავე დროს ბევრ სახეობას ახასიათებს შინაგანი განაყოფიერება და ცოცხალმშობიარობა.

სხივფარფლიანი თევზები

ჩვენთვის კარგად ცნობილი წყლის ძვლოვანი თევზები თითქმის ყველა ეკუთვნის სხივფარფლიან თევზებს (კლასი Actinopterygii, ბერძნულიდან *aktin* –სხივი და *pteryg* – ფრთა და ფარფლი). სხვადასხვა სახეობები: ქორჭილა, კალმახი, მტკნარი წყლის ქორჭილა, ტუნა და ქაშაყი ყველა ჩვენთვის კარგად ცნობილია **(სურათი 34.17)**. ფარფლებს ქმნიან გრძელი, მოქნილი სხივები. ფარფლები მოდიფიცირებულია მანევრირების, თავდაცვის და სხვა ფუნქციებისთვის.

სხივფარფლიანი თევზები, როგორც ჩანს, მტკნარ წყალში გაჩნდნენ და შემდეგ ზღვებში გავრცელდნენ (ადაპტაცია, რომელმაც მლაშე წყალში გადაადგილებასთან დაკავშირებული ოსმოსური პრობლემები გადაწყვიტა განხილულია 44



▲ *სურათი 34.18* ***ცელაკანტი (ლატიმერია).*** *ეს სარკოპტერიგია ბინადროზბს ღრმად წყალში, სამხრეთი აფრიკის და ინდონეზიის ნაპირებთან.*

თავში). სხივფარფლიანი თევზების ზოგი სახეობა ევოლუციის გარკვეულ მომენტში მტკნარ წყალში დაბრუნდა. ზოგი (ორაგულის და ზღვის კალამახის ჩათვლით) ჯერ საცხოვრებლად მტკნარი წყლიდან მლაშეში გადადის, შემდეგ სასიცოცხლო ციკლის განმავლობაში ბრუნდება ისევ მტკნარ წყალში.

სხივფარფლიანი თევზები ადამიანისთვის ცილის ძირითად წყაროს წარმოადგენენ. ადამიანები ათასობით წლების განმავლობაში იჭერენ ამ თევზებს. თანამედროვე ინდუსტრიულმა თევზჭერამ მსოფლიოს უდიდესი თევზის საბა-

დოები კატასტროფამდე მიიყვანა. თევზჭერის გარდა სხივფარფლიანი თევზები ადამიანისგან სხვა დაწოლასაც განიცდიან: მაგალითად, დამბების მეშვეობით მდინარეების დინების შეცვლა.

მტევანფარფლიანები

დევონის პერიოდის განმავლობაში სხივფარფლიანი თევზები ძვლოვანი თევზების სხვა ძირითად ევოლუციურ ხაზთან მტევანფარფლიანებთან (Sarcopterygii) ერთად განვითარდნენ. სარკოპტერიგიების ძირითადი დამახასიათებელი არის ყლორტის ფორმის ძვლები. მკერდის და მენჯის ფარფლებში ეს ძვლები გარსშემორტყმულია კუნთების სქელი შრით. დევონური პერიოდის განმავლობაში ბევრი სარკოპტერიგია მლაშე წყლებში ბინადრობდა. მაგალითად ზღვების სანაპიროსთან დაჭაობებულ ტერიტორიებზე. ფარფლებს ალბათ საცურაოდ და წყლის ქვეშ ,,სასიარულოდ" იყენებდნენ. დევონის პერიოდის ზოგი სარკოპტერიგია ძალინ დიდი ზომის მტაცებელი იყო. ამ პერიოდის სარკოპტერიგიების ნამარხებში ხშირად ნახულობენ ცერა თითისოდენა, ეკლის ფორმის კბილებს.

დევონის პერიოდის ბოლოსკენ სარკოპტერიგიების მრავალფეროვნება მკვეთრად შემცირდა. დღეისთვის მხოლოდ სამი ხაზია გადარჩენილი. ერთი — ცელაკანტები (კლასი Actinistia) გადასახლდნენ ოკეანში **(სურათი 34.18)**. მეცნიერები ფიქრობდნენ, რომ ცელაკანტები 75 მილიონი წლის წინ გადაშენდნენ, მაგრამ 1938 წელს მეთევზემ დაიჭირა ცელაკანტი ინდოეთის ოკეანის დასავლეთ ნაწილში, კომოროსის კუნძულებთან. 1999 წლამდე ცელაკანტებს მარტო ამ არეალში პოულობდნენ. შემდეგ ინდონეზიის ახლოს, ინდოეთის ოკეანეს აღმოსავლეთ ნაწილში, აღმოაჩინეს მეორე პოპულაცია. ინდონეზიის პოპულაცია ალბათ მეორე სახეობას წარმოადგენს.

თანამედროვე სარკოპტერიგიების მეორე ხაზს ქმნის ორგვარადმსუნთქავი (კლასი Dipnoi) თევზების სამი თაობა. ყველა ორგვარადმსუნთქავის ნამარხები ნაპოვნია სამხრეთ ნახევარსფეროში. ორგვარადმსუნთქავები გაჩნდნენ ოკეანეში. დღეს მათ პოულობენ ძირითადად მტკნარ წყალში: გუბეებში და ჭაობებში. ეს თევზები ჰაერს ფილტვებში აგროვებენ. ფილტვები დაკავშირებულია ფარინქსთან. ფილტვიან (ორგვარადმსუნთქავ) თევზებს ლაყუჩებიც აქვთ. ავსტრალიური ორგვარადმსუნთქავი თევზების აირების მიმოცვლის მთავარ ორგანოს ლაყუჩები წარმოადგენს. მშრალი სეზონის დროს გუბეები შრებიან. ზოგ ორგვარადმსუნთქავს შეუძლია ტალახში ჩაფლობა და დაძინება (უძრაობის მდგომარეობაში ცუდი პირობების გადატანა; იხილეთ თავი 40)

მესამე თანამედროვე ხაზი გაცილებით უფრო მრავალფეროვანია, ვიდრე ცელაკანტები ან ორგვარადმსუნთქავები. შუა დევონური პერიოდის განმავლობაში მოხდა მათი ადაპტაცია ხმელეთზე ცხოვრებასთან. მათ დასაბამი მისცეს ხმელეთის ყველა ხერხემლიანს — ოთხფეხიანებს, ადამიანის ჩათვლით. ოთხფეხიანების კლადა არის შემდეგი კონცეფციის თემა.

კონცეფცია ცრცი 34.4

1. რომელი შეძენილი თვისებები აქვთ საერთო ზვიგენებსა და ტუნას? რომელი თვისებები განასხვავებენ მათ?
2. სარკოპტერიგიების თანამედროვე სამი ხაზი განსხვავებულ საარსებო გარემოში ბინადრობს. აღწერეთ განსხვავება ამ ჰაბიტატებს შორის.

კონცეფცია 34.5

ოთხფეხიანები არიან წინა და უკანა კიდურების მქონე ცხაპირიანები

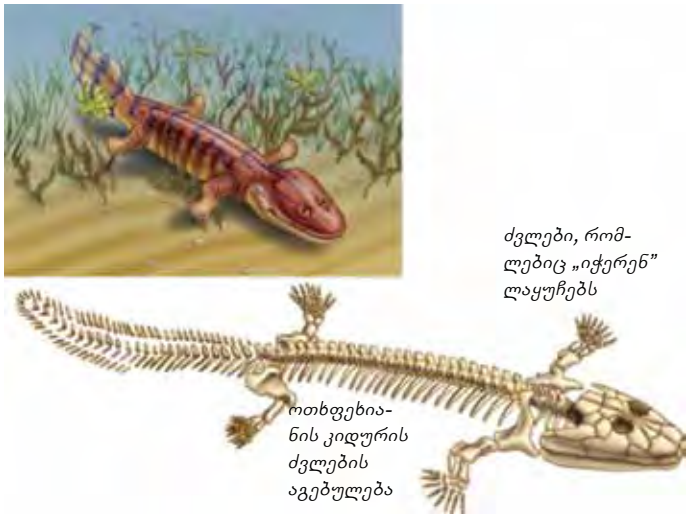
ხერხემლიანების ისტორიაში ერთ-ერთი ყველაზე მნიშვნელოვანი მოვლენა მოხდა დაახლოებით 360 მილიონი წლის წინათ. ზოგი სარკოპტერიგიის ფარფლები გადაიქცნენ ოთხფეხიანების წინა და უკანა კიდურებად. აქამდე ყველა ხერხემლიანს თევზისმაგვარი აგებულება ახასიათებდა. ოთხფეხიანები გადავიდნენ ხმელეთზე. მათი სხეულის ფორმა გახდა ძალიან მრავალფეროვანი. ოთხფეხიანების კიდურები სხვადასხვა ფუნქციებს ასრულებენ. მაგალითად: ბაყაყი დახტის, არწივი დაფრინავს, ადამიანი კი გამართულად დადის.

ოთხფეხიანების შემქნილი თვისებები

ოთხფეხიანების (ტეტრაპოდები) ყველაზე მნიშვნელოვანი ნიშანი საფუძვლად დაედო მათ სახელს (Tetrapoda ბერძნულად ოთხ ფეხს ნიშნავს). მკერდის და მენჯის ფარფლების ადგილზე ოთხფეხიანებს კიდურები აქვთ. კიდურების საშუალებით ოთხფეხიანებს შეუძლიათ წონის გადანაწილება ხმელეთზე მოძრაობის დროს. თითებიანი კიდურები სიარულის დროს კუნთებით გამომუშავებულ ძალას ხმელეთს გადასცემენ.

ხმელეთზე ცხოვრებამ ოთხფეხიანების სხეულის აგებულებაში სხვა ცვლილებებიც შეიტანა. უკანა კიდურები მიმაგრებულია მენჯის სარტყლის ძვლებზე. მენჯის სარტყლის ძვლები უძრავად დაკავშირებულია ხერხემალთან. ამის გამო, უკანა კიდურების ხმელეთზე მოძრაობის შედეგად გამომუშავებული ძალა სხეულს გადაეცემა. დღეს არსებულ ოთხფეხიანებს არ აქვთ ლაყუჩის ნაპრალები; ემბრიონული განვითარების დროს ფარინგიული ნაპრალებიდან ხდება ყურის ნაწილების, ჯირკვლებისა და სხვა სტრუქტურების ფორმირება. ყურები ადაპტირებულია ჰაერში გავრცელებული ბგერების მისაღებად.

ზოგი ეს თვისება ოთხფეხიანების სხვადასხვა ევოლუციურ ხაზში დაიკარგა ან მნიშვნელოვნად შეიცვალა. მაგალითად: ფრინველებში მკერდის კიდურები ფრთებად გადაიქცნენ, ვეშაპების მთელმა სხეულმა კი თევზის მსგავსი ფორმა მიიღო.



▲ *სურათი 34.19* Acanthostega — ***დევონური პერიოდის ოთხფეხიანების ნათესავი.*** *განვითარებულ გამონაზარდებთან ერთად, რომლებიც ოთხფეხიანებისთვის დამახასიათებელი, Acanthostega-ს პრიმიტიული წყლის ადაპტაციებიც ახასიათებდა: მაგალითად ლაყუჩები.*

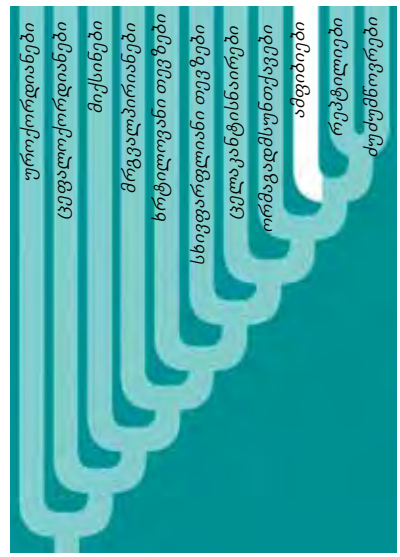
ოთხფეხიანების წარმოშობა

როგორც ვთქვით, დევონის პერიოდის სანაპიროების დაჭაობებული ადგილები უამრავი სხვადასხვა სარკოპტერიგის სამშობლო იყო. მეჩხერ და ჟანგბადით ღარიბ წყალში მათ დაიწყეს ჰაერით სუნთქვისთვის ფილტვების გამოყენება. ზოგი სახეობა მკვრივი ფარფლების მეშვეობით ალბათ ტალახიან ფსკერზე ან მორებზე გადაადგილდებოდა. ასე რომ, ოთხფეხიანების სხეულის აგებულება წარმოადგენს აქამდე არსებული სხეულის აგებულების მოდიფიკაციას.

სარკოპტერიგიების ერთ-ერთ ევოლუციურ ხაზში ფარფლები თანდათან კიდურებს დაემსგავსა. ამავე დროს დანარჩენი სხეული ადაპტირებული დარჩა წყალში ცხოვრებასთან. მაგალითად: ოთხფეხიანების ახლო ნათესავი — Acanthostega ბინადრობდა გრენლანდიაში 365 მილიონი წლის წინათ. მას ჰქონდა მთლიანად ჩამოყალიბებული წვივი, კოჭი და თითები **(სურათი 34.19)**. ამის მიუხედავად, დარჩა წყალთან ადაპტირებული. მას ჰქონდა ლაყუჩების ძვლები და სხივებისგან შემდგარი კუდის ფარფლი. ამ ფარფლის მეშვეობით ცხოველი წყალში მოძრაობდა. მისი მენჯის და მკერდის სარტყელი ძალიან სუსტი იყო. ამიტომ, სხეულის წონას ხმელეთზე ვერ იკავებდა. როგორც ჩანს, Acanthostega დროდადრო წყლიდან გამოდიოდა, მაგრამ ძირითად დროს მაინც წყალში ატარებდა.

ბოლო 20 წლის განმავლობაში პალეონტოლოგებმა აღმოაჩინეს უამრავი ახალი ნამარხი. ამ აღმოჩენების წყალობით, მეცნიერებმა საკმაოდ დარწმუნებით დაადგინეს ოთხფეხიანების წარმომავლობა **(სურათი 34.20)**. ოთხფეხიანების მრავალფეროვნება მკვეთრად გაიზარდა ქვანახშირის პერიოდის განმავლობაში. ზოგი სახეობა სიგრძეში 2მ აღწევდა. ნამარხების ადგილმდებარეობა და აგებულება იმას მოწმობს, რომ ადრეული ოთხფეხიანების უმეტესობა წყალთან დაკავშირებული რჩებოდა. ამით ისინი ჰგვანან თანამედროვე ოთხფეხიანებს, რომლებსაც ამფიბიებს ეძახიან.

ამფიბიები

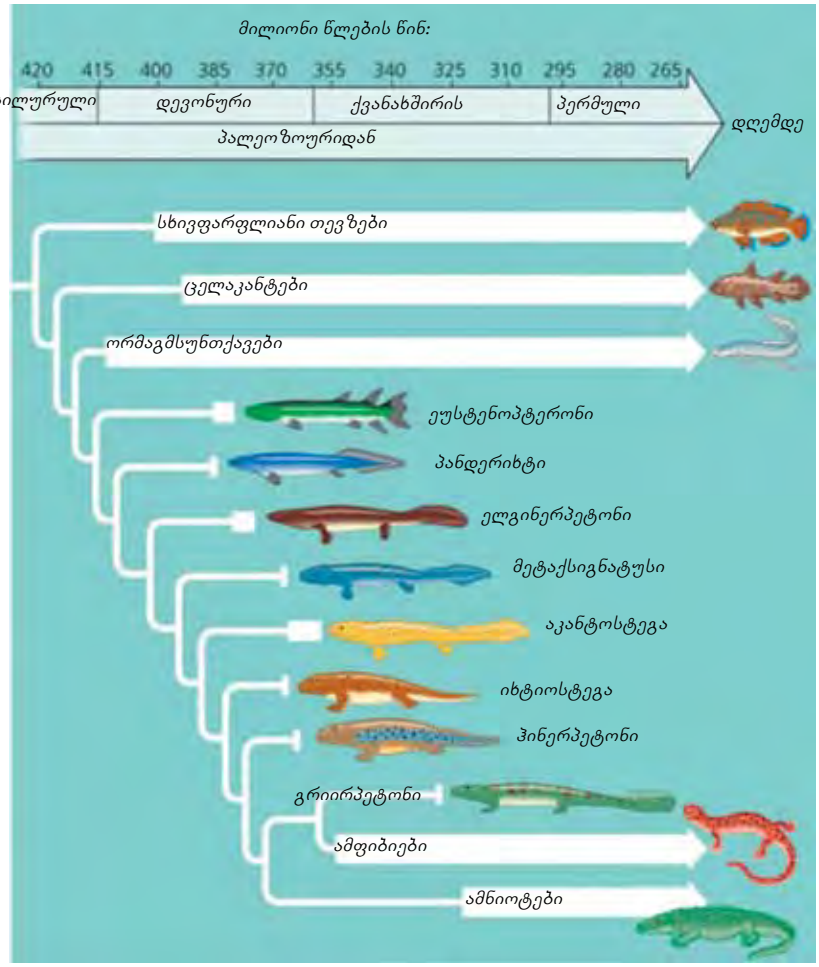


ამფიბიები (კლასი Amphibia) დღეს წარმოდგენილნი არიან დაახლოებით 4800 სახეობით. მათ შორის არიან სალამანდრები (რიგი Urodela — კუდიანები), ბაყაყები (რიგი Anura — უკუდოები) და უფილტვო ამფიბიები (რიგი Apoda, რაც ნიშნავს უფილტვოს).

დღეისთვის აღწერილია სალამანდრების 500 სახეობა. ზოგი სალამანდრა მხოლოდ წყალში ბინადრობს. სხვები ზრდასრულ ასაკში ბინადრობენ წყალშიც და ხმელეთზეც, ან მთელ ცხოვრებას ხმელეთზე ატარებენ **(სურათი 34.21 ა)**. ხმელეთზე მობინდრე სალამანდრების უმეტესობა გადაადგილდება სხეულის ერთი მხრიდან მეორე მხარეზე დაქანებული მოძრაობის მეშვეობით. ეს თვისება მემკვიდრეობით დარჩათ ხმელეთის ადრეული ოთხფეხიანებისგან. წყლის სალამადრებში ხშირია პედამორფოზი; მაგალითად: ამერიკული პროტეი (Necturus) ლარვულ თვისებებს სქესობრივი სიმწიფის დროსაც ინარჩუნებს **(იხ. სურათი 24.23)**.

დღეს აღწერილია ბაყაყების დაახლოებით 4 200 სახეობა. ბაყაყები ხმელეთზე კუდიან ამფიბიებზე უკეთ გადაადგილდებიან, ანუ უფრო ადაპტირებულები არიან ხმელეთზე ცხოვრებასთან **(სურათი 34.21 ბ)**. ზრდასრული ბაყაყები ხმელეთზე დახტიან ძლიერი უკანა კიდურების დახმარებით. ბაყაყი იჭერს მწერებს გრძელი, წებოვანი ენით, რომელიც პირის წინა ნაწილთან არის მიმაგრებული. ბაყაყი ენას გამოტყოცნის და მწერი ეწებება ენას. ბაყაყებს აქვს უამრავი თავდაცვითი ადაპტაცია. ამით თავს იცავენ მტაცებლებისგან. მათი კანის ჯირკვლები ასინთეზებენ ცუდი გემოს მქონე ან მომწამვლავ ლორწოს. ბევრი შხამიანი სახეობა მკვეთრად არის შეფერილი. მკვეთრი შეფერილობა აფრთხობს მტაცებლებს **(იხ. სურათი 53.6)**. სხვა ბაყაყებს შენიღბვითი შეფერილობა ახასიათებთ **(სურათი 53.5)**.

უფილტვოები (დაახლოებით 150 სახეობა) თითქმის ბრმები არიან. გარეგნულად ჭიაყელებს გვანან **(სურათი 34.21გ)**. უფილტვოების წინაპრებს კიდურები ჰქონდათ, ასე რომ, კიდურების არქონა არის მეორეული ადაპტაცია. უფილტვოები ბინადრობენ ტროპიკულ არეალში. მათი სახეობების უმეტესობა ბინადრობს ნესტიანი ტყის ნიადაგში. რამდენიმე სამხრეთ ამერიკული სახეობა ბინადრობს მტკნარ წყალში – გუბეებში



▲ *სურათი 34.20* ***ოთხფეხიანების წარმოშობა.*** *ამ დიაგრამებზე აღნიშნულია ჩვენთვის ცნობილი ნამარხების არსებობის დრო; ისრები აჩვენებენ იმ ევოლუციურ ხაზებს, რომლებიც დღემდე არსებობენ. გაქვავებული ჩონჩხების მიხედვით ხდება სხეულის ფორმის აღდგენა, მაგრამ ფერის აღდგენა შეუძლებელია. ფერები სურათებზე წარმოსახვითია.*



***(ა) რიგი** Urodela **(კუდიანი ამფიბიები)** კუდიან ამფიბიებს (სალამანდრებს) კუდი ზრდასრულ ასაკშიც რჩებათ.*



***(ბ) რიგი** Anura **(ბაყაყები)** ბაყაყებს (მაგალითად ამ შხამიან ბაყაყს (ბაყაყი ისარი), ზრდასრულ ასაკში კუდი არა აქვთ.*



***(გ) რიგი** Apoda **(უფეხოები)** .უფეხო ამფიბიები უფეხოები არიან. ძირითადად ნიადაგში ჩაფლულები არიან.*

▲ *სურათი 34.21* ***ამფიბიები***

და ნაკადულებში. ამფიბია ნიშნავს ,,ორგვარ სიცოცხლეს". ამ სახელში ჩადებულია ამფიბიის ბევრი სახეობისთვის დამახასიათებელი მეტამორფოზის არსებობა. ბაყაყის ლარვა – თავკომბალა, როგორც წესი, მხოლოდ წყალში ბინადრობს. ის იკვებება მცენარეებით, აქვს ლაყუჩები და გვერდითი ხაზის სისტემა. გვერდითი ხაზის სისტემა ისეთივეა, როგორიც წყლის ხერხემლიანებში. ლარვა ცურავს კუდის ტალღისებრი მოძრაობის მეშვეობით. მეტამორფოზის შედეგად იწყება მეორე სიცოცხლე. თავკომბალას უვითარდება კიდურები, ფილტვები, წყვილი გარეთა დაფის აპკი და საჭმლის მომნელებელ სისტემა. ზრდასრულის საჭმლის მომნელებელი სისტემა ადაპტირებულია მტაცებლობასთან. ამავე დროს ქრება ლაყუჩები და სახეობების უმეტესობაში ქრება გვერდითი ხაზი. ახალგაზრდა ბაყაყი გამოდის ნაპირზე და ხმელეთის მტაცებლად გადაიქცება. ბევრი ამფიბია (მიუხედავად სახელისა) არ ბინადრობს ორმაგი – წყლისა და ხმელეთის ცხოვრებით. არსებობენ ასევე მხოლოდ წყლის ან მხოლოდ ხმელეთის ბაყაყები, სალამანდრები და უფილტვოები. ასეთი სალამანდრებისა და უფილტვოების ლარვები უფრო გვანან ზრდასრულ ცხოველებს. როგორც წესი, ორივე: ლარვაც და ზრდასრულიც მტაცებლები არიან.

ამფიბიების უმრავლესობა ბინადრობს ნესტიან გარემოში. მაგალითად ჭაობებში და ტენიან ტყეებში. მშრალი გარემოს მობინადრენიც სიცოცხლის მეტი ნაწილის განმავლობაში ტენიან ფოთლებში არიან ჩაფლულები. ტენიან ფოთლებში სინესტე რჩება მაღალი მშრალ ჰაბიტატებშიც. ხმელეთის ზოგ



(ა) *მამრი იჭერს მდედრს და სტიმულირებს კვერცხების დადებას. კვერცხები გამოიყოფა და ნაყოფიერდება წყალში. მათ აქვთ ჟელატინისებრი გარსი, მაგრამ არა აქვთ მკვრივი გარსი და ჰაერზე ამოშრობა ემუქრება.*



(ბ) *თავკომბალა წყლის, მცენარეებით მკვებავია, თევზის კუდის მსგავსი კუდით და შინაგანი ლაყუჩებით.*



(გ) *მეტამორფოზის განმავლობაში ლაყუჩები და კუდი განიწოვება და ოთხი კიდური ვითარდება*

▲ *სურათი 34.22.* ***ბაყაყის Rana temporaria -ს "ორმაგი ცხოვრება"***

სახეობას ფილტვები არ აქვს. ისინი სუნთქავენ კანისა და პირის მეშვეობით.

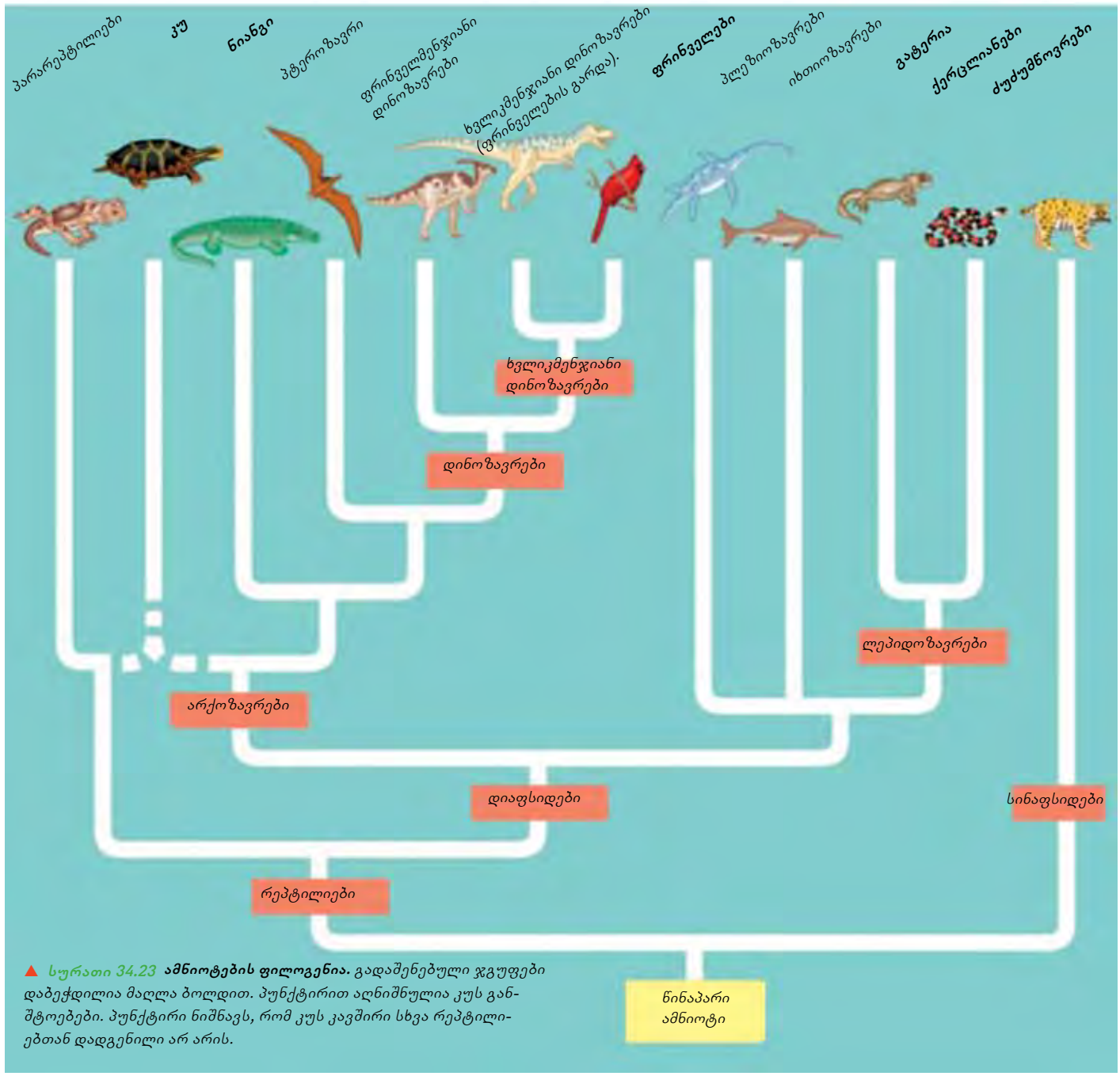
ამფიბიების უმეტესობაში განაყოფიერება გარეგანია; მამრი იჭერს მდედრს წინა თათებით, სანამ მდედრი დადებს კვერხს (ქვირითს ყრის), მამრი მათ ანაყოფიერებს. **(იხ. სურათი 34.22 ა)**. ამფიბიები კვერცხს, როგორც წესი, დებენ წყალში ან ხმელეთის ნესტიან ადგილებში. კვერცხს არ აქვს მკვრივი გარსი და ჰაერზე სწრაფად შრება. ზოგი სახეობა დიდი რაოდენობით ქვირითს ყრის დროებით გუბეებში. გუბეები შრება და მთელი შთამომავლობა იღუპება. ამის გამო, სიკვდილიანობა მაღალია. სხვა სახეობები შედარებით მცირე რაოდენობის კვერცხს დებენ. ამის გარდა, სხვადასხვა სახის მშობლიურ მზრუნველობას ავლენენ. ზოგი სახეობის მამრები ან მდედრები კვერხს ატარებენ ზურგით, პირით ან მუცელშიც კი. ხის ბაყაყების ტროპიკული სახეობები ქვირითს ათავსებენ ნესტიან, ქაფიან ბუდეებში. ეს ბუდეები მდგრადია სიმშრალის მიმართ. არსებობს რამდენიმე კვერცხ-ცოცხალმშობიარე და ცოცხალმშობიარე სახეობა. ამ შემთხვევაში კვერცხი რჩება მდედრის სასქესო ტრაქტში. იქ ემბრიონები ვითარდებიან გამოშრობის საფრთხის გარეშე.

ბევრ ამფიბიას რთული და მრავალფეროვანი სოციალური ქცევა ახასიათებს. რთულ ქცევას ამფიბიები განსაკუთრებით გამრავლების პერიოდის დროს ავლენენ. როგორც წესი, ბაყაყები ჩუმი ცხოველები არიან, მაგრამ გამრავლების დროს ბევრი სახეობის მამრები მკვეთრ ხმას გამოსცემენ. ამ ხმებით ისინი იცავენ ტერიტორიას და იზიდავენ მდედრებს. ზოგი სახეობა გამრავლების ადგილებთან მიგრაციის დროს ავლენს რთულ ქცევას: ამ ქცევებში შედის ხმით ურთიერთობა, ნავიგაციის არაჩვეულებრივი უნარი და ქიმიური სიგნალები.

უკანასკნელი 25 წლის განმავლობაში მთელ მსოფლიოში აღინიშნება ამფიბიების რიცხვის სწრაფი და შემაშფოთებელი შემცირება. როგორც ჩანს, ჰაბიტატების დეგრადაციის რამდენიმე მიზეზი არსებობს: სოკოვანი (ქიტრიდული) დაავადების გავრცელება და მჟავე ნალექები. უკანასკნელი განსაკუთრებით საშიშია ამფიბიების უმრავლესობისთვის, რადგანაც მათ სასიცოცხლო ციკლის დასამთავრებლად სჭირდება ნესტიანი ადგილები.

კონცეფცია ტესტი 34.5

1. იყო თუ არა Acanthostega ხმელეთის ოთხფეხიანი? ახსენით თქვენი პასუხი.
2. ზოგი ამფიბია წყალს არასდროს ტოვებს. სხვებს შეუძლიათ ხმელეთის შედარებით მშრალ ადგილებში არსებობა. განასხვავეთ ადაპტაციები, რომლებიც ამსუბუქებენ ცხოვრების ამ ორ სტილს.



▲ *სურათი 34.23* ***ამნიოტების ფილოგენია.*** *გადაშენებული ჯგუფები დაბეჭდილია მაღლა ბოლდით. პუნქტირით აღნიშნულია კუს განშტოებები. პუნქტირი ნიშნავს, რომ კუს კავშირი სხვა რეპტილიებთან დადგენილი არ არის.*

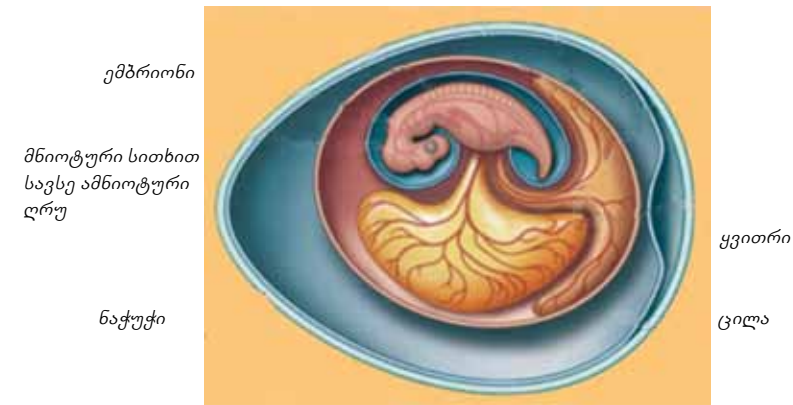
კონცეფცია 34.6

ამნიოტები არიან ოთხფეხიანები. მათი კიდურები ადაპტირებულია სმელეთზე სასიარულოდ

ამნიოტები ოთხფეხიანების ჯგუფია. ამ ჯგუფის თანამედროვე წევრები არიან რეპტილიები (ფრინველების ჩათვლით) და ძუძუმწოვრები (**სურათი 34.23**). ევოლუციის განმავლობაში ამნიოტებმა ხმელეთზე საარსებო ადაპტაციები შეიძინეს.

ამნიოტების შემქნილი ნიშნები

ამნიოტების სახელი დაერქვათ ამნიოტური კვერცხიდან გამომდინარე. ამნიოტური კვერცხი კლადას ძირითადი შეძენილი თვისებაა. ამნიოტურ კვერცხს აქვს სპეციალიზებული მემბრანები. ისინი იცავენ ემბრიონს გამოშრობისგან და დაზიანებისგან (**სურათი** 34.24). ამ მემბრანებს ჩანასახის გარე-



▲ *სურათი 34.24* ***ამნიოტური კვერცხი.*** *რეპტილიების და ძუძუმწოვრების ემბრიონში ოთხი ჩანასახის გარეთა მემბრანის ჩამოყალიბება ხდება. ეს მემბრანებია: ამნიონი, ალანტოისი, ქორიონი და ყვითრის პარკი.*

თა მემბრანები ეწოდებათ. ისინი არ წარმოადგენენ ემბრიონის სხეულის ნაწილს და ვითარდებიან ემბრიონის გარეთ არსებული ქსოვილის შრეებიდან. ჩანასახის გარეთა მემბრანები მონაწილეობენ აირების მიმოცვლაში, ნარჩენების შენახვაში და შენახული საკვების ემბრიონისკენ ტრანსპორტირებაში. ერთ-ერთი მემბრანა გარსს ერტყმის სითხით სავსე ემბრიონის სათავსოს და ჰიდრავლიკური დარტყმის ამორტიზატორადაც მოქმედებს. ამ მემბრანას ამნიონი ჰქვია. ამნიოტური კვერცხის სახელი ამნიონიდან წარმოებულია.

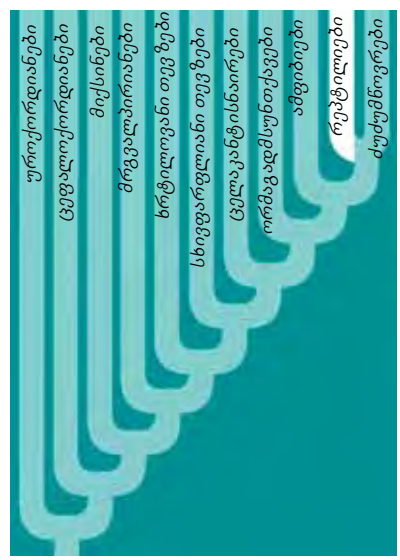
ამფიბიების კვერცხს გარსი არ აქვს. რეპტილიების უმეტესობასა და ზოგი ძუძუმწოვრის ამნიოტურ კვერცხს აქვს გარსი. ფრინველების კვერცხის გარსები კალცინირებულია (შეიცავს კალციუმის კარბონატს) და მკვრივი. ბევრი რეპტილიის კვერცხის გარსი კი ბლანტია და კანით არის დაფარული. გარსი მნიშვნელოვნად ამცირებს ჰაერზე კვერცხის ამოშრობის საშიშროებას. ეს ადაპტაცია საშუალებას აძლევს ამნიოტებს, აითვისონ ხმელეთის უფრო დიდი რეგიონები, ვიდრე ეს ამფიბიებმა (ამნიოტების უახლოესმა თანამედროვე ნათესავებმა) შეძლეს (როგორც 29 თავში წაიკითხეთ ხმელეთის მცენარეების ევოლუციაში იგივე როლო თესლმა შეასრულა) ძუძუმწოვრების უმეტესობას კვერცხის გარსი არ აქვს. ემბრიონი ვითარდება დედის სხეულში და დაზღვეულია გამოშრობისგან.

ამნიოტებმა ხმელეთზე საცხოვრებელი სხვა ადაპტაციებიც შეიძინეს. მათი კანი ნაკლებად შეღწევადია. აერაცია ხორციელდება გულმკერდის არეში არსებული ფილტვებით. ადრეული ოთხფეხიანებს და ამჟამად არსებული ამფიბიებს კიდურებზე დგომის უნარი არ აქვთ. თანამედროვე ამნიოტებს შეუძლიათ ფეხზე უფრო მაღლა (აწეულად) დგომა. ადრეული ამნიოტები

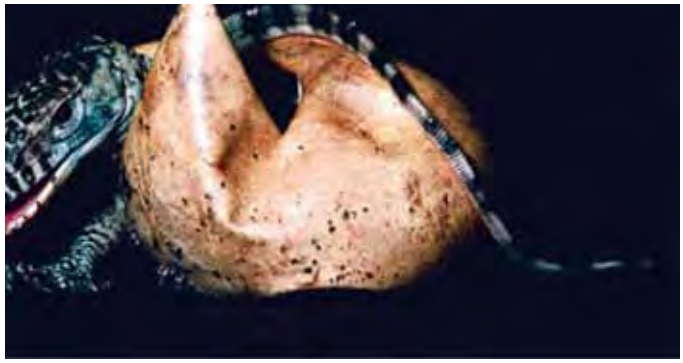
თანამედროვე ამფიბიებთან და ამნიოტებთან ყველაზე ახლო მდგომი მათი საერთო წინაპარი ცხოვრობდა ქვანახშირის პერიოდში, 340 მილიონი წლის წინათ. ამ პერიოდით დათარიღებული ამნიოტური კვერცხების ნამარხები არ არის ნანახი. ეს არც არის გასაკვირი, თუ გავითვალისწინებთ, რომ ამნიოტური კვერცხი ძალიან ნაზია. ასე რომ, შეუძლებელია დავადგინოთ, როდის წარმოიქმა ამნიოტური კვერცხი. თუმცა თანამედროვე ამნიოტების უკანასკნელ საერთო წინაპარს უკვე უნდა ჰქონოდა ამნიოტური კვერცხი.

ადრეული ამნიოტებისა და მათი უახლოესი ნათესავების ნამარხებიდან ჩანს, რომ ისინი უფრო მშრალ გარემოში ბინადრობდნენ, ვიდრე ადრეული ოთხფეხიანები. საღეჭი კბილების აგებულება და სხვა თვისებები მიუთითებს, რომ ზოგი მათგანი იკვებებოდა მცენარეებით. მცენარეებით მკვებავი ამნიოტები დიდი რაოდენობით იღებდნენ მცენარეულ მასას. თავის მხვრივ, ისინი დიდი მტაცებელი ამნიოტების მსხვერპლს (საკვებს) წარმოადგენდნენ.

რეპტილიები



რეპტილიების კლადაში რიგ გადაშენებულ ჯგუფებთან ერთად (მაგალითად, დიდი, ფრენის უნარის არმქონე დინოზავრები) შედიან: გატერია, ხვლიკები, გველები, კუ, ნიანგები და ფრინველები. ადრეული რეპტილიები ბინადრობდნენ დედამიწაზე 320 მილიონი წლის წინათ. ყველა თანამედროვე რეპტილიის ევოლუციური ხაზი უაღრესად შეცვლილია. ამიტომ, არც ერთს შეუძლია ადრეული რეპტილიების პირდაპირი მაგალითი იყოს. შედარებითმა შესწავლამ აჩვენა, რომ ზოგი



▲ *სურათი 34.25* ***რეპტილიის გამოჩეკვის მომენტი.*** *სურათზე გამოსახული კომოდოს ვარანი თავისუფლდება პერგამენტის მსგავსი გარსისგან. თანამედროვე რეპტილიების კვერცხს ფრინველების კვერცხისგან განსხვავებით, როგორც წესი, აქვთ ასეთი გარსი.*

შეძენილი თვისება განასხვავებს ადრეულ რეპტილიებს სხვა ოთხფეხიანებისგან.

რეპტილიებს ამფიბიებისგან განსხვავებით აქვთ ქერცლები. ქერცლები წყლისგან დამცავ ბარიერს ქმნიან. შეიცავენ ცილა კერატინს. ქერცლები მშრალ ჰაერზე იცავენ სხეულს გამოშრობისგან. წყალთან ადაპტირებულ ნიანგებში განვითარდნენ ფარები. მათ მეტი გამტარობის უნარი აქვთ. ქერცლების გამო, რეპტილიები ამფიბიებისგან განსხვავებით კანით არ სუნთქავენ. რეპტილიების უმეტესობა მარტო ფილტვებით სუნთქავს. კუ გამონაკლისს წარმოადგენს, ვინაიდან კუს ბევრი სახეობა აირების მიმოცვლას კლოაკის სველი ზედაპირის მეშვეობით ახორციელებს.

რეპტილიების უმეტესობა კვერცხს ხმელეთზე დებს. კვერცხი გარსიანია **(სურათი 34.25)**. განაყოფიერება შინაგანად უნდა ხდებოდეს, გარსის განვითარებამდე. გველებისა და ხვლიკების ბევრი სახეობა ცოცხალმშობიარეა; მათი ჩანასახის გარეთა მემბრანები ქმნიან პლაცენტას. პლაცენტის საშუალებით ემბრიონი დედის სხეულიდან იღებს საკვებს.

რეპტილიებზე ამბობენ, რომ ისინი ცივსისხლიანები არიან. ეს ნიშნავს, რომ ისინი სხეულის ტემპერატურის გასაკონტროლებლად არ იყენებენ ნივთიერებათა ცვლის შედეგად მიღებულ ენერგიას. სხეულის ტემპერატურას ისინი ქცევითი ადაპტაციების მეშვეობით არეგულირებენ. მაგალითად: როცა ჰაერის ტემპერატურა დაბალია, ბევრი ხვლიკი მზეზე თბება. როცა ჰაერის ტემპერატურა მაღალია, ისინი ჩრდილს ეძებენ. უფრო ზუსტი იქნება დავარქვათ ამ რეპტილიებს ექტოთერმულები (სითბოს გარემოდან მიმღები). ეს სახელი მიუთითებს გარეგანი სითბოს აბსორბციის უნარზე. ამ შემთხვევაში გარემოდან აბსორბირებული სითბო სხეულის ტემპერატურის ძირითად წყაროს წარმოადგენს (უფრო დეტალურად ეს თემა მე-40 თავში იქნება განხილული). ექტოტერმულ რეპტილიებს არსებობისთვის 10% ნაკლები საკვები სჭირდებათ, ვიდრე იგივე ზომის ძუძუმწოვრებს. ვინაიდან ისინი პირდაპირ მზის ენერგიიდან იღებენ სითბოს და არა საკვების მეტაბოლიზმის შედეგად. რეპტილიების კლადის ყველა წარმომადგენელი არ არის ექტოტერმული; ფრინველები არიან რეპტილიების კლადის ენდოთერმული წარმომადგენლები, ანუ შეუძლიათ სხეულის სითბოს შენარჩუნება მეტაბოლიზმის გზით.

რეპტილიების წარმოშობა და ევოლუციური რადიაცია

რეპტილიების ყველაზე ადრეული ნამარხები აღმოაჩინეს კანზასის კლდეებში. ისინი ეკუთვნის ქვანახშირის პერიოდის ბოლოს, ანუ დაახლოებით 300 მილიონი წლის არიან. რეპტილიების პირველი ძირითადი ჯგუფი იყვნენ პარარეპტილიები. ძირითადად ეს იყვნენ დიდი, დაბალი, ოთხფეხა ბალახისმჭამელები. ზოგ პარარეპტილიას კანზე დერმული ფირფიტები ჰქონდა. ფირფიტები, როგორც ჩანს, იცავდნენ მათ მტაცებლებისგან. მტაცებლები ძირითადად იყვნენ სინაფსიდები, ძუძუმწოვრების წინაპრები (ამის შესახებ მოგვიანებით ამ თავში ვისააუბრებთ). პარარეპტილიები გადაშენდნენ ტრიასული პერიოდის ბოლოს, დაახლოებით 200 მილიონი წლის წინათ. ზოგი სისტემატიკოსი თვლის, რომ პარარეპტილიებმა დასაბამი მისცეს კუს განვითარებას. სისტემატიკოსები ვარაუდობენ, რომ პარარეპტილიების კანის ფირფიტები და კუს ბაქანი ჰომოლოგიურ წარმონაქმნებს წარმოადგენენ. მაგრამ მოლეკულურმა კვლევებმა არ დაადასტურა ეს მოსაზრება. მკვლევრებს ამ თემასთან დაკავშირებით დღემდე აგადაშენების პროცესში პარარეპტილიების მრავალფეროვნება მცირდებოდა. პარალელურად იზრდებოდა რეპტილიების უძველესი კლადას დიაპსიდების მრავალფეროვნება. დიაფსიდებს გაუჩნდათ სხვა ახალ თვისებებთან ერთად ერთ-ერთი ადვილად შესამჩნევი თვისება. ეს იყო ქალას ორივე მხარეს განლაგებული ნახვრეტების წყვილი. ნახვრეტები თვალბუდის უკან იყო განლაგებული. დიაფსიდები შედგებოდნენ ორი ძირითადი ევოლუციური ხაზისგან. ერთმა ხაზმა დასაბამი მისცა ლეპიდოზავრებს. ამ ხაზში შედიან გატერიები, ხვლიკები და გველები. ამ ხაზში პლეზიოზავრებთან და იხთიოზავრებთან ერთად ასევე შედის ზოგი წყლის რეპტილია **(იხ. სურათი 34.23)**. წყლის ზოგი რეპტილია თანამედროვე ვეშაპზე უფრო გრძელი იყო; ისინი ყველანი გადაშენდნენ (ჩვენ მოკლედ ვისაუბრებთ თანამედროვე ლეპიდოზავრებზე).

დიაფსიდების მეორე ევოლუციურ ხაზში არქოზავრებში შედის ბევრი გადაშენებული ჯგუფი (პტეროზავრების და ზოგი დინოზავრის ჩათვლით) და ნიანგები (ნიანგებზე მოგვიანებით ვისაუბრებთ). პტეროზავრები გაჩნდნენ გვიანი ტრიასის დროს. ეს პირველი ოთხფეხიანები იყვნენ, რომლებმაც ფრენა დაიწყეს. პტეროზავრების ფრთები აბსოლუტურად განსხვავდებოდნენ ფრინველების და ღამურების ფრთებისგან. მათ ფრთებს ქმნიდა ჯაგრისით დაფარული მემბრანა. მემბრანა გაჭიმული იყო უკანა და წინა კიდურების ძალიან გრძელ თითებს შორის. კარგად შენახული ნამარხებიდან ჩანს, რომ ფრთის მემბრანაში არსებობდნენ კუნთები, სისხლძარღვები და ნერვები. აქედან ვასკვნით, რომ პტეროზავრებს ფრენის დროს შესანიშნავად შეეძლოთ მემბრანის მართვა და კონტროლი.

არსებობდნენ როგორც მცირე, ისე ძალიან დიდი ზომის პტეროზავრები. მცირე ზომის პტეროზავრები დაახლოებით თოლიას ზომის იყვნენ. ყველაზე დიდი პტეროზავრების ფრთე-





▲ *სურათი 34.26* ***მშობლიური ზრუნვა დინოზავრებში.*** *მონღოლეთში ნახეს ბუდის მქონე დინოზავრის გაქვავებული ჩონჩხი და კვერცხები. აღმოჩნდა, რომ დინოზავრები უვლიდნენ კვერცხებს და ახალგამო ჩეკილებს. დინოზავრი ცნობილი Oviraptor-ის (კვერცხის დამჭერი) სახელით ცხოვრობდა 80 მილიონი წლის წინათ. ის კვერცხებს ფარავდა მკვლავებით. შესაძლებელია, რომ მისი მკვლავები ბუმბულით იყო შემოსილი.*

ბი გაშლილ მდგომარეობაში 11 მეტრს აღწევდნენ. როგორც ჩანს, ისინი იგივე ეკოლოგიურ ნიშას იკავებდნენ, რომელსაც მოგვიანებით ფრინველები დაეუფლნენ; ზოგი მწერიჭამია იყო, ზოგი თევზს იჭერდა ოკეანეებიდან, სხვები კი ფილტრავდნენ წყალს გრძელ ნისკარტში და იქიდან მცირე ზომის ცხოველებს იღებდნენ. პტეროზავრები გადაშენდნენ ცარცის პერიოდის ბოლოს, დაახლოებით 65 მილიონი წლის წინათ.

ხმელეთზე გაიზარდა დინოზავრების მრავალფეროვნება. მათი ფორმა და ზომა ძალიან განსხვავებული იყო. ზოგი ორფეხიანი დინოზავრი მტრედის ხელა იყო, ზოგი ოთხფეხიანის სიგრძე 45 მეტრს აღწევდა. ამ გიგანტებს ისეთი გრძელი კისერი ჰქონდათ, რომ ხეების მწვერვალების წვდებოდნენ. დინოზავრების ერთ-ერთი ხაზი — ფრინველმენჯიანები მცენარეებით იკვებებოდნენ. მცენარეებით მკვებავების ბევრ სახეობას განუვითარდა დამცავი მექანიზმები მტაცებლების წინააღმდეგ, მაგალითად: კუდის ეკლიანი და თავის რქიანი გამონაზარდები. დინოზავრების მეორე ძირითადი ხაზს ხვლიკმენჯა დინოზავრები წარმოადგენდნენ. აქ შედიოდნენ თეროპოდები და გრძელკისრიანი გიგანტები. თეროპოდები ორფეხა მტაცებლები იყვნენ. განთქმული ტირანოზავრი რექსი ამ ჯგუფის წარმომადგენელია. ფრინველების წინაპრები ასევე ამ ჯგუფში შედიოდნენ.

დღემდე გრძელდება კამათი დინოზავრების ნივთიერებათა ცვლის თაობაზე. ზოგი მკვლევარი თვლის, რომ მეზოზოური ერის კლიმატი იყო შედარებით თბილი და სტაბილური. ამ კლიმატის პირობებში დინოზავრები ყვავოდნენ. დიდი დინოზავრების სხეულის ზედაპირის შეფარდება მოცულობასთან მცირე იყო. მაგრამ ქცევით ადაპტაციებთან ერთად (მზეზე თბობა) ალბათ ეს შეფარდება საკმარისი იყო ცივსისხლიანი ცხოველებისთვის, რომ შეენარჩუნებინათ სხეულის საჭირო ტემპერატურა. მაგრამ სხეულის აგებულების ზოგმა თვისებამ წარმოქმნა ჰიპოთეზა, რომ ზოგი დინოზავრი იყო თბილსისხლიანი. მეტიც, პალეონტოლოგებმა ნახეს დინოზავრების ნამარხები ანტარქტიკაშიც და არქტიკაშიც; თუმცა დინოზავრების არსებობის დროს კლიმატი ამ არეალში დღევანდელთან შედარებით უფრო რბილი იყო, მაინც საკმაოდ ციოდა იმისთვის, რომ მცირე ზომის ცივსისხლიან დინოზავრს შეენარჩუნებინათ სხეულის მაღალი ტემპერატურა. დინოზავრები, რომლებიდანაც ფრინველები განვითარდნენ, ფრინველებივით თბილსისხლიანები უნდა ყოფილიყვნენ.

ყოველთვის ითვლებოდა, რომ დინოზავრები ნელი, პასიური არსებები იყვნენ. 1970 წლების დასაწყისში აღმოჩენილმა ნამარხებმა და კვლევებმა ცხადყო, რომ ბევრი დინოზავრი საკმაოდ მოქმნილი, სწრაფად მოძრავი და ზოგ შემთხვევაში სოციალურიც კი იყო. პალეონთოლოგებმა დინოზავრებში აღმოაჩინეს მშობლიური მზრუნველობის ნიშნები **(სურათი 34.26)**.

ყველა დინოზავრი (ფრინველების გარდა) გადაშენდა ცარცის პერიოდის ბოლოს. ცარცის პერიოდის ბოლომდე რამდენიმე მილიონი წლით ადრე დინოზავრების სახეობების რაოდენობამ კლება დაიწყო. ნამარხებიდან ეს ნათლად ჩანს. დღემდე არ არის ნათელი, რა გახდა დინოზავრების გადაშენების მიზეზი. არ ვიცით, რამდენად მართალია, რომ მიზეზი ასტეროიდი ან კომეტა იყო, რომელთა შესახებ თქვენ 26-ე თავში წაიკითხეთ, ვინაიდან ამ კატასტროფას გადაურჩა ხმელეთის უამრავი ხერხემლიანი, ძუძუმწოვრების უმეტესობის ჩათვლით.

ლეპიდოზავრები (ქერცლებით დაფარული)

ლეპიდოზავრების ერთი გადარჩენილი ევოლუციური ხაზი წარმოდგენილია ორი სახეობით: ხვლიკის მსგავსი რეპტილიით, სახელად გატერია **(სურათი 34.27 ა)**. გატერიების ნათესავები 220 მილიონი წლის წინათ ბინადრობდნენ. ისინი ცარცის პერიოდის განმავლობაში შესანიშნავად გრძნობდნენ თავს ბევრ კონტინენტზე. მათი სხეულის სიგრძე 1 მეტრს აღწევდა. დღეს გატერიები ბინადრობენ ახალი ზელანდიის ახლოს მდებარე 30 კუნძულზე. 750 წლის წინათ თეთრკანიანებმა მიაღწიეს ახალ ზელანდიას. ადამიანებთან ერთად მგზავრობდნენ ვირთხები. ვირთხებმა გაანადგურეს გატერიას კვერცხი და ეს რეპტილიები მთავარ კუნძულზე საბოლოოდ გაქრნენ. მოშორებით მყოფ კუნძულებზე გატერიები დარჩნენ. მათი სიგრძე დაახლოებით 50 სანტიმეტრია. ისინი იკვებებიან მწერებით, მცირე ზომის ხვლიკებით, ფრინველების კვერცხითა და წიწილებით. გატერიების სიცოცხლის ხან-



(ა) გატერია (Sphenodon punctatus)



(გ) ვაგლერის ჩხრიალა გველი (Tropidolaemus wagleri)



(დ) აღმოსავლეთის ყუთისებრი კუ (Terrapene carolina carolina)

(ბ) ავტრალიური ეკლიანი სატანას ხვლიკი – მოლოხი (Moloch horridus)





(ე) ამერიკული ალიგატორი (Alligator mississipiensis)

▲ *სურათი 34.27* ***დღემდე გადარჩენილი რეპტილიები (ფრინველების გარდა)***

გრძლივობა 100 წელია. ისინი რომ გადარჩნენ, მათი საარსებო გარემო ვირთხებისგან თავისუფალი უნდა იყოს.

ლეპიდოზავრების მეორე, ძირითად, თანამედროვე ევოლუციურ ხაზს ქმნიან squamate (ქერცლიანები) ხვლიკები და გველები. დღეს ხვლიკები ყველაზე გავრცელებული, მრავალფეროვანი და მრავალრიცხოვანი რეპტილიები არიან (ფრინველები რომ არ ჩავთვალოთ) **(სურათი 34.27 ბ)**. ხვლიკების უმეტესობა მცირე ზომისაა; ხვლიკი ჯარაგუა, რომელიც 2001 წელს აღმოაჩინეს დომინიკის რესპუბლიკაში სიგრძეში მხოლოდ 16მმ-ს აღწევს. მას შეუძლია კომფორტულად მოთავსდეს 10 თეთრიან მონეტაზე. ინდონეზიაში გავრცელებული კომოდოს დრაკონი კი 3 მეტრს აღწევს სიგრძეში. ის ნადირობს დიდ მსხვერპლზე, მათ შორის ირმებზე. ის ნაკბენით ავრცელებს სასიკვდილო ბაქტერის. დაკბენილი მსხვერპლი ინფექციის გამო იღუპება. ხვლიკი მას ნელა უახლოვდება და შემდეგ ჭამს.

გველები უფეხო ლეპიდოზავრები არიან. ისინი წარმოიქმნენ კომოდოს დრაკონის ახლო ნათესავი ხვლიკებისგან **(სურათი 34.27 გ)**. გველის ზოგ სახეობას აქვს შემორჩენილი თითქმის შეუმჩნეველი მენჯის და წინა კიდურების ძვლები. ეს რუდიმენტები მიუთითებენ წინაპრის რაობაზე. კიდურების არქონის მიუხედავად, გველები საკმაოდ კარგად მოძრაობენ ხმელეთზე. ყველაზე ხშირად გვხვდება მოქმნილი, გვერდითი ტალღური მოძრაობა. ის ვრცელდება თავის არეალიდან კუდამდე. ეს მოქნილი მოძრაობა მკვრივი ობიექტების მიმართ ქმნის ძალას. ამ ძალის მეშვეობით გველი წინ გადაადგილდება. გველს შეუძლია მიწაზე დაყრდნობით მოძრაობა. ის ეყრდნობა მიწას სხეულის მუცლის მხარეს გასწვრივ მდებარე რამდენიმე წერტილით. დაყრდნობის წერტილებს შორის მდებარე ქერცლები ოდნავ იწევიან მიწის ზევით და წინ გადაადგილებენ სხეულს.

გველები მტაცებლები არიან. რიგი ადაპტაციებისა ეხმარება მათ ნადირობაში და მსხვერპლის ჭამაში. გველებს შესანიშნავი ქიმიური მგრძნობელობა აქვთ. დაფის აპკი არ აქვთ, მაგრამ მგრძნობიარენი არიან მიწის ვიბრაციის მიმართ. ეს თვისება ეხმარება მათ მსხვერპლის მოძრაობის შეგრძნებაში. ჩხრიალა გველგესლებს, მათ შორის ტეხასურ ჩხრიალას თვალებს და ნესტოებს შორის აქვთ სითბოს შემგრძნები ორგანოები. ეს ორგანოები ძალიან მგრძნობიარეა ტემპერატურის მომენტალური ცვლილებების მიმართ. ასეთი გზით ეს ღამის მონადირეები იგებენ თბილსისხლიანი ცხოველების ადგილმდებარეობას. შხამიან გველებს აქვთ წყვილი ბასრი, ღრუიანი ან ნაპრალიანი კბილი. შხამს ამ კბილებიდან ანთხევენ. წვრილი და მოქნილი ენა არ არის შხამიანი. ენის დახმარებით

ცხოველი იჭერს სუნის ნაწილაკებს და ათავსებს ყნოსვით ორგანოებში. ყნოსვის ორგანოები პირის ღრუში, ზევით არის მოთავსებული. გველებს აქვთ თავისუფლად მოძრავი ყბები და ელასტიური კანი. ამიტომ შეუძლიათ თავის დიამეტრზე დიდი ზომის მსხვერპლის ჩაყლაპვა.

კუ

კუ თანამედროვე რეპტილიების ყველაზე განსხვავებული ჯგუფია. ყველა კუს აქვს ყუთისმაგვარი ბაკანი. ის შედგება ზედა და ქვედა ნაწილებისგან. ნაწილები ხერხემალზე, ლავიწზე და ნეკნებზე არიან მიმაგრებულნი (**სურათი** 34.27დ). სახეობათა უმეტესობას აქვთ მკვრივი ბაკანი. ის შესანიშნავად იცავს კუს მტაცებლებისგან. კუს ადრეული ნამარხები, თარიღდება დაახლოებით 220 მილიონი წლით. მაშინ მათ უკვე ჰქონდათ მთლიანად ჩამოყალიბებული ბაკანი. შუალედური ნამარხების ანალიზის გარეშე კუს შეუძლებელია კუს ბაკანის წარმოშობის გამოცნობა. როგორც ადრე ავღნიშნეთ, ზოგი პალეონტოლოგი ვარაუდობს, რომ კუს ბაკანი განვითარდა პარარეპტილიების კანის ფირფიტებისგან. მაგრამ სხვა კვლევები კუს არქოზავრებს ან ლეპიდოზავრებს უკავშირებენ.

ადრეულ კუებს არ შეეძლოთ ბაკანში თავის დამალვა. ეს მექანიზმი დამოუკიდებლად განვითარდა კუს ორ დამოუკიდებელ ხაზში. გვერდითი კისრის მქონე კუ (პლეუროდირა) თავს ბაკანში ჰორიზონტალური მიმართულებით მალავს. ვერტიკალურ-კისრიანი კუ (cryptodira) კი ვერტიკალურად მალავს თავს.

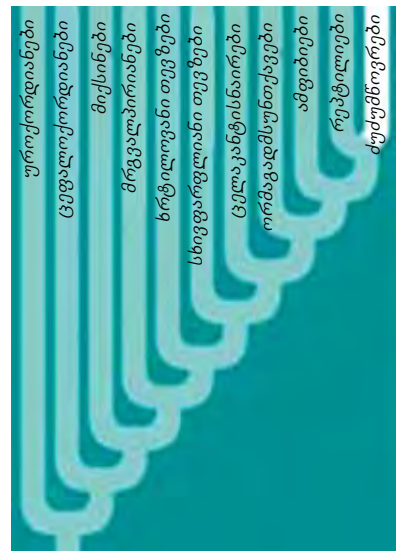
ზოგი კუ ადაპტირებულია უდაბნოში ცხოვრებასთან, სხვები კი გუბეებში და მდინარეებში ბინადრობენ. ზოგი ზღვაში დაბრუნდა. ზღვის კუს ბაკანი რედუცირებულია, წინა კიდურები კი გაფართოებული. წინა კიდურებს ლასტების ფუნქცია აქვთ. ამ რადიაციის შედეგად წარმოქმნა ყველაზე დიდი თანამედროვე კუ – ტყავზურგიანები. მათი წონა 1.500კგ-ს აღწევს. ისინი იკვებებიან მედუზებით და შეუძლიათ 60 მეტრზე ჩაყვინთვა. ტყავის კუს მეთევზეები უქმნიან საფრთხეს. კუ ხშირად შემთხვევით ხვდება მეთევზეების ბადეებში. კიდევ ერთი საფრთხეა ადამიანის მიერ სანაპიროების ათვისება, სადაც კუ კვერცხს დებს.

ალიგატორები და ნიანგები

ალიგატორები და ნიანგები ნიანგისნაირები არიან. ისინი ეკუთვნიან არქოზავრების ევოლუციურ ხაზს. არქოზავრების ევოლუციური ხაზი დასაბამს იღებს გვინ ტრიასში (**სურათი** 34.27 ე). არქოზავრების ევოლუციური ხაზის ადრეული წარმომადგენლები იყვნენ მცირე ზომის ხმელეთის ოთხფეხიანები გრძელი, ვიწრო ფეხებით. მოგვიანებით განვითარებული სახეობები უფრო დიდი ზომის გახდნენ და შეიძინეს ადაპტაციები წყლის გარემოს მიმართ. ჰაერით სუნთქავდნენ ზევით მიმართული ნესტოებით. მეზოზოური ხანის ზოგი ნიანგის სიგრძე 10 მეტრს აღწევდა. მათ შეეძლოთ თავდასხმა დიდ დინოზავრებზე.

თანამედროვე ნიანგები ბინადრობენ აფრიკის, ჩინეთის, ინდონეზიის, ინდოეთის, ავსტრალიის, სამხრეთი ამერიკის და შეერთებული შტატების სამხრეთ-აღმოსავლეთის თბილ რეგიონებში. შეერთებულ შტატებში გაიზარდა ალიგატორების რიცხვი. ისინი წლების განმავლობაში შეტანილები იყვნენ საფრთხის ქვეშ მყოფი ცხოველების ნუსხაში.

ფრინველები



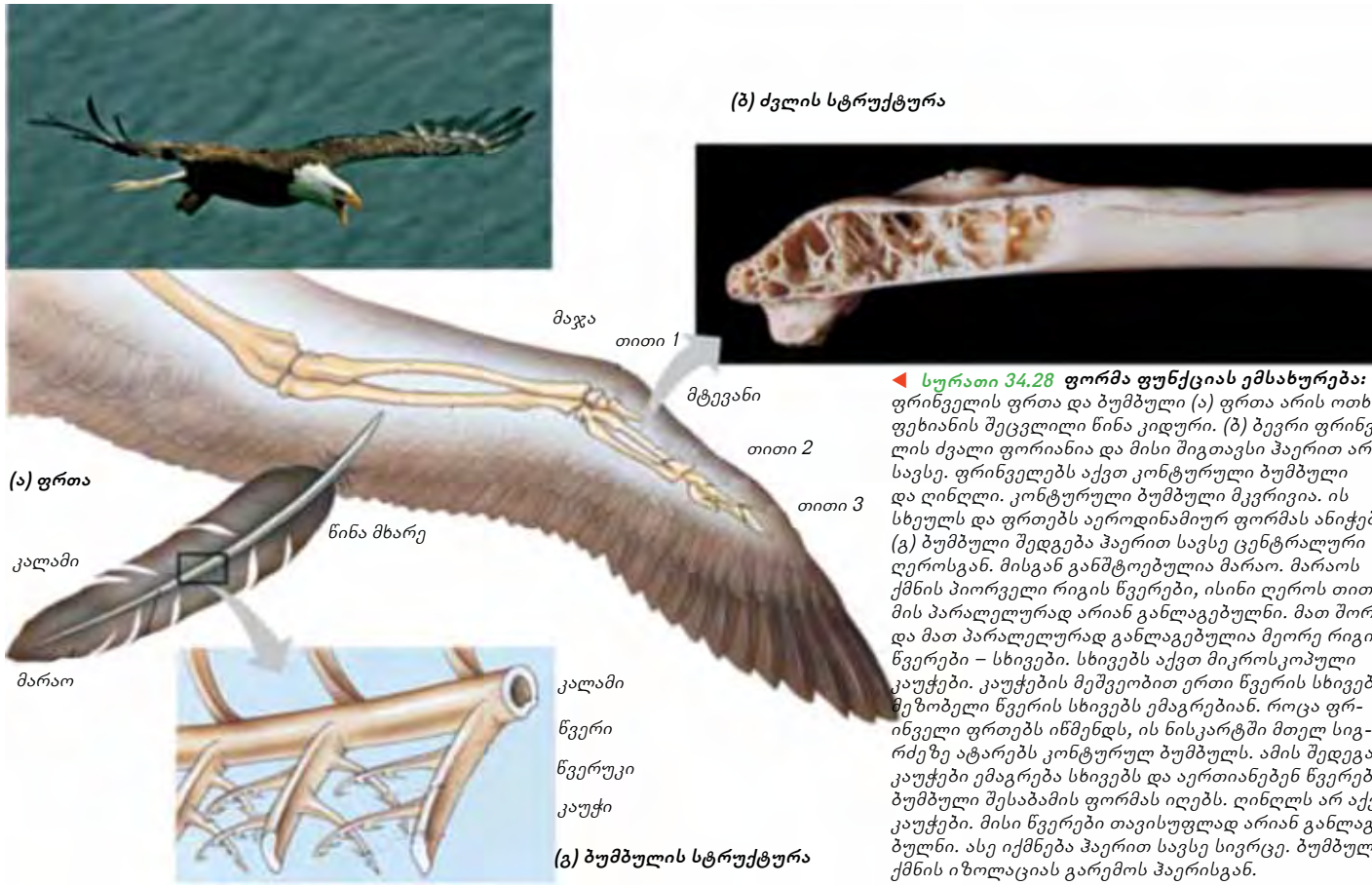
მსოფლიოში დაფიქსირებულია ფრინველის 8 600 სახეობა. ფრინველები ნიანგების მსგავსად არქოზავრები არიან. ფრენის ადაპტაციასთან ერთად რეპტილიისთვის დამახასიათებელმა აგებულებამ განიცადა მოდიფიკაცია.

ფრინველების შეძენილი თვისებები

ფრინველების ბევრი თვისება არის ადაპტაცია. ეს ადაპტაციები ფრენას ხელს უწყობენ. ერთ-ერთი მოდიფიკაცია არის მცირე წონა. ამ მოდიფიკაციის მეშვეობით გაუმჯობესდა ფრენის ხარისხი. მაგალითად: ფრინველებს არ აქვთ შარდის ბუშტი. უმეტესი ჯგუფის მდედრებს მარტო ერთი საკვერცხე აქვთ. მდედრების და მამრების გონადები პატარაა. გონადები დიდდება მარტო გამრავლების პერიოდის დროს. თანამედროვე ფრინველები უკბილოები არიან. ეს ადაპტაცია აბალანსებს თავის წონას. ქალა ძალიან მსუბუქია, თუმცა ფრინველის ჩონჩხი სხეულის წონასთან შეფარდებით არ არის უფრო მსუბუქი, ვიდრე შესაბამისი ზომის ძუძუმწოვრის ჩონჩხი.

ყველაზე შესამჩნევი ფრენის ადაპტაცია არის ფრთები და ბუმბული (**სურათი 34.28**). ბუმბულში შედის ცილა β-კერატინი. ის არის ასევე რეპტილიების ქერცლებში. ბუმბულის ფორმა და განლაგება ქმნის ფრთის აეროდინამიურ ზედაპირს. ფრთის ზედაპირს იგივე აეროდინამიური თვისებები აქვს, როგორიც აქვს თვითმფრინავის ფრთას. ფრთების მოძრაობისთვის საჭირო ძალას ქმნიან მკერდის ფართე კუნთები. შეკუმშვის შედეგად ისინი მიმაგრებულები არიან მკერდის ძვლის sternum-ის კილთან, მათი შეკუმშვა ქმნის ფრენისთვის საჭირო ძალას. ზოგ ფრინველს მაგალითად არწივს და შევარდენს შეუძლიათ ჰაერის ნაკადში ლივლივი. ფრთების ამოძრავება იშვიათად სჭირდებათ (**იხ. სურათი 34.28**); სხვა ფრინველები, მაგალითად, კოლიბრი მუდმივად ამოძრავებენ ფრთებს, რომ სიმაღლე შეინარჩუნონ. ყველაზე სწრაფად ნამგალები დაფრინავენ. მათ შეუძლიათ 170 კმ/სთ-ში სიჩქარით ფრენა.

ფრენის განვითარებამ რამდენიმე უპირატესობა შექმნა. ფრენა ხელს უწყობს ნადირობასა და ლეშიჭამიობას; ბევრი ფრინველი იკვებება მფრინავი მწერებით. ეს მრავალრიცხოვანი და ძალიან ნოყიერი საკვებია. ფრენა აადვილებს



◀ *სურათი 34.28* **ფორმა ფუნქციას ემსახურება:** *ფრინველის ფრთა და ბუმბული (ა) ფრთა არის ოთხფეხიანის შეცვლილი წინა კიდური. (ბ) ბევრი ფრინველის ძვალი ფორიანია და მისი შიგთავსი ჰაერით არის სავსე. ფრინველებს აქვთ კონტურული ბუმბული და ღინღლი. კონტურული ბუმბული მკვრივია. ის სხეულს და ფრთებს აეროდინამიურ ფორმას ანიჭებს. (გ) ბუმბული შედგება ჰაერით სავსე ცენტრალური ღეროსგან. მისგან განშტოებულია მარაო. მარაოს ქმნის პირველი რიგის წვერები, ისინი ღეროს თითქმის პარალელურად არიან განლაგებულნი. მათ შორის და მათ პარალელურად განლაგებულია მეორე რიგის წვერები – სხივები. სხივებს აქვთ მიკროსკოპული კაუჭები. კაუჭების მეშვეობით ერთი წვერის სხივები მეზობელი წვერის სხივებს ემაგრებიან. როცა ფრინველი ფრთებს იწმენდს, ის ნისკარტში მთელ სიგრძეზე ატარებს კონტურულ ბუმბულს. ამის შედეგად კაუჭები ემაგრება სხივებს და აერთიანებენ წვერებს. ბუმბული შესაბამის ფორმას იღებს. ღინღლს არ აქვს კაუჭები. მისი წვერები თავისუფლად არიან განლაგებულნი. ასე იქმნება ჰაერით სავსე სივრცე. ბუმბული ქმნის იზოლაციას გარემოს ჰაერისგან.*



▲ *სურათი 34.29. მხატვრის მიერ შესრულებული არქეოპტერიქსის (ყველაზე ძველი ცნობილი ფრინველის) გარეგანი იერის რეკონსტრუქცია. როგორც ჩანს, ნამარხებიდან არქეოპტერიქსს ნამდვილად შეეძლო ფრენა. მაგრამ ამავე დროს ჰქონდა არაფრინველი დინოზავრებისთვის დამახასიათებელი ბევრი თვისება.*

თავდაცვას ხმელეთის მტაცებლებისგან. ზოგი ფრინველი მიგრირებს დიდ მანძილზე. ამიტომ შეუძლია განსხვავებული საკვები რესურსის და გამრავლების სეზონური არეალის გამოყენება.

ფრენა ითხოვს ენერგიის დიდ ხარჯვას და ნივთიერებათა მაღალ ცვლას. ფრინველები თბილსისხლიანები არიან; ისინი საკუთარ ნივთიერებათა ცვლის შედეგად მიღებულ ენერგიას იყენებენ სხეულის მაღალი, მუდმივი ტემპერატურის შესანარჩუნებლად. ბუმბული, ზოგ სახეობაში ცხიმის შრეც, ქმნის გარემოსგან იზოლაციას. ამ იზოლაციის მეშვეობით ფრინველი ინარჩუნებს სხეულის მუდმივ ტემპერატურას. რაციონალური სუნთქვის სისტემა, ოთხკამერიანი გული და მიმოქცევის სისტემა ხელს უწყობს ქსოვილების მომარაგებას ჟანგბადით და საკვებით. ეს კი განაპირობებს ინტენსიურ ნივთიერებათა ცვლას. ფილტვებს აქვთ პატარა მილაკები. ეს მილაკები ვრცელდება ჰაერის ელასტიურ ტომრებამდე და ტომრებიდანაც. ასეთი აგებულება ხელს უწყობს სითბოს გაფანტვას და ამცირებს სხეულის სიმკვრივეს.

ფრენა მოითხოვს შესანიშნავ მხედველობასა და კუნთების მუშაობის ძალიან კარგ კონტროლს. ფრინველებს ყველა ხერხემლიანებთან შედარებით საუკეთესო მხედველობა აქვთ. ტვინის მხედველობის ნაწილები ძალიან კარგად განვითარებულია. ასევე განვითარებულია მოძრაობის მაკონტროლებელი არეალები. ფრინველების ტვინი პროპორციულად დიდია ამფიბიების და არაფრინველი რეპტილიების ტვინთან შედარ-

▼ *სურათი 34.31* ზოგი თანამედროვე ფრინველის სურათი



(ა) ემუ. *ეს უტროპო ფრინველი ბინადრობს ავსტრალიაში.*



(ბ) მალარდი. *ფრინველების ბევრი სახეობის მსგავსად მალარდსაც სქესობრივი დიმორფიზმი ახასიათებს. მამრი მდედრზე უფრო კაშკაშა შეფერილობისაა*



(გ) მუქზურგა ალბატროსი. *ფრინველების უმეტესობის მსგავსად ამ ალბატროსსაც ახასიათებს საარშიყო ქცევა. აქ გამოხატულია საარშიყო რიტუალი.*



(დ) სოფლის მერცხალი. *სოფლის მერცხალი რიგი Passeriformes (ბეღურასნაირების) წევრია. როცა სოფლის მერცხალი ღეროზე ჯდება, მისი თითები თითქოს იკეტება ღეროს ირგვლივ. ამის საშუალებით ფრინველს შეუძლია დიდი ხნის განმავლობაში ერთ ადგილზე ჯდომა.*

ებით.

როგორც წესი, ფრინველებს ძალიან რთული ქცევა ახასიათებთ. განსაკუთრებით ეს ვლინდება გამრავლების პერიოდის (საქორწილო რიტუალის) დროს. ფრინველის კვერცხი დაფარულია ნაჭუჭით. ამიტომ განაყოფიერება უნდა ხდებოდეს შინაგანად, კვერცხის დადებამდე. კოპულაციისთვის, როგორც წესი, საჭიროა პარტიორებს შორის კონტაქტი. პარტნიორების ღია კლოაკები ერთმანეთს ეხება. კვერცხის დადების შემდეგ ემბრიონს განვითარებისთვის სჭირდება სითბო. სითბოს უზრუნველყოფს ან დედა, ან მამა, ანდა რიგრიგობით ორივე მშობელი. ეს (კრუხობა) დამოკიდებულია სახეობაზე.

ფრინველების წარმოშობა

ფრინველებისა და რეპტილიების ნამარხების კლადისტური ანალიზის შედეგად დაასკვნეს, რომ ფრინველები მიეკუთვნებიან ორფეხიან ხვლიკმენჯიანებს — თეროპოდებს. გვიან 1990 წლებში ჩინელმა პალეონტოლოგებმა ნახეს ბუმბულიანი თერაფოდების ნამარხები. ამ აღმოჩენამ ნათელი მოფინა პირველი ფრინველების გაჩენის დროს. დინოზავრების რამდენიმე სახეობას, რომლებიც ფრინველების ახლო ნათესავები იყვნენ, ჰქონდათ ღერძიანი ბუმბულები. სახეობების უფრო დიდ ჯგუფს ჰქონდა ბოჭკოვანი (ფილამენტური) ბუმბული. ამ აღმოჩენამ ცხადყო, რომ ბუმბული გაჩნდა ფრენის უნარი განვითარებამდე დიდი ხნით ადრე. შესაძლებელია, რომ ადრეულ ბუმბულს ჰქონდა იზოლაციის, კამუფლიაჟის და საქორწინო ქცევის ფუნქცია.

მეცნიერები იკვლევენ თეროპოდებში ნამდვილი ფრენის უნარის გაჩენის ორ შესაძლებელ გზას. ერთი ვერსიის მიხედვით ბუმბული უადვილებდა პატარა, ხმელეთზე მორბენალ დინოზავრებს მსხვერპლის დაჭერას ან პირიქით მტაცებლისგან გაქცევას, რადგანაც მას ჰაერში ახტომის შემთხვევაში დამატებითი სიმაღლის აკრეფა შეეძლო. სხვა ვერსიის მიხედვით ზოგი დინოზავრი ხეებზე დაძვრებოდა. ბუმბული კი აადვილებდა ხეებიდან დაშვებას.

150 მილიონი წლის წინათ ბუმბულიანი თერაპოდები ფრინველებად განვითარდნენ. 1861 წელს გერმანიაში, კირის კარიერში აღმოაჩინეს არქეოპტერიქსი. ის წარმოადგენს ყველაზე ადრეულ ცნობილ ფრინველს **(სურათი 34.29)**. მას ჰქონდა ბუმბულიანი ფრთები. მაგრამ მას ასევე რჩებოდა პრიმიტიული ნიშნები, მაგალითად: კბილები, ფრთებზე კლანჭები და გრძელი კუდი. ბევრი მკვლევარი თვლის, რომ საუკეთესო შემთხვევაში არქეოპტერიქსი ცუდად დაფრინავდა. ცარცის პერიოდის ზოგი ფრინველის ნამარხებიდან ჩანს, როგორ თანდათანობით იკარგება დინოზავრების აგებულების გარკვეული ნიშნები. მაგალითად, კბილები. ისევე, როგორც ჩნდება დღეს ყველა ფრინველისთვის საერთო ახალი ნიშნები. მაგალითად, მოკლე ბუმბულების მარაოთი დაფარული კუდი.

თანამედროვე ფრინველები

Neornithes-ების კლადაში შედის თანამედროვე ფრინველების 28 რიგი. ამ კლადას წარმომადგენლები ნანახია ცარცის და პალეოგენის საზღვარის ქანებში, რომელთა ასაკი 65.5



დასაჯდომად ადაპტირებული კიდური, მაგ. კარდინალი



ჩაბღაუჭებისთვის ადაპტირებული კიდური, მაგ. კოდალა



მტაცებელი. მაგ. მელოტი არწივი



მცურავი ფრინველი. მაგ. იხვი

◀ *სურათი 34.31* **ფრინველის ფეხის ფორმის და ფუნქციის მრავალფეროვნება**

მილიონი წელია. ფრინველების უმეტესობას ფრენა შეუძლია. არსებობს ფრინველების რამდენიმე რიგი, რომელშიც შედის ერთი ან მეტი სახეობა, რომლებსაც არ შეუძლიათ ფრენა. რიგი უტროპოები (Struthioniformes). აქ შედიან სირაქლემა, ნანდუ, კივი, კაზუარი და ემუ. მათ ფრენა არ შეუძლიათ. უტროპოებს (ლათინურად ratitus — ბრტყელ ძირიანი), მკერდის ტროპი არ აქვთ. მკერდის კუნთები ვიწროა **(სურათი 34.30 ა)**. პინგვინები შედიან ფრინველების რიგში – Sphenisciformes, რომლებსაც ფრენა არ შეუძლიათ, მაგრამ ფრენის უნარის მქონე ფრინველების მსგავსად ძლიერი მკერდის კუნთები აქვთ. ძლიერ კუნთებს ცურვისას იყენებენ. წყლის ფრინველების იხვების და მტრედების გარკვეულ სახეობებს ასევე არ გააჩნიათ ფრენის უნარი.

ფრენა ითხოვს, რომ სხვადასხვა, ფრენის უნარის მქონე სახეობის სხეულის ფორმა მსგავსი იყოს. გამოცდილ ორნიტოლოგებს (ფრინველების შემსწავლელ მეცნიერებს) მაინც შეიძლიათ სხვადასხვა სახეობების გაარჩევა. მათ არჩევენ სხეულის ფორმით, ფრენის სტილით, ქცევით, ბუმბულის შეფერილობითა და ნისკარტის ფორმით **(სურათი 34.30 ბ, ც, და დ)**. ნისკარტი ფრინველების ევოლუციის განმავლობაში ძალიან ადვილად ცვალებადი და შეგუებადი აღმოჩნდა. ნისკარტი იღებს კვების ტიპთან მორგებულ სხვადასხვა ფორმას. ფეხების აგებულება ასევე შესამჩნევად ცვალებადია (**სურათი** 34.31). ზოგი ფრინველი ფეხებით ტოტებს ეჭიდება, სხვები საკვებს იჭერენ, თავს იცავენ, საცურაოდ ან სასიარულოდ იყენებენ, ასევე საქორწილო რიტუალების დროს იყენებენ (იხილეთ **სურათი** 24.4ე).

კონცეფცია ტესტი 34.6

1. დაიცავით ან უარყავით შემდეგი წინადადებები: ამნიოტური კვერცხი რეპტილიებში დახურული სისტემას წარმოადგენს. ამ სისტემაში ემბრიონი გარემოსგან იზოლაციაში ვითარდება.
2. აღწერეთ ფრინველებში ფრენის ოთხი ადაპტაცია

კონცეფცია 34.7

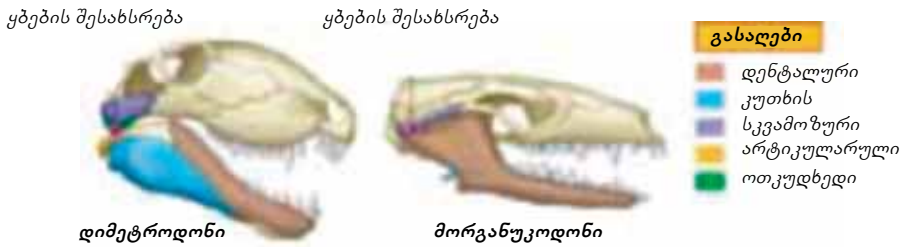
ძუძუმწოვრები არიან ამნიოტები, რომლებსაც აქვთ მალანი და წარმოქმნიან რძეს

ამნიოტების ორი დიდი ევოლუციური ხაზიდან რეპტილიები (ფრინველების ჩათვლით) ერთ-ერთს ქმნიან. მეორე ხაზში ჩვენც შევდივართ. ეს არის ძუძუმწოვრების (კლასი Mammalia) ხაზი. დღეს დედამიწაზე არსებობს ძუძუმწოვრების 5000 სახეობა. ცხრილი

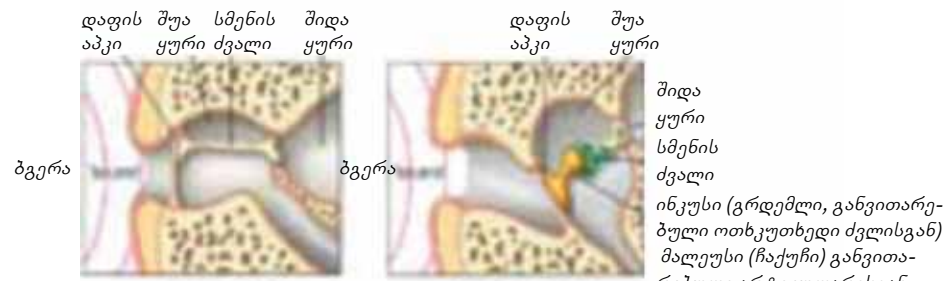
ძუძუმწოვრების შემქნილი თვისებები

ძუძუმწოვრების განმასხვავებელი ნიშანია სარძევე ჯირკვლები. ჯირკვლები პატარებისთვის რძეს წარმოქმნიან. ყველა ძუძუმწოვარი დედა კვებავს პატარებს რძით. რძე არის დაბალანსებული საკვები. ის მდიდარია ცხიმებით, შაქარით, ცილებით, მინერალებითა და ვიტამინებით. თმა ან ბალანი ძუძუმწოვრების მეორე განმასხვავებელი თვისებაა. კანქვეშა ცხიმის შრე ეხმარება სხეულს სითბოს შენარჩუნებაში. ძუძუმწოვრები ფრინველების მსგავსად ენდოთერმულები არიან. ბევრ მათგანს ინტენსიური ნივთიერებათა ცვლა ახასიათებს. სუნთქვის და მიმოქცევის სისტემები ძალიან კარგად აქვთ განვითარებული. გული ოთხსაკნიანია. კარგად განვითარებული მიმოქცევის სისტემა ხელს უწყობს ინტენსიურ ნივთიერებათა ცვლას. ფილტვების ვენტილაციას უზრუნველყოფს კუნთის შრე სახელად დიაფრაგმა.

ძუძუმწოვრების უმეტესობას უფრო დიდი მოცულობის ტვინი აქვთ, ვიდრე შესაბამისი ზომის სხვა ხერხემლიანებს. ბევრ სახეობას დასწავლის უნარი გააჩნია. მშობელი ნაშიერზე შედარებით დიდ დროს ზრუნავს. ეს დრო საკმარისია, რომ ნაშიერმა მშობლებთან ურთიერთობით ისწავლოს გადარჩენისთვის კბილების დიფერენციაცია ასევე არის ძუძუმწოვრების მნიშვნელოვანი თვისება. რეპტილიების კბილები ძირითადად კონუსური ფორმის და ერთნაირი ზომის არის. ძუძუმწოვრების კბილები არის სხვადასხვა ზომის და ფორმის. კბილები ადაპტირებულია სხვადასხვა ტიპის საჭმელის დასაღეჭად. მაგ-



(ა) დიმეტროდონის ქვედა ყბა რამდენიმე შეზრდილი ძვლისგან შედგება: ორი პატარა ძვალი – ოთხკუთხედი და სახსრიანი, ქმნიდა ყბის შეერთების ადგილს. მორგანუკოდონის ქვედა ყბა რედუცირებულია ერთ ძვლამდე – დენტალურ ძვლამდე და ყბის შეერთების ადგილი გადაწეულია.



(ბ) ძუძუმწოვრების თავის ქალის ევოლუციური გარდაქმნების შედეგად ოთკუთხა და არტიკულარული ძვლები შეერთდნენ შუა ყურში და ორი იმ სამი ძვლიდან შეადგინეს, რომლებიც გადასცემენ ბგერას დაფის აპკიდან შიდა ყურში. ამ ევოლუციური გარდაქმნის საფეხურები ჩანს ნამარხებში.

▲ **სურათი 34.32** ***ძუძუმწოვრების ყბების და ყურის ძვლების ევოლუცია.*** *დიმეტროდონი იყო ადრეული სინაფსიდი. ის რეპტილიების მაგვარი ცხოველების ევოლუციური ხაზის წარმომადგენელი იყო. მან ალბათ დასაბამი მისცა ძუძუმწოვრებს. ორგანუცოდონ ფორმით ძუძუმწოვრებს ჰგავდა. ის თანამედროვე ძუძუმწოვრების ნათესავი იყო. ცხოვრობდა 200 მილიონი წლის წინათ.*

ალითად: ადამიანებს აქვთ საჭრელად (საჭრელი კბილები და ეშვები) და საღეჭად (მცირე საღეჭი და მთავარი საღეჭი კბილები), მოდიფიცირებული კბილები.

ძუძუმწოვრების ადრეული ევოლუცია

ძუძუმწოვრები ამნიოტების ჯგუფს სინაფსიდებს მიეკუთვნება. არაძუძუმწოვარ სინაფსიდებს არ აქვთ ბალანი, დათვებივით დადიან და დებენ კვერცხს. სინაფსიდების განმასხვავებელი ნიშანი არის საფეთქელის ნაპრალი. საფეთქლის ნაპრალი განლაგებულია თვალის ნაპრალის უკან, თავის ქალის ორივე მხარეს. ადამიანებსაც აქვთ საფეთქლის ნაპრალი; ადამიანის ყბების კუნთები გადიან საფეთქელის ნაპრალში და ემაგრებიან საფეთქელს. ყბები ევოლუციის პროცესში განვითარდნენ არაძუძუმწოვრების სინაფსიდებიდან. არაძუძუმწოვრების ყბების შემართებელი ძვლებიდან ორი შევიდა ძუძუმწოვრების შუა ყურის შემადგენლობაში (სურათი 34.32).

სინაფსიდებმა დიდ ზომას მიაღწიეს პერმული პერიოდის დროს. ისინი, როგორც ბალახისმჭამელი, ასევე და მტაცებელი ცხოველები იყვნენ. საკმაოდ დიდი დროის განმავლობაში დომინანტი ოთხფეხიანები იყვნენ. პერმულ-ტრიასულმა გადაშენებამ მათ დიდი ზიანი მიაყენა. მათი მრავალფეროვნება შემცირდა ტრიასის განმავლობაში. ძუძუმწოვრების მსგავსი სინაპსიდები გაჩნდნენ ტრიასული პერიოდის ბოლოს 200 მილიონი წლის წინათ. მართალია, ისინი ჯერ ნამდვილი ძუძუმწოვრები არ იყვნენ, მაგრამ გაუჩნდათ ძუძუმწოვრებისთვის დამახასიათებელი რიგი თვისებები. ეს თვისებები განასხვავებდნენ ძუძუმწოვრებს სხვა ამნიოტებისგან. პირველი ძუძუმწოვრები მცირე ზომის ცხოველები იყვნენ. სხეული ალბათ ბალნით ჰქონდათ დაფარული. როგორც ჩანს, ისინი ღამის ცხოველები იყვნენ და მწერებით იკვებებოდნენ. მათ ალბათ უფრო ინტენსიური ნივთიერებათა ცვლა ახასიათებდათ, ვიდრე სხვა სინაპსიდებს. მაგრამ ისინი ჯერ კვერცხიმდებელები რჩებოდნენ.

პირველი ნამდვილი ძუძუმწოვრები გაჩნდნენ იურულ პერიოდის განმავლობაში. ისინი რამდენიმე ევოლუციურ შტოდ გაიყვნენ. ბევრი მათგანი გადაშენდა. მეზოზოური ერის განმავლობაში თითქმის ყველა ძუძუმწოვარი თანამედროვე მიწის მთხრელი ბიგას ზომის იყო. პატარა ზომას ხსნიან იმით, რომ დიდი ცხოველების ეკოლოგიურ ნიშას ამ დროს დინოზავრები ფლობდნენ.

მეზოზოური ერის განმავლობაში გაჩნდა თანამედროვე ძუძუმწოვრების სამი ძირითადი ევოლუციური ხაზი: monotremes (ერთგასავლიანი კვერცხისმდებლები) marsupials (ჩანთოსნები) და eutherians (პლაცენტური ძუძუმწოვრები). გვიანი ცარცის პერიოდის განმავლობაში, დიდი დინოზავრების, პტეროზავრების და ზღვის რეპტილიების გადაშენების შემდეგ ძუძუმწოვრებში მოხდა ადაპტური რადიაცია. ამის შედეგად გაჩნდნენ დიდი ზომის მტაცებლები და ბალახისმჭამელი ცხოველები. ასევე ფრენის უნარის მქონე და წყლის ძუძუმწოვრები.

ერთგასავლიანები

ერთგასავლიანები დღეს მარტო ავსტრალიაში და ახალ გვინეაში ბინადრობენ. ისინი წარმოდგენილნი არიან ერთი იხვნისკარტის ერთი და ექიდნის ორი სახეობით (ეკლიანი ექიდნები). ერთგასავლიანები დებენ კვერცხს. ეს თვისება პრიმიტიულია ამნიოტებისთვის. ის დამახასიათებელია რეპტილიების უმეტესობისთვის (სურათი 34.33). ერთგასავლიანებს ძუძუმწოვრების მსგავსად აქვთ ბალანი და წარმოქმნიან რძეს. მაგრამ მათ ძუძუს დვრილები არ აქვთ. რძის სეკრეცია ხდება დედის მუცელზე არსებულ ჯირკვლებში. პატარები, გამოჩეკვის შემდეგ რძეს დედის ბალნიდან იწოვენ.

სურათი 34.33 მოკლენისკარტიანი ექიდნა (Tachyglossus aculeatus) არის ავსტრალიური ერთგასავლიანი. ერთგასავლიანებს აქვთ ბალანი და აწარმოებენ რძეს. მაგრამ მათ არ



▲ *სურათი 34.34* ***ავსტრალიური ჩანთოსანი მოკლენისკარტიანი ექიდნა (თაცჰიმგლოსსუს აცულეატუს).*** *ჩანთოსნებს აქვთ თმა და ნაშიერებს რძით კვებავენ, მაგრამ არა აქვთ ძუძუს თავები. ჩანთოსნები ერთადერთი ძუძუმწოვრებია, რომლებიც კვერხებს დებენ. (ჩანართი)*

აქვთ ძუძუს თავები. ერთგასავლიანები ერთადერთი კვერცხსმდებელი ძუძუმწოვრები არიან (დანართი).

ჩანთოსნები

ოპოსუმი, კენგურუ და კოალა არიან ჩანთოსნები. ჩანთოსნებს და პლაცენტარულ ძუძუმწოვრებს საერთო შეძენილი თვისებები აქვთ. ეს ნიშნები არ აქვს ერთგასავლიანებს. ჩანთოსნებს და პლაცენტარულებს აქვთ უფრო ინტენსიური ნივთიერებათა ცვლა და ძუძუები. ძუძუების სარძევე ჯირკვლებში ხდება რძის წარმოქმნა. ჩანთოსნები და პლაცენტარულები ცოცხალმშობიარე ცხოველები არიან. ემბრიონი ვითარდება მდედრის სასქესო ტრაქტში — საშვილოსნოში. გარე ემბრიონულ მემბრანებს ჩანასახი ასინთეზებს. ეს მემბრანები და საშვილოსნოს შრეები ერთად ქმნიან პლაცენტას. პლაცენტის მეშვეობით საკვები დედის სისხლიდან ხვდება ემბრიონში.

ჩანთოსანების ნაშიერები განვითარების ადრეულ საფეხურზე იბადებიან. ისინი ემბრიონულ განვითარებას ძიძობის პერიოდში ამთავრებენ. სახეობების უმეტესობაში მდედრს აქვს მუცლის კანის ნაკეცი. ეს ნაკეცი ქმნის ჩანთას. დედა უვლის პატარებს, რომლებიც ჩანთაში აგრძელებენ განვითარებას **(სურათი 34.34 ა)**. მაგალითად: წითელი კენგურუ დაბადებისას არის ფუტკრის ზომის. ის განაყოფიერებიდან 33 დღეში იბადება. უკანა კიდურები დაბადებისას ჩანასახოვან მდგომარეობაში აქვს. წინა კიდურები კი საკმაოდ ძლიერია. მას შეუძლია წინა კიდურების დახმარებით გამოცოცდეს დედის სასქესო ტრაქტიდან და ჩანთაში გადაინაცვლოს. ჩანთა დედის სხეულის წინა ნაწილისკენ იხსნება. მოგზაურობა ჩანთის გახსნილ მხარემდე რამდენიმე წუთს გრძელდება. სხვა სახეობებში ჩანთა დედის სხეულის უკანა მხრისკენ იხსნება. ბანდიკუტების შემთხვევაში ეს თვისება იცავს პატარას, როცა დედა მიწაში ეფლობა **(სურათი 34.34 ბ)**.

მეზოზოური ერის განმავლობაში ჩანთოსნები მთელ მსოფლიოში ყვაოდნენ. დღეს ისინი დარჩნენ მარტო ავსტრალიაში და ჩრდილოეთ და სამხრეთ ამერიკაში. ჩანთოსნების ბიოგეოგრაფია არის ბიოლოგიური და გეოგრაფიული ევოლუციის ურთიერთკავშირის მაგალითი (იხილეთ თავი 26). პანგეას დაშლის შემდეგ, სამხრეთი ამერიკა და ავსტრალია განცალკევებულ კონტინენტებად იქცნენ. იქ მცხოვრები ჩანთოსნები იზოლაციის გამო დასცილდნენ პლაცენტარულებს. ამავე დროს ჩრდილოეთ კონტინენტებზე დაიწყო პლაცენტარული ცხოველების ადაპტური რადიაცია. ავსტრალია სხვა კონტინენტებს მოწყვეტილია ადრეული კაინოზოური ერის დროდან, დაახლოებით 65 მილიონი წლის განმავლობაში. კონვერგენტულმა ევოლუციამ გამოიწვია ავსტრალიაში ჩასნთოსნების მრავალფეროვნება. მსოფლიოს სხვა კუთხეებში ამავე როლს პლაცენტარული ცხოველები ასრულებდნენ. ისინი მსგავს ეკოლოგიურ ნიშებს დაეუფლნენ. (**სურათი** 34.35) პალეოგენის განმავლობაში სამხრეთ ამერიკაშიც იყო



(ა) ახალგაზრდა პოსუმი *(Trichosurus vulpecula). ჩანთოსნების ნაშიერი განვითარების შედარებით ადრეულ სტადიაზე იბადება. ნაშიერი დედის ჩანთაში ემაგრება ძუძუს დვრილს. ასე ის იკვებება და ამთავრებს ემბრიონულ განვითარებას.*



ბ) გრძელცხვირა ბანდიკუტი *(Perameles nasuta) ბანდიკუტების უმეტესობა კარგად თხრის ნიადაგს, იკვებებიან მწერებით, პატარა ხერხემლიანებით და მცენარეულობითაც. დედის ჩანთა იხსნება სხეულის უკანა მხარისკენ. ეს იცავს პატარას ჭუჭყისგან, როცა დედა მიწას თხრის. სხვა ჩანთოსნების, მაგალითად, კენგურუს ჩანთა სხეულის წინა მხარეს იხსნება.*

▲ *სურათი 34.34* ***ავსტრალიური ჩანთოსნები***



▲ *სურათი 34.35* ***ჩანთოსნების და პლაცენტარული ძუძუმწოვრების ევოლუციური კონვერგენცია.*** *სურათში მასშტაბი დაცული არ არის.*

ჩანთოსნების მრავალფეროვანი ფაუნა. მაგრამ შემდეგ მოხდა პლაცენტარული ცხოველების რამდენიმე მიგრაცია. ერთ-ერთი ყველაზე მნიშვნელოვანი მიგრაცია მოხდა დაახლოებით 3 მილიონი წლის წინათ. ამ დროს სამხრეთი და ჩრდილოეთი ამერიკა პანამით გაერთიანდა. ამას მოჰყვა ცხოველების ორმხრივი გადაადგილება ხმელეთის ხიდის გავლით. დღეს ავსტრალიის რეგიონის გარეთ ჩანთოსნების მხოლოდ სამი ოჯახი ბინადრობს. ჩრდილოეთ ამერიკაში არის მხოლოდ ერთი სახეობა – ოპოსუმი.

პლაცენტარული ძუძუმწოვრები

პლაცენტარულ ძუძუმწოვრებს პლაცენტარულებს იმის გამო უწოდებენ, რომ მათი პლაცენტა ჩანთოსნების პლაცენტაზე უფრო რთულად არის აგებული. პლაცენტარულებს, ჩანთოსნებთან შედარებით, მაკეობის უფრო დიდი დრო ახასიათებთ. პლაცენტარულები ემბრიონულ განვითარებას საშვილოსნოში ამთავრებენ. მათ დედასთან პლაცენტა აერთიანებთ. პლაცენტა დედასა და მის განვითარებად შვილს შორის პირადულ და ხანგრძლივ კავშირს უზრუნველყოფს.

პლაცენტარულების თანამედროვე რიგები გვიანი ცარცის პერიოდში წარმოიქმნენ. 34.36 სურათზე გამოსახულია პლაცენტარულების ძირითადი რიგები. ასევე ამ რიგების შესაძლო ფილოგენეტური ნათესაური კავშირები სხვა რიგებთან, ერთგასავლიანებთან და ჩანთოსნებთან.

პრიმატები

პრიმატებში (ძუძუმწოვრების რიგი) შედიან ლემურები, ანთრები, მაიმუნები და ადამიანისმაგვარი მაიმუნები. ადამიანები შედიან ადამიანისმაგვარი მაიმუნების ჯგუფში.

პრიმატების შეძენილი თვისებები. პრიმატების უმეტესობას წინა და უკანა კიდურები აქვს (ხელები და ფეხები). კიდურები ადაპტირებულია საგნების დაჭერისთვის. თითების ფრჩხილები ბრტყელია. სხვა ძუძუმწოვრებს აქვთ ვიწრო კლანჭები. ხელებს და ფეხებს სხვა დამახასიათებელი ნიშ-



▲ *სურათი 34.37* ***ლემურის სახეობა — სიფაკა (****Propithecus vereauxi coquereli****).***

სურათი 36.36

ვვლევა: ძუძუმწოვრების მრავალფეროვნება

ძუძუმწოვრების ფილოგენეტიკური კავშირები

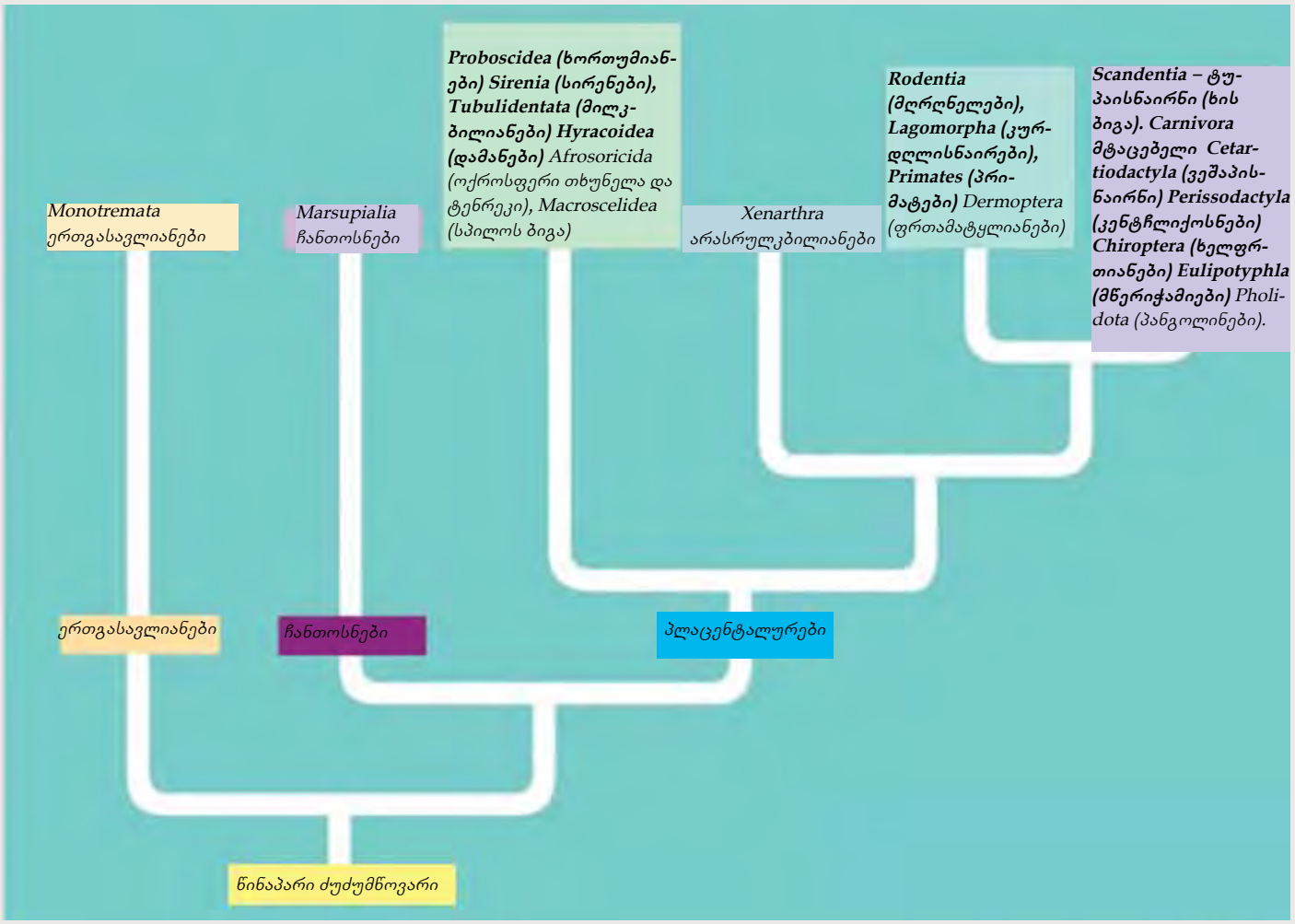
ნამარხების განხილვამ აჩვენა, რომ ერთგასავლიანები გამოეყვნენ სხვა ძუძუმწოვრებს დაახლოებით 200 მილიონი წლის წინათ. ჩანთოსნები კი გამოეყვნენ უმაღლეს ცხოველებს (პლაცენტიანებს) დაახლოებით 180 მილიონი წლის წინ. მოლეკულური გამოკვლევების დახმარებით შესაძლებელი გახდა პლაცენტიანების რიგებს შორის ევოლუციური კავშირების დადგენა. თუმცა კონსესუსი ფილოგენეტიკური ხის თაობაზე ჯერ მიღწეული არ არის. ერთ-ერთი ჰიპოთეზის თანახმად, (ეს ჰიპოთეზა ასახულია აქ გამოხატულ ფილოგენეტიკურ ხეზე) პლაცენტიანების რიგი ოთხ მთავარ კლადად იყოფა.

პლაცენტალურების ეს კლადა განვითარდა აფრიკაში, მაშინ, როცა კონტინენტი სხვა ხმელეთისგან იზოლირებული იყო (ამ კლადაში შედიან ხმელეთის უდიდესი თანამედროვე ცხოველები. მაგ: აფრიკული სპილო), ასევე ძალიან პატარა, 10 გრამზე ნაკლები წონის სახეობები.

ამ კლადას ყველა წევრი, რომელებმაც განიცადეს ადაპტური რადიაცია სამხრეთ ამერიკაში შედის რიგ Xenarthra – პლაცენტარული ძუძუმწოვრების ჯგუფში. ერთი სახეობა, ზოლებიანი არმადილა ბინადრობს შეერთებული შტატების სამხრეთში.

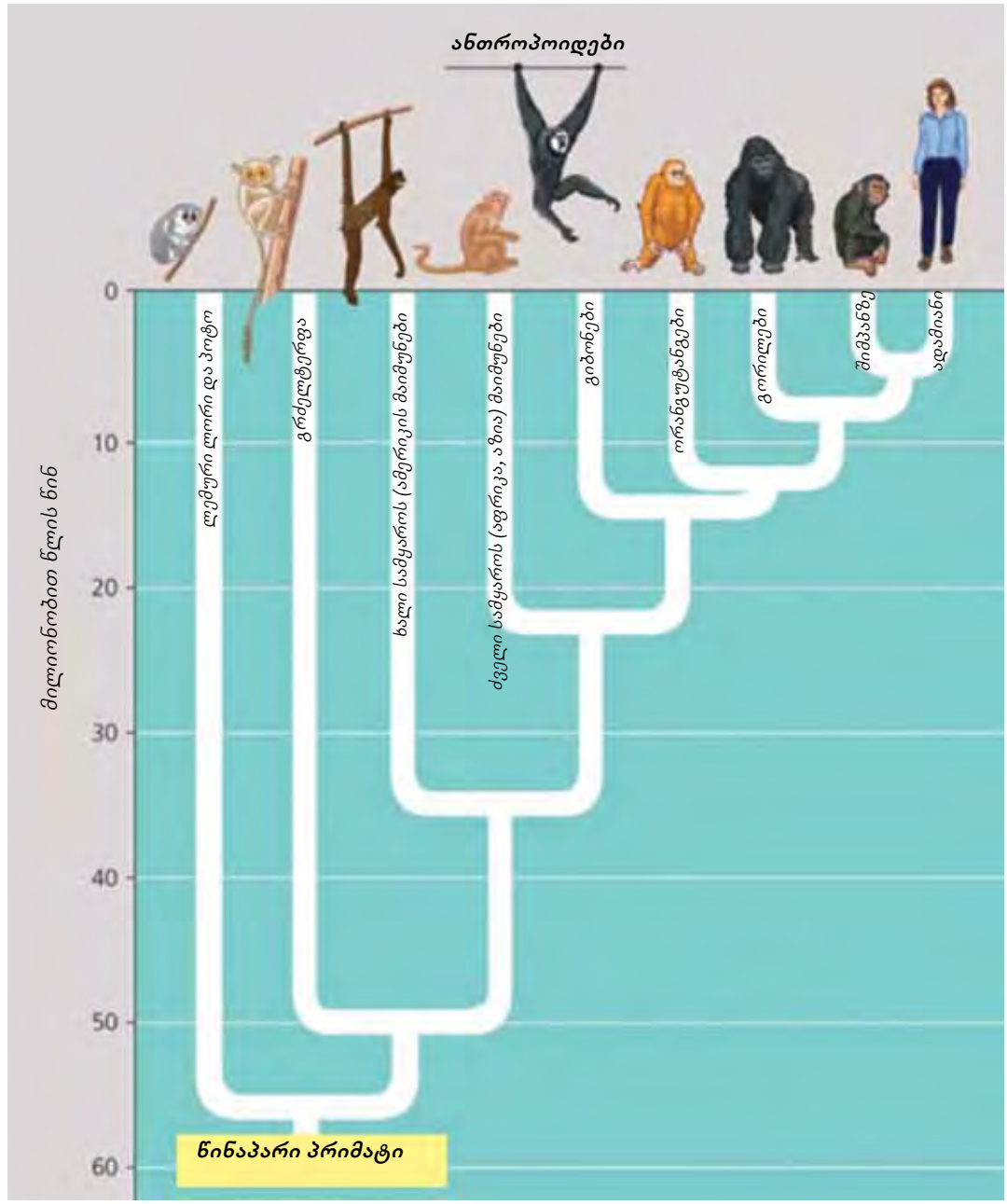
ეს პლაცენტარულების უდიდესი კლადაა. აქ შედის ძუძუმწოვრების ყველაზე მრავალრიცხოვანი ჯგუფი — რიგი მღრღნელები (1 770 სახეობა). ადამიანი ეკუთვნის პრიმატების რიგს.

ამ მრავალფეროვან კლადაში შედიან ხმელეთის, ზღვისა და ერთადერთი მფრინავი ძუძუმწოვრები — ღამურები. იზრდება ნაპოვნი ნამარხების რაოდენობა, მაგალითად ეოცენის ფენებიანი ვეშაპი. ამ ნამარხის გამოკვლევით ვასკვნით, რომ ვეშაპი იგივე რიგში შედის (Cetartiodactyla) სადაც ძროხა, ღორი და ჰიპო.



▲ *სურათი 34.38* ***ძუძუმწოივრების სავარაუდო ფილოგენეტური ხე.*** *ძუძუმწოვრების 20-ვე თანამედროვე რიგი ჩამოთვლილია ხის კენწეროში. ბოლდით დაბეჭდილი რიგები გამოსახულია ამ ნაწილის პირველ გვერდზე.*

რიგი და მაგალითები	ძირითადი თვისებები	რიგი და მაგალითები	ძირითადი თვისებები
ერთგასავლიანები ექიდნა, იხვნისკარტა.  ექიდნა	დებენ კვერცხს, არა აქვთ ძუძუს დვრილები, ნაშიერები რძეს ილოკავენ დედის ბალანიდან	ჩანთოსნები: კენგურუ ოპოსუმი, კოალა  კოალა	ემბრიონი დედის ჩანთაში ამთავრებს განვითარებას
ხორთუმიანები: სპილო  აფრიკული სპილო	გრძელი კუნთოვანი ხორთუმი, სქელი, უბალნო ტყავი, დაგრძელებული ზედა საჭრელი კბილები - ეშვები.	მილკბილიანები –აადვარკი  აადვარკი	კბილები შედგება მრავალი თხელი შეზრდილი მილისგან. ჭამს ჭიანჭველებს და ტერმიტებს.
სირენები: ლამანტინი, დიუგონი.  ლამანტინი	წყლის ცხოველები, ფარფლისმაგვარი წინა კიდურები, უკანა კიდურები არა აქვთ. იკვებებიან მცენარეებით.	დამანისნაირები დამანები  მთის დამანი.	მოკლე ფეხები, სქელი მოკლე კუდი, მცენარეებით იკვებება, რთული, მრავალკამერიანი კუჭი.
Xenarthra არასრულკბილიანები ზარმაცა, ჭიანჭველჭამია  არმადილი	კბილები ან რედუცირებული აქვთ ან საერთოდ არა აქვთ. იკვებებიან მცენარეებით (ზარმაცა) ან მტაცებლები არიან (ჭიანჭველჭამია, არმადილი)	მღრღნელები – ციყვი, თახვი, ვირთხა, თაგვი, მაჩვ ზღარბა  წითელი ციყვი	დანის მსგავსი მუდმივად მზარდი საჭრელი კბილები, დაცვეთილი ღრღნისგან. იკვებებიან მცენარეებით
კურდღლისნაირები – ბოცვერები, კურდღლები, პიკა  კალიფორნიული კურდღელი	საჭრელის მსგავსი მჭრელი კბილები, უკანა ფეხები წინა ფეხებზე გრძელია, ადაპტირებულია სირბილისთვის და ხტომისთვის.	პრიმატები: ლემურები, მაიმუნები, ადამიანისმაგვარი მაიმუნები, ადამიანი.  ოქროსფერი ლომის ტამარინი	დაპირისპირებული პირველი თითი, თვალები წინ იხედებიან, ტვინის ქერქი კარგად განვითარებული, ყველაფრისმჭამელები.
მტაცებლები – ძაღლები, მგლები, დათვები, კატები, სინდიოფალები, წავი, სელაპები, ზღვის ლომი  კოიოტი	ბასრი წაწვეტებული ეშვები, და საღეჭი კბილები — მტაცებლები.	კენტჩლიქოსნები: ცხენი, ზებრა, ტაპირი, მარტორქა.  ინდური მარტორქა	თითების კენტი რაოდენობის მქონე ჩლიქები ყოველ ფეხზე. იკვებებიან მცენარეებით.
Cetartiodactyla Artiodactyla *(ვეშაპწყვილჩლიქოსნები, წყვილჩლიქოსნები)* ცხვარი, გოჭი, ძროხა, ჟირაფი.  მსხვილრქოსანი	თითების წყვილი რაოდენობის ჩლიქები ყველა ფეხზე. იკვებებიან მცენარეებით.	ხელფრთიანები: ღამურები  ხილის ღამურა	ფრენისთვის ადაპტირებული. კანის ნაკეცი გაჭიმულია უკანა და წინა კიდურების გრძელ თითებს შორის. მტაცებლები ან მცენარეებით იკვებებიან.
ვეშაპები – ვეშაპები, დელფინები, ზღვის ღორი  წყნარი ოკეანის თეთრგვერდა ზღვის ღორი)	წყლის ცხოველი, გლუვი ფორმის სხეული, ნიჩბისმაგვარი წინა კიდურები, უკანა კიდურები არა აქვს. კანქვეშა ცხიმის სქელი ფენა, მტაცებელი.	*Eulipotyphla.* – მწერიჭამიები. ზოგი თხუნელა, ან ბიგა  ვარსკვლავცხვირა თხუნელა	იკვებებიან ძირითადად მწერებით და პატარა ზომის უხერხემლოებით.



▶ *სურათი 34.38* ***პრიმატების ფილოგენეტიკური ხე.*** *პრიმატების ნამარხებიდან ჩანს, რომ ანთროპოიდების დივერგენცია (გამოყოფა) სხვა პრიმატებისგან დაიწყო 50 მილიონი წლის წინათ. ახალი და ძველი სამყაროს მაიმუნები და ჰომინოიდები (კლადა, სადაც შედიან გიბონები, ორანგუტანგები, გორილები, შიმპანძეები და ადამიანები) გამოეყვნენ სხვა პრიმატებს (ცალკე ევოლუციური ხაზის სახით) 30 მილიონი წლის წინათ. ადამიანების ხაზი გამოეყო სხვა ჰომინოიდებს დაახლოებით 5-7 მილიონი წლის წინათ.*

ნებიც აქვს, მაგალითად: კანის ნაკეცები თითებზე (ამ ნიშანს იყენებენ თითის ანაბეჭდის აღების დროს). სხვა ძუძუმწოვრებთან შედარებით პრიმატებს დიდი ტვინი და მოკლე ყბები აქვთ. ამის გამო, სახე ბრტყელ ფორმას იღებს. პრიმატების თვალები სახის წინა ნაწილში ერთმანეთთან ახლოს არის წინ განლაგებული. ამიტომ, ისინი წინ იხედებიან. პრიმატებს ახასიათებთ შედარებით კარგად განვითარებული მშობლიური ზრუნვა და რთული სოციალური ქცევა.

ადრეული პრიმატები ალბათ ხეებზე ბინადრობნენ. პრიმატების ბევრი თვისება არის ხეებზე ცხოვრებასთან დაკავშირებული ადაპტაცია. პრიმატებს ხელებითა და ფეხებით შეუძლიათ საგნების დაჭერა. ეს თვისება ეხმარებათ ტოტებზე გადაადგილების დროს. ადამიანის გარდა, ყველა თანამედროვე პრიმატს აქვს დიდი ცერა თითი. ცერა თითი სხვა თითებისგან საკმაოდ არის გამოყოფილი. ამიტომ, მათ შეუძლიათ ტოტებს ფეხებით ჩაეჭიდონ. ყველა პრიმატის ხელების პირველი თითი შედარებით მობილურია და სხვა თითებისგან არის განცალკევებული. მაგრამ ანთროპოიდებში (მაიმუნები, ადამიანისმაგვარი მაიმუნები და ადამიანები) ცერა თითი მთლიანად განცალკევებულია. განცალკევებული თითი საშუალებას აძლევს მათ, შეეხონ ცერა თითით იმავე ხელის სხვა თითების ბოლოს (თითების ნაკეცების მხარეს). მაიმუნებში და ადამიანისმაგვარ მაიმუნებში მოპირდაპირე თითი მოქმედებს საგნების დაჭერაში. ადამიანებში ძვლების განსხვავებულმა განაპირობა პირველი თითის გამოყენება უფრო ზუსტ მანიპულაციებში. ადამიანის ხელის უნიკალური მოქნილობა



(ა) ახალი სამყაროს (ამერიკის) მაიმუნები: ამ მაიმუნებს მაგალითად: ობობა მაიმუნს (რომელიც ამ სურათზეა გამოხატული), საიმირსა და კაპუჩინს აქვთ გრძელი კუდი. მათ შეუძლიათ კუდი ტოტს შემოახვიონ და მასზე დაეკიდნენ. ამ მაიმუნების ნესტოები გვერდებზე იხსნება.



(ბ) ძველი სამყაროს მაიმუნები. ძველი სამყაროს მაიმუნებს არა ქვთ ისეთი კუდი, რომ ხის ტოტებს ჩაეჭიდნონ, მათი ნესტოები ქვევით იხნება, ამ ჯგუფში შედიან ანთრები, (ამ სურათზეა გამოხატული) მანდრილი, ბაბუინი და მაკაკა რეზუსი.

▲ *სურათი 34.39* **ახალი და ძველი სამყაროს მაიმუნები**

შედეგია თაობათა შორის მემკვიდრეობითი ცვალებადობის. ეს თვისება შევიძინეთ ხეებზე მობინადრე წინაპრებისგან. ხეებზე გადაადგილება ითხოვს შესანიშნავ კოორდინაციას მხედველობასა და ხელებს შორის. ორი თვალის მხედველობის არე ერთმანეთს გადაეფარება, რაც აძლიერებს მხედველობის სიმკვეთრეს. ეს დიდ უპირატესობას ქმნის ხეებზე მოძრაობისას (ხის ერთი ტოტიდან მეორეზე გადახტომის დროს).

თანამედროვე პრიმატები.

თანამედროვე პრიმატების სამი ჯგუფი არსებობს: მადაგასკარის ლემურები **(სურათი 34.37)**, ტროპიკული აფრიკის და სამხრეთი აზიის ლორი და პოტო; სამხრეთ-აღმოსავლეთ აზიაში მობინადრეები და ანთროპოიდები. ანტროპოიდებში შედიან მთელ მსოფლიოში გავრცელებული მაიმუნები და ჰომინოიდები. უძველესი ანთროპოიდების ნამარხები აღმოჩენილია შუა ეოცენის პლასტებში (დაახლოებით 45 მილიონი წელი), ჩინეთში. ამ ნამარხებიდან ჩანს, რომ ისინი უფრო ახლოს დგას ანთროპოიდებთან **(სურათი 34.38)**. 34.38 სურათზე ჩანს, რომ მაიმუნები არ ქმნიან მონოფილეტურ ჯგუფს.

ნამარხებიდან ჩანს, რომ ამერიკაში (სამხრეთ ამერიკაში) მაიმუნები პირველად ოლიგოცენის განმავლობაში გაჩნდნენ. ამ დროისთვის სამხრეთი ამერიკა და აფრიკა ერთმანეთს დაცილდნენ. პირველი მაიმუნები ალბათ განვითარდნენ მსოფლიოს სხვა კუთხეებში (აფრიკაში და აზიაში). სამხრეთ ამერიკამდე მიღწევა სხვადასხვა გზით შეეძლეს. მოტივტივე ხეებით ან მორებით მოგზაურობდნენ აფრიკიდან ამერიკამდე. მნიშვნელოვანია ვიცოდეთ, რომ ახალი და ძველი სამყაროს მაიმუნები მილიონი წლის განმავლობაში დაცილებულები იყვნენ ერთმანეთს და დამოუკიდებლად ვითარდებოდნენ. ამის შედეგად მათ განიცადეს დამოუკიდებელი ადაპტური რადიაცია (**სურათი** 34.39). ახალი სამყაროს მაიმუნების ყველა სახეობა არის ხის ბინადარი. ძველი სამყაროს სახეობებს შორის იყვნენ როგორც ხის, ისე ხმელეთის სახეობები. ორივე ჯგუფში შემავალი მაიმუნების უმეტესობა დღის ცხოველებია (აქტიურები არიან დღის განმავლობაში). როგორც წესი, ისინი ჯგუფებს ქმნიან და სოციალური ქცევა ახასიათებთ.

ანტროპოიდების სხვა ჯგუფში — ჰომინოიდებში შედიან პრიმატები, რომლებსაც ადამიანისმაგვარ მაიმუნებს ეძახიან **(სურათი 34.40)**. ამ ჯგუფში შედის გვარი Hylobates (გიბონები), pongo (ორანგუტანები) Gorilla (გორილები), Pan (შიმპანზე და ბონობო) და Homo (ადამიანი). ჰომინოიდები გამოეყვნენ ძველი სამყაროს მაიმუნებს 20-25 მილიონი წლის წინათ. დღეს ჰომინოიდები (ადამიანის გარდა) მარტო ძველი სამყაროს ტროპიკულ რეგიონებში ბინადრობენ. თანამედროვე ჰომინოიდები, გიბონების გარდა, მაიმუნებზე უფრო დიდი ზომის არიან. ყველა თანამედროვე ჰომინოიდს აქვს სხეულის პროპორციებთან შედარებით გრძელი მკლავები და მოკლე ფეხები. კუდი მათ არ აქვთ. ადამიანის გარდა ყველა ჰომინოიდა რაღაც დროს ხეებზე ატარებს. გიბონები და ორანგუტანგები ძირითადად ხეებზე ბინადრობენ. სოციალ-



(ა) *გიბონები, მაგალითად მიულერის გიბონი, ბინადრობენ მხოლოდ სამხრეთ-აღმოსავლეთ აზიაში. მათი ძალიან გრძელი ხელები და თითები ადაპტირებულია ხეებზე გადაადგილებასთან.*



(ბ) *ორანგუტანგები არიან ფთხილი, ინდივიდუალური ცხოველები. ბინადრობენ სუმატრას და ბორნეოს ტენიან ტყეებში. ისინი უმეტეს დროს ხეებზე ატარებენ. მიაქციეთ ყურადღება ფეხს, რომლითაც მათ საგნების დაჭერა შეუძლიათ და მოპირდაპირე ცერა თითს.*



(გ) *გორილა ადამიანის მაგვარ მაიმუნებს შორის ყველაზე დიდია. ზოგი მამრი თითქმის 2 მეტრია სიმაღლეში და 200 კგ-ს იწონის. ბინადრობენ მხოლოდ აფრიკაში. იკვებებიან მცენარეებით. ცხოვრობენ ჯგუფებად. ჯგუფში 20-მდე ინდივიდია*



(დ) *შიმპანზე ბინადრობს ტროპიკულ აფრიკაში, ძირავთ ხეებზე, იკვებებიან ასევე ხეებზე, მაგრამ დროის საკმაოდ დიდ ნაწილს მიწაზეც ატარებენ, შიმპანზე ძალიან ჭკვიანი, ადამიანის მაგვარი მაიმუნია. აქვს კომუნიკაციის შესანიშნავი უნარი. ის სოციალური ცხოველია.*



(ე) *ბონობო შიმპანზეს ახლო ნათესავია, მაგრამ უფრო მცირე ზომის არის. ბონობო დღეს მარტო აფრიკის კონგოში გვხვდება.*

▲ *სურათი 34.40* ***ჰომინოიდები (ადამიანის მაგვარი მაიმუნები)***

ური ორგანიზაცია ჰომინოიდებში ცვალებადია: მაგალითად, გორილები და შიმპანზეები ძალიან მაღალი სოციალურობით გამოირჩევიან. ჰომინოიდების ტვინი სხეულის ზომასთან შედარებით უფრო დიდია, ვიდრე სხვა პრიმატების ტვინი. მათი ქცევა კი უფრო მრავალფეროვანია.

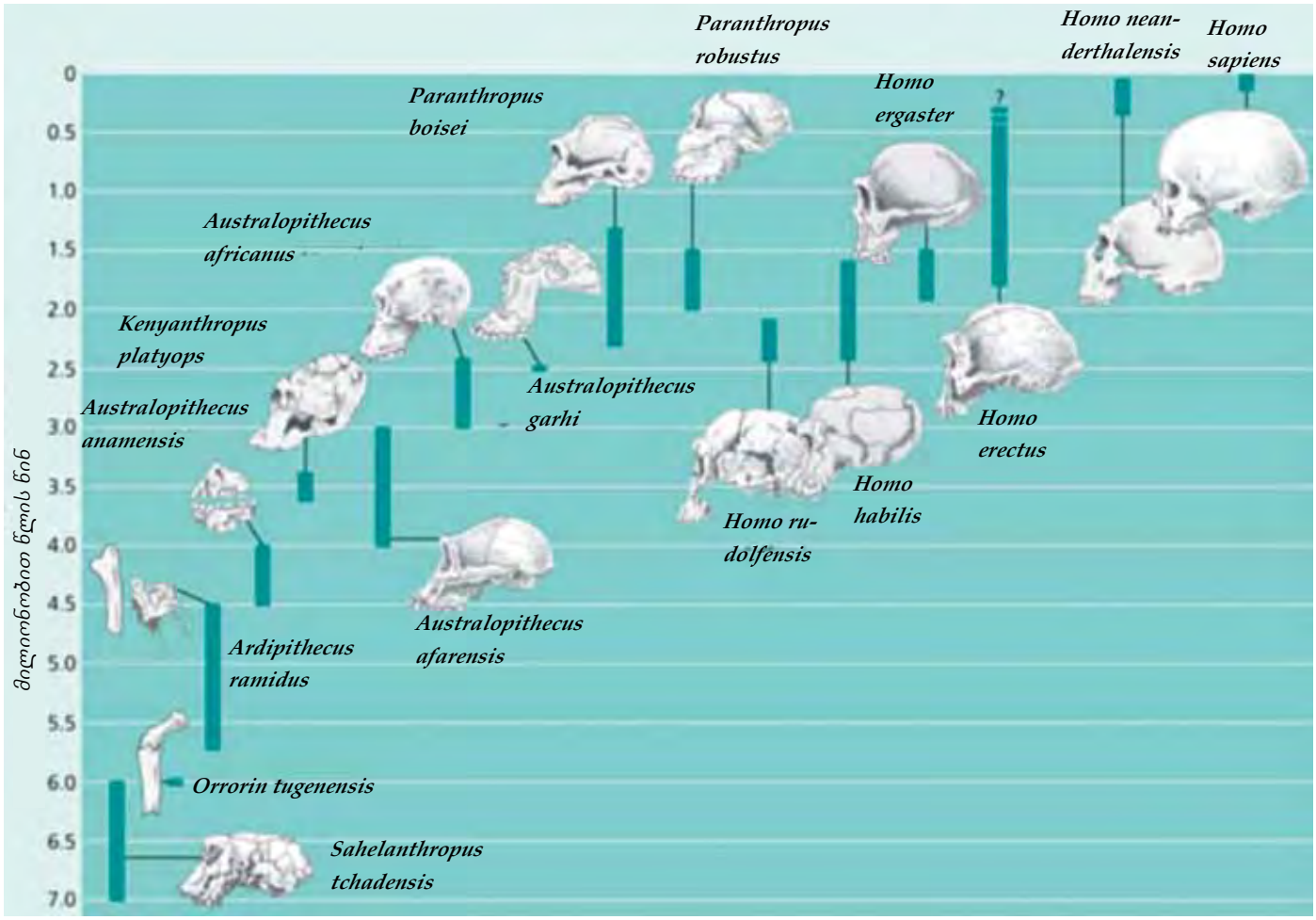
კონცეფცია ტესტი 34.7

1. განასხვავეთ ერთგასავლიანები, ჩანთოსნები და პლაცენტარულები მშობლიური მზრუნველობის მიხედვით.
2. ჩამოთვალეთ პრიმატების მინიმუმ ხუთი შეძენილი თვისება.

კონცეფცია 34.8

ადამიანები არიან ჰომინოიდები. ისინი დადიან ორ ფეხზე და დიდი მოცულობის ტვინი აქვთ

ჩვენ ვიმოგზაურეთ დედამიწაზე არსებული სიცოცხლის მრავალფეროვნებაში და მივაღწიეთ ჩვენს სახეობას ანუ Homo sapiens-ს. ჰომო საპიენსი არსებობს დედამიწაზე დაახლოებით 160 000 წლის განმავლობაში. სიცოცხლე დედამიწაზე კი 3,5 მილიარდი წლის წინათ გაჩნდა. სიცოცხლის არსებობის დროსთან შედარებით ადამიანი ახალი სახეობაა — ევოლუციური სიახლეა.



▲ სურათი 34.41 **ჰომინიდების ზოგი სახეობის განვითარების დრო.** *ნამარხების უმრავლესობა ნაპოვნია აღმოსავლეთ და სამხრეთ აფრიკაში. როგორც წესი, დედამიწაზე ერთდროულად ორი ან მეტი ჰომინიდის სახეობა არსებობდა. ზოგი სახეობის სახელი დასაზუსტებელია, ვინაიდან სახელებში აისახება ჩონჩხის აგებულებაზე ჩატარებული ფილოგენეტური კვლევების შედეგები. სახელში ასევე აისახება ჰომინიდების ბიოგეოგრაფიის შესახებ გამართული დებატების შედეგები.*

ადამიანის შემქნილი თვისებები

ადამიანს სხვა ჰომინოიდებისგან გარკვეული თვისებები განასხვავებენ. ყველაზე თვალსაჩინო თვისებაა გამართული სიარული (ორ ფეხზე სიარული). ადამიანის ტვინი გაცილებით დიდი მოცულობის არის, ვიდრე სხვა ჰომინოიდების ტვინი. ადამიანებს შეუძლიათ ლაპარაკი, ენების ათვისება, აბსტრაქტული (სიმბოლური) აზროვნება და სხვადასხვა სირთულის იარაღების შექმნა. ადამიანებს რედუცირებული აქვთ ყბის ძვლები და ყბის კუნთები. საჭმლის მომნელებელ ტრაქტი შედარებით მოკლეა. დღეს მიმდინარეობს ადამიანისა და შიმპანზის გენომების შედარებითი შესწავლა. ამის შედეგად გროვდება ინფორმაცია გენომებს შორის სხვაობაზე მოლეკულურ დონეზე. ჩვენი და შიმპანზეების გენომის 99% მსგავსია. მაგრამ დარჩენილი 1%-იც საკმაოდ დიდი რიცხვია, ვინაიდან ადამიანის გენომი შედგება 3 მილიარდი ფუძე წყვილისგან.

გენეტიკური სხვაობა განასხვავებს ადამიანებს სხვა თანამედროვე ჰომინოიდებისგან. შეძენილი ფენოტიპური თვისებები ჩაწერილია გენომში. ჩვენს წინაპრებს, ჩვენი სახეობის გაჩენამდე დიდი ხნით ადრე, გაუჩნდა ბევრი ახალი თვისება. ამ თავში ჩვენს ზოგ წინაპარს განვიხილავთ და ვნახავთ, როგორ გაჩნდა ეს თვისებები.

ადრეული ჰომინიდები

მეცნიერებას ადამიანის წარმოშობაზე ჰქვია პალეოანთროპოლოგია. პალეოანთროპოლოგები აწარმოებენ გათხრებს. გათხრების განმავლობაში მათ აღმოაჩინეს მრავალი გადაშენებული ჰომინიდების ნამარხები (ჩონჩხისა და თავის ქალას ნაწილები). ეს ნამარხები დაახლოებით 20 სახეობას ეკუთვნიან. ნაპოვნი ძვლები აგებულებით უფრო ჰგვანან ადამიანის შესაბამის ძვლებს, ვიდრე შიმპანზის ძვლებს. ამ ნაპოვნ სახეობებს ჰომინიდები უწოდეს (სურათი 34.41). 1994 წლიდან დღემდე აღმოჩენილია ჰომინიდების ოთხი (დაახლოებით 4 მილიონი წლის ასაკის) სახეობის ნამარხები. ყველაზე ადრეული ამ ჰომინიდებიდან (Sahelanthropus tchadensis)



(ა) *ლიუსი, 3.24 მილიონი წლის ჩონჩხი, ჰომინიდების სახეობაა სახელად ავსტრლოპითეკუს აფარენსის.*



(ბ) *3,5 მილიონ წელზე მეტი, ფეხის ანაბეჭდები ლეტოლეში. ფეხის ანაბეჭდებიდან ჩანს, რომ გამართული სიარული ჰომინიდების განვითარების საკმაოდ ადრეულ ეტაპზე გაჩნდა.*



(გ) *მხატვრის წარმოსახვით ასე გამოიყურებოდა ავსტრალოპითეკუს აფარენსის.*

▲ *სურათი 34.42* ***ადამიანის ევოლუციის დროს ჯერ გამართული სიარული განვითარდა, შემდეგ კი გაზრდა ტვინის მოცულობა.***

ცხოვრობდა დაახლოებით 7-6 მილიონი წლის წინათ; მისი ნამარხები აღმოაჩინეს 2002 წელს.

Sahelanthropus, სხვა ადრეულ ჰომინიდებს და ადამიანებს საერთო აქვთ ზოგი შეძენილი ნიშანი. მაგალითად: რედუცირებული ეშვი. ზოგი ნამარხიდან ჩანს, რომ მის მფლობელებს შედარებით ბრტყელი სახეები ჰქონდათ. არსებობს იმის ნიშნებიც, რომ ისინი უფრო გამართულად დადიოდნენ, ვიდრე სხვა ჰომინოიდები. ამას ადასტურებს მაგნუმის არხის აგებულება. ამ არხში გადის ზურგის ქორდა. არხი თავის ქალას ძირშია განლაგებული.

შიმპანზეებში მაგნუმის არხი ოდნავ გადაწეულია ქალას უკანა მხრისკენ. ადრეულ ჰომინიდებში (და ადამიანებში) ის მოთავსებულია უშუალოდ ქალის ქვევით. ამ თვისების გამო, შეგვიძლია თავის სწორად დაჭერა. შედარებით ადრეულ ჰომინიდებსაც შეეძლოთ თავის სწორედ დაჭერა. Australopithecus anamensis (ჰომინიდი, რომელიც 4,5-5 მილიონი წლის წინათ არსებობდა) ფეხის ძვლების აგებულება იმაზე მეტყველებს, რომ ადრეულ ჰომინიდებს გამართული სიარულის უნარი თანდათან უყალიბდებოდათ (გამართული სიარულის თემას მოგვიანებით დავუბრუნდებით).

გაითვალისწინეთ, რომ ადამიანებს სხვა თანამედროვე ჰომინოიდებისგან განმასხვავებელი თვისებები სხვადასხვა დროს გაუჩნდათ. ეს თვისებები ერთმანეთთან მჭიდრო კავშირში არ იყო. როცა ადრეულმა ჰომინიდებმა შეძლეს ორ ფეხზე სიარული, მათი ტვინი ჯერ მცირე მოცულობის იყო (დაახლოებით 400-450სმ3. (შეადარეთ Homo sapiens-ის ტვინის მოცულობას, რომელიც 1.300სმ3 შეადგენს). ადრეული ჰომინიდები პატარა ზომის იყვნენ (4,5 მილიონი წლის Ardipithecus ramidus ნამარხიდან ჩანს, რომ მისი წონა მხოლოდ 40 კგ-ს შეადგენდა). მათ ჰქონდათ შედარებით ფართე კბილები, ქვედა ყბა წინ იყო გამოწეული. ადამიანების სახე კი შედარებით ბრტყელია (შეადარეთ თქვენი საკუთარი სახე 34.40დ სურათზე გამოსახულ შიმპანზეს სახეს). სხვადასხვა ნიშან-თვისებების ევოლუცია განსხვავებული სიჩქარით ცნობილია მოზაიკური ევოლუციის სახელით. ადრეულ ჰომინიდებზე საუბრისას არ უნდა დავუშვათ ორი მთავარი შეცდომა: პირველი: ისინი არ არიან შიმპანზეები. შიმპანზეები ჰომინოიდების ცალკე ევოლუციური ხაზის მწვერვალს წარმოადგენენ. მათ საკუთარი შეძენილი თვისებები გაუჩნდათ იმის მერე, რაც ისინი ჩვენს საერთო წინაპარს გამოეყვნენ.

მეორე შეცდომაა ადამიანის ევოლუციის წარმოდგენა კიბის სახით, რომელსაც წინაპარი ჰომინოიდებიდან პირდაპირ ჰომო საპიენსამდე მივყავართ. მხატვრები ხშირად გამოხატავენ ჰომინიდებს. მათი სურათების მიხედვით, ჰომინიდები თანდათან ჩვენ გვემსგავსებოდნენ. თუ ადამიანის ევოლუცია ჰგავს კიბეს, ეს კიბე ძალიან მოუწესრიგებელია. კიბის საფეხურების გავლისას ბევრი ჯგუფი გამოეყო ჩვენს ხაზს და გადავიდა გადაშენებისკენ მიმავალ ბილიკზე. ყველა დროში ჰქონდა ადგილი ჰომინიდების რამდენიმე სახეობის თანაარსებობას. მაგრამ ერთი ხაზის გარდა (ამ ხაზმა დასაბამი მისცა ჰომო საპიენს), ყველა დანარჩენი გადაშენდა. ზოგი პალეოანთროპოლოგი თვლის, რომ კონვერგენცია (დაახლოება) ჩვეულებრივი მოვლენა იყო ადრეული ჰომინიდების ევოლუციაში. ჰომინიდების სხვადასხვა ევოლუციური ხაზი ინარჩუნებდა სხვადასხვა პრიმიტიულ ნიშნებს, მაგრამ ამავე დროს იძენდა ახალ თვისებებს. გამოითქვა ისეთი მოსაზრებაც, რომ ადრეული ჰომინიდების ზოგი ნამარხი სინამდვილეში ჰომინიდების კლადას ფარგლებს გარეთ დგას (მაგალითად Orrorin tugenensis) (იხილეთ **სურათი** 34.41). თუ ეს სიმართლეა, მათ დამოუკიდებლად უნდა შეეძინათ ჰომინიდებისთვის დამახასიათებელი თვისებები.

ავსტრალოპითეკი

ნამარხებიდან ჩანს, რომ ჰომინიდების მრავალფეროვნება მკვეთრად გაიზარდა 4-დან 2 მილიონი წლის წინათ. იმდროინდელ ჰომინიდებს ახლა ხშირად ერთად აღებულს ავსტრალო-

პითეკებს ეძახიან. მათი ფილოგენიის ბევრი წვრილმანი დღემდე უცნობია, მაგრამ თითქმის დარწმუნებით შეიძლება ვთქვათ, რომ ავსტრალოპითეკები პარაფილეტური ჯგუფია. Australopithecus anamensis, რომელზეც ადრე გვქონდა საუბარი, შემაერთებელი რგოლია ავსტრალოპითეკებსა და უფრო ძველ ჰომინიდებს შორის, მაგალითად Ardipithecus ramidus-თან.

ავსტრალოპითეკები, კერძოდ კი Australopithecus africanus (სამხრეთი აფრიკის ადამიანისმაგვარი მაიმუნი) აღმოაჩინეს 1924 წელს სამხრეთ აფრიკაში. ის ცხოვრობდა 3-დან 2,4 მილიონი წლის წინათ. 1924 წლის შემდეგაც იპოვეს ბევრი ნამარხი. ამ ნამარხების კვლევამ აჩვენა, რომ A. africanus გამართულად დადიოდა. მისი ხელებისა და კბილების აგებულება ადამიანის ხელებისა და კბილების აგებულების მსგავსი იყო. თუმცა მისი ტვინის მოცულობა თანამედროვე ადამიანის ტვინის მოცულობის მესამედს შეადგენდა.

აფარის რეგიონში, ეთიოფიაში 1974 წელს პალეოანთროპოლოგებმა აღმოაჩინეს 3,24 მილიონი წლის ავსტრალოპითეკის ჩონჩხი. ჩონჩხის 40% კარგად იყო შენარჩუნებული. ნამარხს დაარქვეს „lucy" (ლიუსი). ლიუსი იყო პატარა ზომის, სიმაღლით 1 მეტრს არ აღემატებოდა. გადაწყდა, რომ ლიუსი და მისი მსგავსი ნამარხები საკმაოდ განსხვავებულია Australopithecus africanus-სგან და შეიძლება მათი ცალკე სახეობად Australopithecus afarensi (ავსტრალოპითეკი აფარის რეგიონიდან) აღწერა. ადრეულ 1990 წლებში აღმოჩენილი ნამარხებიდან ჩანს, რომ A afarensis, როგორც მინიმუმ, 1 მილიონი წლის განმავლობაში არსებობდა.

შეიძლება ითქვას, რომ A. afarensis კისრის ზევით ნაკლებად ჰგავდა ადამიანს, ვიდრე კისრის ქვევით. მას ჰქონდა დამახასიათებელი შეძენილი თვისებები. ლიუსის თავი პატარა ზომის იყო. მისი ტვინის მოცულობა ისეთივე იყო, როგორც იგივე ზომის შიმპანზეს ტვინის მოცულობა. A. afarensis ქვედა ყბა იყო წინ გამოწეული და წარგძელებული. ჩონჩხის აგებულება იმაზე მეტყველებს, რომ A. afarensis ხეებზე ბინადრობდა. ხელები სხეულის ზომასთან შედარებით უფრო გრძელი ჰქონდა, ვიდრე ეს ადამი ამავე დროს მენჯისა და თავის ქალას ძვლების ფრაგმენტების აგებულებიდან გამომდინარეობს, რომ A. afarensis ორ ფეხზე დადიოდა. ფეხის გაქვავებული ანაბეჭდებიდან (ლეტოლე, ტანზანია) და ჩონჩხის აგებულებიდან ჩანს, რომ A. afarensis დროს არსებული ჰომინიდები ორ ფეხზე დადიოდნენ **(სურათი 34.42)**.

ავსტრალოპითეკების სხვა ევოლუციურ ხაზში შედიოდნენ „ძლიერი" ავსტრალოპითეკები. ძლიერი ავსტრალოპითეკების წარმომადგენელი იყოParanthropus boisei. ამ ავსტრალოპითეკებს ჰქონდათ მაგარი თავის ქალა, ძლიერი ყბები და დიდი კბილები. კბილები ადაპტირებული იყო უხეშ საჭმელთან. გრაციოზულ ავსტრალოპითეკებს, მაგალითად: A. afarensis და A. africanus-ს საპირისპირო ნიშნები ახასიათებდათ. მათი ყბები არ იყო ძლიერი და რბილ საკვებთან იყო ადაპტირებული.

მეცნიერებმა შეადარეს ადრეული ჰომინიდების ნამარხები ავსტრალოპიტეკების ნამარხებს. ანალიზის შედეგად გაჩნდა ჰიპოთეზა ჰომინიდების ევოლუციისას მომხდარ მნიშვნელოვან სიახლეებზე. მოდით, ამ სიახლეებიდან ორი განვიხილოთ: ეს არის გამართული სიარული და ხელსაწყოების გამოყენება.

გამართული სიარული

ჩვენი ანთროპოიდი წინაპრები 30-35 მილიონი წლის წინათ ხეებზე ცხოვრობდნენ. დაახლოებით 20 მილიონი წლის წინათ ინდოეთის პლატო შეუერთდა აზიას. შეერთების ადგილას აღიმართა ჰიმალაის მთები **(იხ. სურათი 26.20)**. შეიცვალა კლიმატი. ის გახდა უფრო მშრალი. აზიაში და აფრიკაში შემცირდა ტყეების ფართობი. ამის შედეგად გაიზარდა სავანის (ბალახით დაფარული ხმელეთის) არეალი. ათწლეულების განმავლობაში პალეოანთროპოლოგები ვარაუდობდნენ, რომ არსებობს კავშირი სავანების არეალის გაზრდასა და გამართულ სიარულს შორის. ერთ-ერთი ჰიპოთეზის თანახმად, ხეებზე მობინადრე ჰომინიდებმა დაკარგეს ხეების ვარჯში მოძრაობის საშუალება. ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად შეირჩა ადაპტაციები, რომლებიც ხელს უწყობდნენ ღია სავანებში გადაადგილებას.

დღემდე შემორჩა ამ ჰიპოთეზის ზოგი ელემენტი, თუმცა, როგორც ჩანს, საერთო სურათი გაცილებით უფრო რთული იყო. ბოლო დროს ნაპოვნი ადრეული ჰომინიდების ნამარხები გამართულ სიარულს ადასტურებს. თუმცა არც ერთი ორ ფეხზე მოსიარულე ჰომინიდი არ ცხოვრობდა სავანაში. ისინი ცხოვრობდნენ შერეულ საარსებო გარემოში: ნამდვილ და მეჩხერ ტყეებში. ყველა სხვა ჰიპოთეზა დამყარებულია იმაზე, რომ ორ ფეხზე სიარული იყო ადაპტაცია. ეს ადაპტაცია ხელს უწყობდა ხილის მოწყვეტას ხის დაბალი ტოტებიდან.

ორ ფეხზე (გამართული) სიარულის შემდგომი განვითარება რთული პროცესი იყო. როგორც ჩანს, ავსტრალოპითეკებს მოძრაობის სხვადასხვა ხერხი ახასიათებდათ: ზოგი სხვებთან შედარებით მეტ დროს მიწაზე ატარებდა. ორ ფეხზე დიდ მანძილზე გადაადგილება ჰომინიდებმა დაახლოებით 1.9 მილიონი წლის წინათ დაიწყეს. ეს ჰომინიდები ცხოვრობდნენ შედარებით მშრალ გარემოში. მშრალ გარემოში ორ ფეხზე სიარული ენერგიის ნაკლებ ხარჯვას მოითხოვს, ვიდრე ოთხ ფეხზე სიარული.

ინსტრუმენტებით სარგებლობა

როგორც ადრე წაიკითხეთ, ხელსაწყოების შექმნა და რთული ხელსაწყოების გამოყენება არის ადამიანების შეძენილი ქცევითი თვისება. ჰომინიდების ევოლუციას თან სდევდა ხელსაწყოების ხმარების უნარის განვითარება. ეს თვისება არის თანამედროვე პალეოანთროპოლოგიის კვლევის ძირითადი საკითხი. სხვა ჰომინოიდებიც (ადამიანის გარდა) ხელსაწყოების ხმარებისას საოცრად რთულ ქცევას ავლენენ. მაგალითად: ორანგუტანგებს შეუძლიათ სხვადასხვა ფორმის ჯოხების შერჩევა და ამ ჯოხების გამოყენება მწერების ბუდეებიდან ამოსაღებად. შიმპანზეებს უფრო რთული ქცევა ახასიათებთ: საკვებს ქვებით აქუცმაცებენ ან ეკლიან ბუჩქნარში მოძრაობისას ფეხებზე ფოთლებს იხვევენ. როგორც ჩანს, ადრეულ ჰომინიდებსაც შეეძლოთ ასეთი მარტივი იარაღების ხმარება. მაგრამ თითქმის შეუძლებელია ადრეუ-



▲ *სურათი 34.43* ***Homo ergaster-ის ნამარხები და გარეგანი იერი (მხატვრის მიერ აღდგენილი).*** *ეს 1.7 მილიონი წლის ნამარხი კენიაში იპოვეს. ის ეკუთვნის ჰომო ერგასტერის ახალგაზრდა მამრს. მამრი იყო მაღალი, მოხდენილი და ორ ფეხზე დადიოდა. მას შედარებით დიდი ტვინი ჰქონდა.*



▲ *სურათი 34.44* ***ჰომო საპიენსის უძველესი ცნობილი ნამარხები.*** *ეს თავის ქალა თითქმის არ განსხვავდება თანამედროვე ადამიანის თავის ქალისგან.*

ლი ჰომინიდების მიერ დამუშავებული ჯოხების ან ფეხსაცმელებად გამოყენებული ფოთლების პოვნა და ამით ამ უნარს დადასტურება.

ეთიოპიაში ნაპოვნია ყველაზე ძველი დასტური იმისა, რომ ჰომინიდებს მართლაც შეეძლოთ იარაღების გამოყენება. ეს არის იარაღით დამუშავებული ცხოველების ძვლები. ძვლები 2.5 მილიონი წლით თარიღდება. ძვლებზე დარჩენილია ანაბეჭდები. ანაბეჭდებიდან ჩანს, რომ ჰომინიდები ძვლებიდან ხორცის მოსაჭრელად ქვის იარაღებს იყენებდნენ. ცხოველების ძვლებთან ახლოს ნახეს ჰომინიდების ძვლებიც. საინტერესოა, ამ ჰომინიდებს შედარებით მცირე მოცულობის ტვინი ჰქონდათ. თუ ისინი (მათ Australopithecus garhi დაარქვეს) მართლაც ქმნიდნენ ქვის იარაღებს და ძვლების დასამუშავებლად იყენებდნენ, ესე იგი მათი ქვის ინსტრუმენტებით სარგებლობა ჰომინიდებში ტვინის ევოლუციამდე განვითარდა.

ჰომო

ჰომოს ანუ ჩვენი გვარის ადრეული ნამარხები (პალეოანთროპოლოგების დასკვნით) არის Homo habilis-ის ნამარხები. ეს ნამარხები 2.4-2.6 მილიონი წლისაა. ამ ნამარხების თავის ქალას აგებულებაში ნათლად ჩანს ჰომინიდების შეძენილი თვისებები. ავსტრალოპითეკთან შედარებით, H. habilis-ს ჰქონდა შედარებით მოკლე ყბები. ტვინის მოცულობა — დაახლოებით 600-750 სმ3 საკმაოდ დიდი იყო. H. habilis-ის ნამარხებთან ერთად ნაპოვნია ქვის ბასრი ხელსაწყოები (H. habilis ნიშნავს — მოხერხებული ადამიანი).

1.9 1.6 მილიონი წლის ნამარხების აგებულება მეტყველებს ადამიანის ევოლუციის ახალი ეტაპზე. პალეოანთროპოლოგების ნაწილმა ეს ნამარხები განსხვავებულ სახეობას Homo ergaster-ს (ჰომო ერგასტერი) მიაკუთვნა. Homo ergaster-ის ტვინის მოცულობა H. habilis-ზე შესამჩნევად დიდია (900 სმ3-ზე მეტი იყო). გრძელი ფეხები და ბარძაყის ნაწევრები ადაპტირებული იყო დიდ მანძილზე გადაადგილებასთან (სურათი 34.43). თითები იყო შედარებით მოკლე და ნაკლებად მოქნილი. ეს ნიშნავს, რომ H.ergaster-ს არ შეეძლო ადრეული ჰომინიდების მსგავსად ხეებზე გადაადგილება. ჰომო ერგასტერის ნარჩენები იპოვეს გაცილებით უფრო მშრალ გარემოში, ვიდრე ადრეული ჰომინიდების ნარჩენები. ამავე დროს ისინი უფრო რთულ ქვის ხელსაწყოებს ქმნიდნენ. კბილები უფრო პატარა ზომის ჰქონდათ. ესე იგი ჰომო ერგასტერის საკვები განსხვავდებოდა ავსტრალოპითეკების საკვებისგან (საკვებში ხორცი მეტი რაოდენობით შედიოდა, მცენარეები კი ნაკლები რაოდენობით). ზოგ საჭმელს ჰომო ერგასტერი „ამზადებდა" — ხარშავდა ან ქვებით აბრტყელებდა.

ჰომო ერასტერის შემთხვევაში შეიცვალა სქესს შორის

ზომების შეფარდება. პრიმატებში ზომაში სხვაობა მამრებს და მდედრებს შორის ძალიან დიდია. ასეთი სხვაობა სქესობრივი დიმორფიზმის მთავარი შემადგენელი ნაწილია (იხილეთ თავი 23). მამრი გორილები და ორანგუტანგები საშუალოდ ორჯერ მეტს იწონიან, ვიდრე იგივე სახეობის მდედრები. შიმპანზესა და ბონობოს შემთხვევაში მამრები მხოლოდ 1.35-ჯერ მეტს იწონიან ვიდრე მდედრები. Australopithecus afarens-ის მამრები მდედრებზე 1.5 ჯერ მძიმეები იყვნენ. მაგრამ ადრეულ ჰომოში სქესობრივი დიმორფიზმი მნიშვნელოვნად შემცირდა. ეს ტენდენცია ჩვენი სახეობის გაჩენამდე გაგრძელდა.

ადამიანებში მამრები მდედრებზე საშუალოდ 1.2-ჯერ მეტს იწონიან.

სქესს შორის შემცირებული სხვაობა ხსნის გადაშენებული ჰომინიდების სოციალური ქცევის რამდენიმე საიდუმლოს. თანამედროვე პრიმატებში არსებობს დიდი სქესობრივი დიმორფიზმი. ეს იხსნება მამრების მძაფრი შეჯიბრით მრავალი მდედრისთვის (ერთი მამრი ანაყოფიერებს მრავალ მდედრს). არის სახეობები, რომლებსაც უფრო გამოხატული დაწყვილება ახასიათებთ (ჩვენი საკუთარი სახეობის ჩათვლით). ამ შემთხვევაში სქესობრივი დიმორფიზმი ნაკლებად შესამჩნევია. აქედან გამომდინარეობს, რომ ჰომო ერგასტერის მამრი და მდედრი უფრო ხშირად ქმნიდნენ წყვილებს, ვიდრე ადრეული ჰომინიდები. ეს ძვრა შეიძლება ეს უკავშირდებოდა მშობლიურ მზრუნველობას. ორივე მშობელი შვილებს უფრო დიდ ხანს უვლიდა. ადამიანის შემთხვევაში მშობლები უზრუნველყოფდნენ შვილების საკვებით მომარაგებას და დაცვას გაცილებით დიდ ხანს, ვიდრე პატარა შიმპანზეების ან სხვა ჰომინოიდების მშობლები.

ჰომო ერგასტერს ადრე განიხილავდნენ სხვა სახეობის — Homo erectus (ჰომო ერექტუსის) ადრეულ წარმომადგენლებად. ზოგი პალეოანტროპოლოგი დღემდე ასე თვლის. ჰომო ერექტუსი გაჩნდა აფრიკაში დაახლოებით 1.8 მილიონი წლის წინათ. ის იყო პირველი ჰომინიდი, რომელმაც დატოვა აფრიკა და სხვა კონტინენტებზე განსახლდა. აფრიკის ფარგლებს გარეთ ყველაზე ძველი ნამარხები აღმოაჩინეს ყოფილ საბჭოთა რესპუბლიკაში — საქართველოში 2000 წელს. განსახლებისას ჰომო ერექტუსმა მიაღწია ინდონეზიის არქიპელაგს. ჰომო ერექტუსის ნამარხების შედარებამ ადამიანთან და ადამიანის დნმ-ის შესწავლამ გვაჩვენა, რომ ჰომო ერექტუსი სადღაც 200 000 წლის წინათ გადაშენდა.

ნეანდერტალელები

1856 წელს ეანდერ დაბლობის გამოქვაბულში (გერმანია) მაღაროელებმა საოცარი ადამიანის ნამარხები აღმოაჩინეს. ეს ნამარხები 40 000 წლის არის. ისინი ეკუთვნიან სქელძვლიან, მძიმე, წინ გამოწეული წარბების მქონე ჰომინიდს. ამ ჰომინიდს დაარქვეს Homo neanderthalensis, ანუ ნეანდერტალელი. პალეოანთროპოლოგები ჩათვალეს, რომ ჰომო ერექტუსის ევოლუციაში ჰომო საპიენსამდე ნეანდერტალელი ერთ საფეხურს წარმოადგენდა. ამჯერად მეცნიერების უმრავლესობამ უარყო ეს თვალსაზრისი. როგორც ჩანს, ნეანდერტალელის წინაპარი იყო ადრეული სახეობა Homo heidelbergensis (ჰეიდელბერგელი ადამიანი). ის წარმოიქმნა აფრიკაში, დაახლოებით 600 000 წლის წინათ, შემდეგ კი ევროპაში გავრცელდა. ნეანდერტალელი კი ახლო აღმოსავლეთში და ევროპაში გავრცელდა დაახლოებით 200 000 წლის წინათ. მისი ტვინის მოცულობა ისეთივე დიდი იყო, როგორც თანამედროვე ადამიანის. ის ქმნიდა ქვისა და ხისგან ნადირობისთვის საჭირო ხელსაწყოებს. მაგრამ ამ ადაპტაციების მიუხედავად, ნეანდერტალელები გადაშენდნენ დაახლოებით 30.000 წლის წინათ. მათ თავიანთი წვლილი არ შეუტანიათ თანამედროვე ადამიანის გენოფონდში. ნეანდერტალელების გადაშენების მიზეზი აღმოაჩინეს მათ დნმ-ში. მეცნიერებმა ევროპის სხვადასხვა ადგილებში, სხვადასხვა დროში მობინადრე ოთხი ნეანდერტალელს ძვლებიდან გამოყვეს დნმ-ის ფრაგმენტები. შემდეგ ნეანდერტალელის დნმ შეადარეს თანამედროვე ევროპის, აფრიკისა და აზიის ადამიანების დნმ-ს. თუ ნეანდერტალელმა დასაბამი მისცა ევროპის ადამიანებს, მაშინ ორივე ჯგუფს უნდა ჰყოლოდა საერთო წინაპარი. ევროპელები სხვა ადამიანებისგან უფრო დაშორებულები უნდა ყოფილიყვნენ. ამის მაგივრად დნმ-ის ანალიზმა აჩვენა, რომ ყველა ნეანდერტალელი ერთ კლადას ქმნიდა. თანამედროვე ევროპელები კი თანამედროვე აფრიკელებთან და აზიელებთან ახლოს დგანან.



▲ *სურათი 34.45* ***სამხრეთ აფრიკაში, ბლომბოს გამოქვაბულში, ოხრას ნაჭერზე აღმოაჩინეს 77 000 წლის ნახატი.*** *ეს ნახატი ადასტურებს იმდროინდელი ადამიანის შემოქმედებით უნარს და სიმბოლურ აზროვნებას.*

ჰომო საპიენსი

ნამარხების, არქეოლოგიური ნამარხებისა და დნმ-ის შესწავლამ წარმოქმნა დამაჯერებელ ჰიპოთეზა ჩვენი საკუთარი სახეობის — ჰომო საპიენსის წარმოშობის და მთელ მსოფლიოში გავრცელების შესახებ.

ახლა ცხადია, რომ ადამიანის წინაპარი გაჩნდა აფრიკაში. უფრო ძველმა სახეობებმა (სავარაუდოდ ჰომო ერგასტერმა და ჰომო ერექტუსმა) დასაბამი მისცეს ახალ სახეობებს, როგორიცაა ჰომო ჰეიდელბერგერი და საბოლოოდ კი ჰომო საპიენსი. ეთიოფიაში მომუშავე მკვლევრებმა 2003 წელს აღმოაჩინეს 160 000 წლის ჰომო საპიენსის ნამარხები. ეს ჩვენი სახეობის ყველაზე ძველი ცნობილი ნამარხებია. (**სურათი**

34.44). ამ ადრეულ ადამიანებს არ ჰქონდათ მძიმე წარბები. ამით ისინი განსხვავდებოდნენ ჰომო ერექტუსსა და ნეანდერტალელისგან. ასევე ისინი სხვა ჰომინიდებთან შედარებით უფრო მოხდენილები იყვნენ.

ეთიოპიური ნამარხები ადასტურებენ ადამიანის გაჩენის მოლეკულურ კვლევებს. როგორც ადრე ავღნიშნეთ, დნმ ანალიზიდან გამომდინარეობს, რომ ყველა თანამედროვე ადამიანი ერთმანეთთან უფრო ახლო ნათესაურ კავშირშია, ვიდრე ნეანდერტალელებთან. ადამიანის დნმ-ის კვლევებმა გვაჩვენა, რომ ევროპელებსა და აზიელებს შედარებით გვიან ჰყავდათ საერთო წინაპარი. ასევე ცხადია, რომ ბევრი აფრიკული ევოლუციური ხაზი უფრო ადრე გამოიყო ადამიანების გენეალოგიურ ხეს, ვიდრე აზიელებისა. ამ აღმოჩენებიდან გამომდინარეობს, რომ ყველა თანამედროვე ადამიანს ჰყავს საერთო წინაპარი. ეს საერთო წინაპარი – ჰომო საპიენსად აფრიკაში ჩამოყალიბდა. შემდგომში ეს დასკვნა დაადასტურა მიტოქონდრიული დნმ-ის კვლევამ და ადამიანის პოპულაციის სხვავასხვა წევრის ქრომოსომების ანალიზმა. ჰომო საპიენსის ყველაზე ძველი ნამარხები, რომლებიც აფრიკის გარეთ აღმოაჩინეს, თარიღდება დაახლოებით 50 000 წლით. ადამიანის Y ქრომოსომების შესწავლამ აჩვენა, რომ ადამიანების პირველი ტალღა აფრიკიდან გავრცელდა აზიაში და შემდეგ კი ევროპასა და ავსტრალიაში. ამერიკაში ადამიანის მოხვედრის თარიღი დღემდე რჩება კამათის საგნად, თუმცა ყველაზე ადრეული ამერიკული ნამარხები თარიღდება 15 000 წლით.

ახალ აღმოჩენებთან ერთად იცვლება ჩვენი წარმოდგენა ჰომო საპიენსის ევოლუციის შესახებ. მაგალითად, 2004 წლის ოქტომბერში პიტერ ბროვნმა (ნიუ ინგლანდის უნივერსიტეტი, ახალი სამხრეთი უელსი, ავსტრალია), თომას შუტიკნამ (ინდონეზიის არქეოლოგიის ცენტრი) და მათმა კოლეგებმა შეგვატყობინეს გამოგნებელი აღმოჩენის შესახებ. 2003 წელს მათ გათხარეს ზრდასრული ჰომინიდის ჩონჩხი, რომელიც 18 000 წლით თარიღდება. ის წარმოადგენს ადრე უცნობ სახეობას. ამ სახეობას დაარქვეს Homo floresiensis (ჰომო ფლორენსიენსი). ის აღმოაჩინეს ინდონეზიის (ფლორეს) კუნძულზე კირის გამოქვაბულში. მას გაცილებით მცირე ზომა და ტვინის მცირე მოცულობა ჰქონდა, ვიდრე ჰომო საპიენსს. სინამდვილეში ის ავსტრალოპითეკს უფრო ჰგავდა. თუმცა ჩონჩხს აღენიშნება ბევრი შეძენილი ნიშანი: თავის ქალას სისქე, ქალას პროპორციები და კბილების ფორმა. ამ ნიშნებიდან გამომდინარეობს, რომ ეს ადამიანი წარმოიშვა უფრო დიდი ზომის ჰომო ერექტუსისგან. ამ სახეობის ზომაში შესამჩნევი შემცირების ერთ-ერთი საინტერესო ახსნა არის ის, რომ კუნძულზე იზოლაციას მოჰყვა უფრო მცირე ზომის ადამიანების გადარჩევა.

ზომის ასეთი შესამჩნევი შემცირება კარგად შესწავლილია კუნძულების ენდემურ ჯუჯა ძუძუმწოვრების სხვა სახეობებში; მათ შორის არის პრიმიტიული ჯუჯა სპილო, რომლის ნამარხები იმავე ადგილას ნახეს, სადაც ჰომო ფლორესიენსის ნამარხები.

იბადება მრავალი ახალი კითხვა. მათ პასუხი შეიძლება გაეცეს ფლორესზე შემდგომი არქეოლოგიური და ანტროპოლოგიური აღმოჩენებით. საინტერესოა, იყენებდა თუ არა ჰომო ფლორესიენსი იარაღებს და რა ურთიერთობა ჰქონდათ მათ ჰომო საპიენსთან (ჰქონდათ თუ არა კონფლიქტი). ჰომო საპიენსი გვიან პლეისტოცენში ინდონეზიაში იგივე დროში არსებობდა.

ჩვენი სახეობის სწრაფი ექსპანსია (და ნეანდერტალელების გამოდევნა) შეიძლება აქტივიზირებული იყო ადამიანების მიერ ცოდნის შეძენის უნარით. ეს უნარი ჰომო საპიენსს კარგად აქვს განვითარებული. ნეანდერტალელებს და სხვა ჰომინიდებს შეეძლოთ, რთული ხელსაწყოების შექმნა, მაგრამ მათ ნაკლებად ჰქონდათ შემოქმედებითი და სიმბოლური აზროვნების უნარი (რამდენადაც ჩვენ ახლა შეგვიძლია ვიმსჯელოთ). საპირისპიროდ, ჰომო საპიენსის გაჩენის მერე მკვევრები აწყდებიან უფრო რთული აზროვნების ნიშნებს. მაგალითად სამხრეთ აფრიკაში 2002 წელს მკვლევრებმა აღმოაჩინეს 77 000 წლის წინათ დახატული გეომეტრიული ფიგურები. ნახატები გაკეთებულია ოხრის ნაჭრებზე. (სურათი 34.45). სამხრეთ და აღმოსავლეთ აფრიკაში მომუშავე არქეოლოგებმა 2004 წელს აღმოაჩინეს 75 000 წლის ასაკის სირაქლემას კვერცხი და ლოკოკინას ნიჟარები. ამ კვერცხში და ნიჟარებში გაკეთებული იყო ნახვრეტები. დაახლოებით 36 000 წლის წინ ადამიანებმა დაიწყეს გამოქვაბულების არაჩვეულებრივი ნახატების შექმნა.

სიმბოლური აზროვნება ადამიანს გაუჩნდა ალბათ ლაპარაკის უნარის განვითარებასთან ერთად. ორივე თვისება, როგორც ჩანს, გადარჩენისთვის და სქესობრივი გამრავლების წარმატებისთვის აუცილებელი იყო. ეს თვისებები ხელს უწყობდა ახალი ხელსაწყოების შეექმნასა და ცოდნის უკეთ გადაცემას მომდევნო თაობებისთვის. შემდგომში ადამიანებმა შეძლეს მწირი რესურსების გრძელვადიანი გამოყენება. ამასთან ერთად აფრიკაში გაიზარდა ადამიანების პოპულაცია. პოპულაციის სიმჭიდროვის ზრდამ აიძულა, ადამიანები გადასახლებულიყვნენ აზიაში, შემდეგ კი ევროპაში. ნეანდერტალელების გადაშენება ალბათ ორმა სტრესმა გამოიწვია: პირველი — ეს ბოლო გამყინვარება იყო, მეორე კი კონკურენცია ევროპაში ახლად შემოსული ადამიანების მხრიდან.

ადამიანის შემეცნების უნარის მქონე არსებად გადაქცევის საიდუმლოება შეიძლება ადამიანის გენომში მოიძებნოს. ამავე დროს ამ საიდუმლოების ახსნას ხელს უწყობენ არქეოლოგიური გათხრების შედეგად მიღებული მასალებიც. 2001 წელს მოხდა ერთ-ერთი გენის იდენტიფიკაცია, რომელსაც FOXP2 გენი დაარქვეს. ლაპარაკის უნარი FOXP2 გენის არსებობაზეა დამოკიდებული. ამ გენის მუტანტური ფორმის მქონე ადამიანებს ლაპარაკში მემკვიდრეობითი დეფექტები ახასიათებთ. მათი ტვინის ბროკას ველში შემცირებულია აქტივობა (იხილეთ თავი 48). 2002 წელს გენეტიკოსებმა ადამიანის FOXP2 გენი შეადარეს სხვა ძუძუმწოვრების ჰომოლოგიურ გენს. შედარების შედეგად მკვლევრებმა დაასკვნეს, რომ ეს გენი განიცდიდა ინტენსიურ ბუნებრივ გადარჩევას იმის შემდეგ, რაც შიმპანზეებისა და ადამიანის წინაპრები ერთმანეთს დასცილდნენ. მკვლევრებმა შეადარეს მუტაციები ამ გენის flanking (შემზღუდავ) რეგიონში. დადგინდა, რომ ინტენსიური ბუნებრივი გადარჩევას ადგილი ჰქონდა ბოლო 200 000 წლის განმავლობაში. რა თქმა უნდა, ადამიანის ლაპარაკის უნარს ტვინის მრავალი რეგიონი განაპირობებს. ამისთვის

ბევრი სხვა გენის მონაწილეობაც არის აუცილებელი. მაგრამ ევოლუციური ცვლილება FOXP2 გენში შეიძლება პირველი გენეტიკური ახსნა გახდეს იმისა, თუ როგორ გაუჩნდა ჩვენს სახეობას დედამიწაზე უნიკალური როლი.

თავი ადამიანების ბიოლოგიურ მრავალფეროვნებაზე დისკუსიით მთავრდება. მაგრამ ეს იმას არ ნიშნავს, რომ სიცოცხლე ჰგავს კიბეს და კიბის საფეხურებს მივყავართ მარტივი მიკრობებიდან რთულ ადამიანებამდე. ბიოლოგიური მრავალფეროვნება არის განტოტვილი ფილოგენიის შედეგი და არა კიბის მსგავსი პროგრესი. დღეს დედამიწაზე სხივფარფლიანი თევზების მეტი სახეობა არსებობს, ვიდრე ყველა სხვა ხერხემლიანის, ერთად აღებულის. ჩვენმა ფარფლიანმა ნათესავებმა, მართალია, ვერ შეძლეს წყლიდან გამოსვლა, მაგრამ სულაც არ გამოსულან თანამედროვეობიდან. ოთხფეხიანები – ამფიბიები, რეპტილიები და ძუძუმწოვრები წარმოიშვნენ ხერხემლიანების ერთი ევოლუციური ხაზიდან — სარკოპტერიგიებისგან. შემდგომში ხმელეთზე მოხდა ოთხფეხიანების მრავალფეროვნების გაზრდა. თევზებმა კი გააგრძეს ევოლუცია ზღვებსა და ოკეანეებში. წყლის გარემო კი ბიოსფეროს უდიდეს ნაწილს შეადგენს. მრავალფეროვანი პროკარიოტები გავრცელებულები არიან მთელ ბიოსფეროში. ამ შედარებით მარტივ ორგანიზმებს შესანიშნავი გამძლეობა ახასიათებთ. მათ ადაპტური ევოლუციის მსვლელობისას წარმატებით მიაღწიეს დღემდე. ბიოლოგია ადიადებს სიცოცხლის წარსულსა და თანამედროვე მრავალფეროვნებას.

კონცეფცია ცესცი 34.8

1. განასხვავეთ ჰომინოიდები ჰომინიდებისგან.
2. როგორ აისახებოდა მოზაიკური ევოლუცია ჰომო ერგასტერის თვისებებზე?

34-ე თავის შემოწმება

ძირითადი კონცეფციების შემოწმება

კონცეფცია 34.1

ქორდიანებს აქვთ ნოტოქორდა და დორსალური ღრუიანი ნერვული მილი

- **ქორდიანების შეძენილი თვისებები.** ქორდიანების თვისებებია: ნოტოქორდა, დორსალური, ღრუიანი ნერვული მილი, ფარინგიალური ვიწრო ნაპრალები ან ნაპრალები და კუნთოვანი პოსტანალური კუდი.
- **გარსიანები** გარსიანები არიან ზღვის ცხოველები, იკვებებიან სუსპენზიით. ზრდასრულობისას ქორდიანებისთვის დამახასიათებელ ზოგ შეძენილ თვისებას კარგავენ.
- **ლანცეტები.** ლანცეტები ზღვის ცხოველები არიან, იკვებებიან სუსპანზიით. ზრდასრულობისას ინარჩუნებენ ქორდიანებისთვის დამახასიათებელ სხეულის აგებულებას.
- **ადრეული ქორდიანების ევოლუცია** არსიანების სასიცოცხლო ციკლი ალბათ არ ასახავს წინაპარი ქორდიანის სასიცოცხლო ციკლს.
- გენების ექსპრესია ლანცეტებში გვაძლევს ხერხემლიანების ტვინის ევოლუციის გასაღებს.

კონცეფცია 34.2

ქალიანებში არიან თავის მქონე ქორდიანები

- **ქალიანების შეძენილი თვისებები** ქალიანებს აქვთ თავი (თავის ქალის ჩათვლით), ტვინი, თვალები და გრძნობის სხვა ორგანოები. ქალიანების ბევრი სტრუქტურა განვითარდა ნაწილობრიც უჯრედების ახალი პოპულაციიდან, ნერვული ფირფიტიდან,
- **ქალიანების წარმოშობა** ქალიანები განვითარდნენ როგორც მინიმუმ, 530 მილიონი წლის წინათ კემბრიული აფეთქების დროს.
- **მიქსინები** მიქსინები უყბო ზღვის ქალიანები არიან. მათ აქვთ ხრტილოვანი ქალა და ნოტოქორდიდან წარმოშობილი ღერძული ხრტილების მწკრივი. მათ არ აქვთ ხერხემალი.

კონცეფცია 34.3

ხერხემლიანებში არიან ქალიანები, რომლებსაც აქვთ მალები

- **ხერხემლიანების შეძენილი თვისებები** ხერხემლიანების აქვთ ხერხემალი, კარგად განვითარებული ქალა, ზღვის ფორმებს აქვს ფარფლის სხივები.

- **მინოგები** მინოგები უყბო ხერხემლიანები არიან, მათ აქვთ ნოტოქორდის გარშემო ხრტილის სეგმენტები. ეს სეგმენტები ნაწილობრივ საზღვრავენ ნერვულ მილს.
- **უძველესი ხერხემლიანების ნამარხები** კონოდონტები იყვნენ პირველი ხერხემლიანები მინერალიზებული ჩონჩხის ელემენტებით პირში და ფარინქსში. შეიარაღებულ უყბო ხერხემლიანები („ოსტაკოდერმებს") ჰქონდათ ძვლის დამცველი ფირფიტები კანზე.
- **ძვლის და კბილების წარმოშობა** როგორც ჩანს, მინერალიზაცია ხერხემლიანების პირის ნაწილებში დაიწყო; ხერხემლიანების მთელი შინაგანი ჩონჩხმა გაცილებით გვიან განიცადა მინერალიზაცია.
-

კონცეფცია 34.4

ყბაპირიანები არიან ყბიანი ხერხემლიანები

- **ყბაპირიანების შეძენილი თვისებები** ყბაპირიანების აქვთ ყბები. ისინი ფარინგიალური ვიწრო ნაპრალების ჩონჩხის ელემენტებისგან განვითარდა; მათი გრძნობის ორგანოები გაუმჯობესდა, გვერდითი ხაზის სისტემის ჩათვლით. ძლიერ გაიზარდა შინაგანი ჩონჩხის მინერალიზაცია და წყვილი გამონაზარდები გაუჩნდათ.
- **ყბაპირიანების ნამარხები** პლაკოდერმულები თანამედროვე ყბაპირიანების ახლო ნათესავები იყვნენ. აკანტოდიანები ოსტეიქთიანების ახლო ნათესავები იყვნენ.
- **ხრტილოვანი თევზები (ზვიგენები, სკაროსები და მათი ნათესავები)** ხრტილოვანებს (მათში შედის ზვიგენები და სკაროსები) აქვთ ხრტილოვანი ჩონჩხი, იგი მეორეულად განვითარდა წინაპარი მინერალიზებული ჩონჩხიდან.
- **სხივფარფლიანი თევზები და სარკოპტერიგიები** ხრტილოვანების ჩონჩხს აძლიერებს კალციუმის ფოსფატი. წყლის ფორმებს აქვს ლაყუჩების მფარავი ძვლები და საცურავი ბუშტები, ზოგს ასევე აქვს ფილტვები. სხივფარფლიან თევზებს აქვთ გადაადგილებისთვის ფარფლები, რომლებიც გრძელ სხივებს შეიცავს. სარკოპტერიგიებში შედის ცელაკანტი, ორგვარად მსუნთქავი თევზები და ოთხფეხიანები. წყლის სარკოპტერიგიებს აქვთ კუნთოვანი

კონცეფცია 34.5

ოთხფეხიანები არიან ყბაპირიანები, რომლებსაც აქვთ წინა და უკანა კიდურები

- **ოთხფეხიანების შეძენილი თვისებები** ოთხფეხიანების აქვთ ოთხთითიანი კიდური. მათ ასევე აქვთ ხმელეთზე საარსებო სხვა ადაპტაციები, როგორიცაა ყურები.
- **ოთხფეხიანების წარმოშობა** ნამარხებიდან ჩანს, რომ ოთხფეხიანების კიდურები, რომლებიც ძირითადად ხმელეთზე სასიარულოდ გამოიყენება დასაწყისში იხმარებოდა წყალში გადასაადგილებლად.
- **ამფიბიები** ამფიბიებში შედის სალამანდრები, ბაყაყები. ბევრს აქვს გლუვი, სველი კანი, რომელიც ფილტვებთან ერთად აირების მიმოცვლაში იღებს მონაწილეობას. ბაყაყების უმეტესობა და ზოგი სალამანდრა გადის მეტამორფოზს წყლის ლარვიდან ხმელეთის ზრდასრული ცხოველიდან.

კონცეფცია 34.6

ამნიოტები არიან ოთხფეხიანები, რომლებსაც ხმელეთისთვის ადაპტირებული კვერცხი აქვთ

- **ამნიოტების შეძენილი თვისებები** ამნიოტური კვერცხი შეიცავს გარე ემბრიონულ მემბრანებს, მათ გარკვეული ფუნქციები აქვთ, მათ შორის აირების მიმოცვლისა და დამცავი ფუნქციები. ამნიოტებს ასევე აქვთ ხმელეთის სხვა ადაპტაციები, მაგალითად, შედარებით შეუღწევადი კანი
- **ადრეული ამნიოტები** ადრეული ამნიოტები გაჩნდნენ ქვანახშირის პერიოდში. აქ შედიოდა დიდი ზომის ბალახისმჭამელები და მტაცებლები.
- **რეპტილიები** რეპტილიები (აქ შედის გატერია, ხვლიკები გველები, კუ, ნიანგები და ფრინველები. გადაშენებულ ფორმებს წარმოადგენენ პარარეპტილიები, დინოზავრები, პტეროზავრები და ზღვის რეპტილიები. რეპტილიების უმეტესობა ცივსისხლიანია, თუმცა ფრინველები თბილსისხლიანები არიან (და როგორც ჩანს, ზოგი დინოზავრი იყო თბილსისხლიანი).
- **ფრინველები** ფრინველები ალბათ შთამომავლები არიან პატარა ზომის, მტაცებელი დინოზავრების – თეროპოდების. მათ ახასიათებთ სხვადასხვა ადაპტაციები, რომლებიც ფრენასთან არის დაკავშირებული.

კონცეფცია 34.7

ძუძუმწოვრები არიან ამნიოტები, რომლებსაც აქვთ მალანი და რბეს წარმოქმნიან

- **ძუძუმწოვრების შეძენილი თვისებები** ბალანი და სარძევე ჯირკვლები არის ძუძუმწოვრების ორი შეძენილი თვისება
- **ძუძუმწოვრების ადრეული ევოლუცია** ძუძუმწოვრები განვითარდნენ გვიანი ტრიასის სინაპსიდებიდან. თანამედროვე ძუძუმწოვრების ევოლუციური ხაზები წარმოიქმნენ იურულ პერიოდში, მაგრამ პალეოგენის დასაწყისამდე არ განუცდიათ მნიშვნელოვანი ადაპტაციური რადიაცია.

- **ერთგასავლიანები** ერთგასავლიანები არის კვერცხისმდებელი ძუძუმწოვრების მცირე ჯგუფი, სადაც შედიან ექიდნა და იხვნისკარტა.
- **ჩანთოსნები** ჩანთოსნებში შედის ოპოსუმი, კენგური და კოალა. ჩანთოსნების ნაშიერი იწყებს განვითარებას დედის საშვილოსნოში, სადაც პლაცენტას არის მიმაგრებული, მაგრამ განვითარებას ამთავრებს დედის ჩანთაში.
- **უმაღლესი ცხოველები — პლაცენტარული ძუძუმწოვრები** პლაცენტარულების ნაშიერი ემბრიონულ განვითარებას პლაცენტას მიმაგრებული ამთავრებს. ყველა პრიმატს აქვს საგნების დაჭერას ადაპტირებული ხელები (ადამიანის გარდა) და ფეხები. თანამედროვე პრიმატებში შედიან ლემურები და მათი ნათესავები, ანთროპოიდები. ანთროპოიდები ადრე დაიყვნენ ახალი და ძველი სამყაროს მაიმუნებად. hominoidebiu (გიბონები, ორანგუტანგები, გორილები, შიმპანზეები, ბონობო და ადამიანები) განვითარდნენ ძველი სამყაროს მაიმუნებისგან.

კონცეფცია 34.8

ადამიანები ორფეხა ჰომინოიდები არიან დიდი ტვინით

- **ადამიანების შეძენილი თვისებები** ადამიანების ახასიათებთ ორ ფეხზე სიარული, მოკლე ყბები და დიდი ტვინი
- **ადრეული ჰომინიდები** ჰომინიდები გაჩნდნენ აფრიკაში, როგორც მინიმუმ, 6-7 მილიონი წლის წინათ. ადრეულ ჰომინიდებს პატარა ტვინი ჰქონდათ, მაგრამ ალბათ გამართულად დადიოდნენ
- **ავტრალოპითეკი** ავტრალოპითეკი ჰომინიდების პარაფილეტურ ჯგუფს წარმოადგენს. ეს ჰომინიდები ცხოვრობდნენ 4-2 მილიონი წლის წინათ. ზოგი სახეობა აბსოლუტურად გამართულად დადიოდა და ადამიანის მსგავსი კბილები და ხელები ჰქონდათ.
- **ორ ფეხზე სიარული** ჰომინიდებმა დიდი მანძილის გავლა ორ ფეხზე დაიწყეს 1.9 მილიონი წლის წინათ.
- **იარაღის გამოყენება** იარაღის გამოყენების უძველესი ნიშანი არის ცხოველების ძვლებზე ქვის იარაღის ანაბეჭდები. ეს არის 2.5 მილიონი წლის
- **ადრეული ჰომო** ჰომო ერგასტერი იყო პირველი მთლიანად ორ ფეხზე მოსიარულე, დიდი ტვინის მქონე ჰომინიდა.ჰომო ერექტუსი იყო პირველი, ვინც დატოვა აფრიკა
- **ნეანდერტალელი** ნეანდერტალელი ცხოვრობდა ევროპაში ახლო დასავლეთში 200 000 დან 30 000 წლის წინათ. ისინი გადაშენდნენ ჰომო საპიენსი ევროპაში მოხვედრიდან რამდენიმე ათასი წლის შემდეგ.
- **ჰომო საპიენსი** ჰომო საპიენსი გაჩნდა აფრიკაში, როგორც მინიმუმ, 160 000 წლის წინათ და დაახლოებით 50 000 წლის წინათ გავრცელდა სხვა კონტინენტებზე. ეს გავრცელება ალბათ განპირობებული იყო ტვინის ცვლილებებით, რამაც წარმოქმნა სიმბოლური აზროვნება და შემეცნების უნარი. ჰომო საპიენსის წარმოშობისა და გავრცელების ისტორია არის კვლევისა და დებატების საყვარელი თემა. კვლევის შედეგად აღმოაჩინეს ახალი სახეობაჰომო ფლორესიენსი, რომელიც გვიანი პლეისტოცენით თარიღდება.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშეფასება

1. ხერხემლიანებს და გარსიანებს აქვთ საერთო:
   ა) კვებისთვის ადაპტირებული ყბები;
   ბ) დიდი თავის ქალა;
   გ) ნერვული ფირფიტიდან სტრუქტურების ფორმირება;
   დ) ჩონჩხი თავის ქალასთან ერთად;
   ე) ნოტოქორდა და დორსალური ღრუიანი ნერვული მილი;

2. ზოგი 530 მილიონი წლის წინ არსებული ცხოველი ჰგავდა ლანცეტას, მაგრამ მათ ჰქონდათ ტვინი და ქალა. ეს ცხოველები შეიძლება წარმოადგენდნენ:
   ა) პირველ ქორდიანებს;
   ბ) „დაკარგულ ხაზს" ცეფალოქორდიანებს და უროქორდიანებს შორის;
   გ) ადრეულ ქალიანებს;
   დ) ჩანთოსნებს;
   ე) არაოთხფეხიან ყბაპირიანებს;

3. ხრტილოვანი თავზები ძვლოვანი თევზებისგან შეიძლება განვასხვავოთ:
   ა) ძვლოვანებში ქალის ქონით;
   ბ) ძვლოვანებში გვერდითი ხაზის სისტემის ქონით;
   გ) ხრტილიანებში კენტი ფარფლების ქონით;
   ხრტილიანებში საცურაო ბუშტის და ფილტვების არქონით ხრტილიანებში წყვილი გრძნობის ორგანოების არქონით

4. შემდეგიდან, რომელი შეიძლება იყოს ყველაზე ახლო საერთო წინაპარი თანამედროვე ოთხფეხიანების?
   ა) მაგარი ფარფლის, მეჩხერი წყლის სარკოპტერიგიები, რომელთა ფარფლებს ჰქონდათ ხმელეთის ხერხემლიანების კიდურების მსგავსი ჩონჩხის აგებულება?
   ბ) შეიარარებული, ყბიანი პლაკოდერმები, რომლებსაც ორი რიგი წყვილი გამონაზარდების ჰქონდათ?
   გ) ადრეული სხივფარფლიანი თევზები, რომლებსაც ძვლოვანი ელემენტები დაწყვილებულ ფარფლებში განუვითარდათ;
   დ) სალამანდრა, რომელსაც უკვე ჰქონდა კიდურები, მაგრამ თევზის მსგავსი მოძრაობით ერთი მხრიდან მეორე მხარეს დახრით;

ე) ხმელეთის ადრეული ბინადარი, რომლის უფეხობა მეორეული ნიშანია;

5. ძუძუმწოვრებსა და თანამედროვე ფრინველებს აქვთ შემდეგი თვისებები გარდა
ა) თბილსისხლიანობის;
ბ) წარმოშობის საერთო ამნიოტური წინაპრისგან;
გ) დორსალური ღრუიანი ნერვული მილი;
დ) თვალის უკანა ღრუ ქალის ორივე მხარეს;
ე) ამნიოტური კვერცხი;

6. პლაცენტარულებისგან განსხვავებით, ორივე, ჩანთოსნებიც და ერთგასავლიანები:
ა) არა აქვთ ძუძუს დვრილები;
ბ) ახასიათებთ ემბრიონული განვითარება დედის საშვილოსნოს გარეთ;
გ) დებენ კვერცხებს;
დ) ბინადრობენ აფრიკაში და ავსტრალიაში;
ე) შედიან მარტო მწერიჭამიები და ბალახისმწამელები;

7. მაიმუნების შემდეგი თვისებებიდან რომელია სპეციფიური ახალი სამყაროს მაიმუნებისთვის:
ა) კარგად განვითარებული მშობლიური ზრუნვა;
ბ) თავის ქალას წინ განლაგებული ერთმანეთთან ახლის მდებარე თვალები;
გ) კუდის გამოყენება ხეებზე დასაკიდებლად;
დ) შემთხვევის მიხედვით ორ ფეხზე სიარული;
ე) ნესტოების ქვევით მიმართული განლაგება;

8. რომელ კლადაში არ შედის ადამიანი:
ა) სინაპსიდებში;
ბ) სარკოპტერიგიებში;
გ) დიაპსიდებში;
დ) ქალიანებში;
ე) პლაცენტარულებში;

9. როცა ადამიანები გამოეყვნენ დანარჩენ პრიმატებს შემდეგი თვისებებიდან რომელი გამოჩნდა პირველი:
ა) ტექნოლოგიების განვითარება;
ბ) ენა;
გ) ნაწილობრივ გამარტული სიარული;
დ) ხელსაწყოების შექმნა;
ე) დიდი ტვინი;

10. დნმ-ის შესწავლამ რა გვაჩვენა შემდეგიდან:
ა) ჰომო ერექტუსი წარმოიშვა აზიაში;
ბ) ჰომო საპიენსი წარმოიშვა აფრიკაში;
გ) ნეანდერტალელები თანამედროვე ევროპელების წინაპრები არიან;
დ) ავსტრალოპითეკი აფრიკიდან სხვაგან გავრცელდა;
ე) ჩრდილოეთ ამერიკაში თანამედროვე ადამიანების პირველი პოპულაცია იყო

ევოლუციური კავშირი

დაასახელე ერთი თვისება, რომლის მიხედვით ადამიანები რომელიმე შემდეგი კლადის წევრები არიან: ეუკარიოტუები ცხოველი, მეორადპირიანი, ქორდიანი, ხერხემლიანი, ყბაპირიანი, ამნიოტი, ძუძუმწოვარი, პრიმატი

მეცნიერული კვლევა

მეცნიერული კვლევა ხშირად ცდილობს საინტერესო დაკვირვების ჩატარებას. ერთი ასეთი კვლევა ეხებაგენეტიკური შედარების მოდელს მორფოლოგიური დივერგენციის ხერხემლიანების ზოგ ჯგუფში

მაგალითად, ამფიბიები მორფოლოგიურად მსგავსნი არიან, თუმცა ისინი გენეტიკურად უფრო განსხვავებულები არიან, ვიდრე მორფოლოგიურად უფრო განსხვავებული ფრინველები. მსგავსი მოვლენა ჩანს ადამიანისა და შიმპანზის შედარების დროს. ეს ორი სახეობა საკმაოდ განსხვავებულია მორფოლოგიურად, მაგრამ გაცილებით უფრო მსგავსია გენეტიკურად. წარმოადგინეთ ერთი ან მეტი ჰიპოთეზა, რომელიც ახსნის ამ საოცარ თვისებას.

კვლევა: როგორ ჰფენს ნათელს ძვლების სტრუქტურა ფრინველების გაჩენასს?

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

თუ ადამიანის ევოლუცია დარვინისეულია, ადამიანის კულტურის განვითარება ლამარკისეულია. ახსენით ეს სხვაობა მას შემდეგ, რაც გადახედავთ დარვინისა და ლამარკის იდეებს 22 თავში.

6 მცენარის ფორმა და ფუნქცია



ინტერვიუ
ნატაშა რაისყოთან

ნატაშა რაიხელმა უხერხემლოთა ზოოლოგმა ლენინგრადის უნივერსიტეტიდან დიდი გზა განვლო, როგორც გეოგრაფიულად, ასევე მეცნიერულად. დღესღეობით იგი ამერიკის ერთერთი ყველაზე ცნობილი მცენარეთა ფიზიოლოგია. ამჟამად დოქ. რაიხელი მცენარეული უჯრედის ბიოლოგიის დამსახურებული პროფესორია კალიფორნიის უნივერსიტეტში, რივერსაიდში, სადაც იგი აგრეთვე მცენარეული უჯრედის ბიოლოგიის ცენტრს ხელმძღვანელობს. 2003 წელს ამერიკის უჯრედული ბიოლოგიის საზოგადოების „ქალები უჯრედულ ბიოლოგიაში“ მიერ პროფესორ რაიხელის აღმოჩენას აღიარების ნიშნად გადაეცა მთავარი ჯილდო, ხოლო 2004 წელს მან ამერიკის მცენარეთა ბიოლოგების საზოგადოების სტეფან ჰალეს პრიზი მიიღო; ეს ჯილდო მეცნიერს მცენარეთა ბიოლოგიაში შეტანილი ღირსშესანიშნავი წვლილისთვის გადაეცემა. დოქ. რაიხელის ამჟამინდელი ინტერესის საგანს მკვლევართა მრავალდარგოვანი გუნდის საშუალებით სისტემათა ბიოლოგიის შექმნა წარმოადგენს. დოქ. რაიხელის დამსახურება ბიოლოგების წინაშე, ისევე როგორც მისი, როგორც დამრიგებლის, გულისხმიერება ახალგაზრდა მკვლევართა მიმართ, თამაშრომლობისა და მეცნიერული კულტურის ნიმუშია.

როგორ დაიწყო თქვენი სამეცნიერო კარიერა საბჭოთა კავშირში?

სინამდვილეში, პირდაპირ მეცნიერებაში წავსულვარ. მე მუსიკოსი ვიყავი და ვაპირებდი პროფესიონალი პიანისტი გამოვსულიყავი. მაგრამ, რაღაც მომენტში მივხვდი, რომ საუკეთესო პიანისტი ვერ გავხდებოდი, რაც არ მომწონდა. ბუნება ყოველთვის მიყვარდა და ლენინგრადის უნივერსიტეტში ბიოლოგიის შესწავლის შესაძლებლობა მომეცა. ჩემს მეუღლეს რომ შევხვდი, ორივე ზოოლოგიის ფაკულტეტის სტუდენტები ვიყავით ლენინგრადში (ამჟამად სანკტ-პეტერბურგი).

ჩვენ განვაგრძეთ მუშაობა უნივერსიტეტში, მაგისტრატურაში, რის შემდეგაც დავიკავეთ თანამდებობები ფაკულტეტზე. მოგვიანებით კი საბჭოთა კავშირის დატოვება გადავწყვიტეთ.

რა გარემოებებში მოგიხდათ ემიგრირება?

ეს იყო 70-იანი წლების ბოლო. საბჭოთა კავშირში, ჩვენი, როგორც ებრაელების კარიერა მეცნიერებაში შეზღუდული იყო, მაგრამ ბედმა გაგვიღიმა და ემიგრირების ნება დაგვრთეს. 1975 წელს, ჩვენი პირველი ვაჟის დაბადების შემდეგ, გვსურდა, მას მეტი შესაძლებლობები ჰქონოდა, რამაც საბოლოოდ გადაგვაწყვეტინა გამგზავრება. იმ პერიოდში საბჭოთა კავშირიდან ემიგრირება ძნელი იყო. იმხანად ერთი ანეკდოტი დადიოდა – კარტერის ადმინისტრაცია მარცვლეულის ებრაელებზე გაცვლის პოლიტიკას ატარებს – რაც უფრო მეტ ხორბალს გაუგზავნის შეერთებული შტატები საბჭოთა კავშირს, მით მეტ ებრაელს მისცემენ გამგზავრების უფლებასო.

ასე რომ, ჩვენ ძალიან იღბლიანები აღმოვჩნდით, რომ შევძელით საბჭოთა კავშირის დატოვება იმ დროს, როდესაც ბევრ ხალხს ჰქონდა გამგზავრების სურვილი.

როგორ მოხვდით აქ თქვენი პირველი სამუშაო?

საბჭოთა კავშირიდან ემიგრირებულ მეცნიერთათვის, რეკომენდაციების უქონლობის გამო, ძნელი იყო აკადემიური სამუშაოს შოვნა, მაგრამ ჩვენ ბედმა კვლავ გაგვიღიმა. კვლევითი ინსტიტუტი (ციტოლოგიის ინსტიტუტი) სადაც მე ვმუშაობდი, ძალზე დაინტერესებული იყო თანამედროვე ბიოლოგიით და პასუხისმგებელმა პროფესორმა დაპატიჟა მოწვეული პროფესორები, რათა მათ შემოქმედებითი შვებულება ინსტიტუტში კვლევების ჩასატარებლად გაეტარებინათ. პროფესორ ჯერი პაულინს, რომელიც თავის ოჯახთან ერთად ჯორჯიის უნივერსიტეტიდან იყო ჩამოსული, ლაბორატორიაში თავისი სამუშაო მაგიდა ზუსტად ჩემი მაგიდის გვერდით ჰქონდა. ჩვენ ოჯახებით დავმეგობრდით.

იმ დროს, საბჭოთა კავშირში ვიზიტით მყოფი ამერიკელებისთვის ძალიან ძნელი იყო სადმე წასვლა, რადგან მათ ეუბნებოდნენ, „თქვენ იქ ვერ წახვალთ, თქვენ აქ ვერ წახვალთ.“ ამიტომ, ჩვენ დავეხმარეთ პაულინების ოჯახს ლენინგრადში მათი პირველი სტუმრობისას. მოგვიანებით, როდესაც შეერთებულ შტატებში ემიგრირება გადავწყვიტეთ, ჯერი პაულინი იყო ერთადერთ პროფესორი ამერიკაში, რომელიც გვიცნობდა ჩვენ და ჩვენს სამეცნიერო სამუშაოს. იგი ჯორჯიის უნივერსიტეტში სამსახურის მოძებნაში დაგვეხმარა. ამრიგად, როდესაც ამ ქვეყანაში ჩამოვედით, როგორც პოსტდოქტორანტურის მკვლევრებმა, ყველაფერი თავიდან დავიწყეთ.

ლონდონში თქვენ უმარტივესებზე – წამწამიანებზე მუშაობდით. მაგრამ ჯორჯიაში მუშაობა მცენარეებზე დაიწყეთ. რამ განაპირობა ეს ცვლილება?

ჩემი ინტერესის საგანი ძირეული უჯრედული დონეა და ორგანიზმებზე გადართვა არ იყო მეტისმეტად რთული. შეერთებულ შტატებში ჩამოსვლის შემდეგ მალევე მივხვდი, რომ თავისუფლად მცხოვრები უმარტივესების კვლევისათვის, რომლებიც არ იწვევს დაავადებებს, გრანტების მოპოვება გაძნელდებოდა. იმ დროს, მცენარეთა კვლევა ნამდვილად იწყებდა აღმავლობას და ჯორჯია იყო ერთერთი კერა, სადაც მცენარეთა ბიოლოგია სიახლე იყო. მე ვიგრძენი ეს და მსურდა, ამ გარემოს ნაწილი გავმხდარიყავი და ამიტომ ბევრი რამ ვისწავლე მცენარეების შესახებ. აგრეთვე, ჩემით დავეუფლე დისციპლინებს, რათა მემუშავა მოლეკულურ ბიოლოგიაში. მოლეკულური მიდგომები მცენარეთა ბიოლოგიაში ის-ის იყო იკიდებდა ფეხს. მეც იმ ხალხთან ერთად დავიწყე მოლეკულური ბიოლოგიის შესწავლა. ასე რომ, დროში გამიმართლა.

როდესაც ჯარგ დროზე საუბრობთ, რატომ არის მცენარეთა მიოლოგიაში ყოფნისთვის ახლა ჯარგი დრო?

ერთი მიზეზი ისაა, რომ საკვლევი ორგანიზმის, მცენარე *Arabidopsis*-ის შესახებ, ჩვენთვის ბევრი რამ არის ცნობილი. მისი გენომი სიქვენირებულია, ხოლო მრავალი ცილა – იდენტიფიცირებული. მას შემდეგ, რაც თქვენთვის ცნობილი გახდება ამ ცილების ფუნქციები, როგორ ურთიერთქმედებენ ეს ცილები და რა კავშირშია მეტაბოლური გზები უჯრედში ერთმანეთთან, თქვენ ნამდვილად უპასუხებთ კითხვებს იმის შესახებ,როგორ ფუნქციონირებს უჯრედები და როგორ მუშაობს მთლიანად მცენარე. სისტემათა ბიოლოგიასთან ერთად მცენარეთა ბიოლოგია გაცილებით უფრო საინტერესო ხდება.

რა დრო დასჭირდება მცენარეთა სისტემათა მიოლოგიის ამოქმედებას?

სისტემათა ბიოლოგიის არსი მოდელური ორგანიზმის შექმნასა და იმის განსაღვრის უნარში მდგომარეობს, როგორ ურთიერთქმედებს სხვადასხვა მეტაბოლური გზები უჯრედში და რა გავლენას ახდენს ერთი რომელიმე მეტაბოლური გზის ცვლილება მთლიან ორგანიზმზე. ამისთვის საჭიროა, რომ ჩვენი მიდგომები უფრო მრავალფეროვანი და ინტეგრირებული უნდა იყოს. ჩვენთვის საჭიროა, რომ მცენარეთა ბიოლოგია ისეთ დისციპლინებს დაუკავშირდეს, როგორიცაა ინფორმატიკა და ინჟინერია, მაგრამ ეს რთულია, ვინაიდან ხალხი განსხვავებული მეცნიერული კულტურებიდან მოდის.

სწორედ ახლა, ბევრი ჩვენგანი ხელახალ ტრენინგს გადის ისეთი სფეროს ასათვისებლად, როგორიცაა ბიოინფორმატიკა, მაგრამ ბევრად უკეთესი იქნება, თუ ასეთი მულტიდისციპლინარული განათლების მიღება ბიოლოგების მომზადებისას ნორმა იქნება. ძალზე მნიშვნელოვანია, რომ მცენარეთა ბიოლოგების ახალი თაობა წარმომადგენლობითი იყოს, ბიოინფორმატიკაში კარგად ერკვეოდეს და ამავე დროს, კარგი ბიოლოგიც იყოს. მეცნიერთა ამ ახალი თაობის ჩამოყალიბებას დრო სჭირდება. თუმცა,ბევრი ხალხი თვალს ადევნებს მკვლევართა საზოგადოება *Arabidopsis*-ს სისტემური მიდგომის ამუშავების მიზნით, ვინაიდან ეს საზოგადოება მაგალითია გახსნილობისა და კოლეგებს შორის გამოცდილების გაზიარების თვალსაზრისით.

მთელი რიგი ცილის მაჯდირეგული გენები Arabidopsis-ში ჯონჯურენციას უწევს ადამიანისა და სხვა რთული ცხოველების გენებს. გაგაოცათ ამ აღმოჩენამ?

ნამდვილად არა. ვინაიდან მცენარეები უმოძრაონი არიან, მათ გარემო პირობების სტრესებზე ძალიან მრავალფეროვანი საპასუხო რეაქცია უნდა ჰქონდეთ. მცენარეები ძალიან სრულყოფილი უნდა იყონ, რათა გადარჩნენ, რადგან მათ გაქცევა არ შეუძლიათ. ამას კი დიდი რაოდენობით სხვადასხვა სახის ცილა ესაჭიროება, მათ შორის მრავალი მათგანი მხოლოდ მცენარეებში გვხვდება.

აქვს თუ არა — Arabidopsis-ზე ჩატარებულ სამუშაოებს მნიშვნელოვანი სასოფლო-სამეურნეო გამოყენება?

დიახ, რადგან *Arabidopsis* მოსახერხებელი მოდელური ორგანიზმია მნიშვნელოვანი პროცესების შესასწავლად ყველა მცენარეში, მათ შორის მარცვლოვნებში. მაგალითად, სიცივისა და პათოგენების მიმართ მდგრადობა ის ორი დეტალია, რომლებიც მარცვლოვნებისთვის ძალზე მნიშვნელოვანია. მაგრამ ამ დეტალების ანალიზი გაცილებით იოლია *Arabidopsis*-ში. ასე რომ, თუ ჯერ გარკვეული გენებისა და რეგულატორული მეტაბოლური გზების იდენტიფიცირებას მოვახდენთ, რომლებიც ხელს შეუწყობს *Arabidopsis*-ს წინააღმდეგობა გაუწიოს გარემოს სტრესს, შემდეგ ჩვენ უკვე შევძლებთ ეს ცოდნა მარცვლოვანი მცენარეების გასაუმჯობესებლად გამოვიყენეოთ.

რაზეა ფოკუსირებული საკუთრივ თქვენი ლაბორატორიული კვლევა?

დიდი ხნის მანძილზე ჩემი ლაბორატორიის ჯგუფი უჯრედის ვეზიკულებსა და ვაკუოლებში მოლეკულების ტრანსპორტირებაზე მუშაობდა. ბოლო რამდენიმე წლის მანძილზე ჩვენ კიდევ ერთი პროექტი დავამატეთ: უჯრედის კედლის სინთეზი მცენარეებში. ვაკუოლებსა და უჯრედის კედლებს უნიკალური მცენარე-სპეციფიური ფუნქცია აქვთ და ისინი არსებითია მცენარის სიცოცხლისთვის. ამდენად, მე ძალზე დაინტერესებული ვარ ამ მექანიზმების სრულად გაგებით.

უკანასკნელ წლებში თქვენი გავლენა გასცდა თქვენი laboratoriის ფარგლებს და მცენარეული უჯრედის ბიოლოგიის საერთაშორისო საზოგადოების სელმძღვანელობამდე გაფართოვდა. რატომ ფიქრობთ, რომ ეს გაზრდილი როლი ამ ეტაპზე მნიშვნელოვანია თქვენი კარიერისთვის?

პირველ რიგში მინდა განვაცხადო, რომ ჩემი კვლევები laboratoriაში ჩემს ჯგუფთან ერთად კვლავ ჩემი ნომერ პირველი პრიორიტეტია. მაგრამ დროთა განმავლობაში ხვდები, რომ მიღებული გამოცდილება საშუალებას გაძლევს მეტი გააკეთო სამეცნიერო საზოგადოებისთვის შენს სფეროში. მე ბევრი რამ შემმატა მცენარეთა ბიოლოგების საზოგადოებამ და ახლა მინდა კონსტრუქციული ვიყო და უკანვე დავუბრუნო საზოგადოებას. ფაქტიურად, კარიერის გარკვეულ ეტაპზე ვალდებული ხარ გასცე უფრო მეტი, ვიდრე მიიღო.

მაგალითად, მე არ ვისწრაფოდი გავმხდარიყავი ჟურნალის „მცენარეთა ფიზიოლოგია“ მთავარი რედაქტორი, მაგრამ კოლეგებმა დამითანხმეს, მეკისრა ეს საქმე. ახლა ამას ბევრი დრო მიაქვს, მაგრამ ჟურნალი წარმატებით ვითარდება, რაც ძალზედ მახარებს.

„დამრწყმის“ კიდევ ერთი მაგალითი — თქვენ მონაწილეობთ პროგრამაში, რომელიც შესაძლებლობას აძლევს საზოგადოებრივი კოლეჯის სტუდენტებს, საზაფხულო კვლევებში ჩაატარონ კალიფორნიის რივერსაიდის უნივერსიტეტში. ამ სტუდენტების მუშაობა თქვენს laboratoriში თავშესაქცევია?

მე მიყვარს ახალგაზრდების გარემოცვაში ყოფნა, რადგან მათთან თავს ახალგაზრდულად ვგრძნობ. პირველად, როდესაც სტუდენტები laboratoriაში მოვიდნენ, კვლევების ჩატარების გამოცდილება სრულიად არ ჰქონდათ და უბრალოდ არ იცოდნენ, რით დაეწყოთ. მაგრამ როგორც კი ბიძგს მისცემთ მათ და ინტერესს გაუღვივებთ, ამით ყველაზე უფრო დიდ საზღაურს მიიღებთ ამქვეყნად. მაგალითად, გასულ ზაფხულს გვყავდა სტუდენტი სან ბერნარდინო ვალეის კოლეჯიდან, ახლომდებარე საზოგადოებრივი კოლეჯიდან. მას მოსწონდა თავისი პროექტი და ჩვენ ვწერდით სტატიას. ისიც გადავა უნივერსიტეტში და მაინც, ჩემს laboratoriაში ყოველ კვირას მრავალი საათის განმავლობაში მუშაობს, თუმცა ბევრ საგანს გადის. ამ სტუდენტს ახლა სურს მცენარეთა მკლევარი გახდეს – ის „მოექცა“! და ეს მე დიდ კმაყოფილებას მანიჭებს.

როდესაც ოჯახში ორი ძალიან დაკავებული მეცნიერია — თქვენ და თქვენი მეუღლე, როგორ ითავსებთ კარიერის მოთხოვნებს ოჯახური ცხოვრების მოვალეობებსა და სიამოვნებას?

მსურს რომ ახალგაზრდები, რომლებიც მუშაობას იწყებენ მეცნიერებაში, სამუშაოს გამო არ გაურბოდნენ ოჯახის შექმნასა და შვილების ყოლას. ყველაზე შესანიშნავი რამ ჩემს ცხოვრებაში ჩემი ორი ვაჟია. კარიერასა და ოჯახს შორის წონასწორობის დაცვა არ არის იოლი, მაგრამ ეს ყველაფერი შესაძლებელია, რადგან მყავს საოცარი მეუღლე და ჩვენ ერთად ვიღებთ გადაწყვეტილებებს და საქმესაც ერთად ვაკეთებთ. ვერ იტყვი: „შენ შინ დარჩი და ასე გავინაწილოთ ფუნქციები“. შეიძლება ზოგიერთისთვის ეს მისაღებია, მაგრამ ჩვენს შემთხვევაში, ორივეს გვსურდა სამეცნიერო კარიერა.

კიდევ რა რჩევები გაქვთ სტუდენტებისთვის, რომლებიც დაინტერესებულნი არიან, მეცნიერები გახდნენ?

ვინაიდან ბიოლოგიის განვითარების გზა იცვლება, მიმაჩნია, რომ სტუდენტებმა უნდა ეძიონ პროგრამები, რომლებიც ინტერდისციპლინარულ მიდგომებს სთავაზობს. ისინი არ უნდა შემოისაღვრონ გარკვეული სფეროთი და მწვერვალებს მიაღწევენ. თქვენ ძალიან მიზანდასახულები უნდა იყოთ, ბეჯითად იშრომოთ, უნდა იცოდეთ, რა გსურთ და შემდეგ არ უნდა მოეშვათ. აქ, ისე როგორც არსად მთელ მსოფლიოში, შესაძლებელია გაიზარდოთ, როგორც მეცნიერი. მე მგონი, მე ამის ცოცხალი მაგალითი ვარ. ეს ფანტასტიკური ცხოვრებაა!

მცენარეებს სრულყოფილება ესაჭიროებათ, ვინაიდან გაქცევა არ შეუძლიათ



35 მცენარეთა სტრუქტურა, ზრდა და განვითარება



▲ *სურათი 35.1* ***მცენარე (Cabomba caroliniana)***

ძირითადი კონცეფციები

35.1 **მცენარეულ ორგანიზმს აქვს ორგანოების, ქსოვილებისა და უჯრედების იერარქია**

35.2 **მერისტემა ახალი ორგანოებისთვის უჯრედებს წარმოშობს**

35.3 **პირველადი ზრდა ფესვებსა და ყლორტებს აგრძელებს**

35.4 **მეორადი ზრდა ხე-მცენარეების ღეროებსა და ფესვებს სისქეს უმატებს**

35.5 **ზრდა, მორფოგენეზი და დიფერენციაცია მცენარის ორგანიზმს წარმოქმნის**

შესავალი

ორი ერთნაირი მცენარე არ არსებობს

ზოგიერთისთვის **სურათ 35.1-ზე** გამოსახული მცენარე წყლის მოუცილებელი სარეველაა, რომელიც წყაროებს, მდინარეებსა და ტბებს აბინძურებს. სხვები მას აკვარიუმების მიმზიდველ დანამატად მიიჩნევენ. რაც არ უნდა ითქვას, მცენარე კაბომბა (*Cabomba caroliniana*) **პლასტიურობის** – მცენარის უნარი, შეიცვალოს ან „მოერგოს“ ლოკალურ გარემო პირობებს – შესანიშნავი მაგალითია. წყალქვეშა ფოთლები ფრთებს წააგავს, ეს ადაპტაცია, სავარაუდოდ, მას წყლის მოძრაობის სტრესისგან იცავს. მათგან განსხვავებით, ზედაპირული ფოთლები მცურავი ფოთლებია, რომლებიც წყალზე სატივტივოდ არის მომარჯვებული. ორივე ტიპის ფოთოლს გენეტიკურად იდენტური უჯრედები აქვს, მაგრამ განსხვავებული გარემო ფოთლის ფორმირებაში მონაწილე სხვადასხვა გენების ჩართვას ან გამორთვას იწვევს. ასეთი ზედმიწევნით განვითარებული პლასტიურობა გაცილებით უფრო დამახასიათებელია მცენარეებისთვის, ვიდრე ცხოველებისთვის, რაც შესაძლოა მათ უმოძრაობის კომპენსაციაში ეხმარება. როგორც ნატაშა რაიხელმა განაცხადა თავის ინტერვიუში, რომელიც წინ უსწრებს ამ თავს, „მცენარეები სრულყოფილი უნდა იყონ, რომ გადარჩნენ, რადგან მათ გაქცევა არ შეუძლიათ“. ამასთან, რადგან ნებისმიერი მცენარის ფორმას გარემო ფაქტორებთან ერთად გენეტიკური ფაქტორები აკონტროლებს, ორი ზუსტად ერთნაირი მცენარე არ არსებობს.

სპეციფიურ გარემოზე ცალკეული მცენარეების პლასტიური სტრუქტურული საპასუხო რეაქციების გარდა, მთელ სახეობას, ბუნებრივი გადარჩევით აკუმულირებული **მორფოლოგიური** თვისებები და გარეგნული ფორმა გააჩნია, რომელიც მცენარეებში სახეობის შიგნით მცირედ იცვლება. უდაბნოს ზოგიერთი მცენარის, მაგალითად, კაქტუსის ფოთლები ისე ძლიერ არის რედუცირებული, რომ ეკლებს წარმოქმნის, ღერო კი, ფაქტიურად, პირველადი ფოტოსინთეზის ორგანოს წარმოადგენს. ფოთლის შემცირებული ზომა და, აქედან გამომდინარე, მისი ზედაპირი, წყლის დანაკარგს ამცირებს. ფოთლის ამგვარმა ადაპტაციამ გაზარდა გადარჩენის ალბათობა და უდაბნოს გარემოში გამრავლება გააიოლა.

ამ თავში ყურადღება გამახვილებულია იმაზე, რისგან შედგება მცენარის ორგანიზმი, ხოლო განყოფილების დანარჩენი ნაწილი მცენარის ბიოლოგიას ეთმობა. 29-ე და 30-ე თავებში აღწერილია ხავსისმაგვარების, უთესლო ჭურჭლოვანი მცენარეების, შიშველთესლოვნებისა და ფარულთესლოვნების ევოლუცია და დახასიათება. ეს თავი და მე-6 განყოფილება ძირითადად ჭურჭლოვან მცენარეებზეა ფოკუსირებული – განსაკუთრებით ფარულთესლოვნებზე, რადგან ყვავილოვანი მცენარეები მცენარეთა სახეობების დაახლოებით 90%-ს შეადგენს და ხმელეთის თითქმის ყველა ტროფული დამოკიდებულების საფუძველს წარმოადგენს. ვინაიდან დედამიწის მოსახლეობა იზრდება და მისი საკვებით, საწვავით, ბოჭკოთი, წამლებით, ხის მასალითა და ქაღალდით უზრუნველსაყოფად მცენარეებზე მოთხოვნა არასდროს ყოფილა ასე დიდი; ამდენად, კიდევ უფრო მნიშვნელოვანია იმის გაგება, როგორ იზრდება და ვითარდება მცენარე.

კონცეფცია 35.1

მცენარის ორგანიზმს ორგანოების, ქსოვილებისა და უჯრედების იერარქია აქვს

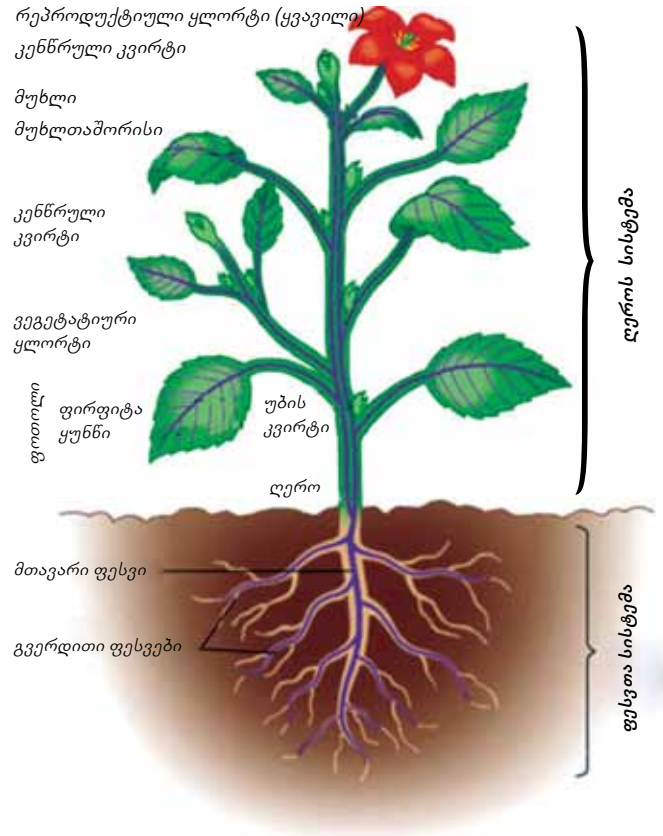
მცენარეებს, ცხოველთა უმრავლესობის მსგავსად, აქვს ორგანოები, რომლებიც სხვადასხვა ქსოვილებისგან შედგება, რომლებიც თავის მხრივ, უჯრედებისგან არის წარმოქმნილი. **ქსოვილი** უჯრედთა ჯგუფია, რომელსაც საერთო ფუნქცია ან სტრუქტურა აქვს, ან ორივე საერთო აქვს. მცენარის ორგანოების, ქსოვილებისა და უჯრედების იერარქიის განხილვისას, ჩვენ ყურადღებას ჯერ ორგანოებზე, მცენარის სტრუქტურის დამახასიათებელ ნიშნებზე გავამახვილებთ, რომლებზეც დაკვირვება უფრო იოლია.

მცენარის სამი ძირითადი ორგანო: ფესვი, ღერო და ფოთოლი

ჭურჭლოვანი მცენარეების მორფოლოგიაში ძირითადად აისახება მათი, როგორც ხმელეთის ორგანიზმების ევოლუციის ისტორია, რომლებიც ორ ძალიან განსხვავებულ პირობებში – მიწისზედა და მიწისქვეშა გარემოში ბინადრობენ და მოიპოვებენ რესურსებს. მცენარეები წყალსა და მინერალებს მიწის ქვემოდან შთანთქამენ, ხოლო CO_2-სა და სინათლეს – მიწის ზემოდან. ამ რესურსების განაწილების ევოლუციურ გადაწყვეტას წარმოადგენს სამი ძირითადი ორგანოს: ფესვის, ღეროსა და ფოთლის განვითარება. ისინი **ფესვთა სისტემად** და **ღეროთა სისტემად** არის ორგანიზებული. ეს უკანასკნელი შედგება ღეროსა და ფოთლებისგან (სურათ 35.2). მცირეოდენი გამონაკლისის გარდა, ფარულთესლოვნებისა და სხვა ჭურჭლოვანი მცენარეების არსებობა მთლიანად ამ ორ სისტემაზეა დამოკიდებული. ფესვები, ჩვეულებრივ, არ არის მაფოტოსინთეზირებელი და რომ არა ღეროთა სისტემიდან იმპორტირებული ორგანული საკვები, იგი იშიმშილებდა. და პირიქით, ღეროთა სისტემა დამოკიდებულია წყალსა და მინერალებზე, რომლებსაც ფესვები ნიადაგიდან შთანთქავს.

მოგვიანებით, ამ თავში, ვეგეტატიური ყლორტების (ყლორტები, რომლებიც არ მრავლდება) რეპროდუქტიულ ღეროებად გარდაქნას განვიხილავთ. ფარულთესლოვნებში, ყვავილები რეპროდუქტიულ ყლორტებს წარმოადგენს, რომლებიც სქესობრივი გამრავლებისთვის ძლიერ მოდიფიცირებული ფოთლებისგან შედგება.

ფესვების, ღეროებისა და ფოთლების უფრო ახლოს გაცნობასთან ერთად, შევეცდებით ეს ორგანოები ხმელეთზე ცხოვრების ადაპტაციის ევოლუციური პერსპექტივის თვალსაზრისითაც განვიხილოთ. ამ ორგანოების ზოგიერთი სახეცვლილების იდენტიფიცირებისას, ჩვენ ძირითადად ფარულთესლოვანების ორ მთავარ ჯგუფზე: ერთლებნიანებსა და ორლებნიანებზე გავამახვილებთ ყურადღებას (იხ. სურათ 30.12).



▲ *სურათი. 35.2* ***ყვავილოვანი მცენარის გამოსახულება.*** *მცენარის ორგანიზმი ფესვთა სისტემად და ღეროთა სისტემად იყოფა; ისინი ერთმანეთთან ჭურჭლოვანი ქსოვილითაა (დიაგრამაზე გამოსახულია მეწამული ზოლების სახით) დაკავშირებული, რომელიც მთელ მცენარეს გასდევს. აქ გამოსახული მცენარე იდეალური ორლებნიანია.*

ფესვები

ფესვი არის ორგანო, რომელიც ჭურჭლოვან მცენარეს ამაგრებს (ჩვეულებრივ ნიადაგში), შთანთქავს მინერალებსა და წყალს და ხშირ შემთხვევაში, იმარაგებს ორგანულ საკვებს. ორლებნიანებისა და შიშველთესლოვნების უმრავლესობას **მთავარღერძიანი ფესვთა სისტემა** აქვს, რომელიც ერთი ძირითადი ვერტიკალური ფესვისგან (მთავარი ფესვი) შედგება, რომელიც ემბრიონული ფესვისგან ვითარდება.

მთავარი ფესვი დასაბამს აძლევს **ლატერალურ ფესვებს**, რომლებსაც ასევე გვერდით ფესვებსაც უწოდებენ (იხ. სურათ 35.2). ფარულთესლოვნებში მთავარ ფესვში ხშირად გროვდება ორგანული საკვები, რომელსაც მცენარე ყვავილობისა და მსხმოიარობის დროს შთანთქავს. ამის გამო, ძირხვენების, მაგალითად, სტაფილოს, თალგამისა და ჭარხლის მოსავალს, ყვავილობამდე იღებენ. ჩვეულებრივ, მთავარღერძიან ფესვთა სისტემა მიწაში ღრმად აღწევს.

უთესლო ჭურჭლოვან მცენარეებში და ერთლებნიანების უმრავლესობაში, მაგალითად, ბალახებში, ემბრიონული ფესვი კვდება და არ აძლევს დასაბამს მთავარ ფესვს. მის ნაცვლად, ღეროდან მრავალი მცირე ფესვი იზრდება და თითოეულ

ამ მცირე ფესვს საკუთარი გვერდითი ფესვები აქვს. ამის შედეგად წარმოიქმნება ფუნჯა ფესვთა სისტემა – როგორც წესი, წვრილ ფესვთა საფარი, რომელიც მიწის სიღრმეში ვრცელდება და რომელთაგანაც არც ერთი მთავარი ფესვი არ გამოირჩევა (იხ. სურათ 30.12).

ღეროდან გამომავალ ფესვებს **დამატებით** (ლათინურად *adventicius* — პერიფერიული) ფესვებს უწოდებენ, ტერმინი აღწერს მცენარის ნებისმიერ ნაწილს, რომელიც უჩვეულო ადგილზე იზრდება. ფუნჯა ფესვთა სისტემა, ჩვეულებრივ, უფრო ზედაპირულია ვიდრე მთავარღერძიან ფესვთა სისტემა. განსაკუთრებით ზედაპირულია ბალახების ფესვები, რომლებიც ნიადაგის ზედა ფენის რამდენიმე სანტიმეტრშია კონცენტრირებული. ამის გამო ბალახების ფესვები ნიადაგის ზედა ფენას ადგილზე ამაგრებს და შესანიშნავ პირობებს ქმნის ეროზიის პრევენციისთვის. დიდი ზომის ერთლებნიანებს, მაგალითად, პალმებსა და ბამბუკს, ძირითადად მძლავრი ფესურები აკავებს, რომლებიც ჰორიზონტალურ მიწისქვეშა ღეროებს წარმოადგენს.

ფესვთა მთელი სისტემა მცენარის დამაგრებას უწყობს ხელს, თუმცა მცენარეთა უმრავლესობაში წყლისა და მინერალების შეწოვა უშუალოდ ფესვის წვერის სიახლოვეს ხდება, სადაც მრავალრიცხოვანი ფესვების ციცქნა ბუსუსები მეტისმეტად ზრდის ფესვების ზედაპირს (სურათ 35.3).



◀ *სურათი 35.3* ***ფესვის ბუსუსები და ფესვის წვერი.*** *ფესვის ბუსუსები, რომლებიც ათასობით ზუსტად ფესვის წვერთან იზრდება, ზრდის ფესვების ზედაპირის ფართობს წყლისა და მინერალების შესაწოვად.*

მცენარის მუსული

ფესვის ეპიდერმული უჯრედის გამონაზარდია (დამცავი უჯრედი მცენარის ზედაპირზე). ფესვის ბუსუსები არ შეგეშალოთ გვერდითა ფესვებში, რომლებიც მრავალუჯრედიანი ორგანოებია. მცენარის ფესვსა და სოკოსა და ბაქტერიას შორის სიმბიოტური დამოკიდებულების დროს შეწოვა უფრო ინტენსიურად ხდება, როგორც ამას 36-ე და 37-ე თავებში შეიტყობთ.

ბევრ მცენარეს სახეცვლილი ფესვები აქვს. ზოგი მათგანი ფესვებისგან წარმოიქმნება, ზოგიც დამატებითია – ღეროდან ვითარდება, ხოლო იშვიათ შემთხვევებში – ფოთლებიდან. ზოგიერთი სახეცვლილი ფესვი მცენარეს უფრო მეტი მარაგითა და საყრდენით უზრუნველყოფს, მაშინ, როცა სხვა ფესვები წყალსა და საკვებს იმარაგებენ ან ჰაერიდან შთანთქავენ ჟანგბადს ან წყალს (სურათ 35.4).

ღეროები

ღერო ორგანოა, რომელიც მონაცვლეობით განლაგებული **მუხლების** სისტემისა, რომლებზეც ფოთლებია მიმაგრებული და **მუხლთაშორისებისგან** — მუხლებს შორის არსებული ღეროს სეგმენტებისგან შედგება (იხილეთ სურათ35.2). კუთხეში (უბეში), რომელიც თითოეულ ფოთოლსა და ღეროს შორის წარმოიქმნება **უბის კვირტია** – სტრუქტურა, რომელსაც გვერდითი ყლორტის წარმოქმნის პოტენციალი აქვს და რომელსაც ჩვეულებრივ, ტოტს უწოდებენ. ახალგაზრდა ყლორტის უბის კვირტების უმრავლესობა მოსვენებულ მდგომარეობაშია (არ იზრდება). ამრიგად, ახალგაზრდა ყლორტის ელონგაცია ჩვეულებრივ, ყლორტის აპექსის (წვერის) ახლოსაა კონცენტრირებული, რომელიც **კენწრული კვირტისგან** შედგება და განვითარებადი ფოთლებისა და კომპაქტური მუხლებისა და მუხლთაშორისების მთელი წყება აქვს.

კენწრული კვირტის სიახლოვე, ნაწილობრივ უბის კვირტების ზრდის ინჰიბირებაზეა პასუხისმგებელი – ფენომენზე, რომელსაც **აპიკალური დომინირება** ეწოდება. რესურსების ელონგაციაზე კონცენტრირებული აპიკალური დომინირება ევოლუციურ ადაპტაციას წარმოადგენს, რომელიც ზრდის მცენარეზე სინათლის ზემოქმედებას. მაგრამ რა მოხდება, თუ ცხოველი ღეროს ბოლოს შეჭამს? ან თუ რომელიმე ობიექტის დაჩრდილვის გამო, სინათლე მცენარის გვერდითა მხრიდან უფრო ინტენსიური იქნება, ვიდრე უშუალოდ მის ზემოდან? ასეთ პირობებში, უბის კვირტების მოსვენებული მდგომარეობა ირღვევა, ანუ, ისინი ზრდას იწყებს. მზარდი უბის კვირტი დასაბამს აძლევს გვერდითა ყლორტს, რომელსაც საკუთარი კენწრული კვირტი, ფოთლები და უბის კვირტები გააჩნია. კენწრული კვირტის მოცილება ჩვეულებრივ, უბის კვირტების ზრდას ასტიმულირებს, რის შედეგადაც უფრო მეტი გვერდითი ყლორტები მიიღება. ამიტომ, ხეებისა და ბუჩქების გასხვლა და ოთახის მცენარეების წაჭრა მათ უფრო „დაბუჩქულს“ ხდის.

ბევრ მცენარეში განვითარდა სახეცვლილი ღეროები, რომელთაც სხვადასხვა ფუნქცია აქვთ, როგორც გარემოსადმი ადაპტაცია. ამ სახეცვლილ ღეროებს, რომლებშიც კავები, ფესურები, გორგლები და ბოლქვები შედის, ხშირად შეცდომით ფესვებად მიიჩნევენ (სურათ 35.5).

ფოთლები

ფოთოლი, უმეტესი ჭურჭლოვანი მცენარეების ძირითადი მაფოტოსინთეზირებელი ორგანოა, თუმცა ფოტოსინთეზს მწვანე ღეროებიც ახორციელებს. ფოთლები ფორმით ძალიან განსხვავდება ერთმანეთისგან, მაგრამ ისინი, ჩვეულებრივ, გაბრტყელებული **ფირფიტისა და ყუნწისგან** შედგება, რომელიც ფოთოლს ღეროს მუხლთან აკავშირებს (იხილე სურათ 35.2). ფარულთესლოვნებიდან ბალახებსა და ბევრ სხვა ერთლებნიანს ყუნწი არ აქვს; მის ნაცვლად ფოთლის ფუძე ხალთას ქმნის, რომელიც ღეროს ეხვევა. ზოგიერთ ერთლებნიანს, მათ შორის პალმებს, ყუნწები აქვთ.

ერთლებნიანები და ორლებნიანები **ძარღვების** განლაგებით, ფოთლების ჭურჭლოვანი ქსოვილითაც განსხვავდებიან. ერთლებნიანების უმეტესობას მთავარი პარალელური

▼ *სურათი 35.4* ***სახეცვლილი ფესვები.*** *გარემოსადმი ადაპტაციებმა შესაძლოა ფესვების სხვადასხვა ფუნქციის ცვლილება გამოიწვიოს. ბევრი სახეცვლილი ფესვი საჰაეროა, რომლებიც ნორმალური განვითარებისას მიწის ზემოთ ვითარდება.*



(ა) ***სვეტისებრი ფესვები.*** *აქ ნაჩვენები სიმინდის საჰაერო ფესვები სვეტისებრი ფესვების მაგალითია. ეს სახელწოდება მათ იმის გამო მიიღეს, რომ ისინი მაღალ, თავმძიმე მცენარეებს იკავებენ. ზრდასრული სიმინდის ყველა ფესვი დამატებითია, ხოლო საწყისი ფესვები კვდება. აქ ნაჩვენები წარმოქმნილი ფესვები საბოლოოდ ნიადაგამდე აღწევს.*



(ბ) ***სამარაგო ფესვები.*** *ბევრი მცენარე, მაგალითად, ბატატი, საკვებსა და წყალს ფესვებში იმარაგებს.*



(გ) ***„მახრჩობელა“ საჰაერო ფესვები.*** *ამ მახრჩობელა ფიკუსის თესლი მაღალი ხეების ტოტებში ღივდება და მრავალრიცხოვან საჰაერო ფესვებს მიწისკენ მიმართავს. გველისმაგვარი ფესვები მასპინძელსა და საგნებს თანდათან ირგვლივ ეხვევა, მაგალითად, როგორც ამ კამბოჯური ტაძრის ნანგრევებს. საბოლოოდ, მასპინძელი ხე გაგუდვით და დაჩრდილვით იღუპება.*



(დ) ***დისკისებრი ფესვები.*** *საჰაერო ფესვები, რომლებიც დისკებს ჰგავს ზოგიერთი ტროპიკული ხის მაღალ ზროს იკავებს, როგორც ცენტრალურ ამერიკაში გავრცელებული ამ მატყლის ხის შემთხვევაშია.*



(ე) ***პნევმატოფორები.*** *ასევე ცნობილია როგორც საჰაერო ფესვები, ისინი ისეთი ხეებს უვითარდება, როგორიცაა მაგალითად, მანგრის ხე, რომელიც მიქცევისას წარმოქმნილ ჭაობებში ბინადრობს. ზედაპირზე ამოსული ფესვები, ფესვთა სისტემას ჟანგბადის მიღების შესაძლებლობას აძლევს, რომელიც სქელ, წყალით გაჟღენთილ ლაფში არ არის.*

ძარღვები აქვს, რომლებიც ფოთლის ფირფიტას სიგრძეზე გასდევს. მათგან განსხვავებით ორლებნიანებს, ჩვეულებრივ, მთავარი ძარღვების დატოტვილი ქსელი აქვს **(იხ. სურათ 30.12)**.

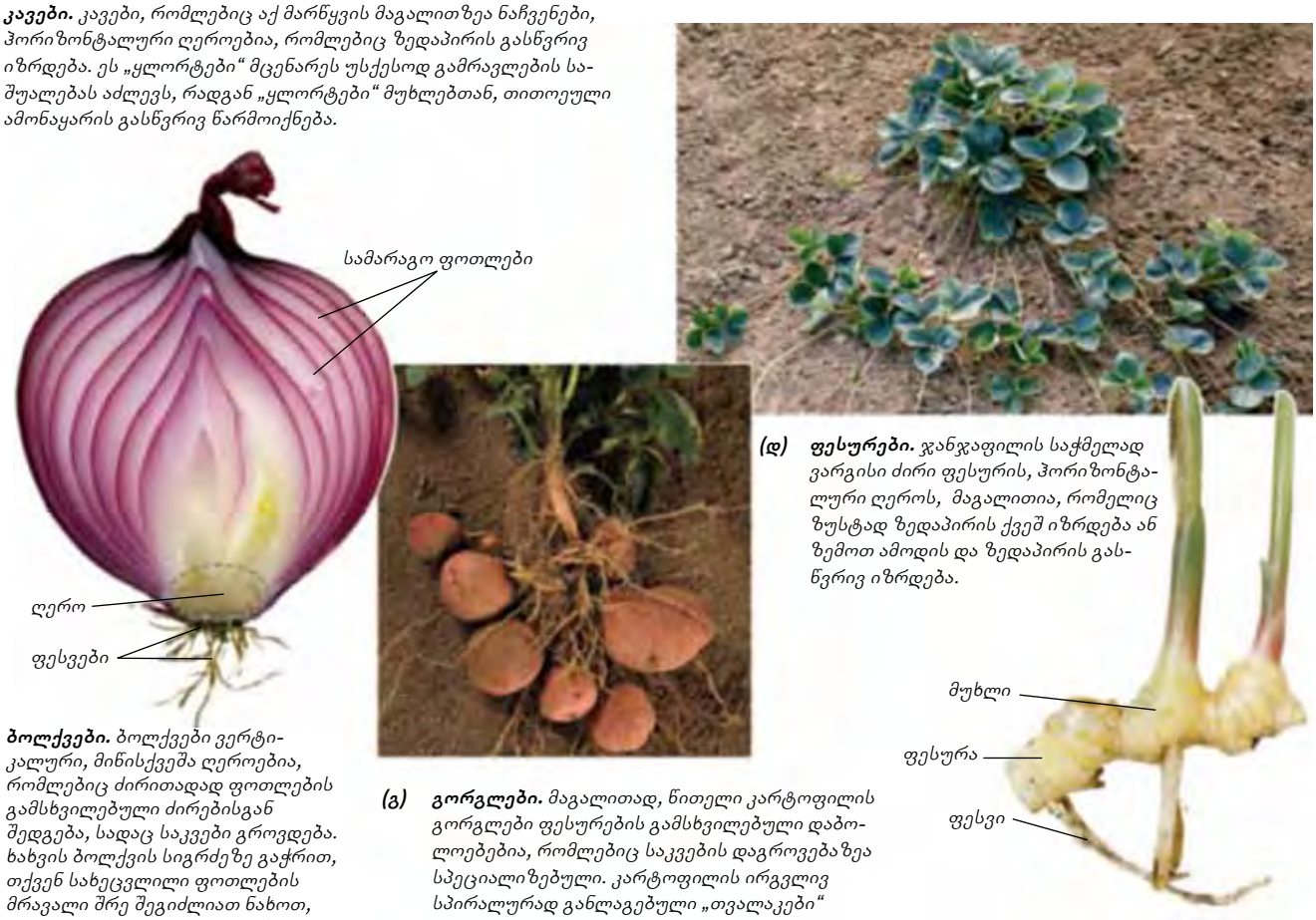
ფარულთესლოვნების იდენტიფიცირებისა და კლასიფიცირებისას ტაქსონომისტები ძირითადად ყვავილის მორფოლოგიას ეყრდნობიან, მაგრამ ისინი ფოთლის მორფოლოგიის ცვალებადობასაც იყენებენ. მაგალითად, ფოთლის ფორმას, ფოთლების სივრცეში განლაგებასა და ფოთლების დაძარღვას. **სურათ 35.6-ზე** ნაჩვენებია ფოთლის სხვადასხვა ფორმა: მარტივი და რთული ფოთლები. დიდი ფოთლების უმეტესობა რთული ან ორმაგად რთულია. ეს სტრუქტურული ადაპტაცია დიდ ფოთლებს შესაძლებლობას აძლევს, წინ აღუდგეს ძლიერ ქარს და ნაკლებად დაზიანდეს; აგრეთვე მათ უფრო შეუძლიათ პათოგენის შეზღუდვა, რომელიც ფოთლის ცალკეულ ფოთოლაკს უტევს და მას მთელს ფოთოლზე გავრცელების საშუალებას არ აძლევს.

ფოთლები უმეტესად ფოტოსინთეზზეა სპეციალიზებული. თუმცა, მცენარის ზოგიერთ სახეობას აქვს ფოთლები, რომლებმაც ევოლუციის პროცესში ადაპტაცია განიცადა და სხვა ფუნქცია მაგალითად, დამაგრების, დაცვის, დაგროვების ან გამრავლების ფუნქცია შეიძინა **(სურათ 35.7)**.

ქსოვილთა სამი სისტემა: დერმალური, გამტარი და საფარი

მცენარის ყველა ორგანოს – ფესვს, ღეროსა და ფოთოლს დერმალური, გამტარი და საფარი ქსოვილი აქვს. **ქსოვილთა სისტემა** ფუნქციონალურ ერთეულებადაა ორგანიზებული და ერთი ან მეტი ქსოვილისგან შედგება, რომელიც მცენარის ორგანოებს აკავშირებს. ქსოვილთა ყოველი სისტემა მცენარის მთელ ორგანიზმში ვრცელდება, მაგრამ ქსოვილთა სპეციფიური მახასიათებლები და სივრცეში მათი ურთიერთდამოკიდებულება სხვადასხვა ორგანოში განსხვავებულია **(სურათ35.8)**.

დერმალურ ქსოვილთა სისტემა გარეთა დამცავი საფარია. ჩვენი კანის მსგავსად, იგი დაცვის პირველად ხაზს ქმნის ფიზიკური დაზიანებისა და პათოგენური ორგანიზმების წინააღმდეგ. ბალახოვან მცენარეებში დერმალური ქსოვილი ჩვეულებრივ, მჭიდროდ განლაგებულ უჯრედთა ერთი შრისგან შედგება, რომელსაც **ეპიდერმისს** უწოდებენ. მერქნიან მცენარეებში დამცავი ქსოვილები, რომლებიც ცნობილია როგორც **პერიდერმა**, ღეროებისა და ფესვების ხანდაზმულ უბნებში ეპიდერმისს ცვლის; ეს პროცესი ამ თავში მოგვიანებით



▲ *სურათი 35.5* **სახეცვლილი ღეროები.**

(ა) კავები. *კავები, რომლებიც აქ მარწყვის მაგალითზეა ნაჩვენები, ჰორიზონტალური ღეროებია, რომლებიც ზედაპირის გასწვრივ იზრდება. ეს „ყლორტები“ მცენარეს უსქესოდ გამრავლების საშუალებას აძლევს, რადგან „ყლორტები“ მუხლებთან, თითოეული ამონაყარის გასწვრივ წარმოიქნება.*

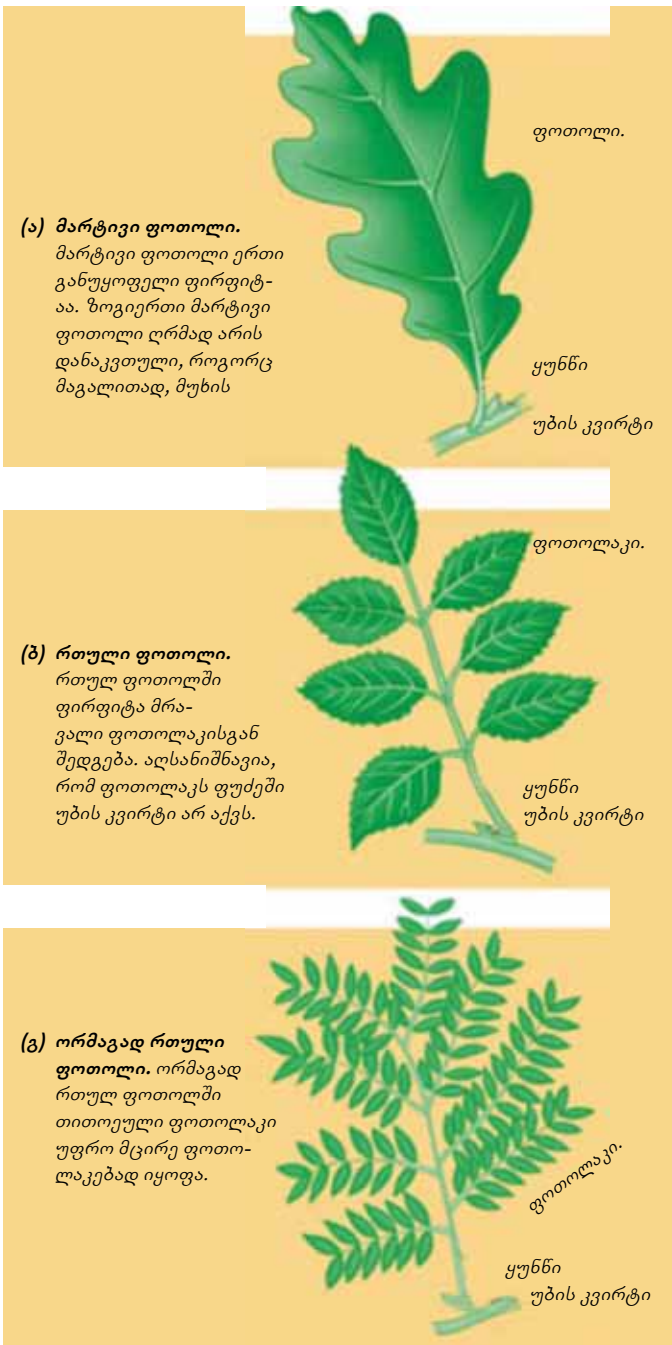
(ბ) ბოლქვები. *ბოლქვები ვერტიკალური, მიწისქვეშა ღეროებია, რომლებიც ძირითადად ფოთლების გამსხვილებული ძირებისგან შედგება, სადაც საკვები გროვდება. ხახვის ბოლქვის სიგრძეზე გაჭრით, თქვენ სახეცვლილი ფოთლების მრავალი შრე შეგიძლიათ ნახოთ, რომელიც მოკლე ღეროსთანაა დაკავშირებული.*

(გ) გორგლები. *მაგალითად, წითელი კარტოფილის გორგლები ფესურების გამსხვილებული დაბოლოებებია, რომლებიც საკვების დაგროვებაზეა სპეციალიზებული. კარტოფილის ირგვლივ სპირალურად განლაგებული „თვალაკები“ უბის კვირტების ჯგუფია, რომელიც მუხლებზე აღინიშნება.*

(დ) ფესურები. *ჯანჯაფილის საჭმელად ვარგისი ძირი ფესურის, ჰორიზონტალური ღეროს, მაგალითია, რომელიც ზუსტად ზედაპირის ქვეშ იზრდება ან ზემოთ ამოდის და ზედაპირის გასწვრივ იზრდება.*

იქნება განხილული. გარდა იმისა, რომ ეპიდერმისი მცენარეს წყლის დაკარგვისა და დაავადებებისგან იცავს, ყოველ ორგანოში მას სპეციფიური ფუნქციაც აქვს. მაგალითად, ფესვების ბუსუსები, რომლებიც ასე მნიშვნელოვანია წყლისა და მინერალების აბსორბციისთვის, ფესვის წვერთან არსებული ეპიდერმული უჯრედების გამონაზარდებია.

ფოთლებისა და ღეროების უმეტესობის ეპიდერმისის ცვილის საფარი, რომელსაც **კუტიკულა** ეწოდება წყლის დაკარგვის პრევენციას – ხმელეთზე ცხოვრების მნიშვნელოვან



(ა) მარტივი ფოთოლი. *მარტივი ფოთოლი ერთი განუყოფელი ფირფიტაა. ზოგიერთი მარტივი ფოთოლი ღრმად არის დანაკვთული, როგორც მაგალითად, მუხის*

(ბ) რთული ფოთოლი. *რთულ ფოთოლში ფირფიტა მრავალი ფოთოლაკისგან შედგება. აღსანიშნავია, რომ ფოთოლაკს ფუძეში უბის კვირტი არ აქვს.*

(გ) ორმაგად რთული ფოთოლი. *ორმაგად რთულ ფოთოლში თითოეული ფოთოლაკი უფრო მცირე ფოთოლაკებად იყოფა.*

▲ *სურათი 35.6* **მარტივი და რთული ფოთლების შედარება**

▼ *სურათი 35.7* **სახეცვლილი ფოთლები.**



(ა) ულვაშები. *ულვაშები სახეცვლილი ფოთლებია, მათი საშუალებით ბარდა სამაგრს ეჭიდება. ულვაში „ქამანდივით“ ეხვევა სამაგრს და ქმნის ხვეულს, რომელიც მცენარეს სამაგრთან აახლოვებს. ულვაშები ტიპური სახეცვლილი ფოთლებია, მაგრამ ზოგი მათგანი სახეცვლილი ღეროა, მაგალითად ვაზის.*



(ბ) ეკლები. *კაქტუსის ეკლები, როგორც მაგალითად, ოპუნციის, ფაქტიურად ფოთლებია, ხოლო ფოტოსინთეზი ძირითადად ნორჩ მწვანე ღეროებში მიმდინარეობს.*



(გ) სამარაგო ფოთლები. *სუკულენტების უმრავლესობას, ამ ბროლის ბალახის მსგავსად, წყლის სამარაგო სახეცვლილი ფოთლები აქვს.*



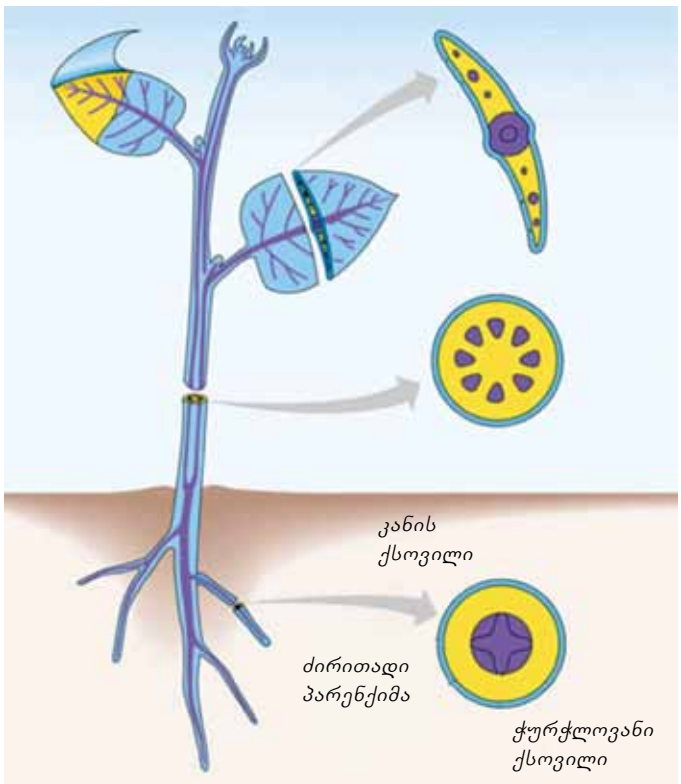
(დ) თანაყვავილები. *რძიანას წითელი ნაწილები ხშირად ყვავილის ფურცლებში ეშლებათ, ეს კი სახეცვლილი ფოთლებია, რომლებიც ყვავილთა ჯგუფს გარს ეკვრის. კაშკაშა შეფერილობის ფოთლები დამმტვერავებს იზიდავს.*



(ე) რეპროდუქტიული ფოთლები. *ზოგიერთი სუკულენტის, მაგალითად, Kalanchoë daigremontiana-ს ფოთლები დამატებით მორჩებს წარმოქმნის, რომლებიც ფოთოლს სცილდება და ნიადაგში ფესვებს უშვებს.*

ადაპტაციას უწყობს ხელს. მოგვიანებით ფოთლის სპეციალიზებულ უჯრედებს განვიხილავთ, რომლებიც CO_2-ის ცვლას არეგულირებს. სპეციალიზაციის კიდევ ერთი მაგალითია ფოთლის ტრიქომები, რომლებიც ეპიდერმისის გამონაზარდებს წარმოადგენს. მაგალითად, არომატული ფოთლების ტრიქომები, რომლებიც პიტნის სეკრეციას ახდენს, მცენარეებს ბალახისმჭამელებისა და დაავადებებისგან იცავს.

ქსოვილთა გამტარი სისტემის საშუალებით ფესვებსა და ღეროებს შორის ნივთიერებების ტრანსპორტი ხორციელდება. ქსილემა და ფლოემა ორი გამტარი ქსოვილია. **ქსილემა** წყალსა და გახსნილ მინერალებს ფესვებიდან ზემოთ, ღეროებისკენ ატარებს. **ფლოემა** კი ორგანული საკვების, მაგალითად, შაქრების ტრანსპორტს ახორციელებს იქიდან, სადაც ისინი წარმოიქმნება (ჩვეულებრივ, ფოთლებიდან), იმ მიმართულებით, სადაც მისი საჭიროება არსებობს – ჩვეულებრივ, ფესვებისა და ზრდის საიტებისკენ, მაგალითად, განვითარებადი ფოთლებისა და ნაყოფებისკენ. ფესვისა და ღეროს გამტარ სისტემას ერთად **სტელა** (ბერძნულიდან — ღერძი) ეწოდება. სტელას ორგანიზაცია სახეობებისა და ორგანოების მიხედვით იცვლება. ფარულთესლოვნებში, ფესვის სტელა



▲ *სურათი 35.8* ***სამი ქსოვილის სისტემა.*** *კანის ქსოვილის სისტემა (ცისფერი) ფარავს მთელს მცენარეს. ჭურჭლოვანი ქსოვილის სისტემა (ძოწეული) ასევე მთელს მცენარეზე ვრცელდება, მაგრამ სხვადასხვა ორგან ოში მისი განლაგება განსხვავებულია. ძირითადი პარენქიმა (ყვითელი) პასუხისმგებელია მცენარის მეტაბოლური ფუნქციების უმეტესობაზე. ის ყველა ორგანოში განლაგებულია კანის ქოვილსა და ჭურჭლოვან ქსოვილებს შორის.*

მყარი ცენტრალური **გამტარი ცილინდრის** ფორმითაა წარმოდგენილი. მისგან განსხვავებით, ღეროებისა და ფოთლების სტელი **ჭურჭლოვან კონებად**, წნულებად იყოფა, რომლებიც ქსილემისა და ფლოემისგან შედგება. ქსილემაც და ფლოემაც სხვადასხვა ტიპის უჯრედებს შეიცავს, მათ შორის ისეთ უჯრედებს, რომლებიც უპირატესად ტრანსპორტირებაზეა სპეციალიზებული.

ქსოვილები, რომლებიც არც დერმალურია და არც გამტარი, **საფარ ქსოვილთა სისტემის** შემადგენელი ნაწილია. საფარ ქსოვილს, რომელიც გამტარი ქსოვილის შიგნითაა, **გულგული** ეწოდება, ხოლო საფარ ქსოვილს, რომელიც გამტარი ქსოვილის გარეთაა, **კორტექსს** (ქერქს) უწოდებენ. საფარ ქსოვილთა სისტემა უფრო მეტია, ვიდრე უბრალოდ შემავსებელი. იგი სხვადასხვა უჯრედს შეიცავს, რომლებიც ისეთი ფუნქციების შესასრულებლადაა სპეციალიზებული, როგორიცაა სამარაგო, ფოტოსინთეზისა და საყრდენი.

მცენარეული უჯრედის ძირითადი ტიპები

მცენარე, ნებისმიერი მრავალუჯრედიანი ორგანიზმის მსგავსად, უჯრედული დიფერენცირებით, უჯრედების სპეციალიზებული სტრუქტურითა და ფუნქციით ხასიათდება. მცენარეულ უჯრედებში, დიფერენციაცია ზოგჯერ **პროტოპლასტის** (უჯრედის შიგთავსი უჯრედის კედლის გარდა) ფარგლებში ვლინდება. მაგალითად, ზოგი მცენარეული უჯრედის პროტოპლასტებს ქლოროფილი აქვთ, მაშინ, როდესაც სხვა ტიპის მცენარეულ უჯრედებს, ფუნქციონალური ქლოროპლასტები არ აქვს. უჯრედის კედლის ცვლილებები აგრეთვე გარკვეულ როლს ასრულებს მცენარეული უჯრედების დიფერენციაციაში. მომდევნო ორ გვერდზე, **სურათი 35.9**, ყურადღება გამახვილებულია მცენარეული უჯრედის ძირითად ტიპებზე: პარენქიმაზე, კოლენქიმაზე, სკლერენქიმაზე, ქსილემის წყლის გამტარ უჯრედებსა და ფლოემის შაქრის გამტარ უჯრედებზე. აღსანიშნავია სტრუქტურული ადაპტაციები, რომლებიც სპეციფიური ფუნქციების განხორციელების შესაძლებლობას იძლევა. შეგიძლიათ განიხილოთ **სურათი 6.9** და **6.28**, რომლებზეც ძირითადი მცენარეული უჯრედის სტრუქტურებია ნაჩვენები.

კონცეფცია ცხრილი 35.1

1. როგორ აძლევს გამტარ ქსოვილთა სისტემა ფოთლებსა და ფესვებს ერთობლივი ფუნქციონირების საშუალებას, რათა მათ მთელი მცენარის ზრდა და განვითარება უზრუნველყონ?
2. აღწერეთ მცენარეთა ორგანოებისა და მცენარეული უჯრედის სულ მცირე სამი სპეციალიზაცია, რომელიც ხმელეთზე სიცოცხლის ადაპტაცის წარმოადგენს.
3. აღწერეთ თითოული ქსოვილთა სისტემის როლი ფოთოლში.

სურათი 35.9

კვლევა: დიფერენცირებული მცენარეული უჯრედების მაგალითები პარენქიმული უჯრედები

პარენქიმის უჯრედები

მომწიფებულ **პარენქიმის უჯრედებს** პირველადი კედლები აქვთ, რომლებიც უფრო თხელი და დრეკადია; უმეტესად, მათ მეორეული კედელი არ აქვთ (იხ. სურათ 6.28, რომელზეც პირველადი და მეორეული უჯრედის კედელია განხილული). პროტოპლასტებს, ჩვეულებრივ, დიდი ზომის ცენტრალური ვაკუოლი აქვთ. პარენქიმის უჯრედებს ხშირად „ტიპურ“ მცენარეულ უჯრედებად მიიჩნევენ, რადგან ისინი სტრუქტურულად ყველაზე ნაკლებადაა სპეციალიზებული. პარენქიმის უჯრედები მცენარის მეტაბოლური პროცესების უმრავლესობას ახორციელებს, ასინთეზებს და იმარაგებს სხვადასხვა ორგანულ პროდუქტს. მაგალითად, ფოთლის პარენქიმული უჯრედების ქლოროპლასტებში ადგილი აქვს ფოტოსინთეზს.

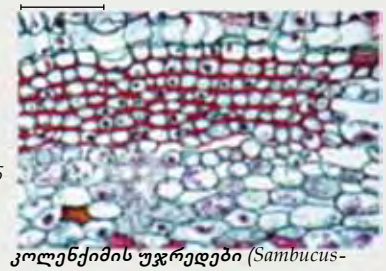
ღეროსა და ფესვის პარენქიმულ უჯრედებს უფერო პლასტიდები აქვთ, რომლებიც სახამებელს იმარაგებს. ნაყოფის ტიპური უჯრედები ძირითადად პარენქიმული უჯრედებისგან შედგება. განსაკუთრებულ პირობებში, მაგალითად, მცენარის დაზიანების შემდეგ ორგანოების აღდგენისა და განახლებისას, პარენქიმული უჯრედების უმრავლესობა სხვა ტიპის მცენარეულ უჯრედებად დაყოფისა და დიფერენცირების უნარს ინარჩუნებს. ლაბორატორიაში ერთი პარენქიმული უჯრედიდან მთელი მცენარის რეგენარაციაც კი შესაძლებელია.



პარენქიმული უჯრედები *Elodea*-ს ფოთოლში ქლოროპლასტებთან ერთად **(LM)**.

კოლენქიმის უჯრედები

ჭიმებად ან ცილინდრებად დაჯგუფებული **კოლენქიმის უჯრედები** მცენარის ყლორტის ახალგაზრდა ნაწილების საყრდენია. კოლენქიმის უჯრედებს უფრო სქელი პირველადი კედელი აქვს, ვიდრე პარენქიმის უჯრედებს, თუმცა კედლები არათანაბრადაა გასქელებული. ახალგაზრდა ღეროებსა და ყუნწებს, ეპიდერმისის ქვეშ, ხშირად აქვს კოლენქიმის უჯრედების ჭიმები (მაგალითად, ნიახურის ღერის „ლარები“). კოლენქიმის უჯრედებს მეორეული კედელი არ აქვთ, ხოლო სიმკვრივის განმაპირობებელი ლიგნინი მათ პირველად კედელში არ არის. ამიტომ ისინი, ზრდის შეუზღუდავად, მოქნილი საყდენით უზრუნველყოფენ უჯრედს. ფუნქციონალური სიმწიფისას, კოლენქიმის უჯრედები ცოცხალი და მოქნილია და სკლერენქიმის უჯრედებისგან განსხვავებით, რომელთაც შემდეგ განვიხილავთ, მათი ელონგაცია ღეროებთან და ფოთლებთან ერთად ხდება, რომელთა საყრდენსაც ისინი წარმოადგენს.



ქერქის პარენქიმული უჯრედები

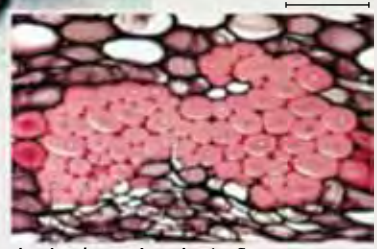
კოლენქიმის უჯრედები (*Sambucus*-ის, ანწლის ქერქში; უჯრედის კედელი შეღებილია წითლად) **(LM).**

სკლერენქიმის უჯრედები

სკლერენქიმის უჯრედებიც ფუნქციონირებს, როგორც მცენარის საყრდენი ელემენტები, მაგრამ მათ სქელი მეორეული კედლები აქვთ, რომლებიც ჩვეულებრივ ლიგნინითაა გამაგრებული; ისინი გაცილებით უფრო უხეშია, ვიდრე კოლენქიმის უჯრედები. მომწიფებულ კოლენქიმის უჯრედებს ელონგაცია არ შეუძლიათ და მცენარის იმ ნაწილებში გვხვდება, რომლებმაც შეწყვიტეს სიგრძეში ზრდა. სკლერენქიმის უჯრედები იმდენად სპეციალიზებულია საყრდენად, რომ ბევრი მათგანი ფუნქციონალური სიმწიფისას უკვე მკვდარია, მაგრამ ვიდრე პროტოპლასტი დაიშლებოდეს, მეორეულ კედელს წარმოქმნის. უხეში კედლები „ჩონჩხის“ სახით რჩება, რომელიც ზოგ შემთხვევაში, ასეულობით წლების განმავლობაში მცენარის საყრდენს წარმოადგენს. მცენარის იმ ნაწილებში, რომლებიც ჯერ კიდევ ელონგირდება, მოუმწიფებელი სკლერენქიმის მეორადი კედლების დაგროვება არათანაბრად, სპირალური ან რგოლისებრი კონფიგურაციით ხდება. უჯრედის კედლის ეს გასქელებები მას ელონგაციასთან ერთად ზამბარის მსგავსად გაჭიმვის საშუალებას აძლევს. სკლერენქიმის უჯრედების ორ ტიპი, რომლებსაც **სკლერეიდებსა** და **ბოჭკოებს** უწოდებენ, მთლიანად საყრდენსა და განმტკიცებაზეა სპეციალიზებული. სკლერეიდებს, რომლებიც ბოჭკოებთან შედარებით უფრო მოკლეა და არაწესიერი ფორმა აქვს, ძალიან სქელი ლიგნინიზებული მეორეული კედლები აქვს.სკლერეიდები სიმკვრივეს ანიჭებს კაკლის ნაჭუჭებსა და თესლის გარსებს, აგრეთვე, მსხლის ნაყოფის ქვიშისებრ სტრუქტურას განაპირობებს. ბოჭკოები, რომლებიც ჩვეულებრივ ძაფებადაა ორგანიზებული, გრძელია, უფრო თხელი და ბოლოებში ვიწროვდება.



სკლერეიდის უჯრედები მსხალში **(LM)**



უჯრედის კედელი

ბოჭკოს უჯრედები (განივი კვეთი იფნის ხიდან) **(LM)**

ზოგი მათგანი წარმოებაში გამოიყენება, მაგალითად კანაფის ბოჭკოები – თოკების დასამზადებლად, ხოლო სელის ბოჭკოები – სელის მოსაქსოვად.

ქსილემის წყლის გამტარი უჯრედები

ქსილემის წყლის გამტარი უჯრედები

ორი ტიპის წყლის გამტარი უჯრედები, **ტრაქეიდები** და **ჭურჭლის ელემენტები** მილისებრი, წაგრძელებული უჯრედებია, რომლებიც ფუნქციური სიმწიფისას კვდება. ტრაქეიდები ყველა ჭურჭლოვანი მცენარის ქსილემაში გვხვდება. გარდა ტრაქეიდებისა, ფარულთესლოვნების უმრავლესობას, ისევე როგორც ზოგიერთ შიშველთესლოვანსა და უთესლო ჭურჭლოვან მცენარეს, ჭურჭლების ელემენტები აქვს.

როდესაც ტრაქეიდის ან ჭურჭლის ელემენტის პროტოპლასტი დეზინტეგრირდება, უჯრედის კედლის გასქელებული კედლები უკან რჩება, წარმოქმნის არაცოცხალ მილს, რომელშიც წყალს შეუძლია იდინოს. ტრაქეიდებისა და ჭურჭლის ელემენტების მეორეულ კედლებში ხშირად ჩართულია ფორები, უფრო თხელი უბნები, სადაც მხოლოდ პირველადი კედლებია წარმოდგენილი (პირველადი და მეორეული კედლების შესადარებლად იხილე სურათ 6.28). ორ მეზობელ უჯრედს შორის წყალს შეუძლია ლატერალურად, ფორების საშუალებით გადაადგილება.

ტრაქეიდები გრძელი, თხელი უჯრედებია დავიწროებული ბოლოებით. უჯრედიდან უჯრედში წყალი ძირითადად ფორების საშუალებით გადადის, სადაც მას სქელი მეორადი კედლის გადაკვეთა არ უწევს. ტრაქეიდების მეორეული კედლები ლიგნინითაა გამაგრებული, რომელიც მათ წყლის ტრანსპორტირებისას, დაჭიმულობის პირობებში, დაშლისგან იცავს და საყრდენითაც უზრუნველყოფს. ჩვეულებრივ, ჭურჭლის ელემენტები ტრაქეიდებთან შედარებით უფრო განიერი და მოკლეა; მათი კედლები უფრო თხელია და ბოლოებში ნაკლებად ვიწროვდება. ისინი ერთი ბოლოდან მეორე ბოლოსკენ მწკრივადაა განლაგებული და მიკრომილაკებს ქმნის, რომლებიც **ჭურჭლების** სახითაა ცნობილი. ჭურჭლის ელემენტების დამაბოლოვებელ კედლებს ხვრელები გააჩნია, რომელთა საშულებითაც წყალი ჭურჭლებში თავისუფლად მიედინება.



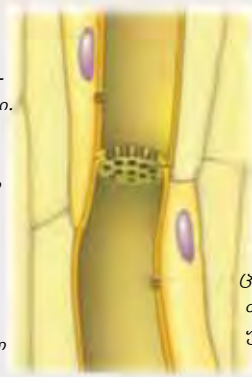
ტრაქეიდები და ჭურჭლები *(შეფერილი SEM)*

ჭურჭლის ელემენტები დასვრეტილი დამაბოლოვებელი კედლებით

ფლოემის შაქრის გამტარი უჯრედები

ქსილემის წყლის გამტარი უჯრედებისგან განსხვავებით, ფლოემის შაქრის გამტარი უჯრედები ფუნქციონალური სიმწიფის ასაკში ცოცხალია. უთესლო ჭურჭლოვან მცენარეებში და შიშველთესლოვნებში, შაქრები და სხვა ორგანული საკვები გრძელი, ვიწრო უჯრედების საშუალებით ტრანსპორტირდება, რომლებსაც საცრისებრ უჯრედებს უწოდებენ. ფარულთესლოვნების ფლოემაში საკვები საცრის მილების საშუალებით ტრანსპორტირდება, რომლებიც უჯრედების ჯაჭვისგან შედგება, რომლებსაც **საცრისებრ მილაკებს** უწოდებენ.

მიუხედავად იმისა რომ ცოცხალია, საცრისებრ მილაკებს არ აქვთ ისეთი ორგანელები, როგორცაა ბირთვები, რიბოსომები და მკვეთრად გამოხატული ვაკუოლი. უჯრედის შიგთავსის ამგვარი რედუქცია უჯრედში საკვების უფრო თავისუფლად მოძრაობის საშულებას იძლევა. საცრისებრ მილაკებს შორის დამაბოლოვებელ კედლებს, რომლებსაც **საცრის ფირფიტები** ეწოდება, ფორები აქვს, რომლებიც საცრისებრი მილაკის სიგრძეზე, უჯრედიდან უჯრედში სითხის დინებას უწყობს ხელს. თითოეული საცრისებრი მილაკის გვერდით არის **თანამგზავრი უჯრედი**, რომელიც საცრისებრ მილაკს მრავალრიცხოვანი არხებით, პლაზმოდესმებით უკავშირდება *(იხ. სურათ 6.8)*. თანამგზავრი უჯრედის ბირთვი და რიბოსომები არა მარტო ამ უჯრედს ემსახურება, არამედ მომიჯნავე საცრისებრ მილაკსაც. ზოგ მცენარეში ფოთლების თანამგზავრი უჯრედები საცრისებრ მილაკებში შაქრების ჩატვირთვას უწყობს ხელს, რომელიც შემდეგ მცენარის სხვა ნაწილებს გადაეცემა.



საცრისებრი მილაკები: სიგრძივი ჭრილი



საცრისებრი ფირფიტა ფორებით (LM)

კონცეფცია 35.2

მერისტემა ახდენს უჯრედების გენერირებას ახალი ორგანოებისთვის

ჯერ-ჯერობით, ჩვენ განვიხილეთ მცენარის ქსოვილთა და უჯრედთა სტრუქტურა და მათი განლაგება ჩამოყალიბებულ ორგანოებში. მაგრამ როგორ იქმნება ეს სტრუქტურა? ძირითადი განსხვავება მცენარეებსა და უმეტეს ცხოველებს შორის ისაა, რომ მცენარის ზრდა მხოლოდ ემბრიონული ან იუვენილური პერიოდით კი არ შემოიფარგლება, არამედ ზრდას ადგილი აქვს მცენარის მთელი სიცოცხლის მანძილზე; მოვლენა ცნობილია როგორც **შეუზღუდავი ზრდა**. დროის ნებისმიერ მონაკვეთში, ტიპური მცენარე ჩანასახოვანი, განვითარებადი და მომწიფებული ორგანოებისგან შედგება.

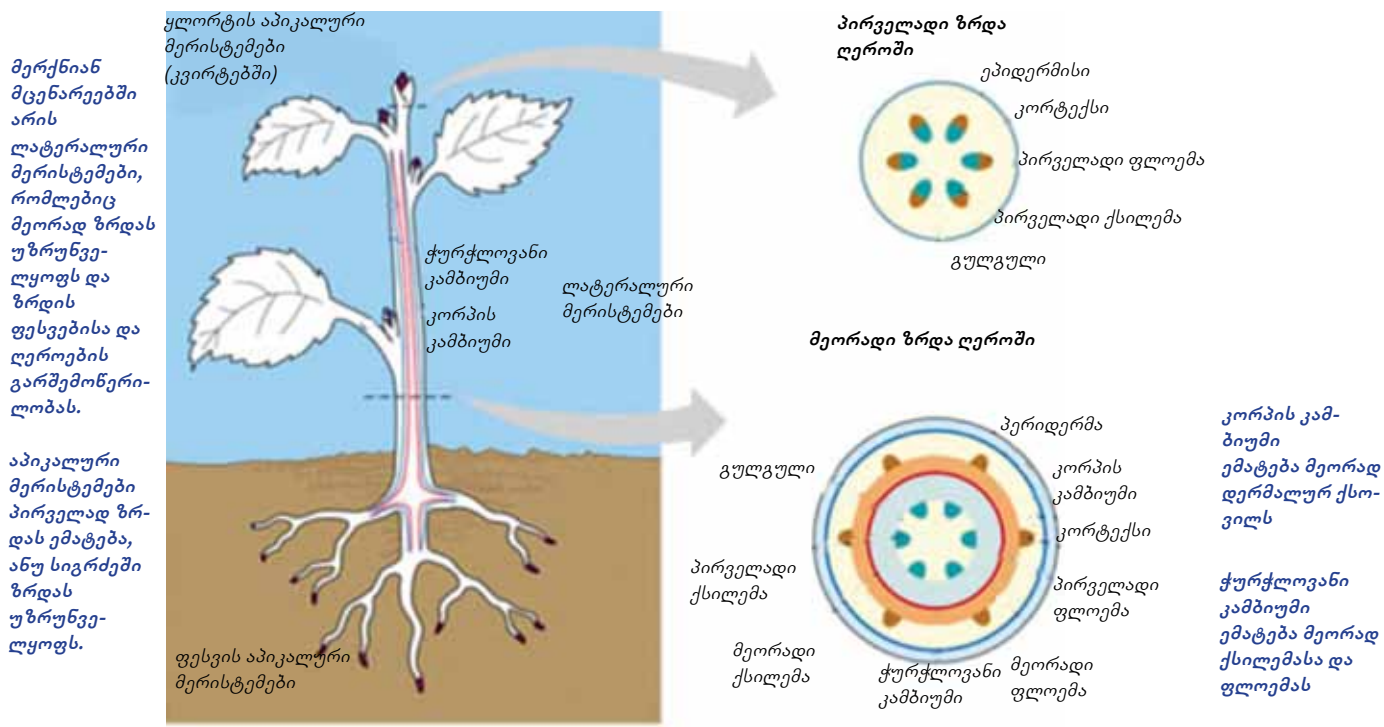
მოსვენების პერიოდების გარდა, მცენარეთა უმრავლესობა გამუდმებით იზრდება. მათგან განსხვავებით, ცხოველთა უმრავლესობა და მცენარის ზოგიერთი ორგანოს, მაგალითად, ფოთლების დიდი ნაწილი **შეზღუდულ ზრდას** განიცდის; ანუ, გარკვეული ზომის მიღწევის შემდეგ ისინი ზრდას წყვეტენ.

მიუხედავად იმისა, რომ მცენარეები ზრდას მთელი სიცოცხლის მანძილზე აგრძელებენ, რა თქმა უნდა, ისინი კვდებიან. სასიცოცხლო ციკლის ხანგრძლივობის მიხედვით, ყვავილოვანი მცენარეები შეიძლება დაიყოს ერთწლიან, ორწლიან ან მრავალწლიან მცენარეებად. **ერთწლიანი მცენარეები** თავიანთ სასიცოცხლო ციკლს – ჩასახვა, ყვავილობა, თესლის წარმოქმნა, სიკვდილი – ერთ წელიწადში ან უფრო ნაკლებ დროში ასრულებენ. მრავალი გარეული ყვავილოვანი მცენარე, ისევე როგორც მნიშვნელოვანი სასოფლო-სამეურნეო კულტურები, მარცვლოვნებისა და პარკოსნების ჩათვლით, ერთწლიანია. **ორწლიანი მცენარეები** ჩვეულებრივ, ორ წელიწადს ცოცხლობენ, რომელიც ხშირად ვეგეტატიური ზრდისა (პირველი გაზაფხული/ზაფხული) და ყვავილობის (მეორე გაზაფხული/ზაფხული) პერიოდებს შორის შუალედურ ცივ პერიოდსაც (ზამთარი) მოიცავს.

ჭარხალი და სტაფილო ორწლიანი მცენარეებია, მაგრამ მათ იშვიათად ტოვებენ მიწაში ხანგრძლივად, ყვავილობისთვის საკმარისი დროით. **მრავალწლიანი მცენარეები** მრავალი წლის მანძილზე ცოცხლობენ, ისინი მოიცავენ ხეებს, ბუჩქებს და ზოგიერთ ბალახოვან მცენარეს. ამბობენ, რომ ჩრდილოეთ ამერიკის ველებზე გავრცელებული ბიზონის ბალახი იმ თესლიდან იზრდება, რომლებიც 10 000 წლის წინ, ბოლო გამყინვარების დასრულების შემდეგ აღმოცენდა.

როდესაც მრავალწლიანი მცენარე კვდება, ეს ჩვეულებრივ, ასაკის გამო კი არ ხდება, არამედ შეიძლება გამოწვეული იყოს ინფექციებით ან საზიანო გარემოთი, მაგალითად, ხანძრით ან ძლიერი გვალვით.

მცენარეებს შეუზღუდავი ზრდის უნარი აქვთ, რადგან მუდმივი ემბრიონული ქსოვილი აქვთ, რომელსაც **მერისტემა** ეწოდება. იგი ორი ძირითადი სახისაა: **აპიკალური მერისტემა** და **ლატერალური მერისტემა**. აპიკალური მერისტემა ფესვების წვერსა და ყლორტების კვირტებშია განლაგებული და დამატებით უჯრედებს იძლევა, რომლებიც მცენარეს სიგრძეში ზრდის საშუალებას აძლევს; ეს პროცესი **პირველადი ზრდის** სახელითაა ცნობილი. პირველადი ზრდა ფეს-



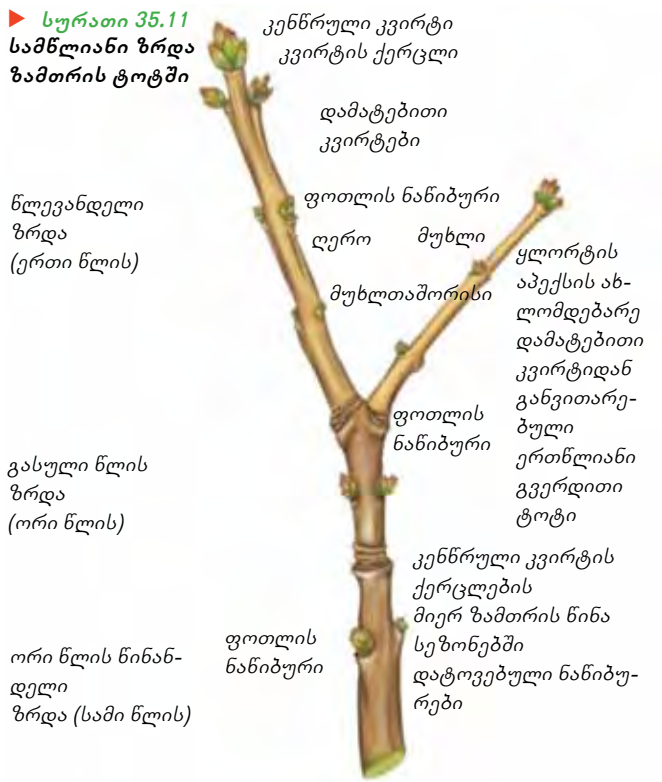
▲ სურათი 35.10 **პირველადი და მეორადი ზრდის მოკლე მიმოხილვა.**

ვებს ნიადაგში გავრცელების საშუალებას აძლევს, ხოლო ყლორტებს – სინათლისა და CO_2 ზემოქმედების გაზრდის.

ბალახოვან (არამერქნიან) მცენარეებში პირველადი ზრდა მთლიანად, ან თითქმის მთლიანად ქმნის მცენარის ორგანიზმს. თუმცა, მერქნიანი მცენარეების გარშემოწერილობის ზრდა ღეროებისა და ფესვების ნაწილებში იქ მიმდინარეობს, სადაც პირველადი ზრდა შეწყვეტილია. სისქეში ზრდა, რომელიც ცნობილია როგორც **მეორადი ზრდა,** გამოწვეულია **ლატერალური მერისტემების** აქტივობით, რომელსაც ჭურჭლოვან კამბიუმს და კორპის კამბიუმს უწოდებენ. დამყოფი უჯრედების ეს ცილინდრები ფესვებისა და ღეროების სიგრძეზეა განლაგებული (სურათ 35.10). **ჭურჭლოვანი კამბიუმი** შრეებს უმატებს ჭურჭლოვანი ქსოვილს, რომელსაც მეორადი ქსილემა (მერქანი) და მეორადი ფლოემა ეწოდება. **კორპის კამბიუმი** ეპიდერმისს პერიდერმით ჩაანცვლებს, რომელიც უფრო სქელი და მტკიცეა.

მერისტემის შიგნით უჯრედები შედარებით ხშირად იყოფა და დამატებით უჯრედებს წარმოქმნის. გაყოფის ზოგიერთი პროდუქტი მერისტემაში რჩება და კიდევ წარმოქნის უჯრედებს, მაშინ, როცა სხვები დიფერენცირდება და მოზარდი მცენარის ორგანოებსა და ქსოვილებში ჩაერთვება. უჯრედებს, რომლებიც რჩება როგორც ახალი უჯრედების წყარო, **საწყისებს** უწოდებენ. მერისტემიდან გადმონაცვლებულ ახალ უჯრედებს – **წარმოებულებს**, რომლებიც მანამდე აგრძელებენ დაყოფას, ვიდრე მათ მიერ წარმოქმნილი უჯრედები განვითარებად ქსოვილებში არ სპეციალიზდება.

მერქნიან მცენარეებში პირველადი და მეორადი ზრდა ერთდროულად, მაგრამ სხვადასხვა ადგილას მიმდინარეობს. ზრდის ყოველ სეზონზე, პირველადი ზრდა აპიკალური მერისტემის ახლოს ახალგაზრდა ფესვებისა და ყლორტების დაგრძელებას იწვევს, მაშინ, როცა ლატერალური მერისტემა მეორად ზრდას იწვევს, რაც სისქეს ჰმატებს და უფრო მტკიცეს ხდის მცენარის შედარებით ხნიერ ნაწილებს (სურათ 35.11). ყველაზე ხნიერ უბნებში, მაგალითად, ხის ზროს ფუძეში, მეორადი ზრდის შედეგად წარმოქმნილი ქსოვილები ყველაზე მეტად აკუმულირდება.



▶ *სურათი 35.11* ***სამწლიანი ზრდა ზამთრის ტოტში***

კონცეფცია ცვლა 35.2

1. თქვენი კანის ქვედა შრეების უჯრედები იყოფა და ჩაანაცვლებს ზედაპირიდან ჩამოფცქვნილ მკვდარ უჯრედებს. რატომ არის მცდარი უჯრედის დაყოფის ამ უბნების შედარება მცენარის მერისტემასთან?
2. განასხვავეთ ზრდის ტიპები, რომლებიც სათავეს აპიკალური და ლატერალური მერისტემიდან იღებს.

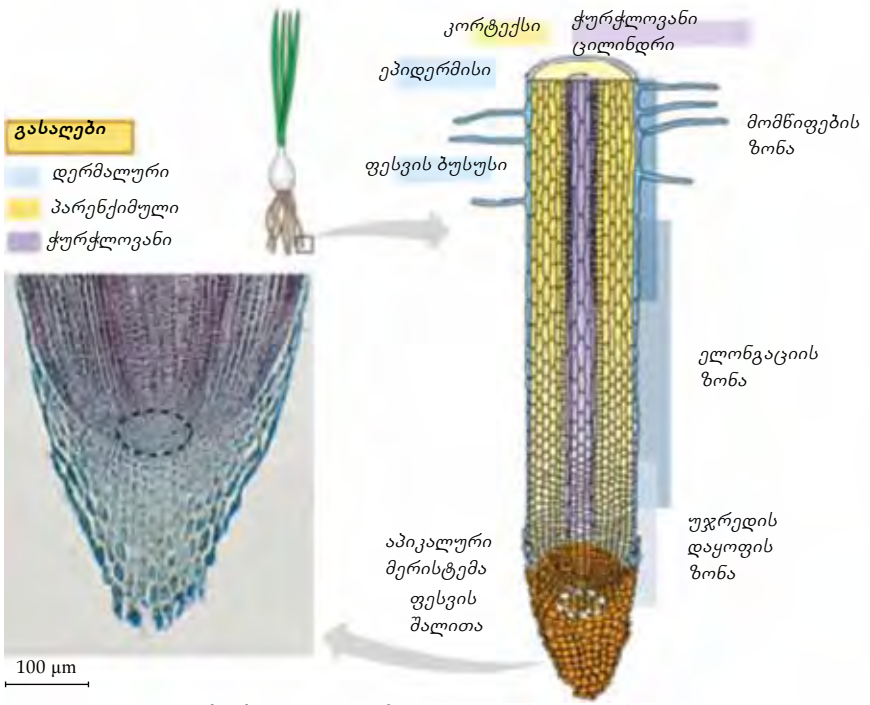
კონცეფცია 35.3

პირველადი ზრდა აგრძელებს ფესვებსა და ყლორტებს

პირველადი ზრდისას აპიკალური მერისტემა წარმოქმნის **მცენარის პირველად ღერძს**, ფესვისა და ღეროს სისტემათა ნაწილებს. ბალახოვან მცენარეებში, მცენარის პირველადი ღერძი ჩვეულებრივ, მთელი მცენარეა. მერქნიან მცენარეებში იგი მხოლოდ ყველაზე ახალგაზრდა ნაწილებისგან შედგება, რომლებიც ჯერ არ გამერქნებულა. მიუხედავად იმისა, რომ აპიკალური მერისტემა აგრძელებს როგორც ფესვებს, ასევე ღეროებს, ამ ორი სისტემის პირველად ზრდაში განსხვავება შეინიშნება.

ფესვების პირველადი ზრდა

ფესვის წვერი სათითის მსგავსი ფესვის შალითითაა დაფარული, რომელიც ნატიფ აპიკალურ მერისტემას იცავს, რადგან პირველადი ზრდისას ფესვი უხეშ ნიადაგს აწვება. ამას გარდა, ფესვის შალითა პოლისაქარიდების ლორწოს გამოყოფს, რომელიც ფესვის შალითის ირგვლივ აფხვიერებს ნიადაგს. ზრდა, ზუსტად ფესვის წვერის უკან, უჯრედების სამ ზონაში, პირველადი ზრდის თანმიმდევრულ ეტაპებზე ხდება. ფესვის შალითიდან დაშორებით, უჯრედის დაყოფის, ზრდისა და მომწიფების ზონებია (სურათ 35.12).



◀ *სურათი 35.12* **ფესვის პირველადი ზრდა.** *დიაგრამასა და სინათლის მიკროფოტოგრაფიაზე გამოსახულია ხახვის ფესვის წვერი. მიტოზი, უჯრედის დაყოფის ზონაშია კონცენტრირებული, სადაც აპიკალური მერისტემა და მისი უშუალო პროდუქტებია ლოკალიზებული. აპიკალური მერისტემა აგრეთვე ფესვის შალითის ახალი უჯრედების წარმოქმნას უზრუნველყოფს, რომლებიც ჩამოფცქვნილი უჯრედების ადგილს იკავებს. ფესვის ზრდა, უპირატესად, ფესვის ელონგაციის ზონაშია კონცენტრირებული. უჯრედები ფუნქციონალურად სიმწიფის ზონაში აღწევს სიმწიფეს. ზონები ერთმანეთში მკვეთრი საზღვრების გარეშე გადადის.*

უჯრედების სამივე ზონა ერთადაა, მათ შორის მკვეთრი საზღვარი არ არის. **უჯრედის დაყოფის ზონა** ფესვის აპიკალურ მერისტემას და მის წარმოებულებს შეიცავს. ფესვის ახალი უჯრედები, მათ შორის ფესვის შალითის უჯრედები, ამ ზონაში წარმოიქმნება. **ელონგაციის ზონაში** ფესვის უჯრედები იზრდება და ზოგჯერ, ზომით თავდაპირველ სიდიდეს ათჯერ აღემატება. უჯრედების ელონგაცია ძირითადად, ფესვის წვერის ნიადაგში წინ გადაადგილებაზეა პასუხისმგებელი. ამავდროულად, ფესვის აპიკალური მერისტემა, ელონგაციის ზონის უფრო ახალგაზრდა ბოლოს, კვლავ ჰმატებს უჯრედებს.

ვიდრე ფესვის უჯრედები ზრდას დაასრულებდეს, ბევრი მათგანის სტრუქტურისა და ფუნქციის სპეციალიზაცია იწყება. **მომწიფების ზონაში** უჯრედები ასრულებენ დიფერენცირებას და ფუნქციონალურ სიმწიფეს აღწევენ.

ფესვის პირველადი ზრდისას ეპიდერმისი, ძირითადი პარენქიმა და გამტარი ქსოვილი წარმოიქმნება. სინათლის მიკროფოტოგრაფიაზე – **სურათი 35.13**, ნაჩვენებია ორლებნიანებისა (*Ranunculus*, ბაია) და ერთლებნიანების (*Zea*, სიმინდი) ახალგაზრდა ფესვების სამი პირველადი ქსოვილთა სისტემის ტრანსვერსალური (განივი) კვეთა. წყალმა და მინერალურმა მარილებმა, რომლებიც ნიადაგიდან შთაინთქმება, ფესვის მფარავი უჯრედების ერთი შრე, ეპიდერმისი უნდა გაიაროს. ფესვის ბუსუსები, ზრდის რა ეპიდერმული უჯრედების ზედაპირის ფართობს, ამ პროცესს უფრო ინტენსიურს ხდის.

ფესვების უმრავლესობაში სტელა ჭურჭლოვანი ცილინდრის, ქსილემისა და ფლოემის მყარ ღერძს წარმოადგენს **(იხ. სურათ 35.13 ა)**. ქსილემა ცენტრიდან რადიალურად, ორი ან მეტი სხივის სახით ვრცელდება, ხოლო ფლოემა მათ შორის სოლისებურად ვითარდება. მრავალი ერთლებლიანის ფესვებში, გამტარი ქსოვილი პარენქიმული უჯრედების ცენტრალური ღერძისგან შედგება, რომელსაც მონაცვლეობით გარს ეკვრის ქსილემისა და ფლოემის რგოლები **(სურათ 35. 13ბ)**.

ცენტრალურ უბანს ხშირად გულს უწოდებენ, მაგრამ იგი არ უნდა აგერიოთ ღეროს გულგულში, რომელიც საფარი ქსოვილია.

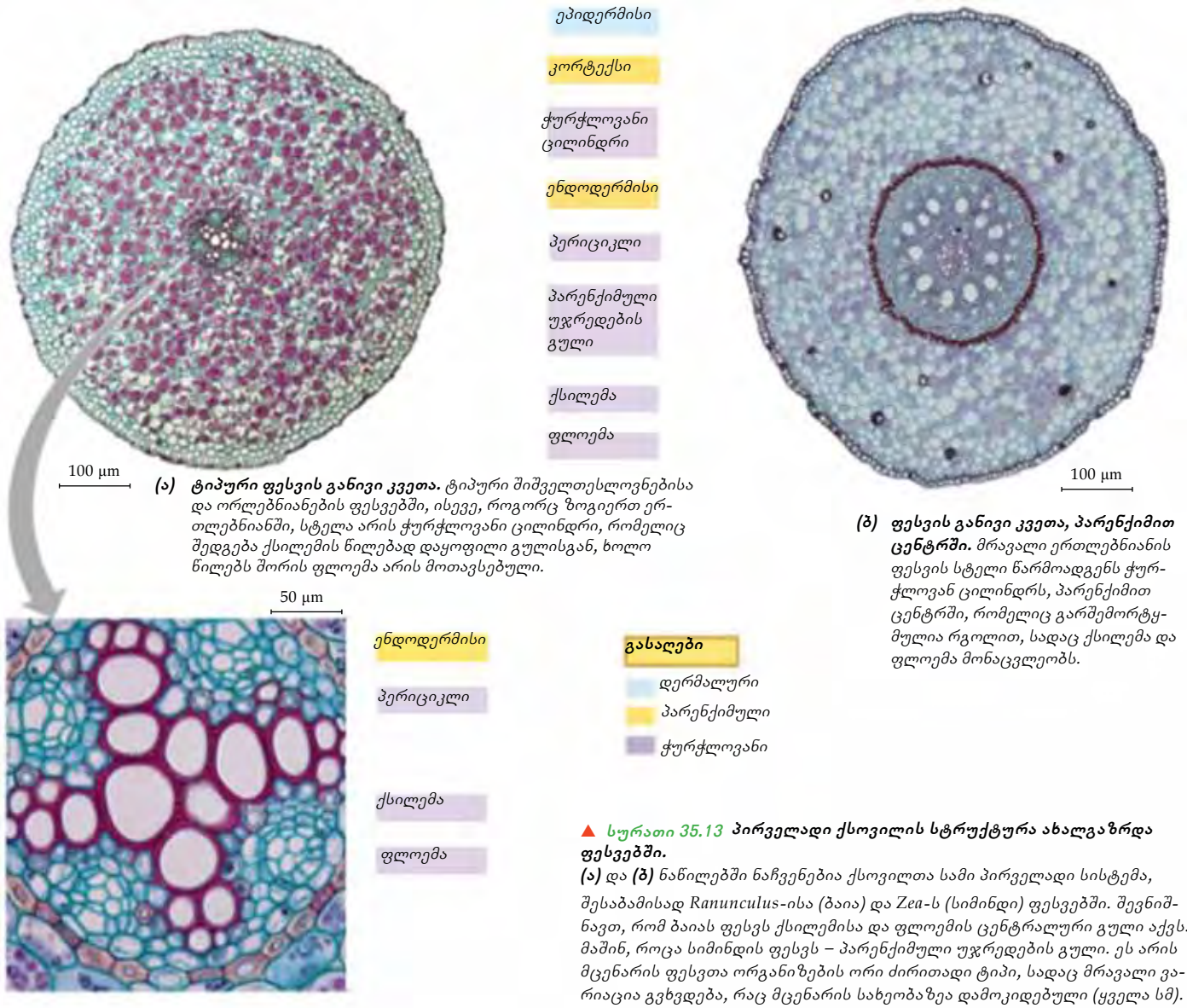
ფესვების საფარი ქსოვილი, რომელიც მეტწილად პარენქიმული უჯრედებისგან შედგება, ავსებს კორტექსს — ზონას ჭურჭლოვან ცილინდრსა და ეპიდერმისს შორის. საფარი ქსოვილის უჯრედები ორგანულ საკვებს იმარაგებს, ხოლო მათი პლაზმური მემბრანა ნიადაგიდან ხსნარის სახით შთანთქავს მინერალებს. კორტექსის შიდა შრეს **ენდოდერმისი** ეწოდება; ეს არის ერთი უჯრედის სისქის მქონე ცილინდრი, რომელიც ჭურჭლოვან ცილინდრთან საზღვარს წარმოქმნის.

36-ე თავში თქვენ შეიტყობთ, როგორ ასრულებს ენდოდერმისი შერჩევითი ბარიერის როლს და არეგულირებს ნიადაგიდან ჭურჭლოვან ცილინდრში ნივთიერებების გატარებას.

გვერდითი ფესვები **პერიციკლიდან** – ჭურჭლოვანი ცილინდრის გარეთა შრიდან წარმოიქმნება **(იხ. სურათ 35.13)**. გვერდითი ფესვი იზრდება და კორტექსისა და ეპიდერმისის გავლით წინ მიიწევს, ვიდრე ჩამოყალიბებული ფესვიდან არ გამოვა **(სურათ 35.14)**. იგი ფესვის ზედაპირის ახლოს არ ვითარდება, რადგან როგორც უწყვეტი ქსოვილთა ჭურჭლოვანი სისტემის ნაწილი, ჩამოყალიბებული ფესვის ჭურჭლოვან ცილინდრთან უნდა დარჩეს დაკავშირებული.

ყლორტების პირველადი ზრდა

ყლორტის აპიკალური მერისტემა კენწრული კვირტის წვერში, დაყოფის ფაზაში მყოფი უჯრედების გუმბათისებრი მასაა **(სურათი 35. 15)**. ფოთლები, **ფოთლის ბორცვებისგან**



(ა) ***ტიპური ფესვის განივი კვეთა.*** *ტიპური შიშველთესლოვნებისა და ორლებნიანების ფესვებში, ისევე, როგორც ზოგიერთ ერთლებნიანში, სტელა არის ჭურჭლოვანი ცილინდრი, რომელიც შედგება ქსილემის წილებად დაყოფილი გულისგან, ხოლო წილებს შორის ფლოემა არის მოთავსებული.*

(ბ) ***ფესვის განივი კვეთა, პარენქიმით ცენტრში.*** *მრავალი ერთლებნიანის ფესვის სტელი წარმოადგენს ჭურჭლოვან ცილინდრს, პარენქიმით ცენტრში, რომელიც გარშემორტყმულია რგოლით, სადაც ქსილემა და ფლოემა მონაცვლეობს.*

▲ ***სურათი 35.13*** ***პირველადი ქსოვილის სტრუქტურა ახალგაზრდა ფესვებში.***

(ა) *და* ***(ბ)*** *ნაწილებში ნაჩვენებია ქსოვილთა სამი პირველადი სისტემა, შესაბამისად Ranunculus-ისა (ბაია) და Zea-ს (სიმინდი) ფესვებში. შევნიშნავთ, რომ ბაიას ფესვს ქსილემისა და ფლოემის ცენტრალური გული აქვს. მაშინ, როცა სიმინდის ფესვს – პარენქიმული უჯრედების გული. ეს არის მცენარის ფესვთა ორგანიზების ორი ძირითადი ტიპი, სადაც მრავალი ვარიაცია გვხვდება, რაც მცენარის სახეობაზეა დამოკიდებული (ყველა სმ).*

(მხოლობითში პრიმორდიუმი, ფოთლის ბორცვი) თითისებრი გამონაზარდების სახით, აპიკალური მერისტემის გვერდითი მხრიდან წარმოიქმნება. უბის კვირტები მერისტემული უჯრედების კუნძულებიდან ვითარდება, რომელსაც აპიკალური მერისტემა ფოთლის ბორცვების ფუძეში ტოვებს. მოგვიანებით, კენწრულ კვირტებს გვერდითი ყლორტების წარმოქმნა შეუძლიათ **(იხ. სურათ 35.2)**.

კვირტის შიგნით ფოთლის ბორცვები ერთადაა თავმოყრილი, ვინაიდან მუხლთაშორისები ძალიან მოკლეა. ფაქტიურად, ყლორტის ელონგაციას მეტწილად ყლორტის აპექსის ქვემოთ, ოდნავ უფრო ხნიერი მუხლთაშორისების სიგრძეში ზრდისას აქვს ადგილი. ამ ზრდას განაპირობებს როგორც უჯრედების დაყოფა, ასევე უჯრედების ელონგაცია მუხლთაშორისის შიგნით. ზოგი მცენარე, მათ შორის ბალახოვანი მცენარეები, მთელი ყლორტის სიგრძეზე იზრდება. თითოეული ფოთლის უბეში მერისტემული უბანია, რომელსაც ინტერკალარული მერისტემა ეწოდება. სწორედ ამიტომ, ბალახი გათიბვის შემდეგაც აგრძელებს ზრდას.

ქსოვილთა ორგანიზება ღეროებში

ეპიდერმისი, როგორც უწყვეტი დერმალური სისტემის ნაწილი ღეროებს ფარავს. გამტარი ქსოვილი ღეროს სიგრძეზე, ჭურჭლოვანი კონების სახით გასდევს. გვერდითი ფესვებისგან განსხვავებით, რომლებიც ფესვის სიღრმიდან, გამტარი ქსოვილისგან წარმოიქმნება **(სურათ 35.15)**, გვერდითი ყლორტები ღეროს ზედაპირზე არსებული უბის კვირტებიდან ვითარდება **(სურათ 35.15)**. ღეროს ჭურჭლოვანი კონები ფესვის ჭურჭლოვან ცილინდრში, ნიადაგის ზედაპირის ახლოს



▶ *სურათი 35.14* ***გვერდითი ფესვის ფორმირება.*** *გვერდითი ფესვი პერიციკლში, ჭურჭლოვანი ცილინდრის გარეთა შრეში იღებს სათავეს და კორტექსისა და ეპიდერმისის გავლით იზრდება. მიკროფოტოგრაფიების ამ სერიაში საწყისი ფესვის განივი კვეთის ხედია წარმოდგენილი, ხოლო გვერდითი ფესვი სიგრძივ ჭრილშია ნაჩვენები.*

ლოკალიზებულ გარდამავალ ზონაში იყრის თავს.

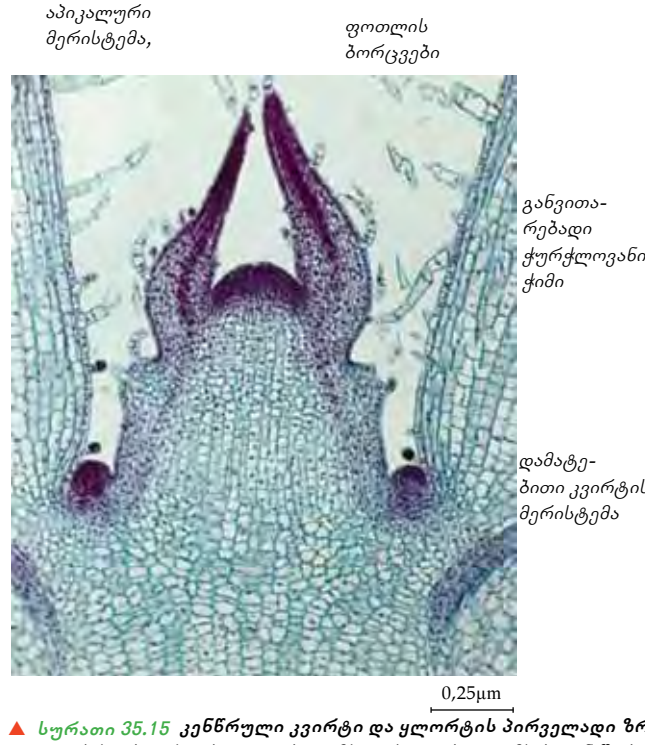
შიშველთესლოვნებში და ერთლებნიანების უმრავლესობაში გამტარი ქსოვილი რგოლურად ორგანიზებული ჭურჭლოვანი კონების სახით არსებობს **(სურათ 35.16 ა)**. ყოველ ჭურჭლოვან კონაში ქსილემა გულგულისკენ არის მიმართული, ხოლო ფლოემა – კორტექსისკენ. ერთლებნიანთა უმრავლესობის ღეროებში, კონები მთელ საფარ ქსოვილში უფროა გაფანტული, ვიდრე რგოლურად განლაგებული **(სურათ 35.16 ბ)**.

როგორც ერთლებნიანების, ასევე ორლებნიანების ღეროებში საფარი ქსოვილი ძირითადად პარენქიმისგან შედგება, მაგრამ კოლენქიმის უჯრედები, რომლებიც ზუსტად ეპიდერმისის ქვეშაა, ბევრ ღეროს ანიჭებს სიმტკიცეს. სკლერენქიმის უჯრედები კერძოდ, ბოჭკოვანი უჯრედები ჭურჭლოვანი კონების შიგნით, აგრეთვე უზრუნველყოფს მცენარეს საყრდენით.

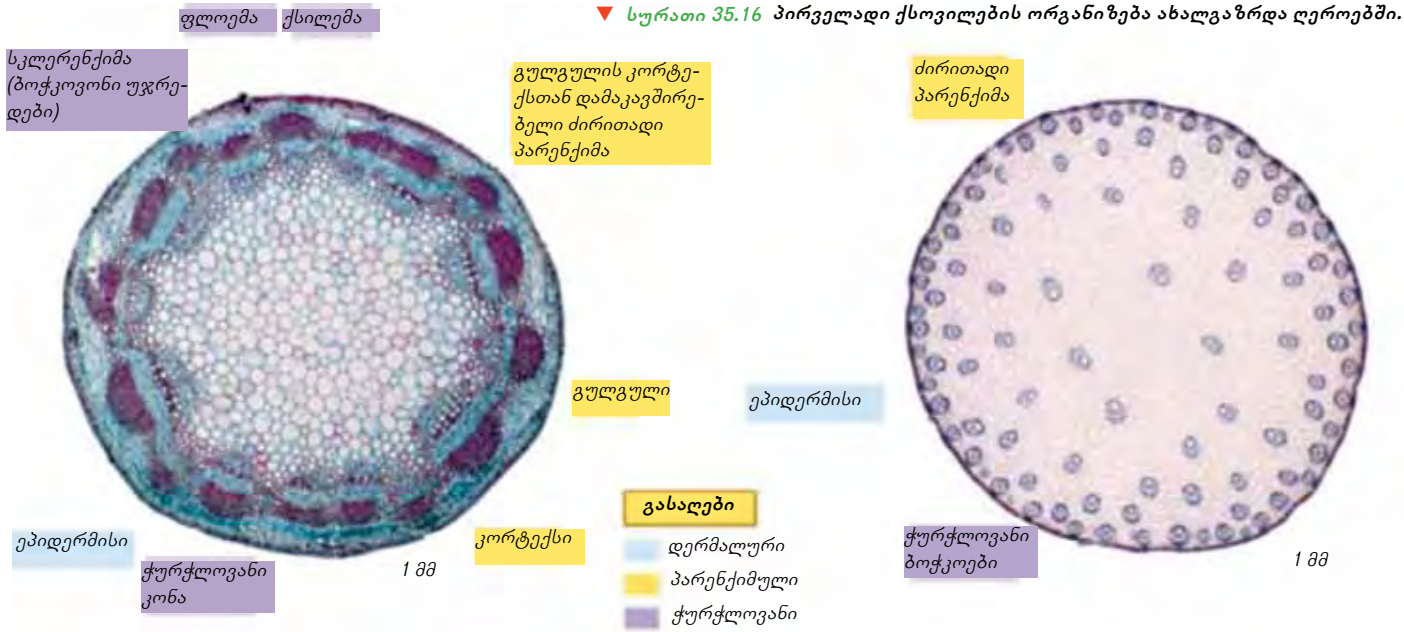
სურათ 35.17-ზე მოცემულია ფოთლის სტრუქტურა. ეპიდერმულ ბარიერს **ბაგეები** (*stomata*, მხოლობითში *stoma*) არღვევს, რომლებიც გარემომცველ ჰაერსა და ფოთლის შიგნით არსებულ ფოტომასინთეზებელ უჯრედებს შორის CO_2-ის გაცვლის შესაძლებლობას იძლევა. ტერმინი *stoma* ბაგის ხვრელზე ან მთლიანად სტომატალურ კომპლექსსზე მიუთითებს, რომელიც ხვრელისა და ორი გვერდითი ჩამკეტი უჯრედისგან შედგება, რომლებიც ხვრელის გაღებასა და დახურვას არეგულირებენ. გარდა იმისა, რომ ბაგეები CO_2-ის გაცვლას არეგულირებს, ისინი, როგორც ამას 36-ე თავში ნახავთ, წყლის აორთქლებით დაკარგვის ძირითადი გზაცაა.

ძირითადი პარენქიმა ზედა და ქვედა ეპიდერმისს შორის არის მოთავსებული, რომელსაც **მეზოფილი** ეწოდება (ბერძნულად *mesos* – შუალედურს, ხოლო *phyll* ფოთოლს ნიშნავს). მეზოფილი, ძირითადად ფოტოსინთეზზე სპეციალიზებული პარენქიმული უჯრედებისგან შედგება. მრავალი ორლებნიანის ფოთლებს ორი სხვადასხვა ზონა აქვს: პალისადური (სვეტისებრი) პარენქიმის და ღრუბლისებრი პარენქიმის. **პალისადური მეზოფილი**, ან პალისადური პარენქიმა ფოთლის ზედა ნაწილში ერთ ან მეტ შრედ განლაგებული წაგრძელებული უჯრედებისგან შედგება.

ღრუბლისებრი მეზოფილი, რომელსაც ღრუბლისებრ პარენქიმასაც უწოდებენ სვეტისებრი მეზოფილის ქვემოთ



▲ *სურათი 35.15* ***კენწრული კვირტი და ყლორტის პირველადი ზრდა.*** *ფოთლის ბორცვები აპიკალური გუმბათის გვერდითი მხრიდან წარმოიქმნება. ეს Coleus-ის ყლორტის წვერის სიგრძივი ჭრილია (სინათლის მიკროსკოპი).*



▼ *სურათი 35.16* ***პირველადი ქსოვილების ორგანიზება ახალგაზრდა ღეროებში.***

(ა) ***ორლებნიანი მცენარის (მზესუმზირა) ღერო.*** *ჭურჭლოვანი ჭიმები ქმნის რგოლს. შიგნით მიმართულ ძირითად პარენქიმას გულგული ეწოდება, ხოლო გარეთ მიმართულ ძირითად პარენქიმას – კორტექსი (განივი კვეთა, სინათლის მიკროსკოპი)*

(ბ) ***ერთლებნიანი მცენარის (სიმინდი) ღერო.*** *ჭურჭლოვანი კონები მთელ ძირთად პარენქიმაშია გაფანტული. ასეთი სტრუქტურის მქონე ძირითადი პარენქიმა არ არის დაყოფილი გულგულად და კორტექსად (განივი კვეთა, სინათლის მიკროსკოპი).*

არის. ეს უჯრედები უფრო ფაშარად არის განლაგებული, მათ შორის საჰაერი საკნების ლაბირინთებია, სადაც CO2 და ჟანგბადი უჯრედების ირგვლივ და პალისადურ უბნამდე მოძრაობს. ბაგეების სიახლოვეს, სადაც გარემომცველ ჰაერთან აირთა ცვლას აქვს ადგილი, საჰაერო საკნები განსაკუთრებით დიდი ზომისაა.

თითოეული ფოთლის გამტარი ქსოვილი ღეროს გამტარი ქსოვილის გაგრძელებაა. ღეროების გამტარ კონებთან დამაკავშირებელი **ფოთლის კვლები** ფოთლის ყუნწს გაივლის და ფოთოლში გადადის. ძარღვები ფოთლის გამტარი კონებია, რომლებიც მრავალჯერ იყოფა და მთელ მეზოფილში იტოტება. ეს ქსელი ქსილემასა და ფლოემას მაფოტოსინთეზირებელი ქსოვილთან მჭიდროდ აკავშირებს, რომელიც წყალსა და მინერალებს ქსილემიდან იღებს, ხოლო ფლოემაში ტვირთავს შაქრებსა და სხვა ორგანულ პროდუქტებს მცენარის სხვა ნაწილებში გადასატანად. გამტარი სტრუქტურა აგრეთვე ფუნქციონირებს როგორც ჩონჩხი, რომელიც ფოთლის ფორმას ამაგრებს.

თითოეული ძარღვი a ბოჭკოების დამცავ შალითაშია მოთავსებული, რომელიც ჩვეულებრივ, პარენქიმული უჯრედების ერთი ან მეტი შრისგან შედგება.

კონცეფცია ტესტი 35.3

1. აღწერეთ, რით განსხვავდება ფესვების დატოტვა ყლორტების დატოტვისგან.
2. შეადარეთ პირველადი ზრდა ფესვებსა და ყლორტებში.
3. აღწერეთ ფოთლის ძარღვების ფუნქცია.

კონცეფცია 35.4

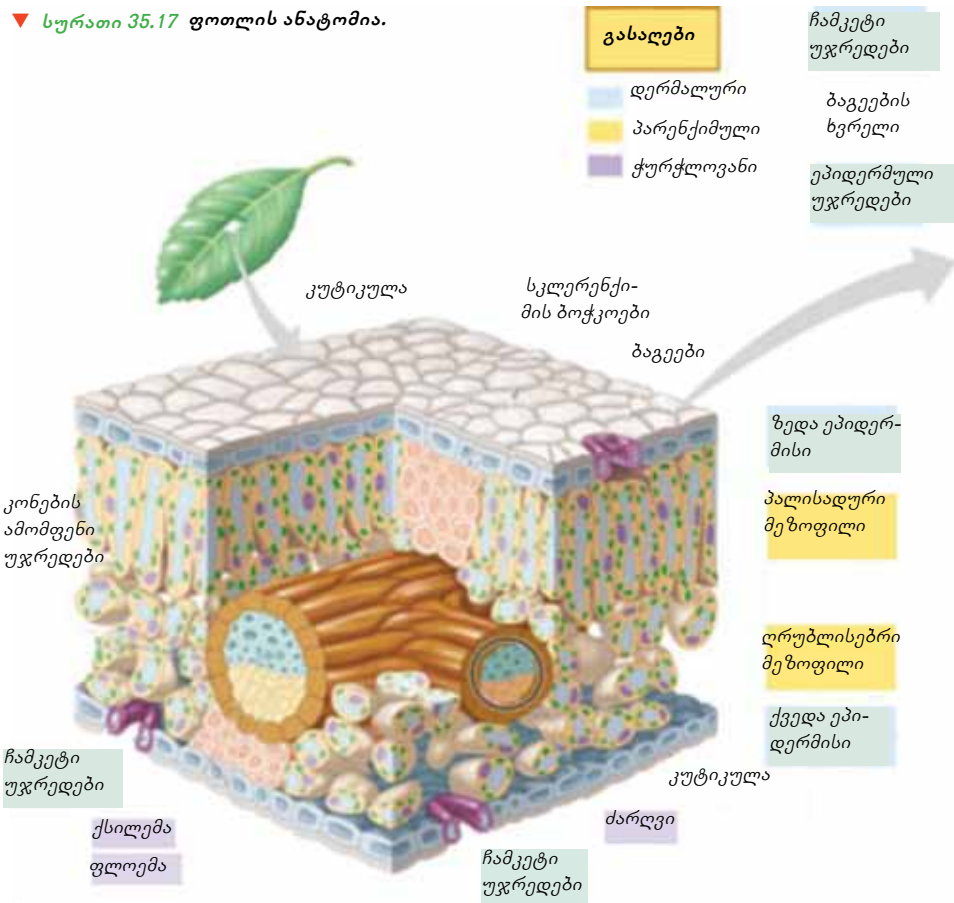
მერქნიან მცენარეებში მეორადი ზრდა ღეროებსა და ფესვებს სისქეს მატებს

მეორადი ზრდა, სისქეში ზრდა, რომელიც ლატერალური მერისტემის საშუალებით ხორციელდება მერქნიანი მცენარეების ღეროებსა და ფესვებში, იშვიათად ფოთლებშიც მიმდინარეობს. **მცენარის მეორადი ორგანიზმი**, ჭურჭლოვანი კამბიუმისა და კორპის კამბიუმისგან წარმოქმნილი ქსოვილებისგან შედგება. ჭურჭლოვანი კამბიუმი მეორად ქსილემას (მერქანი) და მეორად ფლოემას ემატება. კორპის კამბიუმი მჭიდრო, სქელ საფარს წარმოქმნის, რომელიც ძირითადად კორპის უჯრედებისგან შედგება.

პირველადი და მეორადი ზრდა ერთდროულად, მაგრამ სხვადასხვა ზონაში მიმდინარეობს. მაშინ, როცა აპიკალური მერისტემა ღეროს ან ფესვს სიგრძეში ზრდის, მეორადი ზრდა იქ იწყება, სადაც პირველადი ზრდა შეწყვეტილია; ეს ხდება ყველა სახეობის შიშველთესლოვანისა და მრავალი ორლებნიანის უფრო ხნიერ უბნებში, თუმცა ერთლებნიანებში იშვიათად გხვდება. ღეროებსა და ფესვებში, რომლებიც ექსტენსიური მეორადი ზრდის შემდეგ თითქმის ერთნაირად გამოიყურება, პროცესი მსგავსია. მომდევნო გვერდზე, **სურათ 35.18** მოცემულია მერქნიანი ღეროს ზრდის გამოსახულება.

ღეროს თანმიმდევრული განივი კვეთების გამოკვლევით, შეგიძლიათ თვალი გაადევნოთ მეორადი ზრდის განვითარე-

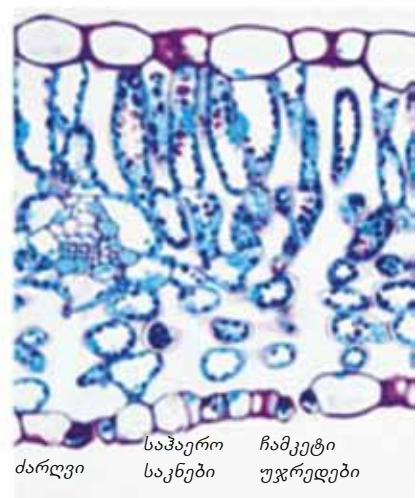
▼ *სურათი 35.17* **ფოთლის ანატომია.**



(ა) **ფოთლის ქსოვილების ნაწილობრივი ჭრილი**



(ბ) *ჭორტანას (Tradescantia) ფოთლის ზედაპირის ხედი* ***(LM)***



(გ) ***იასამნის (შყრინგა) ფოთლის განივი კვეთი (LM)***

ბას წლიდან წლამდე (რომ შეგეძლოთ მომდევნო სამი წლის მანძილზე, კენწეროსთან ახლომდებარე ყველაზე ახალგაზრდა უბანზე დაკვირვება, თქვენ ისეთივე ცვლილებებს შენიშვნავდით).

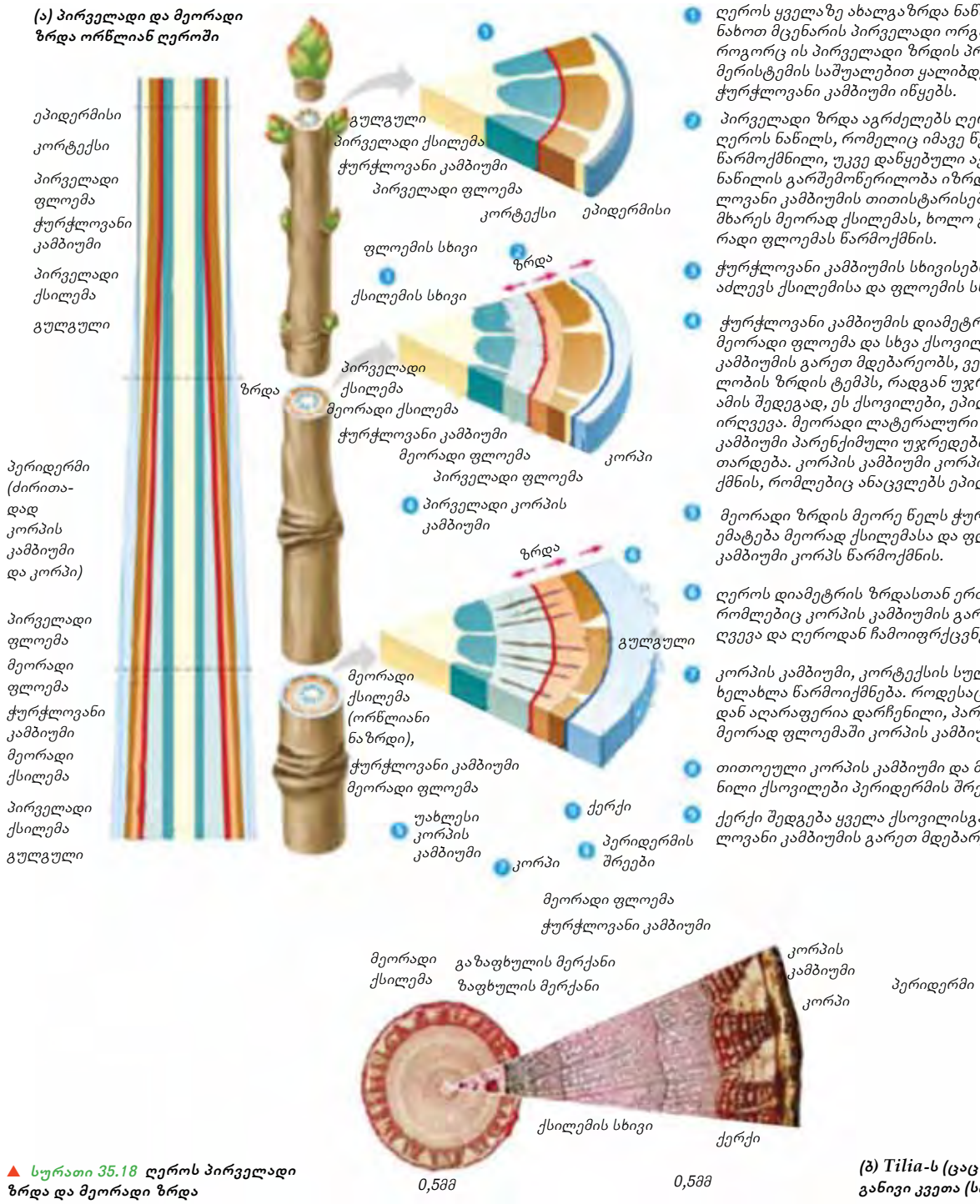
ჭურჭლოვანი კამბიუმი და მეორადი გამტარი ქსოვილი

ჭურჭლოვანი კამბიუმი ერთი უჯრედის სისქის მერისტემული უჯრედებისგან შემდგარი ცილინდრია. იგი ზრდის გარშემოწერილობას და აგრეთვე შიდა მხრიდან მეორადი ქსილემის, ხოლო გარეთა მხრიდან მეორადი ფლოემის თანმიმდევრულ შრეებს წარმოქმნის. ყოველი მომდევნო შრის დიამეტრი წინა შრის დიამეტრზე მეტია **(იხ. სურათ 35.18)**. ამგვარად, ძირითადად იგი განაპირობებს ფესვისა თუ ღეროს სისქეში ზრდას.

ჭურჭლოვანი კამბიუმი არადიფერენცირებული უჯრედებისა და პარენქიმული უჯრედებისგან ვითარდება, რომლებსაც შენარჩუნებული აქვთ დაყოფის უნარი. ტიპური შიშველთესლოვნების ან მერქნიანი ერთლებნიანების ღეროში, ჭურჭლოვანი კამბიუმი თითოეული ჭურჭლოვანი კონის პირველად ქსილემასა და პირველად ფლოემას შორის და აგრეთვე კონებს შორის არსებულ გამტარ ქსოვილში შრეს წარმოქმნის.

ჭურჭლოვანი კონების შიგნით და მათ შორის არსებული მერისტემული ზონები ერთიანდება და დამყოფი უჯრედების უწყვეტ ცილინდრს წარმოქმნის. ტიპური შიშველთესლოვანის ან მერქნიანი ერთლებნიანის ფესვში, ჭურჭლოვანი კამბიუმი პირველად ფლოემასა და პირველადი ქსილემის წილებს შორის სეგმენტებისა სახით ვითარდება, ხოლო პერიციკლი, საბოლოოდ ცილინდრად ყალიბდება.

განივ კვეთაში ჭურჭლოვან კამბიუმს წრიული სახე აქვს, გაფანტული უჯრედების ზონებით, რომლებსაც თითისტარისებრ საწყისებს და სხივურ საწყისებს უწოდებენ. როდესაც ეს საწყისები იყოფა, ამ დროს იზრდება თვით კამბიუმის გარშემოწერილობა; კამბიუმის შიგნით მეორადი ქსილემა, ხოლო კამბიუმის გარეთ მეორადი ფლოემა იმატებს **(სურათ 35.19)**. **თითისტარისებრი საწყისები** წაგრძელებულ უჯრედებს ქმნის, როგორიცაა მაგალითად, ქსილემის ტრაქეიდები, ჭურჭლოვანი ელემენტები და ქსილემის ბოჭკოები; ისინი აგრეთვე საცრისებრი მილაკების ელემენტებს, თანმხლებ უჯრედებს, პარენქიმასა და ფლოემის ბოჭკოებს ქმნიან. მათ კონუსური (თითისტარისებრი) ბოლოები აქვთ და ფესვის ან ღეროს ღერძის პარალელეურად არიან ორიენტირებულნი.



▲ *სურათი 35.18* **ღეროს პირველადი ზრდა და მეორადი ზრდა**

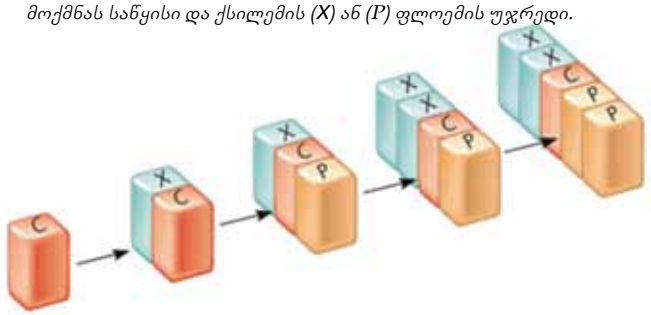
სხივისებრი საწყისები, რომლებიც უფრო მოკლეა და ღეროს ან ფესვის ღერძის პერპენდიკულარულადაა მიმართული ჭურჭლოვან სხივებს – რადიალურ შრეებს წარმოქმნის, რომლებიც ძირითადად პარენქიმული უჯრედებისგან შედგება. ჭურჭლოვანი სხივები ცოცხალი გზებია, რომლებსაც მეორად ქსილემასა და მეორად ფლოემას შორის წყალი და სხვა ორგანული საკვები ნივთიერებები გადააქვთ. აგრეთვე, ისინი იმარაგებენ სახამებელს და სხვა ორგანულ ნივთიერებებს. ჭურჭლოვანი სხივის ნაწილი, რომელიც მეორად ქსილემაშია ლოკალიზებული, ცნობილია როგორც ქსილემის სხივი. მეორად ფლოემაში ლოკალიზებულ წილს, ფლოემის სხივი ეწოდება.

ვინაიდან მეორადი ზრდა წლების მანძილზე გრძელდება,



ჭურჭლოვანი კამბიუმი

(ა) ***უჯრედის დაყოფის ტიპი.*** *საწყისი შეიძლება დაიყოს სიგანეზე და წარმოქმნას ორი კამბიალური საწყისი (C), ან რადიალურად და წარმოქმნას საწყისი და ქსილემის (X) ან (P) ფლოემის უჯრედი.*



(ბ) ***მეორადი ზრდის აკუმულირება.*** *თუმცა აქ ქსილემისა და ფლოემის მონაცვლეობით მატებაა ნაჩვენები, ჩვეულებრივ, კამბიალური საწყისი გაცილებით მეტ ქსილემას წარმოქმნის.*

▲ *სურათი 35.19* ***უჯრედის დაყოფა ჭურჭლოვან კამბიუმში***

ხდება მეორადი ქსილემის (მერქნის) აკუმულირება, რომელიც ძირითადად ტრაქეიდების, ჭურჭლოვანი ელემენტებისა და ბოჭკოებისგან შედგება **(იხ. სურათ35. 9)**. შიშველთესლოვნებს ტრაქეიდები აქვთ, მაშინ, როცა ფარულთესლოვნებს როგორც ტრაქეიდები, ასევე ჭურჭლოვანი ელემენტები აქვთ. ფუნქციონალური სიმწიფისას უჯრედები მკვდარია, ორივე ტიპის უჯრედებს სქელი გამერქნებული (ლიგნიფიცირებული) კედლები აქვთ, რომლებიც მერქანს სიმაგრესა და სიმტკიცეს ანიჭებს. ტრაქეიდები და ჭურჭლოვანი ელემენტები, რომლებიც ზრდის სეზონის დასაწყისში, ჩვეულებრივ, ადრე გაზაფხულზე ვითარდება, გაზაფხულის მერქნის სახელწოდებითა ცნობილი; მათ, როგორც წესი, შედარებით დიდი დიამეტრი და თხელი უჯრედის კედლები აქვთ **(იხ. სურათ 35.18 ბ)**. ეს სტრუქტურა მაქსიმალურად აწვდის წყალს ახალ, მზარდ ფოთლებს.

ტრაქეიდები და ჭურჭლოვანი ელემენტები მოგვიანებით, ზრდის სეზონის დასასრულს, გვიან ზაფხულში ან ადრეულ შემოდგომაზე ვითარდება და ზაფხულის მერქნის სახელწოდებითაა ცნობილი. ეს სქელკედლიანი უჯრედებია, იმდენივე წყალის ტრანსპორტირებას არ ახდენენ, მაგრამ უფრო მყარ საყრდენს ქმნიან, ვიდრე გაზაფხულის მერქნის თხელკედლიანი უჯრედები.

ზომიერ სარტყელში, მრავალწლოვან მცენარეებში მეორადი ზრდა ყოველ წელს წყდება, როდესაც ზამთარში ჭურჭლოვანი კამბიუმი სვენების მდგომარეობაში გადადის. გაზაფხულზე, როდესაც ზრდა განახლდება ჩნდება საზღვარი ახალ გაზაფხულის მერქნის დიდ უჯრედებსა და ზაფხულის მერქნის უფრო მცირე უჯრედებს შორის, რომლებიც ზრდის წინა სეზონზე წარმოიქმნა; ჩვეულებრივ, მას განსხვავებული რგოლის სახე აქვს, რომელიც ხეების უმრავლესობის ღეროებისა და ფესვების განივ კვეთაში ჩანს. აქედან გამომდინარე, ხემცენარის ასაკი შეიძლება წლიური რგოლების დათვლით შეფასდეს. რგოლები შეიძლება განსხვავდებოდნენ სისქით, რაც სეზონური ნაზარდის რაოდენობას ასახავს.

ასაკის მატებასთან ერთად, ხის ან მერქნიანი ბუჩქის მეორადი ქსილემის უფრო ხნიერი შრეები წყალსა და მინერალებს (ქსილემის წვენი) აღარ ატარებს. ამ შრეებს **მერქნის გულს** უწოდებენ, რადგან ისინი ღეროს ან ფესვის ცენტრთან ახლოსაა განლაგებული **(სურათი 35.20)**. გარეთა შრეები, რომლებიც ჯერ კიდევ ატარებენ ქსილემის წვენს **მერქნის ცილის** სახელწოდებითაა ცნობილი**.** ამიტომ, დიდი ხე მაშინაც კი შეიძლება გადარჩეს, თუ მისი ზროს ცენტრი ფუტუროა.

იმის გამო, რომ მეორადი ქსილემის ყოველ ახალ შრეს უფრო დიდი გარშემოწერილობა აქვს, მეორადი ზრდა საშუალებას იძლევა, რომ ქსილემამ ყოველწლიურად უფრო მეტი წვენის ტრანსპორტირება მოახდინოს და ფოთლების მზარდი რაოდენობა მოამარაგოს. მერქნის გული ჩვეულებრივ, უფრო მუქია, ვიდრე მერქნის ცილა, ვინაიდან იგი გამოყოფს ფისსა და სხვა ნივთიერებებს, რომლებიც ეცობა უჯრედის ღრუებს და ხის ქერქს იცავს სოკოებისა და ხის-მხრელი მწერებისგან.

მხოლოდ ყველაზე უფრო ახალგაზრდა მეორადი ფლოემა, რომელიც ჭურჭლოვან კამბიუმთან ყველაზე ახლოსაა ფუნქციონირებს შაქრების ტრანსპორტში. ღეროს ან ფესვის გარშემოწერილობის ზრდასთან ერთად, უფრო ხნიერი მეორადი ფლოემა ჩამოიფცქვნება, რის გამოც მეორადი ფლოემის აკუმულირება ისე ინტენსიურად არ ხდება, როგორც მეორადი ქსილემის.

ჯორპის კამბიუმი და პერიდერმის წარმოქმნა

მეორადი ზრდის ადრეულ საფეხურზე ეპიდერმისი გარეთ გამოიდევნება, რის გამოც სკდება, შრება და ღეროს თუ ფესვს სცილდება. მას ორი ქსოვილი ჩაენაცვლება, რომლებიც პირველადი კორპის კამბიუმისგან წარმოიქმნება. ღეროებში იგი გარეთა კორტექსისგან იღებს სათავეს **(იხ. სურათ 35.18 ა)**, ხოლო ფესვებში – პერიციკლის გარეთა შრიდან. ერთი ქსოვილი, რომელსაც *ფელოდერმას* უწოდებენ პარენქიმული უჯრედების თხელი შრეა, რომელიც კორპის კამბიუმის შიგნით წარმოიქმნება.

მეორე ქსოვილი, რომელიც კორპის უჯრედებისგან შედგება, კორპის კამბიუმის გარეთა მხარეს აკუმულირდება. კორპის უჯრედების მომწიფებასთან ერთად, მათ კედლებში ცვილისებრი ნივთიერება გროვდება, რომელსაც *სუბერინი* ეწოდება და შემდეგ კვდება. შემდგომში, კორპის ქსოვილი ფუნქციონირებს როგორც ბარიერი, რომელიც იცავს ღეროსა თუ ფესვს წყლის დაკარგვისგან, ფიზიკური დაზიანებისა და პათოგენებისგან. კორპის კამბიუმი და მის მიერ წარმოქმნილი ქსოვილები პერიდერმას შეადგენს.

ვინაიდან კორპის უჯრედები სუბერინს შეიცავს და ჩვეულებრივ, კომპაქტურადაა განლაგებული, პერიდერმის უდიდესი ნაწილი, ეპიდერმისისგან განსხვავებით წყლისა და გაზებისთვის შეუღწევადია. აქედან გამომდინარე, უმეტეს

მცენარეში წყლისა და მინერალების აბსორბცია უშუალოდ ფესვის ყველაზე ახალგაზრდა ნაწილში, ძირითადად ფესვის ბუსუსებში მიმდინარეობს.

უფრო ხნიერი ნაწილები მცენარის საყრდენს წარმოდგენს და წყალსა და გახსნილ ნივთიერებებს ფესვებსა და ღეროებს შორის ატარებს. პერიდერმა დაწინწკლულია მცირე ამობურცული უბნებით, რომელთაც **მეჭეჭები** ეწოდებათ, სადაც კორპის უჯრედებს შორის უფრო მეტი სივრცეა. ისინი გამერქნებული ფესვის ან ღეროს შიგნით ცოცხალ უჯრედებს გარემოს ჰაერთან გაზთა ცვლის განახორციელების საშუალებას აძლევს.

ჭურჭლოვანი კამბიუმისგან განსხვავებით, კორპის კამბიუმის უჯრედები დაყოფას აღარ აგრძელებს; ამრიგად, მისი გარშემოწერილობა არ იზრდება. ამის მაგივრად, ღეროს თუ ფესვის გასქელებით იხლიჩება პირველადი კორპის კამბიუმი, რომელიც კარგავს თავის მერისტემულ აქტივობას და კორპის უჯრედებად დიფერენცირდება.

ახალი კორპის კამბიუმი შიდა მხარეს ვითარდება, რის შედეგადაც პერიდერმის კიდევ ერთი შრე წარმოიქმნება. პროცესის გაგრძელებათან ერთად, პერიდერმის უფრო ხნიერი შრეები ჩამოიფცქვნება, რაც ნათლად ჩანს მრავალი ხის ზროს დამსკდარ, ჩამოშრევებულ ქერქზე.

ბევრი ფიქრობს, რომ ქერქი, მერქნიანი ღეროსა თუ ფესვის მხოლოდ გარეთა დამცავი საფარია. ფაქტიურად, **ქერქი** ჭურჭლოვანი კამბიუმის გარეთ არსებულ ყველა ქსოვილს შეიცავს. გარეთ მიმართული მისი მთავარი კომპონენტებია: მეორადი ფლოემა (წარმოქმნილი ჭურჭლოვანი კამბიუმის მიერ), უახლესი პერიდერმა და პერიდერმის ყველა ხნიერი შრე (იხ. სურათ 35.20).

კონცეფცია ცდისა 35.4

1. ხეში, ფუძიდან 2მ-ის დაცილებით ნიშანია ჩაჭედებული. თუ ხე მაღალია და ყოველწლიურად 1მ-ით იზდება, რა სიმაღლეზე იქნება ნიშანი 10 წლის შემდეგ?
2. ხე მაშინაც კი შეიძლება გადარჩეს, თუ გამტარი მილი ცენტრში გადაჭრილია, თუმცა, ზროს ირგვლივ მთელი ქერქის რგოლის მოცილება (პროცესს დარგოლვა ეწოდება), ხეს დაღუპავს. ახსენით რატომ.

კონცეფცია 35.5

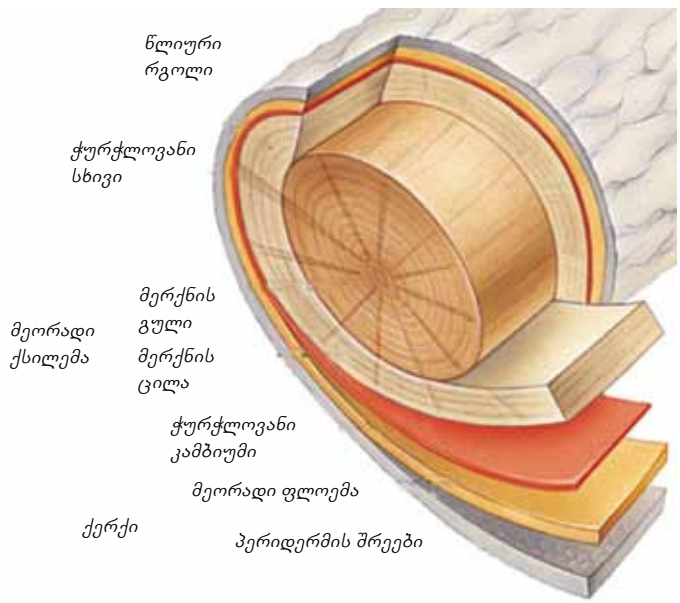
ზრდა, მორფოგენეზი და დიფერენციაცია ქმნის მცენარის ორგანიზმს

აქამდე ჩვენ აღვწერეთ მცენარის ორგანიზმის განვითარება მერისტემიდან. ახლა, მცენარის ზრდა-განვითარების აღწერიდან მექანიზმების აღწერაზე გადავინაცვლებთ, რომლებიც საფუძვლად უდევს ამ პროცესს.

განვიხილოთ ტიპური ერთწლიანი სარეველა. ალბათ, იგი მილიარდობით უჯრედისგან შედგება – ზოგი მათგანი დიდია, ზოგი მცირე, ზოგი ძლიერ სპეციალიზებულია, ზოგი – არა, მაგრამ ყველა მათგანი ერთი განაყოფიერებული კვერცხუჯრედისგან წარმოიქმნება. მასის მატება, ანუ ზრდა, რომელსაც მცენარის სიცოცხლეში აქვს ადგილი, როგორც უჯრედების დაყოფის, ასევე მათი მოცულობის ზრდის შედეგია, მაგრამ რა აკონტროლებს ამ პროცესებს? რატომ წყვეტენ ფოთლები ზრდას მას შემდეგ რაც გარკვეულ ზომას მიაღწევენ, მაშინ, როცა აპიკალური მერისტემა გამუდმებით იყოფა? აგრეთვე უნდა აღინიშნოს, რომ ჩვენს ჰიპოთეტურ სარეველაში, მილიარდობით უჯრედი არადიფერენცირებული უჯრედების გროვა არ არის, ისინი ადვილად საცნობ ქსოვილებად და ორგანოებადაა ორგანიზებული.

ფოთლები მუხლებიდან ვითარდება; ფესვები (თუ დამატებითი არ არის) – არა. ეპიდერმისი, ფოთლის გარეთა მხრიდან წარმოიქმნება, ხოლო ჭურჭლოვანი ქსოვილი – შიდა მხრიდან, პირიქით არასოდეს.

ორგანიმზმის ფორმისა და ორგანიზაციის განვითარებას **მორფოგენეზი** ეწოდება. მცენარის ორგანიზმის ყოველი უჯრედი გენების ისეთივე ნაკრებს, გენომის ზუსტ ასლს შეიცავს, რომელიც განაყოფიერებულ კვერცხუჯრედშია. გენების ექსპრესიის სხვადასხვა ხასიათი (მოდელი), უჯრედებში უჯრედულ დიფერენციაციას იწვევს, რის შედეგადაც სხვადასხვა ტიპის უჯრედები წარმოიქმნება (იხილე თავი 21). განვითარებასთან დაკავშირებული სამი პროცესი, ზრდა, მორფოგენეზი და უჯრედული დიფერენცირება შეთანხმებულად მოქმედებს, რათა განაყოფიერებული კვერცხუჯრედი მცენარედ გარდაიქმნას.



▲ *სურათი 35.20* **ხის ზროს ანატომია**

მოლეკულური ბიოლოგია: რევოლუცია მცენარეთა შესწავლაში

თანამედროვე მოლეკულური ტექნოლოგიები ხელს უწყობს მცენარეთა ბიოლოგებს, გამოიკვლიონ, აძლევს მცენარეს დასაბამს ზრდა, მორფოგენეზი და უჯრედული დიფერენცირება. ახალი ლაბორატორული მეთოდები, საცდელი ორგანიზმების გონივრულ შერჩევასთან ერთად გამოკვლევების კატალიზატორი გახდა, რამაც მცენარეთა ბიოლოგიის აღორძინება გამოიწვია. ერთ-ერთ სამეცნიერო გამოკვლევაში ყურადღება გამახვილდა *Arabidopsis thaliana*-ზე, მდოგვისებრთა ოჯახის პატარა სარეველაზე, რომელიც საკმაოდ მცირეა, რის გამოც მკვლევრებს საშუალება ეძლევათ, ლაბორატორიის ფართობის რამდენიმე კვადრატულ მეტრზე ათასობით მცენარის კულტივირება მოახდინონ **(სურათ 35.21)**. განვითარების ხანმოკლე ციკლი – დაახლოებით ექვსი კვირა განაყოფიერებიდან ყვავილობამდე *Arabidopsis*-ს გენეტიკური კვლევებისთვის შესანიშნავ მოდელად აქცევს.

მცენარეთა ბიოლოგებს აგრეთვე ხელს უწყობს დნმ-ის ძალზედ მცირე რაოდენობა უჯრედზე, რომელიც ყველა ცნობილი მცენარის გენომზე უფრო მცირეა. ამ თვისებების გამო, რაბიდოპსის იყო პირველი მცენარე, რომლის გენომიც მთლიანად იქნა სექვენირებული ექვსწლიანი, მრავალეროვნული ძალისხმევის შედეგად.

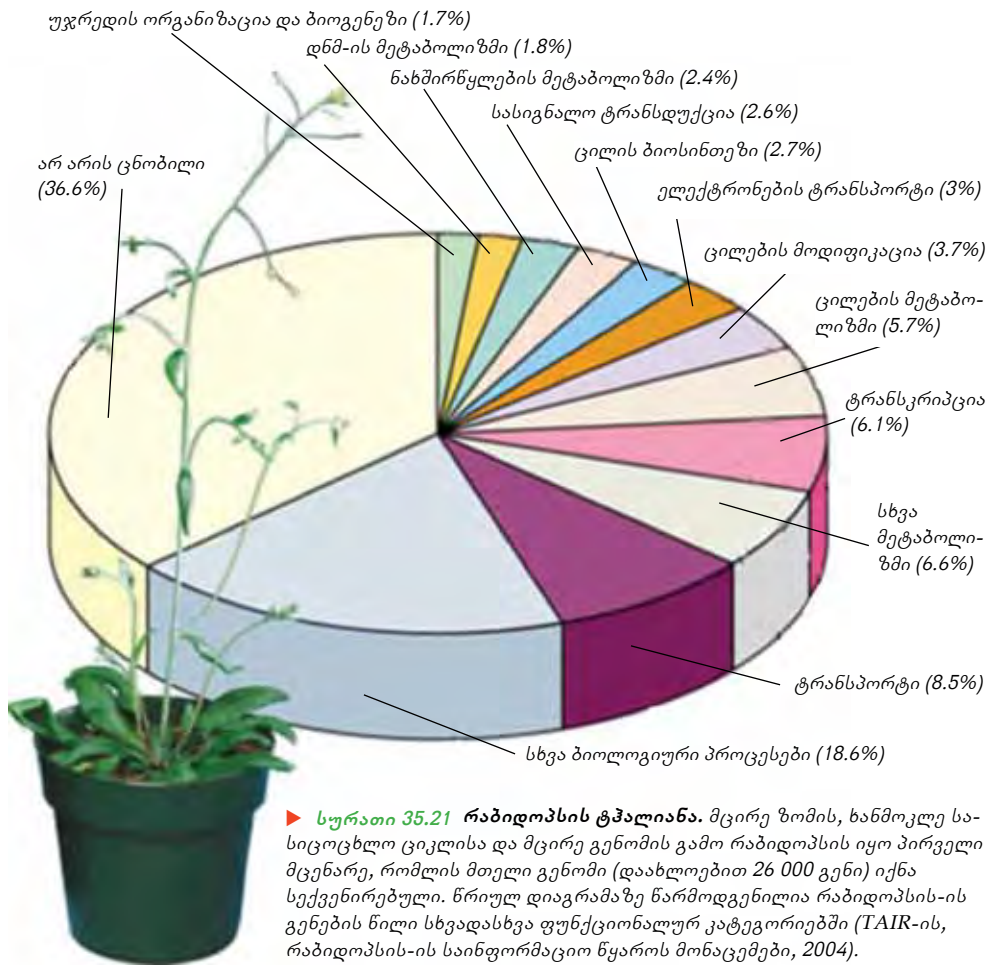
Arabidopsis-ს დაახლოებით 26 000 გენი აქვს, მაგრამ ბევრი მათგანი დუბლიკატია. სავარაუდოდ, 15 000-ზე ნაკლები სხვადასხვა ტიპის გენია; სირთულის დონე ბუზ *Drosophila*-ში აღმოჩენილი გენების მსგავსია. იმის ცოდნა, რას აკეთებს რაბიდოპსის-ის ზოგიერთი გენი, აგრეთვე გააფართოვებს ჩვენს წარმოდგენას მცენარის განვითარების შესახებ **(იხ. სურათ 35.21)**. თეთრი ლაქების შესავსებად, მცენარეთა ბიოლოგებმა დაისახეს ამბიციური გეგმა – 2010 წლისთვის განსაზღვრონ მცენარის თითოეული გენის ფუნქცია. ამ მიზნის მისაღწევად ისინი მცენარის გენომის თითოეული გენისთვის მუტანტების შექმნას ცდილობენ. ზოგიერთ ამ მუტანტს მოკლედ განვიხილავთ, როდესაც უფრო ახლოს გავეცნობით მოლეკულურ მექანიზმებს, რომლებიც ზრდას, მორფოგენეზსა და უჯრედულ დიფერენციაციას უდევს საფუძვლად.

როგორც ნატაშა რაკელთან ინტერვიუში იყო განხილული, მკვლევრებმა მიზნად დაისახეს **სისტემათა ბიოლოგიის** მთავარი ამოცანის გადაწყვეტა – დეტალური სქემის დადგენა, როგორ არის მცენარე აგებული, ყოველი გენის ფუნქციის განსაღვრა და თითოეული ქიმიური ნივთიერების მეტაბოლურ გზაზე დაკვირვება. შეიძლება ერთ დღესაც შესაძლებელი გახდეს კომპიუტერით შექმნილი „ვირტუალური მცენარის“ შექმნა, რაც შესაძლებლობას მისცემს მკვლევრებს, ვიზუალურად წარმოიდგინონ, მცენარის რომელი გენი აქტივდება მის სხვადასხვა ნაწილში განვითარების მთელი მიმდინარეობის მანძილზე.

ზრდა: უჯრედის დაყოფა და მოცულობის ზრდა

მერისტემაში უჯრედების დაყოფითა და უჯრედების რაოდენობის მატებით მაღლდება ზრდის პოტენციალი. თუმცა, მცენარის მასის ფაქტიური მატება, უჯრედების მოცულობის ზრდის ხარჯზე ხდება. უჯრედის დაყოფის პროცესი უფრო სრულად მე-12 თავშია აღწერილი **(იხ. სურათ 12.10)**, ხოლო 39-ე თავში განხილულია უჯრედის ელონგაციის პროცესი **(იხ. სურათ 39.8)**. აქ ჩვენ ყურადღებას გავამახვილებთ იმაზე, როგორ უწყობს ხელს ეს პროცესები მცენარის ფორმირებას.

უჯრედის დაყოფის სიბრტყე და სიმეტრია



▶ *სურათი 35.21* **რაბიდოპსის ტჰალიანა.** *მცირე ზომის, ხანმოკლე სასიცოცხლო ციკლისა და მცირე გენომის გამო რაბიდოპსის იყო პირველი მცენარე, რომლის მთელი გენომი (დაახლოებით 26 000 გენი) იქნა სექვენირებული. წრიულ დიაგრამაზე წარმოდგენილია რაბიდოპსის-ის გენების წილი სხვადასხვა ფუნქციონალურ კატეგორიებში (TAIR-ის, რაბიდოპსის-ის საინფორმაციო წყაროს მონაცემები, 2004).*

უჯრედის დაყოფის სიბრტყეს (მიმართულებას) და სიმეტრიას განუზომლად დიდ მნიშვნელობა აქვს მცენარის ფორმის განსაზღვრისთვის. წარმოიდგინეთ ერთი უჯრედი, რომელიც მიტოზს განიცდის. თუ მათ შთამომავალთა დაყოფის სიბრტყეები პირველი უჯრედის დაყოფის სიბრტყის პარალელურია, უჯრედების ერთი რიგი წარმოიქმნება (სურათი 35.22 ა). მეორე უკიდურესობაა, თუ სიბრტყეები ქაოტურად იცვლება, რის შედეგადაც უჯრედების არაორგანიზებული გროვა წარმოიქმნება.

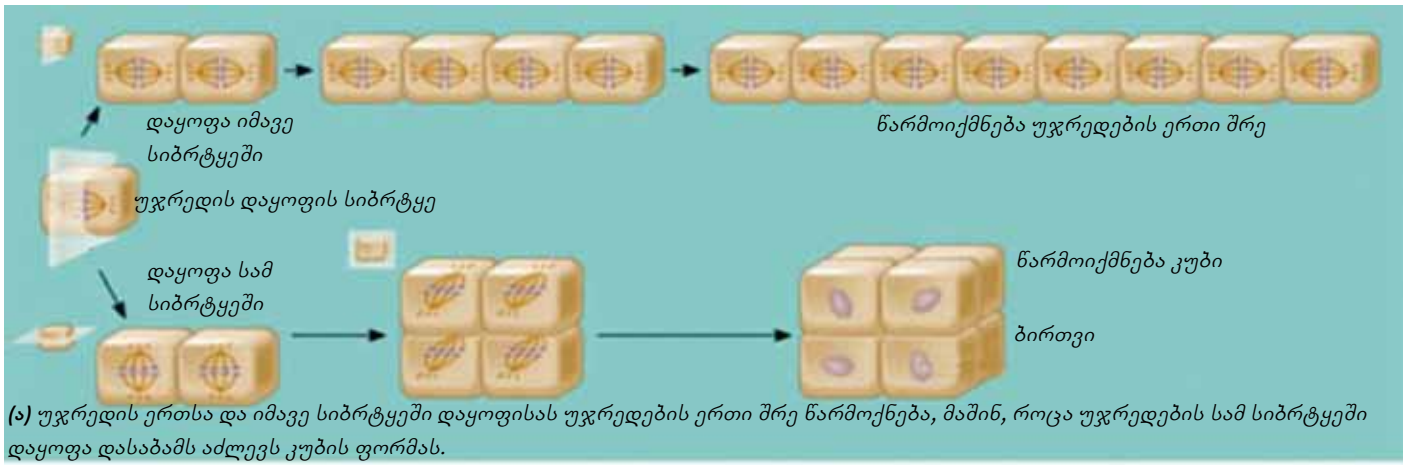
ამ დროს, მიუხედავად იმისა, რომ მიტოზის დროს ქრომოსომები შვილეულ უჯრედებს შორის თანაბრად ნაწილდება, ციტოპლაზმა შესაძლოა ასიმეტრიულად გაიყოს. **უჯრედების ასიმეტრიული დაყოფა,** როდესაც ერთი შვილეული უჯრედი მეტ ციტოპლაზმას იღებს ვიდრე მეორე, საკმაოდ დამახასიათებელია მცენარეული უჯრედებისთვის და, როგორც წესი, საკვანძო მოვლენის განვითარების სიგნალს წარმოადგენს. მაგალითად, ჩამკეტი უჯრედის წარმოქმნისას ჩვეულებრივ, ადგილი აქვს როგორც უჯრედების ასიმეტრიულ დაყოფას, ასევე უჯრედის დაყოფის სიბრტყის ცვლილებას. ეპიდერმული უჯრედი ასიმეტრიულად იყოფა და წარმოქმნის დიდ უჯრედს, რომელიც არასპეციალიზებულ ეპიდერმულ უჯრედად რჩება და მცირე ზომის უჯრედს, რომელიც ჩამკეტი უჯრედის „დედა უჯრედად“ გარდაიქმნება. როდესაც პატარა დედა უჯრედი პირველი უჯრედის პერპენდიკულარულ სიბრტყეში დაიყოფა, ჩამკეტი უჯრედები წარმოიქმნება (სურათ 35.22 ბ).

სიბრტყე, რომელშიც უჯრედი უნდა დაიყოს გვიანი ინტერფაზის დროს განისაზღვრება. ამ სივრცობრივი ორიენტაციის პირველი ნიშანია ციტოჩონჩხის რეორგანიზაცია. მიკროტუბულები ციტოპლაზმაში წრიულად კონცენტრირდება, რასაც **პრეპოფაზური ჭიმი** ეწოდება (სურათ 35.23). ჭიმი მეტაფაზამდე ქრება, მაგრამ მისი საშუალებით შესაძლებელია უჯრედის დაყოფის სიბრტყის პროგნოზირება. „კვალი“ აქტინის მიკროფილამენტების მწყობრი ერთობლიობისგან შედგება, რომელიც მიკროტუბულების გაქრობის შემდეგ რჩება.

უჯრედის მოცულობაში ზრდის მიმართულება

ვიდრე გავაანალიზებდეთ, რა როლს ასრულებს უჯრედების მოცულობაში ზრდა (ექსპანსია) მცენარის ფორმირებაში, ზედმეტი არ იქნება იმის განხილვა, რით განსხვავდება უჯრედების ექსპანსია მცენარეებსა და ცხოველებში. ცხოველური უჯრედები, ძირითადად ცილებით მდიდარი ციტოპლაზმის სინთეზის – მეტაბოლურად ძვირადღირებული პროცესის საშუალებით იზრდება. მზარდი მცენარეული უჯრედებიც წარმოქმნიან ციტოპლაზმაში დამატებით, ცილებით მდიდარ ნივთიერებებს, თუმცა ექპანსიის 90%, ჩვეულებრივ, წყლის შეთვისებაზე მოდის. წყლის უმეტესი ნაწილი, დიდ ცენტრალურ ვაკუოლში გროვდება, რომელიც უჯრედის ზრდის პროცესში, მრავალი მცირე ვაკუოლის შერწყმით ვითარდება. მცენარეს სწრაფი და ეკონომიური ზრდის უნარი აქვს, რადგან წყლის შთანთქმა მცენარეს მცირე რაოდენობის ციტოპლაზმით შორს წასვლის შესაძლებლობას აძლევს. მაგალითად, შესაძლებელია რომ ბამბუკის ყლორტები და ფესვები კვირაში 2მ-ზე მეტადაც გაიზარდოს.

ყლორტებისა და ფესვების სწრაფი ექსპანსია ზრდის



(ა) უჯრედის ერთსა და იმავე სიბრტყეში დაყოფისას უჯრედების ერთი შრე წარმოქნება, მაშინ, როცა უჯრედების სამ სიბრტყეში დაყოფა დასაბამს აძლევს კუბის ფორმას.



(ბ) უჯრედის ასიმეტრიული დაყოფა წინ უსწრებს ეპიდერმული ჩამკეტი უჯრედების, ბაგეების მოსაზღვრე უჯრედების განვითარებას (იხ. სურათ 35.17).

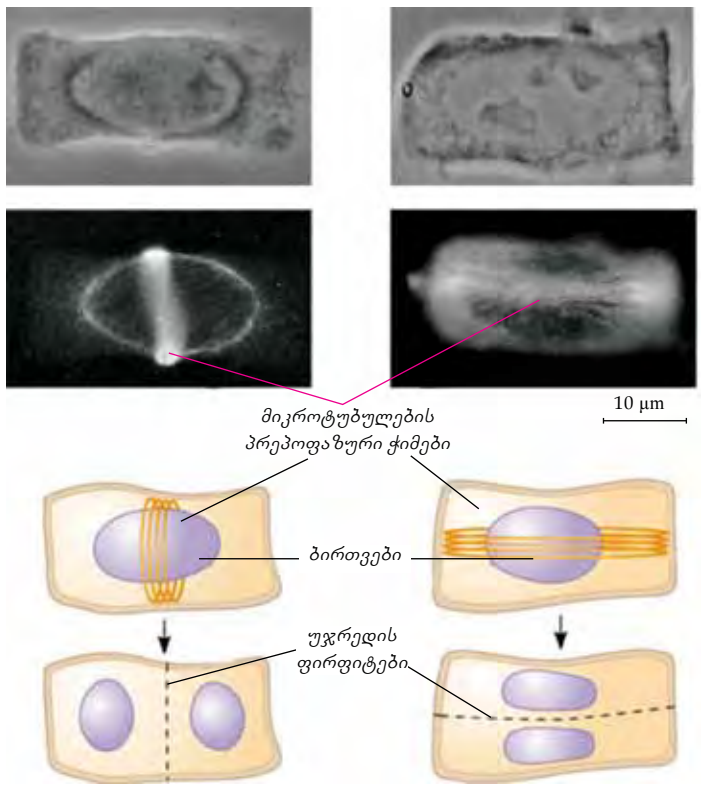
▲ *სურათი 35.22* ***უჯრედის დაყოფის სიბრტყე და სიმეტრიულობა გავლენას ახდენს ფორმის განვითარებაზე.***

სინათლისადმი და ნიადაგისადმი ექსპოზიციას, რაც უმოძრაო ცხოვრებისადმი მცენარეების მნიშვნელოვან ევოლუციურ ადაპტაციას წარმოადგენს.

მცენარეული უჯრედების მოცულობაში ზრდა იშვიათად ხდება თანაბრად ყველა მიმართულებით. მათი ზრდა, ჩვეულებრივ, ძირითადად მცენარის მთავარი ღერძის გასწვრივაა ორიენტირებული. მაგალითად, ფესვის წვერის ახლომდებარე უჯრედებს 20-ჯერ მეტად შეუძლიათ დაგრძელება თავდაპირველ სიგრძესთან შედარებით, ისე, რომ მათი სიგანე, შედარებით მცირედ შეიცვალოს. ცელულოზის მიკროფიბრილების ორიენტაცია უჯრედის კედლის შიდა შრეებში არის ამ დიფერენცირებული ზრდის მიზეზი.

მიკროფიბრილებს არ აქვთ ძლიერ გაჭიმვის უნარი, ასე რომ, უჯრედი ძირითადად მიკროფიბრილების „გრანულების“ პერპენდიკულარულად იზრდება, როგორც ეს სურათ **35.24**-ზეა ნაჩვენები.

რაც შეეხება უჯრედის დაყოფის სიბრტყეს, მიკროტუბულები, უჯრედის ექპანსიის სიბრტყის რეგულირებაში საკვანძო როლს ასრულებენ. სწორედ მიკროტუბულების ორიენტაცია უჯრედის გარე ციტოპლაზმაში განსაზღვრავს ცელულოზის მიკროფიბრილების ორიენტაციას, რომლებიც უჯრედის კედელში გროვდება.



▲ *სურათი 35.23* ***პრეპროფაზური ჭიმი და უჯრედის დაყოფის სიბრტყე.*** *პრეპროფაზური ჭიმის ლოკალიზაციით შესაძლებელია უჯრედის დაყოფის სიბრტყის პროგნოზირება. თუმცა, მარჯვნა და მარცხნა მხარეს გამოსახულ უჯრედებს მსგავსი ფორმა აქვთ, ისინი სხვადასხვა სიბრტყეში დაიყოფა. თითოეული უჯრედი სინათლის ორი მიკროფოტოგრაფიითაა წარმოდგენილი, ერთი (ზედა) არ არის შეღებილი, ხოლო მეორე (ქვედა) შეღებილია ფლურესცენტული საღებავით, რომელიც კონკრეტულად მიკროტუბულებს უკავშირდება. შეღებილი მიკრკოტუბულები, ცენტრიდან მოცილებით, ციტოპლაზმაში ბირთვების ირგვლივ „ნათებას“ (პრეპროფაზური ჭიმი) ქმნის.*

მიკროტუბულები და მცენარის ზრდა

Arabidopsis-ის *fass* მუტანტების შესწავლამ დაადასტურა ციტოპლაზმური მიკროტუბულების როლი უჯრედის დაყოფისა და ექსპანსიის პროცესში. *fass* მუტანტებს უჩვეულო. გაბრტყელებული უჯრედები აქვთ, რომელთა დაყოფის სიბრტყე, როგორც ჩანს, შემთხვევითია. მათ ფესვებსა და ღეროებს მოწესრიგებული უჯრედების მწკრივი ან შრე არ გააჩნიათ. მიუხედავად ამ ანომალიისა, *fass* მუტანტები ციცქნა ზრდასრულ მცენარეებად ვითრდებიან, მაგრამ მათი ორგანოები სიგრძივად არის კომპრესირებული **(სურათ 35.25)**.

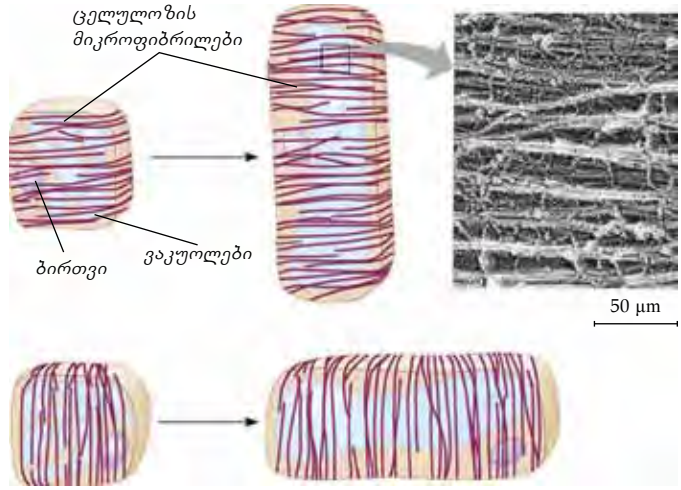
ეს ჯუჯა ფორმა და ქსოვილის არაორგანიზებული განლაგება, შესაძლოა მიკროტუბულების ანომალური ორგანიზაციით იყოს გამოწვეული. ინტერფაზაში მიკროტუბულების განლაგება შემთხვევითია და პრეპროფაზური ჭიმები მიტოზამდე არ წარმოიქმნება (იხილე 35. 23). ამის შედეგად, უჯრედის კედელში მიკროფიბრილების მოწესრიგებული „გრანულები“ არ არის, რომ ელონგაციის მიმართულება განსაზღვროს (იხილე 35. 24). ეს დეფექტი დასაბამს აძლევს უჯრედებს, რომლებიც მოცულობაში ყველა მიმართულებით იზრდება და უსისტემოდ იყოფა.

როდესაც უჯრედის მიერ გამოყოფილი წყალბადის იონები უჯრედის კედლის ფერმენტების აქტივაციას ახდენენ, რომლებიც კედელში პოლიმერებს შორის არსებულ მოლეკულათშორის ბმებს შლის, ხდება კედლის გაფაშარება. ამით მცირდება შემაკავებელი მოქმედება ტურგესცენტულ უჯრედზე, რომელსაც უფრო მეტი წყლის შეთვისება და მოცულობაში გაზრდა შეუძლია. მცირე ვაკუოლები, რომლებშიც წყლის უდიდესი ნაწილია აკუმულირებული, ერთიანდება და უჯრედის ცენტრალურ ვაკუოლს ქმნის.

მორფოგენეზი და კონფიგურაციის ფორმირება

მცენარეული ორგანიზმი უფრო მეტია, ვიდრე დაყოფისა და ზრდის პროცესში მყოფი უჯრედების ნაკრები. განვითარება რომ სათანადოდ წარიმართოს, მორფოგენეზს უნდა ჰქონდეს ადგილი, ანუ უნდა მოხდეს უჯრედების ორგანიზაცია მრავალუჯრედიან სტრუქტურებად, მაგალითად, ქსოვილებად და ორგანოებად. კონკრეტულ ადგილებში კონკრეტული სტრუქტურების განვითარებას, **კონფიგურაციის ფორმირება** ეწოდება.

განვითარების ბიოლოგიის ბევრი სპეციალისტი იზიარებს პოსტულატს, რომლის თანახმადაც, კონფიგურაციის ფორმირება სიგნალების სახით არსებული**პოზიციური ინფორმაციით** განისაზღვრება, რომელიც განვითარებად სტრუქტურაში თითოეულ უჯრედს გამუდმებით მიუთითებს თავის მდებარეობას. ამ იდეის თანახმად, განვითარებადი ორგანოს თითოეული უჯრედი, მეზობელი უჯრედიდან მიღებულ პოზიციურ ინფორმაციას განსაღვრული ტიპის უჯრედებად დიფერენცირების გზით პასუხობს.



▲ *სურათი 35.24* ***მცენარეული უჯრედის ექსპანსიის მიმართულება.*** *მცენარის მზარდი უჯრედები ძირითადად წყლის შეთვისების საშუალებით იზრდება მოცულობაში. მზარდ უჯრედში, ფერმენტები უჯრედის კედელში მოლეკულათშორის ბმებს ასუსტებს და ვაკუოლში ოსმოსის გზით წყლის მოხვედრასთან ერთად, მას მოცულობაში ზრდის საშუალებას აძლევს. როგორც ამ ორ სხვადასხვა ორიენტაციის მაგალითზეა ნაჩვენები, უჯრედის ზრდის მიმართულება ძირითადად, კედელში ცელულოზის მიკროფიბრილების სიბრტყის პერპენდიკულარულია. მიკროფიბრილები სხვა (არაცელულოზის) პოლისაქარიდების მატრიქსშია ჩასმული. ზოგიერთი მათგანი მოლეკულათშორის ბმებს ქმნის, რომლებიც მიკროფოტოგრაფიაზე ჩანს (TEM, ტრანსმისიური ელექტრონული მიკროსკოპირება).*



(ა) ველური ტიპის აღმონაცენი



(ბ) *fass* ***მუტანტი***



(გ) ზრდასრული *fass* ***მუტანტი***

▲ *სურათი 35.25* ***რაბიდოპსის-ის ფასს მუტანტი ციტოპლაზმური მიკროტუბულების მნიშვნელობის დამადასტურებელია მცენარის ზრდაში.*** *fass მუტანტის ჯუჯა სხეული უჯრედის დაყოფისა და ელონგაციის შემთხვევითი ორიენტაციის შედეგია, ნაცვლად მცენარის ნორმალური ღერძის მიმართულებით ორიენტაციისა.*

განვითარებადი ბიოლოგიის სპეციალისტები აგროვებენ მტკიცებულებებს იმის შესახებ, რომ სპეციფიური მოლეკულების გრადიენტები ჩვეულებრივ, ცილები და ან მრნმ

აწვდის პოზიციურ ინფორმაციას. მაგალითად, ღეროს აპიკალური მერისტემიდან გავრცელებულმა ნივთიერებამ შეიძლება „ინფორმაცია მიაწოდოს“ ფესვის წვერის ქვემოთ, მო-



▶ *სურათი 35.26* ***ღერძული პოლარობის ჩამოყალიბება.*** *Arabidopsis-ის ნორმალურ აღმონაცენს (მარცხნივ) ღეროს დაბოლოება და ფესვის დაბოლოება აქვს. gnom მუტანტში (მარჯვნივ) ზიგოტის პირველი დაყოფა ასიმეტრიული არ იყო, რის შედეგადაც მცენარემ სფეროს ფორმა მიიღო; მას ფოთლები და ფესვები არ აქვს. დადგინდა, რომ gnom მუტანტების დეფექტი ჰორმონ აუქსინის პოლარული ტრანსპორტირების უუნარობით არის გამოწვეული.*

ცილებით მყოფ უჯრედებს. შესაძლოა, უჯრედები თავიანთ რადიალურ მდებარეობას განვითარებადი ორგანოს შიგნით მეორე ქიმიური სიგნალის საშუალებით განსაღვრავენ, რომელიც ყველაზე დაცილებული უჯრედებიდან გამოიყოფა. ამ ორი ნივთიერების გრადიენტი საკმარისია თითოეული უჯრედისთვის, რომ სიგრძივ და რადიალურ ღერძებთან მიმართებაში თავისი ადგილი „დააფიქსიროს“.

მოსაზრება დიფუზური ქიმიური სიგნალების შესახებ ერთ-ერთი ჰიპოთეზაა, რომელსაც განვითარების ბიოლოგიის სპეციალისტები სცდიან.

პოზიციური ინფორმაცის ერთ-ერთი ტიპი დაკავშირებულია **პოლარობასთან** – სტრუქტურულ განსხვავებასთან ორგანიზმის საპირისპირო ბოლოებს შორის. ჩვეულებრივ, მცენარეებს აქვთ ღერძი, ფესვის დაბოლოებით და ღეროს დაბოლოებით. ასეთი პოლარობა განსაკუთრებით ცხადად იჩენს თავს მორფოლოგიურ განსხვავებებში, მაგრამ ფიზიოლოგიურ თვისებებშიც ვლინდება, მათ შორის, მცენარეული ზრდის ჰორმონის აუქსინის ცალმხრივად მიმართულ მოძრაობაში (იხილე თავი 39) და „კალმებიდან“ დამატებითი ფესვებისა და

ღეროების განვითარებაში. ღეროს კალმის ფესვის დაბოლოებიდან დამატებითი ფესვები ვითარდება, ხოლო ფესვის კალმის ღეროს დაბოლოებიდან – დამატებითი ღეროები.

ჩვეულებრივ, მცენარის ზიგოტის პირველი დაყოფა ასიმეტრიულია, რაც დასაბამს აძლევს მცენარის ორგანიზმის პოლარიზაციას ღეროდ და ფესვად. მას შემდეგ, რაც პოლარობა ინდუცირდება, ექსპერიმენტულად მისი საპირისპირო მიმართულებით შებრუნება მეტისმეტად გართულებულია. აქედან გამომდინარე, ღერძული პოლარობის სათანადოდ განსაზღვრა მცენარის მორფოგენეზის გადამწყვეტი საფეხურია.

Arabidopsis-ის gnom მუტანტში პოლარობის წარმოქმნა დეფექტურად ხდება. ზოგოტის პირველი დაყოფა ანომალურია და სიმეტრიულ ხასიათს ატარებს, რასაც შედეგად სფერული ფორმის მცენარის განვითარება მოჰყვება, რომელსაც არც ფესვები აქვს და არც ფოთლები **(სურათ 35.26)**. მორფოგენეზი მცენარეებში, ისევე როგორც სხვა მრავალუჯრედიან ორგანიზმში, ხშირად წამყვანი რეგულატორული გენების კონტროლქვეშაა, რომლებსაც ჰომეოტური გენები ეწოდებათ;

ისინი შუალედური რგოლის ფუნქციას ასრულებენ, რომელიც ინდივიდის განვითარებაში ბევრ მნიშვნელოვან მოვლენას უკავშირდება, მაგალითად, ორგანოს ინიციაციას (იხილე თავი 21). *KNOTTED-1 ჰომეოტური გენის* ცილის პროდუქტი, რომელიც ბევრი სახეობის მცენარეშია ნანახი მნიშვნელოვანია ფოთლის მორფოლოგიის, მათ შორის რთული ფოთლების განვითარებისთვის. თუ პომიდორში *KNOTTED-1 გენის* ექსპრესია გაძლიერებულია, ჩვეულებრივი რთული ფოთლები „სუპერრთული“ ხდება **(სურათ 35.27)**.



▲ *სურათი 35.27* ***ჰომეოტური გენის გაძლიერებული ექსპრესია ფოთლის ფორმირებისას.*** *KNOTTED-1 ჰომეოტური გენია, რომელიც ფოთლისა და ფოთოლაკების ფორმირებაში მონაწილეობს. პომიდორში ნორმალურ ფოთლებთან (მარცხნივ) შედარებით მისი გაძლიერებული ექსპრესია „სუპერ-რთული“ (მარჯვნივ) ფოთლების წარმოქმნას იწვევს.*

გენების ექსპრესია და უჯრედული დიფერენციაციის კონტროლი

ის, რაც უჯრედულ დიფერენციაციას ასეთ მიმზიდველს ხდის, ისაა, რომ განვითარებადი ორგანიზმის უჯრედები, საერთო გენომის მიუხედავად, სხვადასხვა ცილას ასინთეზებენ და სტრუქტურითა და ფუნქციითაც განსხვავდებიან. სომატური უჯრედიდან მთელი მცენარის კლონირება ადასტურებს დასკვნას იმის შესახებ, რომ დიფერენცირებული უჯრედის გენომი ინტაქტური რჩება **(იხ. სურათ 21.5)**.

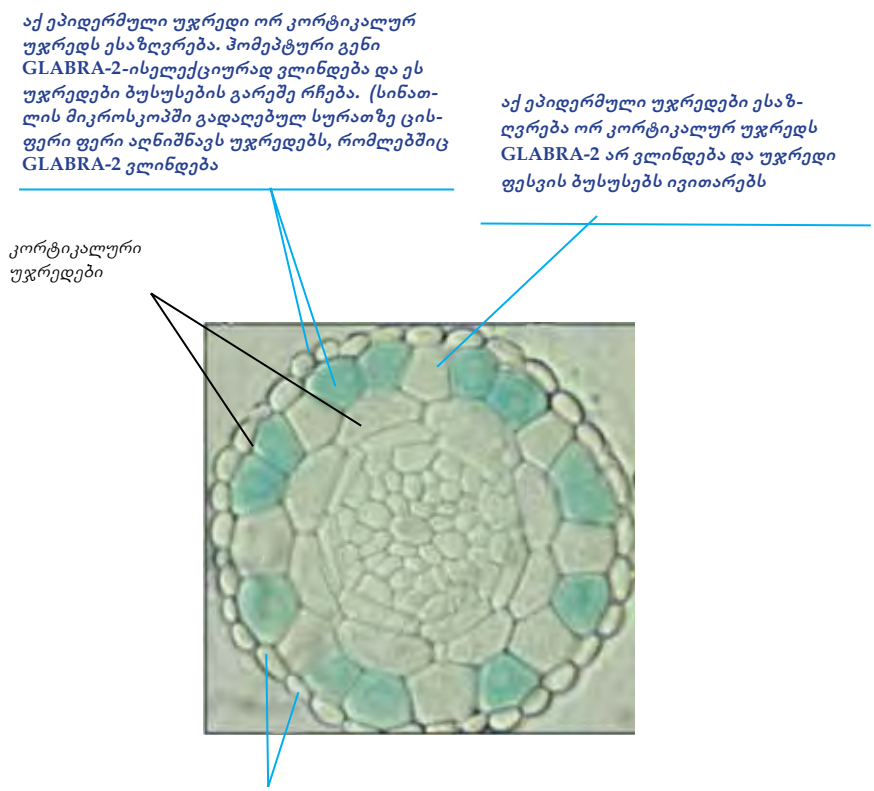
თუ მომწიფებულ უჯრედს, რომელიც ფესვსა თუ ფოთოლს არის მოცილებული, აქვს ქსოვილოვან კულტურაში დედიფერნცირების უნარი და შეუძლია დასაბამი მისცეს მცენარის სხვადასხვა ტიპის უჯრედებს, მაშინ მას ყველა საჭირო გენი უნდა ჰქონდეს, მცენარის ნებისმიერი ტიპის უჯრედის წარმოსაქმნელად. ეს ნიშნავს, რომ უჯრედული დიფერენციაცია დიდწილად დამოკიდებულია გენის ექსპრესიის კონტროლზე – ტრანსკრიპციისა და ტრანსლაციის რეგულაციაზე, რასაც სპეციფიურ ცილებამდე მივყავართ. დიფერენციაციის პროცესში უჯრედები განსაზღვრულ დროს, შერჩევით ახდენენ ცალკეული გენების ექსპრესიას. ჩამკეტ უჯრედს აქვს გენები, რომლებიც ჭურჭლოვანი ელემენტის პროტოპლასტის თვით-დესტრუქციას აპროგრამებს, მაგრამ იგი არ ახდენს ამ გენების ექსპრესიას. არც ქსილემის ჭურჭლოვანი ელემენტი ახდენს ამ გენების ექსპრესიას, ამას იგი მხოლოდ დიფერენციაციის გარკვეულ ეტაპზე აკეთებს, მას შემდეგ, რაც უჯრედი ელონგირდება და მეორად კედელს წარმოქმნის.

მკვლევრები მოლეკულური მექანიზმების გაშიფვრას იწყებენ, რომლებიც უჯრედის განვითარებისთვის კრიტიკულ პერიოდში ჩართავს და გამორთავს სპეციფიკურ გენებს (იხ. თავები 19 და 21).

უჯრედების დიფერენციაცია დიდწილად დამოკიდებულია პოზიციურ ინფორმაციაზე – სად არის ლოკალიზებული ცალკეული უჯრედი სხვა უჯრედებთან მიმართებაში. მაგალითად, *Arabidopsis*-ის ფესვის ეპიდერმისში ორი სხვადასხვა ტიპის უჯრედი ვითარდება: ფესვის ბუსუსების უჯრედები და ეპიდერმული უჯრედები.

უმწიფარი ეპიდერმული უჯრედები, რომლებიც კონტაქტში იმყოფებიან ფესვის კორტექსის ორ ქვემოთმდებარე უჯრედთან, ფესვის ბუსუსების უჯრედებად დიფერენცირდება, მაშინ, როცა უმწიფარი ეპიდერმული უჯრედები, რომლებიც მხოლოდ ერთ კორტიკალურ უჯრედთან არიან კონტაქტში, მომწიფებულ უბუსუსო უჯრედებად დიფერენცირდება. ფესვის ბუსუსების სათანადოდ განაწილებისთვის ჰომეოტური გენის, *GLABRA-2*-ის (*glaber* ლათინურად მელოტს ნიშნავს) დიფერენციალური ექსპრესიაა საჭირო. მკვლევრებმა მოახდინეს ამის დემონსტრირება *RA-2* გენის შეწყვილებით „მაცნე გენთან“1, რაც გარკვეული დამუშავების შემდეგ ყველა იმ უჯრედის ცისფრად შეფერვას იწვევდა, რომლებიც *GLABRA-2* გენის ექსპრესიას ახდენდა **(სურათ 35.28)**. როგორც წესი, *RA-2* გენის ექსპრესია მხოლოდ ეპიდერმულ უჯრედებში ხდება, რომლებიც ფესვის ბუსუსებს არ ივითარებს. თუ მუტაციის გამო *GLABRA-2*-ის ფუნქცია ირღვევა, მაშინ ფესვის თითოეული ეპიდერმული უჯრედი ფესვის ბუსუსს ივითარებს.

1 გენი აღვილად საცნობი ფენოტიპით



▲ *სურათი 35.27* ***ჰომეოტური გენის მიერ ფესვის ბუსუსების დიფერენციაციის კონტროლი (LM)***

ლოკალიზაცია და უჯრედის განვითარების გზა

ჩანასახოვანი ორგანოს ფორმირებისას, უჯრედის დაყოფისა და უჯრედის ექსპანსიის თავისებურებები უჯრედების დიფერენციაციაზე ახდენს გავლენას, რაც სხვა უჯრედების მიმართ მათი სპეციფიური ლოკალიზაციით ხორციელდება. ამრიგად, პოზიციური ინფორმაცია განვითარების მთელ პროცესს – ზრდას, მორფოგენეზსა და დიფერნციაციას უდევს საფუძვლად. ამ პროცესებს შორის ურთიერთდამოკიდებულების შესწავლის ერთი მეთოდია კლონური ანალიზი, როდესაც ორგანოს განვითარებასთან ერთად, აპიკალური მერისტემის თითოეული უჯრედიდან წარმოქმნილი უჯრედული თაობების თანმიმდევრობა (კლონები), რუკაზე აღინიშნება.

მკვლევრებს ამის გაკეთება რადიაციის ან ქიმიური რეაგენტების გამოყენებით შეუძლიათ, რაც სომატურ მუტაციებს იწვევს, რომლის დროსაც იცვლება ქრომოსომთა რიცხვი ან რაიმე სხვა გზით ხდება უჯრედის მარკირება, იმგვარად, რომ მისი გარჩევა ყლორტის აპექსის მეზობელი უჯრედებისგან შესაძლებელი იყოს. უჯრედული თაობების თანმიმდევრობა, რომელიც მიტოზისა და მუტანტური მერისტემული უჯრედის დაყოფის გზით წარმოიქმნება, აგრეთვე „მარკირებული“ იქნება. მაგალითად, ყლორტის აპიკალური მერისტემის ერთმა უჯრედმა შესაძლოა მუტაცია განიცადოს, რომელიც ქლოროფილის წარმოქმნის პრევენციას მოახდენს. ეს უჯრედი და ყველა მისი შთამომავალი „ალბინოსი“ იქნება და ისინი უფერული უჯრედების მწკრივის სახით გამოჩნდება, რომელიც მწვანე ღეროს სიგრძივი ღერძის გასწვრივ იქნება განლაგებული.

განსაზღვრავს თუ არა ადრეულ ეტაპზე უჯრედის განვითარების მეტაბოლურ გზას მისი პოზიცია ემბრიონულ სტრუქტურაში? გარკვეულწილად, უჯრედის განვითარების გზის პროგნოზირება ყლორტის აპექსში შესაძლებელია.

მაგალითად, კლონარულმა კარტირებამ აჩვენა, რომ განაპირა მერისტემული უჯრედებიდან წარმოქმნილი თითქმის ყველა უჯრედი დერმალური ქსოვილის ნაწილი ხდება. თუმცა, ჩვენ არ შეგვიძლია ზუსტად მივუთითოთ, რომელი მერისტემული უჯრედი მისცემს დასაბამს ცალკეულ ქსოვილსა თუ ორგანოს. როგორც ჩანს, უჯრედის დაყოფის სიჩქარისა და სიბრტყის შემთხვევით ცვლილებებს შეუძლია მერისტემის რეორგანიზაცია. მაგალითად, განაპირა უჯრედები *ჩვეულებრივ*, ყლორტის აპექსის ზედაპირის პერპენდიკულარულად იყოფა და ამ გზით ემატება უჯრედები ზედაპირულ შრეს.

თუმცა, ყლორტის აპექსის ერთ-ერთი უჯრედი, შემთხვევით შეიძლება ყლორტის აპექსის პარალელურად დაიყოს, ხოლო ერთ-ერთი შვილეული უჯრედი ზედაპირის ქვეშ, იმ უჯრედებს შორის აღმოჩნდეს, რომლებიც სხვა უჯრედული თაობიდანაა წარმოქმნილი. მსგავსი გამონაკლისები იმაზე მიუთითებს, რომ მერისტემული უჯრედები არ არის სპეციალიზებული, რომ ადრეულ ეტაპზევე მოახდინონ ცალკეული ქსოვილის ან ორგანოს ფორმირება. ამის ნაცვლად, განვითარებად ორგანოში უჯრედის *საბოლოო* პოზიცია განსაზღვრავს სავარაუდოდ, პოზიციური ინფორმაციის საფუძველზე, რა ტიპის უჯრედი ჩამოყალიბდება.

გადახრები განვითარებაში: ფაზის ცვლილებები

მრავალუჯრედიანი ორგანიზმი, როგორც წესი, განვითარების ფაზებს გადის. ადამიანებში ეს არის ჩვილობის, ბავშვობის, სიყმაწვილისა და მოწიფულობის ფაზები, აგრეთვე პუბერტატული პერიოდი, რომელიც გამყოფ ხაზს წარმოადგენს არარეპროდუქტიულ და რეპროდუქტიულ ფაზებს შორის. მცენარეებიც გადიან ფაზებს, ვითარდებიან რა იუვენილური ფაზიდან ზრდასრულ ვეგეტატიურ ფაზამდე და ზრდასრულ

რეპროდუქტიულ ფაზამდე. ცხოველებში, განვითარების ამ ცვლილებებს მთელ ორგანიზმში აქვს ადგილი, მაგალითად, როდესაც ლარვა ზრდასრულ ცხოველად ყალიბდება. შესამჩნევი კონტრასტია მცენარეებში. ცვლილებები ცალკეულ უბანში, ყლორტის აპიკალურ მერისტემაში გვხვდება. მორფოლოგიურ ცვლილებებს, რომლებიც ყლორტის აპიკალური მერისტემის აქტივობის ამ ტრანსფორმაციიდან იღებს სათავეს, **ფაზის ცვლილებები** ეწოდება.

იუვენილური ფაზიდან ზრდასრულ ფაზაზე გადასვლისას ყველაზე უფრო აშკარა მორფოლოგიური ცვლილებები ჩვეულებრივ, ფოთლის ზომასა და ფორმაში გვხვდება **(სურათ 35.29).** მას შემდეგ, რაც აპიკალური მერისტემა დასაბამს მისცემს იუვენილურ მუხლებსა და მუხლთაშორისებს, ისინი ამ სტატუსს მაშინაც კი ინარჩუნებენ, როდესაც ყლორტი ელონგაციას განაგრძობს, ხოლო ყლორტის აპიკალური მერისტემა მომწიფებულ ფაზაში გადადის. აქედან გამომდინარე, ახალი ფოთლები, რომლებიც ტოტებზე ვითარდება და რომლებიც იუვენილური მუხლების უბის კვირტებიდან წარმოიქმნება, აგრეთვე იუვენილური იქნება მაშინაც, თუ აპიკალური მერისტემა წლების განმავლობაში ზრდასრულ მუხლებს აძლევს დასაბამს.

ფაზის ცვლილებები მცენარის განვითარებაში – შეგუებულობის მაგალითია. იუვენილური ფოთლების ზრდასრულ ფოთლებად გარდაქმნა ფაზის ცვლილების მხოლოდ ერთი სახეა. კაბომბას **(იხ. სურათ 35.1)** ფრთისებრი წყალქვეშა ფოთლების ტრანსფორმაცია მარაოსებრ მოტივტივე ფოთლებად, ამის კიდევ ერთი მაგალითია. შემდეგ ჩვენ განვიხილავთ გავრცელებულ, მაგრამ მაინც საოცარ ფაზის ცვლილებას – აპიკალური მერისტემის ვეგეტატიური ყლორტის ტრანსფორმაციას ყვავილის მერისტემად.

ყვავილის ფორმირების გენეტიკური კონტროლი

ყვავილის ფორმირება იწვევს ფაზის ცვლილებას ვეგეტატიური ზრდიდან რეპროდუქტიული ზრდისკენ. ამ ტრანსფორმაციას ბიძგს აძლევს გარემო გამღიზიანებლების მაგალითად, დღის ხანგრძლივობისა და შიდა სიგნალების მაგალითად, ჰორმონების კომბინაცია (ყვავილობის კონტროლის შესახებ უფრო ვრცლად 39-ე თავში შეიტყობთ). ვეგეტატიური ზრდისგან განსხვავებით, რომელიც არ არის დეტერმინირებული, რეპროდუქტიული ზრდა დეტერმინირებულია: ყლორტის აპიკალური მერისტემიდან წარმოქმნილი ყვავილი აჩერებს ამ ყლორტის პირველად ზრდას.



▲ *სურათი 35.29* ***ფაზის ცვლილება*** *ცაცია კოა-ს* ***ყლორტის სისტემაში.*** *ჰავაის ამ ბინადარს რთული იუვენილური ფოთლები აქვს, რომლებიც მრავალ, მცირე ფოთოლაკს შეიცავს; მას აგრეთვე მომწიფებული ნამგლისებრი „ფოთლები“ (ფორმალურად, ძლიერ სახეცვლილი ფოთლის ყუნწები) აქვს. ეს ორმაგი ფოთლები თითოეული ყლორტის აპიკალური მერისტემის განვითარებაში ფაზის ცვლილებას ასახავს. აპიკალური მერისტემის იუვენილურ ვეგეტატიურ ფაზაში, თითოეულ მუხლთან რთული ფოთლები ვითარდება. აპიკალური მერისტემის ზრდასრულ ვეგეტატიურ ფაზაში ნამგლისებრი ფოთლები წარმოიქმნება. მუხლის ფორმირებასთან ერთად ფიქსირდებაგანვითარების ფაზა – იუვენილური ან ზრდასრული; ესე იგი, რთული ფოთლები ნამგლისებრ „ფოთლებად“ არ მწიფდება.*

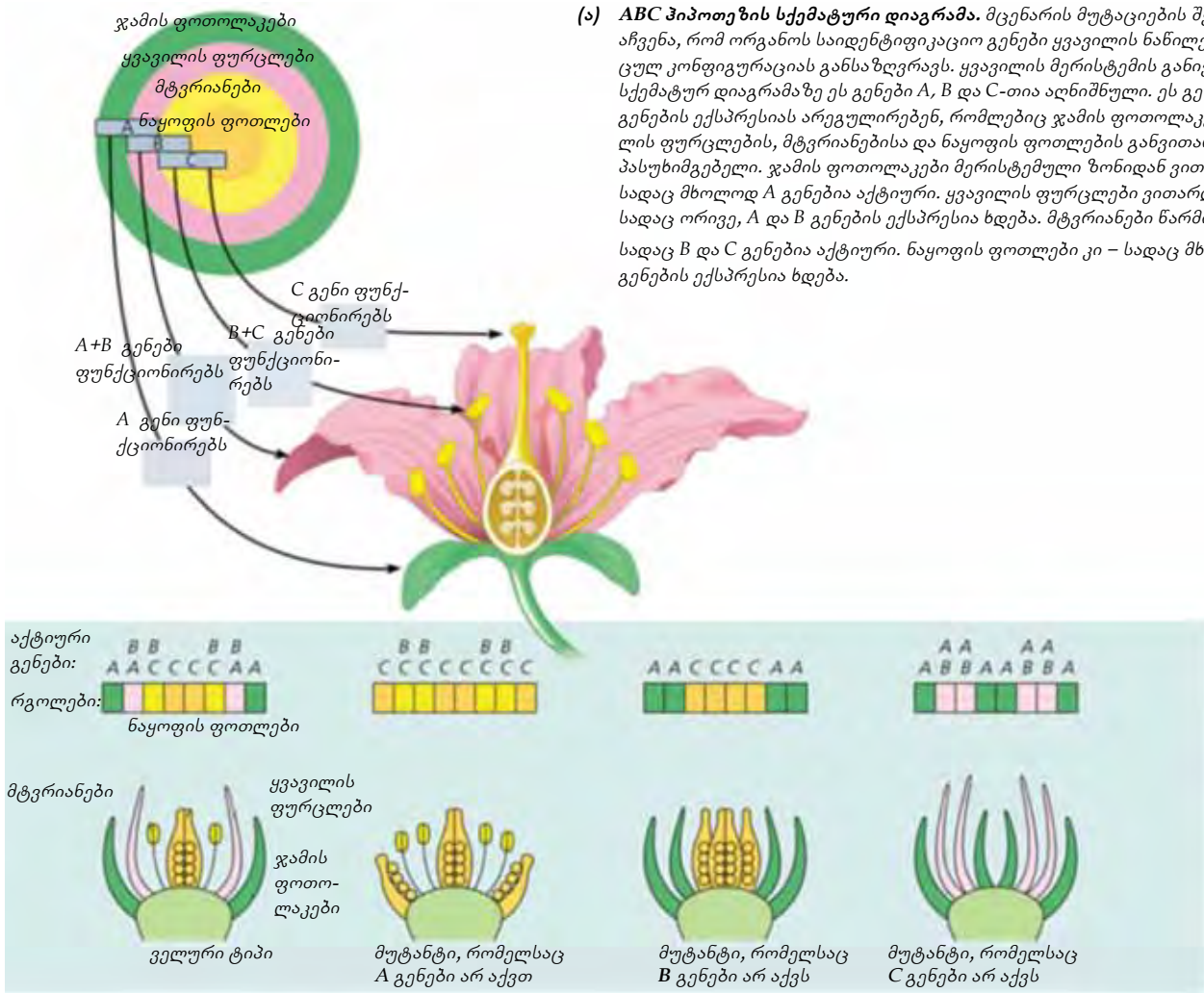


(ა) *რაბიდობსის-**ის ნორმალური ყვავილი.** ჩვეულებრივ, Arabidobsis-ს ყვავილის ნაწილების ოთხი რგოლი აქვს: ჯამის ფოთოლაკები (Se), ყვავილის ფურცლები (Pe), მტვრიანები (St) და ნაყოფის ფოთლები (Ca).*



(ბ) *რაბიდობსის-**ის ანომალური ყვავილი.** მკვლევრებმა მოახდინეს ორგანოს საიდენტიფიკაციო გენების რამდენიმე მუტაციის იდენტიფიცირება, რომლებიც ანომლური ყვავილების განვითარებას იწვევს. ამ ყვავილს მტვრიანების ნაცლად ყვავილის ფურცლების დამატებითი ნაკრები და შიდა ყვავილი აქვს, მაშინ, როცა ნორმალურ მცენარეებს ნაყოფის ფოთლები აქვთ.*

▲ *სურათი 35.30* ***ორგანოს საიდენტიფიკაციო გენები და სტრუქტურის ფორმირება ყვავილის განვითარებისას.***



(ა) ABC ჰიპოთეზის სქემატური დიაგრამა. *მცენარის მუტაციების შესწავლამ აჩვენა, რომ ორგანოს საიდენტიფიკაციო გენები ყვავილის ნაწილების სივრცულ კონფიგურაციას განსაზღვრავს. ყვავილის მერისტემის განივი კვეთის სქემატურ დიაგრამაზე ეს გენები A, B და C-თია აღნიშნული. ეს გენები სხვა გენების ექსპრესიას არეგულირებენ, რომლებიც ჯამის ფოთოლაკების, ყვავილის ფურცლების, მტვრიანებისა და ნაყოფის ფოთლების განვითარებაზე არიან პასუხიმგებელი. ჯამის ფოთოლაკები მერისტემული ზონიდან ვითარდება, სადაც მხოლოდ A გენებია აქტიური. ყვავილის ფურცლები ვითარდება იქიდან, სადაც ორივე, A და B გენების ექსპრესია ხდება. მტვრიანები წარმოიქმნება სადაც B და C გენებია აქტიური. ნაყოფის ფოთლები კი – სადაც მხოლოდ C გენების ექსპრესია ხდება.*

(ბ) ორგანოს საიდენტიფიკაციო მუტანტური ყვავილების გვერდხედი. *თუ (ა) ნაწილში ნაჩვენებ მოდელს იმ წესთან შევაჯერებთ, რომლის თანხმადაც A ან C გენების აქტივობის დაკარგვის შემთხვევაში, სხვა გენების მოქმედება ოთხივე რგოლზე გავრცელდება, შეიძლება მუტანტების ფენოტიპი ავხსნათ, რომელთაც ფუნქციონალური, ორგანოს საიდენტიფიკაციო A, B ან C გენი დაკარგული აქვთ.*

▲ *სურათი 35.31* ***ორგანოს საიდენტიფიკაციო გენების ფუნქციონირების ABC ჰიპოთეზა ყვავილის განვითარებისას.***

ვეგეტატიური ზრდიდან ყვავილობაზე გადასვლა ყვავილის **მერისტემის საიდენტიფიკაციო გენების** გადართვასთან არის დაკავშირებული. ამ გენების ცილოვანი პროდუქტები ტრანსკრიპციის ფაქტორებია, რომლებიც არადეტერმინირებული ვეგეტატიური მერისტემიდან, დეტერმინირებულ ყვავილის მერისტემად გარდასაქმნელად საჭირო გენებს არეგულირებს.

როდესაც ყლორტის აპიკალური მერისტემა ყვავილად ინდუცირდება, თითოეული ფოთლის ბორცვიდან, მისი მდებარეობის შესაბამისად, ყვავილის ცალკეული ორგანო – მტვრიანა, ნაყოფის ფოთოლი, ჯამის ფოთოლაკი, ან ყვავილის ფურცელი წარმოიქმნება (იხ. სურათ 30.7, რომელზეც ყვავილის ძირითადი სტრუქტურაა განხილული).

ზედხედში, ყვავილის ორგანოები ოთხ კონცენტრულ წრეს ან რგოლს ქმნის: ჯამის ფოთოლაკები ქმნის მეოთხე (გარეთა) რგოლს; ყვავილის ფურცლები – მესამეს, მტვრიანები – მეორეს, ხოლო ნაყოფის ფოთლები – პირველ (შიდა) რგოლს. მცენარეთა ბიოლოგებმა რამდენიმე **ორგანოს საიდენტიფიკაციო გენი** განსაზღვრეს, რომლებიც ყვავილის დამახასიათებელი სტრუქტურების განვითარებას არეგულირებს. ორგანოს საიდენტიფიკაციო გენები, რომელთაც მცენარის ჰომეოტურ გენებსაც უწოდებენ, ტრანსკრიპციის ფაქტორებს აკოდირებს. პოზიციური ინფორმაცია განსაზღვრავს, რომელი ორგანოს საიდენტიფიკაციო გენების ექსპრესია ხდება ცალკეულ ყვავილის ორგანოს ჩანასახში.

ამის შედეგია განვითარებადი ფოთლის ჩამოყალიბება ყვავილის კონკრეტულ ორგანოდ, მაგალითად ყვავილის ფურცლად ან მტვრიანად. ისე, როგორც ჰომეოტური გენის

მუტაციას დროზოფილაში შეიძლება მოჰყვეს საცეცების ადგილზე ფეხების განვითარება, ასევე მუტაციას მცენარის ორგანოს საიდენტიფიკაციო გენში, ყვავილის ანომალური განვითარების გამოწვევა შეუძლია, მაგალითად, ყვავილის ფურცლების ზრდა მტვრიანების ადგილზე, როგორც ეს **სურათ 35.30-ზეა** ნაჩვენები.

ანომალური ყვავილების მქონე მუტანტების შეგროვებისა და შესწავლის საფუძველზე მკვლევრებმა მოახდინეს ყვავილის ორგანოს საიდენტიფიკაციო გენების სამი კლასის განსაზღვრა და კლონირება; დაწყებულია იმის შესწავლა, როგორ მოქმედებს ეს გენები. ყვავილის ფორმირების ABC მოდელი, რომელიც დიაგრამის სახითაა მოცემული, **სურათ 35.31ა** ასახავს, როგორ არეგულირებს ეს გენები ყვავილის ოთხი ტიპის ორგანოს ფორმირებას. ABC მოდელის მიხედვით, თითოეული კლასის ორგანოს საიდენტიფიკაციო გენები ყვავილის მერისტემის ორ ცალკეულ რგოლშია „ჩართული“. ჩვეულებრივ, *A* გენი ჩართულია ორ გარეთა რგოლში (ჯამის ფოთოლაკებისა და ყვავილის ფურცლების); *B* გენი ჩართულია ორ შუა რგოლში (ყვავილის ფურცლებისა და მტვრიანების); ხოლო *C* გენი – ორ შიდა რგოლში (მტვრიანებისა და ნაყოფის ფოთლების). ჯამის ფოთოლაკები ყვავილის მერისტემის იმ ნაწილებიდან წარმოიქმნება, სადაც მხოლოდ გენებია აქტიური; ყვავილის ფურცლები – სადაც *A* და *B* გენებია აქტიური; მტვრიანები – სადაც *B* და *C* გენებია აქტიური; ხოლო ნაყოფის ფოთლები – სადაც მხოლოდ *C* გენებია აქტიური. ABC მოდელით აიხსნება მუტანტების ფენოტიპი, რომელთაც აქტიური *A*, *B* ან *C* გენები არ გააჩნიათ; ამასთან, იქ, სადაც *A* გენების აქტივობა აღინიშნება, *C* გენების ინჰიბირება ხდება და პირიქით. თუ *A* ან *C* გენებიდან რომელიღაც დაკარგულია, მაშინ მეორე მის ადგილს იკავებს.

სურათ 35.31 ბ-ზე ნაჩვენებია მუტანტების ყვავილის სტრუქტურა, რომელთაც ორგანოს საიდენტიფიკაციო გენების სამი კლასიდან ერთ-ერთი არ აქვთ და აღწერილია, როგორ აიხსნება ამ მოდელით ყვავილის ფენოტიპები. ამდაგვარი ჰიპოთეზების შექმნით და მათ შესამოწმებლად ექსპერიმენტების შემუშავებით მკლევრები მცენარის გენეტიკური განვითარების საფუძვლებს იკვლევენ.

მცენარის ნაწილების გამოკვლევის მიზნით მისი მომზადებისას, როგორც ამ თავში იყო გაკეთებული, უნდა გახსოვდეთ, რომ მთელი მცენარე ფუნქციონირებს როგორც ერთიანი ორგანიზმი. მომდევნო თავებში თქვენ უფრო მეტს შეიტყობთ იმის შესახებ, როგორ ხდება ნივთიერებების ტრანსპორტირება ჭურჭლოვან მცენარეებში (თავი 36), როგორ იღებენ მცენარეები საკვებს (თავი 37), როგორ მრავლდებიან მცენარეები (თავი 38, ყურადღება გამახვილებულია ყვავილოვან მცენარეებზე) და როგორ არის კოორდინირებული მცენარის სხვადასხვა ფუნქცია (თავი 39).

შეგახსენებთ, რომ სტრუქტურა ფუნქციას შეესაბამება და რომ მცენარის ანატომია და ფიზიოლოგია ხმელეთზე სიცოცხლის სირთულეებთან მათ ევოლუციურ ადაპტაციებს ასახავს, რაც მცენარეების უკეთ შეცნობაში დაგეხმარებათ.

კონცეფცია ტესტი 35.5

1. როგორ შეიძლება მცენარეში ორ უჯრედს ერთი და იგივე გენომის მიუხედავად, უაღრესად განსხვავებული სტრუქტურა ჰქონდეს?
2. განმარტეთ, მაგალითად fass მუტაცია *Arabidopsis*-ში რატომ იწვევს ჯუჯა მცენარის და არა ნორმალური სიმაღლის მცენარის განვითარებას?

35-ე თავის შემოწმება

ძირითადი კონცეფციების შემოწმება

კონცეფცია 35.1

მცენარის ორგანიზმს აქვს ორგანოთა, ქსოვილთა და უჯრედების იერარქია

- **სამი მთავარი ორგანო: ფესვი, ღერო და ფოთოლი** ფესვები იმაგრებს მცენარეს, შთანთქავს და ატარებს წყალსა და მინერალურ მარილებს და იმარაგებს საკვებს. ყლორტების სისტემა ღეროებისგან, ფოთლებისა და ყვავილებისგან (ფარულთესლოვნებში) შედგება. ფოთლები თავიანთი ყუნწებით ღეროს მუხლებზეა მიმაგრებული, მათ ერთმანეთისგან მუხლთაშორისები ყოფს. დამატებით კვირტებს, რომლებიც ყუნწებისა და ღეროების უბეებშია ლოკალიზებული ვეგეტატიური ან ყვავილოვანი ყლორტების განვითარების უნარი აქვთ. ფარულთესლოვნების ორი ძირითადი ჯგუფი – ერთლებნიანები და ორლებნიანები ერთმანეთისგან ანატომიური დეტალებით განსხვავდება.
- **ქსოვილთა სამი სისტემა: დერმალური, ჭურჭლოვანი და ძირითადი პარენქიმული დერმალური ქსოვილი (ეპიდერმისი და პერიდერმა)** ჭურჭლოვანი ქსოვილი (ქსილემა და ფლოემა) და ძირითადი პარენქიმული ქსოვილი მთელს მცენარეში ყოველთვის გვხვდება თუმცა, მცენარის სხ-

ვადასხვა ორგანოში ეს სამი ქსოვილი ერთმანეთისგან სტრუქტურით და ზოგიერთი სპეციალიზებული ფუნქციით განსხვავდება. ჭურჭლოვანი ქსოვილი მცენარის ნაწილებს აერთიანებს. წყალი და მინერალები ფესვებიდან ზევით, ქსილემაში მოძრაობს. შაქრის გატანა ფოთლებიდან, ან სამარაგო ორგანოებიდან კი, ფლოემის საშუალებით ხდება.

- **მცენარის უჯრედის ძირითადი ტიპები** პარენქიმული უჯრედები შედარებით არასპეციალიზებული უჯრედებია, რომელთაც დაყოფის უნარი შენარჩუნებული აქვთ; ისინი მცენარის მეტაბოლური ფუნქციების დიდ ნაწილს – სინთეზისა და მარაგის დაგროვების ფუნქციებს ასრულებენ. კოლენქიმის უჯრედები, რომლებსაც არათანაბრად გასქელებული კედლები აქვთ, მცენარის ახალგაზრდა, მზარდ ნაწილებს აკავებენ. სკლერენქიმის უჯრედებს – ბოჭკოებსა და სკლერეიდებს სქელი, ლიგნინიზებული კედლები აქვთ, რომლებიც ხელს უწყობს მცენარის ჩამოყალიბებული, არამზარდი ნაწილების შეკავებას. ქსილემის წყლის გამტარ უჯრედებს – ტრაქეიდებსა და ჭურჭლოვან ელემენტებს სქელი კედლები აქვთ, რომლებიც ფუნქციონალური სიმწიფისას მკვდარია. საცრისებრი მილები ფლოემის შაქრის-გადამტანი უჯრედებია ფარულთესლოვნებში. მიუხედავად იმისა, რომ ფუნქციონალური სიმწიფისას ისინი ცოცხალია, საცრისებრი მილების ელემენტები მიმდებარე თანმხლები უჯრედების მუშაობაზეა დამოკიდებული.

კონცეფცია 35.2

მერისტემა ახდენს უჯრედების გენერირებას ახალი ორგანოებისთვის

- პირველადი ზრდის დროს აპიკალური მერისტემა აგრძელებს ყლორტებსა და ფესვებს. ლატერალური მერისტემა, მეორადი ზრდისას მერქნიან მცენარეებს სისქეს მატებს.

კონცეფცია 35.3

პირველადი ზრდა აგრძელებს ფესვებსა და ყლორტებს

- **ფესვების პირველადი ზრდა** აპიკალური მერისტემა წარმოქმნის უჯრედებს, რომლებიც დაყოფას განაგრძობენ როგორც მერისტემული უჯრედები. ფესვებში, აპიკალური მერისტემა ფესვის წვერთანაა ლოკალიზებული, სადაც იგი ფესვის შალითას აღადგენს.
- **ყლორტების პირველადი ზრდა** ყლორტის აპიკალური მერისტემა კენწრულ კვირტშია ლოკალიზებული, სადაც იგი საწყისს აძლევს მუხლთაშორისებისა და ფოთლის-წარმომშობი მუხლების განმეორებადობას.

კონცეფცია 35.4

მეორადი ზრდა მერქნიან მცენარეებში სისქეს მატებს ღეროებსა და ფოთლებს

- **ჭურჭლოვანი კამბიუმი და მეორადი ჭურჭლოვანი ქსოვილი** ჭურჭლოვანი კამბიუმი პარენქიმული უჯრედებისგან მერისტემულ ცილინდრად ვითარდება, რომელიც მეორად ქსილემასა და მეორად ფლოემას წარმოქმნის. მეორადი ქსილემის უფრო ხნიერი შრეები (მერქნის გული) ინაქტივირდება, მაშინ როცა უფრო ახალგაზრდა შრეები (მერქნის ცილა) კვლავ ატარებს წყალს. მხოლოდ ყველაზე უფრო ახალგაზრდა მეორადი ფლოემაა აქტიური ორგანული საკვების გატარებისას.
- **კორპის კამბიუმი და პერიდერმის წარმოქმნა** კორპის კამბიუმი საწყისს აძლევს მცენარის მეორად დამცავ საფარს, ანუ პერიდერმს, რომელიც კორპის კამბიუმისა და მის მიერ წარმოქმნილი კორპის უჯრედების შრეებისგან შედგება. ქერქი, ჭურჭლოვანი კამბიუმის გარეთ მდებარე ყველა ქსოვილს – მეორად ფლოემასა და პერიდერმს შეიცავს.

კონცეფცია 35.5

ზრდა, მორფოგენეზი და დიფერენციაცია ქმნის მცენარის ორგანიზმს

- **მოლეკულური ბიოლოგია: რევოლუცია მცენარეთა შესწავლაში** ახალი ტექნოლოგიები და მოდელური სისტემები, *Arabidopsis*-ის ჩათვლით, მცენარეთა შეცნობის პროგრესის თვალსაზრისით, კატალიზატორად გვევლინება. *Arabidopsis პირველი მცენარეა, რომლის მთელი გენომი იქნა სექვენირებული.*
- **ზრდა: უჯრედის დაყოფა და უჯრედის ექსპანსია** უჯრედის დაყოფა და უჯრედის ექსპანსია ზრდისა და ფორმის ძირითადი განმსაზღვრელია. დაყოფის პროცესში მყოფ უჯრედში პრეპოფაზური ჭიმი განსაზღვრავს, სად განვითარდება უჯრედის ფირფიტა. ციტოჩონჩხის ორიენტაცია აგრეთვე გავლენას ახდენს უჯრედის ელონგაციის მიმართულებაზე, რაც უჯრედის კედელში ცელულოზის მიკროფიბრილების ორიენტაციით კონტროლირდება.
- **მორფოგენეზი და სტრუქტურის ფორმირება** კონკრეტულ ადგილზე ქსოვილებისა და ორგანოების განვითარება უჯრედის მიერ პოზიციური ინფორმაციის აღმოაჩენის უნარზეა დამოკიდებული. მაგალითად, პოლარობასთან დაკავშირებული ინფორმაციის აღმოჩენა და მასზე რეაგირება. ჰომეოტური გენები ხშირად აკონტროლებს მორფოგენეზს.
- **გენის ექსპრესია და უჯრედული დიფერენციაციის კონტროლი** უჯრედული დიფერენციაციის გაგების ძირითადი

სირთულე იმის ახსნაა, როგორ განიცდის დივერგენციას ერთნაირი გენომის მქონე უჯრედები, სხვადასხვა ტიპის უჯრედებად.

- **გადახრები განვითარებაში: ფაზის ცვლილებები** შინაგანმა და გარემოს გამღიზიანებლებმა შეიძლება მცენარის გადართვა გამოიწვიოს განვითარების ერთი ფაზიდან მეორეზე; მაგალითად, იუვენილური ფოთლების განვითარებიდან მომწიფებული ფოთლების განვითარებაზე. ასეთ მორფოლოგიურ ცვლილებებს, ფაზის ცვლილებებს უწოდებენ.
- **ყვავილის ფორმირების გენეტიკური კონტროლი** განვითარებად ყვავილებში სტრუქტურების ფორმირების შესასწავლად, ორგანოს საიდენტიფიკაციო გენების გამოკვლევის საფუძველზე მნიშნელოვანი მოდელური სისტემაა შექმნილი. ყვავილის ფორმირების ABC მოდელის საშუალებით განისაზღვრება, სამი კლასის ორგანოების საიდენტიფიკაციო გენები როგორ აკონტროლებს ჯამის ფოთოლაკების, ყვავილის ფურცლების, მტვრიანებისა და ნაყოფის ფოთლების ფორმირებას.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშეფასება

1. რომელი სტრუქტურა არის *არასწორად* დაწყვილებული თავის ქსოვილის კულტურასთან?
   ა. ფესვის ბუსუსი – დერმალური ქსოვილი;
   ბ. პალისადური პარენქიმა – ძირითადი პარენქიმა;
   გ. ჩამკეტი უჯრედი – დერმალური ქსოვილი;
   დ. თანმხლები უჯრედი – ძირითადი პარენქიმა;
   ე. ტრაქეიდი – ჭურჭლოვანი ქსოვილი;

2. სავარაუდოდ, ფესვის ზრდის რომელ ზონაში კარგავს ჭურჭლოვანი ელემენტი თავის პროტოპლასტს?
   ა. უჯრედის დაყოფის ზონაში;
   ბ. ელონგაციის ზონაში;
   გ. მომწიფების ზონაში;
   დ. ფესვის შალითაში;
   ე. აპიკალურ მერისტემაში;

3. მერქანი შედგება:
   ა. ქერქისგან;
   ბ. პერიდერმისგან;
   გ. მეორადი ქსილემისგან;
   დ. მეორადი ფლოემისგან;
   ე. კორპისგან;

4. რომელი მათგანი არ არის ხნიერი ხის ქერქის ნაწილი?
   ა. კორპი;
   ბ. კორპის კამბიუმი;
   გ. მეჭეჭები;
   დ. მეორადი ქსილემა;
   ე. მეორადი ფლოემა;

5. ხშირად, აპიკალური მერისტემის იუვენილურიდან მომწიფებულ ვეგეტატიურ ფაზაში გადასვლის სიგნალი არის:
   ა. წარმოქმნილი ფოთლების მორფოლოგიური ცვლილება;
   ბ. მეორადი ზრდის ინიციაცია;
   გ. ლატერალური ფესვების ფორმირება;
   დ. ლატერალურ მერისტემაში პრე-პროფაზური ჭიმისა და ციტოპლაზმური მიკროტუბულების ორიენტაციის ცვლილება;
   ე. ყვავილის მერისტემის საიდენტიფიკაციო გენების აქტივაცია;

6. რომელი მათგანი წარმოიქმნება მერისტემული აქტივობის შედეგად?
   ა. მეორადი ქსილემა;
   ბ. ფოთლები;
   გ. ტრიქომები;
   დ. გორგლები;
   ე. დასახელებულთაგან ყველა;

7. დევისპირას კენწეროების „გასხვლა“ მცენარეში გაცილებით მეტი ყვავილის განვითარებას იწვევს, ვიდრე ისინი ჩარევის გარეშე განვითარდებოდა. რატომ იწვევს დევისპირას კენწეროს მოცილება უფრო მეტი ყვავილის წარმოქმნას?
   ა. აპიკალური მერისტემის მოცილება იწვევს ფაზის გადასვლას ვეგეტატიურიდან ყვავილის განვითარების ფაზაზე.
   ბ. აპიკალური მერისტემის მოცილება უჯრედის გაყოფის დეზორგანიზაციას იწვევს, რაც ძალიან ჰგავს ცვლილებას *Arabidopsis*-ის *fass* მუტანტში.
   გ. აპიკალური მერისტემის მოცილება შესაძლებლობას იძლევა, უფრო მეტი საკვები მიეწოდოს ყვავილის მერისტემას.
   დ. აპიკალური მერისტემის მოცილება იწვევს ლატერალური კვირტების ინტენსიურ ზრდას, რომლებიც დამატებით ტოტებს წარმოქმნის, რომლებიც თავის მხრივ, მორიგეობით წარმოქმნის ყვავილებს.
   ე. აპიკალური მერისტემის მოცილება შესაძლებლობას აძლევს პერიდერმას, წარმოქმნას ახალი ლატერალური შტოები.

8. ———— ქსილემისთვის იგივეა, რაც ———— ფლოემისთვის.
   ა. სკლერენქიმული უჯრედი; პარენქიმული უჯრედი;
   ბ. აპიკალური მერისტემა; ჭურჭლოვანი კამბიუმი;
   გ. ჭურჭლოვანი ელემენტი; საცრისებრი მილი;
   დ. კორტექსი; გულგული;
   ე. ჭურჭლოვანი კამბიუმი; კორპის კამბიუმი;

9. რა ტიპის მომწიფებული უჯრედი წარმოიქმნება ემბრიონული მცენარეული უჯრედიდან, დამოკიდებულია:
   ა. გენების სელექტიურ დაკარგვაზე;

ბ. უჯრედების საბოლოო პოზიციაზე განვითარებად ორგანოში;
გ. უჯრედების მიგრაციის სქემაზე;
დ. უჯრედების ასაკზე;
ე. უჯრედების კერძო მერისტემულ წარმოშობაზე.

10. სურათ 35.31-ზე წარმოდგენილი ჰიპოთეზის საფუძველზე განსაზღვრეთ ყვავილის მორფოლოგია აქტიური B-გენების არმქონე მუტანტში.
ა. ნაყოფის ფოთოლი – ყვავილის ფურცელი – ყვავილის ფურცელი – ნაყოფის ფოთოლი;
ბ. ყვავილის ფურცელი – ყვავილის ფურცელი – ყვავილის ფურცელი – ყვავილის ფურცელი;
გ. მტვრიანა – მტვრიანა – ნაყოფის ფოთოლი – ნაყოფის ფოთოლი;
დ. მტვრიანა – ნაყოფის ფოთოლი – ნაყოფის ფოთოლი – მტვრიანა;
ე. ნაყოფის ფოთოლი – ნაყოფის ფოთოლი – ნაყოფის ფოთოლი – ნაყოფის ფოთოლი.

ევოლუციური კავშირი

მცენარის სტრუქტურის ევოლუცია შეიძლება გამოკვლეული იქნას მონათესავე მცენარეების ალტერნატიული ზრდის სტრატეგიით, რასაც ადგილი აქვს სხვადასხვა გარემოში. ამ თვალსაზრისით, დარვინი იყო ერთ-ერთი პირველი დამკვირვებელი, რომელმაც შენიშნა, რომ კონტინენტზე მრავალი სახეობის ბალახოვან მცენარეს ჰყავს ხისმაგვარი მონათესავე ფორმები შორეულ ოკეანის კუნძულებზე. მაგალითად, ჰავაის კუნძულებზე, შესაძლებელია მაგალითად, ლობელიას ხისა და მაღალი მერქნიანი იების ნახვა – ჯგუფებისა, რომლებიც ჩრდილოეთ ამერიკაში მცირე ზომის ბალახების სახით გვხვდება. გთავაზობთ ევოლუციურ ჰიპოთეზას, ამ განხრით: რატომ არის ასე დამახასიათებელი მერქნიანი, ხის-მაგვარი ფორმების განვითარება ბალახოვანი წინაპრებისგან, რომლებიც იზოლირებულ კუნძულებზე სახლობენ?

მეცნიერული კვლევა

დაწერეთ მცირე სტატია, რატომ არის ცალკეული მუტანტი ასე მნიშვნელოვანი მკვლევარებისთვის, რომლებიც მცენარის განვითარების რეგულაციას იკვლევენ. თქვენი შენიშვნა უნდა შეიცავდეს სულ მცირე ერთ კონკრეტულ მაგალითს მაინც.

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

შეადგინეთ მცენარეთა და მცენარული პროდუქტების სია, რომლებიც ყოველდღიურად იხმარება. როგორ იყენებთ სხვადასხვა მცენარეულ პროდუქტს? როგორ ფიქრობთ, მცენარეებისა და მცენარეული პროდუქტების რიცხვი, რომლებიც ყოველდღიურ ცხოვრებაში გამოიყენება გაიზარდა თუ შემცირდა? თქვენი აზრით, ეს რიცხვი მომავალში სავარაუდოდ გაიზრდება თუ შემცირდება? რატომ?

36 ტრანსპორტირება ჭურჭლოვან მცენარეებში



▲ *სურათი 36.1* ***წყნარი ოკეანის სანაპიროს წითელი ხეები (Sequoia sempervirens).***

ძირითადი კონცეფციები

36.1 **ფიზიკური პროცესები უზრუნველყოფს მცენარეებში ნივთიერებათა ტრანსპორტირებას სხვადასხვა მანძილზე**

36.2 **ფესვები ისრუტავს წყალს და მინერალებს ნიადაგიდან**

36.3 **წყალი და მინერალები ადის ფესვებიდან მცენარის მიწისზედა ნაწილში ქსილემის მეშვეობით**

36.4 **ბაგეების ხვრელები არეგულირებს ტრანსპირაციის სიჩქარეს**

36.5 **ორგანული საკვები ნივთიერებები გადაადგილდება ფლოემის მეშვეობით**

შესავალი

გადარჩენის გზები

ამჟამინდელი მცენარეების წინაპარი ერთუჯრედიანი ორგანიზმები, რომლებიც წყალში იზრდებოდნენ, ისრუტავდნენ წყალს, მინერალებსა და ნახშირორჟანგს (CO_2) უშუალოდ წყლიდან. მათი არც ერთი უჯრედი აღნიშნული ინგრედიენტებისგან შორს არ იყო. ბრიოფიტებში ასევე არ არის განვითარებული ტრანსპორტირების სისტემა; ასე რომ, მათ მხოლოდ ძალიან ტენიან გარემოში შეუძლიათ არსებობა. რაც შეეხება ჭურჭლოვან მცენარეებს, ხმელეთზე ევოლუციურმა გადმოსვლამ გამოიწვია მცენარის ორგანიზმის ფესვებად (მიწისქვეშა ნაწილი) და მიწისზედა ორგანოებად დიფერენცირება. ფესვები ისრუტავს წყალს და მინერალებს ნიადაგიდან, ტოტები, ფოთლები და ყვავილები კი ისრუტავს სინათლესა და ატმოსფერულ ნახშირორჟანგს, რაც ფოტოსინთეზისთვისაა საჭირო.

ქსილემას წყალი და მინერალები ფესვებიდან მცენარის მიწისზედა ნაწილში გადააქვს. ფლოემას გადააქვს შაქარი მისი წარმოქმნის ან შენახვის ადგილიდან იმ ადგილას, სადაც ის საჭიროა ზრდისა და მეტაბოლიზმისთვის. ნივთიერებათა ასეთი ტრანსპორტირება, რომელიც საჭიროა მცენარის, როგორც ერთიანი ორგანიზმის ფუნქციონირებისთვის, შეიძლება დიდ მანძილზე განხორციელდეს. მაგალითად, წყნარი ოკეანის სანაპიროს ზოგი წითელი ხის ყველაზე მაღლა განლაგებული ფოთლები 100 მეტრზე (300 ფუტზე) მეტითაა დაშორებული ფესვებიდან (სურათი 36.1). რა აძლევს საშუალებას ჭურჭლოვან მცენარეს, ასეთ დიდ მანძილზე მოახდინოს წყლის, მინერალებისა და ორგანული საკვები ნივთიერებების ტრანსპორტირება? წინამდებარე თავის განხილვის საგანია შიდა ტრანსპორტირების მექანიზმები.

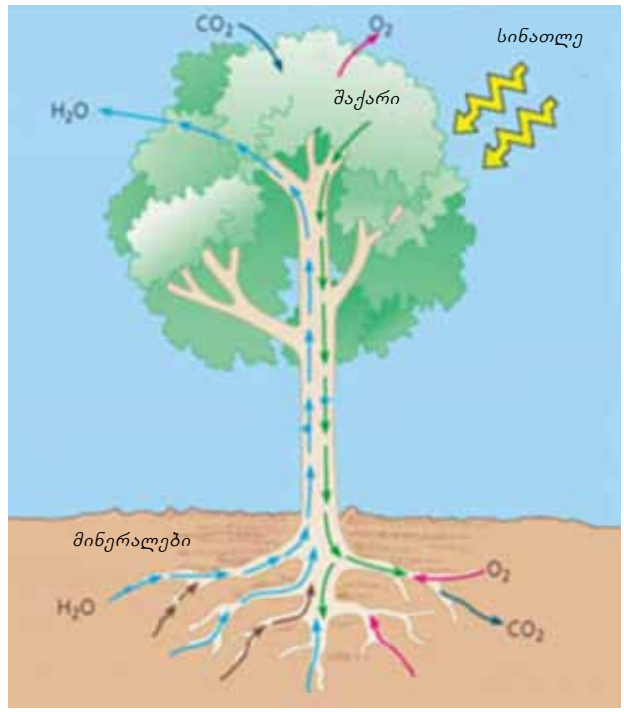
კონცეფცია 36.1

ფიზიკური ძალები უზრუნველყოფს მცენარეებში ნივთიერებათა ტრანსპორტირებას სხვადასხვა მანძილზე

ტრანსპორტირება ჭურჭლოვან მცენარეებში სამ დონეზე ხდება: (1) წყლისა და გახსნილი ნივთიერებების ტრანსპორტირება ცალკეული უჯრედების მიერ, როგორიცაა ფესვის ბუსუსები; (2) ნივთიერებების მცირე მანძილზე გადატანა უჯრედიდან უჯრედამდე ქსოვილებისა და ორგანოების დონეზე, როგორიცაა შაქრის ტრანსპორტირება ფოთლის იმ უჯრედებიდან, რომლებიც ფოტოსინთეზზეა პასუხისმგებელი, ფლოემის საცრისებრ მილებში; და (3) დიდ მანძილზე ტრანსპორტირება ქსილემისა და ფლოემის შიგნით მცენარის მთელ სიგრძეზე. ტრანსპორტირების ამ სამ სხვადასხვა ტიპში სხვადასხვა ფიზიკური პროცესებია ჩართული. სურათი 36.2 გთავაზობთ ჭურჭლოვან მცენარეში ნივთიერებათა დიდ მანძილზე ტრანსპორტირების მიმოხილვას.

4. სტომატის გავლით ფოთლები ითვისებენ CO2-ს და გამოყოფენ O2-ს. ფოტოსინთეზის გზით მიღებული O2-ს გარკვეული რაოდენობა უჯრედულ სუნთქვას ხმარედება.

5. ფოტოსინთეზის შედეგად ფოთლებში შაქრების სინთეზი ხდება



3. აორთქლება, ფოთლების მიერ წყლის დაკარგვა, (ძირითადად სტომატის გავლით) ქმნის ფოთლებში ძალას, რომელიც ქსილემის წვენს მაღლა უბიძგებს.

6. შაქრები ფესვებისკენ და მცენარის სხვა ნაწილებისკენ ფლოემის წვენის სახით მიედინება.

2. წყალი და მინერალური მარილები ფესვებიდან მაღლა, ღეროებამდე ქსილემის წვენის სახით მიედინება

1. ფესვები წყალს და მასში გახსნილ მინერალებს ნიადაგიდან იწოვს.

7. ფესვები აირებს ნიადაგის ჰაერთან მიმოცვლიან იღებენ O2-ს და გამოყოფენ ყალი და მინერალური CO2-ს. უჯრედული სუნთქვის პროცესში O2 შაქრების დაშლას უზრუნველყოფს.

▶ *სურათი 36.2* **ტრანსპორტირების მიმოხილვა ჭურჭლოვან მცენარეში.**

მემბრანების შერჩევითი შეღწევადობა: შეჯამება

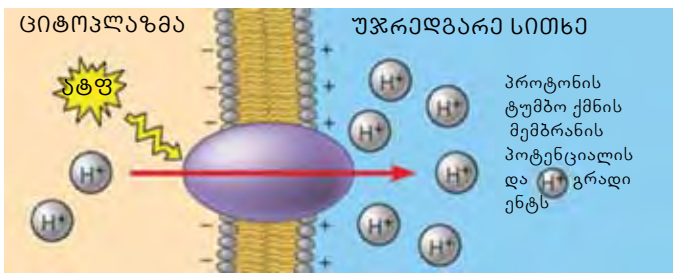
მე-7 თავში უკვე დეტალურად ვისაუბრეთ გახსნილი ნივთიერებებისა და წყლის ტრანსპორტირებაზე ბიოლოგიური მემბრანების გავლით. მოდით, კიდევ ერთხელ განვიხილოთ ტრანსპორტირების ამ პროცესებიდან ზოგიერთი მცენარეული უჯრედების კონკრეტულ კონტექსტში. მცენარეული უჯრედის პლაზმური მემბრანის შერჩევითი გამტარობა აკონტროლებს გახსნილი ნივთიერებების მოძრაობას უჯრედში და უჯრედიდან გარეთ. გაიხსენეთ მე-7 თავიდან, რომ გახსნილ ნივთიერებებს ახასიათებს დიფუზია საკუთარი კონცენტრაციული გრადიენტის მიმართულებით და ამ დიფუზიას მემბრანის გავლით **პასიური ტრასპორტი** ეწოდება, ვინაიდან ეს ხდება უჯრედის მიერ მეტაბოლური ენერგიის პირდაპირი გამოყენების გარეშე. **აქტიური ტრანსპორტი** ეწოდება გახსნილი ნივთიერებების მემბრანის გავლით გადაქაჩვას ელექტროქიმიური გრადიენტის საწინააღმდეგოდ, რაც წარმოადგენს მემბრანის გასწვრივ გახსნილი ნივთიერების კონცენტრაციული გრადიენტისა და ძაბვის (განსხვავება მუხტში) კომბინირებულ ეფექტს. ამას ეწოდება „აქტიური" ტრანსპორტირება, რადგან უჯრედმა უნდა დახარჯოს ენერგია, ჩვეულებრივ, ატფ-ს სახით, რათა გახსნილი ნივთიერება მისი დიფუზიის ძირითადი მიმართულების საპირისპიროდ გადააადგილოს.

გახსნილ ნივთიერებათა უმეტესობა ვერ კვეთს ლიპიდების ორმაგ შრეს მემბრანაში; მათ უნდა გაიარონ მემბრანაში ჩაშენებული **სატრანსპორტო ცილები**. ზოგი სატრანსპორტო ცილა შერჩევით იერთებს გახსნილ ნივთიერებას მემბრანის ერთ მხარეს და მეორე მხარეს უშვებს მას. სხვა სატრანსპორტო ცილები ქმნის შერჩევით არხებს მემბრანის გავლით. მაგალითად, მცენარეული უჯრედების უმეტესი ნაწილის მემბრანებში არის კალიუმის არხები, რომლებიც კალიუმის იონებს (K+) ატარებს, მაგრამ სხვა იონებს არა, როგორიცაა, მაგალითად, ნატრიუმის იონები (Na+). ქვემოთ ამ თავში განვიხილავთ, როგორ ფუნქციონირებს კალიუმის იონების არხები ჩამკეტ უჯრედებში ბაგეების ხვრელების გახსნისა და დახურვისას. ზოგ არხს აქვს სარქველი და ის იღება ან იხურება გარკვეული მასტიმულირებელი ფაქტორების საპასუხოდ.

პროტონული ტუმბოს ძირითადი როლი

ყველაზე მნიშვნელოვანი სატრანსპორტო ცილა აქტიური ტრანსპორტირებისთვის მცენარეული უჯრედების პლაზმურ მემბრანებში არის **პროტონული ტუმბო**, რომელიც იყენებს ატფ-ს ენერგიას წყალბადის იონების (H+) უჯრედიდან გამოსატუმბად. ამის შედეგად კი ვიღებთ პროტონის გრადიენტს, რომელშიც წყალბადის იონების კონცენტრაცია უჯრედის გარეთ მეტია, ვიდრე მის შიგნით (სურათი 36.3). გრადიენტი არის პოტენციური (შენახული) ენერგიის ფორმა, რადგან ხდება წყალბადის იონების დიფუზია უკან უჯრედებში დაბალი კონცენტრაციის ადგილისკენ და შესაძლებელია წყალბადის იონების ამ დინების გამოყენება სამუშაოს შესასრულებლად. ასევე, ვინაიდან პროტონულ ტუმბოს გააქვს დადებითი მუხტი წყალბადის იონის სახით უჯრედიდან გარეთ, ტუმბო ამავდროულად არის იმ ძაბვის ნაწილი, რომელიც ცნობი-

ლია **მემბრანული პოტენციალის** სახელით. მემბრანული პოტენციალი, თავის მხრივ, არის მემბრანის გასწვრივ საწინააღმდეგო მუხტების განცალკევება. პროტონული დატუმბვა მცენარეული უჯრედის შიგნით უარყოფით მუხტს ქმნის უჯრედის გარემოსთან შედარებით. ამ ძაბვას მემბრანის პოტენციალი ჰქვია, რადგან მუხტის განცალკევება არის პოტენციური ენერგიის სახე, რომელიც შეიძლება გამოყენებულ იქნას უჯრედის სამუშაოს შესასრულებლად.



▲ *სურათი 36.3* ***პროტონული ტუმბოები ქმნის ენერგიას გახსნილი ნივთიერებების ტრანსპორტირებისთვის.*** *(H+)-ის უჯრედიდან გამოტუმბვით, პროტონული ტუმბოები იწვევს წყალბადის იონების ისეთ გრადიენტს და მუხტის ისეთ განცალკევებას, რასაც მემბრანის პოტენციალი ჰქვია. პოტენციური ენერგიის ამ ორი ფორმის გამოყენება შეიძლება, როგორც გახსნილი ნივთიერებების ტრანსპორტის საშუალებისა.*

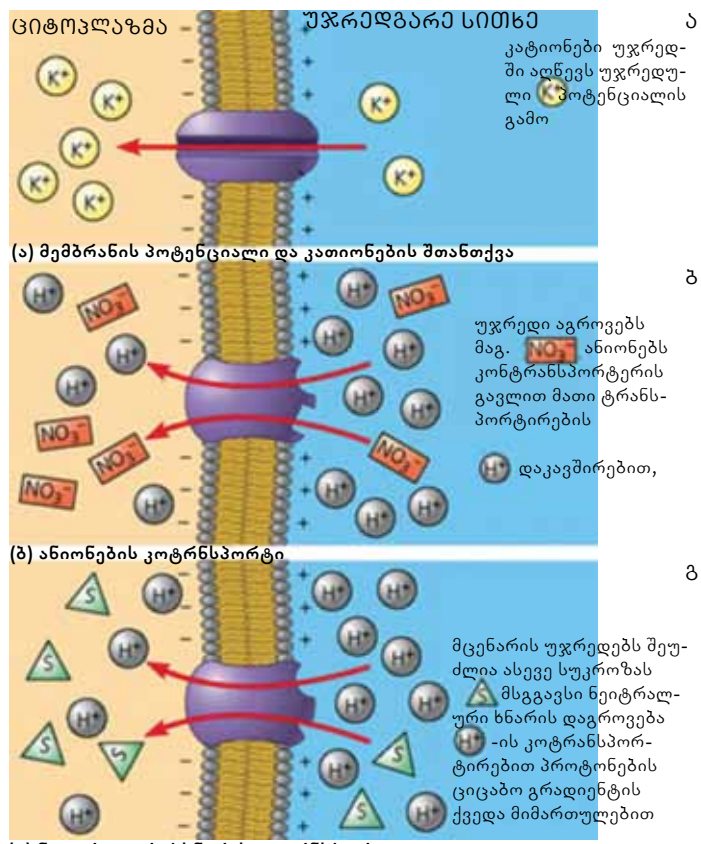
მცენარეული უჯრედები იყენებს პროტონის გრადიენტსა და მემბრანის პოტენციალის ენერგიას ბევრი სხვადასხვა გახსნილი ნივთიერების ტრანსპორტირებისთვის. მაგალითად, პროტონული ტუმბოების მიერ წარმოქმნილ მემბრანის პოტენციალს წვლილი შეაქვს ფესვის უჯრედების მიერ კალიუმის იონების მიღებაში (სურათი 36.4ა). მექანიზმში, რომელსაც კოტრანსპორტირება (თანატრანსპორტირება) ეწოდება, სატრანსპორტო ცილა ერთი გახსნილი ნივთიერების (H+) დაბალი კონცენტრაციის ზონისკენ მოძრაობას უკავშირებს მეორე გახსნილი ნივთიერების (NO3-, 36.4ბ სურათის შემთხვევაში) მაღალი კონცენტრაციის ზონისკენ მოძრაობას. თანატრანსპორტირების „მსგავსი" ეფექტი ასევე პასუხისმგებელია მცენარეული უჯრედების მიერ შაქრის საქაროზის მიღებაზე (სურათი 36.4გ). მემბრანის ცილა აწარმოებს საქაროზის თანატრანსპორტირებას (H+)-თან ერთად, რომელიც დაბალი კონცენტრაციის ზონისკენ მოძრაობს ცილის გავლით.

პროტონის ტუმბოების როლი არის ასევე ტრანსპორტირებაში ქემიოსმოსის შემოღება (იხილეთ სურათი 9.15). **ქემიოსმოსის** ძირითადი მახასიათებელი პროტონის ტრანსმემბრანული გრადიენტია, რომელიც აკავშირებს უჯრედებში ენერგიის გამომუშავების პროცესებს ენერგიის მოხმარების პროცესებთან. მაგალითად, მე-9 და მე-10 თავებში ვისწავლეთ, რომ მიტოქონდრიები და ქლოროპლასტები იყენებს პროტონის გრადიენტს, რომელიც ელექტრონმატრანსპორტირებელი ჯაჭვებისგანაა შექმნილი (რომლებიც ენერგიას გასცემს). ამის მიზანი ატფ-ს სინთეზის უზრუნველყოფაა (რაც ენერგიას მოიხმარს).

ატფ-ს სინთეზი, რომელიც (H+)-ის დიფუზიას უკავშირდება უჯრედის სუნთქვისას და ფოტოსინთეზის მიმდინარეობისას, მუშაობს გარკვეულწილად პროტონული ტუმბოების მსგავსად მცენარეულ უჯრედებში. მაგრამ ატფ-ს სინთეზისგან განსხვავებით, პროტონული ტუმბოები, ჩვეულებრივ, უკუქცევით მუშაობს, და იყენებს ატფ-ს ენერგიას (H+)-ის მისი გრადიენტის საწინააღმდეგოდ ამოსატუმბად. ორივე შემთხვევაში, პროტონის გრადიენტი აძლევს ერთ პროცესს მეორის წარმართვის საშუალებას.

წყლის პოტენციალში განსხვავების შედეგები

გადასარჩენად, მცენარემ უნდა დააბალანსოს წყლის მიღება და გაცემა. უჯრედის მიერ წყლის მიღება ან დაკარგვა, ძირითადად, ოსმოსის მეშვეობით ხდება, რაც მემბრანის გავლით წყლის პასიურ ტრანსპორტირებას წარმოადგენს (იხილეთ სურათი 7.12). როგორ შეგვიძლია ვიწინასწარმეტყველოთ ოსმოსის მიმართულება, როცა უჯრედი რომელიმე ხსნარითაა გარემოცული? ცხოველური უჯრედის შემთხვევაში, თუ პლაზმური მემბრანა გახსნილ ნივთიერებებს არ ატარებს, საკმარისია, ვიცოდეთ, გარე ხსნარში გახსნილი ნივთიერების მეტი თუ ნაკლები შემცველობაა უჯრედთან შედარებით. წყა-



▶ *სურათი 36.4* ***გახსნილი ნივთიერებების ტრანსპორტირება მცენარეულ უჯრედებში.***

ლი ოსმოსის მეშვეობით გახსნილი ნივთიერების უფრო დაბალი შემცველობის მქონე ხსნარიდან უფრო მაღალი შემცველობის მქონე ხსნარში გადავა. მაგრამ მცენარეულ უჯრედს აქვს კედელი, რასაც ოსმოსის პროცესში კიდევ ერთი ფაქტორი შემოჰყავს: ესაა ფიზიკური წნევა. გახსნილი ნივთიერების კონცენტრაციისა და ფიზიკური წნევის კომბინირებული შედეგები ერთიანდება საზომად, რომელსაც **წყლის პოტენციალი** ჰქვია, რაც აღინიშნება ბერძნული ასოთი **ψ**.

წყლის პოტენციალი განსაზღვრავს წყლის მოძრაობის მიმართულებას. ყველაზე მნიშვნელოვანი რამ, რაც უნდა გვახსოვდეს, არის ის, რომ თავისუფალი წყალი, რომელიც არ არის დაკავშირებული გახსნილ ნივთიერებებთან ან ზედაპირთან, მოძრაობს წყლის უფრო მაღალი პოტენციალის მქონე ზონებიდან უფრო დაბალი პოტენციალის მქონე ზონებისკენ, თუ მის თავისუფალ დინებას რამე ბარიერი არ უშლის ხელს. მაგალითად, თუ მცენარეული უჯრედი მოხვდა ისეთ ხსნარში, რომელსაც უჯრედზე მეტი წყლის პოტენციალი აქვს, წყლის მიღება გაბერავს უჯრედს. მოძრაობით, წყალს შეუძლია გარკვეული სამუშაოს შესრულება, როგორიცაა უჯრედის გაფართოება. „პოტენციალი“ წყლის პოტენციალში არის წყლის პოტენციური ენერგია – წყლის უნარი, შეასრულოს სამუშაო უფრო მაღალი პოტენციალის მქონე უბნიდან უფრო დაბალი პოტენციალის მქონე უბნისკენ მოძრაობისას. წყლის პოტენციალი განსაკუთრებული შემთხვევაა ზოგად ტენდენციაში, რომლის მიხედვითაც სისტემები სპონტანურად იცვლება და უმცირესი თავისუფალი ენერგიის მდგომარეობაში გადადის (იხილეთ სურათი 8.5).

ბოტანიკოსები წყლის პოტენციალს წნევის ერთეულით ზომავენ (**მეგაპასკალი** – შემოკლებით, **მპა**). ფიზიკოსებმა სტანდარტულ პირობებში (ზღვის დონეზე და ოთახის ტემპერატურაზე) ატმოსფეროში ღია კონტეინერში წყლის პოტენციალი დაადგინეს 0-ის ტოლად (**ψ** = 0 მპა). 1 მპა უდრის დაახლოებით 10 ატმოსფერო წნევას (ერთი ატმოსფერო არის ჰაერის წარმოსახვითი სვეტის წნევა ზღვის დონეზე, რომელიც ატმოსფეროს მთელ სიმაღლეზეა გადაანგარიშებული – დაახლოებით 1კგ. წნევა ერთ სმ2-ზე). რამდენიმე მაგალითი ნათლად დაგანახებთ მეგაპასკალის სიმძლავრეს: თქვენი ფილტვები გამოიმუშავებს 0.1 მპა-ზე ნაკლებს. მანქანის საბურავი დაახლოებით 0.2 მპა წნევითაა დაბერილი. წყლის წნევა სახლის სანტექნიკაში დაახლოებით 0.25 მპა-ია. აღნიშნულისგან განსხვავებით, მცენარეული უჯრედების უმეტესობა დაახლოებით 1 მპა წნევაზე არსებობს.

რა ზეგავლენას ახდენს გახსნილი ნივთიერებები და წნევა წყლის პოტენციალზე

წყლის პოტენციალზე გავლენას ახდენს როგორც წნევა, ისე გახსნილი ნივთიერების კონცენტრაცია, რაც წყლის პოტენციალის შემდეგ ტოლობაშია გამოხატული:

სადაც ψ არის წყლის პოტენციალი, **ψ**S - ხსნარის პოტენციალი (ოსმოსური პოტენციალი), და ψ_p - წნევის პოტენციალი.

ხსნარის პოტენციალი (**ψ**S) პროპორციულია გახსნილი ნივთიერების მოლეკულების რიცხვისა. ხსნარის პოტენციალს ასევე ოსმოსური პოტენციალი ეწოდება, რადგან გახსნილი ნივთიერება გავლენას ახდენს ოსმოსის მიმართულებაზე. ეს შეიძლება იყოს ნებისმიერი ქიმიური ნივთიერება, რომელიც ხსნარშია გახსნილი. განმარტებით, სუფთა წყლის **ψ**S 0-ის ტოლია. მაგრამ რა ხდება, როცა ამ სუფთა წყალს ნივთიერებები ემატება? ნივთიერებები იზიდავს წყლის მოლეკულებს და ამცირებს თავისუფალი წყლის მოლეკულების რიცხვს და წყლის მუშაობის შესაძლებლობას.

ასე რომ, ნივთიერებათა დამატება ყოველთვის ამცირებს წყლის პოტენციალს, და ხსნარის **ψ**S ყოველთვის უარყოფითია. მაგალითად, ხსნარში 0.1 მოლი შაქრით, **ψ**S უდრის 0.23 მპა-ს.

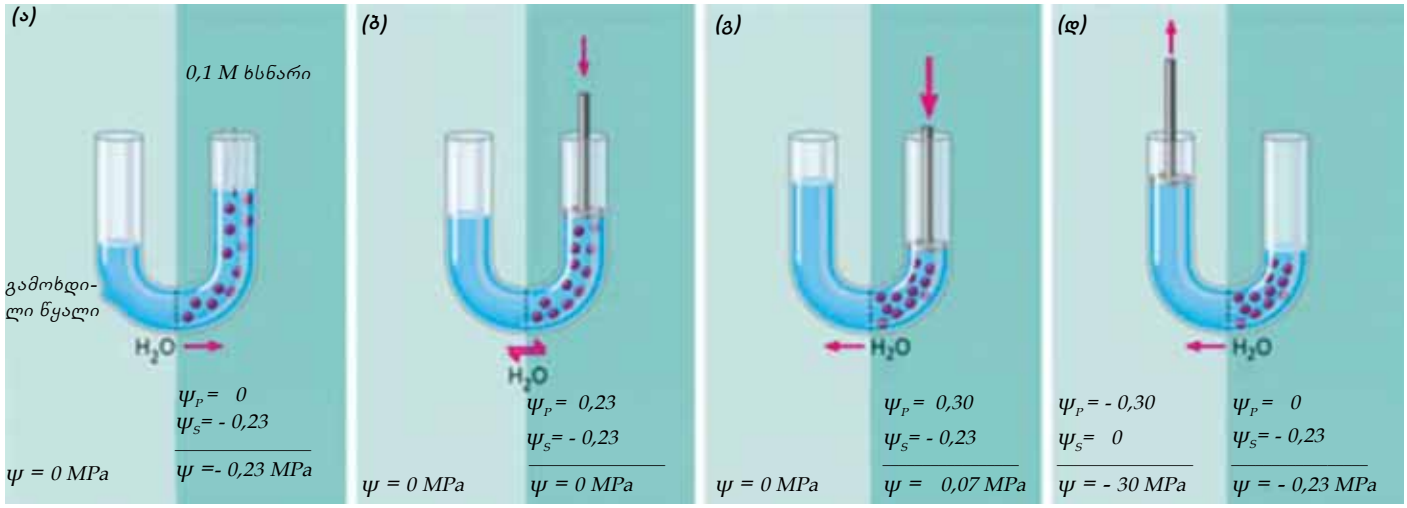
წნევის პოტენციალი (**ψ**P) არის ხსნარზე ფიზიკური წნევა. **ψ**S–სგან განსხვავებით, **ψ**P შეიძლება იყოს როგორც დადებითი, ისე უარყოფითი. მაგალითად, იმ მცენარის ქსილემის მკვდარ უჯრედებში, რომელშიც ტრანსპირაცია მიმდინარეობს, წყალი ხშირად უარყოფითი წნევის (ძაბვის) ქვეშაა (-2 მპა-ზე ნაკლები). ცოცხალ უჯრედებში, პირიქით, ბუშტში ჰაერის მსგავსად, წყალი ჩვეულებრივ დადებითი წნევის ქვეშაა. უჯრედის შემცველობა პლაზმის მემბრანას უჯრედის კედლამდე აწვება და ქმნის ტურგორულ წნევას.

წყლის პოტენციალის რაოდენობრივი ანალიზი

უკვე შემოვიღეთ წყლის პოტენციალის ტოლობა და მისი კომპონენტები. ახლა პრაქტიკაში გამოვიყენოთ ეს ტოლობა. ჯერ მიმოვიხილავთ წყლის მოძრაობას ხელოვნურ სისტემაში. შემდეგ ამ ტოლობას ცოცხალ უჯრედს მივუსადაგებთ.

სურათში 36.5 წარმოდგენილი ხელოვნური მოდელი გვიჩვენებს წყლის მოძრაობას U-ს ფორმის მილში, რომელსაც აქვს მილის ორი განშტოების გამყოფი მემბრანა. მემბრანა ატარებს წყალს, მაგრამ გახსნილ ნივთიერებებს არა. რა მოხდება, თუ არხის მარჯვენა განშტოებას 0.1 მოლი ხსნარით შევავსებთ(**ψ**S = −0.23 MPa), მარცხენა განშტოებას კი სუფთა წყლით (**ψ**S = 0)? ფიზიკური წნევის არარსებობისას (როდესაც **ψ**P = 0), წყლის პოტენციალი **ψ** ტოლი იქნება **ψ**S-ის. მაშასადამე, მილის მარცხენა განშტოების (სუფთა წყლის) **ψ** 0 იქნება, მაშინ, როცა მარჯვენა განშტოების **ψ** = -0.23 მპა. რადგან წყალი ყოველთვის მოძრაობს წყლის მაღალი პოტენციალის მქონე რეგიონებიდან დაბალი პოტენციალის მქონე რეგიონებში, წყლის ძირითადი მოძრაობა ამ შემთხვევაში მილის მარცხენა განშტოებიდან მარჯვენაში იქნება (სურათი 36.5ა). მაგრამ თუ მარჯვენა განშტოების ხსნარზე +0.23 მპა-ს წნევას განვახორციელებთ, მის წყლის პოტენციალს უარყოფითი მნიშვნელობიდან 0-მდე გავზრდით (**ψ** = −0.23 + 0.23). ახლა წყალი აღარ იმოძრავებს ამ დაწნეულ ხსნარსა და სუფთა წყლის განყოფილებას შორის (სურათი 36.5ბ).

თუ გავზრდით **ψ**P-ს +0.30 მპა-მდე, მაშინ ხსნარს ექნება წლის პოტენციალი +0.07 მპა (**ψ** = −0.23 + 0.30), და ხსნარი დაკარგავს წყალს, რადგან წყალი გადავა სუფთა წყლის შემცველ განყოფილებაში (სურათი 36.5გ). დაბოლოს, წარმოიდგინეთ, რომ იყენებთ დგუშს სუფთა წყლის ამოსაბუმბად და არა ხსნარის ჩასატუმბად. -0.30 მპა.-ის ტოლი უარყოფითი წნევა (ძაბვა) წყლის განყოფილებაზე საკმარისი იქნებოდა ხსნარიდან წყლის გადმოსაყვანად, თუ ხსნარს აქვს წყლის

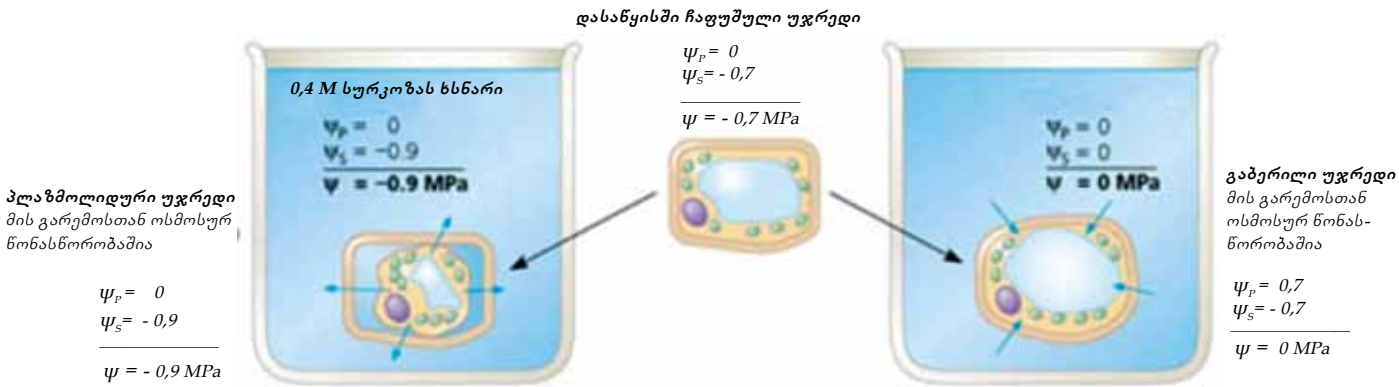


▲ *სურათი 36.5* ***წყლის პოტენციალი და წყლის მოძრაობა: ხელოვნური მოდელი.*** *U-ს ფორმის ამ აპარატში, შერჩევით გამტარი მემბრანა ყოფს სუფთა წყალს 0.1 მოლი გარკვეული ნივთიერების შემცველი ხსნარისგან, რომელსაც არ შეუძლია მემბრანის გავლით თავისუფალი გადაადგილება. წყალი მოძრაობს შერჩევით გამტარი მემბრანის გავლით წყლის მაღალი პოტენციალის არეალიდან დაბალი პოტენციალის არეალისკენ. სუფთა წყლის პოტენციალი (**ψ**) ატმოსფერულ წნევაზე 0 მპა-ს ტოლია. თუ ვიცით წნევის პოტენციალის (**ψ**$_P$) და ხსნარის პოტენციალის (**ψ**S) მნიშვნელობა, მაშინ შეგვიძლია, გამოვითვალოთ წყლის პოტენციალი: **ψ** = **ψ**$_P$ + **ψ**$_S$. წყლის პოტენციალისა და ხსნარის პოტენციალის მნიშვნელობები U-ს ფორმის მარცხენა და მარჯვენა განშტოებებში მოცემულია საწყისი პირობებისთვის, წყლის ნებისმიერი მოძრაობის დაწყებამდე. (ა) ნივთიერების დამატება ამცირებს წყლის პოტენციალს (უარყოფით მნიშვნელობამდე). (ბ, გ) ფიზიკური წნევის გამოყენება ზრდის წყლის პოტენციალს. (დ) უარყოფითი წნევა (ძაბვა) ამცირებს წყლის პოტენციალს.*

პოტენციალი, რომელიც -0.23 მპა-ის ტოლია (სურათი 36.5დ). კვლავ უნდა გვახსოვდეს, რომ *წყალი მაღალი პოტენციალის ზონიდან დაბალი პოტენციალის ზონისკენ მიმართულებით მოძრაობს.*

ახლა განვიხილოთ, რა გავლენას ახდენს წყლის პოტენციალი მცენარეული უჯრედის მიერ წყლის მიღებასა და გაცემაზე. ჯერ წარმოიდგინეთ **დარბილებული** (დასუსტებული) უჯრედი, რომლის წნევის პოტენციალი უდრის 0-ს. წარმოიდგინეთ, რომ ეს უჯრედი ამოვლებულია თავად უჯრედთან შედარებით გახსნილი ნივთიერების უფრო მაღალი კონცენტრაციის მქონე ხსნარში (სადაც ხსნარის პოტენციალი მეტად უარყოფითია) (სურათი 36.6ა). რადგან გარე ხსნარს უფრო ნაკლები (უფრო მეტად უარყოფითი) წყლის პოტენციალი აქვს, წყალი დატოვებს უჯრედს ოსმოსის მეშვეობით; უჯრედის პროტოპლასტი შეიკუმშება და დაშორდება საკუთარ კედელს. ახლა იგივე მისუსტებული უჯრედი მოვათავსოთ სუფთა წყალში (**ψ** = 0) (სურათი 36.6ბ).

უჯრედს წყლის უფრო მცირე პოტენციალი აქვს, ვიდრე



▲ *სურათი 36.6* ***წყლის ურთიერთქმედება მცენარეულ უჯრედებში.*** *ამ ექსპერიმენტებში, იდენტური, თავიდან ძალიან დასუსტებული უჯრედები ორ სხვადასხვა გარემოში თავსდება (მისუსტებული უჯრედების პროტოპლასტებს შეხება აქვს მათ კედლებთან, მაგრამ მათ ტურგორული წნევა აკლია). ლურჯი ისრები გვიჩვენებს წყლის ძირითადი მოძრაობის საწყის მიმართულებას.*

სუფთა წყალს, რადგან მასში გახსნილია ნივთიერებები, და წყალი შედის უჯრედში ოსმოსის მეშვეობით. უჯრედის შიგთავსი იწყებს გაბერვას და პლაზმური მემბრანის უჯრედის კედლისკენ განდევნას, რაც იწვევს ტურგორულ წნევას. ნაწილობრივ ელასტიური კედელი უკან იწევს და ებჯინება დაწნეულ უჯრედს. როცა კედლის წნევა საკმარისია წყლის ტენდენციის დასაბალანსებლად, შეივიდეს უჯრედში მასში არსებული გახსნილი ნივთიერებების გამო, მაშინ წნევის და ხსნარის პოტენციალი ტოლია და წყლის პოტენციალი 0-ია. ეს უჯრედს გარეთ წყლის პოტენციალს უტოლდება, რომელიც, ამ შემთხვევაში, 0 მპა-ს ტოლია. მიღწეულია დინამიკური წონასწორობა და წყალი უკვე აღარ მოძრაობს.

დასუსტებული უჯრედისგან განსხვავებით, კედლიანი უჯრედი, რომელსაც გახსნილი ნივთიერებების მეტი კონცენტრაცია აქვს მის გარემოსთან შედარებით, **დაბერილი** ან ძალიან მაგარია. ჯანმრთელი მცენარეული უჯრედები თითქმის ყოველთვის დაბერილია. მათი სიმაგრე მცენარის არამერქნული ნაწილების სიმაგრეს უწყობს ხელს. **სიმტკიცის** დაკარგვის შედეგებს ხედავთ ჭკნობაში, ფოთლებისა და ღეროს დასუსტებაში, რაც უჯრედების დასუსტების შედეგად ხდება (სურათი 36.7).



▲ *სურათი 36.7* ***მორწყვის შემდეგ, მცენარე (Impatiens) სიმტკიცეს იბრუნებს.***

აქვაფორინის ცილები და წყლის ტრანსპორტი

წყლის პოტენციალი არის ძალა, რომელიც ამოძრავებს წყალს მცენარეული უჯრედების მემბრანების გავლით. მაგრამ როგორ კვეთს წყლის მოლეკულები მემბრანებს? რადგან წყლის მოლეკულები ასეთი მცირეა, ისინი შედარებით თავისუფლად მოძრაობს ლიპიდების ორმაგ შრეში, მიუხედავად იმისა, რომ შუა შრე არის ჰიდროფობური (იხილეთ სურათი 7.2). თუმცა წყლის ტრანსპორტირება ბიოლოგიური მემბრანების გავლით იმდენად კონკრეტული და სწრაფია, რომ მთლიანად ვერ აიხსნება ლიპიდების ორმაგ შრეში მისი დიფუზიით. მართლაც, წყალი, ტიპურად, კვეთს ვაკუოლურ და პლაზმურ მემბრანებს სატრანსპორტო ცილებით, რომლებსაც **აქვაფორინები** ეწოდება (იხილეთ მე-7 თავი). ეს შერჩევითი არხები გავლენას არ ახდენს წყლის პოტენციალის გრადიენტზე ან წყლის დინების მიმართულებაზე, მაგრამ გავლენას ახდენს წყლის დიფუზიის სიჩქარეზე წყლის უფრო დაბალი პოტენციალის მქონე უბანში. მტკიცდება, რომ წყლის მოძრაობის სიჩქარე ამ ცილების გავლით რეგულირდება აქვაფორინის ცილების ფოსფორილირებით, რაც გამოწვეულია მეორად მესენჯერებში მომხდარი ცვლილებებით (მაგალითად, კალციუმის იონები (Ca^{2+}).

სამი ძირითადი განყ ფილება ვაკუოლიზებულ მცენარეულ უჯრედებში

ტრანსპორტი ასევე რეგულირდება მცენარეული უჯრედების სტრუქტურით, რომელიც განყოფილებებისგან შედგება. პროტოპლასტის გარეთ არის უჯრედის კედელი, რომელიც უჯრედის ფორმის შენარჩუნებას უწყობს ხელს (იხილეთ სურათი 6.9). თუმცა, პროტოპლასტში და პროტოპლასტიდან მოლეკულების მოძრაობას აკონტროლებს უშუალოდ შერჩევით გამტარი პლაზმური მემბრანა. პლაზმური მემბრანა არის ბარიერი ორ ძირითად განყოფილებას შორის: უჯრედის კედელი და ციტოზოლი (ციტოპლაზმის ნაწილი, რომელიც პლაზმის მემბრანაში შედის, მაგრამ უჯრედის შიდა ორგანელების გარეთაა). უმეტესობა ზრდასრულ მცენარეებს აქვთ მესამე ძირითადი განყოფილება, ვაკუოლი, დიდი ორგანელა, რომელსაც პროტოპლასტის მოცულობის 90%-ის ან მეტის დაკავება შეუძლია (სურათი 36.8ა). **ვაკუოლური მემბრანა**, ანუ **ტონოპლასტი**, არეგულირებს მოლეკულების მოძრაობას ციტოზოლსა და ვაკუოლურ შემცველობას შორის, რომელსაც უჯრედის წვენი ეწოდება. მის პროტონულ ტუმბოებს გადააქვს H^+ ციტოზოლიდან ვაკუოლში. შედეგად მიღებული pH-ის გრადიენტი გამოიყენება სხვა იონების ვაკუოლურ მემბრანაში გადასატანად ქემიოსმოსის მეშვეობით.

მცენარეულ ქსოვილთა უმეტესობაში, უჯრედის კედლები და ციტოზოლი გადაბმულია ერთი უჯრედიდან მეორემდე. მეზობელი უჯრედების ციტოზოლურ განყოფილებებს აკავშირებს პლაზმოდესმები და ამით ქმნის უწყვეტ გზას უჯრედებს შორის გარკვეული მოლეკულების ტრანსპორტირების მიზნით. ციტოპლაზმის ეს ჯაჭვი სიმპლასტად იწოდება (სურათი 36.8ბ). უჯრედების კედლების უწყვეტი ჯაჭვი, რასაც ემატება უჯრედის გარეთ ადგილი, ცნობილია **აპოპლასტის** სახელით. მესამე უჯრედული განყოფილება — ვაკუოლი, არ არის საერთო მეზობელი უჯრედებისთვის.

სიმპლასტისა და აპოპლასტის ფუნქციები ტრანსპორტირებაში

როგორ მოძრაობს წყალი და გახსნილი ნივთიერებები ერთი ადგილიდან მეორემდე მცენარის ქსოვილებსა და ორგანოებში? მაგალითად, რა მექანიზმებს გადააქვს წყალი და მინერალები ფესვის ბუსუსებიდან ფესვის ჭურჭლოვან ცილინდრში? ასეთ მცირე მანძილზე ტრანსპორტირებას ზოგჯერ გვერდულ ტრანსპორტირებას უწოდებენ, რადგან მისი ჩვეული მიმართულება

მცენარის ორგანოების წრიული ღერძის გასწვრივაა და არა მცენარის სიგრძის მიმართულებით ან მის საპირისპიროდ.

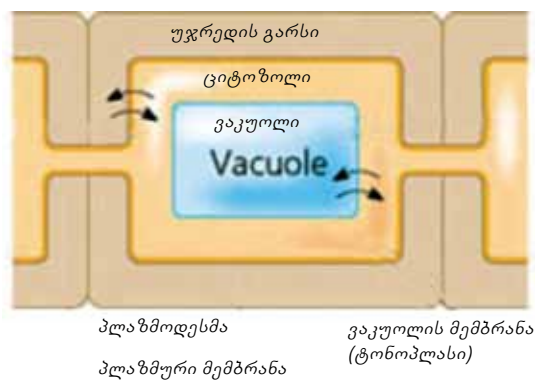
ამ ტრანსპორტისთვის სამი მარშრუტი არსებობს (იხილეთ სურათი 36.8ბ). პირველი მარშრუტით, ნივთიერებები ერთი უჯრედიდან გამოდის, უჯრედის კედლის გავლით, და შედის მეზობელ უჯრედში, რომელმაც შეიძლება გადასცეს ეს ნივთიერებები მომდევნო უჯრედს იმავე გზით და მექანიზმის გამოყენებით. ეს ტრანსმემბრანული მარშრუტი მოითხოვს პლაზმური მემბრანების განმეორებით გადაკვეთას, ვინაიდან ნივთიერებები გამოდის ერთი უჯრედიდან და შედის მეორეში.

მეორე მარშრუტი, სიმპლასტის გავლით, რომელიც მცენარის ქსოვილში ციტოზოლის ერთიან ჯაჭვს წარმოადგენს, მოითხოვს პლაზმური მემბრანის მხოლოდ ერთხელ გადაკვეთას. ერთ უჯრედში შესვლის შემდეგ, გახსნილ ნივთიერებებს და წყალს შეუძლია გადასვლა ერთი უჯრედიდან მეორეში პლაზმოდესმების მეშვეობით.

მესამე მარშრუტი მოკლე მანძილზე ტრანსპორტირებისთვის მცენარის ქსოვილში ან ორგანოში აპოპლასტზე გადის, რომელიც შედგება უჯრედის კედლებისა და უჯრედის გარეთა ადგილებისგან. პროტოპლასტში შეღწევის გარეშე, წყალს და ნივთიერებებს შეუძლიათ, იმოძრაონ ერთი ადგილიდან მეორემდე ფესვში ან სხვა ორგანოში უჯრედების კედლების ჯაჭვის მიერ შექმნილი გვერდითი გზების მეშვეობით.

მოცულობითი ნაკადი დიდ მანძილზე ტრანსპორტირებაში

დიფუზია ხსნარში საკმაოდ ეფექტურია ტრანსპორტირებისთვის უჯრედის დონეზე (100მმ-ზე ნაკლები), მაგრამ ის ძალიან ნელია მცენარეში ნივთიერებათა დიდ მანძილზე გადაადგილებისთვის. მაგალითად, უჯრედის ერთი ბოლოდან მეორემდე დიფუზიას წამები სჭირდება, მაგრამ გიგანტი რედვუდის (წითელი ხის) ფესვებიდან კენწერომდე დიფუზიას ათწლეულები ან მეტი დასჭირდება. დიდ მანძილზე ტრანსპორტირება ხდება **მოცულობითი ნაკადის** მეშვეობით, რაც წარმოადგენს სითხის მოძრაობას წნევის ზეგავლენით. მოცულობით ნაკადში, წყალი და ნივთიერებები ქსილემის ტრაქეიდებსა და ჭურჭლებში და ასევე, ფლოემის საცრისებრ მილებში მიედინება. ფლოემაში, მაგალითად, შაქრის

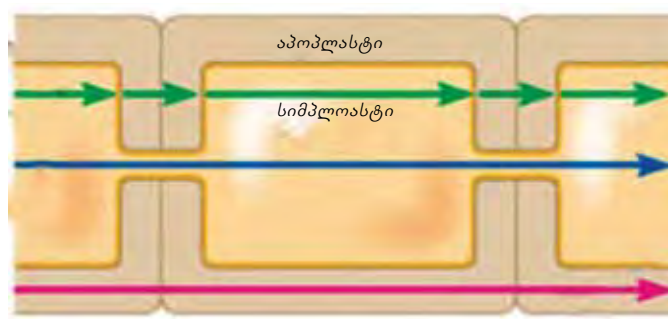


პლაზმურ მემბრანაში ცილების ტრანსპორტი არეგულირებს მოლეკულების გადაადგილებას სიტოზოლსა და უჯრედის გარსს შორის

ვაკუოლის მემბრანაში ცილების ტრანსპორტი არეგულირებს მოლეკულების გადაადგილებას სიტოზოლსა და უჯრედის ვაკუოლს შორის

(ა) უჯრედის განყოფილებები. *მცენარის ზრდასული უჯრედის სამი ძირითადი განყოფილებაა უჯრედის გარსი, ვაკუოლი და ციტოზოლი*

(ბ) სატრანსპორტო მარშრუტი უჯრედებს შორის. *ქსოვილის დონეზე სამი მარშრუტია: ტრანსმემბრანული, სიმპლასტიკური და აპოპლასტიკური გზა. ნივთიერებამ შეიძლება ერთი მარშრუტიდან მეორეზე გადავიდნენ*



გასაღები

სიმპლასტი

აპოპლასტი

ტრანსმემბრანული მარშრუტი

სიმპლასტი პლაზმოდესმათი შეერთებული ციტოზოლებია

სიმპლასტური მარშრუტი

აპოპლასტი უჯრედის გარსის და უჯრედგარე სივრცის ერთიანობაა

აპოპლასტური მარშრუტი

▲ *სურათი 36.8* ***უჯრედის განყოფილებები და მარშრუტები მოკლე მანძილზე ტრანსპორტირებისთვის.***

დაგროვება მაღალ, დადებით წნევას ქმნის საცრისებრი მილის ერთ ბოლოში და წვენს მილის საპირისპირო ბოლოში გადაისვრის. ქსილემაში, დიდ მანძილზე ტრანსპორტირება ძაბვის (უარყოფითი წნევის) მეშვეობით ხდება. ტრანსპირაცია (წყლის აორთქლება ფოთლიდან) ამცირებს წნევას ფოთლის ქსილემაში. ეს ქმნის ძაბვას, რომელსაც ქსილემის წვენი ფესვებიდან ზემოთ ამოაქვს.

თუ ოდესმე ნაწილობრივ გაჭედილ სადრენაჟო მილთან მოგიწიათ შეხება, გეცოდინებათ, რომ დინების მოცულობა მილსადენში დამოკიდებულია მილსადენის შიდა დიამეტრზე. გაჭედვა ამცირებს დინებას, რადგან ამცირებს სადრენაჟო მილის გამოყენებად დიამეტრს. სახლის ტექნიკასთან ასეთი შეხება გვეხმარება, გავიგოთ, როგორ ასრულებს საკუთარ ფუნქციას მცენარის უჯრედების უჩვეულო სტრუქტურები, რომლებიც მოცულობითი ნაკადისთვისაა შექმნილი – ფლოემის საცრისებრი მილის უჯრედები და ქსილემის ტრაქეიდები და ჭურჭლის ელემენტები. გაიხსენეთ 35-ე თავიდან, რომ საცრისებრი მილის ნაწილების ციტოპლაზმას თითქმის არ აქვს შინაგანი ორგანელები და რომ ზრდასრულ ტრაქეიდებსა და ჭურჭლის ელემენტებს, რომლებიც მკვდარი უჯრედებისგან შედგება, არ აქვთ ციტოპლაზმა. როგორც სამზარეულოს მილის გაწმენდა, მცენარის „სანტექნიკაში” ციტოპლაზმის დაკარგვა ეფექტური დინების საშუალებას იძლევა ქსილემისა და ფლოემის მეშვეობით. მოცულობით ნაკადს ასევე ხელს უწყობს ჭურჭლების ნასვრეტებიანი კედლები და საცრისებრ მილის უჯრედების დამაკავშირებელი ფოროვანი ზონები (იხილეთ სურათი 35.9).

ახლა, როცა მიმოვიხილეთ უჯრედის, ქსოვილისა და მთლიანად მცენარის დონეზე ტრანსპორტირების ძირითადი მექანიზმები, უფრო დეტალურად შევისწავლოთ ამ მექანიზმების ერთობლივი მუშაობა. მაგალითად, მოცულობითი ნაკადი, რომელიც წნევაში განსხვავებითაა გამოწვეული, ფლოემის წვენის დიდ მანძილზე გადატანის მექანიზმია, მაგრამ წნევაში ამ განსხვავებას ინარჩუნებს უჯრედის დონეზე შაქრის აქტიური ტრანსპორტირება. ტრანსპორტირების ის ოთხი ფუნქცია, რომელსაც უფრო დეტალურად განვიხილავთ, შემდეგია: წყლისა და მინერალების შეწოვა ფესვებით, ქსილემის წვენის მოძრაობა ზევით, აორთქლების კონტროლი და ფლოემის შიგნით ორგანული საკვები ნივთიერებების ტრანსპორტირება.

კონცეფცია ტესტი 36.1

1. ზოგი ფერმერი მსოფლიოს ბევრ ნაწილში მოსავალს რწყავს გრუნტის წყლით, რომელშიც გახსნილი მარილების შედარებით დიდი შემცველობაა. რა გავლენა შეიძლება იქონიოს აღნიშნულმა მოსავალში წყლის პოტენციალზე?
2. თუ დისტილირებულ წყალში მოხვედრილ მცენარეულ უჯრედს აქვს **ψ**S, რომელიც −0.7 მპა-ს ტოლია, და **ψ**, რომელიც 0-ს უდრის, როგორია უჯრედის წნევის პოტენციალი (**ψ**P)? თუ იმავე უჯრედს ხსნარიან ღია ჭურჭელში მოვათავსებთ, რომლის **ψ** = −0.4 MPa, როგორი იქნება უჯრედის წნევის პოტენციალი (**ψ**P) წონასწორობის მდგომარეობაში?

კონცეფცია 36.2

ფესვები ნიადაგიდან ისრუტავს წყალსა და მინერალებს

წყალი და მინერალური მარილები ნიადაგიდან შედის მცენარეში ფესვების ეპიდერმისის გავლით, კვეთს ფესვის ქერქს, შედის ჭურჭლოვან ცილინდრში და შემდეგ ტრაქეიდებისა და ჭურჭლების მეშვეობით მიწისზედა ორგანოების სისტემაში ადის. თავის ეს ნაწილი ყურადღებას ამახვილებს უჯრედებს შორის მოკლე მანძილზე ტრანსპორტირებაზე ნიადაგსა და ქსილემას შორის გზაზე. კითხვისას, დაიხმარიეთ სურათი 36.9 კონცეფციას უკეთ გასაგებად.

ფესვის მუსუსების, მიკორიზისა და ქერქის უჯრედების როლი

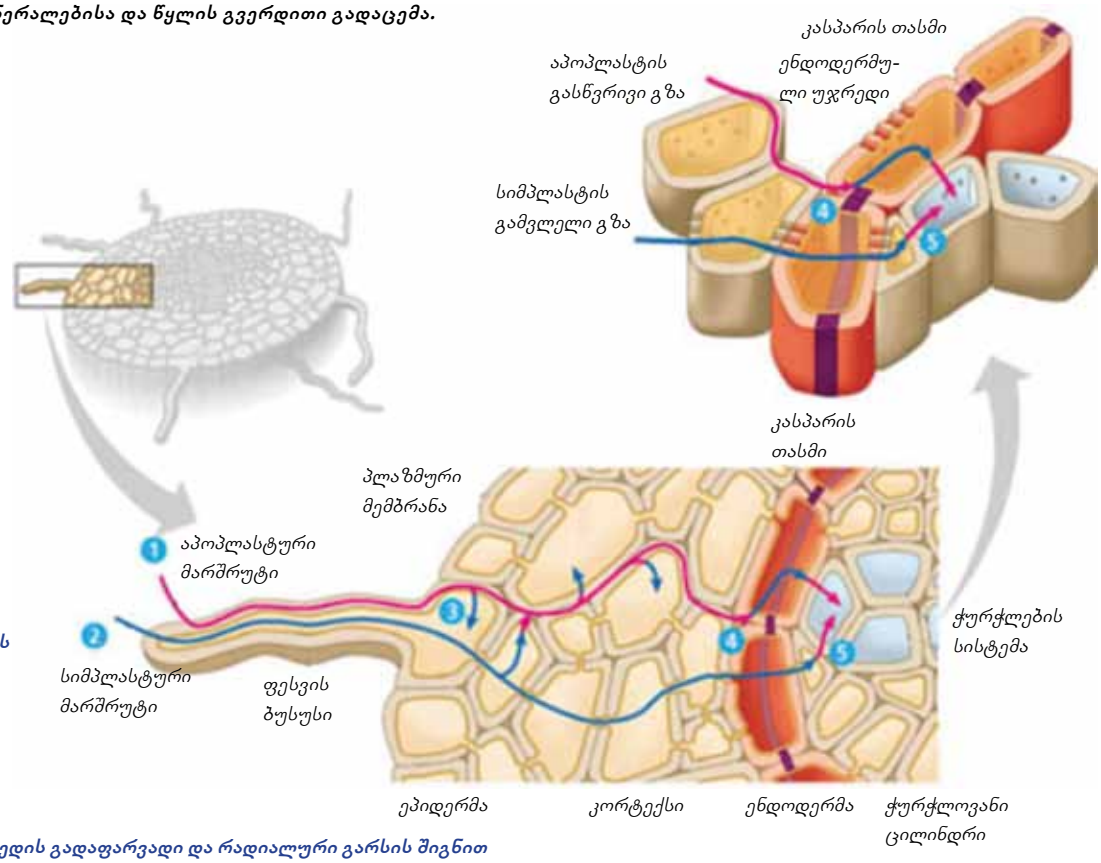
წყლისა და მინერალების შეწოვა დიდწილად ფესვის ბოლოებში ხდება, სადაც ეპიდერმისი წყალგამტარია და სადაც განლაგებულია ფესვის ბუსუსები. ფესვის უჯრედები, რომლებიც ეპიდერმული უჯრედების განშტოებებია, ფესვების ზედაპირის ფართობის დიდ ნაწილს შეადგენს (იხილეთ სურათი 35.12). ნიადაგის ნაწილაკები, რომლებიც, ჩვეულებრივ, წყლითა და გახსნილი მინერალებითაა დაფარული, მჭიდროდ ეკვრის ფესვის ბუსუსებს. ნიადაგის ხსნარი შედის ეპიდერმული უჯრედების ჰიდროფილურ კედლებში და თავისუფლად გადადის ფესვის ქერქში აპოპლასტის გავლით. ამით ქერქის ყველა უჯრედის სიმპლასტი მოდის კონტაქტში ნიადაგის ხსნართან, რაც მემბრანული ზედაპირის გაცილებით მეტ ფართობს იძლევა მხოლოდ ეპიდერმისის ზედაპირულ ფართობთან შედარებით.

აპოპლასტის გავლით ნიადაგის ხსნარის ფესვებში შესვლისას, ეპიდერმისისა და ქერქის უჯრედები იღებს წყალს და ზოგ ნივთიერებას სიმპლასტში. მიუხედავად იმისა, რომ ნიადაგის ხსნარი, ჩვეულებრივ, ძალიან განზავებულია, აქტიური ტრანსპორტირება საშუალებას აძლევს ფესვებს, მოახდინონ უმნიშვნელოვანესი მინერალების აკუმულირება, როგორიცაა K+; შედეგად, მიიღება კონცენტრაცია, რომელიც ნიადაგში არსებულს ასეულობით მეტჯერ აღემატება.

მცენარეების უმრავლესობა ქმნის ორმხრივად სასარგებლო კავშირს სოკოებთან, რომლებიც ხელს უწყობს წყლისა და მინერალების შეწოვას ნიადაგიდან. ფესვები და სოკოები ქმნიან **მიკორიზას**, რომელიც სიმბიოზური სტრუქტურაა და შედგება მცენარის ფესვებისა და სოკოს ჰიფებისგან (ფილამენტებისგან) (სურათი 36.10).

ჰიფები ისრუტავს წყალს და შერჩეულ მინერალებს და მათი დიდი ნაწილი გადააქვს მასპინძელ მცენარეში. 37-ე თავი ხაზს უსვამს მიკორიზას როლს მცენარეთა კვებაში, 31-ე თავში კი საუბარია სოკოვან პარტნიორებზე ამ ორმხრივ ურთიერთობაში. მნიშვნელოვანია იმის გაგება, რომ სოკოს მიცელიუმი (ჰიფების ქსელი) ქმნის შეწოვის უზარმაზარ ფართს

▼ *სურათი 36.9* **ფესვებში მინერალებისა და წყლის გვერდითი გადაცემა.**



1. ფესვის ბუსუსების ჰიდროფილური გარსის მიერ გახსნილი მარილების შთანთქვა აპოპლასთისთს გზას უხსნის. წყალი და მინერალები ახლა შეიძლება შეიწოვოს კოტრექსში გარსის მატრიქსის გასვრივ.

2. მინერალები და წყალი, რომლებიც ფესვის ბუსუსების პლოაზმურ მემბრანას გადაკვეთენ, სიმპლასტში შედის.

3. სანამ მარილების ხსნარი აპოპლასტის გასწვრივ მოძრაობს, წყალის და მინერალების გარკვეული რაოდენობა გადადის ეპიდერმის და კორტექსის უჯრედების პროტოპლასტში შემდეგ კი მოძრაობს შიგნით სიმპლასტის გავლით.

4. ყოველი ენდოდერმული უჯრედის გადაფარვადი და რადიალური გარსის შიგნით განლაგებულია კასპარის თასმი, ცვილოვანი ნივთიერება (ძუწეული თასმი) რომელიც ბლოკავს წყლისა და გახსნილი მინერალების გადაადგილებას. ხოლოდ ის მინერალები, რომლებიც უკვე სიმპლასტშია ან შედიან ამ მარშრუტზე ენდოდერმული უჯრედის პლაზმური მემბრანის გადაკვეთით, შეიძლება შემოუარონ კასპარის თასმას და ჭურჭლოვან ცილინდრში მოხვდნენ.

5. ენდოდერმული და ვასკულარული ცილინდრის პარენქიმის უჯრედები უშვებს წყალსა და მინერალებს თავიანთ გარსში (აპოპლასტში) ქსილემის ძარღვებით წყალი და მინერალები, მაღლა, ყლორტების სისტემაში ადის.

მიკორიზას და, შესაბამისად, მცენარის ფესვებისთვის. თითო სანტიმეტრიდან 3 მეტრის სიგრძის სოკოვანი ჰიფები შეიძლება გაიშალოს ფესვის გასწვრივ, რაც ნიადაგის გაცილებით მეტ მოცულობაში შეღწევის საშუალებას იძლევა, ვიდრე ეს მხოლოდ ფესვებისთვისაა შესაძლებელი. მიკორიზა საშუალებას აძლევს ფესვების უფრო ხნიერ ზონებსაც კი, რომლებიც ფესვის წვეროებიდან შორსაა, მიაწოდონ მცენარეს წყალი და მინერალები.

ენდოდერმა: შერჩევითი მცველი

წყალი და მინერალები, რომლებიც ნიადაგიდან ფესვის ქერქში გადადის, ვერ გადაადგილდება მცენარის სხვა ნაწილებში, სანამ არ შევა ჭურჭლოვანი ცილინდრის ქსილემაში. **ენდოდერმა**, ფესვის ქერქში უჯრედების ყველაზე ღრმა ფენა, გარს აკრავს ჭურჭლოვან ცილინდრს და ასრულებს ბოლო შემმოწმებელი პუნქტის ფუნქციას ქერქიდან ჭურჭლოვან ქსოვილში მინერალების შერჩევით გასატარებლად (იხილეთ სურათი 36.9). უკვე სიმპლასტში მყოფი მინერალები, როცა ენდოდერმას აღწევენ, აგრძელებენ გზას ენდოდერმული



▲ *სურათი 36.10* ***მიკორიზა – სოკოებისა და ფესვების სიმბიოზური კავშირი.*** *სოკოს თეთრი მიცელიუმი ფარავს ამ ფიჭვის ფესვებს. სოკოს ჰიფები ქმნის ვრცელ ზედაპირულ ფართობს წყლისა და მინერალების შესასრუტად.*

უჯრედების პლაზმოდესმების გავლით ჭურჭლოვან ცილინდრში. ეს მინერალები უკვე შემოწმდა შერჩევით გამტარი მემბრანის მიერ, რომელიც მათ უნდა გაევლოთ ეპიდერმისის ან ქერქის სიმპლასტში შესასვლელად.

ის მინერალები, რომლებიც ენდოდერმას აღწევს აპოპლასტის გავლით, აწყდება ჩიხს, რომელიც ბლოკავს მათ გადასვლას ჭურჭლოვან ცილინდრში: თითოეული ენდოდერმული უჯრედის გადამკვეთ და რადიალურ კედლებში არის **კასპარის სარტყელი**, რომელიც შედგება სუბერინისგან, ცვილისმაგვარი ნივთიერებისგან, რომელიც არ ატარებს წყალსა და გახსნილ მინერალებს. ასე რომ, წყალი და მინერალები ვერ გადაკვეთს ენდოდერმას და შედის ჭურჭლოვან ქსოვილში აპოპლასტის გავლით. ამ ბარიერის გვერდის ავლით ერთადერთი გზა არის წყლისა და მინერალების მიერ ენდოდერმული უჯრედის პლაზმური მემბრანის გავლა და ჭურჭლოვან ცილინდრში სიმპლასტის მეშვეობით შესვლაა.

ენდოდერმა, მისი კასპარის სარტყლით, უზრუნველყოფს, რომ მინერალებმა არ მიაღწიონ ფესვის ჭურჭლოვან ქსოვილამდე შერჩევითად გამტარი პლაზმური მემბრანის გავლის გარეშე. თუ მინერალები არ შევა ეპიდერმისის ან ქერქის უჯრედების სიმპლასტში, ისინი უნდა შევიდეს ენდოდერმულ უჯრედებში ან უნდა გამოირეცხოს ჭურჭლოვანი ქსოვილიდან. ენდოდერმა ასევე ხელს უშლის ქსილემის წვენში დაგროვილი ნივთიერებების ისევ ნიადაგის ხსნარში გაჟონვას. ენდოდერმის სტრუქტურა და მისი სტრატეგიული მდებარეობა ფესვში მიესადაგება მის ფუნქციას, იყოს საზღვრის მცველი ქერქსა და ჭურჭლოვან ცილინდრს შორის. ეს ფუნქცია მნიშვნელოვანია ფესვების უნარში, გადაიტანონ სასურველი მინერალები ნიადაგიდან ქსილემაში.

ბოლო სეგმენტი ნიადაგიდან ქსილემამდე გზაში არის წყლისა და მინერალების გადასვლა ქსილემის ტრაქეიდებსა და ჭურჭლოვან ელემენტებში. ამ წყალგამტარ უჯრედებში არ არის საკმარისი პროტოპლასტი, როცა ისინი ზრდასრულობას აღწევს და მაშასადამე, აპოპლასტის ნაწილი ხდება. ენდოდერმული უჯრედები, ისევე, როგორც პარენქიმული უჯრედები ჭურჭლოვან ცილინდრში, გამოყოფს მინერალებს მათი პროტოპლასტებიდან კედლებში. როგორც დიფუზია, ისე აქტიური ტრანსპორტირება ჩართულია ნივთიერებათა ამ გადაადგილებაში სიმპლასტიდან აპოპლასტამდე, და წყალი და მინერალები ახლა უკვე თავისუფალია ტრაქეიდებსა და ჭურჭლებში შესასვლელად. წყალი და მინერალური საკვები ნივთიერებები, რომელთა მოძრაობაც აღვწერეთ ნიადაგიდან ფესვის ქსილემამდე, ახლა შეიძლება გადაადგილდეს ზემოთ, ქსილემის წვენის სახით, მიწისზედა სისტემისკენ.

კონცეფცია ტესტი 36.2

1. რატომ შეიძლება მცენარეში ფოსფატის ძლიერი დეფიციტი წარმოიქმნას მას შემდეგ, რაც მას ფუნგიციდით მოვრწყავთ?
2. მეცნიერი მცენარის ფესვებს ამატებს წყალში ხსნად ფოტოსინთეზის ხელისშემშლელ ნივთიერებას. თუმცა, ფოტოსინთეზზე ამ გზით ამ ნივთიერების დამატება არ მოქმედებს. რატომ?

კონცეფცია 36.3

წყალი და მინერალები ადის ფესვებიდან მიწისზედა ნაწილში ქსილემის გავლით

აქ ყურადღებას გავამახვილებთ ქსილემის წვენის დიდ მანძილზე გადაადგილებაზე. წვენი მოძრაობს ზევით ფესვებიდან მიწისზედა ორგანოების სისტემის გავლით ძარღვებამდე, რომლებიც სერავს თითოეულ ფოთოლს. ფოთლების წყალმომარაგება სწორედ ნივთიერებათა მიტანის ამ ეფექტურ სისტემაზეა დამოკიდებული. მცენარეები საოცარი რაოდენობით წყალს კარგავს **ტრანსპირაციის** პროცესში, რაც წყლის ორთქლის დაკარგვაა ფოთლებიდან და სხვა მიწისზედა ნაწილებიდან. მოდით, განვიხილოთ სიმინდის მაგალითი. ერთი მცენარე აორთქლებს 125 ლ. წყალს ზრდის სეზონის განმავლობაში. სიმინდის ყანა, რომელიც ერთ ჰექტარზე 75,000 მცენარის ტიპიური სიმჭიდროვით იზრდება, დაახლოებით 10 მილიონ ლიტრ (10 მილიონ კგ.) წყალს აორთქლებს თითო ჰექტარზე ყოველ სეზონზე (რაც უდრის დაახლოებით 1.25 მილიონ გალონ წყალს ერთ აკრზე ზრდის ერთი სეზონის განმავლობაში).

თუ აორთქლებულ წყალს ფესვებიდან ტრანსპორტირებული წყალი არ შეცვლის, ფოთლები დაჭკნება და მცენარე საბოლოოდ დაიღუპება. ქსილემის წვენის ზემოთ მოძრაობა ასევე უზრუნველყოფს მინერალური საკვები ნივთიერებების მიწისზედა ორგანოების სისტემამდე მიტანას.

ქსილემის წვენის ზევით მოძრაობაზე გავლენის მომხდენი ფაქტორები

ქსილემის წვენი ადის სიმაღლემდე, რომელიც 100 მეტრს აჭარბებს ყველაზე მაღალ ხეებში. წვენი ფესვებიდან იტუმბება ზემოთ, თუ მას ზემოთ ფოთლები ქაჩავს? მოდით, შევაფასოთ ამ ორი შესაძლო მექანიზმის შეფარდებითი წვლილი.

ქსილემის წვენის ატუმბვა: ფესვის წნევა

ღამით, როცა აორთქლება ძალიან მცირე ან ნულის ტოლია, ფესვის უჯრედები აგრძელებს მინერალური იონების ჭურჭ-



▲ *სურათი 36.11* **გუტაცია.** *ფესვის წნევის ზეგავლენით, ზედმეტი წყალი გამოიყოფა მარწყვის ამ ფოთლიდან.*

ლოვანი ცილინდრის ქსილემაში გადატუმბვას. ამავდროულად, ენდოდერმა ხელს უშლის იონების გარეთ გაჟონვას. შედეგად მიღებული აკუმულირებული მინერალები ამცირებს წყლის პოტენციალს ჭურჭლოვან ცილინდრში. წყალი შემოდის ფესვის ქერქიდან, რაც იწვევს **ფესვის წნევის** აკუმულირებას და ქსილემის წვენის ზევით აწევას. ზოგჯერ, ფესვის წნევა იწვევს მეტი წყლის შედინებას ფოთლებში წყლის იმ რაოდენობასთან შედარებით, რომელიც ორთქლდება, რაც **გუტაციით** მთავრდება. ეს არის წყლის წვეთების გამოყოფა, რაც დილით ჩანს ბალახის წვეროებზე ან ზოგი მცირე ზომის ბალახოვანი ორლებნიანების ფოთლების კიდეებზე (სურათი 36.11). გუტაციის სითხე განსხვავდება ცვრისგან, რომელიც წარმოადგენს ტრანსპირაციის დროს წარმოქმნილ კონდენსირებულ ტენს.

მცენარეთა უმეტესობაში, ფესვის წნევა არის საკმაოდ უმნიშვნელო მექანიზმი, რომელიც ქსილემის წვენის ზევით მოძრაობას იწვევს; ძირითადად, ის წყალს ზემოთ მხოლოდ რამდენიმე მეტრზე ექაჩება. ბევრი მცენარის ფესვს არ აქვს ფესვის წნევა. იმ მცენარეებშიც კი, სადაც გუტაცია ხდება, ფესვის წნევა ვერ უტოლდება აორთქლების სიჩქარეს მზის ამოსვლის შემდეგ. ძირითადად, ქსილემის წვენი ქვემოდან კი არ ამოდის ზემოთ ფესვის წნევის ზეგავლენით, არამედ მას თავად ფოთლები ქაჩავენ ზევითკენ.

ქსილემის წვენის აქაჩვა: ტრანსპირაცია-გადაბმა-დაჭიმვა (მექანიზმი)

ნივთიერების ზევით ასატანად, შეგვიძლია, გამოვიყენოთ დადებითი წნევა ქვემოდან ან უარყოფითი წნევა ზემოდან (ეს იგივეა, რაც სითხის შეწრუპვა საწრუპით). აქ ყურადღებას გავამახვილებთ იმ პროცესზე, რომლის მეშვეობითაც წყალი ადის ზემოთ ქსილემაში არსებული უარყოფითი წნევის ზეგავლენით. ტრანსპორტირების ამ მექანიზმის კვლევისას, ვნახავთ, რომ ტრანსპირაცია აწევის ძალას ქმნის, წყლის მოლეკულების გადაბმა კი, წყალბადის ბმების მეშვეობით, ატარებს აწევის ძალას ქსილემის მთელ სიგრძეზე ფესვებამდე.

ტრანსპირაციის ძალა. ბაგეების ხვრელები, რომლებიც წარმოადგენს მიკროსკოპულ ფორებს ფოთლის ზედაპირზე, ქმნის ჰაერის შიდა ზონების ლაბირინთს, რომლებიც მეზოფილურ უჯრედებში ნახშირორჟანგს უშვებს, რაც მათ ფოტოსინთეზისთვის ესაჭიროება. ამ ზონებში არსებული ჰაერი გაჟღენთილია წყლის ორთქლით, რადგან ის უჯრედების ტენიან კედლებთანაა კონტაქტში. უმეტესობა დღეებში, ჰაერი ფოთლის გარეთ უფრო მშრალია, ასე რომ, მას წყლის უფრო დაბალი პოტენციალი აქვს, ვიდრე ჰაერს ფოთლის შიგნით. ამგვარად, წყლის ორთქლი ფოთლის ჰაერის ზონებში დიფუზირდება წყლის ნაკლები პოტენციალის მქონე ზონაში და გამოდის ფოთლიდან ბაგეების ხვრელების გავლით. წყლის ორთქლის სწორედ ასეთ დაკარგვას ფოთლიდან დიფუზიის გზით ეწოდება ტრანსპირაცია.

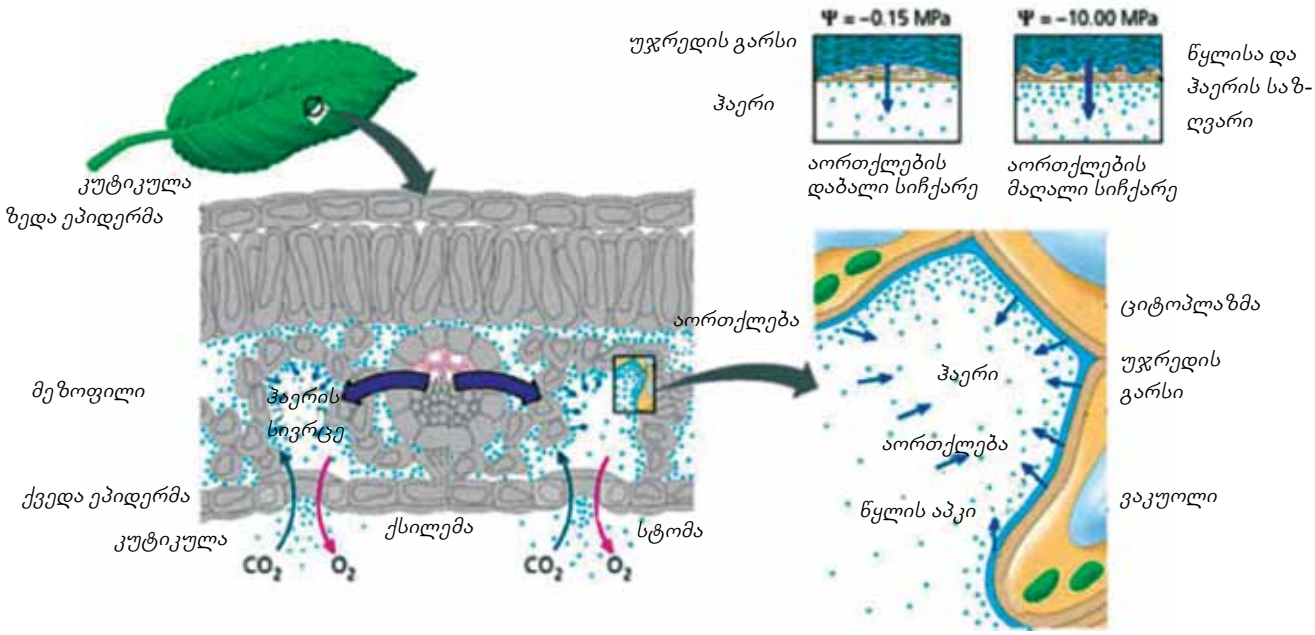
მაგრამ როგორ უკავშირდება ფოთლიდან წყლის ორთქლის დაკარგვა მცენარეში წყლის ზევით მოძრაობისთვის საჭირო ამწევ ძალას? უმთავრესი ჰიპოთეზა მდგომარეობს შემდეგში: უარყოფითი წნევა, რომელიც იწვევს წყლის ქსილემაში ზევით მოძრაობას, წარმოიქმნება ჰაერისა და წყლის შეხების ზედაპირზე მეზოფილური უჯრედების კედლებში. წყალი ფოთლებში ქსილემის გავლით ფოთლის ძარღვებში მიდის და შემდეგ გადადის მეზოფილურ უჯრედებში და მათ კედლებში. ეს მოძრაობა დამოკიდებულია წყლის ცელულოზურ მიკროფიბრილებთან და მცენარეული უჯრედის კედლის სხვა ჰიდროფილურ კომპონენტებთან შერწყმაზე. პირველად, წყალი ორთქლდება წყლის თხელი აპკიდან, რომელიც საზღვრავს მეზოფილური უჯრედების გარშემომრტყმელ ჰაეროვან ზონებს. ვინაიდან თანდათან მეტი წყალი იკარგება და გადადის ჰაერში, ჰაერისა და წყლის შეხების ზედაპირი შედის უფრო ღრმად უჯრედის კედელში და უფრო მრუდი ხდება (სურათი 36.12).

მეტი მოლეკულის აორთქლებით, სიმრუდის ხარისხი და წყლის მოლეკულების ზედაპირის დაჭიმულობა იზრდება და წნევა ჰაერისა და წყლის შეხების ზედაპირზე თანდათან უფრო უარყოფითი ხდება. წყლის მოლეკულები ფოთლის უფრო ჰიდრირებული ნაწილებიდან შემდეგ გადადის ამ ნაწილში, რაც ამცირებს დაჭიმულობას. ეს გამწევი ძალები გადადის ქსილემაში, რადგან წყლის თითოეული მოლეკულა გადაბმულია მეორესთან წყალბადური ბმებით. ასე რომ, აორთქლების ძალა დამოკიდებულია წყლის ზოგ იმ განსაკუთრებულ თვისებაზე, რომლებიც განვიხილეთ მე-3 თავში: შერწყმა, გადაბმა და ზედაპირული დაჭიმულობა.

უარყოფითი წნევის როლი შეესაბამება ზემოთ განხილულ წყლის პოტენციალის ტოლობას, რადგან უარყოფითი წნევა (ძაბვა) ამცირებს წყლის პოტენციალს. რადგან წყალი მოძრაობს უფრო მაღალი პოტენციალის არეალიდან უფრო დაბალი პოტენციალის არეალისკენ, მზარდი უარყოფითი წნევა ჰაერისა და წყლის შეხების ზედაპირზე იწვევს ქსილემიდან წყლის გადასვლას მეზოფილურ უჯრედებში, რომლებიც კარგავს წყალს. წყალი გადადის ჰაეროვან ფორებში, საიდანაც ის დიფუზირდება გარეთ ბაგეების ხვრელების გავლით. მოკლედ რომ ვთქვათ, ფოთლებში წყლის უარყოფითი პოტენციალია სწორედ „ძალა" ტერმინში „ტრანსპირაციის ძალა".

გადაბმა და შერწყმა ქსილემის წვენის ზევით მოძრაობაში. ქსილემის წვენის ტრანსპირაციის ძალა გადადის ფოთლებიდან ფესვის წვერებამდე და ნიადაგის ხსნარამდეც

3. აორთქლება იწვევს წყლისა და ჰაერის საზღვის გადაადგილებას უჯრედში უფლო ღრმად. ის ხდება უფრო უსწორმასწორო, აორთქლების სიჩქარის ზრდასთან ერთად. რაც უფრო დაკლაკნილი ხდება საზღვრის ხაზი, წყლის აპკის წნევა უფრო უარყოფითი ხდება. ეს უარყოფითი წნევა, დაძაბულობის გამო, წყალს ქსილემიდან გამოდევნის, სადაც წნევა უფრო მაღალია.



1. აორთქლებისას წყლის ორთქლი (ნაჩვენებია ლურჯი წერტილებით) ფოთლის ტენიანი ჰაერის სივრცეებიდან სტომატის გავლით გადადის გარეთ მყოფ უფრომშრალ ჰაერში.

2. პირველ რიგში აორთქლებისას დაკარგული ორთქლილის მეზოფილის უჯრედის მფარავი წყლის აპკიდან აორთქლებული წყლით ჩანაცვლდება.

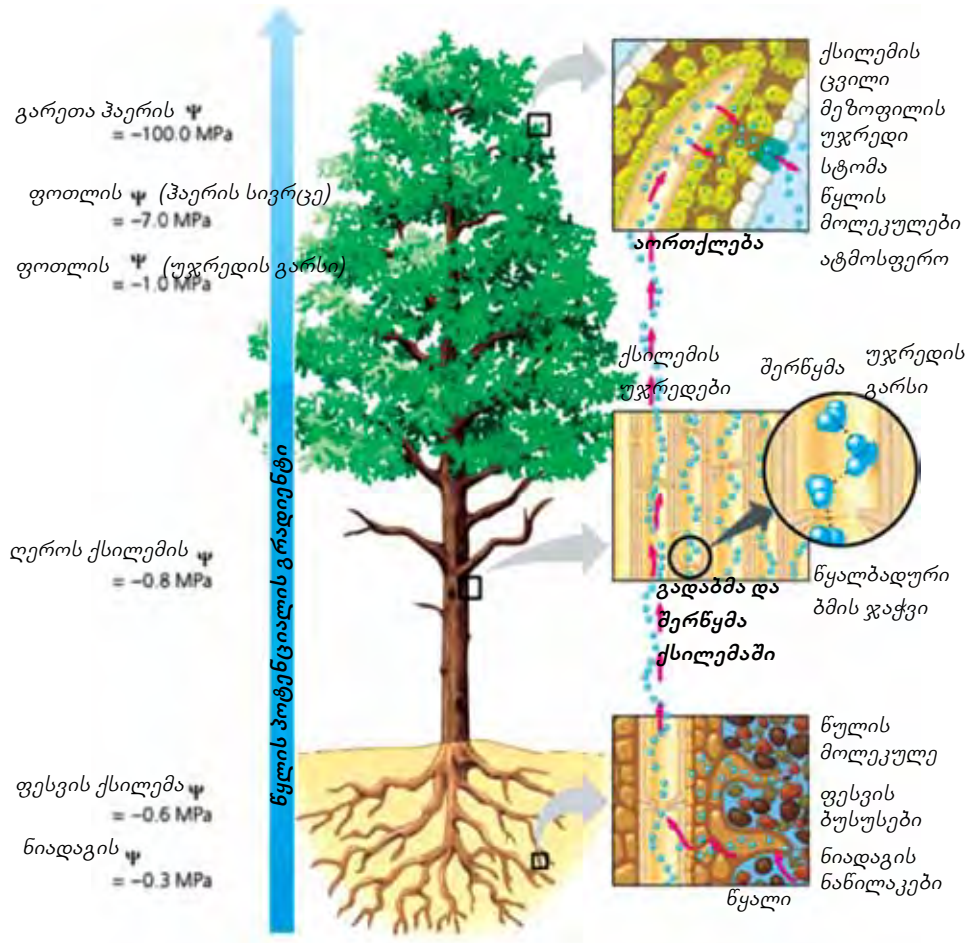
▲ *სურათი 36.12* ***ტრანსპირაციის ძალის გენერირება ფოთოლში.*** *უარყოფითი წნევა ჰაერისა და წყლის შეხების ზედაპირზე ფოთოლში წარმოადგენს ტრანსპირაციის ძალის ფიზიკურ ბაზისს, რომელსაც წყალი ქსილემიდან გამოჰყავს.*

კი (სურათი 36.13). გადაბმა და შერწყმა ხელს უწყობს ამ ძალის ასეთ დიდ მანძილზე გადატანას. წყლის გადაბმა წყალბადის ბმების წყალობით საშუალებას იძლევა, ზევიდან ამოიქაჩოს წვენის სვეტი წყლის მოლეკულების განცალკევების გარეშე. წყლის მოლეკულები, რომლებიც ფოთლის ქსილემიდან გამოდის, ცდილობს, მიიზიდოს ახლომდებარე წყლის მოლეკულები, და ეს მიზიდვის ძალა ყოველი მოლეკულით გადადის ქსილემში წყლის მთელი სვეტის ჩაყოლებაზე. წყლის მოლეკულების ძლიერი კავშირი (ისევ წყალბადის ბმების მეშვეობით) ქსილემის უჯრედების ჰიდროფილურ კედლებთან ხელს უწყობს გრავიტაციის ძალის ქვევით გადატანას.

წვენზე ძალის განხორციელება მის მაღლა ასაქაჩად ქმნის ძაბვას ქსილემაში. წნევა იწვევს ელასტიური მილის დაბერვას, მაგრამ ძაბვა მილის კედლებს შიგნით წევს. შეგვიძლია გავზომოთ კიდეც ხის დიამეტრის შემცირება თბილ დღეს, როცა ტრანსპირაციის ძალა ქსილემაზე ძაბვას ახორციელებს. სქელი მეორეული კედლები ხელს უშლის ჭურჭლების დაშლას, ისევე, როგორც მავთულის რგოლი ინარჩუნებს ვაკუუმის შლანგის ფორმას. ტრანსპირაციის ძალის მიერ წარმოქმნილი ძაბვა ამცირებს წყლის პოტენციალს ფესვის ქსილემაში იმდენად, რომ წყალი პასიურად გამოდის ნიადაგიდან ფესვის ქერქის გავლით და შედის ჭურჭლოვან ცილინდრში.

ტრანსპირაციის ძალა ქვევით ფესვებამდე შეიძლება გავრცელდეს მხოლოდ წყლის მოლეკულების უწყვეტი ჯაჭვის მეშვეობით. კავიტაცია, წყლის ორთქლის ჯიბის ფორმირება ძარღვში, როგორც ხდება, მაგალითად, ქსილემის წვენის გაყინვისას ზამთარში, არღვევს ამ ჯაჭვს. კავიტაციის შედეგად წარმოქმნილი ჰაერის ბუშტუკები იზრდება და ემბოლიაში გადაიზრდება, რაც ქსილემში წყლის არხების დაბლოკვაა. ჰაერის ბუშტუკების სწრაფი ზრდა ზომაში კავიტაციის დროს იწვევს ტკაცუნის ხმას, რომელიც შეიძლება დაფიქსირდეს ღეროს ზედაპირზე სენსიტიური მიკროფონების დადებით.

ფესვის წნევა საშუალებას აძლევს მცირე ზომის მცენარეებს, შეივსონ ემბოლიზებული ჭურჭლები გაზაფხულზე. თუმცა ხეებში ფესვის წნევას არ ძალუძს წყლის ხის კენწერომდე აქაჩვა, ასე რომ, წყლის ორთქლის ჯიბიან ჭურჭელს, ჩვეულებრივ, აღარ შეუძლია კვლავ წყლის მილსადენის ფუნქციის შესრულება. მაგრამ მოლეკულების ჯაჭვს შეუძლია, გვერდი აუაროს ამ ჯიბეს ახლომდებარე ტრაქეიდებს ან ჭურჭლებს შორის არსებული ზონებით. ასევე, მეორადი ზრდის შედეგად, ყოველ წელს ქსილემას ახალი ფენა ემატება. მხოლოდ ყველაზე ახალგაზრდა და ყველაზე განაპირა მეორადი ქსილემა ატარებს წყალს. მართალია, ძველ მეორად ქსილემას უკვე აღარ აკისრია წყლის ტრანსპორტირების ფუნქცია, მაგრამ ის საყრდენს ქმნის ხისთვის (იხ. სურათი 35.20).



▶ *სურათი 36.13* ***ქსილემის წვენის მაღლა ასვლა.*** *წყალბადის ბმები ქმნის წყლის მოლეკულების უწყვეტ ჯაჭვს, რომელიც ფოთლებიდან ნიადაგამდეა გაშლილი. ქსილემის წვენის მაღლა ასვლის ძალას იძლევა წყლის პოტენციალის (**Ψ**) გრადიენტი. გრძელ მანძილზე მოცულობითი ნაკადის შემთხვევაში, წყლის პოტენციალის (**Ψ**) გრადიენტი, ძირითადად, წნევის პოტენციალის (**Ψ**P) გრადიენტითაა განპირობებული. ტრანსპირაციის შედეგად, **Ψ**P ფოთოლში ქსილემის ბოლოს ნაკლებია, ვიდრე **Ψ**P ფესვის ბოლოში. მარცხნივ ნაჩვენები **Ψ** მნიშვნელობები „მომენტალურია”. დღის შუქზე, ეს კონკრეტული მნიშვნელობები შეიძლება განსხვავდებოდეს, მაგრამ წყლის პოტენციალის გრადიენტის მიხედვით წყლის მოძრაობის მიმართულება იგივე რჩება.*

ქსილემის წვენის ასვლა ზევით მოცულობითი ნაკადის მეშვეობით: შეჯამება

ტრანსპირაციის-გადაბმის-დაჭიმვის მექანიზმი, რომელიც ახდენს ქსილემის წვენის ტრანსპორტირებას გრავიტაციის ძალის საპირისპიროდ, შესანიშნავი მაგალითია იმისა, როგორ მიესადაგება ფიზიკური პრინციპები ბიოლოგიურ პროცესებს. წყლის დიდ მანძილზე ტრანსპორტირებისას ფესვებიდან ფოთლებამდე მოცულობით ნაკადში, სითხის მოძრაობა განპირობებულია წყლის პოტენციალში არსებული განსხვავებით წყალგამტარი მილის საპირისპირო ბოლოებში. მცენარეში გამტარის ფუნქციას ასრულებს ჭურჭლები ან ტრაქეიდების ჯაჭვები. წყლის პოტენციალში განსხვავება აკუმულირდება ფოთლის ბოლოში ტრანსპირაციის ძალის მეშვეობით, რაც ამცირებს წყლის პოტენციალს (ზრდის ძაბვას) ქსილემის „ზედა” ბოლოზე.

უფრო მცირე მასშტაბით, წყლის პოტენციალის გრადიენტი განაპირობებს წყლის ოსმოსურ მოძრაობას უჯრედიდან უჯრედამდე ფესვისა და ფოთლის ქსოვილში (იხილეთ სურათი 36.13). გახსნილი ნივთიერების კონცენტრაციასა და ტურგორულ წნევაში განსხვავება ხელს უწყობს მოკლე მანძილზე ტრანსპორტირებას. ამის საპირისპიროდ, მოცულობითი ნაკადი მხოლოდ წნევაზეა დამოკიდებული. კიდევ ერთი განსხვავება ოსმოსისგან იმაში მდგომარეობს, რომ ოსმოსი მხოლოდ წყალს ამოძრავებს, მოცულობითი ნაკადი კი მთლიან ხსნარს, რომელშიც წყალთან ერთად შედის მინერალები და ნებისმიერი სხვა ნივთიერება, რომელიც წყალშია გახსნილი.

მცენარე არ გამოყოფს არანაირ ენერგიას ქსილემის წვენის აქაჩვაზე მოცულობით ნაკადში. ამის ნაცვლად, მზის შუქის შეწოვა იწვევს აორთქლებას — წყალი ორთქლდება მეზოფილური უჯრედების ტენიანი კედლებიდან და ამით მცირდება ფოთოლში ჰაერის ბალიშებში არსებული წყლის პოტენციალი. ასე რომ, ქსილემის წვენის ზევით აქაჩვა საბოლოოდ მზის ენერგიით ხდება.

კონცეფცია ტესტი 36.3

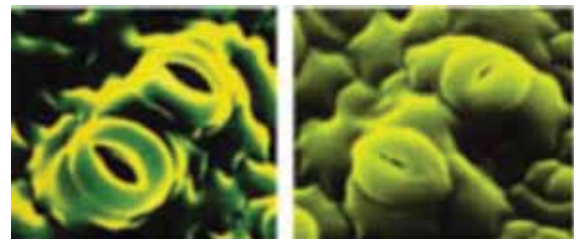
1. რა შედეგით შეიძლება დასრულდეს გვალვის დროს მცენარისთვის სასუქის დაყრა?
2. ეპიფიტებად წოდებული მცენარეები, რომლებშიც ორქიდეის ბევრი სახეობა შედის, ძალიან ტენიან ტროპიკულ გარემოში ხეებზე იზრდება. ეპიფიტებს არ აქვს კავშირი ნიადაგთან, მაგრამ ჰაერიდან შეუძლია წყლის შეწოვა. როგორ არის ეს შესაძლებელი?
3. მოჭრილი ყვავილების დაჭკნობის თავიდან ასაცილებლად, ერთ-ერთი გზა არის წყალქვეშ ღეროს ბოლოების მოჭრა და შემდეგ ყვავილის ლარნაკში გადატანა, მანამ, სანამ წყლის წვეთები ჯერ კიდევ ღეროს წაჭრილ ბოლოებზეა. ახსენით, რატომ მუშაობს ეს მეთოდი.

კონცეფცია 36.4

ბაგეების ხვრელები ხელს უწყობს ტრანსპირაციის სიჩქარის რეგულირებას

ფოთლებს, ზოგადად, დიდი ზედაპირული ფართობი აქვთ და ზედაპირული ფართობის მოცულობასთან შეფარდებაც მაღალია. დიდი ზედაპირული ფართობი მორფოლოგიური ადაპტაციაა, რაც ზრდის ფოტოსინთეზისთვის საჭირო სინათლის შეწოვას. ზედაპირული ფართობის მოცულობასთან შეფარდების მაღალი მაჩვენებელი ეხმარება მცენარეს ნახშირორჟანგის მიღებაში ფოტოსინთეზის დროს, ისევე, როგორც ფოტოსინთეზის გვერდითი პროდუქტის სახით გამოყოფილი ჟანგბადის გამოყოფაში. ბაგეთა ხვრელებში დიფუზიისას, ნახშირორჟანგი შედის პარენქიმის ფორებიანი უჯრედების მიერ შექმნილ ჰაერის ბალიშების ფიჭის მსგავს ერთობლიობაში (იხილეთ სურათი 35.17). ამ უჯრედების არასტანდარტული ფორმის გამო, ფოთლის შიდა ზედაპირის ფართობი შეიძლება 10-30-ჯერ აღემატებოდეს გარე ზედაპირის ფართობს, რომელსაც ვხედავთ, როდესაც ფოთოლს ვუყურებთ.

მიუხედავად იმისა, რომ დიდი ზედაპირის ფართობი და შეფარდების მაღალი მაჩვენებელი ზედაპირის ფართობსა და მოცულობას შორის ზრდის ფოტოსინთეზს, ამას მნიშვნელოვანი უარყოფითი მხარეც აქვს —ს აღნიშნული ზრდის ბაგეების ხვრელების მეშვეობით წყლის დაკარგვას. ასე რომ, წყალზე უზარმაზარი მოთხოვნა მცენარეს საშუალებას აძლევს, ფოტოსინთეზის პროცესში საკვები წარმოქმნას. სტომების გახსნითა და დახურვით, ჩამკეტი უჯრედები აბალანსებს მცენარის მოთხოვნილებას, შეინარჩუნოს წყალი, ფოტოსინთეზზე მის მოთხოვნილებასთან მიმართებაში (სურათი 36.14).



20µm

▲ *სურათი 36.14* ***ღია ბაგის ხვრელები (მარცხენა) და დახურული ბაგის ხვრელები (შეფერილი, ელექტრონული მიკროსკოპი სკანერით).***

ტრანსპირაციის შედეგი ჭკნობასა და ფოთლის ტემპერატურაზე

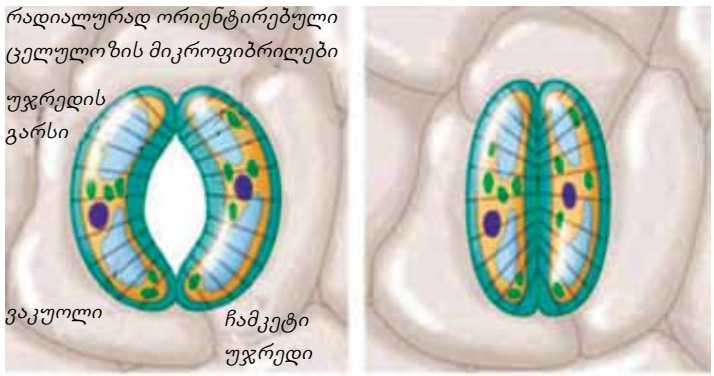
ფოთოლმა შეიძლება ააორთქლოს საკუთარ წონაზე მეტი წყალი ერთ დღეში და წყალი შეიძლება მოძრაობდეს ქსილემში 75 სმ/წთ. სიჩქარით, რაც დაახლოებით კედლის საათის პატარა ისრის თავის სიჩქარეს უდრის. თუ ტრანსპირაციის ძალა ფოთლებამდე საკმარისი რაოდენობით წყალს აქაჩავს, ფოთლები არ დაჭკნება. მაგრამ ტრანსპირაციის სიჩქარე ყველაზე დიდია მზიან, თბილ, მშრალ და ქარიან დღეს, რადგან ეს გარემო ფაქტორები ზრდის აორთქლებას. მართალია, მცენარეებს შეუძლიათ, შეეგუონ ასეთ პირობებს ბაგეთა ხვრელების გახსნის ზომის რეგულირების მეშვეობით, წყლის გარკვეული ოდენობა აორთქლების გზით მაინც იკარგება მაშინაც კი, როცა ბაგეები დახურულია. თუ გვალვა ხანგრძლივი გამოდგა, ფოთლები იწყებს ჭკნობას, რადგან მათი უჯრედები კარგავს ტურგორულ წნევას (იხილეთ სურათი 36.7).

აორთქლების შედეგი ასევე არის გაგრილება, რამაც შეიძლება დასწიოს ფოთლის ტემპერატურა 10-15°C-ით გარემოს ტემპერატურასთან შედარებით. ეს ხელს უშლის ფოთლის ისეთ ტემპერატურამდე მიღწევას, რომელზეც ფოტოსინთეზსა და სხვა მეტაბოლურ პროცესებში მონაწილე ფერმენტების ბუნებრივი თვისებები შეიძლება შეიცვალოს. კაქტუსსა და უდაბნოს სხვა სუკულენტებს, რომლებსაც აორთქლების დაბალი სიჩქარე ახასიათებთ, შეუძლიათ ფოთლის მაღალი ტემპერატურის ატანა; ამ შემთხვევაში, წყლის კარგვა აორთქლების გამო უფრო დიდი საფრთხეა, ვიდრე გადახურება. კაქტუსის ბიოქიმიის ევოლუციამ განაპირობა მისი მაღალი ტემპერატურის პირობებში გადარჩენა.

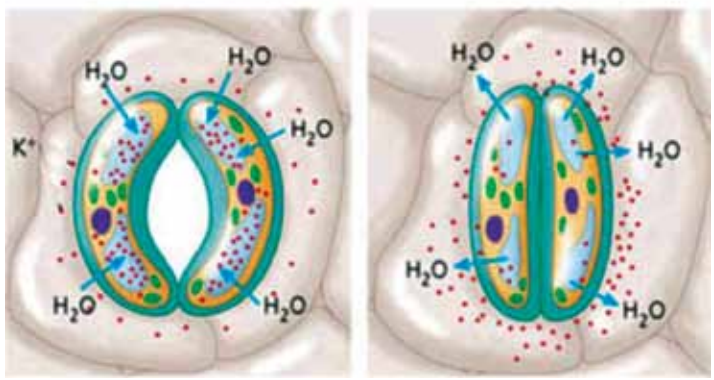
ბაგის ხვრელები: წყლის დაკარგვის ძირითადი გზა

მცენარის მიერ დაკარგული წყლის დაახლოებით 90% გადის ბაგეების ხვრელების გავლით, მიუხედავად იმისა, რომ ამ ფორებს ფოთლის გარე ზედაპირის მხოლოდ 1-2% უკავია. ცვილისებრი კუტიკულა ზღუდავს წყლის დაკარგვას ფოთლის დარჩენილი ზედაპირიდან. ბაგის თითოეული ხვრელი გარშემორტყმულია ორი ჩამკეტი უჯრედით, რომლებიც თირკმლის ფორმისაა ორლებნიანებში და ჰანტელის ფორმის – ბევრ ერთლებნიანში. ჩამკეტი უჯრედები აკონტროლებს

▼ *სურათი 36.15* **სტომების გახსნისა და დახურვის მექანიზმი.**



(ა)



(ბ) *უჯრედები დაჭიმულია/ ბაგეები ღიაა* *უჯრედები ჩაფუშულია/ ბაგეები ჩაკეტილია*

(ა) ჩამკეტი უჯრედების ფორმის ცვლილებები და ბაგეების გახსნა და დახურვა (ზედაპირის ხედი). *ტიპიური ფარულთესლოვანის ჩამკეტი უჯრედი ნაჩვენებია დაჭიმულ (სტომა ღიაა) და დაჩუტულ მდგომარეობაში (ბაგეები დახურულია). ჩამკეტი უჯრედების წყვილი დაჭიმულ მდგომარეობაში გვერდებზე იწევს, ცელულოზის მიკროფიბრილები გარსში ეწინააღმდეგება დაჭიმვას და შეკუმშვას მიკროფიბრილების პარალელური მიმართულებით. ამიტომ მიკროფიბრილების რადიალური ორიენტაცია იწვევს უჯრედის სიგრძეში მატებას, უფრო, ვიდრე სიგანეში, როცა დაჭიმულბა იზრდება. ორი ჩამკეტი უჯრედის ბოლოებთან ერთმანეთს ეხება, ასე რომ სიგრძის მომატება იწვევს ჩაკეტვას.*

(ბ) ბაგეების ჩაკეტვაში და გახსნაში პოტასიუმის როლი. K^+ *-ის ტრანსპორტირება (პოტასიუმის იონები აქ ნაჩვენებია წითელი წერტილებით) პლაზმური და ვაკუოლის მემბრანის გასწვირვ ჩამკეტი უჯრედის დაჭიმვის ცვლილებას.*

ბაგის ხვრელის დიამეტრს ფორმის შეცვლით. ამით ისინი ორ უჯრედს შორის არსებულ მანძილს ზრდიან ან ამცირებენ (სურათი 36.15ა). ფოთლის მიერ დაკარგული წყლის ოდენობა დამოკიდებულია ბაგის ხვრელების რიცხვზე და მათი გახსნის საშუალო ზომაზე.

ფოთლის ბაგეთა სიმჭიდროვე, რომელიც ერთ სმ2-ზე 20.000 შეიძლება იყოს, როგორც გენეტიკურ, ისე გარემოს კონტროლს ექვემდებარება. მაგალითად, ბუნებრივი შერჩევით ევოლუციის შედეგად, უდაბნოს მცენარეებს ბაგეთა ხვრელების ნაკლები სიმჭიდროვე ახასიათებთ, ვიდრე ჭაობის მცენარეებს. თუმცა ბაგეთა ხვრელების სიმჭიდროვე ასევე ბევრი მცენარის განვითარების კონკრეტული ეტაპის მახასიათებელია. სინათლის დიდი ინტენსივობა და ნახშირორჟანგის დაბალი დონე ფოთლის ჩამოყალიბებისას მცენარეთა ბევრ სახეობაში იწვევს ბაგის ხვრელების სიმჭიდროვის გაზრდას. ფოთლის უძველესი ნამარხების ბაგეთა ხვრელების სიმჭიდროვის გაზომვით, მეცნიერებმა შეძლეს, დაედგინათ ნახშირორჟანგის დონე წინა კლიმატურ პირობებში. ახლახანს ჩატარებულმა ბრიტანულმა კვლევამ დაადგინა, რომ ტყის მცენარეთა ბევრი სახეობის ბაგეთა ხვრელების სიმჭიდროვე შემცირდა 1927 წლის შემდეგ, როცა მსგავსი კვლევა ჩატარდა. ეს კვლევა ეთანხმება იმ მოსაზრებას, რომ ატმოსფერული ნახშირორჟანგის დონე მკვეთრად გაიზარდა მე-20 საუკუნის განმავლობაში საწვავის გაზრდილი წვის შედეგად.

როცა ჩამკეტი უჯრედები იღებს წყალს მეზობელი უჯრედებიდან ოსმოსის მეშვეობით, ისინი უფრო დაბერილი და მოხრილი ხდება. ფარულთესლოვანი მცენარეების უმეტეს სახეობებში, ჩამკეტი უჯრედების კედლები არათანაბრად სქელია და ცელულოზის მიკროფიბრილები მიმართულია ისე, რომ ეს იწვევს ჩამკეტი უჯრედების გარეთა მიმართულებით გაზნექვას დაბერილ მდგომარეობაში, როგორც ეს სურათში 36.15ა არის აღწერილი. ეს გაზნექვა ჩამკეტ უჯრედებს შორის ფორის ზომის ზრდას იწვევს. როცა უჯრედები კარგავს წყალს და სუსტდება, ისინი ნაკლებად მოხრილი ხდება და ფორასაც ხურავს.

ცვლილებები ტურგორულ წნევაში, რომელიც აღებს და ხურავს ბაგეების ხვრელებს, უპირველეს ყოვლისა, ჩამკეტი უჯრედების მიერ კალიუმის იონების შექცევადი მიღების და გაცემის შედეგია. ბაგეთა ხვრელები იღება, როცა ჩამკეტ უჯრედებში აქტიურად მიმდინარეობს კალიუმის იონების აკუმულირება მეზობელი ეპიდერმული უჯრედებიდან (სურათი 36.15ბ). ნივთიერების ამგვარად მიღება იწვევს წყლის პოტენციალის უფრო უარყოფითად გახდომას ჩამკეტ უჯრედებში, და ეს უჯრედები ოსმოსის გზით წყლის შედინებასთან ერთად უფრო იბერება (K+)-ისა და წყლის უმეტესი ნაწილი ვაკუოლში ინახება და, მაშასადამე, ვაკუოლური მემბრანა ასევე თამაშობს როლს ჩამკეტი უჯრედების წყლის პოტენციალის რეგულირებაში.

ბაგეების ხვრელების დახურვა წარმოადგენს (K+)-ის ჩამკეტი უჯრედებიდან მეზობელ უჯრედებში გადასვლის შედეგს, რასაც მივყავართ წყლის ოსმოსურ დაკარგვამდე. აქვაფორინების რეგულირება ასევე შეიძლება იყოს ჩართული ჩამკეტი უჯრედების დაბერვასა და შეკუმშვაში, მემბრანების წყალგამტარობის ცვლილების გზით.

(K+)-ის დინება ჩამკეტი უჯრედის მემბრანის გავლით დაკავშირებულია პროტონული ტუმბოების მიერ მემბრანის პოტენციალთა აკუმულირებასთან. ბაგის გახსნა უკავშირდება (H+)-ის აქტიურ ტრანსპორტირებას ჩამკეტი უჯრედებიდან. შედეგად მიღებულ ძაბვას (მემბრანის პოტენციალს) შემოაქვს K+ უჯრედში მემბრანის განსაკუთრებული არხებით (იხილეთ სურათი 36.4ა).

ზოგადად, ბაგეები იხსნება დღისით და იხურება ღამით. ეს ხელს უშლის მცენარის მიერ წყლის დაკარგვას, როცა ფოტოსინთეზისთვის ძალიან ბნელა. სულ მცირე, სამი სიგნალი თამაშობს როლს ბაგეების გახსნაში გამთენიისას. უპირველეს ყოვლისა, თავად სინათლე ახდენს ჩამკეტი უჯრედების სტიმულირებას, რათა მათ გამოყონ K+ და დაიბერონ. ეს საპასუხო ქმედება გამოწვეულია ლურჯი სინათლის რეცეპტორის განათებით ჩამკეტი უჯრედების პლაზმურ მემბრანაში. ამ ლურჯი ფერის რეცეპტორების აქტივაცია არის სწორედ ჩამკეტი უჯრედების პლაზმურ მემბრანაში პროტონული ტუმბოების ამუშავების სტიმულატორი. პროტონული ტუმბოები ატფ-ს ენერგიაზე მუშაობს და ჩამკეტი უჯრედების პლაზმურ მემბრანაშია. პროტონული ტუმბოების ამუშავება, თავის მხრივ, ხელს უწყობს (K+)-ის მიღებას.

მეორე სტიმულატორი, რომელიც ბაგეების გახსნას იწვევს, არის ნახშირორჟანგის მარაგის ამოწურვა ფოთლის ჰაეროვან ბალიშებში, რაც ხდება მეზოფილში ფოტოსინთეზის დაწყებისას. მცენარე ბაგეებს ღამითაც გახსნის, თუ ის მოვათავსეთ ნახშირორჟანგისგან დაცლილ ჭურჭელში.

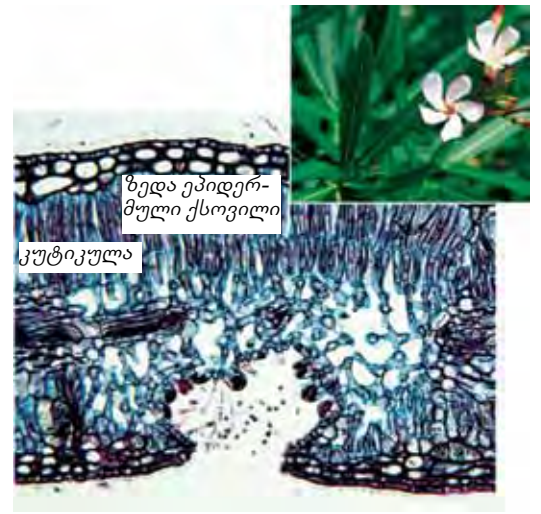
მესამე სტიმულატორი, რომელიც იწვევს ბაგეების გახსნას, არის შიდა „საათი“ ჩამკეტ უჯრედებში. იმ შემთხვევაშიც კი, თუ მცენარე მთელი დღე იქნება ბნელ კარადაში, ბაგეები გააგრძელებს გახსნისა და დახურვის დღიურ რიტმს. ყველა ეუკარიოტულ ორგანიზმს აქვს შიდა საათი, რომელიც ციკლურ პროცესებს არეგულირებს. ციკლები, რომლებსაც დაახლოებით 24-საათიანი ინტერვალი აქვთ, იწოდება **ცირკადულ რიტმებად**. ამ რიტმებისა და მათი მარეგულირებელი ბიოლოგიური საათების შესახებ მეტს გაიგებთ 39-ე თავში.

გარემო სტრესმა შეიძლება გამოიწვიოს ბაგეების დახურვა დღის განმავლობაშიც. როცა მცენარე წყლის ნაკლებობას განიცდის, ჩამკეტი უჯრედები კარგავს სიმტკიცეს და სტომებს ხურავს. დამატებით, ჰორმონი, რომელსაც აბსციზის მჟავა ეწოდება და რომელიც ფესვებში გამოიყოფა წყლის დეფიციტის საპასუხოდ, აძლევს ჩამკეტ უჯრედებს სიგნალს, დახურონ ბაგეები. ეს საპასუხო ქმედება ამცირებს შემდეგ ჭკნობას, მაგრამ ამავდროულად ზღუდავს ნახშირორჟანგის მიღებას და, მაშასადამე, ანელებს ფოტოსინთეზს. ეს არის ერთ-ერთი მიზეზი იმისა, რატომ ამცირებს გვალვა მოსავალს.

ჩამკეტი უჯრედები სხვადასხვაგვარად არეგულირებს ფოტოსინთეზისა და აორთქლების ურთიერთქმედებას სხვადასხვა სიტუაციაში სხვადასხვა შიდა და გარე სტიმულატორის გამოყენებით. აორთქლების სიჩქარეზე შეიძლება გავლენა იქონიოს ღრუბლის გადავლამ ან ტყის სიღრმეში მზის წუთიერმა სინათლემაც კი.

ქსეროფიტების ადაპტაციები, რომლებიც ამცირებს აორთქლებას

მშრალ კლიმატს შეგუებულ მცენარეებს, რომლებსაც **ქსეროფიტები** ეწოდება, აქვთ ფოთლის სხვადასხვა მოდიფიკაცია, რომლებიც ამცირებს აორთქლების სიჩქარეს. ბევრ ქსეროფიტს აქვს მცირე ზომის სქელი ფოთლები. ეს არის ადაპტაცია, რომელიც ზღუდავს წყლის კარგვას ზედაპირის ფართობის შემცირებით ფოთლის მოცულობასთან შედარებით. სქელი კუტიკულა ზოგ ფოთოლს ტყავისებურ კონსისტენციას აძლევს. ქსეროფიტების სხვა ადაპტაციებს შორისაა არეკვლის დიდი უნარის მქონე ფოთლები და ბუსუსებიანი ფოთლები, რომლებიც წყლის განაპირა შრეს იჭერს. ქსეროფიტების ბაგეები კონცენტრირებულია ქვედა (დაჩრდილული) ფოთლების ზედაპირზე, და ისინი ხშირად განლაგებულია სიღრმეებში, რომლებიც იცავს ფორებს მშრალი ქარისგან (სურათი 36.16). ყველაზე მშრალ თვეებში, ზოგ უდაბნოს მცენარეს ფოთლები სცვივა. სხვები, როგორიცაა კაქტუსები, იმ წყლით სარგებლობს, რომელსაც მცენარე ხორციან ღეროში ინახავს წვიმიანი პერიოდის განმავლობაში.



▲ *სურათი 36.16* ***ქსეროფიტის ფოთლის სტრუქტურული ადაპტაციები.*** *ოლეანდრი (Nerium oleander), რომელიც დანართშია ნაჩვენები, ჩვეულებრივ, მშრალ კლიმატურ პირობებში გვხვდება. ფოთლებს აქვს მსხვილი კუტიკულა და მრავალშრიანი ეპიდერმული ქსოვილი, რომელიც ამცირებს წყლის დაკარგვას. ბაგეები შეწეულია „ჩაღრმავებებში”. ეს არის ადაპტაცია, რომელიც ამცირებს აორთქლების სიჩქარეს ბაგეების ცხელი, მშრალი ქარისგან დაცვით. ტრიქომები („ბუსუსები”) ასევე ეხმარება აორთქლების მინიმუმამდე დაყვანას ჰაერის დინების შეჩერებით, რის გამოც „ჩავარდნილ” ზონას ტენიანობის უფრო მაღალი მაჩვენები აქვს, ვიდრე მის გარშემო არსებულ ატმოსფეროს (LM).*

Crassulaceae-ის ოჯახის სუკულენტები კარგად არიან შეგუებული მშრალ გარემოს, ისევე, როგორც ყინულის მცენარეები და მცენარეთა ბევრი სხვა ოჯახი. ეს მცენარეები ახდენენ ნახშირორჟანგის ასიმილაციას ფოტოსინთეზის ალტერნატიული გზით, რომელსაც CAM ეწოდება — კარბომჟავების მეტაბოლიზმი (იხილეთ სურათი 10.20). CAM მცენარის მეზოფილურ უჯრედებს აქვთ ფერმენტები, რომლებსაც შეუძლიათ ნახშირორჟანგის ორგანულ მჟავებში შეყვანა ღამის განმავლობაში. დღისით, ორგანული მჟავები იშლება, რათა გამოყონ ნახშირორჟანგი იმავე უჯრედებში, შაქარი კი სინთეზირდება ფოტოსინთეზის ჩვეული გზით (C3). რადგან ფოთოლი ნახშირორჟანგს ღამით ისრუტავს, ბაგეები შეიძლება დაიხუროს დღისით, როცა ყველაზე მეტია აორთქლება.

კონცეფცია ტესტი 36.4

1. ზოგი ფოთლის ობი, რომელიც სოკოა და მცენარეთა პარაზიტია, გამოყოფს ქიმიურ ნივთიერებას, რომლის ზეგავლენითაც ჩამკეტი უჯრედები ახდენს კალიუმის იონების აკუმულირებას. როგორ აძლევს ეს ადაპტაცია საშუალებას ფოთლის ობს, მოახდინოს მცენარის ინფიცირება?
2. აღწერეთ ის გარემო პირობები, რომლებიც აორთქლების ფოტოსინთეზთან შეფარდებას მინიმუმამდე დაიყვანდა C3 მცენარისთვის, როგორიცაა მუხა.

კონცეფცია 36.5

ორგანული საკვები ნივთიერებების გადაადგილება ფლოემის მეშვეობით

ქსილემის წვენი მიედინება ფესვებიდან ფოთლებამდე, იმ მიმართულების საპირისპიროდ, რომელიც აუცილებელია შაქრის ფოთლებიდან მცენარის სხვა ნაწილებში გადასატანად. სწორედ მეორე ჭურჭლოვან ქსოვილს — ფლოემას გადააქვს ფოტოსინთეზის პროდუქტები. ორგანული საკვები ნივთიერებების ამ ტრანსპორტირებას მცენარეში ტრანსლოკაცია ეწოდება.

მოძრაობა შაქრის წყაროებიდან შაქარში ჩაბირული ორგანოებამდე

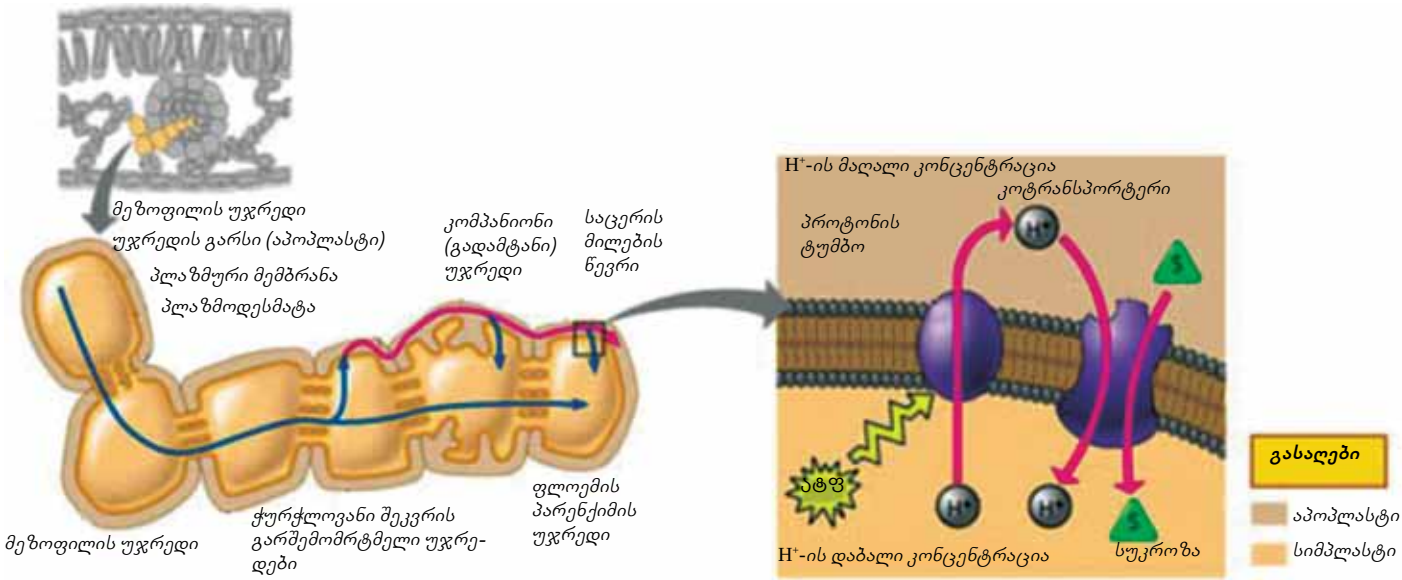
ფარულთესლოვან მცენარეებში, ფლოემის სპეციალიზებული უჯრედები, რომლებიც ტრანსლოკაციის ფუნქციას ასრულებს, არიან საცრისებრი მილის უჯრედები. ეს უჯრედები განლაგებულია ბოლოებით ერთმანეთისკენ და ქმნის გრძელ მილს. უჯრედებს შორის არის საცერი – სტრუქტურა, რომელიც სითხის დინებას უზრუნველყოფს საცრისებრ მილში (სურათი 35.9).

ფლოემის სითხე არის წყალხსნარი, რომელიც შემადგენლობით მნიშვნელოვნად განსხვავდება ქსილემის წვენისგან. ყველაზე დიდი შემცველობით ფლოემის სითხეში არის შაქარი; უმეტესობა სახეობებში ეს არის დისაქარიდი საქაროზა. საქაროზის კონცენტრაცია შეიძლება 30%-მდე იყოს წონის მიხედვით, რაც სითხეს სიროფის სისქეს ანიჭებს. ფლოემის სითხე შეიძლება ასევე შეიცავდეს მინერალებს, ამინომჟავებსა და ჰორმონებს.

ქსილემის სითხის ფესვებიდან ფოთლებამდე ერთი მიმართულების ტრანსპორტირების საპირისპიროდ, ფლოემის სითხის დინების მიმართულება ცვლადია. თუმცა, საცრისებრი მილები ყოველთვის ატარებს შაქარს შაქრის წყაროდან შაქარში ჩაძირულ ორგანომდე. შაქრის წყარო არის მცენარის ორგანო, რომელიც შაქრის ძირითადი მწარმოებელია, ფოტოსინთეზის გზით ან სახამებლის დაშლით. ზრდასრული ფოთლები **შაქრის უმთავრესი წყაროა**. შაქარში ჩაძირულია ის ორგანო, რომელიც **შაქრის** ძირითადი მომხმარებელი ან **შემნახველია**. ესენია ზრდადი ფესვები, კვირტები, ღეროები და ნაყოფი. შემნახველი ორგანო, როგორიცაა, მაგალითად, ბოლქვი, შეიძლება იყოს შაქრის წყარო ან შაქარში ჩაძირული ორგანო, რაც სეზონზეა დამოკიდებული. როცა ნახშირწყლებით დამარაგება ხდება ზაფხულში, ის შაქრის საცავი ან შაქარში ჩაძირული ორგანოა. გამოღვიძების შემდეგ, გაზაფხულზე, ის არის წყარო, ვინაიდან მისი სახამებელი იშლება შაქრამდე, რომელიც მცენარის მზარდ წვერებს გადაეცემა.

შაქარში ჩაძირული ორგანო, ჩვეულებრივ, შაქარს უახლოესი წყაროებიდან იღებს. ტოტის უფრო მაღალმა ფოთლებმა შეიძლება გააგზავნოს შაქარი ზრდადი წვეროსკენ, მაშინ, როცა უფრო დაბალი ფოთლები ახდენს შაქრის ექსპორტს ფესვებში. ზრდადმა ნაყოფმა შეიძლება მის გარშემო არსებულ შაქრის წყაროებზე მონოპოლია მოიპოვოს. თითოეული საცრისებრი მილისთვის, ტრანსპორტირების მიმართულება დამოკიდებულია ამ მილის მიერ დაკავშირებული წყაროსა და საცავის ან მომხმარებელი ორგანოს ადგილმდებარეობაზე. მაშასადამე, მეზობელმა მილებმა წვენი შეიძლება საპირისპირო მიმართულებით ატარონ. დინების მიმართულება ასევე შეიძლება განსხვავდებოდეს სეზონის ან მცენარის განვითარების ეტაპის მიხედვით.

შაქარი უნდა შევიდეს საცრისებრი მილის უჯრედებში, სანამ მოხდება მისი საცავში ან მოხმარების ადგილისკენ ექსპორტირება. ზოგ სახეობაში, ის მოძრაობს მეზოფილური უჯრედებიდან საცრისებრი მილის უჯრედებში სიმპლასტის მეშვეობით, პლაზმოდესმის გავლით. სხვა სახეობებში, ის მოძრაობს სიმპლასტისა და აპოპლასტის გზებით (სურათი 36.17ა). მაგალითად, სიმინდის ფოთლებში საქაროზა დიფუზირდება სიმპლასტის გავლით ქლოროპლასტის შემცველი მეზოფილური უჯრედებიდან მცირე ზომის ძარღვებში. მისი დიდი ნაწილი შემდეგ აპოპლასტში გადადის და გროვდება ახლომდებარე საცრისებრი მილის უჯრედებში, პირდაპირ ან თანამგზავრი უჯრედების მეშვეობით. ზოგ მცენარეში, თანმხლებ უჯრედებს აქვს ბევრი შიდა წანაზარდი კედლებში, რაც ზრდის ნივთიერებათა გადატანას აპოპლასტსა და სიმპლასტს შორის. ასეთ მოდიფიცირებულ უჯრედებს **გადამტანი უჯრედები** ეწოდება (იხილეთ სურათი 29.5).



(ა) *მეზოფილის უჯრედებში სინთეზირებული სუკროზა შეიძლება სიმპლასტის გავლით (ცისფერი ისრები) გადავიდეს ჭურჭლოვანი შეკვრის გარშემომრტმელ უჯრედებთან. ზოგ სახეობაში სუკროზა გადის სიმპლასტიდან (წითელი ისრები) საცერის მილების ახლოს და საცერი მილების წევრებით და მათი კომპანიონი უჯრედებით აპოპლასტიდან აქტიურად გროვდება.*

(ბ) *ქემოოსმოსური მექანიზმი პასუხისმგებელია სუკროზას აქტიურ გადატანაზე კომპანიონ უჯრედებში და საცერის მილების წევრებში. პროტონის ტუმბო ქმნის H+ - ის გრადიენტს, რომელსაც გადააქვს დაგროვილი სუკროზა კოტრანსპორტი ცილის დახმარებით, რომელიც ამავე დროს ახორციელებს H+ -ის დიფუზიას უკან უჯრედში.*

▲ *სურათი 36.17* ***საქაროზის შეყვანა ფლოემაში.***

სიმინდსა და ბევრ სხვა მცენარეში, ფლოემის ავსება მოითხოვს აქტიურ ტრანსპორტირებას, რადგან საქაროზის კონცენტრაცია საცრისებრი მილის უჯრედებში ორჯერ, სამჯერ მეტია, ვიდრე მეზოფილში. საქაროზისა და (H+)-ის პროტონული ამოტუმბვა და თანატრანსპორტირება საშუალებას აძლევს უჯრედებს, დააგროვონ საქაროზა (სურათი 36.17ბ).

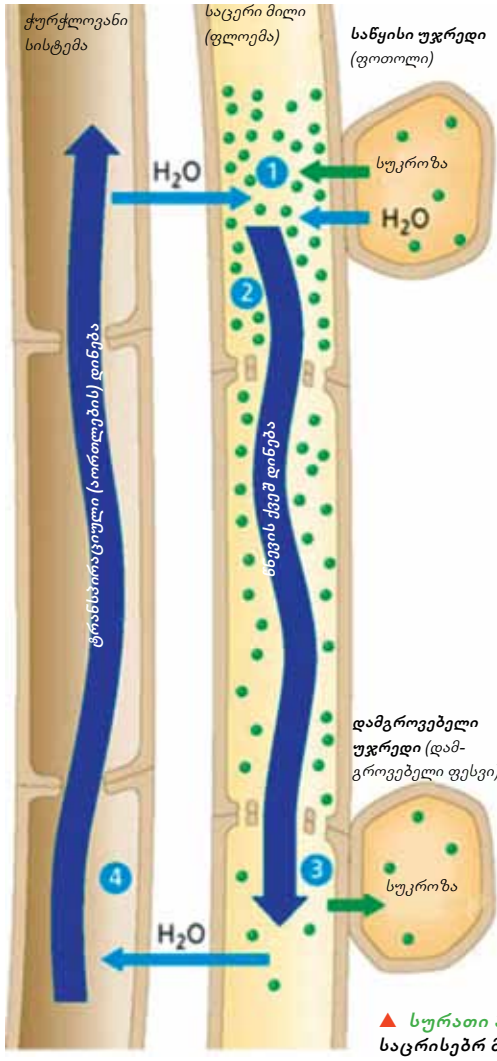
ფლოემა ტოვებს საქაროზას საცრისებრი მილის ბოლოში (შაქარში ჩაძირულ ორგანოსთან). ეს პროცესი განსხვავებულია მცენარის სხვადასხვა ჯიშში და ორგანოს ტიპში. თუმცა, თავისუფალი შაქრის კონცენტრაცია შაქარში ჩაძირულ ორგანოში ყოველთვის უფრო დაბალია, ვიდრე საცრისებრ მილში, რადგან დატოვებული შაქარი მოიხმარება ამ ორგანოს უჯრედების ზრდისა და მეტაბოლიზმის დროს ან გარდაიქმნება უხსნად პოლიმერებად, როგორიცაა სახამებელი. შაქრის კონცენტრაციის ამ გრადიენტის შედეგად, შაქრის მოლეკულები დიფუზირდება ფლოემიდან შაქარში ჩაძირული ორგანოს ქსოვილებში, რასაც მოსდევს წყლის დიფუზია ოსმოსის მეშვეობით.

წნევის ნაკადი: ტრანსლოკაციის მექანიზმი ფარულთესლოვან მცენარეებში

ფლოემის წვენი მიედინება წყაროდან შაქარში ჩაძირულ ორგანომდე 1მ/სთ. სიჩქარით. ეს სიჩქარე ძალიან დიდია, რათა შესაძლებელი იყოს მისი დიფუზიით ან ციტოპლაზმური დინებით ახსნა. ფარულთესლოვანი მცენარეების შესწავლისას, მკვლევრებმა დაასკვნეს, რომ წვენი მოძრაობს საცრისებრ მილში მოცულობითი ნაკადის მეშვეობით, რასაც დადებითი წნევა განსაზღვრავს (აქედანაა სინონიმი – „წნევის ნაკადი”), როგორც ეს სურათში 36.18 არის ნაჩვენები. წნევის მატება წყაროს ბოლოში და წნევის კლება შაქარში ჩაძირული ორგანოს ბოლოში იწვევს წყლის წყაროდან შაქარში ჩაძირულ ორგანომდე დინებას, რასაც თან შაქარიც მიაქვს. ქსილემა წყალს შაქარში ჩაძირული ორგანოდან წყარომდე ბრუნვაში ისევ აბრუნებს.

წნევის ნაკადის ჰიპოთეზა ხნის, რატომ მიედინება ფლოემის წვენი წყაროდან შაქარში ჩაძირულ ორგანომდე. ისეთი ექსპერიმენტები, როგორიცაა აღწერილი სურათში 36.19, მყარ მტკიცებულებას იძლევა, რომ წნევის ნაკადი ფარულთესლოვან მცენარეებში გადაადგილების მექანიზმია. ჯერ კიდევ არ არის ცნობილი, მიესადაგება თუ არა ეს მოდელი სხვა ჭურჭლოვან მცენარეებსაც.

ჩვენ განვიხილეთ შაქრის ტრანსპორტირების მაგალითები სამ დონეზე: უჯრედის დონეზე პლაზმური მემბრანების გავლით (საქაროზის დაგროვება აქტიური ტრანსპორტირებით ფლოემაში); ორგანოებში მცირე მანძილზე ტრანსპორტირება (საქაროზის მიგრაცია მეზოფილიდან ფლოემაში სიმპლასტისა და აპოპლასტის გავლით); და დიდ მანძილზე ტრანსპორტირება ორგანოებს შორის (მოცულობითი ნაკადი საცრისებრ მილებში). ამ პროცესების გაგება უმნიშვნელოვანესია სოფლის მეურნეობის განვითარებისთვის. კვლევათა მოდელირება ზრდის იდეალურ პირობებში გვიჩვენებს, რომ ფოტოსინთეზი კი არ ამცირებს მოსავალს, არამედ შაქრის ტრანსპორტირების უნარი. მაშასადამე, უფრო მეტი მოსავლის მომცემი მცენარეების გენური ინჟინერია შეიძლება დაეყრდნოს იმ ფაქტორთა უკეთ შესწავლას, რომლებიც ზღუდავს შაქრის მოცულობით ნაკადს. ეს მხოლოდ ერთი მაგალითია იმისა, როგორ უკავშირდება მცენარეთა ბაზისური კვლევა სოფლის მეურნეობის ტექნოლოგიას.



▲ *სურათი 36.18* **წნევის ნაკადი საცრისებრ მილში.**

1. შაქრის დაგროვება (მწვანე წერტილები) საწყისი უჯრედიდან საცერის მილებში ამცირებს წყლის პოტენციალს საცერის მილების წევრებში. ეს აიძულებს მილებს წყალი ოსმოსის გზით შეიწოვონ.

2. წყლის დაგროვება ქმნის დადებით წნევას, რომელიც აიძულებს ცილას მილის გასვრივ გადაადგილდეს.

3. წნევას ამცირებს შაქრის დაგროვება და წყლის შემდგომი დაკარგვა მილიდან სამარაგო უჯრედებში

4. ფოთოლი –ფესვის გადატანის შემთხვევაში ქსილემაში ხდება წყლის ბრუნვა სამარაგო უჯრედებიდან საწყის უჯრედებში.

სურათი 36.19

კვლევა: რა იწვევს ფლოემის წვენის მოძრაობას უჯრედიდან დამგროვებელ უჯრედამდე?

ექსპერიმენტი

წნევის ქვეშ დინების ჰიპოთეზის შესამოწმებლად მკვლევრებმა გამოიყენეს ბუგა, რომელიც ფლოემის წვენით იკვებება. ბუგა ებს ნახვრეტს აკეთებს პირის ნემსის მაგვარი პირის აპარატის, სტილეტის, საშუალებით, რომელიც არღვევს საცერის მილების წევრებს. საცერი მილების წნევის ქვეშ საკვები ბუგაში ხვდება, სტილეტი მათ მხოლოდ იმისთვის სჭირდებათ , რომ საათების განმავლობაში ნახვრეტიდან წვენმა შეაღწიოს. მკვლევრებმა გაზომეს დინება და შაქრის კონცენტრაცია სტილეტიდან აღებულ წვენში, რომლითაც ბუგა მცენარეს სხვადასხვა ადგილებში აზიანებდა (ფესვიდან ფოთლამდე).



ბუგა იკვებება

სტილეტი საცერი მილის წევრში (LM)

სტილეტი , რომელმაც საფარი გაარღვია წვენს გამოყოფს

შედეგები

რაც უფრო ახლოს იყო სტილეტი შაქრის წყაროსთან, მით უფრო სწრაფად მიედინებოდა წვენი და მეტი იყო მასში შაქრის კონცენტრაცია.

დასკვნა

დასკვნა ამ ექსპერიმენტის შედეგებმა დაადასტურა წნევის ქვეშ დინების ჰიპოთეზა

კონცეფცია ტესტი 36.5

1. შეადარეთ და განასხვავეთ ის ძალები, რომლებიც ამოძრავებს ფლოემის სითხეს იმ ძალების საპირისპიროდ, რომლებიც ამოძრავებს ქსილემის სითხეს დიდ მანძილზე.
2. კარტოფილი შლის სახამებელს შაქრად დაბალ ტემპერატურაზე (ეს არის სწორედ პრობლემა შემწვარი კარტოფილის ინდუსტრიაში, რადგან დაბალ ტემპერატურაზე კარტოფილში არსებული შაქარი დამუშავებისას მუქი ყავისფერი ხდება). რა გავლენა ექნებოდა კარტოფილის ზრდადი ბოლქვის გარშემო ნიადაგის გაციებას მასში შაქრის იმპორტზე?

36-ე თავის შემაჯამებელი

ძირითადი კონცეფციების შემაჯამებელი

კონცეფცია 36.1

ფიზიკური პროცესები უზრუნველყოფს მცენარეებში ნივთიერებათა ტრანსპორტირებას სხვადასხვა მანძილზე

- **მემბრანების შერჩევითი გამტარობა: შეჯამება** კონკრეტული სატრანსპორტო ცილების მეშვეობით, მცენარეული უჯრედები ინარჩუნებს გარემოსგან გასხვავებულ შიდა გარემოს.
- **პროტონული ტუმბოების ძირითადი როლი** მემბრანის პოტენციალი და (H+)-ის კონცენტრაციის გრადიენტი, რომლებიც აკუმულირდება პროტონული ტუმბოების მეშვეობით, გამოიყენება სხვადასხვა ნივთიერების ტრანსპორტირების უზრუნველსაყოფად.
- **წყლის პოტენციალის სხვაობათა შედეგები** გახსნილი ნივთიერებები ამცირებს წყლის პოტენციალს, მაშინ, როცა წნევა ზრდის მას. ოსმოსის მეშვეობით, წყალი გადადის მაღალი პოტენციალის არეალიდან დაბალი პოტენციალის არეალში.
- **ვაკუოლური მცენარეული უჯრედების სამი ძირითადი განყოფილება** პლაზმური მემბრანა არეგულირებს ტრანსპორტირებას ციტოზოლსა და მცენარის კედელს შორის, მაშინ, როცა ვაკუოლური მემბრანა არეგულირებს ტრანსპორტირებას ციტოზოლსა და ვაკუოლს შორის.
- **სიმპლასტისა და აპოპლასტის ფუნქციები ტრანსპორტირებაში** სიმპლასტი არის პლაზმოდესმასთან დაკავშირებული ციტოზოლის ჯაჭვი. აპოპლასტი არის უჯრედების კედლებისა და უჯრედს გარეთ არსებული ადგილის ჯაჭვი.
- **მოცულობითი ნაკადი დიდ მანძილზე ტრანსპორტირებაში** ქსილემისა და ფლოემის წვენის ტრანსპორტირების მიზეზია წნევაში არსებული განსხვავება გამტარების – ქსილემის ჭურჭლების და საცრისებრი მილების — საპირისპირო ბოლოებში.

კონცეფცია 36.2

ფესვები ისრუტავს წყალს და მინერალებს ნიადაგიდან

- **ფესვის ბუსუსების, მიკორიზასა და ქერქის უჯრედების როლი** ფესვის ბუსუსები ყველაზე მნიშვნელოვანი შემწოვია ფესვის თავებთან, მაგრამ მიკორიზა, სოკოსა და ფესვების სიმბიოზური კავშირი, პასუხისმგებელია ძირითად შეწოვაზე ფესვების მთელის სისტემის მიერ. როცა ნიადაგის ხსნარი შედის ფესვში, ქერქის უჯრედის მემბრანების ვრცელი ზედაპირის ფართობი ზრდის წყლისა და შერჩეული მინერალების მიღებას.
- **ენდოდერმა: შერჩევითი მცველი** წყალს შეუძლია ქერქის გადაკვეთა სიმპლასტის ან აპოპლასტის გავლით, მაგრამ მინერალებმა, რომლებიც აღწევს ენდოდერმას აპოპლასტის მეშვეობით, საბოლოოდ უნდა გადაკვეთონ ენდოდერმული უჯრედების შერჩევითი მემბრანები. ენდოდერმული კედლის წებოვანი კასპარის სარტყელი აჩერებს მინერალების ქერქიდან ჭურჭლოვან ცილინდრში აპოპლასტის მეშვეობით გადასვლას.

კონცეფცია 36.3

წყალი და მინერალები აღწევს ფესვებიდან ყლორტებამდე ქსილემის გავლით

- **ფაქტორები, რომლებიც გავლენას ახდენს ქსილემის წვენის მოძრაობაზე ზევით** წყლის ორთქლის დაკარგვა (ტრანსპირაცია) ამცირებს წყლის პოტენციალს ფოთოლში უარყოფითი წნევის (ძაბვის) შექმნით. წყლის ამ დაბალ პოტენციალს გამოჰყავს წყალი ქსილემიდან. წყლის გადაბმასა და შერწყმას გადააქვს გაწევის ძალა ფესვებში.
- **ქსილემის წვენის ასვლა მოცულობითი ნაკადით: შეჯამება** ქსილემის წვენის მოძრაობა გრავიტაციის საწინააღმდეგოდ ტრანსპირაციის მეშვეობით ნარჩუნდება.

კონცეფცია 36.4

მაგვები არეგულირებს ტრანსპირაციის სიჩქარეს

- **ტრანსპირაციის შედეგები ჭკნობასა და ფოთლების ტემპერატურაზე** მცენარეები საოცარი რაოდენობით წყალს კარგავენ აორთქლების შედეგად. თუ დაკარგულ წყალს ფესვებიდან წყლის შესრუტვა არ ჩაანაცვლებს, მცენარე თანდათან წყალს დაკარგავს და დაჭკნება. რადგან აორთქლების შედეგად გაგრილებაც მცირდება, დამჭკნარი მცენარე შეიძლება გადახურდეს.
- **ბაგეები: წყლის დაკარგვის ძირითადი გზა** ბაგეები ხელს უწყობს ფოტოსინთეზს ფოთოლსა და ატმოსფეროს შორის CO_2-ისა და O_2-ის გაცვლით, მაგრამ ეს ფორები ასევე მთავარ როლს თამაშობს აორთქლებისას მცენარეების მიერ წყლის დაკარგვაში. ტურგორული ცვლილებები ჩამკეტ უჯრედებში, რაც (K^+)-ისა და წყლის უჯრედში და უჯრედიდან ტრანსპორტირებაზეა დამოკიდებული, არეგულირებს ბაგეების გახსნის ზომას.
- **ქსეროფიტების ადაპტაციები, რომლებიც ამცირებს აორთქლებას** ბაგეების დაცვა ფოთოლში და სხვა სტრუქტურულ ადაპტაციებში შესაძლებლობას აძლევს ზოგ მცენარეს, გადარჩეს მშრალ პირობებში. სტომების დაცვა ფოთლების შეწევით და სხვა სტრუქტურული ადაპტაციებით ზოგ მცენარეს მშრალ გარემოში გადარჩენის საშუალებას აძლევს.

კონცეფცია 36.5

ორგანული საკვები ნივთიერებების გადაადგილება ფლოემით

- **შაქრის წყაროებიდან შაქარში ჩაძირულ ორგანოებამდე მოძრაობა** ზრდასრული ფოთლები შაქრის ძირითადი წყაროა, თუმცა შაქარში ჩაძირული ორგანოები, როგორიცაა ბოლქვები, შეიძლება ასევე იყოს შაქრის წყაროები გარკვეულ სეზონებში. განვითარებადი ფესვები და მცენარის თავები შაქარში ჩაძირული ორგანოების რამდენიმე მაგალითია. ფლოემის შევსება და დაცლა დამოკიდებულია საქაროზის აქტიურ ტრანსპორტირებაზე. საქაროზის თანატრანსპორტირება მიმდინარეობს (H^+)-თან ერთად, რომელიც დიფუზირდება იმ თანაფარდობით, რომელსაც პროტონული ტუმბოები ქმნის.
- **წნევის ნაკადი: გადაადგილების მექანიზმი ფარულთესლოვან მცენარეებში** შაქრის მიწოდება საცრისებრი მილის წყაროს ბოლოში და გამოტანა შაქარში ჩაძირული ორგანოს ბოლოში ინარჩუნებს წნევის სხვაობას, რომელიც მილში წვენის დინებისთვისაა აუცილებელი.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშეფასება

1. ქვემოთ მოცემულიდან, რომელი არ თამაშობს როლს მცენარეული უჯრედის მიერ წყლის მიღებაში?
   ა. გარშემომყოფი ხსნარის წყლის პოტენციალის (Ψ) გაზრდა;
   ბ. უჯრედზე მისი კედლის მიერ განხორციელებული წნევის შემცირება;
   გ. ნივთიერებათა მიღება უჯრედის მიერ;
   დ. ციტოპლაზმის წყლის პოტენციალის (Ψ) შემცირება;
   ე. მცენარეული უჯრედის გარშემომცველ ხსნარზე ძაბვის გაზრდა.

2. ბაგეები იხსნება, როცა ჩამკეტი უჯრედები:
   ა. გრძნობს ფოთლის ჰაეროვან ბალიშებში ნახშირორჟანგის ზრდას;
   ბ. იხსნება ტურგორული წნევის დაკლების გამო;
   გ. უფრო მეტად იბერება (K^+)-ის შემოდინების გამო, რასაც წყლის ოსმოსურად შემოსვლა მოჰყვება;
   დ. ხურავს აქვაპორინებს, რითაც წყლის შემოსვლას უშლის ხელს;
   ე. აგროვებს წყალს აქტიური ტრანსპორტირებით.

3. ქვემოთ მოცემულიდან, რომელი არ არის ტრანსპირაციის-გადაბმის-დაჭიმვის მექანიზმის ნაწილი ქსილემის წვენის ზევით მოძრაობაში?
   ა. წყლის დაკარგვა მეზოფილური უჯრედებიდან, რაც იწვევს მეზობელი უჯრედებიდან წყლის მოლეკულების გადაქაჩვას;
   ბ. აორთქლების ძალის გადანაცვლება წყლის ერთი მოლეკულიდან მეორეში, რაც წყალბადის ბმებისგან გამოწვეული გადაბმის გამო ხდება;
   გ. ტრაქეიდებისა და ქსილემის ჭურჭლების ჰიდროფილური კედლები, რომლებიც წყლის სვეტს გრავიტაციის ძალის საწინააღმდეგოდ ინარჩუნებს;
   დ. წყლის აქტიური გადატუმბვა ფესვების ქსილემაში;
   ე. მეზოფილური უჯრედების ზედაპირის აპკში წყლის პოტენციალის შემცირება ტრანსპირაციის გამო.

4. ქვემოთ მოცემულიდან, რომელში არ მოიაზრება აქტიური ტრანსპორტირება მემბრანების გავლით?
   ა. მინერალური საკვები ნივთიერებების მოძრაობა აპოპლასტიდან სიმპლასტამდე;
   ბ. შაქრის მოძრაობა მეზოფილური უჯრედებიდან საცრისებრი მილის უჯრედებში სიმინდის მცენარეში;
   გ. შაქრის მოძრაობა საცრისებრი მილის ერთი ნაწილიდან მეორემდე;
   დ. (K^+)-ის მიღება ჩამკეტი უჯრედების მიერ ბაგეების გახსნისას;
   ე. მინერალური საკვები ნივთიერებების გადასვლა ფესვის ქერქის უჯრედებში.

5. ფლოემის წვენის მოძრაობა შაქრის წყაროდან შაქარში ჩაძირულ ორგანომდე
ა. ხდება საცრისებრი მილის უჯრედების აპოპლასტის გავლით;
ბ. ამ მოძრაობას შეუძლია შაქრის გადაადგილება ფესვში შენახული სახამებლის დაშლის ადგილიდან განვითარებად მიწისზედა ორგანოებამდე;
გ. იგივეა, რაც ქსილემის წვენის მოძრაობა ძაბვის ან უარყოფითი წნევის გამო;
დ. დამოკიდებულია წყლის აქტიურ ამოტუმბვაზე საცრისებრ მილებში წყაროს ბოლოში;
ე. ძირითადად, ხდება დიფუზიის შედეგად.

6. მოსავლის პროდუქტიულობა ეცემა, როცა ფოთლები ჭკნობას იწყებს, ძირითადად იმის გამო, რომ:
ა. დამჭკნარი ფოთლების ქლოროფილი იშლება;
ბ. დასუსტებული მეზოფილური უჯრედები ფოტოსინთეზის პროცესს ვერ ახორციელებს;
გ. ბაგეები იხურება, რაც უშლის ხელს ფოთოლში ნახშირორჟანგის შესვლას;
დ. ფოტოლიზი, ფოტოსინთეზის წყლის დაშლის ნაწილი, ვერ განხორციელდება, თუ მცენარეში წყლის დეფიციტია;
ე. ნახშირორჟანგის დაგროვება ფოთოლში ფოტოსინთეზისთვის აუცილებელ ენზიმებს დევნის.

7. წარმოიდგინეთ, რომ ხეს ცოცხალ ტოტს აჭრით და ტოტის მოჭრის ადგილას ზედაპირს გამადიდებელი შუშით ათვალიერებთ. პოულობთ ჭურჭლოვან ქსოვილს და აკვირდებით სითხის ზრდად წვეთს, რომელიც მოჭრილი ზედაპირიდან გამოიყოფა. ეს სითხე ალბათ არის
ა. ფლოემის წვენი;
ბ. ქსილემის წვენი;
გ. გუტაციის წვენი;
დ. ტრანსპირაციის ნაკადის სითხე;
ე. ეს სითხე მთლიანად შედგება არაჭურჭლოვანი უჯრედების ვაკუოლური წვენისგან.

8. რომელი სტრუქტურა ან განყოფილება არ არის მცენარის აპოპლასტის ნაწილი?
ა. ქსილემის ძარღვის ლუმენი;
ბ. საცრისებრი მილის ლუმენი;
გ. მეზოფილური უჯრედის კედელი;
დ. გადამცემი უჯრედის კედელი;
ე. ფესვის ბუსუსის უჯრედის კედელი.

9. ქვემოთ მოცემულთაგან, რომელი არ არის ადაპტაცია, რომელიც ზრდის ფესვების მიერ წყლისა და მინერალების შეწოვას?
ა. მიკორიზა, ფესვებისა და სოკოების სიმბიოზური თანაცხოვრება;
ბ. ფესვის ბუსუსები, რომლებიც ფესვის ბოლოების ზედაპირის ფართობს ზრდის;
გ. ქსილემის ჭურჭლების მიერ მინერალების შერჩევით მიღება;
დ. ქერქის უჯრედების მიერ მინერალების შერჩევით მიღება;
ე. პლაზმოდესმა, რომლებიც ხელს უწყობს სიმპლასტურ ტრანსპორტირებას ფესვის ბუსუსებიდან ენდოდერმამდე.

10. მცენარეული უჯრედი, რომლის ხსნარის პოტენციალი —0.65 მპა-ია, ინარჩუნებს მუდმივ მოცულობას, როცა ხვდება ხსნარში, რომლის ხსნარის პოტენციალი —0.30 მპა-ია და ღია კონტეინერშია. რა ვიცით ამ უჯრედის შესახებ?
ა. უჯრედს აქვს წნევის პოტენციალი +0.65 მპა.
ბ. უჯრედს აქვს წყლის პოტენციალი −0.65 მპა.
გ. უჯრედს აქვს წნევის პოტენციალი +0.35 მპა.
დ. უჯრედს აქვს წნევის პოტენციალი +0.30 მპა.
ე. უჯრედს აქვს წყლის პოტენციალი 0 მპა.

ევოლუციური კავშირი

შემონახული ფოთლების ანალიზი გვიჩვენებს, რომ ბაგეების სიმჭიდროვე ფოთლის ფართის ერთ ერთეულზე შემცირდა ბოლო 200 წლის მანძილზე. წარმოადგინეთ ჰიპოთეზა, რომელიც ამ ევოლუციურ ტენდენციას გარემოში ცვლილებებს დაუკავშირებს.

მეცნიერული კვლევა

სონორანის უდაბნოს ფეროკაკტუსი სწორად არ იზრდება. ის დაახლოებით 45 გრადუსის კუთხით იხრება სამხრეთისკენ. გთხოვთ, წარმოადგინოთ ამ ევოლუციური ადაპტაციის ფუნქციის ამხსნელი ჰიპოთეზა. როგორ შეიძლება ამ ჰიპოთეზის გამოცდა?

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

წყლის მოხმარება სერიოზული სოციალური და გარემოს დაცვის საკითხია აშშ-ის მშრალ სამხრეთ დასავლეთ ნაწილში. ბოლო წლებში, იზრდება წყლის ინტენსიურად მომხმარებელი ორნამენტული განაშენიანების კრიტიკა, როგორიცაა გაზონები და გოლფის მწვანე მოედნები. ისინი ხელოვნურად ნარჩუნდება წყლის დინების მიმართულების შეცვლით მდინარეებიდან და წყაროებიდან ან მისი ამოტუმბვით უძველესი მიწისქვეშა წყლის შრეებიდან. უნდა შეზღუდოს ან საერთოდ აკრძალოს თუ არა საზოგადოებამ ასეთ ადგილებში წყლის მოხმარების ეს ფორმა? თუ ამ საკითხის გადაწყვეტის თავისუფლება მესაკუთრეებს უნდა მივანდოთ? დაიცავით თქვენი მხარე ამ დებატებში.

37 მცენარის კვება



▲ სურათი 37.1 მდოგვის ნერგის ფესვები და ზრდის სისტემა.

ძირითადი კონცეფციები

37.1 მცენარის ზრდისა და განვითარების ციკლის უზრუნველსაყოფად კონკრეტული ქიმიური ელემენტები სჭირდება

37.2 მცენარის ზრდისა და გავრცელების უმთავრესი პირობაა ნიადაგის ხარისხი

37.3 მცენარის ზრდაზე ძლიერ გავლენას ახდენს აზოტი

37.4 მცენარის კვება ხშირ შემთხვევაში სხვა ორგანიზმებთან ურთიერთობის საშუალებით ხდება

შესავალი

მცენარეების კვების სისტემა

ენერგიისა და ბიოლოგიური მასალების ურთიერთგაცვლა მუდმივი პროცესია გარემოსა და ცოცხალ ორგანიზმებს შორის. ეკოსისტემის დონეზე მცენარეები და სხვა ფოტოსინთეზური აუტოტროფები ასრულებენ მთავარ როლს – არაორგანული ნივთიერებების ტრანსფორმაციას ორგანულ ნივთიერებებად. თუმცა უნდა აღინიშნოს, რომ აუტოტროფული არ ნიშნავს ავტონომიურს. მცენარეებს სჭირდება სინათლე, რაც ფოტოსინთეზისთვის ენერგიის წყაროა. ორგანული ნივთიერების სინთეზისთვის მცენარეებს ასევე სჭირდება ნედლეული არაორგანული მკვებავი ნივთიერებების სახით: წყალი, მინერალები და ნახშირორჟანგი. ჩვეულებრივ, მცენარე წყალსა და მინერალებს იღებს ნიადაგიდან, ხოლო ნახშირორჟანგის წყარო მცენარისთვის ჰაერია. მრავალძარღვოვანი მცენარის დატოტვილი ფესვები და ყლორტების სისტემა (shoot system) უზრუნველყოფს მცენარის ამ არაორგანული საკვების მარაგის წყაროს ინტენსიურ გამოყენებას (სურათი 37.1).

წინამდებარე სახელმძღვანელოს 36 თავში განხილული იყო მრავალძარღვოვან მცენარეებში წყლის, მინერალების და სხვა ორგანული ნივთიერებების შეწოვისა და მცენარეში მათი მოძრაობის მექანიზმები.ამჟამად, თქვენ უფრო დაწვრილებით გაეცნობით მცენარის კვების სისტემისთვის აუცილებელ პირობებს, აგრეთვე შეისწავლით მცენარის ზოგიერთ კვების ადაპტორებს, რაც ევოლუციის შედეგად ჩამოუყალიბდათ მცენარეებს.

კონცეფცია 37.1

მცენარეებს, ზრდისა და განვითარების სრული ციკლის გასავლელად, სჭირდება კონკრეტული ქიმიური ელემენტები

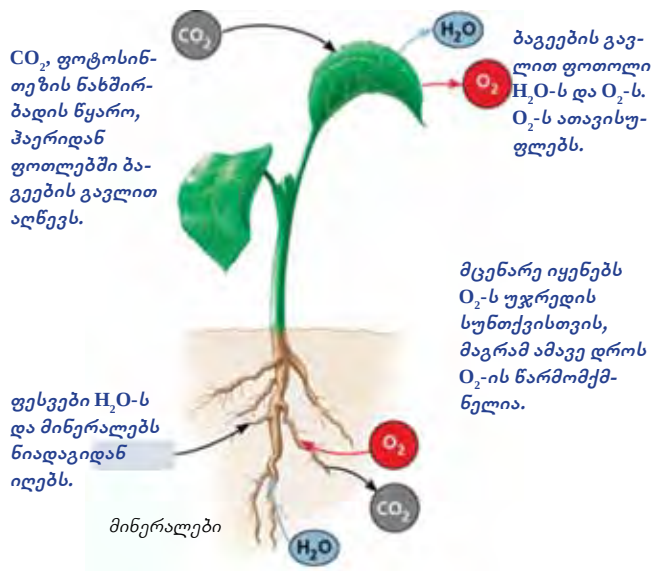
უზარმაზარი მცენარის შეხედვისას შეუძლებელია არ გაიფიქრო: როგორ ხდება ასეთი მასის აღმოცენება ესოდენ მცირე ზომის მარცვლიდან? არისტოტელე ამბობდა, რომ ნიადაგი მცენარეს ზრდისთვის აწვდიდა ნივთიერებებს, ვინაიდან მცენარეები ჩვეულებრივ მიწიდან იზრდებიან. მისი აზრით, ფოთლების მიზანი იყო აყვავებული მცენარის განვითარებადი ნაყოფის დაცვა. მე-17 საუკუნეში ჟან ბაპტისტა ვან ჰელმონტმა ექსპერიმენტი ჩაატარა იმისთვის, რომ დაემტკიცებინა თავისი ჰიპოთეზა – მცენარე ზრდისას შთანთქავს ნიადაგს. მან დარგო მცირე ზომის ტირიფი ქოთანში, რომელშიც მოთავსებული იყო 90.9 კილოგრამი მიწა. ხუთი წლის შემდეგ, მცენარის წონამ 76.8 კილოგრამს მიაღწია, მაგრამ ნიადაგის აწონვის შედეგად დადგინდა, რომ ამ ხნის განმავლობაში, მხოლოდ 0,06 კგ მიწა მოაკლდა ქოთანს. მეცნიერმა დაასკვნა — მცენარე გაზარდა იმიტომ, რომ მას მუდმივად რწყავდნენ.

ერთი საუკუნის შემდეგ, ინგლისელმა ფიზიოლოგმა სტეფან ჰეილსმა ეს აზრი თავისი თეორიით ჩაანაცვლა. მისი აზრით — „მცენარეების ზრდასა და განვითარებას უმეტესწილად ჰაერი განაპირობებს, ვინაიდან საკვებ ნივთიერებებს ის ჰაერიდან იღებს“.

სამივე ჰიპოთეზაში თავისი წილი სიმართლეა: მცენარის ზრდისთვის აუცილებელია ნიადაგი, წყალი და ჰაერი (სურათი 37.2). მცენარეები ნიადაგიდან იღებენ **მინერალურ საკვებსა** და აუცილებელ ქიმიურ ელემენტებს არაორგანული იონების სახით. მცენარეები ისრუტავენ აზოტს, მაგალითად, აზოტის ნიტრატების სახით (NO_3^-), თუმცა მინერალურ საკვებს მცენარის მთლიანი მასის ჩამოყალიბებაში მხოლოდ მცირე წვლილი შეაქვს. უნდა აღინიშნოს, რომ მცენარის 80-90%-ს შეადგენს წყალი და მცენარეები იზრდებიან ძირითადად თავიანთი უჯრედების ცენტრალური ვაკუოლში წყლის დაგროვების

გზით. წყალი ასევე წარმოადგენს საკვებს, რომელიც მცენარეს აწვდის წყალბადის ატომების უდიდეს ნაწილს და ასევე ჟანგბადის ატომებს გარდაქმნის რა მათ ფოტოსინთეზის შედეგად ორგანულ შემადგენლობად (იხილეთ სურათი 10.4).

თუმცა, ისიც ცხადია, რომ მცენარის მიერ შეწოვილი წყლის მხოლოდ მცირე ნაწილი აწვდის ატომებს ორგანულ მოლეკულებს. მაგალითად, გაანგარიშებულია, რომ სიმინდის მიერ შთანთქმული წლის 90% ტრანსპორტირებისას (მცენარის ძარღვოვან სისტემაში მოძრაობის დროს) იკარგება. მცენარეში ამ პროცესის შემდეგ დარჩენილი წყალი სამ ფუნქციას ასრულებს: ის მოქმედებს როგორც მიკროელემენტების გამხსნელი, ხელს უწყობს უჯრედების ზრდასა და გამრავლებას და უჯრედებს გაფუებულ მდგომარეობაში (by keeping cells turgid) ამყოფებს, რაც რბილი ქსოვილის შენარჩუნებას უწყობს ხელს. თუ მცენარის წონაზე ვისაუბრებთ, უნდა აღვნიშნოთ, რომ მცენარის ორგანულ მასალის ძირითადი ნაწილი არ წარმოიქმნება წყლისა და ნიადაგში არსებული მინერალებისგან, არამედ ჰაერიდან შთანთქმული ნახშირორჟანგისაგან (CO_2).



▲ *სურათი 37.2* ***მცენარის მიერ საკვები მასალების/ნივთიერებების შთანთქმა: მიმოხილვა.*** *ნახშირორჟანგის, ჟანგბადის (O_2) და წყლის, ასევე მინერლებისგან, მცენარე ქმნის მთელ თავის ორგანულ მასალას. იხილეთ სურათი 36.2.*

წყლის შემცველობა მცენარეში შეიძლება გავზომოთ, თუ ავწონით მცენარეს მანამ, სანამ მას წყალმომარაგებას შევუწყვეტთ და შევადარებთ მისი სრული გახმობის შემდეგ დარჩენილ მასას. ასევე შესაძლებელია დავადგინოთ უკვე გამხმარი მცენარის ნარჩებებში არსებული ქიმიური შემადგენლობა. გამხმარი მცენარის წონის 96% შეადგენს ორგანული ნივთიერებები, ხოლო არაორგანული ნივთიერებები — დანარჩენ 4%. ორგანული მასალის დიდი ნაწილი ნახშირწყლები და უჯრედების კედლის ცელულოზაა/უჯრედისია. აქედან გამომდინარე, ნახშირწყალბადის შემადგენლობა – ნახშირბადი, ჟანგბადი და წყალბადი ხმელი მცენარის შემადგენელი ელემენტების უდიდეს ნაწილს შეადგენს. ვინაიდან ზოგიერთი ორგანული მოლეკულა შეიცავს აზოტს, გოგირდს ან ფოსფორს, მცენარეც, რასაკვირველია, შედარებით დიდი რაოდენობით შეიცავს აღნიშნულ ელემენტებს.

მაკროელემენტები და მიკროელემენტები

მცენარის არაორგანულ ნივთიერებათა შორის ორმოცდაათზე მეტი ქიმიური ელემენტია დადგენილი, მაგრამ ყველა ელემენტი როდია მნიშვნელოვანი მცენარის ზრდა-განვითარებისთვის. ქიმიური ელემენტი მცენარისთვის აუცილებელია იმ შემთხვევაში, თუ ის ხელს უწყობს მცენარის ზრდის სრული ციკლის შესრულებას და გამრავლებას. მცენარის ქიმიური შემადგენლობის შესწავლის დროს ჩვენ უნდა განვასხვავოთ ელემენტები, რომლებიც **აუცილებელია** და ელემენტები რომლებიც არა აქვთ სასიცოცხლო მნიშვნელობა, მაგრამ მაინც მცენარის შემადგენლობაში ფიქსირდება. მცენარეში არსებული ქიმიური ელემენტები, გარკვეულწილად, მიუთითითებენ ნიადაგის შემადგენლობაზეც. მცენარეები, რომლებიც ბუნებრივი წიაღისეულის საბადოების ტერიტორიაზე იზრდებიან, ხშირ შემთხვევაში შეიცვენ მაგ: ოქროს ან ვერცხლს, მაგრამ ამ ელემენტებს, მცენარის კვების თვალსაზრისით, არანაირი ფუნქცია არ აქვთ.

მცენარის ზრდა-განვითარებისთვის აუცილებელი ელემენტების დასადგენად, მეცნიერებმა გამოიყენეს **ჰიდროპონიკის მეთოდი** (hydroponic culture), როდესაც მცენარეს გაზრდა ნიადაგის გარეშე, მხოლოდ მინერალებით ხდება (სურათი 37.3). ასეთი კვლევების საშუალებით დაადგინეს 17 ელემენტი, რაც აუცილებელია ყველა მცენარისთვის (ჩამონათვალი იხილეთ **ცხრილში 37.1** მომდევნო გვერდზე).

აუცილებელი ელემენტებიდან, ცხრა საკვები **მაკროელემენტია**, ვინაიდან მცენარეებს ისინი დიდი რაოდენობით სჭირდება. ჩამოთვლილთაგან, პირველი ექვსი ძირითადი შემადგენელი ორგანული ელემენტია, რომლებიც მცენარის სტრუქტურას ქმნის: ნახშირბადი, ჟანგბადი, წყალბადი, აზოტი, ფოსფორი და გოგირდი. სხვა მაკროელემენტებია კალიუმი, კალციული და მაგნიუმი.

დანარჩენი რვა აუცილებელი ელემენტი ცნობილია როგორც **მიკროელემენტები**, ვინაიდან მცენარეები მათ მცირე ოდენობით იღებენ. ასეთ ელემენტებს მიეკუთვნება; ქლორი, რკინა, მაგნიუმი, ბორი, თუთია, სპილენძი, ნიკელი და მოლიბდენი. მცენარეებში მიკროელემენტები ასრულებენ ე.წ. ალგებრული დანამატის ფუნქციას, რაც ფერმენტების რეაქციის არაპროტეინული სახის დამხმარებას ნიშნავს (იხილეთ მე-8 თავი). მაგალითად, რკინა ციტოქრომის მეტალოკომპონენტია, ცილა, რომელიც ქლოროპლასტისა და მიტოქონდრიების ელექტრონ-ტრანსპორტულ გზაში მონაწილეობს.

ეს განპირობებულია იმით, რომ საკვები მიკროელემენტები ძირითადად კატალიზატორის როლს ასრულებენ, რაც მცენარეებს ძალიან მცირე რაოდენობით სჭირდებათ. მაგ. მიკროელემენტი მოლიბდენი იმდენად მცირე რაოდენობითაა საჭირო, რომ თუ გამხმარი მცენარის მასალაში 60 მილიონ წყალბადის ატომია, ამ იშვიათი ელემენტის – მოლიბდენის —

სურათი 37.1
კვლევის მეთოდი ჰიდროპონული კულტურა

გამოყენება

ჰიდროპონულ კულტურაში მცენარე მინერალების ხსნარზე ნიადაგის გარეშე იზრდება. ჰიდროპონული კულტურის ერთ-ერთი გამოყენებაა მცენარისთვის საჭირო მინერალების დადგენა.

მეთოდები

მცენარის ფესვები მოთავსებულია ჰაერით მომარაგებულ, კონკრეტული მინერალების შემცველ ხსნარში. წყლის აერაცია ამარაგებს ფესვებს უჯრედული სუნთქვისთვის საჭირო ჟანგბადით. კონკრეტული მინერალი, მაგ, პოტასიუმი, შეიძლება ამოვიღოთ, რომ გავიგოთ რამდენად სჭირდება ის მცენარეს.



კონტროლი: *ყველა მინერალის შემცველი ხსნარი*

ექსპერიმენტი: *პოტასიუმის გარეშე ხსნარი.*

შედეგები

თუ ამოღებული მინერალი საჭიროა, თავს იჩენს მინერალური ნაკლებობის სიმპტომები, მაგალითად რდის დათრგუნვა და ფოთლების გაუფერულება. სხვადასხვა ელემენტების ნაკლებობა სხვადასხვა სიმპტომებით ხასიათდება, რომლებიც შეიძლება გამოვიკვლიოთ, რომ დავადგინოთ ნიადაში საჭირომინერალების ნაკლებობა.

მხოლოდ 1 ატომი შეიძლება აღმოვაჩინოთ. თუმცა ისიც ხაზგასმით უნდა განვაცხადოთ, რომ თუნდაც ერთი ელემენტის, როგორიცაა მოლიბდენი, ან სხვა ნებისმიერი მიკროელემენტის ნაკლებობამ შეიძლება მცენარე დაასუსტოს და საბოლოოდ გაანადგუროს კიდეც.

მინერალების დეფიციტის სიმპტომები

მინერალების დეფიციტის სიმპტომები ნაწილობრივ დამოკიდებულია მკვებავი ელემენტის ფუნქციაზე. მაგალითად, მაგნიუმის ნაკლებობა, რაც ქლოროფილის შემადგენელი ნაწილია, იწვევს მცენარის ფოთლების გაყვითლებას და ცნობილია როგორც ქლოროზი. ზოგჯერ მინერალების ნაკლებობა და სიმპტომებს შორის ურთიერთდამოკიდებულება არაპირდაპირია. მაგალითად, რკინის ნაკლებობამ შეიძლება გამოიწვიოს ქლოროზი მიუხედავად იმისა, რომ ქლოროფილი არ შეიცავს რკინას. ეს ხდება იმიტომ, რომ რკინის იონებს საჭიროებს კოფაქტორი ქლოროფილის სინთეზის ფერმენტული პროცესის ერთ-ერთი ეტაპისთვის.

მინერალების დეფიციტის სიმპტომები, ასევე, დამოკიდებულია მკვებავი ელემენტის არა მარტო ფუნქციაზე, არამედ მის მობილობაზე მცენარეში. იმ შემთხვევაში, თუ მკვებავი ელემენტი თავისუფლად მოძრაობს, სიმპტომები პირველ რიგში გამოვლინდება მცენარის ძველ ორგანოებში, ვინაიდან ახალგაზრდა, ზრდის პროცესში მყოფი ქსოვილები უფრო ძლიერ უმკლავდებიან საკვები ელემენტების ნაკლებობას. მაგალითად, მაგნიუმი შედარებით მობილური ელემენტია და დიდ ხანს რჩება მცენარის ნორჩ ფოთლებში. აქედან გამომდინარე, მაგნიუმის ნაკლებობის პირველი სიმპტომები – ქლოროზი, თავდაპირველად, მცენარეს შედარებით უფრო ადრეულ ფოთლებზე გამოჩნდება. პრეფერენციული გადანაწილების მექანიზმი ფლოემაში წყაროდან მიზნისკენ მიმართული ტრანსლოკაციაა, რადგან მინერალები საქაროზის საშუალებით მოძრაობს ზრდის პროცესში მყოფ ქსოვილებში **(იხ. სურათი 36.18)**.

ნაკლებად მობილური მინერალის დეფიციტი, პირველ რიგში, გავლენას ახდენს მცენარის ახლადწამოზრდილ ნაწილებზე, ხოლო ზრდადასრულებული ნაწილები ახერხებენ შეინარჩუნონ ასეთი სახის მინერალები დეფიციტის დროს. მაგალითად, რკინა მიეკუთვნება ისეთი ელემენტების რიცხვს, რომლებიც მცენარეში თავისუფლად არ გადაადგილდება და რკინის დეფიციტი, პირველ რიგში, იწვევს ახლადწამოზრდილი ფოთლების გაყვითლებას, ხოლო შემდეგ ძველ ფოთლებზე ახდენს გავლენას.

აზოტის, ფოსფორისა და კალიუმის ნაკლებობა ხშირია მცენარეებში. მიკროელემენტების ნაკლებობას, ხშირ შემთხვევაში, ნიადაგის შემადგენლობა განაპირობებს და აქედან გამომდინარე, კონკრეტულ გეოგრაფიულ რეგიონების მიხედვით განსხვავდება. მცენარის მინერალური დეფიციტის მიზეზის დადგენა შეუძლია ფიზიოლოგს ან გამოცდილ ფერმერს **(იხ. სურათი 37.4)**. დასმული დიაგნოზის დასასაბუთებლად მცენარისა და ნიადაგის მინერალური შემადგენლობის ანალიზია საჭირო. ჩვეულებრივ, დეფიციტის აღმოსაფხვრელად მინიმალური რაოდენობის მიკროელემენტია საკმარისი. მაგალითად, თუთიის ნაკლებება ხეხილის ხეებში ხშირ შემთხვევაში შეიძლება მინიმუმამდე დავიყვანოთ, თუ თუთიის ლურსმნებს ჩავაჭედებთ მცენარის ღეროში. ზომიერების დაცვა აუცილებელია, ვინაიდან გადაჭარბებული დოზებით მინერალების მიწოდებამ შეიძლება მცენარეების მოწამვლა გამოიწვიოს. ჰიდროპონური მეთოდი მინერალების ოპტიმალურ მიწოდებას უზრუნველყოფს. თუმცა, ეს მეთოდი ფართოდ არ გამოიყენება სოფლის მეურნეობაში, რადგან ჩვეულებრივ ნიადაგზე მოსავლის მოყვანასთან შედარებით, უფრო დიდ ხარჯებთანაა დაკავშირებული.

ცხრილი 37.1 მცენარეებისთვის აუცილებელი ელემენტის ნუსხა

ელემენტი	მცენარისთვის მისაწვდომი ფორმა	მშრალ ქსოვილში მასის %	ძირითადი ფუნქციები
მაკრონუტრიენტები			
ნახშირბადი	CO_2	45%	მცენარის ორგანული ნივთიერებების ძირითადი კომპონენტი
ჟანგბადი	CO_2	45%	მცენარის ორგანული ნივთიერებების ძირითადი კომპონენტი
წყალბადი	H_2O	6%	მცენარის ორგანული ნივთიერებების ძირითადი კომპონენტი
აზოტი	NO_3^- NH_4^+	1,5%	ნუკლეინის მჟავების, ცილების, ჰორმონებისა და ქლოროფილის კოენზიმების კომპონენტი
პოტასიუმი	K^+	1,0%	კოფაქტორი, რომელიც ცილების სინთეზში მონაწილეობს; წყლის ბალანსში მონაწილე ძირითადი ხსნადი ნივთიერება; ბაგეების ფუნქციის მმართველი
კალციუმი	Ca^{2+}	0,5%	მნიშვნელოვანია უჯრედის გარსის ფორმირებასა და სტაბილურობაში და მემბრანის სტრუქტურისა და განვლადობის შენარჩუნებაში; აქტივიერბს ზოგ ფერმენტს; არეგულირებს უჯრედის მრავალ რეაქციას სტიმულზე.
მაგნიუმი	Mg^{2+}	0,2%	ქლოროფილის კომპონენტი, აქტივირებს მრავალ ფერმენტს.
ფოსფორი	H_2PO4^- HPO_4^{2-}	0,2%	ნუკლეინის მჟავების, ფოსფოლიპიდების, ატფ-ისა და რამდენიმე ფერმენტის კომპონენტია.
გოგირდი	SO_4^{2-}	0,1%	ცილებისა და კოენ ზიმების კონპონენტი
მიკრონუტრიენტები			
ქლორი	Cl^-	0,01%	საჭიროა ფოტოსინთეზის წყლის დაშლის სტადიისთვის; ფუნქციონირებს წყლის ბალანსში.
რკინა	Fe^{3+} Fe^{2+}	0,01%	ციტოქრომის კომპონენტია; აქტივირებს ზოგ ფერმენტს.
მანგანუმი	Mn^{2+}	0,005%	აქტიურია ამინო მჟავების სინთეზისას, ააქტივებს ზოგ ფერმენტს; საჭიროა ფოთოსინთეზის წყლის დაშლის სტადიისთვის.
ბორი	H_2BO_3	0,002%	ქლოროფილის სინთეზის კოფაქტორია; შეიძლება მონაწილეობდეს ნახშირწყალბადის ტრანსპორტში და ნუკლეინის მჟავების სინთეზში, მონაწილეობს უჯრედის გარსის ფუნქციონირებაში.
ცინკი	Zn^{2+}	0.002%	აქტიურია ქლოროფილიეს ფორმირებაში, ააქტიურებს ზოგ ფერმენტს.
სპილენძი	Cu^+ Cu^{2+}	<0,001%	ჟანგვა-აღდგენისა და ლიგნინის ბიოსინთეზის ფერმენტია
ნიკელი	Ni^{2+}	<0,001%	აზოტის მეტაბოლიზმის ფერმენტების კოგაქტორია.
მოლიბდენი	MoO_4^{2-}	<0,0001%	აუცილებელია აზოტფიქსირებად ბაქტერიასთან სიმბიოზური კავშირისთვის; აზოტის აღდგენის კოფაქტორია.



▲ *სურათი 37.4* ***როგორც უკვე ვნახეთ, სიმინდის ფოთლების დაბოლოებებში ფოსფატის დეფიციტი მოწითალო მეწამული ფერის კვალს ტოვებს, განსაკუთებით კი ნორჩ ფოთლებზე.*** *კალიუმის ნაკლებობა მცენარის ადრეულ ფოთლებზე ნახვრეტების წარმოქმნას, ან საერთოდ გახმობას იწვევს. აზოტის დეფიციტის დროს მცენარის ადრეული ფოთლები ყვითლდება წვეროდან ცენტრის მიმართულებით.*

კონცეფცია ტესტი 37.1

1. როგორ შეიძლება 37.1-ე სურათზე ასახული მოვლენა ავხსნათ ჰეილის ჰიპოთეზის მიხედვით ისე, რომ ამავდროულად არ უარვყოთ ვან ჰელმონტის ჰიპოთეზა.
2. შეიძლება თუ არა მცენარის შემადგენლობაში გამოყოთ სასიცოცხლო ელემენტები და ნაკლებად მნიშვნელოვანი ელემენტები? დაასაბუთეთ.
3. მცენარის ერთი ფოთლის მიხედვით შეიძლება თუ არა მთელი მცენარის მინერალების დეფიციტის დიაგნოზი? დაასაბუთეთ.

კონცეფცია 37.2

მცენარის ზრდა-განვითარებასა და გავრცელებას, უმეტესწილად, ნიადაგი განაპირობებს

კლიმატის გარდა მცენარის ნორმალურად ზრდასა და განვითარებაზე გავლენას ახდენს ნიადაგის შემადგენლობა და სტრუქტურა. ნიადაგის სტრუქტურას ნიადაგში არსებული სხვადასხვა ზომის ნაწილაკების ერთობა ქმნის. ხოლო შემადგენლობა არის ორგანული და არაორგანული ქიმიური ნივთიერებების ნაერთი. მცენარეები, რომლებიც ბუნებრივად იზრდება ამა თუ იმ ტიპის ნიადაგზე, ადაპტაცის შედეგად ეგუება ნიადაგის სტრუქტურასა და შემადგენლობას და მათ შეუძლიათ შეიწოვონ წყალი და ნიადაგიდან მიიღონ ზრდა-განვითარებისთვის საჭირო მინერალური ელემენტები. თავის მხრივ, მცენარეებიც ახდენენ გავლენას ნიადაგზე. ამ საკითხზე დეტალურად გვექნება საუბარი წინამდებარე სახელმძღვანელოში. აღსანიშნავია, რომ ნიადაგისა და მცენარის ურთიერთქმედება ქიმური ციკლის მნიშვნელოვანი ფაქტორია და მასზეა დამოკიდებული ჩვენი პლანეტის ეკოსისტემა.

ნიადაგის სტრუქტურა და შემადგენლობა

წყალი, კლდის ნაპრალებში გაყინვის შედეგად იწვევს კლდის მექანიკურ დაბზარვას. ასევე მჟავას, რომელიც წყალში კარგად იხსნება, შესწევს უნარი იმისა, რომ კლდის ლოდი ქიმიური ზემოქმედებით დაშალოს. ვინაიდან ორგანიზმებს შესწევთ ძალა, მოედონ კლდის ლოდს, მათ შეუძლიათ დააჩქარონ კლდის დაშლა როგორც ქიმიური, ასევე მექანიკური გზით. ზოგიერთი ორგანიზმი, მაგალითად, სეკრეციული მჟავები (secrete acids) ადვილად შლიან ლოდებს. ნაპრალებში წამოზრდილი მცენარის ფესვებიც იწვევენ კლდის მექანიკურ მსხვრევას. შედეგად ვიღებთ **ნიადაგის შრეს** (topsoil), რომელიც შეიცავს კლდის ნაწილაკებს, ცოცხალ ორგანიზმებსა და ლპობის შედეგად მიღებულ მასას (ნეშომპალას — *humus* – ორგანული მასალის ლპობის შედეგად მიღებულ ნარჩენებს).

ნიადაგის შრეები და მისი სრული სრუქტურა კარგად ჩანს ნიადაგის ვერტიკალურ ჭრილში, ან ღრმა ორმოში **(იხ. სურთი 37.5)**. ნიადაგის ზედა შრე, რომელსაც ასევე უწოდებენ **იარუსს** (horizon), მდიდარია ორგანული მასალებით და აქედან გამომდინარე, მნიშვნელოვანია მცენარის ზრდა-განვითარებისთვის.



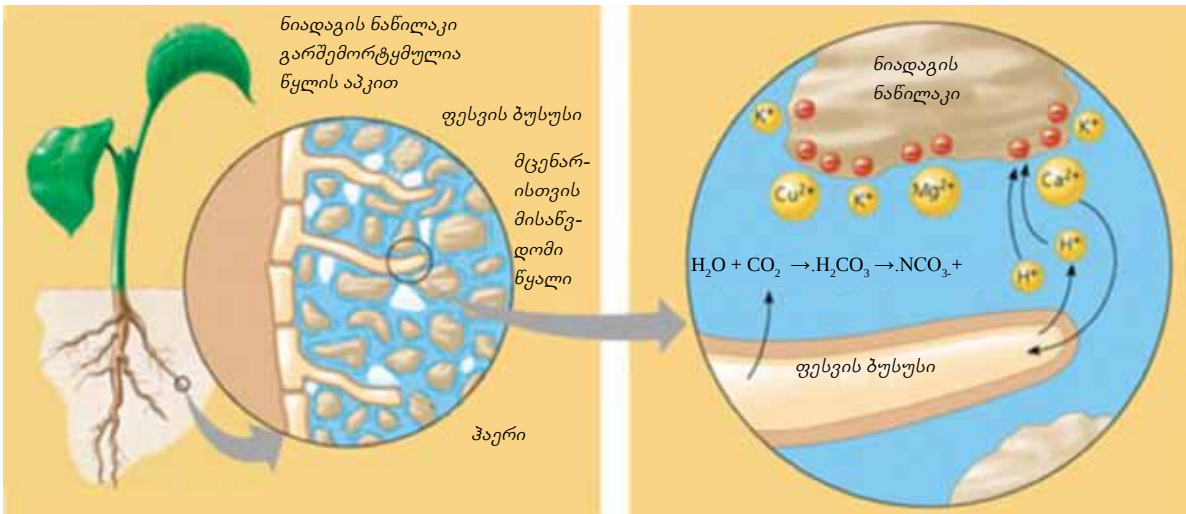
ნიადაგის ზედა შრის სტრუქტურა დამოკიდებულია შემად-

(ა) ა იარუსი ნიადაგის ზედა ფენაა, ის შედგება სხვადასხვა მასალის დაშლილი ქვებისგან, ცოცხალი ორგანიზმებისგან და დაშლილი ორგანული მასალისგან

(ბ) ა იარუსი შეიცავს გაცილებით ნაკლებ ორგანულ ნივთიერებას, ვიდრე ბ იარუსი და ნაკლებად იფიტება.

(გ) ბ იარუსი შეიცავს დაშლილ ქვებსა და ნიადაგის ზედა ფენებისთვის "მშობელ" მასალას წარმოადგენს

▲ *სურათი 37.5* ***ნიადაგის იარუსები.*** *მეცნიერი სურათზე აღბეჭდავს ნიადაგის სამ შრეს ან იარუსის ვერტიკალურ ჭრილს.*



(ა) ნიადაგის წყალი. *მცენარეს არ შეუძლია ნიადაგიდან მთელი წყლის ამოწოვა, ვინაიდან წყლის ნაწილი მჭიდროდ დაკავშირებულია ნიადაგის ჰიდროფილურ ნაწილაკებთან. წყალი, რომელიც ნიადაგის ნაილაკებთან ნაკლებად მჭიდროდ დაკავშირებულია, შეიძლება ფესვებით შეითვისოს.*

(ბ) ნიადაგში კატიონედის მიმოცვლა. *წყალბადის იონი (H^+) საკვები ნივთიერებების მისაწვდომობას უზრუნველყოფს დადებითად დამუხტული მინერალების (Ca^{2+}ის მსგავსი კატიონების) გადაადგილებით, რომლებიც მჭიდროდ უკავშირად დამუხტულ ნიადაგის ნაწილაკებს. მცენარეებს შეაქვთ H^+ იონები მათი გამოყოფით ფესვის ბუსუსებიდან და უჯრედული სუნთქვის შედეგად, რომელიც ათავისუფლებს CO_2-ს ნიადაგის ხსნარში, სადაც ის შედის რეაქციაში H_2O-სთან და ქმნის ნახშირმჟავას (H_2CO_3). ამ მჟავის დაშლის შედეგად ნიადაგის ხსნარს H^+ ემატება.*

▲ *სურათი 37.6* ***მიწანარევი წყლისა და მინერალების მიღების პროცესი.***

გენელი ნაწილაკების ზომაზე. ყველაზე ნაყოფიერი ნიადაგები ჩვეულებრივ არის ნეშომპალიანი **თიხნარი** (loams), რომელიც შედგება ქვიშის, ნეშომპალისა და თიხისგან. ასეთ ნიადაგში საკმაო რაოდენობითაა წვრილდისპერსული ნაწილაკები, რომლებიც ხელს უწყობენ ნიადაგში მინერალებისა და წყლის შეკავებას. თუმცა, ნაყოფიერ ნიადაგში ასევე არის უხეში ნაწილაკები, რომლებიც ნიადაგშიჟანგბადის შესასვლელ სივრცეს ქმნიან, რაც მცენარის ფესვებს ჟანგბადით მომარაგებას უზრუნველყოფს. თუ ნიადაგი კარგად არ იწოვს წყალს და თუ წყალი თავისუფლად არ მოძრაობს ნიადაგში, ამან შესაძლოა გამოიწვიოს ფესვების კვდომა, ვინაიდან საჰაერო სივრცე ამ შემთხვევაში წყლით იფარება და ასეთ ნიადაგში ადვილად მრავლდება ობი, რაც ასევე აზიანებს მცენარის ფესვებს. აღნიშნული საფრთხე ხშირად ემუქრება ოთახის მეცენარეებს, რადგან ნიადაგი ზედმეტი მორწყვისგან მუდმივად ნოტიოა და ფესვებს კარგად ვერ მიეწოდება ჟანგბადი.

ნიადაგის შემადგენლობაში შედის ორგანული ნივთიერებები, ისევე, როგორც მინერალები. ნიადაგის ზედა შრეში დიდი რაოდენობის ორგანიზმი ბინადრობს.

ნიადაგის ზედა შრის ერთი ჩაის კოვზში დაახლოებით 5 მილიარდი ბაქტერიაა, რომლებიც თანაცხოვრობენ სოკოს, წყალმცენარისა და სხვა ერთუჯრედიან ორგანიზმებთან ერთად, მწერები, მიწის ჭიები, ნემატოდებისა და მცენარის ფესვების ჩათვლით. ყველა ეს ორგანიზმი გავლენას ახენს ნიადაგის ფიზიკურ და ქიმიურ პროცესებზე. მაგალითად, მიწის ჭია მოძრაობისას ხელს უწყობს ნიადაგში ჰაერის მოძრაობას, ხოლო მისი ლორწოვანა ნიადაგის ნაწილაკების შემკვრელ ფუნქციას ასრულებს. ამასთანავე, უნდა აღინიშნოს, რომ ბაქტერიების მეტაბოლიზმის შედეგად იცვლება ნიადაგის მინერალური შემადგენლობა. მცენარის ფესვებიც ასევე გავლენას ახდენენ ნიადაგის შემადგენლობასა და სტრუქტურაზე. მაგალითად, ისინი იცავენ ნიადაგს ეროზიისგან და ორგანული მჟავების გამოყოფით მათ შეუძლიათ ნიადაგის pH სისტემაზე მოახდინონ გავლენა.

ნიადაგის ზედა შრის აუცილებელი კომპონენტია ნეშომპალა, რომელიც შედგება გახრწნილი ორგანული მასალისგან, რაც, თავის მხრივ, სოკოების და ბაქტერიებს მკვდარ ორგანიზმებზე, ჩამოცვენილ ფოთლებზე და სხვა ორგანულ ნარჩენებზე „მუშაობის“ შედეგად წარმოიქმნება. ნეშომპალა თიხის ნაწილაკებს შეკვრის საშუალებას არ აძლევს და ამით წარმოიქმნეა ფხვიერი მიწა, რომელიც კარგად ინარჩუნებს წყალს, მაგრამ ამავდროულად უზრუნველყოფს ფესვების აერაციას. ნეშომპალა ასევე არის მინერალური საკვების/მიკროელემენტების წყარო, რომელიც ეტაპობრივად ნიადაგს უბრუნდება მიკროორგანიზმების მიერ ორგანული მასალის დაშლის შედეგად.

ძლიერი წვიმის შემდეგ, წყალი ნიადაგის მსხვილი ბელტებიდან ადვილად იცლება, ხოლო ნიადაგი ალაგ-ალაგ ინარჩუნებს წყალს, ვინაიდან წყალს იზიდავს უარყოფითად დამუხტული თიხის ზედაპირი და ნიადაგის სხვა ნაწილაკები. წყლის ერთი ნაწილი ისე მჭიდროდ ეწებება ნიადაგის ნაწილაკებს, რომ მცენარეები ვერ ახერხებენ მის შეწოვას. აქედან გამომდინარე, მცენარეები მხოლოდ იმ წყლის მარაგს იწოვენ, რომელიც ნაკლებადაა ნიადაგთან შეწებებული **(იხ. სურათი 37.6)**. ეს არ არის სუფთა წყალი, მაგრამ ნიადაგის ხსნარი, რომელიც შეიცავს მინერალებს იონების სახით. მცენარის ფესვებს სწორედ ასეთი ნარევის შეწოვის უნარი აქვთ.

იმისთვის, რომ ფესვებმა შეისრუტონ, მინერალური

იონები, გამოდევნილი უნდა იყონ ნიადაგის ნაწილაკებისგან მიწანარევ ხსნარში. უარყოფითად დამუხტული იონები (ანიონები), როგორიცაა ნიტრატი (NO_3^-), ფოსფატი ($H_2PO_4^-$) და სულფატი (SO_4^{2-}) – მჭიდროდ არ ეწებება უარყოფითად დამუხტულ ნიადაგის ნაწილაკებს და აქედან გამომდინარე, მათი გამოდევნა ნიადაგიდან ადვილად მიმდინარეობს. თუმცა, ძლიერი წვიმისა და მორწყვის დროს, ასეთი სახის იონები სწრაფად ხვდება გრუნტის წყლებში და ამით მცენარისთვის ნაკლებად ხელმისაწვდომნი ხდებიან. დადებითად დამუხტული იონები (კათიონები) – როგორიცაა კალიუმი (K^+), კალციუმი (Ca^{2+}) და მაგნიუმი (Mg^{2+}) – მჭიდროდ ეკვრიან ნიადაგის ნაწილაკებსა და ზედაპირს და აქედან გამომდინარე, ალბათობა იმისა, რომ ისინი გრუნტში ჩაირეცხონ, ნაკლებია. მინერალური კათიონების შეწოვა ხდება მას შემდეგ, რაც ისინი იხსნება ნიადაგში H^+ სახით. ამ პროცესს ეწოდება კათიონების გაცვლის პროცესი, რასაც ხელს უწყობს მცენარის ფესვები, რომლებიც ახდენენ H^+ დამატებას ნიადაგის ხსნარზე **(იხ. სურათი 37.6 ბ)**.

ნიადაგის კონსერვაცია და ეკოლოგიურად მდგრადი სოფლის მეურნეობა

საუკუნეები სჭირდება ნიადაგის ნაყოფიერ მასად გადაქცევას. ნაყოფიერი ნიადაგი წლების მანძილზე კლდის დაშლისა და ორგანული მასალების აკუმულირების შედეგია. თუმცა ადამიანის მიერ არასწორად წარმართულმა საქმიანობამ ნაყოფიერი ნიადაგი შეიძლება უნაყოფოდ სულ მცირე დროში გადააქციოს. მაგალითად, 1930-იან წლებში ამერიკის შეერთებული შტატების სამხრეთ დასავლეთში მდებარე ზეგანი ეკოლოგიური და ადამიანის უბედურების ადგილად გამოცხადდა, ვინაიდან ის რამდენიმე წელიწარში უდაბნოდ იქცა. მანამ, სანამ ფერმერები დასახლდებოდენ, ეს ტერიტორია დაფარული იყო მწვანე ბალახით და ნიადაგის საფარიც შენარჩუნებული იყო მიუხედავად ხანგრძლივი გვალვებისა და წვიმებისა, რაც რეგიონის ეკოსისტემისთვის დამახასიათებელი იყო. თუმცა, მე-19 საუკუნის ბოლოს და მე-20 საუკუნის დასაწყისში ტერიტორია ფერმერთა საკუთრებად გადაიქცა. ფერმერებმა დაიწყეს ხორბლის მოყვანა. ისინი ასევე მეცხოველეობას მისდევდნენ. ეს ტერიტორია დღეისთვის დაშლილია ქარებისგან, ხოლო მთავარი პრობლემა ისაა, რომ ზედიზედ გვალვიანი წლებისა და ქარების შედეგად ნიადაგის საფარის დიდი ნაწილი საერთოდ გაქრა. ფერმერები იძულებულნი გახდნენ, მიეტოვებინათ ტერიტორია. ჯონ სტაინბეკის ნაწარმოებში „რისხვის ნაყოფი“ ნათლადაა აღწერილი ამერიკის ამ ნაწილში მცხოვრები ხალხის ცხოვრება.

ნიადაგის კონსერვაციაზე რომ ეზრუნათ, ნიადაგის ნაყოფიერება და ეკოლოგიურად მდგრადი პროდუქტიულობა არ დაირღვეოდა.

იმისთვის, რომ გავიგოთ, რას ნიშნავს ნიადაგის კონსერვაცია, ჩვენ უნდა გვახსოვდეს, რომ სოფლის მეურნეობა მხოლოდ ადამიანის ხელით შეიძლება წარიმართოს. ტყეებში, ველზე და ჩვენი პლანეტის ეკოსისტემის სხვა სივრცეებში, მინერალური მიკროელემენტები ჩვეულებრივ გახრწნილი ორგანული მასალის შედეგად ხვდება ნიადაგში, ხოლო როდესაც ფერმერები იღებენ მოსავალს, სასიცოცხლო ელემენტები ქიმიურ ციკლს წყდება და მხოლოდ ერთ ტერიტორიაზე ლოკალიზდება. ზოგადად რომ ვთქვათ, სოფლის მეურნეობა აღარიბებს ნიადაგის მინერალურ შემადგენლობას. 1000 კილო ხორბლის მოყვანისთვის ნიადაგი 20 კილოგრამ აზოტს, 4კგ ფოსფორს და 4,5კგ კალიუმს კარგავს. ყოველ წელს ნიადაგის ნაყოფიერება მცირდება, თუ არ მოხდა სასუქით ნიადაგის ნაყოფიერების გაზრდა. სასუქებს შორისაა აზოტი, ფოსფორი და კალიუმი.

ნათესები უფრო მეტი რაოდენობის წყალს ისრუტავს, ვიდრე ბუნებრივად ამოსულ მცენარეებს სჭირდებოდათ და აქედან გამომდინარე, ფერმერი იძულებულია, დამატებით მორწყას მოსავალი. სასუქის დამატებისას და მორწვისას საჭიროა ზომიერება და ზრუნვა ნიადაგის ეროზიის თავიდან ასაცილებლად – ეს სამი ფაქტორი დიადაგის კონსერვაციის მნიშვნელოვანი ელემენტია. ნიადაგის კონსერვაციის შემდეგი ეტაპია ნიადაგის განახლება, რაც, თავის მხრივ, ნიშნავს გამოფიტული ნიადაგისთვის სამეურნეო ნაყოფიერების დაბრუნებას. მსოფლიო სამეურნეო დანიშნულების მიწების 30% დაბალი ნაყოფიერებით ხასიათდება, რაც გამოწვეულია ნიადაგის ქიმიური დაბინძურებით, მინერალების ნაკლებობით, მაღალი მჟავიანობით, სიმლაშის დონის გაზრდისა და ცუდი დრენაჟირებით.

სასუქი

ნიადაგის ნაყოფიერების გაზრდა სასუქით ჯერ კიდევ პრეისტორიული დროიდან დაიწყეს მიწათმოქმედებმა, შეამჩნიეს რა, რომ იმ ტერიტორიაზე, სადაც საქონელი ძოვდა (და ძოვის დროს ნაკელს ტოვებდა), ბალახი უფრო ხასხასა იყო და უფრო სწრაფად იზრდებოდა. დღეისთვის განვითარებულ სახელმწოფოებში, ფერმერთა უმრავლესობა იყენებს ქარხნული წესით დამზადებულ, მინერალებით გამდიდრებულ სასუქს. ასეთი სახის სასუქი მდიდარია აზოტით, ფოსფორითა და კალიუმით. სამეურნეო სავარგულების უმეტესობა მაკროელემენტების ნაკლებებით ხასიათდება. სასუქი სამციფრა კოდითაა მარკირებული – ე.წ. N–P–K ratio, რომელიც მიუთითებს სასუქში ამ სამი ელემენტის პროპორციაზე. მაგ: სასუქი, რომელიც მარკირებულია კოდით „15-10-15“ მიუთითებს, რომ მასში აზოტის (ამონიუმის ან ნიტრატის სახით) შემცველობა 15%, ფოსფორის შემცველობა — 10% (ფოსფორის მჟავის სახით) და კალიუმის შემცველობა 5% (მინერალური კალიუმის მჟავის სახით).

ნაკელი, fishmeal და კომპოსტი ე.წ. „ორგანული“ სასუქია, რადგან ისინი ბიოლოგიური წარმოშობისაა და შეიცავენ ორგანული მასალის დაშლის შედეგად მიღებულ ნაწილაკებს. სანამ მცენარეს სასუქის სახით მივაწოდებთ ასეთ მასას, საჭიროა ორგანული მასალის არაორგანულ ელემენტებად გარდაქმნა, რაც მცენარის ფესვების მიერ ადვილად შეიწოვება. ორგანული სასუქით ან ქიმიური შემადგენლობის სასუქის ნიადაგზე მოხვედრის შემდეგ მცენარე მინერალებს ჩვეულებრივ ერთნაირად იღებს, თუმცა უნდა აღინიშნოს, რომ ორგანული სასუქი ეტაპობრივად გამოყოფს მინერალებს, ხოლო ქარხნული წესით დამზადებული სასუქი სწრაფად

შეიწოვება და დიდხანს არ რჩება დიადაგში. ზედმეტი ოდენობის მინერალები, რომელსაც არ იღებს მცენარე, ხშირ შემთხვევაში, გამოუყენებელი რჩება და მორწყვისა და წვიმის შედეგად გრუნტში ირეცხება. აქვე უნდა აღვნიშნოთ, რომ ეს მინერალები გრუნტის წყლებს უერთდება და აბინძურებს ტბებსა და მდინარეებს.

აგრონომები ცდილობენ მიაღწიონ მაღალმოსავლიანობას სასუქის ნაკლები დოზით მოხმარების პირობებში. ერთ-ერთი თეორიის მიხედვით, გენეტიკურად უნდა შეიქმნას „ჭკვიანი“ მცენარეები, რომლებიც ფერმერს „აცნობებენ“ ნიადაგში მკვებავი ელემენტების ნაკლებობის შესახებ და ამით აცილებული იქნება მოსალოდნელი საფრთხე – მცენარის დაღუპვა (იხ. სურათი 37.7). ასეთი წესით გამოყვანილი მცენარეების ერთი ნაირსახეობა იყენებს პრომოუტერს (სპეციფიკური ნუკლეოტიდური თანმიმდევრობა Dნმ-ის მოლეკულაში, რომელიც უკავშირდება რნმ პოლიმერაზას და ამოიცნობს რნმ-ის ტრანსკრიპციის საწყის წერტილს), რაც სწრაფად ახდენს რიბო ნუკლეინის მჟავის პოლიმერაზს (ფერმენტი, რომელიც ხელს უწყობს გენეტიკური ინფორმაციის დათვლას), როდესაც მცენარის ქსოვილში იწყება ფოსფორის შემცველობის შემცირება.

ეს პრომოუტერი პირდაპირ კავშირშია რეპორტერ გენთან, რომელიც თავის მხრივ, იწვევს ცისფერი პიგმენტის გამომუშავებას ფოთლების უჯრედებში. როდესაც ასეთი მცენარის ფოთლები ცისფერ შეფერილობას იღებს, ფერმერი ხვდება, რომ დროა, დაამატოს ფოსფატის შემცველი სასუქი.



ფოსფორის ნაკლებობა არ არის



ფოსფორის დეფიციტ იწყება



ფოსფორის დეფიციტი კარგად გამოხატულია

▲ *სურათი 37.7* ***„ჭკვიანი“ მცენარის მიერ მინერალების დეფიციტის დეკლარირება.***

მცენარეების ზოგიერთი ნაირსახეობა გენეტიკურად მოდიფიცირებულია, რითაც მცენარე აცნობებს ფერმერებს მოსალოდნელი საფრთხის შესახებ (იგულისხმება საკვები ელემენტების ნაკლებობა). მაგალითად, ლაბორატორული კვლევების შედეგად დადგინდა, რომ მცენარე არაბიდოფზისი ცისფერ შეფერილობას იღებს ფოსფატის ნაკლებების დროს.

იმისთვის, რომ ფერმერმა გონივრულად დაამატოს სასუქის ოდენობა ნიადაგს, მან უნდა იცოდეს ნიადაგის pH პირობები, რადგან სწორედ ეს ახდენს გავლენას კათიონთა ცვლაზე და მინერალების ქიმიურ ფორმაზე. მიუხედავად იმისა, რომ ზოგჯერ შეიძლება სასიცოცხლო მნიშვნელობის ელემენტები საკმაო რაოდენობით იყოს ნიადაგში, მცენარეები შეიძლება მაინც განიცდიდნენ „შიმშილს“, რადგან ეს მინერალები მჭიდროდ არიან მიწებებულნი ნიადაგის ნაწილაკებს, ან ისეთი ქიმიური ფორმა აქვთ მიღებული, რომ მცენარის ფესვების მიერ ვერ ხერხდება მათი შეწოვა. ნიადაგის pH პირობების რეგულირება რისკთანაა დაკავშირებული;

H+ კონცენტრაციის შეცვლამ შეიძლება ერთი მინერალის ხელმისაწვდომობა გაზადროს, მაგრამ შეამციროს მეორე მინერალის შეწოვის შესაძლებლობა. მაგალითად, pH8 პირობებში, მცენარეს შეუძლია მიიღოს კალციუმი, მაგრამ რკინის მიღება სრულიად შეუძლებელია. ნიადაგის pH პირობები უნდა შეესაბამებოდეს ნათესის მინერალურ მოთხოვნილებებს. თუ ნიადაგი ძლიერ ტუტოვანია, სულფატის დამატებით შემცირდება pH. მაღალი მჟავიანობის ნიადაგი შეიძლება ნორმალურ მდგომარეობამდე დავიყვანოთ, თუ მას გავამდიდრებთ კალციუმის კარბონატით ან კალციუმის ჰიდრატით.

მაღალი მჟავიანობის ნიადაგებზე, განსაკუთრებით ტროპიკულ ტერიტორიებზე, უდიდეს პრობლემას წარმოადგენს ის, რომ დაბალი pH დროს ალუმინი იშლება და მცენარის ფესვებისთვის ტოქსიკური ხდება. მცენარეების ზოგიერთი ნაირსახეობა ეგუება ნიადაგში ალუმინუმის მაღალ შემცველობას ორგანული ანიონების სეკრეციის გზით, რაც ფაქტობრივად ხელს უშლის ალუმინს, შეაღწიოს ფესვებში და შედეგად უვნებელია მცენარისთვის.

ირიგაცია

მცენარის ზრდა-განვითარებისთვის სასიცოცხლო მნიშვნელობა აქვს წყალს. მორწყვის შედეგად უდაბნო შეიძლება ბაღად გადაიქცეს, მაგრამ სოფლის მეურნეობა წყალმცირე რეგიონებში შესაძლოა წყლის რესურსების უხვად გამოყენება გამიწვიოს და საბოლოო ჯამში, სავალალო შედეგამდეც კი მიიყვანოს ეკოსისტემა. მაგალითად, აშშ-ს სამხრეთ-დასავლეთ შტატებში ირიგაციის შედეგად მდინარეებისგან პატარა ნაკადულები დარჩა. მეორე პრობლემა ისაა, რომ წყალმცირე ტერიტორიაზე ირიგაციის შედეგად ნიადაგი შეიძლება ისე დამლაშდეს, რომ სრულიად უნაყოფო გახდეს. მორწვის შემდეგ წყალი ორთქლდება ნიადაგიდან და ნიადაგში რჩება მარილები, რომლებიც ნიადაგის ხსნარში არსებულ (soil solution) წყლის პოტენციალს უფრო ნეგატიურს ხდის, აქედან გამომდინარე, მცირდება ნიადაგიდან ფესვების მიმართულებით წყლის-პოტენციალის გრადიენტი (იხილეთ თავი 36).

მსოფლიოში იზრდება მოსახლეობის როდენობა და ამასთან ერთად იზრდება სასოფლო-სამეურნეო სავარგულების ფართობიც. ირიგაციის ახალი მეთოდების გამოყენებით შეიძლება მოხერხდეს სარწყავი წყლის მარაგთან დაკავშირებული პრობლემები და ასევე თავიდან აცილებულ იქნას ნიადაგის დამლაშება. აშშ-ს დასავლეთ შტატებში ე.წ. წვეთოვანი ირიგაციის მეთოდს იყენებენ, რაც წყლის აორთქლებას ამცირებს. ასევე აღსანიშნავია ის ფაქტი, რომ ბოტანიკოსებს მცენარეთა ისეთი ნაირსახეობები გამოჰყავთ, რომლებიც არ საჭიროებენ დიდი ოდენობით წყალს.

ეროზია

აშშ-ში, ყოველ წელს, ათასობით ჰექტარი მიწის ზედაპირი იშლება ქარებისა და წყალდიდობების შედეგად. ერო-

ზიის პროცესის შეჩერება შესაძლებელია, თუ მოხდება ხეების დარგვა, რომლებიც ქარსაცავის ფუნქციას შეასრულებენ, ასევე, მთის ფერდობებზე სასოფლო-სამეურნეო ნარგავების ტერასული განლაგება, სტრუქტურირებული კულტივაციის მეთოდის დანერგვა, რაც იქნება მიწის საფარის შენარჩუნების გარანტია **(იხ. სურათი 37.8)**. იონჯის და ხორბლის ნათესები მიწის ზედაპირისთვის შესაფერის დამცავ საფარს ქმნიან სიმინდთან და სხვა ერთწლიან სასოფლო-სამეურნეო კულტურებთან შედარებით.



▲ *სურათი 37.8* ***ნიადაგის სტრუქტურული კულტივაცია.*** *ვისკონსინის შტატში მთის ფერდობების კულტივაცია ნათესების წრიული სტრუქტურიზებული დათესვით ხდება და არა მთის ფერდობზე პარალელური რიგების მიხედვით. ასეთი სახის სტრუქტურული კულტივაცია ძლიერი წვიმების შედეგად მიწას ეროზიისგან იცავს (ვინაიდან წყალი პირდაპირი ნაკადით ვერ ჩამოედინება ფერდობებიდან).*

ნიადაგი განახლებადი რესურსია, თუ მას სწორად დავამუშავებთ. ფერმერებს მრავალი წლის განმავლობაში ექნება შესაძლებლობა, ასეთ ნიადაგზე მოიყვანონ უხვი მოსავალი. მიწის მართვის მიზანია, ეკოლოგიურად **მდგრადი სოფლის მეურნეობის** ჩამოყალიბება, რომელიც გულისხმობს მიწათმოქმედების სხვადასხვა მეთოდის დანერგვას, რათა უზრუნველყოფილი იყოს ეკოლოგიური უსაფრთხოება და უხვმოსავლიანობა.

ნიადაგის მელიორაცია

მსოფლიოში არსებული ტერიტორიების დიდ ნაწილში ნიადაგი ვერ იქნება გამოყენებული სასოფლო-სამეურნეო დანიშნულებით, ვინაიდან, ნიადაგი დაბინძურებულია, ან გრუნტის წყლებში ტოქსიკური მძიმე მეტალებისა და ორგანულ მომწამვლელ ნივთიერებებს შეიცავს. ტრადიციულად, ნიადაგის მელიორაცია არაბიოლოგიური ტექნოლოგიებით ხორციელდება, როგორიცაა დაბინძურებული ნიადაგის საფარის აღება, მაგრამ ეს პროცესი დიდ ხარჯებთანაა დაკავშირებული და ხშირ შემთხვევაში, აზიანებს ლანდშაფტს. ახალი მეთოდი, ე.წ **ფიტორემედიაცია** არის ბიოლოგიური ტექნოლოგია, რომელიც არ იწვევს ნიადაგის დაშლას და ამასთანავე, არ არის დაკავშირებული დიდ ხარჯებთან. ამ ტექნოლოგიის წყალობით, მცენარეები ისრუტავენ ნიადაგის დამაბინძურებელ ნივთიერებებს და ახდენენ მათ კონცენტრირებას მცენარის ისეთ ნაწილში, რომელიც ადვილად შეიძლება მოსცილდეს მცენარეს და გატანილ იქნას ეკოლოგიური კატასროფის ადგილიდან. მაგალითად, ალპურ პენიკრესს (alpine pennycress - Thlaspi caerulescens)

სხვა მცენარეებთან შედარებით, 300-ჯერ მეტი რაოდენობის თუთიის აკუმულირება შეუძლია თავის ყლორტებში. ასეთი მცენარეები სასიცოცხლო მნიშვნელობისაა ისეთი ტერიტორიებისთვის, რომლებიც დაბინძურებულია სამთო სამუშაოების, ბირთვული იარაღის საცდელი ოპერაციების შედეგად. ფიტორემედიაცია არის ბიორემედიაციის ყველზე მეტად გავრცელებული ტექნოლოგიაა, რომელთა შორის ასევე არის პროკარიოტები და ზოგჯერ ერთუჯრედიანი ორგანიზმებიც, რომლებიც ახდენენ დაბინძურებული ნიადაგების დეტოქსიფიკაციას (იხილეთ წინამდებარე სახელმძღვანელოს 27-ე და 55-ე თავი).

კონცეფცია შესწი 37.2

1. ჩამოთვალეთ ჯანმრთელი ნიადაგისთვის დამახასიათებელი თვისებები;
2. განმარტეთ ფრაზა „სასარგებლო ნივთიერებების სიჭარბე“ მცენარეების მორწყვისა და სასუქით მომარაგების კონტექსტში.

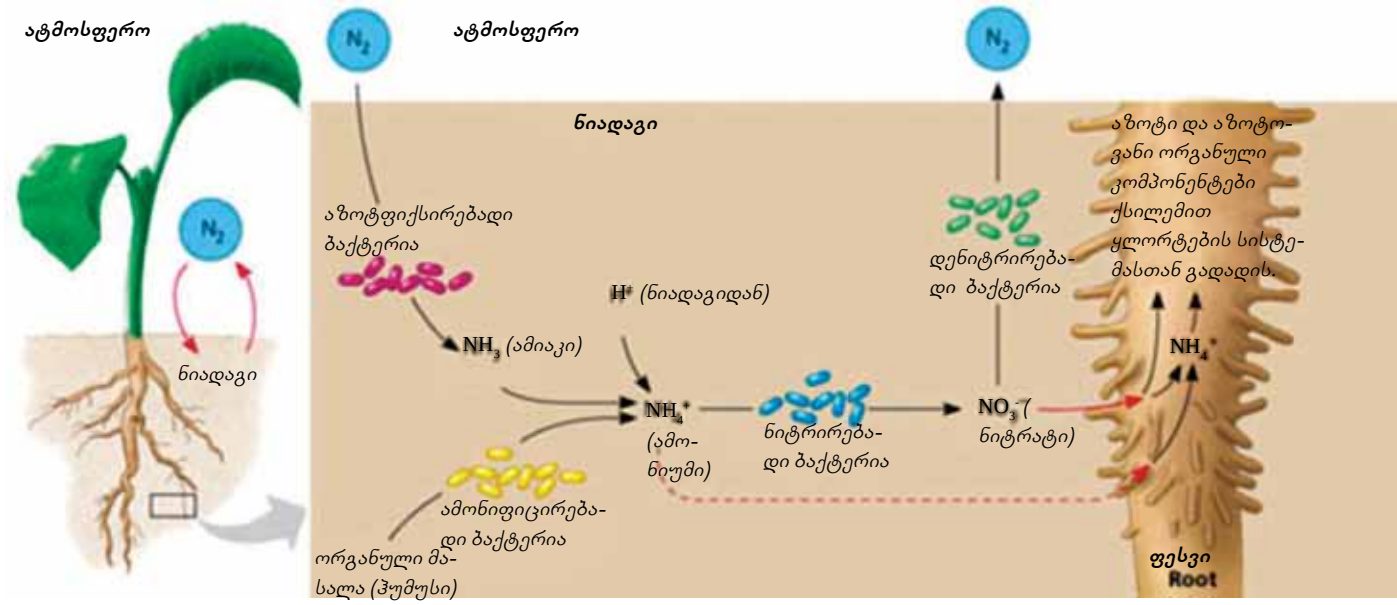
კონცეფცია 37.3

აზოტს მცენარის ზრდა-განვითარებისთვის უდიდესი მნიშვნელობა აქვს

მინერალურ ელემენტებს შორის აზოტს უდიდესი მნიშვნელობა აქვს მცენარის ზრდისა და უხვმოსავლიანობის თვალსარისით. მცენარეებისთვის აუცილებელია აზოტი, რომელიც შეიცავს ცილებს, ნუკლეინ მჟავებს, ქლოროფილსა და სხვა მნიშვნელოვან ორგანულ მოლეკულებს.

ნიადაგის მაქცირია და აზოტის მარაგი

რაოდენ გასაკვირიც არ უნდა იყოს, ატმოსფეროს დაახლოებით 80%-ს აზოტი შეადგენს, თუმცა მცენარეები მაინც აზოტის უკმარისობას განიცდიან. ატმოსფერული აზოტი აირია N_2 და ამ სახით მცენარეებისთვის ხელმისაწვდომი არ არის. იმისთვის, რომ მცენარემ შეითვისოს აზოტი, საჭიროა აზოტის გარდაქმნა ამონიუმად (NH_4^+) ან ნიტრატად (NO_3^-). სხვა მინერალებისგან განსხვავებით, ნიადაგში არსებული NH_4^+ და NO_3^- არ არის კლდოვანი მასის დაშლის შედეგად წარმოქმნილი მინერალი. ასეთი მინერალების წყარო არის მიკრობების მიერ დაშლილი ნეშომპალა (humus). ასეთ მიკ-



▲ *სურათი 37.9* ***ნიადაგის ბაქტერიის როლი მცენარეების მიერ აზოტის ათვისების დროს.*** *ამონიუმი მცენარეებისთვის ხელმისაწვდომი ხდება ორი ტიპის ბაქტერიის წყალობით: ბაქტერიათა ერთი ტიპი (აზოტმაფიქსირებელი) ახდენს ატმოსფეროში არსებული აზოტის N_2 დაჭერას, ხოლო მეორე ახდენს ორგანული მასალის დაშლას (ამონიფიცირებული ბაქტერია). მიუხედავად იმისა, რომ მცენარეები ამონიუმის ნაწილს ნიადაგიდან იღებენ, ისინი ძირითადად ისრუტავენ ნიტრატს, რომელსაც ნიტრიფიცირების ბაქტერია გამოიმუშავებს ამონიუმისგან. მცენარეები ნიტრატს კვლავ ამონიუმად აღადგენენ მანამ, სანამ მოხდება აზოტის ორგანულ ნივთიერებებთან ასიმილაცია. ქსილემას გადააქვს აზოტი ფესვიდან მცენარის ღეროებში ნიტრატის, ამონიუმის მჟავისა და სხვა ორგანული ნაერთების სახით (ტრანსპორტირებული ნივთიერებები დამოკიდებულია მცენარის სახეობაზე).*

რობებს შორისაა აზოტბაქტერია (ammonifying bacteria) **(იხ. სურათი 37.9)**.

დაშლის შედეგად, ცილებსა და სხვა ორგანულ ნაერთებში არსებული აზოტი გარდაიქმნება არაორგანულ შემადგენლობად, რომელსაც ხელმეორედ იყენებენ მცენარეები მინერალების სახით. აზოტის ნაწილი იკარგება, როდესაც ნიადაგის მიკრობები, როგორიცაა დენიტრიფიცირებელი ბაქტერია, ახდენს NO_3^--ის გარდაქმნას N_2-ად, და ამ შემთხვევაში, აზოტი ნიადაგიდან ატმოსფეროში გადადის აირის სახით.

თუმცა, სხვა სახის ბაქტერია – ე.წ. აზოტმაფიქსირებელი ავსებს აზოტის მინერალების მარაგს ნიადაგში. ეს ბაქტერია მეტაბოლური პროცესის დროს ატმოსფეროდან აღებულ N_2 გარდაქმნის NH_3 (ამონიუმად), ამ პროცესს **აზოტის ფიქსაცია** ეწოდება. ეკოსისტემაში აზოტის ცირკულაციის რთული პროცესი დეტალურადაა განხილული წინამდებარე სახელმძღვანელოს 54-ე თავში. ამჟამად, ჩვენ ყურადღებას ვამახვილებთ აზოტის ფიქსაციაზე და იმ ეტაპებზე, რაც განაპირობებს მცენარეში აზოტის ასიმილაციას.

დედამიწაზე ცოცხალი არსებების სიცოცხლე დამოკიდებულია აზოტის ათვისებაზე, ამ პროცესს კი მხოლოდ რამდენიმე ბაქტერია მართავს. ასეთი ბაქტერიების ნაწილი თავისუფლად ბინადრობს ნიადაგში, ხოლო დანარჩენები მცენარის ფესვებში თანაცხოვრობს სიმბიოზური კავშირების საშუალებით (ამ სიმბიოზური კავშირების შესახებ ინფორმაციას დეტალურად გაეცნობით წინამდებარე სახელმძღვანელოს მომდევნო ნაწილში). ატმოსფერული აზოტის (N_2) ამონიუმად (NH_3) გარდაქმნის პროცესი რთული და მრავალეტაპიანია, მაგრამ ჩვენ შეგვიძლია აზოტის მიღების პროცესი მარტივად აღვწეროთ, თუ ვისაუბრებთ რეაგენტებსა და პროდუქტებზე:

$$N_2 + 8e^- + 8H^+ + 16ATP \rightarrow 2NH_3 + H_2 + 16ADP + 16Pi$$

ნიტროგენაზების ფერმენტული კომპლექსი კატალიზდება ერთიანი თანმიმდევრული რეაქციის შედეგად, რომელიც ახდენს აირში არსებული აზოტის N_2 გარდაქმნას ამონიუმად NH_3 ელექრონებისა და H+ ის დამატების შედეგად. აღსანიშნავია, რომ აზოტის ფიქსაცია საკმაოდ „ძვირადღირებული“ პროცესია, თუ გავითვალისწინებთ მეტაბოლური ენერგიის ხარჯვას, ბაქტერია ATP-ის რვა მოლეკულას იყენებს ამონიუმის თითოეული მოლეკულის სინთეზისთვის. აზოტის ფიქსატორი ბაქტერია მრავალადაა ორგანული მასალით მდიდარ ნიადაგში რაც, თავის მხრივ, უჯრედული სუნთქვის მამოძრავებელი ძალაა და ATP-ის გამომუშავებას უწყობს ხელს.

ნიადაგის ნარევში (soil solution) ამონიუმი იძენს მეორე წყალბადის იონს იმისთვის, რომ შექმნას ამონიუმის იონი (NH_4^+), რომელსაც ადვილად ისრუტავს მცენარე. მაგრამ უნდა აღინიშნოს, რომ მცენარეები აზოტს ძირითადად ნიტრატის სახით იღებენ (NO_3^-) და ასეთი სახით აზოტი წარმოიქმნება ნიადაგში ნიტროფიცირების ბაქტერიის მიერ, რომელიც ახდენს ამონიუმის მჟავად გადაქცევას **(იხ. სურათი 37.9)**. მას შემდეგ, რაც აზოტს მცენარის ფესვები შეიწოვენ, მცენარის ფერმენტები აზოტს კვლავ ამონიუმად გარდამქნიან და სხვა ფერმენტების მიერ ის უერთდება ამინომჟავებს და სხვა ორგანულ ნაერთებს. მცენარეთა უმრავლესობაში აზოტი

ფესვებში სინთეზირების შემდეგ ქსილემის საშუალებით ნიტრატის ან სხვა ორგანული შენაერთის სახით მცენარის ფესვებიდან ყლორტებში გადადის.

ნათესლეში ცილების შემცველობის გაზრდა

აზოტის შეწოვას მცენარეების მიერ და მის გარდაქმნას ცილებად და სხვა ორგანულ ნივთიერებებად დიდ მნიშვნელობა აქვს ადამიანის კეთილდღეობისთვის, ვინაიდან, ადამიანები ხშირ შემთხვევაში სწორედ ცილების ნაკლებობას განიცდიან. განვითარებად ქვეყნებში ადამიანთა უმრავლესობა მხოლოდ მცენარეული საკვებით საზრდოობს და აქედან გამომდინარე, ცილებს მხოლოდ მცენარეების საშუალებით იღებს. სამწუხაროდ, მცენარეთა უმრავლესობაში ცილების დაბალი შემცველობაა და ასეთ მცენარეებში ცილების შემადგენლობას შესაძლოა აკლდეს ერთი ან მეტი ამინომჟავა, რაც აუცილებელია ადამიანის სრულყოფილი კვებისთვის **(იხ. სურათი 41.10)**. აგრონომების უპირველეს მიზანს წარმოადგენს მცენარეებში ცილების რაოდენობისა და ხარისხის გაზრდა.

მცენარეთა ახალი ჯიშების გამოყვანის შედეგად მეცნიერებმა მიიღეს სიმინდის, ხორბლისა და ბრინჯის სხვადასხვა სახეობა, რომლებიც მდიდარია ცილებით. თუმცა, სწორედ ამ სახეობებს დიდი ოდენობით აზოტი სჭირდება ზრდა-განვითარებისთვის და არსებულ დეფიციტს ქარხნული წესით დამზადებული სასუქით აღიდგენენ. ბიოლოგიური აზოტფიქსატორის მსგავსად, ამონიუმისა და აზოტის ატმოსფერული აზოტისგან წარმოებისას დიდი რაოდენობით ენერგია იხარჯება. სასუქის მწარმოებელი ქარხანა დიდი რაოდენობით საწვავს მოიხმარს. ცილებით მდიდარი ნათესები ისეთ ქვეყნებს სჭირდება, რომლებიც ნაკლებად არიან გადახდისუნარიანი და საწვავისთვის საჭირო ხარჯების დაფარვა ნაკლებად ძალუძთ. მომავალში ახალი კატალიზატორების (მექანიზმი, რომლის მეშვეობით ნიტროგენეზით ხდება აზოტის ფიქსაცია) წყალობით, აზოტის წარმოება ნაკლებ ხარჯებთან იქნება დაკავშირებული.

რამდენიმე წლის წინ, ბიოქიმიკოსებმა დაადგინეს რიზობიუმში (აზოტმაფიქსირებელი ბაქტერიის ნაირსახეობა) ნიტროგენეზის სტრუქტურა და ეს გახდა კატალიზატორის შექმნის მოდელი ქიმიკოსებისთვის. ნათესებში ცილების რაოდენობის გაზრდა ასევე შესაძლებელია სიმბიოზური აზოტფიქსატორის პროდუქტიულობის გაზრდით. ამ პროცესს მომდევნო ნაწილში განვიხილავთ.

კონცეფცია ტესტი 37.3

1. განმარტეთ, რა როლს ასრულებს აზოტმაფიქსირებელი ბაქტერია ადამიანის კეთილდღეობისთვის.

კონცეფცია 37.4

მცენარის მჯვმაჯი სისტემა ხშირ შემთხვევაში სხვა ორგანიზმებთან უშუალო კავშირის დამყარების საფუძველზე მუშაობს

მცენარეთა უმრავლესობას აქვს კვების ადაპტაციის უნარი, რომელიც სხვა ორგანიზმების ჩართვასაც გულისხმობს. ასეთ ურთიერთობათა ორი სახეობაა მუტუალისტური: აზოტის სიმბიოზური ფიქსაცია, რომლის დროსაც ურთიერთქმედებაშია მცენარის ფესვები და ბაქტერია, და მეორე – მიკორიზული: როდესაც ურთიერთქმედებაშია მცენარის ფესვები და სოკოები. ამ ორმხრივად სასარგებლო „ურთიერთობების“ შესწავლის შედეგად მეცნიერებმა დაადგინეს, რომ არსებობს ერთმხრივი და შედარებით უჩვეულო ადაპტაცია – ეპიფიტები, პარაზიტული მცენარეები და ხორცისმჭამელი მცენარეები.

მაქცირის როლი აზოტის სიმბიოზური ფიქსაციის პროცესში

აზოტმაფიქსირებელ ბაქტერიასთან სიმბიოზური ურთიერთქმედება ზოგიერთი მცენარისთვის ასათვისებლად მზა აზოტის მუდმივი წყაროა. სოფლის მეურნეობის თვალსაზრისით რომ განვიხილოთ, ყველაზე მნიშვნელოვანი და ეფექტური სიმბიოზი აზოტმაფიქსირებელ ბაქტერიასა და მცენარეებს შორის ჩანს პარკოსან მცენარეთა ოჯახში: ბარდა, ცერცვი, ლობიო, სოიო, მიწის თხილი, იონჯა და სამყურა.

პარკოსანი მცენარეების ფესვებს ე.წ. **კოჟრები** გასდევს, რომელთა შემადგენლობაში შედის მცენარეული უჯრედები, რომლებიც „ინფიცირებულია“ აზოტფიქსატორი რიზობიუმით („ფესვში მობინადრე ბაქტერია“) **(იხ. სურათი 37.10 ა)**. ამ კვანძებში რიზობიუმის ბაქტერია ბაქტეროიდის ფორმას იღებს, რომელიც ბინადრობს სათესლე ვეზიკულაში, რომელსაც ფესვების უჯრედები ქმნიან **(იხ. სურათი 37.10 ბ)**.

რიზობიუმის ბაქტერიას შეუძლია ატმოსფეროში არსებული აზოტის შესრუტვა და მცენარისთვის მიწოდება ამონიუმის სახით, ხოლო ამონიუმს, როგორც ცნობილია, მცენარე ადვილად ითვისებს **(იხ. სურათი 37.9)**. პარკოსან-რიზობიუმის სიმბიოზის დროს ხდება უფრო სასარგებლო აზოტის გენერირება მცენარისთვის, ვიდრე, ნებისმიერი ქარხნული წესით დამზადებული სასუქის ზემოქმედების შედეგად. ამ სიმბიოზის შედეგად მცენარისთვის საჭირო რაოდენობის აზოტი გამოიყოფა და რაც ყველაზე მთავარია – ფერმერისთვის ეს სრულიად უფასო „მომსახურებაა“. ამარაგებს რა აზოტით პარკოსან მცენარეებს, სიმბიოზური აზოტის ფიქსაციის დროს მნიშვნელოვნად მცირდება სასუქით მომარაგების აუცილებლობა შესაბამის ნათესებში.

მცენარეში ბაქტეროიდები ბინადრობენ არაფოტოსინთე-

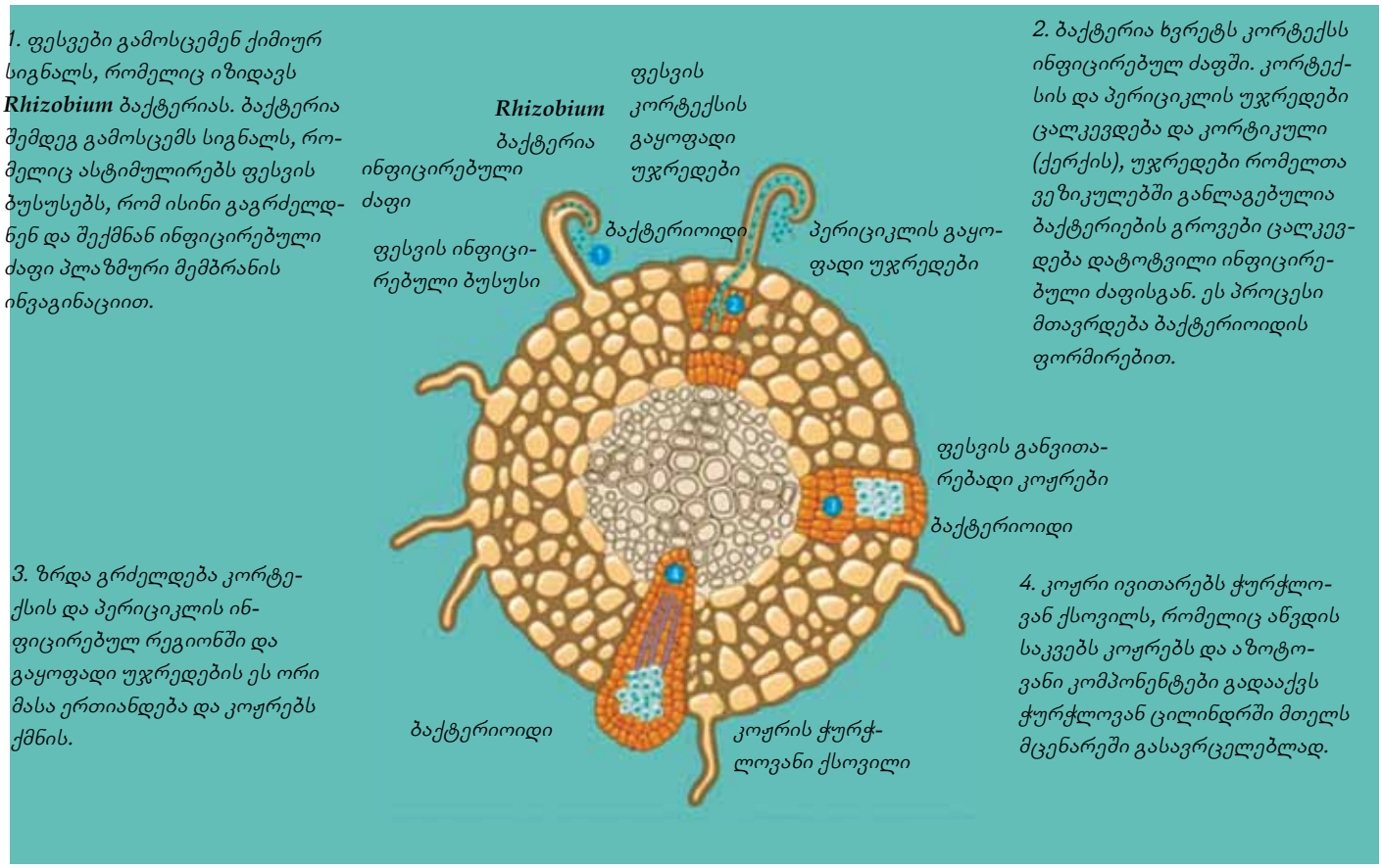


(ა) ბარდისებრთა ფესვი. *ბარდის ფესვებზე გამსხვილება კოჟრებია, რომელშიც ბინადროობს ღჰიზობიუმ ბაქტერია. ბაქტერია აფიქსირებს აზოტს და იღებს მცენარის მიერ მოწოდებულ ფოტოსინთეზის პროდუქტებს.*

(ბ) ბაქტეროიდი სოიოს ფესვის კოჟრებში. *ამ* TEM-*ზე ფესვის კოჟრის უჯრედის ვეზიკულები სავსეა ბაქტეროიდით. მარცხნივ გამოსახული უჯრედები არ არის ინფიცირებული.*

ზურ უჯრედებში, რომელსაც აზოტის ფიქსაციის უნარი აქვს და რომელსაც უჰაერო გარემო სჭირდება. მცენარის გახევებული გარე შრეები ასევე ხელს უშლის გაზების ცვლას. მცენარის ფესვების ზოგიერთი კვანძი მოწითალო ფერისაა, რაც განპირობებულია მოლეკულა ლეგემოგლობინით (რკინის შემცველი ცილა, რომელიც მიჯაჭვულია ჟანგბადზე). ეს ცილა წარმოადგენს ჟანგბადის „ბუფერს", სადაც ინახება თავისუფალი ჟანგბადის კონცენტრატი და საჭიროების შემთხვევაში, მიეწოდება ბაქტერიას ადენოზინტრიფოსფატის გამომუშავებისთვის, რაც აზოტის ფიქსაციისთვის აუცილებელ პირობას წარმოადგენს.

ყველა კოჟრი დაკავშირებულია რიზობიუმის ფილტრთან. იხილეთ **სურათი 37.11**, სადაც აღწერილია, როგორ ხდება ფესვის კოჟრის განვითარება მას შემდეგ, რაც ბაქტერია აღწევს ეგრეთ წოდებულ „ინფექციის ძაფში". პარკოსან მცენარესა და აზოტმაფიქსირებელ ბაქტერიას შორის სიმბიოზური ურთიერთკავშირი მუტუალისტურია, ვინაიდან ბაქტერია აწვდის მცენარეს ფიქსირებულ აზოტს, ხოლო მცენარე, თავის მხროვ, ბაქტერიას ამარაგებს ნახშირწყლებითა და სხვა ორგანული ნივთიერებებით. სიმბიოზური აზოტის ფიქსაციით წარმოქმნილი ამონიუმის დიდი ნაწილის ათვისება ხდება კოჟრში, სადაც ამინომჟავა იქმნება, რო-



▲ *სურათი 37.11* ***სოიოს ფესვების კვანძის/წანაზარდის განვითარება.***

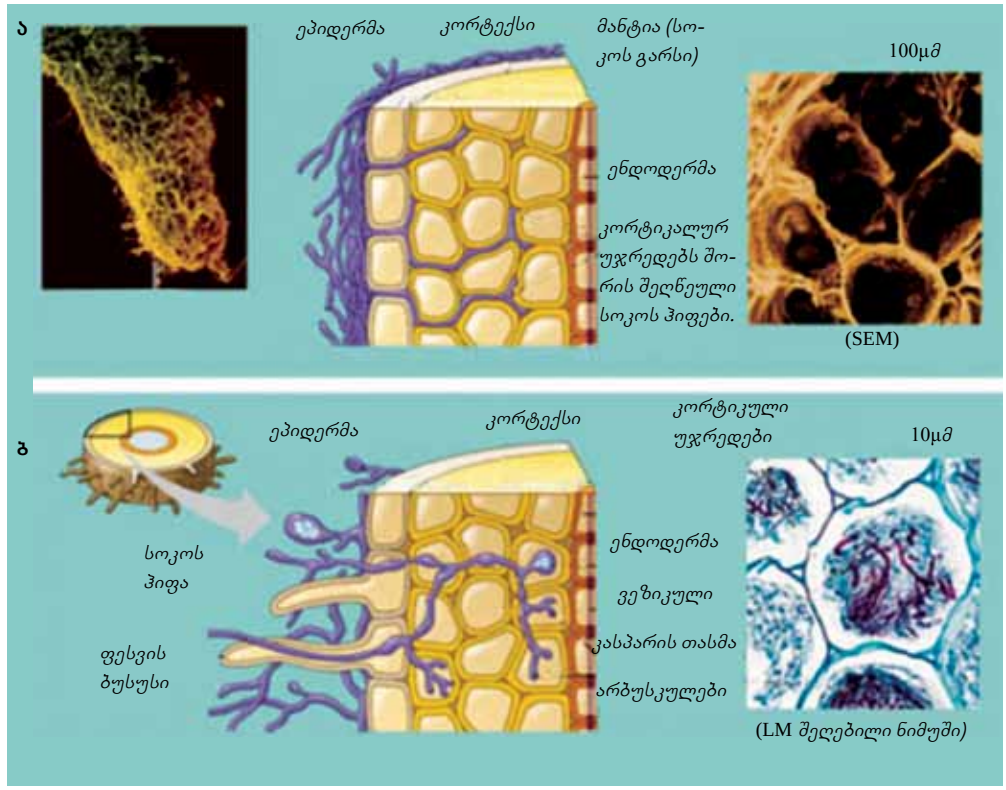
მელიც შემდგომ ყლორტში ტრანსპორტირდება ქსილემის საშუალებით.

მოლეკულური ბიოლოგია და ფესვის კოჟრის ჩამოყალიბება

როგორ ახერხებენ პარკოსანი მცენარეები რიზობიუმის შეცნობას ნიადაგში არსებულ ბაქტერიებს შორის? როგორ ხდება რიზობიუმთან კავშირის შედეგად კვანძის წარმოქმნა? ამ ორ კითხვაზე პასუხის გასაცემად ბიოლოგებმა შეისწავლეს ქიმიური კავშირი ბაქტერიასა და ფესვს შორის. მეცნიერებმა დაასკვნეს — პარტნიორები ერთმანეთის ქიმიურ სიგნალებზე რეაგირებენ კონკრეტული გენის გამომუშავებით, რაც ხელს უწყობს კოჟრის ჩამოყალიბებას.

მცენარე იწყებს კავშირის დამყარებას, როდესაც მისი ფესვები ახდენს მოლეკულების (ფლავონოიდების) სეკრეციას, ხოლო ეს მოლეკულები რეაქციაში შედიან რიზობიუმის უჯრედებთან, რომლებიც ფესვებთან ახლოს თანაცხოვრობენ. სიგნალის სპეციფიკა დამოკიდებულია ფლავონოიდური სტრუქტურის სახესხვაობაზე, ვინაიდან კონკრეტული პარკოსანი მცენარეები ახდენენ ფლავონოიდის სეკრეციას, რომლის აღმოჩენა და შესრუტვა შეუძლია მხოლოდ რიზობიუმის ელემენტებს. მცენარის სასიგნალო სისტემის საშუალებით ხდება გენის მარეგულირებელი ცილის გააქტივება ბაქტერიაში, რომელიც თავის მხრივ ამუშავებს ბაქტერიული გენის – ნოდ კლასტერს იმისთვის, რომ მოხდეს „კვანძური გენის“ გამომუშავება.

ნოდის გენები გამოიმუშავებენ ფერმენტებს, რომლებიც ახდენენ ნოდ ფაქტორების – სპეციფიკური მოლეკულების წარმოქმნის კატალიზებას. ბაქტერიული უჯრედებით სეკრეცირებული ნოდ ფაქტორები ფესვს ატყობინებენ ინფიცირების პროცესის დაწყების აუცილებლობას, რაც თავის მხრივ, რიზობიუმს საშუალებას აძლევს, შეაღწიოს ფესვში და დაიწყოს ფესვის კოჟრის წარმოქმნა. მცენარის მხრიდან რეაგირების პროცესის დასაწყებად საჭიროა მოხდეს ადრეული ნოდულინის გენის აქტივაცია, რაც მიმდინარეობს სიგნა-



(ა) ექტომიკორიზა. *სოკოს მიცელიუმის გარსი ფესვს შიგნით აქცევს. სოკოს ჰიფა გარსიდან ნიადაგში აღწევს, საიდანაც წყალს და მინერალებს იღებს, განსაკუთრებით ფოსფატებს. ჰიფა ასევე ვრცელდება ფესვის კორტექსის უჯრედგარე სივრცეში, და უზრუნველყოფს დიდ ფართობს საკვების მიმოცვლისთვის სოკოსა დამ ის მასპინძელ მცენარეს შორის* (SEM)

(ბ) ენდომიკორიზა. *ფესვის გარშემო არ ხდება მანტის ფორმირება, მაგრამ სოკოს მიკროსკოპული ჰიფები ფესვებში აღწევს. ფესვის კორტექსში, სოკო ქმნის ვრცელ კონაქტს მცენარესთან დატოტვილი ჰიფების საშუალებით, რომლებიც ქმნიან არბუსკულებს, რომლებიც უზრუნველყოფენ საკვების მიმოცვლისთვის უზარმაზარ ფართობს. ჰიფა აღწევს კორტექსის უჯრედების გარსში, მაგრამ ვერ აღწევს პლაზმურ მემბრანაში.*

▲ *სურათი 37.12* ***მიკორიზა.***

ლის ტრანსდუქციის გზით და მასში ე.წ მეორე გენეტიკური ინფორმაციის მოლეკულის როლს Ca_2^+ ასრულებს (იხილეთ წინამდებარე სახელმძღვანელოს მე-11 თავი). ფესვების კოჟრების ჩამოყალიბების პროცესი მოლეკულური ბიოლოგიის სფეროა, მეცნიერები იმედოვნებენ, რომ დაადგენენ, როგორ მოახდინონ რიზობიუმის ათვისება და კოჟრის წარმოქმნა იმ ერთწლიან კულტურებში, რომლებიც ჩვეულებრივ, არ ქმნიან ასეთი აზოტი-ფიქსაციის სიმბიოზურ ურთიერთკავშირს.

სიმბიოზური აზოტის ფიქსაცია და სოფლის მეურნეობა

სიმბიოზური აზოტის ფიქსაცია **სასოფლო-სამეურნეო** თვალსაზრისით უდიდესი მნიშვნელობისაა. ნიადაგზე, სადაც მოჰყავთ სიმინდი, რომელიც არ განეკუთვნება პარკოსანთა ოჯახს, მეორე წელიწადს სასურველია დაითესოს იონჯა ან სხვა პარკოსანი მცენარე, რათა ნიადაგში აღდგეს ფიქსირებული აზოტის კონცენტრაცია. რიზობიუმთან შეერთების უზრუნველსაყოფად პარკოსანი მცენარის თესლს დათესვამდე ასველებენ ბაქტერიების ნარევში ან ბაქტერიების შემცველ მტვერში. პარკოსნის მცენარის მოსავალს ხშირ შემთხვევაში არ იღებენ, არამედ პირდაპირ ნიადაგის კულტივაციის დროს ნიადაგში აყოლებენ, რათა ბელტების ქვეშ დაშლის შედეგად შეიქმნას „მწვანე სასუქი“. ასეთ ნიადაგს თითქმის არ სჭირდება ქარხნული წესით დამზადებული სასუქით გამდიდრება.

პარკოსან მცენარეთა გარდა, სხვა მცენარეებიც შეიცავენ ისეთ არსებებს, რომლებიც სიმბიოზური აზოტის ფიქსაციის საშუალებით არსებობენ. მაგალითად, თხმელასა და ზოგიერთ ტროპიკულ ბალახოვან მცენარესთან თანაარსებობს აქტინომიცეტის ჯგუფის გრამდადებითი ბაქტერია **(იხ. სურათი 27.13)**. ბრინჯი, რომელზეც დიდი მოთხოვნაა მთელ მსოფლიოში, ე.წ. არაპირდაპირი გზით იღებს სარგებელს სიმბიოზური აზოტის ფიქსაციისგან. ბრინჯის დათესვამდე ფერმერებს მოყჰავთ წყლის გვიმრის ნაირსახეობა აზოლა, რომელიც სიმბიოზურ ციანობაქტერიას შეიცავს, რაც ახდენს აზოტის ფიქსაციას და ზრდის ბრინჯის მოსავლის რაოდენობას. ზრდის პროცესში ბრინჯი ეტაპობრივად ანადგურებს აზოლას და ამ ორგანული მასალის დაშლის შედეგად წარმოიქმნება აზოტნარევი სასუქი, რაც ამდიდრებს ბრინჯის ნათესების ნიადაგს.

მიკორიზა და მცენარის კვება

მიკორიზა („სოკოვანი ფესვები“) არის მოდიფიცირებული ფესვები, რომლებიც სოკოებისა და ფესვის მუტუალისტური კავშირის შედეგად ყალიბდება (იხ. სურათი 31.15 და 16.10). სოკო იკვებება საქაროზით, რომელსაც მუდმივად იღებს მცენარისგან. თავის მხრივ კი, სოკოს წყალობით იზრდება იმ ზედაპირის ფართობი, საიდანაც მცენარე ადვილად ისრუტავს წყალს, ხოლო სოკო საჭიროებისამებრ, ნიადაგიდან ივსებს ფოსფატისა და სხვა მინერალების დეფიციტს, რომელსაც შემდეგ მცენარეს აწვდის. მიკორიზა ასევე ახდენს ზრდის ფაქტორის სეკრეციას, რაც თავის მხრივ ხელს უწყობს ფესვების ზრდას.

მიკორიზა არ არის ოდიტი; მას მცენარეთა უმეტესი ნაწილი წარმოშობს. რასაკვირველია, ადრეული მცენარეების ფოსილიზირებული ფესვების შემადგენლობაში არის ნაპოვნი მიკორიზა. დედამიწაზე მილიონობით წლის წინ შესაძლოა ნიადაგი არ იყო მდიდარი მიკროელემენტებით. სოკო მიკორიზა, რომელიც უფრო ეფექტურად იღებს ნიადაგიდან მინერალებს, ვიდრე მცენარე, შეიძლება ასრულებდა მცენარის „დედის“ როლს და კვებავდა მას სასიცოცხლო მიკროელემენტებით. დღევანდელ დღესაც, მცენარეები კარგად ხარობენ იქ, სადაც ნიადაგი მდიდარია მიკორიზით.

მიკორიზას ორი მთავარი სახეობა

სოკოსა და მცენარის სიმბიოზური კავშირის შედეგად შექმნილი მოდიფიცირებული ფესვები ძირითადად ორი ფორმით გვხვდება ბუნებაში: ეკტომიკორიზა და ენდომიკორიზა. **ექტომიკორიზაში**, მიცელიუმი (დატოტვილი ჰიფი (Hyphae); იხილეთ 31-ე თავი) ქმნის მჭიდრო გარსს, ანუ აპკს, რომელიც ფარავს ფესვს მთელ სიგრძეზე **(იხ. სურათი 37.12 ა)**. სოკოს ჰიფი თავს აღწევს ამ გარსიდან და აღწევს მიწაში. შედეგად იზრდება ფესვის გარშემო სივრცე, რაც ხელს უწყობს წყლისა და მინერალების შეწოვას. ჰიფი ასევე აღწევს მცენარის ფესვის ქერქში. ჰიფები არ იჭრებიან ფესვის უჯრედებში, მაგრამ აპოპლასტში ქმნიან ქსელს, ან უჯრედგარე სივრცეს, რაც ხელს უწყობს საკვები ნივთიერების ცვლის პროცესს სოკოსა და მცენარეს შორის. თუ შევადარებთ ჩვეულებრივ „არაინფიცირებულ“ ფესვებს, შევამჩნევთ, რომ ექტომიცორიზის შემცველი ფესვები უფრო მსხვილი, მოკლე და დატოტვილია. მცენარეთა ოჯახების 10% ეკტომიკორიზას წარმომშობი მცენარეა და ამ სახეობათა უმრავლესობა მერქნისებრი მცენარეები არიან როგორიცაა: ფიჭვი, ნაძვი, მუხა, წაბლი, არყი, ტირიფი და ევკალიპტი.

მიკორიზასაგან განხსვავებით, **ენდომიკორიზას** არ აქვს მკვრივი გარსი, რომელიც ფარავს ფესვებს **(იხ. სურათი 37.12 ბ)**. მიკროსკოპის საშუალებით შეგიძლიათ დაინახოთ სოკოვანი ჰიფი, რომელიც ნიადაგიდან პირდაპირ ფესვში შედის. ჰიფი ასევე აღწევს ფესვის უჯრედებში (აქედან მოდის სახელი ენდომიკირიზა). ამისთვის ის შთანთქავს უჯრედის კედლების მცირე ნაწილს, რათა შეძლოს მასში შეღწევა. თუმცა უნდა აღინიშნოს, რომ სოკოს ჰიფი არ იჭრება პლაზმურ მემბრანასა და ფესვის უჯრედის ციტოპლაზმაში. ის იზრდება ფესვის უჯრედის მემბრანის ინვაგინაციის შედეგად შექმნილ მილაკში. ეს პროცესი შეიძლება შევადაროთ ბუშტში თითის ნაზად მიჭერის პროცესს; თითი, ამ შემთხვევაში სოკოს ჰიფია, ხოლო ბუშტის აპკი ფესვის უჯრედის მემბრანა.

მას შემდეგ, რაც სოკოს ჰიფი შეაღწევს მემბრანაში, ზოგიერთი მათგანი ქმნის მკვრივად დატოტვილ სტრუქტურას – არბუსკულს („პატარა ხეები”), რომლებსაც სოკოსა და მცენარეს შორის საკვები ელემენტების ტრანსფერისთვის სასიცოცხლო მნიშვნელობა აქვთ. ჰიფი ასევე ქმნის ოვალურ ვეზიკულებს, სადაც ინახება სოკოს საკვები. შეუიარაღებელი თვალისთვის ენდომიკორიზა არაფრით განსხვავდება „ჩვეულებრივი“ ფესვისგან, რომელსაც მრავალი განშტოება აქვს, მაგრამ მიკროსკოპში ნათლად დავინახავთ სიმბიოზურ კავ-

სურათი 37.13

ყვლეფა: მცენარეების უნიკალური კვებითი ადაპტაცია

ეპიფიტები (პარაზიტული სოკოები)

ეპიფიტი *(ბერძნულად* ***epi*** *–ზე და* ***phyton****- მცენარე) საკუთარ თავს კვებავს, მაგრამ სხვა მცენარეზე იზრდება, როგორც წესი ემაგრება ცოცხალი ხეების ტანსა და ღეროებს. ეფიპიტი წყალსა და მინერალებს წვიმის წყლიდან იღებს, უფრო მეტად ფოთლებიდან და არა ფესვებიდან. ამის მაგალითია ირმის რქა და მრავალი ორქიდეა.*



ეპიფიტი ირმის რქა. *ეს ტროპიკული გვიმრა (გვარი ლატყუცერიუმ) იზრდება დიდ კლდეებზე, ფერდობებზე და ხეებზე. მას ორი ტიპის ფოთლებიანი ტოტები აქვს: დატოტვილი, რომელიც ირმის რქას წააგავს და მრგვალი, რომლებიც ქმნიან გვიმრას ძირთან საყელოს.*

პარაზიტული მცენარეები

ეპიფიტებისგან განსხვავებით, პარაზიტული მცენარეები შაქარს და მინერალებს მათი მასპინძლებისგან იღებენ, თუმცა ზოგი პარაზიტული სახეობა ფოტოსინთეზს აწარმოებს. მრავალ სახეობას აქვს ფესვები, რომლებიც ფუნქციონირებს გაუსტორიის სახით, საკვების მშთანთაქმელის გამონაზარდები, რომლებიც მასპინძელ მცენარეში შეჭრილია.



მისტელი, ფოტოსინთეზის უნარის მქონე პარაზიტი*. მისტელი (გვარი* ***Phoradendron****), რომელსაც არდადეგების დროს კარებზე ამაგრებენ, ბუნებაში მუხისა და სხვა ხეების პარაზიტია.*



აბრეშუმა, ფოტოსინთეზის უნარის არ მქონე პარაზიტი. *აბრეშუმა (გვარი* ***Cuscuta****), ამ ანელოროფიას ნარინჯისფერი ზონარი, საკვებს მანპინძელიდან იღებს. განივ ჭრილზე ნაჩვენებია გაუსტორია, რომელიც მასპინძელის ფლოემაში აღწევს.*



მონოტროპა ფოთოსინთეზის უნარის არ მქონე ***პარაზიტი.*** *ეს სახეობა (****Monotropa uniflora****), რომელსაც ასევე მოჩვენება ყვავილს ეძახიან, საკვებს იღებს მწვანე მცენარეების მუკორიზული ჰიფიდან.*

მასპინძელი მცენარეები

მტაცებელ მცენარეებს აქვთ ფოტოსინთეზის უნარი, მაგრამ აზოტისა და მინერალების გარკვეულ რაოდენობას მწერებისა და სხვა მცირე ცხოველების მოკვლით და მონელებით იღებენ. მტაცებელი მცენარეები ბინადრობენ მჟავე ჭაობებში და სხვა ჰაბიტატში, სადაც აზოტისა და სხვა მინერალების შემცველობა ნიადაგში მცირეა. მწერების სხვადასხვა საჭერი შედგება მოდიფიცირებული ფოთლებისგან, რომლებშიც განლაგებულია საჭმლის მომნელებელი წვენის სეკრეციის უნარის მქონე ჯირკვლები. ცხოველებისთვის საბედნიეროდ ასეთი ადაპტაცია იშვიათობაა.



ვენერას ქოში. *ფოთლის ორი ელექტრულ იმპულსს იღებს მგრძნობიარე ბუსუსებისგან და ნახევარ წამში იხურება. მიუხედავად სახელისა იონაია მუსციპულა როგორც წესი ჭიანჭველებსა და კალიებს იზიდავს და იჭერს.*



მტაცებელი მცენარეები. ***Nepenthes, Sarracenia*** *და სხვა გვარებს აქვთ წყლით სავსე ძაბრები. მწერები იძირებიან და მათ ფერმენტები ინელებს.*



ცვარიანა. *ცვარიანა (ვვარი* ***Drosera****) გამოყოფს წებოვან სითხეს, რომელიც ცვარივით ბზინვარებს. მწერები ეწებება ფოთლის ბუსუსებს და ფოთლის შიგნით ექცევა.*

შირებს, რასაც უდიდესი მნიშვნელობა აქვს მცენარის განვითარებისთვის. ენდომიკორიზა უფრო გავრცელებული სოკოა ექტომიკორიზასთან შედარებით და მცენარეთა სახეობების 85%-ში თანაარსებობს. ასეთ მცენარეთა შორისაა სიმინდი, ხორბალი და პარკოსანი კულტურები.

მიკორიზას მნიშვნელობა სოფლის მეურნეობაში

მცენარის ფესვების მიკორიზად ტრანსფორმირება შესაძლებელია მხოლოდ იმ შემთხვევაში, თუ სოკოს სპეციფიკურ სახეობებთან მყარდება კავშირი. თითქმის ყველგან ასეთი სახის სოკოები ნიადაგში მრავლადაა და მიკორიზას განვითარებას მცენარის ნერგები იწყებენ. მაგრამ იმ შემთხვევაში, თუ მცენარის თესლი სრულიად სხვა ნიადაგში გადააქვთ, მცენარეს შეიძლება მიკროელემენტების ნაკლებობის ნიშნები შეეტყოს (კერძოდ, კი ფოსფორის ნაკლებობა), რასაც განაპირობებს ის ფაქტორი, რომ მცენარე მოკლებულია მიკორიზას (მას მეგობარი მიკორიზა გვედით არ ჰყავს). მეცნიერები მსგავს შედეგებს იღებენ თავიათ ექსპერიმენტებში, როდესაც ნიადაგის სოკოს მოწამვლა ხდება. ფერმერები და სატყეო მეურნეობის სპეციალისტები პრაქტიკაში ითვალისწინებენ ამ ექსპერიმენტების შედეგებს.

ეპიფიტები, პარაზიტული მცენარეები და ხორცისმჭამელი მცენარეები

თითქმის ყველა მცენარეს მუტუალისტური კავშირი აქვს სოკოებთან და ბაქტერიებთან. თუმცა, არიან მცნარეებიც, რომლებიც ასევე სხვა ორგანიზმებს იყენებენ არამუტუალისტური გზით. იხილეთ 37.13, სადაც მოცემულია სამი განსვავებული ადაპტაციის მაგალითი: ეპიფიტების, პარაზიტული მცენარეებისა და ხორცისმჭამელი მცენარეების.

კონცეფცია ტესტი 37.4

1. შეადარეთ ერთმანეთს ფესვების კოჟრები და მიკორიზა.
2. შეადარეთ ერთმანეთს ეპიფიტები და პარაზიტური მცენარეები

37-ე თავის შემოწმება

ძირითადი კონცეფციების შემოწმება

კონცეფცია 37.1

ზრდა-განვითარების ციკლის შესასრულებლად მცენარეებს სჭირდება კონკრეტული ქიმიური ელემენტები

- მცენარეები თავიანთი ორგანული მასის ძირითად ნაწილს ჰაერში არსებული CO_2-დან ქმნიან, მაგრამ ზრდა-განვითარებისთვის დამოკიდებულნი არიან სხვადასხვა სახის მიკროელემეტებზე, რომლებსაც ნიადაგიდან იღებენ სითხის სახისა და მინერალების სახით. ფესვების განშტოებებისა და ყლორტების საშუალებით მცენარეები ამყარებენ კავშირს მათ გარშემო არსებულ საჭირო რესურსებთან (გვ. 756-757).
- **მიკროელემენტები და მაკროელემენტები** მაკროელემენტები მცენარეს დიდი რაოდენობით სჭირდება. მაკროელემენტებს შორისაა ნახშირბადი, ჟანგბადი, წყალბადი, აზოტი და სხვა ორგანული ნივთიერებები. მიკროელემენტები ძირითადად კატალიზატორის ფუნქციას ატარებენ და ფერმენტების ალგებრულ დანამატს წარმოადგენენ (typically have catalytic functions as cofactors of enzymes).
- **მინერალების დეფიციტის სიმპტომები** მოძრავი ელემენტის დეფიციტი, პირველ რიგში, მცენარის ახალგაზრდა ორგანოებთან შედარებით მის ადრეულ ნაწილებზე ახდენს გავლენას. ხოლო არამობილური ელემენტები კი — პირიქით. ხშირად მცენარეები განიცდიან მაკროელემენტების ნაკლებობას, განსაკუთრებით კი, აზოტის, ფოსფორისა და კალიუმის.

კონცეფცია 37.2

ნიადაგის სარისხი მნიშვნელოვნად განაპირობებს მცენარის გავრცელებასა და ზრდას

- **ნიადაგის სტრუქტურა და შემადგენლობა** ნიადაგი წარმოიქმნა კლდოვანი მასების მსხვრევის შედეგად და ნიადაგში მრავლადა კლდოვანი მასის შემცველი ნაწილაკები, ისევე, როგორც ორგანული მასალები (ნეშომპალა). ფესვებიდან წარმოქმნილი მჟავები მცენარის მიერ მინერალების შესრუტვას უწყობს ხელს როდესაც H^+ ჩაენაცვლება თიხნარის ნაწილაკებში არსებულ მინერალური კათიონებს.
- **ნიადაგის კონსერვაცია და ეკოლოგიურად მდგრადი სოფლის მეურნეობა** ეკოსისტემისგან განხვავებით, სოფლის მეურნეობა აღარიბებს ნიადაგს მინერალებისგან, „ყვლეფს“ წყლის რესურსებს დ ხელს უწყობს ნიადაგის ეროზიას. ნიადაგის კონსერვაციისთვის დასახული

სტრატეგიის მიზანია, ამ დამანგრეველი პროცესების მინიმიზაცია. აგრონომები ცდილობენ მიაღწიონ ნაკლები სასუქის გამოყენებით უხვი მოსავლის მიღებას.

კონცეფცია 37.3

სწორ შემთხვევაში მცენარის ზრდაზე დიდ გავლენას ახდენს აზოტი

- **ნიადაგის ბაქტერია და აზოტის მიღების პროცესი** აზოტის ფიქსატორი ბაქტერია ახდენს ატმოსფროში არსებული აზოტის — N_2 , კონვერტაციას მინერალურ აზოტად, რომელსაც მცენარე ითვისებს ორგანული სინთეზისთვის.
- **მარცვლოვან კულტურებში/ნათესებში პროტეინების რაოდენობის გაზრდა** ამ კვლევაში ყურადღება გამახვილებულია ადამიანის ორგანიზმში ცილების დეფიციტის წარმომშობ მიზეზებზე.

კონცეფცია 37.4

მცენარე კვების დროს სხვა ორგანიზმებთან ამაცრებს კავშირს

- **ბაქტერიის როლი სიმბიოზური აზოტის ფიქსაციის დროს** აზოტის ფიქსაციის უნარის მქონე მცენარის ფესვის განვითარება დამოკიდებულია იმ ქიმიურ კავშირზე, რომელიც მყარდება რიზობიუმის ბაქტერიასა და მცენარის ფესვის უფრედებს შორის. კოჟრში არსებული ბაქტერია საქაროზას იღებს მცენარისგან, ხოლო სამაგიეროდ მცენარეს ამარაგებს აზოტით.
- **მიკორიზა და მცენარის კვება** მიკორიზა წარმოადგენს მოდიფიცირებულ ფესვს, რომელიც სოკოსა და ფესვის მუტუალისტური კავშირის შედეგად ყალიბდება. სოკოვანი ჰიფი, როგორც ექტომიკორიზის, ასევე ენდომიკორიზის, ისრუტავს წყალსა და მინერალებს, რომელსაც შემდეგ აწვდის მცენარეს, რომელშიც თვითონ ბინადრობს.
- **ეპიფიტები, პარაზიტული მცენარეები და ხორცისმჭამელი** ეპიფიტები სხვა მცენარის ზედაპირზე იზრდება, მაგრამ მინერალებსა და წყლის მარაგს ივსებენ მხოლოდ წვიმის დროს. პარაზიტული მცენარეები საკვებ ნივთიერებებს იმ მცენარიდან იღებენ, რომელშიც თვითონ არიან დაბუდებულნი. ხორცისმჭამელი მცენარეები მინერალურ დეფიციტს ივსებენ ცხოველების მონელების საშუალებით.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშეფასება

1. მცენარის ორგანული მასალის უდიდეს ნაწილს შეადგენს:
ა) წყალი; ბ) ნახშირორჟანგი,
გ) ნიადაგის მინერალები;
დ) ატმოსფერული ჟანგბადი;
ე) აზოტი.

2. მიკროელემენტები მცენარეს მცირე რაოდენობით სჭირდება, ვინაიდან:
ა) მათი უმრავლესობა მოძრაობს მცენარეში;
ბ) მათი უმრავლესობა ფერმენტების ალგებრულ დანამატს წარმოადგენს;
გ) მცენარის თესლი შეიცავს მიკროელემენტების უმრავლესობას;
დ) ისინი მხოლოდ უმნიშვნელო როლს ასრულებენ მცენარის ზრდისა და ნორმალური განვითარებისათვის;
ე) მცენარის მხოლოდ იმ ნაწილს სჭირდება მიკროელემენტები, რომელიც ზრდის პროცესშია.

3. წყალი მცენარის მკვებავი ელემენტია, ვინაიდან:
ა) მცენარე წყლის გარეშე ვერ ცოცხლობს;
ბ) უჯრედის ზრდა-განვითარება დამოკიდებულია ძირითადად, უჯრედის მიერ წყლის ოსმოსურ შესრუტვაზე;
გ) წყლის მოლეკულებიდან წყალბადისა და ჟანგბადის ატომები უერთდება ორგანულ მოლეკულებს;
დ) აორთქლება დამოკიდებულია ფოთლებისთვის წყლის მუდმივი მიწოდების პროცესზე;
ე) მცენარის ორგანული შემადგენლობის უმეტესი ნაწილი წყლისგან არის წარმოქმნილი.

4. რეტროსპექტულ შეხედულებებზე დაყრდნობით, ვან ჰელმონტის ცნობილი ექსპერიმენტიდან შემდეგი დასკვნის გამოტანა შეგვიძლია — ცნობილი ექსპერიმენტის შედეგად ტირიფის მასის შექმნა განაპირობა:
ა) ფოტოსინთეზის პროცესმა;
ბ) მცენარის მასის ზრდას ვერ მივაწერთ ათვისებული ნიადაგის რაოდენობას;
გ) მცენარის მასა გაიზარდა ჟანგბადის ხარჯზე;
დ) ნიადაგი მხოლოდ ფიზიკური საყრდენია მცენარისთვის და არ აწვდის მას საკვებ ნივთიერებებს;
ე) ხეებს ზრდა-განვითარებისთვის არ სჭირდება წყალი.

5. მინერალების ნაკლებობა მცენარის ნორჩ ფოთლებთან შედარებით, ადრეულ ფოთლებზე უფრო დიდ გავლენას ახდენს, თუ:
ა) მინერალი მიკროელემენტია;
ბ) მინერალი ძლიერ აქტიურია და სწრაფად გადაადგილდება მცენარეში;
გ) მინერალი საჭიროა ქლოროფილის სინთეზისთვის;
დ) მინერალი მაკროელემენტია;
ე) ადრეულ ფოთლებს მზის სხივი პირდაპირ ხვდება.

6. პომიდვრის ორი რიგი ლაბორატორიის პირობებში გამოზარდეს, ერთ რიგში ნიადაგს ნეშომპალით ანოყიერებდნენ, ხოლო მეორე რიგი ე.წ. საკონტროლო რიგად დატოვეს. ნეშომპალის გარეშე გაზრდილი მცენარის ფოთლებმა მოყვითალო შეფერილობა მიიღო მეორე რიგში გაზრდილ პომიდორის ნერგებთან შედარებით. ამის ახსნა შემდეგნაირად შეიძლება:
   ა) ჯანმრთელი მცენარეები ნეშომპალიდან იღებდნენ საჭირო მიკროელემენტების მარაგს და ენერგიას ქლოროფილის გამოსამუშავებლად;
   ბ) ნეშომპალის შედეგად ნიადაგი უფრო ფხვიერი იყო და წყალი თავისუფლად აღწევდა ფესვებამდე;
   გ) ნეშომპალა შეიცავდა ისეთი სახის მინერალებს, როგორიცაა მაგნიუმი და რკინა, რაც აუცილებელია ქლოროფილის სინთეზისთვის;
   დ) ნეშომპალაში არსებული დაშლილი ფოთლების მიერ გამომუშავებული მაღალი ტემპერატურის შედეგად დაჩქარდა ზრდის პროცესი და ქლორიფილის სინთეზი;
   ე) ჯანმრთელი მცენარეები ქლოროფილს ნეშომპალიდან იღებდნენ.

7. პარკოსან მცენარესა და მის სიმბიოზურ რიზობიუმის შტამს (Rhizobium strain) შორის სპეციფიკური კავშირი სავარაუდოდ დამოკიდებულია:
   ა) იმაზე, რომ ყველა პარკოსანს აქვს ადრეული წანაზარდის გენის სპეციფიკური წყობა;
   ბ) ყველა რიზობიუმის შტამს აქვს აზოტის წარმოქმნის ფორმა, რომელიც მუშაობს მხოლოდ შესაბამის პარკოსან მცენარეში;
   გ) ყველა პარკოსანი მცენარე იზრდება იქ, სადაც ნიადაგი შეიცავს რიზობიუმის იმ ნაირსახეობას, რაც კონკრეტულად იმ პარკოსანი მცენარისათვისაა მისაღები;
   დ) რიზობიუმის შტამისა და პარკოსან მცენარეების სახეობების ქიმიურ სიგნალებსა და სიგნალის რეცეპტორებს შორის სპეციფიკურ აღქმაზე;
   ე) პარკოსანი მცენარის ფესვებიდან სეკრეცირებული ფერმენტების მიერ რიზობიუმის ყველა არასასურველი შტამის დესტრუქციაზე.

8. მიკორიზა აუმჯობესებს მცენარის კვების პროცესს, ვინაიდან ის:
   ა) ისრუტავს წყალსა და მინერალებს სოკოვანი ჰიფას საშუალებით;
   ბ) საქაროზას აწვდის ფესვის უჯრედებს, რომლებსაც არ აქვთ საკუთარი ქლოროპლასტები;
   გ) ახდენს ატმოსფერული აზოტის გარდაქმნას ამონიუმად;
   დ) ფესვებს ეხმარება მეზობელი მცენარეების პარაზიტირებაში;
   ე) ხელს უწყობს ფესვის განშტოებების ზრდას.

9. ორი ერთი და იგივე მცენარის სახეობას შეიძლება ჰქონდეს განსხვავებული ზომა და ფორმა იმ შემთხვევაში, თუ ერთი მიკორიზის მქონე და მეორე მიკორზის არმქონე მცენარე გაიზრდება ისეთ გარემოში, სადაც:
   ა) მრავლადაა აზოტმაფიქსირებელი ბაქტერია;
   ბ) ნიადაგიდან წყლის გაჟონვა ცუდად დრენაჟირებადი ნიადაგიდან ხდება.
   გ) ცხელი ზაფხული და ცივი ზამთარია;
   დ) ნიადაგი შედარებით ღარიბია მინერალური მიკროელემენტებით;
   ე) ახლოსაა წყლის მარაგი, მაგ: მდინარე, გუბე და ა.შ.

10. მცენარეების ხორცისმჭამელი ადაპტაცია ადასტურებს იმას, რომ ნიადაგს აკლია: (Carnivorous adaptations of plants mainly compensate for soil that has a relatively low content of)
   ა) კალიუმი; ბ) აზოტი;
   გ) კალციუმი; დ) წყალი;
   ე) ფოსფატი;

ეკოლოგიური კავშირი

37.9. სურათზე მოცემული მცენარეებიდან, ერთ-ერთი წარმოიდგინეთ და წერილობით აღწერეთ, როგორ ახერხებდა ნიადაგის ბაქტერია აზოტის ხელმეორედ (recycling) გამოყენებას მცენარეების აღმოცენებამდე.

მეცნიერული კვლევა

მჟავიან ნალექებში უკიდურესად მაღალია წყალბადის იონების (H^+) შემცველობა. ასეთი სახის ნალექები ახდენენ ნიადაგში ისეთი ელემენტების შემცირებას როგორიცაა კალციუმი (Ca^{2+}), კალიუმი (K^+) და მაგნიუმი (Mg^{2+}). ჩამოაყალიბეთ ჰიპოთეზა და განმარტეთ, ნიადაგში როგორ შლის აღნიშნულ ელემენტებს მჟავიანი ნალექები. როგორ დაამტკიცებთ თქვენს ჰიპოთეზას?

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

აშშ-ის ტერიტორიის სასოფლო-სამეურნეო დანიშნულების სავარგულების დაახლოებით 10% ირწყვება. ამერიკის დასავლეთის შტატების (კოლორადო, არიზონა და კალიფორნია) წყალმცირე ნიადაგების კულტივაცია ირიგაციის გარეშე შუძლებელია. აღნიშნულ შტატებში მოსახლეობის რაოდენობა იზრდება და წყალთან დაკავშირებით მუდმივად უთანხმოება ქალაქისა და სოფლის დასახლებებს შორის. ქალაქები წყლის გამოყენების უფლებას ყიდულობენ ფერმერებისგან, რათა უზრუნველყოფილი იყოს ურბანული ტერიტორიები წყლის სათანადო რაოდენობით. ეს წყლის შეძენის ყველაზე იაფი გზაა ქალაქებისთვის და ფერმერებსაც ეძლევათ საშუალება, გაზარდონ თავიანთი ბიუჯეტი მხოლოდ წყლის გაყიდვით და ნაწილობრივ უარი თქვან მოსავლის მოყვანაზე. როგორ შედეგები შეიძლება მოჰყვეს ამ ტენდენციას? არის თუ არა ეს წყლის რესურსების გადანაწილების საუკეთესო ხერხი? დაასაბუთეთ თქვენი მოსაზრება.

38 ანგიოსპერმის რეპროდუქცია და ბიოტექნოლოგია



▲ სურათი 38.1 *Rafflesia arnoldii*, „ყვავილი მონსტრი", ინდონეზია.

ძირითადი კონცეფციები

38.1 **დამტვერვის საშუალებით გამეტები ყვავილში გროვდება**

38.2 **განაყოფიერების შემდეგ თესლკვირტი თესლად, ბუტკო კი ნაყოფად გადაიქცევა**

38.3 **ბევრი ყვავილოვანი მცენარე არასქესობრივი გზით მრავლდება**

38.4 **მცენარის ბიოტექნოლოგია გადამწყვეტ გავლენას ახდენს სოფლის მეურნეობაზე**

შესავალი

დაგთესოთ თუ არა?

პარაზიტული მცენარე *Rafflesia arnoldii*, რომელიც მხოლოდ სამხრეთ აზიაში იზრდება, „მასპინძელი" მცოცავი მცენარის შეფოთლილ ქსოვილებში იმალება და ამ გზით უცხო თვალისგან შეუმჩნევლად იზრდება. რაფლეზია არნოლდიის ამოცნობა მარტივია, რადგან იგი კომბოსტოს ზომის ყვავილოვან კვირტს იღებს, რომელიც გარკვეული პერიოდის შემდეგ ავტომანქანის საბურავის ზომის გიგანტურ ყვავილად გადაიქცევა (იხ. სურათი 38.1). ყვავილს გახრწნილი ღეშის სუნი ასდის, რის შედეგადაც იგი უამრავ ღეშის მოყვარულ ბუზს იზიდავს, რომლებსაც, თავის მხრივ, მტვერი ერთი ყვავილიდან მეორეზე გადააქვთ. გაშლიდან სულ რამდენიმე დღეში, ყვავილი იფიტება, ჭკნება და თავის სასიცოცხლო ციკლს ასრულებს. თითოეულ მდედრ ყვავილს 4 მილიონი თესლის წარმოება შეუძლია. თუმცა, სქესობრივი რეპროდუქცია, როგორც ეს რაფლეზიას შემთხვევაში ხდება, ყვავილოვანი მცენარეების (ანგიოსპერმები) გამრავლების ერთადერთ საშუალებას არ წარმოადგენს. ბევრი მცენარე არასქესობრივად მრავლდება, რის შედეგადაც აღმოცენებული ნაყოფი გენეტიკური თვალსაზრისით თავისი მშობლის იდენტურია.

ყვავილოვანი მცენარეების გამრავლებას სქესობრივი თუ არასქესობრივი გზით სოფლის მეურნეობისთვის უდიდესი მნიშვნელობის მატარებელი ფაქტორია. დაახლოებით 10,000 წლის წინ სოფლის მეურნეობის ჩასახვიდან მოყოლებული, მცენარის გამრავლებით დასაქმებული მოსახლეობა ხელოვნური სელექციის საშუალებით აწარმოებდა გენეტიკურ მანიპულაციებს რამდენიმე ასეულ ველურ ანგიოსპერმულ ჯიშებზე. ხელოვნური სელექციის წყალობით, ხსნებული ველური ჯიშები ამჟამად კულტივირებულ სასოფლო სამეურნეო კულტურებად იქცნენ. მცენარეთა მოდიფიკაციის პროგრესი და მასშტაბი მნიშვნელოვნად გაიზარდა უკანასკნელი დეკადების განმავლობაში გენური ინჟინერიის წყალობით.

თავებში 29 და 30, მცენარეთა რეპროდუქციაზე ევოლუციის გადმოსახედიდან ვსაუბრობთ და ანგიოსპერმებისა თუ ხმელეთის სხვა მცენარეების წარმომავლობის განსაზღვრას მათი წინამორბედი წყალმცენარეების კვლევით ვცდილობთ.

წინამდებარე თავში ყვავილოვანი მცენარეების რეპროდუქციული ბიოლოგიის საკითხებს დაწვრილებით განვიხილავთ, რადგან ეს მცენარეები ხმელეთის ეკოსისტემებისა და სოფლის მეურნეობის ყველაზე უფრო მნიშვნელოვან ჯგუფს წარმოადგენენ. ანგიოსპერმების სქესობრივი და არასქესობრივი რეპროდუქციის განხილვის შემდეგ, საუბარს გავაგრძელებთ მცენარის თანამედროვე ბიოტექნოლოგიისა და სასოფლო სამეურნეო კულტურების გენეტიკურ მოდიფიკაციაში ადამიანების როლის შესახებ.

კონცეფცია 38.1

დამტვერვის საშუალებით გამეტები ყვავილში გროვდებიან

როგორც თავებში 29 და 30 აღვნიშნეთ, მცენარეთა სასიცოცხო ციკლი თაობების ჩანაცვლებით ხასიათდება, სადაც ჰაპლოიდისა (n) და დიპლოიდის (2n) თაობები ერთმანეთს ენაცვლება და რიგ-რიგობით აწარმოებენ ერთმანეთის რეპროდუქციას (იხ. სურათები 29.5 და 30.10). დიპლოიდი მცენარე, რომელიც სპოროფიტია, მეიოზის საშუალებით წარმოქმნის ჰაპლოიდურ სპორებს. ეს უკანასკნელნი მიტოზში იყოფიან, რის შედეგადაც გამეტოფიტები წარმოიქმნებიან. გამეტოფიტები მცირე ზომის მამრი და მდედრი ჰაპლოიდი მცენარეებია, რომლებიც გამეტებს (სპერმა და კვერცხუჯრედები) ქმნიან. განაყოფიერების შედეგად დიპლოიდურ

ზიგოტებს ვიღებთ, რომლებიც, თავის მხრივ, მიტოზურად იყოფიან და ახალ სპოროფიტებს ქმნიან.

ანგიოსპერმებში სპოროფიტები დომინანტურ თაობას წარმოადგენენ იმდენად, რამდენადაც ისინი ყველაზე დიდხანს ცოცხლობენ, დიდი ზომის არიან და მათი თვისებებიდან გამომდინარე, თვალშიც ადვილად გვხვდებიან. თესლის მქონე მცენარეების ევოლუციის პროცესში, გამეტოფიტები დაპატარავდა და კვების თვალსაზრისით მთლიანად დამოკიდებული გახდა სპოროფიტებზე. ანგიოსპერმის გამეტოფიტები ზომით ყველაზე პატარა მცენარეებად ითვლება. ისინი მცირე რაოდენობის უჯრედებისგან შედგება. ანგიოსპერმის სპოროფიტი უნიკალურ რეპროდუქციულ სტრუქტურას – ყვავილს წარმოქმნის.

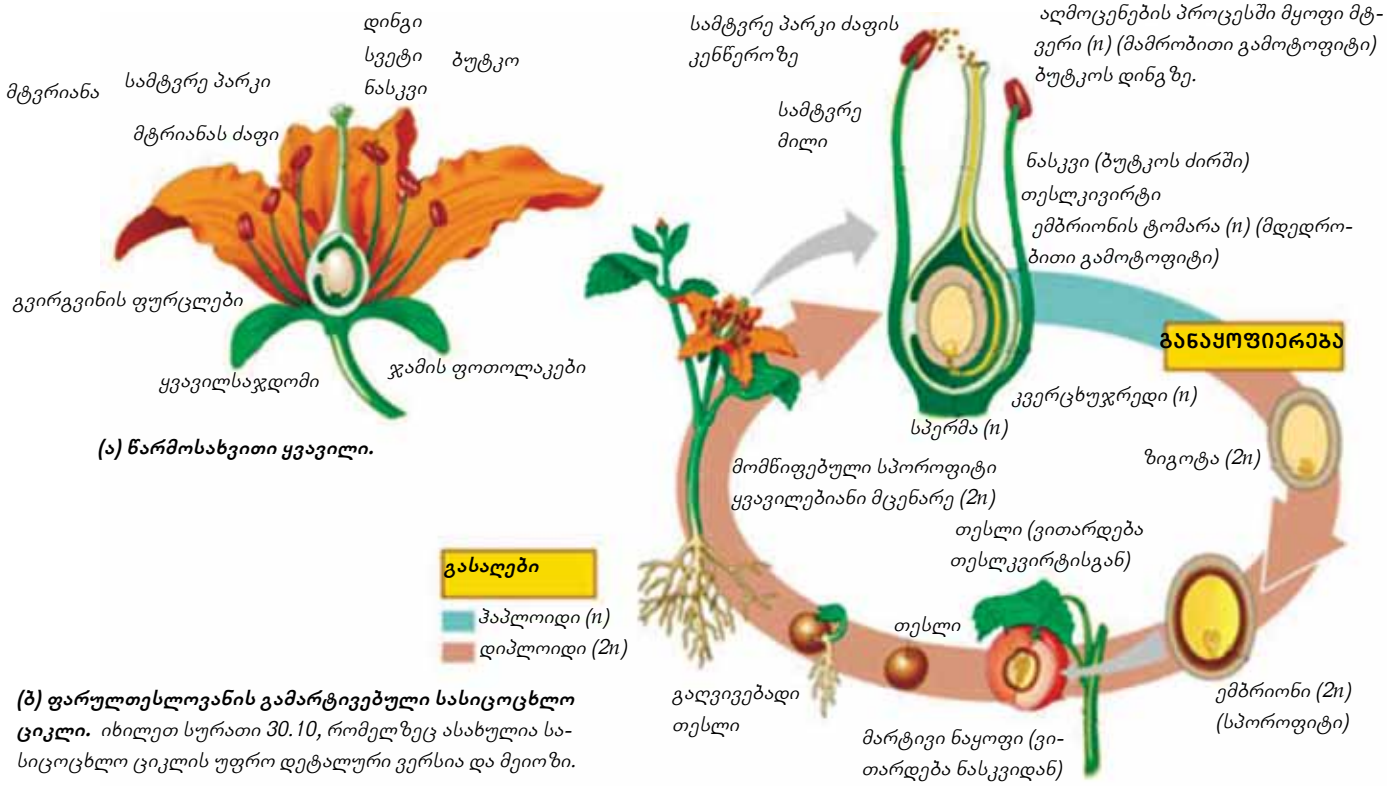
სურათი 38.2. გვიჩვენებს ანგიოსპერმის სასიცოცხლო ციკლს, რომელიც **სურათზე 30.10** უფრო დეტალურადაა ილუსტრირებული. მდედრი და მამრი გამეტოფიტები შესაბამისად სამტვრესა და თესლკვირტში ვითარდება. ქარით, წყლითა თუ ცხოველების საშუალებით, დამტვერვა ყვავილის დინგში მამრი გამეტოფიტის შემცველი მტვრის მარცვლების გადატანას გულისხმობს. მტვრის ჩანასახით მამრი გამეტოფიტის მიერ წარმოქმნილი სპერმა გადაეცემა მდედრ გამეტოფიტს, რომელიც ყვავილის ბუტკოში მოთავსებულ თესლკვირტში მდებარეობს. კვერცხუჯრედისა და სპერმის კავშირი (განაყოფიერება) მიმდინარეობს ბუტკოს თითოეულ თესლკვირტში. თესლკვირტები გადაიქცევა თესლად, ხოლო ბუტკო – ნაყოფად (ანგიოსპერმების კიდევ ერთი უნიკალური სტრუქტურა). წინამდებარე თავში ყურადღებას გავამახვილებთ ისეთ საკითხებზე, როგორიცაა ყვავილის როლი გამეტოფიტის განვითარებაზე და დამტვერვის პროცესი.

ყვავილის სტრუქტურა

ყვავილები, რომლებიც ანგიოსპერმის სპოროფიტების რეპროდუქციის ყლორტს წარმოადგენენ, ჩვეულებრივ ყვავილის ორგანოდ წოდებული და მნიშვნელენოვნად მოდიფიცირებული ფოთლების ოთხი ჯგუფისგან (ღეროს ერთ სიმაღლეზე განლაგებული ფოთლები ან ყვავილის ნაწილები) შედგებიან. ამ უკანასკნელთა შორის ძალიან პატარა დაშორებები არსებობს. ვეგეტაციური ყლორტისაგან განსხვავებით, რომლებიც განუსაზღვრელად იზრდებიან, ყვავილები განსაზღვრული ყლორტებია, რაც იმას ნიშნავს, რომ ისინი წყვეტენ ზრდას ყვავილისა და ნაყოფის ფორმირების დასრულებისთანავე.

ყვავილის ორგანოები — **ჯამის ფოთოლაკები, ფურცლები, მტვრიანა** და **ნაყოფფოთლები** მიმაგრებულია ღეროს ნაწილზე, რომელსაც სათავსი ეწოდება. მტვრიანა და ნაყოფფოთოლი რეპროდუქციული, ხოლო ჯამის ფოთლები და ფურცლები — უნაყოფო ორგანოებია. ჯამის ფოთოლაკები, რომლებიც მოიცავენ და იცავენ ყვავილოვან კვირტს, ვიდრე ეს უკანასკნელი გაიშლებოდეს, ჩვეულებრივ, მწვანე ფერისაა და უფრო ფოთოლს ჰგავს, ვიდრე სხვა ყვავილოვან ორგანოს. ბევრი სახეობის შემთხვევაში, ფურცლები უფრო ძლიერი შეფერილობისაა, ვიდრე ჯამის ფოთოლაკები. შედეგად ისინი იზიდავენ მწერებს და მვტვრის სხვა გადამტანებს.

მტვრიანა შედგება ღეროსგან, რომელსაც ფილამენტი



(ა) წარმოსახვითი ყვავილი.

(ბ) ფარულთესლოვანის გამარტივებული სასიცოცხლო ციკლი. *იხილეთ სურათი 30.10, რომელზეც ასახულია სასიცოცხლო ციკლის უფრო დეტალური ვერსია და მეიოზი.*

▲ *სურათი 38.2* ***მიმოხილვა — ანგიოსპერმის რეპროდუქცია.***

სურათი 38.3

ყვავილი: ყვავილების მრავალფეროვნება

ოცდამეათე თავში მოცემულია ფარულთესლოვნების ზოგადი დახასიათება (იხილეთ სურათი 30.12). აქ კი ყვავილების ზოგიერთ თვისებას გავეცნობით. სხვადასხვა სახეობის მცენარეების ყვავილები განსხვავდება ყვავილსაჯდომის, გვირგვინის ფურცლების, მტვრიანებისა ან ბუტკოს არსებობა არარსებობით. სრულყოფილ ყვავილს ოთხივე ძირითადი ორგანო აქვს (იხილეთ სურათი 38.2ა). არასრულყოფილ ყვავილებს ერთი ან მეტი ორგანო აკლია. მაგალითად, ბალახოვანი მცენარეების უმეტესობას არა აქვთ გვირგვინის ფურცლები. ზოგი არასრულყოფილი ყვავილი სტერილურია, მას არა აქვს ფუნქციონალური მტვრიანები ან ბუტკო. ყვავილები განსხვავდებიან ზომით, ფორმით, შეფერილობით, სურნელით და ყვავილის ორგანოების განლაგებით. მრავალფეროვნებას იწვევს დამმტვერავების სხვადასხვა ჯგუფის მიმართ ადაპტაცია (იხილეთ სურათი 30.13).

სიმეტრია

ყვავილებს სხვადასხვა სიმეტრია ახასიათებს. ორმხვრივი სიმეტრიის შემთხვევაში ერთი წარმოსახვითი ხაზის დახმარებით ყვავილი შეიძლება ორ სიმეტრიულ ნაწილად დავყოთ. რადიალური სიმეტრიის შემთხვევაში ჯამის ფოთოლაკები, გვირგვინის ფურცლები, მტვრიანები და ბუტკო ცენტრიდან რადიალურად განლაგებულია. ცენტრალურ ღერძზე გავლებული ნებისმიერი წარმოსახვითი ხაზი ყვავილს თანაბარ ნაწილებად ყოფს. ყვავილის ორგანოები შეიძლება შერწყმული ან განცალკევებული იყოს. მაგალითად, ყვითელი ნარცისის გვირგვინის ფურცლები შერწყმულია და ძაბრს წააგავს.



ორმხვრივი სიმეტრია (ორქიდეა)



ჯამის ფოთოლაკები

გვირგვინის შერწყმული ფურცლები

რადიალური სიმეტრია (ნარცისი)

ნასკვის მდებარეობა

ნასკვის განლაგება ჯამის ფოთოლაკების, გვირგვინის ფურცლებისა და მტვრიანების მიმართ განსხვავებულია. ზედა ნასკვის შემთხვევაში ეს ორგანოები განლაგებულია ნასკვის გასწვრივ, ქვედა ნასკვის შემთხვევაში კი მასზე მაღლა.



ზედა ნასკვი



ნახევრად ქვედა ნასკვი



ქვედა ნასკვი

ყვავილების განლაგება

ყვავილების განლაგება ასევე განსხვავებულია. ზოგ სახეობას განცალკევებული ყვავილები ახასიათებს, სხვების ყვავილები ერთად შეკრებილია და ყვავილედს ქმნის.

ლუპინის ყვავილედი



მზესუმზირის ყვავილედი. *მზესუმზირას ცენტრალური დისკი ასობით არასრულყოფილი ყვავილისგან შედგება. გვირგვინის ფოთლების მსგავსი სტრუქტურა სინამდვილეში სტერილური ყვავილებია.*



გამრავლების ორგანოების ცვალებადობა

ყვავილების უმეტესობას ახასიათებს ფუნქციონალური მტვრიანებისა და ბუტკოს მქონე ერთი ტიპის ყვავილები. სრულყოფილ და ზოგ არასრულყოფილ ყვავილს აქვს ფუნქციონალური მტვრიანები და ნასკვი. არასრულყოფილი ყვავილების უმეტესობას მტვრიანები და ბუტკო ან არა აქვს, ან ისინი არ ფუნქციონირებს. მხოლოდ ფუნქციონალური მტვრიანების მქონე არასრულყოფილ ყვავილებს უწოდებენ მტვრიანების მატარებლებს. მხოლოდ ბუტკოს მქონეებს ბუტკოიან ყვავილებს. თუ მტვრიანების მატარებელი და ბუტკოიანი ყვავილები ერთ და იგივე მცენარეზეა, მას ***ერთსახლიანიანს*** *უწოდებენ.* ***ორსახლიანია*** *ის სახეობა, რომელსაც მტვრიანიანი და ბუტკოიანი ყვავილები სხვადასხვა მცენარეზე აქვს.*



სიმინდი ერთსახლიანი სახეობაა. *სიმინდის "თავთავი" (მარცხნივ) შედგება მარცვალისგან (ერთთესლიანი ნაყოფი), რომელიც განაყოფიერებული ბუტკოიანი ყვავილისგან ვითარდება. ერთი ყვავილი ერთ მარცვალს წარმოქმნის. ყოველი ძაფისებრი ბუტკო დინგისა და გრძელი სვეტისგან შედგება. მტევანი (მარჯვნივ) მტვრიანიანი ყვავილედებია.*



ორსახლიანი მცენარე Sagittaria latifolia. *მტვრიანიან ყვავილებს (მარცხნივ) არა აქვს ბუტკო, ბუტკოიან ყვავილებს (მარჯვნივ) არა აქვს მტვრიანები. ერთ მცენარეზე მხოლოდ ერთი ტიპის ყვავილის არსებობა ამცირებს ინბრიდინგის საშიშროებას.*

ეწოდება და ტერმინალური სტრუქტურისგან, რომელსაც **სამტვრე** ეწოდება. სამტვრეში განთავსებულია სამტვრე ტომრებად წოდებული ღრუები, სადაც წარმოიქმნება მტვერი. ნაყოფფოთლების ძირში მოთავსებულია **ბუტკო**. მის გრძელსა და თხელ ყელს **სვეტი** ეწოდება. სვეტის თავზე არსებულ წებოვან სტრუქტურას **დინგი** ეწოდება. სწორედ ამ უკანასკნელზე ეშვება ხოლმე მტვერი. ბუტკოში ერთი ან ორი **თესლკვირტია** მოთავსებული. თესლკვირტის რაოდენობა მცენარის ნაირსახეობაზეა დამოკიდებული.

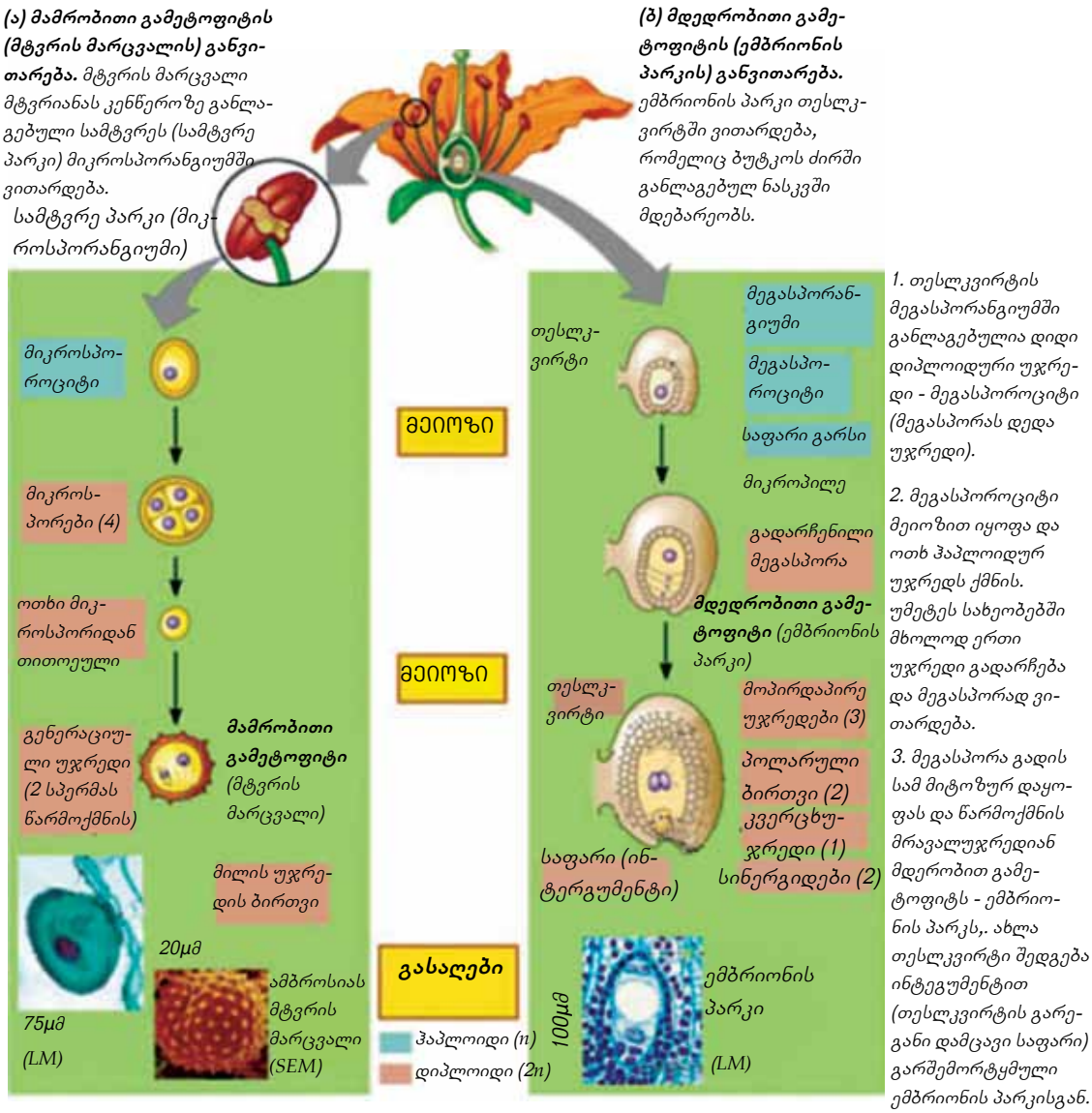
სურათზე 38.2 მოცემულ მცენარეს ერთი ნაყოფფოთოლი აქვს, თუმცა ბევრი ნაირსახეობის ყვავილს რამდენიმე ნაყოფფოთოლი ახასიათებს. უმრავლეს შემთხვევაში მცენარეთა ჯიშებს ორი ან მეტი ნაყოფფოთოლი აქვთ, რომლებიც ერთ სტრუქტურაში არიან მოქცეული; შედეგად ვიღებთ ბუტკოს ორი ან მეტი ღრუთი, სადაც ერთი ან მეტი თესლკვირტია განლაგებული. ზოგჯერ ტერმინი **ბუტკო** გამოიყენება ერთი ნაყოფფოთლის ან შეზრდილი ნაყოფფოთლის ჯგუფის ასაღნიშნად. სურათზე 38.3 ილუსტრირებულია ყვავილოვანი სტრუქტურის ვარიანტების მაგალითები. მათ ევოლუციას ანგიოსპერმის ისტორიაში 140 წელი დაჭირდა.

გამეტოფიტის განვითარება და დამტვერვა

სამტვრეები და თესლკვირტები სპორანგიუმს მოიცავენ, სადაც სპორები მეიოზის საშუალებით წარმოიქმნება; შედეგად ყალიბდება გამეტოფიტები. მტვრის ნაწილაკები, რომლებიც სპორის კედლით შემოსაზღვრულ მომწიფებულ მამრ გამეტოფიტებს მოიცავენ, სამტვრეების სამტვერე ტომრებში ყალიბდება (მიკროსპორანგია). კვერცხის წარმომქმნელი მდედრი გამეტოფიტი, ანუ ემბრიონის ტომარა, თითოეულ თესლკვირტში ყალიბდება.

ანგიოსპერმებში, დამტვერვაში მოიაზრება მტრის გა-

▼ *სურათი 38.4* ***ანგიოსპერმის გამეტოფიტების განვითარება (მტვრის ნაწილაკები და ემბრიობის ტომრები).***



დატანა სამტვრედან დიგნზე. თუ დამტვერვა წარმატებულია, მტვრის ნაწილაკი ქმნის სტრუქტურას, რომელსაც სამტვრე მილი ეწოდება. იგი იზრდება, სვეტის გავლით ბუტკოსკენ მიიწევს და გამოყოფს სპერმას ემბრიონის ტომრის მიდამოებში. შედეგად ხდება კვერცხუჯრედის განაყოფიერება **(იხ. სურათი 38.2 ბ)**. ზიგოტის დახმარებით ჩაისახება ემბრიონი. ამ უკანასკნელის ზრდასთან ერთად თესლკვირტი, რომელშიც მოცემული ემბრიონი მდებარეობს, თანდათან გადაიქცევა თესლად. ამ დროს, მთლიანი ბუტკოც განიცდის ტრანსფორმაციას და იგი ერთი ან მეტი თესლის მქონე ნაყოფად გადაიქცევა. თესლის რაოდენობა მცენარის ნაირსახეობაზეა დამოკიდებული. ის ნაყოფები, რომლებიც მიწაზე ეცემა ან ქარისა თუ ცხოველების საშუალებით სხვადასხვა ტერიტორიაზე ვრცელდება, ხელს უწყობს თესლის გავრცელებას მცენარისგან მოშორებით. როცა სინათლე, ნიადაგი და ტემპერატურის პირობები ხელსაყრელია, თესლი მრავლდება, მათში ჩასახული ემბრიონი იზრდება და ვითარდება ნერგი.

ახლა უფრო დეტალურად ვიმსჯელებთ ანგიოსპერმული გამეტოფიტების განვითარებასა და დამტვერვის პროცესზე. თუმცა, უნდა გვახსოვდეს, რომ ხსენებულ პროცესებში არაერთი ვარიაცია არსებობს, რაც მცენარეების ნაირსახეობით განისაზღვრება.

სამტვრეს მიკროსპორანგიაში (სამტვერე ტომრები) ბევრი დიპლოიდური უჯრედია განთავსებული. მათ მიკროსპოროციტები ან მიკროსპორის დედა უჯრედები ეწოდება **(სურათი 38.4 ა)**. თითოეული მიკროსპოროციტი მეიოზის გავლენას განიცდის; იქმნება ოთხი ჰაპლოიდური **მიკროსპორა**. თითოეული მათგანი საბოლოო ჯამში წარმოშობს ჰაპლოიდურ მამრ გამეტოფიტს.

მიკროსპორა მიტოზისა და ციტოკინეზის პროცესს განიცდის, რის შედეგადაც წარმოიქმნება ორი დამოუკიდებელი უჯრედი, სახელწოდებით — გენერაციული უჯრედი და ცილინდრული უჯრედი. ეს ორი ხსენებული უჯრედი ერთად და სპორის კედელი ქმნიან მტვრის მარცვალს, რომელიც განვითარების მოცემულ ეტაპზე უმწიფარ მამრ გამეტოფიტს წარმოადგენს. სპორის კედელი ჩვეულებრივ საკუთრივ ერთი კონკრეტული მცენარის ჯიშისთვის უნიკალურ ნიმუშს წარმოადგენს. მამრი გამეტოფიტის მომწიფების პერიოდში გენერაციული უჯრედი ცილინდრულ უჯრედს გაივლის. ამ დროს ცილინდრულ უჯრედში სრულიად დამოუკიდებელი უჯრედი ფორმირდება (გენერაციული უჯრედი). ცილინდრული უჯრედი ქმნის სამტვერე მილს, რომელიც აუცილებელი სტრუქტურაა იმისთვის, რომ სპერმა კვერცხუჯრედს მიეწოდოს. სამტვრე მილის დაგრძელების დროს გენერაციული უჯრედი ჩვეულებრივ იყოფა და წარმოქმნის ორ სპერმატოზოიდს, რომლებიც ცილინდრულ უჯრედში რჩება **(იხ. სურათი 30.10)**. სამტვრე მილი იზრდება ნაყოფფოთლის გრძელ სვეტსა და ბუტკოში, სადაც მოგვიანებით იგი სპერმას გამოყოფს ემბრიონის ტომრის მიდამოებში.

ერთი ან მეტი თესლკვირტი, სადაც თითოეული მეგასპორანგიუმს მოიცავს, ვითარდება ბუტკოს ღრუებში **(სურათი 38.4 ბ)**. თითოეული თესლკვირტის მეგასპორანგიუმში ერთი უჯრედი — მეგასპოროციტი (ან მეგასპორის დედა უჯრედი) იზრდება, გაივლის მეიოზის და წარმოშობს ოთხ ჰაპლოიდურ **მეგასპორას**.

განვითარების შემდეგი ეტაპების დეტალები და მათი თვისებები დამოკიდებულია მცენარეების ნაირსახეობაზე. უმრავლეს შემთხვევაში ანგიოსპერმულ ჯიშებში მხოლოდ ერთი მეგასპორა რჩება. ეს მეგასპორა აგრძელებს ზრდას, მისი ბირთვი იყოფა მიტოზით სამჯერ ციტოკინეზის გარეშე და შედეგად წარმოიქმნება ერთი დიდი უჯრედი რვა ჰაპლოიდური ბირთვით.

ამის შემდეგ მემბრანები მოცემულ მასას ყოფენ მრავალუჯრედულ მდედრ გამეტოფიტად – ემბრიონის ტომარა. ემბრიონის ტომრის ერთ ბოლოში სამი უჯრედია: ერთი კვერცხუჯრედი და ორი უჯრედი, რომლებიც სინერგიდის სახელითაა ცნობილი. სინერგიდები კვერცხუჯრედის გვერდით არიან განლაგებული. მათი მიზანია, გადაიხაროს და მიმართოს სამტვრე მილი ემბრიონის ტომრისკენ. ემბრიონის ტომრის მეორე ბოლოში სამი ანტიპოდური უჯრედია განლაგებული, რომელთა ფუნქციაც უცნობია. დარჩენილი ორი ბირთვი, სახელწოდებით პოლარული ბირთვი, არ იყოფა ცალკეულ უჯრედებად, სამაგიეროდ ისინი ემბრიონის ტომრის დიდი ცენტრალური უჯრედის ციტოპლაზმას ინაწილებენ. თესლკვირტი, რომელიც საბოლოო ჯამში თესლად ჩამოყალიბდება, მოცემულ ეტაპზე ემბრიონის ტომარასა და ორ ინტეგუმენტს მოიცავს (დამცავი სპოროფიტის ქსოვილის ფენები, რომლებიც საბოლოო ჯამში თესლის საფარად გადაიქცევა).

დამტვერვა, ანუ მტვრის გადატანა სამტვრედან დინგზე, პირველი ნაბიჯია იმ მოვლენათა ჯაჭვში, რომლებიც განაყოფიერებას უსწრებენ წინ. ეს ეტაპი სხვადასხვა გზებით სრულდება. ზოგიერთი ანგიოსპერმების შემთხვევაში (მათ შორის ბალახები და ბევრი ხე) ქარი დამტვერვის აგენტია. ასეთ მცენარეებში დიდი რაოდენობით მტვრის გამოყოფა კომპენსირებას უკეთებს მტვრის შემთხვევითი და უნებლიე გავრცელების მექანიზმს. წლის გარკვეულ პერიოდებში ჰაერი დახუნძლულია მტვრის მარცვლებით, რასაც უშეცდომოდ დაადასტურებენ მცენარის მტვრის მიმართ ალერგიის მქონე ადამიანები. ზოგიერთი წყალმცენარე მტვრის გავრცელებას მთლიანად წყალს მიანდობს. თუმცა ანგიოსპერმების უმრავლესობა სხვა ყვავილებზე მტვრის გავრცელებას, მწერებს, ფრინველებსა და სხვა ცხოველებს ანდობს.

მექანიზმები, რომლებიც თვითდამტვერვას უშლის ხელს

ზოგადად, სქესობრივი გამრავლების ერთ-ერთი უპირატესობა იმაში მდგომარეობს, რომ იგი ხელს უწყობს ნაყოფის გენეტიკურ მრავალფეროვნებას, რის შედეგადაც იმის შესაძლებლობა, რომ სულ მცირე, ერთი ნაყოფი მაინც გადარჩება და შეეგუება გარემო ცვლილებებსა და გაუძლებს პათოგენებს — უფრო დიდია (იხ. თავი 23). მიუხედავად ამისა, ზოგიერთი ყვავილი, მათ შორის ბაღის ბარდა, თვითდამტვერვის გზით მრავლდება. ამ პროცესს, შესაბამისად, „თვითდამტვერვა“ ეწოდება. იგი საკმაოდ ხელსაყრელია ზოგიერთი სასოფლო სამეურნეო კულტურის გასამრავლებლად, რადგან თვითგდამტვერვის შემთხვევაში თესლის განვითარება გარანტირებულია. უნდა აღინიშნოს, რომ ბევრ ანგიოსპერმულ სახეობას ახასიათებს მექანიზმი, რომელიც ართულებს, ან

სულაც შეუძლებელს ხდის ყვავილის თვითდამტვერვის გზით გამრავლებას.

სხვადასხვა ბარიერი, რომელიც ხელს უშლის თვითდამტვერვას, უზრუნველყოფს მრავალფეროვან გენეტიკურ ვარიანტებს, რადგან სპერმა და კვერცხუჯრედები სხვადასხვა მშობლებს ეკუთვნიან. ორსახლიანი სახეობების შემთხვევაში, რა თქმა უნდა, მცენარეებს არ ძალუძთ თვითდამტვერვის გზით გამრავლება, რადგან მათ მტვრიანიანი ან ნაყოფფოთლიანი ყვავილები აქვთ **(იხ. სურათი 38.3)**. ხოლო ზოგიერთ მცენარეში, რომელთა ყვავილებსაც აქვს ფუნქციონალური მტვრიანები და ნაყოფფოთლები, მოცემული ყვავილის ორგანოები მწიფდება სხვადასხვა პერიოდში ან სტრუქტურულად იმგვარად არიან აგებული, რომ შეუძლებელია მტვრის გადამტანმა ცხოველმა მტვერი სამტვრედან იმავე ყვავილის დინგზე გადაიტანოს **(სურათი 38.5)**.



▲ *სურათი 38.5* ***„ქინძისთავი“ და „კონა“ ტიპის ყვალივებში თვით-განაყოფიერების გზით გამრავლება შეზღუდულია.*** *ზოგიერთი ჯიში ორი ტიპის ყვავილს წარმოშობს: „ქინძისთავი“ ტიპის ყვავილები, რომლებსაც გრძელი სვეტები და მოკლე მტვრიანები აქვს და „კონა“ტიპის ყვავილები, რომლებსაც მოკლე სვეტები და გრძელი მტვრიანები ახასიათებთ. მწერი, რომელიც ნექტარს ეძებს, მტვერს სხეულის სხვადასხვა ნაწილზე იგროვებს; „ქინძისთავის“ მტვერი განთავსდება „კონის“ დინგზე და პირიქით.*

თუმცა, ყვავილოვან მცენარეებში ყველაზე უფრო გავრცელებული ანტი თვით-განაყოფიერების მექანიზმი ცნობილია **თვითშეუთავსებლობის** სახელით. მასში მოიაზრება მცენარის უნარი, არ მიიღოს საკუთარი მტვერი და ზოგჯერ მჭიდროდ დაკავშირებული ინდივიდების მტვერიც კი. თუ მტვრის მარცვალი იგივე მცენარის ყვავილის დინგზე ეცემა, ბიოქიმიური ბლოკი საშუალებას არ აძლევს მტვერს, დაასრულოს თავისი განვითარება და გაანაყოფიეროს კვერცხუჯრედი.

მეცნიერების იკვლევენ მოლეკულურ მექანიზმებს, რომლებსაც ადგილი აქვს თვითშეუთავსებლობის მოვლენაში. ამგვარი მცენარის რეაქცია ცხოველების იმუნური რეაქციის ანალოგიურია; ორივე – მცენარეც და ცხოველიც, ეყრდნობა ორგანიზმის უნარს, განასხვავოს „საკუთარი“ უჯრედები „უცხო“ უჯრედებისგან. განსხვავება იმაში მდგომარეობს, რომ ცხოველის იმუნური სისტემა უარყოფს „უცხო“ ობიექტებს, როცა სისტემა დაცვით მექანიზმს აამუშავებს პათოგენის წინააღმდეგ, ან ცდილობს, არ მიიღოს ტრანსპლანტირებული ორგანო. ამისგან განსხვავებით, თვითშეუთავსებლობა მცენარეებში „საკუთარი“ ობიექტების უკუგდებას გულისხმობს.

„საკუთარი“ მტვრის ამოცნობა ეფუძნება თვითშეუთავსებლობის გენებს, რომლებიც *S*–გენებად არიან ცნობილი. მცენარეულობის გენების კრებულში *S*–გენის ათობით ალელური გენი მოიპოვება. თუ მტვრის მარცვალი შეიცავს ალელს, რომელიც დინგზე მოხვედრილი ალელის მსგავსია, სამტვრე მილი ვერ შეძლებს განვითარებას. გარკვეული მცენარეების ნაირსახეობებში, თვითამოცნობის ფენომენი ხელს უშლის სამტვრე მილის ზრდას ერთი ან ორი მოლეკულური მექანიზმის დახმარებით: გამეტოფიტური თვითშეუთავსებლობა ან სპოროფიტური თვითშეუთავსებლობა.

გამეტოფიტური თვით-შეუთავსებლობის შემთხვევაში მტვრის გენომში მოთავსებული *S*-ალელი ხელს უშლის განაყოფიერებას. მაგალითად *S1* მტვრის მარცვალი, რომელიც *S1S2* მშობლის სპოროფიტიდანაა აღებული ვერ შეძლებს *S1S2* ყვავილის კვერცხუჯრედის განაყოფიერებას; თუმცა იგი ადვილად გაანაყოფიერებს *S2S3* ყვავილს. რაც შეეხება *S2* მტვრის მარცვალს, იგი ვერც ერთ ხსენებულ ყვავილს ვერ გაანაყოფიერებს. მოცემული სახის თვითამოცნობის ფენომენი გულისხმობს RNA-ის ფერმენტულ განადგურებას ჯერ კიდევ მოუმწიფებელ სამტვრე მილში. ნაყოფფოთლის სვეტში განთავსებულ RNA-ჰიდროლიზებად ფერმენტებს შეუძლია სამტვრე მილში შეღწევა და ამ უკანასკნელის RNA-ზე „თავდასხმა“ მხოლოდ იმ შემთხვევაში, როცა მტვერი „საკუთარი“ ტიპისაა.

სპოროფიტული თვითშეუთავსებლობის შემთხვევაში, განაყოფიერებას ხელს უშლის *S*-ალელის გენური პროდუქტები მშობელი სპოროფიტის ქსოვილებში, რომლებიც სამტვრე კედელთანაა მიერთებული. მაგალითად, *S1S2* მშობელი სპოროფიტიდან აღებული ვერც *S1* და ვერც *S2* მტვრის მარცვლები ვერ შეძლებენ *S1S2* ყვავილისა თუ *S2S3* ყვავილის კვერცხუჯრედების განაყოფიერებას. სპოროფიტული შეუთავსებლობა მოიცავს სიგნალის ტრანსდუქციის სისტემას დინგის ეპიდერმულ უჯრედებში, რაც ხელს უშლის მტვრის მარცვლის განვითარებას.

ზოგიერთი სასოფლო სამეურნეო კულტურა, როგორიცაა ბარდის, სიმინდისა თუ პომიდორის არაჰიბრიდული კულტივირებული ნაირსახეობები, რუტინულად ახდენენ თვითდამტვერვას საკმაოდ დამაკმაყოფილებელი შედეგებით. თუმცა, მცენარეთა ჯიშების გამოყვანით დაინტერესებულ სპეციალისტებს ზოგჯერ სასოფლო სამეურნეო კულტურის სხვადასხვა სახეობების ჰიბრიდები გამოჰყავთ. ისინი სხვადასხვა ჯიშების საუკეთესო თვისებების გამოყენებას ისახავენ მიზნად და თან ერთგვარ ჯიშებს შორის შეჯვარებით გამოწვეულ პოტენციურ ზარალს არიდებენ თავს (იხ. თავი 14).

ჰიბრიდული თესლის მისაღებად მცენარეთა ჯიშების გამომყვანი ექსპერტები ხელს უშლიან თვითდამტვერვას. ამ მიზნით, მათ სამტვრეები ამოაქვთ თესლის წარმომქმნელი მშობელი მცენარეებიდან, რაც ერთობ შრომატევადი საქმეა; ზოგჯერ ასევე ჰიბრიდული თესლის მიღების მიზნით,

ხსენებულ ექსპერტებს მამრი სტერილური მცენარეები გამოჰყავთ. ეს უკანასკნელი ვარიანტი განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია. მომავალში, შეიძლება შესაძლებელი გახდეს თვითშეუთავსებლობის ფენომენის გავრცელება იმ სასოფლო სამეურნეო კულტურებზე, რომლებიც ჩვეულებრივ თვითშეთავსებადები არიან. ამრიგად, თვითშეუთავსებლობის მექანიზმების გამოკვლევამ შესაძლოა სასოფლო სამეურნეო დარგის პროგრესს შეუწყოს ხელი.

კონცეფცია ცოდნა 38.1

1. მოიყვანეთ მაგალითები იმის შესახებ, როგორ შესაბამისობაშია ფორმა ფუნქციასთან ყვავილის აგებულებაში.
2. განასხვავეთ დამტვერვა განაყოფიერებისგან.
3. თუ გავითვალისწინებთ თვითდამტვერვის, როგორც ბუნებაში რეპროდუქციული „სტრატეგიის“ მოჩვენებით უარყოფით მხარეებს, საოცარია, რომ ანგიოსპერმული სახეობების დაახლოებით 20% სწორედ თვითდამტვერვას ეფუძნება. მიუხედავად იმისა, რომ თვითდამტვერვა ბუნებაში საკმაოდ ხშირია, ამ ფენომენს „ევოლუციურ ჩიხს“ უწოდებენ. ახსენით, რატომ იყენებს ბუნება თვითდამტვერვის მეთოდს და რატომ მოიხსენიებენ ამ მეთოდს „ევოლუციურ ჩიხად”?

კონცეფცია 38.2

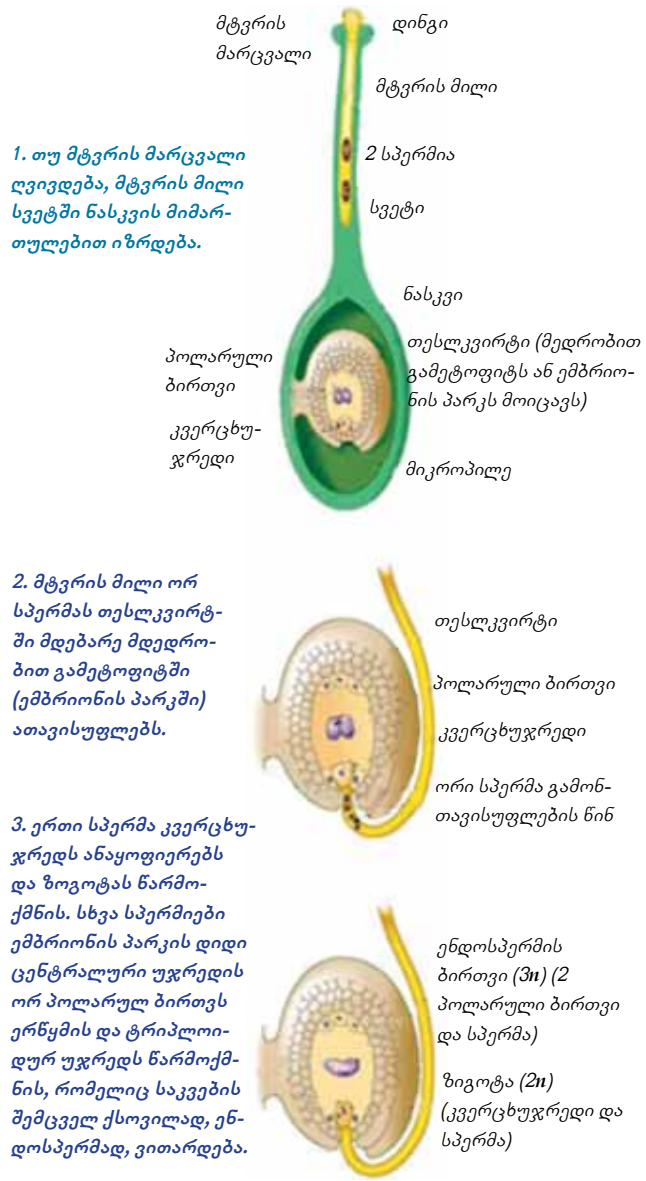
განაყოფიერების შემდეგ, თესლკვირტი თესლად, მუცელი ნაყოფად იქცევა

ჩვენ გამოვიკვლიეთ გამეტოფიტის განვითარებისა და დამტვერვის პროცესები. ახლა ვისაუბრებთ განაყოფიერებისა და მისი პროდუქტების – თესლისა და ნაყოფის შესახებ.

ორმაგი განაყოფიერება

მიმღებ დინგზე მოხვედრის შემდეგ, მტვრის მარცვალი შეიწოვს სინოტივეს და იწყებს აღმოცენებას; ანუ იგი წარმოქმნის სამტვრე მილს, რომელიც სვეტის უჯრედებს შორის ვითარდება და ბუტკოსკენ მიიწევს (იხ. სურათი 38.6). გენერაციული უჯრედის ბირთვი იყოფა მიტოზით და წარმოქმნის ორ სპერმას. ქიმიური ატრაკტანტით (შესაძლოა კალციუმით) მართული სამტვრე მილის ზედა ნაწილი ჯერ ბუტკოში, შემდეგ კი მიკროპილში (თესლკვირტის საფარებს შორის დაშორება) შედის და თავის ორ სპერმას ემბრიონის ტომარაში ან მის მიდამოებში ყრის.

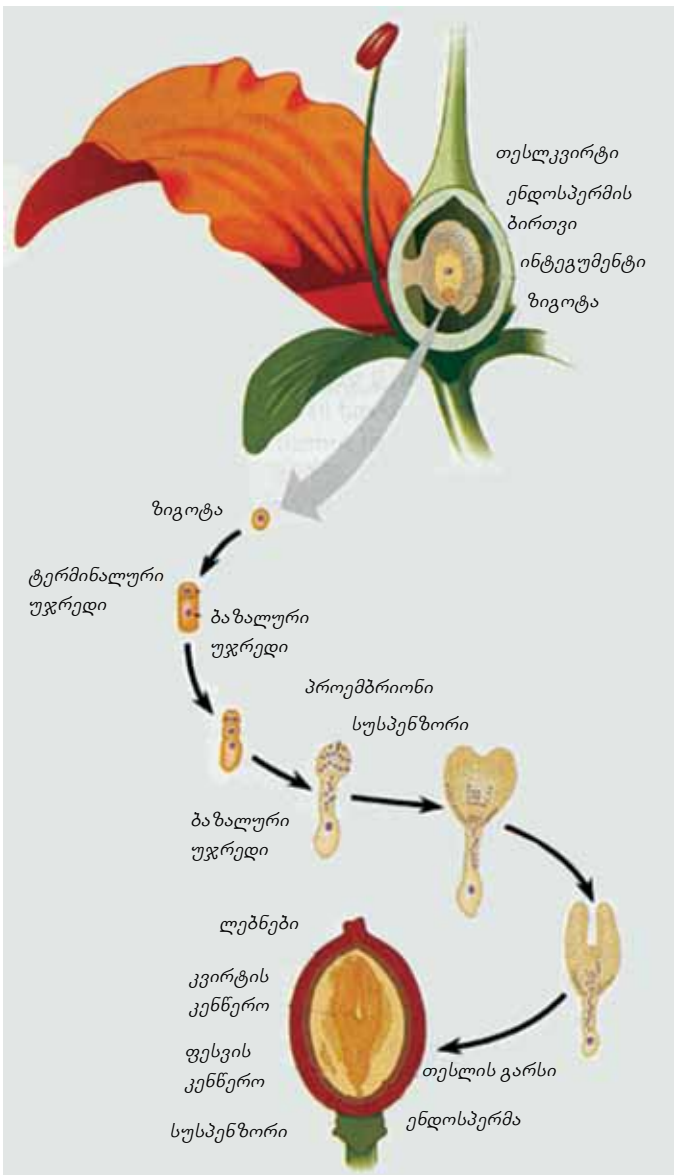
შემდეგი მოვლენები უკვე ანგიოსპერმის სასიცოცხლო ციკლის დამახასიათებელი ნიშნებია. ერთი სპერმა ანაყოფიერებს კვერცხუჯრედს, საიდანაც ყალიბდება ზიგოტა. მეორე სპერმა ერწყმის ორ პოლარულ ბირთვს და აყალიბებს ტრიპლოიდურ (3n) ბირთვს ემბრიონის ტომრის მსხვილი ცენტრალური უჯრედის ცენტრში. სწორედ ხსენებული მსხვილი უჯრედის საფუძველზე ყალიბდება **ენდოსპერმი** – თესლის საკვების შემნახველი ქსოვილი. ემბრიონის სხვადასხვა ბირთვებით ორი სპერმის უჯრედის კავშირს **ორმაგი განაყოფიერება** ეწოდება. ორმაგი განაყოფიერება უზრუნველყოფს ენდოსპერმის განვითარებას მხოლოდ იმ თესლკვირტებში, სადაც კვერცხუჯრედი განაყოფიერებულია. შედეგად, ანგიოსპერმები დაცულია მი-



▲ სურათი 38.6 **სამტვრე მილის გაზრდა და ორმაგი განაყოფიერება.**

მოფანტული მკვებავი ნივთიერებებისგან.

ქსოვილები, რომლებიც ემრიონის ტომარას გარედან ახვევია, ხელს უშლის მკვლევრებს, რომლებსაც ბუნებრივ პირობებში არსებულ მცენარეებში განაყოფიერების პროცესის უშუალო დაკვირვება სურთ. თუმცა, გარკვეული პერიოდის უკან, მეცნიერებმა შეძლეს, ერთი მხრივ, სპერმის ჩანასახოვანი სამტვრე მარცვლებიდან და, მეორე მხრივ, კვერცხუჯრედის ემბრიონის ტომრებიდან იზოლირება. შედეგად, მათ სინჯარაში, ხელოვნურად შექმნილ ვითარებაში შეძლეს მცენარის გამეტების შერწყმის პროცესზე დაკვირვების წარმოება. პირველი უჯრედოვანი მოვლენა, რომელიც გამეტის შერწყმის შემდეგ ხდება, კვერცხის ციტოპლაზმის კალციუმის (Ca2+) დონეების ზრდაში გამოიხატება. იგივე ხდება ცხოველების გამეტის შერწყმისას (იხ. თავი 47). მცენარეებსა და ცხოველებს შორის კიდევ ერთი მსგავსება იმაში მდგომარეობს, რომ ორივე ფენომენს ძალუძს პოლისპერმიის დაბლოკვა – კვერცხუჯრედის განაყოფიერება ერთზე მეტი სპერმული უჯრედით. ამრიგად, სიმინდის სპერმა ვერ შეერწყმება ზიგოტას სინჯარაში. სიმინდში პოლისპერმიის საწინააღმდეგო ბარიერი ყალიბდება 45 წუთით ადრე, ვიდრე სპერმა კვერცხუჯრედს შეეხება.



▲ *სურათი 38.7* **ეუდიკოტი მცენარის ემბრიონის განვითარება.**

თესლკვირტიდან თესლამდე

ორმაგი განაყოფიერების შემდეგ, თითოეული თესლკვირტი გადაიქცევა თესლად, ხოლო ბუტკო – ნაყოფად, რომელიც მოიცავს თესლს (ან ბევრს). როცა ზიგოტიდან ემბრიონი განვითარდება, თესლი იწყებს სხვადასხვა რაოდენობით ცილების, ზეთისა და სახამებელს შეგროვებას. ჩამოთვლილ ნივთიერებათა რაოდენობა დამოკიდებულია მცენარეთა ნარსახეობაზე. სწორედ ამიტომ, თესლში ყველაზე მეტი შაქარი გროვდება (იხ. თავი 36). თავიდან, საკვები ნივთიერებები ენდოსპერმში გროვდება, მაგრამ მოგვიანებით, არა ერთი ჯიშის შემთხვევაში, ისინი თესლში გადინაცვლებენ. ამრიგად, ენდოსპერმის ფუნქციას – მეტ-ნაკლებად შეინახოს საკვები ნივთიერებები, ემბრიონის ლებანი ითავსებს.

ენდოსპერმის განვითარება

როგორც წესი, ენდოსპერმი ემბრიონზე უფრო ადრე ვითარდება. ორმაგი განაყოფიერების შემდეგ, თესლკვირტის ცენტრალური უჯრედის ტიპლოიდური ბირთვი იყოფა და წარმოქმნის მრავლბირთვულ „სუპერუჯრედს", რომელსაც რძისმაგვარი კონსისტენცია ახასიათებს. მოცემული თხევადი მასა, ენდოსპერმი, მრავალბირთვიანი მხოლოდ მაშინ ხდება, როცა ციტოკინეზი ანაწევრებს ციტოპლაზმას ბირთვებს შორის მემბრანების წარმოქმნის საშუალებით. საბოლოო ჯამში, ეს „შიშველი" უჯრედები ქმნიან უჯრედოვან კედლებს და ენდოსპერმი მყარი კონსისტენციის ხდება. ქოქოსის „რძე" თხევადი ენდოსპერმის მაგალითია, ხოლო ქოქოსის „რბილობი" – არათხევადი (მყარი კონსისტენციის მქონე) ენდოსპერმისა.

მარცვლებსა და სხვა არა ერთ მონოკოტში, ისევე როგორც ეუდიკოტში, ენდოსპერმი ინახავს საკვებ ნივთიერებებს, რომლებსაც აღმოცენების შემდეგ ნერგი გამოიყენებს. სხვა ეუდიკოტებში (მათ შორის ლობიოს მარცვლები), ენდოსპერმის საკვები ნივთიერებების რეზერვი მთლიანად ლებნებს გადაეცემა მანამ, ვიდრე თესლი ზრდას დაასრულებს; შესაბამისად, მომწიფებულ თესლს აკლია ენდოსპემი.

ემბრიონის განვითარება

ზიგოტის პირველი მიტოზური დაყოფა ტრანსვერსიულია; განაყოფიერებული კვერცხუჯრედი ბაზალურ და ტერმინალურ უჯრედად იყოფა (**სურათი 38.7**). გარკვეული პერიოდის შემდეგ, ტერმინალური უჯრედი საფუძველს უყრის ემბრიონის ძირითადი ნაწილის წარმოქმნას. ბაზალური უჯრედი აგრძელებს ტრანსვერსიულად დაყოფას და ქმნის სუსპენზორად წოდებული უჯრედების ძაფს. სუსპენზორები ემბრიონს თავის მშობელს მიამაგრებს. სუსპენზორების

ფუნქცია მშობელი მცენარიდან (ზოგ შემთხვევაში კი ენდოსპერმიდან) ემბრიონზე მკვებავი ნივთიერებების გადატანაში მდგომარეობს. სუსპენზორი იზრდება და ემბრიონს სულ უფრო და უფრო ღრმად უბიძგებს მკვებავი და დამცავი ქსოვილებისკენ. ამასობაში, ტერმინალური უჯრედი იყოფა რამდენჯერმე და ქმნის სფერულ პროემბრიონს, რომელიც სუსპენზორზეა მიმაგრებული. ლებნები ამონაზარდის სახით ვითარდება პროემბრიონზე. ორი ლებნისგან შემდგარ ეუდიკოტს ამ ეტაპზე გულის ფორმა აქვს. მხოლოდ ერთი ლებანი გადაიქცევა მონოკოტებად.

ვიდრე თესლკვირტი მომწიფებულ თესლად გადაიქცევა, ხოლო ინტეგუმენტები იმდენად გამაგრდება და გასქელდება, რომ თესლის საფარს ჩამოაყალიბებენ – ზიგოტა უკვე შექმნის ემრბიონულ მცენარეს ჩანასახობრივი ორგანოებით. რუდიმენტალური ლებნების წარმოქმიდან სულ მცირე ხანში, ემბრიონი იწყებს ზრდას. ლებნებს შორის ემბრიონული ყლორტის აპექსი ჩანს. იგი მოიცავს ყლორტის ზედა მერისტემას. ემბრიონის ღერძის საპირისპირო ბოლოში, სადაც სუსპენზორები ემაგრება, ემბრიონის ფუძის აპექსია, რომელიც ფუძის ზედა მერისტემას მოიცავს. თესლის აღმოცენების შემდეგ, ყლორტებისა და ფუძეების ზედა მერისტემები აგრძელებს ზრდას მცენარის მთლიანი სასიცოცხლო ციკლის განმავლობაში (იხ. სურათი 35.10).

მომწიფებული თესლის სტრუქტურა

მომწიფების ბოლო ეტაპებზე, თესლი მანამდე განიცდის დეჰიდრატაციას, ვიდრე მასში წყლის შემადგენლობა საკუთარი წონის დაახლოებით 5-15%-მდე არ დავა. საკვები მარაგით (ლებნები, ენდოსპერმი, ან ორივე ერთად) გარშემორტყმული ემბრიონი მსვენებარე მდგომარეობაში იმყოფება; იგი წყვეტს ზრდას, ხოლო მისი მეტაბოლიზმი თითქმის მთლიანად წყდება. ემბრიონი და მისი საკვები მარაგი გარშემორტყმულია მკვრივი, დამცავი **თესლის საფარით**, რომელსაც თესლკვირტის ინტეგუმენტები ქმნიან.

ჩვენ შეგვიძლია ახლოს დავაკვირდეთ ეუდიკოტის თესლის ერთ-ერთ ტიპს, თუ შუაზე გადავხსნით ჩვეულებრივი ბაღის ლობიოს თესლს. მოცემულ ეტაპზე, ემბრიონი შედგება მოგრძო სტრუქტურისგან – ემბრიონის ღერძი, რომელიც მიმაგრებულია წვნიან ლებნებთან (სურათი 38.3 ა). სწორედ იმ ადგილას, სადაც ლებნებია მიმაგრებული, ემბრიონის ღერძს ეწოდება **ჰიპოკოტილი** (ბერძნული სიტყვისგან *hypo* — ქვემოთ). ჰიპოკოტილი მთავრდება **ჩანასახოვან ფესვში** ან ემბრიონულ ფესვში. ემბრიონული ღერძის ნაწილი, რომლის ზემოთაც ლებნებია მოთავსებული, **ეპიკოტილს** ემაგრება (ბერძნული სიტყვიდან *epi*-ზე, ზემოდან). იგი შედგება ყლორტის თავისგან, რომელსაც რამდენიმე მინიატურული ფოთოლი ასხია.

ჩვეულებრივ, ვიდრე თესლი აღმოცენდება, ბაღის ლობიოს ლებნები სავსეა სახამებლით, რადგან ისინი ენდოსპერმიდან ნახშირწყლებს იწოვენ. თუმცა ზოგიერთი ეუდიკოტის თესლი (მათ შორის აბუსალათინი, *Ricinus communis*), თავიანთ საკვებ მარაგს ენდოსპერმაში ინახავენ. მათ ძალიან თხელი ლებნები ახასიათებთ (სურათი 38.8 ბ). ლებნები საკვებ ნივთიერებებს ენდოსპერმიდან იღებენ და შემდეგ ემბრიონის დანარჩენ ნაწილებს მიაწოდებენ თესლის აღმოცენების პროცესში.

მონოკოტის ემბრიონს ერთი ლებანი აქვს (სურათი 38.8 გ). ბალახეულთა ოჯახის წარმომადგენლები, მათ შორის სიმინდი და ხორბალი, ლებნის განსაკუთრებულ ტიპს ფლობენ, რომელსაც **სკუტელუმი** ეწოდება (ლათინური სიტყვიდან „*scutella*“ პატარა — ფარი; ტერმინი „სკუტელუმი“ უშუალოდ სკუტელუმის ფორმიდან გამომდინარე იქნა მიღებული). სკუტელუმი ძალიან თხელია. მას ფართო ზედაპირი აქვს, რომელიც ენდოსპერმს ეკვრის. სკუტელუმი აღმოცენების პერიოდში საკვებ ნივთიერებებს ენდოსპერმიდან იღებს. ბალახის თესლის ემბრიონი მოთავსებულია ორ საბურველში: **კოლეოპტილი**, რომელიც ახლადაღმოცენებულ ყლორტს ეკვრის, და **კოლეორიზა**, რომელიც ახლადგანვითარებულ ფესვზეა შემორტყმული.

მუცლიდან ნაყოფამდე

მაშინ როცა თესლკვირტებიდან თესლი ვითარდება, ყვავილის ბუტკოდან **ნაყოფი** ვითარდება, რომელიც იცავს მასში მოთავსებულ თესლს და მომწიფების შემდეგ ხელს უწყობს თესლის გავრცელებას ქარისა თუ ცხოველების საშუალებით. განაყოფიერება იწვევს ჰორმონალურ ცვლილებებს, რომლის შედეგადაც ბუტკო იწყებს ტრანსფორმაციას და ნაყოფად იქცევა. ჩვეულებრივ, ნაყოფი არ აღმოცენდება თუ ყვავილი არ დაიმტვერა. შედეგად, ყვავილი ჭკნება და კვდება. ნაყოფის განვითარების დროს, ბუტკოს კედელი ნაყოფსაფარად, ანუ ნაყოფის სქელ კედლად გადაიქცევა. ბუტკოს ზრდასთან ერთად, ყვავილის სხვა ნაწილები ჭკნება და ცვივა. მაგალითად, ბარდას გამოფიტული თავი მუხუდოს ყვავილის სტიგმის ნარჩენია.

ნაყოფი რამდენიმე ტიპის კატეგორიად იყოფა თავისი წარმოშობისა და განვითარების მიხედვით (სურათი 38.9). ნაყოფის უმრავლესობა ერთი ნაყოფფოთლიდან ან რამდენიმე შერწყმული ნაყოფფოთლიდან ვითარდება. მათ **მარტივი ნაყოფი** ეწოდებათ. ზოგიერთი მარტივი ნაყოფი წვნიანია, როგორიცაა მაგალითად ატამი; სხვები კი გამომშრალია, როგორიცაა მაგალითად, ბარდა ან თხილი (იხ. სურათი 30.8). **რთული ნაყოფი** აღმოცენდება მხოლოდ ერთი ყვავილიდან, რომელსაც ერთზე მეტი ცალკეული ნაყოფფოთოლი აქვს. თითოეული მათგანი პატარა ნაყოფად ყალიბდება. ისინი ერთად გროვდება, სწორედ ისე, როგორც ჟოლოში. რაც შეეხება რთული სტრუქტურის ნაყოფს, იგი ყვავილედიდან – ერთმანეთთან მჭიდროდ მერთებული ყვავილების ჯგუფად ვითარდება. როცა ბუტკოების კედლები შესქელებას იწყებს, ისინი ერთმანეთს ერწყმის და ერთ ნაყოფში ერთიანდება, როგორც ანანასის შემთხვევაში ხდება.

ზოგიერთი ანგიოსპერმის შემთხვევაში, ბუტკოებთან ერთად ნაყოფის საბოლოო ჩამოყალიბებაში თავიანთი წვლილი სხვა ყვავილოვან ნაწილებსაც შეაქვთ. მაგალითად, ვაშლის ყვავილებში ბუტკო მოთავსებულია ყვავილსაჯდომში (იხ. სურათი 38.2 ბ). ამ მარტივი ნაყოფის წვნიანი ნაწილი, როგორც წესი, დიდი ზომის ყვავილსაჯდომიდან წარმოიქმნება;



(ა) ბაღის ცერცვი, მსხვილი ლებნების მქონე ეუდიკოტი. *ხორციანი ლებნები თესლის გაღივებამდე ინახავენ ენდოსპერმიდან აბსორბირებულ საკვებს.*



(ბ) აბუსალათინი, თხელლებნიანი ეუდიკოტი. *ვიწრო, მემბრანული ლებანი (კუთხური და სიბრტყის ხედი) თესლის გაღივებისას საკვებს ენდოსპერმიდან აბსორბირებს.*



(გ) ერთლებნიანი მცენარე სიმინდი. *სხვა ერთლებნიანების მსგავსად სიმინდსაც მხოლოდ ერთი ლებანი აქვს. სიმინდისა და სხვა ბალახოვანი მცენარეების დიდი ლებანი - სკუტელუმი. რუდიმენტული კვირტი მოთავსებულია კოლეოპტილში. ახალგაზრდა ფესვს კოლეორიზა ფარავს.*

▲ *სურათი 38.8* ***თესლის სტრუქტურა.***

მხოლოდ ვაშლის გული ყალიბდება ბუტკოდან. ამ მხრივ, მაგალითისთვის მარწყვიც გამოდგება, რადგან იგი რთული ნაყოფია, რომელიც დიდი ზომის ყვავილსაჯდომისგან შედგება პატარა ერთთესლიანი ნაყოფებით. ჩვეულებრივ, ნაყოფი თითქმის იმავე დროს მწიფდება, როცა თესლი ჩამოყალიბებას ასრულებს. უნდა აღინიშნოს, რომ მშრალი ნაყოფების (როგორიცაა მაგალითად, სოიო) დამწიფებას ნაყოფის ქსოვილების დაბერება და გამოშრობა უძღვის წინ. იგივე პროცესი წვნიანი ნაყოფების შემთხვევაში გაცილებით უფრო კომპლექსურია. ჰორმონების რთული ურთიერთდამოკიდებულების შედეგათ ვღებულობთ საკვებ ნაყოფს, რომელიც იზიდავს თესლის გადამტან ცხოველებს. ნაყოფის „რბილობი“ უჯრედის კედლის ფერმენტის მომნელებელი კომპონენტების შედეგად რბილდება. ჩვეულებრივ, შეფერილობა მწვანედან წითელზე, ნარინჯისფერსა თუ ყვითელზე იცვლება. ნაყოფი ტკბება ორგანული მჟავეებისა თუ სახამებლის მოლეკულების შაქრად გადაქცევის შედეგად. მწიფე ნაყოფში შაქრის კონცენტრაციამ შეიძლება 20% შეადგინოს.

თესლის აღმოცენება

მომწიფების შემდეგ თესლი დეჰიდრატაციას განიცდის და ე.წ. **მსვენებარე** მდგომარეობის ფაზაში გადაინაცვლებს (ტერმინი მომდინარეობს ლათინური სიტყვიდან და თარგმანში ნიშნავს „ძილს“). ასეთ მდგომარეობაში მეტაბოლიზმის ხარისხი ძალიან დაბალია და ადგილი აქვს ზრდისა და განვითარების შეჩერებას. მსვენებარე მდგომარეობის ფაზას მცენარეთა სხვადასხვა სახეობის სხვადასხვა დროს წყვეტს. ზოგიერთი თესლი ხელსაყრელი გარემოს შექმნისთანავე აღმოცენდება. სხვა თესლი კი მსვენებარე მდგომარეობის ფაზაში საუკეთესო ნიადაგში დათესვის შემთხვევაშიც კი რჩება და ამ მდგომარეობაში იმყოფება ვიდრე კონკრეტული გარემოება მსვენებარე მდგომარეობის ფაზიდან გამოსვლისთვის საჭირო ბიძგს არ მისცემს.

თესლის მსვენებარე მდგომარეობა: ადაპტაცია არახელსაყრელ პერიოდში

თესლის მსვენებარე მდგომარეობის ფაზა იმის საშუალებას იძლევა, რომ მისი აღმოცენება ნერგისთვის ყველაზე უფრო ხელსაყრელ დროსა და ადგილას მოხდება. მსვენებარე მდგომარეობის ფაზის დამთავრება ჩვეულებრივ გარკვეული პირობების აუცილებლობას მოითხოვს. მაგალითად, არა ერთი უდაბნოს მცენარის თესლი აღმოცენდება მხოლოდ მას შემდეგ, რაც უდაბნოში არსებითი რაოდენობის წვიმა მოვა. თუ თესლი მხოლოდ მცირე ოდენობის წვიმის შემდეგ აღმოცენდება, ნიადაგი შესაძლოა იმდენად გამოშრეს, რომ ვერ უზრუნველყოს საჭირო პირობები ნერგისთვის. ადგილებში, რომლებსაც ბუნებრივი ხანძარი ახასიათებთ, ბევრ თესლს ინტენსიური ხარისხის სიცხე ესაჭირეობა იმისთვის, რომ მსვენებარე მდგომარეობის ფაზიდან გამოვიდეს; სწორედ ამიტომ, ნერგების ყველაზე დიდი რაოდენობა მას შემდეგ აღმოცენდება, როცა ხანძარი ყველა დანარჩენ კონკურენტულ მცენარეულობას გაანადგურებს. ტერიტორიებზე, სადაც მკაცრი ზამთარია, თესლს განვითარებისთვის ცივი ტემპერატურა სჭირდებათ.

ზაფხულსა თუ შემოდგომაზე დათესილი თესლი არ აღმოცენდება მომდევნო გაზაფხულამდე. ამრიგად, მათ შემდეგ ზამთრამდე გასაზრდელად საკმაოდ დიდი პერიოდი რჩებათ. ზოგიერთ პატარა თესლს, როგორიცაა სალათის ფურცლების რამდენიმე ნაირსახეობა, აღმოცენებისთვის სინათლე ესაჭირობა. სალათის ფურცლების თესლი მსვენებარე მდგომარეობის ფაზას მხოლოდ იმ შემთხვევაში წყვეტს, თუ მას ისეთ სიღრმეზე დათესავენ, საიდანაც ნერგს ნიადაგის ზედაპირიდან ამოსვლა არ გაუჭირდება. ზოგიერთ თესლს საფარი ფენა აქვს, რომელიც მხოლოდ ქიმიურად, ცხოველის საჭმლის მომნელებელ ტრაქტში სუსტდება. შედეგად, შესაძლებელია ამ თესლის გარკვეულ მანძილზე გადატანა, ვიდრე ისინი აღმოცენებას დაიწყებენ.

მსვენებარე მდგომარეობის ფაზის პერიოდში, თესლის სიცოცხლისუნარიანობის ხანგრძლივობა და აღმოცენების შანსი რამდენიმე დღიდან დეკადამდე ან უფრო მეტ დრომდეც კი მერყეობს; ყოველივე ეს კონკრეტული მცენარის

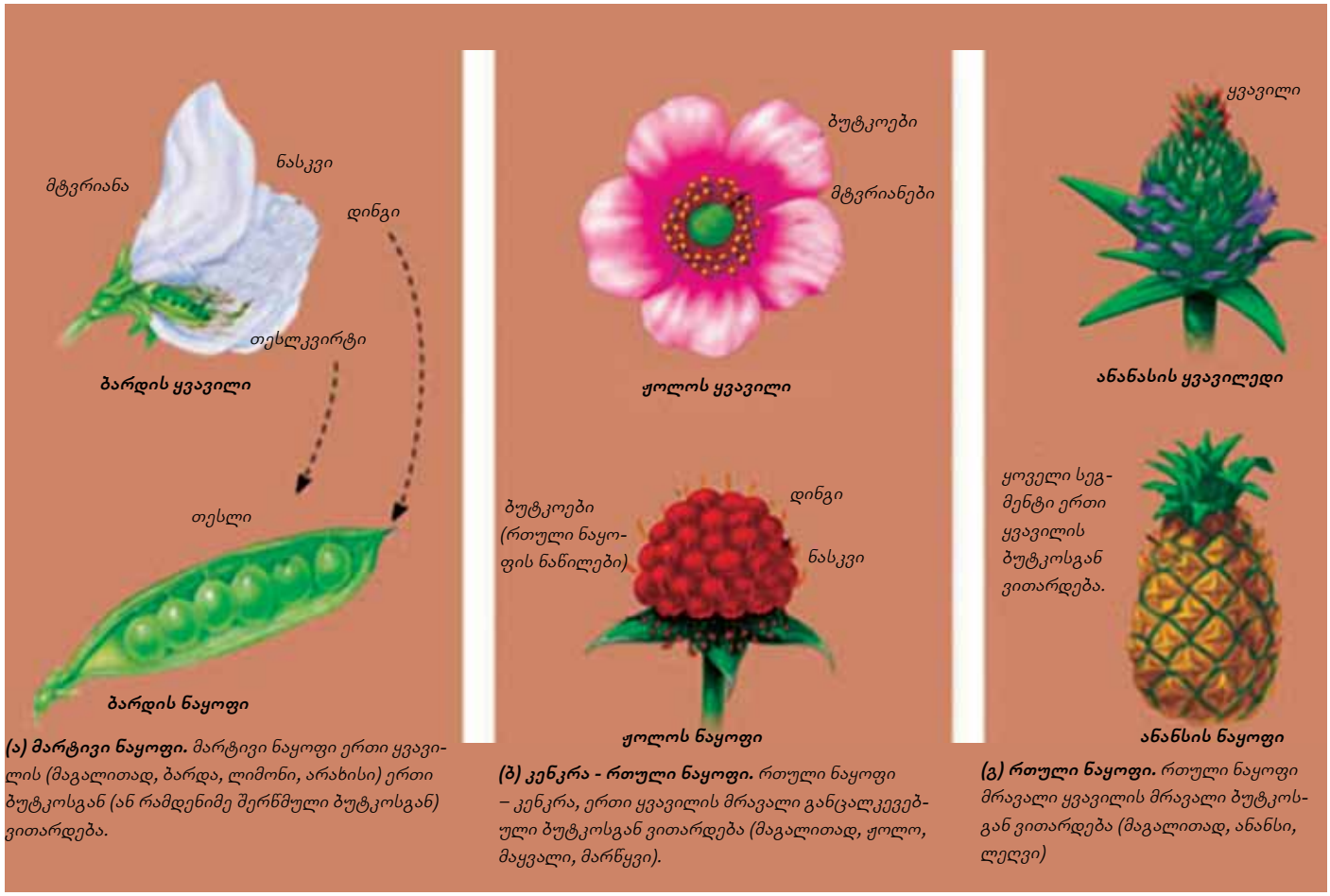
სახეობასა და გარემო პირობებზეა დამოკიდებული. თესლის უმრავლესობა ერთი ან ორი წელი ელოდება ხელსაყრელ პირობებს და მხოლოდ ამის შემდეგ იწყებს აღმოცენებას. ამრიგად, ნიადაგში ჯერ კიდევ აღმოუცენებელი თესლის დიდი მარაგია, რომელიც შესაძლოა მრავალი წლის განმავლობაში გროვდებოდა. სწორედ ამ ფაქტორით აიხსნება ის ფაქტი, რომ მცენარეულობა ელვისებური სისწრაფით აღმოცენდება ხოლმე ცეცხლის, გვალვის, წყალდიდობისა თუ სხვა ბუნებრივი კატაკლიზმების შემდეგ.

თესლიდან ნერგამდე

თესლის აღმოცენება დამოკიდებულია ფიზიკურ პროცესზე სახელწოდებით — შთანთქმა. ამ უკანასკნელში მოიაზრება წყლის შესრუტვა გამომშრალ თესლში წყლის დაბალი პოტენციალის მიზეზით. წყლის შთანთქმა იწვევს არა მხოლოდ თესლის გაბერვასა და მისი საფარი ფენის გასკდომას, არამედ ემბრიონში მეტაბოლური ცვლილებების წარმოშობას, რასაც ზრდის პროცესის განახლება ძალუძს. ჰიდრაციის შემდეგ, ფერმენტები იწყებენ ენდოსპერმისა თუ ლებნების მიერ მომარაგებული ნივთიერებების გამოყოფას; შედეგად, საკვები ნივთიერებები ემბრიონის მოზარდ რეგიონებს გადაეცემა.

პირველი ორგანო, რომელიც თესლის აღმოცენების შემდეგ ვითარდება, ჩანასახის ფესვი, ანუ ემბრიონის ფესვია. ამის შემდეგ ნიადაგის ზედაპირიდან ყლორტის ზედა ნაწილის ამოსვლას ველოდებით. ბაღის ლობიოსა და სხვა ეუდიკოტების შემთხვევაში, ჰიპოკოტილში ერთგვარი კავი ფორმირდება, რომელიც ზრდის პროცესში ზედაპირზე ამოდის **(იხ. სურათი 38.10 ა)**. სინათლის წყალობით, ჰიპოკოტილი გასწორდება და ლებნებსა და ეპიკოტილს ზემოთ ამოიყვანს. ამრიგად, დელიკატური ყლორტის აპექსი და მასიური ლებნები აბრაზიული ნიადაგის გარღვევით ზემოთ ამოიმართებიან. ამ დროს ეპიკოტილი თავის პირველ ფოთლოვან ფოთლებს (ნამდვილი ფოთლები, ტერმინი გამოიყენება იმ მიზნით, რომ ისინი ლებნებისაგან, ან „თესლის ფოთლებისგან“ განვასხვავოთ“). ფოთლოვანი ფოთლები იზრდებიან, მწვანდებიან და ფოტოსინთეზის საშუალებით საკვების წარმოებას იწყებენ. ლებანი იფიტება და ნერგს სძვრება მას შემდეგ, რაც აღმოცენებადი ემბრიონი მის საკვები მარაგს ცლის.

სიმინდი და სხვა ბალახები, რომლებიც მონოკოტების კატეგორიაში ერთიანდება, აღმოცენების პერიოდში ნიადაგის ზედაპირზე ამოსასვლელად სხვადასხვა მეთოდს მიმართავენ **(იხ. სურათი 38.10 ბ)**. კოლეოპტილი, საფარი ფენა, რომელიც ემბრიონის ყლორტს იცავს, ნიადაგის ზედაპირისკენ იქაჩება და ამოდის. ყლორტი გვირაბის ფორმის მქონე კოლეოპტილის

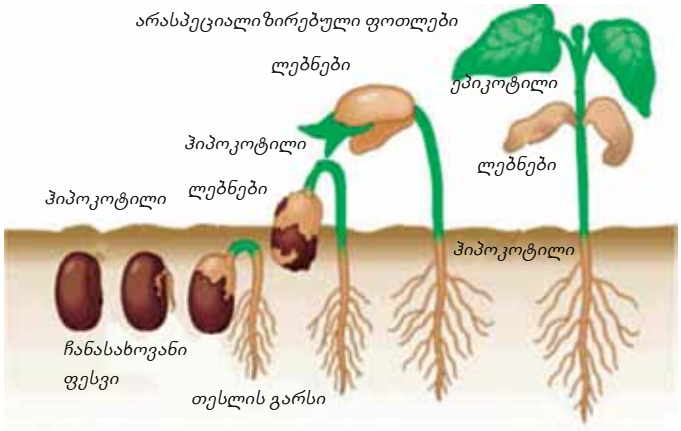


(ა) მარტივი ნაყოფი. *მარტივი ნაყოფი ერთი ყვავილის (მაგალითად, ბარდა, ლიმონი, არახისი) ერთი ბუტკოსგან (ან რამდენიმე შერწმული ბუტკოსგან) ვითარდება.*

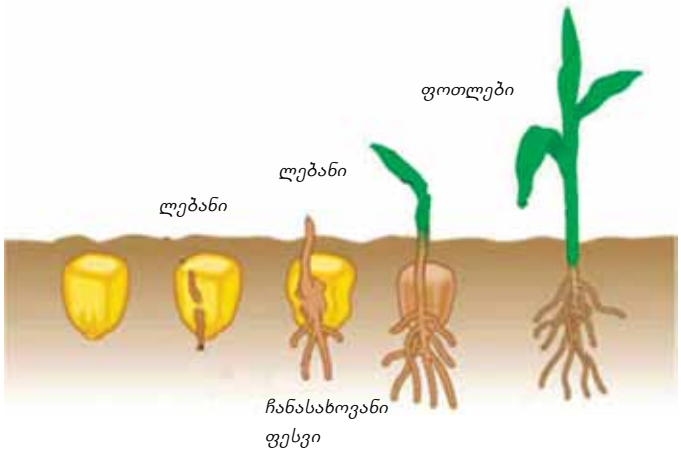
(ბ) კენკრა - რთული ნაყოფი. *რთული ნაყოფი – კენკრა, ერთი ყვავილის მრავალი განცალკევებული ბუტკოსგან ვითარდება (მაგალითად, ჟოლო, მაყვალი, მარწყვი).*

(გ) რთული ნაყოფი. *რთული ნაყოფი მრავალი ყვავილის მრავალი ბუტკოსგან ვითარდება (მაგალითად, ანანსი, ლეღვი)*

▲ *სურათი 38.9* **ნაყოფების ევოლუციური განვითარება.**



(ა) ბაღის ცერცვი. *ბაღის ცერცის ჰიპოკოტილიდან გამოდის კაუჭი, სწორდება და ნიადაგიდან ლებნები გამოაქვს.*



(ბ) სიმინდი. *სიმინდისა და სხვა ბალახოვანი მცენარეების შემთხვევაში კვირტი ლებნის მილის გავლით პირორდაპირ იზრდება.*

▲ *სურათი 38.10* ***თესლის აღმოცენების ორი ჩვეულებრივი ტიპი.***

მიერ ჩამოყალიბებულ ერთგვარ მილში იზრდება და საბოლოო ჯამში კოლეოპტილის ფარგლებს ტოვებს.

თესლის აღმოცენება მცენარის სასიცოცხლო ციკლში ერთობ არასაიმედო ეტაპს წარმოადგენს. ძლიერი თესლის საფუძველზე სუსტი ნერგი იზრდება, რომელმაც მტაცებლების, პარაზიტების, ქარისა თუ სხვა მოვლენების ზეგავლენას უნდა გაუძლოს. ველურ ბუნებაში, ნერგების მხოლოდ მცირე რაოდენობა ცოცხლობს იმდენხანს, რომ თავად გახდეს მშობელი. თესლის უამრავი რაოდენობით წარმოება გარკვეულად კომპენსაციას უკეთებს იმ ფაქტს, რომ ნერგთა მხოლოდ მცირე ნაწილი აღწევს განვითარების ბოლო ეტაპს. ჩვენს მიერ განხილული რეპროდუქციის ტიპში ყვავილობისა და ნაყოფის გამოღების დროს დიდი რაოდენობის რესურსი გამოიყენება. რაც შეეხება არასქესობრივ გამრავკებას, რომელიც, როგორც წესი, უფრო მარტივი და ნაკლებად სახიფათოა ნერგისთვის – იგი მცენარეთა გამრავლების ალტერნატიული ვარიანტია.

კონცეფცია ტესტი 38.2

1. ზოგიერთ ორსახლიან ნაირსახეობას მამრისთვის XY, ხოლო მდედრისთვის – XX სქესის გენოტიპი აქვს. ორმაგი განაყოფიერების შემდეგ, როგორი იქნება ენდოსპერმის ბირთვისა და ემბრიონების გენოტიპები?
2. განმარტეთ, როგორ უწყობს ხელს რეპროდუქციას თესლისა და ნაყოფის ძირითადი სტრუქტურა.
3. რაში მდგომარეობს თესლის მსვენებარე მდგომარეობის ფაზის უპირატესობა?

კონცეფცია 38.3

მცენარეთა ყვავილოვანი მცენარე არასქესობრივი გამრავლების გზით მრავლდება

წარმოიდგინეთ, რომ თითი მოიჭერით და მისგან თქვენი მეორე ზუსტი ასლი ვითარდება. სწორედ ეს იქნებოდა **არასქესობრივი გამრავლების** მაგალითი. ამ მოვლენის დროს, ნაყოფი წარმოიქმნება ერთი მშობლის საშუალებით ყოველგვარი გენეტიკური რეკომბინაციის გარეშე (რომელსაც, რა თქმა უნდა, ადგილი არ აქვს ადამიანების შემთხვევაში). შედეგად ვიღებთ კლონს, ასქესობრივი რეპროდუქციის გზით მიღებულ პროდუქტს, რომელიც გენეტიკურად ინდენტური ორგანიზმია.

ბევრი უთესლო მცენარისა და რამდენიმე გიმნოსპერმის მსგავსად, ანგიოსპერმის არა ერთი ჯიში როგორც არასქესობრივი, ისე სქესობრივი გზით მრავლდება. არასქესობრივად გამრავლების შემთხვევაში, მცენარე ნაყოფს თავის ყველა გენს გადასცემს; მაშინ, როცა სქესობრი გამრავლების დროს, ნაყოფი მცენარისგან გენების მხოლოდ ნახევარს მიიღებს. ორივე ხსენებულ რეპროდუქციულ მოდელს თავისი დადებითი და უარყოფითი მხარეები ახასიათებს.

როცა მცენარეს მდგრად გარემოში ხელსაყრელი პირობები აქვს, არასქესობრივი გამრავლება მომგებიანია. მცენარეს შეუძლია არა ერთი საკუთარი თავის იდენტური კლონი გაამრავლოს და თუ გარემო პირობები უცვლელი დარჩება, ხსენებული კლონებიც ადვილად შეეგუებიან გარემოს. ამასთანავე, ამგვარი ნაყოფები უფრო ძლიერია, ვიდრე თესლიან მცენარეებში სქესობრივი რეპროდუქციით მიღებული ნერგები. ნაყოფები ჩვეულებრივ მშობელი მცენარის ვეგეტაციურ ფრაგმენტებს ითვისებენ, რის გამოც არასქესობრივ რეპროდუქციას სხვაგვარად **ვეგეტაციურ გამრავლებასაც** ეძახიან. ველის (პრერიის) ბალახის მცოცავ კლონებს ისე შეუძლიათ დაფარონ ნიადაგის ზედაპირი, რომ იგივე ან სხვა მცენარის ნერგებს გადარჩენის ნაკლები შანსი აქვთ.

ნაკლებად ხელსაყრელ პირობებში, სადაც მცენარის გადარჩენასა და რეპროდუქციაზე პათოგენები და სხვა მს-



▲ *სურათი 38.11* ***არასქესობრივი გამრავლება ვერხვის ხეებში.*** *ვერხვის ზოგიერთ ტყეში, როგორც ქვემოთაა ნაჩვენები, ათასობით არასქესობრივი რეპროდუქციის მეთოდით მიღებული ხეა. ხეთა თითოეული ჯგუფი ერთი მშობელი მცენარის ფესვის სისტემიდან ვითარდება. უნდა აღინიშნოს, რომ სხვადასხვა მშობლის პირმშო სხვადასხვა ჯგუფებს განსხვავებული გენეტიკური თვისებები აქვს. სწორედ ეს განაპირობებს იმ ფაქტს, რომ ხეები სხვადასხვა დროს იწყებენ გაყვითლებასა თუ ფოთოლცვენას.*

გავსი ფაქტორები ზემოქმედებენ, სქესობრივი გამრავლება გაცილებით უფრო მომგებიანია, რადგან იგი ნაყოფებისა და, ზოგადად, სახეობების მრავალფეროვან ვარიანტებს ქმნის. უნდა აღინიშნოს, რომ არასქესობრივი გზით მიღებული მცენარეების გენოტიპური ერთგვაროვნება ამ მცენარეებს კონკრეტულ გარემოში გადაშენების საშიშროების წინაშე აყენებს იმ შემთხვევაში, თუ ადგილი ექნება გარემოპირობების რადიკალურ ცვლილებებს; მაგალითად, დაავადებათა ახალ ტალღას. უფრო მეტიც, თესლი (რომელიც თითქმის ყოველთვის სქესობრივი გზით მიიღება) ხელს უწყობს ნაყოფის გავრცელებას მოშორებით მდებარე ტერიტორიებზე. დაბოლოს, თესლის მსვენებარე მდგომარეობის ფაზა მცენარეს ზრდის შეჩერების საშუალებას აძლევს მანამ, ვიდრე მის ირგვლის ხელსაყრელი გარემო პირობები არ ჩამოყალიბდება.

არასქესობრივი გამრავლების მექანიზმები

მცენარეებში არასქესობრივი გამრავლება განუსაზღვრელად ზრდის უნარის კომპონენტია. როგორც გახსოვთ, მცენარეებს გაყოფის მერისტემული ქსოვილები აქვს, ანუ არადიფერენციალური უჯრედები, რომლებსაც ძალუძთ ზრდის განუსაზღვრელად შეჩერება და განახლება. ამასთანავე, პარენქიმის უჯრედები მთელი მცენარის ფარგლებში იყოფა და უჯრედების სპეციალიზირებულ ტიპებად ყალიბდება. ამ უჯრედების წყალობით, მცენარეს თავისი ნაწილების რეგენერაცია შეუძლია. ზოგიერთი მცენარის გაცალკევებულ ვეგეტატიურ ფრაგმენტებს შეუძლიათ სრულფასოვან ნაყოფად ჩამოყალიბდნენ; მაგალითად, უბრალო ღეროს შეუძლია დამატებით ფესვად და სრულფასოვან მცენარედ განვითარება. **ფრაგმენტაცია**, ანუ მშობელი მცენარის დაყოფა ცალკეულ ნაწილებად, რომელთაგანაც მთლიანი მცენარე ყალიბდება, არასქესობრივი გამრავლების ერთ-ერთი ყველაზე უფრო გავრცელებული მოდელია. მაგალითად, ზოგიერთ ნაირსახეობაში, ერთი მშობლის ფესვის სისტემიდან ვითარდება რამდენიმე დამატებითი ყლორტი, რომლებიც ცალკეული ყლორტების სისტემებს აყალიბებენ. შედეგად ვღებულობთ ერთი მშობლისგან ასქესობრივი რეპროდუქციის გზით შექმნილ კლონს **(იხ. სურათი 38.11)**. ამგვარმა არასქესობრივმა გამრავლებამ შექმნა მცენარის უძველესი ჩვენთვის ცნობილი კლონი – კრეოზოტის ბუჩქები მოჯავის უდაბნოში, კალიფორნია. სავარაუდოდ ეს მცენარე სულ მცირე, 12,000 წლის უნდა იყოს.

არასქესობრივი გამრავლების აბსოლუტურად განსხვავებული მექანიზმი გვხვდება ბაბუაწვერებსა და სხვა მცენარეებში. მათ ზოგჯერ თესლის წარმოება შეუძლიათ დამტვერვისა თუ განაყოფიერების გარეშე. თესლების ამგვარ არასქესობრივ გამრავლებას **აპომიქსისი** ეწოდება (ბერძნული სიტყვიდან, რომელიც თარგმანში „შერევის აქტისგან შორს“ ნიშნავს). აპომიქსისის დროს ადგილი არ აქვს სპერმისა და კვერცხუჯრედის შეერთებას. თესლკვირტში მოთავსებული დიპლოიდის უჯრედი ქმნის ემბრიონს; თავად თესლკვირტი მწიფდება და თესლად იქცევა. ეს თესლი ბაბუაწვერაში ქარით მოტანილი ნაყოფების საშუალებით ვრცელდება. ამრიგად, ეს მცენარეები არასქესობრივი გამრავლების მეთოდით მრავლდება, მაგრამ თესლის გავრცელების უპირატესობითაც სარგებლობენ, რაც ჩვეულებრივ სქესობრივი გამრავლების განუყოფელი ნაწილია.

ვეგეტაციური გამრავლება და სოფლის მეურნეობა

სასოფლო სამეურნეო კულტურებისა და დეკორაციული მცენარეების გაუმჯობესების მიზნით, ადამიანებმა ანგიოსპერმების არასქესობრივი გამრავლებისთვის სხვადასხვა მეთოდი შეიმუშავეს. ამ მეთოდთა უმრავლესობა მცენარეების იმ უნარს ეფუძნება, რომლის საშუალებითაც ისინი დამატებით ფესვებსა თუ ყლორტებს ავითარებენ.

კლონები კალმიდან

ოთახის ყვავილების, დეკორაციული მცენარეებისა და ბაღის ხეების უმრავლესობა არასქესობრივი გზით მრავლდება მცენარის ფრაგმენტიდან, რომელსაც კალამი ეწოდება.

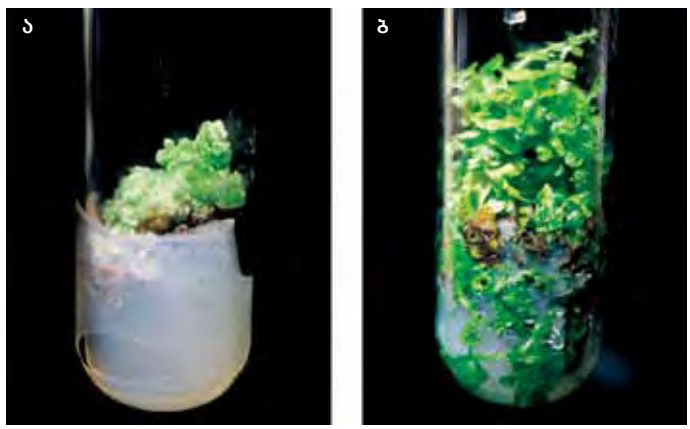
ზოგიერთ შემთხვევაში ყლორტის ან ღეროს კალამი გამოიყენება. კალმის ბოლოს გროვდება გაყოფადი და არადიფერენციალური უჯრედები, რომლებსაც **კოჟრები** ეწოდება; დამატებითი ფესვები სწორედ კოჟრიდან წარმოქმნება. თუ ყლორტის ფრაგმენტს კოჟრიდან გაჩნდა, დამატებითი ფესვები ისე ყალიბდება, რომ კოჟრის ეტაპის გავლა არ სჭირდება. ზოგიერთი მცენარე, მათ შორის აფრიკული ია, შეიძლება მხოლოდ ფოთლების, და არა ღეროების საშუალებით გამრავლდეს. სხვა მცენარეების შემთხვევაში, კალმებს ღეროების სპეციალური მარაგიდან იღებენ. მაგალითად, შესაძლებელია კარტოფილის რამდენიმე ნაჭრად დაჭრა; თითოეულს ვეგეტატური კვირტი, ანუ „თვალი“ ექნება. სწორედ ხსენებული კვირტის („თვალის”) საშუალებით შეუძლია ამ მცენარეს რე-

გენერაცია.

დამყნობა

კალმებიდანებიდან ვეგეტატური რეპროდუქციის მოდიფიცირებულ ვარიანტში, ერთი მცენარის შტო ან კვირტი შეიძლება დაემყნოს მსგავსი ჯიშის მეორე მცენარეს ან იმავე ჯიშის მცენარის განსხვავებულ სახეობას. დამყნობის საშუალებით შესაძლებელია სხვადასხვა ჯიშებისა თუ სახეობების მცენარეთა საუკეთესო ნიშნების ერთ მცენარეში თავმოყრა. დამყნობა ჩვეულებრივ მაშინ კეთდება, როდესაც მცენარე ჯერ კიდევ ახალგაზრდაა. მცენარეს, რომელსაც ფესვის სისტემა აქვს, **საძირე** ეწოდება. საძირეზე დამყნობილი შტო **რქა** სახელითაა ცნობილი. მაგალითად, ვენახის ფრანგული ნაირსახეობის (რომელიც საუკეთესო საღვინე ყურძენს იძლევა) რქები ამერიკული ნაირსახეობების (რომელიც უფრო ადვილად ეგუება ნიადაგის გარკვეულ პათოგენებს) ფესვის საძრეებს ემყნობა. რამდენადაც ნაყოფის ხარისხს რქის გენები განსაზღვრავს, მასზე საძირის გენეტიკური შემადგენლობა უარყოფით ზეგავლენას ვერ იქონიებს. თუმცა, დამყნობის რამდენიმე შემთხვევაში, შესაძლებელია საძირემ რქის დახმარებით განვითარებული ყლორტის სისტემის მახასიათებელი თვისებები შეცვალოს. მაგალითად, ჯუჯა ხეხილი, რომელიც აადვილებს ნაყოფის მოსავლის აღებას, მიიღება ნორმალური შტოების ჯუჯა მცენარის საძირეებზე დამყნობით, რის შედეგადაც ნელდება ყლორტის სისტემის ვეგეტატური ზრდა. რადგან თესლს რქიდან წარმოქმნილი მცენარის ნაწილიდან ვიღებთ, ისინი რქის ჯიშის მცენარეებს დანერგვის დროს აყალიბებენ.

კლონირება სინჯარაში და მასთან დაკავშირებული ტექნოლოგიები



(ა) *კალუსი (არადიფერენცირებული უჯრედების მასა) სტაფილოს რამდენიმე პარენქიმული უჯრედიდან იზრდება.*

(ბ) *კალუსი ფოთლების ღეროსა და ფესვების მქონე სრულყოფილ მცენარედ დიფერენცირდება.*

▲ *სურათი 38.12* ***სტაფილოს კლონირება სინჯარაში*** *(იხ. აგრეთვე სურათი 21.5).*

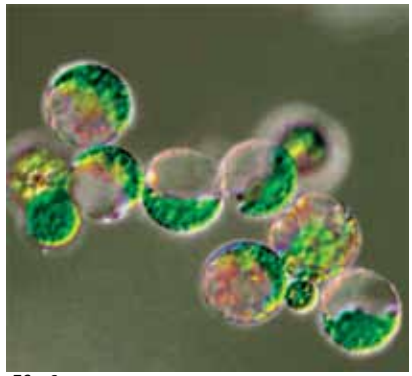
ბიოლოგებმა ლაბორატორულ პირობებში გამოიგონეს მცენარეთა ახალი ვარიანტების გამოყვანისა და კლონირების მეთოდები. შესაძლებელია მთლიანი მცენარის გამოყვანა პატარა ექსოლანტატისა (მშობელი მცენარიდან მოჭრილი ქსოვილის ნაწილი) თუ თვით ერთი პარენქიმის უჯრედების კულტივირებით ხელოვნურ გარემოში, სადაც საკმარისადაა საკვები ნივთიერებები და ჰორმონები **(იხ. სურათი 38.12ა)**. კულტივირებული უჯრედები იყოფა და არადიფერენციალურ კოჟრს ქმნიან. როცა კულტურულ გარემოში ადგილი აქვს ჰორმონალური ბალანსის მანიპულირებას, კოჟრსს შეუძლია გამოიღოს ყლორტები და ფესვები სრულიად დიფერენცირებული უჯრედებით **(იხ. სურათი 38.12 ბ)**.

მომდევნო საფეხურზე სინჯარის მცენარეები გადაინერგება ნიადაგში, სადაც ისინი ზრდას აგრძელებენ. შესაძლებელია ერთი მცენარის კლონირება რამდენიმე ათას ასლად ზრდის პროცესში კოჟრებისების დაყოფით. ეს მეთოდი გამოიყენება ორქიდეების გასამრავლებლად და ფიჭვის კლონირებისთვის, რომლებიც წარმოუდგენლად მალე მრავლდება და ტყეს ქმნიან.

მცენარის ქსოვილის კულტურის კონცეფცია გენური ინჟინერიისთვისაც ხელშემწყობი ფაქტორია. იმ მეთოდთა უმრავლესობა, რომლებიც მცენარეებში უცხო გენების შეყვანას უზრუნველყოფენ, პირველ რიგში მცენარის ქსოვილის მცირე ნაწილისა თუ ერთი მცენარის უჯრედების მოითხოვს. მცენარის ბიოლოგიაში ტერმინი **ტრანსგენური** გამოიყენება იმ გენეტიკურად მოდიფიცირებული (GM) ორგანიზმების ასაღნიშნად, რომლებშიც სხვა ჯიშებისთვის დამახასიათებელი გენია წარმოდგენილი. სინჯარის კულტურა შესაძლებელს ხდის გენეტიკურად მოდიფიცირებული მცენარეების რეგენერაციას ერთი მცენარის უჯრედიდან, რომელშიც შეყვანილია უცხო ДНК.

გენური ინჟინერიის ტექნიკა დეტალურადაა განხილული მე-20 თავში.

ზოგიერთი მკვლევარი **პროტოპლასტის დაშლად** წოდებულ ტექნიკას ქსოვილის კულტურის მეთოდთან კომბინაციაში იყენებს იმ მიზნით, რომ კლონირებისთვის მცენარის ახალი ვარიანტები გამოიყვანონ. პროტოპლასტები მცენარის უჯრედებია, რომლებშიც უჯრედის კედლები სოლკოსგან იზოლირებული ფერმენტების (cellulases and pectinases) საშუალებითაა ამოღებული **(იხ. სურათი 38.13)**. კულტივირებამდე პროტოპლასტები შეიძლება მუტაციისთვის გამოიყენონ. შედეგად, შესაძლებელია მცენარის სასოფლო სამეურნეო დანიშნულება გაუმჯობესდეს. ზოგიერთ შემთხვევაში ხერხდება სხვადასხვა მცენარის ჯიშებიდან ორი პროტოპლასტის შერწყმა, რაც სხვაგვარად რეპროდუქტიულად შეუთავსებელი იქნებოდა; ამის შემდეგ კი ხდება ჰიბრიდული პროტოპლასტების კულტივირება. თითოეულ პროტოპლასტს ძალუძს კედლის რეგენერაცია და საბოლოო ჯამში ჰიბრიდული მცენარის ფორმირება. ხსენებული მეთოდის საშუალებით წარმატებით მივიღეთ კარტოფილისა და მისი ველური მონათესავე ჯიშის, შავი ბელადობას ჰიბრიდი. ბელადონა ადვილად იტანს ჰერბიციდებს, რომლებიც ჩვეულებრივ სარეველა ბალახების გასანადგურებლად გამოიყენება. ჰიბრიდები ადვილად ამტანები არიან იმ მხრივაც, რომ მინდვრის ჰერბიციდებით „გამარგვლის“ შემთხვევაში კარტოფილის მცენარეები არ კვდება.



50 μმ

▲ *სურათი 38.13* ***პროტოპლასტები.*** *ეს უკიდლო მცენარის უჯრედები მზადდებიან უჯრედებსა თუ ქსოვილებზე სოკოს კონკრეტული ტიპიდან იზოლირებული და კედლის დამშლელი ფერმენტების მოქმედებით. მკვლევრებს შეუძლიათ სხვადასხვა ჯიშების პროტოპლასტების შერწყმა ახალი ჰიბრიდების გამოსაყვანად. მათ აგრეთვე ძალუძთ ახალი მცენარის გამოსაყვანად ჰიბრიდის უჯრედების კულტივირება.*

ლაბორატორული წესით კულტივირებული მცენარის უჯრედები და ქსოვილები ფუნდამენტალურია ზოგადად მცენარის ბიოტექნოლოგიისთვის. კიდევ ერთი ფუნდამენტური პროცესი გენური ინჟინერიის სხვადასხვა მეთოდის საშუალებით ტრანგენური მცენარეების გამოყვანაში მგდომარეობს. შემდეგ თავში უფრო დაწვრილებით ვისაუბრებთ მცენარის ბიოტექნოლოგიის შესახებ.

კონცეფცია ცისტი 38.3

1. განმარტეთ, რა წვლილი შეაქვს ერთი მხრივ, არასქესობრივსა და მეორე მხრივ, სქესობრივ რეპროდუქციას ზოგადად მცენარეების რეპროდუქციულ პროგრესში?
2. უთესლო ბანანი, მსოფლიოში ყველაზე უფრო პოპულარული ხილი, ორი სოკოვანი ეპიდემიის წინაშე უძლურია. განმარტეთ, რატომ ხდებიან უფრო ხშირად არასქესობრივად გამრავლებული მცენარეები ამგვარი ეპიდემიებიების მსხვერპლი?

კონცეფცია 38.4

მცენარის ბიოტექნოლოგია ცვლის სოფლის მეურნეობას

მცენარის ბიოტექნოლოგიას ორი მნიშვნელობა აქვს. ფართო თვალსაზრისით, მასში მოიაზრება მცენარეთა გამოყენების სფეროში არსებული ინოვაციები (ან მცენარეებიდან მიღებული ნივთიერებები), რომელთა საშუალებით აწარმოებენ ადამიანისთვის სასარგებლო პროდუქციას – სურვილი, რომელიც პრეისტორიულ პერიოდში დაიბადა. კონკრეტული თვალსაზრისით, ბიოტექნოლოგიაში მოიაზრება გენეტიკურად მოდიფიცირებული ორგანიზმების გამოყენება სოფლის მეურნეობასა და ინდუსტრიაში. მართლაც, უკანასკნელი ორი დეკადის განმავლობაში, გენური ინჟინერია იმდენად გაძლიერდა, რომ ტერმინები გენური ინჟინერია და ბიოტექნოლოგია მედიაში სინონიმებად გამოიყენება. ამ უკანასკნელ თავში განვავრცობთ მე-20 თავში დაწყებულ დისკუსიას იმის მაგალითზე, როგორ ცვლიან ადამიანები მცენარეებს მათ სასარგებლოდ.

ხელოვნური გადარჩევა



▲ *სურათი 38.14* ***სიმიდი – ხელოვნური გადარჩევის პროდუქტი. თანამედროვე სიმინდი (ქვემოთ) შეიქმნა ტეონსიტზე (ზემოთ) დაყრდნობით.*** *ტეონსიტის გული პატარაა; თითოეულს აქვს თავისი ჩენჩო, რომელიც ნაყოფს უნდა მოსცილდეს. როცა ნაყოფი ჯერ კიდევ მოუმწიფებელია, თესლი ცუდადაა მიმაგრებული, რაც მათი გაფანტვის საშუალებას იძლევა. ეს კი, სავარაუდოდ, სამუშაოს ურთულებს ახალდაწყებულ ფერმერებს. ნეოლითურ პერიოდში ფერმერები დიდი ზომის სიმინდს ანიჭებდნენ უპირატესობას, რომელშიც თესლი საფუძვლიანად იქნებოდა მიკრული სიმინდის ღერძზე და შემორტყმული იქნებოდა მაგარი ჩენჩოთი.*

ადამიანები უკვე რამდენიმე ათასწლეულია მცენარეების რეპროდუქციითა და გენეტიკური მოდიფიკაციებით არიან დაკავებულნი. არ გადავაჭარბებთ, თუ ვიტყვით, რომ სიმინდი ადამიანის მიერ შექმნილი არაბუნებრივი მონსტრია. ველურ ბუნებაში ადამიანის გარეშე მიტოვებული სიმინდი მალე გადაშენდება იმ უბრალო მიზეზის გამო, რომ მას არ ძალუძს თესლის საკუთარი ძალებით გავრცელება. სიმინდის მარცვლები ცენტრალურ ღერძზეა („სიმინდის თავი”) მიმაგრებული; ირგვლივ კი მასიური ფოთლების ჯგუფი („ჩენჩო”) აკრავთ. სიმინდის თავისებურებები არა ბუნებრივი, არამედ ხელოვნური გადარჩევის შედეგია **(იხ. სურათი 38.14)** (იხ. თავი 22 ხელოვნური გადარჩევის ირგვლივ არსებული ძირითადი საკითხების მიმოხილვის მიზნით). მართლაც, ნეოლითურ პერიოდში (გვიანი ქვის ხანა) ადამიანებმა დაიწყეს დღეს უკვე სასოფლო სამეურნეო კულტურებად გამოყენებული მცენარეების ათვისება, რასაც შედარებით მოკლე პერიოდი – დაახლოებით 10,000 წელი დაჭირდა. მაგრამ გენეტიკური მოდი-

ფიკაცია გაცილებით უფრო ადრე დაიწყო, ვიდრე ადამიანები ხელოვნურ გადარჩევას დაიწყებდნენ. მაგალითად, ხორბლის ჯიშები, რომლებიც დღესდღეობით ჩვენი კვების პროდუქტის უდიდეს ნაწილს შეადგენენ, ბალახის სხვადასხვა ჯიშებს შორის ბუნებრივი ჰიბრიდიზაციის შედეგად ჩამოყალიბდა. ამგვარი ჰიბრიდიზაცია მცენარეებში ჩვეული მოვლენაა. მას უკვე დიდი ხანია იყენებენ იმ მიზნით, რომ ხელოვნური გადარჩევისთვის დამატებითი გენეტიკური ვარიანტები თუ არსებული კულტურების გაუმჯობესებული ვარიანტები მიიღონ. ერთ-ერთი თანამედროვე მაგალითია სიმინდის სელექციური გამოყვანა.

სიმინდი ფართოდ გამოიყენება ბევრ განვითარებად ქვეყანაში; მაგრამ რადგან სიმინდის ვარიანტების უმრავლესობა არ წარმოადგენს ცილების მნიშვნელოვან წყაროს, ამიტომ საჭიროა მასთან ერთად ლობიოს მარცვლების მიღებაც. ცნობილი სიმინდის ჯიშებში არსებულ ცილებში ძალიან ცოტაა ლიზინი და ტრიპტოფანი. ეს უკანასკნელები რვა ძირითადი ამინომჟავებიდან ის ორი ამინომჟავაა, რომლის სინთეზიც ადამიანებს არ შეუძლიათ **(იხ. სურათი 41.10)**. ორმოცი წლის წინ, მკვლევრებმა აღმოაჩინეს მუტანტი სახელწოდებით *opaque-2*, რომელშიც გაცილებით მეტი რაოდენობით აღმოჩნდა ლიზინი და ტრიპტოფანი. სიმინდის ხსენებული ვარიანტი გაცილებით უფრო ნოყიერია, რაზეც ის ფაქტიც მეტყველებს, რომ ღორები, რომლებსაც მოცემული სიმინდის ვარიანტით კვებავენ, სამჯერ უფრო სწრაფად იმატებენ წონაში, ვიდრე ისინი, რომლებსაც ჩვეულებრივ სიმინდს აჭმევენ. თუმცა, როგორც ხშირად ხდება მცენარეთა ხელოვნურად გამოყვანის შემთხვევებში, სასურველ თვისებას არასასურველი თვისებებიც ახლავს თან. *opaque-2* სიმინდის გულს რბილი ენდოსპერმი აქვს, რაც არა მხოლოდ მოსავლის აღებას ართულებს, არამედ უფრო ნაკლებ შანსს უტოვებს მცენარეს მავნებელ მწერებს გადაურჩნენ. ხელოვნური გადარჩევისა და ჰიბრიდიზაციის ტრადიციული მეთოდების გამოყენებით, მცენარეთა ჯიშების გამომყვანმა სპეციალისტებმა რბილგულიანი *opaque-2*-ის ენდოსპერმი უფრო მაგარი ენდოსპერმის ტიპად ჩამოაყალიბეს. ამ პროცესს ასობით მეცნიერი და დაახლოებით 20 წელი დაჭირდა. გენური ინჟინერიის თანამედროვე მეთოდების არსებობის შემთხვევაში, ერთი ლაბორატორია შეიძლებდა მაღალი ლიზინისა და ტრიპტოფანის მიღების მიზნით გენების განთავსებას მაგარენდოსპერმიან სიმინდში მხოლოდ რამდენიმე წლის განმავლობაში.

მცენარეების ვარიანტების ტრადიციულ გამომყვანთაგან განსხვავებით, თანამედროვე მცენარის ბიოტექნოლოგებს, რომლებიც გენური ინჟინერიის ტექნიკას იყენებენ, შეუძლიათ გენების ტრანსფორმაცია აწარმოონ არა მხოლოდ ერთმანეთთან მჭიდროდ დაკავშირებულ ჯიშებსა თუ იმავე მცენარის სხვადასხვა ჯიშებს შორის. მაგალითად, მცენარეთა გამოყვანის ტრადიციული ტექნიკა ვერ იქნება გამოყენებული სასურველი გენის ჩასადებად ბაბუაწვერადან ბრინჯში, რადგან ამ ორ მცენარეს შორის ძალიან ბევრი სხვა გარდამავალი ჯიში არსებობს; თანაც მათი საერთო წინაპარი უკვე გადაშენებულია. თეორიულად, თუ მცენარეთა ჯიშების გამომყვანებს აქვთ გარდამავალი ჯიშები, მაშინ რამდენიმე საუკუნის შემდეგ, ისინი სავარაუდოდ შეძლებდნენ ბაბუაწვერას გენის ბრინჯში გადატანას ტრადიციული ჰიბრიდიზაციისა და მცენარეთა გამოყვანის მეთოდებით. გენური ინჟინერიის ტექნოლოგიის საშუალებით ამგვარი სახის გენური ტრანსფორმაცია უფრო სწრაფად ხორციელდება და თანაც გარდამავალ ჯიშებსაც არ საჭიროებს.

მსოფლიოში შიმშილისა და ცუდი კვების აღმოფხვრა



◀ *სურათი 38.15* ***გენური ინჟინერიით გამოყვანილი პაპაია.*** *წრიული დალაქვის ვირუსმა გაანადგურა პაპაიას კულტივირება მთელ მსოფლიოში. ტრანსგენური პაპაიას ხსენებულმა ვარიანტმა კი გადაარჩინა პაპაიას ინდუსტრია ჰავაიზე. გენური ინჟინერიით გამოყვანილი პაპაია (მარცხნივ სურათზე) უფრო ადვილად იტანს ქრიული დაალქვის ვირუსს, ვიდრე არა-ტრანსგენური პაპაია (მარჯვნივ სურათზე).*

რვაასი მილიონი ადამიანი დედამიწაზე განიცდის საკვების ნაკლებობას. ორმოცი ათასი ადამიანი იღუპება ყოველდღიურად ცუდი კვების გამო და აქედან ნახევარი — ბავშვებია. შიმშილის გამომწვევი მიზეზების შესახებ ბევრი მოსაზრება არსებობს. ექსპერტთა ერთ ნაწილს მიაჩნია, რომ საკვების დეფიციტს საკვები პროდუქტების ნაკლებობა კი არა, არამედ არაადეკვატური გადანაწილება იწვევს: ღარიბ მოსახლეობას უბრალოდ საშუალება არ აქვს, საკვები პროდუქტები შეიძინოს. ექსპერტთან მეორე ნაწილი საკვების დეფიციტს მსოფლიოში მოსახლეობის სიჭარბეს მიაწერს და აღნიშნავს, რომ ადამიანებიმა გადააჭარბეს იმ რაოდენობას, რომლის ატანაც პლანეტას შეუძლია (იხ. თავი 52). მიუხედავად იმისა, კონკრეტულად რომელი — სოციალური თუ დემოგრაფიული ფაქტორი უდევს საფუძვლად ცუდ კვებას, ადამიანთა მოდგმის მიზანია საკვები პროდუქტების რაოდენობის გაზრდა. რადგან ნიადაგი და წყალი საკვების წარმოების რესურსია, მიზანშეწონილია, არსებულ ნიადაგზე მოსავლის გაზრდა. მართლაც, მოსახნავად ვარგისი „ზედმეტი“ ნიადაგი ძალიან ცოტა დარჩა. აქვე უნდა გავითვალისწინოთ ველური ბუნების შემორჩენილი ტერიტორიები, რომელთა დაცვაც მნიშვნელოვანია. მოსახლეობის ზრდის კონსერვატორული შეფასების მიხედვით, 2020 წლისთვის მსოფლიოს ფერმერებმა ყოველ ჰექტარზე 40%-ზე მეტი მარცვლეულობა უნდა მოიყვანონ. მცენარის ბიოტექნოლოგიას შეუძლია დაგვეხმაროს საჭირო რაოდენობით მოსავლის მიღებაში.

სოფლის მეურნეობის ისტორიაში ახალი ტექნოლოგიების გამოყენების მაგალითია ტრანსგენური კულტურების კომერ-

ციული გამოყენება ფერმერების მიერ. ხსენებულ კულტურებში შედის იმ კარტოფილის, ბამბისა და სიმინდის ჰიბრიდები და ტრანსგენური ვარიანტები, რომლებიც შეიცავენ ბაქტერია *bacillus Turinginsis* გენებს. ეს „ტრანსგენები“ მოიცავენ ცილას (Bt ტოქსინს), რაც ეფექტურად აკონტროლებს არაერთი სერიოზული მწერის შემოსევას. მცენარეთა ამგვარი ვარიანტების გამოყენება მნიშვნელოვნად შეამცირებს კულტურების ქიმიური დამუშავების აუცილებლობას. კულტურებში გამოყენებადი Bt ტოქსინი წარმოიქმნება მცენარეში როგორც უვნებელი პროტოქსინი, რომელიც ტოქსიკური მხოლოდ ტუტის პირობებში ხდება (მაგალითად, მწერების ნაწლავებში). რადგანაც ხერხემლიანებს კუჭის მაღალი მჟავიანობა ახასიათებთ, პროტოქსინი მანამდე კვდება, ვიდრე გააქტივებას მოასწრებს. ამრიგად, Bt ტოქსინი აბსოლუტურად უვნებელია ხერხემლიანებისთვის, მათ შორის ადამიანებისთვის.

აგრეთვე მნიშვნელოვან პროგრესს მივაღწიეთ ისეთი ტრანსგენური მცენარეების განვითარების მხრივ, როგორიცაა ბამბა, სიმინდი, სოია, შაქრის ჭარხალი და ხორბალი, რომელიც ადვილად იტანს სხვადასხვა ჰერბიციდს. ამგვარი მცენარეების კულტივირებამ შესაძლოა შეამციროს წარმოების ხარჯები და საშუალება მისცეს ფერმერებს, ტრანსგენური მცენარეების დაზიანების გარეშე „გამარგვლონ“ კულტურები და არ მიმართონ მიწის სრულყოფილ დამუშავებას,

გენეტიკურად მოდიფიცირებული ბრინჯი



ჩვეულებრივი ბრინჯი

▲ ***სურათი 38.16 „ოქროსფერი ბრინჯის“ მარცვლებისა და ჩვეულებრივი ბრინჯის მარცვლების შერევა.*** *ოქროსფერი ბრინჯის ყვითელი ფერი და კვებითი ღირებულება იმაზე მეტყველებს, რომ მას ბეტა-კაროტინის გამომუშავება შეუძლია. სამი ტრანსგენი, რომელთა წყალობითაც ოქროსფერ ბრინჯს თავის გენებში ბეტა-კაროტინის გამომუშავება შეუძლია, ბაბუაწვერადან (Narcissus) იქნა აღებული.*

რასაც შეუძლია ნიადაგის ეროზია გამოიწვიოს. მკვლევრები აგრეთვე მუშაობენ ისეთი მცენარეების გამოყვანაზე, რომლებსაც ავადმყოფობის მიმართ იმუნიტეტი ექნებათ. ერთერთ შემთხვევაში, ტრანსგენური პაპაია, რომელსაც აქვს იმუნიტეტი წრიული დალაქვის ვირუსის მიმართ, შეიტანეს ჰავაიში, რის შედეგადაც პაპაიას წარმოება ფაქტიურად გადარჩა (იხ. **სურათი** 38.15).

მცენარეების კვებითი ღირებულება აგრეთვე გაუმჯობესდა. „ოქროსფერი ბრინჯი“ — ბაბუაწვერას რამდენიმე გენის შემცველი ტრანსგენური ვარიანტი, რომელშიც ბევრია ვიტამინი A — განვითარების სტადიაში იმყოფება. მისი საშუალებით, შესაძლებელი იქნება უსინათლობის პრობლემის აღმოფხვრა, რაც განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია მსოფლიოს იმ ღარიბი მოსახლეობისთვის, რომელთა დიეტაშიც A ვიტამინის დეფიციტი შეიმჩნევა **(იხ. სურათი 38.16)**.

დემაცემი მცენარის ბიოტექნოლოგიის შესახებ

სოფლის მეურნეობაში გენეტიკურად მოდიფიცირებულ ორგანიზმებთან დაკავშირებით არსებული დებატების უმრავლესობა პოლიტიკურ, სოციალურ, ეკონომიკურ თუ ეთიკურ ხასიათს ატარებს და წინამდებარე წიგნში არ განიხილება. თუმცა, გენეტიკურად მოდიფიცირებული კულტურებთან დაკავშირებულ ბიოლოგიურ საკითხებს აუცილებლად განვიხილავთ. ბიოლოგების გარკვეული ნაწილის და განსაკუთრებითი ეკოლოგები, შეშფოთებული არიან გენეტიკურად მოდიფიცირებულ ორგანიზმებთან დაკავშირებული პოტენციური რისკის გარემოში გავრცელების გამო. ყველაზე უფრო ფუნდამენტური არგუმენტი იმაში მდგომარეობს, რომ გენეტიკურად მოდიფიცირებულმა ორგანიზმებმა შესაძლოა ზიანი მიაყენონ ადამიანის ჯანმრთელობას ან გარემოს. ადამიანთა ის ნაწილი, რომელსაც სამეურნეო ბიოტექნოლოგიის პრაქტიკის შემცირება (ან სულაც შეწყვეტა) სურთ, აღშფოთებას გამოთქვამენ მეცნიერების მიერ „ექსპერიმენტებით“ გატაცების გამო. როცა მედიკამენტების ცდები სავალალო შედეგებით სრულდება, ცდებს უბრალოდ წყვეტენ; მაგრამ როცა საქმე ბიოსფეროში ახალი ორგანიზმების შეყვანას ეხება, მაშინ „ცდების“ უპრობლემოდ შეწყვეტა შეუძლებელია.

მე-20 თავში მოცემულია ზოგადად ბიოტექნოლოგიასთან დაკავშირებული ძირითადი პრობლემები. ამ თავში უფრო კონკრეტულად ვისაუბრებთ მცენარის ბიოტექნოლოგიასთან დაკავშირებულ საკითხებზე. ლაბორატორიებსა და პრაქტიკულ ანალიზებზე დაყრდნობით, მეცნიერები გენეტიკურად მოდიფიცირებული კულტურების შესაძლო გავლენის გაანგარიშებას ცდილობენ. იგულისხმება, გავლენა ადამიანის ჯანმრთელობასა თუ არასამიზნე ორგანიზმებზე, ისევე როგორც ტრანსგენური გადინების შესაძლებლობა.

ადამიანის ჯანმრთელობასთან დაკავშირებული საკითხები

ერთ-ერთი პრობლემა იმაში მდგომარეობს, რომ გენური ინჟინერიის შედეგად, უფრო კონკრეტულად კი გენეტიკურად მოდიფიცირებული მცენარის საკვებად გამოყენების შედეგად, შესაძლებელია გავრცელდეს ალერგენები, ანუ მოლეკულები, რომელთა მიმართაც ზოგიერთ ადამიანს ალერგია აქვს. თუმცა, ბიოტექნოლოგები აქტიურად მუშაობენ სოიოსა თუ სხვა კულტურებიდან იმ გენების ამოსაღებად, რომლებიც ალერგენურ ცილებს შეიცავენ. ადამიანის მოხმარებისთვის გამიზნულ გენეტიკურად მოდიფიცირებულ მცენარეებს ჯერ-ჯერობით ზიანი არ მიუყენებია ადამიანის ჯანმრთელობისთვის. უფრო მეტიც, ზოგი გენეტიკურად მოდიფიცირებული საკვები არამოდიფიცირებული საკვების უფრო ჯანსაღი ალტერნატივებია. მაგალითად, Bt სიმინდი შეიცავს 90%-ით ნაკლებ კიბოს გამომწვევ მიკოტოქსინს, ანუ ფუმონისინს, რომელიც ძალიან რთულად ნადგურდება და რომელიც დიდი კონცენტრაციით არსებობს გადამუშავებული სიმინდის პროდუქტების გარკვეულ ნაწილში – სიმინდის ბურბუშელებსა თუ ლუდში. ფუმონისინს ფუნგუსი (Fusarium)

წარმოქმნის, ხოლო ფუნგუსი მწერების მიერ დაზიანებულ სიმინდს უჩნდება. რადგან Bt სიმინდი გაცილებით ნაკლებად განიცდის მწერების მიერ დაზიანებას, ვიდრე არამოდიფიცირებული სიმინდი, ამიტომ მასში ფუნომისინიც გაცილებით უფრო ნაკლები ოდენობითაა.

მიუხედავად ამისა, ჯანდაცვის პრობლემურობიდან გამომდინარე, გენეტიკურად მოდიფიცირებული ორგანიზმების ოპონენტები დაჟინებით მოითხოვენ, რომ ყველა საკვებ პროდუქტს, რომელიც გენეტიკურად მოდიფიცირებული ორგანიზმების პროდუქტს მოიცავენ, შესაბამისი იარლიყი მიაკრან. ოპონენტთა უფრო რადიკალური ნაწილი კი მოითხოვს გენეტიკურად მოდიფიცირებული საკვების არამოდიფიცირებულ საკვებთან ერთად ტრანსპორტირების, შენახვისა თუ გადამუშავების აკრძალვას. თუმცა, ბიოტექნოლოგიის ზოგიერთი მხარდამჭერი აღნიშნავს, რომ მსგავს მოთხოვნებს ადგილი არ ჰქონია, როცა ბაზარზე მცენარის ჯიშების გამოყვანის ტრადიციული ტექნიკით წარმოებული „ტრანსგენური“ კულტურები გაიტანეს. მაგალითად, ტრიტიცალე აბსოლუტურად ახალი კულტურა იყო, რომელიც რამდენიმე ათწლეულის წინ სრულიად განსხვავებული ჯიშების — ხორბლისა და ჭვავის ხელოვნური სინთეზის საშუალებით გამოიყვანეს. დღეს კი ტრიტიცალე მსოფლიოში 3 მილიონ აკრზე მოჰყავთ.

შესაძლო ზეგავლენა არასამიზნე ორგანიზმებზე

ბევრი ეკოლოგი შეძრწუნებულია იმ ფაქტით, რომ გენეტიკურად მოდიფიცირებული კულტურების მზარდმა გამოყენებან შესაძლებელია არასასურველი გავლენა მოახდინოს არასამიზნე ორგანიზმებზე. ერთ-ერთი გამოკვლევის შედეგად გაირკვა, რომ სამეფო პეპლების ლარვა (მატლი) დაიღუპა მას შემდეგ, რაც ლაბორატორიაში ტრანსგენური Bt სიმინდის მტვრით დახუნძლული რძიანი ბალახის ფოთლებით (მათი საყვარელი საკვები) გამოკვებეს. ხსენებული ცდები შეწყვიტეს, რაც მეცნიერების თვითგამოსწორების ბუნების საუკეთესო მაგალითია. როგორც აღმოჩნდა, როცა მეცნიერებმა ლაბორატორიაში მამრი სიმინდის ყვავილედი რძიანი ბალახის ფოთლებზე დაფერთხეს, ღეროვანი ბოჭკოები, გახსნილი სამტვერე ტომრები და ყვავილის სხვა ნაწილები ასევე მცენარის ფოთლებზე აღმოჩნდა. სპეციალურად ჩატარებული ანალიზის შედეგად გაირკვა, რომ Bt ტოქსინს ყვავილის მტვერი კი არა, არამედ ყვავილის სხვა ნაწილები შეიცავდნენ დიდი კონცენტრაციით. ყვავილის მტვრისგან განსხვავებით, ყვავილის სხვა ნაწილებს ქარი ბუნებრივად ვერ გადაიტანს მეზობელ რძიან ბალახებზე ჩვეულებრივ პირობებში. Bt სიმინდის მხოლოდ ერთი სახეობა, რომელიც Bt სიმინდის წარმოების (ამჟამად შეწყვეტილი) 2%-ზე ნაკლებს შეადგენს, წარმოქმნის მტვერს Bt ტოქსინის მაღალი კონცენტრაციით.

სამეფო პეპლებზე მტვრის უარყოფითი ზეგავლენის გათვალისწინებით, აუცილებელია აგრეთვე Bt სიმინდის კულტივირების ალტერნატივის ზეგავლენის გაანალიზებაც – არა- Bt სიმინდზე ქიმიური პესტიციდების მოსხმა. ჩატარებული კვლევების საფუძველზე მეცნიერებმა დაასკვნეს, რომ ამგვარი ქიმიური პესტიციდების მოსხმა გაცილებით უფრო ვნებდა ადგილობრივ სამეფო პეპლებს, ვიდრე Bt სიმინდის პროდუქცია. მიუხედავად იმისა, რომ სამეფო პეპლების ლარვაზე Bt სიმინდის მტვრის არამიზნობრივი ეფექტი ნაკლებად მასშტაბურია, მაინც აუცილებელია გარემო პირობებში ზუსტი ცდების ჩატარება ყველა გენეტიკურად მოდიფიცირებული კულტურის შემთხვევაში.

ტრანსგენური გავრცელების პრობლემის დაძლევა

გენეტიკურად მოდიფიცირებული კულტურების შესახებ უარყოფითად განწყობილ მეცნიერთა ნაწილს განსაკუთრებით აშფოთებს შექმნილი გენების უნარი, კულტურისა და ბალახის ჰიბრიდიზაციის დროს ტრანსგენური კულტურიდან მონათესავე ბალახებში გავრცელდნენ. საშიშროება იმაში მდგომარეობს, რომ ჰერბიციდის გამძლე კულტურასა და ველურ ნათესავს შორის სპონტანური ჰიბრიდიზაციამ შეიძლება საფუძველი ჩაუყაროს „სუპერბალახს”, რომელსაც სხვა ველურ ბალახებთან შედარებით მეტი სელექციური უპირატესობა ექნება და, შესაბამისად, რთული იქნება მისი კონტროლი ბუნებაში. შესაძლებელია ზოგი კულტურის ჰიბრიდიზაცია მონათესავე ბალახებთან, რაც კულტურიდან ბალახზე ტრანგენის გავრცელების საშუალებას იძლევა. ეს დამოკიდებულია კულტურისა და ბალახის ჰიბრიდიზაციის უნარსა და იმაზე, რა გავლენას ახდენენ ტრანსგენები ზოგადად ჰიბრიდების გამძლეობაზე. კულტურის სასურველი დამახასიათებელი თვისება, როგორიცაა, მაგალითად ჯუჯის ფენოტიპი, შეიძლება არ გამოდგეს ბალახისთვის, რომელიც ველურ პირობებში იზრდება. სხვა შემთხვევებში, უბრალოდ ირგვლივ არ მოიპოვება მონაათესავე ბალახები, რომლებთანაც ჰიბრიდიზაციაა შესაძლებელი; მაგალითად, სოიოს არ აქვს ველური მონათესავე ჯიშები შეერთებულ შტატებში. თუმცა, *canola, sorghum* და ბევრ სხვა კულტურას შეუძლია ჰიბრიდიზაცია სხვა ბალახებთან.

ტრანსგენური გავრცელების საშიშროების გამო, მეცნიერები ცდილობენ, მიაღწიონ მამრის სტერილურობას ტრანსგენურ კულტურებში. ასეთ პირობებში, მცენარე, თუ რა თქმა უნდა იგი ახლომდებარე არატრანსგენური მცენარეების საშუალებით დაიმტვერა, მაინც გააგრძელებს თესლებისა და ნაყოფის წარმოებას, მაგრამ იგი არ აწარმოებს სიცოცხლისუნარიან მტვერს. მეორე მეთოდის მიხედვით, ტრანსგენი კულტურის ქლოროპლასტის Dნმ-ში გამოჰყავთ. მცენარის არაერთ ჯიშში ქლოროპლასტის Dნმ უშუალოდ დედა მცენარიდან მიღებული მემკვიდრეობაა; ანუ, ტრანსგენები ქლოროპლასტში ვერ გავრცელდება მტვრის საშუალებით (იხ. თავი 15 დედისეული მემკვიდრეობის შესახებ).

„ტერმინატორ ტექნოლოგია“ სხვა მეთოდს გვთავაზობს ტრანსგენური გავრცელების შემცირების მიზნით. ტერმინატორ ტექნოლოგია „თვითმკვლელ’ გენებს იყენებს, რომლებიც ხელს უშლიან კრიტიკულ განვითარებას, მტვრის განვითარებასა თუ თესლის მომწიფებას. ტერმინატორ პროცესის გავლის მიზნით, მოდიფიცირებული მცენარეები ჩვეულებრივ იზრდება, ვიდრე თესლისა თუ მტვრის მომწიფების ბოლო სტადიას არ მიაღწევენ. ამ ეტაპზე გენი გამოყოფს „ტერმინატორ“ ცილას, რომელიც ტოქსიკურია მცენარეებისთვის,

მაგრამ აბსოლუტურად უვნებელია ცხოველებისთვის, აქტივდება მხოლოდ მაშინ, როცა თესლი ან მტვერი უკვე თითქმის მომწიფებულია. მართალია, ახლად ფორმირებული თესლი თუ მტვერი უკვე პრაქტიკულად მომწიფებულია, მაგრამ ისინი სიცოცხლის უუნარო არიან. ტერმინატორი ცილები მხოლოდ მაშინ წარმოიქმნება, თუ თავდაპირველ თესლს სპეციალური ქიმიკატებით დაამუშავებენ. კვლევების უმრავლესობა მოცემულ ტექნოლოგიას თესლის განადგურებასთან დაკავშირებით იყენებს; შედეგად ფერმერებს გენეტიკურად მოდიფიცირებული თესლის შეძენა უწევთ. თუმცა, ტექნოლოგიის გამოყენება განვითარებად მტვრის ნაწილაკების მოსაკლავად ტრანსგენების გავრცელების შესამცირებლად ეფექტურ სტრატეგიად შეიძლება ჩაითვალოს.

სოფლის მეურნეობის დარგში გენეტიკურად მოდიფიცირებული ორგანიზმების შესახებ არსებული გაუთავებელი დავა წინამდებარე სახელმძღვანელოს ერთ-ერთი თემის მაგალითად გამოდგება: მეცნიერებისა და ტექნოლოგიების ურთიერთობა საზოგადოებასთან. ტექნოლოგიური პროგრესი, როგორც წესი, ყოველთვის მოიცავს მოულოდნელი შედეგების მიღების რისკს. მცენარის ბიოტექნოლოგიაში, ნულოვანი რისკის მიღწევა ფაქტიურად შეუძლებელია. მეცნიერებმა და საზოგადოებამ რეგულარულად უნდა შეაფასონ ტრანსგენური პროდუქტების უპირატესობები თუ რისკი. საჭიროა დისკუსიები თუ არგუმენტები ჯანსაღ სამეცნიერო ინფორმაციისა და ცდებს ეფუძნებოდეს, ვიდრე რეფლექსურ შიშსა თუ ბრმა ოპტიმიზმს.

კონცეფცია ცოცხი 38.4

1. შეადარეთ მცენარეთა ჯიშების ტრადიციული გამოყვანა და გენური ინჟინერია.
2. განმარტეთ, რა უპირატესობებთან და რისკთანაა დაკავშირებული გენეტიკურად მოდიფიცირებული კულტურები.

38-ე თავის შემჯამებელი

ძირითადი კონცეფციების შემჯამებელი

კონცეფცია 38.1

დამტვერვის საშუალებით გამეტები ყვავილში იკრიბებიან თავს

- სპოროფიტი, დომინანტი თაობა, წარმოქმნის სპორებს, რომლებიც ყვავილებში მამრ გამეტოფიტებად (მტვრის ნაწილაკები) და მდედრ გამეტოფიტებად (ემბრიონის ტომრები) ვითარდებიან.
- **ყვავილის სტრუქტურა** ყვავილის ოთხი ორგანო წარმოდგენილია შემდეგი ნაწილებით: ჯამის ფოთოლი, ფურცლები, მტვრიანა და ნაყოფფოთოლი.
- **გამეტოფიტის განვითარება და დამტვერვა** მტვერი მიკროსპორებიდან სამტვრეების მიკროდპორანგიაში ვითარდება; ემბრიონის ტომრები თესლკვირტში მეგასპორებიდან წარმოიქმნება. დამტვერვა, რომელიც განაყოფიერებას უსწრებს წინ, ნაყოფფოთლის დინგზე მტვრის მოფანტვას ნიშნავს.
- **მექანიზმები, რომლებიც ხელს უშლის თვითდამტვერვას** ზოგიერთი მცენარე არ იღებს მტვერს, რომლის *S*-გენიც დინგის უჯრედებში არსებულ ალელს შეესაბამება. „საკუთარი“ მტვრის ამოცნობა ერთგვარი სიგნალია, რომელიც სამტვრე მილის ზრდას უშლის ხელს.

კონცეფცია 38.2

განაყოფიერების შემდეგ, თესლკვირტები თესლად, მუცლობები კი ნაყოფად იქცევა

- **ორმაგი განაყოფიერება** სამტვრე მილი ემბრიონის ტომარაში ორ სპერმას უშვებს; ერთი კვერცხს ანაყოფიერებს, მეორე კი პოლარულ ბირთვს ერწყმის და საკვების მომმარაგებელ ენდოსპერმს წარმოქმნის.
- **თესლკვირტიდან თესლამდე** თესლის საფარით დაფარულია ემბრიონი და საკვების მარაგი, რომელიც ან ლებანშია მოთავსებული, ან ენდოსპერმში.
- **ბუტკოდან ნაყოფამდე** ნაყოფი იცავს მის შიგნით არსებულ თესლს; იგი ქარს მათ გაფანტვაში ეხმარება და თან თესლის გამავრცელებელ ცხოველებსაც იზიდავს.
- **თესლის აღმოცენება** თესლის მსვენებარე მდგომარეობის ეტაპის წყალობით თესლი მხოლოდ მაშინ აღმოცენდება,

როცა ნერგი განვითარებისთვის ყველაზე უფრო ოპტიმალური პირობები შეიქმნება. მსვენებარე მდგომარეობის ეტაპი ხშირად მხოლოდ კონკრეტული გარემო პირობების შექმნის შემთხვევაში წყდება – მაგალითად, ტემპერატურისა თუ სინათლის პირობების შეცვლა.

კონცეფცია 38.3

ყვავილოვანი მცენარეების უმრავლესობა ასექსობრივი რეპროდუქციის გზით მრავლდება

- არასქესობრივი გამრავლება უზრუნველყოფს წარმატებული კლონების გავრცელებას; სქესობრივი გამრავლება ქმნის გენეტიკურ ვარიანტს, რომელიც ევოლუციურ ადაპტაციას შესაძლებელს ხდის.
- **არასქესობრივი რეპროდუქციის მექანიზმები** არასქესობრივი რეპროდუქციის ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი თვისება იმაში მდგომარეობს, რომ მის დროს მშობელი მცენარე ფრაგმენტდება ცალკეულ ნაწილებად, რომლებიც საბოლოო ჯამში მთლიან მცენარეებად იქცევა.
- **ვეგეტაციური გამრავლება და სოფლის მეურნეობა** კალმიდან მცენარეთა კლონირება დიდი ხნის წინ დამკვიდრებული პრაქტიკაა. დღეს უკვე შეგვიძლია მცენარეების კლონირება იმ ცალკეული უჯრედებიდან, რემლებიც შესაძლებელია გენეტიკურად შევცვალოთ ვიდრე კლონირების პროცესს შევუდგებოდეთ.

კონცეფცია 38.4

მცენარის ბიოტექნოლოგია ცვლის სოფლის მეურნეობას

- **ხელოვნური გადარჩევა** მცენარეების შიდასახეობრივი ჰიბრიდიზაცია ბუნებაში ჩვეულებრივი მოვლენაა. მას ხშირად მიმართავენ მცენარეთა ჯიშების გამოყვანის სპეციალისტები, როგორც ძველად ისე თანამედროვე დროში, ახალი გენების შექმნის მიზნით.
- **მსოფლიოში შიმშილისა და ცუდი კვების აღმოფხვრა** გენეტიკურად მოდიფიცირებულ მცენარეებს მსოფლიოში საკვების ხარისხისა და რაოდენობის გაზრდა შეუძლიათ.
- **დებატები მცენარის ბიოტექნოლოგიის შესახებ** გაურკვეველია, რა რისკს შეიძლება წავაწყდეთ, როცა გარემოში გენეტიკურად მოდიფიცირებულ ორგანიზმებს ვუშვებთ, მაგრამ აქვე უნდა გავითვალისწინოთ ტრანსგენური კულტურების პოტენციური უპირატესობები.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშეფასება

1. მცენარე, რომელსაც პატარა მწვანე ფურცლები აქვს:
ა) დამტვერილია ფუტკრის მიერ;
ბ) დამტვერილია ჩიტის მიერ;
გ) დამტვერილია ღამურის მიერ;
დ) დამტვერილია ქარის მიერ;

2. მტვრის ნაწილაკი არის ---------თვის იგივე, რაც -------- არის მდედრი გამეტოფიტისთვის:
ა) მამრი გამეტოფიტი; ემბრიონის ტომარა;
ბ) ემბრიონის ტომარა; თესლკვირტი;
გ) თესლკვირტი; სპოროფიტი;
დ) სამტვრე; თესლი;
ე) ფურცელი; ჯამის ფოთოლი;

3. თესლი ვითარდება:
ა) საკვერცხედან;
ბ) მტვრის ნაწილაკიდან;
გ) თესლკვირტიდან;
დ) ბუტკოდან;
ე) ემბრიონიდან;

4. ნაყოფი არის:
ა) მწიფე ბუტკო;
ბ) მწიფე თესლკვირტი;
გ) თესლი თავისი გარსით;
დ) შერწყმული ნაყოფფოთოლი;
ე) გადიდებული ემბრიონის ტომარა;

5. ქვემოჩამოთვლილი რომელი პირობებია აუცილებელი თითქმის ყველა თესლისთვის, რომ ეს უკანასკნელნი მსვენებარე მდგომარეობის ფაზიდან გამოვიდეს?
ა) სინათლე;
ბ) წყლის შეწოვა;
გ) თესლის გარსის აბრაზია;
დ) სიცივე;
ე) ნაყოფიერი ნიადაგის დაფარვა;

6. არასქესობრივად გამრავლებად ჯიშებში გენეტიკური ვარიანტების წყაროები მოიცავს ყველა ქვემოჩამოთვლილ პროცესს გარდა:
ა) პროტოპლასტის შერწყმა;
ბ) მუტაცია;
გ) ჰიბრიდიზაცია;
დ) გენური ინჟინერია;

7. მცენარის ბიოტექნოლოგები იყენებენ პროტოპლასტის შერწყმას ძირითადად იმისთვის, რომ:
ა) ლაბორატორულ პირობებში მოახდინონ მცენარის უჯრედების კულტივირება;
ბ) სასურველი მცენარის ნაირსახეობების ასექსობრივად გამრავლება;

გ) ბაქტერიული გენების მცენარის გენომში შეტანა;
დ) განაყოფიერების შემდეგ მიმდინარე პროცესების შესწავლა;
ე) ახალი ჰიბრიდული ჯიშების წარმოება;

8. ბაზალური უჯრედი, რომელიც ჩამოყალიბდა მცენარის ზიგოტის თავდაპირველი გაყოფის შედეგად, საბოლოო ჯამში გადაიქცევა:
ა) ობიექტად, რომელიც მოიცავს ემბრიონს და გასცემს საკვებ ნივთიერებებს;
ბ) პროემბრიონად;
გ) ენდოსპერმად, რომელიც განვითარებად ემბრიონს კვებავს;
დ) ემბრიონის გესვის აფექსად;
ე) ორ კოტილედონად ევდიკოტში, და ერთ კოტილედონად – მონოკოტში;

9. Bt კულტურების განვითარება შეშფოთებას იწვევს შემდეგი მიზეზების გამო:
ა) Bt კულტურები ადამიანებზე მომწავლელად მოქმედებს;
ბ) ამ კულტურების მტვერი მავლებელია სამეფო პეპლების ლარვასთვის.
გ) თუ Bt ტოქსინის გენები "გავრცელდნენ" მონათესავე ბალახის ჯიშებზე, ჰიბრიდული ბალახები უარყოფით ზეგავლენას მოახდენენ ეკოლოგიაზე;
დ) bacillus Turingiensi ადამიანების პათოგენია;
ე) Bt ტოქსინი ამცირებს კულტურების საკვებ ხარისხს;

10. „ოქროსფერი ბრინჯი" ტრანსგენური ვარიანტია, რომელიც:
ა) ადვილად იტანს სხვადასხვა ჰერბიციდებს და ბრინჯის მინდვრების ჰერბიციდებით დამუშავების საშუალებას იძლევა;
ბ) არ იკარებს ვირუსს, რომელიც ჩვეულებრივ ბრინჯის მინდვრებს ახასიათებს;
გ) მოიცავს ბაქტეირულ გენებს, რომლებიც წარმოქმნიან ტოქსინს, რომელიც ამცირებს მწერების მიერ ზიანის მიყენების შესაძლებლობას;
დ) იძლევა უფრო დიდ, ოქროსფერ მარცვლებს, რაც უკეთეს მოსავალს უზრუნველყოფს;
ე) შეიცავს ბაბუაწვერას გენებს, რომლებიც ზრდიან ვიტამინის ოდენობას;

ევოლუციური კავშირი

სქესობრივ გამრავლებასთან დაკავშირებით, ზოგიერთი მცენარის ჯიში მთლიანად თვითდამმტვერავია, სხვები – მთლიანად თვითშეუთავსებადი. არსებობს აგრეთვე ის ჯიშები, რომლებმაც „შერეული სტრატეგია" აირჩიეს ნაწილობრივი თვითშეუთავსებლობით. ხსენებულ რეპროდუქციულ სტრატეგიებს განსხვავებული ევოლუციური პოტენციალი აქვთ. მაგალითად, როგორ შეეძლოთ, თვითშეუთავსებად ჯიშებს (თვითგანაყოფიერებად ჯიშებთან შედარებით) ეარსებათ როგორც პატარა მოსახლეობისა თუ გადარჩენილი მოსახლეობის მშობლებს რთულ გარემოში?

მეცნიერული კვლევა

გენეტიკურად მოდიფიცირებული საკვების მიმართ კრიტიკულად განწყობილი ადამიანები დავობენ, რომ საკვებში უცხო გენების ხელოვნური მოთავსება გამოიწვევს უჯრედების ნორმალური ფუნქციონირების დარღვევასა და მოულოდნელი თუ მავნებელი ნივთიერებების წარმოქმნას. ტოქსიკური გარდამავალი ნივთიერებები, რომლებიც ჩვეულებრივ ძალიან მცირე ოდენობით ჩნდება, შეიძლება მნიშვნელოვნად მომრავლდნენ ან სულაც ახალი ნივთიერებები გაჩნდნენ. არსებობს აგრეთვე იმის პოტენციური რისკი, რომ ხელოვნური ჩარევა გამოიწვევს მეტაბოლიზმის ნორმალური ფუნქციონირებისთვის აუცილებელი ნივთიერებების დაკარგვას.

წარმოიდგინეთ, რომ თქვენი სახელმწიფოს უფროსი მეცნიერ-მრჩეველი ბრძანდებით და პასუხი გაეცით მათ, ვინც მსგავსი კრიტიკა გამოთქვა.

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

ადამიანები გენეტიკური მანიპულაციებით უკვე ათასწლეულებია დაინტერესებული არიან. ისინი ქმნიან მცენარეებისა და ცხოველების ნაირსახეობებს სელექციური გამრავლებისა და ჰიბრიდების გამოყვანის საშუალებით. ამ პროცესებში ორგანიზმების გენომების მოდიფიკაციას აქვს ადგილი. როგორ ფიქრობთ, რატომ გამოიწვია თანამედროვე გენურმა ინჟენერიამ (რომლის შედეგადაც ხშირად მხოლოდ ერთი ან რამდენიმე გენის შექმნა ან მოდიფიკაცია ხდება) საზოგადოებაში საკმაოდ დიდი წინააღმდეგობა? თქვენი აზრით, გენური ინჟინერიის გარკვეულ ფორმებს უფრო მეტი ყურადღება სჭირდება, ვიდრე სხვებს? დაასაბუთეთ.

39 მცენარის რეაგირება შიდა და გარე სიგნალებზე



▲ *სურათი 39.1* **ბალახის თესლის სინათლისადმი სწრაფვა.**

ძირითადი კონცეფციები

39.1 **სიგნალის ტრანსდუქციის არხი აკავშირებს სიგნალის რეცეფციას რეაგირების წყაროსთან**

39.2 **მცენარის ჰორმონები ხელს უწყობენ ზრდის, განვითარებისა და რეაგირების გამღიზიანებლის კოორდინირებულ მუშაობას**

39.3 **მცენარის წარმატებული ზრდა-განვითარებისთვის სასიცოცხლო მნიშვნელობა აქვს სინათლეზე რეაგირების უნარს**

39.4 **მცენარეები რეაგირებენ სხვადასხვა სახის გამღიზიანებელზე, გარდა სინათლისა**

39.5 **მცენარები თავს იცავენ პათოგენური მიკროორგანიზმებისგან და იმ ცხოველებისგან, რომლებიც ბალახით იკვებებიან**

შესავალი

გამღიზიანებლები და უძრავ მდგომარეობაში გაცარცმული ცხოვრება

მცენარეები, მიჯაჭვულნი არიან რა მიწას, რეაგირება უნდა მოახდინონ კლიმატის ნებისმიერ ცვლილებაზე. მაგალითად, მცენარის თავთავი სინათლისაკენ ისწრაფის (სურათი 39.1). ეს პროცესი იწყება იმით, რომ მცენარე გრძნობს სინათლის მიმართულებას, რაოდენობასა და სიმკვრივეს. ამ ინფორმაციის მიღების შემდეგ, თავთავის მარცვლის ბოლოებში განლაგებული უჯრედებში რთული ბიოქიმიური პროცესი იწყება, რაც გავლენას ახდენს მცენარეში წარმოქმნილი ქიმიური სიგნალების გადანაწილებაზე. საბოლოოდ, ზრდის მარეგულირებელი ქიმიური ელემენტების გადანაწილების შედეგად თესლით დახუნძლული თავთავი სინათლისკენ იბრუნებს პირს. ეს მარტივი მაგალითია იმისა, როგორ ხდება მცენარის მორფოლოგიური და ფიზიოლოგიური პროცესების რეაგირება – გარემო ფაქტორების მიმართ შიდა სიგნალებისა და გარემო გამღიზიანებელს შორის ინტერაქცია.

წინამდებარე თავში წარმოგიდგენთ, როგორ რეაგირებს მცენარე გარე და შიდა გამღიზიანებლებზე. ორგანიზმის დონეზე, მცენარეები და ცხოველები გარემო გამღიზიანებლებზე სხვადასხვა გზით რეაგირებენ. რადგან ცხოველები გადაადგილდებიან, ანუ მოძრაობის უნარი აქვთ, ძირითადად ქცევითი მექანიზმებით რეაგირებენ, ისინი დადებითი გამღიზიანებლისკენ ისწრაფიან და თავს არიდებენ უარყოფით გამღიზიანებელს. ხოლო ვინაიდან, მცენარე მოკლებულია ამ უნარს (იგულისხმება გადაადგილების უნარი), ის ძირითადად გარემოს გამღიზიანებლებზე რეაგირებს გარემო პირობებთან შეგუების გზით და ამით არეგულირებს ზრდისა და განვითარების პროცესს. ამ მიზეზიდან გამომდინარე, ერთი და იგივე მცენარის ფორმა შეიძლება განსხვავდებოდეს, რასაც ვერ ვიტყვით ერთი და იგივე ტიპის ცხოველებზე. ყველა ლომს ოთხი თათი და სხეულის დაახლოებით ერთნაირი პროპორცია აქვს, მაგრამ რთულია, ვიპოვოთ მუხის ხეები, რომლებსაც ერთი და იგივე რაოდენობის ტოტები და მსგავსი ფორმა აქვთ. მცენარის რეაგირების შესწავლას ვიწყებთ მცენარის უჯრედებში სიგნალის ტრანსდუქციის როლის გაცნობით.

კონცეფცია 39.1

სიგნალის ტრანსდუქციის არხი აკავშირებს სიგნალის რეცეფციას რეაგირების ელემენტთან

ყველა ორგანიზმი იღებს კონკრეტულ სიგნალს გარემოდან და მათზე ახდენს შესაბამის რეაგირებას, რაც მიმართულია გადარჩენისა და გამრავლებისკენ. მაგალითისთვის ავიღოთ ფუტკარი. ფუტკარს თვალებში ულტრაიისფერი სხივისგან დამცველი ფოტორეცეპტორები აქვს, რომლის საშუალებით ის პოულობს ნექტარს ყვავილის ფურცელში, რაც ადამიანის თვალისთვის სრულიად უხილავია. მცენარეებს, ასევე აქვთ უჯრედული რეცეპტორები, რომლებსაც იყენებენ გარემოში მიმდინარე ცვლილებების შესახებ ინფორმაციის მისაღებად. კალიის თავდასხმის შედეგად დაზიანებული მცენარე მაშინვე იწყებს ზრდის ჰორმონის გამოყოფას, ხოლო ზამთრის მოახლოებისას, ზრდის ჰორმონის გამომუშავება მნიშვნელოვნად მცირდება.



(ა) სინათლეზე მოხვედრამდე. *სიბნელეში გაზრდილ კარტოფილს ახასიათებს გრძელი, წვრილი ღეროები და მჭიდროდ განლაგებული ფოთლები. ეს მორფოლოგიური ადაპტაციაა, რომლის მეშვეობით ყლორტები ნიადაგიდან იზრდებიან. ფესვები მოკლეა, მაგრამ წყლის აბსორბციის ნაკლები მოთხოვნა აქვთ, ვინაიდან ყლორტები წყალს ნაკლებად კარგავენ.*

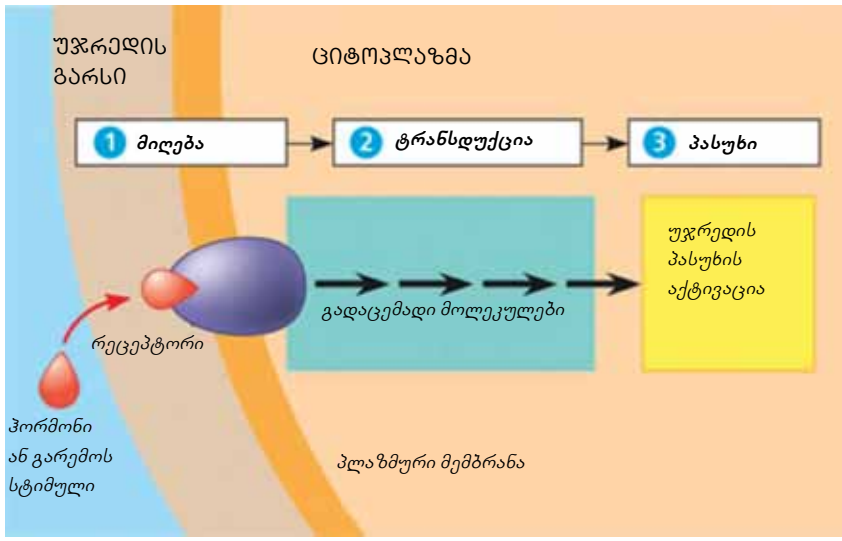
(ბ) დღის სინათლეზე მოხვედრიდან ერთ კვირაში. *კარტოფილი ფართო მწვანე ფოთლების, მოკლე, მკვრივი ღეროებისა და გრძელი ფესვების მქონე ტიპიურ მცენარეს ემსგავსება. ტრანსფორმაცია სპეციფიკური პიგმენტის, ფიტოქრომის მიერ სინათლის მიღების შემდეგ იწყება.*

▲ *სურათი 39.2* ***სიბნელეში გაზრდილი კარტოფილში სინათლით გამოწვეული დეეტიოლაცია (გამწვანება)***

რეაგირების მოსახდენად მცენარის უფრედები შეიარაღებული უნდა იყოს შესაბამისი რეცეპტორებით, მოლეკულებით, რომელზეც გავლენას ახდენს გამღიზიანებელი. მაგალითად, ულტრაიისფერ სხივს ადამიანის თვალი ვერ აღიქვამს, იმიტომ რომ ადამიანის თვალს არ აქვს ულტრაიისფერი სხივის ფოტორეცეპტორი. გამღიზიანებლის ზემოქმედების შემდეგ, რეცეპტორი იწყებს ბიოქიმიური პროცესის მრავალეტაპიან ოპერაციას სიგნალის ტრანსდუქციის არხით, რომელიც აკავშირებს რეცეფციის მოლეკულებს რეაგირების მოლეკულებთან. მცენარეები სხვადასხვა სახის გამღიზიანებელზე რეაგირებენ. უჯრედულ დონეზე სიგნალის ტრანსდუქციის პროცესის ძირითად ცნებებზე საუბარი იქნება წინამდებარე სახელმძღვანელოს მე-11 თავში. ამჟამად ამ ცნებებს გამოვიყენებთ მცენარეებთნ მიმართებაში.

სამზარეულოს კარადის ერთ-ერთ კუთხეში მივიწყებულ კარტოფილს თუ დავაკვირდებით, შევამჩნევთ, რომ კარტოფილს ექნება წანაზარდები. თუმცა, ეს წანაზარდები ჩვეულებრივი მცენარის ყლორტებისგან განსხვავდება – განიერი მწვანე ფოთლებისა და ძლიერი ღეროს ნაცვლად, კარტოფილის წანაზარდებზე განუვითარებელი და გაყვითლებული ფოთლებია (სურათი 39.2 ა). ეს მორფოლოგიური ადაპტაციის შედეგია – სიბნელესა და არაბუნებრივ გარემოში კარტოფილმა გააგრძელა ზრდა სახეცვლილი ფორმით, რასაც ეტიოლაცია ეწოდება. მიუხედავად იმისა, რომ მიწაშიც კარტოფილი სრულ სიბნელეში ვითარდება და იზრდება, კარადის ბნელ უჯრაში კარტოფილისთვის არაბუნებრივი გარემო შეიქმნა ნიადაგის არარსებობის გამო. ეტიოლაცია არის ერთ-ერთი მაგალითი იმისა, როგორ რეაგირებს მცენარის მორფოლოგია და ფიზიოლოგიური სისტემა გარემო პირობებზე და როგორ ხდება გარე და შიდა სიგნალებს შორის ინტერაქცია.

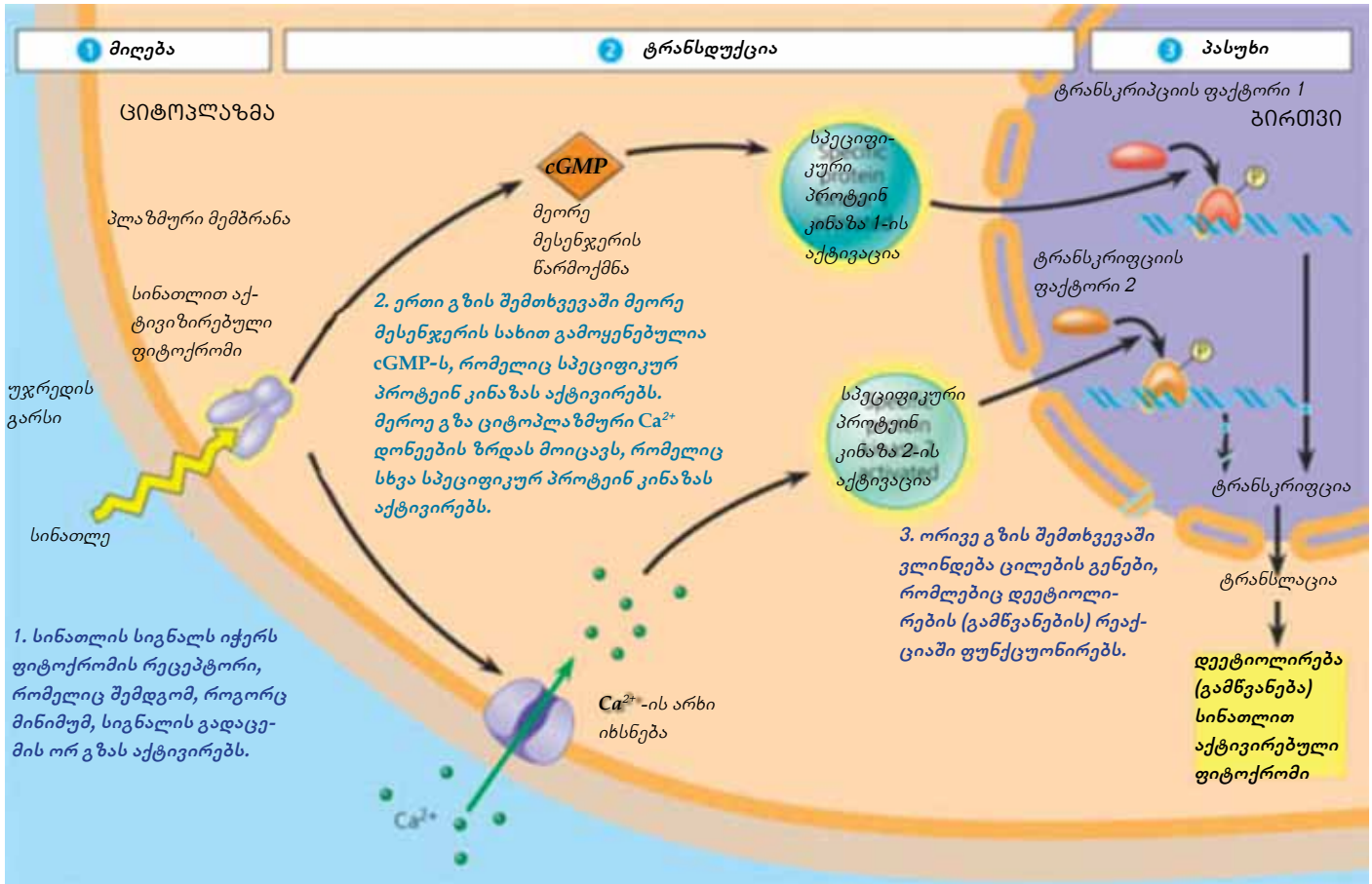
როდესაც მზის სინათლე აღწევს ყლორტამდე, მცენარეში იწყება ძირეული ცვლილებები, რომელსაც დეეტიოლაციის პროცესს უწოდებენ (ჩვეულებრივ ენაზე კი – გამწვანების პროცესს). ამ დროს ღეროს სიგრძეში ზრდის ტემპი მცირდება; ფოთლების ზომა იზრდება, ფესვების ზრდა იმატებს და ყლორტები ქლოროფილს გამოყოფენ. ძალიან სწრაფად, მიწიდან ამოზრდილი კარტოფილის ყლორტი ტიპური მცენარის სახეს იღებს (სურათი 39.2 ბ). დეეტიოლაცია კარგი მაგალითია იმისა, როგორ ხდება მცენარის უჯრედის მიერ სიგნალის რეცეფცია, ხოლო რეაგირება (გამწვანება) სინათლის ტრანსდუქციის გზით. მოგვიანებით ეტაპობრივად მოგაწვდით ინფორმაციას, როგორ ხდება მოლეკულების მიერ უჯრედებში სიგნალის დამუშავების პროცესის წარმართვა: სიგნალის რეცეპცია, ტრანსდუქცია და რეაგირების მოხდენა (სურათი 39.3).



▲ *სურათი 39.3* ***სიგნალის ტრანსდუქციის პროცესის/არხის ზოგადი მოდელი.*** *როგორც უკვე ვისაუბრეთ, წინამდებარე სახელმძღვანელოს მე-11 თავში, ჰორმონი ან მეორადი, სიგნალი რომელიც კონკრეტული რეცეპტორიდან მოდის, ახდენს უჯრედის გაღიზიანებას და შედეგად წარმოიქმნება ინფორმაციის გადამცემი მოლეკულები, რომლებიც მეორადი მესენჯერის ფუნქციას ასრულებენ. ეს მოლეკულები ააქტივებენ უჯრედის სხვადასხვა რეაგირების მოლეკულებს თავდაპირველ სიგნალზე შესაბამისი რეაგირების მოხდენის გზით. ამ რთულ პროცესში რეცეპტორი განლაგებულია სამიზნე უჯრედის ზედაპირზე. სხვა შემთხვევებში ჰორმონები აღწევენ უჯრედში და ეწებებიან უჯრედის შიდა რეცეპტორებს.*

მიღება

სიგნალებს პირველ რიგში რეცეპტორები იღებენ, რეცეპტორები ცილებია, რომლებიც განიცდიან კონფორმაციულ ცვლილებებს კონკრეტული გამღიზიანებლის საპასუხოდ. დეეტიოლაციის პროცესში ჩართულ რეცეპტორს ფიტოქრომი ეწოდება – ის არის ფოტორე-



▲ *სურათი 39.4* **მცენარეში სიგნალის ტრანსდუქცია: ფიტოქრომის როლი დეეტიოლაციისას (გამწვანების).**

ცეპტორი, რომელზეც უფრო დაწვრილებით გვექნება საუბარი წინამდებარე თავში. სხვა რეცეპტორებისგან განსხვავებით, რომლებიც პლაზმურ მემბრანაში არიან განთავსებულნი, დეეტიოლაციის პროცესში მონაწილე ფიტოქრომი ციტოპლაზმაში ფიქსირდება. მეცნიერებმა ფიტოქრომის აუცილებლობის ფაქტორი დეეტიოლაციის პროცესში შეისწავლეს პომიდვრის გამოკვლევის საშუალებით, პომიდორი და კარტოფილი კი მონათესავე მცენარეული კულტურებია. *aurea* – პომიდვრის მუტანტი, რომელშიც ფიტოქრომის ნორმაზე ნაკლები დონე ფიქსირდება, მწვანე შეფერილობას ნაკლებად იღებს მზის სინათლეზე პომიდვრის სხვა სახეობებთან შედარებით.

სიტყვა *aurea* ლათინურად „მოოქროვილს“ ნიშნავს. ქლოროფილის არარსებობის დროს ყვითელი მცენარის პიგმენტები – კაროტენოიდები მრავლდება. მეცნიერებმა შექმნეს ნორმალური დეეტიოლაციის რეაგირების ელემენტი აურეას ფოთლის უჯრედებში, კერძოდ, სხვა მცენარეებიდან აღებული ფიტოქრომი შეიყვანეს აურეას ფოთლის უჯრედებში და უჯრედები მზის სინათლეზე განათავსეს. ამ ექსპერიმენტმა დაამტკიცა, რომ ფიტოქრომი დეეტიოლაციის დროს სინათლისკენ ისწრაფის.

ტრანსდუქცია

რეცეპტორები აღიქვამენ ყველაზე სუსტ ეკოლოგიურ და ქიმიურ სიგნალებსაც კი. დეეტიოლაციის პროცესი სინათლესთან კონტაქტის დამყარებისთანავე იწყება. მაგალითად, მთვარის შუქის სულ რამდენიმე წამით მოხვედრის შედეგად, სიბნელეში გაზრდილი შვრიის ნერგში ღეროს ზრდის პროცესი ნელდება. საინტერესოა, როგორ ხდება ამ უკიდურესად სუსტი სიგნალის ზემოქმედება, და როგორ ხდება ამ სიგნალის რეცეფციის ტრანსდუცირება მცენარის კონკრეტულ რეაგირებაში? პასუხი ამ კითხვაზე შემდეგში მდგომარეობს – მცირე ზომის, მცენარის შიგნით წარმოქმნილი, ქიმიური ელემენტები – ე.წ. მეორადი მესენჯერები აძლიერებენ და გადააქვთ ინფორმაცია რეცეპტორიდან სხვა ცილის მიმართულებით და მცენარე შესაბამისად რეაგირებს. დეეტიოლაციის დროს, ფიტოქრომის ყველა გააქტივებულ მოლეკულას შეუძლია გააღიზიანოს ე.წ. მეორადი მესენჯერები, ეს უკანასკნელნი კი, კონკრეტული ფერმენტების ასობით მოლეკულას ააქტივებენ.

ამ მექანიზმის წყალობით, სიგნალის ტრანსდუქციის პროცესის მეორადი მესენჯერები იწვევენ სიგნალის სწრაფ გაძლიერებას. წინამდებარე სახელმძღვანელოს მე-11 თავში

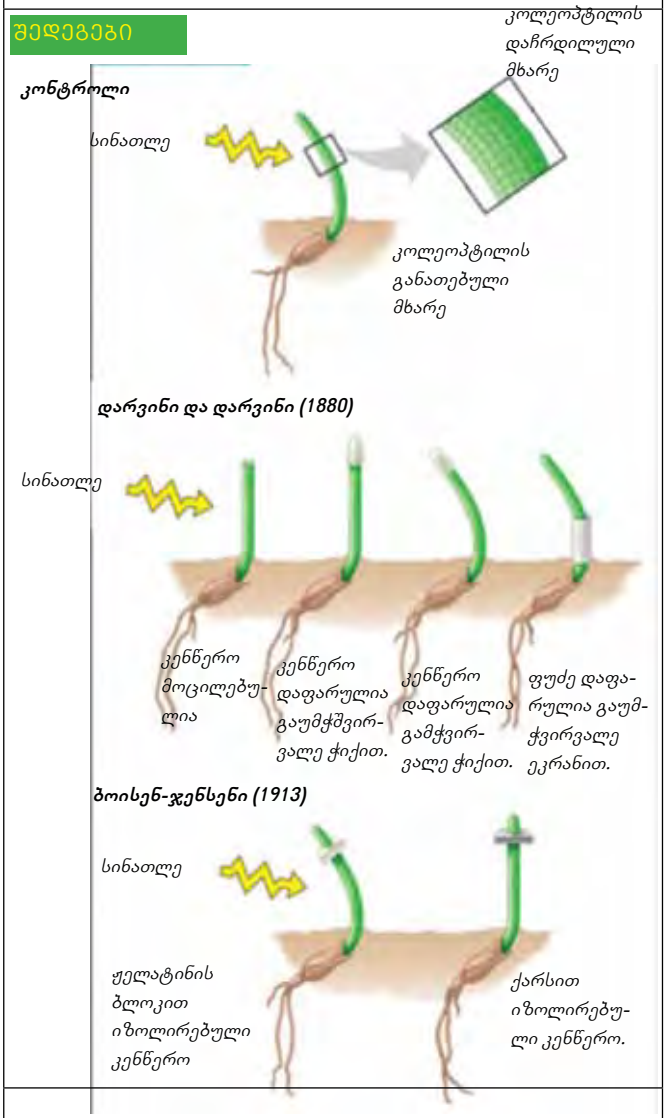
სურათი 39.5

კვლევა: კოლეოპტილის რომელი ნაწილი გრძნობს სინათლეს და როგორ მიმდინარეობს სინათლის გადაცემის რეაქცია?

ექსპერიმენტი

1880 წელს ჩარლზ დარვინმა და მისმა შვილმა ფრანცისმა მოიგონეს ექსპერიმენტი, რომლის საშუალებით სინათლის მიმართ მგრძნობიარე კოლეოპტილის მონაკვეთის დადგენა უნდოდათ. 1913 წელს პიტერ ბოისენ-ჯენსენმა ჩაატარა ექსპერიმენტი ფოტოტროპიზმის დაწყების სიგნალის გადაცემის სისტემის დასადგენად.

შედეგები



დასკვნა

დარვინის და მისი შვილის ექსპერიმენტში ფოტოტროპული რეაქცია მხოლოდ მაშინ ვლინდებოდა, როცა სინათლე კოლეოპტილის კენწეროს აღწევდა. ამიტომ მათ დაასკვნეს, რომ სინათლეს მხოლოდ კენწერო გრძნობს. ბოისენ-ჯენსენმა შეამჩნია, რომ ფოტოტროპული რეაქცია მაშინაც მიმდინარეობს, თუ კენწერო გამჭვირვალე ბარიერით - ჟელატინით იზოლირებულია, მაგრამ არ მიმდინარეობს, თუ ის იზოლირებულია გაუმჭვირვალე მკვრივი ბარიერით (მინერალი ქარსით). შედეგებიდან გამომდინარეობს, რომ სიგნალს გადაცემს ფოტოაქტივირებული მობილური ქიმიური ნივთიერება.

ჩვენ ზოგადად განვიხილეთ მეორადი მესენჯერების როლი. (სურათი 11.12). ამჟამად კი ვისაუბრებთ დეეტიოლაციის დროს მეორადი მესენჯერების წარმოქმნასა და მათ ფუნქციაზე. ამ რთული პროცესის გაცნობის პარალელურად დააკვირდით სურათს 39.4.

სინათლის ზეგავლენით ფიტოქრომში კონფორმაციული ცვლის პროცესი იწყება, რის შედეგადაც იზრდება მეორადი მესენჯერების დონე ციკლურ GMP (cGMP)-ში და Ca2+-ში. cGMP დონეების ცვლილება იწვევს უჯრედში იონურ ცვლილებებს, რაც იონურ არხებზე ახდენს ზეგავლენას. ციკლური გმფ ასევე ააქტივებს პროტეინკინაზას – ფერმენტების ერთ-ერთ სახეს, რომელიც ფოსფორილირების საშუალებით გავლენას ახდენს სხვა ფემენტების გააქტივებაზე. ფოსფორილირება არის მოდიფიკაციის პროცესი, როდესაც კონკრეტულ მონაკვეთში ხდება ფოსფატის ჯგუფის მიმაგრება ცილებთან. cGMP-ის შეყვანა *aurea* პომიდვრის ფოთლის უჯრედში იწვევს დეეტიოლაციის პროცესის ნაწილობრივ დაწყებას, ამ შემთხვევაში შეიძლება სრულიად არ მონაწილეობდეს ფიტოქრომი. ციტოზოლური Ca2+-ის დონეების შეცვლა, ასევე უწყობს ხელს ფიტოქრომის სიგნალის ტრანსდუქციას. Ca2+-ის კონცენტრაცია ჩვეულებრივ დაბალია ციტოზოლში (დაახლოებით 10-7M). მაგრამ ფიტოქრომის აქტივაციის შედეგად შეიძლება გაიხსნას Ca2+-ის არხები და გამოიწვიოს Ca2+-ის დონეების იმპულსური გაასმაგება. cGMP-ის მსგავსად, ციტოზოლურ Ca2+-ს შეუძლია გააქტივოს იონური არხები და პროტეინკინაზები.

პასუხი

სიგნალის ტრანსდუქციის გზით ხდება ერთი ან რამდენიმე უჯრედული ოპერაციის რეგულაცია. ხშირ შემთხვევაში, ასეთი რეაქციის შედეგად, ზოგიერთი ფერმენტი განსაკუთრებით აქტივდება. არსებობს ორი სახის მექანიზმი, რომლის საშუალებით სიგნალის გადამცემი არხი ააქტივებს ფერმენტებს. ერთი-ერთი მექანიზმი ახდენს ფერმენტისთვის მატრიცული რიბონუკლეინმჟავის (mRNA) ტრანსკრიფციის სტიმულაციას (ტრანსკრიფციული რეგულაცია). მეორე მექანიზმის საშუალებით ხდება არსებული ფერმენტული მოლეკულების გააქტივება (პოსტტრანსლაციური მოდიფიკაცია).

ტრანსკრიფციული რეგულაცია

ტრანსკრიფცის ფაქტორი პირდაპირ კავშირშია დეზოქსინრიბონუკლეინმჟავის (DNA) კონკრეტულ ნაწილებთან და აკოტროლებს კონკრეტული გენების ტრანსკრიფციის პროცესებს (სურათი 19.5). ფიტოქრომის მუშაობით გამოწვეული დეეტიოლაციის შემთხვევაში, რამდენიმე ტრანსკრიფციული ფაქტორი აქტივდება ფოსფორილირებით და ამით ხდება რეაგირება სინათლეზე. ზოგიერთი ფაქტორის გააქტივების დონე დამოკიდებულია cGMP-ზე, მაშინ, როდესაც სხვა ფაქტორების გააქტივებისთვის აუცილებელია Ca2+.

მექანიზმი, რომლის საშუალებით სიგნალი განვითარების ახალი სტადიის ხელშემწყობის როლს ასრულებს, შესაძლოა დამოკიდებული იყოს დადებითი ტრანსკრიფციის ფაქტორის

აქტივობის დონეზე (ცილები, რომლებიც ზრდიან კონკრეტული გენების ტრანსკრიფციას) ნეგატიური ტრანსკრიფციის ფაქტორებზე (ცილები, რომლებიც ამცირებენ ტრანსკრიფციის პროცესს), ან ორივე ფაქტორზე. მაგალითად, არსებობს არაბიდოფსის მუტანტი, რომელიც უფერულია, მაგრამ სინათლეზე გაზრდილი მცენარის მორფოლოგია აქვს (დიდი ფოთლები და მოკლე მკვრივი ღერო) სიბნელეში ზრდის დროს (მცენარე მწვანე არ არის, იმიტომ რომ ქლოროფილის წარმოქმნის ბოლო სტადიაზე აუცილებელია სინათლე). აღნიშნულ მუტანტებს ნეგატიური ტრანსკრიფციის ფაქტორში დეფექტები აქვთ, რაც ხელს უშლის იმ გენების ნორმალურ განვითარებას, რომელიც ნორმალურ პირობებში სინათლის საშუალებით აქტივდება. მუტაციის წყალობით, ხდება ნეგატიური ფაქტორის აღმოფხვრა და ინფორმაციის გადაცემის არხი, რომელსაც ჩვეულებრივ უარყოფითი ფაქტორი ბლოკავს, აქტივდება. აქედან გამომდინარე, ეს მუტანტები, თუ არ ჩავთვლით მათ შეფერილობას, მზის სინათლეზე გაზრდილ მცენარეებს ემსგავსება.

ცილების პოსტტრანსლაციური მოდიფიკაცია

მიუხედავად იმისა, რომ ახალი ცილების სინთეზი ტრანსკრიფციის და ტრანსლაციის მეთოდით ფრიად მნიშვნელოვანია ისეთი მოლეკულური ოპერაციებისთვის, რომლებიც დაკავშირებულია დეეტიოლაციასთან, ასევე მნიშვნელოვანია ამ პროცესისთვის არსებული ცილების პოსტტრანსლაციური მოდიფიკაცია. ხშირად, არსებული ცილების მოდიფიცირება ხდება ფოსფორილირების საშუალებით. ე.წ. მეორადი მესენჯერების უმრავლესობა, cGMP-ის ჩათვლით და თვით ზოგიერთი რეცეპტორი, ფიტოქრომის ზოგიერთი ფორმის ჩათვლით, ააქტივებს პროტეინკინაზას. ერთი პროტეინკინაზა ახდენს მეორე პროტეინკინაზას ფოსფორილირებას, ეს უკანასკნელი კი ახდენს კიდევ სხვა პროტეინკინაზის ფოსფორილირებას და გრძელდება ჯაჭვური რეაქცია. კინაზას ამ კასკადურმა პროცესმა შესაძლოა თავდაპირველი სიგნალი რეაგირების სტადიასთან დააკავშიროს გენის ექსპრესიის დონეზე. ჩვეულებრივ, ეს ტრანსკრიფციული ფაქტორის ფოსფორილირების საშუალებით ხდება. ასეთი მექანიზმების საშუალებით მრავალი სასიგნალო არხი საბოლოოდ არეგულირებს ახალი ცილების სინთეზს, რაც სპეციფიკური გენების ჩართვისა თუ გამორთვის ხარჯზე მიმდინარეობს.

სასიგნალო არხებს უნდა ჰქონდეთ იმის საშუალება, რომ მოხდეს გენების გამორთვა მას შემდეგ, რაც საწყისი სიგნალი გაქრება. მაგალითად, რა მოხდება, თუ ჩვენ კარტოფილს კვლავ იმ ბნელ კარადაში დავაბრუნებთ? პროტეინფოსფატაზა, ფერმენტები, რომლებიც ახდენენ სპეციფიკური ცილების დეფოსფორილირებას, მონაწილეობას იღებენ ამ „გამორთვის“ პროცესში. ნებისმიერ დროს უჯრედის მუშაობა დამოკიდებულია პროტეინკინაზასა და ფოსფატაზას სხვადასხვა ტიპის აქტივობაზე.

დეეტიოლაციის – („გამწვანების“) ცილები

დეტიოლაციის პროცესის დროს, რა სახის ცილების გარდაქმნა ან გააქტივება ხდება ფოსფორილირების შედეგად? ასეთი ცილის უმრავლესობა ფერმენტებს წარმოადგენს, რომლებიც პირდაპირ მონაწილეობენ ფოტოსინთეზში. დანარჩენი ფერმენტები მონაწილეობას იღებენ ქიმიური პროცესის ადრეულ ეტაპებში, რაც განაპირობებს ქლოროფილის წარმოქმნას; ცილების სხვა ჯგუფი გავლენას ახდენს მცენარის ზრდის ჰორმონებზე. მაგალითად, ორი სახის ჰორმონის დონე – აუქსინისა და ბრაზინოსტეროიდების, აძლიერებს მცენარის ღეროს ზრდას, ამავდროულად, ფიტოქრომის აქტივაციის შეფერხება ხდება, რაც თავის მხრივ მცენარის ღეროს დაგრძელებას ანელებს, რაც დეეტიოლაციის თანმხლები პროცესია.

ჩვენ უკვე განვიხილეთ სიგნალის ტრანსდუქციის საკითხი, როდესაც ვისაუბრეთ დეეტიოლაციის პროცესზე კარტოფილში და თქვენ გაქვთ წარმოდგენა იმის შესახებ, რა რთული ბიოქიმიური ცვლილებები უდევს საფუძვლად ამ პროცესს. ყველა მცენარის ჰორმონი და ყველა გარემო გამღიზიანებელი მეტ-ნაკლებად უწყობს ხელს ერთი ან მეტი სიგნალის ტრანსდუქციის არხის გააქტივებას. როგორც ეს პომიდვრის მუტანტის – აურეას შემთხვევაში იყო, მოლეკულური ბიოლოგიის ტექნოლოგიები, მუტანტებთან დაკავშირებით წარმოებულ კვლევების ჩათვლით, ეხმარება მეცნიერებს ამ სხვადასხვა არხების დადგენაში.

მოლეკულური ბიოლოგია მცენარის ზრდა-განვითარების დასადგენად ეყრდნობა ფიზიოლოგიური და ბიოქიმიური კვლევების შედეგებს. მომდევნო პარაგრაფში თქვენ გაეცნობით ბიოლოგების მიერ ჩატარებული ექსპერიმენტების მიმოხილვას, სადაც ნათლად დაინახავთ, რომ ქიმიური სიგნალები – ჰორმონები წარმოადგენენ მცენარის ზრდისა და განვითარების შიდა რეგულატორებს.

კონცეფცია ტესტი 39.1

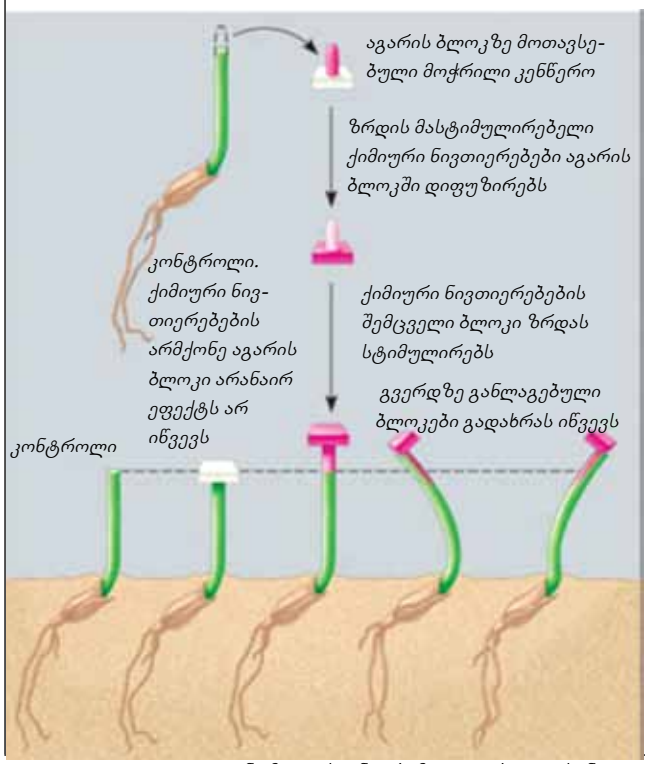
1. სექსუალური დისფუნქციების რეგულირების პრეპარატი „ვიაგრა“ ანელებს ფერმენტის მუშაობას, რომელიც ხელს უშლის ფერმენტებს, რაც, თავის მხრივ, იწვევს ციკლური GMP-ის დაშლას. თუ მხედველობაში მივიღებთ იმ ფაქტს, რომ პომიდვრის ფოთლის უჯრედები შეიცავენ მსგავს ფერმენტებს, შეიძლება თუ არა ვივარაუდოთ, რომ ვიაგრას გამოყენება გამოიწვევს დეეტიოლაციის პროცესის ნორმალურად წარმართვას პომიდორ აურეას ფოთლებში?
2. ციკლოქსამიდი არის წამალი, რომელიც ცილების სინთეზს აფერხებს. თქვენი აზრით, რა ეფექტი ექნება ციკლოქსამიდს დეეტიოლაციის პროცესზე?

სურათი 39.6

კვლევა: იწვევს თუ არა ზრდის მასტიმულირებელი ქიმიური ნივთიერების ასიმეტრიული განაწილება კოლეოპტილის ზრდას სინათლის მიმართულებით?

ექსპერიმენტი *1926 წელს ფრიც ვენტმა ექსპერიმენტის საშუალებით დაადგინა ზრიდს მასტიმულირებელი ქიმიური ნივთიერების მიერ კოლეოპტილის ზრდის სტიმულირება სინათლის მიმართულებით. მან კოლეოპტილი სიბნელეში მოათავსა და კენწეროები მოაცილა. ზოგი კენწერო აგარის ბლოკებზე დადო, რომლებიც, მისი ვარაუდით, ზრდის მასტიმულირებელ ქიმიურ ნივთიერებას აბსორბირებდნენ. საკონტროლო კოლეოპტილის მოჭრილ ნაწილზე მოათავსა ბლოკი, რომელშიც ქიმიური ნივთიერება არ იყო. შემდეგ აიღო ქიმიური ნივთიერებების შემცველი ბლოკები და ნივთიერების თანაბარი განაწილების მიზნით კოლეოპტილის კენწეროების ცენტრში მოათავსა. სხვა ბლოკები კოლეოპტილის გვერდებზე განალაგა, რომ ნივთიერებების კონცენტრაცია ერთ მხარეს გაზრდილიყო.*

შედეგები *შედეგები ქიმიური ნივთიერებების თანაბარი განაწილების შემთხვევაში კოლეოპტილი წრფივი მიმართულებით იზრდება. თუ ნივთიერებების განაწილება არათანაბარია, კოლეოპტილი გვერდზე ისე იხრება, თითქოს სინათლის მიმართულებით იზრდება. ეს მაშინაც ხდება, თუ კოლეოპტილი სიბნელეში იზრდებოდა.*



დასკვნა *ვენტმა დაასკვნა, რომ კოლეოპტილი სინათლის მხარეს იხრება, ვინაიდან დაბნელებულ მხარეზე მეტია ზრდის მასტიმულირებელი ნივთიერებების კონცენტრაცია. ამ ნივთიერებებს მან აუქსინი უწოდა.*

კონცეფცია 39.2

მცენარის ჰორმონები ხელს უწყობენ ზრდა-განვითარებისა და გამღიზიანებლობაზე რეაგირების პროცესს

სიტყვა – ჰორმონი წარმოშობილია ბერძნული ზმნისგან „აღგზნება“. ჰორმონებს შეიცავს ყველა მრავალუჯრედიანი ორგანიზმი და მათი ფუნქციაა, ორგანიზმის სხვადასხვა ნაწილებს შორის ქიმიური სიგნალების საშუალებით კავშირის დამყარება. რაც შეეხება ჰორმონის არსს, ეს არის ნაერთი, რომელსაც წარმოქმნის სხეულის ერთი ნაწილი და შემდეგ მისი ტრანსპორტირება ხდება სხეულის სხვა ნაწილებში, სადაც ის უერთდება კონკრეტულ რეცეპტორს და ააქტივებს რეაგირების პროცესს სამიზნე უჯრედებსა და ქსოვილებში. ასევე აღსანიშნავია, რომ ჰორმონის სულ მცირე დოზაც კი, ორგანიზმში დიდ ცვლილებებს იწვევს. ჰორმონის კონცენტრაცია ან მისი ტრანსპორტირების ხარისხი შეიძლება შეიცვალოს გარემო გამღიზიანებლებიდან გამომდინარე. ხშირად მცენარის რეაგირება ამა თუ იმ გამღიზიანებელზე ორი ან მეტი ჰორმონის ინტერაქციის შედეგია.

მცენარეთა ჰორმონების აღმოჩენა

კონცეფცია – ქიმიური მესენჯერები, მცენარესთან მიმართებაში კლასიკური ექსპერიმენტების შედეგად დაადგინეს. კვლევების მიზანი იყო, დაედგინათ მცენარის ღეროს რეაგირება სინათლეზე. ოთახის მცენარის ყლორტები სინათლის მიმართულებით იხრება. თუ მცენარეს შემოატრიალებთ, მცენარის ზრდის მიმართულება შეიცვლება მანამ, სანამ მისი ფოთლები ფანჯრიდან მომავალ სინათლეს დაიჭერენ. მცენარის ღეროს დაკლაკნილი ფორმა, რაც გამოწვეულია მცენარის მიერ სინათლისკენ სწრაფვის დროს გამღიზიანებლის მიმართულებით ორიენტაციის შეცვლით, ტროპიზმი ეწოდება (მცენარის ზრდის პასუხი, რომელიც გამოიხატება მისი ყველა ორგანოს გადახრით გამღიზიანებლისკენ ან მის საწინააღმდეგოდ, უჯრედის დაგრძელების განსხვავებული ხარისხის შედეგად). ტროპიზმი ბერძნული სიტყვაა და ნიშნავს ბრუნვას. მცენარის ზრდას მზის სინათლის მიმართულებით პოზიტიური ფოტოტროპიზმი ეწოდება, ხოლო მცენარის ზრდას სინათლის საპირისპირო მიმართულებით – ნეგატიური ფოტოტროპიზმი. ტყეში ან სხვა ბუნებრივ გარემოში, სადაც სხვადასხვა მცენარე მჭიდრო სიცრცეში იზრდება, ფოტოტროპიზმის საშუალებით მცენარის თესლი სინათლისკენ იწყებს სწრაფვას, რაც ფოტოსინთეზისთვის აუცილებელი პროცესია. რა არის ამ ადაპტაციური რეაქციის მექანიზმი? ფოტოტროპიზმის შესახებ ინფორმაცია ბალახოვანი მცენარეების ნერგების, განსაკუთრებით კი შვრიის ზრდაზე დაკვირვებებმა მოგვცა. ზრდის პროცესში მყოფი ბალახოვანი მცენარის თესლის ჩანასახის ახალგაზრდა ამონაყარი მოქცეული საფარში, რომელსაც ეწოდება კოლეოპტალი **(სურათი 38. 10 ბ)**.

შვილმა, ფრენსიზმა, თავიანთ პირველი ცდები მე-19 საუკუნის ბოლო წლებში, სწორედ ფოტოტროპიზმის კვლევას მიუძღვნეს. ცდების შედეგად მათ დაადგინეს, რომ ბალახის თესლის ახალგაზრდა წანაზარდები სინათლის მიმართულებით იხრება მხოლოდ კოლეოპტილის ასებობის შემთხვევაში **(სურათი 39.5)**.

იმ შემთხვევაში, თუ მცენარის თესლის წანაზარდზე დაბოლოებას მოვაცლით, კოლეოპტილი შეწყვეტს გადახრას. მცენარის თესლის ახალგაზრდა წანაზარდი ასევე ვერ გაიზრდება სინათლის მიმართულებით, თუ წვეროს დავფარავთ გაუმჭვირვალე „ქუდით“; ხოლო გამჭვრივალე ხუფი და ვერც კოლეოპტილის ქვემოთ მოთავსებული გაუჭვრივალე საფარი ვერ შეუშლის ხელს ფოტოტროფულ რეაქციას. სწორედ კოლეოპტილის წვერი გრძნობს სინათლეს, დაასკვნა დარვინმა. თუმცა, ზრდის რეალური პასუხი, კოლეოპტილის დაგრეხა, ხდება დაბოლოებიდან მოშორებით – მის ქვემოთ. დარვინის აზრით, ზოგიერთი სიგნალი გადაეცემა დაბოლოებიდან ოდნავ ქვევით კოლეოპტილის ე.წ. ზრდის ნაწილს. რამდენიმე ათეული წლის შემდეგ, დანიელმა მეცნიერმა პოტერ ბოისენ-ჯენსენმა კვლევების შედეგად დაამტკიცა, რომ სიგნალი მოძრავი ქიმიური ნივთიერებაა. მან დაბოლოებასა და კოლეოპტილის ნაწილს შორის მოათავსა ლაბისებრი მასა, რასაც ხელი უნდა შეეშალა უჯრედული კავშირების დამყარებისთვის, მაგრამ არ უნდა შეეშალა ხელი ქიმიური ნივთიერებების მოძრაობისთვის.

ამ წანაზარდებმა ნორმალური რეაგირება მოახდინეს – სინათლის მიმართულებით გადაიხარნენ. თუმცა, ცდის დროს თუ მოვახდენდით დაბოლოების სეგრეგაციას ქვედა კოლეოპტილისგან შეუღწევადი ბარიერის საშუალებით (მაგ. მინერალური ქარსით), ამით ფოტოტროფულ პასუხს ადგილი არ ექნება.

1926 წელს დანიელმა ახალგაზრდა მეცნიერმა ფრიც უენთმა, ბოისენ-ჯენსენის ცდის მოდიფიცირებული ვარიანტის საშუალებით, მოახერხა ფოტოტროპიზმისთვის ქიმიური მესენჯერის ამოღება **(სურათი 39.6)**. უენთმა მოაცილა კოლეოპტილის დაბოლოება და იგი მოათავსა ფირფიტოვანი სოკოს ნაწილზე – ჟელატინის მსგავს მასალაზე. დაბოლოებიდან გაგზავნილი ქიმიური მესენჯერი, უენთის აზრით, უნდა დიფუზირებულიყო ამ მასალაში და ფირფიტისებრი სოკოს ნაწილს უნდა შეესრულებინა კოლეოპტილის დაბოლოების როლი. უენთმა ფირფიტისებრი სოკოს ნაწილები მოათავსა სიბნელეში მყოფ დაბოლოებამოცილებულ კოლეოპტილებზე. ნაწილები მოთავსებული იყო რა კოლეოპტილის თავზე, გამოიწვია მცენარის ღეროს ვერტიკალური ზრდა სიმაღლეში.

თუმცა თუ ამ ნაწილებს სხვაგან გადაადგილებთ, კოლეოპტილი დაიწყებს გვერდზე გადახრას, მაგრამ კვლავ სინათლის მიმართულებით ისწრაფის. უენთმა დაასკვნა, რომ ფირფიტისებრი სოკოს ნაწილები (agar block) შეიცავდა ქიმიურ ნივთიერებას, რომელიც წარმოიქმნება კოლეოპტილის წვერში და ეს ქიმიური ნივთიერება ახდენდა ზრდის სტიმულაციას, ვინაიდან გადაეცემოდა კოლეოპტილიდან ქვედა მიმართულებით და კოლეპტილი იგრიხებოდა სინათლის მიმართულებით, ვინაიდან კოლეოპტილის ის ნაწილი,რომელიც სიბნელეშია, დიდი რაოდენობით შეიცავს ზრდის ხელისშემწყობ ქიმიურ ნივთიერებას. ამ ქიმიური მესენჯერს ან ჰორმონს, უენთმა აუქსინი დაარქვა (აუქსინი ბერძნული სიტყვიდან *auxein* არის წარმოქმნილი და ნიშნავს ზრდას). აუქსინის გასუფთავება მოახერხა კენეთ ტიმანმა,

კოლეოპტალი ვერტიკალურად იზრდება, თუ თესლის ახალგაზრდა ამონაყარი სიბნელეშია, ან თუ თანაბრადაა განათებული ყველა მხრიდან. იმ შემთხვევაში, თუ ზრდის პროცესში მყოფი კოლეოპტალს სინათლე მხოლოდ ერთი მხრიდან ეცემა, ის სწორედ სინათლის მიმართულებით იწყებს ზრდას. ასეთ რეაგირებას განაპირობებენ კოლეპტილის საპირისპირო მდებარე სელექციური ზრდის უჯრედები. შედარებით ბნელ მხარეს მდებარე უჯრედები, საპირისპირო (სინათლის მხარეს) მხარეს მდებარე უფჯრედებთან შედარებით უფრო სწრაფად გრძელდება. ჩარლზ დარვინმა და მისმა კაკას კალიფორნიის ტექნოლოგიების ინსტიტუტში, მეცნიერის აზრით, ამ ნივთიერების სტრუქტურას ინდოლეაცეტური მჟავა შეადგენდა (IAA).

კლასიკური ჰიპოთეზა იმისა, რა იწვევს ბალახის კოლეოპტილის ზრდას სინათლის მიმართულებით, ემყარება დარვინისა და უენთის შრომებს, სადაც განმარტებულია, რომ აუქსინის ასიმეტრიული გადანაწილება კოლეოპტილის წვერიდან ქვევით მიმდინარეობს და ბნელ მხარეს მყოფ უჯრედებს „აიძულებს“ უფრო სწრაფად გაიზარდონ განათებულ მხარეს მყოფ უჯრედებთან შედარებით. თუმცა, თუ გადავხედავთ კვლევებს, სადაც განხილულია ფოტოტროპიზმის პროცესი მცენარის სხვა ნაწილებში, ვერ ვიპოვით ზემოთაღნიშნული ჰიპოთეზის დამადასტურებელ დასკვნებს. მაგალითად, არასოდეს დაფიქსირებულა ის ფაქტორი, რომ, თუ ცუდად გავანათებთ მზესუმზირას, ბოლოკის ან სხვა ორლებნიანი მცენარეების ღეროს, ამას გამოეწვიოს აუქსინის ასიმეტრიული განაწილება. თუმცა, ასეთი პირობები იქვევს კონკრეტული ნივთიერებების ასიმეტრიულ გადანაწილებას და რამაც შეიძლება შეასრულოს ზრდის შეკავება, ვინაიდან ეს ნივთიერები კონცენტრირდება ღეროს შედარებით უფრო განათებულ მხარეს. ფოტოტროპიზმის ადრეულ კვლევებში მცენარის ჰორმონების შესწავლას საფუძველი დაედო.

მცენარის ჰორმონები

ცხრილზე 39.1 მოცემულია მცენარის ჰორმონების კლასიფიკაცია: აუქსინი, ციტოკინინები, გიბერელინები, ბრასინოსტეროიდები, აბსციზის მჟავა და ეთილენი. ის მოლეკულები, რომლებიც მცენარეს პათოგენებისგან იცავს, შესაძლოა ასევე იყონ მცენარის ჰორმონები (ამ მოლეკულების შესახებ მოგვიანებით ვისაუბრებთ). მცენარის ჰორმონები შედარებით მცირე მოლეკულებია. მათი ტრანსპორტირებისას უჯრედებს შორის ხშირ შემთხვევაში მოიცავს უჯრედების კედლებს შორის არსებულ სივრცეს, რაც ხელს უშლის დიდი მოლეკულების მოძრაობას.

ზოგადად, ჰორმონები მართავენ მცენარის ზრდასა და განვითარებას, ვინაიდან ისინი გავლენას ახდენენ მცენარის უჯრედების გაყოფის, ზრდისა და დიფერენცირების პროცესზე. ზოგიერთი ჰორმონი ასევე ასრულებს მედიატორის როლს, რის შედგადაც მცენარე მოკლევადიანი ფიზიოლოგიურ რეაგირებას ახდენს გარემო გამოღიზიანებელზე. ყველა ჰორმონს მრავამხრივი ეფექტის მოხდენა შუეძლია, რაც დამოკიდებულია ჰორმონის აქტივობის ადგილზე, მის კონცენტრაციაზე და მცენარის განვითარების ეტაპზე.

ცხრილი 39.1 მცენარის ჰორმონების მიმოხილვა

ჰორმონი	მცენარეში ჰორმონის სინთეზის ან არსებობის ადგილი	ძირითადი ფუნქციები
აუქსინი (IAA)	თესლის ჩანასახი, აპიკალური კვირტების მერისტემა ახალგაზრდა ფოთლები	ღეროს სიგრძეში ზრდას ასტიმულირებს (მხოლოდ დაბალი კონცენტრაცია), ფესვის ზრდას, უჯრედების დიფერენციაციას და დატოტვას; არეგულირებს ნაყოფის განვითარებას; აძლიერებს აპიკალის (კენწეროს) დომინირებას; ფუნქციონირებს ფოტოტროფიზმში და გრავიტროფიზმში; იწვევს ქსილემის დიფერნეციაციას; ანელებს ფოთოლცვენას.
ციტოკინინები	სინთეზი ფესვებში მიმდინარეობს. გადაეცემა სხვა ორგანოებს.	მოქმედებს ფესვების ზრდაზე და დიფერენციაციაზე; ასტიმულირებს უჯრედების დაყოფას და ზრდას; ასტიმულირებს გაღვივებას; ანელებს დაბერებას.
გიბერელინი	აპიკალური კვირტების და ფესვების მერისტემა, ახალგაზრდა ფოთლები, ჩანასახი	იწვევს თესლის და ყლორტის გაღვივებას, ღეროს დაგრძელებასა და ფოთლების ზრდას; ასტიმულირებს ყვავილობას და ნაყოფის განვითარებას; მოქმედებს ფესვების ზრდასა და დიფერენცირებაზე.
ბრასინოსტეროიდები	თესლი ნაყოფი ყლორტი ფოთლები და ყვავილის კვირტი	ანელებს ფესვების ზრდას; ანელებს ფოთოლცვენას; იწვევს ქსილემის დიფერენციაციას
აბსციზის მჟავა	ფოთლები ღეროები ფესვები მწვანე ნაყოფი	აჩერებს ზრდას; წყლის ნაკლებობის შემთხვევაში ბაგეებს ხურავს; თესლის უმოქმედობას იწვევს.
ეთილენი	მომწიფების პროცესში მყოფი ნაყოფის ქსოვილები, ღეროს კენწეროები, დაბერებული ფოთლები და ყვავილები	იწვევს ნაყოფის მომწიფებას, ეწინააღმდეგება აუქსინის ზოგ ეფექტს, იწვევს ან აჩერებს (დამოკიდებულია სახეობაზე) ფესვების, ფოთლების და ყვავილების ზრდასა და განვითარებას.

მცენარის ჰორმონები ძალიან მცირე დოზით წარმოიქმნება, მაგრამ ჰორმონის მცირე რაოდენობასაც უდიდესი გავლენის მოხდენა შეუძლია მცენარის ზრდასა და განვითარებაზე. ეს ნიშნავს, რომ ჰორმონალური სიგნალი საჭიროებს გაძლიერებას. ჰორმონს შეუძლია გენის ექპრესიის შეცვლა, არსებულ ფერმენტებზე გავლენის მოხდენა ან მემბრანის შიგთავსის შეცვლა. ნებისმიერმა ასეთმა ქმედებამ შეიძლება შეცვალოს მეტაბოლიზმი და უჯრედის ისეთი განვითარება, რომელიც რეაგირებს ჰორმონების მოლეკულების მცირე რაოდენობაზე.

სასიგნალო გადამცემი გზა აძლიერებს ჰორმონის სიგნალს და აკავშირებს მას უჯრედის სპეციფიკურ რეაგირების წერტილთან.

ჰორმონზე პასუხი ჩვეულებრივ, იმდენად არ არის დამოკიდებული თვით იმ ჰორმონზე, არამედ სხვა ჰორმონებთან შედარებით ამ ჰორმონის კონცენტრაციაზე. ეს არის ჰორმონალური ბალანსი, და არა იზოლაციაში მყოფი ჰორმონების აქტივობა, რომელიც გავლენას ახდენს ზრდასა და განვითარებაზე. ამ ინტერაქციების შესახებ დეტალურ ინფორმაციას გაეცნობით ჰორმონის ფუნქციების მიმოხილვაში.

აუქსინი

ტერმინს აუქსინი ვიყენებთ ნებისმიერი იმ ქიმიური ნივთიერების აღსანიშნავად, რომელიც ხელს უწყობს კოლეოპტილის დაგრძელებას, თუმცა აქვე უნდა აღვნიშნოთ, რომ აუქსინები მრავალფუნქციურები არიან ყვავილოვან მცენარეებში. მცენარეებში ბუნებრივი აუქსინი ინდოლეაცეტური მჟავის სახით გვხვდება, ან IAA-ს, მაგრამ სხვა შემადგენელი ელემენტების, ზოგიერთი სინთეზური ელემენტის ჩათვლით, აუქსინის როლს ასრულებენ. წინამდებარე თავში ტერმინს აუქსინი ვიყენებთ კონკრეტულად IAA საუბრისას. მიუხედავად იმისა, რომ IAA იყო მცენარეში აღმოჩენილი პირველი ჰორმონი, სრულყოფილად ჯერ კიდევ არ არის შესწავლილი აუქსინის სიგნალის ტრანსდუქცია და აუქსინის ბიოსინთეზის რეგულაცია.

აუქსინი მცენარის ღეროზე არსებული წანაზარდის ბოლოებიდან ქვევით მოძრაობს საათში 10 მილიმეტრის სიჩქარით, ეს საკმაოდ სწრაფი ტემპია დიფუზიისთვის, თუმცა ის ფლოემაში ტრანსლოკაციასთან შედარებით უფრო ნელია. აუქსინი პირდაპირ პარენქიმული ქსოვილით ტრანსპორტირდება ერთი უჯრედიდან მეორეში. ის მოძრაობს მხოლოდ მცენარის ყლორტის ბოლოდან ქვეით – ფესვისაკენ. აუქსინის ასეთ ერთმხრივ ტრანსპორტირებას, პოლარული ტრანსპორტირება ეწოდება. პოლარულ ტრანსპორტირებას არაფერი აქვს საერთო გრავიტაციასთან; ცდების საფუძველზე დაადგინეს, რომ აუქსინი მოძრაობს აღმავალი მიმართულებით, როდესაც მცენარის ღერო ან კოლეოპტილის სეგმენტს პირუკუ დავდებთ. ხოლო აუქსინის მოძრაობის პოლარულობა დამახასიათებელია აუქსინის ტრანსპორტირების ცილის უჯრედებში პოლარულ განაწილებასთან.

კონცენტრირებულია რა უჯრედის ბაზალურ დაბოლოებაზე, აუქსინის ტრანსპორტირების ელემენტი უჯრედიდან განდევნის ჰორმონს. ამის შემდეგ, აუქსინს შეუძლია შეაღწიოს მეზობელი უჯრედის აპიკალურ დაბოლოებაში (სურათი 39.7).

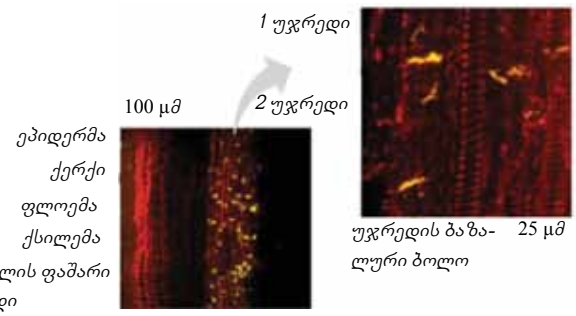
აუქსინის როლი უჯრედის დაგრძელების პროცესში. მიუხედავად იმისა, რომ აუქსინი გავლენას ახდენს მცენა-

სურათი 39.7

კვლევა: რა იწვევს აუქსინის პოლარულ გადაადგილებას ღეროს წვეროდან ფუძემდე?

ექსპერიმენტი *აუქსინის არაპირდაპირი ტრანსპორტირების გამოსაკვლევად მკვლევრებმა გამოიგონეს ექსპერიმენტი. მათ სურდათ დაედგინათ აუქსინის სატრანსპორტო ცილის ლოკალიზაცია. ანტისხეულების მოსანიშნად მომწვანო-მოყვითალო ფლუორესცენციის უნარის მქონე მოლეკულები გამოიყენეს, რომლებიც აუქსინის სატრანსპორტო ცილას ერწყმის. შემდეგ ანტისხეულები სიგრძეში დაყოფილ რაბიდოპსის –ის ღეროში შეიყვანეს.*

შედეგები *მარცხენა მიკროსურათზე ჩანს, რომ აუქსინის სატრანსპორტო ცილა მხოლოდ ღეროს ქსილემის პარენქიმაში მდებარეობს. მარცხენა მიკროფოტოსურათი უფრო მეტად გადიდებულია. ჩანს, რომ დასაწყისში აუქსინის სატრანსპორტო ცილა ლოკალიზებულია უჯრედების ბაზალურ ბოლოში* (LMs).



დასკვნა *ადასტურებს ჰიპოთეზას, რომ აუქსინის პოლარულ ტრანსპორტირებაზე პასუხიმგებელია უჯრედების ბაზალურ ბოლოებში არსებული აუქსინის სატრანსპორტო ცილის კონცენტრაცია.*

რის განვითარების სხვადასხვა ასპექტზე, მისი ერთ-ერთი მთავარი ფუნქციაა, უჯრედის დაგრძელების სტიმულაცია ნორჩ ყლორტებში. ყლორტის აპიკალური მერისტემა აუქსინის სინთეზის ყველაზე მსხვილი ნაწილია. ვინაიდან აუქსინი ყლორტის დაბოლოებიდან ქვევით, უჯრედის დაგრძელების „რეგიონისკენ' მიემართება **(სურათი 35.15)**, ჰორმონები მემბრანის პლაზმაში არსებულ რეცეპტორთან მიმაგრებით ახდენენ უჯრედის ზრდის სტიმულაციას. აუქსინი ზრდის სტიმულაციას მხოლოდ კონკრეტულ კონცენტრაციის დონეზე ახდენს 10-8-დან 10-4მ-მდე (from about 10−8 to 10−4M). უფრო მაღალი კონცენტრაციის დროს აუქსინმა შეიძლება ხელი შეუშალოს უჯრედის დაგრძელების პროცესს. ეს გამოწვეულია იმ ფაქტორით, რომ ამ დროს აუქსინი გამოიმუშავებს ეთილინს – დაგრძელების ხელისშემშლელ ჰორმონს. ეთილინზე მოგვიანებით გვექნება საუბარი და უფრო დაწვრილებით გაგაცნობთ ასეთი სახის ჰორმონალურ ინტერაქციებს.

მჟავის ზრდის ჰიპოთეზის მიხედვით, პროტონის ე.წ. ტუმბოები მნიშვნელოვან როლს ასრულებენ აუქსინთან მიმართებაში უჯრედებში ზრდის პასუხზე. ყლორტის იმ ნაწილში, სადაც დაგრძელება მიმდინარეობს, აუქსინი ახდენს პლაზმური მემბრანის პროტონის ტუმბოების გააქტივებას. H+ ამოტუმბვის გზით იზრდება მემბრანის ძაბვა (მემბრანული პოტენციალი) და სწრაფად ამცირებს pH დონეს უჯრედის კედელში **(სურათი 39.8)**.

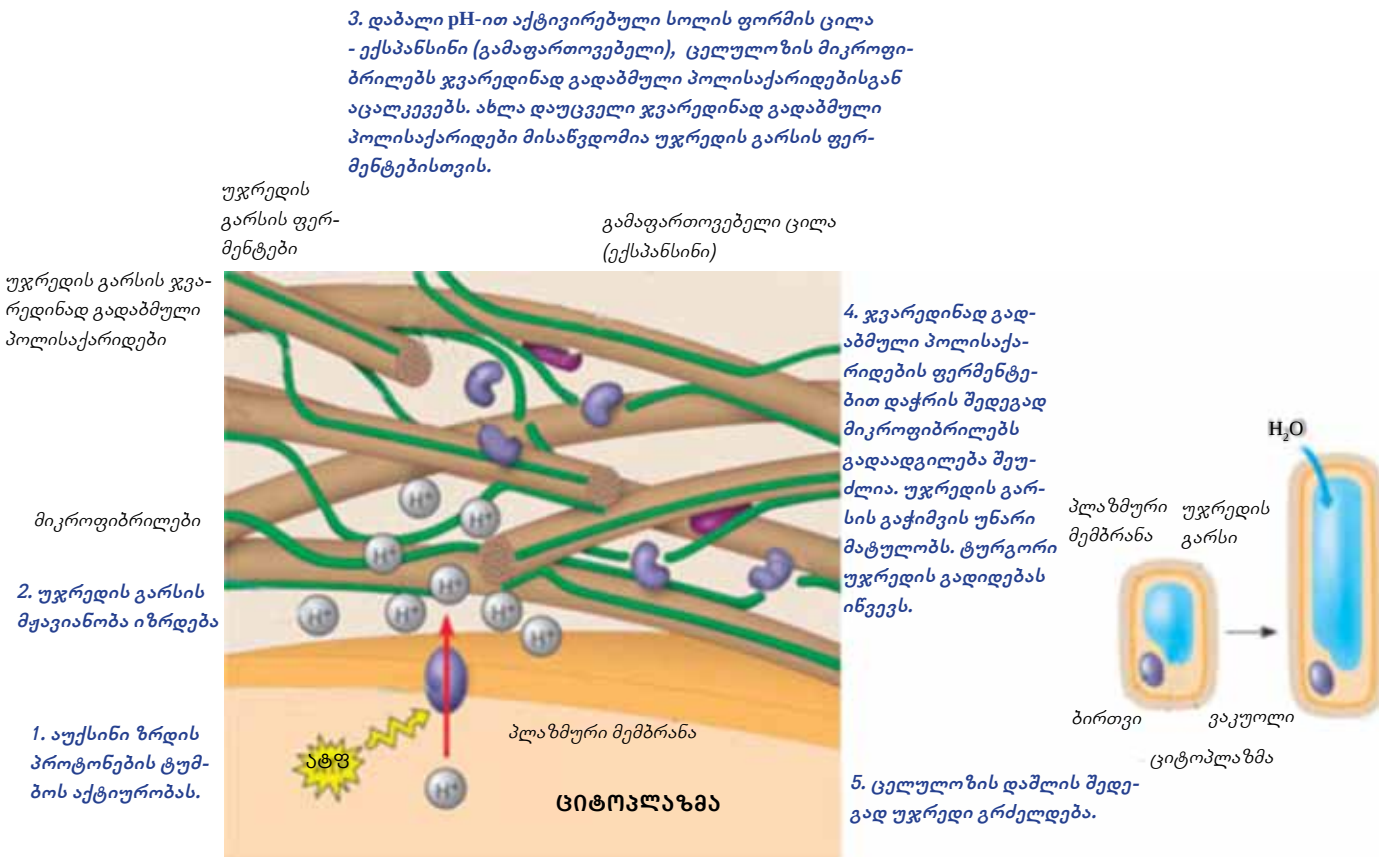
უჯრედის კედლის დაჟანგვის (Acidification) შედეგად აქტივდება ფერმენტები, რომლებსაც ექსპანსინები ეწოდება. ისინი შლიან წყალბადის ბმულს ცელულოზის მიკროფიბრილებს შორის და სხვა უჯრედის კედლების შემადგენელ ელემენტებს, ამით თხელდება უჯრედის სტრუქტურა (ექსპანსინებს ასევე შეუძლიათ, დაასუსტონ სუფთა ცელულოზით შექმნილი ფილტრაციის ქაღალდი). მემბრანის პოტენციალის გაზდის შედეგად უჯრედში იზრდება იონების შეღწევადობის დონე, რაც იწვევს წყლის ოსმოსურ შეწოვას და ზრდის ქსოვილის ტურგორს (turgor). გაზრდილი ტურგორის და, ასევე, უჯრედის ელასტიკურობის გაზდის შედეგად კი უჯრედს დაგრძელება იწყება.

აუქსინი ასევე სწრაფად ცვლის გენის ექსპრესიას, იწვევს რა უჯრედის დაგრძელების რეგიონში რამდენიმე წუთში ახალი ცილების წარმოქმნას. ზოგიერთი ასეთი ცილა ე.წ. ხანმოკლე რეაქციის ტრანსკრიფციული ფაქტორია, რომელიც ახდენს სხვა გენების რეპრესიას ან აქტივაციას. ამ სტადიის შემდეგ, სტაბილური ზრდისთვის უჯრედებმა უნდა წარმოქმნან უფრო მეტი ციტოპლაზმა და უჯრედის გარსის მასალა. აუქსინი ასევე ახდენს სტაბილური ზრდის რეაგირების იმპულსის სტიმულაციას.

ლატერალური და ადვენტიციური ფესვების ზრდა. აუქსინს ასევე კომერციული თვალსაზრისითაც იყენებენ მცენარის ვეგეტაციური გამრავლებისთვის. მცენარის ფოთოლს, ღეროსა თუ ფესვს ფხვნილში მოვათავსებთ, რომელიც აუქსინს შეიცავს, ეს გამოიწვევს ადვენტიციური ფესვების გაზრდას კვეთის ადგილას, რომლითაც ფოთოლი მიმაგრებული იყო მცენარეზე. აუქსინი ასევე მონაწილეობას იღებს მცენარის ფესვების განტოტვის ზრდაში. მეცნიერებმა დაადგინეს, რომ არაბიდოფსის მუტანტში, რომელიც ლატერალური ფესვების სწრაფი პროლიფერაციით ხასიათდება, აუქსინის კონცენტრაცია ნორმალურ დონეზე 17-ჯერ მეტია.

აუქსინი ჰერბიციდის როლში. სინთეზური აუქსინები, როგორიცაა 2,4 დიქლოროფენოქსიაქტეკური მჟავა (2,4-D), ფართოდ იყენებენ როგორც ჰერბიციდს. ერთლებნიანი მცენარეები, როგორიცაა სიმინდი, სრაფად ახდენს ასეთი სინთეზური აუქსინის ინაქტივირებას. თუმცა ორლებნიანი მცენარეებს ამ ფუნქციის შესრულება არ შეუძლია და იღუპება ჰორმონალური ჰიპერდოზირებისგან. მარცვლოვანი კულტურების ნათესებში 2,4-D-ის შეტანით ხდება სარეელა მცენარეების განადგურება (მაგ. ბაბუაწვერას განადგურება).

აუქსინის სხვა თვისებები. გარდა იმისა, რომ ახდენს უჯრედის ზრდის სტიმულაციას ზრდის საწყის სტადიაში, აუქსინი გავლენას ახდენს ზრდის მეორე ეტაპზეც, იგი იწვევს უჯრედის გაყოფას გამტარ კამბიუმში და გავლენას ახდენს მეორადი ქსილემის დიფერენციაციის პროცესზე (იხილეთ **სურათი** 35.18 და 35.19). ზრდის პროცესში მყოფი თესლი ახდენს აუქსინის სინთეზს, რაც აუცილებელი პირობაა მცენარის ნაყოფის ზრდისთვის. სათბურის პირობებში თესლის ახალგაზრდა წანაზარდების განვითარებისთვის ღარიბი გარემოა,



▲ *სურათი 39.8* **უჯრედის დაგრძელება აუქსინის ზემოქმედების პასუხად: დაჟანგვით გამოწვეული ზრდის ჰიპოთეზა**

ვინაიდან სათბურებში მწერების მიერ მცენარის დამტვერვის საშუალება არ არის; ეს ხდება მიზეზი იმისა, რომ პომიდვრის ნაყოფის განუვითარებლობას ან არასრულყოფილ განვითარებას იწვევს. სინთეზური აუქსინების სათბურის პირობებში გაზრდილი პომიდვრის ნერგებზე სწორედ ბუნებრივი დამტვერვის ტოლფასია. შეგვიძლია მივიღოთ პომიდვრის ნაყოფი, რომელსაც თესლი არ აქვს, თუ მოვახდენთ სინთეზური აუქსინის ჩანაცვლებას ისეთი აუქსინით, რაც განვითარების სტადიაში მყოფი მცენარის თესლში ბუნებრივად სინთეზდება.

ციტოკინინები

ქსოვილის კულტურაში მცენარის უჯრედების ზრდის და განვითარების პროცესს ე.წ. „ცდებისა და შეცდომების მეთოდის“ გამოყენებით იკვლევდნენ მეცნიერები. კვლევების შედეგად დადგინდა, რომ ამ პროცესში მონაცილეობს ციტოკინინი (მონათესავე მცენარეული ჰორმონების კლასი, რომელიც ანელებენ დაბერების პროცესს და ოქსინთან ერთად ასტიმულირებს უჯრედების გაყოფას, ზემოქმედებს დიფერენცირების გზაზე და აკონტროლებენ წვეროს დომინირებას). მე-20 საუკუნის ორმოციანი წლების დასაწყისში, იოჰან ვან ოვერბიკმა ნიუ-იორკის სამეცნიერო ლაბორატორიაში მუშაობის დროს (Cold Spring Harbor Laboratory in New York) აღმოაჩინა, რომ ქოქოსის რძის დამატებით შესაძლებელი იყო მცენარის ემბრიონების ზრდის სტიმულაცია (ქოქოსის გიგანტური თესლის თხევადი ენდოსპერმის დამატება თავისი კულტურაში. ათი წლის შემდეგ, ვისკონსინ-მედისონის უნივერსიტეტის მეცნიერებმა ფოლკ სკუგმა და კარლოს ო’მილერმა ხელოვნურად გამოყვანილი თამბაქოს უჯრედებში დნმ-ის დეგრადირებული ნაწილის დამატებით გამოიწვიეს უჯრედების გაყოფა.

ორივე ექსპერიმენტული დანამატის აქტიური ინგრედიენტები მოდიფიცირებული ადენინები იყო (ადენინე – ნუკლეინის მჟავის ერთ-ერთი შემადგენელი ელემენტი). ზრდის ასეთ რეგულატორებს უწოდეს ციტოკინინები, რადგან ისინი ახდენენ ციტოკინეზის – უჯრედის გაყოფის სტიმულაციას. მცენარეში ბუნებრივად არსებული ციტოკინინებიდან ყველაზე გავცრელებულია ზეატინი (სახელწოდება მომდინარეობს *Zea mays* – სიმინდის ჯიში, რომელშიც პირველად აღმოაჩინეს ეს ელემენტი). ციტოკინინის სინთეზი და სიგნალების ტრანსდუქციის პროცესი ჯერ კიდევ არ არის სრულყოფილად შესწავლილი, მაგრამ მცენარის ფიზიოლოგიური პროცესებისა და განვითარებაზე ციტოკინინის გავლენის შესახებ მრავალი დასაბუთებული მასალა მოიპოვება.

უჯრედის გაყოფისა და დიფერენცირების კონტროლი. ციტოკინინი აქტიური ზრდის პროცესში მყოფ ქსოვილებში წარმოიქმნება, განსაკუთერებით კი ფესვებში, ემბრიონებსა და ნაყოფში. ფესვებში წარმოქმნილი ციტოკინინი ქსილემის სითხეში გადაადგილდება და მიისწრაფვის სამიზნე ქსოვილებისკენ მცენარის ფესვიდან ვერტიკალურად აღ-

მავალი მიმართულებით. აუქსინთან ერთად ციტოკინინი ახდენს უფრედის გაყოფის სტიმულაციას და გავლენას ახდენს დიფერენციაციის გზებზე. ქსოვილის კულტურაში ზრდის პროცესში მყოფ უჯრედებზე ციტოკინინის გავლენის შესწავლისას შესაძლებელი გახდა დაედგინათ ჰორმონთა კლასების ფუნქცია მცენარის დაუზიანებელ სტრუქტურაზე. ციტოკინინის გარეშე, მცენარის ღეროდან პარენქიმული ქსოვილის ნაწილის ხელოვნურად შექმნის შედეგად უჯრედები იზრდება და დიდ ზომას აღწევენ, მაგრამ არ ხდება მათი დაყოფა.

მაგრამ ციტოკინინთან ერთად აუქსინის დამატების შედეგად, უჯრედები დაყოფას იწყებენ. ცაკლე აღებულ ციტოკინინს არანაირი გავლენის მოხდენა არ შეუძლია. უჯრედის დიფერენციაციის მართვა ციტოკინინისა და აუქსინის პროპორციული განაწილებით ხდება. როდესაც ამ ორი ჰორმონის კონცენტრაცია სათანადო დოზითაა, უჯრედების დიდი ნაწილი აგრძელებს ზრდას, თუმცა რჩება არადიფერენცირებული უჯრედების ჯგუფი, რომელსაც ეწოდებათ კოჟრები **(სურათი 38.12)**. ციტოკინინის კონცენტრაციის გაზრდის შედეგად ყლორტები ზრდას იწყებს კოჟრებიდან, ხოლო აუქსინის კონცენტრაციის მომატებისას ფორმირდება ფესვები.

კენწრული დომინირების კონტროლი. ციტოკინინი, აუქსინი და სხვა ფაქტორების ინტერაქციით ხდება კენწრული დომინირების კონტროლი – ხდება ზრდის კოცენტრირება ყლორტის წვერზე, სადაც კენწრული კვირტის ზრდა ნაწილობრივ აფერხებს გვერდითი კვირტების ზრდას **(სურათი 39.9 ა)**. დღემდე, პირდაპირი ინჰიბირების ჰიპოთეზას – კენწრული დომინირებისას ჰორმონალური რეგულაციის ახსნისთვის გამოყენებული ჰიპოთეზის მიხედვით აუქსინი და ციტოკინინი ანტაგონისტურად მოქმედებდნენ გვერდითი კვირტების ზრდაზე. ამ თეორიის მიხედვით, აუქსინი გადაადგილდება კენწეროს ყლორტიდან ქვევით მიმართულებით, რაც აფერხებს გვერდითი ყლორტების ზრდას და იწვევს ყლორტის ლატერალური განტოტვის ხარჯზე დაგძელებას. ამავდროულად, ციტოკინინი შეაღწევს რა მცენარის ამონაყარის სისტემაში, უპირისპირდება აუქსინის რეაქციას, აძლევს რა ზრდის დაწყების სიგნალს გვერდით ყლორტებს. აქედან გამომდინარე, აუქსინისა და ციტოკინინის კონცენტრაციას მცენარეში მიიჩნევდნენ გვერდითი ყლორტების გაზრდის აუცილებელ ფაქტორად. პირდაპირი ხელისშეშლის ჰიპოთეზა სხვადასხვა კვლევის შედეგებთან სრულ თანხვედრაშია. თუ კენწრულ კლორტს – აუქსინის პირველად წყაროს მოვაცილებთ მცენარეს, ამით გვერდითი ყლორტების ზრდის ხელისშემშლელი ფაქტორები სცილდება მცენარეს და ის ბუჩქის ფორმას იღებს **(სურათი 39.9 ბ)**. კვეთის ნაწილზე აუქსინის მოთავსებით ხელახლა იწყება ლატერალური ყლორტების ზრდის შეფერხება. მუტანტები, რომლებიც ზედმეტი რაოდენობით ციტოკინინს წარმოქმნიან, ან ის მცენარეები, რომელთა „კვების რაციონში“ დამატებით შეაქვთ ციტოკინინი, ნორმასთან შედარებით უფრო მეტად ემსგავსებიან ბუჩქს.

პირდაპირი ხელისშეშლის ჰიპოთეზის ერთ-ერთი არაცდისეული თეორიის მიხედვით, მას შემდეგ, რაც აუქსინის პირველად წყარო მოცილება ხდება მცენარის კენწეროს მოკვეთით, ხდება აუქსინის დონის შემცირება გვერდით ყლორტებში. თუმცა, ბიოქიმიური კვლევის შედეგად, სრულიად საპირისპირო შედეგები მივიღეთ: აუქსინის დონე გაიზარდა იმ მცენარის გვერდით ყლორტებში, რომელსაც მოაცილეს კენრული ყლორტი. აუცილებად უნდა აღვნიშნოთ, რომ პირდაპირი ინჰიბირების ჰიპოთეზას ყველა ექსპერიმენტულ შედეგებთან მიმართებაში ვერ გამოვიყენებთ. აქედან გამომდინარე, შეგვიძლია განვაცხადოთ, რომ ბოტანიკოსებს ამ ამოცანის ჯერ კიდევ მრავალი ამოუხსნელი კომპონენტი აქვთ საკვლევი.



(ა) ხელუხლებელი მცენარე



(ბ) მცენარე მოჭრილი აპიკალური კვირტით

▲ *სურათი 39.9* ***კენწერული დომინირება. (ა)*** *კენწერული ყლორტიდან გამოსული აუქსინი ხელს უშლის გვერდითი ყლორტების ზრდას. შედეგად კი, ხელსაყრელი პირობები იქმნება ამონაყარის ძირითადი ღერძის დაგრძელებისთვის. ციტოკინინი, რომლის ტრანსპორტირება ხდება ფესვებიდან მცენარის კენწეროს მიმართულებით, უპირისპირდება რა აუქსინს ახდენს გვერდითი ყლორტების ზრდას. ამით აიხსნება, რატომ ხდება მცენარეთა უმრავლესობაში გვერდითი ყლორტების მცენარის ღეროს იმ ნაწილში განვითარება და ზრდა, რომელიც ახლოსაა ფესვთან.* ***(ბ)*** *კენწრული ყლორტის მოცილების შედეგად იმავე მცენარეში გვერდითი ყლორტების ზრდა დაიწყო.*

დაბერების საწინააღმდეგო ეფექტი. ციტოკინინი ანელებს ზოგიერთი მცენარის ორგანოების დაბერების პროცესს, ხელს უშლის რა ცილების რაოდენობის შემცირებას რიბონუკლეინის მჟავის და ცილების სინთეზის სტიმულაციისა და გარშემო არსებული ქსოვილებიდან საკვები ელემენტების მობილიზაციის გზით. თუ მცენარეს მოვალიცებთ ფოთლებს და მათ ციტოკინინის ხსნარში მოვათავსებთ, ისინი მწვანე ხასხასა ფერს შეინარჩუნებენ დიდი ხნის მანძილზე. ციტოკინინი ასევე აფერხებს მცენარეთა ფოთლების დაშლის პროცესს დაუზიანებელ მცენარებში.



▲ *სურათი 39.10* ***გიბერელინების გავლენა ტომპსონის ნაკლებადმოსავლიან მტევნებზე.*** *მარხნივ სურათზე ნაჩვენებია ჩვეულებრივი მტევანი, ხოლო მარჯვნივ – მტევანი იზრდება ვაზზე, რომელზეც მოაფრქვიეს გიბერელინები ნაყოფის ჩამოყალიბების პროცესში.*

გიბერელინები

საუკუნის წინ, აზიელმა ფერმერებმა შენიშნეს, რომ ბრინჯის ზოგიერთი ნერგი ისე სწრაფად იზრდებოდა და თანაც ისეთ სიმაღლეს აღწევდა, რომ ნაყოფის გამოღებასა და აყვავებასაც კი ვერ ასწრებდა. 1926 წელს, იაპონელმა მეცნიერემა მცენარების პათოლოგისტმა ევიტი კუროსავამ აღმოაჩინა, რომ გიბირელას ჯიშის სოკოები იწვევდნენ მცენარის ნერგის ასეთ „სულელურ ქცევას – დაავადებას“. მეოცე საუკუნის 30-იანი წლების ბოლოს იაპონელმა მეცნიერებმა დაადგინეს, რომ სოკო ქიმიური ელემენტის სეკრეციის შედეგად იწვევდა ბრინჯის ღეროს სწრაფ ზრდას. ეს ქიმიური ელემენტი გიბერლენის სახელითაა ცნობილი. 1950-იან წლებში მეცნიერებმა ასევე აღმოაჩინეს, რომ თვით მცენარეები წარმოქმნიან გიბერელინებს. ბოლო 50 წლის განმავლობაში მეცნიერებმა შეისწავლეს 100-ზე მეტი სხვადასხვა სახის გიბერელინი, რომლებიც ბუნებრივად გვხვდება მცენარეებში. „სულელი ბრინჯის“ სუსიტი – *susit* – გიბერელინების გადაჭარბებული დოზის გამო ზარალდება, ჩვეულებრივ სხვა მცენარეებში გიბერელინების კონცენტრაცია ნორმის ფარგლებს არ სცდება. გიბერელინები სხვადასხვაგვარად მოქმედებენ მცენარეებზე – ისინი იწვევენ მცენარის ღეროს დაგრძელებას, ნაყოფის ზრდას, თესლის გაღივებასა და აღმოცენებას უწყობენ ხელს.

ღეროს დაგრძელების პროცესი. გიბერელინები წარმოიქმნება მცენარის ფესვებსა და ნორჩ ფოთლებში. გიბერელინები ახდენენ ღეროსა და ფოთლების ზრდის სტიმულაციას, მაგრამ თითქმის არ იღებენ მონაწილეობას მცენარის ფესვების განვითარებისა და ზრდის პროცესში. ღეროში გიბერელინები ახდენენ უჯრედის დაგრძელებას და გაყოფის სტუმულაციას. აუქსინის მსგავსად გიბერელინები იწვევენ უჯრედის გარსის შესუსტებას, მაგრამ ეს არ ხდება უჯრედის გარსის დაჟანგვის გზით. ერთ-ერთი თეორიის მიხედვით, გიბერელინები ახდენენ უჯრედის გარსის ფემენტების სტიმულაციას, რაც თავის მხრივ ხელს უწყობს ექსპანსინის ცილის შეღწევას უჯრედის გარსში. აქედან გამომდინარე, ზრდის პროცესში მყოფი ღეროში აუქსინი დაჯანგავს უჯრედის გარსს და გააქტივებს ექსპანსინებს, ხოლო გიბერელინები ექსპანსინების შეღწევას უწყობენ ხელს და ამრიგად, აუქსინთან „შეხმატკბილებული თანამშრომლობით“ უზრუნველყოფილია დაგრძელების პროცესი. ღეროს დაგრძელების პროცესის ხელშემწყობი გიბერელინების გავლენა უფრო ცხადი ხდება, როდესაც ზოგიერთ ჯუჯა (მუტანტურ) მცენარეს დამატებით კვებავენ გიბერელინებით. მაგალითად, ზოგიერთი ხელოვნურად გამოყვანილი ჯუჯა ჯიშის ბარდა (იხილეთ თავი 14), ზრდისას ჩვეულებრივი ჯიშის ბარდის ნორმალურ სიმაღლეს მიაღწევს, თუ მისი კვების რაციონში დავამატებთ გიბერელინებს. თუ გიბერელინებს გამოვიყენებთ ჩვეულებრივი სიმაღლის მცენარეებთან მიმართებაში, მცენარე ჩვეულებრივზე უფრო მეტ სიმაღლეზე მაინც არ გაიზრდება, რაც ადასტურებს, რომ ჰორმონის ოპტიმალურ რაოდენობას გამოიმუშავებენ.

1. თესლის მიერ წყლის შეწოვის შემდეგ ემბრიონი გიბერელინს (GA) ათავისულფებს, რომელიც ენდოსპერმის თხელ გარეგან შრეს - ალეირონს სიგნალს უგზავნის.

2. ალეირონი GA-ს მომნელებელი ფერმენტების სინთეზით და სეკრეციით პასუხობს, რომლებიც ენდოსპერმში შენახული საკვები ნივთიერებების ჰიდროლიზს ახორციელებს. ამის ერთ-ერთი მაგალითია α-ამილაზა, რომელიც სახამებელის ჰიდროლიზს ახდენს. (ჩვენს ნერწყვში არსებობს მსგავსი ფერმენტი, რომელიც პურისა და სხვა სახამებელის შემცველი საკვების მონელებაში გვეხმარება).

3. ემბრიონის ზრდის განმავლობაში ყლორტი ენდოსპერმიდან სკუტელუმის (ლებანის) მიერ აბსორბირებულ შაქრებსა და სხვა საკვებ ნივთიერებებს მოიხმარს.



▲ *სურათი 39.11* ***გიბერელინები ახდენენ მკვებავი ელემენტების მობილიზაციას მარცვლოვანი კულტურის თესლების აღმოცენებისას.***

ღეროს გიბერელინის მიერ გამოწვეული ზრდის საუკეთესო მაგალითია მცენარის მიერ ყვავილის ყუნწის სწრაფი გაზრდა. ზრდის პროცესში ზოგიერთი მცენარე – კომბოსტო, როზეტული ფორმით ვითარდება, ნიადაგთან ახლოს მოკლე მუხლთაშორისებით, ვინაიდან მცენარე რეპროდუქციული მიზნით იზრდება, გიბერელინების იმპულსები იწვევენ მუხლთაშორისების სწრაფ დაგრძელებას, რაც, თავის მხრივ, განაპირობებს მცენარის ძირში განვითარებული ყვავილის კვირტის წამოწევას.

ნაყოფის ზრდა. მცენარეთა უმრავლესობაში აუქსინისა და გიბერელინების არსებობა აუცილებელია, რათა ნაყოფმა შეძლოს მიმაგრება და განვითარება. გიბერელინებს ხშირად კომერციალიზაცის თვალსაზრისით იყენებენ – „ტომპსონის ღარიბმოსავლიან ვენახებში“ (სურათი 39.10). ჰორმონის საშუალებით ყურძნის მტევანი უფრო დიდ ზომას აღწევს, რაც უფრო მეტ მყიდველს იზიდავს. ფორმის ასეთი ზრდა, რაც მარცვლებს შორის ჰაერის გაუმჯობესებული ცირკულაციის შედეგია, არახელსაყრელ გარემოს უქმნის საფუარას და სხვა მიკროორგანიზმებს და იცავს ნაყოფს დაზიანებისგან. თესლის აღმოცენება. თესლის ემბრიონი მდიდარია გიბერელინებით. წყლის შთანთქმის შემდეგ, გიბერელინების გამოსვლა ემბიონიდან თესლისთვის იმის მიმანიშნებელია, რომ თვლემის დრო დასრულდა და აღმოცენების დრო დადგა. იმ თესლს, რომელსაც სჭირდება განსაკუთრებული გარემო პირობები აღმოცენებისთვის, მაგალითად, სინათლე ან დაბალი ტემპერატურა, მხოლოდ გიბერელინების ზემოქმედების შედეგად იწყებს აღმოცენებას. გიბერელინები ხელს უწყობენ პურის მარცვლოვანი მცენარეების ნათესების ზრდას საჭმლის მომნელებელი ფერმენტების (როგორიცაა α–amylase α–amulaza, რაც ახდენს მიკროელემენტების მარაგის მობილიზაციას) სინთეზის სტიმულაციის გზით (სურათი 39.11).

ბრაზინოსტეროიდები

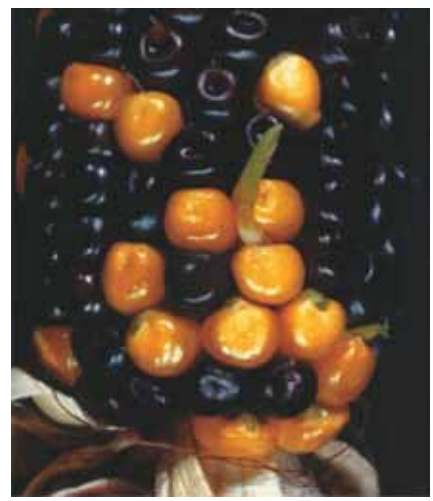
ბრაზინოსტეროიდები მცენარის სტეროიდული ჰორმონებია, რომლებსაც მრავალფეროვანი ეფექტი აქვს; მათ შორის, უჯრედების სიგრძეში ზრდა, ფოთოლცვენის შეჩერება (შენელება) და ქსილემას დიფერენცირების სტიმულირება. ამ ჰორმონების ქიმიური შემადგენლობა ქოლესტერინის და ცხოველების სქესობრივი ჰორმონების მსგავსია.

ისინი ზემოქმედებენ უჯრედის დაგრძელებისა და გაყოფის პროცესზე მცენარის ღეროში სხვადასხვა ნაწილში და ასევე ნერგებში როდესაც მათი კონცენტრაცია აღწევს 10-12მ. ისინი ასევე ანელებენ ფოთოლცვენას და ხელს უწყობენ ქსილემის დიფერენცირებას. ხსენებული პროცესი ხარისხობრივად ისე ჰგავს აუქსინის მოქმედებას, რომ ბოტანიკოსებს წლები დასჭირდათ იმისთვის, რომ დაედგინათ ბრაზინოსტეროიდებისა და აუქსინების განსხვავება, ისინი მანამდე ბრაზინოსტეროიდებს აუქსინების სახეობად მიიჩნევდნენ.

მოლეკულური ბიოლოგიის კვლევების შედეგად დადგინდა, რომ ბრაზინოსტეროიდები მცენარის ჰორმონებია. სან დიეგოს კვლევითი ინსტიტუტის მეცნიერები ჯოან ქორი და მისი კოლეგები იკვლევდნენ არაბიდოფსისის მუტანტს, რომელსაც სინათლეზე გაზრდილი მცენარეების მსგავსი მორფოლოგიური სტრუქტურა აქვს მიუხედავად იმისა, რომ მუტანტები სიბნელეში არიან განვითარებულნი. მეცნიერებმა დაადგინეს, რომ მუტაცია გავლენას ახდენს გენზე, რომელიც ჩვეულებრივ ახდენს ისეთი ფერმენტების კოდირებას, რომლებიც მსგასია იმ ფერმენტებისა, რომლებიც მონაწილეობას იღებენ ძუძუმწოვრებში სტეროიდების სინთეზის პროცესში. მათ ასევე დაასკვნეს, რომ შესაძლებელია მუტანტი მცენარეების აღდგენა ნორმალურ ფენოტიპად ბრაზონოსტეროიდების ექსპერიმენტული გამოყენების შედეგად. აღსანიშნავია, რომ ის მუტანტი მცენარე, რომელსაც ქორი და მისი კოლეგები იკვლევდნენ, ბრაზინოსტეროიდებს დეფიციტს განიცდიდა.

აბსციზის მჟავა

მეოცე საუკუნის 60-იან წლებში მკვლევართა ერთი ჯგუფი იკვლევდა იმ ქიმიურ ცვლილებებს, რაც წინ უსწრებს კვირტების მთვლემარე მდგომარეობას და ფოთოლცვენას ფოთლოვან ხეებში (იგულისხმება ის ფოთლოვანი მცენარეები, რომლებიც არ არიან მარადმწვანე), ხოლო მეცნიერეთა



კოლეოპტილი

▲ *სურათი 39.12* ***მუტანტი სიმინდის მარცვლების ადრეული განვითარება.*** *აბსციზის მჟავა ახდენს თესლის მიძინებას. როდესაც მისი მოქმედება ბლოკირებულია მუტაციის გზით, როდესაც ზემოქმედება ხდება აბსციზის მჟავის მიერ რეგულირებულ ტრანსკრიფციის ფაქტორზე, ადგილი აქვს თესლის ადრეულ გაღივებას.*

მეორე ჯგუფი იკვლევდა იმ ქიმიურ ცვლილებებს, რომლებაც ადგილი აქვს ბამბის ნაყოფის მომწიფების შემდეგ ამ ნაყოფის ჩამოცვენამდე. წინამდებარე პარაგრაფში განვიხილავთ აბსციზის მჟავის (**ABA**) გამოყოფის პროცესს.

შეიძლება გაგიკვირდეთ, მაგრამ ABA-ს უკვე არ თვლიან კვირტების მთვლემარე პერიოდში მიმდინარე პროცესების ან ფოთოლცვენის ერთ-ერთ მთავარ განმაპირობებელ ელემენტად. მაგრამ ის სხვა მნიშვნელოვანი ფუნქციების მატარებელია. ზრდის სტიმულაციის ჰორმონისგან განსხვავებით (როგორიცაა აუქსინი, ციტოკინინი, გიბერელინები და ბრაზინოსტეროიდები) ABA ზრდის პროცესს ანელებს.

ხშირად აბსცისის მჟავა უპირისპირდება ზრდის ჰორმონების მუშაობის პროცესს და სწორედ ABA-ს პროპორცია ამა თუ იმ ზრდის ჰორმონთან მიმართებაში განსაზღვრავს საბოლოო ფიზიოლოგიურ შედეგს. განვიხილოთ ABA სხვადასხვა ფუნქციათაგან მხოლოდ ორს: თესლის მთვლემარეობის პერიოდი იმითაა მნიშვნელოვანი, რომ ფაქტიურად ამის ხარჯზე მიწაში მოხვედრილი თესლი არ კვდება და გაღვივებას იწყებს მხოლოდ მაშინ, როდესაც ამისთვის საუკეთესო პირობები ექმნება – ტემპერატურა, სინათლე და ა.შ. (იხილეთ თავი 26). რომ არა ეს თვისება, რა თქმა უნდა, შემოდგომაზე აღმოცენებულ თესლს ხომ მალევე მოუღებდა ბოლოს სუსხიანი ზამთარი? რა მექანიზმები უზრუნველყოფენ თესლის მხოლოდ გაზაფხულზე აღმოცენებას? რატომ არ ღვივდება თესლი სიბნელეში და ნაყოფის გულში? ამ კითხვაზე პასუხია – ABA. თესლის მომწიფების დროს ABA-ს დონე შეიძლება გაასმაგდეს. აღმოცენების სტადიაში მყოფი თესლში ABA-ს მაღალი დონე აფერხებს განვითარებას და იწვევს სპეციალური ცილების წარმოქმნას, რომლებიც ეხმარება თესლს, გაუძლოს დეჰიდრატაციას, რაც გაღვივების თანმხლები პროცესია.

ძილის მდგომარეობაში მყოფი თესლის უმრავლესობა მაინც ღვივდება მას შემდეგ, რაც სხვადასხვა გზით ხდება ABA-ს მოცილება ან ინაქტივაცია. უდაბნოს ზოგიერთი მცენარის თესლი ძილის მდგომარეობიდან გამოდის მას შემდეგ, რაც წვიმის შედეგად მოხდება ABA-ს ჩამორეცხვა თესლიდან. სხვა თესლში ABA-ს ინაქტივაციისთვის საჭიროა დიდი ხნით დაბალ ტემპერატურა ან სინათლეზე ყოფნა. ხშირ შემთხვევაში, ABA-ს შეფარდება გიბერელინებთან განსაზღვრავს, რამდენი ხანი გააგრძელებს თესლი მთვლემარე მდგომარეობაში ყოფნას, და თუ დავამატებთ აღმოცენების სტადიამდე მისულ თესლს ABA-ს, ის კვლავ დაუბრუნდება მთვლემარე პერიოდს.

გვალვის მიმართ ტოლერანტობა. არის მცენარის უმთავრესი შიდა სიგნალი, რომელიც მცენარეს ეხმარება, გაუძლოს გვალვის პერიოდს. მცენარის შესუსტებისას ABA აკუმულირდება მცენარის ფოთლებში და იწვევს ბაგეების სწრაფ დახურვას, ასევე მცირდება აორთქლება და წყლის კარგვა. ABA, მიუხედავად მისი გავლენისა მეორად მესენჯერებზე, როგორიცაა კალციუმი, იწვევს დაცვის უჯრედებში კალიუმის არხების გახსნას პლაზმურ მემბრანაში და შედეგად ხდება კალიუმის დიდი ოდენობით დაკარგვა. წყლის რესურსის ოსმოსურ კარგვას თან სდევს დაცვის უჯრედის ტურგორის შემცირება და ბაგეების დიაფრაგმის მკვეთრი შემცირება **(სურათი 36.15)**. ზოგჯერ წყლის ნაკლებობის პირობებში მცენარის ფესვების სისტემაში მიმდინარეობს ცვლილებები ამონაყართან შედარებით და ABA, რომელიც ტრანსპორტირდება ფესვებიდან ფოთლების მიმართულებით, ასრულებს „საშიშროების პირველი მაუწყებლის“ ფუნქციას. ის მუტანტები, რომლებიც განსაკუთრებულად რეაგირებენ გაუწყლოებაზე, ხშირ შემთხვევაში ვერ აწარმოებენ ABA-ს.

ეთილენი

მე-19 საუკუნის დასაწყისში ღამით ქუჩების გასანათებლად იყენებდნენ ქვანახშირის აირს, ასეთი აირის მილების გასწვრივ მდებარე ხეებს მუდმივად სცვიოდა ფოთლები. 1901 წელს, რუსმა მეცნიერმა დიმიტრი ნელიუბოვმა დაამტკიცა, რომ ეთილენი „მანათობელი აირის“ აქტიურ ფაქტორს წარმოადგენდა. აზრი იმის შესახებ, რომ ეთილენი არის მცენარის ჰორმონე, მცენარე ეთილენს გამოიმუშავებს მექნიკური სტრესის დროს, როგორიცაა გვალვა, წყალდიდობა, მექანიკური დაზიანება, ინფექცია. ეთილენი ასევე წარმოიქმნება ნაყოფის მომწიფებისას და უჯრედის პროგრამირებული სიკვდილის დროს, ასევე გარე ფაქტორებიდან მოწოდებული აუქსინის მაღალი კონცენტრაციის დროს. რასაკვირველია, აუქსინი იწვევს ფესვების დაგრძელების შეფერხებას, და ის თვისებებიც, რასაც აუქსინს მიაწერენ, შესაძლოა აუქსინით გამოწვეული ეთილენის წარმოებით იყოს განპირობებული. ჩვენ ყურადღებას შევაჩერებთ ეთილენის ოთხ გამოკვეთილ ეფექტზე: მექანიკურ სტრესზე რეაგირება, უჯრედის პროგრამირებული კვდომა, ფოთოლცვენა და ნაყოფის მომწიფება.

სამმაგი რეაგირება მექანიკური სტრესის დროს. წარმოიდგინეთ ბარდის ახლადგაღვივებული თესლიდან გამოსული წანაზარდი, რომელიც მიწიდან ამოსვლას აპირებს და გზაზე დაბრკოლება – ქვიანი ნიადაგი ხვდება. ამ დროს ის ცდილობს, გაუმკლავდეს დაბრკოლებას და ამ „ბრძოლის“ დროს გამოიყოფა ეთილენი. ეს ჰორმონი იწვევს სამმაგი რეაგირების პროვოცირებას, რაც ხმარდება ყლორტს ბარიერების გადალახვაში. ეს პროცესი, როგორც უკვე ავღნიშნეთ, სამი კომპონენტისგან შედგება: ღეროს დაგრძელების შეჩერება, ღეროს გამსხვილება და გამრუდების წარმოქმნა, რაც იწვევს მცენარის ღეროს ჰორიზონტალური მიმართულებით ზრდას. ვინაიდან მცენარის ღერო აგრძელებს ზრდას, მისი წვერი კვლავ სხვადასხვა სახის დაბრკოლებებს ეხება განვითარების გზაზე. შემდეგ დაბრკოლებასთან შეჯახებისას კვლავ წარმოიქმნება ეთილენი და ღერო ჰორიზონტალურ ზრდას აგრძელებს. დაბრკოლებების შემცირებისას ეთილენის გამოყოფაც მცირდება და ღერო ნორმალური განვითარებისა და ვერტიკალური ზრდის პროცესს უბრუნდება. სწორედ ეთილენი განაპირობებს მცენარის ღეროს ჰორიზონტალურ ზრდას და ეს არ არის მხოლოდ ფიზიკური ზემოქმედების შედეგი; როდესაც ეთილენს ნორმალურ პირობებში მყოფ ნერგთან (იგულისხმება გარემო დაბრკოლებებისგან თავისუფალი ზრდის პროცესი) მიმართებაში გამოვიყენებთ, დავინახავთ, რომ ღეროს ზრდა სამმაგი რეაგირების რეჟიმში გადაერთვება **(სურათი 39.13)**.

არაბიდოფსის მუტანტებს სამმაგი რეაგირების განხვავებული ფორმა აქვთ. ასეთი მცენარეების კვლევისას მეცნიერებმა დაადგინეს სიგნალის ტრანსდუქციის გზა. მეცნიერებმა დაადგინეს ეთილინის მიმართ არამგრძნობიარე (*ein*) მუტანტები **(სურათი 39.14 ა)**. ეინის მუტანტების ზოგიერთი ნაირსახეობა არ რეაგირებს ეთილენზე, ვინაიდან მათ არ აქვთ ეთილენის რეცეპტორი. სხვა მუტანტები სამმაგ რეაგირებას იწყებენ მაშინაც კი, თუ მათ ნიადაგს მოვაცილებთ, ასევე ჰაერშიც – სადაც არავითარი დაბრკოლება არაა. ასეთი ტიპის მუტანტებში არსებული რეგულაციის დეფექტი იწვევს ეთილენის გამომუშავებას მაშინაც კი, თუ ამ ტიპის ზოგიერთ მუტანტს ექნება რეგულატორული დეფექტი, რაც იძულებს მას, აწარმოოს 20-ჯერ მეტი ეთილენი ნორამაში. ასეთი სახის ეთილენის ე.წ ზედმეტი დოზებით მწარმოებელი მუტანტების

სურათი 39.13
ჰიპოთეზა: როგორ მოქმედებს ეთილენის კონცენტრაცია ნერგის სამმაგ რეაქციაზე?

ექსპერიმენტი *გაღივების პროცესში მყოფი ბარდის თესლები სიბნელეში მოათავსეს და ეთილენის სხვადასხვა კონცენტრაციის ხსნარი დაამატეს. საკონტროლო თესლები ეთილენის გარეშე გაზარდეს. ერთმანეთს შეადარეს საკონტროლო და ექსპერიმენტული თესლების ზრდა.*

შედეგები *ეთილენის გავლენით ყველა ნერგმა სამმაგი რეაქცია გამოავლინა. რაც უფრო მაღალი იყო ეტილენის კონცენტრაცია, მით უფრო მკვეთრი რეაქცია მიიღეს.*



ეთილენის კონცენტრაცია (მემილიონედი ნაწილი)

დასკვნა *ეთილენი ბარდის გაღივებად თესლში სამმაგ რეაქციას იწვევს, ეთილენის კონცენტრაციის ზრდასთან ერთად რეაქცია უფრო მკვეთრი ხდება.*

(*eto*) ფენოტიპი შეიძლება აღდგეს, თუ მცენარის ნერგებს ეთილინის სინთეზის შემაფერხებელი ნივთიერებით დავამუშავებთ. სხვა მუტანტებში, რომლებსაც კონსტრუქციული სამმაგი რეაგირების მუტანტებს ვუწოდებთ (ctr), სამმაგ რეაგირებას ჰაერში იწყებენ, მაგრამ რექცია არ აქვთ ეთილენის სინთეზის შემაფერხებელ ნივთიერებებზე **(სურათი 39.14 ბ)**.

ამ შემთხვევაში ეთილენის სიგნალის ტრანსდუქცია მუდმივადაა გააქტიურებული, მაშინაც კი, თუ ეთილენი არ ფიქსირდება. სურათზე 39.15 მოცემულია ეინის, ეტოსა და სტა მუტანტების რეაგირება ეთილენზე და ეთილენის სინთეზის ხელისშემშლელ ნივთიერებებზე.

მუტანტში ზემოქვედების ქვეშ მყოფი გენი იწყებს პროტეინკინაზების კოდირებას. ფაქტორი, რომ ეს მუტაცია ააქტივებს ეთილენის პასუხს, ადასტურებს, რომ ნორმალური კინაზას პროდუქტი ველური ტიპის ალელში წარმოადგენს ეთილენის სიგნალის ტრანსდუქციის ნეგატიურ რეგულატორს. წარმოგიდგენთ ჰოპოთეზას, რათა დაინახოთ, როგორ მუშაობს მეთოდი გარეული ტიპის მცენარეებში: ჰორმონის ეთილენის მიჯაჭვა ეთილენის რეცეპტორთან იწვევს კინაზას ინაქტივაციას; ხოლო ამ ნეგატიური ჰორმონის ინაქტივაცია ხელს უწყობს ცილების სინთეზის პროცესს, რაც აუცილებელი წინაპირობაა სამმაგი პასუხისავის.

აპოპტოზი: უჯრედის დაპროგრამებული სიკვდილი. განვიხილოთ შემოდგომაზე ფოთოლცვენის პროცესი, ან ე.წ. ჭურჭლის ელემენტების დიფერენცირების ბოლო ეტაპი, როდესაც მცენარის ორგანოებში ცოცხალი შემადგენელი ელემენტები კვდება და მხოლოდ ცარიელი მიკრომილაკები რჩება.

ასეთი პროცესების დროს ხდება მცენარის კონკრეტული უჯრედების ან ორგანოების, ან მთლიანად მთელი მცენარის პროგრამირებული სიკვდილი. ისეთი უჯრედები, ორგანოები და მცენარეები, რომლებშიც გენეტიკურადაა დაპროგრამებული კვდომის პროცესი ე.წ. „დაგეგმილი პერიოდიდის დადგომისას“ უჯრედული მექნიზმის მუშაობის შეწყვეტას და სიკვდილის ლოდინს როდი იწყებენ, არამედ უჯრედის დაპროგრამებული სიკვდილის დადგომისას, რომელსაც აპოპტოზი ეწოდება, უჯრედის სიცოცხლეში გრძელდება მუშაობა და იწყება ახალი გენის ექსპრესია **(სურათი 21.17)**. აპოპტოზის დროს ახლადჩამოყალიბებული ფერმენტები სხვადასხვაგვარ ქიმიურ ელემენტებს ანადგურებენ, მათ შორის ქლოროფილს, დნმ-ს, რიბონუკლეინმჟავას და მემბრანის ლიპიდებს, თუმცა ამ დროს ასევე ხდება ეთილენის გამომუშავება.

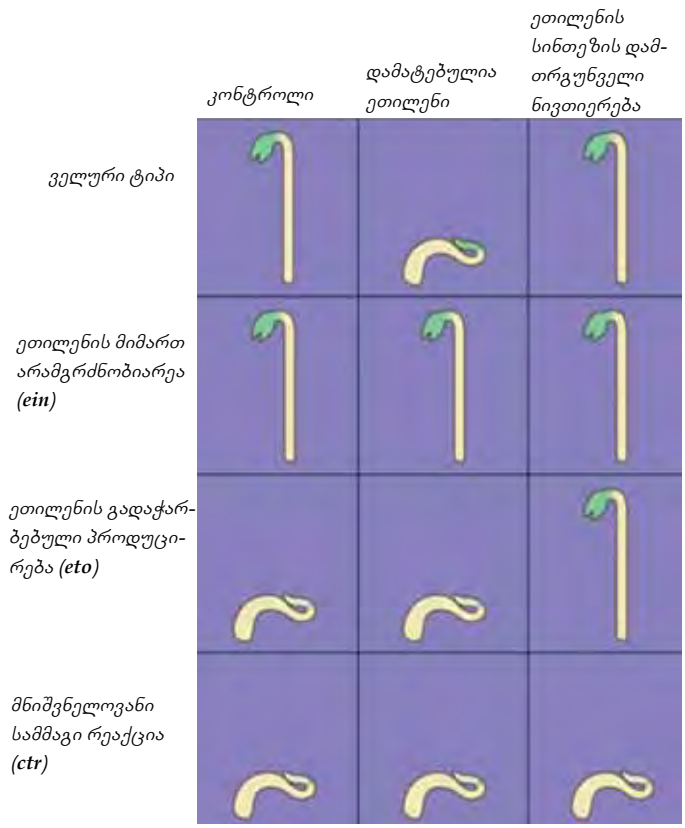
ფოთოლცვენა. ფოთოლცვენა არის ფოთლოვანი მცენარეების ადაპტაცია, რომელიც იცავს მცენარეს გამოშრობისაგან ზამთრის პერიოდში, როდესაც არ ხდება გაყინული ნიადაგიდან წყლის შეწოვა, ფოთოლცვენამდე აუცილებელი ელემენტების შენახვა ხდება მცენარის ღეროში არსებულ პარენქიმულ უჯრედებში.მომდევნო გაზაფხულზე ეს ელემენტები კვლავ მიეწოდება



(ა). ein მუტანტი *ეთილენის მიმართ არაამგრძნობიარე* ***(ein)*** *მუტანტი ეთილენზე სამმაგ რეაქციას არ ავლენს.*

(ბ) ctr მუტანტი. *სამმაგი რეაქციის* ***(ctr)*** *კონსტიტუციური მუტანტი სამმაგ რეაქციას ეთილენის გარეშეც კი ავლენს.*

სურათი 39.14 ***ეთილინის სამმაგი რეაგირების არაბიდოფსი მუტანტები.***



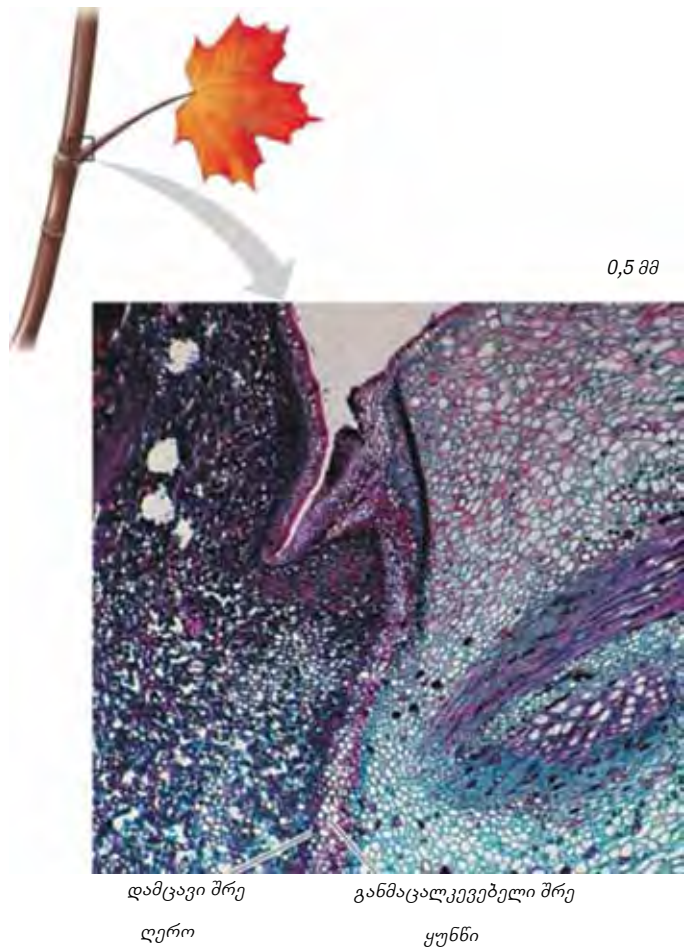
▲ *სურათი 39.15* ***ეთილენის სიგნალის ტრანსრუქციის მუტანტები შეიძლება განვასხვავოთ ცდების დროს ამა თუ იმ გამაღიზიანებელზე მათი სხვადა-სხვაგვარი პასუხის მიხედვით.***

ნორჩ ფოთლებს. ფოთოლცვენისას ფოთლის ფერს განაპირობებს ახალი წითელი პიგმენტების ერთობლიობა, რომელსაც შემოდგომის დროს გამოიმუშავებს მცენარე და ასევე ყვითელი და ნარინჯისფერი კაროტინოიდები (იხილეთ მე-10 თავი), რომლსაც შეიცავს მცენარის ფოთოლი, მაგრამ მხოლოდ შემოდგომაზე, მუქი მწვანე ქლოროფილის დაშლის შემდეგ, ხდება მისი გამოვლენა.

შემოდგომაზე ფოთოლცვენის შემდეგ აბსციზის ფენა იქმნება ყუნწძის ძირში (სურათი 39.16). პარენქიმის მცირე უჯრედებს, რომლებიც ამ შრეშია განთავსებული, ძალზედ სუსტი გარსი აქვთ და გამტარ ქსოვილში არანაირი ქსოვილის უჯრედი არ ფიქსირდება. აბსციზის შრე უფრო მეტად სუსტდება, როდესაც ფერმენტები ახდენენ პოლისაქარიდების ჰიდროლიზს უჯრედის გარსში. ბოლო ეტაპზე ქარის დახმარებით ხდება ფოთლის ყუნწის მოშორება ღეროს მუხლიდან. ფოთლის ჩამოცვენამდე მცენარის მერქანზე, ტოტთან დამცველი ჭრილი ჩნდება, რომელიც იცავს მცენარეს პათოგენების შემოჭრისგან.

ნაყოფის მომწიფება. მომწიფებამდე მცენარის ნაყოფი მკვრივი და მწვანეა, ასევე მომჟავო გემო აქვს. ეს იცავს ნაყოფს იმ ცხოველთა თავდახმისგან, რომლებიც ხის ნაყოფით იკვებებიან. მომწიფების შემდეგ, ნაყოფი იზიდავს ცხოველებს, რომლებიც ახდენენ თესლის განბნევას (იხ. სურათი 30.8 და 30.9). ეთილენის დიდი ოდენობით წარმოქმნის შედეგად იწყება ნაყოფის მომწიფების პროცესი. უჯრედის გარსის კომპონენტების ფერმენტული დაშლის შედეგად რბილდება ნაყოფი, ხოლო სახამებლისა და მჟავების კონვერსიის შედეგად ნაყოფი ტკბილ გემოს იღებს. ახალი სურნელისა და ფერის წარმოქმნით ნაყოფი მიმზიდველი ხდება ცხოველებისთვის, რომლებიც ნაყოფის შეჭმისას ახდენენ მისი თესლის განბნევას.

ნაყოფის მომწიფებისას ჯაჭვური რეაქციია მიმდინაეობს: ეთილინი იწვევს მომწიფების პროცესის დაწყებას, ხოლო მომწიფების შედეგად უფრო მეტი ოდენობის ეთილენი გამოიყოფა – ეს ფიზიოლოგიურ პროცესებში ერთ-ერთი ყველაზე იშვიათი მაგალითია პოზიტიური ურთიერთქმედებისა (სურათი 1.12). ამ პროცესის შედეგად წარმოიქმნება დიდი რაოდენობის ეთილინი. ვინაიდან ეთილენი აირია. ეს სიგნალი ერთი ნაყოფიდან მეორეს გადაეცემა: აქედან გამომდიანრე, ერთ ცუდ ნაყოფს შეუძლია დააზიანოს მრავალი. თუ მწვანე



▲ *სურათი 39.16* ***არყის ხის ფოთოლცვენა.*** *ფოთოლცვენა აუქსინისა და ეთილინის ბალანსის ცვლილებით რეგულირდება. ფოთოლცვენის დაწყებამდე ფოთოლში მცირდება აუქსინის წარმოქმნა და აბსცისის შრე უფრო მგრძნობიარე ხდება ეთილინის მიმართ.მას შემდეგ, რაც ეთილენის გავლენა აბსციზის შრეზე დომინირებას იწყებს, უჯრედი წარმოქმნის ფერმენტებს, რომელბიც იწყებენ ცელულოზისა და უჯრედის გარსის სხვა შემადგენელი კომპონენტების მონელებას.*

ნაყოფს მოწყვეტთ, მომწიფებისთვის შეგიძლიათ ის მოათავსოთ ქაღალდის ყუთში, რათა მოხდეს ეთილენის აირის აკუმულირება.კომერციული თვალსაზრისით მოყვანილი ხილსა და სხვადასხვა სახის ნაყოფს, სპეციალურ კონტეინერებში ამწიფებენ ეთილენის დონის ხელოვნური გაზრდის შედეგად. ასევე შეიძლება მივიღოთ ზომები იმისთვის, რომ შევანელოთ ბუნებრივი მომწიფების პროცესი. მაგალითად, ავიღოთ ვაშლი – თუ მას მოვათავსებთ ნახშირორჟანგით მდიდარ კონტეინერში.ჰაერის ცირკულაცია ხელს უშლის ეთილენის აკუმულირებას, ხოლო ნახშირორჟანგი ანელებს ახალი ეთილენის წარმოქმნის პროცესს. ამ მეთოდის წყალობით შემოდგომაზე დაკრეფილი ვაშლი შეგვიძლია გასაყიდად გავიტანოთ მომავალ ზაფხულშიც.

ეთილენის მნიშვნელობა მოსავლის აღების შემდგომ ეტაპზე, ეთილენის სიგნალის ტრანსდუქციის გზის გენეტიკური ინჟინერიით გამომუშავებას კომერციული თვალსაზრისით უდიდესი მნიშვნელობა აქვს. მაგალითად, მოლეკულური ბიოლოგიის მეცნიერებმა ეთილენის სინთეზისთვის საჭირო გენების ტრანსკრიფციის დაბლოკვისთვის საჭირო გზების დადგენის დროს, შექმნეს პომიდვრის სპეციალური ჯიში, რომელიც მოთხოვნისთანავე შეიძლება დამწიფდეს. ამისთვის, ნაყოფს კრეფენ მომწიფებამდე და ეთილენის აირისგან დაცულ კონტეინერშია თავსებენ. მომწიფებისთვის ხდება ეთილენის აირის დამატება. ასეთი მეთოდების დახვეწის შედეგად შესაძლებელი გახდება სხვადასხვა სახის მალფუჭებადი პროდუქციის – ხილისა და ბოსტნეულის დანაკარგების შემცირება.უნდა აღვნიშნოთ, რომ ხშირ შემთხვევაში, ამერიკის შეერთებულ შტატებში მოყვანილი სოფლის მეურნეობის პროდუქციის თითქმის ნახევარი ნადგურდება, ხოლო ამ მეთოდის ეფექტური დანერგვა ხელს შეუწყობს ასეთი დანაკარგების შემცირებას.

სისტემათა ბიოლოგია და ჰორმონების ურთიერთქმედება

როგორც ზემოთ განვიხილეთ, მცენარეების პასუხი ხშირად ასევე გულისხმობს უამრავი ჰორმონისა და მათი სასიგნალო გადამცემი გზების ურთიერთქმედებას. ჰორმონების ურთიერთქმედების შესწავლა შეიძლება საკმაოდ რთული პრობლემა აღმოჩნდეს. მაგალითად, ბრინჯის ბევრი წყლით დატბორვა იწვევს შიდა ეთილენის 50-ჯერ ზრდას და ღეროს სწრაფ დაგრძელებას. მაგრამ ეთილენის როლი მცენარის ამ პასუხში მცირეა. წყალდიდობა ასევე იწვევს GA-სადმი მგრძნობიარობის ზრდას, რაც განპირობებულია ABA-ს დონეების კლებით. ამრიგად, ღეროს დაგრძელება რეალური შედეგია ამ სამი ჰორმონის ურთიერთქმედებისა და მათი სასიგნალო გადამცემი ჯაჭვებისა.

წარმოიდგინეთ, რომ ხართ მოლეკულური ბიოლოგიის მეცნიერი და დაგავალეს ღრმა წყლის ბრინჯის გენური ინჟინერია, რათა წყლის სიღრმეში კიდევ უფრო სწრაფად გაიზარდოს. რა იქნებოდა გენეტიკური მანიპულაციისთვის საუკეთესო მოლეკულური მიზნები? ფერმენტი, რომელიც ABA-ს დეაქტივირებას იწვევს? ფერმენტი, რომელიც უფრო მეტ GA-ს გამოყოფს? ეთილენის რეცეპტორი? ამის პროგნოზირება რთულია. თანაც, ეს არ არის განკერძოებული პრობლემა. ფაქტობრივად, ამ თავში განხილული ყველა მცენარის პასუხი ანალოგიურად კომპლექსურია. კომპლექსური ურთიერთქმედების ამ ყოვლისმომცველი და გარდაუვალი პრობლემის გამო, ბევრი ბოტანიკოსი, მათ შორის ნატაშა რაიხელიც, რომლის ინტერვიუ შეგიძლიათ იხილოთ, მცენარეთა ბიოლოგიისადმი სისტემებზე დარყდნობილ ახლებურ მიდგომას უჭერს მხარს.

პირველ თავში მოცემულია სისტემათა ბიოლოგიის ზოგადი აღწერა, რომლის მიზანია იმ ბიოლოგიური თვისებების აღმოჩენა და ჩაწვდომა, რომლებიც აღმოცენდება უამრავი სისტემური ელემენტის (მაგ. მრნმ, ცილები, ჰორმონები და მეტაბოლიტები) ურთიერთქმედების შედეგად. გენომური ტექნოლოგიების წყალობით, ბიოლოგებს უკვე შეუძლიათ მცენარეში ყველა გენის იდენტიფიცირება და მათ უკვე გამოყვეს კიდეც მცენარის ორი გენომი – მდოგვის საკვლევი სახეობა (Arabidopsis) და პურეული მარცვლოვანი ბრინჯი (Oryza sativa).

გარდა ამისა, მიკროკომპლექსისა და პროტეომიკული ტექნოლოგიების გამოყენებით (იხ. თავი მე-20), მეცნიერებს შეუძლიათ, განსაზღვრონ, რომელი გენებია აქტივირებული ან არააქტივირებული მცენარის განვითარების პროცესში, ან გარე სამყაროს ცვლილებაზე რეაგირებისას. მიუხედავად ამისა, ორგანიზმში ყველა გენისა და ცილის (სისტემური ელემენტების) იდენტიფიცირება იგივე იქნებოდა, რაც თვითმფრინავის ყველა ნაწილის აღნუსხვა. მართალია, ასეთი ნუსხა შეიცავს კომპონენტების კატალოგს, მაგრამ ეს საკმარისი არ არის ინტეგრირებული სისტემის კომპლექსურობის გასაგებად. რეალურად კი ბოტანიკოსებს მხოლოდ იმის სცოდნა სჭირდებათ, როგორ ურთიერთქმედებენ სისტემის ეს ელემენტები.

სისტემებზე დარყდნობილმა მიდგომამ შეიძლება საფუძვლიანად შეცვალოს მცენარეთა ბიოლოგიის მეთოდები. იდეალში, ლაბორატორიები აღჭურვილი იქნება სწრაფი (მძლავრი) რობოტული სკანერებით, რომლებიც აღრიცხავენ, მცენარის გენომში, რომელ უჯრედებში რომელი გენებია აქტივირებული და რა პირობებში. ამ ამომწურავი მონაცემების ანალიზის საფუძველზე შეიქმნება ახალი ჰიპოთეზები და კვლევის გზები. საბოლოოდ, სისტემათა ბიოლოგიის მთავარი მიზანია, შექმნას მცენარის პროგნოზირებადი მოდელი. ასეთი დეტალური ცოდნით შეიარაღებული მოლეკულური ბიოლოგიის მეცნიერი, რომელიც ცდილობს, გენეტიკური ინჟინერიის საშუალებით დააჩქაროს ბრინჯის ღეროს დაგრძელება, ბევრად მეტ წარმატებას მიაღწევს. მცენარის მოდელის შექმნის უნარი ხელს შეუწყობს გენეტიკური მანიპულაციების შედეგის წინასწარ განსაზღვრას ლაბორატორიაში ფეხის შედგმამდეც კი.

კონცეფცია ტესტი 39.2

1. წინასწარ განსაზღვრეთ მცენარის სამმაგი პასუხის ფენოტიპი *ctr* და *ein*–ის ორმაგი მუტაციით; და განმარტეთ.
2. „ალქაჯის ცოცხი“-ს სახელით ცნობილი დაავადების შემთხვევაში, ტოტები იზრდება და საკმაოდ კარგად მრავლდება. ივარაუდეთ იმის ასახსნელად, როგორ შეიძლება პათოგენმა სტიმული მისცეს ასეთ ზრდას.
3. ფუსიკოკინი წარმოადგენს სოკოვან ტოქსინს, რომელიც ასტიმულირებს მცენარის უჯრედების პლაზმური მემბრანის H+ ტუმბოს. რა გავლენა შეიძლება ამან მოახდინოს ღეროს ცალკეული ნაწილის ზრდაზე?

კონცეფცია 39.3

სინათლეზე რეაგირებას მცენარისთვის არსებითი მნიშვნელობა აქვს

სინათლე მცენარის სიცოცხლეში განსაკუთრებით მნიშვნელოვანი გარემო ფაქტორია. გარდა იმისა, რომ იგი საჭიროა ფოტოსინთეზისთვის, სინათლე მცენარის ზრდასა და განვითარებაში უმნიშვნელოვანეს ეტაპებს კარნახობს. სინათლის გავლენას მცენარის მოფროლოგიაზე ბიოლოგები ფოტომორფოგენეზს უწოდებენ. სინათლის რეცეპცია მცენარეს ასევე საშუალებას აძლევს, დღეებისა და წელიწადის დროების დინება იგრძნონ.

მცენარეები გრძნობენ არა მხოლოდ ზოგადად სინათლეს, არამედ მის მიმართულებას, ინტენსივობასა და ტალღის სიგრძეს (ფერს). გრაფიკი, რომელსაც მოქმედების სპექტრი ეწოდება, ასახავს განსხვავებული ტალღის სიგრძის რადიაციის შედარებით ეფექტურობას ცალკეული პროცესების მართვაზე. მაგალითად, ფოტოსინთეზის მოქმედების სპექტრს აქვს ორი მწვერვალი – წითელი და ლურჯი (სურათი 10.9). ეს იმის გამოა, რომ ქლოროფილი ძირითადად ხილული სპექტრის წითელ და ლურჯ ნაწილებში შთანთქავს სინათლეს. მოქმედების სპექტრი სასარგებლოა სინათლეზე დამოკიდებული ნებისმიერი პროცესის, მაგალითად, ფოტოტროპიზმის შესასწავლად (სურათი 39.17). მცენარის პასუხის სხვადასხვა მოქმედების სპექტრთა შედარებით მკვლევარები განსაზღვრავენ, რომელი პასუხია სტიმულირებული ერთი და იგივე ფოტორეცეპტორით (პიგმენტით). ისინი ასევე ადარებენ მოქმედების სპექტრებს პიგმენტების აბსორბციის სპექტრებთან. ძლიერი მსგავსება იმის ვარაუდის საფუძველს იძლევა, რომ მცენარის პასუხის პროვოცირებას ფოტორეცეპტორები ახდენენ. მოქმედების სპექტრების მიხედვით წითელი და ლურჯი სინათლე ყველაზე მნიშვნელოვანი ფერებია მცენარის ფოტომორფოგენეზის რეგულირებისთვის. ამ დაკვირვებების შედეგად მკვლევრებმა სინათლის რეცეპტორების ორი ძირითადი კლასი ჩამოაყალიბეს: ლურჯი სინათლის ფოტორეცეპტორები და ფიტოქრომები, რომლებიც უმთავრესად წითელ სინათლეს შთანთქავენ.

ლურჯი სინათლის ფოტორეცეპტორები

ლურჯი სინათლე მრავალფეროვან პასუხს იწვევს მცენარეებში, მათ შორის ფოტოტროპიზმს, სინათლით ინდუცირებული ბაგეების ხვრელის გახსნას (სურათი 36.14) და ჰიპოკოტილის (ლებნისქვეშა მუხლის) ზრდის სინათლით ინდუცირებულ შენელებას, რაც ხდება მაშინ, როცა ფესვაკი მიწას ამოჭრის. ლურჯი სინათლის ფოტორეცეპტორების ბიოქიმიური იდენტიფიკაცია მცენარეთა ფიზიოლოგებს იმდენად გაუჭირდათ, რომ 1970-იან წლებში ამ ამოუცნობ რეცეპტორს კრიპტოქრომი (ბერძნ. *kryptos* – დამალული და *chrom* – პიგმენტი) უწოდეს. 1990-იან წლებში მოლეკულური ბიოლოგიის მეცნიერებმა, *Arabidopsis*-ის მუტანტების ანალიზისას აღმოაჩინეს, რომ ლურჯი სინათლის აღსაქმელად მცენარეები, მინიმუმ, სამი სხვადასხვა ტიპის პიგმენტს იყენებენ: კრიპტოქრომებს, ფოტოტროპინებს და კაროტინოიდულ ფოტორეცეპტორს, რომელსაც ზეაქსატინი ეწოდება (ბაგეების ხვრელის გასახსნელად).

ფიტოქრომები, რომელიც ფოტორეცეპტორები

ზემოთ, როდესაც მცენარეებში სიგნალის გადაცემა ვახსენეთ, განვიხილეთ მცენარის პიგმენტების ოჯახის – ფიტოქრომების როლი დეეტიოლაციის პროცესში. ფიტოქრომები არეგულირებენ მცენარის ბევრ პასუხს სინათლეზე მისი მთელი არსებობის მანძილზე. მოდით, განვიხილოთ რამდენიმე მაგალითი.

ფოტოქრომები და თესლის გაღვივება

თესლის გაღვივების შესწავლამ ფიტოქრომების აღმოჩენამდე მიგვიყვანა. წვრილი თესლეულის ბევრი ტიპის, მაგალითად, სალათის აღმოცენებისთვის შეზღუდული საკვების მარაგის გამო, თითქმის იდეალური პირობებია საჭირო, განსაკუთრებით სინათლის გარემო ფაქტორი. ასეთი თესლი ხშირად მრავალი წლის განმავლობაში ისვენებს, სანამ სინათლის პირობები არ შეიცვლება. მაგალითად, დამჩრდილავი ხის გახმობამ ან მიწის გაფხვიერებამ შეიძლება სინათლის ხელსაყრელი პირობები შექმნას.

1930-იან წლებში აშშ-ს სოფლის მეურნეობის დეპარტამენტმა დაადგინა სამოქმედო სპექტრი სალათის თესლის სინათლით ინდუცირებული გაღვივებისთვის (სურათი. 39.18). წყლით გაჟღენთილი თესლი რამდენიმე წუთით სხვადასხვა ტალღის სიგრძის მონოქრომატულ (ერთფეროვან) სინათლეზე მოათავსეს და შემდეგ ეს თესლი სიბნელეში შეინახეს. ორი დღის შემდეგ მკვლევრებმა დათვალეს სინათლის ყოველი პროცედურის შემდეგ გაღვივებული თესლის რაოდენობა და აღმოაჩინეს, რომ 660ნმ ტალღის სიგრძის წითელი სინათლე

სურათი 39.17

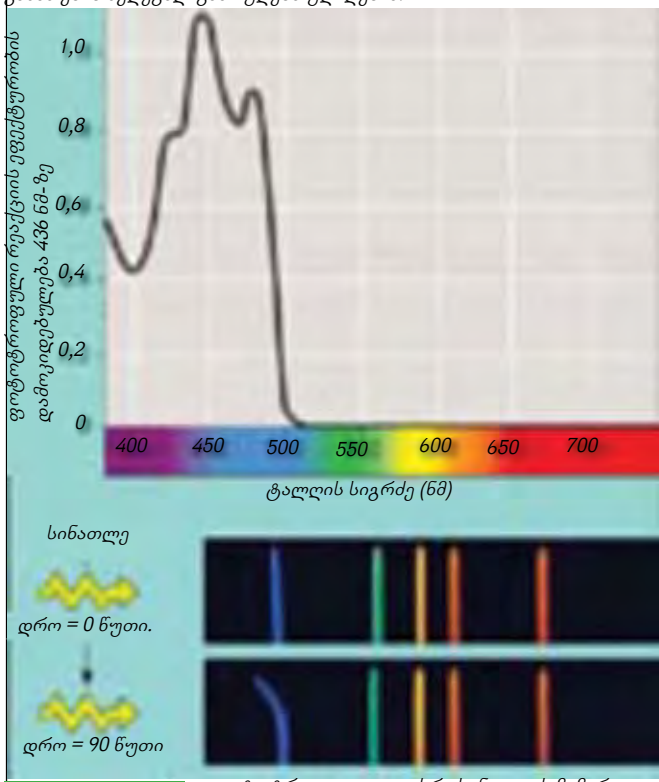
კვლევა: რა სიგრძის ტალღა სტიმულირებს ფოტოტროფულ გადახრას სინათლის მიმართულებით?

ექსპერიმენტი

მკვლევრები სიმინდის (Zea mays) კოლეოპტილს ასხივებდნენ იისფერი, ლურჯი, მწვანე, ყვითელი, ნარინჯისფერი და წითელი სინათლით და ამოწმებდნენ რა სიგრძის ტალღები სტიმულირებს ფოტოტროფულ გადახრას სინათლის მიმართულებით.

შედეგები

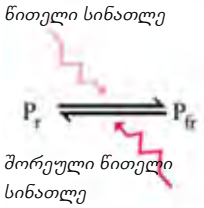
ქვემოთ მოყვანილი მრუდი ასახავს ფოტოტროფული რეაქციის ეფექტურობას (გამრუდება ფოტონზე) დამოკიდებულებას 436 ნანომეტრის სიგრძის სინათლის მოქმედებაზე. ფოტოკოლაჟზე ასახულია კოლეოპტილის მდგომარეობა მოცემული ფერებით 90 წუთიანი გვერდითი განათების შედეგად და განათებამდე. გამოხატული გამრუდება მხოლოდ 500 ნმ-ზე დაბალი სიგრძის ტალღებზე შეიმჩნევა. ლურჯი სინათლით განათების შედეგად გამრუდება უდიდესია.



დასკვნა

ფოტოტროფული გადახრა სინათლის მიმართულებით გამოწვეულია ფოტორეცეპტორით, რომელიც მგრძნობიარეა ლურჯი და იისფერი სინათლის მიმართ, განსაკუთრებით ლურჯი სინათლის მიმართ.

სალათის თესლის გაღვივების პროცენტს მაქსიმუმამდე ზრდიდა, მაშინ, როცა შორეული წითელი სინათლე, ანუ სინათლის ტალღის სიგრძე ადამიანის ხილვადობის სიბნელით კონებით უფრო გაღვივებას. როცა სალათის ჯერ წითელ და შემდეგ



(730 ნმ) ზღვარზე, ტროლთან შედარებით აფერხებდა რა ხდება მაშინ, თესლს მიანათებენ (R) სინათლეს შორეულ წითელ

სურათი 39.18

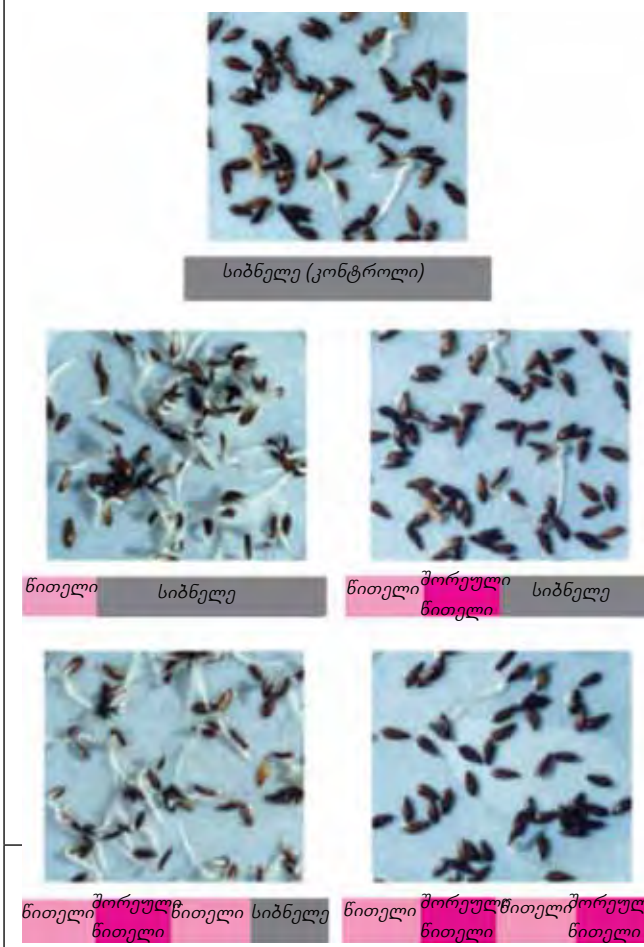
კვლევა: როგორ მოქმედებს წითელი და შორეული წითელი სინათლით თანმიმდევრული განათება თესლის გაღივებაზე?

ექსპერიმენტი

1930-იან წლებში შეერთებული შტატების აგროკულტურების დეპარტამენტის მეცნიერებმა ლატუკის სალათის თესლები გაღვივების ეფექტის შესამოწმებლად მცირე ხნით წითელი და შორეული წითელი სინათლით გაანათეს. განათების შემდეგ თესლები სიბნელეში მოათავსეს და მიღებული შედეგები საკონტროლო თესლს შეადარეს, რომელიც არ იყო განათებული.

შედეგები

ყოველი ფოტოს ქვევით მოთავსებული წარწერა აღნიშნავს წითელი, შორეული წითელი სინათლით განათებისა და სიბნელის თანმიმდევრობას. გაღვივების სიხშირე მნიშვნელოვნად იზრდება თესლში, რომელიც წითელი სინათლით (მარცხვნივ) ბოლოს გაანათეს. გაღვივება დეაბრკოლდა თესლის ჯგუფში, რომელიც ბოლოს შორეული წითელი სინათლით (მარჯვნივ) გაანათეს.



დასკვნა

წითელი სინათლე სტიმულირებს გაღვივებას, შორეული წითელი სინათლე აბრკოლებს გაღვივებას. ბოლო განათება განმსაზღვრელია. წითელი და შორეული წითელი სინათლის მოქმედება საპირისპიროა.

(FR) სინათლეს, ან პირიქით, ჯერ FR სინათლეს და შემდეგ R სინათლეს? თესლის პასუხს სინათლის ბოლო ნაკადი განსაზღვრავს. სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, წითელი და შორეული



ფიტოქრომი შედგება ორი იდენტური ცილისგან, რომლებიც შეერთებულია და ერთ ფუნქციონალურ მოლეკულას ქმნის. ყოველ ცილას ორი დომენი აქვს.

▲ *სურათი 39.19* **ფიტოქრომის აგებულება**

წითელი სინათლე შექცევადია.

ფოტორეცეპტორს, რომელიც წითელი და შორეული წითელი სინათლისგან დაცვაზეა პასუხისმგებელი, ფიტოქრომი ეწოდება. იგი შედგება ცილოვანი კომპონენტისგან, რომელიც კოვალენტურადაა დაკავშირებული არაცილოვან ნაწილზე. ეს უკანასკნელი ფუნქციონირებს როგორც ქრომოფორი – მოლეკულის სინათლის მშთანთქმელი ნაწილი (სურათი 39.19). დღემდე მკვლევრებმა არაბიდოპსისში ხუთი ქრომოსომის იდენტიფიცირება მოახერხეს და თითოეულ მათგანს ოდნავ განსხვავებული ცილოვანი კომპონენტი აქვს.

ფიტოქრომის ქრომოფორები ფოტოშექცევადია: ისინი ხან ერთ იზომერულ ფორმას უბრუნდება, ხანაც მეორეს, რაც დამოკიდებულია მათდამი მიქცეულ სინათლის ფერზე (იხ. სურათი 4.7 იზომერების გასახსენებლად). Pr იზომერულ ფორმაში ფიტოქრომი მაქსიმალურად შთანთქავს წითელ სინათლეს, ხოლო Pfr იზომერულ ფორმაში შთანთქავს შორეულ წითელ სინათლეს:

ინტერკონვერსია (ურთიერთგარდაქმნა) წარმოადგენს გადამრთველ მექანიზმს, რომელიც აკონტროლებს სხვადასხვა სინათლით გამოწვეულ პროცესებს მცენარის არსებობის მანძილზე (სურათი 39.20). Pfr არის ფიტოქრომის ფორმა, რომელიც იწვევს მცენარის ბევრ განვითარებით რეაქციას სინათლეზე. მაგალითად, წითელ სინათლეზე მოთავსებულ სალათის თესლში Pr გარდაიქმნება Pfr-დ და სტიმულს მისცემს უჯრედულ რეაგირებას, რაც, თავის მხრივ, გაღვივებას გამოიწვევს.

როგორ განმარტავს ფიტოქრომის გადართვა სინათლით ინდუცირებულ გაღვივებას ბუნებაში? მცენარეები ასინთეზებენ ფიტოქრომებს Pr-ად და თუ თესლი სიბნელეში ინახება, პიგმენტი თითქმის მთლიანად Pr ფორმაში რჩება (სურათი 39.20). მაგრამ თესლი მზის სინათლეზე თუ გაიტანეს, ფიტოქრომები წითელ სინათლეზე (მზის სინალის სხვა დანარჩენი სიგრძის ტალღებთან ერთად) აღმოჩნდება და Pr-ის დიდი ნაწილი Pfr-დ გარდაიქმნება. Pfr-ს წარმოქმნა ერთ-ერთი საშუალებაა მცენარის მიერ მზის სინათლის აღსაქმელად. როდესაც თესლს პირველად მიეწოდება მზის საკმარისი სინათლე, სწორედ Pfr–ს წარმოქმნა იწვევს გაღვივებას.

ფიტოქრომები და ჩრდილისგან გარიდება

ფიტოქრომების სისტემა მცენარეს ასევე აწვდის ინფორმაციას სინათლის ხარისხზე. მზის სინათლე მოიცავს როგორც წითელ, ასევე შორეულ წითელ გამოსხივებას. ამრიგად, დღის განმავლობაში ფოტოშექცევადობა დინამიურ ქიმიურ წონასწორობას აღწევს, სადაც ორი ფიტოქრომული ფორმის თანაფარდობა წითელი და შორეული წითელი სინათლეების შედარებით ოდენობას აღნიშნავს. ეს მგრძნობიარე მექანიზმი მცენარეს სინათლის პირობებში ცვლილებებთან შეგუების საშუალებას აძლევს. მაგალითისთვის განვიხილოთ ხის „ჩრდილისაგან გარიდების“ პასუხი, რომელიც მოითხოვს შედარებით მაღალი სინათლის ინტენსივობას. თუ ტყეში ამ ხეს ჩრდილავს სხვა რომელიმე ხე, ფიტოქრომული თანაფარდობა შეიცვლება Pr-ის სასარგებლოდ, რადგანაც ტყის საფარი წითელ სინათლეს უფრო ჩრდილავს, ვიდრე შორეულ წითელ სინათლეს. ეს იმიტომ ხდება, რომ ტყის საფარის ფოთლებში ქლოროფილის პიგმენტები წითელ სინათლეს შთანთქავს და ატარებს შორეულ წითელ სინათლეს. ეს ცვლილება წითელი და შორეული წითელი სინათლეების თანაფარდობაში ხეს სტიმულს აძლევს, თავისი რესურსები სიმაღლეში ზრდისკენ მიმართოს. ამის საპირისპიროდ, პირდაპირი მზის სხივები Pfr-ის პროპორციას ზრდის, რაც სტიმულს აძლევს განტოტვას და აბრკოლებს ვერტიკალურად ზრდას.



◀ *სურათი 39.20* **ფიტოქრომი: მოლეკულური გადართვის მექანიზმი.** *წითელი სინათლის შთანთქმა მოლურჯო Pr-ს მოლურჯო-მომწვანო Pfr-დ აქცევს. შორეული წითელი ამ გარდაქმნას პირუკუ მიმართულებას აძლევს. უმეტეს შემთხვევაში, სწორედ პიგმენტის Pfr ფორმა იწვევს მცენარეში ფიზიოლოგიურ და განვითარებით პასუხს.*

სინათლის დაფიქსირების გარდა, ფიტოქრომები მცენარეს ეხმარება დღეებისა და წელიწადის დროების ჩავლის აღქმაში. ამ ქრონომეტრირების პროცესში ფიტოქრომის როლის უკეთ გასაგებად, ჯერ თავად საათი უნდა განვიხილოთ.

ბიოლოგიური საათი და ცირკადული რიტმები

მცენარეში მიმდინარე ბევრი პროცესი, როგორიცაა ტრანსპირაცია და გარკვეული ფერმენტების სინთეზი, დღის განმავლობაში მერყეობს. ზოგიერთი ასეთი ციკლური ვარირება წარმოადგენს პასუხს სინათლის დონეზე, ტემპერატურაზე, შედარებით ტენიანობაზე, რაც დღე-ღამის 24 საათიან ციკლს ახლავს თან. მიუხედავად ამისა, შეიძლება ამ ეგზოგენური (გარე) ფაქტორების აღმოფხვრა მცენარეების მოშენებით საგანგებო პირობებში, სადაც მკაცრად შენარჩუნდება სინათლე, ტემპერატურა და ტენიანობა. ხელოვნურად მუდმივ პირობებშიც კი, მცენარეებში ბევრი ფიზიოლოგიური პროცესი, მაგალითად ბაგეების ხვრელის გახსნა და დახურვა და ფოტოსინთეზური ფერმენტების გამოყოფა, კვლავაც იბრკოლება 24 საათიანი პერიოდულობით. მაგალითად, ბევრი პარკოსანი მცენარე საღამოობით ფოთლებს დაბლა უშვებს, დილაობით კი მაღლა შემართავს **(სურათი 39.21)**.

ლობიოს მცენარე „ძილის მოძრაობებს“ აგრძელებს მაშინაც, თუ მუდმივ სინათლეში ან სიბნელეშია მოთავსებული; ეს არ არის ფოთლების უბრალო რეაგირება მზის ამოსვლასა და ჩასვლაზე. ასეთი ციკლი, რომელიც დაახლოებით 24-საათიანი პერიოდულობისაა და არ არის განპირობებული გარემოს რომელიმე ცნობილი ცვალებადი ფაქტორით, ცნობილია, როგორც ცირკადული რიტმები (ლათ. *circa* – დაახლოებით, და *dies* – დღე), და იგი ახასიათებს ყველა ეუკარიოტულ ცოცხალ ორგანიზმს. თქვენი მაჯისცემა, წნევა, ტემპერატურა, უჯრედების დაყოფის სიჩქარე, სისხლის შემადგენლობა, სიფხიზლე, შარდის შემადგენლობა, მეტაბოლური დონე, სქესობრივი მოთხოვნილება და მედიკამენტებზე რეაგირება – ეს ყველაფერი მერყეობს ცირკადულ რიტმის მიხედვით. მიმდინარე კვლევა მიუთითებს იმაზე, რომ ცირკადული საათის მოლეკულური „მექანიზმი“ ენდოგენურია და არა ყოველდღიური პასუხი ისეთ ზოგიერთ ფაქიზ, მაგრამ მტკიცე გარემოს ციკლზე, როგორიცაა გეომაგნეტიზმი ან კოსმიური რადიაცია. ორგანიზმები, მათ შორის მცენარეებიც და ადამიანებიც, მაშინაც კი შეინარჩუნებენ ჩვეულ რიტმს, თუ მათ მოვათავსებთ ყველაზე ღრმა მაღაროში, ან დედამიწის თანამგზავრზე, ანუ პირობებში, რომლებიც ცვლიან ამ ფაქიზ გეოფიზიკურ პერიოდულობას. თუმცა ცირკადული საათი შეიძლება მოიმართოს ზუსტად 24 საათიან პერიოდზე გარემოდან ყოველღიური გამღიზიანებლების საშუალებით.

თუ ორგანიზმი უცვლელ გარემოში ინახება, მისი ცირკადული რიტმი 24 საათიანი პერიოდიდან (პერიოდი წარმოადგენს ერთი ციკლის ხანგრძლივობას) გადაიხრება. ეს ეგრეთ წოდებული თავისუფალი პერიოდები მერყეობს 21-27 საათამდე, კონკრეტული რიტმული პასუხის მიხედვით. ლობიოს ძილის მოძრაობები, მაგალითად, მოიცავს 26 საათიან



შუადღე



შუაღამე

▲ *სურათი 39.21* ***ლობიოს (Phaseolus vulgaris) „ძილის მოძრაობები“.*** *ეს მოძრაობები გამოწვეულია უჯრედების ტურგორულ წნევაში შექცევადი ცვლილებებით, ფოთლის ბალიშის, ფოთლის მოტორული ორგანოების საპირისპირო მხარეებზე.*

პერიოდს, როდესაც მცენარეები ინახება მუდმივი სიბნელის თავისუფალ პირობებში. თავისუფალი პერიოდის გადახრა ზუსტად 24 საათიდან არ ნიშნავს იმას, რომ ბიოლოგიური საათი არათანაბრად მუშაობს. თავისუფალი საათები, დროს კვლავაც არ ჩამორჩებიან, მაგრამ ისინი აღარ არიან აწყობილები გარე სამყაროზე.

როგორ მუშაობს ბიოლოგიური საათი? ამ კითხვაზე პასუხის გასაცემად უნდა განვასხვავოთ საათი და ის რიტმული პროცესები, რომელსაც საათი აკონტროლებს. მაგალითად, 39.21 ცხრილში მოცემული ლობიოს ფოთლები არის საათის „ისრები“, მაგრამ თავად საათს არ წარმოადგენს. თუ ლობიოს ფოთლებს რამდენიმე საათის განმავლობაში შეკრავენ და შემდეგ გაათავისუფლებენ, ისინი სასწრაფოდ დადგება დღის პერიოდის შესაბამის მდგომარეობაში. ჩვენ შეგვიძლია, ჩავერიოთ ბიოლოგიურ რიტმში, მაგრამ საათის მექანიზმი მუშაობას აგრძელებს.

მკვლევრები ცდილობენ, საათი დაიყვანონ მოლეკულურ მექანიზმამდე, რაც შესაძლოა ყველა ეუკარიოტისთვის საერთო იყოს. არსებობს წამყვანი ჰიპოთეზა, რომ ბიოლოგიური ქრონომეტრირება შეიძლება დამოკიდებული იყოს ცილის სინთეზზე, რაც არეგულირებს თავის წარმოქმნას უკუკავშირის გაკონტროლებით. ეს ცილა შესაძლოა იყოს ტრანსკრიფციული ფაქტორი, რაც აბრკოლებს გენის ტრანსკრიფციას, რომელიც, თავის მხრივ, ტრანსკრიფციულ ფაქტორს დაშიფრავს. ამ ტრანსკრიფციული ფაქტორის კონცენტრაცია შეიძლება დაგროვდეს ცირკადული ციკლის პირველ ნახევარში და შემდეგ მეორე ნახევარში იკლოს საკუთარი გენერირების თვითინჰიბიციის წყალობით.

ამას წინათ მკვლევრებმა არაბიდოპსისის საათის მუტანტების იდენტიფიკაციის ახლებურ მეთოდს მიმართეს. ერთი ცალკე აღებული ცირკადული რიტმი მცენარეში არის პროტოსინთეზთან დაკავშირებული გარკვეული ცილების დღიური გენერირება. მოლეკულური ბიოლოგიის მეცნიერებმა ეს რიტმი შეისწავლეს იქამდე, სანამ პრომოუტერს არ მიაკვლიეს, რომელიც ამ ფოტოსინთეზის ცილებისთვის გენების ტრანსკრიფციას არეგულირებს. საათის მუტანტების იდენტიფიცირებისთვის მეცნიერებმა პრომოუტერს ფერმენტის გენი, სახელად ლუსიფერაზი მიუერთეს. ლუსიფერაზი არის ფერმენტი,

რომლის დამსახურებაცაა ციცინათელების ბიოლუმინესცენცია. როდესაც ბიოლოგიური საათი ჩაირთო არაბიდოპსისის გენომის პრომოუტერზე, მან ასევე „ჩართო“ ლუსიფერაზის გენერირება. მცენარე პირდაპირ ანათებდა ცირკადული პერიოდულობით. შემდეგ საათის მუტანტები განაცალკევეს ნიმუშების მიხედვით, რომლებიც ნორმალურზე უფრო დიდხანს ან ცოტა ხანს ანათებდა. ასეთ მუტანტებში შეცვლილმა გენებმა იმოქმედა ცილებზე, რომლებიც ჩვეულებრივ პირობებში აკავებენ ფოტორეცეპტორებს. შესაძლოა, ამ კონკრეტულმა მუტაციებმა მოშალა სინათლეზე დამოკიდებული მექანიზმი, რომელიც მომართავს ბიოლოგიურ საათს.

სინათლის ეფექტი ბიოლოგიურ საათზე

როგორც ზემოთ აღვნიშნეთ, ლობიოს ფოთლის მოძრაობის ცირკადული რიტმის თავისუფალი პერიოდი 26 საათს მოიცავს. ვთქვათ, ლობიოს მცენარე გამთენიისას ჩაბნელებულ ოთახში მოვათავსეთ 72 საათით: მცენარე ფოთლებს ისევ მხოლოდ მეორე დღის ბუნებრივი განთიადიდან ორი საათის გასვლის შემდეგ გამართავს, ანალოგიურად, მესამე დღის ბუნებრივი განთიადიდან ოთხი საათის გასვლის მერე, და ასე შემდეგ. გარემოს გამღიზიანებლებიდან მოწყვეტილი მცენარე დესინქრონიზდება. დესინქრონიზაცია ასევე ხდება მაშინ, როცა თვითმფრინავით რამდენიმე დროით სარტყელს გადავკვეთთ. როცა დანიშნულების ადგილს მივაღწევთ კედლის საათები აღარ იქნება სინქრონიზებული ჩვენს შინაგან საათთან. თვითმფრინავს, სავარაუდოდ, ყველა ეუკარიოტი ჩამორჩება.

ერთადერთი ფაქტორი, რომელსაც ბიოლოგიური საათი გადაჰყავს ზუსტად დღეში 24 საათზე, არის სინათლე. როგორც ფიტოქრომებს, ასევე ლურჯი სინათლის ფოტორეცეპტორებს შეუძლია მცენარეებში ცირკადული რიტმი გადართონ, მაგრამ ჩვენ დანამდვილებით არ ვიცით, როგორ ახერხებს ამას ფიტოქრომი. ეს მექანიზმი მოიცავს უჯრედული პასუხის ჩართვას და გამორთვას გადამრთველის საშუალებით.

კვლავ განვიხილოთ სურათი 39.20.-ზე მოცემული ფოტოშექცევადი სისტემა. სიბნელეში ფიტოქრომების თანაფარდობა თანდათან იცვლება Pr ფორმის სასარგებლოდ, რაც ნაწილობრივ ფიტოქრომების მთლიანი ფონდის წრებრუნვის შედეგია. პიგმენტი სინთეზდება Pr ფორმაში, ხოლო ფერმენტები ანადგურებენ უფრო მეტ Pfr-ს ვიდრე Pr-ს. ზოგიერთ მცენარეში მზის ჩასვლისას არსებული Pfr ნელ-ნელა გარდაიქმნება Pr-დ. სიბნელეში Pr-ს Pfr-დ გარდაქმნის საშუალება არ არის, მაგრამ განათების შემთხვევაში Pfr-ის დონე მოულოდნელად ისევ იზრდება Pr–ების სწრაფი გარდაქმნის შედეგად. Pfr-ის ასეთი ზრდა ყოველდღე გამთენიისას ხელახლა მომართავს ბიოლოგიურ საათს: ლობიოს ფოთლები განთიადიდან 16 საათის შემდეგ აღწევენ უკიდურეს ღამეულ მდგომარეობას.

ბუნებაში ფიტოქრომსა და ბიოლოგიურ საათს შორის ურთიერთქმედება მცენარეებს დღისა და ღამის დინების გაზომვის საშუალებას აძლევს. დღისა და ღამის შედარებითი ხანგრძლივობა კი წლის განმავლობაში იცვლება (გარდა ეკვატორის სარტყელისა). მცენარეები სარგებლობენ ამ ცვლილებით, რომ წელიწადის დროებს სინქრონულად აუწყონ მათში მიმდინარე პროცესები.

ფოტოპერიოდიზმი და პასუხი წელიწადის დროებზე

წარმოიდგინეთ, რა შედეგი მოჰყვება იმას, თუ მცენარე აყვავდება მაშინ, როცა დამმტვერავი არავინაა, ან ფოთლოვანი ხე ფოთლებს შუა ზამთარში გამოისხამს. სეზონურ მოვლენებს მცენარეთა უმრავლესობის სასიცოცხლო ციკლში გადამწყვეტი მნიშვნელობა აქვს. თესლის გაღვივება, აყვავება, კვირტის თვლემის დასაწყისი და დარღვევა – ამ ეტაპებს მცენარე წელიწადის გარკვეულ დროს გადის. გარემოს გამაღიზიანებელს მცენარეები უფრო ხშირად იყენებენ იმის დასადგენად, წელიწადის რა დროშია კონკრეტული ფოტოპერიოდი – დღისა და ღამის შეფარდებითი სიგრძე. ისეთ ფიზიოლოგიურ პასუხს ფოტოპერიოდზე, როგორიცაა ყვავილობა, ფოტოპერიოდიზმი ეწოდება.

ფოტოპერიოდიზმი და ყვავილობის კონტროლი

თავდაპირველი წარმოდგენა იმის შესახებ, როგორ ადგენენ მცენარეები წელიწადის დროს, ჩამოყალიბდა თამბაქოს მუტანტური სახეობის, Maryland Mammoth-ის მაგალითზე, რომელიც სიმაღლეში გაიზარდა, მაგრამ ზაფხულის განმავლობაში ვერ იყვავილა და ბოლოს დეკემბერში სათბურში აყვავდა. მას შემდეგ, რაც მკვლევრები შეეცადნენ, უფრო ადრეული ყვავილობა გამოეწვიათ ტემპერატურის, ტენიანობის შეცვლით და მინერალებით გამდიდრებით, აღმოაჩინეს, რომ ამ სახეობის მცენარის ყვავილობას ზამთრის შემოკლებული დღეები ასტიმულირებდა. მცენარეს სინათლეგაუმტარ ყუთში თუ მოათავსებდნენ და ნათურებით „დღისა“ და „ღამის“ სიმულაციას შექმნიდნენ, მცენარე ყვავილობდა მხოლოდ მაშინ, როცა დღის ხანგრძლივობა 14 საათი ან უფრო ნაკლები იყო. იგი არ ყვავილობდა ზაფხულის განმავლობაში, რადგანაც მერილენდის განედზე წელიწადის ამ დროში მეტისმეტად გრძელი დღეები იცოდა.

მკვლევრებმა Maryland Mammoth-ს მოკლე დღის მცენარე უწოდეს, რადგანაც იგი აშკარად მოითხოვდა მცენარისთვის კრიტიკულ ხანგრძლივობაზე უფრო ხანმოკლე სინათლის პერიოდს. ქრიზანთემები, poinsettias და სოიოს ზოგიერთი ჯიში ასევე მოკლე დღის მცენარეებია, რომლებიც ძირითადად გვიან ზაფხულში, შემოდგომაზე და ზამთარში ყვავილობენ. მცენარეების მეორე ჯგუფი ყვავილობს მხოლოდ მაშინ, როცა სინათლის პერიოდი გარკვეული რაოდენობის საათებზე მეტია.

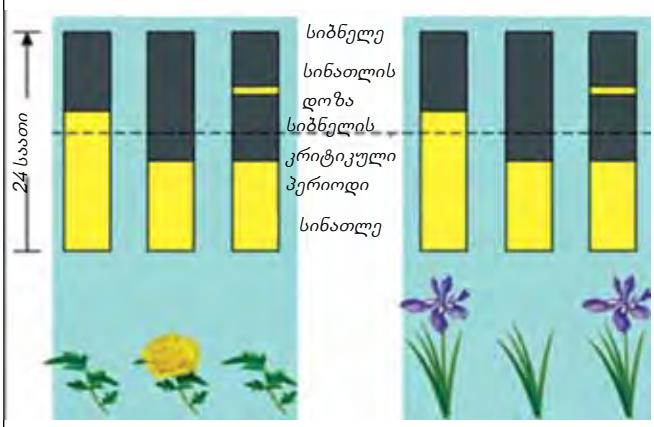
ეს გრძელი დღის მცენარეები ძირითადად ყვავილობენ გვიან გაზაფხულზე ან ადრე ზაფხულში. მაგალითად, ისპანახი ყვავის მაშინ, როცა დღეები 14 საათს ან უფრო მეტხანს გრძელდება. ბოლოკი, სალათი, ზამბახი და ბევრი პურეული მარცვლოვანი ჯიში ასევე გრძელი დღის მცენარეებია. სინათლისადმი ნეიტრალური მცენარეები არ არიან დამოკიდებული ფოტოპერიოდზე და ყვავილობენ მაშინ, როდესაც აღწევენ სიმწიფის გარკვეულ ეტაპს, მიუხედავად

სურათი 39.22
კვლევა: როგორ მოქმედებს ყვავილობაზე სიბნელის პერიოდის გაწყვეტა განათების მცირე პერიოდით?

ექსპერიმენტი

მოკლე დღის და გრძელი დღის მქონე მცენარეების ყვავილობაზე ფოტოპერიოდის სინათლის და სიბნელის დოზების მოქმედების შესამოწმებლად 1940 წლებში მკვლევრებმა ექსპერიმენტი დააყენეს, რომელშიც სიბნელის პერიოდს წყვეტდნენ განათების მცირე პერიოდებით.

შედეგები



(ა) მოკლე დღიანი მცენარეები *მხოლოდ მაშინ ყვავილობენ, როცა უწყვეტი სიბნელის პერიოდი უფრო გრძელია, ვიდრე ამ კონკრეტული სახეობისთვის დამახასიათებელი სიბნელის კრიტიკული პერიოდი (ამ მაგალითში 13 საათი). სიბნელის პერიოდი შეიძლება მოკლევადიანი განათებით დამთავრდეს.*

(ბ) გძელი დღის მქონე მცენარეები *მხოლოდ მაშინ ყვავილობენ, როცა უწყვეტი სიბნელის პერიოდი უფრო მოკლეა, ვიდრე ამ კონკრეტული სახეობისთვის დამახასიათებელი სიბნელის კრიტიკული პერიოდი (ამ მაგალითში 13 საათი).*

დასკვნა

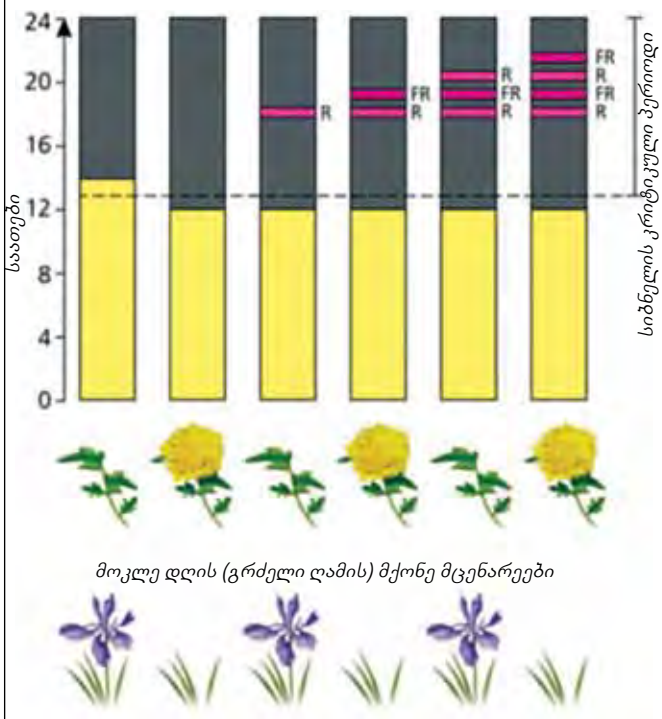
ექსპერიმენტმა აჩვენა, რომ ყოველი სახეობის ყვავილობას განსაზღვრავს ამ სახეობისთვის დამახასიათებელი სიბნელის კრიტიკული პერიოდი (ღამის კრიტიკული ხანგრძლივობა), და არა განათების კონკრეტული პერიოდი. ასე რომ, მოკლე დღის მქონე მცენარეებს შეგვიძლია გრძელი ღამის მქონე მცენარეები ვუწოდოთ და გრძელი დღის მცენარეებს კი მოკლე ღამის მცენარეები, რაც უფრო ზუსტი იქნება.

სურათი 39.23
კვლევა: ფიტოქრომია თუ არა ის პიგმენტი, რომელიც განსაზღვრავს თეთრეფაქტიან რეაქციაში სიბნელის პერიოდის გაწყვეტას?

ექსპერიმენტი

ფიტოქრომს ახასიათებს უნიკალური თვისება - შექცევადობა წითელი და შორეული წითელი სინათლით განათების რეაქციაში. იმის შესამოწმებლად, ფიტოქრომია თუ არა სიბნელის პერიოდის გაწყვეტის განმსაზღვრელი პიგმენტი, მკვლევრებმა დაადგინეს წითელი და შორეული წითელი სინათლით მოკლევადიანი განათების მოქმედება მოკლე დღისა და გრძელი დღის მცენარეების ყვავილობაზე.

შედეგები



მოკლე დღის (გრძელი ღამის) მქონე მცენარეები

გრძელი დღის (მოკლე ღამის) მქონე მცენარეები

დასკვნა

წითელი სინათლით მოკლევადიანი განათება სიბნელის პერიოდს ამცირებს. შორეული წითელი სინათლით შემდგომი განათება აუქმებს წითელი სინათლის მოქმედებას. თუ შორეული წითელი სინათლით განათების შემდეგ მცენარეს წითელი სინათლით გავანათებთ, შორეული წითელის მოქმედება უქმდება. რეაქციის შექცევადობა მიუთითებს, რომ სიბნელის პერიოდის გაწყვეტას ფიტოქრომი განსაზღვრავს.

დღის ხანგრძლივობისა. მათ რიცხვში შედის პომიდორი, ბრინჯი და ბაბუაწვერა.

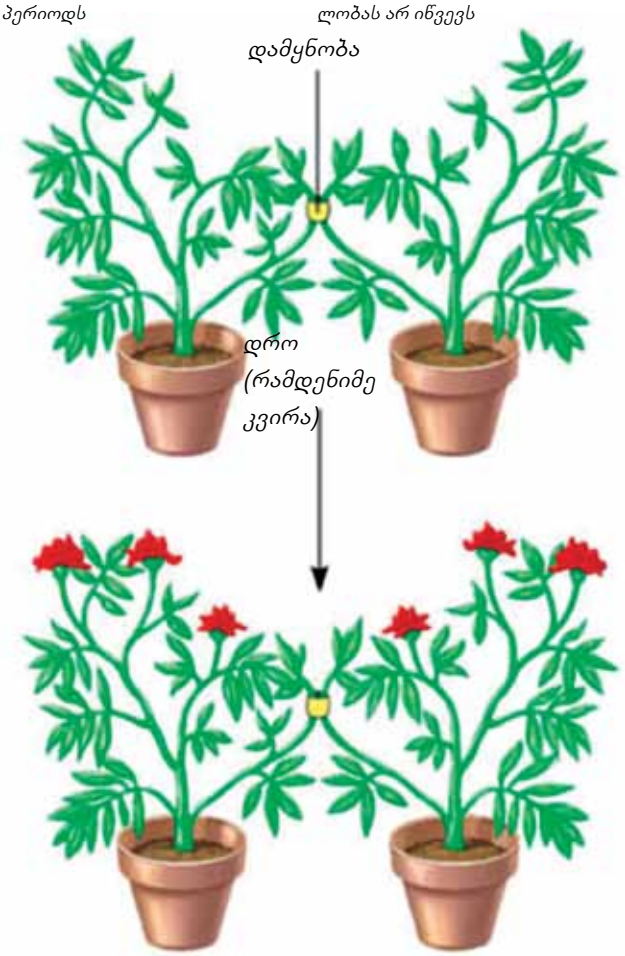
ღამის კრიტიკული სიგრძე. 1940-იან წლებში მკვლევრებმა აღმოაჩინეს, რომ ყვავილობა და სხვა პასუხები ფოტოპერიოდზე სინამდვილეში კონტროლდება ღამის სიგრძით და არა დღის სიგრძით **(სურათი 39.22)**. ამ მეცნიერთა უმრავლესობა მუშაობდა Xanthium strumarium-ზე. ესაა მოკლე დღის მცენარე, რომელიც ყვავის მხოლოდ მაშინ, როცა დღეები 16 საათის ან ნაკლები სიგრძისაა (ხოლო ღამეები – მინიმუმ 8 საათის სიგრძისა). მკვლევრებმა დაადგინეს, რომ თუ ფოტოპერიოდის დღის ნაწილში მცენარეს დროდადრო ცოტა ხნით სიბნელეში მოათავსებენ, ეს ყვავილობაზე გავლენას არ მოახდენს, მაგრამ თუ ფოტოპერიოდის ღამის ნაწილს რამდენიმე წუთითაც კი დაარღვევს სუსტი სინათლე, მცენარე არ აყვავდება. აღმოჩნდა, რომ ეს აღმოჩენა მოკლე დღის სხვა მცენარეებზეც ვრცელდება (იხ. ნახ 39.22ა). მცენარე ფაქტობრივად არ რეაგირებს დღის ხანგრძლივობაზე, სამაგიეროდ, მოითხოვს მინიმუმ, რვასაათიან უწყვეტ სიბნელეს იმისთვის, რომ იყვავილოს. მოკლე დღის მცენარეები სინამდვილეში გრძელი ღამის მცენარეებია, მაგრამ მცენარეების ფიზიოლოგიის აღმწერ ტერმინოლოგიაში ძველი ტერმინები მტკიცედაა გამ-

სურათი 39.24
ჯვლეჯა: არსებობს თუ არა ყვავილობის ჰორმონი?

ექსპერიმენტი *ყვავილობის ჰორმონის არსებობის დასადგენად მკვლევრებმა დააყენეს ექსპერიმენტი, რომელშიც ფოტოპერიოდით ინდუცირებული ყვავილობის მქონე მცენარე არაინდუცირებულზე დაამყნეს*

შედეგები

მცენარეები დაქვემდებარებული ყვავილობის გამომწვევ ფოტოპერიოდს	*მცენარეები დაქვემდებარებული ფოტოპერიოდს, რომელიც ყვავილობას არ იწვევს*



დასკვნა *ორივე მცენარემ დაიწყო ყვავილობა. რაც ყვავილობის გამომწვევი სუბსტანციის გადაცემაზე მიუთითებს. ზოგ შემთხვევაში გადაცემა მაშინაც ხდებოდა, თუ ერთი მცენარე მოკლედღიანი, მეორე კი გრძელდღიანი იყო.*

ჯდარი. ანალოგიურად, გრძელი დღის მცენარეები სინამდვილეში მოკლე ღამის მცენარეებია. გრძელი დღის მცენარე, რომელიც გრძელი ღამეების ფოტოპერიოდებზე იზრდება, რაც ჩვეულებრივ პირობებში სტიმულს არ მისცემდა ყვავილობას, იყვავილებს თუ უწვეტი სიბნელის პერიოდი რამდენიმე წუთით დაარღვია სინათლემ **(სურათი 39.22 ბ)**.

ყურადღება მიაქციეთ იმას, რომ გრძელი დღის მცენარეებს მოკლე დღის მცენარეებისგან განვასხვავებთ არა აბსოლუტური ღამის სიგრძით, არამედ იმითაც, ღამის კრიტიკული სიგრძე ყვავილობისთვის საჭირო სიბნელის საათების რაოდენობის მაქსიმუმს (გრძელი დღის მცენარეები) განსაზღვრავს, თუ მინიმუმს (მოკლე დღის მცენარეები). ორივე შემთხვევაში, ღამის კრიტიკული სიგრძის საათების რეალური რაოდენობა მცენარის ყოველი სახეობისთვის სპეციფიკურია.

წითელი სინათლე ყველაზე ეფექტური ფერია ფოტოპერიოდის ღამეული ნაწილის შესაწყვეტად. მოქმედების სპექტრისა და ფოტოშექცევადობის ექსპერიმენტები აჩვენებს, რომ წითელ სინათლეს მიიღებს პიგმენტი ფიტოქრომი **(სურათი 39.23)**. მაგალითად, თუ წითელი სინათლის (R) ნაკადს სიბნელის პერიოში მოჰყვა შორეული წითელი სინათლის (FR) ნაკადი, მაშინ მცენარე ღამის სიგრძის შეწყვეტას არ აფიქსირებს. ფიტოქრომებით სტიმულირებული თესლის გაღვივების ანალოგიურად, ხდება წითელი/შორეული წითელი ფოტოშექცევადობა.

მცენარეები ზუსტად აფიქსირებენ ღამის ხანგრძლივობას. ზოგიერთი მოკლე დღის მცენარე არ აყვავდება, თუ ღამე კრიტიკულ სიგრძეზე ერთი წუთით მაინც მოკლეა. მცენარეთა ზოგიერთი სახეობა ყოველთვის წლის ერთსა და იმავე დღეს ყვავილობს. როგორც ჩანს, მცენარეები ფიტოქრომის დახმარებით მომართულ თავიანთ ბიოლოგიურ საათს იყენებენ, რომ ღამის სიგრძის გაზომვით წელიწადის დრო განსაზღვრონ. მეყვავილეობა (ყვავილების მოშენება) ამ ცოდნას იყენებს არასეზონურად ყვავილების მოსაშენებლად. მაგალითად, ქრიზანთემა მოკლე დღის მცენარეა, რომელიც ჩვეულებრივ, შემოდგომაზე ყვავის, მაგრამ მცენარის მოტყუებით შეიძლება მისი ყვავილობის მაისამდე გადაწევა. ამას თითოეულ გრძელ ღამეს სინათლის ნაკადის დასხივებით ახერხებენ, და ამრიგად, ერთ გრძელ ღამეს ორ მოკლე ღამედ აქცევენ.

ზოგიერთი მცენარე ყვავილობისთვის საჭირო ერთი ფოტოპერიოდის შედეგად ყვავის. სხვა სახეობებს შესაბამისი ფოტოპერიოდის რამდენიმე თანმიმდევრული დღე სჭირდება. ხოლო ზოგი მცენარე ფოტოპერიოდს უპასუხებს მხოლოდ მაშინ, თუ მათზე უკვე იქონია გავლენა სხვა რაიმე გარემო გამაღიზიანებელმა, როგორიცაა ცივი ტემპერატურის პერიოდი. მაგალითად, საშემოდგომო ხორბალი არ აყვავდება, თუ ჯერ რამდენიმე კვირით 10°C-ზე დაბალ ტემპერატურაზე არ იმყოფება. მცენარის გაყვავილების მისაღწევად ცივი დამუშავების გამოყენებას, იაროვიზაცია (ლათ. „გაზაფხული“) ეწოდება. საშემოდგომო ხორბლის იაროვიზაციიდან რამდენიმე კვირის შემდეგ გრძელდღეებიანი (მოკლე ღამეებიანი) ფოტოპერიოდი აყვავებას იწვევს.

ყვავილობის ჰორმონი?

ყვავილობს მცენარის კვირტი, მაგრამ ბევრ სახეობაში სწორედ ფოთოლი აფიქსირებს ფოტოპერიოდს. როდესაც მცენარის მოთხოვნა ფოტოპერიოდზე დაკმაყოფილებულია, ფოთლებიდან სიგნალი კვირტებს ანიშნებს, რომ აყვავდნენ. მოკლე დღის ან გრძელი დღის მცენარის ყვავილად გადასაქცევად ბევრ სახეობაში საკმარისია ერთი ფოთლის სათანადო ფოტოპერიოდში მოხვედრა. მართლაც, თუ მცენარეს ერთი ფოთოლი მაინც აქვს, ფოტოპერიოდი აღქმულია და

კვირტებს სიგნალი გადაეცემა. თუ მცენარეს ყველა ფოთოლს მოვაცილებთ, იგი ფოტოპერიოდისადმი უგრძნობი ხდება. ყვავილობის იმპულსს, რომლის ქიმიური შემადგენლობა ჯერ კიდევ შეუსწავლელია, ფლორიგენი ეწოდება. იგი შეიძლება იყოს ჰორმონი ან სხვადასხვა ჰორმონების შეფარდებითი კონცენტრაციების ცვლა (სურათი 39.24). ყვავილობის სტიმული, როგორც ჩანს, მოკლე დღისა და გრძელი დღის მცენარეებისთვის ერთი და იგივეა, მიუხედავად ფოტოპერიოდის განსხვავებული პირობებისა, რომლებიც მათ ფოთლებს სჭირდება ამ სიგნალების გადასაცემად.

მერისტემის გადასვლა და ყვავილობა

ყვავილობისთვის გარემოს გამღიზიანებლებისა (მაგ. ფოტოპერიოდი ან იაროვიზაცია) და შიდა სიგნალების (მაგ. ჰორმონები) რა კომბინაციაც არ უნდა იყოს საჭირო, მისი შედეგია კვირტის მერისტემის ვეგეტატიური ზრდიდან ყვავილობაზე გადასვლა. ეს გადასვლა მოითხოვს ცვლილებებს იმ გენების ექსპრესიაში, რომლებიც სტრუქტურების წარმოქმნას არეგულირებენ. ჯერ უნდა ჩაირთოს მერისტემის იდენტურობის გენი, რომელიც იწვევს კვირტის ყვავილად გარდაქმნას, ნაცვლად ვეგეტატიური ამოყრისა. შემდეგ ორგანოიდენტურობის გენები, რომლებიც განსაზღვრავენ მცენარის ორგანოების (ჯამის ფოთოლაკები, გვირგვინის ფურცლები, მტვრიანას და ბუტკოს) სივრცობრივ მოწესრიებას, აქტივდებიან მერისტემის შესაბამის უბნებში (სურათი 35.31). ყვავილის განვითარების კვლევა სწრაფად მიიწევს წინ და მისი მთავარი მიზანია, სასიგნალო გადამცემი გზის იდენტიფიცირება, რომელიც ისეთ სიგნალებს, როგორიცაა ფოტოპერიოდი და ჰორმონალური ცვლილება, ყვავილობისთვის საჭირო გენების ექსპრესიასთან აკავშირებს.

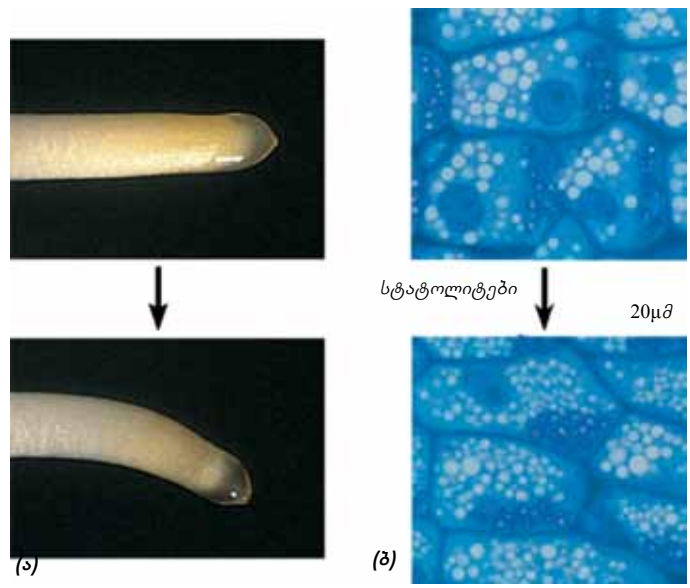
კონცეფცია 39.3 ტესტი

1. მცენარე ყვავილობს გაკონტროლებულ ოთახში 10-საათიანი სინათლისა და 14-საათიანი სიბნელის დღიური ციკლით. არის თუ არა ის მოკლე დღის მცენარე? განმარტეთ, რატომ.
2. ვთქვათ, სათბურში მოყვანილ poinsettias-ს სჭირდება მინიმუმ 14-საათიანი სიბნელე, რათა იყვავილოს. თუ სამუშაო ღამით უნდა შესრულდეს, სინათლის რა წყარო არ დაშლის ყვავილობის რეჟიმს? განმარტეთ პასუხი.
3. გაღვივებისას ზოგიერთი ვაზის ნათესარი იზრდება სიბნელისკენ, სანამ არ მიაღწევს ვერტიკალურ სტრუქტურას. ეს ადაპტაცია ვაზს ეხმარება დაჩრდილული საგნის „პოვნაში“, მასზე ასაცოცად. შემოგვთავაზეთ ექსპერიმენტი, რათა გამოვცადოთ, ეს ნეგატიური ფოტოტროპიზმის ლურჯი სინათლის პოტორეცეპტორებითაა განპირობებული, თუ ფიტოქრომებით.

კონცეფცია 39.4

სინათლის გარდა მცენარეები უამრავ გამაღიზიანებელზე რეაგირებენ

მცენარეებს არც მიგრაცია შეუძლიათ წყლისკენ, გუბურისკენ, როცა ნიადაგი შრება, და არც თავშესაფრის ძებნა ქარიან ამინდში. თესლი, რომელიც თავდაღმაა ჩაფლული ნიადაგში, ვერტიკალურ მდგომარეობაში ვერ მოახერხებს მანევრირებას. უძრაობის გამო მცენარეს განვითარებითი და ფიზიოლოგიური მექანიზმებით უწევს მორგება მთელ რიგ გარემო ფაქტორებთან. ბუნებრივმა გადარჩევამ მათი პასუხები დახვეწა. სინათლე მცენარის სიცოცხლისთვის იმდენად მნიშვნელოვანია, რომ ჩვენ მთელი ზემოხსენებული ნაწილი მივუძღვენით მცენარის რეცეფციას და რეაგირებას ამ გარემო ფაქტორზე. ამ ნაწილში კი შევეხებით მცენარის პასუხს ზოგიერთ სხვა გარემოს გამღიზიანებელზე, რომლებიც მასზე ზემოქმედებენ მისი „არსებობისთვის ბრძოლის“ მანძილზე.



▲ *სურათი 39.25* ***პოზიტიური გრავიტროპიზმი ფესვებში: სტატოლითის ჰიპოთეზა.*** *(ა) რამდენიმე საათში ჰორიზონტალურად მოთავსებული სიმინდის პირველადი ფესვი გრავიტროპულად მოიხრება, სანამ მისი მზარდი წვერი ვერტიკალურ მიმართულებას არ მიიღებს.* ***(ბ)*** *ფესვის ჰორიზონტალურად მოთავსებიდან რამდენიმე წუთში სტატოლითები ფესვის წვერის უჯრედების ყველაზე დაბალ ნაწილში დაიწყებს დალექვას. სტატოლითების ჰიპოთეზის თანახმად, ასეთი დალექვა შეიძლება იყოს მიზიდულობის აღმქმელი მექანიზმი, რომელიც იწვევს აუქსინების ხელახლა გადანაწილებას და ფესვის საპირისპირო მხარეებზე უჯრედების დაგრძელების სხვადასხვა ტემპს (LMs).*

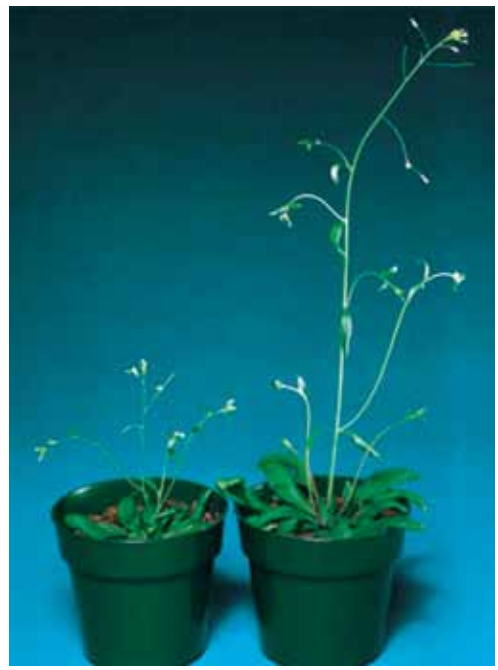
მიზიდულობა

ვინაიდან მცენარე არის ორგანიზმი, რომელიც მზის ენერგიით სარგებლობს, გასაკვირი არაა, რომ მზის სინათლისკენ გაზრდის მექანიზმები განუვითარდა. მაგრამ რა გარემო სიგნალზე დაყრდნობით იზრდება ვერტიკალურად თესლის ნედლი ამონაყარი, როცა ის მთლიანად მიწის ქვემოთაა და იქამდე მის საორიენტაციოდ სინათლე ვერ აღწევს? ანალოგიურად, რა გარემო ფაქტორი უბიძგებს ნედლ ფესვს დაბლა გაზრდისკენ? ორივე კითხვაზე პასუხია: მიზიდულობა.

მცენარე გვერდულადაც რომ დარგოთ, მაინც ისე გაიზრდება, რომ ამონაყარი მაღლა წავიდეს, ხოლო ფესვი – დაბლა. გრავიტაციაზე რეაქციისას, ანუ გრავიტროპიზმის დროს ფესვები ავლენენ დადებით გრავიტროპიზმს (სურათი 39.25ა), ხოლო ამონაყარი ავლენს ნეგატიურ გრავიტროპიზმს. გრავიტროპიზმი თესლის გაღივებისთანავე ამოქმედდება და უზრუნველყოფს იმას, რომ ფესვი ნიადაგში ჩაიზარდოს, ამონაყარმა კი მზის სინათლეს მიაღწიოს, იმისდა მიუხედავად, რა მდებარეობა აქვს მიწაში ჩაგდებულ თესლს. გრავიტროპიზმში მთავარ როლს ასრულებს აუქსინი.

მცენარეები მიზიდულობის ძალას განსაზღვრავენ სტატოლითების – სახამებლის მკვრივი მარცვლების შემცველი სპეციალიზებული პლასტიდების ქვედა ნაწილებში დალექვით (სურათი 39.25 ბ). ფესვებში სტატოლითები მოთავსებულია ფესვის წვერის გარკვეულ უჯრედებში. ერთ-ერთი ჰიპოთეზის თანახმად, სტატოლითების თავმოყრა ამ უჯრედების ქვედა ნაწილში კალციუმის ხელახლა გადანაწილებას უზრუნველყოფს, რაც, თავის მხრივ, ფესვის შიგნით აუქსინის ლატერალურ ტრანსპორტს იწვევს. კალციუმი და აუქსინი ფესვის დაგრძელების ზონის ქვედა მხარეს გროვდება. იმის გამო, რომ ეს ქიმიკალები იხსნება, ისინი არ რეაგირებენ გრავიტაციაზე, თუმცა აქტიურად უნდა გადაადგილდებოდნენ ფესვის ერთ მხარეს. მაღალი კონცენტრაციისას აუქსინი აბრკოლებს უჯრედის დაგრძელებას და ეს ეფექტი ანელებს ზრდას ფესვის ქვედა ნაწილზე. ზედა ნაწილზე უჯრედების უფრო სწრაფი დაგრძელება ფესვს აიძულებს, ზრდისას მოიხაროს. ეს ტროპიზმი გრძელდება მანამ, სანამ ფესვი პირდაპირ მიწაში ჩაიზრდება.

მცენარეთა ფიზიოლოგები ახალი ექსპერიმენტების საშუალებით ხვეწენ ფესვის გრავიტროპიზმის შესახებ ე.წ. „სტატოლითის ვარდნის“ ჰიპოთეზას. მაგალითად, არაბიდოპსისსა და თამბაქოს მუტანტებს, რომელთაც არ გააჩნიათ სტატოლითები, მაინც აქვთ გრავიტროპიზმის უნარი, თუმცა რეაგირება უფრო ნელია, ვიდრე ველურ მცენარეებში. მიზეზი შესაძლოა ისაა, რომ ფესვს მიზიდულობის ძალის აღქმაში მთლიანი უჯრედი ეხმარება: მექანიკურად ექაჩება ცილებს, რომლებიც პროტოპლასტს უჯრედის გარსზე ამაგრებს, ცილებს ფესვის უჯრედის „ზედა“ მხარეს ჭიმავს, ხოლო „ქვედა“ მხარეს – კუმშავს. სახამებლის გრანულების გარდა, შეიძლება ამ პროცესში ხშირი ორგანელებიც გარკვეულ როლს თამაშობდნენ: ისინი ამახინჯებენ უჯრედის ჩონჩხს, რადგან მათ მიზიდულობის ძალა ეწევა დაბლა. სტატოლითებს, თავიანთი სიხშირის წყალობით, შეუძლიათ, გრავიტაციის აღქმის უნარი ისეთი მექანიზმით გაზარდონ, რომელიც მათი არყოფნის შემთხვევაში უფრო ნელა მოქმედებს.



▲ *სურათი 39.26* ***გენების ექსპრესიის შეცვლა არაბიდოპსისთან შეხების შედეგად.*** *მარცხენა, უფრო მოკლე მცენარეს დღეში ორჯერ უხეშად ეხებოდნენ. მარჯვენა მცენარე, რომელსაც არ შეხებიან ბევრად უფრო მაღალი გაიზარდა.*

მექანიკური გამაღიზიანებლები

ქარიანი მთის ქედზე მდგარ ხეს ჩვეულებრივ უფრო მოკლე, განიერი ზრო აქვს, ვიდრე იმავე ჯიშის ხეს, რომელიც უფრო დაცულ ადგილზე იზრდება. ტანმორჩილობის უპირატესობა ისაა, რომ ეს საშუალებას აძლევს მცენარეს, ძლიერი ქარის დროს მიწაზე თავი შეიმაგროს. ტერმინი ტრიგმომორფოგენეზი (ბერძ. *thigma* – შეხება) ნიშნავს ფორმის შეცვლას მექანიკური გაღიზიანებების საპასუხოდ. მცენარეები ძალზე მგრძნობიარენი არიან მექანიკური სტრესისადმი: ფოთლის სიგრძის სახაზავით გაზომვაც კი მოქმედებს მის შემდგომ ზრდაზე.

ახალგაზრდა მცენარის ღეროზე დღეში ორჯერ გახახუნების შედეგად უფრო მოკლე მცენარეებს ვიღებთ (სურათი 39.26). მექანიკური სტიმულირება ააქტივებს სასიგნალო გადამცემ გზას, რაც ასევე გულისხმობს ციტოზოლური Ca2+-ის მატებას, ეს კი გარკვეული გენების გააქტივებას ემსახურება. ზოგიერთი ასეთი გენი ცილების კოდირებას ახდენს, რაც უჯრედის კედლების თვისებებზე მოქმედებს.

ზოგიერთი სახეობის მცენარე ხანგრძლივი ევოლუციის შედეგად „შეხების სპეციალისტი“ გახდა. მწვავე რეაქცია მექანიკურ გამაღიზიანებელზე ასეთი მცენარეების სიცოცხლის „სტრატეგიის“ განუყოფელი ნაწილია. ზოგიერთ ვაზსა და სხვა მცოცავ მცენარეებს აქვს ულვაშები, რომლებიც სწრაფად შემოეჭდობა დასაყრდენებს (იხ. სურათი 35.7ა). ეს მობღაუჭე მცენარეები ჩვეულებრივ სიმაღლეში იზრდება,

სანამ რამეს ეხება; კონტაქტი ასტიმულირებს დაგრაგვნის პასუხს, რასაც იწვევს ულვაშის საპირისპირო მხარეებზე უჯრედების განსხვავებული ზრდა. ამ მიმართულ ზრდას შეხებაზე საპასუხოდ ეწოდება ტრიგმოტროფიზმი, და იგი ვაზს საშუალებას აძლევს, ისარგებლოს ნებისმიერი მექანიკური საყრდენით თავის გზაზე და აცოცდეს ტყის საფარისკენ.

შეხების სპეციალისტების სხვა მაგალითებია მცენარეები, რომლებიც მექანიკურ მასტიმულირებლებზე ფოთლების სწრაფი მოძრაობით რეაგირებენ. მაგალითად, როდესაც მგძნობიარე მცენარის Mimosa pudica-ის რთულ ფოთოლს ეხებიან, იგი ჩამოიშლება და მისი ფურცლები ერთმანეთში ჩაიხვევა **(სურათი 39.27)**.

ამ პასუხს, რომელსაც მხოლოდ ერთი ან ორი წამი სჭირდება, იწვევს ფოთლის ბალიშების შიგნითა უჯრედების მიერ ტურგორის სწრაფი კარგვა, ესენია სპეციალიზებული მოტორული ორგანოები, რომლებიც ფოთლის მუხლთან არიან მოთავსებული. მოტორული უჯრედები გაღიზიანებისთანავე დუნდება, რადგანაც ისინი კარგავენ კალიუმს, ეს კი ოსმოსის საშუალებით უჯრედების წყლისგან დაცლას იწვევს. უჯრედს დაახლოებით 10 წუთი სჭირდება ტურგორის დასაბრუნებლად და ფოთლის „არასტიმულირებული“ ფორმის აღსადგენად. ამ მგრძნობიარე მცენარის ქცევის ფუნქციები უამრავ ვარაუდს წარმოქმნის. იქნებ, ძლიერი ქარებისას ფურცლების ჩახვევით და მათი ზედაპირის ფართობის შემცირებით მცენარე წყლის მარაგს ზოგავს? ან იქნებ ფოთლების ჩამოშლის შედეგად ღეროზე ეკლები გაჩნდება და ეს ამ მგრძნობიარე მცენარის სწრაფი პასუხია მცენარიჭამიების დასაფრთხობად?

ფოთლის სწრაფი მოძრაობის ღირსშესანიშნავი თვისებაა მთელ მცენარეში სტიმულის სტრანსმისიის რეჟიმი. მგძნობიარე მცენარის ერთ ფოთოლზე შეხებისას, ჯერ ფოთოლი რეაგირებს, შემდეგ უახლოესი ფოთოლი და ასე შემდეგ, სანამ ფურცლის წყვილები ერთად არ ჩაიხვევა. სტიმულირების წერტილიდან, სიგნალი, რომელიც იწვევს მცენარის ამ პასუხს, მოგზაურობს დაახლოებით 1 სმ/წმ სიჩქარით. ელექტროიმპულსი, რომელიც იმავე სიჩქარით მოძრაობს, შეიძლება ფოთოლზე ელექტროდების მიმაგრებით დაფიქსირდეს. ეს იმპულსები, რომლებსაც მოქმედების პოტენციალი ეწოდება, ჰგავს ნერვულ იმპულსებს ცხოველებში, თუმცა მოქმედების პოტენციალი მცენარეებში რამდენიმე ათასჯერ ნელია. წყალმცენარეებისა და მცენარეების მრავალ სახეობაში აღმოჩენილი მოქმედების პოტენციალი შეიძლება, ფართოდ გამოიყენებოდეს შიდა კომუნიკაციისთვის. კიდევ ერთი მაგალითია Venus' flytrap (Dionaea muscipula):

მოქმედების პოტენციალი ხაფანგის სენსორული ბუსუსიდან გადაეცემა უჯრედებს, რომლებიც პასუხობენ ხაფანგის დახურვით **(სურათი 37.13)**. Mimosa pudica-ს შემთხვევაში, უფრო მძლავრი გაღიზიანების, მაგალითად, ფოთოლზე გავარვარებული ნემსით შეხების შედეგად მცენარეზე ყველა ფოთოლი და ფურცელი მოიწყენს, მაგრამ ამ სისტემური პასუხისას ასევე ხდება დაზიანებული უბნიდან ქიმიური სიგნალების გავრცელება ამონაყარის სხვა ნაწილებზე.

გარემოს სტრესები

გარემოში ზოგჯერ გარკვეული ფაქტორების ძალზე მკვეთრმა ცვალებადობამ შეიძლება უარყოფითად იმოქმედოს მცენარეთა არსებობაზე, ზრდასა და გამრავლებაზე. გარემოს სტრესებს, როგორიცაა წყალდიდობა, გვალვა ან უკიდურესი ტემპერატურა, შეუძლია გამანადგურებელი ეფექტი მოახდინოს სასოფლო-სამეურნეო მოსავალზე. ბუნებრივ ეკოსისტემებში მცენარეები, რომლებიც ვერ ეგუებიან გარემო სტრესს ან დანებდებიან, ან ასპარეზს სხვა მცენარეებს დაუთმობენ და ადგილობრივად გადაშენდებიან. ამრიგად, მცენარეთა გეოგრაფიული არეალის განსაზღვრისას გარემო სტრესებიც ანგარიშგასაწევია. ქვემოთ განვიხილავთ ზოგიერთ უფრო გავრცელებულ აბიოტურ (არაცოცხალ) სტრესს, რომლებიც მცენარეებზე მოქმედებენ. ამ თავის ბოლო ნაწილში შევამოწმებთ მცენარეების თავდაცვით რეაქციას გავრცელებულ ბიოტურ (ცოცხალ) სტრესებზე, როგორიცაა პათოგენები და მცენარეჭამიები.

გვალვა

ნათელ, თბილ და მშრალ დღეს მცენარემ შეიძლება სტრესი მიიღოს წყლის ნაკლებობის გამო, რადგანაც ტრანსპირაციის გზით უფრო მეტ წყალს კარგავს, ვიდრე ნიადაგიდან იწოვს და ამიტომ წყლის მარაგის აღდგენას ვერ ახერხებს. რამდენიმე კვირით ან თვით გაგრძელებული გვალვა სტრესს აყენებს მოსავალს და ბუნებრივი ეკოსისტემების მცენარეებს. წყლის უკიდურესი დეფიციტი, რასაკვირველია, მცენარეს კლავს, რაც ალბათ ქოთნის ყვავილების მაგალითზე საკუთარი გამოცდილებიდანაც გეცოდინებათ. მაგრამ მცენარეებს აქვთ კონტროლის სისტემები, რაც მათ საშუალებას აძლევს წყლის ნაკლებად ექსტრემალურ დეფიციტს გაუძლონ.

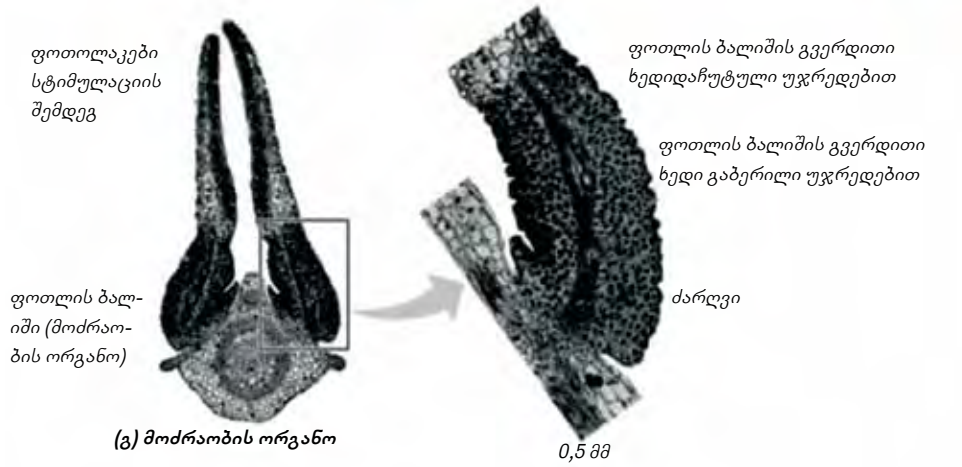
წყლის დეფიციტზე მცენარის ბევრი პასუხი ეხმარება მას, დაზოგოს წყალი ტრანსპირაციის დონის შემცირებით. ფოთოლში წყლის დეფიციტი ჩამკეტ უჯრედებს აკარგვინებს ტურგორს, კონტროლის მარტივ მექანიზმს, რომელიც ტრანსპირაციას ბაგეების ხვრელის დახურვით ანელებს **(სურათი 36.15)**. გარდა ამისა, წყლის დეფიციტი ფოთოლში სტიმულს აძლევს სინთეზის მატებას და აბსციზის მჟავის გამოთავისუფლებას, ეს ჰორმონი კი ბაგეების ხვრელის დახურვას ჩამკეტი უჯრედების მემბრანებზე ზემოქმედებით ეხმარება. ფოთლები წყლის დეფიციტზე სხვაგვარადაც რეაგირებენ. იმის გამო, რომ უჯრედის გაფართოება ტურგორზე დამოკიდებული პროცესია, წყლის დეფიციტი აბრკოლებს ნედლი ფოთლების ზრდას. ამ პასუხს მინიმუმამდე დაჰყავს ტრანსპირაციის გზით წყლის დაკარგვა, რადგან აფერხებს ფოთლის ზედაპირის ზრდას. როდესაც წყლის დეფიციტის გამო ბევრი ბალახეული სახეობა და სხვა მცენარეების ფოთლები ჭკნება, ისინი ისეთ ფორმას იღებენ, რომ მშრალ ჰაერსა და ქარისგან ფოთლის რაც შეიძლება ნაკლები ზედაპირი აღმოჩნდეს დაუცველი, რათა ტრანსპირაცია შეამცირონ. წყლის დაზოგვის გარდა ფოთლების ასეთი პასუხი ასევე აფერხებს ფოტოსინთეზს. ეს ერთ-ერთი მიზეზია იმისა, რომ გვალვა მოსავლიანობას ამცირებს.

წყლის დეფიციტს ფესვის ზრდაც პასუხობს. გვალვისას



(ა) სტიმულაციის გარეშე

(ბ) სტიმულირებული



(გ) მოძრაობის ორგანო

▲ *სურათი 39.27* ***მგრძნობიარე მცენარის (Mimosa pudica) სწრაფი ტურგორული მოძრაობები. (ა)*** *არასტიმულირებული მცენარის ფოთლები ცალ-ცალკეა გაშლილი* ***(ბ)*** *შეხებიდან ერთ-ორ წამში ფოთლები ეთმანეთში ჩაიხვევა.* ***(გ)*** *დახურულ (სტიმულირებულ) მდგომარეობაში მოცემული ფოთლის წყვილის სინათლის მიკროგრაფებში, თქვენ ხედავთ მოტორულ უჯრედებს ფოთლის დაყოფილ ბალიშებში (მოტორული ორგანოები). ფოთლის ბალიშის დაკლაკნილობა გამოწვეულია იმით, რომ ერთ მხარეს მოტორულმა უჯრედებმა დაკარგეს წყალი და მოდუნდნენ, მაშინ როცა, საპირისპირო მხარეს უჯრედებმა შეინარჩუნეს თავიანთი ტურგორი.*

ნიადაგის გაშრობა ჩვეულებრივ, ზედაპირიდან იწყება. ეს აფერხებს ზედაპირთან ახლოს ფესვების ზრდას ნაწილობრივ იმის გამო, რომ უჯრედები ვერ ინარჩუნებენ დაგრძელებისთვის საჭირო ტურგორს. უფრო ღრმა ფესვები, რომლებიც ჯერ კიდევ ნოტიო ნიადაგშია, ზრდას აგრძელებენ. ამრიგად, ფესვების სისტემის პროლიფერაცია ხდება იმგვარად, რომ მან ნიადაგის წყლით მაქსიმალურად ისარგებლოს.

წყალდიდობა

დატბორილი სათბურის მცენარე შეიძლება დაიხრჩოს, რადგან ნიადაგს აკლია ჰაერი, რომელიც ჟანგბადს მიაწვდის ფესვებს უჯრედული რესპირაციისთვის. ზოგიერთი მცენარე სტრუქტურულადაა ადაპტირებული ძალზე ნესტიან გავრცელების არეალს. მაგალითად, სანაპიროს მეჩხერ წყლებში მზარდი მანგროს ხეების წყალქვეშა ფესვები წარმოადგენენ გაგრძელებას ჰაერში მყოფი ფესვებისა, საიდანაც ჟანგბადს იღებენ. მაგრამ როგორ ეგუებიან წყალქვეშა გარემოს ნაკლებად მორგებული მცენარეები ჟანგბადის ნაკლებობას წყლით დატბორილ ნიადაგში? ჟანგბადის ნაკლებობა ასტიმულირებს ჰორმონ ეთილენს, რაც იწვევს ფესვის ქერქის ზოგიერთი უჯრედის აპოპტოზისს (უჯრედის პროგრამირებულ სიკვდილს). უჯრედების ფერმენტული განადგურება ქმნის საჰაერო მილებს, რომლებიც „შნორკელივით“ მოქმედებენ, აწვდიან რა ჟანგბადს წყალქვეშა ფესვებს (სურათი 39.28).

მარილის სტრესი

ნიადაგში ნატრიუმის ქლორიდის ან სხვა მარილების სიჭარბე მცენარეებს ორი მიზეზით ემუქრება. ჯერ ერთი, ნიადაგის ხსნარში წყლის პოტენციალის დაწევით, მარილს შეუძლია გამოიწვიოს წყლის დეფიციტი მცენარეში მაშინაც კი, როცა ნიადაგში წყალი საკმარისია. ნიადაგის ხსნარში წყლის პოტენციალი რაც უფრო ნეგატიური ხდება, წყლის პოტენციალის გრადიენტი ნიადაგიდან ფესვისაკენ იკლებს და ამის გამო, კლებულობს წყლის შეწოვა (იხ. თავი 36). მარილიანი ნიადაგის მეორე პრობლემა ისაა, რომ ნატრიუმი და კიდევ რამდენიმე იონი მცენარეებისთვის მომწამვლელია, როცა მათი კონცენტრაცია შედარებით მაღალია. ფესვის უჯრედების სელექტიურად გამტარი მემბრანები აბრკოლებენ ყველაზე მავნე იონების შეწოვას, მაგრამ ეს მხოლოდ ართულებს ხსნარებით მდიდარი ნიადაგიდან წყლის მიღების პრობლემას. ბევრი მცენარე ნიადაგის ზომიერ მარილიანობას პასუხობს იმით, რომ გამოყოფს ხსნარებს, რომლებიც მაღალი კონცენტრაციისადმი ამტანი არიან. ძირითადად ესაა ორგანული ნაერთები, რომლებიც უჯრედების წყლის პოტენციალს ნიადაგის ხსნარზე უფრო ნეგატიურად ინარჩუნებს და ამასთან, მარილის ტოქსიკურ რაოდენობას არ ატარებს. მიუხედავად ამისა, მცენარეთა უმრავლესობა მარილის სტრესის პირობებში დიდხანს ვერ იარსებებს. გამონაკლისს წარმოადგენს ჰალოფიტები, მარილისადმი ამტანი მცენარეები, ისეთი ადაპტაციებით, როგორიცაა მარილის ჯირკვლები. ეს გლანდები მარილს ფოთლის ეპიდერმისის გავლით გარეთ გაისვრის.

სითბური სტრესი

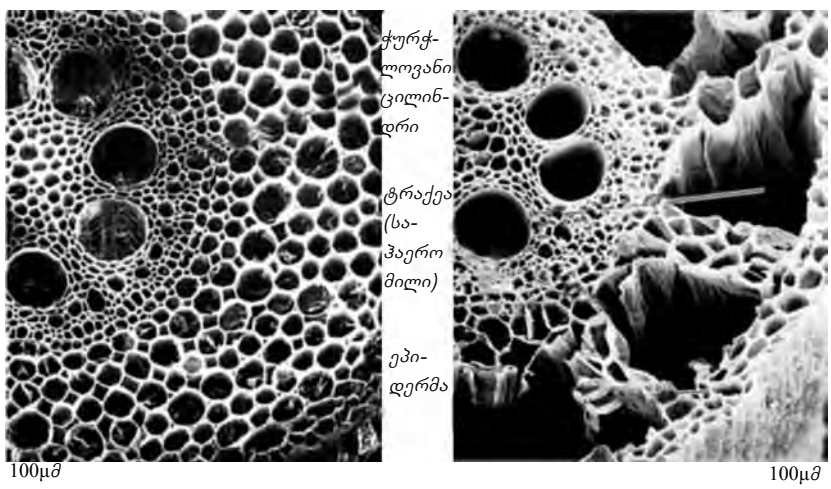
ზედმეტმა სიცხემ შეიძლება ზიანი მიაყენოს და ბოლოს მოკლას მცენარე მისი ფერმენტების დენატურაციით ან მისი მეტაბოლიზმის სხვაგვარად დაზიანებით. ტრანსპირაციის ერთ-ერთი ფუნქციაა ევაპორაციული გაგრილება. მაგალითად, თბილ დღეს ფოთლის ტემპერატურა შეიძლება იყოს 3-10°C-ით დაბალი ჰაერის ტემპერატურაზე. რასაკვირველია, წყლის დეფიციტს ბევრ მცენარეში ცხელი და მშრალი ამინდიც იწვევს. ამ სტრესის საპასუხოდ ბაგეების ხვრელის ჩაკეტვა წყალს ზოგავს, მაგრამ ამას ევაპორაციული გაგრილება ეწირება. ეს დილემა ერთ-ერთი მიზეზია იმისა, რომ ძალზე ცხელ, მშრალ დღეები ასე ბევრი მცენარე იღუპება.

მცენარეთა უმრავლესობას აქვს დამატებითი პასუხი, რომელიც მათ სითბური სტრესის გადატანაში ეხმარება. გარკვეული ტემპერატურის – ზომიერი კლიმატის მცენარეთა უმრავლესობისთვის დაახლოებით 40°C-ის ზემოთ, მცენარის უჯრედები იწყებენ შედარებით დიდი რაოდენობით სპეციალური ცილების, სახელად სითბური შოკის ცილების სინთეზს. მკვლევრებმა ეს პასუხი სითბური სტრესის მქონე ცხოველებსა და მიკროორგანიზმებშიც აღმოაჩინეს. მაგალითად, სითბური შოკის ცილებია ჩაპერონები, რომლებიც სტრესს გადარჩენილ უჯრედებში დროებითი შემფუთველის როლს ასრულებენ და სხვა ცილების მათ ფუნქციურ ფორმებში ფოლდინგს უწყობენ ხელს (იხ. თავი 5). სითბური შოკის ცილების როლში მყოფი ეს მოლეკულები, სავარაუდოდ მოიცავენ ფერმენტებს და სხვა ცილებს და ხელს უწყობენ დენატურაციის პრევენციას.

სიცივის სტრესი

ერთ-ერთი პრობლემა, რომელსაც გარემოს ტემპერატურის დაცემისას აწყდებიან მცენარეები, არის ცვლილება უჯრედის მემბრანების თხევად შემადგენლობაში. გაიხსენეთ მე-7 თავიდან, რომ ბიოლოგიური მემბრანა წარმოადგენს თხევად მოზაიკას, სადაც ცილები და ცხიმები ლატერალურად გადაადგილდება მემბრანის შრეში. როდესაც მემბრანა გრილდება კრიტიკულ გრადუსამდე, იგი კარგავს თხევადობას, რადგანაც ცხიმები კრისტალირებულ სტრუქტურებში იჭედება. ეს ცვლის ხსნარის ტრანსპორტს მემბრანის გავლით და ასევე უარყოფითად მოქმედებს მემბრანის ცილების ფუნქციონირებაზე. მცენარე სივიცის სტრესზე რეაგირებს თავის მემბრანებში ცხიმების შემადგენლობის შეცვლით. მაგალითად, მემბრანის ცხიმების წილი იზრდება უჯერ ცხიმოვან მჟავებში, რომელთა ფორმაც კრისტალების ფორმირების შეფერხებით, დაბალ ტემპერატურაზე თხევადობას უნარჩუნებს მემბრანებს **(სურათი 7.5 ბ)**. მემბრანის ასეთი მოლეკულური მოდიფიკაცია მოითხოვს დროს რამდენიმე საათიდან რამდენიმე დღემდე, რაც ერთ-ერთი მიზეზია იმისა, რომ მკვეთრად აციება ზოგადად, მცენარეებისთვის უფრო სტრესულია, ვიდრე ჰაერის ტემპერატურის თანდათანობით დაცემა, რაც სეზონურად ხდება.

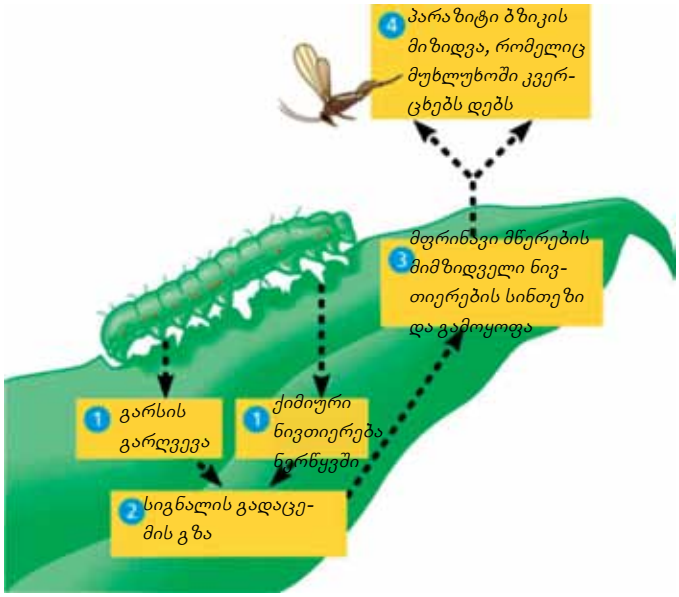
სივიცის სტრესის უფრო მძიმე ფორმაა გაყინვა. ნულს ქვემოთ ტემპერატურაზე მცენარეთა უმრავლესობის უჯრედის კედლებზე და უჯრედშორის ადგილებში ფორმირდება ყინული. როგორც წესი, ბუნებაში არსებულ აგრილების სიჩქარის პირობებში ციტოზოლი არ იყინება, რადგანაც იგი შეიცავს მეტ გახსნილ ნივთიერებას, ვიდრე უჯრედის გარსში არსებული ყველაზე გაზავებული ხსნარი, და გახსნილი ნივთიერებები დაბლა სწევენ ხსნარის გაყინვის ტემპერატურას. უჯრედის გარსში ყინულის ფორმირებით გამოწვეული თხევადი წყლის შემცირება ასუსტებს უჯრედშორისი წყლის პოტენციალს, რაც ციტოპლაზმიდან წყლის გადინებას იწვევს. ამის გამო, ციტოპლაზმაში იონური მარილების კონცენტრაციის ზრდა მავნებელია და შეუძლია უჯრედის სიკვდილის გამოწვევა. უჯრედის გადარჩენა მეტწილად დამოკიდებულია იმაზე, თუ რამდენად გამძლეა იგი გაუწყლოვანებისადმი (დეჰიდრატაციისადმი). იმ არეალის მცენარეებს, სადაც მკაცრი ზამთარი იცის, განსაკუთრებული ადაპტაციის უნარი აქვთ, რაც მათ ყინვის სტრესის გადატანაში ეხმარება. მაგალითად, ზამთრის დაწყებამდე ბევრი ყინვის ამტანი სახეობის მცენარის უჯრედები ზრდიან გარკვეული გახსნილი ნივთიერებების, მაგალითად, შაქრის ციტოპლაზმურ დონეებს, რომლებიც უკეთ ეგუებიან მაღალ კონცენტრაციებს და უჯრედშორისი გაყინვისას წყლის დაკარგვის შემცირებას უწყობენ ხელს.



(ა) საკონტროლო ფესვი (აერაციის გავლენის ქვეშ)

(ბ) ექსპერიმენტული ფესვი (აერაცია არ არის)

▲ *სურათი 39.28* ***სიმინდის ფესვების განვითარებითი რეაგირება წყლით დატბორვასა და ჟანგბადის ნაკლებობაზე.*** *(ა) აერირებულ ჰიდროპონულ გარემოში ჩაზრდილი საკონტროლო ფესვის განივი ნაწილი. (ბ) არააერირებულ ჰიდოპონულ გარემოში ჩაზრდილი ექსპერიმენტული ფესვი. ეთილენით სტიმულირებული აპოპტოზი (უჯრედის დაპროგრამებული სიკვდილი) ქმნის საჰაერო მილაკებს (SEMs).*



▲ *სურათი 39.29* ***სიმინდის ფოთოლი „იწვევს“ პარაზიტ კრაზანას.*** *თავდაცვითი რეაქცია მრავალრიცხოვან მცენარეებით მკვებავა მუხლუხოებზე*

კონცეფცია ცისტი 39.4

1. სითბური გამოსახულება ობიექტის მიერ გამოსხივებული სითბოს ფოტოსურათია. მკვლევრები მცენარეთა სითბურ გამოსახულებებს იმ მუტანტების გამოჯვნისთვის იყენებენ, რომლებიც ზედმეტად გამოყოფენ აბსციზის მჟავას. მოიყვანეთ მიზეზი, რატომაა ჩვეულებრივ, არასტრესულ პირობებში ეს მუტანტები ველური მცენარეებზე თბილი.
2. კომერციული სათბურის თანამშრომელმა აღმოაჩინა, რომ გასასვლელთან უფრო ახლოს განლაგებულ ქრიზანთემებს უფრო მოკლე ღერო აქვთ, ვიდრე მაგიდის შუაში მოთავსებულებს. ახსენით

კონცეფცია 39.5

მცენარეები თავს იცავენ მცენარეჭამიებისა და პათოგენებისგან

მცენარეები იზოლირებულად არ არსებობენ. ისინი ურთიერთობენ იმავე მიდამოს სხვა სახეობებთან, მაგალითად, მიკორიზაში მცენარეების ურთიერთობა სოკოებთან (იხ. სურათი 37.12) ან დამმტვერავებთან (იხ. სურათი 30.13) ორმხრივად სასარგებლოა. თუმცა უმეტეს შემთხვევაში მცენარეთა ურთიერთქმედებას სხვა ორგანიზმებთან მცენარეებისთვის სარგებლობა არ მოაქვს. როგორც პირველადი მწარმოებლები, მცენარეები საკვების ქსელების ძირითად საფუძველს შეადგენენ და უამრავი მცენარის მჭამელი (მცენარეჭამია) ცხოველის თავდასხმას განიცდიან. მცენარე ინფიცირდება უამრავი პათოგენური ვირუსით, ბაქტერით და სოკოთი, რომლებსაც მცენარის ქსოვილების დარღვევა ან მისი მოკვლაც კი შეუძლიათ. მცენარეები ეწინააღმდეგებიან ამ საფრთხეებს თავდაცვითი სისტემებით, რაც აშინებს მცენარეჭამიებს ან ებრძვის იმ პათოგენებს, რომლებიც მაინც ახერხებენ მცენარის დაინფიცირებას.

მცენარეჭამიებისგან თავის დაცვა

მცენარეჭამია – ცხოველი, რომელიც იკვებება მცენარეებით, არის სტრესი, რომელიც მცენარეს ემუქრება ნებისმიერ ეკოსისტემაში. მცენარეები ეწინააღმდეგებიან ბალახის ჭამას როგორც ფიზიკური (მაგ. ეკლები), ასევე ქიმიური (მაგ. უგემური ან შხამიანი ნივთიერებების გამოყოფა) დამცავებით. მაგალითად, ზოგიერთი მცენარე გამოყოფს canavanine-ად წოდებულ უჩვეულო ამინომჟავას, რომლის სახელი წარმოდგება მისი ერთ-ერთი წყაროდან – jackbean-სგან (Canavalia ensiformis). Canavanine ჰგავს არგინინს – ერთ-ერთს იმ ოცი ამინომჟავადან, რომელსაც ორგანიზმი აერთიანებს თავის ცილებთან. თუ მწერი Canavanine-ის შემცველ მცენარეს შეჭამს, მოლეკულა არგინინის ნაცვლად შეერწყმება მწერის ცილებს. იმის გამო, რომ canavanine საკმაოდ განსხვავდება არგინინისგან საიმისოდ, რომ უარყოფითად იმოქმედოს სტრუქტურაზე და, შესაბამისად, ცილების ფუნქციონირებაზე, მწერი იღუპება.

ზოგიერთი მცენარე მტაცებელ ცხოველებსაც კი „უხმობს“, რომ გარკვეული ბალახისმჭამელი მცენარეებისგან თავის დაცვაში დაიხმაროს. მაგალითად, მწერი სახელად პარაზიტოიდი კრაზანა, კვერცხს თავისი მსხვერპლის ორგანიზმში დებს, მაგალითად, მუხლუხოს ორგანიზმში, რომლებიც მცენარეებით იკვებება. კვერცხი მუხლუხოში იჩეკება და მატლი შიგნიდან გამოჭამს ამ ორგანულ სათავსოს. მცენარე, რომელსაც ხელს აძლევს მცენარეჭამია, მუხლუხოების განადგურება, ამ დრამაში აქტიურ როლს თამაშობს. მუხლუხოს მიერ დაზიანებული ფოთოლი გამოყოფს აქროლად ნივთიერებას, რომელიც პარაზიტოიდ კრაზანას იზიდავს. მცენარის ამ პასუხს იწვევს ფოთლის ჭამისას მუხლუხოს მიერ მიყენებული ფიზიკური ზიანისა და მუხლუხოს ნერწყვის სპეციფიკური ნივთიერების კომბინაცია (სურათი 39.29).

აქროლადმა მოლეკულებმა, რომლებსაც მცენარე მცენარეჭამიას მიერ მიყენებული ზიანის საპასუხოდ გამოყოფს, შეიძლება ასევე იმოქმედოს, როგორც „წინასწარი გაფრთხილების სისტემამ“ იმავე სახეობის ახლომდებარე მცენარეებისთვის. ობობის ტკიპებით დაინფიცირებული ლიმური ლობიოს მცენარე გამოყოფს აქროლად ქიმიკატებს, რომლებიც თავდასხმის „ამბავს“ ატყობინებს ირგვლივ ლიმური ლობიოს არაინფიცირებულ მცენარეებს. ამ აქროლადი ნივთიერებების საპასუხოდ არაინფიცირებული ლიმური ლობიოს ფოთლები ააქტივებენ თავდაცვით გენებს. ექსპერიმენტებისას მექანიკურად დაზიანებული ფოთლებიდან აქროლებულ ნივთიერებებს იგივე ეფექტი არ აქვთ. დაინფიცირების შედეგად აქროლებული ნივთიერებებით გააქტიურებული გენები

საკმაოდ ჰგვანან ჯასმონმჟავის (მნიშვნელოვანი მოლეკულა მცენარეების დასაცავად) ზემოქმედებით გამოყოფილ გენებს. ამ გენების გააქტივების შედეგად, არაინფიცირებული მეზობლები ნაკლებად მგრძნობიარენი ხდებიან ობობის ტკიპებისადმი და უფრო მიმზიდველები სხვა სახეობის ტკიპისთვის, რომელიც ობობის ტკიპებზე ნადირობს.

პათოგენებისგან თავდაცვა

ინფექციისგან მცენარის პირველადი თავდაცვის ხაზი არის მცენარის „ქერქის“ ფიზიკური ბარიერი, მცენარის პირველადი ორგანიზმის ეპიდერმისი და მცენარის მეორადი ორგანიზმის პერიდერმი **(სურათი 35.18)**. თუმცა თავდაცვის პირველი სისტემა შეუღწევადი არ არის. ვირუსები, ბაქტერიები, სოკოს სპორები და ჰიფები მაინც აღწევენ მცენარეში დაზიანებებისა და ეპიდერმისში ისეთი ბუნებრივი ფორების საშუალებით, როგორიცაა ბაგეების ხვრელი. პათოგენის შეჭრისთანავე მცენარე იწყებს ქიმიურ თავდასხმას, როგორც მეორე ხაზის თავდაცვას, რაც კლავს პათოგენს და ხელს უშლის მისი ინფექციის უბნიდან გავრცელებას. ამ მეორე თავდაცვით სისტემას აძლიერებს მცენარის მემკვიდრეობით მიღებული უნარი, ამოიცნოს გარკვეული პათოგენები.

გენი გენის ამოსაცნობად

მცენარეები ზოგადად რეზისტენტულები არიან პათოგენთა უმრავლესობისადმი. ეს იმიტომ, რომ მცენარეს აქვს უნარი, ამოიცნოს შემოჭრილი პათოგენები და შემდეგ აამუშავოს წარმატებული თავდაცვითი მექანიზმი. საპირისპირო შემთხვევაში წარმატებული პათოგენები დაავადებას იმიტომ იწვევენ, რომ მათ ამოცნობას მცენარე ვერ ახერხებს ან ისინი გადალახავენ მასპინძლის თავდაცვის მექანიზმებს. პათოგენებს, რომელთა წინააღმდეგაც მცენარეს უმნიშვნელო სპეციფიკური დაცვა აქვს, ვირულენტური ეწოდება. ისინი გამონაკლისებს წარმოადგენენ, რადგან ისინი რომ არ ყოფილიყვნენ, მასპინძლები და პათოგენები ერთად დაიღუპებოდნენ. ერთგვარი „კომპრომისული“ ურთიერთობა ჩამოყალიბდა მცენარეებსა და მათი პათოგენების უმრავლესობას შორის. ასეთ შემთხვევებში პათოგენს საკმარისი წვდომა აქვს თავისი მასპინძლისადმი, რომ არსებობის საშუალება მისცეს სერიოზულად დაზიანების ან მოკვლის გარეშე. პათოგენების იმ სახეობებს, რომლებიც მხოლოდ ზომიერად აზიანებენ, მაგრამ არ კლავენ მასპინძელ მცენარეს, არავირულენტური ეწოდება.

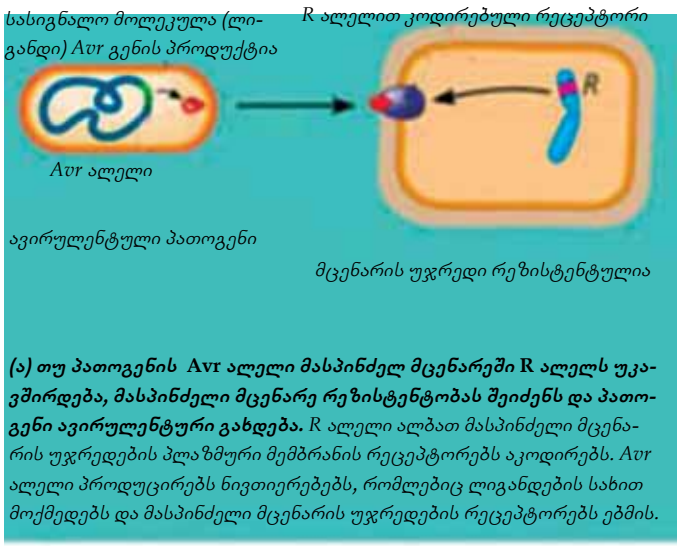
გენი გენის ამოსაცნობად არის მცენარეების დაავადებათა მიმართ რეზისტენტობის ფართოდ გავრცელებული ფორმა, როდესაც ხდება პათოგე-ნურად შეცვლილი მოლეკულების ამოცნობა იმ ცილების მიერ, რომლებიც სპეციფიკური მცენარის დაავადებების მიმართ რეზისტანტული (R) გენების პროდუქტებს წარმოადგენენ. არსებობს უამრავი პათოგენი და მცენარეებსაც უამრავი (R) გენი აქვთ. მაგალითად, არაბიდოპსისს, სულ ცოტა, რამდენიმე ასეული გენი აქვს. R ცილა ჩვეულებრივ სცნობს მხოლოდ ერთ შესაბამის პათოგენ მოლეკულას, რომელიც ავირულენტური (Avr) გენითაა კოდირებული. ბევრი Avr ცილა პათოგენეზში აქტიურ როლს თამაშობს და სავარაუდოდ მასპინძლის მეტაბოლიზმს პათოგენის სასარგებლოდ მიმართავს. ის, როგორ ფუნქციონირებენ და ვითარდებიან R ცილები, ამჟამად ინტენსიური კვლევის საგანია. უმარტივეს ბიოქიმიურ მოდელში (რეცეპტორ-ლიგანდის მოდელი), R ცილა ფუნქციონირებს, როგორც მცენარის რეცეპტორი მოლეკულა, რომელიც სწორ შესაბამის Avr ცილასთან დაკავშირებისას წინააღმდეგობას იწვევს **(სურათი 39.30)**.

თუ მასპინძელ მცენარეს არ აქვს R გენი, რომელიც პათოგენის Avr გენთან ურთიერთქმედებს, მაშინ პათოგენი შეიძლება მოერიოს მცენარეს და მოკლას. „გენი გენის ამოსაცნობად“ ალტერნატიული მოდელის მიხედვით, რომელსაც „დაცვის“ ჰიპოთეზა ეწოდება, R ცილა ფუნქციონირებს, როგორც მცენარის სხვა ცილებზე მეთვალყურეობის სისტემა, რომლებიც განიცდიან Avr ცილებით გამოწვეულ ქმედით ან სტრუქტურულ ცვლილებებს. განურჩევლად მონაწილე ზუსტი მექანიზმისა, R ცილების მიერ პათოგენურად შეცვლილი მოლეკულების ამოცნობა სასიგნალო გადამცემი გზის ამოქმედებას იწვევს, რაც დაინფიცირებული მცენარის ქსოვილში თავდაცვით რეაქციას განაპირობებს. ეს თავდაცვა მოიცავს როგორც ინფექციის უბანზე ლოკალიზებული რეაქციის გაფართოებას, ასევე მთლიანი მცენარის უფრო ზოგად სისტემურ პასუხს.

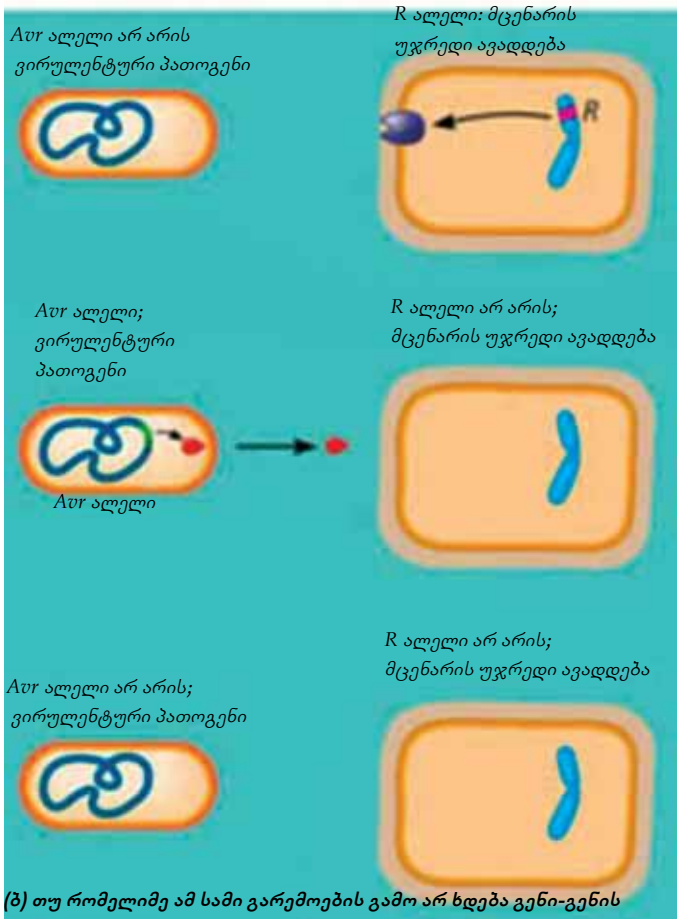
მცენარის პასუხი პათოგენების შემოტევაზე

პათოგენებისადმი სპეციფიური Avr–R ურთიერთქმედებისგან განსხვავებით, რაც აკონტროლებს დაავადებებისადმი მცენარის რეზისტენტობას პათოგენების მხოლოდ ვიწრო ჯგუფისადმი (კერძოდ, ვირუსები, რომლებიც შეიცავენ შესაბამის Avr ალელებს), აქტივატორებად წოდებული მოლეკულები უფრო ზოგადი ტიპის დაცვით იმუნურ პასუხს იწვევენ. ოლიგოსაქარინები, რომელიც წარმოიქმნება უჯრედის გარსის დაზიანების შედეგად გამოთავისუფლებული ცელულოზის ფრაგმენტებიდან, აქტივატორების (ელისიტორების) ერთ-ერთი ძირითადი ტიპია. ელისიტორები ასტიმულირებენ ანტიმიკრობული ნივთიერების გამოყოფას, რომელთაც ფიტოალექსინები ეწოდებათ. ინფექცია ასევე ააქტივებს გენებს, რომლებიც გამოიმუშავებენ **PR** ცილებს (პათოგენეზთან დაკავშირებულ). ამ ცილებიდან ზოგიერთი ანტიმიკრობულია, მაგალითად, ბაქტერიის უჯრედის გარსის მოლეკულებს ესხმის თავს. სხვები შეიძლება მოქმედებდნენ, როგორც სიგნალი, რომელიც ინფექციის „ახალ ამბავს“ ავრცელებს ახლომდებარე უჯრედებში. ინფექცია ასევე ასტიმულირებს უჯრედის გარსის მოლეკულების გადამკვეთ კავშირებს და ლიგნინის ჩაშენებას – პასუხს, რომელიც ქმნის ადგილობრივ ბარიკადას მცენარის სხვა ნაწილებში პათოგენის გავრცელების შესაფერხებლად.

თუ პათოგენი არის ავირულენტური და მას საფუძვლად უდევს R–Avr წყვილი, მაშინ ადგილობრივი დაცვითი პასუხი უფრო მძაფრია და ცნობილია, როგორც ზემგრძნობიარე პასუხი (შემოკლ. **HR**). ხდება ფიტოალექსინებისა და ცილების გაძლიერებული გამოყოფა და ინფექციის „ჰერმეტირების/



(ა) თუ პათოგენის Avr ალელი მასპინძელ მცენარეში R ალელს უკავშირდება, მასპინძელი მცენარე რეზისტენტობას შეიძენს და პათოგენი ავირულენტური გახდება. *R ალელი ალბათ მასპინძელი მცენარის უჯრედების პლაზმური მემბრანის რეცეპტორებს აკოდირებს. Avr ალელი პროდუცირებს ნივთიერებებს, რომლებიც ლიგანდების სახით მოქმედებს და მასპინძელი მცენარის უჯრედების რეცეპტორებს ებმის.*



(ბ) თუ რომელიმე ამ სამი გარემოების გამო არ ხდება გენი-გენის ამოცნობა, პათოგენი ვირულენტური იქნება და დაავადება განვითარდება.

▲ *სურათი 39.30* ***მცენარეების გენი-გენის რეზისტანცია პათოგენების მიმართ: რეცეპტორ ლიგანდის მოდელი.***

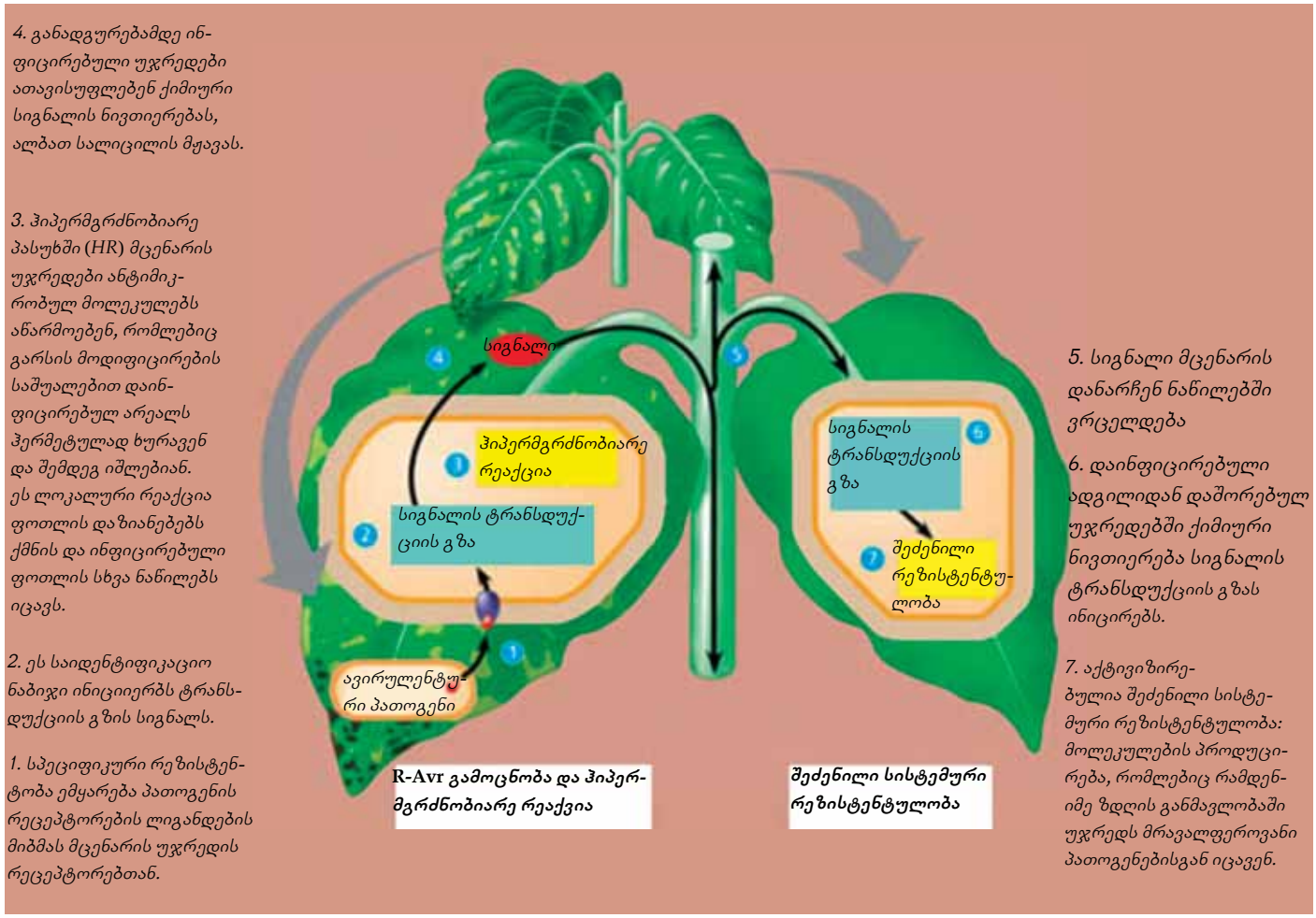
იზოლირების“ პასუხიც უფრო ეფექტურია. მას შემდეგ, რაც ინფექციის უბანზე უჯრედები აიმაღლებენ ქიმიურ დაცვას და მოახდენენ ამ უბნის ჰერმეტირებას, ისინი თავს ინადგურებენ. HR-ის შედეგი შეგვიძლია ვნახოთ ფიზიკური დაზიანების სახით ფოთოლზე ან სხვა ინფიცირებულ ორგანოზე. როგორი „ავადმყოფიც“ არ უნდა ჩანდეს ასეთი ფოთოლი, იგი მაინც გადარჩება და მისი დაცვითი პასუხი მომავალში დაეხმარება მცენარის დანარჩენი ნაწილების დაცვას (სურათი 39.31).

სისტემური შეძენილი რეზისტენტობა

ზემგრძნობიარე პასუხი, როგორც ზემოთ შეიტყვეთ, ლოკალიზებული და სპეციფიკურია. იგი შემაკავებელი რეაქციაა, რომელსაც საფუძვლად უდევს „გენი გენის ამოცნობა“ (R–Avr) მასპინძელსა და პათოგენს შორის. ამის მიუხედავად, დაცვითი პასუხი ასევე მოიცავს ქიმიური სიგნალების გამოყოფას, რომლებიც ინფექციის შესახებ „განგაშს ტეხს“ მთელი მცენარის მასშტაბით. ინფექციის უბნიდან გამოყოფილი განგაშის ჰორმონები მთელ მცენარეს გადაეცემა და ფიტოალექსინებისა და PR ცილების გამომუშავებას იწვევს. ეს პასუხი, რომელსაც სისტემური შეძენილი რეზისტენტობა (**SAR**) ეწოდება, არასპეციფიკურია და მცენარეს სხვადასხვა პათოგენებისგან მუდმივი დაცვით უზრუნველყოფს (სურათი 39.31).

სისტემური შეძენილი რეზისტენტობის (SAR) გააქტივებაზე პასუხისმგებელი ერთ-ერთი ეფექტური ჰორმონი არის სალიცილმჟავა. ამ ნაერთის მოდიფიცირებული ფორმა – აცეტილსალიცილმჟავა ასპირინის აქტიური ინგრედიენტია. საუკუნეების წინ ასპირინი იყიდებოდა, როგორც ტკივილგამაყუჩებელი საშუალება. ზოგიერთმა კულტურამ ისწავლა, რომ ტირიფის ხის (*Salix*) ქერქის დაღეჭვა კბილის ან თავის ტკივილს აყუჩებდა. სისტემური შეძენილი რეზისტენტობის აღმოჩენით ბიოლოგებმა ბოლოს და ბოლოს გაარკვიეს მცენარეებში სალიცილმჟავის ერთ-ერთი ფუნქცია. როგორც ჩანს, ასპირინი ბუნებრივი მედიკამენტია მცენარეებში, რომლებიც გამოიმუშავებენ მას, მაგრამ მისი ეფექტი სრულებით განსხვავდება წამლის სამკურნალო მოქმედებისგან ადამიანებში.

მცენარეთა ბიოლოგები, რომლებიც იკვლევენ დაავადებებისადმი რეზისტეტობას და მცენარეთა სხვა ევოლუციურ ადაპტაციებს, სიღრმისეულად სწავლობენ, როგორ პასუხობს მცენარე შიდა და გარე გამაღიზიანებლებს. ეს მეცნიერები, ასევე სხვა საკითხებზე მომუშავე დანარჩენი ბოტანიკოსები და მილიონობით სტუდენტი, რომლებიც ბიოლოგიურ კურსებზე მცენარეებზე ექსპერიმენტებს ატარებენ, ბიოსფეროს მკვებავი მწვანე ორგანიზმების მიმართ ადამიანთა ცნობისმოყვარეობის მრავალსაუკუნოვან ტრადიციას აგრძელებენ.



▲ *სურათი 39.31* **დაცვითი რეაქცია ავირულენტურ პათოგენებზე.**

კონცეპტის ტესტი 39.5

1. მცენარეებით მკვებავი მწერები მექანიკურად აზი-ანებენ მცენარეებს და ამცირებენ ფოტოსინთე-ზისთვის საჭირო ფოთლების ზედაპირის ფართო-ბს. გარდა ამისა, ეს მწერები მცენარეებს უფრო დაუცველებს ხდიან პათოგენების შემოტევისადმი. თქვენი აზრით, რატომ?
2. მეცნიერმა აღმოაჩინა, რომ ქარიან ადგილზე მოშე-ნებული მცენარეები უფრო მიდრეკილნი არიან მწერების გამო დეფოლიაციისკენ, ვიდრე დაცულ ადგილზე გაზრდილი იგივე ჯიშის მცენარეები. წა-მოაყენეთ ამ დაკვირვების მიზეზების თქვენეული ვარაუდი.

39-ე თავის შემოწმება

ძირითადი კონცეფციების შემოწმება

კონცეფცია 39.1

სასიგნალო გადამცემი გზა აკავშირებს გამაღიზიანებლის რეცეპციას პასუხთან

- **რეცეპცია** შიდა და გარე გამაღიზიანებლებს/სიგნალებს აფიქსირებენ რეცეპტორები, ცილები, რომლებიც იცვლებიან სპეციფიკური გამაღიზიანებლების პასუხად.
- **ტრანსდუქცია** მეორადი მესენჯერები გადასცემენ და ავრცელებენ სიგნალს უჯრედის შიგნით რეცეპტორებიდან ცილებზე, რაც იწვევს სპეციფიკურ პასუხს.
- **პასუხი** სტიმულაციაზე პასუხი, როგორც წესი, გულისხმობს ფერმენტების გააქტივებას ფერმენტებისთვის mRNA-ს ტრანსკრიპციის სტიმულირების (ტრანსკრიპციული რეგულაცია) ან არსებული ფერმენტების მოლეკულების გააქტიურების გზით (ცილების პოსტტრანსლაციური მოდიფიკაცია).

კონცეფცია 39.2

მცენარეთა ჰორმონები დიდ როლს თამაშობენ ზრდის, განვითარების და გამაღიზიანებლებზე რეაგირების კოორდინაციაში

- **მცენარეთა ჰორმონების აღმოჩენა** მკვლევრებმა აუქსინი აღმოაჩინეს მას შემდეგ, რაც ამოიცნეს ნივთიერება, რომელიც პასუხისმგებელია ფოტოტროპიზმის პროცესში სიგნალის დაბლა, კალეოპტილების გავლით, წვეროდან დაგრძელების უბნებში გადაცემაზე.
- **მცენარის ჰორმონებს გამოკვლევა** აუქსინი, რომელიც ძირითადად ამონაყარის კენწრულ მერისტემაში გამომუშავდება, ასტიმულირებს უჯრედების დაგრძელებას სხვადასხვა მიზნობრივ ქსოვილში. ციტოკინინები, რომლებიც გამოიყოფა ისეთ აქტიურად მზარდ ქსოვილებში, როგორიცაა ფესვები, ბუტკო, და ნაყოფი, ასტიმულირებენ უჯრედების გაყოფას, ხოლო გიბერელინები, რომლებიც გამომუშავდება ფესვებსა და ნედლ ფოთლებში – ფოთლებისა და ღეროს ზრდას. ბრაზინოსტეროიდები, რომლებიც ქიმიურად უახლოვდებიან ცხოველების სქესობრივ ჰორმონებს, უჯრედების სიგრძეში ზრდას და გაყოფას იწვევენ. აბსციზის მჟავა ახანგრძლივებს თესლის მოსვენების პერიოდს. ეთილენი ხელს უწყობს ხილის დამწიფებას.
- **სისტემათა ბიოლოგია და ჰორმონების ურთიერთქმედება** ჰორმონებსა და მათ სასიგნალო გადამცემ გზებს შორის ურთიერთქმედება ართულებს იმის წინასწარმეტყველებას, რა გავლენას მოახდენს მცენარეზე გენეტიკური მანიპულაცია. სისტემათა ბიოლოგია ცდილობს, მოიპოვოს ამომწურავი ცოდნა მცენარეების შესახებ, რაც მათ მცენარის ფუნქციების წარმატებით მოდელირების საშუალებას მისცემს.

კონცეფცია 39.3

სინათლეზე რეაგირებას კრიტიკული მნიშვნელობა აქვს მცენარისათვის

- **ლურჯი სინათლის ფოტორეცეპტორები** სხვადასხვა ლურჯი სინათლის ფოტორეცეპტორები აკონტროლებენ ჰიპოკოტილის დაგრძელებას, ბაგეების ხვრელების გახსნას და ფოტოტროპიზმს.
- **ფიტოქრომები, როგორც ფოტორეცეპტორები** ფიტოქრომები არსებობენ ორ ფოტოშექცევად მდგომარეობაში, Pr-ის Pfr–ად გარდაქმნით, რაც იწვევს ბევრ განვითარებით პასუხს.
- **ბიოლოგიური საათი და ცირკადული რიტმი** უწყვეტი ცირკადული ციკლი დაახლოებით 24 საათს გრძელდება, თუმცა შეიძლება მოიმართოს ზუსტად 24 საათიან პერიოდზე დღე-ღამის ციკლის საშუალებით.
- **სინათლის ეფექტი ბიოლოგიურ საათზე** ფიტოქრომების კონვერსია ემთხვევა მზის ამოსვლას და ჩასვლას, ანუ საათზე გარემოს გამაღიზიანებლები მოქმედებენ.
- **ფოტოპერიოდულობა და პასუხი წელიწადის დროებზე** ზოგიერთი განვითარებითი პროცესი, მათ შორის მცენარეთა ბევრი სახეობის აყვავება მოითხოვს გარკვეულ ფოტოპერიოდს. მაგალითად, ღამის კრიტიკული სიგრძე ყვავილობისთვის საჭირო სიბნელის საათების რაოდენობის მინიმუმს (მოკლე დღის მცენარეები), ან მაქსიმუმს (გრძელი დღის მცენარეები) განსაზღვრავს.

კონცეფცია 39.4

მცენარეები სინათლის გარდა უამრავ სხვა გამაღიზიანებელზე რეაგირებენ

- **გრავიტაცია** მცენარის რეაქციას გრავიტაციაზე (მიზიდ-

ულობაზე) გრავიტროპიზმი ეწოდება. ფესვები ავლენენ დადებით გრავიტროპიზმს, ხოლო ღერო ავლენს უარყოფით გრავიტროპიზმს. მცენარეებს მიზიდულობის აღმოჩენაში შეიძლება სპეციალიზებულ პლასტიდები – სტატოლითები ეხმარებოდნენ.

- **მექანიკური გამაღიზიანებელი** შეხებაზე საპასუხოდ ზრდას ტრიგმოტროფიზმი ეწოდება. ფოთლების სწრაფი მოძრაობა ნიშნავს ელექტროიმპულსების გადაცემას, რომელთაც მოქმედების პოტენციალი ეწოდება.
- **გარემოს სტრესები** გვალვის დროს მცენარეები წყლის დეფიციტს ტრანსპირაციის შემცირებით პასუხობენ. უჯრედების ფერმენტული განადგურება ქმნის საჰაერო მილაკებს, რომელიც მცენარეს ეხმარება წყლით დატბორვისას ჟანგბადის ნაკლებობის გადატანაში. მარილის სტრესს მცენარეები პასუხობენ მაღალი კონცენტრაციისადმი ამტანი ხსნარების გამოყოფით, რაც უჯრედების წყლის პოტენციალს ნიადაგის ხსნარისაზე უფრო ნეგატიურს ინარჩუნებს. სითბური შოკის ცილები მცენარეს სითბური სტრესის გადატანაში ეხმარება. მემბრანაში ცხიმების შემადგენლობის შეცვლა წარმოადგენს პასუხს სიცივის სტრესზე.

კონცეფცია 39.5

მცენარეები თავს იცავენ მცენარეჭამიებისა და პათოგენებისაგან

- **მცენარეჭამიებისგან თავდაცვა** ფიზიკური თავდაცვაში შედის ისეთი მორფოლოგიური ადაპტაციები (მაგ. ეკლები), ქიმიური დაცვა (მაგ. უგემური ან ტოქსიკური ნივთიერებები) და აქროლადი ნივთიერებების გამოყოფა, რომელიც იზიდავს სხვა ცხოველებს მცენარიჭამიების გასანადგურებლად.
- **პათოგენებისგან თავდაცვა** პათოგენი ავირულენტურია, თუ მას აქვს სპეციფიკური Avr გენი, რომელიც ემთხვევა შესაბამის R ალელს მასპინძელ მცენარეში. ზემგრძნობიარე პასუხი ავირულენტური პათოგენისადმი ახდენს ინფექციის იზოლირებას და კლავს როგორც პათოგენს, ასევე მასპინძელ უჯრებს ინფექციის კერის უბანში. სალიცილმჟავა არის სიგნალური მოლეკულა, რომელიც ააქტივებს სისტემურ შეძენილ რეზისტენტობას (SAR), ინფექციის თავდაპირველი კერიდან მოშორებული ორგანოების დაცვის საერთო პასუხს.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშეფასება

1. რომელი ჰორმონია არასწორად დაწყვილებული თავის ფუნქციასთან?
   ა. აუქსინი — ხელს უწყობს ღეროს ზრდას უჯრედების დაგრძელების გზით.
   ბ. ციტოკინინები — იწვევენ უჯრედის პროგრამირებულ სიკვდილს.
   გ. გიბერელინები — ასტიმულირებენ თესლის გაღივებას.
   დ. აბსციზის მჟავა — ახანგრძლივებს თესლის მოსვენების პერიოდს.
   ე. ეთილენი — აბრკოლებს უჯრედების დაგრძელებას.
2. ჩამოთვლილთაგან, რომელი არ არის სასიგნალო გადამცემი გზის ტიპური კომპონენტი?
   ა. მეტი სიგნალის გამომუშავება;
   ბ. მეორადი მესენჯერის, მაგ. cGMP-ის გამომუშავება;
   გ. სპეციფიკური ცილების ექსპრესია;
   დ. პროტეინკინაზას გააქტიურება;
   ე. ტრანსკრიპციული ფაქტორების ფოსფორილირება;
3. ხის გადანაჭერზე ხშირად ამოიყრება ყლორტები და კვირტები. თქვენი აზრით, მათი ამოყრის მასტიმულირებელი ქვემოთ ჩამოთვლილთაგან რომელი ჰორმონია?
   ა. აუქსინი;
   ბ. ციტოკინინები;
   გ. აბსციზის მჟავა;
   დ. ეთილენი;
   ე. გიბერელინები;
4. ჩამოთვლილთაგან, რომელი არ არის მჟავის მომატების ჰიპოთეზის ნაწილი?
   ა. აუქსინი ასტიმულირებს პროტონულ ტუმბოს უჯრედის მემბრანებში.
   ბ. დაწეული pH განაპირობებს ცელულოზურ მიკროფიბრილებს შორის გადამკვეთი კავშირების რღვევას.
   გ. გარსის სტრუქტურა/ქსოვილი დუნდება (უფრო პლასტიკური ხდება).
   დ. აუქსინით აქტივირებული პროტონული ტუმბო ასტიმულირებს უჯრედის გაყოფას მერისტემებად.
   ე. უჯრედის ტურგორული წნევა ჭარბობს უჯრედის მოდუნებული გარსის შემაკავებელ წნევას, ამიტომ უჯრედი შეიწოვს წყალს და სიგრძეში იზრდება.
5. აყვავების სიგნალი შეიძლება ნორმაზე ადრე წარმოიშვას გრძელი დღის მცენარეში, რომელსაც ექსპერიმენტის სახით დაანათეს;
   ა. შორეული წითელი სინათლე ღამით.
   ბ. წითელი სინათლე ღამით.
   გ. წითლი სინათლე და შემდეგ შორეული წითელი სინათლე ღამით.
   დ. შორეული წითელი სინათლე დღისით.
   ე. წითელი სინათლე დღისით.
6. როგორ შეიძლება მცენარემ უპასუხოს სითბურ სტრესს?
   ა. ფოთლებს მიმართავს მზისკენ ევაპორაციული გაგრილების ხელშესაწყობად.
   ბ. გამოჰყოფს ეთილენს, რომელიც კლავს ქერქის უჯრედებს და ქმნის საჰაერო მილაკებს ვენტილაციისთვის.
   გ. გამოიმუშავებს სალიცილმჟავას, რომელიც ასტიმული-

რებს სისტემურ შეძენილ რეზისტენტობას.
დ. გაზრდის უჯერი ცხიმოვანი მჟავების პროპორციას უჯრედის მემბრანებში მათი თხევადობის შესამცირებლად.
ე. გამოყოფს სითბური შოკის ცილებს, რომლებმაც შეიძლება დაიცვას მცენარის ცილები დენატურაციისგან.

7. თუ გრძელი დღის მცენარის კრიტიკული ღამის სიგრძე 9 საათია, ჩამოთვლილთაგან რომელი 24 საათიანი ციკლი შეუშლის ხელს აყვავებას?
ა. 16 საათიანი სინათლე/8 საათიანი სიბნელე;
ბ. 14 საათიანი სინათლე /10 საათიანი სიბნელე;
გ. 15.5 საათიანი სინათლე /8.5 საათიანი სიბნელე;
დ. 4 საათიანი სინათლე /8 საათიანი სიბნელე /4 საათიანი სინათლე /8 საათიანი სიბნელე;
ე. 8 საათიანი სინათლე /8 საათიანი სიბნელე /სინათლის გაელვება/8 საათიანი სიბნელე;

8. მცენარის სისტემურ შეძენილ რეზისტენტობაში სალიცილმჟავას შესაძლო როლია:
ა. პათოგენების უშუალო განადგურება.
ბ. მთელ მცენარეში თავდაცვის გააქტიურება ინფექციის გავრცელებამდე.
გ. ბაგეების ხვრელის დახურვა და ამგვარად პათოგენების შემოჭრის თავიდან აცილება.
დ. სითბური შოკის ცილების გააქტიურება.
ე. ჰიდროლიზური უჯრედებით ინფიცირებული ქსოვილის გაწირვა.

9. აუქსინი იწვევს უჯრედის გარსის მჟავად ქცევას, რაც გაანაპირობებს სწრაფ ზრდას, მაგრამ ამავე დროს ასტიმულირებს უჯრედების სტაბილურ, რძელვადიან დაგრძელებას. ყველაზე უკეთ რა ხსნის ამ ორმაგი ზრდის პასუხს?
ა. აუქსინი ებმის სხვადასხვა უჯრედებში სხვადასხვა რეცეპტორებს.
ბ. აუქსინის სხვადასხვა კონცენტრაციებს სხვადასხვა ეფექტი აქვს.
გ. აუქსინი მეორად მესენჯერს აიძულებს პრტოტონული ტუმბოების და გარკვეული გენების გააქტიურებას.
დ. ორმაგი ეფექტი გამოწვეულია ორი სხვადასხვა აუქსინისგან.
ე. სხვა ანტაგონისტური ჰორმონები ახდენს აუქსინის ეფექტების მოდიფიცირებას.

10. მეცნიერებს რომ აღმოეჩინათ არაბიდოპსისის მუტანტი, რომელიც არ ინახავს სახამებელს თავის პლასტიდებში, არამედ ექვემდებარება ნორმალურ გრავიტროპულ მოხრას, ფესვის გრავიტროპიზმის თანამედროვე გაგების რა ასპექტის ხელახლა შეფასება გახდებოდა საჭირო?
ა. აუქსინის როლი გრავიტროპიზმში.
ბ. კალცის რლი გრავიტროპიზმში.
გ. სტატოლითების როლი გრავიტროპიზმში.
დ. სინათლის როლი გრავიტროპიზმში.
ე. განსხვავებული ზრდის როლი გრავიტროპულ მოხრაში.

ევოლუციური კავშირი

კოევოლუცია ნიშნავს ურთიერთქმედებას ორ სხვადასხვა სახეობას შორის, რომლებიც მოქმედებენ ერთმანეთზე და ერთად ზემოქმედებენ ერთმანეთის ადაპტაციებზე. კოევოლუციის ამ კონტექსტში, წერილობით განმარტეთ მცენარესა და არავირულენტურ პათოგენს შორის ურთიერთობას.

მეცნიერული კვლევა

მცენარეთა ბიოლოგები ტროპიკულ ბუჩქზე თავდასხმისას მუხლუხოს ქცევამ დააინტერესა. მას შემდეგ, რაც მუხლუხო ფოთოლს შეჭამდა, იგი გამოტოვებდა უახლოეს ფოთლებს და უფრო მოშორებით ეტანებოდა სხვა ფოთოლს. მკვლევრებმა აღმოაჩინეს, რომ როდესაც მუხლუხო ფოთოლს ჭამდა, ახლომდებარე ფოთლები ქიმიურ ნივთიერებებს გამოყოფდნენ, რაც აფრთხობდა მწერს. ფოთლის მოგლეჯის შემთხვევაში კი უახლოესი ფოთლების შეჭმაში მათ ხელს არაფერი უშლიდა. ბიოლოგებმა ივარაუდეს, რომ დაზიანებული ფოთოლი გამოყოფდა ქიმიურ ნივთიერებას, რომელიც სიგნალს აძლევდა სხვა ფოთლებს. როგორ შეეძლოთ მკვლევრებს ამ ვარაუდის შემოწმება?

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

წინამდებარე თავზე დაყრდნობით დაწერეთ მოკლე თემა, სადაც განმარტავთ მინიმუმ სამ მაგალითს იმისა, როგორ გამოიყენება მცენარეთა კონტროლის სისტემების ცოდნა სოფლის მეურნეობაში ან მებაღეობაში.

ნაწილი

7 ცხოველების ფორმა და ფუნქციები



ინტერვიუ ერიკ ჯერვისთან

ერიკ ჯერვისი დიუკ უნივერსიტეტის სამედიცინო ცენტრის ასისტენტ პროფესორია. იგი სტუდენტებს ნეირომეცნიერებას ასწავლის და მომღერალი ფრინველების ვოკალური კომუნიკაციის მაგალითზე ტვინის ფუნქციებს იკვლევს. მისი კვლევის ძირითადი მოდელია ზებრისებრი ამადინა და სხვა მომღერალი ფრინველები. ერიკ ჯერვისი ნიუ-იორკში იზრდებოდა. სწავლობდა საშემსრულებლო ხელოვნების უმაღლეს სასწავლებელში, სადაც მოცეკვავის შესანიშნავი მონაცემები გამოავლინა. შემდგომში მოცეკვავის კარიერას სხვა გზა ამჯობინა და ჰანთერის კოლეჯში წამყვან საგნებად ბიოლოგია და მათემატიკა აირჩია. დოქტორანტურა როკფელერის უნივერსიტეტში მოლეკულური ნეირობიოლოგიისა და ცხოველების ქცევის მიმართულებითდაამთავრა. ამჯერად დოქტორი ჯარვისი მრავალი ჯილდოს მფლობელია, მათ შორის ეროვნული სამეცნიერო ფონდის მიერ ახალგაზრდა მეცნიერებისთვის დაწესებული უმაღლესი ჯილდოსი. კვლევისა და სტუდენტებითან მეცადინეობის გარდა, ის ცდილობს პირველი კურსების სტუდენტებში მეცნიერების მიმართ ინტერესის აღძვრასაც.

როგორ მიაღწიეთ სკოლაში წარმატებას და რამ განაპირობა თქვენი ინტერესების ჩამოყალიბება?

ჩემი მშობლები ერთმანეთს ადრე დაცილდნენ. ხშირად ძალიან გვიჭირდა, მაგრამ მხარდაჭერას ოჯახის ყველა წევრისგან ვგრძნობდი. დედა მამხნევებდა და სურდა, რომ მნიშვნელოვანი მიზნების მიღწევა დამესახა. ჩემი ოჯახის წევრები ძირითადად საშემსრულებლო ხელოვნებაში მოღვაწეობდნენ. ტრადიციების გაგრძელების მიზნით მოცეკვავეს კარიერა შევარჩიე. დავიწყე კლასიკური ბალეტით, შემდეგ კი ჯაზითა და თანამედროვე ცეკვებით დავინტერესდი. საშუალო სკოლის ბოლო კლასებში ჩემი მიზანი შეიცვალა. გამიჩნდა რაღაც მნიშვნელოვანის გაკეთების სურვილი და გადავწყვიტე, რომ ამ მიზანს ყველაზე უკეთ მეცნიერებაში მივაღწევდი. მე კარგი მოსწავლე ვიყავი, მაგრამ აკადემიურ საგნებში მეტი მომზადება მჭირდებოდა. ამიტომ კოლეჯში შესვლის მერე რამდენიმე სპეცკურსი ავირჩიე. ძალიან ბევრი უნდა მესწავლა, რომ ამ საგნებში სხვებს დავწეოდი.

თუ ხედავთ რაიმე კავშირს მალეტსა და მეცნიერებას შორის?

წარმატებული კარიერის მისაღწევად საჭირო შრომის მხვრივ დიდ სხვაობას ვერ ვხედავ. მოცეკვავეს პროფესია ძალიან რთულია. საჭიროა დისციპლინა და მუდმივი ვარჯიში, რომ მძაფრ კონკურენციას გაუძლო და წარმატებას მიაღწიო. დისციპლინა მეცნიერსაც სჭირდება და კონკურენტებთან გამკვლავება მასაც უწევს. მეცნიერება მრავალ შესაძლებლობას გთავაზობს, მაგრამ ძალიან რთული სფეროა. ბუნება თავის საიდუმლოებებს დიდი წინააღმდეგობის გაწევის შედეგად გვანდობს.

ორივე სფეროში წარმატების მისაღწევად შემოქმედებითი ნიჭია საჭირო. საშემსრულებლო ხელოვანმა მაყურებელს მუდამ რაღაც ახალი და მშვენიერი უნდა შეთავაზოს. იგივე ეხება მეცნიერსაც. ის მუდმივად ცდილობ რაღაც ახალის და შემოქმედებითის შექმნას. თუმცა ორივე სფეროში საკუთარი გეგმები მოთხოვნებს უნდა შეუსაბამო. ხელოვანსა და მეცნიერს ძალიან ბევრი რამ აქვთ საერთო. მიკვირს, რომ ხალხი ამას ვერ ამჩნევს.

რატომ დაინტერესდით ბიოლოგიით?

როგორც ჩანს, ბიოლოგია ჩემს მენტალიტეტსა და წარმომავლობას შეესაბამება. ჩვენი ქვეყნის მრავალი მოქალაქის მსგავსად, მეც მრავალი ნაციის შთამომავალი ვარ. ჩემს ძარღვებში აფრიკული, მკვიდრი ამერიკული და ევროპული სისხლია. ბუნებასთან ოჯახში დამკვიდრებული ატმოსფეროც მაკავშირებდა. ალბათ ამიტომ ბიოლოგიას ქიმიაზე და ფიზიკაზე უკეთ ავღვიქვამ, თუმცა ეს საგნებიც ძალიან მიყვარს.

მაკალავრიატში სწავლისას აცარქმდით თუ არა კვლევებს?

ჰანტერის კოლეჯში სწავლისას რამდენიმე პროგრამაში ვმონაწილეობდი, რომლებიც მკვლევარის კარიერის დაწყების შესაძლებლობას იძლეოდნენ. ოთხი წლის განმავლობაში პროფესორ რივკა რუდნერის ლაბორატორიაში ვმუშაობდი, რომელიც რიბოსომული რნმ-ის ბაქტერიულ გენებს იკვლევდა. კვლევის არსში გარკვევას თითქმის ერთი წელი მოვანდომე. მაგრამ შემდგომში წარმატებული ლაბორატორიული კვლევით გამოწვეული ძლიერი ემოცია ჩემში ერთგვარ ვენებად იქცა. დოქტორი რუდნერი ხანდახან სახლში მაგდებდა, რომ ცოტა

დამესვენა და დამეძინა. სამაგიეროდ მაგისტრატურის დამთავრებისთანავე ექვსი ნაშრომი გამოვაქვეყნე.

რატომ დაინტერესდით ნეირობიოლოგიით?

ადამიანის ტვინის ფუნქციონირება ჩემს განცვიფრებას ყოველთვის იწვევდა. მინდოდა გამერკვია ტვინის მიერ ქცევების უზრუნველყოფის, აღიქმისა და დასწავლის მექანიზმები. რა თქმა უნდა ვიცოდი, რომ ნეირობიოლოგები ძირითადად ცხოველებთან მუშაობენ. მაგისტრატურაში უამრავ სამეცნიერო ნაშრომს ვკითხულობდი, მაგრამ ძალიან გამაკვირვა ყველაზე გავრცელებული საცდელი ორგანიზმების (მაგალითად ვირთაგვას) ქცევაზე არსებული ინფორმაციის სიმცირემ. ნეირობიოლოგია მაშინ ანატომიის, ნეიროფიზიოლოგიისა (ნერვული იმპულსების შესწავლა) და მოლეკულური ბიოლოგიისგან შედგებოდა. მაგრამ, თუ მოლეკულურ ბიოლოგიაში მუდმივად ახალი აღმოჩენები კეთდებოდა, ცხოველების ქცევაზე ძალიან ცოტა რამ იყო ცნობილი. საბედნიეროდ წავაწყდი ინფორმაციას ფერნანდო ნოტებომის მიერ მომღერალ ფრინველებზე ჩატარებულ არაჩვეულებრივ კვლევებზე და მალე მის ლაბორატორიას შევუერთდი.

ამ დროისთვის მომღერალი ფრინველების ეკოლოგიასა და ბუნებრივ ქცევას მეცნიერები უკვე 40 წელია სწავლობდნენ. მომღერალი ფრინველების ტვინის ფუნქციონირებაზე, განსაკუთრებით ბგერების იმიტაციის უნარზე, უამრავი იდეა გვქონდა. გაგონილის იმიტაცია მხოლოდ რამდენიმე ჯგუფის სახეობებს შეუძლია: მომღერალ ფრინველებს, თუთიყუშებს, კოლიბრის, ღამურებსა და ადამიანს. როგორც წესი, ცხოველი მისი საკუთარი სახეობისთვის დამახასიათებელ ბგერებს იმიტირებს, თუმცა ზოგ სახეობას სხვა სახეობის ბგერების და მექანიზმების, მაგალითად მანქანის ხმის იმიტაციაც შეუძლია. ფერნანდო ნოტებომმა თითქმის მთელი გზა დაადგინა, რომელიც ტვინში პასხისმგებელია მომღერალი ფრინველების მიერ ნასწავლი ბგერების გამოცემაზე. დოქტორ ნოტებომის დასახმარებლად და ქცევების უფრო ღრმად შესასწავლად მოლეკულურ ბიოლოგიაში მიღებული გამოცდილების გამოყენება მინდოდა. ლაბორატორიაში მომუშავე ასისტენტ-პროფესორი დევიდ კლეიტონი მოლეკულური ბიოლოგიის მეთოდებს უკვე იყენებდა. მე კი გამიტაცა მოლეკულური გენეტიკის საშუალებით მომღერალი ფრინველების იმიტაციური ქცევის შესწავლამ.

რა კავშირია გენებსა და ქცევის ამ ტიპს შორის?

ამ საკითხზე წლების განმავლობაში ვმუშაობდი და მჯერა, რომ ვოკალურ დასწავლას ის გენები უზრუნველყოფს, რომლებიც ვოკალურ კუნთებთან დაკავშირებული ტვინის ნაწილის აგებულებას აკონტროლებს. გენების მიერ ქცევის რეგულაციის შესწავლასთან ერთად, ქცევის მიერ გენების რეგულაციასაც ვიკვლევთ! ნასწავლი ბგერების პროდუცირება ტვინის ცენტრალური არეალის გენების ექსპრესიაში ღრმა, მოკლევადიან ცვლილებებს იწვევს. მრავალი გენი ტრანკრიფციის კოდირებულ ფაქტორებს მოიცავს, რომლებიც სხვა მრავალი გენის ექსპრესიას არეგულირებს. როცა მომღერალი ფრინველი მღერის, ტვინის ამ არეალებში სპეციფიკური მრნმ-ის და ცილების რაოდენობა სამოცჯერადად იცვლება.

ჩვენ ვთვლით, რომ ცხოველების უმეტესობის ქცევებსაც მსგავსი ცვლილებები ახასიათებს, თუმცა სხვა შემთხვევებში, მაგალითად სიარულისას, სრული ციკლი ჩვენთვის უცნობია. მომღერალი ფრინველების შემთხვევაში კი შეგვიძლია სიმღერის გზაში ჩართული ნეირონების ცალკეული ჯგუფების და მათი გენების რეგულაციის შესწავლა.

ამჯერად ვცდილობთ კავშირის დადგენას სიმღერის ქცევის შედეგად ტვინის გენების გამოვლენის სწრაფ ცვლილებებსა, ამ გენების და ქცევის მარეგულირებელ ნერვულ წრეში გასულ ელექტრულ იმპულსებსა და თვით ქცევას შორის. ამისთვის ტვინის კონკრეტულ უჯრედებში მრნმ-ის და ცილების სინთეზი უნდა გავზომოთ და იგივე უჯრედების ელექტრული იმპულსები დავაფიქსიროთ. ორივე პროცედურა ქცევის მომენტში უნდა ჩავატაროთ.

როგორ აკეთებთ ამას?

ელექტრული იმპულსების დასადენად მომღერალი ფრინველის, როგორც წესი ზებრისებრი ამადინის, ტვინის სხვადასხვა უბნებში თმის ღეროს სისქის მიკროელექტროდებს ვნერგავთ. მავთულები დაკავშირებულია კომუნიკატორთან, მოწყობილობასთან, რომელსაც ვერტმფრენებში იყენებენ. მისი დახმარებით ფრინველი გალიაში ფრენისას მავთულებში არ იხლართება. სანამ ჩვენ ელექტრულ იმპულსებს ვაფიქსირებთ, მას სიმღერაც და სხვა ფრინველებთან ურთიერთობაც შეუძლია.

მომუშავე ნერვულ უჯრედებში გამოვლენილი გენების მოსაძებნად დნმ მიკროჩიფსების ტექნოლოგიას ვიყენებთ (იხილეთ სურ. 20.14). სამუშაოს ამ ნაწილის შესრულებისას ზებრისებრი ამადინის ტვინის "ტრანსკრიპტომის" (ტვინის ქსოვილში წარმოქმნილ ყველა განსხვავებულ მრნმ-თან დაკავშირებული დნმ-ის) სეკვენირებას ვახორციელებთ. გვინდა მომღერალი ფრინველის ყველა გამოვლენილი გენი მიკროჩიპებში მოვათავსოთ. ამის შემდეგ ნებისმიერ ქცევაში ჩართული გენების დავადგენას შევძლებთ.

თქვენ ფრინველებს მუნიციპალიტეტში სწავლობდით. რატომ?

გვინდოდა დაგვედგინა ბუნებაში სიმღერის გამომწვევი გენების ექსპრესიის არსებობა. ჩემ კოლეგასთან, კლაუდიო მელოსთან ერთად, მომღერალი ფრინველების გავრცელების არეალს ლაბორატორიული მანქანით ვეწვიეთ. მანქანაში შესაბამისი ხელსაწყოები და მშრალი ყინული გვქონდა. ფრინველების მოსაზიდად ფირზე ჩაწერილი სიმღერები ჩავრთეთ, რომლებიც იმ არეალში მობინადრე მამრების აქტიურ პასუხს იწვევს. გენების გამოვლენის პროდუქტები ტვინში დაახლოებით ნახევარ საათში გროვდება. ამ დროისთვის ფრინველებს ბადით ვიჭერდით და მათ ტვინს ლაბორატორიაში ვიკვლევდით. დავაფიქსირეთ სიმღერის მართვადი გენების მყარი გამოვლენა. ამის გარდა ბუნებაში აღმოვაჩინეთ ფენო-

მენი, რომელიც ლაბორატორიაში არ შეგვხვედრია: ტვინის ზოგი რეგიონი გენის ექსპრესიის სხვადასხვა სტრუქტურას ავლენდა. მოგვიანებით აღმოვაჩინე, რომ ეს ფენომენი დამოკიდებულია სოციალურ გარემოზე, რომელშიც ფრინველი სხვა მამრს, მდედრს ან სხვა ობიექტს უმღერის. ეს აღმოჩენა სხვა ცხოველების, მაგალითად მაიმუნების, ტვინის შესაბამის ნაწილებში აქტიურობის კონტექსტზე დამოკიდებული სტრუტურების არსებობას ადასტურებს. ჩვენი ვარაუდით ტვინში არსეობობს კონტექსტზე დამოკიდებული გზა, რომელიც ვოკალიზაციის, ლაპარაკის და სხვა შემეცნებითი ქცევის დასწავლისას გამოიყენება.

სამუშაოს შესრულებისას თქვენ მრავალ სხვადასხვა მიდგომას აერთიანებთ!

დიახ, მოლეკულურ ბიოლოგიასთან, ანატომიასთან, ელექტროფიზიოლოგიასა და ქცევასთან ერთად ბიოინფორმატიკასაც ვიყენებთ, რომელიც მათემატიკასა და პროგრამირებას მოიცავს. დნმ მიკროჩიპებიდან მიღებული გენების ექსპრესიის მონაცემების ანალიზისთვის ბიოლოგები კომპიუტერებს აქტიურად იყენებენ. მაგრამ ჩვენ ამ ანალიზში შევიტანეთ ანატომიურ კავშირებზე არსებული ინფორმაცია, სიმღერის სონოგრამების ქცევითი მონაცემები და ნერვული იმპულსების თვისებები. ჩვენ თვითონ შევადგინეთ ალგორითმი, რომელიც გვეხმარება მიზეზობრივი კავშირის დადგენაში და ისეთ მოდელებსაც გვთავაზობს, რომელთა შემოწმება ექსპერიმენტით შეგვიძლია.

ვცდილობთ შესასწავლი ობიექტი არა რეგულირებადი გენების თვისებების, ან ნერვული წრეების კომბინაციის სახით წარმოვიდგინოთ, არამედ ერთიან სისტემად აღვიქვათ. სამეცნიერო კვლევა ერთიან სურათს უნდა იძლეოდეს. თუ ამა თუ იმ მექანიზმის მუშაობის პრინციპის დადგენა გვსურვს, მისი ყველა დეტალი უნდა გამოვიკვლიოთ. სტუდენტებსაც სრული სურათის აღქმისკენ მოვუწოდებ. ამ მიდგომას, ტვინის მიერ საუბრისა და ენის შექმნის გასაგებად, ალბათ ალტერნატივა არა აქვს.

შეიცვანს თუ არა თქვენი კვლევა საკუთარ წვლილს მედიცინის განვითარებაში?

ერთ-ერთი ჩვენი პროგრამა პარკინსონის დაავადებას უკავშირდება, რომელსაც ტვინის ცენტრალური ნაწილის ნეირონების დეგრადაცია იწვევს. ჩვენ ვსწავლობთ მსგავსი დეფექტების მქონე ფრინველებს. მომღერალი ფრინველის ტვინის მონაკვეთი, რომელიც სხვადასხვა სოციალურ კონტექსტში სხვადასხვანაირად ფუნქციონირებს, ზუსტად ის მონაკვეთია, რომეზეც ადამიანებში პარკინსონის დაავადება მოქმედებს. მსგავსება არსებობს ამ არეალებთან დაკავშირებულ ვოკალურ ქცევაშიც. მაგალითად, პარკინსონით დაავადებულ ადამიანებს ხშირად ენა ებმის. თუ ფრინველის ტვინის იგივე მონაკვეთია დაზიანებული, ისიც “ენაბლუ” ხდება. საუბრის დარღვევის შესასწალად ამ ფრინველების გამოყენებას ნამდვილად შევძლებთ.

რას ურჩევთ ბიოლოგიით დაინტერესებულ სტუდენტებს?

თუ ბიოლოგია გაგიტაცებთ, ის არასახარბიელო გამოცდილების მქონე სტუდენტებისთვისაც კი შეიძლება დაფასებულ კარიერად იქცეს. მაგრამ ისევე, როგორც ხელოვნების შემთხვევაში, ეს საქმიანობა ძალიან უნდა გაინტერესებდეთ. ბუნების საიდუმლოებში გარკვევა რთული საქმეა და ხშირად იმედგაგეცრუებას იწვევს. მაგრამ სხვა ინტგელექტუალურ კარიერებთან შედარებით ბიოლოგია შეიძლება ყველაზე დაფასებული და მოთხვნადი იყოს.

ვცდილობთ კვლევის ობიექტი ერთიან სისტემად ავღვიქვათ..... მეცნიერება ასე მესმის: თუ ცდილობ რომელიმე ობიექტის მუშაობის პრინციპში გარკვევას, მის ყველა დეტალში უნდა გაერკვიო. მე მოვუწოდებ სტუდენტებს სრული სურათის აღქმისკენ.



40 ცხოველთა ფორმებისა და ფუნქციის საფუძვლები



▲ *სურათი 40.1* ***პეპელა სფინქსი ორქიდეის ნექტარით იკვებება.***

ძირითადი კონცეფციები

40.1 **ცხოველის ზომა და ფორმა ყალიბდება ფიზიკური კანონებისა და გარემოს მიხედვით**

40.2 **ცხოველის ფორმა და ფუნქცია დაკავშირებულია ერთმანეთთან ორგანიზაციის ყველა დონეზე**

40.3 **ცხოველები იყენებენ საკვების ქიმიურ ენერგიას ფორმისა და ფუნქციის შესანარჩუნებლად**

40.4 **ბევრი ცხოველი არეგულირებს თავის შინაგან გარემოს შედარებით ვიწრო საზღვრების ფარგლებში**

40.5 **თერმორეგულაცია, რომელიც განპირობებულია ორგანიზმის აგებულებით, ფიზიოლოგიითა და ქცევით, ხელს უწყობს ჰომეოსტაზის შენარჩუნებას**

შესავალი

განსხვავებული ფორმები, სერთო ამოცანები

ცხოველები ბინადრობენ ბიოსფეროს თითქმის ყველა ნაწილში. მათი საარსებო გარემო, ფიზიოლოგია და ფორმა დიდი მრავალფეროვნებით ხასიათდება. მიუხედავად ამისა, ყველა ცხოველმა უნდა გადაწყვიტოს რამდენიმე საერთო ამოცანა: მიიღოს ჟანგბადი, გამოკვებოს საკუთარი თავი, გამოყოს ნივთიერებათა ცვლის შედეგად წარმოქმნილი ნარჩენები და იმოძრაოს. როგორ წყვეტენ განსხვავებული ევოლუციური ისტორიისა და სირთულის ცხოველები ამ ამოცანებს? ამ საკითხების განხილვისას მე-7 ნაწილში ისევ შევეხებით ბუნებრივი გადარჩევისა და შეგუებულობის თემას.

მოცემული თავი გაგვაცნობს ზოგიერთ საერთო კონცეფციებს, რომლებიც გამოიყენება ცხოველთა სამყაროს ანალიზისთვის. მაგალითად, ცხოველების შედარებითმა შესწავლამ აჩვენა, რომ ფორმა და ფუნქცია მჭიდროდ კორელირებს (ურთიერთკავშირშია). განვიხილოთ სფინქსების ოჯახის პეპელას გრძელი, თხელი, ენის მსგავსი ხორთუმი, რომელიც ნაჩვენებია 40.1. სურათზე. წაგრძელებულ ხორთუმს პეპელა იყენებს როგორც „საწრუპს“ ხორთუმის საშუალებით პეპელა ყვავილის სიღრმიდან ნექტარს იღებს. ყვავილს მილის ფორმა აქვს. ამრიგად, ხორთუმის ფორმა კვებისადმი მორფოლოგიური ადაპტაციაა. ბიოლოგიური სტრუქტურის (როგორიც არის პეპელას ხორთუმი) ანალიზი საშუალებას გვაძლევს გავიგოთ, რისთვის არის იგი და როგორ მოქმედებს. ორგანიზმის სტრუქტურას შეისწავლის ანატომია, ხოლო ორგანიზმის ფუნქციებს – ფიზიოლოგია. ბუნებრივ გადარჩევას სტრუქტურა ფუნქციასთან მოჰყავს შესაბამისობაში. ბუნებრივი გადარჩევისას შენარჩუნდება სტრუქტურები, რომლებიც მოცემულ პირობებში პოპულაციაში არსებულ ყველა სხვა შესაძლო სტრუქტურებზე უკეთ მუშაობს. ამგვარი შერჩევა მრავალი თაობის განმავლობაში მიმდინარეობს.

ცხოველს სჭირდება „საწვავი“ ქიმიური ენერგიის სახით. ამ თეზისის კარგი ილუსტრაციაა პეპელას კვება. იმის გასარკვევად, როგორ იღებს, აწარმოებს და იყენებს ორგანიზმი ენერგეტიკულ რესურსებს, გამოვიყენებთ ბიოენერგეტიკის კონცეფციებს. აღნიშნულ თემას განვიხილავთ ცხოველთა შედარების მეთოდით. ცხოველის ენერგეტიკული რესურსების ერთ-ერთი გამოყენებაა საკუთარი შინაგანი გარემოს რეგულაცია ანუ ჰომეოსტაზის შენარჩუნება. ამ თავში ჰომეოსტაზის კონცეფციას შევისწავლით სხეულის ტემპერატურის რეგულაციის მაგალითზე.

კონცეფცია 40.1

ფიზიკური კანონების და გარემოს მიხედვით ყალიბდება ცხოველის ზომა და ფორმა

ცხოველების „სხეულის გეგმა“ არის ფუნდამენტური თვისებები, რომლითაც ხასიათდება ცხოველების ფორმისა და ფუნქციის ერთობლიობა. აგებულება მნიშვნელოვან გავლენას ახდენს ცხოველის ურთიერთობაზე გარემოსთან. ტერმინში „სხეულის გეგმა“ არ ვგულისხმობთ, რომ ცხოველის სხეულის „აგება“ გაცნობიერებული მოქმედების შედეგია. სხეულის აგებულების თავისებურებები ყალიბდება გენომის პროგრამით ორგანიზმის განვითარების პროცესში. თვითონ გენომი მრავალი მილიონი წლის ევოლუციის შედეგია. განვითარების შესაძლებლობები ამოუწურავი არ არის – ფიზიკური კანონები და გარემოსთან ურთიერთქმედება გარკვეულ ჩარჩოებს აწესებს ცხოველთა ფორმებისთვის.



▲ *სურათი 40.2* ***სწრაფად მოცურავეების ევოლუციური კონვერგენცია (მიმსგავსება).***

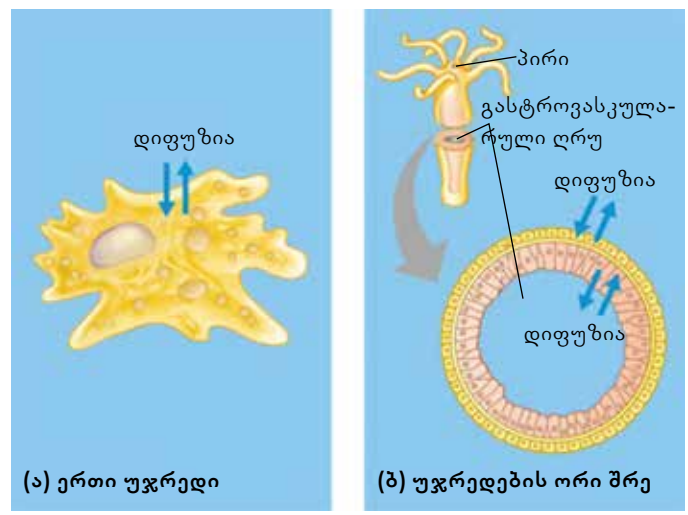
ფიზიკური კანონები და ცხოველთა ფორმები

წარმოიდგინეთ ჰაერში მფრინავი რამდენიმე მეტრის სიგრძის ფრთოსანი გველი, რომელიც ასობით კილოგრამს იწონის. საბედნიეროდ, ასეთ სანახაობას მხოლოდ კინოში თუ იხილავთ. ფიზიკური კანონები განსაზღვრავს იმას, თუ რა შეიძლება „შექმნას“ ბუნებრივმა გადარჩევამ – მფრინავი ცხოველების ზომისა და ფორმის ჩათვლით. ცხოველი, რომელსაც მითიური დრაკონის ზომა და ფორმა ექნებოდა, ვერ შეძლებდა საკმარისი ამწევი ძალის განვითარებას და მიწიდან აფრენას. ეს მხოლოდ ერთ-ერთი მარტივი მაგალითია იმისა, როგორ ზღუდავს ფიზიკის კანონები – ამ შემთხვევაში ფრენის ფიზიკის კანონები – ორგანიზმის ფორმის ევოლუციას.

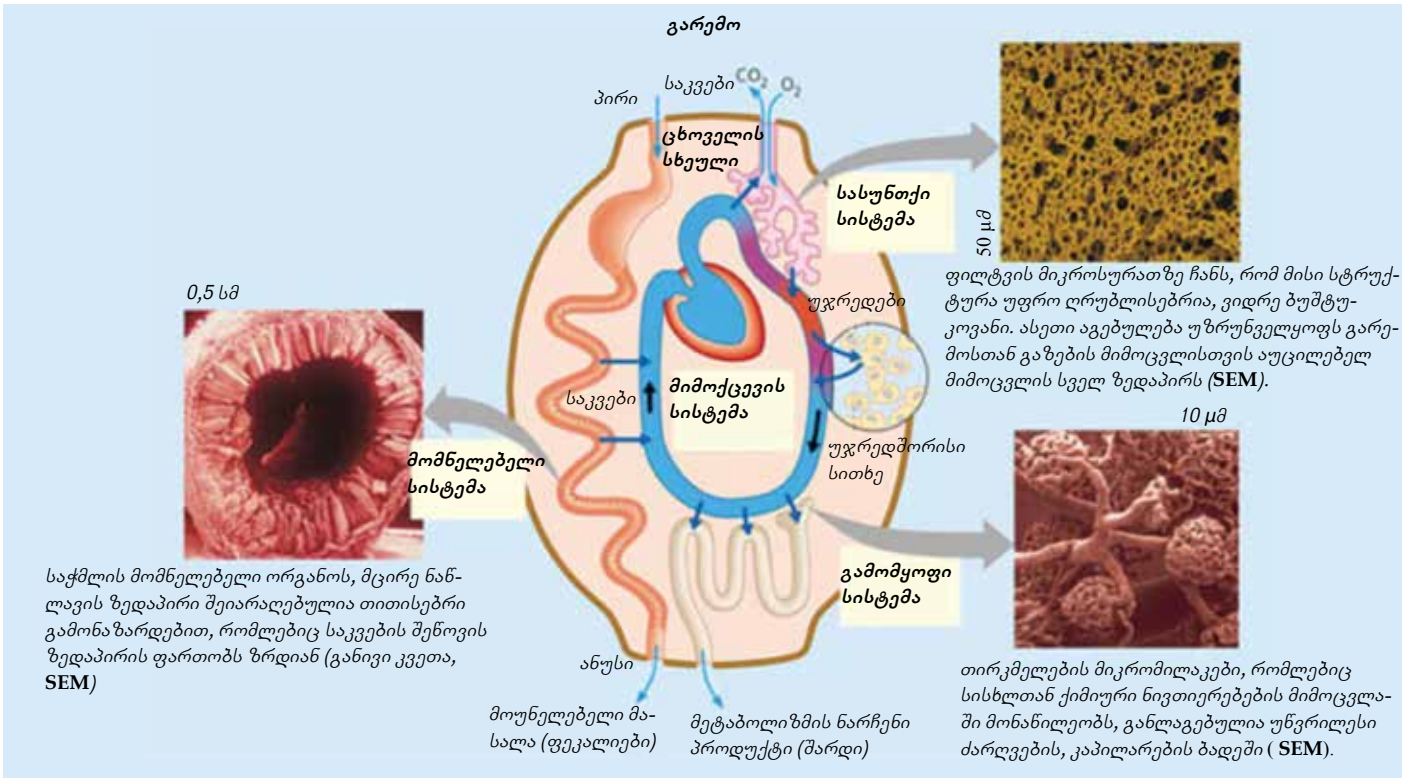
განვიხილოთ სხვა მაგალითი: რამდენად განაპირობებს ჰიდროდინამიკის კანონები იმ წყლის ცხოველთა ფორმას, რომლებსაც სწრაფად ცურვა შეუძლიათ. წყლის სიმკვრივე ათასჯერ აღემატება ჰაერის სიმკვრივეს, ამიტომ სხეულის ზედაპირზე ნებისმიერი ამობურცულობა, რომელიც შეფერხებას იწვევს, წყალში მცურავ ორგანიზმს ხელს მეტად შეუშლის, ვიდრე მორბენალს ან მფრინავს. თინუსს და სხვა სწრაფ სხივფარფლიან თევზებს შეუძლიათ 80 კმ/ს სიჩქარით ცურვა. ზვიგენები, პინგვინები (ფრინველები) და ზღვის ისეთი ძუძუმწოვრები, როგორიცაა დელფინები, სელაპები და ვეშაპები, ასევე სწრაფად მცურავ ორგანიზმებს მიეკუთვნებიან. ყველა ჩამოთვლილ ცხოველს თითისტარისებრი მოყვანილობა აქვს, რომელიც თავისა და ბოლოსკენ ვიწროვდება (სურ. 40.2). ის მოვლენა, რომ ყველა სწრაფ მოცურავეს აქვს სხეულის მსგავსი ფორმა, კონვერგენტული ევოლუციის მაგალითია (იხ. თავი 25). კონვერგენციას ადგილი აქვს იმიტომ, რომ ბუნებრივი გადარჩევა ერთნაირ გარემოში მობინადრე განსხვავებულ ორგანიზმებში მსგავსი ადაპტაციების ჩამოყალიბებას უწყობს ხელს, როდესაც მათ ერთნაირი ამოცანების გადაწყვეტა უწევთ, მაგალითად, წყლის წინააღმდეგობის დაძლევა გადაადგილების დროს.

ურთიერთქმედება გარემოსთან

ცხოველის ზომა და ფორმა პირდაპირ გავლენას ახდენს ენერგიისა და ნივთიერებების მიმოცვლაზე ცხოველსა და გარემოს შორის. ცხოველის ცოცხალი უჯრედები მოთავსებულია თხევად გარემოში. ეს აუცილებელია იმისთვის, რომ არ დაირღვეს პლაზმური მემბრანის მთლიანობა. გარემოსთან საკვები ნივთიერებების მიმოცვლა ხდება მაშინ, როცა ნივთიერებები იხსნება თხევად გარემოში და ტრანსპორტირდება პლაზმური მემბრანის გავლით. როგორც ნაჩვენებია 40.3ა სურათზე, წყალში მობინადრე ერთუჯრედიანების უმარტივესების უჯრედის პლაზმურ მემბრანას აქვს



▲ *სურათი 40.3* ***კონტაქტი გარემოსთან. (ა)*** *ერთუჯრედიანი უმარტივესის, ამებას შემთხვევაში გარემოსთან კავშირი მთელ ზედაპირს აქვს. (ბ) ჰიდრას სხეული უჯრედების ორი შრისგან შედგება. წყალი ჰიდრას სხეულში პირის გავლით ცირკულირებს, ამიტომ მისი სხეულის ყველა უჯრედი გარემოსთან კონტაქტშია და მასთან ნივთიერებებს ცვლის.*



▲ *სურათი 40.4* ***რთულად აგებული ცხოველის მიმოცვლის შინაგანი სისტემის ზედაპირი.*** *ამ სქემატური ცხოველის მაგალითზე ასახულია ძუძუმწოვრების მიერ გარემოსთან ქიმიური ნივთიერებების მიმოცვლის ლოგისტიკა. ცხოველების უმეტესობის ორანოების ზედაპირები სპეციალიზირებულია გარემოსთან კონკრეტული ქიმიური ნივთიერებების მიმოცვლისთვის. როგორც წესი, ეს შინაგანი ზედაპირებია, მაგრამ ისინი სხეულის ზედაპირს გასასხნელების საშუალებით უკავშირდება (მაგალითად პირით). როგორც წესი, მიმოცვლის ზედაპირები იტოტება ან ნაკეცებს ქმნის, რაც მათ არეალს მნიშვნელოვნად ზრდის. ასეთი მიმოცვლის ზედაპირები როგორც საჭმლის მომნელებელ, ასევე სასუნთქ და გამომყოფ სისტემებს აქვს. ამ სისტემების გავლით მოხვედრილი ქიმიური ნივთიერებები მთელს სხეულში მიმოქცევის სისტემის საშუალებით ცირკულირებს.*

საკმარისად დიდი ზედაპირი, რათა შეძლოს ციტოპლაზმის მთელი მოცულობის მოთხოვნილებების დაკმაყოფილება (ზედაპირის შეფარდება მოცულობასთან ზღუდავს ერთუჯრედიანი უმარტივესების ზომას).

მათგან განსხვავებით, მრავალუჯრედიან ცხოველებში, თითოეული პლაზმური მემბრანა ზომიერი მოცულობის ციტოპლაზმის მოთხოვნილებებს აკმაყოფილებს. ეს პროცესი (მემბრანაში ნივთიერებების გადაადგილება) მუშაობს მხოლოდ მაშინ, როდესაც ცხოველის ყველა უჯრედს კავშირი აქვს შესაბამის თხიერ გარემოსთან. ჰიდრას ტომრისებური სხეულის კედელი უჯრედების მხოლოდ ორი წყებისგან შედგება **(სურ. 40.3 ბ)**. მისი როგორც გარე, ასევე შიდა შრის უჯრედები განლაგებულია წყალში: მისი ნაწლავის ღრუ გახსნილია და დაკავშირებულია გარემოსთან. სხეულის ბრტყელი ფორმა ცხოველებს გარემოსთან მაქსიმალური შეხების შესაძლებლობას აძლევს. მაგალითად, პარაზიტული თასმა ჭიები შეიძლება აღწევდნენ რამდენიმე მეტრ სიგრძეს, მაგრამ ისინი იმდენად თხელი არიან, რომ მათი სხეულის ყველა უჯრედს შეხება აქვს მასპინძლის ნაწლავის თხიერ გარემოსთან, რომელიც მათი საკვების წყაროა.

ორშრიანობა და სხეულის ზედაპირის ბრტყელი ფორმა იძლევა გარემოსთან მაქსიმალური შეხების შესაძლებლობას, მაგრამ არ იძლევა შინაგანი ორგანიზაციის გართულების საშუალებას. მრავალი ცხოველი ბევრად უფრო რთული აგებულებისაა და უჯრედების კომპაქტური გროვებისგან შედგება. მათი ზედაპირის შეფარდება მოცულობასთან არის ძალიან პატარა. მაგალითად, ვეშაპებში ზედაპირის შეფარდება მოცულობასთან ასი ათასჯერ ნაკლებია, ვიდრე დაფნიებში (მცირე ზომის კიბოსნაირი). ამავდროულად, ვეშაპის თითოეული უჯრედი უნდა იყოს მოთავსებული სითხეში, რათა მიიღოს საკვები და ჟანგბადი. ძლიერ დანაოჭებული და განტოტვილი შიდა ზედაპირი აადვილებს გარემოსთან მიმოცვლას ვეშაპებში და სხვა რთული აგებულების ცხოველებში **(სურ. 40.4).**

მიუხედავად გარემოსთან ურთიერთქმედების გართულებისა, სხეულის რთულ ფორმას გარკვეული სარგებელი მოაქვს. მაგალითად, გარე მფარავი შრე იცავს ორგანიზმს მტაცებლებისგან, ძლიერი კუნთები სწრაფი გადაადგილების საშუალებას იძლევა, რთული საჭმლის მომნელებელი სისტემა უზრუნველყოფს საკვების თანდათანობით გადამუშავებას და აკონტროლებს ენერგიის გამოთავისუფლებას. რადგან უჯრედის უშუალო გარემო სხეულის შინაგანი სითხეა, ცხოველის ორგანოთა სისტემამ შესაძლებელია მოახდინოს გავლენა სითხის შემადგენლობაზე. ეს ცვალებად გარემოში მცხოვრებ ცხოველს შედარებით სტაბილური შინაგანი გარემოს შენარჩუნების შესაძლებლობას აძლევს. სხეულის რთული აგე-

ბულება განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია ხმელეთზე მობინადრე ცხოველებისთვის, რადგან გარემო, რომელშიც მათ უწევთ არსებობა, ძლიერ ცვალებადია.

კონცეფცია ცხრილი 40.1

1. როგორ უწყობს ხელს ზედაპირის დიდი ფართობი წვრილი ნაწლავის, ფილტვების და თირკმელების ფუნქციების განხორციელებას?

კონცეფცია 40.2

ცხოველის ფორმა და ფუნქცია ერთმანეთთან დაკავშირებულია ორგანიზაციის ყველა დონეზე

ცოცხალი ორგანიზმებისთვის დამახასიათებელია იერარქიული ორგანიზაცია. ორგანიზაციის თითოეულ დონეს აქვს მისთვის დამახასიათებელი სპეციფიკური თვისებები (იხ. თავი 1). ცხოველების უმრავლესობა შედგება სხვადასხვა ტიპის უჯრედებისგან, რომლებიც ქმნის სხვადასხვა ფუნქციის მქონე ქსოვილს. ქსოვილები ერთიანდება ფუნქციურ ერთეულებად – ორგანოებად.

ორგანოთა ჯგუფები, რომლებიც ერთად ფუნქციონირებენ, ორგანოთა სისტემებს ქმნიან. მაგალითად, საჭმლის მომნელებელი სისტემა შედგება კუჭის, წვრილი ნაწლავის, მსხვილი ნაწლავისა და სხვა ორგანოებისგან, რომლებიც, თავის მხრივ, სხვადასხვა სახის ქსოვილისგან არის აგებული.

ქსოვილის სტრუქტურა და ფუნქციები

ქსოვილი ერთნაირი აგებულებისა და ფუნქციის მქონე უჯრედების ჯგუფია. სხვადასხვა ტიპის ქსოვილებს სხვადასხვა აგებულება აქვს, რომელიც შესაბამისობაშია მათ ფუნქციებთან. ქსოვილები დაჯგუფებულია ოთხ ძირითად კატეგორიად: ეპითელური ქსოვილი, შემაერთებელი ქსოვილი, კუნთოვანი ქსოვილი და ნერვული ქსოვილი (აღწერილია **40.5 სურათზე**, მომდევნო სამ გვერდზე).

ეპითელური ქსოვილი

ეპითელური ქსოვილი შედგება მჭიდრო ზოლებად ჩაწყობილი უჯრედებისგან. იგი ფარავს სხეულს გარედან, გამოყოფს ორგანოებს და სხეულის ღრუებს. ეპითელიუმის უჯრედები ერთმანეთთან დაკავშირებულია მჭიდრო კავშირებით **(იხ. სურ. 6.31)**. უჯრედშორისი ნივთიერება ძალზე ცოტაა. მჭიდროდ ორგანიზებული ეპითელიუმი იცავს ორგანიზმს მექანიკური დაზიანებისგან, მიკრობების შეჭრისა და სითხის დაკარგვისგან. ეპითელიუმის ერთერთი სახე, **ჯირკვლოვანი ეპითელიუმი** შეიწოვს ან/და გამოყოფს ქიმიურ სითხეებს. მაგალითად, საჭმლის მომნელებელი და სასუნთქი ტრაქტის ღრუს ამომფენი ჯირკვლოვანი ეპითელიუმი ქმნის **ლორწოვან შრეს**, რომელიც გამოყოფს ლორწოს, რაც ატენიანებს და სრიალას ხდის ზედაპირს.

ეპითელიუმის ტიპების კლასიფიკაციისთვის ორი კრიტერიუმი გამოიყენება: უჯრედების შრეების რაოდენობა და უჯრედების ფორმა ზედაპირზე **(იხ. სურ. 40.5)**. ერთშრიან ეპითელიუმს უჯრედების ერთი შრე აქვს, ხოლო **მრავალშრიანი ეპითელიუმი** უჯრედების რამდენიმე შრისგან შედგება. „ცრუ მრავალშრიანი“ ეპითელიუმი სინამდვილეში წარმოქმნილია უჯრედების ერთი შრით, მაგრამ ეს უჯრედები სხვადასხვა სიგრძისაა, რაც მრავალშრიანობის შთაბეჭდილებას ქმნის. ზედაპირზე არსებული უჯრედების ფორმა შეიძლება იყოს **კუბური** (კუბის მაგვარი), **ცილინდრული** და **ბრტყელი**.

შემაერთებელი ქსოვილი

შემაერთებელი ქსოვილის ძირითადი ფუნქციაა სხვა ქსოვილების ერთმანეთთან დაკავშირება და მათთვის საყრდენის უზრუნველყოფა. ეპითელიუმისგან განსხვავებით, შემაერთებელი ქსოვილისთვის დამახასიათებელია უჯრედების ფაშარი განლაგება უჯრედშორის ნივთიერებაში ანუ მატრიქსში. უჯრედშორისი ნივთიერება ძირითადად შედგება ბოჭკოების ქსელისგან, რომელიც მოთავსებულია თხიერ, მყარ ან ლაბისებურ გარემოში. უჯრედშორის ნივთიერებას გამოყოფს შემაერთებელი ქსოვილის უჯრედები.

შემაერთებელი ქსოვილის ბოჭკოები, რომლებიც ცილისგან შედგება, სამი სახისაა: კოლაგენის, ელასტიური და რეტიკულური. **კოლაგენის ბოჭკოები** შედგება ცილა კოლაგენისგან, რომელიც ყველაზე უხვად გვხვდება ცხოველთა სამყაროში. კოლაგენის ბოჭკო არ არის ელასტიური და გაჭიმვისას ადვილად არ წყდება. თუ ხელის ზურგზე კანის გაჭიმვას შეეცდებით, კოლაგენი არ მოგცემთ საშუალებას ხორცი კანს მოაგლიჯოთ. **ელასტიური ბოჭკოები** გრძელი ძაფებია, რომელიც ნივთიერება ელასტინისგან შედგება. ელასტიური ძაფები ქსოვილს წელვადობას ანიჭებს და კოლაგენს ფუნქციურად ავსებს. ხელის ზურგზე კანის გამოწევის შემდეგ ელასტინის მეშვეობით იგი ძველ ფორმას უბრუნდება.

რეტიკულური ბოჭკოები ძალზე თხელი და დატოტვილია. კოლაგენისგან და გრძელი კოლაგენის ბოჭკოებისგან შემდგარი რეტიკულური ბოჭკოები ქმნის მჭიდროდ ნაქსოვ სტრუქტურას, რომელიც შემაერთებელ ქსოვილს მიმდებარე ქსოვილებთან აკავშირებს.

ხერხემლიანებში ვხვდებით შემაერთებელი ქსოვილის შემდეგ ძირითად ტიპებს: ფაშარი შემაერთებელი ქსოვილი, ცხიმოვანი ქსოვილი, ბოჭკოვანი ქსოვილი, ხრტილი, ძვალი და სისხლი **(იხ. სურ. 40.5)**. ფაშარ შემაერთებელ ქსოვილს ძირითადად ორი ტიპის უჯრედები შეადგენს: ფიბრობლასტები და მაკროფაგები. **ფიბრობლასტები** გამოყოფს უჯრედშორისი ბოჭკოების ცილოვან ინგრედიენტებს. **მაკროფაგები** ამებოიდური უჯრედებია, რომლებიც ბოჭკოების ლაბირინთში მოგზაურობენ და უცხო ნაწილაკებსა და მკვდარ უჯრედებს ყლაპავენ ფაგოციტოზის საშუალებით (იხ. თავი 6). ამ თავში მოგვიანებით გაეცნობით ამ უჯრედების დამახასიათებელ ფუნქციებს და სხვადასხვა ტიპის შემაერთებელ ქსოვილებს.

კუნთოვანი ქსოვილი

კუნთოვანი ქსოვილი შედგება გრძელი უჯრედებისგან,

რომლებსაც კუნთოვანი ბოჭკოები ეწოდება. ბოჭკოები იკუმშება ნერვული სიგნალების საპასუხოდ. ბოჭკოების ციტოპლაზმაში ერთმანეთის პარალელურად განლაგებულია მიოფიბრილები – შეკუმშვის უნარის მქონე ერთეულები. მიოფიბრილები ცილების – აქტინისა და მიოზინისგან შედგება (კუნთის შეკუმშვის შესახებ შეგიძლიათ წაიკითხოთ 49-ე თავში). კუნთოვანი ქსოვილი ცხოველთა ქსოვილებს შორის ყველაზე მეტი რაოდენობით გვხვდება. კუნთის შეკუმშვა დიდი რაოდენობით ენერგიას საჭიროებს. ხერხემლიან ცხოველთა სხეულში სამი სახეობის კუნთოვან ქსოვილს გამოყოფენ: ჩონჩხის (განივზოლიანი) კუნთები, გულის კუნთი და გლუვი კუნთები **(სურ. 40.5).**

ნერვული ქსოვილი

ნერვული ქსოვილი შეიგრძნობს სტიმულებს და გადასცემს სიგნალებს (ნერვული იმპულსების ფორმით) ცხოველის სხეულის ერთი ნაწილიდან მეორეში. ნერვული ქსოვილის ფუნქციური ერთეული არის ნეირონი, ანუ ნერვული უჯრედი. ნეირონი სპეციალიზებული უჯრედია, რომელიც ღებულობს და აგზავნის ნერვულ სიგნალებს. ეს დეტალურად განხილულია 48-ე თავში. ცხოველების უმრავლესობაში ნერვული ქსოვილი კონცენტრირებულია ტვინში, რომელიც ფუნქციონირებს, როგორც ცხოველთა აქტივობის მაკონტროლებელი ცენტრი.

ორგანოები და ორგანოთა სისტემები

მრავალ ცხოველში სხვადასხვა ქსოვილი წარმოქმნის **ორგანოებს.** მხოლოდ განვითარების დაბალ საფეხურზე მყოფ ცხოველებს (ღრუბელები და ზოგიერთი ნაწლავღრუიანები) არა აქვთ მსგავსი ორგანიზაცია. ზოგიერთ ორგანოში ქსოვილები შრეებს ქმნიან. მაგალითად, ხერხემლიანების კუჭს აქვს ოთხი ქსოვილის შრე **(სურ. 40.6)**. თხელი ეპითელიუმი გამოფენს კუჭის ღრუს და გამოყოფს ლორწოს და მომნელებელ წვენს. ამ შრის გარეთ მოთავსებულია შემაერთებელი ქსოვილის შრე, რომელიც გარშემორტყმულია გლუვი კუნთებით. შემაერთებელი ქსოვილის მომდევნო შრე კი მთლიანად კუჭს ფარავს. შემაერთებელი ქსოვილის გარსებით, **მეზენტერიუმით,** ხერხემლიანი ცხოველების მრავალი ორგანო დამაგრებულია სხეულის სითხით სავსე ღრუებში. ძუძუმწოვრებს აქვთ **გულმკერდის ღრუ,** სადაც მდებარეობს გული და ფილტვები და რომელიც გამოყოფილია მის ქვემოთ მდებარე **მუცლის ღრუსგან** კუნთოვანი შრით – დიაფრაგმით.

ორგანოები ქმნის ორგანოთა სისტემებს **(იხ. ცხრილი 40.1),** რომლებიც ორგანიზმის ცხოველმყოფელობისთვის აუცილებელ ძირითად ფუნქციებს ასრულებს.

თითოეული **ორგანოთა სისტემა** რამდენიმე ორგანოსგან შედგება და მისთვის დამახასიათებელ ფუნქციას ახორციელებს. აგრეთვე, ყველა სისტემის კოორდინირებული მოქმედება აუცილებელია ცხოველის არსებობისთვის. მაგალითად, საჭმლის მომნელებელი ტრაქტის მიერ შეწოვილი საკვები ნივთიერებები ვრცელდება მთელ ორგანიზმში სისხლის მიმოქცევის სისტემის დახმარებით. გული, რომლის შეკუმშვის შედეგადაც სისხლი სისხლძარღვებში მოძრაობს, დამოკიდებულია საჭმლის მომნელებელი სისტემის მიერ შეთვისებულ საკვებ ნივთიერებებზე. ასევე დამოკიდებულია ჟანგბადზე, რომლის მოწოდებასაც სუნთქვის სისტემა უზრუნველყოფს. ნებისმიერი ორგანიზმი, იქნება ეს ერთი უჯრედი, თუ ორგანოთა სისტემების ნაკრები, ინარჩუნებს სიცოცხლეს თავისი შემადგენელი ნაწილების კოორდინირებული მოქმედების საშუალებით. ამგვარი მოქმედება ბევრად უფრო რთულია, ვიდრე ცალკეული შემადგენელი ნაწილების მოქმედების უბრალო ჯამი.

კონცეფცია შესწი 40.2

1. აღწერეთ, როგორ შეესაბამება კუჭის ღრუს ამომფენი ეპითელური ქსოვილის აგებულება მის მიერ შესრულებულ ფუნქციას
2. გამოთქვით მოსაზრება, რატომ წარმოადგენს საფრთხეს შემაერთებელი ქსოვილის დაავადება სხეულის ორგანოთა უმრავლესობისთვის
3. როგორ ურთიერთქმედებენ კუნთოვანი და ნერვული ქსოვილები?

კონცეფცია 40.3

ცხოველები იყენებენ საკვების ქიმიურ ენერგიას ფორმისა და ფუნქციის შესანარჩუნებლად

ყველა ორგანიზმი საჭიროებს ქიმიურ ენერგიას ზრდისთვის, აღდგენისთვის და სხვა ფიზიოლოგიური პროცესისთვის. როგორც აღვნიშნეთ, ორგანიზმების განსხვავება შეიძლება ენერგიის მიღების ფორმების მიხედვით. აუტოტროფები (მცენარეები) გამოიყენებენ სინათლის ენერგიას იმისთვის, რომ ააგონ ორგანული მოლეკულები, რომლებიც, თავის მხრივ, დიდწილ ენერგიას შეიცავს. შემდგომში მცენარეები იყენებენ მათ მიერვე სინთეზირებულ ორგანულ მოლეკულებს საწვავად. მათგან განსხვავებით, ჰეტეროტროფები (ცხოველები) მათთვის საჭირო ენერგიას საკვებიდან იღებენ, რომელიც სხვა ორგანიზმების მიერ სინთეზირებულ ორგანულ მოლეკულებს შეიცავს.

ბიოენერგეტიკა

ენერგიის დინება ცხოველურ ორგანიზმში – მისი **ბიოენერგეტიკა,** განსაზღვრავს ცხოველის ქცევას, ზრდას, გამრავლებასა და საკვების მოთხოვნილებას. ცხოველთა ბიოენერგეტიკის შესწავლა ძალზე გვეხმარება ცხოველის ადაპტაციის თავისებურებების გარკვევაში.

ენერგიის წყაროები და მათი მდებარეობა

ცხოველები იღებენ ქიმიურ ენერგიას საკვებიდან. ფერმენტული ჰიდროლიზი მომნელებელ ღრუში შლის საკვებს შემადგენელ მონომერებათ **(იხ. სურ. 5.2ბ.)**. ენერგიის შემცველ მოლეკულებს

სურათი 40.5

ვვლევა: ცხოველის ქსოვილების აგებულება და ფუნქცია

ეპითელური ქსოვილი

(Columnar epithelia) ცილინდრული ეპითელიუმი, რომლის უჯრედები ციტოპლაზმას დიდი ოდენობით შეიცავენ. იგი გვხვდება ჩვეულებრივ იმ ორგანოებში, სადაც ნივთიერებების გამოყოფა ან აქტიური შეწოვა (აბსორბცია) მნიშვნელოვან ფუნქციას წარმოადგენს.



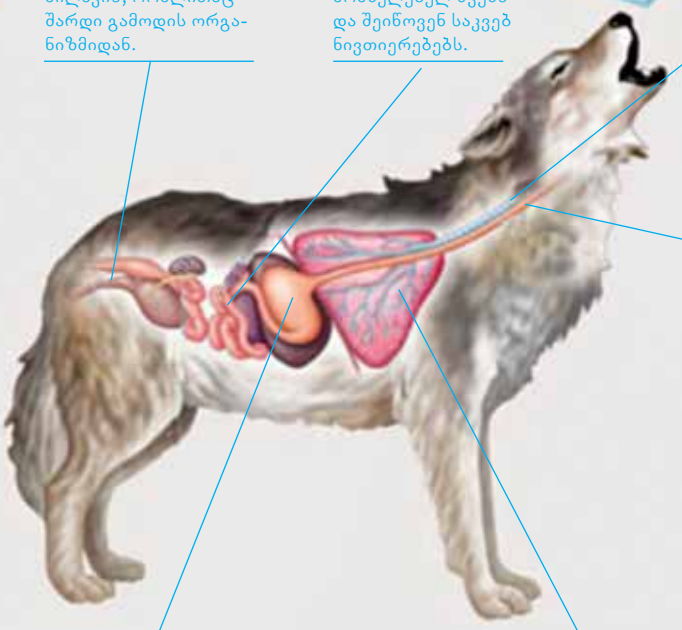
მრავალშრიანი ცილინდრული ეპითელიუმით (stratified columnar epithelium). ამოფენილია შარდსადინარის შიდა ზედაპირი, მილაკის, რომლითაც შარდი გამოდის ორგანიზმიდან.



ერთშრიანი ცილინდრული ეპითელიუმი (simple columnar epithelium) ამოფენს ნაწლავებს. მისი უჯრედები გამოყოფენ მომნელებელ წვენს და შეიწოვენ საკვებ ნივთიერებებს.



ცრუ მრავალშრიანი წამწამოვანი ეპითელიუმი (pseudostratified ciliated columnar epithelium) ქმნის ლორწოვან მემბრანას, რომელიც ამოფენს სასუნთქ სისტემას ხერხემლიანებში. მოძრავი წამწამი ხელს უწყობს ლორწოს ზოლების გადაადგილებას სასუნთქი ტრაქტის შიგნით. სასუნთქი მილების წამწამოვანი ეპითელიუმი იცავს ფილტვებს მტვერისა და სხვა ნაწილაკებისა მოხვედრისგან და გაადაქვს ისინი ხორხისკენ.



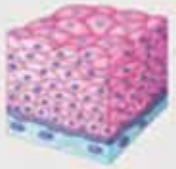
მრავალშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმი (stratified squamous epithelia) სწრაფად რეგენერირებს (აღდგება) მის ფუძეში მდებარე უჯრედების საშუალებით. ახალი უჯრედები ფუძიდან ზედაპირისკენ გადაადგილდება და ჩაანაცვლებს მკვდარ მოქერცლილ უჯრედებს. ასეთი ტიპის ეპითელიუმი გვხვდება კანის ზედაპირზე, საყლაპავში, ანუსში, ვაგინაში. ქსოვილის ამგვარი აგებულების გამო, დაზიანება პირველად ზედაპირზე არსებულ მკვდარ უჯრედებს ეხება, ხოლო ღრმად მდებარე ცოცხალი უჯრედები არ ზიანდება.

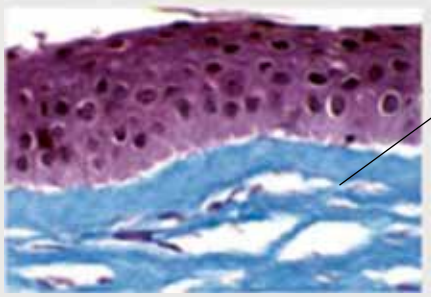
კუბოიდური ეპითელიუმი (cuboidal epithelia), რომლის უჯრედების ძირითადი ფუნქცია გამოყოფაა, წარმოქმნის თირკმლის მილაკების და სხვადასხვა ჯირკვლების ეპითელიუმს ფარისებრი და სანერწყვე ჯირკვლების ჩათვლით. ჯირკვლოვანი ეპითელიუმი გამოფენს მილაკებს ფარისებრ ჯირკვალში და გამოყოფს ჰორმონს, რომელიც არეგულირებს ორგანიზმის მიერ ენერგიის მოხმარებას.



ერთშრიანი ბრტყელი ეპითელიუმი (simple სქუამოუს ეპიტჰელია), არის თხელი და ნაკლებად მჭიდრო, მონაწილეობს ნივთიერებათა მიმოცვლაში დიფუზიის საშუალებით. ეს ეპითელიუმი გამოფენს სისხლძარღვებს და ფილტვების საჰაერო პარკებს, სადაც საკვები ნივთიერებებისა და აირის დიფუზია განსაკუთრებით ინტენსიურია.







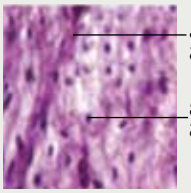
Basement membrane — ბაზალური მემბრანა

ეპითელიური შრის ფუძეში არსებული უჯრედები მიმაგრებულნი არიან ***ბაზალურ შრეზე****, მკვრივ უჯრედშორის ნივთიერებაზე. ეპითელიუმის თავისუფალი ზედაპირი ღიაა ჰაერისა და სითხეებისთვის.*

40µm

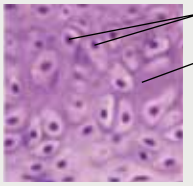
შემაერთებელი ქსოვილი

ცხოველის ორგანიზმში ყველაზე დიდი ოდენობით გვხვდება შემაერთებელი ქსოვილის ერთ-ერთი სახე: ფაშარი შემაერთებელი ქსოვილი. იგი აერთებს ეპითელიუმს მიმდებარე ქსოვილებთან და „შესაფუთი მასალის“ როლს ასრულებს, ორგანოებს თავიანთ ადგილებზე აჩერებს. შემაერთებელ ქსოვილს ფაშარი ეწოდება იმიტომ, რომ მისი ბოჭკოები ფაშარად არის განლაგებული. აქ სამივე ტიპის ბოჭკოები გვხვდება: კოლაგენის, ელასტიური და რეტიკულური. ფიბრობლასტები და მაკროფაგები განლაგებულია ბოჭკოების მასაში.

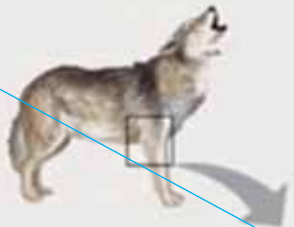


120µm

ხრტილში (Cartilage) უხვად არის კოლაგენის ბოჭკოები, რომლებიც მოთავსებულია წელვად უჯრედშორის ნივთიერებაში. ეს ნივთიერება შედგება ცილოვან-ნახშირწყლოვანი კომპლექსისგან, სახელწოდებით ქონდროიტინ სულფატი. ქონდროიტინ სულფატს და კოლაგენს გამოყოფს უჯრედები, რომლებსაც ქონდროციტები ეწოდება. აღნიშნული ნივთიერებების შემადგენლობა ისეთია, რომ ხრტილს სიმკვრივეს და მოქნილობას ანიჭებს. ხერხემლიანების უმრავლესობას ემბრიონალური განვითარების პერიოდში ხრტილოვანი ჩონჩხი აქვს. ხერხემლიანების ნაწილში ემბრიონალური განვითარების ბოლოს ხდება ხრტილოვანი ქსოვილის ძვლოვანით ჩანაცვლება. მიუხედავად ამისა, ხრტილი ზოგიერთ ადგილებში რჩება, მაგალითად: ხრტილოვანი დისკები მალებს შორის, რომლებიც ბალიშის ფუნქციას ასრულებენ; ზოგიერთი ძვლის თავი. ამგვარი სტრუქტურების მოქნილობა ამორტიზაციის საშუალებას იძლევა. ამიტომ ფიზიკური ზემოქმედების დროს ძვალი არ ტყდება.

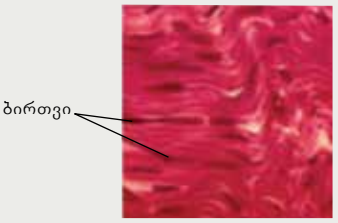


100µm



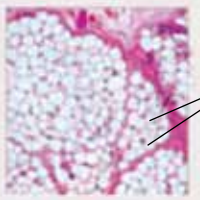


ბოჭკოვანი შემაერთებელი ქსოვილი (Fibrous connective tissue) ძალზე მჭიდროა, დიდი რაოდენობით კოლაგენის ბოჭკოების შემცველობის გამო. ბოჭკოები ქმნიან პარალელურ გროვებს, რომლებიც ქსოვილს ძალას ანიჭებს. ბოჭკოვანი შემაერთებელი ქსოვილი მოთავსებულია მყესებში, რომლითაც კუნთები ძვლებს ემაგრება და ლიგამენტებში, მათი საშუალებით კი სახსრებში ძვლები ემაგრება ერთმანეთს.



30µm

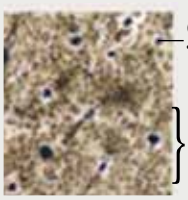
ცხიმოვანი ქსოვილი (adipose tissue) ფაშარი შემაერთებელი ქსოვილის ფორმაა. აქ ხდება ცხიმის დამარაგება ცხიმოვან უჯრედებში, რომლებიც უჯრედშორისში არიან განლაგებულნი. ცხიმოვანი ქსოვილი მოქმედებს როგორც გამომფენი და საიზოლაციო შრე, აგრეთვე მასში გროვდება ენერგია ცხიმოვანი მოლეკულების სახით (იხილეთ **სურათი** 4.6). ცხიმოვანი უჯრედები შეიცავენ ცხიმის მსხვილ წვეთებს. ცხიმოვანი უჯრედი იბერება, როცა მასში ცხიმი გროვდება და იჩუტება, როცა ცხიმი ენერგიის წყაროდ გამოიყენება.



150µm

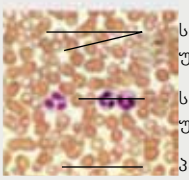
ხერხემლიანი ცხოველების უმრავლესობის სხეულის საყრდენია ძვლოვანი ჩონჩხი. ძვალი მინერალიზებული შემაერთებელი ქსოვილია. ძვლის წარმომქმნელ უჯრედებს ოსტეობლასტები ეწოდება. ისინი განთავსდება კოლაგენის უჯრედშორისში (მატრიქსში). კალციუმის, მაგნიუმისა და ფოსფატის იონები კომბინირდება და ქმნის მინერალურ ჰიდროქსიაპატატის, რომელიც უჯრედშორის სიმყარეს ანიჭებს.

მყარი მინერალური მარილებისა და მოქნილი კოლაგენის ერთობლიობა ძვალს ხრტილზე მეტად მყარს ხდის. ძუძუმწოვრების ძვლის მიკროსკოპული სტრუქტურა წარმოდგენილია განმეორებადი ერთეულებით, რომლებსაც ოსტეონები (ანუ ჰავერსის სისტემები) ეწოდება. თითოეულ ოსტეონს აქვს მინერალიზებული უჯრედშორისის კონცენტრული შრეები, რომლებიც გარს ერტყმიან ცენტრალურ არხს. ცენტრალურ არხში სისხლძარღვები და ნერვები გადის, რომლებიც ძვალს საკვებით ამარაგებენ და მისკენ და მისგან იმპულსები გადააქვთ.



700µm

სისხლი (Although blood...) განსხვავდება სხვა შემაერთებელი ქსოვილებისგან, მას აქვს ძალზე დიდი მოცულობის უჯრედშორისი ნივთიერება. ამ შემთხვევაში უჯრედშორისი თხევადია და მას პლაზმა ეწოდება. პლაზმა შედგება წყლის, მარილებისა და სხვადასხვა ხსნადი ცილისგან. პლაზმაში ვხვდებით სისხლის ორი ტიპის უჯრედებს: ერითროციტებს (სისხლის წითელ უჯრედებს) და ლეიკოციტებს (სისხლის თეთრ უჯრედებს), აგრეთვე უჯრედის ფრაგმენტებს, რომლებსაც თრომბოციტები (platelets) ეწოდება. სისხლის წითელ უჯრედებს გადააქვთ ჟანგბადი, თეთრი უჯრედები იცავენ ორგანიზმს ვირუსების, ბაქტერიებისა და სხვა უცხო სხეულებისგან, ხოლო თრომბოციტები კი სისხლის შედედებას უწყობენ ხელს. თხიერი უჯრედშორისი სისხლის უჯრედების, საკვები ნივთიერებების და ნარჩენების სწრაფ ტრანსპორტს უზრუნველყოფს.

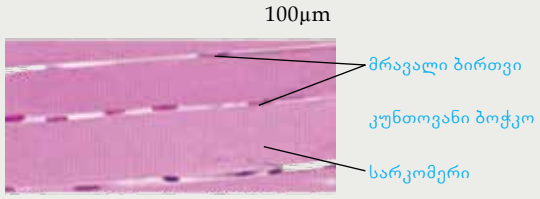


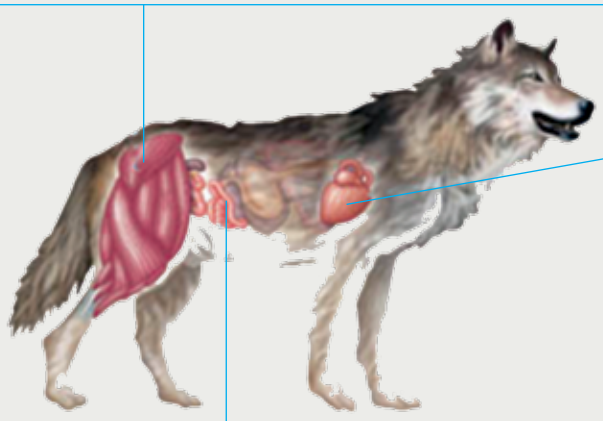
55µm

სურათი 40.5 (გაგრძელება)
ვარჯიში: ცხოველის ქსოვილების აგებულება და ფუნქცია

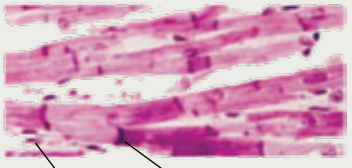
კუნთოვანი ქსოვილი

(Attached to bones...) ჩონჩხის კუნთები ძვლებს მყესების საშუალებით ემაგრებიან და სხეულს თავისუფალი მოძრაობის საშუალებას აძლევენ. ჩონჩხის კუნთები შედგება გრძელი უჯრედების გროვებისგან, რომლებსაც ბოჭკოები ეწოდება. ბოჭკო თავის მხრივ შედგება ჭიმების გროვებისგან, რომლებსაც მიოფიბრილები ეწოდება. შეკუმშვის უნარის მქონე ერთეულების, სარკომერების განივი განლაგება ბოჭკოების მთელს სიგრძეზე უჯრედს ზოლიან შესახედაობას აძლევს მიკროსკოპის ქვეშ. ამიტომ, ხშირად ჩონჩხის კუნთებს განივზოლიანს უწოდებენ. ზრდასრულ ძუძუმწოვრებს აქვს კუნთოვანი უჯრედების ფიქსირებული რაოდენობა. კუნთების განვითარება არ ზრდის კუნთოვანი უჯრედების რაოდენობას, არამედ ზრდის უკვე არსებული უჯრედების ზომებს.

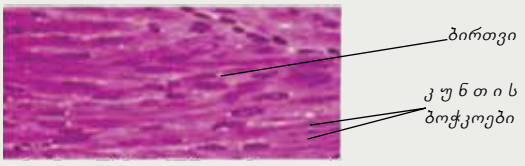




(Cardiac muscle) გულის კუნთი ქმნის გულის კედელს, რომელსაც შეკუმშვის უნარი აქვს. მას აქვს იგივე განივზოლიანობა, როგორც ჩონჩხის კუნთებს და მათთვის დამახასიათებელი შეკუმშვის თავისებურებები. თუმცა, ჩონჩხის კუნთებისგან განსხვავებით, გულის კუნთი უნებლიედ მოქმედებს. გულის კუნთის ბოჭკოები იტოტება და ერთმანეთს სპეციალური ჩართული დისკოების საშუალებით უკავშირდება, რომლებსაც გადააქვთ სიგნალები უჯრედიდან უჯრედზე და გულის ცემის სინქრონიზაციას უწყობენ ხელს.



(Smooth muscle) გლუვი კუნთები, რომელსაც ასე იმიტომ ეწოდება, რომ იგი მოკლებულია ზოლიანობას, გვხვდება საჭმლის მომნელებელი სისტემის, შარდის ბუშტის, არტერიებისა და სხვა შინაგანი ორგანოების კედლებში. უჯრედები ამ ქსოვილში თითისტარისებურია. ისინი უფრო ნელა იკუმშება, ვიდრე ჩონჩხის კუნთებში, მაგრამ უფრო ხანგრძლივი დროის განმავლობაში შეუძლია შეკუმშვა. გლუვ კუნთებს, ისევე როგორც ჩონჩხის კუნთებს, ხსვადსხვა ტიპის ნერვი აკონტროლებს, გლუვი კუნთების მოქმედება უნებლიეთ ხდება. მაგალითად, ისეთი მოქმედებების დროს, როგორიც არის სლოკინი ან არტერიების შევიწროვება.

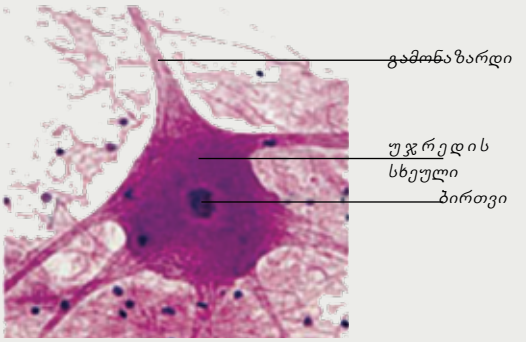


25µm

ნერვული ქსოვილი



ნერვული უჯრედები (ნეირონები) ნერვული ქსოვილის ძირითად ერთეულს წარმოადგენენ. ნეირონი შედგება უჯრედის სხეულისგან და ორი ან მეტი გამონაზარდისგან, რომლებსაც აქსონი და დენდრიტი ეწოდება. აქსონი ზოგიერთ ნეირონებში შეიძლება რამდენიმე მეტრს აღწევდეს. დენდრიტებს გადააქვთ ინფორმაცია თავიანთი ბოლოებიდან ნეირონის დანარჩენ ნაწილზე. აქსონი ატარებს იმპულსს მეორე ნეირონისა ან ეფექტორისკენ (მაგალითად, კუნთოვანი უჯრედისკენ). ზოგიერთი მოტორული ნეირონის გრძელი აქსონი შესაძლებელს ხდის კუნთების გაცნობიერებულ სწრაფ პასუხს.

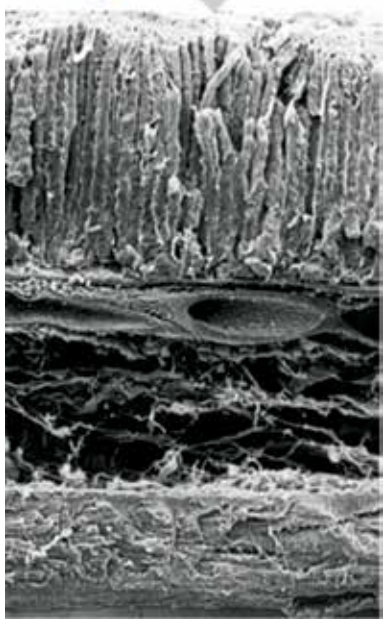


50µm

ცხრილი 40.1 ორგანოთა სისტემები: მათი ძირითადი კომპონენტები და ფუნქციები ძუძუმწოვრებში და ფუნქციები

ორანოთა სისტემები	ძირითადი კომპონენტები	ძირითადი ფუნქციები
საჭმლის მომნელებელი	პირი, ხახა, საყლაპავი, კუჭი, ნაწლავები, ღვიძლი, პანკრეასი, ანუსი	საკვების გადამუშავება (დაქუცმაცება, მონელება, შეწოვა, ნარჩენების მოშორება)
სისხლის მიმოქცევის	გული, სისხლძარღვები, სისხლი	ორგანიზმში ნივთიერებების ტრანსპორტირება
სუნთქვის	ფილტვები, ტრაქეა, სხვა სასუნთქი მილები	აირთა ცვლა (ჟანგბადის შეთვისება, ნახშირორჟანგის გამოყოფა)
იმუნური და ლიმფური	ძვლის ტვინი, ლიმფური კვანძები, თიმუსი, ელენთა, ლიმფური ძარღვები, სისხლის თეთრი ელემენტები	ორგანიზმის დაცვა (ინფექციებთან და კიბოსთან ბრძოლა)
გამოყოფის	თირკმელები, შარდსადენი, შარდის ბუშტი, ურეთერა	მეტაბოლიზმის შედეგად წარმოქმნილი ნარჩენი ნივთიერებებისგან ორგანიზმის გათავისუფლება, სისხლის ოსმოსური წნევის რეგულაცია
ენდოკრინული	ჰიპოფიზი, ფარისებრი ჯირკვალი, პანკრეასი, სხვა შინაგანი სეკრეციის ჯირკვლები	ორგანიზმის მოქმედების კოორდინაცია (როგორიც არის საჭმლის მონელება, მეტაბოლიზმი)
გამრავლების	საკვერცხეები, სათესლეები და მათთან დაკავშირებული ორგანოები	გამრავლება
ნერვული	თავის ტვინი, ზურგის ტვინი, ნერვები, გრძნობათა ორგანოები	ორგანიზმის მოქმედების კოორდინაცია, სტიმულების აღქმა და მათზე საპასუხო მოქმედების ჩამოყალიბება
ინტეგუმენტის (მფარავი შრეები)	კანი და მისი დერივატები (თმა, ფრჩხილები, კანის ჯირკვლები)	მექანიკური დაზიანებებისგან, ინფექციებისგან, გამოშრობისგან ორგანიზმის დაცვა, თერმორეგულაცია
ჩონჩხი	ჩონჩხი (ძვლები, მყესები, ლიგამენტები, ხრტილი)	სხეულის საყრდენი, შინაგანი ორგანოების დაცვა, მოძრაობა
კუნთოვანი	ჩონჩხის კუნთები	მოძრაობა, გადაადგილება





0.2µm

◀ *სურათი 40.6* ***კუჭის (საჭმლის მომნელებელი სისტემის ორგანოს) ქსოვილები.*** *კუჭსა და საჭმლის მომნელებელი სისტემის სხვა მილაკოვან ორგანოებს ოთხი ძირითადი ქსოვილოვანი შრე აქვთ.*

შთანთქავს სხეულის უჯრედები. შეწოვის შემდეგ ენერგიის შემცველი მოლეკულების ძირითადი ნაწილი გამოიყენება ატფ-ის სინთეზისთვის. **(იხ. თავი 9)**. ატფ-ის ქიმიური ენერგია გამოიყენება უჯრედის ფუნქციონირებისთვის. ამის შედეგათ, ორგანოები და ორგანოთა სისტემები ასრულებენ თავიანთ ფუნქციებს. ვინაიდან ატფ-ის წარმოქმნა და გამოყენება სითბოს გამოყოფას უკავშირდება, ცხოველები თავიანთ გარემოში გასცემენ სითბოს (სითბოს ბალანსი უფრო დეტალურად ამავე თავში მოგვიანებით განიხილება).

მას შემდეგ, რაც ენერგიის სასიცოცხლოდ აუცილებელი მოთხოვნილება დაკმაყოფილებულია, საკვების დარჩენილი მოლეკულები გამოიყენება ბიოსინთეზისთვის, მაგალითად, სხეულის ზრდისთვის, აღდგენისთვის, ცხიმის დამარაგებისთვის, გამეტების წარმოქმნისთვის **(სურ. 40.7)**. ბიოსინთეზის პროცესში ახალი სტრუქტურების ასაგებად გამოიყენება ნახშირბადის ჩონჩხი და ატფ. ზოგჯერ ბიოსინთეზის პროდუქტები, მაგალითად, ცხიმი, იშლება შემადგენელ მარტივ მოლეკულებად დამატებითი ატფ-ის სინთეზისთვის **(იხ. სურ. 9.19)**.

ენერგიის მოხმარების განსაზღვრა

ცხოველის ბიოენერგეტიკის გაგება დამოკიდებულია მისი ენერგეტიკული მოთხოვნილებების განსაზღვრაზე. საკვებიდან მიღებული ენერგიის რა რაოდენობა სჭირდება ცხოველს სიცოცხლისთვის? რამდენი ენერგია იხარჯება სიარულის, სირბილის, ცურვის ან ფრენის დროს? მიღებული ენერგიის რა ნაწილი იხარჯება გამრავლებისთვის? ფიზიოლოგები ზომავენ ცხოველის მიერ ქიმიური ენერგიის მოხმარების სიჩქარეს და მის ცვალებადობას, რათა უპასუხონ დასმულ კითხვებს.

ენერგიის რაოდენობას, რომელსაც ცხოველი დროის ერთეულში იყენებს, **მეტაბოლიზმის სიჩქარე** ეწოდება. იგი წარმოადგენს ჯამურ ენერგიას, რომელიც იხარჯება დროის ერთეულის განმავლობაში ბიოქიმიური რეაქციების მსვლელობისას. ენერგია იზომება კალორიებში (კალ.) ან კილოკალორიებში (კკალ.). ერთი კილოკალორია უდრის 1000 კალორიას.

მეტაბოლიზმის სიჩქარის განსაზღვრის სხვადასხვა გზა არსებობს. რადგან უჯრედის სუნთქვისას ენერგიის ნაწილი გარდაიქმნება სითბოდ, მეტაბოლიზმის სიჩქარე გაიზომება ცხოველის მიერ სითბოს გაცემის მიხედვით. მეტაბოლიზმის სიჩქარის განსაზღვრის არაპირდაპირი მეთოდია უჯრედის სუნთქვისას მოხმარებული ჟანგბადის ან გამოყოფილი ნახშირორჟანგის გაზომვა **(სურ. 40.8).** ხანგრძლივი პერიოდის განმავლობაში, საკვების მოხმარება და მისი ენერგიის შემცველობა (დაახლოებით 4,5-5კკალ ცილისა და ნახშირწყლის, ხოლო 9კკალ ცხიმის ერთ გრამზე) აგრეთვე გამოიყენება მეტაბოლიზმის სიჩქარის განსაზღვრისთვის. ამ მეთოდის გამოყენებისას უნდა გამოირიცხოს ენერგია, რომელიც იკარგება საჭმლის ნარჩენების (ექსკრემენტებისა და შარდის) სახით.

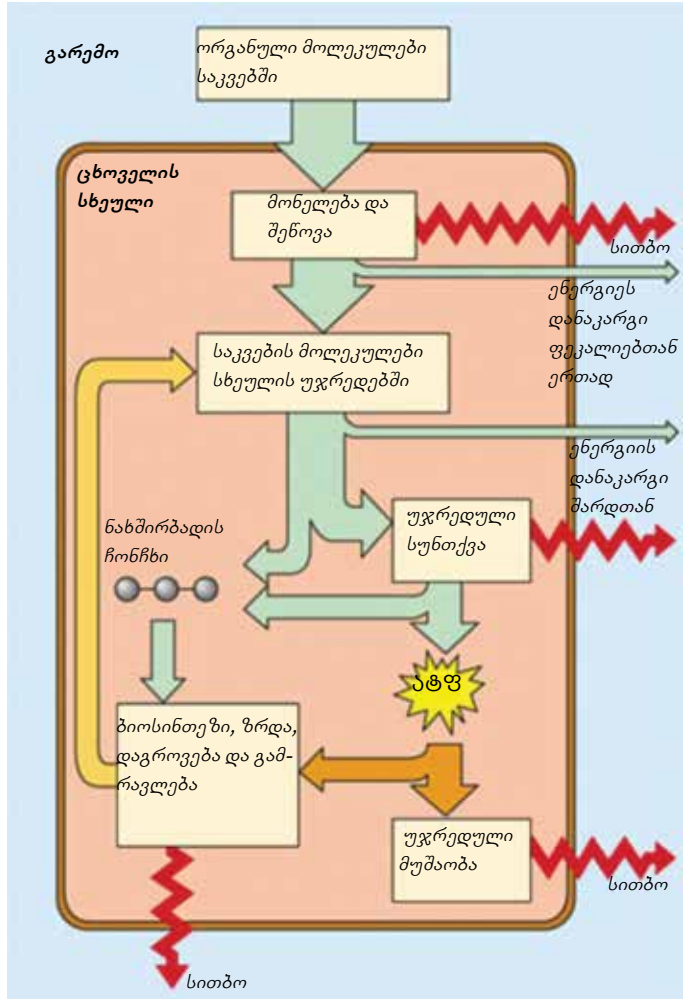
ბიოენერგეტიკული სტრატეგიები

ცხოველების მეტაბოლიზმის სიჩქარე დაკავშირებულია მათ ბიოენერგეტიკულ სტრატეგიებთან.

ორი ტიპის ბიოენერგეტიკული სტრატეგია არსებობს: ენდოთერმული და ექტოთერმული თერმორეგულაცია. ფრინველები და ძუძუმწოვრები ენდოთერმული ცხოველებია. აღნიშნულ ცხოველებში სხეული თბება სითბოთი, რომელიც გამოიყოფა ნივთიერებათა ცვლის დროს და სხეულის ტემპერატურა მერყეობს ვიწრო ფარგლებში. ენდოთერმულობა ენერგეტიკულად ძვირი სტრატეგიაა, რომელიც აქტიური ცხოვრების საშუალებას აძლევს ცხოველებს გარემოს ტემპერატურის მნიშვნელოვანი ცვალებადობის პირობებში. მათგან განსხვავებით, თევზები, ამფიბიები, რეპტილიები და უხერხემლოები ექტოთერმული ცხოველებია. აღნიშნული ცხოველები სითბოს ძირითადად გარემოდან იღებენ. ვინაიდან ტემპერატურის შენარჩუნება ენერგიის დიდ ხარჯთან არის დაკავშირებული, ექტოთერმულ ცხოველებს ნაკლები ენერგიის ხარჯი აქვთ, ვიდრე ენდოთერმულებს. ზოგადად, ექტოთერმულებთან შედარებით, ენდოთერმულ ცხოველებს უფრო მაღალი მეტაბოლოზმის სიჩქარე აქვთ.

ზეგავლენა მეტაბოლიზმის სიჩქარეზე

მრავალ ფაქტორი ახდენს ზეგავლენას მეტაბოლიზმის სიჩქარეზე. ერთ-ერთი საინტერესო საკითხია ურთიერთკავშირი მეტაბოლიზმის სიჩქარესა და სხეულის ზომას შორის.

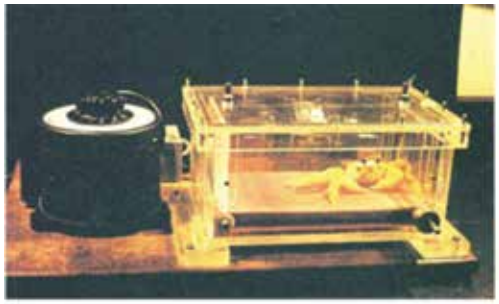


▲ *სურათი 40.7* ***ცხოველის ბიოენერგეტიკა: მიმოხილვა.***

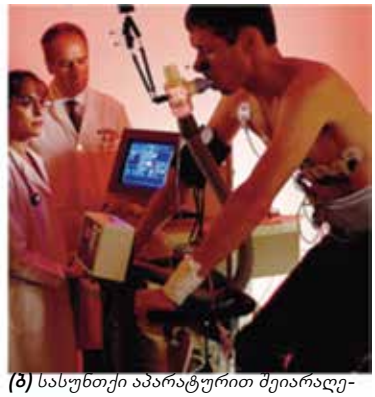
ზომა და მეტაბოლიზმის სიჩქარე

მრავალ ცხოველზე ჩატარებულ ექსპერიმენტში ნაჩვენები იყო, რომ ენერგიის მოხმარება დაანგარიშებული ერთ გრამ წონაზე უკუპროპორციულია სხეულის ზომის. მაგალითად, თაგვში 20-ჯერ მეტი ენერგიის ხარჯი მოდის გრამ წონაზე, ვიდრე სპილოში. მაღალი მეტაბოლიზმის სიჩქარე პატარა ცხოველებში საჭიროებს მეტ ჟანგბადს. აგრეთვე, პატარა ცხოველებს აქვთ უფრო სწრაფი სუნთქვის რიტმი და გულის ცემა. ამის გარდა, ისინი მიირთმევენ მეტ საჭმელს დაანგარიშებულს ერთ გრამ წონაზე.

უკუპროპორციული კავშირის ზუსტი მიზეზი მეტაბოლიზმის სიჩქარესა და სხეულის ზომას შორის ბუნდოვანია. ერთი ჰიპოთეზის თანახმად, ვინაიდან პატარა ცხოველებში სხეულის ზედაპირის მოცულობასთან ფარდობა დიდია, ენდოთერმულ ცხოველებში ტემპერატურის შენარჩუნების ენერგეტიკული ხარჯიც დიდი უნდა იყოს. თუმცა ეს ჰიპოთეზა ლოგიკურია, გაუგებარი რჩება, რატომ არსებობს აღნიშნული უკუპროპორციული ურთიერთობა ექტოთერმულ ცხოველებშიც. მეცნიერებები განაგრძობენ აღნიშნული საკითხების კვლევას.



(ა) *ამ ფოტოსურათზე ნაჩვენებია რესპირომეტრში მოთავსებული მოჩვენება - კობორჩხალა. კამერაში მუდმივი ტემპერატურაა, ის ნიავდება O_2 - ის ცნობილი კონცენტრაციის შემცველი გაზით. კიბორჩხალას მეტაბოლსიზმის სიჩქარე გამოითვლება შეღწეულ O_2-სა და რესპირომეტრიდან გამოყოფილი O_2-ის რაოდენობის სხვაობით. კრაბი იმყოფება სარბენ ბილიკზე და სანამ გაზომვები ტარდება მუდმივი სიჩქარით მირბის.*



(ბ) *სასუნთქი აპარატურით ძეიარაღებული ადამიანის ნივთიერებათა ცვლის სიჩქარე იზომება უძრავ ველოსიპედზე ვარჯიშის მსვლელობისას.*

▲ *სურათი 40.8* ***მეტაბოლიზმის სიჩქარის გაზომვა***

აქტივობა და მეტაბოლიზმის სიჩქარე

ყოველი ცხოველი ხასიათდება მეტაბოლიზმის სიჩქარის ცვალებადობით. მეტაბოლიზმის მინიმალური სიჩქარე საჭიროა ძირითადი სასიცოცხლო პროცესების შესანარჩუნებლად. ენდოთერმული ცხოველის მეტაბოლიზმის სიჩქარეს, რომელიც მოსვენებულ მდგომარეობაში იმყოფება ცარიელ კუჭზე და არ განიცდის სტრესს, **მეტაბოლიზმის ძირითადი სიჩქარე** ეწოდება (**BMR** – basal metabolic rate). ადამიანებში ძირითადი სიჩქარე შეადგენს 1,600-1,800კკალ-ს დღის განმავლობაში ზრდასრულ მამაკაცებში და 1,300-1,500კკალ-ს დღის განმავლობაში ქალებში. აღნიშნული სიჩქარე, დაახლოებით, 75-ვატიანი ელექტრონათურის ენერგეტიკული მოთხოვნილების ტოლფასია.

ექტოთერმულ ცხოველებში სხეულის ტემპერატურა იცვლება გარემოს ტემპერატურის მიხედვით, ასევე იცვლება მეტაბოლიზმის სიჩქარეც. მეტაბოლიზმის ძირითადი სიჩქარისგან განსხვავებით, რომელიც შესაძლებელია განისაზღვროს გარემოს ცვალებადი ტემპერატურის პირობებში, ექტოთერმული ცხოველების მეტაბოლიზმის მინიმალური სიჩქარე უნდა განისაზღვროს ფიქსირებულ ტემპერატურაზე. ექტოთერმული ცხოველის მეტაბოლიზმის სიჩქარეს გარკვეულ ტემპერატურაზე, იმ პირობით რომ ეს ცხოველი ისვენებს, საკვებს არ ინელებს და სტრესის ქვეშ არ იმყოფება, ეწოდება **მეტაბოლიზმის სტანდარტული სიჩქარე (SMR)**.

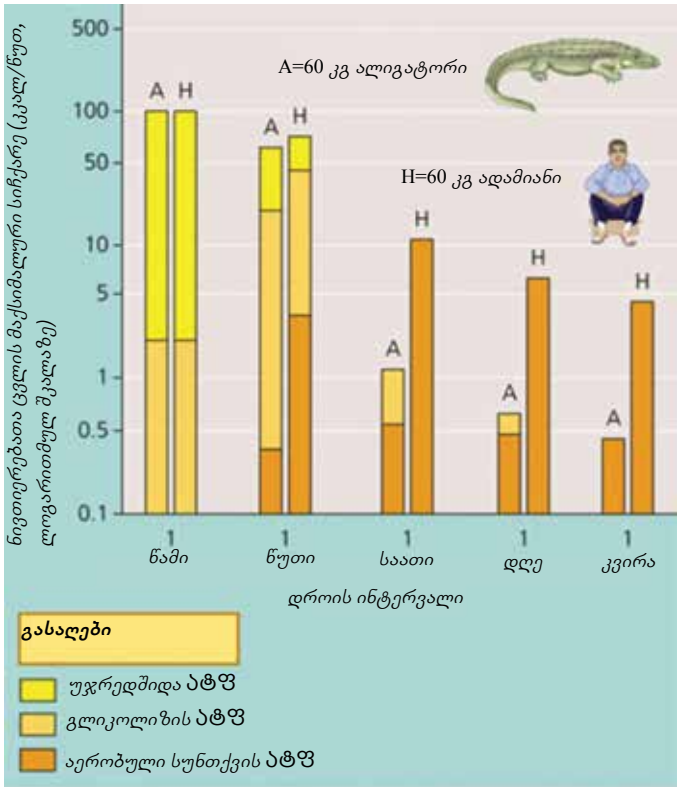
როგორც ექტოთერმულ, ისე ენდოთერმულ ცხოველებში, აქტივობა დიდ გავლენას ახდენს მეტაბოლიზმის სიჩქარეზე. ნებისმიერი ქცევის დროს, მაგალითად, წიგნის წყნარად კითხვისას ან მწერის ფრთების გაშლისას, ხდება ენერგიის მოხმარება, რომელიც აღემატება BMR-სა და SMR-ს. მეტაბოლიზმის სიჩქარის მაქსიმუმი (ატფ-ის მოხმარების მაქსიმალური სიჩქარე) თანხვდება აქტივობის პიკს, ისეთს, როგორიც არის მძიმე წონის აწევა, ან სწრაფი ცურვა.

ზოგადად, ცხოველის მეტაბოლიზმის მაქსიმალური შესაძლო სიჩქარე უკუპროპორციულია აქტივობის ხანგრძლივობისა. სურათი 40.9 გამოხატავს აქტივობის შენარჩუნების სტრატეგიებში განსხვავებას ექტოთერმულ და ენდოთერმულ ცხოველებს შორის, გაზომილს დროის სხვადასხვა ინტერვალებში. ალიგატორს (ექტოთერმული ცხოველი) და ადამიანს (ენდოთერმული ცხოველი) შეუძლიათ ძალზე ინტენსიური მოძრაობა, რაც 1 წუთი ან ნაკლები გრძელდება. ამგვარი „სპრინტის“ განმავლობაში კუნთის უჯრედში არსებული ატფ და ატფ, რომელიც ანაერობულად წარმოიქმნება გლიკოლოზის შედეგად, საკმარისია ინტენსიური მოძრაობისთვის. ცხოველებს არ შეუძლიათ შეინარჩუნონ მეტაბოლიზმის მაქსიმალური სიჩქარე და აქტივობის მაღალი დონე ხანგრძლივი დროის განმავლობაში. თუმცა, გამძლეობაზე გამოცდის დროს, ენდოთერმულ ცხოველებს უპირატესობა აქვთ. აქტივობის შენარჩუნება დამოკიდებულია უჯრედის სუნთქვის აერობულ პროცესზე, რომელიც უზრუნველყოფს უჯრედს ატფ-ით. ენდოთერმული ცხოველების სუნთქვის სიჩქარე 10-ჯერ მეტია, ვიდრე ექტოთერმულების. ხანგრძლივი აქტივობა მხოლოდ რამდენიმე ექტოთერმულ ცხოველს შეუძლია, მაგალითად, პეპელა მონარქს, ან კალმახს, რომლებიც პერიოდულად დიდ მანძილზე მიგრირებენ.

ენერგეტიკულ მოთხოვნილებებზე ბევრი ფაქტორი მოქმედებს, მაგალითად, ასაკი, სქესი, სხეულისა და გარემოს ტემპერატურა, საკვების რაოდენობა და ყუათიანობა, აქტივობის დონე, ჟანგბადის რაოდენობა, ჰორმონალური ბალანსი. დღისა და ღამის მონაკვეთსაც მნიშვნელობა აქვს. ფრინველები, ადამიანები და მრავალი მწერი, ჩვეულებრივ, აქტიურები არიან დღის განმავლობაში (შესაბამისად, ამ დროს მათი მეტაბოლიზმის სიჩქარე მაღალია). მათგან განსხვავებით, ღამურები, თაგვები და ბევრი სხვა ძუძუმწოვარი ძირითადად აქტიურია საღამოს ან ღამეს და, შესაბამისად, მათი მეტაბოლიზმის სიჩქარე ამ დროს მაღალია. მეტაბოლიზმის სიჩქარე იზომება სხვადასხვა დღეღამური აქტივობის დროს, რათა მოგვცეს წარმოდგენა ყოველდღიურ ენერგეტიკულ დანახარჯებზე. ხმელეთის ცხოველების უმრავლესობისთვის (როგორც ენდოთერმულების, ასევე ექტოთერმულების), ენერგიის მოხმარების დღიური სიჩქარე 2-ჯერ ან 4-ჯერ სჭარბობს BMR-ს ან SMR-ს. განვითარებულ ქვეყნებში მცხოვრები ადამიანების მეტაბოლიზმის საშუალო სიჩქარეა 1,5 BMR, რაც უჩვეულოდ დაბალია. აღნიშნული დაბალი დონე ადამიანებში მჯდომარე ცხოვრების ნირის შედეგია.

ენერგიის მიუჯნელობა

სხვადასხვა სახეობა საკვებით მიღებულ ენერგიას და ნივთიერებებს სხვადასხვა გზით იყენებს. გამოყენება დამოკიდებულია მათ საარსებო გარემოზე, ზომებზე, ქცევაზე და ენდოთერმულ ან ექტოთერმულ სტრატეგიაზე. ცხოველების უმრავლესობისთვის საკვების ძირითადი დანიშნულებაა ატფ-ის წარმოქმნა. მისი შედარებით მცირე ნაწილი გამოიყენება გამრავლებისა და ზრდისთვის. მიუხედავად ამისა, ენერგიის რაოდენობა, რომელიც გამოიყენება BMR-ისთვის (ან SMR) და სხეულის ტემპერატურის კონტროლისთვის განსხვავებულია სხვადასხვა სახეობაში. მაგალითად, განვიხილოთ ტიპური ენერგეტიკული ბიუჯეტი ხმელეთის 4 ხერხემლიანისთვის: 25გ-იანი თაგვისთვის, 4კგ-იანი მდედრი პითონისთვის,



▲ *სურათი 40.9* ***მეტაბოლიზმის მაქსიმალური სიჩქარე დროის სხვადასხვა მონაკვეთში.*** *შედარებულია ექტოთერმული ცხოველის (ალიგატორის) და ენდოთერმულის (ადამიანის) მეტაბოლიზმის მაქსიმალური პოტენციური სიჩქარე და ატფ-ის წყაროები დროის სხვადასხვა პერიოდებში. ადამიანის მეტაბოლიზმის ბაზალური სიჩქარე (დაახლოებით 1.2 კკალ/წთ) ბევრად მეტია, ვიდრე ალიგატორის მეტაბოლიზმის სტანდარტული სიჩქარე. დაახლოებით 0.04 კკალ/წთ). ადამიანის მაღალი BMR ნაწილობრივ ხელს უწყობს, შეინარჩუნოს მეტაბოლიზმის სიჩქარის უფრო მაღალი მაჩვენებელი შედარებით ხანგრძლივი პერიოდის განმავლობაში.*

4კგ-იანი ადელის პინგვინისთვის და 60კგ-იანი ქალისთვის **(სურ. 40.10).**

ქალი ხარჯავს საკუთარი ენერგიის დიდ ნაწილს მეტაბოლიზმის ძირითადი სიჩქარისთვის და ენერგიის შედარებით მცირე ნაწილს – აქტივობასა და სხეულის ტემპერატურის რეგულირებისთვის. ზრდაზე მიდის ენერგეტიკული ბიუჯეტის ძალზე მცირე ნაწილი, წლიური ენერგიის ბიუჯეტის დაახლოებით 1%, რაც წელიწადში 1კგ ცხიმის, ან 5-6კგ სხვა ქსოვილების ეკვივალენტურია. ფეხმძიმობის 9 თვე და ძუძუთი კვება დედის წლიური ენერგეტიკული მოთხოვნილებების მხოლოდ 5-8%-ს შეადგენს.

მამრი პინგვინი გამოიყენებს თავისი ენერგეტიკული დანახარჯების დიდ ნაწილს მოძრაობისთვის, რადგან იგი ძალზე ბევრს ცურავს საკვების დასაჭერად. პინგვინის სხეულს კარგი სითბოიზოლაცია აქვს და შედარებით დიდი ზომისაა, ამიტომ, ნაკლებ ენერგიას ხარჯავს ტემპერატურის რეგულაციისთვის. იგი შეგუებულია ანტარქტიკის ცივ გარემოში ცხოვრებას. გამრავლებაზე მისი ენერგეტიკული დანახარჯი წლიური ენერგეტიკული დანახარჯის 6%-ს შეადგენს, რაც ძირითადად კვერცხის ინკუბაციაზე და წიწილების გამოკვებაზე იხარჯება.

თაგვის მდედრი ენერგეტიკული ბიუჯეტის დიდ ნაწილს ტემპერატურის რეგულაციაში ხარჯავს. ამ პატარა ცხოველის სხეულის ზედაპირის შეფარდება მის მოცულობასთან მეტია, ვიდრე დიდი ზომის ცხოველებში, ამიტომ თაგვი სითბოს სწრაფად კარგავს და გამუდმებით უნდა ახერხებდეს მეტაბოლური სითბოს წარმოქმნას სხეულის ტემპერატურის შესანარჩუნებლად. გამრავლებაზე მდედრი თაგვი თავისი წლიური ენერგეტიკული ბიუჯეტის 12%-ს ხარჯავს.

ზემოთ ჩამოთვლილი ენდოთერმული ცხოველებისგან განსხვავებით, ექტოთერმული პითონი ტემპერატურის რეგულაციაზე ენერგიას არ ხარჯავს. როგორც ყველა ქვეწარმავალი, ისიც მთელი ცხოვრების განმავლობაში იზრდება. **40.10 სურათზე** მოყვანილ მაგალითში გველი იმატებს 750გ სხეულის ახალ ქსოვილებს. აგრეთვე წარმოქმნის 650გ კვერცხებს. პითონის ეკონომიური ექტოთერმული სტრატეგია მას შესაძლებლობას აძლევს, ჰქონდეს ძალზე დაბალი ენერგეტიკული დანახარჯი მასის ერთეულზე. ეს დანახარჯი მსგავსი ზომის ენდოთერმული პინგვინის ენერგეტიკული დანახარჯის მხოლოდ 1/40 შეადგენს **(იხ. სურ. 40. 10 ბ)**.

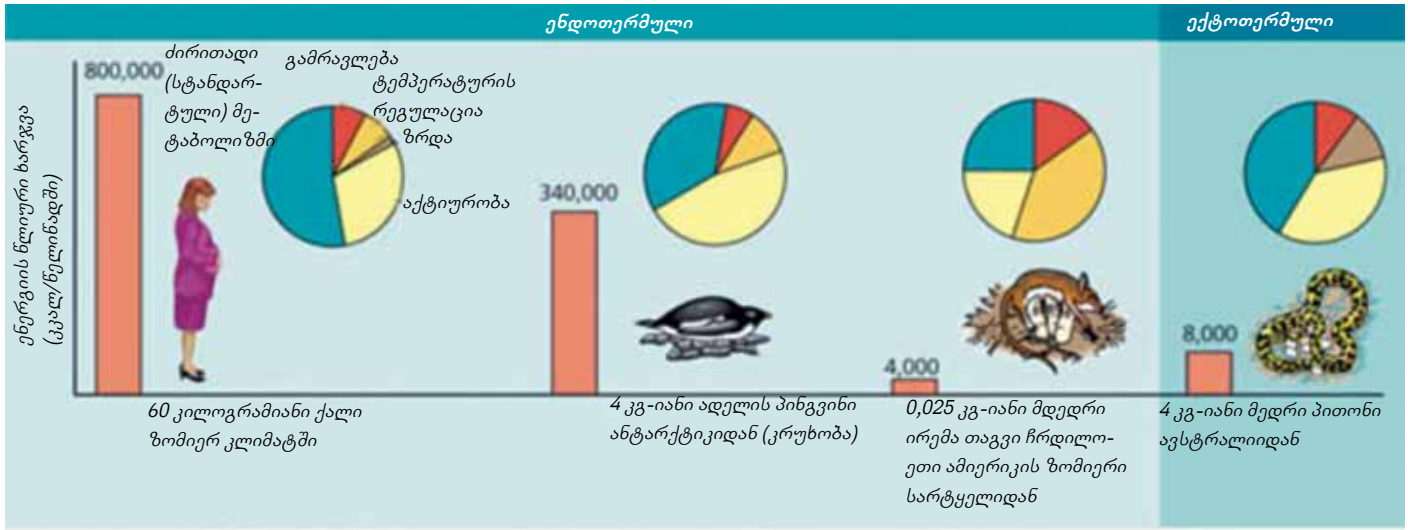
კონცეფცია ცდისა 40.3

1. თუ თაგვს და ხვლიკს (მსგავსი ზომა, მოსვენებული მდგომარეობა) რესპირომეტრში იდენტურ პირობებში მოვათავსებთ, რომელი ცხოველი ჟანგბადს უფრო ჩქარა მოიხმარს? ახსენით
2. რატომ არ შეუძლია ალიგატორს აქტიურობის შენარჩუნება ერთ საათზე მეტი დროის განმავლობაში?
3. რომელმა ცხოველმა უნდა მოიხმაროს დღეში სხეულის მასასთან შეფარდებით საკვების მეტი რაოდენობა: კატამ თუ ლომმა? ახსენით, რატომ?

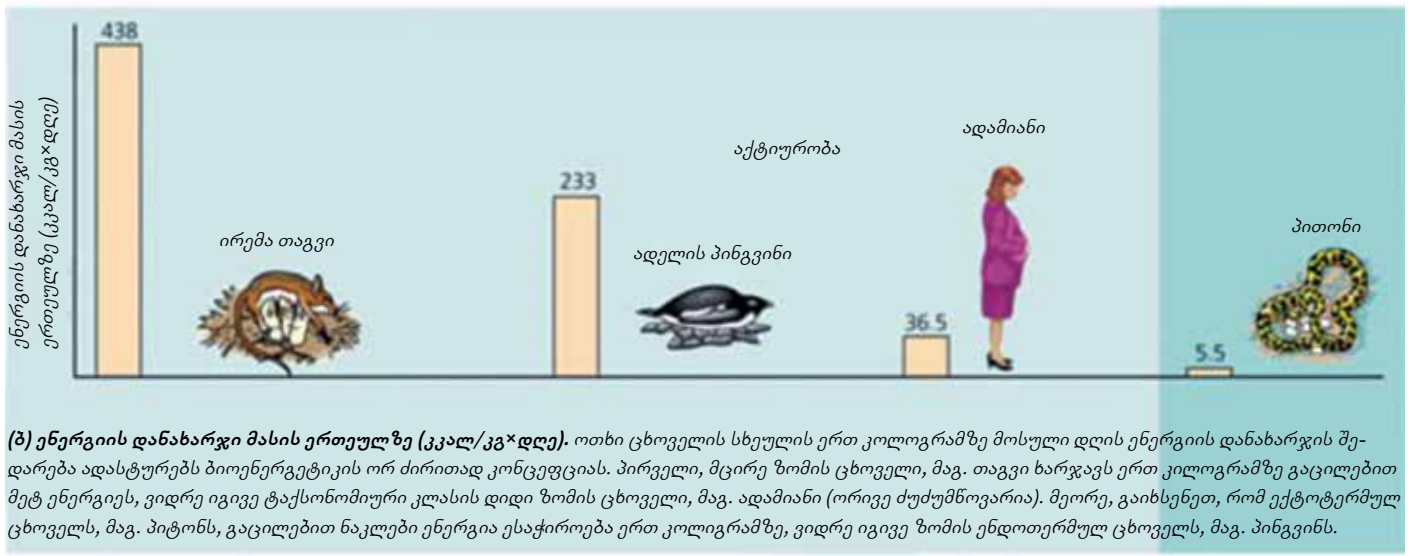
კონცეფცია 40.4

მრავალი ცხოველი არეგულირებს თავის შინაგან გარემოს შედარებით ვიწრო ფარგლებში

საუკუნეზე მეტია, რაც ფრანგმა ფიზიოლოგმა კლოდ ბერნარმა განასხვავა გარეგანი გარემო, სადაც ცხოველი ბინადრობს და შინაგანი გარემო, სადაც ცხოველის უჯრედებია განლაგებული. ხერხემლიანი ცხოველების შინაგან გარემოს ეწოდება **ინტერსტიციალური სითხე (სურ. 40.4)**. ეს სითხე ავსებს სივრცეს უჯრედებს შორის. ამ სითხის მეშვეობით ხდება საკვები ნივთიერებებისა და ნივთიერებათა ცვლის პროდუქტების მიმოცვლა სისხლთან მიკროსკოპული ჭურჭლების მეშვეობით, რომლებსაც კაპილარები ეწოდება. ბერნარმა ასევე დაადგინა, რომ ზოგი ცხოველი ინარჩუნებს შედარებით მუდმივ პირობებს თავიანთ შინაგან გარემოში, ზოგი კი – ვერა. მაგალითად, მტკნარი წყლის ჰიდრა უძლურია, შეინარჩუნოს იმ სითხის მუდმივობა, სადაც მისი უჯრედებია განლაგებული. ამ ცხოველისაგან განსხვავებით, ადამიანის ორგანიზმი



(ა) ენერგიის სრული წლიური ხარკვა. *წრის მონაკვეთები აღნიშნავს ენერგიის დანახარჯს სხვადასხვა ფუნქციების შესასრულებლად.*



(ბ) ენერგიის დანახარჯი მასის ერთეულზე (კკალ/კგ×დღე). *ოთხი ცხოველის სხეულის ერთ კოლოგრამზე მოსული დღის ენერგიის დანახარჯის შედარება ადასტურებს ბიოენერგეტიკის ორ ძირითად კონცეფციას. პირველი, მცირე ზომის ცხოველი, მაგ. თაგვი ხარჯავს ერთ კილოგრამზე გაცილებით მეტ ენერგიას, ვიდრე იგივე ტაქსონომიური კლასის დიდი ზომის ცხოველი, მაგ. ადამიანი (ორივე ძუძუმწოვარია). მეორე, გაიხსენეთ, რომ ექტოტერმულ ცხოველს, მაგ. პიტონს, გაცილებით ნაკლები ენერგია ესაჭიროება ერთ კოლიგრამზე, ვიდრე იგივე ზომის ენდოთერმულ ცხოველს, მაგ. პინგვინს.*

▲ *სურათი 40.10* ***ენერგიის დანახარჯი ოთხი ცხოველის მაგალითზე***

ინარჩუნებს შინაგანი გარემოს შედარებით მუდმივ ტემპერატურას (დაახლოებით 37°C). ადამიანის ორგანიზმს ასევე შეუძლია აკონტროლოს სისხლისა და ინტერსტიციალური სითხის pH-ის (მჟავიანობის) მაჩვენებელი და შეინარჩუნოს მისი მნიშვნელობა დაახლოებით 7,4. ასევე მას შეუძლია სისხლში შაქრის შემცველობის კონტროლი ისე, რომ იგი შეადგენდეს 90მგ გლუკოზას 100მლ სისხლში.

თუმცა, არსებობს პერიოდები ცხოველების განვითარებაში, როცა ცვლილებები შინაგან გარემოში აუცილებელად იჩენს თავს. ასე მაგალითად, ჰორმონების ბალანსი ადამიანის სისხლში რადიკალურად იცვლება სქესობრივი მომწიფებისა და ორსულობის პერიოდში. თუმცა შინაგანი გარემოს შედარებითი სტაბილურობა მაინც აღსანიშნავია.

დღეისთვის, ბერნარისეული ტერმინი „მუდმივი შინაგანი გარემო“ შეცვალა ჰომეოსტაზის კონცეფციამ. ჰომეოსტაზი ნიშნავს „მდგრად, სტაბილურ მდგომარეობას“, ანუ შინაგან წონასწორობას. თანამედროვე ფიზიოლოგიის ერთ-ერთი მთავარი მიზანია ჰომეოსტაზის მექანიზმების შესწავლა. შესაბამისად, წინამდებარე თავის თემაა ჰომეოსტაზის კონცეფციის განხილვა. ცხოველების შინაგანი გარემო ყოველთვის ოდნავ მერყეობს. ჰომეოსტაზი დინამიური მდგომარეობაა, რომელიც ყალიბდება გარემოს ფაქტორებსა და შიდა მაკონტროლებელ მექანიზმებს შორის ურთიერთქმედების შედეგად.

რეგულირება და შეგუება

რეგულირება და შეგუება ორი საწინააღმდეგო პროცესია, რომელთა საშუალებით ცხოველი უმკლავდება გარემოს ცვალებადობას. შეიძლება ითქვას, რომ ცხოველი წარმოადგენს გარემოს გარკვეული ცვლადის **მარეგულირებელს,** როდესაც ამცირებს ამ ცვლადის მერყეობით გამოწვეულ შინაგან ცვლილებას. აღნიშნული რეგულაცია ხდება შინაგანი მაკონტროლებელი მექანიზმების საშუალებით. მაგალითად, მტკნარი წყლის თევზს შეუძლია შე-

ინარჩუნოს სისხლში გახსნილი ნივთიერებების კონცენტრაციის მუდმივობა, თუნდაც ეს კონცენტრაცია განსხვავდებოდეს გარემოში ამ ნივთიერების კონცენტრაციისგან. თევზის ანატომია და ფიზიოლოგია შესაძლებელს ხდის, შეასუსტოს ნივთიერებების კონცენტრაციის შინაგანი ცვლილებები (ამ რეგულაციის მექანიზმებზე უფრო ვრცლად წაიკითხავთ 44-ე თავში).

ცხოველი გარემოს შემგუებელია, თუ მისი შინაგანი გარემო იცვლება გარეგანი ცვლილებების შესაბამისად. მაგალითად, გვარი Libinia-ს კიბორჩხალები ბინადრობენ გარემოში, სადაც ხსნადი ნივთიერებების კონცენტრაცია (მარილიანობა) სტაბილურია. მტკნარი წყლის თევზებისგან განსხვავებით, კიბორჩხალები არ არეგულირებენ შინაგანი გარემოს ხსნადი ნივთიერებების კონცენტრაციას, მათი შინაგანი გარემო შეგუებულია გარე გარემოსთან. რეგულაცია და შეგუება წარმოადგენს კონტინუუმის (მნიშვნელობების უწყვეტი რიგი) უკიდურეს გამოვლინებებს. არცერთი ორგანიზმი არ არის აბსოლუტური „რეგულატორი“ ან „შემგუებელი.“ გარდა ამისა, ცხოველს შეუძლია შეინარჩუნოს ჰომეოსტაზი ნაწილობრივ შინაგანი გარემოს რეგულირებით, ნაწილობრივ კი შეეგუოს გარეთა გარემოს. ასე მაგალითად, მტკნარი წყლის თევზი არეგულირებს შინაგან გარემოში ხსნადი ნივთიერებების კონცენტრაციას, ხოლო მისი შინაგანი ტემპერატურა ეგუება გარემოს წყლის ტემპერატურას. შემდგომში უფრო დაწვრილებით განვიხილავთ მექანიზმებს, რომელთა საშუალებით ცხოველები არეგულირებენ თავიანთ შინაგან გარემოს.

ჰომეოსტაზის მექანიზმები

ჰომეოსტაზის მექანიზმები შინაგან გარემოში ცვლილებებს არეგულირებს. ჰომეოსტაზის მაკონტროლებელი ნებისმიერი სისტემა შედგება სამი ძირითადი ფუნქციური კომპონენტისგან: რეცეპტორი, კონტროლის ცენტრი და ეფექტორი. რეცეპტორი აფიქსირებს შინაგანი გარემოს ცვლილებას: მაგალითად, სხეულის ტემპერატურის ცვლილებას. კონტროლის ცენტრი გადაამუშავებს რეცეპტორიდან მიღებულ ინფორმაციას და უგზავნის შესაბამის ეფექტორს. განვიხილოთ ეს მექანიზმი ოთახის ტემპერატურის რეგულაციის „არაცოცხალ“ მაგალითზე **(სურ. 40.11).** ამ შემთხვევაში, კონტროლის ცენტრს წარმოადგენს თერმოსტატი, რომელიც შეიცავს ასევე რეცეპტორს – თერმომეტრს. როცა ოთახის ტემპერატურა გარკვეულ მაჩვენებელზე, ვთქვათ, 20 გრადუსზე დაბლა ეცემა, თერმოსტატი რთავს გამათბობელს (ეფექტორს). როდესაც ტემპერატურა 20 გრადუსზე ზემოთ იწევს, თერმოსტატი გამათბობელს გამორთავს. ამგვარი ტიპის კონტროლის სისტემას **უარყოფითი უკუკავშირის წრედი** ეწოდება. ცვლადის აღრიცხული ცვლილება იწვევს მაკონტროლებელი მექანიზმის გაშვებას, რომელიც ეწინააღმდეგება ცვლადის იმავე მიმართულებით შეცვლას. ცვლილების მიღებასა და პასუხს შორის არსებული დროის პერიოდის გამო, ცვლადი სუსტად მერყეობს, მაგრამ ეს მერყეობა უმნიშვნელოა. უარყოფითი უკუკავშირის მექანიზმი მცირე ცვლილებების დიდ ცვლილებებად გარდაქმნას ეწინააღმდეგება. ცხოველებში ჰომეოსტატიკური მექანიზმების უმრავლესობა უარყოფითი უკუკავშირის პრინციპზეა აგებული. ფაქტობრივად, ადამიანის სხეულის ტემპერატურის შენარჩუნება 37 გრადუსის სიახლოვეს რამდენიმე უარყოფითი უკუკავშირის მქონე ციკლის შედეგად ხდება (უფრო დეტალურად ამის შესახებ მოგვიანებით წაიკითხავთ).

უარყოფითი უკუკავშირისგან განსხვავებით, **დადებითი უკუკავშირი** გულისხმობს ცვლადის ცვლილების საპასუხოდ ისეთი მექანიზმის ჩართვას, რომელიც აძლიერებს ამ ცვლილებას. მაგალითად, მშობიარობის დროს ბავშვის თავის დაწოლა საშვილოსნოს გახსნილი ყელის მიდამოებში იწვევს საშვილოსნოს კედლების შეკუმშვას, რაც კიდევ უფრო აძლიერებს დაწოლას და, შესაბამისად, შეკუმშვას, რასაც საბოლოოდ ბავშვის დაბადება მოჰყვება.

არ უნდა ჩაითვალოს, თითქოს შიდა გარემო ყოველთვის უცვლელია. რეგულირებადი ცვლილებები აუცილებელია ორგანიზმის ნორმალური ფუნქციონირებისთვის. რიგ შემთხვევებში ეს ცვლილებები ციკლურია. მაგალითად, ჰორმონების დონის ცვლილება, რომელიც ქალის მენსტრუალური ციკლის დროს ხდება **(იხ. სურ. 46.13).** სხვა შემთხვევაში, რეგულირებადი ცვლილებები ორგანიზმის მოთხოვნილებებზე რეაქციაა. მაგალითად, ადამიანის ორგანიზმი რეაგირებს სხვადასხვა ინფექციაზე ტემპერატურის დროებითი აწევით. მაღალი ტემპერატურა ეხმარება ადამიანის ორგანიზმს ინფექციის დაძლევაში. თუ ხანმოკლე პერიოდის ჭრილში განვიხილავთ, ჰომეოსტატიკური მექანიზმის საშუალებით სხეულის ტემპერატურა შენარჩუნებულია ისეთ დონეზე, რომელიც საჭიროა ამ მოცემულ მომენტში. მაგრამ ხანგრძლივი პერიოდის განმავლობაში იგივე მექანიზმები არეგულირებს ცვლილებებს შიდა გარემოში. შიდა რეგულაცია საკმაოდ ძვირია. ნებისმიერი, ვინც იხდის კომუნალური მომსახურების გადასახადებს, იცის, რამდენი ენერგია იხარჯება გათბობაზე ან გაგრილებაზე, რათა სახლში შენარჩუნებულ იქნეს კომფორტული ტემპერატურა. ამის მსგავსად, ცხოველები მიღებული საკვების ენერგიის მნიშვნელოვან ნაწილს იყენებენ ოპტიმალური შინაგანი პირობების შესანარჩუნებლად. შემდეგ ნაწილში დეტალურად განვიხილავთ, როგორ ინარჩუნებს სხვადასხვა ცხოველი შედარებით მუდმივ სხეულის ტემპერატურას.

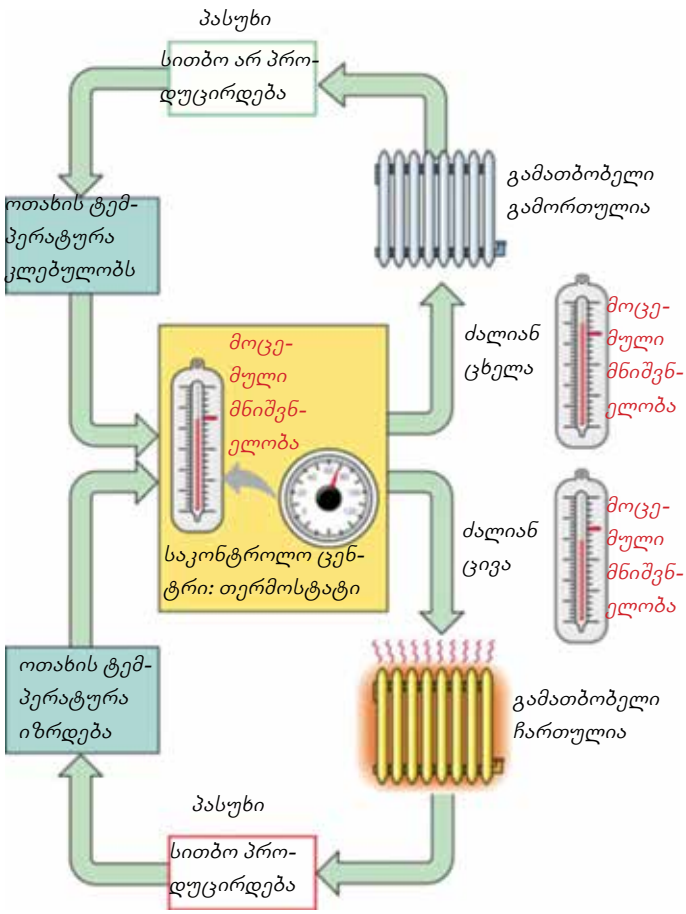
კონცეფცია ცენტრი 40.4

1. შეუძლია თუ არა რეგულატორს, შეინარჩუნოს მუმივი შიდა გარემო? ახსენით.
2. აღწერეთ განსხვავებები უარყოფით და დადებით უკუკავშირებს შორის.

კონცეფცია 40.5

თერმორეგულაცია, რომელიც განპირობებულია ორგანიზმის აგებულებით, ფიზიოლოგიითა და ქცევით, ხელს უწყობს ჰომეოსტაზის შენარჩუნებას

ამ ნაწილში განვიხილავთ იმის მაგალითს, როგორ არეგულირებს სხეულის ფორმისა და ფუნქციების ადაპტაცია ცხოველის შინაგან გარემოს, კონკრეტულად, როგორ არეგულირებს იგი სხე-



▲ *სურათი 40.11* ***უარყოფითი უკუკავშირის მაგალითი არაცოცხალ მექანიზმზე.*** *ოთახის ტემპერატურის რეგულაცია დამოკიდებულია კონტროლის ცენტრზე, რომელიც აფიქსირებს ტემპერატურულ ცვლილებას და ააქტივებს მექანიზმს, რომელიც ამ ცვლილებას საწინააღმდეგო მიმართულებით ცვლის.*

ულის ტემპერატურას. ჰომეოსტაზის შენარჩუნებაში მონაწილე სხვა პროცესები განხილული იქნება 44-ე თავში.

თერმორეგულაცია არის პროცესი, რომელიც ინარჩუნებს ორგანიზმის შინაგან ტემპერატურას მისაღებ ფარგლებში. თერმორეგულაცია მნიშვნელოვანია გადარჩენისთვის,

რადგან ბიოქიმიური და ფიზიოლოგიური პროცესები სხეულის ტემპერატურის ცვლილებისადმი ძალზე მგრძნობიარეა. ფერმენტებზე დამოკიდებული რეაქციების სიჩქარე 2-3-ჯერ იზრდება ტემპერატურის ყოველ 10 გრადუსზე მატებისას. უკიდურესად მაღალ ტემპერატურაზე ცილების დენატურაცია იწყება. ამგვარი თერმული ზეგავლენა უარყოფითად აისახება ცხოველის სიცოცხლისუნარიანობაზე.

ცხოველთა სხვადასხვა სახეობა შეგუებულია გარემოს სხვადასხვა ტემპერატურას და თითოეულ სახეობას ოპტიმალური ტემპერატურის დიაპაზონი აქვს. თერმორეგულაცია ინარჩუნებს სხეულის ტემპერატურას ოპტიმალური დიაპაზონის ფარგლებში, რაც უჯრედებს ეფექტური ფუნქციონირების საშუალებას აძლევს, მაშინაც კი, როცა გარემოს ტემპერატურა მერყეობს.

ექტოთერმული და ენდოთერმული ცხოველები

ცხოველთა სახეობები სხვადასხვანაირად მართავენ გამოყოფილ სითბოს. ცხოველების დაყოფა შეიძლება იმის მიხედვით, თუ რა როლს თამაშობს მეტაბოლური სითბო სხეულის ტემპერატურის განსაზღვრაში. როგორც აღვნიშნეთ, **ექტოთერმული** ცხოველები ძირითად სითბოს გარემოდან იღებენ. ექტოთერმების მეტაბოლიზმის სიჩქარე იმდენად დაბალია, რომ წარმოქნილი სითბო არ არის საკმარისი მათი სხეულის ტემპერატურის რეგულაციისთვის. მათგან განსხვავებით, **ენდოთერმულ** ცხოველებს შეუძლიათ გამოიყენონ მეტაბოლური სითბო თერმორეგულაციისთვის. მეტაბოლიზმის მაღალი სიჩქარის შედეგად ენდოთერმები გამოიმუშავებენ საკმარის სითბოს სხეულის გასათბობად ცივ გარემოში. მრავალი ენდოთერმული ცხოველი, მათ შორის ადამიანი, გარემოს ტემპერატურის მერყეობის დროსაც ინარჩუნებს სტაბილურად მაღალ შინაგან ტემპერატურას. ექტოთერმული ცხოველები თერმორეგულაციას ახერხებენ მზეზე გათბობით, ან ჩრდილში გაგრილებით. ზოგადად, ექტოთერმული ცხოველები უძლებენ ტემპერატურული ცვლილებების უფრო ფართო დიაპაზონს, ვიდრე ენდოთერმული ცხოველები **(სურ. 40.12).** უხერხემლოების უმრავლესობა: თევზები, ამფიბიები, რეპტილიები ექტოთერმული ცხოველებია. ძუძუმწოვრები და ფრინველები ენდოთერმულია.

მნიშვნელოვანია აღვნიშნოთ, რომ ცხოველების დაყოფა ექტოთერმებად და ენდოთერმებად სხეულის ტემპერატურის მუდმივობის ან ცვალებადობის საფუძველზე არასწორია. როგორც ადრე აღინიშნა, კლასიფიკაციისთვის მთავარია სითბოს წყარო, რომელიც გამოიყენება სხეულის გასათბობად. იმის აღსანიშნავად, რომ ზოგი ცხოველი ინარჩუნებს სხეულის მუდმივ ტემპერატურას, ზოგ ცხოველში კი სხეულის ტემპერატურა მერყეობს, შემდეგი ტერმინები გამოიყენება: პოიკილოთერმული – ცხოველები, რომელთა სხეულის ტემპერატურა ძლიერ მერყეობს; ჰომოიოთერმული – ცხოველები შედარებით მუდმივი სხეულის ტემპერატურით. თუმცა, მას მერე, რაც მეცნიერებმა მეტი ცოდნა შეიძინეს ცხოველების თერმორეგულატორულ მექანიზმებზე, ზემოაღნიშნული ტერმინები (პოიკილოთერმული და ჰომოიოთერმული) ხმარებიდან გამოვიდა. ზღვის მრავალი თევზი და უხერხემლო, რომელსაც პოიკილოთერმულ ცხოველებს მიაკუთვნებდნენ, იმდენად სტაბილური ტემპერატურის წყალში ბინადრობს, რომ მათი სხეულის ტემპერატურაც თითქმის სტაბილურია და უფრო ნაკლებად მერყეობს, ვიდრე ადამიანის ან სხვა ძუძუმწოვრების ტემპერატურა. გარდა ამისა, ზოგ ძუძუმწოვარში, რომლებიც ჰომოიოთერმულად ითვლებოდნენ, ტემპერატურის ძლიერ მერყეობას აქვს ადგილი. მაგალითად, ბურუნდუკები ინარჩუნებენ სხეულის მაღალ ტემპერატურას აქტივობის დროს, მაგრამ ჰიბერნაციის შემთხვევაში მათი სხეულის ტემპერატურა მკვეთრად ეცემა. ამგვარი გამონაკლისების გამო, რომლებიც არცთუ ისე ცოტაა, ძირითადად გამოიყენება ტერმინები ექტოთერმული (გარემოს მიერ რეგულირებადი ტემპერატურით) და ენდოთერმული (შიდა მექანიზმებით რეგულირებადი ტემპერატურით).

მეორე, ფართოდ გავრცელებული მცდარი კონცეფცია არის ის, რომ ექტოთერმული ცხოველები ცივსისხლიანები არიან, ხოლო ენდოთერმული ცხოველები კი თბილსისხლიანები. არ არის აუცი-

ლებელი, რომ ექტოთერმებს ჰქონდეთ სხეულის დაბალი ტემპერატურა. როდესაც ისინი მზეზე თბებიან, მრავალი ექტოთერმული ხვლიკის ტემპერატურა უფრო მაღალია, ვიდრე ძუძუმწოვრებისა. ამიტომ დღეს მრავალი ბიოლოგი ერიდება ტერმინებს „თბილსისხლიანი“ და „ცივსისხლიანი“.

ასევე უნდა აღინიშნოს, რომ ენდოთერმია და ექტოთერმია ურთიერთგამომრიცხველი არ არის. მაგალითად, ენდოთერმი ფრინველი შეიძლება მზეზე თბებოდეს ექტოთერმების მსგავსად.

ენდოთერმულობას აქვს რამდენიმე მნიშვნელოვანი უპირატესობა. ენდოთერმულ ცხოველებს შეუძლიათ მეტაბოლიზმის პროცესში დიდი რაოდენობით სითბოს წარმოქმნა.

ინტენსიური მეტაბოლიზმი და სხვა ბიოქიმიური და ფიზიოლოგიური ადაპტაციები, განსაკუთრებით სისხლის მიმოქცევისა და სუნთქვის სისტემაში, ხანგრძლივი ინტენსიური აქტივობის საშუალებას აძლევს ენდოთერმულ ცხოველებს **(იხ. სურ. 40.9).** ხანგრძლივი ინტენსიური სირბილი ან ფრენა გრძელ დისტანციებზე შეუძლიათ მხოლოდ იმ ცხოველებს, რომლებსაც ენდოთერმული ბინადრობის ნირი ახასიათებთ. აგრეთვე, ენდოთერმულობა უპირატესობას აძლევს ცხოველებს ხმელეთზე ცხოვრებაში.

მათ შეუძლიათ გაუძლონ ტემპერატურის ძლიერ ცვლილებებს, რაც ნაკლებად არის დამახასიათებელი წყლის გარემოსთვის. მაგალითად, არცერთი ექტოთერმული ცხოველი არ არის აქტიური ყინვის დროს. როცა ხმელეთის დიდ ნაწილზე ზამთარი დგება, აქტივობას მხოლოდ ენდოთერმული ცხოველები ინარჩუნებენ. დროის მეტი წილი ენდოთერმული ცხოველები – ფრინველები და ძუძუმწოვრები – თავიანთ გარემოზე უფრო თბილი არიან. აღსანიშნავია, რომ ამ ცხოველებს გაგრილების მექანიზმიც აქვთ: ისეთ გარემოში, სადაც ტემპერატურა ძალზე მაღალია, რაც დამღუპველი იქნებოდა ექტოთერმული ცხოველებისთვის, ენდოთერმულები უფრო დაბალ სხეულის ტემპერატურას ინარჩუნებენ. ენდოთერმული ცხოველები უფრო ადვილად იტანენ გარემოს ტემპერატურის ცვალებადობას, ვიდრე ექტოთერმულები. თუმცა, არ უნდა დაგვავიწყდეს, რომ ექტოთერმულები უძლებენ შინაგანი ტემპერატურის უფრო ძლიერ ფლუქტუაციას, ვიდრე ენდოთერმული ცხოველები.

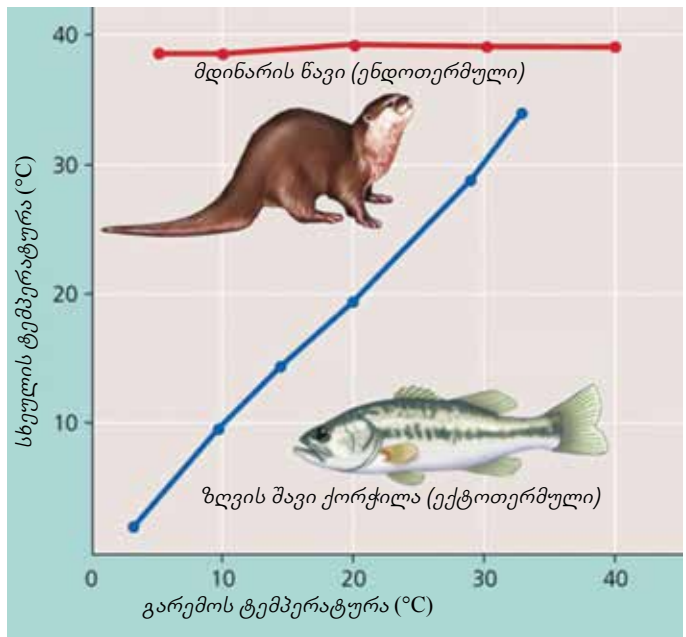
ენდოთერმულობა ძალზე მოსახერხებელია, მაგრამ აგრეთვე ენერგეტიკულად ძვირია. მაგალითად, 20° C-ზე, მოსვენებულ მდგომარეობაში, ადამიანის მეტაბოლიზმის სიჩქარეა დღეში 1 300-დან 1800 კკალ (მეტაბოლიზმის ძირითადი სიჩქარე), იგივე წონის ექტოთერმული ცხოველის, ამერიკული ალიგატორის მეტაბოლიზმის სიჩქარე (მეტაბოლიზმის სტანდარტული სიჩქარე) კი დღეში 60 კკალ-ს შეადგენს. აქედან გამომდინარე, ენდოთერმულმა ცხოველმა ბევრად მეტი საკვები უნდა მიიღოს, ვიდრე იგივე ზომის ექტოთერმულმა ცხოველმა. ეს სერიოზულ პრობლემას წარმოადგენს ენდოთერმული ცხოველებისთვის, განსაკუთრებით, შეზღუდული საკვები რესურსების პირობებში. ამ და სხვა მიზეზების გამო, ექტოთერმულობა ეფექტურ და წარმატებულ სტრატეგიად შეიძლება ჩაითვალოს დედამიწის დიდ ნაწილში, რასაც ადასტურებს ექტოთერმული ცხოველების მრავალფეროვნება და სიუხვე.

სითბოს მიმოცვლის საშუალებები

ორგანიზმი, ისევე როგორც ნებისმიერი საგანი, გასცემს და იღებს სითბოს ოთხი ფიზიკური პროცესის საშუალებით. ესენია: კონდუქცია, კონვექცია, რადიაცია და ევაპორაცია. **სურათ 40.13-**ზე განმარტებულია, თუ რას წარმოადგენს თითოეული პროცესი. აღსანიშნავია, რომ სითბო ყოველთვის გადაადგილდება ცხელიდან ცივ სხეულზე.

მაღანსი სითბოს კარგვასა და შენარჩუნებას შორის

ენდოთერმული ცხოველები და ის ექტოთერმული ცხოველები, რომლებიც თერმორეგულაციას ახერხებენ და ისე წარმართავენ თავიანთი სითბოს ბიუჯეტს, რომ სითბოს მიღების სიჩქარე სითბოს კარგვის სიჩქარის ტოლია. თუ სითბოს ბიუჯეტი დაბალანსებული არ არის, ცხოველი შეიძლება გადახურდეს ან გაგრილდეს. ადაპტაციის ხუთი ძირითადი სახე ეხმარება ცხოველებს თერმორეგულაციაში.



▲ *სურათი 40.12* ***დამოკიდებულება სხეულისა და გარემოს ტემპერატურის შორის წყლის ენდოთერმულ და ექტოთერმული ცხოველებში.*** *მეტაბოლიზმის მაღალი სიჩქარის შედეგად წარმოქმნილი სითბოს საშუალებით წავი ინარჩუნებს სხეულის სტაბილურ ტემპერატურას გარემოს ტემპერატურის ძლიერი ცვალებადობის დროსაც. ზღვის შავი ქორჭილა კი წარმოქმნის მცირეოდენ მეტაბოლურ სითბოს და ეგუება გარემოში არსებულ ტემპერატურას.*

იზოლაცია

ფრინველებში და ძუძუმწოვრებში თერმორეგულაციის ერთერთ ძირითად მექანიზმს იზოლაცია წარმოადგენს. იზოლაცია ბეწვით, ბუმბულით ან ცხიმის ფენით ამცირებს სითბოს ნაკადს ცხოველსა და მის გარემოს შორის. ამის შედეგად სითბოს შენარჩუნებისთვის საჭირო ენერგეტიკული დანახარჯები შედარებით ცოტაა.

ძუძუმწოვრებში საიზოლაციო ფენა დაკავშირებულია **მფარავ სისტემასთან,** რომელიც შედგება კანის, თმისა და ფრჩხილისგან (ზოგ სახეობაში ბრჭყალი ან ჩლიქი). კანი ძირითადი ორგანოა მფა-

რავ სისტემაში. კანი მოქმედებს როგორც თერმორეგულატორული ორგანო, რომელშიც მოთავსებულია ნერვები, საოფლე ჯირკვლები, სისხლძარღვები და თმის ფოლიკულები. იგი აგრეთვე იცავს სხეულის შიდა ნაწილს მექანიკური დაზიანებისგან, ინფექციებისა და გამოშრობისგან. კანი შედგება ორი შრისგან: ეპიდერმისი და დერმა. ისინი ამოფენილია ქვემოთა ქსოვილოვანი შრით – ჰიპოდერმით **(სურ. 40.14)**. ეპიდერმისი კანის ზედა შრეა და შედგება ძირითადად მკვდარი ეპითელური უჯრედებისგან, რომლებიც დროთა განმავლობაში იქერცლება. ქვედა შრეებში წარმოქმნილი ახალი უჯრედები გადაადგილდება ეპიდერმისში და ჩაანაცვლებს მკვდარ უჯრედებს. დერმა ამოფენს ეპიდერმისს და შეიცავს თმის ფოლიკულებს, ცხიმოვან და საოფლე ჯირკვლებს, კუნთებს, ნერვებს და სისხლძარღვებს. ჰიპოდერმა შედგება ცხიმოვანი ქსოვილისგან, რომელიც მოიცავს ცხიმის დამგროვებელ უჯრედებს და სისხლძარღვებს. ცხიმოვანი ქსოვილი უზრუნველყოფს სხვადასხვა სიძლიერის თერმოიზოლაციას, რაც სახეობებზეა დამოკიდებული.

ბეწვისა და ბუმბულის იზოლაციის სიძლიერე ძირითადად დამოკიდებულია იმაზე, რამდენად ინარჩუნებს ჰაერის შრეს (ბეწვი დასველებისას კარგავს საიზოლაციო თვისებებს). ხმელეთის მრავალ ძუძუმწოვარში და ფრინველებში ბეწვი და ბუმბული სიცივეში ყალყზე დგება (ვერტიკალურად იწევა), რათა მეტი ჰაერი შეაკავოს. ადამიანებში თბოიზოლაცია დამოკიდებულია ძირითადად კანქვეშა ცხიმოვან შრეზე **(სურ. 40.14)**. სიცივეში ე.წ. „ბატის კანი," ანუ ხორკლიანი კანი, ჩვენი წინაპრებისგან შემორჩენილი ბეწვის ყალყზე დადგომის გადმონაშთია.

ზღვის ცხოველებს, მაგალითად, ვეშაპებს და სელაპებს, საიზოლაციო ცხიმის სქელი ფენა უშუალოდ კანქვეშ აქვთ. ზღვის ძუძუმწოვრებს უწევთ ისეთ წყალში ბინადრობა, რომლის ტემპერატურა სხეულის შიგა ტემპერატურაზე ბევრად დაბალია. მრავალი სახეობა ყოველ წელს გარკვეულ პერიოდს ატარებს პოლარულ ზღვებში.

სითბოს გაცემა წყალში 50-100-ჯერ უფრო სწრაფად ხდება, ვიდრე ჰაერში. ზღვის ძუძუმწოვრების კანის ტემპერატურა ახლოს არის წყლის ტემპერატურასთან, მაგრამ ცხიმოვანი შრის იზოლაცია იმდენად ეფექტურია, რომ ზღვის ძუძუმწოვრები ინარჩუნებენ სხეულის შინაგან ტემპერატურას დაახლოებით 36-38°C გრადუსზე. ეს ხორციელდება მეტაბოლიზმის იმ სიჩქარით, რაც ახასიათებს ხმელეთის იგივე ზომის ძუძუმწოვრებს.

ცირკულაციური ადაპტაციები

მრავალ ენდოთერმულ და ზოგ ექტოთერმულ ცხოველს შეუძლია სხეულის შიგნიდან კანისკენ სისხლის ნაკადის მოცულობის (შესაბამისად, სითბოს) ცვლა. სისხლის გაზრდილი მიწოდება კანში **ვაზოდილატაციის,** კანის ზედაპირული სისხლძარღვების დიამეტრის ზრდის შედეგია. ვაზოდილატაცია ხდება ნერვული სიგნალების საპასუხოდ, რომლებიც სისხლძარღვების კედლების კუნთების მოდუნებას იწვევენ. ენდოთერმულ ცხოველებში ვაზოდილატაცია ჩვეულებრივ კანს ათბობს, ვინაიდან ზრდის სხეულის შიგნიდან სითბოს გაცემას რადიაციის, კონდუქციისა და კონვექციის საშუალებით **(იხ. სურ. 40.13).** საწინააღმდეგო პროცესია **ვაზოკონსტრიქცია**, რომლის დროს ხდება სისხლის ნაკადის და სითბოს გაცემის შემცირება ზედაპირული სისხლძარღვების დიამეტრის შემცირების შედეგად.

სისხლძარღვების განლაგების თავისებურებით განპირობებული კიდევ ერთი ადაპტაციაა **„დინების საწინააღმდეგო სითბოს მიმოცვლის სისტემა"** (countercurrent heat exchanger). იგი მნიშვნელოვანია სითბოს კარგვის თავიდან ასაცილებლად მრავალ ენდოთერმულ ცხოველში, ზღვის ძუძუმწოვრების და ფრინველების ჩათვლით. სურათ 40.15-ზე ნაჩვენებია დინების საწინააღმდეგო სითბოს მიმოცვლის სისტემის ორი მაგალითი. ზოგ სახეობაში სისხლმა შეიძლება გაიაროს სითბოს მიმოცვლის სისტემაში, ან მას შემოუაროს. სისხლის მოცულობა, რომელიც ამ ორი სხვადასხვა გზით მიედინება, იცვლება. ეს საშუალებას აძლევს ცხოველს, არეგულიროს სითბოს კარგვის სიჩქარე გარემო პირობების მიხედვით.

მრავალი თევზი თერმოკონფორმისტია, რომელთა სხეულის ტემპერატურა განსხვავდება მხოლოდ 1-2 გრადუსით საბინადრო წყლის ტემპერატურისგან. მათგან განსხვავებით, ზოგიერთ სპეციალიზებულ ენდოთერმულ ძვლოვან თევზებს და ზოგიერთ ზვიგენებს აქვთ სისხლის მიმოქცევის ისეთი ადაპტაციები, რომელთა საშუალებით მეტაბოლური სითბო სხეულში გროვდება. ამგვარი ადაპტაციები აქვთ კარგ მცურავებს – თინუსს, ხმალთევზას, თეთრ ზვიგენს. მსხვილი არტერიები ცივ სისხლს ლაყუჩებიდან კანქვეშა ქსოვილებში გადასცემს. მათ განშტოებებს სისხლი მიაქვს ღრმა კუნთებისკენ, სადაც მცირე სისხლძარღვები (კაპილარები) ქმნიან დინების საწინააღმდეგო სითბოს მიმოცვლის სისტემას **(სურ. 40.16)**. ენდოთერმულობა ინტენსიური აქტივობის საშუალებას იძლევა, რადგან ენდოთერმულ ცხოველებს შეუძლიათ, შეინარჩუნონ უფრო მაღალი ტემპერატურა იმ კუნთებში, რომლებსაც ცურვის დროს იყენებენ. ამ დროს სხეულის ზედაპირის ტემპერატურა დაახლოებით წყლის გარემოს ტოლია.

ზოგიერთ ქვეწარმავალს აგრეთვე აქვს ფიზიოლოგიური ადაპტაციები, რომელთა შედეგად ხდება სითბოს კარგვის რეგულაცია. მაგალითად, გალაპაგოსის კუნძულების ბინადარი ზღვის იგუანა **(სურ. 22.1)** სხეულის სითბოს ინარჩუნებს ზედაპირული სისხლძარღვების ვაზოკონსტრიქციის საშუალებით: ცივ ოკეანეში ცურვისას მეტი სისხლის გადასროლა ხდება სხეულის შუაგულისკენ (ცენტრისკენ).

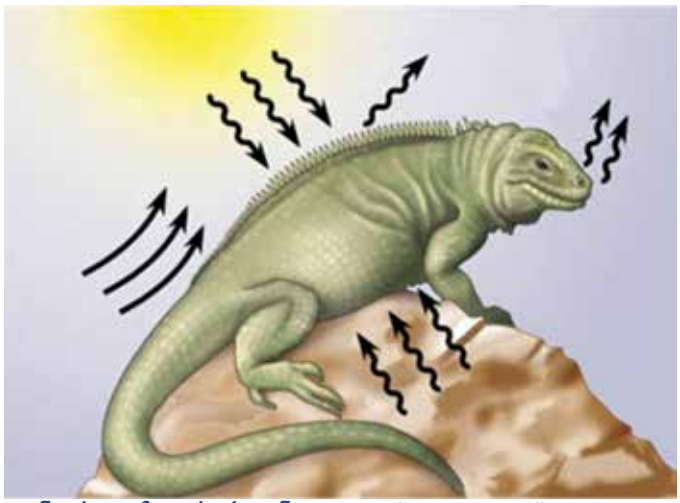
მრავალ ენდოთერმულ მწერს (ფუტკრები და ზოგიერთი ღამის პეპელა) აქვს დინების საწინააღმდეგო სითბოს მიმოცვლის სისტემა, რომელიც ხელს უწყობს მკერდში მაღალი ტემპერატურის შენარჩუნებას, სადაც განლაგებულია საფრენი კუნთები. მაგალითად, დინების საწინააღმდეგო სითბოს მიმოცვლის სისტემა ხელს უწყობს ზამთარში აქტიურ ღამის პეპელას, ფრენის დროს შეინარჩუნოს მკერდის ტემპერატურა 30°C-მდე თოვლიან ღამეებშიც, როცა გარემოს ტემპერატურა 0°C-ზე დაბალია **(სურ. 40.17).** თუ მწერები სიცხეში დაფრინავენ, მაშინ დინების საწინააღმდეგო სითბოს მიმოცვლის სისტემა „იკეტება" და ფრენის დროს აქტიურად მომუშავე კუნთების მიერ წარმოქმნილი სითბო მკერდიდან მუცელში გადადის და იქიდან გარემოში გადაიცემა. ფუთკრების დედოფალი კვერცხების ინკუბაციისას სითბოს საფრენი კუნთების მოქმედების შედეგად წარმოქმნის. ეს სითბო შემდეგ მუცელს გადაეცემა, რომელსაც მდედრი კვერცხებს აჭერს.

გაგრილება ევაპორაციის დროს სითბოს კარგვის შედეგად

მრავალი ძუძუმწოვარი და ფრინველი ისეთ გარემოში ბინად-

რადიაცია - აბსოლუტურ ნოლზე თბილი ყველა ობიექტის მიერ ელექტრომაგნიტური ტალღების გავრცელება. რადიაციას სითბო გადააქვს პირდაპირი კავშირის არმქონე ობიექტებს შორის. მაგალითად, ხვლიკი ითვისებს მზის მიერ გამოყოფილ სითბოს.

აორთქლება – სითხის ზედაპირის მიერ სითბოს დაკარგვა, რომელიც ზოგ მოლეკულას გაზის სახით კარგავს. წყლის აორთქლებას გარემოსთან კავშირში მყოფი ხვლიკის სველი ზედაპირიდან დიდი გამაგრილებელი ეფექტი აქვს.



კონვექცია- ზედაპირიდან ჰაერის ან სითხის მოძრაობის საშუალებით სითბოს გადატანა. მაგალითად ქარი მონაწილეობს ხვლიკის გამშრალი კანიდან სითბოს დაკარგვაში, სისხლს კი გადააქვს სითბო სხეულის ცენტრიდან კიდურებამდე

კონდუქცია – უშუალო კონტაქტში მყოფ ობიექტის მოლეკულებს შორის თერმული მოძრაობის (სითბოს) პირდაპირი გადატანა

▲ *სურათი 40.13* ***სითბოს მიმოცვლა ორგანიზმსა და გარემოს შორის.***

რობს, სადაც თერმორეგულაციის შედეგად საჭიროა არა მარტო გათბობა, არამედ გაგრილებაც. თუ გარემოს ტემპერატურა სხეულის ტემპერატურაზე მაღალია, ცხოველი სითბოს გარემოსგან იღებს. აორთქლებით ხდება ორგანიზმის დაცვა ტემპერატურის სწრაფი ზრდისგან. ხმელეთის ცხოველები კარგავენ წყალს კანის ზედაპირიდან (აორთქლების გზით) და სუნთქვის დროს – პირიდან. წყალი აორთქლებისას სითბოს აბსორბციას ახდენს.

ზოგ ცხოველს ისეთი ადაპტაციები აქვს, რომელიც აძლიერებს გაგრილების ეფექტს. სწრაფი სუნთქვა მნიშვნელოვანია გაგრილებისთვის ფრინველებსა და ძუძუმწოვრებში.

ზოგ ფრინველს პირის ფსკერზე მოთავსებული აქვს სისხლძარღვებით მდიდარი ჩანთა, რომლის სწრაფი მოძრაობა ზრდის აორთქლების ინტენსიურობას. მაგალითად, მტრედები აორთქლების საშუალებით ინარჩუნებენ ტემპერატურას 40°C-ზე, როცა ჰაერის ტემპერატურა 60°C-ის ტოლია. ეს შესაძლებელია, როდესაც წყალი ხელმისაწვდომია საკმარისი რაოდენობით. ოფლიანობა და აბაზანების მიღება ატენიანებს კანს და აძლიერებს აორთქლებას **(სურ. 40.18)**. ხმელეთის ძუძუმწოვრების უმრავლესობას აქვს ნერვული სისტემის კონტროლის ქვეშ არსებული საოფლე ჯირკვლები **(სურ. 40.14)**. აორთქლებით გაგრილება შესაძლებელია აგრეთვე ნერწყვის შესხურებით სხეულის ზედაპირზე – ზოგიერთი მღრღნელის ადაპტაცია სიცხისადმი. ზოგი ამფიბია ცვლის გამოყოფილი ლორწოს რაოდენობას აორთქლებით გაგრილების საჭიროების მიხედვით.

ქცევითი პასუხები

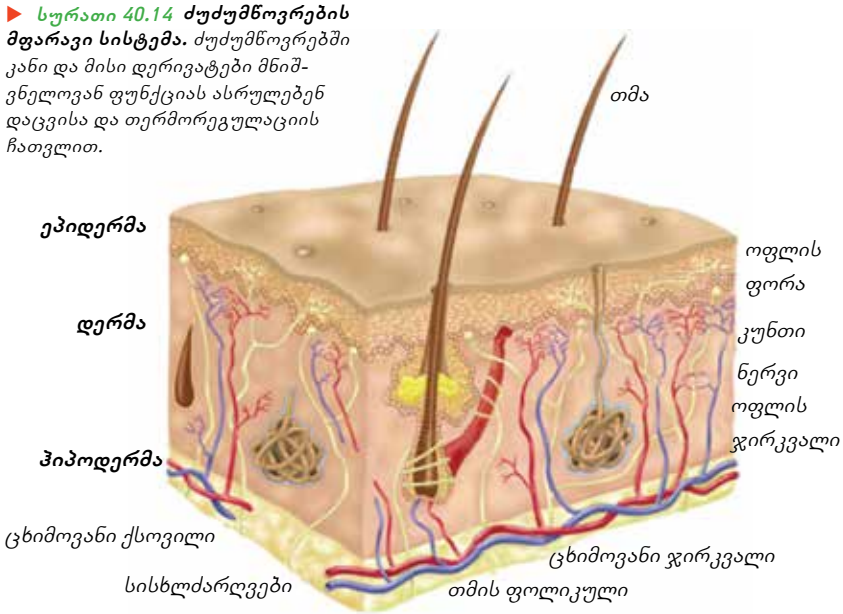
როგორც ენდოთერმული, ისე ექტოთერმული ცხოველები სხვადასხვა ტიპის ქცევით პასუხობენ გარემოს ტემპერატურულ ცვლილებებს. მრავალ ექტოთერმულ ცხოველს შეუძლია შეინარჩუნოს სხეულის მუდმივი ტემპერატურა შედარებით მარტივი ქცევის საშუალებით. ზოგი ცხოველი რთული ქცევითი ადაპტაციით ხასიათდება – ასეთია ჰიბერნაცია (ძილქუში) ან მიგრაცია უფრო მოსახერხებელ კლიმატურ პირობებში.

ყველა ამფიბია და ქვეწარმავლის დიდი ნაწილი ექტოთერმულია. ამიტომ ისინი აკონტროლებენ სხეულის ტემპერატურას ძირითადად ქცევის საშუალებით. ოპტიმალური ტემპერატურული დიაპაზონი ამფიბიებში მერყეობს სახეობების მიხედვით. მაგალითად, სალამანდრას რამდენიმე მსგავსი სახეობის სხეულის საშუალო ტემპერატურა მერყეობს 7°-25°C-ს შორის. ხმელეთზე ამფიბიების უმრავლესობა სითბოს კარგავს ტენიანი სხეულის ზედაპირიდან აორთქლებით, რაც ართულებს სხეულის გათბობას. თუმცა, იმ ადგილზე გადანაცვლებით, სადაც საკმარისი მზის სითბოა, ამფიბიას შეუძლია შეინარჩუნოს ოპტიმალური სხეულის ტემპერატურა. როცა გარემოს ტემპერატურა მატულობს, ამფიბიები ეძებენ გრილ მიკროგარემოს, მაგალითად, ჩრდილს აფარებენ თავს.

ამფიბიების მსგავსად, ქვეწარმავლები თერმორეგულაციას ძირითადად ქცევის საშუალებით ახერხებენ. როდესაც ცივა, ისინი თბილ ადგილებს ეძებენ, გროვდებიან სითბოს წყაროსთან და სხეულს მას უშვერენ. სიცხეში ქვეწარმავლები გრილ ადგილებში გადაადგილდებიან, ან ისე ტრიალდებიან, რომ სითბო მათი სხეულისკენ აღარ მიდიოდეს. მრავალი ქვეწარმავალი მთელი დღის განმავლობაში ტემპერატურას ინარჩუნებს თბილიდან ცივ ადგილებში გადაადგილებით და პირიქით.

ხმელეთის უხერხემლოთა უმრავლესობა შინაგან ტემპერატურას ოპტიმალურ დონეზე ინარჩუნებს თითქმის იგივე ქცევითი მექანიზმის საშუალებით, როგორც ხერხემლიანი ექტოთერმები. უდაბნოს კუტკალია, მაგალითად, აქტივდება მაშინ, როცა გარკვეულ ტემპერატურას აღწევს. გრილ დღეებში იგი ისე აბრუნებს სხეულს, რომ მზის სხივების მაქსიმალური აბსორბცია შეძლოს. ხმელეთის სხვა უხერხემლოებს აქვთ სხვადასხვა პოზა, რომელთა საშუალებით ისინი მზის სითბოს აბსორბციას ამცირებენ ან ზრდიან **(სურ. 40.19)**.

ფუტკრები იყენებენ თერმორეგულაციის ისეთ მექანიზმს, რომელსაც საფუძვლად სოციალური ქცევა უდევს. ცივ ამინდში ისინი მეტ სითბოს გამოყოფენ და ერთად გროვდებიან, რაც სითბოს შენახვას უწყობს ხელს. ინდივიდები ჯგუფში მუდმივად გადაადგილდებიან: ჯგუფის განაპირას, უფრო სიგრილეში მყოფი ინდივიდები

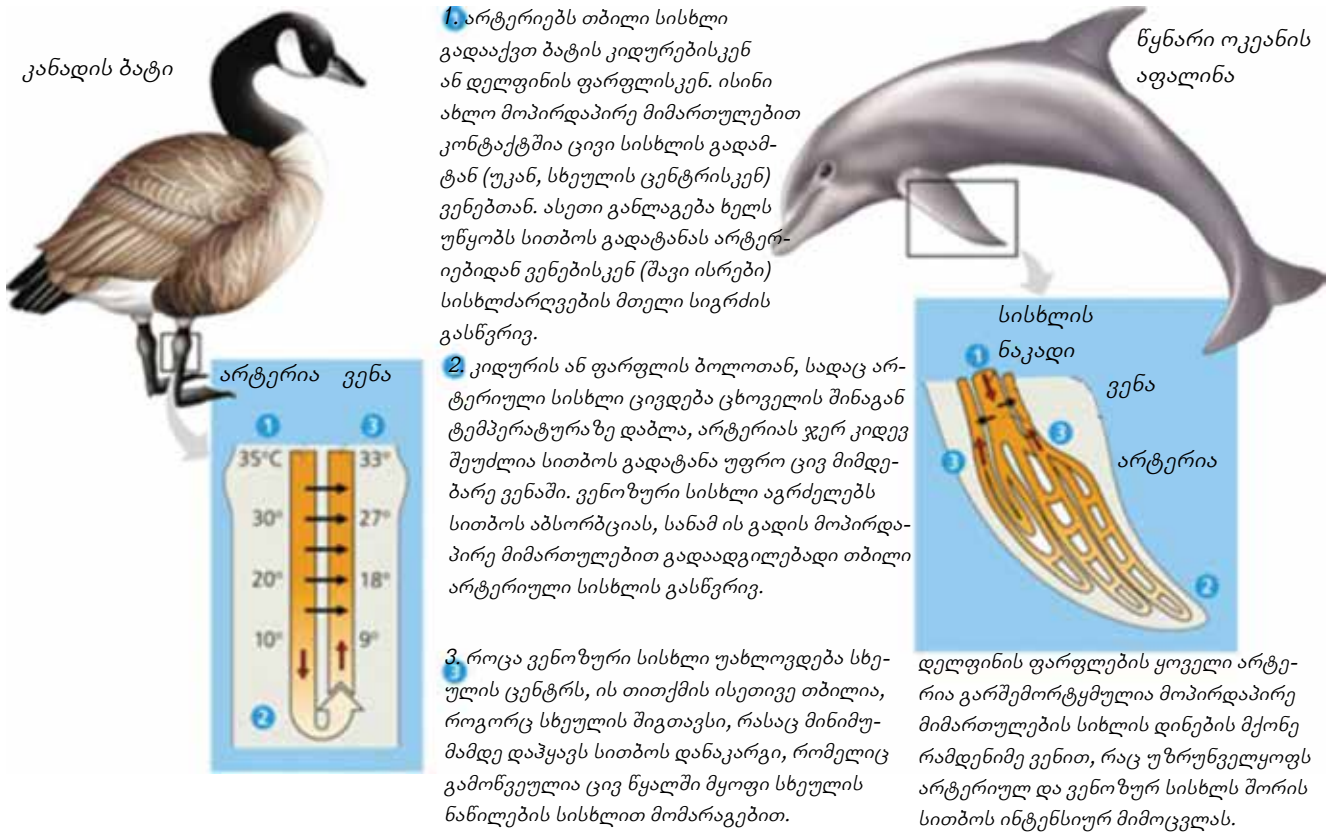


▶ *სურათი 40.14* ***ძუძუმწოვრების მფარავი სისტემა.*** *ძუძუმწოვრებში კანი და მისი დერივატები მნიშვნელოვან ფუნქციას ასრულებენ დაცვისა და თერმორეგულაციის ჩათვლით.*

ჯგუფის ცენტრისკენ მოძრაობენ, სადაც თბებიან, შემდეგ ისევ ჯგუფის განაპირას ბრუნდებიან და ადგილს სხვებს უთმობენ. ჯგუფებად შეკრებილი ფუტკრებიც კი ბევრ ენერგიას ხარჯავენ სითბოს შესანარჩუნებლად. სწორედ ამიტომ ინახავენ ფუტკრები სკაში დიდი რაოდენობით „საწვავს“ – თაფლს. ფუტკრები აკონტროლებენ სკის ტემპერატურასაც სიცხეში: მათ სკაში წყალი მოაქვთ და ფრთების სწრაფი მოძრაობით ფანტავენ. აღნიშნული ქცევა ხელს უწყობს აორთქლებას და კონვექციას, რომლებიც აგრილებს სკას. ამგვარად, ფუტკრების კოლონია თერმორეგულაციისთვის იყენებს ისეთ მექანიზმებსაც, რომლებითაც ცალკეული ინდივიდებიც ხასიათდებიან.

მეტაბოლური სითბოს წარმოქმნის გაძლიერება

ვინაიდან ენდოთერმული ცხოველები ინარჩუნებენ გარემოზე მაღალ სხეულის ტემპერატურას, მათ უნდა შეეძლოთ სითბოს კარგვის თავიდან



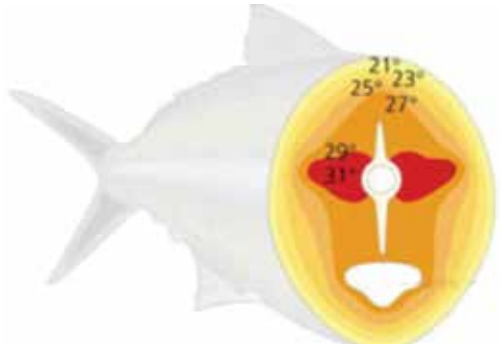
1. *არტერიებს თბილი სისხლი გადააქვთ ბატის კიდურებისკენ ან დელფინის ფარფლისკენ. ისინი ახლო მოპირდაპირე მიმართულებით კონტაქტშია ცივი სისხლის გადამტან (უკან, სხეულის ცენტრისკენ) ვენებთან. ასეთი განლაგება ხელს უწყობს სითბოს გადატანას არტერიებიდან ვენებისკენ (შავი ისრები) სისხლძარღვების მთელი სიგრძის გასწვრივ.*

2. *კიდურის ან ფარფლის ბოლოთან, სადაც არტერიული სისხლი ცივდება ცხოველის შინაგან ტემპერატურაზე დაბლა, არტერიას ჯერ კიდევ შეუძლია სითბოს გადატანა უფრო ცივ მიმდებარე ვენაში. ვენოზური სისხლი აგრძელებს სითბოს აბსორბციას, სანამ ის გადის მოპირდაპირე მიმართულებით გადაადგილებადი თბილი არტერიული სისხლის გასწვრივ.*

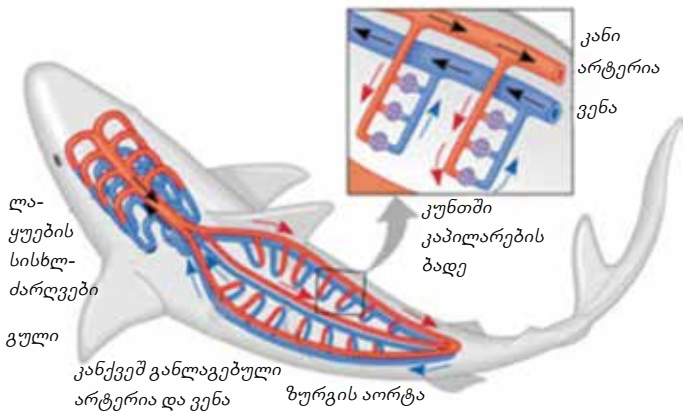
3. *როცა ვენოზური სისხლი უახლოვდება სხეულის ცენტრს, ის თითქმის ისეთივე თბილია, როგორც სხეულის შიგთავსი, რასაც მინიმუმამდე დაჰყავს სითბოს დანაკარგი, რომელიც გამოწვეულია ცივ წყალში მყოფი სხეულის ნაწილების სისხლით მომარაგებით.*

დელფინის ფარფლების ყოველი არტერია გარშემორტყმულია მოპირდაპირე მიმართულების სისხლის დინების მქონე რამდენიმე ვენით, რაც უზრუნველყოფს არტერიულ და ვენოზურ სისხლს შორის სითბოს ინტენსიურ მიმოცვლას.

▲ *სურათი 40.15* ***სითბოს მიმოცვლა საპირისპირო ნაკადის მექანიზმის შემთხვევაში.*** *საპირისპირო ნაკადის მექანიზმის შემთხვევაში სითბოს მიმოცვლა იჭერს სითბოს სხეულის შიგთავსში, ანუ ამცირებს სითბოს დანაკარგს კიდურების მიერ, რომლებიც ხშირად ცივ წყალთან, ან ყინულთან, ან თოვლთან კონტაქტშია. სინამდვილეში სხეულის შოგთავსიდან არტერიულ სისხლში მოხვედრილი სითბო პირდაპირ გადადის დაბრუნებულ ვენურ სისხლში, იმის მაგივრად, რომ გარემოში მიმოიფანტოს.*



(ა) ლოურჯფარფლიანი თინუსი. *სხვა თევზებისგან განსხვავებით, ლურჯფარფლიანი თინუსი ინარჩუნებს მთავარი საცურავი კუნთების ტემპერატურას, რომელიც გაცილებით მაღალია წყლის ტემპერატურაზე (ფერებით ნაჩვენებია საცურავი კუნთების განივი ჭრილი). ეს ტემპერატურა დაფიქსირდა 19°C –იან წყალში მყოფი თინუსისთვის.*



(ბ) დიდი თეთრი ზვიგენი. *ლურჯფარფლიანი თინუსის მსგავსად, დიდ თეთრ ზვიგენს საცურაო კუნთებში აქვს სითბოს მიმოცვლის საპირისპირო ნაკადის მექანიზმი, რაც ამცირებს მეტაბოლური სითბოს დანაკარგს. ყველა ძვლოვანი თევზი და ზვიგენი ლაყუჩებში სისხლის გავლისას კარგავს სითბოს გარემომცველ წყალთან. მაგრამ ენდოთერმულ ზვიგენებს აქვთ ვიწრო დორსალური აორტა, რის შედეგად ლაყუჩებიდან პირდაპირ სხეულის შიგნით, მის ცენტრალურ მასაში, შედარებით ცოტა ცივი სისხლი მიედინება. ამის მაგივრად, ლაყუჩებიდან გამოსული ცივი სისხლის უმეტესი ნაწილი კანქვეშ მდებარე მსხვილ არტერიებში გადადის - სხეულის ცენტრალური მასისგან მოშორებით. მსხვილი კანქვეშა არტერიებიდან ცივი სისხლი წვრილ არტერიებს გამოაქვთ და სხეულის შიგნით შეაქვთ. როგორც სურათის გადიდებულ დეტალზეა ნაჩვენები, კანქვეშ, მცირე არტერიების პარალელურად მოთავსებულია ვენები. ამ ვენებს სხეულის ძირითადი მასიდან თბილი სისხლი გამოაქვთ. თბილი სისხლის ეს საპირისპირო დინება ათბობს არტერიულ სისხლს და ამ გზით ინარჩუნებს სითბოს კუნთებში.*

▲ *სურათი 40.16* ***თერმორეგულაცია დიდი ზომის, აქტიურ ძვლოვან თევზებში და ზვიგენებში.***

▶ *სურათი 40.17* ***ზამთრის ღამის პეპელას შინაგანი ტემპერატურა.*** *ინფრაგამოსხივების რუკაზე ნაჩვენებია ფრენის შემდეგ ღამის პეპელას სხეულში სითბოს განაწილება. გულკერდის რეგიონში წითელი ფერი ყველაზე მაღალი ტემპერატურის მაჩვენებელია. შემდეგი სხვადასხვა შეფერილობის ზონები შეესაბამება სხეულის პროგრესულად შემცირებად ტემპერატურას.*



აცილება. ენდოთერმული ცხოველები არეგულირებენ წარმოქმნილი სითბოს რაოდენობას იმისათვის, რომ კომპენსაცია მოახდინონ სითბოს დანაკარგისა. მაგალითად, სითბოს წარმოება იზრდება კუნთების ისეთი მოქმედებების დროს, როგორიც არის მოძრაობა ან კანკალი. ზოგ ძუძუმწოვრებში გარკვეულ ჰორმონებს შეუძლია გამოიწვიოს მიტოქონდრიის აქტივობის ზრდა და სითბოს გამოყოფა ატფ-ის გამოყოფის ნაცვლად. ამგვარ **თერმოგენეზს კანკალის გარეშე (NST)** ადგილი აქვს მთელს სხეულში. ზოგ ძუძუმწოვრებს აქვთ სპეციალური ქსოვილი – ყავისფერი ცხიმი კისერსა და ბეჭებში, რომლის ფუნქცია სითბოს სწრაფი წარმოქმნაა. კანკალისა და კანკალის გარეშე თერმოგენეზისის საშუალებით ძუძუმწოვრებსა და ფრინველებს შეუძლიათ სიცივეში უფრო მეტი მეტაბოლური სითბო გამოიმუშაონ. ისინი სითბოს გამომუშავებას 5-10-ჯერ ზრდიან თბილ ამინდთან შედარებით. მაგალითად, მცირე ზომის წიწკანას მსგავს ფრინველს, რომელიც 20 გ-ს იწონის, შეუძლია შეინარჩუნოს აქტივობა და 40°C სხეულის ტემპერატურა მაშინ, როცა გარემოს ტემპერატურაა -40°C. ეს შესაძლებელია იმ შემთხვევაში, თუ მას აქვს საკმარისი საკვები, რომელიც უზრუნველყოფს ენერგიით სითბოს წარმოსაქმნელად.

რამდენიმე დიდი ზომის ქვეწარმავალი გარკვეულ პირობებში ენდოთერმული ხდება. მაგალითად, მდედრი პითონი კვერცხის ინკუბაციის დროს ზრდის მეტაბოლიზმის სიჩქარეს კანკალის საშუალებით. ამ დროს გამომუშავდება იმდენი სითბო, რომ მისი სხეულისა და კვერცხის ტემპერატურა, 5-7°C, აღემატება გარემოს ტემპერატურას რამდენიმე კვირის განმავლობაში. დროებითი ენდოთერმულობის დროს საგრძნობლად დიდი ოდენობის ენერგიის მოხმარება ხდება. მეცნიერები დღემდე განაგრძობენ კამათს იმის თაობაზე, იყო თუ არა დინოზავრების ზოგიერთი ჯგუფი ენდოთერმული.

როგორც ადრე აღინიშნა, მფრინავი მწერების მრავალი სახეობა – ფუტკრები, ღამის პეპლები – ენდოთერმულია. ისინი ყველაზე მცირე ზომის ენდოთერმულ ცხოველებს განეკუთვნებიან. ენდოთერმული მწერების შესაძლებლობა, აიმაღლონ სხეულის ტემპერატურა, დამოკიდებულია ძლიერ საფრენ კუნთებზე. მუშაობის დროს ეს კუნთები დიდი რაოდენობით სითბოს გამოიმუშავებს. აფრენამდე მრავალი ენდოთერმული მწერი იყენებს კანკალს გახურებისთვის. ისინი საფრენ კუნთებს ისე კუმშავენ, რომ ფრთები მხოლოდ მსუბუქად ირხევა, სითბო კი ბევრი გამომუშავდება.

გახურებულ საფრენ „ძრავებში“ ქიმიური რეაქციების, და აქედან გამომდინარე, უჯრედული სუნთქვის სისწრაფე იზრდება, რაც მწერებს საშუალებას აძლევს, იფრინონ ცივ დღეებში **(სურ. 40.20)**.

უკუკავშირი თერმორეგულაციის დროს

სხეულის ტემპერატურის რეგულაცია ადამიანებში და სხვა ძუძუმწოვრებში წარმოადგენს რთულ სისტემას, რომლისთვისაც დამახასიათებელია უკუკავშირები **(სურ. 40.11)**. ნერვული უჯრედები, რომლებიც თერმორეგულაციის და ჰომეოსტაზის მრავალ სხვა ასპექტს აკონტროლებენ, კონცენტრირებულია ტვინის რეგიონში, ჰიპოთალამუსში (დეტალურად განხილულია 48-ე თავში). ჰიპოთალამუსი შეიცავს ნერვული უჯრედების ჯგუფებს, რომლებიც თერმოსტატივით მოქმედებს, რეაგირებს ტემპერატურის ცვლილებაზე და მის გადახრა-

ზე ოპტიმალური წერტილიდან. აღნიშნული უჯრედები ააქტივებენ მექანიზმს, რომელიც უზრუნველყოფს სითბოს შენარჩუნებას ან გაცემას **(სურ. 40.21).** ტემპერატურის ცვლილებისადმი მგრძნობიარე ნერვული რეცეპტორები განლაგებულია კანში, საკუთრივ ჰიპოთალამუსსა და სხეულის სხვა უბნებში. როდესაც ტემპერატურა მატულობს, სითბოს რეცეპტორები სიგნალს აგზავნიან ჰიპოთალამუსში არსებულ „თერმოსტატში“, ხოლო ტემპერატურის კლების შესახებ ინფორმაციას სიცივის რეცეპტორები აგზავნიან. თუ სხეულის ტემპერატურა ნორმალურზე ნაკლებია, თერმოსტატი ამცირებს სხეულის სითბოს გაცემას და ააქტივებს სითბოს შენარჩუნების მექანიზმებს, მაგალითად, ზედაპირული სისხლძარღვების ვაზოკონსტრიქციას და ბეწვის ყალყზე დადგომას. ამავდროულად ხდება ორგანიზმში სითბოს გამომყოფი მექანიზმის აქტივაცია – კანკალი, კანკალის გარეშე თერმოგენეზი. თუ სხეულის ტემპერატურა მატულობს, თერმოსტატი კეტავს სითბოს შენახვის მექანიზმებს და ხელს უწყობს სხეულის გაგრილებას ვაზოდილატაციის, ოფლის გამოყოფის ან სუნთქვის საშუალებით. თერმოსტატი ასევე პასუხობს სხეულის პერიფერიაში მომხდარ ცვლილებებზე (მაგალითად, კანში, კიდურებში) მაშინაც კი, როდესაც სხეულის ცენტრში ტემპერატურა არ იცვლება.

ტემპერატურის ცვლილებისადმი შეგუება

მრავალ ცხოველს შეუძლია შეეგუოს ტემპერატურის ახალ დიაპაზონს რამდენიმე დღის ან კვირის განმავლობაში. ამ ფიზიოლოგიურ პასუხს **აკლიმატიზაცია** ეწოდება. ექტოთერმული და ენდოთერმული ცხოველები გადიან აკლიმატიზაციას, თუმცა სხვადასხვაგვარად.

ფრინველებსა და ძუძუმწოვრებში აკლიმატიზაციის დროს ხდება იზოლაციის სიძლიერის ცვლილება – ზამთარში უფრო სქელი საფარველის (ბუმბულის ან ბეწვის) წარმოქმნა და მისი შეთხელება ზაფხულში. ზოგ შემთხვევაში სეზონების მიხედვით იცვლება მეტაბოლური სითბოს წარმოქმნა. ეს ცვლილებები უზრუნველყოფს სხეულის ტემპერატურის მუდმივობას ენდოთერმულ ცხოველებში ცივ და თბილ სეზონებში. ექტოთერმულ ცხოველებში აკლიმატიზაციის დროს ხდება ტემპერატურული ცვლილებების კომპენსირება. აკლიმატიზაცია ძლიერ მოქმედებს ცხოველის ფიზიოლოგიასა და ტემპერატურულ ტოლერანტულობაზე. მაგალითად, ზაფხულის აკლიმატიზაციის შემდეგ, ლოქომ შეიძლება გაუძლოს 36°C წყლის ტემპერატურას, მაგრამ ამ დროს არ შეუძლია იცხოვროს ცივ წყალში. ზამთრის აკლიმატიზაციის შემდეგ კი ეს თევზი ცივ წყალს ადვილად უძლებს, მაგრამ მისთვის 28°C-ზე მაღალი ტემპერატურა სასიკვდილოა.

აკლიმატიზაცია ექტოთერმულ ცხოველებში, როგორც წესი, უჯრედის დონეზე ხდება. უჯრედებში იზრდება გარკვეული ფერმენტების გამომუშავება, რომლებსაც ერთი და იგივე ფუნქცია აქვთ, მაგრამ სხვადასხვა ტემპერატურაზე მოქმედებენ. მემბრანებს შეუძლიათ, შეცვალონ მათში შემავალი ნაჯერი და უჯერი ცხიმის შეფარდება, ამის შედეგად ისინი ინარჩუნებენ თხიერ მდგომარეობას სხვადასხვა ტემპერატურაზე **(იხ. სურ. 7.5)**. ზოგი ექტოთერმული ცხოველი უარყოფით ტემპერატურას ეგუება ე.წ. „ანტიფრიზი“ სტრუქტურის წარმოქმნის საშუალებით, რომელიც ხელს უშლის უჯრედის შიგთავსის გაყინვას. არქტიკულ რაიონებში ან მთის ცივ მწვერვალებზე მობინადრე ექტოთერმული ცხოველების ორგანიზმის სითხეებში გაყინვის საწინააღმდეგო ნივთიერებები (კრიოპროტექტანტები) წარმოიქმნება, რომლებიც ცხოველებს გამოზამთრების საშუალებას აძლევს (მაგალითად, ზოგ ბაყაყებში და მრავალ ფეხსახსრიანში და მათ კვერცხში, რომლებსაც შეუძლიათ 0°C-ზე დაბალ ტემპერატურას გაუძლონ).

კრიოპროტექტანტები ნაპოვნია აგრეთვე არქტიკის და ანტარქტიკის ზღვის თევზებში, სადაც წყლის ტემპერატურა შესაძლებელია იყოს -1,8°C, რაც სხეულის სითხეების გაყინვის ტემპერატურაზე დაბალია.

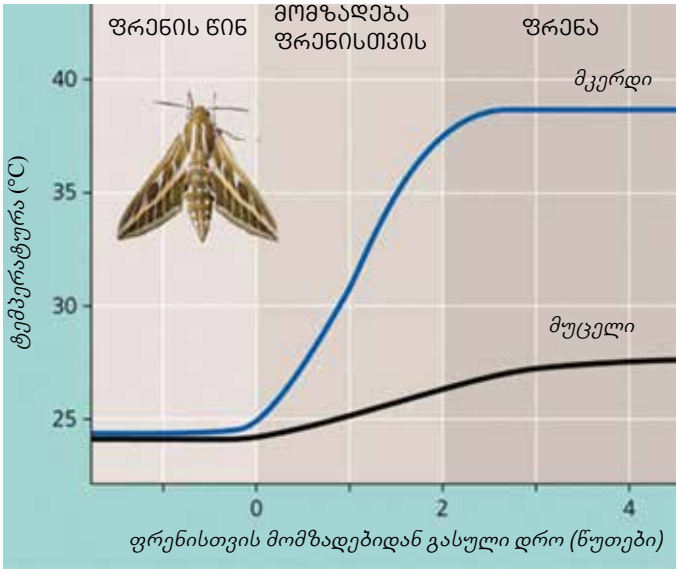
ხშირ შემთხვევაში უჯრედი სწრაფად ეგუება ტემპერატურულ ცვლილებებს. მაგალითად, ლაბორატორიაში გაზრდილი ძუძუმწოვრების უჯრედული კულტურა პასუხობს ტემპერატურის მნიშვნელოვან გაზრდაზე სპეციფიკური მოლეკულების დაგროვებით, რომლებსაც **სტრესით გამოწვეული ცილები** ეწოდება. აღნიშნული ცილების შემადგენლობაში შედის ე.წ. **სითბური შოკის ცილებიც.** 37°C-დან 43°C-მდე ტემპერატურის გაზრდით გამოწვეული სითბური შოკის რამდენიმე წუთის შემდეგ, უჯრედები იწყებენ აღნიშნული ცილების სინთეზს. ეს მოლეკულები ხელს უწყობს უჯრედის ცილების შენარჩუნებას, რომლებიც სხვა შემთხვევაში დაიშლებოდა. სტრესით გამოწვეული ცილები ნაპოვნია ბაქტერიებში, საფუარში, მცენარეულ და ცხოველურ უჯრედებში. ისინი იცავენ უჯრედებს განადგურებისგან მაშინ, როცა ძლიერი სტრესული ფაქტორები მოქმედებენ ორგანიზმზე.



▲ *სურათი 40.18* ***ხმელეთის ძუძუმწოვრის ბანაობა — ადაპტაცია, რომელიც აძლიერებს ევაპორაციულ გაგრილებას.***



▶ *სურათი 40.19* ***ნემსიყლაპიას თერმორეგულატორული ქცევა.*** ნემსიყლაპიას ე.წ. „ობელისკისებური“ პოზა სპეციალურ ადაპტაციას წარმოადგენს, რომლის საშუალებით, მზეზე სხეული ზედაპირის ნაკლები ფართობის ექსპოზიცია ხდება. ეს პოზა ამცირებს სითბოს მიღებას რადიაციის საშუალებით.



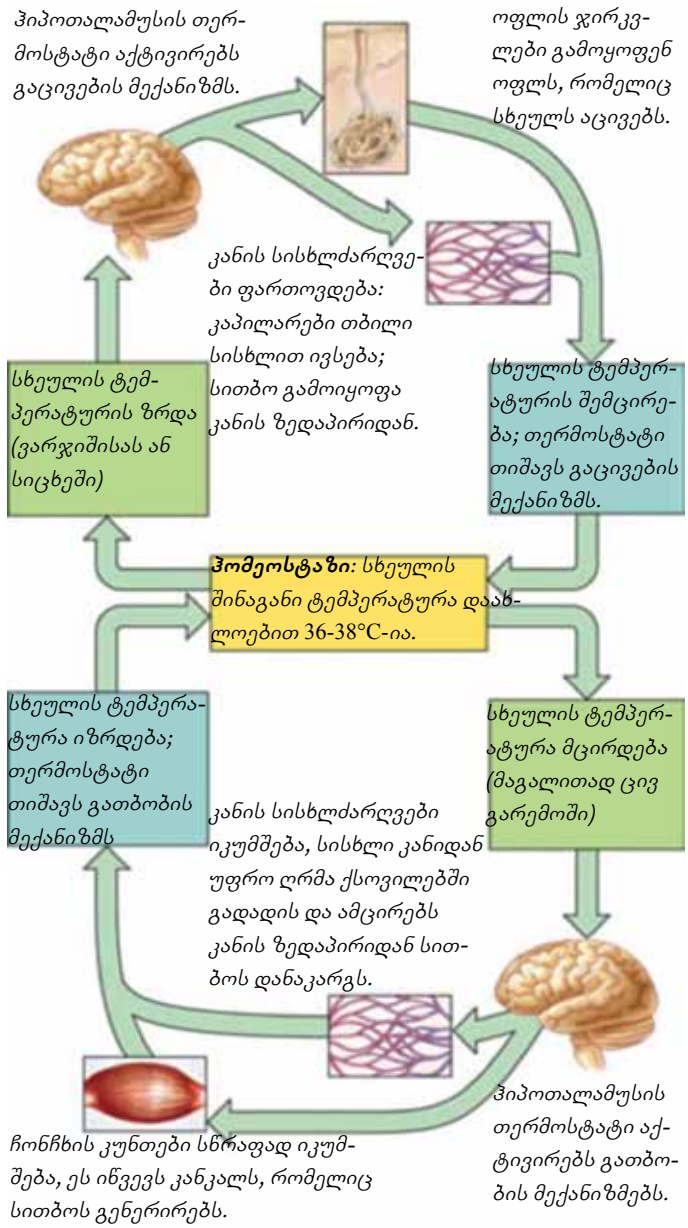
▲ *სურათი 40.20* ***წინასაფრენი გახურება ღამის პეპელა ბუსთვალაში (Manduca sexta).*** *ბუსთვალა ერთ-ერთი სახეობაა მწერების მრავალი სახეობიდან, რომელიც იყენებს მკერდის კუნთების კანკალს ფრენისწინა გახურებისთვის. გახურება ეხმარება კუნთების მძლავრ მოქმედებას, რაც საჭიროა მწერის სხეულის ჰაერში ასაწევად. აფრენის შემდეგ მკერდის კუნთების მოქმედება უზრუნველყოფს მკერდის მაღალ ტემპერატურას.*

უმოძრაობა და ენერგიის შენარჩუნება

მიუხედავად მრავალი ადაპტაციისა, რომელიც ცხოველებს ჰომეოსტაზის შენარჩუნებაში ეხმარება, დროდადრო ისინი იმდენად მძიმე პირობებში ხვდებიან, რომ უჭირთ სითბოს, ენერგიისა და ნივთიერებათა ცვლის ბიუჯეტების რეგულირება. მაგალითად, წლის განსაზღვრულ სეზონზე (ან დღის გარკვეულ დროს) ტემპერატურა შეიძლება იყოს ექსტრემალურად მაღალი ან დაბალი, ან საკვები იმდენად მწირი, რომ ვერ დააკმაყოფილოს ცხოველთა მოთხოვნილებები. ადაპტაცია, რომელიც ცხოველებს მძიმე პირობებში ენერგიის შენარჩუნების შესაძლებლობას აძლევს, არის ე.წ. **„უმოძრაობა“**: ფიზიოლოგიური მდგომარეობა, რომლის დროს მეტაბოლიზმის სიჩქარე ძალზე კლებულობს.

ჰიბერნაცია (ზამთრის ძილქუში) არის ხანგრძლივი უმოძრაობა, ადაპტაცია ზამთრის სიცივისა და საკვების სიმცირისადმი. როდესაც ხერხემლიან ენდოთერმებს (ფრინველებს და ძუძუმწოვრებს) უმოძრაობის, ანუ ჰიბერნაციის პერიოდი ეწყებათ, მათი სხეულის ტემპერატურა ეცემა. ფაქტობრივად „გამოირთვება“ მათი სხეულის თერმოსტატი. ტემპერატურის დაცემა ძალზე საგრძნობი შეიძლება იყოს 1-2°C-მდე, ზოგ შემთხვევაში 0°C-ზე დაბლა. მეტაბოლიზმის დაბალი სიჩქარის და ნაკლები სითბოს წარმოქმნის შედეგად შენარჩუნებული ენერგია ძალზე მნიშვნელოვანია. ჰიბერნაციის დროს ცხოველი ხარჯავს რამდენიმე ასეული კალორიით ნაკლებ ენერგიას, ვიდრე მაშინ, როცა ინარჩუნებს სხეულის ტემპერატურას 36-38°C-ზე. ამის გამო, იმ ცხოველებს, რომლებსაც ჰიბერნაცია ახასიათებთ, შეუძლიათ გადარჩნენ არახელსაყრელ პირობებშიც და მოიხმარონ მცირეოდენი ენერგია, რომელიც მომარაგებულია სხეულის ქსოვილებში ან სოროში შენახულ საკვებში.

ზოგიერთი სახეობის ციყვი საყვარელი საკვლევი მოდელია



▲ *სურათი 40.21* ***ჰიპოთალამუსის, როგორც თერმოსტატის მოქმედება თერმორეგულაციის დროს.***

ბიოლოგებისთვის, რომლებიც ჰიბერნაციას შეისწავლიან **(სურ. 40.22)**. მაგალითად, ციყვი, რომელიც ბინადრობს კალიფორნიის მაღალმთიანეთში არის აქტიური მხოლოდ გაზაფხულსა და ზაფხულში. იგი ამ დროს ინარჩუნებს სხეულის ტემპერატურას 37°C-ს, ხოლო მეტაბოლიზმის სიჩქარეს 85კკალ/დღეში. სექტემბერში ეს ცხოველი თავს აფარებს სოროს, სადაც იგი 8 თვეს ატარებს ჰიბერნაციაში. ამ პერიოდში ციყვის სხეულის ტემპერატურა ოდნავ აღემატება სოროში არსებულ ტემპერატურას, რომელიც შეიძლება ნული გრადუსიც კი იყოს. ასეთ დროს მეტაბოლიზმის სიჩქარე ექსტრემალურად დაბალია **(სურ. 40.22)**. კვირაში ან ორ კვირაში ერთხელ იგი იღვიძებს რამდენიმე საათით, გამოიმუშავებს მეტაბოლურ სითბოს და სხეულის ტემპერატურა 37°C-მდე აჰყავს. ეს პერიოდული გაღვიძებები საჭიროა იმ ფუნქციების შესანარჩუ-

ნებლად, რომლებიც მაღალ ტემპერატურას საჭიროებს. გვიან გაზაფხულზე, როდესაც გარემოს ტემპერატურა იზრდება, ციყვი იღვიძებს. ჰიბერნაციის საშუალებით ციყვი თავს იცავს ზამთრის სიცივისგან და საგრძნობლად ამცირებს ზამთარში გადარჩენისთვის საჭირო ენერგეტიკულ დანახარჯებს, მაშინ, როცა საკვები არ მოიპოვება. იმის ნაცვლად, რომ დახარჯოს 150კკალ ენერგია დღეში, რათა შეინარჩუნოს სხეულის ნორმალური ტემპერატურა ზამთრის ამინდში, ციყვი თავის სოროში ჰიბერნაციის დროს დღეში მხოლოდ 5-8კკალ-ს ხარჯავს და შეუძლია იარსებოს მხოლოდ მომარაგებული ცხიმის ხარჯზე.

ესტივაცია, ზაფხულის უმოძრაობა, ასევე ხასიათდება შენელებული მეტაბოლიზმით. ესტივაცია ცხოველებს საშუალებას აძლევს, გადაიტანონ მაღალი ტემპერატურა ხანგრძლივი დროის განმავლობაში და მწირი წყლის რესურსებით. ჰიბერნაცია და ესტივაცია ირთვება დღის სინათლის ხანგრძლივობის ცვლილების შედეგად. როდესაც დღის ხანგრძლივობა მცირდება, ზოგი ჰიბერნაციის მქონე ცხოველი იწყებს საკვების მომარაგებას სოროებში, ზოგი ჭამს დიდი რაოდენობით საკვებს. მაგალითად, ციყვები ჰიბერნაციის წინა პერიოდში ერთ თვეში წონას იორმაგებენ.

მრავალ მცირე ზომის ძუძუმწოვარს და ფრინველს ახასიათებს **დღიური უმოძრაობა,** რაც საკვების მოპოვებასთან არის დაკავშირებული. მაგალითად, ღამურების უმრავლესობა ღამე იკვებება, ხოლო დღის განმავლობაში უმოძრაოდ არის. მეორე მხრივ, ფრინველი კოლიბრი იკვებება მთელი დღის განმავლობაში, ხოლო ღამით უმოძრაო მდგომარეობაში გადადის. ყველა ის ენდოთერმული ცხოველი, რომელსაც დღეღამური უმოძრაობა ახასიათებს, შედარებით მცირე ზომისაა. როდესაც ისინი აქტიურები არიან, მათ მეტაბოლიზმის მაღალი სიჩქარე ახასიათებთ და, შესაბამისად, ენერგიასაც დიდი რაოდენობით ხარჯავენ. იმ საათებში, როცა ამ ცხოველებს საკვების მიღება არ შეუძლიათ, უმოძრაობა ეხმარებათ, გადარჩნენ მომარაგებული ენერგიის ხარჯზე.

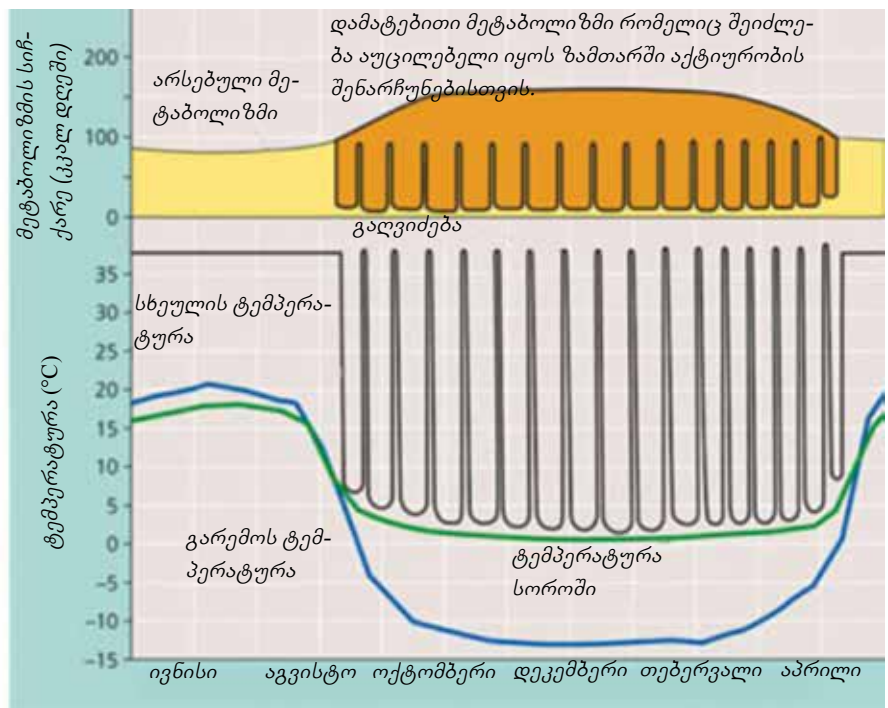
ცხოველებში აქტივობის და უმოძრაობის დღეღამურ ციკლს ბიოლოგიური საათი აკონტროლებს **(იხ. თავი 48)**. ადამიანებში ძილის მოთხოვნილება და ძილის დროს სხეულის ტემპერატურის სუსტი კლება შესაძლებელია ოდესღაც ჩვენს ძუძუმწოვარ წინაპრებში არსებული უმოძრაობის პერიოდის გადმონაშთი იყოს.

განვიხილეთ ცხოველთა ბიოლოგიის ძირითადი პრინციპები. ახლა უკვე მზად ვართ, შევისწავლოთ ცხოველებში მიმდინარე ისეთი პროცესები, როგორიც არის საჭმლის მონელება, სისხლის მიმოქცევა, აირთა ცვლა, ნარჩენების გამოყოფა, გამრავლება და კოორდინაცია – მომდევნო თავების თემები.

კონცეფცია ტესტი 40.5

1. შეუძლიათ თუ არა ექტოთერმებს, შეინარჩუნონ სხეულის სტაბილური ტემპერატურა? ახსენით, რატომ.
2. როგორ ხასიათს ატარებს სითბოს მიმოცვლა „ქარის ციების“ დროს (როდესაც ორგანიზმი შეიგრძნობს უფრო დაბალ ტემპერატურას, ვიდრე სინამდვილეშია)?
3. ზოგიერთი ფრინველი მშრალ ტროპიკულ ტყეებში პერიოდულად ტორპორში ვარდება, განსაკუთრებით მშრალ სეზონებზე. ახსენით, რატომ.





▼ *სურათი 40.22* ***ციყვის ტემპერატურა და მეტაბოლიზმი ჰიბერნაციის პერიოდში***

მე-40 თავის მიმოხილვა

ძირითადი კონცეფციების მოკლე შინაარსი

კონცეფცია 40.1

ცხოველის ზომა და ფორმა ყალიბდება ფიზიკური კანონებისა და გარემოს მიხედვით

- **ფიზიკის კანონები და ცხოველთა ფორმები** უნარი, განახორციელოს გარკვეული მოქმედება, მაგალითად ფრენა, დამოკიდებულია ცხოველთა ზომასა და ფორმაზე. ევოლუციური კონვერგენცია არის სხვადასხვა სახეობის დამოუკიდებელი ადაპტაცია მსგავს გარემოსთან.
- **ურთიერთობა გარემოსთან** ცხოველის თითოეული უჯრედისთვის წყლის გარემო ხელმისაწვდომი უნდა იყოს. მარტივი ორშრიანი ჩანთები და ბრტყელი ფორმა ზრდის შეხების ზედაპირს გარემოსთან. უფრო რთული სხეულის მქონე ორგანიზმებს აქვთ დანაოჭებული შიგნითა ზედაპირი, რომელიც სპეციალიზირებულია ნივთიერებათა მიმოცვლაზე.

კონცეფცია 40.2

ცხოველთა ფორმა და ფუნქცია დაკავშირებულია ერთმანეთთან ორგანიზაციის ყველა დონეზე

- ცხოველები უჯრედებისგან შედგებიან. მსგავსი სტრუქტურისა და ფუნქციის მქონე უჯრედთა ჯგუფები ქმნის ქსოვილებს. სხვადასხვა ქსოვილი ქმნის ორგანოებს. ორგანოები ერთად ორგანოთა სისტემას წარმოადგენს.
- **ქსოვილების სტრუქტურა და ფუნქცია** ეპითელური ქსოვილი ფარავს სხეულის ზედაპირს, ამოფენს შინაგან ორგანოებსა და ღრუებს. შემაერთებელი ქსოვილი უკავშირდება და ამაგრებს სხვა ქსოვილებს. კუნთოვანი ქსოვილი იკუმშება ნერვული იმპულსის საპასუხოდ. ნერვული ქსოვილი ატარებს ნერვულ იმპულსს მთელ ცხოველში.
- **ორგანოები და ორგანოთა სისტემები** სხეულის ფუნქციები მთლიანობაში უფრო მეტია, ვიდრე მის ნაწილთა ჯამი, რადგან ყველა ქსოვილის, ორგანოსა და ორგანოთა სისტემების მოქმედება კოორდინირებულია.

კონცეფცია 40.3

ცხოველები იყენებენ საკვების ქიმიურ ენერგიას ზრდისა და ფუნქციის შესანარჩუნებლად

- **ბიოენერგეტიკა** ცხოველები ქიმიურ ენერგიას იღებენ საკვებიდან. ენერგიის დიდი ნაწილი რჩება ატფ-ის სახით, რაც განაპირობებს უჯრედის ცხოველქმედებას. ცხოველის მეტაბოლური სიჩქარე არის ტოტალური ენერგიის რაოდენობა, რომელსაც იგი იყენებს დროის ერთეულში. მეტაბოლური სიჩქარე ზოგადად უფრო მაღალია ენდოთერმებში, რომლებიც ინარჩუნებენ სხეულის მუდმივ ტემპერატურას მეტაბოლური სითბოს საშუალებით, ვიდრე ექტოთერმებში, რომლებიც დამოკიდებულნი არიან სითბოს გარეგან წყაროზე სხეულის ტემპერატურის შესანარჩუნებლად.
- **გავლენა მეტაბოლურ სიჩქარეზე** მეტაბოლური სიჩქარე დაანგარიშებული გრამ წონის ერთეულებზე უკუპროპორციულადაა დაკავშირებული სხეულის ზომასთან. ცხოველების აქტივობის დროს მეტაბოლური სიჩქარე აღემატება ძირითად სიჩქარეს (BMR ან SMR). ზოგადად, ენდოთერმებს შეუძლიათ შეინარჩუნონ ინტენსიური აქტივობა უფრო ხანგრძლივად, ვიდრე ექტოთერმებს.
- **ენერგეტიკული ბალანსი** ცხოველები ენერგიას იყენებენ ძირითადად (სტანდარტულად) მეტაბოლიზმისთვის, აქტივობისთვის, ჰომეოსტაზის შენარჩუნებისთვის, ზრდისა და გამრავლებისთვის.

კონცეფცია 40.4

მეჯრი ცხოველი არეგულირებს თავის შინაგან გარემოს შედარებით ვიწრო საზღვრების ფარგლებში

- ჰომეოსტაზი წარმოადგენს ცხოველის შიდა მუდმივ გარემოს. ეს არის ბალანსი გარეგან ცვლილებებსა და ცხოველის შინაგანი ჰომეოსტაზის მექანიზმებს შორის.
- **რეგულაცია და ადაპტაცია** ცხოველები გარემოს ცვლილებებს იტანენ შინაგანი ცვლილებების რეგულირებით ან ადაპტაციით.
- **ჰომეოსტაზის მექანიზმი** უჯრედშორისი სითხე, რომლის გარემოცვაშიც ცხოველის უჯრედებია, ჩვეულებრივ დიდად

განსხვავდება გარე გარემოსგან. ჰომეოსტაზის მექანიზმი არეგულირებს ცვლილებებს შიდა გარემოში და ჩვეულებრივ მოიცავს უარყოფით უკუკავშირს.

კონცეფცია 40.5

თერმორეგულაცია, რომელიც განპირობებულია ორგანიზმის აგებულებით, ფიზიოლოგიითა და ქცევით, ხელს უწყობს ჰომეოსტაზის შენარჩუნებას

- ცხოველები ინარჩუნებენ შინაგან ტემპერატურას თერმორეგულაციის საშუალებით.
- **ექტოთერმები და ენდოთერმები** უხერხემლოების, თევზების, ამფიბიებისა და არამფრინავი რეპტილიების უმეტესობა ექტოთერმია. ენდოთერმია ენერგეტიკული თვალსაზრისით უფრო ძვირია, ვიდრე ექტოთერმია. სხეულის მაღალი ტემპერატურა ცხოველს შესაძლებლობას აძლევს, შეინარჩუნოს აერობული მეტაბოლიზმის მაღალი სიჩქარე.
- **სითბოს მიმოცვლის ხერხი** გამტარებლობა, კონვექცია, რადიაცია და აორთქლება უზრუნველყოფს სითბოს მიღებას ან გაცემას.
- **სითბოს მიღებისა და გაცემის ბალანსი** თერმორეგულაცია გულისხმობს ფიზიოლოგიისა და ქცევის რეგულაციას. იზოლაციას, ვაზოდილატაციას და ვაზოკონსტრიქციას ზეგავლენა აქვს სითბოს გაცვლის სისწრაფეზე. სუნთქვა, ოფლიანობა და სითხით დასველება ზრდის აორთქლებას, აგრილებს სხეულს. ექტოთერმებიც და ენდოთერმებიც არეგულირებენ სითბოს მიმოცვლის გარემოსთან ქცევის საშუალებით. ზოგ ცხოველს შეუძლია მეტაბოლური სითბოს წარმოქმნის რეგულირება.
- **უკუკავშირის მექანიზმი თერმორეგულაციაში** ძუძუმწოვრები თავიანთი სხეულის ტემპერატურას არეგულირებენ რთული უარყოფითი უკუკავშირის მექანიზმებით. რეგულაცია მოიცავს ორგანოთა რამდენიმე სისტემას, მათ შორის ნერვული და სისხლის მიმოქცევის სისტემებს.
- **ტემპერატურის ცვლილებისადმი შეგუება** აკლიმატიზაცია საშუალებას აძლევს ენდოთერმებსა და ექტოთერმებს შეეგუონ გარემოს ტემპერატურის ცვლილებას. აკლიმატიზაციამ შეიძლება გამოიწვიოს უჯრედული რეგულაცია ან, ფრინველებისა და ძუძუმწოვრების შემთხვევაში, შეცვალოს იზოლაცია და მეტაბოლური სითბოს წარმოქმნა.
- **უძრაობა და ენერგიის შენარჩუნება** უძრაობა ინახავს ენერგიას გარემოს უკიდურესი ცვლილებების დროს. ცხოველები შეიძლება მიეცნენ უძრავ მდგომარეობას ზამთარში (ჰიბერნაცია), ზაფხულში (ესტივაცია) ან ძილის დროს (დღიური ტორპორი). ტორპორი მოიცავს მეტაბოლური სიჩქარის დაკლებას და საშუალებას აძლევს ცხოველს, დროულად გაუმკლავდეს არასასურველ ტემპერატურას, საკვების ან წყლის ნაკლებობას.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშეფასება

1. განიხილეთ ენერგეტიკული ბალანსი ადამიანში, სპილოში პინგვინში, თაგვსა და პითონში. ——————— შეიძლება ჰქონდეს ენრგიის მაღალი, წლიური დანახარჯი, ——————— კი ენრგიის მაღალი დანახარჯი მასის ერთეულზე.
   ა. სპილო; თაგვი
   ბ. სპილო; ადამიანი
   გ. ადამიანი; პინგვინი
   დ. თაგვი; პითონი
   ე. პინგვინი; თაგვი
2. მოცემული სტრუქტურებიდან ან მასალისგან, რომელია არასწორად დაწყვილებული ქსოვილთან?
   ა. ოსტეონი — ძვალი
   ბ. ფიბრობლასტები — ჩონჩხის კუნთები
   გ. თრომბოციტები — სისხლი
   დ. ქონდროიტინის სულფატი – ხრტილი
   ე. ბაზალური მემბრანე — ეპითელიუმი
3. მოცემული ცხოველებიდან, რომელი ხარჯავს ენერგიის პროცენტს ჰომეოსტასის რეგულაციაზე უფრო მეტად?
   ა. მტკნარი წყლის ამება
   ბ. ზღვის მედუზა (უხერხემლო)
   გ. ზომიერი სარტყლის გველი
   დ. უდაბნოს მწერი
   ე. უდაბნოს ფრინველი
4. უნებლიე კუნთები, რომლებიც იწვევენ საკვების მიღებისას ნაწლავების ტალღისებრ შეკუმშვას, არის
   ა. განივზოლიანი კუნთები
   ბ. გულის კუნთები
   გ. ჩონჩხის კუნთები
   დ. გლუვი კუნთები
   ე. ჩართული კუნთები
5. ბიოენერგეტიკის შესახებ რომელი დებულებაა სწორი?
   ა. ცხოველის მეტაბოლური დონე არასდროს იცვლება
   ბ. BMR შეიძლება განსაზღვრული იყოს მხოლოდ სპეციფიკურ ტემპერატურაზე.
   გ. ენდოთერმები თბებიან მეტაბოლური სითბოთი.
   დ. SMR ყველაზე კარგად იზომება ექტოთერმების კვების შემდეგ.
   ე. ექტოთერმებიც და ენდოთერმებიც იყენებენ ენერგიის იგივე ძირითად „სტრატეგიას“.
6. უმცირეს უჯრედთან შედარებით, იმავე ფორმის უდიდეს უჯრედს აქვს
   ა. მცირე ზედაპირი
   ბ. მცირე ზედაპირი მოცულობის ერთეულზე.
   გ. იგივე ზედაპირი მოცულობის ბრუნვაზე.
   დ. საშუალოდ მცირე მანძილი მიტოქონდრიასა და ჟანგბადის გარე წყაროს შორის.
   ე. მცირე ციტოპლაზმა ბირთვის ბრუნვაზე.

7. მოცემულიდან, რომელი არ არის ადაპტაცია ცხოველსა და გარემოს შორის სითბოს მიმოცვლის დონის შესამცირებლად?
   ა. ბუმბული ან ბალანი
   ბ. ვაზოკონსტრიქცია
   გ. თერმოგენეზი კანკალის გარეშე
   დ. სითბოს საპასუხო მიმოცვლა
   ე. კანქვეშა ცხიმი ან ცხიმის ფენა

8. ფიზიოლოგიური პასუხის რომელი მაგალითია დადებითი უკუკავშირი?
   ა. სისხლში გლუკოზის კონცენტრაციის მომატება ასტიმულირებს პანკრეასის მიერ ინსულინის სეკრეციას, ჰორმონის, რომელიც ამცირებს სისხლში გლუკოზის კონცენტრაციას.
   ბ. სისხლში CO2-ის მაღალი კონცენტრაცია იწვევს ღრმა, მეტად სწრაფ სუნთქვას, რაც გამოყოფს CO2-ს.
   გ. ნერვული უჯრედის სტიმულაციას იწვევს უჯრედში შემავალი ნატრიუმის იონები, რომელთა ზვავისებრი შესვლა უჯრედში იზიდავს ნატრიუმის მეტ იონს.
   დ. სხეულის მიერ სისხლის წითელი უჯრედების წარმოქმნა, რასაც გადააქვს ჟანგბადი ფილტვებსა და სხვა ორგანოებში, სტიმულირდება ჟანგბადის მცირე კონცენტრაციით.
   ე. ჰიპოფიზი ახდენს ჰორმონის TSH-ის სეკრეციას, რომელიც ასტიმულირებს ფარისებრ ჯირკვალს, წარმოქმნას სხვა ჰორმონი — თიროქსინი; თიროქსინის მაღალი კონცენტრაცია თრგუნავს ჰიპოფიზის მიერ TSH-ის სეკრეციას.

9. ცხოველის ენერგიისა და ნივთიერებების შენატანმა შეიძლება გადააჭარბოს მის შენატანს.
   ა. თუ ცხოველი ენდოთერმია, რომელმაც ყოველთვის მეტი ენერგია უნდა მიიღოს მისი მაღალი მეტაბოლური დონის გამო.
   ბ. თუ ის აქტიურად იკვებება საკვებით.
   გ. თუ ის განიცდის ჰიბერნაციას.
   დ. თუ ის იზრდება და ზრდის თავის ბიომასას.
   ე. არასდროს — ჰომეოსტაზი მუდამ არეგულირებს ენერგიისა და საკვები ნივთიერებების ბალანსს.

10. თქვენ სწავლობთ ტროპიკულ, დიდ რეპტილიას, რომელსაც აქვს მაღალი და სხეულის მუდმივი ტემპერატურა. როგორ განსაზღვრავთ, ეს ცხოველი ენდოთერმია თუ ექტოთერმი?
    ა. თქვენ იცით, რომ მას სხეულის მაღალი და მუდმივი ტემპერატურა აქვს, ამიტომ შეიძლება ის ენდოთერმი იყოს.
    ბ. თქვენ იცით, რომ ის შეიძლება ექტოთერმი იყოს, რადგან არაა ფრინველი ან ძუძუმწოვარი.
    გ. თქვენ მსჯელობთ, რომ რეპტილია სხვადასხვა ტემპერატურაზე მისი სხეულის ტემპერატურა და მეტაბოლური დონე იცვლება გარემოს ტემპერატურასთან ერთად. თქვენ ასკვნით, რომ ის ექტოთერმია.
    დ. თქვენ შენიშნეთ, რომ გარემოს აქვს მაღალი და მუდმივი ტემპერატურა. რადგანაც სხეულის ტემპერატურა ექვემდებარება გარემოს ტემპერატურას, ასკვნით, რომ ის ექტოთერმია.
    ე. თქვენ ზომავთ რეპტილიის მეტაბოლურ დონეს და რადგანაც ის უფრო მაღალია, ვიდრე მონათესავე სახეობებისა ზომიერი სარტყლის ტყეში, ასკვნით, რომ ეს რეპტილია ენდოთერმია და იგი კავშირშია ექტოთერმიასთან.

ევოლუციური კავშირი

ბიოლოგმა კ. ბერგმანმა აღნიშნა, რომ ძუძუმწოვრები და ფრინველები, რომლებიც ბინადრობენ მაღალ განედზე, არიან უფრო მოზრდილი ზომის, ვიდრე დაბალ განედზე მობინადრე იგივე სახეობები. გამოკვლევას, ზოგჯერ ბერგმანის წესად წოდებულს, გამონაკლისებიც აქვს, მაგრამ ბევრ შემთხვევაში ჭეშმარიტია. გამოიყენეთ ევოლუციური თეორია ამ „წესში“.

მეცნიერული კვლევა

აღმოსავლეთში მობინადრე მუხლუხო (*Malacosoma americanum*) ბინადრობს აბრეშუმის ბუდის მოზრდილ ჯგუფებში ან ალუბლის ხეში გაკეთებულ ბუდეებში. ისინი წარმოადგენენ პირველ მწერებს, რომლებიც გაზაფხულზე აქტივდებიან და ადრე ჩნდებიან სეზონზე, როდესაც დღის ტემპერატურა ყინვიდან ძლიერ სიცხემდე იცვლება. დღის განმავლობაში მათი კოლონიის შესწავლისას, დაინახავთ საოცარ სხვაობას მათ ჯგუფთა ქვეცვაში: დილით ადრე, შავი მუხლუხოები ისვენებენ მჭიდრო დაჯგუფებულები საბინადრო ზედაპირის აღმოსავლეთ ნაწილში. შუადღეს, ჯგუფები ინაცვლებენ ზედაპირის ქვეშ, თითოეული მუხლუხო ეკიდება რამდენიმე კიდურით. ჰიპოთეზის თანახმად ახსენით ეს ქცევა. როგორ შეგიძლიათ შეამოწმოთ თქვენი ჰიპოთეზა?

კვლევა როგორ მოქმედებს ტემპერატურა მეტაბოლურ დონეზე დაფნიაში?

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

სამედიცინო კვლევები სწავლობს ადამიანის სხვადასხვა ქსოვილის ხელოვნურ პირობებში შენახვის შესაძლებლობებს. მაგალითს წარმოადგენს სითხე, რომელიც შეიძლება შეინახონ როგორც „ხელოვნური სისხლი“ და ხელოვნური კანი, რომელიც საჭიროებისამებრ გამოიყენება სერიოზული აფეთქებისას დაზარალებულთათვის. სხვა რა შემთხვევაში შეიძლება იყოს გამოყენებული ხელოვნური სისხლი ან კანი? რა მახასიათებლებია საჭირო სხეულის ნორმალური ფუნქციონირებისთვის? რატომ ფუნქციონირებს უკეთესად ნამდვილი ქსოვილი? რატომ არ გამოიყენება ბუნებრივი მასალა თუ იგი უკეთესად ფუნქციონირებს? შეგიძლიათ მოიფიქროთ სხვა რომელიმე ხელოვნური ქსოვილი, რომელიც მეტად გამოიყენება? რა პრობლემებია მოსალოდნელი მათი განვითარებისა და გამოყენების შემთხვევაში?

41 ცხოველთა კვება



▲ *სურათი 41.1* **თანამედროვე ადამიანები საკვებს მაღაზიებსა და ბაზრებში მოიპოვებენ.**

ძირითადი კონცეფციები

41.1 **ჰომეოსტაზის მექანიზმები აკონტროლებს ნივთიერებათა ცვლის ენერგიის ბალანსს**

41.2 **ცხოველის დიეტამ ორგანიზმი უნდა უზრუნველყოს აუცილებელი საკვებით და ნახშირბადის შემცველი ორგანული მონომერებით**

41.3 **საკვების გადამუშავების მთავარი სტადიებია მიღება, მონელება, შეწოვა და გამოყოფა**

41.4 **ძუძუმწოვართა საჭმლის მომნელებელ სისტემაში ყველა ორგანოს მისთვის დამახასიათებელი ფუნქცია აკისრია**

41.5 **ხერხემლიანთა მომნელებელი სისტემის ევოლუცია ხშირ შემთხვევაში საკვების თვისებებთან შეგუებაა**

შესავალი

კვების საჭიროება

საკვების მიღება გვახსენებს, რომ ჩვენ ჰეტეროტროფები ვართ და საკვების მუდმივ მომარაგებაზე ვართ დამოკიდებულნი (სურ. 41.1). ყველა ცხოველი იკვებება სხვა ორგანიზმებით – მკვდარით ან ცოცხალით, მათი მთლიანი ან დანაწევრებული სხეულით. ცხოველების სამ კვებით კატეგორიას გამოყოფენ: **ჰერბივორები** (მცენარის მჭამელები), მაგალითად გორილა, რქოსანი საქონელი, ლოკოკინები ძირითადად აუტოტროფებით (წყალმცენარეები ან უმაღლესი მცენარეები) იკვებებიან; **კარნივორები** (ხორცის მჭამელები), მაგალითად ზვიგენი, მიმინო, ობობა სხვა ცხოველებს ჭამენ; **ომნივორები** თანაბრად ან თითქმის თანაბრად მოიხმარენ ცხოველებს და მცენარეებს. ომნივორებს, მაგალითად, მიეკუთვნება ტარაკანი, ყვავი, დათვი, ადამიანი.

ტერმინები – ჰერბივორები, კარნივორები და ომნივორები – გამოხატავს საკვების ტიპს, რომელსაც ცხოველები ჩვეულებრივ გამოიყენებენ, და გულისხმობს იმ ადაპტაციების არსებობას, რომლებიც მათ შესაბამისი საკვების ათვისებაში უწყობს ხელს. ცხოველთა უმეტესობა შეგუებითი ჰეტეროტროფია და საჭიროების შემთხვევაში იმ საკვებსაც გამოიყენებს, რომელიც მათი ჩვეულებრივი დიეტის ფარგლებში არ შედის. მაგალითად, რქოსანი საქონელი და ირემი, რომლებიც ჰერბივორებს მიეკუთვნებიან, ხანდახან მცენარეულ საკვებთან ერთად მცირე ზომის ცხოველებსაც მირთმევენ, მაგალითად, მწერებს, ჭიებს ან ფრინველთა კვერცხებს. კარნივორების უმეტესობა საკვებ ნივთიერებებს იღებს არა მარტო მსხვერპლის სხეულიდან, არამედ იმ მცენარეული ქსოვილისგანაც, რომელიც მსხვერპლის მომნელებელ ტრაქტში რჩება. ყველა ცხოველი სხვა საკვებთან ერთად პროკარიოტებსაც (მაგალითად, ბაქტერიებსაც) მიირთმევს.

მიუხედავად იმისა, რას და როგორ ჭამს ცხოველი, ადეკვატურმა დიეტამ უნდა დააკმაყოფილოს სამი კვებითი მოთხოვნილება: საწვავის (ქიმიური ენერგია), რომელიც სხეულის ყველა უჯრედული პროცესისთვის აუცილებელია; ელემენტარული ორგანული მასალის, რომელსაც ცხოველები ბიოსინთეზში იყენებენ და აუცილებელი საკვები ნივთიერებების, მაგალითად, ვიტამინების, რომლებსაც ცხოველი თვითონ ვერ წარმოქმნის და ამიტომ მზა ფორმით უნდა მიიღოს. ამ თავში განვიხილავთ ცხოველთა კვებით მოთხოვნებს და საკვების მიღებისა და გადამუშავებისთვის საჭირო მრავალფეროვან ადაპტაციებს. შეგიძლიათ, დაიწყოთ სურათი 41.2-ით, რომელიც მიმოიხილავს ცხოველთა კვების ოთხ მთავარ მექანიზმს.

კონცეფცია 41.1

ჰომეოსტაზის მექანიზმები აკონტროლებს ცხოველთა ნივთიერებათა ცვლის ენერგიის ბალანსს

კბიოენერგეტიკის თემა დაკავშირებულია კვების საკითხების შესწავლასთან. როგორც მე-40 თავში განვიხილეთ, ენერგიის ათვისება სხეულში და მისგან გარემოში გამოსვლა შესაძლოა „ბიუჯეტად“ განვიხილოთ. აღნიშნულ ენერგიის დინებას თან ახლავს **ატფ**-ის წარმოქმნა, რომელიც ენერგიის ბალანსის დიდი ნაწილია. **ატფ** უზრუნველყოფს ენერგიას მეტაბოლიზმისთვის და უჯრედის სხვადასხვა აქტი-

სურათი 41.2
ცხოველთა კვების ოთხი მთავარი მექანიზმის გამოკვლევა.

სუსპენზიით მკვებავები



წყლის ცხოველთა ბევრი სახეობა **სუსპენზიით იკვებება**. ამ ვეშაპს ზედა ყბაზე აქვს სავარცხლისებრი წარმონაქმნი, რომელსაც ვეშაპის ულვაშს უწოდებენ და რომელიც წყლის უზარმაზარი რაოდენობიდან ფილტრავს მცირე ზომის უხერხემლოებს. სხვა სუსპენზიით კვებავი ცხოველები მცირე ზომის საკვების მოსაპოვებლად ლაყუჩებს იყენებენ. ან წამწამებით ხვეტენ პატარა ნაწილაკებს პირის ლორწოვანი შრისკენ.

სუბსტრატით მკვებავები



მუხლუხო ეკსკრემენტები

სუბსტრატით მკვებავები ის ცხოველებია, რომლებიც საკვებზე ან საკვებში ბინადრობენ და გზად ამ სუბსტრატს ჭამენ. ეს მცენარის ტილის ლარვა იკვებება მუხის ხის ფოთლის მეზოფილით და ტოვებს ფეკალური მასების შავ ნაკვალევს. სხვა მაგალითი არის ბუზის ჭია, რომელიც ცხოველის კარკასში აკეთებს მსგავს არხებს.

სითხით მკვებავები



სითხით მკვებავები წოვენ საკვები ნივთიერებებით მდიდარ წვენს მასპინძლის ორგანიზმიდან. ამ კოღოს გაწვრეტილი აქვს მასპინძელი ადმაიანის კანი, პირის წარმონაქმნით, რომელიც ცარიელი ნემსის მაგვარი სტრუქტურაა და ივსებს მომნელებელ არხს სისხლით (ფერადი SEM). ამის მსგავსად, მცენარის ტილიც სითხით მკვებავია და იწოვს ფლოემის წვენს. ასეთი პარაზიტული სითხით მკვებავებისგან განსხვავებით, რომლებიც მათ მასპინძლებს აზიანებენ, არსებობენ ისეთებიც, რომლებთაც სარგებლობაც კი მოაქვს მასპინძელი ორგანიზმებისთვის. მაგალითად, ფუტკრებს გადააქვთ მტვერი ყვავილიდან ყვავილზე მაშინ, როდესაც ნექტრით იკვებებიან.

დიდი ნაჭრებით მკვებავი ცხოველები



ცხოველთა უმეტესობა **დიდი ნაჭრებით იკვებება**. მათი ადაპტაციები მოიცავს საცეცებს, მარწუხებს, შხამიან კბილებს, რომლითაც მსხვერპლს კლავენ და ცხოველს ან მცენარეს ნაჭრებად გლეჯენ. ამ არაჩვეულებრივ სცენაში კლდის პითონი იწყებს ქურციკის გადაყლაპვას, რომელიც მან დაიჭირა და მოკლა. გველებს არ შეუძლიათ თავიანთი მსხვერპლის დაღეჭვა და ამიტომ, ის მთლიანად უნდა გადაყლაპონ, მაშინაც კი თუ მსხვერპლი გაცილებით უფრო დიდია, ვიდრე მათი დიამეტრი. თავისი მსხვერპლის გადაყლაპვის შემდეგ, რაც შეიძლება ერთი საათიც კი გაგრძელდეს, პითონი მიდის წყნარ ადგილას და ინელებს ამ მსხვერპლს ორი კვირის განმავლობაში.

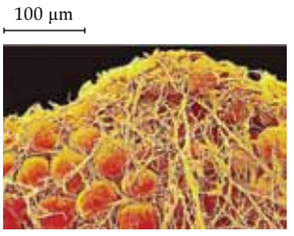
ვობისათვის; აგრეთვე, თბილსისხლიან ცხოველებში ის არის თერმორეგულაციისთვის საჭირო ენერგიის წყარო.

თითქმის ყველა ცხოველში **ატფ** წარმოიქმნება უჯრედის სუნთქვის პროცესში ენერგიით მდიდარი ორგანული მოლეკულების, კერძოდ ნახშირწყლების, ცილების და ცხიმების, დაჟანგვით. აღნიშნული ორგანული ნივთიერების მონომერები გამოიყენება საწვავად. ცხოველთა უმეტესობა ცილებს მხოლოდ ნახშირწყლების და ცხიმების მარაგის გამოლევის შემდეგ „წვავს“. ცხიმები ენერგიით განსაკუთრებულად მდიდარი ნაერთია. ერთი გრამი ცხიმის დაჟანგვა გამოათავისუფლებს ორჯერ მეტ ენერგიას, ვიდრე ერთი გრამი ცილისა და ნახშირწყლის დაჟანგვა.

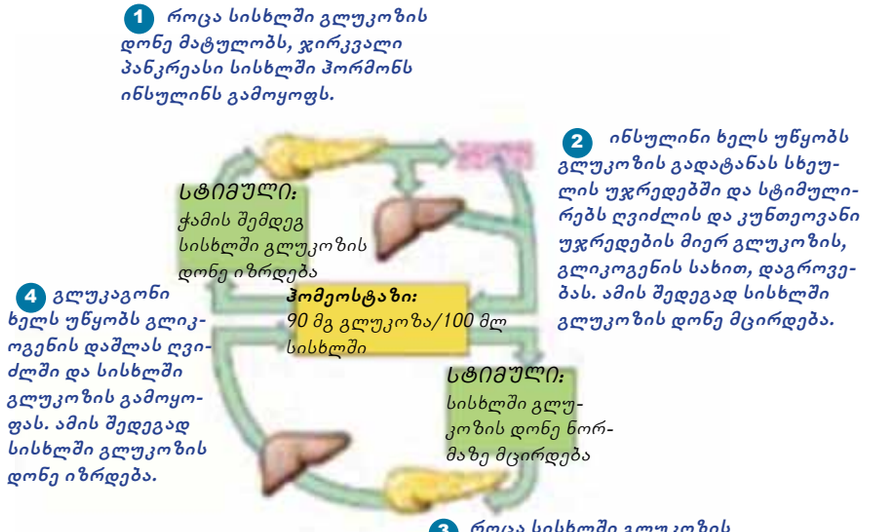
გლუკოზის რეგულაცია, როგორც ჰომეოსტაზის მაგალითი

მიღებული ჭარბი კალორია, რომელიც ატფ-ის წარმოქმნის საჭიროებას აღემატება, შეიძლება იქნეს გამოყენებული ბიოსინთეზისთვის. ადამიანებში და ბევრ ცხოველში ზედმეტი ენერგიის რაოდენობა გროვდება გლიკოგენის და ცხიმის ფორმით. გლიკოგენი გროვდება ღვიძლში და კუნთებში. გლიკოგენი არის პოლიმერი, რომელიც გლუკოზის ბევრი ერთეულისგან შედგება (იხ. სურ. 5.6 ბ). გლუკოზა მეტაბოლიზმისთვის მთავარი საწვავია. ის ჰორმონების მოქმედებით რეგულირდება. გლუკოზის რეგულაცია ჰომეოსტაზის კარგი მაგალითია **(სურ. 41.3)**. იმ შემთხვევაში, როდესაც სხეულის გლიკოგენის მარაგი სავსეა, კალორიული ნაჭარბი ცხიმის სახით მარაგდება.

როდესაც უფრო ნაკლები კალორია აითვისება, ვიდრე იხარჯება – მძიმე ფიზიკური ვარჯიშისა ან საკვების დეფიციტის დროს – საწვავი გადმოდის სამარაგო დეპოებიდან და იჟანგება. ეს ცხოველის წონის დაკლებას განაპირობებს. ადამიანი და ცხოველი ჯერ ღვიძლში არსებულ გლიკოგენს ხარჯავს, ხოლო შემდეგ კი ცხიმს და კუნთის გლიკოგენს. ჯანმრთელ ადამიანებს ცხიმის საკმარისი მარაგი აქვთ იმისთვის, რომ რამდენიმე კვირის შიმშილობას გაუძლონ (საშუალოდ ადამიანის ენერგეტიკული მოთხოვნა შეიძლება დაკმაყოფილდეს დღეში 0.3კგ ცხიმის დაჟანგვით).



▲ *სურათი 41.4* ***ადამიანის მუცლის ცხიმოვანი უჯრედები.*** *შემაერთებელი ქსოვილის ზოლები (ყვითელი) აკავებს ცხიმს – ადიპოზურ ანუ ცხიმოვან უჯრედებს ადგილზე ინარჩუნებს (ფერადი SEM).*



▲ *სურათი 41.3* ***უჯრედული საწვავის ჰომეოსტატიკური რეგულაცია.*** *მას შემდეგ, რაც საკვები მონელდება, გლუკოზა და სხვა მონომერები მომნელებელი ტრაქტიდან სისხლში შთაინთქმება. ადამიანის სხეული არეგულირებს გლუკოზის გამოყენებასა და დამარაგებას, რომელიც უჯრედის მთავარი საწვავია. მიაქციეთ ყურადრება, რომ რეგულაციის მარყუჟები არის უკუკავშირის კონტროლის მაგალითები, რომელიც მე-40 თავშია წარმოდგენილი.*

ჯანმრთელი დისბალანსი

მნიშვნელოვანი დარღვევები ჩნდება, როდესაც ორგანიზმის ენერგეტიკული ბიუჯეტი დისბალანსს განიცდის. თუ ადამიანისა და ცხოველების დიეტა ქრონიკულად ნაკლებ-კალორიულია, **არასაკმარისი გამოკვება** ვითარდება. ამ მდგომარეობაში გლიკოგენისა და ცხიმების მარაგი მთლიანად გამოიყენება და სხეული საკუთარი ცილების დაშლას იწყებს. ამის შედეგად კუნთები იკლებს ზომაში და ტვინი შესაძლოა ცილების მიმართ დეფიციტური გახდეს. თუ ენერგიის მიღება დიდი ხნის განმავლობაში უფრო ნაკლებია, ვიდრე მისი დანახარჯი, საბოლოოდ სიკვდილი ვითარდება. თუ ძლიერად ნაშიმშილები ადამიანი გადარჩა, დარღვევების ნაწილი შეიძლება შეუქცევადიც კი იყოს. მარცვლეულის დიეტას, მაგალითად, ბრინჯის და სიმინდის, შეუძლია საკმარისი კალორიებით უზრუნველყოფა. ამიტომ გამოკვების დარღვევები ხშირია მხოლოდ ისეთ ქვეყნებში, სადაც ომი ან სხვა სახის კრიზისი საკვებით მომარაგების შეწყვეტას იწვევს. არასაკმარისი გამოკვების სხვა მიზეზი არის ნერვული ანორექსია, კვების დარღვევა, როდესაც ადამიანი (უმეტესად ქალი) წონის დაკლების მიზნით იწყებს შიმშილობას.

დამაზიანებელი ეფექტი მოაქვს საკვების გადაჭარბებულ მიღებასაც. აშშ-სა და სხვა მდიდარ ქვეყნებში ჭარბი კვება ან სიმსუქნე საზოგადო პრობლემაა. ადამიანის სხეული ამარაგებს ცხიმს (სურ. 41.4); მას აქვს ტენდენცია, დაიმარაგოს საჭმლით მიღებული ცხიმის ნებისმიერი ჭარბი მოლეკულა.

ამისგან განსხვავებით, როდესაც ადამიანი ნახშირწყლებს ჭარბად მიიღებს, სხეული ზრდის დაჟანგული ნახშირწყლების რაოდენობას. ამრიგად, ცხიმის რაოდენობას დიეტაში უფრო პირდაპირი ეფექტი აქვს წონის მომატებაზე, ვიდრე ნახშირწყლებს.

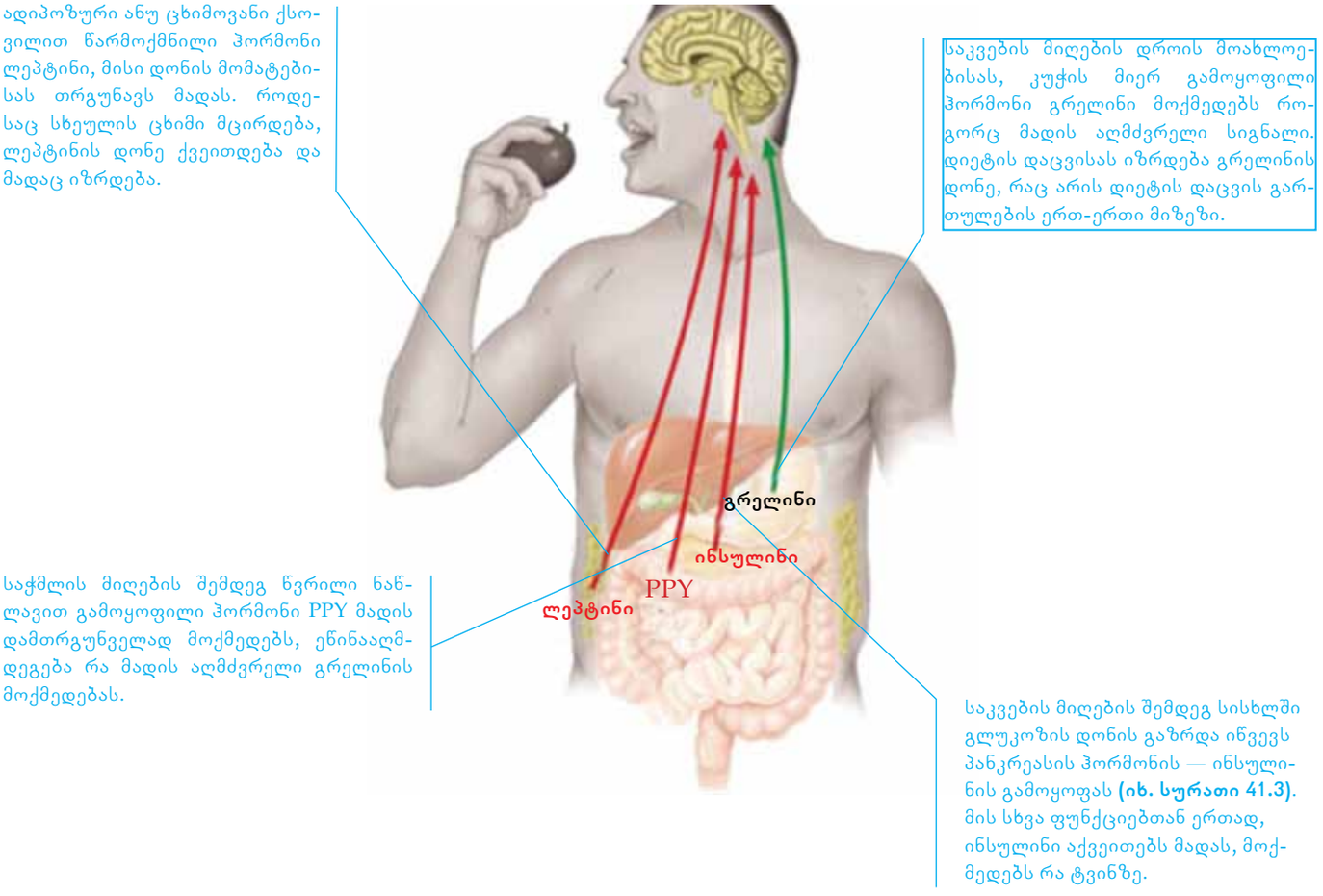
სიმსუქნე, როგორც ადამიანის ჯანმრთელობის პრობლემა

მსოფლიო ჯანდაცვის ორგანიზაციას სიმსუქნე მიაჩნია ჯანმრთელობის მთავარ გლობალურ პრობლემად. თანამედროვე პირობებში ცხიმოვანი საჭმლის მზარდი მოხმარება და ცხოვრების უფრო მჯდომარე სტილი ჭარბი წონის დაგროვების მიზეზია. აშშ-ში ჭარბწონიანი და მსუქანი (ზედმეტად ჭარბწონიანი) ადამიანების რიცხვი ბოლო ორ ათწლეულში გაორმაგდა. წონის პრობლემები ხშირად ადრეულ ასაკში იწყება. ამერიკაში ბავშვების და მოზარდების 15% ჭარბწონიანია.

სიმსუქნე ხელს უწყობს სხვა მთელი რიგი ჯანმრთელობის პრობლემების განვითარებას. მაგალითად, მსუქან ადამიანებს ხშირად აქვთ დიაბეტი, მსხვილი ნაწლავისა და მკერდის სიმსივნე, გულ-სისხლძარღვთა დაავადებები. მხოლოდ აშშ-ში სიმსუქნე წელიწადში 300,000 სიკვდილის მიზეზია.

ფართომასშტაბიანი კვლევა მიმდინარეობს სიმსუქნის გამომწვევი მიზეზების და წონის კონტროლის ეფექტური გზების აღმოსაჩენად. მკვლევრებს უკვე აღმოჩენილი აქვთ რამდენიმე მექანიზმი, რომელიც სხეულის წონის რეგულაციას უზრუნველყოფს. აღნიშნული მექანიზმები არის ჰიპოთალამუსის უკუკავშირის წრედები, რომლებიც აკონტროლებს სხეულის ორგანული ნივთიერებების მარაგს და ცხიმის მეტაბოლიზმს. აღმოჩენილი ჰორმონები გავლენას ახდენენ ტვინში „სიმაძღრის ცენტრზე“ და ამის შედეგად არეგულირებენ მადას (**სურ. 41.5**).

მემკვიდრეობა სიმსუქნის მთავარი გამომწვევი ფაქტორია. წონის მარეგულირებელი ჰორმონების უმეტესობა პოლიპეპტიდებია (ცილები). მკვლევრებმა აღმოაჩინეს ბევრი გენი,



▲ *სურათი 41.5* ***მადის მარეგულირებელი რამდენიმე ჰორმონი.*** *სხვადასხვა ქსოვილისა და ორგანოს მიერ გამოყოფილი ჰორმონი სისხლის საშუალებით აღწევს ტვინამდე. ჰორმონები მოქმედებენ ტვინის უბანზე, რომელიც, თავის მხრივ, აკონტროლებს „სიმაძღრის ცენტრს”. ეს უკანასკნელი წარმოქმნის ნერვულ იმპულსებს, რომელიც ჩვენ გვანიჭებს შიმშილის ან სიმაძღრის შეგრძნებას. მწვანე ისარი მადის აღმძვრელს აღნიშნავს, წითელი ისარი — მადის დამთრგუნველს.*

რომელიც აღნიშნულ ჰორმონებს აკოდირებს. ეს მემკვიდრული კავშირი გვეხმარება ავხსნათ, რატომ უწევს ზოგ ადამიანს ასეთი მძიმე ბრძოლა წონის შესანარჩუნებლად მაშინ, როცა სხვები აშკარად ბევრს ჭამენ წონის მომატების გარეშე.

მეცნიერებები განაგრძობენ წონის მარეგულირებელი გენებისა და სასიგნალო გზების შესწავლას. ადამიანები, რომლებმაც წონის დარღვევები მემკვიდრულად მიიღეს, შეიძლება მომავალში ახალი თაობის წამლებით განიკურნონ. მაგრამ ამჟამად ძნელია მსგავსი ფართოდ გამოყენებადი წამლის წარმოება. აღნიშნული ვითარება გამოწვეულია წონის რეგულაციის სირთულით და რეგულაციის მექანიზმების მრავალფეროვანი დარღვევებით.

წონის კონტროლის სირთულე ადამიანებში ნათელი ხდება ჰორმონ ლეპტინის გამოკვლევიდან.

ლეპტინი არის მადის მარეგულირებელი ჰორმონი ძუძუმწოვრებში. ლეპტინი ადიპოზური (ცხიმოვანი) უჯრედებიდან წარმოიქმნება. როდესაც ადიპოზური ქსოვილი იზრდება, ლეპტინის დონე სისხლში იზრდება, რაც ჩვეულებრივ ტვინის მიერ მადის დათრგუნვას განაპირობებს **(იხ. სურ. 41.5)**. ეს არის ერთ-ერთი უკუკავშირის მექანიზმი, რომელიც იცავს ადამიანთა უმეტესობას გასუქებისგან, მიუხედავად იმისა, რომ ხელმისაწვდომი საკვები უხვად მოიპოვება. თაგვები, რომლებსაც შთამომავლობით აღნიშნული გენი არ აქვთ, ძლიერ სუქდებიან **(სურ. 41.6)**. მკვლევრებმა ნახეს, რომ ასეთი მსუქანი თაგვების მკურნალობა შესაძლებელი იყო თაგვებში ლეპტინის შეყვანით.



▲ *სურათი 41.6* ***ხარბი მღრღნელი.*** *მსუქან თაგვს მარცხნივ, აქვს იმ გენის დეფექტი, რომელიც ჩვეულებრივ მადის დამთრგუნველ ჰორმონს, ლეპტინს წარმოქმნის.*

ლეპტინის გენის დეფიციტის მუტაცია გაზეთების წინა გვერდებზე აღმოჩნდა და სიმსუქნის მკვლევრებს შორის დიდი ინტერესი გამოიწვია, რადგან ადამიანებსაც აქვთ ლეპტინის გენი. რა თქმა უნდა, მსუქანი ბავშვები, რომლებმაც ლეპტინის მუტანტური გენი მემკვიდრულად მიიღეს, ამ ნივთიერებით მკურნალობით წონაში იკლებენ. მაგრამ მსუქანი ადამიანების შედარებით მცირე რაოდენობას აქვს ლეპტინის წარმოების დეფექტი. მსუქანი ადამიანების უმრავლესობას აქვს ლეპტინის უზომოდ დიდი დონე, რომელიც ადიპოზური ქსოვილით წარმოიქმნება. გაურკვეველი მიზეზით, მსუქან ადამიანთა უმეტესობაში ტვინის სიმაძღრის ცენტრი არ პასუხობს ლეპტინის მაღალ დონეს.

ერთი ჰიპოთეზის მიხედვით, ადამიანებში, როგორც ჩანს, ბევრი ძუძუმწოვრისგან განსხვავებით, ლეპტინის სისტემის პირდაპირი ფუნქცია წონის მომატების ხელშეშლა არ არის. ლეპტინის სისტემის მთავარი ფუნქცია უნდა იყოს მადის სტიმულირება და წონის დაკარგვის ხელშეშლა, როდესაც სხეულის ცხიმის შემცირების შედეგად ჰორმონის დონე ქვეითდება. ეს ფიზიოლოგიური ნიუანსი ჩვენი ევოლუციური ისტორიის შედეგი უნდა იყოს.

სიმსუქნე და ევოლუცია

ადამიანების უმეტესობას უყვარს ცხიმით მდიდარი საკვები, მაგალითად, ბურგერები, ყველი, ნაყინი. თუმცა ცხიმის დაგროვება დღეს ჯანმრთელობისთვის არცთუ ისე სახარბიელოა, ამ პროცესს ევოლუციურ წარსულში გარკვეული უპირატესობა უნდა ჰქონოდა. მხოლოდ გასულ რამდენიმე საუკუნეში ბევრი ადამიანისთვის შესაძლებელი გახდა მაღალკალორიული საკვების საკმარისი რაოდენობით რეგულარულად მიღება. ჩვენი წინაპრები აფრიკის სავანაში მონადირე-შემგროვებლები იყვნენ. ისინი, სავარაუდოდ, ძირითადად თესლით და სხვა მცენარეული პროდუქტით იკვებებოდნენ და მათი რაციონი იშვიათად შეიცავდა ხორცს. ისინი ნადირობით არასაკმარისი რაოდენობით მოიპოვებდნენ ცხოველებს, ხოლო მტაცებლისგან ნარჩენ მსხვერპლის ნაჭრებს მხოლოდ ზოგჯერ მიირთმევდნენ. ასეთ შემთხვევაში, ბუნებრივი გადარჩევა იმ ინდივიდებს აირჩევდა, რომლებიც, შესაძლებლობის შემთხვევაში, მეტ ცხიმოვან საკვებს ღებულობდნენ. ისეთი ადამიანები, რომელთა გენებიც ხელს უწყობდა მაღალენერგეტიკული მოლეკულების დაგროვებას, უკეთ გადარჩებოდნენ.

ასე რომ, ჩვენი დღევანდელი მიდრეკილება ცხიმით მდიდარი საკვებისკენ, რომელიც სიმსუქნის ეპიდემიურ ხასიათს უწყობს ხელს, ადრეული, საკვების დეფიციტის პერიოდის ევოლუციური ნაშთი უნდა იყოს.

ის, რაც სხეულის ჭარბ ცხიმად მიგვაჩნია, შესაძლოა, სასარგებლო იყოს ცხოველთა ზოგი სახეობისთვის. მაგალითად, ზღვის ფრინველებმა – ქარიშხალებმა, უნდა იფრინონ გრძელ მანძილზე საკვების მოსაპოვებლად. იმ საკვების უმეტესობა, რომელიც მშობელ ქარიშხალებს შვილებისთვის მოაქვთ, ლიპიდებით მდიდარია. ეს ამცირებს საკვების წონას, რომელიც მშობლებმა უნდა ატარონ მოგზაურობისას (გაიხსენეთ, რომ ერთ გრამზე ცხიმს ორჯერ უფრო მეტი კალორია აქვს, ვიდრე სხვა საწვავს).

ენერგიასთან ერთად, მოზარდ შვილებს ახალი ქსოვილის შენებისთვის ცილებიც სჭირდება. მათ ცხიმოვან საკვებში ცილების შედარებით ნაკლები შემცველობაა, ასე რომ, ყველა საჭირო ცილის მისაღებად ახალგაზრდებმა უფრო მეტი კალორია უნდა მიიღონ, ვიდრე მეტაბოლიზმში წვავენ და შედეგად ძალიან სუქდებიან **(სურ. 41.7)**. ქარიშხალას ზოგ სახეობაში ზრდის პერიოდის დასრულებისას წიწილები გაცილებით უფრო მეტს იწონიან, ვიდრე მათი მშობლები, და ზედმეტად მსუქნები არიან საიმისოდ, რომ იფრინონ. ამ მსუქან ახალგაზრდებს შიმშილი და წონაში სწრაფად დაკლება სჭირდებათ, რათა ფრენისუნარიანები გახდნენ. ასეა თუ ისე, ცხიმის დე-

პოები ახალგაზრდებში მნიშვნელოვან ფუნქციას ასრულებს.

ენერგიის მარაგი ეხმარება მზარდ წიწილებს, გადარჩნენ იმ პერიოდში, როდესაც მშობლებს საკმარისი საკვების პოვნა არ შეუძლიათ. როგორც ხშირად ხდება ხოლმე, ბიოლოგიური უცნაურობები ხშირად ნაკლებად არაბუნებრივი ჩანს ბუნებრივი გადარჩევის კონტექსტში.



▲ *სურათი 41.7* ***მსუქანი ქარიშხალა.*** *ძალიან მძიმეა რომ იფრინოს, ამ წიწილას (მარჯვნივ) მოუწევს წონაში დაკლება სანამ ფრთებს გაშლის გასაფრენად. მანმადე კი დაგროვილი ცხიმი უზრუნველყოფს ენერგიას, როდესაც მშობელი საკმარისი საკვების მოტანას ვერ ახერხებს.*

კონცეფცია ცოცხი 41.1

1. როგორი გაგებით არის სტაბილური წონა კალორიული ბალანსის კონცეფცია?
2. ახსენით, როგორ არის შესაძლებელი გასუქება, მაშინაც კი, როდესაც რაციონი ნახშირწყლებთან შედარებით ნაკლებ ცხიმს შეიცავს.
3. სურათ 41.5-ის მიმოხილვის შემდეგ, ახსენით ჰორმონები და ლეპტინი, როგორ ავსებენ ერთმანეთს სხეულის წონის რეგულაციაში.

კონცეფცია 41.2

დიეტამ ორგანიზმი უნდა უზრუნველყოს აუცილებელი საკვებითა და ნახშირბადის შემცველი ორგანული მონომერებით

ზოგადად, ცხოველის დიეტა იძლევა საკმარის ენერგიას ატფ-ის სინთეზისთვის. დამატებით, საკვები უნდა იძლეოდეს ელემენტარულ მასალას ბიოსინთეზისთვის, რომელიც აუცილებელია ცხოველის ზრდისა და გამრავლებისათვის. რთული მოლეკულების ასაშენებლად ცხოველმა საკვებიდან უნდა მიიღოს ორგანული მონომერები. აღნიშნული მონომერებისაგან ცხოველს შეუძლია ორგანული მოლეკულების დიდი მრავალფეროვნების წარმოქმნა, კერძოდ, ნახშირწყლების, ცილებისა და ცხიმების.

საწვავისა და ნახშირბადის მონომერების გარდა, ცხოველის დიეტა უნდა შეიცავდეს **აუცილებელ საკვებ ნივთიერებებს**. ეს ის ნივთიერებებია, რომლებიც უნდა მიიღებოდეს აწყობილ მდგომარეობაში, რადგან ცხოველის უჯრედებს არ შეუძლია მათი სინთეზირება. აღნიშნული კატეგორიიდან ზოგი ნივთიერება ყველა ცხოველისთვის აუცილებელია, მაგრამ სხვა აუცილებელი ნივთიერება მხოლოდ სახეობების გარკვეულ ჯგუფისთვის არის საჭირო. მაგალითად, ასკორბინის მჟავა (ჩ ვიტამინი) აუცილებელი საკვები ნივთიერებაა პრიმატებისთვის, ზოგი ფრინველისთვის, რეპტილიებისთვის, მაგრამ არა ბევრი სხვა ცხოველისთვის.

ცხოველი, რომლის დიეტაშიც არ შედის ერთი ან რამდენიმე აუცილებელი საკვები ნივთიერება, განიხილება როგორც



▲ *სურათი 41.8* ***მნიშვნელოვანი საკვები ნივთიერებების მიღება.*** *კარიბუ, არქტიკული მცენარეჭამია ცხოველი ღეჭავს სხვა ცხოველის რქას. რქა და ძვალი შეიცავს ფოსფატს და ოსტეოფაგია („ძვლის ჭამა") ფართოდ არის გავრცელებული მცენარეჭამია ცხოველებში, სადაც ნიადაგი და მცენარეები არასაკმარის ფოსფატს შეიცავენ. ცხოველებს სჭირდება ფოსფორი, როგორც მინერალური საკვები ნივთიერება ატფ-ის, ნუკლეინის მჟავების, ფოსფოლიპიდების და ძვლების წარმოსაქმნელად.*

ცუდად კვებადი (გაიხსენეთ, რომ არასაკმარისად კვებადი შეესაბამება კალორიულ დეფიციტს). მაგალითად, რქოსანი საქონელი და სხვა ბალახისმჭამელი ცხოველები მინერალების დეფიციტს განიცდიან, თუ ისინი იკვებებიან იმ მცენარეებით, რომლებიც იზრდება ნიადაგზე, რომელშიც მცირედაა აუცილებელი მინერალები **(იხ. სურ. 41.8)**. ადამიანთა პოპულაციებში ცუდად კვება უფრო ფართოდ არის გავრცელებული, ვიდრე არასაკმარისი კვება. თვით ზედმეტად მკვებავი ადამიანიც (მსუქანი) შეიძლება ცუდად კვებადი იყოს.

აუცილებელი საკვები ნივთიერებების ოთხი კლასი არსებობს: აუცილებელი ამინომჟავები, აუცილებელი ცხიმოვანი მჟავები, ვიტამინები და მინერალები.

აუცილებელი ამინომჟავები

ცხოველებს ცილების წარმოსაქმნელად 20 განსხვავებული ამინომჟავა სჭირდებათ. ცხოველთა უმეტესობას, იმ შემთხვევაში თუ მათი დიეტა შეიცავს ორგანულ აზოტს, თავად შეუძლია თორმეტამდე განსხვავებული ამინომჟავის სინთეზი.

დარჩენილი ნაწილი **აუცილებელი ამინომჟავებია** და ცხოველმა ისინი გამზადებულ მდგომარეობაში საკვებიდან უნდა მიიღოს. ზრდასრული ადამიანის დიეტაში რვა აუცილებელი ამინომჟავაა (მეცხრე, ჰისტიდინი ასევე აუცილებელია ბავშვებისთვის); იგივე ამინომჟავებია აუცილებელი ცხოველთა უმეტესობისთვისაც.

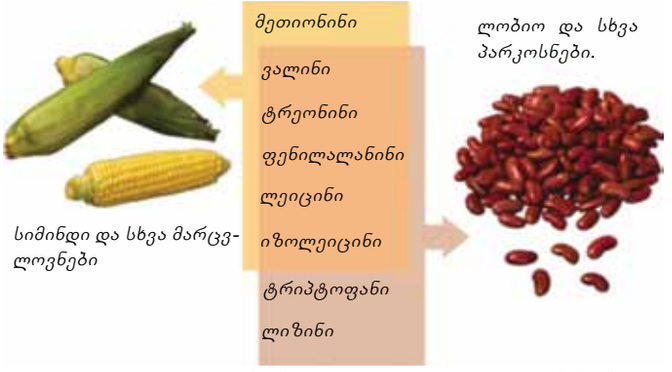
როცა საკვები რაციონი ვერ უზრუნველყოფს ერთ ან რამდენიმე ძირითად ამინომჟავას, ვითარდება კვების უკმარისობის ფორმა – ცილოვანი დეფიციტი **(სურ. 41.9)**, რომელიც ადამიანებში ყველაზე გავრცელებული ფორმაა. დაზარალებულთა უმეტესობა ბავშვებია და თუ მათ შორის რომელიმე გადარჩება და მიაღწევს ზრდასრულობას, დიდია ალბათობა, რომ მისი ფიზიკური და გონებრივი განვითარება შეფერხდეს. ცილოვანი უკმარისობის ერთ-ერთი ფორმის დროს, რომელსაც კვაშიორკორი ეწოდება, დიეტა უზრუნველყოფს ორგანიზმისთვის საჭირო რაოდენობის კალორიებს, მაგრამ ახასიათებს ცილების სერიოზული დეფიციტი **(იხ. სურ. 41.9)**. სინდრომის სახელწოდება განას ენაზე ნიშნავს „უარყოფილს“, რაც მინიშნებაა, რომ უკმარისობის დასაწყისი დაკავშირებულია იმ პერიოდთან, როდესაც ჩვილს დედის რძით კვებას შეუწყვეტენ.

აუცილებელი ამინომჟავების ყველაზე სანდო წყაროა ხორცი, კვერცხი და სხვა ცხოველური პროდუქტები. ცხოველურ პროდუქტებში ცილები „სრულფასოვანია“, რაც ნიშნავს, რომ ისინი ყველა აუცილებელ ამინომჟავას საჭირო პროპორციებით უზრუნველყოფს. მცენარეული ცილების უმეტესობა „არასრულფასოვანია“, რამდენადაც ერთი ან რამდენიმე აუცილებელი ამინომჟავა არ აქვს. მაგალითად, მარცვლეულს



◀ *სურათი 41.9* ***კვაშიორკორი (ცილების დეფიციტი) ჰაიტის მცხოვრებ ბავშვში.*** *მუცლის შესიება ოსმოსური ეფექტია: სისხლის უნარყ, სხეულის სიღრუეებიდან ოსმოსის გზით შეითვისოს წყალი შემცირებულია ცილების დეფიციტის გამო.*

ზრდასრულებისთვის აუცილებელი ამინომჟავები



▲ *სურათი 41.10* ***ვეგეტარიანული დიეტის აუცილებელი ამინომჟავები.*** *ზრდასრულმა ადამიანმა შეიძლება მიიღოს ყველა საჭირო აუცილებელი ამინომჟავა მარცვლეულისა და პარკოსნების საკვებიდან.*

(სიმინდს) არ აქვს ამინომჟავა ლიზინი. ადამიანებს, რომლებიც ეკონომიკური ვითარებიდან გამომდინარე ყველა საჭირო კალორიას მარცვლეულიდან იღებენ, ცილის დეფიციტი უვითარდებათ.

ასეთი მდგომარეობა ვითარდება იმ ადამიანებში, ვინც მხოლოდ ბრინჯს, ხორბალს ან კარტოფილს მიირთმევენ. შესაძლებელია აღნიშნული პრობლემის თავიდან აცილება თუ საკვებად მივიღებთ ისეთ მცენარეებს, რომლებიც ერთმანეთს შეავსებენ და ორგანიზმს მოამარაგებენ ყველა ძირითადი ამინომჟავით **(სურ. 41.10)**. ბევრმა კულტურამ ცდებისა და შეცდომების საფუძველზე ცილოვანი დეფიციტის თავიდან ასაცილებლად განავითარა ბალანსირებული დიეტა. ზოგ ცხოველს განუვითარდა ცილის დეფიციტისგან თავდაცვის



▲ *სურათი 41.11* ***ზრდისთვის ცილების დაგროვება.*** *ისეთი პინგვინები, როგორიც არის Adélie ანტარქტიკიდან, დიდი რაოდენობით ცილას წარმოიქმნიან ბუმბულის ცვლისას. მათი საიზოლაციო საფარველის ცოტა ხნით მოცილების გამო, პინგვინებს ცურვა და კვება არ შეუძლიათ. რა არის ბუმბულის ცილების ამინომჟავების წყარო? სანამ ბუმბულის ცვლას დაიწყებს, პინგვინი ზრდის მის კუნთოვან მასას. შემდეგ იგი შლის ზედმეტ კუნთოვან ცილას, რომელიც ახალი ფრთებისთვის ამინმჟავების წყაროს წარმოადგენს.*

ცხრილი 41.1 ადამიანისთვის საჭირო ვიტამინები

ვიტამინი	ვიტამინის ძირითადი რესურსი	ზოგი ძირითადი ფუნქცია	ნაკლებობის ან სიჭარბის შესაძლებელი სიმპტომები
წყალში ხსნადი ვიტამინები			
ვიტამინი B_1 (თიამინი)	ქონი, ბარდისებრები, არახისი, დაუმუშავებელი მარცვლეული კულტურები	კოფერმენტი, რომელიც ორგანული ნაერთებიდან CO_2-ს აცილებს	ბერიბერი (ნერვული მოშლა, გახდომა, ანემია)
ვიტამინი B_2 (რიბოფლავინი)	რძის პროდუქტები, ხორცი, გამდიდრებული მარცვლეული, ბოსტნეული	კოფერმენტი ***FAD*** და ***FMN***-ის კომპონენტი	კანის დაზიანებია, მაგალითად პირის კუთხეებში კანის დახეთქვა.
ნიაცინი	თხილეული, ხორცი მარცვლეული	***NAD+*** და ***NADP+*** კოფერმენტების კომპონენტი	კანის და კუჭნაწლავების დაზიანება, ნერვული მოშლილობა, ღვიძლის დაზიანება.
ვიტამინი B_6 (პირიდოქსინი)	ხორცი, ბოსტნეული, დაუმუშავებელი მარცვლეული	კოფერმენტი, რომელიც მონაწილეობს ამინომჟავების მეტაბოლიზმში	გაღიზიანება, კონვულსიები, კუნთების ტოკვა, ანემია, სიარულის დარღვევა, სიცივე კიდურებში, ცუდი კოორდინაცია
პანტოთენის მჟავა	საკვების უმეტესი ნაწილი, ხორცი, რძის პროდუქტები, დაუმუშავებელი მარცვლეული, და ა. შ.	კოფერმენტ **A**-ს კომპონენტი	დაღლილობის შეგრძნება, გაუნძრევლობა, კიდურების კანკალი
ფოლის მჟავა (ფოლაცინი)	მწვანე ბოსნეული, ციტრუსები, კაკალი, ბარდისებრები, დაუმუშავებელი მარცვლეული	ნუკლეინის მჟავისა და ამინომჟავის მეტაბოლიზმის კოფერმენტი	ანემია კუჭნაწლავის პრობლემები, სიმპტომები შეიძლება B_{12} ვიტამინის დეფიციტს წააგავდეს.
ვიტამინი B_{12}	ხორცი, კვერხი, რძის პროდუქტები	ნუკლეინის მჟავების მეტაბოლიზმის კოფერმენტი; მონაწილეობს სისხლის წითელი უჯრედების მომწიფებაში	ანემია, ნერვული სისტემის მოშლილობა
ბიოტინი	ბარდისებრი, სხვა ბოსტნეული, ხორცი	ცხიმის, გლიკოგენის და ამინომჟავების სინთეზის კოფერმენტი	კანის ანთებითი აძერცვლა, ნეიროკუნთოვანი მოშლილობა
C ვიტამინი (ასკორბინის მჟავა)	ხილი და ბოსტნეული, განსაკუთრებით ციტრუსები, ბროკოლი, კომბოსტო, ტომატი, მწვანე წიწაკა	მონაწილეობს კოლაგენის სინთეზში (მაგ, ძვლების, ხრტილების, ღრღილების); ანტიოქსიდანტია, მონაწილეობს დეტოქსიკაციაში, ადიდებს რკინის აბსორბციას.	ცინგა)კანის, კბილების, სისხლძარღვების მოშლა), სისუსტე, ჭრილობების ცუდი შეხორცება, შესუსტებული იმუნიტეტი, კუჭნაწლავის ფუნქციის მოშლილობა
ცხიმში ხსნადი ვიტამინები			
A ვიტამინ (რეტინოლი)	***A*** პროვიტამინი (ბეტა კაროტინი) მწვანე და ნარინჯისფერ ბოსტნეულში და ხილში; რეტინოლი რძის პროდუქტებში	მხედველობის პიგმენტის კომპონენტი; ეპითელიური ქსოვილების სიჯანსაღეს უზრუნველყოფს; ანტიოქსიდანტი; უჯრედის მემბრანის დაზიანების პრევენცია.	მხედველობის პრობლემები; მშრალი, აქერცლილი კანი. თავისტკივილი, გაღიზიანება. გულისრევა, თმისცვენა, ბუნდოვანი მხედველობა, ღვიძლისა და ძვლის დაზიანება
ვიტამინი ***D***	რძის პროდუქტები, კვერცხის გული (ასევე წარმოიქმნება ადამიანის კანში მზის სხივების მოქმედებით)	მონაწილეობს კალციუმის და ფოსფორის აბსორბციაში და გამოყენებაში; ხელს უწყობს ძვლების ზრდას.	რაქიტი (ძვლის დეფორმაცია) ბავშვებში, ზრდასრულებში ძვლის დარბილება. ტვინის გულსისხლძარღვებისა და თირკმელების დაზიანება
ვიტამინი ***E*** (ტოკოფეროლი)	ბოსტნეულის ზეთები, კაკალი, მარცვლოვნები	ანტიოქსიდანტი, ხელს უწყობს უჯრედის მემბრანის დაზიანების პრევენციას.	ადამიანის შემთხვევაში არ არის კარგად დადგენილი; ალბათ ანემია
ვიტამინი ***K*** (ფილოქინონი)	მწვანე ბოსტნეული, ჩაი (ასევე ასინთეზებს ნაწლავის ჩხირი)	მონაწილეობს სისხლის შედედებაში	სისხლის შედედების დარღვევა ღვიძლის დაზიანება და ანემია.

სპეციფიკური მექანიზმები. მაგალითად, პინგვინებს ბუმბულის შეცვლისას შეუძლიათ ახალი ცილის სინთეზისთვის ამინომჟავების წყაროდ მათი კუნთოვანი ცილების გამოყენება (სურ. 41.11).

აუცილებელი ცხიმოვანი მჟავები

ცხოველებს შეუძლიათ უმეტესი **საჭირო ცხიმოვანი მჟავების სინთეზი**. აუცილებელი ცხიმოვანი მჟავები ისეთი მჟავებია, რომლებსაც ისინი ვერ ასინთეზირებენ. მათ მიეკუთვნება

განსაზღვრული უჯერი ცხიმოვანი მჟავები (ორმაგი კავშირის მქონე ცხიმოვანი მჟავები) (იხ. სურ. 5.12). მაგალითად, ლინოლის მჟავა აუცილებლად უნდა შედიოდეს ადამიანის დიეტაში. ეს ცხიმოვანი მჟავა საჭიროა მემბრანის ფოსფოლიპიდების სინთეზისთვის. ადამიანის და სხვა ცხოველების დიეტა ჩვეულებრივ შეიცავს აუცილებელი ცხიმოვანი მჟავების დიდ რაოდენობას, და, ამრიგად, დეფიციტიც იშვიათი მოვლენაა.

ვიტამინები

ვიტამინები ორგანული მოლეკულებია, რომლებიც ამინომჟავებისა და ცხიმოვანი მჟავების მოთხოვნილებასთან შედარებით ძალიან მცირე რაოდენობით არის საჭირო. ყოველდღიურად საკმარისია დაახლოებით 0.01-100მგ. მიუხედავად ამისა, ვიტამინის დეფიციტმა შესაძლოა სერიოზული პრობლემები გამოიწვიოს.

ადამიანისთვის 13 მნიშვნელოვანი ვიტამინია ნაპოვნი. მათ აქვს უკიდურესად მრავალფეროვანი ფიზიოლოგიური ფუნქციები. ვიტამინების ორ ჯგუფს გამოყოფენ: წყალში და ცხიმში ხსნად ვიტამინებს (ცხრილი 41.1). წყალში ხსნადი ვიტამინები მოიცავს ჯგუფს. იგი შედგება რამდენიმე ნაერთისგან და, ძირითადად, ფუნქციონირებს, როგორც მეტაბოლური პროცესების კოფერმენტი. C ვიტამინიც წყალში ხსნადია და შემაერთებელი ქსოვილის წარმოქმნისთვის არის საჭირო. წყალში ხსნადი ვიტამინების ნაჭარბი შარდით გამოიყოფა. ზომიერი სიჭარბე კი, სავარაუდოდ, მავნე არ უნდა იყოს.

ცხიმში ხსნადი ვიტამინებია A, D, E და K. მათ მრავალფეროვანი ფუნქციები აკისრია. A ვიტამინი თვალის სინათლის მგრძნობიარე უჯრედების პიგმენტებში შედის. D ვიტამინი ხელს უწყობს კალციუმის აბსორბციას და ძვლის წარმოქმნას. E ვიტამინი, (C ვიტამინთან ერთად) იცავს მემბრანების ფოსფოლიპიდებს ოქსიდაციისგან („ანტიოქსიდანტური“ მოქმედებით ხასიათდება). K ვიტამინი საჭიროა სისხლის შედედებისთვის. ცხიმში ხსნადი ვიტამინების ნაჭარბი არ გამოიყოფა, ის სხეულის ცხიმოვან მარაგში გროვდება. ასე რომ, ჭარბად მიღებამ შეიძლება ამ ნაერთების მომწამვლელ დონემდე დაგროვებაც კი გამოიწვიოს.

ვიტამინების დოზირების საკითხმა მეცნიერთა ცხარე კამათი წამოჭრა. ზოგი ფიქრობს, რომ ჯანმრთელობის შენარჩუნებისთვის საკმარისია დიეტოლოგების მიერ მოწოდებული დღის რეკომენდებული დოზის (**დრდ**) მიღება საკვებთან ერთად. სხვები კი ფიქრობენ, რომ **დრდ**-ში ვიტამინების არასაკმარისი რაოდენობაა. ამ მეცნიერთა ნაწილი (სავარაუდოდ, შეცდომით) თვლის, რომ ვიტამინების დიდი დოზები სიცოცხლისთვის სარგებლის მომტანია. კვლევა დასრულებისგან შორს არის და კამათიც გრძელდება, განსაკუთრებით C და E ვიტამინების ოპტიმალური დოზირების თაობაზე. ამჟამად, შეიძლება ითქვას, რომ ადამიანები, რომლებიც კარგად იკვებებიან, იშვიათად განიცდიან ვიტამინების დეფიციტს.

მინერალები

მინერალები მარტივი არაორგანული საკვები ნივთიერებებია. მათზე დღიური მოთხოვნილება მცირეა: 1მგ-ზე ნაკლებიდან 2,500 მგ-მდე დღეში (ცხრილი 41.2). ვიტამინების მსგავსად, მინერალების საჭიროება განსხვავებულია ცხოველთა სხვადასხვა სახეობაში. ადამიანი და სხვა ცხოველები ძვლების ასაგებად და შესანარჩუნებლად შედარებით დიდი რაოდენობით კალციუმს და ფოსფორს საჭიროებენ. კალციუმი ასევე საჭიროა ნერვული სისტემის და კუნთების ნორმალური ფუნქციონირებისთვის. ფოსფორი კი **ატფ**-ისა და ნუკლეინის მჟავების შემადგენელი ნაწილია. რკინა ციტოქრომების (უჯრედის სუნთქვის პროცესებში მონაწილე ნაერთების) და ჰემოგლობინის (სისხლის წითელი უჯრედების ჟანგბადის დამაკავშირებელი ცილის) კომპონენტია (იხ. სურ. 9.13). მაგნიუმი, რკინა, თუთია, სპილენძი, მანგანუმი, სელენი და მოლიბდენი სხვადასხვა ფერმენტების კოფაქტორებია. მაგალითად, მაგნიუმი იმ ფერმენტებშია, რომლებიც **ატფ**-ს შლის. ხერხემლიანებს იოდი თიროიდული ჰორმონის წარმოსაქმნელად სჭირდებათ. ნატრიუმი, კალიუმი და ქლორი ნერვული სისტემის ფუნქციონირებისთვის და ოსმოსური ბალანსის შენარჩუნებისთვის არის მნიშვნელოვანი.

ბევრი ადამიანი გაცილებით მეტ მარილს (ნატრიუმის ქლორიდს) იღებს, ვიდრე საჭიროა. მაგალითად, ამერიკის მოქალაქეები საშუალოდ ჭამენ საკმარის მარილს იმისთვის, რომ დაახლოებით 20-ჯერ დააკმაყოფილონ ნატრიუმზე მოთხოვნა. ამ მარილის უმეტესი ნაწილი საკვებშია, ისეთშიც კი, რომელსაც მარილის გემო შეიძლება საერთოდაც არ ჰქონდეს. მარილისა და სხვა მინერალების ჭარბი რაოდენობით მიღებამ შესაძლოა ჰომეოსტაზის ბალანსი დაარღვიოს და ტოქსიკური გვერდითი ეფექტი გამოიწვიოს. მაგალითად, ნატრიუმის ზედმეტი რაოდენობა შეიძლება სისხლის მაღალ წნევას უკავშირდებოდეს და რკინის ჭარბმა რაოდენობამ შესაძლოა ღვიძლის დაზიანება გამოიწვიოს.

კონცეფცია ტესტი 41.2

1. შეადარეთ არასაკმარისი კვება, ცუდად კვებას.
2. ახსენით, როგორ მოახერხებს დაბალანსებული ვეგეტარიანული დიეტა ყველა აუცილებელი ამინომჟავით უზრუნველყოფას.
3. შეადარეთ ვიტამინები მინერალებს.

კონცეფცია 41.3

საკვების გადამუშავების მთავარი სტადიებია მიღება, მონელება, ამსორბცია და გამოყოფა

კვების მიმოხილვა ცხოველებში კვების სხვადასხვა მექანიზმის განხილვით დავიწყეთ (იხ. სურ. 41. 2). **მიღება,** ანუ ჭამის აქტი, საკვების გადამუშავების პირველი სტადიაა.

ცხრილი 41.2 ადამიანისთვის საჭირო მინერალები

მინერალი	მინერალის ძირითადი რესურსი	ზოგიერთი ძირითადი ფუნქცია	მინერალების ნაკლებობის შესაძლებელი სიმპტომები *
კალციუმი **(Ca)**	რძის პროდუქტები, მუქი მწვანე ბოსტნეული, ბარდისებრები	ძვლის და კბილების ფორმირება, სისხლის შედედება, ნერვების და კუნთების ფუნქციონირება	ზრდის შენელება, შესაძლებელია ძვლის მასის კარგვა
ფოსფორი **(P)**	რძის პროდუქტები, ხორცი, მარცვლეული	ძვლების და კბილების ფორმირება, ტუტე-მჟავას ბალანსი, ნუკლეოტიდების სინთეზი	სისუსტე, ძვლებიდან მინერალების გამოდევნა, კალციუმის ნაკლებობა
გოგირდი **(S)**	მრავალი ცილა	კონკრეტული ამინომჟავების კომპონენტი	ცილების ნაკლებობის სიმპტომები
პოტასიუმი **(K)**	ხორცი, რძის პროდუქტები, მრავალი ხილი და ბოსტნეული, მარცვლეული	ტუტე-მჟავას ბალანსი, წყლის ბალანსი, ნერვული სისტემის ფუნქციები	სისუსტე კუნთებში, პარალიჩი, გულისრევა, გულის პარალიჩი
ქლორი **(Cl)**	სუფრის მარილი	ტუტე-მჟავას ბალანსი, კუჭის წვენის ფორმირება, ნერვული სისტემის ფუნქციები, ოსმოსური ბალანსი	კუნთების კრუნჩხვა, დაკნინებული მადა
ნატრიუმი **(Na)**	სუფრის მარილი	ტუტე-მჟავას ბალანსი, წყლის ბალანსი, ნერვული სისტემის ფუნქციები	კრუნჩხვები, დაკნინებული მადა
მაგნიუმი **(Mg)**	**d**აუმუშავებელი მარცვლეული, მწვანე ფოთლოვანი ბოსტნეული	კოფაქტორი; ᲐᲢᲤ-ის ბიოენერგეტიკა	ნერვული სისტემის მოშლილობა
რკინა **(Fe)**	ხორცი, კვერცხი, ბარდისებრები, დაუმუშავებელი მარცვლეული, ფოთლოვანი ბოსტნეული	ჰემოგლობინის და ენერგიის მეტაბოლიზმში ელექტრონების გადატანის კოფაქტორი, ფერმენტების კოფაქტორი	რკინის ნაკლებობით გამოწვეული ანემია, სისუსტე, დაკნინებული იმუნიტეტი
ფტორი **(F)**	სასმელი წყალი, ჩაი, ზღვის პროდუქტები	კბილების (და ალბათ ძვლების) სტრუქტურის შენარჩუნება	კბილების დაშლის მაღალი სიხშირე
ცინკი **(Zn)**	ხორცი, ზღვის პროდუქტები, მარცვლეული	კონკრეტული მომნელებელი ფერმენტების და სხვა ცილების კომპონენტი	ზრდის დარღვევა, კანის ანთებითი აქერცლა, გამრავლების ფუნქციის დარღვევა, დაკნინებული იმუნიტეტი
სპილენძი **(Cu)**	ზღვის პროდუქტები, თხილეული, ბარდისებრები, ცხოველების შინაგანი ორგანოები	რკინის მეტაბოლიზმის, მელანინის სინთეზის და ელექტრონების გადატანის ფერმენტული კოფაქტორი	ანემია, ძვლებში და გულსისხლძარღვებში ცვლილებები
მანგანუმი **(Mn)**	თხილეული, მარცვლეული, ბოსტნეული, ხილი, ჩაი	ენზიმების კოფაქტორი	ძვლების და ხრტილების ანომალიები
იოდი **(I)**	ზღვის პროდუქტები, რძის პროდუქტები, იოდიზირებული მარილი	თიროიდული ჰორმონის კომპონენტი	ფარისებრი ჯირკვლის გადიდება
სელენიუმი **(Se)**	ზღვის პროდუქტები, დაუმუშავებელი მარცვლეული	ფერმენტების კოფაქტორი; **E** ვიტამინთან კავშირში მოქმედი ანტიოქსიდანტი	კუნთების ტკივილი, შესაძლებელია გულის კუნთის მუშაობის დარღვევები
კობალტი **(Co)**	ხორცი და რძის პროდუქტები	B_{12} ვიტამინის კომპონენტი	არაფერი, B_{12} –ის ნაკლებობის გარდა
ქრომი **(Cr)**	ლუდის საფუარი, ღვიძლი, ზღვის პროდუქტები, ხორცი, ზოგი ბოსტნეული	ჩართულია გლუკოზის და ენერგიის მეტაბოლიზმში	გლუკოზის დაკნინებული მეტაბოლიზმი
მოლიბდენი **(Mo)**	ბარდისებრები, მარცვლეული, ზოგი ბოსტნეული	ფერმენტების კოფაქტორი	აზოტის შემცველი კომპონენტების გამოყოფის დარღვევა

- *ყველა ამ მინერალის ჭარბი მოხმარება ასევე იწვევს დარღვევებს.*

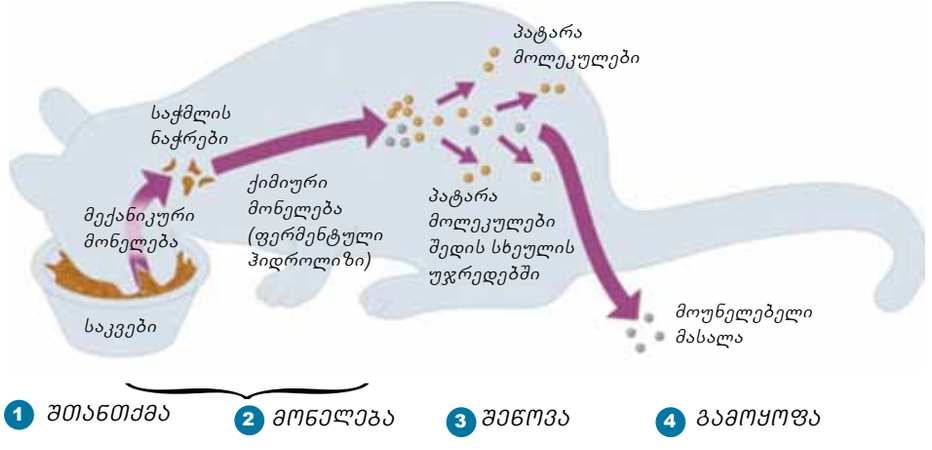
საჭმლის ორგანული მასალა ძირითადად შედგება ცილების, ცხიმებისა და ნახშირწყლებისგან. ცხოველებს არ შეუძლიათ აღნიშნული ორგანული ნივთიერებების გადაუმუშავებლად გამოყენება ორი მიზეზის გამო. პირველი, პოლიმერები ძალიან დიდია იმისთვის, რომ მემბრანებში გავიდეს და ცხოველის უჯრედში მოხვდეს. მეორე, ცხოველის საკუთარი ორგანული ნივთიერებები (ცილა, ცხიმი, ნახშირწყლები) არ არის საკვებში არსებული ნივთიერებების იდენტური.

აღნიშნული პოლიმერების ასაშენებლად ყველა ორგანიზმი ერთსა და იმავე მონომერებს იყენებს. მაგალითად, სოია, ხილის ბუზი და ადამიანები, ყველანი აწყობენ ცილებს ერთი და იგივე 20 ტიპის ამინომჟავისგან.

მონელება საჭმლის გადამუშავების მეორე სტადიაა. აღნიშნულ ეტაპზე საკვები იშლება ისეთ მცირე ზომის მოლეკულებად, რომ სხეულმა აბსორბცია მოახერხოს (იხ. სურ. 41.12). მონელება ხლეჩს მაკრომოლეკულებს მათ შემადგენელ მონომერებამდე. მიღებულ ელემენტარულ მასალას ცხოველი საკუთარი მაკრომოლეკულების სინთეზისათვის ან ატფ-ის წარმოქმნისთვის საწვავად იყენებს. პოლი და დისაქარიდები იშლება მარტივ შაქრებამდე, ცხიმები გლიცეროლამდე და ცხიმოვან მჟავებამდე, ცილები ამინომჟავებამდე და ნუკლეინის მჟავები ნუკლეოტიდებამდე.

მე-5 თავიდან გაიხსენეთ, რომ უჯრედი მაკრომოლეკულებს მონომერების კოვალენტური ბმით ერთმანეთთან დაკავშირებით ქმნის. ამ დროს ყოველი ბმის წარმოქმნისას ადგილი აქვს წყლის მოლეკულების მოცილებას. მონელება ამ პროცესს წყლის დამატებით და ბმების დაშლით აბრუნებს (იხ. სურ. 5.2). ამ დაშლის პროცესს ფერმენტული ჰიდროლიზი ეწოდება. ჰიდროლიზური ფერმენტების მრავალფეროვნება მონელებისას საკვებში არსებული ყოველი კლასის მაკრომოლეკულების დაშლას აჩქარებს. ამ ქიმიურ მონელებას ხშირად წინ უსწრებს საკვების მექანიკური ფრაგმენტაცია, მაგალითად, ღეჭვით. საკვების დაშლა მცირე ნაჭრებად ზრდის ზედაპირის ფართობს, რომელზეც ჰიდროლიზური ფერმენტების შემცველი მომნელებელი წვენები მოქმედებს.

საჭმლის გადამუშავების ბოლო ორ სტადიას ადგილი აქვს საჭმლის მონელების დასრულების შემდეგ. მესამე სტადიაზე, **აბსორბციისას**, ცხოველის უჯრედები შთანთქავს, აბსორბირებს მცირე ზომის მოლეკულებს, მაგალითად, ამინომჟავებს და მარტივ შაქრებს. საბოლოოდ, ბოლო ეტაპზე, ხდება საკვების ნარჩენის **გამოყოფა** მომნელებელი ტრაქტიდან (იხ. სურ. 41.12).



▲ *სურათი 41.12* ***საჭმლის გადამუშავების ოთხი სტადია.***

მომნელებელი კომპარტმენტები

რა განაპირობებს იმას, რომ ცხოველები ინელებენ საკვებს და ამავე დროს საკუთარ უჯრედებს და ქსოვილებს არ შლიან? მომნელებელი ფერმენტები ხომ იგივე ბიოლოგიურ მასალას ამუშავებს (როგორიც არის ცილები, ლიპიდები და ნახშირწყლები), რისგანაც შედგება ცხოველის ორგანიზმი. რა თქმა უნდა, ძალიან მნიშვნელოვანია თავიდან იქნეს აცილებული საკუთარი უჯრედების მონელება. ცხოველთა უმეტესობა საკუთარი მონელების რისკს ამცირებს სპეციალურ კომპარტმენტებში (განყოფილებებში) საკვების მონელებით.

უჯრედშიდა მონელება

საკვების ვაკუოლები პრიმიტიული უჯრედული ორგანოიდებია, რომლებშიც ჰიდროლიზური ფერმენტების საშუალებით ხდება მონელება. იგი წარმოადგენს უმარტივეს მომნელებელ კომპარტმენტს. მასში ხდება საკვების დაშლა უჯრედის ციტოპლაზმის მონელების გარეშე. უჯრედშიდა მონელება იწყება მას შემდეგ, რაც უჯრედი შთანთქავს საკვებს ფაგო ან პინოციტოზის გზით (იხ. სურ. 7.20). ახლადწარმოქმნილი საკვების ვაკუოლები ერწყმის ლიზოსომებს, რომლებიც ჰიდროლიზური ფერმენტების შემცველი ორგანოიდებია. შერწყმა ურევს საკვებს ფერმენტებთან და იქმნება მონელების შესაძლებლობა ვაკუოლის დამცველი მემბრანის შიგნით. ღრუბელები არაჩვეულებრივია ცხოველებს შორის იმ გაგებით, რომ ისინი ინელებენ საკვებს მთლიანად უჯრედშიდა მექანიზმებით (იხ. სურ. 33.4).

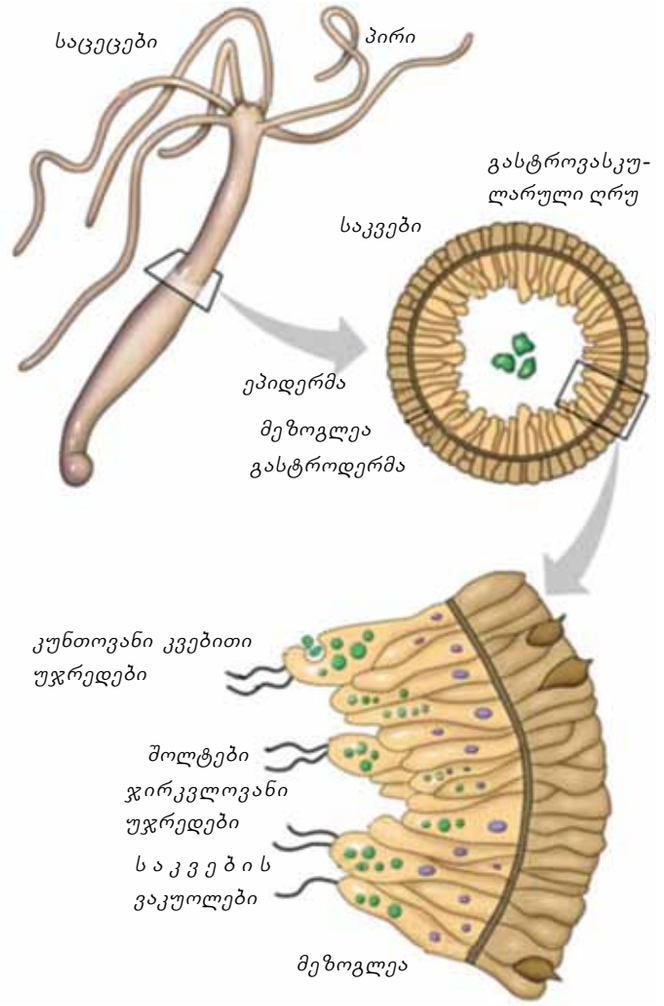
უჯრედგარეთა მონელება

ცხოველთა უმეტესობაში მონელების ნაწილი მაინც, თუ არა მთლიანად, უჯრედგარეთ ხდება ჰიდროლიზის გზით. უჯრედგარე მონელებას ადგილი აქვს კომპარტმენტებში, რომლებიც უწყვეტად გრძელდება სხეულის გარე ზედაპირამდე. ასეთი უჯრედგარე ღრუს არსებობა საშუალებას აძლევს ცხოველს შეჭამოს ისეთი მსხვერპლი, რომელსაც ვერ მიიღებდა ფაგოციტოზის გზით და მოინელებდა უჯრედშიგა ვაკუოლით.

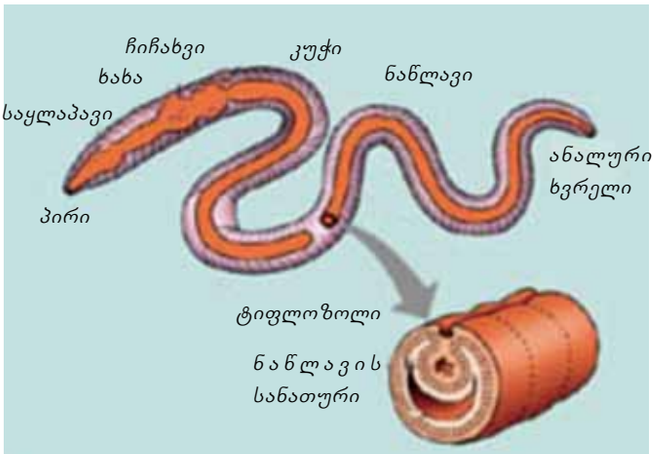
სხეულის შედარებით მარტივი აგებულების მქონე ბევრ ცხოველს აქვს მომნელებელი პარკი ერთი ხვრელით. ამ ჩანთას გასტროვასკულარულ ღრუს უწოდებენ. მისი ფუნქციაა მონელება და სხეულის შიგნით საკვები ნივთიერებების გადანაწილება (აქედან

მოდის ტერმინის ვასკულარული ნაწილი). ნაწლავღრუიანები, კერძოდ, ჰიდრა, კარგი მაგალითია იმისა, თუ როგორ მუშაობს გასტროვასკულარული ღრუ. ჰიდრა ხორცისმჭამელია, რომელიც ურჭობს სპეციალურ ორგანოებს, ნემატოცისტებს, მსხვერპლს და შემდეგ იყენებს საცეცებს საკვების **გასტროვასკულარულ ღრუში** გადასატანად (სურ. 41.13).

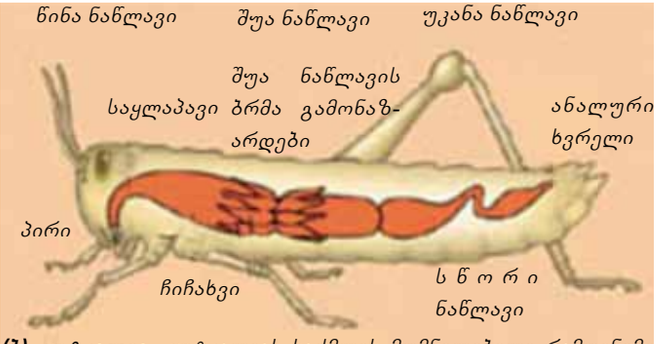
გასტროდერმისის (ღრუს ამომფენი ქსოვილის შრე) სპეციალური ჯირკვლოვანი უჯრედები გამოყოფს მომნელებელ ფერმენტებს, რომლებიც მსხვერპლის რბილ ქსოვილს მცირე ნაჭრებად შლის. სხვა **გასტროდერმალური უჯრედები**, რომლებსაც **კვების კუნთოვან უჯრედებს** უწოდებენ, ამ საკვებ ნაწილაკებს შთანთქავს. ამრიგად, ღრუბლების მსგავსად, მაკრომოლეკულების ჰიდროლიზის ძირითადი ნაწილი უჯრედის შიგნით მიმდინარეობს. მას შემდეგ, რაც ჰიდრა მოინელებს საკვებს, გასტროვასკულარულ ღრუში დარჩენილი მოუნე-



▲ *სურათი 41.13* **მონელება ჰიდრაში.** *ჰიდრას გარეთა ეპიდერმისს აქვს დამცველობითი და სენსორული ფუნქციები, მაშინ, როდესაც შიდა გასტროდერმისი მონელებისთვის არის განსაზღვრული. მონელება გასტროვასკულარულ ღრუში იწყება და სრულდება ინტრაცელულარულად მას შემდეგ, როდესაც გასტროდერმალური უჯრედები პატარა ნაწილაკებს შთანთქავენ.*



(ა) ჭიაყელა. *ჭიაყელას მომნელებელი არხი მოიცავს კუნთოვან ხახას, რომელიც პირის გავლით იღებს საკვებს, საყლაპავით გადადის ჩიჩახვში. კუჭი, რომელიც ქვიშას შეიცავს, ახდენს საკვების დაფშვნას. მონელება და შეწოვა ხდება ნაწლავში, რომელსაც დორსალურად აქვს ტიფლოცელე, რომლის საშუალებითაც იზრდება შეწოვის ზედაპირი.*



(ბ) კუტკალია. *კუტკალიას საჭმლის მომნელებელი რამდენიმე განყოფილება აქვს, რომელიც სამ ნაწილად ჯგუფდება: წინა, შუა და უკანა ნაწლავებად. საკვების შენახვა ჩიჩახვში ხდება, მაგრამ მონელების ძირითადი ნაწილი შუა ნაწლავში მიმდინარეობს. კუჭის ნაწილსა და შუა ნაწლავში ხდება შეწოვა.*



(გ) ფრინველი. *ფრინველების უმეტესობას აქვს სამი კამერა, ჩიჩახვი, კუჭი და მეორე კუჭი, სადაც ხდება საკვების დაქუცმაცება ნაწლავში გადასვლამდე. ფრინველების ჩიჩახვი და მეორე კუჭი მოქმედებს ისევე, როგორც ჭიაყელას შესაბამისი ორგანოები. ფრინველთა უმეტესობაში ქიმიური მონელება და შეწოვა ნაწლავებში მიმდინარეობს.*

▲ *სურათი 41.14* **ალიმენტარული არხების მრავალფეროვნება.**

ლებელი მასალა, მაგალითად, პატარა კიბოსნაირების ეგზოჩონჩხი, ღრუს ხვრელით გარეთ გამოიყოფა. ამრიგად, ხვრელს აქვს პირისა და ანუსის ორმაგი ფუნქცია. ბევრ ბრტყელ ჭიასაც აგრეთვე აქვს ერთხვრელიანი გასტროვასკულარული ღრუ (იხ. სურ. 33.10).

ნაწლავღრუიანებისა და ბრტყელი ჭიებისგან განსხვავებით, ცხოველების უმეტესობას, მათ შორის რგოლოვან ჭიებს, მოლუსკებს, ფეხსახსრიანებსა და ქორდიანებს გააჩნია მომნელებელი არხი, რომელიც ორ ხვრელს, პირსა და ანუსს შორის არის გადაჭიმული. ასეთ არხს **სრული მომნელებელი ტრაქტი** ან **ალიმენტარული არხი** ჰქვია. რადგანაც საკვები არხში ერთი მიმართულებით გადაადგილდება, მასში ყალიბდება სპეციალიზებული უბნები, სადაც მონელება და აბსორბცია თანმიმდევრულად ხორციელდება (სურ. 41.14).

სრული მომნელებელი ტრაქტის სხვა უპირატესობაა დამატებითი საკვების მიღების უნარი, მაშინ, როდესაც მანამდე მიღებული საკვები ჯერ კიდევ ბოლომდე მონელებული არ არის. აღნიშნული თანმიმდევრობა რთული ან არაეფექტური იქნება გასტროვასკულარული ღრუს მქონე ცხოველებისთვის.

კონცეფცია ცნობა 41.3

1. რა მთავარი განმასხვავებელი ნიშანია გასტროვასკულარულ ღრუსა და ალიმენტრულ არხს შორის?
2. ბოლო ხანებში მიღებული საკვები ნივთიერებები რატომ არ არის ნამდვილად სხეულის „შიგნით“ საკვების დამუშავების აბსორბციის ეტაპამდე?

კონცეფცია 41.4

ძუძუმწოვართა საჭმლის მომნელებელ სისტემაში ყველა ორგანოს მისთვის დამახასიათებელი ფუნქცია აკისრია

საჭმლის გადამუშავების ძირითადი პრინციპები ცხოველთა დიდ ნაწილში მსგავსია, ასე რომ, მაგალითად შეგვიძლია ძუძუმწოვრების მომნელებელი სისტემა გამოვიყენოთ. ძუძუმწოვრების მომნელებელი სისტემა შედგება ალიმენტარული არხისა და სხვადასხვა მომნელებელი ჯირკვლისგან, რომლებიც სპეციალური მილებით მომნელებელ წვენებს

არხში გამოყოფს (სურ. 41.15). **პერისტალტიკა** არხის გასწვრივ შეკუმშვის რიტმული ტალღებია, რომლებიც განაპირობებს საკვების გადაადგილებას მომნელებელ მილში. შეკუმშვა ხორციელდება გლუვი კუნთების საშუალებით. სპეციალიზებული სეგმენტების ზოგ შეერთებაში კუნთოვანი შრე სახეშეცვლილია ბეჭდისმაგვარ სტრუქტურად, რომელსაც **სფინქტერი** ეწოდება. სფინქტერები ხურავენ მილს და არეგულირებენ საკვები მასალის გადასვლას არხის განყოფილებებს შორის. ძუძუმწოვართა მომნელებელი სისტემის ეგზოკრინული ჯირკვლებია: სამი წყვილი **სანერწყვე ჯირკვალი, პანკრეასი, ღვიძლი** და **ნაღვლის ბუშტი**.

მაგალითისთვის ავიღოთ ადამიანის მომნელებელი სისტემა და განვიხილოთ საკვების გადამუშავება მონელების არხის სხვადასხვა სპეციალიზირებულ უბნებში (იხ. სურ. 41.15).

პირის ღრუ, ხახა და საყლაპავი

საკვების ფიზიკური და ქიმიური დამუშავება იწყება პირში. ღეჭვის დროს სხვადასხვა ფორმის კბილები ჭრის, ხლეჩს, აქუცმაცებს საჭმელს, რაც აადვილებს ყლაპვას და ზრდის

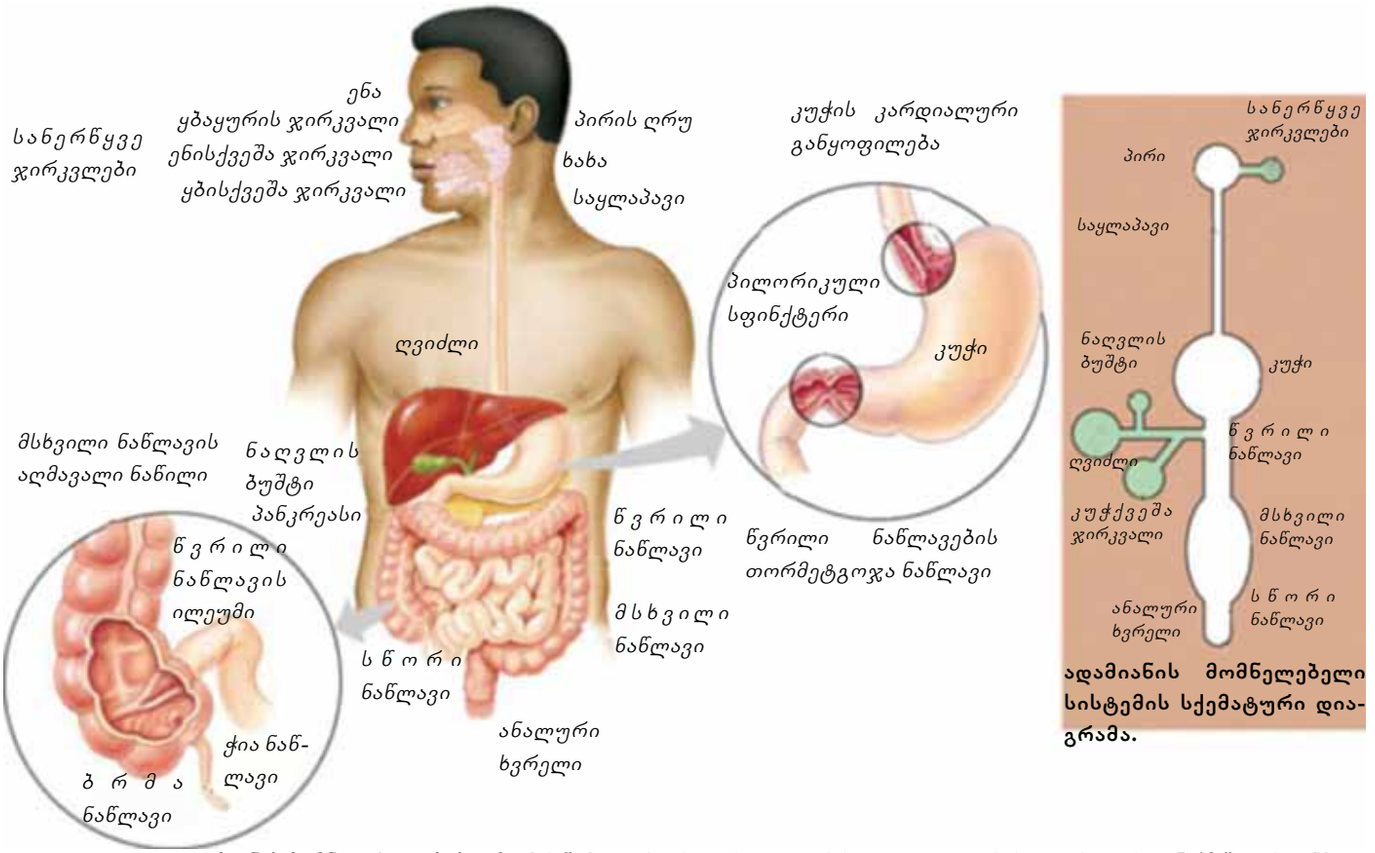
მისი ზედაპირის ფართობს. **პირის ღრუში** მოხვედრისას საკვები იწვევს ნერვულ რეფლექსს, რომელიც განაპირობებს სანერწყვე ჯირკვლების მიერ ნერწყვის გამოყოფას პირის ღრუში. ნერწყვის გამოყოფა შეიძლება საკვების პირში მოხვედრამდეც დაიწყოს. ამის მიზეზია საკვების მიღების დროის წინასწარ განსაზღვრა დასწავლილი ასოციაციებით. აღნიშნული ასოციაციური კავშირები შეიძლება ჩამოყალიბდეს დღის დროსთან, საჭმლის სუნთან ან სხვა სტიმულთან. ადამიანი ყოველდღე ერთ ლიტრზე მეტ ნერწყვს გამოყოფს.

ნერწყვი შეიცავს გლიკოპროტეინს (ცილა-ნახშირწყლოვან კომპლექსი), რომელსაც ლორწო ეწოდება, ის იცავს პირს გამოშრობისგან და ხელს უწყობს ყლაპვას. ნერწყვი ასევე შეიცავს ბუფერებს, რომლებიც ანეიტრალებს პირის ღრუს სიმჟავეს და, ამრიგად, იცავს კბილებს გაფუჭებისგან. ნერწყვში არსებული ანტიბაქტერიული აგენტები კლავს ბევრ ბაქტერიას, რომელიც პირში საკვებთან ერთად ხვდება.

ნახშირწყლების ქიმიური მონელება პირის ღრუში იწყება. ნერწყვი შეიცავს ნერწყვის **ამილაზას**, სახამებლისა (გლუკოზის მცენარეული პოლიმერი) და გლიკოგენის (გლუკოზის ცხოველური პოლიმერი) დამშლელ ფერმენტს. ამ ფერმენტის მოქმედების მთავარი პროდუქტი არის უფრო მცირე პოლისაქარიდი და დისაქარიდი მალტოზა.

ენა შეიგრძნობს საკვების გემოს, ახდენს მის მანიპულირებას ღეჭვის დროს და ეხმარება საკვების ბურთის ფორმის მასად ჩამოყალიბებაში, რომელსაც ბოლუსს უწოდებენ. ყლაპვისას ენა აწვება ბოლუსს პირის ღრუს უკანა მხრისკენ და საყლაპავისკენ.

ფარინქსი (ხახა) უკავშირდება საყლაპავსა და ტრაქეას. ის უბანია, რომელსაც ასევე ყელს უწოდებენ. ყლაპვისას ტრაქეას ზედა ნაწილი იწევს ზევით და მისი ხვრელი იფარება ხრტილოვანი **ეპიგლოტისით**. ეს მოძრაობა შეგიძლიათ დაინახოთ ყლაპვისას „ადამის ვაშლის“ გადაადგილებით.



ადამიანის მომნელებელი სისტემის სქემატური დიაგრამა.

▲ *სურათი 41.15* ***ადამიანის მომნელებელი სისტემა.*** *მას შემდეგ რაც საკვები დაიღეჭება და გადაიყლაპება, დაახლოებით 5-10 წუთის განმავლობაში გაივლის საყლაპავს და ჩადის კუჭში, სადაც ის დაყოვნდება 2-6 საათის განმავლობაში და ნაწილობრი მოინელება. საკვები ნივთიერებების საბოლოო მონელება და აბსორბცია ხდება წვრილ ნაწლავში 5-6 საათის განმავლობაში. 12-14 საათში ნებისმიერი მოუნელებელი მასალა გაივლის მსხვილ ნაწლავს და ნარჩენები ანუსის საშუალებით გამოდის გარეთ.*

ეს კარგად კონტროლირებადი მექანიზმი, ჩვეულებრივ, უზრუნველყოფს ბოლუსის საყლაპავში გადასვლას (სურ. 41.16, ნაბიჯი 1-4). თუ ყლაპვის რეფლექსმა დროზე არ დაკეტა ტრაქეის შესასვლელი, საკვები ან სითხე შესაძლოა ქვემოთ არასწორ მილში მოხვდეს. ჰაერის დინების შეწყვეტის შედეგად ვითარდება ძლიერი ხველა, რომელიც, ჩვეულებრივ, განდევნის მასას. თუ განდევნა სწრაფად არ მოხდა, ფილტვებში ჰაერის დეფიციტი შეიძლება სასიკვდილო იყოს.

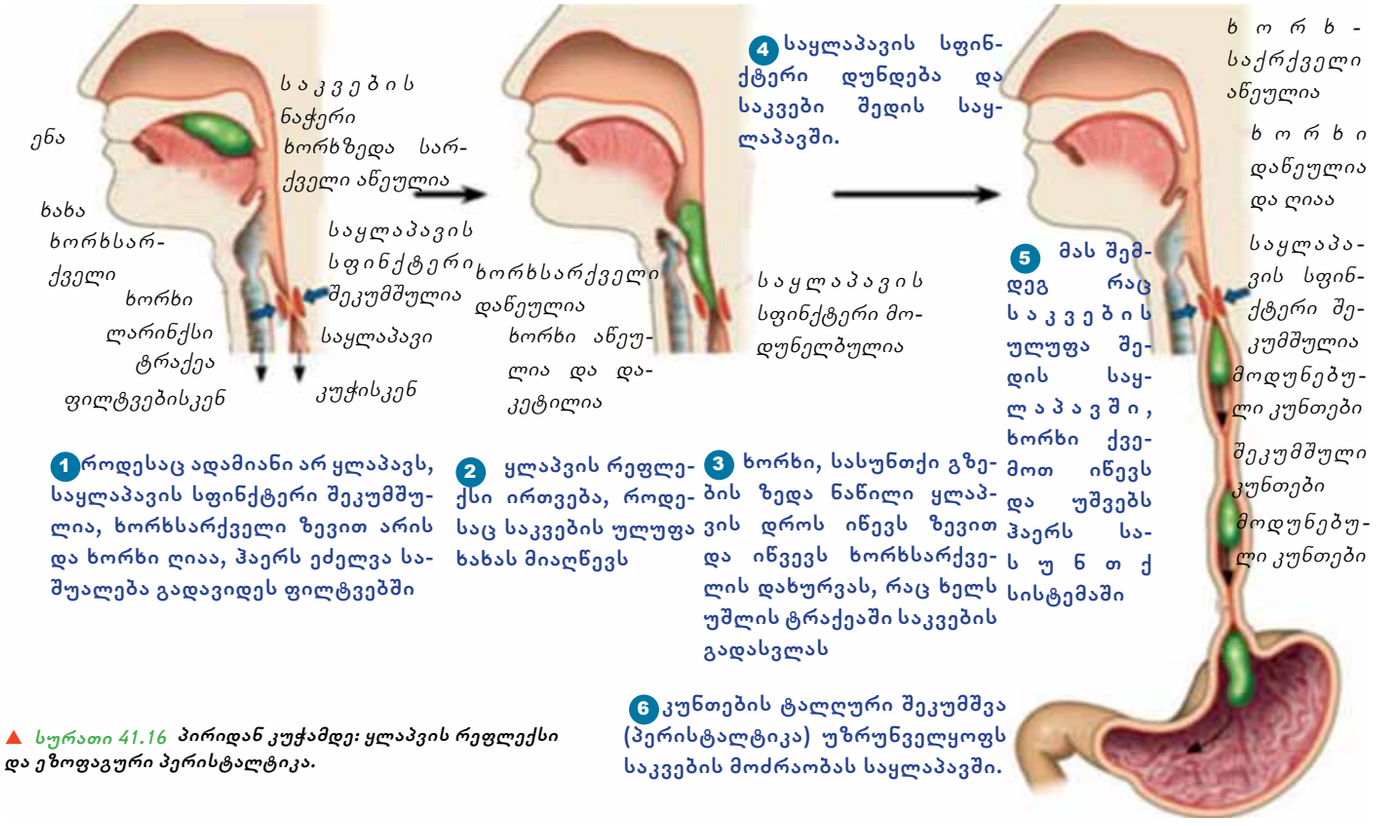
საყლაპავი ანუ **ეზოფაგუსი** საკვებს ხახიდან კუჭისკენ პერისტალტიკის გზით ატარებს (იხ. სურ. 41.16, ნაბიჯი 6). საყლაპავის ზედა ნაწილის კუნთები განივზოლიანია და ემორჩილება ჩვენს ნება-სურვილს. ამრიგად, გადაყლაპვის აქტი ნება-სურვილის მიხედვით იწყება, მაგრამ შემდეგ საყლაპავის დარჩენილ ნაწილში გლუვი კუნთების შეკუმშვის უნებლიე ტალღებით გრძელდება.

კუჭი

კუჭი ამარაგებს საკვებს და ახორციელებს მონელების ადრეულ სტადიას. ეს დიდი ორგანო მოთავსებულია მუცლის ღრუს ზედა ნაწილში, უშუალოდ დიაფრაგმის ქვეშ. მას ძალიან ელასტიური კედელი აქვს და შეუძლია გაიჭიმოს ისე, რომ დაახლოებით 2ლ საკვები და სითხე დაეტიოს. ამის გამო, კუჭი ახერხებს, შეინახოს საკვები და არ ვსაჭიროებთ მუდმივ ჭამას. საკვების დამარაგებასთან ერთად, კუჭი მნიშვნელოვან მომნელებელ ფუნქციებს ასრულებს: ის გამოყოფს მომნელებელ წვენს, რომელსაც **გასტრალურ წვენს** უწოდებენ. აღნიშნულ წვენს კუჭი კედლის გლუვი კუნთების შეკუმშვით ურევს საკვებს.

კუჭის წვენი გამოიყოფა კუჭის ეპითელიუმის მიერ, რომელიც კედლის მრავალრიცხოვან ჩაღრმავებაშია მოთავსებული. აქ მარილმჟავას მაღალი კონცენტრაციაა, გასტრალურ წვენს (pH 2) აქვს საკმარისად მჟავა რკინის ლურსმნების დასაშლელადაც კი. მჟავას ერთი ფუნქციაა უჯრედგარე მატრიქსის დაშლა, რაც ცხოველურ და მცენარეულ უჯრედებს ერთმანეთთან აკავშირებს. მჟავა ასევე კლავს ბაქტერიების უმეტეს ნაწილს, რომელსაც ცხოველი საკვებთან ერთად ყლაპავს. ასევე გასტრალურ წვენში არის პეპსინი, ფერმენტი, რომელიც იწყებს ცილების ჰიდროლიზს. პეპსინი შლის ცილოვან ბმებს განსაზღვრული ამინომჟავების მეზობლად და შლის ცილას უფრო მცირე ნაერთებად, რომლებიც შემდგომში მთლიანად მოინელება წვრილ ნაწლავში ცალკეულ ამინომჟავებამდე.

პეპსინი მიეკუთვნება ფერმენტების იმ მცირე ჯგუფს, რომელიც მჟავე არეში მოქმედებს. დაბალი pH საკვებში



▲ *სურათი 41.16* **პირიდან კუჭამდე: ყლაპვის რეფლექსი და ეზოფაგური პერისტალტიკა.**

არსებული ცილების დენატურაციას იწვევს და ზრდის პეპსინისთვის ცილოვან ბმებთან შეხების არეს.

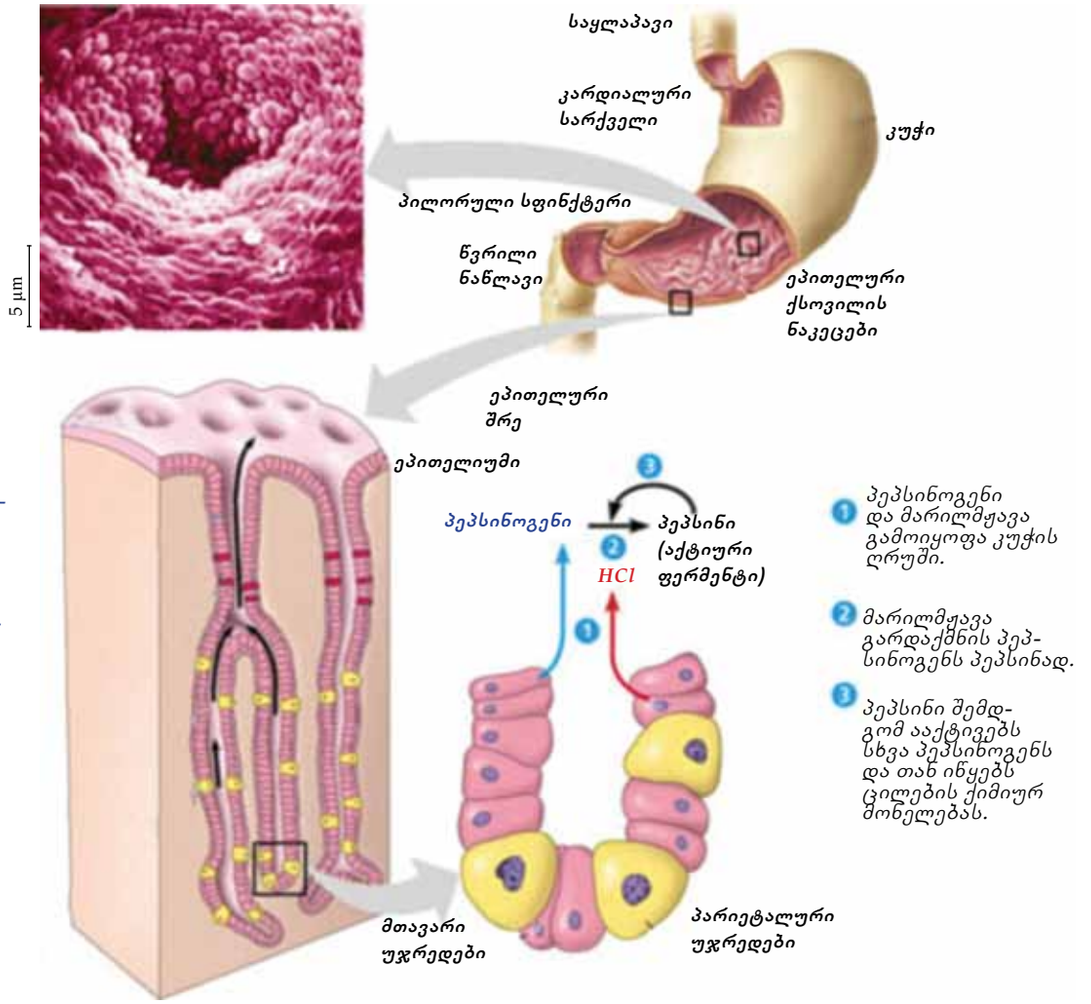
რა უშლის ხელს პეპსინს კუჭის კედლის უჯრედების დაშლაში? პირველ რიგში ის, რომ პეპსინი გამოიყოფა არააქტიური ფორმით, რომელსაც პეპსინოგენს უწოდებენ. გამოყოფა ხდება განსაკუთრებული უჯრედების მიერ, რომლებსაც მთავარი უჯრედები ეწოდება (სურ. 41.17). ეს უჯრედები კუჭის კედლის ჩაღრმავებებშია მოთავსებული. სხვა უჯრედები, რომლებსაც პარიეტალურ უჯრედებს უწოდებენ, მარილმჟავას გამოყოფს. მჟავა გარდაქმნის პეპსინოგენს პეპსინად. იგი აცილებს მოლეკულის მცირე ნაწილს და ათავისუფლებს პეპსინის აქტიურ უბანს. ვინაიდან პეპსინი და მჟავა სხვადასხვა უჯრედისგან გამოიყოფა, ეს ორი ინგრედიენტი არ ერევა და პეპსინოგენი არ აქტივდება, სანამ ისინი კუჭის ღრუში არ მოხვდება.

პეპსინოგენის აქტივაცია დადებითი უკუკავშირის მაგალითია: როდესაც პეპსინოგენი მჟავათი აქტივირდება, აქტივაცია ძალიან მაღალი სისწრაფით მიმდინარეობს, რამდენადაც პეპსინი თავად ააქტივებს პეპსინოგენის დამატებით მოლეკულებს. ბევრი სხვა მომნელებელი ფერმენტი ასევე გამოიყოფა არააქტიური ფორმით, რომელიც მომნელებელი ტრაქტის ღრუში აქტივდება.

კუჭის მეორე დაცვა საკუთარი მონელებისგან არის ლორწოვანი საფარველი, რომელიც ეპითელური უჯრედების მიერ გამოიყოფა. მიუხედავად დაცვისა, ეპითელური ქსოვილი მუდმივად ცვდება, მაგრამ მიტოზის გზით წარმოიქმნება საკმარისი უჯრედები, რომლებიც ცვლის დაზიანებულ უჯრედებს. კუჭის წყლულები, ანუ კედლის დაზიანებები ძირითადად გამოწვეულია სიმჟავისადმი მდგრადი ბაქტერიით – *elicobacter pilori*-ით (სურ. 41.18).

დაახლოებით ყოველ 20 წთ-ში კუჭის შემადგენლობა ირევა კუჭის კედლის კუნთების მოქმედებით. ადამიანს შეიძლება გაუჩნდეს შიმშილის გრძნობა, როდესაც ცარიელი კუჭის კედელი შეკუმშვას იწყებს (შიმშილის შეგრძნება აგრეთვე არის დაკავშირებული ტვინის ცენტრებთან, რომლებიც ზომავს სისხლში საკვები ნივთიერებების რაოდენობას და მადის მაკონტროლებელი ჰორმონის დონეს). ფერმენტების მოქმედებისა და შერევის შედეგად, გადაყლაპული საკვები ყალიბდება საკვები ნივთიერებებით მდიდარ **მჟავე ქიმუსად**.

კუჭი უმეტესად ორივე ბოლოში დახურულია (იხ. სურ. 41.15). საყლაპავის ხვრელი კუჭისგან კარდიალური შევიწროებით არის გამოყოფილი. როგორც წესი, ეს სფინქტერი დუნდება, როდესაც ბოლუსი უახლოვდება. იშვიათ შემთხვევებში, მჟავე ქიმუსის უკან მიდინება საყლაპავის ქვედა ბოლოსთან იწვევს გულწვას (თუ ეს უკანგადინება მდგრადი პრობლემაა, საყლაპავში შეიძლება წყლული გაჩნდეს). კუჭიდან წვრილი ნაწლავისკენ ხვრელთან არის **პილორული სფინქტერი**, რომელიც არეგულირებს ქიმუსის გადასვლას წვრილ ნაწლავში. კუჭის დაცლას ქიმუსისგან აღნიშნული გზით დაახლოებით 2-6 საათი სჭირდება.



▲ *სურათი 41.17* ***კუჭი და მისი სეკრეტები.*** *მიკროგრაფი (ფერადი SEM) აჩვენებს კუჭის ჩაღრმავებას მის შიდა ზედაპირზე, რომლიდანაც მომნელებელი წვენების გამოყოფა ხდება.*

წვრილი ნაწლავი

ადამიანებში წვრილი ნაწლავის სიგრძე დაახლოებით 6 მეტრს აღწევს და ის მომნელებელი არხის ყველაზე გრძელი უბანია (მისი სახელი მსხვილ ნაწლავთან შედარებით მცირე დიამეტრს შეესაბამება). ძირითადი ფერმენტული დაშლა, მაკრომოლეკულების და საკვები ნივთიერებების შეწოვა სისხლში სწორედ წვრილ ნაწლავში ხორციელდება.

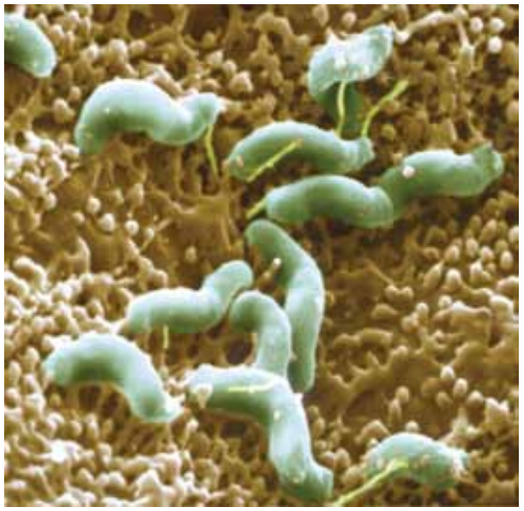
წვრილი ნაწლავის ფერმენტული აქტივობა

წვრილი ნაწლავის პირველ 25სმ-ს **თორმეტგოჯა ნაწლავი** ეწოდება. აქ ხდება კუჭიდან გადმოსული მჟავე ქიმუსის შერევა მომნელებელ წვენებთან, რომლებიც გამოიყოფა წვრილი ნაწლავის კედლის ჯირკვლოვანი უჯრედებიდან – პანკრიასიდან, ღვიძლიდან და ნაღვლის ბუშტიდან (სურ. 41.19).

პანკრეასი წარმოქმნის რამდენიმე მომნელებელ ფერმენტს და ბიკარბონატების შემცველ ფუძე წვენს. ბიკარბონატების სითხე ბუფერის ფუნქციას ასრულებს და ანეიტრალებს კუჭიდან გადმოსული ქიმუსის მჟავიანობას. პანკრეასის ფერმენტებს მიეკუთვნება ცილის მომნელებელი ფერმენტები (პროტეაზები), რომლებიც თორმეტგოჯა ნაწლავში არააქტიური ფორმით გამოიყოფა. პეპსინის ჯაჭვური აქტივაციის მსგავსად, თორმეტგოჯა ნაწლავში მოხვედრისას ხდება პანკრეასის პროტეაზების აქტივაცია (სურ. 41.20).

ღვიძლი სხეულში მრავალფეროვან ფუნქციებს ასრულებს, მათ შორის არის ნაღვლის წარმოქმნა. ნაღველი არის ნივთიერებათა ნარევი, რომელიც ნაღვლის ბუშტში გროვდება და გამოიყოფა ბუშტიდან საჭიროების შემთხვევაში. ნაღველი შეიცავს ნაღვლის მარილებს, რომლებიც მოქმედებს როგორც დეტერგენტები და ეხმარება ცხიმების მონელებას და აბსორბციას (სურ. 41.24). ნაღველი ასევე შეიცავს პიგმენტებს, რომლებიც ღვიძლში სისხლის წითელი უჯრედების დაშლის შედეგად წარმოქმნილი პროდუქტია. ეს პიგმენტები სხეულიდან ექსკრემენტებთან ერთად გამოიყოფა.

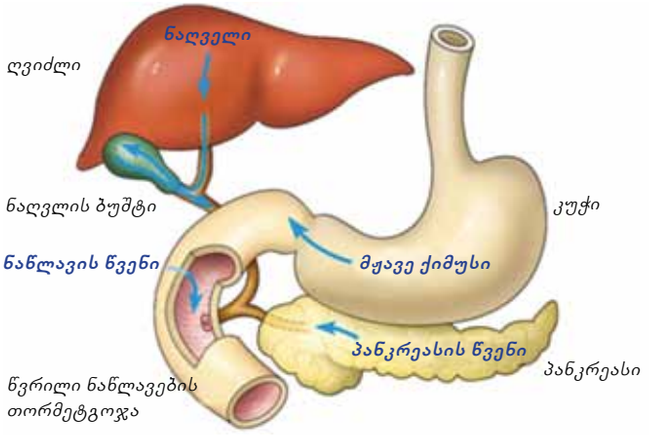
თორმეტგოჯა ნაწლავის ეპითელიუმი რამდენიმე მომნელებელი ფერმენტის წყაროა. ამ ფერმენტთაგან ზოგი



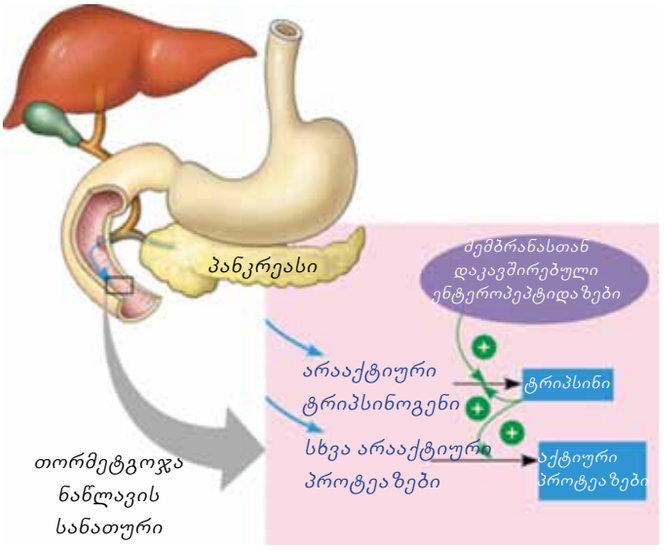
▲ *სურათი 41.18* ***წყლულის გამომწვევი ბაქტერია.*** *ამ ფერად SEM-ში ნაჩვენები ბაქტერია Helicobacter pylori იწვევს წყლულებს დამცავი ლორწოს დაშლის გზით და კუჭის შრის ანთებით. ამ დროს მჟავე გასტრალური წვენი აზიანებს კუჭის კედელს. მწვავე წყლულების დროს, ეროზიამ შესაძლოა კუჭის კედელში ხვრელიც კი წარმოქმნას და სიცოცხლისთვის საშიში შინაგანი სისხლდენა და ინფექცია გამოიწვიოს.*

თორმეტგოჯა ნაწლავის სიღრუეში გამოიყოფა, სხვები კი ეპითელიუმის კედელზეა მიმაგრებული.

ფერმენტული მონელება ხორციელდება, როცა პერისტალტიკა ქიმუსს და მომნელებელ წვენებს წვრილ ნაწლავში გადააადგილებს **(სურ. 41.21)**. მონელების უმეტესობა ამ მოძრაობის ადრეულ სტადიაზე სრულდება, მაშინ, როცა ქიმუსი ჯერ კიდევ თორმეტგოჯა ნაწლავშია. წვრილი ნაწლავის დარჩენილი უბნები, ძირითადად, საკვები ნივთიერებებისა და წყლის აბსორბციის ფუნქციას ასრულებს. **სურათი 41.22** გვიჩვენებს, როგორ ეხმარება ჰორმონები მომნელებელ არხში ფერმენტების გამოყოფის კოორდინირებას.



▲ *სურათი 41.19* ***თორმეტგოჯა ნაწლავი.*** *დამატებითი ჯირკვლებიდან გამოყოფილი ჰიდროლიზური ფერმენტები ერევა მჟავე ქიმუსს და გრძელდება მონელების პროცესი. ყურადღება მიაქციეთ, რომ ნაღველი ღვიძლში წარმოიქმნება, მაგრამ ნაღვლის ბუშტში გროვდება, რომელიც საჭიროებისამებრ ნაღველს თორმეტგოჯა ნაწლავში გამოყოფს.*



▲ *სურათი 41.20* ***პროტეაზული ფერმენტების აქტივაცია. პანკრეასი თორმეტგოჯა ნაწლავში გამოყოფს არააქტიურ პროტეაზებს.*** *ნაწლავის ეპითელიუმთან დაკავშირებული ფერმენტი, რომელსაც ენტეროპეპტიდაზა ეწოდება, გარდაქმნის ტრიპსინოგენს ტრიპსინად. ტრიპსინი კი სხვა პროტეაზებს ააქტივებს. (⊕ მიუთითებს აქტივაციაზე).*

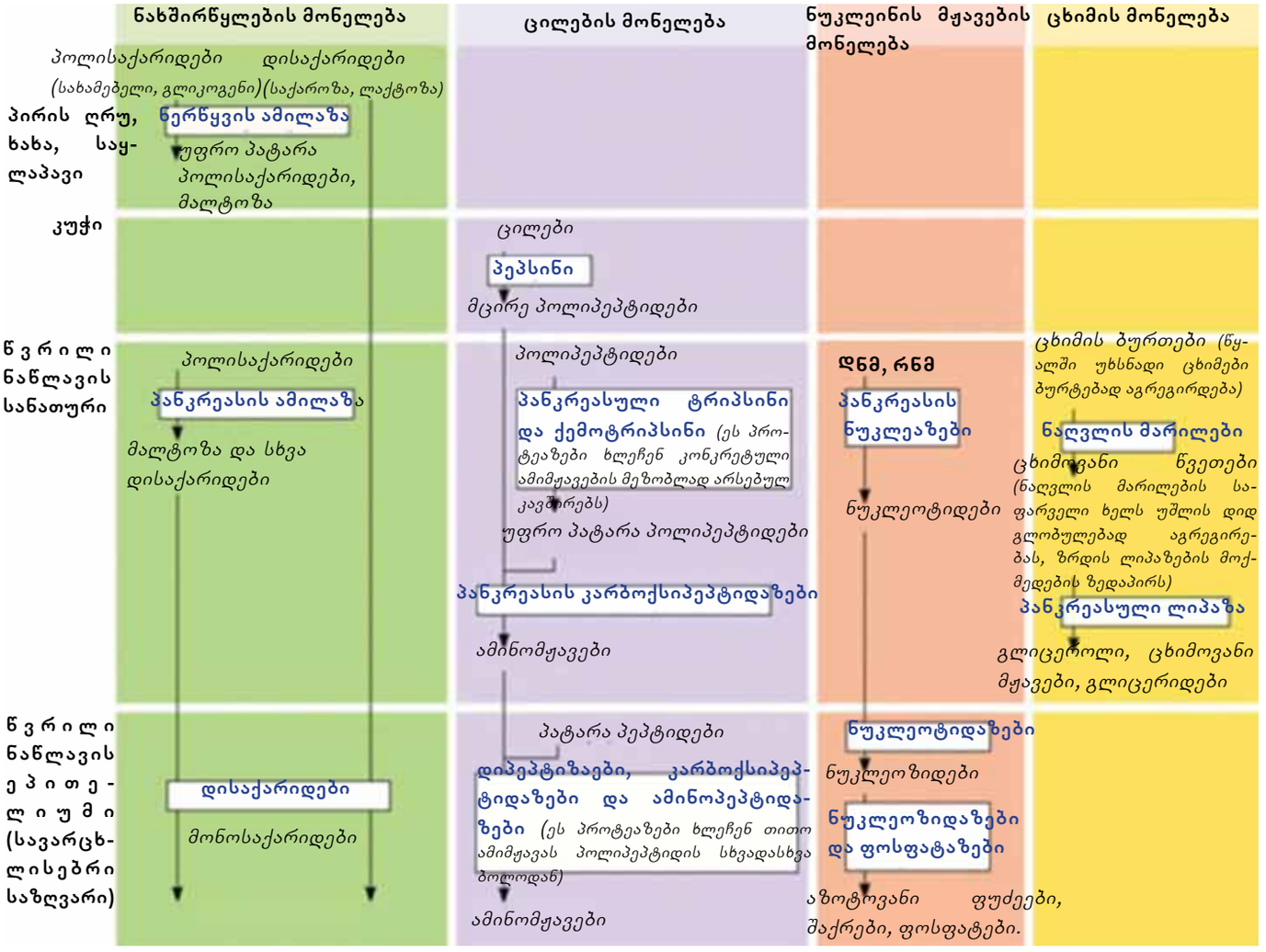
საკვები ნივთიერებების აბსორბცია

სხეულში მოსახვედრად საკვებმა ნივთიერებებმა უნდა გაიაროს მომნელებელი ტრაქტის კედელი. ნივთიერებების ნაწილის შეწოვა კუჭსა და მსხვილ ნაწლავში ხდება, მაგრამ

აბსორბციის ძირითადი ნაწილი წვრილ ნაწლავში ხორციელდება. აღნიშნულ ნაწლავში თითისმაგვარი წარმონაქმნებია, რომლებსაც **ხაოებს** უწოდებენ. ხაოების ეპითელური უჯრედები, თავის მხრივ, უამრავ მიკროხაოს წარმოქმნის, რომელიც ნაწლავის ღრუსკენ არის მიმართული **(სურ. 41.23)** (მიკროხაოებიდან მოდის ნაწლავური ეპითელის სახელი – საჯარცხლისებრი საზღვარი). მიკროხაოებისგან შექმნილი დიდი ზედაპირი შეწოვისთვის მნიშვნელოვანი ადაპტაციაა.

თითოეული ხაოს შიგნით გულში მიკროსკოპული სისხლძარღვები (კაპილარები) და მცირე ზომის ლიმფური ძარღვებია მოთავსებული, რასაც ლაქტილს უწოდებენ (სისხლის მიმოქცევის სისტემასთან ერთად ხერხემლიანებს აქვთ ძარღვები, რომელთა საშუალებით ლიმფა მოძრაობს, რაც განხილულია 43 თავში). საკვები ნივთიერებები ნაწლავური ეპითელიუმის მიერ შეიწოვება და შემდეგ ლაქტილის ან კაპილარების ერთშრიან ეპითელიუმს გაივლის. ეპითელური უჯრედების მხოლოდ ორი შრე გამოყოფს ნაწლავში არსებულ საკვებს სისხლის მიმოქცევისგან.

ზოგ შემთხვევაში, საკვები ნივთიერებების შეწოვა ეპითელურ შრეში პასიური პროცესია. მაგალითად, მარტივი შაქარი ფრუქტოზა ნაწლავის ღრუდან სისხლისკენ ეპითელიუმის გავლით დიფუზიის გზით, ანუ კონცენტრაციული გრადიენტის მიმართულებით გადაადგილდება. სხვა საკვები ნივთიერებები, მათ შორის ამინომჟავები, გლუკოზა და ზოგი სხვა მარტივი შაქარი კონცენტრაციული გრადიენტის საწინააღმდეგოდ გადაიქაჩება ეპითელური მემბრანებით. აქ-



▲ *სურათი 41.21* **ადამიანის მომნელებელ სისტემაში ფერმენტული მონელების სქემა.**

ტიური ტრანსპორტი საშუალებას აძლევს ნაწლავს საკვები ნივთიერებების უფრო დიდი რაოდენობა შეიწოვოს, ვიდრე პასიური ტრანსპორტით იქნებოდა შესაძლებელი.

ამინომჟავები და შაქრები გადის ეპითელიუმში, შედის კაპილარებში და შორდება ნაწლავებს სისხლის დინებით. გლიცერინი და ცხიმოვანი მჟავები ეპითელურ უჯრედებში აბსორბციის შემდეგ ქიმიურ ბმებს აყალიბებს და ცხიმებს წარმოქმნის. ცხიმები მერე ერევა ქოლესტერინს და იფარება ცილებით, ქმნის მცირე ზომის ბურთებს, ქილომიკრონებს. ისინი ეპითელური უჯრედებიდან ტრანსპორტირდება ლაქტილში (სურ. 41.24). ლაქტილები უერთდება ლიმფური სისტემის უფრო დიდ ძარღვებს. ქილომიკრონის შემცველი ლიმფა საბოლოოდ იფილტრება ლიმფური სისტემიდან და ჩაედინება დიდ ვენებში, რომლებიც გულს უერთდება.

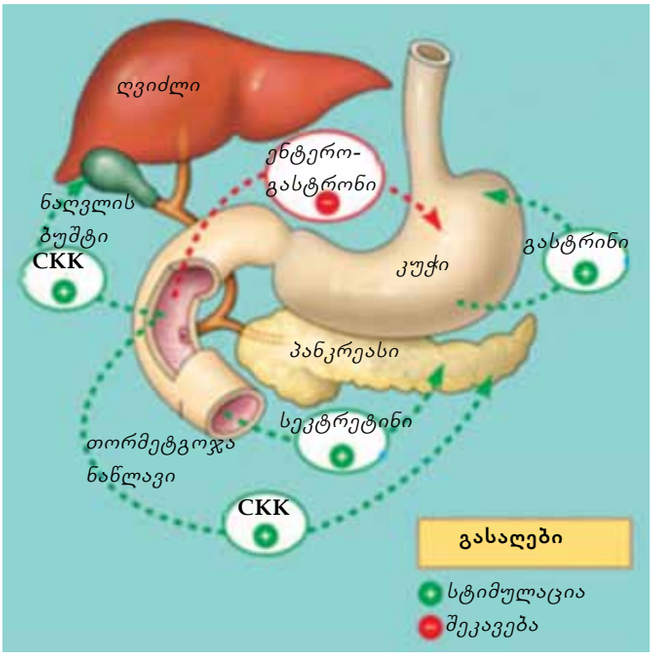
ლაქტილებისგან განსხვავებით, კაპილარები და ვენები, რომლებშიც ხაოებიდან საკვები ნივთიერებები გადადის, უერთდება **ღვიძლის კარის ვენას**, სისხლძარღვს, რომელიც უშუალოდ ღვიძლში შედის. ეს უზრუნველყოფს იმას, რომ ღვიძლი, რომელსაც სხვადასხვა ორგანული მოლეკულის ურთიერთგარდაქმნის უნარი აქვს, პირველი იღებს ამინომჟავებსა და შაქრებს შეწოვის შემდეგ. სისხლს, რომელიც ღვიძლს ტოვებს, შესაძლოა საკვები ნივთიერებების აბსოლუტურად განსხვავებული ბალანსი ჰქონდეს, ვიდრე იმ სისხლს, რომელიც მასში კარის ვენით შევიდა.

მაგალითად, ღვიძლი სისხლში გლუკოზის დონის რეგულირებას ეხმარება და სისხლი, რომელიც ტოვებს ღვიძლს, ჩვეულებრივ, შეიცავს 0.1% გლუკოზას, იმის მიუხედავად, საკვებში როგორი შემადგენლობით იყო ნახშირწყლები (იხ. სურ. 41.3). ღვიძლიდან სისხლი მიედინება გულში, რომლიდანაც საკვები ნივთიერებებით მდიდარი სისხლი მთელ ორგანიზმში გადანაწილდება.

მსხვილი ნაწლავი

მსხვილი ნაწლავი (სურ. 41.25) წვრილ ნაწლავთან T-ფორმის შეერთებით არის დაკავშირებული, სადაც სფინქტერი (კუნთოვანი რგოლი) აკონტროლებს საკვები მასალის მოძრაობას. T-ს ერთ მკლავს **ბრმანაწლავს** უწოდებენ (იხ.

თორმეტგოჯა ნაწლავში ამინომჟავები და ცხიმოვანი მჟავები რთავენ **ქოლეცისტოკინინის (CKK)** გამოთავისუფლებას, რომელიც ასტიმულირებს მომნელებელი ფერმენტების გამოყოფას პანკრეასიდან და ნაღვლის გამოყოფას ნაღვლის ბუშტიდან.



თორმეტგოჯა ნაწლავის მიერ გამომუშავებული **ენტეროგასტრონი** ამცირებს პერისტალტიკას და კუჭის სეკრეციას, ასე ანელებს მონელებას, როდესაც ცხიმით მდიდარი ქიმუსი შედის თორმეტგოჯა ნაწლავში.

კუჭის მიერ გამოყოფილი **გასტრინი** სისხლით უკან კუჭისკენ მიიტანება, სადაც ის ასტიმულირებს კუჭის წვენის გამოყოფას.

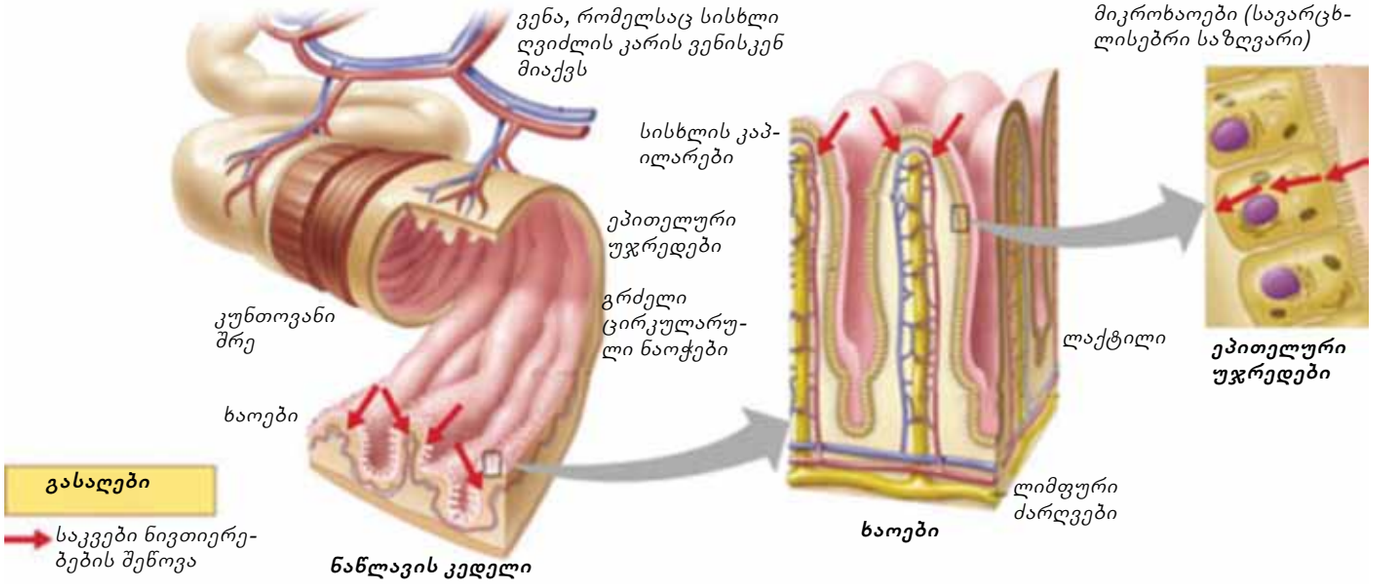
თორმეტგოჯა ნაწლავის მიერ გამოყოფილი **სეკრეტინი** ასტიმულირებს პანკრეასის მიერ ბიკარბონატების გამოყოფას, რომელიც კუჭიდან გადმოსული მჟავე ქიმუსის ნეიტრალიზირებას ახდენს.

▲ *სურათი 41.22* ***მონელების ჰორმონული კონტროლი.*** *ბევრი ცხოველი საკვებს დიდი ინტერვალით იღებს და მათ მომნელებელ სისტემას არ სჭირდება განგრძობითი მუშაობა. კუჭისა და თორმეტგოჯა ნაწლავის მიერ გამოყოფილი ჰორმონები ხელს უწყობს იმას, რომ მომნელებელი ფერმენტები მხოლოდ მაშინ იყოს, როდესაც მათი საჭიროებაა.*

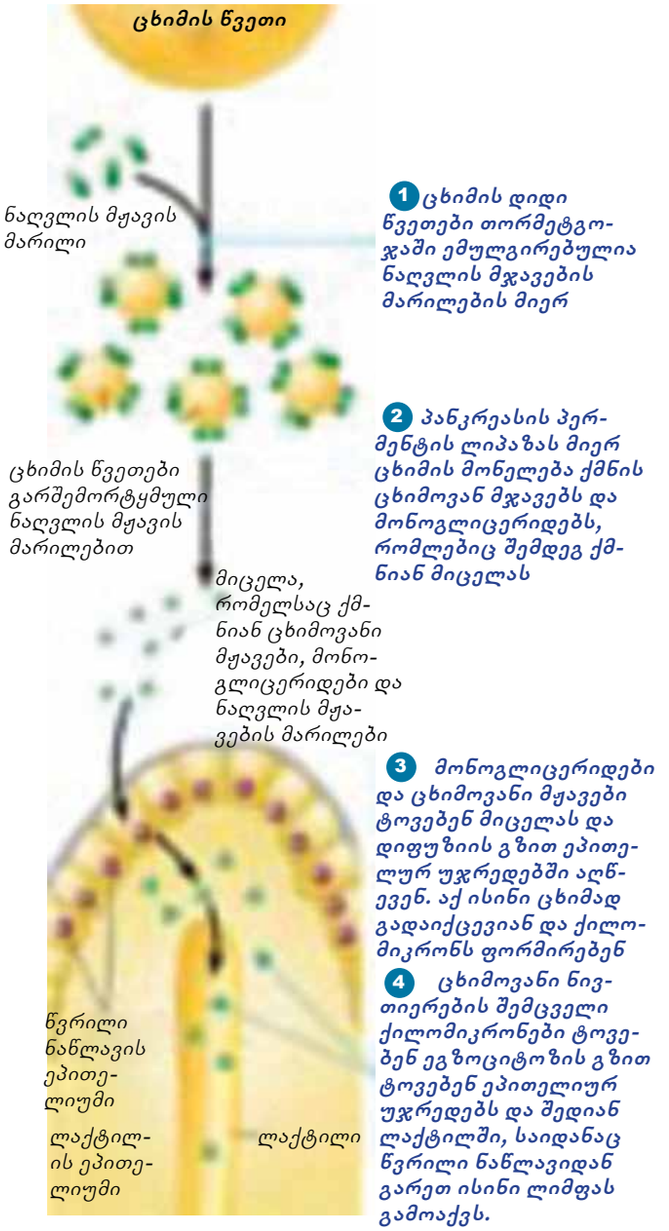
სურ. 41.15). ბევრ სხვა ძუძუმწოვართან შედარებით, ადამიანს პატარა ბრმანაწლავი აქვს. ადამიანის ბრმანაწლავს აქვს თითისმაგვარი გაგრძელება, რომელსაც ჭია ნაწლავი ანუ აპენდიქსი ეწოდება. ადამიანის მსხვილი ნაწლავის სიგრძეა დაახლოებით 1.5მ.

მსხვილი ნაწლავის მთავარი ფუნქციაა წყლის უკუშეწოვა, რომელიც ნაწლავში გამოიყო მომნელებელი წვენების შემადგენლობაში. ყოველ დღე დაახლოებით 7ლ სითხე გამოიყოფა მომნელებელ არხში, რაც გაცილებით მეტია იმაზე, რასაც ადამიანები ჩვეულებრივ სვამენ ხოლმე. ამ წყლის უმეტესი ნაწილი რეაბსორბირდება, როდესაც საკვები ნივთიერებების შეწოვა ხდება წვრილ ნაწლავში. მსხვილი ნაწლავი კი შეიწოვს ნარჩენი წყლის დიდ ნაწილს, რომელიც წვრილ ნაწლავში არ აბსორბირდა. წვრილი და მსხვილი ნაწლავი ერთად შეიწოვს მომნელებელ არხში შესული წყლის 90%-ს.

მონელებულის ნარჩენი, ფეკალური მასა უფრო



▲ *სურათი 41.23* ***წვრილი ნაწლავის სტრუქტურა.***



▶ *სურათი 41.24* **ცხიმების მონელება და შეწოვა.** *ცხიმების ჰიდროლიზი, მონელების გამოწვევაა, რამდენადაც ცხიმოვანი მოლეკულები წყალში უხსნადია. ნაღვლის მარილები, რომელიც ნაღვლის ბუშტიდან თორმეტგოჯა ნაწლავში ჩადის გარს ეხვევა მცირე ზომის ცხიმოვან წვეთებს და იცავს მათ გაერთიანებისგან, პროცესს ემულსიფიკაცია ეწოდება. იქედან გამომდინარე, რომ წვეთები პატარაა, ცხიმის დიდი ზედაპირზე ლიპაზა მოქმედებს. მას შემდეგ, რაც ცხიმის მოლეკულის ჰიდროლიზი ხდება, ისინი წარმოქმნიან მიცელებს, რომელიც ცხიმოვან ნაერთებს საშუალებას აძლევს, წვრილი ნაწლავის ეპითელიუმში დიფუნდირდეს. ეპითელური უჯრედებიდან ისინი შეიძლება ცირკულატორულ სისტემაში აბსორბირდეს.*

მკვრივდება, როდესაც ის მსხვილ ნაწლავში პერისტალტიკის გზით გადაადგილდება. მოძრაობა ნელია და დაახლოებით 12-24სთ სჭირდება, რომ მასალა ნაწლავის მთელ სიგრძეზე გადაადგილდეს. თუ ნაწლავის შიგა ზედაპირი გაღიზიანდა, მაგალითად, ვირუსული ან ბაქტერიული ინფექციით, უფრო



▲ *სურათი 41.25* **ადამიანის კოლინჯის ციფრული სურათი.** *ეს სურათი გადაღებულია მსხვილი ნაწლავის ორგანზომილებიანი ჭრილების სურათების გაერთიანებით.*

ნაკლები წყლის რეაბსორბცია ხდება, ვიდრე ჩვეულებრივ, რაც დიარეას იწვევს. საწინააღმდეგო პრობლემა, შეკრულობა, ვითარდება, როცა ფეკალური მასა მსხვილი ნაწლავის გასწვრივ ძალიან ნელა მოძრაობს. ჭარბი წყალი რეაბსორბირდება და ფეკალური მასა კომპაქტური ხდება.

მსხვილ ნაწლავში უსაფრთხო ბაქტერიების მდიდარი ფლორა ბინადრობს. ადამიანის მსხვილი ნაწლავის ძირითადი ბინადარია *Escherichia coli*, მოლეკულური ბიოლოგების ყველაზე საყვარელი საკვლევი ობიექტი (იხ. თავი 18). *Escherichia coli*-ს არსებობა ტბებსა და ნაკადულებში ექსკრემენტების შერევის ნიშანია. ნაწლავური ბაქტერიები ბინადრობენ არაშეწოვილ ორგანულ ნივთიერებებზე. ბევრი ნაწლავური ბაქტერია მეტაბოლიზმის შედეგად აირებს გამოიმუშავებს, მათ შორის მეთანს და გოგირდწყალბადს. ზოგი ბაქტერია წარმოქმნის ვიტამინებს, მათ შორის არის ბიოტინი, ფოლიუმის მჟავა, ვიტამინი და რამდენიმე ჯგუფის ვიტამინი. ეს ვიტამინები სისხლში შეწოვის შემდეგ ავსებს ჩვენს რაციონში შემავალ ვიტამინებს.

ფეკალური ნარჩენი შეიცავს ბაქტერიების მთელ მასას, ისევე როგორც ცელულოზას და მოუნელებელ ნაერთებს.

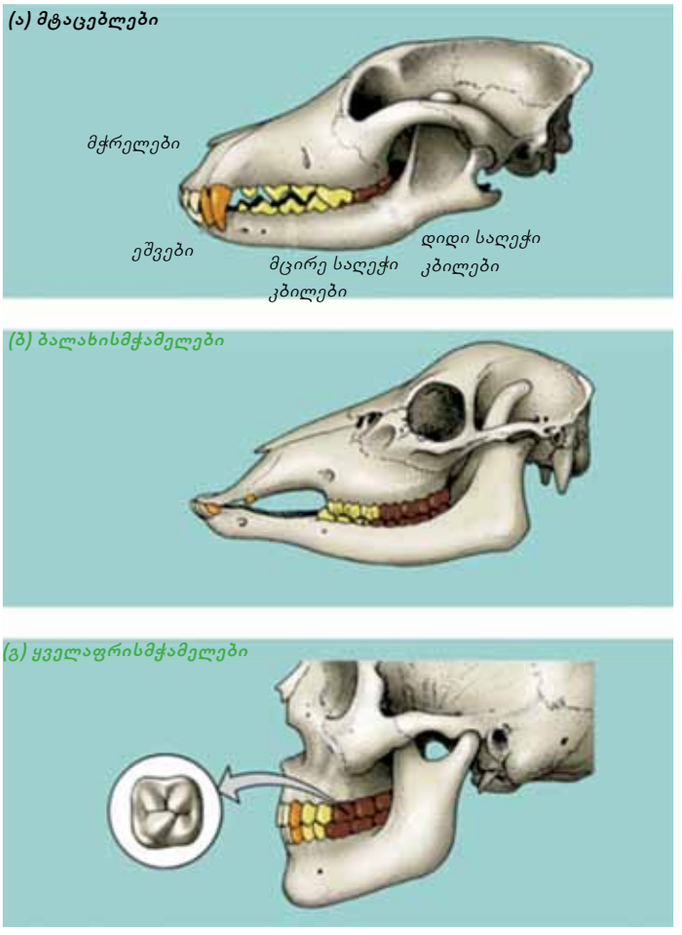
თუმცა, ცელულოზის მოლეკულებს ადამიანისთვის არანაირი კალორიული ღირებულება არ აქვს, მათი არსებობა მომნელებელ არხში ეხმარება საკვების გადაადგილებას ტრაქტში.

მსხვილი ნაწლავი ბოლოში გადადის **სწორ ნაწლავში**, სადაც ფეკალური მასა ინახება ორგანიზმიდან გამოყოფამდე. სწორ ნაწლავსა და ანუსს შორის ორი სფინქტერია: უნებლიე და ნებითი. დღეში ერთხელ ან მეტჯერ, მსხვილი ნაწლავის ძლიერი შეკუმშვა წარმოქმნის დეფეკაციის აუცილებლობას.

აქ აღვწერეთ საჭმლის მონელება, როდესაც საკვები გადაადგილდება მომნელებელი არხის ერთი ხვრელიდან (პირიდან) მეორისკენ (ანუსისკენ). ამ თავის ბოლო ნაწილში ვნახავთ, როგორ ჩამოყალიბდა ცხოველების ესა თუ ის მომნელებელი ადაპტაცია.

კონცეფცია ცოცხი 41.4

1. კოსმოსის უწონო გარემოში როგორ ახერხებს კოსმონავტის მიერ გადაყლაპული საკვები კუჭში ჩასვლას?
2. აღწერეთ გასტრალური წვენის მარილმჟავას ორი მნიშვნელოვანი ფუნქცია მონელებაში.
3. რომელი ნივთიერებები ერევა თორმეტგოჯა ნაწლავში საკვების მონელებისას?
4. როგორ არის შეგუებული წვრილი ნაწლავის ეპითელიუმი შეწოვის პროცესთან?
5. ახსენით, ანტიბიოტიკებით ინფექციის ქრონიკული მკურნალობა რატომ იწვევს ვიტამინ -ს დეფიციტს.
6. სურათ 41.22 გადახედვის შემდეგ ახსენით, როგორ არეგულირებს პანკრეასი მისი მომნელებელი წვენის გამოყოფას, რათა მოახდინოს ნაწილობრივ მონელებულ საკვებთან მისი შერევა თორმეტგოჯა ნაწლავში.



▲ *სურათი 41.26* ***კბილების წყობა და კვების რაციონი.*** ***(ა)*** *მტაცებლებს, როგორიც არის ძაღლისებრთა და კატისებრთა ოჯახის წარმომადგენლები, ჩვეულებრივ აქვთ მჭრელი კბილები და ეშვები, რითაც მსხვერპლს იჭერენ და ხორცს ნაჭრებად გლეჯენ. მცირე და დიდი საღეჭი კბილები ჭყლეტენ და აქუცმაცებენ საკვებს.* ***(ბ)*** *ბალახისმჭამელ ძუძუმწოვრებს, როგორიც არის ცხენი და ირემი, ჩვეულებრივ ბორცვიანი ფართო კბილები აქვთ, რომლითაც მცენარეულ მასალას ამუშავებენ. მჭრელები და ეშვები მოდიფიცირებულია ისე, რომ მცენარეების მოსაკბენად უფრო ეფექტური იყოს. ზოგ ჰერბივორ ძუძუმწოვარს ეშვი საერთოდ არ აქვს.* ***(გ)*** *ადამიანებს, რომლებიც ყველაფრისმჭამელებს სგანეკუთვნებიან და მცენარეული და ცხოველური საკვებით იკვებებიან, შედარებით ნაკლებადსპეციალიზირებული კბილების წყობა აქვთ. მუდმივი (ზრდასრულის) კბილების რაოდენობა 32. ზედა და ქვედა ყბის შუიდან არის ორი მჭრელი კბილი საკბეჩად, ორი ეშვი დასაფლეთად, ორი მცირე და სამი დიდი საღეჭი კბილი ღეჭვისთვის.*

კონცეფცია 41.5

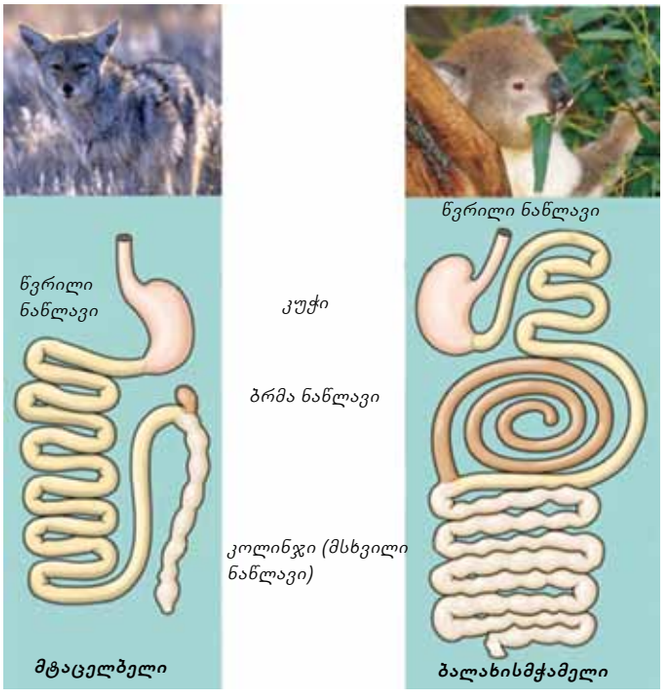
სერხემლიანთა მომნელებელი სისტემის ევოლუცია ხშირ შემთხვევაში საკვების თვისებებთან შეგუებას წარმოადგენს

ძუძუმწოვრებისა და სხვა ხერხემლიანების მომნელებელი სისტემის აგებულება და ფუნქციონირება საერთო წინაპრის გეგმის სახესხვაობებია. არსებობს ბევრი საინტერესო ადაპტაცია, რაც ხშირად ცხოველის საკვებ რაციონთანაა დაკავშირებული. მათგან მხოლოდ რამდენიმეს განვიხილავთ..

რამდენიმე ადაპტაცია

კბილების მრავალფეროვნება საკვებ რაციონთან ადაპტაციის ერთ-ერთი მაგალითია. კერძოდ, ძუძუმწოვრებში სხვადასხვა სახის საკვების დამუშავებასთან კბილების ადაპტაცია იმის ერთ-ერთი უმნიშვნელოვანესი მიზეზია, რომ ძუძუმწოვრების კლასი ევოლუციური კუთხით ძალიან წარმატებულია. შეადარეთ კარნივორების, ჰერბივორებისა და ომნივორების კბილები **სურათში 41.26**. არაძუძუმწოვარ ხერხემლიანებს, ჩვეულებრივ, აქვთ ნაკლებად სპეციალიზებული კბილები, მაგრამ არსებობს საინტერესო გამონაკლისები.

მაგალითად, ხმამიან გველებს, როგორიცაა ჩხრიალა გველი, აქვს ხმამიანი კბილი (მოდიფიცირებული კბილები), რომელიც მსხვერპლში ხმას უშვებს. ზოგი კბილი შპრიცის



▲ სურათი 41.27 **მტაცებლების (კოიოტი) და ბალახისმჭამელების (კოალა) მომნელებელი ტრაქტის შედარება.** *მიუხედავად იმისა, რომ ეს ორი ძუძუმწოვარი დაახლოებით ერთი ზომისაა, კოალას ნაწლავი გაცილებით უფრო გრძელია, ადაპტაცია, რომელიც აძლიერებს ფიბროზული ევკალიპტის ფოთლების დამუშავებას, რომლითაც ის თითქმის მთლიანად საკვებსა და წყალს იღებს. ძლიერი ღეჭვა კეპავს ფოთლებს პატარა ნაჭრებად და ზრდის საკვების შეხებას მომნელებელ წვენებთან. კოალას ბრმანაწლავი 2მ მისი შესაბამისი ზომის ცხოველებში ყველაზე გრძელია და მოქმედებს, როგორც ფრაგმენტაციის კამერა, სადაც სიმბიოზური ბაქტერიები გარდაქმნიან დაკეპილ ფოთლებს უკეთეს საკვებად. ,*

მსგავსად ცარიელია, სხვებში კი შხამი კბილის ზედაპირზე არსებულ ნაჭდევებშია ჩასხმული. ყველა გველს აქვს სხვა მნიშვნელოვანი ანატომიური ადაპტაცია, რაც კვებასთან არის დაკავშირებული: ისინი მსხვერპლს დაღეჭვის გარეშე მთლიანად ყლაპავენ. მათი ქვედა ყბა ელასტიური იოგით დაკავშირებულია ქალასთან, რაც საშუალებას იძლევა, რაც შეიძლება ფართოდ გაიღოს პირი და გადაიყლაპოს დიდი ზომის მსხვერპლი (კიდევ ერთხელ გახდით გასაოცარი ეპიზოდის მოწმე, რომელიც სურათ 41.2-ზეა ჩაწერილი).

კუჭისა და ნაწლავების ადაპტაციები

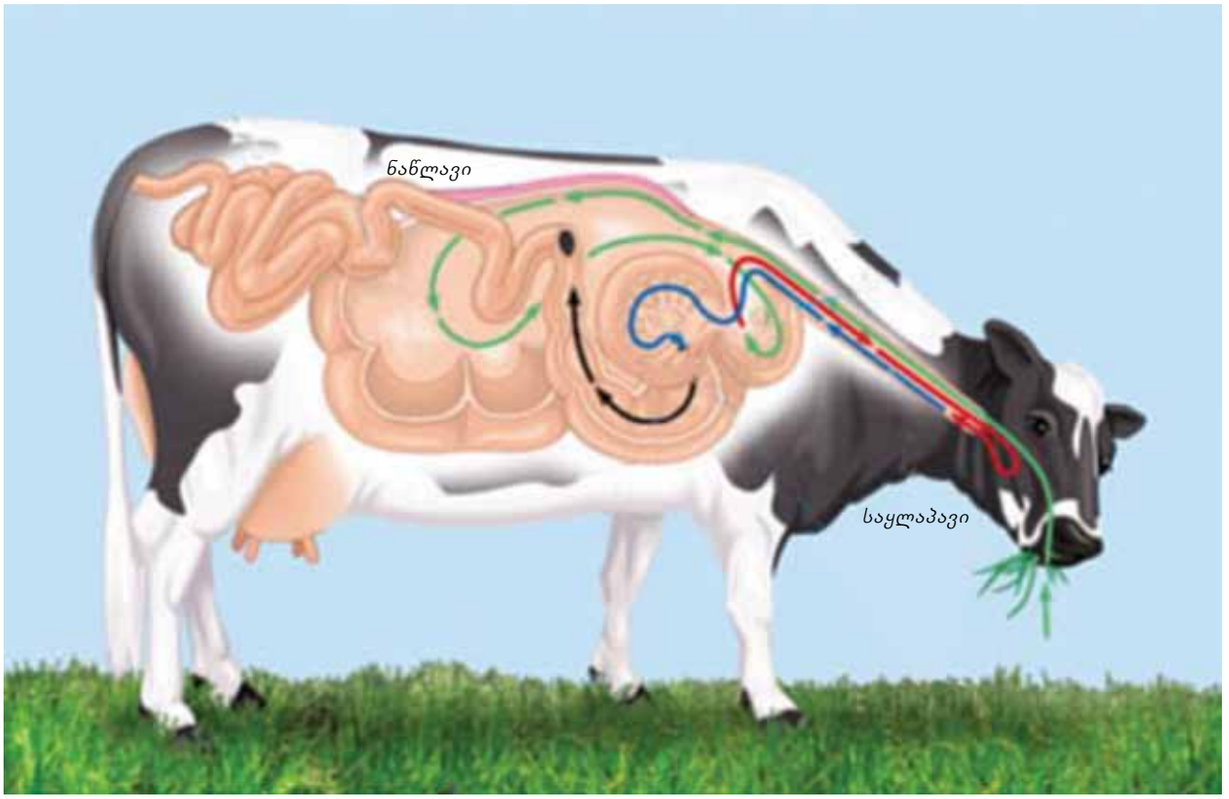
კარნივორებს, რომლებსაც საჭმლის მიღების შორის შეიძლება გრძელი ინტერვალები ჰქონდეთ, ჩვეულებრივ, დიდი და ჭიმვადი კუჭი აქვთ. მაგალითად, 200კგ აფრიკულ ლომს შუძლია ერთ ჭამაზე მიირთვას 40კგ ხორცი.

მომნელებელი სისტემის სიგრძე ასევე კვების რაციონს შეესაბამება. ჩვეულებრივ, ჰერბივორებსა და ომნივორებს თავიანთ სხეულთან შედარებით უფრო გრძელი მომნელებელი არხი აქვთ, ვიდრე კარნივორებს (სურ. 41.27). მცენარეული საკვები უფრო რთული მოსანელებელია, რამდენადაც ის უჯრედის კედელს შეიცავს. გრძელი ტრაქტის გამო, მონელების დროც უფრო დიდია და საკვები ნივთიერებების შეწოვის ფართობიც.

სიმბიოზური ადაპტაციები

ჰერბივორებს აქვთ სერიოზული კვებითი გამოწვევა: მათ რაციონში ქიმიური ენერგიის უმეტესი წილი მოდის მცენარის უჯრედის კედლის ცელულოზაზე, მაგრამ ცხოველი არ წარმოქმნის ცელულოზის დამშლელ ფერმენტებს. ბევრი ხერხემლიანი ამ პრობლემას სიმბიოზური ბაქტერიებისა და უმარტივესების საშუალებით ჭრის. ისინი ხერხემლიანი ორგანიზმების მომნელებელი არხის ფერმენტულ კომპარტმენტებში სახლდება. ამ მიკროორგანიზმებს აქვს ცელულოზის მარტივ შაქრებად და სხვა ნაერთებად დამშლელი ფერმენტები. დაშლის პროდუქტებს ცხოველი ადვილად შეიწოვს. ბევრ შემთხვევაში, მიკროორგანიზმებს შეუძლია გამოიყენოს ცელულოზიდან მიღებული შაქრები მინერალებთან ერთად ცხოველისთვის აუცილებელი საკვები ნივთიერებების წარმოსაქმნელად, მაგალითად, ვიტამინების და ამინომჟავების.

სიმბიოზური მიკრობების მდებარეობა მომნელებელ არხში სხვადასხვა ჰერბივორებში განსხვავდება. ბევრი ჰერბივორი ძუძუმწოვარი, მათ შორის ცხენი, სიმბიოზურ ორგანიზმებს მსხვილი და წვრილი ნაწლავის შეერთების ადგილას გრძელ ბრმანაწლავში ასახლებს. კურდღლებისა და ზოგი მღრღნელის ბაქტერიები მსხვილ ნაწლავსა და ბრმანაწლავში ბინადრობს. ავსტრალიურ კოალასაც გრძელი ბრმანაწლავი აქვს, სადაც სიმბიოზური ბაქტერიების მიერ გამომუშავებული ფერმენტები საბოლოოდ ინელებს ევკალიპტის ფოთლებს (სურ. 41.27). ყველაზე მნიშვნელოვანი ადაპტაცია ჰერბივორების რაციონისთვის გვხვდება ცხოველებში, რომელთაც მცოხნელებს უწოდებენ. მათ მიეკუთვნება ირემი, რქოსანი საქონელი, ცხვარი (სურ. 41.28). შემდეგ თავში ვნახავთ, რომ საკვების მიღება, მისი მონელება და საკვები ნივთიერებების შეწოვა ორგანიზმის კოორდინირებული აქტივობის ნაწილია, რომელიც აგრეთვე გულისხმობს საკვების გადანაწილებას სხეულში და აირთა მიმოცვლას გარემოსთან.



1 ფაშვი. *სურათზე გამოხატული ძროხა ღეჭავს და ყლაპავს ბალახის კონას. ბალახის ბურთულა თავდაპირველად ფაშვში ხვდება (მწვანე ისრები).*

2 ბადურა. *ზოგი ბურთულა ბადურაში ხვდება. ფაშვშიც და ბადურაშიც სიმბიოტური პროკარიოტები და უმარტივესები (ძირითადად წამწამიანები) ამუშავებენ ცელულოზით მდიდარ საკვებს. მიკროორგანიზმების ცხოველქმედების გვერდითი პროდუქტია ცხიმოვანი მჟავები. ძროხა პერიოდულად ამოანთხევს და ხელმეორედ ღეჭავს (ცოხნის) ბალახს (წითელი ისრები), რის შედეგად ბალახის ბოჭკოები უფრო იშლება და მიკრობებს უადვილდება მისი შემდგომი დამუშავება.*

3 წიგნარა. *ძროხა ყლაპავს ხელმეორედ დაღეჭილ მასას (ლურჯი ისრები), რომელიც ამჯერად წიგნარაში ხვდება, სადაც წყლისგან თავისუფლდება.*

4 მაჭიკი. *მიკროორგანიზმებით მდიდარი ბალახის მასა, საბოლოოდ მაჭიკში გადადის, სადაც გრძელდება მისი მონელება ძროხის საკუთარი ფერმენტების საშუალებით.*

▲ *სურათი 41.28* **მცოხნელის საჭმლის მონელება.** *მცოხნელის კუჭი ოთხი კამერისგან შედგება. კამერებში არსებული მიკრობების ცხოველმოქმედების შედეგად, მცოხნელის რაციონი გაცილებით უფრო მდიდარია საკვები ნივთიერებებით, ვიდრე ბალახი, რომელსაც ის ჭამს. სინამდვილეში ბალახით, ან თივით მკვებავი მცოხნელი საკვები ნივთიერებების უმეტეს ნაწილს სიმბიოტური მიკრობების მიერ საკვების დამუშავების შედეგად იღებს. მიკრობები ფაშვში საკმაოდ სწრაფად მრავლდებიან, რაც მათი რაოდენობის შენარჩუნებას ხელს უწყობს.*

41-ე თავის მიმოხილვა

ძირითადი კონცეფციების მოკლე შინაარსი

ცხოველების კვების რაციონმა უნდა უზრუნველყოს ქიმიური ენერგია, ელემენტარული ორგანული მასალა და აუცილებელი საკვები ნივთიერებები. ჰერბივორები, ძირითადად, მცენარეებს ჭამენ, კარნივორები – ცხოველურს, ხოლო ომნივორები – ცხოველურსა და მცენარეულს. ბევრი წყლის ცხოველი წყალში სუსპენზიის სახით არსებული მცირე ნაწილაკებით იკვებება. სუბსტრატით მკვებავები გადიან საკვებში და გზადაგზა ჭამენ. სითხით მკვებავები წოვენ საკვები ნივთიერებებით მდიდარ სითხეებს ცოცხალი მასპინძლის ორგანიზმებიდან. ბევრი ცხოველი მასიური საკვებით იკვებება და საჭმლის დიდ ნაჭრებს მიირთმევს.

კონცეფცია 41.1

ჰომეოსტაზის მექანიზმები აკონტროლებს ნივთიერებათა ცვლის ენერგიის მალანსს

- **გლუკოზის რეგულაცია ჰომეოსტაზის მაგალითია.** ცხოველი ჭარბ კალორიებს გლიკოგენის და ცხიმის სახით ინახავს. გლიკოგენი მარაგდება ღვიძლში და კუნთებში. ენერგიის მარაგი საჭმლის დეფიციტის დროს გამოიყენება. სისხლში გლუკოზის დონე შენარჩუნებულია შედარებით ვიწრო ფარგლებში უარყოფითი უკუკავშირის მექანიზმით.
- **კალორიული დისბალანსი** არასაკმარისად გამოკვებილი ცხოველი კვებისას ნაკლებ კალორიებს იღებს, ვიდრე საჭიროა. ზედმეტად გამოკვებილი კი, უფრო მეტ კალორიებს იღებს, ვიდრე საჭიროა. სიმსუქნე მთელ მსოფლიოში ჯანმრთელობის სერიოზული პრობლემაა, განსაკუთრებით კი აშშ-ში, სადაც ფიზიკური ვარჯიშის ნაკლებობა და ცხიმიანი საკვები არაჯანსაღ კომბინაციას ქმნიან. სიმსუქნეზე ძლიერ გავლენას გენებიც ახდენს. ჯანსაღი წონის შენარჩუნების პრობლემა გარკვეულად დაკავშირებულია ევოლუციურ წარსულთან, როდესაც ცხიმის დაგროვება გადარჩენისთვის აუცილებელი იყო.

კონცეფცია 41.2

ცხოველის დიეტამ ორგანიზმი უნდა უზრუნველყოს აუცილებელი საკვებით და ნახშირბადის შემცველი ორგანული მოლეკულებით

ნახშირბადის მონომერები ბიოსინთეზისთვის არის საჭირო. აუცილებელი საკვები ნივთიერებები ცხოველმა უნდა მიიღოს სინთეზირებული ფორმით. ცუდად გამოკვებილი ცხოველის საჭმელს აკლია ერთი ან რამდენიმე აუცილებელი საკვები ნივთიერება. დღესდღეობით ადამიანებში ცუდად გამოკვებილი მდგომარეობა უფრო ხშირია, ვიდრე არასაკმარისად გამოკვებილი.

- **აუცილებელი ამინომჟავები.** ცხოველს სჭირდება 20 ტიპის ამინომჟავა. ამათგან 12 ამინომჟავას თვითონ შეუძლია სინთეზირება სხვა მოლეკულებიდან. აუცილებელია ის ამინომჟავები, რომელთა სინთეზირებაც ცხოველებს არ შეუძლია. ცხოველი, რომლის საკვები არ შეიცავს ერთ ან მეტ აუცილებელ ამინომჟავას, ცუდად კვებადია და ცილოვანი შიმშილი უვითარდება.
- **აუცილებელი ცხიმოვანი მჟავები.** აუცილებელია ცხიმოვანი მჟავები, რომელთა სინთეზირება ცხოველებს არ შეუძლია. ესენია უჯერი მჟავები. აუცილებელი ცხიმოვანი მჟავების დეფიციტი იშვიათია.
- **ვიტამინები.** ვიტამინები ორგანული მოლეკულებია, რომლებიც მცირე რაოდენობით არის საჭირო. განარჩევენ ორი ტიპის ვიტამინებს: წყალში ან ცხიმში ხსნადს.
-
- **მინერალები.** მინერალები არაორგანული საკვები ნივთიერებებია. მათზე ცხოველის დღიური მოთხოვნა, ჩვეულებრივ, მცირეა.

კონცეფცია 41.3

საკვების გადამუშავების მთავარი სტადიებია: მიღება, მონელება, შეწოვა და გამოყოფა

- ცხოველებში საკვების გადამუშავება მოიცავს საკვების მიღებას (ჭამის აქტს), მონელებას (საკვებში არსებული მაკრომოლეკულების ფერმენტულ დაშლას მონომერებამდე), შეწოვას (სხეულის მიერ საკვები ნივთიერებების შეთვისებას) და გამოყოფას (ფეკალური მასის სახით მოუნელებელი მასალის გარეთ გამოყოფა)
- **მომნელებელი განყოფილებები.** უჯრედშიდა მონელების დროს საკვები ნაწილაკები გადაიყლაპება ენდოციტოზის გზით და მომნელებელი ვაკუოლების შიგნით მოინელება. ცხოველთა უმეტესობა უჯრედგარე მონელებას იყენებს, რაც გულისხმობს ფერმენტულ ჰიდროლიზს საჭმლის მომნელებელი არხის ან ღრუს უჯრედგარე სივრცეში.

კონცეპცია 41.4

ძუძუმწოვართა საჭმლის მომნელებელ სისტემაში ყველა ორგანოს მისთვის დამახასიათებელი ფუნქცია აკისრია

- ძუძუმწოვრების მომნელებელი სისტემა შედგება მომნელებელი არხისა და ეგზოკრინული ჯირკვლებისგან, რომლებიც არხში მომნელებელ წვენებს გამოყოფს.
- **პირის ღრუ, ხახა და საყლაპავი.** საკვების მონელება იწყება პირის ღრუში, სადაც კბილები საკვებს უფრო მცირე ნაწილებად ღეჭავს, რომლებზეც ნერწყვის ამილაზა მოქმედებს. ამილაზა გლუკოზის პოლიმერების დაშლას იწყებს. საყლაპავი პერისტალტიკის გზით საკვებს კუჭისკენ ატარებს.
- **კუჭი.** კუჭი ინახავს საკვებს და გამოყოფს კუჭის წვენს, რომელიც გარდაქმნის საკვებს მჟავე ქიმუსად. კუჭის წვენი შეიცავს მარილმჟავას და პეპსინს.
- **წვრილი ნაწლავი.** წვრილი ნაწლავი მონელებისა და შეწოვის მთავარი ორგანოა. კუჭიდან გადმოსული მჟავე ქიმუსი თორმეტგოჯა ნაწლავში ერევა ნაწლავის წვენს, ნაღველს და პანკრეასის წვენს. სხვადასხვა ფერმენტი საკვებ მასალას მონომერებამდე შლის, რომლებიც შეიწოვება სისხლში წვრილი ნაწლავის კედლის გავლით. მომნელებელი წვენების გამოყოფა ჰორმონებით რეგულირდება
- **მსხვილი ნაწლავი.** მსხვილი ნაწლავი ეხმარება წვრილ ნაწლავს წყლის რეაბსორბციაში. იქ ბინადრობს ბაქტერიები, რომლებიც ვიტამინებს ასენთიზირებს. ფეკალური მასა გაივლის სწორ ნაწლავს და გარეთ ანალური ხვრელით გამოდის.

კონცეპცია 41.5

ხერხემლიანთა მომნელებელი სისტემის ევოლუცია ხშირ შემთხვევაში საკვების თვისებებთან შეგუებას წარმოადგენს

- **კბილების ადაპტაციები.** ძუძუმწოვართა კბილების მრავალფეროვნება ჩვეულებრივ დაკავშირებულია მის კვების რაციონთან. კერძოდ, ძუძუმწოვრებს ისეთი კბილები აქვთ, რომლებიც მათი საკვების საუკეთესოდ დამუშავებას უზრუნველყოფს.
- **კუჭისა და ნაწლავის ადაპტაციები.** ჰერბივორებს აქვთ უფრო გრძელი მომნელებელი არხი, ვიდრე კარნივორებს, რადგან მცენარეული საკვების მონელება უფრო რთულია.
- **სიმბიოზური ადაპტაციები.** ბევრ ჰერბივორს აქვს მომნელებელი განყოფილებები, რომლებშიც მობინადრე ბაქტერიები ახორციელებს ცელულოზის მონელებას.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშეფასება

1. ქვემოთ ჩამოთვლილი ცხოველებიდან, რომელი არ არის სწორედ დაწყვილებული მის კვების მექანიზმთან?
   ა. ლომი – სუბსტრატის მჭამელი;
   ბ. ვეშაპი – სუსპენზიის მჭამელი;
   გ. მცენარის ბუგრი – სითხის მჭამელი;
   დ. მიწის ჭია – დეპოზიტის მჭამელი;
   ე. გველი – დიდი მოცულობის საკვების მჭამელი;

2. თუ თქვენ ლანჩის შემდეგ რამდენიმე საათში ირბენთ, რომელ დაგროვილ საწვავს დახარჯავთ?
   ა. კუნთის ცილას;
   ბ. კუნთისა და ღვიძლის გლიკოგენს;
   გ. ღვიძლში შენახულ ცხიმს;
   დ. ცხიმოვან ქსოვილში შენახულ ცხიმს;
   ე. სისხლის ცილებს;

3. ის ინდივიდები, რომელთა საკვებიც ძირითადად მარცვლეულია შესაძლოა გახდნენ;
   ა. მსუქნები;
   ბ. ანორექსიულები;
   გ. ზედმეტად გამოკვებილები;
   დ. კარგად გამოუკვებავები;
   ე. ცუდად გამოკვებილები;

4. ძუძუმწოვრების ტრაქეა და საყლაპავი ერთად იხსნება:
   ა. მსხვილ ნაწლავში; ბ. კუჭში;
   გ. ხახაში; დ. სწორ ნაწლავში;
   ე. სასაში;

5. ჩამოთვლილ ფერმენტთაგან, რომელს აქვს ყველაზე დაბალი ოპტიმალური pH?
   ა. ნერწყვის ამილაზას;
   ბ. ტრიპსინს;
   გ. პეპსინს;
   დ. პანკრეასულ ამილაზას;
   ე. პანკრეასულ ლიპაზას;

6. ჩამოთვლილი ორგანოებიდან, რომელი არის არასწორედ დაწყვილებული თავის ფუნქციასთან?
   ა. კუჭი – ცილების მონელება;
   ბ. პირის ღრუ – სახამებლის მონელება;
   გ. მსხვილი ნაწლავი – ნაღვლის წარმოქმნა;
   დ. წვრილი ნაწლავი – საკვების შთანთქმა;
   ე. პანკრეასი – ფერმენტების წარმოქმნა;

7. რომელი ჩამოთვლილი ფუნქცია აკისრია ნაწლავურ ეპიტელიუმთან დაკავშირებულ ენტეროპეპტიდაზას?
   ა. ამცირებს ნაღვლის წარმოქმნას;
   ბ. აკავებს თორმეტგოჯას სეკრეციას;

გ. ააქტივებს პანკრეასის ფერმენტებს;
დ. აკავებს კუჭის პერისტალტიკას;
ე. ზრდის ქიმუსის pH;

8. ინფიცირებული ნაღვლის ბუშტის ქირურგიული მოცილების შემდეგ ადამიანმა განსაკუთრებით ფრთხილად უნდა შეზღუდოს შემდეგი სახის საკვების მიღება:
ა. სახამებელი; ბ. ცილები;
გ. შაქარი; დ. ცხიმი;
ე. წყალი;

9. ჩვენი პირის ღრუ, თავისი კბილების წყობით, მიწის ჭიის რომელი ორგანოს ანალოგია:
ა. ნაწლავის; ბ. ხახის;
გ. მეორე კუჭის; დ. კუჭის;
ე. ანუსის;

10. რომელი ჩამოთვლილი ორგანოს განსაკუთრებულ უბნებში ბინადრობენ მცოხნელების სიმბიოზური მიკრობები, რომლებიც კვებაში ეხმარებიან?
ა. მსხვილი ნაწლავის;
ბ. ღვიძლის;
გ. წვრილი ნაწლავის;
დ. ხახის;
ე. კუჭის;

ევოლუციური კავშირი

ადამიანის საყლაპავსა და ტრაქეას აქვს საერთო შესასვლელი, რომელიც პირისა და ცხვირის ღრუებს უკავშირდება, ის ზოგჯერ დახრჩობის მიზეზია. 34-ე თავში ხერხემლიანთა ევოლუციის გადახედვის შემდეგ, ახსენით ამ არასრულყოფილი ანატომიის ევოლუციური საფუძველი.

მეცნიერული კვლევა

შექმენით კონტროლირებული ექსპერიმენტი, რომ გამოიკვლიოთ ჰიპოთეზა, რომლის მიხედვითაც, ადამიანის ნერწყვის ამილაზა სახამებელს უფრო ჩქარა შლის 37 გრადუსზე (ადამიანის სხეულის ტემპერატურე), ვიდრე 20 გრადუსზე (დაახლოებით ოთახის ტემპერატურე), ან 43 გრადუსზე (110°F). თქვენი მასალა არის მხოლოდ და მხოლოდ ნერწყვი, დისტილირებული წყალი, სახამებელი, იოდი, რომელიც სახამებელს მუქ იისფრად ღებავს, მენზურები და მუდმივ ტემპერატურაზე შენარჩუნების უნარის მქონე ლაბორატორიული ავზები. როგორ ახსნიდით შედეგებს, თუ a. ფერმენტების მოქმედების სიჩქარე ყველაზე მაღალი 37 გრადუსზე იქნებოდა, ან b. თუ ფერმენტების აქტივობა ყველაზე მაღალი 43 გრადუსზე იქნებოდა?

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

მედია საშუალებები ბევრს მსჯელობენ ამა თუ იმ საკვების სარგებლიანობასა თუ უსარგებლობაზე. მხოლოდ რამდენიმე მაგალითი არის ვიტამინების დოზირების კონცეფცია, ამა თუ იმ მოლეკულის შემცველობის მქონე საკვების მიმოხილვა. დიდი განხილვა მიდის ნახშირწყლებით ღარიბი დიეტის შესახებ და რეკლამები უკეთდება ახალ პროდუქტებს, როგორიცაა ქოლესტერინის დამწევი მარგარინი, მედიით მოწოდებული ინფორმაციის მაგალითზე თქვენ შეცვალეთ კვების სტილი? რატომ კი ან არა? როგორ შეიძლება შეაფასოს ადამიანმა აღნიშნული ტიპის ინფორმაცია საკვებთან მიმართებაში მართებულია თუ არა?

42 სისხლის მიმოქცევის სისტემა და აირთა ცვლა



▲ *სურათი 42.1 ორაგულის ლაყუჩები, რომელიც სისხლსა და გარემოს შორის აირთა მიმოცვლას უზრუნველყოფს.*

ძირითადი კონცეფციები

42.1. სისხლის მიმოქცევის სისტემა ფილოგენეზს ასახავს

42.2. ძუძუმწოვრების სისხლის მიმოქცევის ორი წრე დამოკიდებულია გულის ანატომიასა და მოქმედების ციკლზე

42.3. სისხლის მიმოქცევას ფიზიკური კანონები მართავენ

42.4. სისხლი არის შემაერთებელი ქსოვილი პლაზმაში განლაგებული უჯრედებით

42.5. აირთა ცვლა განსაკუთრებულ სუნთქვით ზედაპირებზე ხორციელდება

42.6. სუნთქვის დროს ადგილი აქვს ფილტვების ვენტილაციას

42.7. სისხლის სუნთქვის პიგმენტებს აირთა დაკავშირებისა და ტრანსპორტის ფუნქცია აკისრიათ

შესავალი

ურთიერთობა გარემოსთან

გარემოსთან ენერგიისა და ნივთიერებათა ცვლა ყველა ორგანიზმს სჭირდება. აღნიშნული ცვლა საბოლოოდ უჯრედულ დონეზე ვლინდება. უჯრედები თხევად გარემოში ცოცხლობენ. მათთვის საჭირო რესურსები, როგორიცაა საკვები ნივთიერებები და ჟანგბადი, პლაზმური მემბრანის გავლით ციტოპლაზმაში ხვდება. იგივე გზით მეტაბოლიზმის ნარჩენები (მაგალითად, ნახშირორჟანგი) გარეთ გამოდის.

ერთუჯრედიან ორგანიზმებში ასეთი გაცვლა უშუალოდ გარეგან გარემოსთან მიმდინარეობს. მრავალუჯრედიანი ორგანიზმების უჯრედთა უმეტესობასთვის გარეგან გარემოსთან უშუალო მიმოცვლა შეუძლებელია. ამის გამო, ევოლუციურად ჩამოყალიბდა გადატანასა და მიმოცვლაზე სპეციალიზებული ფიზიოლოგიური სისტემები.

ორაგულის ლაყუჩები **(სურ. 42.1)** გარეგანი გარემოსთვის დიდზედაპირიან არეს წარმოადგენს. უმცირესი სისხლძარღვების (კაპილარების) ქსელები ლაყუჩების გარე ზედაპირთან ახლოს მდებარეობს. გარემომცველ წყალში გახსნილი ჟანგბადი დიფუზიით გადის ლაყუჩების მფარავ თხელ ეპითელიუმში და გადადის სისხლში. იმავდროულად, ნახშირორჟანგი გარეთ, წყალში დიფუნდირდება.

ორაგულსა და სხვა ცხოველების უმეტესობას გარემოსთან ნივთიერებათა მიმოცვლის სპეციალური სისტემები გააჩნიათ. თითქმის ყველას აქვს შინაგანი სატრანსპორტო სისტემები, რომელსაც სითხეები (სისხლი ან უჯრედშორისი სითხე) სხეულში გადააქვს **(იხ. სურ. 40.4)**.

ამ თავში შევისწავლით ცხოველთა შინაგანი ტრანსპორტის მექანიზმებს. ასევე გამოვიკვლევთ ცხოველსა და მის გარემოს შორის ქიმიური გადატანის მთავარ მაგალითს: აირთა ცვლას (ჟანგბადისა და ნახშირორჟანგის), რომელიც წარმოადგენს უჯრედული სუნთქვისა და ბიოენერგეტიკის ცენტრალურ პროცესს.

კონცეფცია 42.1

სისხლის მიმოქცევის სისტემა ფილოგენეზს ასახავს

დიფუზია დიდ მანძილზე არაეფექტური სატრანსპორტო საშუალებაა. მაგალითად, მანძილზე, რომელსაც ფარავს გლუკოზა მომნელებელი ტრაქტიდან ან ჟანგბადი ფილტვებიდან ტვინში მოსახვედრად ძუძუმწოვრებში. დიფუზია რამდენიმე მმ-ზე უფრო დიდ მანძილზე არაეფექტურია, რამდენადაც დრო, რომელიც ნივთიერებას ერთი ადგილიდან მეორეზე დიფუზიისთვის სჭირდება, დისტანციის კვადრატის პროპორციულია. მაგალითად, თუ გლუკოზის მოცემულ რაოდენობას 1წმ სჭირდება 100 მკმ მანძილის გავლისთვის, 100 წმ დასჭირდება 1მმ-სთვის და თითქმის 3სთ 1 სმ-სთვის. სისხლის მიმოქცევის სისტემა ამ პრობლემას წყვეტს, უზრუნველყოფს, რომ არც ერთ ნივთიერებას უჯრედში შესვლისთვის ან იქიდან გამოსასვლელად არ უწევს დიდ მანძილზე დიფუზია. სითხის სწრაფად გადატანით სხეულში სისხლის მიმოქცევის სისტემა ფუნქციურად აკავშირებს სხეულის თხევად გარემოს იმ ორგანოებთან, რომლებშიც ხდება აირთა ცვლა, საკვები ნივთიერებების აბსორბცია ან ნივთიერებების გამოყოფა. ძუძუმწოვრების ფილტვებში ჩასუნთქული ჰაერის ჟანგბადი თხელი ეპითელიუმის გავლით სისხლში გადადის. ნახშირორჟანგი კი საპირისპირო მიმართულებით დიფუნდირდება. გულის (როგორც ტუმბოს) მოქმედებით სხეულის ყველა ნაწილში

სწრაფად გადაადგილდება ჟანგბადით მდიდარი სისხლი. როდესაც სისხლი გადის კაპილარებში, ნივთიერებები სისხლსა და უჯრედგარე ქსოვილურ სითხეს შორის გადაიტანება.

ცხოველთა უმეტეს ჯგუფში აირთა მიმოცვლა და შინაგანი ტრანსპორტი ფუნქციურადაა დაკავშირებული. ამ თავში განვიხილავთ სისხლის მიმოქცევისა და სუნთქვის სისტემებს. ასევე აღვნიშნავთ ამ ორი ორგანოთა სისტემის როლს ჰომეოსტაზში (იხ. თავი 40). თავდაპირველად განვიხილოთ მიმოქცევის სისტემა უხერხემლოებში.

მიმოქცევა უხერხემლოებში

უხერხემლოთა სხეულის განსხვავებული ზომები და ფორმები შესაბამისობაშია მიმოქცევის სისტემის მრავალფეროვნებასთან. სხვადასხვა გარემოში არსებული განსხვავებული ბუნებრივი გადარჩევის წნევამ, უხერხემლოებში მიმოქცევის სისტემის სხვადასხვა ევოლუციური ცვლილება გამოიწვია.

ნაწლავური ღრუ

ჰიდრასა და ნაწლავღრუიანებს სხეულის სიმარტივის გამო არ სჭირდებათ ნამდვილი მიმოქცევის სისტემა. ამ ცხოველებში სხეულის კედელი, რომელიც მხოლოდ ორი უჯრედული შრისგან შედგება, ნაწლავის ღრუს შემოფარგლავს. ნაწლავის ღრუ მონელების და სხეულში ნივთიერებათა გავრცელების ფუნქციას ასრულებს (იხ. სურ. 41.13).

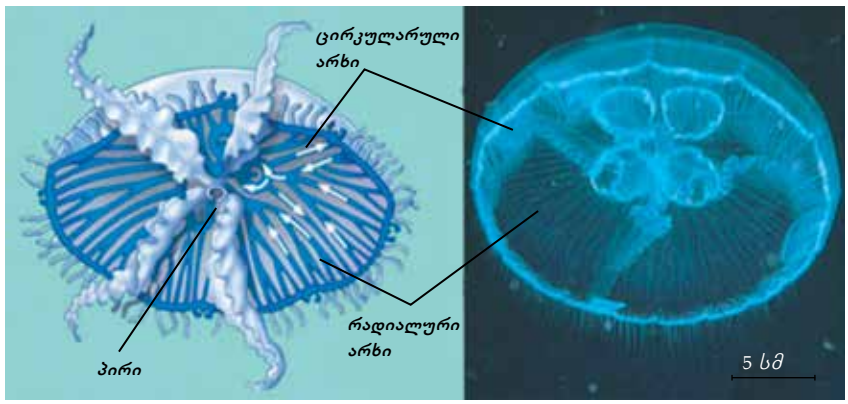
ღრუს შიგნით მყოფი სითხე გარეთ არსებულ წყალს ერთი ხვრელით უკავშირდება. ასე რომ, ქსოვილის როგორც შიდა, ასევე გარეთა შრე სითხეშია მოთავსებული. ჰიდრას ნაწლავის ღრუ ცხოველის საცეცებშიც შედის. ზოგ ნაწლავღრუიანში, მაგალითად მედუზაში, რთული ფორმის ნაწლავის ღრუს ვხვდებით (სურ. 42.2). რამდენადაც მონელება ღრუში იწყება, საკვებ ნივთიერებებთან უშუალო შეხება მხოლოდ შიდა შრის უჯრედებს აქვთ. აღნიშნულ საკვებ ნივთიერებებს გარეთა შრის მისაღწევად მცირე დისტანციაზე უწევთ დიფუნდირება.

პლანარიებს და სხვა ბრტყელი ჭიების უმეტესობას ნაწლავის ღრუ გააჩნიათ, რომელიც გარემოსთან ნივთიერებათა მიმოცვლას ერთი ხვრელით უზრუნველყოფს (იხ. სურ. 33.10). სხეულის ბრტყელი ფორმა და ორგანიზმის შიგნით ნაწლავის განშტოებები უზრუნველყოფს იმას, რომ ყველა უჯრედი თხევად გარემოშია მოთავსებული და სადიფუზიო დისტანციაც მოკლეა.

მიმოქცევის ღია და დახურული სისტემები

ცხოველებში, რომელთაც უჯრედების მრავალშრიანობა ახასიათებთ, შინაგანი ტრანსპორტისთვის ნაწლავის ღრუ საკმარისი არ არის. მათთან საკვები ნივთიერებებისა და აირთა მიმოცვლისთვის დიფუზიის მანძილი ძალიან დიდია. ასეთ ცხოველებში, ევოლუციის შედეგად, მიმოქცევის ორი ტიპის სისტემა განვითარდა: ღია და დახურული. ორივეს სამი ძირითადი კომპონენტი აქვს: მიმოქცევადი სითხე **(სისხლი)**, მილების ჯგუფი **(სისხლძარღვები)**, რომლებშიც სისხლი მოძრაობს და კუნთოვანი ტუმბო **(გული).** გულს სისხლის მიმოქცევა მოჰყავს მოქმედებაში, რისთვისაც იყენებს მეტაბოლიზმის ენერგიას. გული ქმნის სისხლის ჰიდროსტატიკურ წნევას. წნევის გრადიენტის საშუალებით სისხლი სისტემაში მოძრაობს და უკან გულში ბრუნდება. მიმოქცევის სისტემაში **სისხლის წნევა** მამოძრავებელი ძალაა.

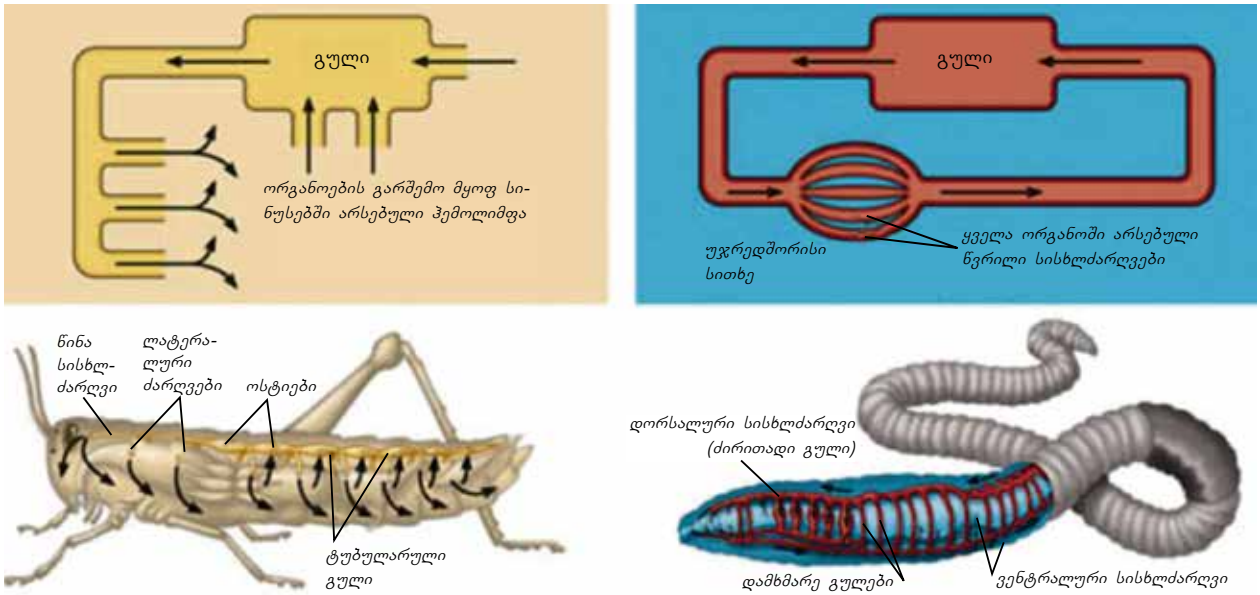
მწერებსა და სხვა ფეხსახსრიანებში, ასევე მოლუსკების უმეტესობაში სისხლი ორგანოებს უშუალოდ ერტყმის გარს და ასე იქმნება სისხლის **მიმოქცევის ღია წრე** (სურ. 42.3 ა). სისხლსა და ქსოვილურ სითხეს შორის არავითარი განსხვავება არ არსებობს და ეს ერთიანი სითხე **ჰემოლიმფად** იწოდება. ერთი ან მეტი გული ტუმბავს ჰემოლიმფას ურთიერთდაკავშირებულ სისტემაში – **სინუსებში** – ორგანოების ირგვლივ არსებულ სივრცეებში. ჰემოლიმფასა და სხეულის უჯრედებს შორის ნივთიერებათა მიმოცვლა სწორედ აქ ხდება. მწერებსა და სხვა ფეხსახსრიანებში გული დორსალურად მოთავსებული გაგრძელებული მილია. გულის შეკუმშვისას, ჰემოლიმფა ძარღვების გავლით სინუსებში გადაიტუმბება. როდესაც გული დუნდება, ჰემოლიმფა სპეციალური ფორების საშუალებით, რომელთაც ოსტიები ეწოდება, სისხლძარღვებისკენ მიიზიდება. სხეულის მოძრაობა, რომელიც სინუსების შევიწროებას იწვევს ჰემოლიმფის მოძრაობას უწყობს ხელს.



▲ *სურათი 42.2* ***ნაწლავღრუიანების (აურელიას) შინაგანი ტრანსპორტი.*** *ამ სურათზე ცხოველი ქვედა მხრიდან (ორალური ზედაპირიდან) ჩანს. პირი დაკავშირებულია ნაწლავის ღრუსთან, რომელიც ტოტებს წარმოქმნის. არხის ამომფენი წამწამოვანი უჯრედები სითხის ცირკულირებას ისრებით მინიშნებული მიმართულებით იწვევს.*

მიმოქცევის დახურულ სისტემაში სისხლი ძარღვებშია მოთავსებული და ქსოვილური სითხისგან განსხვავდება (სურ. 42.3 ბ). ერთი ან მეტი გული სისხლს ტუმბავს დიდ ძარღვებში, რომლებიც უფრო პატარა ძარღვებად იტოტება და ორგანოებში გადის. აქ ნივთიერებები დიფუზიის გზით მიმოიცვლება სისხლსა და ქსოვილურ სითხეს შორის, რომლებშიც უჯრედებია მოთავსებული. ჭიაყელებს, რვაფეხებსა და ყველა ხერხემლიანს სისხლის დახურული მიმოქცევის სისტემა აქვთ.

ის ფაქტი, რომ ღია და დახურული სისხლის მიმოქცევის სისტემა ფართოდ არის გავრცელებული ცხოველთა სამყაროში, იმაზე მიუთითებს, რომ ორივე მათგანს გარკვეული უპირატესობები აქვს. მაგალითად, ღია მიმოქცევის დროს უფრო დაბალი ჰიდროსტატიკური წნევა ენერგიის ნაკლებ ხარჯვასთან არის დაკავშირებული. უფრო მეტიც, რამდენადაც ამ შემთხვევაში ძარღვების ფართო სისტემა



(ა) მიმოქცევის ღია სისტემა. *სისხლის მიმოქცევის ღია სისტემაში, მაგალითად როგორიც ჭრიჭინაში გვხვდება, ქსოვილური სითხე და სისხლი ერთი და იგივეა. ამ სითხეს ჰემოლიმფას უწოდებენ. გული ძარღვების გავლით სისხლს სინუსებში ტუმბავს, სადაც ჰემოლიმფასა და უჯრედებს შორის ნივთიერებათა ცვლა მიმდინარეობს. ჰემოლიმფა ოსტიების საშუალებით გულს უბრუნდება, რომელსაც სარქველები გააჩნია. აღნიშნული სარქველები გულის შეკუმშვისას იხურება.*

(ბ) სისხლის მიმოქცევის დახურული წრე. *სისხლის მიმოქცევის დახურულ წრეში სისხლის მოძრაობა მთლიანად ძარღვებში მიმდინარეობს და გამოყოფილია ქსოვილური სითხისგან. ნივთიერებათა ცვლა ხდება სისხლსა და ქსოვილურ სითხეს და ქსოვილურ სითხესა და უჯრედებს შორის. ჭიაყელაში სამი მთავარი სისხლძარღვი უფრო პატარა ძარღვებად იტოტება, რომლებიც სხვადასხვა ორგანოს სისხლით ამარაგებს. დორსალური სისხლძარღვი ფუნქციონირებს როგორც მთავარი გული და პერისტალტიკით სისხლს წინა მიმართულებით ტუმბავს. ჭიაყელას წინა ბოლოსთან ახლოს, სისხლძარღვთა ხუთი წყვილი გარს ეკვრის მომწელებელ არხს და მოქმედებს როგორც დამხმარე გული, რომელიც სისხლს ვენტრალური მიმართულებით აგზავნის.*

▲ *სურათი 42.3* ***მიმოქცევის ღია და დახურული სისტემები.***

არ არსებობს, ღია სისტემების ჩამოყალიბებასა და შენახვისთვის ნაკლები ენერგია არის საჭირო. ზოგ უხერხემლოში ღია მიმოქცევის წრე სხვა ფუნქციებსაც ემსახურება, მაგალითად, მოლუსკებში და წყლის ფეხსახსრიანებში ღია მიმოქცევის სისტემა მუშაობს როგორც სხეულის საყრდენი ჰიდროსტატიკური ჩონჩხი.

რა უპირატესობებია დაკავშირებული მიმოქცევის დახურულ სისტემასთან? დახურული სისტემები, მათში არსებული მაღალი წნევით, უფრო ეფექტურია ტრანსპორტირების თვალსაზრისით. ეს მნიშვნელოვანია დიდ მრავალუჯრედიან ორგანიზმებში მეტაბოლური მოთხოვნილებების დასაკმაყოფილებლად. მაგალითად, მოლუსკებში მხოლოდ დიდი ზომის რვაფეხებს და კალმარს აქვთ დახურული სისტემა. თუმცა, ყველა ფეხსახსრიანს ღია სისტემა აქვს, დიდი ზომის კიბოსნაირებს, როგორებიცაა ლობსტერები და კიბორჩხალები, უფრო უკეთ განვითარებული არტერიები, ვენები და დამატებითი ტუმბო ორგანოები გააჩნიათ, რაც სისხლის წნევის შენარჩუნებას ეხმარება. სისხლის დახურული მიმოქცევის სისტემა ყველაზე მაღალგანვითარებულია ხერხემლიანებში.

ხერხემლიანთა სისხლის მიმოქცევის სისტემის მიმოხილვა

ადამიანსა და სხვა ხერხემლიანებს სისხლის მიმოქცევის დახურული სისტემა აქვთ, რომელსაც ხშირად **გულსისხლძარღვთა** სისტემას უწოდებენ. ჩვეულებრივ, ხერხემლიანთა გულს ერთი ან ორი წინაგული და ერთი ან ორი პარკუჭი აქვს. პარკუჭები არის საკნები, საიდანაც სისხლი გულიდან გარეთ გამოიტუმბება.

არტერიები, ვენები და **კაპილარები** სამი ძირითადი ტიპის სისხლძარღვია, რომლის ჯამური სიგრძე ადამიანის სხეულში დაახლოებით 100,000 კმ-ია. არტერიებს სისხლი გულიდან გარეთ გამოაქვთ. ორგანოების შიგნით არტერიები კაპილარებად და მცირე ზომის არტერიოლებად იტოტება. არტერიოლები მცირე ძარღვებია, რომლებსაც სისხლი კაპილარებისკენ მიაქვთ.

კაპილარები ძალიან თხელი კედლის მქონე მიკროსკოპული ძარღვებია. ამ ძარღვების ქსელი, რომელსაც **კაპილარულ კონას** უწოდებენ, ყველა ქსოვილში შედის. კაპილარების თხელი კედლის გავლით ნივთიერებები, მათ შორის გახსნილი აირები, დიფუზიის გზით სისხლსა და ქსოვილურ სითხეს შორის მიმოიცვლება.

კაპილარები ბოლოში **ვენულებად** ერთიანდებიან, რომლებიც, თავის მხრივ, ვენებში გადადის. ზოგადად რომ ვთქვათ, ვენები სისხლს გულში აბრუნებენ. ყურადღება მიაქციეთ, რომ არტერიები და ვენები განსხვავდებიან მათში სისხლის მიმოქცევის მიმართულებით, და არა მათში მყოფი სისხლის მახასიათებლებით. ყველა არტერიას სისხლი გულიდან კაპილარებისკენ მიაქვს, ხოლო ვენებს კი კაპილარებიდან გულისკენ. მნიშვნელოვანი გამონაკლისი ღვიძლის კარის ვენაა, რომელსაც სისხლი მომწელებელი სისტემის კაპილარების კონიდან ღვიძლის კაპილარულ კონაში მიაქვს. ღვიძლიდან გამომავალი სისხლი ღვიძლის ვენაში შედის, რომელსაც სისხლი გულისკენ მიაქვს.

სხვადასხვა ხერხემლიანის ტაქსონომიური ერთეულების გულსისხლძარღვთა სისტემა ამ ზოგადი სქემის ვარიაციაა, რომელიც ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად ჩამოყალიბდა. მეტაბოლიზმის სიჩქარე (იხ. თავი 40) გულსისხლძარღვთა სისტემის განვითარებაში მნიშვნელოვანი ფაქტორია. მაღალი მეტაბოლური სიჩქარის მქონე ცხოველებს, როგორც წესი, სისხლის მიმოქცევის უფრო რთული სისტემა და უფრო ძლიერი გული აქვთ, ვიდრე დაბალი მეტაბოლური სიჩქარის ცხოველებს.

ამის მსგავსად, ცხოველში სისხლძარღვების სირთულე და რაოდენობა ამა თუ იმ ორგანოში ორგანოს მეტაბოლური მოთხოვნილების შესაბამისია. სავარაუდოდ, ყველაზე მნიშვნელოვანი განსხვავებები გულსისხლძარღვთა ადაპტაციაში დაკავშირებულია ხმელეთის ცხოველების ფილტვებით და წყლის ცხოველების ლაყუჩებით სუნთქვასთან.

თევზები

თევზების გულს ორი საკანი, ერთი წინაგული და ერთი პარკუჭი აქვს (სურ. 42.4). პარკუჭიდან გადმოტუმბული სისხლი ჯერ ლაყუჩებისკენ მიდის **(ლაყუჩების მიმოქცევა)**, სადაც ის კაპილარების კედლის გავლით იღებს ჟანგბადს და გამოყოფს ნახშირორჟანგს. ლაყუჩების კაპილარები ერთიანდება ძარღვებში, რომლებსაც ჟანგბადით მდიდარი სისხლი სხეულის სხვა ნაწილების კაპილარულ კონებში მიაქვს **(სისტემური მიმოქცევა)**. ამის შემდეგ სისხლი ვენების საშუალებით წინაგულში ბრუნდება. ყურადღება მიაქციეთ, რომ თევზებში სისხლმა ყოველი ციკლის დროს ორი კაპილარული კონა უნდა გაიაროს. როდესაც სისხლი კაპილარულ კონებში მიედინება სისხლის წნევა – სისხლის მამოძრავებელი ძალა – მნიშვნელოვნად ეცემა (მიზეზს მალე ავხსნით). ამის გამო, ჟანგბადით მდიდარი სისხლი ლაყუჩებიდან სისტემურ მიმოქცევაში საკმაოდ ნელა გადადის (თუმცა პროცესს ცურვისას სხეულის მოძრაობები ეხმარება). ეს გავლენას ახდენს ქსოვილებისთვის ჟანგბადის მიწოდებაზე და, აქედან გამომდინარე, თევზების მაქსიმალურ აერობულ მეტაბოლურ სიჩქარეზე.

ამფიბიები

ბაყაყსა და სხვა ამფიბიებს სამსაკნიანი გული აქვთ ორი წინაგულითა და ერთი პარკუჭით (იხ. სურ. 42.4). პარკუჭი ტუმბავს სისხლს არტერიაში, რომელიც გამოსულ სისხლს **პულმოკუტანურ** და **სისტემურ** წრეებში ანაწილებს. პულმოკუტანური წრე მიდის აირთა მიმოცვლის ორგანოების (ფილტვები და კანი) კაპილარებისკენ, სადაც სისხლი, გულის მარცხენა წინაგულში დაბრუნებამდე მდიდრდება ჟანგბადით და გამოყოფს ნახშირორჟანგს. ჟანგბადით მდიდარი დაბრუნებული სისხლის უმეტესი წილი სისტემურ მიმოქცევაში გადაიტუმბება, რომელიც ყველა ორგანოს ამარაგებს და მერე ჟანგბადით ღარიბ სისხლს ვენების საშუალებით მარჯვენა წინაგულს უბრუნებს. ბაყაყის პარკუჭში ადგილი აქვს ფილტვებიდან და კანიდან მოტანილი ჟანგბადით მდიდარი სისხლისა და სხეულის დარჩენილი ნაწილიდან მოტანილი ჟანგბადით ღარიბი სისხლის ნაწილობრივ შერევას. პარკუჭის შიგნით მყოფი ძგიდე მარცხენა პარკუჭის ჟანგბადით მდიდარ სისხლს სისტემურ მიმოქცევაში მიმართავს და ჟანგბადით ღარიბი სისხლის უმეტესობას კი მარჯვენა პარკუჭიდან პულმოკუტანურ მიმოქცევაში უშვებს.

სისხლის ამ მიმოქცევას ორმაგ მიმოქცევას უწოდებენ. ის უზრუნველყოფს სისხლის ძლიერ ნაკადს ტვინისკენ, კუნთებისკენ და სხვა ორგანოებისკენ, რადგანაც სისხლი მეორედ გადაიტუმბება მას შემდეგ, რაც ფილტვებისა და კანის კაპილარულ კონაში წნევას კარგავს. ეს მნიშვნელოვნად განსხვავდება თევზების სისხლის მიმოქცევისგან, სადაც სისხლი სუნთქვის ორგანოდან (ლაყუჩებიდან) შემცირებული წნევით სხვა ორგანოებისკენ უშუალოდ მიემართება.

ქვეწარმავლები

ქვეწარმავლებს სისხლის მიმოქცევის ორი წრე აქვთ: **პულმონალური წრე** (ფილტვები) და სისტემური წრე (იხ. სურ. 42.4). კუებს, გველებსა და ხვლიკებს სამსაკნიანი გული აქვთ, პარკუჭი ნაწილობრივ ძგიდით არის გაყოფილი, რომელიც ამფიბიებთან შედარებით ჟანგბადით მდიდარი და ღარიბი სისხლის კიდევ უფრო მცირედ შერევას იწვევს. ნიანგისნაირებში ძგიდე პარკუჭს მთლიანად ყოფს მარჯვენა და მარცხენა ნაწილებად. ყველა რეპტილიას ორი არტერია აქვს, რომელიც გულიდან სისტემურ მიმოქცევაში გადადის და გააჩნია არტერიის სარქველები, რომლებიც საშუალებას აძლევს პულმონარული მიმოქცევიდან მოსული სისხლი სისტემური მიმოქცევისკენ მიმართოს.

ძუძუმწოვრები და ფრინველები

ყველა ძუძუმწოვარსა და ფრინველს მთლიანად მარჯვენა და მარცხენა ნაწილებად გაყოფილი პარკუჭი აქვს (იხ. სურ. 42.4). გულის მარცხენა ნაწილი იღებს და ტუმბავს მხოლოდ ჟანგბადით მდიდარ სისხლს, მარჯვენა ნაწილი კი იღებს და ტუმბავს ჟანგბადით ღარიბს. ჟანგბადის მიწოდება გაძლიერებულია, რადგან არ ხდება ჟანგბადით მდიდარი და ღარიბი სისხლის შერევა. ამასთანავე, გააჩნიათ სისხლის მიმოქცევის ორი წრე, რის შედეგად სისხლი ფილტვების კაპილარების მოვლის შემდეგ სისტემურ მიმოქცევაში აღიდგენს მაღალ წნევას.

ძუძუმწოვრებისა და ფრინველებისთვის დამახასიათებელი სიცოცხლის ენდოთერმული ფორმის ჩამოყალიბებისათვის ძლიერი ოთხსაკნიანი გული მნიშვნელოვანი ადაპტაცია არის. ენდოთერმები დაახლოებით ათჯერ უფრო მეტ ენერგიას იყენებენ, ვიდრე შესაბამისი ზომის ექტოთერმული ცხოველები. ამის გამო, მათ სისხლის მიმოქცევის სისტემას ქსოვილებთან ათჯერ უფრო მეტი საწვავისა და ჟანგბადის გადატანა (და ათჯერ უფრო მეტი ნახშირორჟანგის გამოტანა) ესაჭიროება. ნივთიერებათა ასეთი დიდი მოძრაობა მიიღწევა გაყოფილი სისტემური და პულმონარული წრეებისა და ძლიერი დიდი გულის ხარჯზე, რომელიც სისხლის საჭირო რაოდენობას ტუმბავს. როგორც 25-ე თავში განვიხილეთ, ძუძუმწოვრები და ფრინველები (რომლებიც რეპტილიების სხვადასხვა წინაპრისგან წარმოიშვნენ) და მათი ოთხსაკნიანი გული დამოუკიდებლად განვითარდა – ეს კონვერგენციული ევოლუციის მაგალითია.

სურათი **42.4**

კვლევის მეთოდი: ხერხემლიანთა სისხლის მიმოქცევის სისტემის კვლევა

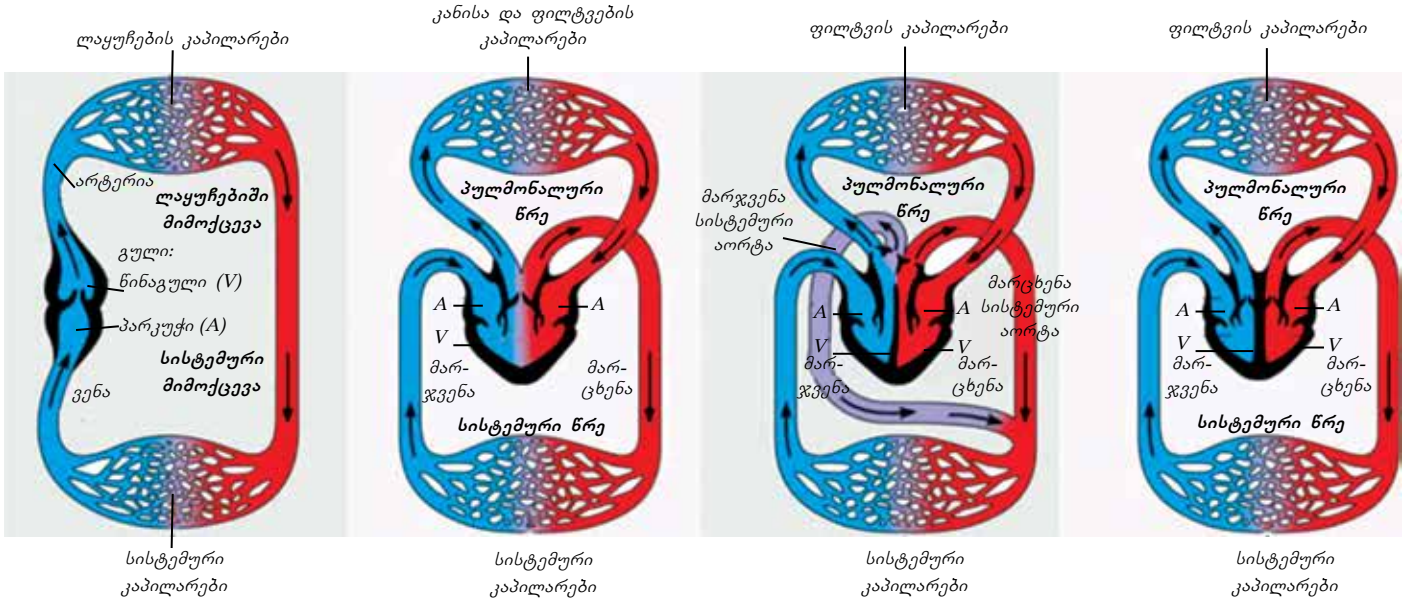








თევზები	ამფიბიები	რეპტილიები (ფრინველების გარდა)	ძუძუმწოვრები და ფრინველები
თევზებს აქვთ ორსაკნიანი გული და სისხლის მიმოქცევის ერთი წრე.	*ამფიბიებს სამსაკნიანი გული და სისხლის მიმოქცევის ორი წრე (პულმონალური და სისტემური) აქვთ. ერთ პარკუჭში ადგილი აქვს ჟანგბადით მდიდარი და ჟანგბადით ღარიბი სისხლის ნაწილობრივ შერევას.*	*ხვლიკებს, გველებს და კუს სამსაკნიანი გული და სისხლის მიმოქცევის ორი წრე აქვთ. ასე თუ ისე, ძგიდე პარკუჭს ნაწილობრივ ყოფს და ჟანგბადით მდიდარი და ჟანგბადით ღარიბი სისხლის შერევას ამცირებს.*	*ძუძუმწოვრებსა და ფრინველებს ოთხსაკნიანი გული აქვთ, საკნები ჟანგბადით მდიდარ და ღარიბ სისხლს ერთმანეთისგან მთლიანად გამოყოფს. (ფრინველებში გულთან ახლოს მყოფი მთავარი სისხლძარღვები ოდნავ განსხვავებულია, მაგრამ სისხლის მიმოქცევის ორი წრის სისტემა ფრინველებშიც ისეთივეა, როგორიც აქ არის წარმოდგენილი).*



სისტემური წრე, ფილტვების გარდა, სხეულის ყველა ორგანოს მოიცავს. მხედველობაში მიიღეთ, რომ სურათები ისეა წარმოდგენილი თითქოს ცხოველი თქვენთან სახით იდგეს, ანუ მარჯვენა მხარეს გულის მარცხენა ნაწილია და პირიქით.

კონცეფცია ტესტი 42.1

1. რა ფუნდამენტური ფიზიკური აუცილებლობებია დიდი ზომის ორგანიზმების სისხლის მიმოქცევის სიტემაში?
2. რა არის სისხლის დახურული მიმოქცევის სიტემის უპირატესობა და ნაკლი?
3. რა ორი ფიზიოლოგიური უპირატესობა აქვს გამოცალკევებულ სუნთქვით (პულმოკუტანურ ან პულმონარულ) და სისტემურ წრეებს სისხლის მიმოქცევის ერთ წრესთან შედარებით, რომელიც თევზებში გვხვდება, და რომელშიც ლაყუჩისა და სისტემური ცირკულაცია ერთიანია.

შემოთავაზებული პასუხებისთვის იხილეთ დანართი A.

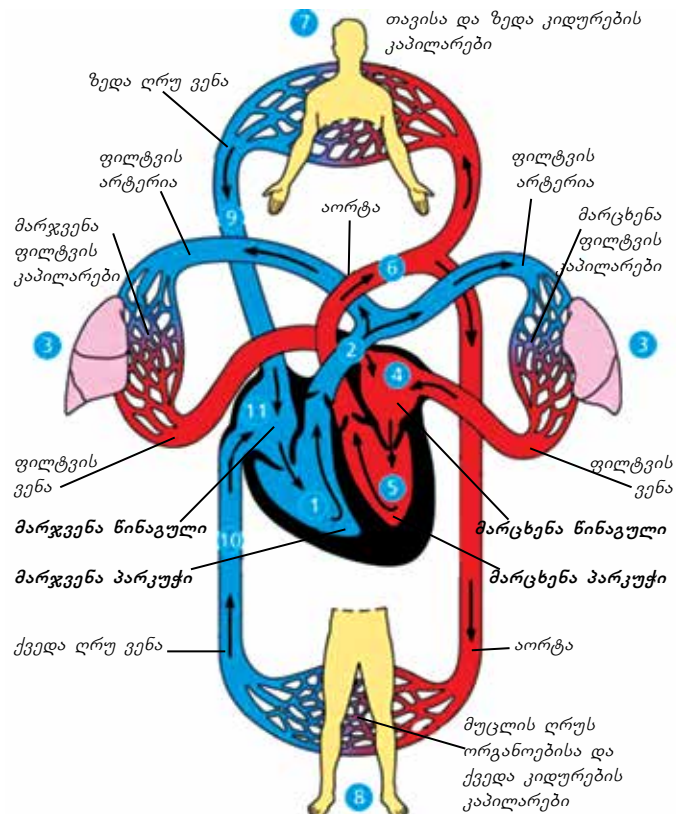
კონცეფცია 42.2

ძუძუმწოვრების სისხლის მიმოქცევის ორი წრე დამოკიდებულია ანატომიასა და გულის მოქმედების ციკლზე

რამდენადაც გულის დაავადება ასეთი მნიშვნელოვანი და ფართოდ გავრცელებულია ადამიანთა პოპულაციებში, მეცნიერებს ადამიანის სისხლის მიმოქცევის სისტემა ყველა სხვა სისტემებთან შედარებით უფრო დაწვრილებით აქვთ შესწავლილი. მისი სტრუქტურა და ფუნქცია შეიძლება გამოყენებული იყოს ძუძუმწოვართა სისხლის მიმოქცევის სისტემის ზოგად მოდელად.

ძუძუმწოვართა სისხლის მიმოქცევა: გზა

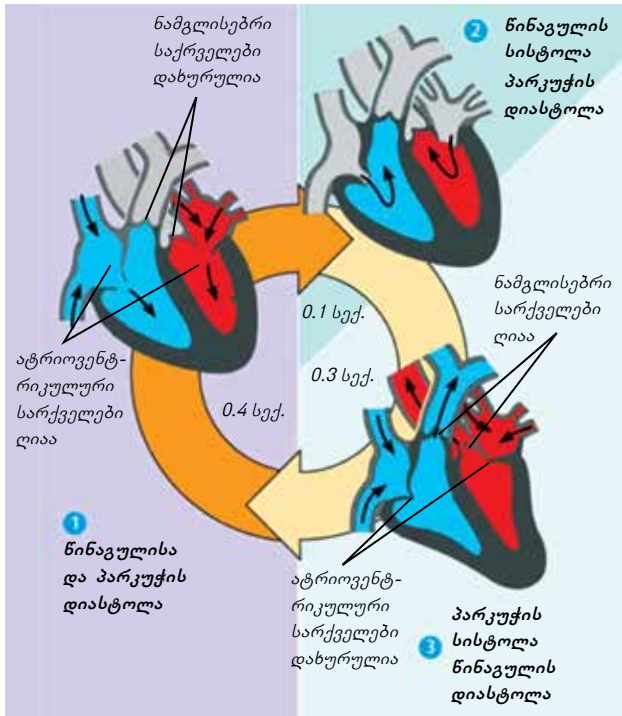
როდესაც წაიკითხავთ ძუძუმწოვართა გულსისხლძარღვთა სისტემის დეტალურ მიმოხილვას, იხილეთ სურათი 42.5, რომელსაც ტექსტში შემოხაზული ნომრებისთვის შესაბამისი ნაწილები აქვს მონიშნული ნომრებით. ჩვენს მოგზაურობას ვიწყებთ პულმონარული (ფილტვის) წრით, (1) მარჯვენა პარკუჭი გადატუმბავს სისხლს ფილტვებისკენ (2) პულმონარული არტერიის საშუალებით. როდესაც სისხლი გაივლის მარჯვენა და მარცხენა ფილტვის (3) კაპილარულ კონებს, ის იტვირთება ჟანგბადით და იცილებს ნახშირორჟანგს. ჟანგბადით მდიდარი სისხლი ბრუნდება ფილტვებიდან პულმონარული ვენის გავლით მარცხენა წინაგულში. შემდგომში, როდესაც პარკუჭი იხსნება და წინაგული იკუმშება, ჟანგბადით მდიდარი სისხლი მარცხენა წინაგულიდან (5) მარცხენა პარკუჭში მიედინება. მარცხენა პარკუჭი ტუმბავს ჟანგბადით მდიდარ სისხლს სხეულის ქსოვილებისკენ სისტემური წრით. სისხლი მარცხენა პარკუჭს აორტით (6) ტოვებს. აორტას სისხლი არტერიებისკენ გადააქვს. არტერიების საშუალებით სისხლი სხეულის შიგნით ნაწილდება. აორტის პირველი ტოტები კორონალური არტერიებია (სურათზე არ არის ნაჩვენები), რომელთა საშუალებითაც გულის კუნთი სისხლით მარაგდება, მერე გამოდის ტოტები, რომლებსაც სისხლი (8) თავისა და მკლავებისკენ (ზედა კიდურებისკენ) მიაქვს. ძუძუმწოვრის აორტა უკანა მიმართულებით გრძელდება და ფეხებისა და მუცლის ღრუს ორგანოების არტერიოლებსა და კაპილარულ კონებს სისხლით ამარაგებს. კაპილარებში ჟანგბადი და ნახშირორჟანგი კონცენტრაციული გრადიენტის მიმართულებით მოძრაობს. კერძოდ, ჟანგბადი გადადის სისხლიდან ქსოვილებში, ხოლო უჯრედის სუნთქვისას წარმოქმნილი ნახშირორჟანგი კი – სისხლში. კაპილარები ერთდება და ვენულებს ქმნის, რომელთაც სისხლი ვენებისკენ მიაქვს. თავისა და წინა კიდურების არედან ჟანგბადით ღარიბი სისხლი ერთიანდება დიდ ვენაში, (9) რომელსაც წინა (ან ზედა) ღრუ ვენას უწოდებენ. მეორე დიდი ვენა, რომელსაც უკანა (ან ქვედა) ღრუ ვენა ჰქვია, სისხლს სხეულის ქვედა ნაწილიდან და ქვედა კიდურებიდან იღებს. ორ ღრუ ვენას სისხლი მარჯვენა წინაგულში (11) მიაქვს, საიდანაც ჟანგბადით ღარიბი სისხლი მარჯვენა პარკუჭში გადადის.



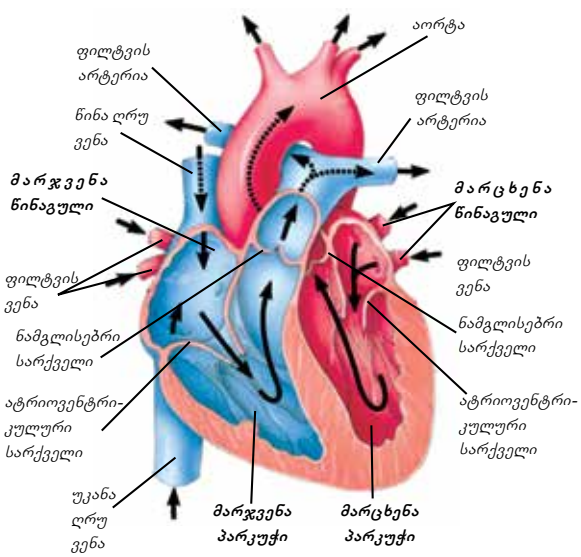
▲ *სურათი 42.5* ***ძუძუმწოვართა კარდიოვასკულარული სისტემის მიმოხილვა.*** *გაითვალისწინეთ, რომ სისხლის მიმოქცევის ორი წრე მუშაობს ერთდროულად და არა სერიულად, როგორც ამ სურათზეა დანომრილი. ორი პარკუჭი თითქმის უნისონში ტუმბავს სისხლს, სისხლის ნაწილი პულმონარულ წრეში მიდის, ხოლო დარჩენილი ნაწილი კი სისტემურში.*

ძუძუმწოვართა გული: დაწვრილებითი მიმოხილვა

ძუძუმწოვართა გულის დაწვრილებითი მიმოხილვა (ადამიანის გულის მაგალითზე) საშუალებას გვაძლევს, გავიგოთ, თუ როგორ მუშაობს სისხლის მიმოქცევის ორი წრე **(სურ. 42.6)**. მკერდის ძვლის ქვეშ მოთავსებული გული დაახლოებით შეკრული მუჭის ზომისაა და ძირითადად გულის კუნთისგან შედგება **(იხ. სურ. 40.5)**. ორ წინაგულს შედარებით თხელი კედელი აქვს და გულში დაბრუნებული სისხლისთვის შემგროვებელ საკანს წარმოადგენს. პარკუჭების მოდუნებისას ამ სისხლის უმეტესობა მათში ჩაედინება. პარკუჭის სისხლით ავსება სრულდება წინაგულების შეკუმშვისას. პარკუჭებს უფრო სქელი კედლები აქვთ და უფრო ძლიერად იკუმშებიან ვიდრე წინაგულები – განსაკუთრებით კი მარცხენა პარკუჭი, რომელიც სისტემური წრის საშუალებით სისხლს ყველა ორგანოსკენ ტუმბავს. გული რიტმული ციკლით იკუმშება და დუნდება. როდესაც ის იკუმშება, სისხლს ტუმბავს, ხოლო როდესაც დუნდება, მისი საკნები სისხლით ივსება. გულის ციკლი მოიცავს გადატუმბვისა და ავსების ერთ სრულ თანმიმდევრობას. შეკუმშვის ფაზას სისტოლას უწოდებენ, ხოლო მოდუნებისას კი – დიასტოლას **(სურ. 42.7)**. სისხლის მოცულობას, რომელიც ერთ წუთში მარცხენა პარკუჭის საშუალებით ამოიტუმბება, გულის გამოსავალს უწოდებენ. გულის გამოსავალი ორ ფაქტორზეა დამოკიდებული: გულის შეკუმშვის სიხშირეზე (შეკუმშვების რაოდენობაზე ერთ წუთში) და ამოტუმბვის მოცულობაზე, ანუ სისხლის რაოდენობაზე, რომელიც ყოველ შეკუმშვაზე მარცხენა პარკუჭიდან ამოიტუმბება. საშუალოდ ამოტუმბვის მოცულობა ადამიანებში 75 მილილიტრია. ასეთი ამოტუმბვის მოცულობის მქონე ადამიანს, რომლის გულის ცემის სიხშირეა წუთში 70, გულის გამოსავალი 5.25 ლ/წთ აქვს, რაც მთელი სხეულის სისხლის მოცულობას უდრის. გულის გამოსავალი მძიმე ფიზიკური ვარჯიშისას შეიძლება ხუთჯერ გაიზარდოს. გულის ოთხი სარქველი, რომლებიც შემაერთებელი ქსოვილისგან შედგება, სისხლის უკან დინებას უშლის ხელს და სწორი მიმართულებით დინებას უზრუნველყოფს **(სურ. 42.6)**. ყოველ წინაგულსა და პარკუჭს შორის ატრიოვენტრიკულური (ავ) სარქველია. ავ სარქველები პარკუჭის კედელთან დაკავშირებულია ძლიერი ძაფებით, რაც მათ უკანა მიმართულებით გაღებას უშლის ხელს. პარკუჭების ძლიერი შეკუმშვით განვითარებული წნევა კეტავს ავ სარქველებს, რაც უკან, წინაგულში სისხლის დაბრუნებას უშლის ხელს. ნამგლისებრი სარქველები მოთავსებულია გულის ორ გასასვლელთან: სადაც აორტა ტოვებს მარცხენა პარკუჭს და ფილტვის არტერია – მარჯვენა პარკუჭს. ეს სარქველები პარკუჭების შეკუმშვისას განვითარებული წნევით იხსნება. პარკუჭების მოდუნებისას სისხლი უკან, გულისკენ იწყებს დინებას და ნამგლისებრი სარქველები იხურება, რაც პარკუჭში სისხლის დაბრუნებას უშლის ხელს. არტერიების ელასტიური კედლები მათში გულიდან სისხლის გადასვლისას იჭიმება. პულსი – არტერიების რიტმული რხევით წარმოიშობა, რომელსაც პარკუჭის ძლიერი შეკუმშვისას არტერიებში სისხლის



▲ *სურათი 42.7* **გულის ციკლი.** *ზრდასრული ადამინისთვის დასვენებულ მდგომარეობაში პულსი გულის 75 ცემაა ერთ წუთში. გულის ერთი სრული ციკლი მოიცავს 0.8 წმ-ს. 1. მოდუნების ფაზაში (წინა გული და პარკუჭი დიასტოლის მდგომარეობაშია), დიდი ვენებიდან მოსული სისხლი შედის წინაგულსა და პარკუჭში. 2. წინაგულის ხანმოკლე შეკუმშვა აიძულებს მთელ დარჩენილ სისხლს პარკუჭში გადავიდეს. 3. ციკლის დარჩენილ ნაწილში პარკუჭის სისტოლა სისხლს არტერიებში გადაისვრის. გაითვალისწინეთ, რომ დროის შვიდი მერვედი, გულის ციკლის 0.1 წმ წინაგულები მოდუნებულია და ვენებიდან მოტანილი სისხლით ივსება.*



▲ *სურათი 42.6* **ძუძუმწოვართა გული: დაწვრილებითი მიმოხილვა.** *მიაქციეთ ყურადღება სარქველებს, (რომლებიც გულში სისხლის უკან დინებას უშლან ხელს) და საკნების კედლის შეფარდებით სისქეს.*

გადასროლა იწვევს. პულსის გაზომვით შესაძლოა გულის რიტმის განსაზღვრა. სტეტოსკოპით მოსმენილი გულის ბგერები სარქველების დახურვით წარმოიშობა. (ადამიანს ამ ხმის გაგონება სტეტოსკოპის გარეშეც შეუძლია, თუკი ის მეგობრის მკერდს მაგრად მიეხუტება). ხმა ასე ისმის „დაგ-დუგ, დაგ-დუგ, დაგ-დუგ“. პირველი „დაგ“ სისხლის ავ სარქველებთან შეჯახებით წარმოიშობა, მეორე „დუგ“ კი – სისხლის შეჯახებით ნამლისებრ სარქველთან. ერთი ან რამდენიმე სარქველის დეფექტი გულის შუილს იწვევს, რაც შეიძლება ყურადღებით მოსმენით გავიგონოთ, როდესაც სისხლი სარქველის გავლით უკან ბრუნდება. ზოგი ადამიანი გულის შუილებით იბადება, სხვებში კი სარქველები შეიძლება ინფექციით (მაგალითად, რევმატული ცხელებით) დაზიანდეს. თუმცა, გულის შუილების უმეტესობა სისხლის დინებას იმდენად ძლიერად არ ამცირებს, რომ ქირურგიული ჩარევის აუცილებლობა იყოს.

გულის რიტმული შეკუმშვის შენარჩუნება

სხეულის ორგანოებთან ჟანგბადის დროული მიწოდება კრიტიკულია. მაგალითად, ტვინის უჯრედები ჟანგბადის წყაროს გადაკეტვისას რამდენიმე წუთში კვდებიან. ასე რომ, გულის ფუნქციის შენარჩუნება გადარჩენისთვის მნიშვნელოვანია. გულის მოქმედების მარეგულირებელი რამდენიმე მექანიზმი არსებობს.

გულის ზოგი კუნთოვანი უჯრედი თვითაგზნების უნარით ხასიათდება, რაც ნიშნავს, რომ მაშინაც კი, როდესაც ისინი გულიდან მოცილდება და ქსოვილის კულტურაში გადაიტანება ნერვული სისტემიდან მოსული სიგნალების გარეშე, ინარჩუნებს შეკუმშვის უნარს. ყველა ამ უჯრედს შეკუმშვის საკუთარი რიტმი აქვს. როგორ ხდება ინტაქტურ გულში მათი შეკუმშვების რეგულაცია? გულის უბანი, რომელსაც სინოატრიალურ კვანძს (სა) ან პეისმეიკერს უწოდებენ, კუნთოვანი უჯრედების შეკუმშვის სიხშირეს განსაზღვრავს. სა კვანძი შედგება განსაკუთრებული კუნთოვანი უჯრედებისგან. იგი მარჯვენა პარკუჭის კედელშია მოთავსებული, იმ ადგილთან ახლოს, სადაც ზედა ღრუ ვენა გულში შედის. რადგან ადამიანის (და სხვა ხერხემლიანების) გულის პეისმეიკერი განსაკუთრებული კუნთოვანი ქსოვილისგან შედგება და საკუთრივ გულშია მოთავსებული, ხერხემლიანთა გულს მიოგენურ გულს უწოდებენ. ამისგან განსხვავებით, ფეხსახსრიანების გულში პეისმეიკერული რიტმი შემოდის მოტორული ნერვებით. აღნიშნულ გულს ნეიროგენურ გულს უწოდებენ.

სა კვანძის მიერ წარმოქმნილი ნერვული იმპულსები ძალიან ჰგავს ნერვული უჯრედების მიერ წარმოქმნილ იმპულსებს. რამდენადაც გულის კუნთოვანი უჯრედები ელექტრულად ურთიერთდაკავშირებულია (მეზობელ უჯრედებს შორის არსებული განსაკუთრებული დისკებით) სა კვანძიდან იმპულსები წინაგულის კედელში სწრაფად ვრცელდება და ორივე წინაგულის უნისონში შეკუმშვას განაპირობებს **(სურ. 42.8)**. იმპულსები ასევე გადაეცემა გადამრთველ წერტილში განსაკუთრებულ კუნთოვან ქსოვილს, ატრიოვენტრიკულურ (ავ) კვანძს, რომელიც მარჯვენა წინაგულსა და პარკუჭს შორის კედელშია მოთავსებული. აქ იმპულსები პარკუჭის კედელში გადასვლამდე დაახლოებით 0.1 წმ ყოვნდება. დაყოვნება უზრუნველყოფს იმას, რომ წინაგულები პარკუჭების შეკუმშვამდე სრულიად დაიცალოს. სპეციალური კუნთოვანი ბოჭკოები, რომელთა კუნთოვან განტოტვას პურკინიეს ბოჭკოებს უწოდებენ, სიგნალს პარკუჭის კედლებში გულის წვერისკენ ატარებენ.

იმპულსები, რომლებიც გულის კუნთში მოგზაურობს, ელექტრულ დენს წარმოქმნის. ეს დენი სხეულის სითხეებით კანისკენ გადაიტანება და ელექტროკარდიოგრამის (ეკგ) სახით აღირიცხება.

სა კვანძი მთელი გულის რიტმს განსაზღვრავს, მაგრამ იგი რამდენიმე ფიზიოლოგიური ფაქტორის ზეგავლენის ქვეშ იმყოფება. ნერვების ორი ჯგუფი გავლენას ახდენს გულისცემის სიხშირეზე, ერთი აჩქარებს პეისმეიკერს, მეორე კი – ანელებს. გულის სიხშირე რეგულირდება ამ ნერვების ურთიერთსაწინააღმდეგო მოქმედებით. პეისმეიკერზე გავლენას ჰორმონებიც ახდენენ, რომლებიც სისხლში ჯირკვლებიდან გამოიყოფა. მაგალითად, თირკმელზედა ჯირკვლის ჰორმონი ეპინეფრინი ზრდის გულისცემის სიხშირეს (იხ. თავი 45). სხეულის ტემპერატურა მეორე ფაქტორია, რომელსაც პეისმეიკერზე გავლენა აქვს. 1 გრადუსით ტემპერატურის მომატება გულისცემის სიხშირეს წუთში დაახლოებით 10 ერთეულით ზრდის. ეს არის მიზეზი, რის გამოც თქვენი პულსი სიცხისას მატულობს. გულისცემის სიხშირე ფიზიკური ვარჯიშის დროსაც იზრდება. ეს ადაპტაცია მომუშავე კუნთებთან დამატებითი ჟანგბადის მიწოდებას უზრუნველყოფს.

კონცეფცია ცვლა 42.2

1. ზოგი ბავშვი მარჯვენა და მარცხენა პარკუჭებს შორის ხვრელით იბადება. ახსენით, თუ არა ქირურგიული კორექცია, როგორ გავლენას მოახდენდა ეს ხვრელი სისტემურ წრეში შემავალი სისხლის ჟანგბადოვან შემადგენლობაზე.
2. რატომ არის მნიშვნელოვანი, რომ ᲐᲕ სარქველი ელექტრულ იმპულსებს, რომელიც ᲡᲐ კვანძიდან და წინაგულების კედლიდან პარკუჭებისკენ მიდის ანელებს ან აყოვნებს?

კონცეფცია 42.3

სისხლის მიმოქცევას ფიზიკური კანონები მართავს

საკვები ნივთიერებებისა და მეტაბოლიზმის პროდუქტების გადატანა სისხლის საშუალებით ხორციელდება. ეს ფუნქციები სისხლის მიმოქცევის სისტემით მიიღწევა. ძარღვების დატოტიანებული ქსელი ქალაქის წყალმომარაგებისა და კანალიზაციის სისტემას ჰგავს, რომელიც მოსახლეობას სუფთა წყლით ამარაგებს და ჭუჭყს აცილებს. ის ფიზიკური კანონები, რომლებიც ქალაქის წყალმომარაგებისა და კანალიზაციის სისტემებს მართავს, ცხოველთა სისხლის მიმოქცევის სისტემაშიც მუშაობს.

სისხლძარღვების სტრუქტურა და ფუნქციები

მიმოქცევის სისტემის ინფრასტრუქტურა სისხლძარღვების ქსელისგან შედგება. ყველა სისხლძარღვი მსგავსი ქსოვილისგან შედგება. არტერიების და ვენების კედლებს ერთმანეთის მსგავსი სამი შრე აქვთ **(სურ. 42.9)**. გარეთ ელასტიური ძაფებისგან შემდგარი შემაერთებელი ქსოვილი სისხლძარღვების ელასტიურობას უზრუნველყოფს. შუა შრე გლუვ კუნთოვან ბოჭკოებს მოიცავს. ყველა სისხლძარღვის, მათ შორის კაპილარების შიდა ამომფენი შრე ენდოთელიუმია, ბრტყელი უჯრედების ერთი შრე, რომელიც გლუვ ზედაპირს ქმნის და სისხლის დინების წინაღობას მინიმუმამდე ამცირებს.

სისხლძარღვებს შორის სტრუქტურული განსხვავებები მათ განსხვავებულ ფუნქციებს შეესაბამება. კაპილარებს ორი გარეთა შრე არა აქვთ და მათი თხელი კედელი მარტო ბაზალური მემბრანისა და ენდოთელიუმისგან შედგება. ეს აადვილებს ნივთიერებათა მიმოცვლას სისხლსა და ქსოვილურ სითხეს შორის. არტერიების შუა და გარეთა შრე უფრო სქელია, ვიდრე ვენებისა. სისხლი მიმოქცევის სისტემის ძარღვებში არათანაბარი სიჩქარითა და წნევით მიედინება. არტერიების სქელი კედლები უზრუნველყოფს ძალას, რომელიც გულიდან სწრაფად გადმოსროლილი სისხლის წნევას უძლებს და მათი ელასტიურობა უზრუნველყოფს წნევის შენარჩუნებას მაშინაც კი, როდესაც გული მოდუნებულია. უფრო თხელკედლიანი ვენები სისხლს დაბალი სიჩქარითა და წნევით უკან, გულისკენ აბრუნებენ. სისხლი ვენებში ძირითადად კუნთების მოქმედებით მიედინება. როდესაც მოძრაობთ, თქვენი ჩონჩხის კუნთები ვენებს აწვება და სისხლს ამოძრავებს. დიდ ვენებში სისხლის ერთი მიმართულებით მოძრაობას სარქველებიც უზრუნველყოფენ **(სურ. 42.10)**.

სისხლის დინების სიჩქარე

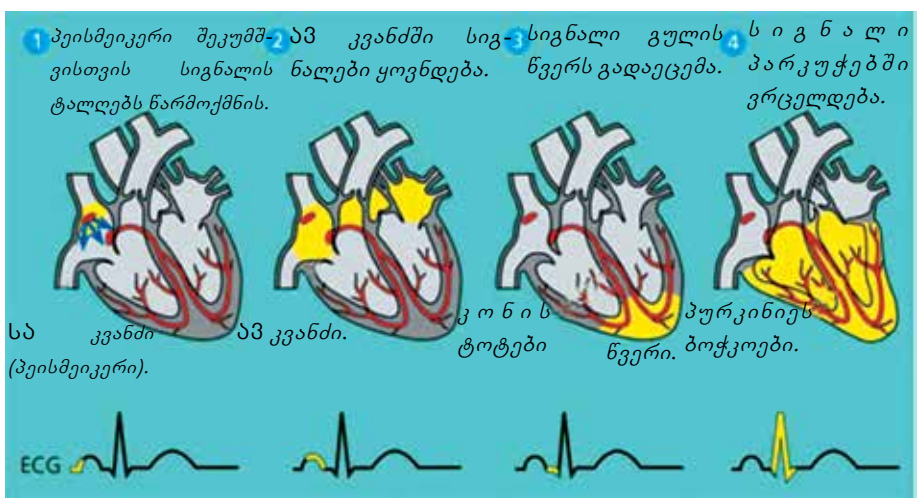
სისხლი აორტაში ათასჯერ უფრო სწრაფად (დაახლოებით 30სმ/წმ) მოძრაობს, ვიდრე კაპილარებში (დაახლოებით 0.026 სმ/წმ). სიჩქარის აღნიშნული ცვლილება მილებში სითხის მოძრაობის კანონს ექვემდებარება. თუ მილის დიამეტრი მის სიგრძეზე იცვლება, სითხე ვიწრო უბანში უფრო სწრაფად მოძრაობს, ვიდრე ფართო უბნებში. იქიდან გამომდინარე, რომ წამში გასული სითხის მოცულობა მთელ მილში მუდმივი უნდა იყოს, სითხე მილის ვიწრო ადგილებში უფრო სწრაფად უნდა გავიდეს. ამ კანონიდან გამომდინარე, შეიძლება იფიქროთ, რომ რამდენადაც კაპილარების დიამეტრი ძალიან მცირეა, სისხლმა კაპილარებში უფრო სწრაფად უნდა იმოძრაოს, ვიდრე არტერიებში. მაგრამ კაპილარების ჯამური განივკვეთი განსაზღვრავს მათში დინების სიჩქარეს.

ყველა არტერია სისხლს აგზავნის უამრავი რაოდენობის კაპილარში. ამრიგად, კაპილარული კონის ჯამური განივკვეთი გაცილებით უფრო მეტია, ვიდრე მიმოქცევის სისტემის ნებისმიერ სხვა ადგილას. ამ მიზეზით, სისხლის სიჩქარე მნიშვნელოვნად მცირდება, როდესაც ის არტერიებიდან არტერიოლებში შედის და კაპილარულ კონაში კიდევ უფრო ნელდება. კაპილარები ერთადერთი ძარღვებია, რომელთა კედელიც საკმარისად თხელია სისხლსა და უჯრედშორის სითხეს შორის ნივთიერებათა მიმოცვლისთვის. სისხლის მოძრაობის დაბალი სიჩქარე კიდევ უფრო ზრდის ამ მიმოცვლას. კაპილარების დატოვების შემდეგ სისხლი ვენულებსა და ვენებში შედის, სადაც ის ჯამური განივკვეთის შემცირების გამო ხელახლა ჩქარდება **(სურ. 42.11)**.

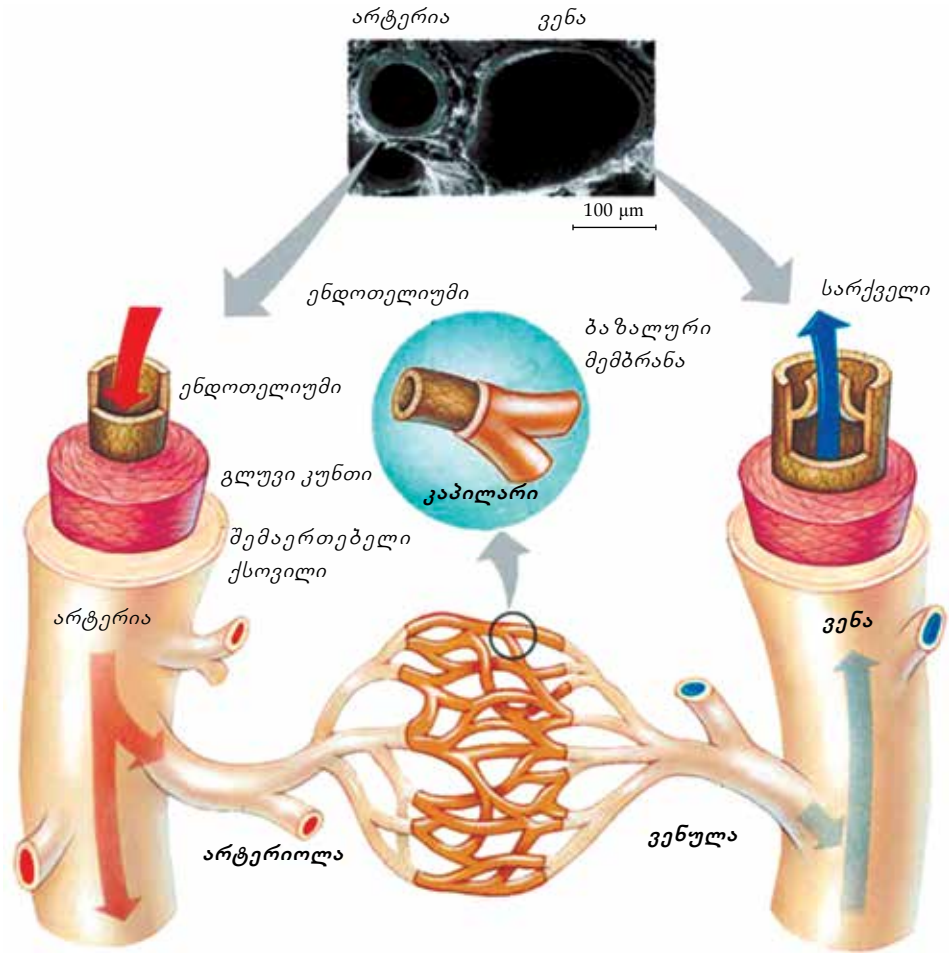
სისხლის წნევა

სითხეები მათი შეხების ზედაპირებზე გარკვეული ძალით მოქმედებენ, რომელსაც ჰიდროსტატიკურ წნევას უწოდებენ. აღნიშნული წნევა მილებში სითხის მამოძრავებელ ძალას წარმოადგენს. სითხეები მაღალი წნევის არედან დაბლისკენ მიემართებიან. ჰიდროსტატიკურ წნევას, რომლითაც სისხლი ძარღვების კედლებზე მოქმედებს და რომელიც მას ამოძრავებს, სისხლის წნევა ეწოდება. სისხლის წნევა გაცილებით უფრო დიდია არტერიებში, ვიდრე ვენებში. ის ყველაზე მაღალია არტერიებში, როცა გული იკუმშება პარკუჭოვანი სისტოლის დროს (სისტოლური წნევა; **იხ. სურ. 42.11**).

როდესაც მაჯაზე ხელის დადებით პულსს ისინჯავთ, ყოველ გულისცემაზე არტერიის კედლის შერხევას გრძნობთ. აღნიშნული წნევის მოკლე ბიძგები ნაწილობრივ იმის შედეგია, რომ არტერიოლების წვრილი ხვრელები წინააღმდეგობას უწევენ არტერიიდან გადმოსულ სისხლს. როცა სისხლი გულიდან გამოდის, ის არტერიებში უფრო სწრაფად შედის, ვიდრე იქიდან არტერიოლებში გადადის. არტერიები წნევის გამო იჭიმება. არტერიების ელასტიური კედლები დიასტოლისას მოშვებულ მდგომარეობას ნა-



▲ *სურათი 42.8* **გულის რიტმის კონტროლი.** *გრაფიკის ძირზე არსებული ოქროს ნაწილი მიუთითებს ელექტროკარდიოგრამის (ეკგ) კომპონენტზე, რომელიც გულში ელექტრული მოვლენების თანმიმდევრობას შეესაბამება. ნაბიჯი 4-ის შავი ეკგ-ს მარჯვენა ნაწილში ოქროსფერი „სპაიკი“ პარკუჭის შეკუმშვის ელექტრულ აქტივობას გამოხატავს. ამ ფაზაში, პარკუჭები ხელახლა ირთვება ელექტრულად და შემდეგი შეკუმშვის სიგნალებს აღძრავს.*



▲ *სურათი 42.9* ***სისხლძარღვების სტრუქტურა.*** *ამ მიკროგრაფზე წარმოდგენილია არტერია და უფრო თხელკედლიანი ვენა.*

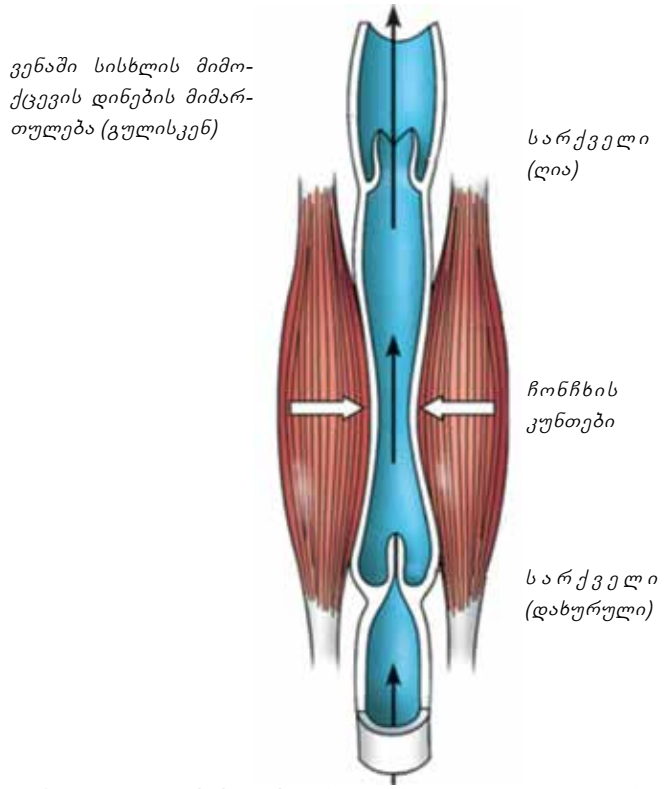
წილობრივ უბრუნდება. გული კვლავ იკუმშება, ვიდრე საკმარისი სისხლი მთლიანად არტერიოლებში გადავა და არტერიებში წნევა მთლიანად დაეცემა. არტერიოლების ეს წინააღმდეგობა ცნობილია პერიფერიული წინაღობის სახელით. ელასტიურობის შედეგად, არტერიების პერიფერიული წინაღობის წინააღმდეგ მოქმედება მნიშვნელოვან წნევას დიასტოლის დროსაც ავითარებს (დიასტოლური წნევა) და, ამრიგად, სისხლიც არტერიოლებსა და კაპილარებში მუდმივად მიედინება (**სურ. 42.11**). როგორც **სურათი 42.12** გვიჩვენებს, ჯანმრთელი ადამიანის არტერიული წნევა მოსვენების მდგომარეობაში სისტოლის დროს 120 მმ. ვერცხლისწყლის სვეტია (მმ.ვწ.ს) და დიასტოლის დროს 80 მმ.ვწ.ს.

სისხლის წნევა ნაწილობრივ გულის გამოსავლით და ნაწილობრივ კი პერიფერიული წინაღობით განისაზღვრება. არტერიოლების კედლის შეკუმშვა ამცირებს მცირე ძარღვების დიამეტრს და ზრდის პერიფერიულ წინაღობას, ამით კი არტერიებში წნევა იზრდება. როდესაც გლუვი კუნთები დუნდება, არტერიოლები ფართოვდება, რაც მათ დიამეტრს ზრდის. შედეგად, არტერიოლებში სისხლის დინება იზრდება და არტერიების წნევა ეცემა. ნერვული იმპულსები, ჰორმონები და სხვა სიგნალები არტერიოლების კედლების კუნთებს აკონტროლებენ. ფიზიკურ ან ემოციურ სტრესს შეუძლია სისხლის წნევის აწევა იმ ნერვული და ჰუმორული პასუხების ჩართვით, რომლებიც სისხლძარღვების შეკუმშვას იწვევს. გულის გამოსავალი პერიფერიული წინაღობის შესაბამისად წესრიგდება. მარეგულირებელი მექანიზმების ეს კოორდინაცია ორგანიზმის მოთხოვნილებისადმი შესაბამის სისხლის დინებას ინარჩუნებს. მძიმე ვარჯიშის დროს მომუშავე კუნთების არტერიოლები ფართოვდება. ეს პასუხი უფრო მეტი ჟანგბადით მდიდარი სისხლის მიწოდებას და პერიფერიული წინაღობის შემცირებას იწვევს. თავისთავად, ეს მთელ სხეულში სისხლის წნევის (და, ამის გამო, სისხლის დინების) დაცემას გამოიწვევდა, მაგრამ გულის გამოსავალი იზრდება და წნევა ნარჩუნდება, რაც სისხლის დინების გაზრდას უწყობს ხელს. ხმელეთის დიდი ზომის ცხოველებში სისხლის წნევაზე გავლენას გრავიტაციაც ახდენს. გარდა იმისა, რომ ძალა პერიფერიული წინაღობის დასაძლევად არის საჭირო, დამატებითი წნევა მნიშვნელოვანია სისხლის გულის ზემოთ მიდამოებში გადასასროლად. ფეხზე მდგომ ადამიანში სისხლი ტვინთან მისაღწევად დაახლოებით 0.35 მ უნდა ავიდეს. ამას კი დამატებითი 27 მმ.ვწ.ს წნევა სჭირდება, რაც გულს შეკუმშვის ციკლში კიდევ უფრო მეტი ენერგიის ხარჯვას ითხოვს.

ტუმბვის საჭიროება კიდევ უფრო დიდია გრძელკისერა ცხოველებში. მაგალითად, მდგომ ჟირაფს სისხლის გულის ზევით 2.5 მ-ზე გადასროლა სჭირდება. ამას კი მარცხენა პარკუჭში 190 მმ.ვწ.ს დამატებითი სისხლის წნევა ესაჭიროება და ჟირაფის ნორმალური სისტოლური წნევა გულთან დაახლოებით 250 მმ.ვწ.ს (ასეთი მაღალი სისტოლური წნევა ძალიან საშიშია ადამიანისთვის). უკუკავშირის მექანიზმები, რომლებიც გულის გამოსავალს ამცირებს, და სარქველები ხელს უშლიან მაღალ წნევას, დააზიანოს ჟირაფის ტვინი, როდესაც ის წყლის დასალევად თავს ხრის. ამ პოზაში სისხლი გულიდან ქვევით დაახლოებით 2 მ-ზე ჩადის და ტვინისკენ მიმავალ არტერიებში წნევას 150 მმ.ვწ.ს-ით ზრდის. ფიზიოლოგები მსჯელობენ, თუ რა ადაპტაციები შეიძლება ყოფილიყო სისხლის წნევასთან და კარდიოვასკულარულ სისტემასთან დაკავშირებით დინოზავრებში, რომელთა ზოგიერთ წარმომადგენელს კისერი დაახლოებით 10 მ ჰქონდა, რაც თავაწეულ მდგომარეობაში სისხლის ტვინში გადასაგზავნად 760 მმ.ვწ.ს სისტოლურ წნევას მოითხოვდა.

მაგრამ არსებობს დამამტკიცებელი საბუთები, რომ დინოზავრებს, სავარაუდოდ, ასეთი მაღალი წნევის განმავითარებელი ძლიერი გული არ უნდა ჰქონოდათ.

ამ ანალიზისა და კისრის ძვლოვანი სტრუქტურის შესწავლის საფუძველზე ზოგმა ბიოლოგმა დაასკვნა, რომ გრძელკისერა დინოზავრები მიწის ახლოს იკვებებოდნენ და თავებს არ სწევდნენ



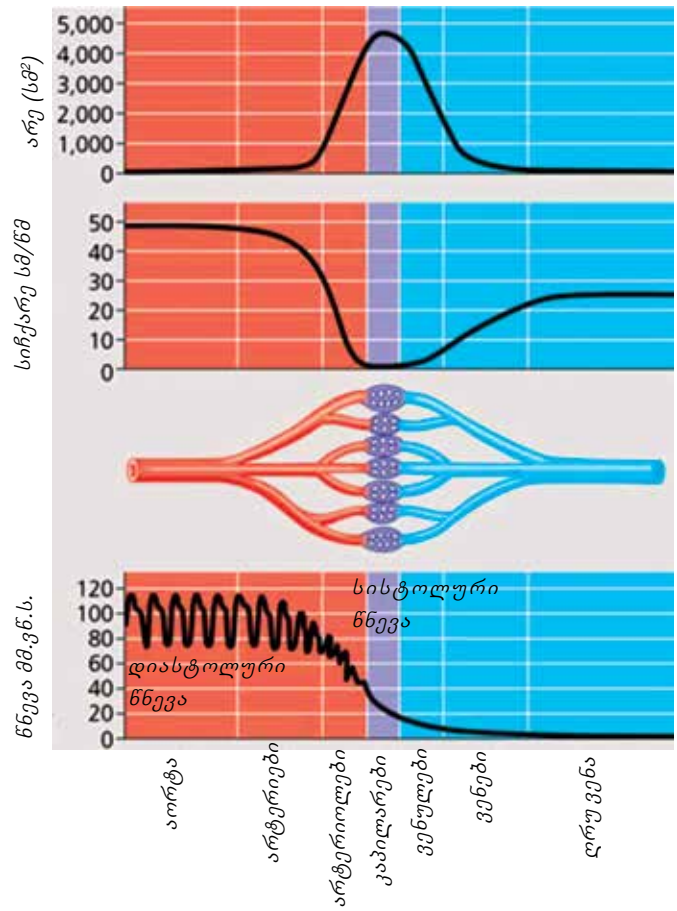
▲ *სურათი 42.10.* ***სისხლის დინება ვენებში.*** *შეკუმშული ჩონჩხის კუნთები აწვება ვენებს. სარქველები სისხლის ერთი მიმართულებით – გულისკენ – მოძრაობას უზრუნველჰყოფენ. თუ ჩვენ დიდი ხნის განმავლობაში ვდგავართ ან ვზივართ, კუნთის მოქმედების დეფიციტი ჩვენი ფეხების შეშუპებას იწვევს, რაც განპირობებულია იქ გაჩერებული სისხლით, რომელიც გულს ვერ უბრუნდება.*

ზევით მყოფი ფოთლების მოსაპოვებლად.

როდესაც სისხლი ვენებს უახლოვდება, მის წნევაზე გულის მოქმედებას დიდი გავლენა აღარ აქვს. ამის მიზეზი არის ის, რომ მილიონობით წვრილ სისხლძარღვში გასვლისას სისხლი იმხელა წინაღობებს ხვდება, რომ გულის მიერ წარმოქმნილი წნევა ძალიან ეცემა და ვეღარ ერევა სისხლს. როგორ უბრუნდება სისხლი გულს, განსაკუთრებით მაშინ, როცა ის ქვედა კიდურებიდან გრავიტაციის წინააღმდეგ მიდის? ვენულების და ვენების გლუვი კუნთების რიტმული შეკუმშვა აღნიშნულ პროცესში გარკვეულწილად იღებს მონაწილეობას. უფრო მნიშვნელოვანი კი არის ის, რომ მოძრაობისას ჩონჩხის კუნთები აწვება ვენებს და მათში სისხლს ამოძრავებს **(იხ. სურ. 42.10)**. ასევე ჩასუნთქვისას იზრდება გულმკერდის ღრუ და წარმოიქმნება წნევა, რომელიც აფართოებს ღრუ ვენას და სხვა დიდ ვენებს და ხელს უწყობს მათი სისხლით გავსებას.

კაპილარების ფუნქციები

ნებისმიერ მომენტში სხეულის კაპილარების დაახლოებით 5-10%-ში მიედინება სისხლი. ყველა ქსოვილს უამრავი კაპილარი აქვს. ასე რომ, სხეულის ყველა ნაწილი სისხლით გამუდმებით მარაგდება. ტვინის, გულის, თირკმლების და ღვიძლის კაპილარები ყოველთვის მაქსიმალურად დატვირთულია სისხლით, ხოლო სხვა ორგანოებში სისხლით მომარაგება დროთა განმავლობაში იცვ-

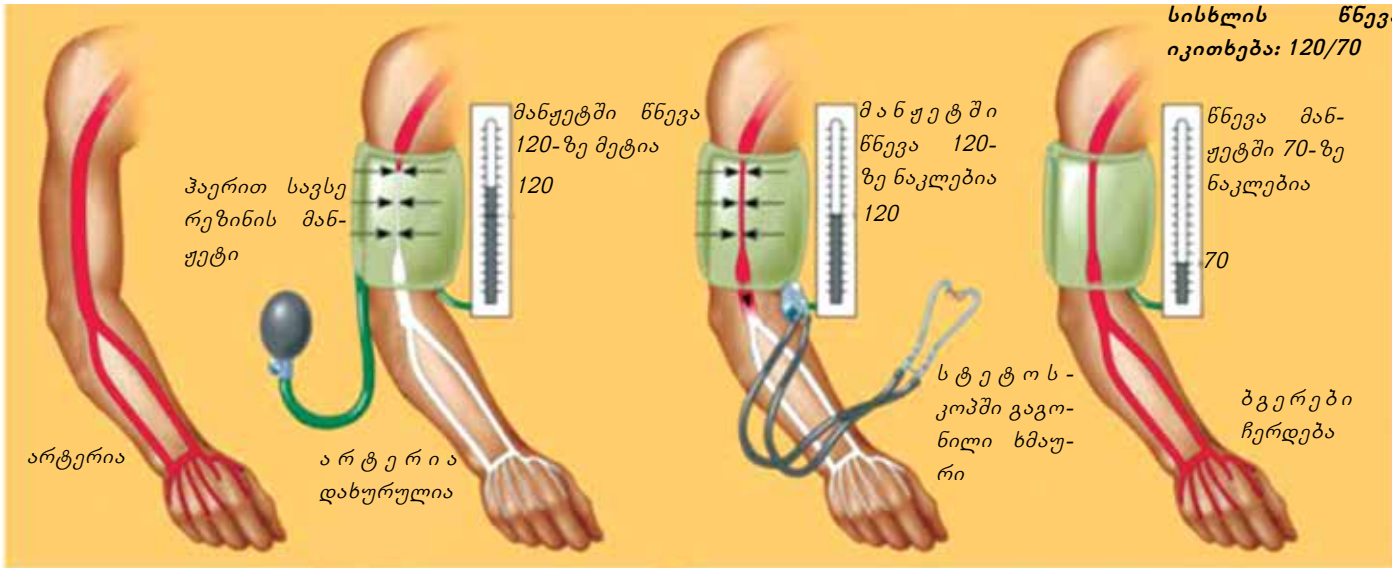


▲ *სურათი 42.11.* ***სისხლის სიჩქარის, განივკვეთის ფართობისა და სისხლის წნევის ურთიერთდამოკიდებულება.*** *სისხლის დინების სიჩქარე მნიშვნელოვნად მცირდება არტერიოლებში და უმცირესია კაპილარებში, რაც ჯამური განივკვეთის ფართობის გაზრდის ბრალია. სისხლის წნევა, რომელიც სისხლის არტერიებიდან კაპილარებისკენ მოძრაობის მთავარი მამოძრავებელი ძალაა, ყველაზე მაღალი არტერიებშია.*

ლება და სისხლი ერთი სამიზნედან მეორისკენ გადაინაცვლებს. მაგალითად, საკვების მიღების შემდეგ სისხლის მიწოდება მომნელებელი სისტემისკენ ძლიერდება, ფიზიკური ვარჯიშისას კი სისხლი საჭმლის მომნელებელი სისტემიდან ჩონჩხის კუნთებისკენ და კანისკენ ინაცვლებს. ეს არის ერთ-ერთი მიზეზი, რის გამოც საკვების მიღებისთანავე მძიმე ვარჯიში მოუნელებლობას იწვევს. კაპილარებში სისხლის გადანაწილებას ორი მექანიზმი არეგულირებს. ორივე დამოკიდებულია ნერვული იმპულსებითა და ჰორმონებით გლუვი კუნთების კონტროლზე. ერთი მექანიზმი წარმოადგენს არტერიოლების კედლის გლუვი კუნთის შეკუმშვას, რომელიც ავიწროებს ძარღვებს, ამცირებს დიამეტრს და აქვეითებს სისხლის დინებას კაპილარული კონისკენ. როდესაც კუნთოვანი შრე დუნდება, არტერიოლა ფართოვდება და საშუალებას აძლევს სისხლს კაპილარში გადავიდეს. მეორე შემთხვევაში, გლუვი კუნთების ბეჭდები, რომლებიც კაპილარული კონის შესასვლელთან მდებარეობენ, სისხლის დინებას არტერიოლებსა და ვენულებს შორის აკონტროლებენ **(სურ. 42.13)**. მათ პრეკაპილარულ სფინქტერებს უწოდებენ.

1 *20 წლის ადამიანის ტიპური სისხლის წნევა 120/70. ამ ციფრების ერთეულია მმ. ვერცხლისწყალის სვეტზე (ვწ.ს). სისხლის წნევა 120 არის ძალა, რომელსაც ვწ.ს. 120 მმ სიმაღლეზე შეუძლია დაიჭიროს.*

4 *მანჟეტის ჰაერისგან დაცლა გრძელდება მანამ, სანამ სისხლი თავისუფლად არ იწყებს არტერიაში გასვლას და მანჟეტის ქვემოთ ხმა არ ქრება. ამ წერტილში აღრიცხული წნევა დიასტოლური წნევაა, რომელიც გულის მოდუნების დროს არტერიაში რჩება.*



2 *სფიგმომანომეტრი არის გასაბერი მანჟეტი, რომელიც წნევის მკალასთან არის დაკავშირებული და მას არტერიული წნევის გაზომვა შეუძლია. მანჟეტი მკლავის ზედა ნაწილზე ეხვევა და იბერება მანამ, სანამ არტერია არ გადაიკეტება ისე, რომ სისხლი საერთოდ არ გავიდეს მანჟეტის გასწვრივ. როდესაც ეს ხდება, მანჟეტით განვითარებული წნევა აჭარბებს არტერიულ წნევას.*

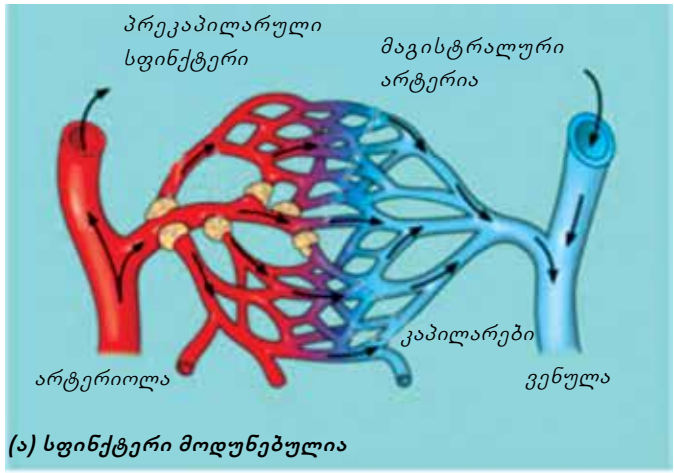
3 *სტეტოსკოპი მანჟეტის ქვემოთ სისხლის დინების ხმის გასაგონად გამოიყენება. თუ არტერია გადაკეტილია, მანჟეტის ქვემოთ პულსი არ იგრძნობა. ნელ-ნელა მანჟეტიდან ჰაერის გამოდევნა მიმდინარეობს, სანამ სისხლის გადინება არ იწყება წინამხარში და მანჟეტის ქვემოთ მოთავსებული სტეტოსკოპით ხმაურს არ გავიგონებთ. ამას მაშინ აქვს ადგილი, როდესაც სისხლის წნევა მანჟეტის წნევას აჭარბებს. ამ წერტილში აღრიცხული წნევა სისტოლური წნევაა.*

▲ ***სურათი 42.12. სისხლის წნევის გაზომვა.*** *სისხლის წნევა აღირიცხება ორი ციფრით, პირველი ციფრი სისტოლური წნევაა, მეორე კი დიასტოლური.*

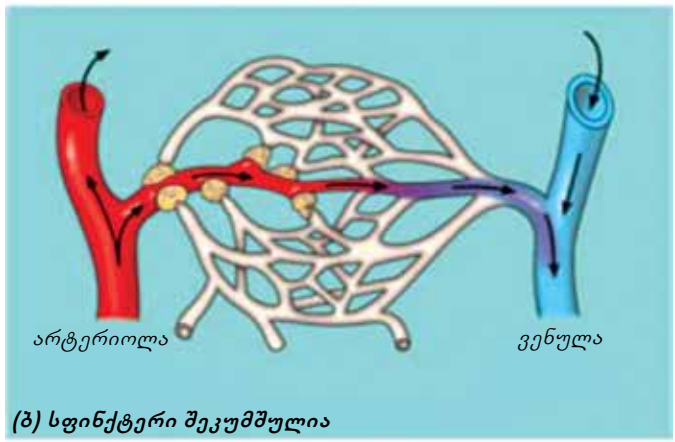
როგორც წაიკითხეთ, ნივთიერებათა მიმოცვლა სისხლსა და უჯრედშორის ქსოვილს შორის კაპილარების თხელი ენდოთელური კედლის საშუალებით ხორციელდება. ზოგი ნივთიერება აღნიშნულ ენდოთელურ შრეს ვეზიკულების შემადგენლობაში გაივლის, რომელიც უჯრედის ერთ მხარეს ენდოციტოზის გზით წარმოიქმნება და მეორე მხარეს ეგზოციტოზით გარეთ გამოიყოფა. სხვა ნივთიერებები კი მარტივად დიფუნდირებენ სისხლსა და ქსოვილურ სითხეს შორის. პატარა მოლეკულები, როგორიცაა ჟანგბადი და ნახშირორჟანგი, ენდოთელურ შრეში კონცენტრაციული გრადიენტის მიმართულებით მოძრაობენ. დიფუზია შეიძლება მეზობელ უჯრედებს შორისაც განხორციელდეს. თუმცა ასეთ შემთხვევაში ნივთიერებების დიდი რაოდენობა სითხის წნევის ზემოქმედებით ტრანსპორტირდება. კაპილარის შიგნით არსებული სისხლის წნევა სითხეს (რომელიც შედგება მცირე ზომის გახსნილი ნივთიერებებისგან, როგორიცაა შაქრები, მარილები, ჟანგბადი და შარდოვანა) კაპილარული ქსელიდან გარეთ აწვება. გარეთ მიმართული მოძრაობა იწვევს სითხის ძარღვიდან გასვლას, არტერიოლასთან ახლოს მყოფ კაპილარულ უბანში. სისხლის უჯრედები და ცილები ძალიან დიდია საიმისოდ, რომ ენდოთელიუმში გააღწიონ და ამიტომ კაპილარებში რჩებიან. სისხლის ცილები, რომლებიც კაპილარებში რჩება (განსაკუთრებით ალბუმინი) არტერიული ბოლოდან ვენულასკენ თითქმის მუდმივ ოსმოსურ წნევას ქმნიან. ამისგან განსხვავებით, სისხლის წნევა მკვეთრად ეცემა. ოსმოსურ და სისხლის წნევას შორის ეს განსხვავება კაპილარის შიგნით არტერიოლებთან ახლოს სითხეს გარეთ ამოძრავებს, ვენულებთან ახლოს კი – შიგნით **(სურ. 42.14)**. სითხის დაახლოებით 85%, რომელიც კაპილარის არტერიულ ბოლოსთან გარეთ გამოდის, ვენურ ბოლოსთან ქსოვილური სითხიდან უკან ბრუნდება და დარჩენილ 15% სისხლს საბოლოოდ ლიმფური სადინრებით უბრუნდება.

სითხის დაბრუნება ლიმფური ძარღვების საშუალებით

კაპილარების კედლებში იმდენი სისხლი გადის, რომ სითხის ჯამური დანაკარგი დღეში დაახლოებით 4 ლ-ა. მიუხედავად იმისა, რომ კაპილარების კედლები დიდი ზომის მოლეკულების მიმართ გამტარი არ არის, ადგილი აქვს სისხლის ცილების გაჟონვასაც. დაკარგული სითხე და ცილები სისხლს ლიმფური სისტემის საშუალებით უბრუნდება. სითხე ამ სისტემაში მცირე ზომის ლიმფურ



(ა) სფინქტერი მოდუნებულია



(ბ) სფინქტერი შეკუმშულია



(გ) კაპილარები და უფრო დიდი სისხლძარღვები

▲ *სურათი 42.13* ***სისხლის დინება კაპილარულ ქსელში.*** *პრეკაპილარული სფინქტერები არეგულირებენ სისხლის დინებას კაპილარულ ქსელში. სისხლის ნაწილი არტერიოლებიდან უშუალოდ ვენულებში გადადის ე.წ. მაგისტრალური სისხლძარღვების საშუალებით, რომლებიც მუდმივად ღიაა.*

კაპილარებში დიფუზიის გზით შედის. ლიმფურ სისტემაში სითხეს უკვე ლიმფას უწოდებენ. მისი შემადგენლობა თითქმის ისეთივეა, როგორც ქსოვილური სითხისა. ლიმფური სისტემა სისხლის მიმოქცევის სისტემას მარჯვენა წინაგულთან ღრუ ვენის დაკავშირების ადგილას უერთდება (სურ. 43.5). ლიმფური ძარღვები, ვენების მსგავსად, სარქველებს შეიცავენ, რაც ხელს უშლის სითხის გადასვლას უკან ლიმფურ კაპილარებში. ვენების მსგავსად, ლიმფის მოძრაობა ლიმფურ ძარღვებში გულის მიმართულებით ჩონჩხის კუნთებზეა დამოკიდებული. ლიმფურ ძარღვებთან ერთად ლიმფური კვანძებიც არსებობს.

ლიმფას გაფილტვრითა და ვირუსებისა და ბაქტერიების განადგურებით ლიმფურ კვანძებს ორგანიზმის დამცველობით რეაქციებში მნიშვნელოვანი ფუნქცია აკისრიათ. ყველა ლიმფურ კვანძში ფიჭისმაგვარი შემაერთებელი ქსოვილია, რომლის სივრცეებშიც სისხლის თეთრი უჯრედებია განლაგებული. აღნიშნული უჯრედები დამცველობით ფუნქციას ასრულებენ. როდესაც სხეული ინფექციას ებრძვის, ეს უჯრედები ძალიან სწრაფად მრავლდებიან და ლიმფური კვანძები სივდება და რბილდება (ეს არის მიზეზი, რის გამოც თქვენი ექიმი ავადმყოფობისას თქვენს კისერზე არსებულ ლიმფურ კვანძებს ამოწმებს).

ლიმფური სისტემა ორგანიზმს ინფექციებისგან იცავს. აგრეთვე იგი სისხლის მოცულობის და მასში ცილების კონცენტრაციის შენარჩუნებას უზრუნველყოფს. გაიხსენეთ თავი 41, ლიმფურ სისტემას საჭმლის მომნელებელი არხიდან სისხლის მიმოქცევის სისტემაში ცხიმები გადააქვს.

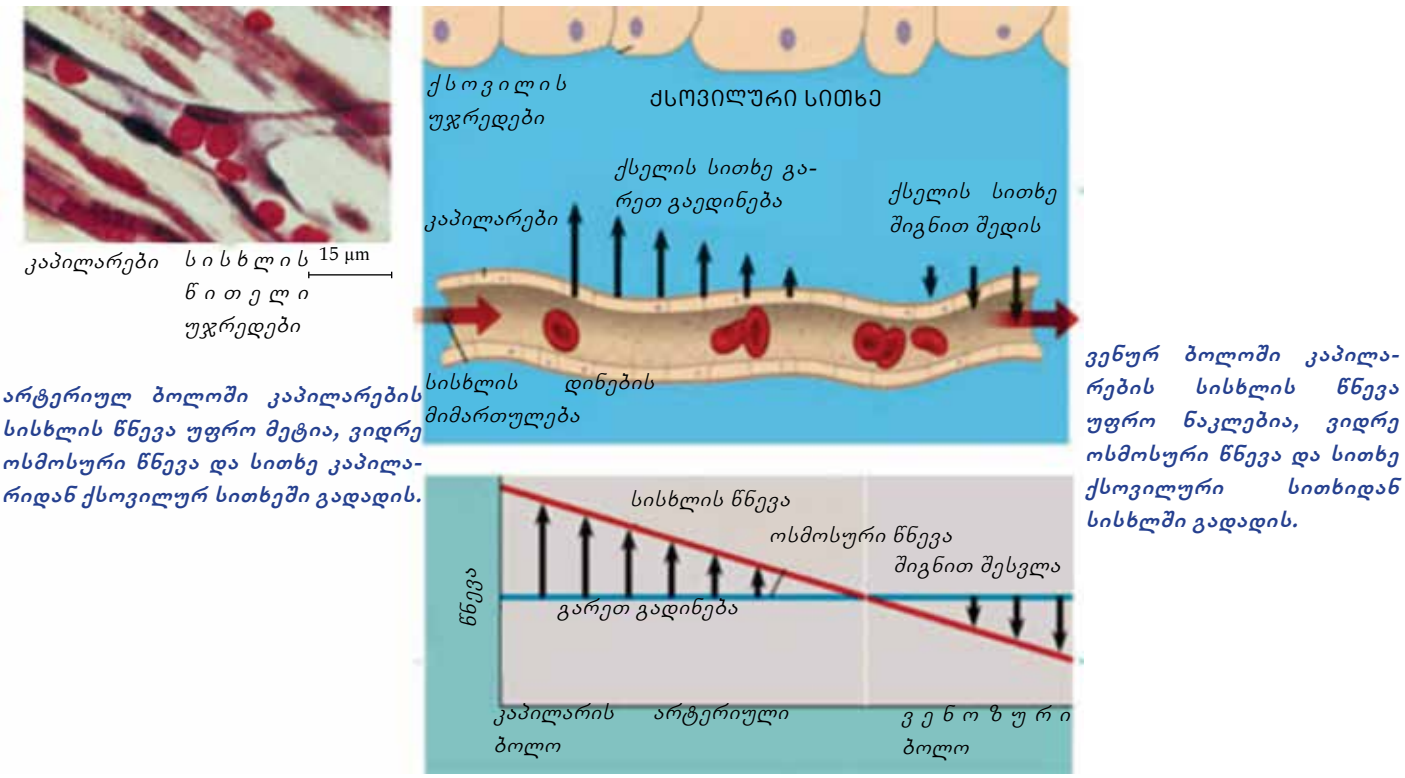
კონცეფცია ცდისცი 42.3

1. რა არის კაპილარებში სისხლის დაბალი სიჩქარის მთავარი მიზეზი?
2. როგორ ახერხებს გაზრდილი სისხლის წნევა და გაზრდილი გულის გამოსავალი, რომელიც სისხლს ჩონჩხის კუნთებისკენ მიმართავს, სხეული საფრთხისგან დასამალად, ან მასთან შესაჭიდებლად მოამზადოს?
3. ახსენით საკვებში ცილების ნაკლებობის დროს როგორ გამოიწვევა ედემა – სითხის დაგროვება სხეულის ქსოვილებში – პლაზმის ცილების შემცირებით.

კონცეფცია 42.4

სისხლი არის შემაერთებელი ქსოვილი პლაზმაში გახსნილი უჯრედებით

ახლა ყურადღებას სისხლის მიმოქცევის სისტემის მილებისა და არხებისგან იმ სითხეზე გადავიტანთ, რომელიც მათში ცირკულირებს. როგორც ადრე აღინიშნა, მიმოქცევის ღია სისტემის მქონე უხერხემლოებში სისხლი (ჰემოლიმფა) არ განსხვავდება ქსოვილური სითხისგან. მიმოქცევის დახურული წრის მქონე ორგანიზმებში სისხლი განსაკუთრებული შემაერთებელი ქსოვილია.



არტერიულ ბოლოში კაპილარების სისხლის წნევა უფრო მეტია, ვიდრე ოსმოსური წნევა და სითხე კაპილარიდან ქსოვილურ სითხეში გადადის.

ვენურ ბოლოში კაპილარების სისხლის წნევა უფრო ნაკლებია, ვიდრე ოსმოსური წნევა და სითხე ქსოვილური სითხიდან სისხლში გადადის.

▲ *სურათი 42.14* ***სითხის მიმოცვლა კაპილარებსა და ქსოვილურ სითხეს შორის.*** *მიკროგრაფი, მარცხნივ ზევით აჩვენებს სისხლის წითელ უჯრედებს, რომლებიც კაპილარში მიემართებიან.*

სისხლის შემადგენლობა და ფუნქცია

სისხლი რამდენიმე ტიპის უჯრედებისგან შედგება, რომლებიც თხევად მატრიქსში – **პლაზმაშია** მოთავსებული. სისხლის შეგროვების შემდეგ, მისი უჯრედების პლაზმიდან გამოყოფა ცენტრიფუგირებით შეიძლება (ანტიკოაგულანტის დამატება აუცილებელია სისხლის შედედების თავიდან ასაცილებლად). უჯრედული ელემენტები (უჯრედები და უჯრედის ფრაგმენტები), რომლებიც სისხლის მოცულობის დაახლოებით 45%-ს შეადგენს, ცენტრიფუგის კოლბის ძირზე ილექება და მკვრივ წითელ ფენას ქმნის. ამ ფენის ზევით გამჭვირვალე პლაზმაა.

პლაზმა

პლაზმის 90% წყალია. მასში იონების სახით გახსნილია არაორგანული მარილები, რომელთაც ზოგჯერ სისხლის ელექტროლიტებს უწოდებენ **(სურ. 42.15)**. ამ იონების ჯამური კონცენტრაცია მნიშვნელოვანია სისხლის ოსმოსური ბალანსის შენარჩუნებისთვის. ზოგიერთი იონი ბუფერის ფუნქციასაც ასრულებს. ადამიანის სისხლის pH 7.4-ია. კუნთებისა და ნერვების ნორმალური ფუნქციონირება ქსოვილურ სითხეში მთავარი იონების ნორმალურ კონცენტრაციაზეა დამოკიდებული, რომელიც პლაზმაში მათი კონცენტრაციის ტოლია. თირკმელები პლაზმაში ელექტროლიტების ზუსტ კონცენტრაციას ინარჩუნებს. ეს ჰომეოსტაზის მაგალითია, რომელიც 44-ე თავშია განხილული.

პლაზმაში გახსნილი ნივთიერებების სხვა მნიშვნელოვანი კლასი ცილებია, რომელთაც ბევრი ფუნქცია აკისრიათ. ისინი ასრულებენ ბუფერების ფუნქციას, ინარჩუნებენ სისხლსა და ქსოვილურ სითხეს შორის ოსმოსურ ბალანსს და სისხლის წებოვნების (სისქის) ჩამოყალიბებაში მონაწილეობენ. პლაზმის ცილების სხვადასხვა ტიპს განსაზღვრული ფუნქციები აკისრიათ. ზოგი ლიპიდების თანმხლებია, რომლებიც წყალში უხსნადებია და მხოლოდ მაშინ შეუძლიათ სისხლში გადაადგილება, თუ ცილასთან არიან დაკავშირებულნი. ცილების სხვა კლასი, იმუნოგლობულინები – ანტისხეულებია და ორგანიზმში შეჭრილ ვირუსებთან და სხვა უცხო აგენტებთან ბრძოლაში იღებენ მონაწილეობას (იხ. თავი 43). პლაზმის ცილა ფიბრინოგენი შედედებას უზრუნველყოფს, რაც სისხლძარღვის დაზიანებისას სისხლის ჟონვას აჩერებს. სისხლის პლაზმა, რომლისგანაც შედედების ფაქტორები მოცილებულია, შრატად იწოდება. პლაზმა ასევე შეიცავს ნაერთთა მრავალფეროვნებას, რომელთა გადატანა ხდება სხეულის ერთი ნაწილიდან მეორეში. მათ შორის არის საკვები ნივთიერებები, მეტაბოლიზმის ნარჩენები, სასუნთქი აირები და ჰორმონები. სისხლის პლაზმა და ქსოვილური სითხე შემადგენლობით მსგავსია, გარდა იმისა, რომ პლაზმაში ცილების მაღალი კონცენტრაციაა (კაპილარების კედლები ცილების მიმართ ცუდი გამტარია).

უჯრედული ელემენტები

პლაზმაში ორი კლასის უჯრედებია მოთავსებული **(სურ. 42.15)**: **სისხლის წითელი უჯრედები,** რომლებსაც ჟანგბადი გადააქვთ და **სისხლის თეთრი უჯრედები**, რომლებიც ორგანიზმის დაცვაში იღებენ მონაწილეობას.



▲ *სურათი 42.15.* ***ძუძუმწოვრების სისხლის შემადგენლობა.***

მესამე უჯრედული ელემენტი თრომბოციტებია, რომლებიც უჯრედის ფრაგმენტებს წარმოადგენენ და შედედებაში იღებენ მონაწილეობას.

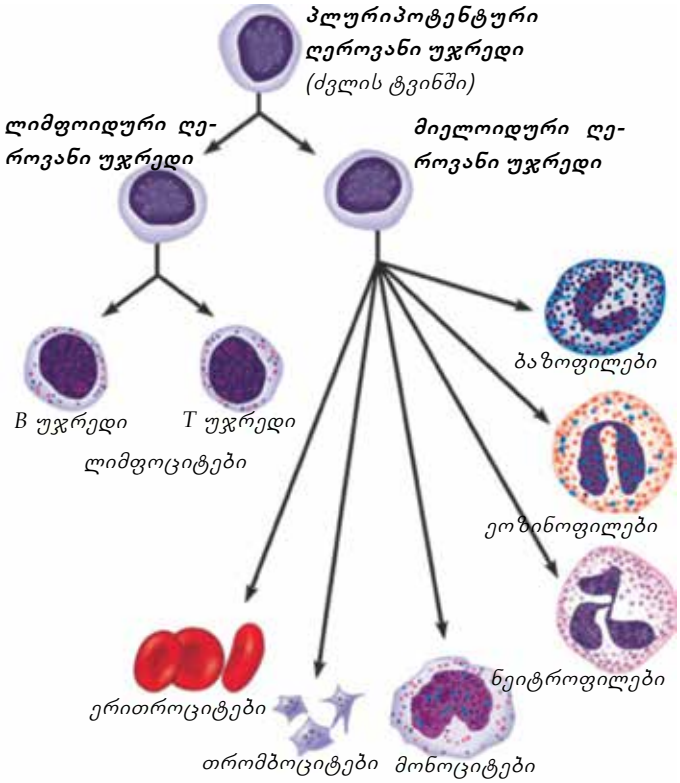
ერითროციტები. სისხლის წითელი უჯრედები, ანუ ერითროციტები სისხლში ყველაზე დიდი რაოდენობით გვხვდება. ადამიანის სისხლის თითოეული მიკროლიტრი (მკლ, ან მმ3) 5-6 მილიონ ერითროციტს შეიცავს და მთლიან სისხლში (5 ლ) დაახლოებით 25 ტრილიონი ერითროციტია.

ერითროციტები სტრუქტურისა და ფუნქციის კავშირის საუკეთესო მაგალითია. მათი ფუნქცია პლაზმურ მემბრანაში ჟანგბადის სწრაფი ტრანსპორტით განისაზღვრება. ადამიანის ერითროციტები პატარა დისკებია (7-8.5 მკმ დიამეტრის), რომლებიც ცენტრში უფრო თხელია, ვიდრე კიდეებში. მათი მცირე ზომა და ჩაზნექილი ზედაპირი მთელი ერითროციტების პოპულაციის დიდი ზედაპირის ფართობს უზრუნველყოფს და რაც უფრო მეტია მოცემულ მოცულობაში ერითროციტების ზედაპირის ფართობი, მით სწრაფად ხდება ჟანგბადის დიფუზია. ძუძუმწოვართა ერთროციტებს ბირთვი არ აქვთ. ამის გამო უჯრედში დიდი სივრცეა რკინის შემცველი ცილის – ჰემოგლობინისთვის, რომელიც ჟანგბადის ტრანსპორტის ფუნქციას ასრულებს (იხ. სურ. 5.20). ერითროციტებს არ აქვთ მიტოქონდრიები და ატფ-ს ანაერობული მეტაბოლიზმით წარმოქმნიან. ჟანგბადის ტრანსპორტი ნაკლებად ეფექტური იქნებოდა მათი საკუთარი მეტაბოლიზმი რომ აერობული ყოფილიყო, და თვითონვე რომ დაეხარჯათ ის ჟანგბადი, რომელიც გადააქვთ.

მიუხედავად პატარა ზომისა, ერითროციტი ჰემოგლობინის 250 მილიონ მოლეკულას შეიცავს. იქიდან გამომდინარე, რომ ჰემოგლობინის თითოეული მოლეკულა ჟანგბადის ოთხ მოლეკულას იკავშირებს, ერთ ერითროციტს მილიარდამდე ჟანგბადის მოლეკულის გადატანა შეუძლია. მკვლევრებმა ნახეს, რომ ჰემოგლობინს აზოტის ოქსიდის (NO) დაკავშირების უნარიც აქვს. როდესაც ერითროციტები ფილტვების, ლაყუჩების ან სუნთქვის სხვა ორგანოს კაპილარებში გადის, ჟანგბადი ერითროციტებში დიფუნდირდება, სადაც ჰემოგლობინი ჟანგბადსა და აზოტის ოქსიდს იკავშირებს. სისტემური წრის კაპილარებში ჟანგბადი ჰემოგლობინს სცილდება და უჯრედებში გადადის. აზოტის ოქსიდი კაპილარების კედლის მოდუნებას იწვევს, რაც, სავარაუდოდ, ჟანგბადის დიფუზიას უნდა უწყობდეს ხელს.

ლეიკოციტები. **სისხლის თეთრი უჯრედების**, ანუ ლეიკოციტების ხუთ მთავარ ტიპს განასხვავებენ: ნეიტროფილებს, ბაზოფილებს, ეოზინოფილებს, მონოციტებს და ლიმფოციტებს (იხ. სურ. 42.15). მათი ფუნქცია ინფექციებთან ბრძოლაა. მაგალითად, მონოციტები და ნეიტროფილები ფაგოციტებია. ისინი ბაქტერიებსა და სხეულის მკვდარ უჯრედებს შთანთქავენ და ინელებენ. როგორც 43-ე თავში ვნახავთ, ლიმფოციტები სპეციალიზებურ B და T უჯრედებად ვითარდებიან, რომლებიც უცხო სხეულების მიმართ იმუნურ პასუხს ქმნიან. სისხლის თეთრი უჯრედები უმეტეს დროს მიმოქცევის სისტემის გარეთ ატარებენ. ისინი პატრულირებენ ქსოვილურ სითხესა და ლიმფურ სისტემაში, სადაც პათოგენებთან მთავარი ბრძოლები იმართება. ჩვეულებრივ, სისხლის ერთი მიკროლიტრი 5,000-10,000 ლეიკოციტს შეიცავს, მაგრამ მათი რაოდენობა დროებით იზრდება, როცა სხეული ინფექციას ებრძვის.

თრომბოციტები. თრომბოციტები სისხლის მესამე უჯრედული ელემენტებია. ისინი უჯრედული ფრაგმენტებია 2-3 მკმ დიამეტრით. მათ ბირთვი არა აქვთ და ძვლის ტვინის დიდი უჯრედების ციტოპ-



▲ *სურათი 42.16.* ***სისხლის უჯრედების დიფერენცირება.*** *ზოგი პლურიპოტენტური ღეროვანი უჯრედი ლიმფოიდურ ღეროვან უჯრედად დიფერენცირდება, რომელიც შემდგომში და თ უჯრედებად ყალიბდება, ლიმფოციტების ორი ტიპია, რომლებიც დაცვით იმუნური პასუხის წარმოქმნაში იღებენ მონაწილეობას (იხილეთ 43-ე თავი). სისხლის ყველა სხვა უჯრედი მიელოიდური ღეროვანი უჯრედიდან ვითარდება.*

ლაზმური ფრაგმენტებიდან ვითარდებიან. შემდეგ თრომბოციტები გადადიან სისხლში და შედედების პროცესში იღებენ მონაწილეობას.

ღეროვანი ურჯედები და უჯრედული ელემენტების შეცვლა

სისხლის უჯრედული ელემენტები (ერითროციტები, ლეიკოციტები და თრომბოციტები) ადამიანის სიცოცხლის განმავლობაში მუდმივად იცვლებიან. მაგალითად, ერითროციტები, ჩვეულებრივ, მხოლოდ სამი ან ოთხი თვე ცირკულირებენ და შემდეგ ფაგოციტური უჯრედების მეშვეობით ღვიძლსა და ელენთაში იშლებიან. ფერმენტები ინელებენ ძველი უჯრედების მაკრომოლეკულებს. ბიოსინთეზის გზით, მონომერების გამოყენებით, ახალი მაკრომოლეკულების აწყობას აქვს ადგილი. მაგალითად, ამინომჟავები სისხლის ძველი უჯრედებიდან მიიღება, ახალი ნივთიერებები და ენერგია კი – საკვებიდან. ძველი ერითროციტების ჰემოგლობინის რკინის ატომები ახალი ჰემოგლობინის მოლეკულებში ერთვება.

ერითროციტები, ლეიკოციტები და თრომბოციტები საერთო წყაროდან ვითარდებიან, რასაც პლურიპოტენტურ **ღეროვან უჯრედებს** უწოდებენ, რომლებიც ძვლის წითელ ტვინშია მოთავსებული, კერძოდ, ნეკნებში, ხერხემალში, მკერდის ძვალსა და მენჯში **(სურ. 42.16)**. „პლურიპოტენტური“ ნიშნავს, რომ ამ უჯრედებს სისხლის ნებისმიერი სხვა ტიპის უჯრედებად დიფერენცირება შეუძლია. პლურიპოტენტური ღეროვანი უჯრედები ემბრიონში ვითარდება და პოპულაციის განახლება ხდება სისხლის უჯრედული ელემენტებით განახლებისას (ღეროვან უჯრედებზე მეტი ინფორმაციისთვის იხ. 21-ე თავი).

ერითროციტების წარმოქმნას უარყოფითი უკუკავშირის მექანიზმი უზრუნველყოფს, რომელიც სისხლით ქსოვილებთან მიტანილი ჟანგბადის რაოდენობის მიმართ მგრძნობიარეა. თუ ქსოვილი საკმარისი რაოდენობის ჟანგბადს არ იღებს, თირკმელი ასინთეზებს და გამოყოფს ჰორმონს, რომელსაც ერითროპოეტინი (ეპო) ჰქვია და რომელიც ერითროციტების წარმოქმნას ასტიმულირებს. თუ სისხლს უფრო მეტი ჟანგბადი მიაქვს, ვიდრე ქსოვილები იყენებენ, ეპო-ს დონე ეცემა და ერითროციტების წარმოქმნა ნელდება.

ექიმები ანემიით დაავადებული ადამიანების სამკურნალოდ იყენებენ სინთეტურ ეპო-ს. ანემია არის მდგომარეობა, რომელიც ხასიათდება ჰემოგლობინის ნორმაზე დაბალი დონით. ზოგი ათლეტი ეპო-ს ერითროციტების დონის მოსამატებლად იყენებს. ეს სისხლის დოპინგის სახელით არის ცნობილი და აკრძალულია ოლიმპიური კომიტეტის და სხვა სპორტული ფედერაციების მიერ. 2002 წელს სოლტ ლეიკ სიტის ზამთრის ოლიმპიადაში მონაწილე ზოგი ათლეტი დადებითი რეაქციის მქონე აღმოჩნდა ეპო-ს მიმართ და მათ მედლები ჩამოერთვათ.

ბოლო ხანებში მკვლევრებმა წარმატებას მიაღწიეს პლურიპოტენტური ღეროვანი უჯრედების გამოყოფასა და ლაბორატორიულ კულტურებში მათი გაზრდის საქმეში. ცალკე გამოყოფილი პლურიპოტენტური ღეროვანი უჯრედი შეიძლება მალე მთელი რიგი დაავადებების, მათ შორის ლეიკემიის სამკურნალოდ იქნეს გამოყენებული. ლეიკემიით დაავადებულ ადამიანებს აქვთ იმ ღეროვანი უჯრედების სიმსივნური გადაგვარება, რომლებიც ლეიკოციტებს წარმოქმნიან. სიმსივნური უჯრედები გამოეყოფიან იმ ღეროვან უჯრედებს, რომლებიც ჩვეულებრივ ერითროციტებს წარმოქმნიან და უსაზღვრო რაოდენობის ლეიკოციტებს წარმოშობენ, რომლებიც, ძირითადად, ანომალურია. ლეიკემიის მკურნალობის ერთ-ერთი ექსპერიმენტული მეთოდია პლურიპოტენტური ღეროვანი უჯრედების მოცილება ძვლის ტვინის დაზიანების გზით და არასიმსივნური ღეროვანი უჯრედებით ჩანაცვლება. 30 ასეთი უჯრედი ძვლის ტვინის სრულ ხელახლა დასახლებას ახერხებს.

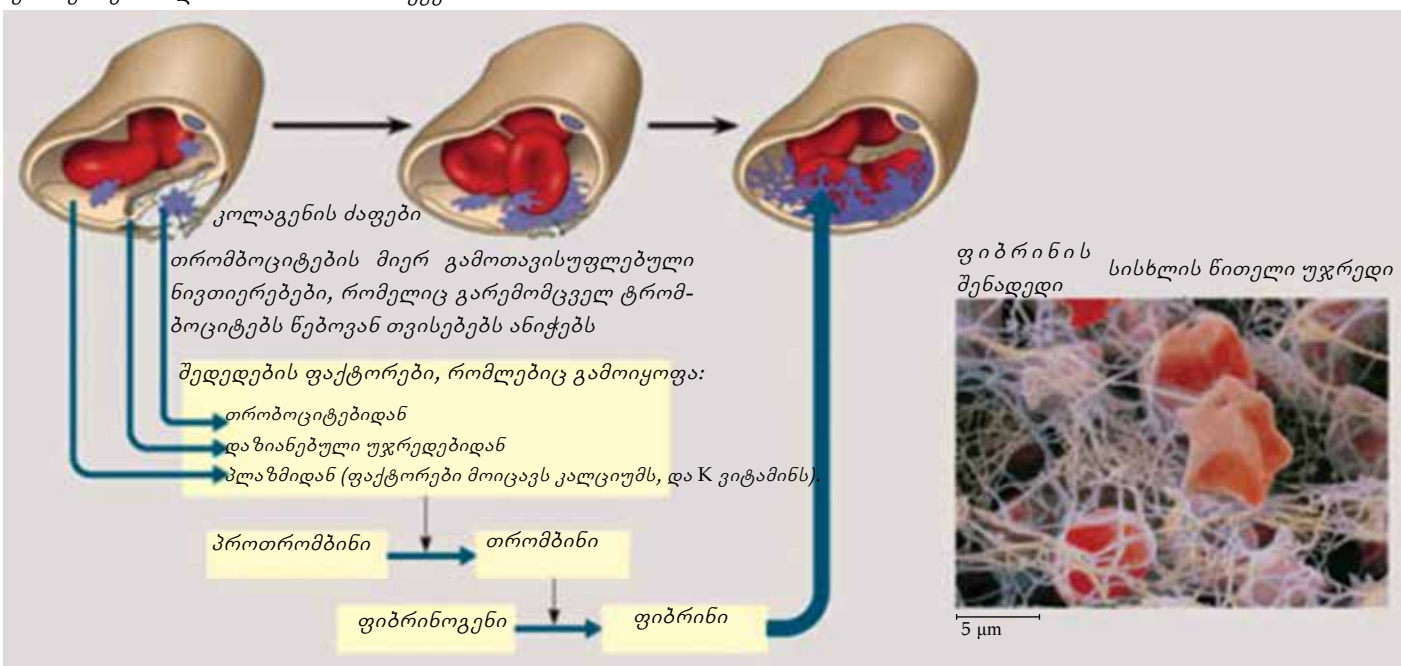
სისხლის შედედება

ყველა ადამიანი იჭრის ან იფხაჭნის რამეს დროდადრო, მაგრამ სისხლისგან არ ვიცლებით, რადგან სისხლს შედედების უნარი გააჩნია. სისხლში შემადედებელი ყოველთვის არააქტიური ფორმის სახითაა. მას **ფიბრინოგენს** უწოდებენ. თრომბი მხოლოდ მაშინ წარმოიქმნება, როდესაც პლაზმის ეს ცილა **ფიბრინად** გარდაიქმნება, ძაფებს წარმოქმნის და თრომბის ჩარჩოს აყალიბებს. შედედება თრომბოციტებიდან შედედების ფაქტორების გამოყოფისას იწყება და რეაქციების რთულ ჯაჭვს მოიცავს, რომელსაც საბოლოოდ ფიბრინოგენიდან ფიბრინის წარმოქმნამდე მივყავართ **(სურ. 42.17)**. შედედების უამრავი ფაქტორია აღმოჩენილი, მაგრამ მექანიზმი ბოლომდე ჯერ მაინც გარკვეული არ არის. გენეტიკური მუტაცია, რომელიც შედედების რომელიმე ნაბიჯს მაინც აზიანებს, **ჰემოფილიას** იწვევს, დაავადებას, რომლის დროსაც პატარა ნაკაწრიც კი ძლიერ სისხლდენას იწვევს.

1 *შედედების პროცესი იწყება, როდესაც სისხლძარღვის ენდოთელიუმი ზიანდება და სისხლი ძარღვის კედლის შემაერთებელ ქსოვილთან მოდის შეხებაში, თრომბოციტები შემაერთებელი ქსოვილის კოლაგენს უკავშირდებიან და გამოყოფენ ნივთიერებებს, რომლებიც მათ გარშემო უბნებს წებოვანს ხდის.*

2 *თრომბოციტები ქმნიან საცობს, რომელიც სისხლდენის სწრაფ შეჩერებას იწვევს.*

3 *სისხლძარღვის ძლიერი დაზიანებისას საცობი ფიბრინის კოლტით მაგრდება. ფიბრინის წარმოქმნა მრავალსაფეხურებრივი პროცესია. აგრეგირებული თრომბოციტებდან, ან დაზიანებული უჯრედებიდან გამოყოფილი შედედების ფაქტორები ერევა პლაზმაში არსებულ შედედების ფაქტორებს და იქმნება აქტივაციის კასკადი, რომელიც პლაზმის ცილა პროთრომბინს თრომბინად გარდაქმნის, თრომბინი თვითონ ფერმენტია, რომელიც შედედების ბოლო საფეხურის კატალიზირებას ახდენს. ბოლო საფეხურზე ხდება ფიბრინოგენის ფიბრინად გარდაქმნა, ფიბრინის ძაფები იხლართება და ქმნის ქსელს (იხილეთ ფერადი SEM).*



▲ *სურათი 42.17.* ***სისხლის შედედება.***

შედედების საწინააღმდეგო ფაქტორები ჩვეულებრივ ხელს უშლიან დაუზიანებელ სისხლძარღვში შედედების პროცესის დაწყებას. მაგრამ ზოგჯერ ფიბრინები დაუზიანებელ სისხლძარღვშიც კოაგულირებენ და აბლოკირებენ სისხლის დინებას. ამას **თრომბს** უწოდებენ. ასეთი პოტენციურად საშიში თრომბი შეიძლება განვითარდეს გულ-სისხლძარღვთა დაავადებების მქონე ადამიანებში.

გულსისხლძარღვთა დაავადებები

აშშ-ში სიკვდილიანობის ნახევარზე მეტი გულსისხლძარღვთა დაავადებებზე მოდის. **გულსისხლძარღვთა დაავადებების** ტენდენცია გარკვეულწილად მემკვიდრეობითია, მაგრამ ცხოვრების სტილი ასევე დიდ როლს თამაშობს. არაგენეტიკური ფაქტორები, რომლებიც გულსისხლძარღვთა პრობლემების რისკს ზრდის, არის მოწევა, ვარჯიშის სიმცირე, საკვებ რაციონში ცხოველური ცხიმის სიჭარბე და სისხლში ქოლესტერინის მაღალი დონე.

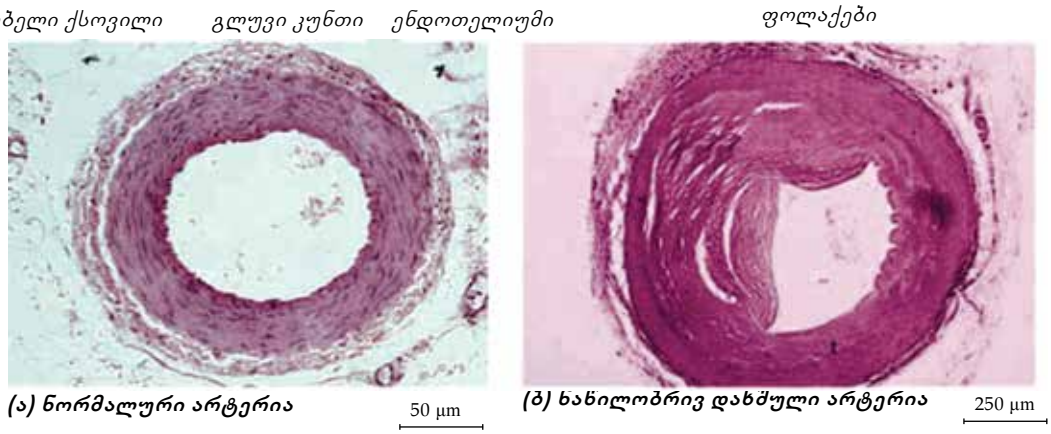
ქოლესტერინი სისხლის პლაზმაში ქოლესტერინის მოლეკულების და ცილასთან დაკავშირებული სხვა ცხიმოვანი მოლეკულების შემცველი ნაწილაკების სახით არსებობს.

ნაწილაკების ერთი ტიპი **დაბალი სიმკვრივის ლიპოპროტეინია** (დსლ), რომელსაც ხშირად „ცუდ ქოლესტერინსაც“ უწოდებენ. ისინი არტერიების შიდა კედელზე არტერიულ ფოლაქებს ქმნიან. მეორე ტიპია **მაღალი სიმკვრივის ლიპოპროტეინები** (მსლ), ანუ „კარგი ქოლესტერინები“. ისინი ქოლესტერინის დაგროვებას ამცირებენ. ვარჯიში ზრდის მსლ-ის კონცენტრაციას, მაშინ როდესაც მოწევას დსლ/მსლ შეფარდებაზე საწინააღმდეგო ეფექტი აქვს.

ჯანმრთელ არტერიებს გლუვი შიდა ზედაპირი აქვთ, რაც სისხლის დინებას უწყობს ხელს. ქოლესტერინის დაგროვება ასქელებს და აუხეშებს კედელს. ჩნდება ფოლაქები, რომელზეც დამატებითი შემაერთებელი ქსოვილი და უფრო მეტი ქოლესტერინი ილექება. ასეთი ფოლაქები არტერიის სანათურს ავიწროებს და იწვევს ქრონიკულ გულსისხლძარღვთა დაავადებას, რომელსაც **ათეროსკლეროზი** ეწოდება **(სურ. 42.18)**.

ათეროსკლეროზული არტერიების უხეში შიდა ზედაპირი თრომბოციტების ადჰეზიას უწყობს ხელს, რაც რთავს შედედების პროცესს და გავლენას ახდენს მიმოქცევაზე.

ჰიპერტენზია (სისხლის მაღალი წნევა) ხელს უწყობს ათეროსკლეროზს და ზრდის გულის შეტევისა და სისხლჩაქცევის რისკს. ათეროსკლეროზი ზრდის სისხლის წნევას, რადგან ავიწროებს სისხლძარღვებს და ამცირებს მათ ელასტიურობას.



▲ *სურათი 42.18.* ***ათეროსკლეროზი.*** *ეს სინათლის მიკროგრაფი აჩვენებს* ***(ა)*** *ნორმალური (ჯანმრთელი) და* ***(ბ)*** *ათეროსკლეროზული ფოლაქის მქონე არტერიას. ფოლაქი ძირითადად ბოჭკოვანი შემაერთებელი ქსოვილისგან შედგება.*

ერთი ჰიპოთეზის მიხედვით, ქრონიკული მაღალი წნევა აზიანებს ენდოთელიუმს და ხელს უწყობს ფოლაქების წარმოქმნას. საბედნიეროდ, ჰიპერტენზიის დიაგნოსტიკა ადვილია. აგრეთვე შესაძლებელია მისი კონტროლირება დიეტით, ვარჯიშითა და წამლებით ან მათი კომბინაციით. 90-ზე მეტი დიასტოლური წნევა შეიძლება იყოს შეშფოთების მიზეზი. მუდმივი ჰიპერტენზიით ცხოვრება, როგორიცაა 200/120 – კატასტროფაა.

ათეროსკლეროზის პროგრესირებისას არტერიები უფრო და უფრო ვიწროვდება და გულის შეტევისა და სისხლჩაქცევის რისკი იზრდება. არსებობს გამაფრთხილებელი ნიშნები. მაგალითად, კორონარული არტერიების ნაწილობრივი ბლოკირებისას ადამიანს შეიძლება ჰქონდეს მწვავე ტკივილი გულმკერდის არეში. ამ მდგომარეობას ანგინა პექტორისს უწოდებენ. ტკივილი შესაძლოა იმით იყოს განპირობებული, რომ გულს ჟანგბადის მიწოდება აკლდება. ასეა თუ ისე, ბევრი ათეროსკლეროზიანი პაციენტი თავის მდგომარეობას მანამდე ვერ აცნობიერებს, სანამ კატასტროფა არ მოხდება.

ავადმყოფობის საბოლოო ეტაპი გულის შეტევა ან სისხლჩაქცევაა. გულის შეტევა არის გულის კუნთის ქსოვილის კვდომა, რომელიც ერთი ან მეტი კორონარული არტერიის ხანგრძლივი ბლოკირების შედეგია. კორონარული არტერიებით გულის კუნთი ჟანგბადით მდიდარ სისხლს იღებს. რამდენადაც მათი დიამეტრი პატარაა, ისინი ძალიან მგრძნობიარეა ბლოკირების მიმართ. ასეთმა ბლოკადამ შეიძლება გულის კუნთი სწრაფად დააზიანოს, რამდენადაც მუდმივად მცემი გულის კუნთი ჟანგბადის გარეშე დიდი ხნით ვერ ძლებს. ინსულტი (ანუ ტვინში სისხლჩაქცევა) ნერვული ქსოვილის კვდომაა, რომელიც ტვინის არტერიების ბლოკადითაა განპირობებული.

გულის შეტევები და სისხლჩაქცევები ხშირად თრომბის მიერ არტერიის ბლოკირების შედეგია. თრომბის წარმოქმნის მთავარი მიზეზია დსლ-ის დაგროვებით განპირობებული ანთებითი რეაქცია. ასეთი ანთება, რომელიც სხეულის ჭრილობაში ბაქტერიის მოხვედრისას აღძრული დამცველობითი რეაქციის მსგავსია **(იხ. სურ. 43.6)**, იწვევს ფოლაქების გახლეჩას და იმ ფრაგმენტების გამოთავისუფლებას, რომლებიც თრომბს წარმოქმნიან. თრომბი შეიძლება კორონარულ ან ტვინის არტერიაში გაჩნდეს. ის შეიძლება რომელიმე სხვა არტერიაში წარმოიქმნას და მერე სისხლის მიმოქცევის სისტემით აღნიშნულ ორგანოებში გადავიდეს. გადატანილი კოლტი, რომელსაც ემბოლიას უწოდებენ, გადაადგილდება მანამ, სანამ იმდენად ვიწრო არტერიაში არ მოხვდება, რომ გაიჭედოს. ბუნებრივია, ემბოლიის გაჭედვის ალბათობა მაღალია ფოლაქების მქონე შევიწროებულ არტერიებში.

ემბოლია იწვევს სისხლის დინების ბლოკირებას და იმის იქით მყოფი გულის ან ტვინის ქსოვილი ჟანგბადის ნაკლებობის გამო იღუპება. თუ გულის დაზიანება მასში ელექტრული იმპულსის გავრცელებას წყვეტს, შეიძლება გულის მუშაობის სიხშირე მნიშვნელოვნად შეიცვალოს ან გულმა საერთოდაც შეწყვიტოს მუშაობა. ასეთ შემთხვევაში მსხვერპლი შეიძლება გადარჩეს ადეკვატური სასწრაფო ჩარევით, როგორიცაა კარდიოპულმონარული რეანიმაცია ან რამე სხვა პროცედურა. სისხლჩაქცევის ეფექტი და ადამიანის გადარჩენის ალბათობა დამოკიდებულია ტვინის დაზიანებული ქსოვილის ფართობსა და მდებარეობაზე.

კონცეფცია ტესტი 42.4

1. დაახლოებით სისხლის რამდენ წითელ უჯრედს წარმოქმნის ადამიანის ძვლის წითელი ტვინი ყოველდღე, თუ მხდველობაში მივიღებთ, რომ სისხლის წითელი უჯრედების საერთო რაოდენობა 25 ტრილიონია (2.5 ჩ 1013) და უჯრედების საშუალო სიცოცხლის ხანგრძლივობა კი 4 თვე.
2. ახსენით, რატომ ითხოვენ ექიმები სისხლის თეთრი უჯრედების დათვლას ანთებითი პროცესების დროს
3. როგორ ახერხებს გადანერგილი ძვლის ტვინის უჯრედები, ჩაანაცვლოს უჯრედების დიდი მრავალფეროვნება, რომელიც ძვლის ტვინში წარმოიქმნება.

კონცეფცია 42.5

აირთა ცვლა განსაკუთრებულ სუნთქვით ზედაპირებზე ხორციელდება

ამ თავში **აირთა ცვლაზე** გვექნება საუბარი. მიუხედავად იმისა, რომ ამ პროცესს ხშირად სუნთქვას უწოდებენ, ის არ უნდა ავურიოთ ენერგიის გარდაქმნის პროცესში, რომელსაც ადგილი აქვს უჯრედის სუნთქვისას. აირთა ცვლა გარემოდან ჟანგბადის შეთვისებას და ნახშირორჟანგის გამოყოფას გულისხმობს (სურ. 42.19). ეს მიმოცვლა საჭიროა უჯრედული სუნთქვის პროცესში ატფ-ის წარმოქმნისთვის. მასში მონაწილეობას სუნთქვის და სისხლის მიმოქცევის სისტემები იღებენ.

ჟანგბადის წყაროს **სუნთქვის გარემო** ეწოდება. ასეთია ჰაერი ხმელეთის ცხოველებისთვის და წყალი წყალში მობინადრეებისთვის. ატმოსფერო დედამიწისთვის ჟანგბადის მთავარი რეზერვუარია და მასში მოცულობის დაახლოებით 21% ჟანგბადია. ოკეანეები, ტბები და წყლის სხვა გარემო ჟანგბადს გახსნილი სახით შეიცავს. გახსნილი ჟანგბადის რაოდენობა მნიშვნელოვნად იცვლება, მაგრამ ყოველთვის გაცილებით უფრო ნაკლებია, ვიდრე ჰაერის შესაბამის მოცულობაში.

ცხოველის სხეულის ნაწილი, სადაც გარემოსთან აირთა ცვლა მიმდინარეობს, **სუნთქვის ზედაპირად** იწოდება. ცხოველები ჟანგბადსა და ნახშირორჟანგს აქტიური ტრანსპორტის გზით არ გადაიტანენ. ასე რომ, ამ აირთა გადაადგილება სუნთქვის ზედაპირსა და გარემოს შორის მთლიანად დიფუზიის გზით ხორციელდება. დიფუზიის სიჩქარე იმ ზედაპირის ფართის პროპორციულია, რომელშიც აირთა მიმოცვლა მიმდინარეობს და უკუპროპორციულია იმ მანძილის კვადრატის, რომელშიც დიფუზია ხორციელდება. შედეგად, სუნთქვის ზედაპირი ძირითადად თხელი და დიდი ფართობის მქონეა. ეს სტრუქტურული ადაპტაცია აირთა მიმოცვლის მაქსიმალიზაციას იწვევს. ამის გარდა, პლაზმური მემბრანის შესანარჩუნებლად ყველა ცოცხალი უჯრედი აუცილებლად სითხეში უნდა იყოს. აქედან გამომდინარე, როგორც წყლის, ისე ხმელეთის ცხოველების სუნთქვის ზედაპირები ნესტიანია და ჟანგბადი და ნახშირორჟანგი ამ ზედაპირებს წყალში გახსნის შემდეგ გადაკვეთს.

სუნთქვის ზედაპირმა მთელი ორგანიზმი ჟანგბადით უნდა უზრუნველყოს და ნახშირორჟანგი განდევნოს. ამისთვის დიდი და საკმარისი ზედაპირის გასავითარებლად მრავალფეროვანი გზა მოინახა. სუნთქვის ზედაპირი ძირითადად ორგანიზმის ზომაზე და საცხოვრებელ გარემოზეა დამოკიდებული, ანუ იმაზე, იგი წყალში თუ ხმელეთზე ბინადრობს. მასზე ასევე მეტაბოლური მოთხოვნილებებიც ახდენს გავლენას. ასე რომ, ენდოთერმებს ჩვეულებრივ უფრო დიდი ზედაპირი აქვთ, ვიდრე იგივე ზომის ექტოთერმებს.

ერთუჯრედიანი ორგანიზმების და უმარტივესების უმეტესობაში აირთა ცვლა სხეულის მთელი ზედაპირით ხდება. ამის მსგავსად, შედარებით მარტივ ცხოველებში, როგორიცაა ღრუბელები, ნაწლავღრუიანები და ბრტყელი ჭიები, ყველა უჯრედის პლაზმური მემბრანა გარეგან გარემოსთან ახლოს არის, რათა აირთა შიგნით და გარეთ დიფუზია იყოს უზრუნველყოფილი. ბევრ ცხოველში სხეულის დიდ ნაწილს არა აქვს უშუალო შეხება სასუნთქ გარემოსთან. ამ ცხოველებში სუნთქვითი ზედაპირი თხელი, ნესტიანი ეპითელიუმია. იგი გამოყოფს სუნთქვით გარემოს სისხლისგან ან კაპილარებისგან. სისხლს აირები მთელ სხეულში გადააქვს (სურ. 42.19).

ზოგი ცხოველი მთელ კანს იყენებს სუნთქვის ორგანოდ. მაგალითად, ჭიაყელას აქვს ნესტიანი კანი და აირთა მიმოცვლა მისი მთელი სხეულის ზედაპირით ხორციელდება. ჭიაყელას კანქვეშ კაპილარების ქსელია. რამდენადაც სუნთქვის ზედაპირი ნესტიანი უნდა იყოს, ჭიაყელები და სხვა კანით მსუნთქავები, მათ შორის ამფიბიებიც, წყალში ან ნესტიან გარემოში უნდა ბინადრობდნენ.

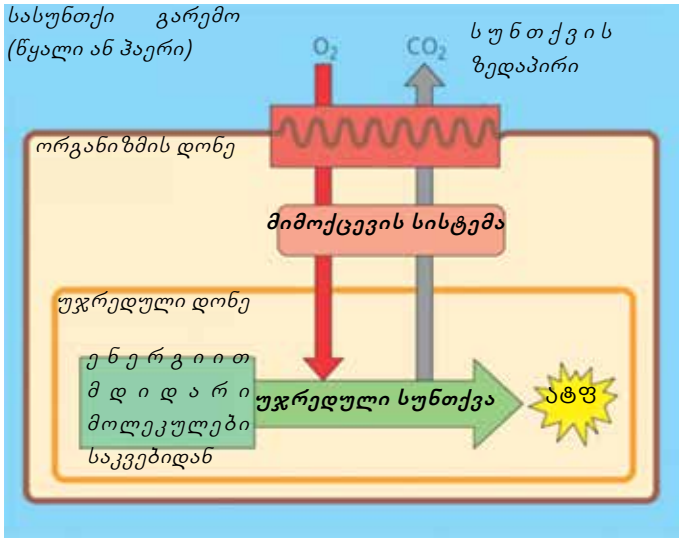
ცხოველები, რომელთა ერთადერთი სუნთქვის ორგანო კანია, ჩვეულებრივ პატარა ზომისაა და გრძელი და თხელი ან ბრტყელი სხეული აქვთ. მათი ზედაპირის ფართობის შეფარდება სხეულის მოცულობასთან დიდია. ცხოველთა უმეტესობას არ აქვს საკმარისი ფართობის სხეულის ზედაპირი, რათა აირთა მიმოცვლა დაკმაყოფილდეს. ამ სირთულის გადაწყვეტა სუნთქვის ორგანოს განვითარებაში მდგომარეობს, რომელიც დატოტვილია და დიდი ფართობი გააჩნია აირთა მიმოცვლისთვის. ლაყუჩები, ტრაქეა და ფილტვები სამი ყველაზე გავრცელებული სასუნთქი ორგანოა.

წყლის ცხოველების ლაყუჩები

ლაყუჩები სხეულის წარმონაქმნებია, რომლებიც წყალთან უშუალო შეხებაშია. ზოგ უხერხემლოში, როგორიცაა ვარსკვლავები, ლაყუჩებს მარტივი ფორმა აქვს და მთელ სხეულზე არის გავრცელებული (სურ. 42.20 ა). ბევრ სეგმენტურ ჭიას ან ყოველი სეგმენტის გასწვრივ აქვს ლაყუჩები (სურ. 42.20 ბ), ან თავისა და კუდის არეში. ნიჟარიანების (სურ. 42.20 გ) და კიბოსნაირების (სურ. 42.20 დ) ლაყუჩები სხეულის გარკვეულ უბანშია მოთავსებული. ლაყუჩების მთლიანი ზედაპირის ფართობი ზოგჯერ მთელ დარჩენილ სხეულის ფართზე უფრო მეტია.

წყალს, როგორც სუნთქვის გარემოს უპირატესობაც და ნაკლიც აქვს. ადვილია აირთა ცვლაში მონაწილე უჯრედების მემბრანების ნოტიოდ შენარჩუნება, რამდენადაც ლაყუჩები წყლით არის შემოფარგლული. მაგრამ ჟანგბადის კონცენტრაცია წყალში დაბალია. რაც უფრო თბილი და მარილიანია წყალი, მით ნაკლები ჟანგბადია მასში გახსნილი (ზოგი მტკნარი და ზღვის წყალი ერთ ლიტრში, მხოლოდ 4-8 მლ. ჟანგბადს შეიცავს). ცხოველის მიერ ჟანგბადის შესათვისებლად ლაყუჩები ძალიან ეფექტური უნდა იყოს. ერთი დამხმარე პროცესი არის ვენტილაცია, ანუ სასუნთქი გარემოს დინება სასუნთქი ზედაპირისკენ. ვენტილაციის გარეშე, წყალთან აირების მიმოცვლის მერე წარმოიქმნებოდა უბანი, რომელშიც ჟანგბადის დაბალი და ნახშირორჟანგის მაღალი კონცენტრაცია იქნებოდა. კიბოებსა და ლობსტერებს პედალის მსგავსი საცეცები აქვთ, რომელიც წყალს ლაყუჩებისკენ აგზავნის. თევზების ლაყუჩების ვენტილაცია იმ წყლის დინებით ხდება, რომელიც თევზის პირში შედის, გაივლის ხახას, ლაყუჩებს და სხეულიდან გარეთ გამოდის (სურ. 42.21). რამდენადაც წყალი მკვრივია და ჟანგბადის მცირე მოცულობას შეიცავს, თევზების უმეტესობას ლაყუჩების ვენტილაციისთვის საკმაო ენერგიის ხარჯვა უწევს.

კაპილარების წყობა თევზის ლაყუჩში აძლიერებს აირთა ცვლას და ამცირებს ვენტილაციის ენერგეტიკულ დანახარჯს. სისხლი ლაყუჩში წყლის მოძრაობის საწინააღმდეგო მიმართულებით მიდის. ეს სისხლში ჟანგბადის გადასვლის ეფექტურობას



▲ *სურათი 42.19.* ***აირთა ცვლის როლი ბიოენერგეტიკაში.***

აძლიერებს. აღნიშნულ მექანიზმს **ურთიერთსაწინააღმდეგო დინებით მიმოცვლა** ჰქვია. როდესაც სისხლი ლაყუჩის კაპილარში მოძრაობს, ის სულ უფრო და უფრო ივსება ჟანგბადით, რადგან ის მაშინვე ხვდება წყალს, რომელშიც ჟანგბადის კონცენტრაცია მაღალია. ეს ნიშნავს, რომ კაპილარის მთელ სიგრძეზე დიფუზიის გრადიენტი ისეთია, რომ ხელს უწყობს ჟანგბადის გადასვლას წყლიდან სისხლში. ასეთი მიმოცვლა იმდენად ეფექტურია, რომ ლაყუჩს შეუძლია წყალში გახსნილი ჟანგბადის 80%-ის შეთვისება. ეს მექანიზმი ტემპერატურის რეგულაციისთვისაც მნიშვნელოვანია. რაც აღნიშნული იყო მე-40 თავში და ასევე მიმოხილული იქნება ძუძუმწოვართა თირკმლის მოქმედებაშიც, რომელიც 44-ე თავშია წარმოდგენილი.

ლაყუჩები ხმელეთზე მობინადრე ორგანიზმებისთვის ჩვეულებრივ არამოსახერხებელია. მემბრანის ნოტიო ზედაპირი უშუალოდ რომ ეხებოდეს ჰაერს, აორთქლებით ძალიან ბევრ წყალს დაკარგავდა და ლაყუჩიც დაიშლებოდა, რადგან მისი ძაფები წყალთან შეხებაში ვერ მოვიდოდა და შეწებდებოდა. ხმელეთის ორგანიზმების უმეტესობაში აირთა მიმოცვლის ზედაპირი მოთავსებულია ორგანიზმის შიგნით და ატმოსფეროში ვიწრო მილებით იხსნება.

მწერების ტრაქეალური სისტემა

ჰაერს, როგორც სუნთქვის გარემოს, წყალთან შედარებით მნიშვნელოვანი უპირატესობები აქვს. მათ შორის არის ჟანგბადის გაცილებით მაღალი კონცენტრაცია (დაახლოებით 210 მლ ჟანგბადი ჰაერის ერთ ლიტრზე). ვინაიდან ჰაერში ჟანგბადისა და ნახშირორჟანგის დიფუზია უფრო სწრაფად ხდება, ვიდრე წყალში, სასუნთქი ზედაპირების ისეთი ძლიერი ვენტილაცია საჭირო არ არის. როდესაც სუნთქვის ზედაპირი ჰაერიდან ჟანგბადს შეითვისებს და ნახშირორჟანგს გამოყოფს, დიფუზია სწრაფად მოიტანს მეტ ჟანგბადს და მიმოცვლის არედან წაიღებს ნახშირორჟანგს. ხმელეთის ცხოველების ვენტილაციისთვის ნაკლები ენერგიაა საჭირო, რამდენადაც ჰაერი გაცილებით უფრო მსუბუქია და გაცილებით უფრო ადვილია მისი ამოტუმბვა. ამასთანავე, იგივე რაოდენობის ჟანგბადის მისაღებად წყალთან შედარებით გაცილებით ცოტა ჰაერის მოცულობის ჩასუნთქვაა საჭირო. მაგრამ ამ უპირატესობასთან ერთად პრობლემაც იჩენს თავს: სუნთქვის ზედაპირი, რომელიც დიდი და ნესტიანი უნდა იყოს, მუდმივად კარგავს წყალს აორთქლების გზით. პრობლემა მნიშვნელოვნად მცირდება იმით, რომ სუნთქვის ზედაპირი სხეულის შიგნით არის მოთავსებული.

მაშინ, როდესაც ფილტვები ხმელეთის ცხოველების სუნთქვის ყველაზე ცნობილი სტრუქტურაა, ყველაზე ზოგადი მაინც მწერების ტრაქეალური სისტემაა.

მწერების **ტრაქეალური სისტემა** წარმოადგენს ჰაერის მილებს, რომლებიც სხეულის შიგნით იტოტება. ეს სხეულის შიგნით მოთავსებული აირთა მიმოცვლის ზედაპირის ერთ-ერთი ფორმაა. ყველაზე გრძელი მილები, რომელთაც ტრაქეას უწოდებენ, გარეთ იხსნება. უფრო პატარა ტოტები კი თითქმის ყველა უჯრედის ზედაპირამდე მიდის, სადაც აირთა მიმოცვლა ტრაქეალური სისტემის ბოლოში არსებული ნოტიო ეპითელიუმის გავლით ხდება **(სურ. 42.22 ა).** რადგან სხეულის თითქმის ყველა უჯრედი სუნთქვის სისტემასთან ახლო დისტანციაზე იმყოფება, მწერების სისხლის მიმოქცევის ღია სისტემა ჟანგბადისა და ნახშირორჟანგის ტრანსპორტში მონაწილეობას არ იღებს.

პატარა მწერებისთვის, ტრაქეას გავლით დიფუზიას საკმარისი რაოდენობის ჟანგბადი მოაქვს და ნახშირორჟანგი გააქვს, რათა უჯრედული სუნთქვა უზრუნველყოფილი იყოს. უფრო დიდი ზომის მწერები, რომელთაც უფრო მაღალი ენერგეტიკული მოთხოვნილება გააჩნიათ, ტრაქეალურ სისტემას სხეულის მოძრაობით ანიავებენ. ამ დროს აირის მილების რიტმულ შევიწროებას და გაფართოებას აქვს ადგილი. ფრენის დროს მწერებს ძალიან მაღალი მეტაბოლური სიჩქარე აქვთ. ისინი ამ დროს 100-200-ჯერ მეტ ჟანგბადს იყენებენ, ვიდრე მოსვენების მდგომარეობაში. ბევრ მფრენ მწერში საფრენი კუნთების მონაცვლეობითი შეკუმშვა და მოდუნება ავიწროებს და აფართოებს სხეულს, რაც ტრაქეალური სისტემიდან ჰაერის სწრაფ ამოტუმბვას უზრუნველყოფს. საფრენ კუნთებში ბევრი მიტოქონდრიაა, რაც მაღალ მეტაბოლურ სიჩქარეს უწყობს ხელს. ტრაქეის მილები ატფ-ის წარმომქმნელ თითოეულ ორგანელს ჟანგბადით ამარაგებს **(სურ. 42.22 ბ).** ასე რომ, ტრაქეალური სისტემის ადაპტაციები უშუალოდაა დაკავშირებული ბიოენერგეტიკასთან.

ფილტვები

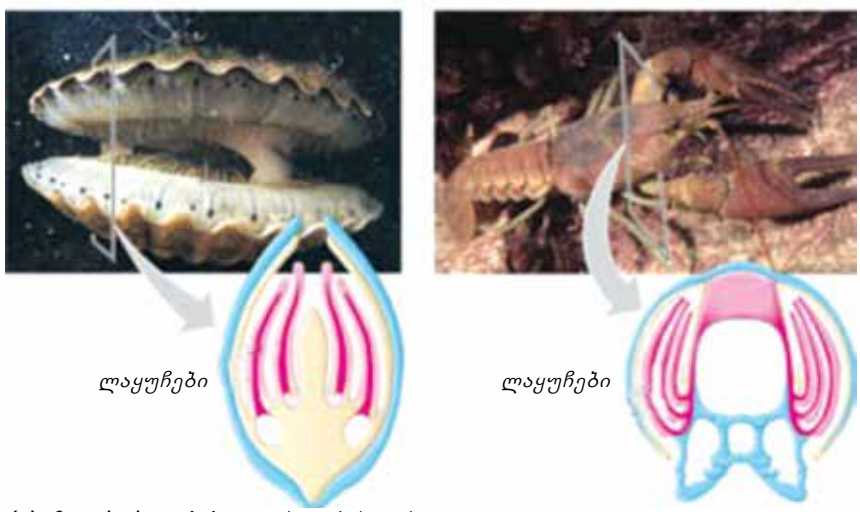
განსხვავებით ტრაქეალური სისტემისგან, რომელიც მთელ სხეულში იტოტება, ფილტვების მდგომარეობა ერთი უბნით შემოფარგლება. რამდენადაც ფილტვების სასუნთქი ზედაპირი ყველა უჯრედთან უშუალო კონტაქტში არ იმყოფება, სისხლს გადააქვს აირები ფილტვებსა და სხეულის სხვა ნაწილებს შორის. ფილტვებს, ეპითელიუმის ქვეშ, რომელიც სუნთქვის ზედაპირს ქმნის, კაპილარების უხვი ქსელი აქვს. ფილტვები განვითარდა ობობებში, ხმელეთის ლოკოკინებსა და ხერხემლიანებში.

ხერხემლიანებს შორის ამფიბიებს შედარებით მცირე ზომის ფილტვები აქვთ, რომელიც არც თუ ისე დიდ ზედაპირს მოიცავს. ბევრს კი ფილტვები საერთოდ არ აქვთ და აირთა დიფუზია მთლიანად სხეულის ზედაპირით ხდება. მათგან განსხვავებით, რეპტილიების უმეტესობა, ყველა ფრინველი და ძუძუმწოვარი აირთა ცვლას მხოლოდ ფილტვებით ახორციელებს.



(ა) ზღვის ვარსკვლავი. *ზღვის ვარსკვლავის ლაყუჩები კანის მარტივი მილაკოვანი გამონაზარდებია. ყოველი ლაყუჩის ცარიელი ცენტრი, ცელომის (სხეულის ღრუს) გაფართოებაა. ლაყუჩის ზედაპირის გასწვრივ აირების მიმოცვლა დიფუზიით ხორციელდება. სითხე ცელომში ლაყუჩების გავლით მოძრეობს და აირების გადატანას ხელს უწყობს. აირების მიმოცვლაში მილოვანი ფეხის ზედაპირიც მონაწილეობს.*

(ბ) ზღვის ჭია. *ბევრ პოლიქეტს (ანელიდების წარმომადგენელი ზღვის ჭია) სხეულის ორივე მხარეს საცეცების ორი წყვილი აქვს, რომელთაც პარაპოდიებს უწოდებენ. პარაპოდიები ლაყუჩის ფუნქციას ასრულებს და ასევე მონაწილეობას იღებ ცურვასა და ცოცვაში.*



(გ) ზღვის სავარცხელა. *სავარცხელას ლაყუჩები გრძელია. ბრტყელი ფირფიტები სხეულის ძირითადი მასიდან მკვრივი ნიჟარისკენ მიემართება. ლაყუჩის წამწამები წყალს მის ირგვლივ აცირკულირებს.*

(დ) კიბო. *კიბოსა და სხვა კიბოსნაირებს, გარეგანი ჩონჩხით დაფარული გრძელი ლაყუჩები აქვთ. სხეულის განსაკუთრებული საცეცები წყალს ლაყუჩების ზედაპირისკენ მიმართავს.*

▲ სურათი 42.20 **აირთა ცვლაში მონაწილე ლაყუჩების სტრუქტურისა და სხეულის გარეგანი ზედაპირის მრავალფეროვნება.**

კუები გამონაკლისს წარმოადგენენ. მათში ფილტვებს აირთა მიმოცვლაში პირსა და ანუსთან არსებული ნოტიო ეპითელიუმიც ეხმარება. ფილტვები და ჰაერით სუნთქვა ზოგ წყლის ხერხემლიანშიც არის განვითარებული (ფილტვიანი თევზები). ეს წარმოადგენს ჟანგბადით ღარიბ წყალთან ან ისეთ მდგომარეობასთან ადაპტაციას, როდესაც დროის გარკვეული მონაკვეთის გატარება ჰაერთან უშუალო შეხებაში უწევთ (მაგალითად, გუბურის დონის დაწევისას).

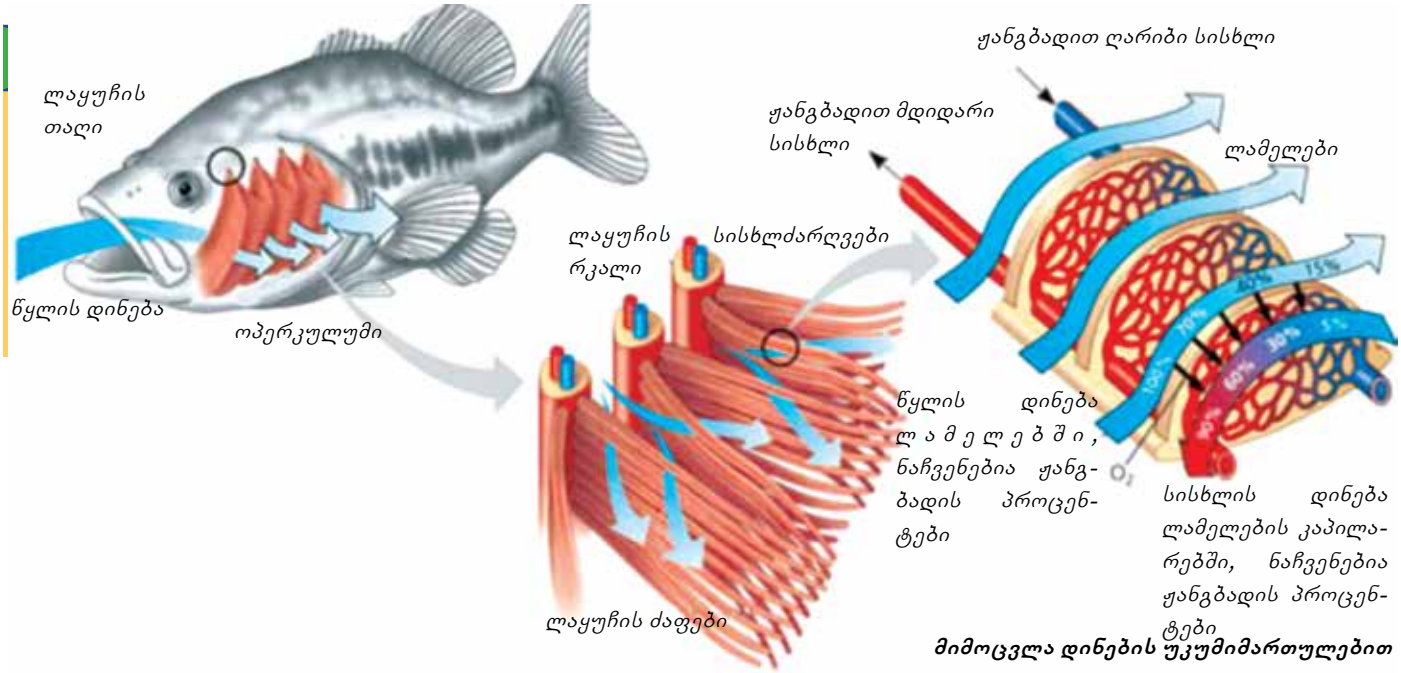
ზოგადად, ფილტვების ზომა და სირთულე მეტაბოლიზმის სიჩქარესთანაა დაკავშირებული. მაგალითად, ენდოთერმების ფილტვებს აირთა მიმოცვლის გაცილებით უფრო დიდი ფართობი აქვთ, ვიდრე იგივე ზომის ექტოთერმებს.

ძუძუმწოვართა სუნთქვის სისტემები: დაწვრილებითი მიმოხილვა

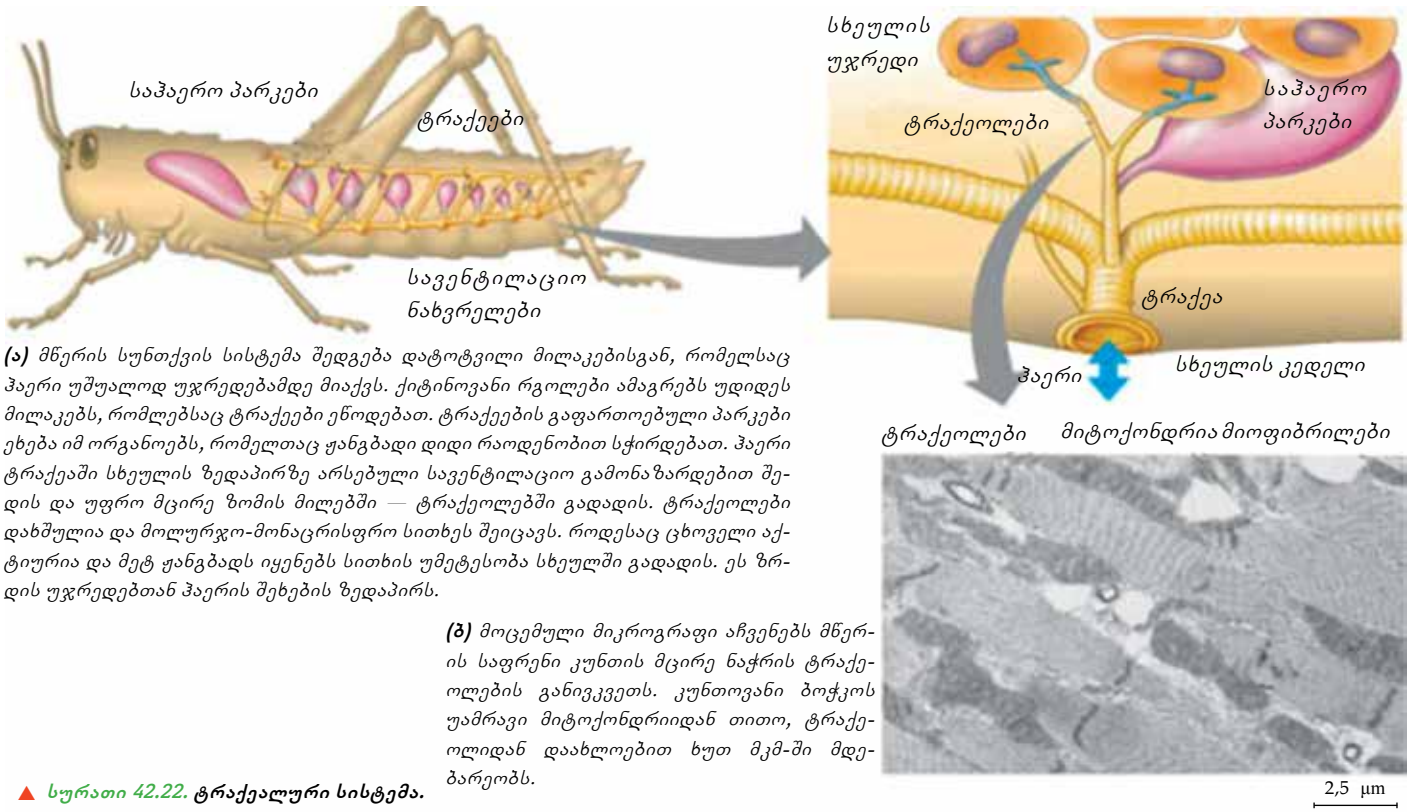
ფილტვები გულმკერდის ღრუში მოთავსებული ღრუბლის მაგვარი სტრუქტურაა. იგი დაფარულია ეპითელიუმით, რომელიც სუნთქვის ზედაპირს წარმოადგენს. ჰაერი ფილტვებთან დატოტვილი მილების სისტემით გადადის (სურ. 42.23). ჰაერი შედის ნესტოებში იფილტრება, თბება, ნესტიანდება და გადის ცხვირის ღრუს სივრცეს. ცხვირის ღრუდან ხახაში გადადის. ეს არის ადგილი, სადაც ჰაერისა და საკვების გზის გადაკვეთა ხდება. როდესაც საკვები იყლაპება, **ხორხი** (სუნთქვის არხის ზედა ნაწილი) ზევით იწევს და იხურება. ეს საკვებს საშუალებას აძლევს საყლაპავის გავლით კუჭში გადავიდეს (იხ. სურ. 41.16). დარჩენილი დროის განმავლობაში ხორხი ღიაა და სუნთქვა შესაძლებელია.

ხორხი ხრტილოვანი წარმონაქმნია და ძუძუმწოვართა უმეტესობაში ის ხმის ყუთის ფუნქციას ასრულებს. გამოდევნილი ჰაერი გაივლის **მბგერავი იოგების** წყვილს, რომელიც ხორხშია მოთავსებული. ბგერა წარმოიქმნება მაშინ, როცა ხმის ყუთის უნებლიე კუნთები იჭიმება და იწვევს მბგერავი იოგების გაწელვას ისე, რომ ეს უკანასკნელნი ვიბრაციას იწყებს. მაღალი ხმა ძლიერ დაჭიმული იოგის სწრაფი რხევის შედეგია, დაბალი ხმა კი ნაკლებად დაჭიმული იოგის რხევის შედეგი. ხორხიდან ჰაერი **ტრაქეაში** გადადის. C ფორმის ხრტილოვანი რკალები ტრაქეას ფორმას უნარჩუნებენ. ტრაქეა ორ **ბრონქად** იტოტება, რომელთაგან თითოეული თითო ფილტვთან მიდის. ფილტვის შიგნით ბრონქები იტოტება სულ უფრო და უფრო წვრილ მილებად, რომელთაც **ბრონქიოლები** ეწოდება. ჰაერის მილების მთლიან სისტემას გადაბრუნებული ხის ფორმა აქვს, რომლის მთავარი ღერო ტრაქეაა. ეპითელიუმი, რომელიც სასუნთქი ხის უმეტეს ნაწილშია ამოფენილი, დაფარულია ლორწოს თხელი შრითა და წამწამებით. ლორწო იჭერს მტვერს და სხვადასხვა ნაწილაკებს. დაკავებული ნაწილაკები წამწამების მოძრაობით ზევით გადაიტანება, სადაც საყლაპავით შეიძლება გადაიყლაპოს. ეს პროცესი სუნთქვის სისტემის გასუფთავებას უწყობს ხელს.

უმცირესი ზომის ბრონქიოლები ბოლოში ალვეოლებით ბოლოვდება (იხ. სურ. 42.23). აირთა მიმოცვლა თხელი ეპითელიუმის გავლით ხდება, რომელიც მილიონობით ალვეოლშია. ჟანგბადი ნესტიან შრეში იხსნება და ეპითელიუმის გავლით თითოეული ალვეოლის ირგვლივ მყოფი კაპილარების ქსელისკენ სწრაფად დიფუნდირდება. ნახშირორჟანგი კი საწინააღმდეგო მიმართულებით მოძრაობს – კაპილარებიდან ეპითელიუმის გავლით ჰაერისკენ.



▲ *სურათი 42.21* ***თევზის ლაყუჩების სტრუქტურა და ფუნქციები****. თევზი მუდმივად ტუმბავს ჰაერს პირიდან ლაყუჩებისკენ, იყენებს რა ყბებისა და ოპერკულუმის (ლაყუჩის სახურავის) კოორდინირებულ მოძრაობას. მცურავ თევზს შეუძლია მარტივად გააღოს პირი და გაუშვას წყლის ნაკადი ლაყუჩებისკენ. ყოველ ლაყუჩს აქვს ლაყუჩის ძაფების ორი რიგი. იგი ბრტყელი ფირფიტებისგან – ლამელებისგან შედგება. სისხლი, რომელიც კაპილარებით ლამელებში გადის წყლისგან ჟანგბადს ითვისებს. ყურადღება მისაქცევია, რომ წყლისა და სისხლის ურთიერთსაწინააღმდეგო დინება ჟანგბადის დაბალ კონცენტრაციულ გრადიენტს ინარჩუნებს, რაც უზრუნველყოფს კაპილარის მთელ სიგრძეზე ჟანგბადის დიფუზიას წყლიდან სისხლში.*

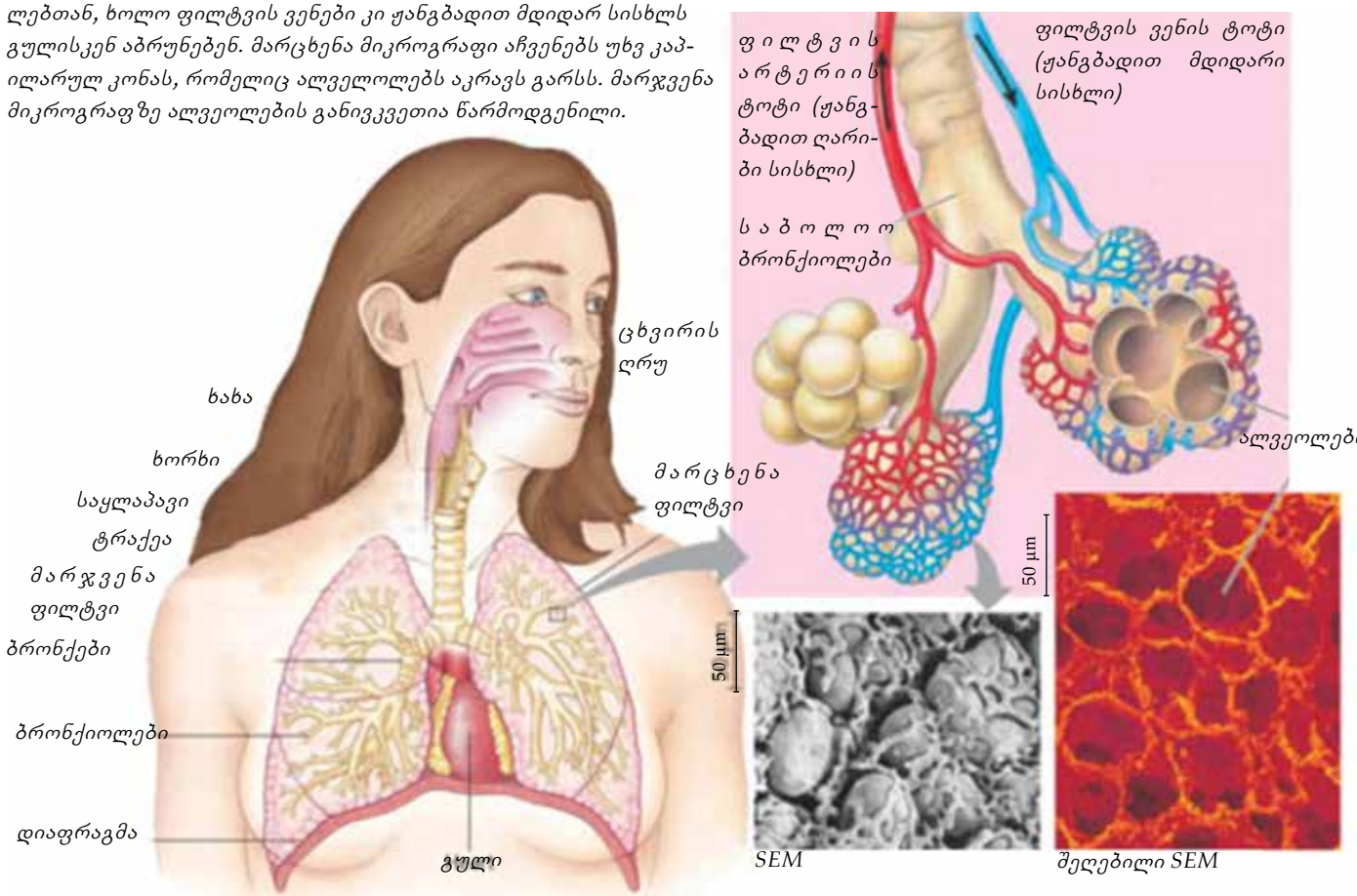


(ა) *მწერის სუნთქვის სისტემა შედგება დატოტვილი მილაკებისგან, რომელსაც ჰაერი უშუალოდ უჯრედებამდე მიაქვს. ქიტინოვანი რგოლები ამაგრებს უდიდეს მილაკებს, რომლებსაც ტრაქეები ეწოდებათ. ტრაქეების გაფართოებული პარკები ეხება იმ ორგანოებს, რომელთაც ჟანგბადი დიდი რაოდენობით სჭირდებათ. ჰაერი ტრაქეაში სხეულის ზედაპირზე არსებული სავენტილაციო გამონაზარდებით შედის და უფრო მცირე ზომის მილებში — ტრაქეოლებში გადადის. ტრაქეოლები დახშულია და მოლურჯო-მონაცრისფრო სითხეს შეიცავს. როდესაც ცხოველი აქტიურია და მეტ ჟანგბადს იყენებს სითხის უმეტესობა სხეულში გადადის. ეს ზრდის უჯრედებთან ჰაერის შეხების ზედაპირს.*

(ბ) *მოცემული მიკროგრაფი აჩვენებს მწერის საფრენი კუნთის მცირე ნაჭრის ტრაქეოლების განივკვეთს. კუნთოვანი ბოჭკოს უამრავი მიტოქონდრიიდან თითო, ტრაქეოლიდან დაახლოებით ხუთ მკმ-ში მდებარეობს.*

▲ *სურათი 42.22.* ***ტრაქეალური სისტემა.***

▼ *სურათი 42.23* ***ძუძუმწოვართა სუნთქვის სიტემა.*** *ცხვირის ღრუდან და ხახადან შესული ჰაერი გაივლის ხორხს, ტრაქეას, ბრონქიოლებს და ბრონქებს, რომელიც ნესტიანი ეპითელიუმით ამოფენილი მიკროსკოპული ალვეოლებით ბოლოვდება. ფილტვის არტერიის ტოტები, მოიტანენ ჟანგბადით ღარიბ სისხლს ალვეოლებთან, ხოლო ფილტვის ვენები კი ჟანგბადით მდიდარ სისხლს გულისკენ აბრუნებენ. მარცხენა მიკროგრაფი აჩვენებს უხვ კაპილარულ კონას, რომელიც ალველოლებს აკრავს გარსს. მარჯვენა მიკროგრაფზე ალვეოლების განივკვეთია წარმოდგენილი.*



კონცეფცია 42.6

სუნთქვის დროს ადგილი აქვს ფილტვების ვენტილაციას

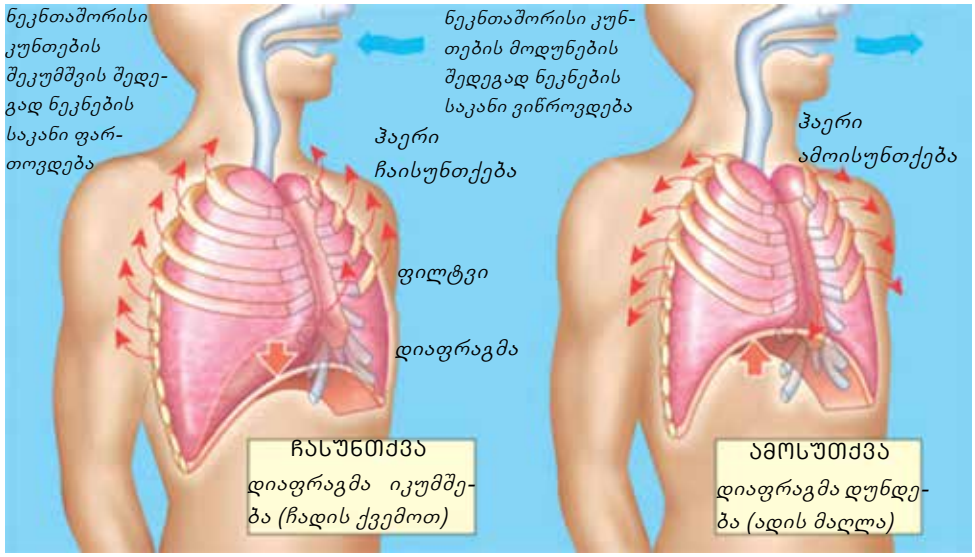
თევზების მსგავსად, ხმელეთის ხერხემლიანები აირთა მიმოცვლის ზედაპირზე ჟანგბადის მაღალი და ნახშირორჟანგის დაბალი კონცენტრაციის შესანარჩუნებლად ვენტილაციას იყენებენ. აღნიშნულ პროცესს **სუნთქვა** ეწოდება. იგი წარმოადგენს ჩასუნთქვისა და ამოსუნთქვის რიტმულ თანმიმდევრობას.

როგორ სუნთქავს ამფიბია

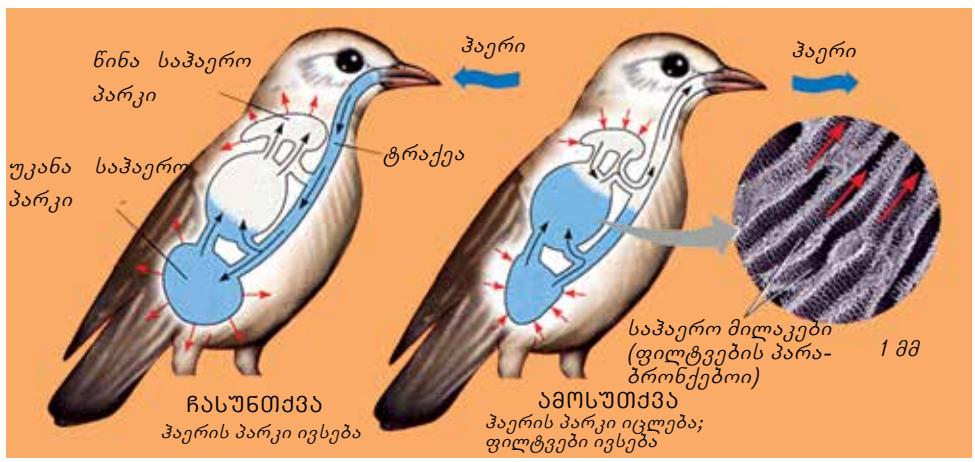
ამფიბია, მაგალითად, ბაყაყი ფილტვების ვენტილაციას **დადებითი წნევით** ახორციელებს. სუნთქვითი ციკლის დროს, პირის ღრუს ფსკერს კუნთები ქვემოთ წევენ და ნესტოებიდან ჰაერის შესვლას უზრუნველყოფენ. შემდეგ დახურული ნესტოებითა და პირით, პირის ღრუს ფსკერის ზევით აწევით, ჰაერი ტრაქეისკენ იტუმბება. შემდეგ ფილტვის ელასტიურობით და კუნთოვანი სხეულის შეკუმშვით ჰაერი სხეულიდან გარეთ ამოიტუმბება.

როგორ სუნთქავენ ძუძუმწოვრები

ამფიბიებისგან განსხვავებით, ძუძუმწოვრების ფილტვების ვენტილაცია **უარყოფითი წნევით** ხორციელდება, რომელიც შემწოვი ტუმბოსავით მოქმედებს და ჰაერს ფილტვებში შეისრუტავს **(სურ. 42.24)**. კუნთების მოქმედება ცვლის ნეკნების საკნისა და გულმკერდის ღრუს მოცულობას და ფილტვების მოცულობა აღნიშნულ ცვლილებას მიყვება. ფილტვის ორკედლიანი ტომრის შიდა შრე ფილტვის გარეთა ნაწილთანაა ადჰეზირებული, ხოლო გარეთა შრე – გულმკერდის კედელთან. ამ ორ შრეს ერთმანეთისგან სითხით ავსებული თხელი სივრცე გამოყოფს. ზედაპირის დაჭიმულობის გამო ეს ორი შრე არის შუშის ორი ნაჭრის მსგავ-



▲ *სურათი 42.24* ***უარყოფითი წნევით სუნთქვა.*** *ძუძუმწოვრები სუნთქავენ ფილტვებში არსებულ აირთა წნევის შეცვლით, ატმოსფეროში არსებულ წნევასთან მიმართებაში.*



▲ *სურათი 42.25.* ***ფრინველთა სუნთქვის სისტემა.*** *საჰაერო პარკების შეკუმშვა და მოდუნება ფილტვების ვენტილაციას იწვევს, გადატუმბავს რა ჰაერს ერთი მიმართულებით პატარა პარალელურ მილებში, რომელთაც პარაბრონქებს უწოდებენ* **(SEM** *ჩანართი). აირთა ცვლა პარაბრონქების კედლის გავლით მიმდინარეობს. ჩასუნთქვისას საჰაერო პარკების ორივე ჯგუფი ფართოვდება. უკანა პარკები გარედან შემოსული ახალი ჰაერით ივსება (ლურჯი), ხოლო წინა პარკები კი ფილტვებიდან წამოსული ძველი ჰაერით (რუხი). ამოსუნთქვისას, საჰაერო პარკების ორივე ჯგუფი ჰაერს გამოტუმბავს. უკანა პარკებიდან ჰაერი ფილტვებისკენ მიდის, ხოლო წინა პარკებიდან კი ტრაქეის გავლით გარეთ გამოდის. ჩასუნთქვა-ამოსუნთქვის ორი ციკლია საჭირო, რათა ჰაერმა მთელი სისტემა გაიაროს და გარეთ გამოვიდეს.*

სი, რომლებიც ერთმანეთთან წყლის შრით არიან მიწებებულნი: შრეები შეიძლება ერთმანეთის მიმართ გასრიალდეს, მაგრამ მათი დაცალკევება ვერ ხერხდება. ზედაპირის დაჭიმულობა ფილტვებს ნეკნების საკნის მოძრაობასთან ერთად ამოძრავებს.

ფილტვის მოცულობა იზრდება ნეკნთაშორისი კუნთების და **დიაფრაგმის** შეკუმშვით. დიაფრაგმა ჩონჩხის კუნთოვანი ორგანოა, რომელიც გულმკერდის ღრუს ფსკერს ქმნის.

ნეკნების კუნთების შეკუმშვა აფართოებს ნეკნთა კამერას, ქაჩავს რა ნეკნებს ზევით, ხოლო მკერდის ძვალს – გარეთ. იმავდროულად, როდესაც დიაფრაგმა იკუმშება და ქვემოთ იწევს, გულმკერდის ღრუ ფართოვდება. ყველა ეს ცვლილება ფილტვების მოცულობას ზრდის და შედეგად ალვეოლებში არსებული ჰაერის მოცულობა ატმოსფერულ მოცულობაზე დაბალი ხდება. რამდენადაც აირი მაღალი წნევის არედან დაბალი წნევის არისკენ მიემართება, ჰაერი ნესტოებიდან სასუნთქი მილების გავლით ფილტვებისკენ გადადის. ამოსუნთქვისას ნეკნთაშორისი კუნთები და დიაფრაგმა დუნდება, ფილტვების მოცულობა მცირდება და აირის წნევა იზრდება, რაც ჰაერს სასუნთქი მილებისა და ნესტოების გავლით გარეთ ამოტუმბავს **(იხ. სურ. 42.24)**.

როდესაც ძუძუმწოვარი მოსვენებულ მდგომარეობაშია, ნეკნთაშორისი კუნთები და დიაფრაგმა ცვლის ფილტვების მოცულობას. ძლიერი ვარჯიშისას სხვა კუნთებიც ერთვება, როგორიცაა კისრის, ზურგის და მკერდის კუნთები და ეს ნეკნების საკნის კიდევ უფრო გაფართოებით ზრდის ვენტილაციის მოცულობას. ზოგ სახეობაში სირბილის დროს აღძრული რიტმული მოძრაობები იწვევს კუჭისა და ღვიძლის წინ და უკან მოძრაობას და ეს შიდა ტუმბო კიდევ უფრო ზრდის ვენტილაციის მოცულობას.

აირის მოცულობა, რომელსაც ძუძუმწოვარი ყოველ ჯერზე ჩაისუნთქავს და ამოისუნთქავს, **პერიოდულ მოცულობად** იწოდება. ადამიანებში მოსვენების მდგომარეობაში ის დაახლოებით 500 მლ-ია. ძლიერი სუნთქვისას მაქსიმალური პერიოდული მოცულობა ფილტვის **სასიცოცხლო ტევადობის** სახელით არის ცნობილი. კოლეჯის ასაკის გოგონებსა და ვაჟებში შესაბამისად 3.4 და 4.8 ლ-ია. ფილტვებში ჩვეულებრივ უფრო მეტი ჰაერია, ვიდრე სასიცოცხლო ტევადობა, ვინაიდან შეუძლებელია ალვეოლების მთლიანად დაცლა, რაც არ უნდა ძლიერად ამოისუნთქოს ადამიანმა, **ნარჩენი მოცულობა** ალვეოლებში ყოველთვის რჩება. ფილტვი ასაკთან ან დაავადებებთან (ისეთი, როგორიცაა ემფიზემა) დაკავშირებით მოქნილობას კარგავს და ნარჩენი მოცულობა სასიცოცხლო ტევადობის ხარჯზე იზრდება.

იქიდან გამომდინარე, რომ ფილტვები სუნთქვით ციკლის ყოველ ჯერზე მთლიანად არ ცარიელდება და ივსება, ახლადჩასუნთქული ჰაერი ნაკლებჟანგბადიან ნარჩენ ჰაერს ერევა და შესაბამისად ალვეოლებში ჟანგბადის კონცენტრაცია უფრო ნაკლები

აღმოჩნდება, ვიდრე ატმოსფეროში. თუმცა ეს აირთა მიმოცვლის ეფექტურობას ზღუდავს, ნარჩენ ჰაერში ნახშირორჟანგის რაოდენობა სისხლის pH რეგულაციისა და ძუძუმწოვრებში სუნთქვის სიხშირის განსაზღვრისთვის კრიტიკულია.

როგორ სუნთქავენ ფრინველები

ფრინველებში ვენტილაცია გაცილებით უფრო რთულია, ვიდრე ძუძუმწოვრებში. ფილტვების გარდა ფრინველებს აქვთ რვა თუ ცხრა საჰაერო პარკი, რომლებიც კისერში, მუცლის ღრუსა და ფრთებშია მოთავსებული. საჰაერო პარკები უშუალოდ აირთა ცვლაში არ იღებენ მონაწილეობას, მაგრამ მოქმედებენ როგორც დგუშები, რომელნიც ინარჩუნებენ ჰაერის დინებას ფილტვებისკენ (სურ. 42.25). ფრინველის სუნთქვისას მთლიანი სისტემის ვენტილაცია ხდება. მიუხედავად ფრინველის ჩასუნთქვის თუ ამოსუნთქვისა, ფილტვებს ჰაერი მხოლოდ ერთი მიმართულებით მიეწოდება.

ალვეოლების ნაცვლად, რომლებიც ბრმა დაბოლოებებია, ფრინველებში აირთა მიმოცვლის უბნები პატარა მილებია, რომლებსაც **პარაბრონქებს** უწოდებენ და რომლებშიც ჰაერი ერთი მიმართულებით მოძრაობს.

აღწერილი სისტემა ფილტვების ჰაერს მუდმივად ანახლებს ყოველი ამოსუნთქვის დროს. ასე რომ, ჟანგბადის მაქსიმალური კონცენტრაცია ფრინველების ფილტვებში უფრო მაღალია, ვიდრე ძუძუმწოვრებში. ნაწილობრივ ამ უპირატესობის წყალობით, ფრინველები მაღალ სიმაღლეებზე უფრო უკეთ გრძნობენ თავს. მაგალითად, ადამიანებს დედამიწის უმაღლესი მწვერვალების დაპყრობისას, როგორიც ჰიმალაების ევერესტია (8,848 მ), სერიოზული პრობლემები აქვთ ჟანგბადის მიღებასთან დაკავშირებით, მაგრამ ფრინველთა ზოგი სახეობა (ზოგი ბატი) მიგრაციის დროს ადვილად ფრენს იმავე მთის ზევით.

სუნთქვის კონტროლი ადამიანებში

ადამიანებს თავის ნება-სურვილით შეუძლიათ სუნთქვის შეკავება, ან ღრმად და სწრაფად სუნთქვა, მაგრამ უმეტეს დროს სუნთქვის რეგულაცია ავტომატური მექანიზმებით მიმდინარეობს. ეს უზრუნველჰყოფს იმას, რომ სუნთქვის სისტემის მოქმედება კოორდინირებულია სისხლის მიმოქცევის სისტემასთან და მეტაბოლიზმის პროცესთან.

სუნთქვის მაკონტროლებელი ცენტრები ტვინის ორ უბანში – მოგრძო ტვინსა და ხიდშია მოთავსებული. სუნთქვის მეორადი კონტროლი აორტისა და საძილე არტერიების სენსორებით ხორციელდება, რომლებიც სისხლის pH-ის, ჟანგბადისა და ნახშირორჟანგის კონცენტრაციის მიმართ მგრძნობიარე არიან. ღრმა სუნთქვის დროს უარყოფითი უკუკავშირის მექანიზმი ფილტვებს ზედმეტად გაჭიმვისგან იცავს. ფილტვის ქსოვილში არსებული დაჭიმვის სენსორები აგზავნიან ნერვულ იმპულსებს, რომლებიც მოგრძო ტვინის მაკონტროლებელ ცენტრს აკავებენ.

მოგრძო ტვინში არსებული მაკონტროლებელი ცენტრი სუნთქვას ტვინის ქსოვილური სითხის (ცერებროსპინალური სითხის) pH-ის ცვლილების საპასუხოდ არეგულირებს. ცერებროსპინალური სითხის pH ძირითადად სისხლში ნახშირორჟანგის კონცენტრაციით განისაზღვრება. ნახშირორჟანგი სისხლიდან ცერებროსპინალურ სითხეში დიფუნდირდება, სადაც ის წყალთან ურთიერთქმედებით ნახშირმჟავას ქმნის და ეს კი pH-ს ამცირებს. როდესაც მოგრძო ტვინის ცენტრი ცერებროსპინალური სითხის pH-ის მცირედ დაცემას (ნახშირორჟანგის გაზრდას) აღრიცხავს, ის ზრდის სუნთქვის სიღრმესა და სიხშირეს. ჭარბი ნახშირორჟანგი ამოსუნთქულ ჰაერთან ერთად გარეთ გამოიდევნება.

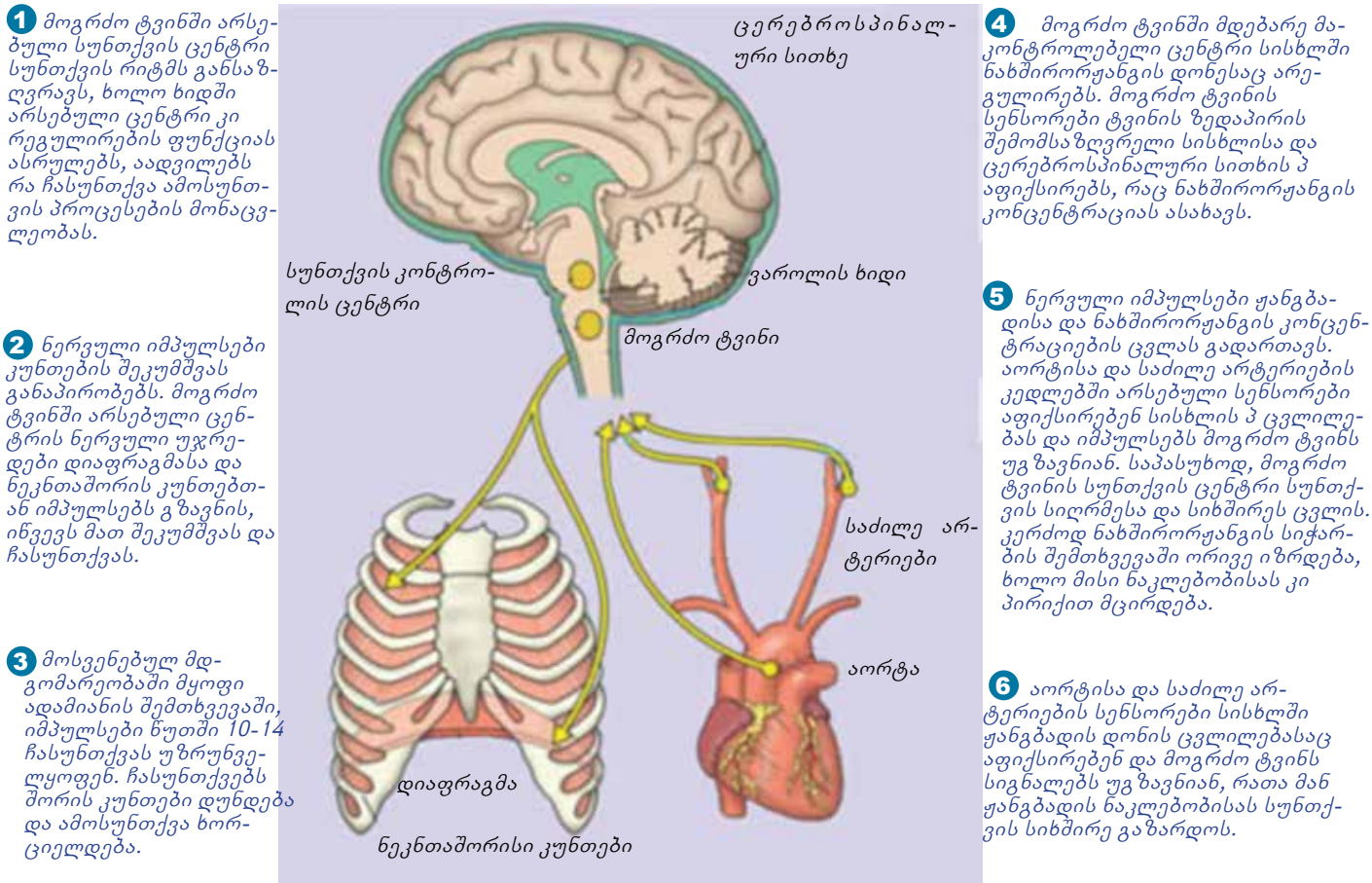
სისხლში ჟანგბადის კონცენტრაციას სუნთქვის რეგულაციაზე, ჩვეულებრივ, დიდი გავლენა არ აქვს. მაგრამ მაინც, როდესაც ჟანგბადის დონე მნიშვნელოვნად ეცემა (მაღალ ადგილებში), აორტასა და საძილე არტერიებში არსებული ჟანგბადის სენსორები განგაშის სიგნალს სუნთქვის ცენტრებთან აგზავნიან. ისინი აღნიშნულ ცვლილებას სუნთქვის სიხშირის გაზრდით პასუხობენ. ნახშირორჟანგის კონცენტრაციის გაზრდა კარგი ნიშანია ჟანგბადის კონცენტრაციის შემცირებისთვის, რადგან ნახშირორჟანგი იმავე პროცესში წარმოიქმნება, რომელშიც ჟანგბადი მოიხმარება – უჯრედულ სუნთქვაში. ზედმეტად ღრმა და სწრაფი სუნთქვა იმდენად ასუფთავებს სისხლს ნახშირორჟანგისგან, რომ სუნთქვის ცენტრი დროებით წყვეტს ნეკნთაშორის კუნთებსა და დიაფრაგმისკენ სიგნალის გაგზავნას. სუნთქვა ჩერდება, სანამ ნახშირორჟანგის დონე სუნთქვის ცენტრის ჩასართავად საკმარისად გაიზრდება (ან ჟანგბადის დონე დაეცემა).

სუნთქვის ცენტრი სხვადასხვა ქიმიურ და ნერვულ სიგნალს პასუხობს და შესაბამისად სუნთქვის სიღრმესა და სიხშირეს არეგულირებს. ამგვარად, სუნთქვის კონტროლი ეფექტური მხოლოდ მაშინ არის, თუ ის სისხლის მიმოქცევის სისტემასთან კოორდინირებაშია. აღნიშნული კოორდინაცია უზრუნველყოფს კარგ შესაბამისობას ფილტვის ვენტილაციასა და ალვეოლურ კაპილარებში გამდინარე სისხლის რაოდენობას შორის. მაგალითად, ვარჯიშის დროს გულის გაზრდილი გამოსავალი სუნთქვის მაღალ სიხშირეს შეესაბამება, რომელიც ფილტვებში სისხლის დინების დროს ჟანგბადის შეთვისებასა და ნახშირორჟანგის გამოყოფას აძლიერებს.

კონცეფცია ცხრილი 42.6

1. როგორ გავლენას ახდენს ნახშირორჟანგის გაზრდილი კონცენტრაცია ცერებროსპინალური სითხის pH –ზე?
2. სისხლის pH –ის მცირედ შეცვლა გულის პეისმეიკერს აჩქარებს. რა არის კონტროლის აღნიშნული მექანიზმის ფუნქცია?
3. რით განსხვავდება სუნთქვა ძუძუმწოვრებსა და ფრინველებში?

შემოთავაზებული პასუხებისთვის იხილეთ დანართი A.



▲ *სურათი 42.26. სუნთქვის ავტონომიური კონტროლი*

კონცეფცია **42.7**

სუნთქვის პიგმენტებს აირთა დაკავშირებისა და ტრანსპორტის ფუნქცია აკისრიათ

ორგანიზმის მაღალი მეტაბოლური მოთხოვნილებების გამო სისხლს ჟანგბადისა და ნახშირორჟანგის დიდი რაოდენობით გადატანა უწევს. როგორც ჩანს, ცხოველთა სხვადასხვა ჯგუფში მაღალ მეტაბოლურ მოთხოვნასთან დაკავშირებით მსგავსი სატრანსპორტო მექანიზმების განვითარება დამოუკიდებლად მოხდა. პირველ რიგში განვიხილავთ ჟანგბადისა და ნახშირორჟანგის გრადიენტის როლს ძუძუმწოვართა სუნთქვის სისტემის მაგალითზე. შემდეგ გამოვიკვლევთ სისხლის მოლეკულებს, რომელთაც სუნთქვის პიგმენტები ეწოდებათ და რომლებიც აირთა მიმოცვლას უწყობენ ხელს.

პარციალური წნევის გრადიენტის როლი

აირები ფილტვებსა და სხვა ორგანოებში წნევის გრადიენტის მიმართულებით დიფუნდირდება. აირის დიფუზია ჰაერიდან თუ წყალხსნარიდან დამოკიდებულია **პარციალური წნევის** სხვაობაზე. ზღვის დონეზე ატმოსფეროს სრული წნევა 760 მმ.ვწ.ს-ა. ეს არის ქვემოთ მიმართული წნევა, რომელიც ვერცხლის წყლის სვეტის 760 მმ შეესაბამება. რამდენადაც ატმოსფეროში ჟანგბადი 21%-ა, ჟანგბადის პარციალური წნევა (PO_2) არის 0.21×760 ანუ დაახლოებით 160 მმ.ვწ.ს. ეს არის ატმოსფერული წნევის ის ნაწილი, რომელიც ჟანგბადით იქმნება, აქედან მოდის ტერმინი პარციალური წნევა (პარტ – ნაწილი). ნახშირორჟანგის პარციალური წნევა (PCO_2) ზღვის დონეზე 0.23 მმ.ვწ.ს-ა. როდესაც წყალი ჰაერს ეხება, აირის ის რაოდენობა, რომელიც მასში იხსნება, მისი პარციალური წნევისა და ხსნადობის პროპორციულია. წონასწორობა მყარდება მაშინ, როცა აირის მოლეკულები წყალში ერთი სიჩქარით შედიან და გამოდიან. ამ დროს ამბობენ, რომ აირს წყალში იგივე პარციალური წნევა აქვს, რაც ჰაერში. ასე რომ, ჰაერთან შეხებაში მყოფ ჭიქა წყალს ზღვის დონეზე PO_2 160 მმ.ვწ.ს და PCO_2 0.23 მმ.ვწ.ს არის.

აირი მაღალი პარციალური წნევიდან ყოველთვის დაბლისკენ დიფუნდირებს. როდესაც სისხლი არტერიებით ფილტვებში მიდის, მას უფრო დაბალი PO_2 და მაღალი PCO_2 აქვს, ვიდრე ალვეოლებს **(სურ. 42.27)**. მიაქციეთ ყურადღება, რომ ალვეოლების ჰაერში PO_2 უფრო დაბალია და PCO_2 უფრო მაღალი, ვიდრე ზღვის დონეზე არსებულ ჰაერში. ამის მიზეზი არის ის, რომ სუნთქვისას ალვეოლები ახალი ჰაერით მთლიანად ჩანაცვლებული არ არის. როდესაც სისხლი ალვეოლების კაპილარებში შედის, ნახშირორჟანგი

სისხლიდან ალვეოლებში მყოფ ჰაერში გადადის. იმავდროულად, ალვეოლების ეპითელიუმის სითხეში გახსნილი ჟანგბადი სისხლში გადადის. როდესაც სისხლი ფილტვის ვენით ფილტვს ტოვებს, მისი PO2 გაზრდილია და PCO2 კი შემცირებული. ეს სისხლი სისტემურ წრეში გადაიტუმბება. ქსოვილის კაპილარებში ჟანგბადის პარციალური წნევა ჟანგბადს სისხლიდან გამოიტანს, ხოლო ნახშირორჟანგს კი სისხლში გადაიტანს. ამის მიზეზი არის ის, რომ უჯრედული სუნთქვისას კაპილარების ახლოს მყოფი უჯრედების მიტოქონდრიები ქსოვილური სითხიდან ჟანგბადს ითვისებენ და ნახშირორჟანგს გამოყოფენ. მას შემდეგ, რაც სისხლი ჟანგბადისგან თავისუფლდება და ნახშირორჟანგით იტვირთება, ის გულს უბრუნდება და ფილტვებში გადაიტუმბება, სადაც ალვეოლების აირებთან აწარმოებს გაცვლას.

სუნთქვის პიგმენტები

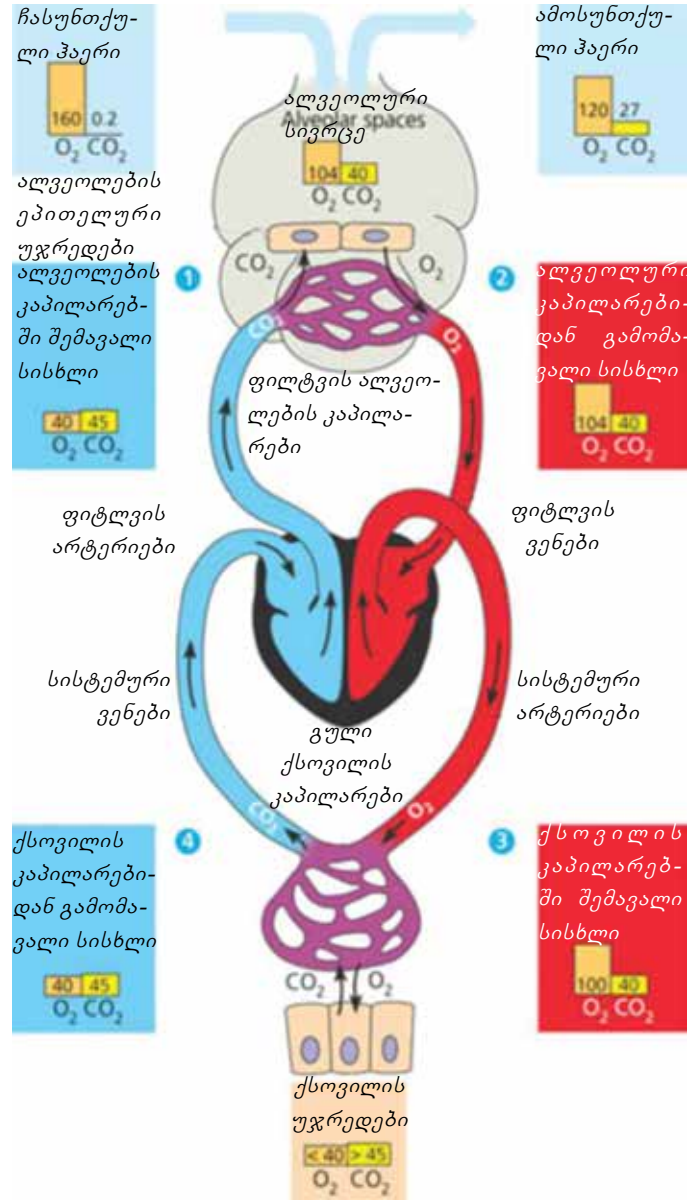
ჟანგბადის წყალში (და აქედან გამომდინარე, სისხლში) ცუდი ხსნადობა პრობლემაა იმ ცხოველებისთვის, რომლებიც ჟანგბადის გადასატანად სისხლის მიმოქცევის სისტემას იყენებენ. წარმოვიდგინოთ, რომ მთელი ჩვენი ჟანგბადი სისხლში გახსნილი სახით გადაიტანებოდეს. მძიმე ფიზიკური ვარჯიშის დროს ადამიანმა შეიძლება 2ლ ჟანგბადი მოიხმაროს და მთელი ეს რაოდენობა ფილტვებიდან აქტიური ქსოვილისკენ უნდა გადავიდეს. ნორმალურ ტემპერატურასა და აირის წნევაზე მხოლოდ 4.5 მლ ჟანგბადი შეიძლება გაიხსნას სისხლის ერთ ლიტრში. ჟანგბადის 80% რომ გადაიტანებოდეს ქსოვილებამდე (არარეალურად მაღალი პროცენტობა), გულს წთ-ში 500 ლ სისხლის გადატუმბვა დასჭირდებოდა.

ცხოველთა უმეტესობა ჟანგბადის ტრანსპორტირებას განსაზღვრული ცილებით ახორციელებს, რომელთაც **სუნთქვის პიგმენტებს** უწოდებენ. სუნთქვის პიგმენტები სისხლში ხშირად სპეციალურ უჯრედების შემადგენლობაშია. პიგმენტი მნიშვნელოვნად ზრდის იმ ჟანგბადის რაოდენობას, რომელიც სისხლმა შეიძლება გადაიტანოს (ჟანგბადის დაახლოებით 200 მლ ძუძუმწოვართა ერთ ლიტრ სისხლზე). ჩვენი მაგალითის შემთხვევაში, მოვარჯიშე ადამიანში, რომლის ორგანიზმშიც ჟანგბადის გადატანის სიდიდე 80%-ია, წთ-ში 12.5 ლ სისხლის ტრანსპორტი უნდა ხდებოდეს.

ჟანგბადის ტრანსპორტი

ცხოველთა სხვადასხვა ტაქსონომიურ ერთეულებში სუნთქვის განსხვავებული პიგმენტები განვითარდა. ერთი მაგალითია **ჰემოციანინი**, რომელიც ფეხსახსრიანებსა და ბევრ მოლუსკშია ნაპოვნი და რომელშიც ჟანგბადის დამაკავშირებელი კომპონენტი სპილენძია, რაც სისხლს მოლურჯო ფერს აძლევს. თითქმის ყველა ხერხემლიანის და უხერხემლოთა მრავალი წარმომადგენლის სუნთქვის პიგმენტი ცილა ჰემოგლობინია, რომელიც ხერხემლიანების შემთხვევაში ერითროციტებშია მოთავსებული.

ჰემოგლობინი ოთხი სუბერთეულისგან შედგება. ყველას აქვს კოფაქტორი, რომელსაც ჰემის ჯგუფი ჰქვია. ჰემის ცენტრში რკინის ატომია მოთავსებული. რკინა ჟანგბადს უკავშირდება და, ამრიგად, ჰემოგლობინის თითო მოლეკულას ჟანგბადის ოთხი მოლეკულის დაკავშირება შეუძლია (სურ. 5.20). სუნთქვის ყველა პიგმენტის მსგავსად, ჰემოგლობინმა ჟანგბადი შექცევითად უნდა დაიკავშიროს, კერძოდ, დაიტვირთოს ჟანგბადით ფილტვებსა და



▲ *სურათი 42.27* ***სასუნთქი აირების მიმოცვლა.*** *ფერადი ბლოკები სხვადასხვა უბნის ჟანგბადის (PO_2) და ნახშირორჟანგის (PCO_2) პარციალურ წნევას გამოხატავს (მმ.ვწ.ს).*

ლაყუჩებში და გათავისუფლდეს სხეულის სხვა ნაწილებში (იხ. სურ. 42.28). ეს პროცესი დამოკიდებულია ჰემოგლობინის სუბერთეულების ურთიერთქმედებაზე (იხ. თავი 8).

ჟანგბადის დაკავშირება ერთ სუბერთეულთან სხვების ფორმის მცირედ შეცვლას იწვევს ისე, რომ მათი აფინიტეტი ჟანგბადის მიმართ იზრდება. როდესაც ერთ სუბერთეულს ჟანგბადი სცილდება, დანარჩენი სამიც სწრაფად თავისუფლდება ჟანგბადის მოლეკულებისგან, რამდენადაც მათი ფორმის შეცვლა აღნიშნული მოლეკულის მიმართ აფინიტეტს ამცირებს.

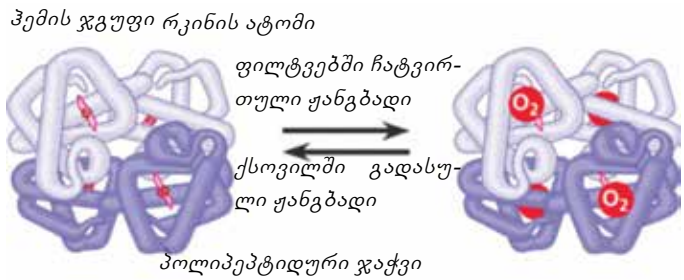
ჟანგბადის კოოპერაციული დაკავშირება და გამოთავისუფლება კარგად ჩანს ჰემოგლობინის დისოციაციის მრუდზე (სურ. 42.29). ჟანგბადის პარციალური წნევის ზღვრის ზევით, სადაც დი-

სოციაციის მრუდი ციცაბოა, PO2-ის მცირედ შეცვლაც კი იწვევს ჰემოგლობინის მიერ ჟანგბადის მნიშვნელოვანი რაოდენობის დაკავშირებას ან მოცილებას. ყურადღება მიაქციეთ, რომ მრუდის ციცაბო ნაწილი სხეულის ქსოვილებში ნანახ ჟანგბადის პარციალურ წნევას შეესაბამება. ვარჯიშის დროს, როდესაც განსაზღვრულ უბანში მყოფი უჯრედები უფრო ძლიერად მუშაობას იწყებენ, უჯრედების მიერ ჟანგბადის გაზრდილი მოხმარების გამო მისი რაოდენობა მეზობელ უბნებში ეცემა. სუბერთეულების ურთიერთქმედების გამო, PO2-ის მცირე დაცემა საკმარისია იმისთვის რომ ძალიან გაიზარდოს ჟანგბადის ის რაოდენობა, რომელიც სისხლიდან გადმოიტვირთება.

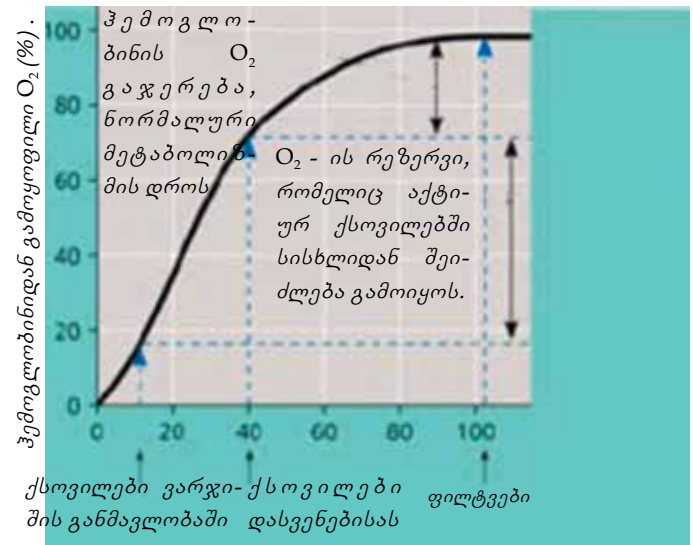
სხვა ცილების მსგავსად, ჰემოგლობინის კონფორმაციული მდგომარეობა ბევრ ფაქტორზეა დამოკიდებული, მაგალითად, pH-ის დაცემა ამცირებს ჰემოგლობინის აფინიტეტს ჟანგბადის მიმართ. აღნიშნულ ეფექტს ბორის გადანაცვლებას უწოდებენ **(იხ. სურ. 42.29 ბ)**. რამდენადაც ნახშირორჟანგი წყალთან ურთიერთქმედებს და ნახშირმჟავა (H2CO3) წარმოიქმნება, აქტიური ქსოვილი ამცირებს pH-ს მის გარემომცველ უბანში. ეს, თავის მხრივ, ჰემოგლობინის მიერ უფრო მეტი ჟანგბადის გამოთავისუფლებას იწვევს, რომელიც შემდეგ უჯრედულ სუნთქვაში გამოიყენება.

ნახშირორჟანგის ტრანსპორტი

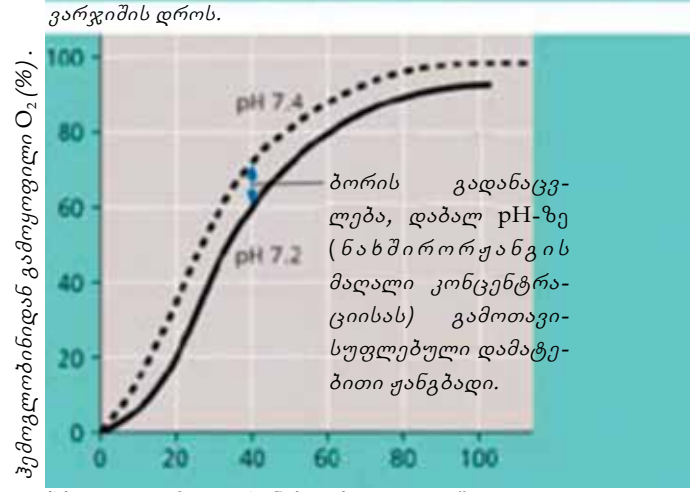
ჟანგბადის ტრანსპორტის ფუნქციის გარდა, ჰემოგლობინი ნახშირორჟანგის გადატანაშიც იღებს მონაწილეობას და ბუფერულ სისტემებს უწყობს ხელს. იგი ეწინააღმდეგება pH-ის დამაზიანებელ ცვლილებას. სისხლის პლაზმით უჯრედების მიერ გამოყოფილი ნახშირორჟანგის მხოლოდ 7% გადაიტანება. 23% ჰემოგლობინს უკავშირდება და 70% კი ბიკარბონატების იონების (HCO3–) სახით გადაიტანება. უჯრედებიდან გამოყოფილი ნახშირორჟანგი დიფუნდირებს პლაზმაში და შემდეგ – ერითროციტებში **(სურ. 42.30)**. ნახშირორჟანგი ჯერ წყალთან ურთიერთქმედებს და წარმოქმნის H2CO3, რომელიც შემდეგ H+ და HCO3– იონებად დისოცირდება. H+ უმეტესობა ჰემოგლობინს და სხვა ცილებს უკავშირდება, რასაც მინიმუმამდე დაჰყავს სისხლის pH-ის ცვლილება. HCO3– პლაზმაში იხსნება. როდესაც სისხლი ფილტვებში გადის, პროცესი სწრაფად ბრუნდება, რამდენადაც ნახშირორჟანგის გამოყოფა სისხლიდან ქიმიურ წონასწორობას ისე ცვლის, რომ HCO3– ნახშირორჟანგში გარდაიქმნება.



▲ *სურათი 42.28* ***ჟანგბადის დაკავშირება და მოცილება ჰემოგლობინთან.***



(ა) **P_{O_2} და ჰემოგლობინის დისოციაცია 370C°და 7.4 pH.** *მრუდი უჩვენებს ჟანგბადის შეფარდებით რაოდენობას, რომელიც ჰემოგლობინს სხვადასხვა P_{O_2}–ზე უკავშირდება. ფილტვებისთვის დამახასიათებელი 104 მმ.ვწ.ს P_{O_2} დროს ჰემოგლობინის დაახლოებით 98% ჟანგბადით არის გაჯერებული. 40 მმ.ვწ.ს P_{O_2}–ზე კი, რომელიც ქსოვილებისთვის ტიპურია ჰემოგლობინის 70% ჟანგბადით არის გაჯერებული. ჰემოგლობინს ჟანგბადის გამოთავისუფლება მეტაბოლურად აქტიურ ქსოვილში შეუძლია, მაგალითად, როგორიც არის კუნთოვანი ქსოვილი ვარჯიშის დროს.*

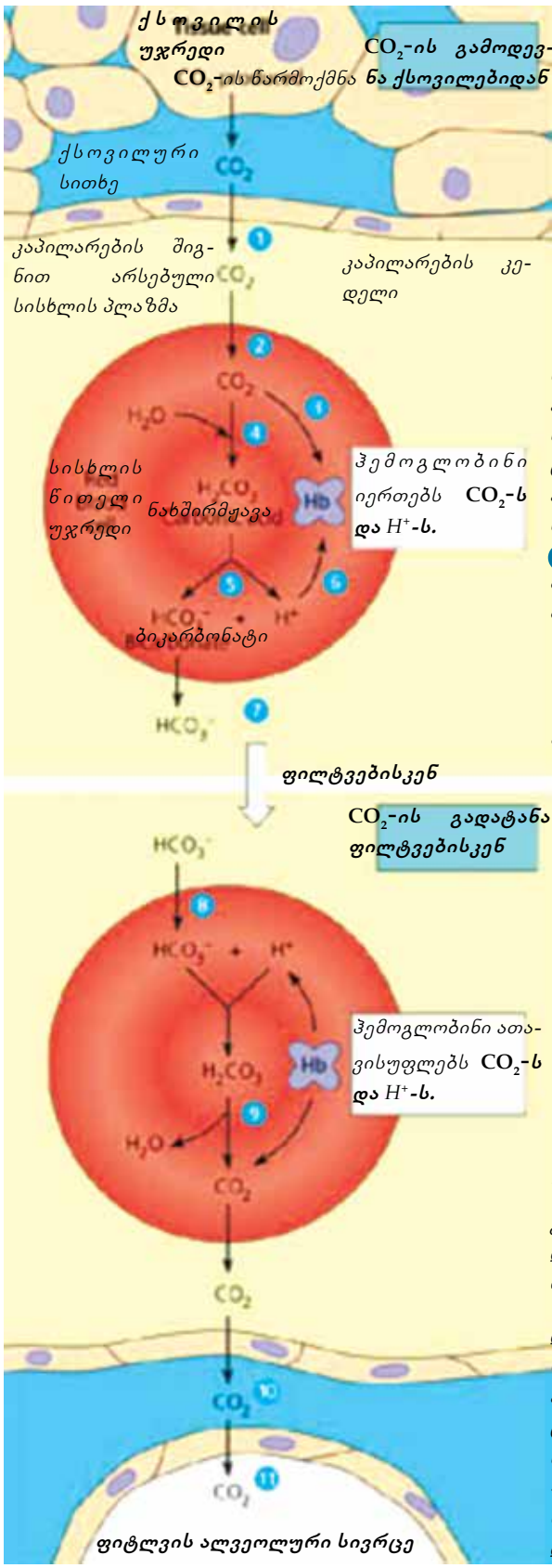


(ბ) **pH და ჰემოგლობინის დისოციაცია.** *წყალბადის იონები გავლენას ახდენს ჰემოგლობინის კონფორმაციაზე. pH დაცემა ჟანგბადის დისოციაციის მრუდის მარჯვნივ გადაწევას იწვევს. მოცემულ P_{O_2}–ზე (ვთქვათ 40 მმ.ვწ.ს) ჰემოგლობინი 7.2 pH უფრო მეტ ჟანგბადს იცილებს ვიდრე 7.4- pH-ზე, რომელიც სისხლის ნორმალური pH.*

▲ *სურათი 42.29* ***ჰემოგლობინის დისოციაციის მრუდი***

გამოჩრილი ათლეტი ცხოველები

ზოგი ცხოველისთვის, როგორიცაა დიდ მანძილზე მორბენალი ძუძუმწოვრები და მიგრირებადი ფრინველები, ჟანგბადზე მოთხოვნილება სუნთქვის სისტემის ძლიერ გადატვირთვას გა-



▲ *სურათი 42.30.* **ნახშირორჟანგის ტრანსპორტი სისხლში.**

1 *სხეულის ქსოვილებით წარმოქმნილი ნახშირორჟანგი ქსოვილურ სითხესა და პლაზმაში დიფუნდირებს.*

2 *ნახშირორჟანგის 90%-ზე მეტი სისხლის წითელ უჯრედებში გადადის და პლაზმაში გახსნილი სახით მხოლოდ 7% რჩება.*

3 *ნახშირორჟანგის ნაწილი ჰემოგლობინს უკავშირდება და ისე გადაიტანება.*

4 *ნახშირორჟანგის უმეტესობა სისხლის წითელ უჯრედებში წყალთან ურთიერთქმედებს და ნახშირმჟავას წარმოქმნის. რეაქციის კალტალიზატორი კარბოანჰიდრაზაა, რომელიც სისხლის წითელ უჯრედებშია.*

5 *ნახშირმჟავა დისოცირდება ბიკარბონატის იონად და წყალბადის იონად.*

6 *ჰემოგლობინი წყალბადის იონების უმეტესობას იკავშირებს. ხელს უშლის სისხლის გამჟავიანებას და ამდენად ბორის წანაცვლებას.*

7 *ბიკარბონატის იონის უმეტესობა პლაზმაში გადადის, სადაც ის სისხლის დინებით ფილტვებში გადაიტანება.*

8 *ფილტვებში ბიკარბონატის იონი უკან სისხლის წითელ უჯრედებში დიფუნდირდება, ჰემოგლობინიდან გამოთავისუფლებულ წყალბადის იონს უკავშირდება და ნახშირმჟავა წარმოიქმნება.*

9 *ნახშირმჟავა კვლავ ნახშირორჟანგად და წყლად გარდაიქმნება.*

10 *H_2CO_3-დან მიღებული CO_2 გამოიყოფა ჰემოგლობინიდან და ქსოვილურ სითხეში დიფუზირებს*

11 *CO_2 დიფუზირებს ალვეოლურ სივრცეში, საიდანაც ამოსუნთქვისას გამოიდევნება. პლაზმაში CO_2 -ის კონცენტრაციის შემცირება იწვევს სისხლის წითელ უჯრედებში H_2CO_3 ის CO_2 -ად და წყლად დაშლას (იხილეთ საფეხური 9). ქსოვილებში მიმდინარე რეაქციის უკურეაქცია.*

მოიწვევდა. სხვა ცხოველები, როგორიც არიან მყვინთავები, წყლის ქვეშ დიდი ხანი სუნთქვის გარეშე ძლებენ. რა ევოლუციური ადაპტაციები აძლევს ამ ცხოველებს საშუალებას, ასეთი მიღწევები ჰქონდეთ?

ყველაზე დიდ მანძილზე მორბენალი ცხოველები

გამორჩეული ათლეტი მორბენალი ცხოველის მაგალითად ანტილოპის მსგავსი ძუძუმწოვარი შეიძლება მოვიყვანოთ, რომელიც 4 მილიონ წელზე მეტია გავრცელებულია ჩრდილოეთ ამერიკის საძოვრებზე. ამ ანტილოპას 100კმ/სთ სიჩქარით სირბილი შეუძლია, თუმცა მისი უმაღლესი სიჩქარე გეპარდის სიჩქარეს ვერ უტოლდება. მათ აღნიშნული სიჩქარის შენარჩუნება დიდ მანძილებზე შეუძლიათ. ისინი საშუალოდ 65 კმ/სთ სიჩქარით 10 წთ-ში 11 კმ-ს გადიან.

სტენ ლინდშტედტი და მისი კოლეგები ბერნის და ვიომინგის უნივერსიტეტებიდან დაინტერესდნენ, თუ როგორ ახერხებს ანტილოპა მაღალი სიჩქარის შენარჩუნებას დროის დიდ მონაკვეთში. მათ აინტერესებდათ, ეს ნორმალური ფიზიოლოგიური მექანიზმების გაძლიერებით მიიღწეოდა, რომელიც კუნთებს ჟანგბადის გაზრდილი რაოდენობით უზრუნველყოფდა, თუ უფრო მაღალი ენერგეტიკული ეფექტურობით. დახარჯული ჟანგბადის მაქსიმალური რაოდენობის შესაფასებლად მკვლევრებმა ანტილოპა სარბენ ბილიკზე არბენინეს (სურ. 42.31) და აღმოაჩინეს, რომ ის სამჯერ მეტ ჟანგბადს იყენებდა, ვიდრე შესაბამისი ზომის სხვა ცხოველები. ჩვეულებრივ, როცა ცხოველები ზომაში იმატებენ, ერთ გრამზე მათ მიერ ჟანგბადის მოხმარება იკლებს. მაგალითად, ბიგა ქსოვილის ერთ გრამზე ერთ დღეში იმდენივე ჟანგბადს მოიხმარს, რამდენსაც სპილო ერთ გრამ ქსოვილზე მთელი თვის განმავლობაში. მაგრამ ლინდშტედტმა და მისმა კოლეგებმა აღმოაჩინეს, რომ ფიწალ-რქოსანი ერთი გრამი ქსოვილის მიერ მოხმარებული ჟანგბადის რაოდენობა იმდენივე იყო, რამდენიც 10გ თაგვისთვის!

იმისთვის, რომ უფრო შესაფერისი კვლევა გამოსულიყო, მკვლევართა ჯგუფმა გადაწყვიტა, სხვადასხვა ფიზიოლოგიური მახასიათებელი შეედარე-

ბინა იგივე ზომის სხვა ცხოველებთან, როგორიც არის შინაური თხა, რომელიც სირბილზე უფრო მეტად კლდეზე ცოცვას არის შეგუებული. აღმოაჩინეს, რომ ჟანგბადის მაქსიმალური მოხმარების სისწრაფე ხუთჯერ უფრო მეტი იყო, ვიდრე თხებში. რატომ? იმიტომ, რომ ფიწალ-რქოსნებს, თხებთან შედარებით, ჟანგბადის დიფუზიის უფრო დიდი ზედაპირი აქვთ, გულის თითქმის ხუთჯერ დიდი გამოსავალი, კუნთების უფრო დიდი მასა და მიტოქონდრიების მაღალი რიცხვი და სიმჭიდროვე. გარდა ამისა, ფიწალ-რქოსნები ინარჩუნებენ კუნთის მაღალ ტემპერატურას. მკვლევრებმა დაასკვნეს, რომ ფიწალ-რქოსნების ჟანგბადის მოხმარების უკიდურესად მაღალი სისწრაფე, რომელიც მათ საშუალებას აძლევს, დიდ მანძილზე მაღალი სიჩქარით ირბინონ, სხვა ძუძუმწოვრებში არსებული ნორმალური ფიზიოლოგიური პროცესების გაძლიერების შედეგია. ამ გაძლიერებაში შეიძლება ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედება დავინახოთ, რაც ალბათ იმით იყო გამოწვეული, რომ მილიონობით წლის განმავლობაში ღია მინდვრებზე ამ ცხოველებს ბევრი თავდამსხმელი ჰყავდა.

მყვინთავი ძუძუმწოვრები

ცხოველთა უმეტესობას აირთა მიმოცვლა მუდმივად შეუძლია, მაგრამ ზოგჯერ ნორმალური სასუნთქი გარემო ხელმისაწვდომი არ არის – მაგალითად, როდესაც ჰაერით მსუნთქავები წყლის ქვეშ ცურავენ. მაშინ, როცა კარგად მოცურავე ადამიანები, თვით კარგად გაწვრთნილი მყვინთავებიც კი მხოლოდ 2-3 წთ ახერხებენ სუნთქვის შეკავებას და 20 მ სიღრმეზე ცურავენ, ანტარქტიკის სელაპი 200-500 მ-ზე ყვინთავს და იქ დაახლოებით 20 წთ-ის განმავლობაში რჩება (ზოგჯერ ერთ საათზე მეტსაც კი). მათგან განსხვავებით, ადამიანებს მსგავსი დროით ყვინთვისთვის ჰაერი ბალონების სახით სჭირდებათ. სელაპების ზოგი სახეობა, ზღვის კუები და ვეშაპები კიდევ უფრო შთამბეჭდავ ჩაყვინთვას ახორციელებენ. სპილო-სელაპებს შეუძლიათ 1,500 მ სიღრმეზე ჩაყვინთვა და იქ 2 სთ-ზე მეტხანს გაჩერება.

მყვინთავი ძუძუმწოვრების ერთი ადაპტაციაა ჟანგბადის დიდი რაოდენობით დამარაგების უნარი. ადამიანთან შედარებით, სელაპებს შეუძლიათ კგ-ზე (ძირითადად სისხლსა და კუნთებში) ორჯერ მეტი ჟანგბადის დამარაგება. ჩვენი მთლიანი ჟანგბადის დაახლოებით 36% ფილტვებშია და 51% სისხლში. ამისგან განსხვავებით, სელაპი თავის შედარებით პატარა ფილტვში 5% ჟანგბადს იმარაგებს (რომლის გამოდევნაც ჩაყვინთვამდე შეუძლია, რაც ტივტივს ამცირებს) და 70% კი სისხლში უმარაგდება. სელაპს სხეულის კგ-თან მიმართებაში ორჯერ უფრო მეტი სისხლი აქვს, ვიდრე ადამიანს. მეორე ადაპტაცია სელაპის უდიდესი ელენთაა, რომელსაც დაახლოებით 24 ლ სისხლის დამარაგება შეუძლია. ელენთა, სავარაუდოდ, ჩაყვინთვის მერე უნდა იკუმშებოდეს და სისხლს ჟანგბადით მდიდარი ერითროციტებით ეხმარებოდეს. მყვინთავ ძუძუმწოვრებს კუნთებში ჟანგბადის შემნახველი პიგმენტის, მიოგლობინის, დიდი რაოდენობა აქვთ. სელაპს შეუძლია ჟანგბადის 25% კუნთებში შეინახოს, რაც გაცილებით უფრო მეტია, ვიდრე ადამიანებს (13%).

მყვინთავი ძუძუმწოვრები წყლისქვეშა მოგზაურობას იწყებენ არა მარტო ჟანგბადის დიდი მარაგით, არამედ მათ აქვთ მთელი რიგი ადაპტაციები, რომლებიც ჟანგბადის შენახვისთვის არის საჭირო. ისინი კუნთების მცირე დატვირთვით ცურავენ და ხშირად ტივტივის უნარიანობის შეცვლას ზევით და ქვევით მოძრაობისთვის იყენებენ. მათი გულისცემის და ჟანგბადის გამოყენების სიხშირე მცირდება ყვინთვის დროს და მარეგულირებელი მექანიზმები გავლენას ახდენს პერიფერიულ წინაღობაზე. სისხლის უმეტეს ნაწილს თავისკენ, ზურგის ტვინისკენ, თვალებისკენ, ფარისებრი ჯირკვლისკენ და პლაცენტისკენ (მაკე სელაპებში) აგზავნიან. კუნთებისთვის სისხლის მიწოდება იზღუდება და მთლიანადაც ითიშება ხანგრძლივი ყვინთვის დროს. 20 წთ-ზე მეტი ხნით ყვინთვისას სელაპები მიოგლობინთან დაკავშირებულ ჟანგბადს იყენებენ და შემდეგ ატფ-ის სინთეზიც სუნთქვის პროცესის ნაცვლად, ფერმენტაციით მიმდინარეობს (იხ. თავი 9).

სელაპის და სხვა ჰაერით მსუნთქავი მყვინთავების უჩვეულო უნარი ხანგრძლივი ყვინთვების დროს სხეული ენერგიით უზრუნველყონ ჩვენი შესწავლის ორი დაკავშირებული თემის მაჩვენებელია – ხანმოკლე დროში ფიზიოლოგიური შეგუება და ხანგრძლივ დროში ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედება.



▲ *სურათი 42.31* ***მორბენალი ანტილოპის (Antilocapra americana) მიერ ჟანგბადის მოხმარების გაზომვა.*** *სტენლინდშტედტი აგროვებს სასირბილო გზაზე მორბენალი ანტილოპის სუნთქვის მონაცემებს.*

კონცეფცია ტესტი 42.6

1. რა განსაზღვრავს ქსოვილებსა და ალვეოლებში იმას, ჟანგბადი კაპილარებში დიფუნდირებს, თუ იქედან გარეთ გამოვა? ახსენით.
2. რა როლი აქვს ბორის წანაცვლებას ჟანგბადის აქტიურ ქსოვილებთან გადატანაში?
3. ქსოვილის კაპილარების სისხლის წითელ უჯრედებში ნახშირორჟანგი წყალს უკავშირდება და ნახშირმჟავას წარმოქმნის. რა იწვევს ამ რეაქციის შებრუნებას ალვეოლურ სივრცესთან ახლოს მყოფი კაპილარების სისხლის წითელ უჯრედებში?
4. აღწერეთ სამი ადაპტაცია, რაც სელაპს საშუალებას აძლევს წყლის ქვეშ გაცილებით უფრო დიდხანს გაჩერდეს ვიდრე ადამიანი.

42-ე თავის მიმოხილვა

ძირითადი კონცეფციების მოკლე შინაარსი

კონცეფცია 42.1

სისხლის მიმოქცევის სისტემა ფილოგენეზს ასახავს

- სატრანსპორტო სისტემები მიმოცვლის ორგანოებს სხეულის უჯრედებთან აკავშირებს. ყველაზე რთულ ცხოველებს შინაგანი სატრანსპორტო სისტემები გააჩნიათ. ისინი სითხეს აცირკულირებენ და სასიცოცხლო ხაზს ქმნიან უჯრედების სასიცოცხლო თხევად გარემოსა და ისეთ ორგანოებს შორის, როგორიცაა ფილტვი.

- **უხერხემლოთა მიმოქცევის სისტემა** უმეტეს უხერხემლოს შიდა ტრანსპორტისთვის ნაწლავის ღრუ ან მიმოქცევის სისტემა აქვს.

- **ხერხემლიანთა მიმოქცევის სისტემის მიმოხილვა** გულსისხლძარღვთა სისტემის ადაპტაციები ხერხემლიანთა ფილოგენეზს ასახავს. სისხლი სისხლის დახურულ მიმოქცევის სისტემაში მიედინება, რომელიც სისხლძარღვებისა და ორი-ოთხი საკნიანი გულისგან შედგება. არტერიებს სისხლი კაპილარებისკენ მიაქვს, რომლებიც სისხლსა და ქსოვილურ სითხეს შორის ნივთიერებათა მიმოცვლის უბანია. ხოლო ვენები კაპილარებიდან სისხლს გულში აბრუნებს.

კონცეფცია 42.2

ძუძუმწოვრების სისხლის მიმოქცევის ორი წრე დამოკიდებულია გულის ანატომიასა და გულის მოქმედების ციკლზე

- **ძუძუმწოვართა სისხლის მიმოქცევა. გზა გულის სარქველები სისხლის ერთი მიმართულებით მოძრაობას განაპირობებს გულში. მარჯვენა პარკუჭი სისხლს ფილტვებში გადატუმბავს, სადაც ის ჟანგბადით იტვირთება და ნახშირორჟანგისგან თავისუფლდება. ჟანგბადით მდიდარი სისხლი ფილტვებიდან მარცხენა წინაგულში შედის და სხეულის ქსოვილებთან მარცხენა პარკუჭიდან გადაიტუმბება. სისხლი გულში მარჯვენა წინაგულით ბრუნდება.**

- **ძუძუმწოვრების გული: დაწვრილებითი მიმოხილვა.** გულის მოქმედების სიხშირე (პულსი) არის ერთ წუთში გულის შეკუმშვების რიცხვი. გულის ციკლი გულის შეკუმშვისა და მოდუნების ერთი სრული თანმიმდევრობაა. გულის გამოსავალი არის სისხლის მოცულობა, რომელიც ერთ წუთში სისტემურ წრეში გადაიტუმბება.

- **გულის რიტმული ცემის შენარჩუნება.** გულის პეისმეიკერ სინოატრიალურ (სა) კვანძში წარმოშობილი იმპულსები გადაეცემა ატრიოვენტრიკულურ (ავ) კვანძს. მცირე დაყოვნების შემდეგ ისინი პურკინიეს ბოჭკოებს გადაეცემა. პეისმეიკური აქტივობა ნერვული იმპულსების, ჰორმონების, სხეულის ტემპერატურის გავლენის ქვეშ იმყოფება.

კონცეფცია 42.3

სისხლის მიმოქცევას ფიზიკური კანონები მართავენ

- **სისხლძარღვების სტრუქტურა და ფუნქციები** არტერიების, ვენებისა და კაპილარების სტრუქტურული განსხვავებები მათ განსხვავებულ ფუნქციებს შეესაბამება.

- **სისხლის დინების სიჩქარე** ფიზიკური კანონები, რომლებიც მილებში სითხის მოძრაობას მართავენ, გავლენას ახდენენ სისხლის წნევასა და დინებაზე. სისხლის დინების სიჩქარე იცვლება მიმოქცევის სისტემაში. სიჩქარე ყველაზე დაბალი კაპილარების კონაშია, რაც მაღალი წინაღობისა და არტერიოლებისა და კაპილარების დიდი ჯამური განივკვეთის ფართობის შედეგია.

- **სისხლის წნევა** სისხლის წნევა ჰიდროსტატიკური ძალაა, რომლითაც სისხლი ძარღვების კედლებზე მოქმედებს და განისაზღვრება გულის გამოსავლითა და პერიფერიული წინაღობით. წინაღობა არტერიოლების ცვალებად დიამეტრზე არის დამოკიდებული..

- **კაპილარების ფუნქცია** ლიმფური სისტემა სისხლს სითხეს უბრუნებს და ორგანიზმის დაცვაში იღებს მონაწილეობას. სითხე სისხლის მიმოქცევის სისტემას უშუალოდ კაპილარების ვენური დაბოლოების მხარეს უბრუნდება, არაპირდაპირი გზით კი ლიმფური სისტემის საშუალებით

- **ლიმფური სისტემის მიერ სითხის დაბრუნება** ლიმფური სისტემა სისხლს სითხეს უბრუნებს და ორგანიზმის დაცვაში იღებს მონაწილეობას. სითხე სისხლის მიმოქცევის სისტემას უშუალოდ კაპილარების ვენური დაბოლოების მხარეს უბრუნდება, არაპირდაპირი გზით კი ლიმფური სისტემის საშუალებით.

კონცეფცია 42.4

სისხლი არის შემაერთებელი ქსოვილი პლაზმაში განლაგებული უჯრედებით

- **სისხლის შემადგენლობა და ფუნქციები.** მთელი სისხლი უჯრედული ელემენტებისგან (უჯრედებისა და უჯრედის ფრაგმენტებისგან, რომელთაც თრომბოციტებს უწოდებენ) და თხევადი მატრიქსისგან (რომელსაც პლაზმა ეწოდება) შედგება. პლაზმის ცილები გავლენას ახდენენ სისხლის pH, ოსმოსურ წნევასა და სიბლანტეზე, მონაწილეობას იღებენ ცხიმების გადატანაში, იმუნიტეტის (ანტისხეულები) ჩამოყალიბებასა და შედედებაში (ფიბრინოგენი). სისხლის წითელი უჯრედები ანუ ერითროციტები ჟანგბადის ტრანსპორტის ფუნქციას ასრულებენ. სისხლის თეთრი უჯრედების ანუ ლეიკოციტების ხუთი ტიპია. ისინი ბაქტერიებისა და სხვა უცხო სხეულების ფაგოციტოზის გზით ან ანტისხეულების წარმოქმნით დამცველობით პროცესში იღებენ მონაწილეობას. თრომბოციტები სისხლის შედედებაში არიან ჩართულები, აწარმოებენ რეაქციების კასკადს, რომელიც პლაზმის ფიბრინოგენს ფიბრინად გარდაქმნის.
- **გულსისხლძარღვთა სისტემის დაავადებები.** გულსისხლძარღვთა სისტემის დაავადებები მაღალგანვითარებულ ქვეყნებში (მათ შორის აშშ-ში) სიკვდილიანობის მთავარი მიზეზია.

კონცეფცია 42.5

აირთა ცვლა განსაკუთრებულ სუნთქვით ზედაპირებზე ხორციელდება

- **აირთა მიმოცვლა უჯრედულ სუნთქვას ჟანგბადით უზრუნველყოფს და ნახშირორჟანგს გარემოში გამოყოფს. ცხოველებს სასუნთქი აირების (O_2 და CO_2) დიფუზიისთვის უჯრედებსა და სასუნთქ გარემოს შორის, რომელიც ჰაერი ან წყალია, დიდი და ნესტიანი სუნთქვითი ზედაპირები ესაჭიროებათ.**
- **წყლის ცხოველების ლაყუჩები.** ლაყუჩები წყლის ცხოველების უმეტესობის მთავარი ადაპტაციაა. ისინი აირთა ცვლისთვის განკუთვნილი სხეულის ზედაპირის განსაკუთრებული წარმონაქმნებია. ზოგ ლაყუჩში (მათ შორის თევზების ლაყუჩებშიც) აირთა მიმოცვლის ეფექტურობა გაზრდილია სისხლისა და წყლის ურთიერთსაწინააღმდეგო მოძრაობით წარმოქმნილი ვენტილაციის ხარჯზე.
- **მწერების ტრაქეალური სისტემა.** მწერების ტრაქეა მცირე ზომის დატოტილი მილებია, რომლებიც მთელ სხეულშია გადანაწილებული და ჟანგბადი უშუალოდ უჯრედებამდე მიაქვს.
- **ფილტვები.** ობობები, ხმელეთის ლოკოკინები და ხმელეთის ხერხემლიანების უმეტესობა შინაგან ფილტვებს შეიცავს. ძუძუმწოვრებში ნესტოებით შესული ჰაერი გაივლის ხახას, ტრაქეას, ბრონქებს და მათ ბრმა დაბოლოებებში ალვეოლებში ჩადის, სადაც ადგილი აქვს აირთა ცვლას.

კონცეფცია 42.6

სუნთქვის ღრუს ადგილი აქვს ფილტვების ვენტილაციას

- **როგორ სუნთქავს ამფიბია. ამფიბია ფილტვების ვენტილაციას დადებითი წნევით ახდენს, რომელიც ჰაერს დაწოლით ტრაქეასკენ აგზავნის.**
- **როგორ სუნთქავს ძუძუმწოვარი.** ძუძუმწოვრები ფილტვების ვენტილაციას უარყოფითი წნევით ახდენენ, რომელიც ჰაერს ფილტვებისკენ ქაჩავს. ფილტვების მოცულობა იზრდება, როდესაც ნეკნთაშორისი კუნთები და დიაფრაგმა იკუმშება.
- **როგორ სუნთქავენ ფრინველები.** ფილტვების გარდა, ფრინველებს რვა ან ცხრა საჰაერო პარკი აქვთ, რომლებიც ფილტვებში ჰაერის მუდმივ მიდინებას უზრუნველყოფენ. ჰაერი ფილტვებში მხოლოდ ერთი მიმართულებით გადის. ყოველი ამოსუნთქვა სრულიად ანახლებს ფილტვების ჰაერს.
- **სუნთქვის კონტროლი ადამიანებში.** სუნთქვის სიღრმესა და სიხშირეს მოგრძო ტვინში არსებული ცენტრები აკონტროლებენ. მოგრძო ტვინის სენსორები აფიქსირებენ ცერებროსპინალური სითხის pH-ს (რაც სისხლში ნახშირორჟანგის კონცენტრაციას ასახავს). აღნიშნული ცენტრები მეტაბოლური მოთხოვნების შესაბამისად სუნთქვის სიღრმისა და სიხშირის დარეგულირებას ახდენენ. სუნთქვის მეორადი კონტროლი აორტასა და საძილე არტერიაში არსებული სენსორების მიერ სისხლის pH-ის და მასში არსებული ჟანგბადისა და ნახშირორჟანგის დონის მონიტორინგით ხდება.

კონცეფცია 42.7

სისხლის სუნთქვის პიგმენტებს აირთა დაკავშირებისა და ტრანსპორტის ფუნქცია აკისრიათ

- **პარციალური წნევის გრადიენტის როლი.** აირები ფილტვებსა და სხვა ორგანოებში წნევის გრადიენტის საშუალებით დიფუნდირდება. ჟანგბადი და ნახშირორჟანგი თავიანთი მაღალი პარციალური წნევის არედან დაბლისკენ გადადიან.
- **სუნთქვის პიგმენტებს გადააქვთ აირები და ეხმარებიან სისხლის ბუფერებს.** სუნთქვის პიგმენტები მნიშვნელოვნად ზრდის ჟანგბადის იმ რაოდენობას, რომლის გადატანასაც სისხლი ახერხებს. ბევრ ფეხსახსრიანსა და მოლუსკს სპილენძის შემცველი ჰემოციანინი აქვს, ხერხემლიანებსა და უხერხემლოთა დიდ მრავალფეროვნებას კი ჰემოგლობინი.
- **გამორჩეული ათლეტი ცხოველები.** ფიწალ-რქოსანი ანტილოპას ჟანგბადის მოხმარების უკიდურესად მაღალი დონე გააპირობებს მის უნარს, დიდ დისტანციებზე მაღალი სიჩქარით ირბინოს. ღრმად მყვინთავი ჰაერით მსუნთქავები კი იგროვებენ ჟანგბადს და ნელა გამოიყენებენ მას.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

1. ჩამოთვლილ სუნთქვის სისტემათაგან რომელი არ არის მჭიდრო კავშირში სისხლის მიმოქცევის სისტემასთან?
ა. ხერხემლიანთა ფილტვები;
ბ. თევზების ლაყუჩები;
გ. მწერების ტრაქეალური სისტემა;
დ. ჭიაყელას გარეგანი კანი;
ე. მრავალჯაგრიანი ჭიების პარაპოდიები;

2. სისხლი რომელიც ფილტვის ვენით გულს უბრუნდება თავდაპირველად ჩაედინება:
ა. ღრუ ვენაში;
ბ. მარცხენა წინაგულში;
გ. მარჯვენა წინაგულში;
დ. მარცხენა პარკუჭში;
ე. მარჯვენა პარკუჭში;

3. რისი უშუალო საზომია პულსი?
ა. სისხლის წნევის;
ბ. სისხლჩაქცევის მოცულობის;
გ. გულის გამოსავლის;
დ. გულის მოქმედების სიხშირის;
ე. სუნთქვის სიხშირის.

4. კავშირი სისხლის წნევას (სწ), გულის გამოსავალსა (გგ) და პერიფერიულ წინაღობას (პწ) შორის შეიძლება შემდეგი განტოლებით გამოისახოს სწ=გგ ჩ პწ. ყველა ქვემოთ ჩამოთვლილი ცვლილება გარდა ერთისა სისხლის წნევის გაზრდას გამოიწვევს. რომელია ეს ერთი?
ა. ინსულტის მოცულობის გაზრდა;
ბ. გულის მოქმედების სიხშირის გაზრდა;
გ. პარკუჭის დიასტოლის ხანგრძლივობის გაზრდა;
დ. არტერიოლების კედლის გლუვი კუნთების შეკუმშვა;
ე. არტერიოლების დიამეტრის შემცირება;

5. ფიბრინოგენის ფიბრინად გარდაქმნა:
ა. ვლინდება როდესაც ფიბრინოგენი დანგრეული თრომბოციტებიდან გამოიყოფა;
ბ. სისხლის წითელი უჯრედების შიგნით მიმდინარეობს;
გ. დაკავშირებულია ჰიპერტენზიასთან და შეიძლება არტერიის კედელი დააზიანოს;
დ. ჰემოფილიის მქონე ინდივიდებში შესაძლოა განსაკუთრებით ხშირად გამოვლინდეს;
ე. არის შედედების ბოლო ეტაპი, რომელიც შედედების ბევრ ფაქტორს მოიცავს;

6. ნეგატიური წნევით სუნთქვისას, რისი შედეგია ჩასუნთქვა?
ა. პირიდან ფილტვებში ჰაერის ძალით გადატანის;
ბ. დიაფრაგმის შეკუმშვის;
გ. ნეკნების კამერის კუნთების მოდუნების;
დ. ალვეოლების გასაფართოებლად ფილტვების კუნთების გამოყენების;
ე. მუცლის კუნთების შეკუმშვის;

7. როდესაც თქვენ სუნთქვას იკავებთ, ქვემოთ ჩამოთვლილი სისხლის რომელი აირი იცვლება თავდაპირველად და რთავს სუნთქვას?
ა. ჟანგბადის ბ. ჟანგბადის დაქვეითება;
გ. ნახშირორჟანგის გაზრდა;
დ. ნახშირორჟანგის დაქვეითება;
ე. ნახშირორჟანგის გაზრდა და ჟანგბადის დაქვეითება;

8. ვარჯიშით გამოწვეული ადამიანის სისხლის pH დაქვეითება:
ა. შეამცირებს სუნთქვის სიხშირეს;
ბ. გაზრდის გულის ცემის სიხშირეს;
გ. შეამცირებს ჰემოგლობინიდან მოცილებული ჟანგბადის რაოდენობას;
დ. შეამცირებს გულის გამოსავალს;
ე. შეამცირებს ჰემოგლობინთან ნახშირორჟანგის დაკავშირებას;

9. აქტიური კუნთოვანი უჯრედების გარშემომრტყმელ უჯრედშორის სითხესთან შედარებით ამ უჯრედებთან მისულ სისხლს არტერიებში აქვს:
ა. ჟანგბადის მაღალი პარციალური წნევა;
ბ. ნახშირორჟანგის მაღალი პარციალური წნევა;
გ. ბიკარბონატების მაღალი კონცენტრაცია;
დ. დაბალი pH;
ე. დაბალი ოსმოსური წნევა;

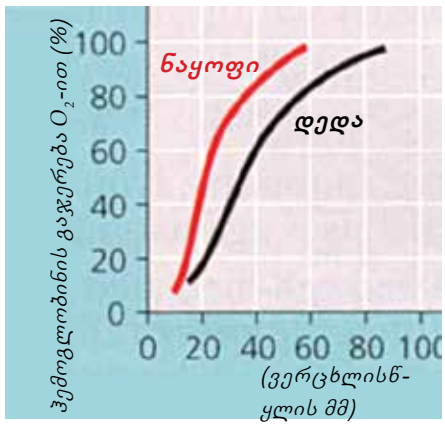
10. ქვემოთ ჩამოთვლილი რეაქციებიდან, რომელი ჭარბობს ფილტვის კაპილარებში გამავალი სისხლის წითელ უჯრედებში? (Hb= ჰემოგლობინს).
ა. $Hb + 4\ O_2 \rightarrow Hb(O_2)_4$;
ბ. $Hb(O_2)_4 \rightarrow Hb + 4\ O_2$;
გ. $CO_2 + H_2O \rightarrow H_2CO_3$;
დ. $H_2CO_3 \rightarrow H+ + HCO_3$;
ე. $Hb + 4\ CO_2 \rightarrow Hb(CO_2)_4$;

ევოლუციური კავშირი

გოძილას ერთ-ერთი ოპონენტთაგანი ფილმში არის მოთრა, გიგანტური ჩრჩილის მაგვარი არსება უამრავი ფეხითა და ფრთებით. ამის მსგავსი ფანტასტიკური ქმნილებები შეიძლება გაკრიტიკებული იყოს ბიოქიმიურ და ფიზიოლოგიურ კანონზომიერებებზე დაყრდნობით. სუნთქვასა და აირთა ცვლაზე ყურადღების გამახვილებით, რომელიც თქვენ ამ თავში ისწავლეთ, რომელი ფიზიოლოგიური პრობლემები ექნებოდა მოთრას? ყველაზე დიდი მწერები, რომლებიც როდესმე ბინადრობდნენ პალეოზოური კალიები არიან, რომელთაც ნახევარმეტრიანი ფრთები ჰქონდათ. როგორ ფიქრობთ, რატომ არის გიგანტური მწერების არსებობა შეუძლებელი?

მეცნიერული კვლევა

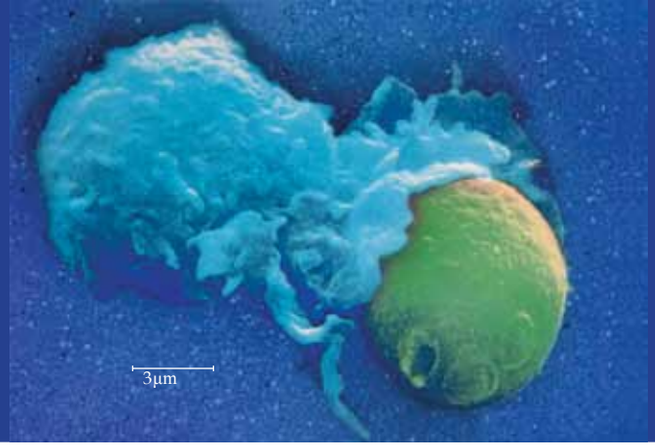
ადამიანის ჩანასახის ჰემოგლობინი ზრდასრულის ჰემოგლობინისგან განსხვავდება. შეადარეთ ქვემოთა გრაფიკზე მოცემული ორი ჰემოგლობინის დისოციაციის გრაფიკი. შემოგვთავაზეთ ჰიპოთეზა ჰემოგლობინის ორი ვერსიის განსხვავების ფუნქციური დანიშნულების შესახებ.



მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

უამრავი კვლევით ნაჩვენები იქნა გულსისხძარღვთა და ფილტვების დაავადებების კავშირი მოწევასთან. ჯანდაცვის ავტორიტეტების მიხედვით, მოწევა ამერიკის შეერთებულ შტატებში ადრეული სიკვდილის მთავარი მიზეზია. მოწევის საწინააღმდეგო და ჯანდაცვის ჯგუფებმა შემოგვთავაზეს მედიაში სიგარეტის რეკლამირების სრული აკრძალვა. რა არის სრული აკრძალვის მხარდამჭერი და საწინააღმდეგო არგუმენტები? თქვენ მხარს უჭერთ, თუ ეწინააღმეგებით აღნიშნული აკრძალვას? დაიცავით თქვენი პოზიცია.

43 იმუნური სისტემა



▲ *სურათი 43.1* ***მაკროფაგი (ლურჯი) შთანთქავს სოკოს უჯრედს (მწვანე).***

ძირითადი კონცეფციები

43.1 **თანდაყოლილი იმუნიტეტი უზრუნველყოფს ფართო სპექტრის ინფექციებისგან დაცვას**

43.2 **შეძენილ იმუნიტეტში, ინფექციების წინააღმდეგ სპეციფიკურ დაცვას ლიმფოციტები უზრუნველყოფენ**

43.3 **ჰუმორული და უჯრედული იმუნიტეტი უზრუნველყოფს სხვადასხვა ტიპის საფრთხისგან დაცვას**

43.4 **იმუნური სისტემის უნარი, განასხვაოს საკუთარი უცხოსგან, ზღუდავს ქსოვილის ტრანსპლანტაციას**

43.5 **გადაჭარბებულმა, საკუთარი თავისკენ მიმართულმა ან შემცირებულმა იმუნურმა პასუხმა შესაძლოა დაავადება გამოიწვიოს**

შესავალი

დაზვერვა, შეცნობა და პასუხი

ცხოველმა უნდა დაიცვას თავი უამრავი პოტენციურად საშიში ვირუსისგან, ბაქტერიისგან და სხვა პათოგენისგან, რომელიც ჰაერში, საკვებსა და წყალში არსებობს. მას ასევე უწევს ბრძოლა სხეულის ანომალურ უჯრედებთან, რომლებმაც შესაძლოა კიბო გამოიწვიოს. აღნიშნულ საფრთხეებთან საბრძოლველად დაცვის ორი მთავარი ტიპი განვითარდა.

თანდაყოლილი იმუნიტეტი არსებობს სანამ პათოგენთან შეხება მოხდება და დაბადებიდან მოქმედია. თანდაყოლილი იმუნური რეაქციები ფართოდ არასპეციფიკურია. ისინი სწრაფად ცნობენ, რეაგირებენ და პასუხს სცემენ მიკრობთა ფართო სპექტრს. თანდაყოლილი იმუნიტეტი შედგება გარეთა ბარიერებისგან, რომლებიც კანისა და ლორწოვანი მემბრანებისგან იქმნება და შიდა უჯრედული და ქიმიური მექანიზმებისგან, რომლებიც იმ ინფექციურ აგენტებს ებრძვიან, რომლებიც გარეგანი ბარიერის გადალახვას ახერხებენ. შიდა დაცვის მთავარი მოქმედი ობიექტები მაკროფაგები და სხვა ფაგოციტური უჯრედებია. მაგალითად, სურათი 43.1 აჩვენებს მაკროფაგს, რომელიც სოკოს უჯრედს შთანთქავს.

დაცვის მეორე მთავარი ტიპი არის **შეძენილი იმუნიტეტი**, რომელსაც ასევე ადაპტურ იმუნიტეტსაც უწოდებენ. ის ვითარდება მხოლოდ ისეთი გამომწვევი აგენტების მოქმედების შემდეგ, როგორიცაა მიკრობები, სხეულის ანომალური უჯრედები, ტოქსინები, ან სხვა უცხო სხეულები. შეძენილი დაცვა მაღალსპეციფიკურია, რაც იმას გულისხმობს, რომ შესაძლებელია ერთი აგენტის მეორისგან გარჩევა, მათ შორის ისეთებისაც კი, რომლებიც ძალზედ მცირედ განსხვავდებიან ერთმანეთისგან. ეს შეცნობა მიიღწევა სისხლის თეთრი უჯრედებით, რომლებსაც **ლიმფოციტებს** უწოდებენ და რომლებიც იმუნური პასუხების ორ ძირითად ტიპს ახორციელებენ. ჰუმორულ პასუხში, უჯრედები, რომლებიც ლიმფოციტების ნაწარმებია, გამოყოფენ დამცავ ცილებს, რომლებსაც **ანტისხეულები** ეწოდება და რომლებიც მიკრობებს უკავშირდებიან და განადგურებისთვის მონიშნავენ. უჯრედული პასუხის დროს, ციტოტოქსიკური ლიმფოციტები პირდაპირ ანგრევენ ინფიცირებულ სხეულებს, სიმსივნურ უჯრედებს, ან უცხო ქსოვილს. სურათი 43.2. აჯამებს თანდაყოლილ და შეძენილ იმუნიტეტს. ამ თავში გაეცნობით, დაცვის ამ ორი კომპონენტის უჯრედული და ქიმიური მექანიზმები თუ როგორ იცავენ ერთად ხერხემლიანებს სხვადასხვა საფრთხისგან. მოგვიანებით ამ თავში ასევე მოკლედ შეეხებით უხერხემლოთა



▲ *სურათი 43.2* ***ხერხემლიანთა ბაქტერიებისგან, ვირუსებისგან და სხვა პათოგენებისგან დაცვის მიმოხილვა.*** *დაცვითი სისტემები ხერხემლიანებში შესაძლოა დაიყოს თანდაყოლილ და შეძენილ იმუნიტეტად. თუ პათოგენი გადის სხეულის გარეთა თანდაყოლილ დაცვით სისტემებს, მოქმედებაში მოდის შინაგანი დაცვითი სისტემები. დაცვა, რომელიც განსაზღვრული პათოგენების წინააღმდეგ შეძენილი მექანიზმებით მიიღწევა, შედარებით უფრო ნელა ვითარდება. თანდაყოლილი იმუნიტეტის ზოგი კომპონენტი შეძენილ იმუნიტეტშიც მოქმედებს.*

იმუნურ სისტემასაც, რომელიც მხოლოდ თანდაყოლილი არასპეციფიკური მექანიზმებით ფუნქციონირებს.

კონცეფცია 43.1

თანდაყოლილი იმუნიტეტი უზრუნველყოფს ფართო სპექტრის ინფექციებისგან დაცვას

შეჭრილმა მიკრობმა უნდა გადალახოს გარეთა ბარიერები, რომელიც კანითა და ლორწოვანი გარსით არის შექმნილი. პათოგენი, რომელიც გაივლის აღნიშნულ ბარიერს, შეეჯახება თანდაყოლილ უჯრედულ და ქიმიურ მექანიზმებს, რომლებიც ხელს უშლის მის თავდასხმას სხეულზე.

გარეგანი დაცვა

ინტაქტური კანი, რომელშიც ჩვეულებრივ არ გადის ვირუსი და ბაქტერია, შესაძლოა, უმცირესი დაზიანების შედეგადაც კი განვლადი გახდეს. ამის მსგავსად, ლორწოვანი შრე, რომლითაც ამოფენილია სუნთქვის, მომნელებელი და შარდსასქესო გზები, ქმნის პოტენციური დამაზიანებელი მიკრობების შესვლის ბარიერს. აღნიშნული ლორწოვანი გარსების ზოგი უჯრედი თავად წარმოქმნის ლორწოს, ბლანტ სითხეს, რომელიც იჭერს მიკრობებს და სხვა ნაწილაკებს. მაგალითად, ტრაქეაში წამწამოვანი ეპითელური უჯრედები ზევით განდევნიან ლორწოსა და უცხო ნაწილაკებს და არ უშვებენ მათ ფილტვებისკენ (სურ. 43.3). სხეულში სხვადასხვა მიკრობების მიერ კოლონების წარმოქმნა შეზღუდულია ლორწოვანი სეკრეტების, ნერწყვის და ცრემლის გამრეცხი მოქმედებითაც, რომლებითაც მუდმივად ხდება ეპითელური ზედაპირების ჩამორეცხვა.

ლორწოვანი გარსები მათი ფიზიკური როლის მიღმა უზრუნველყოფენ ისეთი გარემოს შექმნასაც, რომელიც მიკრობებისთვის არასასურველია. ადამიანებში, ცხიმოვანი ჯირკვლებისა და საოფლე ჯირკვლების სეკრეცია კანს უქმნის განსაზღვრულ pH-ს, რომელიც მერყეობს 3-სა და 5-ს შორის, რაც საკმარისად მჟავეა იმისთვის, რომ ბევრ ბაქტერიას კოლონიზაციაში შეუშალოს ხელი (ის ბაქტერიები, რომლებიც კანზე ჩვეულებრივ სახლობენ, შეგუებულები არიან მჟავე და შედარებით მშრალ გარემოს).

ამის მსგავსად, საკვებსა და წყალში, ასევე გადაყლაპულ ლორწოში არსებული ბაქტერიები სანამ ნაწლავებში შესვ-



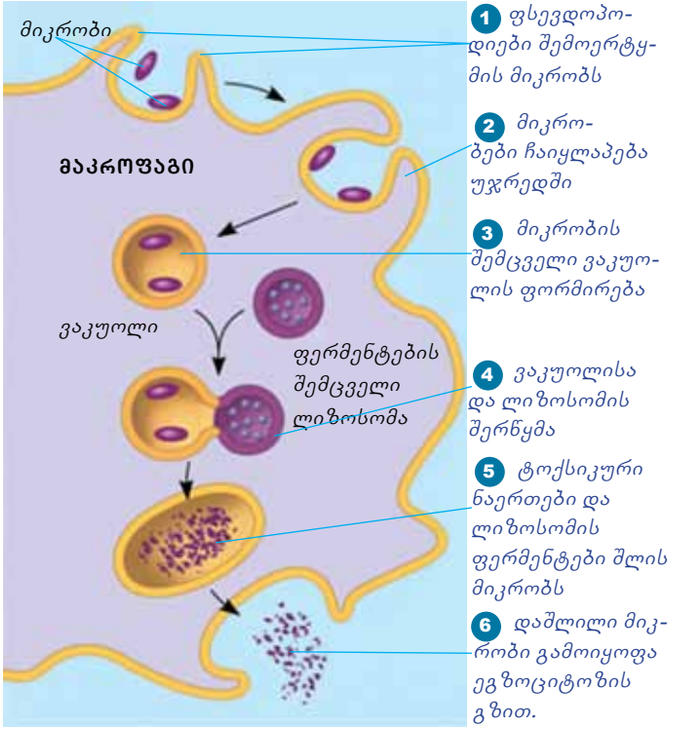
▲ *სურათი 43.3* ***გარეგანი თანდაყოლილი დაცვა ლორწოვანი გარსით.*** *ტრაქეას სანათური შეიცავს ლორწოს წარმომქმნელ უჯრედებს (ნარინჯისფერი) და წამწამოვან უჯრედებს (ყვითელი). წამწამების სინქრონული მოძრაობა ლორწოსა და დატყვევებულ მიკრობებს ზევით, ხახისკენ განდევნის (ფერადი SEM).*

ლას მოახერხებენ, უნდა შეებრძოლონ კუჭის მჟავე გარემოს, რომელიც პათოგენთა უმეტესობას ანადგურებს. მაგრამ ზოგიერთი პათოგენი, მაგალითად, ჰეპატიტის ვირუსი, გადარჩენას ახერხებს და მომნელებელი სისტემის გზით აღწევს სხეულში.

კანისა და ლორწოვანი გარსის სეკრეტებიც შეიცავს ანტიმიკრობულ ცილებს. ერთ-ერთი ასეთი ცილაა **ლიზოციმი** – ფერმენტი, რომელიც ბევრი ბაქტერიის უჯრედის კედელს ინელებს. ის ნერწყვში, ცრემლსა და ლორწოვან სეკრეტებში გვხვდება. ლიზოციმი შლის მგრძნობიარე ბაქტერიებს, როდესაც ისინი ზედა სასუნთქ ტრაქტში, ან თვალის ირგვლივ არსებულ ნაპრალებში აღწევენ.

უჯრედული და ქიმიური შიდა დაცვა

მიკრობებს, რომლებიც სხეულის გარეთა დამცავ შრეებს გადიან, მაგალითად დაზიანებული კანის გავლით, თანდაყოლილი დაცვის შიდა მექანიზმებთან შებრძოლება უწევთ. ეს დაცვა მეტწილად დამოკიდებულია ფაგოციტოზზე, რაც გულისხმობს სისხლის განსაკუთრებული თეთრი უჯრედების, ფაგოციტების მიერ შეჭრილი მიკროორგანიზმების შთანთქმას. ეს უჯრედები წარმოქმნიან განსაზღვრულ ანტიმიკრობულ ცილებს და ხელს უწყობენ ანთების დაწყებას, რომელიც ზღუდავს ბაქტერიების გავრცელებას ორგანიზმში. **ფაგოციტოზის** უნარს მოკლებული თეთრი უჯრედები – ბუნებრივი კილერები, ასევე



▲ *სურათი 43.4* **ფაგოციტოზი.** *ეს სქემა ასახავს მოვლენებს, რომელიც ერთი ტიპის ფაგოციტთან, მაკროფაგთან მიკრობის დაკავშირებას მოყვება. აღნიშნული დაკავშირება სპეციფიკური რეცეპტორებით ხორციელდება (არ არის ნაჩვენები). პროცესი სხვა ტიპის ფაგოციტურ უჯრედებშიც მსგავსად მიმდინარეობს.*

მნიშვნელოვან როლს ასრულებენ თანდაყოლილ დაცვაში. სანამ ორგანიზმი შეძენილი სპეციფიკური იმუნური პასუხის ჩართვას შეძლებს, მიკრობების გავრცელების შეზღუდვას სხვადასხვა არასპეციფიკური მექანიზმი ეხმარება.

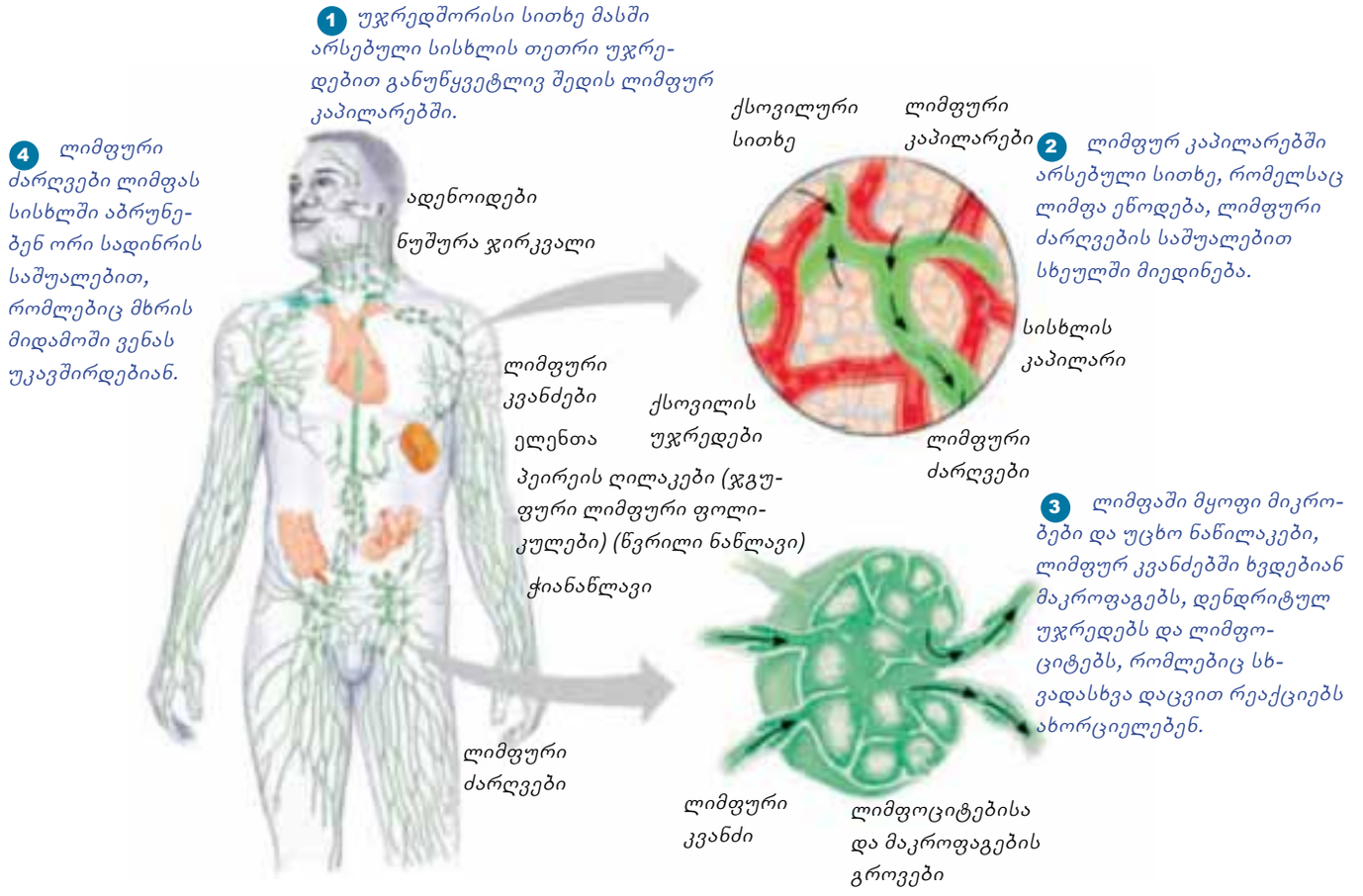
ფაგოციტური უჯრედები

ფაგოციტური უჯრედები თავიანთ სამიზნეს უკავშირდებიან ზედაპირზე არსებული რეცეპტორებით. აღნიშნული რეცეპტორები იკავშირებენ მრავალ მიკროორგანიზმს, მაგრამ არა სხეულის ნორმალურ უჯრედებს. იმ სტრუქტურებს შორის, რომლებიც ამ რეცეპტორებს უკავშირდება, არის ბაქტერიების ზედაპირზე არსებული პოლისაქარიდები. ერთ ან მეტ მიკრობთან დაკავშირების შემდეგ ფაგოციტი მათ ყლაპავს და ქმნის ვაკუოლს, რომელიც შემდგომში ლიზოსომას ერწყმის (სურ. 43.4). მიკრობები ლიზოსომებში ორი გზით იშლება: პირველი, აზოტის ოქსიდით და ჟანგბადის სხვა ტოქსიკური ფორმებით, რომლებიც ლიზოსომებში გვხვდება და შთანთქმულ მიკრობებს წამლავენ; მეორე, ლიზოსომური და სხვა ფერმენტებით, რომლებიც მიკრობული კომპონენტების დაშლას იწვევენ.

ზოგ მიკროორგანიზმს აქვს შეგუებულობა, რაც მათ საშუალებას აძლევს, თავიდან აიცილონ ფაგოციტური უჯრედებით დაშლა. მაგალითად, ზოგიერთი ბაქტერიის გარეგანი კაფსულა მალავს მათ პოლისაქარიდებს და ხელს უშლის ფაგოციტების მათთან დაკავშირებას. სხვა ბაქტერიები, როგორიცაა ტუბერკულოზის გამომწვევი *Mycobacterium tuberculosis* კარგად უკავშირდება და შთაინთქმება ფაგოციტების მიერ, მაგრამ მდგრადია ლიზოსომებით დაშლის მიმართ. ასეთ მიკრობებს მასპინძელ უჯრედში ზრდა და გამრავლება შეუძლიათ და ამასთანავე, ეფექტურად არიან დამალულნი დაცვის შეძენილი მექანიზმებისგან. ისეთი მექანიზმების ევოლუცია, რომლებიც იმუნური სისტემით დაშლას უშლიან ხელს, ბევრი მიკრობის პათოგენური მოქმედების საფრთხეს ზრდის.

სისხლის თეთრი უჯრედების (ლეიკოციტების) ოთხი ტიპი ფაგოციტურია. ისინი განსხვავდებიან რაოდენობით, სიცოცხლის ხანგრძლივობით და ფაგოციტოზის უნარით. ყველაზე მრავალია **ნეიტროფილები**, რომლებიც მთელი თეთრი უჯრედების დაახლოებით 60-70%-ს შეადგენს. ნეიტროფილები მიიზიდებიან ინფექციური ქსოვილის მიერ და შთანთქავენ და ანადგურებენ იქ არსებულ მიკრობებს. ნეიტროფილები საკუთარ თავს შლიან ფაგოციტოზის დროს და მათი სიცოცხლის საშუალო ხანგრძლივობა მხოლოდ რამდენიმე დღეა.

კიდევ უფრო ეფექტური ფაგოციტური დაცვა **მაკროფაგებით** („დიდი მშთანთქმელებით“) ხორციელდება. ეს დიდი ზომისა და გრძელი სიცოცხლის მქონე უჯრედები ვითარდებიან მონოციტებისგან, რომლებიც ცირკულაციაში მყოფი მთელი თეთრი უჯრედების დაახლოებით 5%-ს შეადგენენ. ახალი **მონოციტები** სისხლში მხოლოდ რამდენიმე საათს ცირკულირებენ და შემდეგ ქსოვილებში გადადიან, სადაც ისინი მაკროფაგებად გარდაიქმნებიან. ფაგოციტოზის მიმდინარეობისას ირთვება შიდა სასიგნალო გზები, რომლებიც მაკროფაგებს ააქტივებენ და ზრდიან მათ დამცავ უნარს. ზოგი მაკროფაგი მიგრირებს სხეულის შიგნით, ხოლო სხვები



▲ *სურათი 43.5* ***ადამიანის ლიმფური სისტემა.*** *ლიმფური სისტემა შედგება ლიმფური ძარღვებისგან, რომელშიც ლიმფა მოძრაობს და სხვადასხვა სტრუქტურისგან, რომლებშიც ლიმფა უცხო მოლეკულებსა და ნაწილაკებს იჭერს. ეს სტრუქტურებია ადენოიდები, ნუშისებრი ჯირკვლები, ლიმფური კვანძები, ელენთა და ჭიანაწლავი. ლიმფის დინებაზე თვალის მიდევნება შესაძლებელია 1-4 საფეხურებზე.*

ამა თუ იმ ორგანოსა თუ ქსოვილში მუდმივად ჩერდება. მაკროფაგებს, რომლებიც ლორწოში, ლიმფურ კვანძებსა და ლიმფური სისტემის სხვა ქსოვილებში მუდმივად ცოცხლობენ, განსაკუთრებით კარგი პოზიცია უკავიათ იმისთვის, რომ ინფიცირებად აგენტებს ებრძოლონ. ის მიკრობები, რომლებიც ქსოვილში შედიან, მოექცევიან ბადისებრი არქიტექტურის ლორწოში მაშინ, როდესაც უჯრედშორის სითხეში მყოფი მიკრობები ლიმფაში გადაიტანებიან და იქ ლიმფურ კვანძებში მოთავსდებიან. ორივე ადგილას მიკრობები მალე ხვდებიან იქ არსებულ მაკროფაგებს.

სურათი 43.5 აჩვენებს ლიმფური სისტემის კომპონენტებს და აჯამებს მის როლს სხეულის დაცვით სისტემაში.

ფაგოციტების ორი სხვა ტიპი მცირე რაოდენობითაა და ისინი უფრო შეზღუდულ როლს ასრულებენ, ვიდრე ნეიტროფილები და მაკროფაგები. **ეოზინოფილებს** ფაგოციტური აქტივობა ნაკლებად ახასიათებთ, მაგრამ კრიტიკული როლი აკისრიათ მრავალუჯრედიანი პარაზიტული თავდამსხმელებისგან თავდაცვაში. ნაცვლად იმისა, რომ პარაზიტი შთანთქონ, ეოზინოფილები მისი სხეულის მოპირდაპირედ თავსდებიან და დამშლელი ფერმენტებით იწყებენ მის მონელებას. ფაგოციტების მეოთხე ტიპია **დენდრიტული უჯრედები**, რომლებსაც მაკროფაგების მსგავსად, მიკროორგანიზმების შთანთქმა და მონელება შეუძლიათ. როგორც ამ თავში მოგვიანებით შეხვდებით, მათი პირველადი როლი შეძენილი იმუნიტეტის განვითარების სტიმულაციაა.

ანტიმიკრობული ცილები

უამრავი ცილა მონაწილეობს თანდაყოლილ იმუნიტეტში. ისინი ან უშუალოდ თავს ესხმიან მიკრობებს, ან ხელს უშლიან მათ გამრავლებას. თქვენ უკვე ისწავლეთ ლიზოციმის ანტიმიკრობული მოქმედება. მსგავს ცილებს ეკუთვნის დაახლოებით 30 პლაზმის ცილა, რომლებიც **კომპლემენტარულ სისტემას** ქმნიან. ინფექციის არარსებობისას, ეს ცილები არ არის აქტიური. ბევრი მიკრობის ზედაპირზე არსებულ ნივთიერებებს შეუძლიათ ისეთი კასკადური პროცესების ჩართვა, რომლებიც კომპლემენტარულ სისტემას ააქტივებს და შემოჭრილი უჯრედების ლიზისს (დაშლას) იწვევს. გარკვეული კომპლემენტარული ცილები ასევე ხელს უწყობენ ანთების განვითარებას და მნიშვნელოვან როლს ასრულებენ შეძენილ იმუნიტეტში.

ორი ტიპის **ინტერფერონი** (α და β) ვირუსული ინფექციებისგან თანდაყოლილ დაცვას უზრუნველყოფს. ეს ცილები სხეულის იმ უჯრედების მიერ გამოიყოფა, რომლებიც ვირუსით არის ინფიცირებული და მეზობელი, არაინფიცირებული უჯრედების სტიმულირებას ახდენენ, რათა მათ სხვა ისეთი ნივთიერებები გამოიმუშაონ, რომლებიც ვირუსის გამრავლებას უშლის ხელს. ამ გზით, ინტერფერონები ვირუსების სხეულში გავრცელებას ზღუდავენ და აკონტროლებენ ისეთ ვირუსულ ინფექციებს, როგორიცაა გაციება და გრიპი. ეს თანდაყოლილი დაცვის მექანიზმი არ არის ვირუსსპეციფიკური, ერთი ვირუსის საპასუხოდ გამომუშავებულ ინტერფერონებს შეუძლიათ მცირე ხნით სხვა ვირუსებსაც შეებრძოლონ. განსაზღვრული ლიმფოციტები გამოყოფენ მესამე ტიპის ინტერფერონს (γ), რაც მაკროფაგების გააქტივებას ეხმარება, აძლიერებს რა მათ ფაგოციტურ უნარს. დღეისთვის შესაძლებელია ინტერფერონების მასობრივად წარმოება რეკომბინანტული **დნმ**-ის ტექნოლოგიით (**დნმ**-ის ჯაჭვის განსხვავებული ფრაგმენტების ერთმანეთთან მიერთებით). ამჟამად მიმდინარეობს მათი სამკურნალო თვისებების შესწავლა ვირუსულ ინფექციებსა და კიბოსთან მიმართებაში.

სხვა ჯგუფის ანტიმიკრობულ ცილებს, რომელთაც კარგად მორგებული სახელი დეფენსინი (დეფენს – დაცვა ინგლ.) შეურჩიეს, გამოყოფენ აქტივირებული მაკროფაგები. ეს მცირე ზომის ცილები სხეულის უჯრედების დაუზიანებლად პათოგენების ფართო ჯგუფს სხვადასხვა მექანიზმებით ანადგურებენ.

ანთებითი პასუხი

ქსოვილის დაზიანება ფიზიკური ზემოქმედებით ან პათოგენის შეჭრით იწვევს უამრავი ქიმიური სიგნალის ჩართვას, რომელიც, თავის მხრივ, ააქტივებს **ანთებით პასუხს**. ერთ-ერთი განსაკუთრებით აქტიური ნივთიერებაა ჰისტამინი. დაზიანებისას ქსოვილი გამოყოფს **ჰისტამინს** და იწვევს ახლომდებარე კაპილარების განვლადობის გაზრდას და გაფართოებას. გააქტივებული მაკროფაგები და სხვა უჯრედები უშვებენ დამატებით სიგნალებს, მაგალითად პროსტაგლანდინები, ეს უკანასკნელნი დაზიანებული უბნისკენ დამატებით სისხლის დინებას უწყობენ ხელს. გაზრდილი სისხლის მომარაგება იწვევს სიწითლესა და გაცხელებას, რაც ანთებისთვის არის დამახასიათებელი. სისხლით გატენილი კაპილარებიდან სითხე გადადის მეზობელ ქსოვილებში, რაც ასევე ანთების დამახასიათებელ ნიშანს, შეშუპებას იწვევს. მიუხედავად იმისა, რომ სიცხე და შეშუპება უსიამოვნო შეგრძნებებია, სისხლის გაძლიერებული მიდინება და სისხლძარღვის გაზრდილი განვლადობა თანდაყოლილი იმუნიტეტისთვის ძალზე მნიშვნელოვანია. სისხლძარღვების ასეთი ცვლილებები ხელს უწყობს ანტიმიკრობული ცილების გადატანას დაზიანებულ უბანთან. რამდენიმე აქტივირებული კომპლემენტარული ცილა ხელს უწყობს ჰისტამინის გამომუშავებას, ან ფაგოციტების მიზიდვას ასეთ უბანთან. სისხლის შედედება იწყებს აღდგენით პროცესს და ხელს უშლის მიკრობების გავრცელებას ორგანიზმის სხვა უბნებში. გარდა ამისა, ლოკალური სისხლის მიმოქცევისა და სისხლძარღვების განვლადობის გაზრდა საშუალებას აძლევს მეტ მონოციტ-მაკროფაგსა და ნეიტროფილს, სისხლიდან დაზიანებულ ქსოვილში გადავიდეს.

მცირე ზომის ცილები, რომლებსაც **ქემოკინებს** უწოდებენ, ფაგოციტებს ასტიმულირებენ, რომ მიკრობის გამანადგურებელი ნაერთები წარმოქმნან. აგრეთვე, ქემოკინები მიმართავენ ფაგოციტების მოძრაობას.

ქემოკინები მრავალი ტიპის უჯრედებისგან გამოიყოფიან, მათ შორის, დაზიანებულ და ინფიცირებულ უბანთან ახლოს მყოფი სისხლძარღვების ენდოთელური უჯრედებიდანაც. **სურათი 43.6** აჯამებს იმ მთავარ მოვლენებს, რომელთაც ადგილი აქვთ ქინძისთავით ჩხვლეტით გამოწვეულ ლოკალურ ანთებისას.

მცირე დაზიანება ადგილობრივ ანთებას იწვევს, მაგრამ ქსოვილის ძლიერ დაზიანებაზე ან ინფექციაზე, სხეული ფართოდ გავრცელებულ სისტემურ პასუხს იძლევა. დაზიანებული უჯრედები ხშირად დამხმარე ძალებს იძახებენ, გამოყოფენ ნივთიერებებს, რომლებიც ძვლის ტვინიდან დამატებითი ნეიტროფილების გამოთავისუფლებას იწვევენ.

ძლიერი ინფექციების დროს, მაგალითად მენინგიტის ან აპენდიციტის, სისხლის თეთრი უჯრედების რაოდენობა სისხლში შეიძლება ჯერადად გაიზარდოს ანთებითი პროცესების დაწყებიდან რამდენიმე საათში. ანთების საწინააღმდეგო სხვა სისტემური პასუხი არის ციება. ციება შესაძლოა გამოვლინდეს მაშინ, როდესაც პათოგენის მიერ გამომუშავებული განსაზღვრული ტოქსინები და მაკროფაგების მიერ გამოყოფილი ნივთიერებები სხეულის თერმოსტატს მაღალ ტემპერატურაზე ჩართავენ. ძალიან მაღალი სიცხე საშიშია, მაგრამ საშუალო სიცხემ შესაძლოა გააადვილოს ფაგოციტოზი, დააჩქაროს სხეულის რეაქციები და დაზიანებული ქსოვილის აღდგენა.

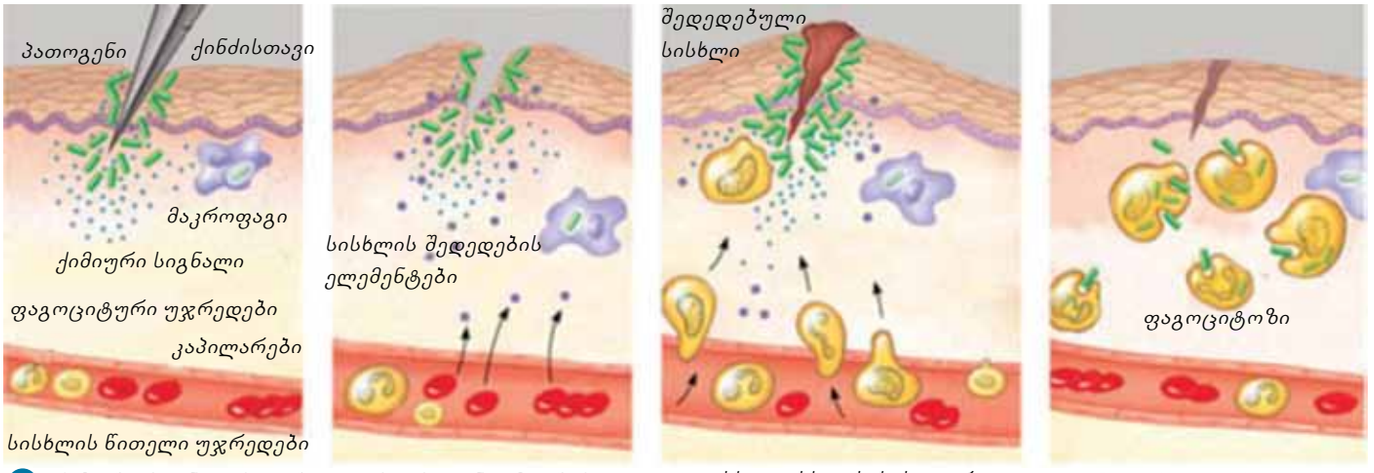
განსაზღვრულმა ბაქტერიულმა ინფექციებმა შეიძლება სისტემური ანთებითი პასუხის გადატვირთვა გამოიწვიოს, რასაც სეპტიკური შოკის მდგომარეობამდე მივყავართ.

მას ძალიან მაღალი სიცხე და სისხლის დაბალი წნევა ახასიათებს.

სეპტიკური შოკი საავადმყოფოების მძიმე განყოფილებებში ხშირად სიკვდილის მიზეზი ხდება. ცხადია, რომ ადგილობრივი ანთება მნიშვნელოვანია განკურნებისათვის, ხოლო სისტემურმა ანთებამ კი შეიძლება სხეულის გამოფიტვა გამოიწვიოს.

ბუნებრივი კილერი უჯრედები

ხერხემლიანთა თანდაყოლილი დამცველობითი სისტემების განხილვისას ბუნებრივი კილერების მიმოხილვით მოვრჩებით. **ბუნებრივი კილერი უჯრედები** პატრულირებას ახდენენ სხეულში და თავს ესხმიან ინფიცირებულ და სიმსივნურ უჯრედებს. ბუნებრივი კილერების ზედაპირული რეცეპტორები თავიანთი სამიზნის ზედაპირზე არსებულ დამახასიათებელ თვისებებს ცნობენ. მას შემდეგ, რაც ისინი დაუკავშირდებიან ვირუსით ინფიცირებულ ან სიმსივნურ უჯრედებს, ბუნებრივი კილერები გამოყოფენ ნივთიერებებს, რომლებიც სამიზნე უჯრედების განადგურებას იწვევენ აპოპტოზის, ანუ პროგრამირებული სიკვდილის გზით **(იხ. სურ.**



1 *ქიმური სიგნალები, რომელიც თავისუფლდება მაკროფაგებისა და პოხიერი უჯრედებიდან, მომიჯნავე კაპილარების გაფართოებასა და მათი განვლადობის გაზრდას იწვევს.*

2 *სითხე, ანტიმიკრობული ცილები და შედედების ელემენტები გადადის სისხლიდან დაზიანებულ უბანში. შედედება იწყება.*

3 *სხვადასხვა სახის უჯრედებიდან გამოყოფილი ქემოკინები სისხლიდან უფრო მეტ ფაგოციტურ უჯრედებს იზიდავენ დაზიანებული უბნისკენ.*

4 *ნეიტროფილები და მაკროფაგები შთანთქავენ პათოგენებსა და დაშლილ უჯრედებს. ქსოვილი იკურნება.*

▲ *სურათი 43.6* ***ლოკალური ანთებითი პასუხების მთავარი მოვლენები.***

21.18). თუმცა, ბუნებრივი კილერებით უზრუნველყოფილი დაცვა 100%-იანი არ არის, მათ გარეშე ვირუსული ინფექციებისა და სიმსივნეების სიხშირე უფრო გაიზრდებოდა.

უხერხემლოთა იმუნური სისტემა

სანამ ხერხემლიანთა შეძენილი იმუნიტეტის განხილვაზე გადავალთ, უნდა აღვნიშნოთ, რომ უხერხემლოებსაც აქვთ მაღალეფექტური თანდაყოლილი იმუნიტეტი. მაგალითად, ზღვის ვარსკვლავას აქვს ამებოიდური უჯრედები, რომლებიც უცხო სხეულებს ფაგოციტოზის გზით შთანთქავენ. ასევე გამოყოფენ მოლეკულებს, რომლებიც ცხოველთა დამცველობით პასუხს აძლიერებენ. ხილის ბუზის *Drosophila melanogaster* ბოლოდროინდელმა კვლევებმა არაჩვეულებრივი პარალელები გამოავლინა მწერების დამცველობით სისტემასა და ხერხემლიანთა თანდაყოლილ იმუნიტეტს შორის. მწერების ეგზოჩონჩხი, ხერხემლიანთა კანისა და ლორწოვანი მემბრანის მსგავსად, წარმოადგენს გარეგან ბარიერს, რომელიც გარეშე ორგანიზმების შესვლას ხელს უშლის. თუკი მწერის ეგზოჩონჩხი დაზიანდა, მწერის სხეულში შეჭრილ პათოგენებს შინაგანი თანდაყოლილი დაცვის სისტემებთან შეჯახება მოუწევთ.

მწერებისთვის დამახასიათებელი სისხლის ეკვივალენტი, ჰემოლიმფა, შეიცავს უჯრედებს, რომლებსაც ჰემოციტები ეწოდება. ზოგი ჰემოციტი ბაქტერიას და სხვა უცხო სხეულებს ინელებს ფაგოციტოზის გზით, ზოგი კი დიდი პარაზიტის ირგვლივ უჯრედულ კაფსულას ქმნის. პათოგენის არსებობა სიგნალს უშვებს სხვა ჰემოციტებისკენ, რათა მოხდეს სხვადასხვა ანტიმიკრობული პეპტიდის გამოყოფა. ეს პეპტიდები უკავშირდებიან პათოგენს და კლავენ მას. შინაგანი სასიგნალო გზები, რომლებიც ჰემოციტების მიერ ანტიმიკრობული პეპტიდების წარმოქმნას რთავენ, ხერხემლიანთა მაკროფაგების გამააქტივებელ სასიგნალო გზებს შეესაბამება. გარკვეულ ჰემოციტებს აქვთ ფერმენტი ფენოლოქსიდაზა. ამ ფერმენტის გააქტივების დროს ფენოლები გარდაიქმნება რეაქტიულ ნაერთებად, რომლებიც ერთმანეთს უკავშირდებიან და დიდ აგრეგატებს წარმოქმნიან. აღნიშნული აგრეგატები პარაზიტისა და დაჭრილი ქსოვილის გარშემო გროვდებიან, რაც ხელს უშლის ინფექციის გავრცელებას. გააქტივება მიმდინარეობს ისეთივე საფეხურებიანი კასკადით, რომელიც ნანახია ხერხემლიანთა კომპლემენტარული ცილების გააქტივებისას.

ბოლოდროინდელი კვლევები იმაზე მიუთითებს, რომ უხერხემლოებს ლიმფოციტების უჯრედული ანალოგები არ აქვთ. როგორც ცნობილია, ლიმფოციტები ხერხემლიანებში შეძენილ იმუნიტეტზე არიან პასუხისმგებელნი (იხ. სურ. 43.2). მაგრამ მიუხედავად იმისა, რომ უხერხემლოები თანდაყოლილ არასპეციფიკურ მექანიზმებზეა დამოკიდებული, განსაზღვრულ ფორმებში ნანახია თავისებურებები, რომლებიც შეძენილ იმუნიტეტსაც ახასიათებს. მაგალითად, შეძენილი იმუნიტეტი ჩვეულებრივ მიმართული არ არის საკუთარი უჯრედების წინააღმდეგ. ის უნარი, რომ საკუთარი უცხოსგან განასხვავონ, უძველეს უხერხემლოებშიც გვხვდება, მაგალითად, ღრუბელებში. თუ ერთი სახეობის ორი ღრუბელის უჯრედები შეერევა, თითოეული ღრუბელის უჯრედები გადანაწილდება და რეაგრეგირდება ისე, რომ სხვადასხვა ინდივიდის უჯრედები ცალ-ცალკე იქნება შეჯგუფებული.

შეძენილი იმუნიტეტის სხვა დამახასიათებელი ნიშანია იმუნოლოგიური მეხსიერება – უნარი უფრო სწრაფად უპასუხოს მეორეჯერ შემოჭრილ განსაზღვრულ აგენტს. ჭიაყელები მსგავს თვისებას ავლენენ: ჭიაყელას ფაგოციტური უჯრედები უფრო სწრაფად ესხმიან თავს იგივე დონორი ჭიის მეორე იმპლანტატს, ვიდრე პირველი მცდელობისას. უხერხემლოთა უმეტესობა მსგავს იმუნოლოგიურ მეხსიერებას ავლენს.

უხერხემლოთა იმუნიტეტის განხილვის მერე, შემდეგ თავში ვიწყებთ ხერხემლიანების კარგად განვითარებული შეძენილი იმუნური მექანიზმების შესწავლას.

კონცეფცია ცესტი 43.1

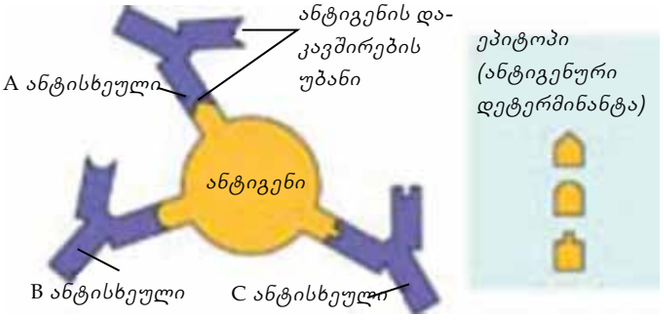
1. თანდაყოლილი იმუნიტეტი არასპეციფიკურია. მაშინ როგორ ცნობენ მაკროფაგები ისეთ ინფექციურ აგენტს, როგორიც ბაქტერიაა?
2. რა იწვევს ანთების ზოგად ნიშნებს – სიწითლეს, შეშუპებას და ციებას – და ეს ცვლილებები როგორ ეხმარება სხეულს ინფექციისგან დაცვაში?

კონცეფცია 43.2

შეძენილ იმუნიტეტში ინფექციების წინააღმდეგ სპეციფიკურ დაცვას ლიმფოციტები უზრუნველყოფენ

პათოგენები ორგანიზმში შეჭრისას ხერხემლიანთა თანდაყოლილი იმუნიტეტის თავდასხმის ქვეშ ხვდებიან, იმავდროულად, კონტაქტში მოდიან ლიმფოციტებთან, რომლებიც შეძენილი იმუნიტეტის უმთავრესი უჯრედებია (იხ. სურ. 43.2). მიკრობებთან უშუალო კონტაქტი და აქტიური თანდაყოლილი იმუნიტეტიდან მოსული სიგნალები ბრძოლაში რთავენ ლიმფოციტებს. მაგალითად, როდესაც მაკროფაგები და დენდრიტული უჯრედები მიკრობს შთანთქავენ, ფაგოციტები იწყებენ **ციტოკინების** გამოყოფას. ეს ის ცილებია, რომლებიც ლიმფოციტებისა და სხვა იმუნური უჯრედების აქტივაციას ეხმარებიან. ეს მხოლოდ ერთი მაგალითია იმისა, თუ როგორ ურთიერთქმედებენ თანდაყოლილი და შეძენილი იმუნიტეტები.

ნებისმიერი უცხო მოლეკულა, რომელიც სპეციფიურად შეიცნობა ლიმფოციტების მიერ და იწვევს მათ პასუხს, **ანტიგენად** იწოდება. ანტიგენების უმეტესობა ცილოვანი ან პოლისაქარიდული ბუნების დიდი მოლეკულებია. ზოგი ანტიგენი, მაგალითად, ბაქტერიის მიერ გამოყოფილი ტოქსინები, უჯრედგარე სითხეში იხსნება. თუმცა, ბევრი მათგანი მოთავსებულია ბაქტერიის ან ტრანსპლანტური უჯრედების ზედაპირზე. ლიმფოციტი ცნობს და უკავშირდება ანტიგენის მხოლოდ მცირე, ხელმისაწვდომ ნაწილს, რომელსაც ეპიტოპს ან ანტიგენის დეტერმინანტს უწოდებენ.



▲ *სურათი 43.7* ***ეპიტოპები (ანტიგენური დეტერმინანტები).*** *ანტიგენის მხოლოდ მცირე უბნები, რომლებსაც ეპიტოპები ეწოდებათ უკავშირდება ლიმფოციტების ანტიგენურ რეცეპტორებსა და გამოყოფილ ანტისხეულებს. ამ მაგალითში, სამი განსხვავებული ანტისხეულის მოლეკულა დიდი ანტიგენური მოლეკულის განსხვავებულ ეპიტოპებთან ურთიერთქმედებს.*

ცალკეულ ანტიგენს ჩვეულებრივ რამდენიმე ეპიტოპი აქვს, აქედან თითოეულს შეუძლია ამ ეპიტოპის შემცნობი ლიმფოციტების პასუხი გამოიწვიოს. ამა თუ იმ ანტიგენის სასპასუხოდ განსაზღვრული ლიმფოციტების მიერ გამოყოფილი ანტისხეულები სპეციფიკურ ეპიტოპებს უკავშირდება (სურ. 43.7).

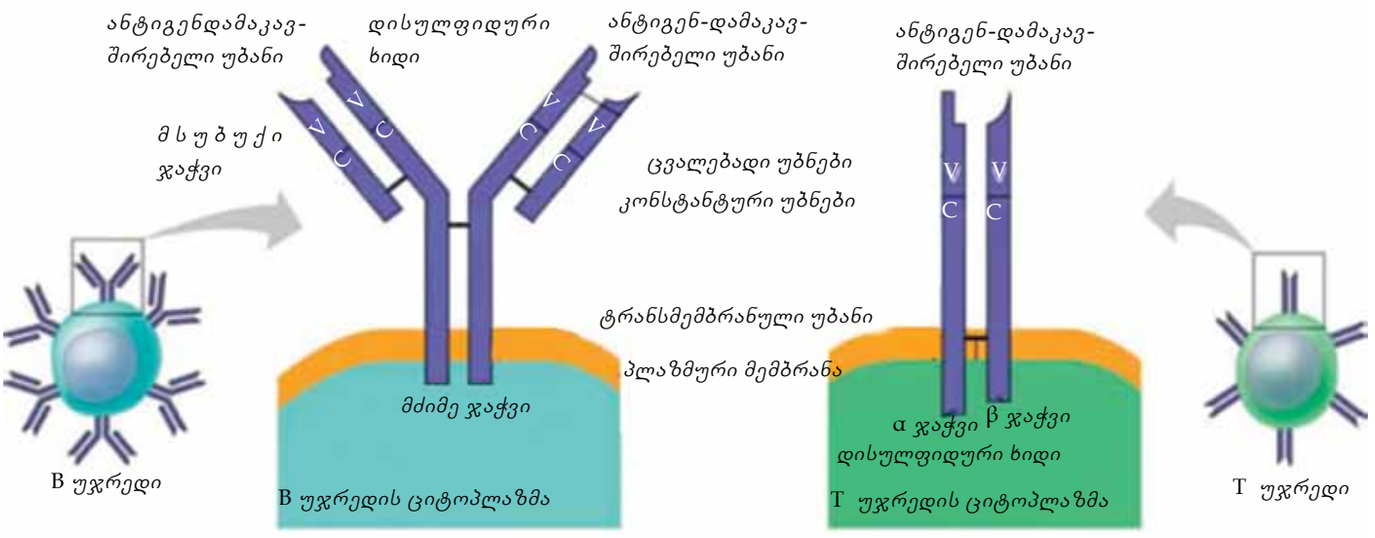
ამ ქვეთავში ჯერ აღვწერთ, როგორ შეიცნობენ ლიმფოციტები ანტიგენებს, ან უფრო ზუსტად, ანტიგენების ეპიტოპებს, შემდეგ კი გავყვებით იმას, როგორ წარმოიქმნება ხერხემლიანთა სხეულში ლიმფოციტების დიდი ჯგუფი, რომლებსაც შეუძლიათ შეიცნონ და განასხვავონ უამრავი ანტიგენი. მოგვიანებით ამ თავში გამოვიკვლევთ სხვადასხვა ტიპის ლიმფოციტების განსხვავებულ დამცველობით რეაქციებს.

ლიმფოციტების მიერ ანტიგენის შეცნობა

ხერხემლიანთა სხეული ლიმფოციტების ორი ტიპით არის დასახლებული: **B** და **T ლიმფოციტებით** ან **უჯრედებით**.

ლიმფოციტების ორივე ტიპი ცირკულირებს სისხლსა და ლიმფაში და კონცენტრირებულია ლორწოში, ლიმფურ კვანძებსა და სხვა ლიმფოიდურ ქსოვილებში (იხ. სურ. 43.5).

B და T უჯრედები შეიცნობენ ანტიგენებს ანტიგენ-სპეციფიკური რეცეპტორებით, რომლებიც მათ პლაზმურ მემბრანაშია ჩაძირული. ცალკეულ და თ უჯრედს 100,000 ასეთი **ანტიგენური რეცეპტორი** აქვს და ცალკეული უჯრედის ყველა რეცეპტორი იდენტურია, რაც იმას ნიშნავს, რომ ისინი ერთნაირ ეპიტოპებს ცნობენ. სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, ყოველი ლიმფოციტი ავლენს ანტიგენის ამა თუ იმ ეპიტოპის მიმართ სპეციფიკურობას და ორგანიზმს იცავს ამ კონკრეტული ანტიგენისგან ან მასთან მჭიდროდ დაკავშირებული ანტიგენების მცირე ჯგუფისგან.



(ა) B უჯრედის რეცეპტორი შედგება ორი იდენტური მძიმე და ორი იდენტური მსუბუქი ჯაჭვისგან, რომლებიც რამდენიმე დისულფიდური ბმით არის დაკავშირებული.

(ბ) T *უჯრედების რეცეპტორი შედგება ორი* α *და ერთი* β *ჯაჭვისგან, რომლებიც დისულფიდური ბმებით არის დაკავშირებული.*

▲ *სურათი 43.8* ***ლიმფოციტების ანტიგენური რეცეპტორები.*** *განსაზღვრულ B ან T უჯრედზე ანტიგენის ყველა რეცეპტორი ერთსა და იგივე ანტიგენს იკავშირებს. ცვალებადი უბანი (V) ძლიერ იცვლება უჯრედიდან უჯრედამდე, რაც ცალკეული ლიმფოციტის დაკავშირების განსხვავებულ სპეციფიკურობას განსაზღვრავს. მუდმივი (C) უბანი ან მცირედ, ან საერთოდაც არ იცვლება.*

B უჯრედების ანტიგენური რეცეპტორები

B უჯრედების ყოველი ანტიგენური **რეცეპტორი Y-**ის ფორმის მოლეკულაა და შედგება ორი იდენტური მძიმე და ორი იდენტური მსუბუქი პოლიპეპტიდური ჯაჭვისგან, რომლებიც დისულფიდური ხიდებითაა დაკავშირებული. მოლეკულის კუდზე არსებული უბანი ტრანსმემბრანული უბანია, რომელიც რეცეპტორს პლაზმურ მემბრანასთან აკავშირებს. კუდის ბოლოში მოკლე უბანია, რომელიც ციტოპლაზმისკენ გრძელდება. Y-ის წვერზე **მსუბუქი** და **მძიმე ჯაჭვები** ცვალებადია და მათ V უბნებს უწოდებენ **(სურ. 43.8 ა)**. მოლეკულის დარჩენილი ნაწილი მუდმივი (C) უბნისგან შედგება და მისი ამინომჟავური შედგენილობა უჯრედიდან უჯრედამდე მხოლოდ მცირედ იცვლება.

როგორც **სურათ 43.8**-ზეა ნაჩვენები თითოეული უჯრედის რეცეპტორს აქვს ორი იდენტური ანტიგენდამაკავშირებელი საიტი. თითოეული დამაკავშირებელი საიტის უნიკალური აგებულება შექმნილია მძიმე და მსუბუქი ჯაჭვების V ნაწილებისგან. ანტიგენდამაკავშირებელ უბანსა და შესაბამის ანტიგენს შორის ურთიერთქმედება გამყარებულია შესაბამისი მოლეკულების ქიმიურ ჯგუფებს შორის არსებული მრავალი არაკოვალენტური ბმით. უჯრედების რეცეპტორების მიერ ამ გზით დაკავშირებული ანტიგენები შეიძლება იყვნენ მოლეკულები, რომლებიც არიან ზედაპირზე, ან კიდევ გამოყოფილი ინფექციური აგენტებიდან.

გამოყოფილი ანტისხეულები ანუ **იმუნოგლობულინები**, სტრუქტურულად უჯრედების რეცეპტორების მსგავსია, მაგრამ მათ არ აქვთ ტრანსმემბრანული უბანი, რომელიც რეცეპტორს პლაზმურ მემბრანასთან აკავშირებს. ამ სტრუქტურული მსგავსების გამო, უჯრედების რეცეპტორები ხშირად მემბრანულ ანტისხეულებად ან მემბრანულ იმუნოგლობულინებად იწოდება.

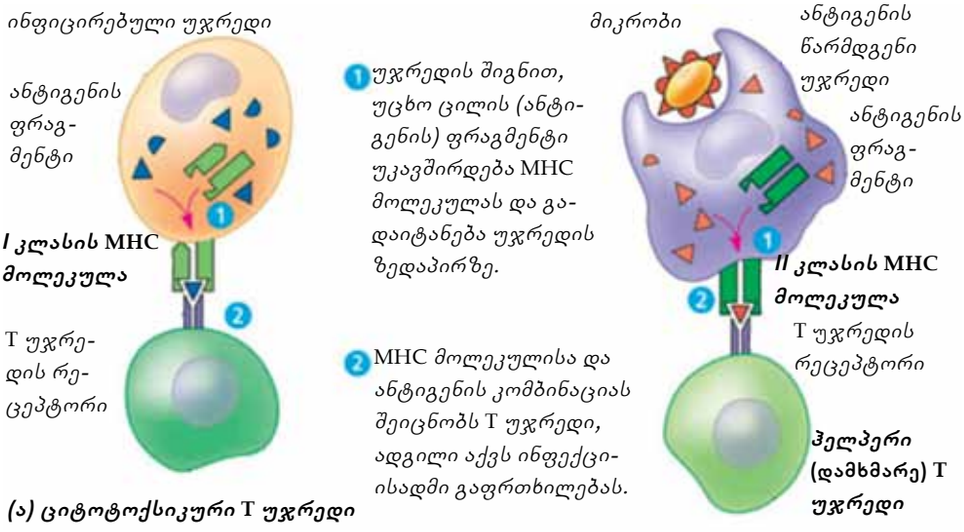
T უჯრედების ანტიგენური რეცეპტორები და MHC-ის როლი

T უჯრედების ყოველი **ანტიგენის რეცეპტორი** შედგება ორი განსხვავებული პოლიპეპტიდური ჯაჭვისგან, α და β ჯაჭვებისგან, რომლებიც დისულფიდური ბმებით არის ერთმანეთთან დაკავშირებული **(სურ. 43.8 ბ)**. მოლეკულის ფუძესთან ახლოს არის ტრანსმემბრანული უბანი, რომელიც მოლეკულას უჯრედის პლაზმურ მემბრანასთან აკავშირებს.

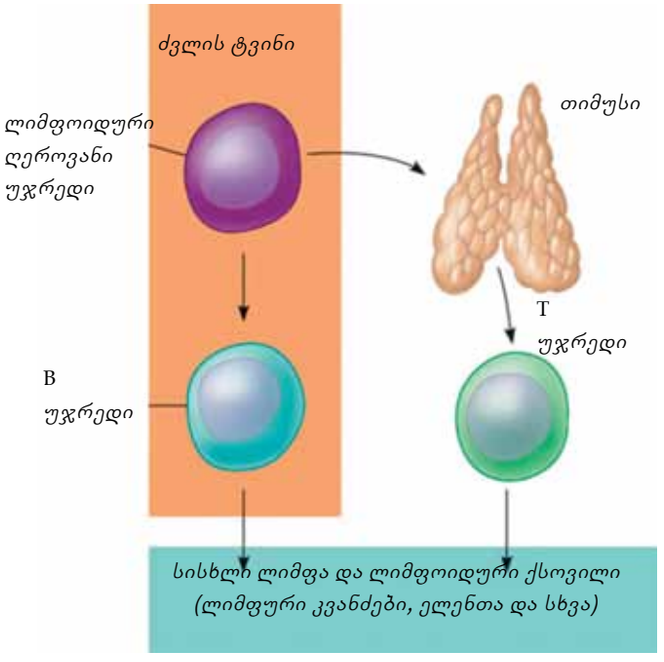
მოლეკულის გარეთა წვერზე α და β ჯაჭვების ცვალებადი (V) უბნები ერთი ანტიგენის დამაკავშირებელ საიტს ქმნის.

მოლეკულის დარჩენილი ნაწილი შედგება მუდმივი (C) უბნებისგან. T უჯრედების რეცეპტორები ისეთივე სპეციფიკურობით ცნობენ და უკავშირდებიან ანტიგენს, როგორც უჯრედების რეცეპტორები. მაგრამ მაშინ, როცა უჯრედების რეცეპტორები ინტაქტურ ანტიგენს ცნობენ, თ უჯრედების რეცეპტორები იმ ანტიგენების მცირე ფრაგმენტებს ცნობენ, რომლებიც ნორმალური უჯრედების განსაკუთრებულ ცილებთან არიან დაკავშირებულნი. ამ ცილებს MHC მოლეკულები ეწოდებათ.

MHC – major histocompatibility complex ქართულად ქსოვილშეთავსების მთავარ კომპლექსს ნიშნავს. ახალსინ-



▲ *სურათი 43.9* ***T უჯრედების ურთიერთქმედება MHC მოლეკულებთან.*** *I და II კლასის MHC მოლეკულები წარმოაჩენენ ანტიგენის ცილების ფრაგმენტებს ერთი მხრივ, ციტოტოქსიკური T უჯრედებისთვის და მეორე მხრივ, ჰელპერი T უჯრედებისთვის. ყველა შემთხვევაში, T უჯრედების რეცეპტორები MHC მოლეკულას — პეპტიდ ანტიგენურ კომპლექსს უკავშირდება. I კლასის MHC მოლეკულები ყველა ბირთვიან უჯრედში წარმოიქმნება, მაშინ, როცა II კლასის MHC მოლეკულები ძირითადად ისეთი ანტიგენმაპრეზენტირებადი უჯრედებიდან მიიღება, როგორიცაა: მაკროფაგები, დენდრიტული უჯრედები, და B უჯრედები.*



▲ *სურათი 43.10* ***ლიმფოციტების განვითარების მიმოხილვა.*** *ლიმფოციტები ძვლის ტვინში ღეროვანი უჯრედებისგან იზრდებიან და ანტიგენთან კონტაქტის გარეშე დიფერენცირებას განიცდიან. B უჯრედები მთლიანად ძვლის ტვინში ვითარდებიან, ხოლო T უჯრე-დები კი განვითარებას თიმუსში ასრულებენ. მომწიფებული ლიმფო-ციტები (რომელთაგან თითოეული განსაზღვრული ეპიტოპისადმი სპეციფიკურობას ავლენს), სისხლსა და ლიმფაში ცირკულირებენ, სადაც ანტიგენებს ხვდებიან.*

თეზირებული MHC მოლეკულე-ბი პლაზმური მემბრანისკენ ტრანსპორტირდება. აღნიშნუ-ლი გადაადგილებისას ისინი ცილოვანი ანტიგენის (პეპტი-დის) ფრაგმენტს უკავშირდებიან უჯრედში და უჯრედის ზედაპირ-ისკენ გადააქვთ. ამ პროცესს ანტი-გენის პრეზენტაციას, წარდგენას უწოდებენ. ახლომყოფ თ უჯრედს შეუძლია შეიცნოს ანტიგენური ფრაგმენტი, რომელიც უკვე უჯრე-დის ზედაპირზეა გამოტანილი (სურ. 43.9).

არსებობს ორი გზა, რომლითაც უცხო ანტიგენები უჯრედის შიგ-ნით შეიძლება მოხვდეს. წყაროზე დამოკიდებულებით ეს პეპტიდური ანტიგენები სხვადასხვა კლასის MHC მოლეკულებით მუშავდება და T უჯრედების განსაზღვრული ქვეჯგუფით შეიცნობა:

- **I** კლასის **MHC** მოლე-კულები, რომლებიც ორგანიზმის თითქმის ყველა ბირთვიან უჯრედ-შია ნაპოვნი, იკავშირებენ უჯრედის შიგნით სინთეზირე-ბულ უცხო ანტიგენებიდან წარმოქმნილ პეპტიდებს.

სხეულის ნებისმიერ უჯრედს, რომელიც ინფიცირებულია ან სიმსივნურია, შეუძლია I კლასის MHC მოლეკულების საშუალებით ასეთი ანტიგენის პეპტიდის წარმოჩენა. I კლასის MHC მოლეკულები, რომლებიც ანტიგენის პეპტიდებთანაა დაკავშირებული, T უჯრედების ქვეჯგუფის, ციტოტოქსიკური T უჯრედების მიერ შეიცნობა (სურ. 43.9 ა).

- **II** კლასის **MHC** მოლეკულებს უჯრედთა მხოლოდ რამ-დენიმე ტიპი ქმნის. ძირითადად, დენდრიტული უჯრედე-ბი, მაკროფაგები და უჯრედები. ამ უჯრედებში II კლასის MHC მოლეკულები უკავშირდება ფაგოციტოზისა და ენ-დოციტოზის შედეგად ინტერნალიზებული და ფრაგმენ-ტირებული უცხო ცილების პეპტიდებს.

დენდრიტული უჯრედები, მაკროფაგები და უჯრედები ცნობილია, როგორც ანტიგენ წარმდგენი უჯრედები, რამ-დენადაც ისინი წამყვან როლს თამაშობენ სხვა ქვეჯგუფის თ უჯრედებისთვის (რომლებსაც თ ჰელპერებს უწოდებენ) ასე-თი ინტერნალიზებური ანტიგენის წარმოჩენის პროცესში (იხ. სურ. 43.9 ბ).

ხერხემლიანთა ყველა სახეობაში I და II კლასის MHC გენები უამრავი განსხვავებული ალელითაა წარმოდგენილი. ადამიანთა პოპულაციაში MHC მოლეკულების დიდი რიცხ-ვის გამო ადამიანების უმეტესობა ჰეტეროზიგოტურები ვართ MHC მოლეკულების გენების მიმართ და ვაწარმოებთ MHC მოლეკულების ფართო სპექტრს. ერთად ამ მოლეკულებს დიდი რაოდენობით პეპტიდურ ანტიგენთან დაკავშირება შეუ-ძლიათ.

უფრო მეტიც, ყოველ ორ ადამიანს, გარდა იდენტური ტყუპებისა, ნაკლებად შესაძლებელია ჰქონდეს MHC მოლეკულების ერთნაირი ჯგუფი. ასე რომ, MHC მოლეკულები უზრუნველყოფენ ბიოქიმიურ „თითის ანაბეჭდებს“, რომლებიც ყველა ინდივიდისთვის უნიკალურია და რომლებიც სხეულის საკუთარ უჯრედებს მონიშვნას უკეთებს. MHC მოლეკულები კანის გადანერგვის პროცესის შესწავლისას აღმოაჩინეს.

ლიმფოციტის განვითარება

ახლა, როდესაც უკვე წაკითხული გაქვთ, როგორ ცნობენ ლიმფოციტები ანტიგენს, გამოვიკვლიოთ, როგორ ვითარდებიან და ვრცელდებიან ეს უჯრედები ხერხემლიანთა სხეულში. სისხლის ყველა უჯრედის მსგავსად, ლიმფოციტებიც წარმოიქმნებიან ძვლის ტვინის პლურიპოტენტური ღეროვანი უჯრედებიდან (იხ. თავი 42).

ახლადფორმირებული ლიმფოციტები ერთმანეთის მსგავსია, მაგრამ მოგვიანებით, იმის მიხედვით, სად აგრძელებენ მომწიფებას, T ან B ლიმფოციტებად ვითარდებიან (სურ. 43.10). ლიმფოციტები, რომლებიც მიგრირებენ ძვლის ტვინიდან **თიმუსში**, ჯირკვალში, რომელიც გულმკერდის ღრუში გულის ზევით არის მოთავსებული, T უჯრედებად ვითარდებიან და აქედან მოდის მათი სახელიც. ლიმფოციტებს, რომლებიც ძვლის ტვინში რჩებიან და იქვე ასრულებენ მომწიფებას, **ლიმფოციტებს** უწოდებენ.

ლიმფოციტების სიცოცხლეში სამი მთავარი მოვლენა არსებობს.პირველი ორი (ლიმფოციტებისთვის ძვლის ტვინში და T ლიმფოციტებისთვის თიმუსში) ლიმფოციტების მომწიფებისას მიმდინარეობს, სანამ ისინი ანტიგენთან კონტაქტში მოვლენ. მესამე მოვლენა კი ვლინდება, როცა მომწიფებული ლიმფოციტი განსაზღვრულ ანტიგენს უკავშირდება, რომელიც მის აქტივაციას, პროლიფერაციასა და დიფერენციაციას იწვევს. აღნიშნულ პროცესს კლონური სელექცია ეწოდება. აქ აღვწერთ განვითარების ამ სამ მოვლენას მათი გამოვლენის რიგის მიხედვით.

ლიმფოციტების მრავალფეროვნების წარმოქმნა გენების გადაწყობის გზით

ლიმფოციტების მრავალფეროვნება უზრუნველყოფს მათი ანტიგენური რეცეპტორების მიერ განსხვავებული ეპიტოპების შეცნობის უნარს. ცალკეულ B და T უჯრედს დაახლოებით 100,000 იდენტური რეცეპტორი აქვს. თუ მოვინდომებდით შედარებას ერთი უჯრედის მეორესთან (ან ერთი თ უჯრედის მეორესთან), ალბათობა იმისა, რომ ორივეს ერთნაირი რეცეპტორები ექნებოდა, ძალიან მცირეა. ყოველი ანტიგენური რეცეპტორის წვერის ცვალებადი უბნები, რომლებიც ანტიგენის დაკავშირების უბანს ქმნის, ლიმფოციტების მრავალფეროვნებას განსაზღვრავს (იხ. სურ. 43.8).

ამ უბნებში ამინომჟავების თანმიმდევრობა უჯრედიდან უჯრედამდე იცვლება და ანტიგენური რეცეპტორის სპეციფიკურობას განსაზღვრავს. ამ უბნების მრავალფეროვნება და შესაბამისად, შესაძლო ანტიგენსპეციფიკურობა უსაზღვროა.

შეფასებებმა აჩვენა, რომ ყოველ ადამიანს 1 მილიონზე მეტი განსხვავებული და 10 მილიონზე მეტი განსხვავებული თ უჯრედი აქვს, თითოეული ხასიათდება განსაზღვრული ანტიგენდამაკავშირებელი სპეციფიკურობით. ასე რომ, ჩვენი ლიმფოციტების რეპერტუარს შეუძლია უპასუხოს ანტიგენების უსაზღვრო რაოდენობას.

ლიმფოციტების მრავალფეროვნება განპირობებულია უნიკალური გენებით, რომლებიც ანტიგენის რეცეპტორების ჯაჭვებს აკოდირებენ. ეს გენები შედგება უამრავი მაკოდირებელი გენის სეგმენტისგან, რომლებიც მუდმივად განიცდიან შემთხვევით გადაწყობას და ქმნიან ისეთ ფუნქციურ გენებს, რომლებიც შესაძლოა ექსპრესირდნენ, როგორც რეცეპტორული ჯაჭვები. აქ ფოკუსს გავაკეთებთ გენებზე, რომლებიც უჯრედების რეცეპტორების მსუბუქ ჯაჭვს აკოდირებენ (მემბრანული იმუნოგლობულინი), მაგრამ უნდა დაიმახსოვროთ, რომ მძიმე ჯაჭვის გენები და T უჯრედების α და β ჯაჭვის გენები მსგავს გადაწყობას განიცდიან. უჯრედების მძიმე და მსუბუქი ჯაჭვები და გამოყოფილი ანტისხეულები ერთი და იმავე გენებით კოდირდება. მათ იმუნოგლობულინურ (Ig) გენებს უწოდებენ.

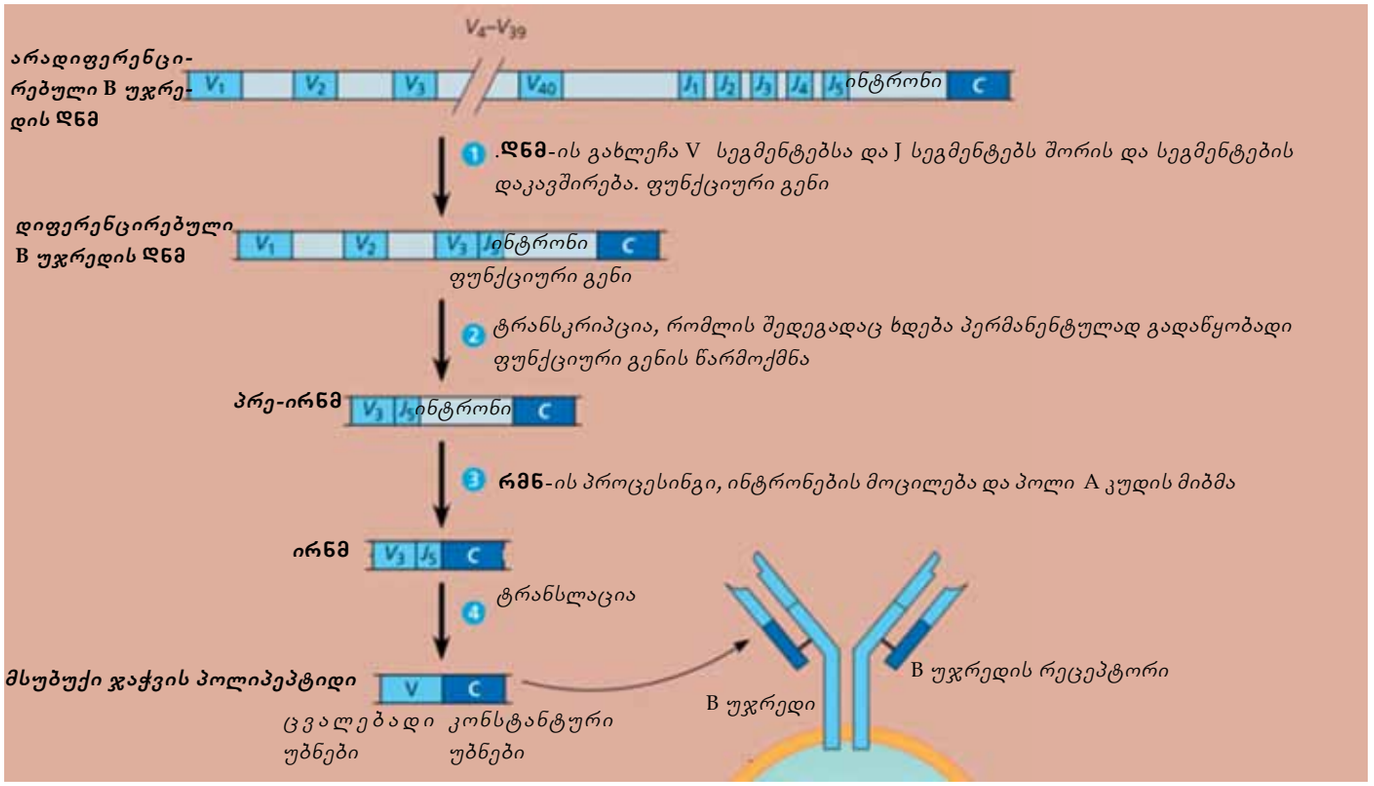
იმუნოგლობულინის მსუბუქი ჯაჭვის გენი შეიცავს ცვალებად 40 V სეგმენტებს, რომლებიც 5 J სეგმენტისგან გამოცალკევებულია გრძელი **დნმ**-ის უბნით (სურ. 43.11). J სეგმენტების შემდეგ იწყება ინტრონი, რომელსაც მოყვება C ეგზონი, რომელიც მსუბუქი ჯაჭვის მუდმივ უბანს აკოდირებს (ინტრონებისა და ეგზონების გამეორების მიზნით, იხ. სურ. 17.10). ამ მდგომარეობაში, მსუბუქი ჯაჭვის გენი არაფუნქციონირებადია. უჯრედის განვითარების ადრეულ სტადიაზე ფერმენტთა ჯგუფი, რომლებსაც ერთად რეკომბინაზებს უწოდებენ, გენის ერთ V სეგმენტს აკავშირებს გენის ერთ J სეგმენტთან, ჭრის მათ შორის **დნმ**-ის გრძელ მონაკვეთს და ქმნის ერთ ეგზონს, რომელიც შეიცავს V და J სეგმენტებს. რეკომბინაზა შემთხვევითად მოქმედებს, რაც ნიშნავს, რომ მას შეუძლია დააკავშიროს გენის ნებისმიერი ერთი სეგმენტი 40 V-დან გენის ნებისმიერ ერთ სეგმენტთან 5 J-დან.

ასე რომ, მსუბუქი ჯაჭვის გენისთვის არსებობს გენის 200 შესაძლო პროდუქტი (40Vx5 J). ყოველ ცალკეულ უჯრედში ამ შესაძლო 200-დან მხოლოდ ერთი მსუბუქი ჯაჭვი წარმოიქმნება.

როდესაც V-J გადაწყობა მოხდება, შეიძლება გენის ტრანსკრიფცია წარიმართოს. შედეგად ადგილი აქვს პრემატრიცული **რნმ**-ის წარმოქმნას, რომელიც შემდგომ მუშავდება და გარდაიქმნება **მ-რნმ**-ად, რომლისგანაც ტრანსლაციის შედეგად მსუბუქი ჯაჭვის ცვალებადი და კონსტანტური უბნების შეერთება ხდება. ამ გზით წარმოქმნილი მსუბუქი ჯაჭვები შეიძლება შემთხვევითად დაუკავშირდეს მძიმე ჯაჭვებს, რომლებიც მსგავსი მექანიზმით წარმოიქმნება და, ამრიგად, იქმნება უჯრედის ანტიგენის რეცეპტორი (იხ. სურ. 43.11).

თვით რეაქციული ლიმფოციტების ტესტირება და მოცილება

გამომდინარე იქედან, რომ ანტიგენების რეცეპტორების გენების გადაწყობა შემთხვევით ხასიათს ატარებს, განვითარებადი ლიმფოციტი შეიძლება საბოლოო ჯამში



▲ *სურათი 43.11* ***იმუნოგლობულინის გენის გადაწყობა.*** *V და J გენების სეგმენტების შემთხვევითი დაკავშირება (ამ მაგალითში V3 და J5) წარმოქმნის ფუნქციურ გენს, რომელიც B უჯრედის რეცეპტორის პოლიპეპტიდის მსუბუქ ჯაჭვს აკოდირებს. უჯრედში, რომელიც ანტისხეულს გამოყოფს, მსგავსი მ-რნმ ფორმირდება, მაგრამ ალტერნატიული პროცესინგის შედეგად ხდება ისეთი მრნმ-ის წარმოქმნა, რომელსაც რეცეპტორის მემბრანასთან დამაკავშირებელი ტრანსმემბრანული თანმიმდევრობა არ აქვს. გენის გადაწყობა მთავარ როლს თამაშობს ლიმფოციტებისა და ანტისხეულების მრავალფეროვანი რეპერტუარის წარმოქმნაში.*

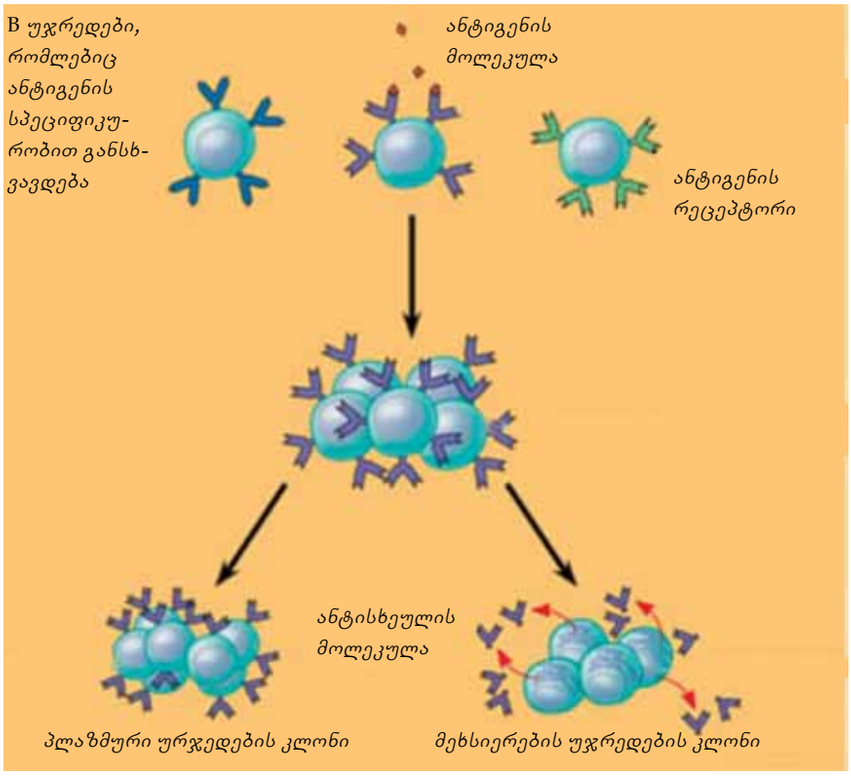
ჩამოყალიბდეს ისეთი ანტიგენის რეცეპტორით, რომელიც სხეულის საკუთარი მოლეკულების მიმართ არის სპეციფიკური. როდესაც და თ უჯრედები ძვლის ტვინსა და თიმუსში მწიფდება, მიმდინარეობს მათი ანტიგენის რეცეპტორის ტესტირება საკუთარი უჯრედების წინააღმდეგ მოქმედების კუთხით. მაგალითად, მომწიფებადი T უჯრედები მოწმდება I და II კლასის MHC მოლეკულების მიმართ, რომლებიც მაღალი დონით ექსპრესირდება თიმუსში. უმეტეს შემთხვევაში, ლიმფოციტებს, რომლებსაც სხეულში უკვე არსებული მოლეკულების მიმართ აქვთ რეცეპტორები აპოპტოზის გზით იღუპებიან ან უფუნქციოებად გარდაიქმნებიან და, ამგვარად, მხოლოდ ის ლიმფოციტები რჩება, რომლებიც საკუთარი მოლეკულების წინააღმდეგ მიმართული არ არის. ეს უნარი, განასხვავონ საკუთარი სხვისგან, განვითარებას განაგრძობს მაშინაც, როცა უჯრედები ლიმფოიდური ორგანოსკენ მიგრირებენ. ასე რომ, სხეულს ჩვეულებრივ არ აქვს მომწიფებული ლიმფოციტები, რომლებიც საკუთარ კომპონენტებზე რეაგირებენ. იმუნურ სისტემას უმნიშვნელოვანესი თვისება ახასიათებს: საკუთარის მიმართ ტოლერანტობა. აღნიშნულის დარღვევა ავტოიმუნურ დაავადებებს იწვევს, როგორიცაა მოგვიანებით განხილული გაფანტული სკლეროზი.

ლიმფოციტების კლონური შერჩევა

სითხეში გახსნილი ანტიგენი ან მიკრობის ზედაპირზე და სიმსივნურ უჯრედზე მყოფი ანტიგენი სხეულში ხვდება B და T უჯრედების დიდ რეპერტუარს. მოცემული ანტიგენი უკავშირდება ლიმფოციტების მხოლოდ მცირე რიცხვს, რომელსაც ეპიტოპის სპეციფიკური რეცეპტორი აქვთ. B ან T უჯრედების შერჩევა ანტიგენით ააქტივებს ლიმფოციტს და ასტიმულირებს მათ მრავალჯერად გაყოფასა და დიფერენცირებას, რის შედეგადაც შვილეული უჯრედების ორი კლონი ყალიბდება. ერთი კლონი შედგება ხანმოკლე სიცოცხლის **ეფექტორული უჯრედებისგან**, რომელიც ანტიგენს ებრძვიან.

ეფექტორული უჯრედების ბუნება და ფუნქცია დამოკიდებულია იმაზე, შერჩეული ლიმფოციტი T ჰელპერია, ციტოტოქსიკური T უჯრედია თუ B უჯრედია. მეორე კლონი შედგება ხანგრძლივი სიცოცხლისუნარიანობის მქონე **მეხსიერების უჯრედებისგან**, რომლებსაც იმავე გამომწვევი ანტიგენის მიმართ სპეციფიკური რეცეპტორი აქვთ.

ანტიგენით გამოწვეული ლიმფოციტების კლონირება **კლონური გადარჩევის** სახელით არის ცნობილი (სურ. 43.12). კლონური გადარჩევის კონცეფცია ფუნდამენტურია შეძენილი იმუნიტეტის გასაგებად და ამიტომ ღირს ხელახლა გავიმეოროთ. ყოველი ანტიგენი, სპეციფიკურ რეცეპტორთან



▲ *სურათი 43.12* ***B უჯრედების კლონური გადარჩევა.*** *B უჯრედი შეირჩევა და განიცდის პროლიფერაციას და დიფერენციაციას, რათა წარმოიქმნას ანტიგენის მიმართ სპეციფიკური მეხსიერების B უჯრედები და ანტისხეულის გამომყოფი პლაზმური უჯრედები. ყველა სხვა B უჯრედი, რომლის რეცეპტორებსაც განსხვავებული სპეციფიკურობა ახასიათებს (მინიშნებულია განსხვავებული ფერითა და ფორმით) არ პასუხობს მოცემულ ანტიგენს. T ლიმფოციტები განიცდიან მსგავს პროცესს, წარმოქმნიან რა მეხსიერებისა და ეფექტორულ T უჯრედებს.*

დაკავშირების გზით, შერჩევითად ააქტივებს სხეულის მრავალფეროვანი ლიმფოციტური ჯგუფის უჯრედების უმცირეს ფრაქციას. ეს შედარებით მცირე რაოდენობის შერჩეული უჯრედები დასაბამს აძლევს ათასობით უჯრედს, რომლებიც მოცემული ანტიგენის განადგურებისკენ არის მიმართული და მის მიმართ მაღალი სპეციფიკურობით გამოირჩევა.

ლიმფოციტების შერჩევითი პროლიფერაცია და დიფერენცირება, რომელსაც პირველად ადგილი აქვს მაშინ, როდესაც სხეული განსაზღვრული ტიპის ანტიგენს შეხვდება, წარმოადგენს **პირველად იმუნურ პასუხს**. პირველად პასუხში მაქსიმალური პასუხი არ ვლინდება, სანამ ანტიგენთან პირველადი შეხებიდან 10-17 დღე არ გავა. ამ დროის განმავლობაში, შერჩეული უჯრედები წარმოქმნიან ანტისხეულების გამომყოფ უჯრედებს, რომლებსაც **პლაზმური უჯრედები** ეწოდება და შერჩეული T უჯრედები აქტივდებიან მათ ეფექტორულ ფორმამდე, რომლებსაც განსხვავებული ფუნქციები აკისრიათ (განხილულია შემდეგ თავში).

სანამ ეს ეფექტორული უჯრედები განვითარების პროცესშია, ინდივიდი, რომელზეც ანტიგენმა იმოქმედა, შეიძლება დაავადდეს. საბოლოო ჯამში, დაავადების სიმპტომები მცირდება და ქრება, რადგან ანტისხეულები და ეფექტორული T უჯრედები წმენდენ სხეულს ანტიგენისგან.

თუ ინდივიდი იგივე ანტიგენს კიდევ შეეჯახება, პასუხი დაჩქარდება (ჩვეულებრივ, 2-7 დღემდე), გაძლიერდება და გახანგრძლივდება. **ეს მეორადი იმუნური პასუხია**. სისხლის შრატში ანტისხეულების კონცენტრაციის გაზომვები აჩვენებს ცხად განსხვავებას პირველად და მეორად იმუნურ პასუხებს შორის (სურ. 43.13). გარდა იმისა, რომ უფრო მეტი რაოდენობით ანტისხეული წარმოიქმნება მეორადი პასუხის დროს პირველადთან შედარებით, მათი ანტიგენის მიმართ მიმზიდველობაც უფრო მაღალია.

იმუნური სისტემის უნარს, წარმოქმნას მეორადი იმუნური პასუხი, იმუნურ მეხსიერებას უწოდებენ და ის დამოკიდებულია თ უჯრედების ხანგრძლივ-მცხოვრებ კოლონიასა და მეხსიერების B უჯრედებზე, რომლებიც ანტიგენის სხეულზე საწყისი მოქმედებისას წარმოიქმნება. ეს მეხსიერების უჯრედები სწრაფად გაყოფასა და დიფერენცირებას ახდენენ, როდესაც შემდგომში შესაბამის ანტიგენს ეკონტაქტებიან.

პათოგენთან შეხების შედეგად ხანგრძლივი დაცვის განვითარება შემჩნეული და შეფასებული იყო 2,400 წლის წინ ათენში, როდესაც ადამიანები, რომელთაც გადაიტანეს შავი ჭირი, უვლიდნენ ამავე დაავადებით დაავადებულებს, ვინაიდან „არავის შეხვედრია დაავადება მეორედ“.

კონცეპტუალური ცხრილი 43.2

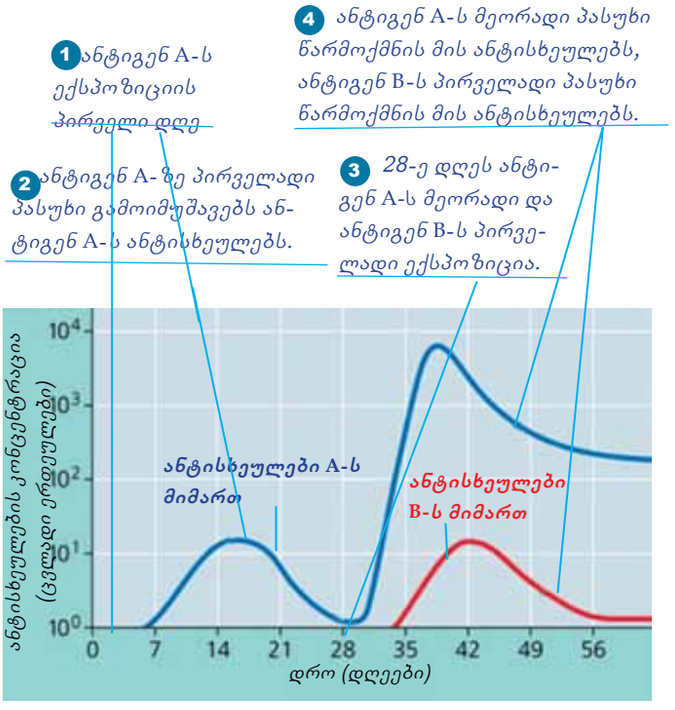
1. დახატეთ B რეცეპტორი და მონიშნეთ შემდეგი: მსუბუქი ჯაჭვი, მძიმე ჯაჭვი, დისულფიდური ხიდები, ცვალებადი (V) და კონ სტანტური (C) უბები, ანტიგენის დამაკავშირებელი საიტები, ტრანსმემბრანული უბანი და ციტოპლაზმური კუდი. რით განსხვავდება გამოყოფილი ანტისხეულის სტრუქტურები?
2. რა მთავარი განსხვავებაა B და T უჯრედების რეცეპტორებთან დაკავშირებულ ანტიგენის ტიპებს შორის?
3. განიხილეთ სურათ 43.12-ზე მოცემული B უჯრედის კლონური გადარჩევის პროცესი. როგორ გამოხატავს ეს პროცესი იმუნიტეტის სპეციფიკურობასა და მეხსიერებას?
4. იმუნოგლობულინის მსუბუქი ჯაჭვის გენი შედგება 40 V გენის სეგმენტისა და 5 J სეგმენტისგან, ხოლო მძიმე ჯაჭვის გენი შედგება 51 V გენური სეგმენტის, 6 J გენური სეგმენტისა და სხვა ჯგუფის — 27 D სეგმენტისგან. რამდენი განსხვავებული ანტიგენ დაკავშირების სპეციფიკურობა შეიძლება წარმოიშვას მოცემული V-J და V-D-J გადანაცვლებისგან?

კონცეფცია 43.3

ჰუმორული და უჯრედული იმუნიტეტი უზრუნველყოფს სხვადასხვა ტიპის საფრთხისგან დაცვას

მე-19 საუკუნის ბოლოს ჩატარებულ ექსპერიმენტებიდან ცნობილი გახდა, რომ პლაზმასა და ლიმფაში მყოფი ნივთიერებები მნიშვნელოვან როლს ასრულებენ შეძენილ იმუნიტეტში. მკვლევრებმა ისეთი ცხოველიდან, რომელსაც მოცემული დაავადება გადატანილი ჰქონდა, ეს სითხეები გადაიტანეს ცხოველში, რომელსაც აღნიშნული დაავადება არ ჰქონდა. მოგვიანებით მოხდა შესაბამისი მიკრობით მეორე ცხოველის დასნებოვნება, მაგრამ ის უკვე აღარ დაავადდა. დღევანდელი ცოდნის საფუძველზე შეგვიძლია განვსაზღვროთ, რომ მკვლევრებმა ერთი ცხოველის ანტისხეულები მეორეში გადაიტანეს. მათ ასევე ნახეს, რომ ამა თუ იმ დაავადების იმუნიტეტის გადატანა შესაძლებელი იყო, თუ მხოლოდ განსაზღვრული უჯრედები, როგორც მოგვიანებით გაირკვა ციტოტოქსიკური თ უჯრედები, გადაიტანებოდა.

ამ და ბევრმა სხვა კვლევამ მიგვიყვანა დღევანდელ ცოდნამდე, რომ შეძენილი იმუნიტეტი მოიცავს ორ მიმართულებას.



▲ *სურათი 43.13* ***იმუნოლოგიური მეხსიერების სპეციფიკურობა.*** *ანტიგენ A-ს მიმართ აღძრული პირველადი პასუხის შედეგად წარმოქმნილი ხანგრძლივსიცოცხლისუნარიანი მეხსიერების უჯრედები საწყისს აძლევენ მეორად პასუხს იმავე ანტიგენის მიმართ, მაგრამ არ ახდენენ გავლენას სხვა ანტიგენის (მაგალითად B-ს) მიმართ აღძრულ პირველად პასუხზე.*

ჰუმორულ იმუნურ პასუხს, რომელიც გულისხმობს უჯრედების აქტივაციასა და კლონურ სელექციას, რის შედეგადაც ანტისხეულების სეკრეცია ხდება სისხლსა და ლიმფაში. **უჯრედულ იმუნურ პასუხს**, რომელიც გულისხმობს T უჯრედების აქტივაციასა და კლონურ გადარჩევას, რომლებიც უშუალოდ ანადგურებენ განსაზღვრულ სამიზნე უჯრედებს.

სურათი 43.14 აჩვენებს შეძენილი იმუნიტეტის მთავარ მონაწილეებს. უჯრედთა ურთიერთქმედების ამ ჯაჭვის ცენტრია **ჰელპერი T უჯრედები**, რომლებიც პასუხობენ უცხო უჯრედებზე არსებულ პეპტიდურ ანტიგენებს და იწვევენ ახლოს მყოფი უჯრედებისა და ციტოტოქსიკური თ უჯრედების აქტივაციას. ახლა დეტალურად გამოვიკვლიოთ, როგორ იცავს განსაზღვრული ტიპის თავდასხმისგან შეძენილი იმუნიტეტის თითოეული შემადგენელი კომპონენტი.

ჰელპერი T უჯრედები: პასუხი თითქმის ყველა ანტიგენზე

როდესაც ჰელპერი T უჯრედები II კლასის MHC მოლეკულა ანტიგენის კომპლექსს შეიცნობს, ის იწყებს გაყოფასა და დიფერენცირდება აქტივირებულ T ჰელპერების კლონად და მეხსიერების თ უჯრედებად. ზედაპირის ცილა **CD4**, რომელიც

უმეტეს T ჰელპერზე გვხვდება, უკავშირდება II კლასის MHC მოლეკულას. სანამ T ჰელპერების აქტივაცია მიმდინარეობს, ეს ურთიერთქმედება ხელს უწყობს ანტიგენიანი უჯრედისა და თ ჰელპერების ერთად ყოფნას.

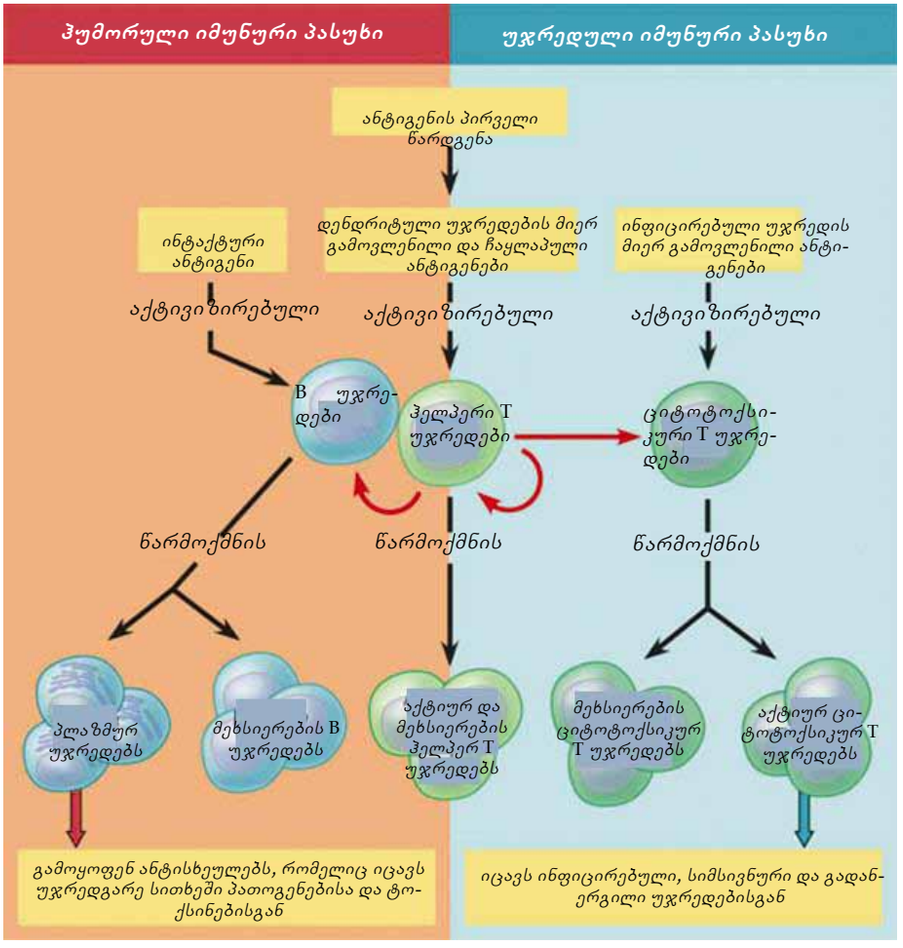
აქტივირებული თ უჯრედები გამოყოფენ რამდენიმე განსხვავებულ ციტოკინს, რომლებიც ასტიმულირებენ სხვა ლიმფოციტებს და ასე ხელს უწყობენ უჯრედულ და ჰუმორულ პასუხებს. T ჰელპერი, თავის მხრივ, ციტოკინების რეგულაციის სუბიექტია. მაგალითად, როდესაც დენდრიტული უჯრედი ანტიგენს T ჰელპერს წარუდგენს, დენდრიტული უჯრედი სტიმულირდება იმისთვის, რომ ციტოკინების გამოყოფა დაიწყოს. ციტოკინები ანტიგენთან ერთად ასტიმულირებს T ჰელპერებს მათი საკუთარი ციტოკინების წარმოსაქმნელად.

როგორც უკვე წაიკითხეთ, II კლასის MHC მოლეკულები, რომლებიც T ჰელპერების მიერ შეიცნობიან, ძირითადად დენდრიტულ უჯრედებზე, მაკროფაგებსა და B უჯრედებზეა ნანახი. დენდრიტული უჯრედების მთავარი ფუნქციაა ანტიგენი გამოუცდელ T ჰელპერს წარუდგინონ, რომელიც ასე იწოდება, რადგან მანამდე ანტიგენი მათთან შეხებაში არ ყოფილა. სხვა სიტყვებით, დენდრიტული უჯრედები მნიშვნელოვანია პირველადი იმუნური პასუხის ჩასართავად.

დენდრიტული უჯრედები მოთავსებულია ეპიდერმისსა და ბევრ სხვა ქსოვილში, სადაც ისინი ეფექტურად იჭერენ ანტიგენებს.

შემდგომ ისინი მიგრირებენ ინფექციის საიტიდან სხვადასხვა ლიმფოიდურ ქსოვილში, სადაც ისინი ანტიგენს II ტიპის ჩ მოლეკულებთან ერთად T ჰელპერებს წარუდგენენ (სურ. 43.15). მაკროფაგები წამყვან როლს თამაშობენ მეორადი იმუნური პასუხის დაწყებაში, რადგან წარუდგენენ ანტიგენს მეხსიერების T ჰელპერებს მაშინ, როცა უჯრედები ჰუმორული პასუხის მიმდინარეობისას წარუდგენენ ანტიგენს T ჰელპერებს.

ციტოტოქსიკური T უჯრედები: პასუხი ინფიცირებულ უჯრედებსა და სიმსივნურ უჯრედებზე



▲ *სურათი 43.14* ***შეძენილი იმუნური პასუხის მიმოხილვა.*** *ჰელპერი T უჯრედების ანტიგენით სტიმულაცია მოითხოვს უშუალო კონტაქტს დენდრიტულ უჯრედსა და ჰელპერ T უჯრედებს შორის (აქ არ არის ნაჩვენები), ან მეხსიერების T უჯრედსა და მაკროფაგს შორის მეორადი პასუხის დროს. როდესაც ჰელპერი T უჯრედი აქტივდება, ის B უჯრედებთან უშუალო კონტაქტით და ციტოკინების გამოყოფით ასტიმულირებს ჰუმორულ პასუხს.*

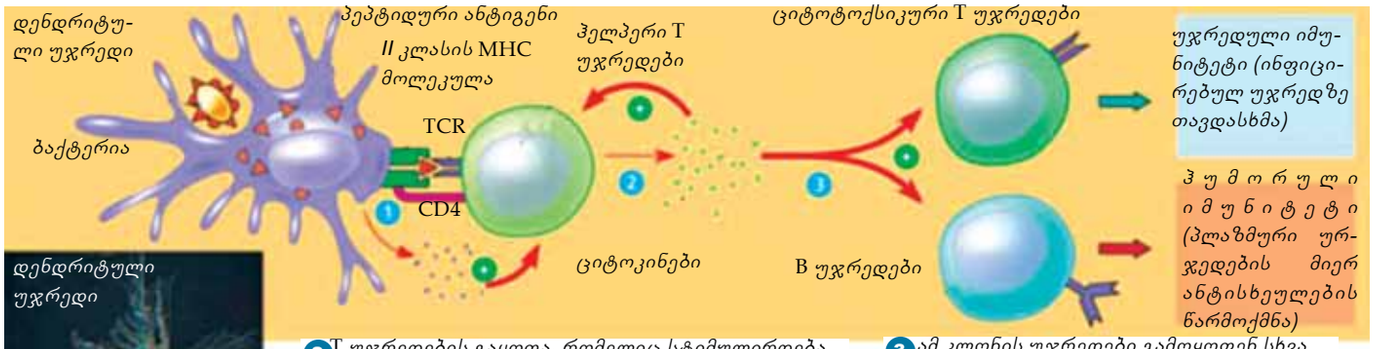
ციტოტოქსიკური T უჯრედები უჯრედული იმუნიტეტის განმახორციელებლები არიან და ანადგურებენ ვირუსებით ან სხვა უჯრედშიდა პათოგენებით ინფიცირებულ უჯრედებს. **ა**სგავსად, ანადგურებენ სიმსივნურ და ტრანსპლანტურ უჯრედებს. ასეთ სამიზნე უჯრედებში არსებული არასაკუთარი ცილების ფრაგმენტები უკავშირდება I კლასის MHC მოლეკულებს და გამოვლინდება უჯრედის ზედაპირზე, სადაც ისინი ციტოტოქსიკური T უჯრედებით ამოიცნობიან.

ზედაპირის ცილა **CD8**, რომელიც უმეტეს ციტოტოქსიკურ T უჯრედზე გვხვდება, მნიშვნელოვნად აძლიერებს სამიზნე უჯრედსა და ციტოტოქსიკურ T უჯრედს შორის ურთიერთქმედებას.

CD8-ის დაკავშირება I კლასის MHC მოლეკულებთან ციტოტოქსიკური T უჯრედის აქტივაციის პერიოდში ორ უჯრედს ერთად ინარჩუნებს.

ამრიგად, I კლასის MHC მოლეკულების და **CD8-ის** როლი მსგავსია II კლასის MHC მოლეკულებისა და CD4-ის როლისა, მხოლოდ იმ განსხვავებით, რომ აღნიშნულ პროცესში უჯრედების სხვა ტიპია ჩართული. როდესაც ციტოტოქსიკური T უჯრედი ინფიცირებული სხეულის უჯრედის ზედაპირზე არსებული ანტიგენ – I კლასის MHC მოლეკულების კომპლექსით შეირჩევა, ციტოტოქსიკური T უჯრედი აქტივირდება და დიფერენცირდება აქტიურ კილერ უჯრედად. ახ-

1 *მას შემდეგ, რაც დენდრიტული უჯრედი გადაყლაპავს და შლის ბაქტერიას, მას გადააქვს ბაქტერიის ფრაგმენტები II კლასის* MHC *მოლეკულებთან ერთად უჯრედის ზედაპირზე. განსაკუთრებული ჰელპერი* T *უჯრედი* CD4 *დახმარებით უკავშირდება ამ კოპლექსს მისი* TCR *მეშვეობით, ეს ურთიერთქმედება ხელს უწყობს დენდრიტული უჯრედების მიერ ციტოკინების გამომუშავებას.*



2 *T უჯრედების გაყოფა, რომელიც სტიმულირდება დენდრიტული და ჰელპერი თ უჯრედებიდან გამოყოფილი ციტოკინებით, წარმოქმნის* T *უჯრედების აქტივირებულ კლონს (აქ არ არის ნაჩვენები), რომელთაგან ყველას აქვს ერთნაირი* MHC *მოლეკულების კომპლექსის რეცეპტორები.*

3 *ამ კლონის უჯრედები გამოყოფენ სხვა ციტოკინებს, რომლებიც ეხმარება უჯრედების და ციტოტოქსიკური* T *უჯრედების გააქტივებას.*

▲ *სურათი 43.15* ***ჰელპერი T უჯრედების ცენტრალური როლი ჰუმორულ და უჯრედულ იმუნურ პასუხებში.*** *დენდრიტული უჯრედების* SEM *აჩვენებს, მის გრძელ დატოტვად განშტოებებს, რაც ნერვული უჯრედების დენდრიტების მსგავსია. დენდრიტული უჯრედები ანტიგენზე პირველადი პასუხის დროს პირველადი ანტიგენ წარმდგენი უჯრედებია.* *TCR = T უჯრედის A* **+** *აღნიშნავს სტიმულაციას.*

ლოს მყოფი T ჰელპერიდან გამოყოფილი ციტოკინები ხელს უწყობს ამ აქტივაციას. გააქტივებული ციტოტოქსიკური T უჯრედი შემდგომში გამოყოფს ცილებს, რომლებიც ინფიცირებულ უჯრედთან მოქმედებს, რაც მათ დაშლას იწვევს (სურ. 43.16).

ინფიცირებული უჯრედის სიკვდილი არა მარტო ზღუდავს პათოგენის გამრავლებას, არამედ მათ წარუდგენს ცირკულაციაში მყოფ ანტისხეულებსაც, რომლებიც მათ მონიშნავენ.

ინფიცირებული უჯრედის დაშლისას ციტოტოქსიკურ T უჯრედს შეუძლია იგივე პათოგენით ინფიცირებული სხვა უჯრედებიც მოკლას.

მსგავსი გზით, ციტოტოქსიკური T უჯრედები იცავენ ავთვისებიანი სიმსივნისგან. რადგანაც სიმსივნური უჯრედები განსაკუთრებულ მოლეკულებს (სიმსივნურ ანტიგენებს) ატარებენ, რომლებიც ნორმალურ უჯრედებზე არ არის ნაპოვნი, ისინი იმუნური სისტემის მიერ შეიცნობიან, როგორც უცხო წარმონაქმნები. სიმსივნურ უჯრედებზე I კლასის MHC მოლეკულები სიმსივნური ანტიგენის ფრაგმენტს T უჯრედებს წარუდგენენ. საინტერესოა, რომ განსაზღვრული სიმსივნეები და ვირუსები მნიშვნელოვნად ამცირებს I კლასის MHC მოლეკულების რაოდენობას უჯრედებზე, რაც ეხმარება მათ თავი დაიძვრინონ ციტოტოქსიკური T უჯრედებისგან. სხეულს სარეზერვო დაცვაც აქვს: ბუნებრივი კილერი უჯრედები, რომლებიც სხეულის არასპეციფიკური თანდაყოლილი იმუნიტეტის ნაწილია. მათ შეუძლიათ ვირუსით ინფიცირებულ და სიმსივნურ უჯრედებში აპოპტოზის გამოწვევა.

უჯრედები: პასუხი უჯრედგარე პათოგენებზე

ანტიგენები, რომლებიც ჰუმორულ იმუნურ პასუხს ავლენენ, როგორც წესი, ბაქტერიის, შეუთავსებელი გადანერგილი ქსოვილის ან გადასხმული სისხლის ცილები და პოლისაქარიდებია.

ამის გარდა, ზოგ ადამიანებში უცხო ცილებმა (მაგალითად, მტვერის ან ფუტკრის შხამის) შეიძლება იმოქმედონ, როგორც ალერგიის ან ჰიპერსენსიტიური ჰუმორული პასუხის გამომწვევმა ანტიგენებმა. სურათი 43.17 აჩვენებს მოვლენებს, რომლებიც აღმოცენდება ტიპიური ცილოვანი ანტიგენის მოქმედებისას. B უჯრედების აქტივაციას თან ეხმარება T ჰელპერების მიერ გამომუშავებული ციტოკინები. უჯრედები იყოფა და დიფერენცირდება ანტისხეულების გამომყოფი პლაზმური უჯრედებისა და მეხსიერების უჯრედების კლონებად. როდესაც ანტიგენი პირველად უკავშირდება უჯრედების ზედაპირზე არსებულ რეცეპტორებს, უჯრედი უცხო მოლეკულას შთანთქავს რეცეპტორ დამოკიდებული ენდოციტოზის გზით.

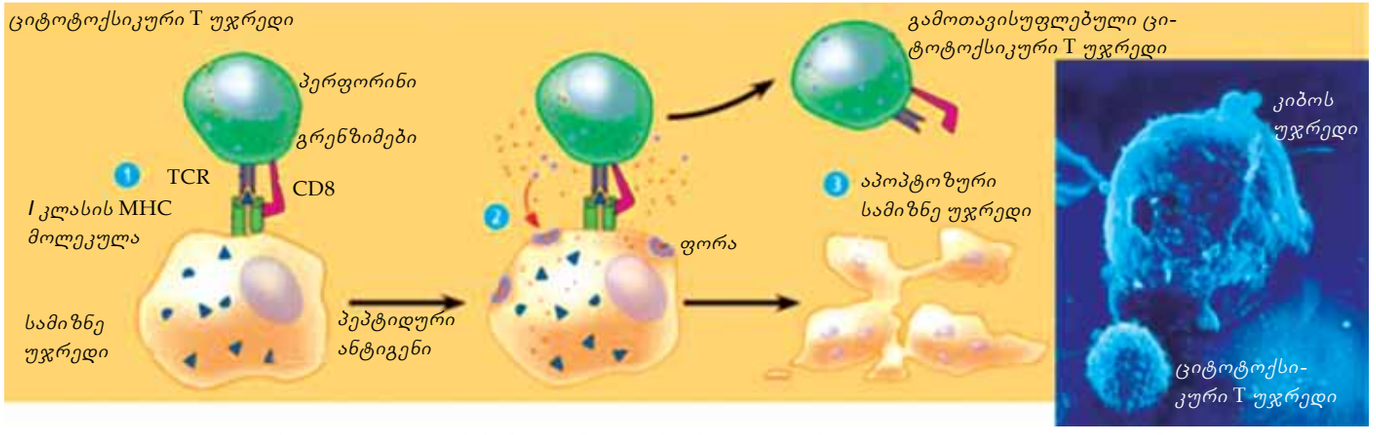
ეს პროცესი ჰგავს ანტიგენის წარდგენას მაკროფაგებითა და დენდრიტული უჯრედებით. უჯრედი შემდეგ წარუდგენს ანტიგენის ფრაგმენტს T ჰელპერს.

ეს აღწევს უშუალო უჯრედულ კონტაქტს, რაც მნიშვნელოვანია უჯრედების აქტივაციისთვის (იხ. მეორე საფეხური სურათზე 43.17). ყურადღება მიაქციეთ, რომ მაკროფაგებს ან დენდრიტულ უჯრედებს შეუძლიათ მრავალფეროვანი ანტიგენების ცილოვანი ფრაგმენტების წარდგენა მაშინ, როცა უჯრედი მხოლოდ იმ ანტიგენს უკეთებს

1 სპეციფიკური ციტოტოქსიკური T უჯრედები უკავშირდებიან სამიზნე უჯრედზე *I* კლასის MHC ანტიგენურ კომპლექსს თავისი TCR CD8-ის დახმარებით, ეს ურთიერთქმედება, ჰელპერი T უჯრედების ციტოკინებთან ერთად, ციტოტოქსიკური უჯრედების აქტივაციას იწვევს.

2 აქტივირებული T უჯრედი გამოყოფს პერფორინის მოლეკულას, რომელიც სამიზნე უჯრედის მემბრანაში ფორებს წარმოქმნის და ასევე პროტეოლიზურ ფერმენტებს (გრენზიმებს), რომლებიც უჯრედში ენდოციტოზის გზით შედის.

3 გრენზიმები სამიზნე უჯრედის აპოპტოზს იწვევენ ბირთვის ფრაგმენტაციის გზით, აპოპტოზური სხეულების გამოყოფითა და უჯრედის საბოლო სიკვდილით. გამოთავისუფლებულ ციტოტოქსიკურ T უჯრედებს სხვა სამიზნე უჯრედზე თავდასხმა შეუძლიათ.

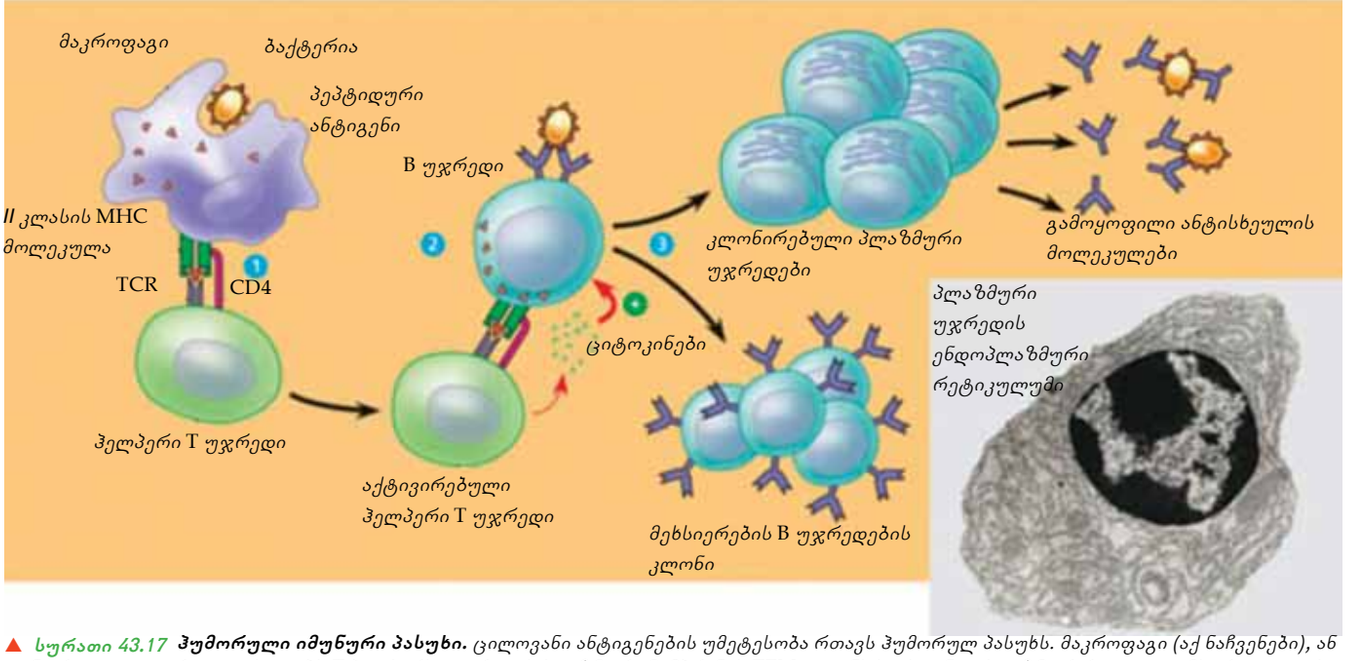


▲ *სურათი 43.16* ***ციტოტოქსიკური უჯრედების მომაკვდინებელი მოქმედება.*** *სამიზნე უჯრედთან ურთიერთქმედების შედეგად, როგორიცაა ინფიცირებული ან სიმსივნური უჯრედი, აქტივირებული ციტოტოქსიკური T უჯრედი გამოიმუშავებს პერფორინსა და პროტეოლიზურ ფერმენტებს (გრენზიმებს) რომლებიც სამიზნე უჯრედების სიკვდილს იწვევს. ფერადი SEM აჩვენებს სიმსივნურ უჯრედში აპოპტოზის ადრეულ ეტაპზე პერფორინით წარმოქმნილ ფორას. TCR = T უჯრედის რეცეპტორი.*

1 მას შემდეგ, რაც მაკროფაგი ჩაყლაპავს და შლის ბაქტერიას, ის გამოავლენს პეპტიდური ანტიგენისა და *II* კალსის MHC მოლეკულის კომპლექსს. ჰელპერი T უჯრედი, რომელიც აღნიშნულ კომპლექსს ცნობს, აქტივდება მაკროფაგის მიერ გამოყოფილი ციტოკინების საშუალებით და წამორმნის გააქტივებული ჰელპერი T უჯრედების კლონს (აქ არ არის ნაჩვენები).

2 B უჯრედი, რომელმაც აიღო და დაშალა იგივე ბაქტერია, გამოავლენს *II* კლასის MHC პეპტიდურ ანტიგენურ კომპლექსს. გამოვლენილი ანტიგენის სპეციფიკური რეცეპტორის მქონე აქტივირებული ჰელპერი T უჯრედი უკავშირდება B უჯრედს. ციტოკინების დახმარებით მიმდინარე ეს ურთიერთქმედება T უჯრედიდან ააქტივებს B უჯრედს.

3 გააქტივებული B უჯრედი იყოფა და დიფერენცირდება მეხსიერების B უჯრედად და ანტისხეულების წარმომქმნელ პლაზმურ უჯრედებად. გამოყოფილი ანტისხეული იმავე ანტიგენის მიმართ არის სპეციფიკური, რომელმაც პასუხი დაიწყო.



▲ *სურათი 43.17* ***ჰუმორული იმუნური პასუხი.*** *ცილოვანი ანტიგენების უმეტესობა რთავს ჰუმორულ პასუხს. მაკროფაგი (აქ ნაჩვენები), ან დენდრიტული უჯრედი ააქტივებს T ჰელპერს. უჯრედის პლაზმური მემბრანის TEM ავლენს სავსე ენდოპლაზმურ რეტიკულუმს, რაც ცილის წარმომქმნელი უჯრედების დამახასიათებელი ზოგადი თვისებაა TCR = T უჯრედის რეცეპტორი A მიუთიტებს სტიმულაციზე.*

ინტერნალიზაციასა და წარდგენას, რომელსაც სპეციფიკურად უკავშირდება.

ანტიგენები, რომლებიც ანტისხეულების წარმოქმნას მხოლოდ T ჰელპერების დახმარებით იწვევენ, როგორც სურათ 43.17-ზეა ნაჩვენები, T-დამოკიდებულ ანტიგენებად იწოდება.

ზოგ ანტიგენს შეუძლია უჯრედული პასუხის გამოწვევა T ჰელპერების ჩართვის გარეშე. ასეთი T-დამოუკიდებული ანტიგენები მოიცავს ბევრი ბაქტერიული კაპსულის პოლისაქარიდებს და ცილებს, რომლებიც ბაქტერიების შოლტებს ქმნის.

ამ მოლეკულების განმეორებითი სუბერთეულები უკავშირდება ერთ უჯრედზე არსებულ რამდენიმე ანტიგენურ რეცეპტორს, რაც უზრუნველყოფს საკმარის სტიმულს ციტოკინების დახმარების გარეშე უჯრედთა აქტივაციისთვის.

T-დამოუკიდებელ ანტიგენებზე პასუხი ძალიან მნიშვნელოვანია ბევრი ბაქტერიისგან დაცვისთვის.

ეს პასუხი ჩვეულებრივ უფრო სუსტია, ვიდრე T-დამოკიდებელი ანტიგენების პასუხი და არ იწვევს მეხსიერების უჯრედების წარმოქმნას.

უჯრედებით შეცნობადი ანტიგენების უმეტესობა უამრავ ეპიტოპს შეიცავს. ამ მიზეზით, ცალკეულ ანტიგენთან შეჯახება ჩვეულებრივ იწვევს განსხვავებული B უჯრედების სტიმულაციას, რომელთაგან თითოეული ათასობით პლაზმური უჯრედის წარმოქმნას განაპირობებს. ერთი კლონის ყველა პლაზმური უჯრედი გამოყოფს სპეციფიკურ ანტისხეულებს იმ ეპიტოპის მიმართ, რომელმაც მისი წარმოქმნა განაპირობა. თითოეული პლაზმური უჯრედი ერთ წამში გამოყოფს დაახლოებით 2,000 ანტისხეულის მოლეკულას. შემდეგ თავებში უფრო ახლოს შევხედავთ ანტისხეულებს და განვიხილავთ იმას, როგორ ხდება მათ მიერ ანტიგენის განადგურება.

ანტისხეულების კლასები

გამოყოფილ ანტისხეულს B უჯრედის რეცეპტორის მსგავსი ფორმა აქვს **(იხ. სურ. 43.8 ა)**, მაგრამ არ აქვს ტრანსმემბრანული უბანი, რომელიც მას პლაზმურ მემბრანასთან დააკავშირებდა. ანტისხეულის ანტიგენდამაკავშირებელი უბანი პასუხისმგებელია სპეციფიკური ანტიგენის შეცნობაზე. Y ფორმის მოლეკულის კუდი, რომელიც მძიმე ჯაჭვის კონსტანტურ (C) უბნებს მოიცავს, პასუხისმგებელია ანტისხეულის განაწილებაზე სხეულში და ასევე იმ მექანიზმებზე, რომლებითაც ის ანტიგენის განადგურებას უზრუნველყოფს. არსებობს მძიმე ჯაჭვის კონსტანტური უბნების ხუთი ძირითადი ტიპი, რომლებიც ანტისხეულის ჯგუფებს განსაზღვრავენ.

კლასის სახელი დაფუძნებულია ანტისხეულის ალტერნატიულ სახელწოდებაზე – იმუნოგლობულინებზე. ანტისხეულების ამ კლასების სტრუქტურა და ფუნქციები შეჯამებულია **სურათ 43.18-ზე**. ყურადღება მიაქციეთ, რომ ორი კლასი არსებობს როგორც ძირითადი ანტისხეულის მოლეკულის პოლიმერი: IgM, როგორც პენტამერი და IgA, როგორც დიმერი. სხვა სამი კლასი – IgG, IgE და Ig, მონომერებია.

ანტისხეულების სპეციფიკურობის სიძლიერე და თვისება ანტიგენ-ანტისხეულის დაკავშირებისა ფართოდ გამოიყენება ლაბორატორიულ კვლევებში, კლინიკურ დიაგნოსტიკაში და დაავადებათა მკურნალობაში. ზოგი ანტისხეული პოლიკლონურია: ისინი ბევრი განსხვავებული B უჯრედის კლონირების პროდუქტს წარმოადგენენ, რომელთაგან თითოეული სხვადასხვა ეპიტოპისთვის არის სპეციფიკური. მიკრობული ანტიგენის სხეულში შეყვანისას გამომუშავებული ანტისხეულები პოლიკლონურია. ამისგან განსხვავებით, სხვა ანტისხეულები მონოკლონურია: ისინი კულტურაში ცალკეული უჯრედული კლონისგან წარმოიქმნება. ასეთი კულტურით წარმოქმნილი ყველა **მონოკლონური ანტისხეული** იდენტურია და ანტიგენის ერთი და იგივე ეპიტოპის მიმართ არის სპეციფიკური.

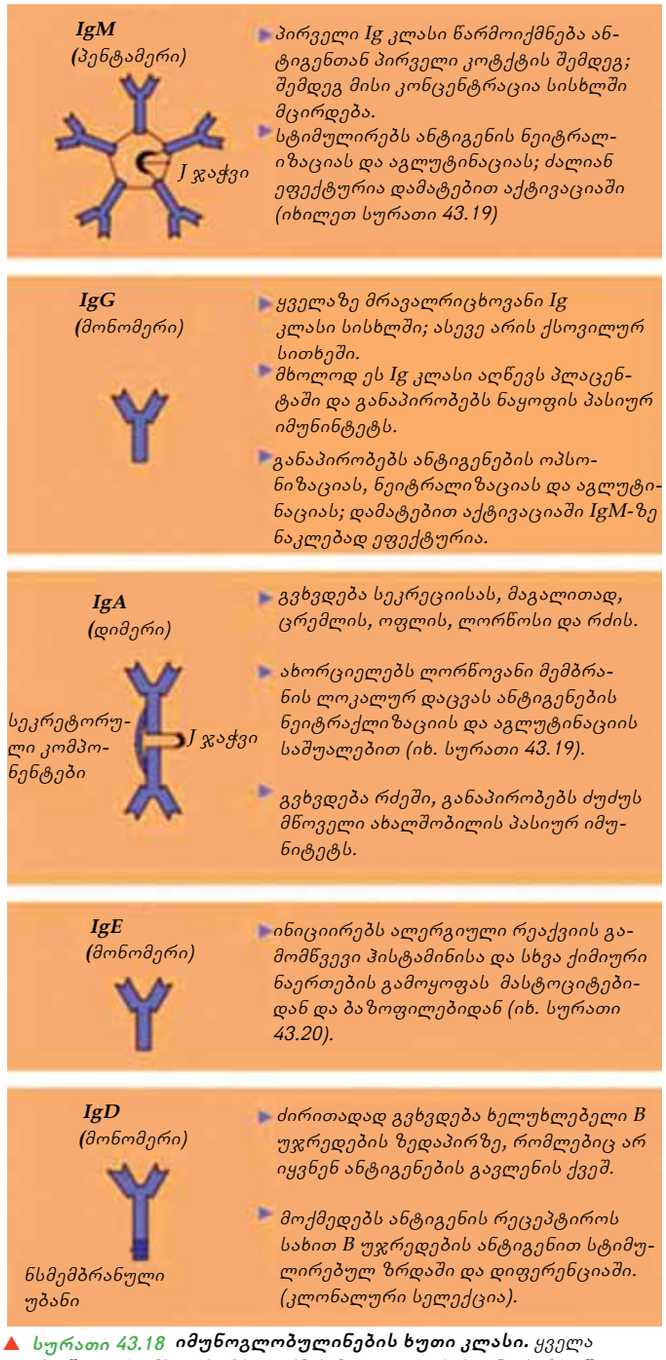
ფუნდამენტურ კვლევასა და მედიცინაში მონოკლონური ანტისხეულები განსაზღვრული მოლეკულების გამოსავლენად და მოსანიშნად გამოიყენება. მაგალითად, სიმსივნის გარკვეულ ტიპებს სიმსივნის უჯრედების მიმართ სპეციფიკური მონოკლონური ანტისხეულებით მკურნალობენ. აღნიშნული ანტისხეულები დაკავშირებულია ტოქსინის მოლეკულებთან. ტოქსინდაკავშირებული ანტისხეულები შერჩევითად უკავშირდებიან და კლავენ სიმსივნურ უჯრედებს.

ანტიგენების ანტისხეულით წარმართული განადგურება

ანტისხეულების დაკავშირება ანტიგენებთან არის საფუძველი ანტიგენის განადგურებისთვის **(სურ. 43.19)**. ამის უმარტივესი მაგალითია ვირუსის ნეიტრალიზაცია. ამ დროს ანტისხეულები უკავშირდებიან ვირუსის ზედაპირზე არსებულ განსაზღვრულ ცილებს და ბლოკირებას უკეთებენ ვირუსის უნარს, მოახდინოს მასპინძლის უჯრედის დასნებოვნება. ამის მსგავსად, ანტისხეულებს შეუძლიათ დაუკავშირდნენ პათოგენურ ბაქტერიებს და დაფარონ ბაქტერიის ზედაპირის უმეტესი ნაწილი და ამრიგად მოახდინონ მათი ნეიტრალიზაცია. პროცესში, რომელსაც ოპსონიზაცია ჰქვია, დაკავშირებული ანტისხეულები აძლიერებენ მაკროფაგის კავშირს მიკრობთან და ამგვარად ზრდიან ფაგოციტოზის სიხშირეს.

ბაქტერიის ან ვირუსის ანტისხეულებით წარმართვადი აგლუტინაცია ქმნის აგრეგატებს, რომლებიც შეიძლება შთაინთქას მაკროფაგებით. აგლუტინაცია შესაძლებელია, რადგან ანტისხეულის ყოველ მოლეკულას აქვს, სულ მცირე, ორი ანტიგენდამაკავშირებელი უბანი. ამრიგად, ანტისხეულებს სხვადასხვა ბაქტერიული უჯრედის ან ვირუსის იდენტურ ეპიტოპებთან დაკავშირების და მათი გაერთიანების უნარი აქვთ. თავიანთი პენტამერული სტრუქტურის გამო, IgM ანტისხეულებს შეუძლიათ ერთდროულად ხუთ ან მეტ ბაქტერიასა და ვირუსს დაუკავშირდნენ **(სურ. 43.19)**. პრეციპიტაციის პროცესში ანტისხეულები უკავშირდებიან ანტიგენის ხსნად მოლეკულებს, რომლებიც სხეულის სითხეებშია გახსნილი და ქმნიან უძრავ აგრეგატებს, რომლებიც ფაგოციტებით ნადგურდებიან.

როგორც ადრე წაიკითხეთ, ბევრ მიკრობზე არსებული ნაერთები სხეულის თანდაყოლილი იმუნიტეტის კომპლემენტარულ სისტემას ააქტივებენ. კომპლემენტარული სისტემა მონაწილეობას იღებს მიკრობებისა და ტრანსპლანტური უჯრედების ანტისხეულებით განადგურებაში.



▲ *სურათი 43.18* ***იმუნოგლობულინების ხუთი კლასი.*** *ყველა კლასი შედგება მსგავსი Y-ფორმის მოლეკულებისგან, რომელშიც კუდის უბანი განსაზღვრავს ყოველი კლასისთვის დამახასიათებელ გავრცელებასა და ფუნქციას. IgM და IgA შეიცავს J ჯაჭვს (რომელიც არ არის დაკავშირებული გენის J სეგმენტთან, რომელიც მონომერულ უბნებს ერთად გაჩერებაში ეხმარება). როდესაც IgA ანტისხეული გამოიყოფა ლორწოვანი მემბრანიდან, ის იძენს სეკრეტორულ კომპონენტს, რომელიც იცავს მას ფერმენტებით დაშლისგან.*

ამ შემთხვევაში, მიკრობსა ან უცხო უჯრედზე ანტიგენ-ანტისხეულის კომპლექსი უკავშირდება კომპლემენტარული სისტემის ცილებს. აღნიშნული ურთიერთქმედება რთავს რეაქციებს, რომლებშიც ყოველი კომპლემენტარული ცილა ყველა მომდევნო კომპონენტს ააქტივებს. საბოლოოდ, გააქტივებული კომპლემენტარული სისტემა ქმნის **მემბრანაზე თავდამსხმელ კომპლექსს (MAC)**, რომელიც მემბრანაზე ხვრელს წარმოქმნის.

იონები და წყალი შედის უჯრედში და იწვევს მის გაბერვასა და დაშლას **(იხ. სურ. 43.19 მარჯვენა)**. თანდაყოლილი ან შეძენილი იმუნიტეტით გააქტივებული კომპლემენტარული სისტემის კასკადი იწვევს მიკრობთა დაშლას და ისეთი გააქტივებული კომპლემენტარული ცილების წარმოქმნას, რომლებიც ანთებისა და ფაგოციტოზის პროცესში იღებენ მონაწილეობას.

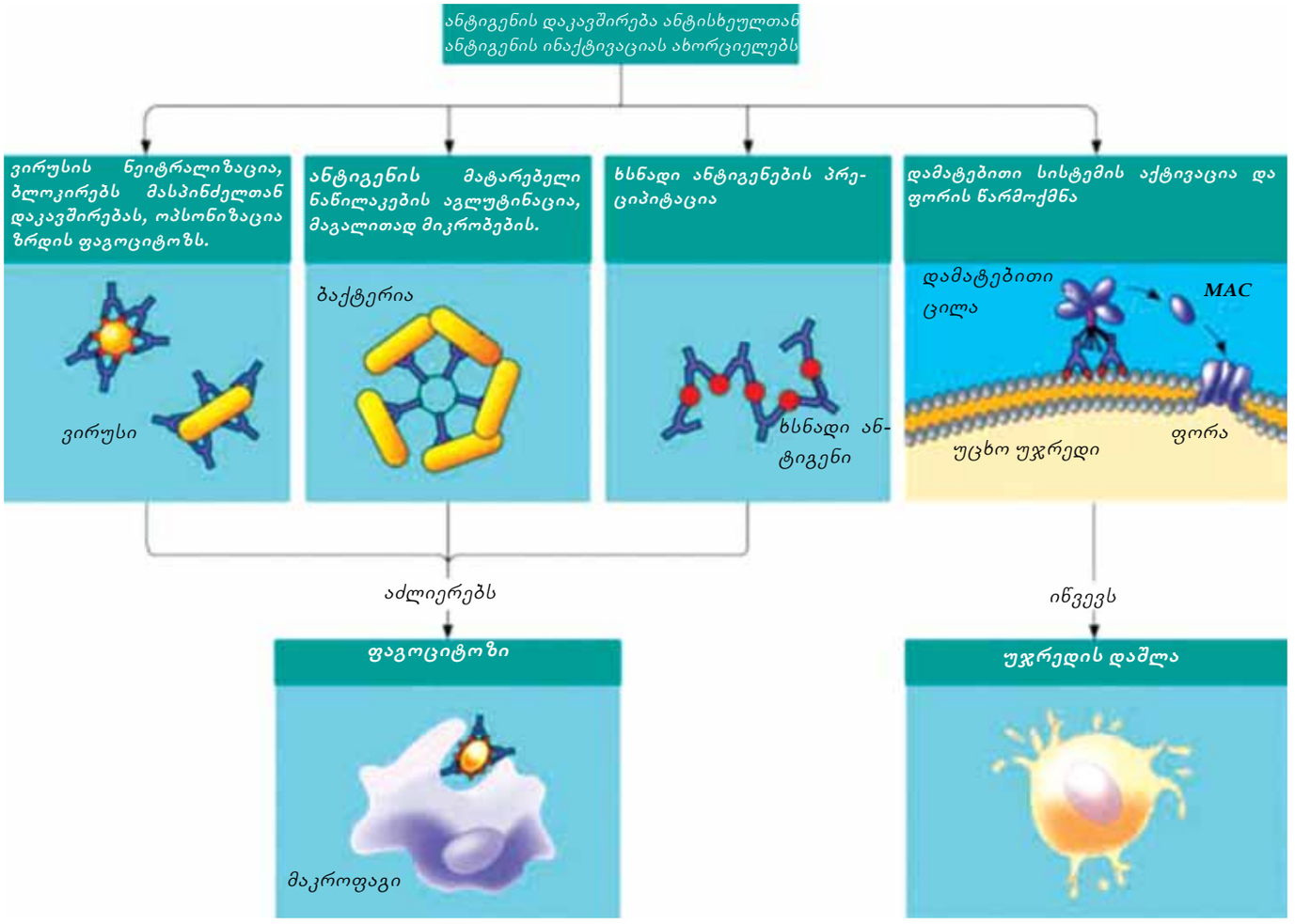
როგორც **სურათი 43.19** გვიჩვენებს, ანტისხეულები ფაგოციტოზს რამდენიმე გზით უწყობენ ხელს. გავიხსენოთ, რომ ფაგოციტოზით მაკროფაგებსა და დენდრიტულ უჯრედებში ხდება ანტიგენის წარდგენა და თ ჰელპერების სტიმულაცია, რომლებიც, თავის მხრივ, იმ უჯრედებს ასტიმულირებენ, რომელთა ანტისხეულებიც მონაწილეობენ ფაგოციტოზში. ეს თანდაყოლ და შეძენილ იმუნიტეტს შორის არსებული დადებითი უკუკავშირი ხელს უწყობს ინფექციაზე კოორდინირებულ და ეფექტურ პასუხს.

აქტიური და პასიური იმუნიზაცია

იმუნიტეტი, რომელიც წარმოიქმნება სხეულში ბუნებრივი ინფექციური აგენტის მოხვედრით, **აქტიურ იმუნიტეტად** იწოდება. იმუნიტეტი აქტიურია რამდენადაც ის დამოკიდებულია ადამიანის საკუთარი ლიმფოციტების მოქმედებაზე და პათოგენის მიმართ სპეციფიკური მეხსიერების უჯრედების გამომუშავებაზე. აქტიური იმუნიტეტი შეიძლება ასევე განვითარდეს **იმუნიზაციის** გზით, რომელსაც ხშირად **ვაქცინაციას** უწოდებენ (ლათინურიდან *ვაცცა*, ძროხა). პირველი ვაქცინა შედგებოდა ძროხის ყვავილის გამომწვევი ვირუსებისგან. ეს არის მსუბუქი დაავადება, რომელიც ძროხებში გვხვდება, თუმცა იშვიათად ადამიანებშიც აღინიშნება.

გვიან 1700-იან წლებში ინგლისელი ექიმი ედვარდ ჯენერი დააკვირდა, რომ მერძევე ქალები, რომლებსაც მანამდე გადატანილი ჰქონდათ ძროხის ყვავილი, მდგრადები იყვნენ ჩუტყვავილას ინფექციების მიმართ. 1796 წელს, მის ახლა უკვე ცნობილ ექსპერიმენტში, ჯენერმა გაფხაჭნა ფერმერი ბიჭი ვირუსის მქონე ნემსით, რომელიც შეიცავდა დაავადებული მერძევე ქალის ჭრილობიდან აღებულ სითხეს. როდესაც ბიჭს მოგვიანებით შეეყარა ჩუტყვავილას ვირუსი, ის აღარ დაავადდა. ძროხის ყვავილის ვირუსი იცავს ჩუტყვავილას ვირუსისგან, რადგან ეს ორი ვირუსი იმდენად მსგავსია, რომ იმუნური სისტემა მათ განსხვავებას ვერ ახერხებს.

ძროხის ვირუსით ვაქცინაცია ახდენს იმუნური სისტემის სენსიტიზაციას ისე, რომ ის ძლიერად რეაგირებს თუ მოგვიანებით ძროხის, ან, რაც უფრო მნიშვნელოვანია, ჩუტყვავილას ვირუსი შეიჭრება ორგანიზმში.



▲ *სურათი 43.19* ***ანტიგენის განადგურების ანტისხეულით წარმართული მექანიზმი.*** *ანტისხეულების ანტიგენებთან დაკავშირება მონიშნავს მიკრობებს, უცხო ნაწილაკებს და ხსნად ანტიგენებს, რათა მოხდეს მათი ინაქტივაცია და განადგურება. კომპლიმენტური სისტემის აქტივაციით, მემბრანაზე თავდამსხმელი კომპლექსი (MAC) ქმნის ფორებს უცხო უჯრედზე. ფორები იონებს და წყალს უჯრედში შესვლის საშუალებას აძლევს, რაც უჯრედის გაბერვასა და დაშლას იწვევს.*

თანამედროვე ვაქცინა შეიცავს ინაქტივირებულ ბაქტერიულ ტოქსინებს, მოკლულ ან დასუსტებულ მიკრობებს, მათ ნაწილებს, ან ზოგჯერ მიკრობული ცილის მაკოდირებელ გენსაც კი, რომლებიც ჩვეულებრივ დაავადებას არ იწვევენ. ეს აგენტები იწვევენ მყისიერ იმუნურ პასუხს და ხანგრძლივ იმუნოლოგიურ მეხსიერებას (მეხსიერების უჯრედების წყალობით).

ვაქცინირებული ადამიანი, რომელსაც შეხვდა ის პათოგენი, რომლის ვაქცინაც გაკეთებული ჰქონდა, ისევე სწრაფ მეორად პასუხს ავითარებს, როგორსაც ის ადამიანი, რომელსაც პათოგენი ადრეც შეხვდა. ვაქცინაციის მსოფლიო კამპანიამ უზრუნველყო ჩუტყვავილას აღმოფხვრა მეოცე საუკუნის 70-იან წლებში.

პატარა ბავშვების რუტინულმა იმუნიზაციამ განვითარებად ქვეყნებში დრამატულად შეამცირა სხვა ინფექციების შემთხვევები, როგორიცაა პოლიომიელიტი, ყივანახველა და ა.შ. სამწუხაროდ, ყველა ინფექციური აგენტი ადვილად არ ექვემდებარება ვაქცინაციას. მაგალითად, პათოგენების ახალი შტამების გაჩენა მცირედ შეცვლილი ზედაპირის ანტიგენებით ართულებს ზოგი მიკრობისთვის ვაქცინის განვითარებას. ასეთ მიკრობებს მიეკუთვნება მალარიის პარაზიტი.

იმუნიტეტი შეიძლება განვითარდეს ერთი ადამიანისგან, რომელმაც განსაზღვრული დაავადება გადაიტანა, სხვაში ანტისხეულების გადატანით. ამას **პასიურ იმუნიტეტს** უწოდებენ, რადგან ის არ არის რეციპიენტის B და T უჯრედებზე დამოკიდებული. სანაცვლოდ, გადატანილი ანტისხეულები მიმართულნი არიან იმისკენ, რომ მყისიერად დაშალონ ნებისმიერი მიკრობი, რომლისთვისაც ისინი სპეციფიკურობას ავლენენ. პასიური იმუნიტეტი მყისიერ დაცვას უზრუნველყოფს, მაგრამ ის გრძელდება მხოლოდ იმდენ ხანს, რამდენსაც გადატანილი ანტისხეულები ცოცხლობენ (კვირიდან რამდენიმე თვემდე). პასიური იმუნიზაცია ბუნებრივად

ვლინდება, როდესაც ფეხმძიმე ქალების IgG ანტისხეულები გადიან პლაცენტას და გადადიან ჩანასახში. გარდა ამისა, IgG ანტისხეულები გადაეცემა დედისგან შვილებს რძით გამოკვების დროს. ეს ეხმარება ბავშვის დაცვას ინფექციებისგან, სანამ ბავშვის იმუნური სისტემა მომწიფებას განიცდის.

ხელოვნურ პასიურ იმუნიტეტში, იმუნიზებული ცხოველის ანტისხეულები შეიყვანება არაიმუნიზირებულ ცხოველში.

მაგალითად, თუ პიროვნებას ცოფიანი ცხოველი უკბენს, შესაძლოა შევუყვანოთ ანტისხეულები, რომლებიც სხვა ადამიანში გამომუშავდა ცოფის საწინააღმდეგო ვაქცინაციის შედეგად. ეს ღონისძიება მნიშვნელოვანია, რამდენადაც ცოფი შეიძლება სწრაფად გავრცელდეს და აქტიურ იმუნიზაციაზე პასუხი ძალიან ნელი აღმოჩნდეს მსხვერპლის გადასარჩენად. დიდი ნაწილი იმ ადამიანებისა, ვისაც ცოფის ვირუსი შეხვედრია, პასიურად და აქტიურად იმუნიზებულია.

შეყვანილი ანტისხეულები ვირუსს აკონტროლებენ მანამ, სანამ მსხვერპლის აქტიური იმუნიზაციით წარმოქმნილი საკუთარი იმუნური პასუხი აიღებს ფუნქციებს თავის თავზე.

კონცეფცია ცოცხი 43.3

1. აღწერეთ ქვემოთ ჩამოთვლილ უჯრედთა ტიპების მთავარი როლი ანტიგენისა და ციტოკინების მიერ მათი გააქტივებისას: T ჰელპერები, ციტოტოქსიკური T უჯრედები და B უჯრედები.
2. რა ტიპის უჯრედები და ფუნქციები არ ექნებოდა თიმუსის გარეშე დაბადებულ ბავშვს?
3. განიხილეთ, როგორ გვეხმარებიან ანტისხეულები ინფექციებისა და/ან ინფექციების ეფექტებისგან დაცვაში.
4. ახსენით, რატომ უზრუნველყოფს პასიური იმუნიზაცია ინფექციისგან ხანმოკლე დაცვას, მაშინ, როცა აქტიური იმუნიზაცია ხანგრძლივი დაცვის საფუძველია?

კონცეფცია 43.4

იმუნური სისტემის უნარი, განასხვავოს საკუთარი უცხოსგან, ზღუდავს ქსოვილის ტრანსპლანტაციას

გარდა იმისა, რომ განასხვავებს შემოჭრილ პათოგენს სხეულის საკუთარი უჯრედებისგან, იმუნური სისტემა იწყებს ომს სხვა ინდივიდის უჯრედების წინააღმდეგაც. მაგალითად, კანი, რომელიც ერთი ადამიანიდან მეორე გენეტიკურად განსხვავებულ ადამიანშია გადანერგილი, ჯანსაღად შენარჩუნდება, დაახლოებით, ერთი კვირის განმავლობაში, მაგრამ შემდეგ განადგურდება რეციფიენტის იმუნური სისტემით (საინტერესოა, რომ ფეხმძიმე ქალი არ განდევნის ჩანასახს, როგორც არასაკუთარ ქსოვილს. ამ შემთხვევაში, პლაცენტის სტრუქტურა, რომელიც 46-ე თავშია აღწერილი, წამყვანია ამ მიღებისთვის). დაიმახსოვრეთ, რომ სხეულის რეაქცია შეუსაბამო სისხლის გადასხმის, ან სხვა ქსოვილისა თუ მთლიანი ორგანოს გადანერგვის დროს, სულაც არ არის იმუნური სისტემის დარღვევა, არამედ ჯანსაღი იმუნური სისტემის ნორმალური რეაქციაა უცხო აგენტის საპასუხოდ.

სისხლის ჯგუფები და გადასხმა

მე-14 თავში განვიხილეთ სისხლის ABO ჯგუფების გენეტიკა ადამიანებში. გაიხსენეთ, რომ სისხლის A ტიპის წითელ უჯრედებს ზედაპირზე აქვთ ანტიგენების მოლეკულები. A ანტიგენების როგორც უცხოს შეცნობა შეიძლება მოხდეს, როდესაც ისინი სხვა ორგანიზმში მოხვდებიან.

ამის მსგავსად, B ანტიგენი ნაპოვნია სისხლის ტიპის წითელ უჯრედებზე. ორივე A და B ანტიგენი ნაპოვნია სისხლის ტიპის წითელ უჯრედებზე. არცერთი ეს ანტიგენი არ მოიპოვება O ტიპის სისხლის წითელ უჯრედებზე (იხ. ცხრილი 14.2).

A ტიპის სისხლის მქონე ინდივიდები, რა თქმა უნდა, არ წარმოქმნიან ანტისხეულებს A ტიპის ანტიგენების წინააღმდეგ, რადგან ისინი საკუთარის მიმართ ტოლერანტული არიან. მაგრამ ამ ინდივიდებს აქვთ B ტიპის ანტიგენების მიმართ ანტისხეულები, მიუხედავად იმისა, ჰქონია თუ არა ინდივიდს შეხება ტიპის სისხლთან! შესაძლოა გაგიკვირდეთ, რომ უცხო სისხლის ჯგუფის ანტიგენების შესაბამისი ანტისხეულები მაშინაც კი არსებობს სხეულში, როცა მას შეხება არ ჰქონია უცხო სისხლის უჯრედებთან.

ახსნა არის ის, რომ ეს ანტისხეულები წარმოიქმნებიან ორგანიზმის ნორმალური ბაქტერიების ზედაპირზე არსებული ეპიტოპებისთვის, რომლებიც ძალიან ჰგავს სისხლის ჯგუფების ანტიგენებს.

მაგალითად, A ტიპის სისხლის მქონე ადამიანი წარმოქმნის ანტისხეულებს B ტიპის მსგავსი ბაქტერიული ეპიტოპების წინააღმდეგ, რომელსაც იმუნური სისტემა უცხოდ აღიქვამს, მაგრამ არ წარმოქმნის ტიპის მსგავსი ბაქტერიული ეპიტოპების წინააღმდეგ, რადგან მას საკუთრად აღიქვამს.

წინასწარ არსებული ანტი-B ანტისხეულები A ტიპის სისხლის მქონე ადამიანში გამოიწვევს მყისიერ გამანადგურებელ რეაქციას, თუკი ტიპის სისხლი გადაესხა. ეს რეაქცია მოიცავს გადასხმული წითელი უჯრედების დაშლას, რასაც შეიძლება მოყვეს კანკალი, ციება, შოკი და თირკმლის ფუნქციის დარღვევა. იგივე პრინციპით ანტი-A ანტისხეულები ტიპის სისხლის მქონე რეციფიენტში მოქმედებს A ტიპის წითელი უჯრედების წინააღმდეგ. ეს რეაქცია შეიძლება შემცირდეს, თუ მოხდება მხოლოდ უჯრედების გადატანა მთელი სისხლის ნაცვლად ისე, რომ დონორის სითხეში მყოფი ანტისხეულები არ გადაიტანება.

ცხრილ 43.1-ში ჩამოთვლილია რეციპიენტისა და დონორის კომბინაციები, რომლებიც უსაფრთხოა და ისინი, რომლებიც გადასხმისას მწვავე რეაქციას იწვევენ. მიაქციეთ ყურადღება, რომ ტიპის სისხლის მქონე ადამიანს შეუძლია უსაფრთხოდ მიიღოს ნებისმიერი ტიპის სისხლი (და, აქედან გამომდინარე, „უნივერსალურ რეციპიენტად“ იწოდება). ტიპის სისხლი შეიძლება უსაფრთხოდ გადაესხას ნებისმიერ რეციპიენტს (აქედან გამომდინარე, „უნივერსალურ დონორს“ უწოდებენ).

სისხლის ჯგუფის ანტიგენები და შესაბამისი ბაქტერიული

ეპიტოპები პოლისაქარიდებია. ასეთი პოლისაქარიდული ანტიგენები იწვევენ იმუნურ პასუხს, მაგრამ მეხსიერების უჯრედები არ წარმოიქმნება. შედეგად, ანტისისხლის ჯგუფის ანტისხეულები ყოველთვის IgM (პირველადი პასუხისას წარმოქმნილი) უფროა, ვიდრე Ig, რომელიც მეორადი პასუხისას წარმოიქმნება. ეს კარგია ორსულობისას, რადგან IgM არ გადის პლაცენტას და, ამდენად, ჩანასახთან არანაირი საფრთხე არ მიდის დედის სისხლიდან, რომელიც მასთან შეუთავსებელი შეიძლება იყოს. სხვა ტიპის სისხლის წითელი უჯრედის ანტიგენი **Rh** ფაქტორი შესაძლოა ჩანასახისთვის სახიფათოც კი აღმოჩნდეს, რამდენადაც ცილოვანი ანტიგენი Rh ფაქტორი იწვევს იმუნურ რეაქციას, რომელშიც მეხსიერების უჯრედები წარმოიქმნება. მოგვიანებით, Rh ფაქტორის ზემოქმედება მეხსიერების უჯრედებზე იწვევს ანტი Rh ანტისხეულების -IgG-ს წარმოქმნას.

პოტენციურად საშიში ვითარება შეიძლება აღმოცენდეს, როდესაც რეზუსუარყოფითიანი დედა (რეზუსის ფაქტორის არმქონე) ატარებს რეზუსდადებით შვილს, რომელსაც ფაქტორი შთამომავლობით მამისგან გადაეცა. თუ ჩანასახის სისხლის მცირე რაოდენობა გადის პლაცენტას, რაც შეიძლება ორსულობისას მოგვიანებით ან მშობიარობისას მოხდეს, დედას უჩნდება ჰუმორული პასუხი რეზუს ფაქტორის მიმართ.

საფრთხე აღმოცენდება შემდგომი ორსულობებისას რეზუსდადებითიანი ჩანასახის შემთხვევაში, როდესაც დედის რეზუს სპეციფიკური მეხსიერების უჯრედები ჩანასახის რეზუსის ფაქტორს შეეჯახება. ეს უჯრედები წარმოქმნიან ანტი რეზუს Ig ანტისხეულებს, რომლებსაც პლაცენტის გავლა და ჩანასახის სისხლის წითელი უჯრედების დაშლა შეუძლიათ. ამისთვის ხელის შეშლის მიზნით, დედაში ორსულობის დაახლოებით მეშვიდე თვეს ან მშობიარობისთანავე შეჰყავთ ანტი რეზუს ანტისხეულები. ამის შედეგად დედა პასიურად (ხელოვნურად) იმუნიზებული ხდება, რათა საკუთარი იმუნური სისტემის ჩართვამდე და იმუნოლოგიური მეხსიერების გამომუშავებამდე, რომელიც მომავალ რეზუსდადებითიან ბავშვებს დააზიანებს, განადგურდეს ჩანასახის რეზუს ფაქტორის შემცველი სისხლის წითელი უჯრედები, რომლებიც პლაცენტას კვეთენ.

ქსოვილისა და ორგანოების ტრანსპლანტაცია

მთავარი ქსოვილშეთავსების კომპლექსის (MHC) მოლეკულები პასუხისმგებელნი არიან იმუნური პასუხის სტიმულაციაზე, რომელიც გადანერგილი ორგანოს ან ქსოვილის განდევნას იწვევს. როგორც მანამდე წაიკითხეთ, MHC-ის პოლიმორფიზმი იძლევა იმის გარანტიას, რომ არც ერთ შემთხვევაში ორი ადამიანი, იდენტური ტყუპების გარდა, არ შეიძლება შეიცავდეს ერთნაირ MHC მოლეკულებს. ასე რომ, ტრანსპლანტაციისას უმეტეს პაციენტში ადგილი აქვს განდევნის რეაქციას იმიტომ, რომ დონორის სულ მცირე რამდენიმე MHC მოლეკულა რეციპიენტისთვის უცხო აღმოჩნდება. არანაირი განდევნის რეაქციის საშიშროება არ არის იდენტური ტყუპების შემთხვევაში ან თუ ქსოვილი სხეულის ერთი ნაწილიდან მეორეში გადაინერგა.

არაიდენტურ ტრანსპლანტატებში უნდა იყოს მცდელობა განდევნის რეაქციის მინიმიზაციისა. ისეთი დონორი უნდა იქნეს შერჩეული, რომლის ქსოვილსაც ექნება რეციპიენტის MHC მოლეკულებთან რაც შეიძლება მეტი მსგავსება. დამატებით, რეციპიენტი იღებს წამლებს, რომლებიც იმუნურ პასუხს თრგუნავს. მაგრამ ამ წამლებმა შეიძლება რეციპიენტი უფრო მგრძნობიარე გახადოს ინფექციებისა და სიმსივნის მიმართ მკურნალობის განმავლობაში.

ძვლის ტვინის ტრანსპლანტაციისას, ტრანსპლანტანტი უფრო მეტად, ვიდრე რეციპიენტი, წარმოადგენს იმუნური განდევნის წყაროს. ძვლის ტვინის ტრანსპლანტანტები გამოიყენება ლეიკემიის ან სხვა სიმსივნეებისას ისევე, როგორც სხვადასხვა ჰემატოლოგიური დაავადებისას. მსგავსად სხვა გადანერგვებისა, ამ შემთხვევაშიც ცდილობენ, რომ დონორისა და რეციპიენტის MHC რაც შეიძლება ჰგავდეს ერთმანეთს. ტრანსპლანტური ძვლის ტვინის მიღებამდე რეციპიენტი გადის დასხივებას, რათა ნებისმიერ ანომალურ უჯრედთან ერთად განადგურდეს მისი საკუთარი ძვლის ტვინის უჯრედები.

ცხრილი 43.1 სისხლის გადასხმისას სხვა ჯგუფებთან თავსებადი და შეუთავსებადი სისხლის ჯგუფები*.

რეციპიენტის სისხლის ჯგუფი	ანტისხეულები რეციპიენტის სისხლში	გადასხმისას რეაქცია არის (+), ან არ არის (-): დონორის სისხლის ჯგუფი (დალექილი ერიტროციტები)			
		A	B	AB	O
A	ანტი B	—	+	+	—
B	ანტი A	+	—	+	—
AB	ანტი B ან ანტი A არ არის	—	—	—	—
O	ანტი B და ანტი A	+	+	+	—

** AB ტიპის სისხლის მქონე ინდივიდები უნივერსალური რეციპიენტებია (ლურჯი მწკრივი), O ტიპის სისხლის მქონე ინდივიდები უნივერსალური დონორებია (მწვანე სვეტი).*

ასეთი მკურნალობა აქტიურად აქვეითებს რეციპიენტის იმუნურ სისტემას და ტოვებს გადანერგილი სისტემის განდევნის ნაკლებ ალბათობას. ყველაზე დიდი საფრთხე ძვლის ტვინის გადანერგვისას არის ის, რომ დონორის ძვლის ტვინის ლიმფოციტები რეციპიენტის წინააღმდეგ იმუშავებს.

ეს რეაქცია მნიშვნელოვნად მცირდება, თუკი დონორისა და რეციპიენტის MHC კარგად შეესაბამება ერთმანეთს. ძვლის ტვინის დონორის პროგრამები მუდმივად ეძებს მოხალისეებს მთელ მსოფლიოში. MHC-ის დიდი მრავალფეროვნებიდან გამომდინარეობს პოტენციური დონორების ჯგუფების მრავალგვარობა.

კონცეფცია ტესტი 43.4

1. ახსენით, რატომ განიხილება სისხლის მქონე პაციენტი უნივერსალურ რეციფიენტად.
2. ძვლის ტვინის გადანერგვისას არის საშიშროება, რომ აღმოცენდეს გადანეგილი სისტემის რეაქცია რეციფიენტის წინააღმდეგ. რატომ არის ეს რეაქცია კონკრეტულად ძვლის ტვინის ტრანსპლანტატისთვის?
3. მძიმედ დამწვარი პაციენტებს ხშირად სჭირდებათ კანის გადანერგვა. რა უპირატესობა აქვს პაციენტის სხეულის დაუმწვარი უბნიდან კანის გადანერგვას სხვა ადამიანის კანის გადანერგვასთან შედარებით?

კონცეფცია 43.5

გადაჭარბებულმა, საკუთარი თავისკენ მიმართულმა ან შემცირებულმა იმუნურმა პასუხმა შესაძლოა დაავადება გამოიწვიოს

ლიმფოციტების კარგად რეგულირებული ურთიერთქმედება უცხო სხეულებთან, ერთმანეთთან და სხეულის სხვა უჯრედებთან უზრუნველყოფს ბევრი პათოგენისგან ექსტრაორდინალურ დაცვას. თუ ეს დახვეწილი ბალანსი დაირღვა იმუნური სისტემის არასწორი მოქმედების გამო, ინდივიდზე ეფექტი ფართო საზღვრებში ცვალებადობს – დაწყებული მცირე უსიამოვნებებისგან, ხშირად დამთავრებული აუტოიმუნური და იმუნოდეფიციტური მდგომარეობის ფატალური შედეგებით.

ალერგიები

ალერგია არის გადაჭარბებული პასუხი (ჰიპერსენსიტიურობა) განსაზღვრულ ანტიგენებზე, რომელთაც ალერგენებს უწოდებენ. ალერგიების წარმოქმნის ერთი ჰიპოთეზა გვთავაზობს, რომ ის არის პარაზიტულ ჭიებზე იმუნური სისტემის პასუხის ევოლუციური ნარჩენი. ჭიებთან მებრძოლი ჰუმორული მექანიზმი ძალიან ჰგავს ალერგიულ პასუხს, რომელიც ისეთ დაავადებებს იწვევს, როგორიცაა ციება და ალერგიული ასთმა.

ალერგიის ყველაზე გავრცელებული ფორმები მოიცავს IgE კლასის ანტისხეულებს (იხ. სურ. 43.18). მაგალითად, თივის ციება ვლინდება, როდესაც პლაზმური უჯრედები გამოყოფენ IgE ანტისხეულებს მტვრის მარცვლის ზედაპირზე არსებული ანტიგენებისთვის. ამ ანტისხეულების ნაწილი კუდით უკავშირდება შემაერთებელ ქსოვილში არსებულ მასტოციტებს.

მოგვიანებით, როცა მტვრის მარცვლები ხელახლა შეიჭრება სხეულში, ისინი უკავშირდებიან შემაერთებელი ქსოვილის უჯრედებზე არსებულ IgE ანტისხეულის ანტიგენდამაკავშირებელ უბნებს. აღნიშნული ურთიერთქმედება აკავშირებს გვერდითა ანტისხეულებს. ეს იწვევს ჰისტამინისა და სხვა ანთებითი აგენტების გამოყოფას გრანულებიდან (ვეზიკულებიდან), რასაც დეგრანულაცია ეწოდება (სურ. 43.20). გაიხსენეთ, რომ ჰისტამინი იწვევს წვრილი კაპილარების გაფართოებასა და განვლადობის გაზრდას. სისხლძარღვების ასეთ ცვლილებებს მივყავართ ტიპურ ალერგიულ სიმპტომებამდე, როგორიცაა ცემინება, ცხვირში გამონადენი, აცრემლებული თვალები და გლუვი კუნთების შეკუმშვა, რამაც შეიძლება სუნთქვის სირთულეები გამოიწვიოს. ანტიჰისტამინური პრეპარატები ჰისტამინის რეცეპტორის ბლოკირების გზით ამცირებს ალერგიულ სიმპტომებს.

მწვავე ალერგიულ პასუხს ხანდახან ანაფილაქსიურ შოკამდეც მივყავართ. ამ შემთხვევაში მთელი სხეული ახორციელებს სიცოცხლისთვის სახიფათო რეაქციას, რაც ალერგენის წარდგენის საპასუხოდ წამების განმავლობაში შეიძლება გამოვლინდეს. ანაფილაქსიური შოკი ვითარდება, როცა ფართოდ გავრცელებული მასტოციტების დეგრანულაცია მიმდინარეობს, რაც იწვევს პერიფერიული სისხლძარღვების გაფართოებას და სისხლის წნევის სწრაფ ვარდნას. ფუტკრის შხამზე ან პენიცილინზე ალერგიულმა რეაქციამ იმ ადამიანებში, ვინც აღნიშნულის მიმართ ალერგიულია, შეიძლება ანაფილაქსიური შოკის განვითარება გამოიწვიოს. ამის მსგავსად, ადამიანები, რომლებიც ძლიერ ალერგიულები არიან თევზზე, მიწის თხილზე ან სხვა საკვებზე, გარდაცვლილან უმცირესი რაოდენობით აღნიშნული ალერგენების მიღებითაც კი. ზოგი ადამიანი, რომელიც მძიმე ალერგიით არის დაავადებული, თან ატარებს ეპინეფრინით სავსე პატარა შპრიცს, რომელიც ალერგიულ პასუხს ებრძვის.

აუტოიმუნური დაავადებები

ზოგ ადამიანში იმუნური სისტემა კარგავს საკუთარის მიმართ ტოლერანტულობას და სხეულის გარკვეულ მოლეკულებთან ბრძოლას იწყებს, რაც იწვევს **აუტოიმუნური დაავადებების** დიდ ნაწილს. სისტემური წითელი ქარის დროს იმუნური სისტემა წარმოქმნის ანტისხეულებს (რომლებიც აუტოანტისხეულებად იწოდება) საკუთარი მოლეკულების ფართო სპექტრის წინააღმდეგ, უჯრედთა დაშლისას

წარმოქმნილი ჰისტონებისა და **დნმ**-ის ჩათვლით. წითელი ქარი ხასიათდება კანზე გამონაყარით, ციებით, ართრიტითა და თირკმელების დისფუნქციით. სხვა ანტისხეულით გამოწვეული აუტოიმუნური დაავადება არის რევმატოიდული ართრიტი, რომელიც იწვევს სახსრების ხრტილისა და ძვლის მტკივნეულ ანთებასა და დაზიანებას (სურ. 43.21). ინსულინდამოკიდებული დიაბეტის დროს პანკრეასის ინსულინის წარმომქმნელი ბეტა უჯრედები ავტოიმუნური თ უჯრედების სამიზნე ხდება.

სხვა მაგალითია გაფანტული სკლეროზი, ყველაზე ფართოდ გავრცელებული ქრონიკული ნევროლოგიური დაავადება განვითარებად ქვეყნებში. ამ დაავადებაში T უჯრედები შედის ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში და შლის ზოგი ნეირონის მიელინის გარსს (იხ. სურ. 48.5). შედეგად, ნევროლოგიური დარღვევების დიდ რიცხვს იწვევს.

აუტოიმუნური დაავადებების მექანიზმები სრულად გარკვეული არ არის. დიდი ხნის განმავლობაში ფიქრობდნენ, რომ აუტოიმუნური დაავადების მქონე ადამიანებს საკუთარის წინააღმდეგ მოქმედი ლიმფოციტები ჰქონდათ, რომლებიც ახერხებდნენ განვითარების პროცესში განადგურებისგან თავის დაღწევას. დღეს ვიცით, რომ ჯანმრთელ ადამიანებსაც აქვთ საკუთარის წინააღმდეგ მოქმედი ლიმფოციტები, რომლებიც მარეგულირებელი მექანიზმებით უფუნქციონი ხდებიან და, ამდენად, ვერ ახერხებენ აუტოიმუნური რეაქციების გამოწვევას. ასე რომ, აუტოიმუნური დაავადებები, როგორც ჩანს, იმუნური სისტემის მარეგულირებელი მექანიზმების დარღვევის მიზეზი უნდა იყოს.

იმუნოდეფიციტური დაავადებები

იმუნური სისტემის უუნარობა, პათოგენებისგან ან სიმსივნური უჯრედებისგან დაიცვას ორგანიზმი, მიუთითებს ამ სისტემაში გარკვეული დეფიციტის არსებობაზე. იმუნოდეფიციტური დაავადება, რომელიც განპირობებულია იმუნური სისტემის გენეტიკური ან განვითარებადი დეფექტებით, პირველად იმუნოდეფიციტად იწოდება. იმუნოდეფიციტის დაავადება, რომელიც სიცოცხლეში მოგვიანებით ვითარდება განსაზღვრულ ქიმიურ თუ ბიოლოგიურ აგენტებთან შეხვედრის შედეგად, შეძენილ ან მეორად იმუნოდეფიციტად მოიხსენიება. რაც არ უნდა იყოს იმუნოდეფიციტის მიზეზი და ბუნება, ასეთი ტიპის დაავადების მქონე ადამიანი ხშირი და შექცევადი ინფექციების სამიზნეა და ასევე სიმსივნის მიმართაც უფრო მგრძნობიარეა.

თანდაყოლილი (პირველადი) იმუნოდეფიციტი

თანდაყოლილი იმუნიტეტი ამა თუ იმ ტიპის იმუნური უჯრედების ან განსაზღვრული ცილების, მაგალითად, IgA ანტისხეულების, ან კომპლემენტარული კომპონენტების, წარმოქმნის დეფექტია. გენეტიკურ დეფექტზე დამოკიდებულებით შეიძლება თანდაყოლილი და შეძენილი ან ორივე დაცვა დაირღვეს. მწვავე კომბინირებული იმუნოდეფიციტის (SCID) დროს, შეძენილი იმუნიტეტის ჰუმორული და უჯრედული პასუხი არ ფუნქციონირებს. ასეთი გენეტიკური დაავადებისას ადამიანების დიდი ხნით გადარჩენა ძვლის ტვინის გადანერგვას მოითხოვს, რომელიც ორგანიზმის ფუნქციური ლიმფოციტებით მომარაგებას გააგრძელებს.

ერთი ტიპის SCID-ის დროს ფერმენტ ადენოზინ დეამინაზას დეფიციტი იწვევს და თ უჯრედებისთვის ტოქსიკური ნივთიერებების დაგროვებას. მეოცე საუკუნის ადრეული 90-იანი წლებიდან სამედიცინო მკვლევრებმა გამოსცადეს ამ დაავადების გენური თერაპია, რომლის დროსაც ადამიანის საკუთარი ძვლის ტვინის უჯრედებს აცილებენ, გენეტიკური ინჟინერიით შეაქვთ ფუნქციური ადენოზინ დეამინაზას გენი და შემდეგ უბრუნებენ სხეულს (იხ. სურ. 20.16). უკანასკნელ ხანებში მიღწეული წარმატება იყო SCID-ის მქონე 2 წლის ბავშვი, რომელსაც ადენოზინ დეამინაზას გენი ჩაუნერგეს. მკურნალობიდან დაახლოებით 2 წლის შემდეგ მისი და თ უჯრედები კვლავ ნორმალურად ფუნქციონირებდა. როდესაც მისი ოჯახის წევრი ჩუტყვავილათი დაავადდა, ბავშვს ავადმყოფობის ნიშნები არ გამოუვლინდა, რაც მისი იმუნური სისტემის კარგად ფუნქციონირებაზე მიუთითებდა.

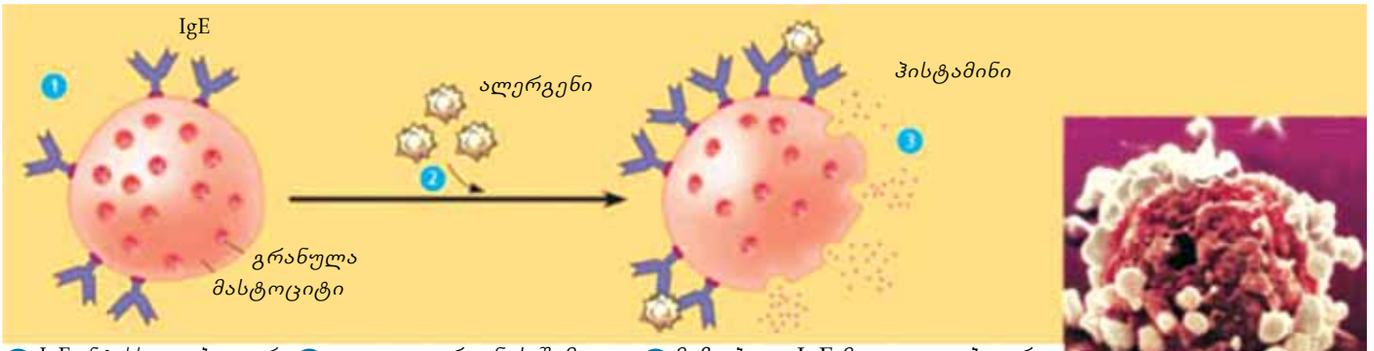
შეძენილი (მეორადი) იმუნოდეფიციტი

იმუნიტეტის დისფუნქციები, რომლებიც სიცოცხლეში მოგვიანებით ვითარდება, შესაძლოა მრავალნაირი აგენტის მოქმედებამ განაპირობოს. აუტოიმუნურ დაავადებებთან ან გადანერგილ ქსოვილის განდევნასთან საბრძოლველად გამოყენებულმა წამლებმა შეიძლება ძლიერად დათრგუნოს იმუნური სისტემა და იმუნოდეფიციტის მდგომარეობამდე მიგვიყვანოს. გარდა ამისა, იმუნური სისტემის დათრგუნვა შეიძლება ამა თუ იმ ტიპის სიმსივნემაც გამოიწვიოს, განსაკუთრებით, ჰოჯკინის დაავადებამ, რომელიც ლიმფურ სისტემას აზიანებს. შეძენილი იმუნოდეფიციტი შეიძლება იყოს ფიზიოლოგიური სტრესით გამოწვეული დროებითი მოვლენა ან დამანგრეველი მდგომარეობა, როგორიც არის ვირუსული დაავადება შეძენილი იმუნოდეფიციტის სინდრომი (AIDS).

სტრესი და იმუნური სისტემა. ჯანმრთელი იმუნური მოქმედება ენდოკრინულ და ნერვულ სისტემებზეა დამოკიდებული. თითქმის 2,000 წლის წინ ბერძენმა ექიმმა გალენმა ჩაწერა, რომ დეპრესიით დაავადებული ადამიანები უფრო მიდრეკილნი იყვნენ სიმსივნის განვითარების მიმართ. არსებობს მზარდი დამამტკიცებელი საბუთები, რომ ფიზიკურმა და ემოციურმა სტრესმა შეიძლება იმუნიტეტი დააზიანოს. სტრესის დროს ადრენალური ჯირკვლის მიერ გამოყოფილი ჰორმონები გავლენას ახდენს სისხლის თეთრ უჯრედებზე და თრგუნავს იმუნურ სისტემას.

ემოციურ მდგომარეობასა და იმუნიტეტის მოქმედებას შორის კავშირი ნერვულ სისტემასაც მოიცავს. ესა თუ ის ნეიროტრანსმიტერი, რომელიც ბედნიერებისა და მოსვენების განცდისას გამოიყოფა, აძლიერებს იმუნიტეტს.

ერთ კვლევაში კოლეჯის სტუდენტები გამოიკვლიეს გამოცდებისა და დასვენების შემდგომ პერიოდებში. მათი იმუნური სისტემა რამდენიმე კუთხით დაზიანებული იყო გამოცდების კვირის განმავლობაში, მაგალითად, ინტერფერონის დონე უფრო დაბალი იყო. ეს და სხვა დაკვირვება



1 IgE ანტისხეულები ალერგენის საწყისი მოქმედების შედეგად წარმოიქმნება და უკავშირდება პოხიერი უჯრედების რეცეპტორებს.

2 იგივე ალერგენის შემდგომი გამოვლენისას, პოხიერ უჯრედებთან დაკავშირებული IgE მოლეკულები სცნობენ და უკავშირდებიან ალერგენს.

3 მეზობელი IgE მოლეკულები ურთიერთდაკავშირებით გამოწვეული დეგრანულაცია გამოყოფს ჰისტამინს და სხვა ნივთიერებებს, რომლებიც ალერგიულ სიმპტომებს იწვევენ. გრანულა

▲ *სურათი 43.20* ***მასტოციტები, IgE, და ალერგიული პასუხი.*** *ფერადი SEM აჩვენებს დეგრანულირებულ მასტოციტებს, რომლებიც გამოყოფენ ჰისტამინისა და სხვა ანთებითი აგენტების გრანულებს.*

მიუთითებს, რომ ჯანმრთელობის ზოგადი მდგომარეობა და გუნება-განწყობა გავლენას ახდენს იმუნიტეტზე. არსებობს ნერვული და იმუნური სისტემების კავშირის ფიზიოლოგიური მტკიცებულებებიც: ნეიროტრანსმიტერების რეცეპტორები ლიმფოციტებზე იქნა აღმოჩენილი, და ნერვების ქსელი ღრმად იჭრება თიმუსში.



▲ *სურათი 43.21* ***რევმატოიდული ართრიტით დეფორმირებული ხელის რენტგენული სურათი.***

შეძენილი იმუნოდეფიციტის სინდრომი (AIDS). AIDS-ის ქართული თარგმანია შიდსი. შიდსიანი ადამიანების დაავადება ადვილად ხდება სხვადასხვა ინფექციით და კიბოთი. მაგალითად, *ნეუმოცისტის ცარინიი*-ით გამოწვეულმა ინფექციამ შეიძლება შიდსიან ადამიანებში ფილტვების მწვავე ანთება გამოიწვიოს, მაგრამ ჯანსაღი იმუნური სისტემის მქონე პირებში წარმატებულად ითრგუნება.

ამის მსგავსად, კაპოშის სარკომა იშვიათი კიბოა, რომელიც განსაკუთრებით ხშირად შიდსიანებში ვითარდება. ასეთი დაავადებები, ნევროლოგიურ დარღვევებთან და სხვა ფიზიოლოგიურ პათოლოგიებთან ერთად, სიკვდილის მიზეზი ხდება.

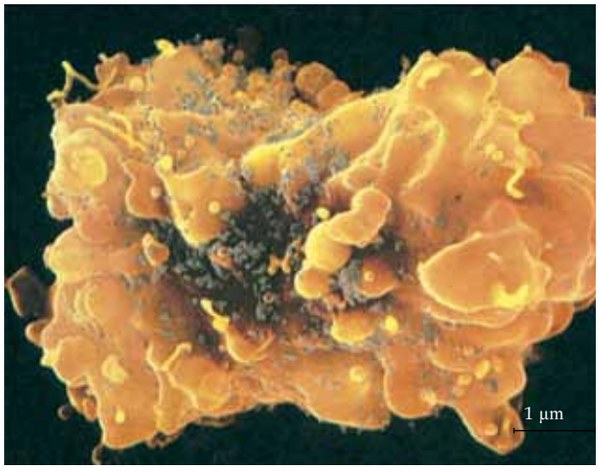
რამდენადაც შიდსის დროს T ჰელპერები იღუპება, ჰუმორული და უჯრედული პასუხი ზიანდება. T ჰელპერების დაკარგვა ადამიანის იმუნოდეფიციტის ვირუსის (HIV), რეტროვირუსის (სურ. 43.22) მოქმედების შედეგია.

HIV შედის უჯრედებში სამი ცილის გამოყენებით, რომლებიც იმუნურ პასუხში მონაწილეობენ. HIV-ის მთავარი რეცეპტორი T უჯრედებზე CD4 მოლეკულაა. ვირუსი სხვა ტიპის უჯრედებსაც აზიანებს, როგორიცაა მაკროფაგები და ტვინის უჯრედები, რომლებსაც CD4 მოლეკულები უფრო დაბალი დონით გამოხატული აქვს. HIV-ის შესვლას სჭირდება უჯრედის ზედაპირის ცილა – კორეცეპტორი, რომელსაც ფუზინს უწოდებენ და რომელიც HIV-ით დაზიანებული ყველა უჯრედის ზედაპირზე მოიპოვება. სხვა ტიპის კორეცეპტორი მხოლოდ მაკროფაგებსა და T ჰელპერებზეა გამოხატული.

ეს ორივე ტიპის კორეცეპტორი არაინფიცირებულ უჯრედებზე მოქმედებს როგორც ქემოკინების რეცეპტორები. ეს ცილები პირველად HIV-ის კორეცეპტორებად აღიარებული იყო მას შემდეგ, რაც ნახეს, რომ ქემოკინებს HIV-ის უჯრედში შეჭრისთვის ხელის შეშლა შეეძლო.

როდესაც ვირუსი უჯრედში შეიჭრება, HIV **რნმ** განიცდის რევერსიულ ტრანსკრიპციას და შედეგად მიღებული დნმ მასპინძელი უჯრედის გენომში ჩაშენდება. ამ ფორმით გენომს შეუძლია ვირუსის ახალი ნაწილაკების წარმოქმნა (იხ. სურ. 18.10). გამოდის, რომ ინფიცირებული უჯრედის ტრანსკრიპციისა და ტრანსლაციის მანქანები ჩათრეულია ვირუსის სასარგებლოდ. T უჯრედების სიკვდილი HIV ვირუსის საშუალებით ორი გზით უნდა ხდებოდეს. ვირუსის რეპროდუქციას ემორჩილება ინფიცირებული უჯრედი, რის შედეგათაც უჯრედი იღუპება. ინფიცირებული და ჯანსაღი უჯრედები განიცდიან ვირუსით გამოწვეულ აპოპტოზს.

ამ დროისთვის HIV ინფექცია ვეღარ იკურნება, თუმცა განსაზღვრულ წამლებს შეუძლია HIV-ის გამრავლების დათრგუნვა და შიდსის გავრცელების შეჩერება. აღნიშნული წამლები ძალიან ძვირია და ყველა ინფიცირებულ ადამიანს ხელი არ მიუწვდება მათზე. გარდა ამისა, გამრავლების ყოველ ჯერზე ვირუსში მიმდინარე მუტაციური ცვლილებები HIV-ის ახალ ფორმას წარმოქმნის, რომელიც მდგრადია წამლის მიმართ.



▲ *სურათი 43.22* ***HIV-ით ინფიცირებული T უჯრედები.*** *ამ ფერად SEM-ზე ნაჩვენებია ახლადწარმოქმნილი ვირუსის ნაწილაკები (რუხი), რომლებიც გამოიკვირტება T უჯრედის ზედაპირიდან.*

წამლების კომბინაციის გამოყენებამ შეიძლება შეამციროს წამლის მიმართ მდგრადობის წარმოქმნა, რადგან ერთი წამლის მიმართ მდგრადი ვირუსი სხვა წამლით განადგურდება. მაგრამ მრავალი წამლის მიმართ მდგრადი ფორმების წარმოქმნა ზოგ პაციენტში წამლის „კოქტეილის“ ეფექტურობას ამცირებს. HIV-ის ზედაპირული ანტიგენის ხშირი მუტაციური ცვლილება ასევე უშლის ხელს ეფექტური ვაქცინის წარმოებას.

HIV-ის გადატანა ინფიცირებული უჯრედების შემცველი სხეულის სითხის საშუალებით ხდება, როგორიცაა სპერმა ან სისხლი. დაუცველი სქესობრივი აქტი (პრეზერვატივის გარეშე) ჰომოსექსუალისტებს შორის, ასევე HIV-ის შემცველი ნემსები (ძირითადად, ინტრავენური ნარკოტიკების მომხმარებლებში) აშშ-ში ვირუსის გავრცელების უმთავრესი მიზეზია. თუმცა ჰეტეროსექსუალებშიც HIV-ის გავრცელება სწრაფად იზრდება პარტნიორებს შორის დაუცველი სქესობრივი აქტის შედეგად. აფრიკასა და აზიაში გადაცემა ძირითადად სწორედ ჰეტეროსექსუალური გზით ხდება.

2003 წლის დეკემბრის მოხსენებაში შიდსის გაერთიანებული ერების ერთობლივმა პროგრამამ აღრიცხა, რომ მსოფლიოში HIV/შიდსით ინფიცირებული 40 მილიონი ადამიანია.

გავრცელების სიჩქარის შესამცირებლად საუკეთესო მიდგომა ხალხის განათლებაა ინფიცირებული ნემსებისა და დაუცველი სქესობრივი აქტის გზით ვირუსის გადაცემის შესახებ. მართალია პრეზერვატივი HIV-ის (ან მსგავსი გზით გავრცელებადი ვირუსების, როგორიცაა ჰეპატიტი) გადაცემის რისკს სრულად ვერ აღმოფხვრის, ეს გზა მნიშვნელოვნად ამცირებს აღნიშნულ რისკს. ნებისმიერი ადამიანი, რომელსაც ნებისმიერი სახის – ვაგინალური, ორალური ან ანალური – სქესობრივი აქტი აქვს პოტენციურად ინფიცირებულ პაციენტთან, ვირუსით დაავადების რისკის ქვეშ იმყოფება.

კონცეპტუალური ტესტი 43.5

1. როგორ გავლენას მოახდენს მაკროფაგების დეფიციტი თანდაყოლილ და შეძენილ იმუნიტეტზე?
2. ბევრი ანტიალერგიული წამალი ბლოკირებას უკეთებს მასტოციტის პასუხს. ახსენით, როგორ მოახერხებს ეს წამლები ისეთი ალერგიის ეფექტურ მკურნალობას, როგორიცაა თივის ციება.
3. ბულბოსპინალური პარალიზის დროს, ანტისხეულები ნერვ-კუნთოვან შეერთებებში აცეტილქოლინის რეცეპტორებს უკავშირდება, მათ ბლოკირებას ახდენს და ამ გზით ხელს უშლის კუნთის შეკუმშვას. რომელს მიეკუთვნება აღნიშნული დაავადება, იმუნოდეფიციტს, აუტოიმუნურ დაავადებას თუ ალერგიას? ახსენით
4. ადამიანებს, ვისაც ქემოკინების გენეტიკური მუტაცის გამო არაფუნქციონირებადი რეცეპტორები აქვთ, HIV ვირუსის მიმართ იმუნიტეტი აქვთ. ახსენით ეს აღმოჩენა.

43-ე თავის შემოწმება

ძირითადი კონცეფციების შემოწმება

კონცეფცია 43.1

თანდაყოლილი იმუნიტეტი ინფექციებისგან დაცვას უზრუნველყოფს

- **გარეგანი დაცვა** ინტაქტური კანი და ლორწოვანი მემბრანა ქმნის ფიზიკურ ბარიერებს, რომლებიც ხელს უშლიან მიკროორგანიზმებისა და ვირუსების შეჭრას. ამ მემბრანებში წარმოქმნილი ლორწო, კანისა და კუჭის დაბალი pH და ლიზოციმით დაშლა იცავს ინფექციური პათოგენებისგან.
- **შიდა უჯრედული და ქიმიური დაცვა** ფაგოციტური უჯრედები ინელებენ მიკორბებს, რომლებიც აღწევენ გარეგან თანდაყოლილი იმუნიტეტის ბარიერებში და რთავენ ანთებით პასუხს. კომპლემენტარული ცილები, ინტერფერონები და სხვა ანტიმიკრობული ცილები ასევე მოქმედებენ შეჭრილი მიკრობების წინააღმდეგ. ადგილობრივი ანთების დროს, ჰისტამინი და დაზიანებული უჯრედიდან გამოყოფილი სხვა ნივთიერებები ხელს უწყობენ სისხლძარღვების ცვლილებას, რაც სითხეს, უფრო მეტ ფაგოციტსა და ანტიმიკორბულ ცილას ქსოვილში შესვლის საშუალებას აძლევს. ბუნებრივი კილერები (NK) ახერხებენ ვირუსით ინფიცირებული ან სიმსივნური უჯრედების აპოპტოზის გზით განადგურებასაც.
- **უხერხემლოთა იმუნური სისტემა** მწერები თავს ხერხემლიანების თანდაყოლილი იმუნიტეტის მსგავსი მექანიზმებით იცავენ.

კონცეფცია 43.2

შეძენილ იმუნიტეტში, ლიმფოციტები უზრუნველყოფენ ინფექციებისგან სპეციფიკურ დაცვას

- **ლიმფოციტის მიერ ანტიგენის შეცნობა** ლიმფოციტების რეცეპტორები ანტიგენის მცირე ნაწილს – ეპიტოპს უკავშირდება. B უჯრედები ცნობენ ინტაქტურ ანტიგენს. T უჯრედები ცნობენ ანტიგენების მცირე ფრაგმენტებს (პეპტიდურ ანტიგენებს), რომლებიც დაკავშირებულია უჯრედის ზედაპირულ ცილასთან — ჰისტოშეთავსების მთავარ კომპლექსთან (MHC). პირველი კლასის MHC მოლეკულები მოთავსებულია ყველა ბირთვიან უჯრედზე და ცილოვან ანტიგენებს წარუდგენენ ციტოტოქსიკურ T უჯრედებს. მეორე კლასის MHC მოლეკულები ძირითადად დენდრიტულ უჯრედებზე, მაკროფაგებსა და B უჯრედებზე (ანტიგენის წარმდგენი უჯრედეები) გვხვდება და ცილოვან ანტიგენებს T უჯრედებს წარუდგენენ.
- **ლიმფოციტების განვითარება** B ლიმფოციტები ღეროვანი უჯრედებიდან ძვლის ტვინში, ხოლო T ლიმფოციტები თიმუსში წარმოიქმნება. განვითარების ადრეულ ეტაპებზე, გენის მუდმივი შემთხვევითი გადაწყობა ქმნის ფუნქციურ გენებს, რომლებიც B ან T ლიმფოციტების ანტიგენის რეცეპტორების ჯაჭვებს აკოდირებს. ერთი ლიმფოციტის მიერ წარმოქმნილი ყველა ანტიგენის რეცეპტორი ერთი ანტიგენისთვის არის სპეციფიკური. საკუთარის წინააღმდეგ მიმართული ლიმფოციტები, რომელთა რეცეპტორებიც სხეულის ნორმალურ კომპონენტებს უკავშირდება ნადგურდება ან ინაქტივაციას განიცდის. პირველად იმუნურ პასუხში, ანტიგენის დაკავშირება მომწოფებულ ლიმფოციტთან იწვევს ლიმფოციტის გაყოფასა და დიფერენცირებას (კლონური გადარჩევა), წარმოიქმნება ხანმოკლე სიცოცხლის მქონე გააქტივებული ეფექტორული უჯრედები და ხანგრძლივად სიცოცხლისუნარიანი მეხსიერების უჯრედების კლონი. ეს მეხსიერების უჯრედები პასუხისმგებელნი არიან უფრო ეფექტური მეორადი პასუხის განხორციელებაზე.

კონცეფცია 43.3

ჰუმორული და უჯრედული იმუნიტეტი იცავს სხვადასხვა ტიპის საფრთხისგან

- **T ჰელპერები: პასუხი თითქმის ყველა ანტიგენზე** T ჰელპერები წარმოქმნიან CD4, ზედაპირულ ცილას, რომელიც ანტიგენის მაპრეზენტირებელ უჯრედზე აძლიერებენ მათ დაკავშირებას II კლასის MHC მოლეკულებისა და ანტიგენის კოპლექსთან. გააქტივებული T ჰელპერი გამოყოფს რამდენიმე განსხვავებულ ციტოკინს, რომელიც სხვა ლიმფოციტების სტიმულაციას იწვევს.
- **ციტოტოქსიკური T უჯრედები: პასუხი ინფიცირებულ და სიმსივნურ უჯრედებზე** ციტოტოქსიკური T უჯრედები წარმოქმნიან CD8, ზედაპირულ ცილას, რომელიც აძლიერებს მათ დაკავშირებას I კლასის MHC მოლეკულების ანტიგენურ კომპლექსთან ინფიცირებულ, სიმსივნურ და გადანერგილ ქსოვილებზე. აქტივირებული ციტოტოქსიკური T უჯრედები გამოყოფენ ცილებს, რომლებიც მათი სამიზნე უჯრედების განადგურებას იწვევენ.
- **B უჯრედები: პასუხი უჯრედგარე პათოგენზე** უჯრე-

დების კლონური გადარჩევა წარმოქმნის ანტისხეულების გამომყოფ პლაზმურ უჯრედებს, რომელიც ჰუმორული იმუნიტეტის ეფექტორული უჯრედებია. ანტისხეულების ხუთ მთავარ კლასს გამოყოფენ, რომლებიც განსხვავდებიან გავრცელებისა და ფუნქციის მიხედვით. ანისხეულების პათოგენის ზედაპირზე არსებულ ანტიგენთან დაკავშირება იწვევს მიკრობის განადგურებას ფაგოციტოზის გზით და კომპლიმეტის საშუალებით წარმართული ლიზისით.

- **აქტიური და პასიური იმუნიზაცია** აქტიური იმუნიტეტი ვითარდება ბუნებრივად ინფექციების საპასუხოდ. ის ასევე ვითარდება ხელოვნურადაც, იმუნიზაციის (ვაქცინაციის) გზით. იმუნიზაციაში მიკრობის არაპათოგენური ფორმა ან მისი ნაწილი ამჟღავნებს იმუნურ პასუხს და ავითარებს იმუნოლოგიურ მეხსიერებას აღნიშნული მიკრობის მიმართ. პასიური იმუნიტეტი, რომელიც უზრუნველყოფს მყისიერ, ხანმოკლე დაცვას, ყალიბდება ბუნებრივი გზით, როდესაც IgG კვეთს პლაცენტას და გადადის დედიდან შვილში, ან როდესაც IgA დედიდან შვილს ძუძუთი კვებისას გადაეცემა. ის შეიძლება იმუნიტეტის არმქონე ადამიანში ანტისხეულების ინექციით ხელოვნურადაც ჩამოყალიბდეს.

კონცეფცია 43.4

იმუნური სისტემის უნარი, განასხვავოს საკუთარი უცხოსგან, ზღუდავს ქსოვილის გადანერგვას

- **სისხლის ჯგუფები და გადასხმა** სისხლის წითელ უჯრედებზე არსებული ანტიგენები განსაზღვრავენ ადამიანს A, B, AB თუ O სისხლის ჯგუფი აქვს. გამომდინარე იქედან, რომ სისხლის უცხო ანტიგენების მიმართ ანტისხეული სისხლში იმთავითვე არსებობს, შეუთავსებელი სისხლის გადასხმის შემთხვევაში, გადასხმული უჯრედების დაშლა იწყება. რეზუს ფაქტორი არის სისხლის წითელი უჯრედების სხვა ანტიგენი და ქმნის სირთულეებს, როდესაც რეზუსუარყოფითიანი დედა რეზუსდადებითიან ნაყოფს ატარებს.

- **ქსოვილისა და ორგანოს გადანერგვა** MHC მოლეკულები პასუხისმგებელნი არიან გადანერგილი ტრანსპლანტატის განდევნის რეაქციის სტიმულაციაზე. წარმატებული ტრანსპლანტაციის შანსები იზრდება, როდესაც დონორისა და რეციპიენტის MHC ქსოვილის ტიპები კარგად შეესაბამება ერთმანეთს და როდესაც რეციპიენტს იმუნოსუპრესორული წამლები მიეცემა. ძვლის ტვინის ტრანსპლანტში არსებულმა ლიმფოციტებმა შეიძლება გამოიწვიოს მასპინძლის საწინააღმდეგო რეაქცია.

კონცეფცია 43.5

გადაჭარბებულ, საკუთარისკენ მიმართულ ან შემცირებულ იმუნურ პასუხს, დაავადების გამოწვევა შეუძლია

- **ალერგიები** ლოკალიზებულ ალერგიებში, როგორიცაა თივის ციება, IgE ანტისხეულები, რომლებიც ალერგენთან პირველადი შეხებისას წარმოიქმნება, უკავშირდება მასტოციტებს. როდესაც შემდგომში იგივე ალერგენი შეიჭრება ორგანიზმში, ის უკავშირდება მასტოციტთან ასოცირებულ IgE მოლეკულას და უჯრედის მიერ ჰისტამინისა და სხვა მედიატორების გამოყოფას განაპირობებს, რომლებიც სისხლძარღვების ცვლილებებსა და დამახასიათებელ სიმპტომებს იწვევენ.

- **აუტოიმუნური დაავადებები** იმუნური სისტემის მიერ საკუთრის მიმართ მდგრადობის დაკარგვამ შეიძლება აუტოიმუნური დაავადებები გამოიწვიოს, როგორიც არის გაფანტული სკლეროზი, რევმატოიდული ართრიტი და ინსულინდამოკიდებული დიაბეტი.

- **იმუნოდეფიციტური დაავადებები** თანდაყოლილი (პირველადი) იმუნოდეფიციტი მემკვიდრული დეფექტის შედეგია, რომელიც თანდაყოლილი ჰუმორული და უჯრედული იმუნიტეტის ნორმალურ ფუნქციონირებას არღვევს. შიდსი არის შეძენილი (მეორადი) იმუნოდეფიციტი, რომელსაც ადამიანის იმუნოდეფიციტის ვირუსი (HIV) იწვევს. HIV ინფექციას T ჰელპერების დაზიანება მოყვება, რაც პაციენტს, ჰუმორული და უჯრედული იმუნიტეტის დეფიციტის გამო მიდრეკილს ხდის დაავადებების მიმართ.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშეფასება

1. ჩამოთვლილთაგან, რომელი არ არის თანდაყოლილი, არასპეციფიკური დაცვის სიტემის ნაწილი?
   ა. ბუნებრივი კილერები (NK);
   ბ. ანთება;
   გ. ნეიტროფილებით განხორციელებული ფაგოციტოზი;
   დ. მაკროფაგებით განხორციელებული ფაგოციტოზი;
   ე. ანტისხეულები;

2. ჩამოთვლილთაგან, რომელი არის ადგილობრივი ანთების ადრეული სტადიის დამახასიათებელი?
   ა. არტერიოლების შევიწროვება;
   ბ. ციება;
   გ. ციტოტოქსიკური T უჯრედებით თავდასხმა;
   დ. ჰისტამინის გამოყოფა;
   ე. ანტისხეულითა და კომპლიმენტით მიკრობის დაშლა;

3. ჩამოთვლილთაგან, რომელი არ არის მწერის ინფექციისგან დაცვითი სისტემის კომპონენტი?
   ა. ფენოლოქსიდაზას აქტივაცია, რომელიც პარაზიტის ირგვლივ დიდი მარაგების წარმოქმნას იწვევს.

ბ. ბუნებრივი კილერების აქტივაცია;
გ. ჰემოციტებით ფაგოციტოზი;
დ. ანტიმიკრობული ცილების წარმოქმნა;
ე. დამცველობითი გარე ჩონჩხი;

4. ანტისხეულის რომელ ნაწილს უკავშირდება ეპიტოპი?
ა. ანტისხეულის დაკავშირების საიტს;
ბ. მძიმე ჯაჭვის მხოლოდ კონსტანტურ უბნებს;
გ. მსუბუქი და მძიმე ჯაჭვების ვარიაბელურ უბნებს;
დ. მხოლოდ მსუბუქი ჯაჭვების კონსტანტურ უბნებს;
ე. ანტისხეულის კუდს;

5. ჩამოთვლილთაგან, რომელი არ არის სიმართლე T ჰელპერებისთვის?
ა. ისინი მოქმედებენ ჰუმორულ და უჯრედულ პასუხებში.
ბ. ისინი სცნობენ II კლასის MHC მოლეკულების მიერ წარდგენილ პოლისაქარიდულ ფრაგმენტებს;
გ. მათ აქვთ ზედაპირის CD4 მოლეკულა;
დ. ისინი HIV ვირუსის სამიზნეს წარმოადგენენ;
ე. აქტივაციისას ციტოკინებს გამოყოფენ;

6. ჩამოთვლილი მოლეკულებიდან, რომელი არის წყაროსთან შეცდომით დაწყვილებული?
ა. ლიზოციმი-ცრემლი;
ბ. ინტერფერონი-ვირუსით-ინფიცირებული უჯრედები;
გ. ანტისხეულები- B უჯრედები;
დ. ქემოკინები-ციტოტოქსიკური T უჯრედები;
ე. ციტოკინები – ჰელპერი T უჯრედები;

7. ჩამოთვლილთაგან, რომელი აღწერს ყველაზე უკეთ გზას, რომლითაც B და ციტოტოქსიკური T უჯრედები პასუხობენ შემოჭრილ აგენტებს?
ა. B უჯრედები ახორციელებენ აქტიურ იმუნიტეტს, ციტოტოქსიკური T უჯრედები პასიურ იმუნიტეტს;
ბ. B უჯრედები უშუალოდ კლავენ ვირუსებს. ციტოტოქსიკური T უჯრედები კლავენ ვირუსით ინფიცირებულ უჯრედებს.
გ. B უჯრედები ახორციელებენ უჯრედულ იმუნიტეტს, ციტოტოქსიკური T უჯრედები კი ჰუმორულ იმუნიტეტს;
დ. B უჯრედები პასუხობენ პირველად შემოჭრილ აგენტს, ციტოტოქსიკური T უჯრედები მომდევნო ჯერებზე აქტივდებიან;

8. ჩამოთვლილთაგან, რომელი განაპირობებს აქტიურ იმუნიტეტს?
ა. დედისეული ანტისხეულების გადასვლა განვითარებად ჩანასახში;
ბ. ანთებითი პასუხი ქინძისთავის შესობაზე;
გ. ცოფისადმი იმუნიტეტის მქონე ადამიანებიდან მიღებული შრატის შეყვანა;
დ. ჩუტყვავილას ვაქცინის შეყვანა;
ე. დედისეული ანტისხეულების გადასვლა ახალდაბადებულ ბავშვში.

9. რეზუსუარყოფითიანი დედის რეზუსდადებითიანი ბავშვის დაბადების შემდგომ დედას უკეთებენ რეზუს ფაქტორის მიმართ სპეციფიკურ ანტისხეულებს. ამ მიდგომის მიზანი არის:
ა. დედის დაცვა ბავშვის სისხლის წითელი უჯრედებისდედის ორგანიზმში რეზუს ფაქტორის მიმართ მეხსიერების B უჯრედების წარმოქმნისთვის ხელის შეშლა;
ბ. მომავალი რეზუსდადებითი ბავშვების დაცვა;
გ. რეზუს ანტიგენის მიმართ იმუნური პასუხის გამოწვევა;
დ. ბ და გ ორივე სწორია;

10. HIV სამიზნეები მოიცავს ქვემოთ ჩამოთვლილთაგან ყველას გარდა;
ა. მაკროფაგებისა;
ბ. ციტოტოქსიკური T უჯრედებისა;
გ. ჰელპერი T უჯრედებისა;
დ. CD4 და ფუზინის შემცველი უჯრედებისა;
ე. ტვინის უჯრედებისა;

ევოლუციური კავშირი

უხერხემლოთა წარმატების ერთი მიზეზი, რომლებიც დედამიწაზე მობინადრე სახეობების 90%-ს შეადგენენ, არის მათი ეფექტური დაცვა მიკრობების წინააღმდეგ. აღწერეთ ერთი მექანიზმი, რომლითაც უხერხემლოები თავდამსხმელებს უმკლავდებიან და განიხილეთ, როგორ შეესაბამება ეს მექანიზმი ხეხემლიანებში არსებული იმუნური სისტემის ევოლუციურ ადაპტაციას.

მეცნიერული კვლევა

ინტერფერონ γ-ს ერთი ეფექტი არის I კლასის MHC მოლეკულების რაოდენობის გაზრდა უჯრედის ზედაპირზე. წარმოვიდგინოთ, რომ თქვენ გსურთ მისი ეფექტურობის გამოკვლევა ვირუსული ინფექციებისა და სიმსივნეების სამკურნალოდ. ინტერფერონ-γ-ს რა ეფექტებს იწინასწარმეტყველებდით ლაბორატორული ცხოველების იმუნურ პასუხზე ა. ვირუსით ინფიცირებულ და ბ. სიმსივნური უჯრედებისთვის.

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

ინექცირებადი ინაქტივირებული (მოკლული) ვაქცინა და ორალურად მისაღები დასუსტებული (ცოცხალი) ვაქცინა პოლიოვირუსის საწინააღმდეგოდ იმუნიზაციისთვის გამოიყენება, რომელმა შეიძლება გამოიწვიოს თავისა და ზურგის

ტვინში ნერვული უჯრედების დაზიანების გზით პარალიზი? ორალური ვაქცინა აღარ არის რეკომენდებული დასავლეთის ქვეყნებში, სადაც პოლიომიელიტი აღმოფხვრილია, რამდენადაც ამ ვაქცინაში ცოცხალმა ვირუსმა შეიძლება მუტაცია განიცადოს უფრო ვირულენტურ ფორმად და ხელახლა გავრცელდეს მოსახლეობაში. მაგრამ ორალური ვაქცინის გამოყენება გრძელდება იმ ქვეყნებში, სადაც პოლიომიელიტი არსებობს, რადგანაც მისი შეყვანა უფრო ადვილი (ნემსი არ არის საჭირო) და მაღალეფექტურია. უფრო მეტიც, დასუსტებული ვირუსი შეიძლება გავრცელდეს (და იმუნიზაცია გამოიწვიოს) არავაქცინირებულ ადამიანებზე. ალბათ ხვდებით რომ მუტაციის რისკი (დაახლოებით 1 12 მილიონში) მისაღებია თუკი ორალური ვაქცინაციის სარგებელს შევადარებთ. როგორ ფიქრობთ, რა გადაწყვეტილება უნდა იქნას მიღებული აღნიშნულ საკითხთან დაკავშირებით?

44 ოსმორეგულაცია და გამოყოფა



▲ *სურათი 44.1* ***ფრინველები, სალვინის ალბატროსები (Diomeda cauta salvini), ზღვის წყალს უარყოფითი ეფექტის გარეშე სვამენ.***

ძირითადი კონცეფციები

44.1 **ოსმორეგულაციით წყლისა და მასში გახსნილი ნივთიერებების შევთვისებისა და გამოყოფის დაბალანსება ხორციელდება.**

44.2 **ცხოველის აზოტოვანი ნარჩენები მათ ფილოგენეზსა და საარსებო გარემოს ასახავს.**

44.3 **სხვადასხვა გამომყოფი სისტემები მილაკოვანი სტრუქტურის ვარიაციებია.**

44.4 **ნეფრონი და მასთან დაკავშირებული სისხლძარღვები ძუძუმწოვართა თირკმლის ერთეულს წარმოადგენს.**

44.5 **ძუძუმწოვართა თირკმლის უნარი, ორგანიზმში წყალი შეაკავოს, ხმელეთზე მობინადრე ცხოველების ერთერთი მთავარი ადაპტაციაა.**

44.6 **სხვადასხვა საარსებო გარემოში ხერხემლიანთა თირკმლის განსხვავებული ადაპტაციები განვითარდა.**

შესავალი

წონასწორობა

ცხოველის ფიზიოლოგიური სისტემები, დაწყებული უჯრედებიდან და ქსოვილებიდან, დამთავრებული ორგანოებითა და ორგანოთა სისტემებით, თხევად გარემოში ფუნქციონირებენ. ასეთი სისტემების ფუნქციონირებისთვის, გარემო, კერძოდ კი წყლისა და მასში გახსნილი ნივთიერებების კონცენტრაციები, ვიწრო ფარგლებში უნდა იქნეს შენარჩუნებული. ხშირად, ამის გამო, ცხოველებს გარეგანი გარემოსთან გამკლავება ესაჭიროება. მაგალითად, მტკნარი წყლის ცხოველები, რომელთა საარსებო გარემო სხეულის სითხეების განზავების საფრთხეს ქმნის, ისეთ ადაპტაციებს ავლენენ, რომელიც წყლის შეთვისებას ამცირებს, ხსნარებს ინარჩუნებს და გარემოში არსებულ მარილებს ითვისებს. მეორე უკიდურესობაში, უდაბნოსა და ზღვის ცხოველების შემთხვევაში, არსებობს გამოშრობის და წყლის სწრაფად დაკარგვის საფრთხე (სურათი 44.1). ასეთ გარემოში წარმატება წყლის შენარჩუნებასა და ზედმეტი მარილების გამოყოფაზეა დამოკიდებული.

იმავდროულად, მეტაბოლიზმი მოითხოვს მავნე პროდუქტებისგან ორგანიზმის გათავსუფლებას. ცილებისა და ნუკლეინის მჟავების დაშლა განსაკუთრებულად პრობლემურია, რამდენადაც ამ დროს წარმოქმნილი პირველადი მეტაბოლური ნარჩენები შეიძლება ძლიერ ტოქსიკური იყოს. მაგალითად, ტოქსიკურია ამონიუმი. კვლევები, რომელიც ეძღვნება იმას, როგორ უმკლადებიან ცხოველები აღნიშნულ ფიზიოლოგიურ გამოწვევებს, ჰომეოსტაზის ყველაზე ცნობილ მაგალითებს გვაძლევენ. აღნიშნულ თავში ფოკუსი კეთდება ორ მთავარ ჰომეოსტაზურ პროცესზე: **ოსმორეგულაციაზე**, რომელიც გულისხმობს, როგორ ახერხებენ ცხოველები ხსნარის კონცენტრაციის შენარჩუნებას, წყლის შეთვისებისა და დაკარგვის ბალანსის დაცვას, და **გამოყოფაზე**, რაც იმას გულისხმობს, როგორ ახერხებენ ცხოველები აზოტის შემცველი მეტაბოლიზმის მავნე პროდუქტებისგან გათავისუფლებას.

კონცეფცია 44.1

ოსმორეგულაციით წყლისა და მასში გახსნილი ნივთიერებების შეთვისებისა და გამოყოფის დაბალანსება ხორციელდება

ოსმორეგულაციით წყლისა და მასში გახსნილი ნივთიერებების შეთვისებისა და გამოყოფის დაბალანსება ხორციელდება თერმორეგულაციის მსგავსად, რომელიც სითბოს წარმოქმნისა და დაკარგვის დაბალანსებას გულისხმობს (იხილეთ თავი 40), ცხოველს აქვს უნარი არეგულიროს მისი სხეულის ქიმიური შემადგენლობა და მოაწესრიგოს წყლისა და გახსნილი ნივთიერებების შეთვისება და გაცემა. ოსმორეგულაცია ეფუძნება ხსნარების კონტროლირებულ მოძრაობას შინაგან სითხეებსა და გარეგან გარემოს შორის. ეს პროცესი წყლის

მოძრაობასაც არეგულირებს, რომელიც ხსნარებში ოსმოსით გადაადგილდება. ცხოველს ასევე სჭირდება მეტაბოლიზმის მავნე პროდუქტებიდან გათავისუფლება, მანამ, სანამ ისინი დამაზიანებელ დონეს მიაღწევენ.

ოსმოსი

ყველა ცხოველი, მათი ფილოგენეზის, საბინადრო გარემოს ან მავნე გამოყოფილი პროდუქტების ტიპის მიუხედავად, ოსმორეგულაციის პრობლემას აწყდება: დროთა განმავლობაში, წყლის შეთვისებისა და კარგვის ბალანსი უნდა მოწესრიგდეს. თუ ადგილი აქვს წყლის გახანგრძლივებულ შეთვისებას, უჯრედის კედლის არარსებობის გამო, ცხოველური უჯრედები იბერება და სკდება, ხოლო წყლის მნიშვნელოვანი რაოდენობით დაკარგვის შემთხვევაში კი იჭმუხნება და კვდება.

წყალი უჯრედებში ოსმოსის საშუალებით შედის და გამოდის. გაიხსენეთ მე-7 თავი, რომ ოსმოსი არის დიფუზიის განსაკუთრებული სახე, რომელიც წყლის ნახევრადგანვლად მემბრანაში გადაადგილებას წარმოადგენს. ის ვლინდება, როდესაც ოსმოსური წნევით ან **ოსმოლარობით** (ხსნარის მთლიანი კონცენტრაცია, რომელიც მოლარობით ან ხსნარის ერთ ლიტრზე გახსნილი ნივთიერების მოლებით არის გამოხატული; იხილეთ მე-3 თავი) ორი განსხვავებული ხსნარი ნახევრადგანვლადი მემბრანითაა გაყოფილი.

ამ თავში ოსმოლარობის გასაზომად გამოყენებულია ერთეული მილიოსმოლი ერთ ლიტრზე მოსმ/ლ . 1 მოსმ/ლ ტოლია ხსნარის 10-3 კონცენტრაციის. ადამიანის სისხლის ოსმოლარულობა დაახლოებით 300 მოსმ/ლ-ა, ზღვის წყლის ოსმოლარობა კი დაახლოებით 1000 მოსმ/ლ. ორ ხსნარს, რომლებიც შერჩევითად განვლადი მემბრანითაა გამოყოფილი და ერთნაირი ოსმოლარობა აქვს, იზოოსმოსურ ხსნარებს უწოდებენ. იზოოსმოსურ ხსნარებს შორის არ ხდება წყლის ჯაჭვური მოძრაობა. თუმცა, წყლის მოლეკულები მუდმივად კვეთენ მემბრანას, ეს გადაკვეთა ორივე მიმართულებით ერთნაირი სიჩქარით ხდება. როდესაც ორი ხსნარი ოსმოლარობით განსხვავდება, მას, რომელსაც გახსნილი ნივთიერების მაღალი კონცენტრაცია აქვს, *ჰიპეროსმოსურს* უწოდებენ, უფრო განზავებულს კი — ჰიპოოსმოსურს. წყალი ოსმოსის გზით ჰიპოოსმოსური ხსნარებიდან ჰიპეროსმოსურისკენ გადადის დიფუზიის გზით.

ოსმოსის გზით შინაგანი გარემოს შენარჩუნების სირთულე

წყლის შეთვისებასა და დაკარგვას შორის ბალანსის შესანარჩუნებლად ორი მთავარი მარეგულირებელი მექანიზმი არსებობს. ერთი მხოლოდ ზღვის ცხოველებისთვის არის დამახასიათებელი და წარმოადგენს იმას, რომ ისინი გარემოსთან იზოოსმოსური არიან. ის ცხოველები, რომლებიც ოსმოლარობას აქტიური მექანიზმებით არ აწესრიგებენ, **ოსმოკონფორმერების** სახელით არიან ცნობილნი. ოსმოკონფორმერებების ოსმოლარობა ისეთივეა, როგორიც მათი საარსებო გარემოსი, ამიტომ არ არსებობს წყლის შეთვისებისა თუ კარგვის ტენდენცია. ოსმოკონფორმერები ხშირად ისეთ წყლებში ბინადრობენ, რომლებსაც ძალიან სტაბილური შემადგენლობა აქვთ და აქედან გამომდინარე, მდგრადი შინაგანი ოსმოლარობით ხასიათდებიან. ამისგან განსხვავებით, **ოსმორეგულატორები** ის ცხოველები არიან, რომელთა სხეულის სითხეები გარემოს იზოოსმოსური არ არის. ისინი შინაგან ოსმოლარობას აკონტროლებენ. ოსმორეგულატორები წყალს გარეთ გამოყოფენ, თუკი მათ ჰიპოოსმოსურ გარემოში უწევთ ყოფნა ან პირიქით, შეითვისებენ, როდესაც ჰიპეროსმოსურ გარემოში ხვდებიან. ოსმორეგულაცია ცხოველებს აძლევს საშუალებას, ისეთ გარემოში იარსებონ, სადაც ოსმოკონფორმერები არ არიან, ამის მაგალითია მტკნარი წყლისა და ხმელეთის ცხოველები. ოსმორეგულაცია ასევე ზღვის ბევრ ცხოველს საშუალებას აძლევს, შეინარჩუნოს ზღვის წყლისგან განსხვავებული შინაგანი ოსმოლარობა.

როდესაც ცხოველები გარემოსა და სხეულს შორის განსხვავებულ ოსმოლარობას ინარჩუნებენ, ოსმორეგულაცია ენერგიის ხარჯვასთან არის დაკავშირებული. რამდენადაც დიფუზია სისტემაში კონცენტრაციის გათანაბრებისკენ არის მიმართული, ოსმორეგულაციას, ოსმოსური გრადიენტის შესანარჩუნებლად ენერგიის ხარჯვა უწევს. ეს კი წყალს აძლევს საშუალებას, იმოძრაოს როგორც შიგნით, ისე გარეთ. ცხოველები ამას აქტიური ტრანსპორტის გამოყენებით აკეთებენ.

ენერგიის დანახარჯი იმაზეა დამოკიდებული, რამდენად განსხვავდება სხეულის ოსმოლარობა გარემოსგან, რამდენად ადვილად ახერხებს წყალი და მასში გახსნილი ნაერთები ცხოველის ზედაპირის გავლით მოძრაობას და რამდენი მუშაობაა საჭირო მემბრანის გავლით ხსნარების გადასატანად. სხეულის სითხეებს (240-450 მოსმ/ლ), მტკნარ წყალს (0.5-15 მოსმ/ლ) და ზღვის წყალს (დაახლოებით 1,000 მოსმ/ლ) შორის კონცენტრაციული სხვაობის გამო ძვლოვანი თევზების ოსმორეგულაცია მოსვენების მეტაბოლური პროცესების დაახლოებით 5% მოითხოვს. კიბოსნაირის (რომელიც ჩრილოეთ ამერიკაში მდებარე იუტას დიდ მარილიან ტბასა და სხვა მარილიან ტბებში ბინადრობს), შინაგანი და გარეგანი ოსმოლარობის გრადიენტი ძალიან დიდია და შესაბამისად ოსმორეგულაციის ხარჯიც ძალიან მაღალია. კერძოდ იგი მოსვენების მეტაბოლიზმის 30% შეადგენს. ამისგან განსხვავებით, ზღვის ოსმოკონფორმერები, რომლებიც ზღვის წყლის იზოოსმოსურები არიან, ოსმორეგულაციაზე მცირე ენერგიას ხარჯავენ.

ცხოველთა უმეტესობა (მიუხედავად იმისა, ოსმოკონფორმერები, თუ ოსმორეგულატორები არიან) რომლებიც ვერ უძლებენ გარემოს ოსმოლარობის მნიშვნელოვან შეცვლას, **სტენოჰალინებად** (ბერძნულიდან სტენოს -ვიწრო, ჰალინე — მარილი) იწოდება, ხოლო **ეურიჰალინური** (ბერძნულიდან ეუროს — ფართო) ცხოველები (რომლებიც როგორც ოსმოკონფორმერებს, ისე ოსმორეგულატორებს მოიცავენ), გარეგანი ოსმოლარულობის დიდი ფლუქტუაციის ამტანები არიან. ოსმორეგულატორი ეურიჰალინების მაგალითია ორაგულის სხვადასხვა სახეობა. უფრო უკეთესი მაგალითია თევზი, რომელსაც ტილაპიას უწოდებენ (ფართოდ გავრცელებულია აფრიკაში; მათ ამრავლებენ თევზების ფერმაებში და იყენებენ საჭმელად). ამ თევზს მარილის ნებისმიერ კონცენტრაციასთან შეგუება შეუძლია, დაწყებული მტკნარი წყლიდან დამ-



▲ *სურათი 44.2* ***დიდპირა ტილაპია (Tilapia mossambica) უკიდურესად ევრიჰალინური (სხვადასხვა მარილიანობის ამტანი) ოსმორეგულატორია.***

თავრებული ჰიპეროსმური ხსნარით რომლის ოსმოლარობა ორჯერ უფრო მეტია, ვიდრე ზღვის წყლის **(სურათი 44.2)**. ქვემოთ, ჩვენ დაწვრილებით მიმოვიხილავთ ოსმორეგულაციის გამაუმჯობესებელ რამდენიმე ადაპტაციას, რომელიც ზღვის, მტკნარი წყლისა და ხმელეთის ცხოველებში განვითარდა.

ზღვის ცხოველები

ცხოველები თავდაპირველად ზღვაში განვითარდნენ და ნებისმიერ სხვა საარსებო გარემოსთან შედარებით იქ ცხოველთა ყველაზე მეტი ჯგუფია აღმოჩენილი. ზღვის უხერხემლოთა უმეტესობა ოსმოკონფორმერია. მათი მთლიანი ოსმოლარობა (ყველა გახსნილი ნივთიერების კონცენტრაციის ჯამი) ზღვის წყლის მსგავსია, მაგრამ ისინი ზღვის წყლისგან მნიშვნელოვნად განსხვავდებიან განსაზღვრული გახსნილი ნივთიერებების კონცენტრაციით. ასე რომ, ის ცხოველიც კი, რომელიც ოსმოლარობით გარემოს იდენტურია, არეგულირებს მისი შინაგანი ხსნარების შემადგენლობას.

ზღვის ხერხემლიანები და ზოგი ზღვის უხერხემლო ოსმორეგულატორებს მიეკუთვნება. ამ ცხოველთა უმეტესობისთვის, ოკეანე ძლიერად მადეჰიდრირებელი გარემოა, რამდენადაც ის გაცილებით უფრო მარილიანია ვიდრე შინაგანი სითხეები და წყალიც ოსმოსის გზით მათი სხეულიდან გარეთ გამოდის. ბევრი ძვლოვანი თევზი, როგორიც არის ვირთევზა (ქორჭილასნაირი თევზების წარმომადგენელი), ჰიპოოსმოსურია ზღვის წყალთან შედარებით და ამის გამო, მუდმივად კარგავს წყალს ოსმოსის გზით და იღებს მარილებს დიფუზიისა და კვების გზით **(სურათი 44.3 ა)**. თევზები წყლის კარგვას ზღვის წყლის დიდი რაოდენობით შეთვისებით ინაზღაურებენ. მათი ლაყუჩები და კანი ნატრიუმის ქლორიდს გამოყოფენ. ზღვის თევზების თირკმელები ზედმეტ კალციუმს, მაგნიუმსა და სულფატებს წყლის ძალიან მცირე რაოდენობასთან ერთად, გარეთ გამოყოფენ.

ზღვის ზვიგენებისა და ხრტილოვანი თევზების (იხ. თავი 34) უმეტესობა განსხვავებულ ოსმორეგულაციურ "სტრატეგიას" იყენებენ. ძვლოვანი თევზების მსგავსად, მათი შინაგანი მარილის კონცენტრაცია გაცილებით უფრო ნაკლებია, ვიდრე ზღვის წყლისა. ამის გამო, მარილი ცდილობს წყლიდან სხეულში გადასვლას, განსაკუთრებით ლაყუჩების გავლით. ზვიგენების თირკმლები ამ მარილების ნაწილს გარეთ გამოყოფს, ნარჩენი კი ან ფეკალური მასით გამოიყოფა, ან სფეციფიკური ორგანოს საშუალებით, რომელსაც რექტალურ ჯირკვალს უწოდებენ. ძვლოვანი თევზებისგან განსხვავებით, მარილის შედარებით დაბალი კონცენტრაციის მიუხედავად, ზღვის ზვიგენები დიდი რაოდენობით წყალს არ კარგავენ. ამის ახსნა არის ის, რომ ზვიგენები ინარჩუნებენ შარდში აზოტოვანი ნაერთების (ბევრი ცხოველის ცილებისა და ნუკლეინის მჟავების მეტაბოლიზმის პროდუქტები, იხ. თავი 44.8) მაღალ კონცენტრაციას. გახსნილი ორგანული ნივთიერება ტრიმეთილამინოქსიდი (TMAO) ცილებს შარდოვანათი დაწყლისა და მარილების იონების შეთვისება საკვებითა და ზღვის წყლით.

ლაყუჩებისა და სხეულის ზედაპირის სხვა ნაწილებიდან წყლის გამოყოფა ოსმოსის გზით.

მარილთა იონების გამოყოფა ლაყუჩების საშუალებით.

თირკმლებიდან, შარდის პატარა მოცულობაში მარილების იონებისა და წყლის მცირე რაოდენობის გამოყოფა.

ა) ***მარიალიანი წყლის თევზის ოსმორეგულაცია.***

წყლისა და განსაზღვრული იონების შეთვისება საკვების გზით.

ლაყუჩებისა და სხეულის ზედაპირის სხვა ნაწილებიდან წყლის შეთვისება ოსმოსის გზით.

მარილების იონების შეთვისება ლაყუჩების საშუალებით.

თირკმლებიდან დიდი რაოდენობის განზავებული შარდით წყლის უხვად გამოყოფა.

ბ) ***მტკნარი წყლის თევზის ოსმორეგულაცია.***

▲ *სურათი 44.3* ***ზღვისა და მტკნარი წყლის ძვლოვანი თევზების ოსმორეგულაცია: შედარება.***

ზიანებისგან იცავს (თუ თქვენ როდესმე მოგიმზადებიათ ზვიგენის ხორცი, გეცოდინებათ, რომ ის შარდოვანას მოსაცილებლად მტკნარ წყალში უნდა ჩაილბოს). ზვიგენის სხულის სითხეების (მარილები, შარდოვანა, TMAO და სხვა ნაერთები) მთლიანი კონცენტრაცია 1,000 მოსმ/ლ-ზე მეტია და აქედან გამომდინარე, ზღვის წყალთან შედარებით ცოტა უფრო ჰიპეროსმოსურია. შედეგად, წყალი ოსმოსის გზით და საკვებით (ზვიგენები არ სვამენ) ნელა შედის ზვიგენის სხეულში და წყლის ეს მცირე რაოდენობა თირკმლებში წარმოქმნილი შარდის საშუალებით გარეთ გამოიყოფა.

მტკნარი წყლის ცხოველები

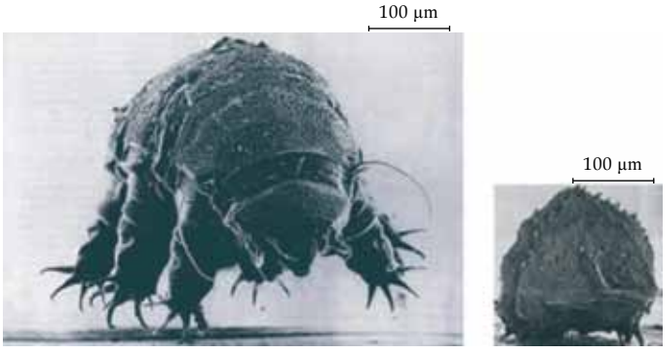
მტკნარი წყლის ცხოველების ოსმორეგულატორული პრობლემები საპირისპიროა, ზღვის ცხოველებთან შედარებით. მტკნარი წყლის ცხოველები მათი შინაგანი სითხეების ოსმოლარობის გამო (რომელიც გარემოსთან შედარებით გაცილებით უფრო მაღალია), მუდმივად იღებენ წყალს ოსმოსის გზით და კარგავენ მარილების დიფუზიით. მტკნარი წყლის ცხოველების უმეტესობის ორგანიზმის სითხეებს გახსნილი ნივთიერებების უფრო დაბალი კონცნტრაცია აქვთ, ვიდრე ზღვის წყალში მობინადრე მათ ნათესავებს, რაც დაბალმარილიან მტკნარ წყალში არსებობისწინაპირობაა. მაგალითად, თუ ზღვის მოლუსკებს 1,000 მოსმ/ლ კონცენტრაცია აქვთ, ზოგ მტკნარი წყლის მოლუსკს დაახლოებით 40 მოსმ/ლ აქვს. გარემოსა და სხულის სითხეებს შორის შემცირებული ოსმოლარული სხვაობა ამცირებს იმ ენერგიას, რომელსაც ცხოველები ოსმორეგულაციისთვის ხარჯავენ.

ბევრი მტკნარი წყლის ცხოველი, მათ შორის თევზი, ქორჭილა, წყლის ბალანსს ძალიან განზავებული შარდის გამოყოფის ხარჯზე ინარჩუნებს. დიფუზიითა და შარდით დაკარგული მარილები საკვებითა და ლაყუჩების საშუალებით მათი შეწოვის ხარჯზე ანაზღაურდება. ლაყუჩების ქლორის უჯრედები (როგორც ეს ქვემოთ არის აღწერილი; იხილეთ **სურათი 44.3 ბ**) აქტიურად ატარებენ ქლორისა და ნატრიუმის იონებს.

ორაგული და სხვა ევრიჰალინური თევზები, რომლებიც ზღვის წყალსა და მტკნარ წყალში მიგრირებენ, ოსმორეგულაციის სტატუსის დრამატულ ცვლილებებს განიცდიან. მაშინ, როდესაც ოკეანეში ორაგულის ოსმორეგულაცია სხვა ზღვის თევზების მსგავსად, ზღვის წყლის სმითა და ჭარბი მარილების ლაყუჩების საშუალებით გამოყოფით მიმდინარეობს, მას შემდეგ, რაც ის მტკნარ წყალში მიგრირებს, ორაგული წყვეტს წყლის დალევას და დიდი რაოდენობით განზავებული შარდის წარმოქმნას იწყებს, მისი ლაყუჩები, მსგავსად იმ თევზებისა, რომლებიც მთელ თავის ცხოვრებას მტკნარ წყლებში ატარებენ — განზავებული გარემოდან მარილების შეთვისებას იწყებენ.

დროებით წყლებში მცხოვრები ცხოველები

დეჰიდრატაცია ცხოველთა უმეტესობისთვის სასიკვდილოა, მაგრამ ზოგი წყლის უხერხემლო, რომელიც დროებით გუბეებში ცხოვრობს, საცხოვრებელის ამოშრობისას თითქმის მთლიანად კარგავს წყალს და ძილის მდგომარეობაში გადადის. ეს მნიშვნელოვანი ადაპტაცია ანჰიდრობიოზის („წყლის გარეშე სიცოცხლის“) სახელით არის



ა) ჰიდრატირებული ტარგიდრადა (Tardigrade). *ბ) დეჰიდრატირებული ტარგიდრადა*

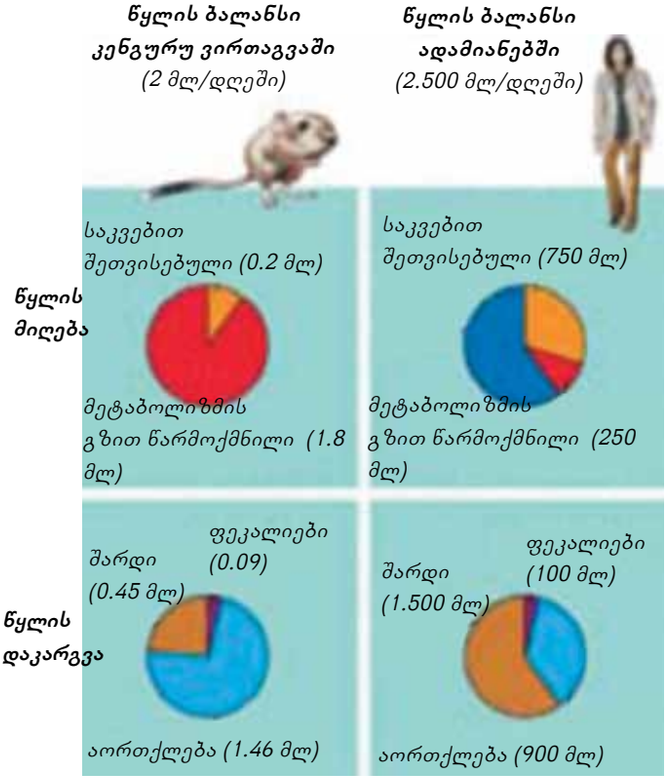
▲ *სურათი 44.4* ***ანჰიდრობიოზი.*** *წყლის დათვები — (Tardigrade) ნიადაგსა და ნესტიანი მცენარეების დროებით გუბურებსა და წვეთებში ბინადრობენ (SEM).*

ცნობილი. ყველაზე გასაოცარ მაგალითებს შორის არის ნელა მოძრავი წყლის დათვები (Tardigrada), უმცირესი ზომის უხერხემლოები, რომელთა სიგრძე 1 მმზე ნაკლებია **(სურათი 44.4)**. აქტიურ ჰიდრირებულ მდგომარეობაში **(იხ. სურათი 44.4 ა)** ეს ცხოველები დაახლოებით 85% წყალს შეიცავენ, მაგრამ მათ შეუძლიათ წყლის 2%-მდე დეჰიდრატაცია და არააქტიურ ფორმაში გადასვლა **(იხ. სურათი 44.4 ბ)**; ისინი გამომშრალ მდგომარეობაში ათწლეულების განმავლობაში (და ეგებ მეტიც) შეიძლება გადარჩნენ, ხოლო წყლის დამატებისას, რამდენიმე წუთში რეჰიდრირდებიან და მოძრაობასა და კვებას იწყებენ.

ანჰიდრობიოტურ ცხოველებს უნდა ჰქონდეთ ადაპტაციები, რომლებიც მათ უჯრედულ მემბრანებს ინტაქტურს შეინახავს. მკვლევრები იწყებენ იმის შესწავლას, როგორ ახერხებენ ზღვის დათვები გამოშრობის გადატანას. ანჰიდრობიოტური მრგვალი ჭიების (ნემატოდების) კვლევებმა აჩვენა, რომ დეჰიდრირებული ცხოველები შაქრების დიდ რაოდენობას შეიცავენ. კერძოდ, დისაქარიდებს, რომლებსაც ტრეჰალოზები ეწოდებათ. დისაქარიდები უჯრედებს იცავენ ვინაიდან ჩაენაცვლებიან წყალს რომელიც მემბრანასა და ცილებთან არის დაკავშირებული. ბევრი მწერი, რომელიც ზამთარში გაყინვას უძლებს, მემბრანის დაცვის მიზნით ასევე ტრეჰალოზებს იყენებს.

ხმელეთის ცხოველები

გამოშრობის საფრთხე ხმელეთის ცხოველებისა და მცენარეებისთვის მთავარი პრობლემაა. ადამიანები იღუპებიან, თუკი ისინი სხეულის სითხის 12% კარგავენ. ძუძუმწოვრები, რომლებიც მშრალ გარემოში განვითარდნენ (მაგალითად, აქლემი) უძლებენ დეჰიდრატაციის ორმაგ დონეს. ის ადაპტაციები, რომლებიც წყლის დაკარგვას ამცირებს, ხმელეთზე ცხოვრებისა და გადარჩენის მთავარ ფაქტორებს წარმოადგენენ. მსგავსად ხმელეთის მცენარეების ცვილოვანი კუტიკულისა, რომელიც მათ წარმატებას უზრუნველყოფს, ხმელეთზე მობინადრე ცხოველების სხეულის საფარველიც იცავს მათ დეჰიდრირებისგან. ამის მაგალითებს წარმოადგენს



▲ სურათი 44.5 **წყლის ბალანსი ხმელეთის ორ ძუძუმწოვარში.** *კენგურუ ვირთაგვები, რომლებიც ამერიკის სამხრეთ დასვლეთით ბინადრობენ, ძირითადად მშრალი თესლით იკვებებიან და წყალს არ სვამენ. კენგურუ ვირთაგვა წყალს აირთა მიმოცვლის დროს აორთქლების გზით კარგავს და ძირითადად მეტაბოლიზმის შედეგად წარმოქმნით აკომპენსირებს. ამისგან განსხვავებით, ადამიანი წყლის უმეტეს ნაწილს შარდით გამოყოფს და საკვებითა და სასმელით იღებს.*

მწერების გარეგანი ჩონჩხის ცვილოვანი შრეები, ხმელეთის ლოკოკინების ნიჟარები და ხმელეთის ცხოველების სხეულის საფარველის — კანის მკვდარი კერატინიზებული უჯრედები. ხმელეთის ბევრი ცხოველს, განსაკუთრებით უდაბნოს მობინადრეებს, ღამის ცხოვრების ნირი ახასიათებთ. ეს ღამის ჰაერის შედარებით დაბალი ტემპერატურისა და შედარებით მაღალი ტენიანობის გამო, წყლის აორთქლებით დაკარგვას ამცირებს.

ამ ადაპტაციების მიუხედავად, ხმელეთის ცხოველთა უმეტესობა, აირთა ცვლის ტენიანი ზედაპირებით, შარდით, ფეკალური მასებითა და კანით, მნიშვნელოვანი რაოდენობის წყალს კარგავს. ხმელეთის ცხოველები მათი წყლის ბიუჯეტს ტენიანი საკვების მიღებით, წყლის დალევითა და მეტაბოლური წყლის (უჯრედული სუნთქვისას წარმოქმნილი წყალი) გამოყენებით აბალანსებენ. ზოგი ცხოველი, როგორებიც არიან მწერის მჭამელი უდაბნოს ფრინველები და ქვეწარმავლები, ისე კარგად არიან შეგუებულნი წყლის დაკარგვის მინიმალიზაციასთან, რომ ისინი უდაბნოებში წყლის დალევის გარეშე დიდხნას ძლებენ. კენგურუსებრი ვირთაგვები იმდენად მცირე რაოდენობით კარგავენ წყალს, რომ დანაკარგის 90% მეტაბოლური წყლით შეუძლიათ აინაზღაურონ (სურათი 44.5) და დარჩენილი 10% მათ საკვებ რაციონში შემავალი მარცვლებით შეივსება. უდაბნოსთან ცხოველთა შეგუების კვლევებში, ფიზიოლოგებმა აღმოაჩინეს, რომ წყლის შენარჩუნების უმეტესი ნაწილი ისეთ მარტივ ანატომიურ თავისებურებებთან არის დაკავშირებული, როგორიც არის მაგალითად აქლემის კუზი (სურათი 44.6).

სწავლის პრობლემა

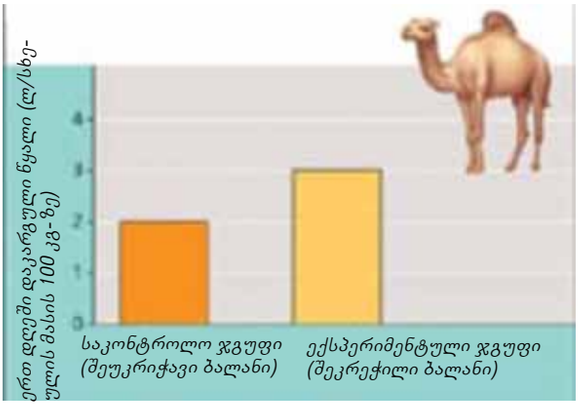
სურათი 44.6
კვლევა: რა როლს ასრულებს მეწვი აქლემის მიერ წყლის შენახვაში?

ექსპერიმენტი

დიუკის უნივერსიტეტის თანამშრომლებმა კნუტმა და ბოდილმა შმიდტ-ნილსენებმა და მათმა კოლეგებმა შეამჩნიეს, რომ სახარა უდაბნოში (აფრიკა) მობინადრე აქლემების ბალანის ტემპერატურამ მზეზე შეიძლება 70 C°-ზე მეტ ტემპერატურას მიაღწიოს, მაშინ როცა კანი 30 გრადუსით ცივი რჩება. შმიტმა-ნილსონებმა დაასკვნეს, რომ ბალნით კანის იზოლაცია მნიშვნელოვნად ამცირებს ოფლის აორთლქების საშუალებით გაგრილების მოთხოვნას. ამ ჰიპოთეზის შესამოწმებლად მათ შეადარეს წყლის დაკარგვის სიჩქარე შეკრეჭილ და შეუკრიჭავ აქლემებში

შედეგები

შეკრეჭილი ბალანის მქონე აქლემში ოფლიანობის შედეგად წყლის დაკარგვა 50%-ით იზრდება

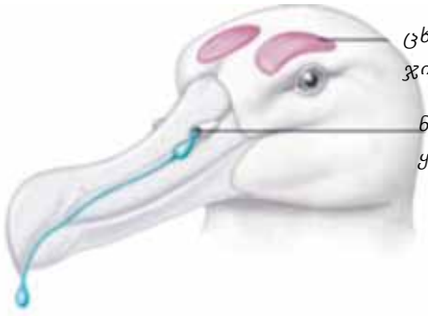


დასკვნა

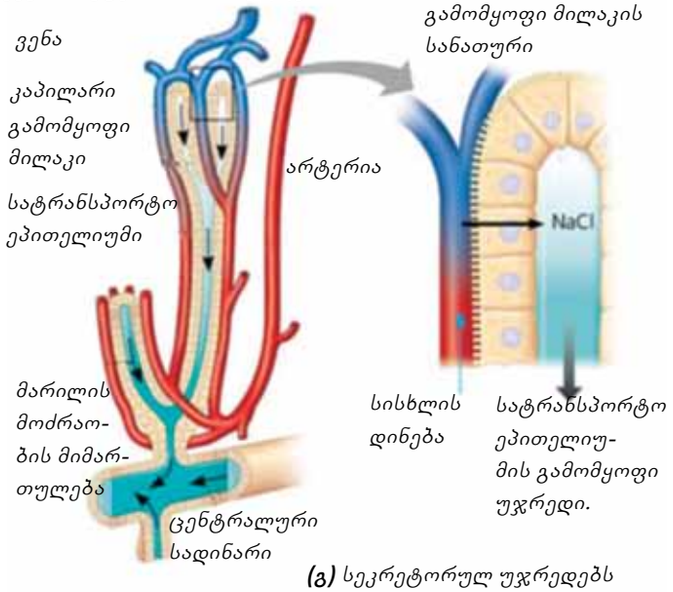
უდაბნოს ცხელ გარემოში, სადაც აქლემები ბინადრობენ, მათი ბალანი წყლის შენახვაში გადამწყვეტ როლს ასრულებს.

საჭრანსპორტო ეპითელიუმი

ოსმორეგულაციის საბოლოო ფუნქცია უჯრედული ციტოპლაზმის შემადგენლობის შეარჩუნებაა, მაგრამ ცხოველთა უმეტესობა ამას არაპირდაპირი გზით აკეთებს, არეგულირებს უჯრედგარე სივრცეში სითხის შემადგენლობას. მწერებსა და სხვა ცხოველებში, რომლებსაც მიმოქცევის ღია სისტემები აქვთ, ეს სითხე ჰემოლიმფაა (იხილეთ თავი 42). ხერხემლიანებში და სხვა ცხოველებში, რომლებსაც დახურული



(ა) *ალბატროსის მარილის ჯირკვალი სადინარის გავლით ნესტოში იხსნება, მარილიანი ხსნარი ან ნისკარტის წვერიდან ქვემოთ ეცემა, ან ორთქლდება*



(ბ) *მარილის გამომყოფი ჯირკვლის ათასი მილაკიდან ერთ-ერთი, ყველა მილაკს ირგვლივ სატრანსპორტო ეპითელიუმი აქვს. ის შემორტყმულია კაპილარებით და ჩაედინება ცენტრალურ არხში.*

(გ) *სეკრეტორულ უჯრედებს აქტიური ტრანსპორტის გზით მარილები სისხლიდან მილაკებში გადააქვთ. სისხლი მარილის სეკრეციის საწინააღმდეგო მიმართულებით მოძრაობს. მილაკში მარილის კონცენტრაციის გრადიენტის შენარჩუნებით, ურთიერთსაწინააღმდეგო დინების სისტემა ზრდის მარილის გადატანას სისხლიდან მილაკის სანათურში.*

▲ *სურათი 44.7* ***ფრინველების მარილის გამომყოფი ჯირკვლები.*** *ნისკარტის მარილის ჯირკვალი, ნესტოები გამოყოფილი მარილით.*

მიმოქცევის სისტემა აქვთ უჯრედები ქსოვილური სითხითაა გარშემორტყმული. ის არაპირდაპირი გზით, სისხლის შემადგენლობით კონტროლირდება. სითხის შემაგენლობის შენარჩუნება განსაკუთრებულ სტრუქტურებზეა დამოკიდებული, დაწყებული უჯრედული სტრუქტურებიდან, დამთავრებული ისეთი რთული ორგანოებით, როგორიც თირკმელებია. **სატრანსპორტო ეპითელიუმი** არის ერთი ან რამდენიმე ეპითელური უჯრედების შრე რომელიც ხსნარების მოძრაობას აკონტროლებს და ოსმოსური რეგულაციისა და მეტაბოლიზმის მავნე პროდუქტების გამოყოფის მნიშვნელოვან კომპონენტებს წარმოადგენს. ცხოველებს აღნიშნული ეპითელუმის შეიძლება რამდენიმე განსხვავებული ტიპი ჰქონდეთ. სატრანსპორტო ეპითელიუმი მოცემულ ხსნარებს განსაზღვრული რაოდენობით და განსაზღვრული მიმართულებით ამოძრავებს. სატრანსპორტო ეპითელიუმი ზოგჯერ უშუალოდ გარე გარემოსკენ არის მიმართული, ან ამოფენს იმ არხებს, რომლებიც ხვრელებით გარეთ იხსნებიან. გაუმტარი, მჭიდროდ შეკავშირებული ეპითელური უჯრედები (იხ. სურათი 6.31) ქმნიან ბარიერს ქსოვილსა და გარემოს შორის. ასეთი განლაგება უზრუნველყოფს იმას, რომ ნებისმიერი ნივთიერება, რომელიც ცხოველსა და გარემოს შორის მიმოიცვლება, შერჩევით განვლად მემბრანას გადის.

ცხოველთა უმეტესობაში **სატრანსპორტო ეპითელიუმი რთულ** მილაკოვან ბადეს ქმნის, რომელსაც ზედაპირის დიდი ფართობი გააჩნია. საუკეთესო მაგალითად ზღვის ფრინველების მარილის ჯირკვლები გამოდგება, რომელიც ჭარბ ნატრიუმის ქლორიდს სისხლიდან გამოყოფს (სურათი 44.7). მაგალითად, ალბატროსს, რომელიც თევზებს ან წლებსაც კი ზღვაში ატარებს და საკვებსა და წყალს ოკეანიდან იღებს, შეუძლია ზღვის წყლის დალევა, რადგანაც მისი ნისკარტის მარილის ჯირკვლები უფრო მარილიან სითხეს გამოყოფენ, ვიდრე ოკეანის წყალია. ასე რომ, მიუხედავად იმისა, რომ ზღვის წყლის დალევას ორგანიზმში დიდი რაოდენობით მარილები შეაქვს, ფრინველი ამ გზით დიდი რაოდენობით წყალსაც შეითვისებს. ადამიანებს, რომლებიც ზღვის წყალს სვამენ, ჭარბი მარილებისგან გათავისუფლებისთვის, უფრო მეტი წყლის გამოყოფა უწევთ, ვიდრე დალევისას მიიღებენ.

განსაზღვრული ტიპის სატრანსპორტო ეპითელიუმში პლაზმური მემბრანის მოლეკულური სტრუქტურა გახსნილი ნივთიერებების გადაადგილები მიმართულებას განსაზღვრავს. მარილის გამომყოფი ჯირკვლებისგან განსხვავებით, მტკნარი წყლის თევზების ლაყუჩების სატრანსპორტო ეპითელიუმი, გარშემომყოფი გამხსნელი წყლიდან სისხლისაკენ მარილების გადასატანად აქტიურ ტრანსპორტს იყენებს. გამომყოფი ორგანოების სატრანსპორტო ეპითელიუმს ხშირად ორმაგი ფუნქცია აკისრია, კერძოდ წყლის ბალანსის შენარჩუნება და მეტაბოლური ნარჩენების გამოყოფა.

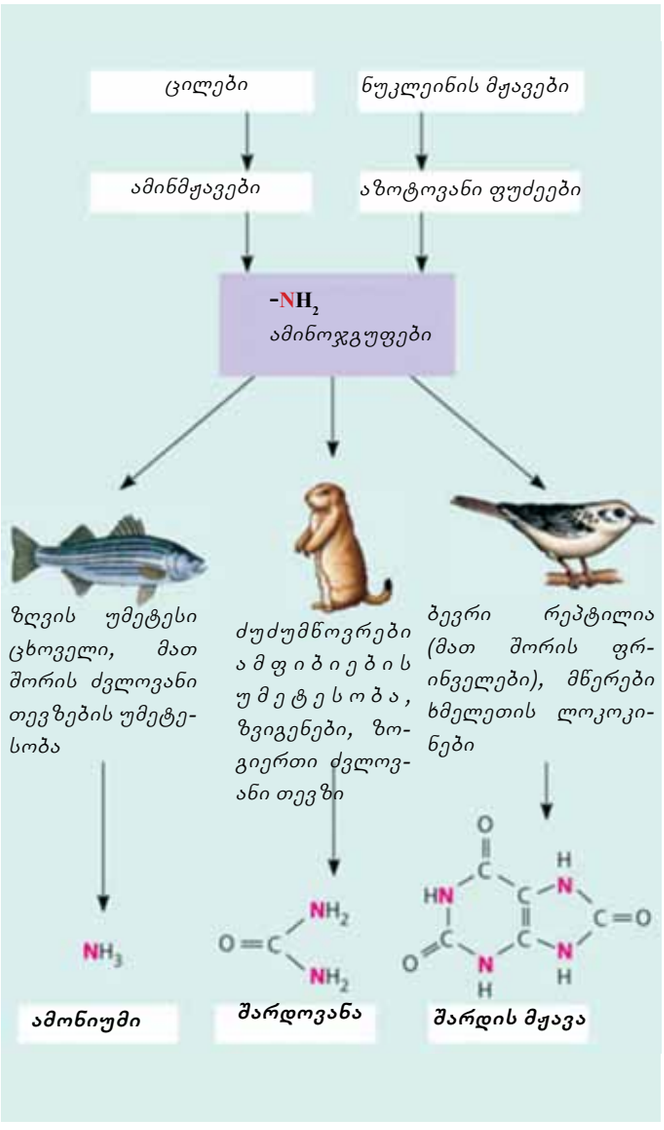
კონცეფცია ცოცხალი 44.1

1. მტკნარი წყლის თევზების სისხლში გარშემომყოფი წყლიდან მარილების გადაადგილებას ატფ-ის ენერგიის ხარჯვა სჭირდება. რატომ?
2. რატომ მიეკუთვნებიან არამტკნარი წყლის თევზები ოსმოკონფორმერებს?
3. ზღვის ძვლოვან თევზებთან შედარებით როგორ ახერხებენ ზვიგენები, ოსმორეგულაციისთვის პროპორციულად ნაკლები ენერგიის დახარჯვას?

კონცეფცია 44.2

ცხოველის აზოტოვანი ნარჩენები მათ ფილოგენეზსა და საარსებო გარემოს ასახავს

ვინაიდან მეტაბოლიზმის პროდუქტების უმეტესობა გარეთ გამოსაყოფად წყალში უნდა გაიხსნას, ცხოველის მავნე პროდუქტების ტიპსა და რაოდენობას დიდი გავლენა აქვს წყლის ბალანსზე. ოსმორეგულაციაზე მათი გავლენის კუთხით, ყველაზე მნიშვნელოვანი აზოტოვანი (აზოტის შემცველი) პროდუქტებია, რომლებიც ცილებისა და ნუკლეინის მჟავების დაშლისას წარმოიქმნება (სურათი 44.8). როდესაც აღნიშნული მაკრომოლეკულები ნახშირწყლებად ან ცხიმებად გარდაქმნის მიზნით იშლება, ფერმენტები აზოტს ძლიერ ტოქსიკური მოლეკულის — **ამონიუმის** (NH_3) სახით აცილებენ. ზოგი ცხოველი ამონიუმს უშუალოდ გარეთ გამოყოფს, მაგრამ ბევრი სახეობის წარმომადგენლები კი მას ნაკლებად ტოქსიკურ ნაერთებად გარდაქმნიან. ამ გარდაქმნის პროცესს ატფ-ის ენერგია ესაჭიროება



▲ *სურათი 44.8* **აზოტოვანი ნარჩენები.**

აზოტოვანი ნარჩენების ფორმები

სხვადასხვა ცხოველი აზოტოვან პროდუქტებს განსხვავებული ფორმით წარმოქმნის. ეს ფორმებია: ამონიუმი, შარდოვანა ან შარდის მჟავა, რომლებიც ტოქსიკურობითა და ენერგეტიკული დანახარჯით განსხვავდებიან.

ამონიუმი

რამდენადაც ამონიუმი ძლიერ ხსნადია, და ამავე დროს ცხოველები ვერ იტანენ მის მაღალ კონცენტრაციას, ისეთ ცხოველებს, რომლებიც აზოტოვანი პროდუქტების გამოყოფას ამონიუმის სახით ახდენენ, წყლის დიდი რაოდენობის მიღება სჭირდებათ. ამიტომაც, ამონიუმის გამოყოფა უფრო ხშირია წყლის ორგანიზმებში . ამონიუმის მოლეკულები ადვილად გადიან მემბრანაში და დიფუზიის გზით გარშემომყოფ წყალში გამოიყოფიან. ბევრ უხერხემლოში, ამონიუმის გამოყოფა სხეულის მთელი ზედაპირით ხდება. თევზებში, ამონიუმის დიდი წილი ამონიუმის იონის სახით ლაყუჩების ეპითელიუმით გამოიყოფა, თირკმლები კი აზოტოვანი ნარჩენების მცირე რაოდენობას გამოყოფენ. მტკნარი წყლის თევზებში ლაყუჩების ეპითელიუმი წყლიდან ამონიუმის იონების სანაცვლოდ ნატრიუმის იონებს იღებენ, რაც გარემომცველ წყალთან შედარებით სხეულის სითხეებში ნატრიუმის იონების გაცილებით უფრო მაღალი კონცენტრაციის შენარჩუნებაში ეხმარება.

შარდოვანა

მუხედავად იმისა, რომ ამონიუმი კარგად გამოიყოფა წყლის ბევრ ცხოველში, მისი გამოყოფა ხმელეთის ორგანიზმებისთვის ნაკლებად ხელსაყრელია. ვინაიდან ამონიუმი ძალიან ტოქსკურია, ის შეიძლება ძლიერ განზავებული ხსნარის სახით გადაადგილდეს და გამოიყოს. ამისთვის წყლის

დიდი მოცულობა არის საჭირო. ხმელეთის ცხოველებისა და ზღვის ორგანიზმების (რომლებიც წყალს გარემოში ოსმოსის გზით გამოყოფს) უმეტესობას არ აქვს საკმარისი ხელმისაწვდომი წყალი. ზრდასრული ამფიბიების უმეტესობა, ზვიგენები და ზღვის ზოგიერთი ძვლოვანი თევზი ძირითადად **შარდოვანას** გამოყოფს. ეს ნივთიერება ხერხემლიანთა ღვიძლში, მეტაბოლურ ციკლში ამონიუმის ნახშირორჟანგთან დაკავშირების გზით წარმოიქმნება. მიმოქცევის სისტემას შარდოვანა გამომყოფ ორგანოებთან – თირკმლებთან გადააქვს.

შარდოვანას მთავარი უპირატესობა მისი დაბალი ტოქსიკურობაა. იგი დაახლოებით 10 000 უფრო ნაკლებია ვიდრე ამონიუმის ტოქსიკურობა. ეს ცხოველებს საშუალებას აძლევს, შარდოვანა მაღალი კონცენტრაციებით გადაიტანონ და დააგროვონ. ამის გარდა, შარდოვანას გამომყოფ ცხოველებს გაცილებით ნაკლები რაოდენობის წყალი ესაჭიროებათ. შარდოვანას კონცენტრირებული ხსნარის გამოყოფისას, ამონიუმის განზავებულ ხსნართან შედარებით, მოცემული რაოდენობის აზოტის გამოყოფისთვის გაცილებით ნაკლები რაოდენობის წყალი იკარგება. შარდოვანას მთავარი ნაკლი ის არის, რომ ცხოველებს ამონიუმიდან მის წარმოსაქმნელად ენერგიის ხარჯვა უწევთ. ბიოენერგეტიკული თვალსაზრისით, ჩვენ ვვარაუდობდით, რომ ცხოველები, რომლებიც სიცოცხლის ნაწილს წყალში და ნაწილს კი ხმელეთზე ატარებენ, ამონიუმისა და შარდოვანას გამოყოფის გადართვით ხასიათდებიან. ამონიუმის გამოყოფისას, ისინი ზოგავენ ენერგიას, ხოლო შარდოვანას გამოყოფისას კი წყალს. მართლაც, ბევრი ამფიბია ამონიუმს მაშინ გამოყოფს, როდესაც ის თავკომბალას სტადიაშია და ხმელეთის ზრდასრულ ფორმად გარდაქმნის შემდეგ ის შარდოვანას გამოყოფაზე გადაერთვება.

შარდის მჟავა

მწერები, ხმელეთის ლოკოკინები, ბევრი რეპტილიან, მათმწერები, ხმელეთის ლოკოკინები, ბევრი ქვეწარმავალი და ფრინველი, აზოტოვან ნაშთებს **შარდის მჟავას** სახით გამოყოფენ. შარდოვანას მსგავსად, შარდის მჟავაც ნაკლებად ტოქსიკურია. თუმცა, განსხვავებით შარდოვანასა და ამონიუმისგან, შარდის მჟავა წყალში ძალიან ცუდად იხსნება და წყლის ძალიან მცირე დანაკარგით, ნახევრად მყარი სახით გამოიყოფა. ეს დიდი უპირატესობაა იმ ცხოველებისთვის, რომლებსაც წყალთან შეხება ნაკლებად აქვთ, მაგრამ ამისთვის ხარჯის გაწევა უწევთ: შარდის მჟავა ენერგეტიკულად უფრო ძვირადღირებულია, ვიდრე შარდოვანა და ამონიუმიდან მის წარმოსაქმნელად ატფ-ის მნიშვნელოვანი რაოდენობა იხარჯება.

ევოლუციისა და გარემოს გავლენა აზოტოვან ნარჩენებზე

გამოყოფილი აზოტოვანი ნარჩენი პროდუქტების ტიპი საარსებო გარემოსა (განსაკუთრებით წყლის ხელმისაწვდომობაზე) და ევოლოციურ წარსულზეა დამოკიდებული **(იხ. სურათი 44.8)**. მაგალითად, შარდის მჟავის და შარდოვანას გამოყოფა ცხოველთა განსხვავებულ ადაპტაციას წარმოადგენს იმისთვის, რომ აზოტოვანი ნარჩენების გამოყოფა წყლის მინიმალური დანაკარგით მოხდეს. ერთი-ერთი ფაქტორი, რომელიც, როგორც ჩანს, მნიშვნელოვანია იმისათვის თუ რომელი გამოყოფის ალტერნატივა გამოიყენება, არის გამრავლების გზა. ხსნადი მეტაბოლური პროდუქტები შეიძლება დიფუნდირდეს ამფიბიების უნაჭუჭო კვერცხიდან ან გადატანილ იქნას დედის სისხლით ძუძუმწოვრების ჩანასახის შემთხვევაში. ნაჭუჭიანი კვერცხი, რაც ფრინველებისა და ქვეწარმავლებისთვის არის დამახასიათებელი, აირების მიმართ გამტარია, მაგრამ ხსნარებს არ ატარებს, რაც იმას ნიშნავს, რომ ხსნადი აზოტოვანი პროდუქტები, რომლებიც ჩანასახის მიერ გამოიყოფა ნაჭუჭში, შეიძლება მოემწყვდეს და საშიშ დონემდე დაგროვდეს (მართალია, შარდოვანა გაცილებით ნაკლებად საშიშია, ვიდრე ამონიუმი, მაგრამ ძალიან მაღალ კონცენტრაციებზე ისიც ტოქსიკური ხდება). შარდის მჟავას, როგორც აზოტოვანი პროდუქტის განვითარებამ, უპირატესობა წარმოქმნა, რადგანაც ის ხსნარებიდან ილექება და ორგანიზმის გამოჩეკვამდე კვერცხში უვნებლად ინახება.

ხერხემლიანების აზოტოვანი პროდუქტის ტიპი საარსებო გარემოსა და ევოლუციურ ხაზზეა დამოკიდებული. მაგალითად, ხმელეთის კუ (რომელიც ხშირად მშრალ გარემოში ბინადრობს) ძირითადად შარდის მჟავას გამოყოფს, მაშინ, როდესაც წყლის კუ როგორც შარდოვანას, ისევე ამონიუმს გამოიმუშავებს. ზოგ სახეობაში, გარემო პირობების ცვლილების შესაბამისად, ინდივიდებს აზოტოვანი პროდუქტების შეცვლა შეუძლიათ. მაგალითად, ზოგი კუ, რომელიც ჩვეულებრივ შარდოვანას გამოყოფს, ტემპერატურის ზრდისა და წყლის ნაკლებობის პირობებში, შარდის მჟავას გამოყოფაზე გადაერთვება. ეს კიდევ ერთი მაგალითია იმისა, თუ როგორ ხდება გარემო პირობების მიმართ ორ დონეზე რეაქცია: თაობებში ევოლუცია განსაზღვრავს სახეობის ფიზიოლოგიური პასუხის ფარგლებს, მაგრამ სიცოცხლის განმავლობაში ცალკეული ორგანიზმები აღნიშნული ფარგლების შიგნით ფიზიოლოგიურ შეგუებებს ქმნიან. გამომუშავებული აზოტოვანი პროდუქტების რაოდენობა დაკავშირებული არის ენერგეტიკულ ბიუჯეტთან, რამდენადაც ის იმაზეა დამოკიდებული, რა ტიპის და რამდენად განსხვავებული საკვებით იკვებება ცხოველი. გამომდინარე იქიდან, რომ ენდოთერმები ენერგიას დიდი რაოდენობით იყენებენ, მოცულობის ერთეულზე ისინი უფრო ბევრს ჭამენ და უფრო მეტ აზოტოვან პროდუქტს გამოიმუშავებენ ვიდრე ექტოთერმები. მტაცებლები, რომლებიც ენერგიის უმეტესობას ცილებიდან წარმოქმნიან, უფრო მეტ აზოტს გამოყოფენ, ვიდრე ის ცხოველები, რომლებიც უფრო ცხიმოვან და ნახშირწყლოვან წყაროებზე არიან დამოკიდებულნი.

კონცეფცია ტესტი 44.2

1. წყალში მობინადრე კალიის ლარვა, ამონიუმს გამოყოფს, მაშინ, როდესაც ხმელეთზე მობინადრე ზრდასრული კალიები შარდის მჟავას გამოყოფენ, რატომ?
2. რა როლს ასრულებს ხერხემლიანთა ღვიძლი ორგანიზმის აზოტოვანი ნარჩენების გადამუშავებაში?
3. მშრალ გარემოში რა უპირატესობა აქვს შარდის მჟავას, როგორც აზოტოვანი ნარჩენის ტიპს?

კონცეფცია 44.3

სხვადასხვა გამომყოფი სისტემები მიღაკოვანი სტრუქტურის ვარიაციებია

მიუხედავად იმისა, რომ წყლის ბალანსის პრობლემები ძალიან განსხვავდება ხმელეთზე, მარილიან წყლებსა და მტკნარ წყლებში, მათი გადაჭრა დამოკიდებულია გახსნილი ნივთიერებების გადაადგილებაზე შინაგან სითხეებსა და გარე გარემოს შორის. ამ გადაადგილების ძირითადი ნაწილი გამომყოფი ორგანოებით ხორციელდება. ისინი ჰომეოსტაზში წამყვან როლს ასრულებენ, ვინაიდან სხეულის სითხეების შემადგენლობას აწესრიგებენ.

გამოყოფის პროცესები

სანამ ჩვენ განსაზღვრულ გამომყოფ სისტემას აღვწერთ, განვიხილოთ გამოყოფის პროცესი. მიუხედავად იმისა, რომ გამომყოფი სისტემები მრავალფეროვანია, თითქმის ყველა მათგანი წარმოქმნის თხევად ნარჩენს - შარდს. ეს პროცესი რამდენიმე საფეხურს მოიცავს **(სურათი 44.9)**. პირველი, სხეულის სითხე (სისხლი, ცელომური სითხე ან ჰემოლიმფა) გროვდება; სითხის საწყისი შეგროვება, ნახევრადგანვლადი მემბრანით **ფილტრაციას** მოიცავს. ნახევრადგანვლადი მემბრანა სატრანსპორტო ეპითელიუმის ერთი შრისგან შედგება. ეს მემბრანები სხეულის სითხეებში ცილებს, უჯრედებსა და მთელ რიგ დიდი ზომის მოლეკულებს აკავებს. ჰიდროსტატიკური წნევა (ბევრ ცხოველში სისხლის წნევა) წყალსა და გახსნილ ნივთიერებებს, როგორებიცაა მარილები, შაქრები, ამინომჟავეები და აზოტოვანი ნარჩენები გამომყოფ სისტემაში განდევნის. წარმოქმნილ სითხეს **ფილტრატი** ეწოდება.

ფილტრაციის პროცესი არაშერჩევითია. ამიტომ, მნიშვნელოვანია, რომ მცირე ზომის საჭირო მოლეკულები ფილტრატიდან ორგანიზმის სითხეებში უკან გადმოვიდეს. ამ პროცესის მეორე ეტაპზე, **შერჩევითი რეაბსორბციისას**, გამომყოფი სისტემა აქტიური ტრანსპორტის გზით მოქმედებს და საჭირო გახსნილი ნივთიერებები, როგორიცაა გლუკოზა, განსაზღვრული მარილები და ამინმჟავები, ფილტრატიდან რეაბსორბირდება. არამთავარი გახსნილი ნივთიერებები და ნარჩენები (მაგალითად, ჭარბი მარილები და ტოქსინები) ფილტრატში რჩება ან შერჩევითი **სეკრეციით**, აქტიური ტრანსპორტის გზით მასში გადადის. სხვადასხვა გახსნილი ნივთიერების გადატუმბვა ფილტრატიდან ან მასში გადატანა წყლის ოსმოსურ გადაადგილებასაც აწესრიგებს. გადამუშავებული ფილტრატი სხეულიდან და სისტემიდან შარდის სახით გამოიყოფა.

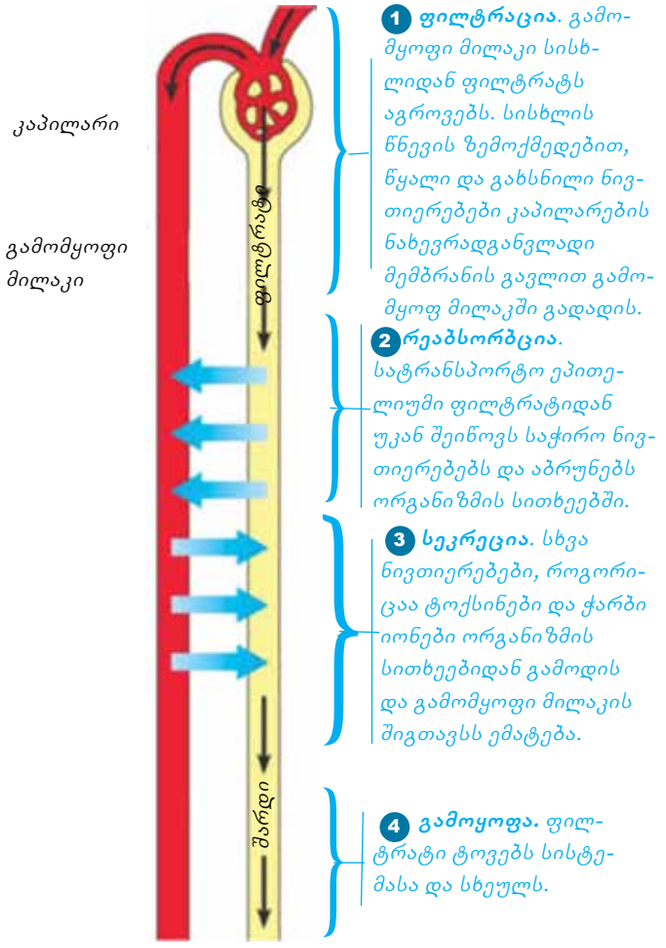
გამომყოფი სისტემის მიმოხილვა

ცხოველთა ჯგუფებში, სისტემა, რომელიც ძირითად გამომყოფ ფუნქციას ასრულებს, ძალიან მრავალფეროვანია. ასეა თუ ისე, ისინი მილების რთული სისტემის სახით არიან წარმოდგენილნი და წყლისა და გახსნილი ნივთიერებების (მათ შორის აზოტოვანი ნარჩენების) მიმოცვლისთვის ფართო ზედაპირს ქმნიან.

პროტონეფრიდიუმი: ცეცხლის ნათურის სისტემა

ბრტყელ ჭიებს აქვთ გამომყოფი სისტემა, **პროტონეფრიდიუმი**, რომელსაც პროტონეფრიდიუმს უწოდებენ. ბრმად დაბოლოებული მილაკია, რომელსაც სხეულში შიგნით გასახსნელი ხვრელი არ აქვს. როგორც **სურათ 44.10**-ზეა ნაჩვენები, მილაკები სხეულის შიგნით იტოტება და უჯრედული ერთეულით ბოლოვდება, რომელსაც ცეცხლის ნათურას უწოდებენ. ცეცხლის ნათურას წამწამები აქვს, რომელიც მილაკებისკენ პროეცირდება (მოციმციმე წამწამები მოციმციმე ცეცხლს ჰგავს, აქედან მოდის სახელიც — ცეცხლის ნათურა). წამწამების მოძრაობა წყალს და მასში გახსნილ ნივთიერებებს ქსოვილური სითხიდან ცეცხლის ნათურაში (ფილტრაცია) აგზავნის და შემდეგ ნეფრიდიოფორების საშუალებით შარდს მილებიდან გარეთ გამოყოფს. მტკნარი წყლის ბრტყელ ჭიებში გამოყოფილი შარდი ძლიერ განზავებულია, რაც გარემოდან წყლის ოსმოსურ შთანთქმას ეხმარება. როგორც ჩანს, მილებში შარდის გარეთ გამოყოფამდე, გახსნილი ნივთიერებების დიდი ნაწილის რეაბსორბცია ხდება.

მტკნარი წყლის ბრტყელი ჭიების ცეცხლის ნათურის სისტემა, როგორც ჩანს, ძირითადად ოსმრეგულაციის ფუნქციას ასრულებს. მეტაბოლური პორცესების უმეტესი ნარჩენი, ცხოველის სხეულიდან გარეთ დიფუნდირდება ან საჭმლის მომნელებელი არხის პირის ხვრელით გამოიყოფა **(იხ. სურათი 33.10)**. ზოგ პარაზიტულ ბრტყელ ჭიაში, რომლებიც გარემოს იზოოსმოტური არიან, პროტონეფრიდიები აზოტოვანი ნარჩენების გამოყოფის ფუნქციას ასრულებენ. ეს ფუნქციური განსხვავება უჩვენებს იმას, რომ ერთი და იგივე სტრუქტურა, რომელიც საერთოა ორგანიზმების ჯგუფებისათვის განსხვავებულ გარემოში, განსხვავებულ ადაპტაციით შეიძლება ხასიათდებოდეს. პროტონეფრიდიები აგრეთვე გვხდება მოლუსკების ლარვებში და ლანცეტებშიც. ჩამოთვლილი ცხოველთა სახეობების გასახსენებლად იხილეთ თავები 33 და 34).

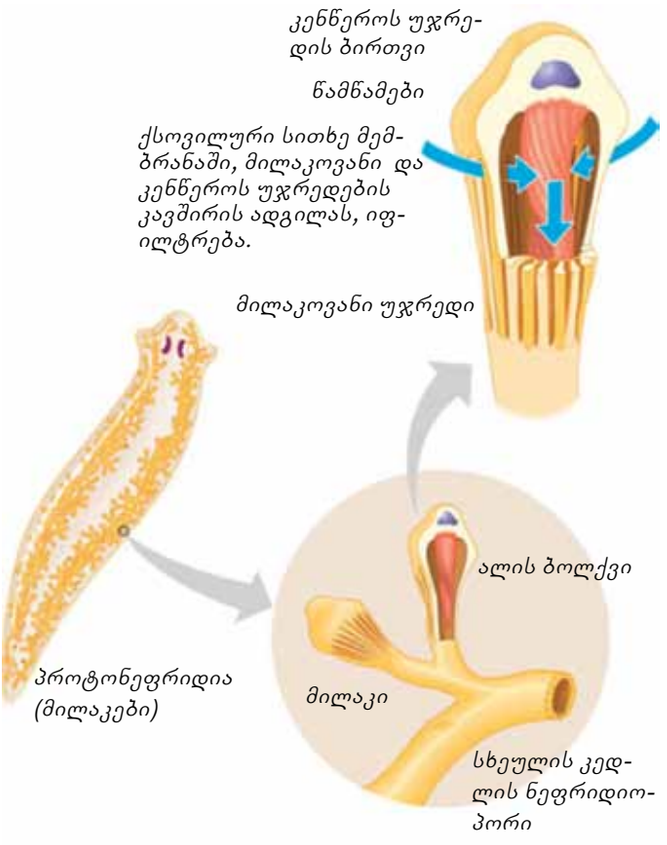


▲ *სურათი 44.9* ***გამომყოფი სისტემის მთავარი ფუნქციები: მიმოხილვა.*** *გამომყოფი სისტემის უმეტესობა ფილტრატს, სხეულის სითხეების წნევით გაფილტვრის და შემდგომი გარდაქმნის გზით წარმოქმნის. ეს დიაგრამა ხერხემლიანთა გამომყოფი სისტემის მიხედვით არის მოდელირებული.*

მეტანეფრიდიუმები

მილაკოვანი გამომყოფი სისტემის სხვა ტიპი არის **მეტანეფრიდიუმი**, რომელსაც ორგანიზმის სითხეების შესაგროვებლად შინაგანი ხვრელები აქვს (სურათი 44.11). მეტანეფრიდიები რგოლოვანი ჭიების უმეტესობაშია ნაპოვნი, მათ შორის ჭიაყელაშიც. ჭიაყელას თითოეულ სეგმენტს მეტანეფრიდიუმის წყვილი აქვს, რომლებიც ცელომშია მოთავსებული და კაპილარული ბადით არის გარშემორტყმული. მეტანეფრიდიუმის შიდა ხვრელს წამწამოვანი ყელი აქვს, რომელსაც ნეფროსტომას უწოდებენ. სითხე ნეფროსტომაში შედის და დახვეულ შემკრებ მილაკში გადადის, რომელიც პატარა შარდის ბუშტს შეიცავს. ეს უკანასკნელი გარეთ ნეფრიდიოპორით იხსნება.

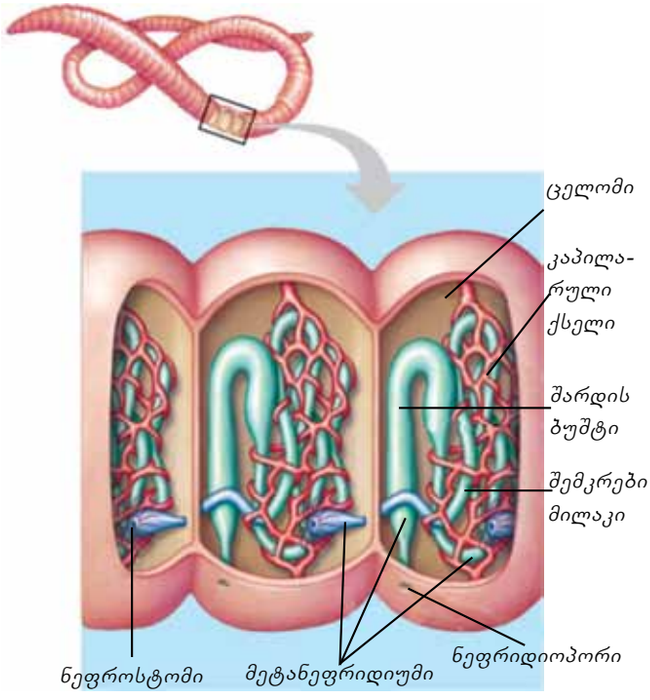
ჭიაყელას მეტანეფრიდიუმს გამომყოფი და ოსმორეგულაციის ფუნქციები აკისრია. როდესაც შარდი მილაკებში მიედინება, სანათურის შემომსაზღვრელი სატრანსპორტო ეპითელიუმი გახსნილი ნივთიერებების უმეტეს ნაწილს რეაბსორბირებს და კაპილარების სისხლში აბრუნებს. აზოტოვანი პროდუქტები მილაკებში რჩება და გარეთ გამოიყოფა. ჭიაყელა ნოტიო ნიადაგებში ბინადრობს და წყალს ოსმოსის გზით კანის საშუალებით ითვისებს. მეტანეფრიდიუმების შიგთავსი სხეულის სითხეებთან მიმართებაში ჰიპოოსმოსურია და ამიტომ განზავებული შარდის წარმოქმნით წყლის შესვლას აბალანსებს.



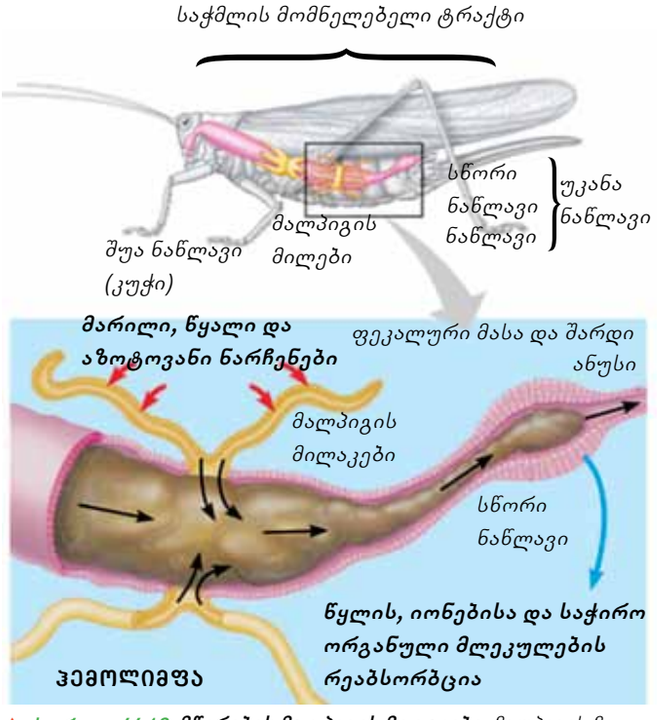
▲ *სურათი 44. 10* ***პროტონეფრიდიუმები: პლანარიას ცეცხლის-ნათურის სისტემა.*** *პროტონეფრიდიუმები დატოტვილი შინაგანი მილაკებია, რომლებიც ძირითადად ოსმორეგულაციის ფუნქციას ასრულებენ.*

მალპიგის მილაკები

მწერებსა და ხმელეთის სხვა ფეხსახსრიანებს განსაკუთრებული ორგანოები აქვთ, რომლებსაც **მალპიგის მილაკებს** უწოდებენ და რომლებიც აზოტოვანი ნაშთების გამოყოფისა და ოსმორეგულაციის ფუნქციებს ასრულებენ (სურათი 44.12). მალპიგის მილაკები მომნელებელ არხში იხსნება და ბრმა დაბოლოებით ჰემოლიმფას (მიმოქცევად სითხეს) უკავშირდება. მილაკებში მოთავსებული სატრანსპორტო ეპითელიუმი ჰემოლიმფიდან, მილის სიღრუეში გახსნილ ნივთიერებებს (მათ შორის აზოტოვან ნარჩენებსაც) გამოყოფს. წყალი გახსნილ ნივთიერებებს ოსმოსის გზით მიჰყვება და სითხე შემდეგ სწორ ნაწლავში გადადის, სადაც გახსნილი ნივთიერებების უმეტესობა უკან, ჰემოლიმფაში, შეიწოვება. წყა-



▲ *სურათი 44.11* ***ჭიაყელას მეტანეფრიდიები.*** *ჭიის თითოეული სეგმენტი მეტანეფრიდიუმის წყვილს შეიცავს, რომელიც წინა მეზობელი სეგმენტის ცელომის სითხეს აგროვებს (აქ თითო წყვილიდან მხოლოდ ერთი მეტანეფრიდიუმია ნაჩვენები).*



▲ *სურათი 44.12* ***მწერების მალპიგის მილაკები.*** *მალპიგის მილაკები მომნელებელი არხის გარეთ გამოსული მილაკებია და აზოტოვანი ნაშთების გამოყოფისა და ოსმორეგულაციის ფუნქციებს ასრულებს.*

ლი ამ შემთხვევაშიც მიყვება გახსნილ ნივთიერებებს და აზოტოვანი პორდუქტები – ძირითადად შარდის მჟავა – თითქმის მშრალი სახით ფეკალურ მასასთან ერთად გარეთ გამოდის. წყლის შენარჩუნების თვალსაზრისით, მწერების მაღალეფექტური გამომყოფი სისტემა მათი ხმელეთზე გავრცელების დიდი წარმატების ერთ-ერთი მიზეზია.

ხერხემლიანების თირკმლები

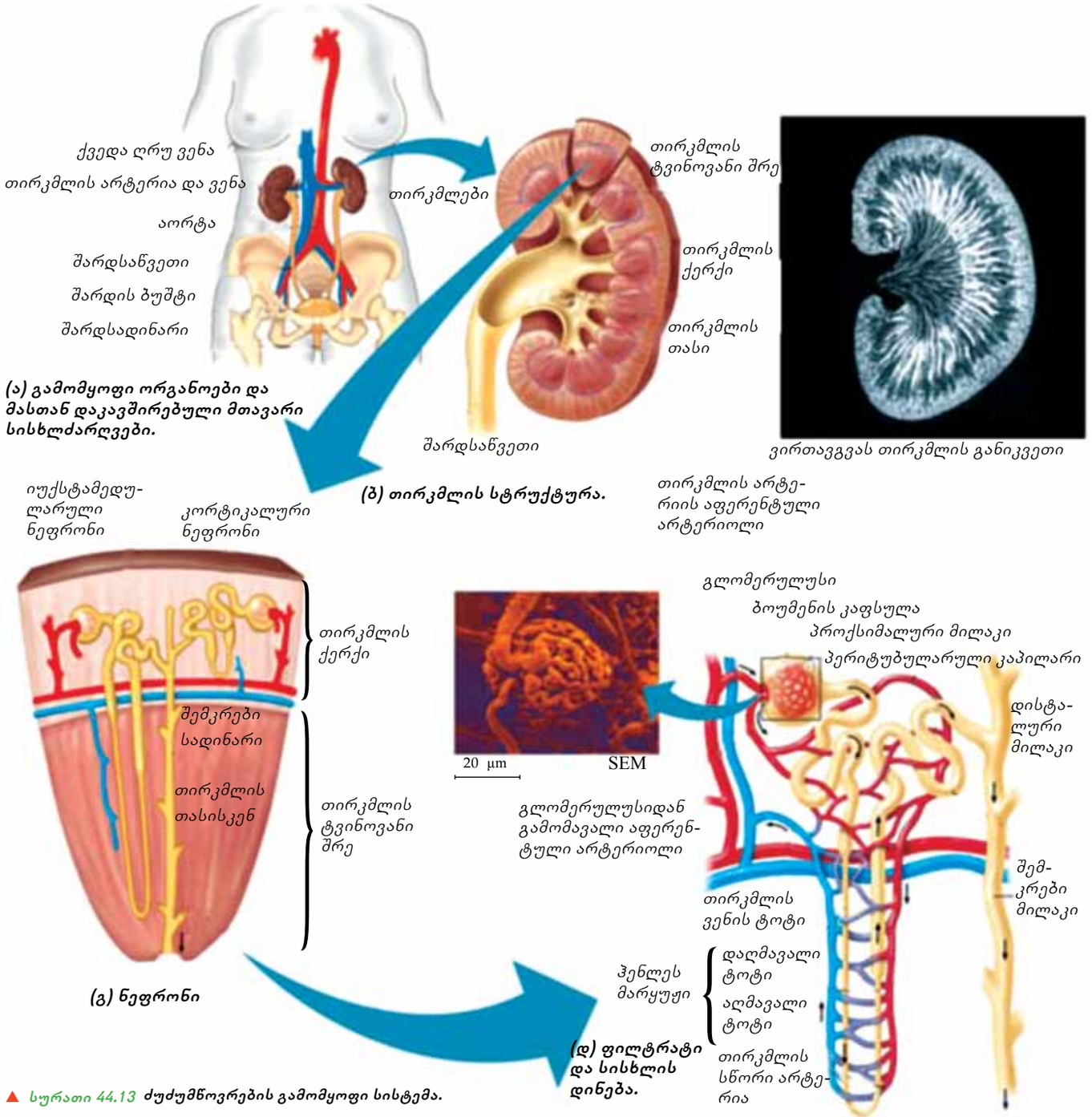
ხერხემლიანების თირკმლები ოსმორეგულაციასა და გამოყოფის ფუნქციებს ასრულებენ. ცხოველების ბევრი ჯგუფის გამომყოფი ორგანოების მსგავსად, თირკმლებიც მილაკებისგან შედგება. ვინაიდან ოსმოკონფორმერს, სალამურას ახლო ნათესავი მიქსინას (ყხინიდა), რომელიც ერთ-ერთი ყველაზე პრიმიტიულ ქორდიანი ცხოველია, სეგმენტურად განლაგებული გამომყოფი მილაკებისგან შემდგარი თირკმელები აქვს, შეგვიძლია ვიფიქროთ, რომ ხერხემლიანების წინაპრებს სეგმენტური გამომყოფი სისტემა ჰქონდათ.

ხერხემლიანთა უმეტესობის თირკმლები კომპაქტური არასეგმენტური ორგანოა, რომელიც მაღალორგანიზებულად განლაგებული დიდი რაოდენობით მილაკისგან შედგება. მილაკებთან უშუალოდ დაკავშირებულია კაპილარების ხშირი ბადე, რომელიც მილაკების მსგავს სხვა სტრუქტურებთან ერთად შარდის სხეულიდან გარეთ გამოყოფას უზრუნველყოფს.

შემდეგ ორ განყოფილებაში, ჩვენ ყურადღებას ძუძუმწოვრების გამომყოფ სისტემაზე გავამახვილებთ და ნიმუშად ადამიანების გამომყოფ სისტემას გამოვიყენებთ. განხსვავებულ გარემოში გამოყოფის ფუნქციის ევოლუციური ცვლილებების განხილვისთვის თავს ხერხემლიანების სხვადასხვა კლასის გამომყოფი სისტემის შედარებით დავასრულებთ.

კონცეპტის ტესტი 44.3

1. ანატომიური განსხვავებისა და ევოლუციური წარმოშობის მიუხედავად, გამომყოფი სისტემის ფუნქციონირების რა ფუნდამენტური პროცესები არსებობს?
2. აღწერეთ მილაკების ქსელით შექმნილი გამომყოფი სისტემის უპირატესობა.



▲ სურათი 44.13 **ძუძუმწოვრების გამომყოფი სისტემა.**

კონცეფცია 44.4

ნეფრონი და მასთან დაკავშირებული სისხლძარღვები ძუძუმწოვართა თირკმლის ერთეულს წარმოადგენს

ძუძუმწოვრების გამომყოფი სისტემის ცენტრი თირკმელია, რომელიც წყლის ბალანსისა და მარილთა რეგულაციის მთავარ უბანსაც წარმოადგენს. ძუძუმწოვრებს თირკმლების წყვილი აქვს. თითოეული თირკმელი ლობიოს თესლის ფორმისაა და ადამიანში 10 სმ სიგრძე აქვს, იგი სისხლით **თირკმლის არტერიით** მარაგდება და მისგან **თირკმლის ვენა** გამოდის (სურათი 44.13 ა).

თირკმელში სისხლის დინება უხვია. ადამიანებში თირკმელები სხეულის მასის 1%-ზე ნაკლებს შეადგენენ, მაგრამ მოსვენებული გულის გამოსავლის 20%-ს იღებენ. შარდი თირკმელს **შარდსაწვეთების** საშუალებით ტოვებს და ორივე შარსაწვეთი **შარდის ბუშტს** უკავშირდება. შარდვის დროს, შარდი შარდის ბუშტიდან **შარდსადინარით** გამოიყოფა, რომელიც ქალებში საშოსთან, ხოლო მამაკაცებში პენისში იხსნება. შარდის ბუშტსა და შარდსადენს შორის არსებული სფინქტერი, რომელიც ნერვული სისტემის კონტროლის ქვეშ იმყოფება, შარდის გამოყოფას არეგულირებს.

ნეფრონის სტრუქტურა და ფუნქციები

ძუძუმწოვრების თირკმლებს ორი განსხვავებული უბანი აქვთ, თირკმლის გარეთა შრე რომელსაც **ქერქი** ეწოდება და შიგნითა შრე — **ტვინოვანი** (სურათი 44.13 ბ). ორივე უბანში მიკროსკოპული მილაკები და მათთან დაკავშირებული სისხძარღვოვანი ქსელებია მოთავსებული. ხერხემლიანთა თირკმლის ფუნქციური ერთეული ნეფრონი- ერთი გრძელი მილისგან და კაპილარული გორგალისგან შედგება. გორგალს **გლომერულუსს** უწოდებენ (სურათი 44.13 გ და დ). მილის ბრმა ბოლო ფიალის ფორმის გაფართოებას ქმნის, რომელსაც **ბოუმენის კაფსულა** ეწოდება და, რომელიც, გლომერულუსს შემოსაზღვრავს. ადამიანის თითოეული თირკმელი მილიონობით ნეფრონს შეიცავს. მი ლაკების ჯამური სიგრძე 80 კმ-ია.

სისხლის ფილტრაცია

ფილტრაცია ხდება, როდესაც სისხლის წნევა სისხლის სითხეს ბოუმენის კაფსულის გლომერულუსში განდევნის (იხ. სურათი 44.13 ბ). კაფსულის განსაკუთრებული უჯრედები, რომლებსაც პოდოციტებს უწოდებენ, და ფორებიანი კაპილარები წყლისა და მცირე ზომის გახსნილი ნივთიერებების მიმართ განვლადია, მაგრამ დიდი ზომის მოლეკულების (მაგალითად, პლაზმის ცილების) მიმართ კი – განუვლადი. მცირე ზომის მოლეკულების ფილტრაცია არაშერჩევითად მიმდინარეობს და ბოუმენის კაფსულის ფილტრატი შეიცავს მარილებს, გლუკოზას, ამინომჟავებს, ვიტამინებს, აზოტოვან პროდუქტებს (როგორიც არის შარდოვანა) და სხვა მცირე ზომის მოლეკულების ნარევს, რომელიც მსგავსია სისხლის პლაზმაში ამ ნივთიერებების კონცენტრაციის.

ფილტრატის გზა

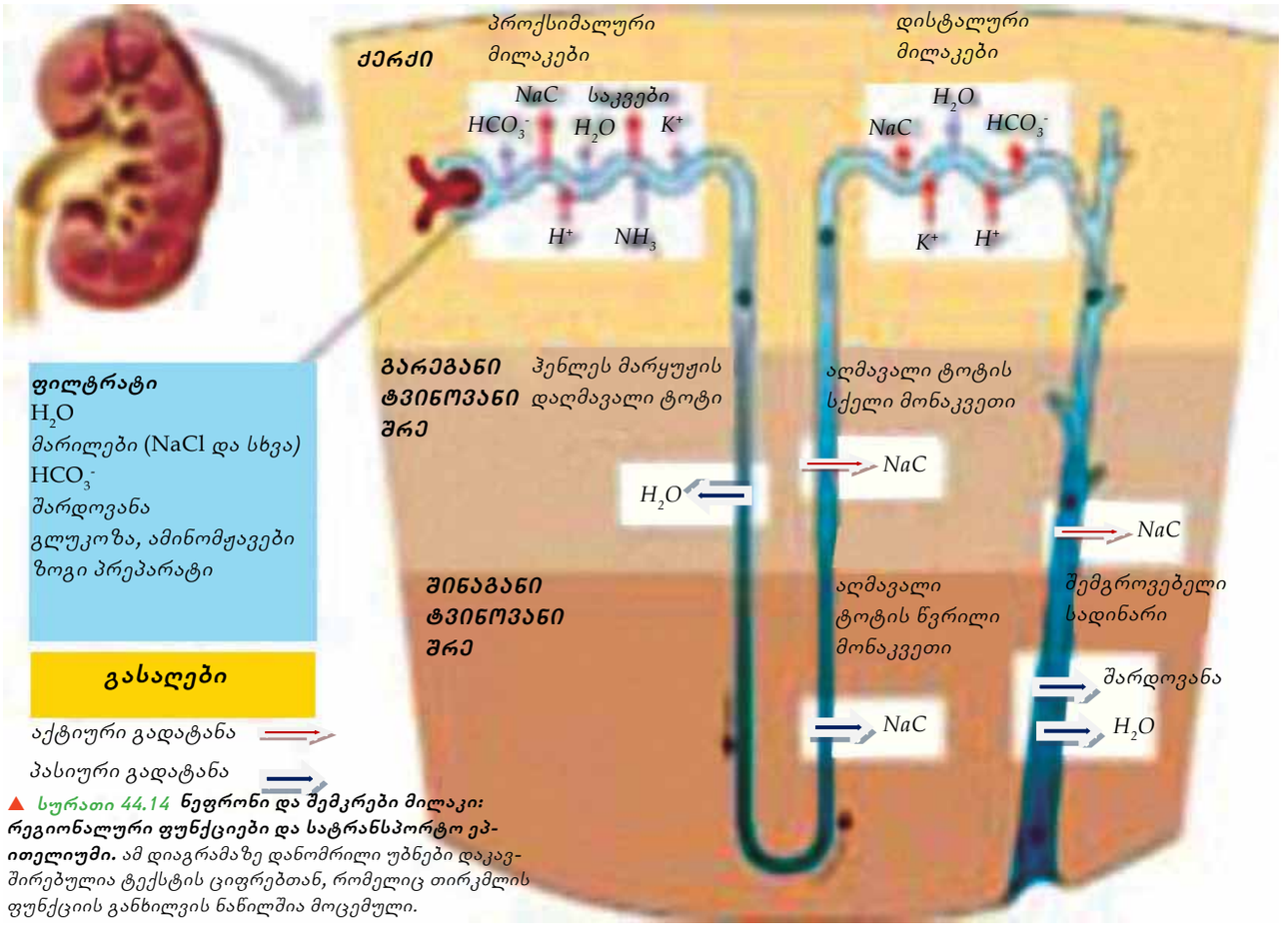
ფილტრატი ბოუმენის კაფსულიდან ნეფრონის შედეგ უბნებს გაივლის: ჰენლეს მარყუჟის **პროქსიმალურ მილაკს, მარყუჟს**, დაღმავალ ტოტს, აღმავალ ტოტს და **დისტალურ მილაკს**. დისტალური მილაკი **შემკრებ მილაკში** გადადის, რომელიც გადამუშავებულ ფილტრატს ბევრი ნეფრონიდან იღებს. ეს ფილტრატი ბევრი შემკრები არხიდან **თირკმლის ფიალას** უკავშირდება, რომელიც, თავის მხრივ, შარდსაწვეთში გადადის.

ადამიანის თირკმელში, ნეფრონების დაახლოებით 80% შემცირებულ ჰენლეს მარყუჟს შეიცავენ და თითქმის მთლიანად **ქერქოვან შრეში** თავსდება. დარჩენილი 20%, **იუქსტამედულარული ნეფრონები**, კარგად განვითარებული მარყუჟების მქონეა და თირკმლის ტვინოვან შრეში ღრმად თავსდება. იუქსტამდეულარული ნეფრონები მხოლოდ ძუძუმწოვრებსა და ფრინველებს ახასიათებს. სხვა ხერხემლიანების ნეფრონებს ჰენლეს მარყუჟი არ აქვთ. იუქსტამედულარული ნეფრონები, რომლებიც ძუძუმწოვრებს შესაძლებლობას აძლევს, სისხლთან მიმართებაში ჰიპეროსმოსური შარდი წარმოქმნან, წყლის შენახვის თვალსაზრისით ძალიან მნიშვნელოვანი ადაპტაციაა.

ნეფრონი და შემკრები მილაკები სატრანსპორტო ეპითელიუმითაა ამოფენილი და შარდის წარმოსაქმნელად ფილტრაციას აწარმოებენ. ამ ეპითელიუმის ერთ-ერთი ყველაზე მნიშვნელოვანი ამოცანა წყლისა და გახსნილი ნივთიერებების რეაბსორბციაა. ყოველდღე ადამიანის თირკმლეში 1100-2000ლ სისხლი გადის, რაც სხეულის სისხლის საერთო მოცულობას 275-ჯერ აღემატება. სისხლის ასეთი მოძრაობის შედეგად, ნეფრონი და შემკრები მილაკები 180ლ საწყის ფილტრატს წარმოქმნის, რაც საშუალო ადამიანის სხეულის წონას ორ-სამჯერ აღემატება. აქედან, თითქმის მთელი შაქრები, ვიტამინები და სხვა ორგანული ნივთიერებები, ისევე როგორც წყლის 99% სისხლში რეაბსორბირდება და გარეთ გამოსაყოფად მხოლოდ 1.5ლ რჩება.

ნეფრონთან დაკავშირებული სისხლძარღვები

თითიეული ნეფრონი სისხლით აფერენტული არტერიოლით მარაგდება, რომელიც თირკმლის არტერიის ტოტს წარმოადგენს და რომელიც გლომერულუსის კაპილარებად იყოფა (იხ. სურათი 44.13 დ). კაპილარები გლომერულუსიდან გამოსვლისას ერთიანდება და **ეფერენტულ არტერიოლს** ქმნიან. ეს სისხლძარღვი შემდეგ იყოფა და **პერიტუბულურ კაპილარებს** ქმნის, რომელიც პროქსიმალურ და დისტალურ მილაკებს ერტყმის გარს. სხვა კაპილარები ქვემოთ გრძელდება და ქმნის **vasa recta**-ს, რომელიც ჰენლეს მარყუჟს ერტყმის გარს. ეს კაპილარებიც მარყუჟს ქმნიან, რომლის დაღმავალი და აღმავალი ძარღვებიც სისხლს ურთიერთსაწინააღმდეგო მიმართულებით ატარებს. მიუხედავად იმისა, რომ გამომყოფი



▲ სურათი 44.14 **ნეფრონი და შემკრები მილაკი: რეგიონალური ფუნქციები და სატრანსპორტო ეპითელიუმი.** *ამ დიაგრამაზე დანომრილი უბნები დაკავშირებულია ტექსტის ციფრებთან, რომელიც თირკმლის ფუნქციის განხილვის ნაწილშია მოცემული.*

მილაკები და მათი გარშემომრტყმელი კაპილარები მჭიდროდ არიან დაკავშირებულნი, ისინი ნივთიერებებს უშუალოდ არ ცვლიან. მილაკები და კაპილარები ქსოვილურ სითხეშია მოთავსებული, რომლის გავლითაც სხვადასხვა ნივთიერება სისხლის პლაზმასა და ნეფრონის მილაკების ფილტრატს შორის დიფუნდირებს. ეს გაცვლა ნეფრონებში სისხლისა და ფილტრატის დინების ურთიერთსაწინააღმდეგო მიმართულებით ძლიერდება.

სისხლის ფილტრატიდან შარდამდე: დაწვრილებითი მიმოხილვა

ამ განყოფილებაში ჩვენ ყურადღებას გავამახვილებთ იმაზე, როგორ ხდება ფილტრატის შარდად გარდაქმნა ძუძუმწოვრების ნეფრონსა და შემკრებ მილაკში. შემოხაზული ციფრები 44.14 სურათის ციფრებს შეესაბამება.

1. **პროქსიმალური მილაკი.** პროქსიმალურ მილაკში სეკრეცია და რეაბსორბცია ფილტრატის შემდგენლობასა და მოცულობას მნიშვნელოვნად ცვლის. მაგალითად, სატრანსპორტო ეპითელიუმის უჯრედები ახდენენ წყალბადის იონების კონტროლირებულ გამოყოფას რაც ორგანიზმის სითხეების შედარებით მუდმივი პ-ის შენარჩუნებას უწყობენ ხელს. ეს უჯრედები ასევე ასინთეზებენ და გამოყოფენ ამონიუმს, რომელიც ანეიტრალებს მჟავას და იცავს ფილტრატს ძლიერი შემჟავიანებისგან. რაც უფრო მჟავეა ფილტრატი, მით უფრო მეტ ამონიუმს გამოყოფენ უჯრედები. მიუხედავად იმისა, რომ აზოტოვანი პროდუქტების უმეტესობა შარდოვანას სახით გამოიყოფა, ძუძუმწოვრების შარდი ზოგჯერ ამ წყაროდან წარმოქმნილ ამონიუმს შეიცავს. პროქსიმალური მილაკები მნიშვნელოვანი ბიკარბონატული ბუფერის რეაბსორბციასაც ახდენენ. წამლები და სხვა მომწამვლელი ნივთიერებები, რომელიც ღვიძლში გადის, პერიტუბულარული კაპილარებიდან ქსოვილური სითხისა და ეპითელიუმის გავლით პროქსიმალურ მილაკში გადადის. ამის საპირისპიროდ, საჭირო საკვები ნივთიერებები მათ შორის გლუკოზა, ამინოჟავები და კალიუმის იონები აქტიურად ან პასიურად ფილტრატიდან ქსოვილურ სითხეში და შემდგომ პერიტუბულარულ კაპილარებში გადადის.

პროქსიმალური მილაკის ერთ-ერთი ყველაზე მნიშვნელოვანი ფუნქცია, საწყისი ფილტრატის დიდი მოცულობიდან ნატრიუმის ქლორიდისა და წყლის რეაბსორბციაა. ფილტრატის მარილი, სატრანსპორტო ეპითელიუმის უჯრე-

დებში დიფუნდირდება და უჯრედების მემბრანები ნატრიუმის იონებს აქტიური ტრანსპორტის გზით ქსოვილურ სითხეში გადაიტანენ. დადებითი მუხტის ტრასპორტი, ქლორის უარყოფითი იონის მილაკის გარეთ გადატანით ბალანსდება. როდესაც მარილები ფილტრატიდან ქსოვილურ სითხეში გადადის, წყალიც ოსმოსის გზით თან მიყვება. ეპითელიუმის გარეთა მხარეს ზედაპირის გაცილებით ნაკლები ფართობი აქვს, ვიდრე სანათურისკენ მიმართულ მხარეს, რაც ამცირებს მარილებისა და წყლის მილაკში გაჟონვის ალბათობას. ამის ნაცვლად, მარილები და წყალი ქსოვილური სითხიდან პერიტუბულარულ კაპილარებში გადადის.

2. **ჰენლეს მარყუჟის დაღმავალი ტოტი.** როდესაც ფილტრატი ჰენლეს მარყუჟის დაღმავალ ტოტში მიედინება, წყლის რეაბსორბცია გრძელდება. აქ სატრანსპორტო ეპითელიუმი კარგად განვლადია წყლისთვის, მაგრამ ნაკლებად განვლადია მარილებისა და მცირე ზომის გახსნილი ნივთიერებებისთვის. იმისთვის, რომ წყალი მილაკიდან გარეთ გამოვიდეს, მილაკის გარშემომყოფი ქსოვილური სითხე, მილაკის ფილტრატთან შედარებით ჰიპეროსმოსური უნდა იყოს. ქსოვილური სითხის ოსმოლარობა არ იზრდება ქერქის გარეთა ნაწილიდან თირკმლის ტვინოვანი შრისკენ. ასე რომ, ფილტრატი, რომელიც ჰენლეს მარყუჟის დაღმავალი ტოტით ტვინოვან შრეში ქვევით მიემართება აგრძელებს წყლის კარგვას სულ უფრო მზარდი ოსმოლარობით, რაც ფილტრატის კონცენტრაციის გაზრდას განაპირობებს.

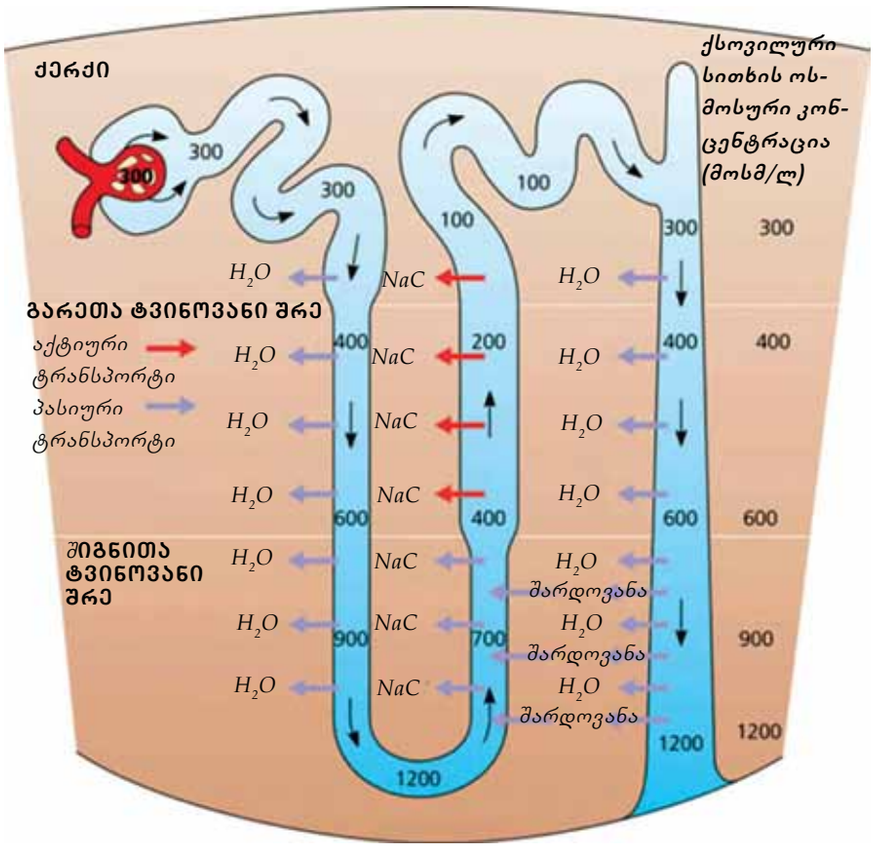
3. **ჰენლეს მარყუჟის აღმავალი ტოტი.** ფილტრატი, იუქსტამედულარული ნეფრონების შემთხვევაში ტვინოვანი შრის სიღრმეში მარყუჟის წვერს აღწევს, შემდეგ აღმავალი ტოტით, უკან ქერქისკენ ბრუნდება. აღმავალი ტოტის სატრანსპორტო ეპითელიუმი განვლადია მარილების მიმართ, მაგრამ არაგანვლადია წყლისთვის. აღმავალ ტოტს ორი სპეციალიზებული უბანი აქვს: მარყუჟის წვერთან ახლოს მყოფი თხელი სეგმენტი და დისტალური მილის მეზობლად მოთავსებული სქელი სეგმენტი. როდესაც დაღმავალ ტოტში კონცენტრირებული ფილტრატი თხელ სეგმენტს უახლოვდება, ნატრიუმის ქლორიდი განვლადი მილაკიდან ქსოვილურ სითხეში გადადის. ეს მოძრაობა ტვინოვან შრეში ქსოვილური სითხის ოსმოლარობას ზრდის. ფილტრატიდან მარილის ინტენსიური გადასვლა აღმავალი ტოტის სქელ სეგმენტშიც გრძელდება, მაგრამ აქ ეპითელიუმი ნატრიუმის ქლორიდის გადატანას ქსოვილურ სითხეში აქტიური გზით ახორციელებს. მარყუჟის აღმავალ ტოტში ფილტრატის მოძრაობისას მილაკიდან წყლის გამოსვლის გარეშე მარილის დაკარგვა ფილტრატის განზავებას განაპირობებს.

4. **დისტალური მილაკი.** დისტალური მილაკი, აკონტროლებს ფილტრატში გამოყოფილი კალიუმის იონის რაოდენობას და ნატრიუმის ქლორიდის რეაბსორბციის ინტენსივობას, და ამრიგად მთავარ როლს თამაშობს ორგანიზმის სითხეებში კალიუმის იონისა და ნატრიუმის ქლორიდის კონცენტრაციის რეგულაციაში. პროქსიმალური მილაკის მსგავსად, დისტალური მილაკი ასევე მონაწილეობას იღებს pH-ის რეგულაციაში, ვინაიდან აკონტროლებს წყალბადის იონების სეკრეციას და ბიკარბონატების რეაბსორბციას.

5. **შემკრები მილაკი.** შემკრებ მილაკს ფილტრატი ტვინოვანი შრიდან თირკმლის ფიალაში გადააქვს. შემკრები მილაკის სატრანსპორტო ეპითელიუმი, ნატრიუმის ქლორიდის აქტიური რეაბსორბციის გზით მნიშვნელოვნად განსაზღვრავს იმას, შარდით რამდენი მარილი გამოიყოფა. მისი გამტარობის ხარისხი ჰუმორული კონტროლის ქვეშ იმყოფება. ის წყლის გამტარია, მაგრამ არ ატარებს მარილებს ან შარდოვანას. ასე რომ, როდესაც ფილტრატი თირკმლის ოსმოლარობის გრადიენტს გადაკვეთს, ის მზარდად კონცენტრირებული ხდება, რადგანაც ჰიპეროსმოსურ ქსოვილურ სითხეში გადასვლით წყალს კარგავს. შიგნითა ტვინოვან შრეში მილაკი შარდოვანას მიმართ განვლადი ხდება. შარდოვანას მაღალი კონცენტრაციის გამო, ფილტრატში შარდოვანას ნაწილი მილაკიდან გარეთ, ქსოვილურ სითხეში გადადის. ნატრიუმის ქლორიდთან ერთად, აღნიშნული შარდოვანა მონაწილეობას იღებს ტვინოვანი შრის ქსოვილური სითხის ოსმოლარობის შექმნაში. ეს მაღალი ოსმოლარობა კი ძუძუმწოვართა თირკმელს საშუალებას აძლევს, შეინარჩუნოს წყალი ორგანიზმის სითხეებთან შედარებით ჰიპეროსმოსური შარდის გამოყოფისას.

კონცეპტის ტესტი 44.4

1. გლომერულუსში მიმავალი აფერენტულ არტერიოლაში მყოფი სისხლის წნევის შემცირება, როგორ გავლენას მოახდენდა ბოუმენის კაფსულაში სისხლის ფილტრაციაზე?
2. სხვადასხვა წამალი შემკრები მილაკის ეპითელიუმს ნაკლებად გამტარს ხდის წყლის მიმართ. რა გავლენას მოახდენდა ეს წამლები თირკმლის ფუნქციაზე?
3. თირკმლის ეს ნაწილები ჩამოთვალეთ იმ რიგის მიხედვით, რომლითაც მათში ფილტრატი მოძრაობს: პროქსიმალური მილაკი, ბოუმენის კაფსულა, დისტალური მილაკი, ჰენლეს მარყუჟი.



▲ *სურათი 44.15* ***როგორ ახდენს ადამიანის თირკმელი შარდის კონცენტრირებას: ორი-გახსნილი ნივთიერების მოდელი.*** *ორი გახსნილი ნივთიერება მონაწილეობას იღებს ქსოვილური სითხის ოსმოლარულობის შექმნაში. ესენია ნატრიუმის ქლორიდი და შარდოვანა. ჰენლეს მარყუჟი ინარჩუნებს ნატრიუმის ქლორიდის ქსოვილური სითხის გრადიენტს, რომელიც დაღმავალ ტოტში იზრდება და აღმავალში კი მცირდება. შარდოვანა ტვინოვანი შრის ქსოვილურ სითხეში შემკრები მილაკიდან დიფუნდირებს (ფილტრატის შარდოვანას უმეტესი ნაწილი შემკრებ მილაკში რჩება და გამოიყოფა). ფილტრატი ქერქსა და ტვინოვან ნაწილს შორის სამ წვერს ქმნის: შემკრებ მილაკში ჯერ ქვევით, მერე ზევით და შემდეგ ისევ ქვევით. როდესაც ფილტრატი შემკრებ მილაკში მიედინება, ოსმოსის გზით დიდი რაოდენობით წყალი მილაკიდან გადადის და გახსნილი ნივთიერებების (მათ შორის შარდოვანას, რომელიც ფილტრატში რჩება) კონცენტრირება ხდება.*

განსხვავების შენარჩუნება და ჰიპეროსმოსური შარდის წარმოქმნა შესაძლებელია, მხოლოდ იმით, რომ კონცენტრაციული გრადიენტის საწინააღმდეგოდ გახსნილი ნივთიერებების გადასატანად მნიშვნელოვანი ენერგია იხარჯება. ნეფრონები – განსაკუთრებით ჰენლეს მარყუჟი – შეიძლება ენერგიის მომხმარებელ პატარა მანქანად განვიხილოთ, რომლის ფუნქციაც არის თირკმელში მაღალი ოსმოლარული უბნის შექმნა, რომელიც შემკრები მილაკის ფილტრატიდან წყლის გამოსატანად იქნება გამოყენებული. ოსმოსურ გრადიენტის შექმნაში ორი მთავარი გახსნილი ნივთიერება მონაწილეობს ნატრიუმის ქლორიდი, რომელიც თირკმლის ტვინოვან შრეში, ჰენლეს მარყუჟებით არის დამარაგებული და შარდოვანა, რომელიც შიგნითა ტვინოვანი შრის შემკრები მილაკის ეპითელიუმში ჟონავს (იხ. სურათი 44.14).

ძუძუმწოვართა თირკმლის, როგორც წყლის შემაკავებელი ორგანოს ფიზიოლოგიის უკეთ გასაგებად, გავყვეთ ფილტრატის დინებას გამომყოფ მილაკებში, ამჯერად ყურადღებას იმაზე გავამახვილებთ, როგორ ინარჩუნებენ იუქსტამედულარული ნეფრონები ოსმოსურ გრადიენტს, და იყენებენ ამ გრადიენტს ჰიპეროსმოსური შარდის წარმოქმნისთვის (სურათი 44.15). როდესაც ფილტრატი ბოუმენის კაფსულადან პროქსიმალური მილაკისკენ მიდის მისი ოსმოლარობა, სისხლის მსგავსად 300 მოსმ/ლ-ია. როდესაც ფილტრატი თირკმლის ქერქის პროქსიმალურ მილაკში გადის, წყლისა და მარილების დიდი რაოდენობა რეაბსორბირდება. ასე რომ, ფილტრატის მოცულობა მნიშვნელოვნად მცირდება, მაგრამ მარილების დაკარგვის გამო, მისი ოსმოლარულობა თითქმის იგივე რჩება.

კონცეფცია **44.5**

ძუძუმწოვართა თირკმლის უნარი, ორგანიზმში წყალი შეინარჩუნოს, სმელეთზე მომძინადრე ცხოველების ერთერთი მთავარი ადაპტაციაა

ძუძუმწოვრების თირკმლებში კოოპერაციული მოქმედება და ზუსტი განლაგება ჰენლეს მარყუჟებისა და შემკრები მილაკების პასუხისმგებელია ოსმოსური გრადიენტის შექმნაზე, რომელიც შარდის კონცენტრირებას განაპირობებს. მაგრამ მიუხედავად ასეთი მაღალი ორგანიზაციისა, ოსმოსური

როდესაც ფილტრატი ქერქიდან ტვინოვანი ნივთიერებისკენ ჰენლეს მარყუჟის დაღმავალ ტოტში მოძრაობს, ფილტრატის ოსმოლარობა იზრდება და გახსნილი ნივთიერებები, მათ შორის ნატრიუმის ქლორიდი, უფრო კონცენტრირებული ხდება. ყველაზე მაღალი ოსმოლარობა (დაახლოებით 1200მოსმ/ლ) ჰენლეს მარყუჟის იდაყვში ფიქსირდება. როდესაც ფილტრატი რკალში შემოუხვევს და აღმავალ ტოტში შედის, რომელიც გამტარია მარილების, მაგრამ არა წყლის მიმართ, მარილების დიფუზია მაქსიმალური ხდება. ასე რომ, ჰენლეს მარყუჟის ორი ტოტი თირკმლის ქსოვილური სითხის ოსმოსურ გრადიენტის შენარჩუნებას უზრუნველყოფს. დაღმავალი ტოტი მარილიან ფილტრატს ქმნის. ნატრიუმის ქლორიდი აღმავალი ტოტიდან შემდეგ დიფუნდირებს რათა თირკმლის ტვინოვანი შრის ქსოვილური სითხის მაღალი ოსმოლარულობა შენარჩუნდეს. ყურადღება მიაქციეთ, რომ ჰენლეს მარყუჟს ურთიერთსაწინააღ-

დეგო დინების სისტემასთან (რომელიც თევზების ლაყუჩებში ჟანგბადის აბსორბციის მაქსიმალიზაციას განაპირობებს და ენდოთერებში სითბოს დაკარგვას ამცირებს; **იხ. სურათი 40.15**) რამდენიმე მსგავსი თვისება აქვს. **(სურათი 42.21)** იმ შემთხვევებში, ურთიერთსაწინააღმდეგო დინების მექანიზმები ჟანგბადის ან სითბოს, გრადიენტის მიმართულებით პასიურ მოძრაობას წარმოადგენს. ამისგან განსხვავებით, ჰენლეს მარყუჟის ურთიერთსაწინააღმდეგო დინების მექანიზმი ენერგიას მარყუჟის აღმავალი ტოტის ფილტრატიდან ნატრიუმის ქლორიდის აქტიური ტრანსპორტისთვის ხარჯავს. ასეთ ურთიერთსაწინააღმდეგო დინების სისტემას ურთიერთსაწინააღმდეგო დინების მულტიპლიცირების სისტემას უწოდებენ. ჰენლეს მარყუჟის აღნიშნული სისტემა თირკმლის შიგნით მაღალ მარილის კონცენტრაციას უზრუნველყოფს და თირკმელს საშუალებას აძლევს კონცენტრირებული შარდი წარმოქმნას. რა უშლის ხელს vasa recta-ს კაპილარებს გრადიენტის გაფანტვაში, ნატრიუმის ქლორიდის მაღალკონცენტრირებული სითხის გადატანის შედეგად? ყურადღება მიაქციეთ, **სურათ 44.13**. რომ ვასა რეცტა თავისი დაღმავალი და აღმავალი ძარღვებით, რომლითაც სისხლი თირკმლის ოსმოსური გრადიენტის საწინააღმდეგოდ მოძრაობს. ასევე ურთიერთსაწყნააღდეგო დინების სისტემაა, როდესაც დაღმავალ ტოტს სისხლი შიდა ტვინოვან შრეში გადააქვს; წყალი სისხლიდან იკარგება და ნატრიუმის ქლორიდი კი მასში დიფუნდირებს. ეს დინებები ბრუნდება, როდესაც სისხლი აღმავალ ტოტში ქერქსიკენ უკან მიემართება და წყალი სისხლში შედის მარილი კი გარეთ დიფუნდირებს. ასე რომ, ვასა რეცტა-ს შეუძლია ოსმოსურ გრადიენტთან ურთიერთქმედების გარეშე თირკმელი საკვები ნივთიერებებით და სხვა მნიშვნელოვანი ნაერთებით მოამარაგოს, რომელიც თირკმელს ჰიპეროსმოსური შარდის გამოყოფის საშუალებას აძლევს.

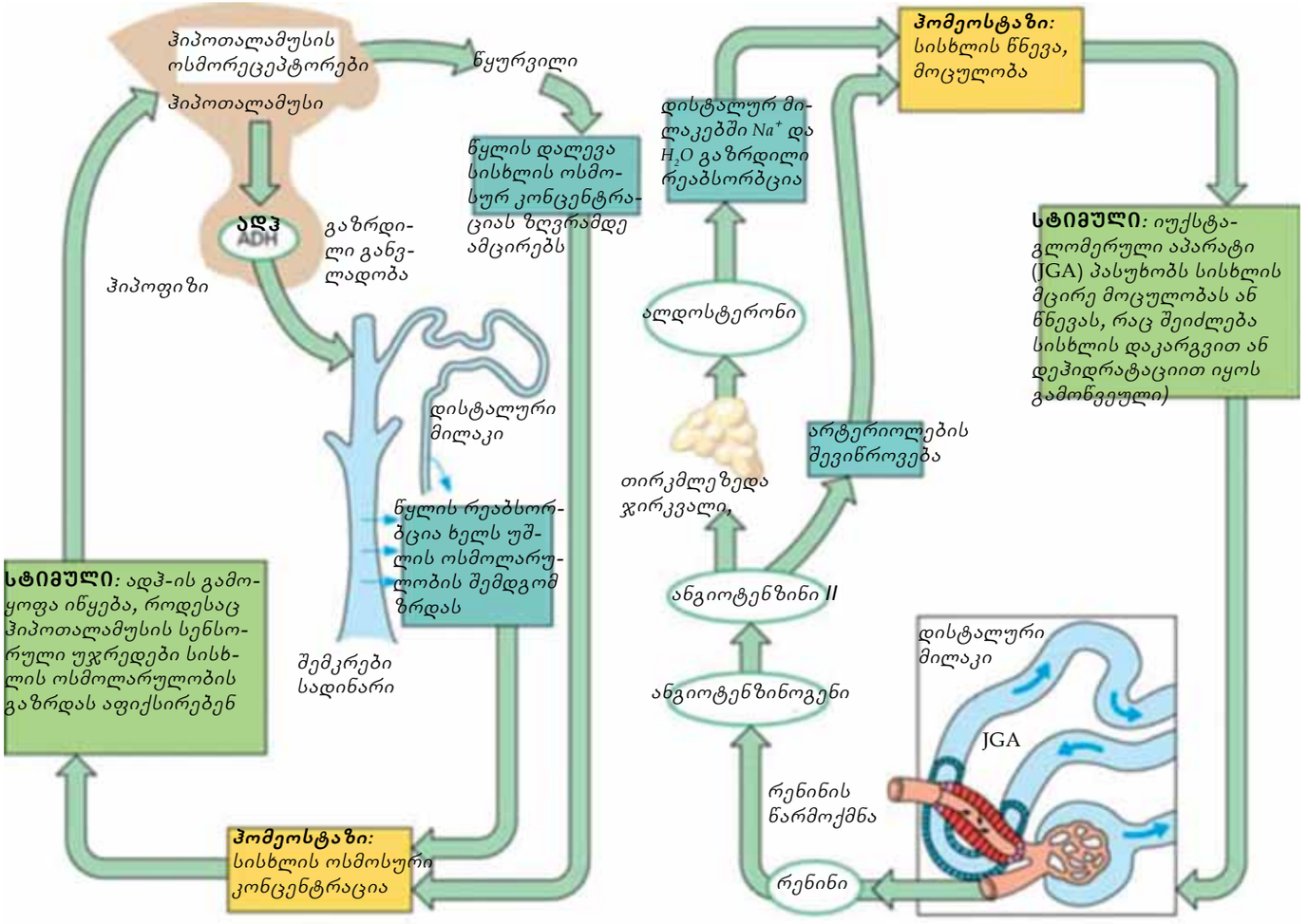
ჰენლეს მარყუჟის და vasa recta-ს ურთიერთსაწინააღმდეგო დინება საშუალებას იძლევა ქერქსა და ტვინოვან შრეს შორის მკვეთრი ოსმოსური გრადიენტი შენარჩუნდეს. დიფუზიის გზით ნებისმიერი ოსმოსური გრადიენტი გაქრება, თუ მის შესანარჩუნებლად ენერგია არ დაიხარჯა. თირკმელში ეს დანახარჯი ჰენლეს მარყუჟის აღმავალი ტოტის სქელ სეგმენტში ვლინდება, სადაც ნატრიუმის ქლორიდი აქტიური ტრანსპორტის გზით მილაკიდან გარეთ გადის. ურთიერთსაწინააღმდეგო დინების დადებით მხარეებთან ერთად აღსანიშნავია ის ფაქტი, რომ ეს პროცესი (თირკმლის სხვა აქტიურ სატრანსპორტო სისტემებთან ერთად) მნიშვნელოვანი რაოდენობის ატფ-ის დანახარჯს მოითხოვს და ყველა სხვა ორგანოსთან შედარებით, თირკმელს ზომიდან გამომდინარე, მას ყველაზე მაღალი მეტაბოლური აქტივობა ახასიათებს.

მაშინ, როდესაც ფილტრატი დისტალურ მილაკს აღწევს, ის სხეულის სითხეებთან შედარებით ჰიპოოსმოსური ხდება, რადგანაც აღმავალი ტოტის სქელ უბანში ნატრიუმის ქლორიდის აქტიური ტრანსპორტით გარეთ გადაიტანება. შემდეგ ფილტრატი ისევ ტვინოვანი შრისკენ ჩადის, ამჯერად უკვე შემკრებ მილაკში, რომელიც წყლის მიმართ გამტარია, მარილების მიმართ კი არა. ამის გამო, როდესაც ფილტრატი ქერქიდან ტვინოვანი შრისკენ გადადის და გაზრდილი ოსმოლარულობის ქსოვილურ სითხეს უპირისპირდება, ოსმოსი მისგან წყალს გამოდევნის. ეს იწვევს ფილტრატში მარილების, შარდოვანასა და სხვა გახსნილი ნივთიერებების კონცენტრირებას. შარდოვანას ნაწილი შემკრები მილაკის ქვედა უბნებში გაჟონავს და შიგნითა ტვინოვანი შრის ქსოვილური სითხის მაღალი ოსმოლარულობის ჩამოყალიბებაში იღებს მონაწილეობას (შარდოვანა დიფუზიის გზით ჰენლეს მარყუჟში უკან ბრუნდება, მაგრამ შემკრებ მილაკში მისი გამოდინება, ქსოვილურ სითხეში შარდოვანას მაღალ კონცენტრაციას განაპირობებს) თირკმლიდან გარეთ გამოსვლამდე, შარდმა შიგნითა ტვინოვან შრეში შეიძლება ქსოვილური სითხის ოსმოლარულობას მიაღწიოს, რომელიც 1200მოსმ/ლ კი შეიძლება იყოს. თუმც ტვინოვანი შრის ქსოვილური სითხე შარდის იზოოსმოსურია, სისხლთან და სხეულის სხვა ნაწილების ქსოვილურ სითხესთან მიმართებაში ის ჰიპეროსმოსური გამოდის. ეს მაღალი ოსმოსურობა გახსნილ ნივთიერებებს საშუალებას აძლევს, შარდში დარჩნენ და ორგანიზმიდან წყლის უმცირესი დანაკარგით გამოიყონ. იუქსტამედულარული ნეფრონი, შარდის მაკონცენტრირებელი ფუნქციით ხმელეთზე არსებობისთვის უმნიშვნელოვანესი ადაპტაციაა, რაც ძუძუმწოვრებს საშუალებას აძლევს, მარილები და აზოტოვანი ნარჩენები წყლის გაფლანგვის გარეშე მოიშოროს თავიდან. როგორც ვნახეთ, ძუძუმწოვრების თირკმლის უნარი - ჰიპეროსმოსური შარდი წარმოქმნას მთლიანად დამოკიდებულია ქერქისა და ტვინოვან ნაწილში მილაკების და შემკრები სადინრების ზუსტ განლაგებაზე. აქედან გამომდინარე, თირკმელი საუკეთესო მაგალითია იმისა, თუ ორგანოს ფუნქცია როგორ მჭიდრო კავშირშია მის სტრუქტურასთან.

თირკმლის ფუნქციის რეგულაცია

ძუძუმწოვართა თირკმლის ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი ასპექტი ის არის, რომ მას შეუძლია შარდის მოცულობისა და ოსმოლარულობის რეგულაცია, იმისდამიხედვით თუ როგორია ცხოველის მარილებისა და წყლის ბალანსი და შარდის წარმოქმნის სისწრაფე. დიდი რაოდენობის მარილების მიღების და წყლის დეფიციტის შემთხვევაში, ძუძუმწოვრებს შარდისა და მარილების გამოყოფა წყლის უმცირესი დანაკარგით და მცირე მოცულობის ჰიპეროსმოსური შარდის წარმოქმნით შეუძლიათ. მაგრამ თუ მარილების ნაკლებობაა და სითხის მიღება კი ინტენსიურად მიმდინარეობს, თირკმელი წარმოქმნის დიდი მოცულობის ჰიპოოსმოსურ შარდს. ამ ჭარბი წყლის მოცილებას მარილის მცირე დანაკარგით ახერხებს (70მოსმ/ლ განზავებით, რაც ადამიანის სისხლთან შედარებით, რომელიც 300მოსმ/ლ გაცილებით უფრო განზავებულია). ოსმორეგულაციის ფუნქციის ეს ცვალებადობა ნერვული და ჰუმორული კონტროლით მიიღწევა.

წყლის ბალანსის რეგულაციისთვის ერთერთი მნიშვნელოვანი ჰორმონი არის **ანტიდიურეზული ჰორმონი (ADH)** **(სურათი 44.16 ა)**. ტვინში, ჰიპოთალამუსში წარმოიქმნება და უკანა ჰიპოფიზის საშუალებით გამოიყოფა. ჰიპოთალამუსის ოსმორეცეპტორული ურჯედები სისხლის ოსმოლარულობის მონიტორინგს ახდენენ. როდესაც ის 300მოსმ/ლ უფრო მეტად იზრდება (სავარაუდოდ, ძლიერ მარილიანი საკვების მიღებისა ან მოჭარბებული ოფლიანობისას) სისხლში უფრო მეტი გამოიყოფა და თირკმელს აღწევს. ჰორმონი ეპითელიუმის წყლის მიმართ გამტარობას ზრდის. ეს აძლიერებს წყლის რეაბსორბციას, ამცირებს შარდის მოცულობას და ხელს უშლის



(ა) *ანტიდიურეზული ჰორმონი აძლიერებს ორგანიზმში სითხის შენარჩუნებას, რამდენადაც ზრდის თირკმლის მიერ წყლის შეკავებას.*

(ბ) *რენინ-ანგიოტენზინ-ალდოსტერონის სისტემა (RAAS) იწვევს სისხლის მოცულობისა და წნევის გაზრდას.*

▲ *სურათი 44.16* ***უარყოფითი უკუკავშირის მექანიზმით თირკმლის ჰორმონალური კონტროლი.***

სისხლის ოსმოლარულობის შემდგომ ზრდას. უარყოფითი უკუკავშირის გზით სისხლის დაქვეითებული ოსმოლარულობა ჰიპოთალამუსის ოსმორეცეპტორების მოქმედებას ამცირებს და ნაკლები გამოიყოფა. მაგრამ საჭმელში დამატებითი წყლის მიწოდებამ ან წყლის დალევამ შეიძლება ოსმოლარულობა უკან 300მოსმ/ლ მდგომარეობას დაუბრუნოს.

ამის საწინააღმდეგოდ, როდესაც ადგილი აქვს წყლის დიდი რაოდენობით მიღებას, მცირდება სისხლის ოსმოლარულობა და ძალიან ცოტა რაოდენობით გამოიყოფა. ეს ამცირებს დისტალური და შემკრები მილაკების განვლადობას. დისტალური მილაკებითა და შემკრები მილაკებით წყლის რეაბსორბცია მცირდება, რაც, თავის მხრივ, განზავებული შარდის წარმოქმნას განაპირობებს (გაზრდილ შარდის გამოყოფას დიურეზი ეწოდება, ეს არის მიზეზი, რის გამოც ჰორმონს, რომელიც ამ მდგომარეობას ეწინააღმდეგება, ანტიდიურეზულ ჰორმონი დაარქვეს). ალკოჰოლმა შეიძლება წყლის ბალანსი დაარღვიოს, ვინაიდან ის ამცირებს -ს გამოყოფას რაც, თავის მხრივ, მოჭარბებულ შარდვას, წყლის დიდი რაოდენობით კარგვასა და დეჰიდრატაციას განაპირობებს (რაც შეიძლება ნაბახუსევის სინდრომის ზოგიერთი სიმპტომის მიზეზი იყოს). სისხლის ოსმოლარულობა, ADH-ს გამოყოფა და თირკმელში წყლის რეაბსორბცია ურთიერთდაკავშირებულია უკუკავშირებითი მარყუჟით, რაც ჰომეოსტაზის სისტემას წარმოადგენს. მეორე მარეგულირებელი მექანიზმი მოიცავს განსაკუთრებულ ქსოვილს, რომელსაც **იუქსტაგლომერულარული აპარატი (JGA)** ეწოდება და, რომელიც, გლომერულუსის მომმარაგებელ აფერენტულ არტერიასთან არის მოთავსებული (სურათი 44.16 ბ). როდესაც სისხლის წნევა ან მოცულობა აფერენტულ არტერიოლაში ეცემა (მაგალითად მარილების შემცირებული რაოდენობით მიღებისას, ან სისხლის დაკარგვისას), ფერმენტი რენინი იწყებს ქიმიურ რეაქციას რომელიც პლაზმის ცილა ანგიოტენზინ I ცილა ანგიოტენზინ II გარდაქმნის. ეს უკანასკნელი მოქმედებს როგორც ჰორმონი და არტერიოლების შევიწროვებით სისხლის წნევას ზრდის, რაც, თავის მხრივ, კაპილარებისკენ (მათ შორის თირკმლის კაპილარებისკენაც) სისხლის გადასვლას ამ-

ცირებს. ანგიოტენზინი II ასევე ასტიმულირებს ნეფრონების პროქსიმალურ მილაკებს, რაც ნატრიუმის ქლორიდისა და წყლის რეაბსორბციას ზრდის. ეს კი ამცირებს შარდში გამოყოფილი მარილებისა და წყლის რაოდენობას და შედეგად ზრდის სისხლის მოცულობასა და წნევას. ანგიოტენზინი II-ს სხვა ეფექტი თირკმლეზედა ჯირკვლის სტიმულირებაა, რათა მან ჰორმონი ალდოსტერონი გამოყოს. ეს ჰორმონი ნეფრონის დისტალურ მილაკზე მოქმედებს და ნატრიუმის იონებისა და წყლის რეაბსორბციას აძლიერებს, რაც შედეგად სისხლის მოცულობასა და წნევას ზრდის. შეჯამების სახით შეიძლება ითქვას, რომ **რენინ-ანგიოტენზინ- ალდოსტერონის სისტემა (RAAS)** არის ჰომეოსტაზურ სისტემაში მოქმედი უკუკავშირის წრედის ნაწილი. სისხლის წნევისა და მოცულობის შემცირება რთავს JGA-დან რენინის გამოყოფას. **ანგიოტენზინ II** და ალდოსტერონის მოქმედების შედეგად სისხლის წნევისა და მოცულობის გაზრდა ამცირებს რენინის გამოყოფას. ADH და RAAS ფუნქცია შესაძლოა გადაჭარბებული მოგვეჩვენოს, მაგრამ ეს არასწორი შეხედულება იქნება. ორივე ზრდის წყლის რეაბსორბციას, მაგრამ ისინი განსხვავებულ ოსმორეგულატორულ პრობლემებს აგვარებენ. გამოყოფა არის სისხლის გაზრდილ ოსმოლარულობაზე პასუხი, რომელიც შეიძლება წყლის ჭარბი დაკარგვის ან არაადეკვატური რაოდენობით მიღების შედეგი იყოს. ვითარება, რომელიც მარილებისა და ორგანიზმის სითხეების დაკარგვას იწვევს – მაგალითად, სხეულის დაზიანება, ან მწვავე დიარეა – სისხლის წნევას ოსმოლარულობის გაზრდის გარეშე შეამცირებს. ეს კი არ გამოიწვევს ადჰ-ის გამოყოფის ცვლილებას, მაგრამ RAAS უპასუხებს სისხლის მოცულობისა და წნევის დაცემას ნატრიუმის იონების და წყლის რეაბსორბციის გაზრდით. ADH და RAAS ჰომეოსტზში ერთმანეთის პარტნიორებს წარმოადგენენ. მხოლოდ თირკმელში წყლის რეაბსორბციის სტიმულირებით ნატრიუმის იონების კონცენტრაციას შეამცირებდა, მაგრამ RAAS სტიმულირება ნატრიუმის იონების რეაბსორბციისა ეხმარება ბალანსის შენარჩუნებაში.

სხვა ჰორმონი არის **ატრიალური ნატრიურეზული ფაქტორი (ANF)**. ის ეწინააღმდეგება RAAS-ს. სისხლის წნევისა და მოცულობის გაზრდის საპასუხოდ წინაგულის კედელი ANF-ს გამოყოფს. ეს უკანასკნელი აკავებს რენინის გამოყოფას, ამცირებს შემკრები მილაკის მიერ ნატრიუმის ქლორიდის რეაბსორბციას და ამცირებს თირკმელზედა ჯირკვლიდან ალდოსტერონის გამოყოფას. ეს მოქმედება ამცირებს სისხლის წნევასა და მოცულობას. ასე რომ, ADH, RAAS და ANF ქმნიან დახვეწილ სისტემას, რომელიც ამოწმებს, აბალანსებს და არეგულირებს თირკმლის უნარს სისხლის ოსმოლარობა, მარილთა კოცენტრაცია, მოცულობა და წნევა გააკონტროლოს. ზუსტი მარეგულირებელი როლი აქტიური კვლევის საგანია. ძუძუმწოვართა თირკმლის ფუნქციის სწრაფი ცვლილება საშუალებას იძლევა სწრაფად შეეწყოს ოსმორეგულაციისა და გამოყოფის მოთხოვნებს. სამხრეთამერიკული ვამპირი ღამურა ამ ფუნქციური მოქნილობის მაგალითია (სურათი 44.17). ამ სახეობის ღამურები დიდი ზომის ფრინველებითა და ძუძუმწოვრებით იკვებებიან. მსხვერპლის კანში ჩასარჭობად ისინი ბასრ კბილებს იყენებენ და შემდეგ ჭრილობიდან სისხლს წოვენ. ღამურას ნერწყვში არსებული ანტიკოაგულანტი სისხლის შედედებას უშლის ხელს, მაგრამ ჩვეულებრივ მათი მსხვერპლი სერიოზულად არ ზიანდება.



▲ *სურათი 44.17* ***ვამპირი ღამურა (Desmodus rotundas), უნიკალური გამომყოფი სისტემის მქონე ძუძუმწოვარი.***

რამდენადაც ვამპირი ღამურები, შესაბამისი მსხვერპლის მოსაძებნად დიდი ხნის განმავლობაში გრძელ მანძილზე დაფრინავენ, ისინი ცდილობენ მსხვერპლისგან რაც შეიძლება მეტი სისხლი ამოწოვონ, იმდენად ბევრიც კი, რომ შეიძლება ძალიან დამძიმდნენ და ფრენაც ვეღარ შეძლონ. ღამურას თირკმლები, უშუალოდ კვების დროს, შეთვისებული წყლის დიდი რაოდენობას განზავებული შარდის სახით გამოყოფენ, რამაც ერთ საათში სხეულის 24% შეიძლება შეადგინოს.

მას შემდეგ, რაც აფრენისთვის საკმარის წონას დაკარგავენ, ღამურებს შეუძლიათ თავის გამოქვაბულს დაუბრუნდნენ, სადაც ისინი მთელ დღეს ატარებენ. საცხოვრებელში ღამურა რეგულაციის განსხვავებულ პრობლემებს ეჯახება. მისი საკვები ძირითადად ცილაა, რომელიც შარდოვანას დიდი რაოდენობას წარმოქმნის – მაგრამ საცხოვრებელში მყოფ ღამურას არ აქვს საშუალება საკმარისი წყალი მოიპოვოს, რათა შარდის განზავება მოხდეს. ამის ნაცვლად, მათი თირკმელი იწყებს მცირე რაოდენობით მაღალკონცენტრირებული (4,600 მოსმ/ლ) შარდის წარმოქმნას. ეს მნიშვნელოვანი შეგუებულობაა იმისთვის, რომ მოხდეს რაც შეიძლება მეტი წყლის დამარაგება. ვამპირი ღამურების უნარი დიდი რაოდენობით განზავებული შარდის მაგივრად მცირე რაოდენობის ძალიან ჰიპეროსმოსური შარდი წარმოქმნან, საკვების წყაროსთან ადაპტაციის მნიშვნელოვანი ნაწილია.

კონცეპტის ტესტი 44.5

1. როგორ გავლენას ახდენს ალკოჰოლი სხეულის წყლის ბალანსზე?
2. როგორ გავლენას ახდენს მარილიანი საკვების მიღება თირკმლის ფუნქციაზე?
3. განსაზღვრეთ ჰენლეს მარყუჟის ურთიერთსაწინააღმდეგო მიმართულებით დინების მსგავსი მახასიათებლის ფუნქციური შედეგი.

ცვლილება: ცხოველების თირკმლების ადაპტაციები გარემო პირობებთან

ძუძუმწოვრები

ძუძუმწოვრებს, რომლებიც ყველაზე უფრო ჰიპეროსმოსურ შარდს გამოყოფენ (მაგალითად, როგორიც არის ავსტრალიური მხტუნავი თაგვი და უდაბნოს სხვა ცხოველები) განსაკუთრებულად გრძელი ჰენლეს მარყუჟი აქვთ. გრძელი მარყუჟი თირკმელში მკვეთრ ოსმოსურ გრადიენტს ინარჩუნებს, რის შედეგადაც, შარდი, რომელიც შემკრები მილაკით ქერქოვანი შრიდან ტვინოვანში გადადის, ძლიერ კონცენტრირებული ხდება. ამისგან განსხვავებით, თახვს, ანდატრასა და წყლის სხვა ცხოველებს, რომლებიც დროის დიდ ნაწილს მტკნარ წყალში ატარებენ და იშვიათად



თახვი (Castor canadensis)



კენგურუსებრი ვირთაგვა (Dipodomis spectabillis)

ეჯახებიან დეჰიდრატაციის პრობლემებს, ძალიან მოკლე მარყუჟიანი ნეფრონები აქვთ და შესაბამისად გაცილებით უფრო ნაკლებად შეუძლიათ კონცენტრირებული შარდის წარმოქმნა. ხმელეთის ძუძუმწოვრებს, რომლებიც ნესტიან პირობებში ცხოვრობენ საშუალო სიგრძის ჰენლეს მარყუჟი აქვთ და, შესაბამისად, აქვთ იმის უნარი, რომ წყლისა და უდაბნოს ცხოველებთან შედარებით საშუალო კონცენტრაციის შარდი გამოიმუშავონ.

ფრინველები და სხვა რეპტილიები



დიდი კალიფორნიული გუგული (Geococcys californianus)

ფრინველებს ძუძუმწოვრების მსგავსად, იუქსტამედულარული ნეფრონების მქონე თირკმლები აქვთ, რაც ორგანიზმში წყლის შენახვას უწყობს ხელს. მაგრამ ფრინველების ნეფრონებს გაცილებით უფრო მოკლე ჰენლეს მარუჟი აქვთ. ამის გამო, ფრინველების თირკმლებს არ შეუძლიათ შარდის ძლიერ კონცენტრირება ისეთ ოსმოლარობამდე, სადამდეც ძუძუმწოვრების თირკმელი ახერხებს. თუმცა ისინი ჰიპეროსმოსურ შარდს წარმოქმნიან, ფრინველების მთავარი ადაპტაცია წყლის შენარჩუნების მიზნით, შარდის მჟავას გამოყოფაა, რომელიც აზოტოვანი ცვლის ნარჩენი ნაერთია და რომელიც შეიძლება მშრალი სახით გამოიყოს, რის ხარჯზეც შარდის მოცულობა მცირდება. სხვა რეპტილიების თირკმლებს მხოლოდ კორტიკალური ნეფრონები აქვთ და ორგანიზმის სითხეების იზოოსმოსურ შარდს წარმოქმნიან. კლოაკას ეპითელიუმი (იხილეთ თავი 34) წყლის რეაბსორბციას ფეკალური მასიდან და შარდიდან ახდენს და წყლის შეკავებაში ეხმარება. ფრინველების მსგავსად, ხმელეთის ქვეწარმავალთა უმეტესობა აზოტოვან ნარჩენებს შარდის მჟავას სახით გამოყოფს.



უდაბნოს იგუანა (Dipsosaurus dorsalis)

მტკნარი წყლის თევზები და ამფიბიები



ცისარტყელასებრი კალმახი (Oncorrhynchus mikiss)

იმის გამო, რომ მტკნარი წყლის თევზები გარემოსთან მიმართებაშიტის ეპითელიუმით, წყლის რეაბსორ-ჰიპეროსმოსურები არიან მათ ჭარბიბციის გზით ინახავენ. წყლის გამოყოფა გამუდმებით ესაჭიროებათ. ძუძუმწოვრებისა და ფრინველებისგან განსხვავებით, მტკნარი წყლის თევზები დიდი რაოდენობის განზავებულ შარდს წარმოქმნიან. მათი თირკმლები, რომელთაც დიდი რაოდენობით ნეფრონები აქვთ, ფილტრატს მაღალი სიხშირით წარმოქმნიან. მტკნარი წყლის თევზები მარილების შენარჩუნებას დისტალურ ტუბულებში მათი რეაბსორბციის გზით

ახერხებენ, ტოვებენ რა წყალს მილაკებში. ამფიბიების თირკმლები მტკნარი წყლის თირკმლების მსგავსად მუშაობს. მტკნარ წყალში, ამფიბიების კანი აქტიური ტრანსპორტის გზით მარილების აკუმულირებას ახდენს და თირკმლები განზავებულ შარდს გამოყოფენ. ხმელეთზე, სადაც დეჰიდრატაცია ოსმორეგულაციის მთავარ პრობლემას წარმოადგენს ბაყაყები ორგანიზმის სითხეებს, შარდის ბუშ-

ბაყაყი (Rana temporaria)



ზღვის ძვლოვანი თევზები



ჩრდილოეთის ლურჯფარფილანი თინუსი (Thussnus Thynnus)

იქიდან გამომდინარე, რომ ისინი გარემოს მიმართ ჰიპოოსმოსურები არიან, ძვლოვანი თევზები კარგავენ წყალს და საბინადრო გარემოდან ჭარბ მარილს იღებენ. გარემოს ეს გამოწვევები, მათი მტკნარი წყლის ნათესავებისთვის არსებული გამოწვევების საწინააღმდეგოა. მტკნარი წყლის თევზებისგან განსხვავებით, ზღვის ძვლოვან თევზებს უფრო მცირე რაოდენობით და პატარა ნეფრონები აქვთ, რომლებსაც დისტალური ტუბულები არ ახასიათებთ. ამასთან ერთად, ზღვის თევზების უმეტესობის თირკმლებს გლომერულები ან საერთოდ არ აქვთ, ან მცირე ზომის აქვთ. ასე რომ, ზღვის თევზების თირკმლებს ფილტრაციის დაბალი სიხშირე ახასიათებთ და მცირე რაოდენობით შარდს წარმოქმნიან. თირკმლების მთავარი ფუნქცია ისეთი ორმუხტიანი იონების მოცილებაა, როგორიცაა კალციუმის, მაგნიუმის, სულფატის იონები. მათ თევზი ზღვის წყლის გამუდმებით დალევის გზით იღებს. ზღვის თევზები ამ იონების სეკრეციას ნეფრონის პროქსიმალურ მილაკში ახდენენ და შემდეგ შარდთან ერთად გარეთ გამოყოფენ.

კონცეფცია 44.6

სხვადასხვა საარსებო გარემოში ხერხემლიანთა თირკმლის განსხვავებული ადაპტაციები განვითარდა

ხერხემლიანი ცხოველების წარმომადგენლები ძალიან მრავალფეროვან გარემოში სახლობენ, დაწყებული წვიმიანი ტყეებით დამთავრებული უდაბნოებითა და ძალიან მარილიანი წყლიან გარემოდან დაწყებული დამთავრებული მაღალი მთის უაღრესად განზავებულ ტბებით. ხერხემლიანი ცხოველების თირკმელის ნეფრონის სტრუქტურისა და ფუნქციის მრავალფეროვნება საშუალებას იძლევა ოსმორეგულაციისა სხვადასხვა გარემოში. ხერხემლიანთა თირკმლის ადაპტაციები კარგად ვლინდება ძლიერ განსხვავებული საარსებო გარემოს მქონე სახეობათა შედარებით, ან ერთ გარემოში მობინადრე სხვადასხვა ჯგუფის წარმომადგენელთა შედარებით (სურათი 44.18).

ყველა ცხოველში, შინაგანი ფიზიოლოგიური მანქანები, რომლებსაც ჩვენ ორგანოებს ვუწოდებთ, მუდმივად მუშაობენ და ინარჩუნებენ გახსნილი ნივთიერებების, წყლისა და აზოტოვანი ნარჩენების ბალანსს. დეტალები, რომელიც ჩვენ ამ თავში მიმოვიხილეთ, მხოლოდ ზედაპირულ ინფორმაციას იძლევიან იმ რთულ ნერვულ და ჰუმორული მექანიზმების შესახებ, რომლებიც აღწერილი ჰომეოსტაზის რეგულაციაში იღებენ მონაწილეობას. შემდეგი თავი ჰომეოსტაზის ჰორმონალურ კონტროლს მიმოიხილავს.

კონცეფცია ცოდნა 44.6

1. როგორ მიუთითებს ნეფრონთა რიცხვი და სიგრძე თევზების საცხოვრებელზე? რა ინფორმაციას იძლევა ეს შარდის წარმოქმნის სიხშირეზე?

44-ე თავის შემოწმება

ძირითადი კონცეფციების შემოწმება

კონცეფცია 44.1

ოსმორეგულაციით წყლისა და მასში გახსნილი ნივთიერებების შეჯთვისებისა და გამოყოფის დაბალანსება ხორციელდება

- ოსმორეგულაცია ორგანიზმის შინაგან სითხეებსა და გარემოს შორის გახსნილი ნივთიერებების კონტროლირებულ მოძრაობაზეა დამოკიდებული. ასევე დამოკიდებულია წყლის გადაადგილებაზე, რომელიც ოსმოსით ხორციელდება.
- **ოსმოსი** უჯრედებს ოსმოსურ ნამატსა და წყლის დაკარგვას შორის ბალანსის შენარჩუნება სჭირდებათ. სხვადასხვა გარემოში წყლის შეთვისება და დაკარგვა ოსმორეგულაციის განსხვავებული მექანიზმებით ბალანსდება.
- **ოსმოსის გამოწვევები** ოსმოკონფორმერები, რომლებიც მხოლოდ ზღვის ცხოველებია, მათ გარემოსთან მიმართებაში იზოოსმოსურები არიან და არ არეგულირებენ შინაგან ოსმოლარობას. ოსმორეგულატორები ენერგიას ჰიპეროსმოსურ ან ჰიპოოსმოსურ გარემოში წლის შეთვისებასა და გაცემაზე ხარჯავენ. ზღვის ორგანიზმებს შორის, უხერხემლოების უმეტესობა ოსმოკონფორმერია. ზვიგენების ოსმოლარობა ზღვის წყალთან შედარებით ცოტა უფრო მაღალია, რადგანაც ისინი შარდს აგროვებენ. ზღვის ძვლოვანი თევზები წყალს ჰიპეროსმოსურ გარემოში კარგავენ და ზღვის წყალს სვამენ. ზღვის ხერხემლიანები ზედმეტ მარილს რექტალური ჯირკვლებით, ლაყუჩებით, მარილის გამომყოფი ჯირკვლებით ან თირკმლებით გამოყოფენ. მტკნარი წყლის ცხოველები, რომლებიც ჰიპოოსმოსური გარემოდან წყალს მუდმივად შეითვისებენ, განზავებულ შარდს გამოყოფენ. დაკარგული მარილი კვებით ან ლაყუჩების მიერ იონთა შეთვისებით ჩაინაცვლება. ხმელეთის ცხოველები გამოშრობას ქცევითი ადაპტაციებით, წყლის შემნახველი გამომყოფი ორგანოებით და წყლის მაღალი შემცველობის საკვების მიღებით ან წყლის სმით ებრძვიან. წყლის გარემოში დროებით მობინადრე ცხოველები შეიძლება ანჰიდრობიოტურები იყვნენ.
- **სატრანსპორტო ეპითელიუმი** წყლის ბალანსი და ნარჩენების გამოყოფა სატრანსპორტო ეპითელიუმზეა დამოკიდებული. განსაკუთრებული ეპითელური უჯრედების შრეები გახსნილი ნივთიერებების გადაადგილებას არეგულირებენ, რომელიც ნარჩენების გამოყოფისთვის და ორგანიზმის სითხეების ცვალებადობის რეგულირებისთვის არის საჭირო.

კონცეფცია 44.2

ცხოველის აზოტოვანი ნარჩენები მათ ფილოგენეზსა და საცხოვრებელ გარემოს აირეკლავს

- **აზოტოვანი ნარჩენების ფორმები** ცილებისა და ნუკლეინის მჟავების მეტაბოლიზმი წარმოქმნის ამონიუმს, ტოქსიკურ პროდუქტს, რომელიც სამი ფორმით გამოიყოფა. წყლის ცხოველების უმეტესობა ამონიუმს სხეულის ზედაპირიდან ლაყუჩების ეპითელიუმით გამოყოფს. ძუძუმწოვრებისა და ზრდასრული ამფიბიების უმეტესობის ღვიძლი ამონიუმს ნაკლებად ტოქსიკურ შარდოვანად გარდაქმნის, რომელიც თირკმლებისკენ გადაიტანება, კონცენტრირდება და წყლის მინიმალური დანაკარგით გამოიყოფა. შარდის მჟავა უხსნადია და ხმელეთის ლოკოკინების, მწერების და ბევრი რეპტილიას მათ შორის ფრინველების შარდში გამოიყოფა.
- **ევოლუციის და გარემოს გავლენა აზოტოვან ნარჩენებზე** გამოყოფილი აზოტოვანი ნარჩენების ტიპი დამოკიდებულია ცხოველის საცხოვრებელ გარემოსა და მის ევოლუციურ ისტორიაზე. გამოყოფილი აზოტოვანი ნარჩენების რაოდენობა დაკავშირებულია ენერგეტიკულ ბიუჯეტთან.

კონცეფცია 44.3

სხვადასხვა გამომყოფი სისტემები მილაკოვანი თქმის ვარიაციებია

- **გამოყოფის პროცესი** გამომყოფი სისტემების უმეტესობა შარდს, ორგანიზმის სითხეების ფილტრატის დამუშავების შედეგად წამოქმნის. გამომყოფი სისტემების მთავარი ფუნქციებია ფილტრაცია (სხეულის სითხეების წნევით გაფილტვრა და ფილტრატის წარმოქმნა) და შერჩევითი რეაბსორბციით (ფილტრატიდან საჭირო გახსნილი ნივთიერებების უკან შეწოვა) ფილტრატიდან შარდის წარმოქმნა და სეკრეცია (სხეულის სითხეებიდან ფილტრატში ტოქსინებისა და სხვა გახსნილი ნივთიერებების დამატება).
- **გამომყოფი სისტემის მიმოხილვა** ექსტრაცელულარული სითხე ჭიაყელას ცეცხლის-ნათურის სისტემის პროტონეფრიდიებში იფილტრება; ეს მილაკები განზავებულ სითხეს გამოყოფენ და ოსმორეგულაციაში იღებენ მონაწილეობას. ჭიაყელას ყოველ სეგმენტს ღიად დაბოლოებული მეტანეფრიდიუმი აქვს. ეს არის მილაკი, რომელიც ცელომურ სითხეს კრებს და გამოსაყოფად განზავებულ შარდს წარმოქმნის. მწერებში ჰემოლიმფიდან აზოტოვანი ნარჩენების გამოყოფა და ოსმორეგულაცია მალპიგის მილაკებით ხორციელდება. მწერები შედარებით მშრალ გამოსაყოფ მასას წარმოქმნიან, რაც ხმელეთზე არსებობისთვის მნიშვნელოვანი ადაპტაციაა. თირკმელები ხერხემლიანთა გამომყოფი ორგანოებია და მონაწილეობენ ოსმორეგულაციასა და გამოყოფაში,

კონცეფცია 44.4

ნეფრონი და მასთან დაკავშირებული სისხლძარღვები ძუძუმწოვართა თირკმლის ერთეულს წარმოადგენენ

- **ნეფრონისა და მასთან დაკავშირებული სტრუქტურების აგებულება და ფუნქციები** გამომყოფი მილაკები (რომელიც ნეფრონისა და შემკრები მილაკებისგან შედგება) და მასთან დაკავშირებული სისხლძარღვები თირკმელს ქმნიან. ფილტრაცია ხორციელდება, როდესაც სისხლიდან სითხე, წნევით ბოუმენის კაფსულის გლომერულუსებში გადადის. მცირე ზომის მოლეკულების ფილტრაცია შერჩევით ხასიათს არ ატარებს და ამიტომაც ბოუმენის კაფსულის ფილტრატი მცირე ზომის მოლეკულების ნარევს შეიცავს, რომელიც სისხლის პლაზმის ანარეკლია. რამდენიმე ნეფრონის სითხე შემკრებ მილაკში მიედინება. შარდსაწვეთი შარდს თირკმლის თასიდან შარდის ბუშტისკენ აგზავნის.
- **სისხლის ფილტრატიდან შარდამდე: დაწვრილებითი მიმოხილვა** ნეფრონები სისხლის შემადგენლობას ფილტრაციით, სეკრეციითა და რეაბსორბციით აკონტროლებენ. პროქსიმალურ მილაკში სეკრეცია და რეაბსორბცია მნიშვნელოვნად ცვლის ფილტრატის მოცულობასა და შემადგენლობას. ჰენლეს მარყუჟის დაღმავალი ტოტი გამტარია წყლის მიმართ, მაგრამ არ ატარებს მარილებს. წყალი ოსმოსის გზით, ჰიპეროსმოსური ქსოვილური სითხისკენ გადადის. მარილები, ჰენლეს მარყუჟის აღმავალი ტოტის კონცენტრირებული ფილტრატიდან გარეთ გადადის. დისტალური მილაკი წამყვან როლს თამაშობს სხეულის სითხეების კალიუმის იონებისა და ნატრიუმის ქლორიდის კონცენტრაციის რეგულაციაში. შემკრები მილაკს ფილტრატი ტვინოვანი შრის გავლით თირკმლის თასში გადააქვს და ნატრიუმის ქლორიდის რეაბსორბციაში იღებს მონაწილეობას.

კონცეფცია 44.5

ძუძუმწოვართა თირკმლის უნარი ორგანიზმში წყალი დააკავოს, სმელეთზე მომწიფებული ცხოველების მთავარი ადაპტაციაა

- **გახსნილი ნივთიერებების გრადიენტი და წყლის შენახვა** ძუძუმწოვრების თირკმელში ჰენლეს მარყუჟისა და შემკრები მილაკების ზუსტი განლაგება და კოოპერაციული მუშაობა იმ ოსმოსური გრადიენტის წარმოქმნაზეა პასუხისმგებელი, რომელიც შარდის კონცენტრირებას განაპირობებს. ურთიერთსაწინააღმდეგო დინების მრავალჯერადი

სისტემა, რომელიც ჰენლეს მარყუჟს მოიცავს, თირკმლის შიგნით მარილის მაღალ კონცენტრაციას ინარჩუნებს და ეს კი კონცენტრირებული შარდის წარმოქმნის საშუალებას იძლევა. შემკრები მილაკი, რომელიც წყლის მიმართ გამტარია, მაგრამ მარილებს არ ატარებს ფილტრატს თირკმლის ოსმოსური გრადიენტის მიმართულებით გადაადგილებს და ოსმოსის ზემოქმედებით ფილტრატიდან ბევრი წყალი გადმოდის. შარდოვანა, რომელიც ტვინოვანი შრის გავლისას შემკრები მილაკიდან გარეთ გამოდის ნატრიუმის ქლორიდთან ერთად ოსმოსური გრადიენტის შექმნაში იღებს მონაწილეობას, რომელიც თირკმელს საშუალებას აძლევს წარმოქმნას სისხლთან შედარებით ჰიპეროსმოსური შარდი.

- **თირკმლის ფუნქციის რეგულაცია** შარდის ოსმოლარობა თირკმელში ნერვული და ჰუმორული სისტემებით კონტროლირებადი წყლისა და მარილების რეაბსორბციით რეგულირდება. ეს რეგულაცია მოიცავს ანტიდიურეზული ჰორმონის (ADH), რენინ-ანგიოტენზინ-ალდოსტერონის სისტემის (RAAS) და ატრიალური ნატრიურეტული ფაქტორის (ANF) მოქმედებას.

კონცეფცია 44.6

სხვადასხვა სამინადრო გარემოში ხერხემლიანთა თირკმლის განსხვავებული ადაპტაციები განვითარდა

- ნეფრონის ფორმა და ფუნქციები ხერხემლიანთა სხვადასხვა ჯგუფში უშუალოდ არის დაკავშირებული ცხოველის საცხოვრებელ გარემოსა და ოსმორეგულაციის მოთხოვნებთან. უდაბნოს ცხოველები, რომლებიც ყველაზე უფრო ჰიპეროსმოსურ შარდს გამოყოფენ, განსაკუთრებით გრძელ ჰენლეს მარყუჟს შეიცავენ. ხოლო ტენიან გარემოში ან წყალში მობინადრე ცხოველებს მოკლე მარყუჟი აქვთ და ნაკლებად კონცენტრირებულ შარდს წარმოქმნიან. თუმცა ფრინველებს ჰიპეროსმოსური შარდის გამომუშავების უნარი აქვთ, მთავარი ადაპტაცია მათში მაინც აზოტოვანი ნარჩენების შარდის მჟავას სახით გამოყოფის უნარია. ხმელეთის რეპტილიების უმტესობა ასევე შარდის მჟავას გამოყოფს. მტკნარი წყლის თევზები და ამფიბიები დიდი რაოდენობის და ძლიერ განზავებულ შარდს წარმოქმნიან. ზღვის ძვლოვანი თევზების თირკმლებს ფილტრაციის დაბალი სიხშირე აქვთ და ძალიან მცირე რაოდენობის შარდს გამოყოფენ.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშეფასება

1. ჭიაყელას მეტანეფრიდიასგან განსხვავებით, ძუძუმწოვრების ნეფრონი:
   ა. უშუალოდ არის დაკავშირებული კაპილარულ ქსელთან;
   ბ. შარდს მილაკის შიგნით სითხის შემადგენლობის შეცვლით წარმოქმნის.
   გ. ფუნქციონირებს ოსმორეგულაციაში და აზოტოვანი ნარჩენების გამოყოფაში;
   დ. გადაამუშავებს სისხლს და არა ცელომურ სითხეს;
   ე. აქვს სატრანსპორტო ეპითელიუმი;

2. ქვემოთ ჩამოთვლილთაგან, რომელი არ არის ნორმალური პასუხი, ადამიანებში სისხლის ოსმოლარულობის გაზრდაზე?
   ა. შემკრები მილაკის წყლის მიმართ განვლადობის გაზრდა;
   ბ. წყურვილის გაძლიერება;
   გ. ჰიპოფიზის მიერ ადჰ გამოყოფა;
   დ. უფრო განზავებული შარდის წარმოქმნა;
   ე. შემცირებული შარდის წარმოქმნა;

3. თირკმლის ტვინოვანი შრის მაღალი ოსმოლარულობა შენარჩუნებულია ქვემოთ ჩამოთვლილი ყველა გზით გარდა ერთისა. რომელია ეს ერთი?
   ა. ჰენლეს მარყუჟის აღმავალი ტოტიდან მარილის დიფუზია;
   ბ. აღმავალი ტოტის ზედა უბნიდან მარილის აქტიური ტრანსპორტი;
   გ. იუქსტამედულარული ნეფრონის სივრცითი მოწყობა;
   დ. შარდოვანას დიფუზია შემკრები მილაკიდან;
   ე. ჰენლეს მარყუჟის დაღმავალი ტოტიდან მარილების დიფუზია.

4. მონიშნეთ ის წყვილი, რომელშიც აზოტოვანი ნარჩენი არასწორედ არის დაწყვილებული მისი გამოყოფის სარგებელთან:
   ა. შარდოვანა – ამონიუმთან შედარებით დაბალი ტოქსიკურობა;
   ბ. შარდის მჟავა – შესაძლოა პრეციპიტატის სახით დამარაგდეს;
   გ. ამონიუმი – წყალში ძლიერ ხსნადი;
   დ. შარდის მჟავა – გამოყოფისას წყლის მინიმალური დანაკარგი;
   ე. შარდოვანა – წყალში ძლიერ უხსნადი;

5. მტკნარი წყლის კიბოსნაირების ორგანიზმის სითხეებს აქვთ უფრო დაბალი ოსმოლარობა, ვიდრე ნათესაურად ახლოს მყოფ ზღვის კობოსნაირების ორგანიზმის სითხეებს. ჩამოთვლილთაგან, რომელი სარგებელი მოაქვს მტკნარი წყლის კიბოსნაირების შემცირებულ ოსმოლარულობას?
   ა. ორგანიზმის სითხეებში წყლის შესვლის სიხშირის გაზრდა;
   ბ. წყლის დაკარგვის სიხშირის შემცირება;
   გ. ოსმორეგულაციაში ენერგიის დანახარჯის შემცირება;
   დ. მარილების დანაკარგის სიხშირის გაზრდა;
   ე. გარემოდან მარილების შეთვისების სიხშირის შემცირება;

6. ნეფრონში მიმდინარე პროცესებიდან, რომელია ყველაზე ნაკლებად სელექტური?
ა. სეკრეცია;
ბ. რეაბსორბცია;
გ. აქტიური ტრანსპორტი;
დ. ფილტრაცია;
ე. ჰენლეს მარყუჟის მიერ მარილების გადატუმბვა;

7. ქვემოთ ჩამოთვლილ ცხოველთაგან, რომელი წარმოქმნის ყველაზე მცირე მოცულობის შარდს?
ა. ზღვის ზვიგენი;
ბ. ორაგული მტკნარ წყალში;
გ. ზღვის ძვლოვანი თევზი;
დ. მტკნარი წყლის ძვლოვანი თევზი;
ე. ნიკარაგუას მტკნარწყლიანი ტბის მცხოვრები ზვიგენი;

8. აფრიკული ფილტვიანი თევზი, რომელიც ხშირად მტკნარ წყლიან სტაგნატურ ავზებშია ნაპოვნი, აზოტოვან ნარჩენებს შარდოვანას სახით გამოყოფს. რა არის ამ ადაპტაციის უპირატესობა?
ა. შარდოვანას სინთეზირებისთვის უფრო ნაკლები ენერგიაა საჭირო ვიდრე ამონიუმის სინთეზირებისთბ. პატარა სტაგნატური ავზები არ უზრუნველყოფს საკმარის წყალს ამონიუმის განსაზავებლად.
გ. მაღალტოქსიკური შარდოვანა ავზს არახელსაყრელს ხდის პოტენციური კონკურენტებისთვის;
დ. შარდოვანა ქმნის ნალექს და არ გროვდება გარშემომყოფ წყალში.
ე. სისხლში შარდოვანას წარმოქმნა თევზს გარემოსთან მიმართებაში ჰიპოოსმოსურს ხდის.

9. ჩამოთვლილ სახოებებთაგან, ბუნებრივი გადარჩევა რომელში შეუწყობს ხელს იუქსტამედულარული ნეფრონის ყველაზე მაღალი პროპორციით განვითარებას?
ა. მდინარის წავი;
ბ. ტროპიკულ წვიმიან ტყეებში მობინადრე თაგვების სახეობები;
გ. ზომიერ ფართოფოთლოვან ტყეებში მობინადრე თაგვების სახეობები;
დ. უდაბნოში მცხოვრები თაგვის სახეობები;
ე. თახვი;

10. შაქრიანი დიაბეტის (diabetes insipidus) დროს წარმოიქმნება დიდი რაოდენობით განზავებული შარდი. ქვემოთ ჩამოთვლილთაგან, რომელია აღნიშნულ მდგომარეობასთან შესაბამისობაში?
ა. შარდში ნატრიუმის მაღალი კონცენტრაცია;
ბ. მცირე რაოდენობით ADH-ის წარმოქმნა;
გ. ADH-ის ჭარბი წარმოქმნა;
დ. ალდოსტერონის ჭარბი წარმოქმნა;
ე. ანგიოტენზინ II ჭარბი წარმოქმნა?

ევოლუციური კავშირი

ხერხემლიანებისა და მწერების ევოლუციური წარმატება ხმელეთზე დიდწილად მათ ოსმორეგულაციის უნარზეა დამოკიდებული, ცირკულაციის თვალსაზრისით და ფიზიოლოგიური მექანიზმებით, რომელიც სხეულში წყლის შეკავებას უზრუნველყოფს ანატომიურად შეადარეთ მალპიგის მილაკები ნეფრონს

მეცნიერული კვლევა

მერიამის კენგურუ ვირთაგვები (Dipodomys merriami) ჩრდილოეთ ამერიკის აღმოსავლეთ ნაწილის მკვიდრები არიან, სადაც ისინი განსხვავებულ საარსებო გარემოში ბინადრობენ. დაწყებული ნესტიანი, გრილი ტყეებიდან, დამთავრებული კონტინენტის ძალიან ცხელი და მშრალი ადგილებით. ადგილობრივ პოპულაციებზე მოქმედმა ბუნებრივმა გადარჩევამ მერიამის კენგურუ ვირთაგვების პოპულაციებში წყლის შეკავების განსხვავებული მექანიზმები წარმოქმნა. წყლის აორთქლებით დაკარგვის სიხშირესთან მიმართებაში, მშრალ და ნესტიან გარემოში მობინადრე პოპულაციებისთვის ჩამოაყალიბეთ ჰიპოთეზა. აორთქლებული წყლის სენსორის გამოყენებით როგორ შეამოწმებდით თქვენს ჰიპოთეზას?

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

თირკმლები, წარმატებით გადანერგილი პირველი ორგანოებია. დონორს შეუძლია ერთი თირკმლით ნორმალური სიცოცხლე გააგრძელოს, რაც შესაძლებლობას იძლევა, რომ ადამიანმა ნათესავებს ან მსგავსი ქსოვილების მქონე უცხო ადამიანებს თირკმელი გადაუნერგოს. ზოგიერთ ქვეყანაში, ღარიბი ადამიანები თირკმლებს ტრანსპლანტაციისთვის ყიდიან. რა ეთიკური საკითხებია დაკავშირებული ორგანოების კომერციასთან?

45 ჰორმონები და ენდოკრინული სისტემა



▲ *სურათი 45.1* ***პეპელა (Anise swallowtail) ახლახან გამოვიდა თავისი ჭუპრიდან.***

ძირითადი კონცეფციები

45.1 **ენდოკრინული და ნერვული სისტემები ცხოველების ფიზიოლოგიური პროცესების რეგულაციაში მოქმედებენ ინდივიდუალურად და ერთობლივად**

45.2 **ჰორმონები და სხვა ქიმიური სიგნალები უკავშირდება სამიზნე უჯრედების რეცეპტორებს, რომლებიც დასაბამს აძლევენ სპეციფიკურ უჯრედულ პასუხებს**

45.3 **ჰიპოთალამუსი და ჰიპოფიზი ხერხემლიანების ენდოკრინული სისტემის მრავალი ფუნქციის ინტეგრაციას ახდენენ**

45.4 **არაჰიპოფიზური ჰორმონები უწყობენ ხელს მეტაბოლიზმს, ჰომეოსტაზს, განვითარებას და ქცევის რეგულაციას**

45.5 **უხერხემლოთა მარეგულირებელ სისტემები მოიცავენ ენდოკრინული და ნერვული სისტემების ურთიერთქმედებას**

შესავალი

ორგანიზმის შორ მანძილზე მოქმედი რეგულატორები

ზახლკარო კატების კნავილსა და მოზარდების უხასიათობას ადამიანები ჰორმონების მოქმედებით ხსნიან. აშშში მილიონზე მეტი დიაბეტით დაავადებული ადამიანი იღებს ჰორმონ ინსულინს. ზოგიერთი ჰორმონი გამოიყენება კოსმეტიკაში კანის სიგლუვის შესანარჩუნებლად ან საქონლის გამოსაკვებად, ცხიმიანობის გაზრდის მიზნით. ეს ძლიერი ნივთიერებები ჩართული არიან მნიშვნელოვან ტრანსფორმაციებშიც. ზრდის პერიოდში პეპლები (სურათი 45.1) განიცდიან სხეულის ფორმის სრულ ცვლილებას — მეტამორფოზს, რაც ჰორმონებით რეგულირდება. შინაგანი კავშირები, რომლებიც ირთვებიან ჰორმონების ზემოქმედებით მწერის ზრდასულ ორგანიზმის ჰარმონიულ განვითარებას განაპირობებს.

ცხოველური ჰორმონი (ბერძნულიდან ჰორმან - ამაგზნებელი) წარმოადგენს ქიმიურ სიგნალს, რომელიც გამოიყოფა უჯრედ გარეთა სითხეში, გადაიტანება მიმოქცევის სისტემაში (სისხლში ან ჰემოლიმფაში) და სხეულში მარეგულირებელ მესიჯებს გადასცემს. ჰორმონს შეუძლია მიაღწიოს ორგანიზმის ყველა ნაწილს, მაგრამ მხოლოდ გარკვეული ტიპის — სამიზნე უჯრედები არიან მზად საპასუხოდ. ამგვარად, მოცემული ჰორმონი სისხლის ნაკადში მოძრაობის დროს იწვევს განსაზღვრულ პასუხებს - მაგალითად, ცვლილებებს მეტაბოლიზმის მსვლელობაში — თავის სამიზნე უჯრედებზე მოქმედებისას, მაშინ, როდესაც სხვა ტიპის უჯრედზე ეს ჰორმონი გავლენას არ ახდენს.

ამ თავში აღწერილი იქნება თუ როგორ მიესადაგება ბიოლოგიური მაკონტროლებელი

სისტემების ფუნქციონირების ძირითადი პრინციპები ჰორმონების მოქმედებას. ყურადღება გამახვილდება ჰორმონებზე, რომლებიც ჰომეოსტაზის შენარჩუნებას უწყობს ხელს. 46-ე და 47-ე თავებში განხილული იქნება ჰორმონების როლი ზრდის, განვითარებისა და რეპროდუქციის რეგულაციაში. ამ თავში გაეცნობით ხერხემლიანების ჰორმონების მთავარ ტიპებს, ორგანიზმში მათი ფორმირების ადგილს და მთავარ ეფექტებს. გარდა ამისა, განიხილება შესაბამისი მარეგულირებელი მექანიზმები უხერხემლოებში.

კონცეფცია 45.1

ენდოკრინული და ნერვული სისტემები ცხოველების ფიზიოლოგიური პროცესების რეგულაციაში მოქმედებენ ინდივიდუალურად და ერთობლივად

ცხოველებს შინაგანი კომუნიკაციის და რეგულაციის ორი სისტემა აქვთ – ნერვული და ენდოკრინული. ნერვულ სისტემაში, რომელსაც განვიხილავთ 48-ე თავში, მაღალი სიჩქარის ელექტრული სიგნალები სპეციალიზებული უჯრედების - ნეირონების საშუალებით გადაიგზავნება. სწრაფი სიგნალები

არეგულირებენ გარემოს მოულოდნელი ცვლილებების საპასუხოდ ორგანიზმის ნაწილების რეაქციას, მაგალითად, ხელის მკვეთრ აწევას ცხელი საგნიდან, ან გუგების გაფართოვებას ბნელ ოთახში შესვლისას.

ცხოველის ჰორმონების გამომყოფი უჯრედები ერთიანად ქმნიან **ენდოკრინულ სისტემას**. ჰორმონები ახდენენ შენელებულ, მაგრამ ხანგრძლივად მოქმედ პასუხების კოორდინაციას ისეთ სტიმულებზე, როგორიცაა სტრესი, დეჰიდრატაცია და სისხლში გლუკოზის დაბალი დონე. ჰორმონები არეგულირებს აგრეთვე განვითარების ხანგრძლივ პროცესებს, სხეულის სხვადასხვა ნაწილის ინფორმირებით, რა სისწრაფით გაიზარდოს ან როდის განავითარდეს ის ნიშან-თვისებები, რომლებიც განასხვავებს მამრს მდედრისაგან ან ახალგაზრდას ზრდასრულისგან. ჰორმონების გამომყოფ ორგანოებს ანუ **ენდოკრინულ ჯირკვლებს** მიაკუთვნებენ უსადინარო ჯირკვლებს, ვინაიდან ისინი ქიმიურ მესენჯერებს პირდაპირ უჯრედგარე სითხეში გამოყოფენ. აქედან ქიმიური ნივთიერებები სისხლის მიმოქცევის სისტემაში გამოიყოფა დიფუზიის გზით.

ენდოკრინული და ნერვული რეგულაციის გადაფარვა

მიუხედავად საკმარისი განსხვავებისა ენდოკრინულ და ნერვულ სისტემებს შორის, ამ ორ მარეგულირებელ სისტემაში გამავალი რეალური ზღვარი მაინც ბუნდოვანია. კერძოდ, გარკვეული სპეციალიზებული ნერვული უჯრედები, ცნობილი როგორც **ნეიროსეკრეტორული უჯრედები**, უჯრედგარე სითხის გავლით ჰორმონებს სისხლში გამოყოფენ. ისეთ განსხვავებულ ცხოველებში, როგორიცაა მწერები და ხერხემლიანები, თავის ტვინის ნაწილი შეიცავს ნეიროსეკრეტორულ უჯრედებს. ჰორმონებს, რომლებსაც გამოყოფენ ნეიროსეკრეტორული უჯრედები, ზოგჯერ ნეიროჰორმონებს უწოდებენ, რაც მათ ენდოკრინული ჯირკვლების მიერ გამოყოფილი „კლასიკური“ ჰორმონებისგან განასხვავებენ.

რამდენიმე ქიმიური ნივთიერება ასრულებს როგორც ჰორმონის როლს ენდოკრინულ სისტემაში, ასევე ქიმიური სიგნალის როლს ნერვულ სისტემაში. მაგალითად, ეპინეფრინი, ხერხემლიანების ორგანიზმში ფუნქციობს როგორც ე.წ. „თავდასხმა-თავდაცვის” (“fight-or-flight”) ჰორმონი (გამოიყოფა თირკმელზედა ჯირკვლის ტვინოვანი ნივთიერებით, ენდოკრინული ჯირკვლით) და როგორც ნეიროტრანსმიტერი, ლოკალური ქიმიური სიგნალი, რომელიც გადასცემს მესიჯს ნერვულ სისტემაში (იხ. თავი 48). გარდა ამისა, ნერვული სისტემა მონაწილეობს ზოგიერთი ხანგრძლივი პასუხის რეგულაციაში – მაგალითად, ბევრი ცხოველის დღე-ღამური და რეპროდუქციული ციკლების კონტროლში - ხშირად, ენდოკრინული ჯირკვლების სეკრეციის გაზრდით ან შემცირების გზით. ამგვარად, თუმცა ენდოკრინული და ნერვული სისტემები ანატომიურად განსხვავდება, ისინი რიგი ფიზიოლოგიური პროცესების რეგულაციაში ურთიერთქმედებენ.

მაკონტროლებელი გზები და უკუკავშირების მარყუჟები

განვიხილოთ მე-40 თავში მოყვანილი ბიოლოგიური მაკონტროლებელი სისტემების ფუნდამენტური კონცეპციები და გამოვიყენოთ ისინი ჰორმონულ რეგულაციაში. რეცეპტორი ან სენსორი შეიგრძნობს სტიმულს, მაგალითად, სისხლში კალციუმის დონის ცვლილებას და აგზავნის ინფორმაციას მაკონტროლებელ ცენტრში. შესული ინფორმაციის შედარების შემდეგ ნორმასთან ანუ „მოცემულ“ სიდიდესთან, მაკონტროლებელი ცენტრი აგზავნის სიგნალს, რომელიც წარმართავს ეფექტორის პასუხს. ენდოკრინულ და ნეიროენდოკრინულ გზებში გამოსული სიგნალი, წოდებული ეფერენტულ სიგნალად, არის ჰორმონი ან ნეიროჰორმონი, რომელიც განსაზღვრულ ეფექტორულ ქსოვილზე მოქმედებს და სპეციფიკურ ფიზიოლოგიურ ან განვითარებასთან დაკავშირებულ ცვლილებებს იწვევს.

სურათ 45.2-ზე ნაჩვენებია მარტივი ჰორმონული გზის სამი ტიპი, რომელიც მაკონტროლებელი სისტემის ამ ძირითად ფუნქციურ კომპონენტებს შეიცავს. სურათზე არ არის ნაჩვენები რთული ნეიროენდოკრინული გზები, სადაც ერთი ენდოკრინული ქსოვილით გამოყოფილი ჰორმონი მოქმედებს მეორე ენდოკრინულ ქსოვილზე და აკონტროლებს მის მიერ სხვადასხვა ჰორმონის გამოყოფასა და შემდეგ მათ სამიზნე ქსოვილზე მოქმედებას. წინამდებარე, ან სხვა თავებში შეისწავლით დაახლოებით 20 სხვადასხვა ჰორმონს, რომელებიც ახორციელებენ ამ ზოგადი ტიპის ერთერთ მარტივ ან რთულ რეგულაციის ტიპს.

მაკონტროლებელი გზის მეორე ზოგადი მახასიათებელი არის უკუკავშირის მარყუჟი, რომელიც პასუხს საწყის სტიმულთან აკავშირებს. უარყოფით უკუკავშირში ეფექტორული პასუხი საწყის სტიმულს ასუსტებს იქამდე, სანამ პასუხი წყდება. სხვადასხვა ცოცხალ არსებაში ასეთი უკუკავშირის მექანიზმი ეწინააღმდეგება სისტემის მიერ მკვეთრ რეაგირებას მძაფრი ფლუქტუაციების რეგულირებით. **უარყოფითი უკუკავშირი** მოქმედებს მრავალი ენდოკრინული და ნერვული მექანიზმის მეშვეობით, განსაკუთრებით კი ის ჰომეოსტაზის შენარჩუნებაშია ჩართული (იხ. თავი 40). ამ თავში, მოგვიანებით, ჩვენ გამოვიკვლევთ, თუ როგორ მონაწილეობს უარყოფითი უკუკავ- შირი სისხლში კალციუმისა და გლუკოზის დონის ჰორმონულ კონტროლში.

უარყოფითი უკუკავშირის საპირისპიროდ, რომელიც ასუსტებს სტიმულს, დადებითი უკუკავშირი აძლიერებს მას და პასუხის გაზრდასაც იწვევს. დადებითი უკუკავშირის მაგალითია ნეიროჰორმონული გზა, რომელიც არეგულირებს მეძუძური დედის რძის გამოყოფას **(იხ.სურ. 45.2 ბ)**. წოვითი მოძრაობები ასტიმულირებს სენსორულ ნერვულ უჯრედებს ძუძუს დვრილებში. შესაბამისი ნერვული სიგნალები ჰიპოთალამუსის მაკონტროლებელ ცენტრში აღწევს. ჰიპოთალამუსიდან გამოსული სიგნალი იწვევს ნეიროჰორმონ ოქსიტოცინის გამოყოფას უკანა ჰიპოფიზიდან. შემდეგ ოქსიტოცინი სარ- ძევე ჯირკვლებიდან რძის გამოყოფას განაპირობებს. რძის გამოყოფა, თავის მხრივ, წოვით მოძრაობებს და გზის სტიმულაციას აძლიერებს იქამდე, სანამ ბავშვი არ დაკმაყოფილდება.

კონცეფცია 45.1

1. რით განსხვავდება ნეიროჰორმონები „კლასიკური“ ჰორმონებისგან? რით ემსგავსება ერთმანეთს?
2. განსხვავებული ბიოლოგიური მაკონტროლებული სისტემები ზოგადი მახასიათებლებითაა წარმოდგენილი: რეცეპტორი/სენსორი, მაკონტროლებელი ცენტრი, ეფერენტული სიგნალი და ეფექტორი. სქემატურად გამოსახეთ ამ კომპონენტების განლაგება მარტივ ენდოკრინულ გზაში და მარტივ ნეიროჰორმონულ გზაში.
3. ახსენით, უარყოფითი უკუკავშირისგან განსხვავებით, დადებით უკუკავშირს რატომ არ აქვს ჰორმონული გზების ზოგადი მახასიათებლები, რომელიც ხელს უწყობს ჰომეოსტაზის შენარჩუნებას.

კონცეფცია 45.2

ჰორმონები და სხვა ქიმიური სიგნალები უკავშირდება სამიზნე უჯრედების რეცეპტორებს, რომლებიც დასამამს ამლევენ სპეციფიკურ უჯრედულ პასუხებს

ჰორმონები ორგანიზმის შორ მანძილზე მოქმედი ქიმიური რეგულატორებია. ისინი მთელ ორგანიზმში სამიზნე უჯრედებს ინფორმაციას სისხლის ნაკადის გზით გადასცემენ. სხვა ქიმიური სიგნალები, რომლებსაც ლოკალურ რეგულატორებს უწოდებენ, ინფორმაციას სეკრეტორული უჯრედის ახლოს მდებარე სამიზნე უჯრედებსაკენ ატარებენ. გარდა ამისა, არის სხვა ქიმიური სიგნალები, ე.წ. ფერომონები, რომლებსაც ინფორმაცია გადააქვთ სახეობის სხვადასხვა ინდივიდს შორის, მაგალითად მეწყვილის მისაზიდად გამრავლებისათვის. ამ თავში, როგორც უკვე ვახსენეთ, შევეხებით ჰორმონებს (და ნეიროჰორმონებს), რომლებიც რეპროდუქციაში პირდაპირ არ არიან ჩართული.

ხერხემლიანებში, როგორც ჰორმონი, მოლეკულების სამი მთავარი კლასი ფუნქციონირებს: ცილები და პეპტიდები (მცირე ზომის პოლიპეპტიდები, რომლებიც შეიცავს 30-მდე ამინომჟავას), ამინომჟავებიდან წარმოებული ამინები და სტეროიდები. მრავალი ცილა/პეპტიდი და ამინური ჰორმონი წყალში ხსნადია, ხოლო სტეროიდული ჰორმონი — წყალში უხსნადი.

მიუხედავად მათი ქიმიური ბუნებისა, ნებისმიერი მოლეკულის სიგნალის გადაცემა სამ მნიშვნელოვან ეტაპს მოიცავს: რეცეპცია, სიგნალის ტრანსდუქცია და პასუხი (იხ. მე-11 თავი).

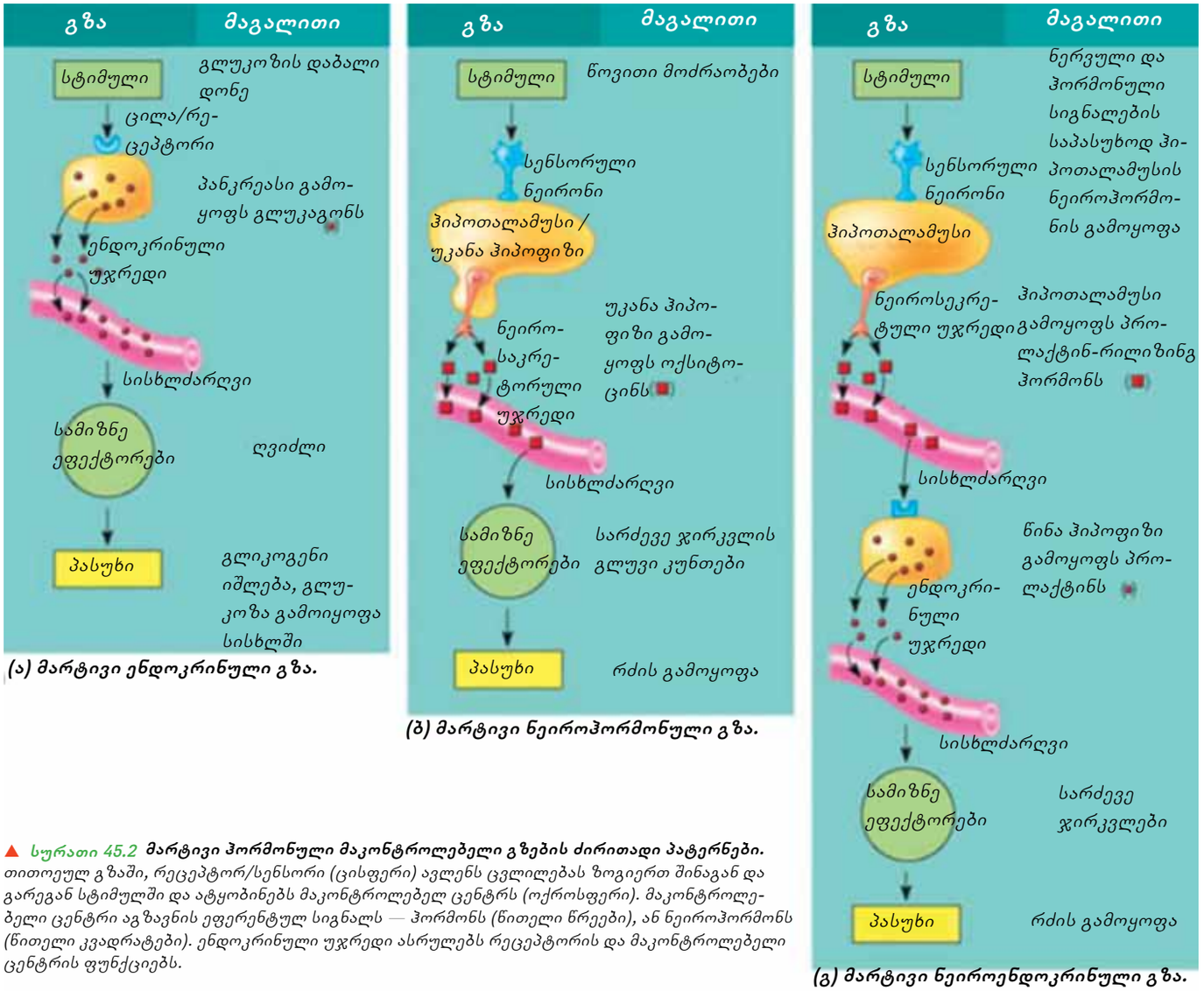
სიგნალის *რეცეპცია* გულისხმობს სასიგნალო მოლეკულის სამიზნე უჯრედთან ან უჯრედზე მოთავსებულ სპეციფიკურ რეცეპტორულ ცილასთან დაკავშირებას. ყოველ სასიგნალო მოლეკულას აქვს განსაზღვრული ფორმა, რომლის ამოცნობა ამ სიგნალის რეცეპტორებს უნდა შეეძლოთ. რეცეპტორები მოთავსებული უნდა იყოს სამიზნე უჯრედის პლაზმურ მემბრანაში ან უჯრედის შიგნით. სასიგნალო მოლეკულის დაკავშირება რეცეპტორულ ცილასთან იწვევს სამიზნე უჯრედში სიგნალის ტრანსდუქციას, რომელიც თავის მხრივ იწვევს *პასუხს* — ცვლილებას უჯრედის ქცევაში. უჯრედი, რომელსაც არ აქვს რეცეპტორები განსაკუთრებული ქიმიური სიგნალისთვის, ამ სიგნალს არ პასუხობს.

ახლა უფრო დეტალურად შევეხოთ სხვადასხვა ტიპის ქიმიური სიგნალებით გამოწვეულ სიგნალის ტრანსდუქციასა და უჯრედულ პასუხებს.

წყალში ხსნადი ჰორმონის უჯრედის ზედაპირული რეცეპტორები

წყალში ხსნადი ჰორმონების რეცეპტორების უმეტესობა პლაზმურ მემბრანაზე არის მოთავსებული (სურათი 45.3). ჰორმონების დაკავ- შირება თავის რეცეპტორებთან იწვევს სიგნალის ტრანდუქციის გზის გააქტივებას. ამ დროს ადგილი აქვს უჯრედული ცილების ცვლილებების რიგს, რომელიც უჯრედგარე ქიმიურ სიგნალს სპეციფიკურ უჯრედშიდა პასუხად გარდაქმნის. ჰორმონზე და სამიზნე უჯრედზე დამოკიდებულებით პასუხი შეიძლება იყოს: ფერმენტის აქტივაცია, ცვლილება მოლეკულების შთანთქმასა ან სეკრეციაში, ან ციტოჩონჩხის გადაწყობა. ზოგიერთი უჯრედის ზედაპირული რეცეპტორებიდან სიგნალის ტრანსდუქცია ააქტივებს ცილებს ციტოპლაზმაში, რომლებიც შემდეგ გადაადგილდება ბირთვში და პირდაპირი ან არაპირდაპირი გზით არეგულირებს სპეციფიკური გენების ტრანსკრიფციას.

ადრეული მონაცემები უჯრედის ზედაპირული რეცეპტორების როლის შესახებ სიგნალის ტრანსდუქციის გზების ჩართვაში, მიღებულია გამოკვლევებით თუ როგორ ასტიმულირებს ჰორმონი ეპინეფრინი გლიკოგენის დაშლას გლუკოზად (იხ. თავი 11). სხვა მტკიცებულება უჯრედის ზედაპირული რეცეპტორების როლის შესახებ არის ბაყაყის კანის ფერის ცვლილებები, ადაპტაცია, რომელიც ბაყაყს ცვალებადი განათების დროს მასკირებაში ეხმარება. კანის უჯრედები, ე.წ. მელანოციტები, ციტოპლაზმურ ორგანელებში - მელანოსომებშია მოთავსებული და მუქ ყავისფერ პიგმენტ მელანინს შეიცავს. ბაყაყის კანი ღია შეფერილობისაა, როდესაც მელანოსომების კლასტერები უჯრედის ბირთვის გარშემოა შემჭიდროებული და უფრო მუქი შეფერილობისაა, როდესაც მელანოსომები ციტოპლაზმაშია გაშლილი. პეპტიდი – მელანოციტმასტიმულირებელი ჰორმონი მელანოსომების განლაგებას და, ამგვარად, ბაყაყის კანის შეფერილობას აკონტროლებს. მელანოციტმასტიმულირებელი ჰორმონის დამატება პიგმენტის შემცველი უჯრედების გარემომცველ ინტერსტიციალურ სითხეში მელანოსომების გაფანტვას იწვევს. მიუხედავად ამისა, მელანოციტმასტიმულირებელი ჰორმონის პირდაპირი მიკროინექცია ცალკეულ მელანოციტში არ იწვევს



▲ *სურათი 45.2* ***მარტივი ჰორმონული მაკონტროლებელი გზების ძირითადი პატერნები.*** *თითოეულ გზაში, რეცეპტორ/სენსორი (ცისფერი) ავლენს ცვლილებას ზოგიერთ შინაგან და გარეგან სტიმულში და ატყობინებს მაკონტროლებელ ცენტრს (ოქროსფერი). მაკონტროლებელი ცენტრი აგზავნის ეფერენტულ სიგნალს — ჰორმონს (წითელი წრეები), ან ნეიროჰორმონს (წითელი კვადრატები). ენდოკრინული უჯრედი ასრულებს რეცეპტორის და მაკონტროლებელი ცენტრის ფუნქციებს.*

მელანოსომის დისპერსიას – რაც ამტკიცებს, რომ ჰორმონსა და ზედაპირულ რეცეპტორს შორის ურთიერთქმედება საჭიროა ჰორმონის მოქმედებისთვის.

ცალკეულ ჰორმონს შეუძლია გამოიწვიოს სხვადასხვა პასუხი სამიზნე უჯრედებში ჰორმონისთვის განსხვავებული რეცეპტორებით, განსხვავებული სიგნალების ტრანსდუქციული გზებით და/ან განსხვავებული ეფექტორული ცილებით. განვიხილოთ ეპინეფრინის მრავალგვარი ეფექტები ორგანიზმის პასუხების ჩამოყალიბებისას ხანმოკლე სტრესზე (სურათი 45.4). მაგალითად, ღვიძლის უჯრედები და ჩონჩხის კუნთების მომმარაგებელი სისხლძარღვების გლუვი კუნთები შეიცავს ეპინეფრინის β ტიპის რეცეპტორებს, მაშინ, როდესაც წვრილი ნაწლავების სისხლძარღვების გლუვი კუნთები ეპინეფრინის α ტიპის რეცეპტორებს შეიცავს. ეს ქსოვილები განსხვავებულად პასუხობენ ეპინეფრინს. ის იწვევს სისხლის ნაკადის შემცირებას საჭმლის მომნელებელ ტრაქტ ში და გლუკოზის მიწოდების გაზრდას ჩონჩხის დიდ კუნ- თებში. ეს ეფექტები კრიტიკულ ვითარებაში ორგანიზმს სწრაფ რეაგირებაში ეხმარება.

ლიპიდებში ხსნადი ჰორმონების უჯრედშიდა რეცეპტორები

პირველი მონაცემები იმის თაობაზე, რომ ზოგიერთი ჰორმონის რეცეპტორი მოთავსებულია სამიზნე უჯრედის შიგნით, ხერხემლიანების ჰორმონების ესტროგენის და პროგესტერონის შესწავლის შედეგადაა მიღებული. ეს სტეროიდული ჰორმონები ძუძუმწოვართა უმრავლესობის, მათ შორის ადამიანის, მდედრის ნორმალური განვითარებისა და რეპროდუქციული სისტემის ფუნქციონირებისთვისაა აუცილებელი. 1960-იანი წლების დასაწყისში მკვლევრების მიერ ნაჩვენები იყო, რომ ესტროგენი და პროგესტერონი მდედრი ვირთაგვას რეპროდუქციული ტრაქტის

უჯრედების ბირთვებში გროვდება. ესტროგენი არ გროვდება იმ ქსოვილების უჯრედებში, რომლებიც ესტროგენს არ პასუხობს. ამ დაკვირვებების საფუძველზე ნავარაუდევია, რომ სტეროიდული ჰორმონების მიმართ მგრძნობიარე უჯრედები შიდა რეცეპტორულ მოლეკულებს შეიცავს, რომლებიც ამ ჰორმონებს სპეციფიკურად უკავშირდება.

მკვლევრებმა მოგვიანებით იმ უჯრედშიდა ცილების იდენტიფიცირება მოახდინეს, რომლებიც, როგორც სტეროიდული ჰორმონების, თიროიდული ჰორმონების და ვიტამინ -ს ჰორმონული ფორმის რეცეპტორებად ფუნქციონირებენ. ყველა ეს ჰორმონი მცირე ზომის, უმეტესად არაპოლარული (ჰიდროფობური) მოლეკულაა, რომელიც უჯრედული მემბრანების ჰიდროფობურ შიდა ნაწილში ადვილად დიფუნდირებს. ჩვეულებრივ, უჯრედშიდა რეცეპტორები სამიზნე უჯრედში სიგნალის ტრანსდუქციის მთლიან ამოცანას ასრულებს. ქიმიური სიგნალი ააქტიურებს რეცეპტორს, რომელიც შემდეგ უჯრედის პასუხს უშუალოდ იწვევს. თითქმის ყველა შემთხვევაში ლიპიდებში ხსნადი ჰორმონით გააქტივებული უჯრედშიდა რეცეპტორი ტრანსკრიპციის ფაქტორს წარმოადგენს, ხოლო პასუხი გენის ექსპრესიის ცვლილებაში ვლინდება.

უჯრედშიდა რეცეპტორების უმრავლესობა ლოკალიზებულია ბირთვში **(სურათი 45.3 ბ)** იმ დროს, როდესაც ისინი ჰორმონის მოლეკულებს უკავშირდება. ჰორმონი მოლეკულები სისხლის მიმოქცევის სისტემიდან უჯრედგარეთა სითხის გავლით უჯრედში დიფუნდირებს. წარმოქმნილი ჰორმონ-რეცეპტორული კომპლექსები, თანმიმდევრულად უკაშირდება უჯრედის დნმ-ის სპეციფიკურ საიტებს და სფეციფიკური გენების ტრანსკრიფციას ასტიმულირებს. თუმცა, სტეროიდული ჰორმონების ზოგიერთი რეცეპტორი დაკავებულია ციტოპლაზმაში ჰორმონის იქ არ არსებობის შემთხვევაშიც. სტეროიდული ჰორმონის დაკავშირება მის ციტოპლაზმურ რეცეპტორთან ჰორმონ-რეცეპტორულ კომპლექსს ქმნის, რომელსაც ბირთვში გადაადგილება და სპეციფიკური გენების ტრანსკრიპციის სტიმულირება შეუძლია **(იხ. სურათი 11.6)**.

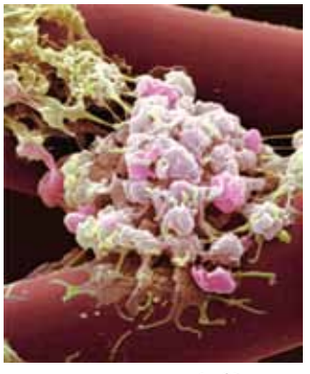
ორივე შემთხვევაში, ჰორმონით სტიმულაციის საპასუხოდ წარმოქმნილი მრნმ-ის ტრანსლაცია ციტოპლაზმაში ხდება და რის შედეგად ახალი ცილები წარმოიქმნება. მაგალითად, ესტროგენი იწვევს მდედრი ფრინველების რეპროდუქციული სისტემის უჯრედებში ოვალბუმინის, კვერცხის ცილაში მთავარი ცილის, დიდი რაოდენობით სინთეზს.

ისევე როგორც ჰორმონებს, რომლებიც უკავშირდება უჯრედის ზედაპირულ რეცეპტორებს და ჰორმონებს, რომლებიც უჯრედშიდა რეცეპტორებს უკავშირდება, სხვადასხვა სამიზნე უჯრედში განსხვავებული ეფექტების გამოწვევა შეუძლია. ესტროგენი, რომელიც ასტიმულირებს ფრინველების რეპროდუქციულ სისტემაში ოვალბუმინის წარმოქმნას, ფრინველების ღვიძლში სხვა ცილების წარმოქმნას იწვევს. ერთსა და იმავე ჰორმონს სხვადასხვა სახეობაში შესაძლოა განსხვავებული ეფექტები ჰქონდეს. მაგალითად, ფარისებრი ჯირკვლით გამოყოფილი თიროქსინი ადამიანებსა და სხვა ხერხემლიანებში მეტაბოლიზმს არეგულირებს. თუმცა, ბაყაყებში თიროქსინს დამატებითი ეფექტები აქვს: ის იწვევს თავკომბალას მეტამორფოზს პატარა ბაყაყად, ასტიმულირებს თავკომბალას კუდის გაწოვას და სხვა ცვლილებებს.

ლოკალური რეგულატორებით პარაკრინული სიგნალების გადაცემა

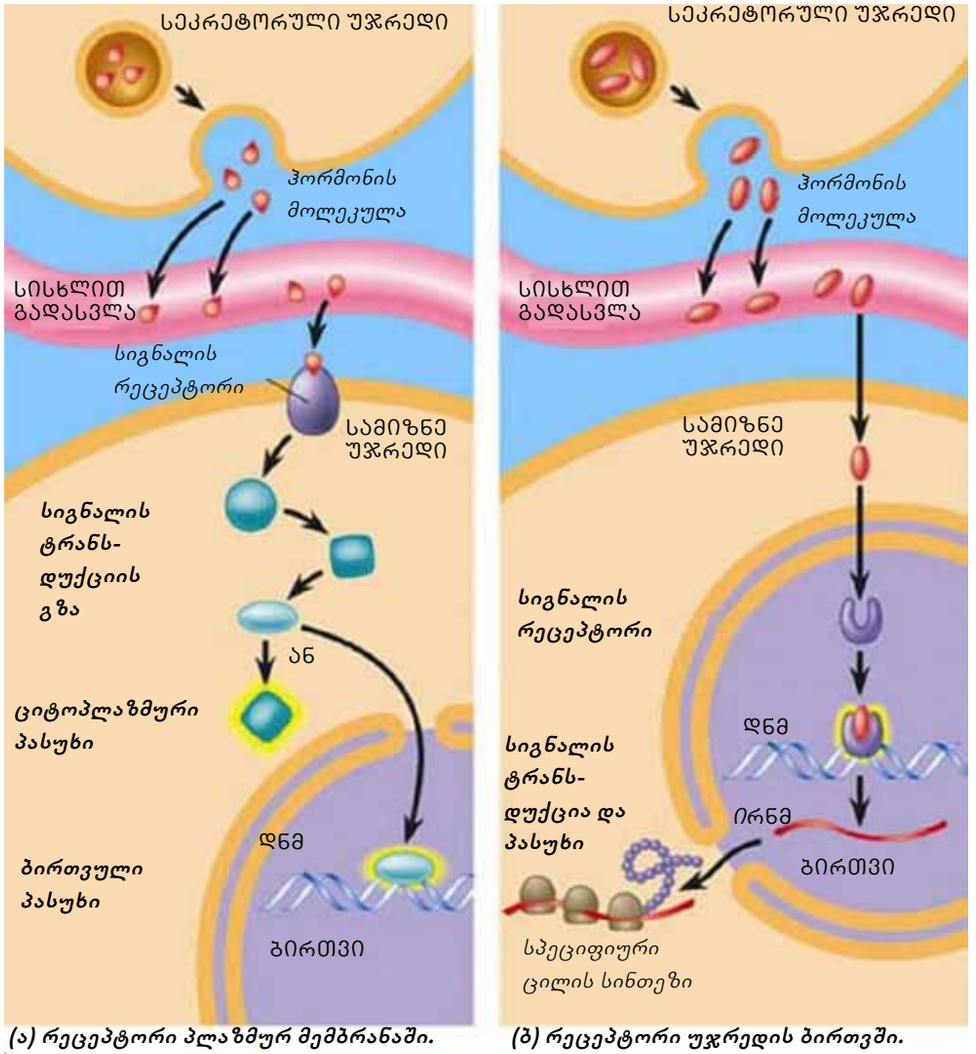
სანამ გავაგრძელებთ ენდოკრინულ სისტემასა და ჰორმონულ რეგულაციაზე მსჯელობას, მოკლედ განვიხილოთ ლოკალური რეგულატორები. ჰორმონებით შორ მანძილზე ენდოკრინული სიგნალების გადაცემის საპირისპიროდ, ლოკალური რეგულატორები სიგნალებს მოსაზღვრე უჯრედებს შორის გადასცემენ. აღნიშნული პროცესი წარმოადგენს სიგნალის პარაკრინულ გადაცემას **(იხ. სურათი 11.4)**. გამოყოფის შემდეგ, ლოკალური რეგულატორები ახლომდებარე სამიზნე უჯრედებზე წამებში ან მილიწამებშიც კი მოქმედებენ. ისინი უჯრედულ პასუხებს ჰორმონებზე უფრო სწაფად იწვევენ. ზოგიერთ ლოკალურ რეგულატორს აქვს უჯრედის ზედაპირული რეცეპტორები; სხვებს- უჯრედშიდა რეცეპტორები. ლოკალური რეგულატორების დაკავშირება მათ სპეციფიკურ რეცეპტორებთან იწვევს სამიზნე უჯრედებში იგივე პროცესებს, რასაც ჰორმონები იწვევენ **(იხ. სურათი 45.3)**.

ქიმიური ნაერთების რამდენიმე ტიპი ფუნქციონირებს როგორც ლოკალური რეგულატორი. ბევრი ნეიროტრანსმიტერი, საკვანძო მნიშვნელობის ლოკალური რეგულატორები ნერვულ სისტემაში ამინომჟავის დერივატებია. პეპტიდ/ცილოვან ლოკალურ რეგულატორებს ეკუთვნიან ციტოკინები (cytokines), რომლებიც მონაწილეობს იმუნურ პასუხებში (იხილეთ 43-ე თავი), და **ზრდის ფაქტორების** უმეტესობა, რომლებიც უჯრედის პროლიფერაციას და დიფერენციაციას ასტიმულირებენ. ზრდის ფაქტორები უჯრედგარე არეში უნდა ხვდებოდეს, რათა მრავალი ტიპის უჯრედის ნორმალური ზრდა, დაყოფა და განვითარება არეგულიროს. ზრდის სხვადასხვა ფაქტორის ფუნქციები უჯრედის დაყოფისა და ქსოვილების განვითარების რეგულაციაში სხვა თავებშია განხილულია.



▲ *სურათი 45.5* ***თრომბოციტების აგრეგაცია, რომელიც ნაწილობრივ რეგულირდება პროსტაგლანდინებით.*** *სისხლძარღვის კედლის დაზიანების შემდეგ, თრომბოციტები (ვარდისფერი და ალისფერი) წარმოქმნის წებოვან ზედაპირს და ადჰეზირდება ერთმანეთზე, როგორც ნაჩვენებია სკანირებული ელექტრონული მიკროსკოპით მიღებულ ამ ფერად სურათზე.*

სხვა მნიშვნელოვანი ნეირორეგულატორია აირი — აზოტის ოქსიდი (NO). როდესაც სისხლის ჟანგბადის დონე ეცემა, სისხლძარღვების კედლების ენდოთელური უჯრედები ასინთეზებს და გამოყოფს NO-ს. აზოტის ოქსიდი ააქტიურებს ფერმენტს, რომელიც ადუნებს მოსაზღვრე გლუვი კუნთის უჯრედებს. თავის მხრივ, ეს პროცესი აფართოვებს სისხლძარღვებს და აუმჯობესებს სისხლის ნაკადს ქსოვილებისკენ. აზოტის ოქსიდი ასევე მონაწილეობს მამრების სასქესო ფუნქციებში პენის-



(ა) რეცეპტორი პლაზმურ მემბრანაში. *(ბ) რეცეპტორი უჯრედის ბირთვში.*

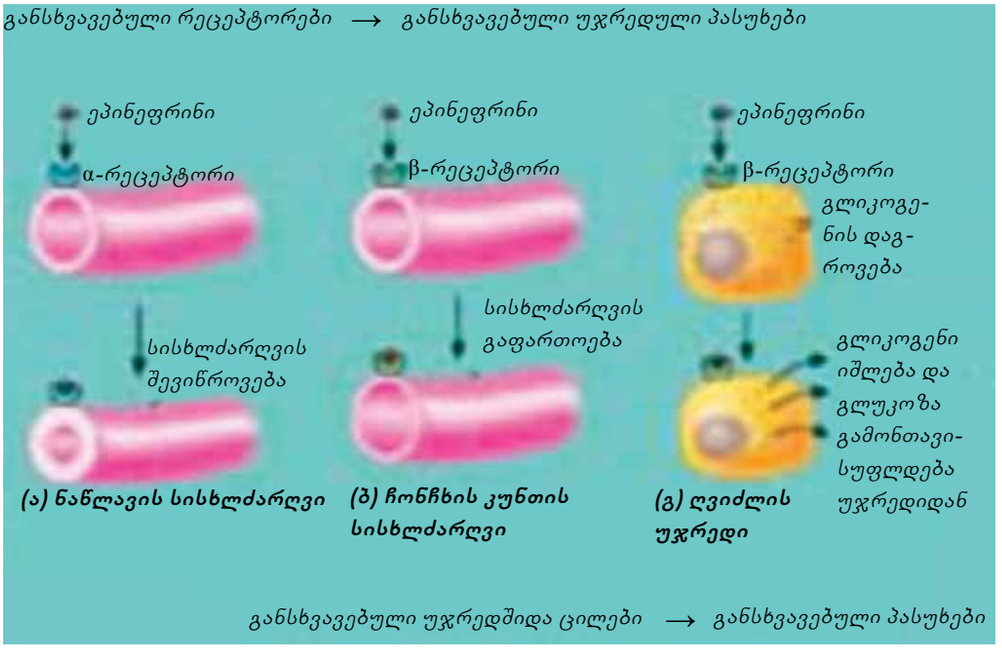
▲ *სურათი 45.3* ***ჰორმონული სიგნალიზაციის მექანიზმები: განხილვა. (ა)*** *წყალში ხსნადი ჰორმონები უკავშირდება რეცეპტორის ცილას სამიზნე უჯრედის ზედაპირზე. ეს ურთიერთქმედება ქმნის სიგნალის ტრანსდუქციულ გზას, რომელიც იწვევს ცვლილებებს ციტოპლაზმის ფუნქციებში ან ბირთვის გენის ტრანსკრიფციაში.* ***(ბ)*** *ლიპიდში ხსნადი ჰორმონი გაივლის სამიზნე უჯრედების პლაზმურ მემბრანას და უკავშირდება უჯრედშიდა რეცეპტორს ციტოპლაზმაში ან ბირთვში. სიგნალ-რეცეპტორის კომპლექსი მოქმედებს, როგორც ტრანსკრიფციის ფაქტორი, ჩვეულებრივ გენის ექსპრესიის გამააქტიურებელი.*

ში სისხლის ნაკადის გაზრდითა და ერექციის წარმოქმნით. მაღალი რეაქტიულობის და პოტენციურად ტოქსიკური, ჩვეულებრივ, ცვლილებებს სამიზნე უჯრედებში რამდენიმე წამიანი კონტაქტით იწვევს და შემდეგ იშლება. წამალი ვიაგრა, (sildenafil citrate) კურნავს მამრობით ერექციულ დისფუნქციას, ხელს უწყობს ერექციას NO-ს დაშლის შეფერხებით. აზოტის ოქსიდი ასრულებს სხვა ფუნქციებსაც, მაგალითად: ნერვულ სისტემაში ის ფუნქციონირებს როგორც ნეიროტრანსმიტერი და სისხლის გარკვეული თეთრი უჯრედებით გამოყოფილ NO-ს შეუძლია გაანადგუროს ბაქტერიები და სიმსივნური უჯრედები ორგანიზმის თხევად გარემოში.

ლოკალური რეგულატორების ჯგუფი, **პროსტაგლანდინები (PGs)**, მოდიფიცირებული ცხიმოვანი მჟავებია. ისინი ხშირად პლაზმურ მემბრანაში ლიპიდებიდან იწარმოება. მათ ასე უწოდებენ იმიტომ, რომ პირველად აღმოაჩინეს ჯირკვალ პროსტატას სეკრეტში, რომელიც მონაწილეობს სპერმის წარმოქმნაში. მრავალი ტიპის უჯრედებით ინტერსტიციალურ სითხეში გამოყოფილი პროსტაგლანდინები ქსოვილზე დამოკიდებულებით უჯრედებს სხვადასხვა გზით არეგულირებს. მდედრის რეპროდუქციულ ტრაქტში შეღწეული სპერმით პროსტაგლანდინები ასტიმულირებენ მდედრის საშვილოსნოს კედლის გლუვ კუნთებს, რათა შეიკუმშონ და ამით ეხმარებიან სპერმას მიაღწიოს კვერცხუჯრედს. მშობიარობის დროს, მდედრის პლაცენტის უჯრედებით გამოყოფილი პროსტაგლანდინები საშვილოსნოს ახლომდებარე კუნთების აგზნებადობის მომატებით ხელს უწყობს მშობიარობის გამოწვევას (იხ. სურათი 46.18).

იმუნურ სისტემაში სხვადასხვა პროსტაგლანდინი ხელს უწყობს სიცხისა და ანთებითი პროცესის გამოწვევას და ასევე ტკივილის შეგრძნების გაძლიერებას. ასპირინისა და იბუპროფენის ანთების საწინააღმდეგო ეფექტი განპირობებულია ამ წამლების მიერ პროსტაგლანდინების სინთეზის შეკავებით. პროსტაგლანდინები ასევე მონაწილეობს სისხლის ფირფიტების (Trombocitebis) აგრეგაციის რეგულაციაში — სისხლის კოლტის ფორმირების ადრეულ საფეხურზე (სურათი 45.5). ამიტომ, ექიმები ურჩევენ ადამიანებს, რომლებიც იმყოფებიან გულის შეტევის რისკის ქვეშ, ასპირინი რეგულარულად მიიღონ.

სასუნთქ სისტემაში ორი პრსტაგლანდინი ძალიან მსგავსი მოლეკულური სტრუქტურით საწინააღმდეგოდ მოქმედებს ფილტვების სისხლძარღვების კედლების გლუვი კუნთების უჯრედებზე. პროსტაგლანდინი აწვდის კუნთოვან უჯრედებს მოდუნების სიგნალს, რაც აფართოვებს სისხლ- ძარღვს და ხელს უწყობს სისხლის ჟანგბადით გამდიდრებას. პროსტაგლანდინი გადასცემს კუნთოვან უჯრედებს შეკუმშვის სიგნალს, ავიწროვებს სისხლძარღვებს და ახდენს ფილტვებში სისხლის ნაკადის შემცირებას. ამ ორი ანტაგონისტური ქიმიური სიგნალის შეფარდებითი კონცენტრაციის ცვლილება



▲ *სურათი 45.4* ***ერთი ქიმიური სიგნალი - განსხვავებული პასუხები.*** *ეპინეფრინი, თავდაცვა-ან-თავდასხმის უმთავრესი ჰორმონი, იწვევს განსხვავებულ პასუხებს სხვადასხვა სამიზნე უჯრედში. სამიზნე უჯრედების პასუხები შესაძლოა განსხვავდებოდეს, თუ მათ ჰორმონისათვის განსხვავებული რეცეპტორები გააჩნია (შეადარეთ* ***(ა)*** *და* ***(ბ)*** *ერთმანეთს). სამიზნე უჯრედები ერთი და იმავე რეცეპტორებით ავლენს განსხვავებულ პასუხებს. თუ მათ განსხვავებული სიგნალის ტრანსდუქციის გზები და/ან ეფექტორული ცილები გააჩნია (შეადარეთ* ***(ბ)*** *და* ***(გ)*** *ერთმანეთს).*

ეხმარება ცვალებად გარემოში ჰომეოსტაზის შენარჩუნებას. მოგვიანებით შევხვდებით სხვა ანტაგონისტურ სიგნალებს, რომლებიც აწონასწორებენ ერთმანეთს.

კონცეფცია ტესტი 45.2

1. რით განსხვავდება წყალში ხსნადი ჰორმონებით და სტეროიდული ჰორმონებით სამიზნე უჯრედებში გამოწვეული პასუხების მექანიზმები?
2. ახსენით, როგორ შეუძლია ერთ ჰორმონს, როგორიცაა ეპინეფრინი, გამოიწვიოს განსხვავებული პასუხი სხვადასხვა ქსოვილში.
3. რატომ შეუძლიათ ისეთ ლოკალურ რეგულატორებს, როგორიცაა პროსტაგლანდინები, ჩვეულებრივ უფრო სწრაფად გამოიწვიოს პასუხები თავის სამიზნე უჯრედებში, ვიდრე ჰორმონებს?

კონცეფცია 45.3

ჰიპოთალამუსი და ჰიპოფიზი ხერხემლიანების ენდოკრინული სისტემის მრავალი ფუნქციის ინტეგრაციას ახდენენ

აქამდე ჩვენ განვიხილეთ ჰორმონალური რეგულატორული გზების ძირითადი კომპონენტები და ჰორმონალური სიგნალის უჯრედულ პასუხად გარდაქმნის ფენომენი. ახლა ჩვენ შევეხებით ხერხემლიანების ძირითადი ჰორმონების ფიზიოლოგიურ ეფექტებს და ენდოკრინული სისტემის როლს ორგანიზმის აქტივობის შესაბამისობაში მოყვანაში ცვლად გარემოსთან. ჩვენ ვიწყებთ ჰიპოთალამუსითა და ჰიპოფიზით, რომლებიც ენდოკრინული სისტემის უმეტეს ნაწილს აკონტროლებენ.

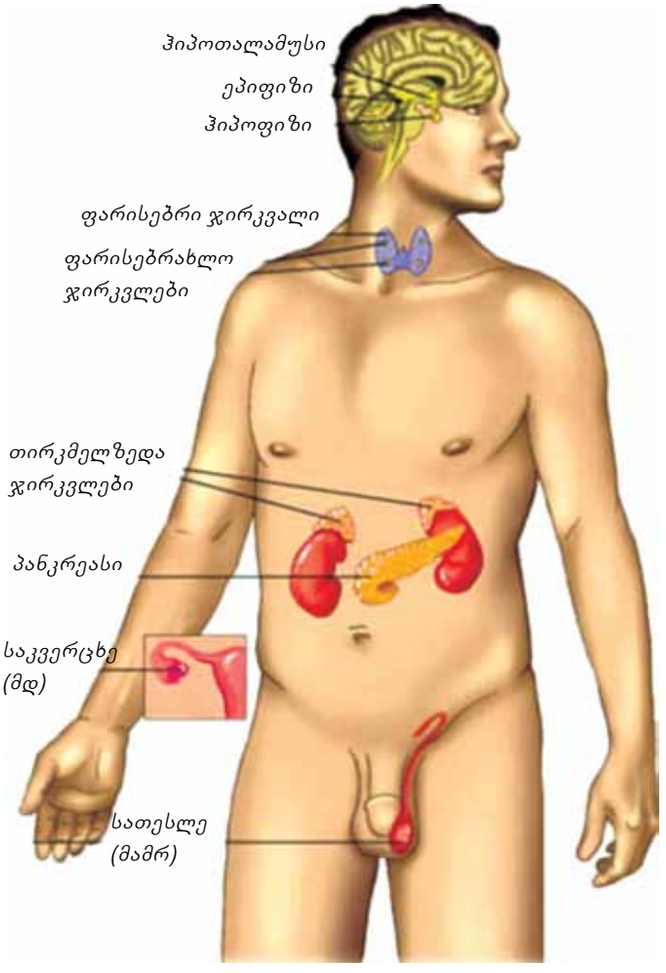
კითხვის პროცესში თქვენ შეიძლება სურვილი გაგიჩნდეთ განიხილოთ 45.1 ცხრილი, რომელიც აჯამებს ადამიანის ძირითადი ჰორმონების მოქმედებას და სურათი 45.6, რომელზეც ნაჩვენებია ადამიანის ორგანიზმის ძირითადი ენდოკრინული ჯირკვლები. ყოველი განყოფილების ტექსტს თან

ცხრილი 45.1 ადამიანის მთავარი ენდოკრინული ჯირკვალი და მათი ჰორმონები

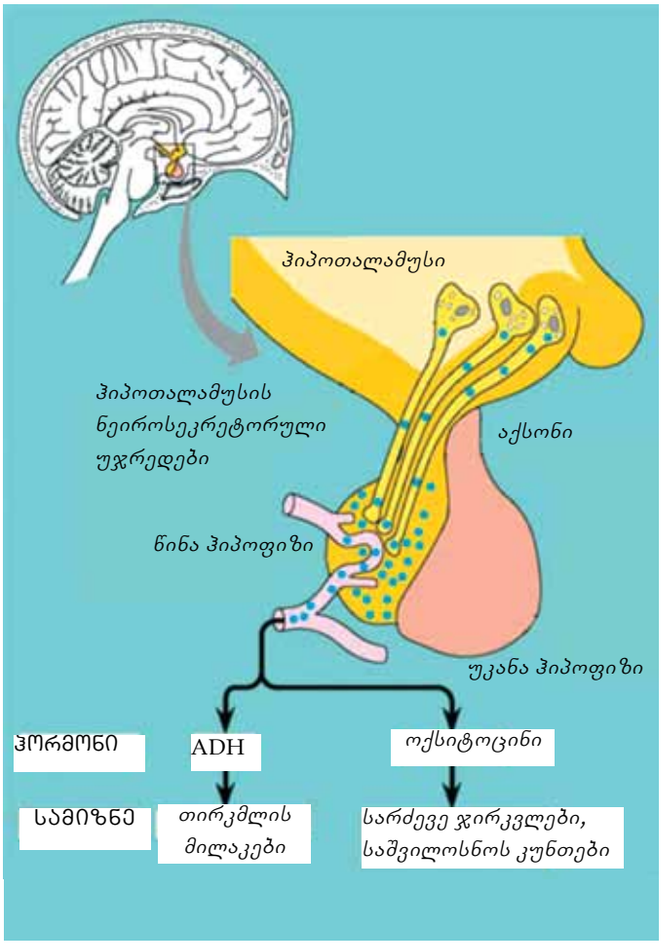
ჯირკვალი	ჰორმონი	ქიმიური კლასი	მოქმედების მაგალითები	რეგულაცია
ჰიპოთალამუსი	ჰიპოფიზიდან გამოთავისუფლებული ჰორმონები და ჰორმონები, რომლებიც არეგულირებენ წინა ჰიპოფიზს (იხილეთ ქვემოთ)			
ჰიპოფიზი	ოქსიტოცინი	პეპტიდი	ასტიმულირებს საშვილოსნოსა და სარძევე ჯირკვლების უჯრედების შეკუმშვებს	ნერვული სისტემით
უკანა ჰიპოფიზი (გამოყოფს ჰიპოთალამუსში წარმოქმნილ ნეიროჰორმონებს)	ანტიდიურეზული ჰორმონი (ADH)	პეპტიდი	ხელს უწყობს თირკმლებში წყლის რეტენციას	ნერვული სისტემით წყლის/მარილების ბალანსით
წინა ჰიპოფიზი	ზრდის ჰორმონი (GH)	ცილა	ასტიმულირებს ზრდასა (განსაკუთრებით ძვლების) და მეტაბოლურ ფუნქციებს	ჰიპოთალამური ჰორმონებით
	პროლაქტინი (PRL)	ცილა	ასტიმულირებს კვერცხუჯრედისა და სპერმის წარმოქმნას	ჰიპოთალამური ჰორმონებით
	ფოლიკულ-მასტიმულირებელი ჰორმონი (FSH)	გლიკოპროტეინი	ასტიმულირებს რძის წარმოქმნასა და გამოყოფას	ჰიპოთალამური ჰორმონებით
	მალუთეინიზებელი ჰორმონი (LH)	გლიკოპროტეინი	ასტიმულირებს საკვერცხეებსა და სათესლეებს	ჰიპოთალამური ჰორმონებით
	თიროიდ-მასტიმულირებელი ჰორმონი (TSH)	გლიკოპროტეინი	ასტიმულირებს ფარისებრ ჯირკვალს	სისხლში თიროქსინით ჰიპოთალამური ჰორმონებით
	ადრენოკორტიკოტროპული ჰორმონი (ACTH)	პეპტიდი	ასტიმულირებს თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქოვანი შრიდან გლუკოკორტიკოიდების გამოყოფას	გლუკოკორტიკოიდებით; ჰიპოთალამური ჰორმონებით
ფარისებრი ჯირკვალი	ტრიიოდთირონინი (T_3) და თიროქსინი (T_4)	ამინი	ასტიმულირებს და ინარჩუნებს მეტაბოლური პროცესებს	ᲗᲛᲯ-ით
	კალციტონინი	პეპტიდი	აქვეითებს სისხლში კალციუმის დონეს	სისხლში კალციუმით
ფარისებრა ახლო ჯირკვლები	პარათიროიდული ჰორმონი (PTH)	პეპტიდი	ზრდის სისხლში კალციუმის დონეს	სისხლში კალციუმით
პანკრეასი	ინსულინი	ცილა	აქვეითებს სისხლში გლუკოზის დონეს	სისხლში გლუკოზით
	გლუკაგონი	ცილა	ზრდის სისხლში გლუკოზის დონეს	სისხლში გლუკოზით
თირკმელზედა ჯირკვალი				
თირკმელზედა ჯირკვლის ტვინოვანი ნივთიერება	ეპინეფრინი და ნორეპინეფრინი	ამინი	ზრდის სისხლში გლუკოზის დონეს; ზრდის მეტაბოლურ აქტივობებს; იწვევს გარკვეული სისხლძარღვების კონსტრიქციას	ნერვული სისტემით
თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქი	გლუკოკორტიკოიდი	სტეროიდი	ზრდის სისხლში გლუკოზის დონეს	ACTH-ით სისხლში
	მინერალოკორტიკოიდი	სტეროიდი	ხელს უწყობს თირკმლებში Na^+-ის რეაბსორბციასა და K^+-ის ექსკრეციას	K^+-ით
გონადები				
სათესლეები	ანდროგენები	სტეროიდი	უზრუნველყოფს სპერმის ფორმირებას; ხელს უწყობს მამაკაცის მეორადი სასქესო ნიშნების განვითარებასა და შენარჩუნებას	FSH და LH-ით
საკვერცხეები	ესტროგენები	სტეროიდი	ასტიმულირებს საშვილოსნოს ამომფენი გარსის განვითარებასა და ხელს უწყობს მდედრის მეორადი სასქესო ნიშნების განვითარებასა და შენარჩუნებას	FSH და LH-ით
	პროგესტერონი	სტეროიდი	ხელს უწყობს საშვილოსნოს ამომფენი გარსის განვითარებას	FSH და LH-ით
ეპიფიზი	მელატონინი	ამინი	ჩართულია ბიოლოგიურ რითმებში	სინათლე/სიბნელის ციკლებით



ახლავს დიაგრამები მცირე კომენტარით, რომელიც დაგეხმარებათ ყველა ჯირკვლის ადგილმდებარეობის გახსენებაში. გაითვალისწინეთ, რომ ჰორმონების გამომყოფი უჯრედები გვხვდება მრავალ ორგანოში, რომელიც სხვადახვა სისტემას მიეკუთვნება: გულის, თიმუსის, ღვიძლის, კუჭის, წვრილი ნაწლავების, თირკმლებისა და პლაცენტის ჩათვლით. ამ არაენდოკრინული ორგანოებიდან გამოთავისუფლებული ზოგიერთი ჰორმონი განხილულ იქნება სხვა თავებში.



▲ *სურათი 45.6* ***ამ თავში განხილული ადამიანის ენდოკრინული ჯირკვლები.*** *აქ ნაჩვენები ჯირკვლების გარდა, მრავალი ორგანო ძირითადი არაენდოკრინული ფუნქციებით ასევე გამოყოფს ჰორმონებს*



▲ *სურათი 45.7* ***უკანა ჰიპოფიზის ჰორმონების წარმოქმნა და გამონთავისუფლება.*** *უკანა ჰიპოფიზი წარმოადგენს ჰიპოთალამუსის ერთგვარ გაფართოებას. ჰიპოთალამუსის გარკვეული ნეიროსეკრეტორული უჯრედები წარმოქმნიან ანტიდიურეზულ ჰორმონს (ADH) და ოქსიტოცინს, რომლებიც ტრანსპორტირდება უკანა ჰიპოფიზში, სადაც ეს ჰორმონები ინახება. ნერვული სიგნალები ტვინიდან განაპირობებს ამ ნეიროჰორმონების გამონთავისუფლებას.*

კავშირები ჰიპოთალამუსსა და ჰიპოფიზს შორის

ჰიპოთალამუსი შეიცავს ნეიროსეკრეტორული უჯრედების ორ ჯგუფს. ერთი ჯგუფი არის სადაც გამოსაყოფი ჰორმონები ინახება. მეორე ჯგუფი არეგულირებს ჰიპოთალამუსის ფუძეში მდებარე ლიმნის მარცვლის ზომის ორგანოს — **ჰიპოფიზის** აქტივობას. არც ერთი ორგანო არ აჩვენებს ისე კარგად მჭიდრო სტრუქტურულ, ფუნქციურ და განვითარების ურთიერთკავშირებს ენდოკრინულსა და ნერვულ სისტემებს შორის, როგორც ჰიპოფიზი. მას აქვს განცალკევებული უკანა და წინა ნაწილები, რომლებიც ფაქტიურად ორი გაერთიანებული ჯირკვალია. ისინი ემბრიონის სხვადასხვა უბნიდან ვითარდებიან და ძალიან განსხვავებულ ფუნქციებს ასრულებენ.

უკანა ჰიპოფიზი ანუ **ნეიროჰიპოფიზი** ჰიპოთალამუსის ერთგვარი გაფართოებაა. იგი ემბრიონული განვითარების პერიოდში იზრდება ქვემოთ, პირის მიმართულებით. მასში ინახება და გამოიყოფა ორი ჰორმონი, რომლებიც სინთეზდება ჰიპოთალამუსში მდებარე ნეიროსეკრეტორული უჯრედების მიერ; ამ უჯრედების გრძელი მორჩები (აქსონები) ჰორმონებს უკანა ჰიპოფიზს აწვდის **(სურათი 45.7)**.

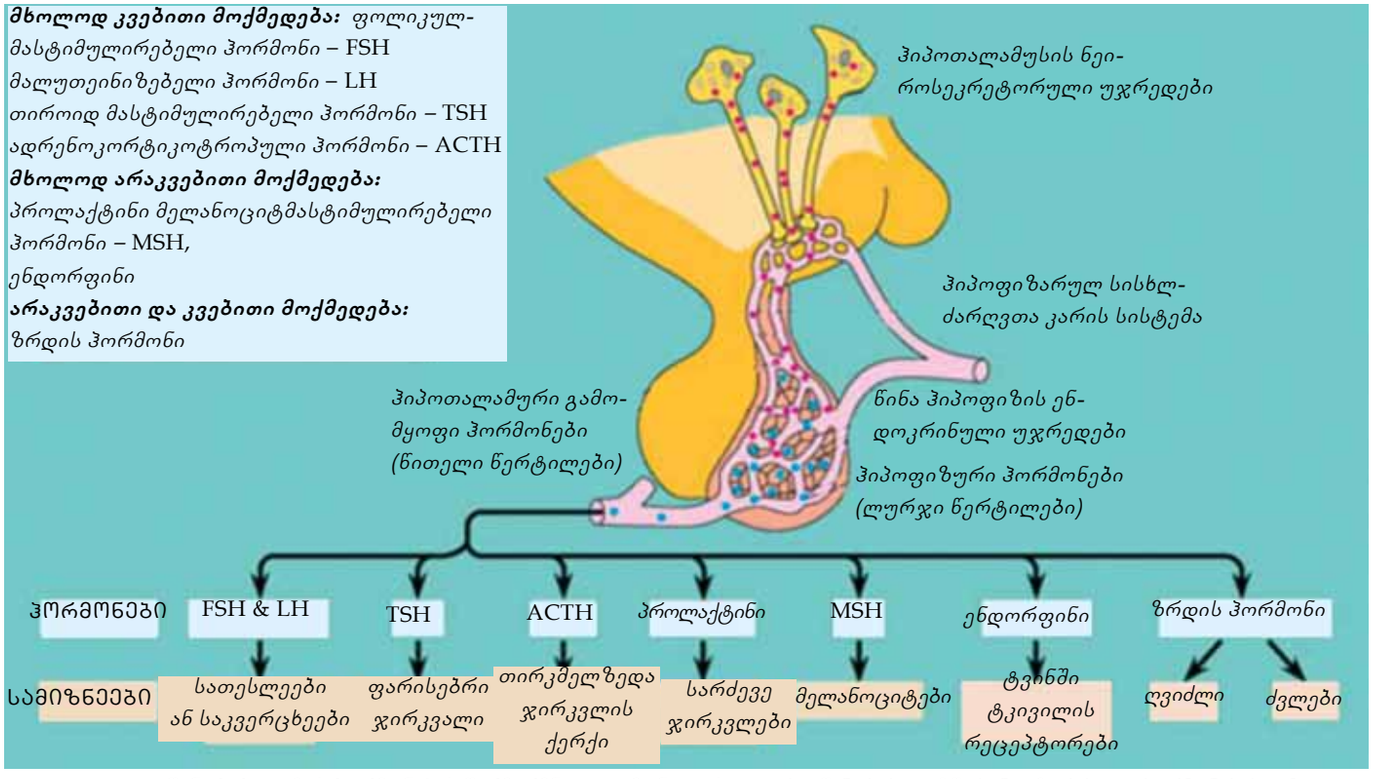
წინა ჰიპოფიზი ანუ **ადენოჰიპოფიზი** ემბრიონის პირის თავზე მდებარე ნაოჭის ქსოვილიდან ვითარდება, ტვინის მიმართულებით იზრდება და საბოლოოდ, პირთან კავშირებს კარგავს. წინა ჰიპოფიზი შეიცავს ენდოკრინულ უჯრედებს, რომლებიც ასინთეზებს და, სულ მცირე, ექვს სხვადასხვა ჰორმონს გამოყოფს. ამ ჰორმონებიდან რამდენიმეს თავის სამიზნე სხვა ენდოკრინული ჯირკვლები აქვს. ჰორმონებს, რომლებიც არეგულირებს ენდოკრინული ორგანოების ფუნქციონირებას, **ტროფულ ჰორმონებს** უწოდებენ. მათ, ორგანიზმში ენდოკრინული სიგნალების კოორდინაციაში, განსაკუთრებული მნიშვნელობა ენიჭება.

წინა ჰიპოფიზი, თავის მხრივ, ჰიპოთალამუსის ნეიროსეკრეტორულ უჯრედებში სინთეზირებული ტროპული ჰორმონებით რეგულირდება. ჰიპოთალამუსის ზოგიერთი ტროპული ჰორმონი (რილიზინგ (გამშვები) ჰორმონები) ახდენს წინა ჰიპოფიზიდან ჰორმონების გამოთავისუფლების სტიმულაციას, მაშინ, როდესაც სხვა ჯგუფი (ინჰიბიტორული ჰორმონები, შემაკავებელი) აკავებს მისი ჰორმონების სეკრეციას. ჰიპოთალამუსის გამშვები და შემაკავებელი ჰორმონები გამოიყოფა ჰიპოთალამუსის ფუძეში კაპილარების ახლოს **(სურათი 45.8)**.

კაპილარები გადადის მოკლე სისხლძარღვებში, რომლებსაც ჰიპოთალამო-ჰიფოპიზურ სისხლძარღვთა კარის სისტემას უწოდებენ. ის წინა ჰიპოფიზში მეორად კაპილარულ ქსელად იყოფა. ამ გზის საშუალებით ჰიპოთალამუსის ტროპული ჰორმონები მათ მიერ კონტროლირებად ჯირკვლამდე პირდაპირ აღწევს. წინა ჰიპოფიზის ყველა ჰორმონი, სულ მცირე, ერთი გამშვები ჰორმონით მაინც კონტროლდება. ზოგიერთს როგორც გამშვები ჰორმონი, ასევე შემაკავებელი ჰორმონი აკონტროლებს.

უკანა ჰიპოფიზის ჰორმონები

როგორც 45.7 სურათზეა ნაჩვენები, უკანა ჰიპოფიზიდან ორი ჰორმონი - ანტიდიურეზული ჰორმონი () და ოქსიტოცინი გამოთავისუფლდება. ეს ორივე პეპტიდი ჰიპოთალამუსის ნეიროსეკრეტორული უჯრედების მიერ სინთეზდება და ნეიროჰორმონებს წარმოადგენენ. ისინი შედარებით მარტივი მოქმედებით ხასიათდებიან (იხ. სურათი 45.2 ბ).



▲ *სურათი 45.8* ***წინა ჰიპოფიზის ჰორმონების წარმოქმნა და გამონთავისუფლება.*** *წინა ჰიპოფიზში სინთეზირებული ჰორმონების გამონთავისუფლება კონტროლდება ჰიპოთალამური რილიზინგ და ინჰიბიტორული (შემაკავებელი) ჰორმონებით. ჰიპოთალამური ჰორმონები გამოიყოფა ნეიროსეკრეტორული უჯრედების მიერ და გადადის ჰიპოთალამუსის კაპილარულ ქსელში. ეს კაპილარები გადადის ჰიპოთალამო-ჰიპოფიზარულ სისხლძარღვთა კარის სისტემაში, რომელიც უკავშირდება მეორად კაპილარულ ქსელს წინა ჰიპოფიზში. წინა ჰიპოფიზის მიერ წარმოქმნილი ყოველი ჰორმონი გამოიყოფა სპეციფიკურ რილიზინგ ჰორმონის საპასუხოდ.*

ანტიდიურეზული ჰორმონი (ADH) მოქმედებს თირკმლებზე და ზრდის წყლის შეკავებას (რეტენციას) და შარდის მოცულობას ამცირებს. ის იმ მექანიზმის ნაწილია, რომელიც განაპირობებს სისხლის ოსმოსური წნევის (ოსმოლარობის) რეგულაციას. ეს მექანიზმი ასახავს ჰომეოსტაზის შესანარჩუნებლად უარყოფითი უკუკავშირის მნიშვნელობას და ჰიპოთალამუსის ცენტრალურ როლს აღნიშნულ პროცესში. ჰიპოთალამუსი ნაწილია როგორც ენდოკრინული სისტემის, ასევე ნერვული სისტემის.

იხილეთ სურათი 44.16 იმისთვის, რომ გავიხსენოთ ის ფუნქციონირება ამ რთულ რეგულატორულ ჯაჭვში.

ოქსიტოცინი საშვილოსნოს კუნთებზე მოქმედებით იწვევს მათ შეკუმშვას მშობიარობის დროს. როგორც უკვე აღვნიშნეთ, ის აგრეთვე სარძევე ჯირკვლებიდან ძუძუთი კვების დროს რძის გამოყოფას იწვევს. ოქსიტოცინის სიგნალი ორივე შემთხვევაში დადებით უკუკავშირს წარმოადგენს.

წინა ჰიპოფიზის ჰორმონები

წინა ჰიპოფიზში მრავალი განსხვავებული ჰორმონი (იხ. სურათი 45.8) წარმოიქმნება. ოთხი მათგანი მკაცრად ტროპული ჰორმონის სახით მოქმედებს — ასტიმულირებს ფარისებრი ჯირკვლიდან, თირკმელზედა ჯირკვლიდან და სასქესო ჯირკვლებიდან ჰორმონების სინთეზსა და გამოყოფას. რამდენიმე სხვა ახდენს მხოლოდ პირდაპირ არატროპულ ეფექტებს არაენდოკრინულ ორგანოებზე, ხოლო ერთს — ზრდის ჰორმონს — აქვს როგორც ტროფული, ასევე არატროფული მოქმედება.

ტროფული ჰორმონები

წინა ჰიპოფიზიდან გამოყოფილი სამი, მხოლოდ ტროფული მოქმედების მქონე ჰორმონი ერთმანეთთან ქიმიური სტრუქტურით მჭიდროდ არის დაკავშირებული. **ფოლიკულმასტიმულირებელი** (FSH), **მალუთეინიზებელი** (LH) და **თიროიდმასტიმულირებელი** (TSH) ჰორმონები ერთმანეთის მსგავსი გლიკოპროტეინებია. გლიკოპროტეინი წარმოადგენს ცილას, რომელსაც მიერთებული აქვს ნახშირწყლები. FSH-სა და LH-ს გონადოტროპინებსაც უწოდებენ, რადგანაც ისინი მამრისა და მდედრის გონადების (სასქესო ჯირკვლების), სათესლეებისა და საკვერცხეების აქტივობას ასტიმულირებენ. თშ ხელს უწყობს თიროიდული (ფარისებრი) ჯირკვლის ნორმალურ განვითარებასა და თიროიდული ჰორმონების წარმოქმნას.

ადრენოკორტიკოტროპული ჰორმონი (ACTH) წინა ჰიპოფიზის მეოთხე ტროფული ჰორმონია, რომელიც სტრუქტურით დანარჩენებისაგან განსხვავდება. ის პეპტიდურ ჰორმონს წარმოადგენს, რომელიც დიდი პრეკურსორი ცილის დაშლის შედეგად მიიღება. ჩთ თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქში სტეროიდული ჰორმონების წარმოქმნასა და სეკრეციას ასტიმულირებს.

წინა ჰიპოფიზის ოთხივე ტროპული ჰორმონი რთულ ნეიროენდოკრინულ გზებში მონაწილეობს. ყოველ გზაში, ტვინისკენ მიმართული სიგნალები ჰიპოთალამური ნეიროჰორმონების გამონთავისუფლებას ასტიმულირებს, რაც, თავის მხრივ, წინა ჰიპოფიზიდან გარკვეული ტროპული ჰორმონის სეკრეციას განაპირობებს. შემდგომ, წინა ჰიპოფიზის ტროპული ჰორმონი მოქმედებს მის სამიზნე ენდოკრინულ ქსოვილზე და სხვა ჰორმონის გამოყოფას ასტიმულირებს. ეს სისტემურ მეტაბოლურ ან განვითარების ეფექტებს იწვევს. უფრო მოგვიანებით ამ თავში დეტალურად განვიხილავთ ჰორმონულ გზებს, რომლებშიც ჩართულია TSH და ACT. 46-ე თავში განვიხილავთ, როგორ არეგულირებს FSH და რეპროდუქციულ ფუნქციებს. ნახავთ, რომ უარყოფითი უკუკავშირის რგოლები გადამწყვეტია ამ კომპლექსური გზების რეგულაციაში.

არატროფული ჰორმონები

წინა ჰიპოფიზიდან წარმოიქმნება არატროფული ჰორმონები -პროლაქტინი, მელანოციტმასტიმულირებელი ჰორმონი (MSH) და b-ენდორფინი. ეს პეპტიდური ჰორმონები, რომელთა სეკრეცია ჰიპოთალამური ჰორმონებით კონტროლდება, მარტივ ნეიროენდოკრინულ გზებში მოქმედებენ (იხ. სურათი 45.2 გ).

პროლაქტინის (PRL) ყველაზე უფრო აღსანიშნავი თავისებურება არის მის მიერ გამოწვეული ეფექტების დიდი მრავალფეროვნება ხერეხემლიანთა სხვადასხვა სახეობაში. მაგალითად, ძუძუმწოვრებში პროლაქტინი სარძევე ჯირკვლების ზრდასა და რძის სინთეზს ასტიმულირებს; არეგულირებს ცხიმების მეტაბოლიზმს და გამრავლებას ფრინველებში; მეტამორფოზის დაყოვნებას ამფიბიებში, სადაც მას, როგორც ლარვის ზრდის ჰორმონს, ასევე შეუძლია იმოქმედოს; არეგულირებს მარილებისა და წყლის ბალანსს მტკნარი წყლის თევზებში. ეს ჩამონათვალი მიუთითებს, რომ პროლაქტინი არის ევოლუციურად ძველი ჰორმონი, რომლის ფუნქციებიც დიფერენცირდა სხვადასხვა ჯგუფის ხერხემლიანების ევოლუციის პროცესში.

როგორც უკვე აღვწერეთ, **მელანოციტმასტიმულირებელი ჰორმონი** (MSH) არეგულირებს ზოგიერთი თევზის, ამფიბიისა და ქვეწარმავლის კანის პიგმენტის შემცველი უჯრედების აქტივობას. ძუძუმწოვრებში შ, როგორც ჩანს, მოქმედებს ტვინის ნეირონებზე და შიმშილს აკავებს.

b-ენდორფინი მიეკუთვნება ქიმიურ ნივთიერებათა კლასს, რომლებსაც ენდორფინებს უწოდებენ. თავის ტვინში გარკვეული ნეირონები ასევე წარმოქმნის **ენდორფინებს** (იხ. 48-ე თავი). ყველა ენდორფინი უკავშირდება რეცეპტორებს ტვინში და თრგუნავს ტკივილის პერცეფციას. ზოგიერთი მკვლევარი ვარაუდობს, რომ ე.წ. „რუნნერ'ს ჰიგჰ“ (ეიფორია) ნაწილობრივ ენდორფინების გამონთვისუფლების შედეგია, როდესაც სტრესი და ტკივილი ორგანიზმში აღწევს კრიტიკულ დონეს. როგორც MSH, ასევე b-ენდორფინი მიიღება ერთი და იგივე პრეკურსორი ცილის დაშლის შედეგად, რომელიც აგრეთვე დასაბამს აძლევს ACTH-ს.

ზრდის ჰორმონი

ზრდის ჰორმონი (GH) იმდენად ჰგავს სტრუქტურით პროლაქტინს, რომ მეცნიერებმა წამოაყენეს ჰიპოთეზა მათი ერთი და იმავე წინამორბედი გენისგან განვითარების თაო-

ბაზე. სამიზნე ქსოვილებზე აქვს როგორც ტროფული, ასევე არატროფული ეფექტები. მისი მთავარი ტროფული მოქმედება ღვიძლის სტიმულაციაა — **ინსულინის მსგავსი ზრდის ფაქტორების (**IGFs**)** გამოსათავისუფლებად. ეს ფაქტორები სისხლში ცირკულირებენ და პირდაპირ ძვლისა და ხრტილების ზრდას ასტიმულირებენ. GH-ის არარსებობისას მოუმწიფებელი ცხოველის ჩონჩხი წყვეტს ზრდას.

GH-ის ინექცია ნაწილობრივ აღადგენს ცხოველის ზრდას ამ ჰორმონის საკუთარ წყაროს ექსპერიმენტულად მოკლებულ ცხოველებში. ასევე განაპირობებს სხვადასხვა მეტაბოლურ ეფექტებს, რომლებმაც შესაძლოა გაზარდოს სისხლში გლუკოზის შემცველობა და ამგვარად უპირისპირდება ინსულინის ეფექტებს (ამ თავში მოგვიანებით იქნება განხილული). GH-ის წარმოქმნის ნორმიდან გადახრას ადამიანებში სხვადასხვა დარღვევა მოჰყვება, იმის მიხედვით, ადგილი აქვს ჰიპერსეკრეციას (ჭარბი რაოდენობა) თუ ჰიპოსეკრეციას (მცირე რაოდენობა) და როდის ვლინდება პრობლემა. GH-ის ჰიპერსეკრეცია ბავშვობაში იწვევს გიგანტიზმს, როდესაც ადამიანი იზრდება უჩვეულოდ მაღალი 2.4მ-მდე სიმაღლის, თუმცა სხეულის პროპორციები შედარებით ნორმალური რჩება. -ის გადაჭარბებული წარმოქმნა ზრდასრულობაში – მდგომარეობა, ცნობილი როგორც აკრომეგალია, ასტიმულირებს ძვლის ზრდას სახის, ხელებისა და ტერფების ძვლოვან ქსოვილში, რომელიც ჯერ კიდევ მგრძნობიარეა ჰორმონისადმი.

GH-ის ჰიპოსეკრეცია ბავშვობის ასაკში აყოვნებს ლულოვანი ძვლების ზრდას, რის გამოც, შესაძლებელია ჰიპოფიზური ჯუჯის განვითარება. ამ დარღვევის მქონე ადამიანები სიმაღლეში აღწევენ დაახლოებით მხოლოდ 4 ფუტს (1.2მ), თუმცა სხეულის პროპორციები რჩება შედარებით ნორმალური. თუ დიაგნოსტირება მოხდება სქესობრივ მომწიფებამდე ჰიპოფიზური ჯუჯა შესაძლოა წარმატებულად განიკურნოს ადამიანის GH-ით. მრავალი წელია, რაც გვამების ჰიპოფიზიდან გამოყოფილ GH-ზე მოთხოვნა მნიშვნელოვნად შემცირდა. 1980-იანი წლების შუა პერიოდში გენურმა ინჟინრებმა შეძლეს ადამიანის GH-ის სინთეზი, ჰორმონის მაკოდირებელი დნმ-ის ბაქტერიაში ჩანერგვით (იხ. თავი 20). გენური ინჟინერიით შექმნილი GH-ით თერაპია ჰიპოფიზური ჯუჯობით დაავადებული ბავშვებისათვის დღეისათვის პრაქტიკაში წარმატებით ინერგება.

ზოგიერთი ათლეტი იღებს GH-ს იმ იმედით, რომ სპორტულ შედეგებს გაიუმჯობესებს. თუმცა გამოკვლევებმა აჩვენა, რომ ზრდასრულ ადამიანებში, რომლებიც არ განიცდიან ჰორმონის დეფიციტს, GH-ს კუნთის მასასა და სიძლიერეზე მცირე გავლენა აქვს.

კონცეფცია ტესტი 45.3

1. როგორ არის შესაძლებელი, რომ ჰიპოფიზის ორი, ერთმანეთთან ასე მჭიდროდ დაკავშირებული ჯირკვალი განსხვავდებოდეს წარმოშობითა და ფუნქციით?
2. განიხილეთ ტროფული ჰორმონების როლი ენდოკრინული სისტემის რეგულაციაში.
3. ჰორმონული კონტროლის რომელი გზა (იხილეთ კონცეფცია 45.1) არის დამახასიათებელი (ა) პროლაქტინისათვის, (ბ) ადრენოკორტიკოტროპული ჰორმონისათვის (ACTH) და (გ) ოქსიტოცინისთვის?

კონცეფცია 45.4

არაჰიპოფიზური ჰორმონები უწყობენ ხელს მეტაბოლიზმს, ჰომეოსტაზს, განვითარებას და ქცევის რეგულაციას

ახლა შევისწავლოთ ზოგიერთი არაჰიპოფიზური ჰორმონის ძირითადი ფუნქციები და მათი წარმომქმნელი ენდოკრინული ჯირკვლები. წინა ჰიპოფიზის ტროფული ჰორმონები ამ ჰორმონებიდან ზოგიერთის და არა ყველა მათგანის გამოყოფას აკონტროლებს.

თიროიდული ჰორმონები



ადამიანებსა და სხვა ძუძუმწოვარებში ფარისებრი ჯირკვალი (თიროიდული) ტრაქეის ვენტრალურ ზედაპირზე მდებარეობს. იგი ორი ნაწილისგან შედგება **(იხ. სურათი 42.23)**. მრავალ სხვა ხერხემლიანში ჯირკვლის ორი ნახევარი განცალკევებულია საყლაპავის ორ მხარეს.

ფარისებრი ჯირკვალი წარმოქმნის ორ ძალიან მსგავს ჰორმონს, რომლებიც მიიღება ამინომჟავა თიროზინისგან:**ტრიიოდოთირონინს (**T3**)**, რომელიც იოდის სამი ატომისგან შედგება და ტეტრაიოდოთირონინს, ანუ **თიროქსინს (**T4**)**, რომელიც იოდის ოთხ ატომს შეიცავს. ძუძუმწოვრებში ფარისებრი ჯირკვალი ძირითადად T4-ს გამოყოფს, მაგრამ სამიზნე უჯრედები მის უმეტეს წილს გარდაქმნის T3-ად, იოდის ერთი ატომის მოცილებით. მიუხედავად იმისა, რომ ორივე ჰორმონს უჯრედის ბირთვში განლაგებული ერთი და იგივე რეცეპტორული ცილა იკავშირებს, რეცეპტორს გააჩნია უფრო

მაღალი აფინიტეტი T3-ის მიმართ ვიდრე T4-თან. ამგვარად, უმეტესად თ3 იწვევს პასუხებს სამიზნე უჯრედებში.

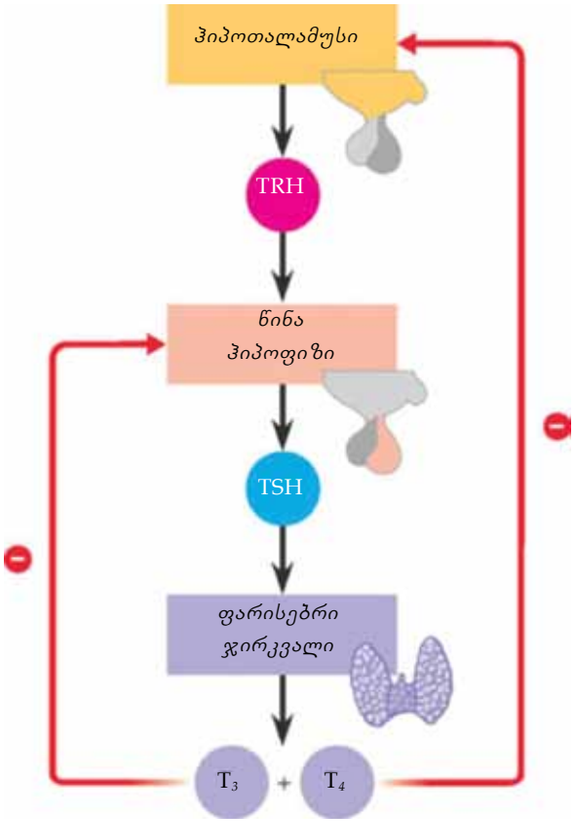
ჰიპოთალამუსი და წინა ჰიპოფიზი აკონტროლებს თიროიდული ჰორმონების სეკრეციას და მათ ეფექტებს ცხოველის ორგანიზმზე. ეს პროცესი მოიცავს კომპლექსურ ნეიროენდოკრინულ გზას ორი უარყოფითი უკუკავშირის მარყუჟით **(სურათი 45.9)**.

ფარისებრი ჯირკვალი ხერხემლიანების განვითარებასა და მომწიფებაში გადამწყვეტ როლს ასრულებს. თიროიდული კონტროლის შთამბეჭდავ მაგალითს წარმოადგენს თავკომბალას მეტამორფოზი ბაყაყად. ეს პროცესი მრავალი განსხვავებული ქსოვილის საფუძვლიან რეორგანიზაციას მოიცავს. სხვა ცხოველებზე ჩატარებულმა გამოკვლევებმა აჩვენა, რომ თიროიდული ჰორმონები საჭიროა ძვლის წარმოქმნელი უჯრედების ნორმალური ფუნქციონირებისთვის და ტვინის ემბრიონული განვითარების დროს ნერვული უჯრედების დატოტვისთვის.

ფარისებრი ჯირკვალი ანალოგიურად მნიშვნელოვანია ადამიანის განვითარებისთვის. კრეტინიზმისთვის (თიროიდული დეფიციტის მემკვიდრეობითი ფორმა), ჩონჩხის ზრდის შეჩერება და მწირი ფსიქიკური განვითარებაა დამახასიათებელი. ამ დეფექტების პრევენცია ხშირად შესაძლებელია, ნაწილობრივ მაინც, თუ თიროიდული ჰორმონებით მკურნალობა სიცოცხლის ადრეულ სტადიაზე დაიწყება. ფარისებრ ჯირკვალს მნიშვნელოვანი ჰომეოსტაზური ფუნქციებიც აქვს. მაგალითად, ზრდასრულ ძუძუმწოვრებში თიროიდული ჰორმონები სისხლის ნორმალური წნევის, გულისცემის სიხშირის, კუნთური ტონუსის, საჭმლის მონელებისა და რეპროდუქციული ფუნციების შენარჩუნებას უწყობს ხელს.

T3 და T4 მნიშვნელოვანია ორგანიზმის ბიოენერგეტიკისთვის, ჰორმონები უმთავრესად იწვევენ ჟანგბადის მოხმარების და უჯრედულ მეტაბოლიზმში სიჩქარის გაზრდას. სისხლში ამ ჰორმონების ძალიან ჭარბ ან ძალიან მცირე რაოდენობას შედეგად სერიოზული მეტაბოლური დარღვევები მოჰყვება. ადამიანებში თიროიდული ჰორმონების მოჭარბებულმა სეკრეციამ, რომელიც ცნობილია როგორც ჰიპერთიროიდიზმი, შესაძლოა გამოიწვიოს სხეულის მაღალი ტემპერატურა, გაძლიერებული ოფლიანობა, წონის დაკარგვა, გაღიზიანებადობა და სისხლის მაღალი წნევა. ჰიპერთირეოიდიზმის ყველაზე გავრცელებული ფორმა არის ბაზედოვის დაავადება (რავე'ს დისეასე); გადმოკარკლული თვალები, რაც გამოწვეულია თვალების უკან სითხის აკუმულაციით, ამ დაავადების ტიპური სიმპტომია **(სურათი 45.10)**. ჰიპოთიროიდიზმმა, საპირისპირო მდგომარეობამ, შესაძლოა გამოიწვიოს კრეტინიზმი ბავშვებში და ისეთი სიმპტომები, როგორიც არის წონის მატება, ლეთარგია და ზრდასრულებში სიცივის აუტანლობა.

საკვებში იოდის დეფიციტმა შესაძლოა გამოიწვიოს ჩიყვი, ფარისებრი ჯირკვლის გაზრდა **(იხ. სურათი 2.3)**. საკმარისი რაოდენობით იოდის გარეშე ფარისებრ ჯირკვალს არ შეუძლია ადეკვატური რაოდენობის T3-ისა და T4-ის სინთეზი და შედეგად სისხლში T3-ისა და T4-ის დაბალი დონე ჩვეულ ნეგატიურ უკუკავშირს ჰიპოთალამუსსა და წინა ჰიპოფიზზე

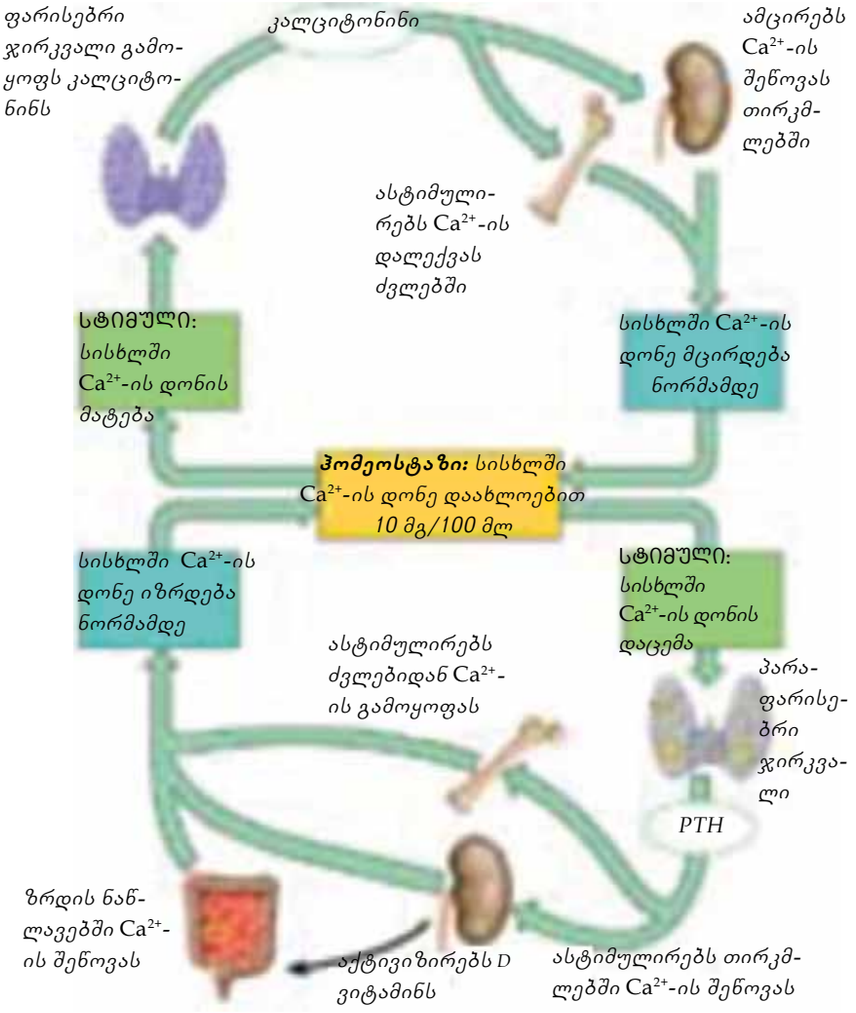


▲ *სურათი 45.9* ***ფარისებრი ჯირკვლიდან T_3-ისა და T_4-ის სეკრეციის უკუკავშირით რეგულაცია.*** *ჰიპოთალამუსი გამოყოფს TSH-ის - rilizing hormons (TSH), რომელიც ასტიმულირებს წინა ჰიპოფიზიდან თიროიდ-მასტიმულირებელი ჰორმონის (TSH) სეკრეციას. შემდგომ TSH ახდენს ფარისებრ ჯირკვალში თიროიდული ჰორმონების T_3-ისა და T_4-ის სინთეზსა და გამონთავისუფლებას. ეს ჰორმონები ჰიპოთალამუსსა და წინა ჰიპოფიზზე TRH-ისა და TSH-ის გამონთავისუფლების ინჰიბიციით უარყოფით უკუკავშირს განაპირობებს.*

ვერ უზრუნველყოფს **(იხ. სურათი 45.9)**. აქედან გამომდინარე ჰიპოფიზი განაგრძობს თშ-ის სეკრეციას და TS-ის დონისა და ფარისებრი ჯირკვლის ზრდას იწვევს.



▶ *სურათი 45.10* ***გრეივის ბაზედოვის დაავადება. ადამიანებში ჰიპერთიროიდიზმის ყველაზე მეტად გავრცელებული ფორმა.*** *თვალების უკან ქსოვილი ხდება გადმოკარკლული და ფიბროზული, რაც იწვევს თვალების გადმოქაჩვის დამახასიათებელ სიმპტომს.*



▲ *სურათი 45.11* ***კალციუმის ჰომეოსტაზის ჰორმონალური კონტროლი ძუძუმწოვრებში.*** *უარყოფითი უკუკავშირის სისტემაში ჩართულია ორი ანტაგონისტური ჰორმონი, კალციტონინი და პარათიროიდული ჰორმონი (PTH), ინარჩუნებს სისხლში Ca^{2+}-ის კონცენტრაციას ნორმასთან ახლოს.*

გარდა უჯრედებისა, რომლებიც წარმოქმნის T3-სა და T4-ს, ძუძუმწოვრების ფარისებრი ჯირკვალი შეიცავს კალციტონინის წარმომქმნელ ენდოკრინულ უჯრედებს. ეს ჰორმონი მოქმედებს პარათიროიდულ ჰორმონთან ერთობლივად კალციუმის ჰომეოსტაზის შესანარჩუნებლად, როგორც შემდგომ იქნება აღწერილი.

პარათიროიდული ჰორმონი და კალციტონინი: სისხლში კალციუმის შემცველობის კონტროლი

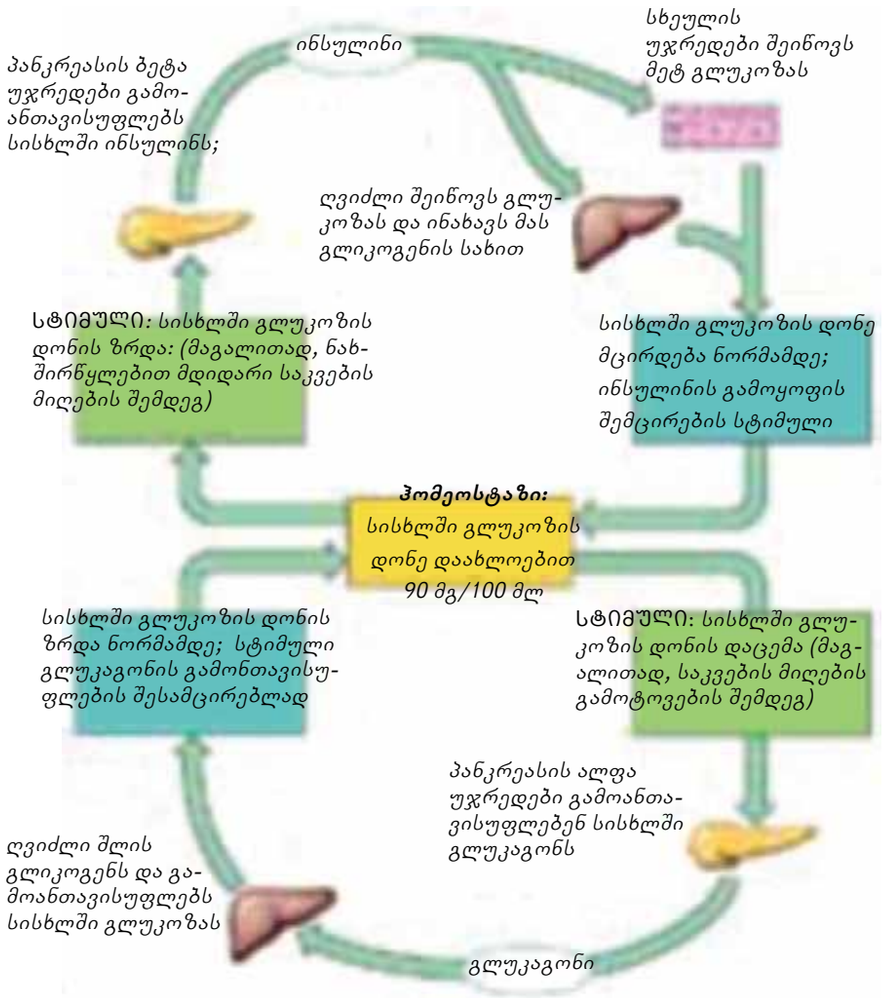


სისხლში კალციუმის დონის ზუსტი ჰომეოსტაზური კონტროლი კრიტიკული მნიშვნელობისაა, რადგანაც კალციუმის იონები (Ca2+) არსებით როლს ასრულებს ყველა უჯრედის ნორმალურ ფუნქციონირებაში. თუ სისხლში ჩა2+-ის დონე მნიშვნელოვნად დაბლა დაიწევს, ჩონჩხის კუნთები იწყებენ კონვულსიურ შეკუმშვას; ეს მდგომარეობაა, რომელიც ტეტანუსის სახელითაა ცნობილი. თუ ამის კორექცია არ მოხდება, ტეტანუსი სასიკვდილო იქნება. ძუძუმწოვრებში ურთიერთსაპირისპირო მოქმედების ორი ჰორმონი — პარათიროიდული ჰორმონი და კალციტონინი — ასრულებს მთავარ როლს სისხლში ჩა2+-ის დონის შენარჩუნებაში. Ca2+ -ის ნორმალური კონცენტრაცია დაახლოებით 10მგ/100მლ **(სურათი 45.11)**.

როდესაც სისხლში Ca2+-ის დონე ნორმაზე დაბლა ეცემა, გამონთავისუფლდება პარათიროიდული ჰორმონი **(PTH)**. PTH-ს წარმოქმნის ოთხი პატარა სტრუქტურა, ფარისებრახლო ჯირკვლები, რომლებიც ფარისებრი ჯირკვლის ზედაპირზეა მოთავსებული. თ ზრდის სისხლში Ca2+-ის დონეს პირდაპირი და არაპირდაპირი ეფექტებით. თ ძვლებში, სპეციალური უჯრედების - ოსტეოკლასტების მინერალიზებული მატრიქსის დაშლას და სისხლში Ca2+-ის გამონთავისუფლებას იწვევს. თირკმლებში ის პირდაპირ ახდენს ჩა2+-ის რეაბსორბციას თირკმლის მილაკებიდან. PT-ს ასევე აქვს არაპირდაპირი გავლენა თირკმლებზე- ხელს უწყობს ვიტამინის აქტიურ ჰორმონულ ფორმად გარდაქმნას. **D ვიტამინის** არააქტიური ფორმა, სტეროიდწარმოებული მოლეკულა მიიღება საკვებიდან ან სინთეზირდება კანში. ვიტამინის აქტივაცია იწყება ღვიძლში და მთავრდება თირკმლებში. ეს პროცესი სტიმულირდება PT-ით. ვიტამინის აქტიური ფორმა პირდაპირ მოქმედებს ნაწლავებზე, ასტიმულირებს Ca2+-ის შეთვისებას საკვებიდან და ახდენს თ-ის ეფექტის გაძლიერებას.

სისხლში Ca2+-ის დონის მატება ნორმაზე მაღლა ხელს უწყობს ფარისებრი ჯირკვლიდან კალციტონინის გამოთავისუფლებას. **კალციტონინით** გამოწვეული ეფექტები ძვალსა და თირკმლებზე PT-ის საპირისპიროა, და ამგვარად, ის დაბლა სწევს სისხლში Ca2+-ის დონეს.

სისხლში Ca2+-ის დონის რეგულაცია იმის ნათელ მაგალითს წარმოადგენს, როგორ ხდება, რომ საპირისპირო ეფექტების მქონე ორი ჰორმონი - ამ შემთხვევაში- PTH და კალციტონინი - აბალანსებს ერთმანეთს, მკაცრ რეგულაციას ახდენს და ინარჩუნებს ჰომეოსტაზს. ყოველი ჰორმონი ფუნქციონირებს მარტივი ენდოკრინული გზით, რომელშიც ჰორმონის გამომყოფი უჯრედებითვე განისაზღვრება დასარეგულირებელი ცვლილებები **(იხ. სურათი 45.2 ა)**.
კლასიკური უკუკავშირით, რომელიმე ჰორმონით გამოწვეული პასუხი რთავს ანტაგონისტი ჰორმონის გამონთავისუ-



▲ *სურათი 45.12* **გლუკოზის ჰომეოსტაზის შენარჩუნება ინსულინითა და გლუკაგონით.** *ინსულინისა და გლუკაგონის ანტაგონისტური ეფექტები ხელს უწყობს სისხლში გლუკოზის დონის შენარჩუნებას ნორმასთან ახლოს. სისხლში გლუკოზის დონის მატება ფონურ მაჩვენებელზე მაღლა ხელს უწყობს პანკრეასიდან ინსულინის გამონთავისუფლებას, რასაც მოჰყვება ჭარბი გლუკოზის სისხლიდან გამოძევება და მისი შენახვა გლიკოგენის სახით. სისხლში გლუკოზის დონის დაცემა ნორმაზე დაბლა ასტიმულირებს პანკრეასს გლუკაგონის გამოსაყოფად, რის შედეგადაც ღვიძლი ზრდის სისხლში გლუკოზის დონეს.*

ფლებას და ამგავარად, მინიმუმამდე დაჰყავს სისხლში Ca2+-ის კონცენტრაციის ფლუქტუაცია.

ინსულინი და გლუკაგონი: სისხლში გლუკოზის კონტროლი



მიუხედავად იმისა, რომ **პანკრეასი** განიხილება როგორც ძირითადი ენდოკრინული ჯირკვალი, ჰორმონის გამომყოფი უჯრედები შეადგენს მისი წონის მხოლოდ 1-2%-ს. პანკრეასის დანარჩენი ნაწილი ბიკარბონატის იონებს და საჭმლის მომნელებელ ფერმენტებს წარმოქმნის. ისინი გამოთავისუფლდება მცირე ზომის სადინრებში და პანკრეასის სადინარის საშუალებით წვრილ ნაწლავებში გადაიტანება **(იხ. სურათი 41.19)**.

ქსოვილებსა და ჯირკვლებს, რომელთა მიერ გამოყოფილი ნივთიერებები ჩაედინება სადინრებში, ეგზოკრინულს უწოდებენ. ამგვარად, პანკრეასი ორმაგი (შერეული), ენდოკრინული და ეგზოკრინული ჯირკვალია მნიშვნელოვანი ფუნქციებით, როგორც ენდოკრინული, ასევე საჭმლის მომნელებელი სისტემებისთვის.

ენდოკრინული უჯრედების კლასტერები **(ლანგერჰანსის კუნძულები)** მიმობნეულია პანკრეასის მთელ ეგზოკრინულ ქსოვილში. ყოველ კუნძულს აქვს ალფა უჯრედების პოპულაცია, რომელიც წარმოქმნის ჰორმონ **გლუკაგონს** და ბეტა უჯრედების პოპულაცია, რომელიც წარმოქმნის **ინსულინს**. ეს ორივე ცილა-ჰორმონი, ყველა ენდოკრინული სიგნალის მსგავსად გამოიყოფა უჯრედგარე სითხეში და სისხლის ცირკულაციურ სისტემაში ჩაერთვება.

ინსულინი და გლუკაგონი წარმოადგენს ანტაგონისტურ ჰორმონებს, რომლებიც არეგულირებს სისხლში გლუკოზის კონცენტრაციას **(სურათი 45.12)**. ეს არის კრიტიკული მნიშვნელობის ბიოენერგეტიკული და ჰომეოსტაზური ფუნქცია, რადგანაც გლუკოზა მთავარი საწვავია უჯრედული სუნთქვისთვის და მნიშვნელოვანი წყაროა ნახშირბადის ჩონჩხის ორგანული ნაერთების სინთეზისათვის. მეტაბოლური ბალანსი დამოკიდებულია სისხლში გლუკოზის კონცენტრაციის შენარჩუნებაზე ნორმალურთან ახლოს, რომელიც არის დაახლოებით 90 მგ/100მლ ადამიანებში.

როდესაც სისხლში გლუკოზა აჭარბებს ამ დონეს, გამოთავისუფლდება ინსულინი და ამას შედეგად მოჰყვება სისხლში გლუკოზის კონცენტრაციის შემცირება. სისხლში გლუკოზის დონის ნორმალურზე დაბლა დაწევისას, გამონთავისუფლდება გლუკაგონი, რასაც შედეგად მოჰყვება სისხლში გლუკოზის კონცენტრაციის გაზრდა. ორივე ჰორმონი მოქმედებს მარტივი ენდოკრინული გზით, რომელიც უარყოფითი უკუკავშირით რეგულირდება. ამ ორი გზის კომბინაცია სისხლში გლუკოზის შემცველობის ნატიფი რეგულაციის საშუალებას იძლევა.

ინსულინისა და გლუკაგონის სამიზნე ქსოვილები

ინსულინი სისხლში გლუკოზის დონეს სწევს დაბლა. იგი ასტიმულირებს თითქმის ყველა უჯრედის მიერ სისხლიდან გლუკოზის შეთვისების, გარდა ტვინის უჯრედებისა (ტვინის უჯრედებისთვის დამახასიათებელია გლუკოზის შეთვისება

ინსულინის გარეშე და ამის შედეგად, ცირკულირებადი საწვავი ტვინისთვის თითქმის ყოველთვისაა ხელმისაწვდომი) ინსულინი ასევე ამცირებს სისხლში გლუკოზის შემცველობას ღვიძლში გლიკოგენის დაშლის შენელებით. აგრეთვე ამინომჟავებისა და გლიცეროლის (ცხიმებიდან მიღებული) გლუკოზად გარდაქმნის ინჰიბირებით.

ღვიძლი, ჩონჩხის კუნთები და ადიპოზური ქსოვილი ინახავს დიდი რაოდენობით საწვავს და განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია ბიოენერგეტიკისთვის. ღვიძლი და კუნთები შაქარს გლიკოგენის სახით ინახავს, ხოლო ადიპოზური ქსოვილის უჯრედები შაქრებს გარდაქმნიან ცხიმებად.

ღვიძლი წარმოადგენს საკვანძო მნიშვნელობის საწვავის გადამამუშავებელ ცენტრს, რადგანაც მხოლოდ ღვიძლის უჯრედებია გლუკაგონისადმი მგრძნობიარე. ნორმალურ პირობებში, გლუკაგონი იწყებს ეფექტის გამოვლენას მანამ, სანამ სისხლში გლუკოზის დონე დაეცემა ნორმაზე დაბლა. მართლაც, როგორც კი სისხლში გლუკოზის სიჭარბე აღმოიფხვრება, გლუკაგონი გადასცემს სიგნალებს ღვიძლის უჯრედებს, რათა გაზარდოს გლიკოგენის ჰიდროლიზი, გარდაქმნას ამინომჟავები და გლიცეროლი გლუკოზად და ნელა, კვლავ დაიწყოს გლუკოზის გამოთავისუფლება სისხლის მიმოქცევის სისტემაში.

გლუკაგონისა და ინსულინის ანტაგონისტური ეფექტები სასიცოცხლო მნიშვნელობისაა გლუკოზის ჰომეოსტაზისთვის და ამგვარად, სხეულის უჯრედების მიერ საწვავის, როგორც შენახვის, ასევე მისი მოხმარების ნატიფი მართვისთვის. ღვიძლის სასიცოცხლო მნიშვნელობის როლი გლუკოზის ჰომეოსტაზში მისი უჯრედების მეტაბოლური მრავალმხრივობისა და ღვიძლის კარის ვენის (რომელსაც სისხლი მიაქვს წვრილი ნაწლავებიდან პირდაპირ ღვიძლისაკენ) საშუალებით შეწოვილი საყუათო ნივთიერებების ხელმისაწვდომობის შედეგია.

შაქრიანი დიაბეტი

როდესაც გლუკოზის მეტაბოლიზმი არასწორად მიმდინარეობს, ამას სერიოზული შედეგები მოჰყვება. **შაქრიანი დიაბეტი**, შესაძლოა, ყველაზე უფრო კარგად ცნობილი ენდოკრინული დარღვევაა და გამოწვეულია ინსულინის ნაკლებობით ან სამიზნე ქსოვილების ინსულინისადმი შემცირებული პასუხით. არსებობს შაქრიანი დიაბეტის ორი ძირითადი ფორმა, ძალიან განსხვავებული გამომწვევი მიზეზებით, მაგრამ ორივესთვის დამახასიათებელია სისხლში გლუკოზის მაღალი შემცველობა.

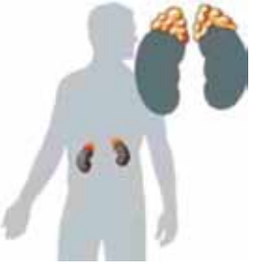
დიაბეტით დაავადებულ ადამიანებში, სისხლში მომატებული გლუკოზა აჭარბებს თირკმლების მიერ მისი რეაბსორბციის უნარს, რაც იწვევს მათ მიერ გლუკოზის გამოყოფას. ამით აიხსნება, რატომ არის შარდში შაქრის არსებობა დიაბეტის ერთ-ერთი ტესტი. რადგანაც გლუკოზა არის კონცენტრირებული შარდში, უფრო მეტი წყლის გამოყოფა ხდება მასთან ერთად, რასაც შედეგად მოჰყვება შარდის ჭარბი მოცულობა და წყურვილის მუდმივი შეგრძნება. თუ გლუკოზის საკმარისი რაოდენობა სხეულის უმეტესი უჯრედების მოთხოვნილების შესაბამისად არ იქნება ხელმისაწვდომი, ცხიმები უჯრედული სუნთქვისთვის მთავარი სუბსტრატი ხდება. რიგ შემთხვევებში, მჟავური მეტაბოლიტები, რომლებიც წარმოიქმნება ცხიმების დაშლის დროს, გროვდება სისხლში, რაც სისხლის პ-ის დაწევით სიცოცხლეს საფრთხეს უქმნის.

I ტიპის შაქრიანი დიაბეტი (ინსულინ-დამოკიდებული დიაბეტი) აუტოიმუნური დარღვევაა, რომლის დროსაც იმუნური სისტემა პანკრეასის ბეტა უჯრედებს აზიანებს. I ტიპის დიაბეტი ჩვეულებრივ ბავშვობაში ვლინდება და ადამიანში ინსულინის წარმოქმნის უნარს არღვევს. მკურნალობა ინსულინის ინექციით ჩვეულებრივ დღეში რამდენიმეჯერ ხდება. წარსულში საინექციო ინსულინს ცხოველის პანკრეასიდან გამოყოფდნენ, მაგრამ ამჟამად ადამიანის ინსულინის მიღება შესაძლებელია გენური ინჟინერიის გზით ბაქტერიებიდან, რაც შედარებით არაძვირადღირებული წყაროა **(იხ. სურათი 20.2)**.

II ტიპის შაქრიანი დიაბეტისთვის (არაინსულინ დამოკიდებული დიაბეტი) დამახასიათებელია ან ინსულინის ხარვეზი, ან უფრო მეტად, სამიზნე უჯრედების მგრძნობელობის უუნარობა, რაც განპირობებულია ზოგიერთი ცვლილებით ინსულინის რეცეპტორებში. მიუხედავად იმისა, რომ მემკვიდრეობითობა II ტიპის დიაბეტში ასრულებს როლს, კვლევები მიუთითებს, რომ სხეულის ჭარბი წონა ფიზიკური ვარჯიშის გარეშე სარწმუნოდ ზრდის დაავადების რისკს.

ამ ფორმის დიაბეტი ძირითადად ვლინდება 40 წლის ასაკის შემდეგ, მაგრამ ახალგაზრდებს, რომლებიც არიან ჭარბწონიანი და ახასიათებთ ცხოვრების მჯდომარე წესი, დაავადება შეიძლება ასევე განუვითარდეთ. დიაბეტით დაავადებული ადამიანების 90%-ზე მეტს აქვს II ტიპის დიაბეტი. ბევრ ადამიანს შეუძლია მართოს გლუკოზის დონე სისხლში რეგულარული ვარჯიშითა და ჯანმრთელი დიეტით, ხოლო ზოგიერთს წამლებით თერაპია ესაჭიროება.

თირკმელზედა ჯირკვლის ჰორმონები: პასუხი სტრესზე



თირკმელზედა ჯირკვლები თირკმელებზეა განლაგებული. ძუძუმწოვრებში თირკმელზედა ჯირკვალი სინამდვილეში ორი ჯირკვლისაგან შედგება. ერთი თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქს - გარეთა ნაწილს წარმოდგეს და მეორე თირკმელზედა ჯირკვლის ტვინოვანი ნივთიერებისგან- ცენტრალური ნაწილისაგან შედგება. მათ განსხვავებული ტიპის უჯრედები, ფუნქციები და ემბრიონული წარმოშობა აქვთ. ჰიპოფიზის მსგავსად თირკმელზედა ჯირკვალი შერეული ენდოკრინული და ნეიროენდოკრინული ჯირკვალია. თირკმელზედა *ჯირკვლის ქერქი* ნამდვილი ენდოკრინული უჯრედებისგან შედგება. მეორეს მხრივ *თირკმელზედა ჯირკვლის ტვინოვანი ნივთიერების* სეკრეტორული უჯრედები ჩანასახის ზურგის ტვინის პარალელურად მდებარე ნერვული განგლიური ფირფიტისგან ვითარდება **(იხ. სურათი**

34.7). არაძუძუმწოვარ ხერხემლიანებს იგივე ქსოვილების საკმაოდ განსხვავებული განლაგება აქვთ.

კატექოლამინები თირკმელზედა ჯირკვლის ტვინოვანი ნაწილიდან გამოიყოფა

წარმოიდგინეთ, რომ გრძნობთ საფრთხეს ან სტრესული ვითარების მოახლოებას, როგორიცაა ხალხის წინ სიტყვით გამოსვლა. თქვენი გული უფრო ჩქარა იწყებს ცემას და თქვენს კანზე ხორკლები ჩნდება. რა იწვევს ამ რეაქციებს? მათ მიეკუთვნება ე.წ. თავდასხმა-თავდაცვის პასუხი, რომლის გამოწვევაც თირკმელზედა ჯირკვლის ორი ჰორმონით, **ეპინეფრინით** (ადრენალინი) და **ნორეპინეფრინით** (ნორადრენალინი) ხდება. ეს ჰორმონები **კატექოლამინების** ნაერთა კლასის წარმომადგენლებია, რომლებიც ამინომჟავა თიროზინისგან სინთეზდება. ამავე დროს, როგორც ეპინეფრინი, ისევე ნორეპინეფრინი ნერვულ სისტემაში ნეიროტრანსმიტერების სახით ფუნქციონირებენ.

როგორც პოზიტიური, ასევე ნეგატიური სტრესი - დაწყებული უკიდურესი სიამოვნებიდან, დამთავრებული სიცოცხლისთვის სახიფათო ტემპერატურის დაცემამდე - განაპირობებს თირკმელზედა ჯირკვლის ტვინოვანი ნივთიერებიდან ეპინეფრინისა და ნორეპინეფრინის სეკრეციას.

ეს ჰორმონები რიგ სამიზნე ქსოვილებზე პირდაპირ მოქმედებს და ორგანიზმს სწრაფ ბიოენერგეტიკულ მხარდაჭერას უზრუნველყოფს. მათი მოქმედებით იზრდება გლიკოგენის დაშლა ღვიძლსა და ჩონჩხის კუნთებში, ხდება ღვიძლის უჯრედების მიერ გლუკოზის გამოთავისუფლების სტიმულაცია. გამოთავისუფლებული გლუკოზა და ცხიმოვანი მჟავები ცირკულირებენ სისხლში და სხეულის უჯრედების მიერ საწვავად გამოიყენება.

გარდა გაზრდისა ხელმისაწვდომი ენერგიის, ეპინეფრინი და ნორეპინეფრინი გულსისხლძარღვთა და რესპირატორულ სისტემებზე ძლიერ გავლენას ახდენს. მაგალითად, ისინი ზრდიან გულისცემის სიხშირესა და სიძლიერეს და ფილტვებში ბრონქიოლების დილატაციას იწვევენ, რაც ორგანიზმის უჯრედებისთვის ჟანგბადის მიწოდებას ზრდის (სწორედ ამის გამო ექიმები ნიშნავენ ეპინეფრინს გულის სტიმულანტად და ასთმური შეტევების დროს სასუნთქი გზების გასახსნელად).

კატექოლამინები აგრეთვე ზოგიერთი სისხლძარღვის გლუვი კუნთების შეკუმშვას იწვევს, ხოლო სხვა სისხლძარღვების კუნთების მოდუნებას, რაც მთლიანობაში, კანში, საჭმლის მომნელებელი ორგანოებში და თირკმლებში სისხლის მიწოდებას ამცირებს, როდესაც სისხლის მიწოდებას გულისაკენ, ჩონჩხის კუნთებისაკენ და ტვინისაკენ ზრდის **(იხ. სურათი 45.6)**. ეპინეფრინს ზოგადად აქვს უფრო მძლავრი ეფექტი გულსა და მეტაბოლიზმის ინტენსივობაზე, ხოლო ნორეპინეფრინის ძირითადი ფუნქცია სისხლის წნევის შენარჩუნებაა. როგორც ნაჩვენებია **სურათ 45.13 ა**-ზე, თირკმელზედა ჯირკვლის ტვინოვანი ნივთიერებიდან სეკრეციის სტიმულაცია იმ ნერვული სიგნალებით ხდება, რომლებიც ტვინიდან ავტონომიური ნერვული სისტემის სიმპათიკური განყოფილების საშუალებით მიეწოდება (განხილულია 48-ე თავში). სტრესულ სტიმულზე საპასუხოდ, ნერვული იმპულსები ჰიპოთალამუსიდან გზას თირკმელზედა ჯირკვლის ტვინოვან ნივთიერებამდე გაივლის, სადაც ისინი ეპინეფრინის გამონთავისუფლებას განაპირობებს.

ნორეპინეფრინი ეპინეფრინისგან დამოუკიდებლად გამონთავისუფლდება. თირკმელზედა ჯირკვლის ტვინოვანი ნივთიერების ჰორმონები მარტივი ნეიროჰორმონული გზის მაგალითს წარმოადგენს **(იხ. სურათი 45.2 ბ)**. ამ შემთხვევაში ნეიროსეკრეტორული უჯრედები მოდიფიცირებული პერიფერიული ნერვული უჯრედებია.

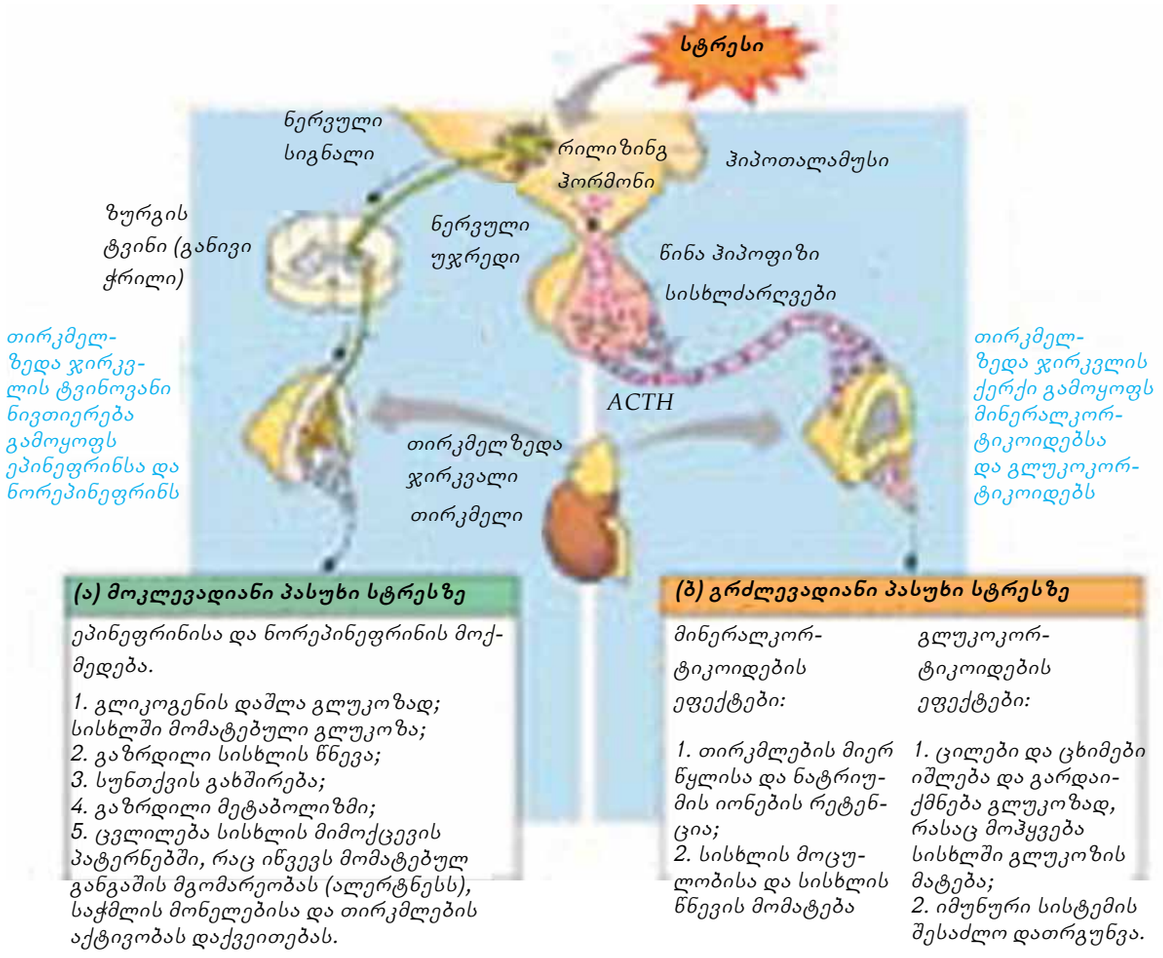
თირკმლის ზედა ჯირკვლის ქერქის სტეროიდული ჰორმონები

თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქის ჰორმონებიც აგრეთვე მონაწილეობენ ორგანიზმის სტრესზე პასუხში. მაგრამ თირკმელზედა ჯირკვლის ტვინოვანი ნივთიერებისგან განსხვავებით, რომელიც ნერვულ შესავალზე რეაგირებს, თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქი ენდოკრინულ სიგნალებს პასუხობს. სტრესული სტიმული ჰიპოთალამუსიდან გამშვებ ჰორმონის გამონთავისუფლებას იწვევს, რაც წინა ჰიპოფიზიდან ტროფული ჰორმონის — ACTH-ის გამოთავისუფლებას ასტიმულირებს. როდესაც ჩთ სისხლის მიმოქცევის სისტემით თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქამდე მიაღწევს, ის ენდოკრინული უჯრედების მიერ სტეროიდული ნაერთების, კორტიკოსტეროიდების სინთეზისა და გამოყოფის სტიმულაციას ახდენს. სისხლში კორტიკოსტეროიდების გაზრდილი დონე ACTH-ის სეკრეციას თრგუნავს რაც წარმოადგენს უარყოფითი უკუკავშირის მაგალითს.

ადამიანებში კორტიკოსტეროიდების ორი ძირითადი ტიპია, გლუკოკორტიკოიდები, როგორიცაა კორტიზოლი და მინერალკორტიკოიდები — ალდოსტერონი. მონაცემები მიუთითებენ, რომ როგორც გლუკოკორტიკოიდები, ასევე მინერალკორტიკოიდები ორგანიზმს ჰომეოსტაზის შენარჩუნებაში ეხმარება ხანგრძლივი სტრესის პირობებში. **(სურათი 45.13 ბ)**. გლუკოკორტიკოიდებს გავლენა ძირითადად ბიოენერგეტიკაზე აქვთ, კერძოდ გლუკოზის მეტაბოლიზმზე. იგი გლუკაგონის საწვავის მამობილიზებელ ეფექტებს აძლიერებს და ხელს უწყობს გლუკოზის სინთეზს ისეთი არანახშირწყლოვანი წყაროებიდან, როგორიც არის ცილები.

გლუკოკორტიკოიდები ჩონჩხის კუნთებზე მოქმედებენ და კუნთის ცილებს შლიან. ამის შედეგად მიღებული ნახშირბადის ჩონჩხები ტრანსპორტირდება ღვიძლსა და თირკმლებში, სადაც ისინი გარდაიქმნება გლუკოზად და გამოთავისუფლდება სისხლში. კუნთის ცილებიდან გლუკოზის სინთეზი ჰომეოსტაზური მექანიზმია რომელიც ხელს უწყობს საწვავის ცირკულაციას, მაშინ როდესაც ორგანიზმის აქტივობას ესაჭიროება უფრო მეტი, ვიდრე ეს ღვიძლს შეუძლია უზრუნველყოს, გლიკოგენის საცავებიდან მობილიზებით. შესაძლებელია რომ გლუკოკორტიკოიდები უფრო ფართო როლს თამაშობდნენ, რომელიც ეხმარება ორგანიზმს გარემოს გრძელვადიან სტრესულ ცვლილებებს გაუძლოს.

კორტიზოლი და სხვა გლუკოკორტიკოიდები ორგანიზმის იმუნური სისტემის გარკვეულ კომპონენტებს თრგუნავენ. მათი ანთების საწინააღმდეგო ეფექტის გამო, გლუკოკორ-



▲ *სურათი 45.13* **სტრესი და თირკმელზედა ჯირკვალი.** *სტრესული სტიმულით ჰიპოთალამუსი ააქტივებს თირკმელზედა ჯირკვლის ტვინოვან შრეს ნერვული იმპულსების საშუალებით* ***(ა)*** *და თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქის ჰორმონალური სიგნალებით* ***(ბ)****. თირკმელზედა ჯირკვლის ტვინოვანი ნივთიერება განაპირობებს მოკლევადიან პასუხებს სტრესზე კატექოლამინური ჰორმონების ეპინეფრინისა და ნორეპინეფრინის გამოყოფით. თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქი აკონტროლებს უფრო პროლონგირებულ პასუხებს კორტიკოსტეროიდების გამოყოფით.*

ტიკოიდები გამოიყენებოდა ისეთი ანთებითი დაავადებების სამკურნალოდ, როგორიცაა ართრიტი. თუმცა, გლუკოკორტიკოიდების ხანგრძლივ გამოყენებას შესაძლოა ჰქონდეს სერიოზული გვერდითი ეფექტები. ასევე შეიძლება გაიზარდოს ინფექციებისადმი მგრძნობელობა, რომელიც მათი იმუნიტეის დამთრგუნავ ეფექტითაა გამოწვეული. ამიტომ, არასტეროიდულ ანთების საწინააღმდეგო წამლებს ძირითადად უპირატესობა ენიჭება ქრონიკული ანთებითი მდგომარეობების სამკურნალოთ.

მინერალკორტიკოიდები მოქმედებენ უპირატესად მარილებისა და წყლის ბალანსზე. მაგალითად, ალდოსტერონი ასტიმულირებს თირკმლის უჯრედებს, რათა მოახდინოს ნატრიუმის იონებისა და წყლის რეაბსორბცია ფილტრატიდან, ზრდის სისხლის წნევასა და მოცულობას. ალდოსტერონის სეკრეციის სტიმულაცია ხდება თავდაპირველად ანგიოტენზინ II-ით, როგორც ნაწილი რეგულატორული გზისა, რომელიც აკონტროლებს თირკმლების უნარს შეინარჩუნოს სისხლში იონთა და წყლის ჰომოეოსტაზი **(იხ. სურათი 44.16)**. მიუხედავად ამისა, როდესაც ინდივიდი განიცდის მძიმე სტრესს, სისხლში გაზრდილმა ACT-ის დონემ შესაძლოა გაზარდოს

თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქის მოქმედების ინტენსივობა იმ მაჩვენებელამდე, რომლის დროსაც გამოყოფა როგორც გლუკოკორტიკოიდები, ასევე ალდოსტერონი. თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქი წარმოქმნის კორტიკოსტეროიდების მესამე ჯგუფს, რომლებიც ფუნქციონირებენ როგორც სასქესო ჰორმონები. ყველა სტეროიდული ჰორმო- ნი სინთეზდება ქოლესტეროლიდან **(იხ. სურათი 5.5)** და მათი სტრუქტურები მხოლოდ უმნიშვნელოდ განსხვავდება.

თუმცა ეს განსხვავებები დაკავშირებულია მათი ეფექტების ძირითად განსხვავებებთან. თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქის მიერ წარმოქმნილი სასქესო ჰორმონები ძირითადად მამრობითი ჰორმონებია (ანდროგენები). მცირე რაოდენობით მდედრობითი ჰორმონებიც (ესტროგენები და პროგესტინები) გამოიყოფა. მონაცემების თანახმად, თირკმელზედა ჯირკვლის ანდროგენები ზრდასრულ ქალებში სქესობრივ მოტივაციაზე პასუხისმგებელი. მაგრამ მეორე მხრივ,



თირკმელზედა ჯირკვლის სასქესო ჰორმონების ფიზიოლოგიური როლი არ არის ბოლომდე ნათელი.

გონადური სასქესო ჰორმონები

მიუხედავად იმისა, რომ თირკმელზედა ჯირკვლები გამოყოფს მცირე რაოდენობით სასქესო ჰორმონებს, გონადები ამ ჰორმონების ძირითადი წყაროა. გონადები სტეროიდული ჰორმონების სამ ძირითად კლასს წარმოქმნის და გამოყოფს: ანდროგენებს, ესტროგენებს და პროგესტინებს. სამივე ტიპის ჰორმონი ნანახია როგორც მამრებში ასევე მდედრებში, მაგრამ განსხვავებული პროპორციებით. მამრის სათესლეებსა და მდედრის საკვერცხეებში წარმოქმნილი ეს სტეროიდები ზრდასა და განვითარებაზე მოქმედებენ. აგრეთვე რეპროდუქციულ ციკლებსა და სქესობრივ ქცევას არეგულირებენ.

სათესლეები ძირითადად ასინთეზებს **ანდროგენებს**, რომელთაგან უმთავრესი **ტესტოსტერონია**. ზოგადად, ანდროგენები მამრის რეპროდუქციული სისტემის განვითარებისა და შენარჩუნების სტიმულაციას ახდენს. ადრეულ ემბრიონულ სტადიაზე წარმოქმნილი ანდროგენები ჩანასახიდან მამრის განვითარებას განსაზღვრავს.

სქესობრივი მომწიფების (პუბერტულ) პერიოდში ანდროგენების მაღალი კონცენტრაცია პასუხისმგებელია მამაკაცის მეორადი სასქესო ნიშნების განვითარებაზე, როგორიცაა თმის ზრდის ტიპი და დაბალი ხმა. ასევე, მამრებისთვის დამახასიათებელი ჩონჩხისა კუნთების და ძვლის მასის მომატება. ტესტოსტერონისა და სხვა ანაბოლური სტეროიდების კუნთის-საამშენებლო მოქმედება აცდუნებს ზოგიერთ ათლეტს მიიღოს ისინი დანამატების სახით, თუმცა ეს წამლები მცირე უპირატესობას იძლევა სპორტის იმ სახეობებში, რომლებსაც კუნთების ნატიფი კოორდინაცია და გამძლეობა ესაჭიროება. უფრო მეტიც, ანაბოლური სტეროიდების ბოროტად გამოყენება ჯანმრთელობისთვის მრავალი რისკის მატარებელია (სურათი 45.14) და მათი გამოყენება აკრძალულია უმეტეს სპორტულ შეჯიბრებებში.

ესტროგენები, რომელთაგანაც ყველაზე მნიშვნელოვანია ესტრადიოლი, პასუხისმგებელია მდედრის რეპროდუქციული სისტემის შენარჩუნებასა და მდედრის მეორადი სასქესო ნიშნების განვითარებაზე.

ძუძუმწოვრებში **პროგესტინები**, რომელთა რიცხვში შედის პროგესტერონი, უპირველეს ყოვლისა ჩართულია საშვილოსნოს მომზადებასა და მის ნორმალურ მდგომარეობის შენარჩუნებაში, რაც უზრუნველყოფს ემბრიონის ნორმალურ ზრდასა და განვითარებას.

როგორც ესტროგენები, ასევე ანდროგენები კომპლექსური ნეიროენდოკრინული გზების კომპონენტებია. მათი სინთეზი კონტროლდება წინა ჰიპოფიზის გონადოტროპინებით (FSH და) (იხ. სურათი 45.8). FSH-ის და LH-ის სეკრეცია თავისმხრივ კონტროლდება ჰიპოთალამუსის რილიზინგ ჰორმონით, GnR-ით. 46-ე თავში ჩვენ დეტალურად განვიხილავთ



▲ *სურათი 45.14* ***ანაბოლური სტეროიდებით გამოწვეული მამაკაცის მკერდის გაზრდა.*** *სტეროიდების ბოროტად გამოყენება არღვევს ორგანიზმის მიერ ჰორმონების ნორმალურ პროდუქციას, რაც იწვევს როგორც ხანმოკლე, ისევე გრძელვადიან ჯანმრთელობის რისკებს. მამრებში შესაძლოა მოხდეს აგრეთვე უნაყოფობა და სათესლის ატროფია. მდედრები განიცდიან მასკულანიზებელ ეფექტებს როგორიც არის მკერდის დაპატარავება, ხმის დადაბლება და სხეულზე თმის მოჭარბებული ზრდა. ორივე სქესს შესაძლოა განუვითარდეთ აკნე — ცხიმოვანი ჯირკვლების ანთება (ფერისმჭამელები) და მამაკაცისათვის დამახასიათებელი სიმელოტე. ჯანმრთელობისათვის პოტენციურ გრძელვადიან რისკებში შედის გულისა და ღვიძლის დაზიანება.*



უკუკავშირების ურთიერთქმედებებს, რომლებიც არეგულირებს გონადური სტეროიდების სეკრეციას.

მელატონინი და მითრიცმემი

ხერხემლიანების ენდოკრინული სისტემის განხილვას ჩვენ ვასრულებთ **ეპიფიზით** (ჯალღუზისებური სხეული), მცირე ზომის ქსოვილის შეჯგუფებით ძუძუმწოვრების ტვინის ცენტრთან ახლოს. ეპიფიზი ასინთეზირებს და გამოყოფს მოდიფიცირებულ ამინომჟავას — ჰორმონ **მელატონინს**. სახეობაზე დამოკიდებულებით, ეპიფიზი შეიცავს სინათლისადმი მგრძნობიარე უჯრედებს, ან აქვს თვალთან ნერვული კავშირები, რაც აკონტროლებს მის სეკრეტორულ აქტივობას.

მელატონინი არეგულირებს ფუნქციებს, რომლებიც დაკავშირებულია სინათლესთან და წლის დროებთან, რომლებისთვისაც დამახასიათებელია გარკვეული დღის ხანგრძლივობა. თუმცა მელატონინი მრავალ ხერხემლიანში მოქმედებს კანის პიგმენტაციაზე, მისი უმთავრესი ფუნქციები დაკავშირებულია გამრავლებასთან ასოცირებულ ბიოლოგიურ რიტმებთან. მელატონინის სეკრეცია ღამით მიმდინარეობს, ხოლო სეკრეტის

რაოდენობა ღამის ხანგრძლივობაზეა დამოკიდებული. მაგალითად, ზამთარში დღე მოკლეა ღამე კი — გრძელი, ამიტომ, მეტი მელატონინის გამოყოფა ხდება. ამგვარად, მელატონინის წარმოქმნა დამაკავშირებელი რგოლია ბიოლოგიურ საათსა და დღე-ღამურ ან სეზონურ აქტივობებს შორის, როგორიც არის გამრავლება. ბოლო დროის მონაცემები მიუთითებს, რომ მელატონინის მთავარი სამიზნე უჯრედები ტვინის შეწყვილებული სტრუქტურაა, რომელსაც სუპრაქიაზმურ ბირთვს (SCN) უწოდებენ და, რომელიც ფუნქციონირებს, როგორც ბიოლოგიური საათი. სავარაუდოდ, მელატონინი ამცირებს SCN-ის ნეირონების აქტივობას. ეს შესაძლოა დაკავშირებული იყოს მის რიტმების განმაპირობებელ როლთან. თუმცა, მელატონინის ზუსტი როლი და ზოგადად ბიოლოგიური საათები ჯერ კიდევ შესასწავლი რჩება.

კონცეფცია ცხრა 45.4

1. როგორ აკონტროლებს თიროქსინი (T4) მის საკუთარ წარმოქმნასა და სეკრეციას?
2. როგორ ახდენენ კალციტონინი და პარათირეოიდული ჰორმონი (PTH) სისხლში Ca^{2+} -ის დონის შენარჩუნებას ნორმასთან ახლოს?
3. გლუკოზის ტოლერანტობის ტესტში, ინდივიდის სისხლში გლუკოზის დონე პერიოდულად გლუკოზის შემცველი ხსნარის მიღების შემდეგ იზომება. ჯანმრთელ ინდივიდებში თავიდან სისხლში გლუკოზის დონე იზრდება ზომიერად, მაგრამ შემდგომ 2-3 საათში ეცემა ნორმასთან ახლოს. წინასწარ განსაზღვრეთ შაქრიანი დიაბეტის მქონე ინდივიდში ამ ტესტის შედეგები. ახსენით თქვენი პასუხი.
4. როგორ იმოქმედებდა ჰიპოთალამუსში კორტიკოსტეროიდების რეცეპტორების რაოდენობის შემცირება სისხლში კორტიკოსტეროიდების დონეზე?

კონცეფცია 45.5

უხერხემლოთა მარეგულირებელ სისტემაში მოიცავენ ენდოკრინული და ნერვული სისტემის ურთიერთქმედებას

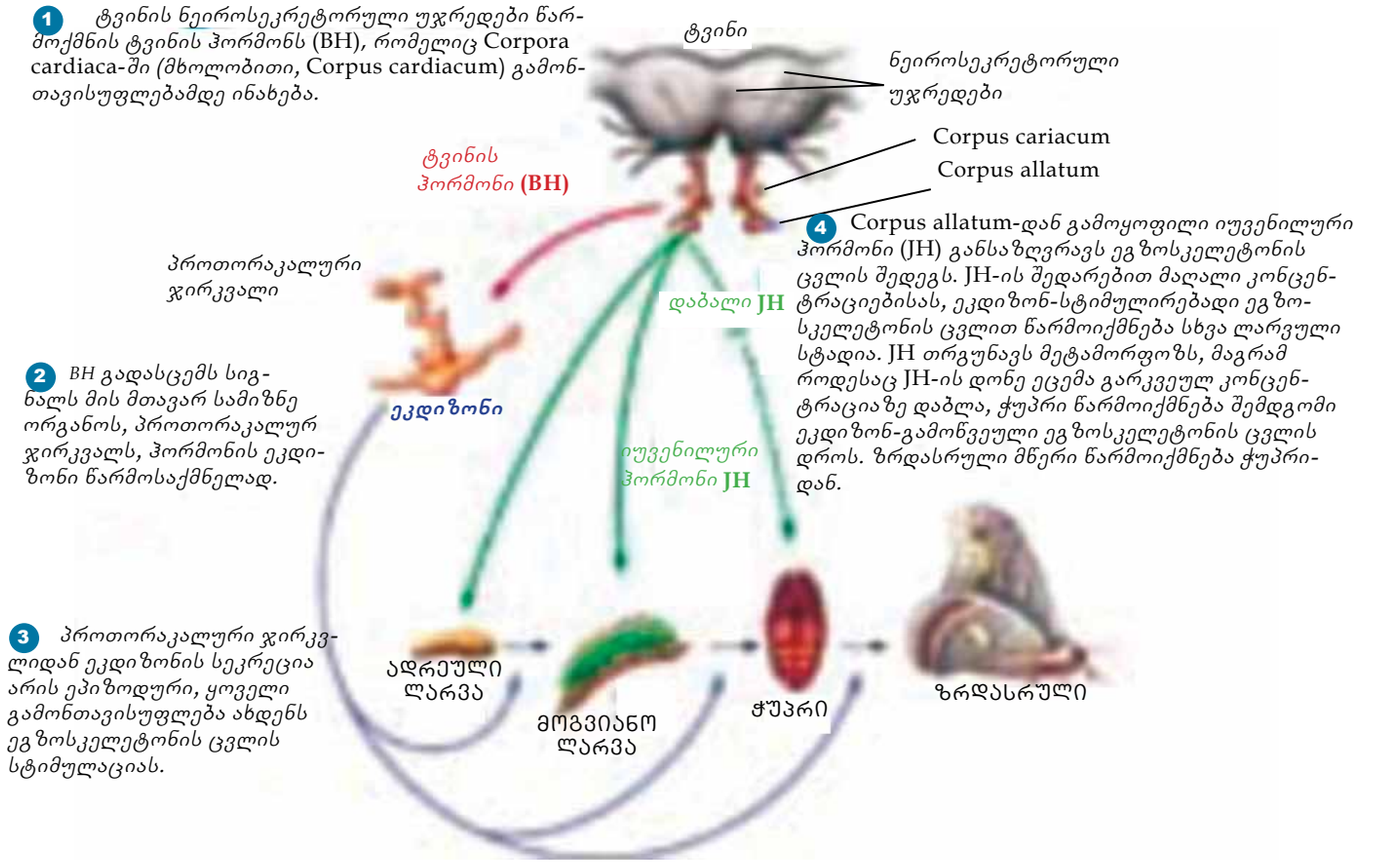
უხერხემლო ცხოველებში სხვადასხვა ჰორმონი ტიპიურ ენდოკრინულ და ნეიროსეკრეტორულ უჯრედებში წარმოიქმნება. უხერხემლოთა ზოგიერთ ჰორმონს ჰომეოსტაზური ფუნქციები აქვს, როგორიცაა წყლის

ბალანსის რეგულაცია. მიუხედავად ამისა, ჩვენ უფრო მეტი ვიცით იმ ჰორმონების შესახებ, რომლებიც ფუნქციონირებენ გამრავლებასა და განვითარებაში. მაგალითად, ჰიდრას ერთი ჰორმონი ასტიმულირებს ზრდასა და დაკვირტვას, მაგრამ ხელს უშლის სქესობრივ გამრავლებას. უფრო რთულ უხერხემლოებში ენდოკრინული და ნერვული სისტემები ზოგადად ინტეგრირებულია გამრავლებისა და განვითარების კონტროლისთვის. მაგალითად, მოლუსკ აპლიზიაში სპეციალიზებული ნერვული უჯრედები გამოყოფენ ნეიროჰორმონს, რომელიც ასტიმულირებს ათასობით კვერცხის დადებას და ამავე დროს აკავებს კვებასა და ლოკომოციას - აქტივობებს, რომლებიც ხელს უშლის გამრავლებას.

ფეხსახსრიანების ყველა ჯგუფს აქვს კარგად განვითარებული ენდოკრინული სისტემა. კიბოსნაირებს აქვთ ჰორმონები, რომლებიც ფუნქციონირებენ ზრდისა და გამრავლების დროს. აგრეთვე მონაწილეობენ წყლის ბალანსის, ჯავშნისა და მეტაბოლიზმის რეგულაციაში. აქვთ ეგზოსკელეტონი (გარეგანი ჩონჩხი), რომელსაც არ შეუძლია გაჭიმვა, ამიტომ კიბოსნაირები და მწერები ნახტომისებურად იზრდებიან, ეგზოსკელეტონის ცვლისას როდესაც იწყებენ ახლის სეკრეციას. შემდგომში მწერების უმეტესობა საბოლოო, ზრდასრულ ნიშან-თვისებებს ეგზოსკელეტონის ბოლო ცვლის დროს შეიძენს. მწერებსა და კიბოსნაირებში (და როგორც ჩანს, ეგზოსკელეტონის მქონე ყველა ფეხსახსრიანში), ეგზოსკელეტონის ცვლის ჩართვა ჰორმონით ხდება.

მწერების განვითარების ჰორმონული რეგულაცია საკმაოდაა შესწავლილი. ეგზოსკელეტონის ცვლასა და ზრდასრულ ფორმად მეტამორფოზში სამი ჰორმონი ასრულებს ძირითად როლს (სურათი 45.15).

მწერების ტვინის ნეიროსეკრეტორული უჯრედების მიერ წარმოქმნილი **ტვინის ჰორმონი** ასტიმულირებს პროთორაკალური (პროტჰორაციც) ჯირკვლიდან (უშუალოდ ტვინის შემდეგ მდებარე შეწყვილებულ ენდოკრინული ჯირკვალი) ეკდიზონის გამონთავისუფლებას. **ეკდიზონი** ხელს უწყობს ეგზოსკელეტონის ცვლასა და ზრდასრულობის ნიშან-თვისებების განვითარებას მუხლუხოდან პეპლამდე. ტვინის ჰორმონის და ეკდიზონის ბალანსირება ხდება ამ სისტემის ჰორმონის — იუვენილური ჰორმონის მოქმედებით. **იუვენილური ჰორმონი** გამოიყოფა უშუალოდ ტვინის შემდეგ მდებარე წყვილი



▲ *სურათი 45.15* ***მწერის განვითარების ჰორმონული რეგულაცია.*** *მწერების უმეტესობა გაივლის ლარვული სტადიების რიგს, ეგზოსკელეტონის ყოველი ცვლა (ძველი ეგზოსკელეტონის მოშორებით) განაპირობებს უფრო დიდი ლარვის წარმოქმნას. საბოლოო ლარვული სტადიის ეგზოსკელეტონის ცვლა დასაბამს აძლევს ჭუპრს (პუპა), რომლის მეტამორფოზიც წარმოქმნის მწერის ზრდასრულ ფორმას. ჰორმონული კონტროლი და სტადიების განვითარება ხდება როგორც აქ არის ნაჩვენები.*

მცირე ზომის ენდოკრინული ჯირკვლებიდან, „corpora allata“-დან, რომელიც ხერხემლიანების წინა ჰიპოფიზის ერთგვარ ანალოგს წარმოადგენს. როგორც მისი სახელი მიუთითებს, იუვენილური ჰორმონი ხელს უწყობს ლარვული (იუვენილური) მახასიათებლების შენარჩუნებას.

იუვენილური ჰორმონის შედარებით მაღალი კონცენტრაციისას ეკდიზონს ჯერ კიდევ შეუძლია ეგზოსკელეტონის ცვლის სტიმულაცია, მაგრამ ამის შედეგად წარმოქმნილი ინდივიდი ლარვაზე დიდია. ხოლო მაშინ, როდესაც იუვენილური ჰორმონის დონე იკლებს, ეკდიზონით განპირობებულ ეგზოსკელეტონის ცვლას შეუძლია გადავიდეს ე.წ. ჭუპრის სტადიაზე. იუვენილური ჰორმონის სინთეზური ფორმები ამჟამად გამოიყენება როგორც მწერების საწინააღმდეგო საშუალებები, რომლებიც ხელს უშლის მწერებს რეპროდუქციულ მდგომარეობაში გადასვლას. მომდევნო თავში ჩვენ განვიხილავთ გამრავლებას, როგორც ხერხემლიანებში ასევე უხერხემლოებში, სადაც ვნახავთ, რომ ენდოკრინული სისტემა არის ცენტრალური არა მხოლოდ ინდივიდის გადარჩენისთვის, არამედ სახეობის გავრცელებისთვის.

კონცეპტის ტესტი 45.5

1. როგორ მონაწილეობს მწერებში ეგზოსკელეტონის ცვლაში ნერვული სისტემა?
2. იუვენილური ჰორმონი ზოგჯერ მრეწველობაში გამოიყენება მწერების საწინააღმდეგოდ. როგორი მოქმედებს ის მწერების პოპულაციაზე? ახსენით.

45-ე თავის შემოწმება

ძირითადი კონცეფციების შემოწმება

კონცეფცია 45.1

ენდოკრინული სისტემა და ნერვული სისტემა მოქმედებს იდივიდუალურად და ერთდროულად ცხოველის ფიზიოლოგიური პროცესების რეგულაციაში

- **ენდოკრინული და ნერვული რეგულაციის თანხვედრა** ენდოკრინული და ნერვული სისტემები ხშირად ფუნქციობს ერთდროულად, ჰომეოსტაზის შესანარჩუნებლად, განვითარებისას და გამრავლებისას. ენდოკრინული ჯირკვლები და სხვადასხვა ორგანოები ძირითადი არაენდოკრინული ფუნქციებით გამოყოფენ ჰორმონებს, ხოლო ნერვული ქსოვილიდან წარმოქმნილი სპეციალიზებული სეკრეტორული უჯრედები გამოყოფენ ნეიროჰორმონებს. ორივე კლასის ჰორმონული სიგნალები ცირკულირებენ ორგანიზმში მათ სამიზნე ქსოვილებამდე. ისინი ფუნქციონირებენ, როგორც შორ მანძილზე მოქმედი რეგულატორები.
- **კონტროლის გზები და უკუკავშირების რგოლები** არსებობს ჰორმონული კონტროლის სამი ძირითადი ტიპის გზა: ენდოკრინული, ნეიროჰორმონული და ნეიროენდოკრინული. ყველა სახის გზაში წარმოდგენილია ბიოლოგიური რეგულატორული სისტემის ძირითადი კომპონენტები. ჰომეოსტაზში ჩართულ მრავალ ჰორმონულ გზას უარყოფითი უკუკავშირი არეგულირებს.

კონცეფცია 45.2

ჰორმონები და სხვა ქიმიური სიგნალები უკავშირდებიან სამიზნე უჯრედის რეცეპტორებს, დასაბამს აძლევენ გზებს, რომლებიც მოლოდინა სპეციფიკური უჯრედული პასუხით

- **უჯრედის ზედაპირული რეცეპტორები წყალში ხსნადი ჰორმონებისთვის** პეპტიდურ/ცილოვანი და ამინომჟავებისგან წარმოებული ჰორმონების უმეტესობა უკავშირდება პლაზმურ მემბრანაში განთავსებულ რეცეპტორებს. ჰორმონის დაკავშირება განაპირობებს სიგნალის ტრანსდუქციის გარკვეულ გზას, რასაც მოჰყვება სპეციფიკური პასუხი ციტოპლაზმაში ან ცვლილებები გენის ექსპრესიაში. ერთსა და იმავე ჰორმონს შესაძლოა ჰქონდეს განსხვავებული ეფექტები სამიზნე უჯრედებზე, რომლებსაც გააჩნიათ ჰორმონისთვის განსხვავებული რეცეპტორები, განსხვავებული სიგნალის ტრანსდუქციის გზები, ან განსხვავებული ეფექტორული ცილები.
- **უჯრედშიდა რეცეპტორები ლიპიდებში ხსნადი ჰორმონებისთვის** სტეროიდული ჰორმონები, თიროიდული ჰორმონები და D ვიტამინის ჰორმონული ფორმა შედის სამიზნე უჯრედში და უკავშირდება სპეციფიკურ რეცეპტორულ ცილას ციტოპლაზმაში ან ბირთვში. ჰორმონ-რეცეპტორის კომპლექსები მოქმედებს როგორც ტრანსკრიფციული ფაქტორები, არეგულირებს სპეციფიკური გენების ტრანსკრიფციას.
- **პარაკრინული სიგნალის გადაცემა ლოკალური რეგულატორებით** სხვადასხვა ტიპის ქიმიური სიგნალები იწვევეს პასუხებს ახლომდებარე სამიზნე უჯრედებში. ლოკალური რეგულატორების რიცხვშია ნეიროტრანსმიტერები, ციტოკინები და ზრდის ფაქტორები (ცილები/პეპტიდები), აზოტის ოქსიდი და პროსტაგლანდინები (მოდიფიცირებული ცხიმოვანი მჟავები).

კონცეფცია 45.3

ჰიპოთალამუსი და ჰიპოფიზი აინტეგრირებენ ხერხემლიანების ენდოკრინული სისტემის მრავალ ფუნქციას

- **კავშირები ჰიპოთალამუსსა და ჰიპოფიზს შორის** ჰიპოთალამუსი, ტვინის ქვედა ნაწილში მდებარე უბანი, შეიცავს ნეიროსეკრეტორული უჯრედების სხვადასხვა ჯგუფებს. ნაწილი წარმოქმნის პირდაპირი მოქმედების ჰორმონებს, რომლებიც ინახება და გამოთავისუფლდება უკანა ჰიპოფიზიდან. სხვა ჰიპოთალამური უჯრედები წარმოქმნის ტროპულ ჰორმონებს, რომლებიც გადაიტანება ჰიპოთალამო-ჰიპოფიზური სისხლძარღვთა კარის სისტემით წინა ჰიპოფიზში — ენდოკრინულ ჯირკვალში. ეს ტროპული ჰორმონები წინა ჰიპოფიზიდან ჰორმონების გამონთავისუფლებას აკონტროლებს.
- **უკანა ჰიპოფიზის ჰორმონები** უკანა ჰიპოფიზიდან გამონთავისუფლებული ორი ჰორმონი პირდაპირ მოქმედებს არაენდოკრინულ ქსოვილზე. ოქსიტოცინი იწვევს საშვილოსნოს შეკუმშვას და რძის გამოყოფას. ხოლო ანტიდიურეზული ჰორმონი (ADH) ზრდის წყლის რეაბსორბციას თირკმლებში.
- **წინა ჰიპოფიზის ჰორმონები** წინა ჰიპოფიზის მიერ წარმოიქმნება როგორც ტროფული, ასევე არატროფული ჰორმონები. ოთხი მკაცრად ტროფული ჰორმონია

თიროიდმასტიმულირებელი ჰორმონი (TSH), ფოლიკულ-მასტიმულირებელი ჰორმონი (FSH), მალუთეინიზებელი ჰორმონი (LH) და ადრენოკორტიკოტროპული ჰორმონი (ACTH). ყოველი მათგანი მოქმედებს მათ სამიზნე ენდოკრინულ ქსოვილზე, რათა მოახდინოს მეტაბოლიზმზე ან განვითარებაზე პირდაპირი ეფექტების მქონე ჰორმონის (ჰორმონების) გამოთავისუფლების სტიმულაცია. პროლაქტინი, მელანოციტმასტიმულირებელი ჰორმონი (MSH) და ბ-ენდორფინი არის წინა ჰიპოფიზის არატროპული ჰორმონები. პროლაქტინი ასტიმულირებს ლაქტაციას ძუძუმწოვრებში, მაგრამ აქვს განსხვავებული ეფექტები სხვადასხვა ხერხემლიანში. MSH ზოგიერთ ხერხემლიანში კანის პიგმენტაციაზე და ძუძუმწოვრებში ცხიმების მეტაბოლიზმზე ახდენს გავლენას.

- ენდორფინები თრგუნავენ ტკივილის პერცეფციას. ზრდის ჰორმონი (GH) უშუალოდ ხელს უწყობს ზრდას და განსხვავებული მეტაბოლური ეფექტები აქვს ის ასევე ასტიმულირებს სხვა ქსოვილების მიერ ზრდის ფაქტორების წარმოქმნას (ტროფული ეფექტი).

კონცეფცია 45.4

არაჰიპოფიზური ჰორმონები ხელს უწყობენ მეტაბოლიზმის, ჰომეოსტაზის, განვითარებისა და ქცევის რეგულაციას

- **თიროიდული ჰრომონები** თიროიდული ჯირკვალი წარმოქმნის იოდის შემცველ ჰორმონებს (T3-სა და T4-ს), რომლებიც ახდენს მეტაბოლიზმის სტიმულაციას და გავლენა აქვთ განვითარებასა და მომწიფებაზე. T3-სა და T4-ის სეკრეცია კონტროლდება ჰიპოთალამუსითა და ჰიპოფიზით კომპლექსური ნეიროენდოკრინული გზით, რომელშიც ჩართულია უარყოფითი უკუკავშირის ორი მარყუჟი. ფარისებრი ჯირკვალი აგრეთვე გამოყოფს კალციტონინს, რომელიც მონაწილეობს კალციუმის ჰომეოსტაზში.

- **პარათიროიდული ჰორმონი და კალციტონინი: სისხლში კალციუმის შემცველობის კონტროლი** ორი ანტაგონისტი ჰორმონი კალციტონინი და პარათიროიდული ჰორმონი (PTH) ძუძუმწოვრებში კალციუმის (Ca2+) ჰომეოსტაზში მთავარ როლს ასრულებს. ფარისებრი ჯირკვლიდან გამოყოფილი კალციტონინი ასტიმულირებს ძვლებში ჩა2+-ის დალექვას და თირკმლებით გამოყოფას, ამგვარად ამცირებს სისხლში ჩა2+-ის დონეს. ფარისებრახლო ჯირკვლების მიერ გამოყოფილ თ-ს აქვს საპირისპირო ეფექტები ძვლებსა და თირკმლებზე, ამგვარად ის ზრდის სისხლში Ca2+-ის დონეს. PTH-ს ასევე აქვს არაპირდაპირი ეფექტი, ასტიმულირებს თირკმელებს ვიტამინის გასააქტივებლად, რაც, თავის მხრივ, საკვებიდან Ca2+-ის ნაწლავებში შეწოვას უწყობს ხელს.

- **ინსულინი და გლუკაგონი: სისხლში გლუკოზის შემცველობის კონტროლი** პანკრეასში ორი ტიპის ენდოკრინული უჯრედები გამოყოფს ინსულინსა და გლუკაგონს, ანტაგონისტურ ჰორმონებს, რომლებიც ხელს უწყობს გლუკოზის ჰომეოსტაზის შენარჩუნებას. ინსულინი (ბეტა უჯრედებიდან) ამცირებს სისხლში გლუკოზის დონეს, გლუკოზის უჯრედული შეწოვის, ღვიძლში გლიკოგენის წარმოქმნის, ცილების სინთეზისა და ცხიმების შენახვის ხელშეწყობით. გლუკაგონი (ალფა უჯრედებიდან) ზრდის სისხლში გლუკოზის დონეს ღვიძლში გლიკოგენის გლუკოზად გარდაქმნისა და ცხიმებისა და ცილების გლუკოზად დაშლის სტიმულაციით. შაქრიანი დიაბეტი, რომლისთვისაც დამახასიათებელია სისხლში გლუკოზის გაზრდილი დონე, შესაძლოა გამოწვეული იყოს არასაკმარისი რაოდენობით ინსულინის წარმოქმნით (ტიპი I) ან სამიზნე უჯრედების ინსულინისადმი მგრძნობელობის დაკარგვით (ტიპი II).

- **თირკმელზედა ჯირკვლის ჰორმონები: პასუხი სტრესზე** თირკმელზედა ჯირკვლის ტვინოვანი ნივთიერების ნეიროსეკრეტორული უჯრედები ნერვული სისტემიდან სტრესით გააქტივებული იმპულსების საპასუხოდ გამოათავისუფლებს ეპინეფრინსა და ნორეპინეფრინს. ეს ჰორმონები განაპირობებს სხვადასხვა სახის თავდასხმა/თავდაცვის პასუხებს. თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქი გამოანთავისუფლებს სტეროიდული ჰორმონების სამ ფუნქციურ კლასს. გლუკოკორტიკოიდები, როგორიც არის კორტიზოლი, მოქმედებენ გლუკოზის მეტაბოლიზმზე და იმუნურ სისტემაზე; მინერალკორტიკოიდები, უპირველეს ყოვლისა ალდოსტერონი, მოქმედებს მარილებისა და წყლის ბალანსზე. თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქი აგრეთვე წარმოქმნის მცირე რაოდენობით სასქესო ჰორმონებს.

- **გონადური სასქესო ჰორმონები** გონადები — სათესლეები და საკვერცხეები – წარმოქმნიან ორგანიზმის საქესო ჰორმონების უმეტესობას: ანდროგენებს, ესტროგენებსა და პროგესტინებს. სამივე ტიპის ჰორმონი წარმოიქმნება, როგორც მამრებში ისევე მდედრებში, მაგრამ განსხვავებული პროპორციებით.

- **მელატონინი და ბიორიტმები** ეპიფიზი, რომელიც მდებარეობს ტვინში გამოყოფს მელატონინს. მელატონინის გამოთავისუფლება კონტროლდება სინათლე/სიბნელის ციკლებით. მისი ძირითადი ფუნქციები, როგორც ჩანს, უკავშირდება გამრავლებასთან დაკავშირებულ ბიოლოგიურ რიტმებს.

კონცეფცია 45.5

უხერხემლოთა რეგულატორულ სისტემებში ასევე ჩართულია ენდოკრინული და ნერვული სისტემების უროთიერთქმედებები

- უხერხემლოების ჰომეოსტაზის განსხვავებულ ასპექტებს არეგულირებს სხვადასხვა ჰორმონი. მწერებში ეგზოსკელეტონის ცვლა და განვითარება კონტროლდება სამი ძირითადი ჰორმონით: ტვინის ჰორმონით — ტროფული

ნეიროჰორმონით; ეკდიზონით, რომლის გამონთავისუფლება დამოკიდებულია ტვინის ჰორმონზე და იუვენილური ჰორმონით.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშეფასება

1. ქვემოთ ჩამოთვლილი დებულებებიდან, რომელი არ არის სწორი?
   ა. ჰორმონები არის ქიმიური მესენჯერები, რომლებიც მოგზაურობენ სამიზნე უჯრედებამდე ცირკულაციური სისტემის საშუალებით.
   ბ. ჰორმონები ხშირად არეგულირებს ჰომეოსტაზს ანტაგონისტური ფუნქციების საშუალებით.
   გ. ერთი და იგივე ქიმიური კლასის ჰორმონებს ჩვეულებრივ გააჩნიათ ერთნაირი ფუნქცია.
   დ. ჰორმონების სეკრეცია ხდება სპეციალიზებული უჯრედებით, რომლებიც ჩვეულებრივ მდებარეობს ენდოკრინულ ჯირკვლებში.
   ე. ჰორმონების რეგულაცია ხშირად ხდება უკუკავშირის მარყუჟების საშუალებით.

2. თიროიდული ჰორმონებისა და სტეროიდული ჰორმონების მოქმედების მექანიზმის განმასხვავებელი თავისებურება არის ის, რომ
   ა. ამ ჰორმონების რეგულაცია უკუკავშირების მარყუჟებით ხდება.
   ბ. სამიზნე უჯრედები რეაგირებს უფრო სწრაფად ამ ჰორმონებზე, ვიდრე ლოკალურ რეგულატორებზე.
   გ. ეს ჰორმონები უკავშირდება სამიზნე უჯრედების პლაზმური მემბრანის სპეციფიკურ რეცეპტორულ ცილებს.
   დ. ეს ჰორმონები უჯრედის შიგნით მდებარე რეცეპტორებს უკავშირდება.
   ე. ამ ჰორმონებს გავლენა აქვს მეტაბოლიზმზე.

3. ზრდის ფაქტორები არის ლოკალური რეგუალტორები, რომლებიც
   ა. წარმოიქმნება წინა ჰიპოფიზში.
   ბ. არის მოდიფიცირებული ცხიმოვანი მჟავები, რომლებიც ასტიმულირებენ ძვლისა და ხრტილების ზრდას.
   გ. ნანახი არის სიმსივნური უჯრედების ზედაპირზე და ასტიმულირებენ უჯრედის არანორმალურ დაყოფას.
   დ. არის ცილები, რომლებიც უკავშირდება უჯრედის ზედაპირულ რეცეპტორებს და ასტიმულირებენ სამიზნე უჯრედების ზრდასა და განვითარებას.
   ე. ნერვულ უჯრედებს შორის ინფორმაციას გადასცემენ.

4. ქვემოთ ჩამოთვლილი ჰორმონებიდან, რომელი არის არასწორად დაწყვილებული მის მოქმედებასთან?
   ა. ოქსიტოცინი – ასტიმულირებს საშვილოსნოს შეკუმშვებს მშობიარობის დროს.
   ბ. თიროქსინი – ასტიმულირებს მეტაბოლურ პროცესებს.
   გ. ინსულინი – ასტიმულირებს ღვიძლში გლიკოგენის დაშლას.
   დ. ACTH – ასტიმულირებს თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქიდან გლუკოკორტიკოიდების გამონთავისუფლებას.
   ე. მელატონინი – მოქმედებს ბილოგიურ რიტმებზე, სეზონურ გამრავლებაზე.

5. ჰომეოსტაზის მაკონტროლებელი ანტაგონისტური ჰორმონების მაგალითი
   ა. თიროქსინი და პარათიროიდული ჰორმონი კალციუმის ბალანსში.
   ბ. ინსულინი და გლუკაგონი გლუკოზის მეტაბოლიზმში.
   გ. პროგესტინები და ესტროგენები სქესობრივ დიფერენცირებაში.
   დ. ეპინეფრინი და ნორეპინეფრინი თავდასხმის-ან-თავდაცვის პასუხებში.
   ე. ოქსიტოცინი და პროლაქტინი რძის წარმოქმნაში.

6. ქვემოთ ჩამოთვლილიდან ნერვულ და ენდოკრინულ სისტემებს შორის, სტრუქტურა-ფუნქციის ურთიერთკავშირის მაგალითი არ არის.
   ა. ჰორმონების სეკრეცია ნეიროსეკრეტორული უჯრედების მიერ.
   ბ. ნორეპინეფრინის მრავალგვარი ფუნქციები.
   გ. სტრესზე მოკლევადიან პასუხში თირკმელზედა ჯირკვლის ტვინოვანი ნივთიერების სტიმულაცია.
   დ. ჰიპოთალამუსიდან უკანა ჰიპოფიზის ემბრიონული განვითარება.
   ე.სტეროიდული ჰორმონებით გენის ექსპრესიის ცვლილება.

7. ჰიპოთალამო-ჰიპოფიზურ სისხლძარღვთა კარის სისტემას მიაქვს სისხლი ჰიპოთალამუსიდან პირდაპირ
   ა. ფარისებრ ჯირკვალში.
   ბ. ეპიფიზში.
   გ. წინა ჰიპოფიზში.
   დ. უკანა ჰიპოფიზში.
   ე. ღვიძლში.

8. ქვემოთ ჩამოთვლილიდან, რომელით აიხსნება ჰიპოთიროიდიზმი პაციენტში, რომლის იოდის დონეც ნორმალურია?
   ა. T3–ისა და T4-ის არაპროპორციული წარმოქმნა.
   ბ. TSH-ის ჰიპოსეკრეცია.
   გ. TSH-ის ჰიპერსეკრეცია.
   დ. MSH-ის ჰიპერსეკრეცია.
   ე. კალციტონინის თიროიდული სეკრეციის შემცირება.

9. ტროფული ჰორმონების მთავარი სამიზნე ორგანოებია:
   ა. კუნთები ბ. სისხლძარღვები
   გ. ენდოკრინული ჯირკვლები

დ. თირკმლები ე. ნერვები

10 .მწერების ჰორმონებს ეკდიზონსა და ტვინის ჰორმონს შორის ურთიერთკავშირი

ა. ენდოკრინულ და ნერვულ სისტემებს შორის ურთიერთქმედების მაგალითია.

ბ. დადებითი უკუკავშირით მიღწეული ჰომეოსტაზის ილუსტრაციას წარმოადგენს.

გ. გვიჩვენებს, რომ პეპტიდიდან წარმოებულ ჰორმონებს გააჩნია უფრო ფართო ეფექტები სტეროიდულ ჰორმონებთან შედარებით.

დ. აილუსტრირებს ანტაგონისტური ჰორმონებით შენარჩუნებულ ჰომეოსტაზს.

ე. გვიჩვენებს ჰორმონის რეცეპტორის კონკურენტულ ინჰიბიციას.

ევოლუციური კავშირი

ყველა სტეროიდული და თიროიდული ჰორმონის მიერ გამოყენებული უჯრედშიდა რეცეპტორები საკმაოდ მსგავსია სტრუქტურით იმისთვის, რომ ყველა მათგანი განიხილულ იქნას ცილების ერთი „სუპერ ოჯახის“ („superfamily“) წევრებად. ჩამოაყალიბეთ ჰიპოთეზა თუ, როგორ განვითარდნენ ამ რეცეპტორების მაკოდირებელი გენები (მინიშნება: იხილეთ სურათი 19.19).

მეცნიერული კვლევა

ამ გვერდზე კითხვაზე ევოლუციური კავშირის შესახებ თქვენი პასუხით წამოაყენეთ ჰიპოთეზა. როგორ შესძლებთ თქვენი ჰიპოთეზის შემოწმებას დნმ-ის თანმიმდევრობის მონაცემების გამოყენებით?

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

ზრდის ჰორმონით (GH) მკურნალობამ ჰიპოფიზური ჯუჯობით დაავადებულ ასობით ბავშვს სხეულის ზომის ნორმის ფარგლებამდე გაზრდის შესაძლებლობა მისცა. ზოგიერთი ბავშვის მშობლები, რომლებიც არიან უკიდურესად დაბლები, მაგრამ რომლებიც არ განიცდიან რაიმე ენდოკრინულ დარღვევას, ასევე თხოულობენ GH-ით მკურნალობას იმისათვის, რომ მათი შვილები გაიზარდონ უფრო სწრაფად და უფრო მაღლები. ამან შესაძლოა გამოიწვიოს საზიანო ეფექტები, როგორიცაა ორგანიზმში ცხიმების შემცირება და კუნთის მასის გაზრდა. დღეისთვის არავინ იცის აქვს თუ არა GH-ის ინექციებს სერიოზული გრძელვადიანი საზიანო ეფექტები ინდივიდებში, რომლებსაც არ აქვთ ჰიპოჰიპოფიზური მდგომარეობა. როგორ მითითებებს შესთავაზებდით ბავშვებში GH-ის გამოსაყენებლად? განმარტეთ თქვენი მოსაზრება.

46 ცხოველთა გამრავლება



▲ *სურათი 46.1* ***ჭიაყელების შეწყვილება.***

ძირითადი კონცეფციები

46.1 **ცხოველთა სამყაროში გვხვდება ორივე სახის გამრავლება – სქესობრივი და უსქესო.**

46.2 **განაყოფიერება იმ მექანიზმებზეა დამოკიდებული, რომელიც სპერმას იგივე სახეობის კვერცხუჯრედთან შეხვედრაში ეხმარება.**

46.3 **რეპროდუქციული ორგანოები გამეტებს წარმოქმნიან და მათ ტრანსპორტს ახორციელებენ: ადამიანის მაგალითი.**

46.4 **ადამიანებსა და სხვა ძუძუმწოვრებში ჰორმონების კომპლექსური ურთიერთმოქმედება არეგულირებს გამეტოგენეზს.**

46.5 **ადამიანებში და პლაცენტიან ძუძუმწოვრებში ემბრიონი ახალშობილამდე დედის საშვილოსნოში იზრდება.**

შესავალი

შეწყვილება სქესობრივი გამრავლებისთვის

სურათ 46.1-ზე ორი ჭიაყელას შეჯვარებაა ილუსტრირებული. თუ მათ ხელი არ ეშლებათ, ისინი მიწის ზედაპირზე ამგვარ მდგომარეობაში რამდენიმე საათის განმავლობაში რჩებიან. თითოეული ჭიაყელა წარმოქმნის როგორც სპერმას, ასევე კვერცხუჯრედებს. თითოეული გასცემს და ღებულობს სპერმას შერწყმის დროს და თითოეული წარმოქმნის განაყოფიერებულ კვერცხს. რამდენიმე კვირაში, როდესაც მოხდება ახალი ჭიაყელების გამოჩეკვა, სქესობრივი გამრავლება სრულდება.

წინა თავებში შესწავლილი ცხოველების ფორმისა და ფუნქციის მრავალი ასპექტი, უფრო ფართო კონტექსტში, შეიძლება განხილულ იქნას როგორც წარმატებული გამრავლების ხელშემწყობი ადაპტაციები. ინდივიდი დროებითია. პოპულაცია აღემატება ინდივიდის სიცოცხლის შეზღუდულ ხანგრძლივობას მასში მუდმივად მიმდინარე გამრავლების გზით ახალი ინდივიდების შექმნით. ცხოველების რეპროდუქცია მოცემული თავის მთავარ თემას წარმოადგენს. ჩვენ შევადარებთ გამრავლების განსხვავებული მექანიზმებს, რომელიც მოქმედებს ცხოველთა სამყაროში და შემდეგ დაწვრილებით შევისწავლით ძუძუმწოვრებს, კერძოდ, ადამიანის გამრავლებას. ემბრიონული განვითარების უჯრედული და მოლეკულური დეტალები შემდეგ თავში განვიხილავთ, ხოლო აქ ყურადღებას უპირატესად მშობლების რეპროდუქციის ფიზიოლოგიაზე გავამახვილებთ.

კონცეფცია 46.1

ცხოველთა სამყაროში გვხვდება ორივე სახის გამრავლება – სქესობრივი და უსქესო

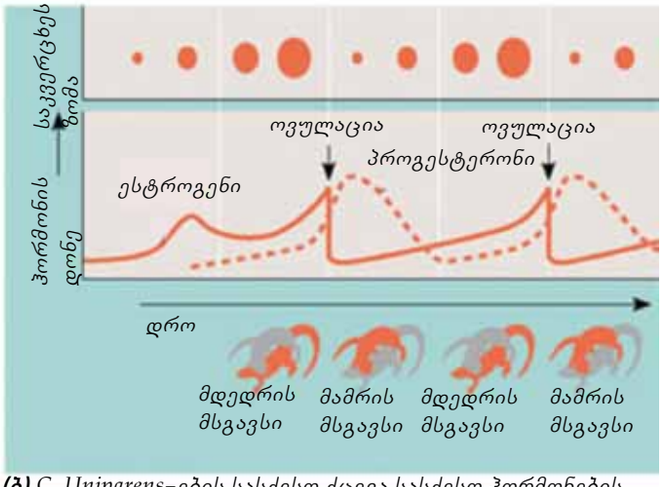
ცხოველთა გამრავლების ორი ძირითადი ხერხი არსებობს: **უსქესო გამრავლება** წარმოდგენს ახალი ინდივიდების შექმნას, რომლის დროსაც ყველა გენი მიღებულია ერთი



▲ *სურათი 46.2* ***უსქესო გამრავლება ზღვის ანემონებში (Anthopleura elegantissima).*** *სურათის ცენტრში მოთავსებული ინდივიდი განიცდის გაყოფას – უსქესო გამრავლებით. უფრო მცირე ზომის ინდივიდები, რომლებიც დედისეული ორგანიზმიდან დაახლოებით განახევრებით წარმოიქმნა. შთამომავლობა მშობლის გენეტიკური ასლია.*



(ა) *ფოტოზე აღბეჭდილი ორივე ხვლიკი სახეობა C. Uniparens-ის მდედრებია. ზემოთ მოთავსებული ინდივიდი მამრის როლს ასრულებს. შეჯვარების სეზონის ორი-სამი კვირის განმავლობაში ინდივიდები სასქესო როლებს ცვლიან.*



(ბ) *C. Uniparens-ების სასქესო ქცევა სასქესო ჰორმონების მოქმედებით გამოწვეული ოვულაციური ციკლთან კორელირებს. როდესაც ესტროგენების დონე სისხლში მატულობს, ვითარდება კვერცხი და ხვლიკები მდედრებივით იქცევიან. ოვულაციის შემდეგ, ესტროგენის დონე მკვეთრად ეცემა, ხოლო პროგესტერონის დონე მაღლდება; ამ ჰორმონის დონეები მამრობით ქცევასთან კორელირებს.*

▲ *სურათი 46.3* ***პართენოგენეზური ხვლიკების სქესობრივი ქცევა.***

მშობლიდან კვერცხუჯრედისა და სპერმის შერწყმის გარეშე. უმრავლეს შემთხვევაში უსქესო გამრავლება მთლიანად უჯრედის მიტოზური დაყოფითაა განპირობებული. **სქესობრივი გამრავლება** წარმოადგენს შთამომავლობის შექმნას ჰაპლოიდური **გამეტების** შერწყმის გზით და დიპლოიდური **ზიგოტის** (განაყოფიერებული კვერცხუჯრედის) ფორმირებით. ცხოველების გამეტები წარმოიქმნება მეიოზით (იხ. სურათი13.8). **მდედრობითი გამეტა** – გაუნაყოფიერებელი **კვერცხი** (კვერცხუჯრედი), არის შედარებით დიდი და უმოძრაო უჯრედი. **მამრობითი გამეტა – სპერმატოზოიდი**, ჩვეულებრივ, ბევრად უფრო პატარა მოძრავი უჯრედია. სქესობრივი გამრავლება ზრდის გენეტიკურ მრავალფეროვნებას შთამომავლობაში მშობლებისგან მიღებული გენების უნიკალური კომბინაციების გზით. შთამომავლობის შექმნით,



▲ *სურათი 46.4* ***სქესის ცვლილება თანმიმდევრულ ჰერმაფროდიტებში.*** *კარიბის ზღვის ლურჯთავა დიდტუჩა მამრი და ორი უფრო პატარა მდედრი ზღვის ზღარბით იკვებება. ამ სახეობის ყველა დიდტუჩა მდედრად იბადება, მაგრამ ყველაზე დიდი და ბებერი მამრის როლში ამთავრებს თავის სიცოცხლეს.*

რომელსაც ფენოტიპური მრავალფეროვნება ახასიათებს, სქესობრივმა გამრავლებამ შეიძლება გააძლიეროს მშობელთა რეპროდუქციული წარმატება, ვინაიდან გარემო ფაქტორები (პათოგენების ჩათვლით) შედარებით სწრაფად იცვლება (იხ. 23-ე თავი).

უსქესო გამრავლების მექანიზმები

მრავალ უხერხემლოს შეუძლია უსქესოდ გამრავლდეს დაყოფით, მშობლის დანაწილებით ორ ან მეტ დაახლოებით თანაბარი ზომის ინდივიდად (სურათი 46.2). უხერხემლოთა შორის გავრცელებულია აგრეთვე დაკვირტვით გამრავლება, როდესაც ახალი ინდივიდი მშობლის ორგანიზმიდან გამოიზრდება კვირტის სახით. მაგ., გარკვეულ მსუსხავ ნაწლავღრუიანებში (cnidarians) და გარსიანებში (tunicates) (იხ. სურ 13.2). ახალი ინდივიდი გამოიზრდება მშობლის სხეულიდან. მას შეუძლია მოშორდეს მშობელს ან დარჩეს მასზე მიმაგრებული და საბოლოოდ ჩამოაყალიბოს ფართო კოლონია. ქვის მარჯანი, რომელიც შეიძლება 1 მ-ზე მეტი სიგანის იყოს, წარმოადგენს ნაწლავღრუიანების რამდენიმე ათასი ინდივიდის დაკავშირებულ კოლონიას. ზოგიერთ უხერხემლოში, მაგალი- თად ღრუბელაში, უსქესო გამრავლების სხვა ფორმა გვხვდება — გამოიყოფა უჯრედების სპეციალური ჯგუფები, რომლებსაც შეუძლიათ ახალ ინდივიდებად ჩამოყალიბება.

უსქესო გამრავლების კიდევ ერთი ტიპი იწყება **ფრაგმენტაციის პროცესით** სხეულის **დანაწევრებით** რამდენიმე ნაწილად, რომელთაგან ზოგიერთი ან ყველა ზრდასრულ ინდივიდად ვითარდება. ამ გზით გამრავლებულ ცხოველებში ფრაგმენტაციას თან უნდა ახლდეს **რეგენერაცია** — სხეულის დაკარგული ნაწილების აღდგენა. ფრაგმენტაციით და რეგენერაციით გამრავლება მრავალ ღრუბელში, ნაწლავღრუიანში, მრავალჯაგრიან რგოლოვან ჭიაში (Polychaeta) და გარსიანში (Tunicata) გვხვდება. ბევრ ცხოველს შეუძლია აგრეთვე რე-

გენერაციით აღიდგინოს დაკარგული დანამატები. მაგალითად, ზღვის ვარსკვლავების უმეტესობას დაზიანების შემდეგ შეიძლება გამოეზარდოს ახალი სხივები – მაგრამ ეს გამრავლება არ არის, რადგან არ ხდება ახალი ინდივიდის შექმნა. ზღვის ვარსკვლავებში იზოლირებული სხივიდან შეიძლება მთლიანად ახალი ინდივიდიც განვითარდეს. ამგვარად, ერთმა ხუთსხივიანმა ცხოველმა, თუ იგი ნაწილებად დაიშალა, შესაძლებელია უსქესო გზით ხუთი შთამომავალი მოგვცეს.

უსქესო გამრავლებას რამდენიმე პოტენციური უპირატესობა აქვს. მაგალითად, იზოლაციაში მობინადრე ცხოველებს შეუძლიათ შთამომავლობის მოცემა პარტნიორის გარეშე. მათ შეუძლიათ აგრეთვე მოკლე დროში წარმოქმნან მრავალრიცხოვანი შთამომავლობა, რაც იდეალურია საარსებო გარემოს (ჰაბიტატის) სწრაფი დაპყრობისთვის. თეორიულად, უსქესო გამრავლება არის ძალიან სასარგებლო მდგრად, ხელსაყრელ გარემოში, ვინაიდან ის ამ გარემოსადმი საუკეთესოდ შეგუებულ გენოტიპებს ამკვიდრებს.

გამრავლების ციკლები და პატერნები

მრავალი ცხოველის რეპროდუქციულ აქტივობაში ციკლების გამოვლენა ხშირად სეზონურ ცვლილებებთანაა დაკავშირებული. გამრავლების პერიოდული ბუნება ცხოველებს საშუალებას აძლევს, შეინახონ რესურსები და გამრავლდნენ, როდესაც იმაზე მეტი ენერგია იქნება ხელმისაწვდომი, ვიდრე საჭიროა სიცოცხლის შენარჩუნებისთვის და როდესაც გარემო პირობები ხელსაყრელი იქნება შთამომავლობის გადარჩენისთვის. მაგალითად, მდედრ ცხვარს აქვს 15-დღიანი რეპროდუქციული ციკლი, რომელიც ჩვეულებრივ შემოდგომაზე ან ზამთრის დასაწყისში დგება და უზრუნველყოფს ბატკნების უმეტესობის გაჩენას ზამთარის ბოლოს, ან გაზაფხულზე. ის ცხოველებიც კი, რომლებიც ბინადრობენ შედარებით უცვლელ გარემო პირობებში, მაგალითად, ტროპიკებში ან ოკეანეში, ჩვეულებრივ მრავლდებიან წელიწადის მხოლოდ გარკვეულ დროს. რეპროდუქციული ციკლების კონტროლი ხდება ჰორმონებისა და გარემო სიგნალების კომბინაციით, უკანასკნელში შედის სეზონური ტემპერატურა, ნალექი, დღის ხანგრძლივობა და მთვარის ციკლები.

ცხოველებს შეუძლიათ გამრავლება ან მხოლოდ უსქესოდ ან სქესობრივად, ან ამ ორი ხერხის მორიგეობით. მტკნარი წყლის კიბოსნაირებში (dafnia) მდედრებს გარემო პირობებზე დამოკიდებულებით შეუძლიათ ორი ტიპის კვერცხის წარმოქმნა. კვერცხის ერთი ტიპი არის განაყოფიერებული, ხოლო მეორე ტიპი ვითარდება **პართენოგენეზით** ანუ პროცესით, რომლის დროს კვერცხი ვითარდება განაყოფიერების გარეშე. პართენოგენეზით წარმოიქმნილი ზრდასრული ჰაპლოიდები პროდუცირებენ კვერცხებს მეიოზის გარეშე. დაფნიაში სქესობრივიდან უსქესო გამრავლებაზე გადართვა ხშირად სეზონთანაა დაკავშირებული. უსქესო გამრავლება ხდება ხელსაყრელ პირობებში, სქესობრივი გამრავლება კი – გარემოს სტრესული პირობების დროს.

პართენოგენეზი გარკვეულ როლს თამაშობს ფუტკრების, კრაზანების და ჭიანჭველების სოციალურ ორგანიზაციაში. მამრი ფუტკრები ან „მუქთახორები" წარმოქმნილია პართენოგენეზურად, მაშინ როდესაც მდედრები, მათ შორის უნაყოფო მდედრი მუშები და რეპროდუქციული მდედრები (დედა), ვითარდებიან განაყოფიერებული კვერცხებიდან.

ხერხემლიანებს შორის თევზების, ამფიბიებისა და ხვლიკების რამდენიმე გვარი მრავლდება მხოლოდ პართენოგენეზის რთული ფორმით, რომელიც იწვევს ქრომოსომების გაორმაგებას მეიოზის შემდეგ და დიპლოიდური ზიგოტის შექმნას. მაგალითად, მათრახკუდიანი ხვლიკის *(Cnemidophorus)* 15 სახეობა მხოლოდ პართენოგენეზურად მრავლდება. ამ სახეობებში მამრები არ გვხვდება, მაგრამ ხვლიკები ბაძავენ იგივე გვარის სხვა სახეობის მამრების ტიპიურ საარშიყო და შეჯვარების ქცევას. შესაჯვარებელი სეზონის პერიოდში თითოეული შესაჯვარებელი წყვილიდან ერთი მდედრი ბაძავს მამრს **(სურათი 46.3 ა)**.

სეზონის განმავლობაში როლები ორჯერ ან სამჯერ იცვლება. მდედრის ქცევა თავს იჩენს ოვულაციამდე (კვერცხების გამოყოფამდე), როდესაც მდედრის სასქესო ჰორმონის ესტროგენის დონე არის მაღალი, ხოლო მამრობითი ქცევა დგება ოვულაციის შემდეგ, როდესაც ესტროგენის დონე იკლებს **(სურათი 46.3 ბ)**. ოვულაცია უფრო მოსალოდნელია თუ ერთ ინდივიდი ამხედრებულია მეორეზე ჰორმონული ციკლის კრიტიკულ პერიოდში; ცალკეული ხვლიკები დებენ უფრო ნაკლებ კვერცხს, ვიდრე ისინი, რომლებიც განიცდიან სასქესო მოძრაობებს. აშკარაა, რომ ეს პართენოგენეზური ხვლიკები, რომლებიც განვითარდნენ ორი სქესის მქონე სახეობისგან, ჯერ კიდევ საჭიროებენ გარკვეულ სქესობრივ სტიმულს მაქსიმალური რეპროდუქციული წარმატებისთვის.

სქესობრივი გამრავლება წარმოადგენს განსკუთრებულ პრობლემას მჯდომარე ცხოველებისთვის და ისეთი პარაზიტებისთვის, როგორიცაა სოლიტერი, რომლებიც შეიძლება იშვიათად შეხვდეს საპირისპირო სქესის წარმომადგენელს. ერთი გადაწყვეტა ამ პრობლემისა არის **ჰერმაფროდიტიზმი**, როდესაც ყოველ ინდივიდს აქვს როგორც მდედრობითი, ასევე მამრობითი გამრავლების სისტემა (ტერმინი მოდის ჰერმესისა და აფროდიტესგან, ძველი ბერძნული ღმერთებისგან).

თუმცა ზოგიერთი ჰერმაფროდიტი თავის თავს ანაყოფიერებს, უმეტესობა მაინც უნდა შეეწყვილოს იგივე სახეობის სხვა ინდივიდს. ამ შემთხვევებში, ყოველი ცხოველი არის როგორც მამრი, ასევე მდედრი, გასცემს და ღებულობს სპერმას, ისე, როგორც ეს აღვწერეთ ჭიაყელაში. ინდივიდების ყოველი წყვილი პოტენციური პარტნიორებია. ყოველი ჰერმაფროდიტული შერწყმით ორჯერ მეტი შთამომავლობა მიიღება, ვიდრე მდედრისა და მამრის შერწყმით, სადაც მხოლოდ ერთი პარტნიორის კვერცხუჯრედები ნაყოფიერდება.

რეპროდუქციული გამრავლების სხვა მნიშვნელოვანი მაგალითია **თანმიმდევრული ჰერმაფროდიტიზმი**, რომელშიც ინდივიდი იცვლის სქესს თავისი სიცოცხლის მანძილზე. ზოგიერთ სახეობაში, თანმიმდევრული ჰერმაფროდიტი ჯერ მდედრია, ხოლო სხვა სახეობაში — მამრი.

სხვადასხვა სახეობის რიფის თევზებში სქესობრივი რევერსია დაკავშირებულია ასაკთან და ზომებთან. მაგალითად, კარიბის ზღვის ლურჯთავა დიდტუჩა დასაწყისში ინდივიდი ჯერ მდედრია. მათ შორის მხოლოდ დიდი ზომის ან დაბერებულ თევზებში ხდება სასქესო ნიშნების შეცვლა **(სურათი**



▲ *სურათი 46.5* ***გარეგანი განაყოფიერება.*** *მრავალი ამფიბია გამეტებს ყრის იმ გარემოში, სადაც განაყოფიერება მიმდინარეობს. სახეობათა უმეტესობაში, მამრის იმ მიდამოში ყოფნა ადაპტაციითაა უზრუნველყოფილი, სადაც მდედრი კვერცხის მასას გამოყოფს. მამრი იმავდროულად გამოყოფს სპერმას (არ ჩანს) და განაყოფიერებას უკვე წყალში აქვს ადგილი.*

46.4). ეს თევზები ბინადრობენ ჰარამხანაში, რომელიც ერთი მამრისა და რამდენიმე მდედრისგან შედგება. თუ მამრი მოკვდა ან ექსპერიმენტშია წაყვანილი, ჰარამხანის ყველაზე დიდი მდედრი ახალი მამრი ხდება. ერთი კვირის ფარგლებში ტრანსფორმირებული ინდივიდი წარმოქმნის სპერმას კვერცხის მაგივრად.

ამ სახეობაში, მამრი იცავს ჰარამხანას თავდამსხმელებისგან და, ამგვარად, სხეულის უფრო დიდი ზომა მდედრებთან შედარებით უფრო დიდ რეპროდუქციულ უპირატესობას მამრებს ანიჭებს. პირიქით, თუ დასაწყისში ცხოველები მამრები არიან, ისინი მდედრებად გადაიქცევინ სხეულის ზომის ზრდასთან ერთად. ასეთ შემთხვევებში, მამრებთან შედარებით, მდედრის რეპროდუქციული წარმატება დიდი ზომის გამო შეიძლება უფრო გაიზარდოს. განსხვავებული გამრავლების ციკლები და პატერნები ბუნებრივი გადარჩევით განვითარებულ ადაპტაციებს წარმოადგენს. ჩვენ ბევრ სხვა მაგალითსაც ვნახავთ, როდესაც სქესობრივი გამრავლების სხვადასხვა მექანიზმებს განვიხილავთ.

კონცეფცია 46.1

1. რა არის ყველაზე მნიშვნელოვანი განსხვავება სქესობრივი და უსქესო გამრავლების შედეგებს შორის?
2. რამდენად გასაგებია ტერმინი *თანმიმდევრული ჰერმაფროდიტიზმი?*

კონცეფცია 46.2

განაყოფიერება იმ მექანიზმებზეა დამოკიდებული, რომლიც სპერმას იგივე სახეობის კვერცხუჯრედთან შეხვედრაში ეხმარება

განაყოფიერების მექანიზმები, სპერმისა და კვერცხის კავშირი, მნიშვნელოვან როლს თამაშობენ სქესობრივ გამრავლებაში. ზოგიერთ სახეობას აქვს **გარეგანი განაყოფიერება**: მდედრის მიერ კვერცხი გამოიყოფა ნოტიო გარემოში, სადაც მათი განაყოფიერება მამრის მიერ ხდება (სურათი 46.5). ზოგიერთ სახეობას **შინაგანი განაყოფიერება** ახასიათებს. ამ დროს სპერმა გამრავლების ტრაქტში ან მის მახლობლად თავსდება და განაყოფიერება საკუთრივ ტრაქტში მიმდინარეობს (განაყოფიერების უჯრედული და მოლეკულური დეტალები 47-ე თავში განიხილება).

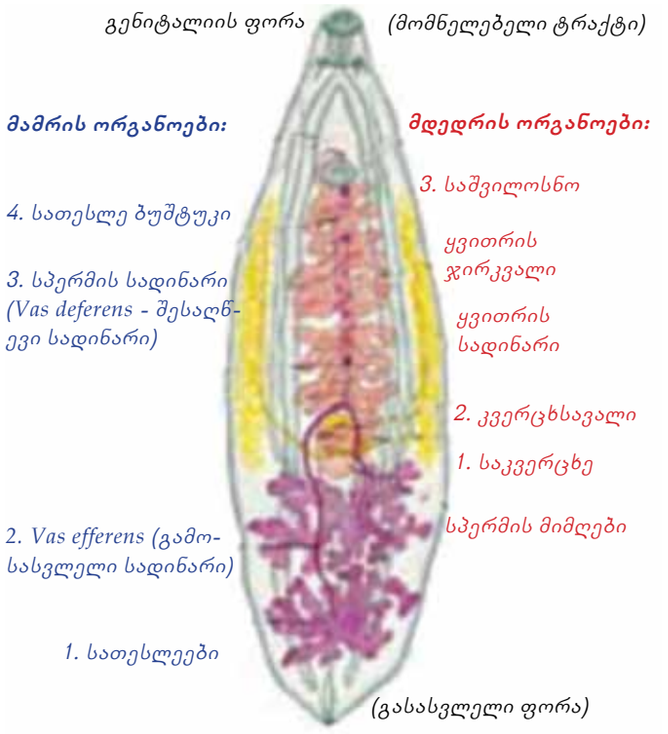
გარეგანი განაყოფიერება თითქმის ყოველთვის საჭიროებს ნოტიო გარემოს. ის იცავს გამეტებს გამოშრობისაგან და განაპირობებს სპერმის გადაადგილებას კვერცხებისკენ. წყალში მობინადრე ბევრი უხერხემლო უბრალოდ გამოყოფს თავის კვერცხს და სპერმას გარემოში და განაყოფიერება ფაქტიურად მშობლების ფიზიკური კონტაქტის გარეშე ხდება. თუმცა, დროის ამორჩევა არის მთავარი გარანტი, იმისთვის, რათა მომწიფებული სპერმა შეხვდეს მომწიფებულ კვერცხს.

სახეობებში, რომლებსაც გარეგანი განაყოფიერება ახასიათებს, ისეთმა გარემო ფაქტორებმა, როგორიცაა ტემპერატურა, დღის ხანგრძლივობა, შეიძლება ერთ ჯერზე მთელ პოპულაციაში გამეტების გამოყოფა გამოიწვიოს. ქიმიურმა სიგნალებმაც, რომლებიც ერთ ინდივიდში იწვევს გამეტების გამოყოფას, ეს პროცესი სხვებშიც შეიძლება განაპირობოს. მეორეს მხრივ, ინდივიდებს შეუძლიათ გამოავლინონ სპეციფიკური შესაწყვილებელი ქცევა, რომელიც გამოიწვევს ერთი მამრის მიერ ერთი მდედრის კვერცხის განაყოფიერებას. ასეთ „არშიყობას“ აქვს ორი მნიშვნელოვანი სარგებელი: მეწყვილის შერჩევა, და სპერმისა და კვერცხის გამოყოფის სტიმულაცია. ყოველივე ეს წარმატებული განაყოფიერების შესაძლებლობის გაზრდას უზრუნველყოფს.

შინაგანი განაყოფიერება არის ხმელეთის ცხოველების ადაპტაციაა, რომელიც სპერმას აძლევს საშუალებას მიაღწიოს კვერცხს მშრალ გარემო პირობებში. ის საჭიროებს კოოპერაციულ ქცევას, რომელიც მიმართულია კოპულაციისკენ. ზოგიერთ შემთხვევაში, არადამახასიათებელი სქესობრივი ქცევის აცილება ბუნებრივი გადარჩევით პირდაპირი ხერხით ხდება; მაგალითად, მდედრ ობობებს შეუძლიათ შეჭამონ მამრები, რომლებმაც შეწყვილების დროს დაკარგეს სპეციფიკური სიგნალების წარმოქმნის ან მათზე პასუხის გაცემის უნარი. შინაგანი განაყოფიერება საჭიროებს სტრუქტურულად ადაპტირებულ გამრავლების სისტემებს, რომელიც შეიცავს კოპულატორულ ორგანოებს, რომლებიც გამოყოფს სპერმას და იღებს მას, და განაპირობებს სპერმის შენახვასა და გადაადგილებას მომწიფებული კვერცხისკენ.



▲ *სურათი 46.6* ***მშობლიური ზრუნვა უხერხემლოებში.*** *სხვა მრავალ სახეობასთან შედარებით, წყლის გიგანტური ბაღლინჯოები გვარიდან Elostoma საკმარისად მცირერიცხოვან შთამომავლობას იძლევიან, სამაგიეროდ მშობლიურო მზრუნველობა ზრდის გადარჩენის შესაძლებლობას.*



▲ *სურათი 46.7* ***პარაზიტული ბრტყელი ჭიის რეპროდუქციული ანატომია.*** *ბრტყელი ჭიების (ტიპი - Platyhelminthes) უმეტესობა ჰერმაფროდიტია. ორივე, მამრობითი და მდედრობითი რეპროდუქციული სისტემა გარემოში საშუალებით იხსნება. სათესლეში წარმოქმნილი სპერმა თანმიმდევრულად მიემართება სათესლე მილისაკენ, რომელიც ინახავს მას. კოპულაციის დროს, სპერმა გადმოიღვრება მდედრობით სისტემაში (ჩვეულებრივ, სხვა ბრტყელ ჭიაში) და საშვილოსნოს გავლით თესლის მიმღებისკენ მოძრაობს. კვერცხები, საკვერცხიდან კვერცხსავალისაკენ მიემართება, სადაც თესლის მიმღებში არსებული სპერმით განაყოფიერდება და იფარება ყვითრის გარსით, რომელიც დედისეული ყვითრის ჯირკვლებიდან გამოიყოფა. კვერცხსავალიდან, განაყოფიერებული კვერცხები გაივლის საშვილოსნოს და შემდეგ სხეულიდან, გარემოში გამოდის.*

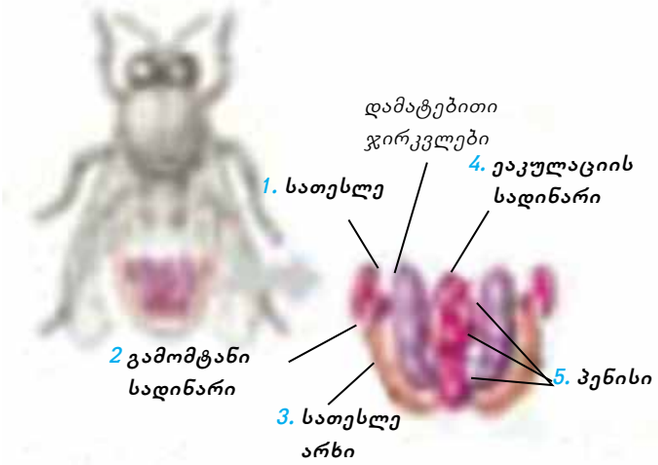
განაყოფიერებისათვის, შესაწყვილებელ ცხოველებს შეუძლიათ გამოიყენონ **ფერომონები** – ერთი ორგანიზმის მიერ გამოყოფილი ქიმიური სიგნალები, რომელიც გავლენას ახდენს იგივე სახეობის მეორე ინდივიდის ფიზიოლოგიაზე და/ან ქცევაზე. ფერომონები პატარა, აქროლადი ან წყალში ხსნადი მოლეკულებია, რომელიც იფანტება გარემოში და, მსგავსად ჰორმონებისა, აქტიურია რამდენიმე წუთის განმავლობაში. ბევრი ფერომონის ფუნქცია მეწყვილეს მოზიდვაა. ზოგი მდედრი მწერის მიერ გამოყოფილი მიმზიდველი ნივთიერება მამრმა შეიძლება კილომეტრზე მეტ მანძილზეც იგრძნოს (ჩვენ დავუბრუნდებით პარტნიორულ ქცევას და ფერომონებს 51-ე თავში).

შთამომავლობის გადარჩენის უზრუნველყოფა

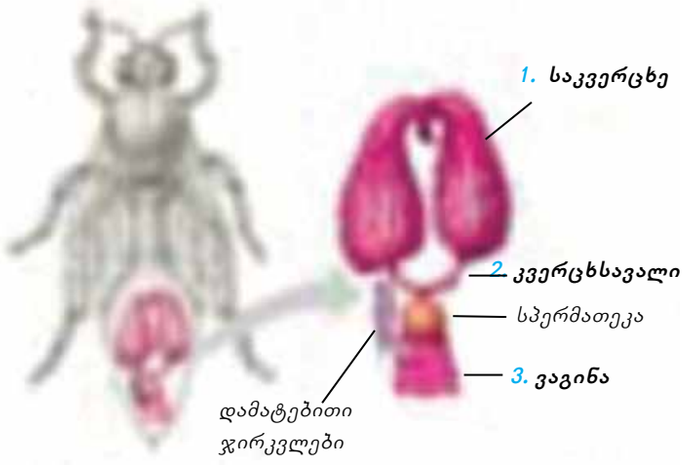
ყველა სახეობა წარმოქმნის იმაზე მეტ შთამომავლობას, ვიდრე შეიძლება გადარჩეს და მიაღწიოს გამრავლების ასაკს. სახეობები გარეგანი განაყოფიერებით ჩვეულებრივ წარმოქმნიან ზიგოტის უამრავ რაოდენობას, მაგრამ მათი წილი რომელიც გადარჩება და შემდგომ განვითარდება, ხშირად საკმაოდ პატარაა. შინაგანი განაყოფიერება ჩვეულებრივ წარმოქმნის რამდენიმე ზიგოტას, მაგრამ ეს შეიძლება იყოს ანაზღაურებული ემბრიონის დიდი დაცვით და ახალგაზრდებზე ზრუნვით. დაცვის მთავარი ტიპებია კვერცხის ხისტი ნაჭუჭი, ემბრიონის განვითარება დედის გამრავლების ტრაქტში და მშობლების ზრუნვა კვერცხზე და შთამომავლობაზე.

ხმელეთზე მობინადრე ცხოველების მრავალი სახეობის ემბრიონები კვერცხებში ვითარდება, რაც მათ ცუდი გარემო პირობებისგან იცავს. ქვეწარმავლებს აქვთ ამნიოტური კვერცხები კალციუმისა და ცილის გარსით, რაც იცავს მათ წყლის დაკარგვისა და ფიზიკური დაზიანებისგან (პირიქით, თევზებისა და ამფიბიების კვერცხს მხოლოდ ჟელატინური გარსი აქვთ).

კვერცხის გარშემო დამცველი გარსის გამოყოფის ნაცვლად, მრავალი ცხოველი ინახავს ემბრიონს, რომელიც ვითარდება მდედრის რეპროდუქციულ ტრაქტში. ჩანთოსანი ძუძუმწოვრები, როგორიცაა კენგურუ და ოპოსუმი, თავიანთ ემბრიონებს მოკლე პერიოდით საშვილოსნოში ინახავენ; ამ ხნის განმავლობაში ემბრიონები იკვებებიან დედის სისხლით მომამარაგებული ორგანოთი, რომელსაც პლაცენტას უწოდებენ. შემდეგ ემბრიონი გამოდის და ემბრიონულ განვითა-



(ა) მამრი ფუტკარი. *სპერმა სათესლეში წარმოიქმნება, გაივლის სპერმის არხს* (vas deferens) *და სათესლე არხში ინახება. მამრი სპერმას გადმოღვრის დამატებითი ჯირკვლების მიერ გამომუშავებულ სითხესთან ერთად(მწერებისა და ფეხსახსრიანთა ზოგიერთი სხვა სახეობის მამრებს დანამატები გააჩნიათ, რომლებსაც კლასპერი ეწოდებათ და რომელთა საშუალებითაც ისინი კოპულაციის დროს მდედრებს იჭერენ).*



(ბ) მდედრი ფუტკარი (დედოფალი). *კვერცხი წარმოიქმნება საკვერცხეში, გაივლის კვერცხსავალს და საშოში ხვდება. დამატებითი ჯირკვლების ერთი წყვილი (მხოლოდ ერთი მათგანია ნაჩვენები) საშოში კვერცხის დამცავ სეკრეტს გამოყოფს. შეწყვილების შემდეგ სპერმა სპერმათეკაში (ჩანთა, რომელიც პატარა სადინარით საშოს უკავშირდება) ინახება.*

▲ *სურათი 46.8* **მწერების რეპროდუქციული ანატომია.** *წრეში ჩასმული რიცხვები სპერმისა და კვერცხის მოძრაობის თანმიმდევრობას აღნიშნავს.*

რებას დედის ჩანთაში სარძევე ჯირკვალთან მიმაგრებული ასრულებს. თუმცა, პლაცენტარული ძუძუმწოვრების ემბრიონები (მაგალითად, ადამიანის) მთლიანად საშვილოსნოში ვითარდებიან. მათი პლაცენტაც უფრო რთულადაა აგებული. ახლადდაბადებულ ადამიანს ან კენგურუს ჩანთიდან გამოსვლის შემდეგ, პირველ პერიოდში, არ შეუძლია დამოუკიდებლად არსებობა. ჩვენ ვიცით ზრდასრული ფრინველები, რომლებიც კვებავენ თავიანთ ახალგაზრდებს და ძუძუმწოვრები, რომლებიც უვლიან თავიანთ შთამომავლებს. მშობლიური მზრუნველობა ბევრად უფრო ფართო ცნებაა, ვიდრე ჩვენ შეგვიძლია წარმოვიდგინოთ და სხვადასხვა უჩვეულო ფორმით ვლინდება **(სურათი 46.6)**.

გამეტების წარმოქმნა და მიწოდება

სქესობრივი გამრავლებისთვის, ცხოველებს უნდა ჰქონდეთ სისტემები, რომლებიც წარმოქმნის გამეტებს და შემდგომში გახდის მათ მისაწვდომს საწინააღმდეგო სქესის გამეტებისთვის. რეპროდუქციული სისტემები განსხვავებულია. ყველაზე მარტივი სისტემა არ შეიცავს — **გონადებს**, რომლებიც მრავალ ცხოველში გამეტებს წარმოქმნის. მრავალჯაგრიანი ჭიები (Annelida), მათ შორის არიან. მათ უმარტივესი გამრავლების სისტემები აქვთ.

მრავალჯაგრიანების უმრავლესობა ცალსქესიანია, მაგრამ არ აქვთ გონადები. უფრო მეტიც, კვერცხი და სპერმა ცელომის ამომფენი არადიფერენცირებული უჯრედებიდან ვითარდება. გამეტების მომწიფებისთანავე ხდება მათი გამოყოფა სხეულის კედლიდან და ცელომის ავსება. მრავალჯაგრიანების სხვადასხვა სახეობაში, მომწიფებული გამეტები შესაძლებელია გადმოიღვაროს ექსკრეტორული ხვრელიდან, ან კვერცხის გაბერილმა მასამ შეიძლება გამოიწვიოს მშობლის სხეულის გახსნა გახლეჩვით და მისი დაღუპვა. ამ გზით ხდება კვერცხის გარემოში გადმოღვრა.

რთული რეპროდუქციული სისტემები შეიცავს მრავალ მილსა და ჯირკვლებს, რომლებიც ატარებენ, კვებავენ, იცავენ გამეტებს და ქმნიან გარემოს ემბრიონების განვითარებისათვის. მრავალ ცხოველს, რომლის სხეულის ორგანიზაცია სხვა მხრივ შედარებით მარტივია, აქვს განსაკუთრებულად რთული რეპროდუქციული სისტემა. მაგალითად, პარაზიტულ ბრტყელ ჭიებს, რომლებიც ჰერმაფროდიტები არიან, რეპროდუქციული სისტემა ცხოველთა სამყაროში ურთულესთა შორისაა **(სურათი 46.7)**.

მწერების უმრავლესობა ცალსქესიანია. მათ აქვთ რთული რეპროდუქციული სისტემა **(სურათი 46.8)**. მამრებში სპერმა ვითარდება წყვილ სათესლეში, გადაადგილდება დახვეული სადინრით და ინახება ორ სათესლე პარკუჭში. შერწყმის პროცესში სპერმა ამოიფრქვევა მდედრის რეპროდუქციულ სისტემაში. მდედრში, კვერცხი ვითარდება წყვილ საკვერცხეში და გადაადგილდება სადინრების მეშვეობით ვაგინაში, სადაც ხდება განაყოფიერება.

ყველა ხერხემლიანის რეპროდუქციული სისტემის ძირითადი გეგმა საკმაოდ მსგავსია, მაგრამ აქვს ზოგიერთი მნიშვნელოვანი განსხვავებაც. მრავალ არაძუძუმწოვარ ხერხემლიანში საჭმლის მომნელებელ, ექსკრეტორულ და რეპროდუქციულ სისტემებს აქვთ საერთო გასასვლელი გარეთ – **კლოაკა**, რომელიც სავარაუდოთ ჰქონდა ხერხემლიანების

წინაპარს. ძუძუმწოვრების უმრავლესობა, პირიქით, მოკლებულია კლოაკას და აქვს ცალკე ხვრელი საჭმლის მომნელებელი ტრაქტისთვის, ხოლო მდედრ ძუძუმწოვრებს ცალკ-ცალკე ხვრელი აქვთ ექსკრეტორული და რეპროდუქციული სისტემებისთვის. მრავალი ხერხემლიანის საშვილოსნო ნაწილობრივ ან მთლიანად ორ კამერად არის გაყოფილი. მეორეს მხრივ, ადამიანებში და სხვა ძუძუმწოვრებში, რომლებიც ერთდროულად ზოგჯერ ან ყოველთვის რამდენიმე ნაშიერს წარმოქმნიან, საშვილოსნო ერთიან სტრუქტურას წარმოადგენს. მამრების რეპროდუქციული სისტემები ძირითადად განსხვავდება კოპულატორული ორგანოებით. ბევრ არაძუძუმწოვარ ხერხემლიანს კარგად განვითარებული პენისი არ აქვს და ეაკულაციის დროს კლოაკას უბრალოდ შიგნით აბრუნებს.

კონცეფცია ცოცხი 46.2

1. რა გზით აადვილებს შინაგანი განაყოფიერება ხმელეთზე მობინადრეების სიცოცხლეს?
2. რა „სტრატეგიებით“ უზრუნველყოფენ ცხოველები (ა) გარეგანი განა ყოფიერებით და (ბ) შინაგანი განაყოფიერებით მათი შთამომავლობის მიღწევას ზრდასრულობამდე?

კონცეფცია 46.3

რეპროდუქციული ორგანოები გამეტებს წარმოქმნიან და მათ ტრანსპორტს ახორციელებენ: ადამიანის მაგალითი

მდედრის რეპროდუქციული სისტემის ანატომია

მდედრის გარეგანი რეპროდუქციული სტრუქტურებია კლიტორი და ორი წყვილი ბაგე, რომელიც კლიტორის და ვაგინალური ხვრელის გარშემო მდებარეობს. შინაგან ორგანოებს წარმოადგენს წყვილი გონადა და სადინრებისა და კომპარტმენტების სისტემა, რომელთა საშუალებით ხდება როგორც გამეტების გადაადგილება, ასევე ემბრიონისა და ნაყოფის განთავსება (სურათი 46.9).

საკვერცხეები

მდედრის გონადები — **საკვერცხეები**, მუცლის ღრუში მდებარეობს. ისინი საშვილოსნოს გვერდებზე არიან განლაგებულნი და ემაგრებიან მას მეზენტერიუმით. თითოეული საკვერცხე ჩასმულია მკვრივ დამცველ კაფსულაში და ბევრ **ფოლიკულას** შეიცავს. ფოლიკულას შემადგენლობაში შედის ერთი კვერცხუჯრედი გარშემორტყმული ფოლიკულური უჯრედების ერთი ან მეტი შრით, რომლებიც კვებავენ კვერცხუჯრედს და უზრუნველყოფენ მის განვითარებას. 400,000 ან მეტი ფოლიკულა სავარაუდოდ ფორმირდება ქალის დაბადებამდე (მაგრამ შეხედეთ სურათ 46.11 ბოლო პარაგრაფს). მხოლოდ რამდენიმე ასეული ფოლიკულა გამოყოფს კვერცხუჯრედებს ქალის რეპროდუქციულ ასაკში. დაწყებული სქესობრივი მომწიფებიდან და გაგრძელებული მენოპაუზამდე, ყოველი მენსტრუალური ციკლის პერიოდში, ჩვეულებრივ ერთი ფოლიკულა მწიფდება და თავის კვერცხუჯრედს გამოყოფს. ფოლიკულის უჯრედები ასევე პროდუცირებენ ესტროგენებს, მნიშვნელოვან მდედრობით სასქესო ჰორმონს.

კვერცხუჯრედი ფოლიკულიდან გამოიდევნება **ოვულაციის** პროცესში. დარჩენილი ფოლიკულური ქსოვილი შემდგომ იზრდება საკვერცხეში და ქმნის მკვრივ მასას, რომელსაც „**ყვითელ სხეულს**“ უწოდებენ. ყვითელი სხეული დამატებით გამოყოფს ესტროგენებს და პროგესტერონს, ჰორმონს, რომელიც ხელს უწყობს ორსულობის დროს საშვილოსნოს ამომფენი შრის შენარჩუნებას. თუ კვერცხუჯრედი არ განაყოფიერდა, ყვითელი სხეული იშლება და მომდევნო ციკლის დროს ხდება ახალი ფოლიკულის მომწიფება.

კვერცხსავალი და საშვილოსნო

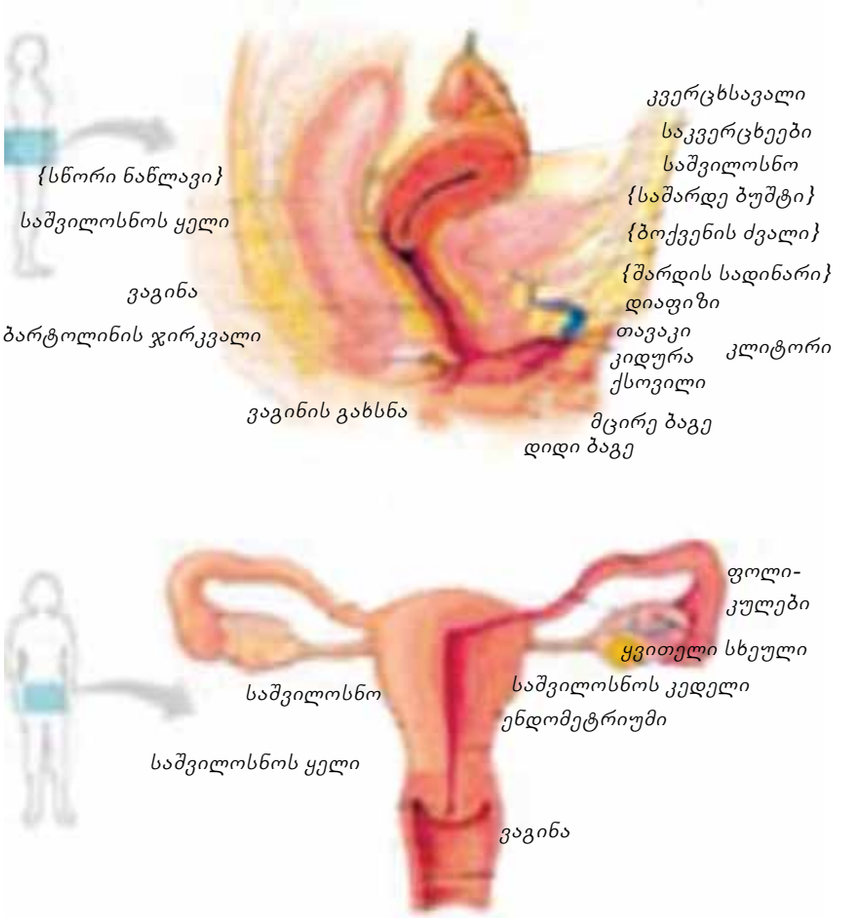
მდედრების რეპროდუქციული სისტემა მთლიანად ჩაკეტილი არ არის და კვერცხუჯრედი გამოიყოფა მუცლის ღრუში **კვერცხსავალის** ანუ ფალოპის ლულის ახლოს. კვერცხსავალს აქვს ძაბრისმაგვარი ხვრელი და სადინრის ამომფენი წამწამიანი ეპითელიუმი ხელს უწყობს კვერცხუჯრედის მიღებას სითხის მოზიდვით სხეულის ღრუდან **სადინარში**. საშვილოსნო არის სქელი, კუნთოვანი ორგანო, რომელსაც შეუძლია ორსულობის დროს გაიჭიმოს და 4კგ-მდე ნაყოფს თავშესაფარი მისცეს. საშვილოსნოს შიდა შრე **ენდომეტრიუმია**, რომელიც სისხლძარღვებითა უხვადაა მომარაგებული. **საშვილოსნოს ყელი**, ვაგინაში იხსნება.

ვაგინა და ვულვა

ვაგინა (საშო) არის თხელკედლიანი განყოფილება, სადაც გროვდება სპერმა კოპულაციის დროს. ამავე დროს იგი სამშობიარო არხის ფუნქციას ასრულებს, რომლითაც ბავშვის დაბადება ხდება. ის იხსნება გარეთ **ვულვაში** – მდედრის გენიტალიების (სასქესო ორგანოების) ზოგადი სახელი.

ადამიანებში ვაგინალურ ხვრელს დაბადებიდან ნაწილობრივ ფარავს ქსოვილის თხელი ნაჭერი – **საქალწულე აპკი** რომელიც ჩვეულებრივ ზიანდება სქესობრივი ურთიერთობით ან ძლიერი ფიზიკური მოქმედებით. ვაგინალური და იზოლირებული საშარდე ხვრელები მოთავსებულია ღრმულში – **კარიბჭეში**, რომელსაც საზღვრავს კანის ვიწრო ნაკეცის წყვილი, **მცირე ბაგე.**

სქელი, ცხიმოვანი ნაოჭის წყვილი – **დიდი ბაგე** ფარავს და იცავს მცირე ბაგეს და კარიბჭეს. კარიბჭის წინა კიდეში



▲ სურათი 46.9 **ქალის რეპროდუქციული ანატომია.** *ორიენტაციისთვის – ზოგიერთი ორგანო, რომელიც რეპროდუქციულ სისტემას არ მიეკუთვნება ფიგურულ ფრჩხილებშია ჩასმული.*

მოთავსებული კლიტორი**,** რომელიც შედგება მოკლე ღერძისაგან. ის მრგვალი თავაკის საყრდენს წარმოადგენს, რომელიც დაფარულია კანის პატარა ჩაჩით. სექსუალური აგზნების პერიოდში, **კლიტორი**, ვაგინა და მცირე ბაგე ივსება სისხლით და დიდდება. კლიტორი თითქმის მთლიანად ერექტულ ქსოვილს შეიცავს. მდიდარი ნერვული დაბოლოებებით, ის სექსუალური სტიმულაციის ერთ-ერთი ყველაზე უფრო მგრძნობიარე წერტილების მატარებელია. სქესობრივი აგზნების დროს, **ბართოლინის ჯირკვლები**, მოთავსებული ვაგინალური ხვრელის ახლოს, კარიბჭეში ლორწოს გამოყოფს, იწვევს მათ გატენიანებას (გაპოხვას) და აადვილებს სქესობრივ ურთიერთობას.

სარძევე ჯირკვლები

სარძევე ჯირკვლები ორივე სქესისთვისაა დამახასიათებლი, მაგრამ ჩვეულებრივ ფუნქციონირებს მხოლოდ მდედრებში. ისინი რეპროდუქციული სისტემის ნაწილს არ წარმოადგენს, მაგრამ მნიშვნელოვან როლს ასრულებს ძუძუმწოვრების რეპროდუქციაში. ჯირკვლების შიგნით ეპითელური ქსოვილის მცირე პარკები გამოყოფენ რძეს, რომელიც ჩაედინება მრავალ სადინარში და მათი საშუალებით ხვდება დვრილში. ცხიმოვანი (ადიპოზური) ქსოვილი ქმნის სარძევე ჯირკვლების მთავარ მასას მაშინ, როდესაც არაა ძუძუთი კვების პერიოდი. მამრებში ესტროგენის დაბალი დონე ხელს უშლის როგორც სეკრეტორული აპარატის, ასევე ცხიმოვანი მარაგის განვითარებას, ამიტომ, მამრის სარძევე ჯირკვალი რჩება პატარა და დვრილები არ არის დაკავშირებული სადინართან.

მამრობითი რეპროდუქციული ანატომია

ძუძუმწოვრების მრავალ სახეობაში, ადამიანის ჩათვლით, მამრების გარეგან რეპროდუქციულ ორგანოებს სათესლე პარკი და პენისი წარმოადგენს. შინაგან რეპროდუქციულ ორგანოებს მიეკუთვნება გონადები, რომლებიც გამეტებსა (სპერმის უჯრედებს) და ჰორმონებს გამოიმუშავებს და დამატებითი ჯირკვლები, რომელთა გამონაყოფი ხელსუწყობენ სპერმას მოძრაობაში. აქვეა სადინრები, რომლებსაც სპერმა და ჯირკვლების გამონაყოფი გამოაქვს **(სურათი 46.10)**.

სათესლეები

მამრობითი გონადები – **სათესლეები** წარმოადგენს ბევრ დახვეულ მილაკებს, რომლებიც გარშემოხვეულია შემაერთებელი ქსოვილის რამდენიმე შრით. ეს **სპერმის წარმომქმნელი მილაკებია**. **ლეიდიგის უჯრედები**, რომლებიც ამ მილაკებს შორისაა განლაგებული ტესტოსტერონსა და სხვა ანდროგენებს წარმოქმნის.

ძუძუმწოვრების უმრავლესობაში ნორმალური სპერმა სხეულის ტემპერატურაზე არ წარმოიქმნება. ადამიანისა და სხვა ძუძუმწოვრების სათესლეები მუცლის ღრუს გარეთ, **სათესლე პარკშია** მოთავსებული. ტემპერეტურა სათესლე პარკში მუცლის ღრუსთან შედარებით 2 გრადუსით დაბალია. სათესლეები მუცლის ღრუში, ზემოთ ვითარდება და სათესლე პარკში დაბადების წინ ჩამოდის. მრავალ მღრღნელში სათესლეები გამრავლების პერიოდამდე მუცლის ღრუში ბრუნდება, რათა არ მოხდეს სპერმის ადრეული მომწიფება. ზოგიერთ ძუძუმწოვარს, მათ შორის, ვეშაპებს, დელფინებსა და სპილოებს სხეულის ტემპერატურა საკმარისად დაბალი აქვთ და ეს სპერმის მომწიფებისთვის საკმარისია. მათი სათესლეები მუცლის ღრუში მუდმივადაა მოთავსებული.

სავალი გზები

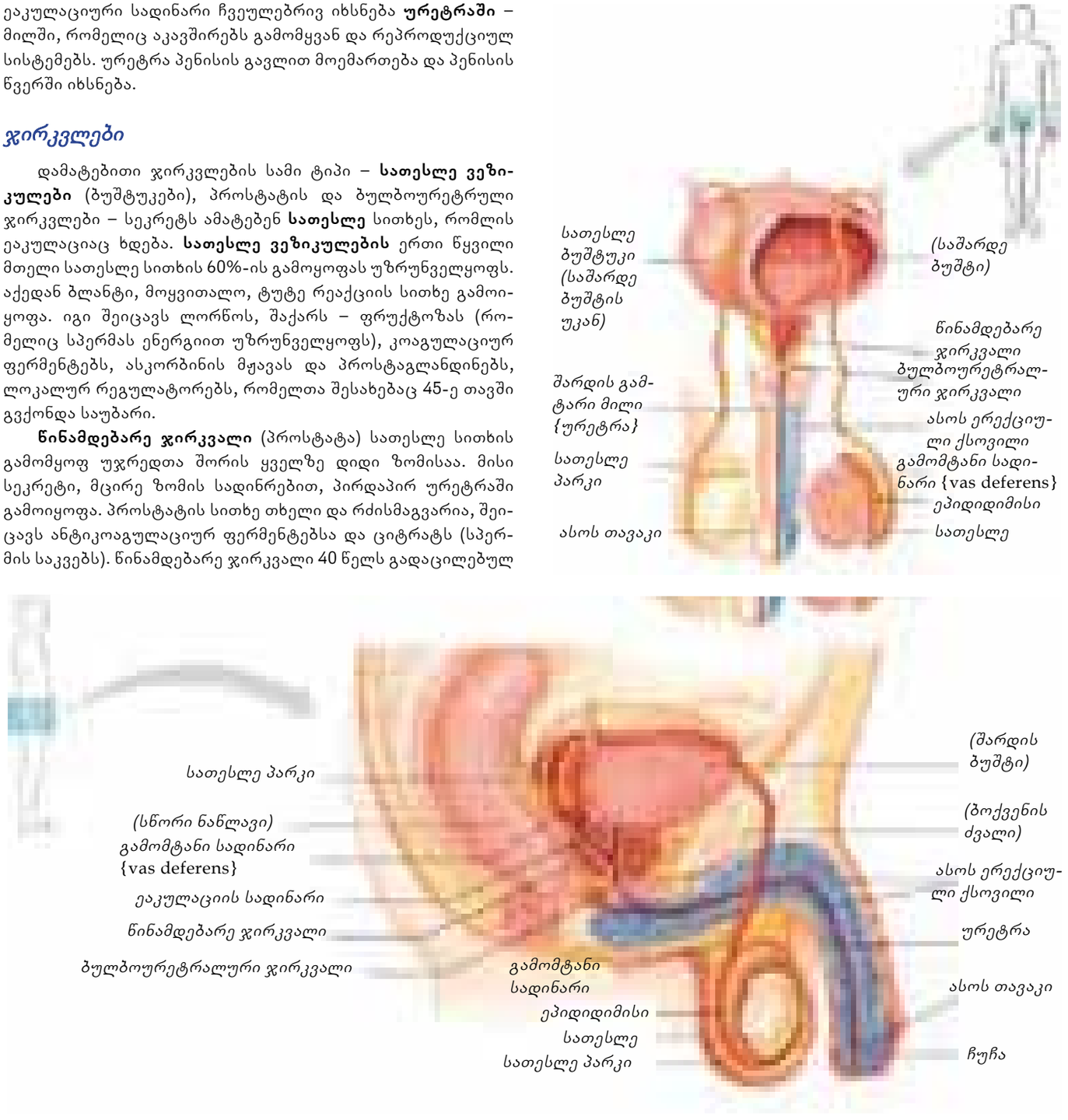
სათესლეების სპერმის წარმომქმნელი მილაკები **ეპიდიდიმის** დაკლაკნილ მილაკებში შედის. იმისთვის, რომ ადამიანის სპერმამ ეპიდიდიმის 6 მ სიგრძის მილაკი გაიაროს, დაახ-

ლოებით 20 დღეა საჭირო. ამ დროში, სპერმა ხდება მოძრავი და მას განაყოფიერების უნარი ენიჭება. **ეაკულაციის** დროს სპერმა ეპიდიდიმიდან კუნთოვანი **გამომტანი სადინრით** წინ გამოდის. ეს ორი სავალი გზა (ერთი, თითოეული ეპიდიდიმიდან) მიისწრაფვის შარდის ბუშტის წინ მდებარე სათესლე პარკისკენ, რომელთაგან თითოეული უკავშირდება სათესლე ბუშტუკს. იგი, თავის მხრივ, **ეაკულაციურ სადინარს** ქმნის. ეაკულაციური სადინარი ჩვეულებრივ იხსნება **ურეტრაში** – მილში, რომელიც აკავშირებს გამომყვან და რეპროდუქციულ სისტემებს. ურეტრა პენისის გავლით მოემართება და პენისის წვერში იხსნება.

ჯირკვლები

დამატებითი ჯირკვლების სამი ტიპი – **სათესლე ვეზიკულები** (ბუშტუკები), პროსტატის და ბულბოურეტრული ჯირკვლები – სეკრეტს ამატებენ **სათესლე** სითხეს, რომლის ეაკულაციაც ხდება. **სათესლე ვეზიკულების** ერთი წყვილი მთელი სათესლე სითხის 60%-ის გამოყოფას უზრუნველყოფს. აქედან ბლანტი, მოყვითალო, ტუტე რეაქციის სითხე გამოიყოფა. იგი შეიცავს ლორწოს, შაქარს – ფრუქტოზას (რომელიც სპერმას ენერგიით უზრუნველყოფს), კოაგულაციურ ფერმენტებს, ასკორბინის მჟავას და პროსტაგლანდინებს, ლოკალურ რეგულატორებს, რომელთა შესახებაც 45-ე თავში გვქონდა საუბარი.

წინამდებარე ჯირკვალი (პროსტატა) სათესლე სითხის გამომყოფ უჯრედთა შორის ყველზე დიდი ზომისაა. მისი სეკრეტი, მცირე ზომის სადინრებით, პირდაპირ ურეტრაში გამოიყოფა. პროსტატის სითხე თხელი და რძისმაგვარია, შეიცავს ანტიკოაგულაციურ ფერმენტებსა და ციტრატს (სპერმის საკვებს). წინამდებარე ჯირკვალი 40 წელს გადაცილებულ მამაკაცთა უმრავლესობას მრავალ სამედიცინო პრობლემას უქმნის. ამ ჯირკვლის კეთილთვისებიანი გადიდება გვხვდება 40-50 წელს გადაცილებულთა შორის თითქმის ყველა მამაკაცში. პროსტატის კიბო მამაკაცებში ერთ-ერ- თი ყველაზე გავრცელებული დაავადებაა. მისი მკურნალობა ოპერაციულად ხდება ან ავადმყოფებს ენიშნებათ ისეთი პრეპარატები,



▲ *სურათი46.10* ***მამაკაცის რეპროდუქციული ანატომია.*** *არარეპროდუქციული სტრუქტურები მრგავალ ფრჩხილებშია მოცემული.*

სურათი 46.11 კვლევა: ადამიანის ოვოგენეზი

*ოვოგენეზი იწყება მდედრ ემბრიონში პრიმორდიალური შრის უჯრედების დიფერენციაციით – **ოვოგონიუმში**, კვერცხ-სპეციფიკურ ღეროვან უჯრედებად. ოოგონიუმი მრავალჯერად მიტოზს განიცდის და მეიოზის I პროფაზაში ჩერდება. უჯრედებს ამ სტადიაზე **პირველადი ოვოციტები** ეწოდება. ისინი რჩებიან მოსვენების მდგომარეობაში მცირე ზომის ფოლიკულების შიგნით (სიღრუეში, რომელიც დაფარულია დამცავი უჯრედებით) პუბერტულ პერიოდამდე, ვიდრე ჰორმონები გააქტივებდნენ მათ. პუბერტულობიდან დაწყებული, ფოლიკულომასტიმულირებელი ჰორმონი (FSH) პერიოდულად ასტიმულირებს ფოლიკულის ზრდას, იწვევს მისი პირველადი ოოციტის სრულ I მეიოზს და იწყებს II მეიოზს. მეიოზი შემდეგ ისევ ჩერდება. შეჩერებულ II მეტაფაზაში **მეორადი ოვოციტი** ოვულაციისას გამოიყოფა, როდესაც მისი ფოლიკულა იხსნება. ჩვეულებრივ, ერთ თვეში მხოლოდ ერთი ოვოციტი მწიფდება და გამოიყოფა. მეიოზი არ გრძელდება, სანამ სპერმა არ შეაღწევს ოოციტში. მხოლოდ მაშინ სრულდება ბოლომდე ოოგენეზი და კვერცხუჯრედი წარმოიქმნება (სხვა ცხოველურ სახეობებში სპერმა შედის ოოციტში იგივე სტადიაზე, უფრო ადრე, ან გვიან).*

მეიოზური დაყოფები ოოგენეზის დროს მოიცავს არაერთგვაროვან ციტოკინეზს, უფრო მცირე ზომის უჯრედები პოლარულ უჯრედებად გადაიქცევა (პირველი პოლარული სხეული შეიძლება განიცდიდეს ან არ განიცდიდეს შემდგომ დაყოფას). მეიოზის დამთავრების შემდეგ სპერმისა და ახლადმომწიფებული კვერცხუჯრედის ჰაპლოიდური ბირთვები ერთმანეთს ერწყმიან. ამ მოვლენას განაყოფიერება ეწოდება.

გახეთქილი ფოლიკულა ოვულაციის შემდეგ მალუთეინიზირებელ სხეულად ვითარდება. თუ გამოყოფილი ოოციტი არ ნაყოფიერდება, ჩვეულებრივ მალუთეინიზირებელი სხეული დეგენერაციას განიცდის.

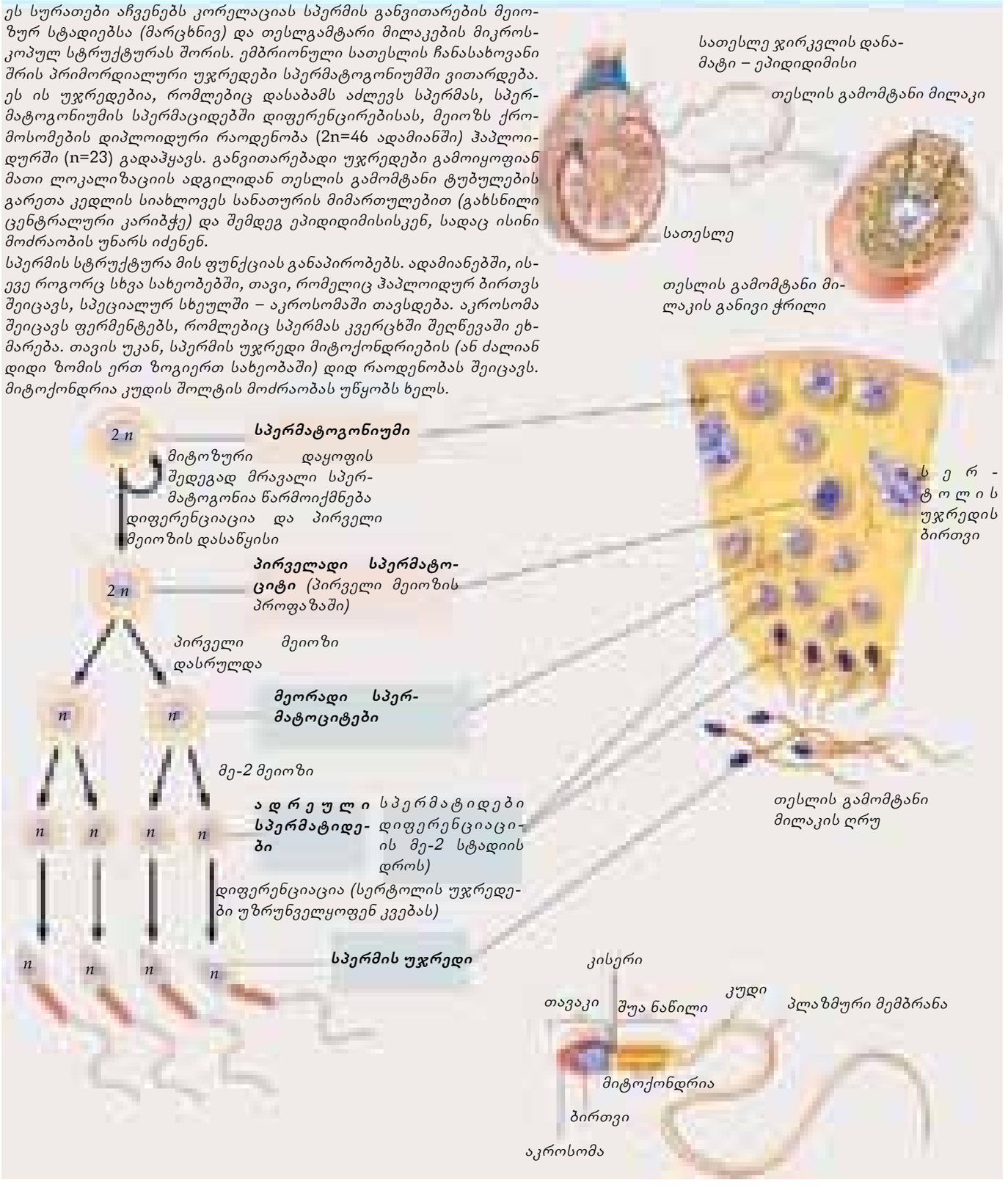
მრავალი წლის განმავლობაში მეცნიერებს სჯეროდათ, რომ ქალები, ძუძუმწოვართა უმრავლესობის მსგავსად, იბადებიან ყველა პირველადი ოოციტით, რომელიც კი მათ ოდესმე უნდა ჰქონოდათ – მათგან არც ერთი ახალი დაბადების შემდეგ არ ვითარდებოდა. 2004 წლის მარტში მკვლევარებმა აჩვენეს, რომ მრავლობითი ოოგონია ზრდასრული თაგვების საკვერცხეში მიმდინარეობს და ოოციტების განვითარებაც ხდება. ახლა მკვლევარები ეძებენ მსგავს უჯრედებს ადამიანში. ეს შესაძლებელია, რადგან ასაკთან დაკავშირებული ფერტილურობის შემცირება მხოლოდ ოოგონიის გრადუალური განლევა კი არა, არამედ ხანდაზმული ოოციტების დეგენერაციას უკავშირდება.



სურათი 46.11 ველოვა: ადამიანის სპერმატოგენეზი

ეს სურათები აჩვენებს კორელაციას სპერმის განვითარების მეიოზურ სტადიებსა (მარცხნივ) და თესლგამტარი მილაკების მიკროსკოპულ სტრუქტურას შორის. ემბრიონული სათესლის ჩანასახოვანი შრის პრიმორდიალური უჯრედები სპერმატოგონიუმში ვითარდება. ეს ის უჯრედებია, რომლებიც დასაბამს აძლევს სპერმას, სპერმატოგონიუმის სპერმაციდებში დიფერენცირებისას, მეიოზს ქრომოსომების დიპლოიდური რაოდენობა (2n=46 ადამიანში) ჰაპლოიდურში (n=23) გადაჰყავს. განვითარებადი უჯრედები გამოიყოფიან მათი ლოკალიზაციის ადგილიდან თესლის გამომტანი ტუბულების გარეთა კედლის სიახლოვეს სანათურის მიმართულებით (გახსნილი ცენტრალური კარიბჭე) და შემდეგ ეპიდიდიმისისკენ, სადაც ისინი მოძრაობის უნარს იძენენ.

სპერმის სტრუქტურა მის ფუნქციას განაპირობებს. ადამიანებში, ისევე როგორც სხვა სახეობებში, თავი, რომელიც ჰაპლოიდურ ბირთვს შეიცავს, სპეციალურ სხეულში – აკროსომაში თავსდება. აკროსომა შეიცავს ფერმენტებს, რომლებიც სპერმას კვერცხში შეღწევაში ეხმარება. თავის უკან, სპერმის უჯრედი მიტოქონდრიების (ან ძალიან დიდი ზომის ერთ ზოგიერთ სახეობაში) დიდ რაოდენობას შეიცავს. მიტოქონდრია კუდის შოლტის მოძრაობას უწყობს ხელს.



რომელთა მოქმედებითაც ხდება გონადოტროპინების გამოყოფის დათრგუნვა, რის გამოც, პროსტატის ზომის შემცირება და მისი აქტივობის დაქვეითება აღინიშნება.

ბულბოურეტრული ჯირკვლები პროსტატის ქვემოთ მდებარე პატარა ზომის ერთი წყვილი ჯირკვლებია. ეაკულაციის წინ ისინი გამჭირვალე ლორწოს გამოყოფენ, რომელიც ანეიტრალებს შარდის მჟავას, რომელიც ურეტრაში შეიძლება იყოს. ბულბოურეტრული სითხე სპერმის გარკვეულ რაოდენობასაც შეიცავს, ამიტომ ამ ეტაპზე შეწყვეტილი სქესობრივი აქტის მეთოდი შობადობის საკონტროლოდაც გამოიყენება.

სათესლე სითხე მდედრობით რეპროდუქციულ ტრაქტში

მამაკაცი ჩვეულებრივ 2-5 მლ სათესლე სითხეს გამოყოფს და მისი ყოველი მილილიტრი 50-130 მლნ სპერმატოზოიდს შეიცავს. მდედრობით რეპროდუქციულ ტრაქტში მოხვედრისთანავე, სპერმის პროსტაგლანდინები იწვევენ ლორწოს გათხელებას საშოს შესასვლელთან. აგრეთვე იწვევენ საშვილოსნოს კუნთების შეკუმშვის სტიმულაციას, რაც ხელს უწყობს სპერმას იმოძრაოს ზემოთ, საშვილოსნოსკენ. სპერმის ტუტეები ვაგინის მჟავე არეს ანეიტრალებს და მისი მოძრაობის უნარს ზრდის. ეაკულაციის დასაწყისშივე სათესლე სითხე კოაგულაციას განიცდის, რითაც, საშვილოსნოს შეკუმშვის გამო, სპერმის გადაადგილება ადვილდება. შემდეგ სათესლე სითხეს ანტიკოაგულანტები ათხიერებენ და სპერმა იწყებს ცურვას მდედრობით ტრაქტში.

პენისი

ადმიანის **პენისი (ასო)** სამი, ერექციის უნარის მქონე, ღრუბლისმაგვარი ქსოვილოვანი ცილინდრისგან შედგება. ისინი ვენებისა და კაპილარების დერივატია. სექსუალური აგზნების დროს, ერექციის უნარის მქონე ქსოვილი არტერიებით შემოსული სისხლით ივსება. როგორც კი მთელი ქსოვილი სისხლით აივსება, მომატებული წნევა პენისის სადრენაჟო ვენებს კეტავს, რის გამოც იგი სისხლით უხვად მარაგდება. ერექციის საბოლოო ეტაპი ვაგინაში პენისის შესვლაა. დროებითი იმპოტენცია, ერექციის უნარის შექცევადად დაკარგვა შეიძლება გამოწვეული იქნას ალკოჰოლის, ნარკოტიკების მოხმარებით ან ემოციური პრობლემებით.

სხვადასხვა პრეპარატი და პენისის იმპლანტანტი წარმატებით გამოიყენება შეუქცევადი იმპოტენციის დროს, რის მიზეზიც ნერვული ან სისხლძარღვოვანი სისტემის პრობლემები შეიძლება იყოს. დასალევი პრეპარატი ვიაგრა ხელს უწყობს ლოკალური რეგულატორის აზოტის ოქსოდის (NO) მოქმედებას, აძლიერებს პენისის სისხლძარღვების გლუვი კუნთების მოდუნებას, რის გამოც ერექციის უნარის მქონე ქსოვილი სისხლით უხვად მარაგდება და ერექციაც ადვილდება.

პენისი თხელი კანითაა დაფარული. თავაკი სტიმულების მიმართ მგრძნობიარე კანის ძალიან თხელი შრითაა დაფარული. წინდაცვეთის შემთხევაში, ამ ნაწილს კვეთენ. წინდაცვეთა ზოგიერთი რელიგიის ტრადიციაა, თუმცა არანაირი სამედიცინო ან ჰიგიენური დანიშნულება არ აქვს.

ადამიანის სქესობრივი პასუხი

როგორც უკვე აღინიშნა მრავალი ცხოველი შეწყვილების ქცევას ავლენს. ადამიანებში სექსუალური ინტერესის ჩამოყალიბება კომპლექსურად ხდება. მას მრავალი ფსიქოფიზიოლოგიური ფაქტორი განპირობებს.

ორივე სქესისთვის ფიზიოლოგიური რეაქციების ორი ტიპის გამოყოფაა შესაძლებელი: **ქსოვილების სისხლით ავსება**, რაც არტერიების მეშვეობით ხორციელდება, და კუნთების დაძაბულობა. განივზოლიანი, ასევე გლუვი კუნთები იძაბება და/ან რიტმულად იკუმშება იმ კუნთების ჩათვლით, რომლებიც ორგაზმში მონაწილეობენ.

ადამიანის სექსუალური რეაქციის ციკლი ოთხ ფაზად იყოფა: აგზნება, პლატო, ორგაზმი და რეზოლუცია. პირველი ფაზის ფუნქციაა პენისის და ვაგინის მომზადება **კოიტუსისთვის** (სექსუალური შერწყმა). ამ ფაზის დროს აღინიშნება პენისისა და კლიტორის ერექცია, სათესლეების, ბაგეების და სარძევე ჯირკვლების გადიდება, ვაგინის ლუბრიკაცია (გაპოხვა). მიოტონია შეიძლება კიდურების კუნთების შეკუმშვაშიც გამოვლინდეს. პლატოს ფაზაში, ეს რეაქციები გრძელდება. ამ დროს ვაგინის ერთი მესამედი სისხლის მოწოლას განიცდის, ხოლო დანარჩენი ორი მესამედი მსუბუქადაა გაჭიმული. ეს ცვლილებები საშვილოსნოს შეკუმშვასთან ერთად ამ ორგანოს დეპრესიას განაპირობებს, რაც აიძულებს სპერმას ვაგინის უკანა კედელზე მოექცეს. იზრდება სუთქვისა და გულისცემის სიხშირე, ხანდახან150/წთ, რაც იმდენად სექსუალური აგზნებით კი არა, არამედ ავტონომიური ნერვული სისტემის აქტივაციითაა განპირობებული (სურათი 48.21 და 48. 22).

ორგაზმი ორივე სქესში რეპროდუქციული ორგანოების რიტმული, უნებლიე შეკუმშვებით ხასითდება. მამრს ორგაზმის ორი სტადია აქვს. ემისიის დროს რეპროდუქციული ტრაქტისა და ჯირკვლების შეკუმშვა აჩქარებს სპერმის მოძრაობას ურეტრაში. გამოძევება ან ეაკულაცია მიმდინარეობს მაშინ, როდესაც საშვილოსნო იკუმშება და სათესლე სითხე გადმოდის. მდედრის ორგაზმის დროს საშვილოსნო და გარეთა ვაგინა იკუმშება, მაგრამ ვაგინის შიგნითა ორი მესამედი არა. ორგაზმი სექსუალური რეაქციის ყველაზე მოკლე სტადიაა. იგი, ჩვეულებრივ, მხოლოდ რამდენიმე წამის განმავლობაში მიმდინარეობს. ორივე სქესისათვის შეკუმშვა 0.8 წამის ინტერვალით მიმდინარეობს და ამ პროცესში შესა- ძლოა ანალური სფინქტერი და მუცლის კუნთებიც მონაწილეობდნენ.

რეზოლუციის ფაზა ამთავრებს ციკლს და აბრუნებს რეაქციას საწყისს სტადიამდე. სისხლით ავსებული ორგანოები იბრუნებენ თავის ფერსა და ზომას და კუნთები დუნდება. ცვლილებათა უმეტესობა რეზოლუციის ფაზის 5 წუთში მთავრდება. თუმცა, პენისისა და კლიტორის ერექცია შეიძლება კიდევ გაგრძელდეს. ორგანოების საწყისს მდგომარეობამდე დაბრუნებას ერექციის საბოლოო შეწყვეტიდან ერთი საათი მაინც ესაჭიროება.

კონცეფცია ცხრილი 46.3

1. დაალაგეთ მამრობითი სასქესო სადინრები სპერმის მოძრაობის შესაბამისი თანმიმდევრობით: ეპიდიდიმისი, თესლგამომტანი მილაკი, ურეტრა, გამომტანი სადინარი.
2. როგორ განაპირობებს მამრობითი დანამატი ჯირკვლები სპერმის მოძრაობასა და განაყოფიერებას?
3. ადამიანის სექსუალური რეაქციის დროს, რომელი ორგანოები ექცევა სისხლძარღვთა დაძაბულობის გავლენის ქვეშ?

კონცეფცია 46.4

ადამიანებსა და სხვა ძუძუმწოვრებში ჰორმონების კომპლექსური ურთიერთმოქმედება არეგულირებს გამეტოგენეზს

როგორ წარმოიქმნება გამეტები ძუძუმწოვართა ორგანიზმში? **გამეტოგენეზის** პროცესს საფუძვლად მეიოზი უდევს, მაგრამ მდედრებსა და მამრებში ამ პროცესის დეტალები განსხვავებულია. **ოვოგენეზი** – ზრდასრული კვერცხის (კვერცხუჯრედის) განვითარება აღწერილია შემდეგ გვერდზე **სურათი 46.11**-ზე. სპერმატოგენეზი – ზრდასრულ მამრებში მომწიფებული **სპერმატოზოიდების** წარმოქმნა, დროში გახანგრძლივებული და „უხვმოსავლიანი“ პროცესია. ყოველი ეაკულაციის დროს მამაკაცი, ჯამში, სპერმის 100-650 მლნ უჯრედს გამოყოფს, რომლებიც (მცირე გამონაკლისის გარდა) არ კარგავენ განაყოფიერების უნარს. სპერმატოგენეზი სათესლის თესლის გამტარ მილაკებში მიმდინარეობს. **სურათ 46.12**-ში ამ პროცესის დეტალებია აღწერილი.

ოვოგენეზი სპერმატოგენეზისგან სამი ძირითადი ნიშნით განსვავდება. პირველი: მიტოზური გაყოფისას ოვოგენეზის დროს ციტოკინეზი არ არის ერთგვაროვანი, ვინაიდან ციტოპლაზმა მთლიანად განთავსდება ერთ-ერთ შვილეულ უჯრედში – მეორად ოვოციტში. ეს დიდი ზომის უჯრედი შეიძლება კვერცხად გადაიქცეს. მეიოზის დროს წარმოიქმნილ პატარა უჯრედებს პოლარული სხეულები ეწოდება. ისინი შემდგომში დეგენერაციას განიცდიან. ამის საწინააღმდეგოდ, სპერმატოგენეზული მეიოზის დროს წარმოქმნილი ოთხივე უჯრედი ზრდასრულ სპერმად ვითარდება (იხ. შედარებისათვის **სურათი 46.11** და **46.12**). მეორე: ქალის რეპროდუქციული ტრაქტისგან განსხვავებით, მამაკაცის სიცოცხლის განმავლობაში განვითარებადი სპერმული უჯრედები აგრძელებენ მიტოზურ დაყოფას **(იხ. ტექსტი სურათი 46.11)**.

მესამე: ოვოგენეზს ხანგრძლივი „სვენების“ პერიოდები აქვს, განსხვავებით სპერმატოგენეზისგან, რომლის დროსაც წინამორბედი უჯრედებისგან მომწიფებული სპერმა უწყვეტად წარმოიქმნება

რეპროდუქციული ციკლი მდედრებში

მდედრებში ჰორმონების გამოყოფასა და რეპროდუქციულ პროცესებს ციკლური ხასითი აქვს. მაშინ, როდესაც მამრები მრავალ სპერმას განუწყვეტლივ გამოიმუშავებენ, მდედრებში მხოლოდ ერთი ან რამდენიმე კვერცხუჯრედი შეიძლება მომწიფდეს და ისიც ციკლის განსაზღვრულ პერიოდში. მდედრის ციკლზე ჰორმონების კონტროლი კომპლექსურად ხორციელდება, რასაც მოგვიანებით ვნახავთ.

განსხვავება მენსტრუალურ და ესტრალურ ციკლებს შორის

მდედრ ძუძუმწოვრებში ერთმანეთისგან განსხვავებული ორი ციკლი გვხვდება. ადამიანებსა და ზოგიერთ სხვა პრიმატს **მენსტრუალური ციკლი** ახასიათებთ, მაშინ როდესაც სხვა ძუძუმწოვრებს **ესტრალური** ციკლი აქვთ. ორივე შემთხვევაში ოვულაცია ხდება ენდომეტრიუმის (საშვილოსნოს ამომფენი) გასქელების შემდეგ. ამ დროს ვითარება ძლიერი სისხლ მომარაგება საშვილოსნოსი რაც ამზადებს მას შესაძლებელ ემბრიონს იმპლანტაციისათვის. ერთი განსხვავება ორ ციკლს შორის არის მოვლენათა განვითარება თუ დაორსულება არ მოხდება. **მენსტრუალური** ციკლის დროს ადგილი აქვს საშვილოსნოს კედლის სისხლდენით ჩამოშლას ვაგინის გზით და რასაც მენსტრუაცია ეწოდება. ესრტალური ციკლის დროს ენდომეტრიუმი საშვილოსნოს მიერ ადსორბირდება და ძლიერი სისხლდენა არ აღინიშნება.

მეორე მნიშვნელოვანი განსხვავება არის უფრო ძლიერი ქცევითი ცვლილებები ესტრალური ვიდრე მენსტრუალური ციკლის დროს. აგრეთვე, განსხვავებით მენსტრუალური ციკლისა, კლიმატს და სეზონს აქვს დიდი ზეგავლენა ესტრალურ ციკლზე. ქალებს სექსუალური აქტივობა შენარჩუნებული აქვთ მთელი მენსტრუალური ციკლის განმავლობაში, მაგრამ ძუძუმწოვართა უმრავლესობას კოპულაციის უნარი მხოლოდ ოვულაციის დროს აქვთ. სექსუალური აქტივობის ამ პერიოდს ესტრუსი ეწოდება. ეს არის პერიოდი, როცა ვაგინას შეწყვილება შეუძლია. ესტრუსს ზოგჯერ ცხელებას უწოდებენ, ვინაიდან ამ დროს მდედრების სხეულის ტემპერატურა მომატებულია. ძუძუმწოვართა შორის რეპროდუქციული ციკლის სიხშირე და ხანგრძლივობა ძლიერ განსხვავებულია. ქალების მენსტრუალური ციკლის ხანგრძლივობა დაახლოებით 28 დღეა (თუმცა ციკლის ხანგრძლივობა შეიძლება ვარირებდეს 20-40 დღიან პერიოდში). ამისგან განსხვავებით, ვირთაგვების ესრტალური ციკლის ხანგრძლივობა 5 დღეა. დათვებსა და ძაღლებს წელიწადში მხოლოდ ერთი ციკლი აქვთ, სპილოებს – რამდენიმე.

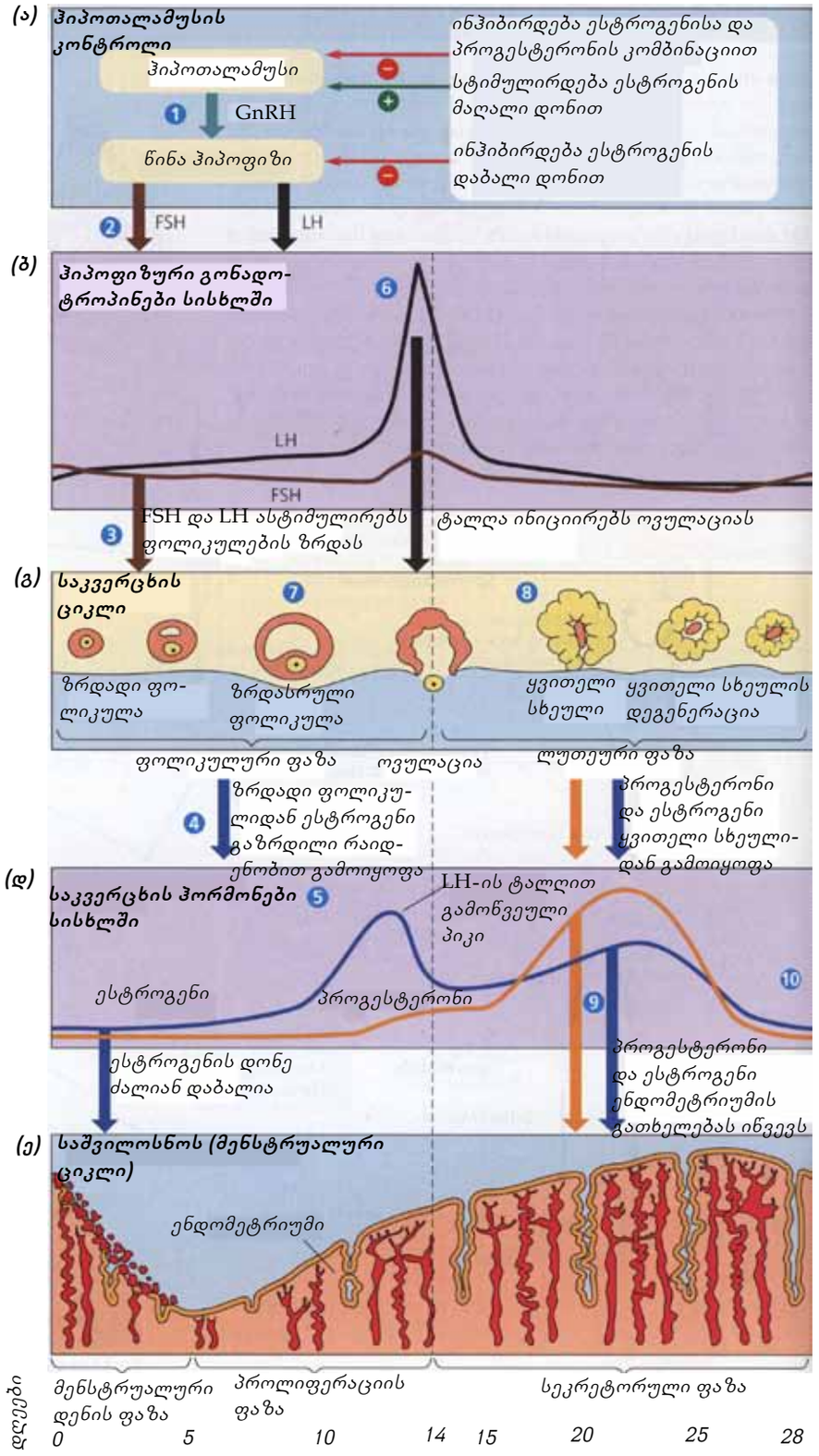
ქალების რეპროდუქციული ციკლი: დეტალური აღწერა

განვიხილოთ ქალების რეპროდუქციული ციკლი უფრო დეტალურად როგორც მაგალითი იმისა თუ როგორ ახდენენ ჰორმონები კომპლექსური ფუნქციის კოორდინაციას. ტერმინი მენსტრუალური ციკლი გულისხმობს საშვილოსნოს სპეციფიკურ ცვლილებებს და ამიტომ ამ ციკლს **საშვილოსნოს ციკლს** უწოდებენ. მეორეს მხრივ, იგი გამოიწვევა ციკლური ცვლილებებით რომელიც საკვერცხეებში მიმდინარეობს, ამიტომ აღნიშნულ ციკლს **საკვერცხის ციკლს** უწოდებენ . ამგვარად, მდედრობითი რეპროდუქციული ციკლი ერთი ინტეგრაციული ციკლია, რომელიც ორ ორგანოს – საშვილოსნოს და საკვერცხეს მოიცავს.

უმაღლეს დონეზე მაკონტროლებელი ჰორმონები იგივე ჰორმონებია, რომელნიც აკონტროლებენ მამრობით რეპროდუქციულ სისტემას. ეს ჰორმონებია: გონადოტროპინის გამომყოფი ჰორმონი (GnRH) – გამოიყოფა ჰიპოთალამუსიდან, ფოლიკულო-მასტიმულირებელი ჰორმონი (FSH) და მალუთეინიზირებელი ჰორმონი (LH) – გამოიყოფა წინა ჰიპოფიზიდან. FS-ისა და LH-ის კონცენტრაციები სისხლში აკონტროლებენ ორი ტიპის სტეროიდულ ჰორმონების, ესტროგენის და პროგესტერონის, წარმოქმნას საკვერცხეებში. საკვერცხეებში ჰორმონების წარმოქმნის ციკლი აკონტროლებს საშვილოსნოს ციკლს, რომელიც ენდომეტრიუმის ზრდასა და შემცირებაში გამოიხატება. ამის შედეგი კი ის არის, რომ საკვერცხის ფოლიკულის გაზრდა და ოვულაცია საშვილოსნოს კედელზე ემბრიონის იმპლანტაციისთვის მომზადების სინქრონულად მიმდინარეობს. შემდეგი განხილვა და სურათი 46.13 დაგეხმარებათ იმის გარკვევაში, როგორ არეგულირებს ეს ხუთი სახეობის ჰორმონი ამ სისტემას. თქვენ დაინახავთ, თუ როგორ ამ ჰორმონების მონაწილეობით იქმნება სქემა, რომელიც ორივე – დადებით და უარყოფით უკუკავშირს შეიცავს.

საკვერცხის ციკლი: (1) ციკლი იწყება ჰიპოთალამუსიდან GnRH-ის გამოყოფით, რომელიც (2) ასტიმულირებს ჰიპოფიზიდან FSH-ისა და LH-ის მცირე ულუფების გამოყოფას.

(3) FSH-ი LH-ის დახმარებით ასტიმულირებს ფოლიკულის ზრდას (4), ფოლიკულის ზრდისას უჯრედები იწყებენ ესტრო-



▲ *სურათი46.13* ***ქალის რეპროდუქციული ციკლი.*** *სურათი უჩვენებს როგორ რეგულირდება საკვერცხის ციკლი (გ) და საშვილოსნოს (მენსტრუალური) ციკლი (ე) სისხლში ჰორმონების დონის ცვლილები, რაც ნაჩვენებია სურათის ნაწილებში (ა), (ბ) და (დ). დროის შკალა მოცემულია სურათის ბოლოს და შეესაბამება სურათის (ბ) – (ე) ნაწილებს.*

გენის წარმოქმნას. მიაქციეთ ყურადღება იმას, რომ სურათი 46.13-ზე ნაჩვენებია, რომ ესტროგენის გამოყოფილი რაოდენობის ნელი მომატება ძირითადად **ფოლიკულურ ფაზაში** მიმდინარეობს. ეს საკვერცხის ციკლის ის ფაზაა, რომლის დროსაც ფოლიკულები იზრდება და ოვოციტები მწიფდება (რამდენიმე ფოლიკული იწყებს ზრდას და მხოლოდ ერთი მათგანი მომწიფდება, დანარჩენი იშლება). ესტროგენის დაბალი დონე აკავებს ჰიპოფიზური ჰორმონების გამოყოფას, ინარჩუნებს FSH-ისა და LH-ის შესაბამის დაბალ დონეებს.

თუმცა, FSH-ისა და LH-ის დონეები სწრაფად იზრდება, როდესაც (5) ესტროგენის გამოყოფა მოზარდი ფოლიკულიდან იზრდება. მაშინ, როცა ესტროგენის დაბალი დონე ჰიპოფიზური გონადოტროპინების გამოყოფას აკავებს, მაღალ კონცენტრაციას საწინააღმდეგო ეფექტი აქვს. ესტროგენი გონადოტროპინების სეკრეციას ჰიპოთალამუსზე ზემოქმედებით ასტიმულირებს; იგი ზრდის GnRH-ის გამოყოფას.

(6) თქვენ შეგიძლიათ სურათი 46.13 (ბ) ნახოთ FSH-ისა და LH-ის დონეების მკვეთრი მომატების პასუხი, რომელიც მალევე ვლინდება, როგორც კი მატულობს ესტროგენის კონცენტარცია, რაც სურათ 46.13დ-ზეა ნაჩვენები. ეფექტი უფრო ძლიერია LH-ის მიმართ, ვინაიდან ესტროგენის მაღალი კონცენტრაცია ზრდის LH-ის გამომყოფი უჯრედების მგრძნობელობას ჰიპოფიზარული GnRH–ის მიმართ. ამჟამად ცნობილია, რომ ფოლიკულებს LH-ზე შეუძლიათ უფრო მძლავრად უპასუხონ, ვინაიდან მათი უჯრედების უმეტესობას ამ ჰორმონის მიმართ მგრძნობიარე რეცეპტორები აქვთ. LH-ის კონცენტრაციის გაზრდა, რაც გაზრდილი ფოლიკულების მიერ ესტროგენის მომატებული სეკრეციით გამოიწვევა, არის დადებითი ბიოლოგიური უკუკავშირის მაგალითი. თავის მხრივ, ფოლიკულის მომწიფებას უზრუნველჰყოფს. (7) მომწიფებული ფოლიკული ვითარდება სითხით სავსე ღრუში, იგი ძალიან დიდი ხდება, იღებს ამობურცულ ფორმას საკვერცხის ზედაპირის ახლოს. ფოლიკულური ფაზა სრულდება **ოვულაციით**, LH-ის მომატებიდან დაახლოებით 1 დღის შემდეგ: ფოლიკული და საკვერცხის მიმდებარე კედელი ირღვევა და ადგილი აქვს მეორადი ოოციტის გამოყოფას.

(8) ოვულაციის თანმდევი, საკვერცხის ციკლის **ლუთეინური ფაზის** დროს, ასტიმულირებს საკვერცხის ფოლიკულური ქსოვილის ტრანსფორმაციას ყვითელი სხეულის ჯირკვლოვან სტრუქტურად (იხ. სურათი 46.13 გ) LH-ის მასტიმულირებელი მოქმედების გაგრძელების გამო, ყვითელი სხეული გამოყოფს პროგესტერონს და ესტროგენს (იხ. სურათი 46.13 დ).

როგორც კი პროგესტერონისა და ესტროგენის კონცენტარციის დონე მაღლდება, ამ ჰორმონების კომბინაცია წარმოქმნის უარყოფით კავშირს ჰიპოთალამუსისა და ჰიპოფიზის მიმართ, LH-ისა და FSH-ის გამოყოფა კავდება. ლუთეინური ფაზის ბოლოსკენ, ყვითელი სხეული იშლება და იწვევს ესტროგენისა და პროგესტერონის სწრაფ შემცირებას. საკვერცხის ჰორმონების კონცენტრაციის დონის დავარდნა ათავისუფლებს ჰიპოთალამუსსა და ჰიპოფიზს ამ ჰორმონების შემაკავებელი მოქმედებისგან. ამის შემდეგ ჰიპოფიზს შეუძლია FSH-ის საკმარისი რაოდენობის სეკრეცია, რათა საკვერცხეში დაიწყოს ახალი ფოლიკულის ზრდის სტიმუალცია, რომელიც საკვერცხის შემდეგი ციკლის ინიციაციას უზრუნველყოფს.

საშვილოსნოს (მენსტრუალური) ციკლი. საკვერცხის მიერ გამოყოფილ ჰორმონებს – ესტროგენს და პროგესტერონს – ძირითადი ეფექტი საშვილოსნოზე აქვთ. ზრდად ფოლიკულას მიერ გამოყოფილი ესტროგენის ზრდადი რაოდენობა ენდომეტრიუმის გასქელების სტიმულს იძლევა. ამ გზით საკვერცხის ციკლის ფოლიკულური ფაზა კოორდინაციაშია საშვილოსნოს ციკლის **პროლიფერაციის ფაზასთან** (იხ. სურათი 46.13 ე). ოვულაციის წინ საშვილოსნო ემზადება ემბრიონის შესაძლო მიღებისთვის. ოვულაციის შემდეგ (9) ესტროგენი და პროგესტერონი, რომელიც ყვითელი სხეულიდან გამოიყოფა, ასტიმულირებს ენდომეტრიუმის შემდგომ განვითარებას და შენარჩუნებას, არტერიებისა და ენდომეტრიუმის ჯირკვლების გადიდებით. ეს ჯირკვლები საკვებ ნივთიერებებს გამოყოფენ, რომელიც შეიძლება გამოიყენოს ადრეულმა ემბრიონმა, სანამ ის ბოლომე ჩაიზრდებოდეს საშვილოსნის შრეში. ამგვარად, საკვერცხის ციკლის ლუთეინური ფაზა კოორდინაციაშია საშვილოსნოს ციკლის **სეკრეტორულ ფაზასთან**.

(10) საკვერცხის ჰორმონების კონცენტრაციის სწრაფი დაქვეითება, როცა ყვითელი სხეულის დეზინტეგრაცია ხდება, იწვევს საშვილოსნოს არტერიების სპაზმს, საშვილოსნოს შრის სისხლით მომარაგებას წყვეტს. ენდომეტრიუმის ზედა ორი მესამედის დაშლა მენსტრუაციაში ვლინდება. ეს არის **საშვილოსნოს ციკლის მენსტრუალური დენის ფაზა** და ახალი ციკლის დასაწყისი. შესაბამისად, მენსტრუაციის პირველი დღე საშვილოსნოს (და საკვერცხის) ციკლის პირველ დღესაც აღნიშნავს. მენსტრუალური სისხლის დენა რამდენიმე დღეს გრძელდება. ჩვეულებრივ, მენსტრუაციის განმავლობაში საკვერცხეში ახალი ფოლიკულების ზრდა იწყება.

ციკლს ციკლი მოჰყვება, საკვერცხეში კვერცხუჯრედის მომწიფება და შემდეგ მისი გამოყოფა ინტეგრირებულია საშვილოსნოს ცვლილებებთან, იმ ორგანოსთან, რომელმაც ემბრიონი უნდა მიიღოს, თუ კვერცხის განაყოფიერება მოხდება. თუ საშვილოსნოს ციკლის სეკრეტორული ფაზის ბოლოს ენდომეტრიუმში ემბრიონის იმპლანტაცია არ მოხდება, იწყება მენსტრუალური დენის ახალი ფაზა, რომელიც ამავე დროს შემდგომი ციკლის პირველი დღეა. მოგვიანებით, ამავე თავში თქვენ გაეცნობით იმ ძირითად მექანიზმებს, რომლებიც ორსულობის დროს ენდომეტრიუმის დეზინტეგრაციას უშლის ხელს. მდედრობით რეპროდუქციულ ციკლში ესტროგენის მაკოორდინირებელი როლის გარდა, ჰორმონების ამ ოჯახის სხვა ჰორმონებთან ერთად მეორადი მდედრობითი სქესობრივი ნიშნების ჩამოყალიბებაშიც ენიჭება მნიშვნელობა. ესტროგენი იწვევს ცხიმის დაგროვებას მკერდსა და თეძოებზე, ზრდის წყლის დაგროვებას, მოქმედებს კალციუმის მეტაბოლიზმზე, იწვევს მკერდის განვითარებას და მოქმედებს მდედრების სექსუალურ ქცევაზე.

მენოპაუზა. დაახლოებით 450 ციკლის შემდეგ, ქალებს **მენოპაუზა** ეწყებათ. ამ დროს წყდება ოვულაცია და მენსტრუაცია. მენოპაუზა ჩვეულებრივ 46-54 წლის ასაკში აღინიშნება. დაახლოებით ამ წლების განმავლობაში საკვერცხე კარგავს უნარს, უპასუხოს ჰიპოფიზის (FSH და LH) გონადოტროპინების მოქმედებას. მენოპაუზა საკვერცხის მიერ ესტროგენის გამომუშავების დაქვეითების შედეგია. მენოპაუზა

ჩვეულებრივი მოვლენა არ არის. სხვა ძუძუმწოვრებში, როგორც მდედრებში, ისე მამრებში, რეპროდუქციული უნარი სიცოცხლის ბოლომდეა შენარჩუნებული. აქვს მენოპაუზას რაიმე ევოლუციური მნიშვნელობა? გამორჩეულ მდედრებში ბუნებრივ გადარჩევას რატომ უნდა შეეჩერებინა რეპროდუქცია? ერთი საინტერესო ჰიპოთეზა ამასთან დაკავშირებით ასე გამოიყურება – ადამიანის ადრეული ევოლუციის პერიოდში, მენოპაუზის განვითარება, შვილების გაჩენის შემდეგ, ზრდიდა ქალების შეგუებულობას. რეპროდუქციის უნარის დაკარგვა ხელს უწყობდა ზრუნვას თავის შთამომავლობაზე– შვილებსა და შვილიშვილებზე. ამის შედეგად ზრდიდა იმ ინდივიდების გადარჩენას რომელთაც ჰქონდად მენოპაუზიანი ქალების გენები.

მამრობით რეპროდუქციულ სისტემის ჰორმონული კონტროლი

მამრებში, ძირითად სასქესო ჰორმონებს ანდროგენები წარმოადგენენ, რომელთაგან ტესტოსტერონი ყველაზე მნიშვნელოვანია. ანდროგენები სტეროიდულ ჰორმონებს მიეკუთვნება და, ძირითადად, სათესლის ლეიდიგის უჯრედების მიერ გამოიყოფა. ეს არის ინტერსტიციალური უჯრედები, რომლებიც თესლის გამომყოფი მილაკების მახლობლად არის მოთავსებული.

ტესტოსტერონი და სხვა ანდროგენები პირდაპირ პასუხისმგებელნი არიან პირველადი და მეორადი სასქესო ნიშნების ჩამოყალიბებაზე. პირველადი სასქესო ნიშნები გულისხმობს რეპროდუქციულ სისტემას: გამომყვან სადინრებს, რეპროდუქციული სტრუქტურების განვითარებას, სპერმის წარმოქმნას.

მეორადი სასქესო ნიშნების მახასიათებლები პირდაპირ არ უკავშირდება რეპროდუქციულ სისტემას. ამ ნიშნებს ეკუთვნის ხმის დაბოხება, სახისა და ბოქვენის თმის საფარის განვითარება და კუნთების ზრდა (ანდროგენები ასტიმულირებენ ცილის სინთეზს). ამასთნავე, ძუძუმწოვრებსა და სხვა ხერხემლიანებში ანდროგენებს ძლიერი ზეგავლენა აქვთ ქცევაზეც. სექსუალურ დრაივთან ერთად, ანდროგენები ჩვეულებრივ ზრდის აგრესიულობას და პასუხისმგებელია ვოკალურ ქცევაზე, როგორიცაა ფრინველების გალობა და ბაყაყების ყიყინი.

წინა ჰიპოფიზიდან და ჰიპოთალამუსიდან გამოყოფილი ჰორმონები სათესლეში ანდროგენების სეკრეციასა და სპერმის წარმოქმნას აკონტროლებს. როგორც თქვენ იხილეთ სურათი 46.14 ყოველი ჰორმონი მხოლოდ იმ უჯრედზე მოქმედებს, რომელსაც გარკვეული ჰორმონისადმი მგრძნობიარე რეცეპტორი აქვს. დაიმახსოვრეთ: თითოეულ ჰორმონს საკუთარი რეცეპტორი აქვს (იხ. თავი 45).

კონცეფცია ტესტი 46.4

1. FSH და LH თავის სახელწოდებას მდედრობითი რეპროდუქციული ციკლიდან იღებენ, მაგრამ ისინი მამრობით ორგანიზმშიც მოქმედებენ. მსგავსია მათი ფუნქციები მდედრობით და მამრობით ინდივიდებში?
2. რით განსხვავდება ესტრალური ციკლი მენსტრუალურისგან და ცხოველების რომელ ტიპშია ნანახი ეს ორი ტიპის ციკლი?
3. რატომ განვიხილავთ საკვერცხის ციკლს და საშვილოსნოს (მენსტრუალურ) როგორც ერთიანი ციკლის ნაწილებს?
4. რომელი სპეციფიკური ჰორმონის ცვლილებას მოჰყავს ოვულაცია მოქმედებაში?

კონცეფცია 46.5

ადამიანებში და პლაცენტიან ძუძუმწოვრებში ემბრიონი ახალშობილამდე დედის საშვილოსნოში იზრდება

ადამიანებსა და სხვა პლაცენტარულ ძუძუმწოვრებში **ორსულობა** (მაკეობა) არის მდგომარეობა, რომლის დროსაც საშვილოსნოში ერთი ან რამდენიმე ემბრიონი ვითარდება. ადამიანის ორსულობა განაყოფიერებიდან 266 დღეს (38კვირას) ან ბოლო მენსტრუაციიდან 40 კვირას გრძელდება. სხვა სახეობაში მაკეობის პერიოდი ცხოველის ზომაზე და ახალშობილის მომწიფებაზეა დამოკიდებული. მრავალი მღრღნელის მაკეობა 21 დღის განმავლობაში, ხოლო ძაღლებში კი დაახლოებით 60 დღის მან- ძილზე გრძელდება. ძროხების მაკეობის პერიოდი დაახლოებით 270 დღეა, თითქმის იმავე ხანგრძლივობის, რაც ადამიანებში.

ჩასახვა, ემბრიონული განვითარება და მშობიარობა

სპერმით კვერცხის განაყოფიერებას **ჩასახვასაც** უწოდებენ. ეს პროცესი ადამიანებში კვერცხსავალში (ფალოპის მილებში) მიმდინარეობს (სურათი 46.15). დაახლოებით 24 საათის შემდეგ მიღებული ზიგოტა იწყებს დაყოფას ან **დანაწევრებას**. ემბრიონი წარმოადგენს უჯრედების სფეროს როდესაც მიაღწევს საშვილოსნოს, განაყოფიერებიდან 3-4 დღის მოგვიანებით. განაყოფიერებიდან დაახლოებით 1 კვირის შემდეგ დანაწევრების გზით მიიღება ემბრიონული სტადია, რომელსაც ბლასტოციტი ეწოდება. ეს არის უჯრედების სფ-

ერული ფორმის წარმონაქმნი, რომელსაც ღრუ აქვს. ბლასტოცისტი ენდომეტრიუმში იმპლანტირდება, რასაც სჭირდება რამდენიმე დღე.

ემბრიონი გამოყოფს ჰორმონებს, რომელთა საშუალებითაც ჩანასახი თავის არსებობას დედის რეპროდუქციულ სისტემას ატყობინებს. ერთ-ერთი ასეთი ჰორმონი **ადამიანის ქორიონის გონადოტროპული ჰორმონია (HCG)**. იგი მოქმედებს როგორც ჰიპოფიზური LH, რომელიც ინარჩუნებს პროგესტერონის და ესტროგენის სეკრეციას ყვითელი სხეულიდან ორსულობის პირველ რამდენიმე თვეში. ჰორმონული ზემოქმედების არ არსებობის შემთხვევაში დედის ჰორმონის LH-ის შემცირებას მენსტრუაცია და ემბრიონის დაკარგვა მოსდევს. HCG-ის დონე დედის სისხლში ისეთი მაღალია, რომ ის შარდში გადადის და შარდის ანალიზით ორსულობის ტესტირებაა შესაძლებელი.

პირველი ტრიმესტრი

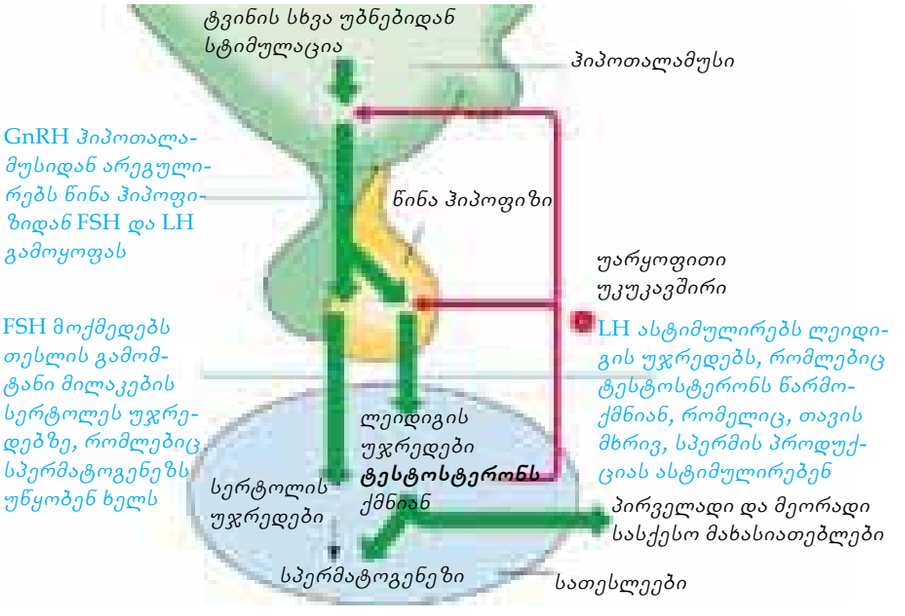
ადამიანის ორსულობა შეიძლება **სამ ტრიმესტრად** დაიყოს – სამი თვე თითოეულში. პირველი ტრიმესტრი არის დრო, როცა დედასა და ემბრიონში ყველაზე რადიკალური ცვლილება მიმდინარეობს. გავაგრძელოთ თხრობა იქიდან, სადაც შევჩერდით – იმპლანტაციაზე. ენდომეტრიუმი იმპლანტაციას ბლასტოცისტის ირგვლივ ზრდით პასუხობს. სწორედ ამ დროს ემბრიონის სხეულის სტრუქტურების დიფერენციაცია იწყება (ემბრიონის განვითარების შესახებ თქვენ მეტს გაიგებთ 47-ე თავში). განვითარების პირველი 2-4 კვირის განმავლობაში ემბრიონი საკვებს პირდაპირ ენდომეტრიუმიდან იღებს. ამავე დროს, ბლასტოცისტის გარეთა შრე, რომელსაც **ტროპობლასტი** ეწოდება, იწყებს ზრდას. იგი ენდომეტრიუმს შეერევა და საბოლოოდ **პლაცენტა** წარმოიქმნება. დისკის ფორმის ეს ორგანო, შეიცავს როგორც ემბრიონის, ისე დედის სისხლ- ძარღვებს. მისი ზომა დაახლოებით სადილის თეფშის ზომას აღწევს, ხოლო წონა 1 კგ-მდეა. დედისა და ემბრიონის სისხლძარღვთა შორის დიფუზია ემბრიონის საკვებით მომარაგებას განაპირობებს. აგრეთვე დიფუზია გაზთა ცვლასა და მეტაბოლური ნარჩენებისგან გათავისუფლებას უზრუნველყოფს. სისხლი ემბრიონიდან მიედინება პლაცენტისკენ ჭიპლარის არტერიებით და ასევე ჭიპლარის ვენებით ბრუნდება (სურათი 46.16 შემდეგ გვერდზე).

პირველი ტრიმესტრი **ორგანოგენეზის** – ორგანიზმის ორგანოთა წარმოქმნის ძირითადი პერიოდია. გული მეოთხე კვირიდან იწყებს პულსაციას და მისი მოსმენა ექოსკოპით პირველი ტრიმესტრის ბოლოსაა შესაძლებელი. მერვე კვირის ბოლოს მოზრდილი ორგანიზმის ყველა ძირითადი ორგანო რუდიმენტული ფორმით უკვე ჩამოყალიბებულია (ეს ის პერიოდია, როცა ემბრიონი ყველაზე მგრძნობიარეა ისეთი ზემოქმედების მიმართ, როგორიცაა რადიაცია და წამლები, რამაც შეიძლება თანდაყოლილი ნაკლი გამოიწვიოს). 8 კვირისთვის ემბრიონს **ნაყოფი** ეწოდება. პირველი ტრიმესტრის ბოლოს კარგად განვითარებული ნაყოფის სიგრძე მხოლოდ 5 სმ-ია.

ამასთანავე, დედის ორგანიზმში სწრაფი ცვლილებები მიმდინარეობს. პროგესტერონის მაღალი დონე რეპროდუქციული სისტემის ცვლილებებს იწვევს. ეს ცვლილებები მოიცავს ლორწოს რაოდენობის მომატებას საშვილოსნოს ყელში, რაც ქმნის დამცავ საცობს. იზრდება დედის პლაცენტის ნაწილი, ზომაში იმატებს საშვილოსნო და ჩერდება ოვულაცია და მენსტრუალური ციკლი. სარძევე ჯირკვლები სწრაფად იზრდება და საკმაოდ შესამჩნევი ხდება.

მეორე ტრიმესტრი

მეორე ტრიმესტრის განმავლობაში ნაყოფი 30 სმ-მდე იზრდება და ძალიან აქტიური ხდება. დედამ შეიძლება იგრძნოს ნაყოფის მოძრაობა მეორე ტრიმესტრის ადრეულ პერიოდ- ში. ნაყოფის აქტივობა შესამჩნევი ხდება მუცლის კედელზე მეორე ტრიმესტრის შუა პერიოდში. ჰორმონების დონე სტაბილიზირდება. HCG კონცენტრაცის იკლებს, ყვითელი სხეული იშლება, პროგესტერონის გამოყოფას პლაცენტა მთლიანად თავის თავზე იღებს, რაც ორსულობის შენარჩუნებას უზრუნველყოფს. მეორე ტრიმესტრის განმავლობაში საშვილოსნო



▲ *სურათი 46.14* ***სათესლეების ჰორმონული კონტროლი.*** *გონადოტროპინის გამომყოფი ჰორმონი (GnRH) ჰიპოთალამუსიდან ასტიმულირებს წინა ჰიპოფიზის ორი გონადოტროპული ჰორმონის მალუტეინიზირებელი (LH) და ფოლიკულომასტიმულირებელი (FSH) ჰორმონების გამოყოფას. FSH სერტოლეს უჯრედებზე მოქმედებს, რომლებიც განვითარებად სპერემას კვებავს (იხ. სურათი46.12). ლეიდიგის უჯრედებზე მოქმედებს. ისინი ანდროგენებს, ძირითადად, ტესტოსტერონს გამოყოფენ. ტესტოსტერონის ჰიპოთალამუსზე და წინა ჰიპოფიზზე უარყოფითი უკუკავშირის მოქმედება არის ძირითადი მექანიზმი, რომლის საშუალებითაც LH, FSH და GnRH-ის სისხლში დონის რეგულირება ხდება.*

იზრდება ისე, რომ ორსულობა შესამჩნევი ხდება.

მესამე ტრიმესტრი

ბოლო ტრიმესტრის განმავლობაში ნაყოფი 3-4 კგ წონისა და 50 სმ სიგრძის ხდება. ნაყოფის აქტივობა შეიძლება შემცირდეს, ვინაიდან ნაყოფი ავსებს ემბრიონული მემბრანების ხელმისაწვდომ სივრცეს. ნაყოფის ზრდა და საშვილოსნოს დაჭიმვა დედის მუცლის ორგანოებზე დაწოლას და ადგილის შეცვლას იწვევს. ამას კი ხშირი შარდვა, საჭმლის მონელების ბლოკირება და ზურგის კუნთების დაძაბულობა მოყვება. ლოკალური რეგულატორების (პროსტაგლანდინები) და ჰორმონების (ძირითადად, ესტროგენი და ოქსიტოცინი) კომპლექსური ურთიერთქმედება მშობიარობას იწვევს და არეგულირებს მას. **მშობიარობა** პროცესია, რომლის დროსაც ბავშვი ჩნდება. მშობიარობის გამშვები მექანიზმი მთლიანობაში ნათელი არ არის, მაგრამ **სურათი 46.18** ერთერთ მოდელს ასახავს.

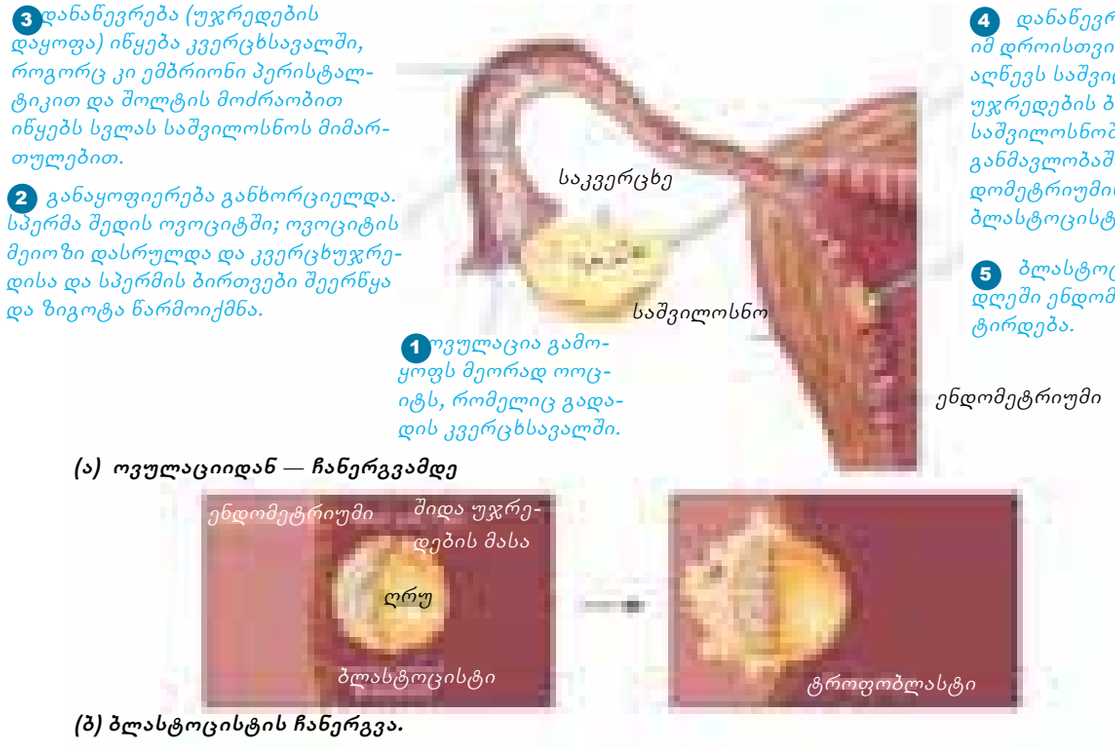
ესტროგენი, რომელიც დედის სისხლში უმაღლეს დონეს ორსულობის ბოლო კვირებში აღწევს, საშვილოსნოში ოქსიტოცინის რეცეპტორების წარმოქმნას იწვევს. ოქსიტოცინი, რომელიც წარმოიქმნება ნაყოფის მიერ და დედის უკანა ჰიპოფიზში, საშვილოსნოს გლუვი კუნთების მძლავრ შეკუმშვებს ასტიმულირებს. ოქსიტოცინი ასევე ასტიმულირებს პლაცენტიდან პროსტაგლანდინების სეკრეციას, რაც, თავის მხრივ, შეკუმშვებს აძლიერებს. ხოლო, ფიზიკური და ემოციური სტრესი, რომელიც ასოცირებულია შეკუმშვებთან, მეტი ოქსიტოცინისა და პროსტაგლანდინების გამოყოფას ასტიმულირებს, რაც მშობიარობის პროცესის დადებითი უკუკავშირის სისტემის მოქმედებას უდევს საფუძვლად.

დაბადება ანუ მშობიარობა საშვილოსნოს მძლავრი რიტმული შეკუმშვების სერიით მიმდინარეობს. მშობიარობის პროცესი სამ სტადიას შეიცავს **(სურათი 46.19)**. პირველ სტადია მენჯის გახსნითა და შევიწროვებით იწყება, რაც სრული გახსნით მთავრდება. მეორე სტადია არის გამოძევება ან ბავშვისგან გათავისუფლება. მძლავრი შეკუმშვები ნაყოფის საშვილოსნოდან და საშოდან ქვემოთ და გარეთ უბიძგებს. ამ დროს ჭიპლარი იკვეთება და იკვანძება. მშობიარობის ბოლო სტადიაზე პლაცენტის გამოძევება ხდება, რომელიც ნორმალურ პირობებში ნაყოფს თან მოჰყვება.

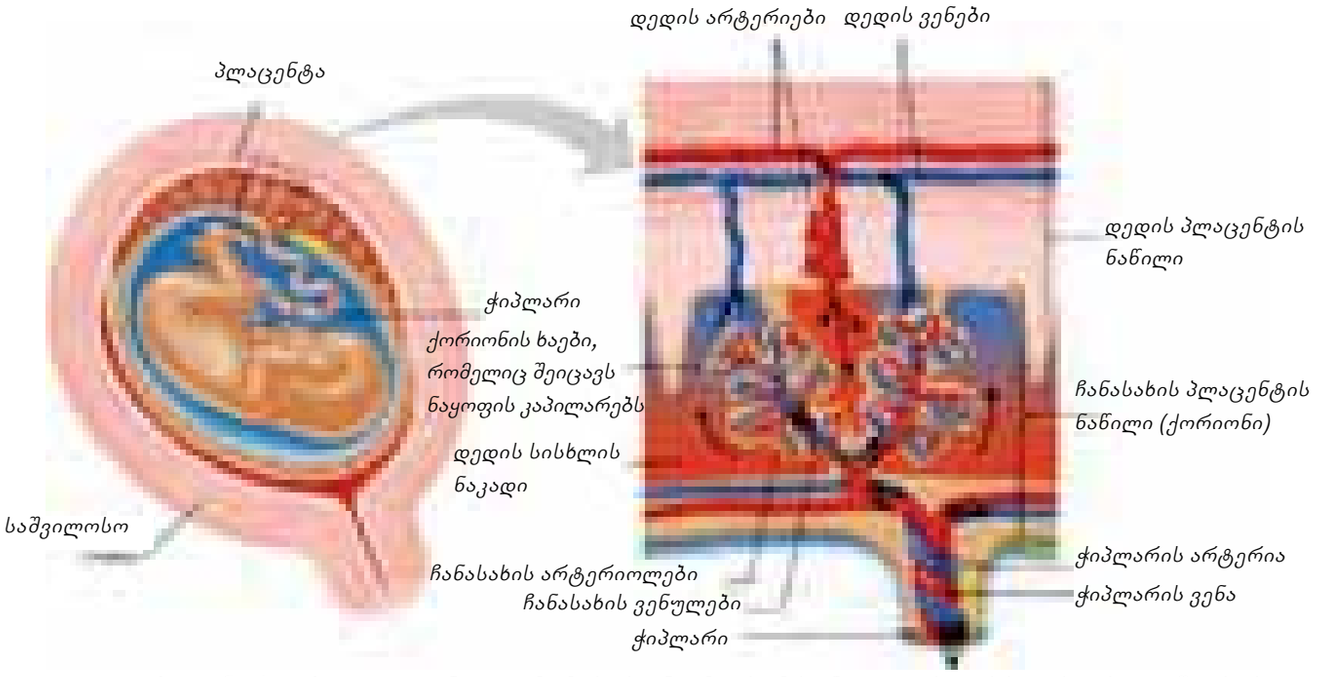
ლაქტაცია პოსტნატალური ასპექტია, რომელიც ძუძუმწოვრებისთვისაა დამახასიათებელი. მშობიარობის შემდეგ პროგესტერონის შემცირებული დონე ათავისუფლებს წინა ჰიპოფიზს უარყოფითი უკუკავშირისგან და პროლაქტინის გამოყოფის შესაძლებლობას იძლევა. პროლაქტინი რძის პროდუქციას ასტიმულირებს 2-3 დღის შემდეგ. რძის გამოყოფას სარძევე ჯირკვლებიდან ოქსიტოცინი აკონტროლებს **(იხ. სურათი 45.7)**.

დედის იმუნური ტოლერანტობა ემბრიონისა და ნაყოფის მიმართ

ორსულობა იმუნოლოგიური გამოცანაა. ემბრიონის გენების ნახევარი მამისგან არის. ამგვარად, ემბრიონის ზედა-



▲ *სურათი 46.15* **ზიგოტის წარმოქმნა და განაყოფიერების შემდგომი ადრეული პერიოდი. განაყოფიერებისა და დაყოფის შესახებ მეტს გაიგებთ 47-ე თავში.**



▲ *სურათი 46.16* ***პლაცენტის ცირკულაცია.*** *განვითარების მეოთხე კვირიდან დაბადებამდე, პლაცენტა — დედისეული და ემბრიონული ქსოვილების კომბინაცია – ნაყოფისა და დედის ორგანიზმებს შორის ახორციელებს საკვების ტრანსპორტს, აირთა ცვლას და ნარჩენების გამოყოფას. დედის სისხლი არტერიებით შედის პლაცენტაში, სისხლის ნაკადით მიემართება ენდომეტრიუმისკენ და გამოედინება ვენებით. ემბრიონული ან ნაყოფის სისხლი, რომელიც სისხლძარღვებში რჩება შედის პლაცენტაში არტერიებით და გაივლის კაპილარულ ბადეს ქორიონის თითისმაგვარ ხაოებში, სადაც ხდება ჟანგბადისა და საკვების მოხმარება. როგორც ნახატზეა ნაჩვენები ნაყოფის (ან ემბრიონის) კაპილარები და ხაოები უკავშირდება დედის პლაცენტის ნაწილს. ნაყოფის სისხლი ტოვებს პლაცენტას ვენების საშუალებით, რომლებიც მიემართებიან უკან, ნაყოფში. ნივთიერებები სახეს იცვლიან დიფუზიით, აქტიური ტრანსპორტით და შერჩევითი ადსორბციით ნაყოფის კაპილარულ ბადესა და დედის სისხლის ნაკადს შორის.*

პირზე მრავალი ქიმიური მარკერია, რაც დედისთვის უცხოა. მაშ, რატომ არ გამოაძევებს დედის ორგანიზმი ემბრიონს, როგორც უცხო სხეულს, რასაც ის გააკეთებდა ანტიგენების პასუხად, სხვა ადამიანისგან რომელიმე ქსოვილის ან ორგანოს გადანერგვის შემთხვევაში? რეპროდუქციული იმუნოლოგები ამ გამოცანის გასარკვევად მუშაობენ.

ამ გამოცანის ძირითადი გასაღები შეიძლება იყოს ქსოვილი, რომელსაც ტროფობლასტი ეწოდება (იხ. სურათი 46.15 და 47.18). ბლასტოციტისაგან წარმოქმნილი გარეთა შრე, ტროფობლასტი იმპლანტაციით ჩაიზრდება ენდომეტრიუმში და მოგვიანებით პლაცენტის ნაყოფის ნაწილად ვითარდება (იხ. სურათი 46.15 და 46.16). როგორ ახერხებს ტროფობლასტი და შემდგომ პლაცენტა დაიცვას ემბრიონი გამოძევებისგან? განვიხილოთ რამდენიმე შესაძლებლობა.

ადრეული ორსულობის პერიოდში, ტროფობლასტი, როგორც ჩანს, დედის იმუნური სისტემის მოქმედებით ბლასტოციტის გამოძევების პრევენციას უზრუნველყოფს. ეს ხორციელდება ბლასტოციტის მიერ სასიგნალო მოლეკულების გამოყოფით, რაც იმუნური სისტემის მოქმედებას თრგუნავს. ამ მოლეკულებს მიეკუთვნება HCG, სხვადასხვა ცილოვანი ფაქტორი, პროსტაგლანდინი, სხვადასხვა ინტერლეიკინი და ინტერფერონი. რამდენიმე კვლევის საფუძველზე ვარაუდობენ, რომ ამ ნივთიერებათა გარკვეული კომბინაცია ხელს უშლის იმუნურ გამოძევებას, ვინაიდან მოქმედებს დედის T-ლიმფოციტებზე – იმუნური სისტემის მნიშვნელოვან მონაწილეზე (იხ. 43-ე თავი).

განსხვავებული ჰიპოთეზა შემდეგში მდგომარეობს: ტროფობლასტი და შემდგომში პლაცენტა გამოყოფს ფერმენტს, რომელიც ტრიფტოფანის ლოკალურ მარაგს მკვეთრად ამცირებს. ტრიფტოფანი ამინომჟავაა, რომელიც T-ლიმფოციტების წარმოქმნისა და ფუნქციობისთვის აუცილებელია. ყოველ შემთხვევაში, თაგვებში ეს ფერმენტი აუცილებელია მაკეობის შენარჩუნებისთვის.

კიდევ ერთი შესაძლებლობა იმაში მდგომარეობს, რომ არ არსებობს გარკვეული ჰისტოლოგიურად შეთავსებადი ანტიგენები პლაცენტის უჯრედებზე და მიმდინარეობს ჰორმონის გამოყოფა, რომელიც პლაცენტას უჯრედების მემბრანაზე „სიკვდილის აქტივატორის“ ცილის (FasL) სინთეზს უნდა იწვევდეს. აქტივირებულ T-ლიმფოციტებს კომპლემენტარული „სიკვდილის რეცეპტორები“ (Fas) აქვს. FasL-ის Fas-ზე დაკავშირება აპოპტოზით T-უჯრედების თვითდესტრუქციის მიზეზია.

კონტრაცეფცია და ამორჩი

კონტრაცეპცია, ორსულობის წინასწარგანზრახული პრევენცია, მრავალი გზით შეიძლება განხორციელდეს. ზოგიერთი კონტრაცეპტიული მეთოდი მომწიფებული კვერცხუჯრედისა (მეორადი ოოციტის) და გონადებიდან სპერმის გამოყოფის პრევენციაში მდგომარეობს. სხვები



(ა) *5 კვირის ნაყოფი. კიდურების კვირტები, თვალები, გული, ღვიძლი და ყველა სხვა ორგანოს რუდიმენტი იწყებს განვითარებას ემბრიონში, რომლის სიგრძე 1სმ-ია.*



(ბ) *14 კვირის ნაყოფი. შთამომავალის ზრდა-განვითარება, რომელსაც ახლა ნაყოფი ეწოდება, გრძელდება მეორე ტრიმესტრის განმავლობაში. ეს ნაყოფი დაახლოებით 6 სმ სიგრძისაა.*



(გ) *20 კვირის ნაყოფი. მეორე ტრიმესტრის ბოლოს (24 კვირა) ნაყოფი 30 სმ-მდე იზრდება.*

▲ *სურათი 46.17* ***ადამიანის ჩანასახის განვითარება.***

განაყოფიერებას აფერხებენ, განაცალკევებენ რა კვერცხუჯრედსა და სპერმას. გარდა ამისა, ზოგიერთი მეთოდით ემბრიონის იმპლანტაციის პრევენციას აქვს ადგილი. აქ მოცემულ ინფორმაციას კონტრაცეპტიული მეთოდების შესახებ სახელმძღვანელოს პრეტენზია არ აქვს. უფრო სრული ინფორმაციის მიღება ექიმთან პირადი კონსულტაციით ან შესაბამისი ჯანმრთელობის ცენტრში მიმართვით არის შესაძლებელი.

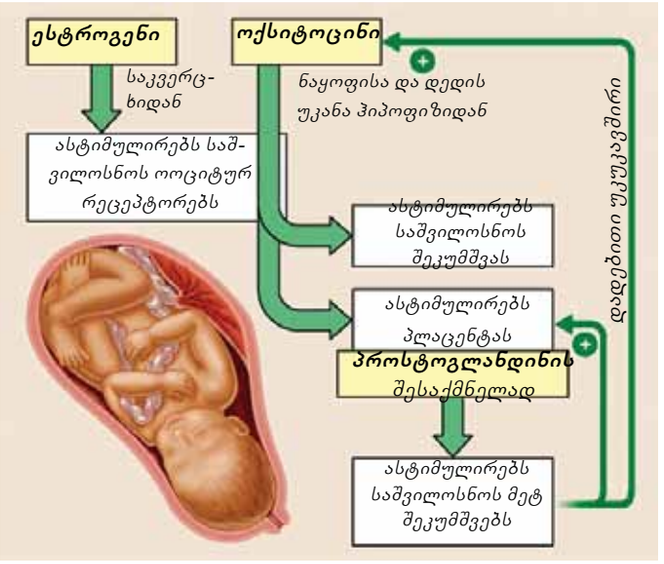
განაყოფიერება შეიძლება თავიდან იქნას აცილებული სექსუალური კავშირისგან თავშეკავებათ (აბსტინენციით) ან სხვადასხვა ბარიერის გამოყენებით, რომელიც კვერცხუჯრედს ცოცხალი სპერმის მოქმედებისგან დაიცავს. დროებითი თავშეკავება (აბსტინენცია), რომელსაც ხშირად შობადობის კონტროლის რიტმული მეთოდი ან ოჯახის ბუნებრივი დაგეგმვა ეწოდება, ემყარება ურთიერთკავშირისგან თავშეკავებას იმ პერიოდში, როდესაც ჩასახვა ყველაზე მეტად არის შესაძლებელი. ვინაიდან კვერცხუჯრედი კვერცხსავალში 24-48 საათი ჩერდება, ხოლო სპერმა 72 საათის განმავლობაში, წყვილმა, რომელიც დროებით თავშეკავების მეთოდს იყენებს, ოვულაციის წინ და შემდეგ რამდენიმე დღის განმავლობაში შეწყვილებას თავი უნდა მოარიდოს. ერთ-ერთი ეფექტური მეთოდი, რომლის მიხედვითაც შესაძლებელია ოვულაციის განსაზღვრა რამდენიმე ინდიკატორს შეიცავს: საშვილოსნოს ყელის ლორწოვანებისა და სხეულის ტემპერატურის განსაზღვრა მენსტრუაციული ციკლის განმავლობაში. ამგვარად, ოჯახის ბუნებრივი დაგეგმვა მოითხოვს წყვილისგან ამ ფიზიოლოგიური ნიშნების ცოდნას. დაორსულების კოეფიციენტი 10-20%-ია იმ წყვილებისთვის, ვინც ოჯახის ბუნებრივი დაგეგმვის მეთოდს მიმართავს (ორსულობის კოეფიციენტი გამომდინარეობს იმ დაორსულებული ქალების პროცენტულობისგან, რომლებიც ერთი წლის მანძილზე მიმართავდნენ ოჯახის ბუნებრივი დაგეგმვის მეთოდს). ზოგიერთი წყვილი ოჯახის დაგეგმვის ბუნებრივ მეთოდს, პირიქით, დაორსულების შესაძლებლობის გაზრდის მიზნით იყენებს.

განაყოფიერების პრევენციის მიზნით, მიმართავენ კოიტუსის შეწყვეტასაც (ეაკულაციამდე პენისის ვაგინიდან გამოღება), რაც საკმარისად არაეფექტურია. სპერმა სეკრეტში შეიძლება არსებობდეს ეაკულაციამდე. ამის გარდა, დროში შეცდომა ან ნებისყოფის შესუსტებამ შეიძლება გვიანი აღკვეთის დროს ორსულობის პრევენცია ვერ მოახდინოს.

კონტრაცეპციის რამდენიმე **ბარიერული მეთოდი** სპერმისა და კვერცხუჯრედის შეხვედრას აბლოკირებს. ამ მეთოდების გამოყენებით დაორსულების კოეფიციენტი 10%- მდეა. **პრეზერვატივი** რომელიც მამაკაცების მიერ გამოიყენება, წარმოადგენს თხელ, ლატექსის რეზინის (კაუჩუკის წვენისგან დამზადებულ) ან ბუნებრივი მემბრანების შალითას, რომელშიც თავსდება პენისი თესლის მოსაგროვებლად. სექსუალურად აქტიური ინდივიდებისთვის ლატექსის ქონდომი არის ერთადერთი კონტრაცეპციული მეთოდი, რომელიც მათ სქესობრივი გზით გადამდები დაავადებებისგან, შიდსის ჩათვლით იცავს (რა თქმა უნდა, ეს დაცვა აბსოლუტური არ არის).

ქალების მიერ უფრო ხშირად **დიაფრაგმა** გამოიყენება. ეს არის თაღის ფორმის რეზინის ჯამი, რომელიც ვაგინის ზედა ნაწილში კავშირის წინ თავსდება. ორივე ეს მეთოდი უფრო ეფექტურია, თუ სპერმოციდულ (სპერმის მკვლელი) საცხთან ან გელთან ერთად გამოიყენება.

სექსუალური ურთიერთკავშირისგან სრული თავშეკავების გარდა, შობადობის კონტროლის ყველაზე ეფექტური მეთოდი გამეტების გამოყოფის პრევენციაა. სტერილიზაცია (განვიხილავთ მოგვიანებით) 100%-იანი ეფექტურობით გამოირჩევა. ქიმიურ კონტრაცეპტივებს, რომლებსაც ხშირად **შობადობის კონტროლის აბების** ფორმით იყენებენ, ორსულობის 1%-ზე ნაკლები კოეფიციენტით გამოირჩევა. შობადობის კონტროლის ყველაზე ხშირად გამოყენებული აბები სინთეზური ესტროგენისა და ასევე სინთეზური პროგესტინის (პროგესტერონის მსგავსი ჰორმონი) კომბინაციას შეიცავს.



▲ *სურათი 46.18* **მშობიარობის გამოწვევის მოდელი.**

ეს კომბინაცია მოქმედებს, როგორც უარყოფითი უკუკავშირი და აჩერებს ჰიპოთალამუსიდან GnRH-ის გამოყოფას, რაც, თავის მხრივ, მოქმედებს ჰიპოფიზულ FSH-სა და LH-ზე. LH-ის გამოყოფის შეჩერება ოვულაციის პრევენციას იწვევს. როგორც უკუკავშირის მექანიზმი, FSH-ის სეკრეციის პრევენცია აბებში არსებული ესტროგენის მცირე დოზის მოქმედებით ფოლიკულების განვითარების შეჩერებას იწვევს. შობადობის კონტროლის აბები მაღალი დოზით შეიძლება გამოყენებულ იქნას დილით, როგორც დილის შემდგომი აბები (MAP). დაუცველი კავშირის 3 დღის განმავლობაში მათი მიღება 75%-იანი ეფექტურობით განაყოფიერებისა და იმპლანტაციისგან იცავს. შობადობის კონტროლის მეორე ტიპის აბები, რომლებსაც მინი აბები ეწოდება, მხოლოდ პროგესტინს შეიცავს. ისინი ისე ეფექტურად ვერ აბლოკირებს ოვულაციას, როგორც ჰორმონთა კომბინაციით შექმნილი კონტრაცეპტივი. მინი აბები განაყოფიერებისგან იცავს საშვილოსნოს ყელის ლორწოს გათხიერების გზით, რის გამოც, ბლოკირებულია სპერმის საშვილოსნოში შეღწევა. პროგესტინი ენდომეტრიუმის ცვლილებებსაც იწვევს, რის გამოც, განაყოფიერების შემთხვევაში იმპლანტაცია ფერხდება.

პროგესტინის ხანგრძლივი ადმისტრაცია შესაძლებელია (5 წლის განმავლობაში), თუ იგი გამოიყენება ასანთის ფორმის კაპსულის კანში იმპლანტაციის გზით, ან სამთვიანი მოქმედების ინექციით, ან აბების (მინი აბების) ფორმით.

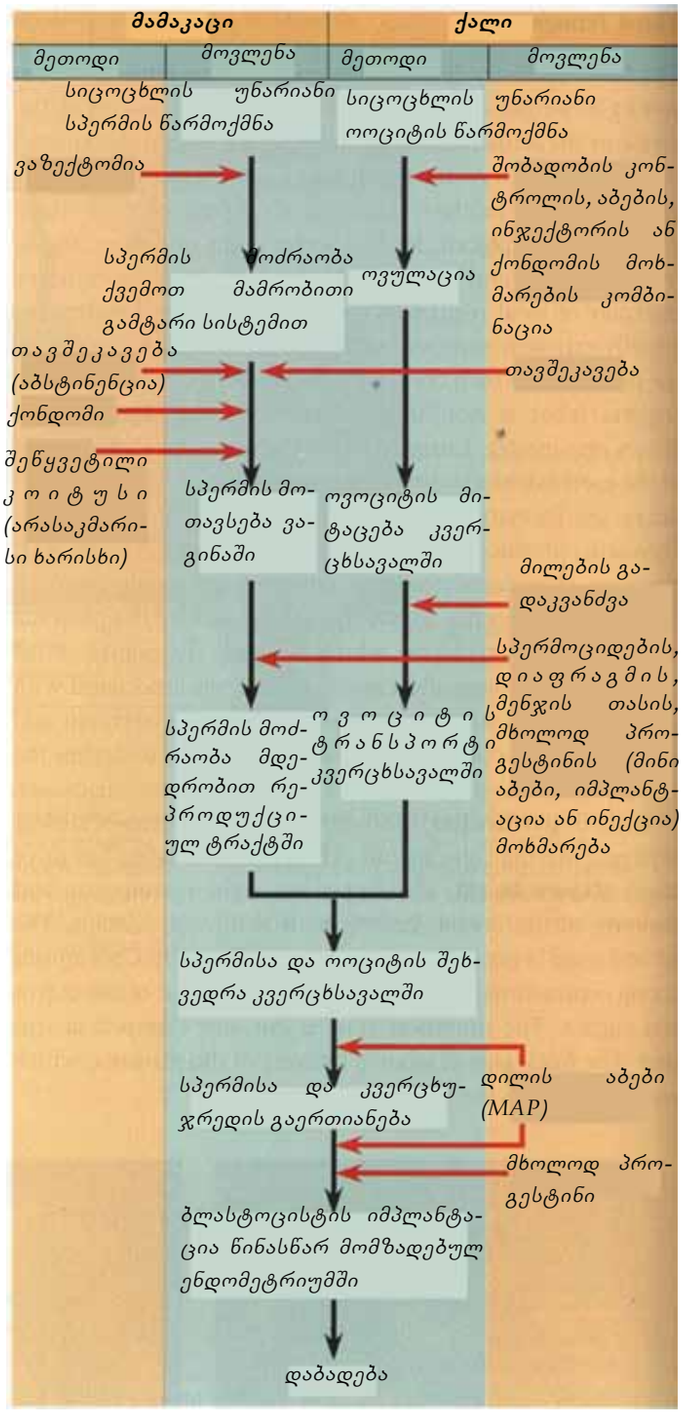
აქვს თუ არა ჰორმონულ კონტრაცეპტივებს ხანგრძლივი გვერდითი მოქმედება? ქალებისთვის, რომლებიც კომბინაციურ ვერსიას მიმართავენ, საშიშროება კარდიოვასკულურ დარღვევებში ვლინდება. შობადობის კონტროლის აბები ზრდის სისხლის შედედების მომატების რისკს, შეიძლება მოიმატოს სისხლის წნევამ, არის გულის შეტევებისა და ტვინში სისხლჩაქცევების საშიშროება. მოწევა ქიმიური კონტრაცეპტივების მოხმარების დროს 10-ჯერ და მეტად ზრდის სიკვდილის რისკს. თუმცა, აბები კარდიოვასკულური დაავადებების რისკს ზრდის, ისინი დაორსულებას გამორიცხავენ.



▲ *სურათი46.19* **მშობიარობის სამი სტადია.**

ქალებში, რომლებიც იღებენ შობადობის კონტროლის აბებს, 1,5-ჯერ მეტია სიკვდილის რისკი, ვიდრე ორსულებში. ამავე დროს, აბები საკვერცხისა და ენდომეტრიუმის კიბოს და მკერდის კეთილთვისებიანი სიმსივნის რისკს ამცირებს.

ძნელად მისაღწევი მიზანი არის ქიმიური კონტრაცეპტიული საშუალებები მამაკაცებისათვის. ქიმიური ნაერთი,



▲ *სურათი 46.20* **ზოგიერთი კონტრაცეპტიული მეთოდის მექანიზმი.** *წითელი ისრები მიუთითებს, თუ როგორ მოქმედებს ეს მეთოდები, მოწყობილობები ან პროდუქტები, რომლებიც ხელს უშლის სპერმისა ან მეორადი ოოციტის წარმოქმნას და, შესაბამისად, ხელს უშლის ბავშვის დაბადებას.*

რომელიც ცვლის ტესტოსტერონის დონეს, არადამაკმაყოფილებლად გამოიყურება, ვინაიდან იგი როგორც სპერმატოგენეზზე, ასევე მეორად სასქესო ნიშნებზეც მოქმედებს.

თუმცა, ბოლო დროს მკვლევრები სხვა ტიპის ნივთიერებებს იკვლევენ, რომლებიც სპერმატოგენეზე მოქმედებენ.

სტერილიზაცია გამეტების გამოყოფის სამუდამო პრევენციას იწვევს. ქალებში **მილაკების გადაკვანძვა** ლიგატურების დადებით ხორციელდება, რის შედეგად კვერცხუჯრედს საშვილოსნოსკენ გადაადგილების საშუალება ესპობა. მამაკაცებში **ვაზექტომია** გულისხმობს გამომტანი მილაკების გადაჭრას, რის შედეგად სპერმა აღარ შედის ურეტრაში. როგორც ქალის, ისე მამაკაცის სტერილიზაციის პროცედურა უხიფათოა და საზიანო ეფექტებისგან თავისუფალია. ორივე პროცედურის შემდეგ აღდგენა ძნელია, ამიტომაც ეფექტი მუდმივია.

აბორტი არის პროგრესირებადი ორსულობის შეწყვეტა. სპონტანური აბორტი, ან მუცლის მოშლა ძალიან ჩვეულებრივია და გვხვდება ყველა ორსულთა 1/3-ში. ეს საკმარისად ხშირად ხდება მანამ, სანამ ქალი გაიგებდეს, რომ ის ორსულადაა.

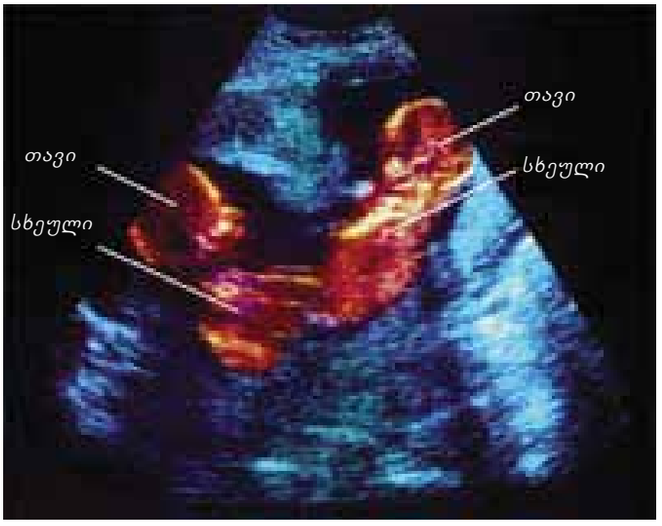
ამასთან ერთად, ყოველწლიურად აშშ-ში 1,5 მლნ ქალი მიმართავს ექიმს ხელოვნური აბორტის გასაკეთებლად. პრეპარატი, რომელსაც მიფეპრიზატონი ან RU486 ეწოდება, საფრანგეთში შეიქმნა, ქალს აძლევს საშუალებას, ორსულობა პირველი 7 კვირის განმავლობაში არაქირურგიული გზით შეწყვიტოს. პროგესტერონის ანალოგიით RU486 აბლოკირებს საშვილოსნოში პროგესტერონის რეცეპტორებს, რაც პროგესტერონს ორსულობის შენარჩუნებაში ხელს უშლის. ამ პრეპარატს მცირე რაოდენობის პროსტაგლანდინთან ერთად იღებენ, რაც საშვილოსნოს შეკუმშვებს იწვევს.

თანამედროვე რეპროდუქციული ტექნოლოგია

ბოლო დროს სამეცნიერო და ტექნოლოგიური წარმატებანი მრავალი რეპროდუქციული პრობლემის გადაჭრის შესაძლებლობას იძლევა. მაგალითად, ახლა მრავალი გენეტიკური დაავადებისა და თანმდევი დარღვევების (რომლებიც მშობიარობის დროს ვლინდება) დიაგნოსტირებაა შესაძლებელი. ეს ნაყოფის საშვილოსნოში ყოფნის დროს ხდება. ამნიოცენტეზისის და ქორიონის წამწამის სინჯების აღება ინვაზიური ტექნიკის საშუალებით ხერხდება. ამ შემთხვევაში ამნიოტური სითხის ან ნაყოფის უჯრედების გენეტიკურ ანალიზს ატარებენ (იხ. სურათი 14.17).

არაინვაზიური პროცედურა ჩვეულებრივად იყენებს ულტრაბგერით გამოსახულებას ნაყოფის მდგომარეობის საკონტროლოთ (სურათი 46.21). უახლესი არაინვაზიური ტექნიკის გამოყენება იმ ფაქტს ეფუძნება, რომ ნაყოფის სისხლის უჯრედების მცირე ოდენობის აღებაა შესაძლებელი. ეს უჯრედები პლაცენტას გავლით დედის სისხლის ნაკადში ხვდება. დედის სისხლის სინჯში ამ უჯრედების მცირე რაოდენობაა. მათი გამოვლენა სპეციფიკური ანტისხეულების საშუალეით შეიძლება (ეს ანტისხეულები ნაყოფის უჯრედების ცილებს უკავშირდება) და შემდეგ გენეტიკური დარღვევები ტესტირდება.

ნაყოფში გენეტიკურ დაავადებათა დიაგნოსტირება ეთიკური ხასიათის შეკითხვებს იწვევს. დარღვევების მქონე ნაყოფი საშვილოსნოში ყოფნისას მკურნალობას არ ემორჩილება და ბევრი მათგანის კორექცია დაბადების შემდეგაც არ შეი-



▲ *სურათი 46.21* ***ულტრასომნოგრაფიული გამოსახულება.*** *ფერადი მაღალკონტრასტული გამოსახულება აჩვენებს ტყუპებს საშვილოსნოში. ეს სურათი მიღებულია კომპიუტერული სკრინინგით. ულტრაბგერითი სკანერის ორსულის მუცელზე მოძრაობისას ნაყოფიდან მაღალსიხშიროვანი ბგერა აირეკლება.*

ძლება. მშობლები პირისპირ დგებიან ძნელი გადაწყვეტილების წინაშე – შეწყვიტონ ორსულობა, თუ შეინარჩუნონ ბავშვი, რომელსაც გამოხატული დეფექტებით სიცოცხლის მხოლოდ მცირე იმედი შეიძლება ჰქონდეს. ამ საკითხების შესახებ ინფორმაცია მზრუნველმა და კომპეტენტურმა სპეციალისტმა უნდა მისცეს.

რეპროდუქციული ტექნოლოგია ეხმარება იმ შემთხვევებში, თუ განაყოფიერების პრობლემებია. ჰორმონული თერაპია ზოგჯერ ზრდის სპერმისა და კვერცხუჯრედის წარმოქმნას, ხოლო ქირურგიული ჩარევით დახშული კვერცხსავალების კორექცია შესაძლებელია. მრავალი უშვილო წყვილი მიმართავს პროცედურას, რომელსაც დამხმარე რეპროდუქციული ტექნოლოგია (ART) ეწოდება. ამ პროცედურით ქირურგიულად ხდება კვერცხის ამოღება ქალის საკვერცხიდან, ჰორმონული სტიმულაციის შემდეგ კვერცხუჯრედს ანაყოფიერებენ, შემდეგ კვერცხუჯრედს ქალის სხეულში აბრუნებენ. გამოუყენებელ კვერცხუჯრედებს, სპერმას და ემბრიონსაც კი ყინავენ და შემდგომი ორსულობისთვის ინახავენ.

In vitro განაყოფიერებისას (IV) ყველაზე მისაღები ART პროცედურაა – ოვოციტები და სპერმა ერთმანეთს კულტურის ჭურჭელში ერევა და ინკუბირდება რამდენიმე დღის განმავლობაში, რათა განაყოფიერებულ კვერცხუჯრედებს განვითარების შესაძლებლობა მიეცეს. როდესაც ისინი ემბრიონებად ყალიბდებიან, თითოეული მათგანი 8 უჯრედად მაინც, ემბრიონი ფრთხილად თავსდება ქალის საშვილოსნოში და ეძლევა იმპლანტაციის საშუალება. ZIFT -ის დროს (ზიგოტის ინტრაფალოპური გადატანა) კვერცხუჯრედები ასევე In vitro ნაყოფიერდება, მაგრამ ზიგოტები მაშინვე თავსდება ქალის კვერცხსავალში (ფალოპის მილებში). GIFT-ის დროს (გამეტების ინტრაფალოპური ტრანსფერი) კვერცხუჯრედები In vitro არ ნაყოფიერდება. ამის ნაცვლად, კვერცხუჯრედები და სპერმა თავსდება ქალის კვერცხსავალში იმის იმედით, რომ იქ მოხდება განაყოფიერება. ყველა ამ პროცედურის დროს სპერმისა და კვერცხუჯრედის აღება დონორებისგანაა შესაძლებელი.

ეს ტექნიკა ამჟამად მსოფლიოს მრავალ ქვეყანაში გამოიყენება, მიუხედავად იმისა, რომ ამ პროცედურებში ათასობით დოლარი უნდა გადაიხადონ. სამაგიეროდ, შედეგად ათასობით ბავშვი ჩნდება. სადღეისოდ, ამ პროცედურების გამოყენებისას, შთამომავლობაში არანორმალურების პროცენტი დაბალია.

როგორც კი განაყოფიერება და იმპლანტაცია წარმატებით მოხდება, განვითარების პროგრამა ზიგოტას ბავშვად გარდაქმნის. ამ განვითარების მექანიზმების გარკვევას ადამიანსა და სხვა ცხოველებში ეძღვნება თავი 47.

კონცეპტუალური ტესტი 46.5

1. აღწერეთ ემბრიონის მდგომარეობა ზუსტად მისი საშვილოსნოს კედელში ჩაზრდამდე.
2. რატომ მუშაობს HCG (ადამიანის ქორიონის გონადოტროპინი) ტესტირება ორსულობის ადრეული ვადების დასადგენად და არა უფრო გვიანი ორსულობისათვის? რა არის HCG-ის ფუნქცია ორსულობაში?
3. _____ არის მამაკაცისთვის როგორც მილების გადაკვანძვა ——————————
4. ტერმინი, სინჯარის ბავშვის ტესტი, რატომ არის არასწორი *in vitro* განაყოფიერებით მიღებული პროდუქტის მიმართ?

46-ე თავის შემოწმება

ძირითადი კონცეფციების შემოწმება

კონცეფცია 46.1

ორივე სახის გამრავლება – სქესობრივი და უსქესო, ცხოველთა სამეფოში გვხვდება

- უსქესო გამრავლების დროს მიღებულ შთამომავლობაში მხოლოდ ერთი მშობლის გენები ხვდება. სქესობრივი გამრავლება მოითხოვს მდედრობითი და მამრობითი გამეტების შერწყმას, რის ხარჯზეც დიპლოიდური ზიგოტა წარმოიქმნება.
- **უსქესო გამრავლების მექანიზმი.** გაყოფა, დაკვირტვა და ფრაგმენტაცია რეგენერაციით მრავალ უხერხემლოში უსქესო გამრავლების მექანიზმებია.
- **რეპროდუქციული ციკლები და პატერნები.** ცხოველები შეიძლება გამრავლდნენ მხოლოდ სქესობრივი ან მხოლოდ უსქესო გზით, ან ალტერნატიულად ამ ორ გზას შორის. გამრავლების ამ საშუალებას შორის ვარიაციები პართენოგენეზის, ჰერმაფროდიტიზმის და ნაწილობრივი ჰერმაფროდიტიზმით მიმდინარეობს. რეპროდუქციული ციკლების კონტროლი ჰორმონებითა და გარემოს სიგნალებით ხორციელდება.

კონცეფცია 46.2

განაყოფიერება იმ მექანიზმებზეა დამოკიდებული, რომლებიც სპერმას იგივე სახეობის კვერცხუჯრედთან შეხვედრაში ეხმარება

- გარეგანი განაყოფიერების დროს, მდედრის მიერ დადებული კვერცხი გარემოში არსებული სპერმით ნაყოფიერდება. შინაგანი განაყოფიერების დროს კვერცხი და სპერმა მდედრის სხეულშია მოთავსებული. ნებისმიერ შემთხვევაში, განაყოფიერება საჭიროებს კრიტიკულ დროს, რომელიც ხშირად განპირობებულია გარემოს ცვლილებებით, ფერომონებით და/ან შესაწყვილებელი ქცევით. ყველა შემთხვევაში შინაგან განაყოფიერებას მამრსა და მდედრს შორის მნიშვნელოვანი ქცევითი ურთიერთობის განხორციელება და შესაბამისი კოპულატორული ორგანოები ესაჭიროება.
- **შთამომავლობაზე ზრუნვის უზრუნველყოფა.** შინაგანი განაყოფიერების შედეგად მიღებულ შედარებით მცირერიცხოვან შთამომავლობას თან სდევს ემბრიონების დაცვისა და მშობლიური მზრუნველობის გაძლიერება.
- **გამეტების წარმოქმნა და გამოყოფა.** რეპროდუქციული სისტემა სხეულის ღრუში არსებული გამეტების წარმომქმნელი არადიფერენცირებულ უჯრედებითაა წარმოადგენილი. ისინი წარმოქმნიან მდედრობითი და მამრობითი გონადების კომპლექსურ ერთობლიობას თანმდევი მილაკებითა და ჯირკვლებით, რომლებიც ატარებენ და იცავენ გამეტებს და ემბრიონის განვითარებას უზრუნველჰყოფენ.

კონცეფცია 46.3

რეპროდუქციული ორგანოები წარმოქმნიან გამეტებს და მათ ტრანსპორტს ახორციელებენ: ადამიანზე ფოკუსირება

- **მდედრობითი რეპროდუქციული ანატომია.** გარეგან მდედრობით სასქესო ორგანოებს მიეკუთვნება სასირცხო ბაგე (ვულვა), რომელიც შეიცავს კარიბჭეს (საშოსა და საშარდე ბუშტის ცალ-ცალკე გამოსავლით), მცირე და დიდ ბაგეს და კლიტორს. შინაგანი ორგანოებია: ვაგინა (საშო), რომელიც საშვილოსნოს უკავშირდება და, რომელიც თავის მხრივ 2 კვერცხსავალთანაა დაკავშირებული. ორი საკვერცხე (მდედრობითი გონადები) განვითარებადი კვერცხუჯრედების (ოვოციტების) ფოლიკულებითაა შევსებული. ოვულაციის შემდეგ ფოლიკულების ნარჩენები ყვითელ სხეულს ქმნიან. ეს წარმონაქმნი სხვადასხვა ხანგრძლივობის მოქმედების ჰორმონებს გამოყოფს, რომლებზეც დამოკიდებულია ორსულობის განვითარება, თუ მისი შეწყვეტა. მიუხედავად იმისა, რომ სარძევე ჯირკვლები ან მკერდი განცალკევებულია რეპროდუქციული სისტემისგან, ისინი მშობლიური ზრუნვისთვისაა მოწოდებული.
- **მამრობითი რეპროდუქციული ანატომია.** მამრობითი რეპროდუქციული სისტემის გარეგანი ორგანოებია სათესლე პარკი და პენისი. მამრობითი გონადები – სათესლეები, სათესლე პარკის უშუალო გარემოში არიან განლაგებული. მათ ჰორმონების წარმომქმნელი უჯრედები და სპერმის წარმომქმნელი თესლის გამომტანი მილაკები აქვთ, რომლებიც ეპიდიდიმისისკენ გამომტანი მილაკისგან (vas deferens), ეაკულაციური მილისკენ და ურეტრისკენ (შარდის გამომყოფი არხი) მიემართება. უკანასკნელი პენისის თავში იხსნება.
- **სექსუალური რეაქცია ადამიანში.** როგორც მამაკაცი, ასევე ქალი განიცდის სხეულის გარკვეული ქსოვილების ერექციას, სისხლძარღვების სისხლით გადავსებისა და მიოტონიის გამო, კულმინაციით ორგაზმის დროს.

კონცეფცია 46.4

ადამიანსა და სხვა ძუძუმწოვრებში ჰორმონების კომპლექსური ურთიერთქმედება გამეტოგენეზს არეგულირებს

- ოოგენეზი არის მდედრობითი გამეტოგენეზი – გამეტების წარმოქმნა, ხოლო სპერმატოგენეზი მამრობითი გამეტების წარმოქმნაა. სპერმა განუწყვეტლივ წარმოიქმნება, მაშინ, როდესაც კვერცხუჯრედის მომწიფება წყვეტილი და ციკლურია. მეიოზი ორივე პროცესისთვის ძირითადია, მაგრამ ოოგენეზის დროს ციტოკინეზი ერთგვაროვანი არ არის და მხოლოდ ერთი დიდი ზომის კვერცხი წარმოიქმნება. სპერმატოგენეზში, თითოეული საწყისი უჯრედი 4 სპერმად გადაიქცევა.

- **მდედრობითი რეპროდუქციული ციკლი** მდედრობითი ჰორმონები გამოიყოფა რიტმულად და მენსტრუალურ ან ესტრალურ ციკლში აისახება. ორივე ციკლის მიმდინარეობისას ენდომეტრიუმი თხელდება და შესაძლებელი იმპლანტაციისთვის ემზადება. მენსტრუალური ციკლი, თუმცა მოიცავს ენდომეტრიულ სისხლდენას, მაგრამ ესტრალური ციკლისგან განსხვავებით, ამ დროს ცხელება არ აღინიშნება. მდედრობითი რეპროდუქციული ციკლი მიმდინარეობს ჰიპოთალამუსიდან GnRH-ის და წინა ჰიპოფიზიდან FSH-ისა და LH-ის გამოყოფის თანხლებით. FSH და LH საკვერცხეში კომპლექსურ ცვლილებებს იწვევს და ესტროგენისა და პროგესტერონის გზით საშვილოსნოზე მოქმედებს. განვითარებული ფოლიკულა ესტროგენს გამოყოფს, ხოლო ყვითელი სხეული პროგესტერონსა და ესტროგენებს. დადებითი და უარყოფითი უკუკავშირი არეგულირებს ამ 5 ჰორმონის დონეს, ხოლო ისინი ციკლის კოორდინაციას უზრუნველყოფენ.

- **ჰორმონული კონტროლი მამრობით რეპროდუქციულ სისტემაზე.** სათესლის ანდროგენები (ძირითადად ტესტოსტერონი) იწვევს პირველადი და მეორადი მამრობითი სასქესო ნიშნების განვითარებას. ანდროგენის სეკრეცია და სპერმის პროდუქცია ჰიპოთალამუსისა და ჰიპოფიზის ჰორმონების კონტროლით ხორციელდება.

კონცეფცია 46.5

ადამიანებში და სხვა პლაცენტიან ძუძუმწოვრებში ემბრიონი ახალშობილად დედის საშვილოსნოში იზრდება

- **ჩასახვა, ემბრიონის განვითარება და დაბადება.** კვერცხის განაყოფიერებისა და კვერცხსავალში მეიოზის დასრულების შემდეგ, ზიგოტა, ენდომეტრიუმში ჩაზრდამდე, განიცდის დაყოფას და ბლასტოციტად ვითარდება. ადამიანის ორსულობა 3 ტრიმესტრად შეიძლება დაიყოს. ყველა ძირითადი ორგანოს განვითარება დაახლოებით 8 კვირიდან იწყება. დაბადება, ანუ მშობიარობა საშვილოსნოს მძლავრი რიტმული შეკუმშვების შედეგია. დადებითი უკუკავშირი, შეიცავს პროსტაგლანდინებს და ჰორმონებს, ესტროგენსა და ოქსიტოცინს, რომლებიც მშობიარობას არეგულირებს.

- **დედის იმუნური ტოლერანტობა ემბრიონისა და ნაყოფის მიმართ.** ორსული ქალის მიერ მისი „უცხო” ნაშიერის შეთავსება ჯერ კიდევ გაუგებარია, მაგრამ სავარაუდოდ ეს საშვილოსნოში იმუნური პასუხის დათრგუნვასთან უნდა იყოს დაკავშირებული.

- **კონტრაცეპცია და აბორტი.** ჩასახვის საწინააღმდეგო მეთოდები გონადებიდან მომწიფებული გამეტების, განაყოფიერების ან ემბრიონის იმპლანტაციის პრევენციისკენ არის მიმართული.

- **თანამედროვე რეპროდუქციული ტექნოლოგიები.**

  დაბადებამდე პრობლემების აღმოჩენასთან ერთად, თანამედროვე ტექნოლოგიები უშვილო წყვილებს ინ ვიტრო განაყოფიერების გზით ეხმარებიან.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშეფასება

1. ჩამოთვლილიდან, რომელი ახასიათებს პართენოგენეზს?
   ა. ინდივიდს სიცოცხლის მანძილზე სქესის შეცვლა შეუძლია.
   ბ. უჯრედების სპეციალიზებული ჯგუფი ახალ ინდივიდად ჩამოყალიბდება.
   გ. ორგანიზმი ჯერ მამრია, ხოლო შემდეგ მდედრი.
   დ. კვერცხი განაყოფიერების გარეშე ვითარდება.
   ე. ორივე მშობელს მდედრობითი და მამრობითი რეპროდუქციული ორგანო აქვს.

2. რომელი სტრუქტურა არ შეესაბამება ფუნქციას
   ა. გონადები – წარმოქმნიან გამეტებს;
   ბ. სპერმათეკა – სპერმის „საწყობი” მამრ ფუტკრებში;
   გ. კლოაკა – რეპროდუქციულ, გამოყოფისა და საჭმლის მომნელებელ სისტემებს გაღებით ემსახურება;
   დ. ბაკულუმი – ზოგიერთი ძუძუმწოვრის პენისის საყრდენი;
   ე. ენდომეტრიუმი – პლაცენტის დედისეულ ნაწილს ქმნის.

3. ჩამოთვლილი მდედრობითი და მამრობითი სტრუქტურებიდან, რომელს აქვს თითქმის ერთნაირი ფუნქცია?
   ა. თესლის გამომტანი მილაკები – ვაგინა;
   ბ. სერტოლის უჯრედები – ფოლიკულის უჯრედები;
   გ. სპერმატოგონია – ოოგონია;
   დ. სათესლეები – საკვერცხეები;
   ე. vas deferens – კვერცხსავალი.

4. ესტრალურ და მენსტრუალურ ციკლებს შორის განსხვავება შემდეგშია:
ა. არაძუძუმწოვარ ხერხემლიანებს ესტრუსული ციკლები აქვთ, მაშინ, როდესაც ძუძუმწოვრები მენსტრუალური ციკლით ხასიათდებიან;
ბ. ენდომეტრიუმის გარსი შრევდება მენსტრუალურ ციკლში, ხოლო ესტრალურში რეაბსორბციას განიცდის;
გ. ესტრალური ციკლი უფრო ხშირად გვხვდება, ვიდრე მენსტრუალური;
დ. ესტრალური ციკლი ჰორმონების კონტროლს არ ექვემდებარება;
ე. ესტრალურ ციკლში ოვულაცია ენდომეტრიუმის გათხელებამდე მიმდინარეობს.

5. LH-ისა და FSH-ის წარმოქმნის პიკებს ადგილი აქვს:
ა. მენსტრუალური (საშვილოსნოს) ციკლის სისხლდენის ფაზაში;
ბ. საკვერცხის ციკლის ფოლიკულური ფაზის დასაწყისში;
გ. ზუსტად ოვულაციის წინა პერიოდში;
დ. საკვერცხის ციკლის ლუთეინური ფაზის დასასრულს;
ე. მენსტრუალური ციკლის სეკრეტორულ ფაზაში.

6. თანამიმდევრული ჰერმაფროდიტიზმის დროს:
ა. ზოგიერთ ინდივიდს შეუძლია მამრიდან მდედრად გადაქცევა;
ბ. ინდივიდები ერთმანეთს ანაყოფიერებენ;
გ. მამრები მდედრებზე ნაკლებ ფერომონებს გამოყოფენ;
დ. წარმოიქმნება დიპლოიდური კვერცხი;
ე. ზრდასრული გონადები არადიფერენცირებულია.

7. ქალის ორსულობის განმავლობაში რუდიმენტული ორგანოები ვითარდება:
ა. პირველ ტრიმესტრში;
ბ. მეორე ტრიმესტრში;
გ. მესამე ტრიმესტრში;
დ. მაშინ, როდესაც ემბრიონი კვერცხსავალშია;
ე. ბლასტოცისტის სტადიის განმავლობაში.

8. რომელი ფარმაკოლოგიური სტრატეგიაა შედეგიანი მამაკაცის წარმატებულ კონტრაცეპტივებს შორის?
ა. ფუნქციურად ნორმალური სპერმის წარმოქმნის პრევენცია;
ბ. ანდროგენების მაღალი ცირკულაციური კონცენტრაციის შენარჩუნება;
გ. ლეიდიგის უჯრედების ტესტოსტერონის რეცეპტორების ბლოკირება;
დ. ანდროგენების რეცეპტორების ბლოკირება ჰიპოთალამუსში;
ე. FSH-ის მაღალი ცირკულაციური კონცენტრაციის შენარჩუნება.

9. ადამიანის კვერცხუჯრედის განაყოფიერება ძირითადად ხდება
ა. ვაგინაში;
ბ. საკვერცხეში;
გ. საშვილოსნოში;
დ. კვერცხსავალში;
ე. vas deferens;

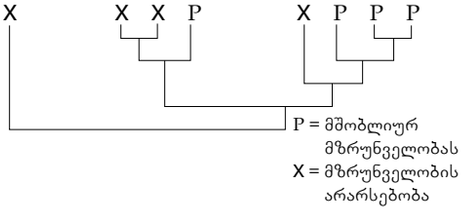
10. ძუძუმწოვარ მამრებში გამომყოფი და რეპროდუქციული სისტემები შეიცავს:
ა. სათესლეებს;
ბ. ურეტრას (შარდის გამომყოფ მილს);
გ. შარდსაწვეთს;
დ. vas deferens;
ე. პროსტატას (წინამდებარე ჯირკვალს).

ევოლუციური კავშირი

ცხოველებში ჰერმაფროდიტიზმი ხშირად არის იმ სახეობებში, რომლებიც ფიქსირებულ გარემოში სახლობენ. მოძრავ სახეობებში ნაკლები სიხშირით გვხვდება ჰერმაფროდიტიზმი, რატომ?

მეცნიერული კვლევა

ცხოველების გარკვეულ ჯგუფში მშობლიური ზრუნვის ევოლუცია გამოსახულების შესწავლით წარმოიდგინეთ. თქვენ აღნიშნავთ ზრუნვის ქცევის განაწილებას ქვემოთ ნაჩვენებ ფილოგენეზურ რუკაზე (იხ. 25-ე თავი). რა არის უმარტივესი ინტერპრეტაცია იმის თაობაზე, როგორ მოხდა ამ ქცევის განვითარება? თუ მშობლიური მზრუნველობა ჯგუფის გარეშე წარმოიქმნება, როგორ ინტერპრეტაციას მისცემთ ცვლილებას?



მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

სპერმის შერჩევის ტექნიკის და *in vitro* განაყოფიერებასთან კომბინირებით შესაძლებელია ბავშვის სქესის შესაძლო არჩევანი. რა პოტენციური პრობლემები შეიძლება წარმოდგეს, თუ ეს პროცედურა ფართოდ ხელმისაწვდომი იქნება?

47 ცხოველთა განვითარება



▲ *სურათი 47.1* ***ადამიანის ჩანასახი ჩასახვიდან 6-8 კვირაში.***

ძირითადი კონცეფციები

47.1 **განაყოფიერების შემდეგ ემბრიონული განვითარება მიმდინარეობს დაყოფის, გასტრულაციისა და ორგანოგენეზის გზით**

47.2 **ცხოველებში მორფოგენეზი მოიცავს უჯრედების ფორმის, მდებარეობისა და ადჰეზიის სპეციფიკურ ცვლილებებს**

47.3 **უჯრედების განვითარების გზა დამოკიდებულია მათ ისტორიაზე და ინდუქციურ სიგნალებზე**

შესავალი

ცხოველების განვითარების გეგმა

ძნელია იმის წარმოდგენა, რომ თითოეული ჩვენთაგანი სიცოცხლეს ერთი უჯრედიდან იწყებს, რომლის ზომა დაახლოებით წინადადების ბოლოს დასმული წერტილის ხელაა. სურ. 47.1-ზე ნაჩვენებია ადამიანის ემბრიონი ჩასახვიდან 6-8 კვირის ასაკში, ტვინი ვითარდება თავში (მარცხნივ ზემოთ), ხოლო განვითარებადი გული (წითელი ლაქა ცენტრში) უკვე იწყებს პულსირებას. 9 თვემდეა საჭირო, რათა ერთუჯრედიანი ზიგოტა ანუ განაყოფიერებული კვერცხუჯრედი ახალშობილ ადამიანად ჩამოყალიბდეს, რომელიც ტრილიონობით დიფერენცირებული უჯრედებისაგანაა აგებული, და ეს უჯრედები ქსოვილებად და ორგანოებად არიან ორგანიზებული.

კითხვა - როგორ გადაიქცევა ზიგოტა ცხოველად, საუკუნეების მანძილზე არსებობს. მე-18 საუკუნემდე პრეფორმაცია რჩებოდა წამყვან მოსაზრებად, რომლის თანახმად კვერცხი ან სპერმა სახეშეცვლილ მინიატურულ ინფანტს ან „ჰომუნკულუსს“ შეიცავდა, რომელიც განვითარების დროს უფრო დიდი ხდებოდა (სურ. 47.2). განვითარების განსხვავებული ახსნა იყო ეპიგენეზი, და ეს ახსნა 2000 წლით ადრე არისტოტელეს მიერ იყო წამოყენებული. ეპიგენეზის თანახმად ცხოველის ფორმის მიღება საწყისი უფორმო კვერცხიდან თანდათანობით ხდებოდა. მიკროსკოპის გამოყენებით მე-19 საუკუნეში ბიოლოგებმა შესძლეს, დაენახათ ემბრიოგენეზისის მიმდინარეობა პროგრესირებადი ნაბიჯების სახით და პრეფორმაცია ეპიგენეზისმა შეცვალა, როგორც უფრო მისაღები თეორია ემბრიოლოგებისთვის. მიუხედავად ამისა, პრეფორმაციის კონცეფციას აქვს დადებითი მხარეები: თუმცა, ემბრიონები თანდათანობით ვითარდებიან, ორგანიზმის განვითარების გეგმა უკვე კვერცხში უნდა იყოს მოთავსებული

ორგანიზმების განვითარება დამოკიდებულია მათი ზიგოტის გენომზე და აგრეთვე იმ განსხვავებებზე, რაც ადრეულ ემბრიონულ უჯრედში წარმოიქმნება. ეს განსხვავებები, თავის მხრივ, სხვადასხვა უჯრედების განსხვავებული გენების ექსპრესიით არის განპირობებული. ზოგიერთ სახეობაში ადრეული ემბრიონული უჯრედები თავიდანვე განსხვავებულია, დედის კვერცხუჯრედში არსებული სუბსტანციების არაჰომოგენურ გადანაწილების გამო, რომელთაც **ციტოპლაზმური დეტერმინანტები** ეწოდება. ეს ნივთიერებები იმ უჯრედების განვითარებაზე მოქმედებენ, რომლებიც მემკვიდრეობით იღებენ მათ ზიგოტის დაყოფის ადრეულ სტადიებზე (იხ. სურ.21. 11ა). სხვა სახეობებში უჯრედების საწყისი განსხვავება დამოკიდებულია აღნიშნული დეტერმინანტების სხვადასხვა მდებარეობაზე ემბრიონულ უჯრედებში. სახეობათა უმეტესობაში ამ ორი მექანიზმის კომბინაცია ადრეული, ემბრიონული უჯრედების განსხვავებას განაპირობებს.



▲ *სურათი 47.2* ***ადამიანის სპერმის თავში მოთავსებული „ჰომონკულუსი“.*** *გრავიურა გაკეთებულია 1694 წ.*

მაშინ როდესაც უჯრედები დაყოფას აგრძელებენ და ემბრიონი განვითარებას განაგრძობს, მექანიზმები რომლებიც აკონტროლებენ სელექციურ გენურ ექსპრესიას **უჯრედების დიფერენციაციას** იწვევენ. ამის შედეგად უჯრედების სტრუქტურული და ფუნქციური სპეციალიზაცია ყალიბდება. კომუნიკაცია რომელიც ატყობინებს რა და როდის გააკეთონ ხდება სიგნალების გაცვლით ემბრიონულ უჯრედებს შორის. განვითარება უჯრედების დაყოფასა და დიფერენციაციასთან ერთად შეიცავს **მორფოგენეზსაც** – პროცესს, რომლის საშუალებითაც ცხოველთა ფორმირება ხდება და დიფერენცირებული უჯრედები თავის შესაბამის ადგილს იკავებენ.

მოლეკულური გენეტიკისა და ემბრი-

ოლოგიის კლასიკური მიდგომების კომბინაციით, განვითარების საკითხებზე მომუშავე ბიოლოგებს უკვე ეძლევათ შესაძლებლობა, უპასუხონ მრავალ კითხვას იმის თაობაზე, თუ როგორ აძლევს დასაბამს განაყოფიერებული კვერცხუჯრედი ცალკეულ ცხოველს. ამ თავში ჩვენ ძირითადად განვიხილავთ ორგანიზმებს, როგორიცაა ზღვის ზღარბი, ბაყაყები და წიწილები, რომლებიც კლასიკური ემბრიოლოგიის კვლევის საგანს წარმოადგენენ. თუმცა ამ ცხოველების განვითარების დაკვირვება ლაბორატორულ პირობებში ადვილია, მათი გენეტიკური შესწავლა 21-ე თავში აღწერილი ცხოველების კვლევაზე უფრო ძნელია. თუმცა, მოლეკულური ტექნიკის განვითარებამ ამჟამად შესაძლებელი გახადა განვითარების მოლეკულური მექანიზმების შესწავლა სხვადასხვა სახეობის ცხოველებში.

კლასიკური დაკვირვების ცხოველებთან ერთად, ჩვენი საკუთარისახეობის განვითარების პროცესი ძალიან საინტერესოა და ამავე თავში განიხილება. ეთიკური მოთხოვნების შესაბამისად, ადამიანის ემბრიონების კვლევა მიუღებელია და ჩვენი ცოდნა ნაწილობრივ სხვა ძუძუმწოვრების, კერძოდ, თაგვებზე ჩატარებულ კვლევებზე და ნაწილობრივ ადამიანის in vitro განაყოფიერების შედეგად ჩასახული ემბრიონის განვითარების ადრეულ სტადიებზე დაკვირვებით მიღებულ მონაცემებზეა დაფუძნებული.

ჩვენ დავიწყებთ ემბრიონული განვითარების ძირითადი სტადიების აღწერით, რაც ცხოველების უმეტესობისთვისაა დამახასიათებელი. შემდეგ, განვიხილავთ იმ უჯრედულ და მოლეკულურ მექანიზმებს, რომელთა შედეგადაც ყალიბდება სხეული. ბოლოს ყურადღებას გავამახვილებთ იმ პროცესებზე, რომელთა საშუალებითაც უჯრედები განიცდის დიფერენციაციას, რაც საბოლოო ჯამში მათ საშუალებას აძლევს შეასრულონ თავისი როლი ცხოველის სხვადასხვა აქტივობაში.

კონცეფცია **47.1**

განაყოფიერების შემდეგ ემბრიონული განვითარების პროცესი მიმდინარეობს დაყოფის, გასტრულაციისა და ორგანოგენეზის გზით

მნიშვნელოვანი მოვლენებს განვითარებისათვის ადგილი აქვს განაყოფირებისას და მომყოლი სამი განვითარების სტადიისას მიმდინარე პროცესები. ზიგოტიდან, პირველი სტადიის დროს, რომელსაც დანაწევრება ეწოდება, უჯრედები ისე გადანაწილდება, რომ იქმნება ღრუიანი სფერო, რომლის ზედაპირი უჯრედების ერთი შრისგან შესდგება - ბლასტულა. მეორე სტადიაზე – გასტრულაციის დროს წარმოიქმნება სამშრიანი ემბრიონი – გასტრულა. მესამე სტადიის – ორგანოგენეზის დროს წარმოიქმნება რუდიმენტული ორგანოები, რომელთაგან ზრდასრული ორგანიზმის სტრუქტურები ვითარდება.

ჩვენს განხილვაში ყურადღებას გავამახვილებთ მხოლოდ რამდენიმე სახეობაზე, რომლებიც აღნიშნული პროცესების შესასწავლად მოდელებად გამოიყენება. მკვლევრები რაც უფრო მეტ სახეობების განვითარებას სწავლობენ, აღმოაჩენენ განსხვავებებს, თუმცა მრავალ მსგავსებასაც პოულობენ. განვითარების ყოველი სტადიის განხილვისას ჩვენ ჯერ იმ სახეობებს შევეხებით, რომელთა შესახებ მეტია ცნობილი და შემდეგ შევადარებთ იგივე პროცესებს სხვა სახეობებში. დავიწყებთ სპერმით კვერცხუჯრედის განაყოფიერების პროცესის განხილვით.

განაყოფიერება

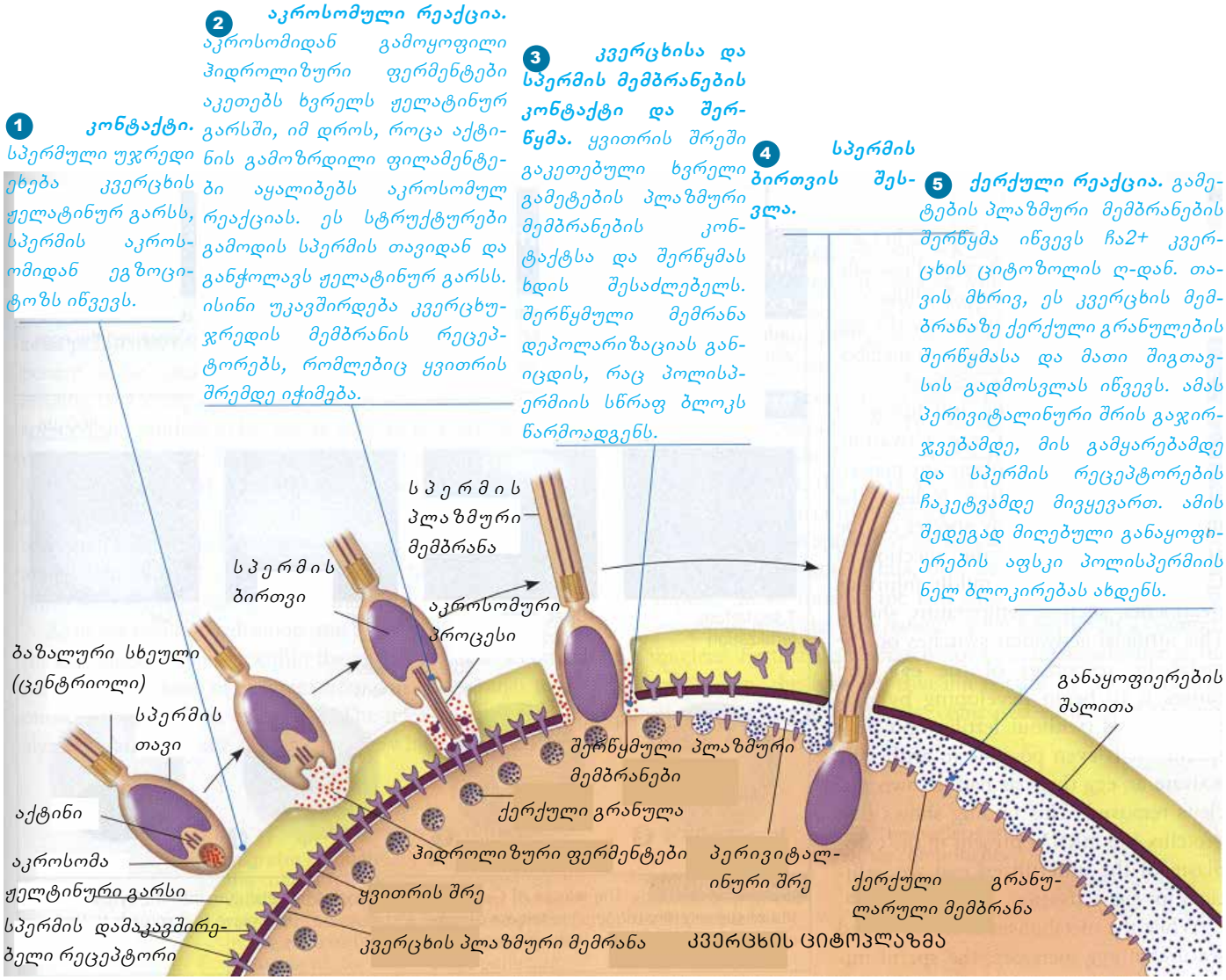
სპერმა და კვერცხი (გამეტები), რომლებიც ერთიანდებიან განაყოფიერებისას, წარმოადგენენ მაღალსპეციალიზირებულ უჯრედებს რომელებიც ყალიბდებიან რთული განვითარების პროცესის შედეგად მშობლების სათესლესა და საკვერცხეში **(იხ. სურ. 46.11 და 46.12).** განაყოფიერების ძირითად არსს წარმოადგენს ორი უჯრედის ჰაპლოიდური რაოდენობის ქრომოსომების დაწყვილება ერთ დიპლოიდურ უჯრედად. მეორე, მნიშვნელოვანი ფუნქცია კვერცხის აქტივაციაა: სპერმასთან კონტაქტის დროს კვერცხის ზედაპირზე მიმდინარე მეტაბოლური რეაქციები ემბრიონულ განვითარებას აძლევს საწყისს.

განაყოფიერება ძირითადად ზღვის ზღარბებშია შესწავლილი. მათი გამეტების კომბინირება ზღვის წყალში ადვილად მისაღწევია ლაბორატორულ პირობებში და შემდგომ მოვლენებზე დაკვირვებაც ადვილია. მიუხედავად იმისა, რომ ზღვის ზღარბები ხერხემლიანებსა და ქორდიანებსაც კი არ მიეკუთვნებიან, ისინი ამ ცხოველებს მეორადპირიანობის მახასიათებლებით ემსგავსებიან **(იხ. სურ. 32.9).** დეტალების გამორიცხვით, ზღვის ზღარბის განაყოფიერება და ადრეული განვითარება კარგ, ზოგად მოდელს წარმოადგენს აღნიშნული პროცესების შესასწავლად ხერხერმლიანებში.

აკროსომული რეაქციები

ზღვის ზღარბს გარეგანი განაყოფიერება ახასიათებს. ეს პროცესი მიმდინარეობს მაშინვე, როგორც კი მათი გამეტები ზღვის წყლის გარემოში ხვდება. ჟელატინური გარსი, რომელიც კვერცხს გარედან ფარავს, ხსნადი მოლეკულების წყაროს წარმოადგენს. ისინი ზღვის წყალში კვერცხის მიმართულებით მოცურავე სპერმატოზოიდებს იზიდავს. როგორც კი ზღვის ზღარბის სპერმული უჯრედის თავი ეხება კვერცხის ჟელატინურ გარსს, მასში არსებული მოლეკულები **აკროსომულ რეაქციას** ჩართავენ **(სურ. 47.3)**. ეს პროცესი იწყება მაშინვე, როგორც კი სპერმის წვერზე არსებული ვეზიკულა – აკროსომა ჰიდროლიზურ ფერმენტებს გამოყოფს. ეს ფერმენტები მოინელებენ ჟელატინურ გარსს, რაც საშუალებას აძლევს სპერმატოზოიდის წაგრძელებულ სტრუქტურას, აკროსომულ მორჩს, შეაღწიოსჟელატინურ გარსში. აკროსომული მორჩის წვერის ცილოვანი მოლეკულები კვერცხის წედაპირზე არსებულ სპეციფიკურ რეცეპტორებს ეწებება. ზღვის ზღარბის, ისევე, როგორც სხვა ცხოველების კვერცხი `კლიტე-გასაღების“ შეცნობის პრინციპით მხოლოდ იგივე სახეობის სპერმით ნაყოფიერდება. ამგვარი სახეობრივი სპეციალიზაცია ძალიან მნიშვნელოვანია წყლის გარემოში, სადაც სხვა სახეობის გამეტებიც არსებობენ.

აკროსომის წვერის შეხება კვერცხის მემბრანაზე სპერმისა და კვერცხის მემბრანების შერწყმას და სპერმის ბირთვის კვერცხის ციტოპლაზმაში შეღწევას იწვევს. როგორც შეხება, ისე მემბრანების შერწყმა კვერცხუჯრედის პლაზმური მემბრანის იონური არხე-



▲ *სურათი 47.3* **ზღვის ზღარბის განაყოფიერების დროს მიმდინარე აკროსომული და ქერქული რეაქციები.** *მოვლენები, რომლებსაც ადგილი აქვს ერთი სპერმის და ერთი კვერცხის შერწყმისას, როცა მხოლოდ ერთი სპერმის ბირთვი აღწევს კვერცხის ციტოპლაზმაში.*

ბის გახსნას იწვევს. ამას კვერცხუჯრედში ნატრიუმის იონების შესვლა და მემბრანული პოტენციალის ცვლილება მოჰყვება (იხ. თავი 7). მემბრანული პოტენციალის ამგვარ ცვლილებას დეპოლარიზაცია ეწოდება და ეს პროცესი საერთოა ცხოველის ყველა სახეობისთვის. 1-3 წამის განმავლობაში, როდესაც სპერმა კვერცხს მიუერთდება, დეპოლარიზაცია ხელს უშლის სხვა სპერმატოზოიდებს დამატებით შეერწყან კვერცხის პლაზმურ მემბრანას. პოლისპერმიის ამ **სწრაფი ბლოკირების** გარეშე კვერცხს მრავალი სპერმატოზოიდი გაანაყოფიერებდა, რაც ზიგოტაში ქრომოსომების ნორმიდან გადახრილი (აბერაციული) რაოდენობის დაგროვებას გამოიწვევდა.

ქერქული რეაქცია

მემბრანის დეპოლარიზაცია ერთ წუთამდე გრძელდება და ამგვარად ხდება პოლისპერმიის ხანმოკლე ბლოკირება. ამასთანავე, კვერცხისა და სპერმის პლაზმური მემბრანების შერწყმა ცვლილებების სერიას იწვევს, რაც პოლისპერმიის ხანგრძლივ ბლოკირებას განაპირობებს. სპერმის დაკავშირება იწვევს, სხვასთან ერთად, ორი მეორადი მესენჯერის წარმოქმნას – IP3 და DAG რომელებიც იწვევენ კალციუმის იონების (Ca2+) ენდოპლაზმური რეტიკულუმიდან ციტოზოლში გამოიყოფას (იხ.სურ.11.12). Ca2+ გამოყოფა სპერმის შესვლის ადგილზე იწყება და ტალღისებურად ვრცელდება განაყოფიერებული კვერცხის გასწვრივ (სურ.47.4).

წამების განმავლობაში Ca2+-ის მაღალი კონცენტრაცია ქერქულ რეაქციას აძლევს საწყისს. ამ დროს მემბრანის ქვეშ, კვერცხის ქერქზე მოთავსებული მრავალი ვეზიკულა კვერცხის პლაზმურ მემბრანას ერწყმის. ქერქული გრანულები, რომლებიც ოვოგენეზის დროს წარმოიქმნება ახლა თავის შიგთავსს პერივიტალინურ სივრცეში გამოყოფს. ეს არის პლაზმურ მემბრანასა და ყვითრის შრეს შორის არსებული სივრცე (იხ.სურ.47.3, საფეხური 5). ქერქული

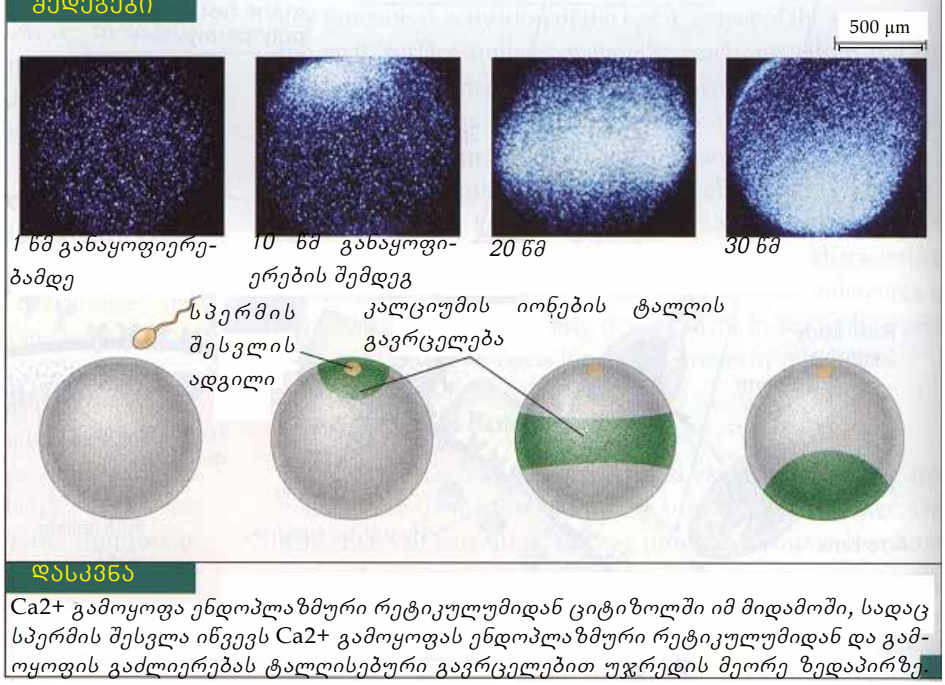
სურათი 47.4

კვლევა: რა მოვლენას იწვევს $Ca_2^{=}$ და სპერმის კავშირი კვერცხუჯრედში სპერმის მოხვედრის შემდეგ

ექსპერიმენტი

ფლუორესცენციული საღებავი, რომელიც ანათებს, როდესაც თავისუფალი Ca_2^{+} შეყვანილია ზღვის ზღარბის გაუნაყოფიერებელ კვერცხში. ზღვის ზღარბის სპერმის დამატებისას მკვლევარებს ფლუორესცენტულ მიკროსკოპში დაკვირვება შეუძლიათ.

შედეგები

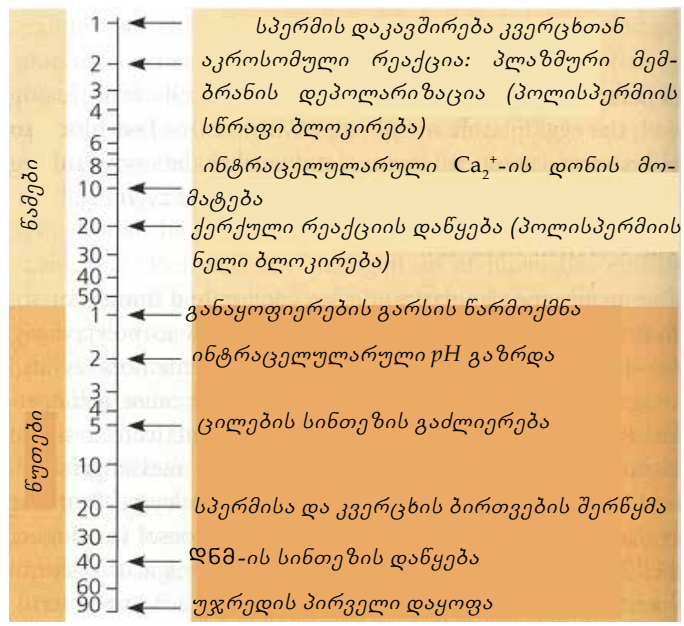


დასკვნა

Ca2+ გამოყოფა ენდოპლაზმური რეტიკულუმიდან ციტოზოლში იმ მიდამოში, სადაც სპერმის შესვლა იწვევს Ca2+ გამოყოფას ენდოპლაზმური რეტიკულუმიდან და გამოყოფის გაძლიერებას ტალღისებური გავრცელებით უჯრედის მეორე ზედაპირზე. შესვლის პროცესი დაახლოებით 30 წმ გრძელდება.

მიუხედავად იმისა, რომ სპერმატოზოიდის შეღწევა კვერცხუჯრედში კვერცხის აქტივაციის გამომწვევია, თავად სპერმის უჯრედები არ იძლევიან რაიმე საჭირო მასალებს აქტივაციისათვის. მრავალი სახეობის გაუნაყოფიერებელი კვერცხი აქტიურდება Ca2+-ის ინექციით ან მსუბუქად დამაზიანებელი ზემოქმედებით, მაგალითად, ტემპერატურული შოკით. ამგვარმა ხელოვნურმა ზემოქმედებამ გაუნაყოფიერებელ კვერცხუჯრედში ისეთი მეტაბოლური ცვლილებები შეიძლება გამოიწვიოს, რომ პართენოგენეზის (სპერმით განაყოფიერების გარეშე) პროცესიც კი ჩაირთოს. კვერცხის ხელოვნური აქტივაცია მაშინაც კი არის შესაძლებელი, თუ ხდება კვერცხის ბირთვის მოცილება. ეს მონაცემები ადასტურებს, რომ გაუნაყოფიერებელ კვერცხში არსებული ცილები და მესენჯერული რნმ (მრნმ) საკმარისია კვერცხის აქტივაციისთვის.

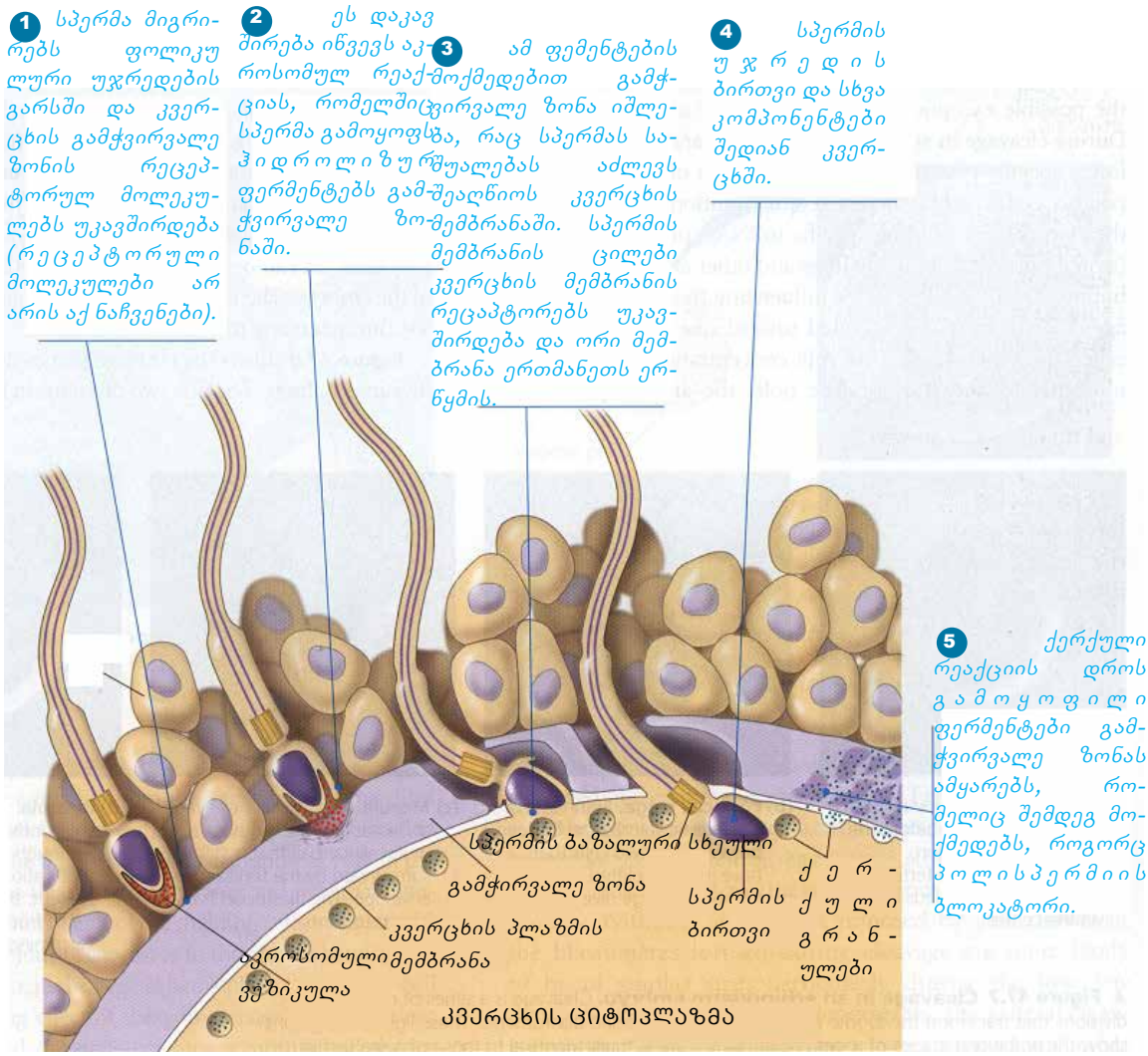
იმ დროს, როდესაც ზღვის ზღარბის აქტივირებული კვერცხის მეტაბოლიზმი ძლიერდება, სპერმის ბირთვი გაჯირჯვებას იწყებს. დაახლოებით 20 წუთის შემდეგ სპერმის ბირთვი ერწყმის კვერცხის ბირთვს და იქმნება ზიგოტის დიპლოიდური ბირთვი. ამას მოყვება დნმ-ის სინთეზის დაწყება, და ზღვის ზღარბში და ზოგიერთ ბაყაყში უჯრედების პირველი დაყოფა 90 გრანულებიდან გამოყოფილი ფერმენტები ამცირებენ ყვითრის შრის პლაზმურ მემბრანაზე შეჭიდულობას. ამავე დროს, მუკოპოლისაქარიდები ოსმოსურ გრადიენტს წარმოქმნის, რის გამოც წყალი აღწევს პერივიტალინურ სივრცეში და მის გაჯირჯვებას იწვევს. ეს მოვლენა, თავის მხრივ, ყვითრის შრეს პლაზმური მემბრანისაგან გასწევს და სხვა ფერმენტები ყვითრის შრის გამყარებას უწყობს ხელს. სხვადასხვა ფერმენტები გამომუშავდება, რომლებიც ყვითრის შრის რეცეპტორული ცილების დეგრადაციას იწვევენ. ეს ცვლილებები ყვითრის შრეს განაყოფიერების აფკად გადააქცევს, რაც კვერცხს დამატებითი სპერმატოზოიდების შესვლისგან იცავს. აღნიშნული განაყოფიერების აფკი და სხვა ცვლილებები, რომლებიც კვერცხის ზედაპირზე მიმდინარეობს, პოლისპერმიის ნელ ბლოკს წარმოადგენს. აღნიშნული პროცესები ხანგრძლივი მოქმედებისაა. მიუხედავად იმისა, რომ ქერქული რეაქცია ძირითადად ზღვის ზღარბზეა შესწავლილი, ეს მოვლენები ასევე მიმდინარეობს ხერხემლიანებში – თევზებში და ძუძუმწოვრებში.



▲ *სურათი 47.5* **ზღვის ზღარბის განაყოფიერების დროის გრაფიკი.** *პროცესი იწყება, როდესაც სპერმის უჯრედი ეხება კვერცხის ჟელატინურ გარსს (ტაბულის თავზე). მიაქციეთ ყურადღება, რომ შკალა ლოგარითმულია.*

კვერცხის აქტივაცია

მეორე შედეგი, რომელიც კვერცხის ციტოზოლში Ca2+-ის კონცენტრაციის სწრაფი მატებით მიიღება, კვერცხის სუნთქვის დონის და ცილების სინთეზის მნიშვნელოვანი ზრდაა. მეტაბოლიზმის ამგვარ სწრაფ გაძლიერებას კვერცხის აქტივაციას უწოდებენ.



▲ **სურათი 47.6 განაყოფიერების ადრეული მოვლენები ძუძუმწოვრებში.** *როგორც ზღვის ზღარბებში, ძუძუმწოვრებშიც განაყოფიერების პროცესის დროს მხოლოდ ერთი სპერმა აღწევს კვერცხის ციტოპლაზმაში*

წუთში შეინიშნება. ზღვის ზღარბის განაყოფიერების პროცესი და დროში მისი მიმდინარეობა სურ. 47.5-ზეა შეჯამებული.

სხვა სახეობებში განაყოფიერება მრავალი ნიშნით ემსგავსება ზღვის ზღარბში მიმდინარე პროცესებს. თუმცა განაყოფიერების დროში არის განსხვავება. აგრეთვე, სხვადასხვა სახეობაში განსხვავებულია კვერცხის მეიოზის სტადიები, რომლითაც კვერცხუჯრედი აღწევს განაყოფიერებამდე. როცა ზღვის ზღარბის კვერცხი იწყებს განაყოფიერებას, მასში მეიოზი დამთავრებულია. სხვა სახეობებში კვერცხი განაყოფიერებამდე მეიოზის სხვადასხვა სტადიაზეა შეჩერებული; განაყოფიერების შემდეგ ასეთ კვერცხებში მეიოზი სწრაფად მიმდინარეობს უკვე აღწერილი სტადიებისა გზით. ადამიანის კვერცხი, მაგალითად, შეჩერებულია II მეოზის მეტაფაზაში **(იხ. სურ. 46.11)** მანამ, სანამ ის არ განაყოფიერდება მდედრის რეპროდუქციულ ტრაქტში.

ძუძუმწოვრების განაყოფიერება

ზღვის ზღარბის და ზღვის სხვა უხერხემლოების გარეგანი განაყოფიერებისგან განსხვავებით, ხმელეთის ცხოველებში, ძუძუმწოვრების ჩათვლით, განაყოფიერება ძირითადად შინაგანია. ძუძუმწოვარი მდედრების რეპროდუქციული ტრაქტების გამონაყოფი ცვლის განსაზღვრულ მოლეკულებს სპერმატოზოიდის ზედაპირზე და აგრეთვე აძლიერებს სპერმის მოძრაობის უნარს. ადამიანებში სპერმის ფუნქციის გაძლიერებას დაახლოებით 6 საათი ესაჭიროება მას შემდეგ, რაც ის მდედრის რეპროდუქციულ ტრაქტში მოხვდება.

ძუძუმწოვრების კვერცხუჯრედი დაფარულია ფოლიკულური უჯრედებით, რომლებიც კვერცხუჯრედთან ერთად ოვულაციის პერიოდში გამოიყოფა. სპერმატოზოიდმა მიგრაცია უნდა მოახდინოს ფოლიკულური შრის უჯრედებში, ვიდრე ის კვერცხუჯრედის ექსტრაცელულარულ გარსს - **გამჭვირვალე ზონას** მიაღწევს. ამ გამჭვირვალე ზონის ფუნქიის ერთ-ერთ კომპონენტს წარმოადგენს სპერმის რეცეპცია, რომლის დროსაც იგი სპერმის თავზე არსებულ კომპლემენტარულ მოლეკულებს უმაგრდება. სპერმის მიმაგრება იწვევს აკროსომულ რეაქციას **(სურ. 47.6)**. აკროსომიდან გადმოღვრილი ჰიდროლიზური ფერმენტები ხელს უწყობენ სპერმის უჯრედს გაარღვიოს გამჭვირვალე ზონა და შეაღწიოს კვერცხის პლაზმურ მემბრანაში. აკროსომული რეაქცია იწვევს სპერმის მემბრანის იმ ცილების გამოჩენას, რომლებიც უკავშირდებიან კვერცხის პლაზმურ მემბრანას. ისევე, როგორც ზღვის ზღარბის განაყოფიერებისას, სპერმის უჯრედის დაკავშირება კვერცხუჯრედთან იწვევს კვერცხში ისეთ ცვლილებებს, რასაც მოჰყვება ქერქული რეაქცია – ქერქული გრანულებიდან ფერმენტების გამოყოფა, რომლებიც უჯრედიდან ეგზოციტოზის გზით გამოდიან. ფერმენტების გამოყოფა გამჭვირვა-

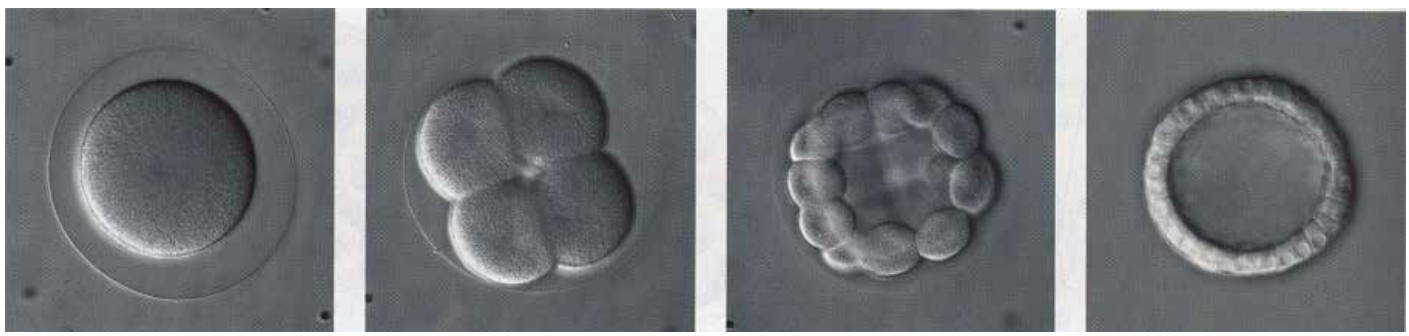
ლე ზონის ცვლილებებს იწვევს, რომელიც მოქმედებს როგორც პოლისპერმიის ნელი ბლოკატორი (ძუძუმწოვრების პოლისპერმიის სწრაფი ბლოკატორის მექანიზმი ცნობილი არ არის). კვერცხისა და სპერმის მემბრანების შერწყმის შემდეგ სპერმა მთლიანად, კუდიანად შედის კვერცხში, რომელსაც დაკარგული აქვს ცენტროსომა. ცენტროსომა ფორმირდება ცენტრიოლოს ირგვლივ, რომელიც ისე მოქმედებს, როგორც სპერმის შოლტის ბაზალური სხეული. ეს ცენტროსომა ზიგოტაში ორ ცენტროსომას გაორმაგებით წარმოქმნის. ეს კი უჯრედების პირველი გაყოფისთვის აუცილებელი მიტოზური თითისტარის გენერაციას იწვევს. ძუძუმწოვრების სპერმისა და კვერცხის ჰაპლოიდური ბირთვები მაშინვე არ ერწყმის ერთმანეთს, როგორც ეს ზღვის ზღარბის განაყოფიერების დროს ხდება. სამაგიეროდ, ორივე უჯრედის ბირთვის გარსი იშლება და ქრომოსომების ორი ნაკრები (თითო თითოეული გამეტიდან) ქმნის ქრომოსომების საერთო თითისტარას ზიგოტის პირველი გაყოფისთვის. ამგვარად, პირველი გაყოფის შემდეგ დიპლოიდური ბირთვი ორ შვილეულ უჯრედში ყალიბდება და ქრომოსომები, რომელიც ორივე მშობლისაგან მოდიან, ერთ ბირთვში თავსდება. განაყოფიერება ძუძუმწოვრებში უფრო ნელა მიმდინარეობს, ვიდრე ზღვის ზღარბში: უჯრედების პირველი დაყოფა სპერმის დაკავშირებიდან 12-36 საათის შემდეგ ხდება, განსხვავებით ზღვის ზღარბების 90 წუთიანი პერიოდისგან.

დანაწევრება

განაყოფიერების დამთავრებისთანავე უჯრედების სწრაფი გაყოფის სერია იწყება. ამ პერიოდის განმავლობაში, რომელსაც დანაწევრება ეწოდება, უჯრედები გაივლიან უჯრედული ციკლის S (დნმ-ის სინთეზის) და M (მიტოზის) ფაზებს. ხშირად G1 და G2 ფაზები გამოტოვებულია და, შესაბამისად, ცილა ან ძალიან ცოტა რაოდენობით, ან სულ არ სინთეზირდება **(იხ. სურ.12.5).** ემბრიონი, განვითარების ამ პერიოდში, ზომაში არ იმატებს. დანაწევრების დროს უბრალოდ ერთი დიდი უჯრედის – ზიგოტის ციტოპლაზმა ნაწევრდება მრავალ პატარა ზომის უჯრედად, რომელსაც ბლასტომერები ეწოდება. თითოეულ ამ უჯრედს საკუთარი ბირთვი აქვს **(სურ. 47.7).**

პირველი ხუთი შვიდი დანაწევრება ქმნის უჯრედების ნაკრებს, რომელსაც მორულა ეწოდება. სითხით სავსე სიღრუე, რომელსაც ბლასტოცელი ეწოდება, მორულას შიგნით იწყებს ფორმირებას და ვითარდება სრულყოფილ ბლასტულად, რომელიც ღრუან სფეროს წარმოადგენს. დაყოფის განმავლობაში კვერცხში არსებული საწყისი ციტოპლაზმის სხვადასხვა უბანი სხვადასხვა ბლასტომერში ნაწილდება. ვინაიდან ეს უბნები ციტოპლაზმის სხვადასხვა დეტერმინანტს შეიცავს, მრავალ სახეობაში ეს დანაწევრება განაპირობებს შემდგომი განვითარების მოვლენებს. ზღვის ზღარბისა და სხვა ცხოველების კვერცხებსა და ზიგოტებს, ძუძუმწოვრების შესაძლო გამორიცხვით, განსაზღვრული პოლარობა აქვთ. ასეთ ორგანიზმებში დაყოფის სიბრტყეები ხასიათდება გარკვეული მდგომარეობით ზიგოტის პოლუსების მიმართებით. პოლარობა განპირობებულია ციტოპლაზმაში არსებული ნივთიერებების (მრნმ, ცილები და ყვითრი – საკვების მარაგი) არათანაბარი განაწილებით. მრავალ ბაყაყში და სხვა ცხოველებში ყვითრის გადანაწილება არის გამშვები ფაქტორი, რომელიც გავლენას ახდენს დანაწევრების პატერნზე. ყვითრი კვერცხის ერთ-ერთი პოლუსისკენაა კონცენტრირებული, რასაც ზრდის პოლუსი (ვეგეტატური, მცენარეული) ეწოდება. ყვითრის კონცენტრაცია მცირდება საწინააღმდეგო პოლუსის მიმართულებით, რასაც ცხოველური პოლუსი ეწოდება.

სხეულის სამი ღერძი ყალიბდება განვითარების ადრეულ ეტაპზე **სურ. 47.8**. ეს პროცესი ადვილად შეისწავლება ბაყაყში ვინაიდან კვერცხში და ადრეულ ემბრიონში სხვადასხვა ნაწილები ფერით განსხვავდება და მათზე ადვილად შეიძლება დაკვირვება. ზიგოტის ვეგეტატური და ცხოველური პოლუსები სხვადასხვა ფერისაა. ცხოველური ჰემისფერო მუქი რუხია, ვინაიდან მელანინის გრანულები განლაგებულია უჯრედის გარეთა შრეში (ქერქში). მელანინის გრა-



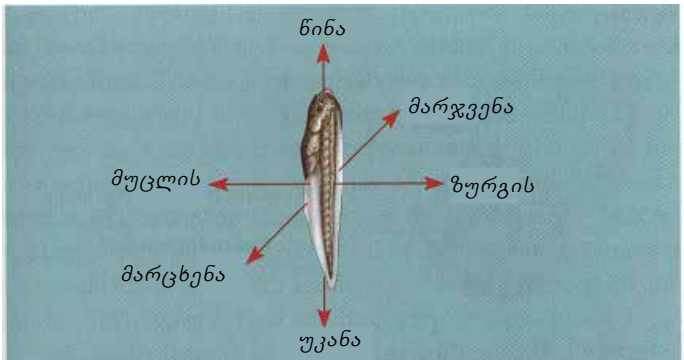
(ა) კვერცხის განაყოფიერება. *აქ ნაჩვენებია ზიგოტა პირველი დაყოფა-დანაწევრების წინ, რომელიც გარშემორტყმულია განაყოფიერების შალითით. ბირთვი ცენტრში მოჩანს.*

(ბ) ოთხ-უჯრედიანი სტადია. *მიტოზური თითისტარის ნარჩენები მოჩანს ორ უჯრედს შორის. აქ მეორე დაყოფა ეს-ეს არის დასრულდა.*

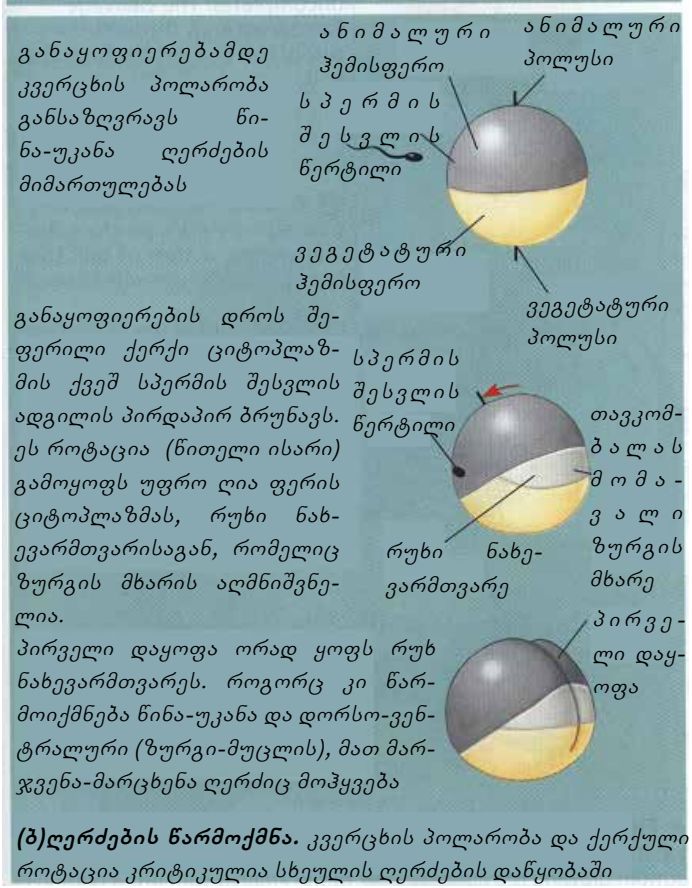
(გ) მორულა. *შემდეგი დაყოფით ემბრიონი მრავალუჯრედიან სფეროს სახითაა, რომელიც კვლავ შეხვეულია განაყოფიერების შალითაში. ბლასტოცელი იწყებს ჩამოყალიბებას.*

(დ) ბლასტულა. *დიდ ბლასტოცელს ერთი შრე ფარავს. ემბრიონს მოშორდა განაყოფიერების შალითა, იგი გამოეყო მას და იწყებს ცურვას.*

▲ *სურათი 47.7* ***დაყოფა კანეკლიანებში.*** *კანეკლიანებში დაყოფა მიმდინარეობს მიტოზური დანაწევრებით სერიებად, რაც ზიგოტას გადააქცევს უჯრედების – ბლასტომერებით შექმნილ სფეროდ. ეს სინათლის მიკროგრაფიები აჩვენებს ზღვის ზღარბის ბრტყელ ემბრიოლოგიურ სტადიებს, რაც ვირტუალურად ზღვის ზღარბის იდენტურია.*

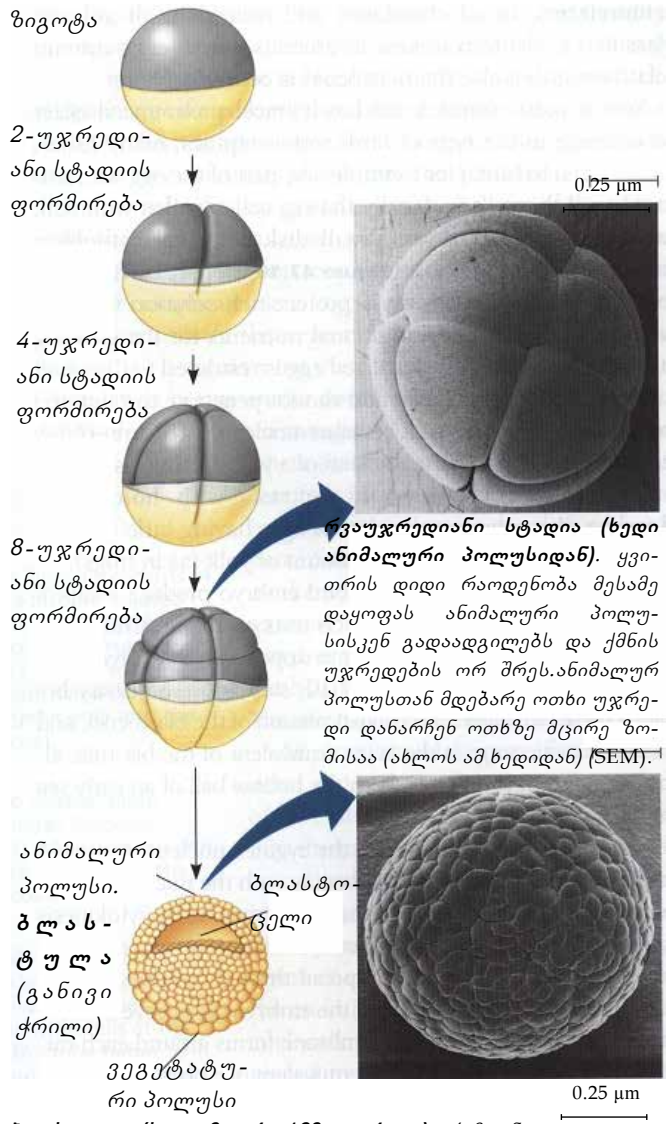


(ა) სხეულის ღერძები. *სრულად განვითარებულ ემბრიონში. თავკომბალა ზემოთ არის ნაჩვენები.*



(ბ)ღერძების წარმოქმნა. *კვერცხის პოლაროზა და ქერქული როტაცია კრიტიკულია სხეულის ღერძების დაწყობაში*

▲ *სურათი 47.8* **სხეულის ღერძები და მათი წარმოქმნა ამფიბიებში.** *სამივე ღერძი ზიგოტის დაყოფამდე წარმოქმნება.*



რვაუჯრედიანი სტადია (ხედი ანიმალური პოლუსიდან). *ყვითრის დიდი რაოდენობა მესამე დაყოფას ანიმალური პოლუსისკენ გადაადგილებს და ქმნის უჯრედების ორ შრეს.ანიმალურ პოლუსთან მდებარე ოთხი უჯრედი დანარჩენ ოთხზე მცირე ზომისაა (ახლოს ამ ხედიდან) (SEM).*

ბლასტულა (სულ მცირე 128 უჯრედი). *რამდენადაც დაყოფა გრძელდება ემბრიონი სითხით სავსე ღრუს – ბლასტოცელის სახით წარმოდგება. ვინაიდან არათანაბარი უჯრედების დაყოფა ყვითრის დიდ რაოდენობას ვეგეტატური ჰემისფეროსკენ გადასწევს, ბლასტოცელი ანიმალურ ჰემისფეროში თავსდება (როგორც ეს ჯვარედინ ჭრილზეა ნაჩვენები).* SEM *აჩვენებს დაახლოებით 4 000 უჯრედს ანიმალური პოლუსის ხედიდან.*

▲ *სურათი 47.9* **ბაყაყის ემბრიონის დაყოფა.** *პირველი და მეორე დაყოფის შემდეგ ანიმალური და ვეგეტატური პოლუსები წარმოიქმნება, მესამე დაყოფა პოლარული ღერძების პერპენდიკულარულია.*

ნულების ნაკლებობა ვეგეტატურ ჰემისფეროზე დამკვირვებელს აძლევს საშუალებას, შეამჩნიოს ყვითრის ყვითელი ფერი.

კვერცხისა და სპერმის შერწყმის შემდეგ ამფიბიის კვერცხში გარდაქმნები ერთ სხეულის ღერძს წარმოქმნის (სურ. 47.8 ბ). პლაზმური მემბრანა და მასთან ასოცირებული ციტოპლაზმა ბრუნავს ციტოპლაზმის შიგნითა შრის მიმართ. ცხოველური პოლუსის ქერქი მოძრაობს სპერმის შესვლის მიმართულებით, ხოლო მცენარეული ჰემისფეროს ქერქი სპერმის შესვლის გასწვრივი ადგილიდან ცხოველური ჰემისფეროსაკენ გადაადგილდება. ვეგეტატური ქერქის მოლეკულებს ახლა უკვე შეუძლიათ ციტოპლაზმის შიგნითა შრის მოლეკულებთან -ცხოველურ პოლუსთან ურთიერთქმედება, რასაც მოჰყვება ციტოპლაზმის იმ უბნის წარმოქმნა, რომელიც შემდგომში სხეულის დორსალურ მხარეს შეესაბამება. ამგვარად, ქერქული როტაცია ზიგოტის დორსო-ვენტრალურ ღერძებს ქმნის. ზოგიერთ სახეობაში ეს მოვლენა აძლევს ციტოპლაზმას ღია ნაცრისფერ შეფერილობას – იქმნება რუხი ნახევარმთვარე, რაც როტაციის დაწყებამდე ცხოველური ქერქის პიგმენტით იყო დაფარული. სპერმის

შესასვლელის საწინააღმდეგო მხარეს არსებული რუხი ნახევარმთვარე შეიძლება გამოყენებულ იქნას, როგორც ემბრიონის მომავალი დორსალური (ზურგის) მხარის აღმნიშვნელი. რუხი ნახევარმთვარის უფრო ღია პიგმენტი შენარჩუნებულია უჯრედის გაყოფის მრავალ რაუნდში.

სურ. 47.9 აჩვენებს დანაწევრების მიმართულებას ბაყაყებში საწყისი გაყოფის დროს. ბაყაყის პირველი ორი სიგრძივი (ვერტიკალური) გაყოფის შედეგად მიიღება თანაბარი ზომის 4 ბლასტომერი, თითოეული მიმართულია ცხოველური პოლუსიდან ვეგეტატურისკენ, მესამე დანაწევრება ეკვატორულია (ჰორიზონტალური) და იძლევა 8-უჯრედიან ემბრიონს. თუმცა, უჯრედების დანაწევრების დროს ეკვატორული უბნებში, ყვითრის ძალიან არათანაბარი დანაწილება ბაყაყის ზიგოტაში გადაადგილებს მიტოზურ აპარატს და საბოლოო ციტოკინეზს ცხოველური ბოლოსკენ. ამგვარად 8-უჯრედიან სტადიაში ცხოველური ჰემისფეროს 4 ბლასტომერი უფრო პატარა ზომისაა, ვიდრე ვეგეტატიურისა. ყვითრის გადანაწილების ეფექტი შეიმჩნევა მომდევნო დანაწევრებებზეც. დანაწევრების შედეგად მიიღება ჯერ მორულა და შემდგომ ბლასტულა. ბაყაყებში უჯრედების ზომაში განსხვავებული დანაწევრება იწვევს იმას, რომ ბლასტოცელი თავსდება ცხოველურ ჰემისფეროში **(იხ. სურ.47. 9)**.

მიუხედავად იმისა, რომ ზღვის ზღარბისა და ზოგიერთი სხვა ცხოველის კვერცხი ბაყაყის კვერცხთან შედარებით ნაკლებ ყვითრს შეიცავს, მათ აქვთ ცხოველურ/მცენარეული ღერძი, რაც განპირობებულია სხვა ნივთიერებების არათანაბარი განაწილებით. თუმცა, ყვითრით გამოწვეული შეზღუდვის გარეშე მიმდინარე დაყოფის დროს წარმოქმნილი ბლასტომერები მეტნაკლებად ერთი ზომისაა, განსაკუთრებით პირველ დანაწევრებათა დროს **(იხ. სურ. 47.7)**. მიუხედავად ამისა, ბაყაყებში დაყოფის ძირითადი სქემა ისევე გამოიყურება, როგორც ზღვის ზღარბში და სხვა ეკალკანიანებში, ყველა ქორდიანში და, საერთოდ, ყველა ცხოველში, რომელიც მეორადპირიანებს მიეკუთვნება. ამ ცხოველებში, რომელთა კვერცხი შესაბამისად ყვითრის მცირე რაოდენობას შეიცავს, ბლასტოცელი ცენტრში თავსდება.

ფრინველების, ქვეწარმავლების, ბევრი თევზის და მწერის კვერცხში ყვითრი განსაკუთრებით ბევრია და თვალსაჩინო გავლენას ახდენს დაყოფაზე. ფრინველებში, მაგალითად, კვერცხის ის ნაწილი, რომელსაც ჩვენ ყვითრს (გულს) ვუწოდებთ, სინამდვილეში ყვითრის საკვებით ამოვსებული კვერცხუჯრედია. ცხოველურ პოლუსზე აქტიური ციტოპლაზმის მცირე ზომის დისკია მოთავსებული **(სურ. 47.10, I საფეხური)**. ეს უზარმაზარი უჯრედი გარშემორტყმულია ცილებით სავსე ხსნარით (კვერცხის ცილა), რომელიც დამატებით საკვებით უზრუნველყოფს მოზარდ ემბრიონს. განაყოფიერებული კვერცხის დაყოფა შეზღუდულია უყვითრო ციტოპლაზმის მცირე დისკით და მას არ შეუძლია შეაღწიოს ყვითრის სისქეში; ამგვარად, ყვითრი რჩება დაუნაწევრებელი **(სურ. 47.10, II საფეხური)**. ყვითრით მდიდარი კვერცხის ეს არასრული დაყოფა ცნობილია, როგორც მეროლობლასტური დაყოფა. ის განსხვავდება ჰოლობლასტური დაყოფისგან, რაც კვერცხის სრული დანაწევრებით მიმდინარეობს იმ ორგანიზმებში, რომლებსაც ცოტა (როგორც ზღვის ზღარბს) და საშუალო რაოდენობის (როგორც ბაყაყს) ყვითრი აქვთ.

ადრეული დაყოფა ფრინველის ემბრიონში წარმოქმნის უჯრედების ნაკრებს, რომელსაც ბლასტოდერმა ეწოდება. იგი განლაგებულია კვერცხის დაუყოფელ ყვითრზე. ბლასტომერები ზედა და ქვედა შრეებად ეპიბლასტად და ჰიპობლასტად გამოიყოფა **(სურ. 47.10, III საფეხური)**. ფრინველებში ამ ორ შრეს შორის არსებული სიღრუე ბლასტოცელია, რომელიც ბლასტულის ეკვივალენტურია, თუმცა მისი ფორმა განსხვავდება ზღვის ზღარბისა და ბაყაყის ადრეული ემბრიონების ღრუან სფეროსგან.

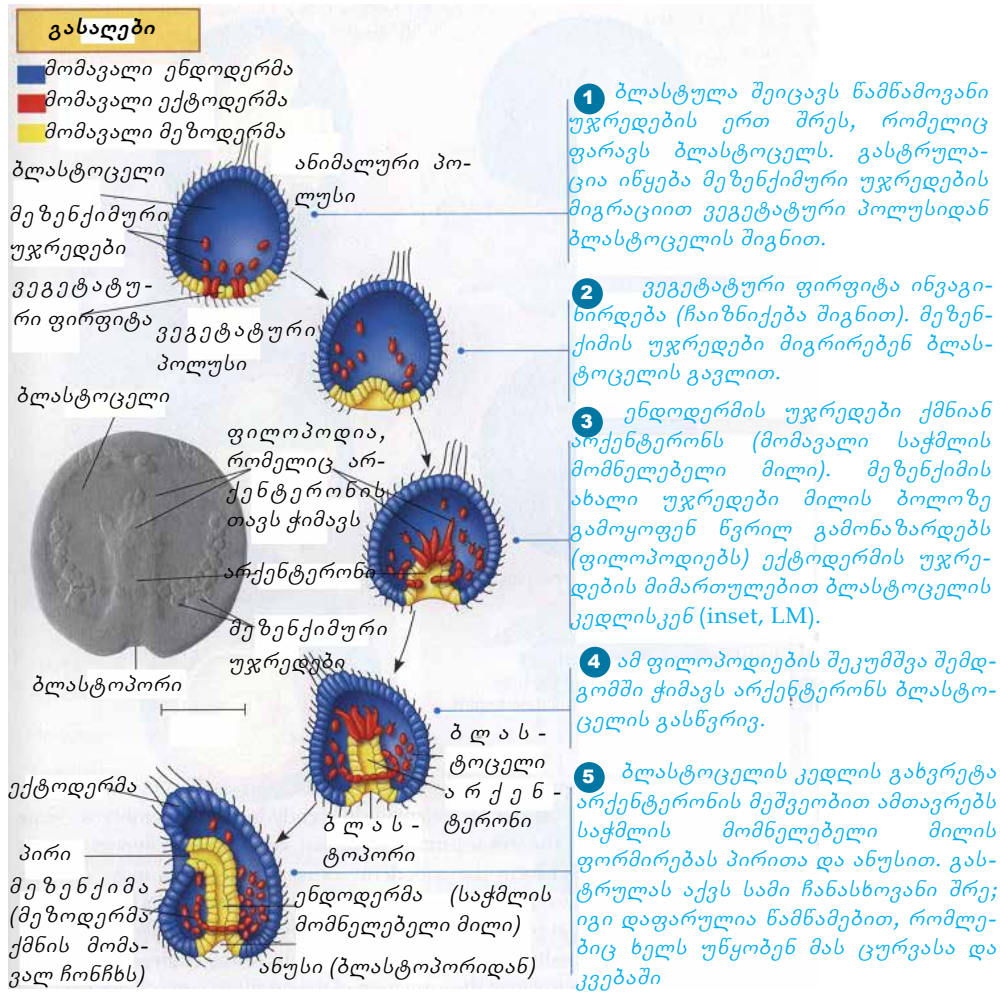


▲ *სურათი 47.10* ***დაყოფა წიწილის ემბრიონში.*** *ხედი ზემოთ მოტანილ სამ ნახატზე აღებულია ანიმალური პოლუსიდან. ქვემოთ მოტანილ ნახატზე ნაჩვენებია ემბრიონის ჭრილი, ზუსტად იმ დროს, როცა ყვითრის მასა ჩანს. ფრინველებში წარმოქმნილი ბლასტოდერმი ბაყაყების ბლასტულის ექვივალენტურია.*

ბით მიგრირებს ემბრიონის გარეთა უბნებისკენ. მიტოზის სხვა მრავალი რაუნდის შემდეგ, პლაზმის მემბრანა შემოსაზღვრავს თითოეულ ბირთვს და ემბრიონი, რომელიც ახლა ბლასტულის ეკვივალენტურია, შეიცავს დაახლოებით 6.000 უჯრედის ერთ შრეს, რომელიც გარს ერტყმის ყვითრის მასას.

გასტრულაცია

მორფოგენეზის პროცესი, რომელსაც გასტრულაცია ეწოდება, წარმოადგენს ბლასტულის უჯრედების გადანაწილებას რაც ქმნის სამშრიან ემბრიონს, რომელსაც პრიმიტიული ნაწლავი აქვს. მიუხედავად იმისა, რომ გასტრულაციის მსვლელობის დეტალები განსხვავებულია ცხოველთა სხვადასხვა ჯგუფში, იგი განპირობებულია ზოგადად ერთი და იგივე მექანიზმებით: ცვლილებებით უჯრედების ფორმაში, ცვლილებებით უჯრედის მოძრაობაში და ცვლილებებით უჯრედების ადგეზიის უნარში სხვა უჯრედებთან და ექსტრაცელულარული მატრიქსის მოლეკულებთან. გასტრულაციის შედეგად ბლასტულას ზედაპირზე მდებარე ზოგი უჯრედი გადაადგილდება შიგნით და უჯრედების სამშრიანი წარმონაქმნი მიიღება. სამშრიან ემბრიონს **გასტრულა** ეწოდება. უჯრედების ახალი მდებარეობა გასტრულას შრეებში მათ ურთიერთობის ახალი გზების საშუალებას აძლევს.



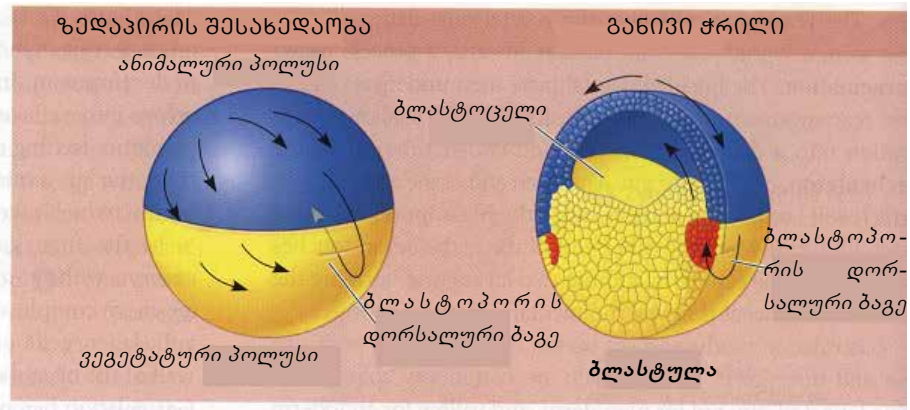
▲ *სურათი 47.11* **გასტრულაცია ზღვის ზღარბში.** *უჯრედების მოძრაობა გასტრულაციის დროს აყალიბებს ემბრიონის პრიმიტიულ ნაწლავს სამი ჩანასახოვანი შრით. მეზენქიმის (მეზოდერმის) ზოგიერთი უჯრედი, რომელიც შიგნით მიგრირებს (საფეხური 1) გამოყოფს კალციუმის კარბონატს და ქმნის მარტივ შინაგან ჩონჩხს. ემბრიონები განვითარების 1-3 საფეხურებზე ნაჩვენებია წინხედით, ხოლო 4 და 5 საფეხურებზე – გვერდხედით.*

გასტრულაციის შედეგად მიღებული სამი შრე ემბრიონული ქსოვილებია, რომლებსაც აქვთ საერთო სახელწოდება **ჩანასახოვანი შრეები. ექტოდერმა** წარმოიქმნება გასტრულის გარეთა შრის უჯრედებისგან, ენტოდერმა შიგნითა შრის უჯრედებისგან, **მეზოდერმა** ავსებს სივრცეს ექტოდერმასა და ენდოდერმას შორის. უჯრედების ამ სამი შრისგან ვითარდება მოზრდილი ცხოველის ყველა ქსოვილი და ორგანო. ჩვენ აქ თვალყურს გავადევნებთ იმ მოვლენებს, რომელთაც ადგილი აქვს გასტრულაციის დროს ზღვის ზღარბში, ბაყაყსა და წიწილაში.

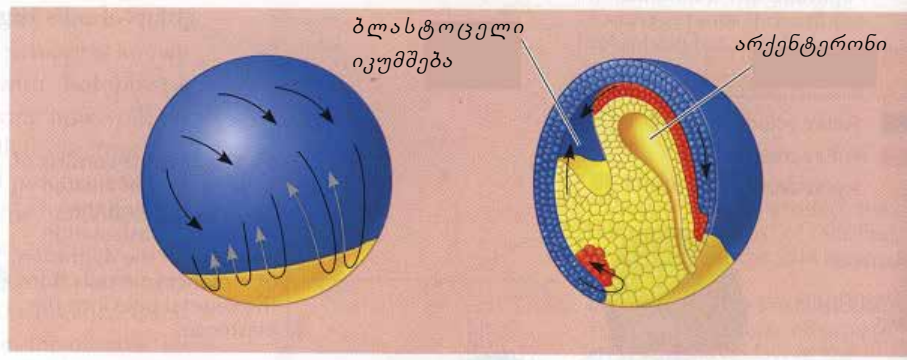
სურ. 47.11. აჩვენებს ზღვის ზღარბის ემბრიონის განვითარების სტადიებს (გასტრულაციას). ამ ცხოველის ბლასტულა შეიცავს უჯრედების ერთ შრეს ცენტრალურად განლაგებული ბლასტოცელით. გასტრულაცია ვეგეტატურ პოლუსზე იწყება, სადაც ინდივიდუალური უჯრედები გამოიყოფა ბლასტულიდან და შედიან ბლასტოცელში, როგორც მიგრაციული უჯრედები, რომელთაც მეზენქიმური უჯრედები ეწოდებათ. ვეგეტატური პოლუსის დარჩენილი უჯრედები ნელ-ნელა იზნიქება და ქმნის ვეგეტატიურ ფირფიტას. ამ პროცესს **ინვაგინაცია** ეწოდება. ვეგეტატური ფირფიტა განიცდის ტრანსფორმაციას, რომლის დროსაც ინვაგინაცია გრძელდება მანამ, სანამ არ წარმოიქმნება პრიმიტიული მილი – არქენტერონი. არქენტერონის გახსნილ ბოლოს, რომელიც ანუსად გარდაიქმნება, ბლასტოპორი ეწოდება. არქენტერონის მეორე გახსნილი ბოლო იქმნება, როდესაც არქენტერონი ეხება ექტოდერმის შიგნითა შრეს და ეს ორი შრეს შეერწყმის, რაც ქმნის რუდიმენტული მომნელებელი მილის პირს.

ზღვის ზღარბის ემბრიონში გასტრულაციით პრიმიტიული ნაწლავი და ჩანასახის ფურცლები იქმნება. ისინი, ჩვეულებრივ, სხვადასხვა ფერით არის აღნიშნული, ლურჯით – ექტოდერმა, წითლით – მეზოდერმა და ყვითლით – ენტოდერმა (იხ. სურ. 47.11, საფეხური 5). სხეულის ამგვარი სამშრიანი გეგმა დამახასიათებელია მრავალი ცხოველის ტიპისთვის და განვითარების ძალიან ადრეულ ეტაპებზეა წარმოდგენილი. ზღვის ზღარბში გასტრულა,

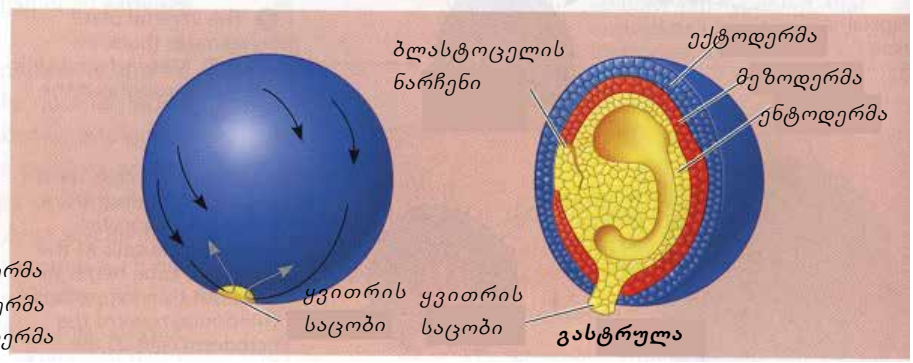
1 *გასტრულაცია მცირე ზომის ნაჭდევით იწყება, ბლასტოპორის დორსალური ბაგე ბლასტულის ერთ მხარეს გამოვლინდება. ნაკეცი უჯრდების ფორმის ცვლილებით წარმოიქმნება და შიგნით ჩაიზნიქება (ინვაგინაცია). დამატებითი უჯრედები შემდეგ ჩაიხვევა დორსალური ბაგისაკენ (ინვოლუცია) და შიგნით მოძრაობენ, სადაც ისინი ენდოდერმასა და მეზოდერმას ქმნიან. ამასთან ერთად, ცხოველური პოლუსის უჯრედები, მომავალი ექტოდერმა, ცვლიან თავის ფორმას და გარეთა ზედაპირზე იწყებენ გავრცელებას.*



2 *რაც უფრო მეტად ხდება უჯრედების ინვაგინაცია, ბლასტოპორის ბაგე მეტად იზრდება ემბრიონის ორივე მხარეს. როდესაც ბაგის ორივე მხარე ერთმანეთს ხვდება, ბლასტოპორი წრეს წარმოქმნის, რომელიც ექტოდერმის მთელ ზედაპირზე გავრცელების შესაბამისად მცირდება. გრძელდება რა შიგნით ინვოლუცია, ენდოდერმა და მეზოდერმა იჭიმება და არქენტერონი იწყებს ფორმირებას. ამის შედეგად ბლასტოცელი პატარავდება.*



3 *გვიანი გასტრულაციის დროს ენდოდერმის გასწვრივი არქენტერონი მთლიანად გადაადგილებს ბლასტოცელს და სახეზეა სამი ჩანასახოვანი შრე. წრიული ბლასტოპორი გარს ეხვევა ყვითრით სავსე უჯრედების საცობს.*

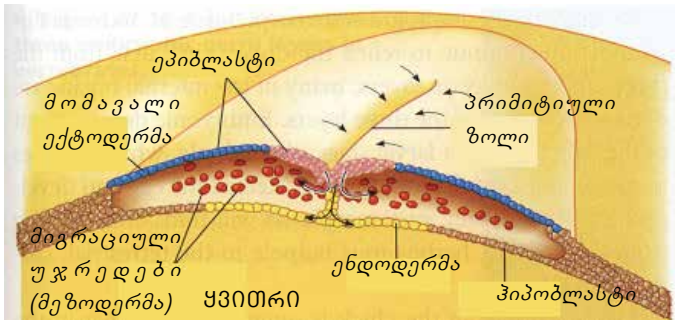


▲ *სურათი 47.10* **ბაყაყის ემბრიონის გასტრულაცია.** *ბაყაყის გასტრულაში, ბლასტოცელი გადაადგილებულია ანიმალური პოლუსისაკენ და გარშემორტყმულია რამდენიმე სქელი უჯრედის კედლით. უჯრედების მოძრაობა, რომლითაც გასტრულაცია იწყება მიმდინარეობს ბლასტულის დორსალურ მხარეს, სადაც ზიგოტაში რუხი ნახევარმთვარე იყო ლოკალიზებული (იხ. სურ. 47.8 ბ). რუხი ნახევარმთვარე აქ არ ჩანს, მიუხედავად იმისა, რომ აქ გასტრულაციის დასაწყისია გამოსახული.*

ჩვეულებრივ, წამწამებიან ლარვად გადაიქცევა, რომელიც ცურავს, როგორც პლანქტონი ოკეანის ზედაპირზე და ბაქტერიებითა და ერთუჯრედიანი წყალმცენარეებით იკვებება. მცირე ხნის შემდეგ ლარვა მეტამორფოზს განიცდის ზღვის ზღარბის ზრდასრულ ფორმად და ზღვის ფსკერზე ბინადრობას იწყებს.

ბაყაყებში გასტრულაციით ასევე მიიღება სამშრიანი ემბრიონი არქენტერონით. თუმცა, გასტრულაციის მექანიზმი ბაყაყებში უფრო გართულებულია, ვინაიდან მათ ვეგეტატურ ჰემისფეროში ყვითრით სავსე დიდი უჯრედები აქვთ. ამასთანავე, სახეობათა უმრავლესობაში ბლასტულას კედელი ცალკეულ უჯრედზე უფრო სქელია. გასტრულაცია იწყება ბლასტულას დორსალურ მხარეს, როცა უჯრედების ჯგუფი იწყებს ინვაგინაციას იმ რეგიონის გასწვრივ, სადაც ზიგოტაში რუხი ნახევარმთვარე წარმოიქმნება (იხ. სურ. 47.8). ეს ინვაგინაცია იწყება ბლასტოპორის დორსალურ მხარეს, რომელსაც დორსალური ბაგე ეწოდება (სურ. 47.12). ბლასტოპორის ბაგე იწელება, ვინაიდან თითოეულ ბოლოში დაწყებული ინვაგინაცია გრძელდება, ვიდრე ორივე ბოლო ერთმანეთს ვენტრალურ მხარეს არ შეხვდება. ბლასტოპორი წრის ფორმას იღებს.

მთელი ბლასტოპორის გასწვრივ, ემბრიონის ზედაპირზე მოთავსებული მომავალი ენტოდერმისა და მეზოდერმის უჯრედები ბაგის კიდით ემბრიონის შიგნით გადაინაცვლებენ რასაც ინვოლუცია ეწოდება. ემბრიონის შიგნით მოხვედრისთანავე, ეს უჯრედები ბლასტოპორს შორდებიან და ენტოდერმისა და მეზოდერმის შრეებად ორგანიზებას იწყებენ. ამ პროცესის დროს ბლასტოცე-



▲ *სურათი 47.10* ***გასტრულაცია წიწილის ემბრიონში.*** *გასტრულაციის დროს წიწილის ეპიბლასტის ზოგიერთი უჯრედი მიგრირებს ემბრიონის შიგნით პრიმიტიული ზოლით აქ ნაჩვენებ განივ ჭრილზე. ამ უჯრედთაგან ზოგიერთი მოძრაობს ქვემოთ და ენდოდერმას ქმნის, მაშინ როდესაც ზოგიერთი მოძრაობს ლატერალურად და მეზოდერმას ქმნის. გასტრულაციის ბოლოს ექტოდერმად ის უჯრედები გადაიქცევა, რომლებიც ემბრიონის ზედაპირზე მარცხნივ-უკან მდებარეობენ*

ლი იშლება, ჩაენაცვლება არქენტერონის სიღრუით, რაც, თავის მხრივ, ენტოდერმის მილს წარმოადგენს. როგორც კი გასტრულაცია მთავრდება, ბლასტოპორის ბაგე წრიულად, ირგვლივ ერტყმის ყვითრის საცობს, რომელიც საკვებით დატვირთული გარეთა უჯრედებისაგან შედგება. ეს გამჭოლი უჯრედები შიგნითა მიმართულებით ექტოდერმიდან მოძრაობენ, რაც შემდგომში ბლასტოპორის შეკუმშვას იწვევს. ამ თვალთახედვით უჯრედები, რომლებიც რჩებიან ზედაპირზე, ქმნიან ექტოდერმას და გარს ერტყმიან მეზოდერმის და ენტოდერმის შრეებს. როგორც ზღვის ზღარბის შემთხვევაში, ამფიბიების ანუსი ბლასტოპორისგან ვითარდება, ხოლო პირი, არქენტერონის საწინააღმდეგო ბოლოზე წარმოიქმნება, არქენტერონის ვენტრალურ მხარეზე, ცხოველურ პოლუსთან გაფართოების შემდეგ .

ქათმებში გასტრულაცია ბაყაყების გასტრულაციას ემსგავსება იმ თვალსაზრისით, რომ უჯრედები ორივე შემთხვევაში მოძრაობენ ემბრიონის ზედაპირიდან შიგნითა მიმართულებით. ფრინველებში გასტრულაციის დროს უჯრედების შიგნითა მიმართულებით მოძრაობაზე ზეგავლენა აქვს ყვითრის დიდ რაოდენობას, რომელიც ემბრიონს ფსკერიდან აწვება. გაიხსენეთ რომ დანაწევრება ქათმებთან ქმნის ბლასტდერმს რომელიც შეიცავს ორ – ზედა და ქვედა შრეს – ეპიბლასტს და ჰიპობლასტს, რომელებიც ყვითრის თავზეა მოთავსებულნი **(სურ.47.10)**. ყველა უჯრედი, რომელთაგან შემდგომში ემბრიონი ვითარდება, ეპიბლასტისგან მომდინარეობს. გასტრულაციის პროცესში ეპიბლასტის უჯრედები მიემართება ბლასტოდერმის შუა ხაზისკენ, შემდეგ სცილდება მას და მოძრაობს შიგნით ყვითრის მიმართულებით **(სურ. 47.13)**. ბლასტოდერმის შიგნით შუა ხაზისკენ მოძრავი უჯრედების გროვა ქმნის შესქელებას, რომელსაც **პრიმიტიული ღერო** ეწოდება; იგი მიემართება მიმართულებით, რომელიც ფრინველებში წინა-უკანა ღერძს ქმნის. პრიმიტიული ღერო ფუნქციურად ბაყაყების ბლასტოპორის ბაგის ეკვივალენტურია, მაგრამ ეს ორი სტრუქტურა ორ ემბრიონში განსხვავებულად არის ორიენტირებული. ეპიბლასტის შიგნით მოძრავი უჯრედები ჰიპობლასტის უჯრედების ადგილს იღებენ და ქმნიან ენტოდერმას. ეპიბლასტის სხვა უჯრედები ბლასტოცელში ლატერალურად მოძრაობენ და მეზოდერმას ქმნიან. ეპიბლასტის უჯრედები, რომლებიც ზედაპირზე რჩებიან, ექტოდერმას აძლევენ საწყისს. მიუხედავად იმისა, რომ ჰიპობლასტი არ იძლევა უჯრედებს ემბრიონისთვის, ის ეხმარება პრიმიტიული ღეროს სწორ ფორმირებაში გასტრულაციის დაწყებამდე და საჭიროა ნორმალური განვითარებისათვის. ჰიპობლასტის უჯრედები შემდეგ გამოიყოფიან ენტოდერმიდან. აღნიშნული უჯრედები ქმნიან გარსს, რომელიც გარშემო ერტყმის ყვითრს და ღეროს, რომელიც ყვითრის მასას ემბრიონთან აკავშირებს.

მიუხედავად იმისა, რომ სხვადასხვა სახეობაში სამი ჩანასახოვანი შრე განსხვავებულად წარმოიქმნება, როგორც კი ისინი თავის ადგილზე ლაგდება, გასტრულაცია დასრულებულია. დგება დრო, როცა ემბრიონის ორგანოთა ფორმირება იწყება.

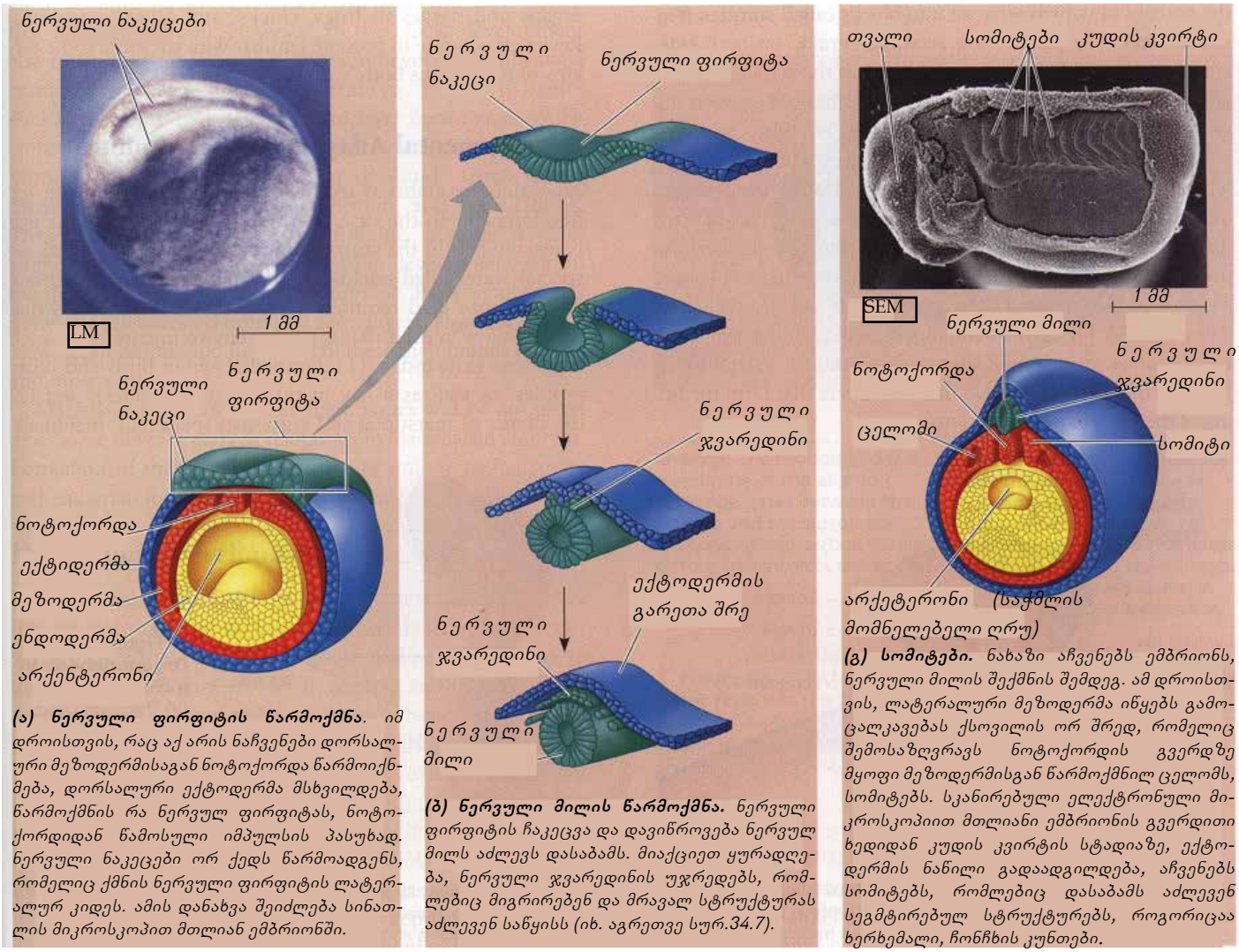
ორგანოგენეზი

ემბრიონის სამი ჩანასახოვანი შრის სხვადასხვა რეგიონი ორგანოგენეზის პროცესში ჩანასახოვან ორგანოებად ვითარდება. მაშინ, როცა, გასტრულაცია გულისხმობს მოძრავი უჯრედების მასას, ორგანოგენეზი შეიცავს მორფოგენეტიკურად ლოკალიზებულ ცვლილებებს ქსოვილში და უჯრედების ფორმაში. ორგანოთა შენების პირველი ნიშანი არის ნაკეცების, ხვრელების და უჯრედების მყარი გროვების წარმოქმნა.

სურ. 47.14. ასახულია ბაყაყების ადრეული ორგანოგენეზის დროს მიმდინარე ზოგიერთ მოვლენა. ბაყაყების და სხვა ქორდიანების ემბრიონებში თავდაპირველად წარმოიქმნება ნერვული მილი და ნოტოქორდი, ჩონჩხის ღერძი, რაც დამახასიათებელია ყველა ქორდიანის ემბრიონისთვის. ნოტოქორდა ვითარდება დორსალური მეზოდერმისგან, რომელიც ზუსტა არქენტერონის თავზე თავსდება **(სურ. 47.14ა)**. ნოტოქორდიდან ზემოთ გაგზავნილი სიგნალები იწვევს ექტოდერმის ამ უბანში ნერვული ფირფიტის წარმოქმნას. ნერვული ფირფიტა მალე შიგნით ბრუნდება და ნ**ერვულ მილად** ეხვევა და თავსდება ემბრიონის წინა-უკანა მიმართულების ღერძის გასწვრივ. **(სურ. 47.14ბ)**. ნერვული მილი გადაიქცევა ცენტრალურ ნერვულ სისტემად – თავის ტვინად თავში და ზურგის ტვინად. მეზოდერმალური ნოტოქორდიდან სიგნალების გაგზავნა ექტოდერმაში არის კარგი მაგალითი იმ პროცესებისა, რომლებიც ორგანოგენეზის დროს შეიმჩნევა: ერთი ჩანასახოვანი შრე აძლევს მეორეს სიგნალს და განაპირობებს მის განვითარების გზას.

უჯრედების ნაკრები, რომელსაც **ნერვული თხემი** ეწოდება, ვითარდება იმ საზღვრის გასწვრივ, საიდანაც ნერვული მილი წარმიმნება ექტოდერმისგან. ნერვული თხემის უჯრედები შემდგომში მიგრირებენ ემბრიონის სხვადასხვა ნაწილში და ქმნიან პერიფერიულ ნერვებს, კბილებს, თავის ქალას ძვლებს და მრავალი უჯრედის სხვადასხვა ტიპს, რის გამოც ზოგიერთი ემბრიოლოგი ნერვულ ჯვარედინს „მეოთხე ჩანასახოვან შრედ“ მიიჩნევს.

სხვა შესქელება წარმოიქმნება მეზოდერმის ზოლში ნოტოქორდის ლატერალურად და განცალკევებული უჯრედების ბლოკებად იყოფა, რომლებსაც **სომიტები** ეწოდება **(სურ. 47.14, ც)**. სომიტები სერიულად ლაგდება ნოტოქორდის სიგრძივ ორივე მხარეს. სომიტების ნაწილები დისოცირდება ინდივიდუალურ მეზენქიმურ უჯრედებად, რომლებიც ახალი ლოკალიზაციის მიმართულებით მიგრირებენ. ნოტოქორდსღეროს ფუნქცია აკისრია, რომლის გარშემო თავს იყრის მეზოდერმული უჯრედები, რომელთაგანაც



(ა) ნერვული ფირფიტის წარმოქმნა. *იმ დროისთვის, რაც აქ არის ნაჩვენები დორსალური მეზოდერმისაგან ნოტოქორდა წარმოიქმნება, დორსალური ექტოდერმა მსხვილდება, წარმოქმნის რა ნერვულ ფირფიტას, ნოტოქორდიდან წამოსული იმპულსის პასუხად. ნერვული ნაკეცები ორ ქედს წარმოადგენს, რომელიც ქმნის ნერვული ფირფიტის ლატერალურ კიდეს. ამის დანახვა შეიძლება სინათლის მიკროსკოპით მთლიან ემბრიონში.*

(ბ) ნერვული მილის წარმოქმნა. *ნერვული ფირფიტის ჩაკეცვა და დავიწროვება ნერვულ მილს აძლევს დასაბამს. მიაქციეთ ყურადღება, ნერვული ჯვარედინის უჯრედებს, რომლებიც მიგრირებენ და მრავალ სტრუქტურას აძლევენ საწყისს (იხ. აგრეთვე სურ.34.7).*

(გ) სომიტები. *ნახაზი აჩვენებს ემბრიონს, ნერვული მილის შექმნის შემდეგ. ამ დროისთვის, ლატერალური მეზოდერმა იწყებს გამოცალკევებას ქსოვილის ორ შრედ, რომელიც შემოსაზღვრავს ნოტოქორდის გვერდზე მყოფი მეზოდერმისგან წარმოქმნილ ცელომს, სომიტებს. სკანირებული ელექტრონული მიკროსკოპიით მთლიანი ემბრიონის გვერდითი ხედიდან კუდის კვირტის სტადიაზე, ექტოდერმის ნაწილი გადაადგილდება, აჩვენებს სომიტებს, რომლებიც დასაბამს აძლევენ სეგმენტირებულ სტრუქტურებს, როგორიცაა ხერხემალი, ჩონჩხის კუნთები.*

▲ *სურათი 47.14* ***ბაყაყის ემბრიონის ადრეული ემბრიოგენეზი.***

ხერხემალი წარმოიქმნება. მალებს შორის ნოტოქორდის ნაწილები ზრდასრული ორგანიზმის მალების დისკებს შეესაბამება (ეს ის დისკებია, რომელთა ადგილის შენაცვლება ზურგის ტკივილს იწვევს). სომიტების უჯრედები კუნთებსაც აძლევენ დასაბამს, რომლებიც ჩონჩხის ღერძებს უკავშირდება. ღერძული ჩონჩხის და კუნთების სერიული წარმოქმნა მიუთითებს იმაზე, რომ ქორდიანებს აგებულების სეგმენტური საფუძველი აქვს; ეს სეგმენტაცია ნაკლებადაა გამოხატული განვითარების მომდევნო ეტაპებზე. სომიტების ლატერალურად მეზოდერმა იშლება ორ შრედ და იქმნება სხეულის ღრუ ანუ ცელომი.

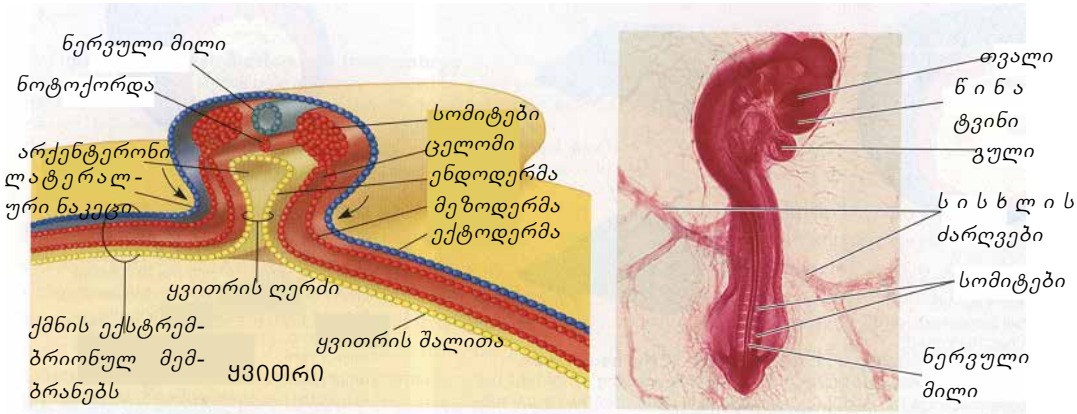
ორგანოგენეზის პროგრესის შესაბამისად, მორფოგენეზი და უჯრედების დიფერენციაცია გრძელდება ორგანოთა სრულ ჩამოყალიბებამდე, რომელიც ემბრიონის სამი შრიდან ვითარდება. შინაგანი ორგანოების უმეტესობა კი ორი შრიდან გამოიყოფა. ემბრიონული განვითარება ბაყაყებში ლარვულ სტადიას შეიცავს. კერძოთ, თავკომბალა იჩეკება ჟელატინური გარსიდან . მოგვიანებით, მეტამორფოზი გარდაქმნის წყლის ბინადარ თავკომბალას ხმელეთზე მობინადრე ბაყაყად.

ორგანოგენეზი ქათმებში ბაყაყების მსგავსად მიმდინარეობს. მას შემდეგ, რაც ჩანასახის სამივე შრე წარმოიქმნება, ბლასტოდერმის კიდეები ქვემოთ მიემართება, ერთმანეთს უერთდება და ათავსებს ემბრიონს სამშრიან მილში, რომელიც სხეულს შუა ნაწილს ყვითრთან ქვემოდან აკავშირებს **(სურ. 47.15ა)**. ნერვული მილის ჩამოყალიბება, ნოტოქორდისა და სომიტების განვითარება, ორგანოგენეზის სხვა მოვლენები ძალიან მსგავსია ბაყაყის ემბრიონში მიმდინარე პროცესების. ძირითადი ორგანოების რუდიმენტები შეიმჩნევა წიწილის 2-3 დღის ემბრიონში **(სურ. 47.15ბ)**.

სურ.47.16.- იძლევა სიას ძირითადი ორგანოების, რომელებიც სამი განსხვავებული ჩანასხოვანი შრისაგან წარმოიქმნება ბაყაყებში, წიწილებში და სხვა ხერხემლიანებში.

ამნიოტების ემბრიონური ადაპტაციები

ყველა ხერხემლიანის ემბრიონი განვითარებისთვის წყლის გარემოს მოითხოვს. თევზებისა და ამფიბიების შემთხვევაში ეს ჩვეულებრივ ზღვა ან ტბორია, ანუ ისინი სპეციალურ, შემოზუდულ წყლის შემცველ სტრუქურას არ საჭიროებენ. ხერხემლიანების გა-



▲ *სურათი 47.15* ***წიწილის ემბრიონის ორგანოგენეზი (ა)*** *ემბრიონის ლატერალური ჩანასახოვანი შრიდან წარმოიქმნება ექსტრემბრიონული მემბრანები (განვიხილავთ მოგვიანებით).* ***(ბ)*** *ეს მემბრანები საბოლოოდ ემბრიონიდან გამოსული სისხლძარღვებით მარაგდება. მოჩანს რამდენიმე მსხვილი სისხლძარღვი.*

(ა) ადრეული ემბრიოგენეზი. *არქენტერონი წარმოიქმნება, როდესაც ლატერალური ნაკეცები ემბრიონს ყვითრიდან გამოაძევებს. ემბრიონი რჩება გახსნილი ყვითრის მიმართ, ეხება ყვითრის საყრდენს მისი სიგრძის ნახევრით, როგორც ეს განივ ჭრილზეა ნაჩვენები. ნოტოქორდა, ნერვული მილი, სომიტები თანმიმდევრობით ისევე წარმოიქმნება როგორც ბაყაყებში.*

(ბ) გვიანი ორგანოგენეზი. *ამ წიწილის ემბრიონში, რომელიც ასაკით 56 საათისაა და სიგრძით 2-3მმ, ძირითადი რუდიმენტული ორგანოები უკვე წარმოქმნილია.*

ექტოდერმა	მეზოდერმა	ენდოდერმა
*კანის ეპიდერმისი და მისი დერივატები (ოფლის ჯირკვლებისა და თმის *ფოლიკულების ჩათვლით); *პირისა და უკანა გასავლის ეპითელიალური ამომფენი; *ეპიდერმისის სენსორული რეცეპტორები; *თვალის რქოვანა და ბროლი; *ნერვული სისტემა; *თირკმელზედა ჯორკვლის ტვინოვანი შრე; *კბილების ემალი; *ეპიფიზისა და ჰიპოფიზის ეპითელიუმი (ჯაღლღუზისებრი და გირჩისებრი ჯირკვლები);	*ნოტოქორდა; *ჩონჩხის სისტემა; *კუნთოვანი სისტემა; *მუცლისა და შინაგანი ორგანოების კუნთოვანი ამომფენი; *გამომყოფი სისტემა; *ცირკულაციური და ლიმფური სისტემები; *რეპროდუქციული სისტემა (ჩანასახის შრეების უჯრედების გარდა); *კანის დერმა; *სხეული ღრუების ამომფენები; *თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქი.	*საჭმლის მომნელებელი ტრაქტის ამომფენები; *სასუნთქი სისტემის ეპითელიალური ამომფენები; *საშარდე მილის (ურეტრის), შარდის ბუშტის, რეპროდუქციული სისტემის ამომფენები; *ღვიძლი; *პანკრეასი; *თიმუსი; *თიროიდული და პარათიროიდული ჯირკვლები.

▲ *სურათი 47.16* ***ხერხემლიანების ემბრიონების სამი ჩანასახოვანი შრიდან მიღებული ზრდასრული დერივატები***

დასვლამ ხმელეთზე ისეთი სტრუქტურების ჩამოყალიბება მოითხოვა, რომლებიც ორგანიზმებს გამრავლების საშუალებას მისცემდა მშრალ გარემოშიც. ორი ასეთი სტრუქტურაა სადღეისოდ წარმოდგენილი: (1) ფრინველებისა და ქვეწარმავლების ნაჭუჭიანი კვერცხი, და (2) საშვილოსნო ძუძუმწოვრებში. საშვილოსნო და კვერცხი შეიცავს სითხიან ჩანთას, სადაც ემბრიონი არის მოთავსებული. ეს ჩანთა წარმოიქმნება მემბრანისგან, რომელსაც ამნიონი ეწოდება. ამის გამო ქვეწარმავლებს, ფრინველებსა და ძუძუმწოვრებს **ამნიოტებს** უწოდებენ (იხ. თავი 34).

ჩვენ უკვე ვიცით, რომ წიწილის – ამნიოტის ემბრიონული განვითარება ძალიან ჰგავს ბაყაყის განვითარებას, იმ ხერხემლიანების განვითარებას, რომელებსაც ამნიონის გარსი არ აქვს. თუმცა, წიწილებში განვითარება, აგრეთვე, მოიცავს ექსტრაემბრიონული მემბრანის ფორმირებას, რომელიც ემბრიონის გარეთ მდებარეობს. მიაქციეთ ყურადღება **(სურ. 47.15ა)**, რომ თავად ემბრიონში თითოეული ჩანასახოვანი შრის მხოლოდ ნაწილს შეაქვს წვლილი. ჩანასახოვანი შრეები, რომელიც მოთავსებულია ემბრიონის გარეთ, ვითარდება ამნიონად და სხვა სამ მემბრანად – ყვითრის ჩანთად, ქორიონად და ალანტოისად. ეს ოთხი ექსტრაემბრიონული მემბრანა საწყისს აძლევს „სიცოცხლის დამხმარე სისტემას“, რომელიც ემბრიონის შემდგომი განვითარებისთვისაა აუცილებელი, ნაჭუჭიან კვერცხში ან ამნიოტის საშვილოსნოში. თითოეული მემბრანა იქმნება ჩანასახის ორი შრიდან გამოსული უჯრედებიდან. **სურ. 47.17**-ზე განხილულია ფრინველებისა და რეპტილიების ამ მემბრანათა ლოკალიზაცია და ფუნქციები.

ძუძუმწოვრების ექსტრაემბრიონული მემბრანები განხილულ იქნება შემდგომში, როცა ჩვენ აღვწერთ ძუძუმწოვართა ემბრიონების ადრეულ განვითარებას. პლაცენტის ფორმირება, რომელიც უნიკალურია ჩანთოსან და საშვილოსნოს მქონე ძუძუმწოვრებში, ამ პროცესების მნიშვნელოვანი ნაწილია.

ძუძუმწოვრების განვითარება

ძუძუმწოვართა უმრავლეს სახეობაში განაყოფიერება ხდება კვერცხსავალში და განვითარების ადრეული სტადიები მიმდინარეობს მაშინ, როცა ემბრიონი ამთავრებს თავის მოგზაურობას საშვილოსნოსკენ **(იხ. სურ. 46.15)**. ფრინველების და ქვეწარმავლების დიდი, ყვითრიანი კვერცხებისგან განსხვავებით, ძუძუმწოვართა უმრავლესობის კვერცხუჯრედი საკმაოდ მცირე ზომისაა და საკვების მარაგიც მცირე აქვს. როგორც უკვე აღინიშნა, ძუძუმწოვრების

კვერცხუჯრედი და ზიგოტა არ ავლენენ პოლარობას, რაც ციტოპლაზმის შემადგენლობითაა განპირობებული. ზიგოტის დანაწევრება, რომელსაც ცოტა ყვითრი აქვს, ჰოლობლასტურია. თუმცა ძუძუმწოვრების გასტრულაცია და ადრეული ორგანოგენეზი ფრინველებისა და რეპტილიების პატერნების მსგავსია (გაიხსენეთ 34-ე თავიდან, რომ ძუძუმწოვრებისა და რეპტილიების დივერგენცია მეზოზოურ ერაში მოხდა). ძუძუმწოვრებში ადრეული დაყოფა ნელა მიმდინარეობს. ადამიანის შემთხვევაში პირველი დაყოფა მთავრდება განაყოფიერებიდან 36 საათის შემდეგ, მეორე დაყოფა – 60 საათში და მესამე დაყოფა 72 საათში სრულდება. ბლასტომერები ერთი ზომისაა. 8-უჯრედიან სტადიაზე ბლასტომერები ერთმანეთს მჭიდროდ ეწებება, ქმნის ემბრიონის გარეთა გლუვ ზედაპირს. **სურ. 47.18-ზე** ნაჩვენებია ადამიანის ემბრიონის განვითარება განაყოფიერების მეშვიდე დღიდან (იხ. საჩვენებელი ციფრები სურათზე):

1. დანაწევრების დასრულების შემდეგ ემბრიონს ცენტრალური ღრუს გარშემო განლაგებული 100-ზე მეტი უჯრედი აქვს. ემბრიონი მოთავსებულია საშვილოსნოში. ეს ემბრიონული სტადია- ბლასტოცისტი, ძუძუმწოვრების ბლასტულას წარმოადგენს. ბლასტოცისტის ღრუს ერთ ბოლოში დაგროვილი უჯრედების ჯგუფს შიდა უჯრედულ მასას უწოდებენ. იგი შემდგომ, თანდათანობით საკუთრივ ემბრიონად ვითარდება და ყველა ექსტრაემბრიონული მემბრანის შექმნაში მონაწილეობს.
2. ტროფობლასტი – ბლასტოცისტის გარეთა ეპითელიუმია. იგი იმპლანტაციას ფერმენტების გამოყოფით იწყებს. ეს ფერმენტები საშვილოსნოს ამომფენი ენდომეტრიუმის მოლეკულებს შლის, რაც ხელს უწყობს ბლასტოციტების შეღწევას ენდომეტრიუმში. რადგან ტროფობლასტი უჯრედების დაყოფით სქელდება, ის თითებისმსგავს პროექციებს გარემომცველ დედისეულ ქსოვილში ავრცელებს, რომელიც სისხლძარღვებითაა მდიდარი. ტროფობლასტის ინვაზია ენდომეტრიუმში კაპილარების ეროზიას იწვევს, რასაც თან სდევს სისხლის გადმოსვლა და ტროფობლასტების ქსოვილის მოთავსება სისხლში. იმპლანტაციის პერიოდში ბლასტოციტის შიდაუჯრედული მასიდან ბრტყელი დისკი იქმნება, რომლის ზედა უჯრედების შრე ეპიბლასტია, ხოლო ქვედა – ჰიპობლასტი, რაც ფრინველების ეპიბლასტისა და ჰიპობლასტის ჰომოლოგია. **(იხ.სურ. 47.10, საფეხური 3).** ფრინველების მსგავსად, ადამიანის ემბრიონიც თითქმის მთლიანად ეპიბლასტების უჯრედებისგან ვითარდება.
3. იმპლანტაციის დამთავრების შემდეგ გასტრულაცია იწყება. უჯრედები ეპიბლასტის მარტივი ღარიდან შიგნით მოძრაობენ და მეზოდერმის ფორმირებას იწყებენ, ისე, როგორც ეს წიწილებში ხდება. ამავე დროს, ექსტრაემბრიონული მემბრანები იწყებს წარმოქმნას. ტროფობლასტი ენდომეტრიუმში გავრცელებას აგრძელებს. შეჭრილი ტროფობლასტი, ეპიბლასტისგან გამოსული მეზოდერმული უჯრედები და ენდომეტრიუმის უჯრედები ერთად პლაცენტის შექმნას განაპირობებენ **(სურ. 46.16).**
4. ემბრიონული ჩანასახის შრეების ფორმირება გასტრულაციის დასასრულს მიმდინარეობს. სამშრიანი ემბრიონი უკვე გარემოცულია პროლიფერირებული ექსტრაემბრიონული მეზოდერმითა და ოთხი ექსტრაემბრიონული მემბრანით.

ექსტრაემბრიონული მემბრანები ძუძუმწოვრებში ფრინველებისა და რეპტილიების შესაბამისი წარმონაქმნების ჰომოლოგიურია და მსგავსადაც ვითარდება. ქორიონი, რომელიც მთლიანად ფარავს ემბრიონს და სხვა ექსტრაემბრიონულ მემბრანებს, აირთა ცვლის ფუნქციის მატარებელია. ამნიონი საბოლოოდ შემოეხვევა ემბრიონს და ქმნის დამცველი სითხით სავსე ამნიოტურ ღრუს (ამ ღრუს სითხე, „წყლები“ გადმოდის ვაგინიდან ამნიონის დაზიანების დროს მშობიარობის დაწყებამდე). განვითარებადი ემბრიონის ქვემოთ ყვითრის ჩანთა შეიცავს სითხით სავსე ღრუს. მიუხედავად იმისა, რომ ღრუში ყვითრი არ არის, მემბრანა, რომლითაც ის დაფარულია, იგივე სახელწოდებისაა, რაც ფრინველებისა და ქვეწარმავლების ჰომოლოგიური მემბრანა. ყვითრის ჩანთის მემბრანა ძუძუმწოვრებში არის ის ადგილი, სადაც სისხლის უჯრედები განვითარების ადრეულ სტადიაზე წარმოქმნება, რომელიც შემდეგ საკუთრივ ემბრიონში მიგრირებს. მეოთხე ექსტრაემბრიონული მემბრანა – ალანტოისი ჭიპლარის ნაწილად გარდაიქმნება. აქ ის სისხლძარღვებს ქმნის, რომლებიც ემბრიონს პლაცენტიდან ჟანგბადს და საკვებს აწვდის, ხოლო ემბრიონიდან ნახშირორჟანგი და ნივთიერებათა ცვლის ნარჩენები გამოაქვს. ამგვარად, ნაჭუჭიანი კვერცხის ექსტრაემბრიონული მემბრანები, საიდანაც ემბრიონი ყვითრით იკვებება, შენარჩუნებულია ძუძუმწოვრებში, ვინაიდან ისინი ევოლუციის პროცესში ქვეწარმავლებისაგან დივერგენციის გზით წარმოიშვნენ. მეორეს მხრივ, მოდიფიკაციებსაც აქვს ადგილი, რომლებიც დედის რეპროდუქციულ ტრაქტში განვითარებასთან შეგუებას წარმოადგენს.

გასტრულაციის დასრულებას თან მოსდევს ნოტოქორდის, ნერვული მილის და სომიტების ფორმირება – ორგანოგენეზის პირველი მოვლენები. ადამიანის განვითარების პირველი ტრიმესტრის ბოლოს ძირითადი ორგანოების რუდიმენტები ჩანასახის სამი შრიდანაა წარმოქმნილი **(სურ.47.16)**.

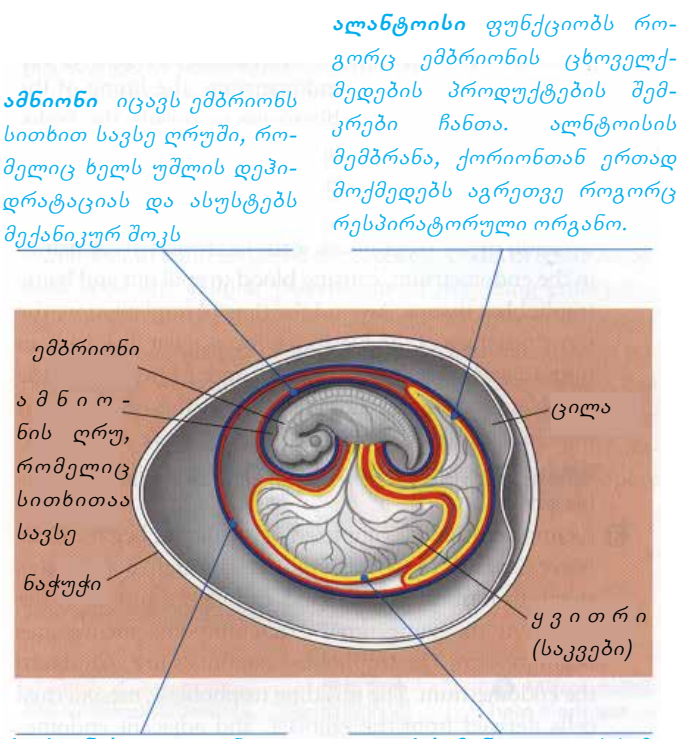
კონცეფცია ცოდნა 47.1

1. რა მოხდება, თუ თქვენ ზღვის ზღარბის განაყოფიერებულ კვერცხში Ca2+-ს შეიყვანთ?
2. ბაყაყის ზიგოტა და ბლასტულა თითქმის ერთი ზომისაა. ახსენით.
3. მიუხედავად იმისა, რომ გასტრულაცია განსხვავებულად გამოიყურება ზღვის ზღარბის, ბაყაყისა და წიწილის ემბრიონებში, რა არის ამ ცხოველების საერთო შედეგი?
4. შეადარეთ ცხოველებში უჯრედების მოძრაობა გასტრულაციის და ორგანოგენეზის მიმდინარეობისას.

კონცეფცია 47.2

ცხოველებში მორფოგენეზი მოიცავს უჯრედების ფორმის მდებარეობისა და ადჰეზის სპეციპიკურ ცვლილებებს

თქვენ უკვე გაეცანით ცხოველებში ემბრიონის განვითარების ძირითად მოვლენებს. ახლა განვიხილოთ ის უჯრედოვანი და მოლეკულური მექანიზმები, რომელთა მეშვეობითაც ისინი წარიმართება. მიუხედავად იმისა, რომ ბიოლოგები ჯერ ბოლომდე ვერ ერკ-



▲ *სურათი 47.17* ***ექსტრაემბრიონული მემბრანები ფრინველებსა და რეპტილიებში.*** *აქ მოცემულია ექსტრაემბრიონული ოთხი მემბრანა: ამნიონი, ალანტოისი, ქორიონი, და ყვითრის ჩანთა. თითოეული მემბრანა უჯრედებითაა დაფარული, რომლებიც წარმოიქმნებიან ემბრიონის საკუთრივ გარეთა სამი ჩანასახოვანი შრის ორი მათგანისაგან (იხ.სურ.47.15.ა).*

ვევიან ამ მექანიზმებში, რამდენიმე საკვანძო პრინციპი ცხოველთა განვითარებაში მაინც წარმოგვიდგება, როგორც ფუნდამენტური.

მორფოგენეზი არის ცხოველთა და მცენარეთა განვითარების ერთერთი მთავარი ასპექტი, მაგრამ უჯრედების მოძრაობა მხოლოდ ცხოველებისთვისაა დამახასიათებელი. უჯრედის მოძრაობა იწვევს უჯრედის ფორმის შეცვლას და მის გადაადგილებას ემბრიონის შიგნით. უჯრედის ფორმისა და მდებარეობის შეცვლას ადგილი აქვს დანაწევრების, გასტრულაციისა და ორგანოგენეზის დროს. აქ ჩვენ განვიხილავთ უჯრედულ პროცესებს, რომლებიც უზრუნველყოფენ აღნიშნულ მოვლენებს.

უჯრედის ჩონჩხი, უჯრედების მოძრაობა და კონვერგენციული გაფართოვება

უჯრედის ფორმის შეცვლა ჩვეულებრივ უჯრედის ჩონჩხის რეორგანიზაციას გულისხმობს (იხ. ტაბულა 6.1). მაგალითისთვის განვიხილოთ, როგორ წარმოიქმნება ნერვული ფირფიტის უჯრედებიდან ნერვული მილი **(სურ. 47.19).** პირველად მიკროტუბულები ემბრიონის დორსო-ვენტრალური ღერძის პარალელურად არიან განლაგებული, რაც ეხმარება უჯრედს, დაგრძელდეს ამ მიმართულებით. ყოველი უჯრედის დორსალურ ბოლოზე არის ჯვარედინი ორიენტაციის აქტინის ფილამენტები. მათი შეკუმშვა უჯრედს სოლის ფორმას აძლევს, რომელიც აჩქარებს ექტოდერმის შიგნით ჩაზნექას. განვითარებისას, უჯრედის ფორმის იგივე ცვლილებები აღინიშნება სხვა შრეებიან ქსოვილებში ინვაგინაციის (შიგნით ჩაზნექა) და ევაგინაციისას (გამოზნექა).

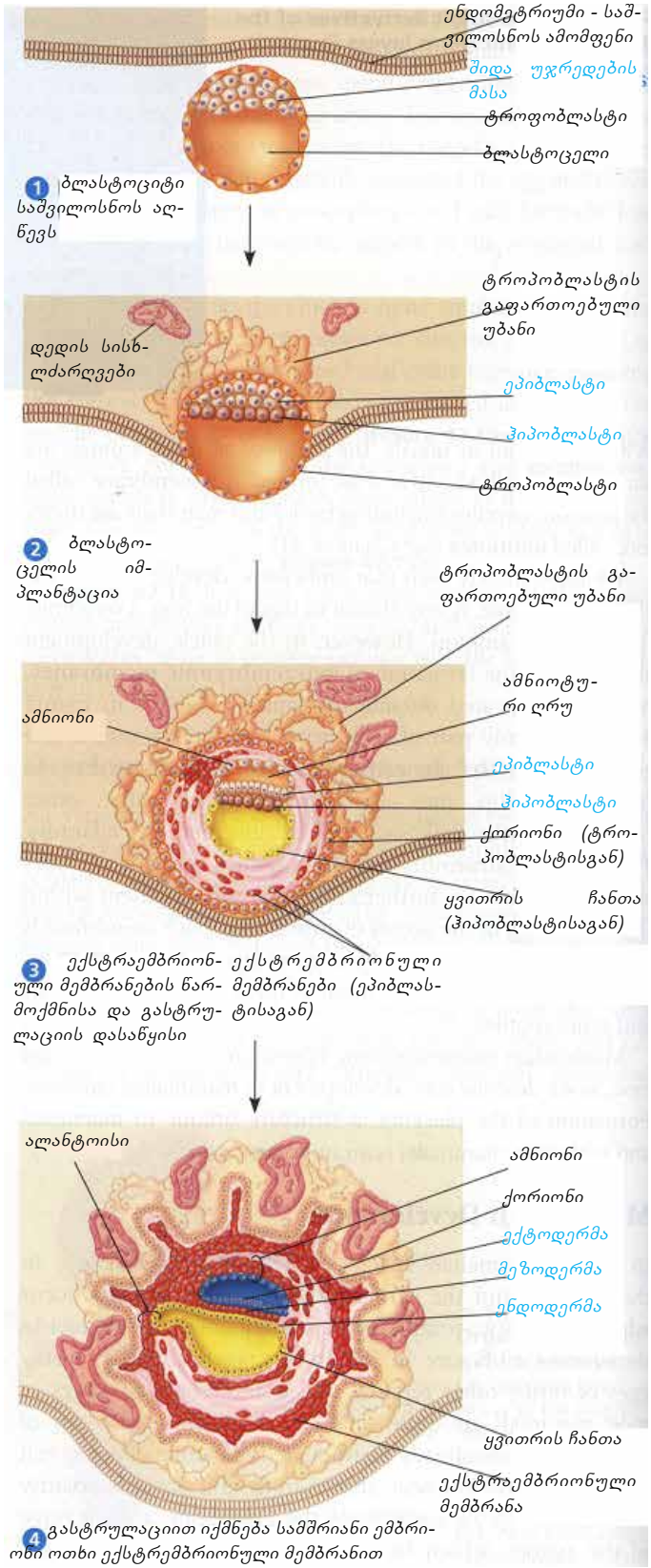
განვითარებად ცხოველებში უჯრედის ჩონჩხი ასევე აიძულებს უჯრედებს, განიცადონ მიგრაცია, გადაადგილდნენ ერთი ადგილიდან მეორე ადგილას. უჯრედები „ცოცავენ“ ემბრიონის შიგნით უჯრედის ჩონჩხის ბოჭკოების საშუალებით რომელიც იწვევს უჯრედოვანი გამონაზარდების გაწელვასა და შეკუმშვას. მოძრაობის ამგვარი უნარი ამებოიდურს ემსგავსება **(სურ. 6.2ბ)**, მაგრამ ამებოიდური უჯრედის სქელი ფსევდოპოდიებისგან განსხვავებით, ემბრიონის მიგრაციულ უჯრედებს ბრტყელი (ლამელიპოდია) ან მახვილი (ფილოპოდია) ფორმის უჯრედული გამონაზარდები აქვთ.

გასტრულაციის დროს ზოგიერთ ორგანიზმში ინვაგინაცია იწყება ბლასტულის ზედაპირზე უჯრედების სოლისებური ჩანერგვით, მაგრამ უჯრედების შესვლა ემბრიონის სიღრმეში განპირობებულია ფილოპოდიის გაჭიმვით მიგრაციული ქსოვილის წინა, წამყვან პირზე. უჯრედები, რომლებიც პირველად მოძრაობენ ბლასტოპორის გავლით და ბლასტოცელის კედლის შიგნითა ზედაპირზე, თან სხვებსაც წაიყოლებენ და ამგვარად ეხმარებიან უჯრედების მთელ შრეს, სწორი მდგომარეობა დაიკავონ ბლასტოცელში. ჩახვეული ფორმა უჯრედთა ფენისა შემდეგ ქმნის ემბრიონის ენტოდერმასა და მეზოდერმას **(იხ. სურ. 47.12).** ამასთანავე, არის მრავალი ვითარება, როცა უჯრედები ინდივიდიალურად მიგრირებენ. მაგალითად, როცა ნერვული თხემი ან სომიტების უჯრედები იფანტებიან ემბრიონის სხვადასხვა ნაწილში.

უჯრედების ცოცვა აგრეთვე ჩართულია **კონვერგენციულ გაფართოვებაში**, რაც მორფოგენეტიკური მოძრაობის ერთერთი ტიპია. ამ დროს ქსოვილის უჯრედები ისე გადაეწყობიან, რომ ქსოვილი ვიწრო ზოლის (კონვერგენციულ) ფორმას იღებს. ამავე დროს იგი ფართოვდება და გრძელდება **(სურ. 47.20)**. როდესაც მრავალი უჯრედი სოლისებურად იჭრება ერთმანეთში, ქსოვილი შეიძლება მნიშვნელოვნად გაფართოვდეს. კონვერგენციული გაფართოვება მნიშვნელოვანია ადრეული ემბრიონული განვითარებისთვის. ამ მოვლენას ადგილი აქვს, მაგალითად, ზღვის ზღარბში არქენტერონის დაგრძელებისას და ბაყაყის გასტრულის სპირალურად ჩახვევისას. უფრო გვიან, კონვერგენციული გაფართოვება ხელს უწყობს ბაყაყის გასტრულის სფერული ფორმის შეცვლას მოგრძო ემბრიონად **სურ. 47.14**.

ექსტრაცელულარული მატრიქსისა და უჯრედების ადჰეზიური მოლეკულების როლი

მეცნიერებმა ახლა მეტი იციან იმის შესახებ, რა გზებით ხდება უჯრედების მოძრაობის ჩართვა და მისი მიმდინარეობა. ეს პროცესი, როგორც ჩანს, მოიცავს უჯრედგარე (ექსტრაცელულარული) მატრიქს (ECM) , რომელიც წარმოადგენს უჯრედების პლაზმური



▲ *სურათი 47.18* ***ადამიანის ადრეული ემბრიონული განვითარების ოთხი სტადია.*** *ეპიბლასტი საწყისს აძლევს სამ ჩანასახოვანშრეს, რომელიც საკუთრივ ემბრიონს ქმნის. იხ. ტექსტი თითოეული სტადიის აღსაწერად.*

მემბრანის მიერ გამოყოფილი გლიკოპროტეინების ნარევს **(იხ. სურ. 6.29)**. ცნობილია, რომ ECM უჯრდების მრავალ ტიპის მორფოგენეტიკური მოძრაობის წარმართვას ეხმარება. სავარაუდოდ, ECM ბოჭკოები გზის როლს ასრულებენ, რომლებიც მიმართავენ მიგრაციულ უჯრედებს შესაბამისი უბნებისკენ. ზოგიერთი ექსტრაცელულარული გლიკოპროტეინი, ფიბრონექტინის ჩათვლით, მოძრავ უჯრედს უზრუნველყოფს სპეციალური მოლეკულური სამაგრით მიგრაციისათვის. ექსპერიმენტი, რომელიც 47.21-ე სურათზეა წარმოდგენილი, ფიბრონექტინის უჯრედის მიგრაციის წარმართავის ფუნქციას წარმოაჩენს.

ნაჩვენებია აგრეთვე, რომ ბაყაყის გასტრულაციის პერიოდში, ფიბრონექტინი ქსოვილის ჩაბრუნებაში წინა წამყვან პირზე იგივე როლს ასრულებს. ფიბრონექტინის ბოჭკოები ხაზობრივადაა ბლასტოცელის თაღზე და როდესაც მომავალი მეზოდერმა მოძრაობს ემბრიონის შიგნითა მიმართულებით, ჩაბრუნებული შრის თავისუფალ კიდეზე უჯრედები ბოჭკოს გასწვრივ მოძრაობენ **(იხ. სურ. 47.12)**. მკვლევრებს ემბრიონში ფიბრონექტინის საწინააღმდეგო ანტისხეულის შეყვანით შეუძლიათ შეწყვიტონ უჯრედების მიმაგრება ფიბრონექტინზე. ასეთი ზემოქმედებით ხდება მეზოდერმის შიგნითა მიმართულებით მოძრაობის შეწყვეტა.

ECM -ის სხვა ნივთიერებები უნარჩუნებენ უჯრედებს სწორ მიმართულებას მიგრაციას არასწორი მიმართულებით გადაადგილების შეკავებით. ამგვარად, არამიგრაციულ უჯრედებს, რომლებიც მიგრაციულ გზაზე არიან მოთავსებული, ნივთიერებების გამოყოფის გზით, შეუძლიათ ხელი შეუწყონ ან შეაკავონ სხვა უჯრედების მოძრაობა.

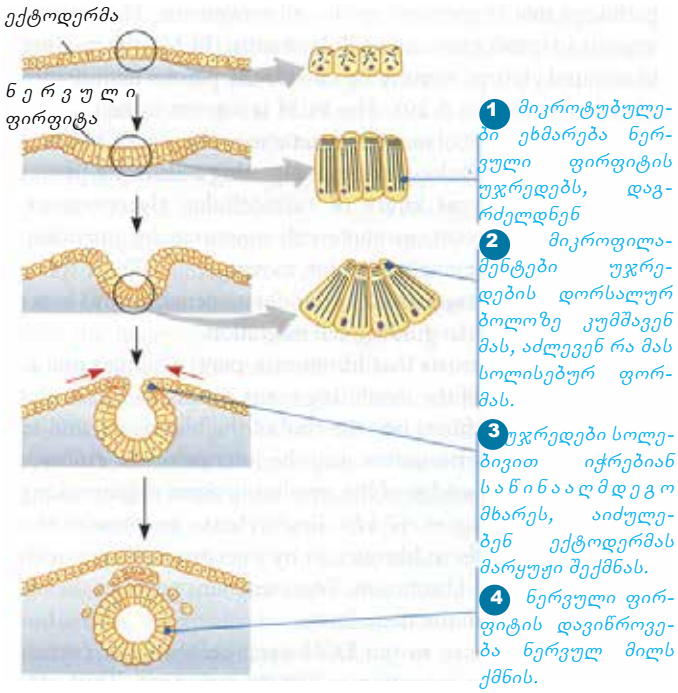
როდესაც მიგრაციული უჯრედები მოძრაობენ სპეციფიკური გზებით ემბრიონში, მათ ზედაპირზე მოთავსებული რეცეპტორული ცილები იღებენ სიგნალებს მათი უშუალო გარემოსგან. ECM-ს გარემოდან წამოსულ სიგნალებს შეუძლიათ განაპირობონ ციტოჩონჩხის ელემენტების გარკვეული ორიენტაცია, რაც იწვევს მათ გადაადგილებას სწორი მიმართულებით.

უჯრედების მიგრაციას ეხმარება და ქსოვილის სტაბილურობას განაპირობებს გლიკოპროტეინები,

რომლებსაც უჯრედის ადჰეზიური მოლეკულები (CAM) ეწოდება; ისინი განლაგებული არიან უჯრედის ზედაპირზე და სხვა უჯრედის CAM-ს უკავშირდება. CAM-ის რაოდენობა და ქიმიური შემადგენლობა ცვალებადია. უჯრედებს შორის აღნიშნული ცვალებადობა ეხმარება მორფოგენეტიკური მოძრაობის და ქსოვილის შენების რეგულაციას.

უჯრედების ადჰეზიის ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი კლასის მოლეკულები არიან კადჰერინები. ისინი საჭიროებენ კალციუმის იონებს სათანადოდ ფუნქციონირებისათვის. მრავალი სხვადასხვა კადჰერინი არსებობს. თითოეული მათგანის გენი ექსპრესირებს სპეციფიკურ ადგილზე და ემბრიონის განვითარების შესაბამის დროს. მკვლევრებმა ნათლად აჩვენეს ერთი კონკრეტული კადჰერინის მნიშვნელობა ბაყაყის ბლასტულის წარმოქმნისას **(სურ. 47.22)**. კადჰერინები აგრეთვე მონაწილეობენ ძუძუმწოვრების ემბრიონის უჯრედების მჭიდროდ შეკავშირებაში რაც პირველად 8-უჯრედიან სტადიაზე გვხვდება, როცა კადჰერინის წარმოქმნა იწყება.

როგორც უკვე ვნახეთ, უჯრედების ქცევასა და მოლეკულურ მექანიზმებს ემბრიონის მორფოგენეზში თავის წვლილი შეაქვს. ძირითადად, იგივე უჯრედული და გენეტიკური პროცესები უზრუნველყოფენ რომ სხვადასხვა ტიპის უჯრედები საბოლოოდ სწორ

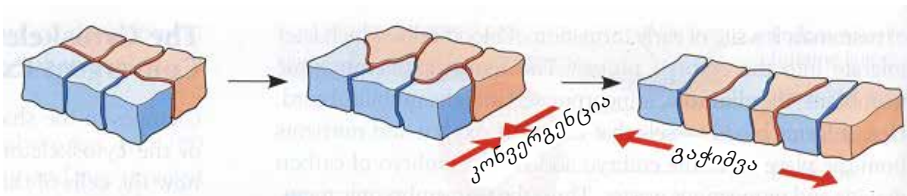


▲ *სურათი 47.19* ***უჯრედების ფორმის შეცვლა მორფოგენეზის დროს.*** *ციტოჩონჩხის რეორგანიზაცია ემბრიონული ქსოვილის მორფოგენეზურ ცვლილებებს უკავშირდება. სურათზე ნაჩვენებია ხერხემლიანთა ნერვული მილის წარმოქმნის პროცესი.*

ადგილზე განლაგდებიან.

კონცეფცია 47.2

1. ნერვული მილის განვითარებისას კუბური ფორმის უჯრედები სოლისებურ უჯრედებით იცვლება. აღწერეთ, ამ პროცესებში მიკროტუბულებისა და მიკროფილამენტების როლი.
2. ბაყაყის ემბრიონში კონვერგენციული გაჭიმვა მიმდინარეობს ნოტოქონდრის დაგრძელებით ანტერიოპოსტერული ღერძის გასწვრივ. როგორ მუშაობს ეს მორფოგენეზური პროცესი?



▲ *სურათი 47.17* ***უჯრედების კონერგენციული გაჭიმვა.*** *ამ გამარტივებულ დიაგრამაზე ნაჩვენებია უჯრედების ფორმის ისეთი ცვლილებები, რომლებიც განაპირობებს უჯრედების დაგრძელებას და დავიწროებას. მოლეკულური სიგნალები აიძულებს უჯრედებს დაგრძელდნენ შესატყვისი მიმართულებით და შეცოცდნენ ერთმანეთში (კონვერგენცია), წარმართავენ მათ გაჭიმვას პერპენდიკულარული მიმართულებით.*

კონცეფცია 47.3

უჯრედების განვითარების გზა დამოკიდებულია მათ ისტორიაზე და ინდუქციურ სიგნალებზე

მორფოგენეზურ ცვლილებებთან ერთად, რომლებიც ცხოველსა და მის ნაწილებს დამახასიათებელ ფორმას ანიჭებს, განვითარება აგრეთვე საჭიროებს უჯრედების დროულ დიფერენცირებას მათი ადგილმდებარეობის მიხედვით. ორი ძირითადი პრინციპი აერთიანებს თანამედროვე ცოდნას გენეტიკური და უჯრედული მექანიზმების, რომლებიც საფუძვლად უდევს დიფერენცირებას ემბრიონული განვითარების დროს.

პირველი, ადრეული დანაწევრების დროს ემბრიონული უჯრედები როგორღაც ერთმანეთისგან განსხვავებულ ნიშნებს იძენენ. ცხოველთა მრავალ სახეობაში, უჯრედებს შორის ადრეულ განსხვავებას გაუნაყოფიერებელი კვერცხის ციტოპლაზმური დეტერმინანტების არათანაბარი განაწილება განაპირობებს. პოლარიზებული კვერცხის ჰეტეროგენური ციტოპლაზმის გადანაწილებით დანაწევრება აჯგუფებს სხვადასხვა მრნმ-ს, ცილებსა და სხვა მოლეკულებს ბლასტომერებში ასიმეტრიული უჯრედული დაყოფის ტიპით **(სურ. 21.11ა).** მიღებული განსხვავებები უჯრედის ციტოპლაზმის შემადგენლობაში ეხმარება სხეულის ღერძების განსაზღვრაში და გავლენას ახდენს იმ გენების ექსპრესიაზე, რომლებიც უჯრედების განვითარების ბედზე მოქმედებენ. ამნიოტებში, გარემოს ლოკალური განსხვავებები მთავარ როლს ასრულებენ ემბრიონული უჯრედების ადრეული განსხვავებების წარმოქმნაში. მაგალითად, უჯრედები შინაგან უჯრედთა მასაში მოთავსებულია ადამიანის ადრეული ემბრიონის შიგნით, მაშინ, როდესაც ტროფობლასტების უჯრედები ბლასტოციტის გარეთა ზედაპირზეა განლაგებული. უჯრედების ამ ორი ჯგუფის განსხვავებული გარემო, როგორც ჩანს, მათ ძალიან განსხვავებულ ბედს განაპირობებს.

მეორე, როგორც კი საწყისი უჯრედების ასიმეტრულობა გამოვლინდება, ემბრიონული უჯრედების შემდგომი ურთიერთქმედება გავლენას ახდენს მათ ბედზე, რაც ჩვეულებრივ გენების ექსპრესიის ცვლილებით არის განპირობებული. ამ მექანიზმს, რომელსაც ინდუქციის სახელწოდებით არის ცნობილი, საბოლოოდ მივყავართ მრავალი სპეციალიზებული უჯრედის ტიპის ჩამოყალიბებამდე, რომელიც ცხოველის სხეულს ქმნის. ინდუქცია მრავალი ქიმიური სიგნალით შეიძლება იქნას გამოწვეული, ან უჯრედებს შორის უშუალო კონტაქტის გზით.

ამ ორი პრინციპის გათვალისწინება დაგვეხმარება გავერკვიოთ დიფერენცირების და პატერნების ჩამოყალიბების მოლეკულურ და უჯრედულ მექანიზმებში სახეობათა ემბრიონული განვითარების დროს. იმისთვის, რომ გავცეთ პასუხი კითხვაზე – როგორ განისაზღვრება ადრეული ემბრიონული უჯრედების ბედი, ჩვენ უნდა გავერკვეთ, რა არის ბედი. ამდენად, ჯერ განვიხილოთ რამდენიმე ისტორიული ექსპერიმენტი, რომლებმაც ადრეულ

სურათი 47.21

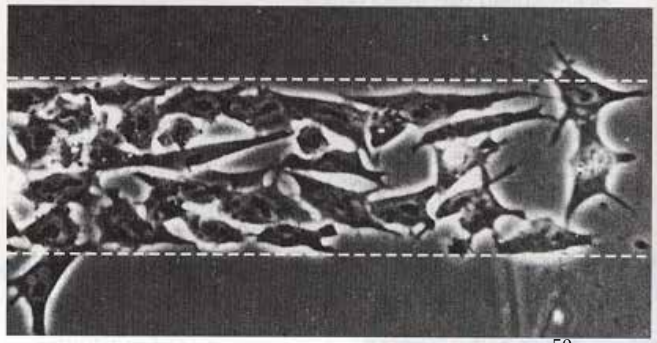
კვლევა: უჯრედს თუ არა ფიბრონექტინი უჯრედების მიგრაციას?

ექსპერიმენტი

მკვლევრებმა ფიბრონექტინის ზოლი მოათავსეს ხელოვნურ არეზე. შემდეგ ამ ზოლზე ნერვული ჯვარედინის მიგრაციული უჯრედები მოათავსეს და მკვლევარები უჯრედების მოძრაობას სინათლის მიკროსკოპით აკვირდებოდნენ.

შედეგები

ამ მიკროფოტოზე ნაჩვენები წყვეტილი ხაზი მიუთითებს ფიბრონექტინის საზღვრებს. მიაქციეთ ყურადღება, რომ უჯრედები ზოლის გასწვრივ მოძრაობენ და არ გადადიან საზღვრებზე.



მიგრაციის მიმართულება

დასკვნა

ფიბრონექტინი ეხმარება უჯრედებს მიგრაციაში მოძრავი უჯრედებისათვის საყრდენი ფუნქციის შესრულებით.

მკვლევრებს უჯრედის ბედის შესახებ ინფორმაციის მოგროვებაში ხელი შეუწყო.

ბედის რუკების შექმნა

როგორც 21-ე თავში განვიხილეთ, მკვლევრებისათვის ცნობილია ნემატოდა Caenorhabditis elegans-ის ყველა უჯრედის ბედი, ზიგოტის პირველი დაყოფა-დანაწევრიანების დასაწყისიდანვე **(იხ. სურ. 21.15).** მიუხედავად იმისა, რომ უჯრედების ასეთი სრული შთამომავლობითი (წარმოშობის) რუკები სხვა ცხოველებისთვის არ არის განსაზღვრული, ბიოლოგები წლების მანძილზე მაინც ქმნიან ემბრიონული განვითარების ზოგად ტერიტორიულ დიაგრამებს, რომლებსაც **ბედის რუკები** ეწოდება. კლასიკურ კვლევებში, რომლებიც 1920-იან წლებში ტარდებოდა, გერმანელმა ემბრიოლოგმა ვოგტმა ამფიბიების ადრეული ემბრიონის სხვადასხვა უბნის ბედის რუკა შექმნა. ვოგტის მონაცემები პირველი იყო მათ შორის, ვინც აჩვენა, წარმოშობის ხაზი ბლასტულის გარკვეული უჯრედებიდან გასტრულაციის შედეგად შექმნილი ჩანასახის სამ შრებამდე **(სურ. 47.23ა).** უფრო გვიანდელი მკვლევრები ავითარებდნენ უფრო დახვეწილ ტექნიკას, რომელიც მათ საშუალებას აძლევდა, მოენიშნათ ცალკეული ბლასტომერი გაყოფის დროს და გაჰყოლოდნენ მარკერს ამ უჯრედის ყოველი მიტოზური დაყოფის განმავლობაში **(სურ. 47.23ბ).**

განვითარების ბიოლოგები აკომბინირებენ ემბრიონის სხვადასხვა ნაწილის ბედის რუკების შესწავლას იმ ექსპერიმენტულ სამუშაოსთან, სადაც ისინი იკვლევენ, იცვლება თუ არა უჯრედების განვითარება მათი ემბრიონში გადაადგილებით. მიღებულ იქნა ორი მნიშვნელოვანი დასკვნა. პირველი, ძუძუმწოვართა უმრავლესობაში, მოზრდილი ემბრიონის სპეციფიკური ქსოვილისათვის შეიძლება შთამომავლობითი კავშირი დადგინდეს ადრეული „დამაარსებელ უჯრედებთან“. მეორე, განვითარებასთან ერთად, უჯრედების განვითარების პოტენციალი – სტრუქტურების რიგი, რომელსაც ის აძლევს დასაბამს, ხდება შეზღუდული (მიმოხილვისთვის იხ. უჯრედების განვითარების განსაზღვრა 21-ე თავში). ნორმალური ემბრიონის განვითარების რუკაზე დაყრდნობით, მკვლევრებს შეუძლიათ გამოიკვლიონ, როგორ იცვლება უჯრედების დიფერენცირება ექსპერიმენტულ ვითარებაში ან მუტანტ ემბრიონებში.

სურათი 47.22

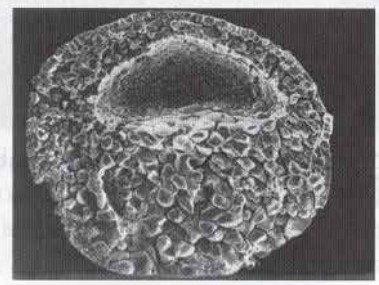
კვლევა: აუცილებელია თუ არა ჯადჰერინი მლასტულის განვითარებისთვის?

ექსპერიმენტი

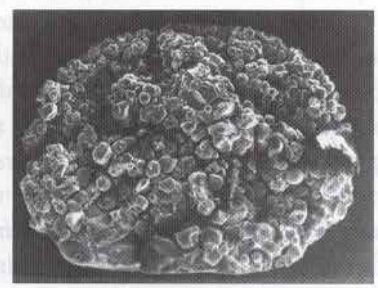
მკვლევრებმა ბაყაყის კვერცხში შეიყვანეს ნუკლეინის მჟავა, რომელიც კომპლემენტარული იყო EP კადჰერინის მაკოდირებელი საინფორმაციო რნმ-ის მიმართ. ეს „არამგრძნობიარე“ ნუკლეინის მჟავა იწვევს ნორმალური EP კადჰერინის ირნმ-ის დესტრუქციას და ამგვარად EP კადჰერინის ცილა არ წარმოიქმნება ბაყაყის სპერმაში, როდესაც იგი შემდგომში ემატება საკონტროლო (არაინექცირებულ) და ექსპერიმენტულ (ინექცირებულ) კვერცხს. საკონტროლო და ინექცირებული ემბრიონები შეისწავლებოდა სკანირებით ელექტრონულ მიკროსკოპში.

შედეგები

როგორც ნაჩვენებია ამ მიკროგრაფებზე, განაყოფიერებული საკონტროლო და ექსპერიმენტული კვერცხი ნორმალურ ბლასტოცელებად იყოფა. EP კადჰერინის არარსებობისას ბლასტოცელი ნორმალურად არ ვითარდება და უჯრედები არაორგანიზაციულად განლაგდება.



საკონტროლო ემბრიონი



ექსპერიმენტული ემბრიონი

დასკვნა

ბაყაყის ბლასტულის სწორი ჩამოყალიბებისთვის საჭიროა ED კადჰერინი.

უჯრედული ასიმეტრიის წარმოქმნა

იმისათვის, რომ გავიგოთ, მოლეკულურ დონეზე როგორ იძენენ თავის განვითარების გზას ემბრიონის უჯრედები, ჯერ გავერკვეთ, როგორ წარმოიქმნება ემბრიონის ძირითადი ღერძები. ისინი ხშირად დაკავშირებულია გარკვეულ ადრეული განვითარების მოვლენასთან, რაც უჯრედული ასიმეტრიის საწყისს წარმოადგენს. ამის საფუძველზე იქმნება სხეულის გეგმა.

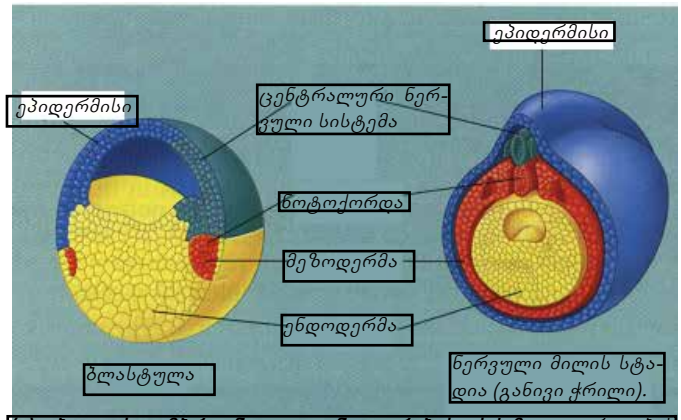
სხეულის ძირითადი გეგმის ღერძები

როგორც უკვე იცით, ბილატერალური სიმეტრიის მქონე ცხოველებს ანტერიორ-პოსტერიული ღერძი, დორსო-ვენტრალური და მარჯვენა და მარცხენა მხარე აქვთ **(იხ. სურ. 47.8ა).** სხეულის ძირითადი გეგმის წარმოქმნა არის მორფოგენეზის პირველი ნაბიჯი და აუცილებელია ქსოვილებისა და ორგანოების განვითარებისათვის. არაამნიოტურ ხერხემლიანებში, სხეულის ღერძების შექმნის ინსტრუქცია ადრეულ პერიოდში ოოგენეზისა და განაყოფიერების დროს იქმნება. მაგალითად, ბევრ ბაყაყში მელანინისა და ყვითრის ლოკალიზაციას გაუნაყოფიერებელ კვერცხში ცხოველური და ვეგეტატური ჰემისფეროები განსაზღვრავს. შესაბამისად, ცხოველურ-ვეგეტატური ღერძი პირდაპირ განსაზღვრავს სხეულის წინა-უკანა ღერძს. განაყოფიერება ჩართავს ქერქულ როტაციას, რომელიც წარმოქმნის დორსო-ვენტრალურ ღერძს და იმავდროულად რუხი ნახევარმთვარის წარმოქმნას განაპირობებს, რომლის პოზიცია დორსალური მხარის ნიშნულია **(იხ. სურ. 47.8ბ)**. როგორც კი ორი ღერძი წარმოიქმნება მესამე (ამ შემთხვევაში მარჯვენა-მარცხენა) ღერძის განსაზღვრა თავისთავად ხდება (რა თქმა უნდა, სპეციფიკურმა მოლეკულურმა მექანიზმებმა უნდა წარმართონ ამ ღერძებთან ასოცირებული პატერნები).

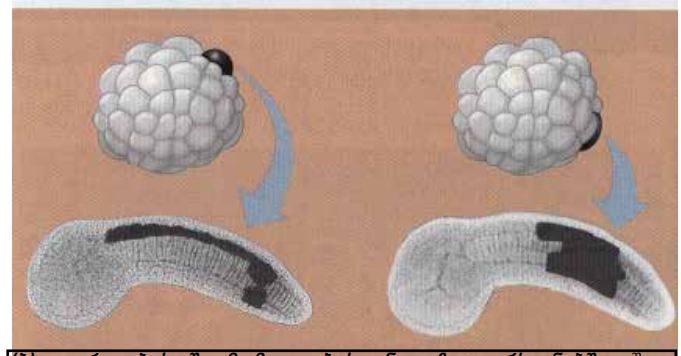
ამნიოტებში სხეულის ღერძები მოგვიანებით ყალიბდება. ქათმებში მიზიდულობის ძალა სავარაუდოდ მონაწილეობს წინა-უკანა ღერძის წარმოქმნაში, როგორც კი კვერცხი იწყებს კვერცხსავალში მოძრაობას. მოგვიანებით, ბლასტოდერმის უჯრედების ორ მხარეს შორის pH განსხვავება დორსო-ვენტრალურ ღერძს წარმოქმნის **(იხ. სურ. 47.10).** თუ pH ხელოვნურად შეიცვლება, ბლასტოდერმის ზემოთ და ქვემოთ, ნაწილი რომელიც მიმართულია კვერცხის ცილისკენ გარდაიქმნება მუცლათ (ვენტრალურად), ხოლო ყვითრისკენ მიმართული მხარე გარდაიქმნება ზურგათ (დორსალური მხარე), მათი ნორმალური განვითარების საწინააღმდეგოდ. ძუძუმწოვრებში პოლარობა არ ვლინდება დაყოფამდე, თუმცა ბოლო დროის გამოკვლევებმა აჩვენა, რომ კვერცხისა და სპერმის ბირთვების ორიენტაცია მათ შერწყმამდე ღერძების დეტერმინირებაში თამაშობს როლს.

უჯრედული პოტენციის შეზღუდვა

მრავალ სახეობაში, რომელსაც ციტოპლაზმის დეტერმინატორები აქვთ, მხოლოდ ზიგოტა არის ტოტიპოტენტური, რაც იმას ნიშნავს რომ ზრდასრულებში აღმოჩენილ ყველა ტიპის უჯრედების განვითარების შესაძლებლობას იძლევა. ამ ორგანიზმებში პირველი დაყოფა ასიმეტრიულია. წარმოიქმნება ორი ბლასტომერი, რომლებიც ციტოპლაზმის სხვადასხვა დეტერმინატორებს იღებენ. თუმცა, იმ სახეობებში კი, რომლებსაც ციტოპლაზმური დეტერმინანტები აქვთ, პირველი დაყოფა შეიძლება მოხდეს იმ ღერძის გასწვრივ, რომელიც ორ იდენტურ ბლასტომერს ქმნის. ამ ბლასტომერებს განვითარების ერთნაირი პოტენციალი აქვთ. ეს ამფიბიებში ხდება და პირველად ექსპერიმენტში აღწერილი იყო გერმანელი ზოოლოგის ჰანს შპემანის მიერ 1938 წ. **(სურ. 47.24)**.



(ა) ბაყაყის ემბრიონული განვითარების სქემა. *უჯრედების ჯგუფების განვითარება ბაყაყის ბლასტულაში (მარცხნივ) ნაწილობრივ განსაზღვრულია ბლასტულას ზედაპირზე სხვადასხვა უბნის არატოქსიკური სხვადასხვა ფერის საღებავებით მონიშვნით. ემბრიონი გაკვეთილ იქნა განვითარების უფრო გვიან სტადიაზე, რაც სურათის მარჯვენა მხარესაა განლაგებული და შეღებილი უჯრედები ნაჩვენები.*



(ბ) უჯრედების შთამომავლობის ანალიზი გარსიანებში. *შთამომავლობის ანალიზისთვის დაყოფისას ინდივიდულაურ უჯრედში შეყვანილ იქნა საღებავი, როგორც ეს ნაჩვენებია ტუნიკატების 64 უჯრედიან ემბრიონში სინათლის მიკროგრაფიებზე. მუქი უბნები შეესაბამება ლარვის სტადიას, რომლის უჯრედები სხვადასხვაგვარად განვითარდნენ ორი განსხვავებული ბლასტომერისაგან, როგორც ეს სურათზეა ნაჩვენები.*

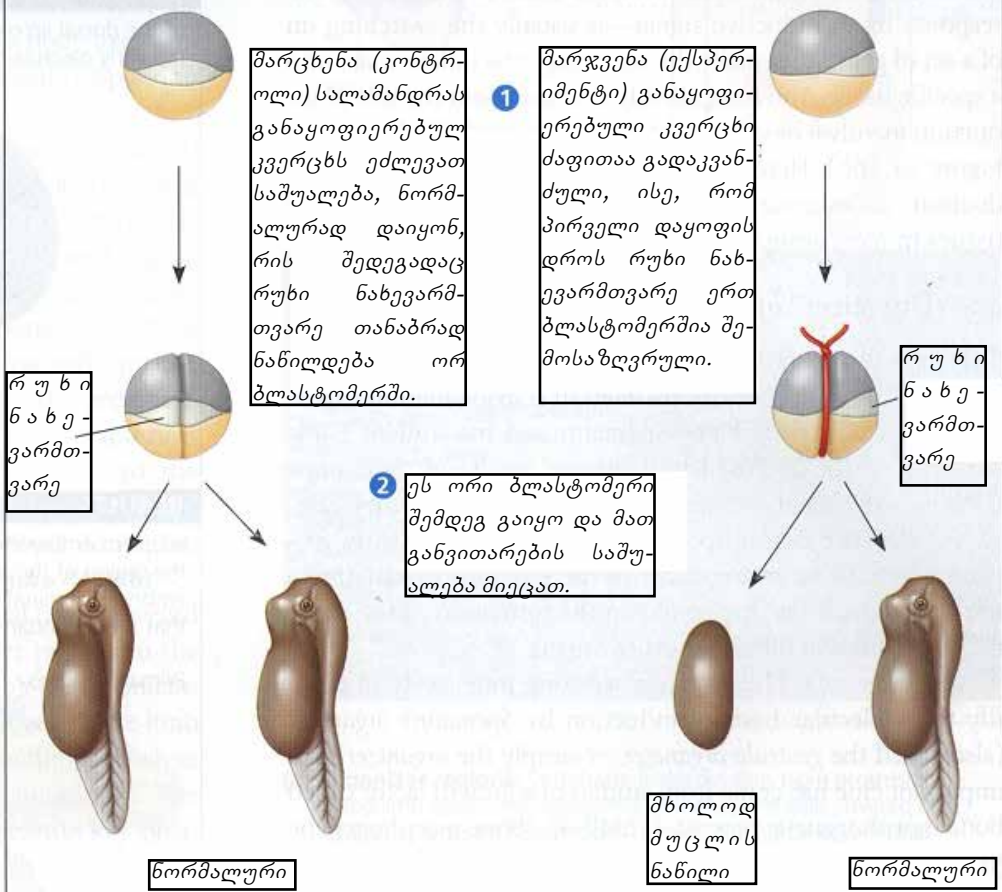
▲ *სურათი 47.23* ***ორი ქორდიანის ჩანასახოვანი განვითარების სქემა.***

ამგვარად, ემბრიონის განვითარების ბედს შეიძლება ეხებოდეს არა მარტო ციტოპლაზმის დეტერმინანტების განაწილება, არამედ ისიც, როგორ მოქმედებს ეს განაწილება ზიგოტის დაყოფის პატერნებზე. ამის საწინააღმდეგოდ, მრავალი სხვა ცხოველისგან განსხვავებით, ძუძუმწოვრების უჯრედები ტოტიპოტენტური რჩება 16-უჯრედიან სტადიამდე, როცა ისინი გროვდებიან ტროპობლასტის პრეკურსორებში და ბლასტოცისტის შიგნითა უჯრედების მასაში. ამავე დროს, მათი განსხვავებული ლოკალიზაცია განაპირობებს მათი განვითარების ბედს. ძუძუმწოვრების ადრეული ბლასტომერები, როგორც ჩანს, კვერცხის ციტოპლაზმის კომპონენტების ეკვივალენტურ რაოდენობას იღებენ. მართლაც,

სურათი 47.24

კვლევა: როგორ მოქმედებს პირველი დაყოფისას მიმდინარე რუხი ნახევარმთვარის განაწილება ორი შვილეული უჯრედის პოტენციაზე?

ექსპერიმენტი



შედეგები

ბლასტოპორი, რომელმაც მიიღო რუხი ნახევარმთვარე მთლიანად ან მისი ნახევარი, მაგრამ ბლასტოპორი, რომელშიც რუხი ნახევარმთვარე არ მოხვდა, განვითარდა დორსალური სტრუქტურების არმოქნე ანომალურ ემბრიონად. სპემანმა მას მუცლის ნაწილი დაარქვა.

დასკვნა

ორი ბლასტოპორის ტოტიპოტენტობა, რომელიც ნორმაში ყალიბდება პირველი დაყოფისას, დამოკიდებულია რუხ ნახევარსფეროში მდებარე ციტოპლაზმურ დეტერმინანტზე.

8-უჯრედიან სტადიამდე, ძუძუმწოვრების ემბრიოგენეზის ბლასტომერები ყველა ერთმანეთს ჰგავს და თითოეულს ცალკ-ცალკე სრული ემბრიონის ფორმირება შეუძლია. მიუხედავად იმისა, ადრეული ემბრიონალური უჯრედები განსხვავებული ან მსგავსნი არიან ცალკეულ სახეობაში, პოტენციის პროგრესული რესტრიქცია (შეზღუდვა) არის ყველა ცხოველისთვის ზოგადი ნიშან-თვისება. ზოგიერთ სახეობაში, ადრეული გასტრულის უჯრედებს შენარჩუნებული აქვთ უნარი ერთი სახის უჯრედებზე მეტ უჯრედს მისცეს დასაბამი, თუმცა მათ დაკარგული აქვთ ტოტიპოტენტურობა. დორსალური ექტოდერმა ამფიბიების ადრეულ გასტრულაში ნოტოქორდის ზემოთ ნერვულ ფირფიტად ვითარდება. თუ დორსალური ექტოდერმა ექსპერიმენტულად შეიცვლება იგივე გასტრულას სხვა უბნის ექტოდერმით, ტრანსპლანტირებული ქსოვილი ნერვულ ფირფიტად გადაიქცევა. თუ იგივე ექსპერიმენტი გასტრულას უფრო გვიან სტადიაზე ხორციელდება, ტრანსპლანტირებული ექტოდერმა აღარ პასუხობს მის ახალ მდებარეობაზე და ნერვული ფირფიტა აღარ წარმოიქმნება. ზოგადად, გვიანი გასტრულის უჯრედების ქსოვილის სპეციფიკური ბედი ფიქსირებულია მაშინაც კი, როცა მანიპულაცია ექსპერიმენტულად ხორციელდება. ეს უჯრედები ჩვეულებრივ დასაბამს აძლევენ იგივე ტიპის უჯრედებს, როგორც ეს ნორმალურ ემბრიონებში ხდება, რაც იმას ნიშნავს, რომ მათი განვითარების ბედი უკვე განსაზღვრულია.

უჯრედების ბედის განსაზღვრა და ინდუქციური სიგნალების ფორმირება

როგორც კი ემბრიონული უჯრედების დანაწევრება ხდება, უჯრედები, რომლებიც ერთმანეთისგან განსხვავდება, ინდუქციის გზით მოლეკულურ დონეზე ერთმანეთის განვითარების ბედზე ზემოქმედებას იწყებენ. ინდუქციის ეფექტი, პასუხი ინდუქციურ სიგნალებზე, ჩვეულებრივ, არის გენების იმ ნაწილის ჩართვა, რომელიც იწვევს უჯრედების დიფერენცირებას სპეციფიკურ ქსოვილად. თქვენ უკვე გაეცანით ინდუქციის როლს ნემატოდა C. elegans-ის კვერცხსავალის განვითარებაში (იხ. სურ. 21.16ბ). აქ ჩვენ განვიხილავთ ინდუქციის ორ სხვა მაგალითს.

შპემანისა და მანგოლდის „ორგანაიზერი“

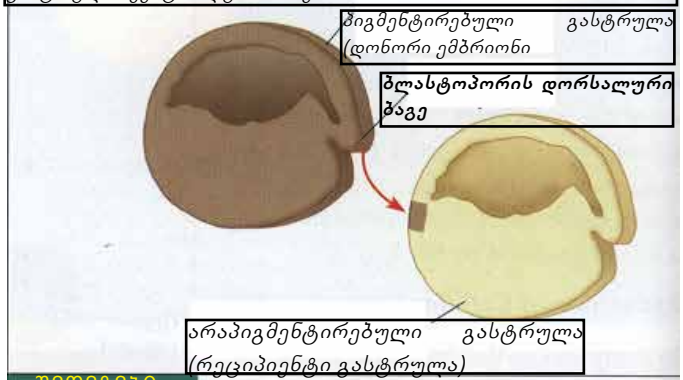
ინდუქციის მნიშვნელობა ამფიბიების განვითარების განმავლობაში თვალსაჩინოდ იქნა დემონსტრირებული ტრანსპლანტაციურ ექსპერიმენტებში, რომლებიც 1920-იან წლებში ჩატარდა ჰანს შპემანისა და მისი სტუდენტის ჰილდა მანგოლდის მიერ. 47.25-ე სურათზე თავმოყრილია მათი ყველაზე ცნობილი ექსპერიმენტის დასკვნები. ისინი ადასტურებენ, რომ ადრეული გასტრუ-

სურათი 47.25

გვლვა: შეიძლება თუ არა მლასტოპორის დორსალური ბაგის ნაწილის ტრანსპლანტაციის ემბრიონის მეორე მხარის უჯრედების განვითარება შეცვალოს?

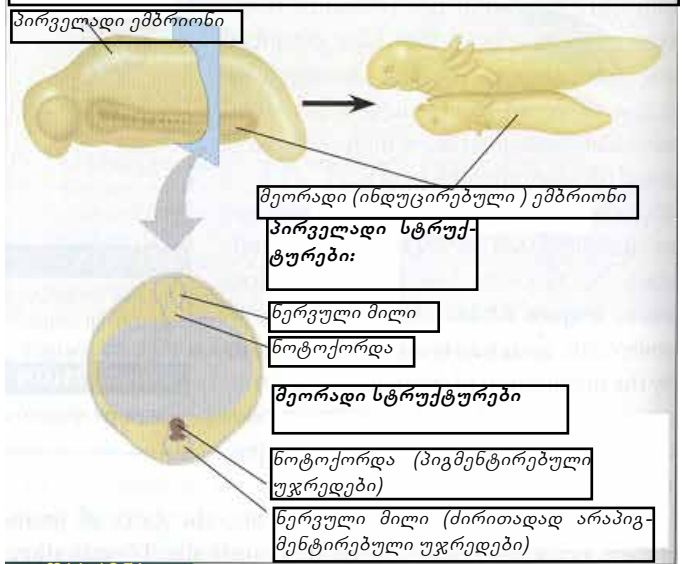
ექსპერიმენტი

სპემანმა და მანგოლდმა გადანერგეს პიგმენტირებული ტრიტონის დორსალური ბაგის ნაწილი არპიგმენტირებული ტრიტონის ადრეული გასტრულის ვენტრალურ მხარეს.



შედეგები

თანმიმდევრული განვითარების განმავლობაში, რეციპიენტ ემბრიონში ტრანსპლანტანტის უბანში მეორე ნოტოქორდა და ნერვული მილი ყალიბდება და საბოლოოდ თითქმის მთელი მეორე ემბრიონი. შინაგანმა გამოკვლევამ აჩვენა, რომ დუბლირებული ემბრიონის მეორადი სტრუქტურები მასპინძლის ქსოვილებისგან წარმოიქმნა.



დასკვნა ტრანსპლანტირებულ დორსალურ ბაგეს რეციპიენტის სხვადასხვა უბნის უჯრედების სტიმულირების საშუალება ჰქონდა — მათი ნორმალური შთამომავლობისაგან განსხვავებული სტრუქტურები უნდა შექმნილიყო. შედეგად, დორსალურო ბაგე „ორგანიზებას“ უკეთებს მთლიანი ემბრიონის განვითარებას უფრო გვიან სტადიაზე.

ლის ბლასტოპორის დორსალური ბაგე ფუნქციონირებს, როგორც ემბრიონის ორგანაიზერი რომელიც იწვევს ინდუქციის მთელ სერიას, რის შედეგად წარმოიშობა ნოტოქორდი, ნერვული მილი და სხვა ორგანოები.

განვითარების ბიოლოგები ინტენსიურად მუშაობენ ინდუქციის მოლეკულურ საფუძვლებზე, რომელიც შპემანის ორგანაიზერით (გასტრულას ორგანაიზერი, ან უბრალოდ ორგანაიზერი) ხდება. მნიშვნელოვანი გასაღები ზრდის ფაქტორის შესწავლითაა მიღებული. მას ძვლის მორფოგენეტიკური ცილა 4(BMP-4) ეწოდება (ძვლის მორფოგენეტიკური ცილები მსგავსი ცილების ოჯახს მიეკუთვნება, რომლებსაც განვითარების პროცესში სხვადასხვა როლი გააჩნიათ; თავისი სახელწოდება მიიღეს იმ ოჯახის ცილებიდან, რომლებიც ძვლის შექმნაში მონაწილეობენ). ამფიბიების BMP-4 გამორჩეულად აქტიურია გასტრულას ვენტრალური კიდის უჯრედებში, იწვევს ამ უჯრედების მოგზაურობას ქვემოთ, ვენტრალური სტრუქტურების შექმნის მიმართულებით. ორგანაიზერის უჯრედების ერთი ძირითადი ფუნქცია, როგორც ჩანს, არის BMP-4-ის ინაქტივაცია ემბრიონის დორსალურ კიდეზე იმ ცილის პროდუცირებით, რომელიც უკავშირდება BMP-4-ს და სიგნალის წარმოშობის უნარს აკარგვინებს. ეს, თავის მხრივ, დორსალური სტრუქტურების, როგორიცაა ნოტოქორდა და ნერვული მილი, ფორმირების ნებას აძლევს. BMP-4 მონათესავე პროტეინები და მათი ინჰიბიტორები სხვა ცხოველებშიცაა ნანახი, მათ შორის უხერხემლოებში, როგორიცაა, მაგალითად, ხილის ბუზი დროზოფილა. ამ მოლეკულების ყველგან არსებობა იმაზე მიუთითებს, რომ ისინი ძალიან დიდი ხნის წინ წარმოიშვნენ და მრავალი განსხვავებული ორგანიზმის განვითარებაში იღებდნენ მონაწილეობას.

ინდუქცია, რომელიც განაპირობებს დორსალური ექტოდერმის ნერვულ მილად განვითარებას, უჯრედის უჯრედთან ურთიერთობის მხოლოდ ერთ-ერთი მაგალითია, რაც ჩანასახის სამი შრიდან ორგანოთა სისტემების წარმოქმნას განაპირობებს. მრავალი სახის ინდუქცია, როგორც ჩანს, ჩართულია ინდუქციური ნაბიჯების თანმიმდევრობაში, რომელიც პროგრესულად განაპირობებს უჯრედების ბედს. მაგალითად, ბაყაყის გვიანდელ გასტრულაში, ექტოდერმის უჯრედები, რომლებიც გადაიქცევიან თვალების ლინზებად, იღებენ ინდუქციურ სიგნალებს ექტოდერმის უჯრედებიდან, რომლებიც ნერვულ ფირფიტად გადაიქცევა. ამასთან ერთად, შესაძლებელია, რომ ინდუქციური სიგნალები ენტოდერმალური და მეზოდერმალური უჯრედებიდანაც მომდინარეობდეს. და ბოლოს, ინდუქციური სიგნალები ოპტიკური ფიალიდან, რაც ტვინის გამონზარდია, ასრულებენ ემბრიონის ლინზის უჯრედების დეტერმინაციის პროცესს.

ხერხემლიანთა კიდურების წარმოქმნა

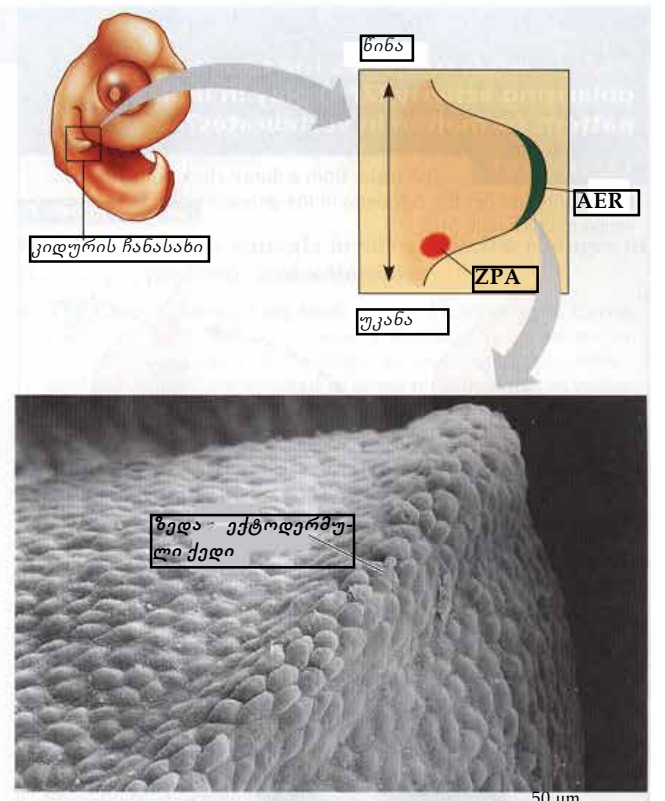
გასტრულის ორგანაიზერის მოქმედება არის ინდუქციის კლასიკური მაგალითი. ჩვენ შეგვიძლია დავინახოთ, რომ ორგანაიზერიდან მომდინარეობს უჯრედების განვითარების ბედი, რომელიც შესაბამისობაშია მათ მდებარეობასთან. ამგვარად, ინდუქციური სიგნალები ძირითად როლს თამაშობენ პატერნის ფორმირებაში – ცხოველის სივრცული განვითარების ორგანიზაციაში, ორგანოებისა და ქსოვილების განლაგებაში მათთვის დამახასიათებელ ადგილებზე სამგანზომილებიან სივრცეში. მოლეკულურ კარნახს, რომელიც აკონტროლებს პატერნების შექმნას, პოზიციური ინფორმაცია ეწოდება. იგი ეუბნება უჯრედს, სად არის მისი შესაბამისი ადგილი ცხოველის სხეულის ღერძის მიმართ და ეხმარება განსაზღვროს, როგორ უნდა უპასუხოს უჯრედმა და მისმა წარმოებულებმა მომავალ მოლეკულურ სიგნალს. 21-ე თავში ჩვენ განვიხილეთ პატერ-

ნების ფორმირება სხეულის სეგმენტების განვითარებისას დროზოფილებში. ძუძუმწოვრებში პატერნების ფორმირების გასაგებად, მივმართოთ წიწილის კიდურების განვითარების კლასიკური მოდელის სისტემას. წიწილის ფრთები და ფეხები, ყველა ხერხემლიანის კიდურის მსგავსად, იწყება კვირტის მსგავსი გამონაზარდით **(სურ. 47.26ა)**. წიწილის კიდურის ყოველი კომპონენტი, როგორიცაა სპეციფიკური ძვალი ან კუნთი, ვითარდება ზუსტი ლოკალიზაციით სამი ღერძის მიმართულების შესაბამისად: პროქსიმალურ-დისტალური ღერძი (მხარი – თითის ღერძი), ანტერიორ-პოსტერიული ღერძი (ცერი – ნეკის ღერძი) და დორსო-ვენტრალური ღერძი (თითის სახსარი – ხელისგული). ემბრიონალური კიდურის კვირტის უჯრედები პასუხობენ პოზიციურ ინფორმაციაზე, რომელიც განსაზღვრავს მდებარეობას ამ სამი ღერძის მიმართულებით **(სურ. 47.26ბ)**. კიდურების კვირტი შედგება მეზოდერული ქსოვილის გულარისგან, რომელიც ექტოდერმის შრითაა დაფარული. ორ კრიტიკულ მაორგანიზირებელ უბანს კიდურების კვირტში ძლიერი ეფექტი აქვს კიდურების განვითარებაში. ეს ორი მაორგანიზირებელი უბანი წარმოდგენილია ყველა ხერხემლიანში იმის ჩათვლით, რომლებიც წინა კიდურების (ფრთები ან მკლავები) განვითარებას უზრუნველყოფენ და რომლებიც უკანა კიდურების წარმოშობასაც განაპირობებენ. ამ უბნების უჯრედები გამოყოფენ ცილებს, რომლებსაც გადამწყვეტი მნიშვნელობა ენიჭებათ პოზიციური ინფორმაციის გადაცემაში კვირტის სხვა უჯრედებისათვის.

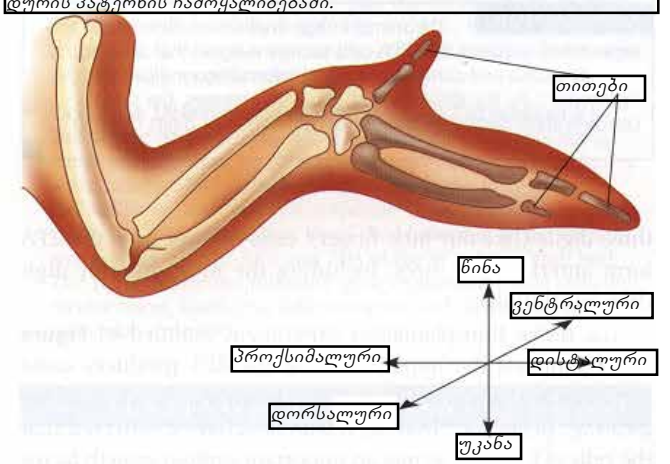
კიდურების კვირტის ერთი ორგანაიზერი მოთავსებულია აპიკალური ექტოდერმის ქიმზე (AER), კვირტის წვერზე ექტოდერმის გაწვრილებულ უბანში **(სურ. 47.26ბ)**. AER აუცილებელია კიდურის გაზრდისათვის პროქსიმალურ-დისტალური ღერძის მიმართულებით და ამ ღერძის პატერნების შექმნისთვის. AER უჯრედები გამოყოფენ ცილების სიგნალებს რომლებიც მიეკუთვნება ფიბრობლასტის ზრდის ფაქტორის (FGF) ოჯახს. თუ AER ოპერაციულად გადაადგილდება და FGF-ით გაჟღენთილი მარცვალი მის ადგილზე თავსდება, ნორმალური კიდური განვითარდება. AER და კვირტის სხვა ექტოდერმა, როგორც ჩანს, კიდურის დორსო-ვენტრალური ღერძის შესაბამის პატერნს ქმნის. ექსპერიმენტში, სადაც კიდურის კვირტის ექტოდერმა AER-თან ერთად ჩამოშორდება მეზოდერმას და შემდეგ ადგილი შეეცვალება თავისი საწყისი ორიენტაციიდან 180° უკნიდანწინ დატრიალებით, კიდურის ჩამოყალიბებული ელემენტი დორსო-ვენტრალური მიმართულებით გადაადგილდება (ეს თქვენი ხელის გულისა და ხელის ზურგის მობრუნების ეკვივალენტურია).

კიდურის კვირტის მეორე ძირითადი უბანი არის პოლარიზებული აქტივობის ზონა (ZPA), მეზოდერმის ქსოვილის ბლოკი, რომელიც ექტოდერმის ქვეშ მდებარეობს, სადაც კვირტის უკანა მხარე სხეულს ეხება (იხ. სურ. 47. 26ა). ZPA აუცილებელია კიდურის ანტერო-პოსტერიალური ღერძის შესაბამისი პატერნის ჩამოყალიბებისთვის. ZPA უახლოესი უჯრედები დასაბამს აძლევს უკანა სტრუქტურებს, მაგალითად უშორეს თითებს (ჩვენი ნეკის მსგავსად). უჯრედები ZPA-ს მოშორებით ქმნიან წინა სტრუქტურებს, რომლებიც წინა თითების უმეტესობას შეიცავს.

ქსოვილების ტრანსპლანტაციის ექსპერიმენტებში, რაც 47. 27-ე სურათზეა ნაჩვენები, შემოთავაზებულია ჰიპოთეზა იმის თაობაზე, რომ ZPA ქმნის ინდუქციურ სიგნალს, რომელიც აწვდის „უკან მდგომარეობის“ ინფორმაციას. მკვლევრებმა აღმოაჩინეს, რომ ZPA უჯრედები გამოყოფენ ზრდის ფაქტორის ცილებს, რომლებსაც სმენითი ეკლები ეწოდება. თუ უჯრედები, რომლებიც



***(ა) ორგანაიზერის უბნები. ხერხემლიანთა კიდურები ვითარდება** გამონაზარდებიდან, რომლებსაც კიდურის კვირტებს უწოდებენ. თითოეული შეიცავს მეზოდერმის უჯრედებს, რომლებიც ექტოდერმის შრითაა დაფარული. ორი უბანი, რომლითაც მთავრდება აპიკალური ექტოდერმალური კიდე (ღ, ნაჩვენებია SEM) და პოლარიზებული აქტივობის ზონა (ZPA) თამაშობენ მთავარი ორგანაიზერის როლს კიდურის პატერნის ჩამოყალიბებაში.*



***(ბ) წიწილის ემბრიონის ფრთები. როგორც კი კვირტი კიდურად ვითარდება, ქსოვილების სპეციფიკური პატერნიც წარმოიქმნება.** წიწილის ფრთაში, მაგალითად, სამი თითი წარმოდგენილია აქ მოყვანილ გეგმაზე. პატერნის ფორმირებას ესაჭიროება, რომ თითოეულმა ემბრიონულმა უჯრედმა მიიღოს გარკვეული პოზიციური ინფორმაცია, რომლითაც განისაზღვრება მისი პოზიცია კიდურის სამი ღერძის მიმართ. AER და ZPA გამოყოფენ მოლეკულებს, რომლებიც ამ ინფორმაციის გატარებას ეხმარებიან.*

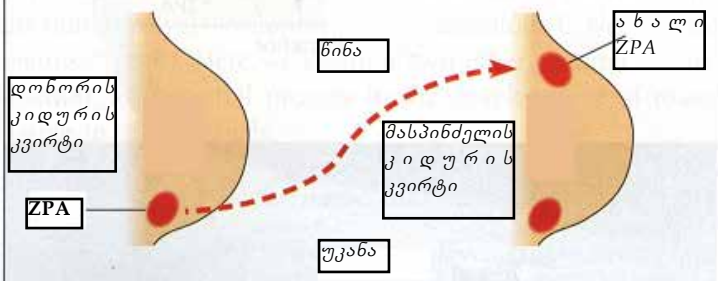
▲ *სურათი 47.23* ***ხერხემლიანთა კიდურების განვითარება.***

სურათი 47.27

კვლევა: რა როლს თამაშობს პოლარიზებული აქტივობის ზონა (ZPA) ხერხემლიანების კიდურების სქემის ფორმირებაში?

ექსპერიმენტი

ქსოვილის ZPA დონორი წიწილის ემბრიონიდან წინა საზღვარზე ექტოდერმის ქვეშ ტრანსპლანტირებულ იქნა რეციპიენტი წიწილის კიდურის კვირტზე.



შედეგები

მასპინძლის დამყნილი კიდურის კვირტში ზედმეტი თითები ნორმალური თითების სარკისებური გამოსახულებით ვითარდება. ნორმალური თითებიც ვითარდება.



დასკვნა

სარკისებური გამოსახულების გაორმაგება, რაც ნანახი იქნა ამ ექსპერიმენტში, იძლევა ვარაუდის გაკეთების საშუალებას იმის თაობაზე, რომ ZPA უჯრედები გამოყოფენ სიგნალს, რომელიც დიფუნდირებს მათი წყაროდან და მოაქვს ინფორმაცია პოზიციის შესახებ, რაც აღნიშნავს „უკან“. ZPA-სგან დაშორებისას სიგნალის კონცენტრაცია მცირდება და შესაბამისად წინა თითები უფრო ვითარდება

უზრუნველყოფენ სმენითი ეკლების დიდი რაოდენობით სინთეზს, იმპლანტირდებიან ნორმალური კიდურის კვირტში, წარმოიქმნება სარკისებური გამოსახულების კიდური – თუ იქ დამატებით ZPA-ცაა გადანერგილი. თაგვის ვერსიის სმენითი ეკლების შესწავლით ნანახია, რომ წარმოიქმნება თათის წვერი და შესაძლებელია, რომ ამ ცილის პროდუქციის ნაკლებობა იწვევს შეცდომებს კიდურის კვირტის განვითარებისას.

ამგვარი ექსპერიმენტების შედეგების ანალიზით შეგვიძლია დავასკვნათ, პატერნის წარმოქმნა საჭიროებს, რომ უჯრედებმა მიიღონ და ინტერპრეტაცია მოახდინონ სიგნალების, რომლებიც ლოკალიზაციის მიხედვით განსხვავებულია. ეს სიგნალები სამი ღერძის მიმართულებით მოქმედებენ და ატყობინებენ უჯრედებს ადგილმდებარეობას განვითარებადი ორგანოს სამგანზომილებიან არეში. მაგალითად, ჩვენთვის ცნობილია რომ გარკვეული ცილები წარმოადგენენ აღნიშნულ სიგნალებს. სხვა სიტყვებით, საორგანიზაციო უბნები AER და ZPA წარმოადგენენ სასიგნალო ცენტრებს. მკვლევარებმა აჩვენეს რომ აღნიშნული ორი რეგიონი ერთმანეთთანაც ურთიერთობენ სიგნალების საშუალებით და ამ სასიგნალო გზების მეშვეობით გავლენას ახდენენ ერთმანეთის განვითარების ბედზე. აღნიშნული სიგნალებით ურთიერთობა მეზოდერმასა და ექტოდერმას შორის ადგილი აქვს ნერვულ მილს წარმოშობისას და განვითარების სხვა პროცესში მრავალი ქსოვილისა და უჯრედების წარმოქმნის დროს. რა განსაზღვრავს კიდურის კვირტიდან წინა და უკანა კიდურების განვითარებას? უჯრედები, რომლებიც სიგნალებს AER-დან და ZPA-დან იღებენ, თავიანთი განვითარების ისტორიის შესაბამისად პასუხობენ. სანამ AER ან ZPA გამოუშვებს თავის სიგნალებს, ადრეული განვითარების სიგნალებმა ჩამოაყალიბეს გენების ექსპრესიის პატერნი, რომლის მეშვეობით გაირჩევა მომავალი წინა და უკანა კიდური. ეს განსხვავება იმის მიზეზია, რომ წინა და უკანა კიდურების კვირტების უჯრედები სხვადასხვანაირად პასუხობენ ერთსა და იმავე პოზიციურ სიგნალს.

ამგვარად, სხეულის სრული ფორმირების პროცესი შეიცავს თანმიმდევრულ მოვლენებს, რომელიც მოიცავს სიგნალების მრავალ სერიას და ქსოვილის დიფერენციაციას. უჯრედების საწყისი ასიმეტრია აძლევს უჯრედების სხვადასხვა ტიპს უნარს, გავლენა მოახდინოს ერთმანეთზე, შესაბამისი გენების ექსპრესიით. ამ გენების ზემოქმედებით ხდება უჯრედების სხვადასხვა ტიპის ჩამოყალიბება. მორფოგენეზის შესაბამისად, სხვადასხვა პატერნების შექმნას აქვს ადგილი განვითარებადი ემბრიონის განსხვავებულ უბნებში. ეს პროცესი, საბოლოოდ, მრავალნაირი ქსოვილისა და ორგანოს კომპლექსურ წესრიგს აყალიბებს, რომელიც ფუნქციონირებს შესაბამის ადგილას და ქმნის ერთ კოორდინირებად ორგანიზმს.

კონცეფცია ტესტი 47.3

1. მიუხედავად იმისა, რომ არსებობს სხეულის სამი ღერძი, ადრეული განვითარების პროცესში მხოლოდ ორი მათგანია განმსაზღვრელი. რატომ?
2. იწინასწარმეტყველეთ, რა მოხდება თუ ორგანაიზერის უბნიდან (დორსალური ნაკეცის ზემოთ) მოახდენთ ქსოვილის ტრანსპლანტაციას ბაყაყის ემბრიონის განვითარების მიგვიანო სტადიის გასტრულის ვენტრალურ უბანში.
3. თუ ბაყაყის ადრეული გასტრულის ვენტრალური უჯრედები ექსპერიმენტულად BMP-4 შემაკავებელი ცილის ექსპრესიას იწვევს, მაშინ შეიძლება მეორე ემბრიონის განვითარება? ახსენით.

47-ე თავის შემოწმება

ძირითადი კონცეფციების შემოწმება

კონცეფცია 47.1

განაყოფიერების შემდეგ ემბრიონული განვითარება მიმდინარეობს დაყოფის, გასტრულაციისა და ორგანოგენეზის გზით

- **განაყოფიერება.** განაყოფიერების დროს სპერმისა და კვერცხის ბირთვების შერწყმით დიპლოიდური ზიგოტა წარმოიქმნება და ხდება კვერცხის გააქტივება, რაც ემბრიონს განვითარებისკენ უბიძგებს. სპერმისა და კვერცხის შეხვედრისთანავე ჩაირთვება აკროსომული რეაქცია, გამოიყოფა ჰიდროლოზური ენზიმები, რომლებიც კვერცხის გარემომცველ მყარ მასალას შლის. გამეტები ურთიერთქმედებენ და ერთმანეთს ერყწმიან. ამის შედეგად კვერცხის მემბრანა განიცდის დეპოლარიზაციას და ამგვარად მრავალ ცხოველში პოლისპერმიის სწრაფ ბლოკირებას ხდება. სპერმისა და კვერცხის შერწყმით ასევე იწყება ქერქული რეაქცია, რომელშიც Ca2+-ის კონცენტრაციის გაზრდა ქერქულ გრანულებს ასტიმულირებს. ამის შედეგად, მათი შემადგენელი ნივთიერებები კვერცხის გარეთ გამოიყოფა. ეს ქმნის განაყოფიერების შალითას, რომელიც მოქმედებს როგორც პოლისპერმიის ნელი ბლოკატორი. ძუძუმწოვრების განაყოფიერებისას ქერქული რეაქცია გამჭირვალე ზონის მოდიფიცირებას ახდენს და ამგვარად ხორციელდება პოლისპერმიის ნელი ბლოკირება.

- **დაყოფა.** განაყოფიერებას თან სდევს დაყოფა, უჯრედების სწრაფი დანაწევრების პერიოდი მათი ზრდის გარეშე. ამის შედეგად მიიღება მრავალი უჯრედი, რომლებსაც ბლასტომერები ეწოდება. ჰოლობლასტური დაყოფა ან მთელი კვერცხის დანაწევრება გვხდება ისეთ სახეობებში, რომელთა კვერცხი ყვითრის მცირე, ან ზომიერ რაოდენობას შეიცავს. მათ რიცხვს მიეკუთვნება ზღვის ზღარბები, ბაყაყები და ძუძუმწოვრები. მერობლასტური დაყოფა – კვერცხის არასრული დანაწევრება ყვითრით მდიდარი კვერცხის მქონე სახეობებში – ფრინველებსა და რეპტილიებში გვხვდება. დაყოფის გეგმა ჩვეულებრივ სპეციფიკური პატერნების მიმართულებას მიჰყვება, რაც ზიგოტის ანიმალური (ცხოველური) და ვეგეტატური (მცენარეული) პოლუსების წარმოქმნას უკავშირდება.
  მრავალ სახეობაში, დაყოფისას მრავალუჯრედიან ბურთი – ბლასტულა წარმოიქმნება. მისი ღრუ – ბლასტოცელი სითხითაა ამოვსებული.

- **გასტრულაცია.** გასტრულაციის დროს ბლასტულა გასტრულად გადაიქცევა, რომელსაც აქვს პრიმიტიული საჭმლის მომნელებელი ღრუ (არქენტერონი) და სამი ემბრიონული ჩანასახოვანი შრე: ექტოდერმა, მეზოდერმა და ენტოდერმა.

- **ორგანოგენეზი.** ცხოველის სხეულის ორგანოები ემბრიონული სამი ჩანასახოვანი შრის სხვადასხვა ნაწილიდან წარმოიქმნება. ხერხემლიანთა ადრეული ორგანოგენეზი მოიცავს ნოტოქორდის შექმნას, რომელიც დორსალური მეზოდერმის კონდენსაციის შედეგად წარმოიქმნება. ამავე დროს ექტოდერმის ნერვული ფირფიტის ჩადრეკით ნერვული მილი, ხოლო ლატერალური მეზოდერმის დანაწევრებით ცელომი ვითარდება.

- **ამნიოტების ადაპტაციების განვითარება.** ფრინველების, რეპტილიების და ძუძუმწოვრების ემბრიონები სითხით სავსე ჩანთაში ვითარდებიან. ეს ჩანთა ან ნაჭუჭში ან საშვილისნოშია მოთავსებული. ამ ორგანიზმებს სამი ჩანასახოვანი შრე დასაბამს აძლევს არა მარტო ემბრიონულ ქსოვილს, არამედ 4 ექსტრაემბრიონულ მემბრანას – ამნიონს, ქორიონს, ყვითრის ჩანთას და ალანტოისს.

- **ძუძუმწოვრების განვითარება.** ჩანთოსნებისა და საშვილოსნოს მქონე ძუძუმწოვრების კვერცხუჯრედი ძალიან მცირე რაოდენობის საკვებ-სამარაგო ნივთიერებებს შეიცავს. ამ ორგანიზმებს ახასიათებს ჰოლობლასტური დაყოფა და პოლარობას არ ავლენენ. ფრინველებსა და რეპტილიებში, მიუხედავად ამისა, გასტრულაცია და ორგანოგენეზი მსგავსი სქემით მიმდინარეობს. ხოლო ძუძუმწოვრებში განაყოფიერებისა და კვერცხსავალში ადრეული დაყოფის შემდეგ ბლასტოცელი საშვილოსნოში იმპლანტირდება. ტროფობლასტი ჩართავს ჩანასახის პლაცენტის წარმოქმნის პროცესს და ემბრიონი განვითარებას იწყებს ერთი შრიდან – ბლასტოცელში მოთავსებული ეპიბლასტიდან. საშვილოსნოში განვითარებული ემბრიონის ექსტრაემბრიონული მემბრანების ფუნქციები ფრინველებისა და რეპტილიების მსგავსი წარმონაქმნების ჰომოლოგიურია.

კონცეფცია 47.2

მორფოგენეზი ცხოველებში სპეციფიკურ ცვლილებებს მოიცავს, უჯრედების ფორმის, მდებარეობისა და აღჭურვილობის თვალსაზრისით

- **უჯრედის ჩონჩხი, უჯრედების მოძრაობა და კონვერგენციული დაჭიმვა.** უჯრედის ჩონჩხის შემადგენელი ნაწილები პასუხისმგებელია უჯრედის ფორმისა და მდებარეობის

შეცვლაზე. ორივე სახის ცვლილება ქსოვილების ინვაგინაციითაა გამოწვეული, როგორც ეს, მაგალითად, გასტრულაციის დროს გვხვდება. კონვერგენციული დაჭიმვის დროს უჯრედების მოძრაობა იწვევს მათი ფორმის ცვლილებას – ისინი ღებულობენ დაწვრილებულ და წაგრძელებულ ფორმას.

- **ექსტრაცელულარული მატრიქსისა და უჯრედების ადჰეზიური მოლეკულების როლი.** ექსტრცელულარული მატრიქსის ბოჭკოებისაგან წამოსული მორჩები უჯრედებს მათი ლოკალიზაციის სწორი მიმართულებით წარმართვაში ეხმარება. ფიბრონექტინი და სხვა გლიკოპროტეინები უჯრედის ზედაპირზეა მოთავსებული და მნიშვნელოვანია უჯრედების მიგრაციისა და მათი დაკავშირებისთვის.

კონცეფცია 47.3

უჯრედების განვითარების მიდისწორა დამოკიდებულია მათ ისტორიასა და ინდუქციურ სიგნალებზე

- **ბედისწერის რუკების შედგენა.** ექსპერიმენტულად მიღებული ემბრიონის ბედისწერის რუკებში ნაჩვენებია, რომ ზიგოტის ან ბლასტულის სპეციფიკური უბნები მოზრდილი ემბრიონების სპეციფიკურ ნაწილებად ვითარდება.

- **უჯრედული ასიმეტრიის დადგენა.** არაამნიოტურ სახეობებში უნივერსალურად გამოყოფილი ციტოპლაზმური დეტერმინანტები კვერცხუჯრედში მნიშვნელოვანია სხეულის ღერძების დადგენისთვის და განსხვავებების წარმოქმნაში ზიგოტის ბლასტომერებად დანაწევრების პროცესში. უჯრედები, რომლებიც ციტოპლაზმის სხვადასხვა დეტერმინანტს იღებენ სხვადასხვაგვარად ვითარდებიან. ამნიოტებში ლოკალური გარემოს სხვაობა მთავარ როლს თამაშობს უჯრედის საწყისი განსხვავებისა და შემდგომ სხეულის ღერძების წარმოქმნაში. ყველა სახეობის ემბრიონული განვითარების შესაბამისად, უჯრედების პოტენცია უფრო პროგრესულად იზღუდება.

- **უჯრედების ბედისწერის განსაზღვრა და ინდუქციური სიგნალების ფორმირების პატერნები.** განვითარებადი ემბრიონის უჯრედები იღებენ და ინტერპრეტაციას აძლევენ პოზიციურ ინფორმაციას, რაც განსხვავებულია მათი მდებარეობის მიხედვით. ეს ინფორმაცია ხშირად იმ სიგნალური მოლეკულების სახითაა, რომლებიც ემბრიონის სპეციალური „ორგანაიზერული“ უჯრედების მიერ გამოიყოფა. მათ მიეკუთვნება ამფიბიების გასტრულაში ბლასტოპორის უკანა ბაგე და ხერხემლიანთა კიდურების კვრტის AER და ZPA. სიგნალური მოლეკულები გენების ექსპრესიაზე მოქმედებენ და მათ განსაზღვრულ მიმართულებასა და კონკრეტული სტრუქტურის განვითარების შესაძლებლობის უნარს ანიჭებს.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშეფასება

1. ზღვის ზღარბის კვერცხის ქერქული რეაქცია ფუნქციობს პირდაპირ
   ა. განაყოფიერების შალითის შექმნაში,
   ბ. პოლისპერმიის სწრაფი ბლოკის წარმოქმნაში,
   გ. სპერმის უჯრედიდან ჰიდროლიზური ფერმენტების წარმოქმნაში,
   დ. კვერცხის უჯრედზე ელექტრული იმპულსის გენერაციაში,
   ე. კვერცხისა და სპერმის ბირთვების შერწყმაში.

2. ქვემოჩამოთვლილთაგან, რომელია ფრინველებისა და ძუძუმწოვრებისათვის საერთო?
   ა. ჰოლობლასტური დაყოფა,
   ბ. ეპიბლასტი და ჰიპობლასტი,
   გ. ტროფობლასტი,
   დ. ყვითრის საცობი,
   ე. რუხი ნახევარმთვარე.

3. არქენტერონი იყოფა
   ა. მეზოდერმად,
   ბ. ბლასტოცელად,
   გ. ენდოდერმად,
   დ. პლაცენტად,
   ე. საჭმლის მომნელებელი ტრაქტის სანათურად.

4. ბაყაყის ემბრიონში ბლასტოცელი არის
   ა. სრულიად გამქრალი ყვითრის ფირფიტით;
   ბ. გასტრულაციის დროს ენდოდრმის გასწვრივი მდებარობით,
   გ. პირდაპირ ცხოველურ ჰემისფეროში მდებარეობით,
   დ. ღრუ, რომელიც ცელომად იქცევა,
   ე. ღრუ, რომელიც მოგვიანებით არქენტერონად იქცევა.

5. რა სტრუქტურული ადაპტაცია განაპირობებს ქათმის კვერცხის დებას ხმელეთზე და არა წყალში?
   ა. ექსტრაემბრიონული მემბრანები,
   ბ. ყვითრი,
   გ. დაყოფა,
   ე. გასტრულაცია.
   დ. ტვინის განვითარება ექტოდერმისგან.

6. ამფიბიების ემბრიონში უჯრედების კონა, რომელსაც ნერვული ჯვარედინი ეწოდება
   ა. ბრუნავს ნერვული მილის შესაქმნელად,
   ბ. ტვინის ძირითად ნაწილიად ვითარდება,
   გ. წარმოქმნის უჯრედებს, რომლებიც მიგრირებენ კბი-

ლების, ჩონჩხის ძვლებისა და ემბრიონის სხვა სტრუქტურების წარმოსაქმნელად,
დ. ექსპერიმენტულად ნაჩვენებია, რომ ის არის განვითარებადი ემბრიონის ორგანაიზერი,
ე. ნოტოქონდრის წარმოქმნას განაპირობებს.

7. ბაყაყის ადრეული ემბრიონის ზიგოტაში ან ბლასტულაში უჯრედების განსხვავების წარმოქმნა განპირობებულია
ა. მერობლასტური და ჰოლობლასტური დაყოფის განსხვავებულობით,
ბ. ციტოპლაზმის დეტერმინანტების, როგორიცაა ცილები და რნმ ჰეტეროგენური განაწილებით,
გ. ინდუქციური ურთიერთქმედებით, რაც განვითარებად უჯრედებში გვხვდება.
დ. რეგულატორული მოლეკულების, როგორიცაა BMP-4 კონცენტრაციული გრადიენტით,
ე. უჯრედების პოზიციით პოლარიზაციული აქტივობის ზონის (ZPA) მიმართებაში.

8. კონვერგენციული გაჭიმვის დროს
ა. ემბრიონის საწინააღმდეგო მხარის უჯრედები მისდევენ კონვერგენციული დაყოფის მიმართულებას, რასაც ბილატერალური სიმეტრიისკენ მივყევართ,
ბ. ნერვული ნაკეცის უჯრედები ერთმანეთს ეწებებიან ნერვული მილის შესაქმნელად,
გ. შრეების ქსოვილის უჯრედები რეორგანიზაცის განიცდის და წაწვეტებულ-წაგრძელებულ ფორმა ეძლევა,
დ. წარმოიქმნება დორსო-ვენტრალური ღერძი,
ე. უჯრედის ადჰეზიის გამომწვევი მოლეკულები ექსპრესირებენ, აიძულებენ 8 ბლასტომერს მჭიდროდ შეეწებოს ერთმანეთს.

9. ამფიბიების ემბრიონების ადრეული განვითარების დროს მნშვნელოვანი „ორგანაიზერი“ მოთავსებულია
ა. ნერვულ მილში,
ბ. ნოტოქორდაში,
გ. არქენტერონის სახურავში,
დ. დორსალურ ექტოდერმაში,
ე. ბლასტოპორის დორსალურ ნაკეცზე.

10. ძუძუმწოვრების 8-უჯრედიანი ემბრიონის ნებისმიერი ბლასტომერის ადგილის შეცვლით, ემბრიონი გვიან სტადიებზეც შეიძლება ნორმალურად განვითარდეს. ამ აღმოჩენის აზრი შემდეგშია
ა. მხოლოდ ზიგოტაა ტოტიპოტენტური,
ბ. განიხილება პოტენციის პროგრესული რესტრიქციის ჰიპოთეზა,
გ. დაყოფის პირველი მოვლენები ზიგოტის ანიმალურ-ვეგეტატური (ცხოველურ-მცენარეული) ღერძის გადაკვეთით უნდა წარიმართოს,
დ. ადრეული ბლასტომერების უჯრედული დანაწევრება არ ხვდება ციტოპლაზმური დეტერმინანტების ასიმეტრიული განაწილების გავლენის ქვეშ,
ე. ძუძუმწოვრებში არ არსებობს ორგანაიზერი.

ევოლუციური კავშირი

მწერებისა და ხერხემლიანების ევოლუცია სხეულის სეგმენტური განლაგების განმეორებად სქემას შეიცავს. ეს გამოწვეულია ზოგიერთი სეგმენტის შერწყმით ან ზოგიერთი სეგმენტისა და სტრუქტურის ფუნქციის სპეციალიზაციით.

ხერხემლიანების ანატომიური აგებულების რომელი ნაწილი ასახავს სეგმენტაციის პატერნს და ხერხემლიანთა სხეულის რომელი ნაწილია სეგმენტაციისა და სპეციალიზაციის პროდუქტი?

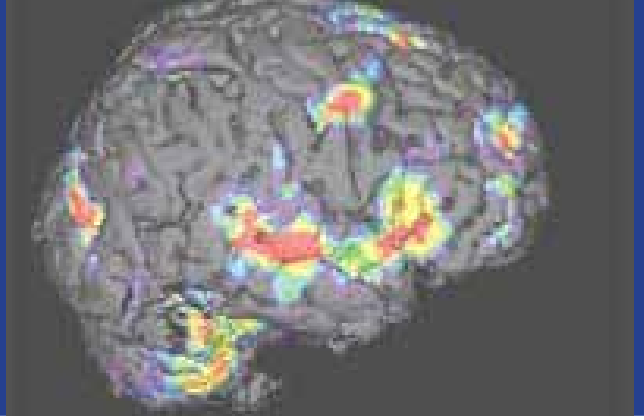
მეცნიერული კვლევა

ბაყაყის თავკომბალის „სახე“ მისაწოვრებითაა აღჭურვილი. სალამანდრას ნაშიერის ემბრიონს იგივე ადგილას აქვს ულვაშების მსგავსი სტრუქტურა, რომელსაც ბალანსერი ეწოდება. თქვენ უნდა ჩაატაროთ ექსპერიმენტი, რომელშიც სალამანდრას ნორჩი ემბრიონის ექტოდერმის ამ ნაწილს გადაიტანთ ბაყაყის ემბრიონს სახეზე. თქვენ ნახავთ, რომ განვითარებულ ემბრიონის ბალანსერს მისაწოვარიც ექნება. როდესაც თქვენ გადანერგავთ სალამანდრას უფრო მეტი ასაკის ემბრიონის ექტოდერმას ბაყაყის ემბრიონის სახეზე, ბაყაყის მისაწოვარს ექნება სალამანდრას კანის ლაქა. წამოაყენეთ ჰიპოთეზა თქვენი შედეგების ასხსნელად განვითარების მექანიზმების ტერმინებში. როგორ უნდა შეამოწმოთ თქვენი ჰიპოთეზა?

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

მრავალ მეცნიერს სჯერა, რომ ჩანასახოვანი ქსოვილის გადანერგვა პარკინსონის დაავადების, ეპილეპსიის, დიაბეტის, ალცჰაიმერის დაავადების და ზურგის ტვინის დაზიანების მკურნალობის საშუალებას იძლევა. როგორ შეიძლება, რომ ასეთ ვითარებაში ჩანასახის ქსოვილები სასარგებლო გამოდგეს დაზიანებული უჯრედების აღსადგენად ან დაავადების სამკურნალოდ? ზოგიერთი ადამიანი მხოლოდ სპონტანური აბორტის შემდეგ მიღებული ქსოვილების ტრანსპლანტაციის მომხრეა, მაშინ როდესაც მკვლევარების უმეტესობა ოპერაციული აბორტის შედეგად მიღებულ ჩანასახოვან ქსოვილებს ანიჭებს უპირატესობას. რატომ? როგორია თქვენი შეხედულება ამ ორი საწინააღმდეგო მოსაზრების თაობაზე?

48 ნერვული სისტემა



▲ *სურათი 48.1* ***მეტყველების პერიოდში თავის ტვინის ზონების გააქტიურების ფუნქციური მაგნიტო-რეზონანსული ტომოგრაფია.***

ძირითადი კონცეფციები

48.1 **ნერვული სისტემა ნეირონების წრეებისა და დამხმარე უჯრედებისგან შედგება**

48.2 **იონური ტუმბოები და იონური არხები ნეირონის მოსვენების პოტენციალს ინარჩუნებენ**

48.3 **მოქმედების პოტენციალები აქსონებით გატარებული სიგნალებია**

48.4 **ნეირონები სხვა უჯრედებთან სინაფსების მეშვეობით ურთიერთობენ**

48.5 **ხერხემლიანთა ნერვული სისტემა ზონებად არის სპეციალიზებული**

48.6 **დიდი ტვინის ქერქი ნებით მოძრაობასა და კოგნიტურ ფუნქციებს აკონტროლებს**

48.7 **ცნს-ის დაზიანებები და დაავადებები ინტენსიური კვლევის საგანია**

შესავალი

მართვისა და კონტროლის ცენტრი

რა ხდება თქვენს თავის ტვინში, როდესაც „გონების თვალით“ რაღაცას წარმოიდგენთ? მეცნიერებს ბოლო დრომდე ამ კითხვაზე პასუხის გაცემის მცირე იმედი ჰქონდათ. ადამიანის თავის ტვინი შეიცავს დაახლოებით 1011 (100 მილიარდი) ნერვულ უჯრედს, ანუ ნეირონს. თითოეულ ნეირონს შეუძლია ურთიერთობა ათასობით სხვა ნეირონთან ინფორმაციის დამამუშავებელ რთულ წრეებში, რომლის ფონზეც ყველაზე ძლიერი ელექტრონული კომპიუტერი პრიმიტიულად გამოიყურება. ინჟინერს, რომელსაც სურს ისწავლოს კომპიუტერის მოქმედება, შეუძლია პირდაპირ გახსნას მისი კორპუსი და დააკვირდეს სქემებს. მაგრამ იშვიათი გამონაკლისების გარდა (მაგალითად, ტვინზე ოპერაციის მიმდინარეობისას), ცოცხალი ადამიანის ტვინი დათვალიერებისთვის მიუწვდომელია.

თუმცა, ამ პრობლემის გადაჭრა შესაძლებელია უახლესი მეთოდების გამოყენებით, რომლითაც ადამიანის თავის ქალადან ტვინის აქტივობის ჩაწერა მიმდინარეობს. ერთი მათგანი არის ფუნქციური მაგნიტურ-რეზონანსული ტომოგრაფიის (FMRI) მეთოდი. FMRI-ის მეთოდის გამოყენებისას, ადამიანის თავი თავსდება დიდ, ბლითის ფორმის მქონე მაგნიტურ სივრცეში, სადაც თავის ტვინის უბნებში გააქტივებული ნეირონები აღირიცხება სისხლის ნაკადის ცვლილებით. მიღებული მონაცემების საფუძველზე კომპიუტერი აგებს ადამიანის თავის ტვინის აქტივობის სამგანზომილებიან რუკას, რაც ნაჩვენებია სურათი 48 1-ზე. ასეთი რეგისტრაცია შეიძლება სუბიექტის მიერ სხვადასხვა ამოცანის შესრულების პერიოდში ჩატარდეს, მაგალითად ლაპარაკის, კიდურების მოძრაობის, სურათის ყურების, საგნის ან ადამიანის სახის გონებაში ასახვის დროს. თავის ტვინის აქტივობის ჩანაწერების შესწავლამ და კვლევის სხვა მეთოდების გამოყენებამ, რომლებიც აღწერილია ერიხ იარვის ინტერვიუში, აჩვენა, რომ ნეირონთა ჯგუფები ფუნქციონირებენ სხვადასხვა ამოცანის შესრულებისთვის განკუთვნილ სპეციალურ წრეებში. ეს წრეები პასუხისმგებელია შეგრძნების, მოძრაობის (იხ. თავი 49) და ცხოველთა მრავალი ტიპის ქცევის შესრულებაზე (იხ.თავი 51).

შეგრძნებისა და რეაგირების უნარი წარმოიშვა მილიარდი წლის წინ პროკარიოტებში, რითაც მათ შეუძლიათ გარემოში ცვლილებები განსაზღვრონ და ამ ცვლილებებს ისე უპასუხონ, რომ ამ პასუხმა მათი გადარჩენის შესაძლებლობა და რეპროდუქციული წარმატება გაზარდოს. მაგალითად, ქემოტაქსისის გზით საკვების წყაროს ადგილმდებარეობის განსაზღვრაა შესაძლებელი. (იხ. თავი 27). მოგვიანებით, ამ მარტივი პროცესის მოდიფიკაციამ მრავალუჯრედიანი ორგანიზმების სხეულის უჯრედების ურთიერთობის მექანიზმით უზრუნველყო. კემბრიული აფეთქების დროისთვის, 500 მილიონ წელზე მეტი ხნის უკან (იხ. თავი 32), ნეირონთა სისტემები, რომლებიც განაპირობებენ ცხოველთა შეგრძნებებსა და მოძრაობას, სწრაფად განვითარდნენ და მიიღეს თანამედროვე სახე.

ამ თავში განვიხილავთ ცხოველების ნერვული სისტემის ორგანიზაციასა და მექანიზმებს, რომელთა საშუალებითაც ნეირონები ინფორმაციას გადასცემენ. აღწერილი იქნება ხერხემლიანების თავის ტვინის გარკვეული ნაწილებით შესრულებული ზოგიერთი ფუნქცია. ბოლოს, განხილულ იქნება რიგი ფსიქიკური დაავადება და ნევროლოგიური აშლილობა, რომელიც დღეს ინტენსიური კვლევის საგანია.

კონცეფცია 48.1

ნერვული სისტემა ნეირონების წრედებისა და დამხმარე უჯრედებისგან შედგება

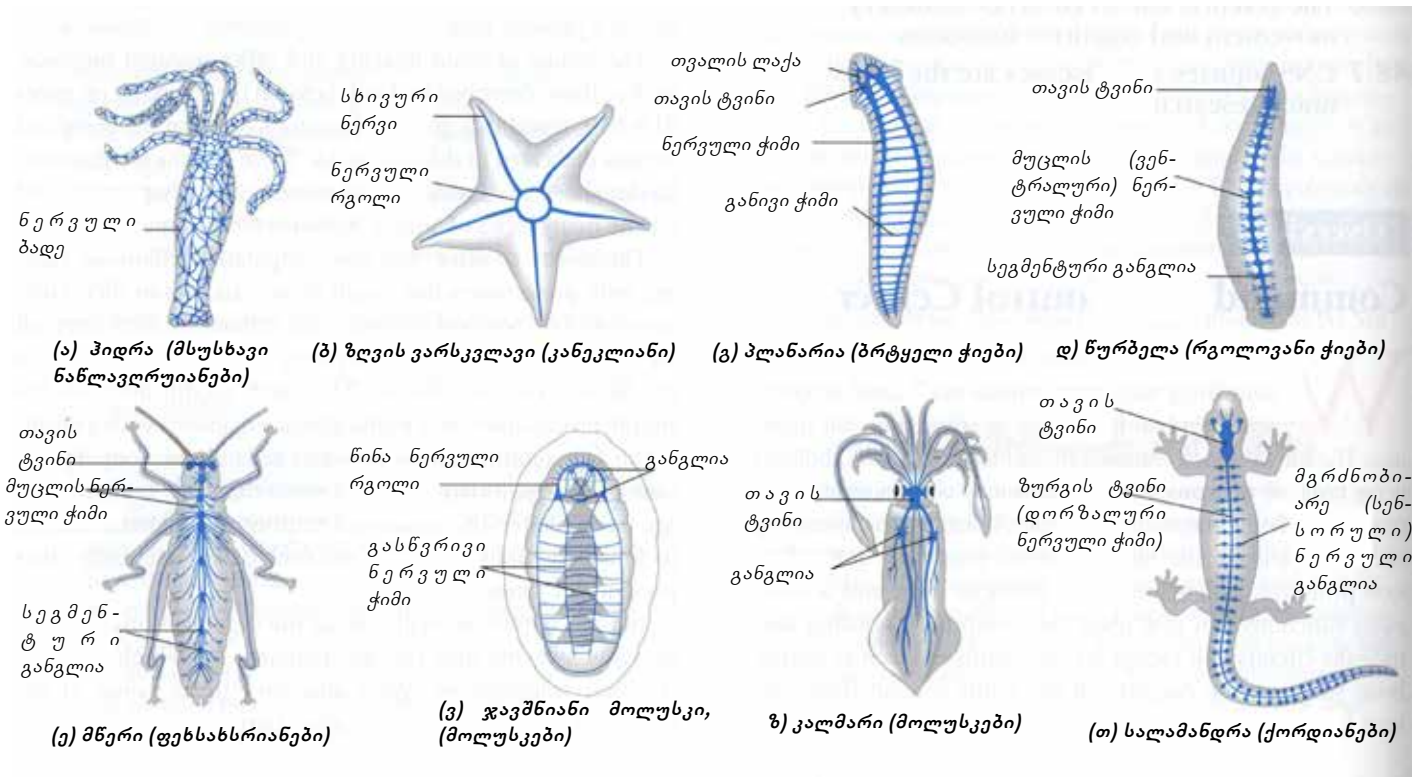
ყველა ცხოველს, გარდა ღრუბელებისა, აქვს გარკვეული ტიპის ნერვული სისტემა. სხვადასხვა ჯგუფის ცხოველის ნერვული სისტემის განსხვავება იმდენად არ არის დამოკიდებული მის ძირითად საშენ ბლოკებზე - ნეირონებზე, რამდენადაც ნეირონების წრედების ორგანიზაციაზე.

ნერვული სისტემების ორგანიზაცია

ნერვული სისტემის მქონე მარტივ ცხოველებს, ნაწლავღრუიანებს ახასიათებთ გასტროვასკულარული ღრუს გარშემო რადიალურად და სიმეტრიულად ორგანიზებული სხეული (იხ.სურათი 33.5). ზოგიერთ ნაწლავღრუიანში, როგორიც არის სურათი 48.2 ა-ზე ნაჩვენები ჰიდრა, გასტროვასკულარული ღრუს შეკუმშვა-მოდუნების მაკონტროლებელი ნეირონები ქმნიან დიფუზურ ნერვულ ბადეს. უფრო რთული ორგანიზაციის მქონე ცხოველების ნერვული სისტემა, გარდა ნერვული ბადისა, შეიცავს ნერვებსაც, რომლებიც წარმოადგენენ ნეირონების აქსონების კონებს. მაგალითად, ზღვის ვარსკვლავების ყოველი ქიმი შეიცავს ნერვულ ბადეს, რომელიც რადიალური ნერვებით დაკავშირებულია ცენტრალურ ნერვულ რგოლთან (სურათი 48.2 ბ); ასეთი ორგანიზაცია დიფუზურ ნერვულ ბადესთან შედარებით უფრო ხელსაყრელია რთული მოძრაობის კონტროლისთვის.

წაგრძელებული, ორმხრივად სიმეტრიული სხეულის მქონე ცხოველებში, ცეფალიზაციასთან დაკავშირებით გართულდა ნერვული სისტემა და განვითარდა უფრო რთული ქცევა, რაც გამოწვეულია ნეირონების თავმოყრით (კლასტერიზაციით) სხეულის წინა ნაწილში თავის ტვინის სახით. ბრტყელ ჭიებში, როგორიცაა პლანარია (სურათი 48.2 გ), პატარა თავის ტვინი და სიგრძეზე წაყოლებული ნერვული კონა მარტივ, მკაფიოდ გამოკვეთილ **ცენტრალურ ნერვულ სისტემას** (ცნს) ქმნის. უფრო რთულ უხერხემლოებში, როგორიცაა რგოლოვანი ჭიები (სურათი 48.2,დ) და ფეხსახსრიანები (სურათი 48.2,ე), ქცევის რეგულაცია ხდება შედარებით გართულებული თავის ტვინით და ვენტრალური ნერვული ძეწკვით, რომელიც შედგება სეგმენტურად განლაგებული ნეირონების ჯგუფებისაგან (განგლიებისგან). ნერვები, რომლებიც აკავშირებენ ცნს-ს ცხოველის დანარჩენ სხეულთან, ქმნიან **პერიფერიულ ნერვულ სისტემას** (პნს).

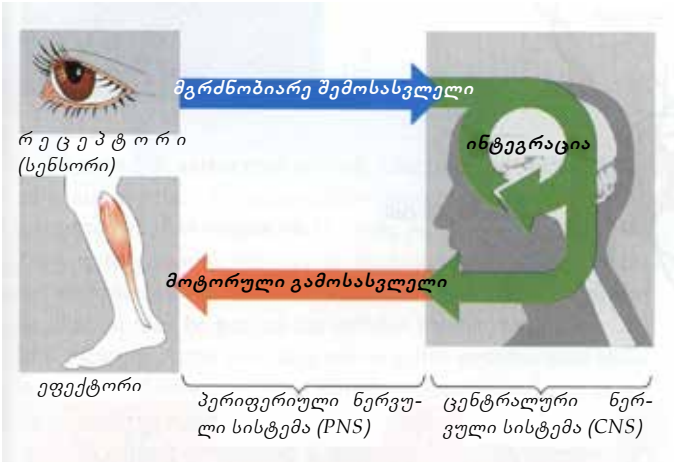
მოლუსკები კარგი მაგალითია იმისა, როგორ კორელირებს ნერვული სისტემის ორგანიზაცია ცხოველის ცხოვრების ნირთან. მიმაგრებულ ან ნელა მოძრავ მოლუსკებს, როგორიცაა ორსაგდულიანი და მუცელფეხიანი მოლუსკები, სუსტად განვითარებული ცეფალიზაცია (ან ცეფალიზაციის არქონა) და შედარებით მარტივი სენსორული ორგანოების არსებობა ახასიათებთ (სურათი 48.2ფ). პირიქით, თავფეხიან მოლუსკებს (კალმარსა და რვაფეხას) აქვს ნებისმიერ უხერხემლოზე უფრო რთული ნერვული სისტემა, რომელიც კონკურენციასაც კი უწევს ზოგიერთი ხერხემლიანის ნერვულ სისტემას. თავფეხიანებს მასიური თავის ტვინთან ერთად დიდი, გა-



(ა) ჰიდრა (მსუსხავი ნაწლავღრუიანები) (ბ) ზღვის ვარსკვლავი (კანეკლიანი) (გ) პლანარია (ბრტყელი ჭიები) დ) წურბელა (რგოლოვანი ჭიები)

(ე) მწერი (ფეხსახსრიანები) (ვ) ჯავშნიანი მოლუსკი, (მოლუსკები) ზ) კალმარი (მოლუსკები) (თ) სალამანდრა (ქორდიანები)

▲ სურათი 48.2 ზოგიერთი ნერვული სისტემის ორგანიზაცია.

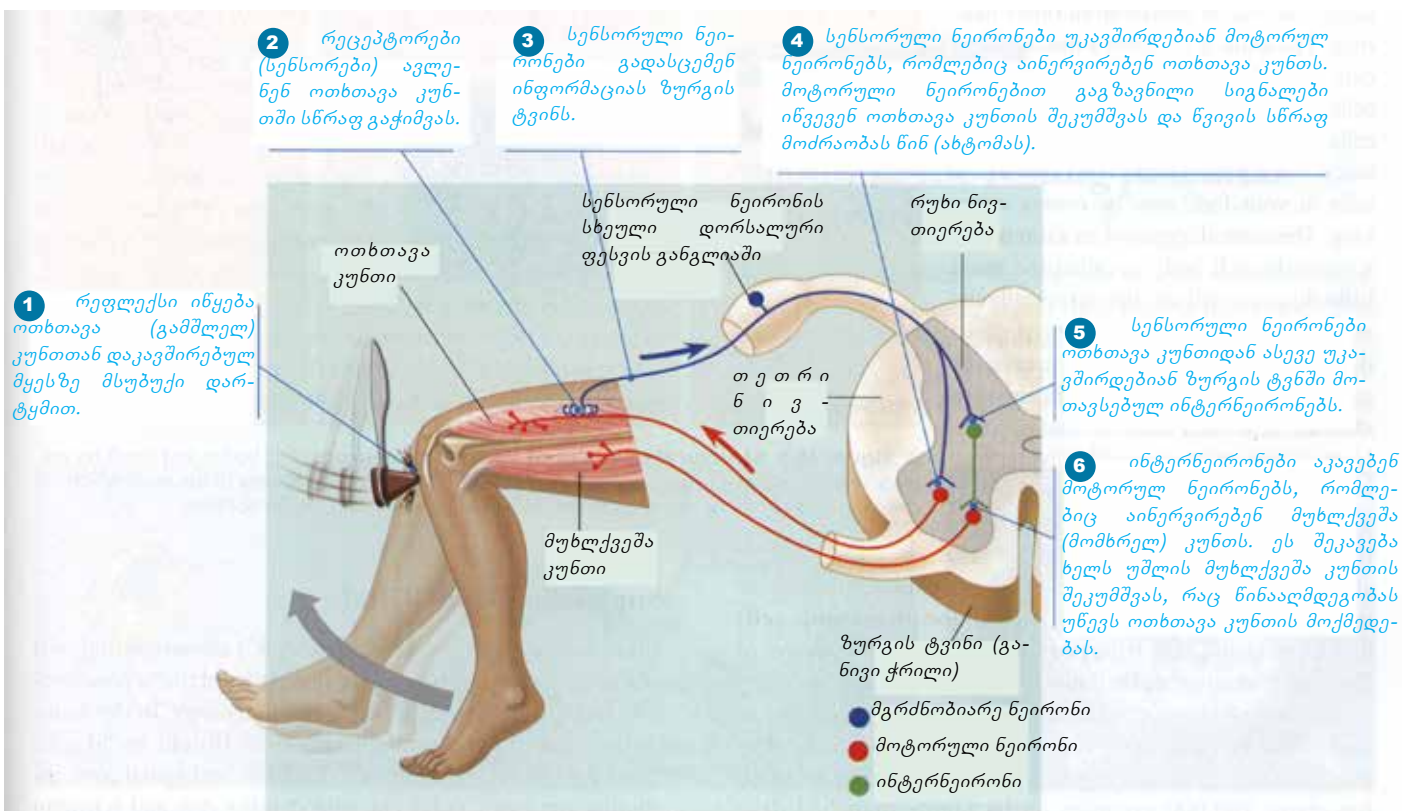


▲ *სურათი 48.3* ***ნერვული სისტემით ინფორმაციის დამუშავების ზოგადი განხილვა.***

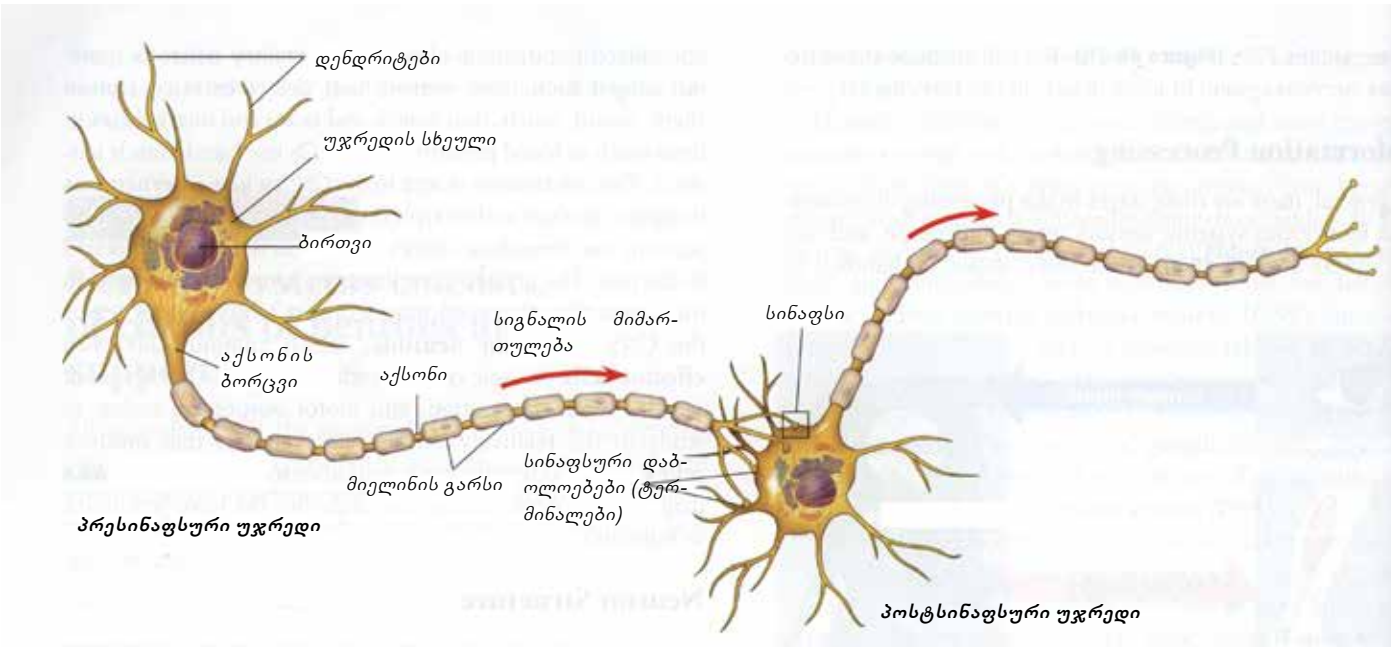
მოსახულების შემქმნელი თვალები და ნერვების მეშვეობით სიგნალის სწრაფი გადაცემის უნარი ახასიათებთ, რაც განაპირობებს ამ ცხოველების აქტიურ, მტაცებლური ცხოვრების ნირს **(სურათი 48.2გ)**. მკვლევრებმა აჩვენეს, რომ რვაფეხას შეუძლია მხედველობითი პატერნების დისკრიმინაციის დასწავლა და რთული ამოცანების შესრულება. ხერხემლიანებში, ცნს შედგება თავისა და ზურგის ტვინისგან, რომელიც სხეულის დორსალურ მხარეზეა მოთავსებული; ნერვები და განგლიები შეადგენენპნს-ს (სურათი 48.2ჰ). ხერხემლიანების ნერვულ სისტემას უფრო დეტალურად მოგვიანებით განვიხილავთ.

ინფორმაციის დამუშავება

ნერვული სისტემით ინფორმაციის დამუშავება ჩვეულებრივ სამ ეტაპს მოიცავს: სენსორული შესავალი, ინტეგრაცია და მოტორული გამოსავალი **(სურათი 48.3)**. სამივე ეტაპი სრულდება ნეირონების სპეციალიზებული ჯგუფით. სენსორული ნეირონები ინფორმაციას რეცეპტორებიდან ატარებენ, რომლებიც ამოიცნობენ გარეგან (სინათლეს, ბგერას, შეხებას, სითბოს, სუნსა და გემოს) და შინაგან სტიმულებს (როგორიცაა სისხლის წნევა, სისხლში CO_2-ის დონე და კუნთების დაძაბულობა). ეს ინფორმაცია იგზავნება ცნსში, სადაც ინტერნეირონები აინტეგრირებენ (ანალიზს და ინტერპრეტაციას ახდენენ) სენსორულ შესავალს და უკავშირებენ წარსულში მომხდარ მოვლენების კონტექსტს. ნეირონული წრედები მნიშვნელოვნად რთულდება ინტერნეირონებს შორის კავშირების დამყარებით. ცნს-დან გამოსული იმპულსი მოტორული ნერვებით გადაეცემა ეფექტორულ უჯრედებს (კუნთოვან ან ენდოკრინულს). სენსორული შესავლის, ინტეგრაციისა და მოტორული გამოსავლის ეტაპები უფრო ადვილი შესასწავლია შედარებით მარტივ ნერვულ წრედებში, რომლებიც ქმნიან რეფლექსებს, და ეს რეფლექსები წარმოადგენენ ორგანიზმის ავტომატურ პასუხებს სტიმულზე. **სურათ 48.4-ის** დიაგრამებზე ნაჩვენებია ნეირონული წრედი, რომლებიც საფუძვლად უდევს ადამიანის მუხლის რეფლექსს.



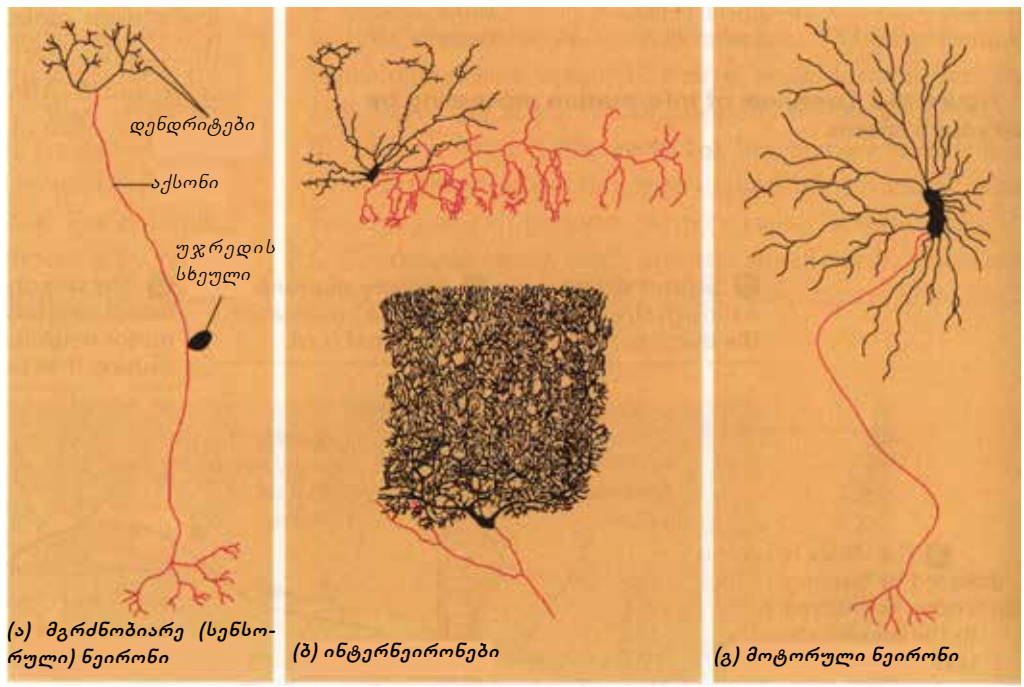
▲ *სურათი 48.4* ***მუხლის რეფლექსი.*** *რეფლექსში ბევრი ნეირონია ჩართული, მაგრამ გამარტივებისთვის თითოეული ტიპის მხოლოდ ერთი ნეირონი არის ნაჩვენები.*



▲ *სურათი 48.5* ***ხერხემლიანთა ნეირონის სტრუქტურა.***

ნეირონის სტრუქტურა

როგორც I თავში განვიხილეთ, ბიოლოგიის ერთ-ერთი მთავარი დებულება არის ის, რომ ფორმა უნდა შეესაბამებოდეს ფუნქციას. ეს ვლინდება ყველა დონეზე მოლეკულურიდან ორგანიზმულამდე, მათ შორის ნათლად არის ილუსტრირებული უჯრედულ დონეზე ნეირონებით. ნეირონების მიერ ინფორმაციის მიღებისა და გადაცემის უნარი დამოკიდებულია მათი სტრუქტურის სირთულეზე. ნეირონის ორგანელების უმეტესობა, ბირთვის ჩათვლით, უჯრედის სხეულში მდებარეობს **(სურათი 48.5)**. უჯრედის სხეულიდან ორი ტიპის მორჩი გამოდის: მრავალი დენდრიტი და ერთი აქსონი. დენდრიტები ძლიერ დატოტვილი მორჩებია, რომლებიც სიგნალებს სხვა ნეირონებიდან იღებენ. აქსონი ბევრად უფრო გრძელი მორჩია, რომელიც ატარებს სიგნალს სხვა უჯრედისკენ _ ნეირონისკენ ან ეფექტორული უჯრედისკენ. ზოგიერთი აქსონი მეტრზე უფრო გრძელიც შეიძლება იყოს, მაგალითად აქსონი, რომელიც ზურგის ტვინიდან ტერფის კუნთოვან უჯრედებამდე აღწევს. აქსონის კონუსისებრ ზონას, რომლითაც ის უჯრედის სხეულს უკავშირდება, აქსონის ბორცვი ეწოდება. ეს ის ზონაა, სადაც გენერირდება აქსონში გავრცელებადი სიგნალები. ბევრი აქსონი დაფარულია მიელინის გარსით, რომელიც მოგვიანებით იქნება აღწერილი. დაბოლოებასთან ახლოს აქსონი ჩვეულებრივ იყოფა რამდენიმე ტოტად, რომლებიც მთავრდება სინაფსური დაბოლოებებით. კომუნიკაციის ადგილს სინაფსურ დაბოლოებებსა და სხვა უჯრედებს შორის ეწოდება სინაფსი. სინაფსების უმრავლესობაში, ინფორმაციის გატარება ხდება გადამცემი ნეირონიდან (პრესინაფსური უჯრედი) მიმღებ უჯრედზე (პოსტსინაფსური უჯრედი) ნეიროტრანსმიტერად წოდებული ქიმიური გადამცემების საშუალებით.

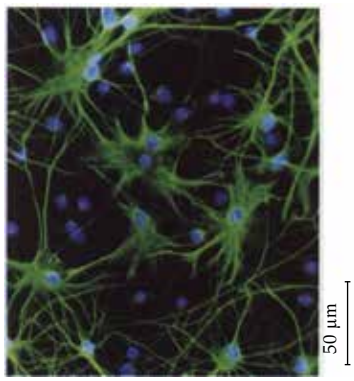


▲ *სურათი 48.6* ***ხერხემლიანთა ნეირონების სტრუქტურული მრავალფეროვნება.***

ნეირონის ფორმის სირთულე დამოკიდებულია სინაფსების რაოდენობაზე, რომლებითაც ის დაკავშირებულია სხვა ნეირონებთან (სურათი 48.6). მაგალითად, სურათი 48.6 ბ,გ ქვედა ნაწილში ნაჩვენებ ინტერნეირონს აქვს დაახლოებით 100.000 სინაფსი თავის ძალიან დატოტვილ დენდრიტებზე, მაშინ, როდესაც ნეირონებს მარტივი დენდრიტებით საკმაოდ მცირერიცხოვანი სინაფსები აქვთ.

გლიური უჯრედები

გლია აერთიანებს დამხმარე უჯრედებს, რომლებიც მნიშვნელოვანია ნერვული სისტემის სტრუქტურული მთლიანობისა და ნეირონების ნორმალური ფუნქციონირებისთვის. ძუძუმწოვრების თავის ტვინში, გლია ნეირონებს რიცხობრივად 10-50- ჯერ სჭარბობს. თავისა და ზურგის ტვინში არის გლიის რამდენიმე ტიპი: ასტროციტები, რადიალური გლია, ოლიგოდენდროციტები და შვანის უჯრედები. ჯგუფურად, ეს უჯრედები აკეთებენ გაცილებით მეტს, ვიდრე უბრალოდ ნეირონების ერთად დაჭერაა. ცნს-ში ასტროციტები წარმოადგენენ ნეირონების სტრუქტურულ საყრდენს და არეგულირებენ იონებისა და ნეიროტრანსმიტერების უჯრედგარე კონცენტრაციას (სურათი 48.7). ზოგიერთი ასტროციტი მოსაზღვრე ნეირონების აქტივობას პასუხობს ამ ნეირონების სინაფსებში ინფორმაციის გადაცემის გაადვილებით. მეცნიერების ვარაუდით, ეს გაადვილება დასწავლისა და მეხსიერების უჯრედული მექანიზმის შემადგენელი ნაწილი შეიძლება იყოს. აქტიურ ნეირონებთან მდებარე ასტროციტები ასევე იწვევენ ახლომდებარე სისხლძარღვების გაფართოებას, რაც ზრდის სისხლის ნაკადს ამ ზონისკენ და ნეირონების მიერ ჟანგბადისა და გლუკოზის უფრო სწრაფ შეთვისებას უზრუნველყოფს. განვითარების პერიოდში, ასტროციტები ქმნიან მჭიდრო კავშირებს იმ უჯრედებს შორის, რომლებიც თავისა და ზურგის ტვინის კაპილარებს ქმნიან (იხ.სურათი 6.31). ამის შედეგად წარმოიქმნება ჰემატო-ენცეფალური ბარიერი, რომელიც ცნს-ში მრავალი ნივთიერების გატარებას ზღუდავს და ცნს-ის უჯრედგარე ქიმიური გარემოს ნატიფ კონტროლს ახდენს. ემბრიონში, რადიალური გლია ქმნის გზებს, რომელთა გასწვრივაც მიგრირებენ ახლად ფორმირებული ნეირონები ნერვული მილიდან, იმ სტრუქტურიდან, რომელიც დასაბამს აძლევს ცნს-ს (იხ. სურათი 47.14 და 47.15). რადიალურ გლიასა და ასტროციტებს შეუძლიათ აგრეთვე იმოქმედონ ღეროვანი უჯრედების მსგავსად და წარმოქმნან ნეირონები და სხვა ტიპის გლიური უჯრედები. მკვლევრები განიხილავენ ამ მულტიპოტენციურ პრეკურსორებს, როგორც დაზიანების ან დაავადებების დროს დაკარგული ნეირონებისა და გლიის ჩანაცვლების პოტენციურ საშუალებას, რაც განიხილება კონცეფცია 48.7-ში.



▲ *სურათი 48.7* **ასტროციტები.** *ძუძუმწოვრების თავის ტვინის ქერქის მოცემულ ჭრილში, ასტროციტები გამოვლენილია მწვანედ ფლუორესცენტული ანტისხეულებით (LM) მონიშვნის შემდეგ. ლურჯი წერტილები უჯრედის ბირთვებია, მონიშნული სხვადასხვა ანტისხეულით. ტერმინი „ასტრიციტი“ აღნიშნავს უჯრედების ვარსკვლავის მსგავს ფორმას.*

ოლიგოდენდროციტები (ცნს-ში) და შვანის უჯრედები (პნს-ში) წარმოადგენენ გლიას, რომელიც მრავალი ხერხემლიანის ნეირონის აქსონების ირგვლივ ქმნის მიელინის გარსს. პნს-ის მიელინიზებული აქსონის სტრუქტურა ნაჩვენებია სურათი 48.8-ზე. ნეირონები იწყებენ მიელინიზაციას განვითარების დროს, როდესაც შვანის უჯრედები ან ოლიგოდენდროციტები იზრდება აქსონების ირგვლივ, და რულეტის მსგავსად ფუთავს აქსონის მემბრანას მრავალ ფენაში. ეს მემბრანები ძირითადად შეიცავენ ლიპიდებს, რომლებიც ელექტრულ დენს ცუდად ატარებენ. ამგვარად, მიელინის გარსი განაპირობებს აქსონის ელექტრულ იზოლაციას, ანალოგიურად პლასტიკური იზოლაციისა, რომელიც ფარავს ბევრ ელექტრულ სადენს. გაფანტული სკლეროზის დროს, მიელინის გარსი თანდათანობით ზიანდება, რაც იწვევს ორგანიზმის ფუნქციების პროგრესირებად დაკარგვას ნერვული სიგნალების გადაცემის დარღვევის გამო.

კონცეპტის ტესტი 48.1

1. ა. მუხლის რეფლექსში ინფორმაციის მსვლელობის შესაბამისად, სწორი თანმიმდევრობით განალაგეთ შემდეგი ნეირონები: ინტერნეირონი, სენსორული ნეირონი, მოტორული ნეირონი.

   ბ. ნეირონის რომელი ტიპი მდებარეობს მთლიანად ცნს-ში?

2. ნეირონის აქსონის გადაჭრა გააჩერებს ნეირონს ინფორმაციის მიღებისა ან გადაცემისგან? ახსენით.

3. რა იქნება ყველაზე გამოხატული სტრუქტურული დარღვევა თაგვის ნერვულ სისტემაში, რომელიც მოკლებულია ოლიგოდენდროციტებს?

კონცეფცია 48.2

იონური ტუმბოები და იონური არხები ნეირონის მოსვენების პოტენციალს ინარჩუნებენ

მე-7 თავში აღინიშნა, რომ ყველა უჯრედს აქვს ელექტრული პოტენციალის სხვაობა (ვოლტაჟი) პლაზმური მემბრანის უჯრედშიდა და უჯრედგარე უბნებს შორის და მას **მემბრანული პოტენციალი** ეწოდება. თუ ნეირონი სიგნალს არ გადასცემს, მემბრანული პოტენციალი ჩვეულებრივ -60 და -80 მვ-ს (მილივოლტს) შორის ვარირებს. მინუს ნიშანი აჩვენებს, რომ უჯრედშიდა მხარეს უარყოფითი მუხტის სიჭარბეა უჯრედგარე მხარესთან შედარებით. სურათი 48.9 გვიჩვენებს, როგორ ზომავენ ელექტროფიზიოლოგები უჯრედის მემბრანულ პოტენციალს.

მოსვენების პოტენციალი

მოსვენების პოტენციალს უწოდებენ ნეირონის ისეთ მემბრანულ პოტენციალს, რომლის დროსაც არ ხდება სიგნალის გადაცემა. ყველა ნეირონში მოსვენების პოტენციალი დამოკიდებულია იონურ გრადიენტებზე, რომლებიც არსებობენ პლაზმური მემბრანის უჯრედშიდა და უჯრედგარე უბნებს შორის **(სურათი 48.10).** მაგალითად, ძუძუმწოვრებში უჯრედგარე სითხეში ნატრიუმის იონების (Na+) კონცენტრაცია შეადგენს 150 მილიმოლს (mM) და კალიუმის იონების (K+) კონცენტრაცია 5 mM-ს (1 მილიმოლი = 1 მილიმოლი/ლიტრი = 10-3 მოლ/ლ). ციტოზოლში Na+ კონცენტრაცია შეადგენს 15 mM და K+-ის კონცენტრაცია არის 150 mM. ამგვარად, Na+ კონცენტრაციის გრადიენტი, რომელიც გამოიხატება გარე კონცენტრაციის/შიდა კონცენტრაციასთან თანაფარდობის სახით, უდრის 150/15, ანუ 10. K+-ის კონცენტრაციის გრადიენტი არის 5/150, ანუ 1/30 (აქ არის აგრეთვე ანიონური გრადიენტები, მაგრამ ამ მომენტში ჩვენ უგულველყოფთ მათ). Na+ და K+-ის გრადიენტები შენარჩუნებულია ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბოთი **(იხ.სურათი7.16)**. ის ფაქტი, რომ გრადიენტები პასუხისმგებელნი არიან მოსვენების პოტენციალზე, ნაჩვენებია მარტივი ექსპერიმენტით: თუ ტუმბო გამოთიშულია სპეციფიკური ტოქსინის დამატებით, გრადიენტები თანდათან ქრება. მოსვენების პოტენციალს იგივე ემართება. განსაკუთრებულ ინტერესს იწვევს იმის გაგება, როგორ ქმნიან მოსვენების პოტენციალს იონური გრადიენტები. ეს მნიშვნელოვანი ეტაპია იმის შესწავლაში, როგორ მუშაობენ ნეირონები, ჩვენი საკუთარი ნეირონების ჩათვლით. თავდაპირველად განვიხილოთ ძუძუმწოვრების ნეირონის მოდელი, რომელიც შედგება ხელოვნური მემბრანით განცალკევებული ორი ნაწილისგან **(სურათი 48.11ა)**. მემბრანა შეიცავს მრავალ იონურ არხს (იხ. თავი 7), რომლებიც მხოლოდ K+-ს აძლევენ მემბრანაში დიფუზიის საშუალებას. ძუძუმწოვრების ნეირონის მსგავსი K+-ის კონცენტრაციული გრადიენტის მისაღებად უნდა დავუმატოთ 150mM კალიუმის ქლორიდი (KCL) შიდა განყოფილებას და 5mM KCL გარეთა ნაწილს. მსგავსად ნებისმიერი ხსნარისა, K+ გადაადგილდება დიფუზიით თავისი კონცენტრაციული გრადიენტის შესაბამისად, მაღალი კონცენტრაციის არედან (შიდა განყოფილება) დაბალი კონცენტრაციის არესაკენ (გარე განყოფილება). მაგრამ, ვინაიდან არხები სელექციურია K+-სთვის, ქლორის იონები (Cl-) ვერ გადიან მემბრანას. ამის შედეგად, მემბრანის შიდა და გარე არეებს შორის მუხტის (ვოლტაჟის) სხვაობა განპირობებულია უარყოფითი მუხტის გაზრდით მემბრანის შიდა ზედაპირზე და დადებითი მუხტის მემბრანის გარეთა ზედაპირზე. მემბრანული მუხტის განვითარება ხელს უშლის K+-ს გამოსვლას, ვინაიდან წარმოქმნილი ელექტრული ძალა მიმართულია დიფუზიის ძალის საწინააღმდეგოდ. ამგვარად, იქმნება ელექტრული გრადიენტი, რომელიც მიმართულია კონცენტრაციული გრადიენტის საპირისპიროდ. როდესაც ელექტრული გრადიენტი საბოლოოდ გაუთანაბრდება კონცენტრაციულ გრადიენტს, მყარდება წონასწორობა. წონასწორობის დროს K+-ის გადაადგილება აღარ ხდება მემბრანის ორ მხარეს შორის*. *[მუხტის სხვაობა, რომელიც საჭიროა მოსვენების პოტენციალის გენერირებისთვის არის უკიდურესად მცირე:დაახლოებით 10-12 მოლ/სმ2. ამგვარად, იონების

დიფუზია, რომელიც განაპირობებს მოსვენების პოტენციალს, არ იწვევს მნიშვნელოვან ცვლილებას იონთა კონცენტრაციაში] მემბრანული პოტენციალის სიდიდეს წონასწორობისას უწოდებენ წონასწორობის პოტენციალს (Eიონი), რაც გამოსახულია ფორმულით, რომელსაც უწოდებენ ნერნსტის განტოლებას. ისეთი იონისთვის, როგორიც არის K+, რომლის მუხტი არის +1, 37°C -ზე, ნერნსტის განტოლებას აქვს შემდეგი სახე:

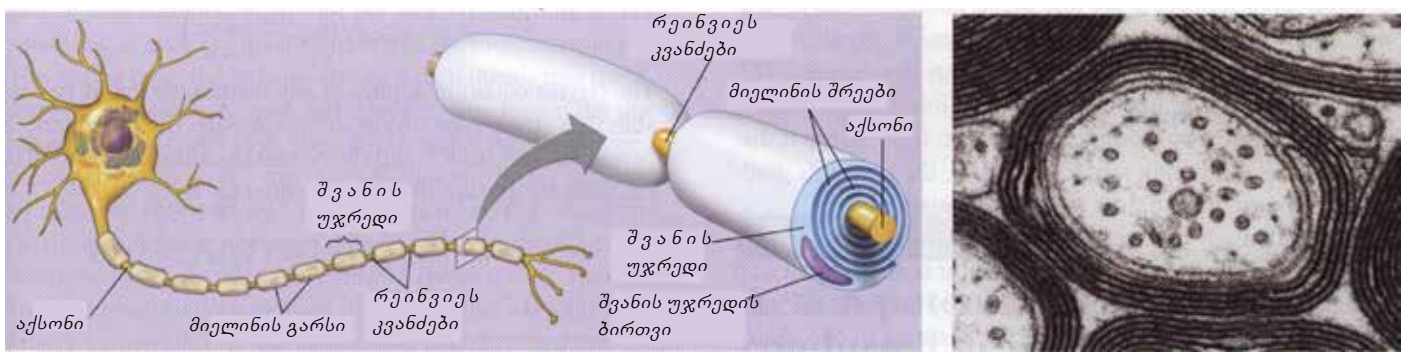
Eიონი=62mV(log [იონi] გარეთ__[იონi] შიგნით)

ნერნსტის განტოლება გამოიყენება ნებისმიერი მემბრანისთვის, რომელიც ერთი ტიპის იონისთვის არის განვლადი. ჩვენს მოდელში მემბრანა განვლადია მხოლოდ K+-სთვის და ნერნსტის განტოლება შეიძლება გამოყენებულ იქნას EK-ს (K+-სთვის წონასწორობის პოტენციალი) გამოსათვლელად:

EK=62mV [log 5mM150mM]= - 92mV(37oC-ზე)

K+-ის კონცენტრაციული გრადიენტის მინუს ნიშანი მიუთითებს, რომ K+-სთვის წონასწორობა დამყარებულია, როდესაც მემბრანის შიდა არე არის 92 mV-ით უფრო დაბალ პოტენციალზე, ვიდრე გარეთა გარემო.

ახლა წარმოვიდგინოთ, რომ ჩვენი ნეირონის მოდელში შევცვალეთ მემბრანა, რომელიც შეიცავს Na+-ის მიმართ სელექციურ



▲ *სურათი 48.8* ***შვანის უჯრედები და მიელინის გარსი.*** *PSN-ში, გლია, რომელსაც უწოდებენ შვანის უჯრედებს, გარშემორტყმულია აქსონებზე და ქმნის მიელინის გარსებს. ნაპრალებს მოსაზღვრე შვანის უჯრედებს შორის უწოდებენ რანვიეს შევიწროვებას. ტრანსმისიური ელექტრონული მიკროსკოპია (TEM) გვიჩვენებს მიელინიზებული აქსონის განივ ჭრილს.*

სურათი **48.9**

ცვლების მეთოდი: უჯრედშიდა რეგისტრაცია

გამოყენება

ელექტროფიზიოლოგები იყენებენ უჯრედშიდა რეგისტრაციას ნეირონებისა და სხვა უჯრედების მემბრანული პოტენციალების გასაზომად.

მეთოდი

მიკროელექტროდი მომზადებული შუშის წვრილი მილისგან, ივსება ელექტროგამტარი მარილის ხსნარით. მილაკის ერთი ბოლო კონუსისებურად ვიწროვდება უწვრილეს წვეტამდე (დიამეტრი < 1 მიკრომეტრი). ექსპერიმენტატორს მიკრისკოპის ქვეშ მიკროპოზიციონერის (ლოკალიზატორის) გამოყენებით შეჰყავს მიკროელექტროდის ბოლო უჯრედში. ელექტრული ძაბვის (ვოლტაჟის) ჩამწერი (ჩვეულებრივ ოსცილოსკოპი ან კომპიუტერიზირებული სისტემა) ზომავს ვოლტაჟს უჯრედის შიგნით მიკროელექტროდულ ბოლოსა და უჯრედის გარეთ ხსნარში მოთავსებულ რეფერენტულ ელექტროდს შორის.

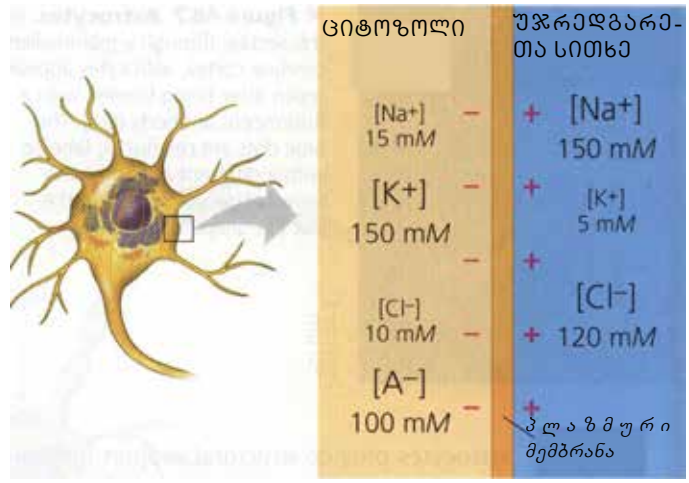


არხებს (სურათი48.11ბ). ასევე შევცვალეთ განყოფილებების შემადგენლობა, რათა შეგვექმნა ძუძუმწოვრების ნეირონის მსგავსად Na+-ის დამახასიათებელი კონცენტრაციული გრადიენტი: 15mM ნატრიუმის ქლორიდი (NaCl) შიდა ნაწილში და 150mM NaCl გარე ნაწილში. ასეთ პირობებში, ნერნსტის განტოლება შეიძლება გამოყენებული იყოს ENa-ის (Na+-სათვის წონასწორობის პოტენციალის) გამოსათვლელად:

ENa = 62 mV [log 150mM/15mM]= + 62mV(37oC-ზე)

Na+-ის კონცენტრაციული გრადიენტის პლიუს ნიშანი გვიჩვენებს, რომ Na+-სთვის წონასწორობა დამყარებულია, როდესაც მემბრანის შიდა მხარე არის 62mV-ით უფრო დადებითია, ვიდრე გარეთა.

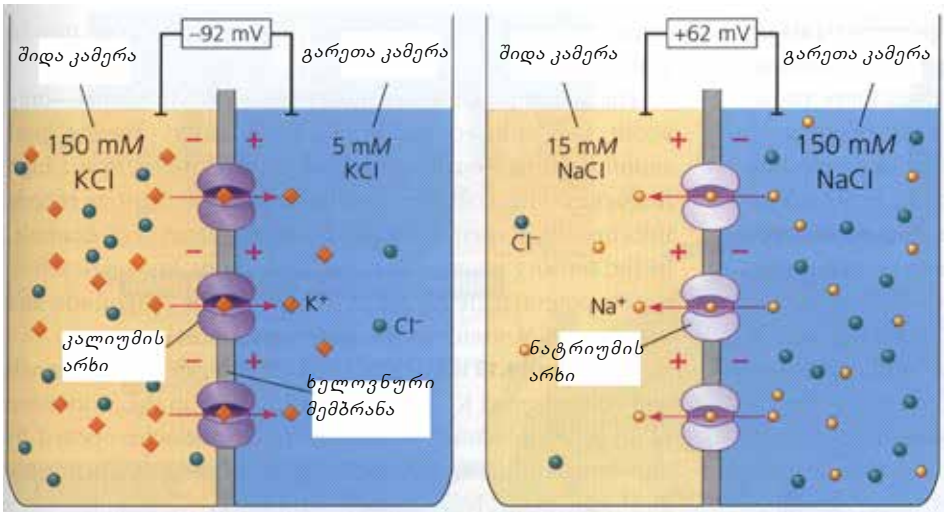
რითი განსხვავდება ძუძუმწოვრების რეალური ნეირონი ზემოთ აღწერილი ნეირონის მოდელისგან? ძუძუმწოვრების რეალური ნეირონის პლაზმურ მემბრანას მოსვენების პერიოდში აქვს კალიუმის მრავალი ღია არხი და შედარებით მცირე რაოდენობით ნატრიუმის ღია არხი. შესაბამისად, მოსვენების პოტენციალი არის დაახლოებით -60-დან -80mV-მდე, EK-სა და ENa-ს შორის. ვინაიდან, მოსვენების მდგომარეობაში არც K+-სა და არც Na+-სთვის არ არის წონასწორობა დამყარებული, მემბრანაში გადის თითოეული იონის სრული ნაკადი (დენი). მოსვენების პოტენციალის სტაბილურად შენარჩუნება ნიშნავს, რომ K+-ის და Na+-ის დენი თანაბარია, მაგრამ ურთიერთსაპირისპირო. იმის მიზეზი, რომ მოსვენების პოტენციალი უფრო ახლოს არის EK-თან, ვიდრე ENa-თან არის ის, რომ მემბრანა უფრო განვლადია K+-სთვის, Na+-თან შედარებით. თუ რაიმე მიზეზით მოხდა მემბრანის განვლადობის გაზრდა Na+-ის მიმართ, მემბრანული პოტენციალი EK-დან ENa-კენ გადაინაცვლებს. ეს არის ნერვულ სისტემაში თითქმის ყველა ელექტრული სიგნალის საფუძველი: მემბრანული პოტენციალის სიდიდე შეიძლება შეიცვალოს, როდესაც მემბრანის განვლადობა იცვლება გარკვეული იონების მიმართ. ნატრიუმისა და კალიუმის იონები ასრულებს მთავარ როლს, მაგრამ ასევე მნიშვნელოვან როლს ასრულებს ქლორისა (Cl-) და კალციუმის (Ca2+) იონები; ისინი ექვემდებარებიან იგივე წესებს (რაც აღწერილია ნერნსტის განტოლებაში).



▲ *სურათი 48.10* ***იონური გრადიენტები ძუძუმწოვართა ნეირონის პლაზმურ მემბრანაზე.*** *Na^+-ისა და Cl^--ის კონცენტრაციები არის უფრო მაღალი უჯრედგარეთა (ექსტრაცელულარულ) ხსნარში, ვიდრე ციტოზოლში. K^+-სთვის არის საწინააღმდეგო წესები. ციტოზოლი ასევე შეიცავს სხვადასხვა ორგანულ ანიონს $[A^-]$ დამუხტული ამინმჟავეების ჩათვლით.*

დაჭიმვრთული იონური არხები

მოსვენების პოტენციალი წარმოიქმნება K+-ისა და Na+-ის დიფუზიის შედეგად იონურ არხებში, რომლებიც ყოველთვის გახსნილია; ამ არხებს უწოდებენ არადაჭიმკრულ არხებს. ნეირონებს აქვთ აგრეთვე დაჭიმკრული იონური არხები, რომლებიც იხსნება და იკეტება სამი სახეობის სტიმულიდან ერთ-ერთის საპასუხოდ. დაჭიმვისადმი მგრძნობიარე დაჭიმკრული იონური არხები ნანახია უჯრედებში (იხ. სურათი 48.4), რომლებიც შეიგრძნობენ დაჭიმვას და იხსნებიან მემბრანის მექანიკური დეფორმაციის შემთხვევაში. ლიგანდდაჭიმკრული იონური არხები ნანახია სინაფსებში და იხსნება ან იხურება, როდესაც სპეციფიკური ქიმიური ნივთიერება, როგორიცაა ნეიროტრანსმიტერი, უკავშირდება არხს. პოტენციალმგრძნობიარე დაჭიმკრული იონური არხები ნანახია აქსონებში (და ზოგიერთი ნეირონის დენდრიტებსა და სხეულში, აგრეთვე რიგ სხვა ტიპის უჯრედებში), მათი გახსნა ან დახურვა დამოკიდებულია მემბრანული პოტენციალის ცვლილებაზე. მომდევნო სექციაში ნაჩვენები იქნება, რომ დაჭიმკრული იონური არხები პასუხისმგებელნი არიან ნერვულ სისტემაში სიგნალების გენერაციაზე.



◀ *სურათი 48.11* ***ძუძუმწოვართა ნეირონის მოდელირება.*** *თითოეული ქიმიური ჭურჭელი დაყოფილია ორ კამერად ხელოვნური მემბრანით. (ა) მემბრანა შერჩევითად გამტარია K^+, შიგნითა განყოფილება შეიცავს K^+-ის 30-ჯერ უფრო მაღალ კონცენტრაციას, ვიდრე გარეთა განყოფილება; წონასწორობისას, მემბრანის შიდა არე არის — 92 mV გარეთა მხრის მიმართ. (ბ) მემბრანა შერჩევით გამტარია Na^+, და შიდა განყოფილება შეიცავს Na^+-ის 10-ჯერ უფრო მაღალ კონცენტრაციას, ვიდრე გარეთა განყოფილება; წონასწორობისას, მემბრანის შიდა არე არის + 60 mV გარეთა მხრის მიმართ.*

კონცეფცია ტესტი 48.2

1. როგორია წონასწორობის პოტენციალი (Ex) 37oC-ზე X+ იონისათვის, თუ [X+] გარე=10 mM და [X+] შიდა = 100მ?
2. ვივარაუდოთ უჯრედის მემბრანული პოტენციალის ცვლილება —70mV-დან —50mV-ზე. უჯრედის K+-სადმი თუ Na+-სადმი განვლადობის რომელმა ცვლილებამ შეიძლება განაპირობოს ასეთი გადართვა?
3. შეადარეთ ლიგანდ-დაჭიშკრული და ვოლტაჟ-დაჭიშკრული იონური არხები იმ სტიმულის მიხედვით, რომლებიც განაპირობებენ მათ გახსნას.

კონცეფცია 48.3

მოქმედების პოტენციალები აქსონით გატარებული სიგნალებია

თუ უჯრედს აქვს დაჭიშკრული იონური არხები, მისი მემბრანული პოტენციალი შეიძლება შეიცვალოს ისეთი სტიმულის საპასუხოდ, რომელიც გახსნის ან დახურავს ამ არხებს. ზოგიერთი ასეთი სტიმული განაპირობებს **ჰიპერპოლარიზაციას** (სურათი 48.12 ა), მემბრანული პოტენციალის სიდიდის შემცირებას. ჰიპერპოლარიზაცია შეიძლება გამოწვეული იყოს K+-ის დაჭიშკრული არხების გახსნით, რომლებიც ზრდიან მემბრანების განვლადობას K+-ის მიმართ და უახლოვდება EK (-92 mV 37 °C -ზე). სხვა სტიმული განაპირობებს **დეპოლარიზაციას** (სურათი48.12 ბ), მემბრანული პოტენციალის სიდიდის გაზრდას. დეპოლარიზაციამ შეიძლება განაპირობოს Na+-ის დაჭიშკრული არხების გახსნა, რაც ზრდის მემბრანის განვლადობას Na+ მიმართ და პოტენციალი უახლოვდება ENa (+62 mV, 37 °C-ზე). მემბრანული პოტენციალის ამ ცვლილებებს უწოდებენ **გრადუირებულ პოტენციალებს**, რადგან ჰიპერპოლარიზაციის ან დეპოლარიზაციის სიდიდე იცვლება სტიმულის ძალასთან დაკავშირებით: უფრო მძლავრი სტიმულები იწვევენ უფრო დიდ ცვლილებებს განვლადობაში და შესაბამისად, მემბრანული პოტენციალის უფრო დიდ ცვლილებებს.

მოქმედების პოტენციალის წარმოქმნა

ნეირონების უმრავლესობაში, დეპოლარიზაცია თანდათანობით იცვლება მემბრანის გარკვეულ პოტენციალამდე, რომელსაც ზღურბლი ეწოდება. ზღურბლოვანი დეპოლარიზაციის გამოსაწვევად საკმარისად მძლავრი სტიმული ჩართავს განსხვავებული ტიპის პასუხს, რომელსაც უწოდებენ მოქმედების პოტენციალს (სურათი 48.12ც). მოქმედების პოტენციალი ექვემდებარება“ სულ ან არაფრის“ კანონს: ერთხელ აღმოცენებულს, მას ახასიათებს სიდიდე, რომელიც არ არის დამოკიდებული გამღიზიანებლის ძალაზე. მოქმედების პოტენციალი არის სიგნალი, რომელსაც გადააქვს ინფორმაცია აქსონის გასწვრივ, ზოგჯერ ძალიან დიდ მანძილზე, მაგალითად, თქვენი ფეხის თითიდან ზურგის ტვინამდე.

ნეირონების უმეტესობის მოქმედების პოტენციალი არის ძალიან ხანმოკლე - დაახლოებით 1-2 მილისეკუნდის (მს) ხანგრძლივობის. მოქმედების პოტენციალების მოკლე ხანგრძლივობა საშუალებას აძლევს ნეირონს, წარმოქმნას ისინი მაღალი სიხშირით. ეს თვისება მნიშვნელოვანია, ვინაიდან ნეირონებში კოდირებულია ინფორმაცია მოქმედების პოტენციალის განმუხტვის სიხშირით. მაგალითად, სენსორულ ნეირონებში, რომლებიც ფუნქციონირებენ მუხლის რეფლექსში, მოქმედების პოტენციალის სიხშირე დამოკიდებულია ოთხ-თავა კუნთის გაჭიმვის ინტენსივობაზე.

როგორც ნაჩვენებია სურათი 48.13-ზე, პოტენციალმგრძნობიარე Na+-ისა და K+-ის არხები ჩართულია მოქმედების პოტენციალის წარმოქმნაში. ორივე ტიპის არხი იხსნება მემბრანის დეპოლარიზაციით, მაგრამ ისინი პასუხობენ დამოუკიდებლად და შემდეგი თანამიმდევრობით: ჯერ Na+-ის არხები იხსნება, ხოლო შემდეგ კი K+-ის არხები.

ყოველ პოტენციალ-მგრძნობიარე Na+-ის არხს აქვს ორი კარი - აქტივაციური და ინაქტივაციური, და ორივე უნდა იყოს გახსნილი არხში Na+-ის გადაადგილებისათვის. (1) მოსვენების პოტენციალის დროს, Na+ არხების უმეტესობის აქტივაციური კარი არის

დახურული და ინაქტივაციური კარი კი ღიაა. მემბრანის დეპოლარიზაცია სწრაფად აღებს აქტივაციურ კარს და ნელა ხურავს ინაქტივაციურ კარს.

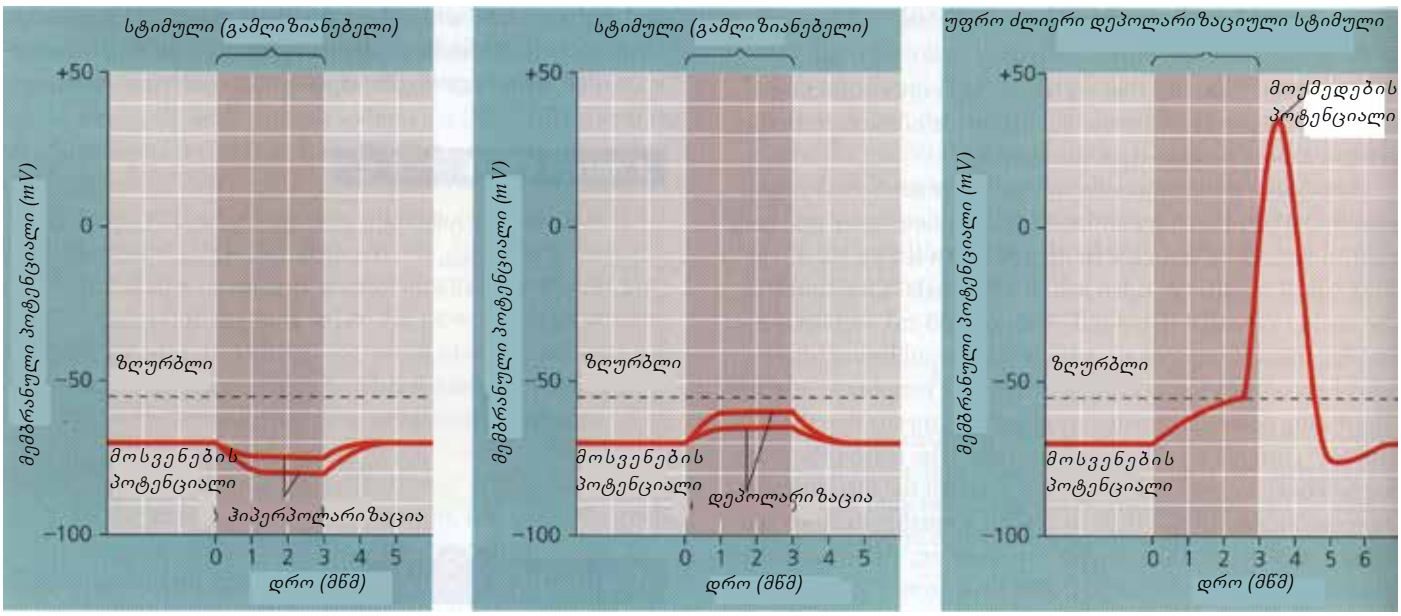
ყოველ პოტენციალ-მგრძნობიარე K+-ის არხს აქვს მხოლოდ ერთი აქტივაციური კარი. მოსვენების პოტენციალის დროს, K+ არხების უმეტესობის აქტივაციური კარი დახურულია. მემბრანის დეპოლარიზაცია ნელა ხსნის K+-ის არხების აქტივაციურ კარს.

როგორ მონაწილეობენ არხების აღწერილი თავისებურებები მოქმედების ოტენციალის წარმოქმნაში? (2) როდესაც სტიმული იწვევს მემბრანის დეპოლარიზაციას, Na+-ის ზოგიერთი არხის აქტივაციური კარი იხსნება, რაც განაპირობებს მეტი Na+-ის შესვლას უჯრედში. Na+-ის ნაკადის შესვლა იწვევს შემდგომ დეპოლარიზაციას, რომელიც Na+-ის მეტ არხში ხსნის აქტივაციურ კარს, რაც განაპირობებს კიდევ უფრო მეტი Na+-ის შესვლას უჯრედში და ა.შ. (3) თუ ზღურბლი მიღწეულ იქნა ერთხელ, დადებითი უკუკავშირით ის სწრაფად იწვევს მემბრანული პოტენციალის მიახლოებას ENa-თან აღმავალი ფაზის დროს. (4) თუმცა, მემბრანული პოტენციალის ENa-თან მიახლოებას ორი მოვლენა ეწინააღმდეგება: (ა) Na+-ის არხების უმეტესობის ინაქტივაციური კარები იხურება, EK-თან, ვიდრე მოსვენების პოტენციალი. K+-ის არხების აქტივაციური კარები საბოლოოდ იხურება და მემბრანული პოტენციალი უბრუნდება მოსვენების პოტენციალს.

Na+-ის არხების ინაქტივაციური კარები რჩება დახურული დაღმავალი ფაზის დროს და ანდერშუტის დასაწყისში ამის შედეგად, მეორე დეპოლარიზაციული სტიმული ამ პერიოდში, ვერ შესძლებს მოქმედების პოტენციალის გამოწვევას. მოქმედების პოტენციალის შემდეგ „იძულებითი უმოქმედობის“ პერიოდს, როდესაც მეორე მოქმედების პოტენციალი ვერ აღიძვრება, უწოდებენ **რეფრაქტორულ პერიოდს**. ეს ინტერვალები ზღუდავენ მოქმედების პოტენციალების განმეორების მაქსიმალურ სიხშირეს.

მოქმედების პოტენციალის გავრცელება

იმისათვის, რომ მოქმედების პოტენციალმა იმოქმედოს, როგორც შორ მანძილზე მოქმედმა სიგნალმა, ის უნდა გატარდეს შესუსტების გარეშე უჯრედის სხეულიდან სინაფსურ ტერმინალამდე. ეს ხორციელდება აქსონის გასწვრივ თვითრეგენერაციით. იმ უბანში, სადაც აღიძვრება მოქმედების პოტენციალი (ჩვეულებრივ აქსონის ბორცვში), Na+-ის შესვლა აღმავალი ფაზის დროს ქმნის



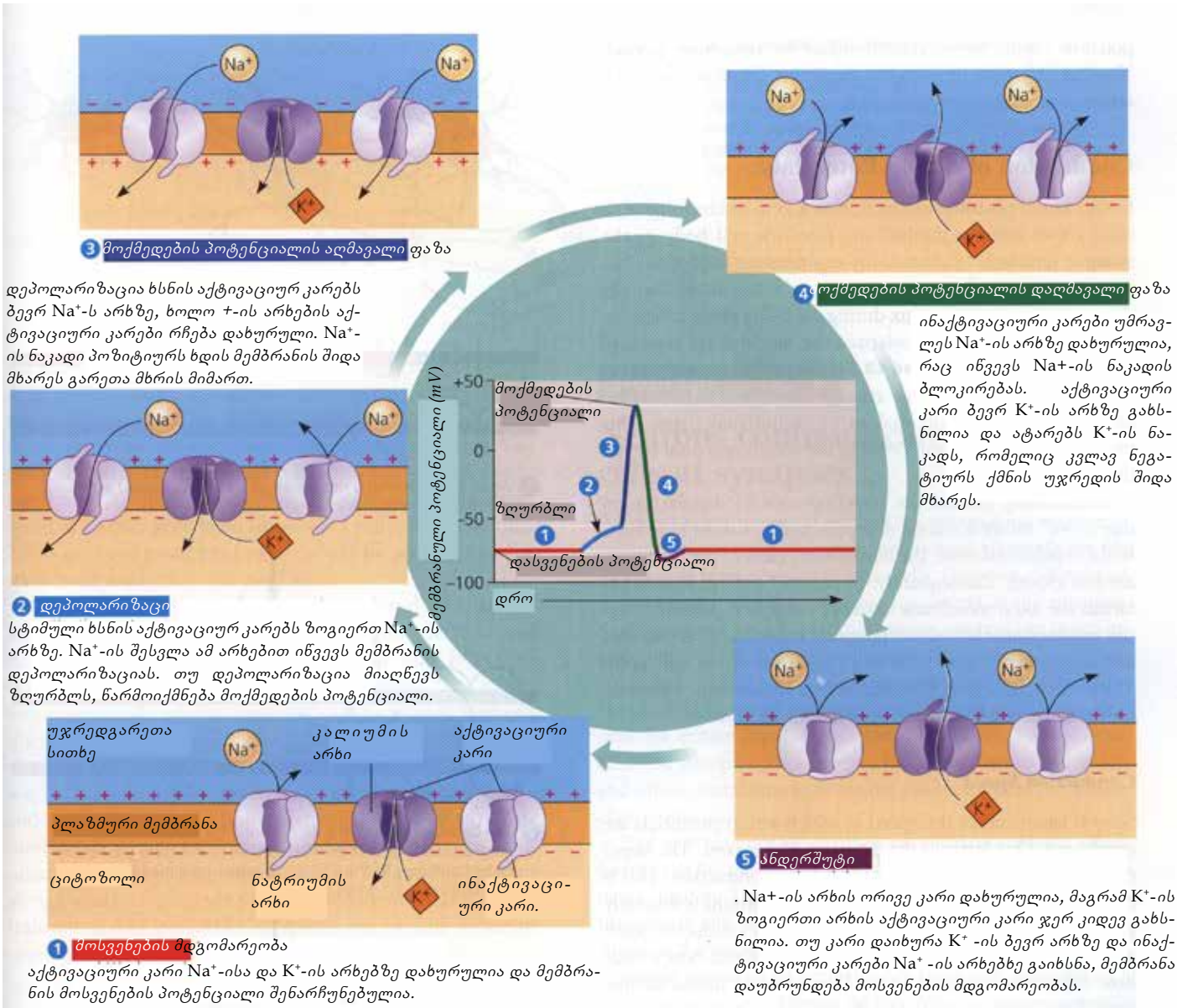
(ა) გრადუირებული ჰიპერპოლარიზაცია წარმოქმნილი ორი სტიმულით, რომელიც ზრდის მემბრანის გამტარებლობას K+-ის მიმართ. *უფრო დიდი სტიმული წარმოქმნის უფრო დიდ ჰიპერპოლარიზაციას.*

(ბ) გრადუირებული დეპოლარიზაცია წარმოქმნილი ორი სტიმულით, რომელიც ზრდის მემბრანის გამტარებლობას Na+-ის მიმართ. *უფრო დიდი სტიმული წარმოქმნის უფრო დიდ დეპოლარიზაციას.*

(გ) მოქმედების პოტენციალი, წარმოქმნილი დეპოლარიზაციით, რომელმაც მიაღწია ზღურბლს.

▲ *სურათი 48.12* ***გრადუირებული პოტენციალები და მოქმედების პოტენციალი ნეირონში.***

რაც აფერხებს Na+-ის ჩადენას; და (ბ) K+ არხების უმრავლესობის აქტივაციური კარები გახსნილია, რაც იწვევს K+-ის სწრაფ გამოდენას. ორივე პროცესს სწრაფად მიჰყავს დაღმავალ ფაზაში მემბრანული პოტენციალი უკან EK-კენ. (5) მოქმედების პოტენციალის ბოლო ფაზაში, რომელსაც უწოდებენ ანდერშუტს, მემბრანის განვლადობა K+-ის მიმართ უფრო მაღალია, ვიდრე მოსვენების დროს, ამიტომაც მემბრანული პოტენციალი ამ დროს უფრო ახლოსაა ელექტრულ დენს, რომელიც ახდენს აქსონის მემბრანის მეზობელი უბნის დეპოლარიზაციას (სურათი 48.14). მოსაზღვრე უბნის დეპოლარიზაცია სავსებით საკმარისია ზღურბლის მისაღწევად, რომელიც იწვევს მოქმედების პოტენციალის კვლავ აღძვრას ამ უბანზე. ეს პროცესი მეორდება მრავალჯერ, სანამ მოქმედების პოტენციალი გაივლის აქსონის მთელ სიგრძეს. Na+-ის შესვლით გამოწვეული დეპოლარიზაციის უბნის უკან არის რეპოლარიზაციის ზონა,



▲ *სურათი 48.13* ***ვოლტაჟ-დაჭიშკრული იონური არხების როლი მოქმედების პოტენციალის გენერაციაში.*** *გრაფიკის ცენტრში შემოხაზული ციფრები და მოქმედების პოტენციალის შეფერილი ფაზები წარმოდგენილი ხუთ დიაგრამაზე გვიჩვენებენ ვოლტაჟ-დაჭიშკრული Na+-ისა და K+-ის არხებს ნეირონის პლაზმურ მემბრანაში. (არადაჭიშკრული არხები ილუსტრირებული არ არის).*

რაც განპირობებულია K+-ის გამოსვლით. რეპოლარიზებულ ზონაში, Na+-ის არხების ინაქტივაციური კარი ჯერ კიდევ დახურულია. შესაბამისად, დენს, რომლითაც მოქმედების პოტენციალი აქსონის მემბრანის დეპოლარიზაციას იწვევს მომდევნო უბანში, არ შეუძლია წარმოქმნას სხვა მოქმედების პოტენციალი მის უკან მდებარე უბანში. ეს ეწინააღმდეგება მოქმედების პოტენციალის გავრცელებას უკან, უჯრედის სხეულისკენ. ამგვარად, ერთხელ აღმოცენებული მოქმედების პოტენციალი, ჩვეულებრივ გადაადგილდება მხოლოდ ერთი მიმართულებით _ სინაფსური დაბოლოებისკენ.

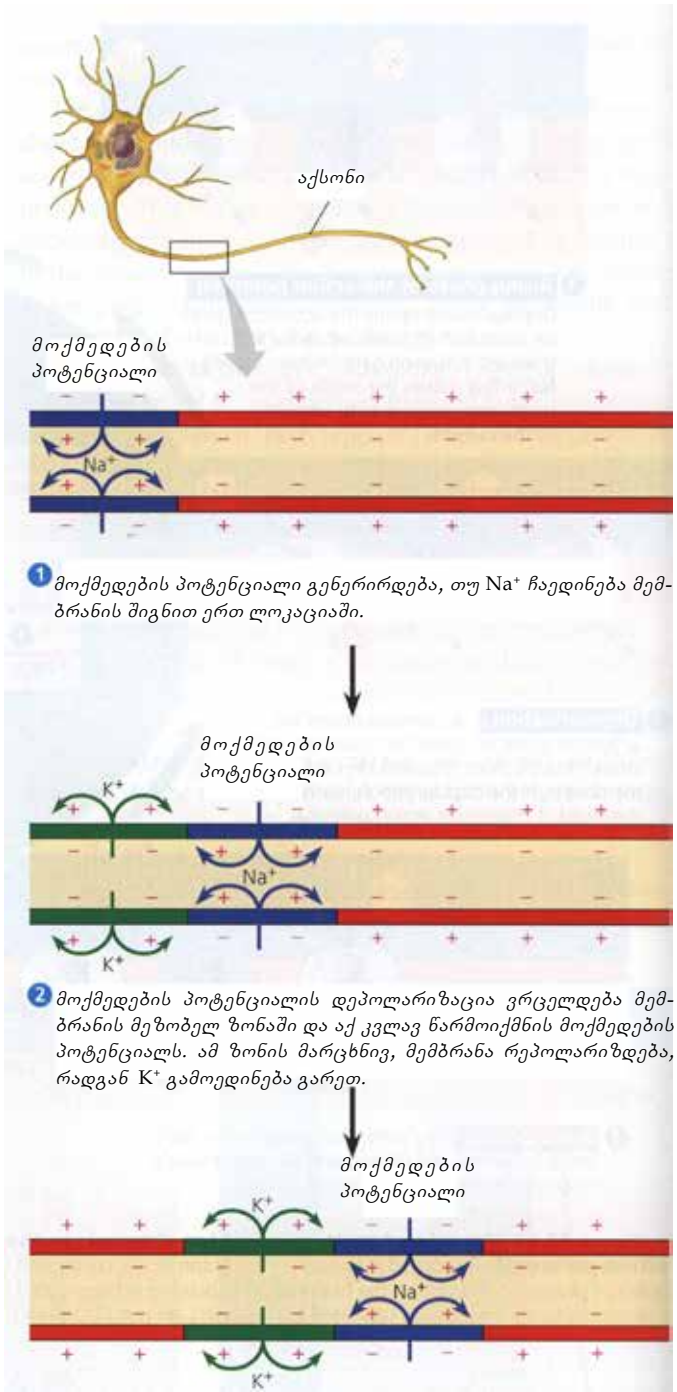
გატარების სიჩქარე

მოქმედების პოტენციალის გატარების სიჩქარეზე რიგი ფაქტორები ახდენს გავლენას. ერთი ფაქტორია აქსონის დიამეტრი: რაც უფრო დიდია აქსონის დიამეტრი, მით უფრო სწრაფია გატარება. ეს ხდება იმიტომ, რომ ელექტრული დენის ნაკადის მიმართ გამტარის (როგორიცაა მავთული ან აქსონი) წინაღობა (რეზისტენტულობა) განიკვეთის უკუპროპორციულია. ანალოგიის თვალსაზრისით განვიხილოთ განიერი შლანგი, რომელიც უფრო ნაკლებად რეზისტენტულია წყლის ნაკადისადმი, ვიდრე ვიწრო.

ამის მსგავსად, განიერი აქსონი მოქმედების პოტენციალით გამოწვეული დეპოლარიზაციული დენისადმი ნაკლებ რეზისტენტულია ვიწროსთან შედარებით. ამგვარად, დეპოლარიზაცია შეიძლება გავრცელდეს უფრო შორს განიერი აქსონის გასწვრივ და ამით შედარებით სწრაფად მიუახლოვოს მემბრანის უფრო მოცილებული უბნები ზღურბლს. უხერხემლოებში გატარების სიჩქარე ძალიან ვიწრო აქსონებში არის რამდენიმე სმ/ წმ-ში, ხოლო კალმარებისა და ზოგიერთი ფეხსახსრიანის გიგანტურ აქსონში დაახლოებით 100 მ/წმ-ში. ეს გიგანტური აქსონები მოქმედებენ ისეთ ქცევით პასუხებში, რომლებიც მოითხოვენ დიდ სისწრაფეს, როგორიც არის კუდის უკუკვრა, რომელიც საშუალებას აძლევს მდინარის კიბოს გაექცნენ მტაცებელს.

ხერხემლიანებში განვითარებულია მოქმედების პოტენციალის გატარების სიჩქარის გაზრდის სხვა საშუალება. გავიხსენოთ, რომ მრავალი ხერხემლიანის აქსონი დაფარულია მიელინის გარსით **(იხ. სურათი 48.8)**. მიელინი ზრდის მოქმედების პოტენციალის გატარების სიჩქარეს აქსონის მემბრანის იზოლაციით. იზოლაციას აქვს იგივე ეფექტი, რაც აქსონის დიამეტრის გაზრდას. ის იწვევს მოქმედების პოტენციალთან დაკავშირებული დეპოლარიზაციული დენის შორს გავრცელებას აქსონის გასწვრივ, რაც გაცილებით სწრაფად აახლოვებს მემბრანის უფრო მოცილებულ უბნებს ზღურბლთან. მიელინიზაციის დიდი უპირატესობაა მისი სივრცითი ეფექტურობა. მიელინიზებულ აქსონს 20 μm დიამეტრით ახასიათებს დაახლოებით იგივე გატარების სიჩქარე, რაც კალმარის გიგანტურ აქსონს (1 მმ დიამეტრით), მაგრამ 2,000-ზე მეტი ასეთი მიელინიზებული აქსონი, შესაძლებელია მოთავსდეს იმ სივრცეში, რომელიც უკავია მხოლოდ ერთ გიგანტურ აქსონს.

მიელინიზებულ აქსონში, პოტენციალ-მგრძნობიარე Na+-ისა და K+-ის არხები კონცენტრირებულია მიელინის გარსის ნაპრალებში, რომლებსაც უწოდებენ რანვიეს შევიწროვებას (იხ. სურათი48.8). უჯრედთგარე სითხე კონტაქტს ამყარებს აქსონის მემბრანასთან მხოლოდ რანვიეს შევიწროვებაში. ამის შედეგად მოქმედების პოტენციალი არ წარმოიქმნება შევიწროებას შორის არსებულ უბნებში. უფრო სწორედ, დენი, რომელიც წარმოიქმნება რანვიეს სივიწროვეში, მოქმედების პოტენციალის აღმავალ ფაზაში, გაივლის მთელ გზას შემდგომ შევიწროვებამდე, სადაც ის ახდენს მემბრანის დეპოლარიზაციას და გენერირებს ახალ მოქმედების პოტენციალს **(სურათი 48.15)**. ამ მექანიზმს უწოდებენ **სალტატორულ გავრცელებას**, რადგანაც შთაბეჭდილება იქმნება, რომ მოქმედების პოტენციალი ხტუნავს აქსონის გასწვრივ შევიწროვებიდან შევიწროვებამდე. სალტატორული გატარებით მოქმედების პოტენციალის სიჩქარე მიელინიზებულ აქსონში არის 120მ/წმ.

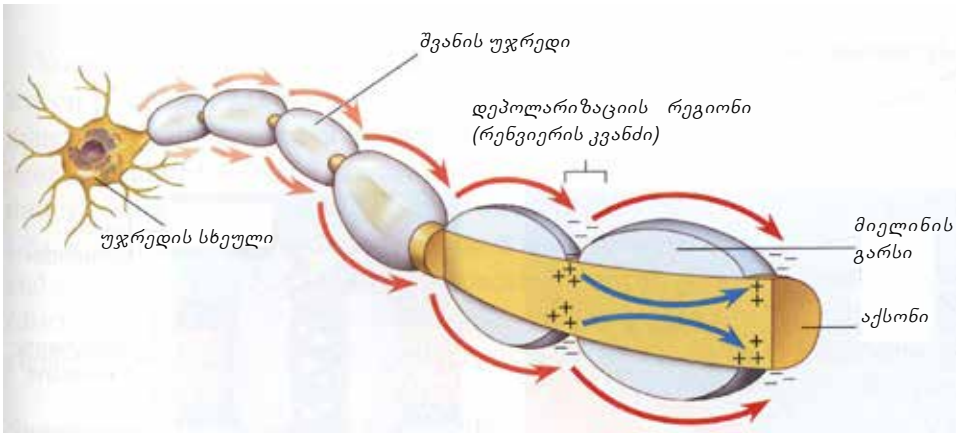


1 *მოქმედების პოტენციალი გენერირდება, თუ Na⁺ ჩაედინება მემბრანის შიგნით ერთ ლოკაციაში.*

2 *მოქმედების პოტენციალის დეპოლარიზაცია ვრცელდება მემბრანის მეზობელ ზონაში და აქ კვლავ წარმოიქმნის მოქმედების პოტენციალს. ამ ზონის მარცხნივ, მემბრანა რეპოლარიზდება, რადგან K⁺ გამოედინება გარეთ.*

3 *მემბრანის შემდეგ ზონაში მეორდება დეპოლარიზაცია-რეპოლარიზაციის პროცესი. ამ გზით, იონების პლაზმურ მემბრანაზე განივად აღძრული ლოკალური დენები, იწვევენ მოქმედების პოტენციალის გავრცელებას აქსონის გასწვრივ.*

▲ *სურათი 48.14* ***მოქმედების პოტენციალის გატარება.*** *სურათი გვიჩვენებს მოვლენებს, რომლებიც აღიძვრება აქსონში სამ ერთმანეთის მომდევნო პერიოდში, როდესაც მოქმედების პოტენციალი გადაინაცვლებს მარცხნიდან მარჯვნივ. აქსონის გასწვრივ თითოეულ წერტილში, ვოლტაჟ-დაჭიშკრული იონური არხები გადიან 48.13--ე სურათზე აღწერილი ცვლილებების თანმიმდევრობას. მემბრანის ზონების ფერი აქ შეესაბამება სურათ 48.13-ზე მოტანილ აქტიური პოტენციალის ფაზებს.*



◀ *სურათი 48.15* ***სალტატორული გატარება.*** *მიელინიზებულ აქსონში, დეპოლარიზაციული დენი მოქმედების პოტენციალის გენერაციის პერიოდში, რანვიეს ერთი შევიწროვებიდან ვრცელდება აქსონის გასწვრივ შიდა მხარეს შემდეგი შევიწროებისკენ (ლურჯი ისრები), სადაც კვლავ წარმოიქმნება. ამგვარად, მოქმედების პოტენციალი ხტუნაობს ერთი სივიწროვიდან მეორეზე, როდესაც მოძრაობს აქსონის გასწვრივ (წითელი ისრები).*

კონცეპტი ტესტი 48.3

1. რითი განსხვავდება მოქმედების პოტენციალი გრადუალური პოტენციალისგან?
2. ივარაუდეთ, რომ მუტაციის შედეგად, Na+-ის არხების ინაქტივაციური კარი რჩება დახურული უფრო ხანგრძლივად მოქმედების პოტენციალის შემდეგ. რა გავლენას მოახდენს ეს მოქმედების პოტენციალების აღმოცენების მაქსიმალურ სიხშირეზე?
3. დაალაგეთ გატარების სისწრაფის მიხედვით დაბლიდან მაღლისაკენ: (a) მიელინიზებული, მცირე-დიამეტრის აქსონი, (b) მიელინიზებული, დიდი- დიამეტრის აქსონი, (c)უმიელინო, მცირე-დიამეტრის აქსონი.

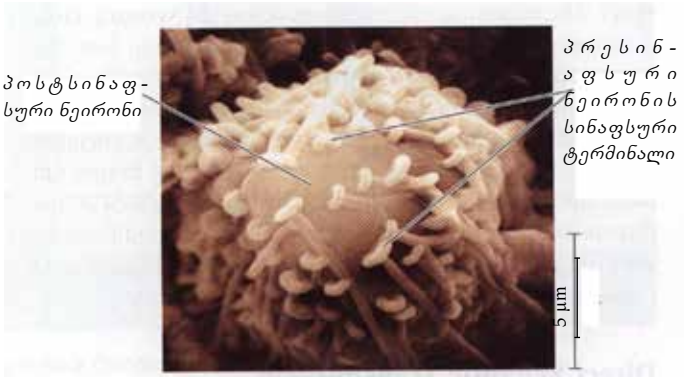
კონცეპტია 48.4

ნეირონები სინაფსების მეშვეობით ურთიერთობენ

როდესაც მოქმედების პოტენციალი აღწევს აქსონის დაბოლებას, ის ჩვეულებრივ იქ ჩერდება. უმეტეს შემთხვევაში, მოქმედების პოტენციალი არ გადაეცემა ნეირონიდან სხვა უჯრედებს. მიუხედავად ამისა, ინფორმაცია გადაეცემა და ეს სინაფსებში ხდება. ზოგიერთი სინაფსი, რომლებსაც ელექტრულ სინაფსებს უწოდებენ, შეიცავენ ნაპრალოვან კონტაქტებს **(იხ. სურათი 6.31)**, რომლებიც განაპირობებენ ელექტრული დენის გატარებას პირდაპირ უჯრედიდან უჯრედზე. როგორც ხერხემლიანებში, ასევე უხერხემლოებში, ელექტრული სინაფსები ახდენენ იმ ნეირონების აქტივობის სინქრონიზაციას, რომლებიც პასუხისმგებელნი არიან გარკვეულ სწრაფ, სტერეოტიპულ ქცევაზე. მაგალითად, კიბოსნაირების გიგანტური აქსონები დაკავშირებული არიან ელექტრული სინაფსებით, რომლებიც აადვილებენ გაქცევის პასუხის სწრაფ შესრულებას. სინაფსის დიდი უმრავლესობა ქიმიური სინაფსია, სადაც ხდება ნეიროტრანსმიტერის გამოყოფა პრესინაფსური ნეირონიდან. პრესინაფსური ნეირონი ასინთეზებს ნეიროტრანსმიტერს და ფუთავს მას სინაფსურ ვეზიკულებში, რომლებიც გროვდება სინაფსურ დაბოლოებებში. ასობით სინაფსური ტერმინალი ურთიერთქმედებს პოსტსინაფსური ნეირონის უჯრედის სხეულთან და დენდრიტებთან **(სურათი 48.16)**. როდესაც მოქმედების პოტენციალი მიაღწევს სინაფსურ ტერმინალს, ის ახდენს მემბრანის დეპოლარიზაციას. ამის შედეგად მემბრანაში პოტენციალ-მგრძნობიარე კალციუმის არხები იხსნება **(სურათი 48.17)**. შესული კალციუმის იონები (CA2+) დიფუნდირებენ ტერმინალში, მათი კონცენტრაციის გაზრდა იწვევს ზოგიერთი სინაფსური ვეზიკულის შერწყმას ტერმინალურ მემბრანასთან და ნეიროტრანსმიტერის გამოყოფას ეგზოციტოზის გზით (იხ. თავი 7). ნეიროტრანსმიტერი დიფუნდირებს სინაფსურ ნაპრალში _ ვიწრო უბანში, რომლითაც პრესინაფსური ნეირონი განცალკევებულია პოსტსინაფსური უჯრედისგან. ნეიროტრანსმიტერის ეფექტი პოსტსინაფსურ უჯრედზე შეიძლება იყოს პირდაპირი ან არაპირდაპირი (შემდეგში იქნება აღწერილი). ინფორმაციის გადაცემა უფრო მეტად ექვემდებარება ცვლილებებს ქიმიურ სინაფსებში, ვიდრე ელექტრულ სინაფსებში. მთელ რიგ ფაქტორებს შეუძლია იმოქმედონ გამოყოფილი ნეიროტრანსმიტერის რაოდენობაზე, ან პოსტსინაფსური უჯრედის რეაქტიულობაზე. ასეთი მოდიფიკაციები საფუძვლად უდევს ცხოველების დასწავლისა და მეხსიერების უნარს.

პირდაპირი სინაფსური გადაცემა

ბევრ ქიმიურ სინაფსში, ნეიროტრანსმიტერებთან დაკავშირების უნარიანი ლიგანდ-დაჭიშკრული იონური არხები, კლასტერების სახით მჭიდროდაა წარმოდგენილი პოსტსინაფსური უჯრედის მემბრანაში - უშუალოდ სინაფსური ტერმინალის პირდაპირ **(სურათი 48.17)**. ნეიროტრანსმიტერის დაკავშირება არხის გარკვეულ ნაწილთან _ რეცეპტორთან, ხსნის არხს და განაპირობებს იონების გადაადგილებას პოსტსინაფსურ მემბრანში. ინფორმაციის გადაცემის ამ მექანიზმს უწოდებენ პირდაპირ სინაფსურ ტრანსმისიას. ამის შედეგად მიიღება პოსტსინაპსური პოტენციალი - ცვლილება პოსტსინაფსური უჯრედის მემბრანულ პოტენციალში. ზოგიერთ სინაფსში, ნეიროტრანსმიტერი უკავ შირდება ისეთ არხს, რომელიც განვლადია როგორც Na+-ს, ასევე K+-ის იონებისათვის. თუ ასეთი არხები გახსნილია, პოსტსინაფსური მემბრანა დეპოლარიზდება. რევერსიის პოტენციალი სინაფსური დენის არის დაახლოებით

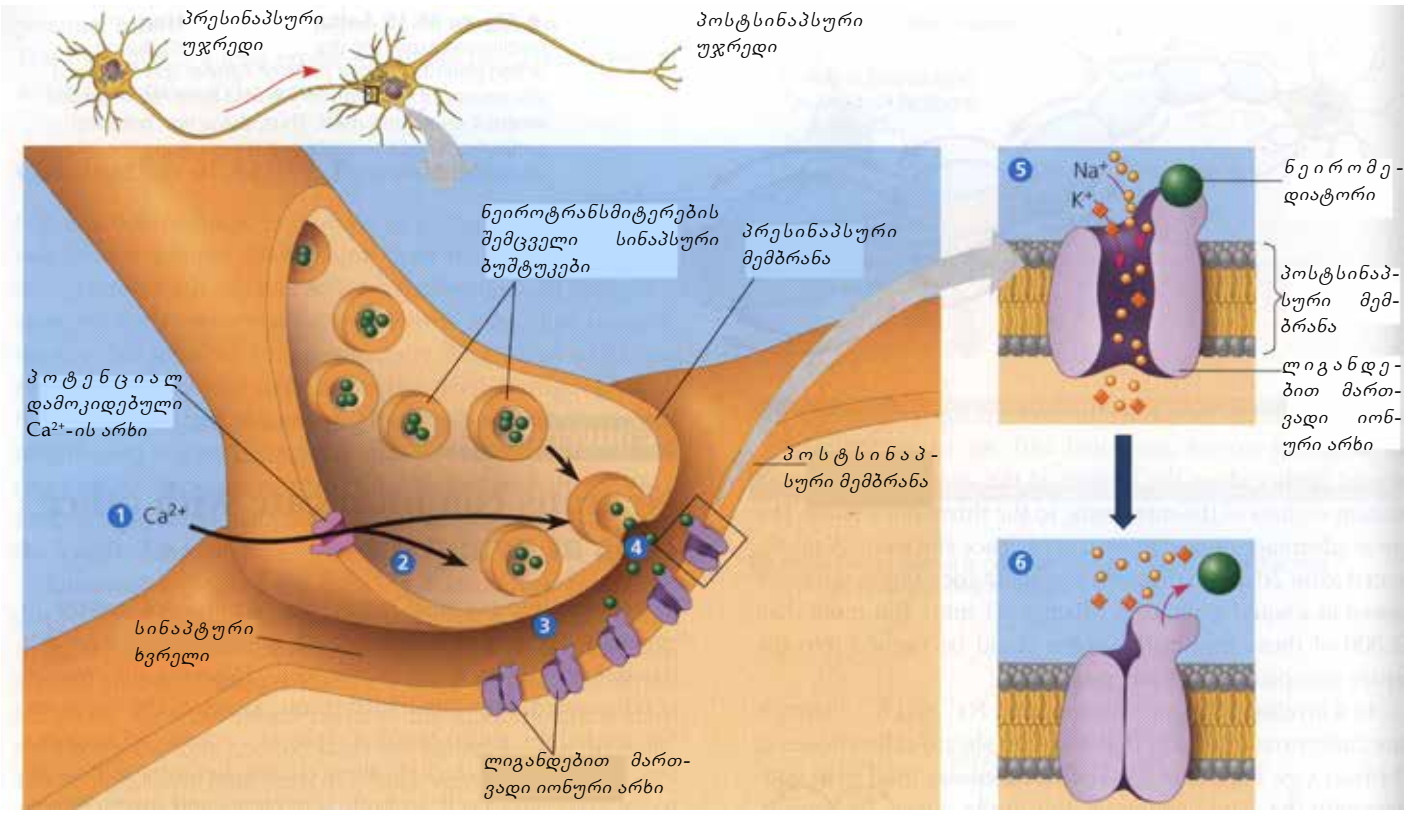


▲ *სურათი 48.16* ***სინაპსური ტერმინალები პოსტსინაფსური ნეირონის უჯრედის სხეულზე*** *(შეფერილია* ***SEM*** *— მასკანირებელი ელექტრონული მიკროსკოპით).*

საშუალო სიდიდე EK და ENa შორის. ვინაიდან, ასეთ დეპოლარიზაციებს მემბრანული პოტენციალი მიჰყავს მოქმედების პოტენციალის ზღურბლამდე, მათ უწოდებენ ამაგზნებელ პოსტსინაფსურ პოტენციალებს (აპსპ). განსხვავებულ სინაფსში ნეიროტრანსმიტერი უკავშირდება არხებს, რომლებიც სელექტიურები არიან მხოლოდ K+-სთვის. როდესაც ეს არხები გახსნილია, პოსტსინაფსური მემბრანა განიცდის ჰიპერპოლარიზაციას. ამ გზით გამოწვეულ ჰიპერპოლარიზაციას უწოდებენ შემაკავებელ პოსტსინაპსურ პოტენციალს (შპსპ-ს), რადგანაც ისინი მემბრანულ პოტენციალს აშორებენ მოქმედების პოტენციალის ზღურბლს. ნეიროტრანსმიტერების ეფექტი პოსტსინაფსურ უჯრედებზე სხვადასხვა მექანიზმებით მთავრდება. ბევრ სინაფსში, ნეიროტრანსმიტერი უბრალოდ დიფუნდირებს სინაფსური ნაპრალის გარეთ. სხვებში, ნეიროტრანსმიტერი აქტიური ტრანსპორტის გზით შთაინთქმება პრესინაფსური ნეირონით და კვლავ მოთავსდება სინაფსურ ვეზიკულებში. ზოგიერთ სინაფსში ნეიროტრანსმიტერს აქტიურად შთანთქავს გლია და გარდაქმნის მას, როგორც საწვავს. ნეიროტრანსმიტერი აცეტილქოლინი იშლება ფერმენტით, აცეტილქოლინესთერაზით, რომელიც განთავსებულია სინაფსურ ნაპრალში.

პოსტსინაფსური პოტენციალების შეჯამება

მოქმედების პოტენციალებისგან განსხვავებით, რომლებიც ექვემდებარებიან სულ ან არაფრის კანონს, პოსტსინაფსური პოტენციალები გრადუირებულია; მათი სიდიდე რიგი ფაქტორების ზემოქმედებით იცვლება, მათ შორის პრესინაფსური ნეირონის მიერ გამოყოფილი ნეიროტრანსმიტერის რაოდენობით. მეორე განსხვავება არის ის, რომ პოსტსინაფსურ პოტენციალებს ჩვე-



▲ *სურათი 48.17* ***ქიმიური სინაპსი.*** **1** *როდესაც სინაფსური ტერმინალის პლაზმური მემბრანა, მოქმედების პოტენციალით დეპოლარიზებულია,* **2** *მემბრანაში იხსნება ვოლტაჟ-დაჭიშკრული Ca^{2+}-ის არხები და ხდება Ca^{2+}-ის ჩადენა.* **3** *ტერმინალში Ca^{2+}-ის გაზრდილი კონცენტრაცია იწვევს სინაფსური ბუშტუკების მიმაგრებას პრესინაფსურ მემბრანასთან.* **4** *ბუშტუკები სინაფსურ ნაპრალში ნეიროტრანსმიტერს გამოყოფენ.* **5** *არხები იხსნება ნეიროტრანსმიტერის დაკავშირებით პოსტსინაფსურ მემბრანაში ლიგანდ-დაჭიშკრული იონური არხების რეცეპტორების ნაწილთან. სურათზე ილუსტრირებული სინაფსით როგორც Na^+-ს, ასევე K^+-ს შეუძლია არხებში დიფუზია.* **6** *რეცეპტორებიდან გამოიყოფა ნეიროტრანსმიტერი და არხები იხურება. სინაფსური გადაცემა მაშინ მთავრდება, როდესაც სინაფსური ხვრელიდან გარეთ დიფუნდირებული ნეიროტრანსმიტერი შთაინთქმება სინაფსური ტერმინალით ან სხვა უჯრედით, ან დაიშლება ფერმენტით.*

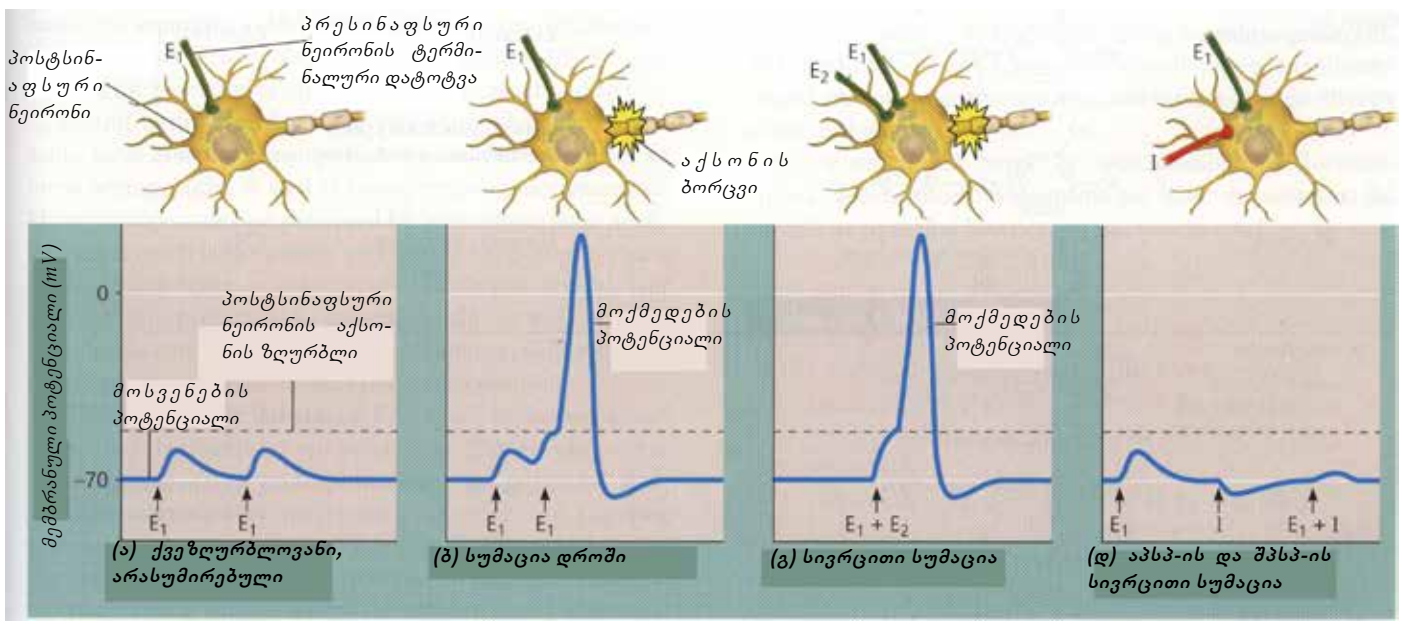
ულებრივ არ აქვს თვითრეგენერაციის უნარი უჯრედის მემბრანის გასწვრივ გავრცელებისას; ისინი სინაფსიდან მცირე მანძილზე ვრცელდებიან. გავიხსენოთ, რომ ნეირონზე სინაფსების უმრავლესობა მდებარეობს მის დენდრიტებზე და უჯრედის სხეულზე, მაშინ როდესაც მოქმედების პოტენციალები ჩვეულებრივ აღმოცენდება აქსონის ბორცვში. ამიტომ, ცალკეული აპსპ-ი პოსტსინაფსურ ნეირონში მოქმედების პოტენციალის გამოსაწვევად ჩვეულებრივ ძალიან ცოტაა **(სურათი48.18 ა)**. თუმცა, თუ ორი აპსპ-ი შეიძლება წარმოიქმნას ერთ სინაფსში სწრაფი თანმიმდევრობით. მეორე აპსპ შეიძლება დაიწყოს მანამ, სანამ პოსტსინაფსური ნეირონის პირველი აპსპ-ის მემბრანული პოტენციალი დაუბრუნდება მოსვენების პოტენციალს. ასეთ შემთხვევაში, აპსპ ემატება ერთმანეთს და ამას ეწოდება შეჯამება დროში **(სურათი48.18 ბ)**.

უფრო მეტიც, ერთ პოსტსინაფსურ ნეირონში სხვადასხვა სინაფსით თითქმის ერთდროულად გამოწვეული აპსპ-ები შეიძლება ასევე დაემატოს ერთმანეთს და ამას ეწოდება სივრცითი შეჯამება **(სურათი 48.18 გ)**. სივრცეში და დროში შეჯამების საშუალებით, რამდენიმე აპსპ-ს შეუძლია აქსონური ბორცვის მემბრანის ზღურბლოვანი დეპოლარიზაცია, რაც იწვევს პოსტსინაფსურ ნეირონში მოქმედების პოტენციალის წარმოქმნას. შჯამება ასევე ეხება შპსპ-ს: ორ ან მეტ შპსპ-ს, რომლებიც აღმოცენდება თითქმის ერთდროულად ან სწრაფი თანმიმდევრობით, აქვს უფრო დიდი ჰიპერპოლარიზაციული ეფექტი, ვიდრე მხოლოდ ერთ შპსპ-ს. შეჯამების გზით შპსპ-მ შეიძლება ასევე გააბათილოს აპსპ-ის ეფექტი **(სურ, 48.18 დ)**. ასეთი ურთიერთქმედება მრავალ ამაგზნებელ და შემაკავებელ შესავლებს შორის არსებითია ნერვულ სისტემაში ინტეგრაციული მოქმედებისთვის. აქსონური ბორცვი არის ნეირონის ინტეგრაციული ცენტრი _ უბანი, სადაც მემბრანული პოტენციალის ცვლილელება ნებისმიერ მომენტში წარმოდგენილია აპსპ-ისა და შპსპ-ის ჯამის სახით. როდესაც მემბრანული პოტენციალი აქსონურ ბორცვში მიაღწევს ზღურბლს, მოხდება მოქმედების პოტენციალის გენერირება, რომელიც გაივლის აქსონის გასწვრივ მის სინაფსურ ტერმინალამდე. რეფრაქტორული პერიოდის შემდეგ, ნეირონს შეუძლია მეორე მოქმედების პოტენციალის გენერაცია, თუ აქსონურ ბორცვში კვლავ იქნა მიღწეული ზღურბლი. მეორე მხრივ, აპსპ-ისა და შპსპ-ის შეჯამების ეფექტს შეუძლია მემბრანული პოტენციალის შენარჩუნება ქვეზღურბლოვან დონეზე, რითაც ეწინააღმდეგება მოქმედების პოტენციალის გენერაციას.

არაპირდაპირი სინაფსური გადაცემა

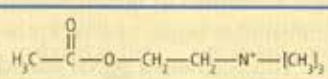
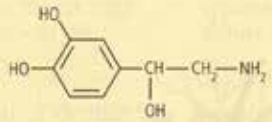
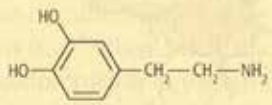
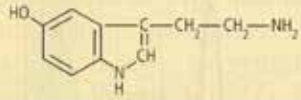
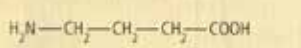
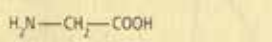
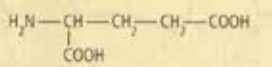
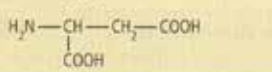
აქამდე ჩვენ განვიხილავდით პირდაპირ სინაფსურ გადაცემას, სადაც ნეიროტრანსმიტერი პირდაპირ უკავშირდება იონურ არხს, რაც იწვევს არხის გახსნას. არაპირდაპირი სინაფსური ტრანსმისიის შემთხვევაში ნეიროტრანსმიტერი უკავშირდება რეცეპტორს, რომელიც არ არის იონური არხის ნაწილი. ეს ააქტიურებს სიგნალის ტრანსდუქციის გზას, რომელიც მოითხოვს პოსტსინაფსურ უჯრედში მეორად მესენჯერს (იხ. თავი 11). პირდაპირი სინაფსური გადაცემით გამოწვეულ პოსტსინაფსურ პოტენციალებთან შედარებით, არაპირდაპირი სინაფსური გადაცემით გამოწვეული პასუხები უფრო ნელი და ხანგრძლივია (რამდენიმე წთ-მდე).

არაპირდაპირ სინაფსურ გადაცემაში სიგნალის ტრანსდუქციის სხვადასხვა გზები მონაწილეობენ. ერთ-ერთ ყველაზე კარგად შესწავლილ გზაში მეორადი მესენჯერი, ციკლური ამფ მონაწილეობს. მაგალითად, როდესაც ნეიროტრანსმიტერი ნორეპინეფრინი უკავშირდება თავის რეცეპტორს, ნეიროტრანსმიტერ-რეცეპტორის კომპლექსი ააქტიურებს G-ცილას. ის, თავის მხრივ, ააქტიურებს ადენილციკლაზას, ფერმენტს, რომელიც გარდაქმნის ატფ-ს ციკლურ ამფ-ად (იხ.თავი 11). ციკლური ამფ ააქტივებს პროტეინკინაზა A-ს, რომელიც იწვევს პოსტსინაფსური მემბრანის გარკვეული არხის



▲ *სურათი 48.18* **პოსტსინაფსური პოტენციალების სუმირება.** *გრაფიკები აღნიშნავენ მემბრანული პოტენციალის ცვლილებებს პოსტსინაფსური ნეირონის აქსონის ბორცვში. ისრები აჩვენებენ დროს, როდესაც აღმოცენდება პოსტსინაფსური პოტენციალი ორ ამაგზნებელ (*E_1 *და* E_2*, მწვანე დიაგრამებში გრაფიკების ზემოთ) და ერთ შემაკავებელ (I, წითელი) სინაფსში. მრავალი აპსპ-ის მსგავსად,* E_1 **და** E_2*-ით მათი წარმოქმნა ვერ აღწევს აქსონის ბორცვის ზღურბლს სუმაციის გარეშე.*

ცხრილი 48.1 ძირითადი ნეირომგრძნობიარე ნეირომგრძნობიარე

ნეიროტრანსმიტერი	სტრუქტურა	ფუნქციური კლასი	სეკრეციის ადგილები
აცეტილქოლინი		ხერხემლიანთა ჩონჩხის კუნთების ამაგზნებელი; სხვა ადგილების ამაგზნებელი ან შემაკავებელი	ცნს, პნს, ხერხემლიანთა ნერვ-კუნთოვანი შეერთება
ბიოგენური ამინები			
ნორეპინეფრინი		ამაგზნებელი ან შემაკავებელი	ცნს, პნს.
დოფამინი		ძირითადად ამაგზნებელი; შეიძლება იყოს ზოგიერთ უბანის შემაკავებელი	ცნს, პნს
სეროტონინი		ძირითადად შემაკავებელი	ცნს
ამინომჟავები			
გაემი (გამა-ამინოერბოს მჟავა)		შემაკავებელი	ცნს, უხერხემლოების ნერვკუნთოვანი შეერთება
გლიცინი		შემაკავებელი	ცნს
გლუტამატი		ამაგზნებელი	ცნს, უხერხემლოების ნერვკუნთოვანი შეერთება
ასპარტატი		ამაგზნებელი	ცნს
ნეიროპეპტიდები (ძალიან განსხვავებული ნაჩვენებია მხოლოდ ორი)	**არგ-პრო-ლიზ-პრო-გლნ-გლნ-ფე-ფე-გლი-ლეუ-მეტ**	ამაგზნებელი	ცნს, პნს
მეტ-ენკეფალინი (ენდორფინი)	**ტირ-გლი-გლი-ფე-მეტ**	ძირითადად შემაკავებელი	ცნს

ფოსფორილირებას, რაც განაპირობებს მათ გახსნას ან, ზოგ შემთხვევაში, დახურვას. სიგნალის ტრანსდუქციის გამაძლიერებელი ეფექტის გამო, ნეიროტრანსმიტერის მოლეკულის ერთ რეცეპტორთან დაკავშირებამ შეიძლება გახსნას ან დახუროს მრავალი არხი.

ნეირომგრძნობიარე ნეირომგრძნობიარე

ცხრილში 48.1 ჩამოთვლილია ზოგიერთი ძირითადი ნეიროტრანსმიტერი. თითოეული ნეიროტრანსმიტერი უკავშირდება რეცეპტორების ჯგუფს; ზოგიერთ ნეიროტრანსმიტერს აქვს ათეულობით ან მეტი სხვადასხვა რეცეპტორი, რომლებსაც შეუძლიათ განაპირობონ ძალიან განსხვავებული ეფექტები პოსტსინაფსურ უჯრედებში. წამლები, რომელთა სამიზნეები არის სპეციფიკური რეცეპტორები, მძლავრი იარაღია ნერვული სისტემის დაავადებების სამკურნალოდ.

აცეტილქოლინი

აცეტილქოლინი ერთ-ერთი ყველაზე გავრცელებული ნეიროტრანსმიტერია, როგორც უხერხემლო, ასევე ხერხემლიან ცხოველებში. ხერხემლიანების ცნს-ში ის შეიძლება იყოს შემაკავებელი ან ამაგზნებელი, რაც დამოკიდებულია რეცეპტორის ტიპზე. ხერხემლიანების ნერვ-კუნთოვან შეერთებაში (სინაფსი მოტორულ ნეირონსა და ჩონჩხის კუნთოვან უჯრედს შორის), აცეტილქოლინი გამოთავისუფლდება მოტორული ნეირონიდან და უკავშირდება ლიგანდდაჭიშკრულ რეცეპტორებს კუნთოვან უჯრედზე. იგი პიდაპირი სინაფსური ტრანსმისიით აპსპ-ს განაპირობებს. ნიკოტინი უკავშირდება იგივე რეცეპტორებს, რომლებიც ასევე ნანახია პნს-ში და ცნს-ის სხვადასხვა უბანში. ნიკოტინის ფიზიოლოგიური და ფსიქოლოგიური ეფექტები ამ ტიპის აცეტილქოლინის რეცეპტორის მიმართ მისი აფინურობის შედეგია. ხერხემლიანების გულის კუნთში, პარასიმპათიკური ნეირონებით (მოგვიანებით იქნება განხილული) გამოყოფილი აცეტილქოლინი ააქტივებს სასიგნალო ტრანსდუქციულ გზას, რომლის G-ცილას აქვს ორი ეფექტი: ადენილილ ციკლაზას ინჰიბირება და კუნთოვანი უჯრედის მემბრანაში K+-ის არხების გახსნა. ორივე ეფექტი ამცირებს გულის კუნთის უჯრედების შეკუმშვის ძალასა და სიხშირეს.

ბიოგენური ამინები

ბიოგენური ამინები ამინომჟავებიდან მიღებული ნეიროტრანსმიტერებია. ერთი ჯგუფი, ცნობილი როგორც კატექოლამინები _ შეიცავს ამინომჟავა თიროზინიდან მიღებულ ნეიროტრანსმიტერებს. ამ ჯგუფში შედის ეპინეფრინი და ნორეპინეფრინი,

რომლებიც ფუნქციონირებენ, როგორც ჰორმონები (იხ.თავი 45). ისინი მსგავსია ნივთიერების, რომელსაც დოფამინს უწოდებენ. სხვა ბიოგენური ამინი, სეროტონინი, სინთეზდება ამინომჟავა ტრიფტოფანიდან. ბიოგენური ამინები ხშირად ჩართული არიან არაპირდაპირ სინაფსურ ტრანსმისიაში, ძირითადად ცნს-ში. თუმცა ნორეპინეფრინი ასევე ფუნქციონირებს პნს-ის განყოფილებაში – ავტონომურ ნერვულ სისტემაში, რომელიც განხილული იქნება კონცეფცია 48.5 -ში. დოფამინი და სეროტონინი გამოიყოფა თავის ტვინის მრავალ უბანში და მოქმედებს ძილზე, გუნება-განწყობაზე, ყურადღებაზე და დასწავლაზე. ამ ნეიროტრანსმიტერების დისბალანსი სხვადასხვა დარღვევასთანაა დაკავშირებული. მაგალითად, პარკინსონის დაავადება დაკავშირებულია დოფამინის დეფიციტთან თავის ტვინში (იხ. კონცეფცია 48.7). ზოგიერთი ფსიქოაქტიური ნივთიერება, მათ შორის LCD და მესკალინი, აშკარად იწვევენ ჰალუცინაციურ ეფექტებს თავის ტვინში სეროტონინისა და დოფამინის რეცეპტორებთან დაკავშირების გზით. დეპრესიის სამკურნალოდ ხშირად გამოიყენება წამლები, რომლებიც ზრდიან თავის ტვინში ისეთი ბიოგენური ამინების კონცენტრაციას, როგორიცაა ნორეპინეფრინი ან სეროტონინი. მაგალითად, პროზაკი აძლიერებს სეროტონინის ეფექტს მისი უკუშთანთქმის შეკავების გზით.

ამინომჟავები და პეპტიდები

ცნს-ში ცნობილია ოთხი ამინომჟავა, რომელიც ფუნქციობს როგორც ნეიროტრანსმიტერი: გამა-ამინო-ერბოს მჟავა (გაემ), გლიცინი, გლუტამატი და ასპარტატი. გაემ წარმოადგენს უმეტესი შემაკავებელი სინაფსების ნეიროტრანსმიტერს თავის ტვინში. ის Cl-ის მიმართ პოსტსინაფსური მემბრანის განვლადობის გაზრდით ქმნის შპსპ-ს.

რამდენიმე ნეიროპეპტიდი ამინომჟავეების შედარებით მოკლე ჯაჭვით მოქმედებს ისე, როგორც ნეიროტრანსმიტერი. ნეირონების უმეტესობა გამოყოფს როგორც ერთ ან რამდენიმე ნეიროპეპტიდს, ასევე არაპეპტიდურ ნეიროტრანსმიტერს. მრავალი ნეიროპეპტიდი წარმოქმნილია გაცილებით უფრო გრძელჯაჭვიანი ცილოვანი პრეკურსორების პოსტ-ტრანსლაციური მოდიფიკაციით. მაგალითად, 267-ამინომჟავას პრეკურსორის პროენკეფალინის დანაწევრება გვაძლევს პენტაპეპტიდ მეტ-ენკეფალინის ოთხ ასლს და სხვა პეპტიდებსაც. ნეიროპეპტიდები ბიოგენურ ამინებთან ერთად ხშირად მოქმედებენ სიგნალის ტრანსდუქციული გზების მეშვეობით.

ნეიროპეპტიდი სუბსტანცია P არის ძირითადი ამაგზნებელი ნეიროტრანსმიტერი, რომელიც მონაწილეობს ტკივილის აღქმაში, მაშინ, როდესაც სხვა ნეიროპეპტიდი, მაგალითად ენდორფინები, ფუნქციონირებენ როგორც ბუნებრივი ანალგეტიკები, ამცირებენ რა ტკივილის შეგრძნებას. ნეიროქიმიკოსებმა კენდეს პერტმა და სოლომონ სნაიდერმა (ჯონ ჰოპკინსის უნივერსიტეტი) 1970-იან წლებში აღწერეს ენდორფინები, როდესაც თავის ტვინის ნეირონებზე აღმოაჩინეს ოპიატების - მორფინისა და ჰეროინის სპეციფიკური რეცეპტორები. შემდგომმა კვლევამ აჩვენა, რომ ოპიატები უკავშირდებიან ამ რეცეპტორებს ენდორფინებთან მსგავსების გამო (იხ. სურათი 2.17), რომლებიც გამოიყოფა თავის ტვინში ისეთი ფიზიკური ან ემოციური სტრესის დროს, როგორიცაა მშობიარობა.

გარდა ტკივილის შემსუბუქებისა, ენდორფინები აგრეთვე იწვევენ შარდის გამოყოფის შემცირებას ანტიდიურეზული ჰორმონის (ADH) სეკრეციის სტიმულაციის გზით (იხ. თავი 44), სუნთქვის დეპრესიას, ეიფორიას და სხვა ემოციურ ეფექტებს. წინა ჰიპოფიზის ჯირკვლიდან გამოთავისუფლებული ენდორფინი, როგორც ჰორმონი, მოქმედებს თავის ტვინის სპეციფიკურ უბნებზე, რაც ენდოკრინულ და ნერვულ სისტემებს შორის კონტროლის ურთიერთგადაფარვის მაგალითს წარმოადგენს.

აირები

ხერხემლიანთა პნს-ისა და ცნს-ის ზოგიერთი ნეირონი გამოყოფს ხსნად აირებს, რომელთაგან აღსანიშნავია აზოტის ოქსიდი (NO, იხ.თავი 45) და ნახშირბადის მონოოქსიდი (CO), როგორც ლოკალური რეგულატორები. მაგალითად, მამაკაცების სექსუალური აგზნების დროს, გარკვეული ნეირონები გამოყოფენ NO-ს პენისის ერექტულ ქსოვილში. საპასუხოდ, ერექტული ქსოვილის სისხლძარღვების კედლების გლუვი კუნთების მოდუნება (რელაქსაცია) ხდება. ეს იწვევს სისხლძარღვების კედლების გაფართოვებას და ღრუბლისებრი ერექტული ქსოვილის ავსებას სისხლით, რაც ერექციას განაპირობებს. როგორც წაკითხული გაქვთ 45-ე თავში, მამაკაცების იმპოტენციის წამალი ვიაგრა ზრდის ერექციის მიღწევისა და შენარჩუნების უნარს იმ ფერმენტების შეკავებით, რომელიც ანელებს NO-თი გამოწვეულ კუნთის მოდუნების ეფექტებს.

ნახშირბადის მონოოქსიდი სინთეზდება ფერმენტ ჰემის ოქსიგენაზათი, რომლის ერთ-ერთი ფორმა ლოკალიზებულია თავის ტვინის ნეირონების გარკვეულ პოპულაციებში და პნს- ში. თავის ტვინში CO არეგულირებს ჰიპოთალამუსის ჰორმონების გამოყოფას. პნს-ში ის მოქმედებს როგორც შემაკავებელი ნეიროტრანსმიტერი, რაც იწვევს წვრილი ნაწლავების გლუვი კუნთების უჯრედების ჰიპერპოლარიზაციას. ტიპური ნეიროტრანსმიტერებისგან განსხვავებით, NO და CO არ ინახება ციტოპლაზმურ ვეზიკულებში, უჯრედები ასინთეზებენ მათ საჭიროების მიხედვით. ეს ნივთიერებები დიფუნდირებენ მეზობელ სამიზნე უჯრედებში, იწვევენ ცვლილებას და მათი დაშლა რამდენიმე წამში ხდება. NO მოქმედებს მრავალი ჰორმონის მსგავსად. ის ასტიმულირებს მემბრანასთან დაკავშირებულ ფერმენტს მეორადი მესენჯერის სინთეზისთვის, რომელიც პირდაპირ მოქმედებს უჯრედის მეტაბოლიზმზე.

ამ თავის ბოლო ნაწილში განვიხილავთ, როგორ მონაწილეობენ ჩვენს მიერ უკვე აღწერილი უჯრედული და ბიოქიმიური მექანიზმები ნერვულ ფუნქციებში სისტემურ დონეზე.

კონცეფცია ცნება 48.4

1. კონუსისებური ლოკოკინები (cone snail) გამოყოფენ ტოქსინს, რომელიც აბლოკირებს პოტენციალ-მგრძნობიარე კალციუმის არხებს. სინაფსების ორი მთავარი ტიპიდან რომელი განიცდის ტოქსინის უფრო მეტ გავლენას? რატომ?
2. ორგანოფოსფატური პესტიციდები ახდენენ ფერმენტ აცეტილქოლინესტერაზას შეკავებას, რომელიც შლის ნეიროტრანსმიტერ აცეტილქოლინს. ახსენით, როგორ იმოქმედებენ ეს ტოქსინები აცეტილქოლინით გამოწვეულ აპსპ-ებზე.
3. როგორ არის შესაძლებელი, რომ მოცემულმა ნეიროტრანსმიტერმა წარმოქმნას ურთიერთსაპირისპირო ეფექტი სხვადასხვა ქსოვილში?

კონცეფცია 48.5

ხერხემლიანთა ნერვული სისტემა ზონამად არის სპეციალიზირებული

ყველა ხერხემლიანის ნერვული სისტემისთვის დამახასიათებელია ცეფალიზაცია და ცნს-ისა და პნს-ის განსხვავებული კომპონენტები (სურათი 48.19). თავის ტვინი უზრუნველყოფს ინტეგრაციულ მოქმედებას, რომელიც საფუძვლად უდევს ხერხემლიანების რთულ ქცევას. ზურგის ტვინი, რომელიც ხერხემლის შიგნით არის მოთავსებული, აინტეგრირებს მარტივ პასუხებს გარკვეული სახის გამღიზიანებლებზე (მაგ., მუხლის რეფლექსი) და ინფორმაციას თავის ტვინისკენ და პირიქით ატარებს. ხერხემლიანების ზურგის ტვინი განლაგებულია სხეულის დორსალური მხრის გასწვრივ, განსხვავებით მრავალი უხერხემლოს ვენტრალური ნერვული ჭიმისგან და არ შეიცავს სეგმენტურ განგლიებს. თუმცა, სეგმენტური განგლიები ზურგის ტვინის გარეთ, მასთან ახლოს არიან განლაგებული (იხ. სურათი 48.2 ჰ და 48.19). ნეირონების განლაგება ზურგის ტვინში ნათლად ასახავს, რომ მას საფუძველად სეგმენტური ორგანიზაცია უდევს.

ხერხემლიანების ცნს ვითარდება ემბრიონული დორსალური ნერვული ჭიმიდან, რომელიც არის ღრუიანი – ქორდიანების ერთერთი ფილოგენეზური დამახასიათებელი ნიშანი (იხ. თავი 34). ზრდასრულებში ეს ნიშანი შენარჩუნებულია, როგორც ზურგის ტვინის ვიწრო **ცენტრალური არხი** და თავის ტვინის **ოთხი პარკუჭი** (სურათი 48.20). ცენტრალური არხი და პარკუჭები სავსეა ცერებროსპინალური (საზურგტვინო) სითხით, რომელიც ფორმირდება თავის ტვინში სისხლის ფილტრაციით. ცერებროსპინალური სითხე ნელა ცირკულირებს ცენტრალურ არხში და პარკუჭებში და შემდეგ ჩაედინება ვენებში, ამარაგებს თავის ტვინის სხვადასხვა ნაწილს საკვებითა და გამოდევნის ცხოველქმედების პროდუქტებს. ძუძუმწოვრებში ცერებროსპინალური სითხე ცირკულირებს თავისა და ზურგის ტვინის გარსებს შორის (შემაერთებელი ქსოვილის შრეები, რომლებიც გარს ერტყმიან ცნს-ს), ასევე ასრულებს ამორტიზატორის ფუნქციას. აქსონები ცნს-ში ხშირად გვხვდება კარგად განსაზღვრული კონების ან ტრაქტების სახით, რომელთა მიელინის გარსი ანიჭებს მათ მოთეთრო შეფერილობას. თავისა და ზურგის ტვინის განივჭრილში თეთრი ნივთიერება ნათლად გამოირჩევა რუხი ნივთიერებისგან, რომელიც შედგება ძირითადად დენდრიტებისგან, უმიელინო აქსონებისა და ნეირონული უჯრედების სხეულებისგან (იხ. სურათი 48.4 და 48.20).

პერიფერიული ნერვული სისტემა

პნს ატარებს ინფორმაციას ცნს-კენ და ინფორმაციას ცნს-დან იღებს. ის მნიშვნელოვან როლს ასრულებს ხერხემლიანების მოძრაობასა და შინაგანი გარემოს რეგულაციაში. სტრუქტურულად, ხერხემლიანების პნს შედგება ქალა-ტვინის და ზურგის ტვინის ნერვების მარჯვენა და მარცხენა წყვილებისაგან და მათთან დაკავშირებული განგლიებისგან (იხ. სურათი 48.19).

ქალა-ტვინის (კრანიალური) ნერვები გამოდის თავის ტვინიდან და ბოლოვდება ძირითადად თავის ორგანოებსა და სხეულის ზედა ნაწილებში. ზურგის ტვინის (სპინალური) ნერვები იწყება ზურგის ტვინში და მიემართება თავის ქვემოთ მდებარე სხეულის ნაწილებში. ძუძუმწოვრებს აქვთ 12 წყვილი ქალა-ტვინის და 30 წყვილი ზურგის ტვინის ნერვი. ქალის ტვინის ნერვების უმეტესობა და ზურგის ტვინის ყველა ნერვი შეიცავს, როგორც სენსორული, ასევე მოტორული ნეირონების აქსონებს; ქალა-ტვინის რამდენიმე ნერვი (მაგალითად, საყნოსავი და მხედველობის ნერვები) მხოლოდ სენსორულია.

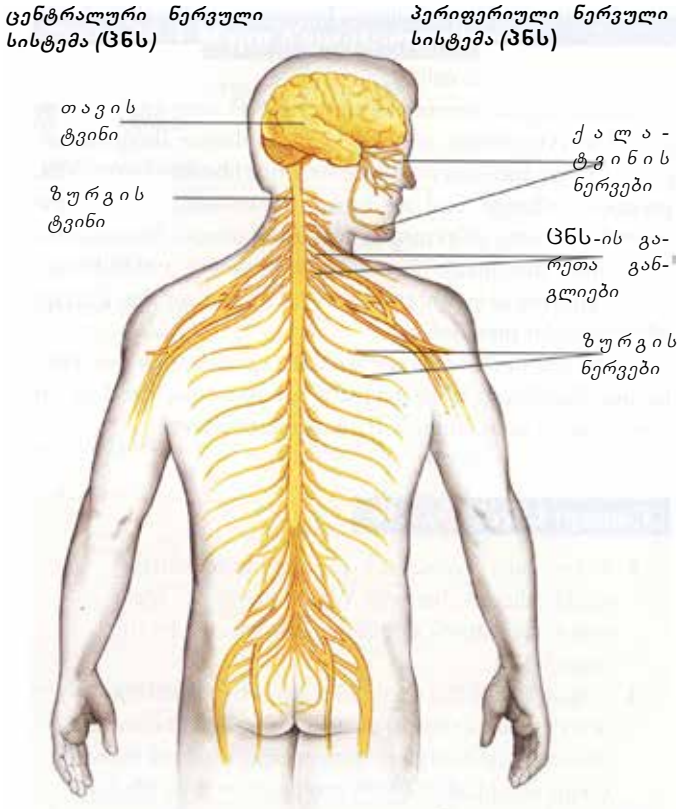
პნს შეიძლება დაიყოს ორ ფუნქციურ განყოფილებად: სომატურ და ავტონომურ ნერვულ სისტემად (სურათი 48.21). სომატური ნერვული სისტემა ატარებს სიგნალებს ჩონჩხის კუნთებისკენ და პირიქით. მას ხშირად განიხილავენ, როგორც ნებითს, რადგან ექვემდებარება ცნობიერების კონტროლს, მაგრამ ჩონჩხის კუნთის აქტიურობა კონტროლირდება რეფლექსებით, რომლებიც განპირობებულია ზურგის ტვინის ან თავის ტვინის ნაწილით, რომელსაც ტვინის ღეროს უწოდებენ. **ავტონომური ნერვული სისტემა** არეგულირებს შინაგან გარემოს გლუვი და გულის კუნთების კონტროლის საშუალებით, აგრეთვე საჭმლის მომნელებელი, კარდიოვასკულარული, ექსკრეტორული და ენდოკრინული სისტემის ორგანოების კონტროლის გზით. ეს კონტროლი ჩვეულებრივ უნებლიეა. ავტონომური ნერვული სისტემა სამი განყოფილებისგან შედგება _ სიმპატიკური, პარასიმპატიკური და ენტერული.

48.22-ე სურათზე შედარებულია სიმპათიკური და პარასიმპატიკური განყოფილებების ორგანიზაცია და მოქმედება. სიმპატიკური ნაწილის აქტივაცია შეესაბამება ორგანიზმის აგზნებას და ენერგიის გენერაციას (თავდასხმა-თავდაცვის პასუხში). ამ დროს ადგილი აქვს: გულისცემის გახშირებას; ღვიძლში გლიკოგენის გლუკოზად გარდაქმნის აჩქარებას; ფილტვების ბრონქების გაფართოვებას, რაც ზრდის გაზთა ცვლას; საჭმლის მონელების შეკავებას; თირკმელზედა ჯირკვლის ტვინოვანი (მედულას) ნაწილიდან ეპინეფრინის (ადრენალინის) სეკრეციის სტიმულირებას. პარასიმპატიკური

ნაწილის აქტივაცია ჩვეულებრივ საპირისპირო პასუხებს იწვევს, რომლებიც განაპირობებენ დაწყნარებას და თვით-შენარჩუნების ფუნქციების აღდგენას („მოსვენებისა და მონელების“). მაგალითად, პარასიმპატიკური განყოფილების აქტიურობის გაზრდა ამცირებს გულის რიტმს, ზრდის გლიკოგენის პროდუქციას და აძლიერებს მონელებას. როდესაც სიმპატიკური და პარასიპატიკური ნეირონები აინერვირებენ ერთსა და იმავე ორგანოს, მათ ხშირად (მაგრამ არა ყოველთვის) აქვთ ანტაგონისტური (საპირისპირო) ეფექტები.

ენტერული ნაწილი მოიცავს ნეირონების ქსელს საჭმლის მომნელებელ ტრაქტში; ეს ნეირონები აკონტროლებენ ამ ორგანოების სეკრეტორულ ფუნქციებს და გლუვი კუნთების აქტიურობას, რაც იწვევს პერისტალტიკას (იხ. თავი 41). მიუხედავად იმისა, რომ ენტერულ ნაწილს შეუძლია დამოუკიდებელი ფუნქციონირება, ის ჩვეულებრივ რეგულირდება სიმპატიკური და პარასიმპატიკური ნაწილებით.

სომატური და ავტონომური ნერვული სისტემები ხშირად ურთიერთქმედებენ ჰომეოსტაზის შესანარჩუნებლად. მაგალითად, სხეულის ტემპერატურის დაცემის საპასუხოდ, ჰიპოთალამუსი გადასცემს ინფორმაციას ავტონომურ ნერვულ სისტემას, რათა შეავიწროვოს სხეულის ზედაპირული სისხლ ძარღვები, რაც სითბოს დაკარგვას ამცირებს. ამავე დროს, ჰიპოთალამუსი გადასცემს ინფორმაციას სომატურ ნერვულ სისტემას, რათა გამოიწვიოს კანკალი, რომელიც ზრდის სითბოს პროდუქციას.



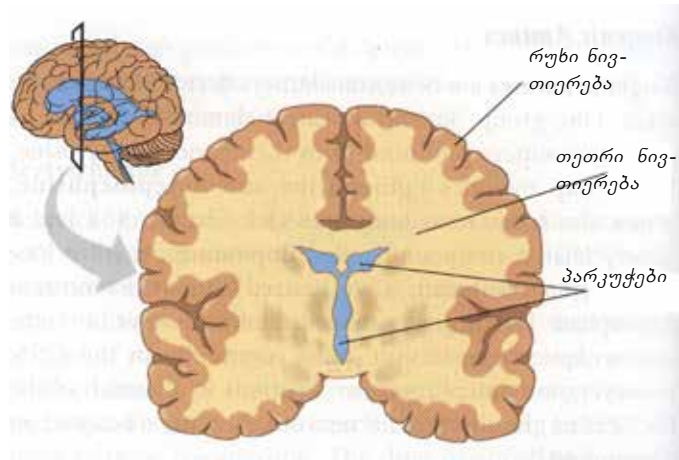
▲ *სურათი 48.19* ***ხერხემლიანთა ნერვული სისტემა.*** *ცენტრალური ნერვული სისტემა შედგება თავისა და ზურგის ტვინისაგან. ქალა-ტვინის ნერვები, ზურგის ტვინის ნერვები და განგლიები ცენტრალური ნერვული სისტემის გარეთ ქმნიან პერიფერიულ ნერვულ სისტემას.*

თავის ტვინის ემბრიონული განვითარება

ყველა ხერხემლიანში ემბრიონული განვითარების დროს ნერვული მილის წინა ნაწილში სამი ბუშტუკი იკვეთება – წინა ტვინი, შუა ტვინი და უკანა ტვინი **(სურათი 48.23ა)**. ხერხემლიანების ევოლუცია თავის ტვინის სტრუქტურული და ფუნქციური დაყოფით ხასიათდება. რეგიონალიზაცია ზრდის კომპლექსური ინტეგრაციის უნარს. სხვა ხერხემლიანებთან შედარებით, ფრინველები და ძუძუმწოვრები ბევრად უფრო დიდი წინა ტვინის განვითარებით ხასიათდება.

ადამიანის ემბრიონული განვითარების მეხუთე კვირას სამი პირველადი ბუშტუკიდან ყალიბდება თავის ტვინის ხუთი განყოფილება **(სურ, 48.3ბ)**: წინა ტვინიდან ვითარდება საბოლოო ტვინი და შუამდებარე ტვინი; შუა ტვინიდან ვითარდება მეზენცეფალონი; უკანა ტვინიდან ვითარდება მოგრძო ტვინი და ხიდი და ნათხემი.

ადამიანის თავის ტვინის შემდგომ განვითარებასთან ერთად, ძალიან მნიშვნელოვანი ცვლილებები ვლინდება ტელენცეფალონში – წინა ტვინის ზონაში, რომლიდანაც წარმოიქმნება დიდი ტვინი-ცერებრუმი (**სურათი 48.23 გ**). ტელენცეფალონის სწრაფი ინტენსიური ზრდა მეორე და მესამე თვეებში იწვევს ცერებრუმის გარეთა ნაწილის, წოდებული ცერებრულ ქერქად (დიდი ტვინის ქერქი), გაფართოვებას თავის ტვინის დანარჩენი ნაწილის ზემოთ და გარშემო. ხერხემლიანთა ისტორიის ადრეულ პერიოდში ჩამოყალიბებულ



▲ *სურათი 48.20* ***პარკუჭები, რუხი ნივთიერება და თეთრი ნივთიერება.*** *თავის ტვინის შიგნით ღრმად მოთავსებული პარკუჭები შეიცავენ სა ზურგტვინე (ცერებროსპინალურ) სითხეს. რუხი ნივთიერების დიდი ნაწილი მოთავსებულია თავის ტვინის ზედაპირზე თეთრი ნივთიერების გარშემო.*

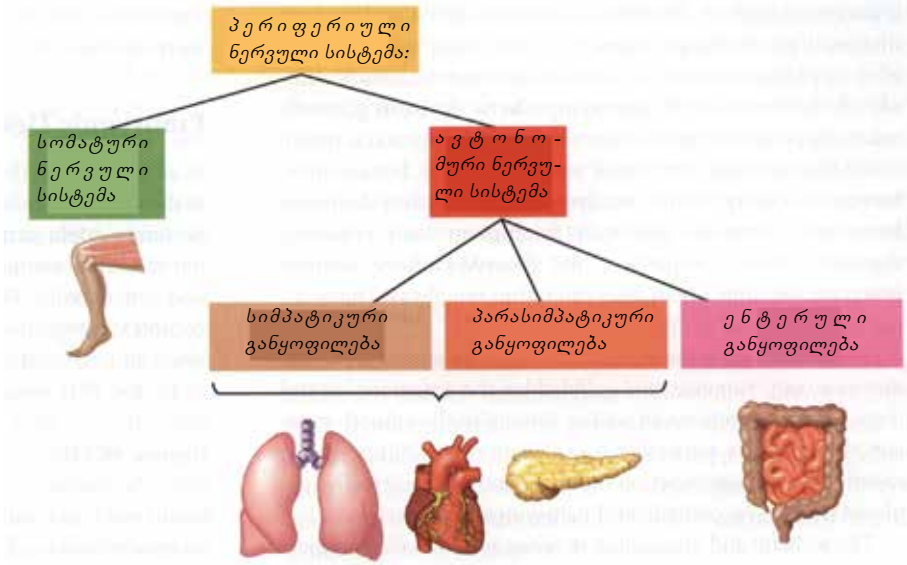
წინა ტვინის ნაწილიდან – დიენცეფალონიდან ვითარდება მთავარი ცენტრები: თალამუსი, ჰიპოთალამუსი და ეპითალამუსი.

შუა და უკანა ტვინიდან წარმოქმნილი სამი რეგიონი დასაბამს აძლევს თავის ტვინის ღეროს – სტრუქტურების კრებულს თავის ტვინის სიღრმეში. ზრდასრულების თავის ტვინის ღერო შედგება შუა ტვინის, ხიდისა და მოგრძო ტვინისგან. უკანა ტვინიდან ასევე წარმოიქმნება თავის ტვინის სხვა მნიშვნელოვანი ცენტრი - ნათხემი, რომელიც თავის ტვინის ღეროს შემადგენლობაში არ შედის.

თავის ტვინის ღერო

ხერხემლიანებში თავის ტვინის ღერო ევოლუციურად ერთ-ერთი უძველესი ნაწილია. მას ზოგჯერ „უმდაბლეს ტვინს“ უწოდებენ, ის წარმოადგენს მილაკს ჩაჩისმაგვარი გაფართოებით ზურგის ტვინის წინა დაბოლოებაში. თავის ტვინის ღეროს სამი უბანი – მოგრძო ტვინი, ხიდი და შუა ტვინი – მონაწილეობს ჰომეოსტაზის რეგულაციაში, მოძრაობის კოორდინაციაში და ტვინის უფრო მაღალი ცენტრებისკენ ინფორმაციის გატარებაში. ტვინის ღეროს რამდენიმე ცენტრი შეიცავს ნეირონთა სხეულებს, რომლებიც აქსონებს თავის ტვინის ქერქის მრავალ ზონაში და ნათხემში აგზავნიან. ისინი გამოყოფენ ისეთ ნეიროტრანსმიტერებს, როგორიცაა ნორეპინეფრინი, დოფამინი, სეროტონინი და აცეტილქოლინი. ამ გზებით მოსული სიგნალები ცვლილებებს იწვევენ ყურადღებაში, მადასა და მოტივაციაში. მოგრძო ტვინი შეიცავს ცენტრებს, რომლებიც აკონტროლებენ რამდენიმე ვისცერალურ (ავტომატურ, ჰომეოსტაზურ) ფუნქციას – სუნთქვის, გულ-სისხლძარღვთა მოქმედების, ყლაპვის, ღებინებისა და მონელების ჩათვლით. ზოგიერთ ამ მოქმედებაში ხიდიც მონაწილეობს. მაგალითად, ის არეგულირებს სუნთქვის ცენტრებს მოგრძო ტვინში.

ყველა აქსონი, რომელსაც მიაქვს სენსორული ინფორმაცია თავის ტვინის უფრო მაღალ ზონებთან და გამოაქვს იქედან მოტორული ინსტრუქციები ტვინის ღეროს გავლით, ასრულებს მოგრძო ტვინისა და ხიდის ერთ-ერთ ყველაზე მნიშვნელოვან ფუნქციას - ინფორმაციის გადაცემის. ეს ორი ზონა ასევე ეხმარება სხეულის დიდმასშტაბური მოძრაობის კოორდინაციას, მაგალითად, სი-



▲ *სურათი 48.21* ***ხერხემლიანთა პერიფერიული ნერვული სისტემის ფუნქციური იერარქია.***

არულს. აქსონების უმეტესობას გადააქვს ინსტრუქციები მოძრაობების შესახებ შუა და წინა ტვინიდან ზურგის ტვინისკენ, ცნს-ის ერთი მხრიდან მეორე მხარეს მოგრძო ტვინში გადაკვეთის გზით. ამის შედეგად, თავის ტვინის მარჯვენა მხარე აკონტროლებს სხეულის მარცხენა მხრის მოძრაობებს და პირიქით.

შუა ტვინი სხვადასხვა ტიპის სენსორული ინფორმაციის მიღებისა და ინტეგრაციის ცენტრებს შეიცავს. ის აგრეთვე კოდირებულ სენსორულ ინფორმაციას ნეირონებით წინა ტვინის სპეციფიკურ ზონებში აგზავნის. შუა ტვინის ამობურცული ცენტრებია ქვედა და ზედა გორაკები, რომლებიც შესაბამისად სმენის და მხედველობის სისტემების ნაწილებია. სმენაში ჩართული ყველა სენსორული აქსონი მთავრდება ან გაივლის ქვედა გორაკებს დიდი ტვინისკენ მიმავალ გზაზე. არაძუძუმწოვარ ხერხემლიანებში, ზედა გორაკები იღებენ ამობურცული ოპტიკური წილების ფორმას, რომლებიც შეიძლება ერთადერთი მხედველობის ცენტრები იყვნენ. ძუძუმწოვრებში მხედველობა ინტეგრირდება დიდ ტვინში - უტოვებს ზედა გორაკებს ისეთი მხედველობის რეფლექსების კოორდინაციას, როგორიცაა ავტომატური თავის მობრუნება, როდესაც თქვენი პერიფერიული მხედველობა გვერდიდან თქვენი მიმართულებით რაღაც მოძრავს აღიქვამს.

გამოღვიძება და ძილი

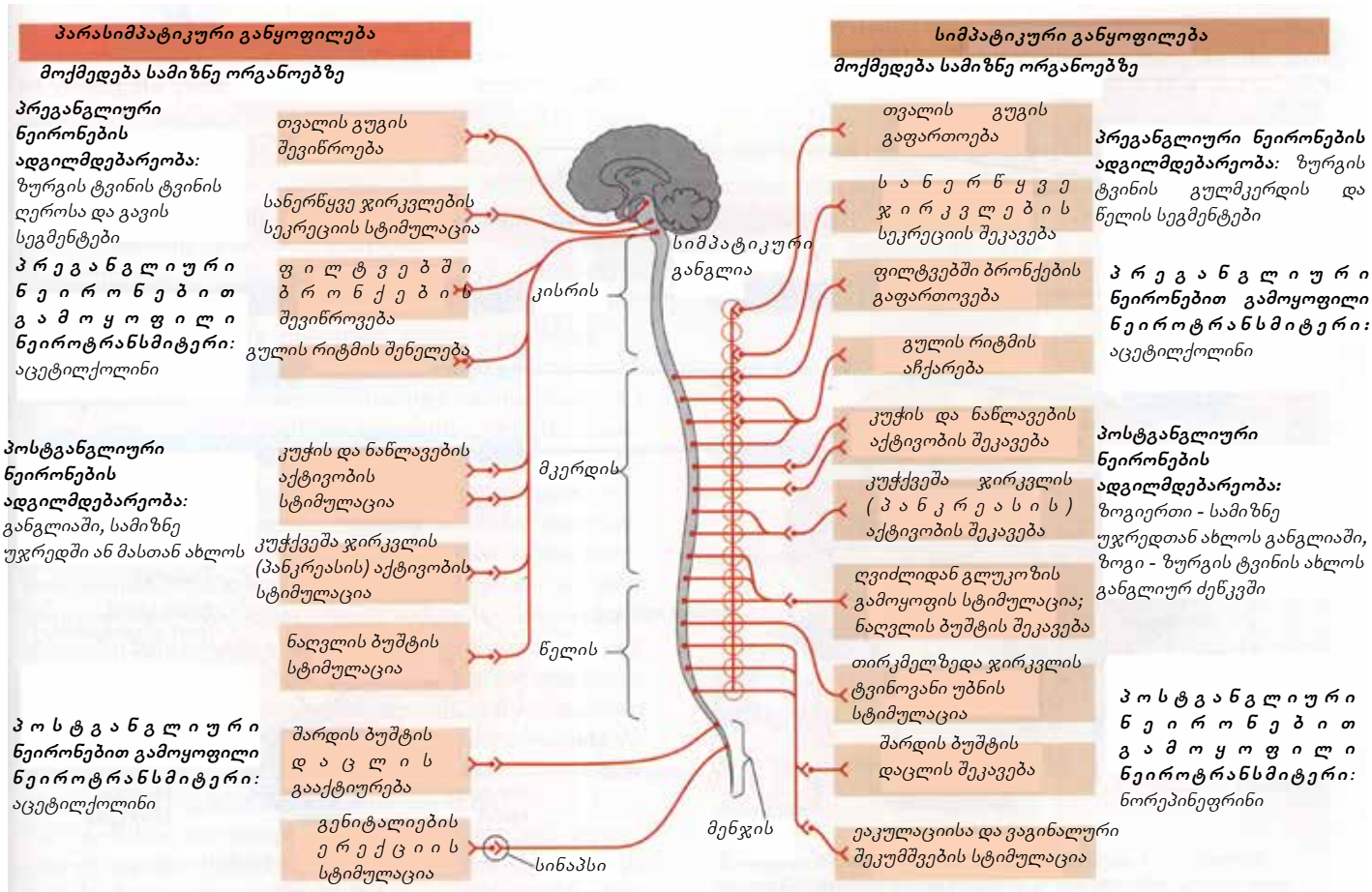
თბილი გაზაფხულის შუადღეს, თუ ვინმე ბოლომდე დასწრებია ლექციას, იცის, რომ ყურადღება და გონების დაძაბვა ყოველ მომენტში იცვლება. გამოღვიძება გარე სამყაროს შეცნობის მდგომარეობაა. მისი საწინააღმდეგოა ძილის მდგომარეობა, როდესაც ინდივიდი აგრძელებს გარეგანი სტიმულების მიღებას, მაგრამ ვერ აცნობიერებს მათ. გამოღვიძება და ძილი თავის ტვინის ღეროში და ქერქში რამდენიმე ცენტრით კონტროლდება.

ნეირონების დიფუზურ ბადეს, რომელიც უჯრედის სხეულების 90-ზე მეტ ცალკეულ ჯგუფს (კლასტერს) შეიცავს და მოთავსებულია ტვინის ღეროს შუაგულში, ეწოდება ბადებრივი ფორმაცია (სურათი 48.24). ბადებრივი ფორმაციის ნაწილი - გამააქტივებელი ბადებრივი ფორმაცია (RAS), ძილსა და ღვიძილს არეგულირებს. RAS მოქმედებს როგორც სენსორული ფილტრი და არჩევს ინფორმაციას, რომელიც აღწევს დიდი ტვინის ქერქს. რაც უფრო მეტ ინფორმაციას იღებს ქერქი, მით უფრო დაყურადებული და გაცნობიერებული ხდება სუბიექტი. მაგრამ გამოღვიძება მხოლოდ გენერალიზებული ფენომენი არ არის, სანამ ტვინი აქტიურად ამუშავებს ერთ სტიმულს, ზოგიერთი სხვა სტიმული შეიძლება იგნორირებული იყოს. გარდა ამისა, ძილი და ღვიძილი რეგულირდება ტვინის ღეროს სპეციფიკური ნაწილებით: ხიდი და მოგრძო ტვინი შეიცავს ცენტრებს, რომელთა გაღიზიანება იწვევს ძილს, ხოლო შუა ტვინში არის ცენტრი, რომლის სტიმულირება იწვევს გამოღვიძებას. სეროტონინი შეიძლება ძილის გამომწვევი ცენტრების ნეიროტრანსმიტერი იყოს.

ყველა ფრინველსა და ძუძუმწოვარს მათთვის დამახასიათებელი ძილ-ღვიძილის ციკლები აქვს. მელატონინი, გირჩისებრი ჯირკვლის მიერ გამოყოფილი ჰორმონი, მნიშვნელოვან როლს ასრულებს ამ ციკლებში. როგორც ახსნილი იყო 45-ე თავში, მელატონინის სეკრეციის პიკი ღამე დგება. მელატონინი იყო შემოთავაზებული, როგორც დიეტური დამატება ძილის ისეთი დარღვევების სამკურნალოდ, რომლებიც დაკავშირებულია ინსომნიასთან, სეზონურ ემოციურ აშლილობებთან და დეპრესიასთან. ძილის ფუნქციის გაგება კვლევის დაუძლეველ ობიექტად რჩება. ერთ-ერთი ვარაუდია, რომ ძილი დასწავლისა და მეხსიერების კონსოლიდაციაში არის ჩართული. ექსპერიმენტები გვიჩვენებს, რომ თავის ტვინის ზონები, რომლებიც გააქტივებულია ამოცანის დასწავლის დროს, შეიძლება ძილის დროს კვლავ გააქტივდეს.

ნათხემი

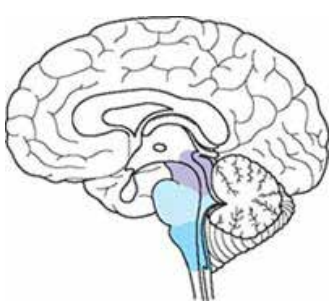
ნათხემი უკანა ტვინის დორსალური ნაწილიდან ვითარდება (იხ. სურათი 48.23). ის მოძრაობის კოორდინაციისთვის და დასწავლისთვის არის მნიშვნელოვანი. ნათხემი სავარაუდოდ ჩართულია მოძრაობითი ჩვევების დასწავლასა და დამახსოვრებაში. ამის მაჩვენებელია ის, რომ, მოტორული დასწავლა მისი ერთ-ერთი მთავარი ქვედანაყოფის დაზიანებით შეიძლება დაიბლოკოს. ნათხემში მოდის სენსორული ინფორმაცია სახსრების მდგომარეობისა და კუნთების დაგრძელების შესახებ, ასევე სმენითი და მხედველობითი სისტემებიდან. ის აგრეთვე იღებს ინფორმაციას, რომელიც ტვინის ქერქის მოტორულ კონტრლს ეხება. ნათხემი აინტეგრირებს ამ სენსორულ და მოტორულ ინფორმაციებს, რადგან მოძრაობებისა და წონასწორობის კოორდინაციას ახორციელებს. ნათხემის კონტროლის მაგალითია ხელისა და თვალის კოორდინაცია. თუ ნათხემი დაზიანდა, თვალები შეიძლება მიჰყვეს მოძრავ ობიექტს, მაგრამ გაჩერებულ ობიექტზე ვერ ფიქსირდება.



▲ *სურათი 48.22* ***ავტონომური ნერვული სისტემის პარასიმპატიკური და სიმპატიკური განყოფილებები.*** *ყოველი განყოფილების გადაცემის გზების უმეტესი ნაწილი შედგება პრეგანგლიური ნეირონისგან (უჯრედის სხეულები განლაგებულია ცნს-ში) და პოსტგანგლიური ნეირონებისგან (უჯრედის სხეული განლაგებულია პნს-ში)*

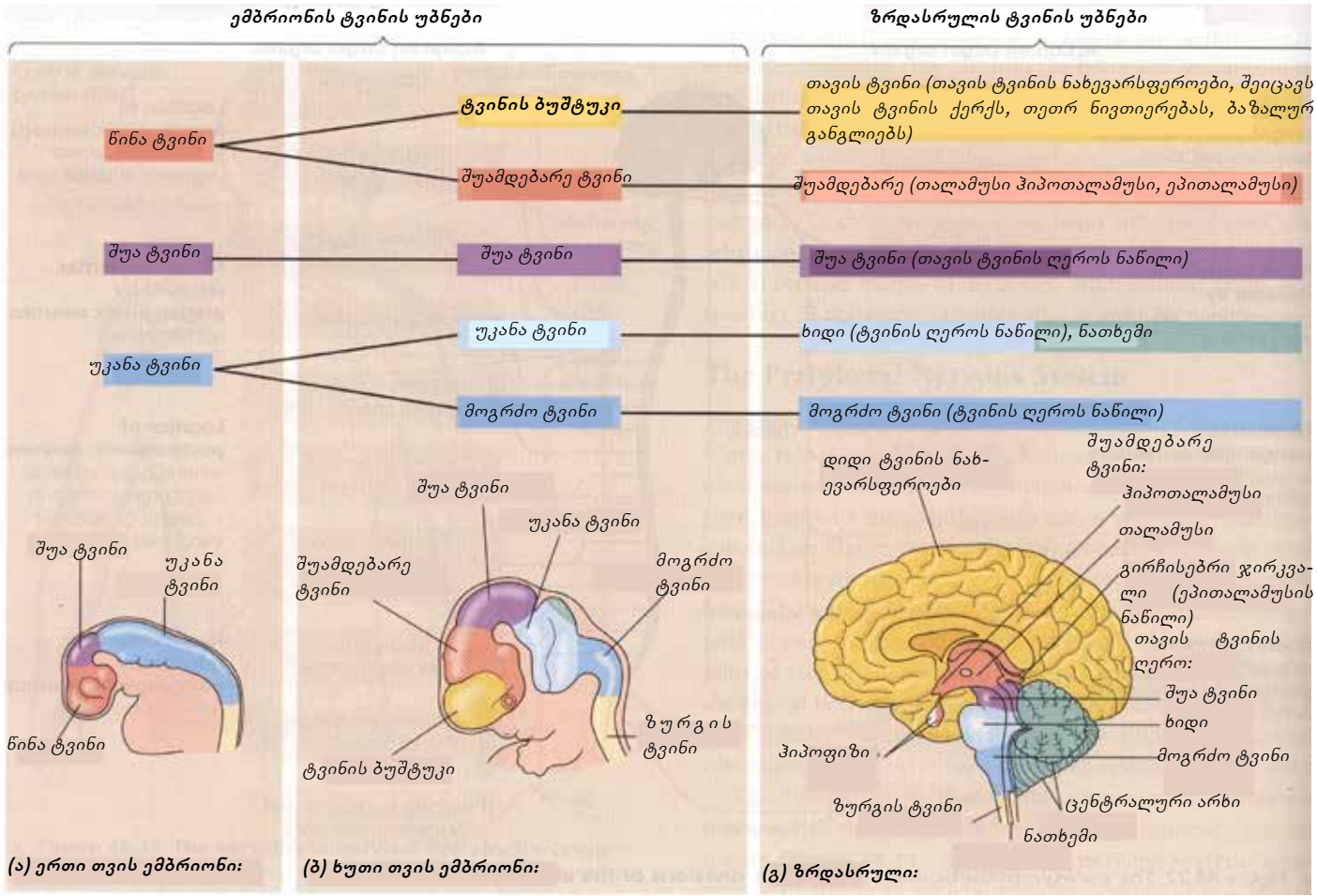
შუამდებარე ტვინი

შუამდებარე ტვინი ზრდასრულ თავის ტვინში სამ უბნად არის ჩამოყალიბებული: ეპითალამუსი, თალამუსი და ჰიპოთალამუსი **(იხ.სურათი 48.23)**. ეპითალამუსი შეიცავს გირჩისებრ ჯირკვალს და ქოროიდულ წნულს რომელიც წარმოადგენს სისხლიდან ცერებროსპინალური სითხის წარმოქმნელი კაპილარების ერთ-ერთ კლასტერს. თალამუსი და ჰიპოთალამუსი მთავარი მაინტეგრირებელი ცენტრები არიან.



თალამუსი წარმოადგენს დიდი ტვინისკენ მიმართულ სენსორული ინფორმაციის მთავარ შესასვლელს და მისგან გამოსული მოტორული ინფორმაციის მთავარ გამოსასვლელს. ყველა სენსორიდან მოსული ინფორმაცია თალამუსში ხარისხდება და შემდგომი დამუშავებისთვის დიდი ტვინის შესაბამის ცენტრებში იგზავნება. თალამუსს ასევე აქვს შესავალი ქერქიდან და თავის ტვინის სხვა ნაწილებიდან, რომლებიც არეგულირებენ ემოციებს და ძილ-ღვიძილს.

მიუხედავად იმისა, რომ ჰიპოთალამუსი მხოლოდ რამდენიმე გრამს იწონის, ის ჰომეოსტაზის რეგულაციაში თავის ტვინის ყველაზე მნიშვნელოვანი ზონებიდან ერთ-ერთია. 45-ე თავში ნათქვამია, რომ ჰიპოთალამუსი წარმოადგენს ორი რიგი ჰორმონების წყაროს - უკანა ჰიპოფიზის ჰორმონების და გამშვები ჰორმონებისთვის, რომლებიც წინა ჰიპოფიზზე მოქმედებენ **(იხ. სურათი45.8)**. ჰიპოთალამუსი აგრეთვე ორგანიზმის თერმოსტატს, შიმშილის, წყურვილის და ბევრ სხვა ძირითად სასიცოცხლო ცენტრებს შეიცავს. იგი მონაწილეობს სქესობრივ და შეჯვარების ქცევებში, შიშისა და თავდასხმის პასუხებში და „სიამოვნების“ რეაქციაში. სპეციფიკური ცენტრების სტიმულაციამ შესაძლებელია გამოიწვიოს პასუხები, რომლებიც ცნობილია, როგორც „სუფთა“ ქცევები. მაგალითად, ვირთაგვები თავსდებიან საექსპერიმენტო გარემოში, სადაც მათ შეუძლიათ ბერკეტზე დაჭერით „სიამოვნების“ ცენტრის სტიმულაცია კვებისა და სმის ხარჯზე. წინა ჰიპოთალამუსის სტიმულაციამ შეიძლება გააფთრება გამოიწვიოს.



▲ *სურათი 48.23* **ადამიანის თავის ტვინის განვითარება.**

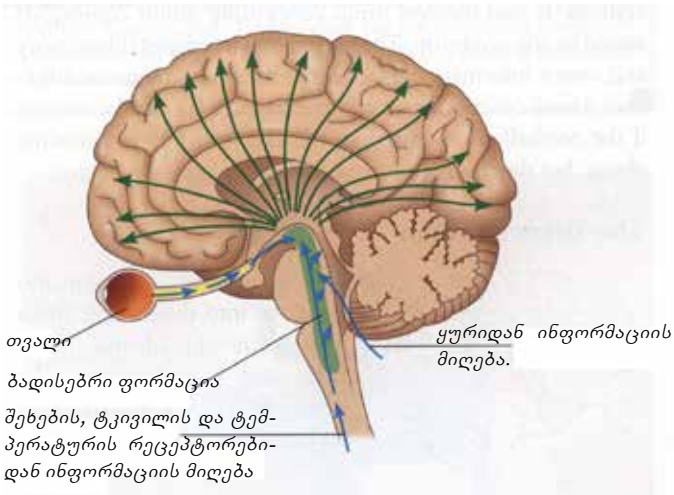
ცირკადული რიტმები

ცირკადული რიტმები მცენარეებში იყო განხილული (იხ. თავი 39). მათ ცხოველებიც ავლენენ, ამის ერთ-ერთი მაგალი თია ძილ-ღვიძილის ციკლი. რიგი გამოკვლევებით ნაჩვენებია, რომ ცხოველებს ჩვეულებრივ შინაგანი ქრონომეტრი აქვთ, რომელიც ცნობილია, როგორც **ბიოლოგიური საათი**. იგი ჩართულია ცირკადული რიტმების შენარჩუნებაში. ბიოლოგიური საათი არეგულირებს სხვადასხვა ფიზიოლოგიურ ფენომენს, მათ შორის ჰორმონების გამოყოფას, შიმშილს და გარეგანი სტიმულისადმი გაძლიერებულ მგრძნობელობას. ძუძუმწოვრებში ბიოლოგიური საათი არის ჰიპოთალამური სტრუქტურის წყვილი, რომელსაც **სუპრაქიაზმურ ბირთვს (SCN)** უწოდებენ (ზოგიერთი ნეირონის კლასტერებს ცნსში მოიხსენებენ როგორც „ბირთვებს“).

ბიოლოგიურ საათს, როგორც წესი, გარეგანი სტიმულები სჭირდება, რათა შეინარჩუნონ სინქრონულობა გარემოს ციკლურობასთან. მაგალითად, მხედველობითი ინფორმაციის გადაცემა სინათლის ინტენსივობის თაობაზე SCN-ში სინქრონულია დღის ხანგრძლივობისა და სიბნელის ბუნებრივ ციკლებთან **(სურათი 48.25).** მღრღნელებზე ჩატარებული ექსპერიმენტებით SCN-ში აღმოჩნდა უჯრედები, რომლებიც სინათლე/სიბნელის ციკლების მონაცვლეობის საპასუხოდ სპეციფიკურ ცილებს გამოყოფენ. ადამიანის ცირკადული რიტმები განსაკუთრებული ინტენსიობით შეისწავლება, რადგან მათი მოშლა ძილის დარღვევებს იწვევს. 1970 წლის ცნობილ ექსპერიმენტებში, მკვლევრებმა ადამიანები კომფორტულ ოთახებში ღრმად მიწისქვეშ მოათავსეს, სადაც მოხდა მათი საკუთარი გრაფიკის ჩართვა გარეგანი სტიმულის გარეშე. ამ ექსპერიმენტის შედეგით სავარაუდოა, რომ ადამიანის ბიოლოგიურ საათს აქვს ციკლის ხანგრძლივობა დაახლოებით 25 საათი ძალიან დიდი ინდივიდუალური ვარიაციებით. 1990 წლის ბოლოს ჰარვარდის უნივერსიტეტის მკვლევართა ჯგუფმა ეს მონაცემები გააპროტესტა. მათ აჩვენეს, რომ ოთახის განათებამაც კი შეიძლება იქონიოს გავლენა ცირკადულ რიტმებზე. უფრო ზუსტი მეთოდების გამოყენებით, ჰარვარდის მეცნიერებმა ნახეს, რომ ადამიანის ბიოლოგიურ საათს აქვს 24 საათისა და 11 წუთის ხანგრძლივობის ციკლი, ძალიან მცირე ინდივიდუალური ვარიაციებით.

დიდი ტვინი

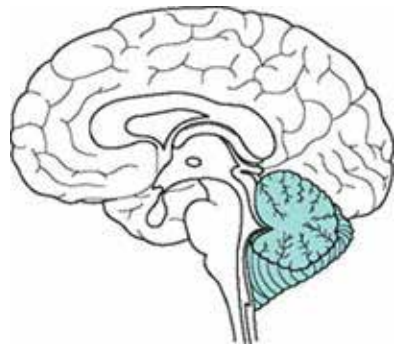
დიდი ტვინი ვითარდება ემბრიონული წინა ტვინის წინა ბუშტუკისგან. იგი ხერხემლიანთა ადრეულ ევოლუციაში წარმოიქმნა, როგორც ყნოსვის, ასევე სმენითი და მხედველობითი ინფორმაციის გადამუშავების უბანი. დიდი ტვინი იყოფა მარჯვენა და მარცხენა დიდი ტვინის ნახევარსფეროებად. თითოეული ნახევარსფერო



▲ *სურათი 48.24* ***ბადისებრი ფორმაცია.*** *ნეირონების ეს სისტემა, გავრცელებული თავის ტვინის ღეროში, ფილტრავს სენსორულ შესავალს (ლურჯი ისრები). აბლოკირებს ნაცნობ და გამეორებულ ინფორმაციას, რომელიც მუდმივად შედის ნერვულ სისტემაში. გაფილტრულ შესავალს თავის ტვინის ქერქში აგზავნის (მწვანე ისრები).*

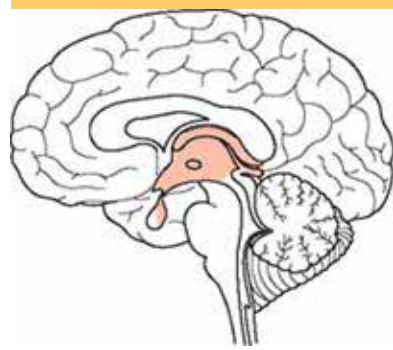
შედგება რუხი ნივთიერების გარეთა საფარველისგან - დიდი ტვინის ქერქისგან, შიგნითა თეთრი ნივთიერებისგან და თეთრ ნივთიერებაში ღრმად ლოკალიზებული ნეირონების ჯგუფებისგან, რომლებსაც ერთად უწოდებენ ბაზალურ ბირთვებს **(სურათი 48.26)**. ბაზალური ბირთვები მნიშვნელოვანი ცენტრებია მოძრაობის მიმდევრობის დაგეგმისთვის და დასწავლისთვის. ამ ბირთვების დაზიანებამ შეიძლება შეაფერხოს კუნთებისკენ გაგზავნილი მოტორული ბრძანებები და გახადოს ინდივიდი უმოძრაო და პასიური.

ადამიანებში თავის ტვინის უდიდესი და ურთულესი ნაწილი არის დიდი ტვინის ქერქი. აქ მიმდინარეობს სენსორული ინფორმაციის ანალიზი, მოტორული ბრძანების გამოცემა და მეტყველების გენერირება. დიდი ტვინის ქერქმა განიცადა ძლიერი გაფართოება, როდესაც მოხდა რეპტილიებისგან ძუძუმწოვრების წინაპრების გამოყოფა. უმნიშვნელოვანესია, რომ ძუძუმწოვრებს აქვთ დიდი ტვინის ქერქის უბანი, ცნობილი როგორც ახალი ქერქი (ნეოკორტექსი). ის ფორმირდება ძუძუმწოვრების დიდი ტვინის გარეთა ზედაპირული ნაწილებისგან, შედგება ნეირონთა ექვსი პარალელური შრისგან. მაშინ, როდესაც ვირთაგვების ნეოკორტექსი არის შედარებით გლუვი, ადამიანების ნეოკორტექსი ძლიერად დანაოჭებულია **(იხ. სურათი 48.26)**. ხვეულები განაპირობებენ ნეოკორტექსის ზედაპირის დიდ არეს და საშუალებას იძლევა ქალას შიგნით მოთავსდეს: მიუხედავად იმისა, რომ ადამიანის თავის ტვინის ქერქის სისქე 5მმ-ზე უფრო ნაკლებია, მისი ზედაპირი არის 0.5მ2-მდე და შეადგენს ტვინის მთელი მასის დაახლოებით 80%-ს. პრიმატებს და ვეშაპისნაირებს (მაგ., ვეშაპებსა და დელფინებს) ასევე აქვთ განსაკუთრებით დიდი, დანაოჭებული ნეოკორტექსი. დელფინის ნეოკორტექსის ზედაპირული ფართობი (სხეულის ზომებთან შედარებით) არის მეორე ადილზე ადამიანის შემდეგ. დიდი ტვინის ქერქი, მსგავსად დანარჩენი ტვინისა, იყოფა მარჯვენა და მარცხენა ნაწილებად, და თითოეული, სხეულის საპირისპირო ნახევარზეა პასუხისმგებელი. ქერქის მარცხენა მხარე იღებს ინფორმაციას სხეულის მარჯვენა მხარეზე, აკონტროლებს მის მოძრაობებს და პირიქით. ორი ნახევარსფეროს ქერქს შორის კომუნიკაციას განაპირობებს აქსონების სქელი კონა, რომელიც ცნობილია, როგორც კორძიანი სხეული **(იხ. სურათი 48.26)**.



დიდი ტვინის ერთი უბნის დაზიანებამ განვითარების ადრეულ პერიოდში ხშირად შეიძლება გამოიწვიოს მეორე მხრის ნორმალური ფუნქციონირების შეცვლა. ამ მოვლენის დრამატულ მაგალითად შეიძლება მოვიყვანოთ მოზარდებში, მძიმე ეპილეპსიის მკურნალობის მიზნით, დიდი ტვინის ნახევარსფეროს მთლიანი მოცილების შემთხვევა. საოცარია ის ფაქტი, რომ დარჩენილი ნახევარსფერო დროთა განმავლობაში თავის თავზე იღებს ფუნქციების უმეტესობას, რომლებიც ნორმაში ორი ნახევარსფეროთია განპირობებული. ზრდასრულებშიც კი, დიდი ტვინის ქერქის ნაწილის დაზიანებამ შეიძლება გამოიწვიოს თავის ტვინის ახალი წრეების განვითარება ან გამოყენება, რაც ზოგიერთ შემთხვევაში ფუნქციების აღდგენას იწვევს.

კონცეფცია ცქსცი 48.5



…სტემის რომელი განთობით გააქტივდება, თუ რომ გამოცდა, რომელიც … იმ დღეს? ახსენით.

… სამი ფუნქცია მაინც.

…აციისა და თალამუსის …რსფეროებისკენ სენსო…ში.

კონცეფცია 48.6

დიდი ტვინის ქერქი ნებით მოძრაობასა და კოგნიტურ ფუნქციებს აკონტროლებს

დიდი ტვინის ქერქის თითოეულ მხარეს ჩვეულებრივ აღწერენ როგორც ოთხი წილის შემცველს, რომლებსაც უწოდებენ შუბლის, საფეთქლის, კეფის და თხემის წილებს. თითოეულ წილში მკვლევრების მიერ ფუნქციური ზონების მთელი რიგია აღწერილი **(სურათი 48.27)**. აქ ჩართულია პირველადი სენსორული ზონები, რომლებიც იღებენ და ამუშავებენ სპეციფიკური ტიპის სენსორულ ინფორმაციას და ასოციაციური ზონები, რომლებიც თავის ტვინის სხვადასხვა ნაწილიდან წამოსულ ინფორმაციას აინტეგრირებენ.

ევოლუციის დროს ნეოკორტექსის მნიშვნელოვანი გაზრდა ზომებში ხდება ასოციაციური ზონების ძლიერი გაფართოების

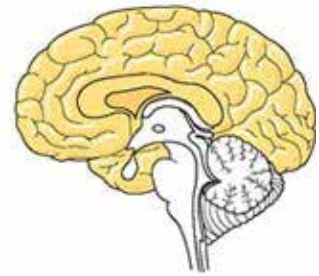
ხარჯზე. აღნიშნული ზონები ახორციელებენ უმაღლეს კოგნიტურ ფუნქციებს, რთულ ქცევას და დასწავლას. თუ ვირთაგვების ნეოკორტექსი ძირითადად დაკავებულია პირველადი სენსორული ზონებით, ადამიანის ნეოკორტექსი დიდი რაოდენობით ასოციაციურ ზონებს შეიცავს.

ინფორმაციის დამუშავება დიდი ტვინის ქერქში

ქერქში მიმავალი სენსორული ინფორმაციის უმეტესობა თალამუსიდან მიემართება წილებში მოთავსებულ პირველად სენსორულ ზონებთან: მხედველობითი ინფორმაცია კეფის წილში; სმენითი - საფეთქლის წილში; სომატოსენსორული ინფორმაცია შეხებაზე, ტკივილზე, დაწოლაზე, ტემპერატურაზე, კუნთებისა და კიდურების პოზიციაზე თხემის წილში; ინფორმაცია გემოზე _ თხემის წილის განსაზღვრულ სენსორულ ზონაში; ყნოსვითი ინფორმაცია _ ჯერ ქერქის პირველად ზონებში (ეს ზონები მსგავსია ძუძუმწოვრებში და რეპტილიებში) და შემდეგ თალამუსის გავლით შუბლის წილის ქვედა ნაწილში **(იხ. სურათი 48.27)**.

პირველადი სენსორული ზონები აგზავნიან ინფორმაციას ახლომდებარე ასოციაციური ზონებისკენ, სადაც მუშავდება განსაკუთრებული ნიშნები სენსორულ ინფორმაციის. მაგალითად, პირველად მხედველობით ქერქში ზოგიერთი ნეირონი არის მგრძნობიარე სინათლის ხაზების მიმართ, რომელთაც აქვთ გარკვეული სიგანე და ორიენტაცია. ინფორმაცია დაკავშირებული ასეთ ნიშნებთან არის გაერთიანებული ასოცირებულ ზონებში, რომელთა დანიშნულებაა სახეების რთული გამოსახულებების გამოცნობა. ინტეგრირებულ სენსორულ ინფორმაციაზე დაფუძნებით, დიდი ტვინის ქერქს შეუძლია მოტორული ბრძანებების გაცემა, რომლებიც იწვევენ სპეციფიკურ ქცევებს, მაგალითად, კიდურის მოძრაობას ან მისალმებას. ეს ბრძანებები შეიცავს მოქმედების პოტენციალებს, რომლებიც წარმოიქმნება შუბლის წილის უკან პირველადი სომატოსენსორული ქერქის მიჯნაზე მდებარე პირველადი მოტორული ქერქის ნეირონებით **(იხ. სურათი 48.27)**. მოქმედების პოტენციალები აქსონებით მიემართებიან თავის ტვინის ღეროსა და ზურგის ტვინის მიმართულებით, სადაც იწვევენ მოტორული ნეირონების აგზნებას, რომლებიც, თავის მხრივ, ააქტივებენ ჩონჩხის კუნთების უჯრედებს.

როგორც სომატოსენსორულ, ასევე მოტორულ ქერქში ნეირონები ორგანიზებულად არიან განლაგებული სხეულის იმ ნაწილის შესაბამისად, რომელიც გენერირებს სენსორულ შემოსავალს ან იღებს მოტორულ ბრძანებას **(იხ. სურათი 46. 28)**. მაგალითად, ნეირონები, რომლებიც ამუშავებენ სენსორულ ინფორმაციას ქვედა კიდურებიდან და თითებიდან, ლოკალიზებულია შუა ხაზთან მჭიდროდ მდებარე სომატოსენსორული ქერქის უბანში. ნეირონები, რომლებიც აკონტროლებენ წვივებისა და ტერფების კუნთებს, ლოკალიზებულია მოტორული ქერქის შესაბამის ზონაში. 48.28-ე სურათზე აღნიშნულია, რომ ქერქის ზედაპირული ზონა განკუთვნილია სხეულის ყოველი ნაწილისთვის, არ არის დაკავშირებული მის ზომებთან. ის უფრო დაკავშირებულია სენსორული ნეირონების რიცხვთან, რომელიც



სურათი 48.25

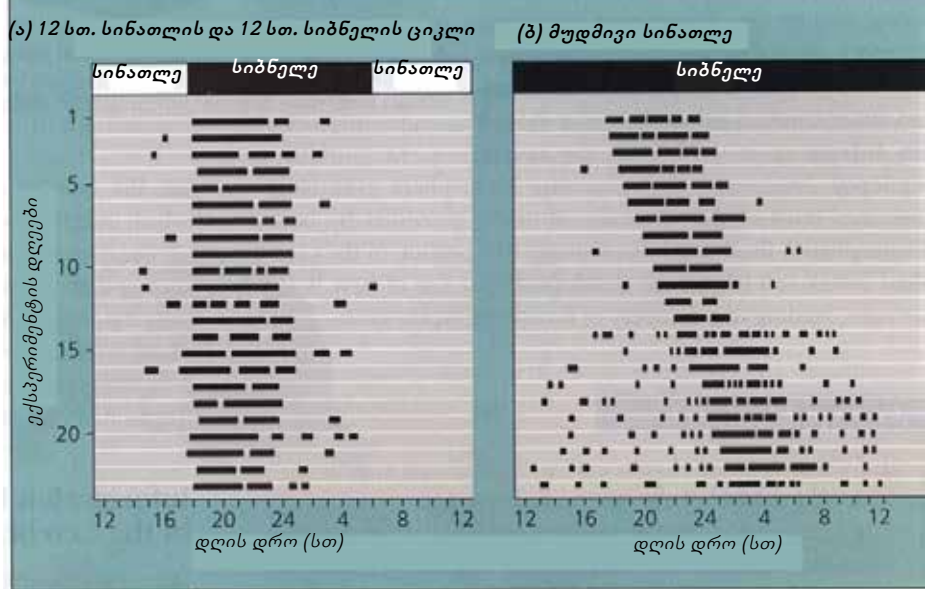
კვლევა: განიცდის თუ არა მუძუმწოვრების მიოლოგიური საათი გარეგანი სიგნალების გავლენას?

ექსპერიმენტი

ჩრდილოეთის მფრინავ ციყვში (Glaucomys sabrinus), *აქტიურობა ჩვეულებრივ იწყება სიბნელის დაწყებით და მთავრდება გათენებისას. სავარაუდოა, რომ ციყვისთვის სინათლე არის გარემოს მნიშვნელოვანი სიგნალი. ამ აზრის შესამოწმებლად მკვლევრები 23 დღე აკონტროლებდნენ ციყვებს ორნაირ ლაბორატორიულ პირობებში: ა) 12 საათიანი განათების და 12 საათიანი სიბნელის რეგულარული ციკლით და ბ) მუდმივ სიბნელეში. ციყვებისთვის თავისუფლად მისაწვდომი იყო სავარჯიშო ბორბალი და გალია დასვენებისთვის. ავტომატური ჩამწერით აღირიცხებოდა ბორბლის ტრიალის დაწყება და გაჩერება.*

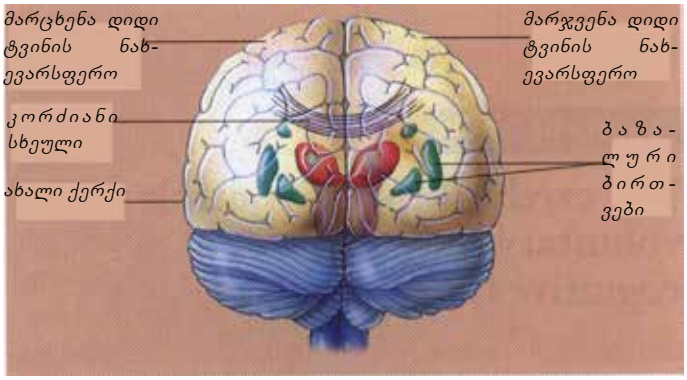
შედეგები

როდესაც ციყვებზე გამოიყენეს რეგულარული დღე/ღამური ციკლი მათი აქტიურობა მბრუნავ ბორბალში (აღნიშნულია მუქი ხაზებით) ვლინდებოდა დაახლოებით ერთსა და იმავე დროს ყოველ დღე. თუმცა, როდესაც ისინი იმყოფებოდნენ მუდმივ სიბნელეში, მათი აქტიური ფაზა იწყებოდა დაახლოებით 21 წუთის დაგვიანებით ყოველ დღე.

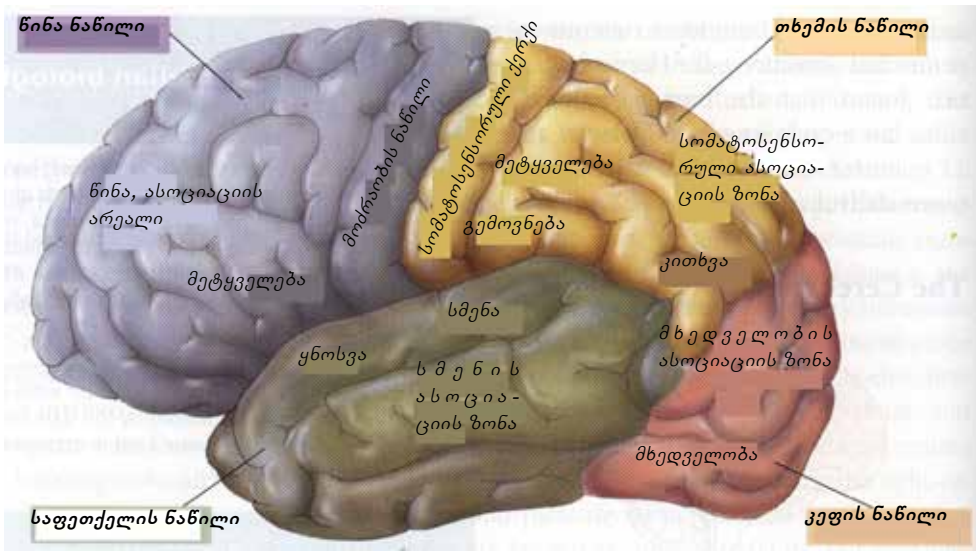


დასკვნა

ჩრდილოეთის მფრინავი ციყვის შინაგანი საათი შეიძლება მოქმედებდეს მუდმივი სიბნელის პირობებში, მაგრამ ის ასე მოქმედებს თავისი საკუთარი ციკლით, რომელიც გრძელდება დაახლოებით 24 საათსა და 21 წუთს. გარეთა (სინათლე) სიგნალი ინარჩუნებს საათის მუშაობას 24 საათიან ციკლში



▲ *სურათი 48.26* **ადამიანის დიდი ტვინი.** *უკანა ხედიდან კორძიანი სხეული და ბაზალური განგლიები არ ჩანს ზედაპირიდან, რადგან ისინი მთლიანად დაფარულია მარჯვენა და მარცხენა დიდი ტვინის ნახევარსფეროებით.*



▲ *სურათი 48.27* **ადამიანის დიდი ტვინის ქერქი.** *ცერებრული ქერქის თითოეული მხარე იყოფა ოთხ წილად, და თითოეულ წილს აქვს განსაკუთრებული ფუნქციები. მარცხენა მხრის ზოგიერთ ასოციაციურ უბანს (ნაჩვენებია სურათზე) აქვს მარჯვენა მხრისგან განსხვავებული ფუნქციები.*

აინერვირებს ამ ნაწილს (სომატოსენსორული ქერქისთვის) ან ჩვევების რაოდენობასთან, რომელიც საჭიროებს ამ ნაწილში კუნთების კონტროლს (მოტორული ქერქისთვის). აქედან გამომდინარე, ზედაპირული ზონა, განპირობებული სახის კუნთების კონტროლისთვის, არის ბევრად უფრო დიდი, ვიდრე ის, რომელიც ეკუთვნის სხეულს.

კორტიკალური ფუნქციების ლატერალიზაცია

თავის ტვინის განვითარების დაბადების შემდგომ პერიოდ ში, კონკურენტული ფუნქციები გამოიყოფა და თავსდება ქერქის მარცხენა და მარჯვენა ნახევარსფეროებში: ადგილი აქვს ფუნქციების **ლატერალიზაციას**. მარცხენა ჰემისფერო მიმართულია ენის, მათემატიკის, ლოგიკური მოქმედების და ინფორმაციის თანამიმდევრობის სერიულ დამუშავებისთვის. ის იხრება დეტალური, ჩქარი მოქმედებისკენ, რომელიც საჭიროა ჩონჩხის კუნთების კონტროლისთვის და ნატიფი მხედველობისა და სმენის დეტალების გადამუშავებისთვის. მარჯვენა ჰემისფერო უფრო ძლიერია პატერნის გამოცნობაში, სახის გამოცნობაში, სივრცობრივ ურთიერთობაში, არავერბალურ აზროვნებაში, ზოგად ემოციურ პროცესებში და ინფორმაციის მრავალმხრივ ერთდროულ გადამუშავებაში. მეტყველების გაგებით, მისი ზემოქმედებით და ინტონაციური პატერნებით, რაც გამოხატავს შინაარსის ემოციურობას, აქტივდება მარჯვენა ჰემისფეროს ფუნქცია, ისევე, როგორც ეს ხდება მუსიკის მოსმენისას. მარჯვენა ჰემისფერო ავლენს სპეციალიზაციას წარმოდგენილსა და მთელ კონტექსტს შორის აღქმულ ურთიერთობაში, რომელშიც ისინი აღიძვრება, მაშინ, როდესაც მარცხენა ნახევარსფერო უკეთესია ფოკუსირებულ აღქმაში. მემარჯვენე ადამიანების უმრავლესობა იყენებს თავის მარცხენა ხელს (კონტროლირებულს მარჯვენა ნახევარსფეროთი) დასაკავშირებლად ან დასაჭერად და იყენებს მარჯვენა ხელს (კონტროლირებულს მარცხენა ჰემისფეროთი) ნატიფი დეტალური მოძრაობისთვის.

ორი ნახევარსფერო ჩვეულებრივ მუშაობს ერთად და ჰარმონიულად, ინფორმაციის ურთიერთგადაცემით კორძიანი სხეულის ბოჭკოების მეშვეობით. ასეთი გაცვლის მნიშვნელობა ნაჩვენებია პაციენტებში, როლებსაც გადაჭრილი ჰქონდათ კორძიანი სხეული ეპილეპტური შეტევების რეგულაციის მიზნით. როდესაც ასეთი „ტვინგადაჭრილი“ პაციენტები უყურებდნენ ნაცნობ სიტყვებს თავიანთ მარცხენა მხედველობის ველში, მათ არ შეეძლოთ სიტყვის წაკითხვა, ვინაიდან სენსორული ინფორმაცია, რომელიც გადაეცემა მხედველობის მარცხენა ველიდან მარჯვენა ნახევარსფეროს ვერ აღწევს მეტყველების ცენტრს მარცხენა ჰემისფეროში. ამ პაციენტების თითოეული ნახევარსფერო ერთმანეთისგან დამოუკიდებლად ფუნქციობს

ენა და მეტყველება

თავის ტვინის უმაღლესი კოგნიტური ფუნქციების სისტემატიკური კარტირება მე-19 საუკუნეში დაიწყო, როდესაც ექიმებმა გაიგეს, რომ ქერქის გარკვეული ზონების დაზიანებამ ტრავმით, დარტყმით ან სიმსივნით, შეიძლება წარმოქმნას განსაზღვრული ცვლილებები პიროვნების ქცევაში. ფრანგი ექიმი პიერ ბროკა ატარებდა იმ პაციენტების სიკვდილის შემდგომ კვლევას, რომლებსაც შეეძლოთ გაეგოთ ენა, მაგრამ არ შეეძლოთ მეტყველება. მან აღმოაჩინა, რომ ასეთი პაციენტების უმრავლესობას მარცხენა შუბლის წილის პატარა ველში აქვთ დეფექტები. ეს ველი, დღეს ცნობილი, როგორც ბროკას ველი, მდებარეობს პირველადი მოტორული ქერქის წინა ნაწილში, რომელიც აკონტროლებს სახის კუნთებს. გერმანელი ექიმი კარლ ვერნიკე ასევე ატარებდა გამოკვლევებს და აღმოაჩინა, რომ საფეთქლის წილის უკანა ნაწილის, დღეს ვერნიკეს ველად წოდებულის, დაზიანება აქრობს მეტყველების გაგების უნარს, მაგრამ ტოვებს ინტაქტურს მის გენერაციას. საუკუნეზე მეტი ხნის შემდეგ, თავის ტვინის აქტივობის შესწავლამ ფუნქციურ

მაგნიტო-რეზონანსული ტომოგრაფიის (FMRI) და პოზიტრონულ-ემისიური ტომოგრაფიის (PET; იხ. თავი 2) მეთოდებით, დაამტკიცა, რომ ბროკას ველი არის აქტიური მეტყველების გენერირების დროს (**სურათი 48.29,** ქვედა მარცხენა გამოსახულება), ხოლო ვერნიკეს ველი აქტიურდება, როდესაც მეტყველება მოისმინება (**სურათი 48.29,** ზედა მარცხენა გამოსახულება).

ბროკას და ვერნიკეს ველი თავის ტვინის ძალიან დიდი ქსელის ნაწილია, რომელიც ჩართულია მეტყველების განვითარებაში. დაბეჭდილი სიტყვების ჩუმად წაკითხვა, მეტყველების გარეშე, ააქტივებს მხედველობის ქერქს (**სურათი 48.29** ზედა მარჯვენა გამოსახულება), მაშინ, როდესაც დაბეჭდილი სიტყვების ხმამაღალი წაკითხვა ააქტივებს ვიზუალურ ქერქს და ბროკას ველს. შუბლის და საფეთქლის ზონების გააქტივება ხდება, თუ სიტყვებს მათი მნიშვნელობა უკავშირდება. მაგალითად, როდესაც ადამიანის მიერ წარმოქმნილ ზმნებს თან ახლავს არსებითი სახელი ან დაკავშირებული სიტყვების ჯგუფი ან კონცეფცია (**სურათი 48.29**, ქვედა მარჯვენა გამოსახულება).

ემოციები

ემოციები თავის ტვინის მრავალი რეგიონის კომპლექსური ურთიერთქმედების შედეგია. ამ რეგიონებში გამორჩეულია ლიმბური სისტემა _ თავის ტვინის ღეროს გარშემო მდებარე სტრუქტურების წრე (სურათი 48.30). ლიმბური სისტემა შეიცავს დიდი ტვინის სამ ნაწილს _ ამიგდალას, ჰიპოკამპს და საყნოსავ ბოლქვებს, აგრეთვე შეიცავს ქერქის წილების ზოგიერთ შინაგან ნაწილებს, თალამუსისა და ჰიპოთალამუსის ნაწილთან ერთად. ეს სტრუქტურები ნეოკორტექსის სენსორულ უბნებთან და თავის ტვინის სხვა უმაღლეს ცენტრებთან ურთიერთქმედებენ და შუამავლობენ პირველადი ემოციების განხორციელებას, რომლებიც ვლინდება ისეთ ქცევებში, როგორიც არის სიცილი და ტირილი. ისინი აგრეთვე უკავშირებენ ემოციურ "შეგრძნებებს" ბაზურ, სასიცოცხლო ფუნქციებს, რომელსაც აკონტროლებს თავის ტვინის ღერო, აგრესიული, კვებითი და სქსობრივი ქცევების ჩათვლით. გარდა ამისა, ლიმბური სისტემა ასრულებს ცენტრალურ როლს ზოგიერთ ისეთ ქცევაში, როგორიცაა ჩვილების გახანგრძლივებული მოვლა და ემოციური კავშირი სხვა ინდივიდებთან, რაც განასხვავებს ძუძუმწოვრებს რეპტილიებისა და ამფიბიების უმრავლესობისგან.

ლიმბური სისტემის სტრუქტურები ფორმირდება განვითარების ადრეულ სტადიებზე და ქმნის საფუძველს უმაღლესი კოგნიტური ფუნქციების, რომლებიც ვლინდება მოგვიანებით, ახალი ქერქის ჩამოყალიბების პერიოდში. ჩვენ ვიბადებით თავის ტვინის ხვეულებით, რომლებიც მომზადებულია სახეების არანატიფი ელემენტების გამოსაცნობად, მომვლელთან კავშირის განსამტკიცებლად, მასთან მხედველობითი და ვოკალური ურთიერთქმედებისთვის, შიშის, შფოთვისა და გაბრაზების გამოსახატავად. დასწავლისა და მეხსიერების პროცესები, შემდგომ იძენენ განსაკუთრებული აღქმისა და მოტორული აქტივობის გამოცდილებას, რომელიც წარმატებით გამოიყენება სითბოსა და საკვების მოპოვებისას. ჩვენ ასევე ძალიან ადრე ვიწყებთ სწორის არასწორისგან გარჩევას, მაგალითად, მომვლელის ბედნიერი ან გაბრაზებული სახის ან ხმის ჟღერადობის აღქმას. ამიგდალა, საფეთქლის წილში მდებარე სტრუქტურა **(იხ. სურათი 48.30)**, მთავარია სახის გამომეტყველების ემოციური შინაარსის ამოცნობაში, რაც საფუძვლად უდევს ემოციურ მეხსიერებას.

ასეთი ემოციური მეხსიერების სისტემა, როგორც ჩანს, წარმოიქმნა განვითარების უფრო ადრეულ სტადიებზე, ვიდრე სისტემა, რომელიც განაპირობებს მოვლენების ზუსტ გახსენებას და რომელიც ჰიპოკამპს საჭიროებს. ზრდასრულები, რომლებიც სწავლობენ უარყოფითი ვითარებისგან გარიდებას, როგორიცაა გარემო, ასოცირებული ელექტრულ დარტყმასთან, იმახსოვრებენ ამ გარემოს („ხატს") და ავტონომიური აგზნების გამოცდილებას. ეს ვლინდება გულის რიტმის მომატებაში ან ოფლიანობაში, თუ გახსენება კვლავ მოხდება. ზოგიერთ ზრდასრულს დაზიანებული ჰიპოკამპით ხატის

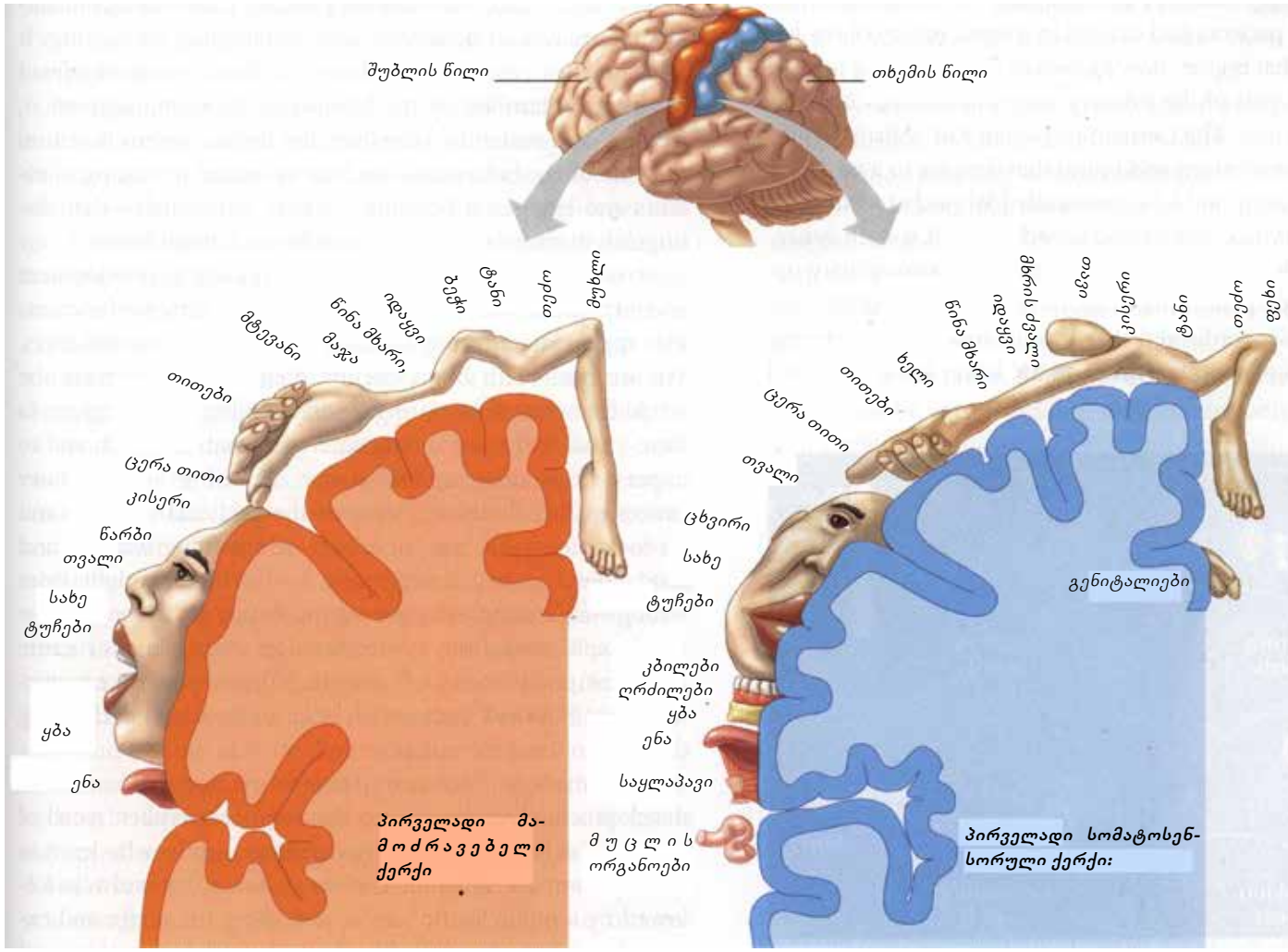
ამოცნობა არ შეუძლია, მაგრამ ავტონომიური აქტივაცია შენარჩუნებული აქვს, ვინაიდან ამიგდალით განპირობებული ემოციური მეხსიერება ჯერ კიდევ ნორმაშია. პირიქით, პაციენტები დაზიანებული ამიგდალით ვერ ავლენენ ავტონომიურ აქტივაციას, მაგრამ იხსენებენ ხატს, რადგან ჰიპოკამპით განპირობებული ზუსტი მეხსიერება ინტაქტური აქვთ.

როდესაც ბავშვი ვითარდება, პირველადი ემოცია, როგორიცაა სიამოვნება ან შიში, დაკავშირებული სხვადასხვა შემთხვევასთან, არის პროცესი, რომელსაც სჭირდება ახალი ქერქის ნაწილები, განსაკუთრებით შუბლის წილის ყველაზე წინა უბანი, ანუ პრეფრონტალური ქერქი. ფინეას კეიჯის ცნობილი სამედიცინო შემთხვევა პირდაპირ გვიჩვენებს, რამდენად მნიშვნელოვანია ემოციური დასწავლა. 1848 წელს კეიჯი მუშაობდა რკინიგზის მშენებლობის მონაკვეთზე, როდესაც დინამიტის აფეთქებისას ერთი მეტრი სიგრძის რკინის ღერძი მოხვდა თავში. ღერძი შევიდა ქალაში მარცხენა თვალის ქვემოთ და გამოვიდა თავის ზედა ნაწილიდან. გასაოცარია, კეიჯი გამოჯანმრთელდა, მაგრამ მისი პიროვნება საფუძვლიანად შეიცვალა. ერთ დროს ქმედითუნარიანი, ნიჭიერი ოსტატი გახდა მოუთმენელი, ბილწი და ჭირვეული. 1990 წლის ბოლოს, ნეირომეცნიერებმა შეისწავლეს კეიჯის თავის ქალა და დაადგინეს, რომ ღერძმა დააზიანა შუბლის წილის ზონა, რომელიც განაპირობებს ემოციებს. დღეისთვის, ის პაციენტები, რომლებსაც აქვთ ამ უბანში სიმსივნე ან დაზიანება, ზოგჯერ განიცდიან იგივე სიმპტომების კომბინაციას. მათი ინტელექტი და მეხსიერების სისტემა ინტაქტური ჩანს, მაგრამ მოტივაცია, წინდახედულება, მიზნის დასახვა და გადაწყვეტილების მიღება არის დარღვეული. მათი ემოციები და გრძნობები შესუსტებულია.

შუბლის წილის გადაჭრა (ფრონტალური ლობოტომია) ქირურგიული პროცედურაა, რომლის დროსაც კავშირი პრეფრონტალურ ქერქსა და ლიმბურ სისტემას შორის ირღვევა. ეს მეთოდი ერთ დროს ფართოდ გამოიყენებოდა მძიმე ემოციური დარღვევების სამკურნალოდ. თუმცა, პაციენტებში მიღწეულ მორჩილებას თან ახლდა დასახული მიზნისკენ კონცენტრირების, დაგეგმვისა და მუშაობის უნარის დაკარგვა. ამიტომ, ასეთი მძიმე ავადმყოფების მკურნალობისთვის ფრონტალური ლობოტომია ჩანაცვლებულია წამლებით.

მეხსიერება და დასწავლა

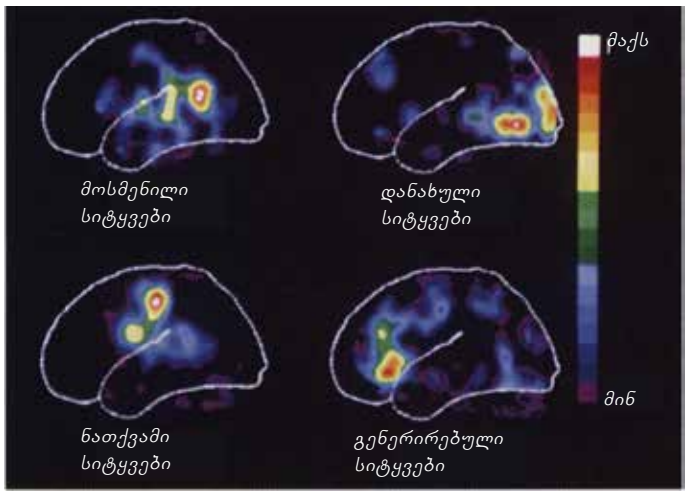
შესაძლოა ჩვენ ვერ ვაცნობიერებთ, მაგრამ მუდმივად ვამოწმებთ იმას, რა ხდება ახლა და ვადარებთ იმას, რა მოხდა გარკვეული დროის წინ. ჩვენ ვინახავთ რაღაც დროით ინფორმაციას, წინათგრძნობებს ან მიზნებს ხანმოკლე მეხსიერებაში, რომლის მე-



▲ *სურათი 48.28* ***სხეულის წარმომადგენლობა პირველად მოტორულ და პირველად სომატოსენსორულ ქერქში.*** *ქერქის ასეთი დარუკვის განივჭრილში, სხეულის თითოეული ნაწილის ამსახველი ზედაპირული უბნები წარმოდგენილია მათი შესაბამისი ზომებით კარიკატურაში (ჰომუნკულუსში).*

ქანიზმები ლოკალიზებულია შუბლის წილში და ვათავისუფლებთ მათ შეუსაბამობის შემთხვევაში. თუ გვსურს დავიმახსოვროთ ადამიანი ან ტელეფონის ნომერი, ხდება ხანგრძლივი მეხსიერების მექანიზმების გააქტივება. ამ პროცესში ჩართულია ჰიპოკამპი. თუ მოგვიანებით დაგვჭირდება სახელის ან ნომრის გახსენება, შეგვიძლია ამოვარჩიოთ ის ხანგრძლივი მეხსიერებიდან და დავაბრუნოთ ხანმოკლე მეხსიერებაში. ინფორმაციის გადაყვანა ხანმოკლე მეხსიერებიდან ხანგრძლივ მეხსიერებაში უმჯობესდება გამეორებით („გამეორება ქმნის სრულყოფას“), ამიგდალას მიერ განპირობებული დადებითი და უარყოფითი ემოციური მდგომარეობით და ახალი მონაცემების ასოცირებით, წინასწარ დასწავლილ და ხანგრძლივ მეხსიერებაში შენახულ მონაცემებთან. მაგალითად, უფრო ადვილია ბანქოს ახალი თამაშის სწავლა, თუ თქვენ უკვე გაქვთ „ბანქოს შეგრძნება“ სხვა თამაშიდან.

დიდი ტვინის ქერქის ბევრი სენსორული და მოტორული ასოციაციური ზონა, ბროკას და ვერნიკეს ველის გარეთ, ჩართულია სიტყვებისა და ხატების შენახვასა და გახსენებაში. მაგალითად, ტვინდაზიანებული პაციენტების კვლევის და ჯანმრთელი პირების ტომოგრამების შესწავლის შედეგად ვარაუდობენ, რომ ადამიანების გამოცნობა დაკავშირებულია მარცხენა საფეთქლის წილის წინა ნაწილთან, ცხოველების – ამ წილის უფრო დაბალ შუა ნაწილთან. ხოლო ინსტრუმენტების – კიდევ უფრო დაბალ უკანა ნაწილთან. ტელეფონის ნომრების, ფაქტების და ადგილების დამახსოვრება,რაც ძალიან სწრაფად ხდება და შეიძლება დასჭირდეს შესაბამისი ობიექტის მხოლოდ ერთი ექსპოზიცია, ალბათ ძირითადად არსებული ნეირონული კავშირების ეფექტურობის სწრაფ ცვლილებებთან არის დაკავშირებული. პირიქით, ჩვევებისა და პროცედურების ნელი დასწავლა და დამახსოვრება (მაგალითად, როგორც ეს სჭირდება ჩოგბურთის თამაშის სრულყოფას), ავლენენ უჯრედულ მექანიზმებს, რომელიც ძალიან ემსგავსება თავის ტვინის ზრდასა



▲ *სურათი 48.29* ***თავის ტვინის ქერქში მეტყველების უბნების ფუნქციური კარტირება.*** *ერთი ადამიანის თავის ტვინში მეტყველებასთან დაკავშირებული ოთხი სხვადასხვა აქტიურობის დონის ზონების PET გამოსახულებები.*

და განვითარებაზე პასუხისმგებელ მექანიზმებს. ასეთ შემთხვევებში ნეირონები ჩვეულებრივ ახალ კავშირებს ქმნიან.

ისეთი მოტორული ჩვევების, როგორიცაა სიარული, ფეხსაცმლის შეკვრა, ველოსიპედით მოძრაობა ან წერა, დასწავლა ჩვეულებრივ გამეორებით ხდება. თქვენ შეგიძლიათ შეასრულოთ აღნიშნული დასწავლილი ქცევები იმ გააზრებული ინდივიდუალური საფეხურების გახსენების გარეშე, რომელიც სჭირდება ასეთი ამოცანების სწორ შესრულებას. ერთხელ დასწავლილი ჩვევის დავიწყება ძნელია. მაგალითად, თვითნასწავლ პიროვნებას, რომელიც თამაშობს ჩოგბურთს წლების განმავლობაში და მოუხერხებლად ურტყამს მარცხნიდან, ბევრად უფრო მეტი დრო დასჭირდება სწორი სვლის დასწავლისთვის, ვიდრე ახალბედას. ჩვევები, კარგი იქნება თუ ცუდი, ძნელი აღმოსაფხვრელია. ჩვენი სიარული, ჟესტები და გამოთქმა (აქცენტი) ინდივიდუალურია. ჩვენ ვაცნობიერებთ ამ ნიშან-თვისებებს სხვა ადამიანებში, მათთან ურთიერთობის დროს.

დასწავლის უჯრედული მექანიზმები

ნობელის ლაურეატმა ერიკ კენდელმა და მისმა კოლეგებმა კოლუმბიის უნივერსიტეტიდან დასწავლის უჯრედული საფუძვლების კვლევისთვის გამოიყენეს მოლუსკი ზღვის კურდღელი (Aplysia californica), მცირე ზომის ცხოველი, ექსპერიმენტულად ხელმისაწვდომი ნერვული სისტემით. მკვლევრებმა შესძლეს ამ მოლუსკში მარტივი ფორმის დასწავლის მექანიზმის ახსნა სპეციფიკურ სენსორულ და მოტორულ ნეირონებს შორის სინაფსური ტრანსმისიის ინტენსივობის ცვლილებით. **48.31-ე სურათზე** აღწერილია ერთ-ერთი ექსპერიმენტი.

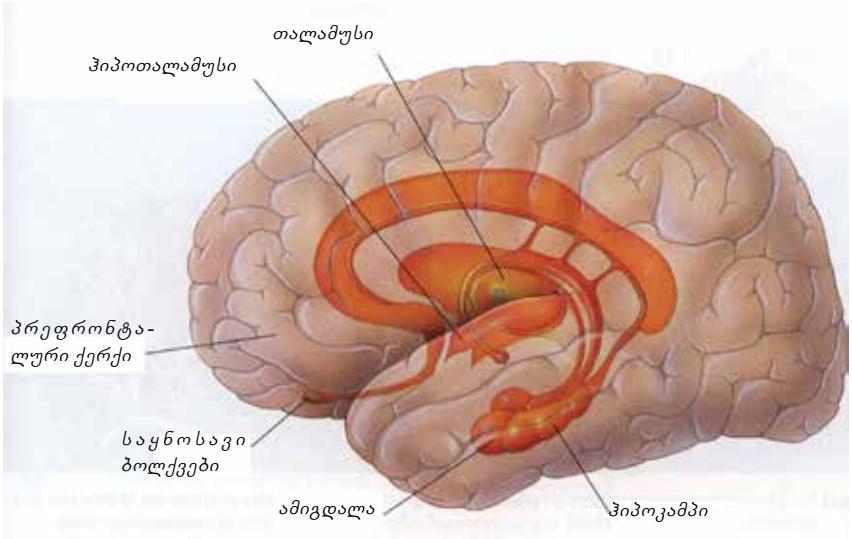
ხერხემლიანების თავის ტვინში სინაფსური პლასტიურობის ფორმა ხანგრძლივი პოტენციაცია (LTP) ზრდის სინაფსური გადაცემის ინტენსიობას, რომელიც აღიძვრება, როდესაც პრესინაფსური ნეირონები უშვებენ აქტიური პოტენციალების მოკლე, მაღალსიხშიროვან სერიას. ვინაიდან LTP შეიძლება გაგრძელდეს დღეები ან კვირები, ეს შეიძლება იყოს ფუნდამენტური პროცესი, რომლითაც ყალიბდება მეხსიერება ან დასწავლას აქვს ადგილი. LTP-ის მექანიზმი იყო შესწავლილი უფრო სრულყოფილად ჰიპოკამპის სინაფსებში, სადაც პრესინაფსური ნეირონები გამოყოფენ ამაგზნებელ ნეიროტრანსმიტერს გლუტამატს **(სურათი 48.32).** პოსტსინაფსურ ნეირონებს გააჩნიათ გლუტამატური რეცეპტორების ორი ტიპი: AMPA და NMDA რეცეპტორები. AMPA რეცეპტორები არიან ლიგანდ-დაჭიმკრული იონური არხები; როდესაც გლუტამატი უკავშირდება მათ, Na+ და K+ გადაადგილდებიან არხებში და პოსტსინაფსური მემბრანა დეპოლარიზდება. NMDA რეცეპტორები არიან როგორც ლიგანდ-დაჭიმკრული, ასევე ვოლტაჟ-დაჭრიმკრული არხები: ისინი იხსნებიან თუ გლუტამატი დაკავშირებულია და მემბრანა დეპოლარიზებულია. როგორც არის დეტალურად აღწერილი **48.32 სურათზე**, გლუტამატის დაკავშირებამ ამ ორი ტიპის რეცეპტორებთან შეიძლება გამოიწვიოს LTP პოსტსინაფსური ნეირონების აგზნების გზით.

ცნობიერება

ადამიანის ცნობიერებას დიდხანს არ მიიჩნევდნენ ზუსტი მეცნიერების კვლევის საგნად და უფრო ფილოსოფიისა ან რელიგიის სფეროს აკუთვნებდნენ. ამ თვალსაზრისის ერთ-ერთი საფუძველი იყო ის გარემოება, რომ ცნობიერება არის ერთდროულად ფართოც (ეფუძნება ჩვენი თავის აღქმასა და ჩვენს საკუთარ გამოცდილებას) და სუბიექტურიც.

მიუხედავად ამისა, ამ უკანასკნელი ათწლეულების მან ძილზე ნეირომეცნიერებმა დაიწყეს ცნობიერების შესწავლა თავის ტვინის სტრუქტურების ასახვის ისეთი მეთოდის გამოყენებით, როგორიცაა fMRI **(იხ. სურათი48.1).** ამჟამად, შესაძლებელია ადამიანის თავის ტვინის აქტიურობის შედარება ცნობიერების სხვადასხვა მდგომარეობის დროს – მაგალითად, პიროვნების მიერ დანახული ობიექტის გაცნობიერებამდე და ამის შემდეგ. fMRI მეთოდის გამოყენება შეიძლება აგრეთვე სენსორული ინფორმაციის ცნობიერი და არაცნობიერი დამუშავების შესადარებლად. ასეთი კვლევები „ცნობიერების ცენტრს“ თავის ტვინში ზუსტად ვერ განსაზღვრავენ; ისინი გვთავაზობენ სულ უფრო და უფრო დეტალურ სურათს, თუ როგორ კორელირებს ნეირონული აქტიურობა გაცნობიერებულ განცდებთან. კონსენსუსი ნეირომეცნიერებს შორის სულ უფრო იზრდება იმის თაობაზე, რომ ცნობიერება არის თავის ტვინის კოლექტიური თვისება (იხ. თავი 1), რომელიც დიდი ტვინის ქერქის მრავალ უბანს მოიცავს. რამდენიმე მოდელით ითვლება, რომ არსებობს „სკანირების მექანიზმის“ მსგავსი რამ, რომელიც მრავალგზის მოიცავს მთელ თავის ტვინს და ახდენს ფართოდ გავრცელებული აქტივობის ინტეგრაციას ერთიან ცნობიერების მომენტში.

მიუხედავად ამისა, კარგად დამტკიცებულ თეორიას ცნობიერების შესახებ ვერ მივიღებთ მანამ, სანამ უფრო არ დაიხვეწება თავის ტვინის ასახვის მეთოდები. აქტივობის დინამიური პატერნების ანალიზმა, რომელიც მოიცავს მთელ თავის ტვინს, შეიძლება აღმოაჩინოს, რომ ამ პატერნებს არ აქვთ იმაზე მეტი უშუალო ურთიერთობა ინდივიდუალურ ნერვულ უჯრედებთან, ვიდრე ქარიშხალს აქვს თავის შემადგენელ წყლის მოლეკულებთან.



▲ *სურათი 48.30* **ლიმბური სისტემა.**

კონცეფცია 48.6

1. 48. 28-ე სურათზე დაყრდნობით, რა დასკვნის გამოტანა შეგიძლიათ სენსორული ნეირონების შესაბამის რაოდენობაზე, რომლებიც აინერვირებენ ხელს და კისერს? ახსენით.
2. თუ ადამიანს, დაზიანებული კორძიანი სხეულით, სთხოვთ, შეხედოს ნაცნობი სახის ფოტოს ჯერ მისი მხედველობის მარცხენა ველით და შემდეგ მარჯვენით, რატომ იქნება მისთვის რთული დაასახელოს სახე რომელიმე ველში?
3. თავის ტვინის ორი ველი, რომელიც მნიშვნელოვანია მეტყველებაში არის ბროკას და ვერნიკეს. როგორ არის დაკავშირებული თითოეული ველის ფუნქცია მათ მდებარეობასთან თავის ტვინის ქერქში?
4. ახსენით, გლუტამატის კავშირები NMDA რეცეპტორებთან ჰიპოკამპში, როგორ გამოავლენს პირდაპირი და არაპირდაპირი სინაფსური ტრანსმისიის თვისებებს?

კონცეფცია 48.7

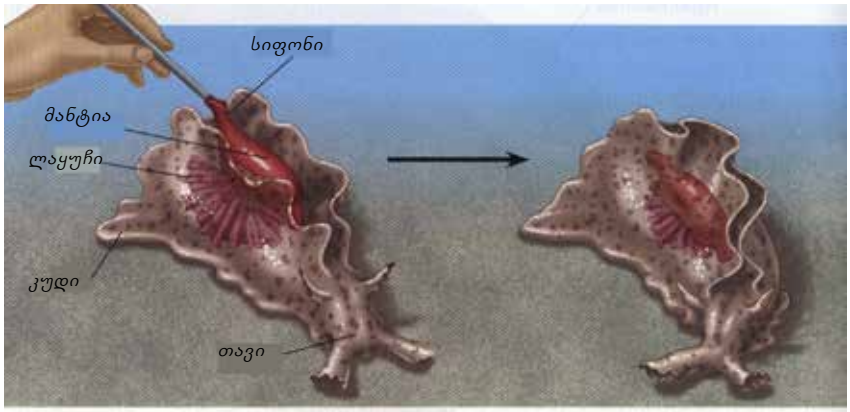
ცნს-ის დაზიანებები და დაავადებები ინტენსიური კვლევის საგანია

განსხვავებით პნს-გან, ძუძუმწოვრების ცნს-ს არ შეუძლია თავისთავის სრული აღდგენა დაზიანებისა ან ავადმყოფობის უეცარი და ძლიერი შეტევისას. გადარჩენილ ნეირონებს თავის ტვინში შეუძლიათ ახალი კავშირების შექმნა და ამგვარად ზოგჯერ დაზიანების კომპენსაცია. მაგალითად, ზოგიერთი შეტევის მსხვერპლის საოცარი აღდგენა. თუმცა, ზოგადად რომ ვთქვათ, თავისა და ზურგის ტვინის დაზიანებებს, შეტევებს და ისეთ დაავადებებს, რომლებსაც მწყობრიდან გამოყავთ ცნს-ის ნეირონები, მაგალითად, ალცჰეიმერსა და პარკინსონს, გამანადგურებელი ეფექტები აქვს. ნერვული უჯრედის განვითარებაზე მიმდინარე კვლევა და ნეირონული ღეროვანი უჯრედების აღმოჩენა აძლიერებს ფუნდამენტურ ცოდნას ნერვულ სისტემის შესახებ და მომავალში შესაძლებელობას მისცემს ექიმებს, აღადგინონ და შეცვალონ დაზიანებული ნეირონები.

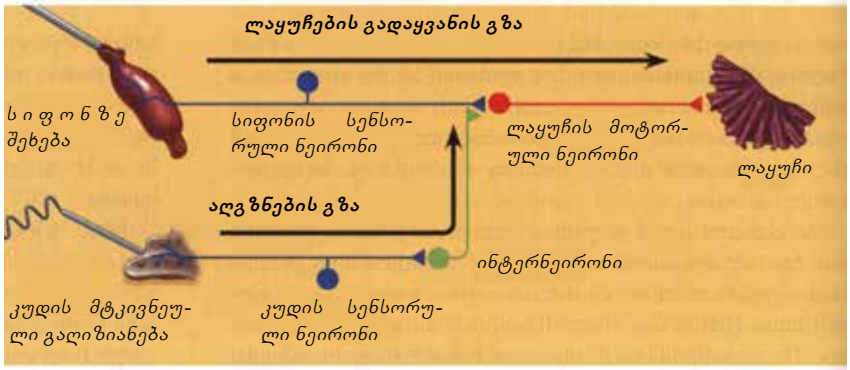
ნერვული უჯრედის განვითარება

ნეირობიოლოგიაში საკვანძო კითხვებს შორის გვხვდება შემდეგი: როგორ ხდება გარკვეული უჯრედების დიფერენცირება ნეირონებად ცხოველების განვითარების დროს და მათი მიგრაცია სათანადო ლოკაციებში, აქსონების ზრდა სპეციფიკური ადგილებისკენ და სინაფსების შექმნა შესაბამის პოსტსინაფსურ უჯრედებთან (სამიზნე უჯრედებთან). Corey Goodman-ის (კალიფორნიის უნივერსიტეტი, ბერკლი) და Marc Tessier–Lavigne-ს (კალიფორნიის უნივერსიტეტი, სან ფრანცისკო) ლაბორატორიებში შეისწავლება, როგორ „პოულობენ თავის გზას“ ნეირონები ცნს-ის განვითარების პერიოდში. მათი სამუშაო აერთიანებს უჯრედშორის კომუნიკაციის ელემენტებს (იხ. თავი 11), გენის ექსპრესიის კონტროლს (იხ. თავი 19) და განვითარების გენეტიკურ საფუძველს (იხ. თავი 21).

სამიზნე უჯრედებთან მისაღწევად აქსონები უნდა გაგრძელდნენ რამდენიმე მიკრომეტრიდან მეტრამდე და მეტი (მაგალითად, ადამიანის ზურგის ტვინიდან ტერფამდე). აქსონი არ მიდის პირდაპირი გზით თავის სამიზნე უჯრედებისკენ, არამედ მოლეკულური მაჩვენებლები გზის გასწვრივ მიმართავენ და ორიენტაციას უცვლიან აქსონის ზრდას შუაგზის კორექციებით, რაც იწვევს არაშემთხვევით დაკლაკვნით დაგრძელებას. მოზარდი აქსონის მოპასუხე



(ა) *სიფონის ტაქტილური (შეხებით) გაღიზიანება წარმოქმნის რეფლექსს, რომელიც იწვევს ლაყუჩების გამოყვანას. თუ კუდს სიფონის გაღიზიანებამდე მივაყენებთ მტკივნეულ გაღიზიანებას, გამოყვანის რეფლექსი გაძლიერდება. რეფლექსის გაძლიერება ამ გზით არის დასწავლის მარტივი ფორმა, რომელსაც სენსიტიზაცია ეწოდება.*



(ბ) *სენსიტიზაციაში მონაწილეობენ ინტერნეირონები, რომლებიც ქმნიან სინაფსებს სიფონის სენსორული ნეირონების სინაფსურ დაბოლოებებზე. კუდის გაღიზიანების დროს ინტერნეირონები გამოყოფენ სეროტონინს, რომელიც სიგნალის ტრანსდუქციურ გზას ააქტიურებს და K^+-ის არხებს სიფონის სენსორული ნეირონების სინაფსურ ტერმინალებში ხურავს. ამის შედეგად, მოქმედების პოტენციალები სიფონის სენსორულ ნეირონებში ტერმინალის ხანგრძლივ დეპოლარიზაციას წარმოქმნიან. ეს განაპირობებს უფრო მეტი Ca^{2+}-ის დიფუზიას დაბოლოებებში, რაც თავის მხრივ, იწვევს ტემინალების მიერ თავისი ამაგზნებელი ნეიროტრანსმიტერის მეტი რაოდენობით გამოყოფას ლაყუჩების მოტორულ ნეირონებზე. მოტორული ნეირონების პასუხში ხდება უფრო მაღალი სიხშირის მოქმედების პოტენციალების გენერირება, რაც იწვევს ლაყუჩების უფრო ძლიერ გამოყვანას.*

▲ *სურათი 48.31* ***სენსიტიზაცია აპლიზიაში (ზღვის კურდღელში) (Aplisia californica).***

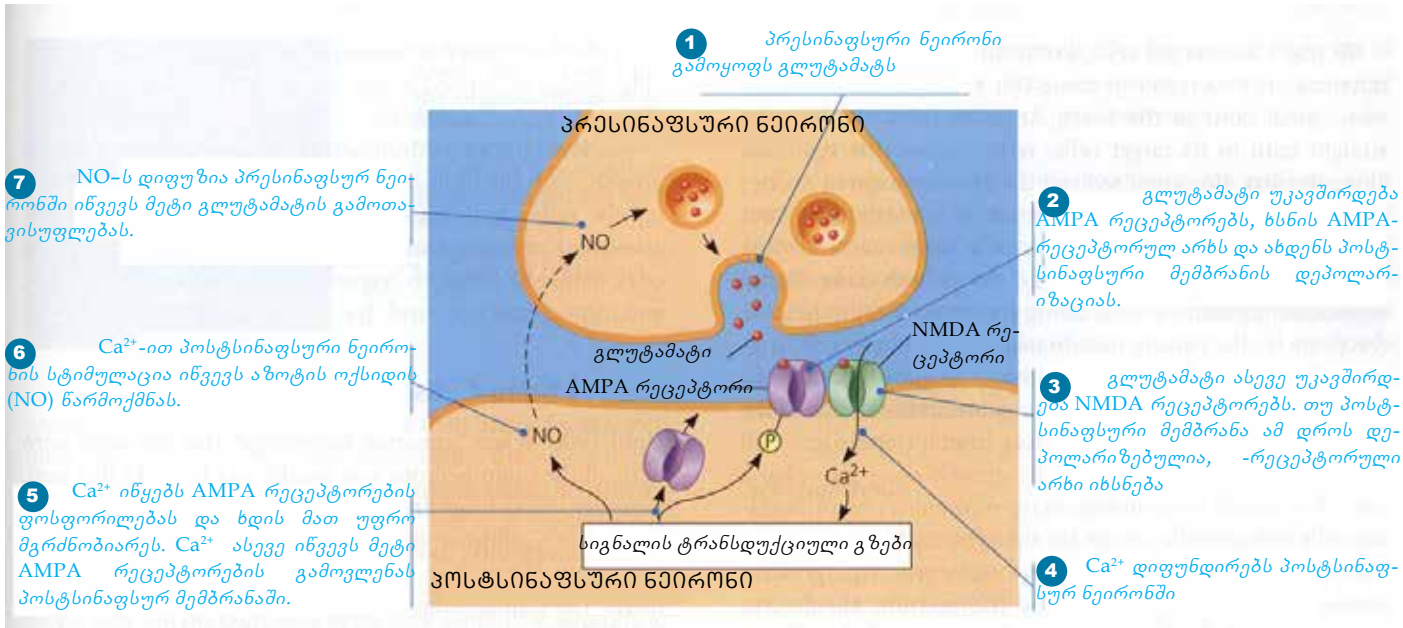
ზონას წინა კიდეზე უწოდებენ ზრდის კონუსს. სასიგნალო მოლეკულები, გამოთავისუფლებული უჯრედებით ზრდის მარშრუტის გასწვრივ, უკავშირდებიან ზრდის კონუსის პლაზმურ მემბრანაზე მოთავსებულ რეცეპტორებს და ააქტივებენ სიგნალის ტრანსდუქციულ გზებს (სურათი 48.33). აქსონმა შეიძლება უპასუხოს ზრდით, როგორც სასიგნალო მოლეკულების წყაროს მიმართულებით (მიზიდვა), ასევე საპირისპირო მიმართულებით (განზიდვა). უჯრედის ადჰეზიური მოლეკულები აქსონის ზრდის კონუსზე აგრეთვე გარკვეულ როლს ასრულებენ; ისინი ემაგრებიან უჯრედების გარემომცველ კომპლემენტარულ მოლეკულებს, რაც განაპირობებს მოზარდი აქსონის მსვლელობის გზას. ასტროციტებით გამოყოფილი ნერვის ზრდის ფაქტორი და თვით ნეირონებით პროდუცირებული ზრდის მასტიმულირებელი ცილები აქსონური დაგრძელების სტიმულაციის გზით მონაწილეობენ პროცესში. მზარდი აქსონი თავისი განვითარების სხვადასხვა დროს ავლენს სხვადასხვა გენს. გარემომცველ უჯრედებს გავლენა აქვთ აქსონის გადაადგილებაზე. ეს რთული პროცესი შენარჩუნებული იყო ევოლუციის მილიონი წლის განმავლობაში გენებისთვის, და გენების ნაწარმისთვის. აქსონის მართვის მექანიზმი საოცრად მსგავსია ნემატოდებში, მწერებში და ხერხემლიან ცხოველებში. აქსონური ზრდის მექანიზმის გაშიფრვაზე მუშაობა გრძელდება ცნს-ის დაზიანების აღდგენის საბოლოო მიზნით. მიზიდვის, განზიდვის, ზრდასთან დაკავშირებული ცილების და ზრდის ფაქტორების სწორი კომბინაციების გამოყენებით, მკვლევრები იმედოვნებენ, გამოიწვიონ დაზიანებული აქსონების ზრდა სწორი გზის გაყოლებით და სწორ სამიზნე უჯრედებთან კავშირების დამყარებით.

ღეროვანი ნეირული უჯრედები

1998 წლამდე იყო „საყოველთაოდ ცნობილი“, რომ თავის ტვინის თანდაყოლილი ყველა ნეირონი სიცოცხლის ბოლომდე მოგვყვება. თუმცა, იმ წელს ფრედ გეიჯმა კალიფორნიის ბიოლოგიის შესწავლის სოლკის ინსტიტუტიდან და პიტერ ერიქსონმა შვედეთის შაჰლგრენსკა-ს უნივერსიტეტის ჰოსპიტალიდან გააკეთეს გასაოცარი განცხადება, რომ ადამიანის თავის ტვინი ნეირონებს ზრდასრულ ასაკშიც წარმოქმნის. ერიქსონი მუშაობდა გეიჯის ლაბორატორიაში, სადაც მკვლევრებს თაგვებში შეჰყავდათ ბრომოდეოქსიურიდინის (BrdU) მარკერი დნმ-ის მოსანიშნად უჯრედების გაყოფის დროს. შვედეთში დაბრუნების შემდეგ ერიქსონმა გაიგო, რომ განუკურნავი კიბოთი დაავადებული პაციენტების ჯგუფი იღებდა BrdU-ს, როგორც იმ კვლევის მონაწილე, რომელიც ახდენდა სიმსივნის ზრდის კონტროლს. პაციენტები თანახმანი იყვნენ, რათა მათი თავის ტვინი სიკვდილის შემდეგ კვლევისთვის გადაეცათ. ერიქსონმა ყველა გარდაცვლილი პაციენტის თავის ტვინის ჰიპოკამპში ახლად დაყოფილი ნეირონები აღმოაჩინა (სურათი 48.34).

ამ ახალი ნეირონების ფუნქცია ადამიანის თავის ტვინში ნათელი არ იყო. თუმცა თაგვს, რომელიც ბინადრობდა სტიმულირებად გარემოში და სავარჯიშო ბორბალში დარბოდა, ჰქონდა უფრო მეტი ახალი ნეირონი ჰიპოკამპში და უკეთესად ასრულებდა ამოცანებს, ვიდრე გალიაში მობინადრე გენეტიკურად იდენტური თაგვი, რომელიც მცირე სტიმულაციას იღებდა.

მომწიფებულ ნეირონებს, თავისი ინტენსიური გამონაზარდებით და დახლართული კავშირებით სხვა უჯრედებთან, აშკარად დაკარგული ჰქონდათ დაყოფის უნარი. აქედან გამომდინარე, თავის ტვინის ახალი უჯრედები ღეროვანი უჯრედებიდან უნდა წამოსულიყვნენ. გავიხსენოთ 21-ე თავიდან, რომ ღეროვანი უჯრედები შედარებით არასპეციალიზებული უჯრედებია, რომლებიც განუწყვეტლივ იყოფიან. თუ ზოგიერთი მათგანის შთამომავლობა რჩება არადიფერენცირებულად, სხვებს სპეციალიზირებულ უჯრედებად



▲ *სურათი 48.32* ***ხერხემლიანთა თავის ტვინში ხანგრძლივი პოტენციაციის მექანიზმი.***

შესაფერის პირობებში დიფერენცირება შეუძლიათ.

ადამიანებში ღეროვან უჯრედებზე ჩატარებული კვლევის ერთ-ერთი სიძნელე არის ღეროვანი უჯრედების წყარის პოვნა. ემბრიონული ღეროვანი უჯრედები შეიძლება მოვიპოვოთ ემბრიონის წარმოქმნისას in vitro განაყოფიერების გზით (იხ. თავი 46), მაგრამ, ვინაიდან ამ უჯრედების მოპოვება საჭიროებს ემბრიონის დაზიანებას, სხვადასხვა ეთიკური და პოლიტიკური მიდგომა ზღუდავს მათ გამოყენებას. ზრდასულის

გარკვეულ ქსოვილებს, როგორიცაა ძვლის ტვინი (იხ. თავი 42.16), აგრეთვე აქვთ ღეროვანი უჯრედები, მაგრამ ეს უჯრედები შეიძლება მრავალმხრივად ნაკლებად იყოს განვი თარებული, ვიდრე ემბრიონული ღეროვანი უჯრედები.

2001 წელს გეიჯიმ და მისმა კოლეგებმა განაცხადეს, რომ მათ ჰქონდათ ნეირონული პროგენიტორული უჯრედების კულტურები ახლად გარდაცვლილი პირების თავის ტვინიდან და ქსოვილების ქირურგიული ნიმუშებიდან. ტერმინი პროგენიტორი გვიჩვენებს, რომ ამ ღეროვანი უჯრედებიდან წარმოიქმნება ნეირონები ან გლია. კულტურაში, უჯრედები იყოფა 30-70-ჯერ და დიფერენცირდება ნეირონებად და ასტროციტებად. შემდგომი კვლევის ერთ-ერთი მიზანია იმ მეთოდის პოვნა, რომელიც გამოიწვევს საკუთარი ორგანიზმის პროგენიტორული უჯრედების დიფერენცირებას სპეციფიკური სახის ნეირონებად ან გლიად, მათი საჭიროების შესაბამისად. მეორე მიზანს წარმოადგენს კულტივირებული ნეირონული პროგენიტორული უჯრედების ტრანსპლანტაცია დაზიანებულ ცნს-ში.

ნერვული სისტემის დაავადებები და დარღვევები

ფსიქიკური დაავადებები, შიზოფრენიისა და დეპრესიების ჩათვლით და ნევროლოგიური დარღვევები, როგორიცაა ალცჰაიმერისა და პარკინსონის დაავადებები, საზოგადოებიდან უზარმაზარ ხარკს მოითხოვს, როგორც პაციენტების პროდუქტიული ცხოვრების პოტენციური დანაკარგის, ასევე ხანგრძლივი სამედიცინო მომსახურების თვალსაზრისით. ისინი ასევე მძიმედ არღვევენ პაციენტების ოჯახურ ცხოვრებას. კვლევის პრიორიტეტს შესაბამისი მკურნალობის აღმოჩენა წარმოადგენს.

მრავალი წელი, ფსიქიკურად დაავადებული პაციენტებისთვის ერთადერთი მკურნალობა იყო მათი დაწესებულებებში იზოლირება, სადაც მათი უმეტესობა თავის დარჩენილ ცხოვრებას ატარებდა. დღეს, როდესაც გამოჩნდა მრავალი წამალი ამ დაავადებების სამკურნალოდ (თუმცა მათი სრული განკურნება ჯერ კიდევ შეუძლებელია), ფსიქიატრიულ საავადმყოფოებში ყოფნის საშუალო დრო დაახლოებით ორი-სამი კვირაა. ფსიქიკური დაავადებებისადმი დამოკიდებულება ნელ-ნელა შეიცვალა, ვინაიდან ადამიანები მეტად აცნობიერებენ იმას, რომ ფსიქიკური დაავადებები თავის ტვინში ქიმიური ან ანატომიური ცვლილებებითაა გამოწვეული.

შიზოფრენია

მსოფლიოში მოსახლეობის დაახლოებით 1% დაავადებულია შიზოფრენიით- მძიმე ფსიქიკური აშლილობით, რომელსაც ახასიათებს ფსიქოტური ეპიზოდები, რეალობის გარჩევის უნარის დაკარგვით. შიზოფრენიის სიმპტომები ტიპურად შეიცავენ ჰალუცინაციებს (უფრო ხშირად „ხმებს“, რომლებიც პაციენტს აგონებენ, რომ ის უღირსი და ბოროტია), ილუზიებს (ძირითადად პარანოიდულს), ასევე დაჩლუნგებულ ემოციებს, უყურადღებობას, უინიციატივობას და ღარიბ მეტყველებას. მიუხედავად ზოგადად დამკვიდრებული აზრისა, შიზოფრენიით დაავადებულები ყოველთვის არ ავლენენ პიროვნულ გაორებას. ვარაუდობენ, რომ შიზოფრე-

ნიის რამდენიმე ფორმა არსებობს, მაგრამ გაურკვეველია, ეს სხვადასხვა დარღვევაა თუ ერთი დაავადების ვარიაციები.

შიზოფრენიის მიზეზი უცნობია, თუმცა დაავადებას აქვს ძლიერი გენეტიკური კომპონენტი. იდენტური ტყუპების შესწავლამ გვიჩვენა, რომ თუ ერთ ტყუპის ცალში გამოვლინდა შიზოფრენია, 50%-ით მოსალოდნელია, რომ მეორესაც ექნება. ის ფაქტი, რომ იდენტურ ტყუპებს აქვთ იდენტური გენები, არ გულისხმობს 100%-ით იმის ალბათობას, რომ შიზოფრენიას ექნება ერთნაირი სიძლიერის გამოვლინება. დღეს, როდესაც ადამიანის გენომი გარკვეულია, დიდი ძალისხმევით ხდება იმ მუტაციური გენების აღმოჩენის გზების ძიება, რომლებიც განაპირობებენ ადამიანის მიდრეკილებას დაავადებისადმი. ამ ძალისხმევაში ჩართულია ადამიანების დნმ-ის სიქვენირება ისეთ ოჯახებში, სადაც აღინიშნება შიზოფრენიის ხშირი შემთხვევები. აქ ჩართული უნდა იყოს მრავალობითი გენები, რადგან მემკვიდრეობითობა არ მისდევს ცალკეული გენის მუტაციისთვის მოსალოდნელ მენდელის მოდელს.

შიზოფრენიის მკურნალობა ძირითადად ფოკუსირებულია თავის ტვინის იმ გზებზე, რომლებიც იყენებენ დოფამინს, როგორც ნეიროტრანსმიტერს. ამას მხარს უჭერს მონაცემების ორი მიმართულება. პირველი, ამფეტამინს ("ამაჩქარებელი"), რომელიც ააქტივებს დოფამინის გამოყოფას, შეუძლია წარმოქმნას შიზოფრენიის მსგავსი სიმპტომები. მეორე, წამლების უმეტესობა, რომელიც ამსუბუქებს სიმპტომებს, ბლოკავს დოფამინის რეცეპტორებს, განსაკუთრებით D2 რეცეპტორად წოდებულ ქვეტიპს. თუმცა, ასევე შესაძლებელია ჩართული იყოს დამატებითი ნეიროტრანსმიტერები. ამაზე მიუთითებს შიზოფრენიის მკურნალობაში წარმატებული სხვა წამლებიც, რომლებსაც ატიპიურ ანტიფსიქოტიკებს უწოდებენ. ისინი ძალიან სუსტად ბლოკავენ მსოლოდ D2 რეცეპტორს, მაგრამ უძლიერესი გავლენა აქვთ სეროტონინისა და/ ან ნორეპინეფრინის რეცეპტორებზე. გარდა ამისა, ეს იმის მაჩვენებელია, რომ გლუტამატის რეცეპტორებიც, ალბათ გარკვეულ როლს თამაშობენ შიზოფრენიის განვითარებაში: PCP (ფენციკლიდინები) ანუ ქუჩის წამალი, „ანგელოზის მტვერი," ბლოკავს გლუტამატის ტიპის NMDA რეცეპტორებს (მაგრამ არა დოფამინის რეცეპტორებს) და იწვევს შიზოფრენიის მსგავს ძლიერ სიმპტომებს.

მრავალ ამაგზნებელ წამალს, მიუხედავად მათი უნარისა, შეამსუბუქონ ძლიერი სიმპტომები, აქვს ისეთი უარყოფითი თანმდევი ეფექტები, რომ პაციენტები ხშირად წყვეტენ მათ მიღებას. მაგალითად, წამლები ხშირად იწვევენ მოტორულ დეფიციტებს, რომლებიც პარკინსონის დაავადების მსგავსია. შემთხვევების დაახლოებით 25%-ში ქრონიკული ფარმაკოლოგიური თერაპია იწვევს ახალ და ხშირად შეუქცევად მდგომარეობას, რომელსაც შენელებულ დისკინეზიას უწოდებენ. ამ დროს პაციენტს აქვს არაკონტროლირებადი სახის მანჭვითი მოძრაობები. ატიპური ანტიფსიქოტიკების გამოყენებისას ასეთი თანმდევი ეფექტები არ შეინიშნება. მაგრამ ზოგიერთი მათგანი გარკვეულ ინდივიდებში იწვევს დარღვევებს სისხლში. შიზოფრენიაზე პასუხისმგებელი გენეტიკური მუტაციის იდენტიფიცირებამ შეიძლება გაგვარკვიოს დაავადების გამოწვევ მიზეზებში, რამაც თავის მხრივ, შეიძლება ახალ თერაპიამდე მიგვიყვანოს.

დეპრესია

დეპრესიის ორი ძირითადი ფორმა არის ცნობილი: ბიპოლარული დარღვევა და ღრმა (მაჯორ) დეპრესია. ბიპოლარული დარღვევა ან მანიაკალურ-დეპრესიული აშლილობა, რომელსაც ახასიათებს გუნებ-განწყობის ცვლილებები ამაღლებულიდან ძალიან დათრგუნულისკენ, დაავადებულია მსოფლიო მოსახლეობის დაახლოებით 1%. ამის საპირისპიროდ, ღრმა დეპრესიით დაავადებულ ადამიანებს ახასიათებთ დათრგუნული გუნება-განწყობა უმეტეს დროს; ისინი შეადგენენ მოსახლეობის დაახლოებით 5%-ს.

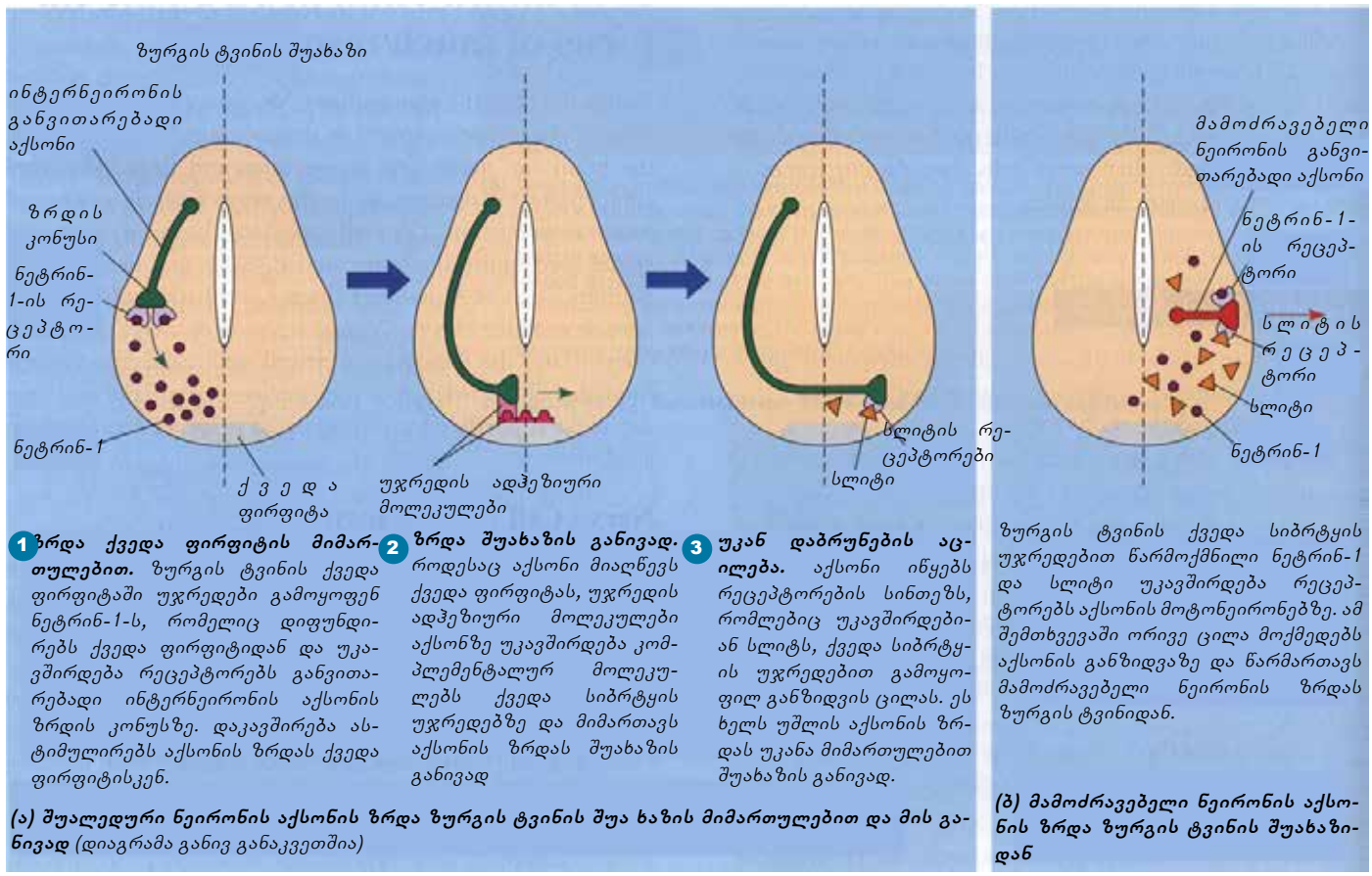
ბიპოლარული დარღვევების დროს, მანიაკალური ფაზისთვის დამახასიათებელია მაღალი თვითშეფასება, მოჭარბებული ენერგია, იდეების ნაკადი და ჭარბი ლაპარაკი, ასევე ქცევების ფორმები, რომლებსაც ხშირად მოაქვთ უბედურება, როგორიცაა ზედმეტი რისკიანობა, აღვირახსნილობა და უპასუხისმგებლო ხარჯვა. ზომიერ ფორმებში ეს ფაზა ზოგჯერ უკავშირდება მაღალ შემოქმედებას და ზოგ კარგად ცნობილ მხატვარს, მუსიკოსს და მწერალს (მათგან სულ მცირეც რომ დავასახელოთ: კიტს, ტოლსტოის, ჰემინგუეის და შუმანს) ჰქონდათ ინტენსიურად ნაყოფიერი პერიოდები მანიაკალური ფაზის დროს. დეპრესიული ფაზისას ვლინდება სიამოვნების შეგრძნების დაქვეითებული უნარი, ინტერესის დაკარგვა, ძილის დარღვევები და უღირსობის/უსარგებლობის შეგრძნება. ბიპოლარული დარღვევით დაავადებული ზოგიერთი ადამიანი თვითმკვლელობასაც კი ცდილობს დეპრესიული ფაზის დროს. მიუხედავად ამისა, ზოგიერთი პაციენტი ამჯობინებს აიტანოს დეპრესიული ფაზის დროს ტკივილი, ვიდრე იმკურნალოს და დაკარგვის რისკის ქვეშ დააყენოს თავისი მანიაკალური ფაზისთვის დამახასიათებელი გაზრდილი შემოქმედებითი ნაყოფიერება.

როგორც ბიპოლარულ დარღვევას, ასევე ღრმა დეპრესიას აქვს გენეტიკური კომპონენტი, რადგან იდენტური ტყუპების დაახლოებით 50%-ს აქვთ შანსი, გაიზიარონ ეს მენტალური დაავადება. ისევე, როგორც შიზოფრენიის შემთხვევაში, ეს პროცენტი აჩვენებს, რომ აქაც არის მყარი გარემოს კომპონენტი და აღნიშნულია, რომ სტრესი, განსაკუთრებით მძიმე სტრესი ბავშვობაში, შესაძლოა იყოს მნიშვნელოვანი ფაქტორი.

დეპრესიის სამკურნალოდ გამოიყენება ზოგიერთი საშუალება, რომელიც გუნება-განწყობის გაუმჯობესებას იწვევს, თანმდევი ეფექტის სახით, ისეთი დაავადებების მკურნალობისას, როგორიცაა მაღალი არტერიული წნევა და ტუბერკულოზი. დეპრესიის საწინააღმდეგო ბევრი ეფექტური წამალი, მათ რიცხვში პროზაკი, ზრდის ბიოგენური ამინების აქტიურობას თავის ტვინში. სხვა განსხვავებული მკურნალობის _ ელექტროკონვულსიური თერაპიის, ლითიუმის ადმინისტრაციის და საუბრებით თერაპიის მექანიზმები არ არის გასაგები.

ალცჰაიმერის დაავადება

ალცჰაიმერის დაავადება (ად) არის გონებრივი გაუარესება ან დემენცია, რომელსაც ახასიათებს დაბნეულობა, მეხსიერების დაკარგვა და მთელი რიგი სხვა სიმპტომებისა. მისი გამოვლენა ასაკთან არის დაკავშირებული.– 65 წლის ასაკში დაახლოებით 10%-დან 85 წლის ასაკში 35%-მდე იზრდება. ამგვარად, თანამედროვე მედიცინა სიცოცხლის გახანგრძლივებით ზრდის ად პაციენტების პროპორციას მოსახლეობაში. დაავადება პროგრესირებადია, პაციენტებს თანდათანობით უქვეითდებათ ფუნქციონირების უნარი და საბოლოოდ ესაჭიროებათ სხვების დახმარებით ჩაცმა, დაბანა და კვება. აგრეთვე აღინიშნება პიროვნული ცვლილებები, რომლე-



1 ზრდა ქვედა ფირფიტის მიმართულებით. ზურგის ტვინის ქვედა ფირფიტაში უჯრედები გამოყოფენ ნეტრინ-1-ს, რომელიც დიფუნდირებს ქვედა ფირფიტიდან და უკავშირდება რეცეპტორებს განვითარებადი ინტერნეირონის აქსონის ზრდის კონუსზე. დაკავშირება ასტიმულირებს აქსონის ზრდას ქვედა ფირფიტისკენ.

2 ზრდა შუახაზის განივად. როდესაც აქსონი მიაღწევს ქვედა ფირფიტას, უჯრედის ადჰეზიური მოლეკულები აქსონზე უკავშირდება კომპლემენტალურ მოლეკულებს ქვედა სიბრტყის უჯრედებზე და მიმართავს აქსონის ზრდას შუახაზის განივად

3 უკან დაბრუნების აცილება. აქსონი იწყებს რეცეპტორების სინთეზს, რომლებიც უკავშირდებიან სლიტს, ქვედა სიბრტყის უჯრედებით გამოყოფილ განზიდვის ცილას. ეს ხელს უშლის აქსონის ზრდას უკანა მიმართულებით შუახაზის განივად.

(ა) შუალედური ნეირონის აქსონის ზრდა ზურგის ტვინის შუა ხაზის მიმართულებით და მის განივად *(დიაგრამა განივ განაკვეთშია)*

ზურგის ტვინის ქვედა სიბრტყის უჯრედებით წარმოქმნილი ნეტრინ-1 და სლიტი უკავშირდება რეცეპტორებს აქსონის მოტონეირონებზე. ამ შემთხვევაში ორივე ცილა მოქმედებს აქსონის განზიდვაზე და წარმართავს მამოძრავებელი ნეირონის ზრდას ზურგის ტვინიდან.

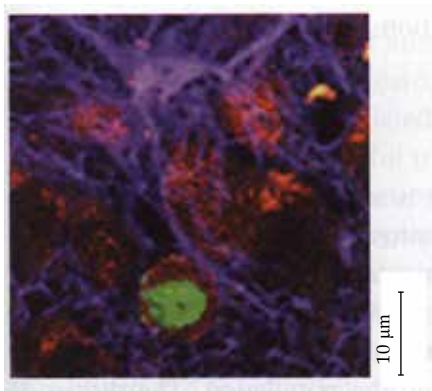
(ბ) მამოძრავებელი ნეირონის აქსონის ზრდა ზურგის ტვინის შუახაზიდან

▲ *სურათი 48.33* ***მოლეკულური სიგნალები მართავენ განვითარებადი აქსონების ზრდას.***

ბიც ყოველდღიურად უარესდება. პაციენტები ხშირად კარგავენ ადამიანების ცნობის უნარს, საკუთარი ოჯახის წევრების ჩათვლით, და მათ ეჭვით და მტრულად ექცევიან.

დღეისთვის ად-ის ზუსტი დიაგნოზის დასმა რთულია, სანამ პაციენტი ცოცხალია, რადგანაც ად დემენციის რამდენიმე ფორმიდან ერთ-ერთია. ამავე დროს, ად გამოწვეულია თავის ტვინში დამახასიათებელი პათოლოგიით: ნეირონები კვდება თავის ტვინის დიდ უბნებში, რაც იწვევს ტვინის ქსოვილის მასიურ შემჭიდროვებას. ასეთი შემჭიდროვება შესაძლებელია ნანახი იქნას ტვინის ტომოგრაფიით, მაგრამ ეს საკმარისი არ არის დარწმუნებით ად-ს იდენტიფიცირებისთვის. დიაგნოსტირება ხდება სიკვდილის შემდეგ ორი თავისებურებით – ნეიროფიბრილების გროვებით და სენილური (ხანდაზმული) ბალთებით – დარჩენილი ტვინის ქსოვილში **(სურათი 48.35).** ნეიროფიბრილების გროვები დეგენერირებული ნეირონებისა და გლიის გამონაზარდების კონებია. სენილური ბალთა არის უხსნადი ცილის – β ამილოიდის ერთობლიობა, რომელიც გამოიყოფა ნეირონში ჩვეულებრივ წარმოდგენილი მემბრანული ცილიდან. დაუნაწევრებელი ცილის როლი ცნობილი არ არის. მემბრანული ფერმენტები, რომლებსაც უწოდებენ სეკრეტაზებს, აკატალიზებენ გახლეჩას, რაც იწვევს β ამილოიდის დაგროვებას ნეირონის გარეთ და მათ აგრეგაციას ბალთების სახით. ბალთები, როგორც ჩანს, განაპირობებენ გარემომცველი ნეირონების სიკვდილს.

უზარმაზარი ძალისხმევა მიეძღვნა ად-ს მკურნალობის განვითარებას. 2004 წელს მკვლევართა გუნდმა ჩრდილოდასავლეთ უნივერსიტეტში გამოიყენა გენური ინჟენერია ერთ-ერთი სეკრეტაზას მოცილებისთვის ად-სადმი მიდრეკილი თაგვების ხაზში. გენეტიკურად შექმნილ თაგვების ხაზში აკუმულირდებოდა გაცილებით ნაკლები β – ამილოიდი. მათ არ ახასიათებდათ ასაკთან დაკავშირებული მეხსიერების დეფიციტი, რაც ტიპური იყო ამ ხაზის თაგვებისთვის. ადამიანებში ად-ის წარმატებული მკურნალობა დაფუძნებულია სენილური ბალთების ადრეულ გამოვლენაზე, რადგან ისინი ყალიბდებიან დაავადების სიმპტომების გამოჩენამდე. ერთი ნაბიჯი ამ მიმართულებით შესაძლოა იყოს ქიმიური ნივთიერება, ე.წ. პიტსბურგის ნაერთი – B (PIB), რომელიც სინთეზირებულ იქნა მეცნიერების მიერ 2004 წელს პიტსბურგის უნივერსიტეტში. მეცნიერებმა დაუკავშირეს PIB ხანმოკლე ნახევარდაშლის პერიოდის მქონე რადიოაქტიურ იზოტოპს და იყენებდნენ PEთ სკანერს, რათა შეესწავლათ ად პაციენტების თავის ტვინში PIB-ის გავრცელების კვალი. მათ აღმოაჩინეს, რომ PIB შერჩევითად აკუმულირდება თავის ტვინის იმ უბნებში, სადაც დიდი რაოდენობითაა დაგროვილი β-ამილოიდი. PIB შესაძლოა გამოსადეგი იყოს იმ



▲ *სურათი 48.34* ***ზრდასრული ადამიანის ჰიპოკამპში ახლად წარმოქმნილი ნეირონი.*** *LM-ში ყველა წითელი უჯრედი ნეირონია. წითელ-მწვანე უჯრედი, რომელსაც შეყვანილი აქვს რდ, იმის მაჩვენებელია, რომ ის უჯრედის ახალი დაყოფის შედეგია.*

წამლების ეფექტურობის დასადგენად, რომლებიც ამცირებენ β-ამილოიდის წარმოქმნის სიხშირეს ან შლიან უკვე ფორმირებულ ბალთებს. რიგი ასეთი წამლებისა გამოიყენება კლინიკურ კვლევებში.

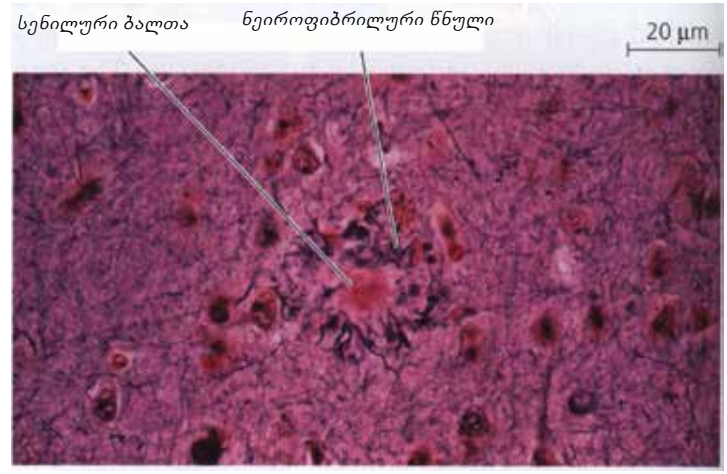
პარკინსონის დაავადება

შეერთებულ შტატებში დაახლოებით 1 მილიონი ადამიანი იტანჯება პარკინსონის დაავადებით, მოტორული დარღვევით, რომელსაც ახასიათებს მოძრაობების დაწყების გაძნელება, შენელებული მოძრაობა და რიგიდობა. პაციენტებს ხშირად თითქოს ნიღაბია აქვთ სახეზე, ახასიათებთ კუნთების ტრემორი, წონასწორობის დარღვევა, პოზის შენარჩუნების გაძნელება და ლასლასით სიარული. ალცჰაიმერის დაავადების მსგავსად, პარკინსონის დაავადებაც არის ტვინის პროგრესირებადი დაავადება, რომლის გამოვლენის რისკიც იზრდება ასაკის მატებასთან ერთად. პარკინსონის დაავადება ვლინდება შემდეგი სიხშირით: დაახლოებით 1% 65 წლის ასაკში და დახლოებით 5% 85 წლის ასაკში.

პარკინსონის დაავადების სიმპტომები გამოწვეულია შუა ტვინის ბირთვის, ე.წ. შავ სუბსტანციის (სუბსტანტია ნიგრა) ნეირონების კვდომით. ეს ნეირონები ნორმაში გამოანთავისუფლებენ დოფამინს მათი სინაფსური ტერმინალებიდან ბაზალურ განგლიებში. დოფამინური ნეირონების დეგენერაცია დაკავშირებულია დაგროვილი ცილების აგრეგატთან, რომელიც შეიცავს სინუკლეინს, იგი ჩვეულებრივ პრესინაფსურ ნერვულ ტერმინალში გვხვდება.

პარკინსონის დაავადების უმეტეს შემთხვევებში ვერ ხერხდება მიზეზის ზუსტად იდენტიფიცირება. თუმცა ამ დაავადების შემსწავლელი მეცნიერები მივიდნენ კონსენსუსამდე, რომ ის არის გარემო და გენეტიკური ფაქტორების კომბინაციის შედეგი. მაგალითად, ზოგიერთ ოჯახს პარკინსონის დაავადების ხშირი გამოვლენით აქვს α-სინუკლეინის გენის მუტაცია. ერთ-ერთი ჰიპოთეზის თანახმად, α-სინუკლეინის სტრუქტურის ცვლილებები იწვევს შავი სუბსტანციის დოფამინური ნეირონების მგრძნობელობის გაზრდას უჯრედის ოქსიდაციური დაზიანებისადმი.

დღეისთვის არ არსებობს პარკინსონის დაავადების მკურნალობის საშუალება, თუმცა მისი სიმპტომების სამართავად სხვადასხვა მიდგომა გამოიყენება: თავის ტვინში ქირურგიული ჩარევა, ტვინის ღრმა სტიმულაცია და წამლები, როგორიცაა L-დოფა _ დოფამინის პრეკურსორი, რომელიც გადის ჰემატო-ენცეფალურ ბარიერს. მკურნალობის ერთ-ერთი პოტენციური საშუალება არის დოფამინის გამომყოფი ნეირონების გადანერგვა შავ სუბსტანციაში ან ბაზალურ განგლიაში. შესაძლოა ემბრიონული ღეროვანი უჯრედების სტიმულაციით ან გენური ინჟინერიით მათგან დოფამინ-გამომყოფი ნეირონების განვითარება. შემდგომში ამ უჯრედების ტრანსპლანტაცია ისეთ ვირთაგვებში, რომლებსაც ექსპერიმენტულად აქვთ გამოწვეული პარკინსონის დაავადების მსგავსი მდგომარეობა, რაც განაპირობებს მოტორული კონტროლის აღდგენას. ტვინის კვლევის თანამედროვე ეტაპზე ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი საკითხია, რამდენად იმუშავებს ამ სახის რეგენერაციული მედიცინა ადამიანებზეც.



▲ *სურათი 48.35* ***ალცჰაიმერის დაავადების მიკროსკოპული ნიშნები.*** *ად-ის ნიშნები თავის ტვინის ქსოვილში გვევლინება β-ამილოიდის (LM) სენილური (ხანდაზმულობის) ბალთებით გარშემორტყმული ნეოფიბრილური წნულების სახით.*

კონცეპტის ტესტი 48.7

1. 48.33-ე სურათის მიხედვით, რა ეფექტი შეიძლება ჰქონდეს ზურგის ტვინის ინტერნეირონებში Netrin-1 რეცეპტორების არსებობის ხელშემშლელ მუტაციას? რა შედეგი შეიძლება მოჰყვეს ინტერნეირონებში Slit რეცეპტორების ნაკლებობას?
2. რა მონაცემი გვიჩვენებს, რომ შიზოფრენიას, ბიპოლარულ დარღვევას და ღრმა დეპრესიას აქვს როგორც გენეტიკური, ისე გარემოს კომპონენტები?
3. რა მსგავსებაა ალცჰაიმერისა და პარკინსონის დაავადებებს შორის?

48-ე თავის შემოწმება

ძირითადი კონცეფციების შემოწმება

კონცეფცია 48.1

ნერვული სისტემა ნეირონების ჩრეშისა და დამხმარე უჯრედებისგან შედგება

- **ნერვული სისტემის ორგანიზაცია.** უხერხემლოთა ნერვული სისტემა სირთულის მიხედვით იცვლება მარტივი ნერვული ქსელებიდან მაღალ ცენტრალიზებულ ნერვულ სისტემამდე ჩამოყალიბებული თავის ტვინით და ვენტრალური ნერვული ქორდით. ხერხემლიანებში ცენტრალური ნერვული სისტემა (ცნს) შედგება თავისა და ზურგის ტვინისგან, რომელიც მდებარეობს დორსალურად.
- **ინფორმაციის დამუშავება.** ნერვული სისტემა ინფორმაციას ამუშავებს სამ ეტაპად: სენსორული შესავალი, ინტეგრაცია და მამოძრავებელი გამოსავალი ეფექტორულ უჯრედებთან. ცნს აინტეგრირებს ინფორმაციას, ხოლო პერიფერიული ნერვული სისტემა (პნს) გადასცემს სენსორულ და მოტორულ სიგნალებს ცნს-სა და დანარჩენ სხეულს შორის. მუხლის მოხრის რეფლექსში ილუსტრირებულია სამივე ეტაპი.
- **ნეირონის სტრუქტურა.** ნეირონების უმრავლესობას აქვს მრავლად დატოტვილი დენდრიტები, რომლებიც იღებენ სიგნალებს სხვა ნეირონებისგან. ასევე მათ ჩვეულებრივ აქვთ ერთი აქსონი, რომელიც სხვა უჯრედებს სიგნალებს სინაფსში გადასცემს. ნეირონებს აქვთ ფორმის ფართო ვარიაციები, რაც არეკლავს მათ შესავალ და გამოსავალ ურთიერთქმედებას.
- **დამხმარე უჯრედები (გლია).** გლია ასრულებს რიგ ფუნქციას, რომელშიც ჩართულია ნეირონებისთვის სტრუქტურული საყრდენის უზრუნველყოფა, გარკვეული ნივთიერებების უჯრედგარე კონცენტრაციების რეგულაცია, განვითარებადი ნეირონების მიგრაციის მართვა და მიელინის ფორმირება, რომელიც განაპირობებს აქსონების ელექტრულ იზოლაციას.

კონცეფცია 48.2

იონური ტუმბოები და იონური არხები ნეირონის მოსვენების პოტენციალს ინარჩუნებენ

- თითოეულ უჯრედს გააჩნია პოტენციალთა სხვაობა (ვოლტაჟი) თავისი პლაზმური მემბრანის გარეთა და შიგნითა ზედაპირებს შორის და მას მემბრანულ პოტენციალს უწოდებენ. უჯრედის შიგნითა მხარე არის უარყოფითი, გარეთა მხრის მიმართ.
- **მოსვენების პოტენციალი.** მემბრანული პოტენციალი დამოკიდებულია იონურ გრადიენტებზე პლაზმური მემბრანის განივად: Na+-ის კონცენტრაცია არის უფრო მაღალი უჯრედგარე სითხეში, ვიდრე ციტოზოლში, მაშინ, როდესაც K+-ის იონებისთვის არის დამახასიათებელი საწინააღმდეგო. ნეირონი, რომელიც არ გადასცემს სიგნალს, თავის მემბრანულ პლაზმაში შეიცავს მრავალ ღია K+-ის არხს, და რამდენიმე ღია Na+-ის არხს. K+-ისა და Na+-ის დიფუზია ამ არხებში იწვევს მუხტის სეპარაციას მემბრანის განივად, მოსვენების პოტენციალის წარმოქმნით.
- **დაჭიშკრული იონური არხები.** დაჭიშკრული იონური არხები იხსნება ან იხურება მემბრანის დაჭიმვის, სპეციფიკური ლიგანდების მიერთების, ან მემბრანული პოტენციალის ცვლილების საპასუხოდ.

კონცეფცია 48.3

მოქმედების პოტენციალები აქსონებით გატარებული სიგნალებია

- მემბრანული პოტენციალის ამპლიტუდის გაზრდას უწოდებენ ჰიპერპოლარიზაციას, შემცირებას – დეპოლარიზაციას. მემბრანული პოტენციალის ცვლილება, რომელიც ვარირებს სტიმულის ძალაზე დამოკიდებულებით, ცნობილია როგორც გრადუირებული პოტენციალი.
- **მოქმედების პოტენციალების წარმოქმნა.** მოქმედების პოტენციალი არის ნეირონის პლაზმური მემბრანის ხანმოკლე, „სულ ან არაფრის კანონი“ დეპოლარიზაცია. როდესაც გრადუირებული დეპოლარიზაცია მიიყვანს მემბრანულ პოტენციალს ზღურბლამდე, მრავალი ვოლტაჟ-დაჭიშკრული Na+-ის არხი იხსნება, წარმოქმნის Na+-ის ნაკადს, რომელსაც სწრაფად მიჰყავს მემბრანული პოტენციალი პოზიტიურ სიდიდემდე. მემბრანული პოტენციალი აღადგენს თავის ჩვეულ მოსვენებულ სიდიდეს, Na+-ის არხების ინაქტივაციით და მრავალი ვოლტაჟ-დაჭიშკრული K+-ის არხების გახსნით, რომლებიც ზრდიან K+-ის გამოსვლას. აქტიურ პოტენციალს მოსდევს რეფრაქტორული პერიოდი, რომელიც შეესაბამება Na+-ის არხების ინაქტივაციის ინტერვალს.
- **მოქმედების პოტენციალების გავრცელება.** მოქმედების პოტენციალი აქსონის ბორცვიდან სინაფსურ ტერმინალისკენ აქსონის გასწვრივ თვითრეგენერაციით გადაადგილ-

დება. მოქმედების პოტენციალის გავრცელების სიჩქარე იზრდება აქსონის დიამეტრის გაზრდასთან ერთად და მრავალი ხერხემლიანის აქსონში — მიელინიზაციით. აქტიური პოტენციალები მიელინიზირებულ აქსონებში ერთი რანვიეს შევიწროვებიდან გადახტებიან მეორე სივიწროვეში და ამ პროცესს სალტატორულ გავრცელებას უწოდებენ.

კონცეფცია 48.4

ნეირონები სხვა უჯრედებთან სინაფსების მეშვეობით ურთიერთობენ

- ელექტრულ სინაფსში, ელექტრული დენი პირდაპირ მიედინება ერთი უჯრედიდან მეორეში დამაკავშირებელი ნაპრალით. ქიმიურ სინაფსებში სინაფსური ტერმინალის დეპოლარიზაცია იწვევს სინაფსური ვეზიკულების მიმაგრებას ტერმინალურ მემბრანასთან და ნეიროტრანსმიტერის გამოყოფას სინაფსურ ნაპრალში.

- **პირდაპირი სინაფსური გადაცემა.** ნეიროტრანსმიტერის დაკავშირება პოსტსინაფსურ მემბრანაში ლიგანდ-დაჭიმკრულ იონის არხებთან წარმოქმნის ამაგზნებელ ან შემაკავებელ პოსტსინაფსურ პოტენციალს (აპსპ ან შპსპ). გამოყოფილი ნეიროტრანსმიტერი დიფუნდირებს სინაფსური ნაპრალის გარეთ, შთაინთქმება გარემომცველი უჯრედებით ან იშლება ფერმენტებით. ცალკეულ ნეირონს აქვს მრავალი სინაფსი თავის დენდრიტებზე და უჯრედის სხეულზე. მოქმედების პოტენციალის გენერაცია დამოკიდებულია აქსონის ბორცვზე აპსპ-სა და შპსპ-ს როგორც დროის, ასევე სივრცით სუმაციაზე.

- **არაპირდაპირი სინაფსური გადაცემა.** ნეიროტრანსმიტერის დაკავშირება ზოგიერთ რეცეპტორთან ააქტივებს სიგნალის გადამცემ გზას, რომელიც პოსტსინაფსურ უჯრედში ნელა განვითარებად, მაგრამ ხანგრძლივ ეფექტს წარმოქმნის.

- **ნეიროტრანსმიტერები.** ერთ ნეიროტრანსმიტერს შეუძლია განსხვავებული ეფექტი მოახდინოს სხვადასხვა ტიპის უჯრედზე. მთავარი ცნობილი ნეიროტრანსმიტერებია: აცეტილქოლინი, ბიოგენური ამინები (ეპინეფრინი, ნორეპინეფრინი, დოფამინი და სეროტონინი), სხვადასხვა ამინომჟავა და პეპტიდი, აზოტის ოქსიდის და ნახშირბადის მონოოქსიდის აირები.

კონცეფცია 48.5

ხერხემლიანთა ნერვული სისტემა ზონებად არის სპეციალიზებული

- **პერიფერიული ნერვული სისტემა.** პნს შედგება დაწყვილებული ქალასა და ზურგის ტვინის ნერვებისგან და ასოცირებული განგლიებისგან. ფუნქციურად, პნს დაყოფილია სომატურ ნერვულ სისტემად, რომელიც ატარებს სიგნალებს ჩონჩხის კუნთებთან და ავტონომიურ ნერვულ სისტემად, რომელიც არეგულირებს უმთავრესად გლუვი და კარდიალური კუნთების ავტომატურ, ვისცერალურ ფუნქციებს. ავტონომურ ნერვულ სისტემას აქვს სამი განყოფილება: სიმპატიკური და პარასიმპატიკური განყოფილებები, რომლებიც ჩვეულებრივ ანტაგონისტურ გავლენას ახდენენ სამიზნე ორგანოებზე და ენტერული განყოფილება, რომელიც აკონტროლებს საჭლის მომნელებელი ტრაქტის, პანკრეასის და ნაღვლის ბუშტის აქტივობას.

- **თავის ტვინის ემბრიონული განვითარება.** ხერხემლიანების თავის ტვინი ვითარდება სამი ემბრიონული ზონიდან: წინა ტვინის, შუა ტინის და უკანა ტვინის. ადამიანებში, წინა ტვინის ნაწილი ძალიან ინტენსიურად იზრდება და დასაბამს აძლევს დიდი ტვინს.

- **ტვინის ღეროს.** მოგრძო ტვინი, ხიდი და შუა ტვინი ქმნიან თავის ტვინის ღეროს, რომელიც აკონტროლებს ისეთ ჰომეოსტაზურ ფუნქციებს, როგორიცაა სუნთქვის სიხშირე, სენსორული და მოტორული სიგნალების გატარება ზურგის ტვინისა და თავის ტვინის უმაღლეს ცენტრებს შორის, და არეგულირებს ერაუზალსა და ძილს.

- **ნათხემი.** ნათხემი ხელს უწყობს მოტორული, აღქმის (პერცეპტუალური) და შემეცნებითი (კოგნიტური) ფუნქციების კოორდინირებას. ის აგრეთვე ჩართულია მოტორული ჩვევების დასწავლასა და გახსენებაში.

- **შუამდებარე ტვინი.** თალამუსი არის მთავარი ცენტრი, რომლის საშუალებითაც სენსორული და მოტორული ინფორმაცია დიდი ტვინის ნახევარსფეროებში შედის და გამოდის. ჰიპოთალამუსი არეგულირებს ჰომეოსტაზს; ფუნდამენტურ სასიცოცხლო ქცევებს, როგორიცაა კვებითი, თავდასხმის, განრიდების და რეპროდუქციული; და ცირკადულ რიტმებს.

- **დიდი ტვინი.** დიდ ტვინს აქვს ორი ნახევარსფერო, თითოეული შეიცავს დიდი ტვინის ქერქს, რომელიც მდებარეობს თეთრი ნივთიერებისა და ბაზალური განგლიების ზემოთ. იგი მნიშვნელოვანია მოძრაობების დაგეგმვაში და დასწავლაში. ძუძუმწოვრებში, დიდი ტვინის ქერქს აქვს დანაოჭებული ზედაპირი, რომელსაც ეწოდება ახალი ქერქი. აქსონების სქელი კონა — კორძიანი სხეული, უზრუნველყოფს ურთიერთკავშირს მარჯვენა და მარცხენა დიდი ტვინის ქერქს შორის.

კონცეფცია 48.6

დიდი ტვინის ქერქი ნებით მოძრაობებსა და კოგნიტურ ფუნქციებს აკონტროლებს

- ცერებრული ქერქის თითოეულ მხარეს აქვს ოთხი წილი — შუბლის, საფეთქლის, კეფისა და თხემის – თითოეული შეიცავს პირველად სენსორულ და ასოციაციურ ზონებს.

- **ინფორმაციის დამუშავება ცერებრულ ქერქში.** სენსო-

რული შესავლის სპეციფიკური ტიპები შედიან პირველად სენსორულ ზონებში. მიმდებარე ასოციაციური ზონები ამუშავებენ განსაკუთრებულ თავისებურებებს სენსორულ შესავალში და ახდენენ სხვადასხვა სენსორული ზონიდან ინფორმაციის ინტეგრაციას. სომატოსენსორულ და მოტორულ ქერქში, ნეირონები გავრცელებულია შესაბამისად სხეულის ნაწილებისა, რომლებიც გენერირებენ სენსორულ შესავალს ან ღებულობენ მოტორულ ბრძანებებს.

- **ქერქული ფუნქციების ლატერალიზაცია.** მარცხენა ნახევარსფერო სპეციალიზებულია მაღალი სისწრაფის მიმდევრობითი ინფორმაციის დამუშავებაში, განსაკუთრებით მეტყველებისა და ლოგიკურ მოქმედებაში. მარჯვენა ჰემისფერო უფრო ძლიერია პატერნის გაცნობიერებაში, არავერბალურ წარმოსახვაში და ემოციურ პროცესირებაში.

- **ენა და მეტყველება.** შუბლის და საფეთქლის წილების ნაწილები, ბროკას და ვერნიკეს ველის ჩათვლით, მნიშვნელოვანია მეტყველების გენერაციასა და გაგებაში.

- **ემოციები.** ლიმბური სისტემა, ქერქული და არაქერქული ცენტრების წრე თავის ტვინის ღეროს გარშემო, შუამავლობს პირველად ემოციებთან და უკავშირებს ემოციურ „შეგრძნებებს“ სასიცოცხლო მნიშვნელობის ფუნქციებს. პირველადი ემოციების ასოცირება სხვადასხვა სიტუაციასთან ადამიანის განვითარების პერიოდში საჭიროებს ახალი ქერქის ნაწილებს, განსაკუთრებით პრეფრონტალურ ქერქს.

- **მეხსიერება და დასწავლა.** შუბლის წილები ხანმოკლე მეხსიერების ადგილებია და შეუძლიათ ურთიერთქმედება ჰიპოკამპთან და ამიგდალასთან ხანგრძლივ მეხსიერებად კონსოლიდაციის პროცესში. ექსპერიმენტებმა უხერხემლოებზე და ხერხემლიანებზე აღმოაჩინეს ზოგიერთი მარტივი ფორმის დასწავლის უჯრედული საფუძვლები, სენსიტიზაციისა და ხანგრძლივი პოტენციაციის ჩართვით.

- **ცნობიერება.** თანამედროვე ტვინის ამსახველი მეთოდებით მიღებული შედეგები ვარაუდობენ, რომ ცნობიერება არის თავის ტვინის ემერგენტული თავისებურება, დაფუძნებული ქერქის მრავალი უბნის აქტივობაზე.

კონცეფცია 48.7

ცნს-ის დაზიანებები და დაავადებები ინტენსიური კვლევის საგანია

- **ნერვული უჯრედების განვითარება.** სასიგნალო მოლეკულები მართავენ აქსონის ზრდას, ზრდის კონუსის პლაზმური მემბრანის რეცეპტორებთან დაკავშირებით. უხერხემლოებსა და ხერხემლიანებში აქსონის მართვაში ჩართული გენები და ბაზური მოვლენები მსგავსია. ამ მოვლენების ცოდნა შესაძლებელია მომავალში გამოყენებული იყოს აქსონური ზრდის განახლების სტიმულირებისათვის ცნს-ის დაზიანების შემდეგ.

- **ღეროს ნეირონული უჯრედები.** ზრდასრული ადამიანის თავის ტვინი შეიცავს ღეროვან უჯრედებს, რომლებიც შეიძლება დიფერენცირდეს მომწიფებულ ნეირონებად. ღეროვანი უჯრედების დიფერენციაციის ინდუქცია და კულტივირებული ღეროვანი უჯრედების ტრანსპლანტაცია პოტენციური მეთოდებია ტრამვით ან დაავადებით გამოწვეული დაკარგული ნეირონების შესაცვლელად.

- **ნერვული სისტემის დაავადებები და დაზიანებები.** შიზოფრენია ხასიათდება ჰალუცინაციებით, მცდარი ილუზიებით, დაჩლუნგებული ემოციებით და სხვა სიმპტომებით. დეპრესია შეიცავს ბიპოლარულ დარღვევას, დამახასიათებელი მანიაკალური (ამაღლებული გუნება-განწყობა) და დეპრესიული (დაბალი გუნება-განწყობა) ფაზებით და ღრმა დეპრესია, როდესაც პაციენტებს მუდმივად დაბალი გუნება-განწყობა აქვთ. ალცჰაიმერის დაავადება არის ასაკთან დაკავშირებული დემენცია, როდესაც თავის ტვინში ფორმირდება ნეიროფიბრილური ხლართები და სენილური (სიბერის) ბალთები. პარკინსონის დაავადება არის მოტორული დარღვევა გამოწვეული დოფამინის გამომყოფი უჯრედების სიკვდილით შავ სუბსტანციაში.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშეფასება

1. რა ხდება, როდესაც ნეირონის მემბრანა დეპოლარიზებულია?
   ა. Na+-ის დიფუზია უჯრედის გარეთ;
   ბ. წონასწორობის პოტენციალი K+ (Ek)-სთვის ხდება უფრო პოზიტიური;
   გ. ნეირონის მემბრანული პოტენციალის ამპლიტუდა არის რედუცირებული;
   დ. ნაკლებად სავარაუდოა, რომ ნეირონი მოახდენს მოქმედების პოტენციალის გენერირებას;
   ე. უჯრედშიდა არე ხდება უფრო უარყოფითი უჯრედგარე არის მიმართ.

2. რატომ ვრცელდება მოქმედების პოტენციალი აქსონის გასწვრივ მხოლოდ ერთი მიმართულებით?
   ა. რანვიეს შევიწროვებას შეუძლია პოტენციალის გავრცელება მხოლოდ ერთი მიმართულებით;
   ბ. ხანმოკლე რეფრაქტორული პერიოდი ხელს უშლის პოტენციალ-მგრძნობიარე Na+-ის არხების კვლავ გახსნას;
   გ. აქსონის ბორცვს აქვს უფრო მაღალი მემბრანული პოტენციალი ვიდრე აქსონის დაბოლოებას;
   დ. იონებს შეუძლიათ იმოძრაონ აქსონის გასწვრივ მხოლოდ ერთი მიმართულებით;
   ე. როგორც Na+-ის, ასევე Ka+-ის პოტენციალ-მგრძნობიარე არხები იხსნება მხოლოდ ერთი მიმართულებით.

3. მემბრანული პოტენციალების ზოგად თვისებაა, რომ ისინი:

ა. იწვევენ მემბრანის ჰიპერპოლარიზაციას და შემდეგ დეპოლარიზაციას.

ბ. შეუძლიათ დაექვემდებარონ დროის და სივრცით სუმაციას;

გ. გამოიწვევიან დეპოლარიზაციით, რომელიც აღწევს ზღურბლს;

დ. ყველა აქსონის გასწვრივ ერთნაირი სიჩქარით მოძრაობენ.

ე. ლიგანდ-დაჭიშკრულ არხებში Na+-ისა და Ka+-ის დიფუზიის შედეგს წარმოადგენენ.

4. ჩამოთვლილიდან, რომელია აქსონური ტერმინალის პრესინაფსური მემბრანის დეპოლარიზაციის პირდაპირი შედეგი?

ა. მემბრანაში გახსნილი პოტენციალ-მგრძნობიარე Ca+2-ის არხები;

ბ. სინაფსური ვეზიკულების შერწყმა მემბრანასთან;

გ. პოსტსინაფსური უჯრედი წარმოქმნის მოქმედების პოტენციალს;

დ. ლიგანდ-დაჭიშკრული არხების გახსნა განაპირობებს სინაფსურ ნაპრალში ნეიროტრანსმიტერის შესვლას;

ე. აპსპ ან შპსპ გენერირდება პოსტსინაფსურ უჯრედში.

5. სად მდებარეობს ნეიროტრანსმიტერის რეცეპტორები?

ა. ბირთვის მემბრანაზე;

ბ. რანვიეს შევიწროვებაში;

გ. პოსტსინაფსურ მემბრანაზე;

დ. სინაფსური ვეზიკულების მემბრანაზე;

ე. მიელინის გარსში.

6. ჩამოთვლილი სტრუქტურებიდან ან უბნებიდან, რომელია შეცდომით დაწყვილებული თავის ფუნქციასთან?

ა. ლიმბური სისტემა — მეტყველების მამოძრავებელი კონტროლი;

ბ. მოგრძო ტვინი – ჰომეოსტაზური კონტროლი;

გ. ნათხემი — მოძრაობისა და წონასწორობის კოორდინაცია;

დ. კორძიანი სხეული — კავშირი დიდი ტვინის მარცხენა და მარჯვენა ქერქს შორის;

ე. ჰიპოთალამუსი – ტემპერატურის, შიმშილისა და წყურვილის რეგულაცია.

7. რა არის ახალი ქერქი (ნეოკორტექსი)

ა. თავის ტვინის ჩანასახოვანი უბანი, რომელიც საერთოა რეპტილიებსა და ძუძუმწოვრებში.

ბ. უბანი ქერქის სიღრმეში, რომელიც დაკავშირებულია ემოციური მეხსიერების ფორმირებასთან;

გ. ქერქის ცენტრალური უბანი, რომელიც იღებს ყნოსვით ინფორმაციას;

დ. თავის ტვინის ქერქის ნეირონების დამატებითი გარე შრე, რომელიც მხოლოდ ძუძუმწოვრებშია;

ე. შუბლის წილის ასოციაციური უბანი, რომელიც ჩართულია უმაღლეს კოგნიტურ ფუნქციებში.

8. ჩამოთვლილიდან, რომელი ადასტურებს იმ ფაქტს, რომ ემოციებში ჩართული თავის ტვინის წრეები ადამიანის განვითარების ადრეულ ეტაპზე ყალიბდება?

ა. უფრო სავარაუდოა, რომ ადამიანს შეუძლია ბავშვობის ასაკის ემოციური მეხსიერების გამოწვევა, ვიდრე რეალურად არსებულის;

ბ. ბავშვები (ინფანტები) უფრო ადრე იგებენ ენას, ვიდრე იწყებენ მეტყველებას;

ც. ასეთი წრეები მოიცავს თავის ტვინის უბნებს, რომელიც ვითარდება ნეოკორტექსის განვითარებამდე;

დ. ჩვილ ბავშვებს შეუძლიათ მიეჯაჭვონ მომვლელებს და გამოხატონ შიში, მწუხარება და გაბრაზება;

ე. ამიგდალა-დაზიანებულ ინდივიდებს, გახანგრძლივებული ავტონომური პასუხები სტრესულ სტიმულზე არა აქვთ.

9. ქვემოჩამოთვლილიდან, რომელი ასახავს უკეთესად, როგორ იზრდება აქსონი თავის სამიზნე უჯრედის მიმართულებით?

ა. აქსონი იზრდება პირდაპირი გზით, სამიზნე უჯრედების მიერ გამოყოფილი სასიგნალო მოლეკულების მიზიდვით;

ბ. უჯრედები გამოყოფენ სასიგნალო მოლეკულებს აქსონის ზრდის გზის გასწვრივ, რომლებიც აქსონს ან მიიზიდავენ ან განიზიდავენ და CAM-ის ურთიერთქმედებამ ზრდის კონუსზე და მომიჯნავე უჯრედებთან შეიძლება განაპირობოს ტრეკები, რომლებიც წარმართავენ აქსონის ზრდას;

გ. ასტროციტით გამოყოფილი ნერვის ზრდის ფაქტორი ასტიმულირებს ნეირონის პროგენიტორული უჯრედის დიფერენცირებას ნეირონად, რომლის აქსონი შემდგომ იზრდება სასიგნალო მოლეკულების გაზრდილი კონცენტრაციის მიმართულებით.

დ. აქსონი წარმოქმნის ზრდის განმაპირობებელ ცილებს მხოლოდ თავის ზრდის კონუსში, რომელიც იწვევს აქსონის ზრდას თავის სამიზნე უჯრედისკენ.

ე. გლია პირველად მიემართება სამიზნე უჯრედებისკენ, ტოვებს CAM-ის კვალს გზის გასწვრივ, რაც ზრდის მომდევნო აქსონის კონუსს.

10. რომელი დაავადება ან დარღვევა გამოიწვევა თავის ტვინის დოფამინის გამომყოფი ნეირონების სიკვდილით?

ა. შიზოფრენია

ბ. ბიპოლარული დარღვევა;

გ. დიდი დეპრესია;

დ. ალცჰაიმერის დაავადება;

ე. პარკინსონის დაავადება.

ევოლუციური კავშირი

მოქმედების პოტენციალი არის „სულ ან არაფრის კანონის“ მოვლენა. მისი ჩართვა-გამორთვის სიგნალიზაცია არის ცხოველების ევოლუციური ადაპტაცია, რომელიც შეი-

გრძნობს და მოქმედებს რთულ გარემოში. შეგიძლიათ წარმოიდგინოთ ნერვული სისტემა, რომელშიც მოქმედების პოტენციალი გრადუირებს, ამპლიტუდის დამოკიდებულებით სტიმულის ზომებზე. რამ შეიძლება შეუწყოს ხელი სიგნალიზაციის ჩართვა/გამორთვას სიგნალიზაციის მუდმივი ცვალებადობის დროს?

მეცნიერული კვლევა

იქიდან, რაც იცით მოქმედების პოტენციალებსა და სინაფსების შესახებ, მოგვაწოდეთ ორი ან სამი ჰიპოთეზა, როგორ შეუძლია სხვადასხვა ანესთეტიკს ააცილოს ტკივილი.

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

ალკოჰოლის დეპრესიულმა ეფექტმა ნერვულ სისტემაზე შეიძლება გამოიწვიოს გონების დაბინდება და რეფლექსების შენელება. ალკოჰოლის მოხმარება მრავალი ფატალური საგზაო შემთხვევების ფაქტორია აშშ-ში. რა არის ალკოჰოლის ბოროტად გამოყენების ზოგიერთი სხვა გავლენა საზოგადოებაზე? როგორია ადამიანების ან საზოგადოების ზოგიერთი პასუხი ალკოჰოლის ბოროტად გამოყენებაზე? თქვენი აზრით, ალკოჰოლის ბოროტად გამოყენება არის მთავარი ინდივიდუალური თუ სოციალური პრობლემა? როგორ გგონიათ, საზოგადოების პასუხი ალკოჰოლის ბოროტად გამოყენების მიმართ ადეკვატური და პროპორციულია პრობლემის სერიოზულობის მიმართ? დაიცავით თქვენი პოზიცია.

49 სენსორული და მოტორული მექანიზმები



სურათი 49.1 *ღამურა იყენებს სონარს მისი მსხვერპლის ადგილსამყოფელის განსაზღვრისთვის.*

ძირითადი კონცეფციები

49.1 **სენსორული რეცეპტორები გარდაქმნიან სტიმულის ენერგიას და აგზავნიან სიგნალებს ცენტრალური ნერვული სისტემაში.**

49.2 **სმენასა და წონასწორობაში მონაწილე მექანორეცეპტორები რეაგირებენ ნაწილაკების წონაზე და სითხის მოძრაობაზე.**

49.3 **ყნოსვისა და გემოვნების შეგრძნებები ცხოველთა უმეტესობაში მჭიდროდაა დაკავშირებული.**

49.4 **ცხოველთა სამყაროში მხედველობას მსგავსი მექანიზმები განსაზღვრავენ.**

49.5 **ცხოველთა ჩონჩხი ასრულებს საყრდენ, დამცველობით და მოძრაობით ფუნქციებს.**

49.6 **კუნთები ჩონჩხის ნაწილებს შეკუმშვის შედეგად ამოძრავებენ.**

49.7 **ლოკომოცია მოითხოვს ენერგიას ხახუნისა და გრავიტაციის დასაძლევად.**

ზოგადი მიმოხილვა

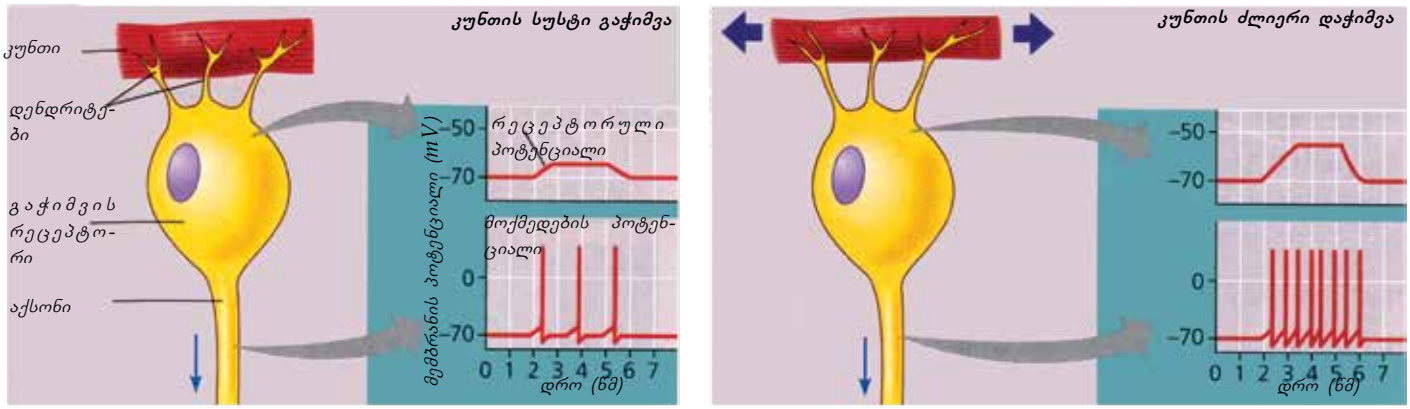
შეგრძნება და მოქმედება

ამრი ჩრჩილის ანტენა ბინდში ქარის საწინააღმდეგოდ ამჩნევს მდედრი პეპლის მიმზიდველ ქიმიურ ნივთიერებას (ქემოატრაქტანტს). მამრი ჰაერში არსებულ სუნს მიყვება მდედრისკენ. მაგრამ, უცებ მამრი ჩრჩილის მუცელზე არსებული ვიბრატორული სენსორები ამჩნევენ მათკენ სწრაფად მომავალი ღამურას მიერ წარმოქმნილ ულტრაბგერით შიშინს. ღამურას ლოკატორი (სონარი) საშუალებას აძლევს განსაზღვროს ჩრჩილისა თუ სხვა მისი სამსხვერპლო მწერის მდებარეობა. ამის საპასუხოდ, ჩრჩილის ნერვული სისტემა ჩართავს მისი ფრთების კუნთებისკენ მიმავალ მოტორულ სიგნალებს და მწერი დახრილად და სპირალურად მიწისკენ მიემართება. თუმცა ეს ალბათ სურათ 49.1-ზე ნაჩვენები ჩრჩილისთვის უკვე საკმაოდ გვიანია, ბევრ შემთხვევაში ჩრჩილები გადარჩენას ახერხებენ, რამდენადაც მათ შესწევთ უნარი ღამურას სონარი 30 მ-ის მანძილზე დააფიქსირონ. ღამურამ რომ ჩრჩილი შეამჩნიოს, მისგან 3 მ-ის დაშორებით უნდა იმყოფებოდეს, მაგრამ გამომდინარე იქედან, რომ ღამურა უფრო სწრაფად დაფრინავს, მას შესაძლოა მაინც ჰქონდეს დრო, რათა დააფიქსიროს და დაიჭიროს თავისი მსხვერპლი. ურთიერთობის შედეგი დამოკიდებულია თავდამსხმელისა და მსხვერპლის უნარზე შეიგძნონ გარემო სტიმულები და უზრუნველჰყონ შესაბამისი კოორდინირებული მოძრაობა. ჩვენ შეგვიძლია შეგრძნებისა და ქცევის წარმოშობას თვალი მივადევნოთ რაც მიგვიყვანს პროკარიოტებთან, სადაც განსაკუთრებული უჯრედული სტრუქტურები უზრუნველყოფენ ქიმიურ და წნევის შეგრძნებას და შემდეგ მოძრაობას აძლევენ შესაბამის მიმართულებას. ეს სტრუქტურები ევოლუციის მანძილზე განსხვავებულ მექანიზმებში გარდაიქმნა, რომლებიც შეიგრძნობს სხვადასხვა ტიპის ენერგიებს და საპასუხოდ ბევრ, განსხვავებულ მოძრაობას წარმოქმნის. სენსორული ინფორმაციის დეტექცია, გადამუშავება და შესაბამისი მოტორული პასუხის წარმოქმნა წარმოადგენს ცხოველთა ყველა ქცევის ფიზიოლოგიურ საფუძველს.

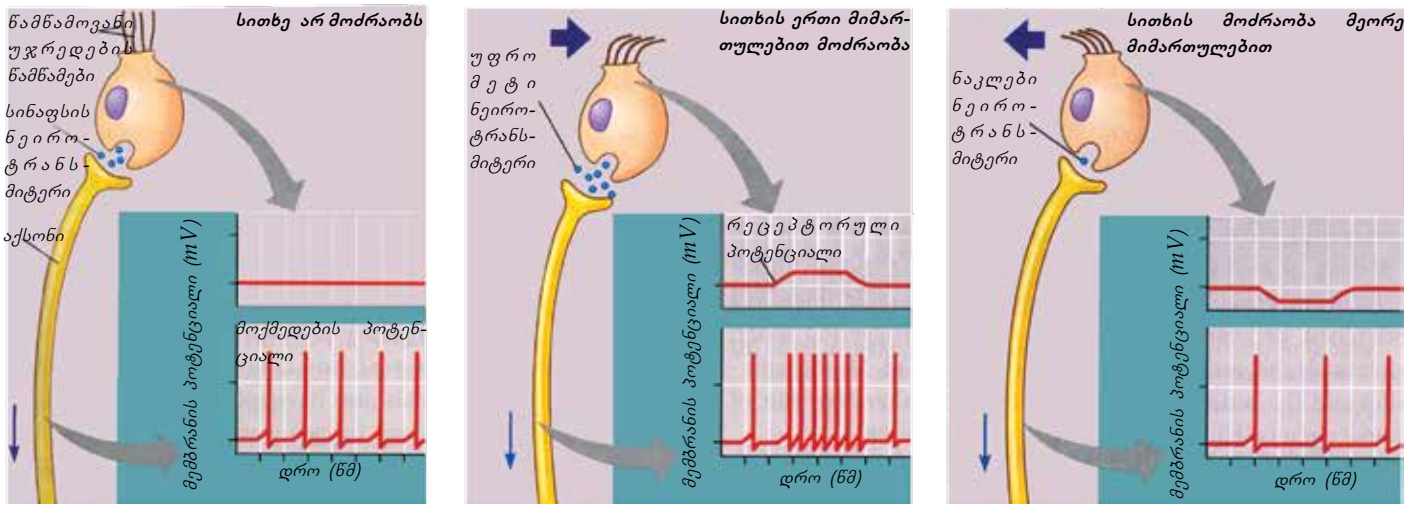
ჩვეულებრივ, ცხოველთა ქცევას განსაზღვრავდნენ, როგორც შეგრძნების, ანალიზის და მოქმედების ხაზობრივ თანმიმდევრობას, მსგავსად კომპიუტერისა, რომელიც სანამ იმოქმედებს, პასიურად ელოდება ინსტრუქციებს.

ამ შემთხვევაში ეს ასე არ არის. როდესაც ცხოველები მოძრაობენ, ისინი ამ მოძრაობით ამოწმებენ გარემოს, შეიგრძნობენ ცვლილებებს, და იყენებენ არსებულ ინფორმაციას შემდგომი მოქმედების წარმოქმნისთვის. ეს განგრძობითი ციკლი უფროა, ვიდრე ხაზობრივი თანმიმდევრობა, რამდენადაც ტვინში მიმდინარეობს ფონური აქტივობა, რომელიც მუდმივად განახლებას განიცდის შეგრძნებისა და მოქმედების მიმდინარეობისას.

48-ე თავში გამოვიკვლიეთ როგორ ატარებს და აერთიანებს ნერვული სისტემა სენსორულ და მოტორულ ინფორმაციას. ამ თავში განვიხილავთ სენსორულ და მოქმედების პროცესებს რამდენიმე უხერხემლო და ხერხემლიანთა ჯგუფში. დავიწყებთ სენსორული პროცესით, რომელსაც გადააქვს ინფორმაცია გარე და შიდა გარემოდან ტვინისკენ. შემდეგ განვიხილავთ ჩონჩხისა და კუნთების სტრუქტურასა და ფუნქციას, რომლებიც ახორციელებენ მოძრაობებს ტვინის ინსტრუქციების შესაბამისად და ბოლოს განვიხილავთ ცხოველთა მოძრაობის სხვადასხვა მექანიზმებს.



(ა) მდინარის კიბოს გაჭიმვის რეცეპტორებს *აქვთ მუცლის კუნთში ჩაძირული დენდრიტები. როდესაც მუცელი იხრება, კუნთები და დენდრიტები იჭიმებიან და გაჭიმვის რეცეპტორებში რეცეპტორულ პოტენციალებს წარმოქმნიან. უკანასკნელი გაჭიმვის რეცეპტორის აქსონში მოქმედების პოტენციალებს ჩართავს. ძლიერი გაჭიმვა უფრო დიდ რეცეპტორულ პოტენციალს და მაღალსიხშიროვან მოქმედების პოტენციალებს აღძრავს.*



(ბ) ხერხემლიანთა წამწამოვან უჯრედებს *აქვთ წამწამები, რომლებიც გარშემომყოფი სითხის მოძრაობისას იხრებიან. წამწამოვანი უჯრედი ამაგზნებელ ნეიროტრანსმიტერს ათავისუფლებს რომელიც იმ სენსორულ ნეირონზე მოქმედებს, რომლის საშუალებითაც მოქმედების პოტენციალები ცნს-ს გადაეცემა. ერთ მხარეს გადახრა უჯრედის დეპოლარიზაციას იწვევს, რაც თავის მხრივ მეტი ნეიროტრანსმიტერის გამოთავისუფლებასა და მოქმედების პოტენციალების სიხშირის გაზრდას განაპირობებს, ხოლო მეორე მხარეს გადახრა კი, საწინააღმდეგო ეფექტების საფუძველია. ასე რომ, წამწამოვანი უჯრედები პასუხობს მოძრაობის მიმართულებას, სიძლიერესა და სიჩქარეს.*

▲ *სურათი 49.2* ***სენსორული რეცეფცია: ორი მექანიზმი.***

концепция 49.1

сенсорные рецепторы преобразуют энергию стимула и передают сигнал в центральную нервную систему

Информация в нервной системе передается в виде нервных импульсов, или потенциалов действия, которые распространяются по аксонам нейронов в соответствии с законом «все или ничего» (см. **рис. 48.12 г**). Потенциал действия, возникающий в ответ на растяжение, аналогичен потенциалу действия, возникающему в ответ на звуковую вибрацию, которая заставляет вибрировать волосковую клетку. Способность различать силу стимула (например, громкость или яркость) зависит от частоты, с которой потенциалы действия передаются в мозг. Важно не то, какой именно нейрон генерирует потенциал действия, а то, куда он передает информацию.

Ощущения – это потенциалы действия, которые нейроны передают в головной мозг. Мозг интерпретирует ощущения и создает **восприятие**. Восприятие – например, цвета, звука и запаха – это конструкции, которые существуют только в мозге. Если бы все живые существа исчезли, то звуки, запахи и цвета перестали бы существовать. Мы можем сказать, что дерево падает, даже если никто не слышит его, потому что мы знаем, что звук – это вибрация воздуха, а не ощущение. Ощущение и восприятие начинаются с **сенсорной рецепции**, которая заключается в преобразовании стимула сенсорными рецепторами. Сенсорные рецепторы – это специализированные нейроны или эпителиальные клетки, которые вместе с вспомогательными клетками образуют органы чувств, такие как глаза, уши и язык. **Экстерорецепторы** – это сенсорные рецепторы, которые воспринимают внешние стимулы, такие как свет, звук и прикосновение. **Интерорецепторы** – это рецепторы, которые воспринимают сигналы внутри тела, такие как кровяное давление, растяжение и положение тела.

Сенсорные рецепторы выполняют несколько функций

Все стимулы представляют собой форму энергии. Ощущение включает преобразование энергии стимула сенсорными рецепторами в изменение мембранного потенциала, что называется сенсорной трансдукцией. Сенсорные рецепторы усиливают энергию стимула, кодируют информацию о силе стимула и передают ее в центральную нервную систему (ЦНС). Сенсорные рецепторы выполняют четыре функции: сенсорную трансдукцию, усиление, передачу и интеграцию. Сенсорные рецепторы различаются по типу энергии, которую они преобразуют, и по структуре, которая определяет, как они преобразуют энергию. Сенсорные рецепторы можно разделить на пять основных типов: механорецепторы, фоторецепторы, хеморецепторы, терморецепторы и ноцицепторы. Механорецепторы реагируют на механическую энергию, такую как давление или растяжение. Фоторецепторы реагируют на световую энергию. Хеморецепторы реагируют на химические вещества. Терморецепторы реагируют на изменения температуры. Ноцицепторы реагируют на потенциально повреждающие ткани раздражители, которые мы воспринимаем как боль. Сенсорные рецепторы также можно классифицировать по расположению источника стимула: экстерорецепторы воспринимают стимулы из внешней среды, интерорецепторы воспринимают стимулы из внутренней среды, а проприорецепторы воспринимают положение тела и движение. Сенсорные рецепторы также можно классифицировать по их структуре: свободные нервные окончания, инкапсулированные нервные окончания и специализированные рецепторные клетки. Свободные нервные окончания – это простейшие сенсорные рецепторы, которые представляют собой голые дендриты, лишенные какой-либо специализированной структуры. Инкапсулированные нервные окончания – это дендриты, окруженные соединительной тканью, которая помогает усилить стимул. Специализированные рецепторные клетки – это эпителиальные клетки, которые преобразуют стимул и передают сигнал нейрону. Структура сенсорного рецептора определяет, какой тип энергии он может преобразовать, и его чувствительность к стимулу. Например, механорецепторы кожи различаются по своей чувствительности к давлению и вибрации, что позволяет нам воспринимать широкий спектр тактильных ощущений.

Сенсорная трансдукция

Преобразование энергии стимула в изменение мембранного потенциала сенсорного рецептора известно как **сенсорная трансдукция**. Изменение мембранного потенциала, вызванное стимулом, называется **рецепторным потенциалом**. Рецепторный потенциал – это градуальное изменение мембранного потенциала, которое может быть деполяризующим или гиперполяризующим, в зависимости от типа рецептора и природы стимула. Величина рецепторного потенциала зависит от силы стимула. Чем сильнее стимул, тем больше рецепторный потенциал. Рецепторный потенциал распространяется пассивно по мембране рецептора, и его амплитуда уменьшается с расстоянием от места, где он был инициирован. Если рецепторный потенциал достаточно велик, он может инициировать потенциал действия в аксоне сенсорного нейрона. Механизмы сенсорной трансдукции различаются для разных типов сенсорных рецепторов. Механорецепторы используют механически управляемые ионные каналы, которые открываются или закрываются в ответ на механическое растяжение мембраны. Фоторецепторы используют пигмент, который поглощает свет и инициирует каскад биохимических реакций, приводящий к закрытию ионных каналов. Хеморецепторы используют лиганд-управляемые ионные каналы, которые открываются или закрываются в ответ на связывание химического вещества. Терморецепторы используют температурно-чувствительные ионные каналы, которые открываются или закрываются в ответ на изменения температуры. Ноцицепторы используют различные механизмы, в зависимости от типа повреждающего стимула.

Амплификация

Усиление энергии стимула сенсорными рецепторами называется амплификацией. Например, от момента, когда молекула запаха связывается с рецептором обонятельного нейрона, до момента, когда потенциал действия достигает обонятельной луковицы, проходит 100 000 раз больше энергии, чем было в исходной молекуле запаха. Часть амплификации происходит в сенсорных рецепторах, а часть – в вспомогательных клетках, которые окружают сенсорные рецепторы. Амплификация может быть полезна, но она также может ограничивать способность различать два стимула, которые очень похожи по силе. Амплификация может быть настроена в ответ на изменения в окружающей среде. Например, в темноте фоторецепторы сетчатки глаза усиливают свет больше, чем при ярком свете. Это позволяет нам видеть в темноте, но также может ограничивать нашу способность различать детали при ярком свете.

Трансмиссия

После того как стимул преобразован в рецепторный потенциал, информация передается в ЦНС. Сенсорный рецептор, который генерирует потенциал действия, такой как рецептор растяжения мышцы или обонятельный нейрон, передает информацию непосредственно в ЦНС. Сенсорный рецептор, который не генерирует потенциал действия, такой как фоторецептор сетчатки глаза, передает информацию в ЦНС через синапс с другим нейроном. Сенсорные рецепторы кодируют информацию о силе стимула в частоте потенциалов действия, которые они генерируют. Чем сильнее стимул, тем выше частота потенциалов действия. Сенсорные рецепторы также кодируют информацию о типе стимула в пути, по которому передаются потенциалы действия. Например, информация о свете передается по зрительному нерву, информация о звуке – по слуховому нерву, а информация о прикосновении – по соматосенсорным нервам. Сенсорные рецепторы также кодируют информацию о местоположении стимула в пути, по которому передаются потенциалы действия. Например, информация о том, какой участок кожи был стимулирован, передается по соматосенсорным нервам, которые иннервируют этот участок кожи.

მოქმედების პოტენციალის წარმოქმნა შეუძლია და ცენტრალური ნერვული სისტემისკენ მიმავალი აქსონი გააჩნია **(იხილეთ სურათი 49.2 ა)**. სხვებს, მაგალითად, წამწამოვან უჯრედებს, ასეთი აქსონი არ აქვს და არ შეუძლია მოქმედების პოტენციალის წარმოქმნა; ეს რეცეპტორები მგრძნობიარე ნეირონებთან სინაფსებში ნეიროტრანსმიტერს გამოყოფს **(იხილეთ სურათი 49.2ბ)**. თითქმის ყველა გზაში, სადაც რეცეპტორები სინაფსებით უკავშირდება მგრძნობიარე ნეირონებს, ამაგზნებელი ნეიროტრანსმიტერის გამოყოფა ხდება. უკანასკნელი მგრძნობიარე ნეირონის მიერ მოქმედების პოტენციალის ცნს-კენ გადაცემას იწვევს (გამონაკლისი არის ხერხემლიანთა მხედველობის სისტემა, რომელიც განხილულია 49.4-საკითხში).

რეცეპტორული პოტენციალის სიდიდე გავლენას ახდენს მოქმედების პოტენციალის სიხშირეზე, რომელიც ცნს-კენ მიდის. თუ რეცეპტორი იმავდროულად მგრძნობიარე ნეირონიც არის, დიდი რეცეპტორული პოტენციალი ზღურბლს უფრო ადრე აღწევს, რაც თავის მხრივ უფრო მაღალსიხშიროვან მოქმედების პოტენციალებს იწვევს **(იხილეთ სურათი 49.2 ა)**. თუ რეცეპტორი სინაფსით უკავშირდება მგრძნობიარე ნეირონს, დიდი რეცეპტორული პოტენციალი იწვევს მეტი ნეიროტრანსმიტერის გამოთავისუფლებას, მსგავსი შედეგით. ბევრი მგრძნობიარე ნეირონი სპონტანურად წარმოქმნის მოქმედების პოტენციალს დაბალი სიხშირით. ამიტომ, ამ ნეირონებში სტიმული კი არ ჩართავს ან გამორთავს მოქმედების პოტენციალებს, არამედ მათი სიხშირის მოდულაციას ახდენს **(იხილეთ სურათი 49.2ბ)**. ასეთი ნეირონები ინფორმაციას აწვდიან ცნს-ს არა მარტო სტიმულის არსებობის, ან არარსებობისას, არამედ აგრეთვე ინტენსივობისა და მიმართულების ცვლილების შესახებ.

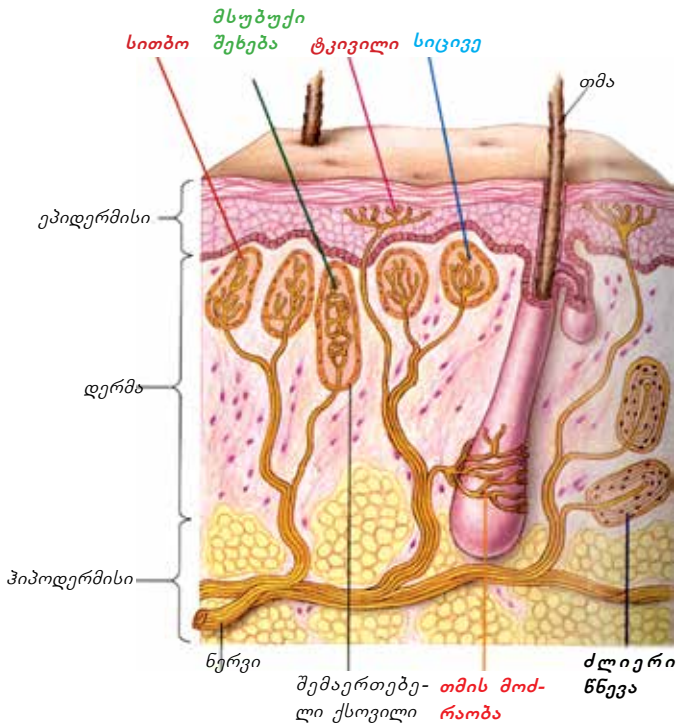
ინტეგრაცია

ინტეგრაცია ანუ სენსორული ინფორმაციის გადამუშავება ინფორმაციის მიღებისთანავე იწყება. სენსორული რეცეპტორის განსხვავებულ ნაწილებში სტიმულით გამოწვეული რეცეპტორული პოტენციალების სუმაცია ხდება პოსტსინაპსური პოტენციალების სუმაციის მსგავსად. რეცეპტორებში სხვა ტიპის ინტეგრაცია არის **სენსორული ადაპტაცია** - პასუხის შემცირება ხანგრძლივი სტიმულაციის საპასუხოდ. ზოგი რეცეპტორი, სხვასთან შედარებით, უფრო სწრაფად ადაპტირებადია. სენსორული ადაპტაციის გარეშე ადამიანი იგრძნობდა გულის თითოეულ ცემას და ტანსაცმლის ყველა უმცირეს ნაწილს სხეულზე. რეცეპტორები შერჩევითად ატარებენ ინფორმაციას ცნს-კენ და ადაპტაცია ამცირებს გახანგრძლივებული სტიმულის მიერ ხანგრძლივი მგრძნობელობის წარმოქმნის შესაძლებლობას.

სენსორული ინფორმაციის ინტეგრაცია ნერვული სისტემის ყველა დონეზე ხდება. ზემოთ აღწერილი უჯრედული დონე მხოლოდ პირველი ნაბიჯია. რთულ სენსორულ სტრუქტურებს, ისეთს როგორიცაა თვალი, ინტეგრაციის უფრო მაღალი დონე აქვთ და ცნს დამატებით გადაამუშავებს ყველა შემომავალ სიგნალს.

სენსორული რეცეპტორების ტიპები

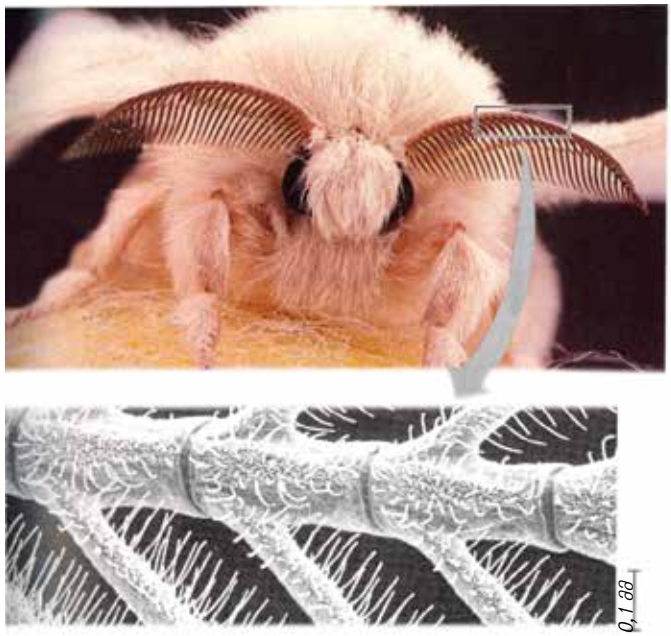
იმ ენერგიის მიხედვით, რომლის ტრანსდუქციაც ხდება სენსორულ რეცეპტორებში, ისინი ხუთ კატეგორიად იყოფა: მექანორეცეპტორები, ქემორეცეპტორები, ელექტრორეცეპტორები, თერმორეცეპტორები და ტკივილის რეცეპტორები.



▲ *სურათი 49.3* ***ადამიანის კანის სენსორული რეცეპტორები.*** *ეპიდერმისის რეცეპტორები შიშველი დენდრიტებია, ისევე როგორც თმის მოძრაობის რეცეპტორები, რომლებიც დერმისში თმის ძირის ირგვლივ არის. სხვა რეცეპტორების უმეტესობა შემაერთებელი ქსოვილის კაფსულაშია მოთავსებული.*

მექანორეცეპტორები

მექანორეცეპტორები შეიგრძნობენ ფიზიკურ დეფორმაციას, რომელიც ისეთი სტიმულებით არის გამოწვეული როგორიც არის წნევა, შეხება, გაჭიმვა, მოძრაობა და ბგერა – მექანიკური ენერგიის ყველა ფორმა. მექანორეცეპტორების მემბრანის გაღუნვა ან დაჭიმვა ზრდის მემბრანის განვლადობას ნატრიუმისა და კალიუმის იონების მიმართ. როდესაც ეს ხდება, მემბრანის პოტენციალი იცვლება EK და ENა შორის, რასაც დეპოლარიზაცია წარმოადგენს (იხილეთ თავიB 48). სურათ 49.2-ზე მოცემულია მდინარის კიბოს გაჭიმვის რეცეპტორი და ხერხემლიანთა წამწამოვანი უჯრედების მექანორეცეპტორები. სხვა მაგალითია ხერხემლიანთა გაჭიმვის რეცეპტორები, რომელიც ჩონჩხის კუნთის სიგრძეს აკონტროლებს. ამ შემთხვევაში მექანორეცეპტორები მგრძნობიარე ნეირონების მორჩებია, რომლებიც სპირალურად ეხვევა ჩონჩხის კუნთის პატარა ბოჭკოს შუა უბანს. თითო კუნთოვანი თითისტარა შედგება ორიდან თორმეტამდე ასეთი ბოჭკოსგან, შემოფარგლულია შემაერთებელი ქსოვილით. იგი მოთავსებულია სხვა კუნთოვანი ბოჭკოების პარალელურად. როდესაც კუნთი იჭიმება, თითისტარას ბოჭკოებიც იჭიმება. ეს იწვევს მგრძნობიარე ნეირონის დეპოლარიზაციას და



▲ *სურათი 49.4* ***მწერების ქემორეცეპტორები.*** *მამრი აბრეშუმის ჭიის პეპლის ombyx mori ანტენები დაფარულია მგრძნობიარე წამწამებით, რომელიც შეიმჩნევა სკანერული ელექტრონული მიკროსკოპით გადიდებით. წამწამებს აქვთ ქემორეცეპტორები, რომლებიც მაღალმგრძნობიარეა მდედრის მიერ გამოყოფილი სასქესო ფერომონების მიმართ.*



(ა) *ჩხრიალასა და გველგესლასნაირებს თითო ინფრაწითელი რეცეპტორი თვალსა და ნესტოს შორის გააჩნია. ეს ორგანოები საკმარისად მგრძნობიარეა, ერთ მეტრში მყოფი თაგვის სითბოს გამოსხივების დაფიქსირებისთვის. გველი თავს გვერდებზე ამოძრავებს, სანამ ორივე რეცეპტორით თანაბარ გამოსხივებას არ დააფიქსირებს, რაც თაგვის პირდაპირ მდებარეობაზე მიუთითებს.*



(ბ) *ზოგი მიგრირებადი ცხოველი, მაგალითად, როგორიც არის თეთრი ვეშაპი, გრძნობს დედამინის მაგნიტურ ველს და სხვა მინიშნებებთან ერთად იყენებს ინფორმაციას ორიენტაციისთვის.*

▲ *სურათი 49.5* ***სპეციალიზებული ელექტრომაგნიტური რეცეპტორები.***

რთავს მოქმედების პოტენციალს, რომელიც ზურგის ტვინისკენ გადაიტანება. კუნთოვანი თითისტარა და მისი მაინერვირებელი მგრძნობიარე ნეირონები ნერვული წრედის ნაწილებია, რომლებიც საფუძვლად უდევს რეფლექსებს **(იხილეთ სურათი 48.4)**.

ძუძუმწოვრების შეხების შეგრძნება ეფუძნება მექანორეცეპტორებს. ისინი ხშირად შემაერთებელი ქსოვილით არიან დაფარულნი. **(სურათი 49.3)**. შემაერთებელი ქსოვილის სტრუქტურა და რეცეპტორების ადგილმდებარეობა მნიშვნელოვან გავლენას ახდენს მექანიკური ენერგიის ტიპზე, რომელიც მათთვის საუკეთესო სტიმულს წარმოადგენს (მსუბუქი შეხება, ვიბრაცია, ან ძლიერი წნევა) . ის რეცეპტორები, რომლებიც მსუბუქ შეხებას აფიქსირებს კანის ზედაპირთან ახლოს მდებარეობს; ისინი ძალიან მსუბუქი მექანიკური ენერგიის ზემოქმედებას რეცეპტორულ პოტენციალად გარდაქმნიან. ძლიერ წნევასა და ვიბრაციაზე მორეაგირე რეცეპტორები კანის ღრმა შრეებშია მოთავსებული. სხვა რეცეპტორები შეიგრძნობენ თმის რხევას (არ უნდა აგვერიოს სურათ 49.2-ზე მოცემულ წამწამოვან უჯრედებში). ის რეცეპტორები, რომლებიც ძუძუმწოვრების (მაგალითად, როგორიცაა კატა და ბევრი მღრღნელი) მაგარი ულვაშის ძირშია მოთავსებული, უაღრესად მგრძნობიარეა და შესაძლებლობას აძლევს ცხოველს სიბნელეში, ახლოს მყოფი ობიექტი დააფიქსიროს.

ქემორეცეპტორები

ქემორეცეპტთორები მოიცავს ძირითად რეცეპტორებს, რომლებიც ატარებს ინფორმაციას ხსნარის მთლიანი კონცენტრაციის შესახებ და სპეციფიკურ რეცეპტორებს რომლებიც სხვადასხვა ტიპის ნივთიერებების მიმართ მგრძნობირეა. მაგალითად, ძუძუმწოვართა ტვინში ოსმორეცეპტორები, ძირითადი რეცეპტორებია, რომლებიც აფიქსირებენ სისხლის მთლიანი კონცენტრაციის ცვლილებებს და ასტიმულირებენ წყურვილის შეგრძნებას, ოსმოლარულობის გაზრდის შემთხვევაში (იხილეთ თავი 44). ოთახის ბუზის ფეხში არსებული წყლის რეცეპტორები რეაგირებენ სუფთა წყალზე ან რომელიმე ნივთიერების ხსნარზე. უმეტეს ცხოველს ასევე აქვს სპეციფიკური მოლეკულების, მათ შორის გლუკოზის, ჟანგბადის, ნახშირორჟანგის და ამინმჟავების რეცეპტორები. ორი ყველაზე უფრო მგრძნობიარე და სპეციფიკური ქემორეცეპტორი არის მამრ აბრეშუმის ჭიის პეპელაში **(სურათი 49.4).** ისინი აფიქსირებენ მდედრი პეპლის სასქესო ფერომონის ორ ქიმიურ კომპონენტს. ყველა ამ მაგალითში მასტიმულირებელი მოლეკულა უკავშირდება რეცეპტორული უჯრედის მემბრანის განსაკუთრებულ უბანს და საწყისს აძლევს მემბრანის განვლადობის ცვლილებას.

ელექტრომაგნიტური რეცეპტორები

ელექტრომაგნიტური რეცეპტორები ამჩნევენ ელექტრომაგნიტური ენერგიის სხვადასხვა ფორმას, მაგალითად როგორიც არის ხილული სხივები, ელექტროობა და მაგნეტიზმი. ფოტორეცეპტორები არის ელექტრომაგნიტური რეცეპტორები, რომლებიც ამჩნევენ ხილული სხივების სახელით ცნობილ გამოსხივებას. ხშირად ეს რეცეპტორები ორგანიზებულია თვალში. ზოგ გველს აქვს ძალიან მგრძნობიარე ინფრაწითელი რეცეპტორები, რომლებიც მსხვერპლის სხეულის სითბოს ცივ ფონთან მიმართებაში ამჩნევენ **(სურათი 49.5 ა).** ზოგი თევზი წარმოქმნის ელექტრულ დენს და იყენებს ელექტრორეცეპტორებს ობიექტის, მაგალითად როგორიცაა მსხვერპლი, ადგილმდებარეობის დასადგენად. ეს ობიექტი აღნიშნულ დენს წინაღობას უქმნის. იხვნისკარტას თავის ნისკარტზე ელექტრორეცეპტორი აქვს, რომელიც ამჩნევს კიბოსნაირების, ბაყაყების, პატარა თევზების და სხვა მსხვერპლის ელექტრულ ველს. ბევრი ცხოველი მიგრაციის დროს საორიენტაციოდ დედამიწის მაგნიტური ველის ხაზებს იყენებს **(სურათი 49.5 ბ)**. რკინის შემცველი მინერალი მაგნეტიტი ნაპოვნია ბევრი ხერხემლიანის ქალაში (მათ შორის ორაგულში, მტრედ ში, ზღვის კუსა და ადამიანში), ფუტკრების მუცელში, და განსაზღვრულ უმარტივესებსა და პროკარიოტებში, რომლებიც ორიენტაციას დედამიწის მაგნიტური ველით ახდენენ. ოდესღაც მეზღვაურების მიერ კომპასად გამოიყენებული მაგნიტი შესაძლოა ბევრი ცხოველის საორიენტაციო მექანიზმი იყოს.

თერმორეცეპტორები

თერმორეცეპტორები, რომლებიც სითბოს ან სიცივეს პასუხობენ, ეხმარებიან სხეულს ტემპერატურის რეგულაციაში, აგზავნიან სიგნალს გარემოსა და სხეულის ტემპერატურის შესახებ. ძუძუმწოვართა კანში თერმორეცეპტორების იდენტიფიკაციასთან დაკავშირებით დებატები გრძელდება. შესაძლო კანდიდატი ორი, ინკაფსულირებული დატოტილი დენდრიტებისგან შედგენილი რეცეპტორია **(იხილეთ სურათი 49.3)**. ბევრი მკვლევარი ფიქრობს, რომ ეს სტრუქტურები წნევის სახეშეცვლილი რეცეპტორებია და რომ თერმორეცეპტორები განსაზღვრული მგრძნობიარე ნეირონების შიშველი დენდრიტებისგან შედგება. არსებობს საყოველთაო შეთანხმება, რომ კანის და წინა ჰიპოთალამუსის თერმორეცეპტორები აგზავნიან ინფორმაციას სხეულის თერმოსტატისკენ, რომელიც უკანა ჰიპოთალამუსშია მოთავსებული.

ტკივილის რეცეპტორები

ადამიანებში ტკივილის რეცეპტორები ნოციცეპტორებადაც იწოდება (ლათინურიდან ნოცერე, ტკივილი). ისინი გვხვდება ეპიდერმისში შიშველი დენდრიტების კლასის სახით **(იხილეთ სურათი 49.3)**. ცხოველების უმეტესობა სავარაუდოდ განიცდის ტკივილს. თუმცა, ჩვენ არ შეგვიძლია თქმა, თუ რა ასოცირებული აღქმები აღეძვრებათ ცხოველებს ტკივილის რეცეპტორების სტიმულაციის დროს. ტკივილი მნიშვნელოვანი შეგრძნებაა, იმიტომ, რომ ამ სტიმულს ხშირად დაცვითი რეაქციებისკენ მივყავართ. მაგალითად, ისეთისკენ როგორიცაა საშიშროებიდან თავის დაღწევა. იშვიათი ინდივიდები, რომლებიც ყოველგვარი ტკივილის შეგრძნების გარეშე იბადებიან, შესაძლოა ისეთი პირობებისგან დაიღუპონ, როგორიცაა გამსკდარი ჭიანაწლავი, რამდენადაც არ შეუძლიათ შეიგრძნონ ამ პროცესთან დაკავშირებული ტკივილი და ვერ ხვდებიან საშიშროებას. ტკივილის რეცეპტორების განსხვავებული ჯგუფები პასუხობენ ჭარბ სითბოს, წნევას, ან განსაკუთრებული კლასის ქიმიურ ნივთიერებებს, რომლებიც დაზიანებული ან ანთებითი ქსოვილიდან გამოიყოფა. ზოგი ნივთიერება, რომელიც ტკივილს იწვევს მოიცავს ჰისტამინს და მჟავებს. პროსტაგლანდინები ზრდის ტკივილს რეცეპტორების სენსიტიზაციის გზით - ეს არის მათი ზღურბლის შემცირება **(იხილეთ თავი 45);** ასპირინი და იბუპროფენი ამცირებენ ტკივილს პროსტაგლანდინის სინთეზის შეკავებით, მაშინ, როცა ნოციცეპტორების სიმკვრივე ყველაზე მაღალი კანშია, ზოგი მათგანი დაკავშირებულია სხვა ორგანოებთან.

კონცეფცია შემოწმება 49.1

1. რატომ ახდენენ სინაფსურ გადაცემაზე მოქმედი წამლები ზოგი და, არა ყველა შეგრძნების ბლოკირებას?
2. თუკი თქვენ ანესთეტიკს გაიკეთებდით კანზე, რომელ გრძნობებზე იმოქმედებდა ეს პირველ რიგში? რომელზე იმოქმედებდა ბოლოს და რომელზე არ იმოქმედებდა საერთოდ? ახსენით.

შემოთავაზებული პასუხებისთვის იხილეთ დანართი

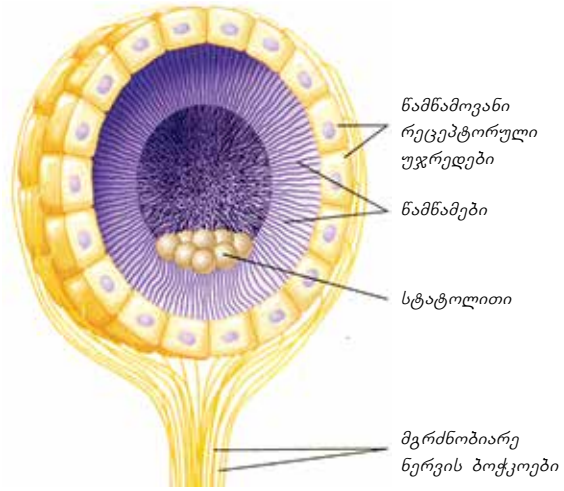
კონცეფცია 49.2

სმენასა და წონასწორობაზე მონაწილე რეცეპტორები რეაგირებენ ნაწილაკების წონაზე და სითხის მოძრაობაზე

სმენა და სხეულის წონასწორობის ან ბალანსის აღქმა, უმეტეს ცხოველში ურთიერთდაკავშირებულია. ორივეში ჩართულია მექანორეცეპტორები, რომლებიც ნაწილაკების წონით და სითხის მოძრაობით მემბრანის დეფორმაციისას რეცეპტორულ პოტენციალებს წარმოქმნიან.

გრავიტაციისა და მგერის შეგრძნება უხერხემლოებში

უხერხემლოთა უმეტესობას აქვს ორგანო, რომელსაც სტატოცისტი ჰქვია. იგი შეიცავს მექანორეცეპტორებს და წონასწორობის ფუნქციის ასრულებს **(სურათი 49.6)**. სტატოცისტის ძირიათადი ტიპი შედგება წამწამოვანი რეცეპტორული უჯრედებისგან. ისინი გარს ერტყმიან ერთი ან მეტი სტატოლიტის შემცველ კამერას. სტატოლიტები ქვიშის ან სხვა მკვრივი მარცვლებია. გრავიტაცია იწვევს სტატოლიტების გადაადგილებას კამერის ყველაზე დაბალ უბანში და ასტიმულირებს იქ არსებულ რეცეპტორებს. სტატოცის-



▲ *სურათი 49.6* ***უხერხემლოთა სტატოცისტი.*** *სტატოლიტების დალექვა კამერის დაბალ ნაწილში ღუნავს ამ უბანში მყოფი რეცეპტორული უჯრედის წამწამს, უზრუნველჰყოფს რა ტვინს გრავიტაციასთან მიმართებაში სხეულის ორიენტაციის შესახებ ინფორმაციით.*

ტები უხერხემლოების სხეულის სხვადასხვა ნაწილშია მოთავსებული. მაგალითად, ბევრ მედუზას სტატოცისტები მათი „ქუდის“ პერიფერიაზე აქვს და ცხოველს სხეულის პოზიციაზე აძლევს მინიშნებას. კიბორჩხალებსა და მდინარის კიბოებს სტატოცისტი მათი ანტენულების ძირთან ახლოსაა.

ბევრი უხერხემლო ამჟღავნებს ზოგად მგრძნობელობას ბგერის მიმართ, თუმცა სმენისთვის სპეციალიზირებული სტრუქტურა უფრო ნაკლებ გავრცელებულია, ვიდრე გრავიტაციის სენსორები. სმენის სტრუქტურები ყველაზე ინტენსიურად ხმელეთის მწერებშია შესწავლილი.

ბევრ და, ალბათ, უმეტეს მწერს სხეულის ბეწვები აქვს, რომლებიც ვიბრირებს ბგერითი ტალღების საპასუხოდ. სხვადასხვა სიგრძისა და სისქის ბეწვი ვიბრირებს განსხვავებულ სიხშირეებზე. ბეწვები აწყობილია სხვა ორგანიზმების მიერ წარმოქმნილი ბგერების სიხშირის შესაბამისად. მაგალითად, მამრი კოღო მეწყვილის ადგილმდებარეობას საზღვრავს მის ანტენაზე არსებული წვრილი ბეწვის საშუალებით. ეს ბეწვები განსაკუთრებულად იმ ხმაურის საპასუხოდ ვიბრირებს, რომელიც მფრინავი მდედრის ფრთების დარტყმისას წარმოიქმნება. კამერტონი, რომელიც იგივე სიხშირით ვიბრირებს, როგორითაც მდედრი კოღოს ფრთები ასევე მიიზიდავდა მამრს. ზოგ მუხლუხოს (ლარვული ჩრჩილი და პეპელა) სხეულზე აქვს ვიბრაციული ბეწვი, რომელსაც შეუძლია მტაცებელი შეამჩნიოს. კრაზანას ფრთების ბზუილი აფრთხილებს მუხლუხოებს საშიშროების შესახებ. ბევრ მწერს ასევე აქვს „ყური,“ რომელშიც შიდა ყურის საკანზე ტიმპანური მემბრანა (ყურის ბარაბანია) გადაჭიმული **(სურათი 49.7)**. ბგერითი ტალღები იწვევს ტიმპანური მემბრანის ვიბრაციას, ასტიმულირებს რეცეპტორულ უჯრედებს, რომლებიც მემბრანას შიგნიდან ეხება და იწვევს ნერვულ იმპულსებს, რომლებიც ტვინს გადაეცემა.

ზოგ ჩრჩილს შეუძლია გაიგონოს მაღალი ხმა, რომელსაც ღამურას სონარი წარმოქმნის. ამ ბგერების აღქმა რთავს ჩრჩილის გაქცევის რეაქციას, როგორც ამ თავის დასაწყისში იყო მოხსენიებული. ეს ასევე ხსნის, თუ რატომ არის რთული ტარაკანაზე ფეხის დადგმა; მწერი გრძნობს ადამიანის ფეხის დაშვებას და ძალიან სწრაფად მოძრაობს მის ასარიდებლად.

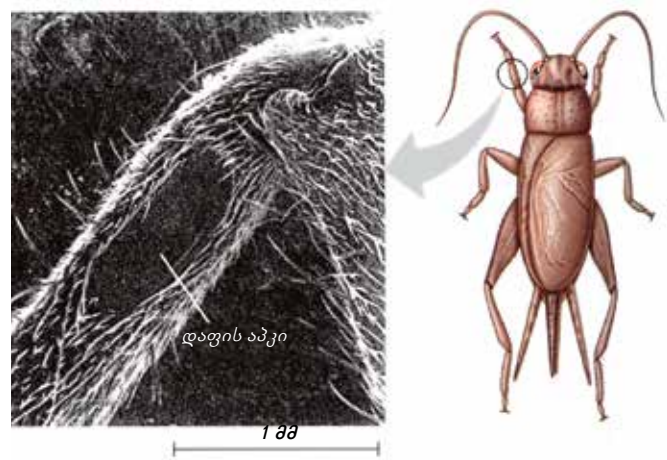
სმენა და წონასწორობა ხუთმწოვრებში

ხუთმწოვრებში, მსგავსად ხმელეთის უმეტესი ცხოველისა, სმენისა და წონასწორობის სენსორული ორგანო ყურში მჭიდროდ არის დაკავშირებული.

სმენა

როგორ გარდაქმნის ყური წნევის ტალღების ენერგიას ნერვულ იმპულსებად, რომელსაც ტვინი ბგერად აღიქვამს? ვირბირებადი ობიექტი ისეთი, როგორიცაა გიტარის რხევადი სიმი ან მოლაპარაკე ადამიანის სახმო იოგები ქმნის გავრცელებად ტალღებს ირგვლივ მყოფ ჰაერში. ეს ტალღები იწვევს ტიმპანური მემბრანის ვიბრაციას იგივე სიხშირით, რაც ბგერას აქვს. შუა ყურის სამი ძვალი ატარებს ვიბრაციას ოვალური სარკმლისკენ- ლოკოკინას ზედაპირზე არსებული მემბრანისკენ. როდესაც ერთ-ერთი ამ ძვალთაგანი ოვალური სარკმლის საწინააღმდეგოდ ვიბრირებს, ის ქმნის წნევით ტალღებს ლოკოკინას სითხეში. ტალღები მოგზაურობენ ვესტიბულური არხის გავლით, უვლიან ლოკოკინას წვერს და აგრძელებენ ტიმპანურ არხში გაფანტვას და ეჯახებიან მრგვალ სარკმელს **(სურათი49.9)**.

ვესტიბულური არხის წნევის ტალღები მიემართება ლოკოკინას სანათურისკენ და ბაზილარული მემბრანისკენ. პასუხად, ბაზილარული მემბრანა ვიბრირებს ზევით და ქვევით და იწვევს წამწამოვანი უჯრედების მოძრაობას ტექტორიალურ მემბრანასთან მიმართებით. ეს იწვევს ვიბრაციით წამწამების გადახრას ჯერ ერთ და მერე მეორე მიმართულებით. როგორც სურათ 49.2 ბ-ზეა ნაჩვენები, ერთი მიმართულებით გადახრა იწვევს უჯრედის დეპოლარიზაციას, იზრდება ნეიროტრანსმიტერის გამოთავისუფლება და მოქმედების პოტენციალის სიხშირე იმ მგრძნობიარე ნეირონებში, რომლებზედაც ისინი სინაპსებს წარმოქმნიან. შემდეგ ნეირონები ატარებენ მოქმედების პოტენციალებს ტვინისკენ, სმენის ნერვის

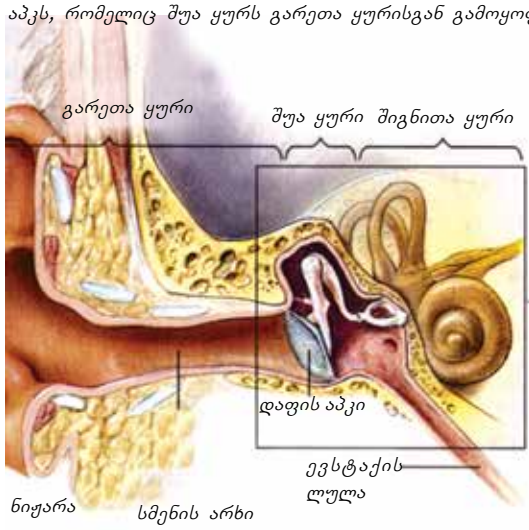


▲ *სურათი 49.7* ***მწერის ყური.*** *ტიმპანური მემბრანა, რომელიც ჩანს ჭრიჭინას წინა ფეხში ვიბრირებს ბგერითი ტალღების საპასუხოდ. ვიბრაცია ასტიმულირებს მექანორეცეპტორებს, რომლებიც ტიმპანური მემბრანას შიდა მხარეს ეხება.*

სურათი 49.8

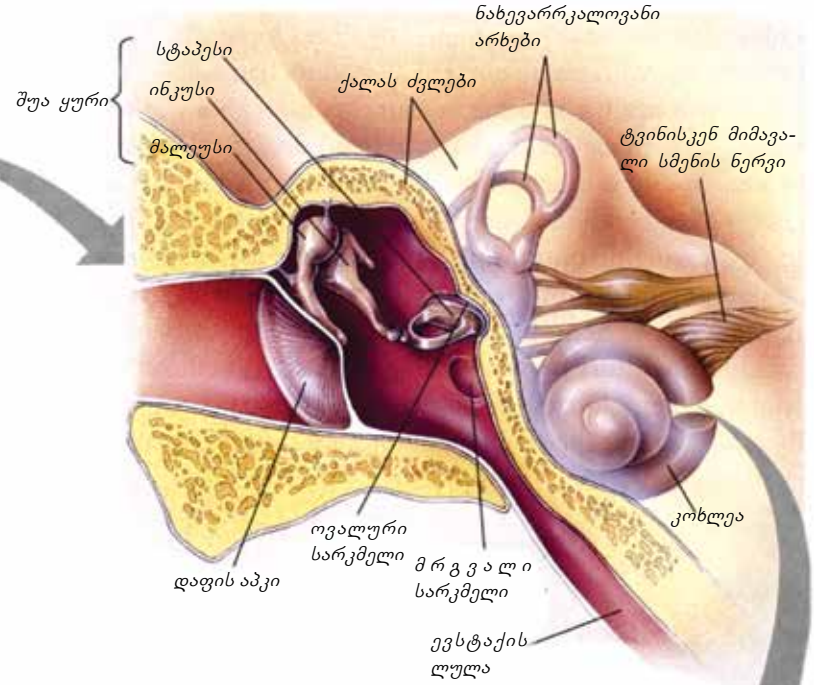
ვვლენა: ადამიანის ყურის სტრუქტურა

1 ***ყურის სტრუქტურის მიმოხილვა.*** *ძუძუმწოვართა ყური შესაძლოა სამ ნაწილად დაიყოს: გარეთა, შუა და შიგნითა ყურად.* ***გარეთა ყური*** *შედგება გარეთა ნიჟარისა და სმენის არხისგან, რომელიც ავროვებს ბგერებს და გადასცემს დაფის აპკს, რომელიც შუა ყურს გარეთა ყურისგან გამოყოფს.*

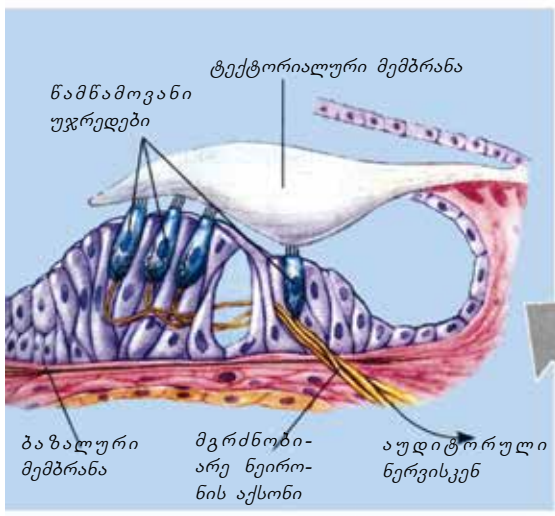


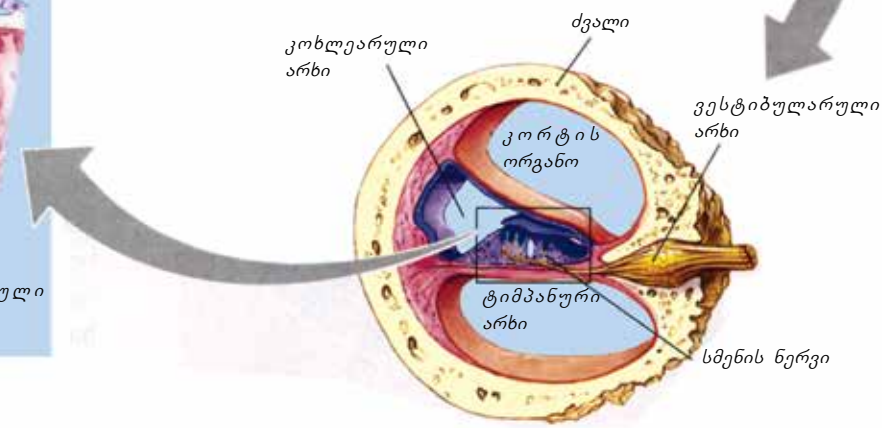
2 ***შუა და შიგნითა ყური. შუა ყურში*** *სამი პატარა ძვალი – **მალეუსი** (ჩაქუჩი), **ინკუსი** (გრდემელი) და **სტაპესი** (უზანგი) არის მოთავსებული. შუა ყური ასევე **ევსტაქის ლულაში** იხსნება, რომელიც მას ხახასთან აკავშირებს და წნევის გაწონასწორებას ახდენს შუა ყურსა და ატმოსფეროს შორის.*

შიგნითა ყური *შედგება სითხით სავსე საკნებისგან, რომელიც ქალას საფეთქლის ძვალშია მოთავსებული. ეს საკნები მოიცავს წონასწორობის ორგანოს — **ნახევრადრკალოვან არხებს** და **კოხლეას** (ლათინურად „ლოკოკინა“), რომელიც სმენაშია ჩართული.*



4 ***კოხლეა****. კოხლეას ორი გრძელი არხი აქვს – ზედა ვესტიბულური და ქვედა ტიმპანური, რომლებიც მცირე კოხლეარული მილით არის ერთმანეთისგან გამოყოფილი. ვესტიბულური და ტიმპანური არხები პერილიმფას შეიცავენ, ხოლო კოხლეარული მილი კი ენდოლიმფას.*





3 ***კორტის ორგანო.*** *ლოკოკინას მილის ძირში, ბაზილარულ მემბრანას აქვს კორტის ორგანო, რომელიც ყურის მექანორეცეპტორებს შეიცავს. ესენი წამწამოვანი უჯრედებია, რომელთა წამწამებიც ლოკოკინას მილში პროეცირდება. წამწამების დიდი ნაწილი ტექტორულ მემბრანას ეხება, რომელიც **კორტის ორგანოს** ზევით, თაროსავით არის ჩამოკიდული. ბგერითი ტალღები ბაზილარული მემბრანის რხევას იწვევს, რაც თავის მხრივ წამწამების მოხრას და უჯრედების დეპოლარიზაციას განაპირობებს.*

საშუალებით. წამწამების მეორე მიმართულებით გადახრა, იწვევს უჯრედის ჰიპერპოლარიზაციას და ნეიროტრანსმიტერის გამოყოფის შემცირებას. თუ ბგერა სმენის ნერვში მოქმედების პოტენციალების სიხშირის ცვლილებით არის წარმოდგენილი, როგორღა გადაიცემა ბგერის ხარისხი? ბგერის ორი მნიშვნელოვანი ცვლადია _ სიმაღლე და მოცულობა. მოცულობა (ხმამაღლობა) განისაზღვრება ბგერითი ტალღის ამპლიტუდით ანუ სიმაღლით. მაღალი ამპლიტუდის ბგერითი ტალღა იწვევს ბაზილარული მემბრანის უფრო ძლიერ ვიბრაციას, წამწამების უფრო დიდ გადახრას წამწამოვან უჯრედებზე და უფრო მეტ მოქმედების პოტენციალს მგრძნობიარე ნეირონში. სიმაღლე არის ბგერითი ტალღის სიხშირის ფუნქცია, ან ვიბრაციების რაოდენობა ერთ წამში, გამოიხატება ჰერცებში. მაღალსიხშიროვანი ტალღები წარმოქმნიან დიდი სიმაღლის ბგერებს, მაშინ როცა დაბალ-სიხშიროვანი ტალღები დაბალი სიმაღლის ბგერებს განაპირობებს. ჯანმრთელ ახალგაზრდა ადამიანს შეუძლია გაიგონოს 20-20,000 ჰერცის დიაპაზონში; ძაღლებს შეუძლიათ გაიგონოს ისეთი მაღალი ბგერები, როგორიცაა 40,000 ჰერცი; ხოლო ღამურებს შუძლიათ გამოსცენ და გაიგონონ 100,000 ჰერცი სიხშირეზე მაღალი ბგერები. ისინი ამ უნარს ობიექტის მდებარეობის განსაზღვრისთვის იყენებენ. ლოკოკინას შეუძლია ბგერის სიმაღლის გარჩევა, რამდენადაც ის სიგრძივად ერთი ფორმის არ არის: შედარებით ვიწრო და გახევებულია ფუძესთან, ოვალურ სარკმელ თან ახლოს და უფრო ფართო და მოქნილია წვერთან **(იხილეთ სურათი 49.10)**.

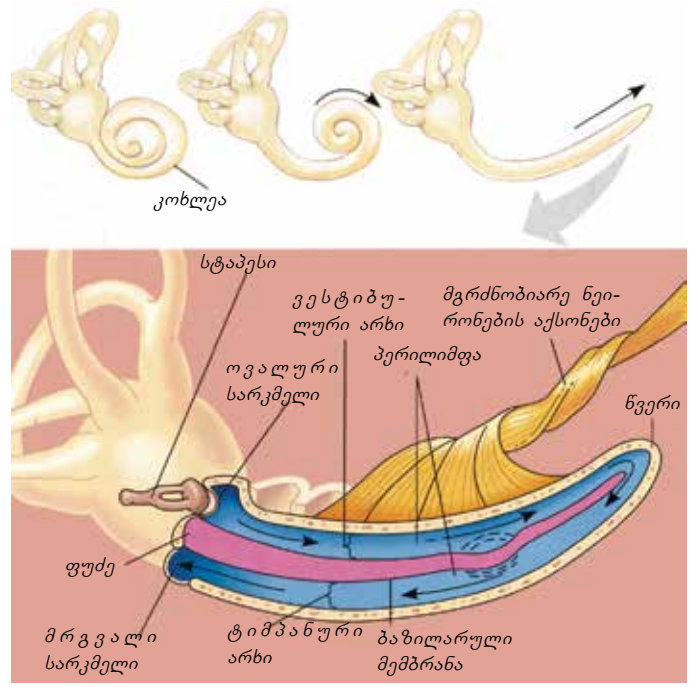
ბაზილარული მემბრანის ყველა უბანი განსაკუთრებით მგრძნობიარეა ვიბრაციის განსაზღვრული სიხშირის მიმართ. მგრძნობიარე ნეირონები, რომლებიც დაკავშირებულია (რომელიმე მომენტში) ყველაზე მეტად ვიბრირებად უბანთან, მოქმედების პოტენციალების უმაღლეს სიხშირეს აგზავნის სმენის ნერვის ფარგლებში. მაგრამ ხმის სიმაღლის რეალური აღქმა ტვინში ხდება. სმენის ნერვის აქსონები პროეცირდებიან დიდი ნახევარსფეროების განსაკუთრებულ სმენით უბნებზე იმისდა მიხედვით, თუ ბაზილარული მემბრანის რომელ უბანში აღმოცენდა სიგნალი. როდესაც ჩვენი ქერქის განსაზღვრული უბანი სტიმულირდება, ჩვენ აღვიქვამთ განსაზღვრული სიმაღლის ბგერას.

წონასწორობა

ადამიანისა და უმეტესი სხვა ძუძუმწოვარის შიდა ყურში არსებული ორგანო აფიქსირებს სხეულის პოზიციას და ბალანსს. ოვალური სარკმლის უკან არის ვესტიბულა, რომელიც ორ განყოფილებას მოიცავს საკულას და უტრიკულას. უტრიკულა იხსნება სამ ნახევრადრკალოვან არხში, რომელიც ასრულებს წონასწორობის აპარატის ფუნქციას **(სურათი 49.11)**.

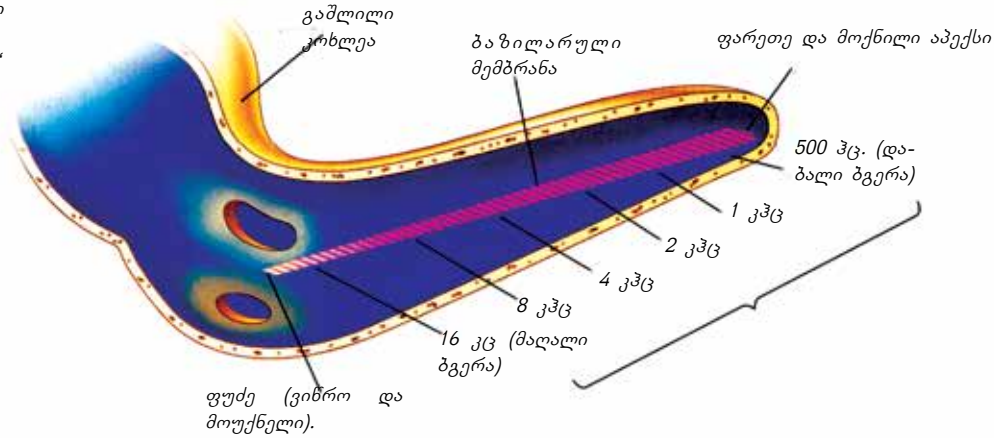
უმეტეს ძუძუმწოვარში შეგრძნებები, რომელიც სხეულის მდებარეობასთან არის დაკავშირებული ბგერის შეგრძნების მსგავსად წარმოიქმნება. უტრიკულასა და საკულაში არსებული წამწამოვანი უჯრედები პასუხობენ თავის პოზიციის ცვლილებას გრავიტაციასთან მიმართებაში და ხაზობრივ აჩქარებას. წამწამოვანი უჯრედები კლასტერებად არის განლაგებული, და ყველა წამწამი პროეცირდება ჟელესებური ნივთიერების შემცველ პატარა კალციუმის კარბონატის ნაწილაკებში, რომლებსაც ოტოლიტები (ყურის ქვები) ეწოდებათ. რადგანაც ეს ნივთიერება უფრო მძიმეა, ვიდრე უტრიკულაში და საკულაში არსებული ენდოლიმფა, გრავიტაციაც მუდმივად ქვემოთ „ეჭაჩება“ რეცეპტორული უჯრედების წამწამებს და მე-8 ნერვის ვესტიბულური ტოტის შემადგენლობაში მყოფ მგრძნობიარე ნეირონებში მოქმედების პოტენციალის მუდმივი სერიას აგზავნის. ეს მექანიზმი მსგავსია იმისა, თუ როგორ მუშაობს სტატოცისტები უხერხემლოებში; საკულა და უტრიკულა განიხილება, როგორც სტატოცისტების განსაკუთრებული ტიპები.

სხეულის განსხვავებული კუთხეები იწვევს განსხვავებული წამწამოვანი უჯრედებისა და მათი მგრძნობიარე ნეირონების სტიმულაციას. როდესაც თავის მდებარეობა გრავიტაციის მიმართ იცვლება (ისე, როგორც თავის წინ გადახრისას) წამწამოვან უჯრედებზე მოქმედი ძალა იცვლება და უჯრედი ზრდის ან ამცირებს ნეირომედიატორის გამოყოფას. ტვინი მგრძნობიარე ნეირონებით მოტანილი იმპულსების წარმოქმნის ცვლილებას აღიქვამს როგორც თავის პოზიციის შეცვლას. მსგავსი მექანიზმით, ნახევრადრკალოვანი არხები, რომლებიც განსხვავებულ სიბრტყეში მდებარეობს ამჩნევს თავის ბრუნვას ან კუთხურ აჩქარებას **(იხილეთ სურათი 49.11)**. როდესაც ადამიანი თავს აბრუნებს, ნახევრადრკალოვან არხებში წონასწორობა ირღვევა და იწყება თავბრუსხვევის შეგრძნება.



▲ *სურათი 49.9* ***გადაცემა ლოკოკინაში.*** *სიმარტივისთვის, ლოკოკინა გაშლილად არის წარმოდგენილი აქ და სურათ 49.10-ზე, თუმცა ფიზიკურად ის არ იშლება. უზანგის ვიბრაცია ოვალური სარკმლის წინააღმდეგ იწვევს წნევის ტალღებს ლოკოკინას პერილიმფაში. ტალღები (შავი ისრები) მოგზაურობენ ლოკოკინას წვერისკენ ვესტიბულური არხით და უკან ფუძისკენ ტიმპანური არხით. ტალღების ენერგია ბაზილარული მემბრანის ვიბრაციას იწვევს, და ასტიმულირებს წამწამოვან უჯრედებს.*

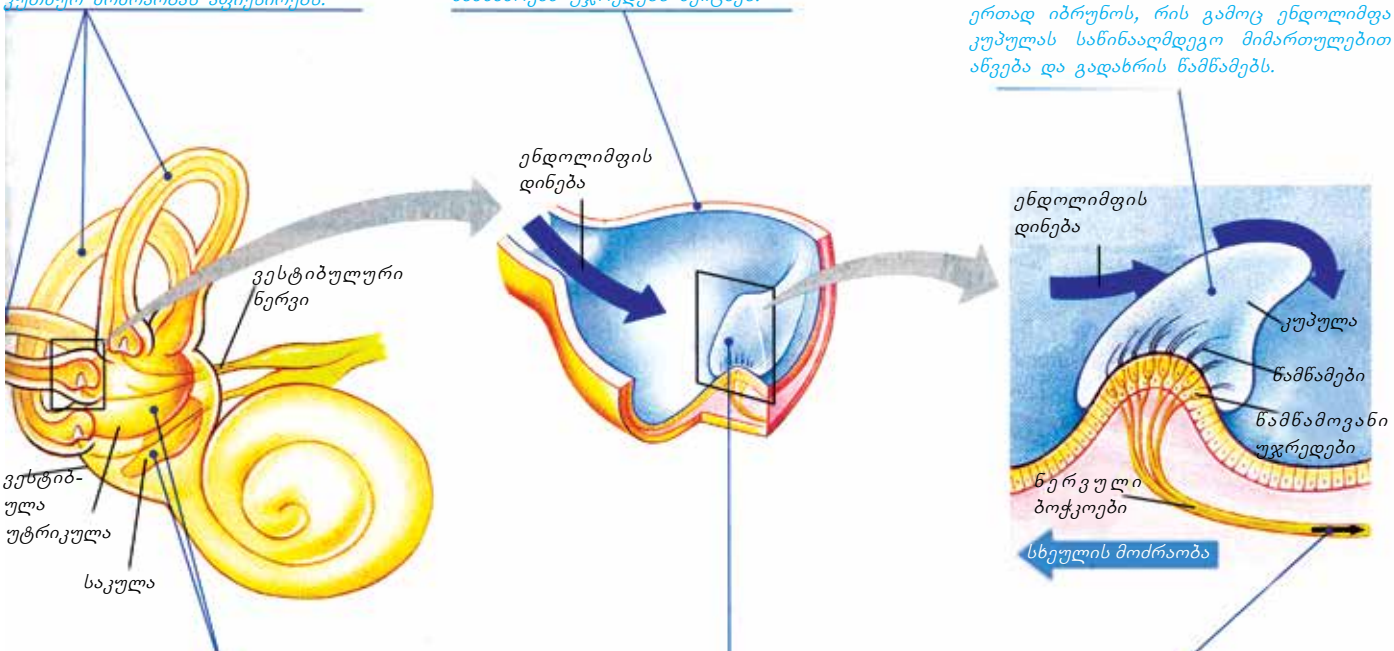
სურათი 49.10 როგორ არჩევს ლოკოკინა ბგერის სიმაღლეს. ბაზილარული მემბრანის სიფართოვე და მოქნილობა (ვარდისფრად) მის სიგრძეზე „აჟღერებს“ ბაზილარული მემბრანის განსაზღვრულ უბანს ამა თუ იმ სიხშირეზე. წნევის ტალღების სხვადასხვა სიხშირე ლოკოკინაში ბაზილარული მემბრანის განსხვავებულ უბნების ვიბრაციას იწვევს, ასტიმულირებს რა განსაზღვრულ წამწამოვან უჯრედებს და მგრძნობიარე ნეირონებს. წამწამოვანი უჯრედების შერჩევითი გააქტვიება ტვინში აღიქმება, როგორც ამათუ იმ სიმაღლის ბგერა.



სამ სხვადასხვა სივრცეში მოთავსებული ნახევრადრკალოვანი არხები თავის კუთხურ მოძრაობას აფიქსირებს.

თითოეულ არხს აქვს გაფართოებული ფუძე – ამპულა, რომელიც წამწამოვან უჯრედებს შეიცავს.

როდესაც თავი ბრუნვის სიჩქარეს ცვლის, ნახევარრკალოვან არხებში არსებულ ენდოლიმფას ინერცია ხელს უშლის თავთან ერთად იბრუნოს, რის გამოც ენდოლიმფა კუპულას საწინააღმდეგო მიმართულებით აწვება და გადახრის წამწამებს.



უტრიკულა და საკულა ატყობინებს ტვინს რომელ მხარეს არის ზევითა მიმართულება, ასევე როგორია სხეულის პოზიცია და ხაზოვანი აჩქარება.

წამწამოვანი უჯრედების წამწამები ჟელატინოზურ კუპულაში პროეცირდება.

წამწამების გადახრა, მგძნობიარე ნეირონებში ბრუნვის აჩქარების პროპორციულად მოქმედების პოტენციალების სიხშირეს ზრდის.

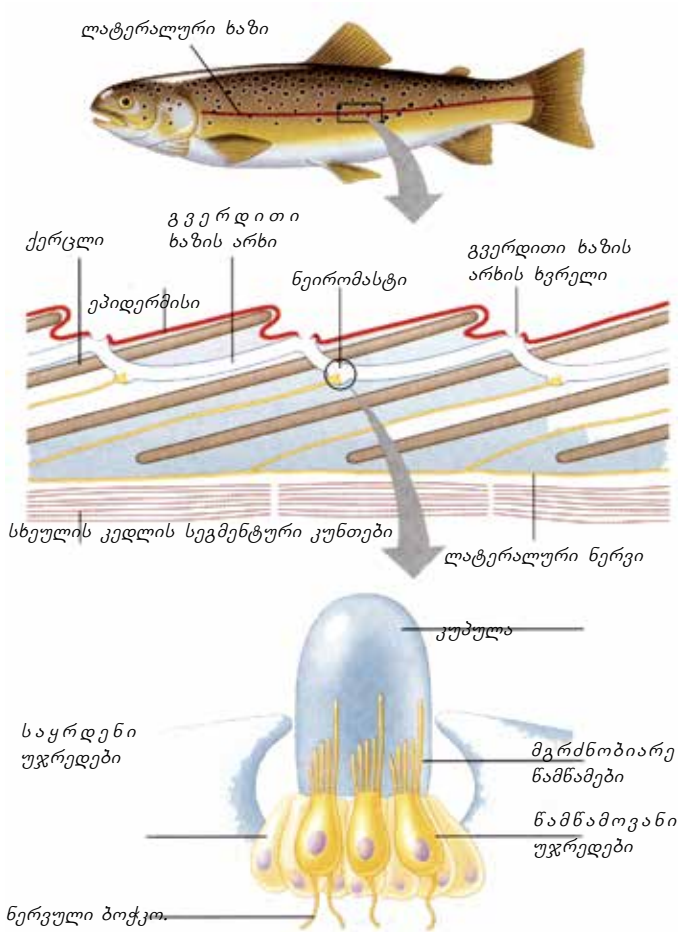
სურათი 49.11 შიდა ყურში არსებული წონასწორობის ორგანოები.

სმენა და წონასწორობა სხვა ხერხემლიანებში

მსგავსად სხვა ხერხემლიანებისა, თევზებსა და წყლის ამფიბიებსაც აქვთ ტვინთან ახლოს მდებარე შიდა ყური. აქ ლოკოკინა არ არის, მაგრამ არსებობს საკულა, უტრიკულა და ნახევრადრკალოვანი არხები - სტრუქტურები, რომლებიც ადამიანის ყურში არსებული წონასწორობის აპარატის ჰომოლოგიურია. თევზის შიდა ყურის ამ კამერებში ოტოლითების მოძრაობა ასტიმულირებს წამწამოვან უჯრედებს. განსხვავებით ძუძუმწოვრების სმენის აპარატისგან, თევზის ყურს არა აქვს ბარაბანი და არ იხსნება სხეულის გარეთ. ბგერითი ტალღებით გამოწვეული წყლის ვიბრაცია ჩონჩხის გავლით გადაეცემა შიდა ყურს, რაც იწვევს ოტოლითების მოძრაობას და წამწამოვანი უჯრედების სტიმულაციას. თევზის ჰაერით სავსე საცურაო ბუშტი (იხილეთ თავი 34) ასევე ვიბრირებს ბგერის საპასუხოდ და შესაძლოა მონაწილეობა მიიღოს ბგერის შიდა ყურისკენ გადაცემაში. ზოგ თევზს, მათ შორის ლოქოს და ციმორს აქვს ძვლების სერია, რომელსაც ვებერის აპარატს უწოდებენ. ის ატარებს ვიბრაციას საცურაო ბუშტიდან შიდა ყურისკენ.

უმეტეს თევზსა და წყლის ამფიბიას სხეულის ორივე მხარეს აქვს ლატერალური ხაზის სისტემა **(სურათი 49.12)**. ეს სისტემა შეიცავს მექანორეცეპტორებს, რომლებიც შიდა ყურის ფუნქციონირების მსგავსი მექანიზმით ამჩნევენ დაბალსიხშირიანი ტალღებს. ცხოველის გარშემო არსებული წყალი მრავალრიცხოვანი ხვრელით შედის ლატერალურ ხაზის სისტემაში, მიედინება მილში და გაივლის მექანორეცეპტორებს. რეცეპტორული ერთეულები, რომლებსაც ნეირომასტებს უწოდებენ, გავს ნახევრადრკალოვან არხებში არსებულ ამპულას. ყველა ნეირომასტს აქვს წამწამოვანი უჯრედების კლასტერები, რომელთა წამწამებიც ჩაძირულია ჟელატინისმაგვარ ჩაჩში - კუპულაში. წყლის მოძრაობა ღუნავს კუპულას და იწვევს წამწამოვანი უჯრედების დეპოლარიზაციას. ეს თავის მხრივ წარმოქმნის მოქმედების პოტენციალებს, რომლებიც მგრძნობიარე ნეირონების აქსონებით გადაეცემა ტვინს. ეს ინფორმაცია ეხმარება თევზს აღიქვას თავისი მოძრაობა წყალში ან მის სხეულზე შემხები წყლის ტალღების მიმართულება და სიჩქარე. ლატერალური ხაზის სისტემა ასევე ამჩნევს წყლის მოძრაობას ან ვიბრაციას, რომელიც წარმოიქმნება სხვა ობიექტების (მტრის ან მსხვერპლის) მოძრაობით.

ხმელეთის ხერხემლიანებში, შიდა ყური განვითარდა როგორც სმენისა და წონასწორობის მთავარი ორგანო. ამფიბიის ლარვას - თავკომბალას აქვს ლატერალური ხაზის სისტემა, თუმცა,ის არ გააჩნია ზრდასრულს, რომელიც ხმელეთზე ცხოვრობს. ხმელეთის გომბეშოსა ან ბაყაყში ბგერითი ვიბრაცია ჰაერიდან გადაეცემა შიდა ყურს სხეულის ზედაპირზე არსებული ტიმპანური მემბრანის და შუა ყურის ერთი ძვლის საშუალებით. არსებობს ასევე დამამტკიცებელი საბუთები, რომ ბაყაყის ფილტვები ვიბრირებს ბგერის საპასუხოდ და ატარებს ამ ვიბრაციას სმენის მილის გავლით ყურის ბარაბანისკენ. საკულას პატარა გვერდითა ჯიბე ფუნქციონირებს, როგორც ბაყაყის სმენის მთავარი ორგანო და საკულას ამ გამონაზარდმა მისცა დასაბამი ძუძუმწოვართა ევოლუციაში უფრო დახვეწილ ლოკოკინას. ფრინველებს აქვთ ლოკოკინა. ამფიბიების მსგავსად ბგერა ტიმპანური მემბრანისა და ერთი ძვლის გავლით შიდა ყურს გადაეცემა.



▲ *სურათი 49.12* ***თევზების გვერდითი ხაზის სიტემა.*** *წყლის დინება სისტემაში იწვევს წამწამოვანი უჯრედების მოხრას. ეს უჯრედები ენერგიას ელექტრულ პოტენციალად გარდაქმნიან. ისინი იწვევენ მოქმედების პოტენციალის გენერაციას, რომელიც ტვინს მიეწოდება. გვერდითი ხაზის სისტემა თევზს აძლევს საშუალებას მოახდინოს წყლის დინების მონიტორინგი. მოძრავი ობიექტით გამოწვეული წნევის ტალღები და დაბალსიხშიროვანი ბგერები წყალში გატარდება.*

კონცეფცია შემოწმება 49.2

1. როგორ არის სტატოცისტები ადაპტირებული მიწის მთხრელ და ღრმა ოკეანეებში მცხოვრებ ცხოველებში?
2. ოტოსკლეროზის დროს უზანგი ერწყმის შუა ყურის სხვა ძვლებს, ან ოვალურ სარკმელს. ახსენით, როგორ გავლენას ახდენს ეს მდგომარეობა სმენაზე.
3. წარმოიდგინეთ, რომ წნევის ტალღების სერია თქვენს ლოკოკინაზე იწვევს ბაზილარული მემბრანის ვიბრაციას ნელ-ნელა აპექსიდან ფუძისკენ. როგორ ინტერპრეტაციას გააკეთებდა თქვენი ტვინი აღნიშნულ სტიმულზე?

შემოთავაზებული პასუხებისთვის იხილეთ დანართი

კონცეფცია 49.3

გემოსა და ყნოსვის შეგრძნებები უმეტეს ცხოველში მჭიდროდაა დაკავშირებული

ბევრი ცხოველი ქიმიურ შეგრძნებას იყენებს მეწყვილეს საპოვნელად (ისევე როგორც მამარი აბრეშუმის ჭია რეაგირებს მდედრის მიერ გამოყოფილ ფერომონებზე), ტერიტორიის ცნობისთვის, რომელიც ამა თუ იმ ქიმიური ნივთიერებით არის მონიშნული (როდესაც ძაღლები და კატები მათი მეზობლების მიერ მონიშნულ საზღვრებს ყნოსავენ) და მიგრაციის დროს ნავიგაციაში დასახმარებლად (როგორც ორაგული იყენებს წარმოშობის ნაკადის უნიკალურ სუნს, გასამრავლებლად უკან დაბრუნებისთვის). ქიმიური „საუბარი“ განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია ისეთი ცხოველებისთვის, როგორიცაა ჭიანჭველა და ფუტკარი, რომლებიც დიდ სოციალურ ჯგუფებში ცხოვრობენ. ყველა ცხოველში კვების ქცევაში ქიმიური შეგრძნება ძალიან მნიშვნელოვანია. მაგალითად, ჰიდრა შემწოვ მოძრაობას ნივთიერება გლუტათიონის დეტექციისას ახორციელებს, რომელიც ჰიდრას საცეცებში მოქცეული მსხვერპლის მიერ გაოიყოფა.

ორივე, გუსტაციის (გემოს) და ოლფაქტორული (სუნის) შეგრძნება იმ ქემორეცეპტორებზეა დამოკიდებული, რომლებიც გარემოში განსაკუთრებულ ნივთიერებებს ამჩნევს. ხმელეთის ცხოველების შემთხვევაში, გემოვნება არის ხსნარში არსებული ნივთიერებების და სუნი ჰაერში არსებული ნივთიერებების დეტექცია. წყლის ცხოველებში გემოვნებასა და ყნოსვაში განსხვავება არ არის.

მწერების გემოს რეცეპტორები განლაგებულია მგრძნობიარე წამწამების შიგნით, რომელთაც სენსილები ჰქვია და პირისა და ფეხის ნაწილებშია მოთავსებული. გემოს შეგრძნების წამწამები რამდენიმე ქემორეცეპტორს შეიცავს. თითოეული ქიმიური ნივთიერების განსაზღვრულ კლასს ეკუთ ვნის, როგორიცაა შაქარი, ან მარილი **(სურათი 49.13)**. მწერებსაც ოლფაქტორული წამწამების გამოყენებით, შეუძლიათ ჰაერში არსებული ქიმიური ნივთიერებების ყნოსვა. ეს წამწამები, ჩვეულებრივ, ანტენებზეა მოთავსებული **(იხილეთ სურათი 49.4)**.

გემოვნება ადამიანებში

ადამინების გემოვენის რეცეპტორები სახეშეცვლილი ეპითელური უჯრედებია, რომლებიც გემოვნების კვირტებშია მოთავსებული. როგორც 49.14-ე სურათზეა ნაჩვენები, ისინი ენისა და პირის რამდენიმე უბანშია მომოფანტული. გემოვნების უმეტესი კვირტი დაკავშირებულია დვრილის ფორმის პროექციებთან, რომელთაც პაპილები ეწოდებათ. ოთხი ტიპის გემოვნების რეცეპტორია ცნობილი – სიტკბოს, სიმჟავის, მარილიანობის და სიცხარის. ამას გარდა არსებობს მეხუთეც – უმამი (იაპონურად „უგემრიელესი“) რომელიც გამოვლენილია ამინმჟავა გლუტამინით და სავარაუდოდ სხვების მიმართაც მგრძნობიარე უნდა იყოს. გლუტამინი არის არომატის გამაძლიერებელი მონონატრიუმ გლუტამატის (მნგ) ძირითადი ნაწილი და უხვად არის ისეთ საკვებში, როგორიცაა ხორცი და ძველი ყველი. გემოვნების რეცეპტორის თითოეული ტიპი შეიძლება გააქტიურდეს ნივთიერებათა ფართო სპექტრით, მაგრამ ყველაზე მგრძნობიარეა განსაზღვრული ტიპის ნივთიერების მიმართ. რთული არომატები აღიქმება ტვინში გემოს ბევრი რეცეპტორიდან წამოსული განსხვავებული სიგნალის ინტეგრაციის შედეგად.

იმ ქემორეცეპტორებს, რომლებიც მარილიანობას – ძირითადად ნატრიუმის იონების არსებობას – და სიმჟავეს – წყალბადის იონებს მჟავების მიერ წარმოქმნილს – აფიქსირებენ მემბრანაში აქვთ არხები, რომლთა საშუალებითაც ეს იონები გადაადგილდებიან. Na+ ან H + შესვლა უჯრედის დეპოლარიზაციას იწვევს. უმამი რეცეპტორების მექანიზმი შესაძლოა მოიცავდეს გლუტამატის დაკავშირებას Na+-ის რეცეპტორებთან; როდესაც გლუტამატი უკავშირდება არხი იხსნება; Na+ შედის უჯრედში და ხდება დეპოლარიზაცია. ზოგ ქემორეცეპტორში, რომელიც ისეთ ცხარე (მწარე) ნივთიერებებს ამჟღავნებს, როგორიც არის ქინაქინი, კალიუმის იონების (K +) არხის დაკეტვა ხდება; შედეგად კალიუმის მიმართ მემბრანის განვლადობა მცირდება და უჯრედი დეპოლარიზდება. სიტკბო შეიგძნობა იმ ქემორეცეპტორებით. რომლებსაც შაქრების რეცეპტორული ცილები აქვთ; შაქრის მოლეკულების დაკავშირება რთავს სიგნალის გადაცემის გზას, რის შედეგად დეპოლარიზაცია ყალიბდება **(იხილეთ სურათი 49.14)**. გემოს ყველა რეცეპტორში, უჯრედის დეპოლარიზაცია იწვევს მგრძნობიარე ნეირონზე ნეირომედიატორის გამოთავისუფლებას, რომელიც მოქმედების პოტენციალებს ტვინისკენ გადასცემს.

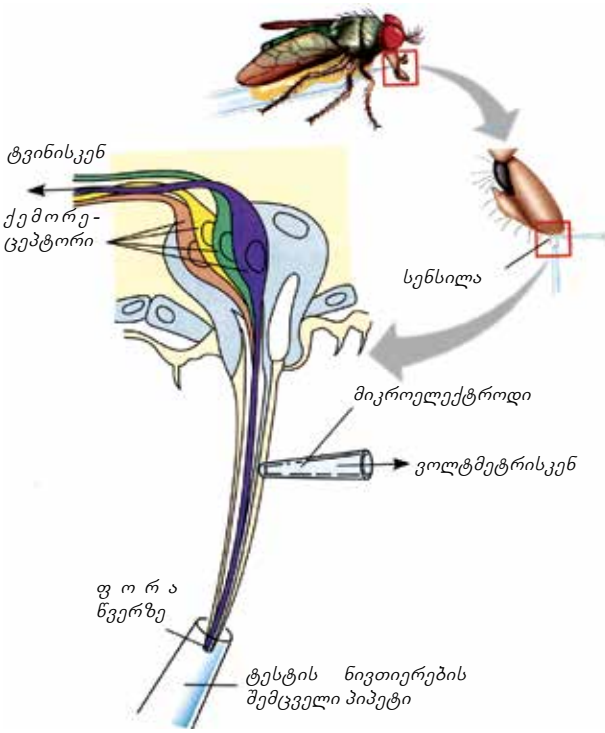
ყნოსვა ადამიანებში

ოლფაქტორული რეცეპტორები ნეირონებია, რომლებიც ცხვირის ღრუს ზედა ნაწილში მდებარეობს და იმპულსებს უშუალოდ საყნოსავი (ოლფაქტორული) ბოლქვისკენ აგზავნის **(სურათი 49.15)**. მიმღებ ბოლოებს აქვთ წამწამები, რომლებიც იჭრებიან ცხვირის ლორწოვან შრეში. როდესაც სუნიანი ნივიერება დიფუნდირდება ამ უბანში, ის უკავშირდება ოლფაქტორული წამწამების მემბრანებზე არსებულ განსაკუთრებულ ცილებს, რომელთაც ოდორანტული რეცეპტორები ეწოდებათ. ეს დაკავშირება რთავს სიგნალის გადაცემის გზას, რომელიც G პროტეინებს, ადენილატ ციკლაზას და მეორად მესენჯერს - ციკლურ ამფ-ს მოიცავს. მეორადი მესენჯერი ხსნის არხებს, რომლებიც Na+ და Ca2+-ის მიმართ არიან გამტარი. ამ იონების შესვლა მემბრანის დეპოლარიზაციას იწვევს. შედეგად, რეცეპტორულ უჯრედში მოქმედების პოტენციალები აღმოცენდება. ადამინებს შეუძლიათ ათასობით განსხვავებული სუნის შეგრძნება. თითოეული, სტრუქტურულად განსხვავებული სუნიანი ნივთიერებითაა განპირობებული. შეგრძნების მრავალფეროვნების ეს დონე მოითხოვს ყნოსვის უამრავ განსხვავებულ რეცეპტორს. არსებობს 1,000-ზე მეტი ყნოსვის რეცეპტორის გენი - ადამიანთა გენების დაახლოებით 3%. ყველა ყნოსვის რეცეპტორულ უჯრედში ყნოსვის ერთი ან რამდენიმე რეცეპტორის გენი ექსპრესირდება. ყნოსვის განსხვავებული სელექტურობის უჯრედები გაფანტულია ცხვირის ღრუში, მაგრამ მათ აქსონებს მოწესრიგებული პროექცია აქვთ ოლფაქტორულ ბოლქვში. ის უჯრედები, რომლებიც ყნოსვის ერთი და იგივე რეცეპტორის გენს აექსპრესირებენ, მოქმედების პოტენციალებს ყნოსვის ბოლქ-

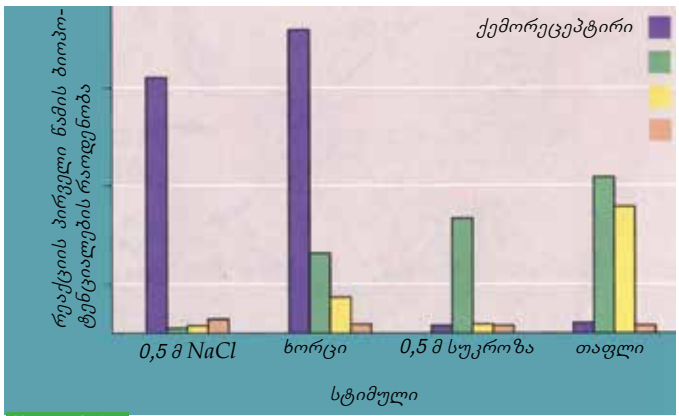
სურათი **49.13**

კვლევა: როგორ აღგენენ მწერები გემოს?

ექსპერიმენტი *მწერები იყენებენ მათ პირსა და ფეხში არსებულ გუსტატორულ რეცეპტორებს – სენსილებს. თითოეული სენსილური შეიცავს ოთხ ქემორეცეპტორს დენდრიტებით, რომლებიც სენსილუმის წვერთან არსებული ფორისკენ მიემართება. თითო ქემორეცეპტორის შეგრძნების შესასწავლას, მკვლევარებმა მოახდინეს ბუზის (Phormia Regina) იმობილიზაცია ცვილის ჩხირზე მიკვრით. შემდეგ ჩანერგეს მიკროელექტროდის წვერი ერთ სენსილუმში და პიპეტის საშუალებით სხვადასხვა ნივთიერების ფორაზე შეხებისას მოქმედების პოტენციალების აღრიცხავდნენ.*



შედეგი *თითოეული ქემორეცეპტორი ნივთიერებათა გარკვეული კლასის მიმართ არის მგრძნობიარე. მაგრამ ეს სპეციფიკურობა, შეფარდებითია. თითოეულ უჯრედს შეუძლია უპასუხოს განსხვავებულ ქიმიურ სტიმულაციას გარკვეულ ფარგლებში.*



დასკვნა *ნებისმიერი ბუნებრივი საკვები ალბათ ასტიმულირებს მრავალ ქემორეცეპტორს. შეგრძნებების გაერთიანების გზით, მწერის ტვინს აშკარად შეუძლია განასხვავოს გემოთა მრავალფეროვნება.*

ვის ერთსა და იგივე მცირე უბანში აგზავნიან. 2004 წელს რიჩარდ აქსელმა კოლუმბიის უნივერსიტეტიდან და ლინდა ბუკმა სიეტლის ფრედ ჰატჩინსონის სახელობის კიბოს ცენტრიდან გაიყვეს ნობელის პრემია გენებისა და რეცეპტორების იმ ჯგუფის კვლევებისთვის, რომლებიც ყნოსვის შეგრძნებაში მოქმედებენ.

თუმცა, გემოვნებისა და ყნოსვის რეცეპტორები და შესაბამისი ტვინის გზებიც დამოუკიდებელია, ეს ორი შეგრძნება ურთიერთქმედებს. მართლაც, ხშირად ის, რასაც ჩვენ გემოს ვუწოდებთ, სინამდვილეში სუნია. თუკი ყნოსვის სიტემა ბლოკირებულია, მაგალითად, გაციებისას, გემოს აღქმა მნიშვნელოვნად არის შემცირებული.

კონცეფცია შემოწმება 49.3

1. სად მდებარეობს ბუზის გუსტატორული სენსილები და როგორ არის ის ადაპტირებული ბუზის კვების ქცევასთან?
2. შეადარეთ სენსორული ტრანსდუქცია სიტკბოს გუსტატორულ ქემორეცეპტორებსა და ყნოსვის ქემორეცეპტორებში.

შემოთავაზებული პასუხისთვის იხილეთ დანართი.

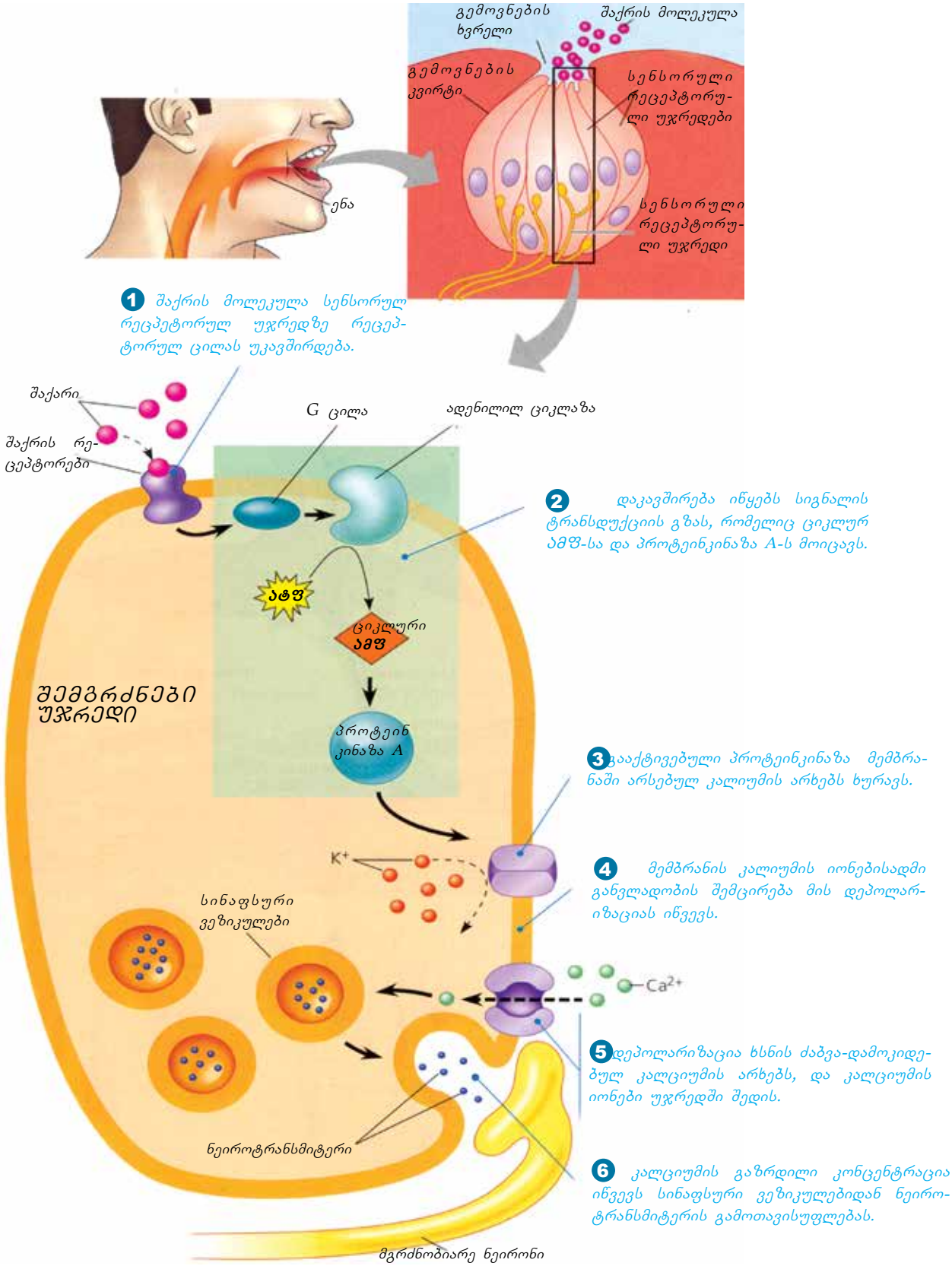
კონცეფცია 49.4

ცხოველთა სამყაროში მხედველობა მსგავსი მექანიზმები განსაზღვრავენ

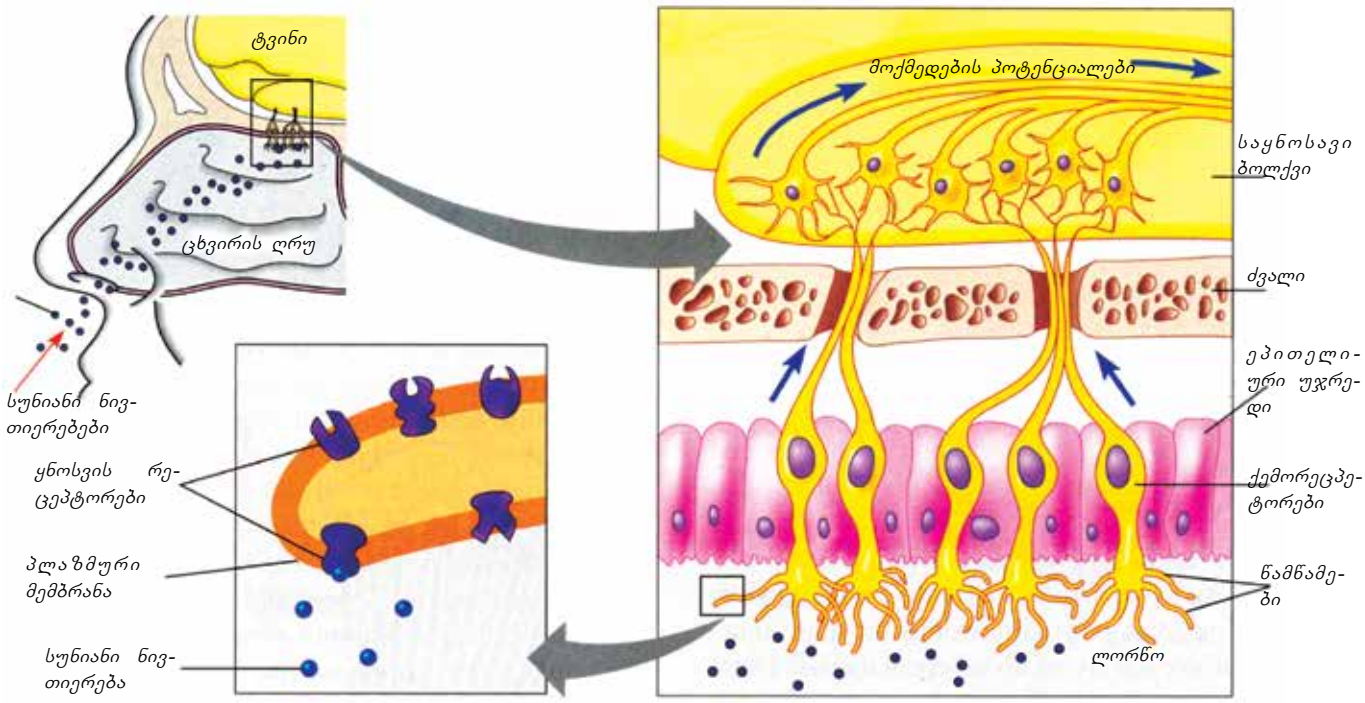
სინათლის დეტექტორების ბევრი ტიპი განვითარდა - დაწყებული უჯრედთა მარტივი კლასტერებით, რომლებიც მხოლოდ სინათლის მიმართულებასა და ინტენსივობას არჩევს, დამთავრებული რთული ორგანოებით, რომლებიც გამოსახულებებს მთილანობაში აღიქვამენ. მიუხედავად მათი სხვადასხვაობისა, ყველა ფოტორეცეპტორი შეიცავს მსგავს პიგმენტურ მოლეკულებს, რომლებიც სინათლეს აბსორბირებს. უმეტეს, თუ არა ყველა შემთხვევაში, ფოტორეცეპტორები ჰომოლოგიურია. ისეთ განსხვავებულ ცხოველებში, როგორიცაა ბრტყელი ჭიები, ანელიდები, ფეხსახსრიანები და ხერხემლიანები, ფოტორეცეპტორების ემბრიონულ განვითარებასთან დაკავშირებული მსგავსი გენები გვხვდება. ასე რომ, ყველა ფოტორეცეპტორის ზოგადი გენეტიკური მექანიზმი შესაძლოა უძველეს ბილატერულ ცხოველებში წარმოქმნილიყო. თვალების განსაკუთრებული ტიპი, რომელიც ცხოველებში ვითარდება, განვითარების ფორმაზეა დამოკიდებული. ის, თავის მხრივ, იმ გენეტიკური მექანიზმებით რეგულირდება, რომლებიც მოგვინებით განვითარდა. ხოლო, ამ მექანიზმების ეფექტები, როგორც ჩანს, საერთო წინაპარში არსებული მექანიზმებიდან მომდინარეობს.

მხედველობა სერხემლიანებში

უხერხემლოთა უმეტესობას სინათლის შემგრძნები ორგანო აქვს. ერთ-ერთი ყველაზე უმარტივესი არის პლანარიას თვალი,



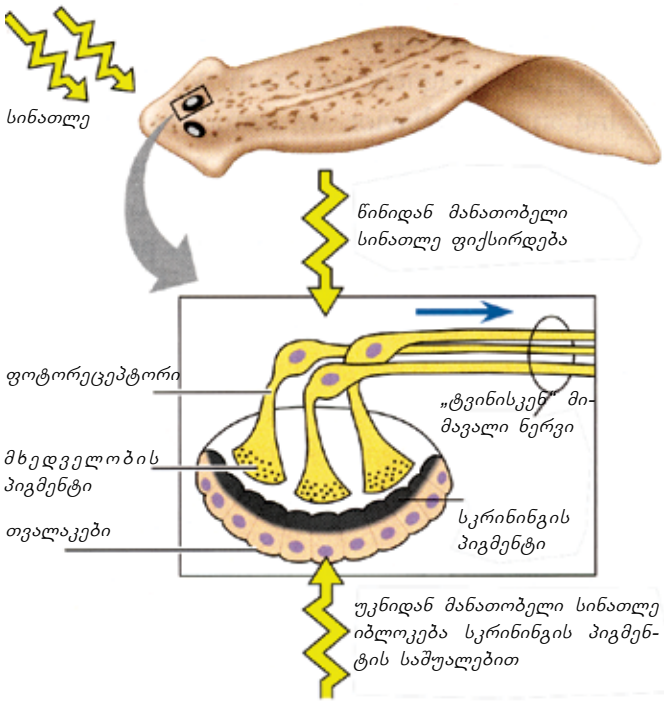
▲ *სურათი 49.14* **სიტკბოს რეცეპტორების მიერ სენსორული ტრანსდუქცია**



▲ *სურათი 49.15* ***ყნოსვა ადამიანებში.*** *სუნიანი მოლეკულები ქემორეცეპტორების პლაზმურ მემბრანაში განსაკუთრებულ რეცეპტორულ ცილებს უკავშირდება და იწვევს მოქმედების პოტენციალების აღმოცენებას.*

რომელიც უზრუნველყოფს ინფორმაციას სინათლის ინტენსივობისა და მიმართულების შესახებ, მაგრამ ვერ ახდენს გამოსახულების ფორმირებას **(სურათი 49.16)**. მას ზოგჯერ თვალის ლაქას უწოდებენ. ის შემოფარგლავს ფოტორეცეპტორებს და წარმოიქმნება უჯრედების შრით, რომელიც სინათლის მაბლოკირებელ პიგმენტს შეიცავს. სინათლე შეიძლება შევიდეს ამ მარტივ თვალში მხოლოდ ერთ მხარეს გახსნილიდან, სადაც პიგმენტი არ არის და ასტიმულიროს ფოტორეცეპტორები. ერთი თვალის ჭრილი მიმართულია მარცხნივ და ოდნავ წინ, ხოლო მეორესი - მარჯვნივ და წინ. ასე რომ, სინათლე, რომელიც ერთი მხრიდან ანათებს პლანარიას შეიძლება შევიდეს მხოლოდ იმ მხარეს არსებულ თვალში. „ტვინი“ ადარებს ორი თვალიდან მომავალი მოქმედების პოტენციალების სიხშირეს და ცხოველი ბრუნავს, სანამ სიხშირეები არ გაუტოლდება ერთმანეთს და განსხვავება მინიმალური არ გახდება. შედეგად, ცხოველი სინათლის წყაროს შორდება მანამ, სანამ მიაღწევს ჩრდილს, ქვის ან რამე სხვა ობიექტის ქვეშ. ეს არის ქცევითი ადაპტაცია, რაც ეხმარება პლანარიას მტაცებლისგან დამალვაში.

უხერხემლოებში გამოსახულების მაფორმირებელი თვალების ორი ძირითადი ტიპია: **შედგენილი თვალი** და ერთბროლიანი თვალი. შედგენილი თვალი მწერებს და კიბოსნაირებს გააჩნია. შედგენილი თვალი მოიცავს ათასამდე სინათლის დეტექტორს, რომელთაც **ომატიდუმებს** უწოდებენ. თითოეულს საკუთარი სინათლის მაფოკუსირებელი ლინზა აქვს **(სურათი 49.17)**. ყველა ომატიდუმი ამჩნევს მხედველობის ველის უმცირესი უბნიდან წამოსულ სინათლეს. ბევრ ომატიდუმში შემავალი სინათლის ინტენსივობის მრავალფეროვნება მოზაიკურ მხედველობას განაპირობებს. ცხოველის „ტვინი“ ხვეწს გამოსახულებას, როდესაც ის მხედველობითი ინფორმაციის ინტეგრაციას ახდენს. შედგენილი თვალი განსაკუთრებით მგრძნობიარეა მოძრაობის მიმართ. ეს მნიშვნელოვანი ადაპტაციაა მფრინავი მწერებისა და მცირე ზომის ცხოველებისთვის, რომლებიც მუდმივად მტაცებლის საშიშროების ქვეშ იმყოფებიან. შედარებისთვის, უნდა აღინიშნოს, რომ ადამიანის თვალს შეუძლია ერთ წამში სინათლის 50-მდე გაელვება დაინახოს, მაშინ როცა მწერების შედგენილი თვალი წამში 330-მდე გაელვებას ამჩნევს. ასეთი მწერი ფილმის ყურებისას ადვილად გაარჩევდა ფირის ყოველ ჩარჩოს, ისევე როგორც ცალკეულ გამოსახულებას. მწერებს ასევე შესანიშნავი ფერადი მხედველობა აქვთ, და ზოგ მათგანს (მათ შორის ფუტკარს) შეუძლია ელექტრომაგნიტური სპექტრის ულტრაიისფერი სხივების დანახვა, რაც ჩვენთვის შეუძლებელია. ცხოველთა ქცევის შესწავლისას ჩვენ არ შეგვიძლია ჩვენი სენსორული სამყაროს ექსტრაპოლაცია მოვახდინოთ სხვა სახეობაზე; განსხვავებულ ცხოველებს განსხვავებული შეგრძნებები და ტვინი აქვთ. უხერხემლოთა შორის, ერთბროლიანი თვალი ნანახია ბევრ მოლუსკში. ერთლინზიანი თვალი მუშაობს კამერის მგსავსი პრინციპით. მაგალითად, რვაფეხას თვალს პატარა გუგა აქვს, რომლის საშუალებითაც შედის სინათლე. კამერის აპერტურის მსგავსად, ფერადი გარსი ცვლის გუგის დიამეტრს. გუგის უკან, ერთი ბროლი ფოტორეცეპტორების შრეზე სინათლეს აფოკუსირებს. ასევე, კამერის მოქმედების მსგავსად, უხერხემლოთა ერთბროლიანი თვალის კუნთებს გადააქვთ ბროლი წინ ან უკან, რათა სხვადასხვა დისტანციაზე მყოფი ობიექტების ფოკუსირება მოხდეს.



▲ *სურათი 49.16* ***თვალაკი და პლანარიას ორიენტაციული ქცევა.*** *„ტვინი“ აიძულებს სხეულს იბრუნოს, მანამ სანამ ორი ოცელუსიდან შეგრძნება გატოლდება და მინიმალური ხდება, რაც ცხოველის სინათლისგან დამალვას იწვევს.*

ხერხემლიანთა მხედველობის სისტემა

უხერხემლოთა ერთბროლიანი თვალის მსგავსად, ხერხემლიანთა თვალებიც კამერის მაგვარია, მაგრამ ისინი დამოუკიდებლად განვითარდნენ და რამდენიმე დეტალით განსხვავდებიან უხერხემლოთა თვალებისგან. თუმცა, თვალი მხედველობაში პირველი სტადიაა, უნდა გვახსოვდეს, რომ „ხედავს“ თვალი კი არა, არამედ უშუალოდ ტვინი. ასე, რომ გავიგოთ რა არის მხედველობა ჩვენ უნდა გამოვიკვლიოთ, თუ როგორ წარმოქმნის ხერხემლიანთა თვალი შეგრძნებას (მოქმედების პოტენციალებს). შემდეგ გავყვეთ ამ სიგნალებს ტვინის მხედველობის ცენტრისკენ, სადაც გამოსახულებების აღქმა ხდება.

თვალის სტრუქტურა

ხერხემლიანთა თვალის კაკალი შედგება მკვრივი თეთრი გარეთა შემაერთებელი ქსოვილის შრისგან, რომელსაც სკლერა ეწოდება და თხელი პიგმენტური შიდა შრისგან, რომელსაც ქოროიდს უწოდებენ **(სურათი 49.18)**. ეპითელური უჯრედების თხელი შრე ქმნის ლორწოვან მემბრანას კონიუქტივას, რომელიც ფარავს სკლერას გარეთა ზედაპირს და უნარჩუნებს თვალს სინოტივეს. თვალის წინ სკლერა გამჭვირვალე ხდება და გადადის რქოვანაში. იგი უშვებს სინათლეს თვალში და მოქმედებს როგორც ფიქსირებული ლინზა. წინა ქოროიდი ქმნის ფერად გარსს – ირისს, რომელიც თვალს ფერს ანიჭებს. ზომის შეცვლით ირისი არეგულირებს გუგაში (ირისის ცენტრში არსებულ ხვრელში) შემავალი სინათლის რაოდენობას. ქოროიდის შიგნით, რეტინა ანუ ბადურა ქმნის თვალის კაკლის შიდა შრეს და შეიცავს ფოტორეცეპტორებს. ფოტორეცეპტორებიდან ინფორმაცია თვალს ოპტიკური ნერვის საშუალებით ტოვებს. იგი გამოდის უბნიდან, რომელსაც ოპტიკურ დისკს უწოდებენ. რამდენადაც ოპტიკურ დისკში ფოტორეცეპტორები არ არის, ეს ლაქა რეტინაზე „ბრმა ლაქის“ სახელითაა ცნობილი: სინათლე, რომელიც რეტინას ამ უბანზე ფოკუსირდება, არ ფიქსირდება.

ბროლი და წამწამოვანი სხეული ყოფს თვალს ორ საკნად, წინა მოიცავს რქოვანასა და ბროლს შორის სივრცეს, ხოლო უკანა გაცილებით უფრო დიდია და ბროლის უკან არის მოთავსებული. წამწამოვანი სხეული მუდმივად წარმოქმნის გამჭვირვალე წყლისმაგვარ სითხეს, რომელიც ავსებს წინა საკანს. იმ არხების ბლოკირება, რომლებიც სითხეს ატარებს, გლაუკომას იწვევს. გლაუკომა არის მდგომარეობა, როდესაც გაზრდილი წნევა აწვება ბადურას და იწვევს სიბრმავეს. უკანა საკანი ჟელესმაგვარი სითხით არის სავსე და შეადგენს თვალის თითქმის მთელ მოცულობას. წყლისა და ჟელესმაგვარი სითხეები ფუნქციონირებს როგორც ლინზები და ეხმარება ბადურაზე სინათლის ფოკუსირებას. ბროლი გამჭვირვალე ცილოვანი დისკია. კალმარისა და რვაფეხების მსგავსად ბევრი თევზი ფოკუსისთვის ბროლს ამოძრავებენ წინ და უკან ისე, როგორც კამერაში. ადამიანებსა და სხვა ძუძუმწოვრებში ფოკუსირებისთვის ბროლის ფორმა იცვლება **(სურათი 49.19)**. როდესაც ახლოსმყოფ საგნებზე ხდება ფოკუსირება, ბროლი თითქმის სფერული ხდება. როდესაც შორსმყოფ საგნებზე ხდება ფოკუსირება, ბროლი ბრტყელდება. აღნიშნულ ცვლილებებს აკომოდაციას უწოდებენ.

ადამიანის ბადურა შეიცავს დაახლოებით 125 მილიონ ჩხირს და 6 მილიონ კოლბას, ესენი ფოტორეცეპტორებია და სახელი ფორმიდან გამომდინარე მიიღეს. ეს უჯრედები სხეულში არსებული ყველა სენსორული რეცეპტორის 70%-ს შეადგენს. ეს ფაქტი ხაზს უსვამს თვალისა და ვიზუალური ინფორმაციის როლს ადამიანებისთვის გარე სამყაროს აღქმაში.

ჩხირებსა და კოლბებს მხედველობაში განსხვავებული ფუნქციები აქვთ. ამ ორი ფოტორეცეპტორის შეფარდებითი რაოდენობა შეესაბამება იმას, ცხოველი უფრო მეტად დღისით არის აქტიური თუ ღამით. ჩხირები უფრო მგრძნობიარეა სინათლის მიმართ, მაგრამ ვერ არჩევს ფერებს; ისინი გვაძლევს შესაძლებლობას დავინახოთ ღამით, მაგრამ მხოლოდ შავ-თეთრად. რამდენადაც კოლბები ნაკლებად მგრძნობიარენი არიან, ისინი ნაკლებ მონაწილეობას იღებენ ღამის მხედველობაში, მაგრამ მათ შეუძლიათ დღის სინათლეზე ფერების გარჩევა. ფერადი მხედველობა ხერხემლიანთა ყველა კლას შია ნაპოვნი, თუმცა არა ყველა სახეობაში. უმეტეს თევზს, ამფიბიას, ქვეწარმავალს და ფრინველს აქვს ძლიერი ფერადი მხედველობა, მაგრამ ადამიანები და სხვა პრიმატები ძუძუმწოვართა კლასიდან ამ თვისებით უმცირესობაშია. ბევრი ძუძუმწოვარი ღამის ცხოველია. მათ ბადურაში ჩხირების მაქსიმალური რაოდენობა აქვთ, რაც ამ ცხოველებს ღამის კარგ მხედველობას ანიჭებს. მაგალითად, კატები განსაკუთრებით აქტიურები ღამით არიან; მათ შეზღუდული ფერადი მხედველობა აქვთ და დღისით სამყაროს პასტელის ფერებში ხედავენ. ადამიანის თვალში ჩხირები უდიდესი სიხშირით პერიფერიულ უბნებში გვხვდება და ფოვეაში საერთოს არ არის **(იხილეთ სურათი 49.18)**.

ადამიანს არ შეუძლია მცირე ვარსკვლავის დანახვა თუკი მას პირდაპირ უყურებს, რამდენადაც ვარსკვლავის გამოსახულე-

ბა ფოვეაში ფოკუსირდება; თუკი ვარსკვლავს გარკვეული კუთხით შევხედავთ, ისე, რომ გამოსახულების ფოკუსირება ბადურას ჩხირებიან ნაწილზე მოხვდეს, მაშინ მას დავინახავთ. დღის სინათლეზე ადამიანი საუკეთესო მხედველობას აღწევს თუკი ობიექტს პირდაპირ უყურებს, რამდენადაც კოლბები ფოვეაშია თავმოყრილი, სადაც დაახლოებით 150,000 კოლბაა ერთ კვადრატულ მილიმეტრზე. ზოგ ფრინველს ერთ კვადრატულ მილიმეტრზე მილიონზე მეტი კოლბა აქვს, რაც ისეთ ფრინველებს, როგორიცაა მაგალითად ძერა, საშუალებას აძლევს თაგვები და სხვა მცირე ზომის მსხერპლი მაღლა ციდან დაინახოს. ბადურაში, ისევე როგორც ყველა ბიოლოგიურ სტრუქტურაში, ვარიაციები ევოლუციური ადაპტაციების გამოხატულებაა.

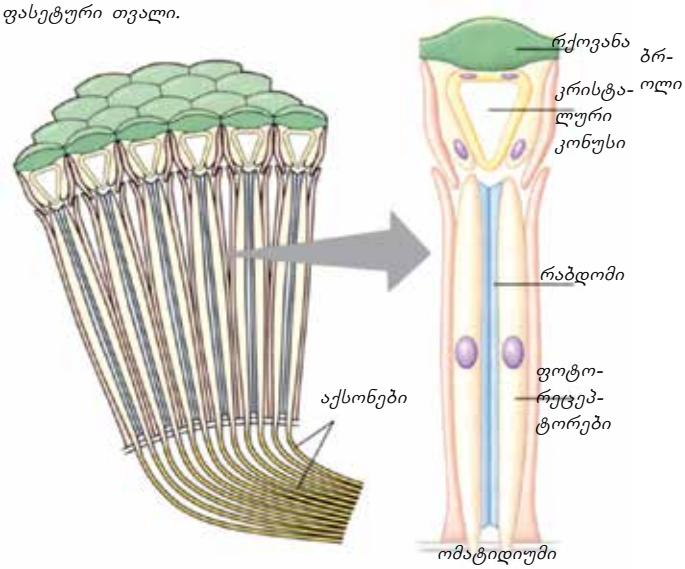
სენსორული ტრანსდუქცია თვალში

ყოველი ჩხირი თუ კოლბა ხერხემლიანების თვალში შეიცავს მხედველობის პიგმენტს, რომელიც შედგება სინათლის მშთანთქმელი მოლეკულის – რეტინალისგან (ვიტამინ A – ს ნაწარმისგან) და მასთან დაკავშირებული მემბრანულ ცილა – ოპსინისგან. ოპსინის სტრუქტურა იცვლება ერთი ტიპის ფოტორეცეპტორიდან მეორემდე, ხოლო რეტინალის სინათლის შთანთქმის უნარი მნიშვნელოვანი გავლენის ქვეშ იმყოფება მასთან დაკავშირებული ოპსინის იდენტურობით. ჩხირებს ერთი ტიპის ოპსინი აქვთ, რომელიც რეტინალთან კომბინაციაში წარმოქმნის მხედველობის პიგმენტ როდოპსინს. იმისთვის, რომ გავიგოთ ჩხირების სტრუქტურასა და სინათლის აბსორბციას შორის დამოკიდებულება, უნდა განვიხილოთ სურათი 49.20.

როგორც სურათი 49.20 აჩვენებს, როდოპსინი იცვლის ფორმას სინათლის შთანთქმისას, ამ პროცესს „გაუფერულებას“ უწოდებენ. კაშკაშა სინათლე როდოპსინს გაუფერულებულს ინარჩუნებს და ჩხირები აღარ პასუხობენ. როდესაც ადამიანი გადადის განათებული გარემოდან ბნელში, ისევე როგორც მზიან დღეს კინოთეატრში შესვლისას, ის დასაწყისში თითქმის ბრმაა. ძალიან მცირე სინათლეა იქ იმისთვის, რომ კოლბების სტიმულაცია მოხდეს. სულ მცირე, რამდენიმე წუთია საჭირო გაუფერულებული ჩხირებისთვის, რომ ისინი კვლავ სრულიად პასუხისუნარიანნი გახდნენ. ფერადი მხედველობა კიდევ უფრო რთულ სასიგნალო პროცესს მოიცავს, ვიდრე როდოპსინის მექანიზმია ჩხირებში. ბადურაში კოლბების სამ კლასს გამოყოფენ – წითელს, მწვანესა და ლურჯს – ყველა მათგანი შეიცავს მისი საკუთარი ტიპის ოპსინს, რომელიც დაკავშირებულია ბადურის მხედველობის პიგმენტთან. კოლბებში მხედველობის სამ პიგმენტს ერთად ფოტოპსინებს უწოდებენ. ყველა კოლბას სახელი შეესაბამება იმ ფერს, რომლის აბსორბციაც საუკეთესოდ ხდება მასში არსებული ფოტოპსინის საშუალებით. მხედველობის ამ პიგმენტებს ურთიერთგადამფარავი აბსორბციის სპექტრები აქვთ. ტვინის მიერ შუალედური ფერების აღქმა დამოკიდებულია კოლბების ორი ან მეტი ჯგუფის განსხვავებულ სტიმულაციაზე. მაგალითად, როდესაც მწვანე და წითელი კოლბები სტიმულირდება, ჩვენ შესაძლოა ყვითელი ან ნარინჯისფერი დავინახოთ, იმაზე დამოკიდებულებით, თუ რომელი კლასის რეცეპტორებია უფრო მეტად სტიმულირებული. ფერების სიბრმავე, რომელიც მამაკაცებში უფრო ხშირია, რამდენადაც სქესთან არის შეჭიდული (იხილეთ სურათი 15.9), ერთი ან რამდენიმე ტიპის ფოტოპსინის ნაკლებობის ან არარსებობის შედეგია.



(ა) სტერეომიკროსკოპით გადაღებული ბუზის თავზე არსებული ფასეტური თვალი.

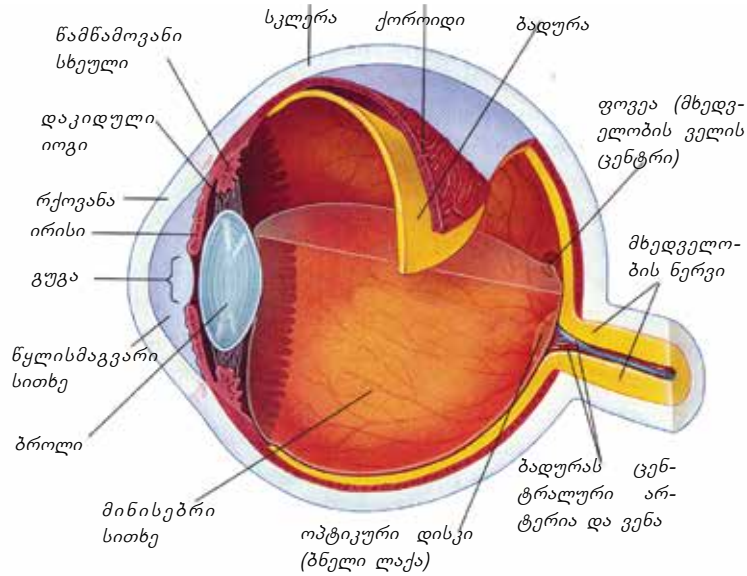


(ბ) თითოეული ომატიდუმის რქოვანა და კრისტალისმაგვარი კონუსი ფუნქციონირებს როგორც ბროლი, რომელიც სინათლეს რაბდომზე აფოკუსირებს. ეს არის მრგვალ ფოტორეცეპტორებში არსებული პიგმენტური ფირფიტა. რაბდომი იჭერს სინათლეს და გზას უჩვენებს ფოტორეცეპტორისკენ. რთული თვალით შექმნილი გამოსახულება არის მოზაიკური და შედგება განსხვავებული ინტენსივობის სინათლის ლაქებისგან, რომელიც სხვადასხვა კუთხით ამა თუ იმ ომატიდებში შედის.

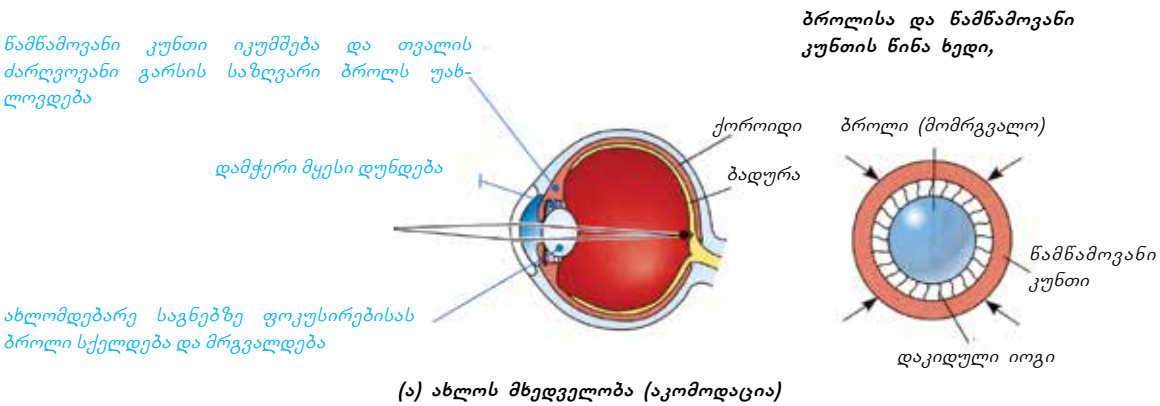
▲ *სურათი 49.17* ***რთული თვალი.***

მხედველობითი ინფორმაციის გადამუშავება

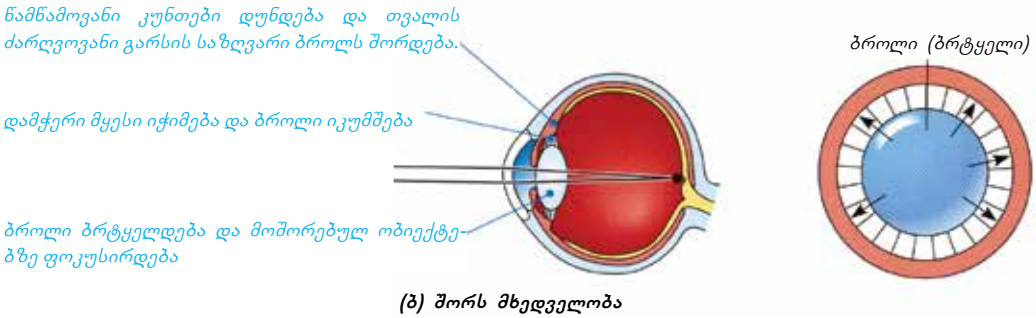
მხედველობითი ინფორმაციის გადამუშავება იწყება საკუთრივ ბადურაში, სადაც ჩხირებს და კოლბებს აქვთ სინაპსები **ბიპოლარულ უჯრედებზე**. სიბნელეში ჩხირები და კოლბები დეპოლარიზებულია. ისინი სინაფსებში მუდმივად გამოყოფენ ნეირომედიატორ გლუტამატს (იხილეთ ცხრილი 48.1). სიბნელეში გლუტამატის ამგვარი გამოყოფა იწვევს ზოგი ბიპოლარული უჯრედის დეპოლარიზაციას და სხვების ჰიპერპოლარიზაციას იმისდამიხედვით, როგორი გლუტამატის რეცეპტორები გააჩნიათ აღნიშნულ ნეირონებს (სურათი 49.21). სინათლეში ჩხირები და კოლბები ჰიპერპოლარიზდებიან და წყვეტენ გლუტამატის გამოყოფას. ამის პასუხად, ბიპოლარული უჯრედები, რომლებიც დეპოლარიზებულები იყვნენ გლუტამატით, ჰიპერპოლარიზდებიან და ისინი, რომლებიც გლუტამატით ჰიპერპოლარიზებულები იყვნენ,



▲ *სურათი 49.18* ***ხერხემლიანთა თვალის სტრუქტურა.*** *თვალის სიგრძივ ჭრილში, ჟელესმაგვარი მინისებური სითხე მხოლოდ თვალის კაკლის ქვედა ნახევარშია ილუსტრირებული. ლორწოვანი მემბრანა, რომელიც სკლერას აკრავს გარსს და, რომელსაც კონიუქტივა ეწოდება არ არის ნაჩვენები.*



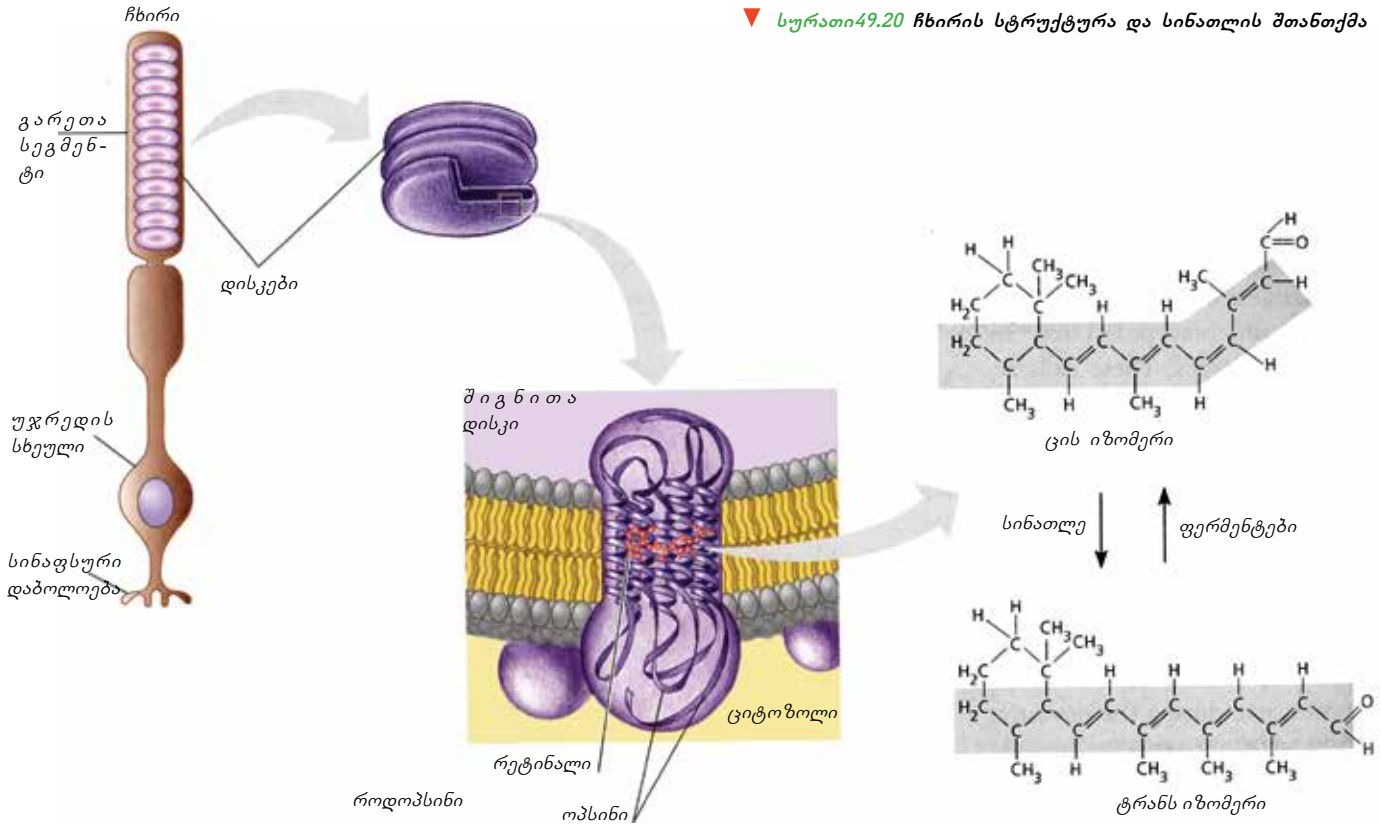
(ა) ახლოს მხედველობა (აკომოდაცია)



(ბ) შორს მხედველობა

▲ *სურათი 49.19* ***ფოკუსირება ძუძუმწოვართა თვალში.*** *წამწამოვანი კუნთები აკონტროლებენ ბროილს ფორმას, რომელიც გარდატეხს სინათლეს და აფოკუსირებს მას ბადურაზე. რაც უფრო მსხვილია ბროლი მით უფრო მკვეთრად ხდება სინათლის გარდატეხა*

▼ სურათი49.20 ჩხირის სტრუქტურა და სინათლის შთანთქმა



(ა) *ჩხირები შეიცავენ მხედველობის პიგმეტ როდოპსინს, რომელიც ჩხირის გარეთა სეგმენტის მემბრანულ დისკშია მოთავსებული. როდოპსინი შედგება სინათლის მშთანთქმელი მოლეკულა რეტინალისა და მასთან დაკავშირებული ოპსინისგან. ოპსინს შვიდი α ჯაჭვი აქვს, რომელიც დისკის მემბრანას უკავშირდება.*

(ბ) *რეტინალი ორი იზომერის სახით არსებობს. სინათლის შთანთქმა გარდაქმნის ცის იზომერს ტრანს ფორმად, რაც იწვევს ოპსინის კონფორმაციის შეცვლას. რამდენიმე წუთში, რეტინალი სცილდება ოპსინს. სიბნელეში, ფერმენტები ისევ გარდაქმნიან რეტინალს უკან თავის მდგომარეობაში, რომლის შედეგადაც ხელახლა უკავშირდება ოპსინს და ქმნის როდოპსინს.*

დეპოლარიზდებიან **(სურათი 49.22)**. დამატებით, ნეირონთა სამი სხვადასხვა ტიპი იღებს მონაწილეობას ბადურაში ინფორმაციის გადამუშავებაში. განგლიოზური უჯრედები, ჰორიზონტალური უჯრედები და ამაკრინული უჯრედები **(სურათი 49.23)**.

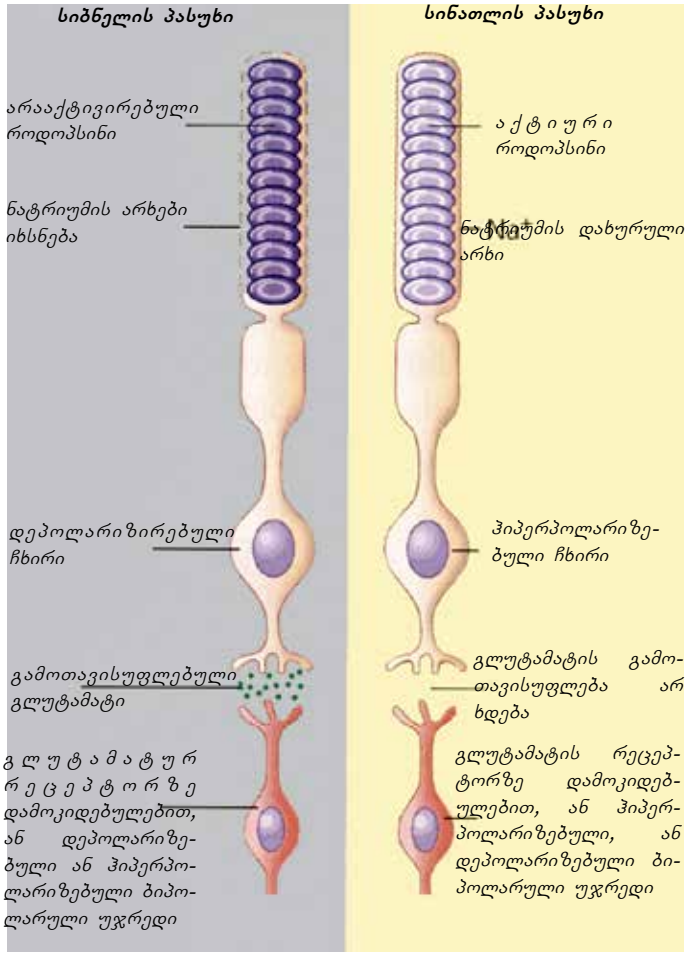
განგლიოზური უჯრედები სინაფსებს წარმოქმნიან ბიპოლარულ უჯრედებზე და გადასცემენ მოქმედების პოტენციალებს ოპტიკური ნერვის აქსონებით ტვინს. ჰორიზონტალური და ამაკრინული უჯრედები ეხმარებიან ინფორმაციის ინტეგრაციას, სანამ ისინი ტვინისკენ გადაიგზავნება.

ჩხირებიდან და კოლბებიდან ბადურაში სიგნალი შეიძლება გაჰყვეს ვერტიკალურ ან ლატერალურ გზას. ვერტიკალურ გზაში ინფორმაცია გადაეცემა უშუალოდ ფოტორეცეპტორებიდან ბიპოლარულ და განგლიოზურ უჯრედებს. ლატერალურ გზაში, ჰორიზონტალურ უჯრედებს მიაქვთ სიგნალი ერთი ჩხირიდან, ან ერთი კოლბიდან სხვა ფოტორეცეპტორებისკენ და რამდენიმე ბიპოლარული უჯრედებისაკენ. ამაკრინული უჯრედები ანაწილებენ ინფორმაციას ერთი ბიპოლარული უჯრედიდან რამდენიმე განგლიოზური უჯრედისკენ. როდესაც განათებული ჩხირი ან კოლბა ასტიმულირებს ჰორიზონტალურ უჯრედს, ჰორიზონტალური უჯრედი აკავებს უფრო შორს მყოფ ფოტორეცეპტორებსა და ბიპოლარულ უჯრედებს, რომლებიც არ არიან განათებული, რაც უზრუნველყოფს იმას, რომ სინათლის ლაქა უფრო მკვეთრი გამოჩნდეს, ხოლო ბნელი შემოგარენი კიდევ უფრო ბნელი.

ინტეგრაციის ეს ფორმა ლატერალური შეკავების სახელით არის ცნობილი. ამკვეთრებს რა, კიდეებს და აძლიერებს გამოსახულების კონტრასტს. ლატერალური შეკავება მეორდება ამაკრინულ უჯრედებსა და განგლიოზურ უჯრედებს შორის ურთიერთქმედებით და გამოვლინდება ტვინში მხედველობის ინფორმაციის გადამუშავების ყველა საფეხურზე.

ყველა ჩხირი და კოლბა, რომლებიც აწვდის ინფორმაციას ერთ განგლიოზურ უჯრედს ამ უჯრედისთვის მიმღებ ველს ქმნის. უფრო დიდი მიმღები ველი (რომელშიც მეტი ჩხირი და კოლბა ამარაგებს განგლიოზურ უჯრედებს) ნაკლებად მკვეთრ გამოსახულებას აყალიბებს, ვიდრე პატარა მიმღები ველი, რადგანაც დიდი ველი უზრუნველყოფს ნაკლებ ინფორმაციას იმის შესახებ, თუ სად დაეცა ბადურას სინათლე. ფოვეას განგლიოზურ უჯრედებს ძალიან პატარა მიმღები ველები აქვთ, ასე რომ ვიზუალური სიზუსტე ფოვეაში მაღალია.

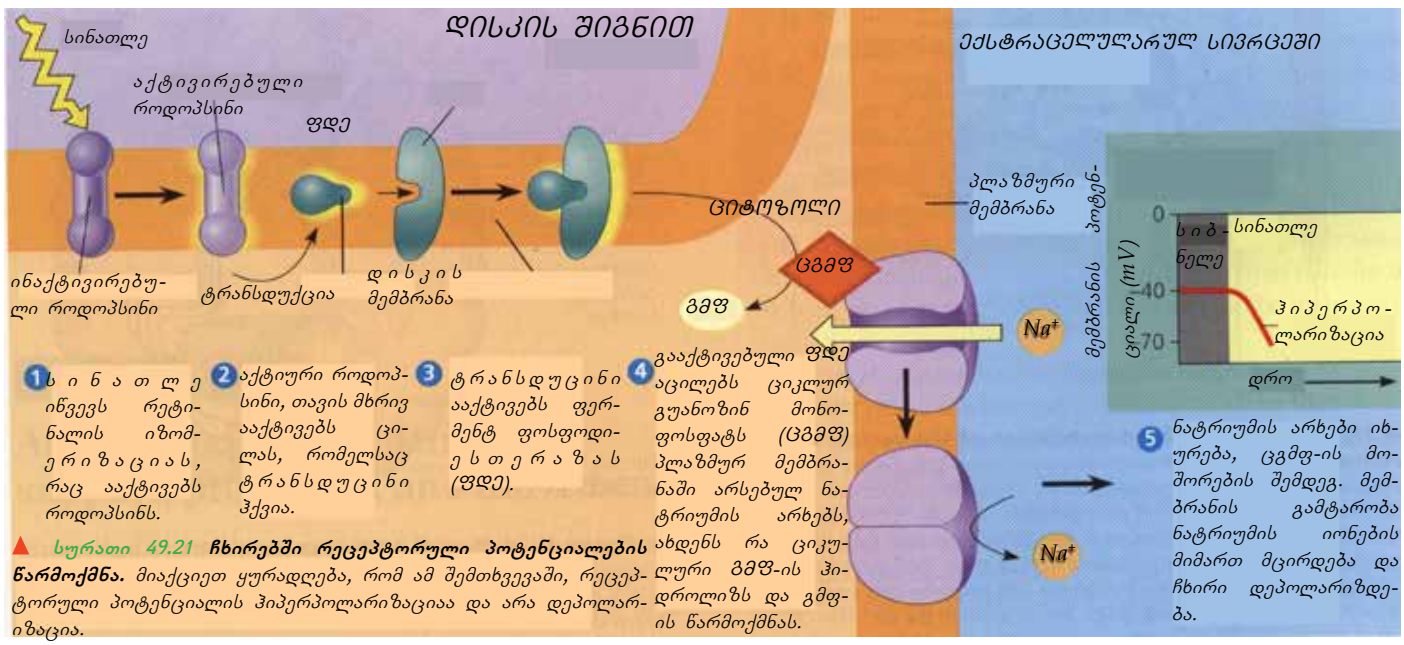
განგლიოზური უჯრედების აქსონები ოპტიკურ ნერვს ქმნის, რომელიც შეგრძნებას თვალებიდან ტვინისკენ ატარებს **(სურა-**



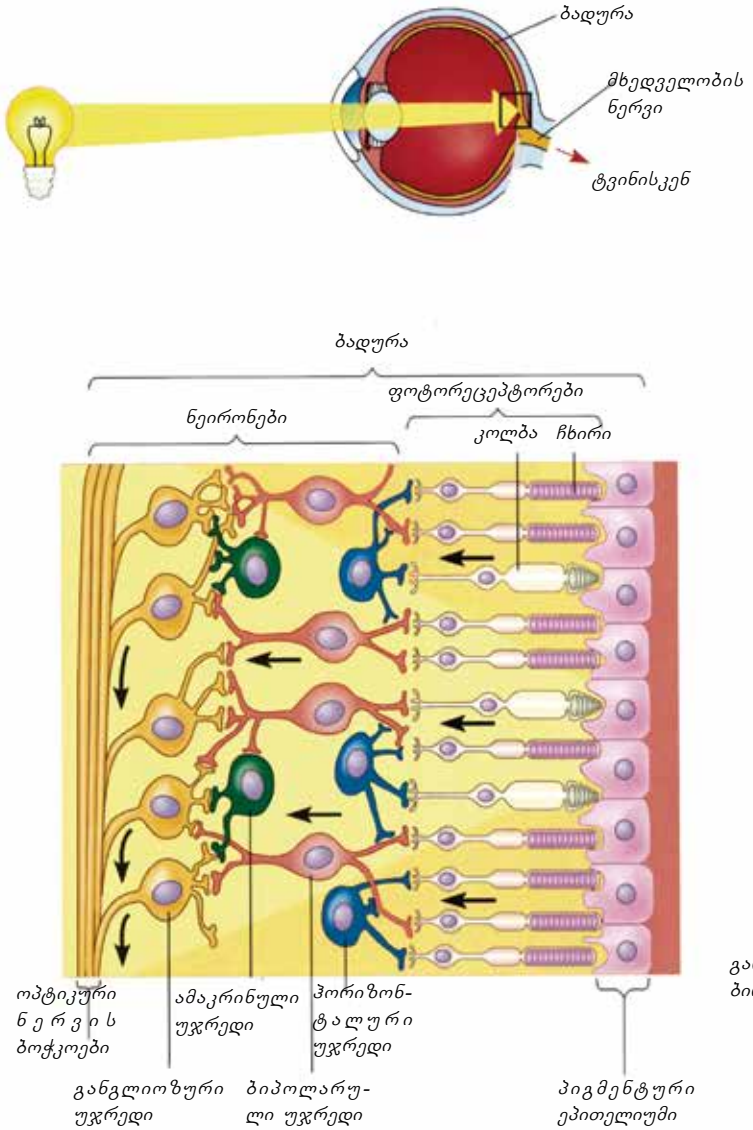
▲ *სურათი 49.22* **სინათლის ეფექტი ჩხირებსა და ბიპოლარულ უჯრედებს შორის არსებულ სინაპსებზე.**

თი 49.24). ორი ოპტიკური ნერვი ხვდება მხედველობის ქიაზმაში დიდი ნახევარსფეროების ქერქის ფუძის ცენტრთან ახლოს. ოპტიკურ ნერვში აქსონები ორიენტირებულია ისე, რომ ორივე თვალის მარცხენა ნაწილიდან წამოსული შეგრძნება გადაეცემა ტვინის მარჯვენა ნაწილს და მარჯვენა ნაწილიდან წამოსული მხედველობითი შეგრძნება გადაეცემა ტვინის მარცხენა ნაწილს. უმეტესი განგლიოზური უჯრედის აქსონი მიდის თალამუსის გარეთა დამუხლვილ ბირთვთან (გდმ). ნეირონები გდმ-დან ინფორმაციას აგზავნიან პირველად მხედველობით ქერქში, რომელიც დიდი ნახევარსფეროების კეფის წილში მდებარეობს. ქერქის ინტერნეირონები ატარებს ინფორმაციას ქერქში არსებულ უფრო მაღალი რიგის ვიზუალური ინფორმაციის გადამამუშავებელი და მაინტეგრირებელი ცენტრებისკენ.

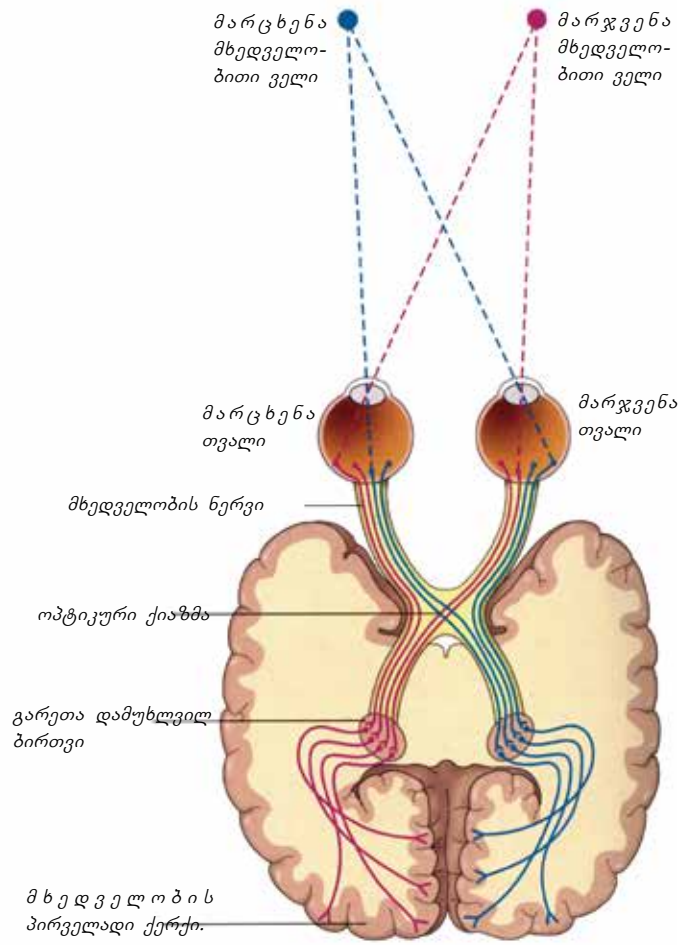
მხედველობის ველის ინფორმაცია ნეირონების გავლით მხედველობის ქერქში წერტილ-წერტილ პროეცირდება. ბადურაზე ფოკუსირებული ორგანზომილებიანი გამოსახულებიდან როგორ გარდაქმნის ქერქი მოქმედების პოტენციალების რთულ ჯგუფს და წარმოქმნის სამგანზომილებიან აღქმას? მკვლევარების შეფასებით დიდი ნახევარსფეროების ქერქის სულ მცირე 30% – ასობით მილიონი ინტერნეირონი უამრავ საინტეგრაციო ცენტრში – იღებს მონაწილეობას იმაში, რასაც ჩვენ რეალურად ვხედავთ. იმის განსაზღვრა, თუ როგორ ახერხებს ეს ცენტრები ისეთი კომპონენტების ინტეგრაციას, როგორიცაა ფერი, მოძრაობა, სიღრმე, ფორმა დეტალები სწრაფადგანვითარებადი და ამაღელვებელი კვლევის საგანს წარმოადგენს.



▲ *სურათი 49.21* **ჩხირებში რეცეპტორული პოტენციალების წარმოქმნა.** მიაქციეთ ყურადღება, რომ ამ შემთხვევაში, რეცეპტორული პოტენციალის ჰიპერპოლარიზაციაა და არა დეპოლარიზაცია.



▲ *სურათი 49.23* **ხერხემლიანთა ბადურას უჯრედული ორგანიზაცია.** *სინათლემ უნდა გაიაროს რამდენიმე შედარებით გამჭვირვალე უჯრედების შრე, სანამ ჩხირებსა და კოლბებს მიაღწევს. ეს ფოტორეცეპტორები ურთიერთობენ ბიპოლარული და განგლიოზური უჯრედების საშუალებით, რომელთა აქსონები ატარებენ მხედველობის შეგრძნებას (მოქმედების პოტენციალებს) ტვინისკენ. თითოეული ბიპოლარული უჯრედი იღებს ინფორმაციას რამდენიმე ჩხირისა და კოლბისგან, და თითოეული განგლიოზური უჯრედი რამდენიმე ბიპოლარული უჯრედისგან. ჰორიზონტალური და ამაკრინული უჯრედები ბადურის გასწვრივ ახდენენ ინფორმაციის ინტეგრაციას. შავი ისრები მიუთითებს მხდველობითი ინფორმაციის გზას ფოტორეცეპტორებიდან ოპტიკურ ნერვამდე.*



▲ *სურათი 49.24* **მხედველობის ნეირონული გზები.** *ყველა ოპტიკური ნერვი შედგება მილიონი აქსონისგან, რომლებიც გარეთა დამუხლვილ ბირთვთან სინაფსებს წარმოქმნიან. ეს ბირთვები გადართავენ სიგნალს პირველად მხედველობით ქერქზე. იგი იმ ბევრ უბნათაგან ერთ-ერთია, რომელიც მხედველობითი აღქმის ჩამოყალიბებაში იღებს მონაწილეობას.*

კონცეფცია შემოწმება 49.4

1. განასხვავეთ პლანარიას და ბუზის სინათლის შემგრძნები ორგანოები. როგორ ადაპტირდებიან ისინი ცხოველის ცხოვრების სტილთან?
2. პრესბიოპიის პირობებში, თვალის ბროლი კარგავს ელასტიკურობას და ინარჩუნებს მუდმივ, ბრტყელ ფორმას. ახსენით, როგორ გავლენას მოახდენდა ეს ადამიანის მხედველობაზე.
3. ბადურაში ვერტიკალურ გზაზე კონცენტრირებით, ახსენით, როგორ იწვევს ფოტორეცეპტორის ილუმინაცია მოქმედების პოტენციალების გაზრდილ სიხშირეს განგლიოზურ უჯრედებში.

კონცეფცია 49.5

ცხოველების ჩონჩხი ასრულებს, საყრდენ, დამცველობით და მოძრაობის ფუნქციებს

სენსორული სისტემის მიმოხილვისას, ვნახეთ, რამდენიმე მაგალითი იმის თაობაზე, თუ როგორ განაპირობებს ამა თუ იმ სპეციფიურ ქცევას ნერვული სისტემის სენსორული შესავალი: ჩრჩილის გაქცევის მანევრირება, როცა მას ღამურას სონარის ხმა ესმის, ჰიდრას კვებითი მოძრაობები, როდესაც ის გლუტათიონის გემოს შეიგრძნობს და პლანარიას განრიდება სინათლისგან. ცხოველთა ქცევა მოიცავს რთულ ციკლს. იგი შედგება ტვინის ოპერაციებისგან, რომლებიც ქცევას აყალიბებს, აღრიცხავს ქცევის შედეგებს სენსორული შესავლით და იყენებს აღნიშნულ შესავალს რათა განსაზღვროს შემდეგი მოქმედება. ქცევის სხვადასხვა ფორმებს ცხოველებში საერთო განმსაზღვრელი ფუნდამენტური მექანიზმები აქვთ. ცურვა, ხოხვა, ხტუნვა და ფრენა, ყველა ეს მოძრაობა დაკავშირებულია ამა თუ იმ ტიპის ჩონჩხის კუნთების მუშაობასთან.

ჩონჩხის ტიპები

ჩონჩხის სამი მთავარი ფუნქცია არის საყრდენი, დამცველობითი და მამოძრავებელი. ხმელეთის ცხოველების უმეტესობას ჩონჩხი რომ არ ჰქონოდა საყრდენად, საკუთარი წონის გამო დაიკეცებოდა. ასევე წყალში მცხოვრები ცხოველებიც უფორმო მასები იქნებოდნენ, ჩარჩო რომ არ ჰქონოდათ ფორმის შესანარჩუნებლად. ბევრ ცხოველში მაგარი ჩონჩხი უზრუნველყოფს რბილი ქსოვილების დაცვას. მაგალითად, ხერხემლიანების ქალა იცავს ტვინს. ხოლო ხმელეთის ხერხემლიანების ნეკნები ქმნის საკანს, რომელშიც მოთავსებულია გული, ფილტვები და სხვა შინაგანი ორგანოები. ჩონჩხი ასევე ეხმარება მოძრაობაში, აძლევს კუნთებს მყარ საყრდენს. ჩონჩხის სამი ძირითადი ტიპი არსებობს: ჰიდროსტატიკური, ეგზო (გარეთა) და ენდო (შიდა) ჩონჩხი.

ჰიდროსტატიკური ჩონჩხი

ჰიდროსტატიკური ჩონჩხი შედგება სითხისგან, რომელიც სხეულის დახურულ უბანში წნევის ქვეშ არის. ამ ტიპის ჩონჩხი გვხვდება ნაწლავღრუიანებში, ბრტყელ ჭიებში, მრგვალ ჭიებში და ანელიდებში (იხილეთ თავი 33). ეს ცხოველები აკონტროლებენ თავიანთ ფორმასა და მოძრაობას, რისთვისაც იყენებენ სითხიანი ღრუების ფორმის ცვლილებას კუნთების საშუალებით. ნაწლავღრუიანებს, მაგალითად, ჰიდრას შეუძლია დაგრძელდეს პირის დახურვით და სხეულის კედელში მყოფი შემკუმშავი უჯრედების გზით ნაწლავის ღრუს დავიწროვებით. გამომდინარე იქედან, რომ წყლის შეკუმშვა შეზღუდულია, ღრუს დიამეტრის შემცირება ცხოველს სიგრძეში გაზრდას აიძულებს.

პლანარიებსა და სხვა ბრტყელ ჭიებში ინტერსტიციალური სითხე წნევის ქვეშაა და ფუნქციონირებს როგორც, მთავარი ჰიდროსტატიკური ჩონჩხი. პლანარიას მოძრაობა განპირობებულია სხეულის კედელში არსებულ კუნთებში ჰიდროსტატიკური ჩონჩხის წინააღმდეგ ძალის მოქმედებით. ნემატოდებს (მრგვალი ჭიები) სითხე სხეულის ღრუში აქვთ, რომელიც ფსევდოცელომია (იხილეთ სურათი 32.8 ბ). სითხე მაღალი წნევის ქვეშ იმყოფება და სიგრძივი კუნთების შეკუმშვა მოძრაობას განაპირობებს.

ნიადაგის ჭიებსა და სხვა ანელიდებში, ცელომური სითხე მოქმედებს, როგორც ჰიდროსტატიკური ჩონჩხი. ბევრ ანელიდაში ცელომური ღრუ იყოფა სეგმენტებს შორის არსებული ტიხრით, რაც აძლევს ცხოველს საშუალებას წრიული და სიგრძივი კუნთების საშუალებით თითოეული სეგმენტის ზომა ცალკ-ცალკე შეიცვალოს. ასეთი ანელიდები ჰიდროსტატიკურ ჩონჩხს პერისტალტიკისთვისაც იყენებენ. პერისტალტიკა არის ხმელეთზე მოძრაობის ფორმა, რომელიც წარმოიქმნება კუნთების რიტმულ ტალღებად შეკუმშვით, რომელიც წინიდან უკან ვრცელდება (სურათი 49.25).

ჰიდროსტატიკური ჩონჩხი კარგად შეესაბამება წყლის გარემოში ცხოვრებას. ის ასევე იცავს შინაგან ორგანოებს, უზრუნველყოფს საყრდენს ხოხვისათვის და თხრისთვის ხმელეთის ცხოველებში. ჰიდროსტატიკური ჩონჩხი არაეფექტურია ხმელეთზე აქტივობისას, რომლის დროსაც სხეული ხმელეთის ზევით უნდა იყოს ისე, როგორც არის სიარულისა და სირბილის დროს.

ეგზოჩონჩხი

ეგზოჩონჩხი არის მყარი საყრდენი, რომელიც ცხოველის სხეულის ზედაპირზეა. მაგალითად, უმეტესი მოლუსკი მოთავსებულია კალციუმის კარბონატის ნიჟარაში. კალციუმის კარბონატი მანტიიდან გამოიყოფა, რომელიც თავის მხრივ სხეულის კედლის გამონაზარდია (იხილეთ სურათი 33.16). როდესაც ცხოველი იზრდება, ნიჟარაც იზრდება გარეთა კიდიდან. ორსაგდულიანი მოლუსკები კეტავენ თავიანთ ნიჟარას იმ კუნთების საშუალებით, რომელიც ამ ეგზოჩონჩხზეა დამაგრებული.

ფეხსახსრიანების ეგზოჩონჩხი კუტიკულით არის წარმოდგენილი. კუტიკულა ეპიდერმისის მიერ გამოყოფილი არაცოცხალი შრეა. კუნთები დაკავშირებულია კუტიკულას შიდა მხარესთან. კუტიკულას დაახლოებით 30-50% შედგება ქიტინისგან, ცელულოზის მსგავსი პოლისაქარიდისგან. ქიტინის ფიბრილები ცილოვან მატრიქსშია ჩაძირული და ქმნის რთულ, მაგარ და მოქნილ მასას. იქ, სადაც დაცვა ყველაზე მეტად მნიშვნელოვანია, კუტიკულა გამაგრებულია ორგანული ნივთიერებებით, რომლებიც აკავშირებენ

ეგზოჩონჩხის ცილებს. ზოგი კიბოსნაირი, კიდევ უფრო მეტად ამაგრებს ეგზოჩონჩხს კალციუმის დამატებით. ამისგან განსხვავებით მცირე ურთიერთკავშირია პროტეინებსა ან არაორგანულ მარილებს შორის იმ ადგილებში, სადაც კუტიკულა თხელი და მოქნილი უნდა იყოს, მაგალითად, როგორიცაა კიდურების სახსრები. ინტენსიური ზრდისას ფეხსახსრიანებმა უნდა გამოცვალონ ეგზოჩონჩხი და წარმოქმნან ახალი, უფრო დიდი ზომის ეგზოჩონჩხი **(იხილეთ სურათი 5.10)**.

ენდოჩონჩხი

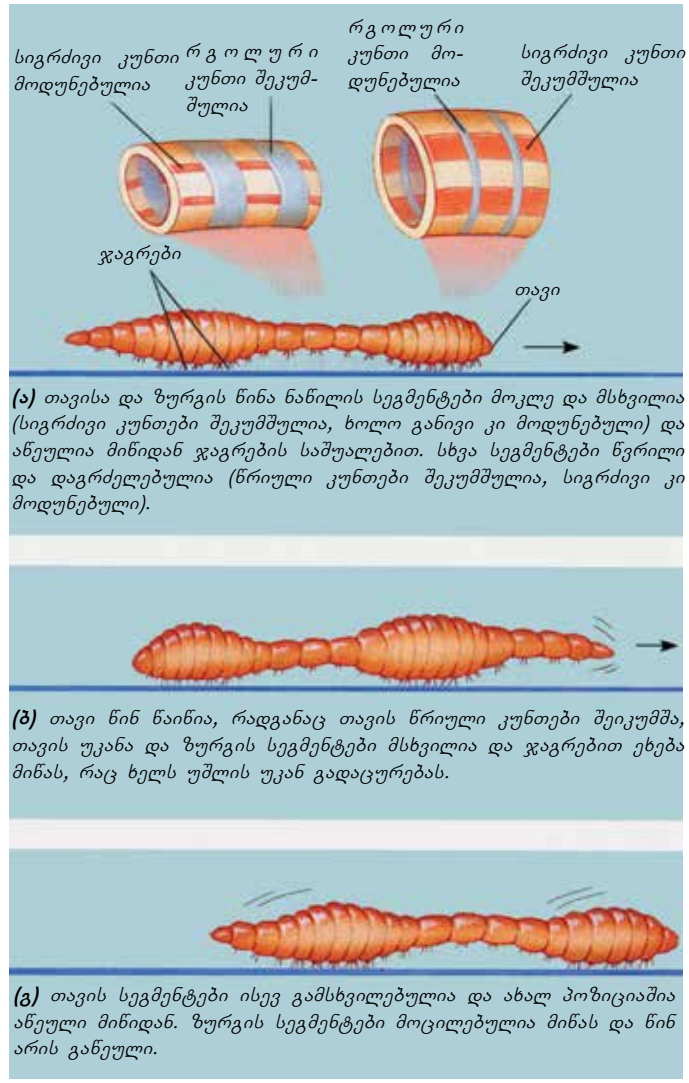
ენდოჩონჩხი შედგება მაგარი საყრდენი ელემენტებისგან, როგორიც არის ძვალი, რომელიც ცხოველის რბილ ქსოვილ შია ჩაფლული. ღრუბლები არაორგანული ნივთიერებების ნემსებით ან უფრო რბილი ცილოვანი ძაფებით არის გამყარებული **(იხილეთ სურათი 33.4)**. ეკალკანიანებს კანის ქვეშ აქვთ მყარი ფირფიტები, რომლებსაც ოსიკლებს უწოდებენ. ოსიკლები შედგება მაგნიუმის და კალციუმის კარბონატების კრისტალებისგან და ჩვეულებრივ ერთმანეთთან ცილოვანი ძაფებით არის დაკავშირებულნი. ზღვის ზღარბის ოსიკლები მჭიდროდ არიან დაკავშირებული, მაშინ, როცა ზღვის ვარსკვლავების ოსიკლებს შორის კავშირი უფრო ფაშარია. ეს აძლევს ამ ორგანიზმებს მკლავის ფორმის შეცვლის საშუალებას.

ქორდიანებს აქვთ ენდოჩონჩხი, რომელიც შედგება ხრტილის, ძვლის ან ამ ორი ქსოვილის კომბინაციისგან **(იხილეთ სურათი 40.5)**. ძუძუმწოვრების ჩონჩხი შედგება 200-ზე მეტი ძვლისგან, აქედან ზოგი შერწყმულია, სხვები კი სახსრებში იოგებით არის დაკავშირებული, რაც თავისუფალ მოძრაობას უზრუნველჰყოფს **(სურათი 49.26)**. ანატომიის სპეციალისტები ხერხემლიანთა ჩონჩხს ორ ძირითად ნაწილად ყოფენ: ღერძის ჩონჩხი, რომელიც მოიცავს ქალას, ხერხემალს და ნეკნების საკანს და აპენდიკულარული ჩონჩხი, რომელიც მოიცავს კიდურების ძვლებს და პექტორალურ და პელვიკარულ სარტყლებს. ეს სარტყლები ამაგრებენ ღერძის ჩონჩხის დანამატებს. ყოველ დანამატს აქვს რამდენიმე ტიპის სახსარი, რაც უზრუნველყოფს სხეულის მოძრაობის მოქნილობას.

ფიზიკური საყრდენი სმელეთზე

ინჟინერი, რომელიც ხიდს ან მაღალ შენობას აშენებს, უნდა ითვალისწინებდეს ზომის და მასშტაბის ცვლილებების ეფექტს. ზომის გაზრდა მცირე მასშტაბიანი მოდელიდან ნამდვილ საგნამდე მნიშვნელოვან გავლენას ახდენს შენობის დიზაინზე. მაგალითად, შენობის საყრდენის სიძლიერე დამოკიდებულია მისი გადამკვეთი უბნის არეალზე, რომელიც დიამეტრის კვადრატულად იზრდება. საყრდენზე არსებული დაძაბულობა დამოკიდებულია შენობის წონაზე, რომელიც იზრდება მისი სიმაღლის ან რომელიმე სხვა ხაზოვანი განზომილების კუბურად. ხიდისა და შენობის სტრუქტურის მსგავსად ცხოველის სხეულის სტრუქტურა საყრდენი უნდა იყოს მისი ზომებისთვის. აქედან გამომდინარე, დიდი ზომის ცხოველს პატარა ზომის ცხოველისგან განსხვავებით სხეულის განსხვავებული პროპორციები აქვს. თაგვს რომ სპილოს ზომა ჰქონოდა, მისი სუსტი ფეხები წონასთან სერიოზულ შეუსაბამობაში იქნებოდა.

შენობის ანალოგიურად, ჩვენ შეიძლება ვივარაუდოთ რომ



(ა) თავისა და ზურგის წინა ნაწილის სეგმენტები მოკლე და მსხვილია (სიგრძივი კუნთები შეკუმშულია, ხოლო განივი კი მოდუნებული) და აწეულია მიწიდან ჯაგრების საშუალებით. სხვა სეგმენტები წვრილი და დაგრძელებულია (წრიული კუნთები შეკუმშულია, სიგრძივი კი მოდუნებული).

(ბ) თავი წინ წაიწია, რადგანაც თავის წრიული კუნთები შეიკუმშა, თავის უკანა და ზურგის სეგმენტები მსხვილია და ჯაგრებით ეხება მიწას, რაც ხელს უშლის უკან გადაცურებას.

(გ) თავის სეგმენტები ისევ გამსხვილებულია და ახალ პოზიციაშია აწეული მიწიდან. ზურგის სეგმენტები მოცილებულია მიწას და წინ არის გაწეული.

▲ *სურათი 49.25* ***პერისტალტიკური მოძრაობა ნიადაგის ჭიაში.*** *სიგრძივი კუნთების შეკუმშვა ამსხვილებს და ამოკლებს ჭიას; წრიული კუნთების შეკუმშვა აგრძელებს და აბრტყელებს.*

ცხოველის ფეხის ძვლების ზომა პროპორციულია იმ დაძაბულობისა, რომელსაც სხეულის წონა განაპირობებს. მაგრამ, ჩვენი ვარაუდი ალბათ მაინც მთლად ზუსტი ვერ იქნებოდა; ცხოველთა სხეული რთულია, არ არის გაქვავებული და არ წარმოადგენს შენობის ანალოგიას, რაც მხოლოდ ნაწილობრივ ხსნის სხეულის სტრუქტურასა და საყრდენს შორის დამოკიდებულებას. ცხოველის ფეხის სიდიდე, მისი სხეულის ზომასთან შესაბამისობაში, მხოლოდ ნაწილია რთული ურთიერთობის. აღმოჩნდა რომ სხეულის პოზა – ფეხების პოზიცია სხეულთან მიმართებაში – უფრო მნიშვნელოვანი სტრუქტურული თვისებაა სხეულის წონის საყრდენად, ყოველ შემთხვევაში ძუძუმწოვრებსა და ფრინველებში. კუნთები და მყესები (კუნთის ძვალთან დამაკავშირებელი შემაერთებელი ქსოვილის წარმონაქმნები), რომლებიც დიდი ძუძუმწოვრების ფეხებს შედარებით სწორად და სხეულის ქვევით პოზიციაში ამყოფებს, დატვირთვის ძირითად ნაწილს იღებს.

კონცეფცია შემოწმება 49.6

1. ახსენით როგორ გამოიყენებდა ნიადაგის ჭია თავის კუნთებს, სხეულის მაქსიმალურად გაჭიმვისთვის.
2. შეადარეთ ასთაკვის ეგზოჩონჩხი მისი ბრჭყალის მომჭერ ზედაპირსა და ბრჭყალების შეერთების ადგილებში.
3. შეადარეთ მოძრაობები, რომელიც იდაყვში არსებული ორი ტიპის სახსრით არის უზრუნველყოფილი.

შემოთავაზებული პასუხებისთვის იხილეთ დანართი

კონცეფცია 49.6

კუნთები ჩონჩხის ნაწილებს შეკუმშვის შედეგად ამოძრაობენ

უჯრედულ დონეზე, ცხოველის ყველა მოძრაობა ეყრდნობა ორ განსხვავებულ შეკუმშვის სისტემას. ორივე შემთხვევაში, ცილოვანი ძაფების მოძრაობა ხდება ერთმანეთის საპირისპიროდ. უჯრედის მოძრაობის ეს ორი სისტემა – მიკრომილაკებისა და მიკროფილამენტების საშუალებით – განხილული იყო მეექვსე თავში. მიკრომილაკები პასუხისმგებლები არიან წამწამების და შოლტების ტალღისებრ მოძრაობაზე. მიკროფილამენტები მნიშვნელოვან როლს ასრულებენ ამებოიდურ მოძრაობაში. ისინი, ასევე, კუნთოვანი უჯრედების შემკუმშავ ელემენტებს წარმოადგენენ.

კუნთის მოქმედება მის შეკუმშვაში გამოიხატება; კუნთებს მხოლოდ პასიურად შეუძლიათ გაჭიმვა. ამიტომაც, სხეულის ნაწილების ურთიერთსაპირისპირო მიმართულებით მოძრაობის უნარი მოითხოვს, რომ კუნთები ანტაგონისტურ წყვილებად იყოს დაკავშირებული ჩონჩხთან და წყვილის ყოველი წევრი ერთმანეთის საპირისპიროდ მოქმედებდეს **(სურათი 49.27).** მაგალითად, ჩვენ ვხრით მკლავს ორთავა კუნთის შეკუმშვით, ხოლო გაშლის შემთხვევაში ორთავა კუნთი დუნდება, საწინააღმდეგო მხარეს მოთავსებული სამთავა კი იკუმშება.

იმისთვის, რომ გავიგოთ, თუ როგორ იკუმშება კუნთი, ჩვენ მისი სტრუქტურა უნდა გავაანალიზოთ. დავიწყებთ ჩონჩხის კუნთის სტრუქტურისა და შეკუმშვის მექანიზმებით და შემდეგ გადავალთ სხვა სახის კუნთებზე.

ხერხემლიანების ჩონჩხის კუნთები

ხერხემლიანების ჩონჩხის კუნთები, რომლებიც ძვლებთან არიან დაკავშირებულნი, პასუხისმგებელნი არიან მოძრაობაზე და ხასიათდებიან პატარა-პატარა ერთეულების იერარქიით (სურათი 49.28). ჩონჩხის კუნთი შედგება გრძელი ბოჭკოების გროვისაგან, რომელიც კუნთის სიგრძის პარალელურად ლაგდება. თითოეული ბოჭკო არის მრავალბირთვიანი ერთი უჯრედი, რომელიც ბევრი ემბრიონული უჯრედის შერწყმის შედეგად წარმოიქმნება. კუნთოვანი ბოჭკოები, თავის მხრივ, წარმოადგენენ სიგრძვად განლაგებული მიოფიბრილების კონას. მიოფიბრილები კი ორი ტიპის მიოფილამენტებისგან შედგება: წვრილი და მსხვილი მიოფილამენტებისგან. წვრილი ფილამენტები შედგება აქტინის ორი ჯაჭვისა და რეგულატორული ცილის ერთი ჯაჭვისგან, რომლებიც ერთმანეთზეა გადაგრეხილი. მსხვილი ფილამენტების შემადგენლობაში მიოზინის მოლეკულები გვხვდება.

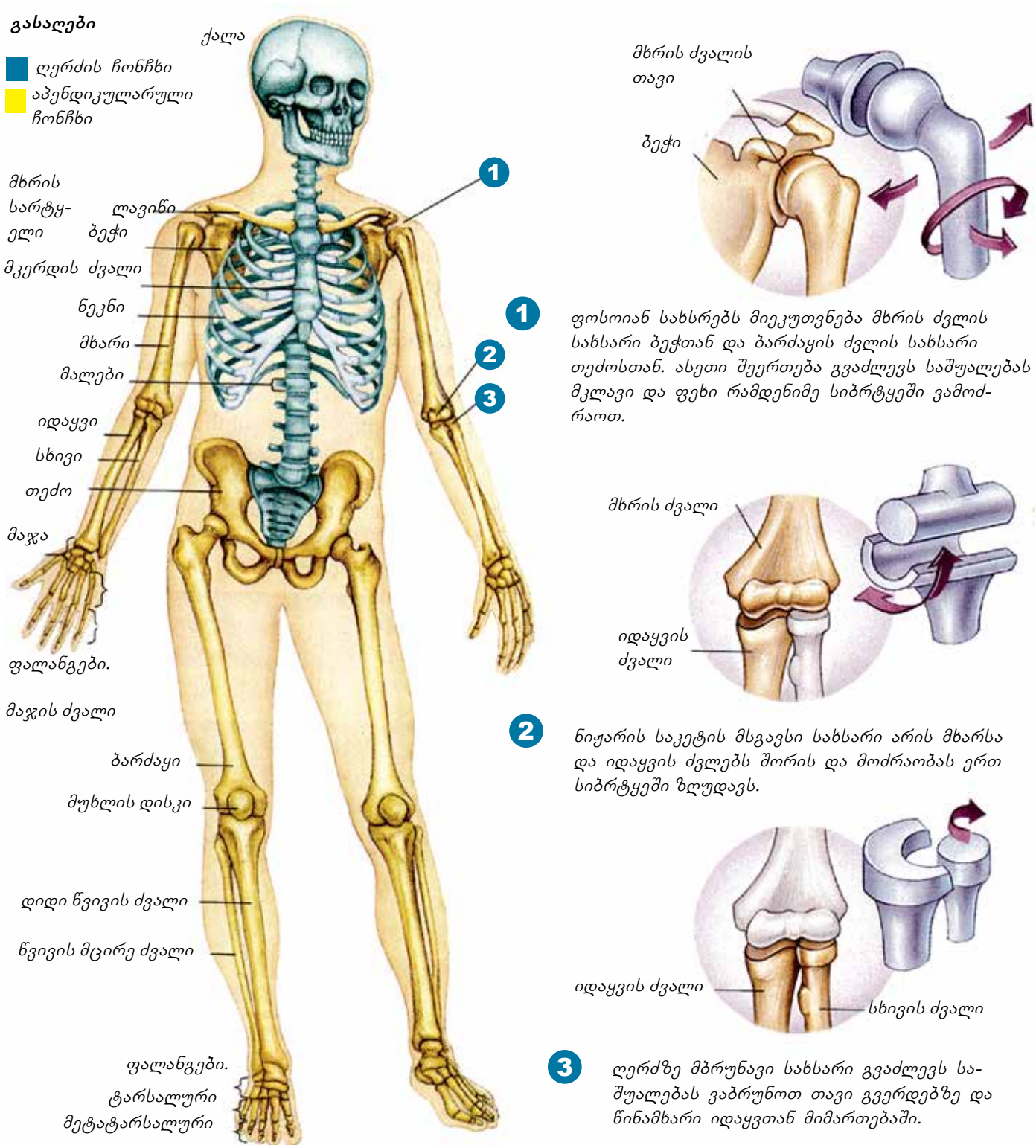
ჩონჩხის კუნთს განივზოლიან კუნთსაც უწოდებენ. მიოფილამეტების რეგულარული წყობა ქმნის მუქ და ღია უბნებს და ეს იძლევა განივ დახაზულობას. კუნთის მთავარი შემკუმშავი ერთეული არის სარკომერი, რომლის საზღვარსაც ქმნის Z ხაზი. მეზობელი მიოფიბრილების Z ხაზები ერთმანეთის გასწვრივ ლაგდება, რაც ასევე ხელს უწყობს განივ დახაზულობას, რომელიც სინათლის მიკროსკოპში შეიმჩნევა. თხელი ფილამენტები Z ხაზებთან არის დაკავშირებული და სარკომერის ცენტრისკენ პროეცირდება. მოსვენების მდგომარეობაში მყოფ კუნთოვან ბოჭკოში თხელი და სქელი ფილამენტები არ გადაფარავენ მთლიანად ერთმანეთს და სარკომერის კიდესთან არსებული უბანი, რომელშიც მხოლოდ თხელი ფილამეტებია, I უბნად იწოდება. A უბანი არის ფართო ნაწილი, რომელიც სქელი ფილამეტების სიგრძეს შეესაბამება. თხელი ფილამენტები სარკომერის მთელ სიგრძეზე არ არის გადაჭიმული, და A უბნის ცენტრში მდებარე H ზონა მხოლოდ მსხვილ ფილამენტებს შეიცავს. სარკომერში მსხვილი და წვრილი ფილამენტების ასეთი განლაგება არის საკვანძო იმისთვის, თუ როგორ ხდება სარკომერის და აქედან გამომდინარე მთელი კუნთის შეკუმშვა.

კუნთის შეკუმშვის ფილამენტების შეცურების მოდელი

ის, თუ რა ხდება მთლიანი კუნთის შეკუმშვის დროს, ჩვენ შეგვიძლია ავხსნათ, თუკი ფოკუსს ცალკეულ კუნთოვან ბოჭკოზე გავაკეთებთ **(სურათი 49.29)**. კუნთის შეკუმშვის ფილამენტების შეცურების მოდელის მიხედვით, როდესაც სარკომერი მოკლდება, არც წვრილი და არც მსხვილი ფილამენტები არ იცვლიან სიგრძეს, არამედ, ისინი ცურავენ ერთმანეთის გასწვრივ და იწვევენ თხელი და სქელი ფილამენტების უფრო მეტ გადაფარვას. ამის შედეგად, მხოლოდ წვრილი ფილამენტების შემცველი I უბანი და მსხვილი ფილამენტების შემცველი H ზონა მცირდება.

ფილამენტების შეცურება დამოკიდებულია წვრილი და მსხვილი ფილამენტების შემადგენლობაში მყოფი აქტინისა და მიოზინის შორის ურთიერთქმედებაზე. მიოზინის თითოეული მოლეკულა შედგება გრძელი „კუდისა“ და გლობულარული „თავისგან“, რომელიც კიდისკენ არის მიმართული. კუდი, ფილამენტის შემადგენლობაში მყოფი მიოზინის სხვა მოლეკულების კუდებთან არის დაკავშირებული. თავი ბიოენერგიული რეაქციების ცენტრია, რომელიც კუნთის შეკუმშვას ენერგიით უზრუნველყოფს. მას შეუძლია ატფ-ს დაკავშირება და მისი ჰიდროლიზი ადფ-მდე და არაორგანულ ფოსფორამდე. როგორც 49.30-ე სურათზეა ნაჩვენები, ატფ-ს ჰიდროლიზი რთავს საფეხურებს, რომელშიც მიოზინი აქტინს უკავშირდება. ქმნის ხიდს და ექაჩება თხელ ფილამენტს სარკომერის ცენტრისკენ. ხიდი წყდება მაშინ, როდესაც ატფ-ს ახალი მოლეკულა უკავშირდება მიოზინის თავს. განმეორებად ციკლში, თავისუფალი თავი შლის ახალ ატფ-ს და უკავშირდება ახალ საკონტაქტო უბანში აქტინის სხვა მოლეკულას, წვრილი ფილამენტის გასწვრივ.

ყოველი 350 თავის შემცველი მსხვილი ფილამენტი ქმნის და



1 ფოსოიან სახსრებს მიეკუთვნება მხრის ძვლის სახსარი ბეჭთან და ბარძაყის ძვლის სახსარი თეძოსთან. ასეთი შეერთება გვაძლევს საშუალებას მკლავი და ფეხი რამდენიმე სიბრტყეში ვამოძრაოთ.

2 ნიჟარის საკეტის მსგავსი სახსარი არის მხარსა და იდაყვის ძვლებს შორის და მოძრაობას ერთ სიბრტყეში ზღუდავს.

3 ღერძზე მბრუნავი სახსარი გვაძლევს საშუალებას ვაბრუნოთ თავი გვერდებზე და წინამხარი იდაყვთან მიმართებაში.

▲ *სურათი 49.26* **ადამიანის ჩონჩხის ძვლები და სახსრები.**

შლის დაახლოებით ხუთ ხიდს წამში, რაც ფილამენტების ურთიერთშეცურებას უზრუნველყოფს.

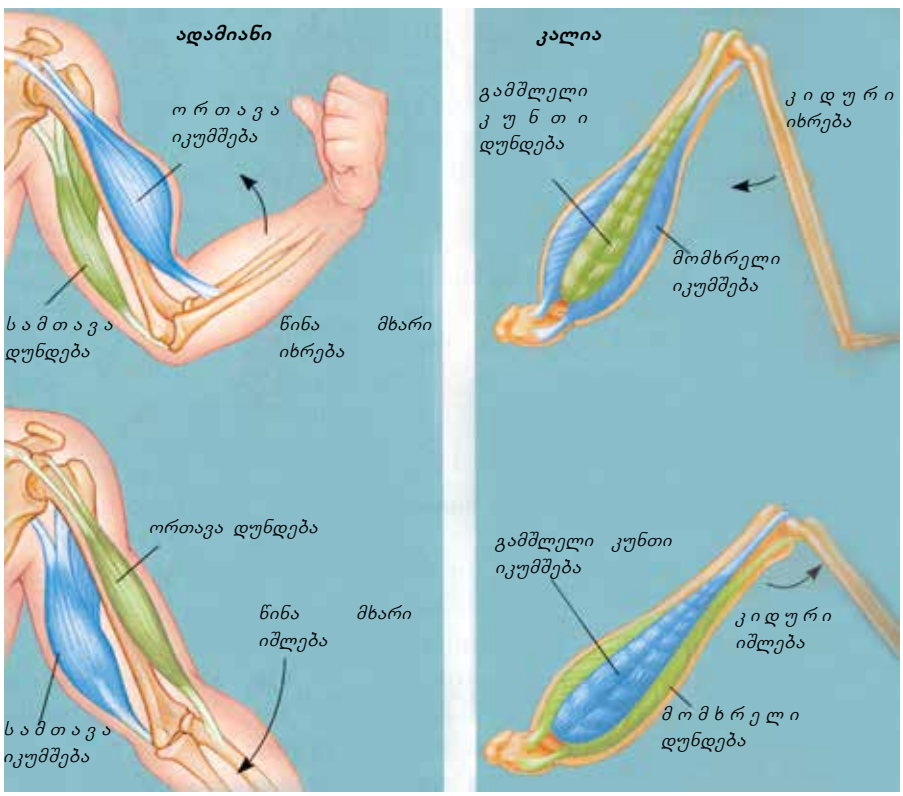
ტიპური კუნთოვანი ბოჭკო მოსვენების მდგომარეობაში შეიცავს მხოლოდ რამდენიმე შეკუმშვისთვის საკმარის ატფს. განმეორებითი შეკუმშვისთვის საჭირო ენერგია ინახება ორ სხვა ნივთიერებაში: კრეატინ ფოსფატსა და გლიკოგენში. კრეატინ ფოსფატს შეუძლია სწრაფად წარმოქმნას ატფ, ადფ-ზე ფოსფატური ჯგუფის გადატანით. დარჩენილი კრეატინ ფოსფატის მარაგი საკმარისია კუნთის შეკუმშვისთვის დაახლოებით 15 წამის განმავლობაში. გლიკოგენი იშლება გლუკოზად, რომელიც, შესაძლოა, გლიკოლიზის ან აერობული გარდაქმნის შედეგად ატფ-ის სინთეზისთვის იქნეს გამოყენებული (იხილეთ თავი 9). ტიპური კუნთოვანი ბოჭკოს გლიკოგენური საცავიდან გლუკოზის გამოყენებით გლიკოლიზს შეუძლია 1 წუთის განმავლობაში მიმდინარე შეკუმშვა უზრუნველყოს, მაშინ როცა აერობული სუნთქვისას გამოიყოფა თითქმის ერთი საათის შეკუმშვისთვის საკმარისი ენერგია.

კალციუმის და რეგულატოული ცილების როლი

ჩონჩხის კუნთის ბოჭკო იკუმშება მხოლოდ მაშინ, როდესაც მამოძრავებელი ნეირონით სტიმულირდება. როდესაც კუნთოვანი ბოჭკო მოსვენებულია, თხელი ფილამენტების მიოზინის დამაკავშირებელი უბნები ბლოკირებულია რეგულატორული ცილით – ტროპომიოზინით **(სურათი 49.31 ა).**

კუნთოვანი ბოჭკოს შეკუმშვისთვის, ეს დამაკავშირებელი უბნები უნდა გათავისუფლდეს. ეს მჟღავნდება, როდესაც კალციუმის იონები უკავშირდება რეგულატორული ცილების სხვა ჯგუფს - ტროპონინის კომპლექსს, რომელიც აკონტროლებს ტროპომიოზინის პოზიციას თხელ ფილამენტებზე. კალციუმის დაკავშირება ხელს უწყობს მიოზინის დამაკავშირებელი უბნის გახსნას თხელ ფილამენტებზე **(სურათი 49.31ბ).** ციტოზოლში კალციუმი არსებობისას, წვრილი და მსხვილი ფილამენტები ერთმანეთში მისრიალებენ და კუნთოვანი ბოჭკო იკუმშება. კალციუმის კონცენტრაცია დაცემისას, დაკავშირების უბნები ისევ იფარება და შეკუმშვა წყდება.

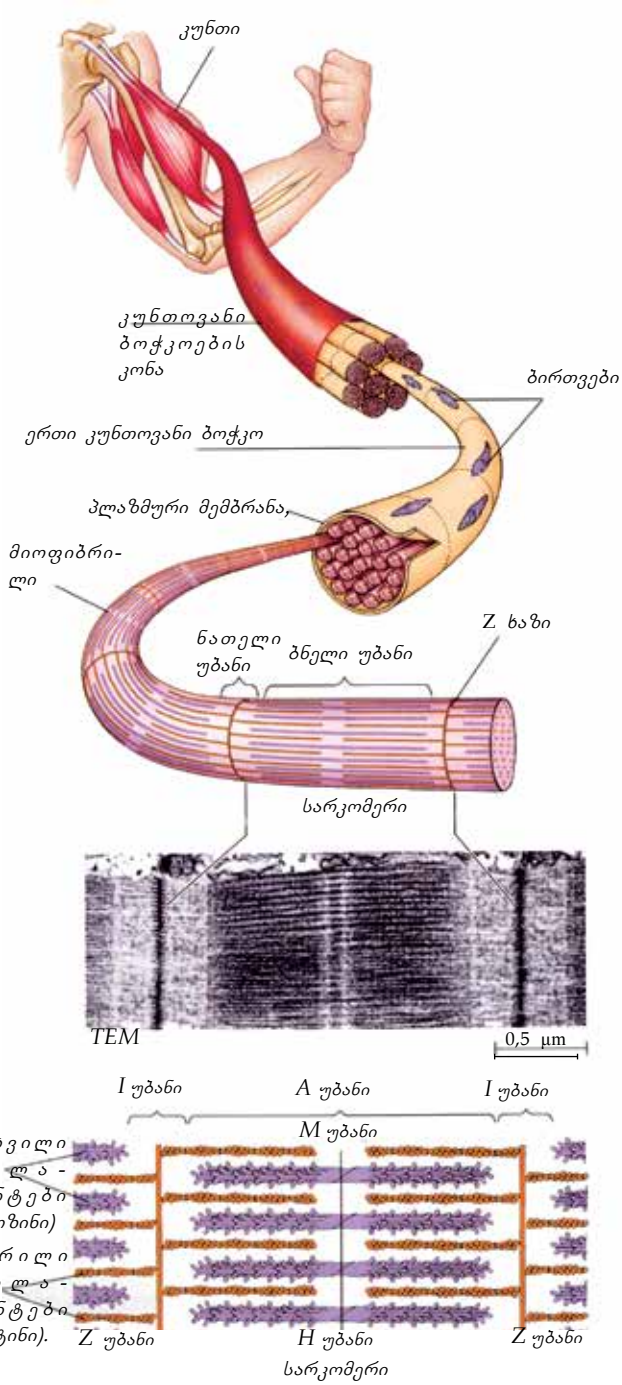
კუნთის შეკუმშვის განმაპირობებელი სტიმული იმ მამოძრავებელი ნეირონის მოქმედების პოტენციალია, რომელიც აღნიშნულ კუნთოვან ბოჭკოს სინაფსურად უკავშირდება. **(სურათი 49.32).** მამოძრავებელი ნეირონის სინაფსური ტერმინალი ათავისუფლებს ნეიროტრანსმიტერ აცეტილქოლინს, იწვევს კუნთოვანი ბოჭკოს დეპოლარიზაციას და მასში მოქმედების პოტენციალის აღძვრას. მოქმედების პოტენციალები ვრცელდება კუნთოვანი ბოჭკოს სიღრმეში, პლაზმური მემბრანის ჩაღრმავებებში, რომელთაც განივი T მილაკები ეწოდებათ. T მილაკები მჭიდრო კონტაქტს ამყარებენ სარკოპლაზმურ რეტიკულუმთან, განსაკუთრებულ ენდოპლაზმურ ბადესთან. როდესაც კუნთოვანი ბოჭკო მოსვენებულია, სარკოპლაზმური რეტიკულუმის მემბრანა ციტოზოლიდან ქაჩავს კალციუმის იონებს თავის შიგთავსისკენ, ასე, რომ ის კალციუმის იონების შიდაუჯრედულ სათავსოს წარმოადგენს. კუნთოვანი ბოჭკოს მოქმედების პოტენციალი ხსნის სარკოპლაზმური რეტიკულუმის კალციუმის იონების არხებს და აღნიშნული იონები ციტოზოლში გადმოდიან. კალციუმის იონები უკავშირდება ტროპონინის კომპლექსს და იწვევს კუნთოვანი ბოჭკოს შეკუმშვას. შეკუმშვა წყდება, როდესაც სარკოპლაზმური რეტიკულუმი კალციუმის იონებს უკან გადაქაჩავს და ტროპომიოზინი ისევ ბლოკავს წვრილი ფილამენტის მიოზინის დამაკავშირებელ უბნებს. 49.33-ე სურათი მიმოიხილავს ჩონჩხის კუნთოვანი ბოჭკოს შეკუმშვის საფეხურებს.



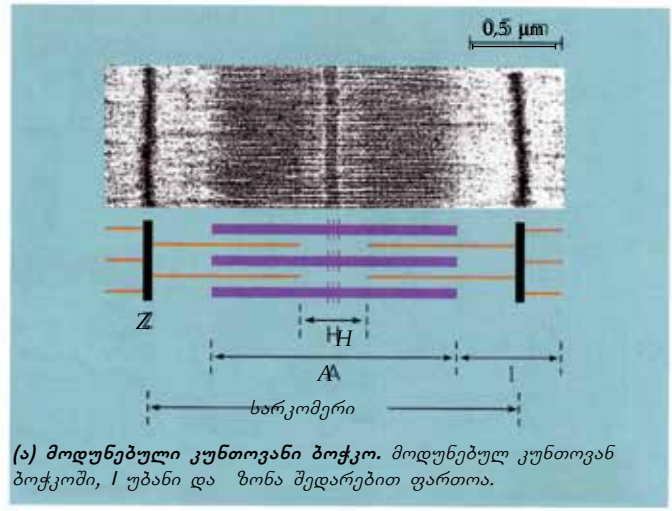
▲ *სურათი 49.27* ***კუნთებისა და ჩონჩხის ურთიერთქმედება მოძრაობის დროს.*** *სხეულის ნაწილების წინ და უკან მოძრაობა ძირითადად ანტაგონისტური კუნთების ხარჯზე ხორციელდება. ასეთი მოწყობილობა მუშაობს ენდო ან ეგზოჩონჩხთან.*

რამდენიმე დაავადება იწვევს დამბლას, როდესაც ხდება მამოძრავებელი ნეირონებით ჩონჩხის კუნთოვანი ბოჭკოს აგზნების შეფერხება. ამიოტროფული ლატერალური სკლეროზის (ალს) დროს, რომელსაც ადრე ლიუ გერინგის დაავადებას უწოდებდნენ, თავის ტვინის ღეროსა და ზურგის ტვინის მამოძრევებელი ნეირონების დეგენერაცია ხდება. შედეგად, მათთან დაკავშირებული კუნთოვანი ბოჭკოები ატროფირდება. ალს პროგრესირებადი და ჩვეულებრივ სასიკვდილო დაავადებაა. ლეთალური შედეგი სიმპტომების გამოვლენიდან ხუთი წლის მანძილზე დგება და ამ დროს მკურნალობა ვერ ხერხდება.

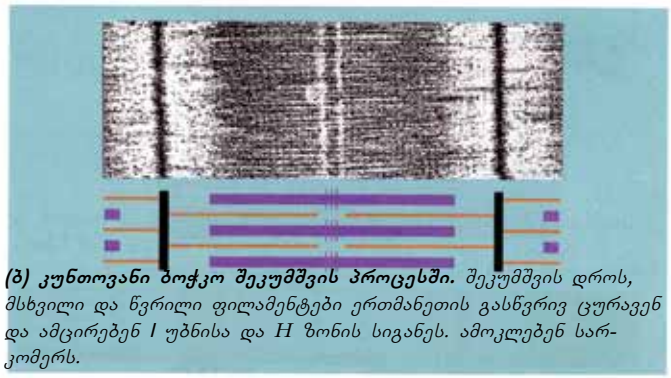
ბოტულიზმი გამოწვეულია არასწორედ შენახულ საკვებში ბაქტერია Clostridium botulinum-ის მიერ გამოყოფილი ეგზოტოქსინის მოქმედების შედეგად (იხილეთ თავი 27). ტოქსინი კუნთების პარალიზებას იწვევს მამოძრავებელი ნეირონებიდან აცეტილქო-



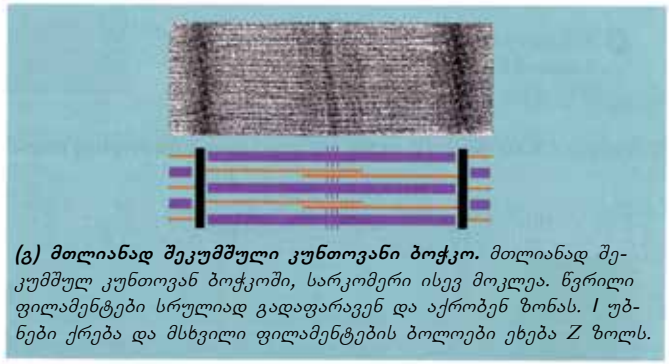
▲ *სურათი 49.28* ***ჩონჩხის კუნთის სტრუქტურა.***



(ა) მოდუნებული კუნთოვანი ბოჭკო. *მოდუნებულ კუნთოვან ბოჭკოში, I უბანი და H ზონა შედარებით ფართოა.*



(ბ) კუნთოვანი ბოჭკო შეკუმშვის პროცესში. *შეკუმშვის დროს, მსხვილი და წვრილი ფილამენტები ერთმანეთის გასწვრივ ცურავენ და ამცირებენ I უბნისა და H ზონის სიგანეს. ამოკლებენ სარკომერს.*



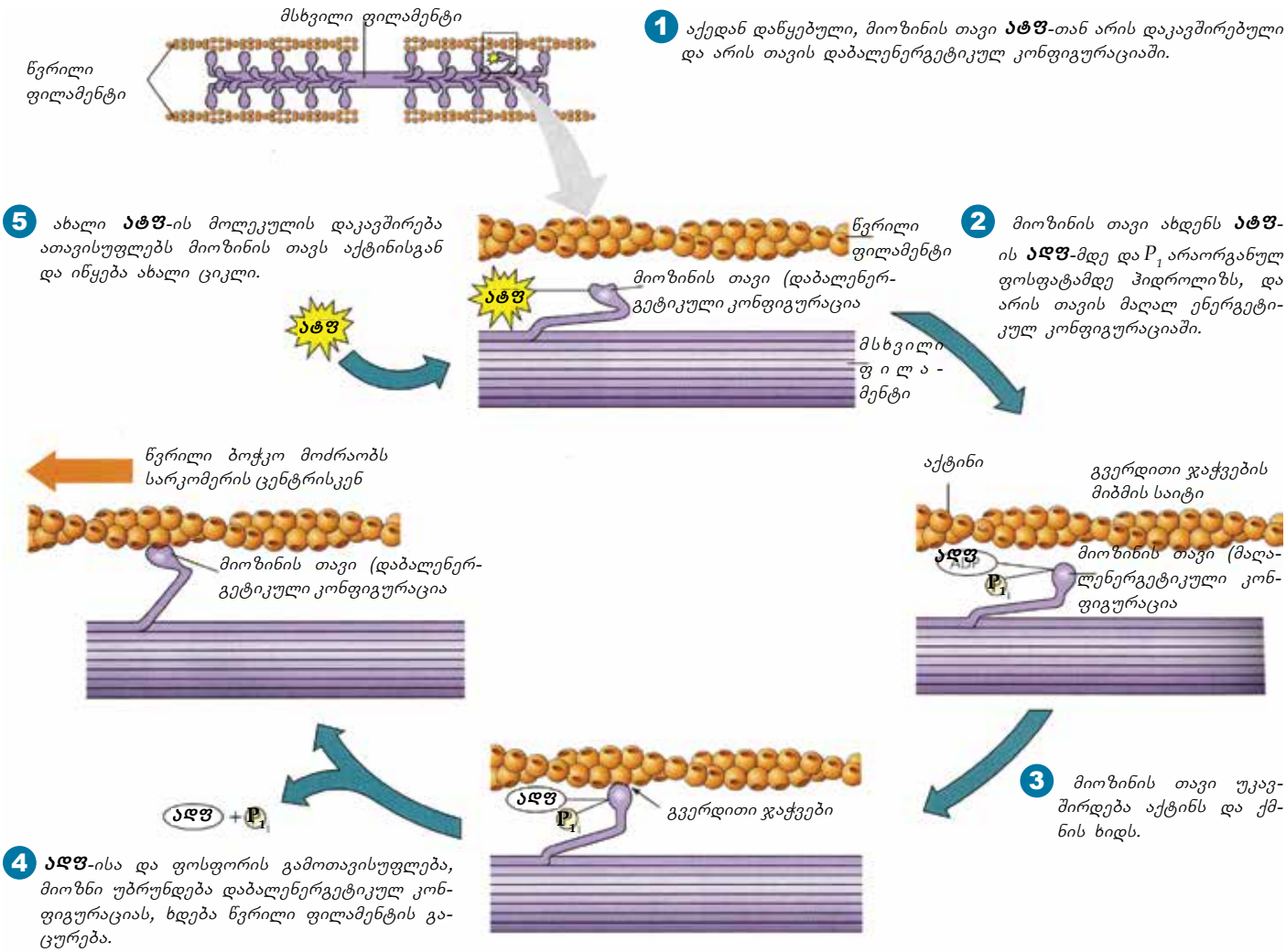
(გ) მთლიანად შეკუმშული კუნთოვანი ბოჭკო. *მთლიანად შეკუმშულ კუნთოვან ბოჭკოში, სარკომერი ისევ მოკლეა. წვრილი ფილამენტები სრულიად გადაფარავენ და აქრობენ H ზონას. I უბნები ქრება და მსხვილი ფილამენტების ბოლოები ეხება Z ზოლს.*

▲ *სურათი 49.29* ***კუნთის შეკუმშვის ფილამენტების შეცურების მოდელი.*** *ელექტრომიკროგრაფი აჩვენებს, რომ მსხვილი (მიოზინის) ფილამენტები (შინდისფერი) და წვრილი (აქტინის) ფილამენტები (სტაფილოსფერი) არ იცვლება კუნთის შეკუმშვის დროს.*

ლინის გამოყოფის ბლოკირებით. ტოქსინი აგრეთვე „ბოტოქს“-ით მკურნალობისას შეიყვანება სახის განსაზღვრულ კუნთებში ნაოჭების მოსაცილებლად. Myasthenia gravis არის ავტოიმუნური დაავადება, როდესაც ადამიანი გამოიმუშავებს ანტისხეულებს კუნთოვანი ბოჭკოს აცეტილქოლინის რეცეპტორების მიმართ. ამ რეცეპტორების რიცხვი მცირდება და სინაპსური გადაცემა მამოძრავებელ ნეირონებს და კუნთოვან ბოჭკოებს შორის ნაკლებად ეფექტური ხდება.

კუნთოვანი დაძაბულობის ნეირონული კონტროლი

როდესაც მოქმედების პოტენციალი კუნთოვან ბოჭკოზე მამოძრავებელი ნეირონიდან აცეტილქოლინს გამოათავისუფლებს, კუნთოვანი ბოჭკო მოკლე, სულ ან არაფრის შეკუმშვით პასუხობს, რომელსაც ტოკვა ეწოდება. ჩვენი ყოველდღიური გამოცდილება აჩვენებს, რომ მთელი კუნთის შეკუმშვა, როგორიცაა ორთავა

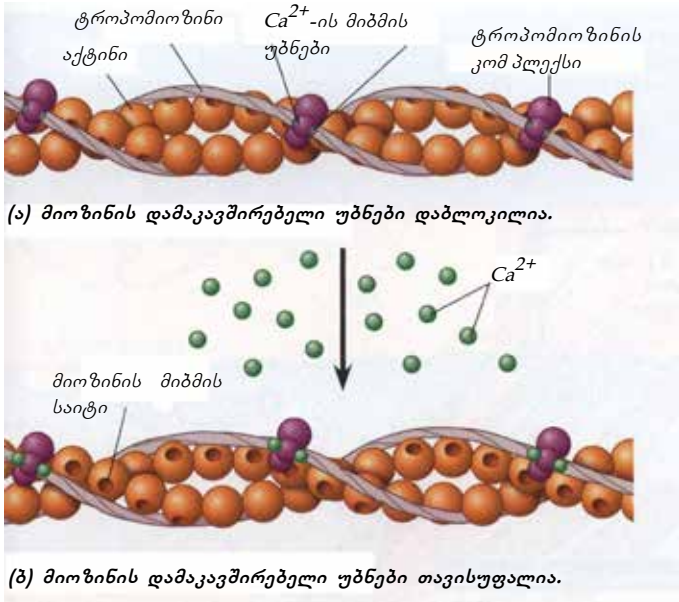


▲ *სურათი 49.30* ***მიოზინ-აქტინის ურთიერთქმედება საფუძვლად უდევს კუნთოვანი ბოჭკოს შეკუმშვას.***

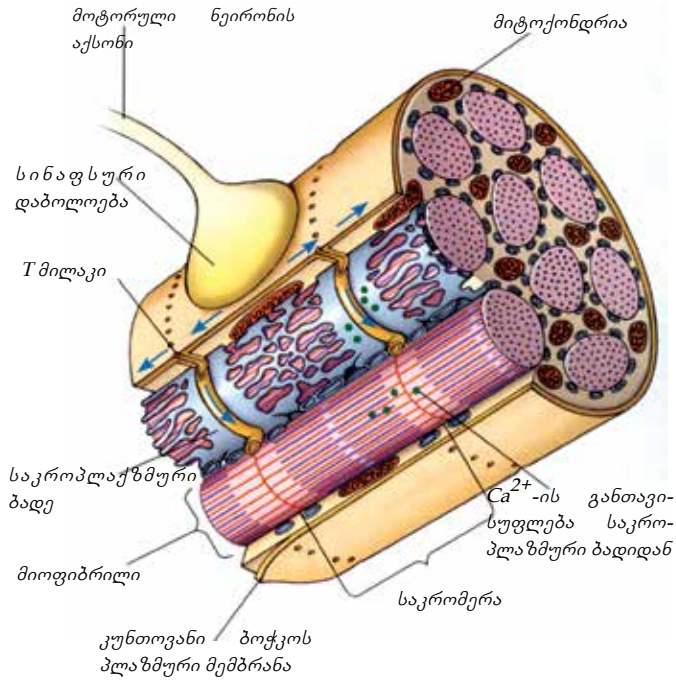
კუნთი, საფეხურებრივია, ჩვენ შეგვიძლია ვარეგულიროთ მისი შეკუმშვის სიძლიერე და მოცულობა. ექსპერიმენტული კვლევებიც ადასტურებს ამ დაკვირვებას. ორი ძირითადი მექანიზმი უზრუნველჰყოფს მთლიანი კუნთის ასეთ შეკუმშვას: 1) კუნთოვანი ბოჭკოების რაოდენობის შეცვლა რომელიც კუმშვაში მონაწილეობს და 2) კუნთოვანი ბოჭკოების სტიმულირების სიხშირის ცვლილება. განვიხილოთ თითოეული მექანიზმი.

ხერხემლიანთა ჩონჩხის კუნთში, თითოეული კუნთოვანი ბოჭკო ინერვირდება მხოლოდ ერთი მამოძრავებელი ნეირონით, მაგრამ თითო დატოტილი მამოძრავებელი ნეირონი შეიძლება სინაფსებს ბევრს კუნთოვან ბოჭკოზე წამროქმნიდეს **(სურათი 49.34)**. შესაძლოა იყოს ასობით მამოძრავებელი ნეირონი რომელიც აკონტროლებს კუნთის შეკუმშვას თითოეული კუნთოვანი ბოჭკოების საკუთარი ჯგუფიდ. **მოტორული ერთეული** შედგება ერთი მამოძრავებელი ნეირონისგან და ყველა კუნთოვანი ბოჭკოსგან, რომელსაც ის აკონტროლებს. როდესაც მამოძრავებელი ნეირონი მოქმედების პოტენციალს წარმოშობს, მოტორული ერთეულის ფარგლებში ყველა კუნთოვანი ბოჭკო, როგორც ჯგუფი იკუმშება. შეკუმშვის სიძლიერე დამოკიდებულია იმაზე, თუ რამდენ კუნთოვან ბოჭკოს აკონტროლებს აღნიშნული მამოძრავებელი ნეირონი. უმეტეს კუნთში, სხვადასხვა მოტორულ ერთეულის შემადგენლობაში მყოფი კუნთოვანი ბოჭკოების რიცხვი მერყეობს რამდენიმედან, ასეულობამდე. ნერვულ სისტემას შეუძლია არეგულიროს შეკუმშვის სიძლიერე მთელ კუნთში, იმისდა მიხედვით თუ რამდენი მოტორული ერთეული აქტივდება მოცემულ მომენტში. იგი აგრეთვე უზრუნველჰყოფს დიდი და მცირე მოტორული ერთეულების შერჩევით გააქტივებას. კუნთის ძალა (დაძაბულობა) პროგრესულად იზრდება, რაც სულ უფრო მეტი მამოძრავებელი ნეირონის აქტივირებას იწვევს. აღნიშნულ პროცესს მამოძრავებელი ნეირონების ჩართვას უწოდებენ. იმის და მიხედვით თუ, მამოძრავებელი ნეირონების რა რაოდენობას რთავს ტვინი და, როგორია მათი მოტორული ერთეულების ზომა, ადამიანს შეუძლია ჩანგალი ან რამე უფრო მძიმე – მაგალითად, როგორიც არის ბიოლოგიის სახელმძღვანელო – ასწიოს.

ზოგი კუნთი, განსაკუთრებით ისინი, რომლებიც სხეულს გამართულს იჭერს, თითქმის მუდმივად ნაწილობრივ შეკუმშულია.



▲ *სურათი 49.31* ***რეგულატორული ცილებისა და კალციუმის როლი კუნთოვანი ბოჭკოს შეკუმშვაში.*** *თითოეული წვრილი ფილამენტი შედგება აქტინის ორი ჯაჭვისგან, რომელიც სპირალურად არის ერთმანეთზე გადაგრეხილი.*



▲ *სურათი 49.32* ***T მილაკებისა და სარკოპლაზმური რეტიკულუმის როლი კუნთოვანი ბოჭკოს შეკუმშვაში***

მამოძრავებელი ნეირონის სინაფსური ტერმინალიდან ხდება აცეტილქოლინის გამოთავისუფლება, რომელიც იწვევს კუნთოვანი ბოჭკოს დეპოლარიზაციას. დეპოლარიზაცია იწვევს მოქმედების პოტენციალის აღმოცენებას (ლურჯი ისრები), რომელიც ვრცელდება მთელ კუნთოვან ბოჭკოში და აღწევს T მილაკებში. ეს მოქმედების პოტენციალი რთავს კალციუმის (მწვანე წერტილები) გამოთავისუფლებას სარკოპლაზმური რეტიკულუმიდან ციტოზოლში. კალციუმი იწყებს ფილამენტების შეცურებას, აძლევს რა საშუალებას აქტისა და მიოზინს ერთმანეთს დაუკავშირდეს.

გახანგრძლივებული შეკუმშვა იწვევს კუნთის გადაღლას, რომელიც გამოწვეულია ატფ-ის დაშლით, ნორმალური ელექტრული სიგნალისთვის საჭირო იონთა გრადიენტის გაფანტვით და ლაქტატის აკუმულაციით **(იხილეთ სურათი 9.17)**.

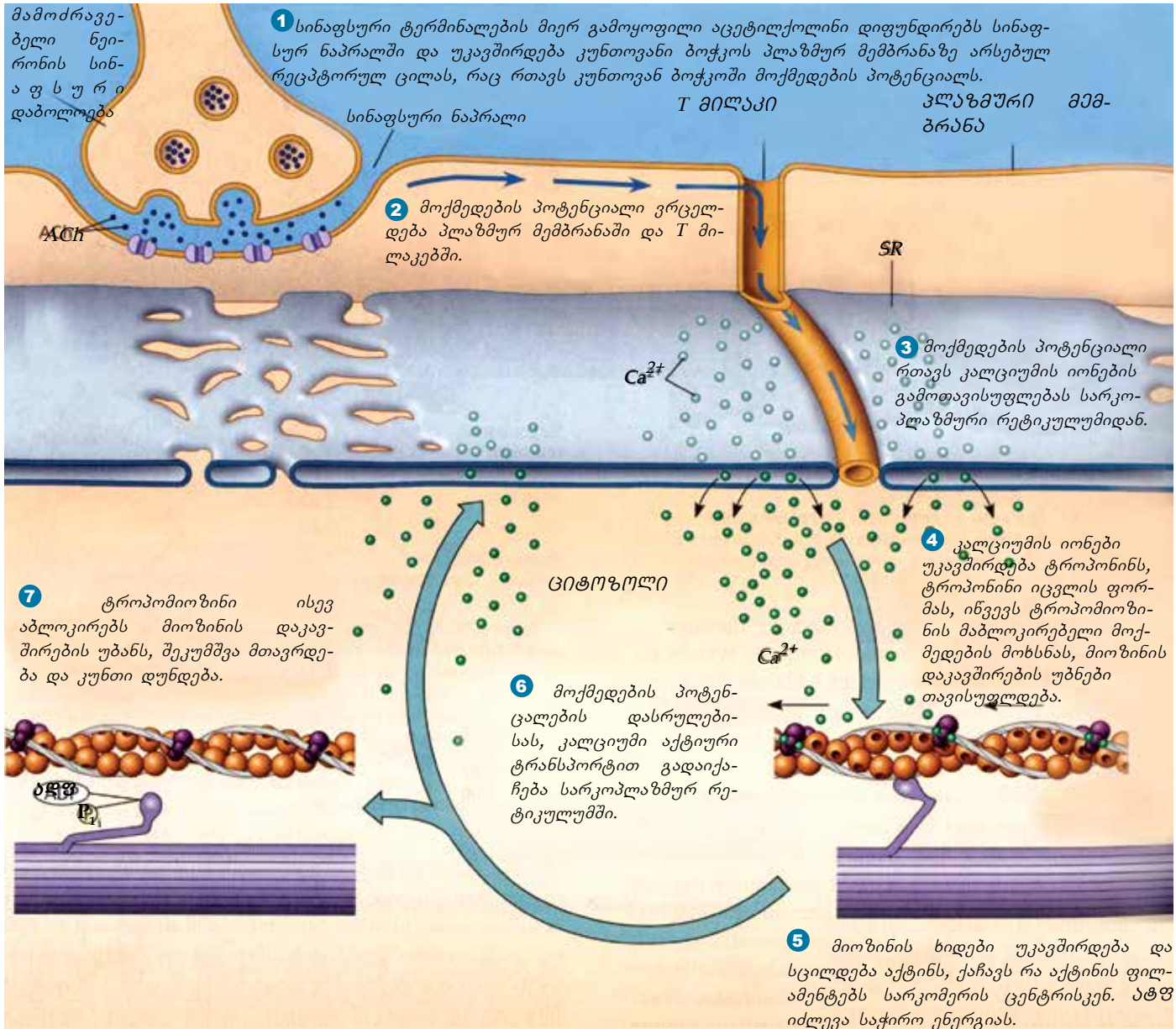
ბოლოდროინდელმა კვლევებმა აჩვენა, რომ შესაძლოა ლაქტოზა იღებდეს მონაწილეობას კუნთის დაღლაში, მაგრამ მას აქვს სასარგებლო როლი კუნთის ფუნქციონირებისთვის. ნერვული სისტემა ახდენს აქტიური მოტორული ერთეულების ცვლილებას. ის აძლევს საშუალებას სხვადასხვა მოტორულ ერთეულს მორიგეობით მონაწილეობა მიიღოს კუნთის გახანგრძლივებულ შეკუმშვაში.

მეორე მექანიზმი, რომლითაც ნერვული სისტემა წარმოქმნის მთლიანი კუნთის საფეხურებრივ შეკუმშვას კუნთოვანი ბოჭკოების სტიმულაციის სიხშირის შეცვლაა. ერთი მოქმედების პოტენციალი წარმოქმნის კუნთის ტოკვას 100 მილიწამის (მწ) ან უფრო ნაკლები დროის განმავლობაში. თუ მეორე მოქმედების პოტენციალი მოვა მანამ, სანამ კუნთოვან ბოჭკოს მოდუნება მთლიანად არ აქვს დამთავრებული, ორი ტოკვა შეჯამდება და შედეგად უფრო დიდ დაძაბვას ვიღებთ **(სურათი 49.35)**. შემდგომი შეჯამება ხდება, თუ სტიმულაციის სიხშირე იზრდება. როდესაც სიხშირე იმდენად მაღალია, რომ კუნთოვან ბოჭკოს შეკუმშვებს შორის მოდუნება არ შეუძლია, შეკუმშვები ერწყმის ერთ გლუვ შეკუმშვად, რომელსაც **ტეტანუსი** ეწოდება (არ აგერიოთ იმავე სახელწოდების დაავადებაში). მამოძრავებელი ნეირონები მოქმედების პოტენციალს ჩვეულებრივ სწრაფად განმუხტვადი ზალპის სახით მოიტანენ და შეკუმშვების შეჯამება იწვევს ტეტანურ შეკუმშვას.

შეჯამება და ტეტანუსის დროს დაძაბულობის გაზრდა ხდება განსაკუთრებით იმიტომ, რომ კუნთოვანი ბოჭკოები ძვლებს უშუალოდ კი არ უკავშირდებიან, არამედ შემაერთებელქსოვილოვანი მყესებით. როდესაც კუნთოვანი ბოჭკო შეიკუმშება, ის ჭიმავს ამ ელასტიკურ სტრუქტურებს და გადასცემს დაძაბულებას ძვლებს. ერთხელობრივი შეკუმშვისს კუნთოვანი ბოჭკო იწყებს მოდუნებას, სანამ ელსატიუკური სტრუქტურები მთლიანად დაიჭიმებოდეს. შეჯამების დროს, მაღალსიხშიროვანი მოქმედების პოტენციალები იწვევს კუნთოვანი ბოჭკოს ციტოზოლში კალციუმის მაღალი კონცენტრაციის შენარჩუნებას, ახანგრძლივებს მიმდინარე პროცესებს და იწვევს ელასტიკური სტრუქტურების უფრო ძლიერ დაჭიმულობას. ტეტანუსისას ელასტიკური სტრუქტურები მთლიანად დაჭიმულია და დაძაბულება ძვლებს გადაეცემა.

კუნთოვანი ბოჭკოების ტიპები

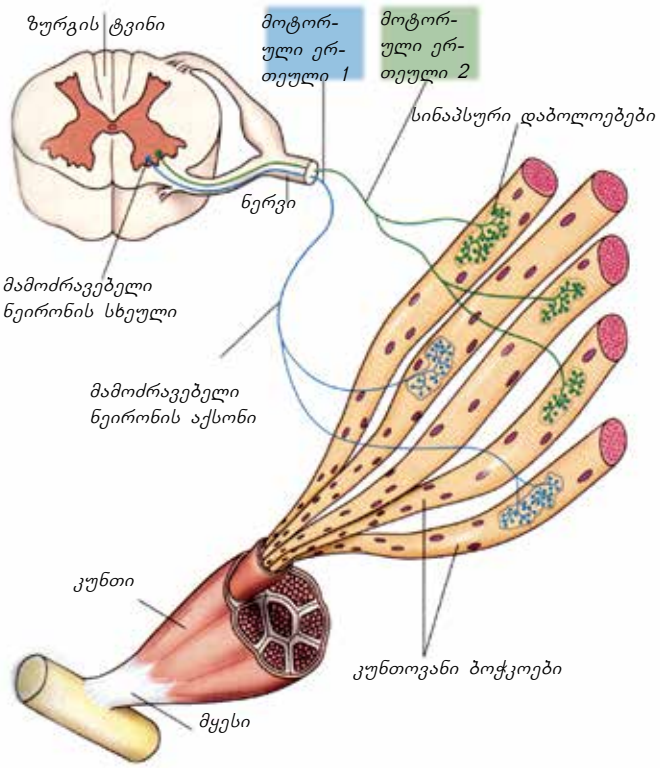
ყველა ჩონჩხის კუნთოვანი ბოჭკო იკუმშება, როდესაც მამოძრავებელი ნეირონით მოსული სტიმულით აქტივდება, მაგრამ სიჩქარე, რომლითაც ეს ბოჭკოები იკუმშება განსხვავდება სხვადასხვა კუნთოვანი ბოჭკოსთვის. ეს განსხვავება ძირითადად იმაზეა დამოკიდებული, თუ რამდენად სწრაფად ახდენს მიოზინის თავები ატფ-ის ჰიდროლიზს. შეკუმშვის სიჩქარეზე დამოკიდებულებით, კუნთოვანი ბოჭკოების ორ ტიპს – სწრაფსა და ნელს – გამოყოფენ. სწრაფი ბოჭკოები გამოიყენება მოკლე, სწრაფი, ძლიერი შეკუმშ-



▲ *სურათი 49.33* **ჩონჩხის კუნთოვანი ბოჭკოს შეკუმშვის მიმოხილვა**

ვითვის. ამისგან განსხვავებით, ნელი ბოჭკოები ხშირად ისეთ კუნთებშია ნანახი, რომლებიც პოზის შენარჩუნებაში იღებს მონაწილეობას და შეუძლიათ ხანგრძლივად შეკუმშულ მდგომარეობაში ყოფნა. ნელ ბოჭკოებს, სწრაფ ბოჭკოებთან შედარებით, ნაკლები სარკოპლაზმური რეტიკულუმი და კალციუმის უფრო ნელი ტუმბო აქვთ. ასე რომ, კალციუმი ციტოზოლში უფრო დიდხანს ჩერდება. ეს იწვევს ნელ ბოჭკოში შეკუმშვის შენარჩუნებას დაახლოებით ხუთჯერ უფრო დიდი დროის განმავლობაში, ვიდრე სწრაფ კუნთოვან ბოჭკოებში.

ბოჭკოების კლასიფიკაციის მეორე კრიტერიუმი არის ის მთავარი მეტაბოლური გზა, რომელსაც ისინი ატფ-ის სინთეზისთვის იყენებენ. ბოჭკოებს, რომლებიც ძირითადად აერობულ სუნთქვას ეყრდნობიან, ოქსიდაციურ ბოჭკოებს უწოდებენ, ხოლო ძირითადად გლიკოლიზის გამომყენებელ ბოჭკოებს გლიკოლიზურები ეწოდებათ. ოქსიდაციური ბოჭკოები ენერგიის სტაბილურ მომარაგებას უზრუნველჰყოფენ: მათ ბევრი მიტოქონდრია აქვთ, უხვად მარაგდებიან სისხლით და აქვთ ჟანგბადის შემცველი მიოგლობინი. მიოგლობინი მოყავისფრო-წითელი პიგმენტია შინაური ფრინველებისა და თევზების მუქ ხორცში. ის უფრო მჭიდროდ იკავშირებს ჟანგბადს, ვიდრე ჰემოგლობინი. ყველა გლიკოლიზური ბოჭკო სწრაფია, მაგრამ ოქსიდაციური ბოჭკოები შეიძლება იყოს როგორც სწრაფი, ასევე ნელი. ამის გამო, შეკუმშვის სიჩქარესა და ატფ-ის სინთეზის გათვალისწინებით ჩვენ შეგვიძლია ჩონჩხის კუნთის ბოჭკოების სამი ძირითადი ტიპის გამოყოფა: ნელი ოქსიდაციური, სწრაფი ოქსიდაციური და სწრაფი გლიკოლიზური. ცხრილი 49.1 ადარებს მათ ზოგ მახასიათებელ ნიშან-თვისებას.



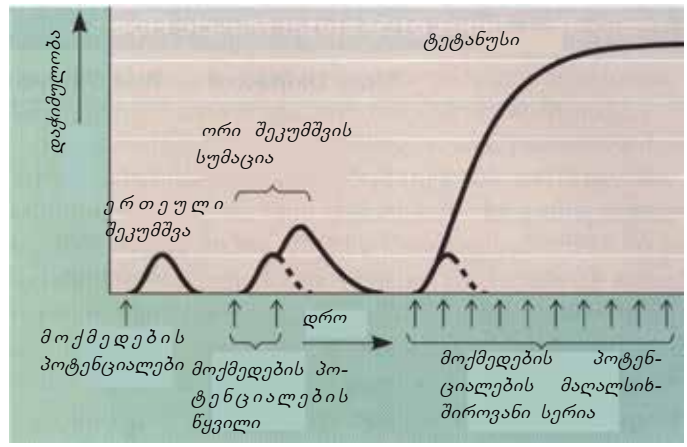
▲ *სურათი 49.34* ***ხერხემლიანთა ჩონჩხის კუნთის მოტორული ერთეულები ყველა კუნთოვან ბოჭკოს აქვს ერთი სინაპსი ერთ მამოძრავებელ ნეირონთან, მაგრამ ყველა მამოძრავებელი ნეირონი ჩვეულებრივ წარმოქმნის სინაფსს რამდენიმე კუნთოვან ბოჭკოზე.*** *მამოძრავებელი ნეირონი და მასთან დაკავშირებული კუნთოვანი ბოჭკოები მოტორულ ერთეულს ქმნის.*

ჩონჩხის უმეტესი კუნთი სამივე ტიპის კუნთოვან ბოჭკოს შეიცავს, თუმცა ხელისა და თვალის კუნთებს არ აქვთ ნელი ოქსიდაციური ბოჭკოები. იმ კუნთებში, რომელთაც აქვთ სწრაფი და ნელი კუნთოვანი ბოჭკოების ნარევი, თითოეული მათგანის შეფარდებითი პროპორცია გენეტიკურად არის განსაზღვრული. თუკი კუნთი განმეორებით ძირითადად ხანგრძლივად მიმდინარე პროცესების ემსახურება, მასში სწრაფი გლიკოლიზური ბოჭკოები შესაძლოა სწრაფ ოქსიდაციურ ბოჭკოებად გარდაიქმნას. გამომდინარე იქედან, რომ სწრაფი ოქსიდაციური ბოჭკოები უფრო ნელა იღლება, კუნთი მთლიანად დაღლისადმი უფრო მდგრადი ხდება.

სხვა ტიპის კუნთები

ცხოველთა სამყაროში კუნთების მრავალი ტიპი არსებობს. როგორც აქამდე აღინიშნა, მათ შეკუმშვს მსგავსი ფუნდამენტური მექანიზმები ახასიათებთ: აქტინისა და მიოზინის ფილამენტების შეცურება ერთმანეთში. ჩონჩხის კუნთთან ერთად, ხერხემლიანებს აქვთ გულისა და გლუვი კუნთები **(იხილეთ სურათი 40.5)**

ხერხემლიანების **გულის კუნთი** ნანახია მხოლოდ ერთ ადგილას – გულში. ჩონჩხის კუნთების მსგავსად, გულის კუნთიც განივზოლიანია. თუმცა არსებობს სტრუქტურული განსხვავება ჩონჩხისა და გულის კუნთებს შორის, რაც განაპირობებს მათ განსხვავებულ



▲ *სურათი 49.35* ***შეკუმშვების სუმაცია.*** *ეს გარფიკი ადარებს დაძაბულობას, რომელიც კუნთოვან ბოჭკოში ვითარდება მამოძრავებელ ნეირონში ერთხელობრივი მოქმედების პოტენციალის საპასუხოდ. წყვეტილი ხაზი მიუთითებს დაძაბულობას, რომელიც განვითარდებოდა მხოლოს პირველი მოქმედების პოტანციალის აღმოცენებისას.*

ელექტრულ და მემბრანულ თვისებებს. მაშინ, როდესაც ჩონჩხის კუნთები, თუკი მათი სტიმულაცია მამოძრავებელი ნეირონით არ მოხდა, არ წარმოქმნის მოქმედების პოტენციალებს, გულის კუნთოვან უჯრედებს პლაზმურ მემბრანაში გააჩნია იონური არხები, რომლებიც რიტმულ დეპოლარიზაციას განაპირობებს. მოქმედების პოტენციალების ჩართვა ნერვული სისტემიდან მოსული სიგნალის გარეშე ხდება. გულის კუნთის მოქმედების პოტენციალები გრძელდება 20-ჯერ უფრო დიდხანს, ვიდრე ჩონჩხის კუნთოვანი ბოჭკოებისა და ასრულებს წამყვან როლს შეკუმშვის ხანგრძლივობის კონტროლში. გულის მეზობელი კუნთოვანი უჯრედები ერწყმის ერთმანეთს განსაზღვრულ უბნებში, რომელთაც ინტერკალატური დისკები ეწოდებათ, სადაც ნაპრალოვანი კავშირები **(იხილეთ სურათი 6.30)** უჯრედებს შორის უშუალო ელექტრულ დაწყვილებას უზრუნველყოფს. აქედან გამომდინარე, გულის ერთ ნაწილში წარმოქმნილი მოქმედების პოტენციალი ვრცელდება მთელ გულის კუნთში და მთელი გული იკუმშება.

გლუვი კუნთი ნაპოვნია შინაგანი ორგანოების კედლებში, როგორიც არის სისხლძარღვები და მომნელებელი ტრაქტის ორგანოები. გლუვ კუნთოვან უჯრედებს არ აქვთ განივი დახაზულობა, რადგანაც მათი აქტინისა და მიოზინის ფილამენტები არ არის უჯრედის სიგრძეზე რეგულარულად ჩაწყობილი. სქელი ფილამენტები გაფანტულია ციტოპლაზმაში და თხელი ფილამენტები მიმაგრებულია სტრუქტურებზე, რომლებსაც მკვრივი სხეულები ეწოდებათ, რომლებიც პლაზმურ მემბრანაზეა მიბმული. აქ ნაკლები მიოზინია, ვიდრე განივზოლიან კუნთოვან ბოჭკოებში. ამასთან, მიოზინი არ არის დაკავშირებული აქტინის განსაზღვრულ ჯაჭვებთან. გლუვ კუნთოვან უჯრედებს არ აქვთ ტროპონინის კომპლექსი ან T მილაკები. მათი სარკოპლაზმური რეტიკულუმი არ არის კარგად განვითარებული. მოქმედების პოტენციალის განმავლობაში კალციუმის იონები ციტოზოლში ძირითადად პლაზმური მემბრანის საშუალებით შემოდის და ფილამენტებამდე აღწევს მათი შედარებით მცირე რაოდენობა. კალციუმის იონები კალმოდულინთან დაკავშირებით იწვევს შეკუმშვას **(იხილეთ თავი 11).** აღნიშნული კომპლექსი ააქტივებს ფერმენტს რომელიც ფოსფორილირებას ახდენს მიოზინის

ცხრილი 49.1 ჩონჩხის კუნთოვანი მოჭკოს ტიპები

	ნელი დაჟანგვითი	სწრაფი დაჟანგვითი	სწრაფი გლიკოლიზური
შეკუმშვის სიჩქარე	ნელი	სწრაფი	სწრაფი
მიოზინის ატფაზური აქტივობა	ნელი	სწრაფი	სწრაფი
ატფ სინთეზის ძირითადი გზა	აერობული სუნთქვა	აერობული სუნთქვა	გლიკოლიზი
დაღლილობის სიჩქარე	ნელი	საშუალო	სწრაფი
ბოჭკოს დიამეტრი	პატარა	საშუალო	ფართო
მიტოქონდრიები	ბევრი	ბევრი	ცოტა
კაპილარები	ბევრი	ბევრი	ცოტა
მიოგლობინის შემადგენლობა	მაღალი	მაღალი	დაბალი
ფერი	წითელი	მოვარდისფრო წითელი	თეთრი

თავის. გლუვი კუნთები შედარებით ნელა, მაგრამ სიგრძის გაცილებით უფრო დიდ დიაპაზონში იკუმშება, ვიდრე განივზოლიანი კუნთები. ზოგი გლუვი კუნთოვანი ბოჭკო იკუმშება, მხოლოდ ავტონომიური ნერვული სისტემის ნეირონების სტიმულაციისას. სხვებს შეუძლიათ მოქმედების პოტენციალების წარმოქმნა ნერვული იმპულსაციის გარეშე.

უხერხემლოებს აქვთ ხერხემლიანების მსგავსი გლუვი და განივზოლიანი კუნთები. ფეხსახსრიანების კუნთები ხერხემლიანების კუნთების თითქმის იდენტურია. მწერების საფრენ კუნთებს შეუძლია დამოუკიდებელი რიტმული შეკუმშვა და ამრიგად ზოგი მწერის ფრთებს შეუძლია მოძრაობის უფრო სწრაფად განხორციელება, ვიდრე მოქმედების პოტენციალი ცენტრალური ნერვული სისტემიდან კუნთამდე აღწევს. სხვა საინტერესო ევოლუციური ადაპტაცია აღმოჩენილ იქნა კუნთებში, რომლებიც ნიჟარას დახურულ მდგომარეობაში აკავებენ. ამ კუნთების მსხვილი ფილამენტები შეიცავენ ცილა პარამიოზინს. ის საშუალებას აძლევს კუნთებს თითქმის ერთი თვის მანძილზე ენერგიის ძალიან დაბალი დანახარჯით შეკუმშულნი დარჩნენ.

კონცეფცია შემოწმება 49.6

1. შეაჯამეთ განივზოლიანი კუნთების შეკუმშვისას მიკროსკოპული დამამტკიცებელი საბუთები, რომლებიც მსხვილი და წვრილი ფილამენტების ერთმანეთში შეცურებას მიუთითებს.
2. როგორ შეიძლება ნერვულმა სისტემამ გამოიწვიოს ჩონჩხის კუნთის მიერ მისი შესაძლებლობის ყველაზე ძლიერი შეკუმშვა.
3. შეადარეთ კალციუმის იონების როლი ჩონჩხის და გლუვი კუნთის შეკუმშვაში

შემოთავაზებული პასუხებისთვის იხილეთ დანართი A.

კონცეფცია 49.7

ლოკომოცია მოითხოვს ენერგიას ხახუნისა და გრავიტაციის დასაძლევად

მოძრაობა ცხოველების დამახასიათებელი ნიშან-თვისებაა. საჭმლის დასაჭერად, ცხოველმა უნდა იმოძრაოს, ან ამოძრაოს ირგვლივ მყოფი წყალი, თუ ჰაერი მისკენ. თუმცა ყველა ღრუბელი მჯდომარეა, ისინი იყენებენ შოლტებს, რათა წყლის ტალღები წარმოქმნან, რომლებიც მცირე ზომის ნაწილაკებს იზიდავენ. კნიდარიებიც ასევე ამოძრავებენ საცეცებს მსხვერპლის დასაჭერად (იხილეთ თავი 33). ცხოველთა უმეტესობა მოძრავია და მათი დროისა და ენერგიის მნიშვნელოვან ნაწილს საკვების აქტიურად ძებნაში, მეწყვილის ძიებასა და მტრისგან თავის დაღწევაში ატარებს. ჩვენი ყურადღება ამ შემთხვევაში გამახვილებული იქნება ლოკომოციაზე, ანუ ერთი ადგილიდან მეორეზე აქტიურ გადაადგილებაზე.

ცხოველთა ლოკომოციის სხვადასხვა ფორმა არსებობს. ცხოველთა უმეტესი რიგი მოიცავს სახეობებს, რომლებიც ცურავენ. მიწაზე, ზღვისა და ტბის ფსკერზე ცხოველები ხოხავენ, დადიან, დარბიან ან დახტიან. აქტიური ფრენა (ხიდან და ამაღლებული მიწიდან ქვემოთ დაშვებისგან განსხვავებით) მხოლოდ ცხოველთა მცირე ჯგუფში განვითარდა. ასეთებია: მწერები, ფრინველები და ძუძუმწოვრებიდან ღამურები. დიდი მფრინავი რეპტილიების ჯგუფი მრავალი მილიონი წლის წინ გადაშენდა. ფრინველები და ღამურები დარჩნენ ერთადერთ მფრინავ ხერხემლიანებად დარჩნენ. ლოკომოცია, მისი ყველა გამოვლენით, საჭიროებს რომ ცხოველმა დახარჯოს ენერგია ორი ძალის დასაძლევად, რომელიც მას უძრავ მდგომარეობაში აჩერებს: ესენია ხახუნი და გრავიტაცია.

ცურვა

რამდენადაც ცხოველთა დიდი ნაწილი წყალში მოტივტივეა, მცურავი ცხოველებისთვის წყალში გრავიტაციის გადალახვა გაცილებით ნაკლებად პრობლემურია, ვიდრე მიწაზე მოძრავი ან ცაში მფრენი ორგანიზმებისთვის. მეორეს მხრივ, წყალი უფრო მკვრივი გარემოა, ვიდრე ჰაერი. აქედან გამომდინარე ხახუნი წყლის ცხოველების უმთავრესი პრობლემაა. გლუვი თითისტარისებრი (ტორპედოს მსგავსი) ფორმა სწრაფი მცურავების ძირითადი ადაპტაციაა **(იხილეთ სურათი 40.2)**.

ცხოველები სხვადასხვა ნაირათ ცურავენ. მაგალითად, ბევრი მწერი და ოთხფეხა ხერხემლიანი წყალზე მოსასმელად კიდურებს ნიჩბებივით იყენებს. კალმარი, ზღვის სავარცხელი და ზოგი კნიდარია ცურვისას წყალს იღებენ და მერე გამოასხამენ ფეთქებადი გზით. ზვიგენი და ძვლოვანი თევზები სხეულისა და კუდის გვერდებზე მოძრაობებით ცურავენ, ხოლო ვეშაპები და წყლის სხვა ძუძუმწოვრები სხეულის ზევით-ქვევით მოძრაობით.

ლოკომოცია ხმელეთზე

ზოგადად, ხმელეთზე ლოკომოციის პრობლემები წყალში არსებული პრობლემების საწინააღმდეგოა. ხმელეთზე სიარულის, სირბილის, ხტუნვის ან ხოხვის დროს ცხოველმა უნდა მოახერხოს თავისი თავის დაჭერა და გრავიტაციის დაძლევა, მაგრამ ჰაერს შედარებით ნაკლები ხახუნი აქვს. როდესაც ხმელეთის ცხოველი დადის, დარბის ან ხტუნავს, მისი ფეხის კუნთები ხარჯავენ ენერგიას, რათა ერთის მხრივ, წინ გადაადგილება და მეორეს მხრივ, დაცემისგან დაცვა უზრუნველჰყონ. ყველა ნაბიჯთან ერთად ცხოველის ფეხის კუნთმა უნდა დაძლიოს ინერცია, როდესაც აჩქარებს ფეხს საწყისი დგომის მდგომარეობიდან. ხმელეთზე მოძრაობისთვის, ძლიერი კუნთები და ჩონჩხის საყრდენი უფრო მნიშვნელოვანია, ვიდრე სხეულის ფორმა.

სხვადასხვა ხერხემლიანს ხმელეთზე გადაადგილებისთვის განსხვავებული ადაპტაცია აქვს. მაგალითად, კენგურუს აქვს დიდი ძლიერი კუნთები უკანა კიდურებზე, რაც ხტომისთვის შეგუებულობაა (სურათი 49.36). როდესაც კენგურუ მიწაზე ეშვება, მისი უკანა კიდურების მყესი უმალვე აგროვებს ენერგიას. რაც უფრო შორს ხტება ცხოველი, უფრო მეტ ენერგიას აგროვებს მყესი. მყესში დაგროვებული ენერგია შემდგომი გადახტომისთვის გამოიყენება და ამრიგად ამცირებს მთლიან ენერგიის ხარჯს, რომელსაც ცხოველი მოგზაურობისას იყენებს. მწერის, ძაღლის, ან ადამიანის ფეხები სიარულის ან სირბილის დროს გარკვეულ ენერგიას ინახავს, თუმცა გაცილებით ნაკლებს, ვიდრე კენგურუსი.

ბალანსის შენარჩუნება სიარულის, ხტომისა და სირბილისას, ასევე უმნიშვნელოვანესი ფაქტორია. კენგურუს გრძელი კუდი ეხმარება ბალანსის შენარჩუნებას ხტუნვის დროს და ასევე ქმნის სტაბილურ სამფეხს მის უკანა ფეხებთან ერთად, ცხოველის ჯდომის ან ნელა მოძრაობისას. მსგავსი პრინციპის გამოხატულებაა მოსიარულე კატა, ძაღლი ან ცხენი, რომლებიც სამ ფეხს მიწაზე დადგმულს ინარჩუნებენ. ორფეხა ცხოველები, როგორებიც არიან ადამიანები ან ფრინველები, სიარულის დროს ერთი ფეხის ნაწილს მაინც ტოვებენ მიწაზე დადგმულს. როდესაც ცხოველი დარბის, ოთხივე ფეხი (ან ორივე ფეხი, ორფეხა ცხოველების შემთხვევაში) შესაძლოა ძალიან ცოტა ხნით მიწის ზემოთ აღმოჩნდეს.

ხოხვა ძალიან განსხვავებული სიტუაციაა. რამდენადაც სხეულის უმეტესი ნაწილი მიწასთან შეხებაშია, მხოხავ ცხოველს მნიშვნელოვანი ენერგიის ხარჯვა უწევს ხახუნის გადასალახად. თქვენ წაკითხული გაქვთ, თუ როგორ ხოხავენ ჭიაყელები პერისტალტიკური გზით. ბევრი გველი ხოხავს თავისი სხეულის გვერდებზე მოძრაობით. ქვედა მხარეს არსებული მოძრავი გრძელი ქერცლი ეხმარება მას მიწაზე გადაადგილებაში. პითონები პირდაპირ გადაადგილდებიან კუნთების შეკუმშვით, რომელიც მუცელს ზევით სწევს და ქერცლს



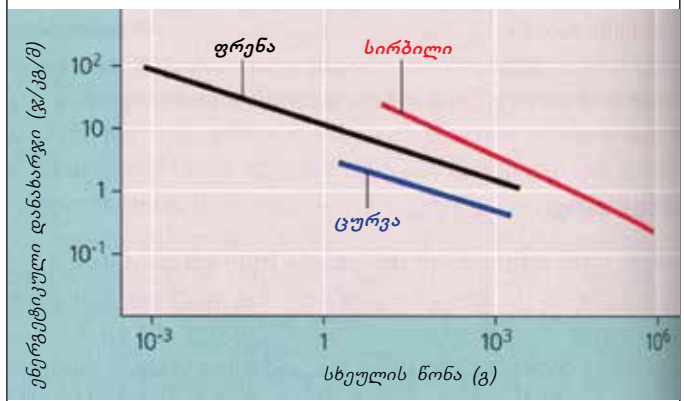
▲ *სურათი 49.36* ***ენერგეტიკულად ეფექტური მოძრაობა ხმელეთზე*** *კენგურუს ოჯახის წევრები ადგილიდან ადგილზე გრძელ უკანა ფეხებზე ხტუნვით გადაადგილდებიან. ყოველი გადახტომის შემდეგ მყესში უცებ დაგროვილი კინეტიკური ენერგია შემდეგი გადახტომისთვის აფეთქებას უზრუნველყოფს. ფაქტიურად, დიდი კენგურუ, რომელიც ხტება 30კმ/სთ სიჩქარით, არ იყენებს იმაზე მეტ ენეგრიას, ვიდრე 6 კმ/სთ სიჩქარით მოძრაობისას. გრძელი კუდი ბალანსის შენარჩუნებაში ეხმარება, როგოც ხტუნვის, ასევე ჯდომისას.*

სურათი 49.37
კვლევა: რა არის ლოკომოციის ენერგეტიკული დანახარჯი?

ექსპერიმენტი *ფიზიოლოგები ენერგეტიკულ დანახარჯს, გამოყენებული ჟანგბადის, ან გამოყოფილი ნახშირორჟანგის გაზომვით აფასებენ. მაგალითად, ქვემოთ ნაჩვენებ განვრთნილ გრძელკუდიან თუთიყუშს აქვს მილთან შეერთებული სახის ნიღაბი, რომელიც ფრინველის ფრენისას აირს აგროვებს.*



შედეგი *ეს გრაფიკი ადარებს სირბილთან, ფრენასთან და ცურვასთან სპეციალიზებული ცხოველების ენერგეტიკულ დანახარჯს ჯოულებში, ერთ კილოგრამ მასაზე, ერთ მეტრზე გადაადგილებისას (1 ჯ. = 0.24 კალ). მიაქციეთ ყურადღება, რომ ორივე ღერძი ლოგარითმულ შკალაშია მოცემული.*



დასკვნა *მოცემული მასის მქონე ცხოველებისთვის, ცურვა ენერგეტიკულად ყველაზე ეფექტურია და სირბილი ყველაზე ნაკლებად ეფექტური. ნებისმიერ შემთხვევაში, პატარა ცხოველი ერთ კილოგრამზე გაცილებით მეტ ენერგიას ხარჯავს, ვიდრე დიდი ზომის ცხოველი.*

წინ გადაადგილებს და მერე უკან განდევნის მიწის საწინააღმდეგოდ.

ფრენა

ფრენისას მთავარი პრობლემა გრავიტაციაა, რამდენადაც ფრთებმა უნდა განახორციელონ საკმარისი ზემოთ წევა, და გადალახონ გრავიტაციის ქვემოთ მიმართული ძალა. ფრენისთვის საკვანძო ფრთის ფორმაა. ფრთის ყველა ტიპის (მათ შორის თვითმფრინავის), სტრუქტურა ისეთია, რომ ჰაერის ტალღა შეცვალოს სხეულის მაღლა დარჩენის უზრუნველსაყოფად.

მფრინავი ცხოველები შედარებით მსუბუქი არიან, სხეულის წონა მერყეობს რამდენიმე გრამიდან ზოგი მწერის შემთხვევაში, დაახლოებით 20 კგ-მდე ყველაზე დიდი ზომის ფრინველებისთვის. ბევრ მფრინავ ცხოველს სტრუქტურული ადაპტაციები აქვს, რაც მათ სხეულის წონას ამცირებს. მაგალითად, ფრინველებს ჰაერით სავსე ღრუ ძვლები აქვთ და არა აქვთ კბილები **(იხილეთ სურათი 34)**. თითისტარას ფორმა ამცირებს წინაღობას მსგავსად წყლის ცხოველების შემთხვევისა.

ლოკომოციის ენერგეტიკული ხარჯი

ცხოველთა ლოკომოციის შესწავლა ბიოენერგეტიკის საკითხებთან გვაბრუნებს, რომელიც 40-ე თავშია განხილული. ლოკომოციის ენერგეტიკული ღირებულება დამოკიდებულია ლოკომოციის ტიპზე და გარემოზე **(სურათი 49.37)**. მორბენალი ცხოველები ჩვეულებრივ უფრო მეტ ენერგიას ხარჯავენ ერთ მეტრზე, ვიდრე ექვივალენტური ზომის მოცურავე ცხოველები, ნაწილობრივ იმიტომ, რომ სირბილი და სიარული გრავიტაციის დაძლევისთვის ენერგიას მოითხოვს. ცურვა ენერგეტიკულად ლოკომოციის ყველაზე ეფექტური ფორმაა (იმ დაშვებით, რომ ცხოველი ცურვისთვის არის სპეციალიზირებული). ჩვენ თუ შევადარებთ ენერგიის მოხმარებას წუთთან მიმართებაში, ვიდრე მეტრებთან მიმართებით, ვნახავთ, რომ მფინავი ცხოველები უფრო მეტ ენერგიას იყენებენ ვიდრე იგივე მასის მქონე მცურავი და მორბენალი ცხოველები.

სურათ 49.37-ზე მოცემული გრაფიკის დაღმავალი ფრთა ასევე აჩვენებს, რომ დიდი ზომის ცხოველი უფრო მეტად ეფექტურად გადაადგილდება, ვიდრე მცირე ზომის ცხოველი, რომელიც იგივე სახის ტრანსპორტირებით ხასიათდება. მაგალითად, 450 კილოგრამიანი ცხენი ხარჯავს ნაკლებ ენერგიას სხეულის მასის კილოგრამზე, ვიდრე 4 კილოგრამიანი კატა იგივე დისტანციაზე. რა თქმა უნდა, ენერგიის მთელი რაოდენობა, რომელიც ლოკომოციაზე იხარჯება დიდი ზომის ცხოველისთვის უფრო მეტია.

იმ ენერგიის რაოდენობა, რომელსაც ცხოველი მოძრაობაზე იყენებს განსაზღვავს იმას, თუ მიღებული საკვების ენერგიის რა ნაწილი დაიხარჯება ზრდასა და გამრავლებაზე. აქედან გამომდინარე, სტრუქტურული და ქცევითი ადაპტაციები, რომლებიც ლოკომოციის ეფექტურობის გაზრდას იწვევს, ასევე ზრდის ცხოველის ევოლუციურ წარმატებას. თუმცა ჩვენ სენსორული რეცეპტორები და კუნთები ამ თავში ცალ-ცალკე განვიხილეთ, ისინი ერთიანი სისტემის ნაწილები არიან, რამდენადაც ტვინს, სხეულსა და გარეგან სამყაროს ერთმანეთს უკავშირებენ. ცხოველის ქცევა ამ სისტემის მოქმედების პროდუქტია. მერვე ნაწილი მიმოიხილავს ორგანიზმების ქცევას ეკოლოგიის უფრო ფართო კონტექსტში.

კონცეფცია შემოწმება 49.7

1. შეადარეთ ცურვა და ფრენა მათ წინაშე არსებული მთავარი პრობლემების გათვალისწინებით და ის ადაპტაციები, რომელიც საშუალებას აძლევს ცხოველებს დაძლიოს აღნიშნული პრობლემები.
2. 49.37-ე სურათზე დაყრდნობით, რომელი ცხოველი იყენებს უფრო მეტ ენერგიას სხეულის მასის კილოგრამთან მიმართებაში, 1 მ-ზე გადაადგილებისას. 1 გ მფრინავი თუ 1 კგ. მორბენალი?

იმ აქტივობებისა და/ან კვლევების მიმოხილვისთვის, რომელიც 49-ე თავში იყო წარმოდგენილი, იხილეთ კემპბელის ბიოლოგიის მეშვიდე გამოცემის ინტერნეტ გვერდი და მენიუში მონიშნეთ „თავი 49“.

49-ე თავის შემოწმება

ძირითადი კონცეფციების შემოწმებაა:

კონცეფცია 49.1

სენსორული რეცეპტორები გარდაქმნიან გაღიზიანების ენერგიას და გადასცემენ სიგნალს ცენტრალურ ნერვულ სისტემას

- **სენსორული რეცეპტორების მიერ შესრულებული ფუნქციები.** სენსორული რეცეპტორები ჩვეულებრივ სპეციფიკური ნეირონები ან ეპითელური უჯრედებია, რომელთაც გარემო სტიმულების დაფიქსირება შუძლიათ; შინაგანი რეცეპტორები შინაგან სიგნალებს აფიქსირებენ. სენსორული ტრანსდუქცია არის სტიმულის ენერგიის გარდაქმნა მემბრანული პოტენციალის ცვლილებად, რომელსაც რეცეპტორულ პოტენციალს უწოდებენ. რეცეპტორულ უჯრედებში სიგნალის გარდაქმნის გზა ხშირად აძლიერებს სიგნალს, რაც თავის მხრივ განაპირობებს რეცეპტორული უჯრედების მიერ მოქმედების პოტენციალის წარმოქმნას ან, ნეირომედიატორის გამოთავისუფლებას სენსორული ნეირონის სინაპსებში.
- **სენსორული რეცეპტორების ტიპები.** მექანორეცეპტორები პასუხობენ ისეთ სტიმულს, როგორიც არის წნევა, შეხება, გაჭიმვა, მოძრაობა და ბგერა. ქიმორეცეპტორები ამჩნევენ ან ხსნარის მთლიან კონცენტრაციას, ან განსაზღვრულ მოლეკულებს. ელექტრომაგნიტური რეცეპტორები აფიქსირებენ ელექტრომაგნიტური გამოსხივების სხვადასხვა ფორმას. თერმორეცეპტორების განსხვავებული ტიპები გადასცემენ ინფორმაციას სხეულის ზედაპირსა და შიგნით არსებული ტემპერატურის შესახებ. ტკივილი განსხვავებული რეცეპტორების ჯგუფით შეიმჩნევა, რომლებიც პასუხობენ ჭარბ სიცხეს, წნევას ან, განსაზღვრული სახის ნივთიერებებს.

კონცეფცია 49.2

ის მექანორეცეპტორები, რომლებიც სმენასა და წონასწორობაში არიან ჩართული რეაგირებენ ნაწილაკების დალექვასა ან სითხის მოძრაობაზე

- **გრავიტაციისა და ბგერის შეგრძნება უხერხემლოებში.** უხერხემლოთა უმეტესობა საკუთარ ორიენტაციას გრავიტაციასთან მიმართებაში სტატოცისტების საშუალებით შეიგრძნობს. ბევრი ფეხსახსრიანი ბგერას სხეულის ბეწვებით შეიგრძნობს, რომლებიც ირხევა. ასევე აქვთ „ყურები“, რომლებიც შედგება ტიმპანური მემბრანისა და რეცეპტორული უჯრედებისგან.
- **სმენა და წონასწორობა ძუძუმწოვრებში.** ტიმპანური მემბრანა (ყურის ბარაბანი) ბგერით ტალღებს შუა ყურში სამ მცირე ზომის ძვალს გადასცემს, რომელიც თავის მხრივ რხევას ოვალური სარკმლის გავლით შიგნითა ყურის ლოკოკინაში არსებულ სითხეს აწვდის. სითხეში წნევის ტალღები იწვევენ ბაზილალური მემბრანის რხევას, კორტის ორგანოში არსებული წამწამოვანი უჯრედების დეპოლარიზაციას და რთავენ მოქმედების პოტენციალებს. ხოლო, ისინი სმენის ნერვის საშუალებით ტვინისკენ მიემართება. ბაზილალური მემბრანის თითოეული უბანი განსაზღვრულ სიხშირეზე ირხევა განსაკუთრებით ძლიერად და იწვევს დიდი ტვინის ქერქის, სმენის განსაზღვრული უბნის აგზნებას. შიგნითა ყურის უტრიკულა, საკულა და სამი ნახევრადრკალოვანი არხი ასრულებს წონასწორობისა და ბალანსის ფუნქციას
- **სმენა და წონასწორობა სხვა ხერხემლიანებში.** წყლის მოძრაობის დაფიქსირება თევზებსა და წყლის ამფიბიებში ხორციელდება გვერდითი ხაზის საშუალებით, რომლებიც წამწამოვანი უჯრედების ჯგუფებს შეიცავენ.

კონცეფცია 49.3

გემოსა და ყნოსვის შეგრძნებები უმეტეს ცხოველში მჭიდროდ არის დაკავშირებული

- **გემოს შეგრძნება ადამიანში.** გემოსა და ყნოსვის შეგრძნება დამოკიდებულია ქიმორეცეპტორების სტიმუ-

ლაციაზე, მცირე ხსნადი მოლეკულების საშუალებით, რომლებიც პლაზმური მემბრანის ცილებს უკავშირდება. ადამიანებში გემოს რეცეპტორები ორგანიზებულია ენასა და პირში არსებულ გემოს დვრილებში. გემოს ხუთი შეგრძნება – ტკბილი, მჟავე, ცხარე, მარილიანი და უმამი (გლუტამატით გამომჟღავნებული) – ტრანსდუქციის რამდენიმე განსაზღვრულ მექანიზმს გამოყოფს.

- **ყნოსვა ადამიანებში.** ყნოსვის რეცეპტორული უჯრედები ცხვირის ღრუს ზედა ნაწილშია მოთავსებული და აგზავნის აქსონებს ტვინისაკენ – საყნოსავი ბოლქვისკენ. 1,000-ზე მეტი გენი აკოდირებს იმ მემბრანულ ცილებს, რომლებიც სუნიანი ნივთიერებების განსაზღვრულ კლასს უკავშირდება. თითოეული რეცეპტორული უჯრედი აექსპრესირებს ან მხოლოდ ერთ, ან რამდენიმე გენს.

კონცეფცია 49.4

მთელ ცხოველთა სამყაროში მხედველობა მსგავსი მექანიზმებით ხორციელდება

- **მხედველობა უხერხემლოებში.** უხერხემლოების სინათლის დეტექტორები მოიცავს მარტივ, სიათლე მგრძნობიარე ლაქას პლანარიაში; გამოსახულების წარმომქმნელ რთულ თვალს მწერებში, კიბოსნაირებში და ზოგ პოლიქეტაში და ზოგი მედუზას, პოლიქეტას ობობასნაირისა და მრავალი მოლუსკის ერთბროლიან თვალს.
- **ხერხემლიანების მხედველობის სისტემა.** ხერხემლიანების თვალის მთავარი ნაწილებია სკლერა, რომელიც მოიცავს კორნეას; კონიუქტივა; ქოროიდი, რომელიც მოიცავს ფერად გარსს ანუ ირისს; ბადურა, რომელიც მოიცავს ფოტორეცეპტორებს და ბროლი, რომელიც უზრუნველყოს სინათლის ფოკუსირებას ბადურაზე. ფოტორეცეპტორები (ჩხირები და კოლბები) შეიცავენ პიგმენტ რეტინალს, რომელიც ცილა ოპსინთან არის დაკავშირებული. რეტინალის მიერ სინათლის აბსორბცია რთავს სიგნალის გადაცემის გზას, რომელიც იწვევს ფოტორეცეპტორების ჰიპერპოლარიზაციას და მათ მიერ ნაკლები ნეირომედიატორის გამოყოფას. სინაფსები ატარებენ ინფორმაციას ფოტორეცეპტორებიდან ბიპოლარული და შემდეგ განგლიოზური უჯრედებისკენ, რომელთა აქსონებიც მხედველობითი ნერვის შემადგენლობაში მოქმედების პოტენციალს ტვინს გადასცემენ. ბადურას სხვა ნეირონები იწვევენ ინფორმაციის ინტეგრაციას, მანამ სანამ ის ტვინს გადაეგზავნება. მხედველობის ნერვის აქსონთა უმეტესობა თალამუსის გარეთა დამუხლვილ ბირთვთან მიდის, რომელიც გადართავს ინფორმაციას მხედველობის პირველად ქერქზე. მხედველობის აღქმის ჩამოყალიბებაში რამდენიმე ინტეგრაციული ცენტრია ჩართული.

აქტივობა – თვალის სტრუქტურა და ფუნქცია.

კონცეფცია 49.5

ცხოველთა ჩონჩხი ემსახურება საყრდენ, დაცვით და მამოძრავებელ ფუნქციებს

- **ჩონჩხის ტიპები.** ჰიდროსტატიკური ჩონჩხი ნაპოვნია ნაწლავღრუიანების, ბრტყელი ჭიების, ნემატოდების, ანელიდების უმეტესობაში. Iგი შედგება სითხისგან, რომელიც სხეულის დახურულ კომპარტმენტებში გარკვეული წნევის ქვეშ იმყოფება.
- **ეგზოჩონჩხი, რომელიც უმეტესობა მოლუსკსა და ფეხსახსრიანშია ნაპოვნი, არის ცხოველის ზედაპირზე მკვრივი საფარი.** ენდოჩონჩხი, რომელიც ღრუბლებში, ეკალკანიანებსა და ქორდიანებში გვხვდება არის სხეულის სიღმეში მკვრივი საყრდენი ელემენტები.

აქტივობა – ადამიანის ჩონჩხი;
ფიზიკური საყრდენი მიწაზე;
ჩონჩხთან ერთად კუნთები და მყესები იღებენ მონაწილეობას ხმელეთის დიდი ზომის ხერხემლიანების საყრდენ ფუნქციაში.

კონცეფცია 49.6

კუნთები ჩონჩხის ნაწილებს შეკუმშვის გზით ამოძრავებენ

- **ხერხემლიანების ჩონჩხის კუნთები.** ჩონჩხის კუნთები ხშირად ანტაგონისტურ წყვილებს ქმნის და უზრუნველჰყოფს მოძრაობას შეკუმშვისა და ჩონჩხზე დამქაჩი მოქმედების გზით. ხერხემლიანთა ჩონჩხის კუნთები შედგება კუნთოვანი ბოჭკოების კონებისგან, რომლებიც თავის მხრივ მიოფიბრილებს შეიცავს. ეს უკანასკნელები კი აქტინის წვრილი და მიოზინის მსხვილი ფილამენტებისგან შედგება. მიოზინის თავები **ატფ**-ის ენერგიის გამოყენებით უკავშირდება წვრილ ფილამენტებს. მიოზინის მოლეკულების თავის გადახრა ქაჩავს წვრილ ფილამენტებს. როდესაც **ატფ** უკავშირდება მიოზინის თავს, ის თავისუფლდება და მზად არის ახალი ციკლის დასაწყებად. განმეორებითი ციკლი იწვევს მსხვილი და წვრილი ფილამენტების შეცურებას ერთმანეთში, სარკომერის დამოკლებას და კუნთოვანი ბოჭკოს შეკუმშვას.
- **მამოძრავებელი ნეირონი აცეტილქოლინის გამოყოფით იწვევს შეკუმშვის დაწყებას.** აცეტილქოლინი კუნთოვანი ბოჭკოს მემბრანის დეპოლარიზაციას განაპირობებს. მოქმედების პოტენციალები კუნთოვანი ბოჭკოს შიგნით მიემართებიან T მილაკების საშუალებით და ასტიმულირებენ სარკოპლაზმური რეტიკულუმიდან კალციუმის იონების გამოთავისუფლებას. კალციუმის იონები გადაადგილებს წვრილ ფილამენტში

ტროპომიოზინ-ტროპონინის კომპლექსს, რაც საშუალებას აძლევს მიოზინის თავს დაუკავშირდეს აქტინს და დაიწყოს ციკლური პროცესის განხორციელება. მოტორული ერთეული შედგება მამოძრავებელი ნეირონისა და იმ კუნთოვანი ბოჭკოებისგან, რომლებსაც ის აინერვირებს. ბევრი მოტორული ერთეულის ჩართვა უფრო ძლიერ შეკუმშვას განაპირობებს. ერთხელობრივი შეკუმშვა ხორციელდება მამოძრავებელ ნეირონში ერთხელობრივი მოქმედების პოტენციალის საპასუხოდ. უფრო სწრაფად მიწოდებული მოქმედების პოტენციალები კი იწვევს საფეხურებრივ შეკუმშვას შეჯამების გზით. ტეტანუსი არის გლუვი და მდგრადი შეკუმშვა, როდესაც მამოძრავებელი ნეირონებით მოქმედების პოტენციალების ზალპი მოიტანება. ჩონჩხის კუნთოვანი ბოჭკოები მათ შეკუმშვის სიჩქარესა და **ატფ**-ის წარმოქმნის მთავარ გზაზე დაყრდნობით კლასიფიცირდება, როგორც ნელი ოქსიდაციური, სწრაფი ოქსიდაციური ან სწრაფი გლიკოლიზური.

აქტივობა ჩონჩხის კუნთის სტრუქტურა.

აქტივობა – კუნთის შეკუმშვა.

გამოკვლევა, თუ როგორ ახდენს ელექტრული გაღიზიანება კუნთის შეკუმშვას?

- **კუნთების სხვა ტიპები.** გულის კუნთი მხოლოდ გულშია ნაპოვნი, შედგება განივზოლიანი უჯრედებისგან, რომლებიც ელექტრულად დკავშირებულნი არიან ერთმანეთთან და შეუძლიათ მოქმედების პოტენციალის წარმოქმნა ნერვული სისტემიდან მოსული სიგნალის გარეშე.

  გლუვ კუნთში, შეკუმშვა უფრო ნელა ხორციელდება და შესაძლოა თითონ კუნთშივე დაიწყოს ან ავტონომური ნერვული სისტემის ნეირონებიდან მოსული სტიმულაციით იქნეს გამოწვეული.

ლოკომოცია 49.7

ლოკომოცია მოითხოვს ენერგიას სახუნისა და გრავიტაციის დასაძლევად

- **ცურვა.** წინაღობის დაძლევა მცურავების მთავარი პრობლემაა. გრავიტაცია ნაკლებ პრობლემას წარმოადგენს მცურავი ცხოველებისთვის, ხმელეთზე მოსიარულე ან მფრინავ ცხოველებთან შედარებით.
- **ლოკომოცია ხმელეთზე.** ხმელეთზე სიარული, სირბილი, ხტუნვა ან, ხოხვა ცხოველისგან კარგ საყრდენს და გრავიტაციის დაძლევის უნარს მოითხოვს.
- **ფრენა.** ფრენა მოითხოვს ფრთების მიერ საკმარისი აწევის განვითარებას, რამაც უნდა დაძლიოს გრავიტაციით ქვემოთ მიმართულ ძალის მოქმედება.
- **ლოკომოციის ღირებულებების შედარება.** ის ცხოველები, რომლებიც ცურვის მიმართ არიან სპეციალიზირებულნი ხარჯავენ ნაკლებ ენერგიას ერთ მეტრზე, ვიდრე შესაბამისი ზომის მფრენი ან სირბილით გადაადგილებადი ცხოველები.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშემოწმება

1. ქვემოთ მოყვანილი სენსორული რეცეპტორებიდან, რომელი არ არის სწორედ დაწყვილებული თავის კატეგორიაში.
   ა. წამწამოვანი უჯრედები – მექანორეცეპტორები;
   ბ. კუნთის თითისტარა – მექანორეცეპტორი;
   გ. გემოს რეცეპტორები – ქემორეცეპტორი;
   დ. ჩხირი – ელექტრომაგნიტური რეცეპტორი;
   ე. ყნოსვის რეცეპტორი – ელექტრომაგნიტური რეცეპტორი;
2. ზოგი ზვიგენი ხუჭავს თვალს კბენამდე. თუმცა, ის ვერ ხედავს თავის მსხვერპლს, ის ზუსტად კბენს სამიზნეს. მკვლევარებმა შენიშნეს, რომ ზვიგენი მეტალის ობიექტზე ზოგჯერ სწორ კბენას ვერ ახერხებს. ასევე მას აქვს აკვარიუმის ქვიშაში ჩამარხული ბატარიების პოვნის უნარი. ეს მიუთითებს, რომ ზვიგენები მათი მსხვერპლის კვალს კბენის განხორციელებამდე წამში ინარჩუნებენ, იმავე მექანიზმით რითაც ხორციელდება:
   ა. ჩხრიალა გველის მიერ თაგვის მიგნება თავის სოროში;
   ბ. მამრი აბრეშუმის ჭიის მიერ მეწყვილის ადგილმდებარეობის განსაზღვრა;
   გ. ღამურას მიერ ჩრჩილის სიბნელეში პოვნა;
   დ. იხვნისკარტას მიერ მისი მსხვერპლის მდებარეობის განსაზღვრა ტალახიან მდინარეში;
   ე. ბრტყელი ჭიების მიერ გარიდება ნათელი ადგილებიდან;
3. ბგერის მოქმედების პოტენციალად გარდაქმნა ხდება:
   ა. ტექტორულ მემბრანაში, რამდენადაც ის წამწამოვანი უჯრედებით სტიმულირდება;
   ბ. როდესაც წამწამოვანი უჯრედები გადაიხრება ტექტორული მემბრანის საწინააღმდეგოდ, იწვევს მის დეპოლარიზაციასა და ნეიროტრანსმიტერის გამოთავისუფლებას, რომელიც მგრძნობიარე ნეირონის სტიმულაციას განაპირობებს;
   გ. როდესაც ბაზილარული მემბრანა ნატრიუმის იონების მიმართ უფრო განვლადი ხდება და დეპოლარიზდება, მგრძნობიარე ნეირონში მოქმედების პოტენციალის დაწყებაა განაპირობებული;
   დ. ბაზილარული მემბრანა ირხევა განსხვავებული სიხშირით სხვადასხვა მოცულობის ბგერაზე;
   ე. შუა ყურში, რამდენადაც ვიბრაცია ჩაქუჩით, გრ-

დემლითა და უზანგით ძლიერდება;

4. ჩამოთვლილთაგან რომელი არ არის სწორი ხერხემლიანთა თვალისთვის?
   ა. მინისებრი სხეული არეგულირებს გუგაში შემავალი სინათლის რაოდენობას;
   ბ. გამჭვირვალე რქოვანა სკლერას გაგრძელებაა;
   გ. ფოვეა არის მხედველობის ველის ცენტრი და მხოლოდ კოლბებს შეიცავს;
   დ. წამწამოვანი კუნთი აკომოდაციაში იღებს მონაწილეობას;
   ე. ბადურა მოთავსებულია ქოროიდის შიგნით და შეიცავს ფოტორეცეპტორებს;

5. როდესაც სინათლე ჩხირის როდოპსინს ეცემა, რეტინალი სცილდება ოპსინს და იწყება სიგნალის გადაცემის გზის გააქტივება, რომლის დროსაც
   ა. ხდება მეზობელი ბიპოლარული უჯრედის დეპოლარიზაცია და იწყება მოქმედების პოტენციალის გენერაცია განგლიოზურ უჯრედში;
   ბ. ხდება ჩხირის დეპოლარიზაცია, რაც თავის მხრივ იწვევს ნეიროტრანსმიტერის გამოთავისუფლებას, რომელიც ბიპოლარული უჯრედის აგზნებას იწვევს;
   გ. ხდება ჩხირის ჰიპერპოლარიზაცია, და მცირდება გლუტამატის გამოთავისუფლება, რომელიც აგზნებს ზოგ ბიპოლარულ უჯრედს და შეაკავებს სხვას;
   დ. ხდება ჩხირის ჰიპერპოლარიზაცია, იზრდება გლუტამატის გამოყოფა, რომელიც აგზნებს ამაკრინულ უჯრედებს და აინჰიბირებს ჰორიზონტალურებს;
   ე. გარდაქმნის ცგმფ-ს გმფ-დ, ხსნის ნატრიუმის არხს, ახდენს მემბრანის ჰიპერპოლარიზაციას და როდოპსინის დაშლას იწვევს;

6. მოლუსკებსა და ლობსტერებს აქვთ ეგზოჩონჩხი, მაგრამ ლობსტერები უფრო მოძრავნი არიან. რატომ?
   ა. მოლუსკებს მხოლოდ ჩამკეტი კუნთები აქვთ, რომელიც ნიჟარას ხურავს, ლობსტერებს კი აქვთ როგორც ჩამკეტი, ისე გამხსნელი კუნთები.
   ბ. მოლუსკის კუნთის პარამიოზინი ახერხებს, რომ კუნთი შეკუმშულ მდგომარეობაში შენარჩუნდეს ენერგიის დაბალი დანახარჯით, მაშინ, როცა ლობსტერების კუნთები ძალიან ჰგავს ხერხემლიანთა განივზოლიან კუნთებს.
   გ. მოლუსკები ახერხებენ გაზრდას, მხოლოდ ნიჟარის გარეთა კუთხეში შრეების დამატებით, მაშინ როცა ლობსტერები განმეორებებით იცვლიან თავიანთ ეგზოჩონჩხს უფრო მოქნილი ჩონჩხით.
   დ. ლობსტერების ჩონჩხს შეუძლია აქტიურად შეიკუმშოს, ხოლო მოლუსკებისას არ აქვს შემკუმშავი მექანიზმი.
   ე. ლობსტერებს აქვთ დასახსრული ეგზოჩონჩხი, რაც მათი სხეულის ნაწილებს მოქნილი მოძრაობის საშუალებას აძლევს.

ვ. ხერხემლიანთა ჩონჩხის კუნთოვანი ბოჭკოს შეკუმშვისას, კალციუმის იონები -
   ა. არღვევენ ხიდს, მოქმედებენ რა როგორც კოფაქტორები **ატფ**-ის ჰიდროლიზში.
   ბ. უკავშირდებიან ტროპონინს, უცვლიან მას ფორმას ისე, რომ მიოზინის აქტინთან დაკავშირების უბნები თავისუფლდება.
   გ. მოქმედების პოტენციალს მამოძრავებელი ნეირონიდან კუნთოვან ბოჭკოს გადასცემენ.
   დ. ავრცელებენ მოქმედების პოტენციალს T ტუბულებში;
   ე. აღადგენენ პლაზმური მემბრანის პოლარიზაციას მოქმედების პოტენციალის შემდეგ.

8. ტეტანუსი ეწოდება:
   ა. მთავარი საყრდენი კუნთების ნაწილობრივ მდგრად შეკუმშვას.
   ბ. ერთი კუნთოვანი ბოჭკოს შეკუმშვას სულ ან, არაფრის კანონის მიხედვით.
   გ. უფრო ძლიერ შეკუმშვას, რომელიც ბევრი მოტორული ერთეულის გააქტივების შედეგია;
   დ. გლუვ და მდგრადი შეკუმშვას, რომელიც სუმაციის შედეგია.
   ე. კუნთის დაღლის მდგომარეობას **ატფ**-ის დაშლისა და ლაქტატის აკუმულაციის გამო;

9. ჩამოთვლილთაგან რომელია სწორი გულის კუნთოვანი უჯრედებისთვის?
   ა. მათ არ აქვთ აქტინისა და მიოზინის მოწესრიგებული განლაგება;
   ბ. მათ აქვთ ნაკლებად განვითარებული სარკოპლაზმური რეტიკულუმი; და აქედან გამომდინარე უფრო ნელა იკუმშებიან, ვიდრე გლუვი კუნთები;
   გ. ისინი დაკავშირებულები არიან ინტერკალატური დისკებით, რომელთა საშუალებითაც მოქმედების პოტენციალი ვრცელდება გულის ყველა უჯრედში.
   დ. მათი მოსვენების პოტენციალი უფრო დადებითია ვიდრე, მოქმედების პოტენციალის ზღურბლი.
   ე. ისინი, მხოლოდ ნეირონებით სტიმულაციისას იკუმშებიან.

10. რომელი ცვლილება აღმოცენდება ჩონჩხის კუნთოვანი ბოჭკოს შეკუმშვისას?
   ა. A უბანი მოკლდება;
   ბ. I უბანი მოკლდება;
   გ. Z ზოლები ერთმანეთს სცილდება;
   დ. წვრილი ფილამენტები იკუმშება;
   ე. მსხვილი ფილამენტები იკუმშება;

ვიქტორინის პასუხებისთვის იხილეთ დანართი.

უფრო მეტი კითხვისთვის იხილეთ ინტერნეტ გვერდი ან კომპაქტდისკი.

ევოლუციური კავშირი

ხმელეთზე ლოკომოცია წყალთან შედარებით ჩვეულებრივ მოითხოვს უფრო მეტ ენერგიას. იმის გაერთიანებით რაც თქვენ ცხოველთა ფუნქციების შესახებ ისწავლეთ ამ თავებში, მიმოიხილეთ ძუძუმწოვართა ევოლუციური ადაპტაციები, რომელიც ხელს უწყობს ენერგიის მაღალ მოთხოვნებს ხმელეთზე მოძრაობისას.

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

თუმცა ჩონჩხის კუნთები ჩვეულებრივ სწრაფად იღლებიან, მოლუსკების ნიჟარების კუნთებს აქვთ ცილა პარამიოზინი, რომელიც მათ აძლევთ საშუალებას თვეების განმავლობაში შეკუმშულ მდგომარეობაში იყვნენ. შეკუმშვის უჯრედული მექანიზმების შესახებ თქვენს ცოდნაზე დაყრდნობით, შემოგვთავაზეთ ჰიპოთეზა თუ როგორ შეიძლება იფუნქციონიროს პარამიოზინმა. როგორ შეამოწმებდით თქვენს ჰიპოთეზას ექსპერიმენტულად?

ვლევა - როგორ ახდენს გავლენას ელექტრული სტიმულაცია კუნთის შეკუმშვაზე?

მეცნიერება, ტექნიკა და საზოგადოება.

თქვენ შესაძლოა იცოდეთ, რომ მოხუც ადამიანს, ზოგჯერ ძვალი აქვს გატეხილი (ხშირად თეძო) ნაწილობრივ ოსტეოპოროზის გამო. ამის მიზეზი არის ძვლის სიმკვრივის დაქვეითება, რომელიც ბევრ ქალში მენოპაუზის შემდეგ ვლინდება. ოსტეოპოროზის თავიდან აცილების მიზნით, მკვლევარები გვირჩევენ ვარჯიშსა და კალციუმის მაქსიმალურად მიღებას, როდესაც ადამიანი 10-30 წლის ასაკშია. რეალურია, რომ ახალგაზრდა ადამიანებმა განიხილონ საკუთარი თავი როგორც მომავალმა ხანდაზმულმა მოქალაქეებმა? რას გვირჩევდით, როგორ უნდა მივუდგეთ ახალგაზრდებს და დავარწმუნოთ, რომ განივითარონ ჯანმრთელობისთვის სასარგებლო ჩვევები, რომელიც 40-50 წელი არაფერ დადებითში არ გამომჟღავნდება?



ინტერვიუ

ჯინ ე. ლიკინსთან

მეცნიერები რომ სამხედრო გენერლებივით მკერდზე მედლებს ატარებდნენ, ეკოლოგი ჯინ ლიკინსი ერთ-ერთი ყველაზე უფრო მკერდდამშვენებული გმირი ბიოლოგი იქნებოდა. მისი ბოლო ჯილდოებია 2001 წლის ნაციონალური მედალი მეცნიერებისათვის და 2003 წლის ცისფერი პრიზი, რომელსაც ანიჭებენ «გარემოს პრობლემების გადაჭრისათვის წარჩინებული მეცნიერული კვლევებისათვის». დოქტორმა ლიკინსმა ეს უკანასკნელი ჯილდო თავის დიდი ხნის თანამშრომელთან, ჰერბერტ ბურმანთან გაიყო. ლიკინსმა მასთან ერთად პირველმა ჩაატარა «გრძელვადიანი ეკოლოგიური კვლევები» ჰაბარდ ბრუკის ექსპერიმენტულ ტყეში, ნიუ ჰამფშიას თეთრ მთებში. როგორც ეკოსისტემის შესწავლის ინსტიტუტის პრეზიდენტი და დირექტორი ნიუ იორკის შტატში, იგი ხელმძღვანელობს მეცნიერთა და სწავლულთა დიდ გუნდს, მაგრამ ყოველ ზაფხულს ბრუნდება ჰაბარდ ბრუკში, იმისათვის, რომ განაგრძოს კვლევები ტყისა და წყლების ეკოსისტემის ფუნქციონირების შესახებ. ჩვენ მისი ინტერვიუ ჰაბარდ ბრუკის ერთ-ერთი ისტორიული კვლევის ადგილზე ჩავწერეთ.

რატომ მოიქცა ჰაბარდ მრუკის ექსპერიმენტული ტყე ჩვენი ეკოსისტემის კვლევის ცენტრში?

როცა 1961 წელს დარმუტის ფაკულტეტზე დავიწყე მუშაობა იქ შევხვდი ჰერბ ბორმანს, რომელმაც გამიზიარა თავისი იდეა ტყის ეკოსისტემის შესწავლისათვის მცირე წყალგამყოფების გამოყენების შესახებ. ჰაბარდ ბრუკის ექსპერიმენტული ტყე სწორედ ამგვარი კვლევებისათვის გამოდგებოდა, თანაც ახლოსაც იყო. ასე, რომ ეს ერთ-ერთი ისეთი ხელსაყრელი შემთხვევათაგანი იყო, როცა ყველაფერი ერთმანეთს დაემთხვა. ჩემი მეცნიერული კარიერის დიდი წილი სწორედ ამგვარი უეცრად გამოჩენილი იღბლიანი შანსის შედეგია, ანუ როცა ფხიზლად ხარ თვალით, ყურით, გონებით და როგორც კი კარგი შანსი გამოჩნდება, ხელიდან არ უშვებ და აკეთებ რაღაც სასარგებლო საქმეს.

რატომ არის ჰამარდ მრუკი ასეთი მიმზიდველი, როგორც ტყის მასივი, ეკოსისტემის კვლევებისათვის?

ჩვენთვის ინტერესის აღმძვრელი თავიდანვე ამ ეკოსისტემის სირთულესთან დაპირისპირება იყო. იდეა მარტივი იყო. ჩვენ გამოვიყენეთ სამედიცინო ანალოგიის პრინციპი. გადავწყვიტეთ, რომ შეგვეძლო, გაგვეზომა წყლის ქიმიური შემცველობა ისევე, როგორც ექიმი აკეთებს პაციენტის სისხლის ქიმიური შემცველობის ანალიზს, იმისათვის, რომ გაგვეგო ჩვენი პაციენტის – წყალგამყოფის სიჯანსაღე.

ჩვენ გვინდოდა, გაგვეზომა ქიმიური შემცველოვა სისტემის ყველა პარამეტრში: სისტემაში ჩამავალ, როგორიცაა მაგალითად, ნალექები, და სისტემიდან გამავალ, როგორიცაა მაგალითად, სისტემიდან გადინებული წყალი და აქედან გვეცადა, გაგვეგო პაციენტის ჯანმრთელობის მდგომარეობის შესახებ. ჩვენ ნებისმიერ წყალგამყოფში ვპოულობთ ადგილს, სადაც ძირითადი ბაზისი ზედაპირთან ახლოსაა და იქ ჰიდრომეტრულ სადგურს ვაშენებთ, რომელსაც ასევე წყალსაცავი ჰქვია. მთიდან ჩამომავალი მთელი წყალი ჩვენს წყალგამყოფს გაივლის და ამდენად, ჩვენ შეგვიძლია ძალიან ზუსტად გავზომოთ წყლის ქიმიურ შემადგენელთა რაოდენობა მთელი წლის განმავლობაში.

ეს თქვენი ამგვარი კვლევების 42-ე ზაფხულია აქ ჰამარდ მრუკში.

ალმათ ძალიან ძნელია ასეთი ხანგრძლივი კვლევების დაფინანსების მოპოვება.

ჩვენი წინადადებები კვლევებისათვის გრანტების მოსაპოვებლად ძირითად აქცენტს აკეთებს მოკლევადიან საკითხებზე, რომლებიც საჭიროებენ გრძელვადიან მონაცემებს. მაგალითად, გრძელვადიანი მონაცემები ჰაბარდ ბრუკიდან, რომელიც შეეხებოდა მჟავე წვიმების არსებობის დადგენას, ძალიან მნიშვნელოვანი იყო. იგი ასევე შეეხებოდა ამინდის მოკლევადიანი გაზომვების მონაცემთა ბაზის შექმნას იმასთან დაკავშირებით, მჟავე წვიმების პრობლემა უარესდება თუ უკეთესდება. მოკლევადიანი ეკოლოგიური კვლევა ჰაბარდ ბრუკის კვლევების მახასიათებელი კრიტერიუმი გახდა.

როგორი იყო ხალხის რეაქცია ჰამარდ ბრუკში მჟავე წვიმების გამოვლენასთან დაკავშირებით?

თუმცა მჟავე წვიმები ადრე უკვე შესწავლილი იყო შვედი მეცნიერების მიერ, ჩვენი კვლევა წარმოადგენდა პირველ დოკუმენტალურ მასალას ჩრდილო-ამერიკაში მჟავე წვიმების არსებობის შესახებ. როცა ჩვენ 1972 წელს გამოვაქვეყნეთ პირველი მასალა მჟავე წვიმების არსებობის შესახებ, პრესამ დიდი ხმაური ატეხა. იმის გამოაშკარავება, რომ წვიმა არ იყო ჯანსაღი, ხალხისთვის ძალიან მტკივნეული საკითხი აღმოჩნდა. ჰაბარდ ბრუკიდან აღებული გრძელვადიანი მონაცემები ძალიან ძლიერი არგუმენტი აღმოჩნდა საიმისოდ, რომ ვინმე შეგვდავებოდა მჟავე წვიმის არსებობაში და ვფიქრობ, სამართლიანი იქნება იმის აღნიშვნა, რომ ამ გრძელვადიანი მონაცემების ხარისხმა წვლილი შეიტანა „სუფთა ჰაერის აქტის“ 1990 წლის შესწორებაში, რაც მჟავე წვიმასა და წიაღისეული საწვავის ჟანგვას შორის კავშირების არსებობას შეეხებოდა.

ჰამარდ ბრუკი ასევე ცნობილია ტყის გაჩეხვის ექსპერიმენტებით ტყის ჩეხვის შედეგების შესწავლის მიზნით.

როგორ ასერხეთ ასეთი ფართომასშტაბიანი ექსპერიმენტის ჩატარებას და რა ძირითადი შედეგები გაქვთ?

ასეთი ექსპერიმენტული მანიპულაციის მაგალითს წარმოადგენს, მაგალითად, როცა ჩვენ ვჩეხავთ ხეებს ერთ-ერთ წყალგამყოფთან და ამ მოჭრილ ხეებს იქვე ვტოვებთ, სადაც ისინი დაეცნენ. შემდეგ ჩვენ ვიყენებდით ჰერბიციდებს, რომ შევაჩეროთ ხელახალი ზრდა ყლორტების ამოყრა 3 წლით. შემდეგ ვადარებთ ჩვენი ექსპერიმენტული წყალგამყოფისა და სხვა წყალგამყოფის მონაცემებს, რომელსაც ხელი არ შეხებია. ჩვენ მოველოდით, რომ ექსპერიმენტული წყალგამყოფიდან უფრო მეტი წყალი დაიღვრებოდა და ეს მართლაც ასე აღმოჩნდა. რასაც არ მოველოდით, იყო ის, რომ დაღვრილი წყლის ქიმიური შემადგენლობა ასე შეიცვლებოდა. მაგალითად ნიტრატების დონე წყალში ავარდა იმ მაჩვენებლამდე, რაც აღემატება ადამიანისათვის ჯანმრთელი სასმელი წყლის სტანდარტებს. ხეების გაჩეხვამ ნიადაგში აზოტის ციკლაცია დაარღვია და აკუმულირებული აზოტის ნიტრატი წყალს გაჰყვა. აზოტის დანაკარგი შენელდა 1 წლის შემდეგ, მაგრამ ნიადაგის ზოგიერთი საკვების, როგორიცაა მაგალითად კალციუმის შემცველობა ჯერ არ დაბრუნებია იმ დონეს, რაც ტყის გაჩეხვამდე 1965 წელს იყო.

როგორ უთავსდება ტყის ჩეხვის ეს ექსპერიმენტი ტყის მენეჯმენტს?

კვლევას ფუნდამენტალური მნიშვნელობა აქვს ჩვენი ძირეული წარმოდგენების ჩამოყალიბებისათვის იმის შეს-

ჩემი მეცნიერული კარიერის დიდი წილი სწორედ ამგვარი უეცრად გამოჩენილი იღბლიანი შანსის შედეგია, ანუ როცა ფხიზლად ხარ თვალით, ყურით, გონებით და როგორც კი კარგი შანსი გამოჩნდება, ხელიდან არ უშვებ და აკეთებ რაღაც სასარგებლო საქმეს.



ახებ, თუ თავად ეკოლოგია როგორ ეგუება ამგვარ სამუშაოებს. მაგრამ პრესამ დიდი ხმაური ატეხა და ეს ყველაფერი გადაიტანა ტყის გაჩეხვის შესახებ დაპირისპირების ჭრილში. ჩვენი გრძელვადიანი მონაცემების საფუძველზე 1978 წელს სამეცნიერო სტატიაში ჩვენ შევთავაზეთ, რომ შესაძლებელია ტყის გაჩეხვა ამ ტიპის ტყეებში თუ სპეციფიკურ ინსტრუქციებს დავიცავთ. ტყის ჩეხვა არ შეიძლება ციცაბო ფერდობზე ანდა დიდ ფართობზე, და რა თქმა უნდა, წყლის არხი დაცული უნდა იყოს, მაგრამ რაც ყველაზე უფრო მნიშვნელოვანია, კონკრეტულ ადგილზე ტყე არ უნდა იჩეხებოდეს ხშირად. თუ ტყეს მეტისმეტად ხშირად გავჩეხთ, სისტემა გამოიფიტება არსებითი საკვებისაგან. ეს ისევეა, როგორც ბაღში. თუ თქვენ გამუდმებით იღებთ და არაფერს აბრუნებთ, თქვენ გამოფიტავთ ნიადაგს. ტყის სერვისმა მიიღო 100 წლიანი როტაციის პოლიტიკა (ტყის გარკვეული სექცია შეიძლება გაიჩეხოს მხოლოდ 100 წელიწადში ერთხელ) და ჩვენ ამით ძალიან ვამაყობთ. ტყის მენეჯმენტის პროტოკოლი მეცნიერებას ეყრდნობა.

ჰამარდ მრუკში წარმოებულმა რომელმა კვლევითმა პროექტმა შეიძლება მიიპყროს როგორც ეკოლოგიური საზოგადოების, ასევე ჩვეულებრივი ხალხის ყურადღება?

რიჩარდ ჰოლმსი და მისი კოლეგები დარმუტის კოლეჯიდან ახლა აწარმოებენ მართლაც შესანიშნავ გრძელვადიან შესწავლას ჩიტების პოპულაციის შესახებ. ვფიქრობ, რომ მათი ერთ-ერთი ღირშესანიშნავი აღმოჩენათაგანია ის, რომ ყველა სახეობის ჩიტების მთლიანი რაოდენობა, რომლებიც ტყეში ბინადრობენ, დღეს 1969 წელთან შედარებით სამჯერ ნაკლებია. ზოგიერთი სახეობა რაოდენობრივად გამრავლებულია, მაშინ როცა სხვა სახეობები საერთოდ არის გამქრალი. ახლა კვლევის ფოკუსშია საკითხები იმის შესახებ, თუ როგორი გავლენა შეიძლება იქონიოს ჩიტების პოპულაციაზე ისეთმა ფაქტორებმა, როგორიცაა მტაცებლები, საკვებზე მისაწვდომლობა და სხვა. კიდევ ერთი პროექტი, რომელიც მე ღირეულად მიმაჩნია, ეხება ამ ხეობის ძირში მდებარე პატარა ლამაზ ტბას, რომელსაც სარკის ტბა ჰქვია. ერთ-ერთი პირველი, რის გაკეთებასაც მე აქ მუშაობის დასაწყისშივე შევუდექი, დაახლოებით 1965 წელს, იყო ტბაზე ყინულის საფარის არსებობის ხანგრძლივობის შესახებ მონაცემების ჩაწერა. ყინულის საფარის ხანგრძლივობა დაკავშირებულია ტბის სითბოს მარაგის მთლიან მოცულობასთან. ასე, რომ ეს არის ტემპერატურისა და კლიმატის ცვალებადობის მაჩვენებელი. როგორც მოსალოდნელია, ყინულის საფარის ხანგრძლივობის პერიოდი ძალიან განსხვავებულია დროის მცირე მონაკვეთშიც კი, რადგანაც ამინდია განსხვავებული წლითიწლობით. მაგრამ ჩვენმა გრძელვადიანმა მონაცემებმა უჩვენა, რომ ტბაზე ყინულის საფარის არსებობის ხანგრძლივობაში აღინიშნება სტატისტიკური მაჩვენებლის უაღრესად საყურადღებო შემცირება. დღეს დაახლოებით 19 დღით ნაკლები პერიოდის განმავლობაში ფარავს ყინული ტბას, ვიდრე 1960 წელს. ეს არის გლობალური დათბობის აშკარა მაჩვენებელი.

თქვენი მუშაობის პარალელურად ჰამარდ მრუკში, თქვენ მრძანდებით ეკოლოგიური კვლევების ინსტიტუტის (ე.კ.ი.– IES) პრეზიდენტი და დირექტორი. რა გიმიძგათ თქვენ 20 წლის წინ, რომ გაგეცვალათ პრესტიჟული მუდმივი შემოსავლით უზრუნველყოფილი კათედრა კორნელში, არაშემოსავლიანი კვლევებისა და საგანმანათლებლო პროფილის ინსტიტუტში.

ამ შეკითხვას ხშირად მისვამენ ჩემი კოლეგები, ზოგს მიაჩნია, რომ მე სიგიჟე ჩავიდინე. ეკი-ში თანამდებობაზე შესასრულებელი სამუშაოს აღწერამ დამანახა, რომ ეს ძირითადად ნიშნავდა, რომ მე შემეძლო მეკეთებინა ყველაფერი, რისი გაკეთებაც მინდოდა, იმდენ ხანს, რამდენ ხანსაც საქმეს კარგად გავაკეთებდი და ეს მე ძალიან მომეწონა. მე ვიყავი ეკი-ის დამფუძნებელი დირექტორი და უაღრესად ვამაყობ იმით, რომ ინსტიტუტმა ასეთი წარჩინებული საერთაშორისო რეპუტაცია მოიპოვა. ჩვენ გვყავს მეცნიერთა უბრწყინვალესი გუნდი, რომლებიც ხშირად მუშაობენ პროექტებზე მდინარე ჰადსონში ზებრას განმანადგურებელი ორკარედი ნიჟარების შესახებ (უტტილუს). ეს პროექტები საჭიროა ინფექციური დაავადებების კვლევებისათვის, მათ შორის Elymus aenarius-ის ეკოლოგიისათვის.

რამომ გიზიდავთ ასე მრავალდისციპლინარული გუნდზე ორიენტირებული კვლევა, რომელსაც თქვენ ეკი–ში აწარმოებთ?

მრავალმა გონებამ შეიძლება უფრო სწრაფი და უფრო უკეთესი პროგრესი მოიტანოს, ვიდრე ერთმა. დღეს მეცნიერებაში დიდი პროექტების განხორციელების ერთადერთ გზას წარმოადგენს გუნდური მუშაობა, განსაკუთრებით იმ სფეროებში, რომლის წამყვანი თავისებურებაა ბიო-კომპლექსურობა, მაგრამ ასეთი გუნდური თანამშრომლობის მეცნიერებისათვის საჭიროა, რომ კოლეგებისადმი სრული ნდობა გქონდეს. ვფიქრობ, კურსდამთავრებულებს უფრო მეტი პრაქტიკის საშუალება უნდა მივცეთ, რომ მოვამზადოთ ისინი კვლევით გუნდებში სამუშაოდ.

პრაქტიკასა და წრთვნას რაც შეეხება, ეკი თავის სამეცნიერო მისიას საგანმანათლებლო პროგრამასთან ერთად ასრულებს. თქვენთან კურსდამთავრებულებს აქვთ რაიმე შანსი?

ჩვენ გვაქვს შ, ეროვნული კვლევითი პრაქტიკა კურსდამთავრებულთათვის (REV). ყოველ გაზაფხულს ათ ან თორმეტ სტუდენტს ვარჩევთ. კვლევით სამუშაოებში მონაწილეობის მიღების გარდა შერჩეული სტუდენტები იღებენ ინსტრუქციებს, როგორ დაწერონ სამეცნიერო ნაშრომი, იპოვონ სამსახური და რა არის სამეცნიერო ეთიკა. ამ წელიწადს ორი ამ სტუდენტთაგანი აქ ჰაბარდ ბრუკში აწარმოებს კვლევას. ჯგუფის დანარჩენი წევრები კი მომავალ კვირას აპირებენ ჩამოსვლას.

რამ გაგიღვივათ მუნემისადმი ინტერესი?

მე გავიზარდე ინდიანაში, პატარა ფერმაში და ადრეული ბავშვობა ფეხშიშველასა მაქვს გატარებული ტყეში და განსაკუთრებით ტბის მიდამოებში. როცა კოლეჯში შევედი, ვაპირებდი გავმხდარიყავი დაწყებითი სკოლის მასწავლებელი და ბეისბოლის მწვრთნელი. მაგრამ მყავდა ერთი პროფესორი, რომელმაც დაიჟინა, რომ დამემთავრებინა ასპირანტურა. ასპირანტურაში განაცხადი მხოლოდ იმის გამო შევიტანე, რომ თავიდან ამეცილებინა მისი რისხვა და ვისკონსინის უნივერსიტეტში წავედი სწავლის გასაგრძელებლად, სადაც შევისწავლე ტბების სისტემები. ეს კიდევ ერთი ჩემთვის გამოჩენილი შანსი იყო.

რა გაჯერება იქონია თქვენს შეხედულებაზე მუნემის შესახებ თქვენმა 42 წლიანმა გამოცდილებამ რომელიც აქ, ჰამარდ ბრუკში მიიღეთ?

ჰაბარდ ბრუკმა უამრავი შესანიშნავი საკვლევი საკითხი და თემა მომცა. მე დავიწყე როგორც გულუბრყვილო ფერმერმა ბიჭმა და მოვედი ყველაზე უფრო დახვეწილი ტექნოლოგიების გამოყენებამდე, იმისათვის, რომ პასუხი გამეცა ამ კომპლექსური სისტემის შესახებ უამრავ შეკითხვაზე და მე ვცდილობდი, დავხმარებოდი ადამიანებს იმის გაგებაში, თუ რატომაა მნიშვნელოვანი ამ ტიპის კომპლექსური სისტემების დაცვა ბუნების ეკოსისტემებში. ადამიანი პატივს უნდა სცემდეს ბუნებას, რადგან იგი წარმოადგენს ფუნდამენტალურ სასიცოცხლო სისტემას: ეს არის სუფთა ჰაერი, სუფთა წყალი, სუფთა ნიადაგი და ნოყიერი საკვები. და თუ ჩვენ ამ ეკოსისტემებს საშუალებას მივცემთ, ისინი ამოუწურავნი იქნებიან და განაგრძობენ ჩვენი იმ სასიცოცხლო რესურსებით მომარაგებას, რაც გვჭირდება. ჰაბარდ ბრუკმა შეცვალა ჩემი ცხოვრება და შეგიძლიათ წარმოიდგინოთ, რომ ვიღაცა მე ფულს მიხდის იმისათვის, რომ მე ამ ულამაზეს ადგილას ვიმუშაო.

50 შესავალი ეკოლოგიასა და ბიოსფეროში



▲ *სურათი 50.1* **პანამის ტყის ერთ-ერთი არეალი ასახავს ბიოსფეროს სიმდიდრეს.**

ამოსავალი კონცეფციები:

50. 1 **ეკოლოგია შეისწავლის ორგანიზმისა და გარემოს ურთიერთზემოქმედებას.**

50. 2 **ორგანიზმისა და გარემოს ურთიერთზემოქმედების შედეგს წარმოადგენს სახეობათა გავრცელების ლიმიტაცია (შეზღუდვა)**

50. 3 **აბიოტური და ბიოტური ფაქტორები ზეგავლენას ახდენენ წყლის ბიომების სტრუქტურასა და დინამიკაზე.**

50. 4 **კლიმატი დიდად განსაზღვრავს ხმელეთის ბიომების სტრუქტურასა და დისტრიბუციას.**

შესავალი:

ეკოლოგიის მასშტაბები

ორგანიზმები ღია სისტემებს წარმოადგენენ, მათსა და გარემოს შორის არსებობს უწყვეტი ურთიერთკავშირი – ეს ამ წიგნის ერთ-ერთი უმნიშვნელოვანესი თემაა.

ორგანიზმებსა და გარემოს შორის ურთიერთკავშირის შესწავლას ეწოდება **ეკოლოგია** (ბერძნული სიტყვიდან ოიკოს –სახლი, კერა და ლოგოს- ცოდნა, სიტყვა).

აღნიშნული ურთიერთკავშირი განსაზღვრავს ორგანიზმთა სივრცობრივ განაწილებასაც და მათ სიმჭიდროვესაც. მას უკავშირდება სამი ძირითადი შეკითხვა, რომლებსაც ჩვეულებრივ სვამენ ეკოლოგები: სად ცხოვრობენ ორგანიზმები? რატომ ბინადრობენ ისინი იქ, სადაც მათ ვპოულობთ? რამდენია ერთი სახეობის ინდივიდი ამა თუ იმ ადგილსამყოფელოში? ეკოლოგები აგრეთვე შეისწავლიან, თუ რა გავლენას ახდენს ორგანიზმისა და გარემოს ურთიერთკავშირი სახეობათა რაოდენობაზე გარკვეულ ადგილას. ისინი იკვლევენ აგრეთვე , ნიადაგში ნივთიერებათა ცვლას ტყეში ან ტბაში ან პოპულაციათა მატების სიჩქარეს.

თავისი ფართო მასშტაბის გამო ეკოლოგია არის ბიოლოგიის უაღრესად რთული (კომპლექსური) და საინტერესო, და ამასთანავე სასიცოცხლო მნიშვნელობის მატარებელი სფერო. ეკოლოგია ავლენს ბიოსფეროს სიმდიდრეს — სიცოცხლით დასახლებული დედამიწის მთლიან სივრცეს — და შეუძლია მოგვაწოდოს ფუნდამენტალური ცოდნა, რაც მოგვეხმარება იმაში, რომ დავაკონსერვოთ და შევინარჩუნოთ ეს სიმდიდრე, რომელსაც დღეს, ისე როგორც არასდროს, ემუქრება ადამიანის აქტიურობით გამოწვეული საფრთხე. ბიოსფეროს სიმდიდრე განსაკუთრებით თვალსაჩინოა ტროპიკულ ტყეებში, როგორიცაა მაგალითად, პანამის ტყე, სადაც ცხოვრობს ხოჭო-ჰერკულესი (ყნასტეს ჰერცულეს), რომელიც ასახულია **სურათზე 50.1.**

დედამიწის ტროპიკული ტყეები წარმოადგენს მილიონობით სახეობის საცხოვრებელს, 5-დან 30 მილიონამდე ჯერ კიდევ აუღწერელი მწერების, ობობების და სხვა ართროპოდების ჩათვლით. ფაქტიურად ბიოსფეროს ყველა ნაწილი დასახლებულია მრავალფეროვანი ცოცხალი ფორმებით, რომელთა უმრავლესობაც, განსაკუთრებით მიკრობული სახეობები, მეცნიერებისათვის უცნობია. ეს თავი გაგაცნობთ ეკოლოგიის მეცნიერებას და აღწერს ზოგიერთ ფაქტორს, ცოცხალს თუ არაცოცხალს, რაც გავლენას ახდენს ორგანიზმთა დისტრიბუციაზე. იგი ასევე მიმოიხილავს წყლისა და ხმელეთის ბინადართა ძირითად ტიპებს, სად ცხოვრობენ ისინი და სად მიდიან ეკოლოგები მათ შესასწავლად.

კონცეფცია 50.1

ეკოლოგია შეისწავლის ორგანიზმებისა და გარემოს ურთიერთზემოქმედებებს

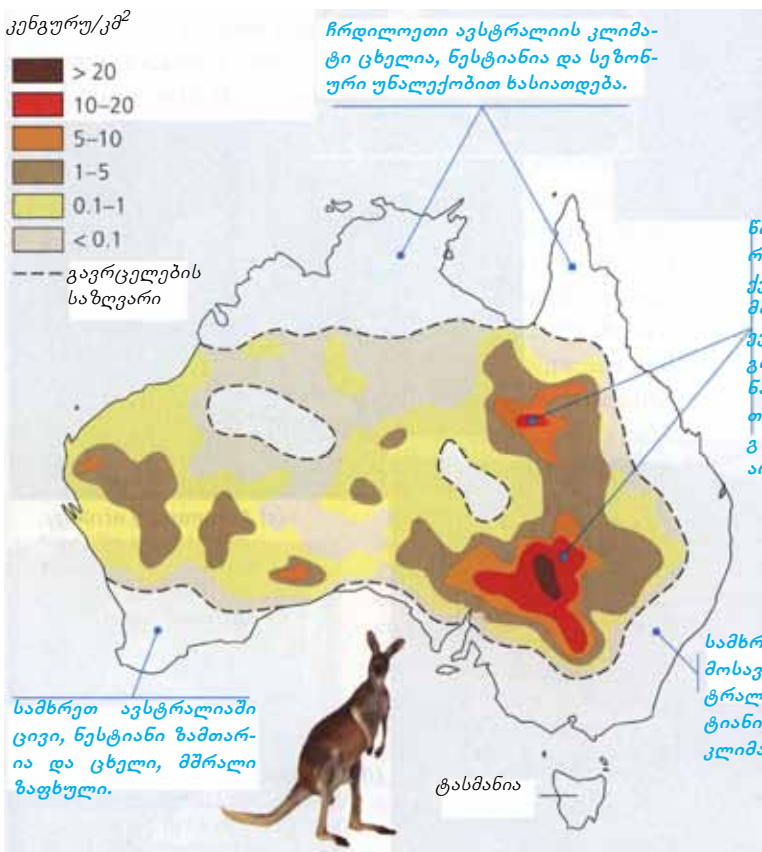
ადამიანს ყოველთვის აინტერესებდა სხვა ორგანიზმთა დისტრიბუცია და რაოდენობა. პრეისტორიულ პერიოდში ადამიანებს, მონადირეებსა და შემგროვებლებს, უწევდათ იმის შესწავლა, თუ სად შეიძლებოდა ნადირისა და საკვებად ვარგისი მცენარეების უხვად მოძიება.

სოფლის მეურნეობის განვითარებასთან ერთად და ცხოველთა მოშენება-მოშინაურებასთან ერთად ადამიანმა უფრო მეტი ისწავლა იმის შესახებ, თუ რა გავლენას ახდენს გარემო მცენარეთა და ცხოველთა ზრდაზე, გადარჩენასა და გამრავლებაზე. მოგვიანებით ნატურალისტები, არისტოტელედან დარვინამდე და შემდეგაც, აღწერდნენ და შეისწავლიდნენ ორგანიზმებს ბუნებრივ ყოფაში, აკვირდებოდნენ და სისტემატურად იწერდნენ დაკვირვების შედეგებს. არაჩვეულებრივად დიდი ცოდნა შეიძლება დღეს კიდევ შევიძინოთ აღწერილობითი მეცნიერული მიდგომიდან (რომელიც მიმართულია აღმოჩენითი მეცნიერული მიდგომისაკენ) (იხ. თავი 1.) ამდენად, ბუნების ისტორია რჩება ეკოლოგიური მეცნიერების ფუნდამენტალურ ნაწილად.

აღწერილობითი მეცნიერების სახით არსებული, ხანგრძლივი ისტორიის მქონე მეცნიერება, ეკოლოგია, ასევე წარმოადგენს ზუსტ ექსპერიმენტულ მეცნიერებას. მიუხედავად იმ სირთულეებისა, რაც თან ახლავს ბუნებრივ გარემოში ექსპერიმენტების ჩატარებას, ეკოლოგები ხშირად ამოწმებენ თავიანთ ჰიპოთეზებს საველე ექსპერიმენტებში.

ჯინ ლიკინსისა და მისი კოლეგების მიერ წარმოებული გრძელვადიანი კვლევა ჰაბარდ ბრუკის ექსპერიმენტულ ტყეებში ერთ-ერთ მაგალითს წარმოადგენს (იხ. ინტერვიუ წინ). საველე ექსპერიმენტების სხვა მაგალითებს წარმოადგენს კვლევები, რომლებშიც მკვლევარები ზომავენ ბალახისმჭამელ ცხოველთა გავლენას მცენარეთა ჯიშების მრავალფეროვნებაზე, ექსპერიმენტული 'დახურული ტერიტორიებისა' და ღია კონტროლის მქონე ტერიტორიების შედარების გზით, რომლის მიზანია გარკვეული ბალახისმჭამელი ცხოველების სახეობათა დაცვა.

ეკოლოგების ყურადღება კონცენტრირებულია კომპლექსურ სისტემებზე, რაც მეცნიერებს უბიძგებს შესაძლებლობათა სრული გამოყენებისაკენ უფრო თანმიმდევრული შედეგების მისაღებად. შესაძლოა, სწორედ ამიტომაც არიან ეკოლოგები ინოვატორები მიღებული დასკვნების გამოყენებაში. თქვენ ამ თავში მრავალი ეკოლოგიური ექსპერიმენტის მაგალითს შეხვდებით.



▲ *სურათი 50.2* **ადგილის შესწავლის საფუძველზე დადგენილი წითელი კენგურუს სიჭარბე და დისტრიბუცია ავსტრალიაში.**

ეკოლოგია და ევოლუციური ბიოლოგია

ეკოლოგია და ევოლუციური ბიოლოგია არის ორი მჭიდროდ დაკავშირებული მეცნიერება. დარვინი ორგანიზმთა დისტრიბუციაზე და მათი სპეციფიკურ გარემოსთან ადაპტაციაზე დაკვირვებებმა იმ აზრამდე მიიყვანა, რომ გარემოს ფაქტორის სხვადასხვაგვარ ურთიერთზემოქმედებას პოპულაციის შიგნით, შეეძლო გამოეწვია ევოლუციური ცვლილებები. (იხ. თავი 22). დღეს ჩვენ უამრავი მონაცემი გაგვაჩნია,

იმის დასტურად, რომ რაც ხდება ეკოლოგიური დროის ფარგლებში (წუთებში, თვეებში, წლებში), მეორდება იგივე უფრო ფართომასშტაბიანი, ევოლუციური დროის ფარგლებში (დეკადებში, საუკუნეებში, ათასწლეულებში და უფრო დიდი დროის მონაკვეთებში). მაგალითად, შევარდენს, რომელიც მინდვრის თაგვებით იკვებება, აქვს სწრაფი გავლენა მხვერპლ პოპულაციაზე გარკვეული ინდივიდების დახოცვის გამო, ამდენად მცირდება პოპულაციის მოცულობა (ეკოლოგიური ეფექტი) და იცვლება გენური ფონდი (ევოლუციური ეფექტი). მტაცებელი-მსხვერპლის ურთიერთზემოქმედების ერთ-ერთი გრძელვადიანი ევოლუციური შედეგი შესაძლოა გახდეს თაგვების სელექცია ბეწვის შეფერილობის მიხედვით, რაც დაიცავს (კამუფლაჟირებას გაუკეთებს) ცხოველებს.

ორგანიზმები და გარემო

ნებისმიერი ორგანიზმის გარემო მოიცავს აბიოტურ ანუ არაცოცხალ კომპონენტებს – ქიმიურ და ფიზიკურ ფაქტორებს, როგორიცაა ტემპერატურა, შუქი, წყალი და საკვები ნივთიერებები, და ბიოტურ ანუ ცოცხალ კომპონენტებს – ყველა სახის ორგანიზმები ანუ ბიოტები (ბიოტა), რომლებიც წარმოადგენენ ინდივიდუალური გარემოს შემადგენელ ნაწილს. სხვა ორგანიზმებს შეუძლიათ შეეჯიბრონ ამ ინდივიდს საკვების ან სხვა რესურსის მოპოვებაში, მხვერპლად გაიხადონ ის, პარაზიტად იქცნენ, თვითონ გახდნენ მისი საკვები ანდა შეცვალონ მისი ფიზიკური თუ ქიმიური გარემო.

ეკოლოგიური კვლევების ცენტრალურ საკითხს წარმოადგენს სხვადასხვა გარემოს კომპონენტების, როგორც აბიოტურის ასევე ბიოტურის, ზეგავლენის შსწავლა. მაგალითად **სურათი 50.2.** უჩვენებს ავსტრალიური წითელი კენგურუს გეოგრაფიულ გავრცელებას და წარმოგვიდგენს ორი შეკითხვის საფუძველს: რა არის ის გარემო ფაქტორები, რაც აკონტროლებს ისეთი სახეობების გეოგრაფიულ დისტრიბუციას, როგორიცაა წითელი კენგურუ? და რა ფაქტორები განაპირობებენ მის სიჭარბეს. **სურათზე 50.2.** მოცემულია ზოგიერთი კლიმატური ფაქტორი, რომლებსაც ეკოლოგები წითელი კენგურუს შემთხვევაში განიხილავენ: საყურადღებოა, რომ წითელი კენგურუ არ ცხოვრობს ავსტრალიის პერიფერიებში, სადაც სველი, ნესტიანი კლიმატური პირობებია. აღსანიშნავია ისიც, რომ წითელი კენგურუ უფრო უხვადაა იმ ადგილებში, სადაც კლიმატი უფრო მშრალია და წლითიწლობით უფრო ცვალებადი ხდება. ეს არის რუქაზე მუქი ყავისფერიდან ნარინჯისფერამდე აღნიშნული ადგილები. ამ ადგილების საზღვრებთან, სადაც კლიმატი უფრო ნესტიანია ვიდრე სიღრმეში და რომლებიც რუქაზე მოცემულია ღიაფრად, წითელი კენგურუ იშვიათია.

აღნიშნული ფაქტორები გვიჩვენებს, რომ აბიოტური ფაქტორები, ნალექის რაოდენობა და მრავალფეროვნება, გავლენას ახდენს ავსტრალიაში წითელი კენგურუს დისტრიბუციაზე, მაგრამ წითელი კენგურუს დისტრიბუციაზე კონტროლი მხოლოდ აბიოტურია? იქნებ კლიმატი ახდენს წითელი კენგურუს პოპულაციაზე არაპირდაპირ გავლენას ისეთი ბიოტური ფაქტორების მეშვეობით, როგორიცაა პათოგენები, პარაზიტები, კონკურენტები, მტაცებლები და საკვების არსებობა-არარსებობა. მაგალითად, წითელ კენგურუზე ცუდ გავლენას ახდენს უფრო ნესტიანი ადგილები, რომლებიც ხელსაყრელია პათოგენებისა და პარაზიტებისათვის? ეკოლოგებს სჭირდებათ მრავალი ფაქტორის შეჯამება და ალტერნატული ჰიპოთეზების განხილვა, როცა ცდილობენ, ახსნან სიჭარბისა და დისტრიბუციის მაგალითები.

ეკოლოგიის ქვესფეროები

ეკოლოგია შეიძლება დაიყოს სხვადასხვა ქვესფეროებად, რომლებიც შეისწავლიან საკითხებს დაწყებული ინდივიდუალური ორგანიზმების ეკოლოგიით, დამთავრებული ლადშაფტისა და ეკოსისტემის დინამიკით. (სურათი 50.3.). ყოველი ქვესფერო იყენებს თავის განსაკუთრებულ ტერმინოლოგიას და შეისწავლის სპეციფიკურ საკითხებს. თუმცა თანამედროვე ეკოლოგიური მეცნიერება სულ უფრო არღვევს სხვადასხვა სფეროებს შორის ტრადიციულად არსებულ გამყოფ საზღვრებს.

ორგანიზმის ეკოლოგია შეიძლება დაიყოს შემდეგ ქვედისციპლინებად: ფიზიოლოგიური ეკოლოგია, ევოლუციური ეკოლოგია და ქცევის ეკოლოგია. ორგანიზმის ეკოლოგია შეისწავლის, თუ როგორ უმკლავდება ორგანიზმის სტრუქტურა, ფიზიოლოგია და ქცევა (ცხოველების შემთხვევაში) იმ გამოწვევას, რასაც გარემო სთავაზობს.

პოპულაცია. ეს არის ერთი და იმავე სახეობის ინდივიდების ჯგუფი, რომლებიც ცხოვრობენ გარკვეულ გეოგრაფიულ ტერიტორიაზე. პოპულაციის ეკოლოგია კონცენტრირებულია ძირითადად იმ ფაქტორების შესწავლაზე, რაც გავლენას ახდენს ერთი სახეობის ინდივიდების რაოდენობაზე ერთ კონკრეტულ ტერიტორიაზე.

ერთობა მოიცავს ყველა სახეობის ყველა ორგანიზმს, რომლებიც ერთ კონკრეტულ ტერიტორიაზე ცხოვრობენ. ეს არის მრავალი სხვადასხვა სახეობის პოპულაციათა ერთიანობა. ამდენად ერთობათა ეკოლოგიის კვლევის სფერო მოიცავს ერთობებში სახეობათა ურთიერთზემოქმედების მთლიან არეალს. კვლევის ეს არეალი კონცენტრირებულია ისეთ საკითხებზე, როგორიცაა:

როგორ ზეგავლენას ახდენს ერთობის სტრუქტურასა და ორგანიზაციაზე ისეთი ფაქტორების ურთიერთმოქ-

მედება, როგორიცაა: მტაცებლობა, შეჯიბრი, დაავადებები და ასევე აბიოტური ფაქტორები, როგორიცაა ჩარევა (მყუდროების დარღვევა).

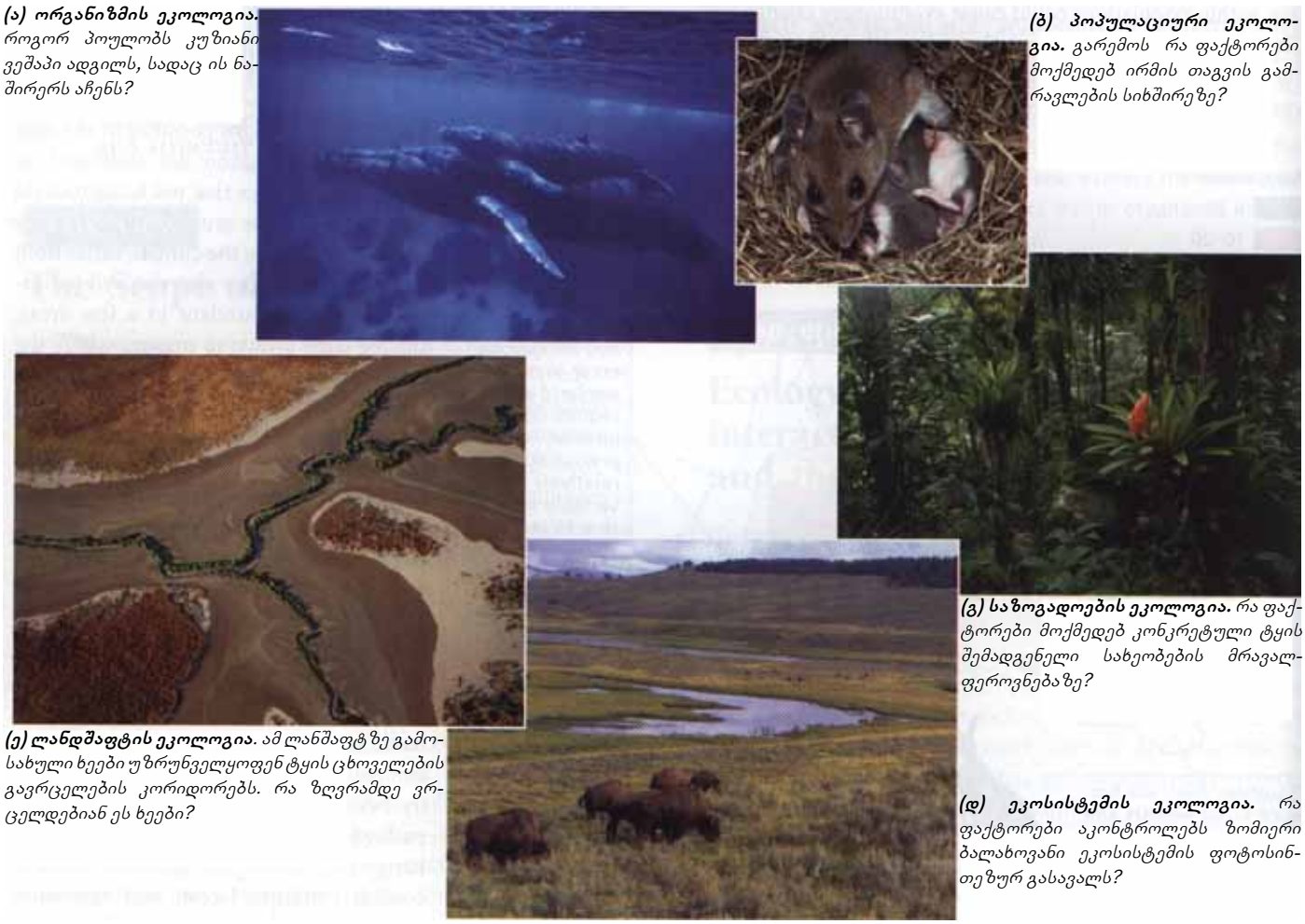
ეკოსისტემა მოიცავს ყველა აბიოტურ ფაქტორს, გარდა სახეობათა მთლიანი ერთობებისა, რომლებიც კონკრეტულ ტერიტორიაზე ცხოვრობენ. ეკოსისტემა, მაგალითად ტბა, შეიძლება შეიცავდეს სხვადასხვა ერთობებს. ეკოსისტემის ეკოლოგიაში მახვილი გაკეთებულია სხვადასხვა ბიოტურ და აბიოტურ კომპონენტებს შორის ენერგიისა და ქიმიური ციკლაციის საკითხებზე.

ლანდშაპტის ეკოლოგია შეისწავლის ეკოსისტემის სფეროს. მისი ორი მაგალითია: მდინარის გასწვრივ ჩამწკრივებული ხეების რიგის კორიდორი მეჩხერი მცენარეული საფარით დაფარულ დაბლობზე, ანდა ბალახით შემოფარგლული მარჯნის რიფების მონაკვეთები.

როგორ არის ყველაფერი ეს მოწყობილი გეოგრაფიულ რეგიონში. ნებისმიერი ლანდშაფტი ან ზღვის პეიზაჟი შედგება სხვადასხვა ტიპის „მონაკვეთების“ მოზაიკისაგან. გარემოს ამ მახასიათებელს ეკოლოგები უწოდებენ „მონაკვეთებად დაყოფას“.

ლანდშაფტური ეკოლოგიური კვლევები ყურადღებას ამახვილებს იმ ფაქტორებზე, რომლებიც აკონტროლებენ ენერგიის, ნივთიერებებისა და ორგანიზმების ურთიერთგაცვლას ეკოსისტემის მონაკვეთებს შორის, რომლებიც თავის მხრივ ლანდშაფტსა და ზღვის პეიზაჟებს ქმნიან.

ბიოსფერო არის გლობალური ეკოსისტემა – ეს არის პლანეტის ეკოსისტემების მთლიანი ჯამი. ეკოლოგიის ეს უდიდესი სფერო მოიცავს სიცოცხლით დასახლებული დედამიწის მთლიან მოცულობას: ეს არის ზღვის დონიდან რამოდენიმე კილომეტრის სიმაღლის ატმოსფერო, ქვემოთ — ხმელეთი ზღვების ჩათვლით, რომელთა სიღრმეშიც სულ ცოტა სამი კილომეტრის სიმაღლის კლდეებია, — მიწა, ტბები, მდინარეები, გამოქვაბულები და ოკეანეები, რომელთა სიღრმე რამოდენიმე კილომეტრია. ბიოსფეროს დონეზე კვლევის მაგალითებია ანალიზი იმის შესახებ, თუ როგორი გავლენა შეიძლება მოახდინოს დედამიწის კლიმატზე და შედეგად, მთლიანობაში სიცოცხლეზე, ატმოსფერული CO_2-ის კონცენტრაციის ცვალებადობამ.



(ა) ორგანიზმის ეკოლოგია. *როგორ პოულობს კუზიანი ვეშაპი ადგილს, სადაც ის ნაშირერს აჩენს?*

(ბ) პოპულაციური ეკოლოგია. *გარემოს რა ფაქტორები მოქმედებ ირმის თაგვის გამრავლების სიხშირეზე?*

(გ) საზოგადოების ეკოლოგია. *რა ფაქტორები მოქმედებ კონკრეტული ტყის შემადგენელი სახეობების მრავალფეროვნებაზე?*

(დ) ეკოსისტემის ეკოლოგია. *რა ფაქტორები აკონტროლებს ზომიერი ბალახოვანი ეკოსისტემის ფოტოსინთეზურ გასავალს?*

(ე) ლანდშაფტის ეკოლოგია. *ამ ლანშაფტზე გამოსახული ხეები უზრუნველყოფენ ტყის ცხოველების გავრცელების კორიდორებს. რა ზღვრამდე ვრცელდებიან ეს ხეები?*

▲ *სურათი 50.3.* ***ეკოლოგიის სხვადასხვა სფეროებში გაჩენილი კითხვების მაგალითები.***

ეკოლოგია და გარემოს დაცვის საკითხები. იმის გამო, რომ ტერმინი ეკოლოგია ხშირად ეშლებათ პუბლიკაციებში გარემოს დაცვის საკითხებთან, მეტად მნიშვნელოვანია განვმარტოთ განსხვავება ეკოლოგიასა და გარემოს დაცვის საკითხებს შორის (რომელიც იღწვის ბუნებრივი გარემოს შენარჩუნებისა და დაცვისათვის). გარემოს დაცვის პრობლემებს რომ შევეხოთ, საჭიროა გვესმოდეს ის რთული და დელიკატური ურთიერთობა რაც არსებობს ორგანიზმებსა და გარემოს შორის. ეკოლოგიის მეცნიერება სწორედ ამ ცოდნას გვთავაზობს. მაგალითად, თუ ჩვენ გვეცოდინება რომ ფოსფატი ხელს უწყობს ტბებში წყალმცენარეების ზრდას ჩვენ შეგვეძლება, გადავწყვიტოთ და შევზღუდოთ ფოსფატით მდიდარი სასუქების გამოყენება გარშემო მიდამოებში, იმისათვის, რომ დავიცვათ ტბა წყალმცენარეების ჭარბი ხლართებისაგან.

საზოგადოების დღევანდელ ცოდნას გარემოს დაცვის საკითხების შესახებ სათავე დაუდო 1962 წელს რეიჩელ კარსონის წიგნმა, „ჩუმი გაზაფხული“ (სურათი 50.4.). დღეს უკვე კლასიკად ქცეულ ამ წიგნში კარსონს სურდა, ეთქვა, რომ ისეთი პესტიციდების ფართო გამოყენებას, როგორიცაა თ, შედეგად მოჰქონდა მრავალი ისეთი ორგანიზმების პოპულაციის მოსპობა, რომელთა განადგურება გეგმაში არ იყო.

დღეს მჟავის დალექვამ ლოკალიზება გაუკეთა შიმშილს, რაც ისეთი მოვლენების შედეგს წარმოადგენდა, როგორიცაა: მიწის არასწორი გამოყენება და პოპულაციის ზრდა, ნიადაგისა და მდინარეების ტოქსიკური ნარჩენებით მოწამვლა, გადაშენებული, ანდა საშიშროების ქვეშ მყოფი სახეობების სიის ზრდა. საცხოვრებელი გარემოს განადგურება მხოლოდ ნაწილია იმ პრობლემებისა, რაც ემუქრება ჩვენს საერთო სახლს, დედამიწას, სადაც ჩვენ მილიონობით სხვა ცოცხალ ფორმებთან ერთად ვცხოვრობთ.

ბევრი გავლენიანი ეკოლოგი, ჯინ ლიკინსის ჩათვლით, აცნობიერებს იმის პასუხისმგებლობას, რომ საჭიროა გააგებინონ კანონმდებლებსა და საზოგადოებას იმ გადაწყვეტილებათა შესახებ, რაც გარემოზე უარყოფით ზემოქმედებას ახდენს. ამ პასუხისმგებლობის მნიშვნელოვანი ნაწილია მეცნიერული კომპლექსურობისა და გარემოს დაცვის საკითხთა ერთმანეთთან დაკავშირება. პოლიტიკოსები და კანონმდებლები ხშირად მოითხოვენ ცალსახა პასუხს გარემოს დაცვასთან დაკავშირებულ ისეთ შეკითხვაზე, როგორიცაა: რამდენი ძველი ნაშენი ტყეა საჭირო „ნაირფეროვანი ბუნების“ გადასარჩენად. ეკოლოგიურ კვლევებს შეუძლია, რასაკვირველია, არსებითი ინფორმაციის მოწვდა პოლიტიკური გადაწყვეტილების მისაღებად საცხოვრებელი გარემოს შენარჩუნებასთან დაკავშირებით. პასუხი ამგვარ შეკითხვებზე ხშირად სხვა, შემდგომ შეკითხვებსაც ბადებს. მაგალითად: რამდენი ბუ უნდა გადავარჩინოთ? რამდენად აუცილებელია მათი გადარჩენა? რამდენ ხანს შეძლებენ ისინი სიცოცხლეს ამ სახის ტყეში? ეკოლოგებს შეუძლიათ დახმარების გაწევა ამგვარ შეკითხვებზე პასუხის გაცემით, ისე, რომ ხალხმაც და კანონმდებლებმაც შეძლონ სწორი გადაწყვეტილების მიღება გარემოს დაცვის საკითხებთან დაკავშირებით.

თუმცა ჩვენი ეკოლოგიური ინფორმაცია არასდროს სრულყოფილი არ არის, მაინც არ შეგვიძლია გადავდოთ გადაწყვეტილებების მიღება გარემოს დაცვის საკითხებთან დაკავშირებით იქამდე, ვიდრე ყველა კითხვაზე პასუხი არ გვექნება.

მაგრამ იქიდან, რაც ჩვენ ნამდვილად ვიცით ბიოსფეროს ურთიერთკავშირის შესახებ, იქნებ ჭკვიანური იყოს, დავიცვათ სიფრთხილის პრინციპი, რომელიც შეიძლება უბრალოდ გამოვხატოთ ასე: „სიფრთხილეს თავი არ სტკივა“. ალდო ლეოპოლდმა, ცნობილმა ველური სიცოცხლის კონსერვატორმა, კარგად გადმოსცა სიფრთხილის პრინციპი, როცა დაწერა: „შეკეთებისას ყველაზე გონივრულია არ გადავაგდოთ არც ერთი ჭანჭიკი“.



◀ *სურათი 50.4* ***რეიჩელ კარსონი.*** *დღევანდელი გარემოს დამცველთა მოძრაობისათვის სათაო წიგნში, „უმი გაზაფხული“, კარსონმა გაგზავნა მესიჯი: „ბუნებაზე კონტროლი“. ეს ის ფრაზაა, რომელიც ქედმაღლურად გაიგეს, რომელიც დაიბადა ბიოლოგიისა და ფილოსოფიის ნეანდერტამულ ხანაში, როცა მიაჩნდათ, რომ ბუნება არსებობდა ადამიანისათვის მოსახმარებლად.*

კონცეფცია 50.1 შემოწმება

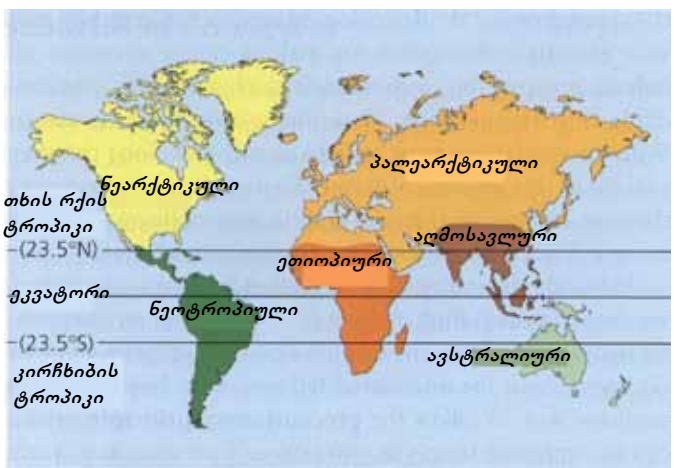
1. დაუპირისპირეთ ერთმანეთს ეკოლოგია და გარემოს დაცვა, როგორ უკავშირდება ეკოლოგია გარემოს დაცვას.
2. როგორი გავლენა შეიძლება მოახდინოს ეკოლოგიური დროის მასშტაბში მომხდარმა მოვლენამ ევოლუციური დროის მასშტაბში მომხდარ მოვლენაზე.
3. ეკოლოგიის რომელ სფეროს ეხება ქვემოთ ჩამოთვლილი?
   ა) ეკოლოგი, რომელიც შეისწავლის ავსტრალიაში წითელი კენგურუს დისტრიბუციასა და სიჭარბეს.
   ბ) ეკოლოგი, რომელიც სწავლობს იმ ცვლილებებს, რა პირობებშიც მცენარეული ჯიშები ყველაზე უფრო ჭარბად ვრცელდება ტყეში ხანძრის შემდეგ.

კონცეფცია 50.2

ორგანიზმებისა და გარემოს ურთიერთზემოქმედება ლიმიტირებს სახეობათა დისტრიბუციას

22-ე თავში ჩვენ განვიხილეთ ბიოგეოგრაფია, ინდივიდთა სახეობების დისტრიბუცია წარსულში და აწმყოში, ევოლუციური თეორიის კონტექსტში. ეკოლოგებმა დიდი ხანია გააცნობიერეს ბიოსფეროში ორგანიზმთა დისტრიბუციის გლობალური და რეგიონალური მოდელები. კენგურუები ბინადრობენ ავსტრალიაში და არა ჩრდილოეთ ამერიკაში, მაშინ, როცა ორკაპა ანტილოპები (ნტილოცაპრა ამერიცანა) გვხვდებიან შეერთებული შტატების დასავლეთში და არა ევროპასა და აფრიკაში. საუკუნეზე მეტი ხნის წინ დარვინმა, ვალასმა და სხვა ბუნებისმცოდნეებმა (ნატურალისტებმა) დაიწყეს დისტრიბუციის ფართო მოდელების იდენტიფიკაცია ბიოგეოგრაფიული არეალების დასახელებით. (სურათი 50.5.). ჩვენ დღეს ვუკავშირებთ ამ ბიოგეოგრაფიულ არეალებსა და კონტინენტური დინების მოდელებს.

ბიოგეოგრაფია გვაძლევს ცოდნას, რაც წარმოადგენს კარგ საფუძველს იმის გასაცნობიერებლად, თუ რა იწვევს სახეობათა გეოგრაფიული დისტრიბუციის ლიმიტირებას. იმის გასაგებად, თუ როგორ შეძლეს ეკოლოგებმა ამის



▲ *სურათი 50.5* **ბიოგეოგრაფიული არეალები.** *კონტინენტური დინებები და ბარიერები, როგორიცაა უდაბნოები და მთაგრეხილები, ყველაფერი ეს განაპირობებს გარკვეულ ფლორასა და ფაუნას დედამიწის უმთავრეს ბიოგეოგრაფიულ არეალებში. არეალები მკვეთრად არ არის შემოფარგლული. ისინი ერწყმის იმ ზონებს, სადაც მომიჯნავე არეალების სახეობებიც თანაარსებობენ.*

გარკვევა, მოდით, გავიაროთ იმ შეკითხვათა სერიალი, რომელიც მოცემულია სურათზე 50.6.

გაფანტვა და დისტრიბუცია

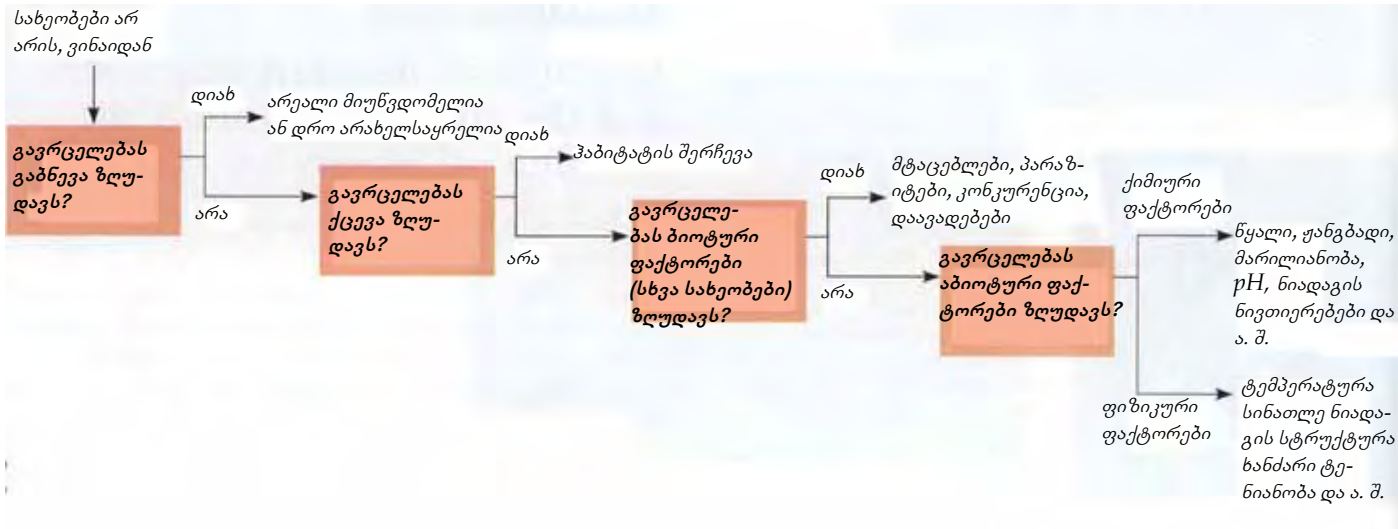
გაფანტვა არის ინდივიდთა მჭიდრო პოპულაციის ცენტრიდან ან მათი მშობლიური ტერიტორიებიდან გამოსვლა და გადაადგილება. ორგანიზმთა გლობალურ დისტრიბუციას განაპირობებს მაგალითად: რატომ არ არიან კენგურუები ჩრდილო ამერიკაში? ბიოგეოგრაფმა შეიძლება შემოგვთავაზოს ეს მარტივი ჰიპოთესა: ისინი იქ ვერ მოხვდნენ, რადგანაც მათი გაფანტვისათვის არსებობდა ბარიერი. ეს არეალი კენგურუსათვის მიუდგომელი აღმოჩნდა, მაგრამ თუ კენგურუმ, რომელიც ხმელეთსაა მიჯაჭვული, ვერ მოახერხა ჩრდილო ამერიკამდე მიღწევა საკუთარი ძალებით, სხვა ორგანიზმებმა, რომლებიც გრძელ მანძილზე გადაადგილებას ადაპტირებულნი არიან, მაგალითად ზოგიერთი ჯიშის ჩიტებმა, მოახერხეს. ორგანიზმთა გაფანტვის შესწავლას უდიდესი მნიშვნელობა აქვს, როგორც ევოლუციაში გეოგრაფიული იზოლაციის კვლევის (იხ. თავი 24), ასევე სახეობათა მიმდინარე გეოგრაფიული დისტრიბუციის ფართო მოდელების კვლევისათვის.

ბუნებრივი გავრცელების არეალები

გაფანტვის როლი წარმოჩინდება, როცა ორგანიზმები აფართოებენ მათი ბინადრობის არეალებს და მიდიან იმ ტერიტორიებზე, სადაც მათ ადრე არ უცხოვრიათ. მაგალითად, ცატტლე აგრეტ (იხ. სურათი 53.10.), რომელიც გავრცელებულია აფრიკაში, ევრაზიასა და ავსტრალიაში, 200 წლის წინ ამ ძლიერ ფრინველს ვერ შეხვდებოდით ამერიკის ტერიტორიაზე, მაგრამ 1800-იანი წლების ბოლოს მათ შეძლეს ატლანტიკის ოკეანის გადაფრენა და სამხრეთ ამერიკის ჩრდილო-აღმოსავლეთის ნაწილის დაპყრობა. იქიდან ისინი თანდათანობით გავრცელდნენ ჩრდილოეთის მიმართულებით ცენტრალურ ამერიკაში, იქიდან კი ჩრდილო-ამერიკაში და 1950-იან წლებში მიაღწიეს ფლორიდას. მას შემდეგ ისინი ფართოდ გაიშალნენ და დღეს ისინი გავრცელებული არიან წყნარი ოკეანის სანაპიროებამდე დასავლეთით, ხოლო სამხრეთ კანადამდე ჩრდილოეთით.

დიდკუდა შოშია (უისცალუს მეხიცანუს), დიდი ზომის თვალსაჩინო ჩიტი, რომელიც ენათესავება შაშვსა და მოლაღურს, კიდევ ერთი იმ სახეობათაგანია, რომელმაც დროთა განმავლობაში გავრცელების არეალები გაიფართოვა და მექსიკის ყურის სანაპიროებიდან და რიო-გრანდეს ხეობიდან ჩრდილოეთისკენ გავრცელდა (სურათი 50.7).

სურათი 50.7. დიდკუდა შოშიების პოპულაციის გავრცელება აშშ-ში 1974-1996 წლებში. ამ სახეობამ 22 წელი-



▲ *სურათი 50.6* ***გეოგრაფიული დისტრიბუციის ლიმიტირების განმსაზღვრელ ფაქტორთა ნუსხა.*** *ეკოლოგები, როცა ისინი სახეობათა დისტრიბუციის ლიმიტაციას სწავლობენ, განიხილავენ ამგვარი შეკითხვების რიგს.*

წადში მნიშვნელოვნად გაიფართოვა გავრცელების არეალები.

ბუნებრივი გავრცელების არეალების გაფართოება თვალნათლივ გვიჩვენებს გაფანტვის გავლენას დისტრიბუციაზე, მაგრამ გაფანტვის დაკვირვების საშუალება ძალიან იშვიათად გვეძლევა. შედეგად, ეკოლოგები ხშირად მიმართავენ ექსპერიმენტულ მეთოდებს, იმის გასარკვევად თუ რა როლს თამაშობს სახეობათა დისტრიბუციის ლიმიტირებაში გაფანტვა.

სახეობათა ტრანსპლანტაცია

იმის გასარკვევად წარმოადგენს თუ არა გაფანტვა ძირითად ფაქტორს დიტრიბუციის ლიმიტაციაში, ყველაზე პირდაპირ გზას წარმოადგენს დაკვირვების წარმოება სახეობათა განზრახი თუ უნებლიე ტრანსპლანტაციის შედეგებზე იმ არეალებში, სადაც ისინი ადრე არ ბინადრობდნენ. ტრანსპლანტაცია ითვლება წარმატებულად, როცა სახეობები მხოლოდ კი არ გადარჩებიან და განაგრძობენ სიცოცხლეს ახალ გარემოში, არამედ როცა ისინი გამრავლებასაც შეძლებენ. ამდენად ტრანსპლანტაციის წარმატება განისაზღვრება მხოლოდ არაუმცირეს სიცოცხლის ერთი ციკლის დასრულების შემდეგ. თუ ტრანსპლანტაცია წარმატებულია, ჩვენ შეგვიძლია დავასკვნათ, რომ სახეობათა გავრცელების პოტენციალი უფრო დიდია, ვიდრე მათი ფაქტობრივი გავრცელების არეალის მოცვა. სხვა სიტყვებით, რომ ვთქვათ, სახეობებს შეუძლიათ იცხოვრონ კიდევ სადმე გარკვეულ ტერიტორიაზე, სადაც ისინი ამჟამად არ ბინადრობენ.

სახეობები ახალ გეოგრაფიულ ტერიტორიაზე შეყვანისას ხშირად არღვევენ ერთობებს და იმ ეკოსისტემას, რომლებშიც ისინი შიყვანეს და ვრცელდებიან წინასწარ განზრახული არეალის მიღმა შორ მანძილზე. (იხ. თავი 55). შესაბამისად ეკოლოგები ტრანსპლანტაციის ექსპერიმენტებს დღეს ხშირად არ მიმართავენ. ამის ნაცვლად ისინი აღნუსხავენ მონაცემებსა და შედეგებს იმ მოვლენებისა, როცა სახეობები სხვა მიზნებისთვის იქნენ ტრანსპლანტირებულნი. მაგალითად სანადირო ცხოველების შემოსაყვანად, ანდა როცა მოხდა სახეობების უნებლიე ტრანსპლანტაცია.

ქცევისა და საცხოვრებელი ადგილის შერჩევა (სელექცია)

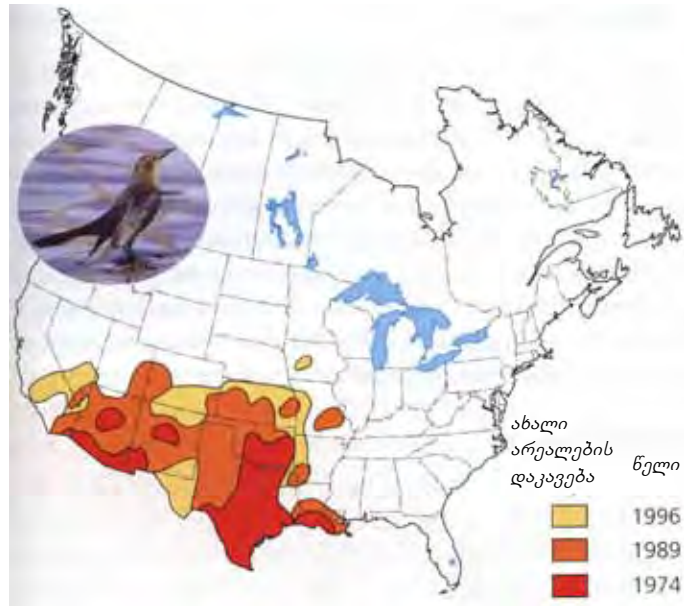
როგორც ტრანსპლანტაციის ექსპერიმენტები გვიჩვენებს, ზოგიერთი სახეობა სრულად არ იყენებს მისი გავრცელების პოტენციალს, მაშინაც კი, თუ მათ ფიზიკურად აქვთ შესაძლებლობა გაიფანტონ დაუკავებელ ადგილებში. მივყვეთ ჩვენი კითხვების ნუსხას სურათიდან 50.6: რა როლს თამაშობს ქცევა დისტრიბუციის ლიმიტაციაში? როცა ინდივიდები თავს არიდებენ გარკვეულ საცხოვრებელ ადგილს, მაშინაც კი, თუ ეს ადგილი მათთვის ხელსაყრელია, მათი დისტრიბუციის ლიმიტაცია ხდება საცხოვრებელი ადგილის სელექციის მიხედვით. თუმცა საცხოვრებელი ადგილის სელექცია როგორც წესი, ცხოველებს ეხება, მცენარეებსაც შეუძლიათ შეარჩიონ საცხოვრებელი ადგილი, მაგალითად, ისეთი თესლის წარმოქმნით, რომელიც ღვივდება მხოლოდ მკაცრად განსაზღვრულ კონკრეტულ გარემო პირობებში – მიუხედავად იმისა, რომ მცენარეებს გადაადგილების საშუალება არა აქვთ, რადგანაც მათ ფესვები აქვთ მიწაში. თუმცა საცხოვრებლის შერჩევა

არის ერთ-ერთი ყველაზე ძნელად გასაგები ეკოლოგიური პროცესთაგანი, ზოგიერთი მაგალითი მაინც ძალიან კარგადაა შესწავლილი მწერების სახეობათა საცხოვრებლის შერჩევის ჩათვლით. მდედრი მწერები ხშირად დებენ კვერცხებს მხოლოდ ძალიან მცირე რაოდენობის სტიმულის პასუხად, რამაც შეიძლება შეზღუდოს მწერთა დისტრიბუცია გარკვეულ მასპინძელ-მცენარეებთან. ლარვას (მატლს), ევროპულ სიმინდის მბურღავს, შეუძლია, მაგალითად, იკვებოს სხვადასხვა მრავალფეროვანი მცენარეებით, მაგრამ მას ვხვებით მხოლოდ და მხოლოდ სიმინდში, რადგანაც კვერცხისმდებელ მდედრებს იზიდავს სიმინდის მიერ გამოყოფილი სურნელი. განვიხილოთ კოღო ანოფელესის ეკოლოგია. ეს მწერი, როგორც დაავადების ძალიან მნიშვნელოვანი გადამტანი, ფართოდ არის შესწავლილი. მისი შესწავლა ერთ-ერთი ღონისძიებათაგანია, რომელიც ჩატარდა მალარიის გავრცელების წინააღმდეგ ბრძოლისთვის.

ანოფელესის ყველა სახეობა ასოცირდება საცხოვრებელი ადგილის გარკვეულ ტიპთან. საოცარია, მაგრამ აშკარად ხელსაყრელი ტროპიკული საცხოვრებელი ადგილების დიდი არეალი მთლიანად თავისუფალია საშიში კოღოებისაგან. მათი დისტრიბუციის შემაფერხებელი ფაქტორი აღმოჩნდა მდედრი კოღოების მიერ კვერცხის დასადებად ადგილის შერჩევა. როგორც ჩანს, ტროპიკული კოღო სულელი უნდა იყოს, რადგანაც ის არ დებს კვერცხებს მისთვის აშკარად ხელსაყრელ ბრინჯის ყანებში. მაგრამ მისი ეს საქციელი შეიძლება იმით აიხსნას, რომ ბრინჯის ყანები ევოლუციურად ახალი საცხოვრებელი გარემოა და კოღო არ არის მასთან ადაპტირებული. ადაპტაცია უეცრად არ ხდება, არც ევოლუცია წარმოშობს ისეთ ორგანიზმებს, რომლებიც სრულყოფილად არიან ადაპტირებულნი ყველანაირ გარემოსთან. (იხ. თავი 23)

ბიოტური ფაქტორები

თუ ქცევა სახეობათა, მაშინ ჩვენი შემდეგი შეკითხვა იქნება: დისტრიბუციის შემზღუდველ ფაქტორს ბიოტური ფაქტორები ანუ სხვა სახეობები წარმოადგენს? მრავალ შემთხვევაში სახეობებს არ შეუძლიათ დაასრულონ სიცოცხლის ციკლი თუ ისინი სხვა ახალ არეალში ტრანსპლანტირდებიან. გადარჩენისა და გამრავლების უნარის არქონა შესაძლებელია გამოწვეული იყოს სხვა ორგანიზმებთან ნეგატიური ურთიერთზემოქმედებით. ეს შეიძლება იყოს მტაცებლობა, პარაზიტობა, დაავადებები ანდა შეჯიბრი. ანდა გადარჩენა და გამრავლება შეიძლება ლიმიტირდეს სხვა სახეობათა არყოფნით, რომლებზედაც ტრანსპლანტირებული სახეობები დამოკიდებულნი არიან. მაგალითად, დამტვერვის მეშვეობით გამრავლებადი განსაკუთრებული სახეობის მცენარის არყოფნამ შეიძლება ხელი შეუშალოს ტრანსპლანტირებული მცენარეების ჯიშებს გამრავლებაში, თუმცა ამგვარი სპეციფიკური დამოკიდებულება იშვიათია. გეოგრაფიული დისტრიბუციის ბიოტური ლიმიტაციის ფაქტორების უფრო გავრცელებული მაგალითებია მტაცებლები (ორგანიზმები, რომლებიც ხოცავენ თავიანთ მსხვერპლებს) და ბალახისმჭამელები (ორგანიზმები, რომლებიც იკვებებიან ბალახეულით და წყალმცენარეებით). ყველაფერი მარტივია, იმ ორგანიზმებს, რომლებიც ჭამენ, შეუძლიათ იმ ორგანიზმების დისტრიბუციის ლიმიტაცია, რომლებსაც ისინი ჭამენ.



▲ *სურათი 50.7* ***შეერთებულ შტატებში 1974-დან 1996 წლამდე დიდკუდა გრაკლის გამრავლებადი პოპულაციების გავრცელება.*** *22 წლიწადში გრაკლმა გამრავლების არეალი მნიშვნელოვნად გაზარდა.*

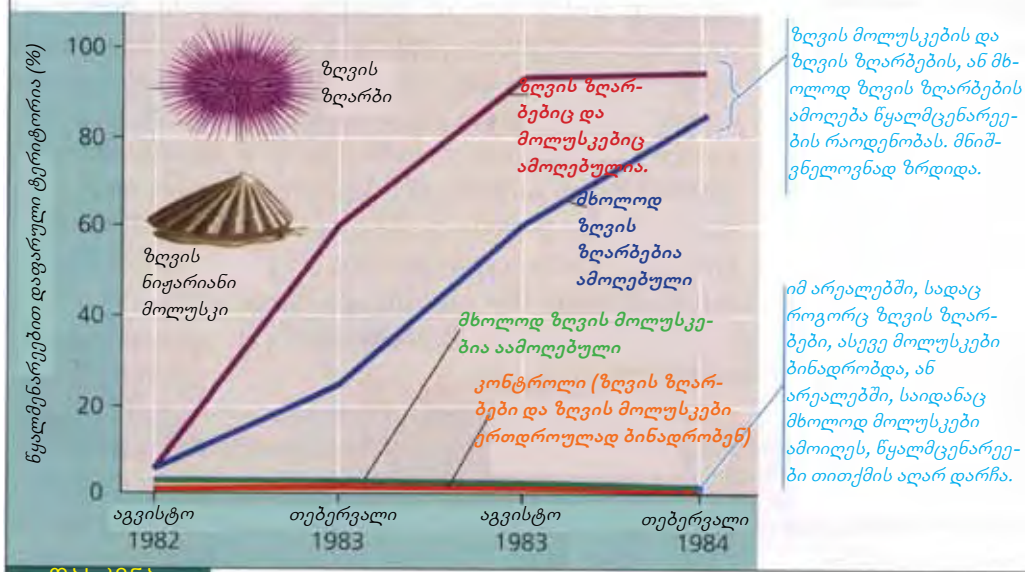
მოდით განვიხილოთ ბალახისმჭამელების მიერ საკვები მცენარეების ჯიშების დისტრიბუციის ლიმიტაციის ერთი სპეციფიკური შემთხვევა. გარკვეულ ზღვის ეკოსისტემებში ხშირად გვხვდება ურთიერთდაპირისპირებული დამოკიდებულება ზღვის ზღარბების სიჭარბესა და წყალქვეშა მცენარეების (როგორიცაა მურაწყალმცენარე) სიჭარბეს შორის. იმ ადგილებში, სადაც ცხოვრობენ ზღვის ზღარბები, რომლებიც წყალქვეშა მცენარეებით იკვებებიან, წყალმცენარეთა დიდი გროვები ჭარბად ფეხს ვერ იკიდებენ. ასე, რომ, ამ შემთხვევაში წყალმცენარეებისათვის ადგილობრივი დისტრიბუცია კონტროლდება ზღვის ზღარბების მიერ. ამ ტიპის ურთიერთზემოქმედება შეიძლება შემოწმდეს „მოცილებისა და დამატების“ ექსპერიმენტის საშუალებით. ავსტრალიაში, სიდნეისთან ახლოს კვლევებისას ვ.ჯ. ფლეჩერმა სიდნეის უნივერსიტეტიდან, შეამოწმა ჰიპოთეზა იმის შესახებ, რომ ზღვის ზღარბები წარმოადგენენ წყალმცენარეების დისტრიბუციის მაკონტროლებელ ფაქტორს. ფლეჩერი ფიქრობდა, რომ

სურათი 50.8

კვლევა მოქმედებს თუ არა წყალმცენარეებით მკვებავი ზღვის ზღარბები და ზღვის მოლუსკები ამ წყალმცენარეების გავრცელებაზე?

ექსპერიმენტი *უ. ჯ. ფლეტჩერმა სიდნეისთან ახლოს (ავსტრალია) გამოიკვლია წყალმცენარეებით მკვებავი ორი ცხოველის, ზღვის ზღარბისა და ზღვის ნიჟარიანი მოლუსკების გავლენა წყალმცენარეების რაოდენობაზე. საკონტროლო ადგილის მეზობელი არეალებიდან ან ზღვის ზღარბები, ან მოლუსკები, ან ორივე სახეობა ამოიღეს.*

შედეგები *ფლეტჩერმა წყალმცენარეების არეალში ზღვის ზღარბიან და უზღარბო ადგილებს შორის დიდი სხვაობა დააფიქსირა.*



დასკვნა *ზღვის მოლუსკებისა და ზღვის ზღარბების ამოღებას წყალმცენარეებით დასახლებული ფართობის ზრდა მოჰყვა. ეს ნიშნავს, რომ წყალმცენარეების გავრცელებაზე ორივე სახეობა მოქმედებს. ზღვის ზღარბების ამოღების შედეგად წყალმცენარეების ფართობი მნიშვნელოვნად იზრდება, მხოლოდ ზღვის მოლუსკების ამოღების შემდეგ, კი უმნიშვნელოდ. ფლეტჩერმა დაასკვნა, რომ ზღვის ზღარბები გაცილებით მეტად ზღუდავენ წყალმცენარეების გავრცელებას, ვიდრე ზღვის მოლუსკები.*

თუ ეს ჰიპოთეზა სწორი აღმოჩნდებოდა, მაშინ შესაძლებელი იქნებოდა უფრო მეტ წყალმცენარეს დაეპყრო ის ადგილები, საიდანაც ზღვის ზღარბები იქნებოდნენ მოცილებულები. ამის საპირისპიროდ, თუ ზღვის ზღარბებს დავამატებთ იმ ადგილებში, სადაც წყალმცენარეები უხვადაა, წყალმცენარეების რაოდენობა შემცირდება. ერთი სირთულე, რომელიც ამ დროს არსებობს არის ის, რომ ხშირად ზღვის ზღარბების გარდა მათთან ერთად იმ ადგილებში, სადაც წყალმცენარეები შეიძლება გამრავლდეს, ცხოვრობენ კიდევ სხვა ბალახისმჭამელებიც. ფლეჩერისათვის საჭირო იყო მანიპულაციური საველე ექსპერიმენტების სერიალის ჩატარება. იმის გამო, რომ ზღვის ზღარბების გავლენა შეესწავლა წყალმცენარეებზე საკვლევ არეალში მას ზღვის ზღარბების იზოლირება მოუხდა. **(სურათი 50.8).**

მტაცებლებისა და ბალახისმჭამელების გარდა სახეობათა დისტრიბუციის მაკონტროლებელი ფაქტორის როლი ასევე შეიძლება შეასრულოს საკვები რესურსების არსებობა-არარსებობამ, პარაზიტებმა, დაავადებებმა და შეჯიბრმა. საუბედუროდ, ამგვარი ლიმიტაციის ზოგიერთ ყველაზე უფრო ტრაგიკულ შემთხვევას ადგილი აქვს მაშინ, როცა ადამიანს (ნებსით თუ უნებლიედ) შეჰყავს ეგზოტიკური მტაცებელი ანდა შეაქვს დაავადება ახალ არეალში და ამით ადგილობრივ ბუნებრივ სახეობებს ანადგურებს. ამ ტიპის მაგალითებს თქვენ ნახავთ 55-ე თავში, როცა განვიხილავთ კონსერვაციულ ეკოლოგიას.

აბიოტური ფაქტორები

ბოლო შეკითხვა ჩვენი შეკითხვების ნუსხიდან განიხილავს აბიოტურ ფაქტორებს, როგორც დისტრიბუციის მაკონტროლებელ ფაქტორებს. ორგანიზმთა გლობალურ დისტრიბუციაზე დიდ გავლენას ახდენს ისეთი აბიოტური ფაქტორები, როგორიცაა რეგიონალური სხვაობა ტემპერატურის, წყლის და მზის სხივების თვალსაზრისით. განხილვის დროს საჭიროა გვახსოვდეს, რომ გარემოსათვის დამახასიათებელია როგორც სივრცობრივი ჰეტეროგენულობა, ასევე ტემპორალური ჰეტეროგენურობა. სხვა სიტყვებით თუ ვიტყვით, იგი განსხვავდება სივრცობრივად და დროის მხრივ. თუმცა დედამიწის ორ რეგიონს შეიძლება ჰქონდეს განსხვავებული პირობები მოცემულ დროში, ბიოტური ფაქტორების დღიურ და წლიურ ამპლიტუდებს შეუძლიათ წაშალონ ან გაამკვეთრონ რეგიონალური მახასიათებლები.

ტემპერატურა

გარემოს ტემპერატურა წარმოადგენს მეტად მნიშვნელოვან ფაქტორს ორგანიზმთა დისტრიბუციაში, რადგანაც იგი გავლენას ახდენს ბიოლოგიურ პროცესებზე. უჯრედები შეიძლება დასკდეს თუ წყალი, რომელსაც

ისინი შეიცავენ, გაიყინება. (ეს ხდება 0 გრადუს ცელსიუსზე უფრო დაბალ ტემპერატურაზე), და უმეტესობა ორგანიზმების პროტეინი კარგავს ბუნებრივ თვისებებს 45ცელსიუს გრადუსზე მაღალ ტემპერატურაზე. მცირე რაოდენობის ორგანიზმებს შეუძლიათ შეინარჩუნონ საჭირო აქტიური მეტაბოლიზმი ძალიან დაბალ ან ძალიან მაღალ ტემპერატურაზე. უჩვეულო ადაპტაციის უნარი საშუალებას აძლევს ზოგიერთ ორგანიზმს, როგორიცაა მაგალითად, თერმოფილური (სითბოსმოყვარული) პროკარიოტული ორგანიზმები (იხ. თავი 27), იცხოვროს იმ ტემპერატურის პირობებში, რომელიც ჩვეულებრივი ცხოვრების პირობებისათვის დამახასიათებელი ტემპერატურის ზღვრებს სცილდება.

ორგანიზმთა შინაგან ტემპერატურაზე გავლენას ახდენს გარემო ტემპერატურასთან მისი ტემპერატურის ურთიერთგაცვლა. უმეტესობა ორგანიზმებს შეუძლიათ შეინარჩუნონ გარემოს ტემპერატურაზე მხოლოდ რამოდენიმე გრადუსით მაღალი ან დაბალი ქსოვილის ტემპერატურა (იხ. თავი 40). ძუძუმწოვრები და ჩიტები, როგორც ენდოთერმები, წარმოადგენენ ძირითად გამონაკლისს, მაგრამ ენდოთერმულ სახეობებსაც კი შეუძლიათ ფუნქციონირება გარემო ტემპერატურის ცვალებადობის მხოლოდ საკმაოდ ვიწრო ფარგლებში.

წყალი

სახეობათა დისტრიბუციაში მეორე უმნიშვნელოვანეს ფაქტორს წარმოადგენს წყლით უზრუნველყოფის დრამატული ნაირფეროვნება. მტკნარი წყლისა და ზღვის ორგანიზმები ცხოვრობენ აკვატურ გარემოში. მაგრამ უმეტესობა სახეობებისა მოკლებულია, როგორც მტკნარი, ასევე მარილიანი წყლის გარემო საცხოვრებელს. მათი შეზღუდულობის გამო ოსმორეგულაციისადმი. ხმელეთის ორგანიზმები ცხოვრობენ გამოშრობის ფაქტიურად გამუდმებული საფრთხის წინაშე და მათი გლობალური დისტრიბუცია დამოკიდებულია იმაზე, თუ რამდენად ძალუძთ მათ მოიპოვონ და შეინახონ წყალი. უდაბნოს ორგანიზმები ავლენენ უწყლო გარემოში წყლის მოპოვებისა და შენახვისადმი სხვადასხვაგვარი ადაპტაციის უნარს, როგორც ეს აღწერილია 44-ე თავში.

მზის შუქი

მზის შუქი თითქმის მთლიან ეკოსისტემას უზრუნველყოფს ენერგიით, თუმცა ენერგიის ამ წყაროს უშუალოდ მხოლოდ მცენარეები და სხვა ფოტოსინთეზური ორგანიზმები იყენებენ. შუქის ინტენსივობა არ წარმოადგენს განსაკუთრებულად მნიშვნელოვან ფაქტორს სხვადასხვა სახმელეთო გარემოში მცენარეთა ზრდის ლიმიტაციისთვის, თუმცა ტყის მიერ დაჩრდილვა წარმოშობს შუქისათვის შეჯიბრს ტყიან გარემოში. წყლიან გარემოში შუქის ინტენსივობა და ხარისხი ფოტოსინთეზური ორგანიზმის დისტრიბუციას ზღუდავს. წყლის სიღრმის ყოველი მეტრი სელექციურად შთანთქავს წითელი შუქის 45%-ს, და მასში გამავალი ცისფერი შუქის დაახლოებით 2%-ს. ამის შედეგად წყლის გარემოში მიმდინარე ფოტოსინთეზი ზედაპირთან შედარებით ახლოს ხდება. ფოტოსინთეზური ორგანიზმები თავად შთანთქავენ შემოჭრილი შუქის ნაწილს, რომელიც შემდგომში წყლის სიღრმეში ქვედა დონეებში მცირდება. შუქი ასევე მეტად მნიშვნელოვანია იმ მრავალი ორგანიზმის განვითარებისა და ქცევისათვის, რომლებიც მგრძნობიარენი არიან ფოტოპერიოდებისადმი, ანუ ეს არის დღისა და ღამის პერიოდების შეფარდებითი ხანგრძლივობა. ფოტოპერიოდი უფრო საიმედო ინდიკატორია სეზონური მოვლენებისა, როგორიცაა მაგალითად, მცენარეთა ყვავილობა (იხ. თავი 39) ანდა ცხოველთა მიგრაცია, ვიდრე ტემპერატურა.



▲ *სურათი 50.9* ***ხის ტოტების ზრდა ქარის მიმართულების მიხედვით.***

ქარი

ქარი ზრდის ორგანიზმებზე გარემო ტემპერატურის გავლენას იმით, რომ სითბოს დაკარგვა იზრდება აორთქლებისა და კონვექციის გამო (იხ. თავი 40). ის ასევე ხელს უწყობს ორგანიზმებში წყლის დაკარგვასაც, ზრდის რა აორთქლებით გაგრილების დონეს ცხოველებში და ნამის გამოყოფის დონეს მცენარეებში. გარდა ამისა, ქარს შეიძლება ჰქონდეს მნიშვნელოვანი ზეგავლენა მცენარეთა მორფოლოგიაზე, იმით, რომ იგი აფერხებს ტოტების ზრდას. ქარიან მხარეს შედეგად მოაქვს „დროშისებრი ფორმის“ ეფექტი. სურათი 50.9. ქარისაგან გამოწვეული ხის ტოტების „დროშისებრი ფორმა“.

კლდეები და ნიადაგი

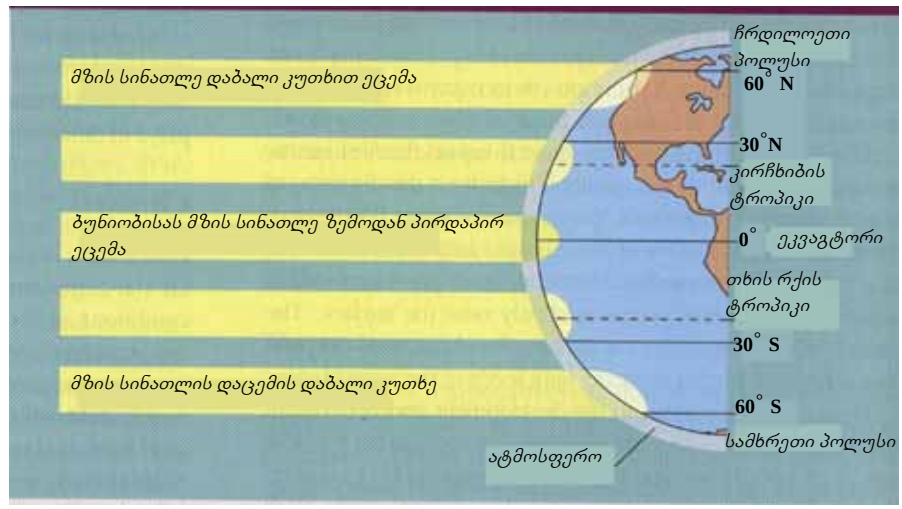
კლდეებისა და ნიადაგის ფიზიკური სტრუქტურა, პ, და მინერალური შემადგენლობა გავლენას ახდენს მცენარეთა და შესაბამისად, ამ მცენარეებით მკვებავი ცხოველების

სურათი 50.8

ჟვლეკა გლობალური კლიმატის სტრუქტურა

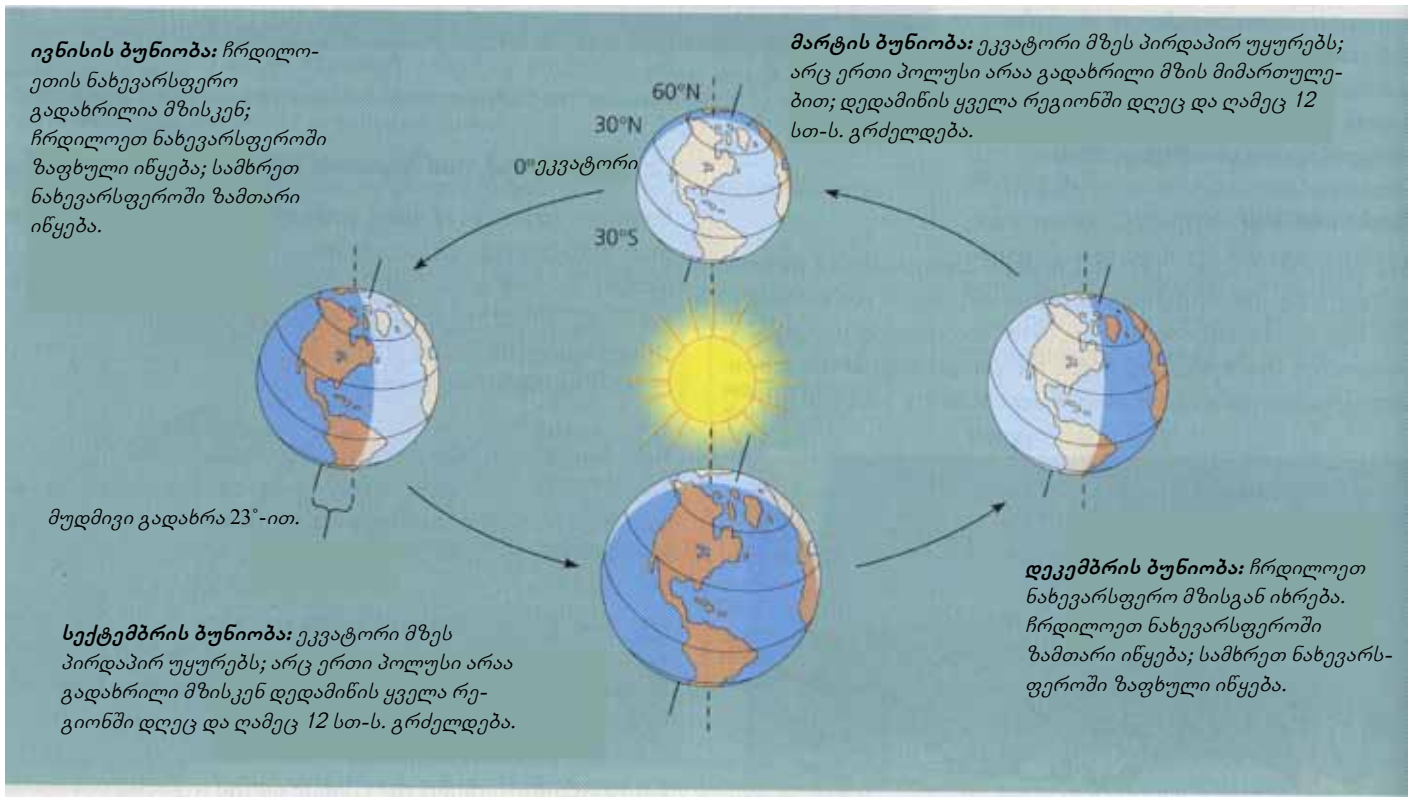
მზის სინათლის ინტენსივობის განედური ცვალებადობა

დედამიწის ფორმის სიმრუდე იწვევს მზის სინათლის ინტენსივობის განედურ ცვალებადობას. რადგანაც მზის სინათლე ტროპიკულ ზონას პირდაპირ ეცემა (ეს რეგიონებია ჩრდილოეთი განედის 23.5˚-სა და სამხრეთი განედის 23.5˚-ს შორის მდებარეობს), ყველაზე დიდი სიხცე და განათების ინტენსივობა ზედაპირის ერთეულზე აქ აღინიშნება. მაღალ განედებზე მზის სხივები დედამიწას დახრილი კუთხით ეცემა და ამრიგად, სინათლის ენერგია დედამიწის ზედაპირზე იფანტება.



მზის სინათლის ინტენსივობის სეზონური ცვალებადობა

დედამიწის დახრილობა იწვევს სეზონური ცვლილებას მზის რადიაციის ინტენსივობაში. ვინაიდან პლანეტის ღერძი 23.5˚-ით გადახრილია მზის ირგვლივ მისი მოძრაობის ორბიტის სიბრტყესთან შეფარდებით, ტროპიკებზე მოდის მზის რაიდაციის ყველაზე დიდი წყლიური რაოდენობა და ყველაზე ნაკლები სეზონური ცვალებადობა ახასიათებს. სინათლისა და ტემპერატურის სეზონური ცვალებადობა თანდათან იზრდება პოლუსების მიმართულებით.



ივნისის ბუნიობა: *ჩრდილოეთის ნახევარსფერო გადახრილია მზისკენ; ჩრდილოეთ ნახევარსფეროში ზაფხული იწყება; სამხრეთ ნახევარსფეროში ზამთარი იწყება.*

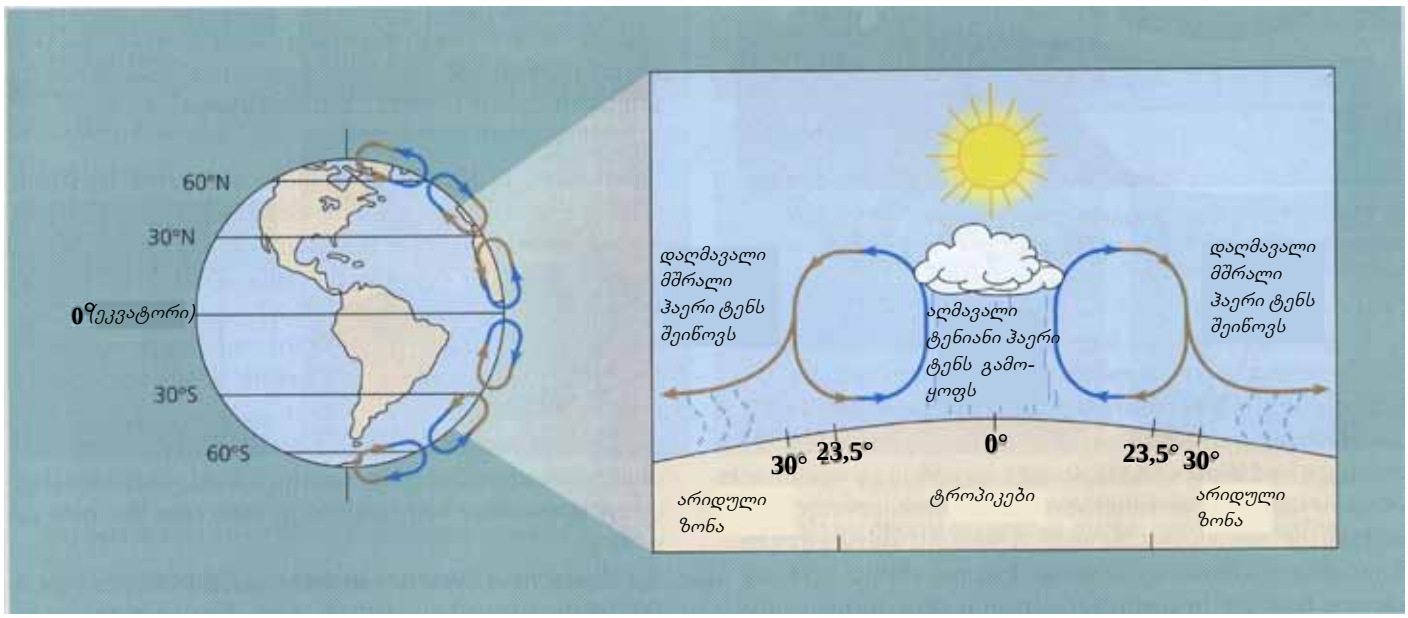
მარტის ბუნიობა: *ეკვატორი მზეს პირდაპირ უყურებს; არც ერთი პოლუსი არაა გადახრილი მზის მიმართულებით; დედამიწის ყველა რეგიონში დღეც და ღამეც 12 სთ-ს. გრძელდება.*

სექტემბრის ბუნიობა: *ეკვატორი მზეს პირდაპირ უყურებს; არც ერთი პოლუსი არაა გადახრილი მზისკენ დედამიწის ყველა რეგიონში დღეც და ღამეც 12 სთ-ს. გრძელდება.*

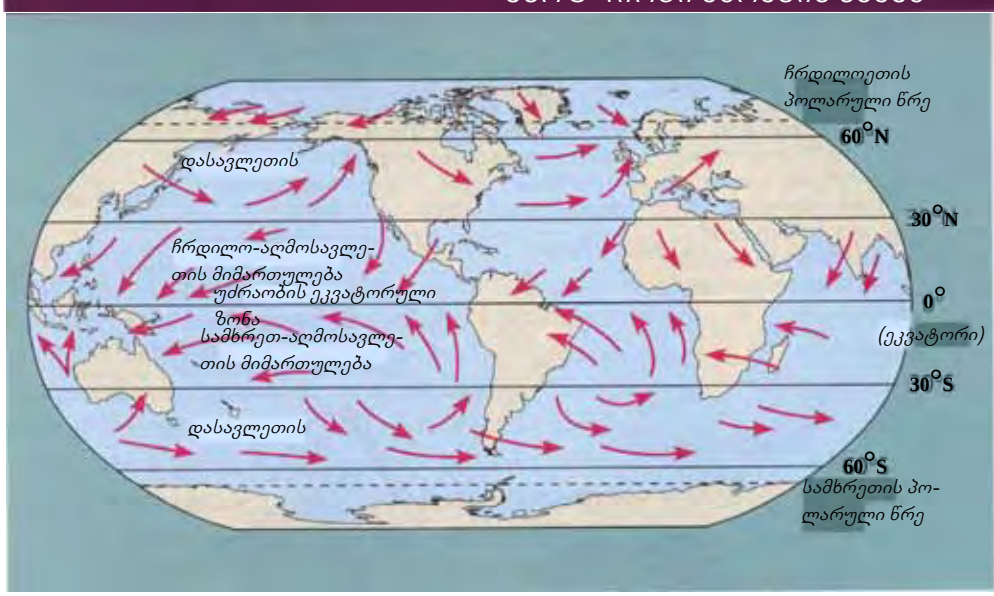
დეკემბრის ბუნიობა: *ჩრდილოეთ ნახევარსფერო მზისგან იხრება. ჩრდილოეთ ნახევარსფეროში ზამთარი იწყება; სამხრეთ ნახევარსფეროში ზაფხული იწყება.*

მსოფლიოში ატმოსფეროს ცირკულაციის და ნალექების მოდელი

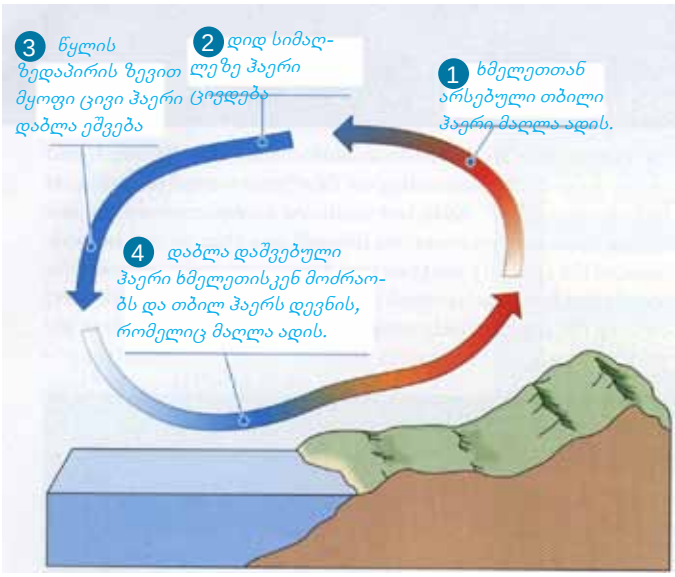
ეკვატორთან ახლოს მზის ინტენსიური გამოსხივება საფუძვლად უდევს მსოფლიო მასშტაბით ჰაერის ცირკულაციის და ნალექების თვისებებს. ტროპიკების მაღალი ტემპერატურა იწვევს დედამიწის ზედაპირიდან წყლის აორთქლებას. ცხელი, ტენიანი ჰაერის მასების ასვლას (ცისფერი ისრები) და პოლუსებისკენ მოძრაობას. ჰაერის აღმავალი მასების წყლის საცავის უმეტესი ნაწილი იცლება, რაც ტროპიკებში ჭარბ ნალექებს იწვევს. დიდ სიმაღლეზე მყოფი, უკვე მშრალი ჰაერის მასები (ყავისფერი ისრები), ქვევით, დედამიწისკენ მიემართება, თან ხმელეთიდან ტენს იწოვს და არიდულ კლიმატს ქმნის, რომელიც ჩრდილოეთი და სამხრეთი განედის 30˚-ის გარშემო უდაბნოების წარმოქმნას განაპირობებს. შემდეგ დაშვებული ჰაერის მასების ნაწილი პოლუსებისკენ მიემართება. ჩრდილოეთისა და სამხრეთი განედის 60˚-ზე ჰაერის მასები ისევ ზევით ადის და ნალექების ჭარბ გამოყოფას იწვევს (თუმცა ნაკლებს, ვიდრე ტროპიკებში). შემდეგ ცივი, მშრალი, აღმავალი ჰაერი პოლუსებისკენ მიემართება, სადაც დაბლა ეშვება და ეკვატორისკენ ბრუნდება, თან ტენს იწოვს და პოლარული რეგიონების შედარებით უნალექო, მკაცრ, ცივ კლიმატს განაპირობებს.



მსოფლიოში ქარების სქემა



დედამიწის ზედაპირთან ჰაერის დინება მსოფლიოში ქარის პროგნოზირებად სტრუქტურას განაპირობებს. დედამიწა თავისი ღერძის გარშემო ბრუნავს, ამიტომ ეკვატორთან ახლოს რეგიონები უფრო სწრაფად მოძრაობს, ვიდრე პოლუსებთან, რაც გადახრის ქარს ზემოთ ნაჩვენები ვერტიკალური მიმართულებიდან და ქმნის უფრო აღმოსავლეთის და დასავლეთის ჰაერის დინებებს. ტროპიკებში გრილი ქარი აღმოსავლეთიდან დასავლეთისკენ უბერავს; ზომიერ სარტყელში (ტროპიკებსა და არქტიკულ ან ანტარქტიდულ სარტყელს შორის გაბატონებული რეგიონები) არი დასავლეთიდან აღმოსავლეთისკენ უბერავს.



▲ *სურათი 50.11* ***დიდი წყალსატევების შემარბილებელი გავლენა კლიმატზე.*** *ეს სურათი ასახავს ზაფხულის თბილ დღის მოვლენებს.*

დისტრიბუციის ლიმიტაციაზე, და ამით ხელს უწყობს სახმელეთო ეკოსისტემაში „მონაკვეთების“ წარმოქმნას. მდინარეებსა და ნაკადულებში სუბსტრატას (ფსკერის დონის) შემადგენლობამ შეიძლება გავლენა იქონიოს წყლის ქიმიურ შემადგენლობაზე, რაც თავის მხრივ გავლენას ახდენს იქ მობინადრე ცხოველებზე. მტკნარი წყლისა და ზღვის გარემოში სუბსტრატას სტრუქტურა განსაზღვრავს, რომელი ორგანიზმები შეიძლება იქ ცხოვრობდნენ ან იზრდებოდნენ.

ახლა, როცა ჩვენ მიმოვიხილეთ აბიოტური ფაქტორები, რომლებიც ორგანიზმთა დისტრიბუციას აკონტროლობენ, მოდით, ყურადღება გადავიტანოთ იმაზე, თუ როგორ იცვლებიან ეს ფაქტორები კლიმატთან მიმართებაში, რადგანაც მხედველობაში მისაღებია ის დიდი როლი, რასაც კლიმატი ასრულებს სახეობათა დისტრიბუციის განსაზღვრაში.

კლიმატი

კლიმატის უმთავრეს კომპონენტებს და გარკვეულ არეალებში ძირითადი ამინდის პირობების განმსაზღვრელ ფაქტორებს წარმოადგენს ოთხი აბიოტური ფაქტორი – ტემპერატურა, წყალი, მზის შუქი და ქარი. კლიმატის ფაქტორები, მეტადრე ტემპერატურა და წყალი, განსაკუთრებით მნიშვნელოვან გავლენას ახდენს ორგანიზმთა დისტრიბუციაზე. ჩვენ შეგვიძლია აღვწეროთ კლიმატური მოდელები ორ დონეზე: მაკროკლიმატის ანუ ეს არის მოდელები გლობალურ, რეგიონალურ და ლოკალურ დონეებზე და მიკროკლიმატის, ძალიან საინტერესო მოდელები, მაგალითად მოდელი, რომლის პირობებშიც ცხოვრობენ წაქცეული მორის ქვეშ ორგანიზმთა ერთობები. მოდით, განვიხილოთ დედამიწის მაკროკლიმატი.

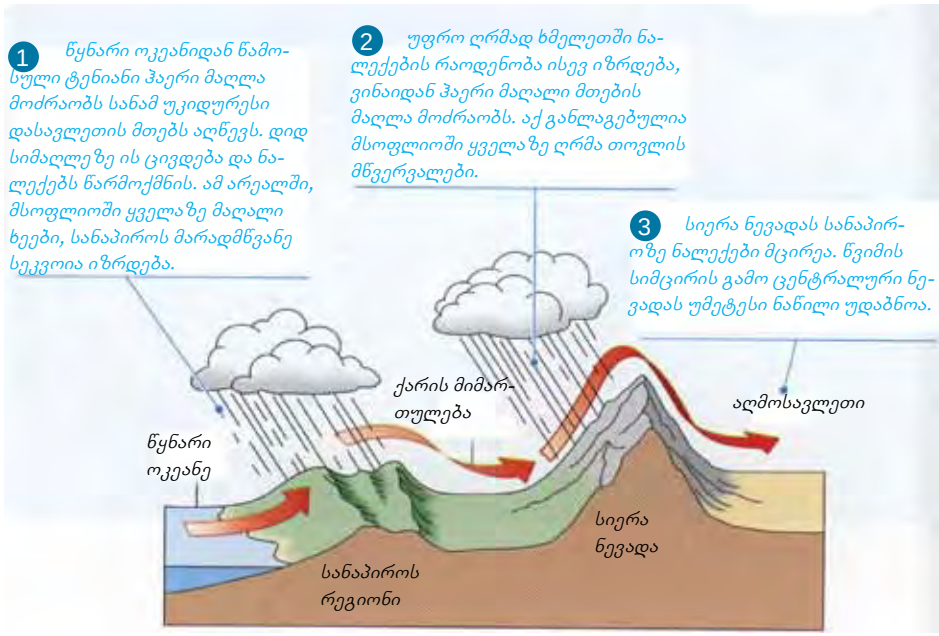
გლობალური კლიმატის მოდელები

დედამიწის გლობალური კლიმატის მოდელები უმთავრესად განპირობებულია შემომავალი მზის ენერგიითა და პლანეტის მოძრაობით კოსმოსში. მზის სითბოს გავლენა ატმოსფეროზე, ხმელეთსა და წყალზე იწვევს ტემპერატურის სხვადასხვაობას, ჰაერის მოძრაობის ციკლებს და წყლის აორთქლებას, რაც თავის მხრივ, განაპირობებს კლიმატის დრამატულ ნაირფეროვნებას. სურათი 50.10, მომდევნო ორ გვერდზე აჯამებს დედამიწის კლიმატის მოდელებს და მათი ფორმირების საფუძვლებს.

რეგიონალური, ლოკალური და სეზონური გავლენა კლიმატზე

ახლომდებარე წყლური წარმონაქმნები და ტოპოგრაფიული მახასიათებლები, როგორიცაა მთაგრეხილები, ქმნიან რეგიონალური კლიმატის ვარიაციებს, ხოლო ლანდშაფტის უფრო მცირე მახასიათებლები ადგილობრივი, ლოკალური კლიმატის ვარიაციებს განაპირობებენ. კლიმატის ეს რეგიონალური და ლოკალური ვარიაციები ბიოსფეროს მონაკვეთებად დაყოფას უზრუნველყოფენ. სეზონური ვარიაციები წარმოადგენს კლიმატზე გავლენის კიდევ ერთ ფაქტორს.

წყლური წარმონაქმნები. ოკეანის დინებები კლიმატზე გავლენას ახდენს იმდენად, რამდენადაც იგი აცხელებს და აგრილებს კონტინენტის სანაპირო ხაზზე წყლის ზემოთ დალაგებულ ჰაერის მასებს, რომლებიც შეიძლება შემდეგ გავრცელდნენ ხმელეთზეც. სანაპირო რეგიონები, როგორც წესი, უფრო ტენიანია ვიდრე იგივე განედის შიდასახმელეთო არეალები. გრილი, ტენიანი ჰავა, რომელსაც შეერთებული შტატების დასავლეთ ნაწილში სამხრეთისაკენ მოძრავი კალიფორნიის გრილი დინება წარმოქმნის, ხელს უწყობს ზომიერი წვიმის ტყეების ეკოსისტემას, რომლებშიც წყნარი ოკეანის ჩრდილო-დასავლეთით დომინირებენ დიდი წიწვოვანი ხეები, ხოლო სამხრეთით დიდ ტერიტორიაზე — კალიფორნიული გიგანტური ხეების ჭალებია. ამის მსგავსად მექსიკის ყურეში თბილი დინება რომელიც კარიბის ზღვიდან ჩრდილოეთის მიმართულებით მოძრაობს ჩრდილოეთ ატლანტიკის გავლით, არბილებს ჰავას ჩრდილო ევროპის დასავლეთ სანაპიროზე. ამის შედეგად ჩრდილო-დასავლეთი ევროპა უფრო თბილია ზამთრის განმავლობაში ვიდრე ახალი ინგლისის შტატში, რომელიც უფრო სამხრეთით მდებარეობს, მაგრამ გრილდება ლაბრადორის დინების გამო, რომელიც



▲ *სურათი 50.12* ***მთების გავლენა ნალექიანობაზე (წვიმაზე).***

მოძრაობს გრენლანდიის სანაპიროდან სამხრეთის მიმართულებით. ზოგადად, რომ ვილაპარაკოთ, ოკეანეები და დიდი ტბები გავლენას ახდენენ ახლომდებარე სახმელეთო გარემოზე.

ზაფხულის ცხელი დღის განმავლობაში, როცა ხმელეთი უფრო ცხელია ვიდრე დიდი ტბა ანდა ოკეანე, ხმელეთის ზემოთ არსებული ჰაერი ცხელდება და მაღლა ადის, ხოლო წყლის გრილი ჰაერის მასები ხმელეთისკენ ინაცვლებს (სურათი 50.11). ღამით ჰაერი ახლა უკვე თბილი ოკეანედან ანდა ტბიდან მაღლა იწევს, ხმელეთიდან კი გრილი ჰაერის მასები წყლისკენ გადაინაცვლებს და ამგვარად, თბილი ჰაერის მასებს ცვლის სანაპირო ზოლიდან გადმონაცვლებული გრილი ჰაერის მასები.

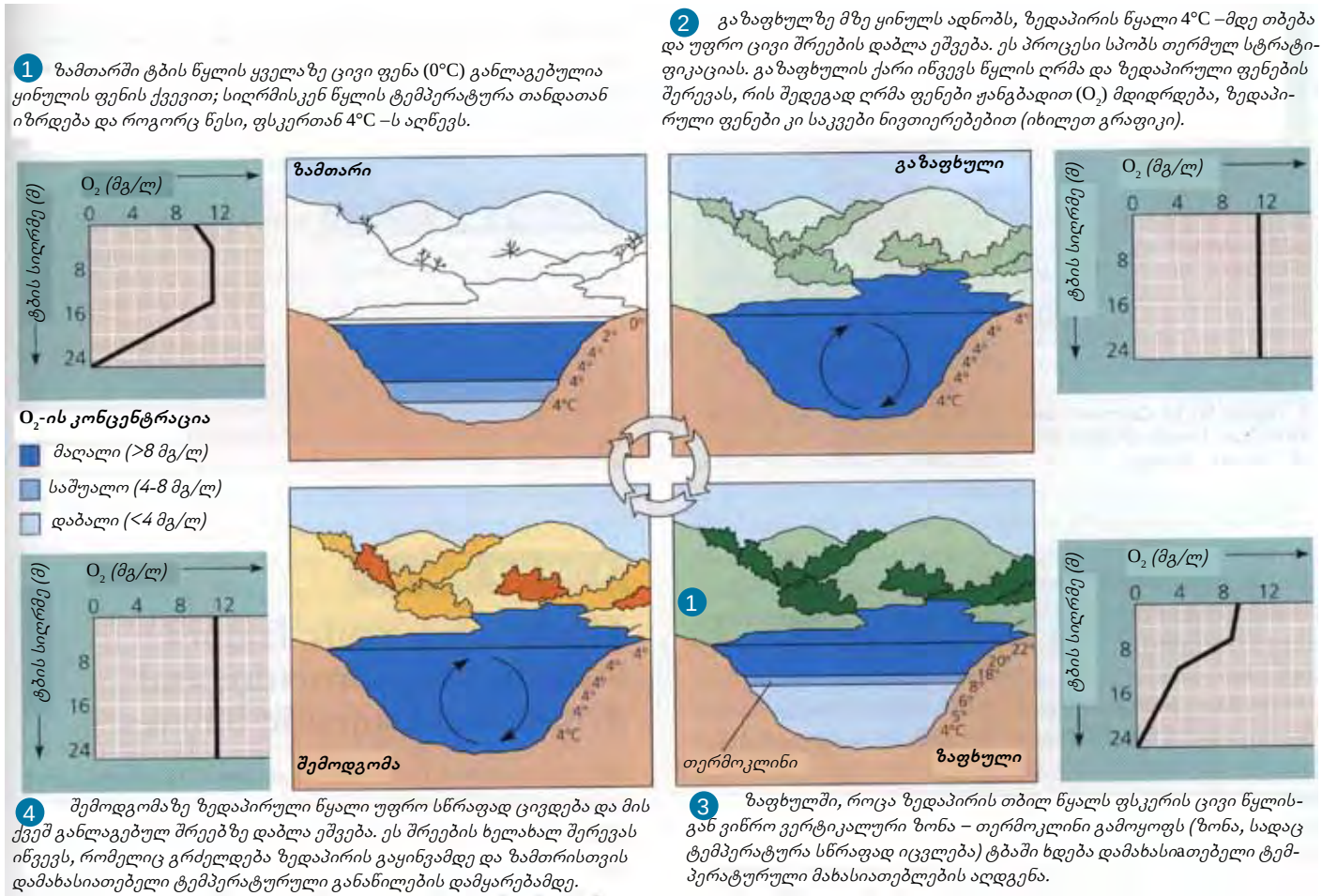
მაგრამ წყალთან სიახლოვე ყოველთვის არ არბილებს ჰავას. ზაფხულში ზოგიერთ რეგიონში, ცენტრალური და სამხრეთ კალიფორნიის სანაპიროს ჩათვლით, ოკეანედან დაბერილი გრილი, მშრალი ნიავი ხმელეთს ეხება, თბება, შთანთქავს ნესტს და წარმოქმნის ცხელ მშრალ ჰავას რამდენიმე მილის მანძილზე. კლიმატის ამგვარი მოდელი გვხვდება აგრეთვე ხმელთაშუა ზღვის გარშემო მიდამოებში. აქედან მოდის ამ მოდელის სახელიც: ხმელთაშუა ზღვის ჰავა.

მთები. მთებს მნიშვნელოვანი გავლენა აქვს იმაზე, თუ რამდენად სწვდება მზის შუქი არეალს. მთები გავლენას ახდენს ასევე ლოკალურ ტემპერატურაზეც და ნალექიანობაზეც. სამხრეთისკენ დაქანებული მთის ფერდობები ჩრდილოეთ ნახევარსფეროში უფრო მეტ მზის შუქს იღებენ, ვიდრე იქვე მდებარე ჩრდილოეთისკენ დაქანებული ფერდობები და ამის გამო ისინი უფრო თბილი და მშრალია. ეს აბიოტური განსხვავებანი გავლენას ახდენს სახეობათა დისტრიბუციაზე. მაგალითად, ბევრ მთებში ჩრდილო ამერიკის დასავლეთ ნაწილში, ნაძვებსა და სხვა წიწვოვანებს დაპყრობილი აქვთ ჩრდილოეთისკენ დაქანებული ფერდობები, მაშინ, როცა სამხრეთისკენ დაქანებულ ფერდობებზე ბუჩქოვანი ორპირი ქარის გამძლე მცენარეებია გავრცელებული. გარკვეულ მანძილზე ჰაერის ტემპერატურა მცირდება დაახლოებით 6 ცელსიუსით ყოველი 1.000 მეტრის სიმაღლეზე.

ეს ხდება გადენის ზრდასთან ერთად ტემპერატურის კლების პარალელურად. ჩრდილოეთის ზომიერ ზონაში, მაგალითად, ყოველი 1.000 მეტრის სიმაღლის ზრდა ქმნის ტემპერატურის ისეთ ცვლილებას, რაც ექვივალენტურია განედის 880 კმ-ით ზრდისას წარმოქმნილი ტემპერატურისა. ეს გახლავთ ერთ-ერთი მიზეზი იმისა, რატომაც გვანან მთების მობინადრე ბიოლოგიური ერთობები იმ ერთობებს, რომლებიც ქვედა სიმაღლეებზე ბინადრობენ, ოღონდ ეკვატორიდან მოშორებით მდებარე არეალებში.

როცა თბილი და ტენიანი ჰაერი მთას უახლოვდება, იგი მაღლა იწევს, გრილდება და ტენს ტოვებს მწვერვალის ქარიან მხარეს. **(სურათი 50.12.)** მთის ქარისგან დაცულ მხარეს გრილი, მშრალი ჰაერი ქვემოთ ეშვება, შთანთქავს ტენს და ქმნის „წვიმების ჩრდილს“. უდაბნოები, როგორც წესი, მთაგრეხილების სწორედ ამ მხარეს გვხვდება. ეს მოვლენა თვალსაჩინოა ჩრდილო ამერიკის დასავლეთში: დიდი აუზის ტერიტორიებზე და მოჰავის უდაბნოში. ასევე აფრიკის გობის უდაბნოში და სხვა პატარა უდაბნოებში, რომლებიც დამახასიათებელია კარიბის კუნძულების სამხრეთი ნაწილისათვის.

სეზონურობა. დღის ხანგრძლივობაში გლობალური ცვლილებების, მზის რადიაციისა და წინ განხილული ტემპერატურის გარდა, ლოკალურ გარემოზე გავლენას ასევე ახდენს წლის განმავლობაში მზის სხივის კუთხის ცვლილებაც. მაგალითად სველი და მშრალი ჰაერის მასების სარტყელები ეკვატორის ორივე მხარეს ნელა მოძრაობენ ჩრდილოეთის და სამხრეთის მიმართულებით მზის დასხივების კუთხის ცვლასთან ერთად და წარმოქმნიან აშკარად შესამჩნევ სველ და მშრალ სეზონს 20 გრადუსიანი განედის გარშემო, სადაც მრავალი შესანიშნავი ტროპიკული ტყეა. ამას გარდა, ქარის მოდელების სეზონ-



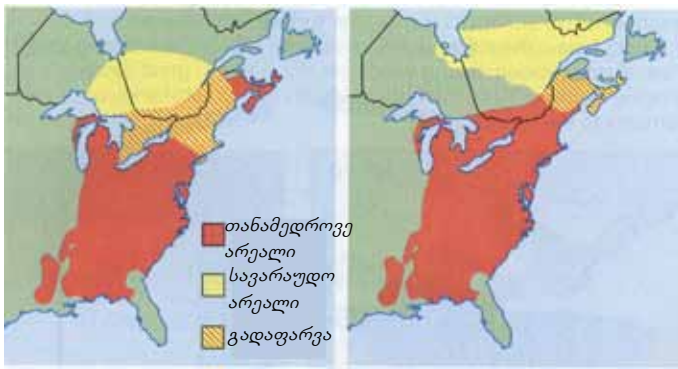
▲ *სურათი 50.13 სეზონური „მორევი“ ტბებში ზამთრის ყინულის საფარის ქვეშ.*

ური ცვლილება ასევე წარმოქმნის ოკეანის დინების ვარიაციებს და ზოგჯერ იწვევს საკვებით მდიდარი ოკეანის სიღრმის ცივი წყლის ზემოთ ამოსვლას, და ამდენად კვებავს იმ ორგანიზმებს, რომლებიც ოკეანის წყლის ზედაპირთან ახლოს ცხოვრობენ.

სეზონური ტემპერატურის ცვლილებებისადმი ტბებიც მგრძნობიარენი არიან. ზაფხულისა და ზამთრის განმავლობაში ზომიერ რეგიონში მდებარე მრავალი ტბა თერმულად დაშრევებულია (მასში თერმული შრეები არსებობს) – ეს ნიშნავს, რომ მასში ტემპერატურის მიხედვითაა შრეები ვერტიკალურად განლაგებული. ასეთი ტბები განიცდიან წყლის ნახევარწლიან შერევას ტემპერატურის ხასიათის ცვლილების გავლენით. (სურათი 50.13.) ამ მორევს, როგორც მას უწოდებენ, ტბის ზედაპირიდან სიღრმისაკენ მიაქვს ჟანგბადით მდიდარი წყალი, ხოლო სიღრმიდან ზედაპირისკენ ამოაქვს საკვებით მდიდარი წყალი. ამ პროცესს ადგილი აქვს გაზაფხულზე და შემოდგომაზე. ტბების აბიოტური მახასიათებლების ეს ციკლური ცვლილებები არსებითი მნიშვნელობის მატარებელია ორგანიზმთა არსებობისა და ზრდისთვის ამ ეკოსისტემის ყველა დონეზე.

მიკროკლიმატი

მიკროკლიმატზე გარემოს მრავალი მახასიათებელი ახდენს გავლენას ჩრდილების განლაგებით, ნიადაგიდან აორთქლებით და ქარის მოდელების ცვლით. მაგალითად ხეები ტყეში ხშირად ზომიერს ხდიან მათ ქვეშ არსებულ მიკროკლიმატს. შესაბამისად, ხეებისაგან თავისუფალი ადგილები განიცდიან ტემპერატურის უკიდურესობებს, ვიდრე ტყის ინტერიერი, მზის ძლიერი დასხივებისა და ქარების გამო, რომლებიც წარმოიქმნებიან ღია ხმელეთის სწრაფი გაცხელებისა და გაციების შედეგად. ასეთ ადგილებში ასევე მაღალია აორთქლების დონეც. ტყის ნაწილში მიწის ქვედა ფენები უფრო ტენიანია, ვიდრე ზედა ფენები და მასში იზრდებიან ხეების სხვადასხვა სახეობები. მორი ან დიდი ქვა საცხოვრებელს წარმოქმნის ისეთი ორგანიზმებისათვის, როგორიცაა სალამანდრები, ჭია-მატ-



(ა) ოცდამეერთე საუკუნეში 4,5°C –ით დათბობა

(ბ) ოცდამეერთე საუკუნეში 6,5 °C –ით დათბობა

▲ *სურათი 50.14 ამერიკული წიფლის მიმდინარე და მოსალოდნელი გავრცელების ზონა კლიმატური ცვლილების ორი მოდელის პირობებში.*

ლები და მწერები. ამგვარი საცხოვრებლები იცავენ ორგანიზმებს ტემპერატურისა და ნალექის სიჭარბისაგან. დედამიწის ნებისმიერი ტიპის გარემოს ახასიათებს ერთნაირი მოზაიკა: ეს არის მცირემასშტაბიანი განსხვავებები აბიოტურ ფაქტორებში, რომლებიც გავლენას ახდენენ ორგანიზმთა ლოკალურ დისტრიბუციაზე.

გრძელვადიანი კლიმატური ცვლილება

თუ ცხოველთა და მცენარეთა გეოგრაფიული გავრცელების ლიმიტაციაში ტემპერატურა და ტენიანობა წარმოადგენს წამყვან ფაქტორს, გლობალური კლიმატური ცვლილება ბიოსფეროზე ახდენს ძლიერ გავლენას. (იხ. 54-ე თავი). შესაძლო გავლენის განჭვრეტისათვის ერთ-ერთი კარგი საშუალებაა, თვალი გადავავლოთ იმ ცვლილებებს, რასაც ადგილი ჰქონდა ზომიერი ჰავის მქონე რეგიონებში ყინულოვანი ხანის დასასრულის შემდეგ. დაახლოებით 16.000 წლის წინანდელ პერიოდში ჩრდილო ამერიკისა და ევრაზიის კონტინენტები დაფარული იყო კონტინენტური გლეტჩერებით (მყინვარებით). კლიმატის დათბობასთან ერთად და ყინულოვანი საფარის დნობასთან ერთად ხეთა დისტრიბუცია ჩრდილოეთისაკენ გავრცელდა. ამ მიგრაციის დეტალური აღნუსხვა შემონახულია ტბებსა და ტბორებში დალექილი ყვავილის მტვრის ნარჩენები. (შესაძლოა უცნაურად მოგეჩვენოთ გამოთქმა, ტყეების «მიგრაცია», მაგრამ გაიხსენეთ 38-ე თავიდან, რომ ქარსა და ცხოველებს შეუძლიათ მიმოფანტონ მცენარეთა თესლი ზოგჯერ ძალიან შორ მანძილზე).

თუ მკვლევარები შეძლებენ ორგანიზმთა ახლანდელი გეოგრაფიული დისტრიბუციის ლიმიტაციაზე კლიმატური ფაქტორის გავლენის განსაზღვრას, მათ შეეძლებათ, განჭვრიტონ, როგორ შეიძლება შეიცვალოს დისტრიბუცია კლიმატის დათბობასთან ერთად. ამ საკითხის განხილვისას, როცა საქმე ეხება მცენარეებს, ძირითადი შეკითხვა, რაც წარმოიშვება არის: ხდება თუ არა თესლის გაფანტვა ისე სწრაფად, რომ ამან შეძლოს, შეინარჩუნოს ყველა სახეობათა მიგრაციის დონე კლიმატის ცვლის პარალელურად. მაგალითად აღმოჩენილი ნაშთები გვიჩვენებს, რომ აღმოსავლური მათოთი (კონიო, ცუგა, წიწოვანი ხე ამერიკასა და აზიაში), ყინულოვანი ხანის ბოლო პერიოდში ჩრდილოეთისკენ გავრცელებაში თითქმის 2.500 წლით შეფერხდა და ეს ნაწილობრივ გამოწვეული იყო თესლის მიმოფანტვის შედარებით ნელი ტემპის გამო.

მოდით, განვიხილოთ სპეციფიკური შემთხვევა, იმასთან დაკავშირებით, თუ როგორ შეუძლია ხეთა მიგრაციის დამადასტურებელ აღმოჩენილ ნეშთებს მოგვაწოდოს ინფორმაცია იმის შესახებ, თუ რა ბიოლოგიური გავლენის მოხდენა შეუძლია მიმდინარე გლობალური დათბობების ტენდენციებს. სურათი 50.14. გვიჩვენებს ამერიკული წიფლის (აგუს გრანდიფოლია) ორი სხვადასხვა კლიმატური მოდელის პირობებში მიმდინარე და სავარაუდო-სამომავლო გეოგრაფიული გავრცელების ზონას. ეს მოდელები გვკარნახობენ, რომ მომდევნო საუკუნეში წიფლის ჩრდილოეთის მასივების ზოლი ლიმიტირებული იქნება 700-900 კილომეტრით ჩრდილოეთისკენ, ხოლო სამხრეთის მასივების გავრცელების ზოლი კი გადაინაცვლებს ჩრდილოეთისაკენ კიდევ უფრო დიდ მანძილზე. თუ ეს წინასწარგანჭვრეტა დაახლოებით მაინც სწორია, მაშინ წიფლის გავრცდელების ზოლმა უნდა გადაინაცვლოს ჩრდილოეთისკენ 7-9 კილომეტრით ყოველ წელიწადს იმისათვის, რომ ფეხი აუწყოს დამთბარ კლიმატს. უკანასკნელი ყინულოვანი ხანის დასასრულის შემდეგ წიფელამ მიგრაციით დღევანდელი დისტრიბუციის სახე მიიღო წელიწადში მხოლოდ 0,2 კილომეტრის გადანაცვლების შედეგად. სამწუხარო დასკვნა სახეზეა: თუ ადამიანი არ ჩაერია და წიფლის გავრცელებას ხელი არ შეუწყო იმ მიდამოებში, სადაც მას არსებობა შეუძლია, კლიმატის დათბობასთან ერთად მიგრაციული სახეობები, როგორიცაა მაგალითად ამერიკული წიფელა შეიძლება გადაშენდეს.

კონცეფცია 50.2 შემოწმება

1. მოიყვანეთ ადამიანის აქტივობის მაგალითები, რომელსაც შეუძლია ხელი შეუწყოს სახეობათა დისტრიბუციის გავრცელებას შემდეგი საშუალებების შეცვლით: ა) მიმოფანტვის ბ) ბიოტური ურთიერთმოქმედების.
2. ახსენით როგორ ახდენს გავლენას მზის მიერ დედამიწის ზედაპირის არათანაბარი გაცხელება გლობალური კლიმატის მოდელზე.

პასუხები იხილეთ დამატება ა)-ში.

კონცეფცია 50.3

ამბიოტური და ბიოტური ფაქტორები გავლენას ახდენს წყლის ბიომების სტრუქტურასა და დინამიკაზე

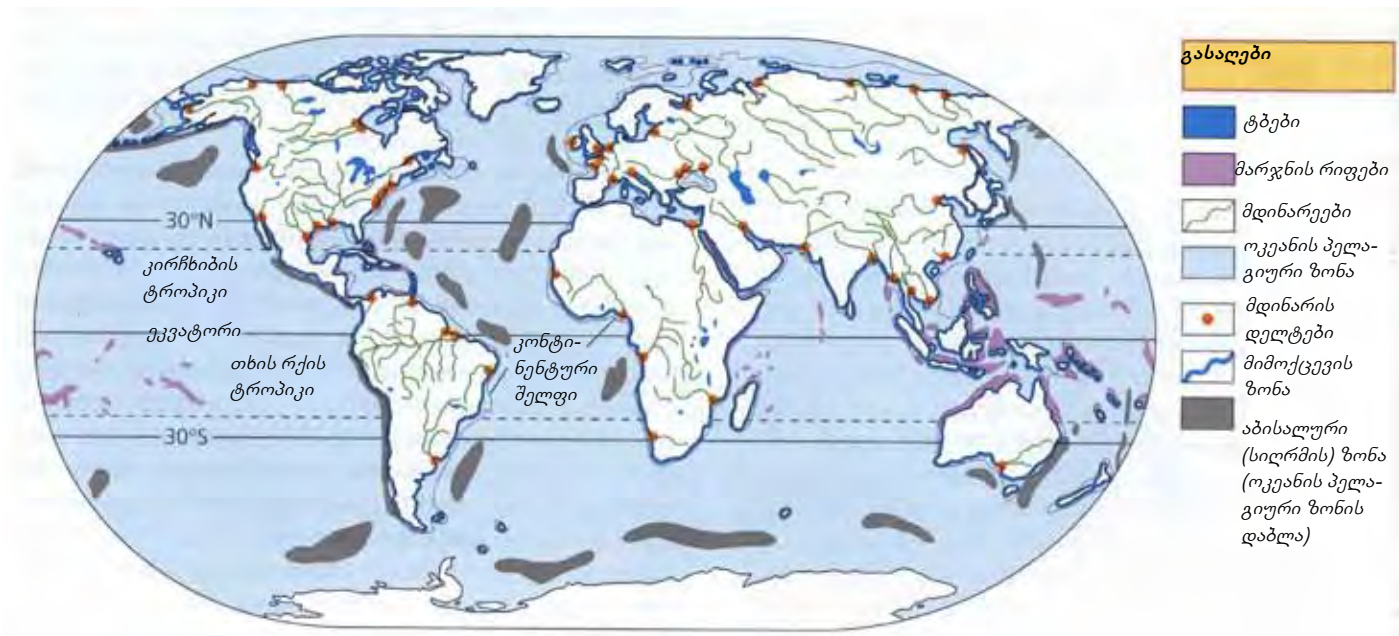
ჩვენ უკვე ვნახეთ, როგორ მოქმედებს ბიოტური და აბიოტური ფაქტორები დედამიწაზე ორგანიზმთა დისტრიბუციაზე. ამ ფაქტორთა სხვადასხვა კომბინაციები განსაზღვრავს მრავალი ბიომის ანუ წყლისა და ხმელეთის ფართო გეოგრაფიულ რეგიონებზე გავრცელებულ ეკოლოგიურ წარმონაქმნთა ძირითადი ტიპების ბუნებას. მოდით, დავიწყოთ დედამიწის წყლის ბიომების განხილვით.

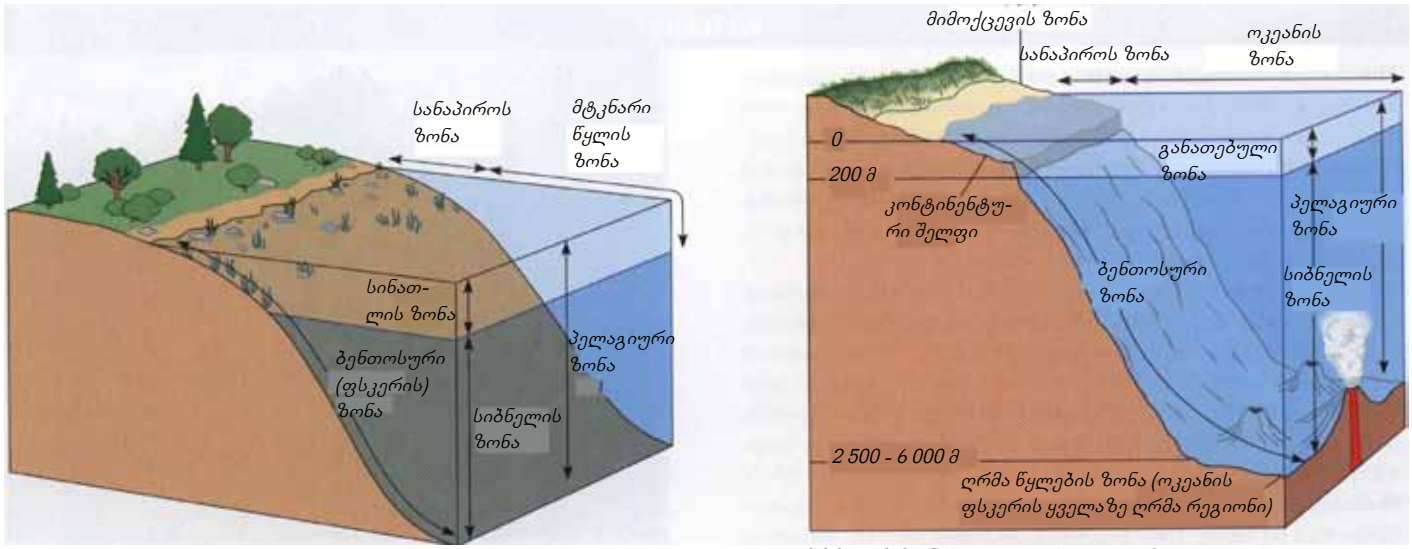
წყლის ბიომები ფლობენ ბიოსფეროს უდიდეს ნაწილს. დედამიწის გარშემო მათ ყველანაირ ტიპს შევხვდებით. ეკოლოგები ასხვავებენ მტკნარი წყლის ბიომებსა და ზღვის წყლის ბიომებს. ამ სხვაობას საფუძვლად უდევს ის ფიზიკური და ქიმიური განსხვავებები, რაც მათ ახასიათებთ. მაგალითად ზღვის ბიომები, როგორც წესი, შეიცავენ საშუალოდ მარილის კონცენტრაციის 3%-ს, მაშინ, როცა მტკნარი წყლის ბიომები ხასიათდებიან 1% -ზე ნაკლები მარილის კონცენტრაციით. ზღვის უდიდესი ბიომებია ოკეანეები. ისინი დედამიწის ზედაპირის 75% ფარავენ და ამდენად, უზარმაზარი გავლენა აქვთ ბიოსფეროზე. ოკეანეებიდან წყლის აორთქლება უზრუნველყოფს პლანეტის ნალექის დიდ წილს. ოკეანის ტემპერატურას უდიდესი გავლენა აქვს მსოფლიო კლიმატსა და ქარის მოდელებზე. ამას შეიძლება დავამატოთ ასევე ისიც, რომ წყალმცენარეები და ფოტოსინთეზური ბაქტერიები წარმოქმნიან მსოფლიოს ჟანგბადის მნიშვნელოვან წილს და შთანთქავს უზარმაზარი ოდენობის ატმოსფერულ ნახშირორჟანგს.

მტკნარი წყლის ბიომები მჭიდროდ უკავშირდებიან ნიადაგებსა და ხმელეთის ბიომების ბიოტურ კომპონენტებს, რომლებშიც ისინი გაივლიან ანდა რომლებშიც განლაგებულნი არიან. მტკნარი წყლის ბიომების განსაკუთრებულ მახასიათებლებზეც ასევე ახდენს გავლენას წყლის დინების სისწრაფისა და კლიმატის მოდელები, რომელშიც ისინი არსებობენ.

მრავალი წყლის ბიომი, როგორც ტბები ასევე ზღვები, ფიზიკურად და ქიმიურად დაშრევებულია, როგორც ეს გამოსახულია სურათზე 50.16. შუქს შთანთქავს როგორც თვით წყალი, ასევე მასში მობინადრე ფოტოსინთეზური ორგანიზმები. ამდენად მისი ინტენსივობა სწრაფად მცირდება სიღრმესთან ერთად, როგორც ეს წინაც აღვნიშნეთ. ეკოლოგები ასხვავებენ ზედა **ფოტიკურ ზონას** (სინათლის ზონას), სადაც ფოტოსინთეზისათვის საკმარისი სინათლეა და ქვედა **აფოტიკურ ზონას** (სინათლეს მოკლებულ ზონას), სადაც მხოლოდ მცირე შუქი აღწევს. ყველა წყლის ბიომის ფსკერთან არსებულ სუბსტრატას (ქვედა ფენას) ეწოდება ბენტიკური ზონა (ფსკერის ზონა). ქვიშისა და ორგანული და არაორგანული ნალექების ნარევი (შლამი), ანუ ბენტიკური ზონა, დაკავებული აქვთ

▼ *სურათი 50.15* ***ძირითადი წყლის ბიომების დისტრიბუცია.***





(ა) ტბის ზონები. *ტბის გარემოს ძირითადად სამი ფიზიკური კრიტერიუმის საფუძველზე ყოფენ: სინათლის შეღწევადობა (სინათლის და სიბნელის ზონები), ნაპირიდან დაცილება და წყლის სიღრმე (სანაპიროს და მტკნარი წყლის ზონები), ღია წყალი (პელაგიური ზონა) ან ფსკერის წყალი (ბენთოსური ზონა).*

(ბ) ზღვის ზონები. *ტბების მსგავსად, ზღვის გარემოს კლასიფიკაცია ძირითადად ეყრდნობა: სინათლის შეღწევადობას (ნათელი და ბნელი ზონები), სანაპიროდან მანძილს და წყლის სიღრმეს (მიმოქცევის, სანაპიროს და ოკეანური ზონები) და ღია წყლის (პელაგიური ზონა) ან ფსკერის წყლის ზონებს (ბენთოსური და ღრმა წყლების ზონა).*

▲ *სურათი 50.16* ***წყლის გარემოს ზონები.***

ორგანიზმთა ერთობებს, რომელთაც უწოდებენ **ბენტოსებს**. მათი საკვების უმთავრესი წყაროა მკვდარი ორგანული ნივთიერება, რომელსაც **დეტრიტი** ჰქვია. იგი ილექება წყლის ფოტიკური, პროდუქტიული ზონიდან. ოკეანის ფსკერის ყველაზე ღრმა რეგიონებს უწოდებენ **აბისალურ ზონას** (სიღრმისეულ ზონას).

თერმული ენერგია, რომელიც მზიდან მოედინება, ათბობს დედამიწაზე არსებული წყლის ზედაპირს იმ სიღრმემდე, სადამდეც მზის სხივი იჭრება, მაგრამ სიღრმის წყლები საკმაოდ ცივი რჩება. ამას შედეგად მოაქვს ის, რომ წყლის ტემპერატურა ტბებში შრეებად ლაგდება, განსაკუთრებით ზაფხულსა და ზამთარში (იხ. სურათი 50.13.). ოკეანესა და უმეტესობა ტბებში წყლის ვიწრო შრე, რომელსაც **თერმოკლინი** ჰქვია და რომელშიც ტემპერატურის სწრაფი ცვლილება ხდება, გამოყოფს წყლის ზედა, თბილ ფენას ქვედა, ცივი ფენისაგან.

როგორც მტკნარი წყლის, ასევე ზღვის წყლის გარემოში სახეობათა ერთობები განლაგებულნი არიან წყლის სიღრმის, შუქის შემოჭრის ხარისხის, სანაპიროდან დაშორებისა და ღია წყალი ვრს. ფსკერის მიხედვით.

ზღვის ორგანიზმთა ერთობებში კარგადაა წარმოდგენილი სახეობათა დისტრიბუციის ლიმიტაცია, რომელიც ამ აბიოტური ფაქტორების შედეგად წსრმოიქმნება. ფიტოპლაქტონი, ზოოპლაქტონი და მრავალი სხვა თევზის სახეობები, გვხვდება შედარებით ნათელ, ფოტიკურ ზონაში (იხ. სურათი 50.16 ბ.) იმის გამო, რომ წყალი შუქს კარგად შთანთქავს და ოკეანე კი ძალიან ღრმაა, ოკეანის უმეტესი მოცულობა ფაქტიურად შუქს არის მოკლებული (აფოტიკური ზონა), და ამიტომ მათში ცოცხალი ორგანიზმები ნაკლებადაა. იქ არსებობენ მხოლოდ მიკროორგანიზმები და მანათობელი თევზებისა და უხერხემლოების შედარებით მცირე პოპულაციები.

კონცეფცია 50.2 შემოწმება

1. ბენტოსის (ზღვის ფსკერის ფლორისა და ფაუნის) წყლის მწერები, (ლეცოპტერა), რომელთათვისაც საჭიროა ჟანგბადის შედარებით მაღალი კონცენტრაცია ოლიგოტროფულ ტბებში უფრო უკეთ იცხოვრებენ თუ ევტროფულ ტბებში და რატომ ?
2. რატომ არიან ოკეანის ბიომის დომინანტური ფოტოსინთეზური ორგანიზმები ფიტოპლაკონები და არა ბენტოსის წყალმცენარეები ანდა ფესვიანი წყლის მცენარეები.

პასუხები იხილეთ დამატება ა-ში.

მომდევნო ოთხ გვერდზე იხილეთ წყლის ძირითადი ბიომების მიმოხილვა.

სურათი 50.17
ველები: წყლის ბიომები

ტბები

ფიზიკური გარემო. *დამდგარი წყალი შეიძლება რამდენიმე კვადრატული მეტრის (ტბორი), ან რამდენიმე ათასი კვადრატული კილომეტრის ფართობს (ტბები) ფარავდეს (იხილეთ სურათი 50.16ა). სიღრმესთან ერთად მცირდება განათება, რაც სტრატიფიკაციას განაპირობებს (იხილეთ სურ. 50.16ა). ზომიერი სარტყელის ტბებს შეიძლება სეზონური თერმოკლინები ახასიათებდეს (იხილეთ სურათი 50.13), ტროპიკული დაბლობის ტბებს კი წლიური თერმოკლინები.*



გრანდ ტეტონი, ვაიომინგი, ოლიგოტროფული ტბა



ოკავანგოს დელტა, ბოტსვანა, ეუტროფული ტბა

ქიმიური გარემო *ტბებში მარილიანობა (მარილის შემცველობა), ჟანგბადის კონცენტრაცია და საკვები ნივთიერებების შემადგენლობა ძალიან ცვალებადია. ეს სიდიდეები შეიძლება სეზონის მიხედვითაც მნიშვნელოვნად იცვლებოდეს. ოლიგოტროფული ტბები ღარიბია საკვები ნივთიერებებით და, როგორც წესი, მდიდარია ჟანგბადით; ეუტროფული ტბები მდიდარია საკვები ნივთიერებებით, მაგრამ ხშირად გამოფიტულია ჟანგბადისგან, განსაკუთრებით, თუ ზამთარში ყინულით იფარება, ზაფხულში კი წყლის ღრმა ფენებში ყინული დნობას ვერ ასწრებს. ოლიგოტროფულ ტბებში დაბალია ფსკერზე დალექილი, გაუხრწნელი ორგანული ნივთიერებების რაოდენობა, ეუტროფულ ტბებში კი მაღალია.*

გეოლოგიური თვისებები *ოლიგოტროფული ტბების ზედაპირის ფართობის შეფარდება სიღრმესთან უფრო მცირეა, ვიდრე ეუტროფული ტბების. დროის დიდი პერიოდის შემდეგ ოლიგოტროფული ტბა შეიძლება ეუტროფულად გადაიქცეს, რადგან ჩამონადენ წყალს ტბაში დანალექი და საკვები ნივთიერებები შეაქვს.*

ფოტოსინთეზური ორგანიზმები *ეუტროფულ ტბებში ფოტოსინთეზის სიჩქარე უფრო მაღალია, ვიდრე ოლიგოტროფულში. ფესვიანი და მოტივტივე წყლის მცენარეები სანაპიროს ზონაში - ნაპირთან ახლოს, წყალმარჩხ, კარგად განათებულ ადგილებში ბინადრობენ. ნაპირისგან მოშორებით ტბის (მტკნარი წყლის) ზონაა, სადაც წყალი უფრო ღრმაა, რაც აბრკოლებს წყლის ფესვიანი მცენარეების მიმაგრებას. ეს ზონა დასახლებულია ფიტოპლანქტონით და ლურჯ-მწვანე წყალმცენარეებით.*

ცხოველები *ტბის ზონაში მცირე ზომის, მოტივტივე ცხოველები ანუ ზოოპლანქტონი ბინადრობს, რომელიც ფიტოპლანქტონით იკვებება. ბენთოსის ზონა დასახლებულია მრავალფეროვანი უხერხემლო ცხოველებით, რომელთა სახეობრივი შემადგენლობა ნაწილობრივ დამოკიდებულია ჟანგბადის შემცველობაზე. თუ ჟანგბადი საკმარისია, ტბის ყველა ზონაში თევზები ბინადრობენ.*

ადამიანის გავლენა *სასუქებით გამდიდრებული ნიადაგიდან ჩამონადენი წყალით და ქალაქის ცხოველმოქმედების ნარჩენებით დაბინძურება იწვევს ტბების გამდიდრებას ორგანული ნივთიერებებით. ასეთ ტბებში სწრაფად იზრდება წყალმცენარეები - "ყვავილობის ეფექტი". ტბები ჟანგბადისგან იფიტება, რაც თევზების მასობრივ დახოცვას იწვევს.*

ჭაობები

ფიზიკური გარემო. *თუ ტერიტორია წყლით დაფარულია წყლის მცენარეების არსებობისთვის საკმარისი პერიოდის განმავლობაში, მას ჭაობს უწოდებენ. ჭაობებს ყოფენ მუდმივად დაჭაობებულ და წყლით არარეგულარულად მომარაგებულებად. ქიმიური გარემო. ჭაობის წყალშიც და ნიადაგშიც ორგანული ნივთიერებების და გახრწნილი მასალის დიდი რაოდენობაა, ამიტომ გახსნილი ჟანგბადის კონცენტრაცია პრიოდულად დაბალია. ჭაობები ხასიათდება გახრწნილი ნივთიერებების და ქიმიური დამაბინძურებლების ფილტრაციის მაღალი უნარით.*

გეოლოგიური თვისებები. *ბასეინის ჭაობი წყალმარჩხ ბასეინებში დგება, რომლებიც ამაღლებული ადგილების დაშვებისა და ტბებით ან ტბორებით ტერიტორიის დაფარვის შედეგად წარმოიქმნება. მდინარეების ჭაობები მდინარეების და ნაკადულების ნაპირების წყალმარჩხ და პერიოდულად დატბორილ ნაპირებზე ჩნდება. სანაპიროს ზოლის ჭაობები დიდი ტბებისა და ზღვების ნაპირების გასწვრივ წარმოიქმნება, სადაც წყალი ტბის დონის აწევისა, ან მიმოქცევის შედეგად წინ და უკან მოძრაობს. ამიტომ სანაპირო ზოლის ჭაობები როგორც მტკნარი წყლის, ასევე ზღვის ბიომებს მოიცავს.*

ფოტოსინთეზური ორგანიზმები *ჭაობები დედამიწის ერთ-ერთი ყველაზე პროდუქტიული ბიომია. წყლით გაჟღენთილი ნიადაგი ხელს უწყობს მცენარეების ზრდას: მაგალითად, მოტივტივე დუმფარების, ლერწამის, ისლის მრავალი სახეობის, ამერიკული ლარიქსის (წიწვოვანი) და შავი ფიჭვის. ამ მცენარეებს ახასიათებს ადაპტაციები, რომელთა საშუალებით ისინი არსებობენ პერიოდულად ანაერობულ, (წყლის ცუდი აერაციის შედეგად), წყალში ან ნიადაგში. როგორც წესი, ჭაობებში ხემცენარეები, დაჭაობებულ ნიადაგში კი ტორფის ხავსები იზრდება.*

ცხოველები. *ჭაობი უხერხემლოთა მრავალფეროვანი თანასაზოგადოებების ჰაბიტატია. უხერხემლოები, თავის მხრივ, ფრინველების მრავალფეროვნებას უზრუნველყოფენ. ბალახისმჭამლები; დაწყებული კიბოსნაირებით, წყლის მწერების ლარვებით*



ჯორჯიაში ოკეფენოკეს ჭაობების ეროვნული ნაკრძალი

და ონდატრით დამთავრებული, იკვებებიან წყალმცენარეებით, გახრწნილი ორგანული მასალით და მცენარეებით. ჭაობიან ადგილებში მრავალი მტაცებელი ბინადრობს: მაგალითად, ნემსიყლაპიები, წავი, ალიგატორები და ბუ.

ადამიანის გავლენა. *ზოგ რეგიონში ჭაობების 90% გაანადგურა დრენაჟირებამ და სხვადასხვა მასალით ამოვსებამ.*

ნაკადულები და მდინარეები

ფიზიკური გარემო მდინარეებისა და ნაკადულების ყველაზე მნიშვნელოვანი ფიზიკური თვისება დინებაა. როგორც წესი, ნაკადულის სათავეში წყალი ცივი, სუფთა, ბობოქარი და სწრაფია. დაღმავალი მიმართულებით, სადაც რამდენიმე ნაკადული შეიძლება გაერთიანდეს და მდინარე შექმნას, წყალი უფრო თბილია და მღვრიე, ვინაიდან სათავეს ნაკადულთან შედარებით მდინარეს მეტი დალექილი მასალა მოაქვს. ნაკადულებში და მდინარეებში არჩევენ ვერტიკალურ ზონებს; წყლის ზედაპირული ფენიდან - ფსკერის ფენამდე.

ქიმიური გარემო ნაკადულებში და მდინარეებში საკვები ნივთიერებების რაოდენობა და მარილიანობა იზრდება სათავედან შესართავამდე. ნაკადულის სათავეში, როგორც წესი, წყალი მდიდარია ჟანგბადით. ჟანგბადის მნიშვნელოვანი რაოდენობა შეიძლება მდინარის წყალშიც იყოს, იმ ადგილების გარდა, სადაც წყალში ხვდება ბევრი ორგანული ნივთიერება ბუნებრივი, ან ადამიანის მიერ გამოწვეული მიზეზებით.

გეოლოგიური თვისებები სათავეს ნაკადულების არხი ხშირად ვიწროა და ქვიანი, მასში მონაცვლეობს ჭორომებისა და შედარებით დამდგარი წყალის ადგილები. მდინარის დინების დაღმავალი მიმართულებით არხი ფათოვდება და დაკლაკნილი ხდება. დიდი ხნის განმავლობაში დალექილი ნივთიერებების გამო მდინარის ფსკერი ხშირად შლამიანია.

ფოტოსინტეზური ორგანიზმები, ნაკადულების სათავეში, როცა ის ბალახოვან ტერიტორიაზე ან უდაბნოში მიედინება, წყალში შეიძლება ვნახოთ მრავალი წყალმცენარე და წყლის ფესვიანი მცენარე; მაგრამ ზომიერი სარტყელში ან ტროპიკულ ტყეებში გამდინარე ნაკადულებში წყლის ორგანიზმების მთავარ საკვებს ხმელეთის მცენარეების ფოთლები და სხვა ორგანული მასალა შეადგენს. მდინარის ორგანული მასალის უდიდესი ნაწილი კი ხრწნადი და დაქუცმაცებული მასალისგან შედგება, რომელიც დინებას ტყის ნაკადულების სათავეებიდან მოაქვს.

ცხოველები დაუბინძურებელ მდინარეებში და ნაკადულებში მრავალი თევზი და უხერხემლო ორგანიზმი ბინადრობს. ისინი ვერტიკალური ზონის გარკვეულ შრეებში ან მთელ ვერტიკალურ ზონაში ვრცელდებიან.

ადამიანის გავლენა ქალაქების, სოფლის მეურნეობისა და წარმოების ნარჩენებით გამოწვეული დაბინძურება წყლის ხარისხს აუარესებს, რაც წყლის ორგანიზმების დაღუპვას იწვევს. კაშხალები და დინების კონტროლი არღვევს ნაკადულებისა და მდინარეების ეკოსისტემის ბუნებრივ ფუნქციონირებას და მიგრირებად სახეობებს, მაგალითად, ორაგულს ავნებს.



გრეით სმოკი მაუნტაინ - ის (ა.შ. ეროვნული ნაკრძალი) ნაკადულის სათავე



მდინარე მისისიპის სათავედან დაცილებული შუა დინება

ესტუარიები (მდინარის დელტა)



ჯეორჯია. სანაპიროს დაბლობის ვაკე, მდინარის დელტა.

ფიზიკური გარემო მდინარის დელტა მდინარესა და ზღვას შორის გარდამავალი არეალია. დელტის დინებას რთული თვისებები აქვს. მოქცევის დროს დელტის არხში ზღვის წყალი ხვდება, უკუქცევისას ის უკან ზღვაში ბრუნდება. დელტის ფსკერთან ხშირად მარილიანი, მაღალი სიმკვრივის მქონე ზღვის წყალი გროვდება, რომელიც ნაკლებად ერევა დაბალი სიმკვრივის, მტკნარ, ზედა ფენის წყალს.

ქიმიური გარემო დელტის წყალის მარილიანობა ადგილის მიხედვით ცვალებადია: თითქმის მტკანრიდან – მარილიან წყლამდე. მარილიანობა მიმოქცევის დროსაც იცვლება. მდინარის მიერ მოტანილი ორგანული ნივთიერებების გამო ჭაობების მსგავსად, დელტაც ერთ-ერთი ყველაზე პროდუქტიული ბიომია.

გეოლოგიური თვისებები. დელტის დინების სტრუქტურა, რომელსაც განაპირობებს მდინარის მიერ მოტანილი დანალექი მასალა და ზღვის მიმოქცევა, ქმნის მიმოქცევის არხების, კუნძულების, ბუნებრივი კაშხალებისა და მიმოქცევის ნაპირების რთულ ქსელს.

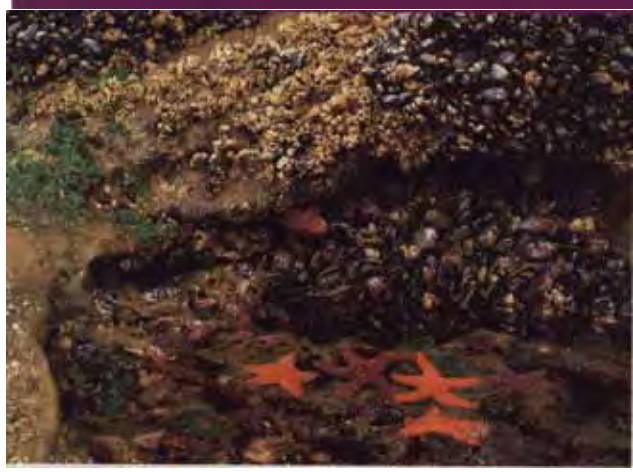
ფოტოსინთეზური ორგანიზმები. დელტის ძირითადი პროდუცენტებია მარილიანი ნიადაგის ბალახოვანი მცენარეები და წყალმცენარეები, ფიტოპლანქტონის ჩათვლით.

ცხოველები დელტაში ბინადრობენ მრავალრიცხოვანი ჭიები, ხამანწკები, კიბორჩხალები და თევზის მრავალი სარეწაო სახეობა. დელტა მდიდარია საკვებით, ამიტომ მრავალი ზღვის უხერხემლო და თევზი მას გასამრავლებლად იყენებს; სხვები კი დელტის გავლით მდინარის დინების აღმავალი მიმართულებით, მტკნარი წყლის ჰაბიტატამდე, მიგრირებენ. დელტაში საკვების მოპოვება შეუძლია მრავალ, ნახევრად წყლის ხერხემლიანს, კონკრეტულად კი წყალმცურავ ფრინველებს.

ადამიანის გავლენა. ზემო დინებიდან დამაბინძურებელი ნივთიერებების მოხვედრა, დრენაჟირება და ხვადასხვა მასალით ამოვსება, დელტების განადგურებას მთელს მსოფლიოში იწვევს.

ცვლილება: წყლის ბიომები

მიმოქცევის ზონა



ორეგონის სანაპიროს მიმოქცევის კლდოვანი ზონა

ფიზიკური გარემო. *მიმოქცევის ზონა პერიოდულად ხან იძირება, ხან შიშვლდება. ზღვის უმეტეს სანაპიროებთან ეს დღეში ორჯერ ხდება. ზედა ზონები უფრო დიდ ხანს გაშიშვლეულია და ფიზიკური გარემოს მეტი ცვალებადობა ახასიათებს. ფიზიკურ მოვლენებს შორის, რომელთა დაძლევა მიმოქცევის ზონაში მობინადრე ორგანიზმებს უწევს, ტემპერატურის ცვალებადობა, მარილიანობა და ტალღების მექანიკური მოქმედებაა. მიმოქცევის ზედა ზონიდან - მიმოქცევის ქვედა ზონამდე ფიზიკური პირობების ცვლილება მრავალი ორგანიზმის გავრცელებას კონკრეტული სტრატით ზღუდავს, როგორც ამ ფოტოსურათზეა ნაჩვენები.* ***ქიმიური გარემო.*** *ჟანგბადისა და საკვები ნივთიერებების დონე მაღალია და ყოველ მოქცევასთან ერთად მისი განახლება ხდება.*

გეოლოგიური თვისებები *მიმოქცევის ზონის ქვიანი, ან ქვიშიანი ფსკერი ამ ზონის ორგანიზმებში კონკრეტული ქცევის და აგებულების გადარჩევას განაპირობებს. სანაპირო ზოლის, ან ყურეების კონფიგურაცია მოქმედებს მიმოქცევის სიდიდეზე და, შესაბამისად, ამ ზონის ორგანიზმებზე, ვინაიდან ისინი ტალღების ძალას უმკვლავდებიან.*

ფოტოსინთეზური ორგანიზმები. *მიმოქცევის ზონას ახასიათებს მიმაგრებული წყალმცენარეების, რომლებიც განსაკუთრებით მრავლად არიან მიმოქცევის ქვიან, დაბალ ზონაში, დიდი მრავალფეროვნება და ბიომასა. არასტაბილური სუბსტრატის გამო მიმოქცევის ქვიშიანი ზონას ტალღები უფრო ა ზიანებენ და მიმაგრებული მცენარეები ან წყალმცენარეები აქ არ ბინადრობენ. მაგრამ დაცული ყურეების ან ლაგუნების ქვიშიანი მიმოქცევის ზონები ხშირად ხასიათდება ზღვის ბალახებისა და წყალმცენარეების დიდი მრავალფეროვნებით.*

ცხოველები. *მიმოქცევის ქვიანი ზონის მრავალ ბინადარს აგებულების ადაპტაციები ახასიათებს, რომელთა საშუალებით ისინი მყარ სუბსტრატს ემაგრებიან. მიმოქცევის ზონის ცხოველების შემადგენლობა, სიმჭიდროვე და მრავალფეროვნება ზემოდან ქვედა მიმოქცევის ზონამდე ცხადად იცვლება. ქვიშიანი ან შლამიანი მიმოქცევის გარემოს მრავალი ცხოველი, მაგალითად სუსპენზიით მკვებავი ჭიები და ორსაგდულიანი მოლუსკები, ან მტაცებელი კიბოსნაირები, ქვიშაში ან შლამში იმალებიან და მაშინ იკვებებიან, როცა მოქცევას საკვები მოაქვს. მიმოქცევის ზონაში გავრცელებულია აგრეთვე ღრუბელები, ზღვის ანემონები, მოლუსკები, კანეკლიანები და პატარა თევზები.*

ადამიანის გავლენა *ნავთობით დაბინძურება მიმოქცევის მრავალ არეალს ანადგურებს. სანაპიროზე მობუდარი ფრინველების და ზღვის კუს რაოდენობას მნიშვნელოვნად ამცირებს წყლის რეკრეაციული გამოყენება.*

ოკეანის ბიომი

ფიზიკური გარემო. *ოკეანის პელაგიური ბიომი ღია, ლურჯი წყლის უზარმაზარი სივრცეა. ოკეანის წყლის მუდმივ შერევას ქარით განპირობებული ოკეანური დინებები უზრუნველყოფს. ოკეანის ზომიერი სარტყელის ზედაპირული წყალი ბრუნავს შემოდგომის და გაზაფხულის განმავლობაში. წყლის მეტი გამჭვირვალობის გამო ოკეანის განათებული ზონა უფრო დიდ სიღრმემდე ვრცელდება, ვიდრე სანაპიროს ზღვის წყლების.*

ქიმიური გარემო. *როგორც წესი, ჟანგბადის დონე მაღალია. საკვები ნივთიერებების კონცენტრაცია უფრო დაბალია, ვიდრე სანაპიროს წყლებში. წლის განმავლობაში ადგილი აქვს თერმულ სტრატიფიკაციას, ამიტომ ოკეანური პელაგიური ბიომის ზოგ ტროპიკულ არეალს საკვები ნივთიერებების უფრო დაბალი კონცენტრაცია ახასიათებს, ვიდრე ზომიერს. წყლის ბრუნვა შემოდგომის და გაზაფხულის განმავლობაში ზომიერი და მაღალი განედების ოკეანის განათებული ზონის საკვები ნივთიერებების განახლებას იწვევს.*

გეოლოგიური თვისებები *ოკეანის ბიომის ყველაზე მნიშვნელოვანი თვისებაა დიდი ზომა და სიღრმე. ის დედამიწის ფართობის თითქმის 70%-ს ფარავს. საშუალო სიღრმე დაახლოებით 4 000 მეტრია. ოკეანის ყველაზე ღრმა წერტილი წყლის დონეზე 10 000 მეტრით დაბლაა.*

ფოტოსინთეზური ორგანიზმები *დომინანტი ფოტოსინტეზური ორგანიზმები ფიტოპლანქტონია, ფოტოსინთეზის უნარის მქონე ბაქტერიების ჩათვლით, რომლებიც ტივტივებენ ოკეანის დინებებთან ერთად. გაზაფხულის ბრუნვა და ზომიერ სარტყელში საკვები ნივთიერებების განახლება ფიტოპლანკტონის ზრდის ტალღას იწვევს. ბიომის დიდი სივრცის მიუხედავად ფოტოსინთეზის უნარის მქონე პლანქტონი დედამიწის ფოტოსინთეზის ნახევარზე ნაკლებს უზრუნველყოფს.*



ჰავაის კონძულების მიდამოების ღია ოკეანე

ცხოველები. *ამ ბიომის ყველაზე მრავალრიცხოვანი ცხოველები და სხვა ჰეტეროტროფები ზოოპლანქტონის შემადგენლობაში შედიან. ესენია: უმარტივესები, ჭიები, კიბოსნაირები, კრილი, მედუზები და უხერხემლოების და თევზების პატარა ლარვები, რომლებიც ფოტოსინთეზის უნარის მქონე პლანკტონით იკვებებიან. ოკეანის პელაგიურ ბიომში ბინადრობენ თავისუფლად მოცურავე ცხოველებიც, მაგალითად: დიდი კალმარები, თევზები, ზღვის კუ და ზღვის ძუძუმწოვრები.*

ადამიანის გავლენა. *გადაჭარბებული თევზის რეწვა ყველა ოკეანეში ამცირებს თევზის გუნდების რაოდენობას. ოკეანის ბინადრებზე ასევე მოქმედებს წყლის დაბინძურება ნარჩენებით და ნავთობის ჩაღვრით.*

მარჯნის რიფები



წითელი ზღვის მარჯნის რიფი

ფიზიკური გარემო *რიფების მშენებელი მარჯნების გავრცელება შეზღუდულია შედარებით სტაბილური ტროპიკული გარემოს განათებული ზონით, რომელიც წყლის მაღალი გამჭვირვალობით ხასიათდება. მარჯანი ასევე მგრძნობიარეა ტემპერატურის 18 -°20° C-ზე დაბლა დაცემისა და 30°C-ზე მაღლა აწევის მიმართ.*

ქიმიური გარემო *მარჯანს ესაჭიროება ჟანგბადის მაღალი კონცენტრაცია. ისინი ვერ უძლებენ მტკნარი წყლისა და ორგანული ნივთიერებების მაღალ კონცენტრაციას.*

გეოლოგიური თვისებები *მარჯანს მისამაგრებლად მყარი სუბსტრატი ესაჭიროება. ოკეანურ კუნძულებზე მარჯნის რიფების წარმოქმნას, რომლებსაც კალციუმის კარბონატისგან შემდგარი მარჯნის ჩონჩხები ქმნიან, დიდი დრო სჭირდება. პირველ ეტაპზე ახალი, მაღალი კუნძულის ირგვლივ ვიწრო რიფი წარმოიქმნება, მოგვიანებით ის სანაპიროსგან მოშორებულ ბარიერს ქმნის, საბოლოოდ კი, როცა ძველი კუნძული იძირება, მარჯნის ატოლად გადაიქცევა.*

ფოტოსინთეზური ორგანიზმები. *მარჯნის ქსოვილებში ბინადრობენ ერთუჯრედიანი წყალმცენარეები, რომლებიც მასთან მუტუალისტურ სიმბიოზურ კავშირს ქმნიან და ორგანული მოლეკულებით ამარაგებენ. მარჯნის რიფების ფოტოსინთეზის დიდ ნაწილს მრავალფეროვანი მრავალუჯრედიანი ძოწეული და მწვანე წყალმცენარეებიც უზრუნველყოფენ.*

ცხოველები. *მარჯნები მსუსხავების მრავალფეროვანი ჯგუფია (იხილეთ თავი 33) და მარჯნის რიფების დომინანტური ორგანიზმებია. მაგრამ მარჯნის რიფების თევზებისა და უხერხემლოების მრავალფეროვნება ძალიან დიდია და შეიძლება ტროპიკული ტყეების მრავალფეროვნებას შეეჯიბროს.*

ადამიანის გავლენა *მარჯნების ჩონჩხების შეგროვება, საკვებისა და აკვარიუმისტების მოთხოვნების დასაკმაყოფილებელად გადაჭარბებული თევზაობა, აფეთქებები და საწამლავის ხშირი გამოყენება რიფის თევზების და მარჯნების პოპულაციების რაოდენობას მკვეთრად ამცირებს. გლობალურმა დათბობამ და დაბინძურებამ შეიძლება მარჯნების მასობრივი სიკვდილიანობის მიზეზი გახდეს.*

ზღვის ბენთოსური ზონა

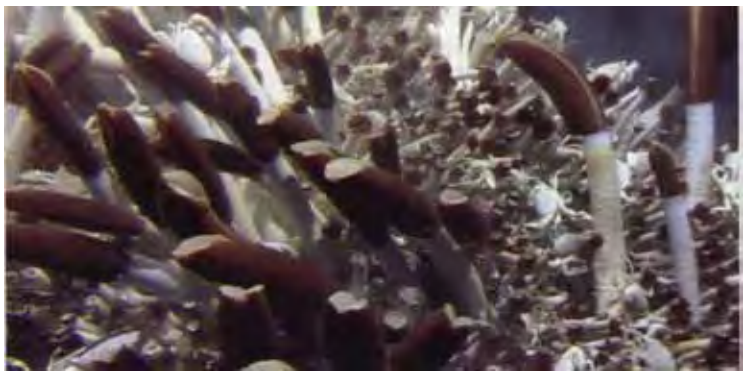
ფიზიკური გარემო *ზღვის ბენთოსური ზონა სანაპიროს ანუ ნერიტიკული ზონის ქვევით განლაგებული ზღვის ფკერის ზონისგან და ოფშორული (სანაპიროსგან მოშორებული) პელაგიური ზონისგან შედგება (იხილეთ სურათი 50.16ბ). წყალმარჩხი, სანაპიროს წყლის ბენთოსური ზონა ფოტოსინთეზის უნარის მქონე ორგანიზმების არსებობისთვის საკმარის განათებას იღებს, მაგრამ ოკეანის ბენთოსურ ზონაში მზე ვერ აღწევს. ამიტომ, ძალიან ღრმა ბენთოსური ანუ აბისალური ზონის ორგანიზმები ადაპტირებულია მუდმივ სიცივესთან (დაახლოებით 3°C) და ძალიან მაღალ წნევასთან.*

ქიმიური გარემო. *ორგანული ნივთიერებებით მდიდარი ზოგიერთი ადგილების გარდა, ჟანგბადის კონცენტრაცია საკმარისია მრავალფეროვანი ცხოველების არსებობისთვის.*

გეოლოგიური თვისებები. *ბენთოსური ზონის ფსკერის უმეტეს ნაწილს რბილი დალექილი მასა ფარავს. თუმცა გვხვდება რიფების კლდოვანი სუბსტრატი, ოკეანის მთები და ახალი ქერქი, რომელსაც ფსკერის ვულკანები ქმნიან.*

საკვების მწარმოებელი ორგანიზმები. *ფოტოსინთეზის უნარის მქონე ორგანიზმების, ძირითადად ზღვისა და ძაფისებრი წყალმცენარეების გავრცელება შეზღუდულია, წყალმარჩხი, ბენთოსური ადგილებით, სადაც ამ ორგანიზმების ცხოველმოქმედებისთვის საკმარისი განათებაა. ამ ფოტოზე გამოსახული ორგანიზმების მსგავსი უნიკალური არსებები, ოკეანის შუა თხემის ვულკანური წარმოშობის, ღრმა წყლის ჰიდროთერმულ გასასვლელებთან ბინადრობენ. ამ ბნელ, ცხელ, ჟანგბადის მცირე რაოდენობის შემცველ გარემოში საკვებს ქემოაუტოტროფული პროკარიოტები ქმნიან (იხილეთ თავი 27), რომლებიც ენერგიას H_2S-ის დაჟანგვის შედეგად იღებენ. $_2$შ წარმოიქმნება ცხელი წყლის გახსნილ სულფატთან (SO_4^{2-}) რექციის შედეგად.*

ცხოველები. *სანაპიროს ბენთოსის საზოგადოებაში მრავალრიცხოვანი უხერხემლოს და თევზის სახეობა შედის. განათბული ზონის ქვევით მობინადრე ცხოველების უმეტესობა მთლიანად დამოკიდებულია ზემოდან მოხვედრილ ორგანულ ნივთიერებებზე. ღრმა ზღვის ჰიდროთერმული გასასვლელების საზოგადოების ცხოველებს შორის არიან მილაკებში მობინადრე ჭიები (მარცხვნივ გამოსახული), რომელთა სიგრძე ზოგჯერ 1 მეტრს აღწევს. საკვების ნაწილს ისინი ქემოსინთეზური პროკარიოტებისგან იღებენ, რომლებიც მათში სიმბიონტების სახით ბინადრობენ. ჰიდროთერმულ გასასვლელებთან, ასევე, მრავალი სხვა უხერხემლო, ფეხსახსრიანებისა და კანეკლიანების ჩათვლით, ბინადრობს.*



ზღვის ღრმა ჰიდროთერმული გასასვლელი

ადამიანის გავლენა. *გადაჭარბებული თევზის რეწვა ბენთოსის ზონის თევზის პოპულაციებს ანადგურებს, მაგალითად ნიუფაუნდლენდის გრენდ ბენკის ვირთევზას. ორგანული ნარჩენების ჩაღვრა ჟანგბადის მცირე კონცენტრაციის მქონე ბენთოსის არეალების წარმოშობას იწვევს.*

კონცეფცია 50.4

კლიმატი დიდად განაპირობებს ხმელეთის ბიომების დისტრიბუციასა და სტრუქტურას

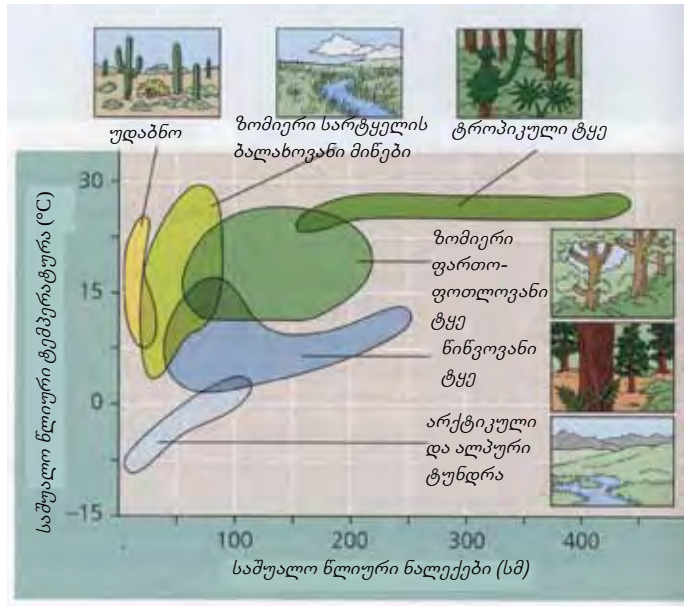
ამ თავში განხილული ყველა აბიოტური ფაქტორი, განსაკუთრებით კი კლიმატი, მეტად მნიშვნელოვანია იმის განსასაზღვრად, თუ რატომ ვხვდებით გარკვეულ ხმელეთის ბიომს გარკვეულ არეალში. იმის გამო, რომ დედამიწის ზედაპირზე არსებობს კლიმატის განედური მოდელები (იხ. სურათი 50.10.), არსებობს ასევე ბიომთა დისტრიბუციის განედური მოდელები.

კლიმატი და ხმელეთის ბიომები

კლიმატის უდიდესი გავლენა ორგანიზმთა დისტრიბუციაზე შეგვიძლია დავინახოთ კლიმოგრაფიის აგების საშუალებით. ეს არის გარკვეულ რეგიონში ტემპერატურისა და ნალექის ცხრილი. მაგალითად, სურათი 50.18. წარმოადგენს კლიმოგრაფიას, რომელიც აღნიშნავს ზომიერი ბიომის წლიურ საშუალო ტემპერატურასა და ნალექს ჩრდილო ამერიკაში. ყურადღება მიაქციეთ, რომ ჩრდილოეთის წიწვოვან ტყეებში ნალექის დონე იგივეა, რაც ზომიერ ტყეებში, მაგრამ ტემპერატურის დონე კი განსხვავებულია. ბალახიანი ხმელეთი, როგორც წესი, უფრო მშრალია ვიდრე ეს ტყეები, ხოლო უდაბნო კიდევ უფრო მშრალია.

ტემპერატურისა და ნალექიანობის საშუალო მაჩვენებელი შესაბამის თანაფარდობაშია იმ ბიომებთან, რომლებიც სხვადასხვა რეგიონში არსებობენ, მაგრამ ძალიან მნიშვნელოვანია თანაფარდობის განსაზღვრა მიზეზობრიობიდან. თუმცა კლიმოგრაფია წარმოადგენს მტკიცებულებას იმის შესახებ, რომ ტემპერატურა და წვიმა (ნალექიანობა) მეტად მნიშვნელოვანია ბიომების დისტრიბუციისათვის, იგი არ ამტკიცებს, რომ ეს ცვალებადობები განსაზღვრავს ბიომების ლოკაციას. მხოლოდ ინდივიდთა სახეობების წყლისა და ტემპერატურის დასაშვებობის დეტალურ ანალიზს შეუძლია დაადგინოს ის მაკონტროლებელი გავლენა, რაც ამ ცვლილებებს აქვთ.

როგორც სურათი 50.18. გვიჩვენებს, არის რეგიონები, სადაც ბიომები ნაწილობრივ ემთხვევა. ასე, რომ რაღაც სხვა ფაქტორი, და არა საშუალო წლიური ტემპერატურა და ნალექიანობა, უნდა თამაშობდეს გადამწყვეტ როლს იმის განსაზღვრაში, თუ სად უნდა არსებობდნენ ბიომები. მაგალითად ჩრდილო ამერიკის გარკვეულ არ ეალში, ტემპერატურისა და ნალექიანობის კომბინაცია ხელს უწყობს ზომიერი ფართოფოთლოვანი ტყეების არსებობას,



▲ *სურათი 50.18* ***ჩრდილო ამერიკაში ზოგიერთი ძირითადი ტიპის ბიომების კლიმოგრაფია.*** *აქ მოცემული არეალები უჩვენებს წლიური საშუალო ტემპერატურისა და ნალექიანობის დონეს ბიომებში.*

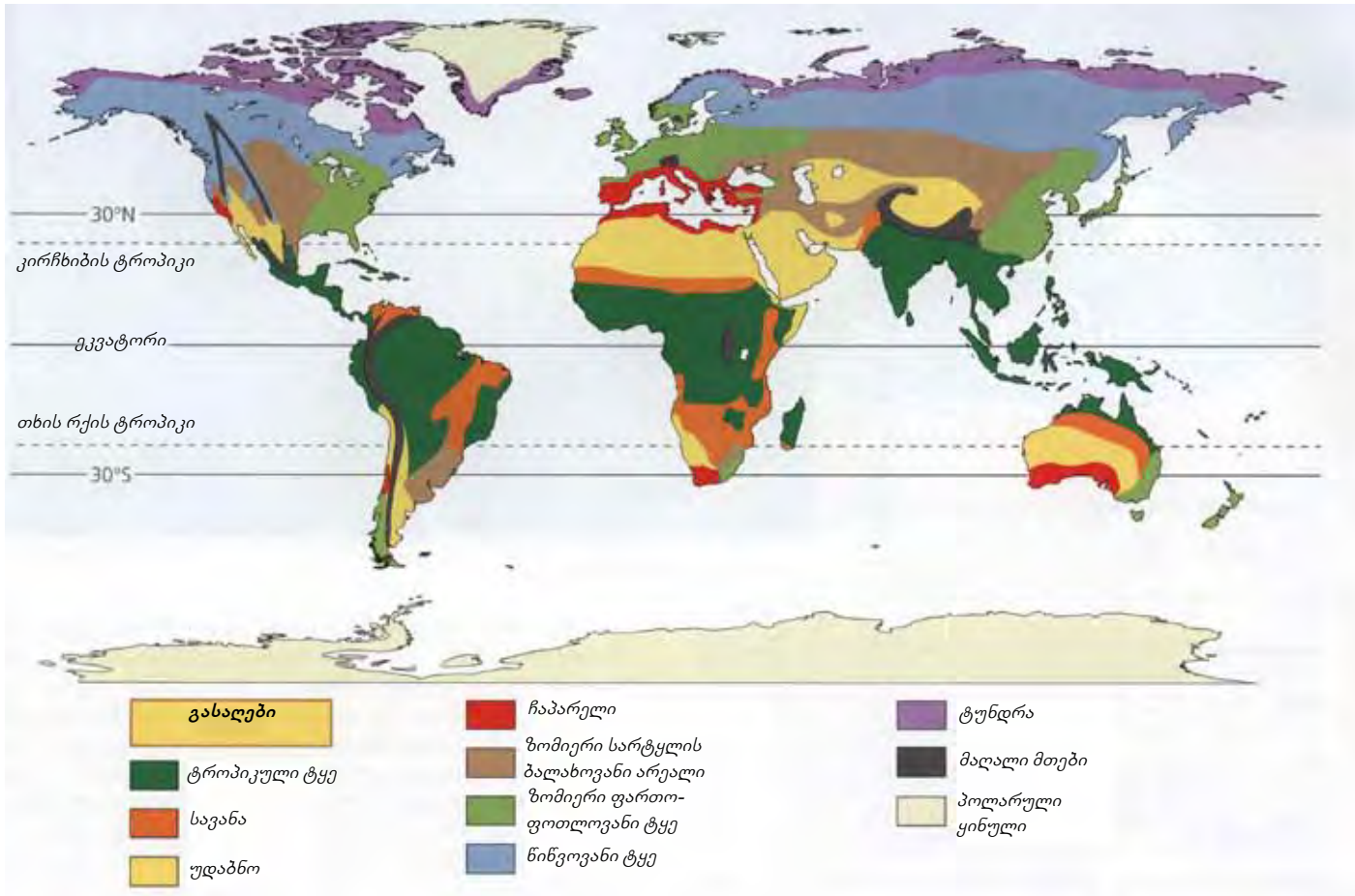
მაგრამ სხვა არეალები, სადაც მსგავსი პირობები არსებობს, წიწვოვანი ტყეებითაა დაფარული. როგორ უნდა ავხსნათ ასეთი ვარიაციები? უპირველეს ყოვლისა, უნდა გვახსოვდეს, რომ კლიმოგრაფია ეყრდნობა წლიურ საშუალო მონაცემებს.

ხშირად მხოლოდ საშუალო ანდა ზომიერი კლიმატი არ არის ყველაზე მნიშვნელოვანი, არამედ მნიშვნელოვანია ასევე კლიმატური ვარიაციების მოდელიც. მაგალითად ზომიერმა რეგიონმა შეიძლება მიიღოს რეგულარული ნალექი მთელი წლის განმავლობაში, მაშინ როცა სხვა არეალებში, სადაც წლიური საშუალო ნალექიანობის მაჩვენებელი იგივეა, გვაქვს გამოკვეთილი მშრალი და ნალექიანი სეზონები. იგივე მოვლენას შეიძლება წავაწყდეთ ტემპერატურასთან მიმართებაშიც. სხვა ფაქტორებმა, როგორიცაა მაგალითად, იმ არეალში არსებული ძირითადი ქანები, შეიძლება დიდი გავლენა იქონიოს მინერალური საკვების არსებობაზე და ნიადაგის სტრუქტურაზე, რაც თავის მხრივ გავლენას მოახდენს ზოგიერთი ტიპის მცენარეებზე, რომლებიც იქ განვითარდებიან.

ძირითადი სახმელეთო ბიომების ზოგადი დისტრიბუცია ნაჩვენებია სურათზე 50. 19.

სახმელეთო ბიომების ზოგადი თავისებურებანი

სახმელეთო ბიომთა უმეტესობა იწოდებიან მათი ძირითადი ფიზიკური ან კლიმატური მახასიათებლების ანდა მასზე დომინანტურად გავრცელებული მცენარეულობების მიხედვით. მაგალითად ველებს, როგორც წესი, ვხვდებით



▲ *სურათი 50.19* ***ძირითადი სახმელეთო ბიომების დისტრიბუცია.*** *თუმცა სახმელეთო ბიომები აქ აღნიშნულია მკვეთრი ზღვრებით, ბიომები, როგორც წესი, ერთმანეთში შერწყმულნი არიან ზოგჯერ შედარებით დიდ ტერიტორიებზე.*

შუა განედზე, სადაც კლიმატი უფრო რბილია და ზომიერი, ვიდრე ტროპიკებში ანდა პოლუსის რეგიონებში.

ველებზე გავრცელებულია ბალახის მრავალი ჯიშები. ყოველი ბიომისათვის ასევე დამახასიათებელია მიკროორგანიზმები, ღრუბლოვანი სოკოები და ცხოველები, რომლებიც ამ კონკრეტულ გარემოსთან არიან ადაპტირებულნი. მაგალითად, ზომიერ ველებზე დიდი ზომის ბალახისმძოველი ძუძუმწოვრები უფრო მეტად არიან გავრცელებულები ვიდრე ტყეებში.

ვერტიკალური დაშრევება (სტრატიფიკაცია) მნიშვნელოვან თვისებას წარმოადგენს სახმელეთო ბიომებისათვის და მცენარეთა ფორმა და ზომა დიდად განსაზღვრავს ამ დაშრევებას. მაგალითად მრავალ ტყეში შრეები, სარტყლები, შედგებიან ზედა საფარისაგან, შემდეგ მოდის ქვედა, ხეების სარტყელი, ბუჩქების სარტყელი, მიწისპირა სარტყელი ანუ ბალახოვანი მცენარეების საფარი, ტყის იატაკი ანუ ნეშომპალის სარტყელი და ბოლოს ფესვების სარტყელი.

არატყოვან ბიომებსაც აქვთ მსგავსი, თუმცა ნაკლებად გამოკვეთილი შრეები.

ველებს აქვთ ბალახოვანი სარტყელი, რომელიც შედგება ბალახებისა და პატარა, ფართოფოთლიანი მცენარეებისგან, ნეშომპალის სარტყელი და ფესვების სარტყელი. მცენარეული შრეები ქმნიან მრავალ სხვადასხვაგვარ საცხოვრებელ მცენარეულ გარემოს სხვადასხვა ცხოველებისათვის, რომლებიც შედიან დაწყებული მწერიჭამია და ხორცისმჭამელი ჩიტებიდან და ღამურებიდან, რომლებიც ზედა შეებით იკვებებიან, დამთავრებული მცირე ზომის ძუძუმწოვრებით, აურაცხელი ჭია-მატლებით და ართროპოდებით, რომლებიც საკვებს ნეშომპალისა და ფესვების დონეებში მოიპოვებენ.

თუმცა **სურათზე 50.19.** ბიომებს შორის მკვეთრი ზღვრებია მოცემული, რეალურად სახმელეთო ბიომები როგორც წესი, ერთმანეთს ერწყმიან და მათ შორის მკვეთრი ზღვარი არ არსებობს. მათ შორის არსებული შუალედური არეალი, რომელსაც ეკოტონი ეწოდება, შეიძლება იყოს ვიწრო ან ფართე.

სახეობათა შემცველობის მიხედვით ერთი ლოკაციის

სურათი 50.20

გვლვა: სმლოთის მიომმბი

ტროპიკული ტყე



ბორნეო, ტროპიკული ტენიანი ტყე

გავრცელება: ეკვატორული და სუბეკვატორული რეგიონები.

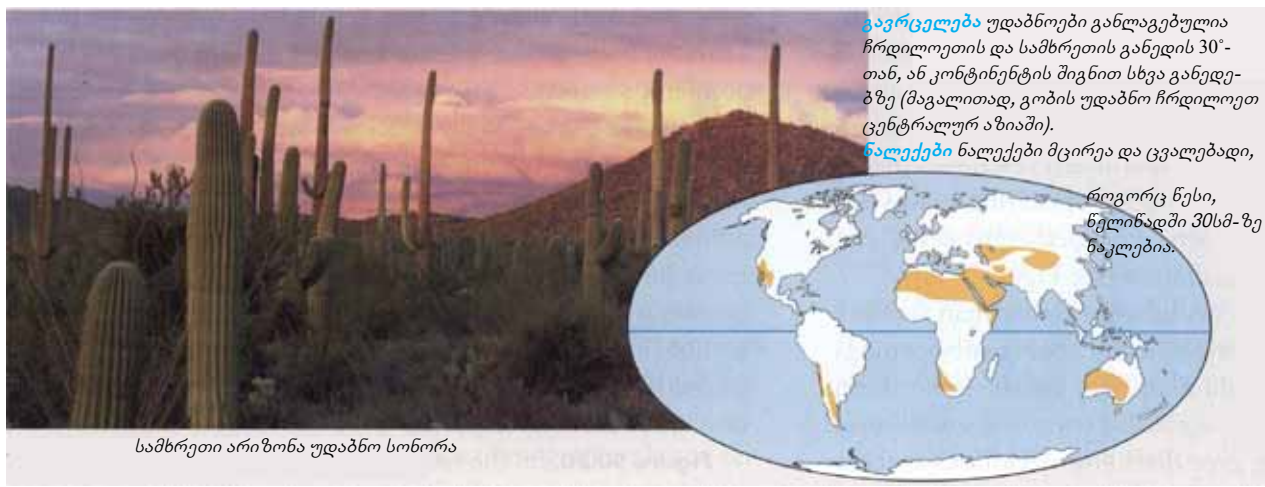
ნალექები: ტროპიკულ ტენიან ტყეებში ნალექების რაოდენობა შედარებით მუდმივია და წელინადში 200-400-სმ-ს შეადგენს. მშრალ, ტროპიკულ ტყეებში ნალექები სეზონურია და წელიწადში დაახლოებით 150-200სმ-ია. მშრალი სეზონი აქ ექვს-შვიდ თვეს გრძელდება. **ტემპერატურა** ჰაერის ტემპერატურა მთელი წლის განმავლობაში მაღალია, საშუალოდ უდრის 25-29 გრადუსს, მცირე სეზონური ცვალებადობით.

მცენარეები ტროპიკული ტყეებს სტრატებათ ყოფენ. აქ სინათლისთვის ინტენსიური კონკურენცია მიმდინარეობს. ტენიანი ტყის სტრატა მოიცავს ხეების ფენას ანუ ვარჯიან ხეებს, რომელთა ვარჯი გადახლართულია და სინათლეს თითქმის არ უშვებს. ვარჯიანი ხეების ქვევით მზარდი ხეების ერთ-ორი ფენაა და ბუჩქებისა და ბალახოვანი მცენარეების ფენა. მშრალ ტროპიკულ ტყეებში სტრატების რაოდენობა შედარებით მცირეა. ტენიან ტროპიკულ ტყეებში დომინირებენ ფართოფოთლოვანი, მარადმწვანე ხეები, მშრალი ტროპიკული ტყეების ხეები კი მშრალი სეზონის განმავლობაში ფოთლებს კარგავენ. ეპიფიტები, როგორიცაა ბრომელიები და ორქიდეები ფარავენ ტენიანი ტროპიკული ტყეების ხეებს, მაგრამ მშრალ ტროპიკულ ტყეებში მათი რაოდენობა უფრო მცირეა. მშრალ ტროპიკულ ტყეებში გავრცელებულია ეკლიანი ბუჩქები და სუკულენტები.

ცხოველები. ტროპიკულ ტყეებში ცხოველების მრავალფეროვნება ხმელეთის რომელიმე სხვა ბიომთან შედარებით მეტია. ცხოველები: ამფიბიები, ფრინველები და სხვა რეპტილიები, ძუძუმწოვრები და ფეხსახსრიანები, ადაპრირებულებია სამგანზომილებიან გარემოში ცხოვრებას და ხშირად შეუმჩნეველებია.

ადამიანის გავლენა. დიდი ხანია, რაც ადამიანი ტროპიკულ ტყეებში ცხოვრობს და მრავლდება. მისი პოპულაციის სწრაფი ზრდა, რომელსაც სოფლის მეურნეობისა და წარმოების განვითარება მოჰყვა, ამჯერად ტროპიკულ ტყეებს ანადგურებს.

უდაბნო



სამხრეთი არიზონა უდაბნო სონორა

გავრცელება უდაბნოები განლაგებულია ჩრდილოეთის და სამხრეთის განედის 30°-თან, ან კონტინენტის შიგნით სხვა განედებზე (მაგალითად, გობის უდაბნო ჩრდილოეთ ცენტრალურ აზიაში).

ნალექები ნალექები მცირეა და ცვალებადი, როგორც წესი, წელიწადში 30სმ-ზე ნაკლებია.

ტემპერატურა. ტემპერატურა სეზონურად და დღიურად ცვალებადია, ცხელ უდაბნოებში ჰაერის მაქსიმალური ტემპერატურა შეიძლება 50°C-ს აღწევდეს, ცივ უდაბნოებში კი —30°C-ზე ქვევით ვარდება.

მცენარეები. უდაბნოს ლანშაფტში დაბალი, დიდ ფართობზე მიმოფანტული მცენარეები დომინირებს. ხმელეთის სხვა ბიომებთან შედარებით აქ უნაყოფო მიწის წილი უფრო დიდია. მცენარეულობას სუკულენტები შეადგენენ, მაგალითად, კაქტუსები, ღრმა ფესვიანი ბუჩქები და ბალახები, რომლებიც იშვიათი ნალექების პერიოდში იზრდებიან. უდაბნოს მცენარეების ადაპტაციებია: გამძლეობა სიცხესა და წყლის დაკარგვის მიმართ, წყლის დაგროვება და ფოთლების ზედაპირის ფართობის შემცირება. გავრცელებულია ფიზიკური თავდაცვა - ეკლები და ქიმიური თავდაცვა - ბუჩქების ფოთლების ტოქსინები. მრავალ მცენარეს C_4 ან CAM ფოტოსინტეზი ახასიათებს (იხილეთ თავი 10).

ცხოველები უდაბნოების ჩვეულებრივი ბინადარია გველის და ხვლიკის მრავალი სახეობა, მორიელები, ხოჭოები, ჭიანჭველები, გადამფრენი და ადგილობრივი ფრინველები და მარცვლეულით მკვებავი მღრღნელები. მრავალი სახეობა ღამით აქტიურია. წყლის დაგროვება გავრცელებული შეგუებაა. ზოგი სახეობა წყალს მარცვლეულის ნახშირწყლების მეტაბოლური დაშლის შედეგად იღებს.

ადამიანის გავლენა. ადამიანს შეუძლია წყლის გადატანა გრძელ მანძილებზე და მიწისქვშა წყლების ღრმა ჭებით სარგებლობა, ამიტომ მან უდაბნოში საკმაოდ დიდი პოპულაცია შექმნა. უდაბნოს ბიომრავალფეროვნებას ამცირებს სოფლის მეურნეობის გადასვლა ხელოვნურ მორწყვაზე და ურბანიზაცია.

სავანა

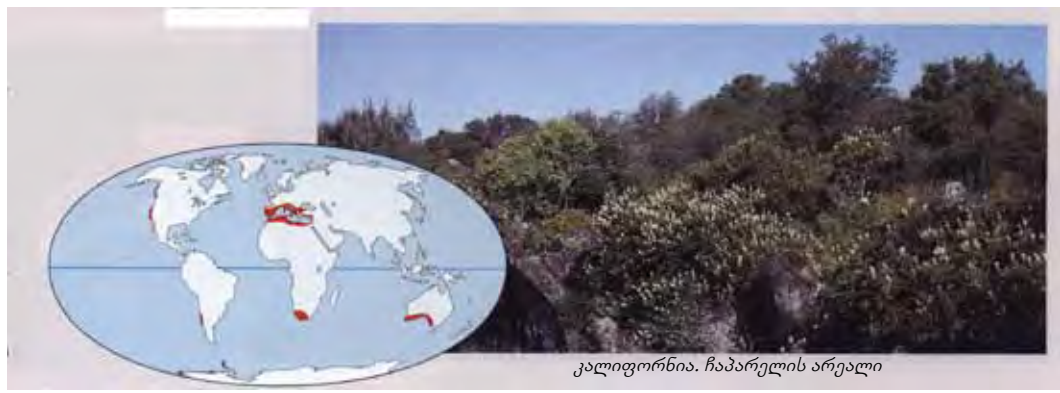
გავრცელება: *ეკვატორული და სუბეკვატორული რეგიონები.*
ნალექები: *წვიმა სეზონურია და ნალექების რაოდენობა წელიწადში საშუალოდ 30-50სმ-ს შეადგენს. მშრალი სეზონი შეიძლება რვა ან ცხრა თვეს გრძელდებოდეს.*
ტემპერატურა *წლის განმავლობაში სავანაში თბილა. საშუალო წყლიური ტემპერატურა +24-29 გრადუსია, თუმცა ტროპიკული ტყეებთან შედარებით სავანა ტემპერატურის ოდნავ მეტი სეზონური ცვალებადობით ხასიათდება.*
მცენარეები. *სავანაში ხეები იშვიათი და მიმოფანტულია, ხშირად ეკლიანია, ფოთლების ზედაპირის ფართობი შემცირებულია, რაც შედარებით მშრალ პირობებთან გამოკვეთილი შეგუებაა. ხანძარი მშრალ სეზონში ჩვეულებრივი მოვლენაა. დომინანტური მცენარეების სახეობები შეგუებულია ხანძართან და გამძლეა სეზონური გვალვის მიმართ. ბალახები და სხვადასხვა ბალახოვანი მცენარეები, რომლებიც ნიადაგის საფარის უმეტეს ნაწილს შეადგენს, სეზონური წვიმების დროს სწრაფად იზრდება და უძლევს დიდი ძუძუმწოვრების ძოვასა და სხვა ბალახისმჭამელების მიერ განადგურებას.*
ცხოველები. *სავანაში გავრცელებულია დიდი ზომის ბალახისმჭამელი ძუძუმწოვრები, მაგალითად, ანტილოპა გნუ და ზებრა, და მათზე მონადირე ლომი და აფთარი. ბალახით მკვებავების უმეტესობას მწერები, განსაკუთრებით კი ტერმიტები შეადგენს. სეზონური გვალვის განმავლობაში მძოვარი ძუძუმწოვრები სავანის სხვა ნაწილში უნდა გადავიდნენ, სადაც მეტი საკვები და წყლის იშვიათი სათავსოებია.*
ადამიანის გავლენა. *უძველესი ადამიანი სავანაში ცხოვრობდა. ადამიანის მიერ გაჩენილი ხანძრები, როგორც ჩანს, ხელს უწყობდა ამ ბიომის შენარჩუნებას. მსხვილფეხა რქოსანი საქონელის მოშენებამ და გადაჭარმებულმა ნადირობამ დიდი ძუძუმწოვრების პოპულაციების შემცირება გამოიწვია.*



კენია. ტიპიური სავანა

ჩაპარელი

გავრცელება *ეს ბიომი რამდენიმე კონტინენტის შუა განედის სანაპირო რეგიონებში მდებარეობს. მას მრავალი სახელი აქვს, რაც მის ფართო გავრცელებაზე მიუთითებს. ჩრდილოეთ ამერიკაში მას* ***ჩაპარელს*** *ეძახიან, ჩილესა და ესპანეთში მატორალს, სამხრეთ საფრანგეთში გარიგას და მაკვის, სამხრეთ აფრიკაში კი ფინბოს.*
ნალექები. *ნალექები მკვეთრად სეზონურია, ზამთარი წვიმიანი და ხანგრძლივია, ზაფხული მშრალია. წლიური ნალექები 30-50სმ-ის ფარგლებში მერყეობს.*
ტემპერატურა. *შემოდგომა, ზამთარი და გაზაფხული გრილია. საშუალო ტემპერატურა 10-12□ჩ-ის ფარგლებში მერყეობს. ზაფხულის საშუალო ტემპერატურა შეიძლება 30°C აღწევდეს, დღის მაქსიმალურმა ტემპერატურამ კი 40°C-ს გადააჭარბოს.*
მცენარეები. *ჩაპარელში ბალახებისა და ბალახისნაირების მრავალ სახეობასთან ერთად ბუჩქები და მცირე ზომის ხეები დომინირებს. მცენარეების მრავალფეროვნება დიდია, მრავალი სახეობა შეზღუდულია შედარებით მცირე, სპეციფიკური გეოგრაფიული არეალით. გვალვასთან ადაპტაციას წარმოადგენს ხეების უხეში, მარადმწვანე ფოთლები, რაც წყლის კარგვას ამცირებს. ხანძართან შეგუება მკვეთრად გამოხატულია. ზოგი ბუჩქის თესლი მხოლოდ ხანძრის შემდეგ ღივდება; ცეცხლგამძლე ფეხვებში დაგროვილი საკვების მარაგი საშუალებას აძლევს მცენარეს ხანძრის შემდეგ მალე ამოვიდეს და ხანძრის შემდეგად წარმოქმნილი საკვები გამოიყენოს.*
ცხოველები. *ადგილობრივი ძუძუმწოვრებია ხემცენარეების ყლორტებითა და კვირტებით მკვებავი ცხოველები, მაგალითად ირემი და თხა, და მცირე ზომის ძუძუმწოვრების მრავალი სახეობა. ჩაპარელის არეალში ასევე ამფიბიების, ფრინველებისა და სხვა რეპტილიების, და მწერების მრავალი სახეობა ბინადრობს.*
ადამიანის გავლენა *ყველა ჩაპარელი მჭიდროდ დასახლებულია. მათი არეალი შემცირდა სოფლის მეურნეობის განვითარებისა და ურბანიზაციის შედეგად. ადამიანს საკუთარი წვლილი ხანძრებშიც შეაქვს, რომლებიც მთელს ჩაპარელში ვრცელდება.*



კალიფორნია. ჩაპარელის არეალი

ზომიერი სარტყელის ბალახოვანი არეალი (საძოვრები)

გავრცელება *ზომიერი ბალახოვანი არეალებია სამხრეთი აფრიკის ველდი, უნგრეთის პუსტა, არგენტინისა და ურუგვაის პამპასები, რუსეთის სტეპები და ცენტალური ჩრდილოეთი ამერიკის ვაკეები და პრერიები.*

ნალექები: *ნალექები მკვეთრად სეზონურია, ზამთარი შედარებით მშრალია, ზაფხული კი ტენიანი. ნალექების წლიური რაოდენობა 30 და 100სმ-ს შორის მერყეობს. გვალვა ჩვეულებრივი მოვლენაა.*

ტემპერატურა *ზამთარი ცივია, საშუალო ტემპერატურის ხშირად —10°C-ის ქვევით ვარდება. ზაფხული ცხელია, საშუალო ტემპერატურა ხშირად 30°C-ს აღწევს.*

მცენარეები *დომინანტი მცენარეებია ბალახები და სხვა ბალახოვანი მცენარეები, რომელთა სიმაღლე მაღალბალახიან პრერიაში რამდენიმე სანტიმეტრიდან 2 მეტრამდე მერყეობს. მცენარეების ზოგი ძირითადი ადაპტაციებიდან ახნასნიშნავია პერიოდულ, გრძელ გვალვასთან და ხანძართან შეგუება. ხანძრის შემდეგ ზომიერი სარტყელის ბალახები სწრაფად ამოდის. დიდი ძუძუმწოვრების მიერ ყლორტების განადგურება ხელს უშლის ხემცენარეების გაბატონებას.*

ცხოველები*. ადგილობრივ ძუძუმწოვებს შეადგენს დიდი ზომის მძოვლები, მაგალითად ბიზონი და გარეული ცხენი. ზომიერი სარტყელის საძოვრები დასახლებულია სოროს მთხრელი ძუძუმწოვრების მრავალი სახეობით, მაგალითად ჩრდილოეთი ამერიკის პრერიების ჩყნომყს გვარის მღრღნელებით.*

ადამიანის გავლენა ზომიერი სარტყელის საძოვრების სქელი, ნოყიერი ნიადაგი სოფლის მეურნეობის განვითარებისთვის, განსაკუთრებით მარცვლეული კულტურების მოყვანისთვის, იდეალური ადგილია. ამიტომ ჩრდილოეთი ამერიკისა და ევრაზიის ბალახოვანი ვაკეების უმეტესი ნაწილი ფერმებმა დაიკავა.



ჩრდილოეთი დაკოტა. შაიენის ეროვნული ბალახოვანი მიწები

წიწვოვანი ტყე

გავრცელება *ფართოდ ვრცელდება ჩრდილოეთი ამერიკისა და ევრაზიის ჩრდილოეთიდან არქტიკული ტუნდრის სამხრეთით, ჩრდილოეთის წიწვოვანი ტყე ანუ ტაიგა დედამიწის უდიდესი სახმელეთო ბიომია.*

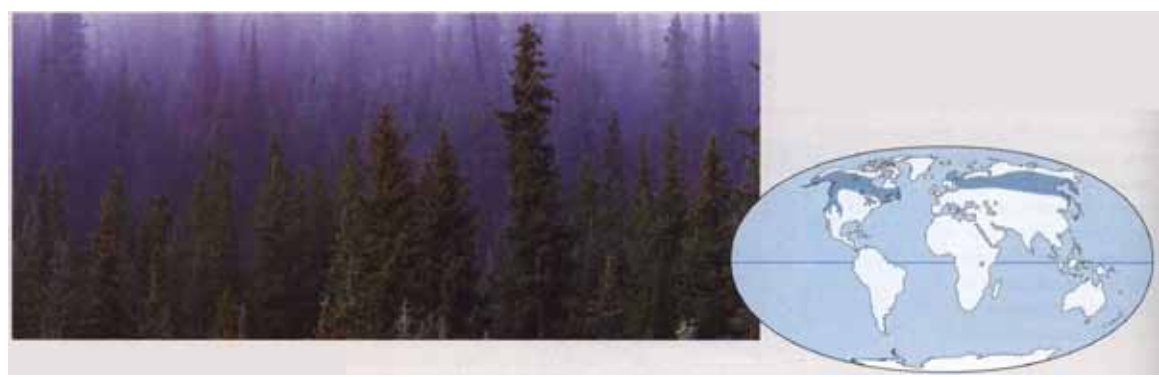
ნალექები *ნალექების რაოდენობა 30-70სმ-ის ფარგლებში მერყეობს, გვალვის პერიოდი ჩვეულებრივი მოვლენაა. თუმცა შეერთებული შტატების წყნარი ოკეანის ჩრდილო-დასავლეთიის სანაპიროს ზოგიერთი წიწვოვანი ტყე ზომიერ ტენიან ტყეს წარმოადგენს, რომელმაც წელიწადში შეიძლება 300სმ ნალექი მიიღოს.*

ტემპერატურა *ზამთარი ჩვეულებრივ ცივი და გრძელია; ზაფხული კი შეიძლება ცხელი იყოს. ციმბირის წიწვოვანი ტყის ზოგიერთ არეალში ზამთარში ტემპერატურა —70°C-მდე ეცემა, ზაფხულში კი +30°C-მდე ადის.*

მცნარეები *წიწვოვან ტყეში დომინირებს გირჩიანი ხეები, მაგალითად ფიჭვი, ნაძვი, სოჭი და ცუგა. მრავალი წიწვოვანის კონუსური ფორმა ხელს უშლის ტოტებზე თოვლის დაგროვებასა და მათ მტვრევას თოვლის სიმძიმის გამო. ბუჩქოვანი და ბალახოვანი მცენარეების სტრატების სახეობების მრავალფეროვნება ნაკლებია, ვიდრე ზომიერ ფართოფოთლოვან ტყეში.*

ცხოველები *წიწვოვან ტყეში მრავალი გადამფრენი ფრინველი ბუდობს, ბევრი სახეობა კი მთელი წლის განმავლობაში ბინადრობს. წიწვოვან ტყეში ძუძუმწოვრების მრავალი სახეობაც ბინადრობს, მაგალითად, ცხენირემი, მურა დათვი და ამურის ვეფხვი. დომინანტ ხეებზე მკვებავი მწერების რაოდენობის პერიდულმა აფეთქებამ შეიძლება ამ ხეების დიდი ნაწილის განადგურება გამოიწვიოს.*

ადამიანის გავლენა *მიუხედავად იმისა, რომ წიწვოვან ტყეებში ადამიანის პოპულაცია პატარაა, ისინი საგანგაშო სიჩქარით ნადგურდება და ზრდასრული ხეები შეიძლება მალე საერთოდ გაქრეს.*



კოლორადო. კლდოვანი მთები. ეროვნული ნაკრძალი

ზომიერი ფართოფოთლოვანი ტყე

გავრცელება ძირითადად გალაგებულია ჩრდილოეთი ნახევარსფეროს შუა განედებზე, ახალ ზელანდიასა და ავსტრალიაში ფართოფოთლოვანი ტყის მცირე არეალებია.

ნალექები წლიური ნალექების რაოდენობა შეიძლება 70-200სმ-ის ფარგლებში მერყეობდეს. ნალექების მნიშვნელოვანი რაოდენობა, ზაფხულის წვიმისა და ზამთრის თოვლის ჩათვლით, ყველა სეზონს ახასიათებს.

ტემპერატურა ზამთარის ტემპერატურა საშუალოდ 0°C-ია. ზაფხული ცხელი და ტენიანია, მაქსიმალური ტემპერატურა დაახლოებით 30°C-ია.

მცენარეები ზომიერი სარტყელის ზრდასრულ, ფართოფოთლოვან ტყეს ახასიათებს, მრავალფეროვანი, ვერტიკალური შრეები: დახურული ვარჯის შრე, ქვედა სართულების ხეების ერთი ან ორი შრე და ბუჩქებისა და ბალახოვანი მცენარეების შრე. ეპიფიტები ცოტაა. ჩრდილოეთ ნახევარსფეროს დომინანტი მცენარეებია ფოთოლმცვენი ხეები. მათ ფოთლები ზამთრამდე სცვივა, სანამ დაბალი ტემპერატურა შეამცირებს ფოტოსინთეზს და გაართულებს გაყინული ნიადაგიდან წყლის შეწოვას. ავსტრალიის ზომიერ ტყეებში ჭარბობს მარადმწვანე ევკალიპტი.

ცხოველები ჩრდილოეთი ნახევარსფეროს მრავალი სახეობა ზამთრარში იძინებს, ფრინველების ბევრი სახეობა კი თბილ ქვეყნებში მიგრირებს. ძუძუმწოვრები, ფრინველები და მწერები ტყის ყველა ვერტიკალურ შრეს იყენებენ.

ადამიანის გავლენა ყველა კონტინენტის ზომიერი ფართოფოთლოვანი ტყე მჭიდროდ დასასახლებელია. სოფლის მეურნეობისა და ქალაქების განვითარებისთვის ხეების ამოძირკვამ და ჭრამ პრაქტიკულად გაანადგურა ჩრდილოეთი ამერიკის თითქმის ყველა ბუნებრივი ფოთოლმცვენი ტყე. მაგრამ ამ ტყეებს აღდგენის მაღალი უნარი ახასიათებს, ამიტომ ისინი ყოფილი არეალის მეტ ნაწილს იბრუნებენ.



სამხრეთი კაროლინა. გრეით სმოკი მოუნტაინ ეროვნული პარკი

ტუნდრა

გავრცელება ტუნდრა ფარავს არქტიკის მნიშვნელოვან ტერიტორიას ანუ დედამიწის ხმელეთის ზედაპირის დაახლოებით 20%-ს. მთებში ძლიერი ქარი და სიცივე განაპირობებს ტუნდრის მსგავსი მცენარეების თანასაზოგადოებების არსებობას, რომელსაც ალპურ ტუნდრას ეძახიან. ის ყველა განედზე, ტროპიკების ჩათვლით, ყველაზე მაღალ მწვერვალზეა გავრცელებული.

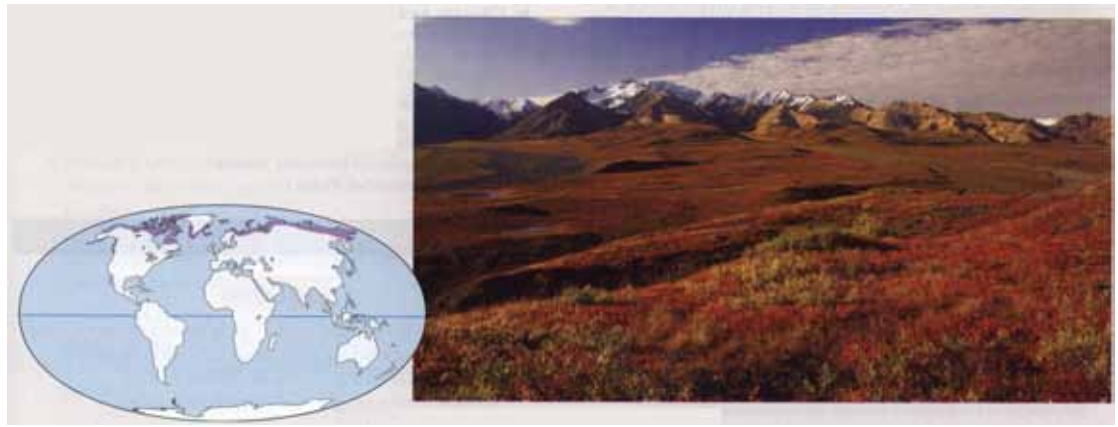
ნალექები. არქტიკულ ტუნდრაში წლიური ნალექების რაოდენობა 20-60სმ-ის ფარგლებში მერყეობს, მაგრამ ალპურ ტუნდრაში შეიძლება 100სმ-ს აღწევდეს.

ტემპერატურა ზამთარი გრძელი და ცივია, ზოგიერთ ადგილას საშუალო ტემპერატურა —30°C-ზე-ზე დაბალია. ზაფხული მოკლე და გრილია, საშუალო ტემპერატურა +10°C-ზე მცირეა.

მცენარეები ტუნდრის მცენარეულობის უმეტეს ნაწილს შეადგენს ბალახოვანი მცენარეები. ეს ლიქენების, ხავსის, ბალახების, სხვადასხვა ბალახოვანი მცენარეების (არა ბალახების) ნარევია, ამასთან ერთად აქ ზოგი ჯუჯა ბუჩქი და ხე იზრდება. ნიადაგის მუდმივად გაყინული შრე – მუდმივი გამყინვარება - ხელს უშლის წყლის ინფილტრაციას.

ცხოველები. დიდი, მძოველი მუშკის ხარი (*Ovibos moschatus*) ტუნდრის მუდმივი ბინადარია. კარიბუ და ჩრდილოეთის ირემი კი მიგრირებენ. მტაცებლებში შედიან დათვები, მგლები და მელიები. გადამფრენი ფრინველები ტუნდრას ინტენსიურად ზაფხულის განმავლობაში, ბუდობისთვის, იყენებენ.

ადამიანის გავლენა ტუნდრა მცირედ დასახლებულია, მაგრამ ბოლო წლებში სასარგებლო წიაღისეულისა და ნავთობის მოპოვების წყაროდ გადაიქცა.



ალასკა. დენალი ეროვნული პარკი. შემოდგომა

ბიომი მეორე ლოკაციის (მდებარეობის) ბიომისაგან განსხვავდება. მაგალითად ჩრდილო-ამერიკის ჩრდილოეთის წიწვოვან ტყეში (ტაიგაში), წითელი ნაძვი გავრცელებულია აღმოსავლეთ ნაწილში, მაგრამ არ გვხვდება სხვა დანარჩენ არეალში, სადაც შავი და თეთრი ნაძვი უხვად მოიძიება; აფრიკის უდაბნოების მცენარეულობა უაღრესად ზედაპირულად გავს ჩრდილო ამერიკის უდაბნოების მცებარეულობას. თვით მცენარეები, ფაქტიურად, განსხვავებულ ოჯახებს მიეკუთვნებიან. ამგვარი «ეკოლოგიური ექვივალენტები» წარმოიშვება ევოლუციის კონვერგენციის გამო. (იხ. **სურათი 25.5.**)

ბიომები დინამიკურობით ხასიათდებიან და მათ მახასიათებლებს სტაბილურობაზე მეტად ჩარევა განსაზღვრავს. მაგალითად ტროპიკული ციკლონები ქმნიან გაშლილ ადგილებს, რაც ხელს უწყობს ახალი სახეობების გამრავლებას ტროპიკულ და ზომიერ ტყეებში. ჩრდილოეთის წიწვოვან ტყეებში ბებერი ხეები კვდებიან და ეცემიან, ანდა თოვლი ამტვრევს ტოტებს, და იქმნება ცარიელი ადგილები, სადაც სხვადასხვაგვარ სახეობებს, მაგალითად, როგორიცაა ვერხვი და არყის ხე, ეძლევათ გავრცელების საშუალება. ამის შედეგად ბიომები ხასიათდებიან დიდი «მონაკვეთიანობით», სადაც სხვადასხვა არეალში სხვადასხვა ორგანიზმთა ერთობები არიან წარმოდგენილნი.

მრავალ ბიომში მცენარეების დომინანტურობა დამოკიდებულია პერიოდულ ჩარევაზე. მაგალითად, ბუნებრივი სოჭი წარმოადგენს დაბლობების, სავანების, ჩაპარელებისა (მარადმწვანე ბუჩქნარებისა) და მრავალი წიწვოვანი ტყეების ინტეგრალურ კომპონენტს. სოფლის მეურნეობისა და ურბანიზაციის განვითარებამდე შეერთებული შტატების სამხრეთი ნაწილის უმეტეს ფართობზე დომინირებდა მხოლოდ წიწვოვანი სახეობები, კერძოდ, გრძელფოთლა ფიჭვი. იმის გამო, რომ არ ხდებოდა პერიოდული გადაწვა, ფიჭვი შეცვალა ფართოფოთლიანმა ხეებმა. დღეს ტყის მენეჯერები ხანძარს იყენებენ, როგორც იარაღს, იმისათვის, რომ შეინარჩუნონ მრავალი წიწვოვანი ტყე.

დღეს მრავალ ბიომში ადამიანის ფართო ჩარევამ რადიკალურად შეცვალა ბუნებრივი მოდელები. ხანძრები, რაც ადრე წარმოადგენდა ცხოვრების შემადგენელ ნაწილს დიდ დაბლობებზე, დღეს ემსახურება სოფლის მეურნეობისათვის მიწების გამონთავისუფლების მიზნებს. ადამიანმა გადააკეთა დედამიწის ზედაპირის უდიდესი ნაწილი, შეცვალა ბუნებრივი ბიომები ურბანული და სოფლის მეურნეობის ბიომებით. შეერთებული შტატების აღმოსავლეთის უმეტესი ნაწილი, მაგალითად, კლასიფიცირებულია როგორც ზომიერი, ფართოფოთლოვანი ტყეები, მაგრამ ადამიანის აქტივობამ თითქმის მთლიანად გააქრო ბუნებრივი ტყეები და მათგან მხოლოდ უმცირესი პოტენციალიღა დატოვა.

ამ თავში დედამიწის სხვადასხვა წყლისა და სახმელეთო ბიომების შესწავლისას თქვენ ნახეთ მრავალი მაგალითი იმ მნიშვნელოვანი ზეგავლენისა, რაც აბიოტურ ფაქტორებსა აქვთ ორგანიზმთა გარემოზე. მომდევნო თავში ჩვენ უფრო ახლოს გავეცნობით თავად ორგანიზმებსა და მისი გარემოს ცოცხალ თუ არაცოცხალ ნაწილებს შორის ურთიერთმოქმედებას.

კონცეფცია 50.4 შემოწმება

1. სურათზე 50.18. გამოსახული კლიმოგრაფიის მიხედვით რა არის ის ძირითადი, რაც ასხვავებს მშრალ ტუნდრასა და უდაბნოს.
2. განსაზღვრეთ ის ბუნებრივი ბიომი, რომელშიც ცხოვრობთ და შეაჯამეთ მისი აბიოტური და ბიოტური მახასიათებლები. აისახება ეს მახასიათებლები თქვენს უშუალო გარემოზე? ახსენით როგორ.

პასუხები იხილეთ დამატება ა – ში.

50-ე თავის შემოწმება

ძირითადი კონცეფციების შემოწმებაა:

კონცეფცია 50.1

ეკოლოგია არის მეცნიერება ორგანიზმთა და გარემოს ზემოქმედების შესახებ

- **ეკოლოგია და ევოლუციური ბიოლოგია.** მოვლენები, რომლებსაც ადგილი აქვთ ეკოლოგიური დროის მასშტაბში, გავლენას ახდენს ევოლუციური დროის მასშტაბზე.
- **ორგანიზმი და გარემო.** შეკითხვები, რომლებსაც ეკოლოგები სვამენ, არის: ვინ სად ცხოვრობს? რატომ ცხოვრობენ ისინი იქ? რამდენნი არიან ისინი? ეკოლოგები აწარმოებენ დაკვირვებებს და ატარებენ ექსპერიმენტებს, იმისათვის, რომ შეამოწმონ სახეობათა დისტრიბუციის, სიჭარბისა და სხვა ეკოლოგიური კანონების ახსნათა სისწორე. ნებისმიერი ორგანნიზმის გარემო მოიცავს როგორც აბიოტურ, ასევე ბიოტურ კომპონენტებს.
- **ეკოლოგიის ქვედარგები.** ეკოლოგია შეიძლება დაიყოს მეცნიერების რამოდენიმე ქვედარგად, რომლებიც შეისწავლიან ორგანიზმთა ეკოლოგიას, ეკოსისტემის დინამიკას, ლანდშაფტებსა და ბიოსფეროს. თანამედროვე ეკოლოგიური მეცნიერება შლის მკვეთრ ზღვრებს ტრადიციულად განცალკევებულ სფეროებს შორის.
- **ეკოლოგია და გარემოს საკითხები.** ეკოლოგია იძლევა მეცნიერულ ცოდნას გარემოს საკითხების შესახებ. მრავალი ეკოლოგი ეყრდნობა სიფრთხილის პრინციპს: „კარგად გაზომე სანამ გადახტებოდე“.

კონცეფცია 50.2

ორგანიზმებისა და გარემოს ურთიერთზემოქმედება სახეობათა დისტრიბუციას აკონტროლებს

- **გაფანტვა და დისტრიბუცია.** ორგანიზმთა გაფანტვას შედეგად მოაქვს გეოგრაფიული დისტრიბუციის ფართო მოდელები.

  ბუნებრივი გავრცელება და სახეობათა ტრანსპლანტაცია გვაძლევს იმის ახსნას, თუ რატომ გვხვდებიან სახეობები იქ, სადაც გვხვდებიან. ტრანსპლანტირებულმა სახეობებმა შეიძლება გამოიწვიოს ახალ საცხოვრებელ ადგილზე ეკოსისტემის დანგრევა (დარღვევა).
- **ქცევისა და საცხოვრებლის სელექცია.** ზოგიერთი ორგანიზმი ვერ იყენებს მთელ პოტენციალს. სახეობათა დისტრიბუციის ლიმიტაცია შეიძლება გამოიწვიოს ქცევისა და საცხოვრებლის სელექციამ. (შერჩევამ)
- **ბიოტური ფაქტორები.** ბიოტურ ფაქტორთა შორის, რომლებიც ორგანიზმის დისტრიბუციაზე ახდენს ზეგავლენას, არის ისეთი ფაქტორები, როგორიცაა სახეობათა ურთიერთზემოქმედება: მტაცებლობა და შეჯიბრი.
- **აბიოტური ფაქტორები.** ორგანიზმთა დისტრიბუციის განმსაზღვრელ მნიშვნელოვან აბიოტურ ფაქტორთა შორისაა: ტემპერატურა, წყალი, მზის შუქი, ქარი, კლდეები და ნიადაგი.
- **კლიმატი.** გლობალური ამინდის მოდელები დიდად განისაზღვრება მზის ენერგიათა და დედამიწის ბრუნვით მზის გარშემო. რეგიონალური, ლოკალური და სეზონური გავლენა კლიმატზე განისაზღვრება წყლის ბიომებით, მთებით და წლის განმავლობაში მზის ნათების კუთხის ცვლით. ზოგადი სხვაობები აბიოტურ ფაქტორებში განსაზღვრავს მიკროკლიმატს.

კონცეფცია 50.3

- **აბიოტური და ბიოტური** ფაქტორები გავლენას ახდენს წყლის ბიომების სტრუქტურასა და დინამიკაზე.
- **წყლის ბიომები მოიცავენ ბიოსფეროს უდიდეს ნაწილს და სტრატიფიცირებულნი (დაშრევებულნი)** არიან შუქის შემოჭრის, ტემპერატურისა და ეტთობათა სტრუქტურების მიხედვით. ზღვის ბიომები შეიცავენ მარილის უფრო მაღალ კონცენტრაციას ვიდრე მტკნარი

კონცეფცია 50.4

- **კლიმატი დიდად განსაზღვრავს ხმელეთის ბიომების დისტრიბუციასა და სტრუქტურას.**
- **კლიმატი და ხმელეთის ბიომები.**
- **კლიმოგრაფიები უჩვენებენ, რომ ტემპერატურა და ნალექიანობა შესაბამისობაშია (დაკავშირებულია)** ბიომებთან, მაგრამ რადგანაც ბიომები მხოლოდ ნაწილობრივ ფარავენ, სხვა აბიოტურმა ფაქტორებმა უნდა ითამაშონ როლი ბიომის ლოკაციაში.
- **ხმელეთის ბიომების ზოგადი მახასიათებლები.**
- **ხმელეთის ბიომებს** ხშირად ასახელებენ მათი ძირითადი ფიზიკური თუ კლიმატური ფაქტორებისა ანდა მათი დომინანტური მცენარეულობის (ვეგეტაციის) მიხედვით. ხმელეთის ბიომების მნიშვნელოვანი მახასიათებელია დაშრევება.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშეფასება

1. ჩამოთვლილი დარგებიდან რომელი მათგანი ამახვილებს ყურადღებას ისეთი საკითხების კვლევაზე, როგორიცაა ენერგიის გაცვლა, ორგანიზმები და ნივთიერებები ეკოსისტემათა შორის?
   ა) პოპულაციის ეკოლოგია;
   ბ) ორგანიზმების ეკოლოგია;
   ც) ლანდშაპტის ეკოლოგია;
   დ) ეკოსისტემის ეკოლოგია;
   ე) ერთობათა ეკოლოგია;

2. გაფანტვის შესახებ რომელი დებულებაა მცდარი:
   ა) გაფანტვა წარმოადგენს ჩვეულებრივ სიცოცხლის ციკლის შემადგენელ კომპონენტს მცენარეებისა და ცხოველებისათვის.
   ბ) წყალდიდობების ან ვულკანური ამოფრქვევების შედეგად აოხრებული ტერიტორიების კოლონიზაცია (დასახლება) დამოკიდებულია გაფანტვაზე.
   ც) გაფანტვას ადგილი აქვს მხოლოდ ევოლუციური დროის მასშტაბებში.
   დ) თესლი წარმოადგენს გაფანტვის მნიშვნელოვან საფეხურს მრავალი ყვავილოვანი მცენარის სიცოცხლის ციკლში.
   ე) გაფანტვის უნარს შეუძლია სახეობათა გეოგრაფიული დისტრიბუცია შეზღუდოს.

3. წარმოიდგინეთ რაიმე კოსმოსური კატასტროფა, რომელიც დედამიწას ისე შეანჯღრევს, რომ ის ბრუნვის შესრულებას ვეღარ შეძლებს, ამის ნაცვლად მისი ღერძი მზესა და დედამიწას შორის არსებული ზოლის პერპენდიკულარული გახდება. ამ ცვლილების ყველაზე უფრო მოსალოდნელი შედეგი იქნება:
   ა) დღე და ღამე აღარ იარსებებს;
   ბ) წლის ხანგრძლივობაში იქნება უდიდესი ცვლილება ;
   ც) ეკვატორი გახდება ცივი;
   დ) დაიკარგება სეზონური სხვაობა ჩრდილო და სამხრეთ განედებზე;
   ე) ოკეანის დინებები აღარ იარსებებს.

4. მთაზე ასვლისას ჩვენ ვხედავთ ბიოლოგიური ერთობების გარდამავლობას, რაც ანალოგიურია იმ ცვლილებებისა რაც ხდება:
   ა) ბიომებში სხვადასხვა განედებზე;
   ბ) ოკეანეებში სხვადასხვა სიღრმეზე;
   ც) ერთობებში სხვადასხვა სეზონებისას;
   დ) ეკოსისტემაში, როცა ის დროში ევოლუციას გადის;
   ე) ამერიკის შეერთებულ შტატებში მოგზაურობისას აღმოსავლეთიდან დასავლეთისკენ.

5. ოკეანეებს გავლენა აქვთ ბიოსფეროზე ყველანაირად გარდა იმისა, რომ:
   ა) წარმოქმნიან მნიშვნელოვანი მოცულობის ბიოსფეროს ჟანგბადს;
   ბ) ატმოსფეროდან დევნიან ნახშირორჟანგს;
   ც) ხმელეთის ბიომების კლიმატს ცვლიან;
   დ) არეგულირებენ მტკნარი წყლის ბიომებისა და ხმელეთის წყლების პ-ს
   ე) წარმოადგენენ დედამიწის მეტი წილი წვიმების წყაროს.

6. ტბის რომელი ზონა არ იარსებებს ძალიან ჩრდილიან ტბაში:
   ა) ბენტიკური ზონა;
   ბ) აფოტიკური ზონა;
   ც) პელაგური ზონა;
   დ) ლიტორალური ზონა;
   ე) ლიმნეტური ზონა;

7. რომელი დებულებაა სწორი ოლიგოტროფულ და ევტროფულ ტბებთან მიმართებაში ?
   ა) ოლიგოტროფული ტბები უფრო მეტად იფიტებიან ჟანგბადისაგან;

ბ) ეუტროფიკულ ტბებში ფოტოსინთეზის დონე უფრო დაბალია;

ც) ეუტროფულ ტბის წყალი შეიცავს საკვები ნივთიერებების უფრო დაბალ კონცენტრაციას;

დ) ევტროფული ტბები საკვები ნივთიერებებით უფრო მდიდარია.

ე) ოლიგოტროფული ტბების დანალექი შეიცავს დიდი ოდენობით შლად ორგანულ ნივთიერებებს.

8. ქვემოთ ჩამოთვლილ მახასიათებელთაგან რა ახასიათებთ უმეტესობა ხმელეთის ბიომებისას?

ა) 25 სმ. ოდენობის წლიური საშუალო ნალექიანობა;

ბ) დისტრიბუციას თითქმის მთლიანად განსაზღვრავს კლდისა და ნიადაგის მოდელები;

ც) მკვეთრი ზღვრები მომიჯნავე ბიომებს შორის;

დ) ვეგეტაცია (მცენარეულობა), რომელიც წარმოაჩენს დაშრევების (სტრატიფიკაციის) არსებობას;

ე) ცივი ზამთრის თვეები;

9. ქვემოთ მოცემული ბიომებიდან რომლებია კლიმატის აღწერილობასთან სწორად დაწყვილებული?

ა) სავანა – გრილი ტემპერატურა, ნალექი ერთნაირი წლის განმავლობაში ;

ბ) ტუნდრა – გრძელი ზაფხული, თბილი (რბილი) ზამთარი;

გ) ზომიერი ფართოფოთლოვანი ტყე — ზრდის შედარებით მოკლე სეზონი, თბილი ზამთარი;

დ) ზომიერი დაბლობები – შედარებით თბილი ზამთარი, ნალექი — ძირითადად ზაფხულში;

ე) ტროპიკული ტყეები – თითქმის მუდმივი დღის ხანგრძლივობა და ტემპერატურა;

10. დავუშვათ, ჩიტის სახეობათა რაოდენობას განსაზღვრავს ძირითადად გარემოში არსებული ვერტიკალური შრეების რაოდენობა. თუ ასეა, ქვემოთ ჩამოთვლილთაგან რომელ ბიომში იქნება ჩიტის სახეობათა ყველაზე უფრო დიდი რაოდენობა?

ა) ტროპიკულ წვიმის ტყეებში;

ბ) სავანაში;

ც) ტაიგაში;

დ) ზომიერ ფართოფოთლოვან ტყეში;

ე) ზომიერ დაბლობებზე;

ტესტის პასუხები იხ. დამატება ა)-ში.

ტესტის სხვა შეკითხვებისათვის ეწვიეთ ვებ გვერდს ან ნახეთ CD-ROM.

ევოლუციური კავშირი

განიხილეთ, როგორ ვრცელდება დროის კონცეფცია ეკოლოგიურ სიტუაციასა და ევოლუციურ ცვლილებებზე. ეკოლოგიური დრო და ევოლუციიური დრო ერთმანეთს ემთხვევა? თუ ემთხვევა რა მაგალითების მოყვანა შეგიძლიათ.

მეცნიერული კვლევა

მთაზე ასვლისას თქვენ ამჩნევთ, რომ მცენარის ჯიშებს უფრო დაბალ სიმაღლეზე აქვთ ზრდის ერთი ფორმა და სრულიად განსხვავებული ზრდის ფორმა — მაღალ სიმაღლეზე. თქვენ გაინტერესებთ, წარმოადგენენ თუ არა ისინი ამ სახეობის ორ გენეტიკურად განსხვავებულ პოპულაციას, რომელთაგან თითოეული ადაპტირებულია თავის გარემოსთან, თუ ამ სახეობებს აქვთ განვითარების მოქნილობა და შეუძლიათ მიიღონ ზრდის ორივენაირი ფორმა ადგილობრივი პირობების შესაბამისად. რა ექსპერიმენტებს დასახავდით ამ ორი ჰიპოთეზის შესამოწმებლად.

კვლევა : როგორ ახდენს აბიოტური ფაქტორები ორგანიზმების დისტრიბუციაზე გავლენას.

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

ზოომაღაზიებში მთელს ჩრდილოეთ ამერიკაში თქვენ შეგიძლიათ შეიძინოთ სხვადასხვანაირი უცხო თევზები, ჩიტები და ქვეწარმავლები. აღწერეთ ის გარემო, რომელშიც ამგვარი ორგანიზმის შეძენას შეუძლია საფრთხე შეუქმნას ადგილობრივ მცენარეებს. როგორ ფიქრობთ, უნდა გააკონტროლოს მთავრობამ ცხოველებით ვაჭრობა? დღეს მოქმედებს რაიმე შეზღუდვა იმის შესახებ, თუ რომელი ცხოველებით შეუძლიათ ვაჭრობა ზოომაღაზიებს თქვენს ქალაქში? როგორ დააბალანსებდით ამგვარ წესებსა და ადამიანის ინდივიდუალურ უფლებებს ?

51 ქცევის ეკოლოგია



▲ *სურათი 51.1 აღმოსავლეთ აზიური წითელგვირგვინა წეროების (რუს ჯაპონიცუს) მოარშიყე წყვილი.*

ამოსავალი კონცეფციები:

51.1 ქცევის ეკოლოგები ასხვავებენ ქცევის უშუალო და აბსოლუტურ შემთხვევებს
51.2 მრავალი ქცევა შეიცავს ძლიერ გენეტიკურ კომპონენტს.
51.3 გარემო, რომელიც ურთიერთმოქმედებაშია ცხოველის გენეტიკურ აგებულებასთან, გავლენას ახდენს ქცევის განვითარებაზე.
51.4 ქცევის შტრიხები შეიძლება ბუნებრივი სელექციიდან განვითარდეს.
51.5 ბუნებრივი სალექცია უპირატესობას ანიჭებს იმგვარ ქცევებს, რომლებიც ზრდიან გადარჩენისა გამრავლების წარმატებას.
51.6 სრულფასოვანი შეგუების კონცეფცია განსაზღვრავს მრავალ ალტრუისტულ სოციალურ ქცევას.

ზოგადი მიმოხილვა

ქცევის შესწავლა

ჩვენ, ადამიანები, ცხოველთა ქცევებს ვსწავლობთ, ალბათ იმდენი ხანია, რამდენი ხანიც დედამიწაზე ვცხოვრობთ. ადამიანის, როგორც მონადირისათვის, და ზოგჯერ მონადირებულთათვისაც, ცხოველის ქცევის შესახებ ცოდნა გადარჩენისათვის ყოველთვის არსებითი მნიშვნელობის მატარებელი იყო, მაგრამ იმ ინფორმაციის გარდა, რაც ადამიანის პრაქტიკული საჭიროებისათვისაა აუცილებელი, ცხოველები წარმოადგენენ ასევე საოცრებათა სამყაროს. მაგალითად, წეროები ისეთ ცხოველთა რიცხვს მიეკუთვნებიან, რომლებმაც დიდი ხანია მიიპყრეს ადამიანის ყურადღება, შესაძლოა იმიტომ, რომ წერო მოცულობით დიდია და მის ქცევაზე დაკვირვება უფრო ადვილია. (სურათი 51.1.) მამრი და მდედრი წერო არშიყობის საოცრად დახვეწილ რიტუალს მიმართავენ, რაც გრაციოზულ ცეკვაში გამოიხატება. ეს არის ვოკალით სინქრონიზირებული მოძრაობები. ამ რიტუალზე დაკვირვებამ ადამიანს ჩამოუყალიბა ამ ჩიტებზე წარმოდგენა, როგორც ერთგულებისა და თავდადების სიმბოლოზე. წეროს ზოგიერთი ყველაზე თვალსაჩინო ქცევა დაკავშირებულია მის ყოველწლიურ მიგრაციასთან. ყოველ გაზაფხულზე ათასობით წერო ტოვებს სამხრეთ ევრაზიის, ჩრდილო-აფრიკისა და ჩრდილო-ამერიკის დაზამთრებულ ტერიტორიებს და მიფრინავს ჩრდილოეთის მშობლიური ადგილებისაკენ.თწეროების სხვადასხვა სახეობები ასობით და ათასობით კილომეტრზე მიფრინავენ. ისინი დროდადრო დასასვენებლად და დასაპურებლად ჩერდებიან. იმის გამო, რომ მიგრაციული (გადამფრენი) წეროები ძალიან მაღალ სიმაღლეზე ფრენენ და ფრენისას ყიჟინის ხმას გამოსცემენ, ზოგიერთ ხალხებში (კულტურებში) ისინი ტრადიციულად მიჩნეულნი არიან დედამიწასა და ზეცას შორის შუამავლებად.

ქცევის ეკოლოგია, რომელიც წარმოადგენს თანამედროვე მეცნიერულ დისციპლინას, აწარმოებს მსგავს დაკვირვებებს ცხოველთა ქცევებზე და შეისწავლის თუ როგორ კონტროლდება და როგორ ვითარდება შემდგომში ასეთი ქცევები, როგორ ევოლუციას განიცდის და რა წვლილი შეაქვს მათ ცხოველთა გადარჩენასა და გამრავლებაში. მაგალითად ქცევის ეკოლოგმა შეიძლება დასვას შეკითხვა: როგორ შეიძლება იყოს დაკავშირებული წეროთა სახეობებში ის მსგავსება-განსხვავებანი, რაც მათ არშიყობის გამოხატულებაში ახასიათებთ, მათ გენეტიკურ მსგავსებებსა და განსხვავებებთან და რა წვლილი შეაქვს წეროთა მიერ ცოდნის შეძენას, სწავლას, არშიყობის გამოხატვის განვითარებასთან. მიგრაციასთან დაკავშირებული საკითხები შეიძლება მოიცავდნენ შემდეგ თემებს: რატომ ყვირიან გადამფრენი წეროები მიგრაციისას და

რა გარემო ფაქტორები უბიძგებს მათ მიგრაციისკენ, ანდა რა როლი აქვს მიგრაციას გამრავლებისთვის ხელის შეწყობაში წეროების შემთხვევაში. ქცევის ეკოლოგიას არსებითი მნიშვნელობა აქვს უაღრესად მნიშვნელოვანი პრობლემების გადაჭრისათვის, დაწყებული გადაშენების საფრთხის ქვეშ მყოფი სახეობების კონსერვაციიდან, დამთავრებული ინფექციური დაავადებების აღმოცენების კონტროლით. ეს თავი ყურადღებას ამახვილებს ამ და სხვა საკითხებზე, იმის გასარკვევად, თუ როგორ არის ქცევა დაკავშირებული გენეტიკასთან, გარემოსთან და ევოლუციასთან.

კონცეფცია 50.1

ქცევის ეკოლოგიმი ასხვავემენ ქცევის უშუალო და ამსოლუტურ შემთხვევებს

საკითხები, რომლებიც ისმის ნებისმიერ ქცევასთან დაკავშირებით, შეიძლება ორ კლასად დაიყოს: პირველი, ეს არის საკითხები, რომელთა ყურადღების ცენტრშია ქცევის განმსაზღვრელი მყისიერი მექანიზმები და სტიმული და მეორე, საკითხები, რომლებიც იკვლევს იმას, თუ რა წვლილი შეაქვს ქცევას გადარჩენასა და გამრავლებაში. უპირველეს ყოვლისა, მოდით, განვიხილოთ, უფრო ფუნდამენტალური საკითხი: რას მოიცავს ტერმინი ქცევა.

რა არის ქცევა

ქცევის შტრიხები ცხოველის გენოტიპის ისეთივე შემადგენელი ნაწილია, როგორიც მისი დანამატის სიგრძე ანდა მისი ბეწვის ფერი. ის, რასაც ჩვენ ქცევას ვეძახით, უმეტესად არის ცხოველის კუნთური აქტივობის თვალით შესამჩნევი შედეგი, როგორც მაგალითად, ის, როცა მტაცებელი თავის მსხვერპლს მისდევს, ანდა როცა თევზი ფარფლს აიშლის, როგორც ტერიტორიულობის დაცვის გამოვლინება (სურათი 51.2.). ზოგიერთ ქცევაში კუნთების აქტივობა უფრო ნაკლებად თვალსაჩინოდ მონაწილეობს, როგორც მაგალითად იმ ქცევაში, როცა ჩიტი კუნთებს იყენებს იმისათვის, რომ ფილტვებიდან ჰაერი ამოუშვას და ყელიდან ამოსულ ჰაერს სიმღერის ტონალობა მისცეს. ზოგიერთი არაკუნთოვანი აქტივობაც ასევე ითვლება ქცევად, მაგალითად როცა ცხოველი ჰორმონებს გამოყოფს, იმისთვის, რომ მიიზიდოს საპირისპირო სქესის წევრები. გარდა ამისა, ჩვენ შეგვიძლია განვიხილოთ ასევე ცოდნის შეძენაც, როგორც ქცევის პროცესი. მაგალითად, ახალგაზრდა ჩიტმა შეიძლება ისწავლოს, როგორ გამოსცეს მუსიკა, რომელსაც ის ისმენს თავისი სახეობის უფროსი წარმომადგენლებისგან, მიუხედავად იმისა, რომ კუნთების აქტივობა, რაც შესაბამის მახსოვრობას ეფუძნება, შეიძლება თვეების შემდეგ გამოვლინდეს. ეს მოხდება მაშინ, როცა ახალგაზრდა ჩიტი თავად დაიწყებს სიმღერას. ასე, რომ თვალით დასანახი ქცევის შესწავლის გარდა, რაც ძირითადად ვლინდება კუნთების ძალისხმევისა და აქტივობის ფორმით, ქცევის ეკოლოგები ასევე შეისწავლიან იმ მექანიზმებსაც, რაც საფუძვლად უდევს ამ ქცევებს, და რაც, შესაძლოა, არც კი მოიცავდეს კუნთების აქტივობას. უფრო მარტივად თუ ვიტყვით, ჩვენ შეგვიძლია მივიჩნიოთ ქცევად ყველაფერი, რასაც ცხოველი აკეთებს და როგორც იგი ამას აკეთებს.



▲ *სურათი 51.2* ***მამრი აფრიკული ციხლოდა*** *(Neolamprologus tetracephlus)* ***აშლილი ფარფლით.*** *კუნთების შეკუმშვა, რაც იწვევს ფარფლის აშლას, წარმოადგენს ქცევით საპასუხო რეაქციას იმ საფრთხეზე, რაც მის ტერიტორიულობას ემუქრება.*

უშუალო და ამსოლუტური საკითხები

როცა ჩვენ ვაკვირდებით რაიმე ქცევას, ჩვენ შეიძლება დავსვათ **უშუალო ან აბსოლუტური** კითხვები. ქცევასთან დაკავშირებული **უშუალო** კითხვების ყურადღების ცენტრშია გარემო სტიმულები, თუ ასეთი არსებობს, რაც უბიძგებს ქცევას და ასევე გენეტიკური, ფსიქოლოგიური და ანატომიური მექანიზმები, რაც საფუძვლად უდევს ქცევის აქტს. **უშუალო** კითხვებს ხშირად უწოდებენ «როგორ» კითხვებს. მაგალითად წითელგვირგვინა წეროები სურათზე 51.1. სხვა მრავალი ცხოველების მსგავსად, ბარტყებს ჩეკენ (მრავლდებიან) გაზაფხულზე და ადრეულ ზაფხულში. **უშუალო** კითხვა ამ სახეობის ჩიტების გამრავლების დროსთან დაკავშირებით, შეიძლება ასე ჟღერდეს: როგორ გავლენას ახდენს დღის ხანგრძლივობა წითელგვირგვინა წეროების გამრავლებაზე (ბარტყების გაჩენაზე). გონივრული ჰიპოთეზა ამ საქციელის **უშუალო**

მიზეზზე არის: ბარტყების გაჩენას ხელს უწყობს ის, რომ დღის ხანგრძლივობის ზრდას დადებითი გავლენა აქვს რეპროდუქციაზე (გამრავლებაზე) და ის, რომ გარკვეულ ჰორმონებს აქვთ საპასუხო რეაქცია. მართლაც, სხვადასხვა ცხოველებზე ჩატარებული ექსპერიმენტები უჩვენებენ, რომ გახანგრძლივებულ დღის შუქზე ყოფნა იწვევს ნერვულ და ჰორმონალურ ცვლილებებს, რაც სტიმულს აძლევს გამრავლებასთან დაკავშირებულ ქცევას, როგორიცაა, მაგალითად, ჩიტებში გალობა და ბუდეების გაკეთება.

უშუალო კითხვების საპირისპიროდ, აბსოლუტური შეკითხვები მიმართულია ქცევის ევოლუციური მნიშვნელობისაკენ. ამ ტიპის შეკითხვები ისეთი სახისაა, როგორც, მაგალითად: რატომ ანიჭებს უპირატესობას ბუნებრივი სელექცია (შერჩევა) ამგვარ ქცევას და არა სხვაგვარს. ჰიპოთეზები, რომლებიც უკავშირდება შეკითხვებს, «რატომ?», გვთავაზობს, რომ ქცევა ზრდის შეგუებას რაღაც გარკვეული გზით. გონივრული ჰიპოთეზა იმის შესახებ, თუ რატომ მრავლდება წითელგვირგვინა წერო გაზაფხულზე და ადრეულ ზაფხულში არის ის, რომ ბარტყების გაჩენა ყველაზე უფრო პროდუქტიულ შედეგს იძლევა წლის ამ დროს. მაგალითად, ამ დროს მშობელ-ჩიტებს შეუძლიათ საკვების უხვად მოძიება თავისი სწრაფადმზარდი ბარტყებისათვის, რაც წარმატებული გამრავლებისათვის წარმოადგენს უპირატესობას იმ ჩიტებთან შედარებით, რომლებიც მრავლდებიან სხვა სეზონებში.

თუმცა **უშუალო** მიზეზები უფრო გარკვეული და კონკრეტულია, ვიდრე უკიდურესი მიზეზები, ეს ორი კონცეფცია ერთმანეთთან დაკავშირებულია. **უშუალო** მექანიზმები წარმოქმნიან ისეთ ქცევებს, რომლებიც ევოლუციას იმიტომ გადიან, რომ შეგუების ერთგვარ უნარს ავლენენ. მაგალითად გახანგრძლივებული დღე წითელგვირგვინა წეროებისთვის თავისთავად დიდი მნიშვნელობის მატარებელი არ არის ადაპტაციის თვალსაზრისით, მაგრამ იმდენად, რამდენადაც ის შეესაბამება სეზონურ კონდიციებს, რაც ზრდის წარმატებული გამრავლების საშუალებას, როგორიცაა მაგალითად, ბარტყების დასაპურებლად საკვების მოპოვების გაადვილება, მოვლა, როცა დღეები გრძელია, იგი წარმოადგენს **უშუალობის** მექანიზმს, რაც წეროებში განვითარდა.

ეთოლოგია

ქცევის ბიოლოგთა პიონერებმა ეთოლოგიის დისციპლინა XX საუკუნის შუაწლებში განავითარეს. მეცნიერების ეს სფერო ეხება ცხოველთა ქცევებს განსაკუთრებით მათთვის ბუნებრივ გარემოში. ეკოლოგებმა, როგორებიც იყვნენ ნიდერლანდელი ნიკო ტინბერგენი და ავსტრიელები, კარლ ფონ ფრიხი და კონრად ლორენცი, რომლებმაც 1973 წელს ნობელის პრემია გაიყვეს, ჩამოაყალიბეს კონცეპტუალური საფუძვლები, რომლებსაც თანამედროვე ქცევის ეკოლოგია ეყრდნობა. 1963 წელს გამოქვეყნებულ ნაშრომში ტინბერგენმა შემოგვთავაზა ოთხი კითხვა, რომლებსაც პასუხი უნდა გაეცეს იმისათვის, რომ სრულყოფილად გავიგოთ ნებისმიერი ქცევა. მისი შეკითხვები, რომლებიც დღევანდელი ეკოლოგიური ბიოლოგიის ბირთვს წარმოადგენენ შეიძლება ასე ჩამოყალიბდეს:

1. რა არის ქცევის მექანიკური საფუძვლები, ქიმიური, ანატომიური და ფიზიოლოგიური მექანიზმების ჩათვლით.
2. როგორ ახდენს გავლენას ცხოველის განვითარება ქცევაზე, ზიგოტადან დაწყებული დამთავრებული ზრდასრული (მოწიფული) ინდივიდით.
3. როგორია ქცევის ევოლუციის ისტორია.
4. რა როლს ასრულებს ქცევა გადარჩენასა და გამრავლებაზე (შეგუებაზე).

ტინბერგენის სია მოიცავს როგორც უშუალო, ასევე აბსოლუტურ შეკითხვებს. პირველი ორი შეკითხვა, რომლებიც ქცევის მექანიზმებსა და განვითარებას ეხება, უშუალო შეკითხვებია, ხოლო მომდევნო ორი კი – აბსოლუტური ანუ ევოლუციური კითხვებია. უშუალო და აბსოლუტური პერსპექტივის დამატებითი მახასიათებლები შეიძლება წარმოვაჩინოთ კლასიკოსი ეთოლოგების მიერ ხშირად შესწავლილი ქცევების მეშვეობით, როგორიცაა მაგალითად ფიქსირებული ქცევის მოდელები და ასახვა (მიბაძვა)

ფიქსირებული ქცევის მოდელები

ქცევის ტიპი, რომელიც ფართოდ შეისწავლება ეთოლოგების მიერ, არის ფიქსირებული ქცევის მოდელი (ფქმ); ეს არის დაუსწავლელი ქცევის აქტები, რომლებიც არსებითად უცვლელია და რაკიღა მოხდება მათი დაწყება, როგორც წესი, პროცესი ბოლომდე დასრულდება.

ფიქსირებული ქცევის მოდელს ბიძგს აძლევს გარე მგრძნობიარე სტიმული, რომელსაც სტიმულის ნიშანს უწოდებენ. ტინბერგერმა შეისწავლა ის, რაც სტიმულის ნიშნის კლასიკურ მაგალითად იქცა და აგრეთვე მამრი სამნემსა მახათას *(Gasterosteus aculeatus)* ფიქსირებული ქცევის მოდელი. ამ სახეობის მამრი თევზი თავს ესხმის სხვა, მისი ტერიტორიის დამრღვევ მამრებს. თავდასხმის ქცევის სტიმულს წარმოადგენს ინტერვენტის წითელი მუცელი. მამრი თევზი მის ტერიტორიაზე შეჭრილ თევზს თავს არ დაესხმის, თუ მას წითელი მუცელი არა აქვს. (ყურადღება მიაქციეთ იმას, რომ ამ სახეობის მდედრ თევზებს არა აქვთ წითელი მუცელი), მაგრამ დაუყოვნებლივ დაესხმის თავს ხელოვნურ მოდელებსაც კი, თუ მათზე წითელი ფერია წარმოდგენილი. **(სურათი 51.3.)** ფაქტიურად ტინბერგენის კვლევის შედეგის მიხედვით, რომელიც

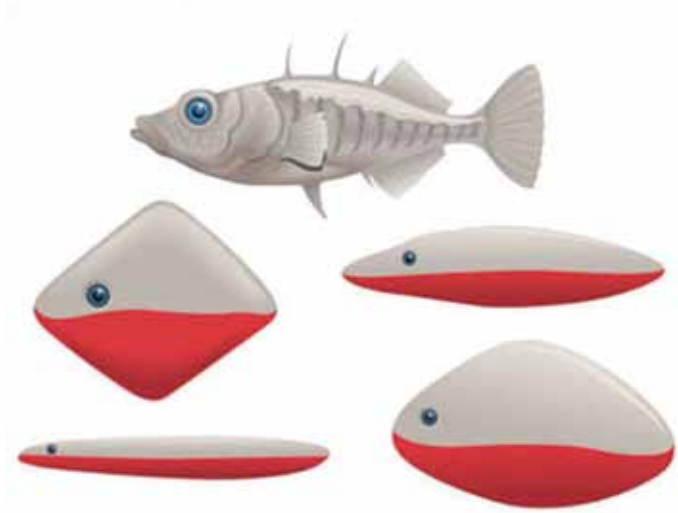
პირველად 1937 წელს გამოქვეყნდა, მან აღმოაჩინა, რომ წითელი ფერი წარმოადგენდა სტიმულის ნიშნის ამოსავალ კომპონენტს, რაც მამრ თევზებში აგრესიას ბადებდა. სურათი 51.4 გვთავაზობს მამრ თევზებში ამ კონკრეტული ფიქსირებული ქმედების მოდელის, როგორც უშუალო, ასევე აბსოლუტურ ახსნებს.

ასახვა (მიბაძვა)

კლასიკური ეთოლოგების მიერ შესწავლილ კიდევ ერთ ფენომენს წარმოადგენს **ასახვა**. ეს არის ქცევის ტიპი, რომელიც მოიცავს როგორც ნასწავლ, ასევე თანდაყოლილ კომპონენტებს, და როგორც წესი, არის შეუქცევადი. ასახვა განსხვავდება დასწავლის სხვა ტიპებისგან იმით, რომ მას ახასიათებს სენსორული (მგრძნობიარე) პერიოდი. ეს არის ცხოველის განვითარებაში ერთგვარი ფაზა, რომელიც წარმოადგენს **ერთადერთ პერიოდს**, როცა შეს-



(ა) *მამრი სამნემსა მახათა ქვედა მხარეს დემონსტრირებს*



(ბ) *ზევით გამოსახული რეალისტური მოდელი, რომელსაც მუცლის მხარე არა აქვს წითელი, არ იწვევს აგრესიულ რეაქციას სამეკლიან მახათა მამრებში. წითელი მუცლის მქონე სხვა მოდელები მკვეთრ რეაქციას იწვევენ.*

▲ *სურათი 51.3* ***სტიმულის ნიშანი კლასიკური ფიქსირებული ქმედების მოდელში.***



ქცევა. *მამრი სამნემსა მახათა თავს ესხმის მეორე მამრს, რომელიც მის ტერიტორიაზე შეიჭრა*

უშუალო მიზეზი. *შეჭრილი მამრის წითელი მუცელი მოქმედებს სასიგნალო გამღიზიანებლის სახით,რომელიც იწვევს მამრ სამნემსა მახათაში აგრესიულ რეაქციას.*

აბსოლუტური მიზეზი. *სხვა მამრის გაგდებით მამრი სამნემსა მახათა ამცირებს ალბათობას, რომ მის საბუდარ ტერიტორიაზე დაყრილ ქვირითს სხვა მამრი გაანაყოფიერებს.*

▲ *სურათი 51.4* ***მამრი სამნემსა მახათას აგრესიული ქცევის უშუალო და აბსოლუტური პერსპექტივა***

აძლებელია გარკვეული ქცევის შესწავლა. ასახვის მაგალითია პატარა ბატის ჭუკები, რომლებიც დედას დასდევენ. სახეობებში, რომლებშიც განვითარებულია მშობლის ზრუნვა, მშობლისა და ნაშიერის ურთიერთმიჯაჭვულობა წარმოადგენს მათი სიცოცხლის ციკლის ამოსავალ კრიტერიუმს. მიჯაჭვულობის პერიოდში შვილები სწავლობენ მათი სახეობებისთვის დამახასიათებელ ძირითად ქცევებს, ხოლო მშობლები სწავლობენ თავიანთი ნაშიერების ცნობას. თოლიებს შორის, მაგალითად, მშობლის შვილზე მიჯაჭვულობის სენსორული პერიოდი გრძელდება ერთ ან ორ დღეს. თუ მიჯაჭვულობა არ შედგა, მშობელი შვილზე ზრუნვას წყვეტს, რასაც მოსდევს ნაშიერის გარდაუვალი დაღუპვა, ხოლო მშობლისათვის წარმატებული გამრავლების შემცირება. მაგრამ როგორ უნდა გაიგოს ნაშიერმა რა უნდა ასახოს, ვისგან უნდა ისწავლოს და რა უნდა ისწავლოს. საიდან იციან ბატის პატარა ჭუკებმა, რომ დედა ბატს უნდა მისდიონ. ჩიტებს თანდაყოლილი აქვთ ამგვარი მიდრეკილება, გარემო სამყარო მათთვის ქმნის ასახვის სტიმულს, იმ რაღაცას, რომლისკენაც იქნება სასპასუხო რეაქცია მიმართული. წყლის გარეული ფრინველის მრავალ სახეობაზე ჩატარებული ექსპერიმენტები უჩვენებენ, რომ მათ არა აქვთ დედის ამოცნობის შინაგანი ინსტინქტი. ისინი ეპასუხებიან და იდენტიფიკაციას უკეთებენ პირველსავე საგანს, რომელსაც წააწყდებიან და რომელსაც აქვს წამყვანი მახასიათებლები. 1930–იან წწ.-ში ჩატარებული კლასიკური ექსპერიმენტების შედეგად კონრად ლორენცმა აღმოაჩინა, რომ ასახვის ყველაზე უფრო მნიშვნელოვან სტიმულს გარეულ ბატებში წარმოადგენს პატარა ჭუკების წინ მოძრავი საგანი. როცა ინკუბატორის ჭუჭულებმა პირველი რამოდენიმე საათი



ქცევა. *ჭუკები კვალდაკვალ მისდევენ დედას*

უშუალო მიზეზი. *განვითარების ადრეული, კრიტიკული სტადიის განმავლობაში ჭუკები აკვირდებიან დედას, რომელიც მათ ცილდება და ეძახიან*

აბსოლუტური მიზეზი. *როგორც წესი ჭუკები, რომლებიც დედას კვალდაკვალ მისდევენ მეტ მზრუნველობას იღებენ და აუცილებელ უნარ-ჩვევებს სწავლობენ. მათ გადარჩენის მეტი შანსი აქვთ, ვიდრე იმ ჭუკებს, რომლებიც დედას არ დასდევენ.*

▲ *სურათი 51.5* ***კვალდაკვალ სიარულის უშუალო და აბსოლუტური პერსპექტივები გარეულ ბატებში***

ლორენცთან გაატარეს და არა ბატებთან, მათ ლორენცის «ასახვა» დაიწყეს და მერეც ისინი გადაჭრით დასდევდნენ მას და არ ავლენდნენ მათი ბიოლოგიური დედისა ან სხვა დიდი ბატების არანაირ ცნობადობას. აქაც გვაქვს როგორც უშუალო, ასევე აბსოლუტური ახსნები, როგორც ეს მოცემულია **სურათზე 51.5**.

ბარტყობისას წეროებშიც ასევე ადგილი აქვს ასახვას. ამ მახასიათებლის წყალობით ტყვეობაში მყოფი ფრინველების აღზრდის პროგრამაში, რომლის მიზანია გადაარჩინოს გადაშენების საფრთხის ქვეშ მყოფი წეროთა სახეობები, იქმნება როგორც პრობლემები ასევე კარგი შესაძლებლობებიც. მაგალითად, გადაშენების საფრთხის ქვეშ მყოფი 77 ყიჟინა წეროსათვის, რომლებიც გამოიჩიკნენ და აღიზარდნენ დიუნების წეროების მიერ, ასახვის ობიექტი გახდნენ დედობილ-მამობილი დიუნების წეროები. არც ერთს ამ ყიჟინა წეროთაგან არ ჩამოუყალიბდა დაწყვილების მიჯაჭვულობა ყიჟინა წეროს მიმართ. ამის შედეგად ტყვეობაში მყოფი ფრინველების გამრავლების პროგრამა დღეს თან იზოლაციას უკეთებს ახალგაზრდა წეროებს და ამავდროულად მათ საკუთარი სახეობის ფრინველების სიახლოეს ამყოფებს, რომ ახალგაზრდები ხედავდნენ საკუთარი სახეობის წევრებს და ესმოდეთ მათი ხმა. ასახვა ასევე შეიძლება გამოყენებულ იქნეს წეროთა კონსერვაციისთვის ხელის შესაწყობად **(სურათი 51.6.)**.

ახალგაზრდა ყიჟინა წეროებმა ასახვის ობიექტი გახდა წეროს კოსტუმში ჩაცმული ადამიანი, რომელიც მფრინავ აპარატში იჯდა და მიფრინავდა წეროებისთვის შერჩეული მიგრაციის ახალი ადგილებისკენ. წეროებს ასწავლეს,



▲ *სურათი 51.6* ***კვალდაკვალ დევნა კონსერვაციის მიზნით.*** *კონსერვაციის ბიოლოგებმა გამოიყენეს კვალდაკვალ დევნა ახალგაზრდა ყიჟინა წეროებში, როგორც მათთვის მიგრაციის ახალი მარშრუტის სწავლების საშუალება. ულტრასხივურ თვითმფრინავში მჯდარი პილოტი, რომელსაც წეროს კოსტიუმი ეცვა, წეროებისთვის სუროგატ მშობელად იქცა.*

რომ გაჰყოლოდნენ «მშობელს», ანუ მიგრაციის ახალი მარშრუტის მიმართულებით მფრინავ აპარატს. ყველაზე მნიშვნელოვანი ის არის, რომ ამ წეროებს ჩამოუყალიბდათ დაწყვილების მიჯაჭვულობა ყიჟინა წეროებთან.

ასახვასა და ფიქსირებული ქცევის მოდელებზე კვლევები დღეს ნაკლებად აქტიურად მიმდინარეობს ვიდრე ეს ადრე იყო. ადრეული შესწავლები გვეხმარება, განვასხვაოთ ამ ქცევების უშუალო და აბსოლუტური მიზეზები. ამ კვლევებმა ასევე ხელი შეუწყეს ქცევის ეკოლოგიაში ექსპერიმენტული მიდგომების მყარი ტრადიციის ჩამოყალიბებას.

კონცეფცია 51.1 შემოწმება

1. თრიამ მტაცებლის დანახვაზე შეიძლება გამოსცეს მოკლე ხმამაღალი ყვირილის ხმა. ჩამოწერეთ ოთხი შეკითხვა ამ ქცევასთან დაკავშირებით, ტინბერგენის ოთხი შეკითხვის შესაბამისად; დაადგინეთ რომელი მათგანია უშუალო და რომელი აბსოლუტური ტიპის შეკითხვა.
2. თუ კვერცხი ბუდიდან გადმოგორდა, დედა გარეული ბატი მას დააბრუნებს თავისა და ნისკარტის ბიძგების საშუალებით. თუ მკვლევარი ამოიღებს კვერცხს ან შეცვლის მას ბურთით, ამ პროცესის დროს ბატი არ შეცვლის თავის ქცევას. რა ტიპისაა ეს ქცევა? შემოგვთავაზეთ **უშუალო და აბსოლუტური** ახსნები.

პასუხები იხ. დამატება ა- ში.

კონცეფცია 50.2

მრავალი ქცევა შეიცავს ძლიერ გენეტიკურ კომპონენტს

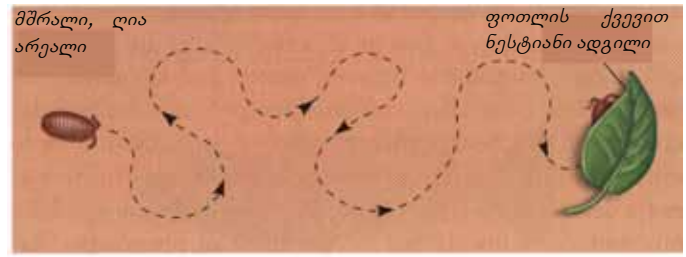
ფართო კვლევები უჩვენებს, რომ ქცევის შტრიხები, ფენოტიპის ფიზიოლოგიური და ანატომიური ასპექტების მსგავსად, წარმოადგენენ გენეტიკური და გარემო ფაქტორების ურთიერთქმედების შედეგს. ეს დასკვნა მკვეთრად უპირისპირდება ცნობილ კონცეფციას იმის შესახებ, რომ ქცევა განპირობებულია გენებით (ბუნებით) ანდა გარემოთი (აღზრდა-სწავლებით). ბიოლოგიაში ბუნება ვრს აღზრდა დებატის საგანს არ წარმოადგენს. ბიოლოგები უფრო იმას შეისწავლიან, თუ რა გავლენას ახდენს ეს ორი ფაქტორი, როგორც გენები, ასევე გარემო, ფენოტიპების განვითარებაზე, ქცევის ფენოტიპების ჩათვლით. თუმცა ჩვენ თავდაპირველად განვიხილავთ ქცევაზე გენეტიკურ გავლენას და გარემოს გავლენის განხილვას ოდნავ გადავდებთ, თქვენ არ უნდა დაგავიწყდეთ, რომ ყველანაირ ქცევაზე გავლენას ახდენს როგორც გენეტიკა, ასევე გარემო. გარკვეულ ქცევაზე სხვადასხვა ფაქტორების შესწავლისას ერთ-ერთი მიდგომა გულისხმობს ქცევის, როგორც ნორმალური რეაქციის განხილვას. (იხ. სურათი 14.13.) მაგალითად ჩვენ შეგვიძლია გავზომოთ გარკვეული გენოტიპის ქცევითი ფენოტიპები გარემოს პირობებში. ზოგ შემთხვევაში ქცევა სხვადასხვაგვარია გარემოს შესახებ არსებული გამოცდილების მიხედვით. სხვა შემთხვევებში პოპულაციის თითქმის ყველა ინდივიდი ავლენს აბსოლიტურად ერთსა და იმავე ქცევას, გარემოს შიდა და გარე განსხვავებების მიუხედავად განვითარების პროცესშიც და მთელი ცხოვრების მანძილზეც. ქცევას, რომელიც ამგვარადაა ფიქსირებული, ეწოდება თანდაყოლილი ქცევა. თანდაყოლილი ქცევა ძალიან ძლიერი გენეტიკური გავლენის შედეგია. ამას ჩვენ მომდევნო მაგალითებში განვიხილავთ.

მიმართული მოძრაობები

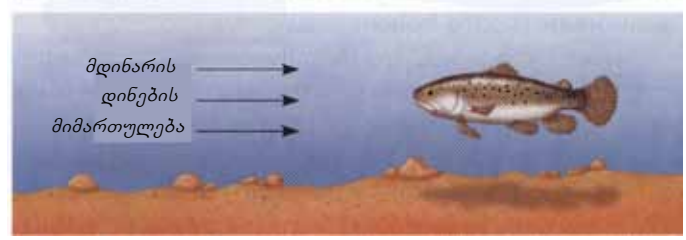
ცხოველთა მოძრაობები, ყველაზე უფრო მარტივიდან დაწყებული, რომელიც მხოლოდ რამოდენიმე მილიმეტრის ფარგლებში ხდება და დამთავრებული რთული მოძრაობებით, რომლებიც მოიცავენ ასობით და ათასობით კილომეტრს, განპირობებულნი არიან მეტად მნიშვნელოვანი გენეტიკური ფაქტორით.

კინეზი

კინეზი არის აქტივობაში მარტივი ცვლილება ან შემო-



(ა) *კინეზი ზრდის შიმის ალბათობას, რომ ტენის ჭია შემთხვევით მოძებნის და გაჩერდება ტენიან გარემოში.*



(ბ) *დადებითი რეოტაქსისი საშუალებას აძლევს კალმახს მდინარის დინებას დაუპირისპირდეს. დინებასთან ერთად საკვები მოძრაობს.*

▲ *სურათი 51.7* ***კინეზი და ტაქსისი***

ბრუნების ხარისხი, როგორც პასუხი სტიმულზე. მაგალითად, ბაღლინჯო (Oniscus gen), რომელსაც ასევე უწოდებენ ხის ტილს, ხმელეთის კიბოსებრი ორგანიზმი, რომლისთვისაც უფრო მეტად ხელსაყრელი პირობებია ნესტიანი გარემო, ავლენს კინეზს **(სურათი 51.7.ა.)** ბაღლინჯოები უფრო აქტიურები არიან მშრალ გარემოში და ნაკლებ აქტიურები – ტენიან გარემოში. მიუხედავად იმისა, რომ ისინი არ მოძრაობენ სპეციფიკური პირობებისკენ ან პირობებიდან, მშრალ პირობებში ცხოვრებისას მათ მოძრაობაში გააქტიურება ზრდის იმის შანსს, რომ ისინი დატოვებენ მშრალ გარემოს და გადავლენ ნესტიან გარემოში და რადგანაც ისინი ანელებენ მოძრაობას ნესტიან გარემოში, ეს ნიშნავს, რომ ისინი იქ დარჩებიან.

ტაქსისი

კინეზის საპირისპიროდ, ტაქსისი არის უფრო მეტ-ნაკლებად ავტომატური, ორიენტირებული მოძრაობა გარკვეული სტიმულისაკენ (დადებითი ტაქსისი) ან გარკვეული სტიმულისაგან (ნეგატიური ტაქსისი). მაგალითად, მდინარის მრავალი თევზი მაგალითად, კალმახი, ავლენს დადებით რეოტაქსისს (ბერძნული სიტყვიდან რჰეოს მიმდინარე). ისინი ავტომატურად მიცურავენ ანუ ორიენტირებას ახდენენ დინების საწინააღმდეგო მიმართულებით. ეს ტაქსისი ხელს უწყობს ამ ჯიშის თევზის განადგურებას. იგი მიმართავს მათ იქითკენ, საიდანაც საკვების მოპოვებაა შესაძლებელი. **(სურათი 51.7. ბ.)**

მიგრაცია

ადვილია იმის გაგება, რომ ისეთ მარტივ ქცევებს, როგორიცაა ბაღლინჯოების მიერ წარმოდგენილი კინეზი ანდა დადებითი რეოტაქსისი, რომლებსაც კალმახებში ვხვდებით, განპირობებულია ძლიერი გენეტიკური გავლენით. თუმცა გენეტიკური გავლენა ასევე შეიძლება მნიშვნელოვანი მაკონტროლებელი იყოს უფრო რთული ქცევის დროსაც. მაგალითად ორნიტოლოგებმა აღმოაჩინეს, რომ ჩიტების მიგრაციის ქცევებში მრავალი მახასიათებელი გენეტიკურადაა დაპროგრამებული. (სურათი 51.8.)

ყოველ გაზაფხულზე გადამფრენი აღმოსავლური მექვიშია ჩიტები (ცალიდრის მაური), როგორც ამ სურათზეა გამოხატული, მიფრინავენ ისეთი შორეული ქვეყნიდან, როგორიცაა მაგალითად პერუ, მათი გამრავლების ადგილებისკენ – ალასკაში. შემოდგომაზე ისინი კვლავ უკან ბრუნდებიან. ერთ-ერთი ყველაზე უფრო სრულყოფილად შესწავლილი გადამფრენი ჩიტია შავთავა (შყლვია ატრიცაპილლა), პატარა მგალობელი ფრინველი, რომელიც გვხვდება ჩრდილოეთ აფრიკის სანაპიროს მოშორებით, მწვანე კონცხის კუნძულებიდან ჩრდილოეთ ევროპამდე. ამ ჩიტის მიგრაციის ქცევა დიდად განსხვავებულია თვით ამ პოპულაციის ფარგლებში. მაგალითად, როცა ამ ზონის ჩრდილოეთში მცხოვრები ყველა შავთავა ჩიტი ღამით მიგრაციას იწყებს, მწვანე კონცხის კუნძულებზე მცხოვრები ამ სახეობის ჩიტები საერთოდ არსად არ მიფრინავენ. ხოლო ტყვეობაში მყოფი გადამფრენი ჩიტები კი მიგრაციის სეზონის დაწყებისთანავე ღამით მოუსვენრად დახტიან გალიებში ანდა ქანდარაზე ჯდომისას ძალუმად იქნევენ ფრთებს.

გერმანიაში, რადოლფზელის მაქს ფლანკის ორნიტოლოგიის კვლევითი ცენტრის თანამშრომლებმა, პიტერ ბერტჰოლდმა და მისმა კოლეგებმა, შეისწავლეს ამ ქცევის, რომელიც ცნობილია სახელწოდებით „მიგრაციის შფოთი“, გენეტიკური საფუძვლები შავთავების რამოდენიმე პოპულაციაში. ერთ-ერთი ასეთი კვლევისას მეცნიერთა გუნდმა შეაჯვარა ამ სახეობის სამხრეთ გერმანიაში მცხოვრები გადამფრენი ჩიტები არაგადამფრენებთან, რომლებიც ბინადრობდნენ მწვანე კონცხის კუნძულებზე და მათი ნაშიერები გაზარდა ერთ ან მეორე გარემოში. ნაშიერთა დაახლოებით 40%-ს ორივე პირობებში გაზრდის შემთხვევაში აღენიშნათ მიგრაციის შფოთი, რამაც ბერტჰოლდი მიიყვანა იმ დასკვნამდე, რომ მიგრაციის შფოთი მკაცრადაა განპირობებული გენეტიკით და მისდევს პოლიგენურ თანდაყოლილ მოდელს. (იხ. თავი 14). სხვა ექსპერიმენტებმა ბერტჰოლდის ლაბორატორიაში გამოავლინეს გენეტიკური ზეგავლენა ამ სახეობის ჩიტების მიგრაციის მრავალ კომპონენტზე. ამას ჩვენ ამავე თავში ვნახავთ.

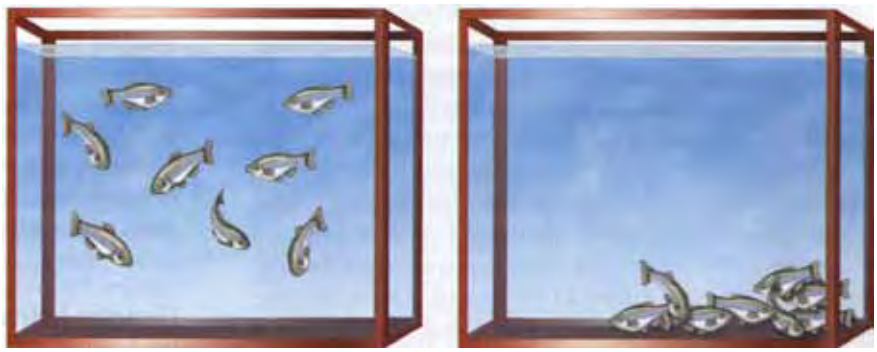


▲ *სურათი 51.8* ***ფრინველების მიგრაცია, ქცევა, რომელიც გენეტიკითაა განპირობებული.*** *ყოველ გაზაფხულს მიგრირებადი დასავლეთის ქვიშის მეჭვავია (Calidris mauri), აქ გამოსახულის მსგავსი, ზამთრობის ადგილებიდან (რომლებიც ძალიან შორს შეიძლება იყოს, მაგალითად პერუში), ალასკაში ბუდობის ადგილისკენ მიგრირებს. შემოდგომით ისინი უკან, ზამთრობის ადგილისკენ ბრუნდებიან.*

ცხოველური სიგნალები და კომუნიკაცია

ცხოველებს შორის სოციალური ურთიერთობა მოიცავს უმეტესწილად ინფორმაციის გადაცემას ამა თუ იმ ქცევის მეშვეობით, რომელსაც სიგნალი ჰქვია. (იგი ასევე ცნობილია, როგორც გამოვლინება). ქცევის ეკოლოგიაში სიგნალი არის ქცევა, რომელიც იწვევს ცვლილებას მეორე ცხოველის ქცევაში. სიგნალის გადაცემა, მისი მიღება და მასზე პასუხი, შეადგენს ცხოველთა კომუნიკაციას, რაც წარმოადგენს ინდივიდებს შორის ურთიერთობის არსებით ელემენტს. მიუხედავად იმისა, რომ გარემოს კომუნიკაციის ყველა სისტემაში მნიშვნელოვანი წვლილი შეაქვს, კომუნიკაციის ზოგიერთი მახასიათებელი მაინც ძლიერ გენეტიკურ კონტროლს ექვემდებარება. ზოგიერთი სიგნალი ენერგიული ღირებულების თვალსაზრისით მეტად ქმედითია. მაგალითად, ტერიტორიის მაკონტროლებელ თევზებს შორის ჩვეული სიგნალია ფარფლის აშლა, რაც მათ მოცულობით უფრო დიდსა ხდის და ეს, როგორც წესი, საკმარისია ხოლმე, იმისათვის, რომ გააძევონ ტერიტორიაზე შემოჭრილი ინდივიდი (იხ. სურათი 51.2.). ფარფლის აშლა უფრო ნაკლებ ენერგიას მოითხოვს, ვიდრე შემოჭრილი მამრის ტერიტორიიდან ბიძგებით გაძევება.

ცხოველები კომუნიკაციას ამყარებენ ვიზუალური, ბგერითი, ქიმიური (ყნოსვითი), შეხების და ელექტრული სიგნალების გამოყენებით. სიგნალის ტიპი, რომელიც ინფორმაციის გადაცემისათვის გამოიყენება, მჭიდროდ უკავშირდება ცხოველის ცხოვრების წესსა და გარემოს.



(ა) *განგაშის ნივთიერების დამატების წინ პატარა თევზები მთელ აკვარიუმში დაცურავენ*

(ბ) *განგაშის ნივთიერების დამატების შედეგ წამების განმავლობაში თევზები გროვდებიან აკვარიუმის ფსკერთან და თითქმის არ მოძრაობენ*

▲ *სურათი 51.9* ***ციმორების საპასუხო რეაქცია განგაშისმაუწყებელ ნივთიერებაზე.***

მაგალითად, ხმელეთის ძუძუმწოვრების უმეტესობა ღამეულია, რაც ვიზუალური სიგნალების გადაცემას მათთვის შედარებით არაეფექტურს ხდის, მაგრამ ყნოსვითი და ბგერითი სიგნალები ეფექტურია, როგორც სიბნელეში ასევე სინათლეშიც და ძუძუმწოვრების მრავალი სახეობა იყენებს სიგნალის სწორედ ამ საშუალებებს. ჩიტები კი, პირიქით, სადღეღამისოები არიან და ყნოსვითი შეგრძნება ცუდადა აქვთ განვითარებული. ისინი ურთიერთობენ, ძირითადად, ვიზუალური და ბგერითი სიგნალებით. ცხოველებისაგან განსხვავებით ადამიანებიც სადღეღამისოები არიან და ისინიც, ჩიტების მსგავსად, ძირითადად იყენებენ ვიზუალური და ბგერითი კომუნიკაციის საშუალებებს. ამიტომაც ჩვენ გვხვდება სიმღერები და კაშკაშა ფერები, რომლებსაც ჩიტები იყენებენ კომუნიკაციისთვის. ადამიანს რომ ისევე კარგად განვითარებული ყნოსვითი უნარი ჰქონდეს, როგორც უმეტესობა ძუძუმწოვარებს აქვთ და შეეძლოს ქიმიური შესაძლებლობების გამომჟღავნება, მაშინ ჩვენ სრულიად სხვაგვარი პერსპექტივები გვექნებოდა ბუნებაში.

ქიმიური კომუნიკაცია

მრავალი ცხოველი, რომლებიც სურნელის მეშვეობით ამყარებენ კომუნიკაციას, გამოყოფენ ქიმიურ ნივთიერებებს, რომლებსაც ფერომონები ჰქვია. უმეტეს შემთხვევებში, როგორც ფერომონების გამოყოფა, ასევე მათზე საპასუხო რეაქცია განპირობებულია გენეტიკით. ფერომონების გამოყოფა განსაკუთრებით დამახასიათებელია ძუძუმწოვრებისა და მწერებისათვის და იგი ხშირად უკავშირდება გამრავლების ქცევას. ჩრჩილის პეპლები, მაგალითად, აფრქვევენ ისეთ ფერომონებს, რომლებიც იზიდავენ პარტნიორს რამოდენიმე კილომეტრის მანძილზე. როცა ჩრჩილის პეპლები უკვე ერთად არიან, ფერომონები მათ უკვე სპეციფიკური არშიყობის ქცევებისაკენ უბიძგებენ. ქიმიური სიგნალის კონტექსტი ისეთივე მნიშვნელოვანი შეიძლება იყოს, როგორც თავად ქიმიკალი. მეთაფლია ფუტკრების კოლონაში ფერომონები, რომლებსაც გამოყოფენ დედოფალი და მისი ქალიშვილები, მუშა ფუტკრები, სკაში მეტად რთული სოციალური წესრიგის შენარჩუნებას უზრუნველყოფენ. როცა მამრი მუშა ფუტკრები სკის გარეთ არიან, სდაც მათ შეუძლიათ შეჯვარდნენ დედოფალთან, მათ დედოფლის მიერ გამოყოფილი ფერომონი იზიდავთ, ხოლო როცა ისინი სკაში არიან, დედოფლის მიერ გამოყოფილი ფერომონი მათზე აღარ მოქმედებს.

ფერომონები ასევე მონაწილეობენ ისეთ ქცევებშიც, რომლებიც გამრავლებასთან არ არიან დაკავშირებული. მაგალითად, როცა ციმორი ანდა ზოლიანი მგელთევზა (ნარრცჰიცას ლუპუს) დაშავდება, განგაშისმაუწყებელი ნივთიერება, რომელიც თევზის კანქვეშა ჯირკვლებშია დაგროვილი, წყალში იშლება და ასრულებს რა სხვა თევზებისათვის საფრთხისმაუწყებელი სიგნალის როლს, იმ არეალში მყოფ თევზებში საფრთხისმაუწყებელ სიგნალზე საპასუხო რეაქციას იწვევს. ახლომახლო თევზები უფრო ფხიზლად არიან და ერთად ჯგუფდებიან ფსკერთან ახლოს, სადაც ისინი უფრო უსაფრთხოდ გრძნობენ თავს თავდასხმისაგან. სურათი 51.9. ფერომონი ძალიან ეფექტურია დაბალი კონცენტრაციითაც. მაგალითად ციმორის მხოლოდ ერთი კვ. სმ.-ის მოცულობის კანი შეიცავს საკმარის განგაშისმაუწყებელ ფერომონს, იმისთვის, რომ განგაშის რეაქცია გამოიწვიოს მაშინაც კი, როცა 58.000 ლიტრ წყალშია გახსნილი.

ბგერითი (სმენითი) კომუნიკაცია

ჩიტის უმეტესობა სახეობების ჭიკჭიკი მხოლოდ ნაწილობრივაა შესწავლილი. ამის საპირისპიროდ კარგადაა შესწავლილი მწერების მრავალი სახეობისთვის დამახასიათებელი დაწყვილების რიტუალი. იგი მოიცავს სიმღერებს, რომლებიც, როგორც წესი, მკაცრი გენეტიკური კონტროლის ქვეშ იმყოფება. დროზოფილას სახეობებში მამრები სიმღერას წარმოქმნიან ფრთების ვიბრაციის მეშვეობით. მდედრებს საშუალება აქვთ, იცნონ თავისი სახეობის მამრის სიმღერა ისეთი დეტალების მეშვეობით, როგორიცაა ფრთების ვიბრაციისას პულსებს შორის არსებული ინტერვალები (რაც სიმღერის რიტმს წარმოშობს) და პულსების ხანგრძლივობა. სხვადასხვა მონაცემები გვიჩვენებს, რომ მამრი დროზოფილას სიმღერის სტრუქტურა გენეტიკურადაა განპირობებული და სელექციის მკაცრი პრესის ქვეშაა. მაგალითად, იზოლაციაში მყოფი მამრები, მათი სახეობისათვის დამახასიათებელ

სიმღერას გამოსცემენ მაშინაც კი, როცა სხვა მომღერალი მამრები მათ თვალით არ უნახავთ. ამასთან ერთად, ამ სახეობის მამრის სიმღერა ინდივიდთა შორის ძალიან მცირედ თუ განსხვავდება. თუ დროზოფილას სახეობები განსხვავდებიან მორფოლოგიურად და ასევე მათი სასიყვარულო სიმღერით, მწერების სხვა სახეობის ცნობა შეიძლება მხოლოდ მათი სასიყვარულო სიმღერებითა და ქცევებით. მაგალითად მორფოლოგიურად იდენტური მწვანე ოქროსთვალა, (Chrusopa) რომელიც გვხვდება ევრაზიის მთელს ცენტრალურ და ჩრდილოეთ ნაწილში და აგრეთვე ჩრდილო ამერიკაში, ერთ დროს მიჩნეული იყო ერთ სახეობად, რომელიც ცნობილია, როგორც ჩჰრუსოპერლა ცარნეა, თუმცა კონეკტიკუტის უნივერსიტეტის მკვლევარის, ჩარლზ ჰენრის, მისი კოლეგებისა და სტუდენტების მიერ ამ სახეობის ინდივიდთა სასიყვარულო სიმღერების შესწავლის შედეგად გამოვლინდა, რომ არსებობს სულ ცოტა 15 სხვადასხვა სახეობა, რომელთაგანაც თითოეული სხვადასხვა სასიყვარულო სიმღერას მღერის. **(სურათი 51.10)**. ამ მორფოლოგიურად იდენტური სახეობებიდან რამოდენიმე სახეობა შეიძლება ერთად შეგვხვდეს ერთსა და იმავე ტერიტორიაზე (იხ. სურათი 24.4. სახეობათა ქცევითი იზოლაციის მაგალითი).

თუმცა ორთ წელიწადზე მეტი ხნის საველე კვლევების განმავლობაში მათ მწვანე ოქროსთვალას სხვადასხვა სახეობების ჰიბრიდები არ შეხვედრიათ, ჰენრიმ და მისმა კოლეგებმა თავად შეძლეს ჰიბრიდების გამოყვანა სხვადასხვა სახეობათა შორის ლაბორატორიულ პირობებში. მაშინ როცა თითოეული სახეობის ყველა ინდივიდი ერთსა და იმავე სიმღერას მღერის, მათ ლაბორატორიაში გამოიყვანეს ისეთი ჰიბრიდი-ნაშიერი, რომლის სიმღერა შეიცავდა ორივე მშობლის სახეობებისათვის დამახასიათებელი სიმღერების ელემენტებს. ამ მონაცემებმა მკვლევარები მიიყვანეს იმ დასკვნამდე, რომ სიმღერები, რაც დამახასიათებელია მწვანე ოქროსთვალას სახეობებისათვის, გენეტიკურადა განპირობებული.

გენეტიკური ზეგავლენა დაწყვილებასა და მშობლის ქცევაზე

ქცევებზე ჩატარებულმა კვლევებმა გამოავლინეს ძუძუმწოვართა მრავალფეროვანი ქცევები, რომლებიც შედარებით ძლიერი გენეტიკური კონტროლის ქვეშაა და ასევე ამ ქცევათა ფიზიოლოგიური მექანიზმები. კვლევის ყველაზე უფრო შთამბეჭდავი შტრიხი დაკავშირებულია დაწყვილებასა და მშობლის ქცევებთან პრერიების მამრ თახვებში (იცროტუს ოცჰროგასტერ).

პრერიების თახვები და თახვის სხვა სახეობები მონოგამიურები არიან. ეს არის ის სოციალური შტრიხი, რომელსაც ძუძუმწოვართა სახეობების მხოლოდ 3%-ში თუ

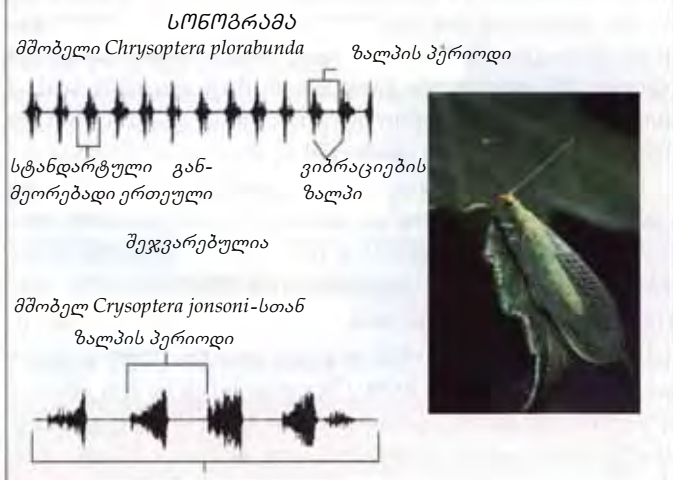
სურათი 51.10

კვლევა: ახლომონათესავე მწვანე ოქროთვალას სახეობების სიმღერები განსხვავებულია. არის თუ არა ეს განსხვავება გენეტიკური კონტროლის ქვეშ?

ექსპერიმენტი

ჩარლზ ჰენრიმ, ლუსია მარტინეზმა და კენტ ჰოლსინგერმა ოქროთვალას ორი მორფოლოგიურად იდენტური სახეობის Chrysoptera plorabunda-ს და Crysoptera jonsoni-ს მდედრები და მამრები შეაჯვარეს, რომლებიც განსხვავებულ საარშიყო სიმღერებს მღერიან.

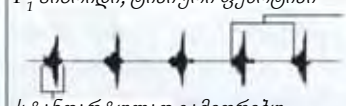
სონოგრამა



მკვლევრებმა მამრი და მდედრი მშობლების სიმღერები ჩაიწერეს და ჰიბრიდული ნაშიერების სიმღერებთან შეადარეს, რომლებიც სხვა ოქროთვალებისგან იზოლაციაში იზერდებოდნენ.

შედეგები

F_1 *ჰიბრიდული შთამომავლობა მღეროდა სიმღერას, რომელშიც სტანდარტული განმეორებადი ერთეული სიგრძე იგივე იყო, რაც მშობელი Chrysoptera plorabunda ხიმღეწრაში, მაგრამ ზალპის პერიოდი, ინტერვალი ვიბრაციის ზალპებს შორის უფრო მსგავსია მშობელი Crysoptera jonsoni - ს.*



დასკვნა

ექსპერიმენტის შედეგებმა აჩვენა, რომ Chrysoptera plorabunda-ს და Crysoptera jonsoni-ს სიმღერები გენეტიკური კონტროლის ქვეშაა.

ვხვდებით. მამრი თახვები ასევე ეხმარებიან მდედრებს პატარების მოვლაში. ეს კიდევ ერთი, შედარებით ნაკლებად დამახასიათებელი შტრიხია მამრი ძუძუმწოვრებისათვის. თახვის სხვა სახეობებისაგან განსხვავებით მამრი პრერიის თახვი ავლენს ძლიერ წყვილობრივ მიჯაჭულობას ერთ მდედრთან. შეჯვარების შემდეგ იგი მჭიდროდ უკავშირდება მდედრს და იწყებს მის მოვლას და პატრონობას **(სურათი 51.11.)**. ამას გარდა, თუ დაუწყვილებელი მამრი ნაკლებ აგრესიას ავლენს მისი სახეობის სხვა ინდივიდების მიმართ, იქნება ეს მამრი თუ მდედრი, დაწყვილებული

მამრი ხდება უკიდურესად აგრესიული ნებისმიერი უცხო მამრისა თუ მდედრის მიმართ, ხოლო თავისი პარტნიორის მიმართ იგი აგრესიას არ ავლენს. პატარა თახვების გაჩენიდან რამოდენიმე დღის განმავლობაში მამრი თახვი უდიდეს დროს ატარებს მათთან, თავს დასტრიალებს, ლოკავს შვილებს, დაატარებს მათ აქეთ-იქით და ამასობაში ინარჩუნებს სიფხიზლეს გარემო საფრთხის მიმართ.

ბოლო ათწლეულში ემორის უნივერსიტეტის მკვლევარების, ტომას რ. ინსელისა და მისი კოლეგების მიერ პრერიის თახვებზე ჩატარებული კვლევების შედეგად გამოვლინდა, რომ ამ სახეობაში სოციალური და მშობლის კომპლექსური ქცევები განპირობებულია გენეტიკური და ფიზიოლოგიური ფაქტორებით. ადრეული კვლევების მიხედვით AVP (არგინინე-ვასოპრესინი), რომლის გამოყოფასაც ადგილი აქვს შეჯვარებისას, შესაძლოა იყოს როგორც წყვილებს შორის მიჯაჭულობის, ასევე აგრესიის მიზეზი პრერიის თახვებში. ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში AVP ებმის რეცეპტორს, რომელსაც V1a-ს უწოდებენ. ემორის კვლევებმა აღმოაჩინეს მნიშვნელოვანი სხვაობები V1a რეცეპტორების დისტრიბუციაში მონოგამური პრერიის თახვებისა და ჩრდილო-ამერიკის დასავლეთ ნაწილის მთიან რეგიონში მცხოვრები თახვების (რომისცუოუს მონტანე) ტვინში.

იმის გამოსავლენად პრერიის თახვებში V1a რეცეპტორების დისტრიბუცია წარმოადგენს თუ არა დაწყვილებისა და მშობლების ქცევების მაკონტროლებელ ამოსავალ ფაქტორს, ინსელმა და მისმა კოლეგებმა პრერიის თახვების V1a რეცეპტორის გენი ლაბორატორიულ თაგვში შეიყვანეს.

ტრანსგენურ თაგვებს არა მარტო ისეთი ტვინი განუვითარდათ, რომელშიც V1a რეცეპტორების დისტრიბუცია განსაცვიფრებლად მსგავსი იყო პრერიის თახვების ტვინში არსებული დისტრიბუციისა, არამედ მათ გამოავლინეს დაწყვილების მრავალი ისეთივე ქცევა, როგორიც ახასიათებს მონოგამურ მამრ პრერიის თახვებს. ველური ტიპის მამრ თაგვებს კი ბუნებრივად არ გააჩნიათ V1a –ს ისეთი დისტრიბუცია, როგორც პრერიის თახვებს და ამგვარ ქცევებს ისინი, ჩვეულებრივ, არ ავლენენ.

ამგვარად, თუმცა თახვების დაწყვილების ქცევებზე მრავალი გენი ახდენს გავლენას, როგორც გამოირკვა, ერთ გენსაც ძალუძს, განსაზღვროს საგრძნობი რაოდენობის დაწყვილების კომპლექსური ქცევა (და შესაძლოა მშობლის ქცევაც), რასაც ვხვდებით პრერიის თახვებში. ჯერ კვლევებს საჭიროებს იმის დადგენა, სხვა კომპლექსური ქცევებიც ასევე მსგავსი მარტივი გენეტიკური გავლენის ქვეშ არიან თუ არა. ამას გარდა, თუმცა გენები ქცევებზე სხვადასხვაგვარ გავლენას ახდენენ, ქცევებზე ასევე უდიდესი გავლენა აქვს გარემოსაც, რასაც შემდეგ განყოფილებებში განვიხილავთ.



◀ *სურათი 51.11* ***პრერიების მემინდვრიების წყვილი*** *(Microtus ochrogaster). როგორც ამ სურათზეა ნაჩვენები ჩრდილო-ამერიკული პრერიის მემინდვრიის მამრებს მდედრებთან მჭიდრო კავშირი აქვთ და პატარების მოვლაშიც ამონაწილეობენ.*

კონცეფცია 51.2 შემოწმება

1. ახსენით, რას უფრო დიდი გავლენა აქვს ქცევის განვითარებაზე, ბუნებას თუ აღზრდა-სწავლებას.
2. გამოიყენეთ მაგალითი იმის ასახსნელად, თუ როგორ ხდება კვლევების საშუალებით იმის გარკვევა, შეიცავს თუ არა კონკრეტული ქცევა ძლიერ გენეტიკურ კომპონენტს.

პასუხები იხილეთ დამატება ა)-ში.

კონცეფცია 51.3

გარემოსა და ცხოველის გენეტიკური აგებულების ურთიერთმოქმედება გავლენას ახდენს ქცევის განვითარებაზე

ქცევაზე გენეტიკურ გავლენას წარმოაჩენენ ექსპერიმენტები, ხოლო კვლევა ავლენს, რომ გარემო პირობებს შეუძლია ჩამოაყალიბოს მრავალი იგივე სახის ქცევა. გარემო ფაქტორებმა, როგორიცაა **კვების რაციონის** ხარისხი, სოციალური ურთიერთმოქმედების ხასიათი და ცოდნის მიღების შესაძლებლობა, შეიძლება იქონიოს გავლენა ქცევის განვითარებაზე ცხოველთა ჯგუფებში.

ჯვების რაციონის გავლენა პარტნიორის არჩევაზე

ქცევაზე გარემოს გავლენის ერთ-ერთ მაგალითს წარმოადგენს დროზოფილას (როსიპჰილა მოჯავენტის) სახეობაში კვების რაციონის როლი პარტნიორის არჩევაზე. დროზოფილა ჯვარდება და დებს კვერცხებს კაქტუსის ლპობად ქსოვილებში. დროზოფილას პოპულაცია, რომელსაც ვხვდებით ბაჯაში, კალიფორნიაში, ბინადრობს თითქმის მთლიანად აგრია-კაკტუსებში, მაშინ როცა სონორაში და არიზონაში მათი პოპულაციები გვხვდებიან ორგანულ პიპე-კაკტუსებში. კაკტუსი წარმოადგენს საკვებს მატლის განვითარებისთვის.

როცა ბაჯაელი დროზოფილები და სონორიელი დროზოფილები ლაბორატორიაში ხელოვნური ბანანის გარემოში გაზარდეს, მკვლევარებმა შენიშნეს, რომ სონორიის პოპულაციის მდედრები ავლენდნენ ბაჯას პოპულაციის მამრებთან შეჯვარებისაგან თავის არიდების ტენდენციას. ამ პირველი დაკვირვების შემდეგ ვილიამ ეთგესმა და მიტჩელ არენსმა, არკანზასის უნივერსიტეტის მკვლევარებმა, დაადგინეს, რომ დროზოფილების მატლების მიერ მიღებული საკვების ტიპი ძალიან დიდ გავლენას ახდენდა შემდგომში მდედრებში, განსაკუთრებით სონორიის პოპულაციის მდედრებში პარტნიორის არჩევაზე **(სურათი 51.12)**.

რატომ არიდებენ თავს სონორიული მდედრები იმ ბაჯაელ მამრებთან შეჯვარებას, რომლებიც ერთი ტიპის საკვებს იღებენ და არ არიდებენ თავს იმ მამრებთან შეჯვარებას, რომლებიც სხვა ტიპის საკვებს იღებენ? სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, რა წარმოადგენს ამ ქცევის უშუალო მიზეზს? არიზონას უნივერსიტეტის მკვლევარმა, თერეს მარკოვმა, და ნიუ მექსიკის უნივერსიტეტის მკვლევარმა, ერიკ ტულსონმა, შემოგვთავაზეს, რომ მდედრების მიერ მამრთა შერჩევის ფიზიოლოგიურ საფუძველს წარმოადგენდა ორგანიზმების გარესაფარში ნახშირწყალბადის სხვადასხვაგვარი შემცველობა **(სურათი 51.13.)**. ეს იყო მეტად გონივრული ჰიპოთეზა, რადგანაც სასიყვარულო სიმღერებისა და სხვა გრძნობითი ინფორმაციების გამოყენების გარდა, დროზოფილა იყენებს ასევე გემოვნების გრძნობასაც, რომ შეაფასოს შესაძლო პარტნიორის გარესაფარში ნახშირწყალბადის შემცველობა.

გარესაფარში ნახშირწყალბადების გავლენის შესამოწმებლად ერთგენსმა და არენსმა ბაჯაელი მამრები ხელოვნურ გარემოში მოაშენეს და შემდეგ მოაპკურეს მათ სონორიული პოპულაციის მამრის გარესაფარიდან გამოყოფილი ნახშირწყალბადი. ბაჯაელი მამრების უარყოფის ნაცვლად სონორიელმა მდედრებმა ისინი ისეთივე სიხშირით მიიღეს, როგორც სონორიელ მამრებს იღებდნენ.

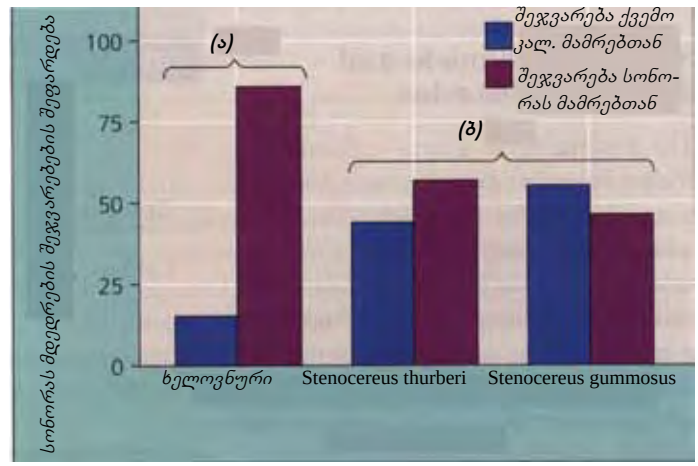
ეთგისა და არენსის კვლევებმა უჩვენეს, თუ როგორ

სურათი 12.6

ჯვლევა: როგორ მოქმედებს ჯვებითი გარემო *Drosophila mojavensis* მიერ მეწყვილეს არჩევანზე?*

ექსპერიმენტი *უილიამ ეტგიმ ქვემო კალიფორნიის* D. mojavensis *და სონორას* D. moJavensis *პოპულაცია სამ სხვადასხვა საკვებ გარემოზე გაზარდა: ხელოვნურ გარემოზე,*Stenocereus gummosus *კაკტუსზე (ქვემო კალიფორნიის დროზოფილას მასპინძელი მცენარე), და* Stenocereus thurberi- *ზე (სონორას დროზოფილას მასპინძელი მცენარე). ყოველი კულტურიდან ეტჯიმ შეაგროვა ქვემო კალიფორნიის 15 მამრი და მდედრი* D. mojavesis *და 15 სონორას წყვილი. შემდეგ ორი პოპულაციის მამრებსა და მდედრებს შორის დაწყვილების რაოდენობა დააფიქსირა.*

შედეგები *როცა* D. mpjavensis *ხელოვნურ გარემოზე ზრდიდნენ, სონორას პოპულაციის მდედრები მკვეთრ უპირატესობას სონორას მამრებს ანიჭებდნენ (ა) როცა* D. mojacensis *კაკტუსზე იზრდებოდა, სონორას მდედრები ქვემო კალიფორნიის და სონორას მამრებს დაახლოებით ერთნაირი სიხშირით ეჯვარებოდნენ (ბ).*



დასკვნა *სხვადასხვა რაციონით მკვებავი მდედრების მიერ მეწყვილეების არჩევა მიუთითებს, რომ სონორას პოპულაციის* D. mojavensisi *მდედრების არჩევანზე საკვები, რომელზეც ის ლარვის სტადიაზე იზრდებოდა, ძლიერად მოქმედებს.*

შეუძლია შეცვალოს საკვებმა ძირითადი ქცევები. ჩვენ ვნახეთ, რომ სოციალურ გარემოს შეუძლია შეცვალოს სულ ცოტა ერთი სახეობის ქცევები.

სოციალური გარემო და აგრესიული ქცევები

მამრი პრერიის თახვების დაწყვილების ქცევებზე გენეტიკური გავლენის შესახებ აღმოჩენები უფრო სრულყო სხვა მონოგამური მღრღნელების, კალიფორნიული თაგვების (ერომყსცუს ცალიფორნიუს) პარალელურმა კვლევებმა. პრერიის თახვების მსგავსად მამრი კალიფორნიული თაგვებიც, ასევე აგრესიულები არიან სხვა თაგვების მიმართ და ასევე ავლენენ დიდ მშობლიურ ზრუნვას.

მედისონის ვისკონსინის უნივერსიტეტის მკვლევარებმა, ჯანეტ ბასტერ-მერედიტმა და კატერინ მაილერმა,



◀ *სურათი 51.13*
თერეს მარკოვი (მარჯვნივ) და მისი კოლეგა აგროვებენ დროზოფილებს კაქტუსებში.

შეისწავლეს სოციალური გარემოს გავლენა მამრი კალიფორნიული თაგვების ქცევაზე. სოციალური გარემოს შექმნის მიზნით მათ ახლადდაბადებული კალიფორნიული თაგვი მოათავსეს თეთრფეხა თაგვის (პერომყსცუს ლეუცოპუს) ბუნაგში. ეს ის სახეობაა, რომლის მამრები მონოგამურები არ არიან და მშობლიური ზრუნვაც მკვეთრად არა აქვთ გამოხატული. მათ ასევე მოათავსეს ახლადდაბადებული თეთრფეხა თაგვი კალიფორნიული თაგვის ბუნაგში. ამ ურთიერთჩანაცვლებამ, რომლის მიხედვითაც თითოეული სახეობის ახალშობილი მოთავსებული იქნა მეორე სახეობის ბუნაგში, შეცვალა ორივე სახეობის ქცევები. (ცხრილი 51.1.). მაგალითად, როცა თეთრფეხა თაგვების მიერ აღზრდილი კალიფორნიული თაგვი გადახოხდებოდა ბუნაგიდან, მას უკან არ აბრუნებდნენ ისეთი სიხშირით, როგორი სიხშირითაც აბრუნებდნენ იმ ახალშობილებს, რომლებსაც კალიფორნიული თაგვები ზრდიდნენ. როცა ეს გაცვლილი თაგვები თავად გახდნენ მშობლები, თავად ისინიც უფრო ნაკლებ დროს ხარჯავდნენ გახოხებული წრუწუნების ბუნაგში დასაბრუნებლად. გარდა ამისა, კალიფორნიული თაგვი უფრო ნაკლებ აგრესიული აღმოჩნდა ტერიტორიის უცხო დამრღვევის მიმართ. თეთრფეხა თაგვი კი, რომელიც კალიფორნიულმა თაგვებმა გაზარდეს, პირიქით, უფრო აგრესიული გამოვიდა, ვიდრე ის თაგვები, რომლებიც თეთრფეხა თაგვებმა გაზარდეს. ერთ-ერთი შესწავლისას, რომელიც ბესტერ-მერედიტმა და მარლენმა აწარმოეს, კალიფორნიული თაგვების მიერ აღზრდილი თეთრფეხა თაგვის ტვინში აღმოაჩინეს AVP-ის, რაც პრერიის თახვებში მზარდი აგრესიისა და მშობლის მზრუნველობას განაპირობებდა, შემცირებული რაოდენობა.

ის ფაქტი, რომ გაცვლილმა კალიფორნიულმა თეთრფეხა თაგვებმა მათი აღმზრდელი (და არა ნამდვილი) მშობლებისგან შეისწავლეს და მიიღეს ქცევები, გვიჩვენებს, რომ განვითარების დროს შეძენილმა გამოცდილებამ შეიძლება გამოიწვიოს ცვლილებები მშობლის ქცევაში მღრღნელთა შორის და ეს ცვლილებები შეიძლება გადავიდეს ერთი თაობიდან მეორე თაობაზე.

შესწავლა

ქცევაზე გარემო პირობების გავლენის მოხდენის ერთ-ერთი ყველაზე ძლიერი საშუალება სწავლაა, ანუ ეს არის ქცევის მოდიფიკაცია, რაც ეფუძნება სპეციფიკურ გამოცდილებას. შესწავლილი ქცევები შეიძლება სხვადასხვა სირთულისა იყოს, დაწყებული ძალიან მარტივით, როგორიცაა მაგალითად, ასახვა (მიბაძვა), რაც ვლინდება იმაში, როცა პატარა ფრინველი სწავლობს, როგორ უნდა გაჰყვეს უკან გარკვეულ ინდივიდს, რომელიც მან დაისწავლა, როგორც მისი მშობელი და რომელსაც სცნობს, დამთავრებული ძალიან მაღალი სირთულის ქცევებით. ვიდრე ჩვენ განვიხილავდეთ შესწავლის რამდენიმე რთულ ფორმას, მოდით, ძალიან მოკლედ გადავავლოთ თვალი ერთ ძალიან მარტივ ქცევას – მიჩვევას.

ცხრილი 51.1 კროს-ფოსტერინგის (ნაშიერების გაზრდა სხვა მშობლების მიერ) გავლენა მამრ თაგვებზე*

სახეობა	აგრესია შემოჭრილი ინდივიდის მიმართ	მამრის ქცევა ნეიტრალურ სიტუაციაში	მამობრივი ქცევა	არგინინ-ვაზოპრესინის (AVP) კონცენტრაცია ტვინში
თეთრტერფა თაგვის მიერ გაზრდილი კალიფორნიის თაგვი	რედუცირებულია	განსხვავება არ არის	რედუცირებულია	რედუცირებულია
კალიფორნიის თაგვის მიერ გაზრდილი თეთრტერფა თაგვი	განსხვავება არ არის	გაზრდილია	განსხვავება არ არის	განსხვავება არ არის

*შედარება ტარდებოდა საკუთარი სახეობის მშობლების მიერ გაზრდილ თაგვებთან.

ჯ. ბესტერ-მერედითის და კ.ა. მერიერის მონაცემები. ვაზოპრესინი და მამობრივი ქცევის გადაცემა დაწყვილებული, კროს-ფოსტერული თაგვების თაობებში. Behavioral neuroscience 117(2003) 455-463.

მიჩვევა

მიჩვევა არის საპასუხო რეაქციის დაკარგვა იმ სტიმულზე, რომელსაც მოაქვს ძალიან მცირე ანდა არანაირი ინფორმაცია. ამის მაგალითები ფართოდაა გავრცელებული. ჰიდრა რეაგირებს მცირე შეხებაზეც კი, მაგრამ თუ მას კვლავ და კვლავ შევეხებით და ამ სტიმულს არ მოჰყვება არანაირი გაგრძელება (შედეგი), ჰიდრა შეწყვეტს საპასუხო რეაქციის გამოცემას. მრავალი ჩიტი და ძუ-

ძუმწოვარა ცხოველი სცნობს განგაშის ხმას, რომელთაც მათი სახეობის სხვა წევრები გამოსცემენ, მაგრამ ისინი ბოლოსდაბოლოს წყვეტენ საპასუხო რეაქციის გამოცემას, თუ ამ განგაშის ხმას არ მოჰყვება თავდასხმა („მგელი მგლის“ დაძახების ეფექტი). აბსოლუტური ეტიოლოგიის პირობებში მიჩვევამ შეიძლება გაზარდოს შეგუება ცხოველის ნერვული სისტემის მობილიზების გზით იმისათვის, რომ ფოკუსირება გააკეთოს იმ სტიმულზე, რომელიც აუწყებს საკვების, პარტნიორის ან რეალური საფრთხის შესახებ, ნაცვლად იმისა, რომ დაიხარჯოს დრო და ენერგია ზღვა რაოდენობის სხვა სტიმულებზე, რომლებიც ირრეველანტურია ცხოველის გადარჩენის ან გამრავლებისათვის. ახლა მოდით, ყურადღება გადავიტანოთ შესწავლის უფრო რთულ ფორმებზე.

სივრცობრივი შესწავლა

ნებისმიერი ბუნებრივი გარემო შეიცავს რაღაც დონის სივრცობრივ ვარიაციებს. მაგალითად, საცხოვრებლად და ბუდის გასაკეთებლად შესაფერისი ადგილები შეიძლება ერთ ადგილზე უფრო უხვად იყოს ვიდრე სხვაგან. ამის შედეგად ორგანიზმის შეგუება შეიძლება გაიზარდოს სივრცობრივი შესწავლის საშუალებით. ეს არის ქცევის მოდიფიკაცია, რაც ეყრდნობა გარემოს სივრცობრივი სტრუქტურის შესახებ გამოცდილებას. ამაში იგულისხმება საბუდრის ადგილების, ხიფათის, საკვებისა და პოტენციური პარტნიორების შესახებ მიღებული გამოცდილება.

1932 წელს ჩატარებულ კლასიკურ ექსპერიმენტში ნიკო ტინბერგენმა შეისწავლა თუ როგორ პოულობენ საკუთარი ბუდის შესასვლელს მუშა კრაზანები. ტინბერგენმა გადააადგილა ფიჭვის გირჩების წრე, რომელიც ბუდის შესასვლელს ფარგლავდა, დააკვირდა და ნახა, რომ კრაზანა ჯდებოდა გირჩების ცენტრში, მიუხედავად იმისა, რომ ბუდის შესასვლელი იქ აღარ იყო. **(სურათი 51.14.)** კრაზანა ფიჭვის გირჩებს იყენებდა, როგორც სანიშნეს ანუ ადგილმდებარეობის ინდიკატორს. ადგილის სანიშნეს გამოყენება წარმოადგენს უფრო რთულ კოგნიტურ მექანიზმს ვიდრე ტაქსისი ანდა კინეზი, რადგანაც იგი ეფუძნება შესწავლას. კრაზანა მიფრინავს სტიმულისაკენ (ამ შემთხვევაში ფიჭვის გირჩების ცენტრისკენ, როგორც ტაქსისისას, მაგრამ ეს სტიმული წარმოადგენს უფრო ამოჩემებულ მანიშნებელს, რომელიც ცხოველმა უნდა დაისწავლოს, ვიდრე მუდმივ სტიმულს, ისეთს, როგორიცაა, მაგალითად, შუქი. ერთი ბუდის შესასვლელს შეიძლება ჰქონდეს, მაგალითად, ფიჭვის გირჩები გარშემორტყმული, მეორე შეიძლება იყოს, მაგალითად, ქვების გროვის გვერდით. თითოეულმა კრაზანამ უნდა ისწავლოს ცალკეული, განსხვავებული მანიშნებელი თითოეული ინდივიდუალური ბუდის მდებარეობის მისაგნებად.

ტინბერგენის ექსპერიმენტი უჩვენებს, რომ სივრცობრივი შესწავლა გარემოში გადაადგილებისათვის საიმედო საშუალება რომ გახდეს, გამოყენებული მანიშნებელი უნდა იყოს მყარი, სტაბილური (გარკვეული ქმედების დროის ჩარჩოებში). მაგალითად, ფიჭვის გირჩებს, რომლებიც მიუნიშნებს კრაზანას ბუდის არსებობაზე, უნდა ჰქონდეს შეცვლის ან გადაადგილების ძალიან დაბალი ალბათობა. სწავლისათვის არასაიმედო ინფორმაციის გამოყენებას უნდა მოჰყვეს ცხოველისათვის მნიშვნელოვანი შედეგი. თუ კრაზანა ისწავლის თავისი ბუდის მიგნებას იმ საგნების მეშვეობით, რომლებიც შეიძლება დაინგრეს ან გაუჩინარდეს, ამის შედეგი იქნება ის, რომ იგი ბუდეს ველარ მიაგნებს და შესაბამისად, ეს შეამცირებს კრაზანასათვის გამრავლების წარმატებას.

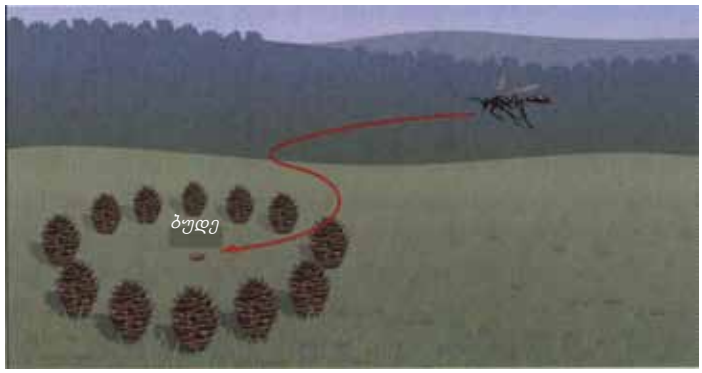
იმის გამო, რომ ზოგიერთი გარემო უფრო სტაბილურია, ვიდრე სხვა, ცხოველები სხვადასხვაგვარ გარემოში სივრცობრივი შესწავლის სხვადასხვა სახის ინფორმაციას იყენებენ. ედინბურგის უნივერსიტეტის მკვლევარებმა, ლუსი ოლდინგ-სმიიმ და ვიქტორია ბრაითვეიტმა, წამოაყენეს ჰიპოტეზა, რომ გუბურის სტაბილურ გარემოში მცხოვრები სამფხიანი ჩხვლეტია თევზი (ასტეროსტეუს გენ) უფრო მეტად ეყრდნობა გარემო მანიშნებელს, ვიდრე იგივე სახეობის თევზი, რომელიც ცხოვრობს მდინარის არასტაბილურ გარემოში. ოლდინგ-სმიიმ და ბრაიტვეიტმა გაწვრთნეს ამ სახეობის 20 მდინარის და 20 ტბის მკვიდრი თევზი და ასწავლეს, როგორ უნდა გაეგნოთ გზა T-ფორმის ლაბირინთში ჯილდომდე მისაღწევად (ჯილდოს წარმოადგენდა საჭმლის სხვადასხვა კომბინაცია). ექსპერიმენტის პირველ ფაზაში მკვლევარებმა ჯილდო მოათავსეს ლაბირინთის ერთ ბოლოში და მისკენ სწორი მიმართულება აღნიშნეს ორი პლასტიკური მცენარის ფორმის გარემო-მანიშნებლით. თევზებს, რომლებმაც ისწავლეს ჯილდოს პოვნა, მკვლევარებმა მეორე გამოცდაც მოუწყეს. ამ შემთხვევაში ოლდინგ-სმიიმ და ბრაითვეიტმა ჯილდოები ლაბირინთის ორივე ბოლოში მოათავსეს და მანიშნებლები ჩართეს. შედეგებმა უჩვენეს, რომ სტაბილური გუბურის თევზები აგნებდნენ ჯილდოს იმ ცოდნის გამოყენებით, რაც მათ მიიღეს მანიშნებლის მიხედვით მიმართულების განსაზღვრის შესახებ, ხოლო მდინარის თევზები კი მიცურავდნენ უბრალოდ ერთერთი მიმართულებით. ამ შედეგებმა გვიჩვენეს, რომ გარემოს ცვლილებების ხარისხი გავლენას ახდენს ცხოველებში სივრცობრივი შესწავლის სტრატეგიაზე.

კოგნიტური რუქები

ცხოველს შეუძლია იმოძრაოს თავის გარემოში მოქნილი და მარჯვე მანერებით მხოლოდ გარემოს მანიშნებლების გამოყენებითაც კი. მეთაფლია ფუტკრებს, მაგალითად, შეუძლიათ დაისწავლონ 10 და მეტი მანიშნებელი და მიაგნონ თავის სკებსა და ყვავილებს ამ მანიშნებლების მიხედვით. უფრო ძლიერ მექანიზმს წარმოადგენს კოგნი-

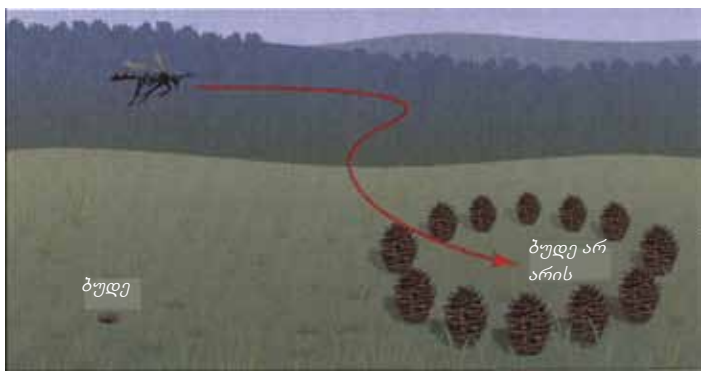
სურათი 51.14
იქნებს თუ არა Sphex გვარის მზიკი საკუთარი მუდის მოსაძებნად ხმელეთის ორიენტირებს?

ექსპერიმენტი *ექსპერიმენტი მდედრი მთხრელი ბზიკი ხუთი ცალ-ცალკე მდებარე ბუდიდან ოთხს თხრის და უვლის. ყოველდღე საკვები ერთ ბუდეში მყოფი ერთი ლარვისთვის მიაქვს. საკუთარი ჰიპოთეზის შესამოწმებლად, რომ ბზიკი ბუდის მოსაძებნად ვიზუალურ ორიენტირებს იყენებს, ნიკო ტინბერგენმა ერთი ბუდე ფიჭვის გირჩების წრეში მოაქცია.*



იმის შემდეგ, რაც დედა ფუტკარი ბუდეს ესტუმრა და გაფრინდა, ტინბერგენმა გირჩები ბუდის ერთი მხარედან რამდენიმე მეტრის მანძილზე გადაიტანა.

შედეგები *ბზიკი დაბრუნდა და გირჩების წრის შუაგულისკენ მიფრინდა. იმის მაგივრად, რომ მათ გვერდით განლაგებულ ბუდესთან მისულიყო. ექსპერიმენტის მრავალჯერადი განმეორებისას ტინბერგენმა იგივე შედეგები მიიღო.*



დასკვნა *ექსპერიმენტმა დაადასტურა ჰიპოთეზა, რომ მთხრელი ბზიკი ბუდის მოსაძებნად ვიზუალურ ორიენტირებს იყენებს.*

ტური რუქა. ეს არის შინაგანი მონაცემი, კოდი, რომელიც შეიცავს ინფორმაციას ცხოველის გარემოცვაში საგნებს შორის არსებული სივრცობრივი დამოკიდებულების შესახებ. ძალიან ძნელია ექსპერიმენტებით იმის გარკვევა, თუ რომელი ცხოველი იყენებს გარემოს მანიშნებელს და რომელი – ჭეშმარიტ კოგნიტურ რუქას.

მკვლევარებმა შეაგროვეს მონაცემები, რომლებიც ადასტურებენ, რომ ჩიტების ოჯახი, რომელიც მოიცავს ყორნებს, ყვავებს, ჩხიკვებსა და მაკნატუნებს, იყენებენ კოგნიტურ რუქებს. ისინი საკვებს აგროვებენ მალულ საცავებში, საიდანაც მათ შეუძლიათ მოგვიანებით აიღონ საკვები. მაგალითად, ჩხიკვი (ცყმნორჰინუს ცყანოცეპჰალუს) და კლარკის მაკნატუნა (უციფრაგა ცოლუმბიანა) თხილს აგროვებენ არა ათ და ას, არამედ ათასობით სხვადასხვა სამალავში, და მათი რაოდენობა შეიძლება უფრო გაფართოვდეს კიდეც. ჩიტები არა მხოლოდ უცვლიან მდებარეობას ამ სამალავებს, არამედ საკვების ხარისხსაც აკონტროლებენ. იმ სამალავებს, რომლებშიც საკვები შედარებით მალფუჭებადია და შენახვის შემდეგ მალე დალპებოდა, ისინი გვერდს უვლიან. ნებრასკას უნივერსიტეტში ალან კამილის მიერ ჩატარებულმა კვლევებმა დაადასტურა, რომ ჩხიკვები და კლარკის მაკნატუნები კოგნიტურ რუქებს თავიანთი საკვების სამალავების ადგილმდებარეობის დასამახსოვრებლად იყენებენ. კლარკის მაკნატუნებზე ჩატარებული ერთ-ერთი ექსპერიმენტისას კამილი გარემოს მანიშნებლებს შორის მანძილს ცვლიდა და აღმოაჩინა, რომ ჩიტებს შეეძლოთ ეპოვათ ორ მანიშნებელს შორის არსებული მანძილის ზუსტად შუა წერტილი. ამგვარი ქცევა გვიჩვენებს, რომ ჩიტებს ძალუძთ გამოიყენონ ზოგადი, აბსტრაქტული გეომეტრიული წესი საკვების სამალავის აღმოსაჩენად. კამელის ექსპერიმენტში ეს წესი დაახლოებით ასეთი იყო: "საკვების სამალავები მდებარეობენ გარემოს მანიშნებლებს შორის შუა წერტილში". ამგვარი წესები ქმნიან კოგნიტური რუქების საფუძველს. ეს კი ორგანიზმებს ათავისუფლებს იმ დეტალების დამახსოვრებისაგან რაც საჭიროა საგნის მდებარეობის შეცვლისათვის.

ასოციაციური ცოდნა

როგორც უკვე ვნახეთ, შესწავლისას ცხოველი ცვლის თავის ქცევას გარემოდან მიღებულ ინფორმაციაზე დაყრდნობით. მაგალითად, გამოუცდელი თეთრფეხა თაგვი შეიძლება ადვილად დაესხას თავს ისეთი კაშკაშა ფერის ნელა მოძრავ მუხლუხოს, როგორიცაა მონარქი-პეპლის მატლი და ნახოს, რომ პირი გაეევსო საზიზღარი გემოს მომწამლავი სითხით. ამ გამოცდილების შემდეგ თეთრფეხა თაგვმა შეიძლება თავი აარიდოს იმავე შეფერილობისა და ქცევის მწერებზე თავდასხმას. ცხოველების უნარს, დაუკავშიროს გარემოს ერთი მახასიათებელი (სტიმული, როგორიცაა ფერი) მეორეს (ცუდ გემოს) ეწოდება **ასოციაციური ცოდნა.**

ასოციაციური ცოდნა და მისი გენეტიკური და ნევროლოგიური საფუძვლები ფართო შესწავლის საგანს წარმოადგენს ხილის დროზოფილებში. კალიფორნიის ტექნოლოგიის ინსტიტუტის მკვლევარებმა, ვილიამ ქვინმა, ვილიამ ჰარისმა და სეიმორ ბენზერმა 30 წლის წინ გამოაქვეყნეს პირველი ნაშრომი დროზოფილებში ასოციაციური ცოდნის შესახებ. მათ ასწავლეს დროზოფილებს, რომ მორიდებოდნენ გარკვეული სუნის მქონე ჰაერის ნაკადს,

რომელიც დაკავშირებული იყო ელექტროშოკის არომატთან. ეს არის ასოციაციური ცოდნის ერთ-ერთი ტიპის მაგალითი, რომელსაც ეწოდება კლასიკური კონდიცირება, რომელშიც პირობითი სტიმული, ამ შემთხვევაში სურნელი, ასოცირებულია ჯილდოსთან ანდა სასჯელთან, ამ შემთხვევაში - ელექტროშოკთან. ამგვარად გაწვრთნილი დროზოფილას ინდივიდები თავს არიდებენ ამ სურნელს 24 საათის განმავლობაში. შემდგომში კვლევებმა, რომლებიც ჩატარდა ბოლო სამი ათწლეულის განმავლობაში, გამოავლინეს დროზოფილას ცოდნის შეძენის განსაცვიფრებელი უნარი, რაც უკვე იქცა ქცევის ამ კომპონენტის შესწავლის საუკეთესო მოდელად. ასოცირებული ცოდნის ლაბორატორიული კვლევები ბუნებაში გაგრძელდა. ის დიდი როლი, რაც ასოცირებულმა ცოდნამ შეიძლება შეასრულოს ცხოველებისათვის მტაცებლებისაგან თავის არიდებაში, განსაკუთრებით კარგად არის შესწავლილი თევზებსა და წყლის მწერებში. მინესოტას უნივერსიტეტის მკვლევარებმა, ნიკოლ კორპიმ და ბრაიან ვისენდერმა, ჩაატარეს კვლევა იმის დასადგენად, შეიძლება თუ არა ასოციაციური სწავლების პროცესში განგაშისმაუწყებელი ნივთიერების ჩართვა, რომლის მიხედვითაც თევზები სწავლობენ მტაცებლებისაგან თავის არიდებას.

კორპიმ და ვისენდერმა შეისწავლეს გავრცელებული აკვარიუმის თევზი, ზებრათევზი (ანიო რერიო). მტაცებლად მათ შეარჩიეს ქარიყლაპია. სამხრეთ აზიური ციმორი, ზებრათევზი, და ჩრდილოეთის ტბების მკვიდრი თევზი, ქარიყლაპია, ბუნებაში ერთად არ გვხვდება. მკვლევარებს აინტერესებდათ, ისწავლიდა თუ არა ზებრათევზი ამ უცხო მტაცებლის სურნელის დაკავშირებას მათ მიერ გამოყოფილ განგაშისმაუწყებელ ნივთიერებასთან იმ პირობებში, როცა განგაშისმაუწყებელი ნივთიერებების გამოყოფასა და მტაცებლის სურნელის გამოცემას შორის იქნებოდა გარკვეული პაუზა. კორპიმ და ვისენდენმა გადაწყვიტეს, რომ განგაშისმაუწყებელი ნივთიერების გამოყოფიდან მტაცებლის ფაქტიურ გამოჩენამდე 5 წუთის ინტერვალი შეფერხების რეალური მოდელი იქნებოდა.

მკვლევარებმა ექსპერიმენტული ჯგუფის ზებრათევზებს 20 მლ. განგაშისმაუწყებელი ნივთიერების შემცველი წყალი ჩაუსხეს და 5 წუთის შემდეგ კი 20მლ. ქარიყლაპიას სუნის შემცველი წყალი დაუმატეს. კონტროლის ქვეშ მყოფი ჯგუფის ზებრათევზებს კი ჩაუსხეს წყლის ნაკადი, რომელიც არ შეიცავდა განგაშისმაუწყებელ ნივთიერებას, შემდეგ კი დაუმატეს ქარიყლაპიას სუნის მქონე წყალი. ექსპერიმენტის პირველ დღეს კონტროლის ქვეშ მყოფი ჯგუფის თევზების მოქმედებებში არანაირი ცვლილება არ აღინიშნა, არც უბრალო წყლის და არც ქარიყლაპიას სუნის მქონე წყლის შემთხვევაში **(სურათი 51.15)**. მათი ამგვარი საქციელი, უფრო სწორად, რეაქციის არქონა, მეტად მნიშვნელოვანია დასკვნების გამოტანისათვის, რადგანაც იგი მიუნიშნებს იმაზე, რომ ზებრათევზს არ ჰქონდა არანაირი შინაგანი რეაქცია ქარიყლაპიას სუნზე. როგორც მოსალოდნელი იყო, ექსპერიმენტული ჯგუფის ზებრათევზებმა შესამჩნევად შეამცირეს აქტიურობა. ეს იყო განგაშისმაუწყებელ ნივთიერებაზე მათი საპასუხო რეაქცია. როცა 5 წუთის შემდეგ ქარიყლაპიას სუნი დაუმატეს, მათი აქტიურობა გაიზარდა. ეს ცოტა უფრო განსხვავებული რეაქცია იყო, ვიდრე მათ აქვთ ტიპიური განგაშის პასუხად. სამი დღის შემდეგ ზებრათევზმა კონტროლის ქვეშ მყოფი ჯგუფიდან ისევ არ უჩვენა საპასუხო რეაქცია არც უბრალო წყალზე და არც ქარიყლაპიას სუნზე. **(იხ. სურათი 51.15)** არც ექსპერიმენტულმა თევზებმა უჩვენეს რეაქცია უბრალო წყალზე, თუმცა ქარიყლაპიას სუნზე პასუხად მათ შეამცირეს აქტიურობა. კორპიმ და ვისენდერმა დაასკვნეს, რომ ექსპერიმენტული ჯგუფის ზებრათევზმა ისწავლა ქარიყლაპიას სუნის დაკავშირება განგაშისმაუწყებელი ნივთიერებების სუნთან, მიუხედავად იმისა, რომ ინტერვალი ქარიყლაპიას სუნის გამოჩენამდე 5 წუთს შეადგენდა. კლასიკური კონდიცირების პირობებში ზებრათევზი მიაჩვიეს ქარიყლაპიას სუნის დაკავშირებას განგაშისმაუწყებელ ნივთიერებებთან. ექსპერიმენტული შედეგები გვიჩვენებენ, რომ ასოციაცია ძალაში რჩება სამი დღის განმავლობაში.

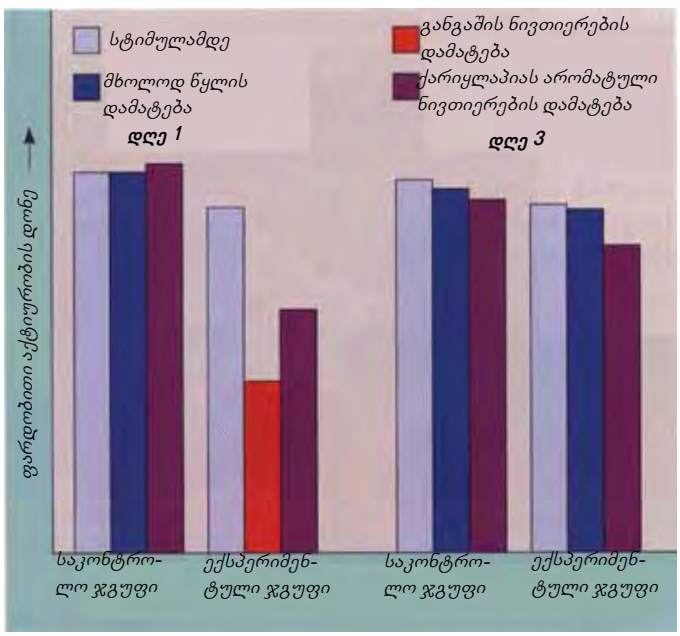
ასოციაციური ცოდნის კიდევ ერთ ტიპს წარმოადგენს ოპერატიული კონდიცირება, რომელსაც ასევე ეძახიან მცდელობისა და შეცდომის სწავლებას. ამ დროს ცხოველი სწავლობს, დაუკავშიროს თავისი ერთ-ერთი ქცევა ჯილდოს ანდა სასჯელს და შემდეგ ან გაიმეოროს ანდა თავი აარიდოს ამ ქცევას **(სურათი 51.16)**, როგორც ეს იყო თაგვის მაგალითზე, რომელმაც უგემური მუხლუხო შეჭამა. მტაცებლები, მაგალითად, სწრაფად სწავლობენ გარკვეული ტიპის მსხვერპლისა და მტკივნეული განცდის ერთმანეთთან დაკავშირებას და საკუთარ ქცევას ამ გამოცდილების მიხედვით ცვლიან.

კოგნიტურობა და პრობლემების გადაჭრა

კოგნიტურობის კვლევისას ქცევა და ნერვიული სისტემის ფუნქციონირება ერთმანეთთან კავშირში განიხილება. თვითონ ტერმინი, კოგნიტურობა, სხვადასხვაგვარად არის განმარტებული. ვიწრო გაგებით იგი არის ცნობიერების (გაცნობიერების) სინონიმი, ფართო გაგებით, ანუ იმ გაგებით, რომელსაც ჩვენ ამ წიგნში ვეყრდნობით, ეს არის ცხოველის ნერვული სისტემის უნარი აღიქვას, შეინახოს, გადაამუშავოს და გამოიყენოს ის ინფორმაცია, რაც გრძნობის რეცეპტორებმა მოაგროვეს. ცხოველის კოგნიტურობის ანუ შემეცნებითი ნიჭის შემსწავლელ დისციპლინა, რასაც კოგნიტური ეთოლოგია ჰქვია, იკვლევს ცხოველის ნერვულ სისტემასა და ცხოველის საქციელს შორის კავშირს. კოგნიტიური ეთოლოგიის ერთ-ერთი სფერო იკვლევს, თუ რა საპასუხო რეაქცია აქვს ცხოველის გონებას

გარემოში არსებულ საგნებზე. მაგალითად, მკვლევარებმა აღმოაჩინეს, რომ მრავალ ცხოველს, მწერების ჩათვლით, აქვს უნარი, დაახარისხოს საგნები მსგავსებისა და განსხვავებების მიხედვით. საფრანგეთში, ტულუზის ცხოველთა კოგნიტურობის კვლევის ცენტრის მკვლევარმა, მარტინ ჯიურფამ და მისმა ჯგუფმა, გაწვრთნეს მეთაფლია ფუტკრები და ასწავლეს მათ, როგორ მიესადაგებინათ მოდელი-ფერი იგივე ფერის ფორმის ლაბირინთისათვის. მოგვიანებით გაწვრთნილმა ფუტკრებმა შეძლეს მიესადაგებინათ ლაბირინთში შავ-თეთრი მოდელები მსგავსი ორიენტაციით, რაც იმაზე მიუნიშნებდა, რომ მათ გაიგეს, იცნეს პრობლემის იგივეობა.

იმის დანახვა, რომ ცხოველები პრობლემებს ჭრიან, ჩვენთვის აშკარას ხდის, რომ მათ ნერვულ სისტემას აქვს არსებითი უნარი, გადაამუშავოს ინფორმაცია. მაგალითად, თუ შიმპანზეს, რომელიც ოთახშია მოთავსებული, ჩამოვუკიდებთ ჭერში ბანანს იმ სიმაღლეზე, რომელსაც იგი რამოდენიმე ყუთის ერთმანეთზე შელაგებით თუ მისწვდება, მაშინ შიმპანზე ახერხებს სიტუაციაში გარკვევას, ერთმანეთზე დგამს ყუთებს და სწვდება ჭერს. ეს ახალი, გამოუკვლეველი ფენომენი – პრობლემის გადაჭრის ქცევა, ძალიან მძაფრადაა განვითარებული ზოგიერთ ძუძუმწოვრებში, განსაკუთრებით პრიმატებსა და დელფინებში. საყურადღებო მაგალითებია ასევე შენიშნული ზოგიერთი ფრინველის სახეობებშიც, განსაკუთრებით ყვავებში, ყორნებში და ჩხიკვებში. ვერმონტის უნივერსიტეტის მკვლევარმა, ქცევის ეკოლოგმა, ბერნარდ ჰეინრიხმა, ჩაატარა



▲ *სურათი 51.15* **ასოციაციური დასწავლა ზოლებიან დანიოში.** *ზოლებიანი დანიოს აქტიურობაში ცვლილებები უჩვენებს, რომ დანიოს ექსპერიმენტულმა ჯგუფმა ისწავლა ქარიყლაპიას სუნის დაკავშირება განგაშის მაუწყებელ ნივთიერებასთან.*



▲ *სურათი 51.16* **ოპერანტული პირობითი რეფლექსის გამომუშავება.** *პატარა კოიოტმა შესაძლოა ისწავლა, რომ მაჩვზღარბებს უნდა ერიდოს, რაკიღა სახე ეკლებით აევსო.*

ექსპერიმენტი, რომელშიც ყორნებს უნდა მოეპოვებინათ თოკზე ჩამოკიდებული საკვები. რამოდენიმე ყორანმა პრობლემა გადაჭრა ერთი ფეხის გამოყენების მეშვეობით. ერთ ფეხს იყენებდნენ თოკის ასაწევად და მეორეს – თოკის დასაჭერად ისე, რომ საკვები ისევ არ ჩამოვარდნილიყო. სხვა ყორნებმა უჩვენეს პრობლემის გადაჭრის მცდელობის დიდი ინდივიდუალური ვარიაციები.

ერთ-ერთი ყველაზე ძლიერი ინფორმაციის წყარო, რომელსაც მრავალი ცხოველი იყენებს პრობლემის გადასაჭრელად, არის სხვა ინდივიდების საქციელზე დაკვირვება. იაპონიის კიოტოს უნივერსიტეტის პრიმატების კვლევის ინსტიტუტის მეცნიერის, ტეცურო მაცუზავას გრძელვადიანმა კვლევებმა გამოავლინეს, რომ შიმპანზეები სწავლობენ პრობლემის გადაჭრას სხვა შიმპანზეების ქცევის კოპირების გზით. მაცუზავამ და მისმა მკვლევართა ჯგუფმა უჩვენეს, რომ გიენის ახალგაზრდა ველური შიმპანზეები სწავლობენ, როგორ გამოიყენონ ორი ქვა, როგორც ჩაქუჩი და გრდემლი ზეთისხილის ნაყოფის დასამტვრევად სხვა გამოცდილ შიმპანზეებზე დაკვირვებისა და მათი კოპირების მეშვეობით (სურათი 51.17).

ცოდნის მიღებისას გენეტიკისა და გარემოს ურთიერთქმედება

ჩიტების სიმღერების შესწავლაში საგულისხმო კვლევებმა გამოავლინეს გენეტიკისა და გარემოს სხვადასხვა ხარისხის გავლენა რთულ (კომპლექსურ) ქცევებზე. ზოგიერთ სახეობებში შესწავლას უჭირავს ძალიან მცირე ადგილი სიმღერების განვითარებაში. მაგალითად, ამერიკული მწერიჭამიები, რომლებიც თავისი სახეობის უფროსი თაობიდან მოშორებით გაზარდეს, ავითარებენ ისეთ

სიმღერას, როგორიც ახასიათებს თავისი სახეობის ინდივიდებს მიუხედავად იმისა, რომ მათ არასოდეს მოუსმენიათ ეს სიმღერა. სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, მათი სიმღერა თანდაყოლილია. ამის საპირისპიროდ, მგალობელ ფრინველთა შორის ეს ჯგუფი მოიცავს ბეღურებს, მაჟოლიებს (ბუტბუტებს) და კანარის ჩიტებს, შესწავლას წამყვანი როლი უკავია მათი სიმღერების განვითარებაში.

სიმღერების შესწავლის ტექნიკა სხვადასხვა სახეობებში სხვადასხვაგვარია. ზოგიერთ სახეობას სიმღერის განვითარებისათვის აქვს სენსორული პერიოდები. მაგალითად, თუ თეთრგვირგვინიანი ბეღურა სიცოცხლის პირველი 50 დღის განმავლობაში იზოლაციაში იქნება და საშუალება არ ექნება მოუსმინოს ნამდვილ ბეღურებს ან ბეღურების სიმღერების ჩანაწერებს, ის ვეღარ ავითარებს თავისი სახეობის უფროსი ბეღურებისათვის ჩვეულ სიმღერებს.

თუმცა ახალგაზრდა ჩიტი სენსორულ პერიოდში თავად არ მღერის, იგი იმახსოვრებს მისი სახეობის ჩიტების სიმღერას მისი სახეობის სხვა ინდივიდების მოსმენის საშუალებით. სენსორული პერიოდის დროს ახლადდაფრთიანებული ბარტყები უფრო მეტად სტიმულირებული არიან თავისი სახეობის სიმღერებით ვიდრე სხვა სახეობის ჩიტების სიმღერებით და პასუხად ჟივჟივებენ (ჟრურტულობენ). ამრიგად თეთრგვირგვინიანი ბეღურები სწავლობენ იმ სიმღერებს, რომლებიც თვითონ უნდა იმღერონ, როცა გაიზრდებიან, მაგრამ შესწავლაზე კონტროლს გენეტიკური უპირატესობანი განაპირობებენ.

სენსორულ პერიოდს, რომლის განმავლობაშიც თეთრგვირგვინა ბეღურა იმახსოვრებს თავისი სახეობის ჩიტების სიმღერას, მოსდევს მეორე ფაზა, როცა წამოზრდილი ჩიტი მღერის საცდელ (სასინჯ) ნოტებს. ამას მკვლევარები ქვესიმღერებს უწოდებენ. წამოზრდილი ჩიტი ისმენს თავის სიმღერას და ადარებს მას იმ სიმღერას, რომელიც მან დაიმახსოვრა სენსორული პერიოდისას. როცა ბეღურას სიმღერა დაემთხვევა მის მიერ დამახსოვრებულ სიმღერას, იგი აყალიბებს ამ სიმღერას, როგორც საბოლოო ვარიანტს და სიცოცხლის ბოლომდე სიმღერის მხოლოდ ამ ვარიანტს მღერის.

ბეღურების სიმღერის შესწავლის სცენარებში არის მნიშვნელოვანი გამონაკლისებიც. მაგალითად, კანარის ჩიტებს სიმღერის შესწავლისათვის მხოლოდ სენსორული პერიოდი არა აქვთ. ახალგაზრდა კანარის ჩიტი იწყებს ქვესიმღერებით, მაგრამ სრული სიმღერა არ ყალიბდება იგივენაირად, როგორც ესაა თეთრგვირგვინა ბეღურებში. გამრავლების სეზონებს შორის არსებული პერიოდის განმავლოვაში სიმღერა უფრო მოქნილი ხდება. ზრდასრულმა მამრმა შეიძლება ყოველწლიურად სიმღერის ახალი „მარცვლები“ ისწავლოს და დაამატოს იმ სიმღერას, რომელსაც ის უკვე მღერის. ყოველწლიურად სიმღერის ახალ საფეხურზე აყვანა საშუალებას აძლევს მას, ისწავლოს ახალი მარცვლები.



▲ *სურათი 51.17* ***ახალგაზრდა შიმპანზეები სწავლობენ, როგორ გატეხონ ზეთის პალმის ნაყოფი უფროსი შიმპანზეების მიბაძვით.***

კონცეფცია 51.3 შემოწმება

1. როგორ შეიძლება კოგნიტურმა რუქებმა გაზარდოს ცხოველის სივრცობრივი ურთიერთობების შესწავლის უნარი.
2. აღწერეთ სამი საშუალება, როცა გარემოს შეუძლია გავლენა მოახდინოს ცხოველის განვითარებაზე.
3. როგორ შეიძლება ახსნას ასოციაციურმა ცოდნამ ის, თუ რატომ აქვთ ერთნაირი შეფერილობა უგემურ და ჩხვლეტია (სტინგინგ) მწერებს.

პასუხები იხ. დამატება ა)-ში.

კონცეფცია 51.4

ქცევის შეცვლა შეიძლება მუნებრივი სელექციიდან განვითარდეს

იმის გამო, რომ გენები გავლენას ახდენს ქცევაზე, ბუნებრივ შერჩევას შეიძლება შედეგად მოჰყვეს პოპულაციებში ქცევითი შტრიხების ევოლუცია. ამ ევოლუციის დამადასტურებელ ერთ-ერთ ძირითად წყაროს წარმოადგენს ქცევითი სხვადასხვაობები, რომლებსაც ადგილი აქვს როგორც სახეობებს შორის, ასევე თვით ერთი სახეობის შიგნით ინდივიდებს შორის.

ქცევითი ვარიაციები მუნცმრივ პოპულაციებში

ქცევითი განსხვავებები მონათესავე სახეობებში ჩვეულებრივ ამბავს წარმოადგენს. როგორც უკვე ვნახეთ, დროზოფილას სახეობების მამრები სხვადასხვაგვარ სასიყვარულო სიმღერებს მღერიან. ამის მაგალითს ვხვდებით ასევე თახვებშიც. ზოგიერთ სახეობაში პატარა ნაშიერებზე ორივე მშობელი ზრუნავს, მაშინ როცა სხვა სახეობებში პატარაზე მხოლოდ დედა ზრუნავს. უფრო ნაკლებ აშკარად, თუმცა მნიშვნელოვანი განსხვავებები ქცევებში შეინიშნება ასევე ცხოველთა ერთი სახეობის ფარგლებშიც. როცა ქცევითი ვარიაციები სახეობებს შიგნით შესაბამისობაშია გარემო პირობების ვარიაციებთან, ეს შეიძლება წარმოადგენდეს განვლილი ევოლუციის დამადასტურებელ ფაქტს.

მსხვერპლის შერჩევის ვარიაციები

სახეობებს შიგნით გენეტიკით განპირობებული ქცევის ვარიაციების ერთ-ერთი ყველაზე უფრო კარგად ცნობილ მაგალითს წარმოადგენს გველის მიერ (თჰამნოპჰის ელეგანს სურათი 51.18.ა) მსხვერპლის სელექცია. ჩიკაგოს უნივერსიტეტის მკვლევარმა, სტივენ არნოლდმა, აღმოაჩინა, რომ მთელს კალიფორნიაში გავრცელებული ამ სახეობების ბუნებრივი დიეტა ერთმანეთისგან ძალიან დიდადაა განსხვავებული. სანაპიროზე მცხოვრები პოპულაციები იკვებებიან სალამანდრებით, ბაყაყებით, გომბეშოებით, მაგრამ ძირითადად, მაინც ლოქორებით. შიდასახმელეთო პოპულაციები იკვებებიან ბაყაყებით, წრუწუნებით და თევზებით, მაგრამ არა ლოქორებით. ფაქტიურად, ლოქორები ძალიან იშვიათია ან საერთოდ არ არის შიდასახმელეთო ტერიტორიებზე სადაც ეს გველები ბინადრობენ.

მსხვერპლის მოპოვების კონტრასტმა არნოლდი მიიყვანა აზრამდე, შეედარებინა სანაპიროს მკვიდრ და შიდასახმელეთის მკვიდრ ამ გველების პოპლაციების საპასუხო რეაქციები ბანანის ლოქორის შეთავაზებისას (სურათი 51.18.ბ). ბანანის ლოქორას ვხვდებით სანაპირო ზოლში, სადაც თ-გველები ბინადრობენ, მაგრამ არ ვხვდებით შიდასახმელეთო მიდამოებში. პირველი ცდისას არნოლდმა შესთავაზა ბანანის ლოქორა ორივე პოპულაციის თ-გველებს. თუ უმეტესობა სანაპიროს მკვიდრი გველებისა სიამოვნებით ჭამდა ლოქორას, შიდასახმელეთის მკვიდრმა გველებმა არ მიიღეს ეს საკვები. იმის გამო, რომ კვებაში კონტრასტული ქცევა შეიძლება განპირობებული იყოს მათთვის დამახასიათებელი კვებითი ჩვევებით, არნოლდმა გამოსცადა ლაბორატორიაში ახალგაზრდა გველების საპასუხო რეაქციები. მან აღმოაჩინა, რომ შეთავაზებულ ლოქორას თავს ესხმოდნენ სანაპიროს მკვიდრი გველის წიწილების 73%, ხოლო შიდახმელეთის მკვიდრი გველის წიწილების კი მხოლოდ 35%. არნოლდმა დაადგინა, რომ როცა შიდახმელეთის გველებმა სანაპირო მიდამოები დაიპყრეს, ეს იყო 10.000 წლის წინ, პოპულაციის ნაწილს ჰქონდა ლოქორას ცნობის უნარი ქიმიორეაქციების საშუალებით. იმის გამო, რომ ეს გველები ჭამდნენ უხვად არსებული საკვების წყაროს, მათ გამოუმუშავდათ შეგუების უფრო მაღალი შესაბამისობა, ვიდრე იმ პოპულაციას, რომლებიც არ ჭამდნენ ლოქორებს. ამრიგად, პოპულაციაში ლოქორას, როგორც მსხვერპლის ცნობის უნარი თანდათანობით, ასობით და ათასობით თაობების შემდეგ გაიზარდა. დღეს ამ ორ პოპულაციას შორის არსებული ქცევის ვარიაციები ევოლუციის დამადასტურებელ ფაქტს წარმოადგენს.

აგრესიული ქცევის ვარიაციები

არნოლდის მიერ შესწავლილი ტერიტორიები და აღნუსხული კვების ქცევასთან დაკავშირებული განსხვავებები, ასობით კილომეტრს მოიცავს. ამხელა მანძილი არ არის აუცილებელი შიდასპეციფიკური ვარიაციების შესასწავლად. არიდულ (მშრალ, უწყლო) რეგიონებში წყლის არსებობამ შეიძლება წარმოშვას განსაცვიფრებელი გარემო-კონტრასტი მცირე მანძილზეც კი, განსაკუთრებით იქ, სადაც უდაბნო ერთვის მდინარისპირა ტყის ზონას. თვალსაჩინო კონტრასტი ვეგეტაციაში ერთ-ერთი მრავალ განსხვავებათაგანია, რაც ვრცელდება იმ სახეობათა ქცევის ეკოლოგიაზე, რომლებიც ბინადრობენ მდინარისპირა ზონებში და მის გარშემო მდებარე არიდულ (მშრალ) გარემოში.

ობობა გელენოპსის აპერტა არის ძაბრისებრი ქსელის მქსოველი ობობა, რომელიც ცხოვრობს, როგორც მდინარისპირა ზონაში, ასევე მის გარშემო მდებარე უწყლო გარემოში აშშ-ს დასავლეთში. ამ ობობის ქსელი წარმოადგენს აბრეშუმის ფურცელს, რომელიც თავდება ძაბრისებრი ფორმით და დაცულია რაიმე მოფარებულ ადგილზე. ფურაჟირებისას (ეს არის ქცევა, რაც ასოცირდება საკვების ცნობას, მოძებნას, შეპყრობასა და მოხმარებასთან), ობობა ზის ძაბრის შუაგულში. როცა მსხვერპლი დაეცემა ობობის ქსელს, ობობა გამორბის მის შესაპყრობად. კნოქსვილის ტენესის უნივერსიტეტის მკვლევარმა, სიუზან რიჩერტმა და მისმა კოლეგებმა, აღმოაჩინეს განსაცვიფრებელი კონტრასტი არიზონასა და ნიუ მექსიკოში მდინარისპირა ტყეში მცხოვრები -ობობასა და უწყლო და ნახევრად უწყლო გარემოში მცხოვრები იმავე ობობას ქცევაში. უწყლო, საკვებისაგან ღარიბ მიდამოებში -ობობა უფრო აგრესიულია პოტენციური მსხვერპლის მიმართ და სხვა ობობების მიმართ და ფურაჟირებას უფრო სწრაფად იწყებს.

ენ ჰედრიკმა და რიჩერტმა ჩაატარეს ცდები იმის დასა-

დგენად ამ ორ პოპულაციას შორის არსებული ეს სხვაობა, კერძოდ, უწყლო გარემოში -ობობის მაღალი აგრესიულობა, გენეტიკური ხასიათისაა თუ, თუ ეს არის ნასწავლი საპასუხო რეაქცია უწყლო, საკვებით ღარიბ გარემოში ცხოვრებაზე. (სურათი 51.19.). მკვლევარებმა შეადარეს თითოეული ობობას თავდასხმის დრო, დრო რომელიც გადიოდა მსხვერპლის მიერ ობობის ქსელთან პირველი კონტაქტიდან იმ მომენტამდე, როცა ობობა მსხვერპლს შეეხო. მათ აღმოაჩინეს, რომ ბუნებრივ გარემოში უდაბნოს ობობები 15 სხვადასხვა ტიპის მსხვერპლს დაესხნენ თავს უფრო სწრაფად, ვიდრე მდინარისპირა გარემოს ობობები. შემდეგ ჰედრიკმა და რიჩერტმა მოიყვანეს ორივე გარემოს მკვიდრი მდედრი ობობები ლაბორატორიაში, სადაც ობობებმა დადეს კვერცხები. საზომად ისევ თავდასხმის დრო იყო გამოყენებული. მკვლევარებმა შეადარეს ლაბორატორიაში გაზრდილი ობობების აგრესიულობა და გაიმეორეს ექსპერიმენტი ორივე გარემოს პოპულაციის ლაბორატორიაში გამოზრდილ ნაშიერებზე.

ექსპერიმენტმა გამოავლინა განსაცვიფრებლად თანმიმდევრული (ლოგიკური) სხვაობა მსხვერპლზე თავდასხმის დროში მდინარისპირა და უდაბნოს — ობობებს შორის. უაღრესად პროდუქტიული მდინარისპირა ადგილები მდიდარია ობობის მსხვერპლი ორგანიზმებით, მაგრამ მათი პოტენციური მტაცებლის სიმრავლე, განსაკუთრებით ჩიტებისა, ძალიან მაღალია. რიჩერტმა დაადგინა, რომ მტაცებლობის მაღალი რისკი წარმოადგენდა იმის მიზეზს, რომ მდინარისპირა გარემოს მკვიდრი ობობები უფრო მოკრძალებულნი იყვნენ მსხვერპლზე თავდასხმაში. შედეგებზე დაყრდნობით ჰედრიკმა და რიჩერტმა დაასკვნეს, რომ სხვაობა აგრესიულობაში მდინარისპირა და უდაბნოს -ობობებს შორის ეფუძნებოდა გენეტიკას და წარმოადგენდა ბუნებრივი შერჩევის პროდუქტს. რადგანაც სხვაობები ფურაჟირებაში და ტერიტორიულ ქცევებში უფრო გენეტიკით იყო განპირობებული, ვიდრე ეს იყო ნასწავლი საპასუხო რეაქცია. მათი აღმოჩენები დადასტურდა და განმტკიცდა შემდგომი კვლევებითა და ექსპერიმენტებით, რაც -ობობის ერთი გარემოდან მეორე გარემოში ტრანსპლანტაციაზე ჩატარდა.

ქცევის ევოლუციის დამადასტურებელი ექსპერიმენტული მონაცემები

ქცევის ევოლუციის დემონსტრირების უფრო პირდაპირი გზების ძიებაში მკვლევარები სულ უფრო მეტად მიმართავენ ლაბორატორიულსა და საველე ექსპერიმენტებს და იმისათვის, რომ საშუალება ჰქონოდათ, დაკვირვებოდნენ მრავალი თაობის მანძილზე მიმდინარე ცვლილებებს, ამ ექსპერიმენტებში ისინი იყენებდნენ უფრო ხანმოკლე სიცოცხლისუნარიან ორგანიზმებს.



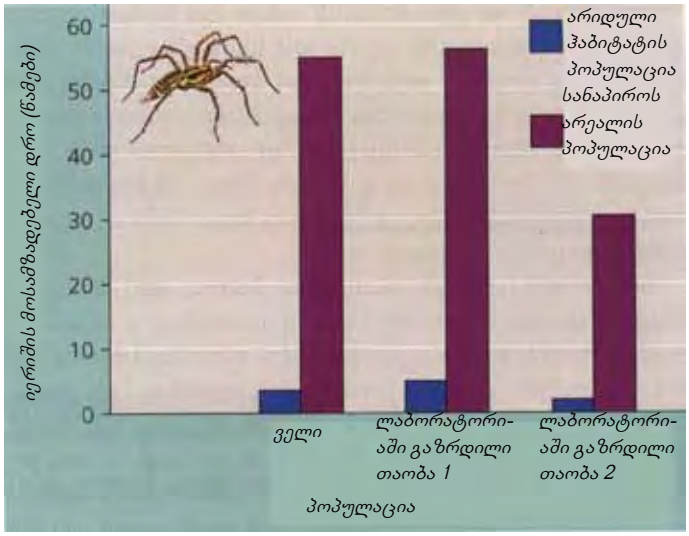
(ა) აფრიკული მარჯნის ასპიდი *(Thamnopus elegans)*

(ბ) ბანანის ლოქორა *(Ariolimus californicus)*

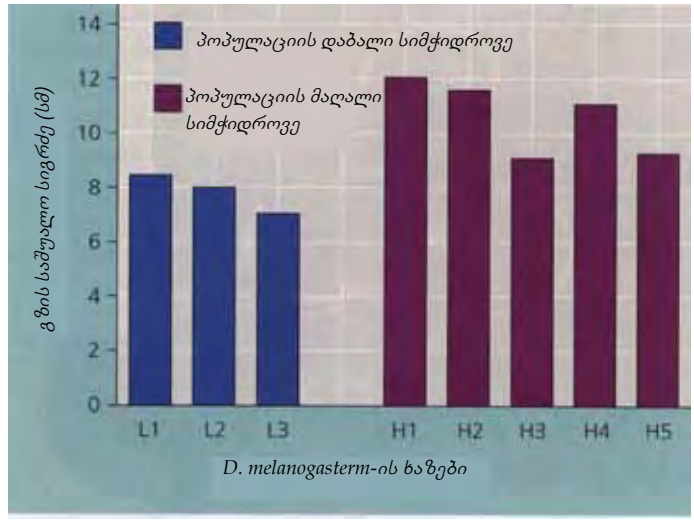
▲ *სურათი 51.18* **მტაცებელი და პოტენციური მსხვერპლი.**

დროზოფილას ფურაჟირების ქცევის ლაბორატორიული შესწავლისას რამოდენიმე შემთხვევაში მკვლევარებმა შეძლეს ქცევის დაკავშირება სპეციფიკურ გენებთან. მაგალითად, ტორონტოს უნივერსიტეტის მკვლევარმა, მარია სოკოლოვსკიმ, შეისწავლა დროზოფილას ფურაჟირებისას პოლიმორფიზმი გენში, რომელსაც დაარქვა «ფურაჟ». ერთი ალელომორფი «ფურაჟ-შ», მთავრდება შედეგით, რომელიც ქცევის ერთ-ერთ ფენოტიპს წარმოადგენს და რომელსაც უწოდებენ «მჯდომარეს». ამ დროს ლარვა საშუალოზე ნაკლებს მოძრაობს. სხვა ალელომორფი, „furaJ-R“, მთავრდება ქცევის სხვა ფენოტიპის «მოხეტიალეს», შედეგით. ამ დროს ლარვა მოძრაობს საშუალოზე უფრო მეტს. სოკოლოვსკიმ აღმოაჩინა, რომ ალელომორფის სიხშირე, დროზოფილების ბუნებრივ პოპულაციაში შეადგენს 70% furaJ R-ს, ხოლო 30% furaJ S-ს. ასევე მან აღნიშნა, რომ თუმცა მოხეტიალესა და მჯდომარეს ქცევებს შორის სხვაობის მექანიკური საფუძველი კარგადაა ცნობილი, ძალიან ცოტა ვიცით ამ ალელომორფების განსხვავებული სიხშირის ევოლუციური და ეკოლოგიური მნიშვნელობის შესახებ ბუნებრივ პოპულაციებში.

სოკოლოვსკი შეუერთდა ონტარიოს იორკის უნივერსიტეტის მკვლევარების ჯგუფს, სოფია პერეირასა და კიმბერლი ჰიუჯთს, რომ ეწარმოებინა ლაბორატორიული კვლევა იმის შესახებ, თუ როგორ მოქმედებდა პოპულაციის სიჭარბე furaJ-R და furaJ-S ალელომორფების სიხშირეზე დროზოფილას ორგანიზმებში. სოკოლოვსკიმ და მისმა კოლეგებმა მოამრავლეს დროზოფილა ერთ შემთხვევაში მაღალი და მეორე შემთხვევაში დაბალი სიჭარბით. და დაიწყეს ორივე სიჭარბეში თანაბარი fur-R და



▲ *სურათი 51.19* ***ორ სხვადასხვა გარემოში მცხოვრები ძაბრისებრი ქსელის მქსოველი ობობების (გელენოპსის აპერტა) აგრესიულობა.*** *ბუნებრივ გარემოში შეგროვილი და ლაბორატორიაში გამოზრდილი ძაბრისებრი ქსელისმქსოველი ობობები, რომლებიც უდაბნოში ცხოვრობენ პოტენციურ მსხვერპლზე თავდასხმას უფრო სწრაფად ახდენენ ვიდრე — ობობები, რომლებიც მდინარისპირა გარემოში ცხოვრობენ.*



▲ *სურათი 51.20* ***კვებითი ქცევის ევოლუცია დროზოფილას ლაბორატორიულ პოპულაციაში.*** *დაბალი სიჭარბის პოპულაციაში ცხოვრების 74 თაობის შემდეგ დროზოფილა გაჰყვა ფურაჟირების მნიშვნელოვნად მოკლე ბილიკს ვიდრე ამას აკეთებდნენ მაღალი სიჭარბის პოპულაციის დროზოფილები.*

fur-S მოდგმათა სიხშირით. 74 თაობის შემდეგ ლარვებმა, დაბალი სიჭარბისა და მაღალი სიჭარბის მოდგმებს შორის, გამოვლინდა ქცევაში აშკარა განსხვავებულობა. (ფურაჟირების ბილიკის საშუალო სიგრძის სხვადასხვაობის თვალსაზრისით) **(სურათი 51.20.)** მკვლევარებმა დაასკვნეს, რომ ალელომორფი გაიზარდა დაბალი სიჭარბის პოპულაციაში. მოკლემანძილიანი ფურაჟირება საკმაო რაოდენობის საკვების შოვნის საშუალებას იძლეოდა. მაშინ როცა გრძელმანძილიან ფურაჟირებას შედეგად მოჰქონდა ენერგიის არასაჭირო ხარჯვა.

ამასობაში fur-R ალემორფი გაიზარდა მაღალი სიჭარბის მოდგმაში, სადაც გრძელმანძილიანი ფურაჟირება საშუალებას აძლევდა მათ, ემოძრავათ საკვებისაგან დაცლილი არეალების მიღმა. სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, მკვლევარებმა ნახეს ქცევაში ევოლუციური ცვლილება ლაბორატორიულ პოპულაციაში.

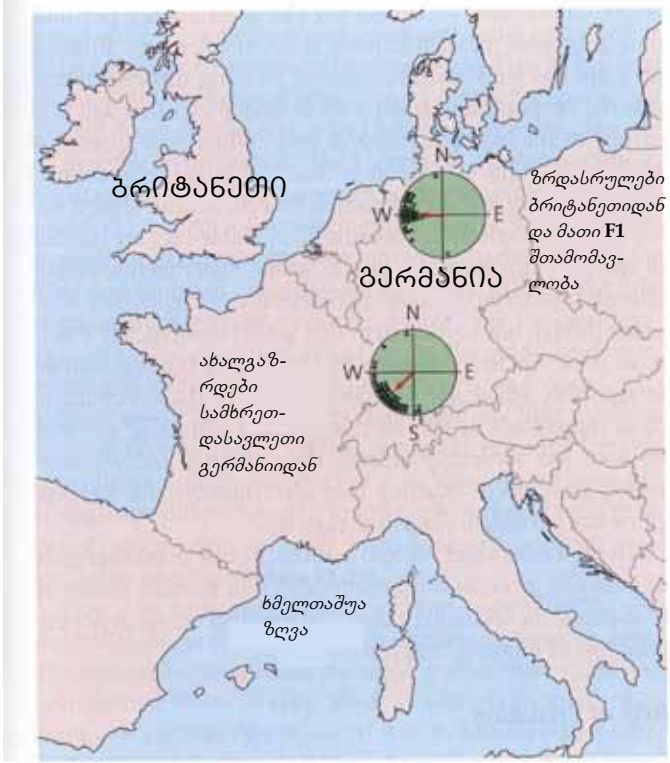
მიგრაციის მოდელი შავთავა ჩიტებში

ველური პოპულაციების ქცევაში ცვლილების ევოლუციური მაგალითი მოდის შავთავა ჩიტის პოპულაციის მიგრაციის ქცევის შესწავლიდან. ამ თემას ჩვენ გავეცანით მიგრაციის შესახებ ჩვენს წინა განხილვებში. შავთავების მიგრაციის მოდელები კარგადაა ცნობილი დასავლეთ ევროპაში ჩიტების შესწავლის დიდი ინტერესისა და ჩიტების დაჯგუფებათა ვრცელი ისტორიის გამო. თავშავები, რომლებიც ცხოვრობენ ევროპის ჩრდილო-დასავლეთში, გამოსაზამთრებლად, როგორც წესი, დასავლეთ ხმელთაშუაზღვისპირა რეგიონებში მიფრინავენ. ამის შედეგად გერმანიაში მცხოვრებმა თავშავებმა ისტორიულად სამხრეთ-დასავლეთის მიმართულებით, ხოლო ბრიტანეთში მცხოვრებლებმა კი სამხრეთისის მიმართულებით იწყეს მიგრაცია. 1950-იან წლებში მცირე რაოდენობის თავშავებმა იწყეს ზამთრის ბრიტანეთში გატარება. დროთა განმავლობაში ბრიტანეთში გამოზამთრებულ თავშავათა პოპულაცია მრავალი ათასით გაიზარდა. გასაკვირია, მაგრამ ეს ჩიტები, ანუ ისინი, ვინც ბრიტანეთში იზამთრებენ, არ არიან ის თავშავები, რომლებიც ბრიტანეთში ცხოვრობდნენ. ფეხზე გაკეთებული ნიშნების მიხედვით დადგინდა, რომ ისინი არიან ევროპის კონტინენტიდან და სამხრეთისაკენ ხმელთაშუა ზღვის მიმართულების ნაცვლად მათ დასვლეთის მიმართულებით, ბრიტანეთისაკენ იწყეს მიგრაცია.

პიტერ ბერტჰოლდმა და მისმა კოლეგებმა დაიჭირეს 20 მამრი და 20 მდედრი შავთავა, რომლებიც ბრიტანეთში იზამთრებდნენ და დააბრუნეს უკან სამხრეთ-დასავლეთ ევროპაში, გერმანიაში, სადაც მათი ლაბორატორია მდებარეობდა. მათ შეადარეს ამ ჩიტების მიგრაციული ორიენტაცია და ასევე მათი — ნაშიერი და ის ახალგაზრდა თავშავები, რომლებიც სამხრეთ-დასავლეთ გერმანიაში ცხოვრობდნენ. ქცევის ეკოლოგებმა დიდი ხანია იციან, რომ მიგრაციის შფოთი, რაც ბერტჰოლდმა ადრე შეისწავლა, არ წარმოადგენს უწესრიგო, შემთხვევით აქტივობას, არამედ იგი არის მიმართული, ანუ ეს ნიშნავს, რომ გალიაში დამწყვდეულ ჩიტებს აღენიშნებათ შფოთი, რომელიც მიმართულია იმ მხარისკენ, რომლისკენაც ისინი გაფრინდებოდნენ, დამწყვდეულები რომ არ ყოფილიყვნენ. შემოდგომაზე, როცა ჩიტებს დაეწყოთ მიგრაციის



(ა) *ძაბრისებრ გალიაში მოთავსებული ასპუჭაკები მარცხენა მიმართულებით, რაც მიგრაციის მცდელობის. ორიენტირის მაჩვენებელია.*



(ბ) *ბრიტანეთში დაჭერილ მოზამთრე ასპუჭაკებს და ლაბორატორიაში გაზრდილ მათ შთამომავლობას აქვს დასავლეთისკენ მიგრაციის ორიენტაცია. გერმანიაში დაჭერილ ახალგაზრდა ფრინველებს კი სამხლეთ-დასავლეთისკენ.*

▲ *სურათი 51.21* ***მიგრაციის ორიენტაციის გენეტიკური საფუძვლის დამადასტურებელი მონაცემები.***

შფოთი, ბერტოლდის ჯგუფმა შავთავები, რომლებიც სამი კვლევითი ჯგუფის შესწავლის ობიექტებს წარმოადგენდნენ, 1,5 – 2 საათით მოათავსა დიდ გალიებში, რომლებიც ბალახით იყო დაფარული და დაზოლილი იყო საკოპიო ქაღალდით. როცა ჩიტები გალიაში გადაადგილდებოდნენ, ქაღალდზე აღიბეჭდებოდა მათი ნაკვალევი. ამ ნაკვალევის შესწავლის შედეგად აღმოჩნდა, რომ ისინი მოძრაობდნენ მათი მიგრაციის მიმართულებით და ცდილობდნენ იქით «გაფრენას» (სურათი 51.21.ა). შედეგებმა უჩვენეს, რომ ბრიტანეთში დაჭერილი ზრდასრული ჩიტების მიგრაციული ორიენტაცია ლაბორატორიაში გაზრდილი ნაშიერების ორიენტაციის მსგავსი იყო (სურათი 51.21.ბ.). ეს მსგავსება არ აღინიშნებოდა გერმანიაში ბინადარ ჩიტებში. ეს კვლევა მიუნიშნებს იმაზე, რომ მიგრაციის ორიენტაცია გენეტიკურ ბაზას ეფუძნება, რადგანაც, როგორც ბრიტანული, ასევე გერმანული წარმოშობის ჩიტებისათვის პირობები სრულიად ერთნაირი იყო და მიგრაციის ორიენტაცია კი განსხვავებული უჩვენეს.

მაგრამ ამ ქცევამ განიცადა ევოლუცია დროთა განმავლობაში? ბერტჰელდის კვლევა ასევე უჩვენებს, რომ მიგრაციის ქცევაში ცვლილება დასავლეთ-ევროპულ შავთავებში წარმოადგენს ახალ და სწრაფ მოვლენას და რომ მას ადგილი ჰქონდა ბოლო 50 წლის განმავლობაში. 1960 წლამდე გერმანიაში არ იყო აღნიშნული დასავლეთით მოძრავი შავთავები, მაგრამ 1990-იანი წლებისთვის გერმანიისა და ავსტრიის ტერიტორიებზე შავთავების პოპულაციებში დასავლეთისკენ მიგრირებადმა ჩიტებმა 7-11%-მდე შეადგინა. ბერტჰოლდი გვთავაზობს აზრს, რომ რაკიღა დაიწყო დასავლეთისკენ მიგრაცია, იგი გაიზარდა რამოდენიმე ფაქტორის შედეგად. ამ ფაქტორებს შორისაა უფრო თბილი ზამთრის კლიმატი ბრიტანეთში და ზამთრის საკვების შოვნის გაუმჯობესება, რაც ნაწილობრივ განპირობებულია ბრიტანეთში ფართოდ გამოყენებადი ზამთრის ჩიტების მკვებავებით. ეს ჰიპოთეზა ახლოსაა ჩვენი მომდევნო ქვეთავის თემასთან, რომელიც ეხება საკითხს, როგორი გავლენა შეიძლება იქონიოს ქცევამ გადარჩენასა და რეპროდუქციაზე და ამგვარად გამოიწვიოს ევოლუცია.

ვოლუცია 51.4 შემოწმება

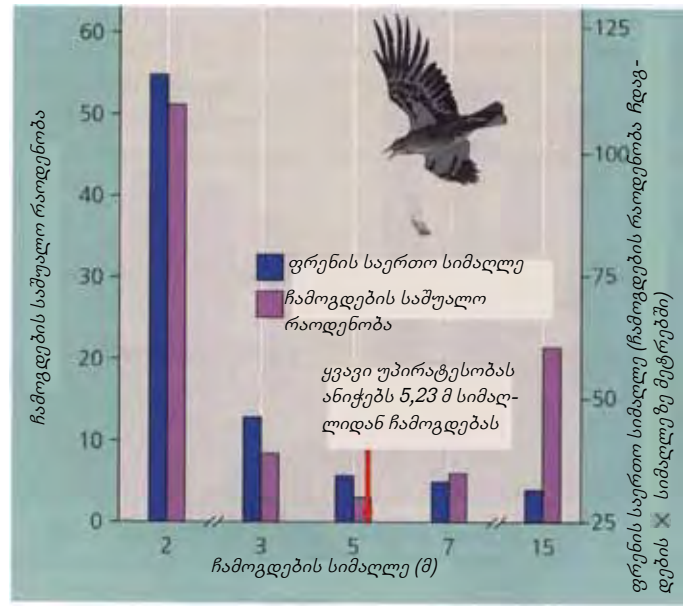
1. ახსენით, როგორ შეუძლია დემონსტრირება გაუკეთოს ფურაჟირების ქცევის გეოგრაფიულმა ვარიაციებმა იმას, რომ გველის ქცევამ ევოლუცია განიცადა ბუნებრივი სელექციის შედეგად.
2. რატომ შეისწავლეს ჰენდრიკმა და რიჩერტმა ქცევის ვარიაციები ლაბორატორიაში გაზრდილ ობობებზე და არა ველურ ობობებზე?
3. რა დასკვნები გამოიტანეს ბერტჰოლდმა და მისმა კოლეგებმა შავთავას მიგრაციის მოდელების შესწავლიდან?

პასუხები იხილეთ დამატება ა)-ში.

კონცეფცია 51.5

მუნქციური სელექცია უპირატესობას ანიჭებს იმგვარ ქცევებს, რომლებიც ზრდის გადარჩენისა და გამრავლების საშუალებას

ქცევის გენეტიკური კომპონენტი ფენოტიპის ყველა ასპექტის მსგავსად ვითარდება ბუნებრივი სელექციის საშუალებით იმ შტრიხების მიხედვით, რაც ზრდის პოპულაციაში გადარჩენისა და გამრავლების ეფექტს. ორი ყველაზე უფრო პირდაპირი გზა, რისი მაშვეობითაც ქცევამ შეიძლება გავლენა იქონიოს შეგუებაზე არის ფურაჟირებისა და პარტნიორის არჩევის ქცევებზე გავლენის გზა.



▲ *სურათი 51.22* ***კვებითი ქცევის ენერგიის საფასური და მოგება.*** *ექსპერიმენტის შედეგების მიხედვით ნიჟარების 5 მ. სიმაღლიდან ჩამოგდებას შედეგად ნიჟარა ტყდება და მინიმალური ენერგია იხარჯება. ყვავი უპირატესობას ანიჭებს ჩამოგდების იმ სიმაღლს, რომელიც თითქმის ზუსტად შეესაბამება აფრენის საერთო სიმაღლის მინიმუმადე დაყვანის სიმაღლეს.*

ფურაჟირების ქცევა

იმის გამო, რომ ბუნებრივი კვება არსებითი მნიშვნელობის მატარებელია ცხოველის გადარჩენასა და გამრავლებაში, ჩვენ უნდა მოველოდეთ, რომ ბუნებრივი შერჩევა იმ ქცევებს დახვეწს, რაც ზრდის კვების ეფექტურობას. საკვების მოპოვების ქცევა ანუ ფურაჟირება მოიცავს არა მარტო ჭამას, არამედ სხვა მრავალ მექანიზმს, რომელთაც ცხოველი იყენებს იმისათვის, რომ ამოიცნოს, მოძებნოს და დაიჭიროს კვების ობიექტი. **ოპტიმალური ფურაჟირების თეორია** განიხილავს ფურაჟირების ქცევას, როგორც კომპრომისს კვების სარგებელსა და საკვების მოპოვების საფასურს შორის, როგორიცაა ენერგიის ხარჯვა ანდა ფურაჟირებისას მტაცებლის საკბილოდ თავად გახდომის რისკი. ამ თეორიის მიხედვით, ბუნებრივმა შერჩევამ უპირატესობა უნდა მიანიჭოს ფურაჟირების ისეთ ქცევებს, რომლებსაც მინიმუმამდე დაჰყავს ფურაჟირების საფასური და მაქსიმუმამდე აჰყავს სარგებელი. ზოგი ქცევის ეკოლოგი საფასური-სარგებლის ანალიზს ფურაჟირების განსხვავებული სტრატეგიების უშუალო და აბსოლუტური მიზეზების შესწავლას უკავშირებს.

ენერგია, საფასური და სარგებელი

ბრიტანული კოლუმბიის უნივერსიტეტის მკვლევარმა, რეტო ზეჩმა, ჩაატარა კვების ქცევის საფასური-სარგებლის ანალიზი წყნარი ოკეანეს ჩრდილო-დასავლეთის მკვიდრი ყვავის სახეობაზე. ჩრდილოდასავლეთის მკვიდრი ყვავები, (ცორვუს ცაურინუს), ყვავის სხვა სახეობების მსგავსად, ჭამენ უამრავ სხვადასხვა ტიპის საკვებს. ბრიტანული კოლუმბიის შორიახლოს, მანდარტის კუნძულზე, ყვავები ქვიან ტბორებში ეძებენ მოლუსკებს, რომელთაც მუცლიანი მოლუსკები ჰქვიათ. ჩიტი ნისკარტით იღებს მოლუსკს, აფრინდება მაღლა და ჩამოაგდებს მოლუსკს ქვაზე, რომ ნიჟარა გატეხოს. თუ წარმატებით ჩამოაგდო, ყვავი მოლუსკის რბილ სხეულს ჭამს. თუ ნიჟარა არ გატყდა, ყვავი ისევ აფრინდება და ისევ ჩამოაგდებს ნიჟარას იქამდე, ვიდრე არ გატეხს. რაც უფრო მაღლა აფრინდება ჩიტი ნიჟარის ჩამოსაგდებად, მით უფრო ნაკლები დარტყმების გაკეთება იქნება საჭირო ნიჟარის დასამსხვრევად. მაგრამ აქ ვხვდებით ენერგიის საფასურის კორელაციას ყვავის აფრენის სიმაღლესთან. ზეჩმა იწინასწარმეტყველა, რომ ყვავი საშუალოდ აფრინდებოდა იმ სიმაღლეზე, რომელიც უზრუნველყოფდა მას უფრო მეტი საკვებით და ამავდროულად შესაბამისობაში იქნებოდა იმ მთლიანი ენერგიის რაოდენობასთან, რაც საჭიროა მოლუსკის ნიჟარის გასატეხად.

ოპტიმალური სიმაღლის განსასაზღვრად ზეჩმა აღმართა 15 მეტრიანი სვეტი და სვეტის სხვადასხვა სიმაღლიდან ჩამოყარა დაახლოებით ერთნაირი ზომის ნიჟარები ქვაზე. მან ჩაიწერა რა რაოდენობის ჩამოვარდნა იყო საჭირო ნიჟარის გასატეხად თითოეული სიმაღლიდან. ეს რაოდენობა გაამრავლა ჩამოგდების სიმაღლეზე, რომ მიეღო მთლიანი აფრენის სიმაღლის ჯამი. შემდეგ მან

გამოითვალა საშუალო სიმაღლე, რაც საჭიროა ნიჟარის გასატეხად და ასევე ვარდნების საშუალო რაოდენობა. ზეჩის ექსპერიმენტმა უჩვენა, რომ ჩამოგდების ოპტიმალური სიმაღლე იყო 5 მეტრი ანუ ნიჟარის გასატეხად ყველაზე უფრო დაბალი სიმაღლე იყო 5 მეტრი, ანუ სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, ეს იყო მინიმალური შრომის დახარჯვის შედეგად მიღებული სარგებელი. როცა ზეჩმა გაზომა ყვავის აფრენის ფაქტიური საშუალო სიმაღლე, რასაც ის ფაქტიურად ასრულებს მოლუსკის ჭამისას, მან, საშუალო სიმაღლემ, შეადგინა 5,23 მეტრი. ეს იყო ძალიან ახლოს იმ ვარაუდთან, რაც მან გამოთქვა ენერგიის მიღებასა (საკვები) და ენერგიის ხარჯვას შორის არსებული წონასწორობის შესახებ **(სურათი 51.22).**

ზღვის მსხვილი თევზის, მთვარის თევზის კვებითი ქცევა ოპტიმალური ფურაჟირების თეორიის კიდევ ერთი დამადასტურებელი მაგალითია. ეს ცხოველები იკვებებიან პატარა კიბოსებრი ორგანიზმებით. ისინი, ძირითადად, არჩევენ უფრო მოზრდილ ინდივიდებს, რომლებიც მათ მეტ ენერგიას ანიჭებენ კვების იმ ერთ ჯერზე, თუმცა პატარა ზომის მსხვერპლებსაც ირჩევენ. ეს მაშინ ხდება, როცა დიდი ზომის მსხვერპლი მეტისმეტად შორსაა. ოპტიმალური ფურაჟირების თეორია ამბობს, რომ პროპორცია პატარა მსხვერპლისა და შეჭმულ დიდ მსხვერპლს შორის სხვადასხვაგვარი იქნება მსხვერპლთა მთლიანი სიჭარბისას. როცა მსხვერპლის სიჭარბე მაღალია, უფრო მოსახერხებელია კონცენტრირების გაკეთება დიდი ზომის კიბოსმაგვარებზე, ხოლო როცა მსხვერპლის სიჭარბე ძალიან დაბალია, მტაცებელმა თევზმა მცირე ზომის მსხვერპლი უნდა აირჩიოს, რადგანაც ყველა მსხვერპლი, რომელიც კი მოიპოვება ახლომახლოს, საჭიროა იმისთვის, რომ მან საჭირო ენერგია შეიძინოს. ჩატარებული ექსპერიმენტისას ახალგაზრდა მთვარის თევზი მართლაც გახდა ძალიან შერჩევითი მსხვერპლის მაღალი სიჭარბისას, თუმცა იმ ზომამდე არა, რაც თეორიულად მაქსიმალურს გახდიდა მის ეფექტიანობას **(სურათი 51.23.).** ახალგაზრდა მთვარის თევზები ფურაჟირებას ძალიან ეფექტურად ახდენენ, თუმცა ისე ახლოს არ არიან ოპტიმალურთან, როგორც ზრდასრული ინდივიდები. ეს შესაძლოა იმის გამოა, რომ ახალგაზრდა თევზები ზომას და მანძილს უფრო ნაკლებად ზუსტად აფასებენ, რადგანაც მხედველობა მათ ჯერ სრულფასოვნად არა აქვთ განვითარებული. ზრდასთან ერთად სწავლამაც ასევე შეიძლება გააუმჯობესოს ფურაჟირების ეფექტურობა ამ სახეობის თევზებში.

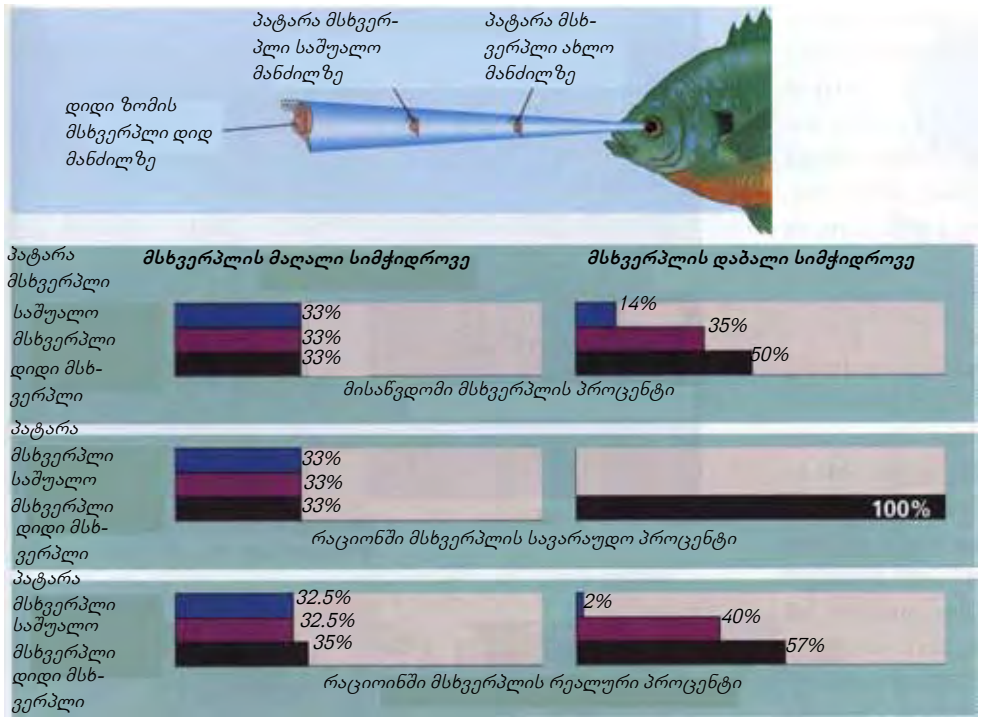
თუმცა ყვავები და მთვარის თევზები კარგ მაგალითს წარმოადგენს იმის დასანახად, თუ როგორ გავლენას ახდენს ენერგიის ხარჯვის საფასური და სარგებელი ცხოველის მიერ საკვები პროდუქტის არჩევაზე, მომდევნო მაგალითი გვიჩვენებს, რომ ენერგიის ხარჯვა არ წარმოადგენს ფურაჟირების ქცევის ერთადერთ საფასურს.

მტაცებლობის რისკი

ფურაჟირებისას ერთ-ერთ ყველაზე მნიშვნელოვან პოტენციურ საფასურს წარმოადგენს მტაცებლობის რისკი. აშკარაა, რომ ცხოველს, რომელიც იკვებება იმგვარად, რასაც მაქსიმუმამდე აჰყავს ენერგიის შეძენა და მინიმუმამდე დაჰყავს ენერგიის დანახარჯი, იმ რისკის მხედველობაში მიღების გარეშე, რომ თავადვე შეიძლება გახდეს სხვა რომელიმე მტაცებლის კერძი, თავისი ფურაჟირების ქცევის ოპტიმიზაცია არ გაუკეთებია. მკვლევარებმა გამოიკვლიეს მტაცებლობის რისკის გავლენა ფურაჟირების ქცევაზე სხვადასხვა სახეობებში ცხენირემას (ოდოცოილეუს ჰემიონუს) ჩათვლით. ჩრდილოეთ ამერიკის დასავლეთ ნაწილში ცხენირემას უმთავრესი მტაცებელი მთიანი რეგიონების მთელს განფენილობაში არის მთის ლომი (უმა ცონცოლორ). მკვლევართა ჯგუფმა სხვადასხვა ინსტიტუტებიდან, შეისწავლეს იდაჰოში მობინადრე ცხენირემას პოპულაცია იმის გასარკვევად, ფურაჟირებს თუ არა ცხენირემა იმგვარად, რაც ამცირებს მისთვის მთის ლომის მსხვერპლად ქცევის რისკს. ჯგუფმა გამოიკვლია, როგორი იყო საკვების მისაწვდომობა და მტაცებლის რისკი შესწავლილ გარემოში, რომელიც შედგებოდა როგორც ტყიანი ნაწილისაგან, ასევე ღია არატყიანი არეალებისაგან.

მკვლევარებმა აღმოაჩინეს, რომ საკვებზე მისაწვდომობა ცხენირემასათვის აბსოლუტურად ერთნაირი იყო პოტენციური ფურაჟირების მოდამოებში. თუმცა ღია ადგილებში ცოტათი მცირე იყო. ამის საპირისპიროდ, მტაცებლობის რისკი ძალიან განსხვავებული იყო. მთის ლომები ხოცავდნენ ცხენირემებს უმეტესად ტყისპირა ადგილებში და ძალიან ცოტა მათგანს - ღია ადგილებსა და თვითონ ტყის სიღრმეში **(სურათი 51.24).**

როგორი რეაქცია აქვს ცხენირემას კვების ქცევას მტაცებლობის რისკის დრამატულ ნაირფეროვნებაზე ფურაჟირების სხვადასხვა არეალებში? მკვლევარებმა აღმოაჩინეს, რომ მათი შესწავლის არეალებში მცხოვრები ცხენირემა უმეტესწილად იკვებება გაშლილ ადგილებში და თავს არიდებს ტყისპირა ადგილებსა და ტყის სიღრმეებს. **(იხ. სურათი 51.24.)** ამას გარდა, როცა ცხენირემა ტყისპირა ადგილებში ფურაჟირებს, ის მნიშვნელოვნად მეტ დროს უთმობს გარემოს დათვალიერებას, ვიდრე მაშინ, როცა ის გაშლილ ადგილზე ან ტყის სიღრმეშია. ეს ფაქტი იმაზე მიუნიშნებს, რომ ცხენირემას ფურაჟირების ქცევაზე უფრო მეტად აისახება მტაცებლობის რისკის ვარიაციები, ვიდრე საკვების მისაწვდომობის ვარიაციები. შედეგი, როგორც ეს იყო მთვარის თევზის თევზების შემთხვევაში, ხაზს უსვამს იმ ფაქტს, რომ ქცევაზე ხშირად აისახება კომპრომისი ბუნებრივი სელექციის შეჯიბრის წნეხის ქვეშ.



▲ *სურათი 51.22* ***ლურჯლაყუჩიანი მთვარე თევზის კვება.*** *დაფნიით კვებისას (წყლის რწყილები) თევზის კვება არ ატარებს შემთხვევით ხასიათს, არამედ ის მსხვერპლს არჩევს ზომისა და მანძილის მიხედვით და ცდილობს უფრო დიდი ზომის მსხვერპლის დაჭერას. საშუალო მანძილზე მყოფ პატარა მსხვერპლს (მცირე ენერგიის მომცემს) ის ყურადღებას არ აქცევს. მაგრამ მცირე მანძილზე მყოფი პატარა მსხვერპლი შეიძლება დაიჭიროს, ვინაიდან მის დაჭერას არ სჭირდება ენერგებოდა, გაის დიდი ხარჯვა. აქ აღწერილ ექსპერიმენტში, რომელშიც მსხვერპლის სიმჭიდროვე დაბალი იყო, ახალგაზრდა მთვარე თევზი მსხვერპლს არ არჩევდა, როგორც ამას კვების ოპტიმალური სტრატეგიის თეორია ვარაუდობს.*

ვიდი წყვილდება საპირისპირო სქესის რამოდენიმე პარტნიორთან). პოლიგამიურ ურთიერთობაში უმეტესწილად მონაწილეობს ერთი მამრი და რამოდენიმე მდედრი. ამ სისტემას ჰქვია პოლიგინია, თუმცა ზოგიერთი სახეობა ავლენს პოლიანდრიას, რომლის მიხედვითაც ერთი მდედრი უწყვილდება რამოდენიმე მამრს. მონოგამიურ სახეობათა შორის მდედრები და მამრები ხშირად იმდენად გვანან მორფოლოგიურად ერთმანეთს, რომ მათი გარჩევა გარეგნული მახასიათებლების მიხედვით ძალიან ძნელია. **(სურათი 51.25 ა)** პოლიგინური სახეობები ძირითადად დიმორფულები არიან. მათი მამრები უფრო დიდი მოცულობისა და თვალსაჩინოები არიან, ვიდრე მდედრები **(სურათი 51.25 ბ)**. პოლიანდრული სახეობებიც ასევე დიმორფულები არიან, მაგრამ ამ შემთხვევაში მდედრები უფრო დიდი მოცულობისა და უფრო ლამაზები არიან, ვიდრე მამრები. **(სურათი 51.25 გ)**.

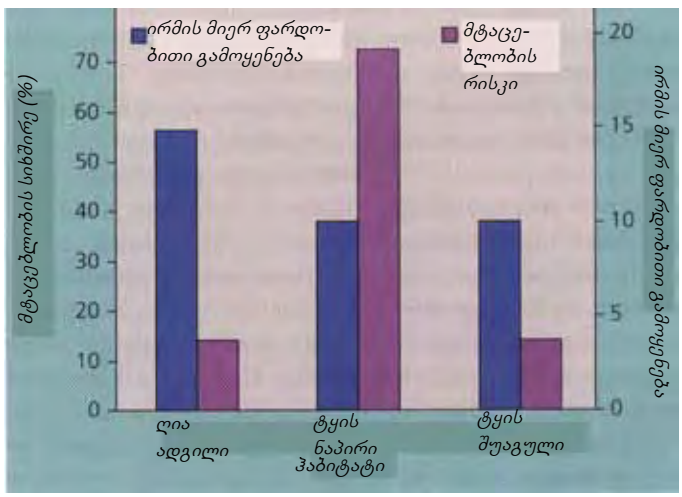
ახალშობილების მოთხოვნე-

დაწყვილების ქცევა და პარტნიორის არჩევა

დაწყვილების ქცევა, რაც მოიცავს პარტნიორის მოძებნას და მიზიდვას, პოტენციურ პარტნიორთა შორის ამორჩევას და პარტნიორის მოსაპოვებლად ბრძოლას (შეჯიბრს), წარმოადგენს ბუნებრივი შერჩევის ფორმის პროდუქტს, რომელსაც სექსუალურ სელექციას უწოდებენ. (იხ. თავი 23). რამდენად ზრდის დაწყვილების ქცევა გამრავლების წარმატებულობას, დამოკიდებულია სახეობის დაწყვილების სისტემაზე და იგი განსხვავებულია.

დაწყვილების სისტემა და მშობლიური ზრუნვა

დაწყვილების ურთიერთობანი მამრსა და მდედრს შორის სხვადასხვა სახეობებში ძალიან განსხვავებულია. ბევრ სახეობაში დაწყვილება არის უწესრიგო, არ არსებობს მყარი პარტნიორული მიჯაჭვულობა და არც ხანგრძლივი ურთიერთობები. იმ სახეობებში, რომლებშიც პარტნიორები შედარებით დიდხანს რჩებიან ერთად, ურთიერთობა შეიძლება იყოს მონოგამიური (ერთი მამრი უწყვილდება ერთ მდედრს) ანდა პოლიგამიური (ერთი სქესის ინდი-



▲ *სურათი 51.24* ***მტაცებლობის რისკი და შავკუდა ირმის მიერ კვების არეალების გამოყენება.*** *ოპტიმალური კვების თეორია ვარაუდობს, რომ მსხვერპლი სახეობა ისე გამოიკვებება, რომ მტაცებლობის საფრთხის რისკი მინიმუმამდე დაიყანოს. მთის ლომის მტაცებლობის საფრთხის რისკი ძალიან დაბალია ღია ადგილებსა და ტყის სიღრმეში და ძალიან მაღალია ტყისპირა ადგილებში. ირემი ძირითადად ღია არეალებში იკვებება და თავს არიდებს ტყისპირა ადგილებსა და ტყის სიღრმეებს.*

ბი წარმოადგენს მნიშვნელოვან ფაქტორს დაწყვილების სისტემის ევოლუციაში. მაგალითად, ახლადგამოჩეკილი ბარტყების უმეტესობას არ შეუძლია თავის თავზე თავად ზრუნვა და საჭიროებს საკვებით მომარაგების უწყვეტ რეჟიმს, რისი უზრუნველყოფაც ერთ მშობელს შესაძლოა, არ შეეძლოს. ეს იძლევა იმის ახსნას თუ რატომ არიან უმეტესობა ჩიტები მონოგამიურები. ამის საპირისპიროდ, იმ სახეობათა ბარტყებს, რომელთაც თითქმის დაბადებისთანავე თავად შეუძლიათ თავის მოვლა, როგორც, მაგალითად, ხოხბებსა და მწყერებს, ნაკლებად სჭირდებათ მშობლების თანხლება. ასეთი სახეობების მამრებს შეუძლიათ წარმატებული პროდუქტიულობის მაქსიმალიზაცია სხვა პარტნიორების მოძიების გზით და პოლიგინია მათთვის უფრო მეტადაა დამახასიათებელი. ძუძუმწოვრების შემთხვევაში მეძუძური მდედრი ხშირად კვების ერთადერთ წყაროს წარმოადგენს ახალშობილისათვის. მამრები, ჩვეულებრივ, პატარების აღზრდაში არანაირ როლს არ თამაშობენ. ძუძუმწოვრების იმ სახეობებში, რომლებშიც მამრი იცავს მდედრსა და ახალშობილს, როგორც ეს ხდება ლომებში, მამრი ანდა მამრთა პატარა ჯგუფი ზრუნავს ჰარემში მცხოვრებ მრავალ მდედრზე ერთდროულად.

დაწყვილების ქცევაზე და მშობლიურ ზრუნვაზე გავლენის კიდევ ერთ ფაქტორს, რა თქმა უნდა, წარმოადგენს მამობა. ახალშობილი, ანდა კვერცხიდან გამოჩეკილი პატარა, აუცილებლად შეიცავს დედის გენებს, მაგრამ თითონ ნორმალურ მონოგამიურ ურთიერთობებშიც კი, ეს პატარები შეიძლება იშვილოს მამრმა, რომელიც ამ მდედრის პარტნიორს არ წარმოადგენს. მამობის დამადასტურებელი მონაცემის არსებობა, რა თქმა უნდა, დაბალია უმეტესობა სახეობებში, რომლებიც შინაგანი განაყოფიერების გზით მრავლდებიან, რადგანაც შეჯვარების აქტი და დაბადება (ანდა შეჯვარება და კვერცხის დადება) დროში დაცილებულია ერთმანეთისაგან. ეს ხსნის იმას, თუ რატომ გვხვდება მხოლოდ ძალიან მცირე რაოდენობის სახეობებში მამრი მშობლის ზრუნვა, თუმცა მრავალი იმ სახეობის მამრი, რომლებიც შინაგანი განაყოფების გზით მრავლდებიან, მიმართავენ ისეთ ქცევებს, რაც მათი მამობის ნამდვილობის გარკვევას ზრდის. ამ ქცევებში შედის მდედრის დარაჯობა, განაყოფიერებამდე მდედრისათვის სხვა მამრის სპერმის მოშორება, დიდი რაოდენობის სპერმის გამოყოფა, იმისათვის, რომ სხვა მამრების სპერმები ჩაანაცვლონ. მამობის ნამდვილობა უფრო მაღალია, როცა კვერცხისდება და შეჯვარება თანადროულია, როგორც ეს გარეგანი განაყოფიერებისას ხდება. ეს იძლევა იმის ახსნას, თუ რატომ ხორციელდება მშობლიური ზრუნვა წყლის უხერხემლოებში, თევზებში, ამფიბიებში (თუ მას საერთოდ აქვს ადგილი), მამრების მიერ ისეთივენაირად, როგორც დედების მიერ **(სურათი 51.26.)**. მამრის მიერ გამოხატულ მშობლიურ ზრუნვას ადგილი აქვს იმ თევზებისა და ამფიბიის ოჯახების 7%-ში, რომლებიც შიდა განაყოფიერების



(ა) *მონოგამური სახეობები, როგორიცაა ეს გედი (Cygnus buccinator), ხშირად მონომორფულებია. მხოლოდ გარეგნული თვისებებით მამრის და მდედრის გარჩევა რთულია.*
(ბ) *პოლიგინურ სახეობებში, როგორიცაა ცხენირემი, მამრი (მარცხვნივ) ხშირად მკვეთრად დეკორირებულია.*



(გ) *პოლიანდრულ სახეობებში, როგორიცაა ვილსონის ბრტყელცხვირა მცურავი გვარი Phalaropus, მდედრი (მაღლა) მამრთან შედარებით როგორც წესი უფრო დეკორირებულია.*



▲ *სურათი 51.25* ***კავშირი დაწყვილების სისტემებსა და მამრისა და მდედრის ფორმებს შორის.***

გზით მრავლდებიან და იმ ოჯახების 69%-ში, რომლებიც გარეგანაყოფიერებით მრავლდებიან. თევზებში, მაშინაც კი, როცა მშობლიური ზრუნვა ხორციელდება მხოლოდ და მხოლოდ მამრების მიერ, შეჯვარების სისტემა ხშირად პოლიგინურია, ანუ რამოდენიმე მდედრი დებს კვერცხებს ბუდეში, რომელიც ერთ მამრს ეკუთვნის.

მეტად მნიშვნელოვანია იმის აღნიშვნა, რომ როცა ქცევის ეკოლოგები იყენებდნენ გამოთქმას, მამობის ნამდვილობა, ისინი არ გულისხმობენ იმას, რომ ამ ფაქტორს ცხოველები აცნობიერებენ, როცა გარკვეული სახის ქცევას ასრულებენ. მამობის ნამდვილობასთან შესაბამისობაში მყოფი მშობლიური ზრუნვის ქცევა არსებობს, რადგანაც იგი განმტკიცდა და გაძლიერდა ბუნებრივი სელექციის მიერ. მამობის ნამდვილობასა და მამრის მამობრივი ზრუნვის ურთიერთობა აქტიური კვლევის სფეროდ რჩება. იგი დავისა და ინტერესის საგანს წარმოადგენს.

სექსუალური სელექცია და პარტნიორის არჩევა

როგორც თქვენ უკვე ნახეთ 23-ე თავში სექსუალური დიმორფიზმის ხარისხი თვით სახეობებს შიგნით წარმოადგენს სექსუალური სელექციის შედეგს. ეს არის ბუნებრივი სელექციის ფორმა, რომელშიც სხვაობები რაც არსებობს ინდივიდებს შორის რეპროდუქციის წარმატებულობაში, წარმოადგენს იმ სხვადასხვაობის შედეგს, რაც არსებობს შეჯვარების წარმატებულობაში. გაიხსენეთ იმ თავიდან, რომ სექსუალურმა სელექციამ შეიძლება მიიღოს ინტერსექსუალური სელექციის ფორმა, რომელშიც ერთი სქესის წევრები ირჩევენ პარტნიორებს საპირისპირო სქესისათვის დამახასიათებელი განსაკუთრებული თვისებების მიხედვით, მაგალითად, სასიყვარულო სიმღერების მიხედვით, ანდა ინტერსექსუალური სელექცია, რაც მოიცავს ერთი სქესის წევრებს შორის შეჯიბრს პარტნიორის მოსაპოვებლად. მოდით თვალი გადავავლოთ სექსუალური სელექციის ექსპერიმენტულ შედეგებს.

პარტნიორის არჩევა მდედრების მიერ. მდედრების მიერ პარტნიორის არჩევამ შეიძლება ცენტრალური როლი ითამაშოს ინტერსექსუალური სელექციისას მდედრის ქცევისა და ანატომიის ევოლუციაში. კლავდია ვიტემ და ნადია სავკამ გერმანიის ბილფელდის უნივერსიტეტიდან, ჩაატარეს ექსპერიმენტი იმის გასარკვევად, შეიძლება თუ არა პატარა ზებრაში მათი მშობლების ასახვამ (მიბაძვამ) გავლენა იქონიოს მათ მიერ პარტნიორის არჩევაზე, როცა ისინი გაიზრდებიან. მამრი ზებრები უფრო ლამაზები არიან, ვიდრე მდედრები, თუმცა არც მდედრებს და არც მამრებს თავზე ქოჩორი არა აქვთ **(სურათი 51.27.)**. ვიტემ და სავკამ 2,5 სმ. სიგრძის წითელი ბუმბული შუბლზე მიამაგრეს მდედრსა და მამრ მშობლებს, მხოლოდ მამრ მშობელს ანდა მხოლოდ მდედრ მშობელს, როცა შვილები 8 დღისანი იყვნენ ანუ დაახლოებით 2 დღით ადრე, ვიდრე ისინი თვალებს აახელდნენ. (ხელოვნური მორთულობა წარმოადგენს ახალ ანატომიურ მახასიათებელს, რასაც შეიძლება ბუნებრივადაც ჰქონდეს ადგილი პოპულაციებში გენეტიკური მუტაციის შედეგად). პატარა ზებრების ჯგუფი, რომელზედაც დაკვირვება წარმოებდა, გაზარდეს ჩვეულებრივი გარეგნობის უბუმბულო ზებრა მშობლებმა.

როცა ექსპერიმენტში მონაწილე პატარა ზებრები გაიზარდნენ და მომწიფდნენ, ვიტემ და სავკამ შეამოწმეს, რას ანიჭებდნენ ისინი უპირატესობას პარტნიორის შერჩევისას, ამიტომ მათ ზებრებს მისცეს არჩევანის საშუალება ისეთი პოტენციური პარტნიორებიდან, რომელთაგან ზოგი შემკული იყო წითელი ბუმბულით, ზოგი კი არა. მამრებმა არ გამოავლინეს რომელიმე მდედრისადმი განსაკუთრებული უპირატესობის მინიჭების ტენდენცია. მდედრმა ზებრებმა, რომლებიც გაზარდეს უბუმბულო მშობლებმა, ანდა ისეთმა მშობლებმა, რომელთა შორის მხოლოდ დედა იყო ბუმბულიანი, არ გამოავლინეს უპირატესობის გრძნობა ორნამენტირებული ანდა არაორნამენტირებული მამრების მიმართ (სურათი 51.28. მომდევნო გვერდზე). თუმცა ის მდედრი ზებრები, რომლებიც ბუმბულით შემკულმა მშობლებმა ანდა იმ წყვილებმა გაზარდეს, რომელთაგანაც მამრი იყო ბუმბულით შემკული, პარტნიორად ბუმბულით შემკული მამრები აირჩიეს. ეს ექსპერიმენტი ადგენს, რომ მდედრები უფრო მეტად ბაძავენ მამებს ვიდრე დედებს, და რომ მდედრი ზებრას მიერ პარტნიორის არჩევამ ითამაშა ამოსავალი როლი მამრი ზებრების ევოლუციაში მოხატულობის თვალსაზრისით.

კიდევ ერთი მაგალითი იმისა, თუ რა გავლენას ახდენს მდედრის არჩევანი მამრების ევოლუციაზე ეხება ღეროვანთვალება მწერების სასიყვარულო ქცევას. ამ მწერებს



▲ *სურათი 51.26* ***ოჯახი*** *Opistognathidae* ***-ს მამრი ყბათევზას მამობრივი ზრუნვა.*** *მამრი თევზი, რომელიც ცხოვრობს ტროპიკული ზღვის გარემოში, განაყოფიერებულ ქვირითს პირში იდებს და ლიფსიტების გამოჩეკვამდე ინახავს, რომ დაიცვას შთამომავლობა ქვირითით მკვებავი მტაცებლებისაგან.*

თვალები მოთავსებული აქვთ მილაკების ბოლოში, რომლებიც მამრებს უფრო გძელი აქვთ, ვიდრე მდედრებს (სურათი 51.29. მომდევნო გვერდზე). არშიყობისას მამრი მდედრის წინაშე წარადგენს თავს. მკვლევარებმა დაადგინეს, რომ მდედრები უპირატესობას ანიჭებენ ისეთ პარტნიორს, რომელსაც შედარებით გრძელი მილაკები აქვთ. ამგვარად, მდედრის არჩევანი არის სელექციის ძლიერი ფაქტორი მამრებში გრძელი მილაკების ევოლუციისათვის. მაგრამ რატომ ანიჭებენ უპირატესობას მდედრები ამ თითქოსდა დაუსაბუთებელ თვისებას? ქცევის ეკოლოგებმა დაუფიქსირეს გარკვეული გენეტიკური მოშლილობა იმ მამრებს, რომელთაც არა აქვთ გრძელი მილაკები. ეს კვლევები ამყარებენ ჰიპოთეზას, რომ მდედრები მამრის არჩევაში ეყრდნობიან მახასიათებლებს, რომლებიც მამაკაცურ თვისებებს უკავშირდება როგორც ჩვენ 23-ე თავში განვიხილეთ, ზოგადად ისეთი ორნამენტები, როგორიცაა გრძელი მილაკები თვალებისათვის ამ მწერებში ანდა კაშკაშა ფერის ბუმბული მამრ ჩიტებში კავშირშია მამრის ჯანმრთელობასთან და სიცოცხლისუნარიანობასთან. მდედრი, რომელიც ირჩევს ჯანმრთელ მამრს, ზრდის ჯანმრთელი ნაშიერების გამრავლების წარმატების შანსს.

მამრის შეჯიბრი პარტნიორის მოსაპოვებლად. წინა მაგალითი უჩვენებს, როგორ შეუძლია მდედრის არჩევანს გავლენა მოახდინოს ერთი გარკვეული ტიპის მამრის სელექციაზე მოცემულ სიტუაციაში, რასაც შედეგად მოაქვს მამრთა შორის სხვაობების შემცირება. მამრების შეჯიბრი პარტნიორის მოსაპოვებლად წარმოადგენს ინტერსექსუალური სელექციის წყაროს, რამაც ასევე შეიძლება შეამციროს მამრთა შორის სხვადასხვაობა. ამგვარი შეჯიბრი შეიძლება მოიცავდეს **აგონიურ ქცევას**. ეს არის ხშირ შემთხვევაში რიტუალური შეჯიბრი, რომელიც წყვეტს, შეჯიბრის რომელმა მონაწილემ მოიპოვა წარმატება ისეთი რესურსისათვის, როგორიცაა საკვები ან პარტნიორი (სურათი 51.30). ასეთი შეჯიბრის შედეგი შეიძლება განაპირობოს რქების, კბილების და ა.შ. ძალამ, ზომამ ან ფორმამ, მაგრამ გამარჯვება შეიძლება იყოს უფრო მეტად ფსიქოლოგიური, ვიდრე ფიზიკური. მიუხედავად იმისა, რომ ამგვარ შეჯიბრს შედეგად მოაქვს განსხვავებულობის შემცირება მამრთა შორის, ბიოლოგიური და მორფოლოგიური ვარიაციების ხარისხი მაინც უაღრესად მაღალია ზოგიერთ ხერხმლიან სახეობებში, დაწყებული თევზებიდან, ირმებით დამთავრებული, და ასევე ძალიან ბევრ უხერხემლოებში. ზოგიერთ სახეობებში არა ერთმა, არამედ დაწყვილების რამოდენიმე ქცევამ შეიძლება შედეგად მოიტანოს წარმატებული რეპროდუქცია. ამ შემთხვევებში ინტერსექსუალური სელექცია წარმოადგენს მამრის დაწყვილების ალტერნატული ქცევებისა და მორფოლოგიის გამომწვევ ფაქტორს.

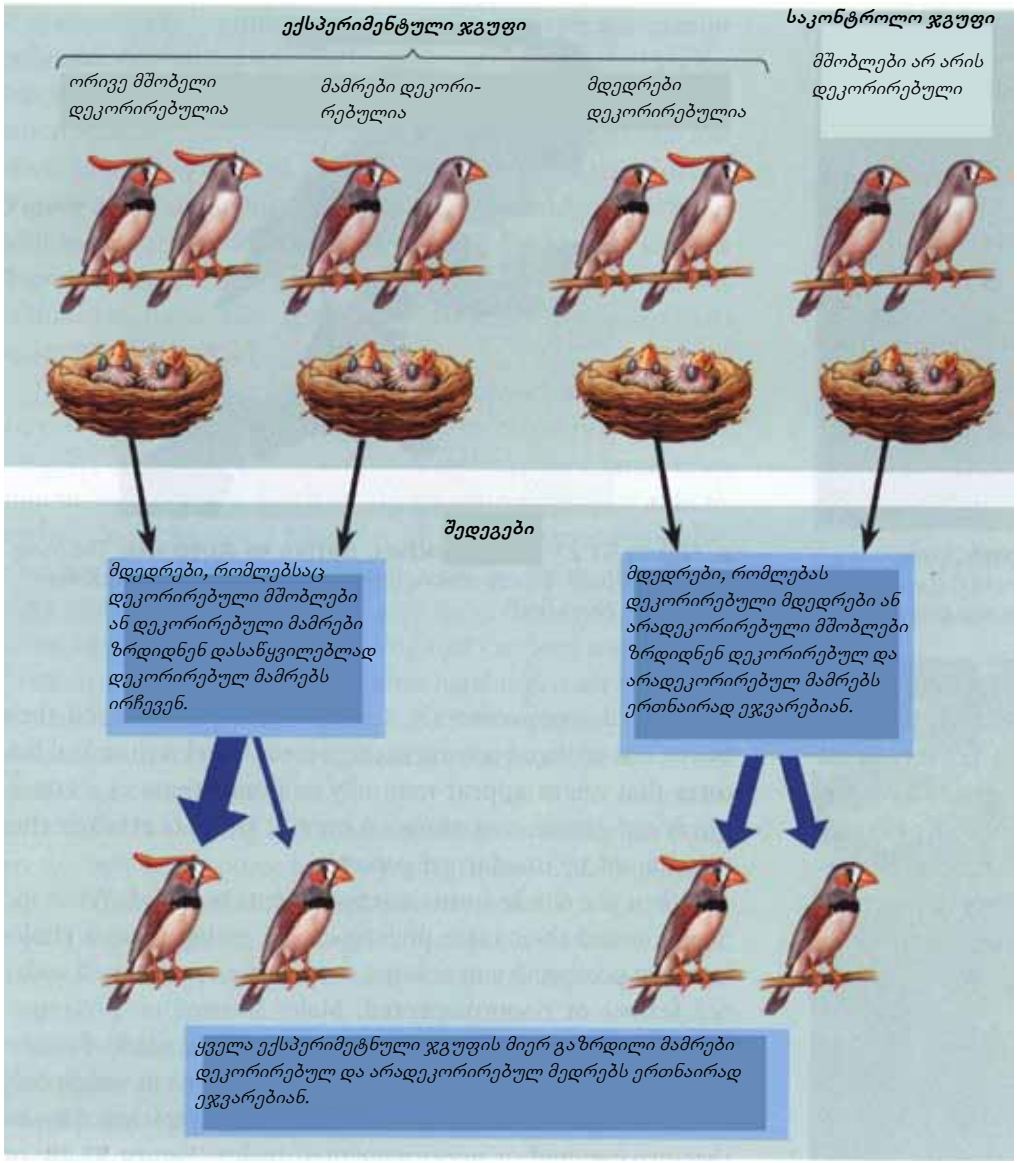
ზღვის ლიტორალური კიბოსებრი (არაცერცეის



▲ *სურათი 51.27* ***ავსტრალიის მკვიდრი ზებრა სკვინჩები.*** *მამრი სკვინჩა (მარცხნივ) უფრო მეტად შტამბეჭდავად შემკულია და ფერადოვანი, ვიდრე მდედრი სკვინჩა.*

სცულპტა) წარმოადგენს უხერხემლო ცხოველს, რომლებშიც მამრის დაწყვილების ქცევა და მორფოლოგია კარგადაა შესწავლილი. იგი ცხოვრობს კალიფორნიის ყურეში. ეს სახეობები მოიცავენ სამ გენეტიკურად გამოკვეთილ მამრის ტიპს (სურათი 51.31.). ნიუ მექსიკოს უნივერსიტეტის მეცნიერმა, სტივენ მ. შატერმა, აღმოაჩინა, რომ დიდი ზომის ა-მამრები ძირითადად სხვა ა-მამრებისაგან იცავენ მდედრთა ჰარემებს ზღვის ლიტორალურ ღრუბლებში, სადაც ისინი ბინადრობენ. ამასობაში ბ-მამრები ბაძავენ მდედრის მორფოლოგიასა და ქცევას, რაც საშუალებას აძლევს მათ თავი აარიდონ ა-მამრების რისხვას ანუ საპასუხო რეაქციას ტერიტორიის დამრღვევთა მიმართ. ასე რომ, მათ საშუალება ეძლევათ შეიპარონ და წარმატებას მიაღწიონ დაცულ ჰარემებში. პაწაწა ყ-მამრები იჭრებიან და ცხოვრობენ დიდ ჰარემებში, რომლებშიც შეიძლება ცხოვრობდნენ სამივე ტიპის მამრები ერთდროულად.

შასტერმა გამოთქვა აზრი, რომ თითოეული ტიპის მამრების დაწყვილების წარმატება დამოკიდებულია მამრთა და მდედრთა შეფარდებით სიჭარბეზე საცხოვრებელ ზღვის ღრუბლებში. ა.-მამრები მამობრივ ზრუნვას იჩენენ ახალდაბადებულთა უმრავლესობაზე, როცა იცავენ ერთ მდედრს. თუ ერთზე მეტი მდედრია, .-მამრები მამობას უწყვეტენ 60%-ზე მეტ ახალშობილს. საბოლოოდ ყ-მამრების გამრავლების მაჩვენებელი იზრდება ჰარემის ზრდის შესაბამისად. ამ ბუნებრივ გარემოში მდედრებისა და მამრების დისტრიბუციის ამ მოდელისა და მოპოვებული



◀ *სურათი 51.28* ***სქესობრივი გადარჩევა, რომელზეც იმპრინტინგი მოქმედებს.*** *ექსპერიმენტებმა აჩვენა, რომ პატარა მდედრმა ზებრა სკვინჩებმა, რომლებშიც შტაიბეჭდა ხელოვნურად დეკორირებული მამრების გარეგნობა, გაზრდისას უპირატესობა დეკორირებულ მამრებს მიანიჭეს.*

ინფორმაციის გამოყენებით ჩიკაგოს უნივერსიტეტის მკვლევარებმა, შასტერმა და მაიკლ ვეიდიმ, დაასკვნეს, რომ შეჯვარების წარმატება ა, ბ და ყ მამრებს შორის დაახლოებით თანაბარია, რაც იმაზე მიანიშნებს, რომ დაწყვილების ქცევისა და ანატომიის სხვადასხვაგვარობა შესაძლოა ინტერსექსუალური სელექციის შედეგი იყოს მამრების შეჯიბრის გამო პარტნიორის მოსაპოვებლად. ამ სახეობაში მამრებს შორის სხვადასხვაობანი მყარ ხასიათს ატარებს, რადგანაც ამ სამი ტიპის მამრებიდან არც ერთი მათგანი არ არის განსაკუთრებით წარმატებული ყველა ვითარებაში. მამრების თითოეულ ტიპს აქვს დაწყვილების მაღალი წარმატება მდედრთა სიჭარბის ზოგიერთ შემთხვევაში და აქვს დაბალი წარმატება მდედრთა სიჭარბის სხვა ვითარებაში (ეს არის ბალანსირებული პოლიმორფიზმის მაგალითი, რომელიც ჩვენ განვიხილეთ 23-ე თავში.)

თამაშის თეორიის გამოყენება

შასტერის მიერ აღმოჩენილ სამი ტიპის მამრებს შეუძლიათ თანაარსებობა, რადგანაც მათ შეწყვილების წარმატების თანაბარი შესაძლებლობა აქვთ, რაც როგორც ჩანს, აძლევს მათ თანაბარ ევოლუციურ შეგუების შესაძლებლობას. თუმცა სხვა სახეობებში სხვადასხვა ტიპის მამრთა შეგუების შესაძლებლობა სხვადასხვაგვარია. როგორ შეუძლია არსებობა ასეთ სიტუაციაში ალტერნატიული გამრავლების სტრატეგიას? რატომ არ ანიჭებს უპირატესობას ბუნებრივი სელექცია ერთ სტრატეგიას და არ გამორიცხავს სხვა სტრატეგიას? ამ საკითა კვლევისას ქცევის ეკოლოგები იყენებდნენ სხვადასხვა იარაღს, საშუალებებს, მათ შორის თამაშის თეორიას. თამაშის თეორია, რომელიც შეიმუშავეს და განავითარეს ჯონ ნაშმა და სხვა მათემატიკოსებმა, ადამიანის ეკონომიური ქცევის მოდელირებისათვის, აფასებს ციფრებით გამოხატავს ალტერნატიულ სტრატეგიებს სიტუაციებში, რომლებშიც შედეგი დამოკიდებულია არა მარტო ერთი ინდივიდის სტრატეგიაზე, არამედ სხვა ინდივიდების სტრატეგიებზეც. დღეს თამაშის თეორია, რომელიც გამოიყენება ქცევის ეკოლოგიის პრობლემათა ფართო ნაირსახეობებში, წარმოადგენს ევოლუციის შესახებ არსებული მოსაზრებების ერთ-ერთ მიმართულებას, რომლის მიხედვითაც გარკვეული ქცევითი ფენოტიპის შეგუებაზე გავლენას ახდენს ამ პოპულაციის სხვა ქცევითი ფენოტიპები.

ბარი სინერვომ და კურტ ლიველიმ, ინდიანას უნივერ-



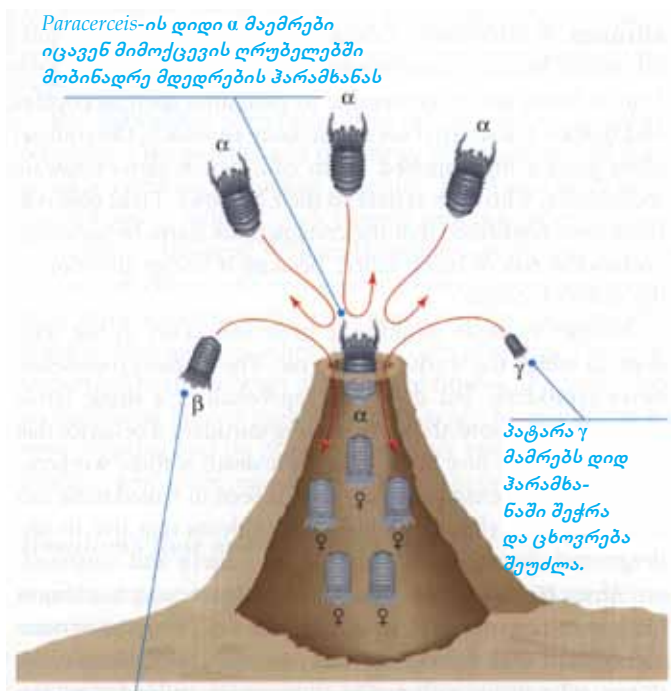
▶ *სურათი 51.29* ***მამრი დიოფსიდები.***

სიტეტის მკვლევარებმა, გამოიყენეს თამაშის თეორია, რომ აეხსნათ სამი სხვადასხვა მამრი ფენოტიპის თანაარსებობა ხვლიკის პოპულაციაში (ტრა სუნსბურიანა), რომლებიც ცხოვრობენ კალიფორნიის სანაპიროს შიდა ზოლში **(სურათი 51.32.)**. სინერვომ და ლიველიმ აირჩიეს სამი სხვადასხვა ტიპის მამრები, რომელთა შეფერილობა გენეტიკურად განსხვავებული იყო. ესენი იყვნენ: ნარინჯისფერი ყელის, ცისფერი ყელისა და ყვითელი ყელის მქონე მამრები. ნარინჯისფერყელიანი მამრები ყველაზე მეტად აგრესიულები არიან. ისინი აკონტროლებენ დიდ ტერიტორიებს, რომლებზედაც მრავალი მდედრი ცხოვრობს. ცისფერყელიანი მამრებიც ასევე იცავენ ტერიტორიებს, თუმცა უფრო მცირე მასშტაბებში და უფრო მცირე რაოდენობის მდედრებს აკონტროლებენ. ყვითელყელიან მამრებს ტერიტორიების გაკონტროლება არა სჩვევიათ. ისინი მდედრებს ბაძავენ და იყენებენ «შეფარვით» ტაქტიკას, იმისათვის, რომ მიაღწიონ შეჯვარებას. სინერვომ და ლიველიმ აღმოაჩინეს, რომ ეს სამი ტიპი გადის სხვადასხვა სიჭარბის ციკლებს. რამოდენიმე წლის განმავლობაში მათ მიერ შესწავლილი პოპულაციის სხვადასხვა ტიპები სიჭარბის სხვადასხვა დონეს აღწევდნენ: ცისფერყელიანების სიჭარბის მაღალ დონეს ნარინჯისფერყელიანების სიჭარბის მაღალი დონე მოჰყვა, შემდეგ იგი შეცვალა ყვითელყელიანების სიჭარბის მაღალმა დონემ და ბოლოს ისევ ცისფერყელიანების სიჭარბის მაღალი დონე აღინიშნა.

სინერვომ და ლევილიმ მათი შესწავლის ობიექტის პოპულაცია თამაშის თეორიას დაუკავშირეს, როცა ისინი მიხვდნენ, რომ თითოეული ტიპის მამრის დაწყვილების წარმატება ფიქსირებული კი არ არის, არამედ იგი იცვლება პოპულაციაში სხვა ტიპის მამრების სიჭარბესთან შეფარდებით. სინერვომ და ლიველიმ განავითარეს აზრი, რომ ამ სახეობის მამრთა სიჭარბის ციკლი ძალიან გავს ბავშვების თამაშს, რომელსაც ჰქვია ქაღალდი-კლდე-მაკრატელი. ამ თამაშში ქაღალდი „ამარცხებს“ კლდეს, კლდე – მაკრატელს და მაკრატელი კი – ქაღალდს. როცა ცისფერყელიანები არიან ჭარბად, მათ შეუძლიათ წარმატებით დაიცვან მათ ტერიტორიაზე მცხოვრები მცირე რაოდენობის მდედრები ჩუმჩუმელა ყვითელყელიანი მამრების შემოჭრისგან. თამაშის წესების მიხედვით ცის-



▲ *სურათი 51.30* ***კონკურენტული ქცევა. ეს ორი მამრი პოლარული დათვი (რსუს მარიტიმუს) მონაწილეობას იღებს «ბრძოლა-თამაშის» რიტუალურ შეჯიბრში, რომლის დროსაც, როგორც წესი, დათვები არ შავდებიან.*** *ამის საპირისპიროდ, საგაზაფხულო გამრავლების სეზონში მამრი პოლარული დათვები იბრძვიან მწვავედ, როცა ისინი ეჯიბრებიან ერთმანეთს მდედრის მოსაპოვებლად.*



▲ *სურათი 51.31* ***მამრის პოლიმორფიზმი ზღვის სანაპიროს იზოპოდა კიბოსნაირებში*** *(Paracerceis sculpta). განსხვავებული ტიპის მორფოლოგია დაწყვილების ქცევაზე სამ ენეტიკურად განსხვავებულ ტიპში მოქმედებს.*

ფერყელიანები «ამარცხებენ» ყვითელყელიანებს, თუმცა ცისფერყელიან მამრებს არ შეუძლიათ დაიცვან თავიანთი ტერიტორიები ჰიპერაგრესიული ნარინჯისყელიანი მამრებისაგან. ამის შედეგად ნარინჯისფერყელიანი მამრები ხელში იგდებენ ცისფერყელიანი მამრების ტერიტორიებს და მრავლდებიან. ნარინჯისფერყელიანები «ამარცხებენ» ცისფერყელიანებს, თუმცა ნარინჯისფერყელიანების რაოდენობრივი დომინანტურობა დროებითია, რადგანაც მათ არ შეუძლიათ დაიცვან მათ დიდ ტერიტორიაზე მცხოვრები ყველა მდედრი, ჩუმჩუმელა ყვითელყელიანი მამრებისაგან. ასე, რომ საბოლოოდ ნარინჯისფერყელიან მამრებს, ყველაზე უფრო აგრესიულ მამრებს, ანაცვლებს ყვითელყელიანი მამრების სიმრავლე, რომლებიც ყველაზე უფრო ნაკლებაგრესიულები არიან. ყვითელყელიანები «ამარცხებენ» ნარინჯისყელიანებს და შემდეგ ციკლი ისევ თავიდან იწყება: რადგანაც მცირე ტერიტორიებისა და მასზე მცხოვრები მცირე რაოდენობის მდედრების დაცვის ცისფერყელიანებისეული ტაქტიკა ამცირებს ყვითელყელიანების მისაწვდომობას მდედრებზე, ცისფერყელიან მამრების სიმრავლეს მალე ცვლის ყვითელყელიანების სიმრავლე. თამაშის თეორია ქცევის ეკოლოგებს საშუალებას აძლევს, იფიქრონ კომპლექსურ ევოლიციურ პრობლემებზე, რომლებშიც ქცევის ევოლუციის გასაგებად გასაღებს წარმოადგენს შედარებითი, და არა აბსოლუტური შესრულება. ეს თამაშის თეორიას მნიშვნელოვან იარაღად აქცევს, რადგანაც ერთი ფენოტიპის მიერ შესრულებული შეფარდებითი ქცევის შედარება სხვათა მიერ შესრულებულ ქცევებთან წარმოადგენს სწორედ იმის მაჩვენებელია, თუ როგორ აფასებენ ევოლუციის თეორიის მიმდევარი ბიოლოგები დარვინისეულ შეგუებას.



▲ *სურათი 51.32 გვერდებზე ხალები მქონე ხვლიკების (Uta stansburiana) მამრების პოლიმორფიზმი ნარინჯისფერყელიანი მამრი მარცხნივ, ცისფერყელიანი მამრი ცენტრში, ყვითელყელიანი მამრი მარჯვნივ.*

კონცეფცია 51.5

სრულფასოვანი შეგუების კონცეფცია განსაზღვრავს მრავალ ალტერნატიულ სოციალურ ქცევას

მრავალი სოციალური ქცევა ეგოისტურია. ეს ნიშნავს იმას, რომ ამ ქცევებს, განსაკუთრებით შეჯიბრის მონაწილეებში, ინდივიდისათვის სარგებლობა მოაქვს სხვების ხარჯზე. იმ სახეობებშიც კი, რომლებშიც ინდივიდებისათვის აგონიური ქცევები არ არის დამახასიათებელი, მეტი წილი ადაპტაციებისა, რომლებიც ერთი ინდივიდის სასიკეთოდაა, არაპირდაპირი გზით ზიანს აყენებს სხვა ინდივიდებს. მაგალითად, ერთი ინდივიდის ფურაჟირების უნარმა შეიძლება სხვა ინდივიდებისათვის ნაკლები საკვები დატოვოს. იოლია ეგოიზმის გავრცელებული ბუნების გაგება, როცა ბუნებრივი სელექცია განსაზღვრავს ქცევას. ბუნებრივი სელექცია უპირატესობას ანიჭებს ქცევას, რომელიც მაქსიმალიზაციას უკეთებს ინდივიდის გადარჩენასა და გამრავლებას, იმისდა მიუხედავად, რამდენად დიდ ზიანს აყენებს იგი სხვა ინდივიდებს, ლოკალურ პოპულაციასა და, თუ გნებავთ, მთელს სახეობასაც კი. მაშ როგორ შეიძლება ავხსნათ განხილული მაგალითები იმისა, რასაც ჰქვია «არაეგოისტური» ქცევა?

კონცეფცია 51.5 შემოწმება

1. რატომ ვითარდება მშობლიური ზრუნვა უფრო მეტად იმ სახეობებში, რომლებიც გარე განაყოფიერების გზით მრავლდებიან, ვიდრე იმ სახეობებში, რომლებიც შიდა განაყოფიერების გზით მრავლდებიან.
2. როგორ ხსნის ოპტიმალური ფურაჟირების თეორია იმას, თუ რატომ ატარებს ცხენირემა ფურაჟირებისათვის უფრო მეტ დროს გაშლილ ადგილზე ვიდრე ტყესთან ახლოს.
3. როგორ არის დაკავშირებული მდედრი ჩიტების შეგუება მათ მიერ პარტნიორის შერჩევის უნართან, რასაც ისინი ავლენენ მორთულობათა შორის ისეთ ორნამენტებზე არჩევანის შეჩერებით, რაც მამრის ჯანმრთელობის „მაუწყებელია“.

პასუხები იხილეთ დამატება ა)-ში.

ალტრუიზმი

ხანდახან ზოგიერთი ცხოველი იქცევა იმგვარად, რაც იწვევს მისი ინდივიდუალური შეგუების შემცირებას და მისსავე პოპულაციაში სხვა ინდივიდების შეგუების ზრდას. ეს გახლავთ ჩვენეული განმარტება ტერმინისა **ალტრუიზმი**. განვიხილოთ ბელდინგის თრია, რომელიც ცხოვრობს შეერთებული შტატების დასავლეთი ნაწილის მთიან რეგიონებში და წარმოადგენს სასურველ მსხვერპლს ისეთი მტაცებლებისათვის, როგორიცაა კოიოტები და შევარდნები. როცა თრია დაინახავს მოახლოებულ მტაცებელს, იგი იწყებს განგაშის ყვირილს ბოლო ხმაზე. ეს ხმა აფრთხილებს სხვა ინდივიდებს, რომელთაც საფრთხის მოახლოების შესახებ არ იციან. ისინი სასწრაფოდ იმალებიან სოროებში. საველე დაკვირვებებმა დაადასტურეს, რომ დაუფარავი განგაშის ნიშნის მიცემის ქცევა ზრდის იმის რისკს, რომ თავად დაიღუპოს, რადგანაც მტაცებელი ყურადღებას მიაპყრობს იქით, საიდანაც მოდის განგაშისმაუწყებელი ხმა.

ალტრუისტული ქცევის კიდევ ერთ მაგალითს ვხვდებით ფუტკრების საზოგადოებებშიც, რომლებშიც მუშა ფუტკრები სტერილურნი არიან. მუშა ფუტკრები თავად არ მრავლდებიან. ისინი შრომობენ მხოლოდ ერთადერთი ნაყოფიერი დედოფლის სასარგებლოდ. უფრო მეტიც, მუშა ფუტკრები ნესტარს ურჭობენ მათ ტერიტორიაზე შემოჭრილ უცხო ინდივიდს. ეს არის ქცევა, რომელიც იცავს სკას, მაგრამ რომელსაც შედეგად მოსდევს ამ მუშა ფუტკრის სიკვდილი.

ალტრუიზმის კიდევ ერთ მაგალითს ვხვდებით უბეწვო თხუნელებში (ეტეროცეპჰალუს გლაბერ). ესენი არიან უაღრესად სოციალური მღრღნელები, რომლებიც ცხოვრობენ მიწისქვეშა გვირაბებსა და დარბაზებში აფრიკის სამხრეთში და ჩრდილო-აღმოსავლეთ ნაწილებში. (სურათი 51.33.). ეს ვირთხა, რომელიც თითქმის უბეწვოა და თითქმის ბრმა ცხოვრობს 75-დან 250 ან მეტი ინდივიდისაგან შემდგარ კოლონებად. თითოეულ კოლონას ჰყავს მხოლოდ ერთი ნაყოფიერი მდედრი, დედოფალი, რომელიც ჯვარდება ერთიდან სამ მამრთან. მათ მეფეები ჰქვიათ. კოლონის დანარჩენი წევრები არიან არაპროდუქტიული მდედრები და მამრები, რომლებიც იკვებებიან მიწისქვეშა ფესვებითა და ბოლქვებით და ზრუნავენ დედოფალზე, მეფეებზე და ახალშობილებზე, რომლებიც ჯერ კიდევ დედოფალზე არიან დამოკიდებულნი. არაპროდუქტიულ ინდივიდებს შეუძლიათ თავი გასწირონ დედოფლის ან მეფეებისათვის. მათ კოლონაში შემოჭრილი გველების ან სხვა მტაცებლებისაგან დასაცავად. სურათი

სრულფასოვანი შეგუება

როგორ შეუძლია უბეწვო თხუნელას, მუშა ფუტკარს და ბლენდერის თრიას, გაზარდოს შეგუების ხარისხი პოპულაციის სხვა წევრებისათვის დახმარების გაწევით, რომლებიც შეიძლება მისი უშუალო მეტოქეები იყვნენ. როგორ შეიძლება, რომ ალტრუისტული ქცევა გადარჩენილიყო ევოლუციისას თუ იგი არ ზრდის და ფაქტიურად ამცირებს კიდეც საკუთარი თავის მსხვერპლად გამღები ინდივიდის გამრავლების წარმატების შანსს. ძალიან ადვილია იმის დანახვა, როგორ გადაურჩა სელექციას ამგვარი საქციელი, როცა საქმე ეხება მშობლის მიერ თავის გაწირვას საკუთარი ნაშიერების გადასარჩენად. როცა მშობლები საკუთარ სიცოცხლეს მსხვერპლად სწირავენ, იმისათვის, რომ დაეხმარონ გაამრავლონ და საკუთარი ნაშიერები, ეს ფაქტიურად ზრდის ამ მშობლების შეგუებას, რადგანაც ეს მაქსიმალიზაციას უკეთებს მათ გენეტიკურ წარმომადგენლობას პოპულაციაში, მაგრამ ინდივიდები ზოგჯერ ეხმარებიან სხვებს, რომლებიც მათ ნაშიერებს არ წარმოადგენენ. ნაშიერებისა და მშობლების მსგავსად სისხლით ნათესავებსაც გენების ნახევარი საერთო აქვთ. ამიტომაც სელექციის შედეგად შესაძლოა ასევე უპირატესობა მიენიჭოს სისხლით ნათესავებს ანუ მოეხმაროს მშობლებს, რომ გაამრავლონ, წარმოშვან სისხლით ნათესავები. ევოლიციური თეორიის მიმდევარი, ბიოლოგი ვილიამ ჰამილტონი, პირველი იყო, ვინც მიხვდა, რომ სელექციას შეიძლებოდა შედეგად მოეტანა ცხოველის გენეტიკური წარმომადგენლობის ზრდა მომდევნო თაობაში იმ ინდივიდებისათვის ალტრუისტული დახმარების გაწევის საშუალებით, რომლებიც საკუთარ ნაშიერებს არ წარმოადგენდნენ. ამ აზრს მივყავართ სრულფასოვანი შეგუების კონცეპტთან. ეს არის საბოლოო გავლენა, რასაც ინდივიდი ახდენს საკუთარი გენის ნაყოფიერებაზე საკუთარი ნაშიერების წარმოშობითა და იმ დახმარების გაწევით, რაც საშუალებას აძლევს სხვა ახლო ნათესავებს, რომლებიც ატარებენ მის მრავალ გენს, წარმოქმნან ნაშიერები.

ჰამილტონის კანონი და შთამომავლობის, მოდგმის სელექცია

ჰამილტონმა შემოგვთავაზა რაოდენობრივი საზომი იმის გამოსაცნობად თუ რა შემთხვევაში გაუძლებს სელექციას ნათესაურ კავშირში მყოფ ინდივიდთა შორის მომხდარი ალტრუისტული აქტი. სამი ამოსავალი ვარიაცია ალტრუიზმის აქტში არის: მიმღების სარგებელი (B), ალტრუისტის საფასური (C), და ნათესაურობის კოეფიციენტი (R). სარგებელი და საფასური იძლევა მიმღებისა და ალტრუისტის მიერ წარმოშობილი ნაშიერების საშუალო რაოდენობის საზომს. რაც შესაბამისად წარმოადგენს ალტრუისტული აქტის შედეგს. ამრიგად სარგებელი არის იმ დამატებითი ნაშიერების საშუალო რაოდენობა, რომელსაც წარმოშობს სარგებლის მიმღები ალტრუისტული აქტიდან. ხოლო C საფასური, უჩვენებს, რამდენ ნაშიერს წარმო-



▲ *სურათი 51.33* ***შიშველი ბრუცა, კოლონური ძუძუმწოვრების სახეობაა, რომელიც ავლენს ალტრუისტულ ქცევას. სურათზე გამოხატულია დედოფალი, რომელიც პატარა ნაშიერებს კოლონის სხვა წევრების გარემოცვაში აჭმევს.***

შობს ალტრუისტი. დავუშვათ, მაგალითად, რომ ადამიანი პოპულაციის წევრებს წარმოადგენს საშუალოდ ორი შვილი თითოეულ ინდივიდზე. ახლა წარმოიდგინეთ ორი ძმა, რომლებიც ასაკით ახლოს არიან ერთმანეთთან, რეპროდუქციის მხრივ მომწიფებულნი, ერთნაირად ნაყოფიერები, თუმცა ჯერ მამები არ არიან. ერთ-ერთი ამ ახალგაზრდა კაცთაგანი იხრჩობა ღრმა აქაფებულ ტალღაში და მეორე ძმა რისკზე მიდის, ხტება წყალში და თავისი სისხლის ნათესავი სამშვიდობოს გამოჰყავს. სარგებელი ამ ცოტაც და დამხრჩვალი ძმისათვის, ანუ ამ ალტრუისტული აქტის მიმღებისათვის, არის ორი ნაშიერი, რომლებსაც იგი პერსპექტივაში წარმოშობს. ის რომ დამხრჩვალიყო, მისი გამრავლების მაჩვენებელი იქნებოდა ნულის ტოლი, მაგრამ ახლა, თუ საშუალოდ ვიანგარიშებთ, მას შეუძლია გახდეს ორი შვილის მამა: B = 2.O. გმირი ძმისათვის საფასური დამოკიდებულია თავისი სისხლის ნათესავისთვის გაწეული სიცოცხლის რისკზე. მოდით, ვთქვათ, რომ ამ ტიპის წყალში საშუალო დონის მოცურავისათვის დახრჩობის შანსი 5% შეადგენს. ამრიგად, ალტრუისტული აქტის საფასურია ნაშიერთა რაოდენობის 5%, რომელთა დაბადებასაც ჩვენ მოველით, ალტრუისტს რომ არ შეესრულებინა ეს რისკიანი ჩაყვინთვა. საფასური არის 0.05ჯგავამრავლოთ 2-ზე=0.1.

ახლა ჩვენ ვიცით, რომ ალტრუიზმის ამ ჰიპოთეკურ აქტში B=2.0 და C=0.1. მაგრამ რაც შეეხება ღ-ს? ნათესავურობის კოეფიციენტი ტოლია იმ ალბათობისა, რომ თუ ამ ორ ინდივიდს ჰყავს საერთო მშობელი ან წინაპარი, გარკვეული გენი, რომელიც არის ერთ ინდივიდში, ასევე იქნება მეორე ინდივიდშიც. ამ ორ სისხლის ნათესავში, ჩვენი წარმოსახვითი ზღვისპირა სცენარის ორ ძმაში, არის 50% შანსი იმისა, რომ ნებისმიერი ერთი ძმის გენი ექნება ასევე მეორე ძმასაც. ასე, რომ სიბილინგ-ებისათვის R=0,5. ამის ნახვის ერთ-ერთ საშუალებას წარმოადგენს ჰომოლოგური ქრომოსომების სეგრეგაციის პირობა, რასაც ადგილი აქვს გამეტების (სქესობრივი უჯრედების) მეიოზისას. (სურათი 51.34. ასევე იხილეთ თავი 13.)

ახლა ჩვენ შეგვიძლია გამოვიყენოთ B, C და R მონაცემები იმისათვის, რომ განვსაზღვროთ, მიანიჭებდა თუ არა უპირატესობას ბუნებრივი სელექცია ჩვენს მიერ წარმოსახული სცენარის ალტრუისტულ აქტს. ბუნებრივი სელექცია უპირატესობას ანიჭებს ალტრუიზმს, როცა მიმღების სარგებელი გამრავლებული ნათესაობითობაზე აღემატება ალტრუისტის მიერ გაღებულ საფასურს, სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, როცა RB > C. ამ უტოლობას ეწოდება ჰამილტონის კანონი. ჩვენი მოცურავე ძმისათვის RB=0.5 გამრავლებული 2-ზე=1. და C=0.1. ეს აკმაყოფილებს ჰამილტონის კანონს. ამდენად, ბუნებრივი სელექცია უპირატესობას მიანიჭებდა იმ ალტრუისტულ აქტს, როცა ერთი ძმა გადაარჩენს მეორეს. ალტრუისტის ნებისმიერი გარკვეული გენი საშუალოდ გადაეცემა უფრო მეტ ნაშიერს, თუ ეს ძმა მეორე ძმის გადარჩენის რისკზე წავა, ვიდრე მაშინ, თუ იგი არ გარისკავს, და ამ გენებს შორის შეიძლება იყოს ის გენიც, რომელიც განაპირობებს ამ ალტრუისტულ აქტს, ამდენად ეს გენებიც ასევე გამრავლდება. ნატურალურ სელექციას, რომელიც უპირატესობას ანიჭებს ამ ტიპის ალტრუისტულ ქცევას ნათესავების გამრავლების წარმატების ზრდის მეშვეობით, ეწოდება მოდგმის სელექცია.

მოდგმის სელექცია სუსტდება, როცა შთამომავლობითი დინასტია იზრდება. სისხლით ნათესავებს აქვთ ღ, რომელიც უდრის 0,5. მაგრამ დედასა და დისწულს შორის R = 0,25 (1/4), ხოლო ბიძაშვილებს შორის R = 0,125(1/8). მიაქციეთ ყურადღება, რომ როცა ნათესაობითი ხარისხი მცირდება, ჰამილტონის უტოლობაში RB მაჩვენებელიც მცირდება. მიანიჭებდა თუ არა უპირატესობას ბუნებრივი სელექცია ჩვენს ძლიერ მოცურავეს თუ ის ბიძაშვილს გადაარჩენდა? ამ ტიპის ალტრუისტულ აქტში RB = 0,125 გამრავლებული 2-ზე = თ25, რაც წყალში ჩავარდნილი ბიძაშვილის ბედად, მაინც უფრო მეტია, ვიდრე C = 0.1, ანუ ალტრუისტის მიერ გაღებული საფასური. რა თქმა უნდა, ალტრუისტის მიერ გაღებული რისკის ხარისხიც ასევე მხედველობაშია მისაღები. თუ პოტენციური გადამრჩენი ცუდად ცურავს, მას ექნება დახრჩობის 50% ალბათობა, ნაცვლად 5%-ისა, რაც აქვს კარგ მოცურავეს. ამ შემთხვევაში ალტრუისტის მიერ გაღებული საფასური იქნება თ 0,5 გამრავლებული 2-ზე = 1. ეს უფრო მეტია, ვიდრე R, რომელიც უდრის 0,25. ჩვენ ჩავატარეთ გამოთვლა წყალში ჩავარდნილი ბიძაშვილის შემთხვევისათვის, და დავადგინეთ, რომ მისთვის უკეთესი იქნებოდა, თუ მშველელი ახლომახლოს ეყოლებოდა.

ბრიტანელმა გენეტიკოსმა, J.B.S ჰალდელმა სრულფასოვან შეგუებასა და მოდგმის სელექციის კონცეპტთან დაკავშირებით ხუმრობით თქვა, რომ ის თავს გაწირავდა ორი ძმისა ანდა რვა ბიძაშვილის გადასარჩენად. დღევან-

დელ პირობებში, ჩვენ შეგვიძლია ვთქვათ, რომ ის ამას გააკეთებდა რადგანაც ორი ძმაც და რვა ბიძაშვილიც ჰალდენის იმდენი გენის წარმომადგენლები იქნებოდნენ, რამდენისაც მისი ორი უშუალო შთამომავალი.

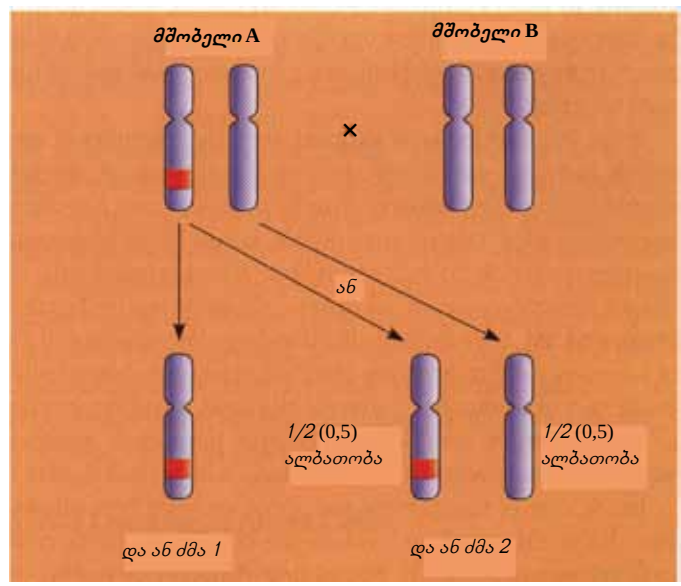
თუ მოდგმის სელექცია იძლევა ალტრუიზმის ახსნას, მაშინ არაეგოისტური ქცევის ის მაგალითები, რომელთა მოწმენიც ჩვენ ვხდებით ცხოველთა სხვადასხვა სახეობებში, უნდა ვრცელდებოდეს ახლო ნათესავებზე. ეს ფაქტიურად, სწორედ ის შემთხვევაა, თუმცა ხშირად მეტად კომპლექსური სახით. მრავალი ძუძუმწოვრის მსგავსად მდედრი ბელდინგის თრიები სახლდებიან მათი დაბადების ადგილებთან ახლოს, მაშინ როცა მამრები სახლდებიან მოშორებით. თითქმის ყველა განგაშისმაუწყებელი სიგნალი გადაიცემა მდედრების მიერ **(სურათი 51.35.)**, ისინი ეხმარებიან ახლო ნათესავებს. თუ მდედრის ყველა ახლო ნათესავი მკვდარია, ის იშვიათად გამოსცემს განგაშისმაუწყებელ ხმას. მუშა ფუტკრების შემთხვევაში, რომლებიც სტერილურები არიან, ნებისმიერ მათ ქცევას, რასაც ისინი მთელი სკის გადასარჩენად აკეთებენ, სარგებელი მოაქვს ერთადერთი მუდმივი წევრისთვის, რომელიც პროდუქტიული თვალსაზრისით აქტიურია – ეს არის დედოფალი, რომელიც მათი დედაცაა.

უბეწვო თხუნელების შემთხვევაში ანალიზმა უჩვენა, რომ კოლონის ყველა ინდივიდი ერთმანეთის ახლო ნათესავებს წარმოადგენენ. გენეტიკურად დედოფალი არის სისხლით ნათესავი, ქალიშვილი ანდა მეფეების დედა, და არაპროდუქტიული თხუნელები არიან დედოფლის ჩამომავლები ანდა მისი სისხლით ნათესავები. აქედან, როცა არაპროდუქტიული ინდივიდი ზრდის დედოფლის ან მეფის გამრავლების შანსებს, იგი ამავდროულად ზრდის იმის შანსებს, რომ გენები, რომლებიც მისი გენების იდენტურია, გადაეცემა მომდევნო თაობას.

საპასუხო ალტრუიზმი

ზოგი ცხოველი ზოგჯერ ალტრუისტულად იქცევა იმ ინდივიდების მიმართ, რომლებიც მისი ნათესავები არ არიან. ბაბუინი შეიძლება დაეხმაროს ბრძოლაში მისთვის ნათესაურ კავშირში არმყოფ კომპანიონს, ანდა მგელმა შეიძლება შესთავაზოს საკვები მეორე მგელს, მიუხედავად იმისა, რომ მათ არა აქვთ ნათესაური კავშირი. ასეთმა ქცევამ შეიძლება ბუნებრივ სელექციას გაუძლოს, თუ ის ინდივიდი, ვისაც მიეხმარნენ, მომავალში გადაუხდის სიკეთითვე. დახმარების ურთიერთგაცვლის ეს ტიპი, რომელსაც ეწოდება საპასუხო ალტრუიზმი, მოწოდებულია ალტრუისტული ქმედებების ასახსნელად ერთმანეთთან ნათესაურ კავშირში არმყოფ ადამიანთა შორის. საპასუხო ალტრუიზმი სხვა ცხოველებში უფრო იშვიათია. ის უფრო გვხვდება იმ სახეობებში, რომლებიც ისეთ მყარ სოციალურ ჯგუფად ცხოვრობენ (როგორც მაგალითად შიმპანზე), რომ ინდივიდებს დახმარებათა ურთიერთგაცვლის ბევრი შანსი აქვთ. ზოგადად მიჩნეულია, რომ თუ ამ ინდივიდებს ერთმანეთთან კვლავ შეხვედრის შანსი აქვთ და თუ ამ შეხვედრას უარყოფითი შედეგი მოჰყვა, ანუ ინდივიდი, ვისაც ადრე დახმარება გაუწიეს, სიკეთითვე არ გადაუხდის, ამგვარ საქციელს ქცევის ეკოლოგები «მოტყუებას» უწოდებენ. ყველა ალტრუისტულ ქცევას აქვს იმის პოტენციალი, რომ ამა თუ იმ სახით გაზარდოს შეგუების შანსი.

იმის გამო, რომ მოტყუებას მოაქვს დიდი სარგებელი მომტყუებლისათვის, ქცევის ეკოლოგებმა დასვეს შეკითხვა, როგორ შეეძლო საპასუხო ალტრუიზმს ევოლუციისათვის გაეძლო. ამ შეკითხვაზე პასუხის საპოვნელად ქცევის მრავალმა ეკოლოგმა თამაშის თეორიას მიმართა. 1981 წელს რობერტ აქსელროლმა და ვილიამ ჰამილტონმა, რომლებიც იმ დროისათვის მიჩიგანის უნივერსიტეტში მოღვაწეობდნენ, წამოაყენეს მოსაზრება, რომ საპასუხო ალტრუიზმი შეიძლებოდა განვითარებულიყო და დამკვიდრებულიყო იმ პოპულაციებში, რომლებშიც ინდივიდები ქცევის სტრატეგიას შეიმუშავებენ. ამ სტრატეგიას მათ დაარქვეს „თვალი-თვალი-წილ“ სტრატეგია. ამ სტრატეგიის მიხედვით ინდივიდი ეპყრობა მეორე ინდივიდს ზუსტად იმგვარად, როგორც იგი მოეპყრო მას, როცა უკანასკნელად შეხვდნენ ერთმანეთს. ინდივიდები, რომლებიც ამ ქცევას ჩადიან, ყოველთვის ალტრუისტულები ანდა მეგობრულები არიან მეორე ინდივიდთან პირველ-

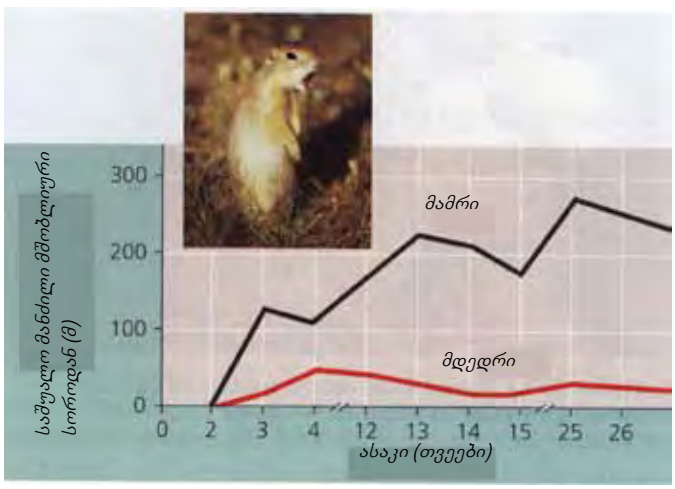


▲ *სურათი 51.34* ***სისხლის ნათესავებს შორის ნათესაობის კოეფიციენტი.*** *თეთრი ზოლი წარმოადგენს ერთი მშობლის ჰომოლოგური ქრომოსომების წყვილის ქრომოსომაში კონკრეტულ გენს. და-ძმა-1 მემკვიდრეობით მიიღო გენი A-მშობლისგან. ალბათობა იმისა, რომ და-ძმა 2 ასევე მიიღებს A-მშობლისგან ამ გენს წარმოადგენს 1/2-ს. ნათესაობის კოეფიციენტი ამ ორ სისხლის ნათესავს შორის, ამრიგად, არის 1/2 ანუ 0.5.*

სავე შეხვედრისას და ასეთებად რჩებიან იქამდე სანამ მათ ალტრუიზმს ალტრუისტული ქცევითვე პასუხობენ. როცა მათ მეგობრულ ქცევას საპასუხოდ მეგობრული ქცევა არ მოჰყვება, ისინი მყისვე სამაგიეროს გადაუხდიან, თუმცა ისევ მეგობრულნი გახდებიან, როგორც კი მეორე ინდივიდი მეგობრულობას გამოიჩენს. თვალი-თვალი-წილ სტრატეგია გამოიყენეს იმისათვის, რომ აეხსნათ რამოდენიმე საპასუხო ალტრუისტული ურთიერთქმედება, რომელსაც ცხოველებში ვხვდებით, დაწყებული სისხლის განაწილებით ნათესავურ კავშირში არმყოფ ვამპირ ღამურებს შორის და დამთავრებული მოვლა-პატრონობით პრიმატებს შორის.

სოციალური ცოდნის შეძენა

როცა ჩვენ ცოდნის შეძენა განვიხილეთ ამ თავის დასაწყისში, ჩვენ ყურადღების კონცენტრირება მოვახდინეთ გენეტიკურ და გარემოს გავლენაზე, რაც ცხოველებს ახალი ქცევების შეძენისკენ უბიძგებდა. ცოდნის შეძენა ასევე შეიცავს მნიშვნელოვან სოციალურ კომპონენტებსაც, რადგანაც სოციალური ცოდნის შეძენა წარმოადგენს სხვათა დაკვირვებების შედეგად მიღებულ ცოდნას (იხ. სურათი 51.17). სოციალური ცოდნა აყალიბებს კულტურის ფესვებს იგი შეიძლება განვმარტოთ, როგორც ინფორმაციის გადაცემის სისტემა სოციალური სწავლების მეშვეობით, რაც გავლენას ახდენს პოპულაციაში ინდივიდების ქცევაზე. ინფორმაციის კულტურულ გადაცემას აქვს ქცევითი ფენოტიპების გადაკეთებისა და ამის სამაგიეროდ ინდივიდების შეგუებაზე გავლენის მოხდენის პოტენცია. კულტურაზე დაფუძნებული ცვლილებები ფენოტიპებში ხდება გაცილებით უფრო მოკლე დროის მასშტაბებში ვიდრე ის ცვლილებები, რომელთაც ადგილი აქვთ ბუნებრივი სელექციისას. იმის გამო, რომ ჩვენ ადამიანებში უფრო ადვილად ვხედავთ სოციალური ცოდნის შეძენას, ჩვენ ამ პროცესს თავისთავად, ბუნებრივად ვიღებთ ანდა ვფიქრობთ, რომ სოციალური ცოდნის შეძენას მხოლოდ ადამიანებში აქვს ადგილი. სინამდვილეში სოციალური ცოდნის შეძენას შეიძლება შევხვდეთ ცხოველებშიც, რომლებიც ძალიან დიდი ხნის წინ გაგვემიჯნენ. ჩვენ, ქვემოთ სწორედ ამგვარ მაგალითებს განვიხილავთ.



▲ *სურათი 51.35* ***ნათესაური გადარჩევა და ალტრუიზმი ბელდინგის თრიებში. ეს დიაგრამა უჩვენებს მამრსა და მდედრს შორის სხვაობას თრიების მიერ ჩადენილ ალტრუისტულ ქცევაში.*** *როცა ისინი ძუძუს წოვას შეწყვეტენ მდედრები უფრო მეტად, ვიდრე მამრები სახლდებიან ახლო ნათესავთა სიახლოვეს. განგაშის სიგნალი, რომელიც ამ ნათესავებისთვის გამოიცემა, ზრდის მდედრი ალტრუისტის ჯამურ წარმატებას.*

პარტნიორის არჩევის კოპირება

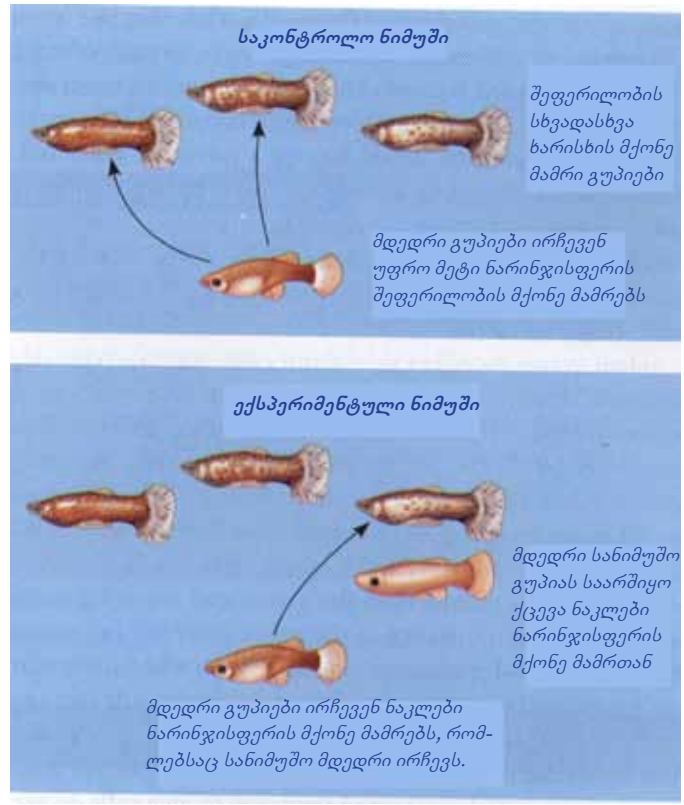
ჩვენ უკვე ვნახეთ, რომ მდედრის მიერ პარტნიორის არჩევას მივყავართ მამრისათვის ხელოვნურად გაკეთებული ორნამენტების ინტერსექსუალურ სელექციასთან (სურათი 51.28.). მრავალ სახეობაში პარტნიორის არჩევაზე ძლიერ გავლენას ახდენს სოციალური ცოდნა. პარტნიორის არჩევის კოპირება არის ქცევა, რომლის დროს ინდივიდები პოპულაციაში სხვათა მიერ პარტნიორის არჩევის კოპირებას აკეთებენ. პარტნიორის არჩევის კოპირება ფართოდაა შესწავლილი მტკნარი წყლის პაწაწა, ბრჭყვიალა თევზებში (Poecilia reticulata). მდედრი ველური თევზები ძირითადად წყვილდებიან იმ მამრებთან, რომელთაც ნარინჯისფერი შეფერილობის მაღალი პროცენტობა ახასიათებთ, თუმცა ცნობილია, რომ ისინი ასევე პარტნიორის არჩევაში სხვა მდედრებს ბაძავენ. სხვა სიტყვებით თუ ვიტყვით, მდედრები ჯვარდებიან იმ მამრებთან, რომლებიც სხვა მდედრებს შორის წარმატებით სარგებლობენ. ამ ცოდნით შეიარაღებულმა ლუირვილის უნივერსიტეტის მკვლევარებმა, ლიი დოგატკინმა ჩაატარა მეტად მარტივი ექსპერიმენტი, იმისათვის, რომ შეედარებინა მამრი ფენოტიპის გავლენა და სოციალური ცოდნა მდედრი თევზების მიერ პარტნიორის არჩევისას, მან მისცა მდედრებს დასაწყვილებლად პარტნიორის არჩევის საშუალება ისეთი მამრებიდან, რომელთაც ნარინჯისფერი შეფერილობის სხვადასხვა ხარისხი ახასიათებდათ. დაკვირვების ქვეშ მყოფი მდედრებიდან მდედრმა მამრებს შორის ისე გააკეთა არჩევანი, რომ სხვა მდედრი არ ესწრებოდა. შემდეგ ექსპერიმენტში მონაწილეობდნენ მამრები, რომელთაც ისეთივე ნარინჯისფერი შეფერილობა ჰქონდათ, როგორც პირველ შემთხვევაში, მაგრამ ექსპერიმენტში მონაწილე მდედრი ამ დროს უყურებდა სხვა მდედრისა და ისეთი მამრის სასიყვარულო არშიყს, რომელსაც შედარებით ნაკლები ნარინჯისფერი ჰქონდა. ექსპერიმენტების განმავლობაში დაკვირვების ქვეშ მყოფი მდედრები უმეტესწილად ირჩევდნენ ისეთ მამრებს, რომლებსაც ნარინჯისფერი შეფერილობის მაღალი პროცენტობა ახასიათებდათ (სურათი 51.36.) თუმცა ექსპერიმენ-

ტში მონაწილე მდედრები უმეტეს შემთხვევაში ნაკლებად ნარინჯისფერ მამრებს ირჩევდნენ მოდელი-მდედრის ასოციაციით და ნარინჯისფერ მამრს იმ შემთხვევაში ირჩევდნენ, თუ ძალიან მაღალი პროცენტობის ნარინჯისფერი ახასიათებდათ. დუგატკინამ დაასკვნა, რომ ამ სახეობის მდედრების მიერ შეფერილობაში განსხვავების გარკვეულ ზღვარს ქვემოთ მყოფი მამრების არჩევის კოპირებამ, შეიძლება გენეტიკურად განსაზღვრული მდედრის მიერ ნარინჯისფერი მამრისათვის უპირატესობის მინიჭების ტენდენცია გადაფაროს. მდედრმა, რომელიც შეჯვარდება ისეთ მამრთან, რომელიც მიმზიდველია სხვა მდედრებისათვის შეიძლება გაზარდოს იმის ალბათობა, რომ მისი მამრი-ნაშიერებიც ასევე მიმზიდველი იქნებიან და გამრავლებაში დიდი წარმატება ექნებათ. პარტნიორის არჩევის კოპირება, სოციალური ცოდნის ერთ-ერთი ფორმა, ასევე აღინიშნება თევზებისა და ჩიტების რამოდენიმე სახეობაშიც.

განგაშისმაუწყებელი ძახილის სოციალური ცოდნა

პენსილვანიას უნივერსიტეტის მკვლევარების, დოროთი ჩენისა და რიჩარდ სეიფარტის მიერ კენიის ამბროსელის ეროვნულ პარკში მაიმუნებზე (ჩორკოპიტჰეცუს აეტჰიპოს) ჩატარებული კვლევების შედეგად დადგინდა, რომ ამ მაიმუნებში ქცევის შესრულების სრულყოფა შეიძლება შესწავლის მეშვეობით. ამ ჯიშის მაიმუნები, რომლებიც შინაური კატის ზომისანი არიან, გამოსცემენ განგაშისმაუწყებელი ძახილის კომპლექსურ ვარიაციებს. ისინი გამოსცემენ გარკვეულ მკაფიო განგაშის ძახილს, როცა დაინახავენ ლეოპარდს, არწივს ან გველებს, რომლებიც, როგორც წესი, მათი სახეობის ინდივიდებზე ნადირობენ. როცა მაიმუნი ლეოპარდს დაინახავს, ის გამოსცემს ხმამაღალ ყეფისმაგვარ ძახილს, როცა არწივს დაინახავს ის გამოსცემს მოკლე ორმარცვლიან ხველებისმაგვარ ხმას, ხოლო გველის დანახვის მაუწყებელი ძახილია "მსხვრევის ხმა". ამ განაგაშისმაუწყებელი ძახილების გაგონებაზე ჯგუფის სხვა მაიმუნები შესაბამისად იქცევიან: ისინი ხეზე არბიან, როცა გაიგებენ ლეოპარდის თავდასხმის საშიშროების არსებობის შესახებ (ხეზე მაიმუნები უფრო მკვირცხლები არიან, ვიდრე ლეოპარდები), ისინი მაღლა იყურებიან არწივის გამოჩენის მაუწყებელი ხმის გაგონებაზე, ხოლო გველის მაუწყებელი ხმის გაგონებისას დაბლა იყურებიან. **(სურათი 51.37.)**

ამ სახეობის მაიმუნების პატარა ნაშიერებიც გამოსცემენ განგაშისმაუწყებელ ძახილს, თუმცა შედარებით არადისკრიმინირებული სახით. მაგალითად, ისინი გამოსცემენ არწივის საშიშროების მაუწყებელ ძახილს ნებისმიერი ჩიტის დანახვაზე, ისეთი უვნებელი ჩიტის დანახვაზეც კი, როგორიცაა ფუტკრიჭამია. ასაკთან ერთად მაიმუნები ხვეწნენ სიზუსტეს, ფაქტიურად უფროსი ასაკის



▲ *სურათი 51.36* ***მეწყვილეს არჩევის მიბაძვა მდედრ გუპიებში (პოეცილია რეტიცულატა).*** *როგორც წესი, მდედრი გუპიები შესაჯვარებლად უფრო მეტი ნარინჯისფერი შეფერილობის მქონე მამრებს ირჩევენ. თუმცა, როცა მამრები დაახარისხეს ნარინჯისფერის რაოდენობის ან ნარინჯისფერის 12% - 24% ფარგლებში შემცველობის მიხედვით, ექსპერიმენტულმა მდედრებმა ნაკლები ნარინჯისფერის მქონე მამრები აირჩიეს, რომელსაც სანიმუშო მდედრი ირჩევდა. მდედრებმა სანიმუშო მდედრის არჩევანს მხოლოდ მაშინ არ მიბაძეს, როცა ალტერნატიული მამრის შეფერილობაში ნარინჯისფერმა 40% -ს გადააჭარბა.*

მაიმუნები არწივის საფრთხის ძახილს მხოლოდ მაშინ გამოსცემენ თუ ეს არწივი ეკუთვნის იმ ორი სახეობიდან ერთ-ერთს, რომლებიც ამ ჯიშის მაიმუნებზე ნადირობენ. პატარები სწავლობენ სწორი ძახილის გამოცემას ჯგუფის სხვა წევრებზე დაკვირვებით და სოციალური დასტურის მიღების საშუალებით. მაგალითად, თუ პატარა მაიმუნი გამოსცემს ძახილს სწორ შემთხვევაში, მაგალითად, გამოსცემენ არწივის საფრთხის მაუწყებელ ძახილს, მაშინ როცა არწივი ახლოვდება, ჯგუფის სხვა წევრებიც გამოსცემენ იგივე ხმას, მაგრამ თუ პატარა მაიმუნმა მაშინ გამოსცა ძახილი, როცა ფუტკრიჭამიამ გადაიფრინა, ჯგუფის უფროსი წევრები ჩუმად არიან. ამრიგად მაიმუნს აქვს შინაგანი თანდაყოლილი ტენდენცია, გამოსცეს ხმა, როცა გარემოში პოტენციურად საშიში საგანი გამოჩნდება. ისწავლიან რა ძახილის დახვეწას ისე, როგორც ამას უფროსები აკეთებენ, მაიმუნები გამოსცემენ ძახილს მხოლოდ იმ შემთხვევაში, როცა ნამდვილი საფრთხე არსებობს და მზად არიან ასწავლონ დახვეწილი ძახილის გამოცემა შემდეგ თაობებს. თუმცა არც ამ ჯიშის მაი-



▲ *სურათი 51.37* ***მწვანე ანთრები სწავლობენ განგაშის მაუწყებელი ძახილის სწორად გამოყენებას.*** *პითონის დანახვაზე (უკანა პლანზე) მაიმუნები გამოსცემენ „გველის“ განგაშის ძახილს (შუაში) და ჯგუფის ყველა წევრი უკანა კიდურებზე დგება და დაბლა იხედება.*

მუნებში და არც ნებისმიერ სხვა სახეობებში არ ვხვდებით იმ დონის სოციალური ცოდნის მიღებისა და კულტურული მემკვიდრეობის გადაცემის ფენომენს როგოც ამას ადგილი აქვს ადამიანებში. **(სურათი 51.38.)**

ევოლუცია და ადამიანის კულტურა

სოციობიოლოგიის დისციპლინა ადამიანის კულტურას ევოლუციურ თეორიას უკავშირებს. ამ დისციპლინის ამოსავალი წერტილია ის, რომ გარკვეული ქცევითი მახასიათებლები არსებობენ იმიტომ, რომ ისინი არიან ბუნებრივი სელექციის შედეგად გამყარებული გენის გამოხატულებანი. 1975 წლის სოციობიოლოგიის წიგნში „ახალი სინთეზი“, ე.ო. ვილსინი განიხილავს გარკვეული ტიპის სოციალური ქცევების ევოლუციურ საფუძვლებს ძირითადად ცხოველებში, თუმცა იგი მოიცავს ასევე ადამიანის კულტურასაც, რაც დიდი დებატების საგანი გახდა და დღესაც დავის საგანს წარმოადგენს.

ადამიანის შესაძლო სოციალური ქცევები შეიძლება განპირობებული იყოს ჩვენი გენეტიკური შემადგენლობით, მაგრამ ეს არ ნიშნავს, რომ გენები არიან ქცევის განსაზღვრის მტკიცე ფაქტორები. ეს მახასიათებლები წარმოადგენენ დებატების ძირითად თემას ადამიანის ქცევაის ევოლუციური პერსპექტივის საკითხში. სკეპტიკოსები შიშობენ, რომ ადამიანის ქცევის ევოლუციური ინტერპრეტაციები შეიძლება გამოყენებულ იქნეს იმისათვის, რომ გავამართლოთ ადამიანურ საზოგადოებაში სტატუს ქვო და ამდენად არსებული სოციალური უსამართლობის რაციონალიზაცია მოხდეს. ეს არის მეტისმეტი გამარტივების მცდელობა და არასწორად გაგება იმისა, რასაც მონაცემები ადამიანის ბიოლოგიის შესახებ გვაძლევენ. ადამიანის ქცევის ევოლუციურ ახსნას ჩვენ არ დავყავართ ისეთი შტამპირებული რობოტის დონეზე, რომელსაც მყარი გენეტიკური მოდელი განაპირობებს. როგორც ინდივიდები განსხვავდებიან ანატომიური მახასიათებლების მიხედვით, ისევე უნდა მოველოდეთ ჩვენ ქცევებშიც მახასიათებლურ განსხვავებებს. გარემო იჭრება და გავლენას ახდენს ფიზიკურ მახასიათებლებზე და კიდევ უფრო მეტად ქცევით თავისებურებებზე. ცოდნის შეძენისა და მრავალმხრივობის ჩვენი, ადამიანური უნარის წყალობით გენოტიპიდან ფენოტიპამდე ადამიანის ქცევა შესაძლოა უფრო მოქნილია, ვიდრე ნებისმიერი სხვა ცხოველისა. ჩვენი ბოლოდროინდელი ევოლუციური ისტორიის მანძილზე, ჩვენ ავაშენეთ უამრავი სხვადასხვაგვარი სტრუქტურული საზოგადოებები, რომელთაც ჰყავთ მთავრობები, აქვთ კანონები, კულტურული ღირებულებანი და რელიგიები, რომლებიც განმარტავენ რომელია მისაღები ქცევა და რომელი არა, მაშინაც კი, თუ მიუღებელმა ქცევამ შეიძლება გაზარდოს დარვინისეული ინდივიდის შეგუება. და მაინც, ჩვენ ვკითხულობთ მედიაში ახლახანს აღმოჩენილი გენების შესახებ, რომლებიც განსაზღვრავენ ადამიანის კომპლექსური ქცევების მახასიათებლებს, ისეთებს, როგორიცაა დეპრესია, ძალადობა ან ალკოჰოლიზმი. არ აძლიერებს ეს იმ აზრს, რომ ჩვენი ქცევები ფაქტიურად „ეკლიანი მავთულითაა შემოფარგლული“? პენსილვანიის უნივერსიტეტის განვითარებითი და ჯანმრთელობის გენეტიკის სამეცნიერო ცენტრის დირექტორის, რობერტ პლომინის მიხედვით ქცევის მემკვიდრეობითობის კვლევა გარემოს მნიშვნელობის საუკეთესო დემონსტრირებას წარმოაჩენს. როგორც პლომინი ამბობს, გენები და არაგენეტიკური გარემო ფაქტორები “ერთმანეთს აშენდება”. მაგალითად, შეიძლება ვიფიქროთ, რომ ადამიანის მეტყველების უნარი სრულიად გენეტიკურია. თუმცა სპეციფიკური ენის შესწავლის უნარი, მაგალითად, ინგლისურის ან ესპანურის, წარმოად-



◀ *სურათი 51.38* ***კულტურა და გენები აყალიბებენ ადამიანის ბუნებას. უფროსი თაობის მიერ უმცროსი თაობებისათვის სწავლება წარმოადგენს ერთ-ერთ ძირეულ საშუალებას, რომლის მეშვეობითაც მთელი კულტურა გადაეცემა.***

გენს კომპლექსური ტვინის ფუნქციას, რაც ვითარდება გარკვეულ გარემო კონტექსტში ადამიანის გენომეს მეშვეობით სოციალური ცოდნის დახმარებით. თუ ადამიანის ქცევა სხვა სახეობების მსგავსად წარმოადგენს გენებსა და გარემოს შორის ურთიერთმოქმედების შედეგს, მაშინ რა არის უნიკალური ადამიანის სახეობაში? შესაძლოა ეს ჩვენი კულტურული და სოციალური ინსტიტუტებია, რაც ჩვენ გვხდის უნიკალურს და რაც განაპირობებს იმ მახასიათებლებს, რომლებშიც ადამიანებსა და ცხოველებს შორის არ არის კონტინუუმი.

კონცეფცია 51.6 შემოწმება

1. რა წარმოადგენს მოდგმაში ალტრუისტული ქცევის აბსოლუტურ მიზეზს?
2. რა ჰიპოთეზა იძლევა ნათესავურ კავშირში არმყოფ ცხოველებს შორის თანამშრომლობითი ქცევის ახსნას. ახსენით.
3. შეიძლება რომ ქცევა, რომელსაც ასრულებენ თეთრფეხა თაგვები და კალიფორნიული თაგვები, როცა მათ მშობლები გაუცვალეს (რაც აღწერილია კონცეფციაში 51.3.) გავრცელდეს შემდგომ თაობებზე? ახსენით.

ძირითადი კონცეფციების შემოწმებაა:

კონცეფცია 51.1

ქცევის ეკოლოგია ასხვავებენ ქცევის უშუალო და ამსოლუტურ მიზეზებს

- **რა არის ქცევა?** ქცევა, რომელიც მოიცავს როგორც კუნთების მეშვეობით ასევე კუნთების გარეშე (არაკუნთების) ჩადენილ ქმედებას, არის ყოველივე ის, რასაც ცხოველი ასრულებს და როგორც ის მას ასრულებს. ცოდნის მიღება (შესწავლა) ასევე ქცევით პროცესადაა მიჩნეული.
- **უშუალო და აბსოლუტური შეკითხვები. უშუალო** ანუ "როგორ" – შეკითხვები ფოკუსირებას ახდენს იმ გარემოს სტიმულზე, თუ ასეთი არსებობს, რაც უბიძგებს ქცევისაკენ. ეს შეკითხვები მოიცავს გენეტიკურ, ფსიქოლოგიურ და ანატომიურ მექანიზმებს, რაც საფუძვლად უდევს ქცევით აქტს.**აბსოლუტური** ანუ „რატომ" შეკითხვები ეხება ქცევის ევოლუციურ მნიშვნელობას.
- **ეთოლოგია.** ეთოლოგია არის მეცნიერული დისციპლინა, რომელიც შეისწავლის ცხოველის ქცევას, განსაკუთრებით ბუნებრივ გარემოში. XX საუკუნის შუა წლების ეკოლოგებმა განავითარეს კონცეპტუალური ჩარჩო, რომელიც შედგება შეკითხვათა რიგისაგან, რაც ნათელს ჰფენს **უშუალო და აბსოლუტური** პერსპექტივების დამატებით მახასიათებლებს.

კვლევა – როგორ შეიძლება შევამოწმოთ ხოჭოს საპასუხო რეაქცია გარემოზე?

კონცეფცია 51.2

მრავალი ქცევა შეიცავს მყარ გენეტიკურ კომპონენტს. მიმოლოგები სწავლობენ როგორც გენების, ასევე გარემოს გავლენას ქცევითი ფენოტიპების განვითარებაზე.

- **მიმართული მოძრაობები.** კინეზი, ქცევა, რომელიც მოიცავს მოქმედებაში ანდა შემობრუნების ხარისხში ცვლილებას და ტაქსისი, ორიენტირებული მოძრაობა გარკვეული სტიმულის მიმართულებით ან მისგან, წარმოადგენენ თანდაყოლილი ქცევების მაგალითებს, რომლებიც მკაცრად არიან განპირობებული გენეტიკით. ექსპერიმენტებმა უჩვენეს, რომ ჩიტების მიგრაცია წარმოადგენს ერთ-ერთ კომპლექსურ ქცევას, რომელიც ნაწილობრივ მაინც, თუ მთლიანად არა, გენეტიკითაა განპირობებული.
- **ცხოველთა სიგნალები და კომუნიკაცია.** ცხოველთა კომუნიკაციას შეადგენს სიგნალის გადაცემა, მიღება და მასზე საპასუხო რეაქცია. ცხოველები კომუნიკაციას ამყარებენ მხედველობითი, სმენითი, ქიმიური (ყნოსვითი), შეხებითი და ელექტრონული სიგნალების მეშვეობით.

  დავალება. მეთაფლია ფუტკართა რხევითი ცეკვის ვიდეოჩანაწერი.
- **გენეტიკური გავლენა დაწყვილებასა და მშობლიურ ქცევაზე.** ძუძუმწოვრების მრავალი ქცევა შედარებით მკაცრადაა განპირობებული გენეტიკით. მაგალითად, კვლევამ გამოავლინა, რომ მამრი პრერიის თახვის დაწყვილებისა და მშობლიური ზრუნვის ქცევებს აქვთ გენეტიკური და ნერვული საფუძველი.

კონცეფცია 51.3

51-ე თავის შემოწმება

გერმინ ცხოველის გენეტიკურ შემადგენლობასთან ურთიერთქმედების შედეგად გავლენას ახდენს ქცევის განვითარებაზე

- **კვების რაციონის გავლენა პარტნიორის არჩევის ქცევაზე.** ლაბორატორიულმა ექსპერიმენტებმა უჩვენეს, რომ ლარვების განვითარების პროცესში მათ მიერ მიღებული საკვების ტიპი დიდად ახდენს გავლენას მოგვიანებით პარტნიორის არჩევაზე დროზოფილას სახეობის მდედრებში.
- **სოციალური გარემო და აგრესიული ქცევა.** კალიფორნიული თაგვებისა და თეთრფეხა თაგვების მშობლების გაცვლითმა შესწავლამ გამოავლინა სოციალური გარემოს გავლენა ამ თაგვების აგრესიულ და მშობლიური ზრუნვის ქცევებზე.
- **ცოდნის შეძენა (სწავლა).** ცოდნის შეძენა არის ქცევის მოდიფიკაცია, რომელიც ეფუძნება სპეციფიკურ გამოცდილებას. სწავლის ტიპები მოიცავს ჩვევებს, სივრცობრივ შესწავლას კოგნიტიური რუქების გამოყენებას და ასოციაციურ ცოდნას. პრობლემების გადაჭრისა და კოგნიტურობის შესწავლამ გამოავლინეს მენტალური შესაძლებლობების დონეები ცხოველებში, დაწყებული მწერებიდან და ჩიტებიდან დამთავრებული პრიმატებით. გარემო და გენეტიკა ურთიერთმოქმედებენ და გავლენას ახდენენ სწავლის პროცესზე.

კონცეფცია 51.4

ქცევითი შტრიხები შეიძლება მუნმბრივი სელექციის მიერ განვითარდეს

- **ქცევითი ვარიაციები ბუნებრივ პოპულაციებში.** როცა ქცევითი ვარიაციები სახეობას შიგნით შესაბამისობაშია გარემო პირობების ვარიაციებთან ეს შესაძლოა ევოლუციის დამადასტურებელი იყოს.
- **ქცევითი ევოლუციის დამადასტურებელი ექსპერიმენტული მონაცემები.** მაღალი და დაბალი სიჭარბით მოშენებული დროზოფილას პოპულაციის ლაბორატორიულმა შესწავლებმა უჩვენეს აშკარა სხვაობა ქცევაში, რაც დაკავშირებულია სპეციფიკურ გენთან. საველე და ლაბორატორიულმა შესწავლებმა უჩვენეს დასავლეთ ევროპული შავთავების მიგრაციის ქცევაში ცვლილება, რასაც ადგილი ჰქონდა ბოლო 40 წლის განმავლობაში.

კონცეფცია 51.5

მუნმბრივი სელექცია უპირატესობას ანიჭებს იმგვარ ქცევებს, რომლებიც ზრდის გადარჩენისა და გამრავლების წარმატებას

- **ფურაჟირების ქცევა.** ჩატარებული კვლევები ოპტიმალური ფურაჟირების თეორიის სასარგებლოდ ლაპარაკობენ. ამ თეორიის მიხედვით ბუნებრივი სელექცია უპირატესობას ანიჭებს ფურაჟირების ქცევას, რომელსაც მინიმუმამდე დაჰყავს ფურაჟირებისათვის გაღებული საფასური და მაქსიმუმამდე აჰყავს სარგებელი.
- **დაწყვილების ქცევა და პარტნიორის არჩევა.** პარტნიორის არჩევით გამრავლების წარმატების ზრდა სხვადასხვა ხარისხისაა. ეს დამოკიდებულია სახეობის შეჯვარების სისტემაზე. შეჯვარების ურთიერთობა მამრსა და მდედრს შორის, რომელიც მოიცავს მონოგამიურ, პოლიგინურ და პოლიანდრულ სისტემებს, სხვადასხვა სახეობებში სხვადასხვაგვარია. მამობის ნამდვილობას მნიშვნელოვანი გავლენა აქვს შეჯვარებისა და მშობლიური ზრუნვის ქცევებზე. მდედრთა შორის მამრისათვის უპირატესობის მინიჭებამ შეიძლება ითამაშოს ცენტრალური როლი მდედრის ქცევისა და ანატომიის ევოლუციაზე ინტერსექსუალური სელექციით. მამრთა შორის შეჯიბრი პარტნიორის მოსაპოვებლად წარმოადგენს ინტერსექსუალური სელექციის წყაროს, რამაც ასევე შეიძლება შეამციროს მამრთა შორის სხვადასხვაობები. ინტერსექსუალურმა სელექციამ შეიძლება გამოიწვიოს მამრთა ალტერნატული შეჯვარების ქცევისა და მორფოლოგიის ევოლუცია.
- **თამაშის თეორიის გამოყენება.** ქცევის ეკოლოგიის პრობლემებთან თამაშის თეორიის გამოყენება საშუალებას იძლევა, ვიფიქროთ ევოლუციის არსებობაზე იმ სიტუაციებში, სადაც გარკვეული ქცევითი ფენოტიპის შეგუებაზე გავლენას ახდენენ პოპულაციაში სხვა ქცევითი ფენოტიპები.

კონცეფცია 51.6

სრულფასოვანი შეგუების კონცეფციამ შეიძლება მოგვცეს ახსნა ალტრუისტული ქცევების შესახებ

- **ალტრუიზმი.** ხანდახან ცხოველები ალტრუისტულად იქცევიან, რაც ამცირებს მათ ინდივიდუალური შეგუების შანსს და ზრდის მიმღები ინდივიდის ანუ იმ ინდივიდის შეგუების შანსს, ვისთვისაც ჩაიდინა ალტრუისტული ქცევა.
- **სრულფასოვანი შეგუება.** ალტრუისტული თეორია შეიძლება ავხსნათ სრულფასოვანი შეგუების კონცეფციით. ეს არის საბოლოო შედეგი, რომელსაც ინდივიდი აღწევს საკუთარი გენის გამრავლებაში საკუთარი ნაშიერების წარმოშობით და მათთვის დახმარების გაწვდით, რაც საშუალებას აძლევს ახლო ნათესავებს წარმოშვან შთამომავლობა. მოდგმის სელექცია უპირატესობას ანიჭებს ალტრუისტულ ქცევას რამეთუ იგი ზრდის ნათესავების გამრავლების წარმატებას. ნათესაურ კავშირში არმყოფი ინდივიდების მიმართ ჩადენილი ალტრუისტული ქცევა შეიძლება მიღებულ იქნეს თუ ის ინდივიდი, ვისაც დაეხმარნენ, მომავალში დახმარებითვე გადაუხდის, ეს არის დახმარების ურთიერთგაცვლა, რასაც საპასუხო ალტრუიზმი ჰქვია.
- **სოციალური ცოდნის შეძენა**. სოციალური ცოდნა აყალიბებს კულტურის ფესვებს. იგი შეიძლება განვმარტოთ, როგორც ინფორმაციის გადაცემის სისტემა, რომელიც მიმდინარეობს დაკვირვების ანდა სწავლების მეშვეობით, რაც გავლენას ახდენს პოპულაციაში ინდივიდების ქცევაზე.
- **ევოლუცია და ადამიანის კულტურა.** ადამიანის ქცევა, ისევე როგორც სხვა სახეობათა ქცევა, წარმოადგენს გენებსა და გარემოს შორის არსებული ურთიერთმოქმედების შედეგს, თუმცაღა ჩვენს სოციალურ და კულტურულ ინსტიტუტებს ახასიათებთ თვისება, რომელშიც ადამიანებსა და ცხოველებს შორის კონტინუუმი არ არის.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშემოწმება

1. ქვემოთ მოყვანილთაგან რომელი დებულებაა სწორი თანდაყოლილი ქცევების შესახებ?
   ა) გენებს აქვთ ძალიან მცირე გავლენა თანდაყოლილი ქცევების გამოხატვაზე.
   ბ) თანდაყოლილი ქცევები პოპულაციის წევრებს შორის საგრძნობლად განსხვავდება.
   ც) თანდაყოლილი ქცევები შეზღუდულია უხერხემლო ცხოველებში.
   დ) თანდაყოლილი ქცევები გამოხატულია პოპულაციის უმეტეს ინდივიდებში გარემო პირობების ფართო ნაირფეროვნებების პირობებში.
   ე) თანდაყოლილი ქცევები გვხვდება უხერხემლოებში და ზოგიერთ ხერხემლიანებში, მაგრამ არა ძუძუმწოვრებში.

2. რომელია ქვემოთ მოყვანილთაგან ტაქსისის მაგალითი?
   ა) ბეღურის გადაადგილება(ნავიგაცია) სეზონური მიგრაციისას.
   ბ) ცხელი ღუმელიდან ხელის აღება;
   ც) კრაზანები იკეთებენ ბუდეებს გარემომანიშნებლების მიხედვით ;
   დ) თევზი ორიენტაციას იკვლევს მდინარის დინებაში ;
   ე) ყვავი ისვრის ნიჟარას სპეციფიკური სიმაღლიდან.

3. ქვემოთ მოყვანილთაგან რომელი დებულება იძლევა იმ მოვლენის აბსოლუტურ ახსნას, რომ ზრდასრული ორაგული ქვირითის დასაყრელად ოკეანიდან ბრუნდება მდინარეში, სადაც ის გამოიჩიკა.
   ა) ახალგაზრდა ორაგული მშობლიური მდინარის ქიმიურ სუნს სცნობს.
   ბ) ზრდასრული ორაგული იყენებს ვარსკვლავთა ნავიგაციას, რომ მიაგნოს მშობლიურ მდინარეს.
   ც) ორაგული გადაადგილდება თავის მშობლიურ მდინარეში დედამიწის მაგნიტური ველის გამოცნობის უნარის გამოყენებით ;
   დ) მშობლიურ მდინარეში ქვირითის დაყრას შედეგად მოაქვს ახლადგამოჩეკილი ორაგულების გადარჩენის მაღალი მაჩვენებელი.
   ე) ოკეანის დინებები ეხმარება ორაგულს, მიაგნოს მშობლიურ მდინარეს.

4. მკვლევარებმა აღმოაჩინეს, რომ კანარის ჩიტის წინატვინი იკუმშება არაგამრავლების სეზონში და შემდეგ, როცა გამრავლების სეზონი იწყება, ხდება მისი რეგენერაცია. ტვინის ქსოვილის წლიური ხელახალი ზრდა შესაძლოა დაკავშირებული იყოს:
   ა) კანარის ჩიტის სიმღერის რეპერტუარზე

ყოველწლიური ახალი მარცვლების დამატებასთან;

ბ) ქვესიმღერის ყოველწლიურ კრისტალიზაციასთან ზრდასრული ჩიტის სიმღერაში.

ც) ყოველწლიურ სეზონურ პერიოდთან, რომლის დროსაც კანარის ჩიტი-მშობელი “ასახავენ” ახლადგამოჩეკილ ბარტყებს.

დ) დაწყვილებისა და ბუდის აგების ქცევების ყოველწლიურ განახლებასთან;

ე) წინა წლის დამახსოვრებული სიმღერის შაბლონის ყოველწლიურ დავიწყებასთან.

5. თუმცა შიმპანზეს მრავალი პოპულაცია ცხოვრობს ისეთ გარემოში, სადაც უხვადაა ზეთისხილის ნაყოფი, მხოლოდ ძალიან ცოტა პოპულაციაში იყენებენ ქვებს ამ ნაყოფის გასატეხად. პოპულაციებს შორის არსებული ამ ქცევის განსხვავების ახსნა შეიძლება იყოს შემდეგი:

ა) ქცევაში სხვაობა გამოწვეულია პოპულაციებს შორის არსებული გენეტიკური სხვაობებით;

ბ) სხვადასხვა პოპულაციას სხვადასხვა კვებითი მოთხოვნილებები აქვს.

ც) კაკლის გასატეხად ქვების გამოყენების კულტურული ტრადიცია ჩამოყალიბდა მხოლოდ ზოგიერთ პოპულაციაში.

დ) სხვადასხვა პოპულაციის წევრები განსხვავდებიან სწავლის უნარის მიხედვით.

ე) სხვადასხვა პოპულაციის წევრები განსხვავდებიან ერთმანეთისაგან ხელის სიმარჯვით.

6. ქვემოთ მოყვანილთაგან რომელი არ არის საჭირო იმისათვის, რომ ქცევითმა შტრიხმა განიცადოს ბუნებრივი სელექცია.

ა) ყოველ ინდივიდში ქცევის ფორმას მთლიანად განსაზღვრავს გენები;

ბ) სხვადასხვა ინდივიდს სხვადასხვა ქცევა ახასიათებს;

ც) ინდივიდის გამრავლების წარმატება ნაწილობრივ დამოკიდებულია იმაზე, თუ როგორ სრულდება ეს ქცევა;

დ) ქცევის ზოგიერთი კომპონენტი გენეტიკურად გადაეცემა;

ე) ინდივიდის გენოტიპზე გავლენას ახდენს მისი ქცევითი ფენოტიპი.

7. ჩამოთვლილთაგან რომელი არ არის მართალი აგონიურ ქცევასთან დაკავშირებით:

ა) ეს უფრო მეტად გავრცელებულია კონკრეტული სახეობების წევრებს შორის;

ბ) იგი შეიძლება გამოყენებულ იქნეს ტერიტორიებზე დასამკვიდრებლად და მათ დასაცავად;

ც) ის შეიძლება იყოს შეჯიბრის საფუძველი, რომელიც მიმდინარეობს ინდივიდებს შორის პარტნიორის მოსაპოვებლად;

დ) ის, როგორც წესი, თავდება სიკვდილით ან სერიოზული დაშავებით შეჯიბრის ერთ-ერთი ან ორივე მონაწილესთვის;

ე) ის შეიძლება გამოყენებულ იქნეს სხვა ინდივიდზე დომინანტობის მოსაპოვებლად.

8. მდედრი წინწკლებიანი მექვიშიები მამრებთან არშიყობისას აგრესიულები არიან და შეჯვარების შემდეგ წიწილებს მამრებს უტოვებენ გასაზრდელად. მოვლენათა ასეთი წყობა შეიძლება რამოდენიმეჯერ განმეორდეს სხვადასხვა მამრთან, იქამდე ვიდრე აღარ დარჩება არც ერთი მამრი, რომელიც დააძალებს მდედრს რომ მისი ბოლო წყება ბარტყებისა გაზარდოს. ჩამოთვლილთაგან რომელი პირობა ხსნის ამ საქციელს უფრო კარგად?

ა) მონოგამია;

ბ) პოლიგინია;

გ) პოლიანდრია;

დ) უწესრიგობა (შერეულობა);

ე) მამობის ნამდვილობა;

9. უტოლობის მიხედვით, რომელიც ცნობილია, როგორც ჰამილტონის კანონი (რ>ჩ)

ა) ნატურალური სელექცია უპირატესობას არ ანიჭებს იმ ალტრუისტულ ქცევას, რომელიც მთავრდება ალტრუისტის სიკვდილით.

ბ) ნატურალური სელექცია უპირატესობას ანიჭებს იმ ალტრუისტულ აქტს, რომლის დროსაც სარგებელი გამრავლებული ნათესაობის კოეფიციენტზე აღემატება ალტრუისტის მიერ გაღებულ საფასურს.

ც) ბუნებრივი სელექცია უპირატესობას მიანიჭებდა უფრო იმ ალტრუისტულ აქტს, რომელსაც სარგებელი მოაქვს ნაშიერისთვის, ვიდრე იმას, რომელსაც სარგებელი მოაქვს სისხლით ნათესავისათვის.

დ) მოდგმის სელექციის ეფექტი უფრო დიდია, ვიდრე ბუნებრივი სელექციის უშუალო ეფექტი ინდივიდზე.

ე) ალტრუიზმს ყოველთვის საპასუხო ალტრუიზმი მოსდევს.

10. სოციობიოლოგიის ამოსავალი აზრია:
    ა) ადამიანის ქცევა მკაცრად არის განსაზღვრული მემკვიდრეობით.
    ბ) ადამიანებს არ ძალუძთ, შეცვალონ თავიანთი სოციალური ქცევა.
    გ) მრავალი ადამიანური ქცევა ბუნებრივი სელექციის მიერ განვითარდა.
    დ) ადამიანის სოციალურ ქცევას ბევრი მსგავსება აქვს ისეთ სოციალურ მწერებთან, როგორებიცაა მეთაფლია ფუტკრები.
    ე) ადამიანის ქცევის ჩამოყალიბებაში, გარემო უფრო დიდ როლს თამაშობს ვიდრე გენები.

    ტესტის პასუხები იხ. დამატება ა)-ში.

    ტესტის დამატებითი შეკითხვები იხ. ჩ-ღ-ში ანდა ვებ საიტზე.

ევოლუციური კავშირი

ადამიანის შემთხვევაში ჩვენ ხშირად ვხსნით ჩვენს ქცევებს სუბიექტური გრძნობების, მოტივების ან მოსაზრებების ჭრილში. მაგრამ ქცევის ევოლუციური ახსნა ეფუძნება რეპროდუქტიული შეგუების ფენომენს. რა კავშირია ამ ორი ტიპის ახსნას შორის? მაგალითად, ადამიანური ახსნა ისეთი ქცევისა, როგორიცაა, შეყვარება, შეუსაბამობაშია ევოლუციურ ახსნასთან? ხდება შეყვარება უფრო აზრის მატარებელი ან აზრს მოკლებული (ანდა არც ასეთი და არც ისეთი) თუ მას აქვს ევოლუციური საფუძველი?

მეცნიერული კვლევა

მეცნიერებმა ჩხიკვების შესწავლისას აღმოაჩინეს, რომ მათ შორის ხშირია მოვლენა, როცა «დამხმარეები» ჩიტების შეჯვარებულ წყვილს ეხმარებიან პატარების გაზრდაში. დამხმარეებს არა აქვთ თავისი ტერიტორიები და არა ჰყავთ თავისი პარტნიორები. ამის სანაცვლოდ ისინი ეხმარებიან ტერიტორიების მფლობელებს მათი შვილებისათვის საკვების მოგროვებაში. შემოგვთავაზეთ ჰიპოთეზა, რა სარგებელი შეიძლება მოუტანოს დამხმარეს ასეთმა საქციელმა ნაცვლად იმისა, რომ მოიძიოს საკუთარი ტერიტორიები და პარტნიორები. როგორ შეამოწმებდით თქვენს ჰიპოთეზას თუ თქვენი ჰიპოთეზა სწორია რა შედეგს შეიძლება მოელოდეთ თქვენი ტესტისგან.

***კვლევა** – როგორ შეიძლება შემოწმდეს ხოჭოს საპასუხო რეაქცია გარემოზე.*

ბიოლოგიური გამოკვლევა: „საკვლევი შემთხვევების“ წიგნი იკვლევს თოლიათა დიდი პოპულაციის ქცევას ზღვაში და ადამიანის მცდელობას, გააკონტროლოს პოპულაცია „უკან ყურესკენ“ შემთხვევაში.

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

მკვლევარები დაინტერესებულები არიან იდენტური ტყუპების შესწავლით, რომლებიც დააშორეს დაბადებისთანავე და რომლებიც გაიზარდნენ ცალკ-ცალკე. საღღეისო მონაცემების მიხედვით ამგვარი ტყუპები იმაზე უფრო მეტად გვანან ერთმანეთს, ვიდრე მკვლევარები მოელოდნენ. მათ ხშირად აქვთ ერთნაირი პიროვნულობა, გენები, ჩვევები, ინტერესები. რა არის ის ზოგადი კითხვა, რომელსაც თქვენი აზრით მკვლევარები დასვამდნენ იმ ტყუპებთან დაკავშირებით, რომლებიც ერთმანეთისგან მოშორებით გაიზარდნენ. რატომ წარმოადგენს იდენტური ტყუპების კვლევა ამ ტიპის კვლევისათვის კარგ საგანს? რა არის ამ კვლევის პოტენციური ნაკლი? რა ზიანი შეიძლება მოჰყვეს თუ შესწავლებს არ მიუდგებიან მკაცრად და თუ შედეგები დაუდევრად გამოქვეყნდება გარკვეული სოციალური მოსაზრებით.

52 პოპულაციების ეკოლოგია



სურათი 52.1 ***ჩრდილოეთის სელაპების (Callorhinus ursinus) პოპულაცია ალასკის სანაპიროდან მოშორებით მდებარე წმინდა პავლეს კუნძულზე.***

ამოსავალი კონცეფციები

52.1 **დინამიკური ბიოლოგიური პროცესები გავლენას ახდენენ პოპულაციის სიმჭიდროვეზე, დისპერსიასა (გაფანტვასა) და დემოგრაფიაზე.**

52.2 **სიცოცხლის ისტორიის მახასიათებლები წარმოადგენენ ბუნებრივი სელექციის პროდუქტს.**

52.3 **ექსპონენციალური მოდელები პოპულაციის ზრდას განიხილავენ იდეალიზირებულ, აბსოლუტურ გარემოში**

52.4 **ლოჯისტიკური ზრდის მოდელი მოიცავს საარსებო შესაძლებლობათა კონცეფციას.**

52.5 **პოპულაციები რეგულირდება ბიოტური და აბიოტური ფაქტორების კომპლექსური ურთიერთქმედებით.**

52.6 **საუკუნეების განმავლობაში მიმდინარე ექსპონენციალური ზრდის შემდეგ ადამიანის პოპულაციის ზრდა შენელდა.**

ზოგადი მიმოხილვა

მსოფლიოს არამყარი პოპულაციები

ადამიანის პოპულაციის ზომა და მისი ზემოქმედების შედეგები დღეს დედამიწის ყველაზე უფრო მნიშვნელოვან პრობლემათა რიცხვს მიეკუთვნება. იმის გამო, რომ ადამიანის პოპულაცია 6 მილიონზე მეტი ინდივიდისაგან შედგება, ჩვენი სახეობები საჭიროებენ უზარმაზარი ოდენობის მატერიალურსა და სივრცობრივ საშუალებებს, ამაში შედის საცხოვრებელი სივრცე, მიწა, რომელზეც საკვები მოგვყავს და ადგილები, სადაც ჩვენი ნარჩენები უნდა გადავყაროთ. დედამიწაზე ჩვენი რაოდენობის სწრაფი ზრდით ჩვენ უკვე გავანადგურეთ საცხოვრებელი გარემო მრავალი სხვა სახეობისათვის და ახლა გვემუქრება ჩვენივე საარსებო გარემოს განადგურების საფრთხე.

ადამიანის პოპულაციის ზრდის გასარკვევად, ჩვენ უნდა განვიხილოთ პოპულაციის ეკოლოგიის ზოგადი პრინციპები. არც ერთ პოპულაციას, ადამიანთა პოპულაციის ჩათვლით, არ შეუძლია განაგრძოს ზრდა უსასრულოდ. თუმცა მრავალ სახეობაში აღინიშნება აფეთქებები პოპულაციის ზრდაში, მაინც გარდაუვალია მათი რაოდენობის შემცირება. ამ რადიკალური ბუმებისა და ვარდნების საპირისპიროდ, სხვა პოპულაციები შედარებით სტაბილურობას ავლენენ დროის მსვლელობაში. მათ პოპულაციის ზომაში აღინიშნება მხოლოდ მცირე ცვლილებები. 23-ე თავში პოპულაციების შესწავლისას ჩვენ ვნახეთ, რომ იქ ხაზი იყო გასმული იმ ურთიერთდამოკიდებულებაზე, რაც არსებობს პოპულაციის გენეტიკასა ანუ გენური ფონდის სტრუქტურასა და დინამიკას, და ევოლუციას შორის. ახლაც, როცა ჩვენ განვიხილავთ პოპულაციას ეკოლოგიის კონტექსტში, ჩვენთვის ცენტრალურ თემად ევოლუცია რჩება.

პოპულაციის ეკოლოგია, ამ თავის ძირითადი თემა, წარმოადგენს დისციპლინას, რომელიც შეისწავლის პოპულაციებს გარემოსთან მიმართებაში. მასში შედის გარემოს გავლენა პოპულაციის სიმჭიდროვეზე და დისტრიბუციაზე, ასაკის სტრუქტურა და ვარიაციები პოპულაციის ზომაში. ალასკის კუნძულიდან მოშორებით, წმინდა პავლეს კუნძულზე ბინადარი ბეწვიანი სელაპის პოპულაცია (სურათი 52.1), წარმოადგენს იმ პოპულაციას, რომელმაც განიცადა დრამატული რყევები ზომაში. XX საუკუნეში მათზე ნადირობის გამო უმცირეს ზომამდე დასული მათი პოპულაცია, უსწრაფესად გაიზარდა როგორც კი დაიწყეს სელაპების დაცვა. ამ შემთხვევაში პოპულაცია შემცირდა ადამიანის მტაცებლობის გამო შემცირდა, მაგრამ არსებობს პოპულაციების ზრდისა და შემცირების ბევრი სხვა მიზეზიც.

მოგვიანებით ამავე თავში ჩვენ მივმართავთ პოპულაციის ამოსავალ კონცეფციებს, რომელსაც ადამიანის პოპულაციაზე განვავრცობთ. ახლა მოდით, დავიწყოთ პოპულაციის ზოგიერთი სტრუქტურული და დინამიკური ასპექტებით, რომლებიც ყველა სახეობაზე ვრცელდება.

კონცეფცია 52.1

დინამიკური მიოლოგიური პროცესები გავლენას ახდენენ პოპულაციის სიმჭიდროვეზე, დისპერსიასა (გაფანტვასა) და დემოგრაფიაზე

პოპულაცია არის ერთი რომელიმე სახეობის ინდივიდების ჯგუფი, რომლებიც ცხოვრობენ საერთო ტერიტორიაზე. პოპულაციის წევრები იყენებენ ერთსა და იმავე რესურსებს, მათზე გავლენას ახდენს ერთი და იგივე გარემო ფაქტორები, აქვთ ერთმანეთზე ურთიერთმოქმედება და ერთმანეთთან შეჯვარების მაღალი ალბათობა. პოპულაციებმა შეიძლება ევოლუცია განიცადონ ბუნებრივი სელექციის გზით, რომელიც გავლენას ახდენს მემკვიდრეობით განსხვავებულობაზე ინდივიდებს შორის და დროთა განმავლობაში ცვლის სხვადასხვა თვისობრივ შტრიხებს. (იხ. თავი 23)

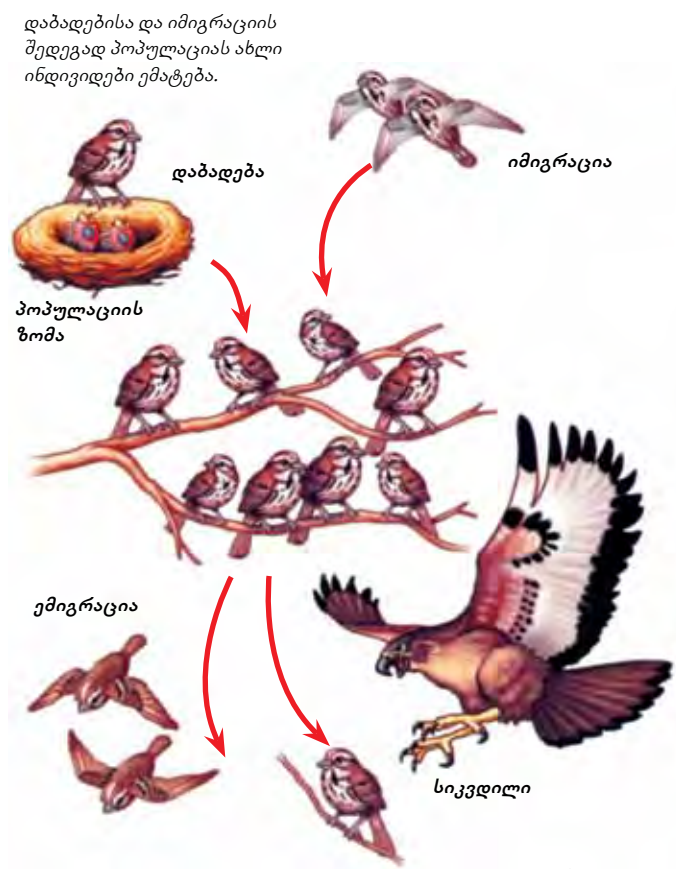
სიმჭიდროვე და დისპერსია (გაფანტვა)

ნებისმიერი მოცემული დროისათვის ნებისმიერ პოპულაციას აქვს სპეციფიკური საზღვრები და სპეციფიკური ზომა (ანუ ამ საზღვრებში მცხოვრები ინდივიდების რაოდენობა). ეკოლოგები პოპულაციის კვლევას, როგორც წესი, იწყებენ შესასწავლი ორგანიზმების შესაბამისი ფარგლების განსაზღვრითა და იმ შეკითხვებით, რომლებსაც უნდა გასცენ პასუხი. პოპულაციის ფარგლები შეიძლება ბუნებრივი იყოს, როგორც ესაა Sterna spp.-ს შემთხვევაში, რომლებიც ბინადრობენ ზემო ტბის ერთ გარკვეულ კუნძულზე. პოპულაციის ფარგლებში შეიძლება ასევე იყოს პირობითი, ისეთი, როგორსაც მკვლევარი თავად გადაწყვეტს, როგორც, მაგალითად, მუხების შემთხვევაში, რომლებიც გავრცელებულია მინესოტას ერთ-ერთ სპეციფიკურ ოლქში. ფარგლების განსაზღვრის შემდეგ ხდება პოპულაციის აღწერა მისი სიმჭიდროვისა და **დისპერსიის (გაფანტვის)** მიხედვით. **სიმჭიდროვე** არის ინდივიდების რაოდენობა ტერიტორიის ერთ ერთეულზე. მაგალითად, მინესოტას ოლქში გავრცელებული მუხების რაოდენობა 1 კვადრატულ მეტრზე, ანდა ბაქტერიის (Escherichia coli) რაოდენობა საცდელი კოლბის 1 მილილიტრ წყალში. **დისპერსია (გაფანტვა)** არის პოპულაციის ფარგლებში ინდივიდებს შორის არსებული დაშორების მოდელი.

სიმჭიდროვე: დინამიკური პერსპექტივა

ზოგ, თუმცა, იშვიათ შემთხვევაში შესაძლებელია პოპულაციის ზომისა და განლაგების განსაზღვრა პოპულაციის ფარგლებში არსებული თითოეული ინდივიდის დათვლით. მაგალითად, ჩვენ შეგვიძლია დავთვალოთ თითოეული ზღვის ვარსკვლავი, რომლებიც მოქცევის შედეგად წარმოქმნილ წყალსაგუბარში არიან, დიდტანიანი ცხოველების ჯოგები, ისეთების, როგორიცაა სპილოები და ბიზონები, შეიძლება ზოგჯერ ძალიან ზუსტად დაითვალოს ვერტმფრენიდან. მაგრამ უმეტეს შემთხვევაში, მიუხედავად იმისა, რომ შეიძლება პოპულაციის ყველა ინდივიდის დათვლა, ეკოლოგები ამის ნაცვლად იყენებენ ნიმუშის აღების სხვადასხვა ტექნიკას იმისათვის, რომ გაარკვიონ პოპულაციის ზომა და სიმჭიდროვე. მაგალითად, მათ შეუძლიათ დათვალონ მუხის ხეები რამოდენიმე პირობითად აღებულ 10 X 100 მეტრ ფართობზე, როგორც ნიმუში, გამოიკვლიონ საშუალო სიმჭიდროვე ნიმუშის მიხედვით და შემდეგ ექსტრაპოლირება გააკეთონ მთლიან არეალში პოპულაციის ზომის გასარკვევად. ამგვარი გამოთვლები უფრო ზუსტია, როცა უფრო მეტი ნიმუში-ტერიტორიის ფართობი იზომება და როცა ბუნებრივი საცხოვრებელი გარემო ჰომოგენურია. ზოგ შემთხვევაში ინდივიდუალურ ორგანიზმთა დათვლის ნაცვლად პოპულაციის ეკოლოგები სიჭარბეს იგებენ პოპულაციის ზომის სხვა ინდიკატორების მიხედვით, მაგალითად, როგორიცაა ბუდეებისა და ბუნაგების რაოდენობა, ცხოველთა კვალი ანდა ფეკალური ნარჩენები.

ველური ბუნების ცოცხალი ორგანიზმების რაოდენობისა და სიმჭიდროვის გასარკვევად ნიმუშის აღების კიდევ



▲ *სურათი 52.2* **პოპულაციის დინამიკა.**



(ა) ჯგუფებში შეგროვება. *მრავალი ცხოველისთვის, მაგალითად ამ მგლებისთვის ჯგუფებში შეგროვებას მოგება მოაქვს. იზრდება ნადირობის ეფექტურობა, ჯგუფის წევრებზე ნაწილდება ნაშიერების დაცვა და მოვლა, და მარტივდება შემოჭრილი ინდივიდების ჯგუფის ტერიტორიიდან გაძევება.*



(ბ) უნიფორმა. *პატარა კუნძულებზე მობუდარ ფრინველებს, მაგალითად ატლანტიკის ოკეანის სამხრეთში, სამხრეთის ჯეორჯიას კუნძულზე მობინადრე სამეფო პინგვინების ინდივიდებს შორის დაახლოებით ერთნაირი მანძილია, რომელიც არ ირღვევა მეზობლების აგრესიული ქცევის გამო.*



(გ) შემთხვევითობა. *ბაბუაწვერები ქარით მოტანილი თესლებიიდან ამოდის, რომლებიც მიწაზე ნებისმიერ ადგილს ხვდებიან და მოგვიანებით ღივდებიან.*

▲ *სურათი 52.2* ***გეოგრაფიული არეალის ფარგლებში პოპულოაციის განაწილების სტრუქტურა.***

ერთ, მეტად გავრცელებულ ტექნიკას წარმოადგენს დაჭერა-აღნიშვნის (ნიშნის დადების) მეთოდი. მკვლევარები შესასწავლი პოპულაციის საცხოვრებელ ტერიტორიაზე ხაფანგებს დგამენ. დაჭერილ ცხოველებს ნიშნებს ადებენ ეტიკეტების, საყელოების, სამაჯურების ანდა საღებავის ლაქების სახით და შემდეგ ათავისუფლებენ. რამოდენიმე დღის ან კვირის შემდეგ, ანუ საიმისოდ საკმარისი დროის გასვლის შემდეგ, რომ ნიშანდადებული ცხოველი გაერიოს პოპულაციის სხვა უნიშნო ცხოველებში, ხაფანგებს ისევ დგამენ. მეორედ დაგებულ ხაფანგებში ხვდებიან როგორც ნიშანდადებული, ასევე უნიშნო ინდივიდები. ამ მონაცემების მიხედვით მკვლევარებს შეუძლიათ, განსაზღვრონ პოპულაციაში არსებული ინდივიდების მთლიანი რაოდენობა. ყურადღება მიაქციეთ, რომ ნიშნის დადების მეთოდის მიხედვით თითოეულ ნიშანდადებულ ინდივიდს ხაფანგში მოხვედრის იგივე ალბათობა აქვს, როგორც თითოეულ უნიშნო ინდივიდს. ვარაუდი ყოველთვის საიმედო და ზუსტი არ არის, რადგან ხაფანგში ერთხელ უკვე მოყოლილი ცხოველი შეიძლება მომავალში სხვადასხვა სიხშირით მოყვეს. პოპულაციის სიჭარბე სტატიკური ხასიათისა არ არის. იგი წარმოადგენს ორი პროცესის, პოპულაციის ინდივიდთა დამატებასა და მოკლებას შორის დინამიკური ურთიერთმოქმედების შედეგს **(სურათი 52.2.)**. პოპულაციაში ინდივიდების დამატებას ადგილი აქვს შობადობის შემთხვევაში (ამ მოვლენას ჩვენ განვმარტავთ ქვემოთ და იგი მოიცავს რეპროდუქციის ყველა ფორმას) და **იმიგრაციის შემთხვევაში,** რაც წარმოადგენს სხვა არეალებიდან ახალი ინდივიდების შემოერთებას. პოპულაციიდან ინდივიდების მოკლების ფაქტორს წარმოადგენს სიკვდილი და **ემიგრაცია**. ემიგრაცია არის ინდივიდების წასვლა პოპულაციიდან.

პოპულაციის სიმჭიდროვეზე ყველაზე უფრო აშკარა გავლენის მქონე ფაქტორია დაბადება და სიკვდილი. იმიგრაციას და ემიგრაციასაც შეუძლია ასევე მნიშვნელოვანი გავლენა იქონიოს ლოკალური პოპულაციების სიმჭიდროვეზე. მაგალითად, ბელდინგის თრიების (spermophilus beldingi) გრძელვადიანი შესწავლები კალიფორნიის სიერა ნევადას მთებში გვიჩვენებს, რომ ზოგიერთი თრია თავისი დაბადების ადგილიდან ორი კილომეტრის სიშორეზე გადაადგილდება, რაც მათ სხვა პოპულაციებისათვის იმიგრანტებად აქცევს. პოლ შერმანმა და მარტინ მორტონმა, როცა ისინი კორნელის უნივერსიტეტსა და დასავლურ კოლეჯში მუშაობდნენ, დააფიქსირეს, რომ მათ მიერ გამოკვლეულ პოპულაციებში იმიგრანტები შეადგენდნენ 1-8 % მამრებსა და 0,7-6 % მდედრებს. შესაძლოა ეს დაბალ პროცენტულ მონაცემად გეჩვენოთ, მაგრამ ამგვარი დონე დროთა განმავლობაში პოპულაციათა შორის გაცვლა-გამოცვლის ბიოლოგიურად საყურადღებო და მნიშვნელოვან მაჩვენებელს წარმოადგენს.

დისპერსიის (გაფანტვის) მოდელები

პოპულაციის გეოგრაფიული განფენილობის ფარგლებში ლოკალური სიმჭიდროვე შეიძლება მნიშვნელოვნად სხვადასხვაგვარი იყოს. ლოკალური სიმჭიდროვის სხვადასხვაობა წარმოადგენს ერთ-ერთ იმ მნიშვნელოვან მახასიათებელს, რაც ეკოლოგების ინტერესისა და კვლევის საგანია, რადგანაც იგი გულისხმობს გარემოსთან დაკავშირებულ ფენომენთა და პოპულაციაში ინდივიდთა შორის სოციალურ ურთიერთმოქმედებათა შესახებ მონაცემთა მიღებას. პოპულაციის სიმ-

ჭიდროვეზე ლოკალურ დონეზეც კი გავლენას ახდენს გარემოს სხვადასხვაგვარობა. ზოგიერთი საცხოვრებელი გარემო უფრო ხელსაყრელია სახეობებისათვის ვიდრე სხვა. პოპულაციის სიჭარბის სხვადასხვაგვარობაზე ასევე შეიძლება გავლენა იქონიოს პოპულაციის წევრებს შორის სოციალურმა ურთიერთქმედებამ.

დისპერსიის (გაფანტვის) ყველაზე უფრო გავრცელებული მოდელია ტერიტორიულ მონაკვეთებში ინდივიდთა გაერთიანებულ ჯგუფებად არსებობა. სოკოვანი მცენარეები ხშირად ჯგუფურადაა თავმოყრილი იქ, სადაც ნიადაგი და სხვა გარემო ფაქტორები ხელს უწყობს მათ აღმოცენებასა და ზრდას. მაგალითად სოკოები შეიძლება ჯგუფურად იზრდებოდნენ დამპალ მორზე. მრავალი ცხოველი უდიდეს დროს ატარებს გარკვეულ მიკროგარემოში, ისეთში, რომელიც მათ მოთხოვნებს აკმაყოფილებს. მაგალითად, ტყის მწერები და სალამანდრები უფრო მეტად იყრიან თავს მორების ქვეშ, სადაც ტენიანობა უფრო მაღალია, ვიდრე ღია ადგილებში. ცხოველთა შეჯგუფება შეიძლება ასევე დაკავშირებული იყოს დაწყვილების ქცევასთან. მაგალითად, მაისის ბუზი ხშირად დიდი რაოდენობის ჯგუფებად ცხოვრობს. ეს ქცევა ზრდის ამ მწერების შეჯვარების შანსებს, რადგანაც ისინი მხოლოდ ერთი ან ორი დღის განმავლობაში არიან რეპროდუქტიულად ზრდასრული ორგანიზმები. მგლების ჯგუფმა ასევე შეიძლება უფრო ადვილად შეიპყროს ისეთი დიდტანიანი მსხვერპლი-ცხოველი, როგორიცაა ამერიკული ლოსი, ვიდრე ერთმა მგელმა **(სურათი 52.3.ა.)**.

სტანდარტული ანუ თანაბარი გაფანტვის მოდელი შეიძლება პოპულაციაში ინდივიდებს შორის ურთიერთმოქმედების შედეგი იყოს. მაგალითად, ზოგიერთი მცენარე გამოყოფს ისეთ ქიმიკალებს, რომლებიც ხელს უწყობს ახლომახლო ინდივიდების აღმოცენებასა და ზრდას. ცხოველებში ხშირად ვხვდებით სტანდარტული გაფანტვის მოდელს. ეს ხდება ისეთი სოციალური და ანტაგონისტური ურთიერთმოქმედების შედეგად, როგორიცაა **ტერიტორიულობა** – შემოფარგლული ფიზიკური სივრცის დაცვა სხვა ინდივიდების შემოჭრისაგან. **(სურათი 52.3.ბ.)**. სტანდარტული მოდელები იმდენად გავრცელებული არ არის პოპულაციებში, როგორც ჯგუფური მოდელები. უწესრიგო გაფანტვას ადგილი აქვს მაშინ, როცა არ არსებობს მყარი მიზიდულობა ანდა წინააღმდეგობა პოპულაციის ინდივიდებს შორის ანდა როცა ძირითადი ქიმიური და ფიზიკური ფაქტორები შესწავლის არეალში შედარებით ჰომოგენურია. ერთი ინდივიდის პოზიცია დამოკიდებულია სხვა ინდივიდებზე. მაგალითად, მცენარეები, რომლებიც აღმოცენდნენ ქარის მიერ მოტანილი თესლებისაგან, როგორც მაგალითად, ბაბუაწვერა, ზოგჯერ უწესრიგოდა არიან გარემოში განლაგებულნი. **(სურათი 52.3. გ.)** უწესრიგო მოდელები ისეთი გავრცელებული არ არის ბუნებაში, როგორც შეიძლება გეგონოთ. პოპულაციის უმეტესობაში შეინიშნება ჯგუფური დისტრიბუციის ტენდენცია.

დემოგრაფია

ფაქტორები, რომლებიც გავლენას ახდენენ პოპულაციის სიმჭიდროვისა და გაფანტვის მოდელებზე, ეს არის სახეობათა ეკოლოგიური მოთხოვნილებანი, გარემოს სტრუქტურა და პოპულაციის შიგნით ინდივიდებს შორის ურთიერთქმედება,

ცხრილი 52.1 კალიფორნიის სიონა ნეჯადას ციოგა უღელტეხილის მღლდინგიდს თრიას სიცოცხლის ცხრილი*

	მდედრები					მამრები				
ასაკი (წლები)	წლის დასაწყისში გადარჩენილების რაოდენობა	წლის დასაწყისში გადარჩენილების პროპორცია.	წელიწადში დაღუპულების რაოდენობა	სიკვდილიანობის სიხშირე †	სიცოცხლის დამატებითი საშუალო ხანგრძლივობა (წლები)	წლის დასაწყისში გადარჩენილების რაოდენობა	წლის დასაწყისში გადარჩენილების პროპორცია.	წელიწადში დაღუპულების რაოდენობა	სიკვდილიანობის სიხშირე †	სიცოცხლის დამატებითი საშუალო ხანგრძლივობა (წლები)
0–1	337	1.000	207	0.61	1.33	349	1.000	227	0.65	1.07
1–2	252††	0.386	125	0.50	1.56	248††	0.350	140	0.56	1.12
2–3	127	0.197	60	0.47	1.60	108	0.152	74	0.69	0.93
3–4	67	0.106	32	0.48	1.59	34	0.048	23	0.68	0.89
4–5	35	0.054	16	0.46	1.59	11	0.015	9	0.82	0.68
5–6	19	0.029	10	0.53	1.50	2	0.003	0	1.00	0.50
6–7	9	0.014	4	0.44	1.61	0				
7–8	5	0.008	1	0.20	1.50					
8–9	4	0.006	3	0.75	0.75					
9–10	1	0.002	1	1.00	0.50					

**მამრებსა და მდედრებს სიკვდილის განსხვავებული ასაკი ახასიათებს, ამიტომ ისინი ცალ-ცალკე დათვალეს.*

† *სიკვდილიანობის სიხშირე დროის გარკვეულ ინტერვალში დაღუპული ინდივიდების წილია.*

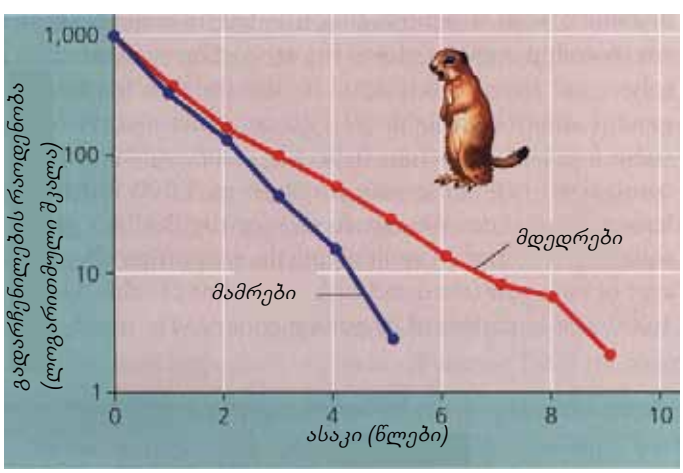
†† *აქ 122 მდედრი და 126 მამრია, რომლებიც პირველი დაჭერისას ერთი წლის იყვნენ. 0-1 ასაკის თრიებს ისინი არ მიათვალეს.*

წყარო: P.W. Sherman and M.L. Morton, "Demography of Belding's Ground Squirrel," Ecology 65 (1984); 1617-1628.

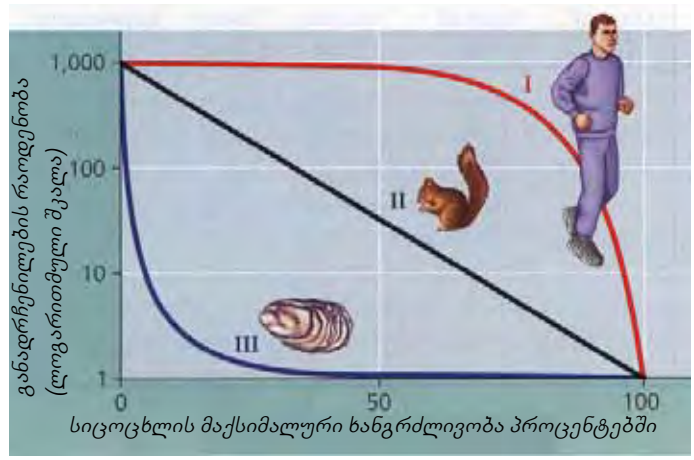
– ასევე გავლენას ახდენენ პოპულაციის სხვა მახასიათებლებზეც. **დემოგრაფია** არის მეცნიერება, რომელიც შეისწავლის პოპულაციის სასიცოცხლო სტატისტიკასა და პოპულაციის ცვლილებებს დროში. დემოგრაფების განსაკუთრებული ინტერესის საგანია შობადობის დონე და ის, თუ როგორ ვარირებს იგი სხვადასხვა ინდივიდებში (განსაკუთრებით მდედრებში) და სიკვდილიანობის დონე. პოპულაციის სასიცოცხლო სტატისტიკური მონაცემების შესაჯამებლად საუკეთესო საშუალებაა სიცოცხლისუნარიანობის დიაგრამების აგება.

სიცოცხლის ხანგრძლივობის დიაგრამები

დაახლოებით ერთი საუკუნის წინ, როცა სიცოცხლის დაზღვევა პირველად შემოიღეს, სადაზღვევო კომპანიებს სჭირდებოდათ იმის დადგენა, თუ საშუალოდ რამდენ ხანს შეეძლო მოცემული ასაკის ინდივიდს სიცოცხლე. ამის გასარკვევად დემოგრაფებმა შეიმუშავეს სიცოცხლის ხანგრძლივობის დიაგრამები, ანუ სპეციფიკურ ასაკზე ორიენტირებული პოპულაციის სიცოცხლის ხანგრძლივობის მოდელების შემაჯამებელი მონაცემები. პოპულაციის ეკოლოგებმა საკითხისადმი ეს მიდგომა არა მხოლოდ ადამიანთა, არამედ სხვა ცოცხალ ორგანიზმთა პოპულაციებთან მიმართებაშიც გამოიყენეს და განავითარეს კვანტიტატიური დემოგრაფია, როგორც პოპულაციის ეკოლოგიის დარგი. სიცოცხლის ხანგრძლივობის დიაგრამის აგების საუკეთესო საშუალებაა, თვალი მივადევნოთ კოჰორტას ანუ ერთი და იმავე ასაკის ინდივიდებისაგან შემდგარი ჯგუფების ცხოვრებას დაბადებიდან სიკვდილამდე. სიცოცხლის ხანგრძლივობის დიაგრამის ასაგებად უნდა განვსაზღვროთ იმ ინდივიდთა რაოდენობა, რომლებიც თითოეულ ასაკობრივ ჯგუფში გარდაიცვლებიან და გამოვითვალოთ კოჰორტას გადარჩენილ ინდივიდებთან მიმართებაში მათი პროპორცია. კოჰორტას სიცოცხლის ხანგრძლივობის დიაგრამის აგება ძნელია გარეულ ცხოველებზე და მცენარეებზე. იგი, ფაქტიურად, შესაძლებელია სახეობათა მხოლოდ მცირე რაოდენობაზე. შერმანისა და მორტონის მიერ



▲ *სურათი 52.4* ***ბელდინგის თრიების მამრებისა და მდედრების გადარჩენის მრუდეები.*** *ამ გრაფიკის y ღერძზე მოცემული ლოგარითმული შკალა მთელ არეალში ნაპოვნი გადარჩენილების რაოდენობის ცვლილებებს ასახავს (2 ინდივიდიდან 1 000-მდე).*



▲ *სურათი 52.5* ***გადარჩენის თეორიული მრუდეები: ტიპი I, II და III.*** *y ღერძი ლოგარითმული, x ღერძი კი ფარდობითი შკალაა, ამიტომ განსხვავებული სიცოცხლის ხანგრძლივობის მქონე სახეობების შედარება ერთ გრაფიკზე შეიძლება.*

ბელდინგის თრიების შესწავლას დიაგრამის აგება მოჰყვა. ეს დიაგრამა მოცემულია სურათზე 52.1. აღნიშნული დიაგრამა პოპულაციის მრავალ დეტალს ხდის ფარდას. მაგალითად, მესამე და მერვე სვეტების სია კოჰორტში შესაბამისად იმ მამრებისა და მდედრების პროპორციის მაჩვენებელია, რომლებიც ჯერ კიდევ ცოცხლები არიან თითოეულ ასაკობრივ ჯგუფში. მეხუთე და მეათე სვეტების შედარება გვაჩვენებს, რომ მდედრებთან შედარებით მამრებს სიკვდილიანობის უფრო მაღალი მაჩვენებელი აქვთ.

გადარჩენის მრუდები (დიაგრამა)

სიცოცხლის ხანგრძლივობის დიაგრამაში მონაცემთა წარმოდგენის გრაფიკულ საშუალებას წარმოადგენს გადარჩენის მაჩვენებლის მრუდია აგება. ეს არის კოჰორტაში ჯერ კიდევ ცოცხალთა წილის, ანდა რაოდენობის მაჩვენებელი ყოველი ასაკობრივი ჯგუფისათვის. მოდით, გამოვიყენოთ ბელდინგის თრიების მონაცემები, რომლებიც მოცემულია დიაგრამაში 52.1, იმისათვის, რომ ავაგოთ გადარჩენის მრუდი ამ პოპულაციისათვის. საერთოდ, გადარჩენის მრუდი იგება ისეთი პოპულაციის კოჰორტებისათვის, რომლებშიც 1.000 ინდივიდია გაერთიანებული. ბელდინგის თრიებისათვის გადარჩენის მრუდის აგება ჩვენ შემდეგნაირად შეგვიძლია: გავამრავლოთ ყოველი წლის დასაწყისში ცოცხალ ინდივიდთა პროპორცია (დიაგრამაზე 52.1. მოცემული მესამე და მერვე სვეტები) 1.000-ზე ანუ კოჰორტას ჰიპოთეტური საწყისის მაჩვენებელზე. შედეგად მივიღებთ ყოველი წლის დასაწყისისათვის ცოცხალ ინდივიდთა რაოდენობას. ამ რაოდენობის შეპირისპირება ბელდინგის თრიების მდედრთა და მამრთა რაოდენობასთან გვაძლევს დიაგრამას 52.4. შედარებით სწორი ხაზი მიუნიშნებს სიკვდილიანობის შედარებით სტაბილურ დონეზე. თუმცა, უნდა აღინიშნოს, რომ მთლიანობაში მამრებს სიცოცხლის ხანგრძლივობის შედარებით დაბალი დონე ახასიათებთ, ვიდრე მდედრებს.

სურათი 52.4. წარმოადგენს ბუნებრივ პოპულაციაში არსებული გადარჩენის მრავალ მოდელთაგან ერთ-ერთს. თუმცა გადარჩენის მრუდები შეიძლება მეტად განსხვავებული იყოს, მაინც შეიძლება დაიყოს სამ ძირითად ტიპად (სურათი 52.5.). I ტიპის მრუდი დასაწყისში სწორია, რაც მიუნიშნებს ადრეულ და შუა ასაკში სიკვდილიანობის დაბალ დონეზე, შემდეგ მრუდი მკვეთრად ვარდება დაბლა რადგანაც სიკვდილიანობის დონე უფროს ასაკში იზრდება. ადამიანებსა და მრავალ სხვა დიდ ძუძუმწოვრებს, რომლებიც მხოლოდ რამოდენიმე ნაშიერს წარმოშობენ და უზრუნველყოფენ მათ სათანადო მზრუნველობით, ხშირად შეესაბამებათ ამგვარი მრუდი. ამის საპირისპიროდ, მესამე ტიპის მრუდი დასაწყისში ძალიან მკვეთრად ვარდება დაბლა, რაც მიუნიშნებს ახალგაზრდებში სიკვდილიანობის ძალიან მაღალ დონეზე, მაგრამ შემდეგ მაღლა იწევს და სწორდება, რადგანაც სიკვდილიანობის დონე მცირდება იმ ინდივიდებში, რომლებმაც მოახერხეს და გარკვეულ კრიტიკულ ასაკში სიკვდილს გადაურჩნენ. მრუდის ეს ტიპი, როგორც წესი, შეესაბამება იმ ორგანიზმებს, რომლებიც ძალიან დიდი რაოდენობის ნაშიერებს წარმოშობენ და მათ მიმართ ზრუნვას ან არ იჩენენ, ან იჩენენ ძალიან მცირე დოზით. ასეთ ორგანიზმთა რიცხვს ეკუთვნის მრავალწლიანი მცენარეები, მრავალი თევზი და ზღვის უხერხემლო ორგანიზმები. მაგალითად ხამანწკამ შეიძლება დაყაროს მილიონობით ქვირითი, მაგრამ უმეტესობა ახალგამოჩეკილი თევზისა ჯერ კიდევ თავკომბალობისას მტაცებლების მსხვერპლი ხდება ან სხვა მიზეზით იღუპება. ის მცირე რაოდენობა, რომლებიც იმდენ ხანს მოახერხებენ გადარჩენას, რომ შესაფერისი სუბსტრატა მოძებნონ, დამაგრდნენ და ზრდა იწყონ, შედარებით დიდხანს ცოცხლობენ. მეორე ტიპის მრუდი პირველსა და მესამეს შორის შუალედურს წარმოადგენს. მასში სიკვდილიანობის დონე უფრო სტაბილურია ორგანიზმთა მთელი სიცოხლის განმავლობაში. გადარჩენის მრუდის ეს ტიპი (იხ. სურათი 52.4.) გვხვდება ბელდინგის თრიებში და ზოგირთ სხვა მღრღნელებში, სხვადასხვა ტიპის უხერხემლოებში, ზოგი ტიპის ხვლიკებში და ზოგიერთ ერთწლიან მცენარეებში.

მრავალი სახეობა ამ სამი ძირითად ტიპს შუა მდებარეობს, ზოგიერთ სახეობაში კი აღინიშნება უფრო რთულ მოდელები. ჩიტებში, მაგალითად, სიკვდილიანობის დონე ძალიან მაღალია ახალგაზრდა ასაკის ინდივიდებს შორის (III ტიპის მრუდის მსგავსად), მაგრამ ზრდასრულ ასაკში იგი აბსოლუტურად სტაბილურია (II ტიპის მრუდის მსგავსად). ზოგიერთ უხერხემლოებში, როგორიცაა, მაგალითად კიბოები, აღინიშნება საფეხურებრივი მრუდი, რომლებშიც მზარდი სიკვდილიანობის მოკლე პერიოდს მოსდევს სიკვდილიანობის შედარებით დაბალი დონე, როცა მათი გარესაფარი უფრო მყარია. იმ პოპულაციებში, რომლებშიც იმიგრაციასა და ემიგრაციას არა აქვს ადგილი, პოპულაციის ზომაში ცვლილების განსაზღვრისათვის გადარჩენა წარმოადგენს ორი ძირითადი ამოსავალი ფაქტორიდან ერთ-ერთს.

ცხრილი 52.2 ტიტგა უღლტცხილის მღგიის თრიემის გამრავლემის ცხრილი

ასაკი (წლები)	ნამშობიარები მდედრების წილი	ერთი მდედრის ერთად დაბადებული ნაშიერების საშუალო რაოდენობა (მამრები + მდედრები)	ერთი მდედრის ერთად დაბადებულ ნაშიერებში მდედრების რაოდენობა	მდედრი ნაშიერების საშუალო რაოდენობა *
0–1	0.00	0.00	0.00	0.00
1–2	0.65	3.30	1.65	1.07
2–3	0.92	4.05	2.03	1.87
3–4	0.90	4.90	2.45	2.21
4–5	0.95	5.45	2.73	2.59
5–6	1.00	4.15	2.08	2.08
6–7	1.00	3.40	1.70	1.70
7–8	1.00	3.85	1.93	1.93
8–9	1.00	3.85	1.93	1.93
9–10	1.00	3.15	1.58	1.58

** მდედრი ნაშიერების საშუალო რაოდენობა უდრის ნამშობიარები მდედრების წილს გამრავლებული ერთი მდედრის ერთად დაბადებულ ნაშიერებში მდედრების საშუალო რაოდენობაზე.*

მონაცემები: P.W. Sherman and M.L. Morton, "Demography of Belding's Ground Squirrel," Ecology 65 (1984); 1617-1628.

რეპროდუქტიულობის დონე

დემოგრაფები, რომლებიც სწავლობენ სექსუალურად რეპროდუქციულ სახეობებს, როგორც წესი, იგნორირებას უკეთებენ მამრებს და ყურადღების კონცენტრაციას ახდენენ პოპულაციის მდედრებზე, რადგანაც ნაშიერებს მხოლოდ მდედრები წარმოშობენ. დემოგრაფები პოპულაციას განიხილავენ, როგორც მდედრების მიერ ახალი მდედრების წარმოშობას. მამრები მნიშვნელოვანნი არიან მხოლოდ როგორც გენების დისტრიბუტორები. პოპულაციის რეპროდუქციის მოდელის აღწერის უმარტივეს გზას წარმოადგენს დავსვათ შეკითხვა: მდედრების ასაკთან ერთად როგორ იცვლება რეპროდუქტიულობის დონე. რეპროდუქტიულობის ცხრილი ანუ ნაყოფიერების დიაგრამა, წარმოადგენს სპეციფიკურ ასაკზე კონცენტრირებულ ჯამურ მონაცემს პოპულაციაში რეპროდიქტულობის დონის შესახებ. ნაყოფიერების დიაგრამის აგების საუკეთესო საშუალებაა რეპროდუქტიულობის დონის გაზომვა კოჰორტაში, დაბადებიდან სიკვდილამდე. სექსუალური სახეობებისათვის რეპროდუქტიულობის ცხრილი აღნუსხავს მდედრ-ნაშიერთა რაოდენობას, რომლებიც წარმოიშვნენ თითოეულ ასაკობრივ ჯგუფში. ცხრილი 52.2. წარმოაჩენს ბელდინგის თრიების რეპროდუქტიულობის დიაგრამას. ისეთ სახეობებში, როგორიცაა ჩიტები და ძუძუმწოვრები, რეპროდიქტიულობა ტოლია მოცემული ასაკობრივი ჯგუფის გამრავლებისუნარიანი მდედრების რაოდენობისა და ამ გამრავლებული მდედრების მიერ წარმოშობილი მდედრი-ნაშიერების რაოდენობის ჯამისა. ამ ორი ციფრის გამრავლება

კი გვაძლევს მოცემული ასაკობრივი ჯგუფის თითოეული მდედრის მიერ წარმოშობილი მდედრი-ნაშიერების საშუალო რაოდენობას (ბოლო სვეტი სურათზე 52.2.). ბელდინგის თრიებში, რომლებიც გამრავლებას იწყებენ ერთი წლის ასაკში, რეპროდუქტიულობა იზრდება და პიკს აღწევს ოთხი წლის ასაკში, შემდეგ კი მცირდება ასაკის მატებასთან ერთად.

რეპროდუქტიულობის დიაგრამები ძალიან განსხვავებულნი არიან სახეობების მიხედვით. ციყვები ჩეკენ ორიდან ექვს ახალშობილს წელიწადში ერთხელ ათ წელიწადზე უფრო ნაკლები დროის მანძილზე. მაშინ, როცა მუხის ხეები ყოველწლიურად ათასობით რკოს ყრიან ათეული და ასეული წლების განმავლობაში. ორკარედი ნიჟარები და სხვა უხერხემლოები ყრიან ასობით და ათასობით კვერცხს ქვირითობის ციკლისას. რატომ ვითარდება რეპროდუქტირების გარკვეული ტიპის მოდელი გარკვეულ პოპულაციაში. ეს შეკითხვა წარმოადგენს ერთ-ერთს იმ მრავალი შეკითხვებიდან, რაც პოპულაციის ევოლუციაში და ევოლუციურ ბიოლოგიაში ისმის. ჯეს საკითხი გახლავთ სიცოცხლის ისტორიის შესწავლის საგანი.

კონცეფცია შემოწმება 52.1

1. ტყის ჩიტების ერთ-ერთი სახეობა ავლენს ტერიტორიულობის ძლიერ მახასიათებელს, მაშინ, როცა სხვა ჩიტები გუნდურად ცხოვრობენ, რა იქნება თითოეული სახეობის სავარაუდო დისპერსიის (გაფანტვის) მოდელი. ახსენით.
2. გარკვეული თევზის სახეობის თითოეული მდედრი ყოველწლიურად ყრის მილიონობით ქვირითს. როგორი იქნება მისი გადარჩენის მოდელი. ახსენით.
3. როგორია პოპულაციაში დაბადებული ბელდინგის თრიების მდედრების საშუალო რაოდენობა 52.2. დიაგრამაზე მოცემული ცხრილის მიხედვით.

პასუხები იხილეთ დამატება ა)-ში.

კონცეფცია 52.2

სიცოცხლის ისტორიის მახასიათებლები მუნებრივი სელექციის პროდუქტს წარმოადგენს

ბუნებრივი სელექცია უპირატესობას ანიჭებს იმ მახასიათებლებს, რომლებიც ზრდიან ორგანიზმის გადარჩენისა და გამრავლების წარმატებას. ყოველ სახეობაში არსებობს ზღვარი გადარჩენასა და ისეთ მახასიათებლებს შორის, როგორიცაა სიჭარბე, მშობლიური ზრუნვის დონე და რეპროდუქტიულობა, ანუ წარმოშობილ ნაშიერთა რაოდენობა (ეს არის მცენარეების მიერ წარმოქმნილი თესლის რაოდენობა და ცხოველების მიერ წარმოშობილი ერთი წყება ნაშიერების რაოდენობა). ის მახასიათებლები, რომლებიც გავლენას ახდენენ ორგანიზმთა გადარჩენისა და გამრავლების დიაგრამაზე (დაბადებიდან სიკვდილამდე) შეადგენს სიცოცხლის ისტორიას. სიცოცხლის ისტორიას აქვს სამი ძირითადი ვარიანტი იმის მიხედვით, თუ როდის იწყება რეპროდუქცია (ეს არის პირველი რეპროდუქციის ანუ სიმწიფის ასაკი), რამდენად ხშირად მრავლდებიან ორგანიზმები და რამდენი ნაშიერი წარმოიშვება თითოეული რეპროდუქტიული ეპიზოდის შედეგად.

საჭიროა გვახსოვდეს, რომ ადამიანთა გამონაკლისის გარდა, (რასაც ჩვენ ამავე თავში მოგვიანებით განვიხილავთ), ორგანიზმები ცნობიერად არ ირჩევენ არც რეპროდუქციის დროს და არც იმას, რამდენი ნაშიერის გაჩენა სურთ.

სიცოცხლის ისტორიის მახასიათებლები წარმოადგენენ ევოლუციის შედეგს, რომლებიც ასახულია ორგანიზმის განვითარებაში, ფიზიოლოგიასა და ქცევებში.

სიცოცხლის ისტორიის განსხვავებულობა

სიცოცხლის ისტორიები მეტად განსხვავებულია. მაგალითად, წყნარი ოკეანის ორაგული იჩიკება მდინარის სათავეებში და შემდეგ ოკეანესკენ მიცურავს, სადაც მას ერთიდან ოთხ წლამდე დრო სჭირდება მოსამწიფებლად. ორაგული ბოლოს ისევ მდინარეს უბრუნდება ქვირითის დასაყრელად. ის ყრის ასობით კვერცხს გამრავლების ამ ერთადერთ ჯერზე და შემდეგ კვდება. რეპროდუქციის ეს ერთჯერადი მოდელი ანუ მხოლოდშობადი (semelparity ლათინური სიტყვებიდან semel – ერთხელ, და parito – დაბადება, შობა, წარმოშობა), ასევე გვხვდება ზოგიერთ მცენარეშიც, როგორიცაა, მაგალითად, აგავა (სურათი 52.6.). აგავები, ანუ საუკუნის მცენარეები, როგორც წესი, არიდულ კლიმატში იზრდებიან, სადაც წვიმები ძალიან იშვიათი და არასტაბილურია. აგავები ხარობენ რამოდენიმე წელი, შემდეგ მათ ეზრდებათ დიდი ყვავილოვანი ღერო, ყრიან თესლს და კვდებიან. აგავას ზედაპირთან ახლომდებარე ფესვები წვიმის შემდეგ წყალს აგროვებენ და გვალვის დროს შრებიან. წყლით მომარაგების ამ უწესრიგობამ შეიძლება რამოდენიმე წლით შეა ფერხოს თესლის წარმოშობა ანდა თესლიდან აღმოცენება. უჩვეულოდ სველი წელიწადის დადგომამდე საკვები ნივთიერებების მარაგის



▲ სურათი 52.6 *ამერიკული აგავა ცხოვრებაში ერთელ გამრავლებადი ორგანიზმის ანუ ბიგ-ბენგ რეპროდუქციის მაგალითია.*

შენახვით, შემდეგ კი მთელი საარსებო რესურსების რეპროდუქციისათვის გამოყენებით აგავას სიცოცხლის ისტორია წარმოადგენს ნესტიან კლიმატზე ადაპტაციის ისტორიას.

მხოლოდ შობადობის საპირისპირო მოვლენას წარმოადგენს განმეორებადი შობადობა (iteroparity ლათინური სიტყვიდან itero – გამეორება), ანუ განმეორებითი რეპროდუქცია. მაგალითად, ზოგიერთი ხვლიკი დებს რამოდენიმე დიდ კვერცხს სიცოცხლის მეორე წელიწადში და შემდეგ ამ რეპროდიქციულ აქტს ყოველწლიურად იმეორებს რამდენიმე წლის განმავლობაში.

რა ფაქტორები განაპირობებენ მხოლოდშობადობის ევოლუციას განმეორებადი შობადობისაგან განსხვავებით? სხვა სიტყვებით თუ ვიტყვით, რამდენს იგებს ინდივიდი გამრავლებაში წარმატების თვალსაზრისით ერთი მოდელიდან, მეორესთან შედარებით. მნიშვნელოვან ფაქტორს წარმოადგენს ნაშიერთა გადარჩენის დონე. იქ, სადაც ნაშიერის გადარჩენის დონე დაბალია, როგორც ესაა უაღრესად სხვადასხვაგვარ ანდა განუჭვრეტავ გარემოში, უპირატესობა ენიჭება მხოლოდშობადობას. ბევრი ნაშიერის ერთბაშად წარმოშობა ამგვარ გარემოში ზრდის იმის ალბათობას, რომ ბოლოსდაბოლოს რამდენიმე გადარჩება. განმეორებადი რეპროდუქცია უპირატესი იქნება უფრო საიმედო გარემოში, სადაც რესურსების მოსაპოვებლად შეჯიბრს უფრო ინტენსიური სახე აქვს. ამგვარ გარემოში რამოდენიმე შედარებით დიდ, კარგად უზრუნველყოფილ ნაშიერს უკეთესი შანსი ექნება იმისა, რომ გადარჩეს და მიაღწიოს გამრავლების ასაკამდე.

ზღვარი და სიცოცხლის ისტორია

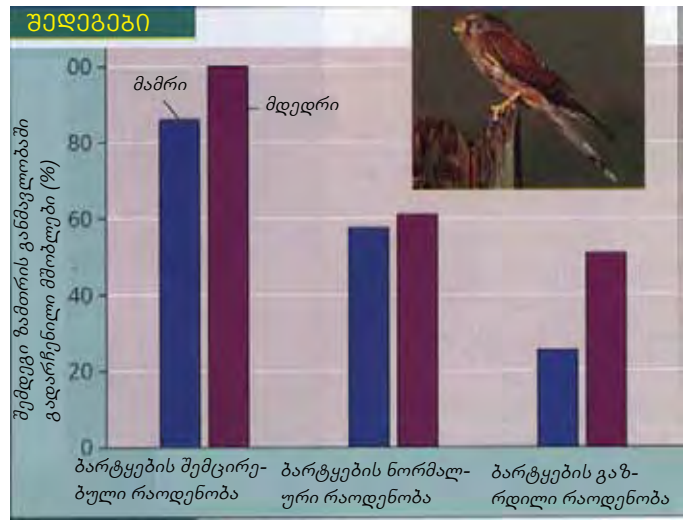
ჩვენ შეგვიძლია, წარმოვიდგინოთ ორგანიზმი, რომელსაც შეუძლია წარმოშვას იმდენადვე ბევრი ნაშიერი, რამდენსაც წარმოშობენ მხოლოდმშობიარე სახეობები, უზრუნველყოს ისინი ისევე, როგორც ამას აკეთებენ ის ორგანიზმები, რომელთაც განმეორებადი შობადობა ახასიათებთ, და კვლავ და კვლავ გაიმეოროს ეს პროცესი, მაგრამ ასეთი ორგანიზმები არ არსებობენ. დრო ენერგია და საკვები, რაც ერთი რამისათვის გამოიყენება, არ შეიძლება, სხვა რამისთვისაც იქნეს გამოყენებული. შესაბამისად, ბუნებრივ სელექციას არ შეუძლია, ერთდროულად გაუკეთოს მაქსიმალიზაცია ყველა ამ რეპროდუქციულ სხვადასხვაგვარობებს. ორგანიზმებს ამოუწურავი რესურსები არა აქვთ. ლიმიტირებული (შეზღუდული) რესურსები ნიშნავს ზღვარს. ეს არის ზღვარი გამრავლებასა და გადარჩენას შორის, როგორც ეს უჩვენა მთელი რიგი ორგანიზმების შესწავლამ. მაგალითად, შოტლანდიაში წითელი ირმის შესწავლამ უჩვენა, რომ ის მდედრები, რომლებიც მშობიარობდნენ ზაფხულში, ხასიათდებოდნენ სიკვდილიანობის უფრო მაღალი დონით ზამთრის განმავლობაში, ვიდრე ის მდედრები, რომლებიც არ მშობიარობდნენ. ევროპული შევარდენის (Falko tinnunculus) შესწავლამ ნათელყო, რა საფასურს იხდიან მშობლები ნაშიერების გადარჩენისათვის. **(სურათი 52.7.)**

სურათი 52.7

კვლევა: როგორ მოქმედებს ჯირკიტას მარცყვმის მშობლების გადარჩენაზე მათ მიერ გამოკვლენილი მშობლიური ზრუნვა?

ექსპერიმენტი *მკვლევრები ნიდერლანდებში, ევროპული კირკიტის მაგალითზე, 5 წლის განმავლობაში სწავლობდნენ მშობლიური ზრუნვის მოქმედებას ამ მშობლების გადარჩენაზე. მკვლევრებს ბარტყები ერთი ბუდიდან მეორეში გადაჰყავდათ და ბუდეებში ბარტყების შემცირებულ რაოდენობას (სამი ან ოთხი), ნორმალურ რაოდენობას (ხუთი ან ექვსი) და დიდ რაოდენობას (ექვსი ან რვა) იღებდნენ. შემდეგი ზამთრის განმავლობაში ისინი გადარჩენილი მდედრი და მამრი მშობელი ფრინველების რაოდენობას ითვლიდნენ (ბარტყებს მდედრებიც და მამრებიც უვლიან).*

შედეგები



დასკვნა *მეტი ბარტყების მქონე კირკიტების გადარჩენის დაბალი სიხშირე მოწმობს, რომ ბევრი ნაშიერის მოვლა უარყოფითად აისახება მშობლების გადარჩენაზე.*

სელექციის წნეხი გავლენას ახდენს ასევე ნაშიერთა რაოდენობასა და ზომას შორის ზღვარზე. ის მცენარეები და ცხოველები, რომელთა შთამომავლებიც სიკვდილიანობის მაღალი დონის რისკის ქვეშ არიან, უმეტესწილად წარმოქმნიან დიდი რაოდენობის შედარებით პატარა ზომის ნაშიერებს. მცენარეები, რომლებიც გავრცელებულია არასრულფასოვან გარემოში, წარმოშობენ უამრავი ოდენობის მცირე ზომის თესლს, რომელთაგანაც მხოლოდ რამოდენიმე თუ შეძლებს შესაფერის გარემოში მოხვედრას გასაღივებლად. მცირე ზომა ასევე ზრდის თესლის გაღივების შანსს იმის წყალობით, რომ უფრო ადვილია მისი გადაადგილება შედარებით შორ მანძილზე შესაფერის გარემოში მოსახვედრად. (სურათი 52.8.ა.). ის ცხოველები, რომლებიც მტაცებლობის რისკის ქვეშ არიან, როგორიცაა, მაგალითად, კაკბები (Perdix spp.), სარდინები და თაგვები ასევე დიდი რაოდენობის ნაშიერებს წარმოქმნიან.

სხვა ორგანიზმებში მშობლიური ზრუნვა ძალიან დიდად ზრდის ნაშიერისათვის გადარჩენის შანსს. მუხის, კაკლისა და ქოქოსის ხეებს დიდი ზომის თესლები აქვთ, რომლებიც შეიცავენ ენერგიის დიდ მარაგსა და საკვებს, რაც ხელს უწყობს



(ა) *სარეველა მცენარეების უმეტესობა, მაგალითად ეს ბაუბაწვერა, სწრაფად იზრდება და მრავალ თესლს იძლევა, რაც იმის გარანტიაა, რომ ზოგიერთი თესლი მაინც გაიზრდება და თვითონაც თესლს წარმოქმნის.*



(ბ) *ზოგი მცენარე, როგორიცაა ეს ქოქოსის პალა, საშუალო რაოდენობის ძალიან დიდ თესლს იძლევა. დიდი ენდოსპერმა ჩანასახისთვის ბევრ საკვებს შეიცავს. ეს ადაპტაცია ხელს უწყობს შთამომავლების შედარებით დიდი ნაწილის წამრატებას.*

▲ *სურათი 52.8* ***მცენარეების თესლის მარცვალის ზომის ცვალებადობა.***

თესლის გაღივებას **(სურათი 52.8.ბ.)**. ცხოველებში მშობლიური ზრუნვა ყოველთვის არ მთავრდება ინკუბაციის ან ორსულობის შემდეგ. მაგალითად, პრიმატები მუცლად ატარებენ ერთ ან ორ ნაშიერს ერთ ჯერზე. ამ სახეობის ინდივიდებში მშობლიური ზრუნვა და სწავლების ხანგრძლივი პერიოდი, რაც პირველი რამოდენიმე წლის განმავლობაში გრძელდება, ნაშიერთა შეგუებისათვის მეტად მნიშვნელოვანია.

კონცეფცია შემოწმება 52.2

1. წარმოიდგინეთ ორი მდინარე: პირველში ნაკადული ჩაედინება და მასში ყოველთვის სტაბილურადაა წყლის დონე და ტემპერატურა მთელი წლის განმავლობაში. მეორე გადის უდაბნოზე და ამდენად, ხან შრება და ხან პირიქით, დიდდება სხვადასხვა ინტერვალებში. რომელი უფრო მეტ სახეობებს მისცემს საცხოვრებელს განმეორებითადმშობიარე ცხოველთათვის? რატომ?

კონცეფცია 52.3

იქსპონენციალური მოდელი აღწერს პოპულაციის ზრდას იდეალიზირებულ ამბიენტურ გარემოში

სიცოცხლის ისტორიის კონცეფცია იძლევა ბიოლოგიურ საფუძველს პოპულაციის ზრდის კვანტიტატიური გაგებისათვის. პოპულაციის ზრდის პოტენციალის შესაფასებლად ავიღოთ ერთი ცალი ბაქტერია, რომელსაც შეუძლია ყოველ 20 წუთში იდეალური ლაბორატორიული პირობების შემთხვევაში უჯრედის გახლეჩვით გამრავლდეს. 20 წუთის შემდეგ უკვე ორი ბაქტერია იქნება, 40 წუთის შემდეგ – 4 ბაქტერია, 60 წუთის შემდეგ – 8 ბაქტერია და ა.შ. თუ რეპროდუქცია ამ ტემპით გაგრძელდა და სიკვდილიანობას ადგილი არ ექნა, მხოლოდ დღენახევრის შემდეგ ანუ 36 საათის შემდეგ იმდენი ბაქტერია იქნება, რომ მთელს პლანეტაზე ერთი ფუთის სიმაღლის საფარს შეადგენს. ავიღოთ სხვა სიცოცხლის ისტორია. სპილოს შეუძლია 100 წლის სიცოცხლის მანძილზე წარმოშვას მხოლოდ ექვსი ნაშიერი. ჩარლზ დარვინმა ერთხელ გამოითვალა, რომ ერთი წყვილი სპილოს ჩამომავლები შეადგენენ 19 მილიონს 750 წელიწადში. თუმცა დარვინის გამოთვლა შეიძლება მთლად ზუსტი არ იყოს, ამგვარმა ანალიზმა მას საშუალება მისცა გაეგო, რომ პოპულაციის ზრდას უზარმაზარი შესაძლებლობები აქვს. მაგრამ პოპულაციის აბსოლუტური ზრდა ყველა პოპულაციაში განუსაზღვრელად არ ხდება არც ბუნებაში და არც ლაბორატორიაში. პოპულაცია, რომელიც იწყებს არსებობას პატარა ზომიდან ხელსაყრელ გარემოში შეიძლება სწრაფად გაიზარდოს გარკვეული ხნის განმავლობაში, მაგრამ საბოლოოდ შეზღუდული რესურსებისა და სხვა ფაქტორების შედეგად მისი ზრდა ჩერდება. და მაინც, პოპულაციის ზრდის იდეალიზირებულ აბსოლუტურ გარემოში შესწავლა მეტად სასარგებლო და საჭიროა, რადგან ამგვარი კვლევები ავლენს სახეობათა ზრდის შესაძლებლობებს და იმ პირობებს, რომლებშიც ამ შესაძლებლობათა გამოვლინებაა შესაძლებელი.

ზრდის დონე ერთ სულზე

წარმოიდგინეთ რამოდენიმე ინდივიდისაგან შემდგარი ჰიპოთეტური პოპულაცია, რომელიც ცხოვრობს იდეალურ, აბსოლუტურ გარემოში. ამ პირობებში ინდივიდების შესაძლებლობებზე არანაირი შეზღუდვები არ არსებობს იმისათვის, რომ ენერგია მოიკრიბონ, გაზარდონ და გამრავლდნენ. არსებობს მხოლოდ თანდაყოლილი ბიოლოგიური შეზღუდვები, რაც მათ სიცოცხლის ისტორიის მახასიათებლებთანაა დაკავშირებული. პოპულაცია გაიზრდება ყოველი ახალშობილის დაბადებისა და სხვა პოპულაციებიდან ინდივიდთა იმიგრაციის მეშვეობით, და პოპულაცია შემცირდება პოპულაციის ინდივიდთა სიკვდილითა და ამ პოპულაციიდან ინდივიდების ემიგრაციით. გამარტივების მიზნით ჩვენ იგნორირებას გავუკეთებთ იმიგრაციის და ემიგრაციის ფაქტორებს (უფრო კომპლექსური ფორმულირება, რა თქმა უნდა, ამ ფაქტორებსაც გაითვალისწინებდა). ამრიგად, ჩვენ შეგვიძლია განვსაზღვროთ პოპულაციის ზომის ცვლილება ფიქსირებული დროის ინტერვალში ქვემოთ მოყვანილი ვერბალური ტოლობის მეშვეობით:

პოპულაციის ზომის ცვლილება დროის ინტერვალში = *დაბადება დროის ინტერვალში* — *სიკვდილი დროის ინტერვალში*

ჩვენ შეგვიძლია გამოვიყენოთ მათემატიკურიგამოთვლის სისტემა ამ ურთიერთობის უფრო მოკლედ გამოსახატავად. თუ N წარმოადგენს პოპულაციის ზომას და t წარმოადგენს დროს, მაშინ ΔN – არის ცვლილება პოპულაციის ზომაში, ხოლო Δt – დროის ინტერვალი (რომელიც შეესაბამება სიცოცხლის პერიოდს ანდა სახეობის თაობის დროს), რომლის განმავლობაშიც ჩვენ გამოვითვლით პოპულაციის ზრდას. (ბერძნული ასო Δ – დელტა, აღნიშნავს ცვლილებებს, როგორიცაა, დროის ცვლილება). ახლა ჩვენ შეგვიძლია გადავწეროთ ვერბალური ტოლობა შემდეგნაირად:

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = B - D$$

სადაც **B** არის პოპულაციაში შობადობის შემთხვევების რაოდენობა ამ დროის ინტერვალში, ხოლო D არის გარდაცვალების რაოდენობა.

შემდეგ ჩვენ შეგვიძლია ეს მარტივი მოდელი ისეთ მოდელად გარდავქმნათ, სადაც დაბადება და სიკვდილი გამოხატულია, როგორც ერთ ინდივიდზე შობადობისა და სიკვდილიანობის საშუალო მაჩვენებელი გარკვეული დროის ინტერვალში. ერთ სულზე შობადობის დონე არის იმ ნაშიერთა რაოდენობა, რომლებიც წარმოიშვნენ დროის ერთ წილში პოპულაციის საშუალო წევრის მიერ. თუ მაგალითად, 1.000 ინდივიდისაგან შემდგარ პოპულაციაში წელიწადში 34 დაბადების შემთხვევაა, მაშინ ყოველწლიური შობადობის მაჩვენებელი ერთ სულზე იქნება 34/1000, ანუ 0.034. თუ ჩვენ გვეცოდინება ერთ სულზე წლიური შობადობის მაჩვენებელი (რომელიც b –ით არის აღნიშნული), ჩვენ შეგვიძლია, გამოვიყენოთ შემდეგი ფორმულა: B = bN, იმისათვის, რომ გამოვითვალოთ ნებისმიერი ზომის პოპულაციის მოსალოდნელი წლიური შობადობის შემთხვევების რაოდენობა, მაგალითად, ისეთი პოპულაციისა, რომელშიც ერთ სულზე წლიური შობადობის დონეს შეადგენს 0.034 ხოლო პოპულაციის ზომას წარმოადგენს 500 ინდივიდი:

B = bN
B = 0,034 × 500
B = 17 *წელიწადში*

ამის მსგავსად, ერთ სულზე სიკვდილიანობის დონე (რომელიც m სიმბოლოთია გამოხატული) საშუალებას გვაძლევს, გამოვთვალოთ ერთ წილ დროზე ნებისმიერი ზომის პოპულაციის სიკვდილიანობის მოსალოდნელი რაოდენობა. თუ m =0.016 ერთ წელიწადში, ჩვენ უნდა მოველოდეთ ყოველწლიურად სიკვდილს 16 შემთხვევას იმ პოპულაციაში, რომელიც 1.000 ინდივიდისაგან შედგება. ბუნებრივი პოპულაციისათვის ერთ სულზე შობადობის ან სიკვდილიანობის დონე შეიძლება გამოვითვალოთ პოპულაციის ზომის და ამ პოპულაციის სიცოცხლის ხანგრძლივობისა და რეპროდუქტიულობის მაჩვენებელი დიაგრამული მონაცემების მიხედვით (მაგალითად, დიაგრამა 52.1. და 52.2.)

(გვ.15) ახლა ჩვენ შეგვიძლია გავიმეოროთ პოპულაციის ზრდის ტოლობა, მხოლოდ ამჯერად გამოვიყენოთ ერთ სულზე შობადობისა და სიკვდილიანობის მაჩვენებლები, და არა სიკვდილისა და დაბადების შემთხვევათა რაოდენობები:

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = bN - mN$$

კიდევ ერთი და ბოლო გამარტივება მდგომარეობს წყობაში. პოპულაციის ეკოლოგები ძალიან არიან დაინტერესებულები ერთ სულზე შობადობასა და სიკვდილიანობას შორის სხვაობით. ეს სხვაობა არის ერთ სულზე ზრდის მაჩვენებლი ანუ r:

$$r = b - n$$

r – უჩვენებს იმას, მოცემული პოპულაცია იზრდება (r>0), თუ მცირდება (r<0). პოპულაციის ნულოვან ზრდას (პნზ) ადგილი აქვს, როცა ერთ სულზე შობადობისა და სიკვდილიანობის მაჩვენებლი ერთმანეთის ტოლია (r=0). პოპულაციაში, რა თქმა უნდა, შობადობის შემთხვევებიც არის და სიკვდილიანობის შემთხვევებიც, მაგრამ ისინი ერთმანეთს ზუსტად აბალანსებენ.

ერთ სულზე ზრდის მაჩვენებლის გამოყენებით, ახლა ჩვენ გადავწერთ ტოლობას პოპულაციის ზომაში ცვლილებების შეტანით:

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = rN$$

მრავალი ეკოლოგი იყენებს დიფერენციალური გამოთვლის მეთოდს პოპულაციის ზრდის (როგორც დროის გარკვეუ-

ლი პერიოდისათვის ზრდის) მაჩვენებლის გამოსახატავად:

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

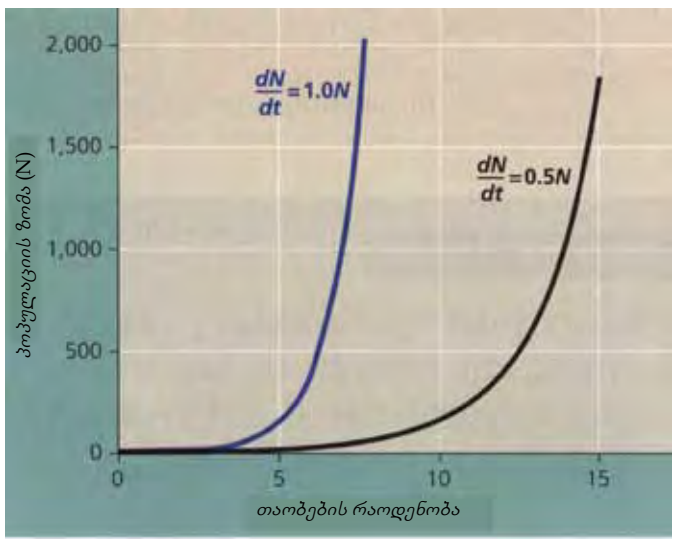
თუ თქვენ ჯერ არ გისწავლიათ გამოთვლა, ნუ შეგაშინებთ ჩვენი ბოლო ტოლობის ფორმა. ეს არსებითად ისეთივეა, როგორიც წინა, იმის გამოკლებით, რომ დროის ინტერვალი Δt ძალიან მოკლეა და იგი ტოლობაში მოცემულია, როგორც dt.

ექსპონენციალური (საჩვენებელი) ზრდა

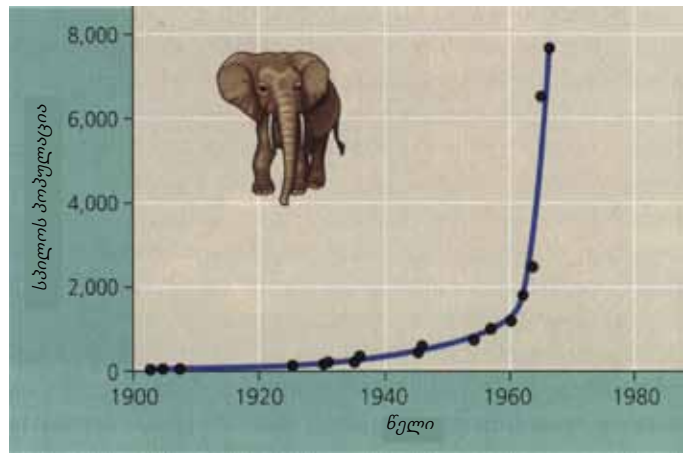
წინ ჩვენ განვიხილეთ პოპულაცია, რომლის თითოეული წევრისათვის ხელმისაწვდომია უხვი საკვები და რომლებსაც შეუძლიათ თავისუფლად გამრავლება მათი ფიზიოლოგიური შესაძლებლობების მიხედვით. პოპულაციის ასეთ იდეალურ პირობებში ზრდას ეწოდება პოპულაციის ექსპონენციალური (საჩვენებელი) ზრდა. იგი ასევე ცნობილია, როგორც პოპულაციის გეომეტრიული ზრდა. ამ პირობებში ერთ სულზე ზრდის მაჩვენებელმა სახეობებში შეიძლება მიაღწიოს მაქსიმალურ ნიშნულს. ამას ეწოდება ზრდის ნამდვილი (ბუნებრივი) მაჩვენებელი და იგი აღინიშნება, როგორც Rmax. ამრიგად, პოპულაციის ექსპონენციალური ზრდის ტოლობა იქნება:

$$\frac{dN}{dt} = r_{max}N$$

ექსპონენციალურად მზარდი პოპულაციის ზომა გარკვეულ დონემდე იზრდება და საბოლოოდ იღებს J ფორმის მრუდის სახეს. (სურათი 52.9.). როცა ზრდის ბუნებრივი მაჩვენებელი მუდმივია, პოპულაცია უფრო მეტ ახალ ინდივიდს იძენს დროის ერთ წილში, იმ პირობებში, როცა ის დიდია, ვიდრე მაშინ, როცა ის პატარაა. ასე, რომ მრუდი, რომელიც გამოსახულია დიაგრამაზე 52.9, დროთა განმავლობაში უფრო და უფრო ციცაბო ხდება. ეს იმიტომ, რომ პოპულაციის ზრდა დამოკიდებულია N-ზე და ასევე Rmax-ზე, ხოლო როცა მათ ერთ სულზე ზრდის მაჩვენებელი ერთნაირი აქვთ, დიდ პოპულაციაში უფრო მეტია შობადობის შემთხვევები (და სიკვდილიანობისაც), ვიდრე პატარა პოპულაციაში. დიაგრამიდან 52.9. ასევე ნათელი ხდება, რომ ის პოპულაცია, რომელსაც ბუნებრივი ზრდის მაჩვენებელი მაღალი აქვს (dN/dt=1.0N), უფრო სწრაფად გაიზრდება, ვიდრე ის პოპულაცია, რომელსაც ზრდის დაბალი მაჩვენებელი აქვს (dN/dt=0.5N).



▲ *სურათი 52.9* ***ექსპონენციური მოდელით ნაწინასწარმეტყველები პოპულაციის ზრდა.*** *ამ გრაფიკზე შედარებულია* r_{max} *-ის სხვადასხვა სიდიდის მქონე პოპულაციების ზრდა. ამ სიდიდის 0.5-დან 1.0-მდე გაზრდა, ზრდის დროის განმავლობაში პოპულაციის ზომის მატების სიჩქარეს, როგორც ამას მრუდეების შესაბამისი აღმავალი ნაწილი ასახავს.*



▲ *სურათი 52.10* ***სამხრეთი აფრიკის კრუგერის ეროვნული პარკის აფრიკული სპილოს პოპულაციის ექსპონენციური ზრდა.***

ექსპონენციალური ზრდის J ფორმის მრუდი ახასიათებს ასევე ზოგიერთ ისეთ პოპულაციებს, რომლებიც ახალ, უცხო გარემოში არიან შეყვანილნი ანდა რომელთა წევრებიც რაიმე კატასტროფული მოვლენის შედეგად სასტიკად შემცირდნენ და უკუქმედების ეფექტით, ახლა ინაზღაურებენ რაოდენობრივ ზრდას. მაგალითად, სურათი 52.10. წარმოადგენს პოპულაციის ექსპონენციალური ზრდის სურათს, რომელსაც ადგილი ჰქონდა კრეგერის ნაციონალური პარკის სპილოების პოპულაციაში, სამხრეთ აფრიკაში, მას შემდეგ რაც მათზე ნადირობა აიკრძალა. ექსპონენციალური ზრდის დაახლოებით 60 წლის შემდეგ სპილოთა დიდმა რაოდენობამ ისეთი დიდი ზიანი მიაყენა პარკის ვეგეტაციას, რომ პარკი სპილოთა საკვები მარაგის ამოწურვის საშიშროების წინაშე დადგა, რაც პოპულაციის ზრდისათვის ბოლოს მოღებას მოასწავებდა მათი შიმშილით სიკვდილის გამო. ვიდრე ეს მოხდებოდა პარკის ხელმძღვანელობამ, პარკის სხვა სახეობათა და ეკოსისტემის დასაცავად, დაიწყო სპილოთა პოპულაციის ლიმიტაცია შობადობის გაკონტროლებისა და სპილოთა სხვა ქვეყნებში ექსპორტირების მეშვეობით.

კონცეპტია შემოწმება 52.3

1. ახსენით რატომ ქმნის J ფორმის მრუდს და არა სწორხაზოვან მრუდს პოპულაციის ზრდის მუდმივი დონე (R max).
2. სად უფროა მოსალოდნელი მცენარეთა პოპულაციის ექსპონენციალური ზრდა, ახალწარმოქმნილ ვულკანურ კუნძულზე, თუ უხვწვიმიან ტყეებში. რატომ?

პასუხები იხ. დამატება ა)-ში.

კონცეპტია 52.4

ლოჯისტიკური ზრდის მოდელი მოიცავს საარსებო შესაძლებლობათა კონცეპტიას

ექსპონენციალური ზრდის მოდელს, როცა რესურსები შეუზღუდავადაა, რეალურ სამყაროში არ ვხვდებით. პოპულაციის სიხშირის ზრდასთან ერთად თითოეულ ინდივიდს სულ უფრო მცირე რესურსებზე მიუწვდება ხელი. ბოლოსდაბოლოს ინდივიდების რაოდენობა, რომლებიც უნდა დაიტიოს საცხოვრებელმა გარემომ, უსაზღვრო არ არის. ეკოლოგები საარსებო შესაძლებლობას, რომელიც გამოიხატება, როგორც K, განმარტავენ, როგორც პოპულაციის ზომის მაქსიმუმს, რომელიც შეიძლება, რომ გარკვეულმა გარემომ დაიტიოს. საარსებო შესაძლებლობათა მოცულობა ფიქსირებული (უცვლელი) არ არის. იგი ვარირებს დროსა და სივრცეში ლიმიტირებული რესურსების რაოდენობის მიხედვით. ენერგია, თავშესაფარი, ნიადაგის საკვები ნივთიერებები, წყალი და ბუნაგებისათვის შესაფერისი ადგილები, ყველაფერი ეს შეიძლება მივიჩნიოთ ლიმიტირებულ ფაქტორებად. მაგალითად, საარსებო შესაძლებლობანი ღამურებისათვის შეიძლება იყოს მაღალი ისეთ გარემოში, სადაც შესაბამისი თავშესაფარია და უხვადაა მფრინავი მწერები, და შეიძლება დაბალი იყოს იქ, სადაც საკვები უხვადაა, მაგრამ შესაფერისი თავშესაფარი უფრო ნაკლებად.

პოპულაციის ზრდის დონეზე ასევე შეიძლება ჰქონდეს ძალიან დიდი გავლენა ინდივიდების დიდი რაოდენობით თავმოყრასაც და რესურსების ლიმიტაციასაც. თუ ინდივიდებს არ ექნებათ საჭირო რაოდენობის რესურსებით მომარაგებისა და რეპროდუქციის საშუალება, მაშინ ერთ სულზე შობადობის მაჩვენებელი (b) შემცირდება. თუ ისინი ვერ მოიძიებენ და ვერ მიიღებენ საკუთარი თავის უზრუნველსაყოფელად საჭირო ენერგიას, მაშინ ერთ სულზე სიკვდილიანობის მაჩვენებელი (m) გაიზრდება. როცა b მცირება ანდა m იზრდება, ერთ სულზე ზრდის მაჩვენებელი, r, დაბლა იწევს.

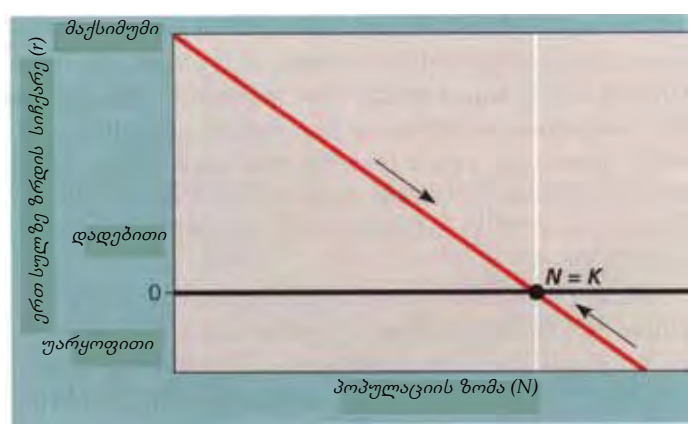
ლოჯისტიკური ზრდის მოდელი

ჩვენ შეგვიძლია შევცვალოთ ჩვენი მათემატიკური მოდელი, იმდაგვარად, რომ შიგ შევიტანოთ ცვლილებები, რომლებსაც ადგილი აქვს ზრდის მაჩვენებელში, როცა პოპულაციის ზომა უახლოვდება საარსებო შესაძლებლობების ზღვარს. **პოპულაციის ზრდის ლოჯისტიკურ მოდელში** ერთ სულზე ზრდის მაჩვენებელი დაბლა ეცემა, საარსებო შესაძლებლობების ზღვართან მიახლოებისას.

ლოჯისტიკური მოდელის აგებას ჩვენ ვიწყებთ ზრდის ექსპონენციალური მოდელით და ვამატებთ მაჩვენებლებს, რაც დაბლა სწევს ერთ სულზე ზრდის მანიშნებელს, იმ პირობებში, როცა N იზრდება. (სურათი 52.11.) თუ პოპულაციის მაქსიმალური ზომა, რაც გარემომ შეიძლება, რომ დაიტიოს (ანუ საარსებო შესაძლებლობები), არის K, მაშინ K – N არის იმ დამატებითი ინდივიდების რაოდენობა, რომლებიც გარემომ შეიძლება, რომ დაიტიოს, ხოლო (K – N)/K წარმოადგენს K-ს ნაწილს, რაც ჯერ კიდევ დასაშვებია პოპულაციის ზრდაში. ექსპონენციალური ზრდის მაჩვენებლის (R max N), გამრავლებით (K – N)/K –ზე, ჩვენ გამოვთვლით პოპულაციის მაჩვენებელს იმ პირობებში, როცა N იზრდება:

$$\frac{dN}{dt} = r_{max}N\frac{(K-N)}{K}$$

სურათი 52.3 წარმოადგენს პოპულაციის ზრდის მაჩვენებლის გამოთვლას პოპულაციის სხვადასხვა ზომის შემთხვევებში, იმ ჰიპოთეტური პოპულაციისათვის, რომელიც ლოჯისტიკური მოდელის მიხედვით იზრდება. როცა N უფრო მცირეა ვიდრე K, პირობა: (K – N)/K უფრო დიდია, ხოლო ერთ სულზე ზრდის მაჩვენებელი R max (K – N)/K, უახლოვდება ზრდის მაქსიმალურ მაჩვენებელს. მაგრამ, როცა N უფრო დიდია, ხოლო რესურსები ლიმიტირებული, მაშინ (K



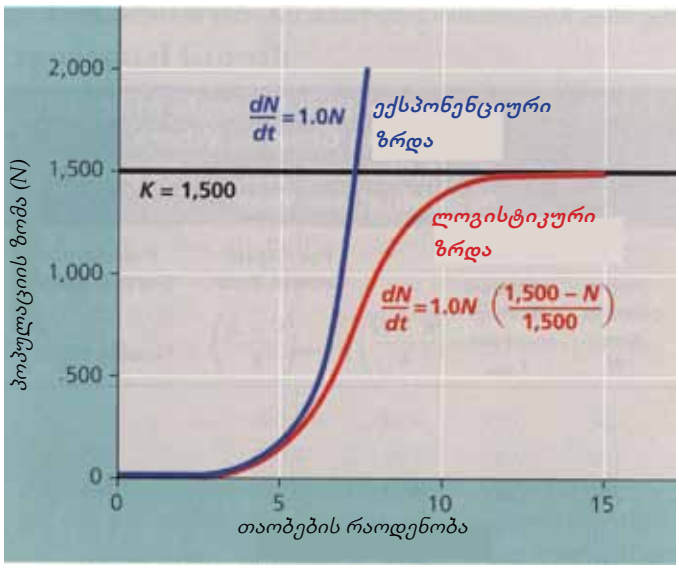
▲ *სურათი 52.11* **პოპულაციის ზომის (N) გავლენა ერთ სულზე მოსულ ზრდის სიჩქარეზე (r).** *ლოგისტიკური მოდელი უშვებს, რომ ერთ სულზე ზრდის სიჩქარე შემცირდება, თუ N გაიზრდება. თუ N K-ზე დიდია, პოპულაციის ზრდის სიჩქარე უარყოფითია და პოპულაციის ზომა მცირდება. წონასწორობა მიიღწევა თეთრ ხასზე, როცა N=K-ს.*

ცხრილი 52.3
პოპულაციის ლოგისტიკური ზრდის ჰიპოთეტური მაგალითი, სადაც ყოველ ინდივიდზე წელიწადში K = 1,0000 და r_{max} = 0,05.

ზრდის დამახასიათებელი სიჩქარე:	პოპულაციის ზომა:	ერთ სულზე ზრდის სიჩქარე		პოპულაციის ზრდის სიჩქარე:*
N	r_{max}	$\left(\frac{K-N}{K}\right)$	$r_{max}\left(\frac{K-N}{K}\right)$	$r_{max}N\left(\frac{K-N}{K}\right)$
20	0.05	0.98	0.049	+1
100	0.05	0.90	0.045	+5
250	0.05	0.75	0.038	+9
500	0.05	0.50	0.025	+13
750	0.05	0.25	0.013	+9
1,000	0.05	0.00	0.000	0

** დამრგვალებულია უახლოეს მთელ რიცხვამდე*

– N)/K უფრო მცირეა და ასევე მცირეა ერთ სულზე ზრდის მაჩვენებელიც. როცა N და K ტოლია, პოპულაცია აღარ იზრდება. ყურადღება მიაქციეთ ცხრილში 52.3, რომ პოპულაციის მთლიანი ზრდის მაჩვენებელი უმაღლეს ნიშნულს აღწევს და ხდება +13 ერთი წლის განმავლობაში, მაშინ, როცა პოპულაციის ზომა შეადგენს ხუთასს ანუ საარსებო შესაძლებლობის ნახევარს. ეს გამოწვეულია იმით, რომ არსებობს ბალანსი ერთ სულზე ზრდის მაჩვენებლისა და პოპულაციის ზომას შორის. როცა პოპულაციის ზომაა 500, ერთ სულზე ზრდის მაჩვენებელი შედარებით მაღალი რჩება (ანუ მაქსიმალური დონის ნახევარი) და პოპულაციაში არის უფრო მეტი გამრავლებისუნარიანი ინდივიდი, ვიდრე იმ პოპულაციაში, რომელის ზომა უფრო ნაკლებია.



▲ *სურათი 52.12* ***ლოგისტიკური მოდელით პროგნოზირებული პოპულაციის ზრდა.*** *პოპულაციის ზრდის სიჩქარე მცირდება, როცა პოპულაციის ზომა (N) გარემოს ტევადობის შესაძლებლობას აღწევს (K). წითელი ხაზი ასახავს პოპულაციის ლოგისტიკურ ზრდას, სადაც r_{max}=1,0 და K = 1 500 ინდივიდია. შესადარებლად, ლურჯი ხაზი იგივე r_{max}–ის მქონე პოპულაციის ზრდის გაგრძელებას ასახავს.*

ცხრილი 52.3 ზომას შორის. როცა პოპულაციის ზომაა 500, ერთ სულზე ზრდის მაჩვენებელი შედარებით მაღალი რჩება (ანუ მაქსიმალური დონის ნახევარი) და პოპულაციაში არის უფრო მეტი გამრავლებისუნარიანი ინდივიდი, ვიდრე იმ პოპულაციაში, რომელის ზომა უფრო ნაკლებია.

ცხრილი 52.3, რომელიც წარმოადგენს პოპულაციის ლოჯისტიკური ზრდის ჰიპოთეტურ მაგალითს, როცა K=1.000 და Rmax = 0.05 ერთ ინდივიდზე ერთ წელიწადში.

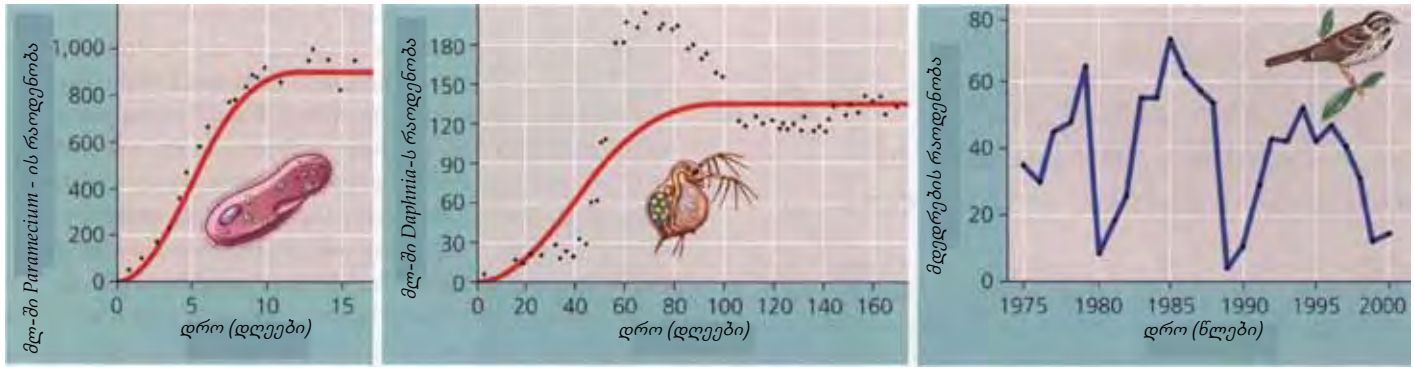
პოპულაციის ზრდის ლოჯისტიკური მოდელი ქმნის სიგმოიდალური, S ფორმის მრუდს, როგორც ზრდის მაჩვენებელს, როცა N შედგენილია დროის გათვალისწინებით (წითელი ხაზი **სურათზე 52.12.**). პოპულაციას ძალიან სწრაფად ემატება ახალი ინდივიდები და ეს ზრდის პოპულაციის საშუალო ზომას, მაშინ როცა პოპულაციაში არა მარტო საკმაო რაოდენობის შობადობიუნარიანი ინდივიდებია, არამედ საკმარისი ადგილი და გარემოს სხვა რესურსებიც უხვადაა. პოპულაციის ზრდის დონე შესამჩნევად ნელდება როცა N უახლოვდება K-ს.

ყურადღება მიაქციეთ, რომ ჩვენ არაფერი გვითქვამს იმის შესახებ, თუ რატომ ეცემა პოპულაციის ზრდის დონე, მაშინ, როცა N უახლოვდება K-ს. პოპულაციის დონის შესამცირებლად უნდა შემცირდეს შობადობის მაჩვენებელი, b, ან უნდა გაიზარდოს სიკვდილიანობის მაჩვენებელი, m, ანდა ორივეს ერთად უნდა ჰქონდეს ადგილი. ქვემოთ, ამავე თავში, ჩვენ განვიხილავთ ზოგიერთ ფაქტორს, რომლებიც გავლენას ახდენენ ამ მაჩვენებლებზე.

ლოჯისტიკური მოდელი და რეალური პოპულაციები

ზოგიერთი პატარა ცხოველის ლაბორატორიული პოპულაციების ზრდას, ისეთის როგორიცაა ხოჭოები და კიბოსებრები ანდა სხვადასხვა სახის მიკროორგანიზმები, როგორიცაა პარამეციუმი და საფუარის ბაქტერიები, აბსოლუტურად შეესაბამება S ფორმის მრუდი **(სურათი 52.13.ა)**. ამ პოპულაციებს ზრდიან ისეთ სტაბილურ გარემოში, სადაც არ არიან მტაცებლები და სხვა სახეობანი, რომლებიც რესურსების მოპოვებაში შეეჯიბრებიან მათ. ეს ის პირობებია, როგორიც ბუნებაში ძალიან დიდ იშვიათობას წარმოადგენს.

ზოგიერთი ძირეული მოსაზრებები, რასაც ლოჯისტიკური მოდელი ეყრდნობა, აშკარად არ ვრცელდება ყველა პოპულაციაზე. მაგალითად, ლოჯისტიკური მოდელი გვთავაზობს, რომ პოპულაციები მყისვე ადაპტირდებიან პოპულაციის ზრდასთან და საარსებო შესაძლებლობას შეუფერხებლად აღწევენ. თუმცა უმეტესობა ბუნებრივ პოპულაციებში ადგილი აქვს შეფერხებებს, იქამდე ვიდრე მზარდი პოპულაციის ნეგატიური შედეგი დადგებოდეს. თუ პოპულაციისთვის საკვები არასაკმარისი შეიქმნა, რეპროდუქცია შემცირდება. თუმცა შობადობის დონემ შეიძლება მყისვე არ იკლოს, რადგანაც მდედრებმა შეიძლება გამოიყენონ თავიანთი ენერგია და



(ა) პარამეციუმის პოპულაცია ლაბორატორიაში. *პატარა კულტურებში Paramecium aurelia-ს ზრდა (შავი წერტილები) ლოგისტიკურ ზრდასთან (წითელი მრუდი) ახლოა, თუ ექსპერიმენტატორი გარემოს მუდმივ პირობებს იცავს.*

(ბ) ლაბორატორიაში დაფნიას პოპულაცია. *Daphnia-ს პოპულაციის ზრდა ლაბორატორიის მცირე კულტურაში (შავი წერტილები) ლოგისტიკურ მოდელს (წითელი მრუდი) ცუდად შეესაბამება. ამ პოპულაციამ მისი ხელოვნური გარემოს ტევადობის შესაძლებლობას გადააჭარბა და შემდეგ პოპულოაციის შედარებით სტაბილურ ზომამდე შემცირდა.*

(გ) მომღერალი ზონოტრიქიას პოპულაცია ბუნებრივ ჰაბიტატში. *მანდარტის კუნძულზდე (ბრიტანული კოლუმბია) მობუდარი მდედრი მომღერალი ზონოტრიქიას პოპულაცია მკაცრი ზამთრის შედეგად პერიოდულად მცირდება და ლოგისტიკური მოდელი პოპულაციის ზრდას კარგად ვერ ასახავს.*

▲ *სურათი 52.13* ***რამდენად შეესაბამება ეს პოპულაციები ლოგისტიკური ზრდის მოდელს?***

განაგრძონ გამრავლება კოდევ ცოტა ხანს. ამან შეიძლება გამოიწვიოს პოპულაციის საარსებო შესაძლებლობებში ცვლილება, სანამ იგი შედარებით სტაბილურ სიხშირეს მიაღწევდეს. სურათი 52.13.ბ. სწორედ ამ ცვლილებას წარმოგვიდგენს წყლის მწერების, დაფნიების, ლაბორატორიულ პოპულაციაში. თუ შემდგომში პოპულაცია საარსებო შესაძლებლობათა ზღვარს ჩამოსცდება, პოპულაციის ზრდაში შეფერხება იქამდე იქნება, ვიდრე რეალურად არ დაიბადებიან ნაშიერები მზარდი რაოდენობით. სხვა პოპულაციები ძალიან ცვალებადი მონაცემებით ხასიათდებიან ისე, რომ საარსებო შესაძლებლობების განსაზღვრაც კი ძნელია. მაგალითად, სურათი 52.13.ც. წარმოადგენს სამხრეთის ბრიტანული კოლუმბიის პატარა კუნძულზე მობინადრე მგალობელი ბეღურების პოპულაციის ზრდაში ცვლილებებს. პოპულაცია სწრაფად იზრდება, მაგრამ პერიოდულად ზამთარში კატასტროფას განიცდის და შესაბამისად ამ პოპულაციას სტაბილური ზომა არა აქვს. მოგვიანებით ამავე თავში ჩვენ განვიხილავთ ამ მერყეობის რამოდენიმე შესაძლო მიზეზს.

ლოჯისტიკური მოდელი ასევე მოიცავს მოსაზრებას იმის შესახებ, რომ პოპულაციის სიმჭიდროვის მიუხედავად, პოპულაციაზე თითოეული ინდივიდის დამატებას ასეთივე ნეგატიური გავლენა აქვს პოპულაციის ზრდის მაჩვენებელზე. თუმცა ზოგიერთ პოპულაციაში აღინიშნება ალლეს ეფექტი. (ეს სახელწოდება მოდის ჩიკაგოს უნივერსიტეტის მეცნიერის, ვ.ქ. ალლეს სახელიდან, რომელმაც პირველმა აღწერა ეს პროცესი). ალლეს ეფექტი გულისხმობს იმას, რომ პოპულაციისთვის შეიძლება უფრო რთული იყოს გადარჩენა და გამრავლება იმ პირობებში, როცა პოპულაციის ზომა მცირეა. მაგალითად, მცენარე შეიძლება დაზიანდეს ძლიერი ქარის გამო, თუ იგი მარტო დგას, მაგრამ თუ ინდივიდთა ჯგუფთან ერთად იზრდება იგი დაცული იქნება. კონსერვატიული ბიოლოგები შიშობენ, რომ თუ გარკვეული ცხოველების პოპულაციები, როგორიცაა მაგალითად მარტორქები, შემცირდება და მათი რაოდენობა კრიტიკულ ზღვარს ჩამოსცილდება, მაშინ გამრავლების სეზონში მდედრი ინდივიდები ვეღარ შეძლებენ მამრების მოძიებას.

მიუხედავად იმისა, რომ ლოჯისტიკური მოდელი ზუსტად ძალიან ცოტა პოპულაციას (თუ საერთოდ რომელიმეს) შეესაბამება, იგი მაინც მეტად მნიშვნელოვან და საჭირო საწყის წერტილს წარმოადგენს იმის გასარკვევად, თუ როგორ იზრდებიან პოპულაციები და იმისთვისაც, თუ როგორ ავაგოთ უფრო რთული მოდელები. ეს მოდელი ასევე მნიშვნელოვანია კონსერვატიული ბიოლოგიისათვის, იმის გასარკვევად თუ რამდენად სწრაფად შეუძლია ამა თუ იმ პოპულაციას ზრდა მას შემდეგ, რაც ის ძალიან მცირე ზომამდე დავა. ნებისმიერი კარგი სასტარტო ჰიპოთეზის მსგავსად, ლოჯისტიკურმა მოდელმა სტიმული მისცა კვლევებს, რომლებსაც შედეგად მოაქვს მნიშვნელოვანი ცოდნა იმ ფაქტორების შესახებ, რომლებიც გავლენას ახდენენ პოპულაციის ზრდაზე.

ლოჯისტიკური მოდელი და სიცოცხლის ისტორია

ლოჯისტიკური მოდელის მიხედვით ერთ სულზე ზრდის მაჩვენებელი სხვადასხვაა იმ პოპულაციებში, რომლებიც ხასიათდებიან ინდივიდთა დაბალი ან მაღალი სიჭარბით, გარემოს საარსებო შესაძლებლობათა შესაბამისად. მაღალი სიჭარბის შემთხვევაში თითოეულ ინდივიდს მცირე რესურსზე მოუწვდება ხელი და პოპულაცია ნელა იზრდება ან საერთოდ არ იზრდება. დაბალი სიჭარბის დროს საპირისპირო მოვლენას აქვს ადგილი. ამ დროს ერთ სულზე საკვები რესურსები შედარებით უხვადაა და პოპულაციას შეუძლია სწრაფი ზრდა. თითოეული პირობის შემთხვევაში სიცოცხლის ისტორიის სხვადასხვა თავისებურებებს ენიჭება უპირატესობა. მაღალი სიჭარბის პოპულაციაში ბუნებრივი სელექცია უპირატესობას ანიჭებს ისეთ ადაპტაციას, რომელიც საშუალებას აძლევს

ორგანიზმს გადარჩეს და გამრავლდეს შედარებით მცირე რესურსების გამოყენებით. ამდენად, შეჯიბრის უნარი და რესურსების მარჯვე გამოყენება უფრო სასარგებლო იქნება იმ პოპულაციებში, რომლებიც ახლოს არიან საარსებო შესაძლებლობასთან. ეს ის თვისებებია, რომლებიც ჩვენ ადრე დავუკავშირეთ განმეორებად შობადობის ფენომენს. დაბალი სიჭარბის პოპულაციებში, მეორეს მხრივ, იმავე სახეობებშიც კი, უპირატესობა ექნება ისეთ ადაპტაციას, რომელიც სწრაფ გამრავლებას უზრუნველყოფს. ეს არის, მაგალითად, მრავალრიცხოვანი პატარა ნაშიერების წარმოქმნა. ეკოლოგებმა სცადეს ამ სხვაობათა დაკავშირება ლოჯისტიკურ მოდელთან სხვადასხვა სიმჭიდროვის პოპულაციებში. სიცოცხლის ისტორიის მახასიათებელთა ბუნებრივი სელექცია, რომელზეც მოქმედებს პოპულაციის სიმჭიდროვე, ცნობილია სახელწოდებით **K-სელექცია**, ანდა სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული სელექცია. ამის საპირისპიროდ, სიცოცხლის ისტორიის სელექციის მახასიათებლებს, რომლებიც მაქსიმალიზაციას უკეთებენ გამრავლების წარმატებას დაბალი სიმჭიდროვის პოპულაციებში, ეწოდება **r-სელექცია** ანდა სიმჭიდროვისაგან დამოუკიდებელი სელექცია. ეს სახელები შესაბამისობაშია ლოჯისტიკური მოდელის ვარიაციებთან. K-სელექცია პოპულაციის ზომას მაქსიმალურად ზრდის და მას ადგილი აქვს იმ პოპულაციებში, რომლებიც მჭიდროდაა დასახლებული და ახლოსაა იმ ზღვართან, რომელსაც მათ გარემოში არსებული რესურსები (საარსებო შესაძლებლობები, K) უდებს. ამის საპირისპიროდ, r-სელექცია მაქსიმალიზაციას უკეთებს ზრდის მაჩვენებელს, r-ს, და მას ადგილი აქვს ისეთ გარემოში, რომლებშიც პოპულაციის სიმჭიდროვე მერყეობს საარსებო შესაძლებლობათა ზღვარს კარგა ქვემოთ და ინდივიდებს არ უწევთ რესურსების მოსაპოვებლად დიდი შეჯიბრი.

ლაბორატორიულმა ექსპერიმენტებმა უჩვენეს, რომ ერთი და იგივე სახეობის სხვადასხვა პოპულაციებში შეიძლება აღინიშნოს K-სელექციისა და r-სელექციის მახასიათებელთა შორის სხვადასხვა ბალანსი არსებული პირობების მიხედვით. მაგალითად, ხილის დროზოფილა, რომლის 200 თაობა გაზარდეს სიმჭიდროვის პირობებში, როცა მათ მინიმალური საკვები-რესურსები ჰქონდათ, უფრო პროდუქტიულები გამოდგნენ, ვიდრე სხვა პოპულაციები, რომელთა მრავალი თაობა გაიზარდა დაბალი სიმჭიდროვისა და უხვი საკვების პირობებში. როგორც აღმოჩნდა, როცა საკვებზე თანაბარი მისაწვდომობა აქვთ, ის ლარვები, რომლებიც მაღალი სიმჭიდროვის პირობებში შეაგროვეს, უფრო სწრაფად ჭამენ, ვიდრე ისინი, რომლებიც დაბალი სიმჭიდროვის პირობებში ცხოვრობდნენ. ხილის მწერის ფენოტიპები, რომლებისთვისაც დაბალი სიმჭიდროვის პირობები შესაფერისია, მაღალი სიმჭიდროვის პირობებში ვერ ავლენენ შეგუების უნარს, როგორც ამას ითვალისწინებს r და K სელექციის თეორია.

r და K სელექციის კონცეფციები კრიტიკის საგანი გახდა. მათ ბრალად ედებოდათ სახეობათა ბუნებრივ ისტორიებში დანახული ვარიაციების მეტისმეტად გამარტივებული ხედვა. სახეობათა უმეტესობა მათი მახასიათებლების მიხედვით არიან r და k სელექციის მიერ წარმოდგენილ ორ უკიდურესობას შორის. r და k სელექციის კრიტიკულმა შეფასებამ ეკოლოგები მიიყვანა სიცოცხლის ისტორიის ევოლუციის ალტერნატული თეორიების შეთავაზებამდე. ამ ალტერნატულმა თეორიებმა, თავის მხრივ, სტიმული მისცეს ისეთ საკითხთა უფრო ღრმა კვლევებს, როგორიცაა: როგორ გავლენას ახდენს სიცოცხლის ისტორიის ევოლუციაზე ისეთი ფაქტორები, როგორიცაა სტრესი, ხელის შეშლა და წარმატებული რეპროდუქციისათვის საჭირო საშუალებათა დონე.

კონცეფცია შემოწმება 52.4

1. ახსენით, რატომ იზრდება უფრო სწრაფად პოპულაცია, რომელიც შეესაბამება ლოჯისტიკური ზრდის მოდელს, მაშინ, როცა იგი საშუალო ზომისაა, ვიდრე მაშინ, როცა იგი შედარებით მცირე ან დიდი ზომისაა.

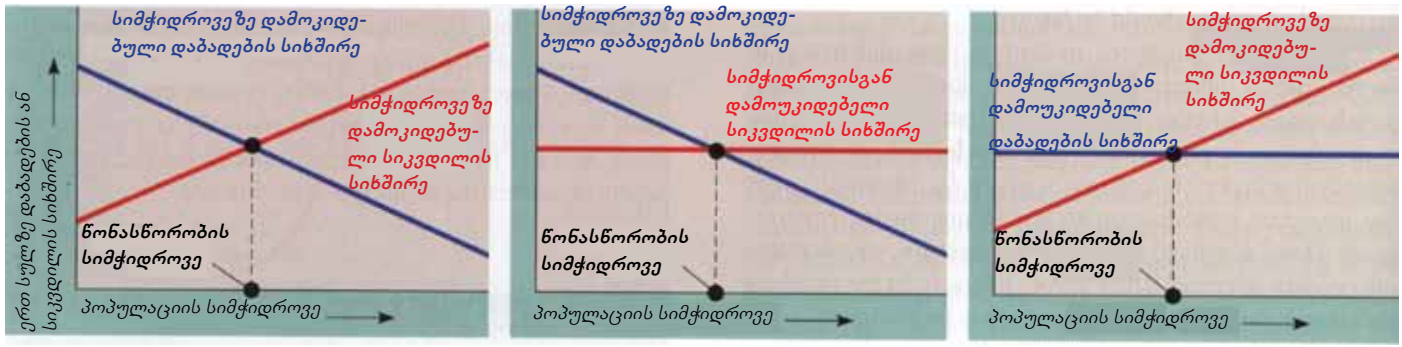
პასუხები იხ. დამატება ა)-ში.

კონცეფცია 52.5

პოპულაციები რეგულირდება მიღწური და ამიღწური გავლენების კომპლექსური ურთიერთმოქმედებით

ამ სექციაში ჩვენ რეგულაციის თემას (იხ. თავი 1.) პოპულაციებს მივუსადაგებთ. ჩვენ შეგვიძლია დავსვათ ორი ძირითადი კითხვა პოპულაციების ზრდის რეგულაციის შესახებ. პირველი, რა გარემო ფაქტორები იწვევენ პოპულაციის ზრდის შეჩერებას? მეორე, რატომ აღინიშნება ზოგიერთ პოპულაციაში რადიკალური მერყეობა დროთა განმავლობაში ზომის თვალსაზრისით, მაშინ როცა სხვა პოპულაციები სტაბილურ სახეს ინარჩუნებენ?

ამ შეკითხვებს აქვს მრავალმხრივი პრაქტიკული გამოყენებითი მნიშვნელობა. სოფლის მეურნეობის მიზანს შეიძლება წარმოადგენდეს მავნებლებისა და პარაზიტების პოპულაციების ზომის შემცირება. თუ სარეველა ბალახი სწრაფად მრავლდება, რა უნდა მოვიმოქმედოთ მისი ზრდის შესაჩერებლად? რატომ აქვს სასტიკი ეფექტი სოფლის მეურნეობის მავნებლებს ერთ ადგილზე და უმნიშვნელო – მეორე ადგილზე? ანდა პირიქით, როგორი გარემო ფაქტორები შეუწყობდა ხელს კვებისა და გამრავლებისათვის ხელსაყრელ საარსებო პირობების შექმნას გადაშენების საშიშროების ქვეშ მყოფი სახეობებისათვის, ისეთებისათვის, როგორიცაა ვეშაპი ან ყიჟინა წერო? ასეთი შეკითხვები, რომლებიც ეხებიან პოპულაციის რეგულაციის ფაქტორებს, წარმოადგენენ მენეჯმენტის პროგრამების ამოსავალ საკითხებს. ეს ის საკითხებია, რომლებიც



(ა) პოპულაციის სიმჭიდროვის ცვლილებასთან ერთად როგორც დაბადების, ასევე სიკვილლის სიხშირე იცვლება.

(ბ) დაბადების სიხშირე პოპულაციის სიმჭიდროვესთან ერთად იცვლება, სიკვდილის სიხშირე კი მუდმივი რჩება.

(გ) სიკვდილის სიხშირე პოპულაციის სიმჭიდროვესთან ერთად იცვლება, დაბადების სიხშირე კი მუდმივი რჩება.

▲ *სურათი 52.14* **პოპულაციის სიმჭიდროვისთვის დადგენილი წონასწორობა.** *ეს მარტივი მოდელი მხოლოდ დაბადების და სიკვდილის სიხშირეებს ითვალისწინებს (მიღებულია, რომ იმიგრაციის და ემიგრაციის სიხშირე ან ნოლია ან ერთმანეთის ტოლია).*

გადაშენების საფრთხის ქვეშ მყოფი გარკვეული ცხოველების სახეობათა გადარჩენას ემსახურებიან.

პოპულაციის ცვლა და პოპულაციის სიმჭიდროვე

პირველ ნაბიჯს, იმის გასარკვევად თუ რატომ ჩერდება პოპულაციის ზრდა, წარმოადგენს იმის შესწავლა, თუ როგორ იცვლება შობადობის, სიკვდილიანობის, იმიგრაციისა და ემიგრაციის დონე, როცა პოპულაციის სიმჭიდროვე იზრდება. თუ იმიგრაცია და ემიგრაცია ერთმანეთს აბალანსებს, მაშინ პოპულაცია იზრდება მაშინ როცა შობადობა აღემატება სიკვდილიანობას, და შესაბამისად, პოპულაცია მცირდება თუ სიკვდილიანობა აღემატება შობადობას.

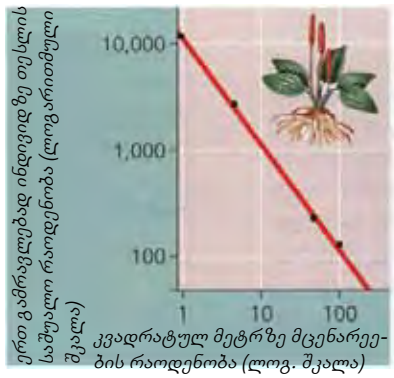
ისეთ მდგომარეობას, როცა შობადობის დონე ან სიკვდილიანობის დონე არ იცვლება პოპულაციის სიმჭიდროვეს -თან ერთად უწოდებენ სიმჭიდროვისგან **დამოუკიდებელ ფაქტორს**. პოპულაციის რეგულაციის კლასიკურ შესწავლებში(კვლევებში) ენდრიუ ვოტკინსონმა და ჯონ ჰარფერმა, უელსის უნივერსიტეტის მცენარეთა პოპულაციების ეკოლოგებმა, აღმოაჩინეს, რომ dune fescune(ოვსიანიცა) ბალახის სიკვდილიანობა უმეტესწილად გამოწვეულია იმ ფიზიკური ფაქტორებით, რომლებიც მსგავსი პოპულაციების განადგურებას იწვევენ ამ პოპულაციის სიმჭიდროვის მიუხედავად. ამის საპირისპიროდ, როცა სიკვდილიანობის დონე იზრდება პოპულაციის ზრდასთან ერთად ანდა შობადობის დონე მცირდება სიმჭიდროვის ზრდის პირობებში, ამას ეწოდება **სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულების ფაქტორები.** ვოლკინსონმა და ჰარფერმა აღმოაჩინეს, რომ dune fascue-ს რეპროდუქციულობა მცირდება, როცა პოპულაციის სიმჭიდროვე იზრდება. ასე, რომ ბალახის ამ პოპულაციაში შობადობის დონის მარეგულირებელ ამოსავალ ფაქტორებს წარმოადგენენ სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულება, მაშინ როცა სიკვდილიანობის დონის მარეგულირებელ ფაქტორს წარმოადგენს სიმჭიდროვისაგან დამოუკიდებელი ფაქტორები. სურათი 52.14. უჩვენებს, როგორ შეიძლება შეწყდეს პოპულაციის ზრდა და მიღწეულ იქნას ბალანსი. სიმჭიდროვისაგან დამოუკიდებელი და სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული ფაქტორების სხვადასხვა კომბინაციების საშუალებით.

სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული პოპულაციის რეგულაცია

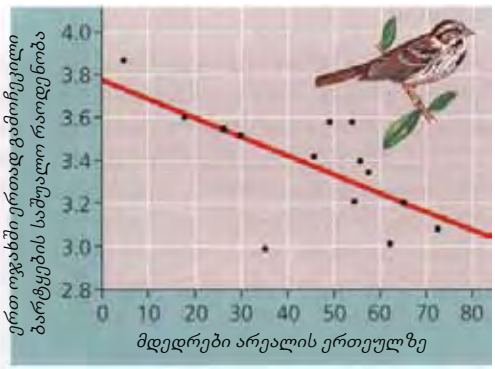
სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული შობადობა და სიკვდილიანობის დონე წარმოადგენს ნეგატიური შედეგი მაგალითს, იმ ტიპის რეგულაციის მაგალითს, რომელიც ჩვენ პირველ თავში განვიხილეთ. პოპულაციის სიმჭიდროვესა და შობადობისა და სიკვდილიანობის მნიშვნელოვან დონეს შორის რაიმე ტიპის უარყოფითი feedback-ის გარეშე პოპულაცია ზრდას არ შეწყვეტს. თუმცაღა მზარდი სიმჭიდროვის პირობებში შობადობის დონე მცირდება და/ან სიკვდილიანობის დონე იზრდება და მოაქვს ნეგატიური შედეგი, რაც აჩერებს პოპულაციის ზრდას, რაკიღა ჩვენ ვიცით როგორ იცვლება შობადობისა და სიკვდილიანობის მაჩვენებელი, ჩვენ გვჭირდება განვსაზღვროთ ის მექანიზმები, რაც ამ ცვლილებებს იწვევს. ამ მექანიზმებმა შეიძლება მოიცვას მრავალი ფაქტორი.

შეჯიბრი რესურსების დასაუფლებლად

გადატვირთული პოპულაციის პირობებში პოპულაციის მზარდი სიმჭიდროვე ამძაფრებს ინტრასპეციფიკურ შეჯიბრს შემცირებული რაოდენობის საკვები ნივთიერებებისა და სხვა რესურსების მოსაპოვებლად, რასაც შედეგად მოსდევს შობადობის დონის შემცირება. მაგალითად, პოპულაციების გადატვირთულობამ შეიძლება შეამციროს მცენარეთა მიერ თესლის წარმოშობა. (სურათი 52.15.ა.). ხელმისაწვდომი საკვების სიმცირე ხშირად ზღუდავს მგალობელი ჩიტების გამრავლებისუნარიანობას. გარკვეულ საცხოვრებელ გარემოში ჩიტების



(ა) მრავალძარღვა. მრავალძარღვას თესლის რაოდენობა (ლანტაგო მაჯორ) სიმჭიდროვის ზრდასთან ერთად მცირდება



(ბ) მომღერალი ზონოტრიქია. მენდერტის კუნძულის (ბრიტანული კოლუმბია) მომღერალი ზონოტრიხიას ბუდეში ერთად გამოჩეკილი ბარტყების რაოდენობა სიმჭიდროვის ზრდასთან და საკვების მარაგი შემცირებასთან ერთად მცირდება.

▲ *სურათი 52.15* ***შემცირებული გამრავლება მაღალი სიმჭიდროვის მქონე პოპულაციაში.***

პოპულაციის ზრდასთან ერთად მდედრები უფრო მცირე რაოდენობით კვერცხებს დებენ. ეს არის საპასუხო რეაქცია სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულ ფაქტორზე. (სურათი 52.15.ბ)., მაღალი სიმჭიდროვის პირობებში მცხოვრებ, მდედრ მგალობელ ბეღურებზე ჩატარებულ ექსპერიმენტებში დამატებით მიეწოდათ საკვები. შედეგად მივიღეთ ის, რომ მათ აღარ შეამცირეს გამოჩეკილი ბარტყების რაოდენობა.

ტერიტორიულობა

მრავალ ხერხემლიან და ზოგიერთ უხერხემლო ცხოველში პოპულაციის სიმჭიდროვე შეიძლება შეზღუდოს ტერიტორიულობამ. ტერიტორიული სივრცე ხდება ის რესურსი, რომლის მოსაპოვებლადაც ინდივიდებს ერთმანეთთან შეჯიბრი უხდებათ. გეპარდებში (Acinomyx jubatus), მაგალითად, ტერიტორიულობა მკვეთრად არის გამოხატული. ისინი კომუნიკაციის ქიმიურ საშუალებებს იყენებენ, იმისათვის, რომ გააფრთხილონ სხვა გეპარდები მათი ტერიტორიული საზღვრების შესახებ. (სურათი 52.16.). ზღვის ჩიტები, როგორიცაა, მაგალითად, ჩვამა, ყარაბათლახი (Sula bassana), ხშირად იბუდებენ კლდოვან კუნძულებზე, სადაც ისინი შედარებით დაცულნი არიან მტაცებლებისაგან (სურათი 52.17.). პოპულაციის სიმჭიდროვის გარკვეულ დონემდე ჩიტებს შესაძლებლობა აქვთ მოძებნონ შესაფერისი ადგილი საბუდრისათვის, მაგრამ რაღაც ზღვარს შემდეგ მხოლოდ მცირე რაოდენობის ჩიტები თუ მრავლდებიან წარმატებით. ამგვარად, რესურსების შეზღუდული რაოდენობა ჩვამებისათვის (ყარაბათლახებისათვის), რაც პოპულაციის სიმჭიდროვეს განსაზღვრავს წარმოადგენს დაბუდებისთვის უსაფრთხო ტერიტორია. ის ჩიტები, რომლებიც ვერ შეძლებენ საბუდრის ადგილის მოპოვებას, ვერ მრავლდებიან. გამრავლების შეჩერება ანუ ინდივიდების გაუმრავლებლობა თვალსაჩინო მაჩვენებელია იმისა, რომ ტერიტორიულობა პოპულაციის ზრდას ზღუდავს. ასე ხდება ჩიტების მრავალ პოპულაციაში.

ჯანმრთელობა

პოპულაციის სიმჭიდროვე ასევე გავლენას ახდენს ჯანმრთელობაზე და ამდენად, ორგანიზმთა გადარჩენაზე. თუ ავადმყოფობის გავრცელების დონე დამოკიდებულია პოპულაციაში ინდივიდთა დაგროვების გარკვეულ დონეზე, მაშინ დაავადების გავლენა შეიძლება იყოს სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული ფაქტორი. საველე ექსპერიმენტებმა, რომლებიც ჩაატარეს მინესოტას უნივერსიტატის მაკვლევარებმა, ჩარლზ მიტჩელმა, დეივიდ ტილმანმა და ჯეიმს გროტმა, უჩვენებს, რომ სოკოვანი პათოგენების მიერ მცენარეებისთვის მიყენებული ინფექციის სისასტიკე უფრო ძლიერია იქ სადაც მცენარეთა პოპულაციაში სიმჭიდროვე მაღალია. ცხოველებიც ასევე შეიძლება დაზარალდნენ პათოგენების მიერ მიყენებული ინფექციით, როცა პოპულაციის სიმჭიდროვე მაღალია. ილინოისის ეროვნული ისტორიის კვლევითი ცენტრის მეცნიერებმა სტივენ კოჰლერმა და ვეიდ ჰოილანდმა დაადგინეს, რომ მაისის ბუზებში (neuroptera) სიკვდილიანობის პიკი, რაც დაავადებით იყო გამოწვეული, მოსდევდა იმ წლებს, როცა პოპულაციაში მწერების მაღალი სიჭარბე იყო. ამ მეცნიერთა კვლევებმა გამოავლინეს, რომ ავადმყოფობასთან დაკავშირებული სიკვდილიანობა ამ მწერთა პოპულაციაში სიჭარბის მერყეობის განმაპირობებელი ფაქტორი იყო. ადამიანის პათოგენებშიც ასევე აღინიშნება სიჭარბეზე დამოკიდებული ინფექციის დონე. მაგალითად, ტუბერკულიოზი, რომლის გამომწვევ მიზეზსაც ისეთი ბაქტერია წარმოადგენს, რომელიც ვრცელდება ჰაერით, როცა ინფექციის მატარებელი პირი დააცემინებს ან დაახველებს, პროცენტულად უფრო მეტ ადამიანს ემართება მაღალი სიჭარბის დიდ ქალაქებში, ვიდრე სოფლად მცხოვრებთა შორის.



▲ *სურათი 52.16* ***ავაზა ტერიტორიას ქიმიური მარკერით ნიშნავს.***



▲ *სურათი 52.17* ***ტერიტორიები.*** *სულა მეზობლებისგან შესაძლო ჩანისკარტების მანძილზე ბუდობს და ტერიტორიას ერთმანეთის ჩანისკარტებით და ხმების გამოცემით იცავს.*

მტაცებლობა

მტაცებლობა შეიძლება იყოს მეტად მნიშვნელოვანი მიზეზი სიჭარბეზე დამოკიდებული სიკვდილიანობისათვის „მსხვერპლ“ პოპულაციებში, რადგანაც მტაცებელი უფრო მეტ „საკვებს“ გადაეყრება და შეიპყრობს, როცა მსხვერპლი- პოპულაციის სიჭარბე მზარდია. მსხვერპლი-პოპულაციის ზრდის პირობებში მტაცებლებს შეუძლიათ იკვებონ არჩევითად ამ სახეობის ინდივიდებზე და მაღალი პროცენტობით „მოიხმარონ“ ინდივიდები. მაგალითად, კალმახს შეუძლია რამოდენიმე დღის მანძილზე კონცენტრაცია გააკეთოს მწერების ერთ რომელიმე სახეობაზე, რომლებიც ახლა გამოდიან წყლის ლარვული ეტაპიდან, შემდეგ შეიცვალოს მსხვერპლის სახეობა, როცა სხვა სახეობები უხვად გამოჩნდებიან.

ტოქსიკური ნარჩენები

ტოქსიკური ნარჩენების დაგროვებას წვლილი შეაქვს პოპულაციის ზომის სიჭარბეზე დამოკიდებულ რეგულაციაზე. ლაბორატორიაში მოშენებულ მცირე ზომის მიკროორგანიზმებში, მაგალითად, დამატებითი მეტაბოლური პროდუქტები გროვდება, რომელიც პოპულაციის ზრდასთან ერთად და წამლავს ორგანიზმებს ამ შეზღუდულ ხელოვნურ გარემოში. მაგალითად, ეთილენი (ethanol) გროვდება, როგორც საფუარის ფერმენტაციის დამატებითი პროდუქტი. ღვინოში ალკოჰოლის შემცველობა საერთოდ 13%-ით ნაკლებია, რადგან ეს არის ეთილენის მაქსიმუმი კონცენტრაცია, რომელიც ღვინის საწარმოებლად გამოყენებულ საფუარის უჯრედებს შეუძლიათ დაიტიონ.

ბუნებრივი ფაქტორები

ბუნებრივი (ფიზიოლოგიური) ფაქტორები, უფრო მეტად ვიდრე გარეგანი (გარემოსთან დაკავშირებული) ფაქტორები, რომლებიც ჩვენ ახლახანს განვიხილეთ ზოგიერთ ცხოველის სახეობებში პოპულაციის ზომაზე გავლენას ახდენენ. თეთრფეხა თაგვს მინდვრის პატარა მონაკვეთზე შეუძლია გამრავლდეს რამოდენიმე ერთეულიდან 30-40 ინდივიდებისაგან შემდგარ კოლონამდე, მაგრამ ბოლოს გამრავლება მცირდება და პოპულაცია აღარ იზრდება. გამრავლებაში ასეთი ვარდნა დაკავშირებულია აგრესიულ ურთიერთმოქმედებასთან, რაც პოპულაციის სიმჭიდროვესთან ერთად იზრდება. ამ მოვლენას ადგილი აქვს მაშინაც, როცა საკვები და თავშესაფარი უხვად მოიპოვება. თუმცა ზუსტი მექანიზმები, რისი მეშვეობითაც აგრესიული ქცევა გამრავლების დონეზე ახდენს გავლენას, ჯერ გამორკვეული არ არის. მკვლევარებმა დაადგინეს, რომ პოპულაციის მაღალი სიჭარბე თაგვებში იწვევს სტრესის სინდრომს, რომლის დროსაც ჰორმონალურმა ცვლილებებმა შეიძლება გამოიწვიოს სექსუალური მომწიფების შეფერხება, სქესობრივი ორგანოების შევიწროება და იმუნური სისტემის დაქვეითება. ამ შემთხვევაში მაღალი სიჭარბე იწვევს სიკვდილიანობის ზრდას და შობადობის შემცირებას. მსგავს მოვლენას აქვს ადგილი ასევე მღრღნელების სხვა პოპულაციებშიც.

ნეგატიური მოვლენების შედეგებისა და ფაქტორების მიერ პოპულაციის რეგულაციის შესახებ აქ მოყვანილი სხვადასხვა მაგალითები უჩვენებს იმას, რომ მზარდი სიჭარბე იწვევს პოპულაციის ზრდის მაჩვენებლის შემცირებას გამრავლებაზე, ზემოქმედების საშუალებით, ასევე ზრდაზე და გადარჩენაზე გავლენის მოხდენის გზით. ეს გვეხმარება პასუხი გავცეთ ჩვენს პირველ შეკითხვას, რაც პოპულაციებს ეხებოდა: რა იწვევს პოპულაციის ზრდის შეჩერებას? ახლა მოდით მივუბრუნდეთ მეორე შეკითხვას: რატომ მერყეობს ზოგიერთი პოპულაცია ასე მნიშვნელოვნად დროის განმავლობაში, როცა სხვა პოპულაციები უფრო სტაბილურები არიან?

პოპულაციის დინამიკა

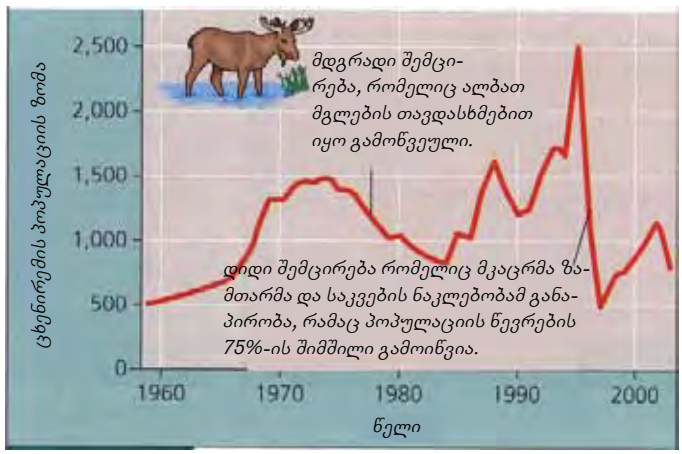
თუმცა ზოგიერთი პოპულაცია ზომის თვალსაზრისით უფრო მეტ სტაბილურობას ინარჩუნებს, ვიდრე სხვა პოპულაციები დროის ხანგრძლივი პერიოდის განმავლობაში, ყველა ის პოპულაცია, რომლის შესახებაც ჩვენ მონაცემები მოგვეპოვება, ავლენენ მერყეობას ინდივიდთა რაოდენობის მხრივ მიუხედავად იმისა, რომ ეკოლოგებს შეუძლიათ განსაზღვრონ მრავალი სახეობის პოპულაციის საშუალო ზომა, ეს საშუალო ხშირად უფრო ნაკლებ საინტერესოა, ვიდრე ვარიაციები, რომლებიც რაოდენობაში არსებობს დროის ანდა საცხოვრებელი ადგილის მიხედვით. პოპულაციის დინამიკის შესწავლა ფოკუსირებას ახდენს იმ რთულ ურთიერთქმედებაზე, რაც არსებობს ბიოტურ და აბიოტურ ფაქტორებს შორის და იწვევს პოპულაციის ზომის ცვლას.

სურათი 52.18

კვლევა: რამდენად სტაბილურია სამეფო კუნძულის ცხენირმის პოპულაცია?

საველე კვლევა *1960-დან 2003 წლამდე მკვლევრები რეგულარულად ითვლიდნენ სამეფო კუნძულის (მიჩიგანი) ცხენირმების პოპულაციის რაოდენობას. ამ დროის განმავლობაში ტბა მთლიანად არ გაყინულა და ცხენირმის პოპულაცია ემიგრაციისა და იმიგრაციის გავლენისგან დაცული იყო.*

შედეგები *43 წლის განმავლობაში ამ პოპულაციის ორი მნიშვნელოვანი ზრდა და შემცირება, ასევე პოპულაციის ზომის რამდენიმე უფრო მცირე ცვლილება მოხდა.*



დასკვნა *ამ იზოლირებული პოპულაციის დინამიკის სტრუქტურა მიუთითებს, რომ ცხენირმის პოპულაციაზე სხვადასხვა ბიოტური და აბიოტური ფაქტორი მოქმედებს, რომლებიც დროის განმავლობაში მნიშვნელოვან ცვლილებებს იწვევენ.*

სტაბილურობა და მერყეობა

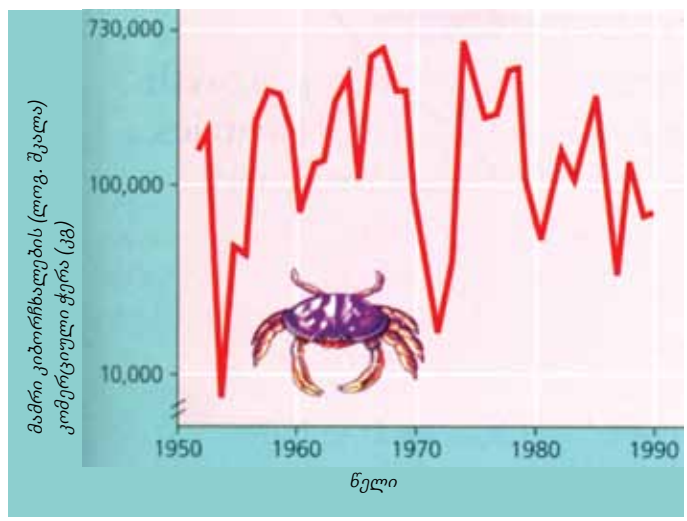
დიდტანიანი ძუძუმწოვრების პოპულაციები, როგორიცაა მაგალითად, ირემი და ამერიკული ლოსი, ადრე მიჩნეული იყო, როგორც დროში უფრო სტაბილური პოპულაციები, მაგრამ გრძელვადიანმა კვლევებმა ამ ჰიპოთეზას საფუძველი შეურყია. ამერიკული ლოსის პოპულაცია ზემო ტბის კუნძულზე სწორედ რომ განსაცვიფრებელ მაგალითს წარმოადგენს. ამერიკული ლოსები ხმელეთიდან კუნძულზე გადავიდნენ გაყინული ტბის გავლით დაახლოებით 1900 წელს, მაგრამ ტბა ბოლო წლებია აღარ გაყინულა, ისე, რომ ლოსების პოპულაცია იზოლაციაში მოექცა და მასში აღარ ხდებოდა იმიგრაცია და ემიგრაცია. და მაინც, როგორც **სურათი 52.18**. უჩვენებს, პოპულაცია ამ ხნის მანძილზე ყველანაირი იყო სტაბილურის გარდა. მასში ბოლო 40 წლის განმავლობაში აღინიშნა ზრდის ორი უდიდესი მაჩვენებელი და ორი ჩავარდნა. საერთოდ, მკაცრი ზამთარი იწვევს ზომიერ და პოლარულ რეგიონებში ბინადარ დიდტანიან ბალახისმჭამელი ცხოველების დანაკარგს. ეს დანაკარგი ზამთრის სიმკაცრის პროპორციულია. ცივი ჰავა ზრდის ენერგიისათვის საჭირო მოთხოვნებს (და ამდენად საკვების საჭიროებას), და დიდთოვლობა არ იძლევა საკვების მოძიების საშუალებას.

თუმცა დიდტანიანი ძუძუმწოვრების პოპულაციები უფრო დინამიკურია ვიდრე ეს ადრე ეგონათ, მათში მაინც აღინიშნება უფრო მეტი სტაბილურობა, ვიდრე სხვა პოპულაციებში. უფსკრულის კიბო წარმოადგენს მერყევი პოპულაციის მაგალითს. როგორც 52.19. სურათზეა გამოსახული, ჩრდილო კალიფორნიის, ფოსტ ბრაგში ბინადარი ამ სახეობის პოპულაცია 40 წლიანი პერიოდის განმავლობაში იცვლებოდა 10.000-დან ასობით ათასობამდე. ზუსტად იგივე პერიოდში, ამის საპირისპიროდ, ამერიკული ლოსების პოპულაცია მერყეობდა მხოლოდ 500-სა და 2.500-ს შორის. **(იხ. სურათი 52.18.)**

ერთ-ერთ ძირითად ფაქტორს, რაც Dungeness crab პოპულაციის მერყეობაზე ახდენს გავლენას, წარმოადგენს კანიბალიზმი. მდედრები ყრიან ორ მილიონამდე კვერცხს ყოველ ჯერზე და გამოჩეკილთაგან ძალიან დიდი რაოდენობის ახალგაზრდა ინდივიდებს უფროსი ასაკის ინდივიდები ჭამენ. ამას ისიც ემატება, რომ პატარა ინდივიდებისთვის ხელსაყრელ საცხოვრებელ ადგილებს ვხვდებით თხელ წყალში, რაც დამოკიდებულია ოკეანის დინებასა და წყლის ტემპერატურაზე. თუ ქარი და დინება პატარა ინდივიდებს ნაპირიდან შორს გაიტაცებს, ისინი ოკეანის ფსკერს ვეღარ აღწევენ და ვერ სახლდებიან. გარემო პირობებში პატარა ცვლილებს, როგორც ჩანს, ემატება უფრო დიდი, სიჭარბეზე დამოკიდებული ფაქტორი, კანიბალიზმი, და ეს ფაქტორები ერთად, კარგად იძლევა იმ თვალსაჩინო მერყეობის მიზეზის ახსნას, რასაც ამ სახეობის პოპულაციაში ვხვდებით. ეს შედეგები ამყარებს ჰიპოთეზას, რომ მრავალი პოპულაციის დინამიკა ბიოტურ და აბიოტურ ფაქტორთა რთული ურთიერთმოქმედების შედეგია.

მეტაპოპულაციები და იმიგრაცია

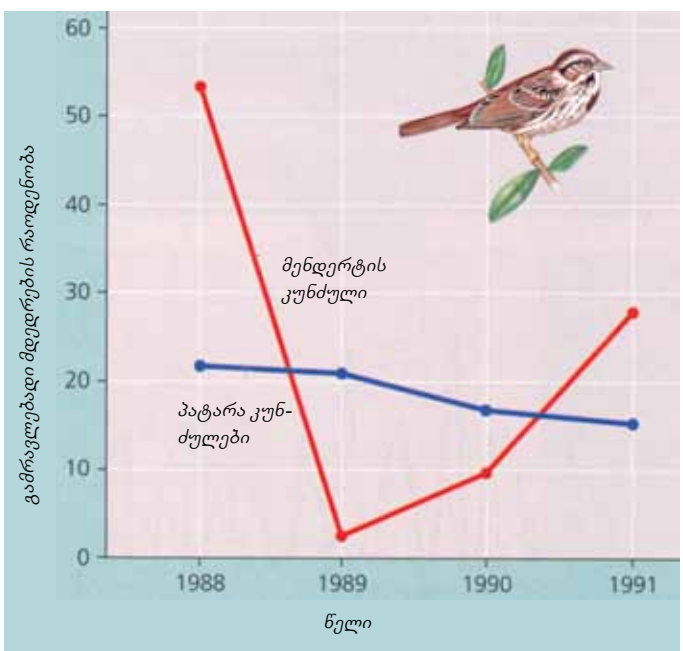
პოპულაციის დინამიკის განხილვისას ჩვენ ყურადღება მივაპყარით, ძირითადად, შობადობისა და სიკვდილიანობის



▲ *სურათი 52.19* ***პოპულაციის რაოდენობის მკვეთრი ცვლილებები.*** *ამ გრაფიკზე ნაჩვენებია, ბრეგ ფორტში (კალიფორნია) მობინადრე სახეობის Cancer magister –ის მამრი კიბორჩხალაების დაჭერა კომერციული მიზნით. მიაქციეთ ყურადღება y ღერძის ლოგარითმულ შკალას.*

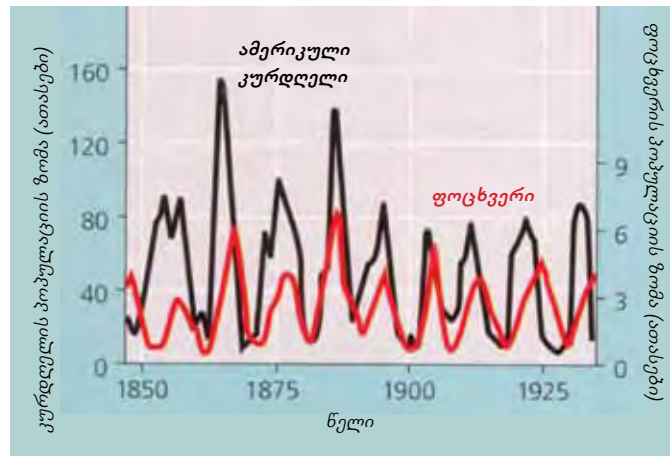
ფაქტორებს. თუმცა, როგორც თქვენ წაიკითხეთ, პოპულაციაზე ასევე შეიძლება იქონიოს გავლენა იმიგრაციამ და ემიგრაციამაც. ეს განსაკუთრებით მაშინ ხდება, როცა პოპულაციის ჯგუფები შეერთდებიან და ქმნიან **მეტაპოპულაციას**. მაგალითად, იმიგრაცია და ემიგრაცია აკავშირებს ბელდინგის თრიების პოპულაციას, რომლებიც ჩვენ ადრე განვიხილეთ, ამ სახეობის სხვა პოპულაციებთან და იქმნება მეტაპოპულაცია. როგორ შეეძლება იმიგრაციას გავლენა მოახდინოს პოპულაციის დინამიკაზე? მგალობელი ბეღურების პოპულაცია, საამისოდ კარგ მაგალითს წარმოადგენს. მგალობელი ბეღურები ბინადრობენ მანდარტის კუნძულზე და ბრიტანული კოლუმბიის სანაპიროდან მოშორებით მდებარე კუნძულთა ჯგუფებზე. შედარებით იზოლირებულ მანდარტის კუნძულზე შობადობასა და სიკვდილიანობას შორის სხვაობა წარმოადგენს უმთავრეს ფაქტორს, იმისათვის, რომ შენარჩუნებულ იქნეს მგალობელი ბეღურების უაღრესად დინამიკური პოპულაცია. (იხ. სურათი 52.13.ც.). 1988-1991 წლებში მგალობელი ბეღურების მხოლოდ 11% იყო იმიგრანტი. ამის საპირისპიროდ ზუსტად იმავე პერიოდში იმავე სახეობის პოპულაციებში, რომლებიც ბინადრობდნენ ვინკოვერის კუნძულის მახლობლად მდებარე პატარა კუნძულებზე, სადაც ისინი ჯგუფებად ცხოვრობდნენ იმიგრანტების რაოდენობამ შეადგინა 57%.

მგალობელი ბეღურების იმიგრაციის მაღალმა დონემ, რომელსაც თან ახლდა გადარჩენის მაღალი მაჩვენებელიც ამ პატარა კუნძულებზე, შედეგად მოიტანა უფრო მეტი სტაბილურობა მგალობელი ბეღურების იმ პოპულაციაში, რომელიც პატარა კუნძულებზე ცხოვრობდნენ, ვიდრე იმ პოპულაციებში, რომლებიც მანდარატის კუნძულზე ბინადრობდნენ. (სურათი 52.20.). მეტაპოპულაციის კონცეფცია ხაზს უსვამს იმიგრაციისა და ემიგრაციის დიდ მნიშვნელობას აქ მოყვანილი მგალობელი ბეღურების პოპულაციებში და ეს მნიშვნელოვანია ჯგუფებად მცხოვრები პოპულაციების მახასიათებელთა შესასწავლად.



▲ *სურათი 52.20* ***ზონოტრიქიას პოპულაციები და იმიგრაცია.*** *პატარა კუნძულების ჯგუფზე მობინადრე ზონოტრიქიას პოპულაციები მეტაპოპულაციას ქმნიან. ერთმანეთთან დაკავშირებული პოპულაციები იმიგრაციის გამო უფრო მდგრადია, ვიდრე დიდი მენდერტის კუნძულის იზოლირებული პოპულაცია.*





▲ *სურათი 52.21* ***ამერიკული კურდღელისა და ფოცხვერის პოპულაციების ციკლი.*** *პოპულაციების დათვლა ეფუძნება მონადირეების მიერ ჰუდზონის ყურეს კომპანიაზე გაყიდული ტყავების რაოდენობას.*

პოპულაციის ციკლები

თუ მრავალი პოპულაცია გაურკვეველი ინტერვალებით მერყეობს, სხვებს ახასიათებთ რეგულარული ბუმისა და ჩავარდნების ციკლები და სიჭარბის თვალსაზრისით განსაცვიფრებელი რეგულარულობით მერყეობენ. მაგალითად, ზოგიერთ მცირე ზომის ბალახისმჭამელ ძუძუმწოვრებში, როგორიცაა თახვები და ლემინგები, შეინიშნება 3, 4 წლიანი ციკლები, ხოლო ზოგიერთ ჩიტებში, როგორიცაა კაკბები და გნოლები, 9-11 წლიანი ციკლები.

პოპულაციის ციკლების ერთ-ერთ შთამბეჭდავ მაგალითს წარმოადგენს კურდღლებისა და ფოცხვერების 10 წლიანი ციკლი. ეს პოპულაციები ბინადრობენ კანადისა და კალიფორნიის შორეული ჩრდილოეთის ტყეებში. ფოცხვერები წარმოადგენენ კურდღლების მტაცებლებს. ამდენად გასაკვირი არ არის, რომ ფოცხვერების რაოდენობა იზრდება და მცირდ-

ება კურდღლების რაოდენობასთან ერთად. (სურათი 52.21.) მაგრამ რატომ იზრდება და მცირდება კურდღლების რაოდენობა 10 წლიან ციკლში? ამის ასახსნელად სამი ძირითადი ჰიპოთეზა იქნა შემოთავაზებული. პირველი ჰიპოთეზის მიხედვით 10 წლიანი ციკლი გამოწვეული უნდა ყოფილიყო ზამთრის განმავლობაში საკვების სიმცირით. კურდღლები ზამთარში ჭამენ პატარა ბუჩქების, ტირიფის ან არყის ხის ტოტების წვრილ ბოლოებს და მრავალი მათგანი ზამთარში საკვების სიმცირეს განიცდის იმის გამო, რომ ყველაფერი უკვე მოძოვილია. მეორე ჰიპოთეზის მიხედვით ციკლი შეიძლება გამოწვეული იყოს მტაცებელსა და მსხვერპლს შორის ურთიერთმოქმედებით. კურდღლებზე ფოცხვერების გარდა ნადირობენ ასევე სხვა მტაცებლებიც და შეიძლება მათ მეტისმეტად ბევრი კურდღელი გაწყვიტონ. მესამე ჰიპოთეზის მიხედვით ციკლის მიზეზი შეიძლება იყოს ორი ფაქტორის კომბინაცია, ესენია: საკვები პროდუქტის ლიმიტაცია და მტაცებლობის მაღალი დონე.

თუ კურდღლების 10 წლიანი ციკლი გამოწვეულია ზამთრის საკვების ნაკლებობით, მაშინ ეს ციკლი უნდა შეწყდეს, მაშინ როცა საკვებს დავუმატებთ მინდვრის პოპულაციას. მკვლევარებმა იუკონში ჩაატარეს აგვარი ექსპერიმენტი. ექსპერიმენტი გრძელდებოდა 20 წელიწადს ანუ იგი მოიცავდა ორ ათწლიან ციკლს. ექსპერიმენტმა უჩვენა ორი შედეგი. პირველი შედეგის მიხედვით კურდღლების პოპულაცია, რომელსაც დაუმატეს საკვები, დაახლოებით სამჯერ გაიზარდა. საცხოვრებელი გარემოს საარსებო შესაძლებლობები შეიძლება აშკარად გაიზარდოს საკვების დამატებით. მეორე შედეგი ასეთია: კურდღლების პოპულაციამ, რომელსაც საკვები დაუმატეს, გაიმეორა იგივე ციკლი, რაც დაკვირვების ქვეშ მყოფმა იმ პოპულაციამ, რომლისთვისაც საკვები არ დაუმატებიათ. კერძოდ, ჩავარდნების ციკლებს ადგილი ჰქონდა, როგორც ექსპერიმენტულ, ასევე დაკვირვების ქვეშ მყოფ პოპულაციებში და რაოდენობრივი შემცირების შეჩერება ვერ მოხერხდა საკვების დამატების გზით. ამდენად, მხოლოდ საკვების ნაკლებობა კურდღლების პოპულაციის ციკლის მიზეზი არ არის, ასე, რომ ჩვენ უნდა გამოვრიცხოთ პირველი ჰიპოთეზა.

კურდღლებზე რადიო-საყელურების შებმის მეშვეობით საველე ეკოლოგებს შესაძლებლობა ჰქონდათ მყისვე მოეძებნათ დაღუპული კურდღელი და გაეგოთ სიკვდილის მიზეზი. თითქმის 90% დაღუპული კურდღლებისა მტაცებლების მიზეზით იყო მკვდარი. არც ერთი მათგანი არ დაღუპულა შილდის გამო. ეს მონაცემები ამყარებს მეორე ან მესამე ჰიპოთეზას. აღნიშნული ჰიპოთეზები ეკოლოგებმა შემდეგნაირად შეამოწმეს: მათ ელექტრული ღობე შემოავლეს ტერიტორიას და გამორიცხეს მტაცებლობის ფაქტორი. ასევე მტაცებლებისაგან დაცულ მეორე ტერიტორიაზე მათ დამატებითი საკვები შეიტანეს. შედეგებმა გაამყარეს ჰიპოთეზა იმის შესახებ, რომ კურდღლების პოპულაციაში ციკლაცია გამოწვეულია მაღალი დონის მტაცებლობით და რომ საკვების არსებობა, ასევე დიდ როლს თამაშობს, განსაკუთრებით ზამთარში. შესაძლოა, კარგად ნაკვები კურდღლები უფრო ადვილად ახერხებენ მტაცებლისაგან თავის დაღწევას. სხვა მტაცებლებსაც წვლილი შეაქვთ კურდღლების შემცირებაში. ეს ციკლი არ არის მხოლოდ კურდღლისა და ფოცხვერის ციკლი.

ფოცხვერის, ბუს, სინდიოფალას და სხვა მტაცებლებისათვის, რომლებიც დიდად არიან დამოკიდებულნი მსხვერპლი-სახეობის პოპულაციებზე, მსხვერპლზე მისაწვდომობა წარმოადგენს უმთავრეს ფაქტორს, რაც გავლენას ახდენს ცვლილებებზე მათ პოპულაციებში. როცა მსხვერპლთა რაოდენობა მცირდება, მტაცებლები ერთმანეთს დაერევიან: კოიოტები ხოცავენ მელიებსა და ფოცხვერებს, ხოლო ბუები ხოცავენ პატარა ჩიტებს და ასევე სინდიოფალებს. ეს კი იწვევს მტაცებელთა პოპულაციებში კოლაფსს. გრძელვადიანი ექსპერიმენტული კვლევები გვეხმარებიან, ამოვხსნათ ასეთ პოპულაციებში ციკლების კომპლექსური მიზეზები.

კონცეფცია შემოწმება 52.5

1. მოიყვანეთ სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული სამი ფაქტორი, რომლებიც ზღუდავენ პოპულაციის ზომას და ახსენით როგორ ახდენენ ისინი უარყოფით გავლენას.

პასუხები იხ. დამატება ა)-ში.

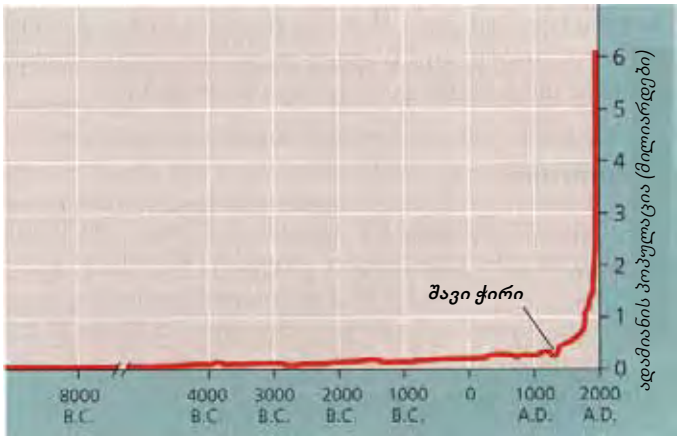
კონცეფცია 52.6

საუკუნეების განმავლობაში მიმდინარე ექსპონენციალური ზრდის შემდეგ ადამიანის პოპულაციის ზრდა შენელდა

როგორც უკვე ნახეთ, არც ერთი პოპულაცია არ იზრდება უსასრულოდ. ამ თავის ბოლო განყოფილებაში ჩვენ გამოვიყენებთ პოპულაციის დინამიკის კონცეფციას ადამიანის პოპულაციის განსაკუთრებულ შემთხვევაზე.

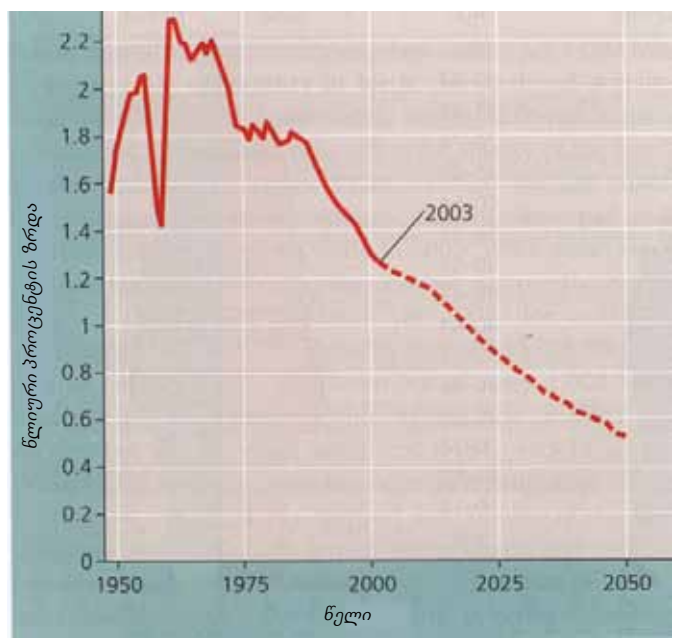
ადამიანის გლობალური პოპულაცია

სურათზე 52.9. მოცემული ექსპონენციალური ზრდის მოდელი იძლევა ადამიანის პოპულაციის აფეთქების სურათს 1650 წლის შემდეგ. ადამიანების პოპულაცია მხოლოდ გამონაკლისი შემთხვევაა. არც ერთ დიდტანიან ძუძუმწოვართა პოპულაციას არასდროს არ მიუღწევია ასეთი ზომის ზრდისათვის და არ შეუნარჩუნებია ეს ზრდა ამდენხანს. ადამიანის პოპულაცია შედარებით ნელა იზრდებოდა დაახლოებით 1650 წლამდე. ამ დროისათვის დედამიწაზე ცხოვრობდა დაახლოებით 500 მილიონი ადამიანი (სურათი 52.22.). პოპულაცია გაორმაგდა და გახდა ერთი მილიარდი მომდევნო ორი საუკუნის განმავლობაში; ისევ გაორმაგდა და გახდა ორი მილიარდი

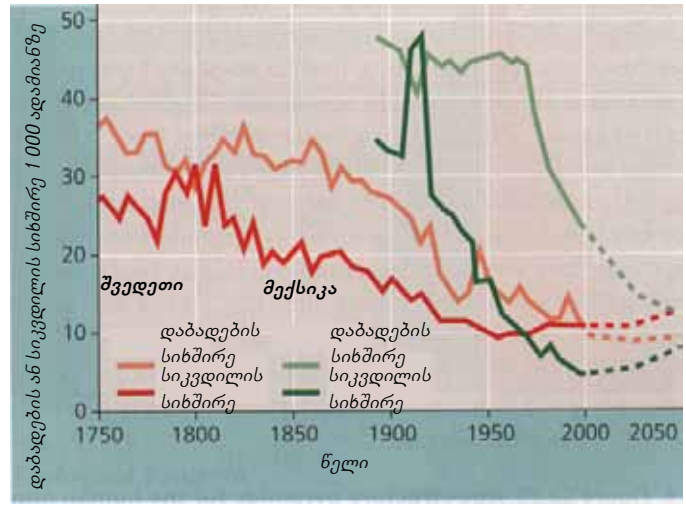


▲ *სურათი 52.22* ***ადამიანის პოპულაციის ზრდა (2003 წლის მონაცემები)*** *ადამიანის მსოფლიო პოპულაცია მთელი მისი არსებობის მანძილზე თითქმის უწყვეტად იზრდებოდა. მაგრამ ინდუსტრიული რევოლუციის შემდეგ მისი რაოდენობა მკვეთრად გაიზარდა. უკანასკნელ ათწლეულებში მსოფლიოში შობადობის შემცირების შედეგად ადამიანის პოპულაციის ზრდა შენელდა, თუმცა, ამ გრაფიკზე ეს ნათლად არ ჩანს.*

1850 და 1930 წლებს შორის მონაკვეთში. 1975 წლისათვის იგი ისევ გაორმაგდა და უკვე ოთხ მილიარდზე მეტი შეადგინა. გლობალური პოპულაცია დღეს შედგება ექვსი მილიარდი ადამიანისაგან და იგი ყოველწლიურად კიდევ 73 მილიონი ადამიანით იზრდება. პოპულაცია ყოველდღიურად დაახლოებით 201.000 ადამიანით იზრდება. ეს იგივეა, რაც ერთი ქალაქის, მაგალითად, ამარილოს, (ტეხასის შტატი) ან მადისონის (ვისკონსინის შტატი) მოსახლეობა. ყოველკვირეულად პოპულაცია იზრდება იმდენი ადამიანით, რამდენიც ცხოვრობს სან ანტონიოში ან ინდიანაპოლისში. მხოლოდ ოთხი წელიწადია საჭირო მსოფლიოს პოპულაციისათვის, რომ ერთი შეერთებული შტატის ექვივალენტი ადამიანი დაიმატოს. პოპულაციის ეკოლოგები ვარაუდობენ, რომ 2025 წლისათვის მსოფლიო პოპულაცია შეადგენს 7.3 – 8.4 მილიარდ ადამიანს.



▲ *სურათი 52.23* ***ადამიანის მსოფლიო პოპულაციის წლიური ზრდა პროცენტებში (2003 წლის მონაცემები)*** *მრუდის წყვეტილი მონაკვეთები პროგნოზირებულ სიდიდეებს ასახავენ. 1960 წლის შემცირება გამოწვეულია ძირითადად ჩინეთში მომხდარი შიმშილით, როცა დაახლოებით 60 მილიონი ადამიანი დაიღუპა.*



▲ *სურათი 52.24* ***დემოგრაფიული გადაადგილება შვეციასა და მექსიკაში 1750-2050 (მონაცემები 2003 წლისათვის).***

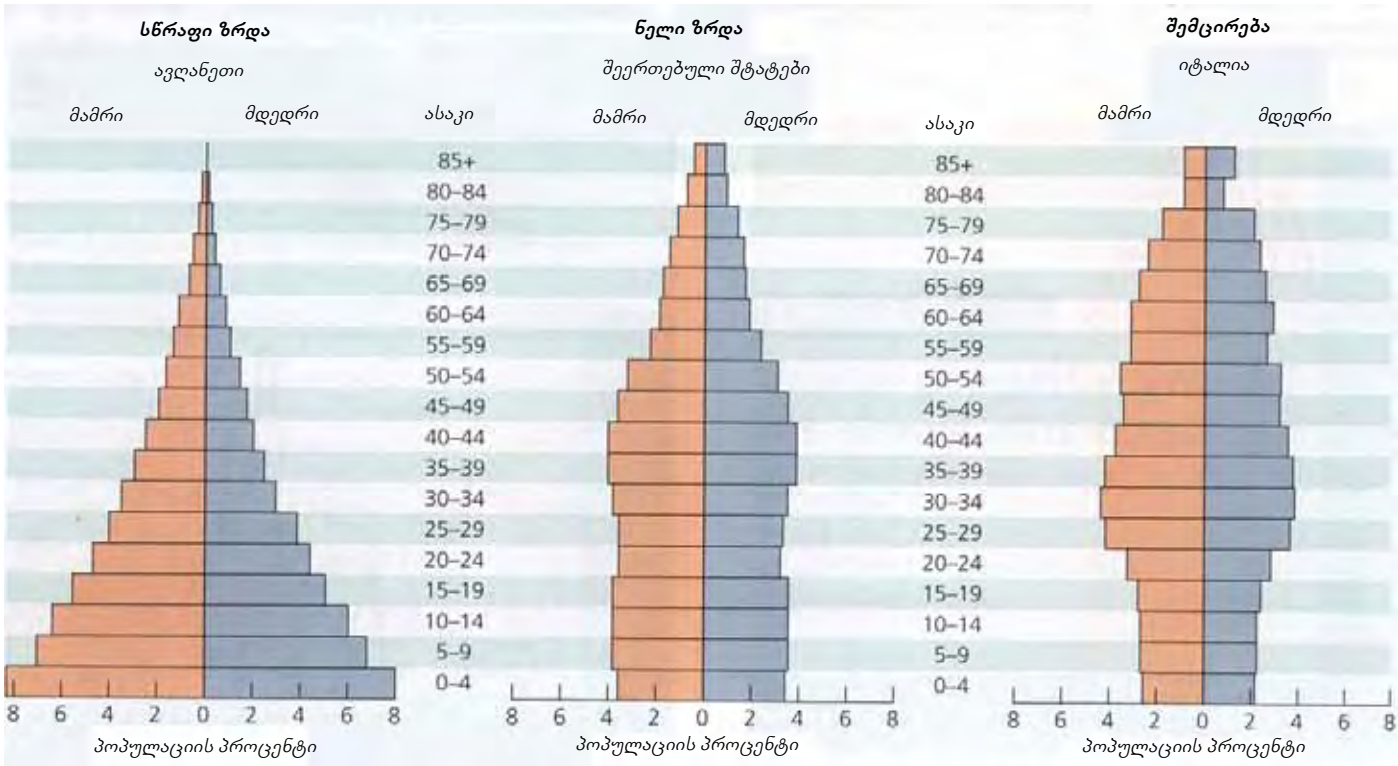
გლობალური პოპულაცია კვლავ იზრდება, თუმცა 1960-იან წლებში ზრდის ტემპმა შენელება იწყო. სურათი 52.23. წარმოადგენს გლობალური პოპულაციის ზრდის პროცენტულ მაჩვენებელს 1950-2003 წლებში. გლობალური პოპულაციის ზრდის მაჩვენებელმა პიკს მიაღწია 1962 წელს, როცა იგი 2.19% გახდა. 2003 წლისათვის იგი შემცირდა და შეადგინა 1.16%. არსებული მოდელი ვარაუდობს საერთო ზრდის მაჩვენებლის შემცირებას 0.4%-მდე 2050 წლისათვის. ზრდის მაჩვენებლის შემცირება მიუნიშნებს იმაზე, რომ ადამიანის პოპულაცია გაემიჯნა ექსპონენციალური ზრდის მოდელს, რაც მუდმივ მაჩვენებელს გულისხმობს. ზრდის შემცირება შედეგია იმ ფუნდამენტალური ცვლილებისა, რასაც პოპულაციის დინამიკაში ჰქონდა ადგილი, და პოპულაციის ზრდის ნებაყოფლობითი კონტროლით და რაც ისეთი დაავადებებითაა გამოწვეული, როგორიცაა შიდსი.

პოპულაციის ცვლის რეგიონალური მოდელები

აქამდე ჩვენ აღვწერეთ ცვლილებები გლობალურ პოპულაციაში. მაგრამ პოპულაციის დინამიკა ძალიან განსხვავებულია რეგიონების მიხედვით. პოპულაციის სტაბილურობის შესანარჩუნებლად ადამიანის რეგიონალური პოპულაციები შეიძლება არსებობდნენ ორიდან ერთ-ერთი კონფიგურაციით:

ანდა:

ერთი მდგომარეობიდან მეორე მდგომარეობაში გადასვლას ეწოდება დემოგრაფიული გადაადგილება (შევსება-ჩანაცვლება). **სურათი 52.24.** წარმოადგენს დემოგრაფიულ გადაადგილებას ერთ-ერთ ეკონომიკურად ყველაზე განვი-



▲ *სურათი 52.25* ***სამი ქვეყნის ადამიანების პოპულაციის ასაკობრივი სტრუქტურის პირამიდა (2000 წლის მონაცემები).*** *2004 წლამდე ავღანეთში მოსახლეობის რაოდენობა წელიწადში 2, 6%-ით იზრდებოდა, შეერთებულ შტატებში 0,6%-ით, იტალიაში კი წელიწადში 0,1% -ით მცირდებოდა.*

თარებულ ქვეყანაში შვეციაში და განვითარებად ქვეყანაში მექსიკაში. შვეციაში დემოგრაფიულ გადაადგილებას ადგილი ჰქონდა 150 წლის განმავლობაში, 1810 წლიდან 1960 წლამდე. მექსიკაში ნავარაუდებია, რომ ცვლილებები გაგრძელდება 2050 წლის შემდეგაც და გასტანს თითქმის იმავე დროის განმავლობაში. დემოგრაფიული გადაადგილება უკავშირდება ჯანმრთელობისა და სანიტარული ნორმების დაცვის დონეს და აგრეთვე განათლებაზე ხელმისაწვდომობის გაუმჯობესებას, განსაკუთრებით ქალებისათვის.

1950 წლის შემდეგ უმეტესობა განვითარებად ქვეყნებში სიკვდილიანობის დონემ დაიწია, ხოლო შობადობის დონე შემცირდა სრულად განსხვავებული მაჩვენებლებით. შობადობის დონის შემცირება ყველაზე დრამატული სახით ჩინეთში აღინიშნა. 1970 წელს შობადობის დონე უჩვენებდა, რომ ერთ ქალზე მთელი სიცოცხლის ხანგრძლივობის განმავლობაში მოდიოდა 5.9 ბავშვი საშუალოდ. (მთლიანი ნაყოფიერების მაჩვენებელი). 2004 წლისათვის, მეტწილად მთავრობის მკაცრი ერთშვილიანი პოლიტიკის გატარების წყალობით მოსალოდნელი ნაყოფიერების მაჩვენებელმა შეადგინა 1.7 ბავშვი. ინდოეთში შობადობის დონემ უფრო ნელა იკლო. აფრიკის ზოგიერთ ქვეყანაში შობადობის დაბალ დონეზე გადასვლას დრამატული ხასიათი ჰქონდა. შობადობის დონე ისევ მაღალი დარჩა ქვე-საჰარულ აფრიკაში.

როგორ გავლენას ახდენს ასეთი განსხვავებული შობადობის დონე მსოფლიოს პოპულაციის ზრდაზე? განვითარებულ ერებში პოპულაციებს გაწონასწორებული სახე აქვთ. (ზრდის მაჩვენებელი შეადგენს 0.1% ყოველწლიურად) და რეპროდუქციულობის მაჩვენებელ ჩანაცვლების, შევსების დონესთან ახლოსაა. (მთლიანი ნაყოფიერების მაჩვენებელი შეადგენს 2.1 ბავშვს ერთ ქალზე). მრავალ განვითარებულ ქვეყანაში, კანადის, გერმანიის, იაპონიის, იტალიის და გაერთიანებული სამეფოს ჩათვლით, მთლიანი რეპროდუქტიული მაჩვენებელი, ფაქტიურად, შევსების დონის ქვემოთაა. ეს პოპულაციები საბოლოოდ შემცირდება თუ იმიგრაციას არ ექნება ადგილი და თუ შობადობის დონე არ შეიცვლება. ფაქტიურად პოპულაცია უკვე მცირდება დასავლეთისა და ცენტრალური ევროპის მრავალ ქვეყანაში. პოპულაციის არსებული გლობალური ზრდა (1.4% წლიურად) მოდის განვითარებადი ქვეყნების ხარჯზე, სადაც ამჟამად დაახლოებით მსოფლიო მოსახლეობის 80% ცხოვრობს.

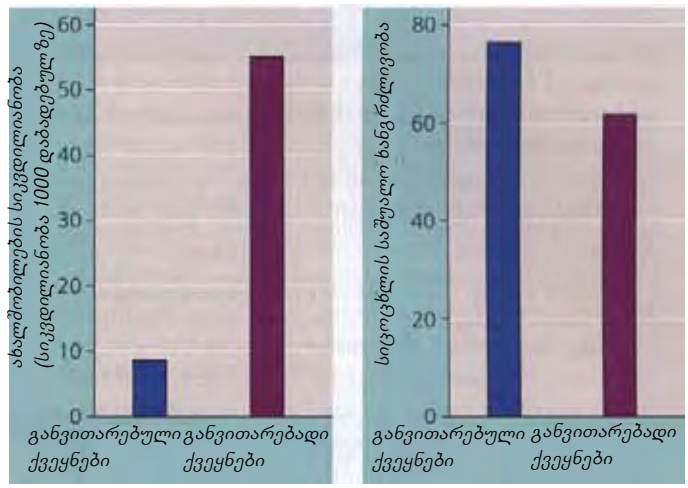
ადამიანის პოპულაციის ზრდის უნიკალურ თვისებას წარმოადგენს მისი გაკონტროლების საშუალება ოჯახის დაგეგმარებისა და ნებაყოფლობითი კონტრაცეფციის გზით. ოჯახის შემცირებული ზომა წარმოადგენს დემოგრაფიული გადაადგილების ძირითად საყრდენს. სოციალური ცვლილებები და მზარდი მისწრაფება განათლებისა და კარიერისაკენ მრავალი სხვადასხვა კულტურის ქალებში სტიმულს აძლევს მათ არ იჩქარონ ქორწინება და გადადონ გამრავლება. რეპროდუქციის შეგვიანება ხელს უწყობს პოპულაციის ზრდის მაჩვენებლის შემცირებას და საზოგადოება მიჰყავს პოპულა-

ციის ზრდის ნულოვანი მაჩვენებლისაკენ, რაც როგორც შობადობის, ასევე სიკვდილიანობის დაბალი დონით ხასიათდება. თუმცა იმის შესახებ, თუ რა სახის ხელშეწყობაა საჭირო ოჯახის დაგეგმარების გლობალური ღონისძიების გასატარებლად, არსებობს დიდი აზრთა სხვადასხვაობა მსოფლიოს ლიდერებს შორის.

ასაკობრივი სტრუქტურა

ერთ-ერთ ყველაზე მნიშვნელოვან დემოგრაფიულ ცვლილებას აწმყოსა და მომავლის ზრდის ტენდენციებში წარმოადგენს ქვეყნის ასაკობრივი სტრუქტურა. ეს არის ყველა ასაკის ინდივიდთა შეფარდებითი რაოდენობა. ასაკობრივი სტრუქტურა ჩვეულებრივ წარმოდგენილია ხოლმე პირამიდის ფორმით, როგორც ეს ნაჩვენებია სურათზე 52.25. იტალიისათვის პირამიდას აქვს ვიწრო საძირკველი, რაც იმაზე მიუნიშნებს, რომ ამ პოპულაციაში შედარებით მცირედაა წარმოდგენილი ინდივიდები, რომლებიც რეპროდუქციულ ასაკზე ახალგაზრდები არიან. ეს სიტუაცია საფუძველს აძლევს ვარაუდს იმის შესახებ, რომ იტალიაში პოპულაციის შემცირებას ექნება ადგილი. ამის საპირისპიროდ, ავღანეთის ასაკობრივი სტრუქტურა წარმოდგენილია უფრო ფართე საძირკველის მქონე პირამიდით. იგი უჩვენებს, რომ პოპულაციაში მრავლადაა ახალგაზრდა ასაკის ინდივიდები, რომლებიც გაიზრდებიან და მათი რეპროდუქტიულობის მეშვეობით პოპულაციის ზრდაში აფეთქებასაც კი შეიძლება ჰქონდეს ადგილი. ამერიკის შეერთებული შტატების ასაკობრივი სტრუქტურა შედარებით თანაბარია (რეპროდუქტიულობის ასაკის შემდგომ დონემდე) შვერილის გარდა, რაც შეესაბამება „ბავშვობის ასაკის“ ბუმს, და რაც დაახლოებით ორი ათეული წელი გრძელდებოდა მეორე მსოფლიო ომის დამთავრების შემდეგ მიუხედავად იმისა, რომ ამ წლებში დაბადებულ წყვილებს საშუალოდ ორ შვილზე ნაკლები ეყოლათ, ერის შობადობის მაჩვენებელი მთლიანობაში აღემატება სიკვდილიანობის მაჩვენებელს, რადგანაც ჯერ კიდევ მრავლად არიან „ბუმერები“ და მათი რეპროდუქტიულობის ასაკის შვილები. ამას გარდა, თუმცა მიმდინარე რეპროდუქტიულობის მაჩვენებელი ამერიკის შეერთებულ შტატებში შეადგენს 2.1 შვილს ერთ ქალზე (დაახლოებით ეს უდრის შევსების მაჩვენებელს), მაინც მოელიან პოპულაციის ნელ ზრდას 2050 წლამდე იმიგრაციის ხარჯზე.

ასაკობრივი სტრუქტურის დიაგრამები მხოლოდ წინასწარ კი არ განჭვრეტს პოპულაციის ზრდის ტენდენციებს, არამედ მათ შეუძლიათ ასევე შუქი მოჰფინონ სოციალურ პირობებსაც. **სურათზე 52.25.** მოცემულ დიაგრამებზე დაყრდნობით ჩვენ შეგვიძლია წინასწარ განვჭრიტოთ, მაგალითად, რომ დასაქმებისა და განათლების პირობები შემდგომშიც იქნება პრობლემა ავღანეთისათვის. ახალგაზრდათა დიდი რაოდენობის შემოერთება ავღანეთის პოპულაციასთან, შეიძლება ასევე შემდგომშიც დარჩეს სოციალურ და პოლიტიკურ პრობლემად, განსაკუთრებით თუ მათი მოთხოვნებისა და მისწრაფებების დაკმაყოფილება ვერ მოხერხდა. იტალიასა



▲ *სურათი 52.26* ***ახალშობილების სიკვდილიანობა და სიცოცხლის საშუალო ხანგრძლივობა განვითარებულ და განვითარებად ქვეყნებში (2003 წლის მონაცემები)***

და შეერთებულ შტატებში ახალგაზრდა შრომისუნარიანობის ასაკის ადამიანების შემცირებული პროპორცია მალე ხელს შეუწყობს საპენსიო ასაკის „ბუმერების“ მზარდ პოპულაციას. ამერიკის შეერთებულ შტატებში ამ დემოგრაფიულმა მახასიათებელმა სოციალური უსაფრთხოებისა და ჯანდაცვის სამომავლო მდგომარეობა პოლიტიკურ თემად აქცია. ასაკობრივი სტრუქტურის ცოდნა დაგვეხმარება მომავალის დაგეგმვაში.

ბავშვთა სიკვდილიანობა და სიცოცხლის მოსალოდნელი ხანგრძლივობა

ბავშვთა სიკვდილიანობა, ანუ ბავშვთა სიკვდილის შემთხვევათა რაოდენობა 1.000 ახალშობილზე და სიცოცხლის ხანგრძლივობა ანუ მოსალოდნელი სიცოცხლის საშუალო ხანგრძლივობა დაბადებისას განსხვავებული მაჩვენებლითაა წარმოდგენილი ადამიანის სხვადასხვა პოპულაციებში. ეს განსხვავებები დამოკიდებულია ცხოვრების პირობებზე, რომლებსაც ბავშვები აწყდებიან დაბადებისას. სურათი 52.26. იძლევა მსოფლიოს განვითარებულ და განვითარებად ქვეყნებში ბავშვთა სიკვდილიანობის დონისა და სიცოცხლის საშუალო ხანგრძლივობის მაჩვენებელს 2000 წლისათვის. თუმცა მოცემული საშუალო მაჩვენებლები თვალსაჩინოდ განსხვავდებიან ერთმანეთისაგან, ისინი ყოველმხრივ არ ასახავენ არსებული ადამიანური პირობების სრულ სურათს. 2003 წელს, მაგალითად, ავღანეთში ბავშვთა სიკვდილიანობის მაჩვენებელი იყო ისევ 143 (14.3 %). ამის საპირისპიროდ, იაპონიაში 1.000 დაბადებულიდან მხოლოდ სამი ბავშვი იღუპებოდა. უფრო მეტიც, სიცოცხლის ხანგრძლივობა ავღანეთში შეადგენდა 47 წელს, ხოლო იაპონიაში 81 წელს. თუმცა გლობალური სიცოცხლის ხანგრძლივობა 1950 წლის შემდეგ გაიზარდა, სულ ბოლო პერიოდში იგი დაეცა მთელ რიგ რეგიონებში ყოფილი საბჭოთა კავშირის ქვეყნებისა და აფრიკის ქვე-საჰარას ჩათვლით. ამ რეგიონებში ღრმა სოციალურმა ცვლილებებმა, რამაც ინფრასტრუქტურა გაანადგურა, და ინ-

ფექციურმა დაავადებებმა, როგორიცაა შიდსი და ტუბერკულიოზი, გამოიწვიეს სიცოცხლის ხანგრძლივობის შემცირება. აღმოსავლეთ აფრიკულ ქვეყნებში, რვანდაში, მაგალითად, 2003 წელს სიცოცხლის ხანგრძლივობა დაახლოებით 39 წელს შეადგენდა, ეს კი თითქმის ნახევარია, იმ მაჩვენებლისა, რაც იაპონიაში, შვედეთსა და ესპანეთშია.

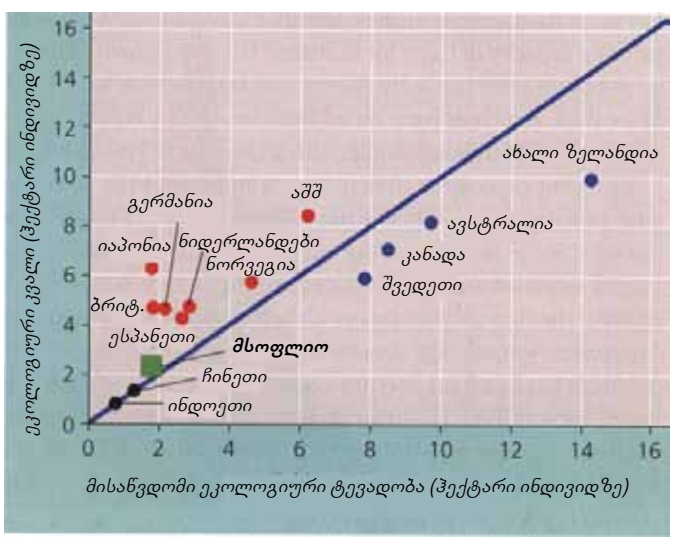
გლობალური საარსებო შესაძლებლობანი

ეკოლოგიასთან დაკავშირებული არც ერთი საკითხი არ არის უფრო მნიშვნელოვანი, ვიდრე ადამიანის პოპულაციის სამომავლო ზომა. მსოფლიო მასშტაბით ადამიანის პოპულაციის სავარაუდო ზომა დამოკიდებულია შობადობისა და სიკვდილიანობის სამომავლო მაჩვენებელზე.

გაერთიანებული ერები ვარაუდობს, რომ 2050 წლისათვის გლობალური პოპულაცია შეადგენს დაახლოებით 7.5-დან 10.3-მდე მილიარდ ადამიანს. სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, თუ რაიმე კატასტროფა არ მოხდა მომდევნო ოთხი ათეული წლის განმავლობაში პოპულაციას 1.2–4.0 მილიარდი ადამიანი დაემატება პოპულაციის ზრდის სისწრაფის გამო. მაგრამ რამდენი ადამიანის დამატება შეუძლია აიტანოს ბიოსფერომ? 2050 წელს დედამიწა გადატვირთული იქნება თუ ის უკვე არის გადატვირთული?

გლობალური საარსებო შესაძლებლობები

უკვე სამ საუკუნეზე მეტი ხანია, რაც მეცნიერები სვამენ კითხვას: რა მასშტაბები აქვს დედამიწის საარსებო შესაძლებლობებს ადამიანისათვის? პირველი ცნობილი ვარაუდია 13.4 მილიარდი ადამიანი, ეს მოსაზრება გამოთქვა ანტონ



▲ *სურათი 52.27* ***ეკოლოგიური კვალის შეფარდება შესაძლებელ ეკოლოგიურ ტევადობასთან.*** *1977 წელს გამოკვლევის ჩატარებისას წითელი წერტილებით აღნიშნულ ქვეყნებში იყო ეკოლოგიური დეფეციტი. ლურჯი წერტილებით აღნიშნულ ქვეყნებში დღემდე საკმარისი რესურსია მათი პოპულაციების არსებობისთვის*

ვან ლიიუვენჰოვერმა 1979 წელს. მას შემდეგ გამოთქმული მოსაზრებები განსხვავდებოდნენ ერთმანეთისაგან 1 მილიარდიდან 1.000 მილიარდამდე (1 ტრილიონამდე) საშუალოდ კი 10-15 მილიარდი რაოდენობის ადამიანი იყო დასახელებული. საარსებო მაქსიმუმის შეფასება ძნელია და მეცნიერები, ვინც ამგვარ მოსაზრებებს გამოთქვამენ, იყენებენ სხვადასხვა მეთოდებს პასუხების მისაღებად. ზოგი მკვლევარი იყენებს მრუდებს, იმ მრუდების მსგავსად, რომლებსაც ლოჯისტიკური განტოლებები გვთავაზობენ. (იხ. სურათი 52.12.) იმისათვის, რომ იწინასწარმეტყველონ ადამიანის პოპულაციის სამომავლო მაქსიმუმები. სხვა მკვლევარები ადამიანის პოპულაციის არსებულ მაქსიმუმს აზოგადებენ და ამრავლებენ მას დასახლებისათვის ვარგისი ტერიტორიების ფართობზე. სხვა მოსაზრებები ეყრდნობიან ერთადერთ ისეთ შეზღუდულ ფაქტორს, როგორიცაა საკვები და ასევე საჭიროებს სხვა მონაცემებსაც (როგორიცაა სოფლის მეურნეობის მიწების რაოდენობა, საშუალო მოსავალი, ფართოდ გავრცელებული კვების რაციონი (ვეგეტარიანული ან ხორცის პროდუქტები) და იმ კალორიების რაოდენობა, რაც ადამიანს სჭირდება დღეში).

ეკოლოგიური კვალი

ყველაზე უფრო გონივრული მიდგომა დედამიწის საარსებო შესაძლებლობების შესაფასებლად არის ის, რომ გავითვალისწინოთ ადამიანის მრავალი საჭიროებანი: ჩვენ გვჭირდება საკვები, წყალი, საწვავი, სამშენებლო მასალები და სხვა აღჭურვილობანი, როგორიცაა ტანისამოსი და სატრანსპორტო საშუალებანი. ეკოლოგიური კვალის კონცეფცია აჯამებს ხმელეთისა და წყლის ტერიტორიებს, რომლებსაც ფლობენ ესა თუ ის ერები იმისათვის, რომ აწარმოონ ყველა ის რესურსი, რასაც ისინი მოიხმარენ და შთანთქონ ყველა ის ნარჩენი, რომელსაც ისინი წარმოქმნიან. ეკოლოგიური კვალის გამოთვლებში ასხვავებენ ექვსი ტიპის ეკოლოგიურად პროდუქტიულ ტერიტორიებს, ესენია: სახნავი (სავარგულები) მიწები (ანუ მოსავლისთვის ვარგისი მიწები), საძოვრები, ტყე, ოკეანე, განაშენიანებული მიწები, და ბუნებრივი წიაღისეულით მდიდარი მიწები. ყველაფერი ეს გადააქვთ ჰექტრებში (ჰა) ერთ სულ მოსახლეზე (1 ჰა= 2.47 აკრს) პლანეტაზე არსებულ ეკოლოგიურად ნაყოფიერი მიწის მთლიანი ფართობი იძლევა დაახლოებით 2 ჰა ერთ სულ მოსახლეზე. მიწის ნაწილის ნაკრძალებისა და პარკებისათვის გამოყოფა 1 სულ მოსახლეზე მიწის ფართობს ამცირებს 1.7 ჰა-მდე.

სურათზე 52.27. მოცემული გრაფიკი წარმოადგენს ეკოლოგიური კვალის სურათს ცამეტი ქვეყნისათვის და მთელი მსოფლიოს მასშტაბით 1997 წლისათვის. ჩვენ შეგვიძლია გავაკეთოთ ორი ამოსავალი, ძირითადი დასკვნა მოცემული გრაფიკიდან. **პირველი დასკვნა**: ქვეყნები ერთმანეთისაგან განსხვავდებიან ეკოლოგიური კვალის მიხედვით და მათ განკარგულებაში მყოფი ეკოლოგიური შესაძლებლობების თვალსაზრისით (ეს არის ფაქტიურად არსებული რესურსის ბაზა თითოეული ქვეყნისათვის). შეერთებული შტატების ეკოლოგიური კვალი შეადგენს 8.4 ჰა-ს ერთ სულ მოსახლეზე, ხოლო

მათ განკარგულებაში არსებული ეკოლოგიური შესაძლებლობები – 6.2 ჰა-ს ერთ სულ მოსახლეზე. სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, ამერიკის შეერთებული შტატების პოპულაცია უკვე არის საარსებო შესაძლებლობების ზღვარს მიღმა. ამის საპირისპიროდ, ახალი ზენლანდიის ეკოლოგიური კვალი, 9.8 ჰა-ს შეადგენს ერთ სულ მოსახლეზე, მაგრამ ამ ქვეყნის განკარგულებაში არსებული ეკოლოგიური შესაძლებლობები 14.3 ჰა-ს შეადგენს ერთ სულზე. ასე, რომ ეს ქვეყანა არის საარსებო შესაძლებლობების ზღვარს ქვემოთ.

მეორე დასკვნა ასეთია: მთლიანად მსოფლიო უკვე ეკოლოგიურ დეფიციტს განიცდიდა იმ დროისათვის, როცა ეს კვლევა ჩატარდა. მთლიანი ანალიზი გვიჩვენებს, რომ დღეს მსოფლიო არის საარსებო შესაძლებლობის ზღვარზე ანდა ზღვარს ოდნავ ქვემოთ. ჩვენ შეგვიძლია მხოლოდ ვიმსჯელოთ ადამიანის პოპულაციისათვის საჭირო მსოფლიოს მთლიანი შესაძლებლობების შესახებ ანდა იმის შესახებ, თუ რა ფაქტორები განაპირობებენ საბოლოოდ მისი ზრდის შეჩერებას. შესაძლოა საკვები აღმოჩნდეს უმთავრესი ფაქტორი. ზოგიერთ რეგიონში საკვები პროდუქტების ნაკლებობა და შიმშილი საკმაოდ გავრცელებულია, მაგრამ ეს, ძირითადად, უფრო საკვების არათანაბარი განაწილების შედეგია, ვიდრე საკვების არაადეკვატური წარმოებისა. ჯერჯერობით სოფლის მეურნეობაში ტექნოლოგიური გაუმჯობესება საშუალებას იძლევა, გლობალური პოპულაციის ზრდის შესაბამისად მიმდინარეობდეს საკვებით მომარაგება. თუმცა ეკოსისტემაში არსებული ენერგიის ცირკულაციის პრინციპების მიხედვით (ეს მოვლენა ახსნილია თავი 54-ში) გარემოს შეუძლია აიტანოს უფრო დიდი რაოდენობის ბალახისმჭამელები, ვიდრე ხორცისმჭამელები. თუ ყველა შეჭამს იმდენსავე ხორცს, რამდენსაც ჭამენ მსოფლიოს ყველაზე უფრო შეძლებული ადამიანები, დღეს არსებული მსოფლიო პოპულაციების მხოლოდ ნახევარზე ნაკლებს ექნება დაპურების საშუალება დღეს არსებული სურსათის მარაგის გათვალისწინებით. საბოლოოდ შესაძლოა ჩვენ შესაფერისი საარსებო სივრცითაც ვიქნეთ შეზღუდულები, როგორც ოკეანის კუნძულების ჩვამები. რა თქმა უნდა, ჩვენი პოპულაციის ზრდასთან ერთად, დავა იმის შესახებ, თუ როგორ უნდა იქნეს გამოყენებული ეს სივრცე, უფრო გამძაფრდება და სოფლის მეურნეობისათვის გამოსადეგი მიწები განაწილდება საცხოვრებელი სახლების ასაგებად. შედარებით მცირე ლიმიტაცია იქნება იმაზე, თუ რამდენად მჭიდროდ უნდა იყვნენ ადამიანები შჯგუფებულები საცხოვრებლად.

ადამიანებს ასევე შეიძლება ამოეწუროთ ისეთი რესურსები, რომელთა აღდგენაც შეუძლებელია, როგორიცაა მაგალითად მეტალებისა და წიაღისეული საწვავის მარაგი. მრავალი პოპულაციის მოთხოვნები ერთადერთ შეუვსებელ რესურსზე, წყალზე უკვე გასცდა ადგილობრივ და რეგიონალური მარაგის ფარგლებს. 1 მილიარდზე მეტი ადამიანი მოკლებულია საჭირო რაოდენობის წყლის რესურსს, იმისათვის, რომ დაიკმაყოფილოს ელემენტარული სანიტარული მოთხოვნები. ასევე შესაძლებელია ისიც, რომ გარემოს ამოეწუროს ადამიანის პოპულაციის მიერ წარმოქმნილი ნარჩენების შთანთქმის შესაძლებლობაც. ამ შემთხვევაში დედამიწის დღევანდელი მოსახლეობა გამოიწვევს პლანეტის საარსებო შესაძლებლობათა შემცირებას მომავალი თაობებისათვის.

ზოგიერთი ოპტიმისტი იმედოვნრბს, რომ ტექნოლოგიის განვითარების ჩვენეული უნარის წყალობით ადამიანის პოპულაციის ზრდას არა აქვს ფაქტიური ზღვარი. ტექნოლოგიამ უდავოდ გაზარდა დედამიწის საარსებო შესაძლებლობანი ადამიანისთვის, მაგრამ როგორც ჩვენ ამას ზემოთაც გავუსვით ხაზი, არც ერთ პოპულაციას არ შეუძლია უსასრულოდ ზრდა. ის, თუ რას შეადგენს ადამიანის მსოფლიო საარსებო შესაძლებლობები და რაგვარად მივუახლოვდებით ჩვენ მის ზღვარს, წარმოადგენს დიდი დებატებისა და განსჯის საგანს. სხვა ორგანიზმებისაგან განსხვავებით ჩვენ შეგვიძლია თავად გადავწყვიტოთ როგორ მოვაღწიოთ პოპულაციის ზრდის ნულოვან მაჩვენებელს ადამიანის არჩევანზე დაფუძნებული სოციალური ცვლილებების მეშვეობით თუ სიკვდილიანობის ზრდის მეშვეობით, რაც გამოწვეული იქნება რესურსების არქონით, დაავადებებით, ომებით და გარემოს დეგრადაციით.

კონცეფცია შემოწმება 52.6

1. რა გავლენას ახდენს პოპულაციის ასაკობრივი სტრუქტურა მისი ზრდის მაჩვენებელზე?
2. რა კავშირი არსებობს საარსებო შესაძლებლობებს, ეკოლოგიურ შესაძლებლობებსა და ეკოლოგიურ კვალს შორის ადამიანის პოპულაციისათვის? ახსენით თითოეული ტერმინი.

52-ე თავის შემოწმება

ძირითადი კონცეფციების შემოწმებაა:

კონცეფცია 52.1

დინამიკური მიოლოგიური პროცესები გავლენას ახდენენ სიმჭიდროვეზე, დისპერსიასა (გაფანტვასა) და დემოგრაფიაზე

- **სიმჭიდროვე და დისპერსია (გაფანტვა).** პოპულაციის სიმჭიდროვე ანუ ინდივიდთა რაოდენობა ერთ ერთეულ ფართობზე ან მოცულობაზე, შედეგია იმ ურთიერთმოქმედებისა, რაც არსებობს შობადობას, სიკვდილიანობას, იმიგრაციასა და ემიგრაციას შორის. სოციალური და გარემო ფაქტორები გავლენას ახდენენ ადამიანთა განლაგების ჯგუფური, ერთიანი და დისპერსიის (გაფანტვის) უწესრიგო მოდელზე.
  დავალება: პოპულაციის სიმჭიდროვისა და ზომის შეფასების ტექნიკა.
- **დემოგრაფია.** პოპულაციები იზრდება შობადობისა და იმიგრაციის შედეგად და მცირდება სიკვდილიანობისა და ემიგრაციის შედეგად. სიცოცხლის ხანგრძლივობის ცხრილები, გადარჩენისუნარიანობის მრუდები და რეპროდუქტიულობის დიაგრამები აჯამებენ სპეციფიკურ დემოგრაფიულ ტენდენციებს.
  დავალება: გადარჩენისუნარიანობის მრუდების კვლევა.

კონცეფცია 52.2

სიცოცხლის ისტორიის მახასიათებლები მუნიმრივი სელექციის პროდუქტია (შედეგია)

სიცოცხლის ისტორიის მახასიათებლები წარმოადგენს ევოლუციის შედეგს, რაც გამოხატულია ორგანიზმის განვითარებაში, ფსიქოლოგიაში და ქცევაში.

- **სიცოცხლის ისტორიის სხვადასხვაგვარობა.** ერთხელმშობიარე ორგანიზმები ერთადერთხელ მრავლდებიან. ამის საპირისპიროდ, გამეორებითადმშობიარე ორგანიზმები ნაშიერებს წარმოქმნიან კვლავ და კვლავ.
- **ზღვარი და სიცოცხლის ისტორიები.** სიცოცხლის ისტორიის მახასიათებლები, მაგალითად ისეთი, როგორიცაა ერთ ჯერზე წარმოქმნილ ნაშიერთა რაოდენობა, სიკვდილის ასაკი, მშობლიური ზრუნვა, წარმოადგენს ზღვარს შეზღუდული დროის, ენერგიისა და საკვების კომფლიქტურ მოთხოვნებს შორის.
  ექსპონენციალური მოდელი იძლევა პოპულაციის ზრდის სურათს იდეალიზირებულ აბსოლუტურ გარემოში.
- **ერთ სულზე ზრდის მაჩვენებელი.** თუ მხედველობაში არ მივიღებთ იმიგრაციასა და ემიგრაციას, პოპულაციის ზრდის მაჩვენებელი (ზრდის მაჩვენებელი ერთ სულზე) ტოლია შობადობის მაჩვენებელს მინუს სიკვდილიანობის მაჩვენებლისა.
- **ექსპონენციალური ზრდა.** ექსპონენციალური ზრდის ტოლობა, $dh/dt = R\ max\ N$, უჩვენებს პოპულაციის პოტენციურ ზრდას აბსოლუტურ გარემოში, სადაც R max წარმოადგენს ზრდის მაქსიმუმს ერთ სულზე, ხოლო N არის პოპულაციაში ინდივიდთა რაოდენობა. ეს მოდელი გვთავაზობს, რომ რაც უფრო დიდია პოპულაცია, მით უფრო სწრაფად გაიზრდება იგი. მზარდი პოპულაციის ზომა იძლევა J ფორმის გრაფიკს.

კონცეფცია 52.4

ლოჯისტიკური ზრდის მოდელი მოიცავს საარსებო შესაძლებლობათა კონცეფციას

ექსპონენციალური ზრდის შენარჩუნება ხანგრძლივად შეუძლებელია ნებისმიერ პოპულაციაში. უფრო რეალისტური პოპულაციის მოდელი ზღუდავს საარსებო შესაძლებლობათა ზრდას (K) (ანუ პოპულაციის მაქსიმალური ზომის, რისი უზრუნველყოფაც შეუძლია გარემოს), გაერთიანების საშუალებით.

- **ლოჯისტიკური ზრდის მოდელი.** ლოჯისტიკური ტოლობის მიხედვით $dN/dt = R\ max\ N\ (K-N)\ K$, ზრდის დონე ეცემა პოპულაციის ზომის საარსებო შესაძლებლობებთან მიახლოების პირობებში.
- **ლოჯისტიკური მოდელი და რეალური პოპულაციები.** ლოჯისტიკური მოდელი მხოლოდ ძალიან მცირე

რაოდენობის რეალურ პოპულაციებს მიესადაგება, მაგრამ იგი მეტად მნიშვნელოვანია შესაძლო ზრდის განსასაზღვრად.

- **ლოჯისტიკური მოდელი და სიცოცხლის ისტორიები.** ორი ჰიპოთეტური მაგრამ ურთიერთსაპირისპირო სიცოცხლის ისტორიის მოდელებია: k-სელექცია ანუ სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული სელექცია, და r-სელექცია, ანუ სიმჭიდროვისგან დამოუკიდებელი სელექცია.

კონცეფცია 52.5

პოპულაციების რეგულაცია სდება მიოტურ და ამიოტურ გავლენათა კომპლექსური ურთიერთქმედებით

- **ცვლილებები პოპულაციაში და პოპულაციის სიმჭიდროვე.** შობადობისა და სიკვდილიანობის მაჩვენებლებში სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული ცვლილებები ანელებს პოპულაციის ზრდას და უარყოფითი შედეგების თავიდან აცილების საშუალებას იძლევა. მას საბოლოოდ შეუძლია პოპულაციის სტაბილიზაცია საარსებო შესაძლებლობათა ჩარჩოებში მოაქციოს. სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული ლიმიტაციის ფაქტორები მოიცავს ინტრა-სპეციფიკურ შეჯიბრს შეზღუდული რაოდენობის საკვებსა და სივრცეზე, გაზრდილ მტაცებლობას, ავადმყოფობებს, მოსახლეობის სიმჭიდროვით გამოწვეულ სტრესებს, ტოქსინების დაგროვებას.
- **პოპულაციის დინამიკა.** იმის გამო, რომ ცვლილებები გარემო პირობებში პერიოდულად იწვევს პოპულაციის რღვევას, ყველა პოპულაციისა ზომაში აღინიშნება ერთგვარი მერყეობები. მეტაპოპულაციები პოპულაციის ჯგუფებია, რომლებიც დაკავშირებულია ერთმანეთთან იმიგრაციითა და ემიგრაციით.
- **პოპულაციის ციკლები.** მრავალი პოპულაცია რეგულარულად განიცდის ბუმებისა და ჩავარდნების ციკლებს, რომლებზედაც გავლენას ახდენენ ბიოტური და აბიოტური ფაქტორების კომპლექსური ურთიერთმოქმედებები.

  ბიოლოგიური ლაბორატორიები, ონლაინის პოპულაციის ეკოლოგიური ლაბორატორია.

კონცეფცია 52.6

ადამიანის პოპულაციის ზრდა შემცირდა საუკუნეების განმავლობაში მიმდინარე ექსპონენციალური ზრდის შემდეგ

- **ადამიანის გლობალური პოპულაცია.** 1650 წლის შემდეგ ადამიანის გლობალური პოპულაცია ექსპონენციალურად იზრდებოდა, მაგრამ ბოლო 40 წლის განმავლობაში მისი ზრდა თითქმის 50% შენელდა. ცვლილებები ასაკობრივ სტრუქტურაში უჩვენებს, რომ ზოგი ერი სწრაფად იზრდება, სხვა ერები კი უფრო სტაბილურობით ხასიათდებიან ანდა სულაც მცირდებიან კიდეც. ჩვილ ბავშვთა სიკვდილიანობის მაჩვენებელი და სიცოცხლის ხანგრძლივობა მკვეთრად განსხვავდება განვითარებულ და განვითარებად ქვეყნებში.

  დავალება: ადამიანის პოპულაციის ზრდა.

  დავალება: ასაკობრივი სტრუქტურის ანალიზი.

  ბიოლოგიური ლაბორატორიები, ონლაინის დემოგრაფიული ლაბორატორია.

- **გლობალური საარსებო შესაძლებლობანი.** ადამიანისათვის დედამიწის საარსებო შესაძლებლობათა მასშტაბების დადგენა ვერ ხერხდება. ეკოლოგიური კვალი, მთლიანი სახმელეთო და წყლის ფართობი, რაც საჭიროა ერთი ერის ხალხის არსებობისათვის, წარმოადგენს ერთ-ერთ საზომს იმის გასარკვევად, თუ რამდენად ახლოს ვართ ჩვენ დედამიწის საარსებო შესაძლებლობათა ამოწურვასთან. დღეს დედამიწა, სადაც ექვს მილიარდზე მეტი ადამიანი ცხოვრობს, უკვე ეკოლოგიურ დეფიციტს განიცდის.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშემოწმება

1. **ის, რომ პოპულაციის წევრების დისტრიბუციას საყოველთაო ხასიათი აქვს გვთავაზობს, რომ:**
   ა) პოპულაციის მიერ დაკავებული ფართობის ზომა იზრდება;
   ბ) რესურსები არათანაბრადაა განაწილებული;
   გ) პოპულაციის წევრებს შორის რესურსის მოსაპოვებლად მიმდინარეობს შეჯიბრი;
   დ) პოპულაციის წევრებს არც იზიდავს ერთმანეთი და ისინი არც გაურბიან ერთმანეთს;
   ე) პოპულაციის სიჭარბე დაბალია.

2. **პოპულაციის ეკოლოგები აკვირდებიან ერთი ასაკის კოჰორტების ცხოვრებას იმისათვის რომ:**
   ა) განსაზღვრონ პოპულაციის საარსებო შესაძლე-

ბლობანი;

ბ) განსაზღვრონ რეგულირდება თუ არა პოპულაცია სიჭარბეზე დამოკიდებული პროცესების მიერ.

გ) განსაზღვრონ პოპულაციის თითოეული ჯგუფისათვის შობადობის დონე და სიკვდილიანობის დონე.

დ) განსაზღვრონ ის ფაქტორები, რაც პოპულაციის ზომას აკონტროლებს.

ე) განსაზღვრონ პოპულაციის ზრდას აქვს თუ არა ციკლური ხასიათი.

3. პოპულაციაში, რომელიც იზრდება ისე, როგორც ამას ლოჯისტიკური ზრდის მოდელი გულისხმობს

ა) ინდივიდების რაოდენობა, რომლებიც ემატება ერთი ერთეული დროის განმავლობაში უფრო დიდია, როცა N ახლოსაა ნულთან. (ამოსავალი ტოლობა არის dn/dt=r max N (K-n/k).);

ბ) ერთ სულზე ზრდის მაჩვენებელი ®(r) იზრდება, როცა N უახლოვდება K-ს.

გ) პოპულაციის ზრდა ნულოს ტოლია, როცა N =K.

დ) პოპულაცია ექსპონენციალურად იზრდება, როცა K მცირეა (დაბალია);

ე) შობადობის მაჩვენებელი (b) ნულს უახლოვდება, როცა N უახლოვდება K-ს.

4. პოპულაციის საარსებო შესაძლებლობანი

ა) შეიძლება ზუსტად გამოვითვალოთ ლოჯისტიკური ზრდის მოდელის გამოყენებით;

ბ) როგორც წესი, იგი რჩება მუდმივი დროის განმავლობაში;

გ) იზრდება, როცა ერთ სულზე ზრდის მაჩვენებელი (r) მცირდება;

დ) შეიძლება შეიცვალოს გარემოს ცვლილებებთან ერთად;

ე) შეიძლება, რომ არასოდეს ამოიწუროს.

5. პირობათა რომელი წყვილი აღწერს უფრო ზუსტად სიცოცხლის ისტორიის მახასიათებლებს მგლების სტაბილური პოპულაციისათვის

ა) მხოლოდშობადი; r-სელექცია;

ბ) მხოლოდშობადური; k-სელექცია;

გ) მრავალშობადური; r-სელექცია;

დ) მრავალშობადური; k-სელექცია;

ე) მრავალშობადური; n-სელექცია;

6. ბავშვთა სიკვდილიანობის მაჩვენებელი არის – განვითარებად ქვეყნებში ვიდრე განვითარებულ ქვეყნებში (იხ. სურათი 52.26.)

ა) იგივე;

ბ) დაახლოებით ორჯერ უფრო მაღალი;

გ) ოდნავ დაბალი;

დ) დაახლოებით სამჯერ უფრო მაღალი;

ე) ექვსჯერ და მეტჯერ უფრო მაღალი.

7. კურდღლისა და მისი მტაცებელის, ფოცხვერის პოპულაციათა ციკლების მეცნიერულმა შესწავლამ გამოავლინა, რომ

ა) მსხვერპლი-პოპულაცია კონტროლდება მხოლოდ მტაცებლების მიერ;

ბ) კურდღლები და ფოცხვერები ისე არიან ურთიერთდამოკიდებულნი, რომ თითოეულ სახეობას მეორის გარეშე გადარჩენა არ შეუძლია;

გ) ყველაზე სარწმუნო ჰიპოთეზა პოპულაციის ციკლაციის მიზეზის შესახებ არ არის აუცილებლად სწორი.

დ) კურდღელისა და ფოცხვერის, ამ ორივე პოპულაციის მარეგულირებელ ფაქტორს წარმოადგენს აბიოტური ფაქტორები.

ე) კურდღლის პოპულაცია r-სელექციისაა, ფოცხვერის პოპულაცია კი k-სელექციის.

8. ადამიანის პოპულაციის ახლანდელი ზომა ყველაზე უფრო ახლოსაა

ა) 2 მილიონთან; ბ) 3 მილიონთან;

გ) 4 მილიონთან; დ) 6 მილიონთან;

ე) 10 მილიონთან;

9. ქვემოთ მოყვანილთაგან განვითარებულ ქვეყნებში ადამიანის პოპულაციის შესახებ რომელი დებულებაა არასწორი

ა) საშუალო ოჯახის ზომა შედარებით მცირეა;

ბ) პოპულაციამ განიცადა დემოგრაფიული გადაადგილება;

გ) სიცოცხლის ისტორია r-სელექციისაა;

დ) გადარჩენის მაჩვენებელი მრუდი I ტიპისაა;

ე) ასაკობრივი განაწილება შედარებით ერთნაირია.

10. ეკოლოგიური კვალის ბოლოდროინდელი კვლევების შედეგად (რომელიც წიგნშია აღწერილი) დადგინდა რომ

ა) დედამიწის საარსებო შესაძლებლობა შეადგენს დაახლოებით 10 მილიონს;

ბ) დედამიწის საარსებო შესაძლებლობა გაიზრდება, თუ ხორცის მოხმარება ერთ სულ მოსახლეზე გაიზრდება;

გ) ინდუსტრიალიზირებული ქვეყნების ახლანდელი მოთხოვნა რესურსებზე გაცილებით უფრო მცირეა, ვიდრე ამ ქვეყნების ეკოლოგიური კვალი;

დ) ამერიკის შეერთებული შტატების ეკოლოგიური კვალი უფრო დიდია, ვიდრე მისი ტერიტორიების ეკოლოგიური შესაძლებლობანი.

ე) შეუძლებელია დედამიწაზე ადამიანებისათვის საარსებო შესაძლებლობათა გაზრდა ტექნოლოგიური

განვითარების მეშვეობით.

ტესტის პასუხები იხ. დამატება ა)-ში.

ტესტის დამატებითი შეკითხვებისთვის იხ. ჩ-რომი.

ეკოლოგიური კავშირი

დაწერეთ ერთხელმშობიარობით გამრავლებისა და მრავალმშობიარობით გამრავლების შედარებითი დახასიათება და აღწერეთ ის პირობები, რომლებსაც უპირატესობას ანიჭებს ბუნებრივი სელექცია.

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

თქვენ გსურთ, შეამოწმოთ ჰიპოთეზა იმის შესახებ, რომ გარკვეული მცენარის სახეობის პოპულაციის სიჭარბე გავლენას ახდენს იმ მაჩვენებელზე, რომელზედაც პათოგენური სოკო აზიანებს მცენარეს. იმის გამო, რომ სოკო თვალით ადვილად დასანახ იარებს ამჩნევს მცენარის ფოთოლზე, თქვენ ადვილად შეგიძლიათ გაიგოთ დაზიანებულია თუ არა მცენარე. დასახეთ ექსპერიმენტი თქვენი ჰიპოთეზის შესამოწმებლად, ჩართეთ ექსპერიმენტალური მკურნალობა, კონტროლი დამონაცემები, რომლებსაც შეასწორებთ და აგრეთვე მოსალოდნელი შედეგები იმ შემთხვევაში თუ თქვენი ჰიპოთეზა მართალია.

ბიოლოგიური ლაბორატორია, ონლაინ პოპულაციის ეკოლოგიური ლაბორატორია.

ბიოლოგიური ლაბორატორია, ონლაინ პოპულაციის დემოგრაფიული ლაბორატორია.

მრავალი ადამიანი მიიჩნევს, განვითარებადი ქვეყნების პოპულაციის სწრაფ ზრდას, ჩვენს ყველაზე უფრო სერიოზულ გარემოსთან დაკავშირებულ პრობლემად. სხვები ფიქრობენ, რომ პოპულაციის ზრდა განვითარებულ ქვეყნებში, მიუხედავად იმისა, რომ იგი მცირეა, ფაქტიურად მაინც წარმოადგენს გარემოსათვის საფრთხის შემცველ უფრო დიდ პრობლემას. რა პრობლემები მოაქვს შედეგად პოპულაციის ზრდას ა) განვითარებად ქვეყნებში და ბ) ინდუსტრიულ სამყაროში? რომელია თქვენი აზრით უფრო მეტი საფრთხის შემცველი და რატომ?

53 კომუნიკაციური ეკოლოგია



▲ *სურათი 53.1* სავანას თანასაზოგადოება ჩობის ეროვნულ პარკში, ბოტსვანა

ამოსავალი კონცეფციები

53.1 კომუნიკაციური ურთიერთქმედებანი მოიცავს შეჯიბრს, მტაცებლობას, ბალახისმჭამელობას, სიმბიოზს და დაა ვადებებს.

53.2 დომინანტური და ძირითადი სახეობები ძლიერ გავლენას ახდენენ თანასაზოგადოების სტრუქტურაზე.

53.3 ჩარევა გავლენას ახდენს სახეობათა მრავალფეროვნებასა და შეჯიბრზე.

53.4 ბიოგეოგრაფიული ფაქტორები გავლენას ახდენენ თანასაზოგადოების ბიოგანსხვავებულობაზე.

53.5 თანასაზოგადოების სტრუქტურის შესახებ ურთიერთსაპირისპირო შეხედულებანი მწვავე დებატების საგანს წარმოადგენს.

ზოგადი მიმოხილვა

რა არის თანასაზოგადოება

წყეში ან ველად ან თუნდაც, პარკში გასეირნებისას შეეცადეთ, დააკვირდეთ თქვენს გარშემო არსებულ სახეობებს შორის ურთიერთმოქმედებებს. შესაძლოა შენიშნოთ, რომ ჩიტები ხეებს იყენებენ ბუდეების მოსაწყობად, ფუტკრები ამტვრიანებენ ყვავილებს, ობობები თავიანთ ქსელებში მწერებს იჭერენ, გვიმრები ხეების მიერ წარმოქმნილ ჩრდილებში იზრდებიან. ეს არის ურთიერთობების პატარა მოდელი, რაც სახეობებს შორის არსებობს ნებისმიერ ეკოლოგიურ „თეატრში“. 50-ე თავში განხილული ქიმიური და ფიზიკური ფაქტორების გარდა, ორგანიზმის საარსებო გარემო ბიოტურ ფაქტორებსაც მოიცავს. ამაში იგულისხმება იმავე სახეობის სხვა ინდივიდებიც და ასევე, სხვა სახეობათა ინდივიდებიც. იმ სხვადასხვა სახეობათა პოპულაციების ამგვარ თავმოყრას, რომლებიც ერთმანეთთან საკმაოდ ახლოს ცხოვრობენ და ამდენად, ერთმანეთზე ზემოქმედების საშუალება აქვთ, ეწოდება ბიოლოგიური თანასაზოგადოება.

ეკოლოგები გარკვეული თანასაზოგადოების ფარგლებს მათი კვლევის საკითხის შესაბამისად განსაზღვრავენ. მაგალითად, მათ შეიძლება შეისწავლონ დესტრუქტორები (გამხრწნელები) და სხვა ორგანიზმები, რომლებიც დამპალ მორზე ცხოვრობენ, ბენტური თანასაზოგადოება ზემო ტბაში, ანდა ბუჩქებისა და ხეების თანასაზოგადოება შენანდოას ეროვნულ პარკში. სხვადასხვა ცხოველები, ასევე ბალახი და ხეები, რომლებიც მოცემულია სურათზე 53.1. წარმოადგენენ სამხრეთ აფრიკის სავანას თანასაზოგადოებას.

ამ თავში ჩვენ განვიხილავთ იმ ფაქტორებს, რომლებიც თანასაზოგადოების სტრუქტურის ჩამოყალიბებაში ყველაზე უფრო მნიშვნელოვან ფაქტორს წარმოადგენენ. თანასაზოგადოების სტრუქტურაში იგულისხმება ის, თუ რამდენი სახეობაა მთლიანობაში, კერძოდ რომელი სახეობებია სახეზე, რა რაოდენობრივი თანაფარდობაა ამ სახეობებს შორის. ჩვენ დავიწყებთ იმ ფუნდამენტალური ფაქტორით, რომელიც თანასაზოგადოების სტრუქტურაზე ახდენს გავლენას. ეს არის თანასაზოგადოების ფარგლებში არსებულ ორგანიზმთა ურთიერთმოქმედებანი.

კონცეფცია 53.1

თანასაზოგადოების ურთიერთმოქმედება მოიცავს შეჯიბრს, მტაცებლობას, ბალახისმჭამელობას, სიმბიოზსა და დაავადებებს

ორგანიზმის ცხოვრებაში ძირითადი ურთიერთობები მდგომარეობს მის ურთიერთმოქმედებაში თანასაზოგადოების სხვა სახეობებთან. ეკოლოგები ამ ურთიერთობებს უწოდებენ ინტერსპეციფიკურ ურთიერთქმედებებს. ჩვენ დავიწყებთ უმარტივესი სიტუაციით: ეს არის მხოლოდ ორი სახეობის პოპულაციას შორის ურთიერთქმედებანი.

შესაძლო ურთიერთზემოქმედებები, რაც სახეობებს ერთმანეთთან აკავშირებს, მოიცავს შეჯიბრს, მტაცებლობას, ბალახისმჭამებლობას, სიმბიოზს (პარაზიტულობა, მუტუალიზმი და კამენსალიზმი) და დაავადებებს. აქ ჩვენ გამოვიყენებთ სიმბოლოებს + და -, იმისათვის, რომ აღვნიშნოთ, რა გავლენას ახდენს თითოეული ინტერსპეციფიკური ურთიერთზემოქმედება ურთიერთობაში ჩართული ორი სახეობის გადარჩენასა და გამრავლებაზე. მაგალითად, მუტუალიზმისას თითოეული სახეობის გადარჩენა და გამრავლება იზრდება მეორის არსებობის შემთხვევაში, ამიტომაც აქ ადგილი აქვს +/+ ტიპის ურთიერთქმედებას. მტაცებლობა წარმოადგენს +/- ურთიერთობის სახეს, რომელსაც მტაცებელი-პოპულაციისათვის პოზიტიური შედეგი მოაქვს გადარჩენისა და გამრავლების თვალსაზრისით, ხოლო ნეგატიური შედეგი მოაქვს მსხვერპლი-პოპულაციისათვის. 0 უჩვენებს, რომ ზემოთ ნახსენები ურთიერთობის ტიპები პოპულაციაზე არანაირ გავლენას არ ახდენს.

ისტორიულად მეტი წილი ეკოლოგიური კვლევებისა ფოკუსირებულია ისეთ ურთიერთქმედებებზე, რომლებიც, სულ ცოტა, ერთი სახეობისთვის მაინც არის ნეგატიური გავლენის მქონე. ასეთებია, მაგალითად, მტაცებლობა და შეჯიბრი. თუმცაღა პოზიტიური სახის ურთიერთქმედებები ყველგან გვხვდება და მათი როლი და წვლილი თანასაზოგადოების სტრუქტურაში ასევე ინტენსიური შესწავლის საგანს წარმოადგენს.

შეჯიბრი

ინტერსპეციფიკურ შეჯიბრს ადგილი აქვს, როცა სიმცირის გამო ძნელად მოსაპოვებელი გარკვეული რესურსის ხელში ჩასაგდებად სახეობები შეჯიბრში ებმებიან. მაგალითად, სარეველები, რომლებიც ბაღში იზრდებიან, შეჯიბრს აწარმოებენ ბაღის მცენარეებთან ნიადაგში არსებული საკვები ნივთიერებებისა და წყლის მოსაპოვებლად. კალიები და ბიზონები ტრამალებზე ეჯიბრებიან ერთმანეთს ბალახის მოსაპოვებლად. ორივე სახეობა ბალახსა ჭამს. ფოცხვერები და მელიები ალასკისა და კანადის ჩრდილოეთ ტყეებში ეჯიბრებიან ერთმანეთს ისეთი მსხვერპლის მოსაპოვებლად, როგორიცაა კურდღელი. ამის საპირისპიროდ, სხვა რესურსებისგან განსხვავებით ისეთი რესურსი, როგორიცაა ჟანგბადი, იშვიათადაა მცირე და ამდენად, მიუხედავად იმისა, რომ თითქმის ყველა სახეობა იყენებს ამ რესურსს, მის მოსაპოვებლად მათ შეჯიბრში ჩაბმა არ უწევთ. როცა ორი სახეობა ამა თუ იმ რესურსის მოსაპოვებლად ეჯიბრება ერთმანეთს, ერთი სახეობისთვის ან ორივესთვის შედეგი შეიძლება სავალალო იყოს (-/-). თუ ამ შეჯიბრს მძაფრი ხასიათი აქვს, ამან შეიძლება გამოიწვიოს შეჯიბრში მონაწილე ორი სახეობიდან ერთ-ერთის მოსპობა. ამ პროცესს ეწოდება შეჯიბრიდან გამოთიშვა.

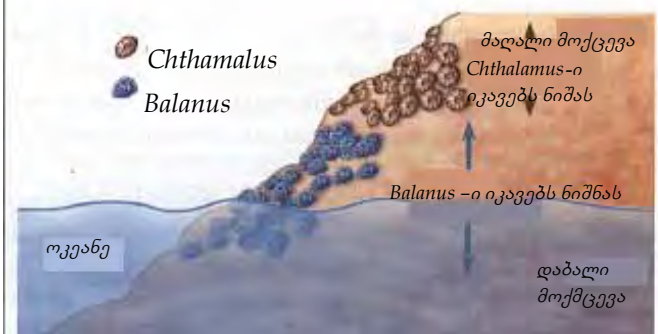
შეჯიბრიდან გამოთიშვის პრინციპი

1934 წელს რუსმა ეკოლოგმა, გ. ფ. გაუსმა, შეისწავლა

სურათი 53.2

კვლევა: მოქმედებს, თუ არა სახეობის ნიშაზე სახეობათაშორისი კონკურენცია?

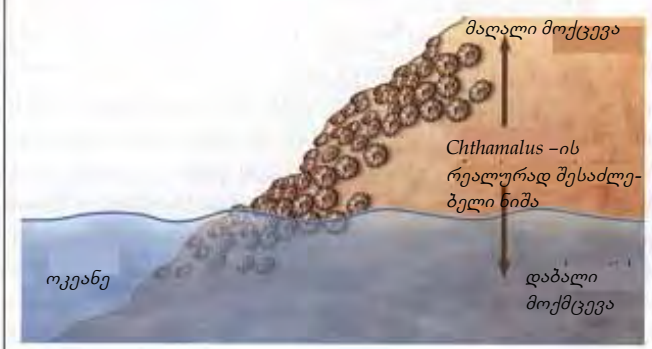
ექსპერიმენტი



ეკოლოგი ჯოზეფ კონელი სწავლობდა საკვებად ვარგისი მოლუსკების ორ სახეობას - Balanus balanoides და Chthamalus stellatus, რომლებსაც შოტლანდიის სანაპიროს გასწვრივ მდებარე კლდეებზე შრეობრივი გავრცელება ახასიათებს. ბუნებაში Balanus-ს არ შეუძლია კლდეზე მაღლა ცხოვრება , ვინაიდან დაბალი მოქცევისას გამოშრობას ვერ უძლევს. ამიტომ მისი რეალიზებული ნიშა მისი შესაძლებელი ნიშის ტოლია. საპირისპიროდ, Chthamalus -ი, როგორც წესი კონცენტრირებულია კლდეების მაღალ შრეებზე. Chthamalus -ის შესაძლებელი ნიშის დასადგენად კონელმა Balanus-ი დაბალი შრიდან ამოიღო.

შედეგები

როცა კონელმა დაბალი შრიდან Balanus-ი ამოიღო, Chthamalus-ის პოპულაცია მთელს არეალზე გავრცელდა



დასკვნა

Balanus-ის ამოღების შემდეგ Chthamalus-ის გავრცელებამ აჩვენა, რომ კონკურენტული გამოდევნის შედეგად Chthamalus-ის მიერ დაკავებული ნიშა გაცილებით მცირეა, ვიდრე მისი რეალურად შესაძლებელი ნიშა.

ინტერსპეციფიკური შეჯიბრის შედეგები. თავის ლაბორატორიულ ექსპერიმენტებში ორი მონათესავე ერთუჯრედიანი ორგანიზმის, პროტისტების, პარამეციუმ-A.(Aurelia) და პარამეციუმ-C (Caudatum) მაგალითზე. მან მოაშენა პროტისტები სტაბილურ გარემოში, სადაც მუდმივად ამატებდა საკვების რაოდენობას. როცა გაუსმა ეს ორი სახეობა ცალკ-ცალკე მოაშენა, თითოეული პოპულაცია სწრაფად გაიზარდა და შემდეგ ზრდა გაწონასწორდა, რაც, როგორც ჩანს, გამოწვეული იყო კულტურის საარსებო შესაძლებლობათა ამოწურვით. მაგრამ, როცა გაუსმა ეს ორი სახეობა ერთად მოაშენა, პარამეციუმ-C მოსპობამდე მივიდა. გაუსმა დაასკვნა, რომ პარამეციუმ-A-ს საკვების მოპოვებისათვის შეჯიბრის უნარი გააჩნდა. გაუსის ექსპერიმენტის შედეგს წარმოადგენდა დასკვნა იმის შესახებ, რომ ერთი და იგივე შეზღუდული რესურსის მოსაპოვებლად შეჯიბრში მყოფ ორ სახეობას არ შეუძლია იარსებოს ერთად ერთსა და იმავე ადგილზე. ერთი სახეობა რესურსებს უფრო მარჯვედ იყენებს და ამის შედეგად, უფრო სწრაფად მრავლდება, ვიდრე მეორე. სულ მცირე უპირატესობამაც კი გამრავლებაში შეიძლება, გამოიწვიოს შეჯიბრის მეორე მონაწილის განადგურება. ეკოლოგები გაუსის კონცეფციას უწოდებენ შეჯიბრიდან გამოთიშვის პრინციპს.

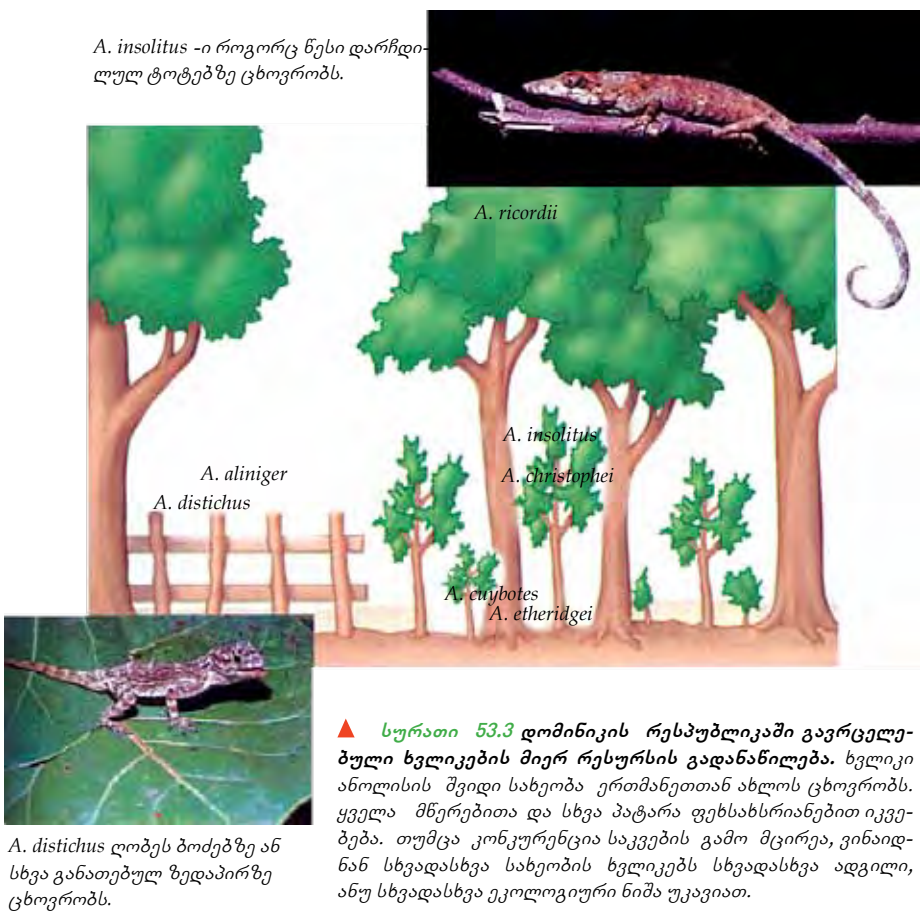
ეკოლოგიური ნიშა

მთლიანი სახეობების მიერ გარემოს ბიოტური და აბიოტური რესურსების გამოყენებას ეწოდება სახეობათა ნიშა. ამ კონცეფციის უკეთ გასაგებად გამოგვადგება ეკოლოგის, ეუჯინ ოდუმის მიერ გაკეთებული ანალოგია: „თუ ორგანიზმის საცხოვრებელი მისი „მისამართია“, ნიშა არის ორგანიზმის „პროფესია“.“ მაგრამ სხვაგვარად თუ ავხსნით, ორგანიზმის ნიშა არის მისი ეკოლოგიური როლი ანუ ის, თუ როგორ ეგუება ის ეკოსისტემას. მაგალითად, ტროპიკული ხის ხვლიკის ნიშა სხვა კომპონენტებთან ერთად შედგება ასევე ტემპერატურისაგან, რომელსაც ის იტანს, ხეების ტოტების ზომისაგან, რომლებზედაც ის სკუპდება, დღის ხანგრძლივობისაგან, როცა ის აქტიურია და მწერების ტიპებისა და ზომისაგან, რომლებსაც ის ჭამს.

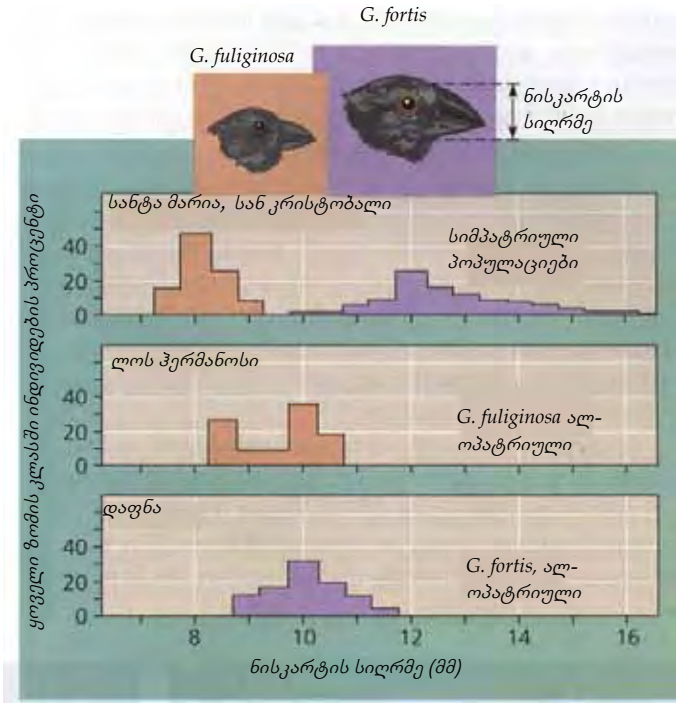
ჩვენ შეგვიძლია შემდეგნაირად გამოვიყენოთ ნიშას კონცეფცია შეჯიბრიდან გამოთიშვის პრინციპის წარმოსადგენად: ორ სახეობას არ შეუძლია თანაარსებობა თანასაზოგადოებაში თუ მათი ნიშები იდენტურია. თუმცა ეკოლოგიურად ერთნაირ სახეობებს შეუძლიათ თანაარსებობა თანასაზოგადოებაში, თუ მათ ნიშებს შორის არის ერთი ან ორი მნიშვნელოვანი განსხვავება (სურათი 53.2). შეჯიბრის შედეგად სახეობების ძირეული ნიშა, ანუ ის ნიშა, რაც პოტენციურად აქვთ დაკავებული სახეობებს, შეიძლება განსხვავებული იყოს რეალიზირებული ნიშისაგან, ანუ იმ ნიშისაგან, რაც მათ ფაქტიურად აქვთ დაკავებული გარკვეულ გარემოში.

რესურსის გადანაწილება

როდესაც ორ ისეთ სახეობას შორის შეჯიბრს, რომლებსაც ერთი და იგივე ნიშა აქვთ, შედეგად არ მოსდევს ერთ-ერთი სახეობის განადგურება, ამის მიზეზი ზოგადად არის ის, რომ ხდება ნიშას მოდიფიკაცია. სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, ბუნებრივი სელექციის გზით მომხდარ ევოლუციას შეიძლება შედეგად მოჰყვეს ის, რომ ერთ-ერთი სახეობა დაიწყებს სხვა ტიპის რესურსების გამოყენებას. ნიშების განსხვავებულობა, რაც ერთნაირ სახეობებს თანასაზოგადოებაში თანაარსებობის საშუალებას აძლევს, ეწოდება რესურსის გადანაწილება (სურათი 53.3.). ასე, რომ რესურსის გადანაწილებას შეიძლება შევხედოთ, როგორც „წარსულის შეჯიბრის აჩრდილს“, ანუ არაპირდაპირ სამხილს იმისას, რომ არსებობდა ინტერსპეციფიკური შეჯიბრი, რომელიც ევოლუციამ მოაგვარა ნიშას განსხვავებულობის მეშვეობით.



▲ *სურათი 53.3* ***დომინიკის რესპუბლიკაში გავრცელებული ხვლიკების მიერ რესურსის გადანაწილება.*** *ხვლიკი ანოლისის შვიდი სახეობა ერთმანეთთან ახლოს ცხოვრობს. ყველა მწერებითა და სხვა პატარა ფეხსახსრიანებით იკვებება. თუმცა კონკურენცია საკვების გამო მცირეა, ვინაიდან სხვადასხვა სახეობის ხვლიკებს სხვადასხვა ადგილი, ანუ სხვადასხვა ეკოლოგიური ნიშა უკავიათ.*



▲ *სურათი 53.4* ***თვისების გადანაცვლება:*** *წარსულში მიმდინარე კონკურენციის არაპირდაპირი მტკიცებულება. ლოს ჰერმანოსის და დაფნას კუნძულების Geospiza fuliginosa და Geospiza fortis ალოპატრიულ პოპულაციებს ნისკარტის მსგავსი აგებულება ახასიათებს (ორი ქვედა გრაფიკი) და ალბათ მსგავსი ზომის თესლით იკვებებიან. სანტა მარიაზე და სან ქრისტობალზე კი ეს ორი სახეობა სიმპატრიულია: G. fuliginosa-ს აქ უფრო შებრტყელებული და პატარა ნისკარტი აქვს, G. fortis კი უფრო ღრმა და ფართო (ზედა გრაფიკი). ეს ადაპტაციებია, რომელთა საშუალებით ფრინველები სხვადასხვა ზომის თესლით იკვებებიან.*

მახასიათებელთა შეცვლა

შეჯიბრის შედეგების დამადასტურებელი არაპირდაპირი სამხილების გამოვლენა ხდება მონათესავე სახეობების შედარების გზით, რომელთა პოპულაციები ზოგჯერ ალოპატრულია (ანუ გეოგრაფიულად განცალკევებით მცხოვრები), იხ. თავი 24, ხოლო ზოგჯერ სიმპატრიკული (ანუ გეოგრაფიულად შერწყმული). ზოგ შემთხვევაში ამ სახეობების ყველა ალოპატრული პოპულაცია მორფოლოგიურად ერთნაირია და რესურსებსაც ერთნაირს იყენებს. ამის საპირისპიროდ, სიმპატრიკულ პოპულაციებს, რომლებსაც უხდებათ რესურსებისათვის ბრძოლა, აღენიშნებათ ცვლილებები, როგორც სხეულის აგებულებაში ასევე მოხმარებული რესურსების ტიპში. ამ ტენდენციას, რომლის მიხედვითაც სიმპატრიკული პოპულაციების ორ სახეობას შორის მახასიათებლები უფრო განსხვავებულია, ვიდრე იმავე ორი სახეობის ალოპატრიკულ პოპულაციებში, ეწოდება **მახასიათებელთა შეცვლა**. მახასიათებელთა შეცვლის მაგალითს წარმოადგენს სკვინჩების (Galapagos Finches) ორი სახეობის, (Geospiza fuliginosa და Geospiza fortis) ნისკარტის ზომის განსხვავებულობა **(სურათი 53.4.)**.

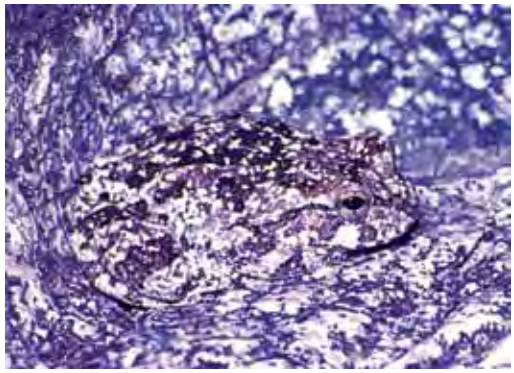
მტაცებლობა

მტაცებლობა მიეკუთვნება სახეობათა შორის არსებული +/- ურთიერთქმედების ტიპს, რომელშიც ერთი სახეობა, მტაცებელი, კლავს და ჭამს მეორე სახეობას, მსხვერპლს. თუმცა ტერმინი მტაცებლობა, როგორც წესი, ასოცირდება ისეთ შემთხვევებთან, როგორიცაა მაგალითად ლომის მიერ ანტილოპაზე თავდასხმა, სინამდვილეში იგი ეხება ისეთი ფართო მასშტაბის ურთიერთობებს, როგორიცაა საერთოდ ყველა ტიპის მსხვერპლზე ნადირობა. მაგალითად, ისეთი ცხოველი, როგორიცაა სპილო, ღეჭავს და ინელებს მცენარეების თესლს, რითაც იგი ანადგურებს მათ. ასეთ ცხოველებს ეწოდებათ თესლის მტაცებლები. იმის გამო, რომ საკბილოს მოძიება და საკბილოდ გახდომისგან თავის არიდება წარმოადგენს გამრავლების წარმატების წინაპირობას, როგორც მტაცებლის, ასევე მსხვერპლის ადაპტაცია რეგულირდება ბუნებრივი სელექციის მიერ.

მტაცებლის კვებაში ადაპტაციის მრავალი მნიშვნელოვანი შტრიხია ნაცნობი და თვალშისაცემი. მრავალ მტაცებელს აქვს კარგად განვითარებული ყნოსვა, რაც ეხმარება მათ მსხვერპლის ადგილ-მდებარეობის გარკვევასა და ამოცნობაში. ამას გარდა, ბევრ მტაცებელს აქვს ისეთი **ადაპტაციური ნიშნები**, როგორიცაა მაგალითად, კლანჭები, კბილები, ეშვები, ნესტარი ანდა შხამი, რაც ეხმარება მას, დაიჭიროს და დაიპყროს ორგანიზმები, რომლებითაც ის იკვებება. ჩხარუნა გველები და სხვა ასპიდები მსხვერპლის ადგილ-მდებარეობას იგებენ სითბოს შეგრძნების ორგანოების მეშვეობით, რომლებიც განლაგებული აქვთ ორივე თვალსა და ნესტოებს შორის. ისინი ხოცავენ პატარა ზომის ჩიტებსა და ძუძუმწოვრებს ეშვებიდან მათში ტოქსინების შეშვების გზით. მტაცებლები, რომლებიც მსხვერპლს მისდევენ, როგორც წესი, უფრო სწრაფები და მკვირცხლები არიან, ხოლო ისინი, ვინც ჩასაფრებით ეპარებიან მსხვერპლს, ხშირად გარემოს ერწყმიან შეფერილობით.

როგორც მტაცებელსა აქვს ადაპტაციები იმისათვის, რომ ხელში ჩაიდოს მსხვერპლი, ასევე მსხვერპლ-ცხოველებსაც აქვთ ისეთი ადაპტაციები, რაც ეხმარება მათ, ხელიდან დაუსხლტდნენ მტაცებელს. დამცავი ქცევები მოიცავს: დამალვას, დასხლტომას და თავდაცვას. აქტიური ფორმის თავდაცვის ქცევა გავრცელებული არ არის, თუმცა ზოგიერთი დიდტანიანი ბალახისმძოველი ძუძუმწოვარა თავდაუზოგავად და ძლიერად იცავს საკუთარ ნაშიერებს ისეთი მტაცებლებისაგან, როგორიცაა, მაგალითად, ლომი. კიდევ ერთ დამცავ ქცევას წარმოადგენს განგაშისმაუწყებელი სიგნალი, რაც მსხვერპლი-სახეობების მრავალ ინდივიდს გამოუხმობს, რის შემდეგაც ისინი ერთად ესხმიან თავს მტაცებელს.

ცხოველებს ასევე აღენიშნებათ მრავალი მორფოლოგიური და ფიზიოლოგიური თავდაცვითი ადაპტაციები, მაგალითად იდუმალი შეფერილობა ანუ კამუფლაჟი, რაც მსხვერპლის ადგილ-სამყოფელის აღმოჩენას ძნელსა ხდის **(სურათი 53.5)**. სხვა ცხოველებს აქვთ მექანიკური და ქიმიური დაცვის საშუალებები. მაგალითად, მრავალ მტაცებელს ძალიან



▲ *სურათი 53.5* ***დამცავი შეფერილობა: კანიონის ხის ბაყაყი.***



▲ *სურათი 53.6* ***გამაფრთხილებელი შეფერილობა: სამხრეთ ამერიკული შხამიანი ბაყაყი.***

აშინებს სინდიოფალებისა და სკუნსების ცნობილი თავდაცვის მექანიზმები. ზოგიერთ ცხოველს, მაგალითად, ისეთს, როგორიცაა კოსტა რიკას შხამიანი ბაყაყი, შეუძლია ტოქსინების სინთეზირება, სხვები კი ქიმიური თავდაცვის საშუალებებს საკვები ბალახებიდან პასიურად იღებენ და აგროვებენ ტოქსინებს. იმ ცხოველებს, რომელთაც ეფექტური ქიმიური თავდაცვითი უნარი აქვთ, აღენიშნებათ კაშკაშა გამაფრთხილებელი შეფერილობა ანუ **აპოსემატური** შეფერილობა, რაც ახასიათებს, მაგალითად, კოსტა-რიკას შხამიან ბაყაყს **(სურათი 53.6.)** აპოსემატური შეფერილობა, როგორც ჩანს, ადაპტურია. არსებობს მონაცემები იმის შესახებ, რომ მტაცებლები განსაკუთრებულ სიფრთხილეს იჩენენ ისეთი მსხვერპლი-ორგანიზმების მიმართ, რომელთაც კაშკაშა შეფერილობა აქვთ (იხ. თავი 1.).

ზოგჯერ მსხვერპლმა სახეობამ შეიძლება მნიშვნელოვანი თავდაცვის შესაძლებლობა მოიპოვოს სხვა ორგანიზმების გარეგნული მიბაძვის საშუალებით. ბეიტსის მიმიკრიისას გემრიელი და უვნებელი სახეობები ახდენენ უგემური და მავნე მოდელების მიმიკრიას. ზოგიერთი პეპლის მატლი, მაგალითად ღამის პეპელას ლარვა როცა საშიშროებას იგრძნობს, თავს ზევით სწევს და ემსგავსება პატარა შხამიან გველს **(სურათი 53.7.)**. ამ შემთხვევაში მიმიკრია ქცევასაც მოიცავს. ლარვა თავს წინ და უკან არხევს და სისინებს კიდეც, როგორც გველი. **მულერის მიმიკრიისას** ორი ან მეტი უგემური სახეობა, როგორიცაა, მაგალითად, „გუგული-ფუტკარი“ და „ყვითელი პიჯაკი“, ერთმანეთს ემსგავსება **(სურათი 53.8.)**. როგორც ჩანს, თითოეული მათგანი რაღაც უპირატესობას იძენს, რადგანაც, რაც უფრო დიდია უგემურ მსხვერპლთა რაოდენობა, მით უფრო სწრაფად და ინტენსიურად ახდენენ მტაცებლები ადაპტაციას და გვერდს უვლიან ყველა მსხვერპლს, რომელსაც კი ამგვარი შეფერილობა აქვს. ასე, რომ მიმიკრია ასრულებს ერთგვარი აპოსემატური შეფერილობის ფუნქციას. კონვერგენტული ევოლუციის მაგალითებში უგემურ ცხოველებს რამოდენიმე სხვადასხვა ტაქსაში ერთნაირი შეფერილობის მოდელები აქვთ. შავი, ყვითელი ან წითელი ზოლები დამახასიათებელია უგემური ცხოველებისთვის ისეთ განსხვავებულ სახეობებში, როგორებიცაა „ყვითელი პიჯაკი“ და მარჯნის გველები. (იხ. სურათი 1.27.)

მტაცებლებიც მიმართავენ მიმიკრიას მრავალი სხვადასხვა საშუალებებით. მაგალითად, ზოგიერთ კუს ხვეული ჭიის ფორმის ენა აქვს. ამით იგი იზიდავს და ატყუებს პატარა თევზებს. როცა თევზი შეეცდება ამ «გემრიელი ნაჭრის» ჭამას, იგი თავად ხდება კუს ღონიერი ყბების მსხვერპლი.

ბალახისმჭამელობა

ეკოლოგები იყენებენ ტერმინს, ბალახისმჭამელობა, იმისათვის, რომ აღნიშნონ +/- ტიპის ურთიერთქმედება, რომლის დროსაც ბალახისმჭამელი ჭამს მცენარის ან წყალმცენარის

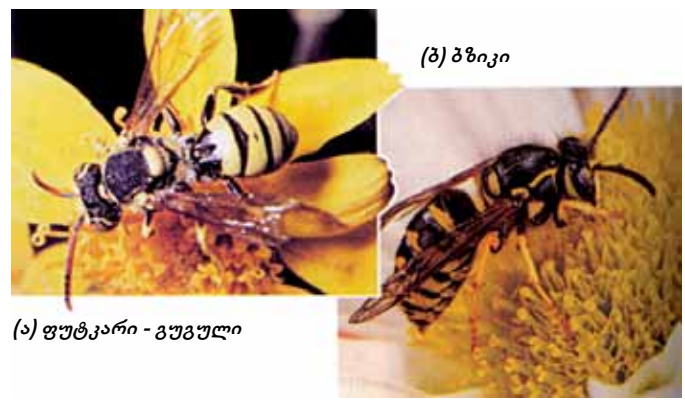


(ა) ღამის პეპელას ლარვა



(ბ) მწვანე თუთიყუშისებრი გველი

▲ *სურათი 53.7* ***ბეიტსის მიმიკრია: უვნებელი სახეობები სახიფათოებს ბაძავენ.***



(ა) ფუტკარი - გუგული

(ბ) ბზიკი

▲ *სურათი 53.8* ***მიულერის მიმიკრია. ორი უგემური სახეობა ერთმანეთს ბაძავს.***

ნაწილს. თუ ჩვენთვის კარგადაა ნაცნობი ისეთი დიდტანიანი ძუძუმწოვრები, როგორებიცაა ძროხა, ცხვარი, წყლის ბუფალოები, უმეტესობა ბალახისმჭამელებისა მცირე ზომის უხერხემლოები არიან, ისეთები, როგორიცაა კალიები და ხოჭოები. ოკეანეში ბალახისმჭამელთა რიცხვს მიეკუთვნებიან ლოკოკინები, ზღვის ზღარბები და ზოგიერთი ტროპიკული თევზის სახეობები. მტაცებლების მსგავსად ბალახისმჭამელებსაც აქვთ სპეციფიკური ადაპტაციები.

იმის გამო, რომ ბალახები ქიმიური თვალსაზრისით მრავალფეროვნებით გამოირჩევიან, ბალახისმჭამელებისათვის უპირატესია ტოქსიკური და არატოქსიკური მცენარეებისა და ასევე უფრო მეტად ნოყიერი და ნაკლებ ნოყიერი ბალახების გარჩევის უნარის ქონა. ბალახისმჭამელ მწერთაგან ბევრ მათგანს ფეხებზე აქვს ქიმიური სენსორები, რისი მიხედვითაც ისინი შესაფერის მცენარეს სცნობენ. ზოგიერთი ბალახისმჭამელი ძუძუმწოვარა, როგორიცაა, მაგალითად, თხა, ბალახის შესამოწმებლად იყენებს ყნოსვის შეგრძნებას, ამდენად იგი ზოგ მცენარეზე უარს ამბობს და მხოლოდ მისთვის შესაფერისს ირჩევს. ზოგ შემთხვევაში ბალახისმჭამელები ჭამენ მცენარის, მაგალითად ყვავილის, მხოლოდ სპეციფიკურ ნაწილს. მრავალ ბალახისმჭამელს აქვს ისეთი სპეციფიკური კბილები ანდა საჭმლის გადამამუშავებელი ისეთი სისტემა, რომელიც კარგად არის ადაპტირებული ვეგეტაციის გადასამუშავებლად. (იხ. თავი 41).

მსხვერპლი ცხოველებისაგან განსხვავებით, რა თქმა უნდა, მცენარეს არ შეუძლია გაქცევა და თავის გადარჩენა. ამის ნაცვლად მცენარის უმთავრეს არსენალს ბალახისმჭამელთა წინააღმდეგ წარმოადგენს ქიმიური ტოქსინები, აგრეთვე ეკლებსი და ხიჭვები. იმ ქიმიურ კომპონენტებს შორის, რომლებსაც მცენარე იარაღად იყენებს, არის: სტრიქნინი, რომელსაც წარმოშობს ტროპიკული ღვინის Strychnos toxifera; ნიკოტინი, რომელსაც ვხვდებით თამბაქოს მცენარეში; ტანინი, რომელიც მოიპოვება მცენარის მრავალ სხვადასხვა სახეობაში. ზოგიერთი კომპონენტი, რომელიც ადამიანისათვის ტოქსიკური არ არის, მაგრამ შეიძლება უგემური იყოს მრავალი ბალახისმჭამელისათვის, გამოყოფს იგივენაირ სურნელს, როგორსაც დარიჩინი, მიხაკი და ბაღის პიტნა. ზოგიერთი მცენარე ისეთ ქიმიურ ნივთიერებებს გამოყოფს, რაც იწვევს არანორმალურ განვითარებას ზოგიერთ იმ მწერში, რომელიც მას შეჭამს.

პარაზიტიზმი

პარაზიტიზმი წარმოადგენს +/- სიმბიოტური ურთიერთქმედების ტიპს, რომლის დროსაც ერთი ორგანიზმი, პარაზიტი, თავის საკვებს იღებს სხვა ორგანიზმიდან, მისი **მასპინძელიდან,** რომელსაც ამ პროცესის გამო ზიანი ადგება. (ეს დეფინიცია იმეორებს სიმბიოზის ყველაზე უფრო ზოგად განმარტებას, როგორც ურთიერთმოქმედებისას, რომლის დროსაც ორი სხვადასხვა სახეობა ერთად ცხოვრობს უშუალო კონტაქტის პირობებში. ეს მოიცავს პარაზიტიზმს, მუტუალიზმს და კომენსალიზმს. თუმცა ზოგიერთი ბიოლოგი სიმბიოზს უფრო სპეციფიკური გაგებით ხმარობს, კერძოდ, როგორც მუტუალიზმის სინონიმს). პარაზიტებს, რომლებიც ცხოვრობენ მასპინძელ-ორგანიზმებში, როგორც მაგალითად, სოლიტერები და მალარიის პარაზიტები, უწოდებენ **ენდოპარაზიტებს**. იმ პარაზიტებს, რომლებიც იკვებებიან მასპინძელი-ორგანიზმის გარე საფარიდან, როგორც, მაგალითად ტკიპები და ტილები, ეწოდებათ **ექტოპარაზიტები**. **პარაზიტოიტიზმი** წარმოადგენს პარაზიტიზმის კერძო სახეობას, რომლის დროსაც მწერები, როგორც წესი, მცირე ზომის კრაზანები, კვერცხებს დებენ ცოცხალი მასპინძელი-ორგანიზმის ზედაპირზე ან მასში. შემდეგ ლარვები იკვებებიან მასპინძელი-ორგანიზმის სხეულიდან და საბოლოოდ სპობენ მას.

მრავალ პარაზიტს აქვს სიცოცხლის რთული ციკლი, რომელშიც ჩართულია რამოდენიმე მასპინძელი-ორგანიზმი. მაგალითად, სისხლის კამბალა (pleuronectidae fam), რომლითაც ამჟამად იმფიცირებულია დაახლოებით ორასი მილიონი ადამიანი მთელს მსოფლიოში, თავის სიცოცხლის ციკლში ორ მასპინძელ-ორგანიზმს მოიცავს: ადამიანებს და მტკნარი წყლის ლოკოკინებს. (იხ. სურათი 33.11.). ზოგი პარაზიტი იწვევს მასპინძელი-ორგანიზმის ქცევაში ისეთ ცვლილებებს, რაც ზრდის პარაზიტისათვის ერთი მასპინძელი-ორგანიზმიდან მეორეზე გადასვლის შესაძლებლობას. მაგალითად, ისეთი პარაზიტის არსებობა, როგორიცაა აკანტოცეფალას ჭიები, მასპინძელ-ორგანიზმებში, კიბოსებრებში, სხვადასხვა სახის ატიპიურ ქცევებს იწვევენ, მაგალითად, ისეთს, როგორიცაა დამცავი საფარის დატოვება და ღია ცის ქვეშ გამოსვლა. მათი ამ ქცევის შედეგი შეიძლება იყოს ის, რომ კიბოსებრი ორგანიზმი გახდეს რომელიმე ჩიტის მსხვერპლი, ეს ჩიტი კი გახდება პარაზიტი ჭიის სიცოცხლის ციკლში მეორე მასპინძელი-ორგანიზმი. პარაზიტიზმა შეიძლება მეტად მნიშვნელოვანი გავლენა იქონიოს მასპინძელი-პოპულაციის გადარჩენაზე, რეპროდუქციაზე და სიჭარბეზე, უშუალოდ ან არაპირდაპირი გზით. მაგალითად, ტკიპა (Acarinum), რომელიც ცხოვრობს ამერიკული ლოსის ბეწვში, ასუსტებს მასპინძელ-ცხოველს მისგან სისხლის გამოწოვით და იწვევს ბეწვის მტვრევას და ცვენას. ამით იგი ზრდის ლოსისათვის სიცივისაგან სიკვდილის საშიშროებას ანდა მტაცებელი მგლისათვის მისი მსხვერპლად გახდომის შანსს. ამერიკული ლოსის პოპულაციის შემცირება მიჩიგანში სწორედ ტკიპას მოდებასთანაა დაკავშირებული (იხ. სურათი 52.8.).

დაავადებები

მასპინძელ-ორგანიზმზე ზემოქმედების თვალსაზრისით **პათოგენებიც,** ანუ დაავადების გამომწვევი აგენტებიც, ასევე პარაზიტების მსგავსნი არიან (+/-). პათოგენები, ჩვეულებრივ არიან ბაქტერიები, ვირუსები ან პროტისტები, თუმცა ფუნგია (სოკოები) და პრიონები (ცილოვანი ორგანიზმები), (იხ. თავი 18), ასევე შეიძლება იყვნენ პათოგენურები. მრავალი პარაზიტისგან განსხვავებით, რომლებიც შედარებით დიდი ზომის მრავალუჯრედიან ორგანიზმებს წარმოადგენენ, უმეტესობა პათოგენებისა მიკროსკოპულები არიან. გარდა ამისა, თუ



▲ *სურათი 53.9* ***მუტუალიზმი აკაციასა და ჭიანჭველებს შორის.*** *აკაციას კონკრეტული სახეობებს ღრუ ეკლები აქვთ, რომლებშიც გვარი Pseudomyrmex-ის მსუსხავი ჭიანჭველები ბინადრობენ. ჭიანჭველები სანექტრეებში წარმოქმნილი შაქრით და კვირტების წვეროზე ცილით მდიდარი შესიებებით (ფოტოსურათზე ნარინჯისფერია) იკვებებიან. აკაცია იღებს სარგებელს, ვინაიდან აგრესიული ჭიანჭველები ესხმიან ყველას, ვინც ხეს შეეხება და აკაციასთან ახლოს მდებარე ტერიტორიას სოკოების სპორების, სხვა მავნებლებისა და პარაზიტი მცენარეებისგან ასუფთავებენ, რომლებიც აკაციასთან ახლოს იზრდებიან.*



▲ *სურათი 53.10* ***ეგვიპტურ ყანჩასა და აზიურ კამეჩს შორის შესაძლებელი თანაარსებობის მაგალითი.***

პარაზიტების უმეტესობის მიერ მასპინძელი-ორგანიზმისთვის მიყენებულ ზიანს ლეტალური შედეგი არ მოსდევს, იმდენად რამდენადაც ისინი საკვებ ნივთიერებებში მხოლოდ ჩაეზიარებიან ხოლმე მასპინძელ-ორგანიზმს, მრავალი პათოგენი იწვევს ორგანიზმებისათვის ლეტალურ შედეგს. მიუხედავად იმისა, რომ პათოგენურ ორგანიზმებს აქვთ პოპულაციების შემცირების პოტენციალი, მათი შესწავლა მაინც არ გამხდარა ეკოლოგიური კვლევის ძალიან ფართო საგანი. ამ დისბალანსს დღეს განიხილავენ, როგორც დრამატულ მოვლენას, რომელიც დაავადებათა ეკოლოგიურ მნიშვნელობას წინა პლანზე სწევს. ერთ-ერთი ასეთი მოვლენათაგანია მუხის ხის უეცარი დაღუპვის შემთხვევა. ეს არის მუხის ხის დაღუპვის შემთხვევა, რომელიც გამოწვეულია სოკოსმაგვარი პათოგენით, რომელსაც ეწოდება ერიოფინდი (phytophtora ramorum). 2004 წლისათვის მუხის ხის უეცარი დაღუპვის შემთხვევები, რასაც 1994 წელს ჰქონდა ადგილი, მისი პირველი გამოვლინების ადგილიდან, კალიფორნიის შტატის მასინის ოლქიდან 650 კილომეტრზე გავრცელდა. ათ წელიწადში დაავადებამ გაანადგურა სხვადასხვა სახეობის ათობით ათასი მუხა ცენტრალური კალიფორნიის სანაპიროდან სამხრეთ ორეგონისკენ. ამ პროცესის დროს დაავადებამ შეცვალა დაზიანებული ტყის თანასაზოგადოებების სტრუქტურა.

ცხოველთა პოპულაციებს ასევე ახასიათებთ შემცირება დაავადებათა ეპიდემიების გამო. 1999 წლიდან 2004 წლამდე კოლოების მიერ გავრცელებული დასავლეთ ნილოსური ვირუსი მოედო ნიუ-იორკიდან ორმოცდაექვს სხვა შტატს და დახოცა ასობით ათასი ჩიტი. ყვავები განსაკუთრებით მგრძნობიარენი არიან ამ დაავადების მიმართ. ამასობაში გაიზარდა ადამიანთა შორის აღნუსხული შემთხვევები ამერიკის შეერთებულ შტატებში. თუ 1999 წელს აღნუსხული იყო ამ დაავადების 62 შემთხვევა და აქედან სასიკვდილო შედეგის მქონე შვიდი შემთხვევა, 2003 წლისათვის უკვე 9.862 შემთხვევა დაფიქსირდა, აქედან 264 სიკვდილით დასრულდა. ეს სტატისტიკა წარმოგვიდგენს მთლიანი საფრთხის მხოლოდ ნაწილს, რადგანაც ადამიანების უმეტესობას, რომლებიც ამ ვირუსის გადადების რისკის ქვეშ არიან, სიმპტომები არ აღენიშნებათ.

მუტუალიზმი

მუტუალისტური სიმბიოზი იგივე **მუტუალიზმი** წარმოადგენს ინტერსპეციფიკური ურთიერთქმედების ტიპს, რომელიც ორივე სახეობისთვის მომგებიანია (+/+). სურათი 53.9. წარმოადგენს მუტუალიზმის შემთხვევას, რომელსაც ადგილი აქვს ჭიანჭველასა და აკაციის ხეს შორის სამხრეთ ამერიკის ცენტრალურ ნაწილში. ჩვენ განვიხილეთ მუტუალიზმის მრავალი სხვა შემთხვევა წინა თავში: აზოტის ფიქსაცია ბაქტერიის მიერ პარკოვანი კულტურის ფესვების გამონაზარდზე, მიკროორგანიზმების მიერ ტერმიტებისა და მცოხნავი ძუძუმწოვრების საჭმლის მომნელებელ სისტემაში ცელულოზას ათვისება, ზღვის წყალმცენარეების ფოტოსინთეზი მარჯნის ქსოვილში, მიკორიზაში საკვები ნივთიერებების ურთიერთგაცვლა, სოკოვანებისა და მცენარის ფესვების შერწყმა.

მუტუალისტური ურთიერთობა ზოგჯერ იწვევს სათანადო ადაპტაციების ევოლუციას ორივე სახეობაში და ასევე ისეთ ცვლილებებს ორივე სახეობაში, რომლებიც გადარჩენასა და რეპროდუქციაში ხელს უწყობს მეორე სახეობას. მაგალითად, მრავალ ყვავილოვან მცენარეს ისეთი ადაპტაციები აქვს, როგორიცაა ნაყოფი ან ნექტარი, რაც იზიდავს ცხოველებს, რომლებიც ხელს უწყობენ მათ დამტვერვასა და თესლის გავრცელებას. ჰიპოთეზა მდგომარეობს იმაში, რომ ბუნებრივი სელექცია უპირატესობას ანიჭებს ამგვარი

ადაპტაციების ევოლუციას, რადგანაც ორგანული ნივთიერებების, როგორიცაა უფრო ნექტარი, ვიდრე მტვერი ან თესლი, მომხმარებლისთვის «შეწირვით» მცენარე კარგავს ძალიან მცირე რაოდენობის გამეტას, სქესობრივ უჯრედებს, და ამიტომაც მისი წარმატებული გამრავლების შანსი იზრდება. თავის მხრივ, მრავალ ცხოველს აქვს ისეთი ადაპტაციები, რაც ხელს უწყობს მათ, რომ მოძებნონ და მოიხმარონ ნექტარი.

კომენსალიზმი

კომენსალიზმს განმარტავენ, როგორც სახეობებს შორის ურთიერთქმედებას, რომელიც სასარგებლოა ერთი სახეობისათვის, ხოლო მეორისთვის არც სასარგებლოა და არც საზიანო. (+/0). კომენსალური ურთიერთობის დოკუმენტირება რთულია ბუნებაში, რადგან სახეობებს შორის ნებისმიერი ახლო ურთიერთობა ორივე სახეობაზე ახდენს ან ძლიერ ან სუსტ გავლენას. მაგალითად, ისეთი «მოხეტიალე» სახეობები, როგორიცაა წყალქვეშა მცენარეები, რომლებიც იზრდებიან წლის კუს ჯავშანზე ანდა Branta leucopsis, რომლებიც ვეშაპის ზურგზე ხარობენ, მიჩნეულია კომენსალური ურთიერთობის მაგალითებად. მოხეტიალეები სუბსტრადაზე მისაწვდომობას იძენენ, თუმცა მათი ამ მოგზაურობიდან მაინცდამაინც სარგებელი არა აქვს მეორე მხარეს, უფრო მეტიც, მოხეტიალეებმა ფაქტიურად შეიძლება შეამცირონ კიდეც მათი გამრავლების წარმატება, რადგანაც ისინი მათ მოძრაობაში ზღუდავენ, რაც ხელს უშლის საჭმლის მოპოვებაში და მტაცებლისაგან თავის დაღწევაში. მეორეს მხრივ მოხეტიალებს სარგებლობა იმით მოაქვთ, რომ მათთვის კამუფლაჟის როლს ასრულებენ.

კომენსიალური ურთიერთობის მაგალითად ითვლება ასევე ისეთი ურთიერთობა, როცა ერთი სახეობა შოულობს საკვებს, რომელსაც თავისდაუნებურად წარმოქმნის მეორე სახეობა, მაგალითად, საქონლის ჩიტები (Molothrus, Cattle agrets) იკვებებიან იმ მწერებით, რომლებიც ბალახისმჭამელების: ბიზონების, საქონლის, ცხენებისა და სხვათა ბალახობისას ბალახიდან აფრინდებიან.

(სურათი 53.10.) იმდენად, რამდენადაც ბალახისმჭამელების სიახლოვეს ყოფნისას ჩიტები კვების დონეს იმაღლებენ, ისინი ამ ურთიერთობიდან სარგებელს პოულობენ. ბალახისმჭამელები უმეტესწილად ამ ურთიერთობის შედეგად არც ზარალდებიან და არც სარგებელს პოულობენ, თუმცა მათაც შეიძლება ზოგჯერ ისარგებლონ. ზოგჯერ ჩიტები ბალახისმჭამელების კანიდან ტკიპებსა და სხვა ეკტოპარაზიტებს აცლიან. ასევე შეიძლება მათ გააფრთხილონ კიდეც ბალახისმჭამელები მტაცებლის მოახლოების საფრთხის შესახებ.

ინტერსპეციფიკური ურთიერთქმედება და ადაპტაცია

ამ წიგნის დასაწყისში ჩვენ განვიხილეთ **თანაევოლუციის** კონცეფცია. ეს არის ურთიერთმოქმედებაში მყოფი ორი სახეობის ორმხრივი ევოლუციური ადაპტაცია. ერთ სახეობაში მომხდარი ცვლილება მეორე სახეობაზე მოქმედებს, როგორც სელექციური ზემოქმედების ძალა. ხოლო თავის მხრივ, მეორის ადაპტაცია იგივენაირად მოქმედებს პირველ სახეობაზე. ადაპტაციათა ეს კავშირი მოითხოვს, რომ გენეტიკური ცვლილება, რომელსაც ადგილი ჰქონდა ურთიერთმოქმედებაში მყოფი ამ ორი სახეობის პოპულაციებიდან ერთ-ერთში, დაკავშირებული იყოს მეორე პოპულაციის გენეტიკურ ცვლილებასთან. ამგვარი ორმაგი ადაპტაციის მაგალითი, რომელიც შესაძლოა კვალიფიცირებულ იქნეს, როგორც კოევოლუცია, წარმოადგენს 'გენი გენის ამოსაცნობად' კავშირს მცენარეთა სახეობებსა და ავირულენტური პათოგენების სახეობებს შორის (იხ. სურათი 39.31.) ამის საპირისპიროდ მრავალი ხის ბაყაყის აპოსემატული შეფერილობა და მრავალი სხვადასხვა მტაცებლის საპასუხო თავის არიდების რეაქცია არ კვალიფიცირდება კოევოლუციად, რადგანაც ეს წარმოადგენს თანასაზოგადოებაში უამრავი სახეობის ადაპტაციებს და არა წყვილურ გენეტიკურ ცვლილებებს მხოლოდ ორ სახეობას შორის.

ფაქტიურად ტერმინი, კოევოლუცია, შეიძლება ხშირად ფართო მნიშვნელობით იქნეს გამოყენებული გარკვეული ორგანიზმების ადაპტაციების აღწერისას თანასაზოგადოებაში სხვა ორგანიზმებთან ერთად ცხოვრებისას. ინტერსპეციფიკური ურთიერთობის უმეტესობა შემთხვევაში ჭეშმარიტი თანაევოლუციის არსებობის დამადასტურებელი მტკიცებულებები ძალიან ცოტაა. მიუხედავად ამისა, გარემოში ერთი ორგანიზმის მეორე ორგანიზმთან ყველაზე უფრო განზოგადებული ადაპტაცია ცხოვრების ძირეულ მახასიათებელს წარმოადგენს. დღეისათვის მრავალი მტკიცებულება არსებობს იმის დასტურად, რომ თანასაზოგადოების დინამიკისკენ მამოძრავებელ ამოსავალ პროცესებს წარმოადგენს მტაცებლობა და შეჯიბრი. მაგრამ ეს დასკვნა ეფუძვნება, ძირითადად, ზომიერ სარტყელში ჩატარებული კვლევების შედეგებს. გაცილებით ნაკლები მონაცემები არსებობს ინტერსპეციფიკური ურთიერთობის შესახებ ტროპიკულ სარტყელში ბინადარ თანასაზოგადოებებთან დაკავშირებით. გარდა ამისა, ჰიპოთეზას იმის შესახებ, რომ თანასაზოგადოების სტრუქტურას განაპირობებს მტაცებლობა და შეჯიბრი, დაუპირისპირდნენ ის ეკოლოგები, რომლებიც იკვლევენ პარაზიტიზმის, დაავადებების, მუტუალიზმისა და კომენსიალიზმის გავლენას თანასაზოგადოებაზე.

კონცეფცია შემოწმება 53.1

1. ახსენით, რით განსხვავდება გავლენის თვალსაზრისით ურთიერთმოქმედებაში მყოფ ორი სახეობის პოპულაციაზე ინტერსპეციფიკური შეჯიბრი, მტაცებლობა და მუტუალიზმი.
2. შეჯიბრიდან გამოთიშვის პრინციპის მიხედვით რა შედეგია მოსალოდნელი, როცა ორი სახეობა ეჯიბრება ერთმანეთს რესურსის დასაუფლებლად? რატომ?
3. წარმოადგენს თუ არა ბეიტსის მიმიკრია თანაევოლუციის მაგალითს? ახსენით თქვენი პასუხი.

პასუხები იხ. დამატება ა)-ში.

კონცეფცია 53.2

დომინანტური და ძირითადი სახეობები თანასაზოგადოების სტრუქტურაზე ძლიერ გავლენას ახდენენ

ზოგადად, თანასაზოგადოებაში სახეობათა მცირე რაოდენობას ძლიერი გავლენა აქვს თანასაზოგადოების სტრუქტურაზე, განსაკუთრებით შემადგენლობაზე, სიჭარბეზე და სახეობათა მრავალფეროვნებაზე. ვიდრე განვიხილავდეთ ამ განსაკუთრებული ზეგავლენის მოხდენის უნარის მქონე სახეობათა გავლენაზე, ჩვენ, პირველ რიგში, გვჭირდება თანასაზოგადოების სტრუქტურის ორი ფუნდამენტალური მახასიათებლის განხილვა. ესენია: მრავალფეროვნება და კვებითი ურთიერთობები.

სახეობათა მრავალფეროვნება

თანასაზოგადოების **სახეობათა მრავალფეროვნება**, ანუ თანასაზოგადოების შემადგენელი სახეობების სხვადასხვა სახის ორგანიზმთა მრავალფეროვნება, შედგება ორი ძირითადი კომპონენტისგან. პირველია **სახეობათა სიმრავლე** ანუ თანასაზოგადოების სხვადასხვა სახეობათა მთლიანი რაოდენობა. მეორეა სხვადასხვა სახეობების **შეფარდებითი სიჭარბე**, ანუ თითოეული სახეობის პროპორცია (წილი) თანასაზოგადოებაში ინდივიდებიდ საერთო რაოდენობასთან მიმართებაში. მაგალითად, წარმოიდგინეთ ტყის ორი პატარა თანასაზოგადოება, რომელთაგან თითოეული 1000 ინდივიდისაგან შედგება, რომლებიც განლაგებულნი არიან ოთხი სხვადასხვა სახეობის ხეების ფარგლებში (A,B,C და D) :

თანაწსაზოგადოება 1: 25 A, 25 B, 25 C 25 D
თანაწსაზოგადოება 2: 80 A, 5 B, 5 C 10 D

სახეობათა სიმრავლე ორივე თანასაზოგადოებისათვის იგივეა, რადგან ორივე თანასაზოგადოება ოთხ-ოთხ სახეობას მოიცავს. მაგრამ შეფარდებითი სიჭარბე სხვადასხვაა (სურათი 53.11.). თქვენ ადვილად შენიშნავთ ოთხი სხვადასხვა სახეობის ხეებს თანასაზოგადოებაში 1, მაგრამ ყურადღებით დათვალიერების გარეშე თქვენ მხოლოდ A სახეობის სიჭარბეს შენიშნავთ მეორე ტყეში. უმეტეს შემთხვევაში ინტუიციურად აღწერთ თანასაზოგადოებას 1, როგორც ამ ორი თანასაზოგადოებიდან უფრო მრავალფეროვანი სახეობების შემცველს. მრავალი ეკოლოგისათვის თანასაზოგადოების სახეობათა მრავალფეროვნება დამოკიდებულია როგორც სახეობათა სიმრავლეზე, ასევე შეფარდებით სიჭარბეზე.

თანასაზოგადოებაში სახეობათა რაოდენობის განსაზღვრა სათქმელად ადვილია, შესასრულებლად კი ძნელი. შეიძლება



თანასაზოგადოება 1

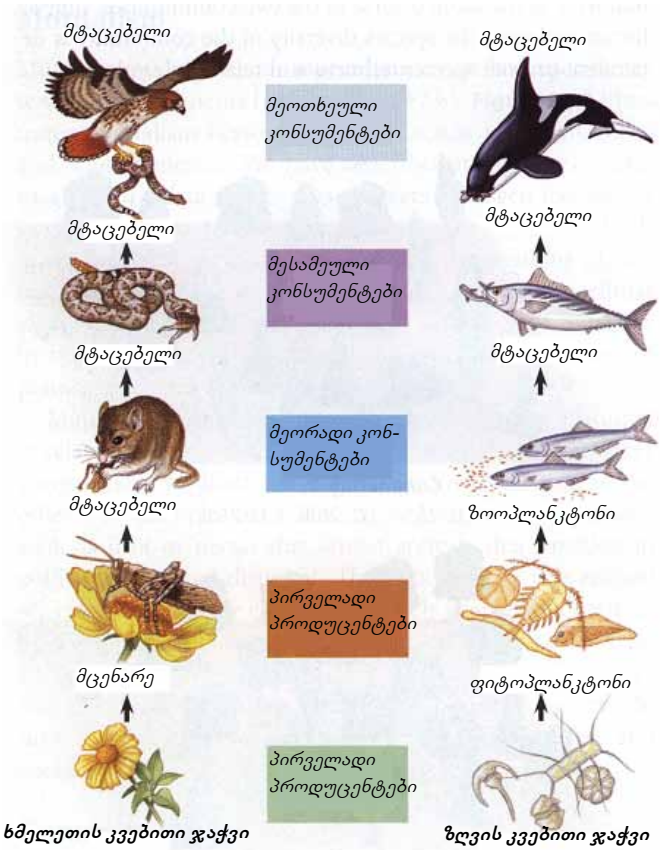
A: 25% B: 25% C:25% D: 25%



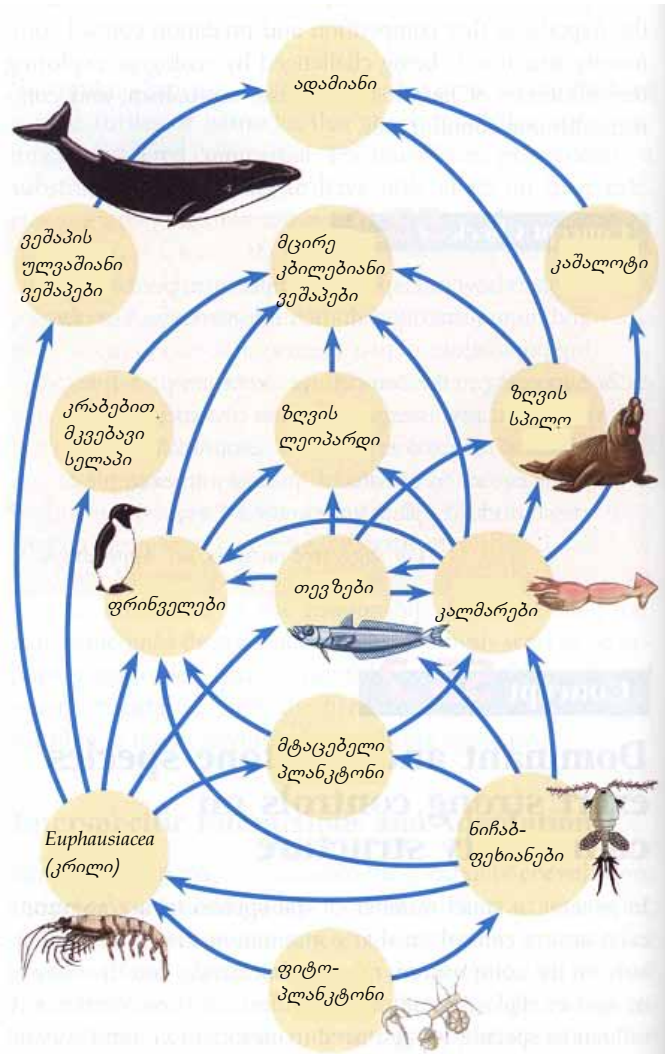
თანასაზოგადოება 2

A: 25% B: 25% C:25% D: 25%

▲ *სურათი 53.11 **რომელი ტყე უფრო მრავალფეროვანია?** ეკოლოგი იტყვის, რომ პირველი თანასაზოგადოების სახეობრივი მრავალფეროვნება უფრო მაღალია, ამ სიდიდით აღნიშნავენ როგორც სახეობების მრავალფეროვნებას, ასევე ყოველი სახეობის წარმომადგენლების ფარდობით რაოდენობას.*



▲ *სურათი 53.12* ***ხმელეთის და ზღვის საკვების მაგალითი.*** *ისრებით აღნიშნულია იმ ენერგიისა და საკვების მიმართულება, რომელიც თანასაზოგადოების კვებით დონეებს შორის გადადის, როცა ორგანიზმები ერთმანეთით იკვებებიან. რედუცენტები, რომლებიც ყველა კვებითი დონის ორგანიზმებით იკვებებიან, აქ ნაჩვენები არ არის.*



▲ *სურათი 53.13* ***ანტარქტიკის წყლის გარემოს კვებითი ქსელი.*** *ისრებით ნაჩვენებია საკვების გადატანა პროდუცენტებიდან (ფიტოპლანკტონი) კვებითი დონეების გავლით. სიმარტივისთვის დიაგრამაზე არ არის რედუცენტები.*

გამოყენებულ იქნეს სხვადასხვა ტექნიკა, მაგრამ იმდენად, რამდენადაც თანასაზოგადოების უმეტესობა სახეობები შედარებით იშვიათ ჯიშებს წარმოადგენენ, ძნელია მოდელის პრინციპის გამოყენება, რომელიც მეტისმეტად ფართო მასშტაბებისაა საიმისოდ, რომ წარმომადგენლობა განსაზღვროს. განსაკუთრებით ძნელია ნაკლებად ხილული და ძალიან მოძრავი ორგანიზმების აკურატული აღწერა, ისეთებისა, როგორიცაა რწყილები და ნემატოდები. მიუხედავად ამისა, სახეობათა მრავალფეროვნების განსაზღვრა მეტად მნიშვნელოვანი და არსებითია არა მხოლოდ თანასაზოგადოების სტრუქტურის გასარკვევად, არამედ ბიომრავალფეროვნების დაცვის თვალსაზრისითაც. ამის შესახებ საუბარი გვექნება თავი 55-ში.

ტროფიკული სტრუქტურა

თანასაზოგადოების სტრუქტურა და დინამიკა დიდადაა დამოკიდებული ორგანიზმებს შორის კვებით ურთიერთობებზე ანუ თანასაზოგადოების ტროფიკულ სტრუქტურაზე. საკვების ენერგიის გადაცემას ტროფიკულ დონეზე მისი წყაროდან, მცენარიდან და სხვა ფოტოსინთეზური ორგანიზმებიდან (ანუ უშუალო მწარმოებლიდან) დაწყებული ბალახისმჭამელებით (ანუ უშუალო მომხმარებლით), გაგრძელებული ხორცისმჭამელებით (ანუ მესამედი მომხმარებლით) და ბოლოს გამხრწნელებით დამთავრებული, უწოდებენ საკვების ჯაჭვს (სურათი 53.12).

საკვები ქსელები

1920-იან წლებში ოქსფორდის უნივერსიტეტის ბიოლოგმა, ჩარლზ ელტონმა, აღმოაჩინა, რომ საკვები ჯაჭვები იზოლირებულ ერთეულებს კი არ წარმოადგენენ, არამედ ისინი ერთმანეთთან დაკავშირებულნი არიან **საკვები ქსელებით.** ეკოლოგს შეუძლია შეაჯამოს ტროფიკული თანასაზოგადოების ურთიერთობა საკვები ქსელის დიაგრამული წესით წარმოდგენის მეშვეობით, რომელზედაც ისრების მეშვეობით

იქნებიან სახეობები აღნიშნულნი, იმის მიხედვით, თუ რომელი ორგანიზმი რომელ ორგანიზმს ჭამს. მაგალითად, სურათი 53.13. წარმოადგენს გამარტივებული საკვები ქსელის სურათს ანტარქტიდის თანასაზოგადოებისათვის. უშუალო მწარმოებლები თანასაზოგადოებაში არიან ფიტოფლანქტომები, რომლებიც წარმოადგენენ დომინანტი ბალახისმჭამელი ზოოპლანქტონების, განსაკუთრებით კიბოსებრების (euphausids და copepods) საკვებს. ამ ზოოპლაქტონურ სახეობებს, თავის მხრივ, ჭამენ სხვადასხვა ხორცისმჭამელები, სხვა პლაქტონების, პინგვინების, სელაპების, თევზების და ვეშაპების ჩათვლით. **squids (кальмар),** რომლებიც ასევე ხორცისმჭამელები არიან და იკვებებიან თევზებით და ზოოპლანქტონებით, წარმოადგენენ კიდევ ერთ მნიშვნელოვან კომპონენტს კვების ქსელში, რადგანაც მათ, თავის მხრივ, ჭამენ სელაპები და ვეშაპები. იმ პერიოდის განმავლობაში, როცა ადამიანები ვეშაპებზე გაშმაგებით ნადირობდნენ, ისინი გახდნენ ყველაზე დიდი მტაცებლები ამ საკვებ ქსელში. ვეშაპის მრავალ სახეობაზე ნადირობის შედეგად ისინი რიცხობრივად ძალიან შემცირდნენ და ადამიანი დღეს საზრდოს ეძებს უფრო დაბალ ტროფიკულ დონეებზე, იჭერს მცირე ზომის კიბოსებრებსა (Euphosia superba) და თევზებს.

როგორ არიან საკვები ჯაჭვები ერთმანეთთან დაკავშირებულნი საკვებ ქსელში? უპირველეს ყოვლისა, მოცემული სახეობები შეიძლება საკვებ ქსელში ფიგურირებდნენ არა ერთ, არამედ რამოდენიმე ტროფიკულ დონეზე. მაგალითად, ანტარქტიკის საკვებ ქსელში კიბოსებრები იკვებებიან ფიტოპლანქტონებითაც და ასევე სხვა ბალახისმჭამელი ზოოპლანქტონებითაც. ასეთი «არაექსკლუზიური» მომხმარებელი ხმელეთის თანასაზოგადოებებშიც შეიძლება მოვიძიოთ. მაგალითად, მელია ყველაფრისმჭამელი ცხოველია. მისი კვების რაციონი მოიცავს კენკროვნებსა და სხვა მცენარეულ პროდუქტებს, ასევე ისეთ ბალახისმჭამელებს, როგორიცაა თაგვები და სხვა, ასევე ისეთ მტაცებლებს, როგორიცაა მაგალითად, სინდიოფალა.

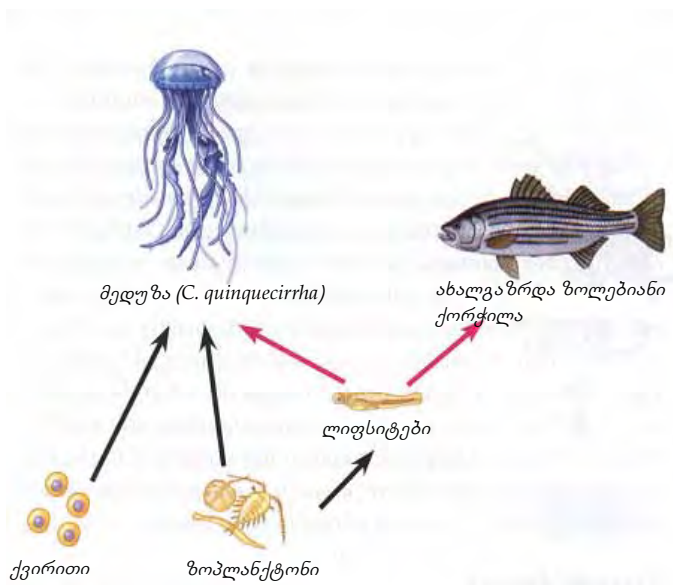
საკვები ქსელები შეიძლება ძალიან რთული იყოს, მაგრამ ჩვენ შეგვიძლია გავამარტივოთ ისინი ორი გზით შესწავლის გაადვილების მიზნით. პირველი – ჩვენ შეგვიძლია დავაჯგუფოთ სახეობები ტროფიკული ურთიერთობის მსგავსების მიხედვით მოცემულ თანასაზოგადოებაში ფართო ფუნქციონალურ ჯგუფებად. მაგალითად, სურათზე 53.13. 100 ფიტოპლანქტონური სახეობაა დაჯგუფებული, როგორც უშუალო მწარმოებლები საკვებ ქსელში. საკვები ქსელის გამარტივების მეორე გზაა ცალკე გამოვყოთ ქსელის ის ნაწილი, რომელშიც მოცემული სახეობები თანასაზოგადოების სხვა პოპულაციებთან ყველაზე უფრო ნაკლებ ურთიერთობაშია. სურათი 53.14. წარმოადგენს საკვები ქსელის ნაწილობრივ სურათს ჩესპიკის ყურეში მობინადრე ზღვის მედუზებისა და ზოლიანი ქორჭილებისათვის.

საკვები ჯაჭვის სიგრძის ლიმიტაცია

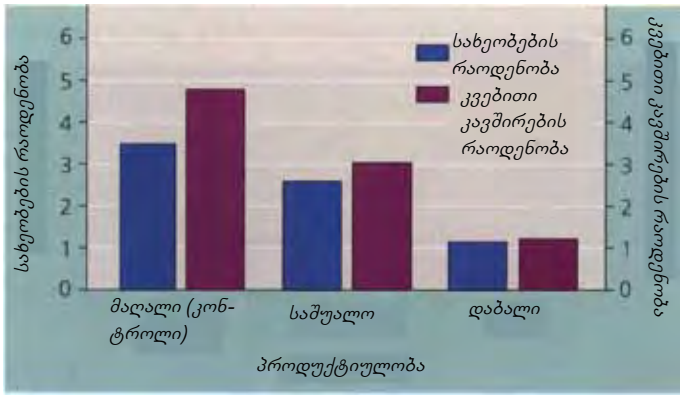
საკვებ ქსელში თითოეული საკვების ჯაჭვი, როგორც წესი, მხოლოდ რამოდენიმე კავშირს შეიცავს და გრძელი არ არის. სურათზე 53.13. მოცემულ ანტარქტიკდის საკვებ ქსელზე თითქმის არც ერთ ჯაჭვში არ არის შვიდ კავშირზე მეტი, მოყოლებული მწარმოებლიდან ყველაზე უფრო მაღალი დონის წარმომადგენელი მტაცებლებით დამთავრებული. ზოგჯერ ჯაჭვში კი ამდენიც არ არის. ფაქტიურად, ჩარლზ ელტონმა 1920 წელს აღნიშნა, რომ უმეტესობა ჯაჭვებისა შეიცავდა ხუთს ან უფრო ნაკლებ კავშირებს.

რატომ არის საკვების ჯაჭვები შედარებით მოკლე? არსებობს ორი ძირითადი ჰიპოთეზა ამის შესახებ. ენერგეტიკულ ჰიპოთეზად წოდებული პირველი ჰიპოთეზა გვთავაზობს, რომ საკვები ჯაჭვის სიგრძეს ზღუდავს ჯაჭვის გასწვრივ ენერგიის გადაცემის არაეფექტურობა. როგორც თქვენ 54-ე თავში ნახავთ, ერთ ტროფიკულ დონეზე, ორგანულ ნივთიერებებში დაგროვილი ენერგიის მხოლოდ დაახლოებით 10% გარდაიქმნება ორგანულ ნივთიერებად მომდევნო ტროფიკულ დონეზე. ასე, რომ მწარმოებლურ დონეს, რომელიც შეიცავს 100 კგ. მცენარეულ პროდუქტს, შეუძლია უზრუნველყოს დაახლოებით 10კგ. ბალახისმჭამელი ბიომასა და 1კგ. ხორცისმჭამელი ბიომასა. ენერგეტიკული ჰიპოთეზა ვარაუდობს, რომ საკვები ჯაჭვები შედარებით გრძელი უნდა იყოს ისეთ გარემოში, სადაც უფრო მაღალია ფოტოსინთეზური პროდუქტიულობა, რადგანაც ენერგიის საწყისი რაოდენობა აქ უფრო დიდია.

რაც შეეხება მეორე ჰიპოთეზას, **სტაბილური დინამიურობის ჰიპოთეზას**, იგი გვთავაზობს, რომ გრძელი ჯაჭვები ნაკლებად სტაბილურებია ვიდრე მოკლე. დაბალ ტროფიკულ



▲ *სურათი 53.14* ***აშშ-ს ატლანტიკის სანაპიროს ჩეზაპიკის ყურეს დელტის კვებითი ქსელის ნაწილი.*** *მედუზა (Chrysaora quinquecirrha) და ახალგაზრდა ზოლებიანი ქორჭილა (Morone saxatillis) თევზის ლიფსიტების მთავარი მტაცებლებია (ყურეს ანჩოუსის და რამდენიმე სხვა სახეობის). გაითვალისწინეთ, რომ როცა მედუზები ზოპლანქტონით იკვებებიან, ისინი მეორადი კონსუმენტებია (შავი ისრები), და მეოთხეული კონსიმენტიებია (წითელი ისრები), როცა ლიფსიტებით იკვებებიან, რომლებიც თვითონ ზოოპლანქტონის მეორადი კონსიმენტებია.*



▲ *სურათი 53.15* ***კვებითი ჯაჭვის სიგრძის შემცირების ენერგეტიკის ჰიპოთეზის შემოწმება.*** *მკვლევრები ცვლიდნენ ქვინსლენდის (ავსტრალია) ხის ფუღუროების თანასაზოგადოებების პროდუქტიულობას. ისინი ჩამოცვენილ ფოთლებს სამი სხვადასხვა რაოდენობით ამატებდნენფუღუროს: დიდი რაოდენობით – (კონტროლი) ფოთლების ჩამოცვენის ბუნებრივი სიხშირე; საშუალო = 1/10 ბუნებრივი სიხშირის; და დაბალი = 1/100 ბუნებრივცვი სიხშირის. შეტანილი ენერგიის შემცირება კვებითი ჯაჭვის სიგრძეს ამცირებს. ეს შედეგი ენერეტიკულ ჰიპოთეზას ადასტურებს.*

დონეებზე ასებული პოპულაციათა მერყეობის მაჩვენებელი უფრო იზრდება ზედა დონეებზე, რაც პოტენციურად იწვევს მაღალი დონის მტაცებელთა ლოკალურ განადგურებას. მრავალფეროვანი გარემო პირობების შემთხვევაში მაღალი დონის მტაცებლებს უფრო ადვილად შეუძლიათ გარემოს შოკის გადატანა, ისეთისა, როგორიცაა მაგალითად, უმკაცრესი ზამთარი, რაც საკვებით მომარაგებაში შეფერხებას იწვევს საკვები ჯაჭვის მათელს სიგრძეზე. რაც უფრო გრძელია საკვები ჯაჭვი, მით უფრო ნელა მოხდება გარემოს შოკიდან მაღალი დონის მტაცებლების გამოსვლა. ეს ჰიპოთეზა ვარაუდობს, რომ საკვები ჯაჭვები არასტაბილურ გარემოში უფრო მოკლე უნდა იყოს.

ყველა არსებული მონაცემი ენერგეტიკული ჰიპოთეზის სასარგებლოდ მეტყველებს. მაგალითად, ეკოლოგებმა ენერგეტიკული ჰიპოთეზის შესამოწმებლად ექსპერიმენტულ მოდელებად ტროპიკული ტყეების ხის ფუღუროს თანასაზოგადოებები გამოიყენეს. მრავალ ხეს აქვს ტოტებზე მცირე ზომის შრამები, რომლებიც ლპება და ხეში ფუღუროებს წარმოშობს. ხის ფუღუროებში გროვდება წყალი და ისინი კარგი საცხოვრებელი ხდება მცირე ზომის თანასაზოგადოებებისათვის, რომლებიც შედგებიან გამხრწნელი მიკროორგანიზმებისაგან, მტაცებელი მწერებისაგან და ასევე ისეთი მწერებისაგან, რომლებიც იკვებებიან ფოთლის ნარჩენებით. სურათი 53.15. წარმოგვიდგენს იმ ექსპერიმენტების სერიების შედეგებს, რომლებშიც მკვლევარები მანიპულირებდნენ პროდუქტიულობით (ფოთლის ნარჩენებით, რომლებიც ხის ფუღუროებში ცვიოდა). როგორც ამას ენერგეტიკული ჰიპოთეზა ვარაუდობს, იმ ფუღუროებმა, რომლებშიც უფრო მეტი ფოთლის ნარჩენი იყო და ამდენად უფრო მეტი საკვების მარაგი, მწარმოებლის დონეზე, უფრო გრძელ საკვები ჯაჭვის შექმნას შეუწყო ხელი.

კიდევ ერთი ფაქტორი, რამაც შეიძლება შეზღუდოს საკვები ჯაჭვის სიგრძე არის ის, რომ ცხოველები საკვებ ჯაჭვში მით უფრო დიდტანიანები არიან (პარაზიტების გარდა), რაც უფრო მაღალია ტროფიკული დონე. ცხოველის ზომა და მისი კვების მექანიზმი გარკვეულ ლიმიტს აწესებს საკვების ზომაზე. მცირე გამონაკლისების გარდა, დიდტანიან ხორცისმჭამელებს არ შეუძლიათ იარსებონ მცირე ზომის საკვების მიღებით, რადგანაც მათთვის შეუძლებელია საკმარისი საკვების მოპოვება მოცემულ დროში მეტაბოლური მოთხოვნილებების დასაკმაყოფილებლად. გამონაკლისთა შორისაა ვეშაპი, უზარმაზარი ცხოველი, რომელსაც ისეთი ადაპტაციები გააჩნია, რაც საშუალებას აძლევს მას მიიღოს უზარმაზარი რაოდენობის მცირე ზომის კიბოსებრები და სხვა მცირე ორგანიზმები **(იხ. სურათი 41.2)**.

დიდი ზეგავლენის მქონე სახეობები

გარკვეულ სახეობებს აქვთ განსაკუთრებით დიდი ზეგავლენის მოხდენის უნარი მთლიანი თანასაზოგადოების სტრუქტურაზე ან იმიტომ, რომ ისინი უაღრესად ჭარბად არიან, ანდა იმიტომ, რომ ისინი წამყვან როლს თამაშობენ თანასაზოგადოების დინამიკაში. მათი ზეგავლენა გამოიხატება მათ ტროფიკულ ურთიერთობაში ანდა იმაში, რომ მათ ფიზიკურ გარემოზე გავლენის მოხდენა შეუძლით.

დომინანტი სახეობები

დომინანტი სახეობები ისეთი სახეობებია, რომლებიც თანასაზოგადოებაში ყველაზე უფრო ჭარბად არიან ანუ მათ კოლექტიურად ყველაზე უფრო დიდი ბიომასა (პოპულაციაში ინდივიდების საერთო, ჯამური მასა) აქვთ. ამის შედეგად დომინანტ-სახეობებს ძალიან ძლიერი ზეგავლენის მოხდენის უნარი აქვთ სხვა სახეობების არსებობასა და გავრცელებაზე. მაგალითად, შაქრის ნეკერჩხლის სიჭარბეს, რომელიც წარმოადგენდა დომინანტური მცენარის სახეობას ჩრდილო-ამერიკის აღმოსავლეთი ნაწილის მრავალი ტყის თანასაზოგადოებებში, გადამწყვეტი გავლენა აქვს ისეთ აბიოტურ ფაქტორებზე, როგორიცაა ჩრდილი და ნიადაგი, რომლებიც თავის მხრივ გავლენას ახდენენ სხვა იქ ბინადარ სახეობებზე.

არ არსებობს ისეთი კონკრეტული ახსნა იმისა, თუ რატომ ხდება ესა თუ ის სახეობა თანასაზოგადოებაში დომინანტური. ერთ-ერთი ჰიპოთეზის მიხედვით დომინანტური სახეობები ყველაზე უფრო მეტად კომპეტენტუნარიანები არიან შეზღუდული რაოდენობის რესურსების, წყლისა და საკვები ნივთიერებების მოსაპოვებლად. სხვა ჰიპოთეზის მიხედვით დომინანტი სახეობები ყველაზე უკეთ ახერხებენ მტაცებლებისაგან თავის დაღწევას და ასევე მდგრადები არიან დაავადებების მიმართ. ეს ბოლო მოსაზრება იძლევა იმ მაღალი ბიომასის ახსნას, რაც შემოყვანილ სახეობებს აქვთ (ანუ იმ სახეობებს, რომლებიც ადამიანებს შემოჰყავთ და რომლებსაც მშობლიური ტერიტოტიების ფარგლებს გარეთ უწევთ ცხოვრება) მათ შეუძლიათ მოიპოვონ მაღალი ბიომასა იმ გარემოში, სადაც ბუნებრივი მტაცებლები და პათოგენები არ არიან.

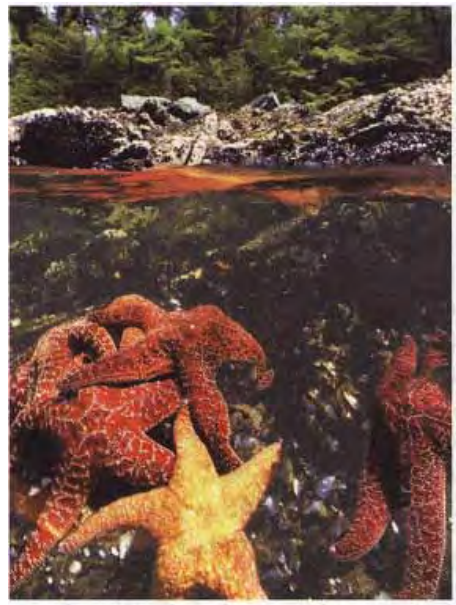
დომინანტი სახეობების გავლენის გასარკვევად ერთ-ერთ გზას წარმოადგენს მათი თანასაზოგადოებიდან მოშორება. ადამიანებს ამ ტიპის ექსპერიმენტები თავისდაუნებურად მრავალჯერ აქვთ ჩატარებული. მაგალითად, ამერიკული წაბლი ჩრდილო-ამერიკის აღმოსავლეთ ნაწილის უფოთლო ტყეების დომინანტური ხის ჯიშს წარმოადგენდა 1910 წლამდე და შეადგენდა ყველაზე მაღალი მცენარეული **საფარის** 40%-ზე მეტს. ადამიანებმა შემთხვევით შეიტანეს სოკოვანი დაავადება, (chestnut blight) ნიუ-იორკში აზიიდან იმპორტირებული სანიტარულ მარაგთან ერთად. 1910-1950 წლებს შორის პერიოდში ამ სოკომ, რომელიც მხოლოდ წაბლის ხეს აზიანებს, გაანადგურა ჩრდილოეთ ამერიკის აღმოსავლეთ ნაწილში ყველა წაბლის ხე. ამ ტყეებში ერთ დროს დომინანტი წაბლის ხე მთლიანად განადგურდა.

ამ შემთხვევაში დომინანტი სახეობების მოცილებას შედარებით უმნიშვნელო გავლენა ჰქონდა სხვა სახეობებზე. მუხის, ჰიკორის, წიფლის და წითელი ნეკერჩხლის სახეობები, რომლებიც ასევე იყვნენ ტყეში წარმოდგენილნი, რიცხობრივად გაიზარდნენ და წაბლს ჩაენაცვლნენ. არც ერთი ძუძუმწოვარა ცხოველი ან ჩიტი არ დაზარალებულა ამ დომინანტი სახეობის მოსპობის შედეგად. ზოგიერთი მწერის სახეობა კი დაზარალდა. პეპლებისა და ფარვანების 56 სახეობა ამერიკული წაბლით იკვებებოდა. ამათგან შვიდი სახეობა სრულიად გაწყდა, ხოლო 49 სახეობა, რომლებიც მხოლოდ წაბლით არ იკვებებოდნენ, კვლავ არსებობენ. ეს არის მხოლოდ ერთი მაგალითი დომინანტი სახეობის მოსპობის შედეგად თანასაზოგადოების სხვა სახეობებზე გამოწვეული შედეგების შესახებ. ამგვარი დანაკარგებით გამოწვეული შედეგების შესახებ სრული ინფორმაციის მისაღებად საჭიროა უფრო მეტი კვლევები.

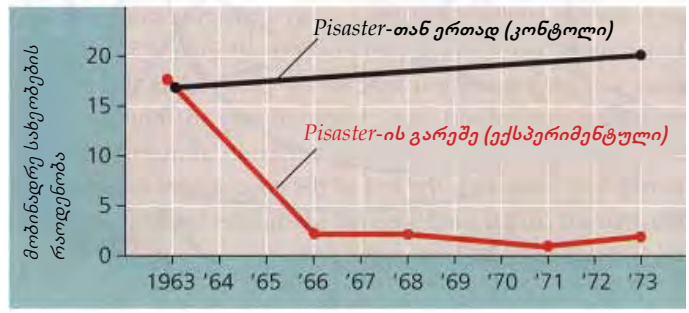
გადამწყვეტი (ძირითადი) სახეობები

დომინანტი სახეობებისაგან განსხვავებით აუცილებელი არ არის, ძირითადი სახეობები თანასაზოგადოებაში ჭარბად იყვნენ წარმოდგენილნი (სურათი 53.16.ა.). მათ აქვთ თანასაზოგადოების სტრუქტურაზე ძლიერი ზემოქმედების უნარი არა რაოდენობრივი ძალით, არამედ მათი მნიშვნელოვანი ეკოლოგიური როლის ანუ ნიშას გამო. ძირითადი სახეობების იდენტიფიკაციის საუკეთესო საშუალებას წარმოადგენს მოცილების ექსპერიმენტები. სწორედ ამგვარი ექსპერიმენტების წყალობით ძირითად სახეობათა კონცეფცია პირველად ვაშინგტონის უნივერსიტეტის ეკოლოგმა რობერტ ფეინმა განავითარა. ჩრდილოეთ ამერიკის დასავლეთში კლდოვან ადგილებში მცხოვრებ თანასაზოგადოებებში ზღვის ვარსკვლავი (Pisaster ochraceous), წარმოადგენს ისეთი ორკარედი ნიჟარის მტაცებელს, როგორიცაა M.C (Mytivus californianus). ორკარედი ნიჟარა, M.C, დომინანტი სახეობაა. იგი არის სივრცისათვის შეჯიბრის ყველაზე უფრო აქტიური მონაწილე. ზღვის ვარსკვლავის მტაცებლობა მას შეჯიბრში ერთპიროვნული გამარჯვების საშუალებას არ აძლევს და ამით სხვა სახეობებს ეძლევათ შანსი ორკარედი ნიჟარისგან განთავისუფლებული სივრცე დაიკავონ. როცა ფეინმა ზღვის ვარსკვლავი კლდოვანი მოქცევა-უკუქცევის ზონიდან გაიყვანა, ჭარბი რაოდენობის ნიჟარებს შესაძლებლობა მიეცათ მოსდებოდნენ სივრცეს და გამოერიცხათ იმ ადგილებიდან სხვა უხერხემლოები და წყალმცენარეები (სურათი 53.16.ბ). წყლის ვარსკვლავების მოქცევა-უკუქცევის ზონაში ყოფნისას ამ ზონაში 15-დან 20-მდე სახეობის უხერხემლოები და წყალმცენარეები ბინადრობენ, მაგრამ ზღვის ვარსკვლავის ექსპერიმენტული მოცილების შემთხვევაში სახეობათა მრავალფეროვნებამ სწრაფად დაიკლო და ხუთზე ნაკლებ სახეობამდე დავიდა. ამრიგად ზღვის ვარსკვლავი თამაშობს ძირითადი, წამყვანი სახეობის როლს, რომელიც ძლიერ ზეგავლენას ახდენს მთლიან თანასაზოგადოებაზე.

სხვა მაგალითს წარმოადგენს ზღვის წავი, Enhydra lutris. იგი იკვებება ზღვის ზღარბებით, ხოლო ზღვის ზღარბები კი ძირითადად იკვებებიან რუხი წყალმცენარეებით, კელპებით.

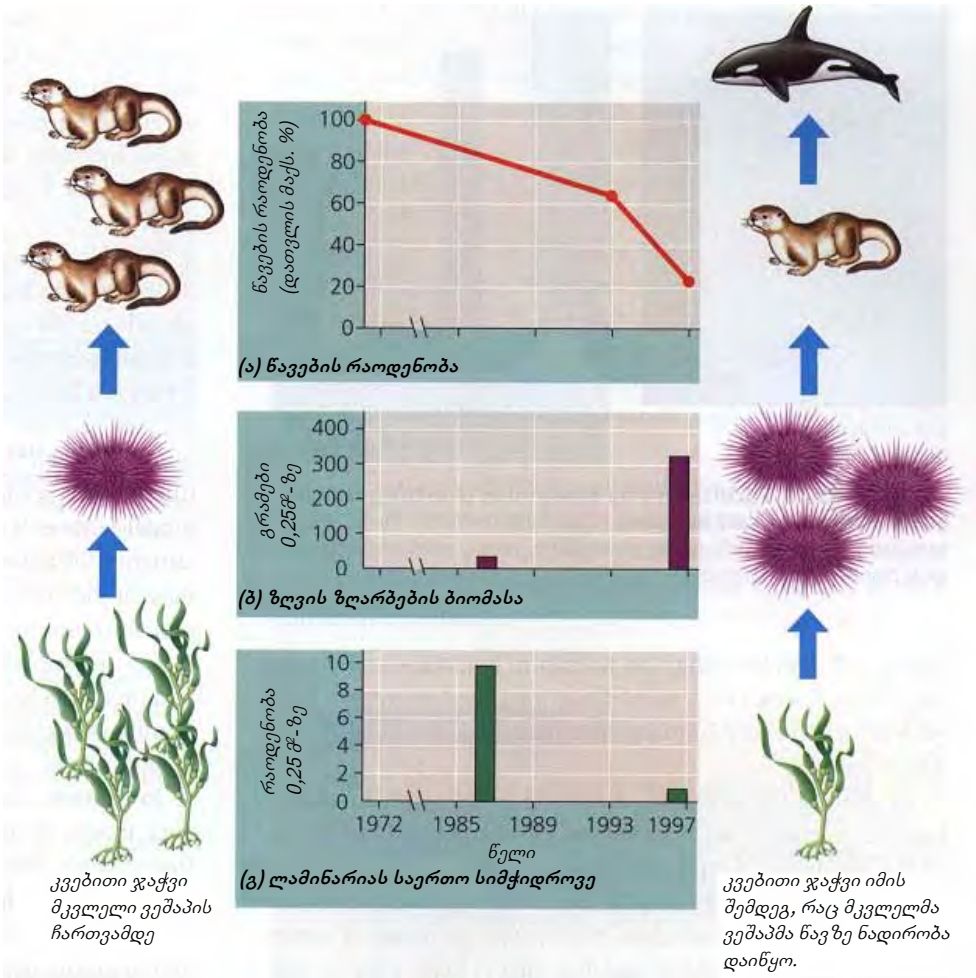


(ა) *ზღვის ვარსკვლავი - Pisaster ochraceous ძირითადად მიდიებით იკვებება, მაგრამ სხვა უხერხემლოებსაც ჭამს.*



(ბ) *როცა Pisaster-ი მიმოქცევის ზონიდან ამოიღეს, მიდიებმა კლდეებზე ყველა ადგილი საბოლოოდ დაიკავეს და სხვა უხერხემლოების და წყალმცენარეების უმეტესობა გამოდევნეს. საკონტროლო არეალში, საიდანაც Pisaster-ი არ იყო ამოღებული, სახეობების მრავალფეროვნებაში ცვლილებები არ შეინიშნებოდა.*

▲ *სურათი 53.16* ***ძირითადი მტაცებელის ჰიპოთეზის შემოწმება.***



▲ *სურათი 53.17* ***წყნარი ოკეანის ჩრდილოეთის წავი ძირითადი მტაცებლის სახით.*** *ადაკ კუნძულთან (ალეუტის კუნძულების ჯაჭვის ნაწილი) მობინადრე წავის რაოდენობას წლების განმავლობაში ითვლიდნენ. გრაფიკებზე შედარებულია ზღვის წავის რაოდენობა (ა), ზღვის ზღარბების ბიომასასთან (ბ), და ლამინარიის სიმჭიდროვეში ცვლილებებთან (გ). გრაფიკების გვერდით განლაგებული კვებითი ჯაჭვი სიმბოლურად ასახავს სახეობების ფარდობით რაოდენობას, სანამ ჯაჭვს მკვლელი ვეშაპი შეუერთდებოდა და ამის შემდეგაც.*

იმ მიდამოებში, სადაც წავები, უხვად არიან, ზღვის ზღარბები მაღალი სიხშირით არ არიან წარმოდგენილნი და ამდენად, რუხი წყალმცენარეები იქ უხვადაა მოდებული. სადაც ზღვის წავი იშვიათობას წარმოადგენს, იქ ზღარბები მრავლად არიან, ხოლო რუხი წყალმცენარეები კი ფაქტიურად არ მოიძიება. იმის გამო, რომ ვეშაპის ჩვეული საკვები-მსხვერპლი პოპულაციები ძალიან შემცირდა, ბოლო ოცი წლის განმავლობაში მკვლელი ვეშაპები წავებზე ნადირობენ. ამის შედეგად აღმოსავლეთ ალასკის სანაპიროდან მოშორებით ფართო ტერიტორიაზე წავის პოპულაციებმა ისე სწრაფად იწყო კლება (სურათი 53.17), რომ ზოგჯერ მისი მაჩვენებელი შეადგენდა 25% ყოველწლიურად. ამ ძირითადი, წამყვანი სახეობის შემცირებამ ზღვის ზღარბების პოპულაციებს გამრავლების საშუალება მისცა, რამაც თავის მხრივ შედეგად რუხი წყალმცენარის განადგურება მოიტანა.

ეკოსისტემის „ინჟინრები“ (დამფუძნებელი სახეობები)

ზოგიერთ ორგანიზმს გავლენის მოხდენის უნარი აქვს არა მხოლოდ ტროფიკული ურთიერთქმედების საშუალებით, არამედ გარემოზე ფიზიკური ცვლილებების გამოწვევის საშუალებითაც, რაც თანასაზოგადოების სტრუქტურაზე ახდენს გავლენას. ასეთ ორგანიზმებს გარემოს გადაკეთება შეუძლიათ მათი ქცევების საშუალებით ანდა მათი დიდი კოლექტიური ბიომასის წყალობით.

იმ სახეობათა მაგალითს, რომლებსაც ფიზიკურ გარემოში ძლიერი ცვლილების გამოწვევის უნარი აქვთ, წარმოადგენს თახვი (სურათი 53.18.), რომელსაც ხის წაქცევითა და დამბების მშენებლობით შეუძლია ლანდშაფტში ძალიან დიდი მასშტაბის ცვლილება გამოიწვიოს. სახეობებს, რომელთაც ასეთი დიდი გავლენის მოხდენის უნარი აქვთ გარემოზე, უწოდებენ ეკოსისტემის „ინჟინრებს“, ანდა ცნობიერი წინასწარგანზრახულობის მნიშვნელობა რომ გამოირიცხოს, უწოდებენ „დამფუძნებელ სახეობებს“.

გარემოს სტრუქტურისა და დინამიკის გადაკეთებით, დამფუძნებელი სახეობები ასრულებენ თანასაზოგადოების ზოგიერთი სხვა სახეობებისათვის ხელშემწყობ როლს, რადგანაც მათ დადებითი გავლენა შეიძლება იქონიონ ზოგიერთი სახეობის გადარჩენასა და გამრავლებაზე. მაგალითად, ნიადაგში ცვლილების წყალობით შავი ლერწმის (Juncus gerardi) სახეობათა მრავალფეროვნება იზრდება ახალი ინგლისის შტატში მარილიანი ჭაობების ზოგიერთ ზონაში. ლერწამი ნიადაგის ზედაპირის დაჩრდილვის საშუალებით ხელს უშლის მარილის დაგროვებას ნიადაგში, რაც აორთქლების დონეს ამცირებს. ლერწამი ასევე მარილიან ჭაობიან ნიადაგს ჟანგბადის ნაკლებობისგან იცავს, რადგანაც იგი ჟანგბადს ქვედა წელში და ამდენად, მიწის ფენაში გზავნის. ბრაუნის უნივერსიტეტის მკვლევარებმა, სელი ჰაკერმა და მარკ ბერტნისმა გამოავლინეს ლერწმის ზოგიერთი ხელშემწყობი თვისება მოშორების (გაყვანის) ექსპერიმენტების საშუალებით. (სურათი 53.19.). როცა მათ მოაშორეს ლერწამი ნიუ ინგლანდის მარილიანი ჭაობების ექსპერიმენტალური ტერიტორიიდან, იქ მცენარეთა სამი სხვა ჯიში გაწყდა. ჰენკერი და ბერტნისი



▲ *სურათი 53.18* ***ზომიერი და ჩრდილოეთის ტყეების თახვები ეკოსისტემის "ინჟინრების" როლში.*** *ხეების წაქცევით, კაშხალების მშენებლობით და ტბორების შექმნით თახვები ტყის ფართო არეალს დატბორილ, დაჭაობებულ ტერიტორიად აქცევენ.*

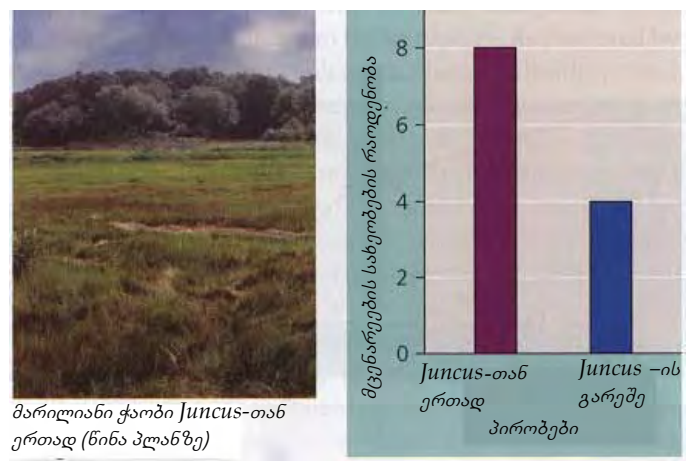
ფიქრობენ, რომ ლერწმის გარეშე ტყის ზედა შუა ზონა მხოლოდ 50%-ით ნაკლებ მცენარეთა ჯიშების უზრუნველყოფას თუ შეძლებს.

ქვემოდან-ზემო და ზემოდან-ქვემო კონტროლი

იმის განსახილველად, თუ როგორ შეიძლება იყვნენ ბიოლოგიური ორგანიზმები ორგანიზებულნი, მეტად ხელსაყრელია გამარტივებული მოდელების გამოყენება, რომლებიც ეფუძვნება მოსაზღვრე ტროპიკულ დონეებს შორის ურთიერთობას. მაგალითად, მოდით, განვიხილოთ მცენარეებსა (V) და ბალახისმჭამელებს (H) შორის ურთიერთობის სამი შესაძლო ვარიანტი: ისრები მიუნიშნებს, რომ ცვლილება ერთი ტროფიკული დონის ბიომასაში (მთლიანი მასა) იწვევს ცვლილებას მეორე ტროფიკულ დონეში. V→H ნიშნავს, რომ მცენარეულობის, ვეგეტაციის ზრდა ბალახისმჭამელებს რაოდენობრივად ზრდის ანუ იწვევს ბიომასის ზრდას, მაგრამ პირუკუ არ ხდება. ამ სიტუაციაში ბალახისმჭამელთა რაოდენობა ვეგეტაციით არის შეზღუდული, მაგრამ ვეგეტაცია არ იზღუდება ბალახისმჭამელთა მიერ. ამის საპირისპიროდ, V←H ნიშნავს, რომ ბალახისმჭამელთა ბიომასის ზრდას გავლენა ექნება ვეგეტაციაზე (შეამცირებს მას), მაგრამ პირუკუ მოვლენას არ ექნება ადგილი. ორმხრივი ისარი უჩვენებს, რომ გავლენა მოქმედებს ორივე მიმართულებით, ანუ თითოეული ტროფიკული დონე განიცდის ცვლილებას მეორის ბიომასის ცვლილებასთან ერთად.

ჩვენი მაგალითის მიხედვით შესაძლო ურთიერთმოქმედებაზე დაყრდნობით, ჩვენ შეგვიძლია განვსაზღვროთ თანასაზოგადოების ორგანიზაციის ორი მოდელი: ქვემოდან-ზემო და ზემოდან-ქვემო მიმართული მოდელები. მოდელი V→H მოდელის ურთიერთობა წარმოადგენს **ქვემოდან-ზემო მიმართულების მოდელს**, რომლის მიხედვითაც ადგილი აქვს ცალმხრივ გავლენას ქვემოთა ტროფიკული დონისაკენ. ამ შემთხვევაში მინერალური საკვები ნივთიერებების (N) არსებობა განსაზღვრავს მცენარეთა (V) რაოდენობას, რომელიც თავის მხრივ, განსაზღვრავს ბალახისმჭამელთა (H) რაოდენობას, რომლებიც ასევე თავის მხრივ განსაზღვრავენ მტაცებელთა (P) რაოდენობას. გამარტივებული ქვემოდან-ზემო მიმართულების მოდელი ამდენად, იქნება: N→V→H→P. ქვემოდან-ზემო მიმართულების თანასაზოგადოების სტრუქტურის შესაცვლელად საჭიროა შეიცვალოს ბიომასა ქვედა ტროფიკულ დონეებზე. მაგალითად, თუ ჩვენ დავამატებთ მინერალურ სასუქს ვეგეტაციის ზრდის სტიმულის მიზნით, მაშინ ზედა ტროფიკულ დონეებზეც შეიცვლება ბიომასა. თუ ქვემოდან-ზემო ტიპის თანასაზოგადოებაში შევიყვანთ მტაცებლებს ან პირიქით, იქიდან გამოვიყვანთ მტაცებლებს, მაშინ ქვედა ტროფიკულ დონეებზე ამას არანაირი გავლენა არ ექნება.

ამის საპირისპიროდ, **ზემოდან-ქვემო მიმართულების მოდელი** გვთავაზობს, რომ გავლენის მიმართულება საპირისპიროა. აქ ძირითადად, თანასაზოგადოების მაკონტროლებელ, განმსაზღვრელ ფაქტორს მტაცებლები წარმოადგენენ, რადგანაც მტაცებლები განსაზღვრავენ ბალახისმჭამელთა რაოდენობას, რომლებიც ასევე განსაზღვრავენ მცენარეთა რაოდენობას, რომლებიც თავის მხრივ აკონტროლებენ საკვები ნივთიერებების დონეს მათ მიერ საკვების შეწოვის საშუალებით ზრდისა და გამრავლების დროს. ამდენად ზემოდან-ქვემო მიმართულების მოდელი გამარტივებულად ასე წარმოგვიდგება: N←V←H←P. ამ მოდელს ასევე უწოდებენ ტროფიკული კასკადების მოდელს. მაგალითად, ტბის თანასაზოგადოებაში, რომელშიც ოთხი ტროფიკული დონეა ზემოდან-ქვემოთ მიმართულების ტიპის მოდელის მიხედვით თუ ზედა დონის ხორცისმჭამელებს მოვაშორებთ, ეს გაზრდის უშუალო ხორცისმჭამელების რაოდენობას, რაც თავის მხრივ, შეამცირებს ბალახისმჭამელთა რაოდენობას, გაზრდის ფიტოფლანქტონების რაოდენობას და საბოლოოდ შეამცირებს

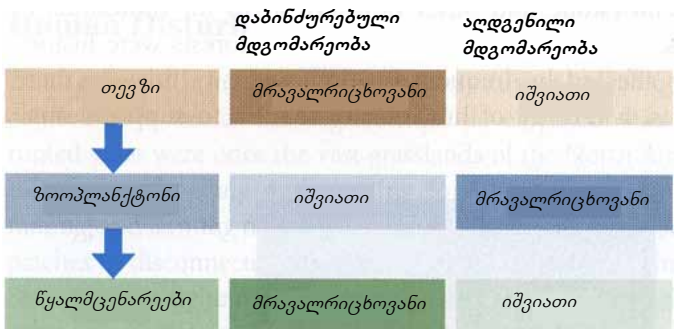


მარილიანი ჭაობი Juncus-თან ერთად (წინა პლანზე)

▲ *სურათი 53.19* ***შავი ლერწამის (Juncus gerardi) შენატანი ახალი ინგლისის მარილიანი ჭაობების მცენარეების მრავალფეროვნებაში.*** *შავი ლერწამი მარილიანი ჭაობის შუა, მაღალი ზონის დაკავებას ხელს უწყობს, რაც ლოკალური მცენარეების მრავალფეროვნებას ზრდის.*

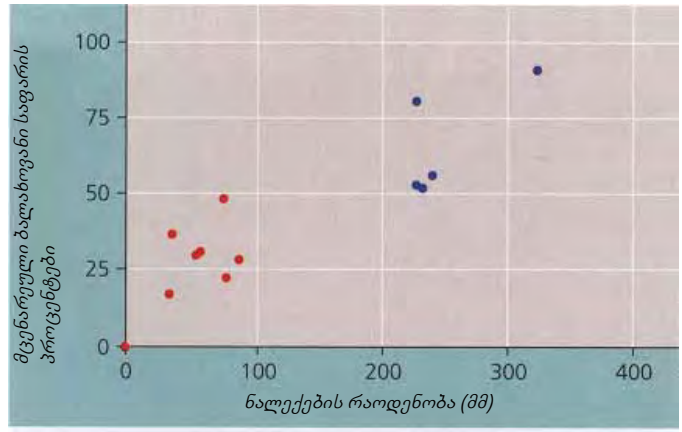
მინიმალური სასუქების კონცენტრაციას. ტბაში მხოლოდ სამი ტროფიკული დონე რომ ყოფილიყო, უშუალო ხორცისმჭამელების მოშორება გამოიწვევდა ბალახისმჭამელთა რაოდენობის ზრდას, ფიტოპლანქტონების შემცირებასა და საკვების დონის გაზრდას. ამრიგად, ნებისმიერი მანიპულაციის შედეგი მოძრაობს ტროფიკული სტრუქტურის ზემოდან-ქვემოთა მიმართულებით, როგორც +/- შედეგის მოდელი.

შესაძლებელია ასევე მრავალი შუალედური მოდელი, რომლებიც ქვემოდანზემო და ზემოდან-ქვემო მიმართულების უკიდურეს მოდელთა შორის მდებარეობენ. მაგალითად, ტროფიკულ დონეებს შორის ყველა სახის ურთიერთქმედება შესაძლებელია იყოს ორმხრივი (↔) ანდა შესაძლებელია, რომ ამ ურთიერთქმედების მიმართულება დროთა განმავლობაში შეიცვალოს. (საპირისპირო მიმართულება მიიღოს). მაგალითად, ერთ-ერთი გრძელვადიანი ექსპერიმენტული კვლევის შედეგად, რომელიც მიმდინარეობდა ჩილეში, უდაბნოს ბუჩქნარის თანასაზოგადოებაში, გამოვლინდა, რომ უშუალო მწარმოებლის ბიომასის კონტროლი პერიოდულად ინაცვლებს ქვემოდან-ზემოთ მიმართულებიდან ზემოდან-ქვემოთ მიმართულებაზე, იმისდა მიხედვით თუ რა რაოდენობის წვიმებია (სურათი 53.20.). სველი წლის განმავლობაში ზემოდან-ქვემოთ მიმართულებას აქვს ადგილი და ამ დროს მტაცებლები და ბალახისმჭამელები ჭარბობენ. ამის საპირისპიროდ, მშრალი წლის განმავლობაში ქვემოდან-ზემო მიმართულების კონტროლისას ყველაზე უფრო მნიშვნელოვანია მცენარეების ზრდისათვის საჭირო ტენიანობა. მიუხედავად იმისა, რომ



აღმოჩენილია მრავალი კომპლექსური სცენარის ვარიანტი, მაგალითად, ზემოთ აღნიშნული კონტროლის მიმართულების შეცვლა, ის გამარტივებული მოდელები, რომლებიც ამ თავში განვიხილეთ, მეტად ღირეულად რჩება, როგორც თანასაზოგადოების ანალიზისათვის გამოსაყენებელი სასტარტო წერტილი. მოდით, განვიხილოთ ერთი მაგალითი, რომლის დროსაც ეს გამარტივებული მოდელები ეკოლოგებმა გამოიყენეს ტბაში დაბინძურების კომპლექსური პრობლემების შესასწავლად.

გარემოს დაბინძურებამ გამოიწვია მტკნარი წყლის ტბების დეგრადაცია მრავალ ქვეყანაში, რადგანაც მტკნარი წყლის მრავალ თანასაზოგადოებას უმეტესწილად ახასიათებს ზემოდან-ქვემოთ მიმართულების მოდელის სტრუქტურა. ეკოლოგებს აქვთ წყლის ხარისხის გაუმჯობესების პოტენციური შესაძლებლობები. ჩვენ შეგვიძლია შევაჯამოთ



▲ *სურათი 53.20* ***კავშირი ჩილეს უდაბნოს ბუჩქების თანასაზოგადოების ბალახოვანი მცენარეების საფარსა და ნალექების რაოდენობას შორის.*** *ტენიანობით ლიმიტირებული მცენარეების ზრდა მშრალი, ელ – ნინოს გარეშე წლების განმავლობაში (წითელი წერტილები) განაპირობებს ამ თანასაზოგადოების ძლიერ, ქვემოდან – ზემოთ მიმართულ კონტროლს, ელ-ნინო წლებში კი ძლიერი ტენიანობა (ლურჯი წერტილები) მცენარეების და ცხოველების მრავალრიცხოვნობას ასტიმულირებს და მძლავრ, ზევიდან-ქვევით მიმართულ კონტროლს ინდუცირებს.*

ეს სტრატეგია, რომელსაც **ბიომანიპულაცია** ეწოდება, შემდგომი დიაგრამით:

ტბები, რომლებსაც აქვთ სამი ტროფიკული დონე, თევზების მოშორებამ უნდა გააუმჯობესოს წყლის ხარისხი იმდენად, რამდენადაც ამით ზოოპლაქტონების რაოდენობა გაიზრდება და წყალმცენარეების რაოდენობა კი შემცირდება. ოთხდონიან ტბებში იგივე ეფექტი ექნება მტაცებლების დამატებას. ეკოლოგებმა სამხრეთ ფინეთის ვესიჯარვის ტბაში ფართო მასშტაბებით გამოიყენეს ბიომანიპულაციები. ეს არის დიდი (110 კვ.მ.) არც თუ ღრმა ტბა, რომელიც 1976 წლამდე ძალიან დაბინძურებული იყო ქალაქის ჩამდინარე წყლებითა და ინტენსიური ნარჩენი წყლებით. შემდეგ გარემოს დაცვის კონტროლმა ამ მოვლენებს წერტილი დაუსვა და ტბის წყალს თანდათან გაუმჯობესება დაეტყო. მაგრამ 1986 წლისთვის ტბაში გაჩნდა და მასობრივად გავრცელდა ციანობაქტერია. ეს მოვლენა დაემთხვა ტარანის (Rutilus rutilus) იგივე ნაფოტა თევზის პოპულაციის სიჭარბეს. ეს არის თევზი, რომელიც გამრავლდა იმ პერიოდში, როცა უხვად იყო მინერალური სასუქი ანუ გარემოს დამბინძურებელი ნივთიერებები. ტარანი იკვებება ზოოპლაქტონებით და ზოოპლაქტონების შემცირებით მათ ასევე შეამცირეს ციანობაქტერიებითა და წყალმცენარეებით კვება, რომლებიც ამ დროს ძალიან გამრავლდნენ. ამ ცვლილების აღმოსაფხვრელად ეკოლოგებმა ამ ტბიდან 1989-1993 წლებში 1.018 ტონა თევზი მოაშორეს. ეს იყო ტარანის დაახლოებით 20%-ით შემცირება. ამავდროულად ეკოლოგებმა უხვად შეიყვანეს ტბაში მტაცებელი ჭორჭილა თევზი, რომელიც ტარანით იკვებება. ამ პროცედურამ ტბას მეოთხე დონე შეუქმნა, რომელშიც ტარანის პოპულაციის რაოდენობა (რომელიც წარმოადგენდა ტბის ძირითად ხორცისმჭამელს), გაკონტროლდა. ტბაში ჩატარებულმა ბიომანიპულაციამ წარმატებული შედეგი გამოიღო. 1989 წელს

წყალი გაიწმინდა და ციანობაქტერიას ბოლო მოეღო. ტბა დღესაც სუფთაა, მიუხედავად იმისა, რომ 1993 წელს ტარანის ტბიდან გაყვანა შეწყდა.

როგორც ეს მაგალითები გვიჩვენებს, თანასაზოგადოებები განსხვავდებიან ერთმანეთისაგან მათი ზემოდან-ქვემოთ და ქვემოდან-ზემოთ მიმართულების სტრუქტურის კონტროლის ხარისხის მიხედვით. სოფლის მეურნეობის ლადშაფტების, ეროვნული პარკების, რეზერვუარების და ზღვის თევზარიუმების მოწყობით მეცნიერები ცდილობენ ჩასწვდნენ თითოეული თანასაზოგადოების დინამიკას.

კონცეფცია შემოწმება 53.2

1. აღწერეთ სახეობათა მრავალფეროვნების ორი კომპონენტი. ახსენით, როგორ შეიძლება განსხვავდებოდეს ორი თანასაზოგადოება, რომლებიც შედგებიან ერთი და იგივე რაოდენობის სახეობებისაგან.
2. აღწერეთ ორი ჰიპოთეზა, რომლებიც იძლევიან ახსნას იმის შესახებ, თუ რატომ არის საკვების ჯაჭვები მოკლე, და მოიყვანეთ თითოეული ჰიპოთეზის ამოსავალი მოსაზრება.
3. რით განსხვავდება თანასაზოგადოებაზე დომინანტი სახეობების გავლენა ძირითადი სახეობების გავლენისაგან.
4. რით განსხვავდება თანასაზოგადოების ორგანიზაციაზე ზემოდან-ქვემო და ქვემოდან-ზემო მიმართულების კონტროლი?

კონცეფცია 53.3

ჩარევა გავლენას ახდენს სახეობათა მრავალფეროვნებასა და კომპოზიციაზე (შემადგენლობაზე)

ათეული წლების წინ მრავალი ეკოლოგი იზიარებდა ტრადიციულ შეხედულებას იმის შესახებ, რომ ბიოლოგიური თანასაზოგადოებები ეკვილიბრუმის, წონასწორობის მდგომარეობაში არიან ანუ მათ ახასიათებთ მატ-ნაკლებად მყარი ბალანსი, თუ ადამიანი სერიოზულად არ ჩაერია მათ ცხოვრებაში თავისი საქმიანობით. «ბუნების ბალანსის» შესახებ ეს შეხედულება კონცენტრაციას აკეთებს ინტერსპეციფიკურ შეჯიბრზე, როგორც ამოსავალ, ძირითად ფაქტორზე, რომელიც განსაზღვრავს თანასაზოგადოების შემადგენლობასა და თანასაზოგადოებაში სტაბილურობის შენარჩუნებას. სტაბილურობა მოცემულ კონტექსტში გულისხმობს თანასაზოგადოებაში არსებულ ტენდენციას, მიაღწიოს და შეინარჩუნოს სახეობების შედარებით მუდმივი შემადგენლობა ჩარევისა და ხელის შეშლის პირობებში, მაგრამ მრავალი თანასაზოგადოებისათვის, ყოველ შემთხვევაში, ლოკალური მასშტაბით, უფრო მეტად დამახასიათებელია ცვლილებები, ვიდრე სტაბილურობა. ცვლილებებზე აქცენტირებას მივყავართ **გაუწონასწორებულობის მოდელთან**. ამ მოდელის მიხედვით, თანასაზოგადოებები აღწერილია, როგორც მუდმივი ცვლილებების შემცველი მას შემდეგ რაც მოხდა ძვრა (ჩარევა რღვევა). ახლა ჩვენ ვაპირებთ, გადავხედოთ და განვიხილოთ ძვრის გავლენა თანასაზოგადოების სტრუქტურასა და კომპოზიციაზე.

რა არის ძვრა (ჩარევა რღვევა)?

ძვრა არის მოვლენა, როგორიცაა, მაგალითად, შტორმი, ხანძარი, წყალდიდობა, გვალვა, ბალახის გამოლევა (გადაძოვა) ანდა ადამიანის მიერ შესრულებული აქტივობები, რასაც შეუძლია გამოიწვიოს ცვლილებები თანასაზოგადოებაში, მოაშოროს ორგანიზმები თანასაზოგადოებიდან და შეცვალოს რესურსებზე მისაწვდომობა. ძვრის ტიპები, მათი სიხშირე და სიმძაფრე სხვადასხვა თანასაზოგადოებაში სხვადასხვა სახის გვხვდება. ძვრის მაღალი დონე გამოწვეულია, ძირითადად, ძვრის მაღალი ინტენსივობისა და მაღალი სიხშირის გამო, ხოლო ძვრის დაბალი დონე წარმოადგენს დაბალი ინტენსივობისა და დაბალი სიხშირის ძვრის შედეგს. შტორმი წარმოადგენს ძვრის ფაქტორს თითქმის ყველა თანასაზოგადოებისათვის, იმ თანასაზოგადოებისთვისაც კი, რომლებიც ოკეანის სიღრმეში ცხოვრობენ. ხანძარი ძვრის მეტად მნიშვნელოვან ფაქტორს წარმოადგენს მრავალი სახმელეთო თანასაზოგადოებისათვის. ფაქტობრივად, ბალახოვანი დაბლობებისა და ბუჩქნარების ბიომები დამოკიდებულნი არიან რეგულარულ ხანძრებზე (სურათი 53.21). გაყინვა ხშირი მოვლენაა მრავალი მდინარის, ტბისა და ტბორისათვის. მრავალი ნაკადულისა და ტბისათვის ძვრის ფაქტორია წყალდიდობა და სეზონური დაშრობა. მრავალი წლის განმავლობაში სპეციფიკური თანასაზოგადოებების შესახებ მონაცემების შეგროვების საფუძველზე ეკოლოგები ახლა იწყებენ ძვრის გავლენის შეფასებას.

თუმცაღა ტერმინი, **ძვრა (ჩარევა რღვევა),** გულისხმობს თანასაზოგადოებებზე ნეგატიურ შედეგს, ეს რეალურად ყოველთვის ასე არ არის. წმაგალითად, ჩარევა ხშირად უქმნის ხელსაყრელ პირობებს იმ სახეობებს, რომლებიც ადრე თანასაზოგადოებაში არ ბინადრობდნენ. მცირემასშტაბიანი ჩარევა ზოგჯერ ზრდის გარემოს მონაკვეთურ დაყოფას, რაც შეიძლება გახდეს ძირითადი ფაქტორი თანასაზოგადოებაში სახეობათა მრავალფეროვნების შესანარჩუნებლად. საშუალო ჩარევის ჰიპოთეზა, რომელსაც ადასტურებს სახმელეთო და წყლის თანასაზოგადოებების ძალიან ფართო მასშტაბის კვლევის შედეგებიც, გვთავაზობს, რომ ჩარევის საშუალო (ზომიერმა) მოდელმა შეიძლება შექმნას ისეთი პირობები, რაც ხელს შეუწყობს სახეობათა უფრო დიდი მრავალფეროვნების წარმოქმნას, ვიდრე მაღალი ან დაბალი დონის ჩარევის პი-



(ა) კონტროლირებად ხანძრამდე. პრერიაში, რომელიც რამდენიმე წლის განმავლობაში არ დაუწვავთ, დეტრიტის (მკვდარი ბალახების) მაღალი პროპორციაა.



(ბ) ხანძარის განმავლობაში. დეტრიტი ცეცხლსთვის საწვავის როლს ასრულებს.



(გ) ხანძარის შემდეგ. გარეგნულად, კონტროლირებადი ხანძარის გაჩაღებიდან დაახლოებით ერთი თვის შემდეგ პრერიის მთელი ბიომასა ცოცხალია.

▲ *სურათი 53.21* ***კანზასის მაღალბალახიანი პრერიის თანასაზოგადოებაზე ხანძარის გრძელვადიანი გავლენა****. ამ ფოტოსურათებზე გამოსახული ხეები ნაკადულის გასწვრივ იზრდებოდნენ და ხანძარის დროს არ დაშავდნენ.*

რობებშია შესაძლებელი. ჩარევის მაღალი დონე ამცირებს სახეობათა მრავალფეროვნებას, რადგანაც იგი გარემოში სტრესსა და მრავალი სახეობის უზრუნველსაყოფად გარემო პირობების უკმარისობას იწვევს და სახეობები თანასაზოგადოებას აკლდებიან. ან შესაძლებელია ჩარევის მაღალმა სიხშირემ თანასაზოგადოებიდან გამორიცხოს ნელაზრდადი სახეობები. მეორე უკიდურესობის შემთხვევაში, ჩარევის დაბალმა დონემ შეიძლება სახეობათა მრავალფეროვნება შეამციროს იმით, რომ შეჯიბრისუნარიან დომინანტ სახეობებს საშუალება ეძლევათ, თანასაზოგადოებიდან გამორიცხონ ნაკლებად შეჯიბრისუნარიანი სახეობები. რაც შეეხება ჩარევის საშუალო დონეს, მან შეიძლება ხელი შეუწყოს სახეობათა მრავალფეროვნებას იმით, რომ ახალი საცხოვრებელი გარემო შეუქმნას ნაკლებად შეჯიბრისუნარიან სახეობებს. ხშირმა მცირემასშტაბიანმა ჩარევამ შეიძლება ასევე თავიდან აგვაცილოს ფართომასშტაბიანი ჩარევა. 1988 წელს ელოუსტოუნის ეროვნულ პარკში მომხდარი დიდი ხანძარი წარმოადგენს იმის მაგალითს, თუ რა შეიძლება მოხდეს როცა მცირე ჩარევას არა აქვს ადგილი. პარკის უმეტესი ტყე-ტერიტორია ეკავა ფიჭვს (Pinus contorta). ეს არის ხე, რომელიც მოითხოვს პერიოდულ ხანძრებს გასაახლებლად. ფიჭვის გირჩები შეკრული რჩება იქამდე, ვიდრე ინტენსიურ სიცხეში არ მოხვდება. როცა ტყის ხანძარი ანადგურებს მშობელ-ხეებს, გირჩები იხსნებიან, თესლი იყრება და ღივდება. ფიჭვების ახალ თაობას შეუძლია შეისრუტოს ის ნეშომპალა და საკვები ნივთიერებები, რაც დამწვარი ხეებიდან დარჩა და მიიღოს მზის შუქი, რომელსაც დიდი ხეები უჩრდილავდნენ.

ათწლეულების განმავლობაში ადამიანები ილაშქრებდნენ ხანძრების წინააღმდეგ. მათ ჭექა-ქუხილებისაგან გამოწვეულ მცირე ხანძრებსაც კი გამოუცხადეს ბრძოლა. ამან შედეგად ის გამოიღო, რომ ძველმა ხეებმა განაგრძეს სიცოცხლე და ახალი ხეები აღარ აღმოცენდნენ. 1988 წლისათვის ფიჭვის ხეების ერთი მესამედისათვის ასაკი შეადგენდა 250-300 წელს. 100 წელზე უფრო მეტი ხნის ფიჭვის ხეები უაღრესად მზარდი აალებისუნარიანობით გამოირჩევიან. 1988 წლის გვალვის პირობებმა და ამას დამატებულმა წლოვან ხეებში აკუმულირებულმა საწვავმა გამოიწვია ფართომასშტაბიანი ხანძრები, რამაც პარკის დიდი ნაწილი გაანადგურა, მაგრამ მომდევნო წლისათვის დამწვარი ფართობი დაფარა ახალმა ვეგეტაციებმა, რამაც თვალნათლივ უჩვენა, რომ თანასაზოგადოებებს უნარი აქვთ, სწრაფად იქონიონ რეაქცია ამგვარი მასიური ძვრის საპასუხოდ (სურათი 53.22).

ელოუსტოუნის ტყეების თანასაზოგადოების შესწავლამ და სხვა კვლევებმაც დაადასტურეს, რომ ისინი წარმოადგენენ გაუწონასწორებელ, ზრდისა და რეპროდუქციის შიდაპროცესების გამო მუდმივად ცვალებად თანასაზოგადოებებს. არსებობს მტკიცებულებები იმის შესახებ, რომ რაღაც გარკვეული დონის გაუწონასწორებლობა, რაც ძვრის შედეგია, უმეტესობა თანასაზოგადოებისათვის წარმოადგენს ნორმას.

ადამიანის ჩარევა

მსოფლიო მასშტაბით ყველა ბიოლოგიურ თანასაზოგადოებებზე ყველაზე უფრო მძლავრი გავლენის მოხდენა შეუძლია ადამიანს. სოფლისმეურნეობის განვითარებამ გაანადგურა ყველაფერი, რაც ადრე ჩრდილო ამერიკის პრერიებში ვრცელ დაბლობებს წარმოადგენდა. ხე-ტყის დამზადება და ურბანული განვითარებისათვის ტყეების ჩეხვა, მაღაროების თხრა და საფერმერო მეურნეობების გაშენება, ყველაფერმა ამან ფართოდ გაშლილი ტყის დიდი მასივები ამერიკის შეერთებულ შტატებშიც და მთელს ევროპაშიც დაიყვანა მცირე ზომის ერთმანეთისაგან მოწყვეტილი ტყეების ტერიტორიებამდე. ტყეების ჩეხვის შემდეგ მიტოვებულ უტყეო ტერიტორიებს ხშირად ჯაგნარი და სარეველა ვეგეტაციები ედება და მრავალი წლის განმავლობაში ფარავს. ამ ტიპის ვეგეტაციებს ვხვდებით ასევე სოფლის მეურნეობის ველ-მინდვრებში, რომლებზეც კულტივაცია აღარ წარმოებს. მათ ასევე ვხვდებით თავისუფალი მიწის ნაკვეთებსა და სამშენებლო ტერიტორიებზე, სადაც მათ პერიოდულად ჩეხავენ.

თანასაზოგადოებების ადამიანების მიერ განხორციელებული ჩარევა ლიმიტირებული არანაირად არ არის არც ამერიკის შეერთებულ შტატებში და არც ევროპაში. ეს არც ახალი პრობლემა გახლავთ. ტროპიკული წვიმის ტყეები სწრაფად ისპობიან ხე-ტყის საწარმოებლად ან ტერიტორიების საძოვრებად გამოსაყენების მიზნით მათი გაჩეხვის გამო. საქონლის მიერ ბალახის მეტისმეტი განადგურება-გადაძოვისა (ბალახის გამოლევა) და სოფლის მეურნეობის საქმიანობების გამო ჩარევა, რასაც საუკუნეების განმავლობაში აქვს ადგილი, წარმოადგენს აფრიკაში დღეს არსე-



(ა) ხანძრის შემდეგ მცირე დროში. ეს სურათი ხანძრის შემდეგ მცირე დროში გადაიღეს, ამიტომ მასზე ჩანს, რომ ხანძარმა ფრაგმენტული ლანდშაფტი დატოვა. ყურადღება მიაქციეთ მოშორებით მდებარე ხეებს, რომლებიც ხანძრის დროს არ დაიწვნენ.



(ბ) ხანძრის შემდეგ ერთ წელიწადში. ამავე არეალის შემდეგი წლის ფოტოსურათზე ჩანს თანასაზოგადოების აღდგენის მაღალი სიჩქარე. მიწას სხვადასხვა ბალახოვანი მცენარეები ფარავენ, რომლებიც დამწვარი ტყის მცენარეებისგან განსხვავდებიან.

▲ *სურათი 53.22* ***ფრაგნემტაცია და აღდგენა, რომელიც ფართომასშტაბიანი დარღვევის შემდეგ ხდება.*** *იელოუსტონის ეროვნული პარკის 1988 წლის ხანძარმა ტყის დიდი არეალი გაანადგურა, სადაც ფართოწიწვოვანი ფიჭვი დომინირებდა.*

ბული შიმშილობის მიზეზს, რადგანაც ზემოთ ჩამოთვლილმა საქმიანობებმა სეზონური ბალახოვანი დაბლობები ვრცელ უნაყოფო ტერიტორიებად აქცია. იმის გამო, რომ ადამიანის მიერ განხორციელებული ჩარევა ხშირად ძალიან მკაცრია, მას ხშირად მოაქვს შედეგად თანასაზოგადოებებში სახეობათა მრავალფეროვნების შემცირება. 55-ე თავში ჩვენ უფრო დეტალურად განვიხილავთ, თუ რა გავლენას ახდენს სახეობათა ნაირფეროვნებაზე ადამიანის საქმიანობების შედეგად გამოწვეული ძვრები.

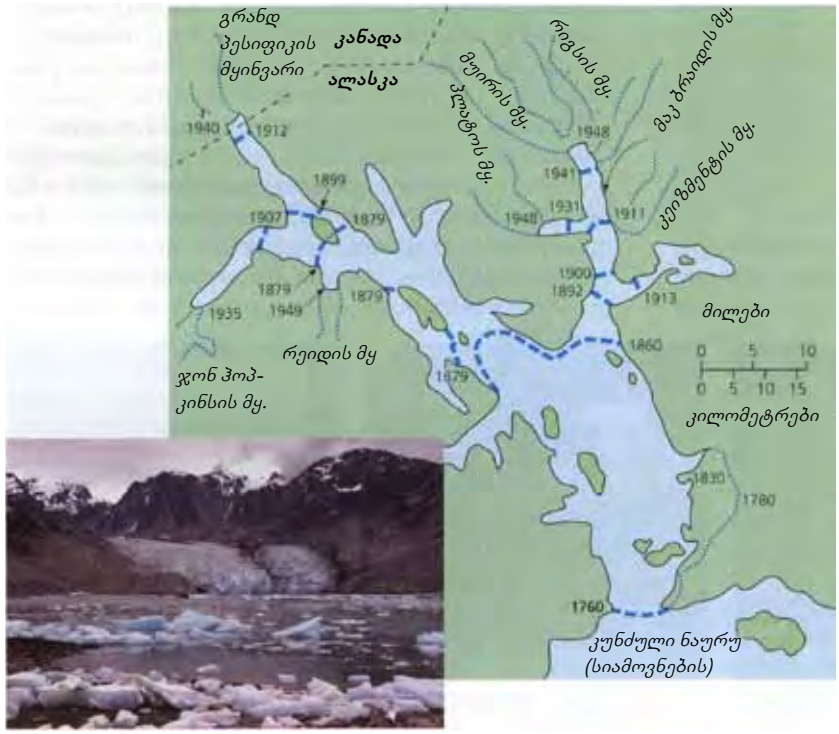
ეკოლოგიური თანმიმდევრობა

თანასაზოგადოების სტრუქტურისა და შემადგენლობის ცვლა უფრო მეტად თვალსაჩინოა ძვრის რაიმე ფაქტორის შემდეგ. მაგალითად, როგორიცაა გლეტჩერი (მყინვარი) ანდა ვულკანური ამოფრქვევა, რომელიც ბოლომდე ანადგურებს ყოველ არსებულ ვეგეტაციას. ეს ტერიტორია შეიძლება დაიპყრონ სხვადასხვა სახეობებმა, რომელთაც შემდგომში თანდათანობით სხვა სახეობები შეცვლიან, რომლებიც თავის მხრივ ასევე შეიცვლებიან კიდევ სხვა სახეობებით. ამ პროცესს ეწოდება ეკოლოგიური თანმიმდევრობა.

როცა ეს პროცესი მიმდინარეობს ფაქტიურად უსიცოცხლო ტერიტორიაზე, სადაც ჯერ ნიადაგი ჩამოყალიბებული არ არის, მაგალითად, ვულკანურ კუნძულზე, ანდა მორენაზე (ქვაზე), რომელიც გლეტჩერის შემდეგ დარჩა, ამას ეწოდება **პირდაპირი თანმიმდევრობა.** ხშირად სიცოცხლის ერთადერთ ფორმას, რომელიც იქ არსებობს, წარმოადგენენ აუტოტროფიკული პროკარიოტები, ხავსურა და ხავსი, რომლებიც იზრდებიან ქარისაგან წარმოქმნილ სპორებში. ისინი არიან პირველი მაკროსკოპიული ფოტოსინთეზატორები, რომლებიც ამ არეალებს იპყრობენ. ნიადაგი თანდათანობით ყალიბდება, კლდეები ატმოსფერული გავლენის ქვეშ ექცევა და ადრე ბინადარი ორგანიზმების გახრწნილი ნარჩენებისგან ორგანული ნივთიერებები გროვდება. როცა ნიადაგი ჩამოყალიბდება, როგორც წესი, ხავსურასა და ხავსს ბალახი სჯობნის, შემდეგ ბუჩქები და ხეები გაჩნდებიან, რომლებიც ახლო-მახლო ტერიტორიებიდან ქარის მიერ ანდა ცხოველების მიერ მოტანილი თესლებიდან აღმოცენდებიან. ბოლოს ტერიტორიას იპყრობს ის მცენარე, რომელიც თანასაზოგადოების ვეგეტაციის უპირატეს ფორმას წარმოადგენს. ასეთი თანასაზოგადოების წარმოქმნას პირდაპირი თანმიმდევრობის გზით, შეიძლება ასობით და ათასობით წელი დასჭირდეს.

მეორად თანმიმდევრობას ადგილი აქვს, როცა აქ არსებული თანასაზოგადოება მოისპო რაიმე სახის ძვრის გამო, ხოლო ნიადაგი ხელუხლებელი დარჩა, როგორც ეს ელოუსტოუნის შემთხვევაში მოხდა 1988 წლის ხანძრის შემდეგ **(იხ. სურათი 53.22)** ასეთი ტერიტორია ხშირად იწყებს თავისი საწყისი მდგომარეობის აღდგენას. მაგალითად, ტყიან ტერიტორიაზე, რომელიც გაიჩეხა ფერმერული მიზნებისათვის და შემდეგ მიტოვებულ იქნა, ერთ-ერთი პირველი მცენარე, რომელიც ტერიტორიებს მოედება არის ბალახის ის სახეობები, რომლებიც იზრდებიან ქარის ან ცხოველების მიერ მოტანილი მცენარეული თესლებიდან. თუ ტერიტორია არ გადაიწვა ანდა ძალიან არ გადაიძოვა, იქ თანდათანობით ბუჩქნარი გაჩნდება და უმეტესობა ბალახის სახეობებს შეცვლის, ხოლო დროთა განმავლობაში ამ ბუჩქნარს შეცვლიან ხეები.

ადრევე გამოჩენილი და მოგვიანებით შემოსული სახეობები შეიძლება შეერთდნენ სამი ძირითადი პროცესიდან ერთ-ერთის მიხედვით. ადრეულმა მცენარეებმა შეიძლება ხელი შეუწყონ შემდგომში გამოჩენილი მცენარეების გაჩენას იმით, რომ გარემოს უფრო შესაფერისი და ხელსაყრელი გახადონ, მაგალითად, ნიადაგის ნაყოფიერების გაზრდით. ადრეულ-



მაკბრაიდის მყინვარის უკან დახევა.

▲ *სურათი 53.23* ***სამხრეთ-აღმოსავლეთ ალასკაში მყინვარების უკან დახევა.*** *მყინვარების რეცესიის მონაცემები ეფუძნება 1760 წლის შემდეგ ჩატარებულ ისტორიულ აღწერას. უკან დახევისას (ჩანართი) ყინული ყურეს ნაპირის გასწვრივ მორენებს ტოვებს, სადაც პირველადი სუქცესია მიმდინარეობს.*

მა სახეობებმა ასევე შეიძლება შეაფერხონ შემდგომში დაფუძნებული სახეობების გაჩენა ისე, რომ შემდგომში შემოსული სახეობების მიერ წარმატებული გამრავლება მოხდეს არა ადრეული სახეობების აქტივობის წყალობით, არამედ მათი აქტივობის მიუხედავად, და ბოლოს ადრეული სახეობები შეიძლება სრულიად დამოუკიდებლები გახდნენ შემდგომში შემოსული სახეობებისაგან ისე, რომ მათ თანაიარსებონ შემდგომში შემოსულ სახეობებთან ერთად, მაგრამ არც მიეხმარონ მათ და არც ხელი შეუშალონ. მოდით, განვიხილოთ ერთ სპეციფიკურ მაგალითად, თუ როგორ შეიძლება, აღწერილმა პროცესებმა იმოქმედოს პირველად თანმიმდევრობაზე. ბოლო 300 წლის განმავლობაში ჩრდილოეთის ნახევარსფეროში ადგილი ჰქონდა გლეტჩერების თანდათანობით უკან დახევას. როცა გლეტჩერები უკან იხევენ, რჩება მორანები. მკვლევარებს შეუძლიათ, განსაზღვრონ გლეტჩერებსშემდგომი ამ მორანების ასაკი, მასზე არსებული ახალი ხეების ასაკის მიხედვით ანდა ბოლო 80 წლის განმავლობაში პირდაპირი დაკვირვებების შედეგადაც. ეკოლოგებმა ჩაატარეს უაღრესად ინტენსიური კვლევები მორანის ეკოლოგიური თანმიმდევრობის შესასწავლად ალასკის სამხრეთში გლეტჩერის ყურეში. 1760 წლის შემდეგ აქ გლეტჩერებმა დაიხიეს დაახლოებით 98 კილომეტრით. ეს წარმოადგენს უკანდახევის უჩვეულო უჩვეულო მაჩვენებელს, რომელიც შეადგენს 400 მეტრს ყოველწლიურად **(სურათი 53.23)**. კლდოვანი მორანები ქმნიან ხელუხლებელ, მაგრამ მკაცრ გარემოს, რომელიც მცენარეებმა შეიძლება დაიპყრონ.

აღნიშნულ მორანზე ჯერ პიონერი-მცენარეების ჯიშები ჩნდებიან, მათ შორის Hepatica, ხავსი, ხალიჩისმაგვარი ბუჩქნარი, ტირიფი და ბამბის ხე **(სურათი 53.24.ა)**. დაახლოებით სამი ათწლეული წლის შემდეგ მცენარეთა თანასაზოგადოებაში დომინანტი ხდება ბუჩქნარი (სურათი 53.24.ბ.). რამოდენიმე დეკადის შემდეგ ტერიტორიას თხმელა (მუყრა) იპყრობს, რომელიც ბოლოს ქმნის მჭიდრო, ცხრა მეტრი სიმაღლის უღრან ტყეებს. თხმელის ტყეებს შემდგომში ჯაბნის ნაძვი, რომელიც ერთი საუკუნის შემდეგ უღრან ტყეს შექმნის **(სურათი 53.24.გ)** დასავლური და მთის Conium maculatum იპყრობენ ფიჭვის ტყეებს და კიდევ ერთი საუკუნის შემდეგ თანასაზოგადოება შედგება ფიჭვის და Conium maculatum ტყეებისაგან. ეს ტყეები მხოლოდ იმ ციცაბოზე არიან გაშენებულნი, რომლებზეც წყლის დრენაჟი კარგად ხდება, ხოლო სადაც წყლის დრენაჟი ცუდად მიმდინარეობს, ამ ტყეების იატაკის დონეზე მრავლდება სპაგნური ხავსი, რომელიც იწოვს წყლის დიდ რაოდენობას და ამჟავიანებს ნიადაგს. ამ არეალებში ხეები კვდებიან, რადგან ნიადაგი ძალიან ნესტიანია და ჟანგბადის ნაკლებობასაც განიცდის, ამდენად ხის ფესვებს საკვებით ვერ უზრუნველყოფს. ეს ადგილები სპაგნური ხავსის ჭაობნარი ხდება. ამრიგად გლეტჩერის უკანდახევიდან დაახლოებით 300 წლის შემდეგ, ვეგეტაცია შედგება სპაგნური ხავსის ჭაობნარისაგან ცუდი დრენაჟის ადგილებში და ფიჭვის და Conium maculatum ტყეებისაგან - კარგი დრენაჟის ადგილებში.

როგორ უკავშირდება გლეტჩერის მორანზე განვითარებული თანმიმდევრობა გარემოს ცვლილებებს, რაც გამოწვეულია ვეგეტაციის ერთი სახეობის მეორეთი შეცვლით. შიშველი ნიადაგი, რომელიც გლეტჩერის უკან დახევის შემდეგ გამოჩნდება შედგება 8.0 – 8.4 pH-ისაგან კლდის შემადგენლობაში კარბონატის არსებობის გამო. ნიადაგის pH შემადგენლობა სწრაფად ეცემა, როგორც კი ვეგეტაცია ჩნდება. ნიადაგში ცვლილებები დამოკიდებულია ვეგეტაციის ტიპზე. ყველაზე უფრო შთამბეჭდავ ცვლილებას იწვევს ნაძვი. ნაძვის წიწვების მჟავის დაშლა ნიადაგის pH- შემადგენლობას 7.0-იდან დაახლოებით 4.0-მდე ამცირებს. დროთა განმავლობაში ნიადაგში მინერალური სასუქების შემადგენლობა ასევე განიცდის საგრძნობ ცვლილებებს. შიშველი ნიადაგის ერთ-ერთ მახასიათებელს გლეტჩერის დახევის შემდეგ წარმოადგენს აზოტის დაბალი დონე. ყველა პიონერი-სახეობა ნიადაგში აზოტის არაადეკვატური რაოდენობის გამო თანმიმდევრობას იწყებს ძალიან ნელი ზრდით და ყვითელი ფოთლებით. განსაკუთრებულ გამონაკლისს წარმოადგენს თხმელა. ეს სახეობა შეიცავს სიმბიოზურ ბაქტერიას, რომელიც

ფიქსირებულ ატმოსფერულ აზოტს შეესაბამება (იხ. თავი 37). თხმელას გავრცელების ეტაპზე ნიადაგში აზოტის შემცველობა სწრაფად იზრდება **(სურათი 53.24. დ)**. თხმელას მიერ აკუმულირებული ნიადაგის აზოტის დახარჯვის შედეგად ვითარდება ნაძვის ტყეები. ნიადაგის შემცველობის შეცვლით მცენარეთა პიონერი-სახეობები ახალი ჯიშის მცენარეებს ზრდის საშუალებას აძლევენ. შემდეგ ახალ მცენარეებს, თავის მხრივ, სხვადასხვაგვარად შეაქვთ გარემოში ცვლილებები, რაც თანმიმდევრობის საფეხურებს წარმოადგენს.

კონცეფცია შემოწმება 53.3

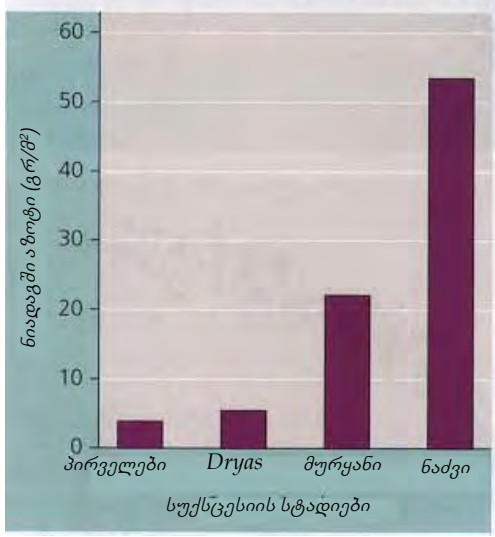
1. რატომ ამცირებს სახეობათა მრავალფეროვნებას ძვრის მაღალი და დაბალი დონე? რატომ უწყობს ხელს სახეობათა მრავალფეროვნებას საშუალო დონის ძვრა?
2. რით განსხვავდება პირველადი (პირდაპირი) და მეორადი თანმიმდევრობა?
3. ეკოლოგიური თანმიმდევრობის დროს როგორ უწყობენ ხელს ადრეული სახეობები სხვა ახალი სახეობების გავრცელებას?



(ა) პირველების სტადია, ხანძრის შემდეგ ამოსუილი მცენარეები დომინირებს.



(ბ) გვარი Dryas – ის სტადია.

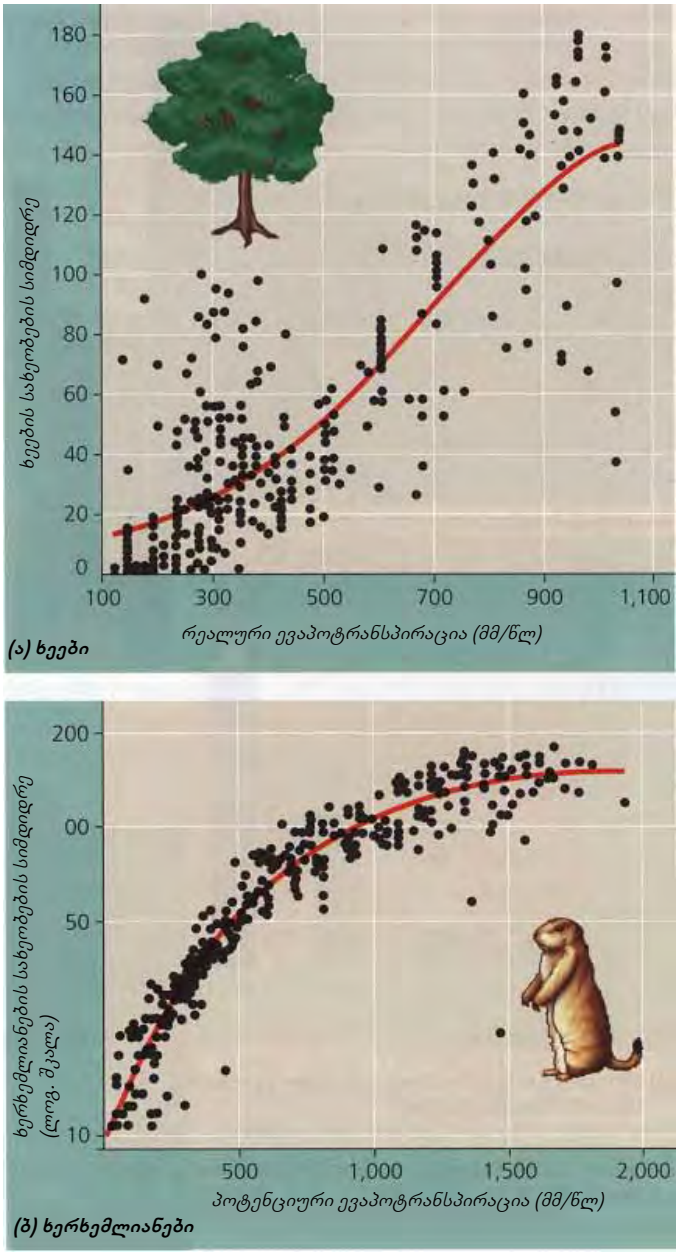


(დ) **Dryas-ის და მურყანის მიერ აზოტის ფიქსაცია ზრდის ნიადაგში აზოტის შემცველობას.**



(გ) ნაძვის სტადია

▲ *სურათი 53.24* ***ალასკა, მყინვარის ყურეს სუქსესიისას მცენარეს თანასაზოგადოების შემადგენლობის და ნიადაგში აზოტის შემცველობის ცვლილებები.*** *მყინვარის სუქცესიის განმავლობაში ყურეს მცენარეების სახეობრივი შემადგენლობა მკვეთრად შეიცვალა.*



▲ *სურათი 53.25* ***ენერგია, წყალი და სახეობების სიუხვე. (ა)*** *ჩრდილოეთი ამერიკის ხეების სახეობების სიუხვე რეალურ ევაპოტრანსპირაციასთან ერთად პროგნოზის მიხედვით იზრდება, სანამ* ***(ბ)*** *ჩრდილოეთი ამერიკის ხერხემლიანების სახეობრივი სიმდიდრე, როგორც პროგნოზირებული იყო, პოტენციურ ძირითადად ევაპოტრანსპირაციასთან ერთად იზრდება. ევაპოტრანსპირაციის სიდიდე გამოიხატება ერთ წელიწადში ნალექების რაოდენობაში (მილიმეტრები).*

კონცეფცია 53.4

მიოგეოგრაფიული ფაქტორები გავლენას ახდენენ თანასაზოგადოების მიმრავალფეროვნებაზე

თანასაზოგადოებები ძალიან განსხვავდებიან ერთმანეთისაგა იმ სახეობათა მრავალფეროვნების მიხედვით, რომლებსაც ისინი მოიცავენ. ორი ძირითადი ფაქტორი, რაც უკავშირდება თანასაზოგადოების სახეობათა მრავალფეროვნებას, არის მისი გეოგრაფიული მდებარეობა და მისი ზომა. 1850 წელს ჩარლზ დარვინმა და ალფრედ ვალასმაც აღნიშნეს, რომ ცხოველებისა და მცენარეების სიცოცხლე ტროპიკებში რაოდენობრივადაც უფრო უხვია და სახეობებითაც უფრო მრავალფეროვანია ვიდრე დედამიწის სხვა ნებისმიერ ნაწილში. დარვინმა და ვალასმა ასევე აღნიშნეს, რომ მცირე ან შორეულ კუნძულებზე უფრო ნაკლები სახეობები გვხვდება, ვიდრე დიდ ანდა კონტინენტებთან ახლოს მდებარე კუნძულებზე. ამგვარი დაკვირვებები იმაზე მეტყველებს, რომ ბიომრავალფეროვნების ბიოგეოგრაფიული მოდელები უბრალო ისტორიულ დამთხვევებს კი არ წარმოადგენენ, არამედ ისინი შესაბამისობაში არიან მთელ რიგ ფუნდამენტალურ პრინციპებთან. ცოცხალ ორგანიზმთა მრავალფეროვნების ამ ფართომასშტაბიან მოდელებში გასარკვევად საუკეთესო საშუალებას წარმოადგენს ვარიაციების შესწავლა გარემოს გრადიენტების მიხედვით.

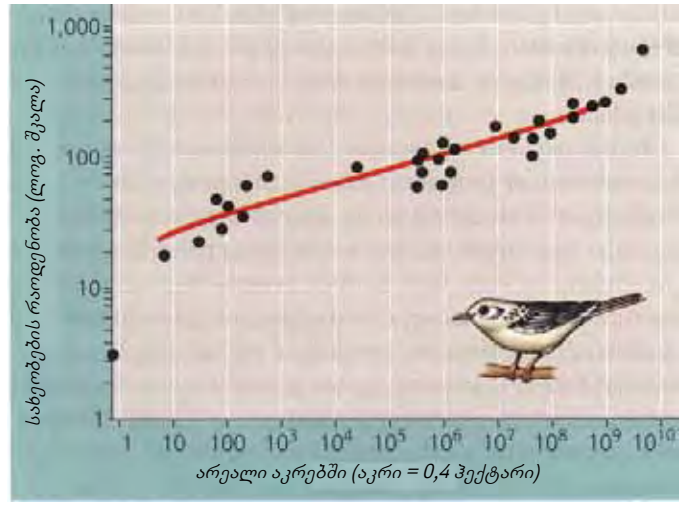
ეკვატორულ–პოლარული გრადიენტები

როგორც დარვინმა და ვალასმა აღნიშნეს, ტროპიკული გარემო უფრო მეტი სახეობებისთვის წარმოადგენს შესაფერის საცხოვრებელს, ვიდრე ზომიერი და პოლარული რეგიონები. მაგალითად, ერთ-ერთი კვლევის შედეგად აღმოჩნდა, რომ სარავაკში (ეს არის მალაიზიის ნაწილი) 6.6 ჰექტარი (1 ჰექტარი (ჰა) =10.000 კვ.მ-ს) ფართობის ტერიტორია მოიცავდა 711 სხვადასხვა სახეობის ხეებს, მაშინ როცა მიჩიგანში 2 ჰა –ზე გაშენებული ტყე მოიცავდა მხოლოდ 10-15 სხვადასხვა ჯიშის ხეებს, ხოლო დასავლეთ ევროპის მთელი ტერიტორია ალპების ჩრდილოეთით, რომელიც შეადგენს 2 მლნ. კვ.მ.-ს, მოიცავს მხოლოდ 50 სხვადასხვა სახეობის ხეს. შესაბამისად, ბრაზილიაში ვხვდებით ჭიანჭველების 200 სახეობაზე მეტს, იოვაში 73-ს და ალასკაზე კი მხოლოდ 7-ს. ეკვატორულ-პოლარულ გრადიენტებში სახეობათა მრავალფეროვნების განმაპირობებელ ორ ამოსავალ ფაქტორს შესაძლოა, წარმოადგენდეს ევოლუციური ისტორია და კლიმატი. ევოლუციური დროის პერიოდში თანასაზოგადოებაში სახეობათა მრავალფეროვნება შეიძლება გაიზარდოს, რადგან ამ პერიოდის მსვლელობისას მრავალ სპეციფიკურ მოვლენას აქვს ადგილი.

ტროპიკული თანასაზოგადოებები საერთოდ უფრო ადრეუ-

ლი პერიოდიდან მოდიან ვიდრე ზომიერი და პოლარული თანასაზოგადოებები. აღნიშნული ასაკობრივი სხვაობა ნაწილობრივ სათავეს იღებს იმ ფაქტიდან, რომ ტროპიკულ ტყეებში ზრდის სეზონი დაახლოებით ხუთჯერ გრძელია ვიდრე ტუნდრის თანასაზოგადოებებში მაღალ განედებზე. ამის შედეგად, ბიოლოგიური დროც ხუთჯერ უფრო სწრაფად გადის ტროპიკებში, ვიდრე პოლუსებთან ახლომდებარე ტერიტორიებზე. მრავალ პოლარულ და ზომიერ თანასაზოგადოებებს უწევთ კვლავ და კვლავ «თავიდან დაწყება» იმ დიდი ძვრების გამო, რაც გლეტჩერების სახით ხდება მათ ცხოვრებაში.

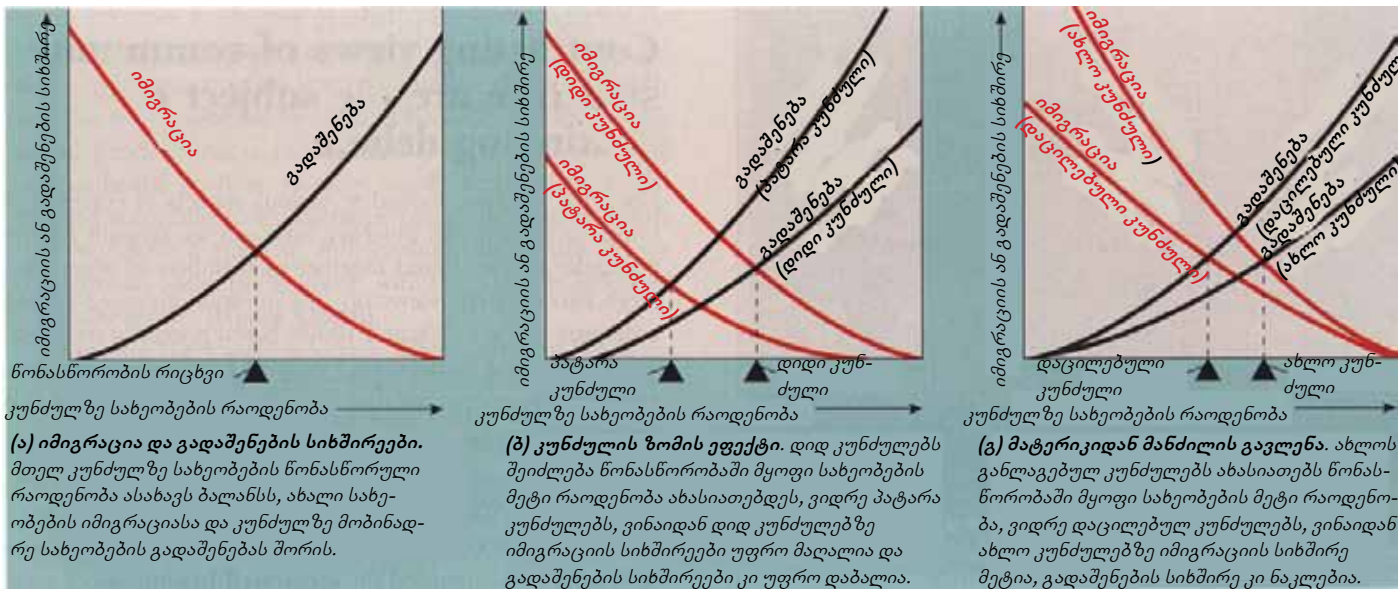
კლიმატი წარმოადგენს განედური გრადიენტების ბიომრავალფეროვნების უმთავრეს, პირველად მიზეზს. მზის ენერგია და წყლის არსებობა წარმოადგენს იმ ორ ძირითად კლიმატურ ფაქტორს, რაც ბიომრავალფეროვნებას უკავშირდება. ამ ორი ფაქტორის განხილვა შეიძლება ერთად, თანასაზოგადოების ევაპოტრანსპირაციის (აორთქლებადობის) დონის განსაზღვრით. ეს არის ნიადაგიდან წყლის აორთქლებისა (ევაპორაციის) და მცენარიდან წყლის აორთქლების (ტრანსპირაციის) დონის განსაზღვრა. ფაქტიური ევაპოტრანსპირაცია განისაზღვრება მზის დასხივების სიხშირის, ტემპერატურისა და წყლის არსებობის მიხედვით. ევაპორაციის დონე გაცილებით უფრო მაღალია ცხელ არეალებში, სადაც უხვადაა წვიმები, ვიდრე იმ არეალებში, სადაც დაბალი ტემპერატურაა ანუ აორთქლების დაბალი დონეა. პოტენციური ევაპოტრანსპირაციის დონე (ანუ ენერგიის არსებობის, და არა წყლის არსებობის დონე), განისაზღვრება მზის დასხივების ოდენობისა და ტემპერატურის მიხედვით და იგი უმაღლეს დონეს იმ რეგიონებში აღწევს, სადაც მზის დასხივებაც და ტემპერატურაც ყველაზე უფრო მაღალია. მცენარეებისა და ცხოველების სახეობათა მრავალფეროვნება დაკავშირებულია ევაპოტრანსპირაციის დონესთან **(სურათი 53.25)**.



▲ *სურათი 53.26* ***ჩრდილოეთი ამერიკის გამრავლებადი ფრინველებისთვის სახეობა-არეალის მრუდი.*** *როგორც არეალი, ასევე სახეობების რაოდენობა ლოგარითმულ შკალაზე დატანილია. საბაზისო კოორდინატები ვარირებს პენსილვანიაში 3 სახეობის შემცველი 0,2 ჰექტარი ფართობიდან, 625 სახეობის შემცველი მთელი შეერთებული შტატების და კანადის ფართობამდე (2,3 მილიარდი ჰექტარი).*

ტერიტორიების გაჟღენა

1807 წელს ალექსანდრ ფონ ჰამბოლტმა აღწერა ბიომრავალფეროვნების ერთ-ერთი მოდელი, სახეობათა არეალის მრუდი, რაც მკაფიოდ აყალიბებს იმას, რაც ისედაც თვალსაჩინოდ გვეჩვენება: როცა ყველა სხვა ფაქტორი ერთნაირია, რაც უფრო ფართეა თანასაზოგადოების გეოგრაფიული არეალი, მით უფრო მრავალფეროვანია სახეობები. ამ მოდელის არსი იმაში მდგომარეობს, რომ ფართო არეალი უფრო დიდი მრავალფეროვნების საცხოვრებელ გარემოსა და მი-



(ა) იმიგრაცია და გადაშენების სიხშირეები. *მთელ კუნძულზე სახეობების წონასწორული რაოდენობა ასახავს ბალანსს, ახალი სახეობების იმიგრაციასა და კუნძულზე მობინადრე სახეობების გადაშენებას შორის.*

(ბ) კუნძულის ზომის ეფექტი. *დიდ კუნძულებს შეიძლება წონასწორობაში მყოფი სახეობების მეტი რაოდენობა ახასიათებდეს, ვიდრე პატარა კუნძულებს, ვინაიდან დიდ კუნძულებზე იმიგრაციის სიხშირეები უფრო მაღალია და გადაშენების სიხშირეები კი უფრო დაბალია.*

(გ) მატერიკიდან მანძილის გავლენა. *ახლოს განლაგებულ კუნძულებს ახასიათებს წონასწორობაში მყოფი სახეობების მეტი რაოდენობა, ვიდრე დაცილებულ კუნძულებს, ვინაიდან ახლო კუნძულებზე იმიგრაციის სიხშირე მეტია, გადაშენების სიხშირე კი ნაკლებია.*

▲ *სურათი 53.27* ***კუნძულის ბიოგეოგრაფიის წონასწორობის მოდელი.*** *შავი სამკუთხედები სახეობების წონასწორულ რაოდენობას ასახავს.*

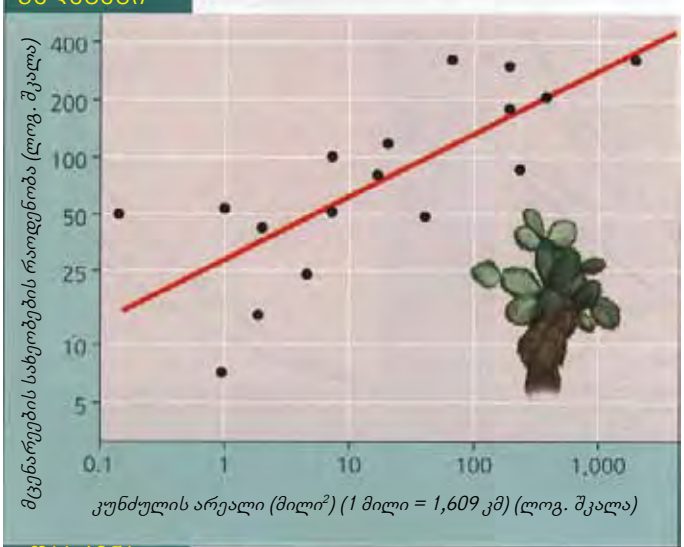
სურათი 53.28

კვლევა: რა კავშირია სახეობრივ სიმდიდრესა და არეალს შორის?

საველე კვლევა

ეკოლოგებმა რობერტ მაკარტურმა და ე. ო. ვილსონმა გალაპაგოსის კუნძულების მცენარეების სახეობების რაოდენობა შეისწავლეს, რომელიც ყოველი კუნძულის არეალის მიხედვით ძალიან ცვალებადია.

შედეგები



დასკვნა

კვლევის შედეგებმა გამოავლინა, რომ მცენარეების სახეობრივი მრავალფეროვნება კუნძულის ზომასთან ერთად იზრდება, რაც სახეობა-არეალის თეორიას ადასტურებს.

კროორგანიზმებსა ქმნის, ვიდრე მცირე არეალი. კონსერვატიულ ბიოლოგიაში განვითარებადი სახეობების არეალების მრუდი თანასაზოგადოების ძირითადი ტაქსასთვის, ეხმარება ეკოლოგებს იმის განსაზღვრაში, თუ რა გავლენას მოახდენს თანასაზოგადოების ბიომრავალფეროვნებაზე გარკვეული საცხოვრებელი გარემო-ტერიტორიის პოტენციური დაკარგვა.

კუნძულის ეკვილიბრუმის მოდელი

იზოლაციურობისა და შეზღუდული ზომის გამო კუნძულები წარმოადგენენ შესანიშნავ საშუალებებს იმ ბიოგეოგრაფიული ფაქტორების შესასწავლად, რომლებიც გავლენას ახდენენ თანასაზოგადოების სახეობათა მრავალფეროვნებაზე. „კუნძულებში“ ჩვენ ვგულისხმობთ არა მხოლოდ ოკეანის კუნძულებს, არამედ ხმელეთზე არსებულ ცოცხალი ორგანიზმებით დასახლებულ ადგილებს, მაგალითად, ტბებს, მთის მწვერვალებს, რომლებიც დაბლობებით არიან გამოყოფილნი, ანდა ბუნებრივი ტყის მასივების ფრაგმენტებს, რომლებიც შემოფარგლულია ადამიანის ჩარევის მიერ ძვრული პირობების მქონე ტერიტორიებით ანუ სხვა სიტყვებით თუ ვიტყვით, ამაში იგულისხმება ნებისმიერი მონაკვეთი, რომელიც შემოფარგლულია ისეთი გარემოთი, რომელიც „კუნძულის“ მცხოვრები სახეობებისთვის შესაფერისი არ არის. 1960-იან წლებში ამერიკელმა ეკოლოგებმა, რობერტ მაკარტიერმა და ბ.ო. ვილსონმა განავითარეს კუნძულის ბიოგეოგრაფიის ზოგადი მოდელი, რომელშიც მათ განასხვავეს სახეობათა მრავალფეროვნების ძირითადი დეტერმინანტები კუნძულზე, რომელსაც გააჩნია მთელი რიგი გარკვეული მახასიათებლებისა (სურათი 53.27).

წარმოიდგინეთ, ახლადფორმირებული ოკეანის კუნძული, რომელზეც სახეობები გადმოდიან შორეული ხმელეთის ტერიტორიებიდან. იმ სახეობათა რაოდენობას, რომლებიც საბოლოოდ დამკვიდრდებიან კუნძულზე ორი ფაქტორი განსაზღვრავს. ესენია: ახალი სახეობების კუნძულზე იმიგრაციის დონე და კუნძულზე სახეობათა განადგურების დონე. აღნიშნულ ორ მაჩვენებელზე გავლენას ახდენს კუნძულის ორი ფიზიკური მახასიათებელი. ესენია: კუნძულის ზომა და მისი დაშორების მანძილი ძირითადი სახმელეთო ტერიტორიიდან. პატარა კუნძულებს, საერთოდ, იმიგრაციის უფრო დაბალი დონე ახასიათებთ, რადგანაც ნაკლებ სავარაუდოა, რომ პოტენციური „მაცხოვრებლები“ შეძლებენ და მიაღწევენ პატარა კუნძულამდე. მაგალითად, ჩიტები, რომლებიც შტორმმა გადევნა ზღვისკენ, სავარაუდოდ, უფრო დიდი ზომის კუნძულებზე დაფრინდებიან, ვიდრე პატარაზე. პატარა კუნძულებს სახეობათა გაწყვეტის დონე უფრო მაღალი აქვთ, რადგანაც ისინი შეიცავენ უფრო ნაკლებ რესურსებს და უფრო მეტად ერთნაირ და არა განსხვავებულ გარემოს ქმნიან სახეობებისათვის საცხოვრებლად. მეტად მნიშვნელოვანია, ასევე, ძირითადი სახმელეთო ტერიტორიიდან დაშორების მანძილიც. ორი ერთნაირი ფართობის მქონე კუნძულიდან ახლოსმდებარე კუნძულს იმიგრაციის უფრო მაღალი დონე აქვს, ვიდრე შორსმდებარე კუნძულს. და სწორედ იმიგრაციის ამ მაღალი დონის გამო ახლომდებარე კუნძულებს აქვთ სახეობების გაწყვეტის უფრო დაბალი მაჩვენებელი, რადგანაც შემოსული სახეობები იტანენ იმ სახეობებთან თანაარსებობას, რომლებიც ახლომდებარე კუნძულებზე ცხოვრობენ და მათ განადგურებას ხელს უშლიან.

ნებისმიერ მოცემულ დროს კუნძულის იმიგრაციისა და სახეობათა გაწყვეტის მაჩვენებელზე ასევე გავლენას ახდენს იქ უკვე არსებული სახეობების რაოდენობა. რაც უფრო იზრდება კუნძულზე არსებული სახეობების რაოდენობა, მით უფრო მცირდება ახალი სახეობების იმიგრაციის დონე, რადგანაც ნებისმიერი ინდივიდი, რომელიც კუნძულს მიაღწევს, ნაკლებ სავარაუდოა, რომ იყოს ისეთი სახეობის წარმომადგენელი, რომელიც კუნძულზე უკვე არ ცხოვრობს. ამავდროულად, რაც უფრო მეტი სახეობა ცხოვრობს კუნძულზე, მით უფრო იზრდება სახეობათა გაწყვეტის დონე, იმიტომ, რომ შეჯიბრიდან გათიშვის ალბათობა მაღალია.

ეს ურთიერთობა წარმოადგენს მაკარტურისა და ვილსონისეული კუნძულის ბიოგეოგრაფიულ მოდელს (იხ. სურათი 53.27). იმიგრაციისა და სახეობათა გაწყვეტის მაჩვენებელი გამოყვანილია კუნძულზე არსებული სახეობების რაოდენობის ფუნქციის შესაბამისად. ამ მათემატიკურ მოდელს ეწოდება კუნძულის ეკვილიბრუმის მოდელი, რადგანაც ეკვილიბრუმი

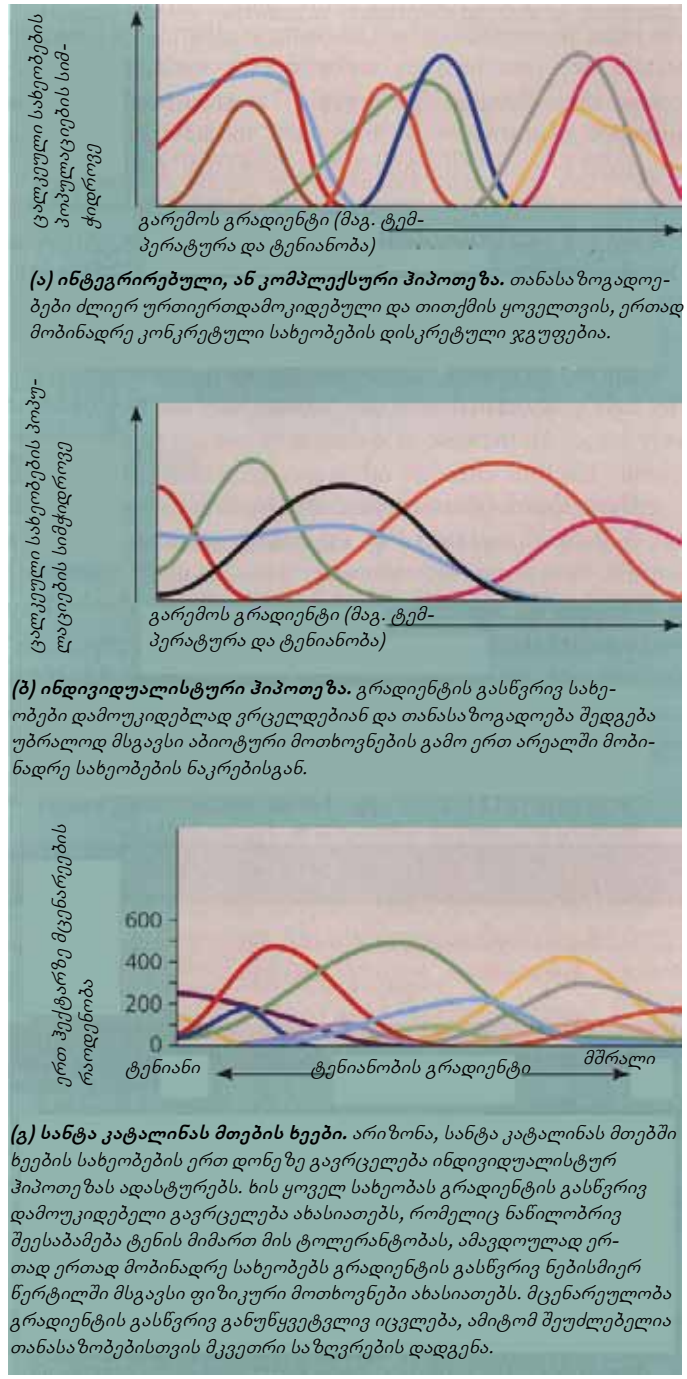
(წონასწორობა) საბოლოოდ მიიღწევა მაშინ, როცა სახეობათა იმიგრაციის დონე გაუტოლდება სახეობათა გაწყვეტის დონეს. ეკვილიბრუმის ამ ნიშნულზე სახეობათა რაოდენობა შესაბამისობაშია კუნძულის ზომასა და ხმელეთიდან მისი დაშორების მანძილთან. ნებისმიერი სხვა ეკოლოგიური ეკვილიბრუმის მსგავსად სახეობათა ეს ეკვილიბრუმიც დინამიკურია. იმიგრაციისა და სახეობათა გაწყვეტის პროცესი გრძელდება და სახეობათა შემადგენლობა დროთა განმავლობაში იცვლება.

მაკარტურისა და ვილსონის კვლევები კუნძულთა ჯაჭვზე კალაბაკოს კუნძულების ჩათვლით მცენარეებისა და ცხოველების სახეობათა მრავალფეროვნების შესასწავლად, ამყარებს ვარაუდს იმის შესახებ, რომ კუნძულის სიდიდესთან ერთად სახეობათა მრავალფეროვნებაც იზრდება და იგი შესაბამისობაშია სახეობათა არეალების თეორიასთან (სურათი 53.28.). ასევე დასტურდება მოსაზრება იმის შესახებ, რომ სახეობათა რაოდენობა მცირდება კუნძულის ძირითადი ხმელეთიდან მისი მოშორების მანძილის ზრდასთან ერთად.

ბოლო რამოდენიმე ათწლეულის განმავლობაში კუნძულის ექვილიბრუმის მოდელი საკმაო კრიტიკის ქარცეცხლში მოექცა. მას ბრალად ედებოდა მეტისმეტი სიმარტივე. ამ მოდელის მიხედვით გამოთვლილი ექვილიბრუმი თანასაზოგადოების სახეობათა შემადგენლობის შესახებ შესაძლებელია გამოყენებულ იქნეს მხოლოდ მცირე რაოდენობის შემთხვევაზე და შედარებით მოკლე პერიოდებზე, როცა კოლონიზაცია ანუ ახალი სახეობების მიერ გარემოს დაკავება, წარმოადგენს იმ ძირითად პროცესს, რაც გავლენას ახდენს სახეობათა შემადგენლობაზე. უფრო ხანგრძლივი დროის მონაკვეთებზე ისეთი აბიოტური ძვრები, როგორიცაა შტორმი, ევოლუციური ცვლილებები და სახეობათა წარმოშობა, ცვლის კუნძულზე თანასაზოგადოებაში სახეობათა შემადგენლობასა და თანასაზოგადოების სტრუქტურას. თუმცა უფრო მნიშვნელოვანს ამ მოდელთან დაკავშირებით, ვიდრე მისი ფართო გამოყენების საშუალებაა, წარმოადგენს ის, რომ ამ მოდელმა და მისმა საყოველთაო განხილვებმა სტიმული მისცეს კონსერვატული ბიოლოგიისათვის ისეთი სასიცოცხლო მნიშვნელობის საკითხის კვლევებს, როგორიცაა საცხოვრებელი გარემოს სიდიდის გავლენა სახეობათა მრავალფეროვნებაზე.

კონცეფცია შემოწმება 53.4

1. შეაჯამეთ ზოგადად რა ურთიერთობა არსებობს ტერიტორიის სიდიდესა და სახეობათა მრავალფეროვნებას შორის.
2. მოიყვანეთ ის ორი ჰიპოთეზა, რომლებიც იძლევიან ახსნას იმის შესახებ, თუ რატომ არის სახეობათა უფრო დიდი მრავალფეროვნება ტროპიკულ რეგიონებში, ვიდრე ზომიერ და პოლარულ რეგიონებში.
3. აღწერეთ რა გავლენას ახდენს კუნძულის სიდიდე და ძირითადი სახმელეთო ტერიტორიიდან მისი დაშორების მანძილი კუნძულის სახეობათა მრავალფეროვნებაზე.



(ა) ინტეგრირებული, ან კომპლექსური ჰიპოთეზა. *თანასაზოგადოებები ძლიერ ურთიერთდამოკიდებული და თითქმის ყოველთვის, ერთად მობინადრე კონკრეტული სახეობების დისკრეტული ჯგუფებია.*

(ბ) ინდივიდუალისტური ჰიპოთეზა. *გრადიენტის გასწვრივ სახეობები დამოუკიდებლად ვრცელდებიან და თანასაზოგადოება შედგება უბრალოდ მსგავსი აბიოტური მოთხოვნების გამო ერთ არეალში მობინადრე სახეობების ნაკრებისგან.*

(გ) სანტა კატალინას მთების ხეები. *არიზონა, სანტა კატალინას მთებში ხეების სახეობების ერთ დონეზე გავრცელება ინდივიდუალისტურ ჰიპოთეზას ადასტურებს. ხის ყოველ სახეობას გრადიენტის გასწვრივ დამოუკიდებელი გავრცელება ახასიათებს, რომელიც ნაწილობრივ შეესაბამება ტენის მიმართ მის ტოლერანტობას, ამავდროულად ერთად ერთად მობინადრე სახეობებს გრადიენტის გასწვრივ ნებისმიერ წერტილში მსგავსი ფიზიკური მოთხოვნები ახასიათებს. მცენარეულობა გრადიენტის გასწვრივ განუწყვეტლივ იცვლება, ამიტომ შეუძლებელია თანასაზობებისთვის მკვეთრი საზღვრების დადგენა.*

▲ *სურათი 53.29* ***თანასაზოგადოებების ინტეგრირებისა და ინდივიდუალისტური ჰიპოთეზების შემოწმება.*** *ეკოლოგმა რობერტ უაიტტეკერმა ეს ორი ჰიპოტეზა შეამოწმა მცენარეების სხვადასხვა სახეობების მრავალრიცხოვნობის (y ღერძი) და გარემოს აბიოტური ფაქტორების, როგორიცაა ტემპერატურა ან ტენიანობა, (x ღერძი) გრაფიკის შედგენით. ყოველი ფერადი მრუდი ერთი სახეობის რიცხოვნობას ასახავს.*

კონცეფცია 53.5

თანასაზოგადოების სტრუქტურის შესახებ ურთიერთსაპირისპირო შეხედულებანი მწვავე დემატების საგანს წარმოადგენს

ახლა, როცა ჩვენ განვიხილეთ თანასაზოგადოების სტრუქტურისა და სახეობათა მრავალფეროვნების სხვადასხვა ასპექტები, როგორ უნდა ავხსნათ ის თუ რატომ არსებობენ თანასაზოგადოებაში ერთად გარკვეული სახეობები? ამ საკითხთან დაკავშირებით ეკოლოგებს შორის 1920-1930-იან წლებში ორი სხვადასხვა შეხედულება გამოჩნდა, რომლებიც უშუალოდ მცენარეთა დისტრიბუციაზე დაკვირვებებს ეფუძნებოდა. ჩვენ მოკლედ განვიხილავთ ამ იტორიულ არგუმენტებს, რადგანაც ისინი თანასაზოგადოების იმ ორი მოდელის წინამორბედს წარმოადგენენ, რომელთა შესახებაც დღეს დებატები მიმდინარეობს.

ინტეგრირებული და ინდივიდუალისტური ჰიპოთეზები

1900-იანი წლების დასაწყისში ვაშინგტონის კარნეგის ინსტიტუტის მკვლევარმა, ფ. ე. კლემენტმა წამოაყენა თანასაზოგადოების სტრუქტურის შესახებ ინტეგრალური ჰიპოთეზა. ამ ჰიპოთეზის მიხედვით თანასაზოგადოება აღწერილია, როგორც ერთმანეთთან მჭიდროდ დაკავშირებული სახეობების ერთობა, რომლებიც დაკავშირებულნი არიან ბიოტური ურთიერთმოქმედებით, რაც იწვევს თანასაზოგადოების, როგორც ინტეგრალური ერთეულის ფუნქციონირებას — ანუ იგი ფუნქციონირებს, როგორც სუპერორგანიზმი. ინტეგრალური ჰიპოთეზის დამადასტურებელ მონაცემთა შორისაა ის ფაქტი, რომ მცენარეთა გარკვეული სახეობები მუდმივად გვხვდება ერთად, როგორც ჯგუფი. მაგალითად, ამერიკის შეერთებული შტატების ჩრდილო დასავლეთის ფოთლოვანი ტყეები ჩვეულებრივ მოიცავენ მუხის, ნეკერჩხალის, არყის, წიფელისა, გარკვეულ სახეობებს ვაზისა და ბუჩქების გარკვეულ სახეობებთან ერთად.

ინტეგრალური ჰიპოთეზის შემოთავაზების შემდეგ მალევე ჩიკაგოს უნივერსიტეტის მეცნიერმა ჰ. ა. გლისონმა წამოაყენა თანასაზოგადოების სტრუქტურის შესახებ განსხვავებული შეხედულება. მისი **ინდივიდუალისტური ჰიპოთეზის** მიხედვით თანასაზოგადოება წარმოადგენს იმ სახეობების შემთხვევით თავმოყრას, რომელთაც ერთად უხდებათ ცხოვრება იმის გამო, რომ აღმოაჩნდათ ერთნაირი აბიოტური მოთხოვნები, მაგალითად მოთხოვნები ტემპერატურის, ნალექიანობისა და ნიადაგის ტიპის შესახებ. თანასაზოგადოების სტრუქტურის შესახებ ეს ორი განსხვავებული შეხედულება: ანუ ინტეგრალური ჰიპოთეზა და ინდივიდუალისტური ჰიპოთეზა, გვთავაზობენ ბიოლოგიური თანასაზოგადოებების შესწავლის განსხვავებულ პრიორიტეტებს. ინტერირების ჰიპოთეზა ხაზს უსვამს მთლიანად სახეობათა თავმოყრას, როგორც არსებით ერთეულებს ორგანიზმთა დისტრიბუციისა და ურთიერთკავშირების შესწავლისათვის. ხოლო ინდივიდუალისტური ჰიპოთეზა კონცენტრირებას აკეთებს ცალკეული სახეობების შესწავლაზე.

ორივე ჰიპოთეზა, როგორც ინტეგრირების, ასევე ინდივიდუალისტური, თანასაზოგადოებას განიხილავს, როგორც ინტერსპეციფიკური ურთიერთქმედების შემცველს, თუმცა ისინი სხვადასხვა პერსპექტივებს გვთავაზობენ იმის შესახებ, თუ როგორ არიან სახეობები თავმოყრილნი ერთ თანასაზოგადოებად. ეს ჰიპოთეზები ასევე განსხვავებულ ვარაუდებს გამოთქვამენ იმის შესახებ, თუ როგორ უნდა იყვნენ მცენარეული ჯიშები გავრცელებულნი გარემოს გრადიენტების მიხედვით, ისეთების, როგორიცაა ტენიანობის ან ტემპერატურის თანდათანობითი ცვლა.

ინტეგრაციის ჰიპოთეზა ვარაუდობს, რომ სახეობები უნდა იყვნენ შეჯგუფებულნი განცალკევებულ თანასაზოგადოებებად, რომელთა შორის საგრძნობი ზღვარი დაცული იქნება, რადგანაც გარკვეული სახეობის არსებობა-არარსებობას იმ ადგილზე დიდად განაპირობებს იმ სხვა სახეობის არსებობა-არარსებობა, რომელთანაც მას აქვს ურთიერთმოქმედება. (სურათი 53.29.ა). ამის საპირისპიროდ, ინდივიდუალისტური ჰიპოთეზა გვთავაზობს, რომ მცენარეებს არ უნდა ჰქონდეთ განმაცალკევებელი გეოგრაფიული ზღვრები, რადგანაც თითოეულ სახეობას აქვს დამოუკიდებელი (ანუ ინდივიდუალისტური) განლაგება გარემოს გრადიენტების მიხედვით. სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, თითოეული სახეობა განლაგებულია მისი შეგუებულობის მიხედვით აბიოტურ ფაქტორებთან, რომლებიც განსხვავებულნი არიან გრადიენტების მიხედვით და თანასაზოგადოებები განუწყვეტლივ უნდა იცვლებოდნენ გრადიენტების მიხედვით. მათ უნდა ემატებოდნენ ან აკლდებოდნენ გარკვეული სახეობები. (სურათი 53.29.ბ).

უმეტეს შემთხვევაში, განსაკუთრებით იქ, სადაც ვრცელი რეგიონებია, რომელთაც ახასიათებთ გარემოს სხვადასხვაგვარი გრადიენტები, მცენარეული თანასაზოგადოებების შემადგენლობა მართლაც გამუდმებით იცვლება, რომლის დროსაც თითოეული სახეობა მეტ-ნაკლებად დამოუკიდებლადაა განლაგებული **(სურათი 53.29 გ)**. ამგვარი დისტრიბუცია ზოგადად ამყარებს შეხედულებას იმის შესახებ, რომ მცენარეული თანასაზოგადოებები შედარებით გაშლილი ჯგუფები არიან, რომელთაც განმაცალკევებელი ზღვრები არ გააჩნიათ. თუმცა თუ ფიზიკურ გარემოში ერთ-ერთი ძირითადი ფაქტორთაგანი, მაგალითად ნიადაგის ტიპი, უეცრად შეიცვალა, მომიჯნავე თანასაზოგადოებები გაიმიჯნებიან შესაბამისად მკვეთრი ზღვრებით. თუმცა უნდა აღინიშნოს, რომ მცენარეულ თანასაზოგადოებებს შორის ამგვარი მკვეთრი ზღვრები ბუნებაში იშვიათად გვხვდება, ადამიანებმა კი თავად შექმნეს მკვეთრი ზღვრები სოფლის მეურნეობისა და მეტყევეობის მიზნებისათვის ლანდშაფტის გადაკეთებით. ამას თქვენ 55-ე თავში ნახავთ.

მჭიდრო კავშირისა და სიჭარბის მოდელები

ინდივიდუალისტური ჰიპოთეზა დღეს მცენარეების ეკოლოგების მიერ ზოგადად მიღებულია, თუმცა დებატები კვლავ მიმდინარეობს ამ იდეების ცხოველთა თანასაზოგადოებებზე გამოყენების შესახებ. 1981 წელს ამერიკელმა ეკოლოგებმა, პოლ და ანი ერლიხებმა, გამოსთქვეს მოსაზრება, რომ თანასაზოგადოებაში სახეობები თვითმფრინავის ფრთების სამაგრების მსგავსად არიან. თვითმფრინავის ფრთების დასაჭერად ყველა სამაგრი არ არის საჭირო, მაგრამ თუ ვინმე დაიწყებს მათ ამოცლას სათითაოდ, მაშინ თვითმფრინავის ფრენისუნარიანობა ეჭვის ქვეშ დადგება. თანასაზოგადოებების **მჭიდრო კავშირის მოდელი** წარმოადგენს ინტეგრაციის იმ მოდელის გარდასახვას, რაც კლემენტმა შემოგვთავაზა მცენარეულ თანასაზოგადოებებთან დაკავშირებით. ამ მოდელის მიხედვით თანასაზოგადოებაში უმეტესობა სახეობებისა მჭიდროდ არიან დაკავშირებულნი სხვა გარკვეულ სახეობებთან სიცოცხლის ქსელში. ასე, რომ თანასაზოგადოებაში ერთი სახეობის შემცირება ან გამრავლება გავლენას ახდენს მრავალ სხვა სახეობაზე.

1992 წელს ავსტრალიელმა ეკოლოგმა, ბრაიან ვოლკერმა, შემოგვთავაზა თანასაზოგადოებების შესახებ საპირისპირო მოსაზრება, **სიჭარბის მოდელი**. ამ მოდელის მიხედვით თანასაზოგადოებაში უმეტესობა სახეობებისა არ არიან ერთმანეთთან მჭიდროდ დაკავშირებულნი და სიცოცხლის ქსელში ბადე მჭიდროდ შეკრული არ არის. თანასაზოგადოებაში ერთი სახეობის ზრდას ან შემცირებას არა აქვს გავლენა სხვა სახეობაზე. სახეობები ერთმანეთისაგან დამოუკიდებლად ფუნქციონირებენ. ეს მოსაზრება ემთხვევა იმას, რაც 80 წლის წინ შემოგვთავაზა გლისონმა თავისი ინდივიდუალისტური მოდელით, რომელიც მცენარეულ თანასაზოგადოებებს ეხებოდა. სახეობები თანასაზოგადოებაში ჭარბად არიან. თუ ერთი სახეობის მტაცებელი გაქრება, მის ადგილს დაიკავებს თანასაზოგადოების სხვა მტაცებელი სახეობა, როგორც გარკვეული მსხვერპლი-სახეობის მომხმარებელი. თუ ყვავილის დამატვრიანებელი ერთი სახეობა შეწყვეტს გარკვეული ყვავილის სახეობის დამტვერვას იმ მიზეზით, რომ იგი ამ ტერიტორიიდან გაქრა, ამ საქმეს სხვა სახეობის დამატვრიანებელი გააკეთებს.

ძალიან მნიშვნელოვანია, გვახსოვდეს, რომ აღნიშნული **მჭიდრო კავშირისა და სიჭარბის** მოდელები, ისევე როგორც ინტეგრაციისა და ინდივიდუალისტური მოდელები, წარმოადგენენ უკიდურესი ტიპის მოდელებს. თანასაზოგადოებების უმეტესობას, შესაძლოა, ამ ორ მოდელს შორის სადღაც შუა მდებარეობა შეესაბამებოდეს. მაშინ რატომ გრძელდება დღესაც დებატები, რომლებიც XX საუკუნის დასაწყისში დაიწყო? მთავარი მიზეზი ის არის, რომ დღეს ჩვენ ჯერ კიდევ არა გვაქვს საკმარისი ინფორმაცია იმისათვის, რომ პასუხი გავცეთ იმ ფუნდამენტალურ შეკითხვებს, რაც კლემენტმა და გლისონმა დასვეს: თანასაზოგადოებები უაღრესად ინტეგრირებული ერთეულებია თუ თავისუფალი, დამოუკიდებელი ერთობები? ურთიერთსაპირისპირო მოდელების სრულყოფილად აღსაქმელად ჩვენ გვჭირდება იმის შესწავლა, თუ როგორ ურთიერთმოქმედებენ სახეობები თანასაზოგადოებაში და რამდენად მჭიდროა ეს კავშირები. მაგალითად, რამდენად განსხვავებული იქნება ის გავლენა, რასაც ახდენს თანასაზოგადოებიდან ერთი, ძირითადი სახეობის დაკარგვა, მეორე, უფრო იშვიათი სახეობის დაკარგვასთან შედარებით, რომელსაც თანასაზოგადოების სტრუქტურაზე უფრო ნაკლები გავლენის მოხდენის შესაძლებლობა აქვს.

თანასაზოგადოების სტრუქტურასთან დაკავშირებული ამგვარი შეკითხვები ძალიან მნიშვნელოვანია, რადგანაც ისინი ხაზს უსვამენ დღეს არსებულ მრავალ პრობლემას, რაც გარემოს უკავშირდება. მაგალითად, როგორ გავლენას მოახდენს გარკვეული სახეობის მოსპობა ეკოსისტემის ფუნქციონირებაზე. ჩვენ ამ მოდელებს და შეკითხვებს, რომლებსაც ისინი წარმოშობენ დავუბრუნდებით 55-ე თავში. მაგრამ მანამდე, 54-ე თავში, ჩვენ განვიხილავთ ეკოსისტემის ეკოლოგიას.

კონცეფცია შემოწმება 53.5

1. აღწერეთ თანასაზოგადოების სტრუქტურის ინტეგრაციისა და ინდივიდუალისტური ჰიპოთეზები და ახსენით, როგორ უკავშირდებიან ეს ჰიპოთეზები **მჭიდრო კავშირისა და სიჭარბის** მოდელებს.

პასუხები იხ. დამატება ა)-ში.

53-ე თავის მიმოხილვა

ძირითადი კონცეფციების შემოწმება:

კონცეფცია 53.1

თანასაზოგადოების ურთიერთქმედება მოიცავს შეჯიბრს, მტაცებლობას, ბალახისმჭამელობას, სიმბიოზსა და დაავადებებს

- პოპულაციები ერთმანეთთან დაკავშირებულნი არიან ინტერსპეციფიკური ურთიერთობებით, რაც გავლენას ახდენს იმ სახეობათა გადარჩენასა და გამრავლებაზე, რომლებიც ამ ურთიერთქმედებაში მონაწილეობენ.

- **შეჯიბრი.** ინტერსპეციფიკურ შეჯიბრს ადგილი აქვს, როცა სახეობები ერთმანეთს ეჯიბრებიან გარკვეული რესურსის მოსაპოვებლად, რომელიც გარემოში შეზღუდული რაოდენობითაა წარმოდგენილი. ეკოლოგიური ნიშა არის ორგანიზმის მიერ გამოყენებული გარემოს ბიოტური და აბიოტური რესურსების მთლიანობა. შეჯიბრიდან გამოთიშვის პრინციპი ადგენს, რომ ორ სახეობას არ შეუძლია თანაარსებობა ერთსა და იმავე თანასაზოგადოებაში, თუ ისინი ერთი და იმავე ნიშით სარგებლობენ.

- **მტაცებლობა.** მტაცებლობა მოეკუთნება ურთიერთქმედების ისეთ სახეს, რომლის დროსაც ერთი სახეობა, მტაცებელი, კლავს და ჭამს მეორეს, მსხვერპლს. მტაცებლობა იწვევს ადაპტაციის სხვადასხვაგვარ ნიშნებს, რაც მიმიკრიასაც მოიცავს.

- **ბალახისმჭამელობა.** ბალახისმჭამელობამ, ურთიერთმოქმედებამ, რომლის დროსაც ბალახისმჭამელი ორგანიზმი ჭამს მცენარის ან წყალმცენარის ნაწილებს, გამოიწვია მცენარეულ სახეობებში სხვადასხვა მექანიკური და ქიმიური თავდაცვის მექანიზმების ევოლუცია და ასევე, შესაბამისი ადაპტაციები ბალახისმჭამელთა სახეობებში.

- **პარაზიტიზმი.** პარაზიტიზმის დროს ერთი ორგანიზმი, პარაზიტი, იღებს მისთვის საჭირო საზრდოს სხვა ორგანიზმიდან, მისი მასპინძელიდან, რომელიც ამ პროცესის გამო ზიანდება. პარაზიტიზმს აქვს არსებითი გავლენა პოპულაციებსა და თანასაზოგადოების სტრუქტურაზე.

- **დაავადება.** დაავადებას პარაზიტების მსგავსი გავლენა აქვს პოპულაციებსა და თანასაზოგადოებებზე. უმეტესობა პათოგენებისა არიან მიკროსკოპული ორგანიზმები.

- **მუტუალიზმი.** მუტუალისტური ურთიერთქმედებისას ორივე სახეობა იღებს სარგებელს.

- **კომენსალიზმი.** კომენსალიზმის დროს ერთი სახეობა სარგებლობს, ხოლო მეორე სახეობას ზიანი არ ადგება. წმინდა კომენსალიზმის შემთხვევები ძალზედ მცირეა, თუ საერთოდ არსებობს.

- **ინტერსპეციფიკური ურთიერთქმედება და ადაპტაცია.** კოევოლუციის არსებობის შესახებ მტკიცებულებები, რომელიც მოიცავს ურთიერთმოქმედებაში მყოფ პოპულაციებს შორის ორმხრივ გენეტიკურ ცვლილებას, მეტად მწირია. თუმცა ორგანიზმების ზოგადი ადაპტაცია მეორე ორგანიზმთან მათ გარემოში წარმოადგენს სიცოცხლის ფუნდამენტალურ მახასიათებელს.

კონცეფცია 53.2

დომინანტური და ძირითადი სახეობები ძლიერ გავლენას ახდენენ თანასაზოგადოების სტრუქტურაზე

- **სახეობათა ნაირფეროვნება.** სახეობათა ნაირფეროვნება გულისხმობს თანასაზოგადოებაში სახეობათა რაოდენობას, თანასაზოგადოების სახეობებით სიმდიდრესა და მათ შეფარდებით სიუხვეს. თანასაზოგადოება, რომელშიც თანაბარი სიჭარბის განსხვავებული სახეობებია წარმოდგენილი, უფრო მრავალფეროვანია, ვიდრე ის თანასაზოგადოება, რომელშიც ერთი ან ორი სახეობაა ჭარბად წარმოდგენილი, ხოლო დანარჩენები იშვიათობას წარმოადგენენ.

  კვლევა როგორ დგინდება თანასაზოგადოების მრავალფეროვნებაზე გავლენის ხარისხი?

- **ტროფიკული სტრუქტურა.** ტროფიკული სტრუქტურა თანასაზოგადოების დინამიკაში ამოსავალ ფაქტორს წარმოადგენს. საკვები ჯაჭვები ტროფიკულ დონეებს ერთმანეთთან აკავშირებენ მწარმოებლიდან მოყოლებული, ზედა დონის ხორცისმჭამელებით დამთავრებული. საკვების ჯაჭვების განშტოებანი და კომპლექსური ტროფიკული ურთიერთმოქმედებები ქმნიან საკვების

მთლიან ქსელს. ენერგეტიკული ჰიპოთეზის მიხედვით საკვების ჯაჭვის სიგრძის ლიმიტირება ჯაჭვის გასწვრივ ენერგიის გადაცემის არაეფექტურობის გამო ხდება. დინამიკური სტაბილურობის ჰიპოთეზის მიხედვით, გრძელი საკვები-ჯაჭვები ნაკლებად მყარია ვიდრე მოკლე.

- **ძლიერი ზეგავლენის უნარის მქონე სახეობები.** დომინანტი სახეობები და ძირითადი სახეობები ძლიერ ზეგავლენას ახდენენ თანასაზოგადოების სტრუქტურაზე. დომინანტი სახეობები თანასაზოგადოებაში ყველაზე ჭარბად (დიდი სიმრავლით) წარმოდგენილი სახეობებია. ისინი დომინანტურობას აღწევენ მათი მაღალი კომპეტენტუნარიანობით (შეჯიბრის უნარით). ძირითადი სახეობები ჩვეულებრივ, ნაკლები სიმრავლით არიან წარმოდგენილნი. ისინი თანასაზოგადოების სტრუქტურაზე არაპროპორციონალურ გავლენას ახდენენ მათი ეკოლოგიური ნიშას გამო. ეკოსისტემის «ინჟინრები», რომელთაც ასევე «დამფუძნებელ სახეობებს» უწოდებენ, თანასაზოგადოების სტრუქტურაზე ზლიერ გავლენას ახდენენ ფიზიკური გარემოს გადაკეთების უნარის მეშვეობით.

- **ქვემოდან-ზემო და ზემოდან ქვემო ტიპის კონტროლი.** ქვემოდან-ზემო ტიპის კონტროლი წარმოადგენს ერთი მიმართულებით მოძრავ მოდელს, რომლის დროსაც გავლენა იწყებს მოძრაობას ქვემო ტროფიკული დონიდან და ადის ზედა ტროფიკულ დონეებზე. ამ მოდელში საკვები და სხვა აბიოტური ფაქტორები წარმოადგენენ თანასაზოგადოების სტრუქტურის ძირითად განმაპირობებელ ფაქტორებს, რომლებშიც ასევე შედის პირველადი მწარმოებლების სიუხვესაც (სიჭარბესაც). ზემოდან-ქვემო ტიპის მოდელის მიხედვით თითოეული ტროფიკული დონის კონტროლი ხორციელდება ზედა ტროფიკული დონიდან, რასაც შედეგად მოაქვს ის, რომ მტაცებლები აკონტროლებენ ბალახისმჭამელებს, რომლებიც, თავის მხრივ, აკონტროლებენ უშუალო მწარმოებლებს.

კონცეფცია 53.3

ძვრა (ჩარევა) გავლენას ახდენს სახეობათა მრავალფეროვნებასა და შემადგენლობაზე

- **რა არის ძვრა (ჩარევა).** ადამიანები ჩარევის ყველაზე უფრო ფართოდ გავრცელებული აგენტები არიან. მათ მიერ განხორციელებული ჩარევა სახეობათა ნაირფეროვნებას ამცირებს. მაგრამ ადამიანები ასევე ზოგიერთ ისეთ ბუნებრივ ძვრებს აცილებს თავიდან ბუნებას, რომლებიც თანასაზოგადოების სტრუქტურისთვის მეტად მნიშვნელოვანია, მაგალითად, ხანძარს.

- **ეკოლოგიური თანმიმდევრობა.** ეკოლოგიური თანმიმდევრობა წარმოადგენს თანასაზოგადოებისა და ეკოსისტემის ცვლილების თანმიმდევრულ მსვლელობას, რასაც ადგილი აქვს მაშინ, როცა ნიადაგი ჯერ არ არსებობს და როცა თანმიმდევრობა ჯერ მხოლოდ იწყება. მეორადი თანმიმდევრობა იწყება ტერიტორიაზე, სადაც ძვრის შემდგომ ნიადაგი რჩება. თანასაზოგადოებაში ცვლილებების გამომწვევი მექანიზმები თანმიმდევრობის დროს მოიცავს ხელის შეწყობასა და ინჰიბირებას.

კონცეფცია 53.4

მიოგეოგრაფიული ფაქტორები გავლენას ახდენს თანასაზოგადოების მიმრავალფეროვნებაზე

- **ეკვატორულ-პოლარული გრადიენტები.** სახეობათა მრავალფეროვნება მცირდება ეკვატორულ-პოლარული გრადიენტების მიხედვით და იგი განსაკუთრებით მაღალია ტროპიკულ ტერიტორიებზე. ტროპიკული გარემოს ხანგრძლივი ისტორია განაპირობებს უფრო მრავალფეროვანი სახეობების სიმრავლეს. კლიმატიც ასევე ახდენს გავლენას ბიომრავალფეროვნების გრადიენტებზე ენერგიისა (სიცხისა და შუქის) და წყლის საშუალებით.

- **ტერიტორიების გავლენა.** სახეობათა მრავალფეროვნება უშუალოდაა დაკავშირებული თანასაზოგადოების გეოგრაფიულ განფენილობაზე. ეს პრინციპი გამოისახება სახეობათა არეალების მრუდით.

- **კუნძულის ეკვილიბრუმის მოდელი.** კუნძულზე სახეობათა სიუხვე დამოკიდებულია კუნძულის ფართობის სიდიდეზე და ძირითადი სახმელეთო ტერიტორიიდან მისი დაშორების მანძილზე. კუნძულის ბიოგეოგრაფიის ეკვილიბრუმის მოდელის მიხედვით სახეობათა მრავალფეროვნება ეკოლოგიურ კუნძულზე თანაბრდება გარკვეული ეკვილიბრუმის ნიშნულზე, რომელზედაც ახალი იმიგრაციები და სახეობათა გაქრობა დაბალანსებულია. კუნძულის ეკვილიბრუმის მოდელი ბოლო წლებში დებატების საბაბი გახდა.

კონცეფცია 53.5

თანასაზოგადოების სტრუქტურის შესახებ თერთიერთსაპირისპირო შეხედულებანი მჭიდრო დამოკიდებულების საგანს წარმოადგენს

- **ინტეგრაციისა და ინდივიდუალისტური ჰიპოთეზები.** ინტეგრაციის ჰიპოთეზა განიხილავს თანასაზოგადოებას, როგორც გარკვეულ ბიოტურ ურთიერთობაში მყოფ მისი შემადგენელი სახეობების ჩაკეტილ სტრუქტურას. ინდივიდუალისტური ჰიპოთეზის მიხედვით თანასაზოგადოებები თავისუფალი, დამოუკიდებელი ორგანიზაციის მქონე სტრუქტურებია, რომლებშიც მსგავსი აბიოტური მოთხოვნილებების მქონე სახეობები ერთმანეთისაგან დამოუკიდებლად არიან განლაგებულნი.
- **მჭიდრო კავშირისა და სიჭარბის მოდელები.** მჭიდრო კავშირისმოდელის მიხედვით თანასაზოგადოების ყველა სახეობა ერთმანეთთან დაკავშირებულია ურთიერთმოქმედებათა მჭიდრო ქსელით, ისე, რომ ერთი სახეობის დაკარგვასაც კი ძლიერი გამოძახილი აქვს თანასაზოგადოებაში. სიჭარბის მოდელის მიხედვით თუ თანასაზოგადოებაში რომელიმე სახეობა დაიკარგა, სხვა სახეობები შეავსებენ ცარიელ ადგილს.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშემოწმება

1. **კვებითი ურთიერთობები სახეობებს შორის თანასაზოგადოებაში განაპირობებს თანასაზოგადოების:**
   ა) მეორად თანმიმდევრობას;
   ბ) ეკოლოგიურ ნიშას;
   გ) ტროფიკულ სტრუქტურას;
   დ) სახეობათა არეალის მრუდს;
   ე) სახეობათა მრავალფეროვნებას;
2. **შეჯიბრიდან გამოთიშვის პრინციპი ადგენს, რომ**
   ა) ერთსა და იმავე საცხოვრებელ გარემოში არ შეუძლია თანაარსებობა ორ სახეობას.
   ბ) ორ სახეობას შორის შეჯიბრი ყოველთვის იწვევს ერთი სახეობის გაქრობას ან ემიგრაციას.
   გ) შეჯიბრი თანასაზოგადოებაში ხელს უწყობს უკეთ ადაპტირებული ინდივიდების გადარჩენას.
   დ) თანასაზოგადოებაში ორ სახეობას არ შეუძლია აბსოლუტურად ერთსა და იმავე ნიშაში თანაარსებობა.
   ე) სახეობები, რომლებიც შეჯიბრში მონაწილეობენ, როგორც წესი, თანაბრად განიცდიან ევოლუციას.
3. **ძირითადი სახეობის მტაცებლები ინარჩუნებენ სახეობათა მრავალფეროვნებას თანასაზოგადოებაში:**
   ა) შეჯიბრიდან სხვა მტაცებლების გამოთიშვის მეშვეობით.
   ბ) თანასაზოგადოების დომინანტ მსხვერპლ-სახეობაზე ნადირობით.
   გ) სხვა მტაცებლების იმიგრაციის დაშვებით.
   დ) თანასაზოგადოებაში განადგურების რაოდენობის შემცირებით
   ე) მსხვერპლ-სახეობასთან ერთად ევოლუციის მეშვეობით.
4. **საკვების ჯაჭვები ჩვეულებრივ მოკლეა რადგანაც**
   ა) ბალახისმჭამელთა მხოლოდ ცალკეული სახეობები იკვებებიან მცენარეული სახეობებით.
   ბ) სახეობათა ლოკალური გაქრობა იწვევს სხვა სახეობების გაქრობას საკვების ჯაჭვში.
   გ) ტროფიკული დონის ძირითადი ენერგია იკარგება, როცა იგი შემდგომ მაღალ დონეზე გადადინდება.
   დ) მტაცებლური სახეობები უფრო ნაკლებად მრავალფეროვანია და უფრო ნაკლებად მრავალრიცხოვანი, ვიდრე მსხვერპლი-სახეობები.
   ე) წარმომქმნელი სახეობების უმეტესობა საჭმელად უვარგისია.
5. **თანასაზოგადოების სტრუქტურის მჭიდრო კავშირის მოდელის მიხედვით**
   ა) თანასაზოგადოებაში სახეობები გაერთიანებულნი არიან ერთნაირი აბიოტური მოთხოვნილებების არსებობის გამო.
   ბ) თანასაზოგადოებებს შორის არ არსებობს მკვეთრი გეოგრაფიული საზღვრები.
   გ) თუ თანასაზოგადოებიდან რომელიმე სახეობა ქრება, მისი როლის შესრულებას სხვა სახეობა იწყებს.
   დ) თანასაზოგადოების ინტეგრაციას განაპირობებს ბუნებრივი თანასაზოგადოების ყველა სახეობა.
   ე) გარკვეული ტიპის ნიადაგზე დამოკიდებულება მცენარეულ სახეობებს მჭიდრო ქსელის თანასაზოგადოებად კრავს.
6. **თანასაზოგადოების სახეობათა მრავალფეროვნება იზრდება**
   ა) ხშირი მასობრივი ჩარევით (ძვრებით);
   ბ) მყარ გარემოში, სადაც ძვრებს ადგილი არა აქვს;
   გ) ჩარევის საშუალო დონის პირობებში;
   დ) როცა ადამიანი ჩაერევა ძვრების შედეგების აღმოსაფხვრელად;
   ე) როცა ადამიანის მიერ ინტენსიურად ხორციელდება ჩარევა;
7. **ქვემოთ ჩამოთვლილთაგან რომელი წარმოადგენს მიულერის მიმიკრიის მაგალითს**
   ა) პეპელა, რომელიც ჰგავს ფოთოლს;
   ბ) ორი შხამიანი ბაყაყი, რომლებსაც ერთნაირი შე-

ფერილობა აქვთ;

გ) ციმორი, რომელსაც დიდი თვალების მსგავსი ლაქები აქვს;

დ) ხოჭო, რომელიც მორიელს ჰგავს;

ე) მტაცებელი თევზი, რომელსაც ჭიისმაგვარი ენა აქვს მსხვერპლის მოსატყუებლად;

8. ქვემოთ მოყვანილთაგან, რომელი შეიძლება ჩაითვალოს ქვემოდან-ზემო მიმართულების კონტროლის მოდელად დაბლობის თანასაზოგადოებებში?

ა) ნალექიანობის რაოდენობის მიერ მცენარეული ბიომასის ლიმიტაცია;

ბ) ტემპერატურის გავლენა მცენარეებს შორის მიმდინარე შეჯიბრზე;

გ) ნიადაგის საკვები ნივთიერებების გავლენა უფრო მეტად ბალახის, ვიდრე ყვავილოვანი მცენარეების სიუხვეზე;

დ) ბიზონის მიერ ბალახის ძოვის ინტენსიურობის გავლენა ბალახოვანი სახეობების მრავალფეროვნებაზე;

ე) ტენიანობის გავლენა მცენარეთა ზრდის დონეზე;

9. ყველაზე უფრო მისაღები ჰიპოთეზა იმის ასახსნელად, თუ რატომ არის სახეობათა მრავალფეროვნება უფრო მაღალი ტროპიკულ ზონაში, ვიდრე ზომიერ რეგიონებში არის:

ა) ტროპიკული თანასაზოგადოებები უფრო ახალგაზრდები არიან ;

ბ) ტროპიკულ რეგიონებში უფრო მეტია წყალი და მზის დასხივების დონეც უფრო მაღალია;

გ) თბილი ტემპერატურა იწვევს სახეობათა უფრო სწრაფად წარმოშობას;

დ) ბიომრავალფეროვნება მცირდება ევაპოტრანსპირაციის შემცირებასთან ერთად;

ე) ტროპიკულ რეგიონებში არის იმიგრაციის ძალიან მაღალი და სახეობათა გაწყვეტის ძალიან დაბალი დონე;

10. კუნძულის ბიოგეოგრაფიის ეკვილიბრუმის მოდელის მიხედვით სახეობათა უფრო მეტი მრავალფეროვნება იქმნება იმ კუნძულზე, რომელიც

ა) არის მცირე ზომის და მდებარეობს შორს.

ბ) არის დიდი ზომის და მდებარეობს შორს.

გ) არის დიდი ზომის და მდებარეობს ძირითად სახმელეთო ტერიტორიასთან ახლოს.

დ) არის მცირე ზომის და მდებარეობს ძირითად სახმელეთო ტერიტორიასთან ახლოს;

ე) არის გარემოს თვალსაზრისით ჰომოგენური.

ევოლუციური კავშირი

ახსენით რატომ არ არის აუცილებელი, რომ გარკვეული ორგანიზმების ადაპტაცია ინტარსპეციფიკური შეჯიბრისადმი წარმოადგენდეს მახასიათებელთა ცვლილების მაგალითებს. რა უნდა წარმოადგინოს მკვლევარმა შეჯიბრში მონაწილე ორ სახეობასთან დაკავშირებით იმის დასადასტურებლად, რომ ადგილი აქვს მახასიათებელთა ცვლილებას.

მეცნიერული გამოკვლევა

ეკოლოგმა, რომელიც შეისწავლის მცენარეებს უდაბნოში, ჩაატარა შემდეგი ექსპერიმენტი. მან შეარჩია ორი ერთნაირი ტერიტორიის მონაკვეთი, რომელთაგან თითოეული მოიცავდა რამოდენიმე ბუჩქნარის სახეობის მცენარეს და მრავალ მცირე ზომის ერთწლოვან მინდვრის ყვავილოვან მცენარეს. მან აღმოაჩინა, რომ ორივე ნაკვეთზე ერთი და იგივე მინდვრის ყვავილის ხუთი სახეობა ხარობდა თითქმის ერთნაირი ოდენობით. შემდეგ მან ერთ-ერთ ნაკვეთს ღობე შემოარტყა, რომ დაეცვა იგი კენგურუ-თაგვებისგან (Kangaroo rats), რომლებიც წარმოადგენენ იმ არეალში ყველაზე უფრო ინტენსიურ მარცვლისმჭამელებს. ორი წლის შემდეგ შემოფარგლულ ნაკვეთზე მინდვრის ყვავილის ოთხი სახეობა აღარ არსებობდა, ხოლო ერთი სახეობა სასტიკად იყო გამრავლებული. მეორე ნაკვეთის სახეობათა მრავალფეროვნება არ შეიცვალა. გამოიყენეთ თანასაზოგადოების ეკოლოგიის პრინციპები და შემოგვთავაზეთ ჰიპოთეზა, რაც მიღებულ შედეგებს ახსნას მისცემდა. რა დამატებით ფაქტებს უმყარდებათ საფუძველი ჰიპოთეზის საშუალებით.

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

1935 წლისათვის ნადირობამ და ხაფანგის დაგებით ცხოველთა განადგურებამ ამერიკის შეერთებულ შტატებში, ალასკის გარდა, მგლები მთლიანად გაწყვიტა. ამის შემდეგ გამოცხადდა მგლების, როგორც გადაშენების საშიშროების ქვეშ მყოფი სახეობის დაცვა. მათმა პოპულაციებმა კანადიდან სამხრეთისაკენ გადაინაცვლა და ხელახლა დამკვიდრდა კლდოვანი მთებისა და ჩრდილოეთ დიდი ტბების რეგიონებში. დაცვითი ეკოლოგიის წარმომადგენლებმა, რომლებსაც სურდათ მგლების აღდგენის პროცესის დაჩქარება, ისინი ელოუსტოუნის ეროვნულ პარკში შეიყვანეს. ადგილობრივი რანჩერები მგლების უკან დაბრუნების წინააღმდეგნი არიან, რადგან შიშობენ, რომ ეს მტაცებლები მათ საქონელსა და ცხვარს გაუნადგურებენ. რა არის ის მიზეზი, რის გამოც მგლები ელოუსტოუნის ეროვნულ პარკში ხელახლა შეიყვანეს? რა გავლენა შეიძლება იქონიოს მგლების ხელახლა შეყვანამ ეკოლოგიური თანასაზოგადოებების ცხოვრებაზე იმ რეგიონში? რა შეიძლება გაკეთდეს იმისათვის, რომ რანჩერებსა და მგლებს შორის სიტუაცია დარეგულირდეს.

ცხრილი 53.1 სახეობების ურთიერთგავლენა

ურთიერთმოქმედება	ურთიერთმოქმედ სახეობებზე გავლენა
კონკურენცია (-/-)	ურთიერთმოქმედება შეიძლება ორივე სახეობისთვის მავნე იყოს
მტაცებლობა (+/-) მცენარეებით კვება (+/-) პარაზიტიზმი (+/-) დაავადება (+/-)	ურთერთმოქმედება სასარგებლოა ერთი სახეობისთვის და მავნეა მეორისთვის.
მუტუალიზმი (+/+)	ურთიერთოქმედება სასარგებლოა ორივე სახეობისთვის
კომენსალიზმი (+/0)	ერთი სახეობა უერთიერთმოქმედებისგან სარგებელს იღებს, მეორე სახეობაზე კი არანაირი გავლენა არ არის.

54 ეკოსისტემები



▲ *სურათი 54.1* **აკვარიუმი, მინით შემოფარგლული ეკოსისტემაა.**

ძირითადი კონცეფციები

54.1 **ეკოსისტემის ეკოლოგია ყურადღებას ამახვილებს ენერგიის მოძრაობისა და ქიმიური ციკლაციის პროცესებზე.**

54.2 **ფიზიკური და ქიმიური ფაქტორები ზღუდავენ პირველად მწარმოებლობას ეკოსისტემაში.**

54.3 **ტროფიკულ დონეებს შორის ენერგიის გადაცემის ეფექტურობა ჩვეულებრივ 20% ნაკლებია.**

54.4 **ბიოლოგიური და გეოქიმიური პროცესებისას ხდება საკვები ნივთიერებების გადაცემა ეკოსისტემის ორგანულ და არაორგანულ ნაწილებს შორის.**

54.5 **ადამიანის პოპულაცია არღვევს ქიმიური ციკლაციის პროცესს მთელს ბიოსფეროში.**

ზოგადი მიმოხილვა

ეკოსისტემები, ენერგია და ნივთიერებები

ეკოსისტემა შედგება ყველა იმ ორგანიზმებისგან, რომლებიც თანასაზოგადოებაში ცხოვრობენ და ასევე ყველა იმ აბიოტიკური ფაქტორებისაგან, რომელთა მეშვეობითაც ისინი ერთმანეთზე ურთიერთზემოქმედებენ. ეკოსისტემები შეიძლება რანგირდეს დაწყებული მიკროკოსმოსიდან, როგორიცაა აკვარიუმი, რომელიც მოცემულია სურათზე 54.1, დიდ მოცულობამდე, როგორიცაა ტბა ან ტყე. ეკოსისტემების შემთხვევაშიც, ისევე, როგორც პოპულაციებისა და თანასაზოგადოებების შემთხვევებში, საზღვრები მკვეთრად გამოკვეთილი არ არის. ქალაქები და ფერმები წარმოადგენენ ადამიანებით დომინანტურ ეკოსისტემებს. მრავალი ეკოლოგი მთლიან ბიოსფეროს მიიჩნევს, როგორც დედამიწის ყველა ლოკალური ეკოსისტემის შემცველ გლობალურ ეკოსისტემას.

ეკოსისტემის ზომის მიუხედავად მისი დინამიკა ორ პროცესს მოიცავს. ეს ის პროცესებია, რომელთა აღწერა პოპულაციაში ანდა თანასაზოგადოებაში მიმდინარე პროცესებითა და ფენომენებით ვერ ხერხდება. ესენია: ენერგიის გადაცემა და ქიმიური ციკლაცია. უმეტესობა ეკოსისტემებში ენერგია შედის მზის შუქის ფორმით. შემდეგ იგი აუტოტროფიკულ ორგანიზმების მიერ გარდაიქმნება ქიმიურ ენერგიად, გაივლის ჰეტეროტროპიკულ ორგანიზმებს საკვების ორგანულ კომპონენტებში და ქრება სითბოს ფორმით. ქიმიური ელემენტები, როგორიცაა ნახშირბადი და აზოტი, ციკლურ მოძრაობას გადიან ეკოსისტემის აბიოტურ და ბიოტურ კომპონენტებში. ფოტოსინთეზური ორგანიზმები ამ ელემენტებს არაორგანული ფორმით ჰაერიდან, ნიადაგიდან და წყლიდან იღებენ და გარდაქმნიან მათ ორგანულ მოლეკულებად, რომელთაგანაც ზოგიერთს ცხოველები შთანთქავენ. ეს ელემენტები უბრუნდებიან არაორგანულ ფორმას ჰაერში, ნიადაგსა და წყალში მცენარეთა და ცხოველთა მეტაბოლიზმისა და ისეთი ორგანიზმების მეშვეობით, როგორიცაა, ბაქტერიები, სოკოვანები, რომლებიც შლიან ორგანულ ნარჩენებსა და მკვდარ ორგანიზმებს.

როგორც ენერგიის ასევე, ნივთიერებების ეკოსისტემაში მოძრაობა ხდება მატერიის გადაცემის მეშვეობით ფოტოსინთეზისა და კვებითი ურთიერთობების დროს. იმის გამო, რომ ნივთიერებებისაგან განსხვავებით ენერგიის ხელახლა ციკლაცია შეუძლებელია, ეკოსისტემა უნდა იმართებოდეს ენერგიის უწყვეტი შედინებით გარე წყაროდან, უმეტეს შემთხვევაში, მზისგან. ენერგია მოძრაობს ეკოსისტემებს შორის, მაშინ როცა ნივთიერებები მოძრაობენ ეკოსისტემებს შიგნით.

ადამიანის არსებობისათვის და კეთილდღეობისათვის უმნიშვნელოვანესი რესურსები, დაწყებული საკვებიდან, რომელსაც ჩვენ ვჭამთ, დამთავრებული ჟანგბადით, რომლითაც ვსუნთქავთ, წარმოადგენენ ეკოსისტემაში მიმდინარე პროცესების პროდუქტს, შედეგს. ამ თავში ჩვენ განვიხილავთ ენერგიის მოძრაობის დინამიკასა და ქიმიური ციკლაციის პროცესებს ეკოსისტემაში და ამ პროცესებზე ადამიანის აქტივობის შედეგებს.

კონცეფცია 54.1

ეკოსისტემის ეკოლოგია ყურადღებას ამახვილებს ენერგიის მოძრაობისა და ქიმიური ციკლაციის პროცესებზე

ეკოსისტემის ეკოლოგები განიხილავენ ეკოსისტემებს, როგორც ენერგიისა და ნივთიერებათა გადაცემის საშუალებებს თანასაზოგადოებაში. სახეობათა დაჯგუფების მეშვეობით კვებითი ურთიერთობის ტროფიკულ დონეებად (იხ. თავი 53), ჩვენ შეგვიძლია თვალი მივადევნოთ ენერგიის ტრანსფორმაციის პროცესს ეკოსისტემაში და გრაფიკულად გამოვსახოთ ქიმიური ელემენტების მოძრაობა ბიოტურ თანასაზოგადოებაში.

ეკოსისტემები და ფიზიკური კანონები

იმის გამო, რომ ეკოსისტემის ეკოლოგების მუშაობის სფერო მდებარეობს ორგანიზმებსა და ფიზიკურ გარემოს შორის საზღვარზე, მათი ანალიზის მეტი წილი ეკოსისტემის დინამიკის შესახებ მომდინარეობს მყარად დადგენილი ფიზიკური და ქიმიური კანონებიდან. ენერგიის კონსერვაციის პრინციპი, რომელიც თქვენ 8-თავში შეისწავლეთ, ადგენს, რომ ენერგია არ შეიძლება შეიქმნას ან გაქრეს, იგი შეიძლება მხოლოდ ტრანსფორმირდეს (გარდაიქმნას). ასე, რომ ჩვენ შეგვიძლია პოტენციურად ავხსნათ ენერგიის ტრანსფორმაცია ეკოსისტემაში მისი მიღების საწყისიდან, მზის გამოსხივებიდან, ბოლომდე, ორგანიზმიდან სითბოს სახით მის გამოშვებამდე. მცენარეები და სხვა ფოტოსინთეზური ორგანიზმები გარდაქმნიან მზის ენერგიას ქიმიურ ენერგიად, მაგრამ ენერგიის მთლიანი მოცულობა არ იცვლება. ორგანულ მოლეკულაში აკუმულირებული ენერგიის მთლიანი მოცულობა, არეკლილ და სითბოს სახით აორთქლებულ ენერგიასთან ერთად ტოლია მთლიანი მზის ენერგიისა, რომელსაც შთანთქავს მცენარე. ეკოსისტემის ეკოლოგიის ერთ-ერთი სფეროს საქმიანობას შეადგენს ამგვარი ენერგიის "ბიუჯეტის" გამოთვლა და ეკოსისტემაში ამ ენერგიის მოძრაობის აღწერა, იმისთვის, რომ ამ ენერგიის მოძრაობის მაკონტროლებელი ფაქტორები იქნას შესწავლილი.

თერმოდინამიკის მეორე კანონის ერთ-ერთი განმარტების მიხედვით ენერგიის გარდაქმნა არ შეიძლება იყოს სრულყოფილად ეფექტური. ენერგიის ნაწილი ყოველთვის იკარგება სითბოს სახით ნებისმიერი გარდაქმნის პროცესის დროს. (იხ. თავი 8). ეს კი ნიშნავს, რომ ჩვენ შეგვიძლია ეკოლოგიური ენერგიის გარდაქმნის გაზომვა იმგვარად, როგორც ელექტრონათურებისა და მანქანების ენერგიას ვზომავთ.

ეკოსისტემებში მოძრავი ენერგია საბოლოოდ იფანტება ჰაერში სითბოს სახით, ისე, რომ მზე რომ უწყვეტად არ ამარაგებდეს დედამიწას ენერგიით, ეკოსისტემა გაქრებოდა. ამისგან განსხვავებით ქიმიური ელემენტები მუდმივ ციკლაციაში იმყოფებიან. ნახშირბადის ან აზოტის ატომი მოძრაობს ტროფიკული დონიდან ტროფიკულ დონეში, ბოლოს დესტრუქტორებში, შემდეგ ისევ თავიდან იწყებს მოძრაობას და ასე დაუსრულებლად იმყოფება ციკლაციაში. ელემენტები გლობალურ მასშტაბში არ იკარგებიან. ისინი მოძრაობენ ერთი ეკოსისტემიდან მეორეში. ეკოსისტემაში და მთლიანად ბიოსფეროში ქიმიური ციკლაციის ანალიზი წარმოადგენს ეკოსისტემის ეკოლოგიის კვლევის სხვა სფეროს.

ტროფიკული ურთიერთობები

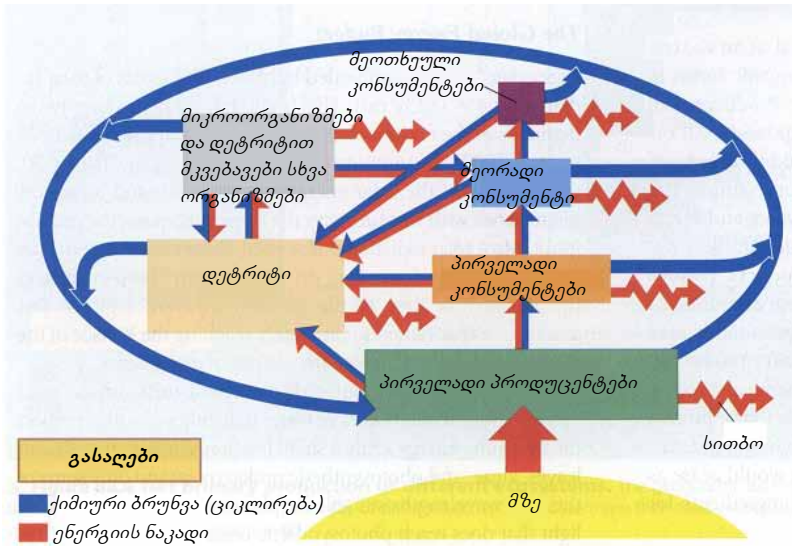
როგორც თქვენ 53-ე თავში ნახეთ, ეკოლოგები ორგანიზმებს ტროფიკულ დონეებს მიაკუთვნებენ მათი ძირითადი საკვებისა და ენერგიის წყაროს მიხედვით. სურათი 54.2. აჯამებს ტროფიკულ ურთიერთობებს ეკოსისტემაში. ტროფიკული დონე, რომელსაც საბოლოოდ ეყრდნობა ყველა სხვა დონე, შედგება აუტოტროფებისაგან, რომელთაც ასევე უწოდებენ ეკოსისტემის პირველად წარმომქმნელებს.

უმეტესობა აუტოტროფებისა ფოტოსინთეზური ორგანიზმებია, რომლებიც იყენებენ მზის ენერგიას შაქრებისა და სხვა ორგანული კომპონენტების სინთეზირებისათვის, რომელთაც ისინი შემდეგ იყენებენ უჯრედული სუნთქვისათვის და ზრდისათვის. ბიოსფეროს ძირითად აუტოტროფებს მცენარეები, მურაწყალმცენარეები და ფოტოსინთეზური პროკარიოტები წარმოადგენენ, თუმცა ქიმიოსინთეტური პროკარიოტებიც არიან პირველადი წარმომქმნელები გარკვეულ ეკოსისტემებში, როგორიცაა მაგალითად, წყალღრმა ჰიდროთერმული ხვრელი. (იხ. სურათი 50.17.)

ტროფიკულ დონეებში ორგანიზმები, რომლებიც პირველადი წარმომქმნელების ზედა დონეზე არიან, წარმოადგენენ ჰეტეროტროფებს, რომლებიც პირდაპირი ან არაპირდაპირი გზით დამოკიდებულნი არიან პირველადი წარმომქმნელების ფოტოსინთეზურ პროდუქციაზე. ბალახისმჭამელები, რომლებიც ჭამენ მცენარეებს და სხვა პირველად წარმომქმნელებს არიან მეორადი მომხმარებლები. ხორცისმჭამელები, რომლებიც ჭამენ ბალახისმჭამელებს არიან მესამედი მომხმარებლები. ჰეტეროტროფების კიდევ ერთი მნიშვნელოვანი ჯგუფი შედგება დეტრიტისმჭამელებისგან. დეტრიტისმჭამელები ანუ დესტრუქტორები წარმოადგენენ ისეთ მომხმარებლებს, რომლებიც ენერგიას იღებენ დეტრიტებიდან, ანუ მკვდარი ორგანული ნივთიერებებიდან, როგორიცაა მკვდარი ორგანიზმის ნარჩენები, ფეკალიები, დაცვენილი ფოთლები და წაქცეული ხეები.

დესტრუქტორები

პროკარიოტები, სოკოვანები და ის ცხოველები, რომლებიც იკვებებიან ისე, როგორც დეტრიტისმჭამელები, შეადგენენ უმთავრეს მაკავშირებელს ეკოსისტემაში პირველად წარმომქმნელებსა და მომხმარებლებს შორის. ტყეში მაგალითად ჩიტები იკვებებიან მიწის ჭიებით, რომლებიც, თავის



▲ *სურათი 54.2* ***ეკოსისტემაში ენერგიისა და საკვების დინამიკის მიმოხილვა.*** *ენერგია ეკოსისტემაში გარედან შედის, მიმოივლის მას და გარეთ გაედინება. ქიმიური საკვები კი ეკოსისტემის შიგნით ბრუნავს. ამ ზოგად სქემაზე ენერგია (ნარინჯისფერი ისრები) ეკოსისტემაში მზიდან, გამოსხივების სახით შედის, კვებით ქსელში ქიმიური ენერგიის სახით მოძრაობს და სისტემიდან სითბოს გამოსხივების სახით გამოედინება. კვებით დონეებს შორის საკვების გადაადგილება ძირითადად (ლურჯი ისრები) დეტრიტით სრულდება; დეტრიტი საკვებია, რომელიც პირველად პროდუცენტებთან ბრუნდება.*



▲ *სურათი 54.3* ***სოკოები მკვდარ ხეს შლიან.***

მხრივ, იკვებებიან ფოთლის ნარჩენებით და მასთან დაკავშირებული პროკარიოტებითა და სოკოვანებით. მაგრამ მწარმოებლიდან მომხმარებლამდე არსებულ ამ არხზე უფრო მნიშვნელოვან რესურს წარმოადგენს ის როლი, რომელსაც დეტრიტისმჭამელები თამაშობენ არსებითი ქიმიური ელემენტების წარმოქმნაში, რომლებიც წარმომქმნელებისთვის ხელმისაწვდომი ხდება.

დეტრიტისმჭამელები შლიან ორგანულ მასალას ეკოსისტემაში და გადასცემენ ქიმიურ ელემენტებს ორგანული ფორმით ისეთ აბიოტურ რეზერვუარებს, როგორიცაა ნიადაგი, წყალი, ჰაერი. წარმომქმნელებს შემდეგ შეუძლიათ ამ ელემენტების ისევ ორგანულ კომპონენტებად გარდაქმნა. ყველა ორგანიზმი ახორციელებს ერთგვარ დესტრუქციულ ოპერაციას, ორგანული მოლეკულების დაშლით, მაგალითად უჯრედული სუნთქვისას. მაგრამ ეკოსისტემის ძირითადი დესტრუქტორები არიან პროკარიოტები და სოკოვანები, რომლებიც გამოყოფენ ფერმენტებს, რომლებიც ორგანულ ნივთიერებებს გადაამუშავებენ. შემდეგ ეს დესტრუქტორები შთანთქავენ დაშლილ პროდუქტს (სურათი 54.3). პროკარიოტებისა და სოკოვანების მიერ განხორციელებულ დესტრუქციაზეა დამოკიდებული ყველა ტროფიკულ დონეზე მეტი წილი ორგანული ნივთიერებების გარდაქმნა არაორგანულ შემადგენლებად, რომელთაც პირველადი წარმომქმნელები მოიხმარენ და ამდენად ეკოსისტემის ქიმიური ციკლაციის ყულფი იკვრება. იმის გამო, რომ დეტრიტისმჭამელების უმეტესობა ადამიანის თვალისთვის შეუმჩნეველია, დესტრუქცია წარმოადგენს არასათანადოდ დაფასებულ ეკოლოგიურ პროცესს.

კონცეფცია შემოწმება 54.1

1. რატომ უწოდებენ ეკოსისტემაში ენერგიის გადაცემას ენერგიის მოძრაობას (დინებას) და არა ენერგიის ციკლაციას?
2. როგორ ხსნის თერმოდინამიკის მეორე კანონი იმას, თუ რატომ უნდა იყოს ეკოსისტემაში ენერგიის მიწოდება უწყვეტი?
3. რატომ არიან დესტრუქტორები არსებითი მნიშვნელობის მქონენი ეკოსისტემის შენარჩუნებისათვის?

კონცეფცია 54.2

ფიზიკური და ქიმიური ფაქტორები ზღუდავენ ეკოსისტემაში პირველადი წარმოქმნის პროცესს

ეკოსისტემის პირველადი წარმოქმნის პროცესს წარმოადგენს აუტოტროფების მიერ შუქის ენერგიის გარდაქმნა ქიმიურ ენერგიად (ორგანულ შემადგენლებად) მოცემული დროის განმავლობაში. ეს ფოტოსინთეზური პროდუქტი წარმოადგენს საწყის წერტილს ეკოსისტემის მეტაბოლიზმისა და ენერგიის მოძრაობის შესასწავლად.

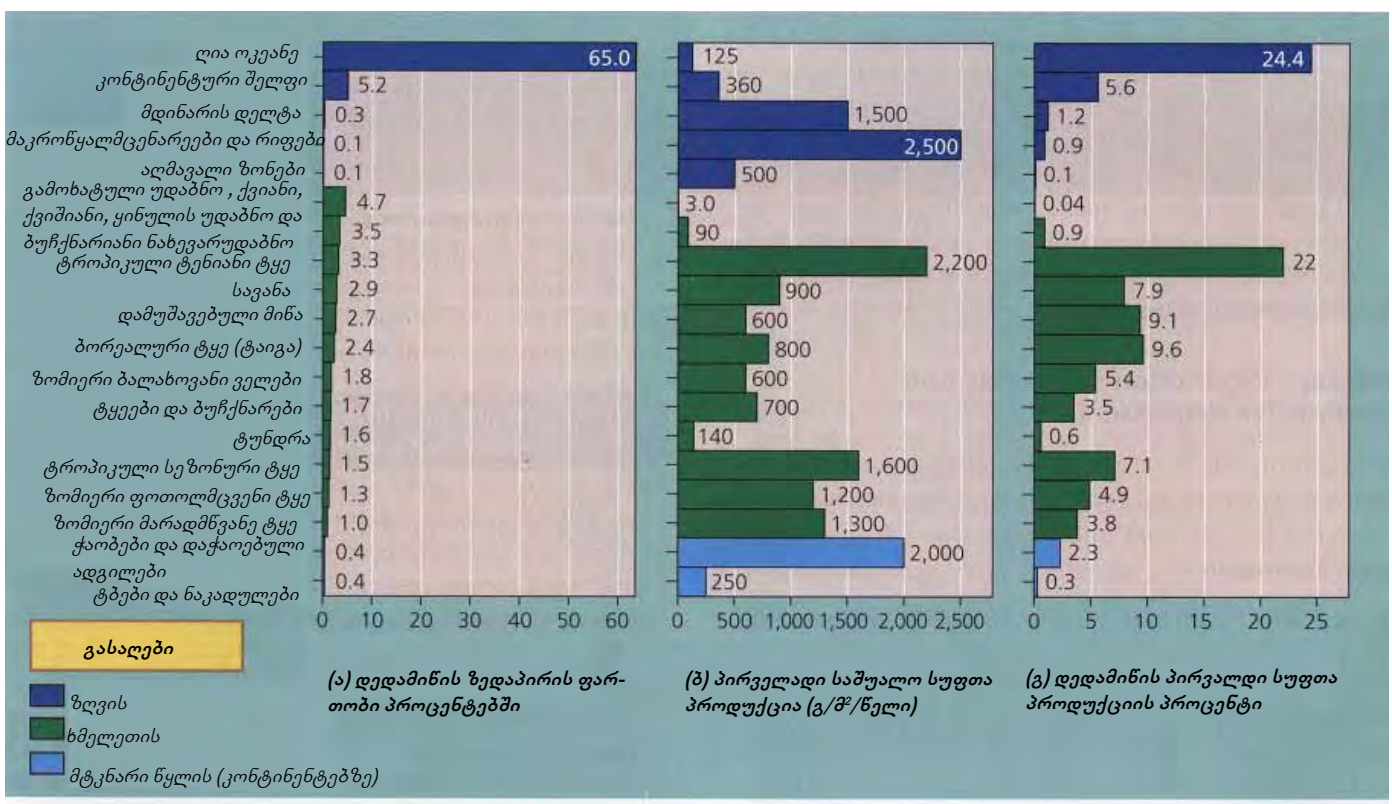
ეკოსისტემის ენერგიის ბიუჯეტები

პირველადი წარმომქმნელების უმეტესობა იყენებს შუქის ენერგიას, ენერგიით მდიდარი ოგანული მოლეკულების სინთეზირებისათვის, რომლებიც შემდგომში შეიძლება დაიშალონ იმისათვის, რომ გენერირდეს ATP (იხ. თავი 10). მომხმარებელი თავის ენერგიის საწვავს იძენენ მეორადად (ან მესამედად და მეოთხედადაც კი) საკვები ქსელების მეშვეობით ისე, როგორც ეს მოცემულია სურათზე 53.13. ამიტომ ფოტოსინთეზური მწარმოებლობა ადგენს მთელი ეკოსისტემის ენერგიის ბიუჯეტის ხარჯვის ლიმიტს.

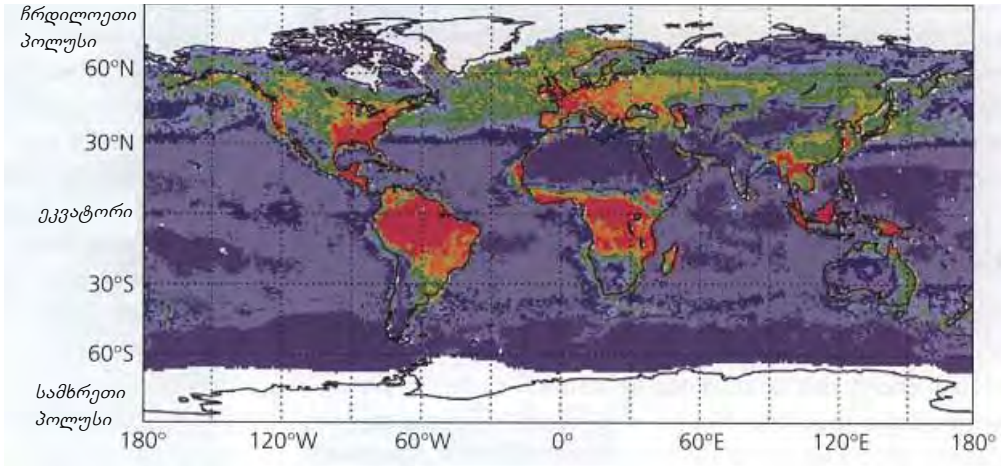
ძლიერი ენერგიის ბიუჯეტი

ყოველდღიურად დედამიწაზე ხდება 1022 ჯოელი მზის რადიაცია (1 ჯოელი = 0,239 კალორიას). ეს ენერგიასაკმარისია იმისთვის, რომ მთელი ადამიანური პოპულაცია მომარაგდეს საჭირო ენერგიით დაახლოებით 25 წლით 2004 სამომხმარებლო დონეზე. როგორც ეს 50-ე თავში იყო აღწერილი, მზის იმ ენერგიის ინტენსიურობა, რომელიც დედამიწაზე და მის ატმოსფეროზე იფრქვევა, განსხვავებულია განედების მიხედვით. ტროპიკული რეგიონები იღებენ ყველაზე უფრო მეტ ენერგიას. მზის ენერგიის უმეტესი ნაწილი შთაინთქმება, იფანტება ანდა ირეკლება ატმოსფეროს მიერ. ეს დამოკიდებულია ღრუბლების საფარის ვარიაციებზე და ჰაერში მტვრის ოდენობაზე სხვადასხვა რეგიონებში. მზის ენერგიის ის რაოდენობა, რომელიც საბოლოოდ დედამიწის ზედაპირამდე აღწევს, განსაზღვრავს დედამიწაზე ეკოსისტემების ფოტოსინთეზურ მარაგს.

მზის რადიაციის დიდი წილი აღწევს დედამიწის ზედაპირის სახმელეთო ნაწილზე, შიშველ ხმელეთზე და დედამიწის წყლურ წარმონაქმნებზე, რომლებიც ან შთანთქავენ, ან ირეკლავენ შემოსულ ენერგიას. მხოლოდ მცირე ნაწილი ეცე-



▲ *სურათი 54.4* ***სხვადასხვა ეკოსისტემების სუფთა პირველადი პროდუქცია.*** *გეოგრაფიული დაცილება* ***(ა)*** *და სხვადასხვა ეკოსისტემების არეალის ერთეულზე მოსული პირველადი სუფთა პროდუქცია* ***(ბ)*** *განსაზღვრავს ეკოსისტემების მთლიან შენატანს მსოფლიოს სუფთა პირველად პროდუქციაში* ***(გ)***.



▲ *სურათი 54.5* ***დედამიწის რეგიონალური წლიური პირველადი სუფთა პროდუქცია.*** *გამოსახულება ეყრდნობა მონაცემებს, როგორიცაა თანამგზავრებით დადგენილი ქლოროფილის სიმჭიდროვე. შედარებით ღია იისფერი რეგიონები დაბალი პირველადი სუფთა პროდუქციის მაჩვენებელია, მუქი იისფერი, ღია ცისფერი, მუქი მწვანე, ღია მწვანე, ყვიოთელი, ნარინჯისფერი და წითელი ფერებით ასახულია სუფთა პირველადი პროდუქციის ზრდა (ჩამონათვალის მიხედვით). ოკეანედან მოპოვებული მონაცემები 1978-1983 წლის მონაცემების საშუალოს ეფუძნება. ხმელეთის მონაცემები 1982-1990 წლების საშუალოა.*

მა მცენარეთა ფოთლებს, წყალმცენარეებს და ფოტოსინთეზურ ფიტოპლანქტონებს და ამ ენერგიის მხოლოდ ნაწილია ფოტოსინთეზისათვის ვარგისი. იმ ხილვადი შუქის ნაწილის, რომელიც ფოტოსინთეზურ ორგანიზმებამდე ვერ აღწევს, მხოლოდ 1% გარდაიქმნება ქიმიურ ენერგიად ფოტოსინთეზის მეშვეობით. ასეთი ენერგიის ოდენობა დამოკიდებულია ორგანიზმის ტიპზე, შუქის დონეზე და სხვა ფაქტორებზე. მიუხედავად იმისა, რომ მზის მთლიანი გამოსხივების ის ნაწილი, რომელსაც საბოლოოდ იღებენ ფოტოსინთეზური ორგანიზმები, ძალიან მცირეა, პირდაპირი წარმომქმნელები მთელს დედამიწაზე კოლექტიურად წარმოქმნიან, დაახლოებით, 170 მილიარდ ტონა ორგანულ მასალას წელიწადში.

მთლიანი პირველადი პროდუქცია და წმინდა პირველადი პროდუქცია

პირველადი პროდუქციის მთლიან მოცულობას ეკოსისტემაში უწოდებენ ეკოსისტემის **მთლიან პირველად პროდუქციას** (NPP= Net Primary Production). ეს არის შუქის ენერგიის მოცულობა, რომელიც გარდაიქმნება ქიმიურ ენერგიად ფოტოსინთეზის მეშვეობით დროის ერთ წილ მონაკვეთში. ცოცხალ მცენარეში ორგანულ მატერიად ამ პროდუქციის მთლიანი მოცულობა არ გროვდება, რადგანაც მცენარეები უჯრედული სუნთქვისას მოლეკულების ნაწილს იყენებენ, როგორც საწვავს. **წმინდა პირველადი პროდუქცია** (NPP= Net Primary Production) უდრის მთლიან პირველად პროდუქციას გამოკლებული ის ენერგია, რომელსაც პირველადი წარმომქმნელები იყენებენ სუნთქვისათვის (R):

$$NPP = GPP - P$$

ეკოლოგებისათვის წმინდა პირველადი პროდუქცია წარმოადგენს ამოსავალ, ძირითად საზომს, რადგანაც იგი უჩვენებს ქიმიური ენერგიის მოცულობას, რომელიც მომხმარებლისთვის იქნება ხელმისაწვდომი ეკოსისტემაში. მაგალითად, ტყეებში წმინდა პირველადი პროდუქცია შეიძლება ისეთი მცირე იყოს, როგორიცაა მთლიანი პირველადი პროდუქციის ერთი მეოთხედი. ხეებს უწევთ უფრო დიდი მასის: ტორსის, ტოტებისა და ფესვების უზრუნველყოფა სუნთქვით. ამიტომ სუნთქვაზე უფრო დიდი ენერგია იხარჯება ტყეებში, ვიდრე ბალახოვან ან მარცვლოვან თანასაზოგადოებებში.

წმინდა პირველადი პროდუქცია შეიძლება წარმოვადგინოთ, როგორც ენერგია, ერთ წილ ტერიტორიაზე დროის ერთ წილ მონაკვეთში (ჯ/მ^2/წელ.), ანდა როგორც ვეგეტაციის ბიომასა (წონა) დამატებული ეკოსისტემაზე ერთ წილ ტერიტორიაზე დროის ერთ წილ მონაკვეთში (გ/მ^2/წელ.) ყურადღება მიაქციეთ, რომ ბიომასა ჩვეულებრივ გამოიხატება ორგანული მასალის მშრალი წონის პირობებში, რადგანაც წყლის მოლეკულები არ შეიცავენ გამოსაყენებელ ენერგიას და რადგანაც მცენარეებში წყლის შემცველობა განსხვავებულია დროის სხვადასხვა მონაკვეთში. ეკოსისტემის წმინდა პირველადი პროდუქცია არ უნდა აგვერიოს ფოტოსინთეზურ აუტოტროფების მთლიან ბიომასაში, რომლებიც მოცემულ დროს არიან წარმოდგენილნი. წმინდა პირველადი პროდუქცია არის ახალი ბიომასის მოცულობა რომელიც დაემატა მოცემული დროის მონაკვეთში. თუმცა ტყეს ახასიათებს უფრო დიდი მთლიანი ბიომასა, მისი წმინდა პირველადი პროდუქცია ფაქტიურად შეიძლება უფრო ნაკლები იყოს ვიდრე ზოგიერთი დაბლობისა, რომლებიც არ გამოირჩევიან მდიდარი ვეგეტაციით, რადგანაც ცხოველები სწრაფად ითვისებენ მცენარეებს და რადგანაც ზოგიერთი მცენარე მხოლოდ ერთწლიანი.

ეკოსისტემები საგრძნობლად განსხვავდებიან ერთმანეთისაგან წმინდა პირველადი პროდუქციის მიხედვით და ასევე მათი წვლილის მიხედვით დედამიწის მთლიან პირველად წარმოებაში. (სურათი 54.4) ტროპიკული წვიმის ტყეები შედიან ყველაზე უფრო პროდუქტიულ სახმელეთო ეკოსისტემებში. მათი წილი უდიდესია პლანეტის საერთო წმინდა პირველად პროდუქციაში. ესტუარებსა და მარჯნის რიფებსაც ასევე ძალიან მაღალი წმინდა პირველადი პროდუქცია ახასიათებთ, მაგრამ მათი მთლიანი წვლილი გლობალურ პირველად პროდუქციაში შედარებით მცირეა, რადგან ეს ეკოსისტემები ფარავენ ტროპიკული წვიმის ტყეების მხოლოდ დაახლოებით ერთ-მეათედს. ღია ოკეანეებს წმინდა პირველადი პროდუქციის უფრო დიდი წილი აქვთ, ვიდრე ნებისმიერ ცალკე აღებულ

ეკოსისტემას, მაგარამ ეს მისი დიდი მოცულობის გამო ხდება. წმინდა პირველადი პროდუქცია ერთ წილ ტერიტორიაზე შედარებით დაბალია.

სატელიტური გამოსახულებები იძლევა პირველადი პროდუქციის მსოფლიო გლობალური მოდელების შესწავლის შესაძლებლობას. ყველაზე ძლიერ შთაბეჭდილებას ასეთი რუქებიდან ახდენს ის, თუ რამდენად არაპროდუქტიულები არიან ოკეანეების უმეტესობა ერთ წილ ტერიტორიაზე ტროპიკული ტყეების მაღალი პროდუქტიულობის ფონზე. მთლიანად სახმელეთო ეკოსისტემებზე მოდის გლობალური წმინდა პროდუქციის დაახლოებით ორი მესამედი და ზღვის ეკოსისტემებზე კი – ერთი მესამედი (**სურათი 54.5.**).

რა წარმოადგენს პირველადი პროდუქციის მაკონტროლებელ ანდა მალიმიტირებელ ფაქტორებს ეკოსისტემებში? სხვაგვარად თუ დავსვამთ იგივე შეკითხვას რა ფაქტორები შეგვიძლია ჩვენ შევცვალოთ, იმისათვის, რომ გავზარდოთ ან შევამციროთ პირველადი პროდუქცია მოცემულ ეკოსისტემაში?

ჩვენ ახლა განვიხილავთ პირველადი პროდუქციის მაკონტროლებელ ფაქტორებს აკვატურ ეკოსისტემაში.

პირველადი პროდუქცია ზღვის და მტკნარი წყლის ეკოსისტემებში

აკვატურ (ზღვისა და მტკნარი წყლის) ეკოსისტემებში, მნიშვნელოვანია როგორც შუქი, ასევე საკვები ნივთიერებები პირველადი პროდუქციის კონტროლისათვის.

შუქის ლიმიტაცია

იმის გამო, რომ მზის დასხივება ფოტოსინთეზს იწვევს, შეიძლება მოველოდეთ, რომ შუქი არის ამოსავალი ფაქტორი ოკეანეებში პირველადი წარმოებისათვის. მართლაც, შუქის

სურათი 54.6

კვლევა: რომელი საკვები ნივთიერებები ზღუდავენ ფიტოპლანქტონის პროდუქციას ლონგ აილენდის ნაპირის გასწვრივ?

ექსპერიმენტი

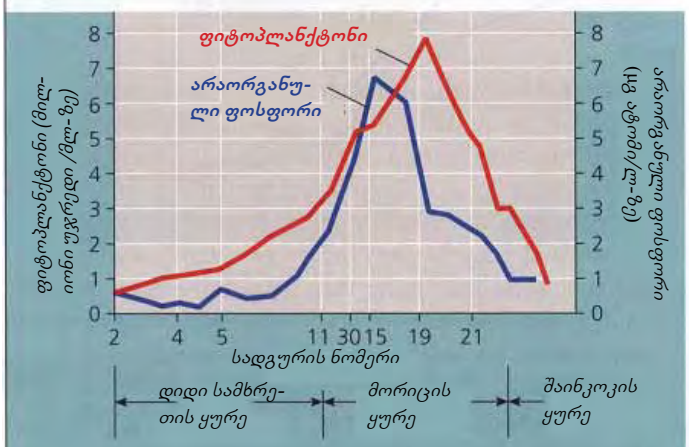
იხვის ფერმებიდან დაბინძურება კონცენტრირებულია მორის ყურესთან. დაბინძურების შედეგად ლონგ აილენდის სანაპირო წყალში აზოტი და ფოსფორი ხვდება. მკვლევრები Nannchloris atomus ფიტოპლანქტონს რამდენიმე ყურედან შეგროვილ წყალში კულტივირებდნენ.



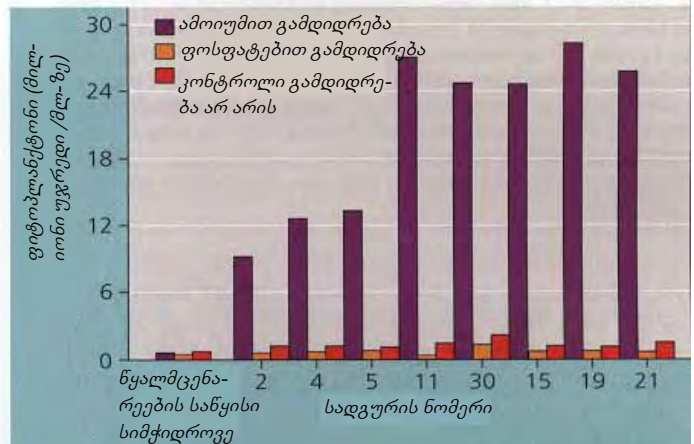
ლონგ აილენდის სანაპირო, ნიუ იორკი. *რუკაზე დატანილი ციფრებით აღნიშნულია მონაცემების შეგროვების სადგურები.*

შედეგები

ფიტოპლანქტონის რაოდენობა იზრდება წყალში ფოსფორის შემცველობის ზრდასთან ერთად (ა). აზოტს წყალმცენარეები მაშინვე ითვისებენ, ამიტომ სანაპიროს წყლებში თავისუფალი აზოტი არ დაფიქსირდა. ამონიუმის დამატება (NH_4^+) ყურეს წყალში ფიტოპლანქტონის მკვეთრ ზრდას იწვევდა, მაგრამ ფოსფატის (PO_4^{3-}) დამატებას წყალმცენარეების ზრდა არ მოჰყვა.



(ა) ფიტოპლანქტონის ბიომასა და ფოსფორის კონცენტრაცია



(ბ) ფიტოპლანქტონის რეაქცია საკვები ნივთიერებების შეტანაზე.

დასკვნა

ფოსფორის დამატებამ, რომელიც აქამდეც ბევრი იყო, არ იმოქმედა Nannochloris-ის ზრდაზე, მაგრამ აზოტის დამატებამ მკვეთრად გაზარდა წყალმცენარეების სიმჭიდროვე. მეცნიერებმა დაასკვნეს, რომ ამ ეკოსისტემაში ფიტოპლანქტონის ზრდის შემზღუდველი ნივთიერება აზოტია.

ცხრილი 54.1
სარგასის ზღვის ნიმუშების ექსპერიმენტული გამდიდრება საკვები ნივთიერებებით

ექსპერიმენტულ კულტურაზე დამატებული ნივთიერებები	^{14}C –ს ფარდობითი ათვისება კულტურების მიერ*
არ არის (კონტროლი)	1.00
მხოლოდ აზოტი (N) + *ფოსფორი* (P)	1.10
N+P+*მეტალები (რკინის გარდა)*	1.08
N + P + *მეტალები (რკინასთან ერთად)*	12.90
N + P + *რკინა*	12.00

**კულტურების მიერ ათვისებული 14C –ით პირველად პროდუქციას ზომავენ.*

მონაცემები Menzel and Ryther, Deep Sea Research 7(1961); 276-281.

შეჭრის სიღრმე გავლენას ახდენს პირველად წარმოებაზე ოკეანის ან ტბის მთელს ფოტიკურ ზონაში (იხ. სურათი 50.16.) მზის გამოსხივების ნახევარზე მეტი შთაინთქმება წყლის პირველი მეტრის სიღრმეზე. «წმინდა» წყალშიც კი რადიაციის მხოლოდ 5-10% აღწევს 20 მეტრის სიღრმეზე. თუ შუქი წარმოადგენს პირდაპირი პროდუქციის ლიმიტაციის უმთავრეს ფაქტორს ოკეანეში, ჩვენ უნდა მოველოდეთ, რომ პროდუქცია გაიზრდება გრადიენტების მიხედვით პოლუსებიდან ეკვატორისკენ, სადაც შუქის ინტენსივობა უდიდესია. თქვენ შეგიძლიათ ნახოთ **სურათზე 54.5**, რომ ამგვარი გრადიენტი არ არსებობს. ტროპიკებისა და სუბტროპიკების ზოგიერთი ტერიტორიები ძალიან არაპროდუქტიულია, მაშინ როცა ზოგიერთი მაღალი განედის ოკეანის რეგიონები შედარებით უფრო პროდუქტიულია. ოკეანეში პირდაპირი პროდუქცია მაკონტროლებელი ფაქტორი რაღაც სხვა უნდა იყოს.

საკვები ნივთიერებების ლიმიტაცია

როგორც ოკეანის სხვადასხვა გეოგრაფიულ რეგიონებში, ასევე ტბებში პირველად პროდუქციას საკვები ნივთიერებები უფრო მეტად აკონტროლებენ, ვიდრე შუქი. საკვები ნივთიერებების ლიმიტაცია წარმოადგენს ელემენტს, რაც უნდა დაემატოს იმისათვის, რომ პროდუქცია გაიზარდოს კონკრეტულ არეალში. ის საკვები ნივთიერებები, რომლებიც უფრო მეტად უკეთებენ ზღვის პროდუქციას ლიმიტაციას, არის ან აზოტი ან ფოსფორი. ამ საკვები ნივთიერებების კონცენტრაცია ძალიან დაბალია ფოტიკურ ზონაში, სადაც ფიტოპლანქტონები ცხოვრობენ. ბედის ირონიაა თუ რა, ისინი უფრო ჭარბად არიან ღრმა წყლებში, სადაც ფოტოსინთეზისათვის მეტისმეტად ბნელა.

როგორც **სურათზე 54.6** -ია მოცემული, საკვები ნივთიერებების შეყვანის ექსპერიმენტებმა დაადასტურეს, რომ აზოტი ზღუდავს ფიტოპლანქტონების ზრდას ნიუ-იორკში ლონგ აილანდის სამხრეთ სანაპიროსთან. ამ სამუშაოს პრაქტიკული გამოყენება წარმოადგენს წყალმცენარეების ჭარბი გამრავლების თავიდან არიდება, რასაც დაბინძურება იწვევს და რაც ფიტოპლანქტონების გამრავლებას უწყობს ხელს. ფოსფატის განულება ჩამდინარე წყლებში წყალმცენარეების ჭარბი გამრავლების პრობლემას ვერ გადაჭრის, თუ აზოტით დაბინძურებაც არ გაკონტროლდა. ოკეანის რამოდენიმე დიდ არეალსაც ახასიათებს ფიტოპლანქტონების სიჭარბე შედარებით დაბალი დონით, მიუხედავად იმისა, რომ იქ აზოტის კონცენტრაციის დონე შედარებით მაღალია. მაგალითად, სარგასოს ზღვის წყლები, რომლებიც წარმოადგენს ატლანტიკის ოკეანის სუბტროპიკულ რეგიონს, მსოფლიოში ყველაზე უფრო გამჭვირვალეა, იმის წყალობით, რომ იქ ფიტოპლანქტონების სიჭარბე ძალიან დაბალია. განოყიერების ექსპერიმენტების სერიებმა გამოავლინეს, რომ ამ შემთხვევაში პირველადი პროდუქციის ლიმიტაციას განაპირობებს რკინის მიკროსასუქის არსებობა **(სურათი 54.1)**.

იმის დამამტკიცებელი მონაცემი, რომ რკინა ზღუდავს პროდუქციას ზოგიერთი ოკეანის ეკოსისტემაში, დაადასტურეს ზღვის ეკოლოგებმაც, რომლებმაც ბოლო ორი ათწლეულის განმავლობაში რამოდენიმე ფართომასშტაბიანი საველე ექსპერიმენტი ჩაატარეს წყნარ ოკეანეში. მაგალითად, ერთ-ერთი შესწავლისას მკვლევარებმა მიმოფანტეს გახსნილი რკინის დაბალი კონცენტრაცია ოკეანის 72/მ^2 ფართობზე და შემდეგ ამოწმებდნენ ფიტოპლანქტონების სიჭარბეს 7 დღის განმავლობაში. აღინიშნა ფიტოპლანქტონების ჭარბი გამრავლება, კერძოდ წყლის სინჯებში 27-ჯერ გაზრდილი ქლოროფილის კონცენტრაცია აღინიშნა.

რატომ არის რკინის კონცენტრაცია ბუნებრივად დაბა-



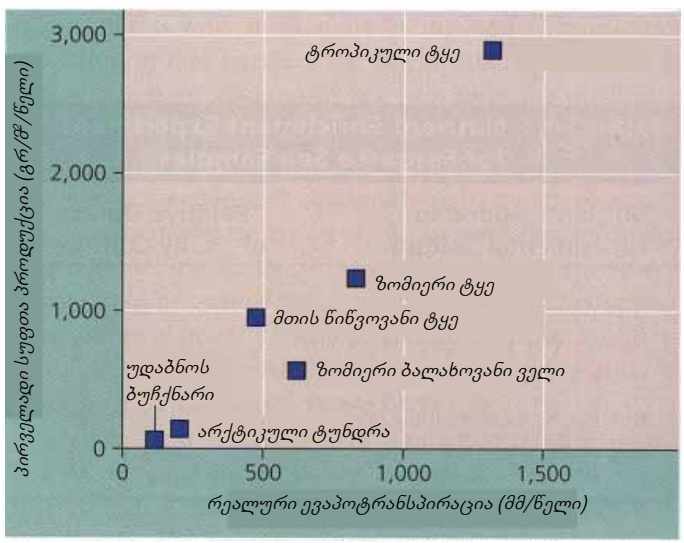
▲ *სურათი 54.7* ***ტბის ექსპერიმენტული ეუტროფიკაცია*** *(ტბის დაფარვა მცენარეებით). 1974 წელს, ამ ტბის მოშორებული ბასეინი ახლომდებარე ბასეინიდან პლასტიკური ბარიერით გამოყვეს და იქ არაორგანული ნახშირი, აზოტი და ფოსფორი შეიტანეს. ორ თვეში ეს ადგილი ლურჯ-მწვანე წყალმცენარეებით დაიფარა, რაც ფოტოსურათზე თეთრად ჩანს. ახლომდებარე ბასეინი, რომელსაც მხოლოდ ნახშირბადი და აზოტი დაამატეს, უცვლელი დარჩა. ამ შემთხვევაში ძირითადი შემზღუდველი ნივთიერება ფოსფორია. მისმა დამატებამ ლურჯ-მწვანე წყალმცენარეების ფეთქებადი ზრდა გამოიწვია.*

ლი ოკეანის გარკვეულ რეგიონებში? ქარის მიერ ხმელეთიდან მოტანილი მტვერი წარმოადგენს მთავარ პროცესს, რაც ოკეანეს რკინას აწვდის ხოლო წყნარი და ატლანტიკის ოკეანის ცენტრალურ ნაწილამდე შედარებით მცირე მოცულობის მტვერი აღწევს.

რკინის ფაქტორი წყლის ეკოსისტემებში ფაქტიურად დამოკიდებულია აზოტის ფაქტორზე. იქ, სადაც რკინა ლიმიტირებულია, რკინის დამატება სტიმულს აძლევს ციანობაქტერიის ზრდას, რომელიც აზოტს იზიდავს და გარდაქმნის ატმოსფერულ N_2-ს აზოტურ კომპონენტებად (იხ. თავი 27). ეს აზოტიანი საკვები, თავის მხრივ, სტიმულს აძლევს ეუკარიოტული ფიტოპლანქტონების ნაყოფიერებას. აღნიშნული ურთიერთობები ასე შეიძლება შეჯამდეს: სიღრმიდან ზედაპირისკენ მოძრავი წყლის არეალებში, სადაც საკვებით მდიდარი ღრმა წყლები ოკეანის ზედაპირისკენ მოძრაობენ, აღინიშნება განსაკუთრებულად მაღალი პირველადი პროდუქციის დონე. ეს კი ამყარებს ჰიპოთეზას იმის შესახებ, რომ საკვებზე მისაწვდომობა განსაზღვრავს ზღვის წყლებში პირველად პროდუქციას. საკვები ნივთიერებების სტაბილური არსებობა ხელს უწყობს ფიტოპლანქტონების პოპულაციების ზრდას, რომლებიც წარმოადგენენ ზღვის წყლების საკვები ქსელების საფუძველს. სიღრმიდან ზედაპირისკენ მოძრავი წყლის უდიდეს არეალს ვხვდებით ჩრდილო-ყინულოვან ოკეანეში, ასევე პერუს სანაპირო წყლებში, კალიფორნიასა და აღმოსავლეთ აფრიკის ზოგიერთ ნაწილში.

საკვები ნივთიერებების შეზღუდული რაოდენობა ასევე დამახასიათებელია მტკნარი წყლის ტბებისათვისაც. 1970-იან წლებში კანადის ალბერტას უნივერსიტეტის მკვლევარებმა, დეივიდ შინდლერის ჩათვლით, შენიშნეს, რომ ჩამდინარე წყლებმა და მინდვრებიდან და ფერმებიდან სასუქების ჩადინებამ ძალიან დიდი რაოდენობის საკვები ნივთიერებები შემატეს ტბებს. მრავალი ტბის ფიტოპლანქტონების თანასაზოგადოებებში, რომლებშიც ჭარბობდნენ დიატომები ანდა მწვანე ალგეა, ახლა ციანობაქტერიების სიჭარბე აღინიშნა. ამ პროცესმა, რომელიც ცნობილია, როგორც ეუთროფიკაცია (ბერძნული სიტყვიდან eutrophos – საკვებით კარგად მომარაგებული), ძალიან ფართო მასშტაბის ეკოლოგიური შედეგი გამოიღო. მან თითქმის მთლიანად მოსპო ტბის ყველაზე უფრო ტოლერანტული თევზის სახეობები (იხ. სურათი 50.17)

ეუთროფიკაციის კონტროლი მოითხოვს იმის ცოდნას, თუ რომელი სახის სასუქი უწყობს ხელს ციანობაქტერიების აყვავებას. აზოტი იშვიათად წარმოადგენს პირველადი პროდუქციის მალიმიტირებელ ფაქტორს ტბებში. შინდლერმა მთლიანი ტბის ექსპერიმენტთა სერიები ჩაატარა, რომლებმაც უჩვენეს, რომ ფოსფორი წარმოადგენს იმგვარ სასუქს, რომელიც ციანობაქტერიების ზრდას ზღუდავს (სურათი 54.7). მისმა ექსპერიმენტებმა სათავე დაუდო ფოსფორისაგან თავისუფალი სადეზინფექციო საშუალებების გამოყენებასა და წყლის ხარისხის მაკონტროლებელ სხვა რეფორმებს.



▲ *სურათი 54.8* ***შერჩეულ ეკოსისტემებში რეალური ევაპოტრანსპირაციის (ტემპერატურა და ტენიანობა) კავშირი ხმელეთის პირველად სუფთა პროდუქციასთან.***

სურათი 54.6

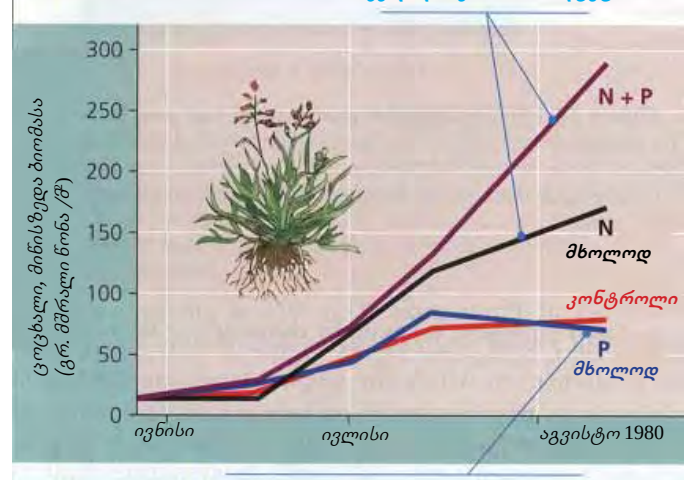
კვლევა: არის თუ არა ფოსფორი ან აზოტი ჰუბონის ტყეს მლაშე ჭაობების შემზღუდველი ნივთიერება?

ექსპერიმენტი

1980 წლის ზაფხულში მკვლევრებმა დაამატეს მლაშე ჭაობის ზოგიერთ ადგილებს ფოსფორი, სხვა ადგილებს აზოტი, სხვებში კი აზოტიც და ფოსფორიც. ზოგი ადგილი ხელუხლებელი დატოვეს (კონტროლი).

შედეგები აზოტის (N) დამატება ზრდის პირველად სუფთა პროდუქციას.

შედეგები



ექსპერიმენტულ ადგილებში, სადაც მხოლოდ ფოსფორი (P) იყო დამატებული, პროდუქცია საკონტროლო ადგილების პროდუქციას არ აღემატება (სადაც არაფერი არ იყო დამატებული).

დასკვნა

საკვები ნივთიერებებით ექსპერიმენტული გამდიდრების შედეგად დადგინდა, რომ ამ მლაშე ჭაობებში მცენარეების ზრდას აზოტი ზღუდავს.

სახმელეთო და ჭაობიანი ეკოსისტემის პირველადი პროდუქცია

ფართო გეოგრაფიული მასშტაბით, ტემპერატურა და ნესტი წარმოადგენენ სახმელეთო ჭაობიანი ეკოსისტემების პირველადი პროდუქციის მაკონტროლებელ ძირითად ფაქტორებს. მიაქციეთ ყურადღება სურათს 54.3.ბ. როგორც ხედავთ, ტროპიკული წვიმის ტყეები, თბილი ნალექიანი პირობებით, რაც ხელს უწყობს მცენარეთა ზრდას, ყველაზე უფრო პროდუქტიულ სახმელეთო ეკოსისტემებს წარმოადგენენ. ამისგან განსხვავებით, დაბალპროდუქტიული სახმელეთო ეკოსისტემები, როგორც წესი, მშრალი ადგილებია, მაგალითად, უდაბნო, რომელიც მცირე ნალექს იღებს, ანდა ცივი და მშრალი ადგილები, მაგალითად არქტიკის ტუნდრა. ამ ორ უკიდურესობას შორის მდებარეობს ზომიერი ტყეებისა და დაბლობების ეკოსისტემები, რომლებიც რბილი კლიმატით ხასიათდებიან და რომელთაც აქვთ საშუალო პროდუქტიულობის დონე. კლიმატის ამგვარი კონტრასტი შეიძლება გაიზომოს საზომით, რომელსაც ეწოდება **ფაქტიური ევაპოტრანსპირაცია**, რაც წარმოადგენს მცენარეების მიერ და ლანდშაპტიდან აორთქლებული წყლის წლიურ ოდენობას, რომელიც ჩვეულებრივ მილიმეტრებში იზომება. ფაქტიური ევაპოტრანსპირაცია იზრდება რეგიონში ნამის გამოყოფის ოდენობასთან და აორთქლებისთვის ხელის შემწყობი მზის ენერგიის ოდენობასთან ერთად. სურათი 54.8. უჩვენებს იმ მნიშვნელოვან პოზიტიურ ურთიერთობას, რაც არსებობს ფაქტიურ ევაპორაციასა და წმინდა პირველად პროდუქციას შორის შერჩეულ ეკოსისტემებში დაწყებული უდაბნოს ბუჩქნარებიდან ტროპიკული ტყეებით დამთავრებული.

უფრო ლოკალურ მასშტაბებში, მინერალური სასუქის რაოდენობამ ნიადაგში შეიძლება ითამაშოს წამყვანი როლი სახმელეთო და ჭაობიანი ეკოსისტემების პირველადი პროდუქციის ლიმიტაციაში. პირველადი პროდუქცია ნიადაგს სასუქს ზოგჯერ იმაზე სწრაფად აცლის, ვიდრე იგი ანაზღაურებას ასწრებს. რომელიმე სასუქის ნაკლებობამ შეიძლება გამოიწვიოს მცენარის ზრდის შეფერხება ანდა სულაც შეჩერება. ნაკლებსავარაუდოა, რომ ნიადაგის ყველა სასუქი შეიძლება ერთბაშად ამოიწუროს. თუ სასუქის რომელიმე სახეობა პროდუქციის შეზღუდვას იწვევს, ისეთი სასუქის დამატება, რომელიც პროდუქციის ლიმიტაციას არ იწვევს, იმ შემთხვევაშიც კი თუ ეს სასუქი მცირედ არის წარმოდგენილი, პროდუქციას სტიმულს არ მისცემს. მაგალითად, თუ აზოტი მცირეა, ფოსფორის დამატება პროდუქციას არ გაზრდის, მაგრამ აზოტის დამატებას ექნება წმასტიმულირებელი ეფექტი, მაშინ როცა, ვთქვათ, ფოსფორი ამოიწურება. (სურათი 54.9.). ფაქტიურად აზოტი და ფოსფორი ის სასუქებია, რომლებიც სახმელეთო და ჭაობიანი ეკოსისტემების პროდუქციას აკონტროლებენ.

სახმელეთო ეკოსისტემების პირველად პროდუქციასთან დაკავშირებულ კვლევებს პრაქტიკული გამოყენებაც აქვთ სოფლის მეურნეობაში. ფერმერები მაქსიმალიზაციას უკეთებენ მარცვლოვან მოსავალს სასუქის გამოყენებით, რომელშიც დაბალანსებული პროპორციითაა საკვები ნივთიერებები წარმოდგენილი ადგილობრივი ნიადაგისა და მოსავლის ტიპის მიხედვით.

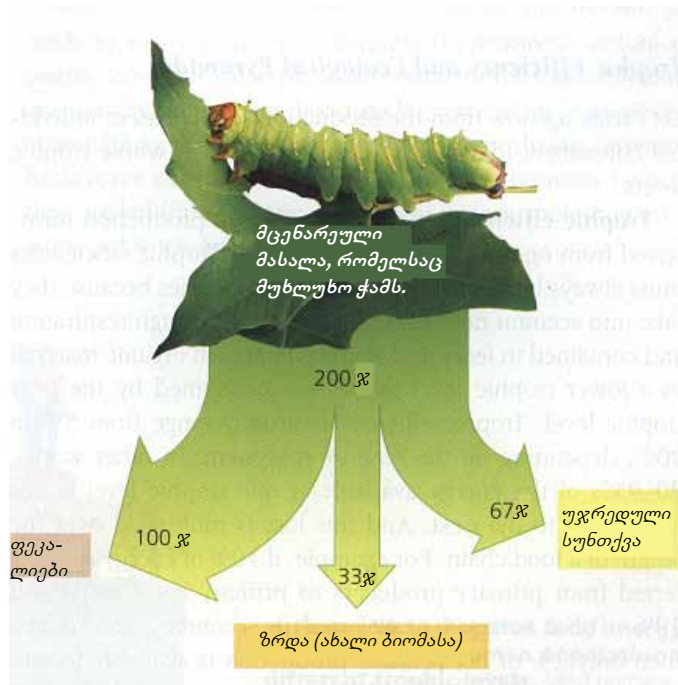
კონცეფცია შემოწმება 54.2

1. რატომ ინახავენ პირველადი წარმომქმნელები დედამიწის ატმოსფეროზე დასხივებილი მზის ენერგიის მხოლოდ მცირე ნაწილს?
2. როგორ შეუძლიათ ეკოლოგებს ექსპერიმენტული საშუალებებით ეკოსისტემაში პირველადი პროდუქციის მალიმიტირებელი ფაქტორის განსაზღვრა?
3. რატომ მოდის ღია ოკეანეზე დედამიწის პირველადი პროდუქციის თითქმის 25%, მიუხედავად იმისა, რომ იგი პირველადი პროდუქციის შედარებით დაბალი დონით ხასიათდება?
4. რატომ არის ეკოსისტემის წმინდა პირველადი პროდუქცია უფრო დაბალი, ვიდრე საერთო პირველადი პროდუქცია?

პასუხები იხ. დამატება ა)-ში.

კონცეფცია 53.3

ენერგიის გადაცემის ეფექტურობა დონეებს შორის ჩვეულებრივ 20%-ზე ნაკლებია

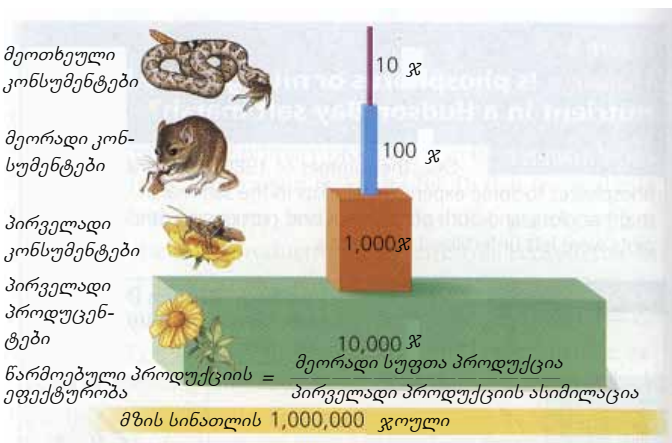


▲ *სურათი 54.10* ***ენერგიის გადანაწილება კვებითი ჯაჭვის რგოლში.*** *მეორად პროდუქციას (ზრდას) რეალურად მუხლუხოს საკვების 17%-ზე ნაკლები ხმარდება.*

მომხმარებლის საკვებში ქიმიური ენერგიის ოდენობა, რომელიც მის ბიომასად გარდაიქმნება მოცემული დროის მონაკვეთში, იწოდება ეკოსისტემის მეორად პროდუქციად. განვიხილოთ ორგანული ნივთიერების გადაცემა პირველადი წარმომქმნელიდან ბალახისმჭამელებისათვის, პირველადი მომხმარებლისთვის. უმეტესობა ეკოსისტემებში ბალახისმჭამელები ჭამენ მცენარეული მასალის მხოლოდ მცირე ნაწილს და მათ არ შეუძლიათ გადაამუშაონ მთელი მცენარეული მასალა, რასაც კი ისინი ჭამენ. ამას დაადასტურებს ყველა, ვინც კი ძროხების ფერმაში მოხვედრილა. ამგვარად პირველადი პროდუქციის მეტი წილი მომხმარებლის მიერ გამოუყენებელი რჩება. მოდით, ენერგიის გადაცემის ეს პროცესი უფრო დეტალურად გავაანალიზოთ.

პროდუქციის ეფექტურობა

უპირველეს ყოვლისა, განვიხილოთ მეორადი პროდუქცია ინდივიდუალურ ორგანიზმში, მუხლუხოში. როცა მუხლუხო მცენარის ფოთოლს ჭამს, 200 ჯ (48 კალ.)-დან მხოლოდ 33 ჯ, ანუ ფოთოლში არსებული ენერგიის ერთი მეექვსედია მოხმარებული მეორადი პროდუქციისათვის ანუ ზრდისთვის (სურათი 54.10). მუხლუხო დარჩენილი ენერგიის მხოლოდ ნაწილს ხარჯავს უჯრედულ სუნთქვაზე, ხოლო დანარჩენი ენერგია გამოიყოფა ფეკალიებით. ფეკალიებში დაგროვილი ენერგია ეკოსისტემაში რჩება და მას დეტრიტისმჭამელები მოიხმარენ. მუხლუხოს მიერ სუნთქვაზე დახარჯული ენერგია ეკოსისტემიდან იკარგება სითბოს სახით. ამის გამოა, მიჩნეული, რომ ენერგია ციკლაციას კი არ განიცდის ეკოსისტემაში, არამედ გადაეცემა და მოძრაობს ეკოსისტემაში. მეორადი მომხმარებლისთვის საკვებად ხელმისაწვდომია მხოლოდ ბალახისმჭამელების მიერ ბიომასად დაგროვილი ენერგია (ნაშიერის ზრდის ან ნაშიერის წარმოქმნის მეშვეობით დაგროვილი ენერგია).



▲ *სურათი 54.11* ***სუფთა პროდუქციის იდეალური პირამიდა.*** *ეს მაგალითი ეფუძნება კვებითი ჯაჭვის ყოველი რგოლის 10%-იან ეფექტურობას. მიაქციეთ ყურადღება, რომ პირველადი პროდუცენტები მათთვის მისაწვდომი მზის ენერგიის მხოლოდ 1% -ს იყენებენ პირველადი სუფთა პროდუქციის წარმოსაქმნელად.*

ჩვენს მიერ განხილული მუხლუხოს მაგალითში განხილულია საკვებად გამოყენებული ფოთლის ქსოვილი, რომელსაც მუხლუხო ფაქტიურად ითვისებს, მაგრამ იგი არაფერს გვეუბნება ფოთლის იმ ნაწილზე, რომელიც შეუჭმელი რჩება. სახელეთო ლანდშაპტების სიმწვანე წარმოადგენს იმის თვალსაჩინო სამხილს, რომ წმინდა პირველადი პროდუქციის უმეტესი ნაწილი ფაქტიურად აუთვისებელი რჩება ბალახისმჭამელთა მიერ და არ გარდაიქმნება მეორად პროდუქციად.

ჩვენ შეგვიძლია გამოვიანგარიშოთ (გავზომოთ) ცხოველთა, როგორც ენერგიის გადამცემთა ეფექტურობა შემდეგი ტოლობის გამოყენებით:

წმინდა მეორადი პროდუქცია არის ბიომასაში შენახული ზრდითა და რეპროდუქციით წარმოდგენილი ენერგია. ასიმილაცია შედგება მთლიანი ენერგიისაგან, რომელსაც იღებენ და გამოიყენებენ ზრდისათვის, რეპროდუქციისა და სუნთქვისათვის. პროდუქციის ეფექტურობა არის ენერგიის ნაწილი, რომელიც საკვებშია შენახული და რომელიც არ გამოიყენება სუნთქვისათვის. სურათზე 54.10. აღბეჭდილი მუხლუხოსათვის პროდუქციის ეფექტურობა შეადგენს 33%-ს. 100 ჯ ასიმილირებული ენერგიიდან 67 ჯ გამოიყენება სუნთქვისათვის. (აღსანიშნავია, რომ ენერგიის დაკარგვა, გადაუმუშავებელი მასალის სახით ფეკალიებში არ უკავშირდება ასიმილაციას). ჩიტებსა და ძუძუმწოვრებს საერთოდ დაბალი პროდუქციის ეფექტურობა ახასიათებთ, დაახლოებით 1 – 3%-ის ფარგლებში, რადგანაც ისინი ძალიან დიდ ენერგიას ხარჯავენ სხეულის სტაბილური, თბილი ტემპერატურის შესანარჩუნებლად. თევზებისათვის, რომლებიც ექთოთერმული ორგანიზმები არიან (იხ. თავი 40), პროდუქციის ეფექტურობა დაახლოებით 10%- შეადგენს. მწერები კიდევ უფრო ეფექტურები არიან. მათი პროდუქციის ეფექტურობა საშუალოდ 40% უდრის.

ტროფიკული ეფექტურობა და ეკოლოგიური პირამიდები

მოდით, გადავინაცვლოთ მომხმარებელი ინდივიდების პროდუქციის ეფექტურობიდან ენერგიის მოძრაობისკენ მთელს ტროფიკულ დონეებში. ტროფიკული ეფექტურობა არის ერთი ტროფიკული დონიდან მეორეზე გადასული პროდუქტიულობის პროცენტობა. ტროფიკული ეფექტურობა ყოველთვის უფრო ნაკლები უნდა იყოს, ვიდრე პროდუქტიულობის ეფექტურობა, რადგან იგი მხედველობაში იღებს არა მხოლოდ სუნთქვაზე დახარჯულ ენერგიას და ფეკალიებში შენახულ ენერგიას, არამედ ასევე ქვედა ტროფიკულ დონეზე არსებული ორგანული მასალის ენერგიასაც, რომლის მოხმარებაც არ მოხდა შემდგომ ტროფიკულ დონეზე. ტროფიკული ეფექტურობა საერთოდ მერყეობს 5%-დან 20%-მდე ეკოსისტემის ტიპის მიხედვით. სხვა სიტყვებით თუ ვიტყვით, ერთ ტროფიკულ დონეზე არსებული ენერგიის 80-95% არ გადაეცემა მეორე დონეს და ეს დანაკარგი მრავლდება საკვები ჯაჭვის მთელს სიგრძეზე. მაგალითად, თუ პირველადი წარმომქმნელებისგან პირველად მომხმარებელს გადაეცემა 10% ენერგია და აქედან 10% გადაეცემა მეორად მომხმარებელს, მაშინ მხოლოდ 1% წმინდა

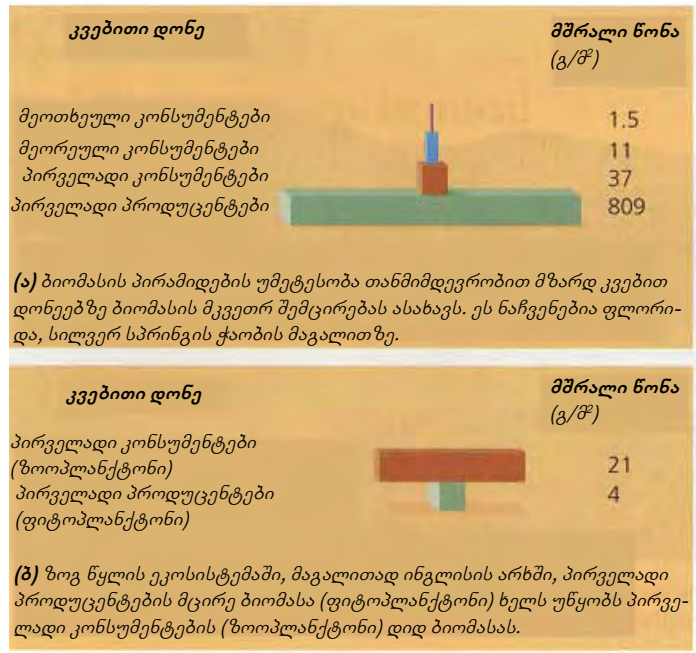
პირველადი პროდუქციისაა ხელმისაწვდომია მეორადი მომხმარებლისთვის. (10%-ის 10%).

პროდუქციის პირამიდები. ყოველი გადაცემისას ენერგიის ეს დანაკარგი საკვებ ჯაჭვში შეიძლება წარმოვადგინოთ წმინდა პროდუქციის პირამიდის სახით, რომელშიც ტროფიკული დონეები ბლოკებადაა შეკრული და პირამიდის საფუძველს კი შეადგენენ პირველადი წარმომქმნელები (სურათი 54.11.). თითოეული ბლოკის ზომა წმინდა პროდუქციის პროპორციულია და გამოხატულია ენერგიის ერთეულებით თითოეული ტროფიკული დონისათვის.

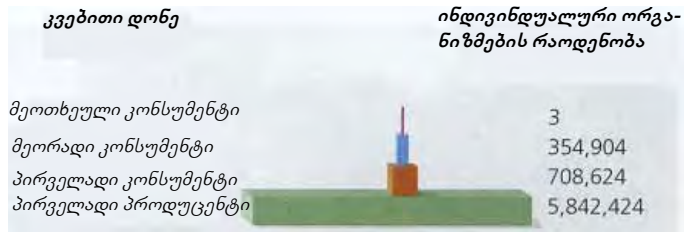
ბიომასის პირამიდები. დაბალი ტროფიკული ეფექტურობის ერთ-ერთ მნიშვნელოვან ეკოლოგიურ შედეგის წარმოდგენა შეიძლება ბიომასის პირამიდაში, რომელშიც თითოეული სარტყელი წარმოადგენს ორგანიზმების მთლიან მშრალ წონას ერთ ტროფიკულ დონეზე. ამ პირამიდის ქვედა დონეს შეადგენენ პირველადი წარმომქმნელები, ხოლო ზედა დონეს, მწვერვალს - ხორცისმჭამელები. უმეტესობა ბიომასის პირამიდებისა მკვეთრად ვიწროვდება, იმის გამო, რომ ენერგიის გადაცემა ტროფიკულ დონეებს შორის არაეფექტურია. (სურათი 54.12.ა.). გარკვეულ წლიურ ეკოსისტემებს კი ახასიათებთ ბიომასის პირამიდის შებრუნებული, საპირისპირო ფორმა: პირველადი მომხმარებლები ჭარბობენ წარმომქმნელებს. (სურათი 54.12.ბ.). ამგვარ შებრუნებულ ბიომასის პირამიდებს ვხვდებით იმის გამო, რომ წარმომქმნელები, ფიტოპლანქტონები, ძალიან სწრაფად იზრდებიან, მრავლდებიან და მათ ჭამენ ზოოპლანქტონები, რომლებიც არასდროს ქმნიან ძალიან დიდი ზომის პოპულაციებს. სხვა სიტყვებით, რომ ვთქვათ, ფიტოპლანქტონებს აქვთ მოკლე წრებრუნვის პერიოდი, რაც ნიშნავს, რომ მათ აქვთ მცირე საერთო ბიომასა მათ პროდუქციასთან შედარებით:

$$\text{ბრუნვის დრო} = \frac{\text{მოსავლის სტანდარტული ბიომასა (მგ/მ}^2\text{)}}{\text{პროდუქცია (მგ/მ}^2\text{/დღე)}}$$

იმის წყალობით, რომ ფიტოპლანქტონები ბიომასის ჩანაცვლებას ასეთი ჩქარი ტემპით აგრძელებენ, მათ შეუძლიათ უზრუნველყონ ზოოპლანქტონების ბიომასის ზრდა საკუთარ ბიომასაზე უფრო დიდ ზომამდე. იმის გამო, რომ ფიტოპლანქტონებს გაცილებით უფრო მაღალი პროდუქტიულობა ახასიათებთ, ვიდრე ზოოპლანქტონებს, პროდუქტიულობის პირამიდა ამ ეკოსისტემისათვის ფართოსაძირკვლიანია, იმგვარი, როგორც ეს მოცემულია სურათზე 54.11.



▲ *სურათი 54.12* ***ბიომასის პირამიდა.*** *რიცხვები აღნიშნავს ყველა ორგანიზმისთვის მშრალ წონას (გ/მ²) სხვადასხვა კვებით დონეზე.*



▲ *სურათი 54.13.* ***რიცხვების პირამიდა.*** *მიჩიგანში, Poa გვარის ბალახის მინდორში, თითქმის 6 მილიონ მცენარეზე დაფუძნებული ეკოსისტემა ზედა დონის მხოლოდ სამ მტაცებელს უზრუნველყოფს.*

რიცხობრივი პირამიდები. საკვები ჯაჭვის გასწვრივ ენერგიის პროგრესირებადი დანაკარგი მკვეთრად ზღუდავს ზედა დონის ხორცისმჭამელთა მთლიან ბიომასას, რომელთა უზრუნველყოფაც ნებისმიერ ეკოსისტემას შეუძლია. ფოტოსინთეზისას ფიქსირებული ქიმიური ენერგიის მხოლოდ დაახლოებით 0.1% თუ აღწევს საკვების ჯაჭვის გავლით



◀ *სურათი 54.14* ***ადამიანის პოპულაციისთვის სხვადასხვა კვებით დონეზე მისაწვდომი საკვების ფარდობითი ენერგია.*** *ადამიანების უმეტესობის რაციონი ამ ორ ექსტრემუმს შორის მდებარეობს.*



▲ *სურათი 54.15* ***მწვანე ეკოსისტემა.*** *ხმელეთის ეკოსისტემების უმეტესობის მცენარეების ბიომასა დიდია, ბალახისმჭამელი ცხოველების დიდი რაოდენობის მიუხედავად. მწვანე მსოფლიოს ჰიპოთეზა გვთავაზობს ამ მოვლენის შესაძლებელ ახსნას.*

მესამედ მომხმარებლამდე, მაგალითად, როგორიცაა გველი, შევარდენი ან ზვიგენი (იხ. სურათი 54.11.). ეს იძლევა იმის ახსნას, თუ რატომ შეიცავენ საკვები ჯაჭვების უმეტესობა მხოლოდ დაახლოებით ოთხ ან ხუთ ტროფიკულ დონეებს. (იხ. თავი 53.).

თუმცა არის სიტუაციები, როცა მრავალი მცირე ზომის მომხმარებელი იკვებება დიდი ზომის პირველადი წარმომქმნელით, მაგალითად, მწერები, რომლებიც იკვებებიან ხეებით. ზოგადად მტაცებლები ყოველთვის უფრო დიდი ზომისანი არიან, ვიდრე მათი მსხვერპლი ორგანიზმები. ამრიგად, ზედა დონის მტაცებლები დიდტანიანი ცხოველები არიან. ამის შედეგად ეკოლოგიური პირამიდის წვეროში ლიმიტირებული ბიომასა კონცენტრირებულია შედარებით მცირე რაოდენობის დიდტანიან ინდივიდებში. ეს ფენომენი ასახულია რიცხობრივ პირამიდაში, რომელშიც თითოეული ბლოკის ზომა პროპორციულია იმ ორგანიზმების რაოდენობისა, რომლებიც წარმოდგენილნი არიან იმ ტროფიკულ დონეზე (სურათი 54.13.). იმის გამო, რომ ზედა დონის მტაცებელთა პოპულაციები, როგორც წესი, მცირე ზომისაა და ცხოველები შეიძლება ფართოდ იყვნენ გაშლილი სივრცობრივად, მათ საცხოვრებელ გარემოში, მრავალი მტაცებელია გაწყვეტის გზაზე ისინი ასევე დამოკიდებულნი არიან ევოლუციურ შედეგებზეც, რაც პოპულაციის მცირე ზომასთანაა დაკავშირებული (რაც ჩვენ 23-ე თავში განვიხილეთ).

ეკოსისტემაში ენერგიის მოძრაობის დინამიკას მნიშვნელოვანი გამოყენება აქვს ადამიანის პოპულაციაში. ხორცის ჭამა შედარებით არაეფექტურ საშუალებას წარმოადგენს ფოტოსინთეზური პროდუქციის დასაუფლებლად. ადამიანი გაცილებით მეტ კალორიას მიიღებს გარკვეული ოდენობის მარცვლეულის ჭამის შემდეგ უშუალოდ, როგორც პირველადი მომხმარებელი, ვიდრე მაშინ, როცა ამავე რაოდენობის მარცვლეულს სხვა ტროფიკულ დონეს გადასცემს და შეჭამს მარცვლეულით ნაკვებ ცხოველებს (ძროხის ხორცს, ფრინველის ხორცს, ღორის ხორცს, ბატკნის ხორცსა და ფერმაში მოყვანილ თევზს). მსოფლიო მასშტაბის სოფლის მეურნეობას შეუძლია, ფაქტიურად წარმატებით უზრუნველყოს საკვებით გაცილებით უფრო მეტი ადამიანი, ვიდრე დღეს ხდება. მას უფრო ნაკლები ნათესი მიწები დასჭირდება ადამიანის საკვებით უზრუნველსაყოფად, თუადამიანი უფრო ეფექტურად კვებას დაიწყებს ანუ იქნება პირველადი მომხმარებელი და შეჭამს მხოლოდ მცენარეულ საკვებს (სურათი 54.14.).

მწვანე სამყაროს ჰიპოთეზა

ურიცხვი რაოდენობის პირველადი მომხმარებლის (ბალახისმჭამელების არსებობის) პირობებში როგორ შეგვიძლია ავხსნათ ის, რომ უმეტესობა სახმელეთო ეკოსისტემებისა ფაქტიურად სრულიად მწვანეა და დიდი რაოდენობის ვეგეტაციითა და მოსავლით ხასიათდებიან? მწვანე სამყაროს ჰიპოთეზის მიხედვით ხმელეთის ბინადარი ბალახისმჭამელები მოიხმარენ შედარებით მცირე მცენარეულ ბიომასას, რადგანაც ისინი მრავალი ფაქტორებით კონტროლდებიან, რომელთა შორისაა ასევე მტაცებლები, პარაზიტები და დაავადებები.

მაინც რამდენად მწვანეა ჩვენი მწვანე სამყარო? სახმელეთო ეკოსისტემის მცენარეულ ბიომასაში შენახულია მთლიანობაში დაახლოებით 83×10 (10) მეტრული ტონა ნაზშირბადი. ხოლო გლობალური სახმელეთო პირველადი პროდუქცია წარმოადგენს 5×10 (10) მეტრულ ტონა მცენარეულ ბიომასას ყოველ-

წლიურად. გლობალური მასშტაბით ბალახისმჭამელები მოიხმარენ მცენარეების წმინდა პირველადი პროდუქციის 17%-ზე ნაკლებს (დანარჩენის ათვისება ხდება დეტრიტისმჭამელების მიერ). ასე, რომ მთლიანობაში, ბალახისმჭამელები მცენარეების მხოლოდ უმცირეს განმანადგურებლებს წარმოადგენენ. რა თქმა უნდა, ზოგ ბალახისმჭამელს აქვს მოკლე დროში ადგილობრივი ვეგეტაციის სრული განადგურების პოტენცია. ამის მაგალითს აბრეშუმის ჭიის პოპულაციის აფეთქების უნარი, რის გამოც ისინი ზოგჯერ ტყიანი ტერიტორიებს მთლიანად ძარცვავენ ფოთლებისგან ამერიკის შეერთებული შტატების ჩრდილო აღმოსავლეთ ნაწილში. ამგვარ გამონაკლიებს გაოცებაში მოვყავართ, როგორ ახერხებს დედამიწა იმას, რომ ასეთი მწვანე იყოს. **(სურათი 54.15)**

მწვანე სამყაროს ჰიპოთეზა ბალახისმჭამელთა კონტროლის რამოდენიმე ფაქტორს ასახელებს: მცენარეებს აქვთ ბალახისმჭამელებისგან თავდაცვის მექანიზმები. ეს მექანიზმები მოიცავს ეკლებს, მავნე ქიმიკატებს, ისეთებს, რომლებიც 39-ე თავშია აღწერილი.

ჩვეულებრივ ბალახისმჭამელების ლიმიტაციის ფაქტორს წარმოადგენს არა ენერგიით უზრუნველყოფა, არამედ საკვები ნივთიერებები. ცხოველებს სჭირდებათ გარკვეული საკვები ნივთიერებები (საზრდო), როგორიცაა მაგალითად, ორგანული აზოტი (ცილები). მათი უზრუნველყოფა მცენარეებს მეტ-ნაკლებად შეუძლიათ. მწვანე ენერგიით უხვ სამყაროშიც კი ბალახისმჭამელის ზრდა და რეპროდუქცია რაოდენობრივად ლიმიტირებულია სასიცოცხლოდ აუცილებელი საკვები ნივთიერებების არსებობით.

აბიოტური ფაქტორები ლიმიტირებას უკეთებენ ბალახისმჭამელებს. ტემპერატურისა და ნალექის არახელსაყრელი სეზონური ცვლილებები წარმოადგენენ იმ აბიოტური ფაქტორების მაგალითებს, რომლებსაც შეუძლიათ საარსებო საშუალებათა შემცირებით ბალახისმჭამელთა რაოდენობა გარკვეულ გარემოში ისე შეამცირონ, რომ ვეგეტაციას სრული განადგურების საფრთხე არ შეექმნას.

ინტრასპეციფიკურ შეჯიბრს შეუძლია ბალახისმჭამელთა რაოდენობის ლიმიტაცია. ტერიტორიულ ქცევასა და სხვა შედეგებს, რასაც შეჯიბრი იწვევს, შეუძლია ბალახისმჭამელთა პოპულაციის სიმკვრივის იმ დონეზე ქვემოთ შენარჩუნება რისი გამოკვებაც ვეგეტაციას შეუძლია.

ინტრასპეციფიკური ურთიერთქმედებები აკონტროლებენ ბალახისმჭამელთა სიმჭიდროვეს. მწვანე სამყაროს ჰიპოთეზის მიხედვით მტაცებლები, პარაზიტები და დაავადებები წარმოადგენენ ბალისმჭამელთა პოპულაციის ლიმიტირების ყველაზე უფრო მნიშვნელოვან ფაქტორს. ეს ეხება თანასაზოგადოების სტრუქტურის ზემოდან ქვემო მიმართულების მოდელს (იხ. 53-ე თავი).

მომდევნო პარაგრაფში ჩვენ განვიხილავთ ქიმიური ელემენტებისა და ენერგიის გადაცემას, როგორც ეკოსისტემაში საკვები ნივთიერებების ციკლაციის პროცესის დიდი სურათის ნაწილს.

კონცეფცია შემოწმება 54.3

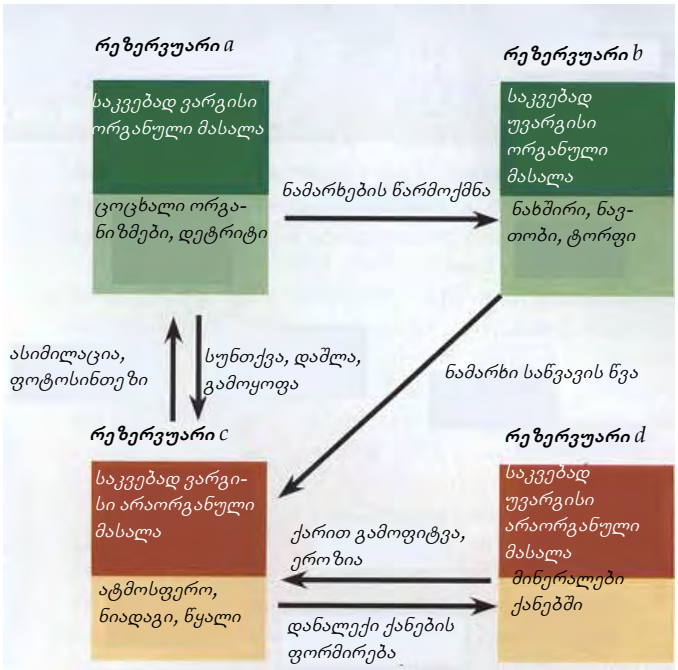
1. რა არის იმ მწერის წმინდა მეორადი პროდუქცია თუ იგი იკვებება მცენარის თესლით, რომელიც შეიცავს 100 ჯ. ენერგიას, იყენებს 30 ჯ. ენერგიას სუნთქვისთვის და გამოყოფს 50 ჯ. ენერგიას ფეკალიებში. რას შეადგენს მისი პროდუქციის ეფექტურობა?
2. გლობალური მასშტაბით ბალახისმჭამელები მოიხმარენ სახმელეთო მცენარეების წმინდა პირველადი პროდუქციის მხოლოდ 17%, თუმცა მცენარეული ბიომასის მეტი წილი საბოლოოდ მაინც არის მოხმარებული. ახსენით როგორ ხდება ეს.
3. რატომ აქვს პროდუქციის პირამიდას იგივე საერთო ფორმა, როგორიც ბიომასის პირამიდას უმეტეს ეკოსისტემებში? რა პირობებში შეიძლება განსხვავდებოდნენ ამ ორი პირამიდის ფორმები?

პასუხები იხ. დამატება ა)-ში.

კონცეფცია 54.4

მიკრობიული და გეოქიმიური პროცესების ხდება საკვები ნივთიერებების გადაცემა ეკოსისტემის ორგანულ და არაორგანულ ნაწილებს შორის

თუმცა ეკოსისტემების უმეტესობა იღებს არსებითად ამოუწურავ მზის ენერგიას, ხელმისაწვდომი მხოლოდ შეზღუდული რაოდენობის ქიმიური ელემენტებია. (მეტეორიტები, რომლებიც დროდადრო უტევენ დედამიწას, წარმოადგენენ ერთადერთ ექსტრასახმელეთო წყაროს ახალი ნივთიერებების წარმოსაქმნელად). ამიტომ სიცოცხლე დედამიწაზე დამოკიდებულია სასიცოცხლო მნიშვნელობის ქიმიური ელემენტების ციკლაციაზე. სანამ ორგანიზმი ცოცხალია, მისი ქიმიური მარაგის დიდი ნაწილი მუდმივ როტაციაშია, რადგანაც ხდება საკვები ნივთიერებების ასიმილაცია და ნარჩენი პროდუქტების გამოყოფა. ატომები, რომლებიც წარმოდგენილნი არიან ორგანიზმის კომპლექსურ მოლეკულებში როცა ორგანიზმი კვდება ბრუნდებიან ატმოსფეროში, წყალში ან ნიადაგში დესტრუქტორების საქმიანობის შედეგად, როგორც მარტივი კომპონენტები. დესტრუქციის ეს პროცესი ხელახლა ავსებს არაორგანული საკვები ნივთიერებების მარაგს, რომელთაც მცენარეები და სხვა აუტოტროფები იყენებენ ახალი ორგანული ნივთიერებების წარმოსაქმნელად. იმის გამო, რომ საკვები ნივთიერებების ციკლი მოიცავს როგორც ბიოტურ, ასევე აბიოტურ კომპონენტებს, მას ასევე უწოდებენ ბიოგეოქიმიურ ციკლს.



▲ *სურათი 54.16* ***საკვების ბრუნვის ზოგადი მოდელი.*** *ისრებით აღნიშნულია პროცესი, რომელიც საკვებს რეზერვუარებს შორის ამოძრავებს.*

ქიმიური ციკლაციის ზოგადი მოდელი

სპეციფიკური ქიმიური მოძრაობა ბიოქიმიური ციკლაციისას განსხვავებული ხასიათისაა, სხვადასხვა ელემენტებისა და ეკოსისტემის ტროფიკული სტრუქტურის მიხედვით. და მაინც, ჩვენ შეგვიძლია გამოვყოთ ბიოგეოქიმიური ციკლაციის ორი ზოგადი კატეგორია: გლობალური და ლოკალური. გაზისებრი ფორმა, რომელიც შედგება ნახშირბადის, ჟანგბადის, გოგირდის და აზოტისაგან, ატმოსფეროში გვხვდება და ამ ელემენტთა ციკლური მოძრაობა წარმოადგენს არსებითად გლობალურ სახეს. მაგალითად, ზოგი ნახშირბადისა და ჟანგბადის ატომი, რომელთაც მცენარე იღებს ჰაერიდან CO_2-ის ფორმით; შეიძლება ჰაერში დაბრუნდეს ორგანიზმის სუნთქვის მეშვეობით. სხვა, ნაკლებად მობილური (მოძრავი) ელემენტები, როგორიცაა ფოსფორი, კალიუმი და კალციუმი, უფრო ლოკალურ მასშტაბში გადიან ციკლაციას. ნიადაგი ამ ელემენტების ძირითად აბიოტურ რეზერვუარს წარმოადგენს. ეს ელემენტები ნიადაგიდან მცენარის ფესვების მიერ შთაინთქმევა და საბოლოოდ ისევ ნიადაგში ბრუნდება დესტრუქტორების მეშვეობით, ძირითადად, იგივე ადგილზე.

ვიდრე ინდივიდუალური ციკლაციის მაგალითებს უფრო დეტალურად განვიხილავდეთ, მოდით, ვნახოთ საკვები ნივთიერებების ციკლაციის ზოგადი მოდელი, რომელიც მოიცავს ელემენტების ძირითად რეზერვუარებსაც და იმ პროცესებსაც, რომელთა მეშვეობითაც რეზერვუარებს შორის ელემენტების გადაცემა ხდება. **(სურათი 54.16)**

თითოეულ რეზერვუარს ასხვავებენ ორი მახასიათებლის მიხედვით: ორგანულ მასალას შეიცავს იგი თუ არაორგანულს და ეს მასალა უშუალოდაა თუ არა ხელმისაწვდომი ორგანიზმებისათვის გამოსაყენებლად.

საკვები ნივთიერებები თვითონ ცოცხალ ორგანიზმებში და დეტრიტებში (სურათი 54.16. მოცემული რეზერვუარი) ხელმისაწვდომია სხვა ორგანიზმებისათვის, როცა მომხმარებელი იკვებება და როცა დეტრიტისმჭამელი მოიხმარს არაცოცხალ ორგანულ ნივთიერებებს. ზოგიერთი ნივთიერება, რომელიც გადაადგილდა ცოცხალი ორგანული რეზერვუარიდან მკვდარ ორგანულ რეზერვუარში (b რეზერვუარში) დიდი ხნის წინ, როცა მკვდარი ორგანიზმები დაიმარხა დალექვის შემდეგ მილიონობით წლების განმავლობაში, იქცა ნახშირად ან ტორფად (საწვავ ნარჩენებად). საკვები ნივთიერებების ამგვარი ნალექებიდან პირდაპირ ათვისება შეუძლებელია.

იმ არაორგანული მასალის (ელემენტებისა და კომპონენტების) ათვისება, რომლებიც წყალშია გახსნილი ანდა, რომლებიც წარმოდგენილია ჰაერში ან ნიადაგში (C რეზერვუარი) შესაძლებელია. ორგანიზმები ითვისებენ მასალას უშუალოდ რეზერვუარებიდან და აბრუნებენ ქიმიურ ელემენტებს უკან უჯრედული სუნთქვის, ექსკრეციისა და დესტრუქციის შედარებით სწრაფი პროცესების მეშვეობით. თუმცა ორგანიზმებს არ შეუძლიათ იმ არაორგანული ნივთიერებების პირდაპირი გზით ათვისება, რომლებიც კლდეებშია გამომწყვდეული (d რეზერვუარი), ეს საკვები ნივთიერებები ნელ-ნელა ხდება ხელმისაწვდომი ეროზიისა და ატმოსფერული პროცესების წყალობით. ამის მსგავსადვე, ორგანული მასალა, რომელიც მიუწვდომელია ორგანიზმებისთვის, გადადის არაორგანული საკვები ნივთიერების ხელმისაწვდომ რეზერვუარში, როცა საწვავი ნარჩენები დაიწვება და ატმოსფეროში გაუშვებს ორთქლს.

ელემენტების გარკვეულ ბიოგეოქიმიური ციკლაციისთვის თვალყურის დევნება გაცილებით უფრო რთულია, განსაკუთრებით იმის გამო, რომ ეკოსისტემები სხვა ეკოსისტემებთან ელემენტების გაცვლა-გამოცვლას ახდენენ. ტბორშიც კი, რომელსაც მკაფიო ფარგლები აქვს, ტბორისკენ დაბერილმა მტვერმა და ფოთლებმა და წყლის მწერების გამოჩენამ შეიძლება ძირითადი საკვები ნივთიერებების დამატება ან მოკლება გამოიწვიოს. ქიმიური ელემენტების ციკლაციისათვის თალყურის დევნება კიდევ უფრო საინტერესო და რთულია საზღვრების არმქონე სახმელეთო ეკოსისტემაში. ამის მიუხედავად, ეკოლოგებმა გამოიმუშავეს ქიმიური ციკლაციის სქემა რამოდენიმე ეკოსისტემაში. ეკოლოგები ქიმიურ ციკლაციას სწავლობენ იმ ელემენტების რადიაქტიური იზოტოპების მცირე რაოდენობის დამატების მეშვეობით, რომელთა შესწავლაც მათ სურთ ანდა ბუნებრივად არსებული სტაბილური არარადიაქტიული იზოტოპების მოძრაობისათვის თვალყურის დევნების მეშვეობით ეკოსისტემის სხვადასხვა ბიოტურ თუ აბიოტურ კომპონენტებში.

მიწაქიმიური ციკლები

სურათი 54.17 მომდევნო ორ გვერდზე, გვთავაზობს წყლის ფოსფორის ციკლაციის დეტალურ სურათს. დიაგრამებში ყურადღება გამახვილებულია ოთხ მნიშვნელოვან ფაქტორზე, რომელთაც

სწრაფი 54.6

ვვლევა: საკვების ციკლები

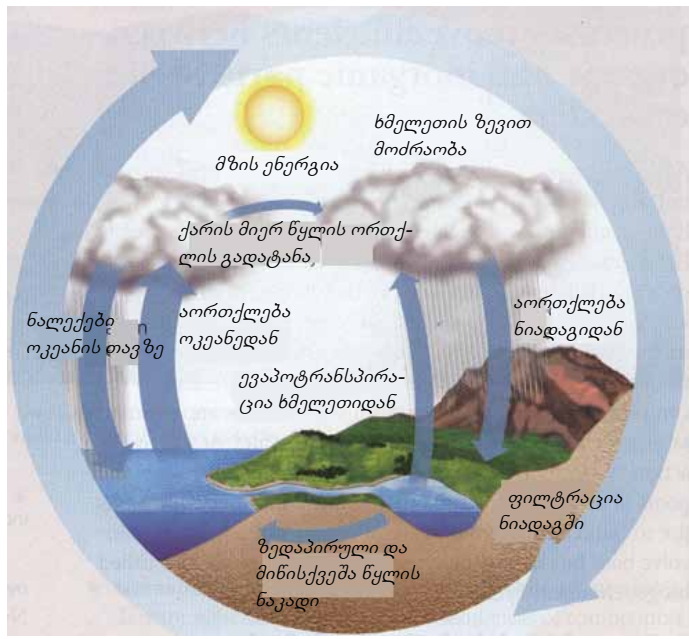
წყლის ბრუნვა

ბიოლოგიური მნიშვნელობა: *წყალი ყველა ორგანიზმისთვის აუცილებელია (იხილეთ თავი 3), მისი მისაწვდომობა ეკოსისტემაში მიმდინარე პროცესების სიჩქარეზე მოქმედებს, განსაკუთრებით ხმელეთის ეკოსისტემების პირველად პროდუქციაზე და დაშლაზე.*

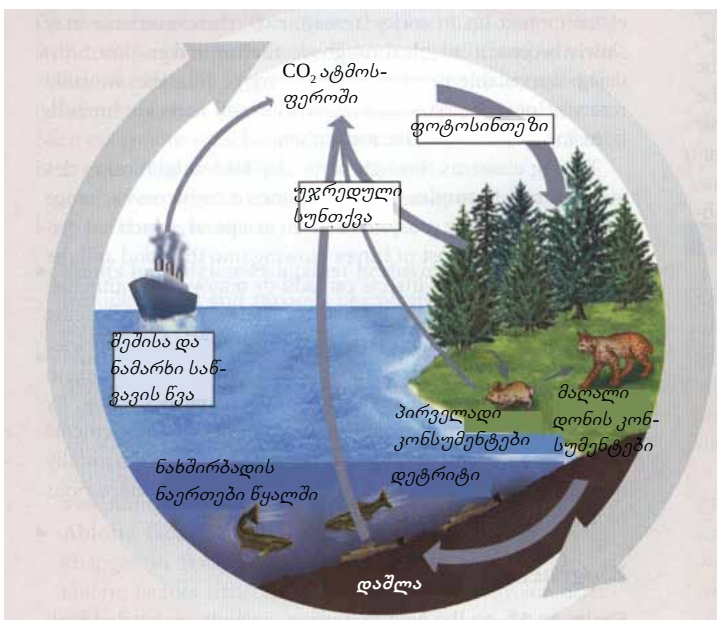
სიცოცხლისთვის მისაწვდომი ფორმები: *თხევადი წყალ პირველადი ფიზიკური ფაზაა, რომლის სახით ორგანიზმები წყალს იყენებენ, თუმცა ზოგ ორგანიზმს წყლის ორთქლის გამოყენებაც შეუძლია. ნიადაგის წყლის გაყინვამ შეიძლება შეამციროს ხმელეთის მცენარეებისთვის მისაწვდომი წყალის რაოდენობა.*

რეზერვუარები: *ოკეანები ბიოსფეროს წყლის 97%-ს შეიცავენ. დაახლოებით 2% პოლარულ ყინულებში და მყინვარებშია. დანარჩენი 1% ტბებში, მდინარეებში და მიწისქვეშა წყლებშია, ატმოსფეროში წყლის უმნიშვნელო პროცენტია.*

ძირითადი პროცესები: *წყლის ბრუნვას უზრუნველყოფს მზის ენერგიით თხევადი წყლის აორთქლება, წყლის ორთქლის კონდენსირება ღრუბლებში და ნალექები. ხმელეთის მცენარეების მიერ წყლის აორთქლება წყლის მნიშვნელოვან ნაწილს ამოძრავებს. ზედაპირული და მიწისქვეშა ნაკადულები წყალს ოკეანეს უბრუნებენ, რითაც წყლის ბრუნვა მთავრდება. დიაგრამაზე გამოსახული ისრების სიგანე ასახავს ყოველი პროცესის ფარდობით მონაწილეობას ბიოსფეროში წყლის ბრუნვაში.*



ნახშირბადის ბრუნვა



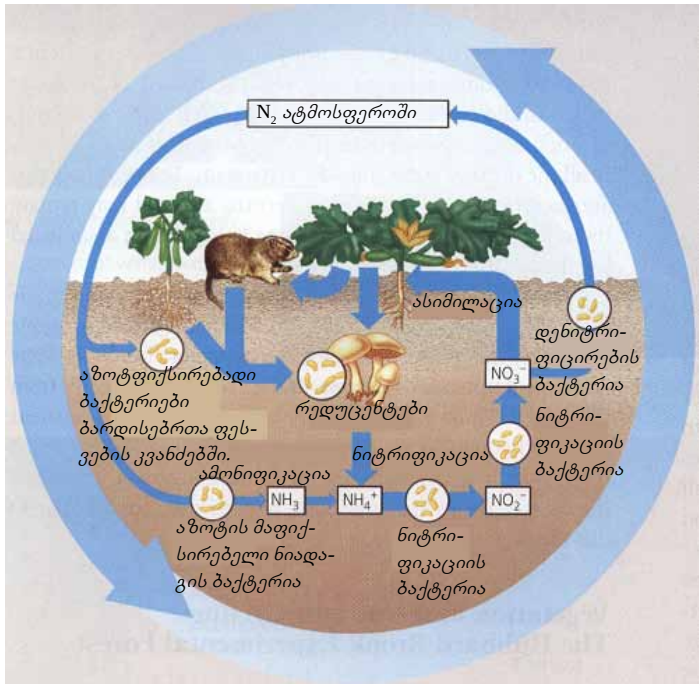
ბიოლოგიური მნიშვნელობა: *ნახშირბადი ყველა ორგანიზმისთვის აუცილებელი ორგანული მოლეკულების ჩონჩხს ქმნის.*

სიცოცხლისთვის მისაწვდომი ფორმები: *ფოტოსინთეზის უნარის მქონე ორგანიზმები ფოტოსინთეზის განმავლობაში CO_2-ს იყენებენ და ნახშირბადი ორგანულ ნაერთებში გადააქვთ, რომელსაც კონსუმენტები, ჰეტეროტროფული პროკარიოტების ჩათვლით, იყენებენ (იხილეთ თავი 27).*

რეზერვუარი: *ნახშირბადის ძირითადი რეზერვუარია ნამარხი საწვავი; ნიადაგი, წყლის ეკოსისტემის დალექილი მასალა, ოკეანეები (ნახშირბადის ნაერთების დაშლა), მცენარეული და ცხოველური ბიომასა და ატმოსფერო (CO_2). ყველაზე დიდი რეზერვუარი დანალექ ქანებშია, მაგალითად კირის საბადოები; თუმცა ეს წყარო ძალიან ნელა ბრუნავს.*

ძირითადი პროცესები: *მცენარეებისა და ფიტოპლანქტონის მიერ წარმოებული ფოტოსინთეზის შედეგად ყოველ წელს ატმოსფეროდან CO_2-ის მნიშვნელოვანი რაოდენობა გაედინება. ამ რაოდენობას თითქმის ათანაბრებს პროდუცენტების და კონსუმენტების მიერ უჯრედული სუნთქვისას ატმოსფეროში CO_2-ის გამოყოფა. გეოლოგიური დროის განმავლობაში CO_2-ის მნიშვნელოვან წყაროს ვულკანები წარმოადგენს. ნამარხი საწვავის დაწვის შედეგად ატმოსფეროში CO_2-ის მნიშვნელოვან რაოდენობა ხვდება. ისრების სიგანე ყოველი პროცესის ფარდობით შენატანს ასახავს.*

აზოტის ბრუნვა



ბიოლოგიური მნიშვნელობა: *აზოტი ამინომჟავებისა და ნუკლეინის მჟავების კომპონენტია. ის მცენარეების მნიშვნელოვანი საკვები ნივთიერებაა და ხშირად მათი არსებობის შემზღუდველი ფაქტორია.*

სიცოცხლისთვის მისაწვდომი ფორმები: *მცენარეებს და წყალმცენარეებს აზოტის შეთვისება ორი არაორგანული ფორმის სახით შეუძლია: ამიაკის (NH_4^+) და ნიტრატის (NO_3^-), ამ ნივთიერებებს და ასევე ნიტრიტს (NO_2^-) სხვადასხვა ბაქტერიები ითვისებენ, ცხოველები აზოტს მხოლოდ ორგანული ფორმების სახით ითვისებენ (მაგალითად ამინომჟავებსა და ცილებს).*

რეზერვუარი: *აზოტის მთავარი წყაროა ატმოსფერო, რომლის 80%-ს აზოტი შეადგენს (N_2). აზოტის სხვა რესურსია ნიადაგში, ტბების, ოკეანეების და მდინარეების დალექილ მასალაში აზოტის შენაერთები, ზედაპირულ და მიწისქვეშა სისტემების წყალში აზოტის ხსნარი და ცოცხალი ორგანიზმების ბიომასა.*

ძირითადი პროცესები: *აზოტის ეკოსისტემაში შეღწევის მთავარი გზა აზოტის ფიქსაციაა, ბაქტერიების მიერ $_2$-ის გარდაქმნა ფორმებში, რომელთა გამოყენება შესაძლებელია აზოტის შემცველი ორგანული ნივთიერებების სინთეზისთვის (იხ. თავი 37). აზოტის მცირე ნაწილის ფიქსაცია სინათლეზე ხდება. აზოტოვან სასუქებს, ნალექებსა და მტვრის ქარიშხალებს ასევე შეაქვთ ეკოსისტემაში NH_4^+-ის და NO_3^--ის მნიშვნელოვანი რაოდენობა. ამონიფიკაციის შედეგად ხდება ორგანული აზოტის დაშლა NH_4^+-მდე, ნიტრიფიკაციისას NH_4^+ გადაქცევა NO_3^--ად ნიტრიფიკაციის ბაქტერიების მიერ. ანაერობულ მდგომარეობაში დენიტრიფიკაციის ბაქტერიები ნივთიერებათა ცვლაში O_2-ის მაგივრად NO_3^--ს იყენებენ და ათავისუფლებენ N_2-ს. ეს პროცესი ცნობილია დენიტრიფიკაციის სახელით. ისრების სიგანე ასახავს ყოველი პროცესის ფარდობით შენატანს.*

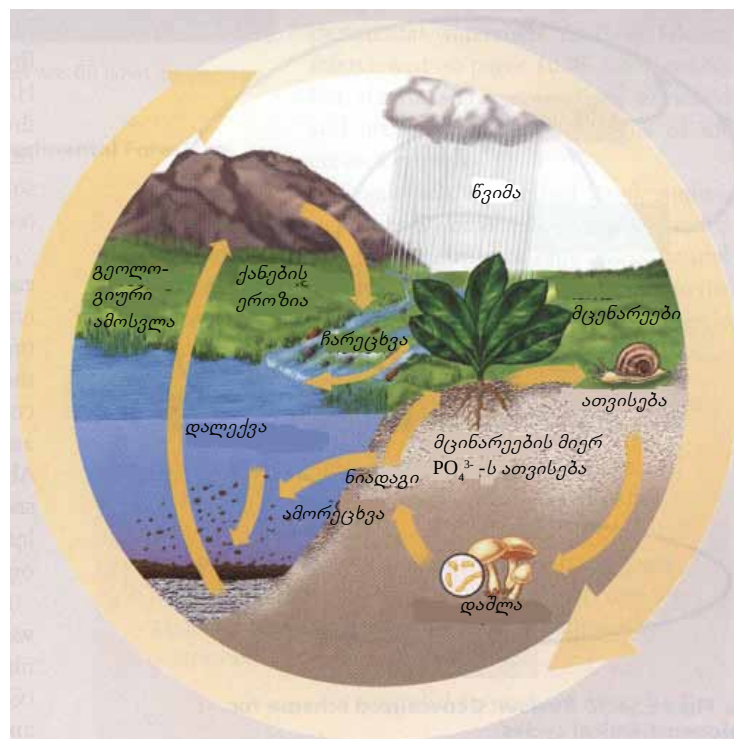
ფოსფორის ბრუნვა

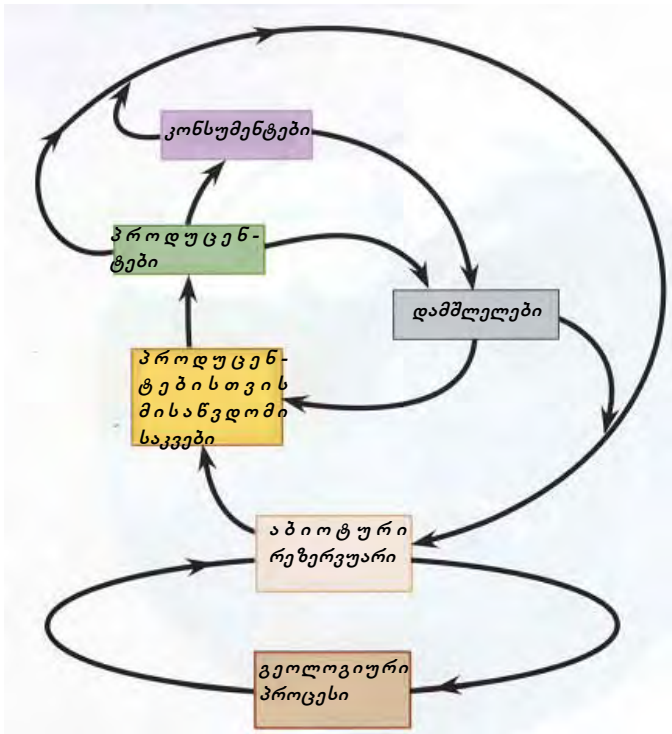
ბიოლოგიური მნიშვნელობა: *ორგანიზმებისთვის ფოსფორი ნუკლეინის მჟავების, ფოსფოლიპიდების, ᲐᲢᲤ-ის და სხვა ენერგიის შემნახველი მოლეკულების ერთ-ერთი მთავარი კომპონენტია. ის ასევე ძვლების და კბილების მინერალური შემადგენელი ნაწილია.*

სიცოცხლისთვის მისაწვდომი ფორმები: *ფოსფორის ერთადერთი ბიოლოგიურად მნიშვნელოვანი არაორგანული ნაერთია ფოსფატი (PO_4^{3-}), რომელსაც მცენარეები ადსორბირებენ და იყენებენ ორგანული ნაერთების სინთეზისთვის.*

რეზერვუარი: *ფოსფორის ყველაზე დიდი რაოდენობა წყლის დანალექ ქანებშია. ნიადაგში, ოკეანეებში (ხსნადი ფორმით) და ორგანიზმებში ასევე ფოსფორის დიდი რაოდენობაა. ჰუმუსი და ნიადაგის ნაწილაკები იერთებს ფოსფორს, ამიტომ ფოსფორის ბრუნვა ეკოსისტემაში ძალიან ლოკალიზებულია.*

ძირითადი პროცესები: *დანალექი ქანების ეროზიის შედეგად ნიადაგში ფოსფორი თანდათან შედის. გარკვეული რაოდენობა ხვდება მიწისქვეშა წყალში და ზედაპირულ წყალში და საბოლოოდ ზღვაშიც. პროდუცენტების მიერ შეთვისებული და ორგანულ მოლეკულებში მოხვედრილი ფოსფატი ხვდება კონსუმენტებში და ასე ვრცელდება კვებით ქსელში. ფოსფატი ბრუნდება ნიადაგში ან წყალში ან ბიომასის დაშლისა ან კონსუმენტების გამომყოფი ორგანოების ფუნქციონირების შედეგად. ატმოსფეროში ბრუნავს ფოსფორის მხოლოდ უმნიშვნელო რაოდენობა, ვინაიდან ფოსფორის შემცველი მნიშვნელოვანი აირები არ არსებობს. როგორც წესი ატმოსფეროში ფოსფორი ხმელეთის და ზღვის მტვერიდან ხვდება. ისრების სიგანე ასახავს ყოველი პროცესის ფარდობით შენატანს.*





▲ *სურათი 54.16* ***მიმოხილვა: ბიოქიმიური ციკლების ზოგადი სქემა***

ეკოლოგები განიხილავენ ხოლმე, ბიოგეოქიმიური ციკლების კვლევისას, ესენია:

1. თითოეული ქიმიური ელემენტის ბიოლოგიური მნიშვნელობა.
2. ორგანიზმის მიერ მოხმარებისას თითოეული ქიმიური ელემენტის ფორმა.
3. თითოეული ქიმიური ელემენტის ძირითადი საცავი ანუ რეზერვუარი.
4. ძირითადი პროცესები, რომლებიც ხელს უწყობენ თითოეული ქიმიური ელემენტის ბიოგეოქიმიური ციკლაციის პროცესს.

დესტრუქციის პროცესი და საკვები ნივთიერებების ციკლაციის დონე

ახლა, როცა ჩვენ უკვე განვიხილეთ რამოდენიმე ინდივიდუალური ბიოგეოქიმიური ციკლი, ჩვენ შეგვიძლია გადავხედოთ ქიმიური ციკლაციის ზოგად მოდელს, რომელიც მოცემულია **სურათზე 54.18.** მიაქციეთ ყურადღება დესტრუქტორების (დეტრიტისმჭამელების) ძირითად როლს. საკვები ნივთიერების ციკლაციის დონე ძალიან განსხვავებულია სხვადასხვა ეკოსისტემებში. ეს უმეტესწილად გამოწვეულია დესტრუქციული პროცესების განსხვავებული დონით. ტროპიკულ წვიმის ტყეებში, მაგალითად, ორგანული მასალის მეტი წილის გახრწნის პერიოდი შეადგენს რამოდენიმე თვიდან რამოდენიმე წელიწადის ხანგრძლივობის პერიოდს, მაშინ, როცა ზომიერ ტყეში გახრწნას საშუალოდ სჭირდება 4-დან 6 წლამდე პერიოდი. ეს სხვაობა გამოწვეულია იმით, რომ ტროპიკულ ტყეებში ტემპერატურა უფრო თბილია და ნალექიც უფრო უხვადაა. ტემპერატურა და წყლის არსებობა გავლენას ახდენს გახრწნის პროცესზე და ამდენად საკვები ნივთიერებების ციკლური მოძრაობის დროის ხანგრძლივობაზე. წმინდა პირველადი პროდუქციის მსგავსად სახმელეთო ეკოსისტემებში გახრწნის დონე იზრდება ფაქტიურად არსებულ ევაპოტრანსპირაციასთან ერთად. (სხვა ფაქტორებს, რომელთაც ასევე შეუძლიათ გავლენის მოხდენა საკვები ნივთიერებების ციკლურ მოძრაობაზე, წარმოადგენენ ადგილობრივი ნიადაგის ქიმიური შემადგენლობა და ხანძრების სიხშირე).

როცა დესტრუქციის პროცესს ტროპიკულ წვიმის ტყეებში აქვს ადგილი, ტყის ნიადაგის ზედაპირზე შედარებით მცირე ოდენობის ორგანული მასალა გროვდება ფოთლების ნარჩენების სახით. ეკოსისტემაში საკვები ნივთიერების დაახლოებით 75% მოდის ხეების ტორსებზე და დაახლოებით 10% ინახება ნიადაგში. ამდენად, ზოგიერთი საკვები ნივთიერების შედარებით დაბალი კონცენტრაცია ტროპიკული წვიმის ტყეების ნიადაგში გამოწვეულია ციკლური მოძრაობის სწრაფი ტემპით, და არა ეკოსისტემაში ამ ელემენტების სიმწირით. ზომიერ ტყეებში, სადაც დესტრუქციის პროცესი გაცილებით უფრო ნელა მიმდინარეობს, ნიადაგი შეიძლება შეიცავდეს მთლიანი ეკოსისტემის ორგანული მარაგის 50%. საკვები ნივთიერებები, რომლებიც წარმოდგენილია ზომიერი ტყეების დეტრიტებსა და ნიადაგში, შეიძლება ადგილზე დარჩეს საკმაოდ ხანგრძლივად ვიდრე მოხდებოდეს მათი მცენარეების მიერ შთანთქმა.

წყლის ეკოსისტემებში დესტრუქციის პროცესს, რომელიც მიმდინარეობს ანაერობულ ტალახში შეიძლება დასჭირდეს 50 და მეტი წელი. ფსკერის ნალექი ქანები სახმელეთო ეკოსისტემების დეტრიტული ფენების მსგავსია, თუმცა ალგეა და წყლის სხვა მცენარეები ჩვეულებრივ, საკვებ ნივთიერებებს უშუალოდ წყლიდან ითვისებენ, ამდენად ნალექი ქანები ხშირად წარმოქმნიან საკვები ნივთიერებების აუზებს და წყლის ეკოსისტემები ძალიან პროდუქტიულები მხოლოდ მაშინ არიან, როცა არსებობს ურთიერთგაცვლა წყლის ფსკერის ფენასა და წყლის ზედაპირს შორის (როგორც ესაა სიღრმიდან ზედაპირისკენ მოძრავი წყლის რეგიონებში, რომელთა შესახებაც ამავე თავში, წინ ვისაუბრეთ).

ვეგეტაციისა და საკვები ნივთიერებების ციკლური მოძრაობა: ჰამარდ მრუკის ექსპერიმენტული ტყე

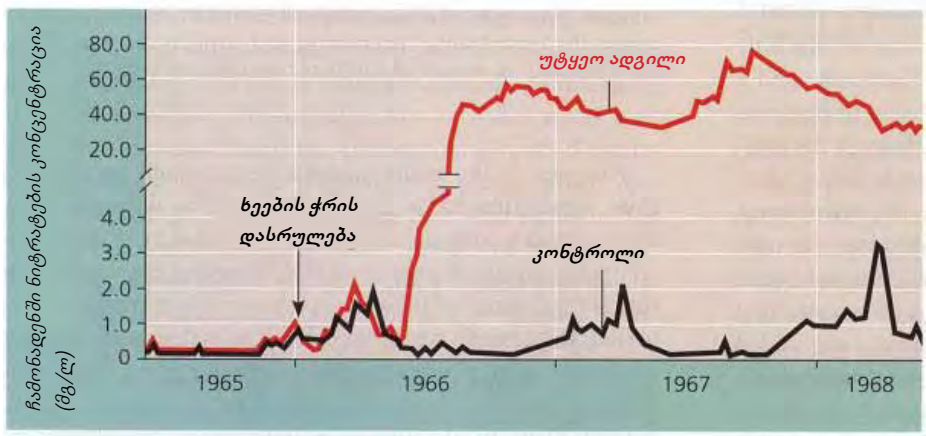
ერთ-ერთი ყველაზე გრძელვადიანი ეკოლოგიური კვლევისას (LTER= long-term ecological research), რომელიც ჩრდილო ამერიკაში ჩატარდა, მკვლევართა ჯგუფმა, რომელსაც ხელმძღვანელობდნენ ერბერტ ბორმანი და ჯინ ლიკინსი (იხ. ინტერვიუ წინ) შეისწავლა საკვები ნივთიერებების ციკლური მოძრაობის პროცესი ტყის ეკოსისტემაში 1963 წლის შემდეგ.



(ა) წყალგამყოფის ფსკერთან ნაკადულის გასწვრივ აშენებული ბეტონის კაშხალები უშლიან მკვლევრებს ეკოსისტემიდან წყლისა და საკვების გადინების მონიტორინგში.



(ბ) ერთი წყალგამყოფი გასუფთავდა დრენაჟირებასა და საკვების ბრუნვაზე მცენარეების უქონლობის გავლენის შესასწავლად.



(გ) გაჩეხილი ხეების ადგილის წყალგამოყოფის ჩამონადენში ნიტრატების კონცენტრაცია 60-ჯერ მეტი იყო, ვიდრე საკონტროლო (ტყიან) წყალგამყოფის ჩამონადენში.

▲ *სურათი 54.19* ***ჰაბარდის ნაკადულის ექსპერიმენტულ ტყეში საკვების ბრუნვა:*** *გრძელვადიანი ეკოლოგიური კვლევის მაგალითი.*

საკვლევი ტერიტორია, ჰამბარდ ბრუკის ექსპერიმენტული ტყე, რომელიც მდებარეობს ნიუ ჰამფშიას თეთრ მთებში, წარმოადგენს უფოთლო ტყესა და რამოდენიმე ხეობას, რომლებშიც ჩაედინება პატარა ნაკადული, რომელიც ჰარბარდ ბრუკს უერთდება. ყველა ხეობაში არის წყალგუბურა წარმონაქმნები, რომლებიდანაც წყალი მხოლოდ ნაკადულებთ გაედინება.

მკვლევართა ჯგუფმა, უპირველეს ყოვლისა, განსაზღვრა ექვსივე ხეობის მინერალური ბიუჯეტი რამოდენიმე ძირითადი საკვები ნივთიერების შემომავალი და გამავალი ოდენობის გაზომვის მეშვეობით. მათ წვიმის წყალი რამოდენიმე ადგილზე შეკრიბეს, იმისათვის რომ გაეზომათ წყლის ოდენობა და მასში გახსნილი მინერალები, რაც ეკოსისტემას ემატებოდა. წყლისა და მინერალების დანაკარგზე მონიტორინგისათვის მათ ააგეს მცირე ზომის ბეტონის დამბა, რომელსაც V-ფორმის არხი ჰქონდა ნაკადულის გარდი-გარდმო ყოველი ხეობის ძირში (სურათი 54.19.ა.). ეკოსისტემას ემატებოდა დაახლოებით წყლის 60% წვიმისა და თოვლის წყალობით, რომლებიც ნაკადულებში იღვრებოდა, ხოლო დარჩენილი 40% იკარგებოდა მცენარეების სუნთქვასა და სხვა ორგანიზმებიდან და ნიადაგიდან აორთქლების გამო.

წინასწარმა შესწავლამ დაადასტურა, რომ შიდა ციკლური მოძრაობისას სახმელეთო ეკოსისტემაში კონსერვირდება მინერალური საკვები ნივთიერებების უმეტესი ნაწილი. მაგალითად, მხოლოდ 0.3%-ით მეტი კალციუმის (Ca^{2+}) გადინება მოხდა ხეობიდან ნაკადულის მეშვეობით, ვიდრე მას წვიმის მეშვეობით დაემატა, და ამ მცირე წმინდა დანაკარგის ჩანაცვლება შესაძლოა მოხდა ძირითადი ქანის ქიმიური დაშლით. უმეტესობა წლების განმავლობაში ტყეში ფაქტიურად აღინიშნა რამოდენიმე მინერალური საკვები ნივთიერების მცირე წმინდა მოგება, აზოტის ჩათვლით.

ერთ-ერთი ექსპერიმენტის დროს ერთ-ერთ ხეობაში ხეები მოჭრეს და ხეობას სამი წლის განმავლობაში ჰერბიციდებს აფრქვევდნენ, იმისათვის, რომ შეეჩერებინათ მცენარეების ზრდა (სურათი 54.19ბ.). მთლიანი მცენარეული მასალა ადგილზე დარჩა გასახრწნელად. ამ ექსპერიმენტისათვის სპეციალურად გადაკეთებულ წყალსაცავში წყლისა და მინერალების შემოსვლა და გასვლა შეადარეს დაკვირვების ქვეშ მყოფ სხვა წყალსაცავში წყლისა და მინერალების შესვლა-გასვლასთან. სამი წლის განმავლობაში წყლის გასვლა ექსპერიმენტული წყალსაცავიდან გაიზარდა 30-40%-ით, სავარაუდოდ ამის მიზეზი ის იყო, რომ აღარ არსებობდა მცენარეულობა, რომლებიც ნიადაგიდან შეიწოვდნენ და ააორთქლებდნენ წყალს. ექსპერიმენტული წყალსაცავში მინერალების წმინდა დანაკარგი ძალიან დიდი იყო. Ca^{2+}-ის კონცენტრაცია ნაკადულში ოთხჯერ გაიზარდა. ყველაზე აღსანიშნავი იყო ნიტრატის დანაკარგი, რომელიც ნაკადულში 60-ჯერ გაიზარდა (სურათი 54.19.ც.). ეკოსისტემიდან მხოლოდ ეს სასიცოცხლო მნიშვნელობის მინერალური სასუქი არ ჩარეცხილა. ნიტრატებმა ნაკადულში მიაღწიეს იმ დონეს, რომელიც სასმელი წყლისათვის უსაფრთხოდ არ არის მიჩნეული.

ამ კვლევამ უჩვენა, რომ საკვები ნივთიერებების რაოდენობა ხელუხლებელი ტყის ეკოსისტემაში ძირითადად კონტროლდება მცენარეულობით. ხეების მოშორებისაგან გამოწვეული შედეგი ფაქტიურად მყისიერად, რამოდენიმე თვეში დგება

და გრძელდება იმდენ ხანს, რამდენ ხანსაც მცენარეულობა იქ არ არის.

ჰარბარდ ბრუკის 40 წლიანმა მონაცემებმა სხვა ტენდენციებიც გამოავლინა. მაგალითად, 1950-იანი წლების შემდეგ Ca^{2+}-ის მეტი წილი ტყის ნიადაგში მჟავე წვიმებმა და თოვლმა დაშალა და წყლის ნაკადმა კი ჩარეცხა. 1990-იანი წლებისათვის ჰარბარდ ბრუკის ტყის ბიომასამ შეწყვიტა ზრდა, სავარაუდოდ, Ca^{2+}-ის ნაკლებობის გამო. არის თუ არა ზრდის ლიმიტაციის მიზეზი კალციუმის არაადეკვატური დონე. ამის შესამოწმებლად ეკოლოგებმა ჰარბარდ ბრუკში 1998 წელს მასიური ექსპერიმენტი დაიწყეს. მათ თავდაპირველად გამოყვეს ორი წყალსაცავი, ექსპერიმენტული და კონტროლის ქვეშ მყოფი, რომლებსაც ისინი მონიტორინგს უტარებდნენ ორი წლის განმავლობაში, ვიდრე ექსპერიმენტულ წყალსაცავს ვერტმფრენის საშუალებით Ca^{2+}-ს დაუმატებდნენ. როგორც ჯონ ლიკინსმა ინტერვიუში აღნიშნა (იხ.წინ), Ca^{2+}-ით გამდიდრებულ ნიადაგს უკვე აღენიშნება ზრდის მატების ტენდენცია.

ჰაბარდ ბრუკის კვლევების შედეგები სხვა, 25 გრძელვადიან ეკოლოგიურ კვლევასთან ერთად (LTER), რომლებიც ამერიკის შეერთებულ შტატებში ჩატარდა, არა მხოლოდ აღწერენ ბუნებრივი ეკოსისტემის დინამიკას, არამედ ასევე გვთავაზობენ ძალიან მნიშვნელოვან ცოდნას იმ მექანიზმების შესახებ, რომელთა მეშვეობითაც ადამიანის აქტივობას შეუძლია გავლენა იქონიოს ამ პროცესებზე.

კონცეფცია შემოწმება 54.4

1. სურათზე 54.17. მოცემული ოთხივე ბიოგეოქიმიური ციკლის აღსანიშნავად დახაზეთ მარტივი დიაგრამა, რომელიც უჩვენებს ამ ქიმიური ელემენტის ატომის ან მოლეკულის აბიოტურიდან ბიოტურ რეზერვუარებში მოძრაობის ერთ შესაძლო გზას და უკუსვლასაც.
2. რატომ ზრდის ტყის გაჩეხვა ნიტრატების კონცენტრაციას ნაკადულებში, რომლებიც წყალსაცავში ჩაედინებიან.

პასუხები იხ. დამატება ა)-ში.

კონცეფცია 54.5

ადამიანის პოპულაცია არღვევს ქიმიურ ციკლურ მოძრაობას მთელს მიოსფეროში

ადამიანის პოპულაციის ზრდასთან ერთად ჩვენმა საქმიანობამ და ტექნოლოგიურმა შესაძლებლობებმა მსოფლიოს უმეტეს ნაწილში დაარღვიეს ეკოსისტემების ტროფიკული სტრუქტურა, ენერგიის მოძრაობა და ქიმიური ციკლაცია. ამ პარაგრაფში თქვენ ნახეთ, რომ შედეგები შეიძლება იყოს ზოგჯერ ლოკალური ანუ რეგიონალური, მაგრამ ზოგჯერ ეკოლოგიურ ზეგავლენას, რომელსაც ადამიანი ახდენს, შეიძლება გლობალური სახე ჰქონდეს.

სასუქის გამოყენება (გამდიდრება)

ადამიანის აქტივობა ხშირად იჭრება საკვები ნივთიერებების ციკლური მოძრაობის პროცესში ბიოსფეროს ერთი ნაწილიდან საკვები ნივთიერებების მოშორებითა და მათი სხვა ნაწილისათვის დამატების გზით. უმარტივეს დონეზე რომ ვილაპარაკოთ, ადამიანი, რომელიც ვაშინქტონში ჭამს კომბოსტოს, იმ საკვებ ნივთიერებებს იღებს, რომლებიც სულ რაღაც რამდენიმე დღის წინ კალიფორნიის ნიადაგში იყო, ხოლო მცირე ხნის შემდეგ ამ საკვები ნივთიერებების ნაწილი აღმოჩნდება მდინარე პოტომაკში, რომელიც ზღვისკენ მიედინება, მას შემდეგ, რაც გაივლის ინდივიდის მომნელებელ სისტემაში და ასევე ადგილობრივი კანალიზაციის სისტემაში. უფრო ფართო მასშტაბებით ფერმის ნიადაგში არსებული საკვები ნივთიერებები შეიძლება გაჰყვეს მდინარეებსა და ტბებს, რაც შედეგად მოიტანს ერთ ტერიტორიაზე საკვები ნივთიერებების ნაკლებობას, ხოლო მეორე ტერიტორიაზე მათ სიჭარბეს, ორივე შემთხვევაში კი ბუნებრივი ქიმიური ციკლაციის დარღვევას. უფრო მეტიც, ერთი ლოკაციის ადგილიდან მეორეში საკვები ნივთიერებების ტრანსპორტირების გარდა ადამიანებმა ეკოსისტემებს დაუმატეს სრულიად ახალი მასალა, მათ შორის ბევრი ტოქსიკურიც.

ადამიანები შეიჭრნენ საკვები ნივთიერებების ციკლური მოძრაობის პროცესში ისეთი ინტენსივობით, რომ უკვე შეუძლებელია ნებისმიერი ციკლის გაგება ამ შედეგების მხედველობაში მიღების გარეშე. მოდით, განვიხილოთ რამოდენიმე სპეციფიკური მაგალითი იმისა, თუ როგორ ზემოქმედებენ ადამიანები ბიოსფეროს ქიმიურ დინამიკაზე.

სოფლის მეურნეობა და აზოტის ციკლური მოძრაობა

მას შემდეგ, რაც ბუნებრივი ვეგეტაცია მოიპობა ტერიტორიაზე, ნიადაგში რჩება საკვები ნივთიერების საკმარისი მარაგი საიმისოდ, რომ მცირე ხნის განმავლობაში მოსავალი საკვები ნივთიერებების დამატების გარეშე მოვიდეს. მიუხედავად ამისა, სოფლის მეურნეობის ეკოსისტემებში ამ საკვები ნივთიერებების მნიშვნელოვანი ნაწილი ციკლურ მოძრაობაში კი არ მიდის, არამედ იგი იმ ტერიტორიიდან ექსპორტირდება მოსავლის ბიომასის ფორმით. (სურათი 54.20.) მოსავლის პროდუქციისათვის «თავისუფალი» პერიოდი ანუ პერიოდი, როცა ნიადაგში საკვები ნივთიერებების დამატება საჭირო არ არის, განსხვავებულია. როცა ჩრდილო ამერიკის პრერიების მიწები პირველად დაამუშავეს, მრავალი წლის მანძილზე შესაძლებელი იყო კარგი მოსავალის მიღება, რადგანაც ნიადაგში ორგანული მასალის დიდი მარაგი განაგრძობდა დაშლასა და საკვები ნივთიერებების წარმოქმნას. ამის საპირისპიროდ, ტროპიკულ მიწებზე ზოგიერთი ვეგეტაციისგან განთავისუ-



▲ *სურათი 54.20* ***ნიადაგის საკვებ ნივთიერებებზე სოფლის მეურნეობის ზემოქმედება.*** *მცენარეული ბიომასის გასაყიდად აღების შედეგად ნიადაგიდან გამოედინება მინერალური საკვები, რომელიც სხვა შემთხვევაში ნიადაგს დაუბრუნდებოდა. დაკარგული ნივთიერებების შესაცვლელად ფერმერებმა სასუქი უნდა შეიტანონ, მაგალითად ორგანული სასუქები – ნაკელი, მულჩა ან ფაბრიკაში დამზადებული სასუქები.*

ფლებული ნაწილის სახნავად გამოყენება შესაძლებელი იყო მხოლოდ ორი-სამი წლის განმავლობაში, რადგანაც ნიადაგი შეიცავდა ეკოსისტემის საკვები ნივთიერებების ძალიან მცირე მარაგს. ამ განსხვავების მიუხედავად ნებისმიერ ტერიტორიაზე, რომელზეც სოფლის მეურნეობის ინტენსიური სამუშაოები ტარდება, საკვები ნივთიერებების ბუნებრივი მარაგი საბოლოოდ იწურება.

აზოტი წარმოადგენს ძირითად საკვებ ნივთიერებას, რომლის დაკარგვაც ხდება სოფლის მეურნეობაში. ამდენად, სოფლის მეურნეობას უდიდესი ზემოქმედების უნარი აქვს აზოტის ციკლური მოძრაობის პროცესზე. ხვნა და ნიადაგის ამობრუნება ის პროცესებია, რაც ზრდის ორგანული ნივთიერებების დაშლის დონეს. იგი ათავისუფლებს გამოსაყენებელ აზოტს, რომელიც შემდეგ ეკოსისტემიდან გადის, როცა მოსავალს აიღებენ. შემდეგ გამოიყენება ინდუსტრიულად სინთეზირებული სასუქი, რომ ანაზღაურდეს სოფლის მეურნეობის ეკოსისტესტემიდან დაკარგული აზოტი. ამას გარდა, როგორც ჩვენ ჰაბარდ ბრუკის შემთხვევაში ვნახეთ, მცენარეების მიერ ნიადაგიდან ნიტრატების შეწოვის გარეშე ნიტრატები ეკოსისტემიდან გამოიტუტებიან.

ბოლოდროინდელი კვლევები უჩვენებენ, რომ ადამიანის აქტივობამ თითქმის გააორმაგა დედამიწის უზრუნველყოფა ფიქსირებული აზოტით და ხელმისაწვდომი გახადა ის პირველადი წარმომქმნელებისათვის. ამის მთავარ მიზეზს წარმოადგენს საწარმოო აზოტის გამოყენება სასუქებში. ასევე მეტად მნიშვნელოვანია პარკოსან მცენარეთა გაზრდილი კულტივაციაც. ამას გარდა მოსავლის აღების შემდეგ მინდვრების შეგნებულად გადაწვა და ასევე სოფლის მეურნეობის საქმიანობებისათვის ტროპიკული ტყეების გადაწვა ათავისუფლებს აზოტის კომპონენტებს, რომლებიც ნიადაგსა და ვეგეტაციებშია შენახული და ამდენად ზრდის აზოტის ციკლური მოძრაობის საშუალებას. აზოტის სიჭარბე ასევე უკავშირდება N2-ისა და აზოტის ოქსიდების ჰაერში დიდი რაოდენობის გამოშვებას დეაზოტირებული ბაქტერიის მეშვეობით **(იხ. სურათი 54.17)** (აზოტის ზეჟანგმა შეიძლება ხელი შეუწყოს ატმოსფეროს დათბობას და გამოიწვიოს ატმოსფერული ოზონის გამოლევა (სიმწირე) და ზოგიერთ ეკოსისტემაში კი მჟავე წვიმები).

აკვატური ეკოსისტემის კონტამინაცია

აზოტის სიჭარბესთან დაკავშირებულ მთავარ პრობლემას, როგორც ჩანს, წარმოადგენს **კრიტიკული დოზა**, ანუ ეს არის დამატებული სასუქის რაოდენობა, როგორც წესი, აზოტი ან ფოსფორი, რისი შთანთქმაც მცენარეებს შეუძლიათ ეკოსისტემის დაუზიანებლად. ნიადაგში აზოტის შემცველი მინერალების რაოდენობა, რაც კრიტიკულ დოზას აღემატება, საბოლოოდ იტუტება მიწის წყლებში ანდა პირდაპირ გადადის მტკნარი წყლისა და ზღვის ეკოსისტემებში, ერევა წყალმომარაგების სისტემაში, ახშობს წყლის სადენებს და ხოცავს თევზს. მრავალი მდინარე, რომლებშიც სოფლის მეურნეობიდან და საკანალიზაციო სისტემებიდან მომავალი ნიტრატები და ამიაკია შერეული, ჩაედინება ჩრდილო ატლანტიკის ოკეანეში, რომელშიც ჩრდილოეთ ევროპიდან ჩამონადენი ყველაზე უფრო მაღალი აზოტის შემცველობა აღინიშნება. სოფლის მეურნეობის ტერიტორიებზე ნიტრატების კონცენტრაცია ძალიან იზრდება ასევე მიწის წყლებში. იგი ზოგჯერ აღემატება იმ მაქსიმალურ დონეს, რომელიც მიჩნეულია უსაფრთხოდ სასმელი წყლისათვის. (10 მგ. ნიტრატი 1 ლიტრზე).

როგორც ჩვენ 50-ე თავში განვიხილეთ, ტბები მათში საკვები ნივთიერებების არსებობის მიხედვით კლასიფიცირდებიან ოლიგოტროფულ და აუტროფულებად (იხ. 50.17.) ოლიგოტროფულ ტბაში პირველადი წარმოება შედარებით დაბალია, რადგანაც ფიტოპლანქტონებისათვის საჭირო მინერალური საკვები ნივთიერებები მწირად მოიპოვება. სხვა ტბებში მეტი საკვები ნივთიერებების დამატებას აუზისა და წყალსაცავის მახასიათებლები უზრუნველყოფენ. ამ საკვებ ნივთიერებებს იღებენ პირველადი წარმომქმნელები და შემდეგ ეს ნივთიერებები უწყვეტად მოძრაობენ ტბის საკვებ ქსელებში. ასე, რომ მთლიანი პროდუქტიულობა უფრო მაღალია ეუტროფიკულ ტბებში.

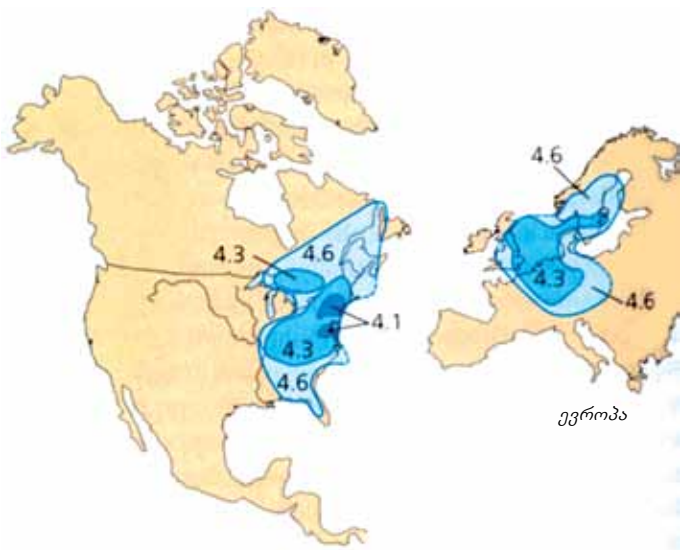
ადამიანის ჩარევამ დაარღვია მტკნარი წყლის ეკოსისტემები და გამოიწვია ის, რასაც უწოდებენ კულტურულ ეუტროფიკაციას. საკანალიზაციო და ქარხნულმა ნარჩენებმა, ცხოველურმა ნარჩენებმა საძოვრებიდან და ფერმებიდან და სასუქის დატუტვამ სოფლის მეურნეობის, სარეკრიაციო და ურბანულ ტერიტორიებზე, ყველაფერმა ამან მრავალ მდინარეში, ნაკადულსა და ტბაში ორგანული საკვები ნივთიერებების დოზის გადაჭარბება გამოიწვია. ამგვარ გამდიდრებას ხშირად შედეგად მოაქვს ფოტოსინთეზური ორგანიზმების პოპულაციების ზრდაში აფეთქება. მათი პოპულაციების

ზრდა, როგორც ჩვენ ამ თვის დასაწყისშიც აღვნიშნეთ, ლიმიტირდება აზოტით ან ფოსფორით. ამის შედეგად ნაკლებად ღრმა ადგილები მცენარეებით იბლოკება, რაც ნაოსნობასა და თევზჭერას შეუძლებელსა ხდის. ალგეების და ციანობაქტერიების დიდი «გაფურჩქვნა» ჩვეული ამბავი ხდება (იხ. სურათი 54.7). ეუტროფული ტბაში შეიძლება დაგროვდეს ჟანგბადის ძალიან დიდი ოდენობა დღის განმავლობაში, როცა ფოტოსინთეზს აქვს ადგილი, მაგრამ ჟანგბადის უკმარისობა იყოს ღამით, როცა რესპირაციას აქვს ადგილი, ხოლო ფოტოსინთეზის პროცესი არ მიმდინარეობს. როცა ფოტოსინთეზური ორგანიზმები კვდებიან და ორგანული მასალა ტბის ფსკერზე გროვდება, მთელი ჟანგბადის მარაგს ღრმა წყლებში დეტრისტისმჭამელები მოიხმარენ.

აღწერილი პირობები ზოგიერთი ორგანიზმის სიცოცხლეს საფრთხეს უქმნის. მაგალითად, ერის ტბის კულტურულმა ეუტროფიკაციამ 1960-იანი წლებისათვის მთლიანად მოსპო კომერციულად ისეთი მნიშვნელოვანი თევზები, როგორიცაა ქარიყლაპია, სიგა და ტბის კალმახი. მას შემდეგ ნარჩენების ტბაში ჩადინების შესახებ მკაცრმა კანონებმა თევზის ზოგიერთ პოპულაციას აღდგენის საშუალება მისცა, თუმცა თევზის მრავალმა ადგილობრივმა სახეობამ ვერ მოახერხა აღდგენა.

მჟავე ნალექი

ტყეების წვა და ქვანახშირისა და სხვა წიაღისეული საწვავის გამოყენება ათავისუფლებს აზოტისა და გოგირდის ზეჟანგებს, რომლებიც ატმოსფეროში რეაქციაში შედიან წყალთან და ამის შედეგად წარმოქმნიან შესაბამისად, გოგირდისა და აზოტის მჟავებს. საბოლოოდ ეს მჟავები დედამიწის ზედაპირზე ჩამოდის წვიმის, თოვლის, წვიმიანი თოვლის ან



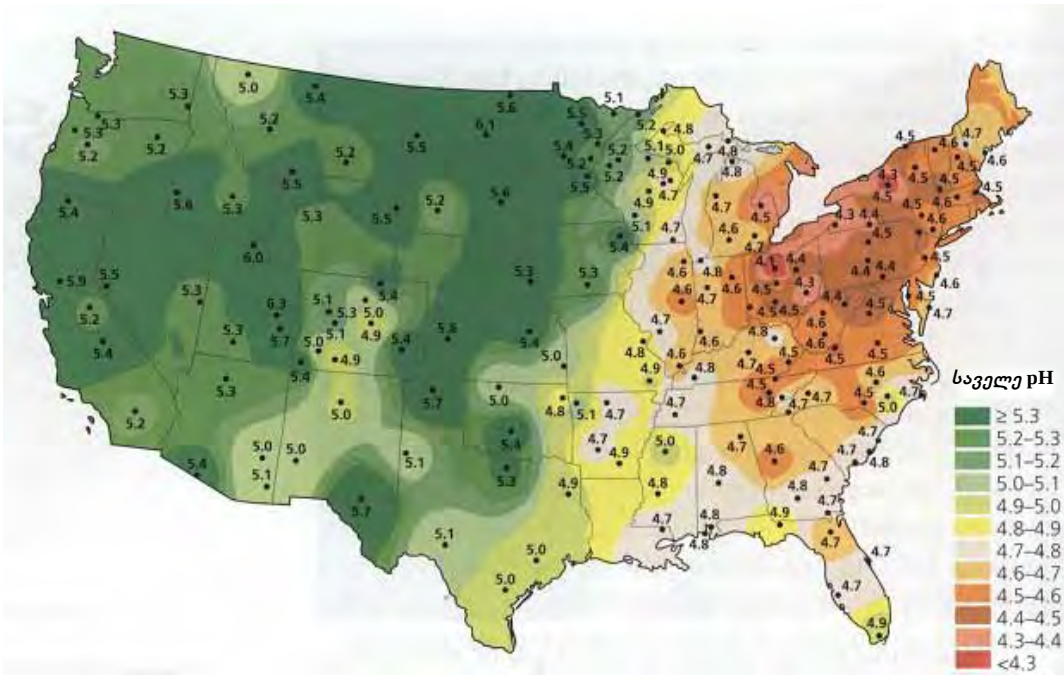
▲ *სურათი 54.21* ***მჟავე ნალექები ჩრდილოეთ ამერიკაში და ევროპაში 1980 წელს.*** *რიცხვებით აღნიშნულია ფერად არეალში ნალექების საშუალო* pH.

ნისლის ანუ მჟავე ნალექის სახით, რომლებშიც pH-ის შემცველობა 5.6-ზე ნაკლებია. მჟავე ნალექი ამცირებს წყლის ეკოსისტემების pH შემცველობას და ზემოქმედებას ახდენს სახმელეთო ეკოსისტემების ნიადაგის ქიმიურ შემადგენლობაზე. ინდუსტრიული რევოლუციის შემდეგ მჟავე ნალექს ყოველთვის ჰქონდა ადგილი ჟანგვის გამო, მაგრამ იგი ბოლო ასწლეულის განმავლობაში იგი საგრძნობლად გაიზარდა, ძირითადად, მადნეულის სადნობებისა და ელექტრო-გენერაციული საწარმოების გამო. მჟავე ნალექი უფრო რეგიონალურ და გლობალურ პრობლემას წარმოადგენს, ვიდრე ლოკალურს. ლოკალური დაბინძურების პრობლემების თავიდან ასარიდებლად მადანმდნობი და გენერაციული საწარმოები ძალიან მაღალი (300 მეტრზე მეტი სიმაღლის) საკვამურებით შენდება. ეს ამცირებს დაბინძურებას მიწის დონეზე, მაგრამ ამ პრობლემას უფრო შორს გზავნის. საწვავის ჟანგვის შედეგად წარმოშობილი აზოტითა და გოგირდით დამბინძურებლები შეიძლება ასობით კილომეტრით გადაადგილდნენ, ვიდრე დედამიწაზე მჟავე ნალექის სახით დაეშვებოდნენ.

ჯინ ლიკინსმა და სხვა კოლეგებმა პირველ რიგში აღნუსხეს ჩრდილო ამერიკის აღმოსავლეთ ნაწილსა და ევროპაში 1960-იან წლებში ტყისა და ტბებისათვის მიყენებული ზიანი. ტბის ბინადარი ორგანიზმები აღმოსავლეთ კანადაში იხოცებოდნენ ჰაერის დაბინძურების გამო, რასაც იწვევდა ამერიკის შეერთებული შტატების დასავლეთის შუა ნაწილში არსებული ქარხნები და ფაბრიკები. სამხრეთ ნორვეგიისა და შვედეთის ტყეები და ტბები მრავალ თევზს კარგავდნენ მჟავე წვიმების გამო, რაც გამოწვეული იყო დიდ ბრიტანეთსა და ევროპის ცენტრალურ და აღმოსავლეთ ნაწილში წარმოქმნილი დაბინძურების პროდუქტებით. 1980 წლისათვის ჩრდილო ამერიკასა და ევროპის დიდ ტერიტორიებზე ნალექიანობამ საშუალოდ შეადგინა pH 4.0-4.5. დროდადრო აღინიშნებოდა "რეკორდული" შტორმები, რომლის დროსაც ჩამოსული წვიმის მჟავიანობა შეადგენდა pH 3.0 (სურათი 54.21)

ზოგიერთ სახმელეთო ეკოსისტემაში, როგორიცაა, მაგალითად, ახალი ინგლისის უფოთლო ტყეები, მჟავე ნალექის გამო ნიადაგში pH-ის ცვლილებამ გამოიწვია ნიადაგში კალციუმისა და სხვა საკვები ნივთიერებების დატუტვა (როგორც ჩვენ ეს ამ თავის დასაწყისში ვნახეთ ჰაბარდ ბრუკის კვლევების განხილვისას). საკვები ნივთიერებების უკმარისობა მცენარეთა ჯანმრთელობაზე მოქმედებს და ზღუდავს მათ ზრდას. მჟავე ნალექებმა ასევე შეიძლება მცენარე პირდაპირაც დააზიანოს მისი ფოთლების დატუტვით და ფოთლებიდან საკვები ნივთიერებების გამოცლით.

მტკნარი წყლის ეკოსისტემები განსაკუთრებით მგრძნობიარენი არიან მჟავე ნალექებისადმი. ჩრდოლო ამერიკისა და ჩრდილო ევროპის ტბები, რომლებიც ყველაზე უფრო მეტადაა დაზიანებული მჟავე ნალექებისაგან, იმ ტბებს წარმოადგენენ, რომელთაც გრანიტის ქანები აქვთ საფუძვლად. ამგვარ ტბებს, როგორც წესი, შედარებით სუსტი ბუფერული ტევადობა აქვთ, რადგანაც ორნახშირმჟავას კონცენტრაცია, ანუ მეტად მნიშვნელოვანი ბუფერი, აქ დაბალია. თევზების



▲ *სურათი 54.22* ***2002 წ. შეერთებული შტატების მოსაზღვრე არეალებში ნალექების საშუალო pH.***

პოპულაციები შემცირდა კანადაში. ტბის კალმახი მრავალ ტბაში ძირითადად მტაცებელს წარმოადგენს. ახლად დაჩეკილი ტბის კალმახი იღუპება, როცა pH-ის შემცველობა 5.4-ზე ქვემოთ ჩამოდის და როცა კალმახი გამძლე თევზებმა შეცვალა, საკვები ჯაჭვების დინამიკა დრამატულად შეიცვალა. ამერიკის შეერთებული შტატების მთლიანი მომიჯნავე ტერიტორია დაზარალდა მჟავე წვიმებისგან (სურათი 54.22). მაგრამ დადებითი სიახლეც არის. გარემოს რეგულაციის კანონმა და ახალმა ინდუსტრიულმა ტექნოლოგიებმა საშუალება მისცეს მრავალ განვითარებულ ქვეყანას, მათ შორის ამერიკის შეერთებულ შტატებსაც, ბოლო 30 წლის განმავლობაში შეემცირებინათ გოგირდის ზეჟანგის გამოყოფა. მაგალითად, ამერიკის შეერთებულ შტატებში 1993-2002 წლებში 31%-ით შემცირდა გოგირდის ზეჟანგის გამოყოფა. ახალ ინგლისში წყლის ქიმიური შემადგენლობა მდინარეებში და მტკნარი წყლის ტბებში ათწლეულების განმავლობაში არსებული სასტიკი მჟავე ნალექის შემდეგ თანდათანობით, ნელ-ნელა გამოსწორების გზაზე დგება. და მაინც, ეკოლოგები ფიქრობენ, რომ გოგირდის ზეჟანგის გამოყოფამ კლება რომ განაგრძოს კიდეც ამ ეკოსისტემების აღდგენას კიდევ 10-დან 20 წლამდე პერიოდი დასჭირდება. ამასობაში გოგირდის ზეჟანგის მასიურ გამოყოფასა და მჟავე ნალექს ადგილი აქვს ევროპის ცენტრალურ და აღმოსავლეთ ნაწილში, ეს კი ხელს უწყობს უზარმაზარ ტერიტორიებზე ტყის განადგურებას.

ტოქსინები გარემოში

ადამიანები გამოყოფენ უსაზღვრო ოდენობის ტოქსიკურ ქიმიურ ნივთიერებებს, ათასობით სინთეტური ნივთიერებების ჩათვლით, რაც აქამდე ბუნებისათვის უცნობი იყო. ამას ადამიანი ისე აკეთებს, რომ არ ფიქრობს ბუნებასა და შესაძლო ეკოლოგიურ შედეგებზე. ორგანიზმი ტოქსიკურ ნივთიერებებს იღებს გარემოდან წყალთან და საკვებ ნივთიერებებთან ერთად. ნაწილი საწამლავისა მეტაბოლიზდება და გამოიყოფა, მაგრამ დანარჩენი გროვდება სპეციფიკურ ქსოვილებში, განსაკუთრებით ცხიმში. ერთ-ერთი მიზეზი იმისა, რომ ტოქსინები განსაკუთრებით საზიანონი არიან არის ის, რომ ისინი უფრო მაღალი კონცენტრაციით გამოირჩევიან ტროფიკულ დონეებზე საკვებ ქსელებში. ამ პროცესს ეწოდება **ბიოლოგიური ზრდა**. ბიოლოგიურ ზრდას ადგილი აქვს იმის გამო, რომ ნებისმიერ მოცემულ ტროფიკულ დონეზე ბიომასა წარმოიქმნება უფრო დიდი ბიომასისგან, რომელიც ქვედა დონეზე შთაინთქმება. ამდენად ზედა დონის ხორცისმჭამელები ის ორგანიზმები არიან, რომლებიც ყველაზე უფრო მეტად ზიანდებიან გარემოს ტოქსიკური კომპონენტებისაგან.

ინდუსტრიული სინთეზური კომპონენტების ერთ-ერთ კლასს, რომელმაც ბიოლოგიური ზრდა გამოავლინა, წარმოადგენენ ქლორიზირებული ნახშირწყლები, რომლებიც შეიცავენ მრავალ პესტიციდს, მაგალითად, ისეთს, როგორიცაა DDT, და ინდუსტრიულ ქიმიკატებს, რომელთაც PCB (polychlorinated biphenyls) ჰქვიათ. თანამედროვე კვლევები უჩვენებენ, რომ მრავალი ამ კომპონენტთაგანი მონაწილეობს ძალიან ბევრი სახეობის ცხოველებში და ადამიანებშიც ენდოკრენული სისტემის დარღვევაში. PCB ბიოლოგიური ზრდა აღმოჩენილია დიდი ტბების საკვებ ქსელში, სადაც PCB კონცენტრაცია ქაშაყის კვერცხებში საკვები ქსელის ზედა დონეზე შეადგენს თითქმის 5.000 ჯერ მეტს, ვიდრე ფიტოპლანქტონებში, რომლებიც საკვები ქსელის ყველაზე ქვედა დონეზე იმყოფებიან. (სურათი 54.23)

ბიოლოგიური ზრდის ერთ-ერთი ცნობილი შემთხვევა, რომელმაც დააზიანა ზედა დონის ხორცისმჭამელები, უკავშირდება DDT-ს, ქიმიკატს, რომელიც გამოიყენება ისეთი მწერების კონტროლისათვის, როგორიცაა კოღოები და სოფლის მეურნეობის პარაზიტები. II მსოფლიო ომის შემდეგ პირველ ათწლეულში პესტიციდების ინდუსტრიამ წინ წამოსწია DDT-უპირატესობანი და სარგებლიანობა, იქამდე, ვი-



▲ *სურათი 54.23* ***პოლიქლორირებული დეფინილების კონცენტრაციის ზრდა დიდი ტბების კვებით ქსელში.***

დრე ვინმე რეალურად გააცნობიერებდა ეკოლოგიურ შედეგებს. 1950-იანი წლებისათვის მეცნიერებმა გაიგეს, რომ DDT გარემოში მყარად რჩება და იგი ტრანსპორტირდება წყლის მეშვეობით იმ მიდამოებიდან ძალიან შორს, სადაც ის გამოიყენეს. მაგრამ იმ დროისთვის ეს უკვე გლობალურ პრობლემად იყო ქცეული. ერთ-ერთი პირველი ნიშანი იმისა, რომ DDT წარმოადგენდა გარემოსათვის სერიოზულ პრობლემას, იყო ვარხვის, არწივის და სხვა ისეთი ჩიტების პოპულაციების შემცირება, რომლებიც საკვები ქსელის ზედა დონეზე იკვებებიან. DDT-ს აკუმულირებამ (ასევე DDE-ს აკუმულირებამაც, ეს არის პროდუქტი, რომელიც მიიღება DDT-ს ნაწილობრივი დაშლით) ამ ჩიტების ქსოვილებში ხელი შეუშალა მათი კვერცხის ნაჭუჭში კალციუმის დალექვას. ეს ტენდენცია შესაძლოა უკვე დაწყებულიც ყოფილიყო გარემოს სხვა კონტამინანტების გამო. ბუდობისას, როცა ეს ჩიტები ცდილობდნენ კვერცხების ინკუბირებას (კვერცხებზე ჯდომას) დაზიანებული კვერცხები მშობლების წონას ვერ უძლებდა, ამას კი შედეგად მოჰყვა მათი რეპროდუქციის დონის კატასტროფული ვარდნა. რეიჩელ კარსონის წიგნმა, "ჩუმი გაზაფხული", ხელი შეუწყო ამ პრობლემისათვის საზოგადოებრივი ყურადღების მოპყრობას 1960-იან წლებში (იხ. თავი 50) და შედეგად 1971 წელს DDT ამერიკის შეერთებულ შტატებში აიკრძალა, რასაც მოჰყვა დაზარალებული ჩიტების ამ სახეობების პოპულაციების ძალიან სწრაფი ზრდა. პესტიციდები ჯერ კიდევ გამოიყენება მსოფლიოს მრავალ ქვეყანაში.

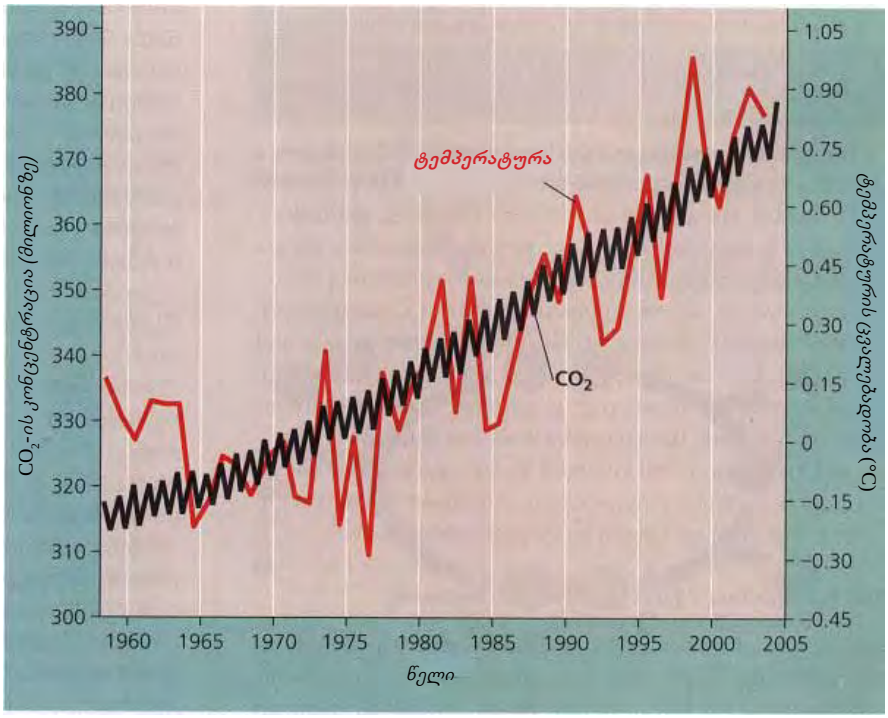
არსებობს მრავალი ისეთი ტოქსიკური ნივთიერება, რომელთა დაშლა მიკროორგანიზმებს არ შეუძლიათ, ამდენად, ისინი გარემოში წლობით და ათეულობით წლობითაც კი რჩებიან. სხვა შემთხვევებში გარემოში მოხვედრილი ქიმიკატები შეიძლება შედარებით უვნებელი იყოს, თუმცა ისინი ტოქსიკურ პროდუქტებად სხვა ნივთიერებებთან რეაქციაში შესვლისას ანდა მიკროორგანიზმების მეტაბოლიზმის საშუალებით გარდაიქმნებიან. მაგალითად, ვერცხლისწყალი, რომელიც წარმოადგენს პლასტიკური წარმოებისა და ქვანახშირის ენერგიაზე მომუშავე გენერაციის დამატებით-პროდუქტს, მდინარეებსა და ზღვებში უხსნადი ფორმით იყრება. ფსკერის ტალახის ბაქტერიები გარდაქმნიან ნარჩენებს ვერცხლისწყლის მეთილად, რომელიც უკიდურესად ტოქსიკური ხსნადი კომპონენტია და რომელიც იმ ორგანიზმის, მათ შორის ადამიანის, ქსოვილებში გროვდება, რომლებიც მოწამლული წყლიდან თევზს ჭამს.

ატმოსფერული ნახშირორჟანგი

ადამიანის აქტივობას შედეგად მოაქვს მრავალი ასხვადასხვა აიროვანი ნარჩენი პროდუქტების ატმოსფეროში გაშვება. ადრე ადამიანები ფიქრობდნენ, რომ ატმოსფეროს, დიდი მოცულობის წყალობით, შეეძლო, გამკლავებოდა დაბინძურებებს და შეეწოვა ნარჩენები, ისე, რომ ამას რაიმე სერიოზული შედეგები არ მოჰყოლოდა. მაგრამ ჩვენ ახლა უკვე ვიცით, რომ ატმოსფეროში ამგვარმა შემატებებმა შეიძლება გამოიწვიოს ფუნდამენტალური ცვლილებები ატმოსფეროს შემადგენლობაშიც და მისი და ბიოსფეროს დანარჩენ ნაწილებს შორის ურთიერთმოქმედებაშიც. ერთ-ერთ დიდ პრობლემას წარმოადგენს ატმოსფერული ნახშირორჟანგის მზარდი დონე.

მზარდი ატმოსფერული CO_2.

ინდუსტრიული რევოლუციის შემდეგ ატმოსფეროში CO_2-ის კონცენტრაცია იზრდება. ამის მიზეზი გახლავთ წიაღისეული საწვავისა და გაჩეხილი ტყეებიდან წამოღებული ხეების მასობრივი წვა. მეცნიერები ვარაუდობენ, რომ CO_2-ის საშუალო კონცენტრაცია ატმოსფეროში 1850 წლამდე შეადგენდა დაახლოებით 274 ppm-ს. 1958 წელს მონიტორინგის სადგურმა დაიწყო ჰავაის მაუნალოას მწვერვალის აკურატული კონტროლი, სადაც ჰაერი სრულიად თავისუფალია იმ ზეგავლენებისგან, რასაც ადგილი აქვს დიდ ურბანულ ტერიტორიებში. იმ დროისათვის CO_2-ის კონცენტრაცია შეადგენდა 316 პპმ-ს (სურათი 54.24.). დღეს ჰაერში CO_2-ის კონცენტრაცია ატმოსფეროში 370 პპმ-ს აღემატება. ეს არის დაახლოებით 17%-იანი ზრდის მაჩვენებელი. თუ CO_2-ის შემცველობა განაგრძობს ზრდას ისეთი ტემპით, როგორც ეს დღესაა, 2057 წლისათვის ამ აირის კონცენტრაცია ატმოსფეროში იქნება იმაზე ორჯერ მეტი, რაც ინდუსტრიული რევოლუციის და-



▲ *სურათი 54.24* ***ჰავაი, მანუა ლოასთან ატმოსფეროში ნახშირორჟანგის კონცენტრაციის და საშუალო მსოფლიო ტემპერატურის ზრდა 1958-დან 2004 წლამდე.*** *სეზონური ცვალებადობის გარდა CO_2-ის რაოდენობა სტაბილურად იზრდება (შავი). მსოფლიოს ტემპერატურე იმავე პერიოდში მნიშვნელოვნად გაიზარდა (წითელი), გამოიკვეთა დათბობის ტენდენცია.*

საწყისისათვის იყო.

ვეგეტაციის მზარდი პროდუქტიულობა ერთ-ერთი იმ შედეგთაგანია, რაც მოჰყვება CO^2-ის გაზრდილ დონეს. ფაქტიურად, როცა CO^2-ის კონცენტრაციას ზრდიან ექსპერიმენტულ ადგილებში, მაგალითად, ორანჟერიებში, მცენარეების საპასუხო რეაქციაა სწრაფი ზრდა. თუმცა, იმის გამო, რომ C3 მცენარეები უფრო ლიმიტირებულნი არიან, ვიდრე C4 მცენარეები CO^2-ით უზრუნველყოფით (იხ.თავი 10), გლობალური CO^2-ის კონცენტრაციის ზრდამ ერთ-ერთ შემადგენლობაში შეიძლება გამოიწვიოს C3 სახეობების გავრცელება სახმელეთო გარემოში, სადაც უწინ C4 ტიპის მცენარეები ჭარბობდნენ. ამან შეიძლება სოფლის მეურნეობაში მეტად მნიშვნელოვანი გამოყენება ჰპოვოს. მაგალითად, C4 ტიპის მცენარე, რომელიც ამერიკის შეერთებულ შტატებში წარმოადგენს მეტად მნიშვნელოვან მარცვლეულს, შეიძლება შეიცვალოს ხორბლითა და სოიოთი, რომლებიც წარმოადგენენ C3 ტიპის მარცვლეულს, და რომლებიც მოსავლიანობით აღემატებიან სიმინდს CO^2--ით გამდიდრებულ გარემოში. იმისათვის, რომ წინასწარ განვჭვრიტოთ თანდათანობითი და კომპლექსური ზეგავლენა, რასაც CO^2-ის ზრდის დონე ახდენს სახეობათა შემადგენლობაზე ისეთ თანასაზოგადოებებში, რომლებიც სოფლის მეურნეობის კულტურებით არ არიან დაკომპლექტებულნი, მეცნიერები მიმართავენ გრძელვადიან საველე ექსპერიმენტებს.

რა გავლენას ახდენს CO^2-ის გაზრდილი დონე ტყის ეკოლოგიაზე: ფაქტები: -1 ექსპერიმენტი.

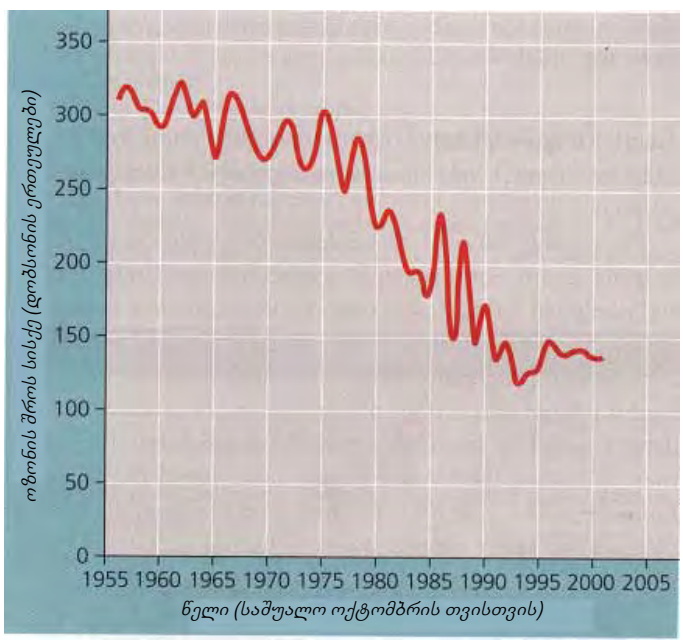
იმის გასარკვევად, თუ რა გავლენა შეიძლება იქონიოს ზომიერ ტყეებზე CO^2-ის გაზრდილმა ატმოსფერულმა კონცენტრაციამ, დიუკის უნივერსიტეტის მკვლევარებმა 1955 წელს ჩატარებულ ექსპერიმენტში დაიწყეს ატმოსფერული ნახშირბადის გადაცემა და შენახვა (ფაქტები-1). მკვლევარები მანიპულირებდნენ ერთ გარემო ფაქტორზე, CO^2-ის კონცენტრაციაზე. ყველა სხვა ფაქტორი, როგორიცაა ტემპერატურა, ნალექი, ქარის სიჩქარე და მიმართულება, ნორმის ფარგლებში ვარირებდა, როგორც ექსპერიმენტულ ტერიტორიაზე, ასევე დაკვირვების ქვეშ მყოფ ნაკვეთებზე, რომლებიც მხოლოდ ატმოსფერული CO^2-ის პირობებში იყვნენ.

ექსპერიმენტი – ფაქტები-1, მოიცავს ექვს ნაკვეთს დიუსის უნივერსიტეტის ექსპერიმენტულ ფიჭვის ტყეში, რომელთაგან თითოეული 200 აკრი (80 ჰექტარი) ფართობისაა. თითოეული ნაკვეთი შედგება დაახლოებით 30 მეტრის დიმეტრიის მრგვალი ტერიტორიისაგან, რომლებშიც 16 კოშკურაა აღმართული (სურათი 54.25.). ამ ნაკვეთთაგან სამზე (ექსპერიმენტულ ნაკვეთზე) კოშკები გამოსცემენ ჰაერს, რომელიც შეიცავს დაახლოებით 11/2-ჯერ მეტი CO^2-ის კონცენტრაციას, ვიდრე იქ დღეს რეალურადაა. ყოველი ნაკვეთის ცენტრში განთავსებულ მაღალ კოშკურაზე სპეციალური მოწყობილობები ზომავენ ქარის მიმართულებასა და სიჩქარეს და უთანხმებენ მას CO^2-ის გავრცელებას, იმ მიზნით, რომ შეინარჩუნონ CO^2-ის სტაბილური კონცენტრაცია. დანარჩენი სამი ნაკვეთი კი უბრალოდ დაკვირვების ქვეშ იმყოფება.

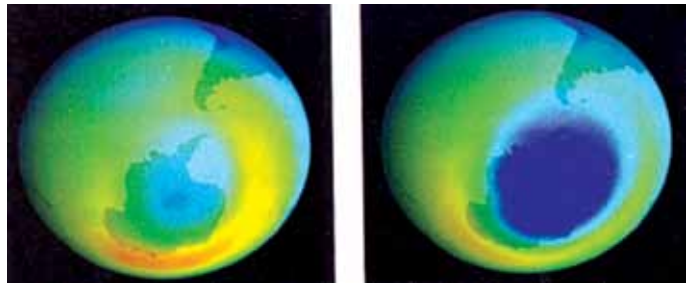
ფაქტები -1 შესწავლების საშუალებით იკვლევენ, რა გავლენას მოახდენს ათი წლის განმავლობაში CO^2-ის გაზდილი დონე ხეების ზრდაზე, ნიადაგში ნახშირბადის კონცენტრაციაზე, მწერების პოპულაციებზე, ნიადაგის ტენიანობაზე, მცენარეთა ზრდაზე ტყის ქვედა დონეზე და სხვა ფაქტორებზე. მკვლევარები მოელიან, რომ აღნიშნული კვლევები შექმნიან ძლიერ ბაზისს იმის საწინასწარმეტყველოდ, თუ რა საპასუხო რეაქცია ექნება ტყეს მთლიანად სამომავლო CO^2-ის გაზრდილი კონცენტრაციის პირობებში. ამ დროისათვის არსებული ზოგიერთი მონაცემის მიხედვით ექსპერიმენტულ ნაკვეთებში აღინიშნება ფიჭვის თესლის უფრო დიდი წონა და ცხიმების შემცველობა, ნიადაგის რესპირაციის დონის მომატება, ნიადაგის განიავების დონის მომატება და ფოტოსინთეზის უფრო მაღალი დონე ტკბილმერქნიან ხეებში (liquidamber styraciflua). როგორც ჰარბარდ ბრუკის ექსპერიმენტულ ტყეებში, აქაც ასევე ამ ტყის ეკოსისტემის საპასუხო რეაქციების შესწავლას მრავალი წელი დასჭირდება, და გზადაგზა აუცილებლად ახალი სურპრიზებიც გველის.



▲ *სურათი 54.25* ***ატმოსფეროში მოხვედრილი CO_2-ის გავლენის შემსწავლელი ექსპერიმენტი.*** *დიუკის უნივერსიტეტის ექსპერიმენტული ტყის სვეტების რგოლები გამოყოფენ საკმარის ნახშირორჟანგს, რომ გაზარდონ და შეინარჩუნონ CO_2-ის დონე დღევანდელ კონცენტრაციასთან შედარებით უფრო მაღალ დონეზე (მილიონზე 200 ერთეულით მეტი).*



▲ *სურათი 54.26* ***ანტარქტიდის თავზე განლაგებული ოზონის შრის სისქე გამოხატული დობსონის ერთეულებში.***



▲ *სურათი 54.28* ***დედამიწის ოზონის დამცავი ფენის ეროზია. ოზონის ხვრელი ანტარქტიდის თავზე თვალსაჩინოა.*** *ცისფერი ლაქა გამოსახულებაზე ეყრდნობა ატმოსფერულ მონაცემებს.*

ორანჟერიის ეფექტი და გლობალური დათბობა

ერთ-ერთი ფაქტორი, რაც ართულებს CO^2-ის აწეული ატმოსფერული კონცენტრაციისაგან გამოწვეული გრძელვადიანი შედეგების წინასწარგანჭვრეტას, წარმოადგენს მისი შესაძლო გავლენა დედამიწის სითბოს მარაგზე. მზის გამოსხივების მეტი წილი, რაც პლანეტას ეცემა, უკანვე აირეკლება კოსმოსში. თუმცა CO^2 და წყლის ორთქლი ატმოსფეროში გამჭვირვალეა ხილვადი შუქის ფორმით. ის იღებს და შთანთქავს არეკლილი ინფრაწითელი რადიაციის მეტ წილს და ნაწილს უკანვე უბრუნებს დედამიწას. ამ პროცესის შედეგად ხდება მზის სითბოს ნაწილის შენახვა. ეს ორანჟერიის ეფექტი რომ არ არსებობდეს, დედამიწის ზედაპირის საშუალო ტემპერატურა იქნებოდა -18 ^{o}C (-2,4 ^{o}F), და სიცოცხლე დედამიწაზე, როგორიც ის ჩვენ ვიცით, აღარ იარსებებდა. ატმოსფერული CO^2-ის კონცენტრაციის შესამჩნევი ზრდა, რასაც ბოლო 150 წლის განმავლობაში ჰქონდა ადგილი, მრავალ მეცნიერს გლობალური ტემპერატურის ზრდის პოტენციალის არსებობის გამო აწუხებს. (იხ. სურათი 54.24. არაპირდაპირი სამხილის სახით CO^2 -ის კონცენტრაციის ზრდასა და გლობალურ დათბობას შორის არსებული კავშირის შესახებ.)გ

დღეს არსებული მოდელებიდან ისეთი დახვეწილი არც ერთი არ არის, რომ შეძლოს, მოიცვას ყველა ბიოტური და აბიოტური ფაქტორი, რომლებსაც შეუძლიათ, გავლენა იქონიონ ატმოსფერული აირის კონცენტრაციებსა და ტემპერატურაზე. (მაგალითად, ღრუბლების საფარი, ფოტოსინთეზური ორგანიზმების მიერ CO^2 -ის მიღება და ნაწილაკების როლი ჰაერში). თუმცა არის ისეთი კვლევები, რომლებიც საშუალებას იძლევიან ვიწინასწარმეტყველოთ, რომ XXI საუკუნის ბოლოსათვის ატმოსფეროში CO^2 -ის კონცენტრაცია გაორმაგებული იქნება და საშუალო გლობალური ტემპერატურა გაიზრდება დაახლოებით 2 ^{o}C-ით. კლიმატოლოგებს შეუძლიათ, გაზომონ ფაქტიური CO^2-ის დონე დედამიწის ისტორიის სხვადასხვა პერიოდში ყინულის გლეტჩერებში მოყოლილი ჰაერის ღრუბლებში. პრეისტორიული ტემპერატურა დგინდება რამოდენიმე მეთოდის გამოყენების მეშვეობით, რომელთა შორისაა ნაშთად შემორჩენილი ადრეული ვეგეტაციის ანალიზი.გ

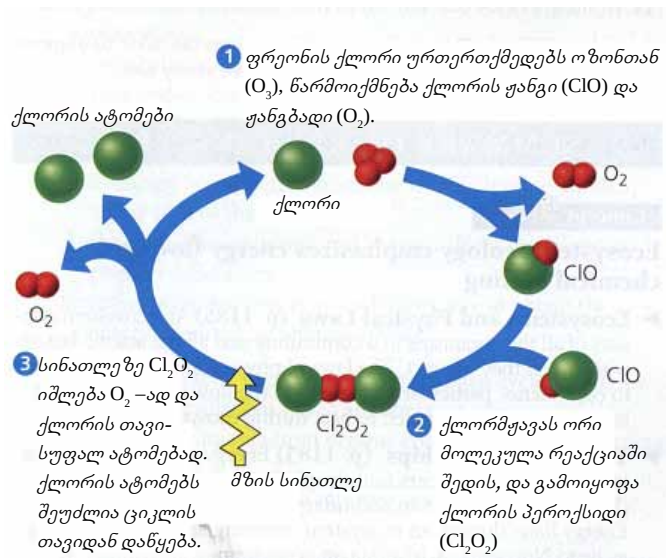
მხოლოდ 1,3° C-ით ტემპერატურის აწევა დედამიწას უფრო თბილს გახდის, ვიდრე იგი ოდესმე ყოფილა ბოლო 100.000 წლის განმავლობაში. ყველაზე უფრო ცუდი სცენარის მიხედვით დათბობა ყველაზე ინტენსიური პოლუსებთან იქნება. ამის შედეგად გამოწვეულმა პოლარული ყინულის დნობამ შეიძლება ზღვის დონე დაახლოებით 100 მეტრით ასწიოს, რასაც არსებული სანაპიროდან თანდათანობით 150 კმ. (ან მეტი) სახმელეთო ტერიტორიის დაიტბორვა მოჰყვება. ნიუ იორკი, მაიამი, ლოს ანჯელესი და მრავალი სხვა ქალაქი წყლის ქვეშ მოექცევა. ამ ბოლო დროს მომხდარი ანტარქტიდის ყინულის ჩამოქცევა, რომელმაც 2002 წელს მანჰატანზე ოთხჯერ უფრო დიდი ზომის აისბერგი წარმოქმნა, შესაძლოა იყოს გლობალური დათბობის წინასწარი ნიშანი.

დათბობის ტენდენციამ შეიძლება ასევე შეცვალოს ნალექის განაწილებაც და ამერიკის შეერთებული შტატების სოფლის მეურნეობისათვის გამოყენებული ცენტრალური ტერიტორიები გაცილებით უფრო მშრალი გახადოს. თუმცაღა, სხვადასხვა მათემატიკური მოდელი არ ეთანხმება იმ თვალსაზრისს, რომელიც გამოთქმულია იმის შესახებ, თუ როგორ შეიცვლება კლიმატი (ჰავა) სხვადასხვა რეგიონში. იმის შესწავლით, თუ რა გავლენა იქონია წარსული პერიოდის გლობალურმა დათბობამ და აციებამ მცენარეთა თანასაზოგადოებებზე, ეკოლოგები ცდილობენ წინასწარ განჭვრიტონ სამომავლო ტემპერატურის ცვლილებებით გამოწვეული შედეგები. ყვავილის მტვრის აღმოჩენილი სამარხების ანალიზი იძლევა იმის დამადასტურებელ მტკიცებულებებს, რომ თანასაზოგადოებები ტემპერატურის ცვლასთან ერთად ძირეულ ცვლილებებს განიცდიან, მაგრამ ადრე მომხდარი ცვლილებები ტემპერატურაში ხდებოდა თანდათანობით და მცენარეთა და ცხოველთა პოპულაციებს საშუალება ჰქონდათ, გადაენაცვლათ ისეთ ტერიტორიებზე, სადაც აბიოტური პირობები მათი გადარჩენის შანსს იძლეოდა. ბრავალმა ორგანიზმმა, განსაკუთრებით მცენარეებმა, რომელთაც სწრაფი გაბნევა და დიდი ტერიტორიების მოცვა არ შეუძლიათ, შესაძლოა ვერ მოახერხონ გადარჩენა კლიმატის ცვლილებების მაღალი მაჩვენებლის პირობებში, რაც ნავარაუდევი გლობალური დათბობის შედეგად უნდა დადგეს.

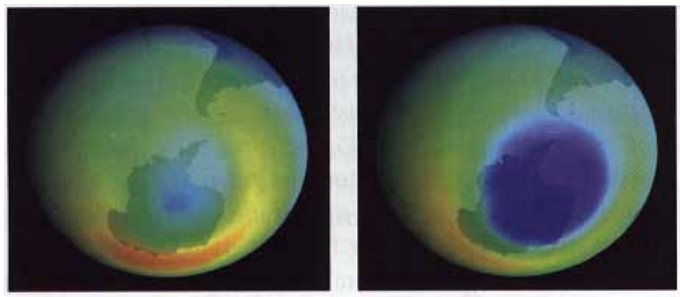
გლობალურმა დათბობა, რომელიც, როგორც ჩანს, ატმოსფეროში CO^2-ის მომატების შედეგად უკვე მომდინარეობს, წარმოადგენს პრობლემას, რომელსაც განუჭვრეტელი შედეგები ექნება და რომელთა გადაჭრაც მარტივი არ იქნება. ქვანახშირი, ბუნებრივი გაზი, გაზოლინი (ბენზინი), საწვავი ხე-ტყე და სხვა ორგანული საწვავი, რომელთა წვა შეუძლებელია CO^2-ის გამოყოფის გარეშე, წარმოადგენენ ცენტრალურ მამოძრავებელ ძალას ჩვენი მზარდი ინდუსტრიალიზაციის მქონე საზოგადოებებისთვის. CO^2-ის ატმოსფეროში გაშვების სტაბილიზაცია მოითხოვს საერთაშორისო ძალისხმევას და დიდი ცვლილებებს, როგორც კერძო ცხოვრების სტილში, ასევე ინდუსტრიულ პროცესებში. მრავალი ეკოლოგი ფიქრობს, რომ ამ ძალისხმევამ განიცადა უმთავრესი შეფერხება 2001 წელს განიცადა, როცა ამერიკის შეერთებულმა შტატებმა უარი განაცხადა ტოკიოს პროტოკოლზე, რომელიც წარმოადგენდა 1997 წლის ინდუსტრიული ერების შეთანხმებას 10 წლის განმავლობაში CO^2-ის ატმოსფეროში გაშვების 5% -ით შემცირების შესახებ.

ატმოსფერული ოზონის გამოლევა

დედამიწა დაცულია ულტრაიისფერი (UV) სხივების საშიში ზემოქმედებისგან ოზონის მოლეკულების (O^3) დამცავი ფენით, რომელიც მდებარეობს ქვედა სტრატოსფეროში დედამიწის ზედაპირიდან 17 და 25-ე კილომეტრებს შორის. ოზონი შთანთქავს ულტრაიისფერ სხივებს და არ აძლევს საშუალებას მათ, რომ მისწვდნენ ბიოსფეროში მცხოვრებ ორგანიზმებს. ატმოსფეროს სატელიტურმა შესწავლებმა უჩვენეს, რომ ოზონის ფენა თანდათანობით თხელდება 1975 წლის შემდეგ (სურათი 54.26) ატმოსფერული ოზონის განადგურებას შესაძლოა იწვევდეს ძირითადად ქლოროფლუოროკარბონატის (CFCs) დაგროვება. ეს არის ქიმიური ელემენტები, რომლებიც გამოიყენება მაცივრების მოწყობილობებისთვის, აეროზოლის ქილებში როგორც საწვავი და ასევე ზოგიერთ საწარმოო პროცესებში. როცა ამ ქიმიური ელემენტების ნარჩენები ატმოსფეროში ადის, ქლორი, რომელსაც ისინი შეიცავენ რეაქციაში შედის ოზონთან და ამცირებს მას O2-მდე (სურათი 54.27). შედეგად გამოწვეული ქიმიური რეაქციები ათავისუფლებს ქლორს და საშუალებას აძლევენ მას, რეაქციაში შევიდეს ოზონის სხვა მოლეკულებთან კატალიზატორული ჯაჭვური რეაქციით. ეფექტი უფრო მეტად თვალსაჩინოა ანტარქტიდაში, სადაც ზამთრის ცივი ტემპერატურა ამსუბუქებს ამ ატმოსფერულ რეაქციებს. მეცნიერებმა "ოზონის ხვრელი" ანტარქტიდის თავზე პირველად 1985 წელს აღწერეს და მას შემდეგ დაკვირვებების შედეგად დაასკვნეს, რომ ეს წარმოადგენს სეზონურ მოვლენას, რომელიც წლიური ციკლის მიხედვით ფართოვდება და ვიწროვდება. თუმცა უნდა



▲ *სურათი 54.27 როგორ ანადგურებს ოზონს ატმოსფეროში მოხვედრილი თავისუფალი ქლორი*



ა) 1979 ოქტომბერი *ბ) 2000 ოქტომბერი*

▲ *სურათი 54.28* ***დედამიწის ოზონის შრის ეროზია.*** *ანტარქტიდის თავზე არსებული ოზონის ხვრელი ამ სურათებზე ლურჯი ლაქების სახით ჩანს. (ატმოსფერულ მონაცემებზე დაყრდნობით)*

აღინიშნოს, რომ ოზონის გამოლევის უაღრესად დიდი მნიშვნელობა და ოზონის ხვრელის ზომა ზოგადად ბოლო პერიოდში გაიზარდა. ოზონის ხვრელი ზოგჯერ ისეთი ზომის ხდება, რომ აღწევს ავსტრალიის სამხრეთის უმეტეს ნაწილამდე, ახალ ზელადიასა და სამხრეთ ამერიკამდე. (სურათი 54.28). ყველაზე უფრო მეტად დასახლებულ შუა განედებზე ბოლო 20 წელიწადში ოზონის ფენა 2-10%-ით შემცირდა.

ოზონის გამოლევას დედამიწის ცოცხალი ორგანიზმებისათვის შეიძლება ძალიან სასტიკი შედეგები ჰქონდეს. ზოგი მეცნიერი ფიქრობს, რომ ეს გამოიწვევს კანის კიბოს ლეტალური და არალეტარული ნორმების ზრდას და აგრეთვე ადამიანთა შორის კატარაქტის გავრცელებას. მას ექნება ასევე წინასწარ განუჭვრეტავი შედეგები მოსავალსა და ბუნებრივ თანასაზოგადოებებზე, განსაკუთრებით ფიტოპლანქტონებზე, რომლებზედაც მოდის დედამიწის პირველადი პროდუქციის უდიდესი წილი. ოზონის გამოლევით გამოწვეული საფრთხე იმდენად დიდია, რომ 180-მა ქვეყანამ, ამერიკის შეერთებული შტატების ჩათვლით, ხელი მოაწერა მონრეალის პროტოკოლს, რომელიც იმ ქიმიური ელემენტების გამოყენების შემცირებისაკენ მოუწოდებს, რომლებიც ოზონის გამოლევას იწვევს. მრავალმა ქვეყანამ, ისევ ამერიკის შეერთებული შტატების ჩათვლით, შეწყვიტა ქლოროფლუოროკარბონატის პროდუქცია. ამ აქციათა შედეგად გამოიკვეთა იმის ნიშნები, რომ ოზონის გამოლევის დონე შენელდა. საუბედუროდ, დღეს რომ გლობალურად აიკრძალოს კიდეც ქლოროფლუოროკარბონატი, ქლორის ის მოლეკულები, რომლებიც უკვე ჰაერშია, განაგრძობენ სტრატოსფეროს ოზონის ფენაზე ზემოქმედებას სულ ცოტა კიდევ ერთი საუკუნის განმავლობაში.

დედამიწის ოზონის საფარის განადგურება წარმოადგენს კიდევ ერთ მაგალითს იმისას, თუ რაოდენ დიდი ზიანის მიყენება შეძლო ადამიანმა ეკოსისტემის დინამიკისათვის და მთლიანი ბიოსფეროსთვის. ამ წიგნის ბოლო თავში ჩვენ განვიხილავთ, როგორ იკვლევენ მეცნიერები, რომლებიც კონსერვატული ბიოლოგიის სფეროსა და ეკოლოგიის აღდგენის სფეროში მუშაობენ, ადამიანის ზეგავლენას დედამიწის ბიომრავალფეროვნებაზე.

კონცეფცია შემოწმება 54.5

1. როგორ ემუქრება ტბის თევზების პოპულაციას საკვები ნივთიერებების ჭარბი დამატება.
2. როგორ აზიანებს წყლის ხარისხს ახლომდებარე ტბებში ტყეების გაჩეხვა.
3. ტოქსინების ბიოლოგიური ზრდის პირობებში ზედა ტროფიკულ ფენაში უფრო ჯანსაღია კვება თუ ქვედა ფენაში. ახსენით რატომ.
4. ორგანული ნივთიერებების უზარმაზარი მარაგი არსებობს არქტიკის გაყინულ ნიადაგში. რატომ შეიძლება ეს წარმოადგენდეს მეცნიერებებისათვის შეშფოთების მიზეზს გლობალური დათბობის კვლევისას.

პასუხები იხ. დამატება ა)-ში.

54-ე თავის შემოწმება

ძირითადი კონცეფციების შემოწმებაა:

კონცეფცია 54.1

ეკოსისტემის ეკოლოგია ყურადღებას ამახვილებს ენერგიის მოძრაობასა და ქიმიურ ციკლურ მოძრაობაზე

- **ეკოსისტემები და ფიზიკური კანონები.** ეკოსისტემა შედგება თანასაზოგადოების ყველა ორგანიზმისგან და იგი მოიცავს ყველა აბიოტურ ფაქტორს, რომელთა მეშვეობით ეს ორგანიზმები ურთიერთზემოქმედებენ. ფიზიკისა და ქიმიის კანონები ვრცელდება ეკოსისტემებზე განსაკუთრებით ენერგიის მოძრაობასთან დაკავშირებით. ენერგია ინახება, ეკოსისტემაში მიმდინარე პროცესებისას სითბოს გამოყოფით.
- **ტროფიკული ურთიერთობანი.** ენერგია და საკვები გადაეცემა პირველადი წარმომქმნელებიდან (აუტოტროფებიდან) პირველად მომხმარებელს (ბალახისმჭამელებს) და შემდეგ მეორად მომხმარებელს, (ხორცისმჭამელებს). ენერგია გაივლის ეკოსისტემას, იგი შედის შუქის სახით და ტოვებს მას სითბოს სახით. საკვები გადის ციკლაციას თვით ეკოსისტემის ფარგლებში.
- **ხრწნა, დესტრუქცია.** დესტრუქცია აერთებს ყველა ტროფიკულ დონეს. დეტრიტისმჭამელები, უმეტესწილად ბაქტერიები და სოკოვანები, ციკლურ მოძრაობაში უშვებენ ძირითად ქიმიურ ელემენტებს ორგანული მასალის დაშლითა და ელემენტებს ორგანულ რეზერვუარებში აბრუნებენ.

კონცეფცია 54.2

ფიზიკური და ქიმიური ფაქტორები ზღუდავენ პირველად პროდუქციას ეკოსისტემებში.

- **ეკოსისტემის ენერგიის ბიუჯეტები.** ენერგია, რომელიც ფოტოსინთეზისას ასიმილირდება, წარმოადგენს მზის დედამიწაზე დაცემული გამოსხივების მხოლოდ ძალიან მცირე ნაწილს, მაგრამ პირველადი პროდუქცია აწესებს ხარჯვის ლიმიტს გლობალური ენერგიის ბიუჯეტისათვის. საერთო პირველადი პროდუქცია წარმოადგენს მთლიან ენერგიას, რომელსაც იღებს ეკოსისტემა მოცემული დროის მონაკვეთში. წმინდა პირველადი პროდუქცია, ანუ ენერგია, რომელიც აკუმულირებულია აუტოტროფიულ ბიომასად, ტოლია საერთო პირველად პროდუქციას მინუს ის ენერგია, რომელსაც პირველადი წარმომქმნელები სუნთქვაზე ხარჯავენ. მომხმარებლისთვის ხელმისაწვდომია მხოლოდ წმინდა პირველადი პროდუქცია.
- **პირველადი პროდუქცია ზღვისა და მტკნარი წყლის ეკოსისტემებში.** ზღვისა და მტკნარი წყლის ეკოსისტემებში შუქი და საკვები ზღუდავენ პირველად პროდუქციას. ფოტიკურ ზონაში, ფაქტორი, რომელიც ყველაზე უფრო მეტად ზღუდავს პირველად პროდუქციას, არის ისეთი საკვები პროდუქტი, როგორიცაა აზოტი და რკინა.
- **პირველადი პროდუქცია სახმელეთო და ჭაობის ეკოსისტემებში.** სახმელეთო და ჭაობის ეკოსისტემებში ისეთი კლიმატური ფაქტორები, როგორიცაა ტემპერატურა და ნამი, პირველად პროდუქციაზე ფართო გეოგრაფიული მასშტაბებით ახდენს გავლენას. უფრო ლოკალურად, ნიადაგის საკვები ნივთიერებები ხშირად წარმოადგენენ პირველადი პროდუქციის მალიმიტირებელ ფაქტორებს.

კონცეფცია 54.3

ტროფიკულ დონეებს შორის ენერგიის გადაცემის ეფექტურობა ჩვეულებრივ 20% ნაკლებია

- **პროდუქტიულობის ეფექტურობა.** ენერგიის იმ რაოდენობას, რაც ნებისმიერ ტროფიკულ დონეზეა ხელმისაწვდომი, განაპირობებს წმინდა პირველადი პროდუქცია და ეფექტურობა, რის მეშვეობითაც საკვების ენერგია გარდაიქმნება ბიომასად საკვები ჯაჭვის ყველა რგოლში. ერთი ტროფიკული დონიდან შემდეგ დონეზე გადაცემული ენერგიის პროცენტობა, რომელსაც ტროფიკული ეფექტურობა ჰქვია, როგორც წესი, შეადგენს 5-20%-ს. პროდუქციის პირამიდები, ბიომასა და რაოდენობა ასახვას პოულობს შედარებით დაბალ ტროფიკულ ეფექტურობაში.

დავალება: პროდუქციულობის პირამიდები.

მწვანე სამყაროს ჰიპოთეზის მიხედვით ბალახისმჭამელები მოიხმარენ ვეგეტაციის მცირე პროცენტობას. ამის მიზეზია მტაცებლები, დაავადებები, შეჯიბრი, საკვების შეზღუდული ოდენობა და სხვა ფაქტორები, რომლებიც მათ პოპულაციებს აკონტროლებენ.

კონცეფცია 54.4

ბიოლოგიური და ბიოქიმიური მიმართვის ზოგადი მოდელი

ნახშირბადის, ჟანგბადის, გოგირდის და აზოტის აირები ატმოსფეროში არსებობენ და მოძრაობენ ციკლურად გლობალური მასშტაბით. სხვა ნაკლებად მოძრავი ელემენტები, ფოსფორის, კალიუმისა და კალციუმის ჩათვლით უფრო ლოგიკური მასშტაბით გადიან ციკლურ მოძრაობას, მცირე პერიოდის განმავლობაში მაინც. ყველა ელემენტი ციკლურად მოძრაობს ორგანულსა და არაორგანულ რეზერვუარებში.

- **ბიოგეოქიმიური ციკლები.** წყალი ციკლურად მოძრაობს გლობალურ დონეზე მზის ენერგიის წყალობით. ნახშირბადის ციკლური მოძრაობა პირდაპირ ასახავს ფოტოსინთეზისა და უჯრედული სუნთქვის საპასუხო პროცესებს. აზოტი შედის ეკოსისტემებში ატმოსფერული ნალექის მეშვეობით და პროკარიოტების მიერ აზოტის ფიქსაციით, მაგრამ აზოტის ციკლური მოძრაობის დიდი წილი ბუნებრივ ეკოსისტემებში მოიცავს ლოკალურ ციკლებს ორგანიზმებსა და ნიადაგს ანდა წყალს შორის. ფოსფორის ციკლი შედარებით ლოკალიზირებულია.

  დავალება – ენერგიის მოძრაობა და ქიმიური ციკლური მოძრაობები.
  დავალება – ნახშირბადის ციკლი.
  დავალება – აზოტის ციკლი.

- **ხრწნა (დესტრუქცია) და საკვები ნივთიერებების ციკლური მოძრაობის დონეები.** გარკვეული ფორმით წარმოდგენილი საკვები ნივთიერებების წილი და ამ ფორმით მათი ციკლური მოძრაობის დრო სხვადასხვა ეკოსისტემებში სხვადასხვაა, და ეს სხვაობა ძალიან დიდია, რადგან განსხვავებულია მათში დესტრუქციის დონე.

- **ვეგეტაცია და საკვები ნივთიერებების ციკლური მოძრაობა.** ჰაბარდ ბრუკის ექსპერიმენტული ტყის საკვები ნივთიერებების ციკლური მოძრაობა მკაცრადაა განპირობებული ვეგეტაციით. გრძელვადიანი ეკოლოგიური კვლევის პროექტი აკვირდება ეკოსისტემის დინამიკას შედარებით ხანგრძლივი დროის განმავლობაში. ჰაბარდ ბრუკის კვლევებმა უჩვენა, რომ ხე-ტყის დამზადების საშუალებები ზრდის წყლის გადინებას და შეიძლება გამოიწვიოს მინერალების უზარმაზარი დანაკარგი.

კონცეფცია 54.5

ადამიანის პოპულაცია არღვევს ქიმიურ ციკლს მთელს მიმართულებაში

- **საკვები ნივთიერებებით გამდიდრება (განოყიერება).** სოფლის მეურნეობა ეკოსისტემიდან საკვებ ნივთიერებებს იღებს და ამდენად გამუდმებით საჭიროა მათი დიდი რაოდენობით დამატება. საკვები ნივთიერებების დიდი რაოდენობა, რომელიც სასუქის სახით გამოიყენება აბინძურებს წყლებს და დედამიწის ზედაპირის წყლის ეკოსისტემებს, სადაც მან შეიძლება გამოიწვიოს წყალმცენარეების ზრდის სიჭარბე. (კულტურული ეუტროფიკაცია).
  დავალება – წყლის დაბინძურება ნიტრატებით.

- **მჟავე ნალექი.** მჟავე ნალექის ძირითად მიზეზს წარმოადგენს წიაღისეული საწვავის ჟანგვა (წვა). ჩრდილო ამერიკისა და ევროპის ეკოსისტემები დაზიანებულია წვიმებისა და თოვლისაგან, რომლებიც შეიცავენ აზოტისა და გოგირდის მჟავებს.

- **ტოქსინები გარემოში.** ტოქსინები შეიძლება კონცენტრირებული გახდეს საკვები ჯაჭვების ტროფიკულ დონეებზე. ტოქსიკური ნარჩენების გამოშვებამ დააბინძურა გარემო ზიანის მომტანი ნივთიერებებით, რომლებიც დიდხნს რჩებიან და ხდებიან კონცენტრირებულნი საკვებ ჯაჭვებში ბიოლოგიური ზრდის მეშვეობით.

- **ატმოსფერული ნახშირორჟანგი.** ხე-ტყის დაწვით, წიაღისეული საწვავის გამოყენებით და სხვა მოქმედებებით, რომელთაც ადამიანი აწარმოებს, CO2-ის ატმოსფერული კონცენტრაცია გამუდმებით და სტაბილურად იზრდება. საბოლოო შედეგებს შორის შეიძლება იყოს საგრძნობი დათბობა, და სხვა კლიმატური ცვლილებები.

  დავალება – ორანჟერიის ეფექტი.
  გამოსახეთ გრაფიკულად CO2-ისა და ტემპერატურის ცვლილებები.

- **ატმოსფერული ოზონის გამოლევა.** ოზონის საფარის მიერ ხდება ულტრაიისფერი სხივების ატმოსფეროში შემოჭრის შეკავება. ადამიანის საქმიანობა, მათ შორის ქლორისშემცველი დაბინძურებების გამოშვება, ოზონის საფარს ამცირებს, რასაც საშიში შედეგი მოჰყვება.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშემოწმება

1. **ქვემოთ ჩამოთვლილი წყვილებიდან რომლებია არასწორად დაწყვილებული შესაბამის ტროფიკულ დონეებთან?**
   ა) ციანობაქტერია – პირველადი წარმომქმნელი;
   ბ) კუტკალია – პირველადი მომხმარებელი;
   გ) ზოოპლანქტონი – პირველადი წარმომქმნელი;
   დ) წყალმცენარე – მესამედი მომხმარებელი;
   ე) სოკო – დეტრიტისმჭამელი;

2. **პროდუქციის პირამიდა, ისეთი, როგორც ეს სურათზე 54.11.-ია მოცემული, გულისხმობს, რომ:**
   ა) შემდეგ დონეს გადაეცემა მხოლოდ ტროფიკული დონის ენერგიის ნახევარი;
   ბ) ტროფიკულ დონეზე ენერგიის უმეტესი წილი გადაცემა შემდეგ დონეს;
   გ) ენერგიის ერთი ტროფიკული დონიდან მეორეზე გადაცემისას ენერგიის დაახლოებით 10% იკარგება;
   დ) ენერგიის გადაცემა ყველაზე ეფექტურად ხდება წარმომქმნელებიდან პირველად მომხმარებლისთვის;
   ე) მარცვლოვნებით გამოკვებილი ძროხის ხორცის ჭამა არის ფოტოსინთეზის საშუალებით შეძენილი ენერგიის მიღების არაეფექტური საშუალება;

3. **აზოტირებული ბაქტერია მონაწილეობს აზოტის ციკლში ძირითადად:**
   ა) აზოტის აირის გარდაქმნის მეშვეობით ამიაკად;
   ბ) ამიაკის გამონთავისუფლებით ორგანული შემადგენლებისგან და ამით მისი ნიადაგში დაბრუნების მეშვეობით;
   გ) ამიაკის გარდაქმნით აზოტის აირად, რომელიც ატმოსფეროში ბრუნდება;
   დ) ამიაკის ნიტრატად გარდაქმნის მეშვეობით, რომლებსაც შემდეგ მცენარეები შთანთქავენ;
   ე) აზოტის შერევის მეშვეობით ამინომჟავასთან და ორგანულ შემადგენლებთან;

4. **ჰაბარდ ბრუკის ტყის გაჩეხვის ექსპერიმენტმა დაადასტურა ყველა მოცემული დასკვნა გარდა იმისა, რომ:**
   ა) უმეტესობა მინერალებისა გადის ციკლურ მოძრაობას ტყის ეკოსისტემის ფარგლებში.
   ბ) ბუნებრივი წყალსაცავიდან მინერალების გადინება ანაზღაურდა შემონადენი მინერალებით.
   გ) ტყის გაჩეხვამ გაზარდა წყლის გადინება.
   დ) ნიტრატის კონცენტრაციამ გაჩეხილი ტყის ტერიტორიაზე გამდინარე წყალში საშიშ დონემდე აიწია.
   ე) კალციუმის დონე მაღალი დარჩა გაჩეხილი ტყის ტერიტორიის ნიადაგში.

5. **დედამიწის ატმოსფეროში ბოლო დროს CO_2-ის რაოდენობის ზრდის ძირითადი მიზეზია:**
   ა) მსოფლიოს მასშტაბით პირველადი პროდუქციის ზრდა.
   ბ) მსოფლიო მასშტაბით არსებული მოსავლის ბიომასის ზრდა.
   გ) ატმოსფეროს მიერ შთანთქმული ულტრა-წითელი რადიაციის რაოდენობის ზრდა.
   დ) დიდი რაოდენობით ხე-ტყისა და წიაღისეული წვა
   ე) სწრაფად მზარდი ადამიანის პოპულაციის მიერ დამატებითი რესპირაციები.

6. **ქვემოთ ჩამოთვლილთაგან რომელი წარმოადგენს ბიოლოგიური ზრდის შედეგს**
   ა) გარემოში ტოქსიკური ქიმიკატები უფრო დიდ რისკს ზედა დონის მტაცებლებს უქმნის, ვიდრე პირველად მომხმარებელს.
   ბ) ზედა ფენის მტაცებელთა პოპულაციები საერთოდ უფრო მცირეა, ვიდრე პირველადი მომხმარებლის პოპულაციები.
   გ) წარმომქმნელების ბიომასა ეკოსისტემაში უფრო მაღალია, ვიდრე პირველადი მომხმარებლის ბიომასა.
   დ) წარმომქმნელების მიერ მიღებული ენერგიის მხოლოდ მცირე ნაწილი გადაეცემა მომხმარებლებს.
   ე) ბიომასის ოდენობა ეკოსისტემის პროდუქციის დონეზე მცირდება თუ წარმომქმნელის წრიული ბრუნვის დრო იზრდება.

7. **ქვემოთ ჩამოთვლილთაგან რომელ ეკოსისტემას აქვს ყველაზე უფრო დაბალი წმინდა პროდუქციის დონე ერთ კვადრატულ მეტრზე**
   ა) მლაშე ჭაობს (ჭინჭრობს);
   ბ) ღია ოკეანეს;
   გ) მარჯნის რიფებს;
   დ) ბალახოვან დაბლობს;
   ე) ტროპიკული წვიმის ტყეს;

8. **ტროპიკული ტყეების ნიადაგი შეიცავს მინერალური საკვები ნივთიერებების შედარებით დაბალ დონეს რადგანაც:**
   ა) ტროპიკული ტყეების მთლიან ბიომასა შედარებით მცირეა.
   ბ) ტროპიკული ნიადაგის მიკროორგანიზმები არ შლიან ორგანულ ნივთიერებებს ისე ეფექტურად, როგორც ზომიერი ზონის ნიადაგის მიკროორგანიზმები.
   გ) ორგანული ნივთიერებები უფრო სწრაფად იშლებიან (იხრწნებიან) და მცენარეებიც ნიადაგიდან საზრდოს უფრო სწრაფად ითვისებენ ტროპიკებში.

დ) საკვები ნივთიერებების ციკლური მოძრაობა უფრო ნელა ხდება ტროპიკებში.

ე) ტროპიკების მაღალი ტემპერატურის გამო მრავალი საკვები ნივთიერება ნადგურდება.

9. წარმოიდგინეთ, რომ თქვენ ამოწმებთ სანაპიროს წყალს, რომელიც დაბინძურებულია ფერმებიდან და მინდვრებიდან მომავალი წყლებით და აღმოაჩენთ ფოსფატის და არა აზოტის დეტექტირებად დონეს. მომდევნო ექსპერიმენტებში თქვენ ნახავთ, რომ როცა თქვენ აზოტით ანოყიერებთ თქვენს მიერ აღებულ სინჯებს, წყალმცენარეების ზრდა გაცილებით მატულობს, ვიდრე გაუნოყიერებელ სინჯებში. ხოლო ფოსფატით ჭარბი სინჯები წყალმცენარეების ზრდაზე არ მოქმედებს. შედეგების მიხედვით თქვენ შეგიძლიათ დაასკვნათ, რომ:

ა) წყალმცენარეების პოპულაციათა შემცირება ამ წყლებში შესაძლებელია ფოსფატის ჩადინების შეზღუდვით.

ბ) ამ წყლების ეუტროფიკაციის შემცირება შესაძლებელია აზოტის დამატებით.

გ) ამ წყლებში წყალმცენარეების პოპულაციების დაბალი დონე შენარჩუნებულია ფოსფორის მაღალი დონის წყალობით.

დ) აზოტი ამ წყლებში წარმოადგენს შეზღუდულ საკვებ პროდუქტს.

ე) ფოსფატი ამ წყლებში წარმოადგენს შეზღუდულ საკვებ პროდუქტს.

10. ქვემოთ ჩამოთვლილთაგან რომელსა აქვს უფრო დიდი გავლენა ეკოსისტემაში ქიმიური ციკლური მოძრაობის მაჩვენებელზე?

ა) ეკოსისტემის პირველადი პროდუქციის დონეს.

ბ) ეკოსისტემის მომხმარებლების პროდუქციის ეფექტურობას.

გ) ეკოსისტემაში ხრწნის (დესტრუქციის) დონეს.

დ) ეკოსისტემის ტროფიკულ ეფექტურობას.

ე) ეკოსისტემაში საკვები ნივთიერებების რეზერვუარების ლოკაციას.

ტესტის პასუხები იხ. დამატება ა)-ში.

დამატებითი შეკითხვებისთვის ეწვიეთ ვებ-საიტს ან იხ. CD-ROM-ი.

ევოლუციური კავშირი

ზოგი ბიოლოგი, რომელიც გაოცებულია ბიოტურ და აბიოტურ ფაქტორებს შორის არსებული რთული ურთიერთდამოკიდებულებით, რომლებიც ქმნიან ეკოსისტემას, ავითარებს აზრს, რომ თავად ეკოსისტემები წარმოადგენენ «ცოცხალ» სისტემებს და რომ მათ აქვთ ევოლუციის უნარი. ამის მანიფესტაციას წარმოადგენს ჯეიმს ლავლოკის ჰიპოთეზა, რომელიც განიხილავს დედამიწას, როგორც ცოცხალ, ჰომეოსტატიკურ ერთეულს, როგორც სუპერორგანიზმის მსგავს წარმონაქმნს. იმ მოსაზრების კრიტიკა, რომ ეკოსისტემებს და ბიოსფეროს ევოლუციის ამ პრინციპების მიხედვით შეუძლიათ ევოლუცია, თქვენ ამ წიგნში ისწავლეთ. ეკოსისტემებს თუ ევოლუციის უნარი აქვთ, წარმოადგენს თუ არა ეს დარვინისეული ევოლუციის ფორმას? რატომ და რატომ არა?

მეცნიერული კვლევა

თუ თქვენი კვლევის ობიექტს წარმოადგენს ტყის ახლოს მდებარე ორი ტბორი. როგორ დასახავდით ექსპერიმენტის ჩატარებას იმისათვის, რომ გაგეზომათ დაცვენილი ფოთლების გავლენა ტბორის წმინდა პირველად პროდუქციაზე.

კვლევა : 1. რა გავლენას ახდენს ტემპერატურა და შუქი პირველად პროდუქციაზე?

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

CO^2-ის რაოდენობა ატმოსფეროში იზრდება და გასული საუკუნის განმავლობაში გლობალური ტემპერატურა გაზარდა. მრავალი მეცნიერი იზიარებს აზრს, რომ ეს ორი ფენომენი ერთმანეთთანაა დაკავშირებული და რომ მიმდინარეობს ორანჟერიული დათბობა. ეს მეცნიერები ხაზს უსვამენ იმას, რომ დღეს საჭიროა ქმედითი ღონისძიებების გატარება იმისთვის, რომ თავიდან ავიცილოთ სასტიკი ცვლილებები გარემოში. თუმცა ზოგი მეცნიერი ამბობს, რომ ჯერ კიდევ ძალიან ადრეა ამაზე ლაპარაკი და რომ საჭიროა უფრო მეტი მონაცემისა და ინფორმაციის შეგროვება, ვიდრე გადამჭრელ ნაბიჯებს გადავდგამდეთ. რა უპირატესობა ექნება გლობალური დათბობის შესანელებლად ქმედითი ღონისძიებების დღესვე გატარებას ან რა ზიანის მოტანა შეუძლია მას, და რა უპირატესობა ან ზიანი შეიძლება მოიტანოს მოცდამ ვიდრე უფრო მეტი მონაცემი და ინფორმაცია იქნება ხელმისაწვდომი?

55 კონსერვაციული ბიოლოგია და აღდგენითი ეკოლოგია



სურათი 55.1 ***ბორნეო, დასავლეთი კალიმანტანი, ტროპიკული ტყის გაჩეხვა.***

ძირითადი კონცეფციები

55.1 ადამიანის აქტივობანი დედამიწის ბიომრავალფეროვნებას საფრთხეს უქმნის;

55.2 პოპულაციის დაცვა ყურადღებას ამახვილებს პოპულაციის ზომაზე, გენეტიკურ სხვადასხვაობაზე და ძირითად საცხოვრებელ გარემოზე;

53.3 ლანდშაპტისა და რეგიონის დაცვის მიზანია მთლიანი ბიოტას შენარჩუნება;

53.4 აღდგენითი ეკოლოგია ცდილობს დეგრადირებული ეკოსისტემების აღდგენას შედარებით ბუნებრივ მდგომარეობამდე;

53.5 უწყვეტი განვითარების მიზანია ადამიანის პირობების გაუმჯობესება ბიომრავალფეროვნების დაცვის პირობებში

ზოგადი მიმოხილვა

ბიომრავალფეროვნების კრიზისი

ბიოლოგია არის მეცნიერება სიცოცხლის შესახებ. ამდენად მართებულად გვეჩვენება ის, რომ ბოლო თავი ეხება იმ ორ დისციპლინას, რომლებიც სიცოცხლის შენარჩუნებისთვის იღწვის. დაცვითი ბიოლოგია აერთიანებს ეკოლოგიას (ქცევის ეკოლოგიის ჩათვლით), ფიზიოლოგიას, მოლეკულურ ბიოლოგიას, გენეტიკას და ევოლუციურ ბიოლოგიას, იმისათვის, რომ მოახდინოს ბიოლოგიური მრავალფეროვნების დაცვა ყველა დონეზე. ეკოსისტემაში მიმდინარე პროცესების შენარჩუნება და ბიომრავალფეროვნების დაკარგვის შეჩერება. ცოცხალი სამუშაოს შემსწავლელ მეცნიერებებს ასევე აკავშირებს საზოგადოების შემსწავლელ მეცნიერებებთან, ეკონომიკასთან და ჰუმანიტარულ მეცნიერებებთან. **აღდგენითი ეკოლოგია** იყენებს ეკოლოგიურ პრინციპებს იმ მიზნით, რომ დეგრადირებულ ეკოსისტემებს დაუბრუნოს, რამდენადაც კი ეს შესაძლებელია, მათი ბუნებრივი მდგომარეობა, როგორც მათ დეგრადირებამდე ჰქონდათ.

დღეისათვის მეცნიერებს აღწერილი აქვთ და ოფიციალურად დასახელებული ჰყავთ 1. 8 მილიონი ორგანიზმთა სახეობა. ზოგი ბიოლოგი ფიქრობს, რომ ამჟამად კიდევ დაახლოებით 10 მილიონი სახეობა არსებობს. სხვებს მიაჩნიათ, რომ მათი რიცხვი 200 მილიონზე მეტია. ეს სახეობები თანაბრად არ არიან განაწილებულნი დედამიწაზე. სახეობათა ერთ-ერთი ყველაზე უფრო დიდი კონცენტრაცია ტროპიკულ ზონაშია. სამწუხაროდ ტროპიკულ ტერიტორიებზე ისეთი სცენები, როგორიცაა მოცემული **სურათზე 55.1**, საკმაოდ ხშირია: ტროპიკული ტყეები საგანგაშოდ სწრაფად ნადგურდება, იმისათვის, რომ გამონთავისუფლდეს ადგილი და დაიტიოს ადამიანის მზარდი პოპულაცია.

მთელს ბიოსფეროში ადამიანის აქტივობა ცვლის ტროფიკულ სტრუქტურებს, ენერგიის მოძრაობას, ქიმიურ ციკლურ მოძრაობას და ბუნებრივ ჩარევას, ეკოსისტემის იმ პროცესებს, რომლებზედაც დამოკიდებულნი ვართ ჩვენც და სხვა სახეობებიც. (იხ. თავი 54.)˚ ადამიანის მიერ გადაკეთებული ხმელეთის ზედაპირის ზომა 50%-ს უახლოვდება და ჩვენ ვიყენებთ დედამიწის ზედაპირის მტკნარი წყლის ნახევარზე მეტს. ოკეანეებში მრავალი სახეობის თევზების მარაგი ილევა გადამეტებული თევზჭერის გამო და ზოგი ყველაზე უფრო პროდუქტიული და მრავალფეროვანი აქვატური გარემო, როგორიცაა, მაგალითად, მარჯნის რიფები, ესტუარიუმები სასტიკად არიან დაზიანებულნი. ზოგიერთი თვლის, რომ ჩვენ ბიოსფეროს ვაყენებთ ისეთ ზიანს და იმდენ სახეობებს ვუქადით გაწყვეტას, როგორიც შეიძლებოდა მიეყენებინა დიდ ასტეროიდს მასობრივი გაწყვეტით 65,5 მილიონი წლის წინ ცარცის ხანაში **(იხ. სურათი 26.9)**. გლობალურად, სახეობათა დაკარგვის მაჩვენებელი შეიძლება იყოს 1.000-ჯერ უფრო მეტი, ვიდრე ოდესმე ყოფილა განვლილი 100.000 წლის მანძილზე.

ამ თავში ჩვენ უფრო ახლოს გავეცნობით ბიომრავალფეროვნების კრიზისს და განვიხილავთ ზოგიერთ დაცვითსა და აღდგენით სტრატეგიებს, რომლებსაც ბიოლოგები იყენებენ სახეობათა დაკარგვის დონის შესამცირებლად.

ქონცეფცია 55.1

ადამიანის აქტივობა დედამიწის ბიომრავალფეროვნებას საფრთხეს უქმნის

სახეობათა გაწყვეტა ბუნებრივი მოვლენაა. მას ადგილი აქვს თითქმის მას შემდეგ, რაც სიცოცხლე პირველად განვითარდა. სახეობათა გაწყვეტის ის დონე, რაც დღესაა, ხაზს უსვამს ბიომრავალფეროვნების კრიზისს. იმის გამო, რომ ჩვენ შეგვიძლია მხოლოდ დღეს არსებული სახეობების შეფასება, ჩვენ ვერ განვსაზღვრავთ სახეობათა დაკარგვის რეალურ დონეს ანდა ბიომრავალფეროვნების კრიზისის უზარმაზარ მნიშვნელობას. ჩვენ დანამდვილებით ვიცით, რომ სახეობათა დაკარგვის დონე ძალიან მაღალია და რომ ამის მიზეზია ეკოსისტემის დეგრადაციის მზარდი მაჩვენებელი, რომელსაც ახორციელებს ერთადერთი სახეობა ჰომო საპიენსი. მარტივად რომ ვთქვათ, ადამიანები საფრთხეს უქმნიან დედამიწის ბიომრავალფეროვნებას.



▲ *სურათი 55.2* ***ბიომრავალფეროვნების სამი დონე.*** *გადიდებული ქრომოსომები პოპულაციაში არსებული გენეტიკური ცვალებადობის სიმბოლოა.*

ბიომრავალფეროვნების სამი დონე

ბიომრავალფეროვნება, შემოკლებული ფორმით ბიოლოგიური მრავალფეროვნება, სამი ძირითადი კომპონენტისგან ანუ დონესგან შედგება, ესენია: გენეტიკური მრავალფეროვნება, სახეობათა მრავალფეროვნება და ეკოსისტემის მრავალფეროვნება.

გენეტიკური მრავალფეროვნება

გენეტიკური მრავალფეროვნება მოიცავს არა მხოლოდ ინდივიდის გენეტიკურ სხვადასხვაობას პოპულაციის შიგნით, არამედ ასევე გენეტიკურ სხვადასხვაობას პოპულაციებს შორის, რაც ხშირად უკავშირდება ადგილობრივ პირობებს. (იხ. თავი 23.). თუ ერთი პოპულაცია გაწყდა, ეს შესაძლოა იმის გამო მოხდა, რომ სახეობამ დაკარგა ზომიერი გენეტიკური მრავალფეროვნება, რაც მიკროევოლუციის შესაძლებლობას მისცემდა. გენეტიკური მრავალფეროვნების წაშლა რა თქმა უნდა წარმოადგენს სახეობის მთლიანი ადაპტაციის პერსპექტივების განმსაზღვრელ ფაქტორს. მაგრამ გენეტიკური მრავალფეროვნების დაკარგვაც მთლიანად ბიოსფეროში ასევე ადამიანის კეთილდღეობის მნიშვნელობის მატარებელია. მაგალითად, თუ ჩვენ დავკარგავთ იმ ველური მცენარეების პოპულაციებს, რომლებიც მჭიდროდ უკავშირდებიან სოფლის მეურნეობის სახეობებს, ჩვენ დავკარგავთ გენეტიკურ რესურსებს, რომელთა გამოყენებაც პოტენციურად შეიძლებოდა გარკვეული მოსავლის ხარისხის გასაუმჯობესებლად, როგორიცაა, მაგალითად მცენარეთა მოშენების გზით დაავადებათა გამკლავება.

სახეობათა მრავალფეროვნება

საზოგადოებრივი მსჯელობები ბიომრავალფეროვნების კრიზისის შესახებ ფოკუსირებულია სახეობათა მრავალფეროვნებაზე ანუ სახეობის ნაირსახეობაზე ეკოსისტემებში ანდა მთლიან ბიოსფეროში, რომელსაც ჩვენ 53-ე თავში სახეობების სიმდიდრე ვუწოდეთ. ამერიკის შეერთებული შტატების აქტი გადაშენების საფრთხის ქვეშ მყოფი სახეობების შესახებ (ESA) გადაშენების საფრთხის ქვეშ მყოფი სახეობების ამგვარ განმარტებას შეიცავს: ეს არის სახეობა, რომელიც „გადაშენების საფრთხის ქვეშაა მთლიანად ან ნაწილობრივ“. განმარტების მიხედვით **რისკის ჯგუფის სახეობები** ის სახეობებია, რომლებსაც, მიჩნეულია, რომ მო-



▲ *სურათი 55.3* ***რამდენიმე ნაბიჯი გადაშენებამდე.*** *ჰარვარდის ბიოლოგი ე.ო. ვილსონი გადაშენებამდე რამდენიმე ნაბიჯით დაცილებულების კლუბში იმ სახეობებს აერთიანებს, რომლებთა შემადგენლობაში 100-ზე ნაკლები ინდივიდი დარჩა. აქ გამოხატულია ამ კლუბის წევრი სამი სახეობა.*

მავალში შესაძლოა დაემუქროთ გადაშენების საფრთხე. აი მხოლოდ რამოდენიმე „სტატისტიკური მონაცემი, რაც თვალნათლივ წარმოგვიდგენს სახეობათა დაკარგვის პრობლემას:

ბუნებისა და ბუნებრივი რესურსების დაცვის ინტერნაციონალური კავშირის მიხედვით (IVCN) 10.000 მსოფლიოში ცნობილი ჩიტის სახეობებიდან 12% და დაახლოებით 5.000 ძუძუმწოვართა სახეობების 24% გაწყვეტის მუქარის ქვეშ არიან. ბოლო დროს მცენარეთა დაცვის ცენტრის მიერ ჩატარებული აღწერის მიხედვით, აღმოჩნდა, რომ დაახლოებით 20.000 მცენარის სახეობიდან ამერიკის შეერთებულ შტატებში 200 სახეობა გაწყდა მას შემდეგ, რაც ამგვარი აღრიცხვა ბოლოს ჩატარდა. კიდევ სხვა 730 მცენარის სახეობა ამერიკის შეერთებულ შტატებში გადაშენების საფრთხის ქვეშაა ანდა რისკის ჯგუფს წარმოადგენს.

დაახლოებით 20% მტკნარი წყლის თევზებისა მსოფლიოში ან გაწყდა, ისტორიული პერიოდის განმავლობაში, ანდა სერიოზულად იმყოფებიან საფრთხის ქვეშ. ერთ-ერთი უდიდესი სწრაფი გადაშენების მოვლენა, რომელიც კი დაფიქსირებულია, არის დასავლეთ აფრიკის ვიქტორიის ტბის მტკნარი წყლის თევზების მიმდინარე დანაკარგი. 500-ზე მეტი სახეობიდან დაახლოებით 200 სახეობა ტბაში არსებული ციხლიდებისა დაიკარგა. ამის ძირითადი მიზეზია 1960-იან წლებში შემოყვანილი არაადგილობრივი მტაცებელი სახეობები.

1900 წლის შემდეგ 123 სახეობის მტკნარი წყლის უხერხემლო და ხერხემლიანი ცხოველი გადაშენდა ჩრდილოეთ ამერიკაში, ხოლო ასობით სახეობა კვლავ გადაშენების საშიშროების ქვეშაა. გადაშენების მაჩვენებელი ჩრდილო ამერიკის მტკნარი წყლის ფაუნაში დღეს დაახლოებით 5-ჯერ მაღალია, ვიდრე სახმელეთო ცხოველებში.

2004 წლის მონაცემების მიხედვით, რომელიც ჟურნალში „მეცნიერება“ გამოქვეყნდა, შეეხებოდა ამფიბიების შესახებ გლობალურ მონაცემებს და მასში 500-ზე მეტი მეცნიერი ადასტურებდა, რომ დღეს ცნობილი ამფიბიების სახეობათა 32% ძალიან ახლოსაა გადაშენებასთან ან იმყოფება გადაშენების დიდი საფრთხის ქვეშ.

ზოგიერთი მეცნიერის აზრით დღეს არსებულ სახეობათა გადაშენების მაჩვენებლის მიხედვით მცენარეთა და ცხოველთა სახეობების ნახევარზე მეტი XXI სკ-ის ბოლოსთვის სრულად გაქრება **(სურათი 55.3.)**

სახეობათა გადაშენებას შეიძლება ლოკალური ხასიათი ჰქონდეს, მაგალითად, სახეობა შეიძლება გაქრეს ერთი მდინარის სისტემაში, მაგრამ გადარჩეს მეორეში. სახეობათა გლობალური გადაშენება ნიშნავს იმას, რომ ეს სახეობა ყველა მისი გავრცელების არეალში გაქრა. თუმცა გადაშენება ხშირად თვალით დაუნახავი პროცესია. იმისათვის, რომ დანამდვილებით გავიგოთ, რომ მოცემული სახეობა გადაშენდა, ჩვენ უნდა ვიცოდეთ მისი ზუსტი დისტრიბუცია. სახეობათა მრავალფეროვნების შესახებ ზუსტი კატალოგების ქონისა და მათი გეოგრაფიული დისტრიბუციისა და ეკოლოგიური როლის ცოდნის გარეშე, ჩვენი მცდელობა, უკეთ გავერკვეთ იმ ეკოსისტემების ფუნქციასა და სტრუქტურაში, რომლებზედაც ჩვენი არსებობაა დამოკიდებული სრულყოფილ შედეგს ვერ გამოიღებს.

ეკოსისტემის მრავალფეროვნება

ბიოსფეროს ეკოსისტემების მრავალფეროვნება წარმოადგენს ბიოლოგიური მრავალსახეობის მესამე დონეს. ეკოსისტემაში სხვადასხვა სახეობის პოპულაციებს შორის თანასაზოგადოებათა ურთიერთმოქმედების ქსელის გამო ერთი სახეობის ლოკალურ გადაშენებას, ვთქვათ, ძირითადი სახეობის მტაცებლის გადაშენებას, შეიძლება ჰქონდეს ნეგატიური გავლენა მთლიანად თანასაზოგადოების სახეობათა სიმდიდრეზე. **(იხ. სურათი 53.16)**. უფრო ფართოდ თითოეულ ეკოსისტემას აქვს ენერგიის მოძრაობისა და ქიმიური ციკლური მოძრაობის თავისებური მოდელი, რასაც შეუძლია გავლენა იქონიოს მთელს

ბიოსფეროზე. მაგალითად, ფიტოპლანქტონების „ძოვას“ ოკეანეში შეუძლია ხელი შეუწყოს ორანჟერიის ეფექტის მოქმედებას მასიური რაოდენობის CO_2-ის მოხმარებითა და ბიოკარბონატის ნაჭუჭების აგებით.

ზოგიერთი ეკოსისტემა უკვე ძალიან ძლიერადაა ადამიანის მიერ განადგურებული და ზოგი კი განსაცვიფრებელი სისწრაფით ნადგურდება. მაგალითად, ამერიკის შეერთებული შტატების მომიჯნავედ მდებარე ჭაობიანი და მდინარისპირა ეკოსისტემები ბოლო რამოდენიმე საუკუნის განმავლობაში საშინლად შეიცვალა. ევროპული კოლონიზაციის შემდეგ ჭაობნარის 50%-ზე მეტი დაშრა და გარდაიქმნა სხვა ეკოსისტემებად, კერძოდ სოფლის მეურნეობის ეკოსისტემებად. ამასობაში კალიფორნიაში არიზონასა და ნიუ მექსიკოში ადგილობრივი მდინარისპირა თანასაზოგადოებათა თითქმის 90% განადგურდა გადაძოვის (ბალახის უქონლობის), წყალდიდობების კონტროლის, წყლის მიმართულებების შეცვლისა და შემოტანილი, არაადგილობრივი მცენარეულობათა გამო.

ბიომრავალფეროვნება და ადამიანის კეთილდღეობა

რატომ უნდა გვაღელვებდეს ბიომრავალფეროვნების დაკარგვა? შესაძლოა ამის მიზეზი ის არის, რასაც ე.ო. ვილსონმა ბიოფილია უწოდა, ანუ ბუნებასთან და სიცოცხლის სხვა ფორმებთან ჩვენი კავშირის გრძნობა. რწმენა, იმისა, რომ სხვა სახეობებს აქვთ სიცოცხლის უფლება წარმოადგენს მრავალი რელიგიის გავრცელებულ თემას და მორალური არგუმენტების საფუძველს, რომ ჩვენ უნდა დავიცვათ ბიომრავალფეროვნება. გარდა ამისა ადამიანი წუხს ასევე მომავალი თაობების კეთილდღეობაზეც. რამდენად სწორია მათთვის დედამიწის სახეობათა სიმდიდრის წართმევა? გაუკეთა რა ძველ გამოთქმას პარაფრაზი, ნორვეგიის ყოფილმა პრემიერ მინისტრმა, გ.ჰ. ბრუნდტლენმა თქვა: „ჩვენ ჩვენი პლანეტა უნდა განვიხილოთ, როგორც ჩვენი შვილების ვალი და არა ჩვენი წინაპრების საჩუქარი“. მაგრამ გარდა ამისა, ჩვენი პლანეტის სახეობათა მრავალფეროვნებას ჩვენთვის ასევე მრავალი პრაქტიკული სარგებელიც (სიკეთეც) მოაქვს.

სახეობათა და გენეტიკური მრავალფეროვნების სიკეთე

მრავალ სახეობას, რომლებიც გადაშენების საფრთხის ქვეშ არიან, ადამიანისათვის შეუძლია პოტენციურად მისცეს მოსავალი, ბოჭკო და წამალი. ეს ხდის ბიომრავალფეროვნებას სასიცოცხლო მნიშვნელობის ბუნებრივ რესურსად. ამერიკის შეერთებულ შტატებში ფარმაცევტების მიერ გამოწერილი რეცეპტების 25% შეიცავს ისეთ ნივთიერებებს, რომლებიც მცენარეებიდან მზადდება. მაგალითად, 1970-იან წლებში მკვლევარებმა აღმოაჩინეს, რომ Catharanthus roseus, რომელიც იზრდება მადაგასკარის კუნძულზე, აფრიკის სანაპიროსთან, შეიცავს ალკოლოიდს, რომელიც ხელს უშლის კიბოს უჯრედების ზრდას (სურათი 55.4). ამ აღმოჩენის შედეგს, მრავალი ადამიანისათვის, რომელთაც კიბოს ამ ორი მომაკვდინებელი დაავადებიდან ერთ-ერთი აქვთ – ჰოდკინგის დაავადება და ლიკემია, წარმოადგენს რემისიას. მადაგასკარი ასევე წარმოადგენს ამ მცენარის კიდევ ხუთი სხვა სახეობის სამშობლოს, რომელთაგან ერთ-ერთი უკვე გაქრობის გზაზეა. ამ სახეობების დაკარგვა ნიშნავს იმ სამკურნალო საშუალებების დაკარგვას, რისი მოცემაც მათ შეუძლიათ.



▲ *სურათი 55.4 Catharanthus roseus, ამ მცენარემ მრავალი სიცოცხლე გადაარჩინა.*

სახეობათა დაკარგვა ასევე ნიშნავს გენების დაკარგვასაც. თითოეულ სახეობას გარკვეული უნიკალური გენები აქვთ და ბიომრავალფეროვნება წარმოადგენს დედამიწის ზურგზე არსებული ყველა ორგანიზმის ყველა გენის ჯამს. ასეთ უზარმაზარ გენეტიკურ მრავალფეროვნებას ადამიანისთვის სიკეთის მოტანის დიდი პოტენციალი აქვს. ავიღოთ პოლიმერაზული ჯაჭვური რეაქცია (PCR), გენური კლონირების ტექნოლოგია, რომელიც ეფუძნება ფერმენტებს, რომელსაც გამოყოფს თერმოფილური პროკარიოტი ენერგიის წყაროდან (იხ. სურათი 20.7).

დღეს კორპორაციები ფიქრობენ პროკრიოტების მიერ გამოყოფილი **დნმ**-ს გამოყენებას, ელოუსტოუნის ნაციონალური პარკის მრავალრიცხოვან ენერგიის წყაროებში ფერმენტების მასობრივი პროდუქციისთვის. მრავალი მკვლევარი და ინდუსტრიათა ხელმძღვანელი იმედის თვალით უყურებს იმ „ბიოპერსპექტივას“, რომელსაც გააჩნია ახალი მედიკამენტების, საკვები პროდუქტების, ნავთობპროდუქტების ინდუსტრიული ქიმიკატების და სხვა პროდუქციის შექმნის პოტენციალი. თუმცა იმის გამო, რომ მრავალი მილიონი სახეობისა შეიძლება გადაშენდეს მანამდე, სანამ ჩვენ გავიგებდეთ მათი სარგებლიანობის შესახებ, ჩვენ შეიძლება დავკარგოთ მეტად ძვირფასი და ღირეული გენეტიკური პოტენციალი, რომელსაც მათი გენების უნიკალური საცავი ინახავს.

ეკოსისტემის სამსახურები

სიკეთე და სარგებლობა, რაც ადამიანებისთვის მოაქვს ინდივიდთა სახეობებს, ხშირად არსებითი მნიშვნელობის მატარებელია, მაგრამ ინდივიდთა სახეობების გადარჩენა მთელი ეკოსისტემის გადარჩენის მხოლოდ ნაწილს შეადგენს. ადამიანები განვითარდნენ დედამიწის ეკოსისტემებში და ჩვენ ძალიან კარგად ვართ შეგუებული ამ ეკოსისტემებს და ამ ეკოსისტემების ფარგლებში არსებულ სხვა სახეობებსაც.

ურბანულ და ნახევრადურბანულ უბნებში, რომლებშიც დღეს უმეტესობა ჩვენგანი ვცხოვრობთ, ძალიან ადვილია მხედველობიდან გამოგვრჩეს საშუალებები, რომელთა მეშვეობითაც ეკოსისტემები გვინახავენ.

ეკოსისტემის სამსახურები მოიცავენ ყველა იმ პროცესებს, რომელთა მეშვეობითაც ბუნებრივი ეკოსისტემები და სახეობები, რომლებსაც ეს ეკოსისტემები შეიცავენ, გვეხმარებიან ადამიანებს სიცოცხლის შესანარჩუნებლად დედამიწაზე. ქვემოთ ჩამოთვლილი წარმოადგენს ეკოსისტემის სერვისების ჩამონათვალს:

- ჰაერისა და წყლის გაწმენდა (გასუფთავება);
- გვალვებისა და წყალდიდობების დამაჰგრეველი ეფექტის შემცირება;
- მდიდარი ნიადაგების გენერაცია და შენარჩუნება;
- წყლების დეტოქსიკაცია და დესტრუქცია;
- მოსავლისა და ბუნებრივი ვეგეტაციის დამტვრევა;
- თესლის დისპერსია (გაფანტვა);
- საკვები ნივთიერებების ციკლური მოძრაობა;
- სოფლის მეურნეობაში გამოყენებული მრავალი პესტიციდის ბუნებრივი საშუალებებით გაკონტროლება;
- ზღვის სანაპირო ზოლის დაცვა ეროზიისაგან;
- ულტრაიისფერი სხივებისაგან დაცვა;
- ამინდის ექსტრემალური ფორმების მოდერაცია (შერბილება);
- რეკრეაციული საშუალებებისა და სილამაზის შექმნა.

მრავალი მონაცემი ადასტურებს, რომ ეკოსისტემების ფუნქციონირება და აქედან მათი სერვისის ეფექტური ფუნქციონირების უნარი დაკავშირებულია ბიომრავალფეროვნებასთან, რადგანაც ადამიანის აქტივობა ამცირებს ბიომრავალფეროვნებას, ჩვენ შესაძლოა შევამციროთ დედამიწის ეკოსისტემის უნარიც, ჩაატაროს ის პროცესები, რაც ჩვენი არსებობისთვის სასიცოცხლო მნიშვნელობის მატარებელია.

შესაძლოა ეს იმის გამო ხდება, რომ ბუნებრივი ეკოსისტემების სამსახურებს ფულად ღირებულებას არ ვადებთ და როგორც წესი, სათანადოდ არ ვაფასებთ მათ. 1997 წელს ეკოლოგმა რობერტ კოსტანცამ და მისმა კოლეგებმა გამოქვეყნებულ სტატიაში ეკოსისტემის სამსახურები 33 ტრილიონ დოლარად შეაფასეს ერთ წელიწადში. ეს თითქმის ორჯერ აღემატება მთელი მსოფლიოს ყველა ქვეყნის საერთო ეროვნული პროდუქციის მაჩვენებელს. შესაძლოა უფრო რეალისტური და უფრო აზრიანი იქნებოდა გამოთვლის გაკეთება მცირე მასშტაბით. მაგალითად რას შეადგენს დამბის აშენების ანდა ტყის მონაკვეთის გაჩეხვის ნამდვილი ღირებულება თუ ჩვენ ეკოსისტემების სამსახურების ღირებულების შეფასებისას მათი დოლარის დანაკარგსაც ჩავთვლით.

ბიომრავალფეროვნების ოთხი უმთავრესი მუქარა (საშიშროება)

ადამიანის მრავალი სხვადასხვა ქმედება ემუარება ბიომრავალფეროვნებას ლოკალური, რეგიონალური და გლობალური მასშტაბით. ამ გრძელი სიიდან მრავალი სახეობის დანაკარგი გამოწვეულია ოთხი მთავარი საფრთხის გამო, ესენია: საცხოვრებელი გარემოს განადგურება, ახალი სახეობების შეყვანა, გადამეტებული გამოყენება და „ურთიერთმოქმედების ქსელის“, როგორიცაა საკვები ქსელი, დარღვევა.



▲ *სურათი 55.5* ***ჰაბიტატის ფრაგმენტაცია. მაუნთ ჰუდ ეროვნული ტყე, შეერთებული შტატების დასავლეთი.***

საცხოვრებელი (საარსებო) გარემოს განადგურება

ადამიანის მიერ გარემო საცხოვრებლის გადაკეთება წარმოადგენს უდიდეს საშიშროებას ბიომრავალფეროვნებისათვის მთელს ბიოსფეროში. საცხოვრებელი გარემოს მასობრივი განადგურება მოიტანა სოფლის მეურნეობამ, ურბანულმა განვითარებამ, მეტყევეობამ, მაღაროებმა და დაბინძურებამ. როცა ალტერნატიული საცხოვრებელი ხელმისაწვდომი არ არის, ანდა სახეობებს გადაადგილების უნარი არა აქვთ, საცხოვრებელი გარემოს განადგურება შეიძლება პირდაპირ ნიშნავდეს სახეობათა გადაშენებას.ბუნებისა და ბუნებრივი რესურსების დაცვის საერთაშორისო კავშირი აქვეყნებს მონაცემებს, რომლის მიხედვითაც საცხოვრებელი გარემოს განადგურების გამო უახლესი ისტორიის განმავლობაში სახეობათა 73% გადაშენდა, საშიშროების ქვეშ იმყოფება ანდა იშვიათ ჯიშებად იქცა.

საარსებო გარემოს განადგურებას შეიძლება ადგილი ჰქონდეს უდიდესი რეგიონის მასშტაბით. მაგალითად, ცენტრალური ამერიკისა და მექსიკის ტროპიკული მშრალი ტყეების დაახლოებით 98% გაიჩეხა. ამასთან ერთად მრავალი ბუნებრივი ლანდშაპტი დანაწევრდა და პატარა მონაკვეთებად ფრაგმენტირებულ საცხოვრებელ გარემოებად იქცა (სურათი 55.5). ტყის ფრაგმენტაცია გამალებით მიმდინარეობს ტროპიკულ ტყეებში. მაგალითად, მექსიკის ვერაკრუზის შტატში ტროპიკული წვიმის ტყეების გაჩეხვამ უმეტესწილად მსხვილფეხა საქონლის რანჩოების გაშენების

მიზნით, შედეგად მოიტანა ადგილობრივი ბუნებრივი ტყის დაახლოებით 91%-ის დაკარგვა და მხოლოდ პატარა ტყის კუნძულების არქიპელაგიაღა დატოვა ფრაგმენტის სახით.

თითქმის ყველა შემთხვევაში საცხოვრებელი გარემოს ფრაგმენტაციას სახეობათა ლოკალური გადაშენების ძალიან მაღალი ალბათობა ახლავს. ჩრდილო ამერიკის პრერიების მინდვრის ყვავილები ამის მაგალითს წარმოადგენს. პრერიების მინდვრის ყვავილებს სამხრეთ ვისკონსინის თითქმის 800 000 ჰექტარი ეკავა, როცა ევროპელები იქ პირველად შევიდნენ. დღეს პრერიების მინდვრის ყვავილებს უკავია ადრე არსებული ბუნებრივი ტერიტორიის 0,1%-ზე ნაკლები. 1948-1954 წლებში ჩატარდა მცენარეთა ნაირსახეობის აღწერა, სადაც დაფიქსირდა 54 ვისკონსური პრერიების მინდვრის ყვავილების ნარჩენები. აღწერა შემდეგ განმეორდა 1987-1988 წლებში. აღწერათა შორის არსებული ორი ათეული წლის განმავლობაში პრერიების მინდვრის ყვავილების ფრაგმენტების დანაკარგმა შეადგინა 8%მ ხოლო მცენარეული ჯიშების დანაკარგმა 60%.

თუმცა კვლევების მეტი წილი ფოკუსირებულია სახმელეთო ეკოსისტემებზე, უდიდეს საფრთხეს წარმოადგენს ასევე საარსებო გარემოს დანაკარგიც ზღვის ბიომრავალფეროვნებისათვის, განსაკუთრებით კონტინენტის სანაპირო ზოლის გასწვრივ და მარჯნის რიფების ირგვლივ. ადამიანის აქტივობის წყალობით დაზიანებულია დედამიწის ყველაზე უფრო მდიდარი აკვატური თანასაზოგადოებების დაახლოებით 93%. გარემოს განადგურების დღეს არსებული დონის გათვალისწინებით მომდევნო 30-40 წლის განმავლობაში შეიძლება დაიკარგოს ზღვის თევზების სახეობათა ერთი მესამედის საცხოვრებელი გარემოს, რიფების 40-50%. აკვატური საცხოვრებელი გარემოს განადგურება და სახეობათა დაკარგვა ასევე გამოწვეულია დამბების, რეზერვუარების, არხების მოდიფიკაციით და მდინარეთა დონეების რეგულაციით, რაც მსოფლიოს უმეტეს მდინარეებზე ხორციელდება მთელს მსოფლიოში. მაგალითად, აღინიშნა მკვეთრი რაოდენობრივი შემცირება თევზებში, რომლებიც მიგრაციას ახორციელებენ ძლიერად დამბირებულ მდინარე კოლუმბიის სისტემაში ამერიკის შეერთებული შტატების ჩრდილო დასავლეთით.





(ა) ყავისფერი ხის გველი გუამოში ბარგთან ერთად მოხვდა.

(ბ) სამხრეთ კაროლინაში ინტროდუცირებული კუდზუ შესანიშნავად ხარობს.

▲ *სურათი 55.6 ორი ინტროდუცირებული სახეობა.*

ახალი სახეობების შეყვანა

ახალი შეყვანილი სახეობები, რომელთაც ასევე უწოდებენ შემოჭრილ სახეობებს, ანუ არაადგილობრივი, ეგზოტიკური სახეობები, ის სახეობებია, რომლებსაც ადამიანი გადააადგილებს განზრახ ან უნებლიედ ამ სახეობათა ბუნებრივი ლოკაციის ადგილიდან სხვა, ახალ გეოგრაფიულ რეგიონებში. თანამედროვე ეპოქისათვის დამახასიათებელმა გემითა და თვითმფრინავით მგზავრობის გაადვილებამ უფრო დააჩქარა ტრანსპლანტაცია. ასეთი ტრანპლანტირებული სახეობები, რომლებიც მტაცებლებისაგან, პარაზიტებისაგან და პათოგენებისაგან განთავისუფლებულები ხდებიან, რაც მათი პოპულაციების ზრდას ზღუდავდა მშობლიურ საცხოვრებელ გარემოში, ახალ რეგიონში შეიძლება ექსპონენციალური მაჩვენებლის დონეზე გავრცელდნენ.

შეყვანილი სახეობები, თუ ისინი ფეხს ძლიერად მოიკიდებენ, არღვევენ მათ მიერ ახლად ათვისებულ თანასაზოგადოებას ადგილობრივ ორგანიზმებზე ნადირობით ანდა რესურსებზე დაუფლებაში მათი დაჯაბნით. მაგალითად, ყავისფერი ხის გველი უნებლიედ შეიყვანეს გუამის კუნძულზე, როგორც `უბილეთო მგზავრი~ სამხედრო ტვირთის გადაზიდვისას მეორე მსოფლიო ომის შემდეგ. (სურათი 55.6.). მას შემდეგ ჩიტების თორმეტი სახეობა და ხვლიკების ექვსი სახეობა, რომლებზეც გველები ნადირობდნენ, კუნძულ გუამადან გაქრა.კიდევ ერთი დამანგრეველი უნებლიე შეყვანა მოხდა, როცა ფრჩხილისოდენა ზოლიანი-ორკარედი ნიჟარები (Dreissena polymorpha) ჩრდილო ამერიკის დიდ ტყეებში მოხვდნენ 1988 წელს, სავარაუდოდ გემებიდან, რომლებიც ევროპიდან მოეშურებოდნენ.მოხერხებულმა მოლუსკებმა, რომლებიც ძალიან მაღალი სიჭარბის პოპულაციებს ქმნიან, საშინლად გაანადგურეს მტკნარი წყლის ეკოსისტემები და გადაშენებით დაემუქრნენ ადგილობრივი წყლის სახეობებს. ორკარედმა ნიჟარებმა ასევე ხელი შეუშალეს შემავალი წყლის სტრუქტურებს, დაარღვიეს საწარმოო და საშინაო წყალ-

მომარაგება და მიაყენეს მილიარდობით დოლარის ზარალი.

არის შემთხვევები, როცა ადამიანებს შეჰყავთ მრავალი სახეობა კეთილი ზრახვით, რასაც დამღუპველი შედეგები მოჰყვება. მაგალითად, იაპონური მცენარე, კუძუ, რომელიც ამერიკის შეერთებული შტატების სოფლის მეურნეობის დეპარტამენტმა შემოიტანა სამხრეთში ეროზიის კონტროლისათვის ხელის შესაწყობად, გავრცელდა და ძალიან ფართო მასშტაბით მოედო სამხრეთის ლანდშაპტებს (სურათი 55.6.ბ). ევროპული შოშია წინასწარი განზრახვით შემოიყვანა ნიუ იორკის ცენტრალურ პარკში 1890 წელს მოქალაქეთა ჯგუფმა. მათი მიზანიც იყო ყველა იმ მცენარისა და ცხოველის პარკში თავმოყრა, რომლებიც შექსპირის პიესებშია დასახელებული. ეს სახეობა ძალიან სწრაფად გავრცელდა ჩრდილო ამერიკაში, მათმა პოპულაციამ ას მილიონზე მეტი შეადგინა და ჩაენაცვლა მრავალ ადგილობრივ მგალობელ ფრინველს.

შემოყვანილი სახეობების პრობლემა წარმოადგენს მთელი მსოფლიოს მასშტაბის პრობლემას. ამ პრობლემას უკავშირდება 1750 წლიდან მოყოლებული სახეობათა გადაშენების დაახლოებით 40% და კონტროლის ღონისძიებებში დახარჯული მილიარდობით დოლარის წლიური გასავალი. მარტო ამერიკის შეერთებულ შტატებში 50 000-ზე მეტი შემოყვანილი სახეობაა.

გადამეტებული ექსპლუატაცია

გადამეტებული ექსპლუატაცია ძირითადად ეხება ადამიანის მიერ ველური მცენარეებისა ცხოველების გამოყენებას იმაზე უფრო დიდი მოცულობით, რაც აღემატება ამ სახეობებს უნარს, აინაზღაურონ დანაკლისი. გადამეტებული ექსპლუატაციისას შესაძლებელია, გარკვეულ მცენარეულ სახეობებს საფრთხე შეექმნას. მაგალითად, ძვირფასი ხეები, რომელთაგანაც ამზადებენ ხე-ტყისა და სხვა კომერციულ პროდუქციას. ეს ტერმინი უფრო მეტად გამოიყენება კომერციული მიზნებით თევზჭერის, ცხოველებზე ნადირობის, მათი შეგროვებისა და მათით ვაჭრობის შემთხვევებში. გადაჭარბებული ექსპლუატაციის მსხვერპლნი ხშირად ხდებიან უფრო დიდი ზომის ორგანიზმები, რომელთაც რეპროდუქციის დაბალი დონე ახასიათებთ, როგორიცაა მაგალითად, სპილოები, ვეშაპები და მარტორქები. დედამიწის ყველაზე უფრო დიდი ზომის ხმელეთის ცხოველების, აფრიკული სპილოების შემთხვევა გადაჭარბებული ნადირობის განმანადგურებელი გავლის კლასიკურ მაგალითს წარმოადგენს. უმეტესწილად სპილოს ძვლით ვაჭრობის გამო სპილოთა პოპულაციები ბოლო 50 წლის განმავლობაში აფრიკის უმეტეს ტერიტორიაზე ძალიან შემცირდა. სამწუხაროდ, საერთაშორისო აკრძალვამ ახალი ეშვების გაყიდვებზე შედეგად მოიტანა უკანონო ნადირობის ზრდა. ასე, რომ აკრძალვამ შედეგი არ გამოიღო. ცენტრალურ და აღმოსავლეთ აფრიკაში, სადაც ერთ დროს მასობრივი მოსპობის ობიექტი, სპილოს ჯოგები ბოლო ერთი საუკუნეა ეფექტურად დაცულნი არიან, მათი პოპულაციები უფრო სტაბილურ სახეს უჩვენებს, ანდა იზრდებიან. (იხ. თავი 52). სახეობები, რომელთაც უფრო შეზღუდული საცხოვრებელი გარემო აქვთ, მაგალითად, მცირე ზომის კუნძულები, ასევე ძალიან ზარალდებიან გადაჭარბებული ექსპლუატაციისაგან. მაგალითად, 1840-იანი წლებისათვის, ადამიანებმა ატლანტიკის ოკეანეში ნადირობით ზღვის ჩიტი, (Alca-Plautus impennis), გაწყვეტამდე მიიყვანეს.ამ დიდი ზომის უფრთო ზღვის ჩიტის ბუმბულზე, კვერცხსა და ხორცზე დიდი მოთხოვნა იყო.კომერციული მნიშვნელობის მრავალი ზღვის თევზის პოპულაცია, რომელიც ერთ დროს მიჩნეული იყო ამოუწურავი მარაგის მქონედ, დღეს დრამატულად მცირდება გადაჭარბებული თევჭერის გამო. სწრაფად მზარდი ადამიანის პოპულაციის მზარდი მოთხოვნების დასაკმაყოფილებლად ცილებზე, მოსავლის აღების ისეთი ახალი ტექნოლოგიების შემოღებასთან ერთად, როგორიცაა თევზჭერის გრძელი ხაზი და ტრალერი, გამოიწვია თევზების პოპულაციების იმ დონეზე შემცირება, როცა ისინი ვეღარ უძლებენ შემდგომ ექსპლუატაციას.ამის ერთ-ერთ მაგალითს წარმოადგენს ჩრდილო ატლანტიკის ცისფერფარფლიანი თინუსის ბედი. ბოლო რამოდენიმე ათწლეულამდე თინუსი მიჩნეული იყო ძალიან მცირე კომერციული ღირებულების თევზად. ერთი გირვანქა თევზი მხოლოდ რამოდენიმე ცენტი ღირდა და იმასაც მხოლოდ კატების საჭმლისთვის იძენდნენ. შემდეგ 1980-იან წლებში ბითუმად მოვაჭრეებმა დაიწყეს გაყინული თევზის საჰაერო გადაზიდვები იაპონიაში სუშისა და საშიმისათვის. ამ ბაზარზე დღეს ერთი გირვანქა ეს თევზი ღირს 100-მდე დოლარი (სურათი 55.7). ამგვარი მოთხოვნილებების შესაბამისად, მხოლოდ ათი წელიწადი დასჭირდა იმას, რომ ჩრდილო ამერიკული თინუსის პოპულაცია შემცირებულიყო 20%-ით, ვიდრე 1980 წელს იყო. 1990-იან წლებში ნიუფაუნდლენთან ვირთევზაზე თევზჭერის ჩავარდნა წარმოადგენს იმის კიდევ ერთ მაგალითს, თუ რა



▲ *სურათი 55.7* ***გადაჭარბებული ექსპლუატაცია. იაპონია, თევზის ბაზარი. იყიდება ჩრდილოეთი ატლანტიკის ლურჯფარფლიანი თინუსი.***



▲ *სურათი 55.8* ***ურთიერთქმოქმედი სახეობების კავშირის დარღვევა.*** *გადაშენების საფრთხის ქვეშ მყოფი მარიანას "მფრინავი მელა" (Pteropus mariannus) მნიშვნელოვანი დამმტვერავია.*

შეიძლება გამოიწვიოს გადამეტებულმა თევზჭერამ იმ პოპულაციებისათვის, რაც ადრე მეტად გავრცელებულ სახეობად ითვლებოდა.

ურთიერთმოქმედების ქსელის დარღვევა

ეკოსისტემის დინამიკა დამოკიდებულია ინტერსპეციფიკურ ურთიერთქმედებების ქსელზე ბიოლოგიურ ეკოსისტემებს შიგნით. დომინოს ქვების წაქცევის პრინციპის შესაბამისად, ერთი სახეობის გადაშენებამ შეიძლება გამოიწვიოს სხვა სახეობების გადაშენებაც, განსაკუთრებით მაშინ, როცა გადაშენება ეხება ძირითად სახეობებს, ეკოსისტემის ინჟინრებს ანდა ისეთ სახეობებს, რომელთაც უაღრესად სპეციფიკური ურთიერთობა აქვთ სხვა სახეობებთან (იხ. თავი 53). თუმცა ეს საფრთხე უფრო ნაკლებადაა შესწავლილი ვიდრე წინა სამი, რომლებიც ჩვენ უკვე განვიხილეთ, არსებობს მრავალი მაგალითი იმისა, თუ როგორ უქმნის საფრთხეს სხვა სახეობებს ურთიერთობის ქსელის დარღვევა.

ზღვის წავი წარმოადგენს ძირითადი ტიპის სახეობას. მისმა გადაშენებამ მისი ისტორიული გავრცელების ყველა არეალში გამოიწვია ძირეული ცვლილებები წყლის ბენთიკური თანასაზოგადოებების სტრუქტურაში ჩრდილო ამერიკის დასავლეთი სანაპიროს გასწვრივ (იხ. სურათი 53.17), ხოლო ყველაზე კარგად ცნობილი ეკოსისტემის ერთ-ერთი ინჟინრების, თახვების, გაჟლეტამ შედეგად მოიტანა ჭაობნარისა და ტბორის საცხოვრებელი გარემოს ძალზედ დიდი გარდაქმნა ჩრდილო ამერიკის უმეტეს ნაწილში. კიდევ სხვა მაგალითი: ადგილობრივი დამამტვრიანებლების გლობალურ შემცირებას, რაც გამოწვეულია საცხოვრებელი გარემოს განადგურებითა და პესტიციდების ჭარბი გამოყენებით, შეიძლება შედეგად მოჰყვეს რეპროდუქციის დარღვევა, როგორც ველურ ასევე შინაურ მცენარეებში. ღამურები, სახელად „მფრინავი მელიები" არიან მცენარეთა ძალიან მნიშვნელოვანი დამამტვრიანებლები წყნარი ოკეანის კუნძულებზე, სადაც ისინი გამუდმებული პრესის ქვეშ იმყოფებიან მონადირეებისგან, რომლებიც ყიდიან მათ, როგორც ძვირადღირებული ფუფუნების კერძს. (სურათი 55.8.). ამ ნადირობის ზეწოლის გამო დაცვითი ბიოლოგები შეშფოთებულნი არიან კუნძულ სამოანის ადგილობრივი მცენარეების ბედით, სადაც ხეების 79%-ზე მეტი დამოკიდებულია მფრინავ მელიებზე დამტვერვისა და თესლის გაბნევის გამო.

კონცეფცია შემოწმება 55.1

1. ახსენით, რატომაა საკითხისადმი ვიწროდ მიდგომა ბიომრავალფეროვნების კრიზისის, როგორც უბრალოდ სახეობის დაკარგვის განმარტება. აღწერეთ ოთხი ძირითადი საფრთხე, რაც ბიომრავალფეროვნებას ემუქრება და ახსენით, როგორ აყენებს ზინს თითოეული მათგანი მრავალფეროვნებას.
2. რა სარგებლობას მოუტანს ადამიანს ბიომრავალფეროვნების შენარჩუნება.

პასუხები იხ. დამატება ა)-ში.

კონცეფცია 52.2

პოპულაციის დაცვა ყურადღებას ამახვილებს პოპულაციის ზომაზე, გენეტიკურ განსხვავებულობაზე და საარსებო გარემოზე

დაცვითი ბიოლოგები, რომლებიც მუშაობენ პოპულაციისა და სახეობათა დაცვაზე, ორი ძირითადი მიდგომით ხელმძღვანელობენ, ესენია: **მცირე პოპულაციური მიდგომა** და **შემცირებადი პოპულაციური მიდგომა**

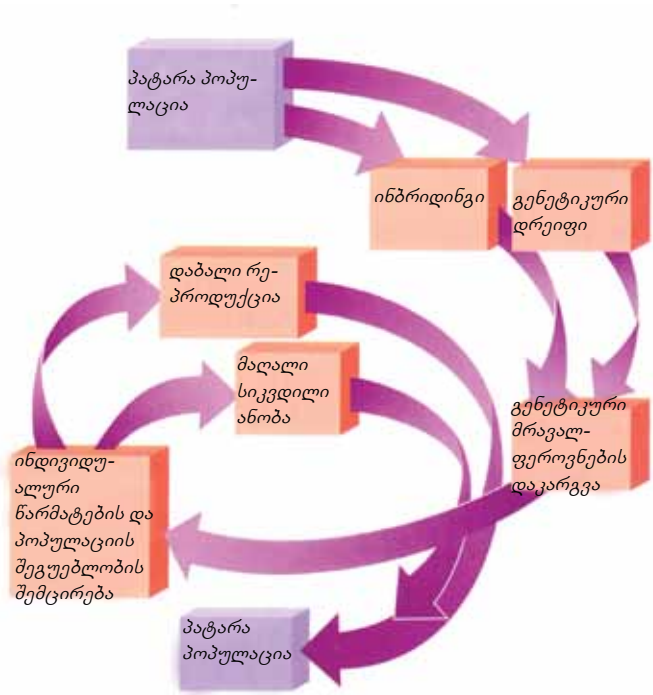
შემცირების გზაზე მდგომი პოპულაციისადმი მიდგომა.

მცირე პოპულაციური მიდგომა

სახეობა საშიშროების ქვეშ მყოფ სახეობად განიხილება, როცა ის ძალზე მცირე ზომისაა. მას შემდეგ, რაც საცხოვრებელი გარემოს დაკარგვა პოპულაციის ზომაზე იქონიებს გავლენას და შეამცირებს მას, თვით პოპულაციის სიმცირემ შეიძლება სახეობის გადაშენება გამოიწვიოს. დაცვითი ბიოლოგები, რომლებიც იყენებენ მცირე პოპულაციური მიდგომის მეთოდს, შეისწავლიან იმ პროცესებს, რომლებმაც შეიძლება გამოიწვიონ ძალიან მცირე ზომის პოპულაციათა საბოლოო გაქრობა.

სახეობათა გაწყვეტის ვერტექსი

მცირე ზომის პოპულაცია მიდრეკილია ინბრიდინგისა და



▲ *სურათი 55.9* ***პროცესები, რომლებიც გადაშენებით მთავრდება.***

გენეტიკური დრეიფისაგან, რასაც პოპულაცია მიჰყავს **გაწყვეტის ვერტექსამდე** ანუ პოპულაციის ზომის სულ უფრო შემცირებისკენ, იქამდე, ვიდრე არც ერთი ინდივიდი აღარ დარჩება (სურათი 55.9). გაწყვეტის ვერტექსის ამოსავალ ფაქტორს წარმოადგენს იმ გენეტიკური განსხვავებულობის დაკარგვა, რაც აუცილებებლია იმისათვის, რომ ევოლუციური საპასუხო რეაქციის უნარი გამოუმუშავდეთ ისეთი გარემო ცვლილებებისადმი, როგორიცაა პათოგენების ახალი მოდგმა. როგორც ინბრიდინგმა, ასევე გენეტიკურმა დრეიფმა შეიძლება გამოიწვიოს გენეტიკური განსხვავებულობის დაკარგვა (იხ. თავი 23) და პოპულაციის შემცირებასთან ერთად ორივე პროცესის შედეგი უფრო მნიშვნელოვანი ხდება.

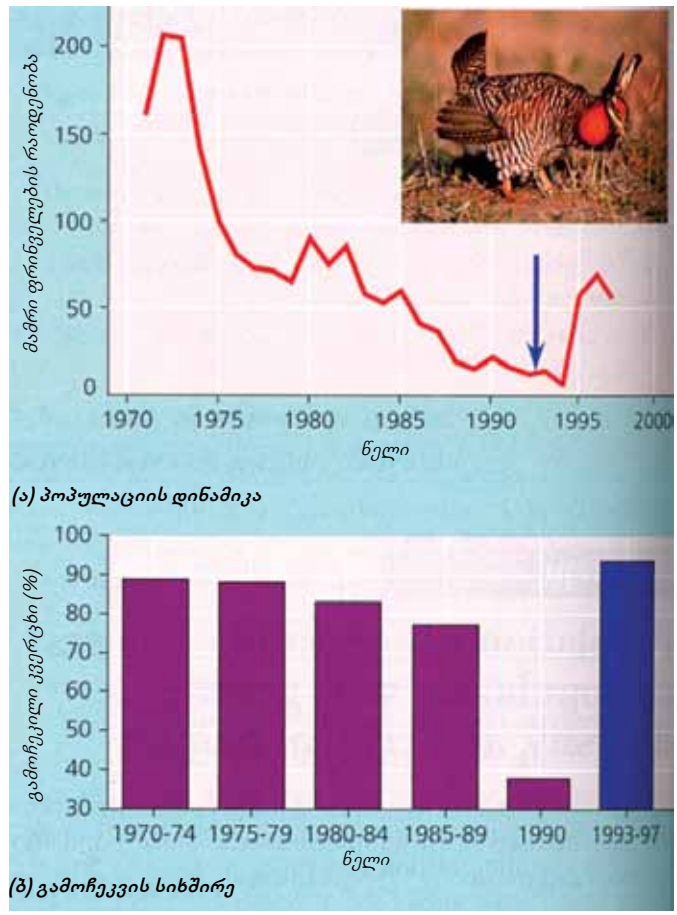
ყველა პოპულაცია არ არის განწირული დაბალი გენეტიკური განსხვავებულობის გამო. დაბალ გენეტიკურ განსხვავებულობას ყველა შემთხვევაში არ მიჰყავს პოპულაცია პერმანენტული სიმცირისკენ. მაგალითად, როგორც ჩვენ 23-ე თავში განვიხილეთ, ჩრდილოეთის სელაპებზე გადაჭარბებულმა ნადირობამ 1980-იან წლებში ეს სახეობა შეამცირა და დაიყვანა მხოლოდ 20 ინდივიდამდე, რომელთაც რედუცირებული გენეტიკური განსხვავებულობა ჰქონდათ. მაგრამ შემდეგ ამ სახეობის პოპულაციები გამრავლდა და დღეს ისინი შეადგენე 150 000 ინდივიდს, თუმცა მათი გენეტიკური მრავალფეროვნება მაინც შედარებით დაბალი რჩება. უფრო მეტიც, მთელი რიგი მცენარეული სახეობებისას, მაგალითად, როგორიცაა louseworth Pedicularis და სხვა რამოდენიმე ბალახეულ მცენარეს მემკვიდრეობით აქვს დაბალი გენეტიკური მრავალფეროვნება. კანაფის მცენარის (Spartina anglica) მრავალი პოპულაცია, რომლებიც მარილიან ჭაობნარში ხარობს,

სურათი 55.10

კვლევა: რა იწვევს მდელოს დიდი როჭოს პოპულაციის მკვეთრ შემცირებას?

ექსპერიმენტი *მკლევრებმა შეამჩნიეს, რომ დიდი როჭოს პოპულაციის შემცირებას ნაყოფიერების შემცირება იწვევს, რაც კვერცხებიდან ბარტყების გამოჩეკვის სიხშირით გაზომეს. ამ პოპულაციის დნმ-ის ნიმუშები ჯასპერის (ილინოისი) პოპულაციების დნმ-ს შეადარეს, რომელიც სამუზეუმო ნიმუშების ფრთებიდან გამოყვეს. შედარებამ აჩვენა, რომ თანამედროვე პოპულაციაში გენეტიკური მრავალფეროვნება შემცირებულია. 1992 წელს მკვლევრებმა გენეტიკური ცვალებადობის გაზრდის მიზნით მინესოტას, კანზასის და ნებრასკას როჭოების გადანაცვლება დაიწყეს.*

შედეგები *გადანაცვლების შემდეგ (ცისფერი ისრები) კვერცხების სიცოცხლიუნარიანობა და პოპულაციის რაოდენობა სწრაფად გაიზარდა.*



(ა) პოპულაციის დინამიკა

(ბ) გამოჩეკვის სიხშირე

დასკვნა *მკვლევრებმა დაასკვნეს, რომ პრერიების როჭოების პოპულაციის რაოდენობის შემცირება გადაშენების ზღვრის ქვევით გენეტიკური მრავალფეროვნების ნაკლებობამ გამოიწვია.*

გენეტიკურად ერთნაირია მრავალ ადგილზე. ეს სახეობა წამოვიდა რამოდენიმე მშობელი მცენარისგან სულ რაღაც ერთი საუკუნის წინ ჰიბრიდიზაციისა და ალოპოლიპლოიდის გზით (იხ. სურათი 24.9). ეს სახეობები, რომლებიც კლონირების გზით გავრცელდნენ, დღეს დომინანტურ მცენარეებს წარმოადგენენ ევროპისა და აზიის ტალახიან ნიადაგებში.

ამგვარად, ზოგიერთ შემთხვევაში დაბალი გენეტიკური განსხვავებულობა უფრო პოპულაციის გავრცელებასთან ასოცირდება, ვიდრე შემცირებასთან, მაგრამ ეს შემთვევები სწორედ იმიტომ უნდა იყოს ხაზგასმული, რომ უჩვეულო მოვლენებს წარმოადგენენ. რამდენად მცირე უნდა იყოს პოპულაცია ვიდრე ის დავიდოდეს გაწყვეტის ვერტექსამდე? ეს დამოკიდებულია ორგანიზმის ტიპზე და რამოდენიმე სხვა ფაქტორზე, და თითოეული შემთხვევა სათითაოდ უნდა განისაზღვროს. მაგალითად, დიდტანიანი მტაცებლები, რომლებიც საკვები ჯაჭვის ზედა დონეზე იკვებებიან, როგორც წესი, საჭიროებენ დიდ ინდივიდუალურ განფენილობას, რასაც შედეგად მოაქვს პოპულაციის სიჭარბის დაბალი სიხშირე.ამდენად, ყველა იშვიათი სახეობა არ წარმოადგენს დაცვითი ბიოლოგიის წუხილის საგანს. თუმცა რაოდენობის და მიუხედავად, პოპულაციას ესაჭიროება რაღაც მინიმუმი ზომა, იმისთვის, რომ დარჩეს სიცოცხლისუნარიანი.

შემთხვევის შესწავლა: დიდი პრერიის წიწილები და გაწყვეტის ვერტექსი

როცა ევროპელები ჩრდილო ამერიკაში შევიდნენ, დიდი პრერიის წიწილების სახეობა (Tumpanuchus cupido) ძალიან გავრცელებული იყო ახალი ინგლისიდან ვირჯინიამდე და ამერიკის შეერთებული შტატებსა და კანადის მთელს დასავლეთ პრერიებში. შემდეგ სოფლის მეურნეობამ პოპულაციების ფრაგმენტაცია მოახდინა ცენტრალურ და დასავლეთ შტატებსა და პროვინციებში. მაგალითად, მარტო ილინოისში XIX საუკუნეში მილიონობით ამ სახეობის ინდივიდი ცხოვრობდა, მაგრამ ისინი 1933 წლისათვის შემცირდნენ 25 000-მდე. 1993 წლისათვის ილინოისში მათი რაოდენობა 50-მდე დავიდა, თუმცა დიდი პოპულაციები დარჩა კანზასში, მონესოტაში და ნებრასკაში. მკვლევარებმა აღმოაჩინეს, რომ ილინოისში მათი შემცირების მიზეზი იყო ნაყოფიერების დაცემა. სახეობათა გაწყვეტის ვერტექსის ჰიპოთეზის შესამოწმებლად მეცნიერებმა შემოიტანეს გენეტიკური სახესხვაობა 270-ზე მეტი ფრინველის ტრანსპლანტაციის გზით კანზასის, მინესოტასა და ნებრესკას პოპულაციებიდან (სურათი 55.10.). ილინოისის პოპულაცია აღდგა, რამაც დაადასტურა, რომ იგი გაწყვეტის ვერტექსის გზას იყო დამდგარი, ვიდრე მათ გენეტიკური ნაირსახეობა არ შეერია.

სიცოცხლისუნარიანი პოპულაციის მინიმალური ზომა

პოპულაციის მინიმალურ ზომას, რისი მეშვეობითაც სახეობას უნარი აქვს, შეინარჩუნოს რაოდენობრიობა და გადარჩეს, უწოდებენ მინიმალური სიცოცხლისუნარიანობის პოპულაციას (V = **მსპ**); **მსპ**-ს გამოთვლა ხდება მოცემული სახეობისათვის კომპიუტერული მოდელების გამოყენებით, რომლებშიც ჩართულია მრავალი ფაქტორი, როგორიცაა რამდენი ინდივიდის დაიღუპვაა მოსალოდნელი მცირერიცხოვანი პოპულაციიდან რაიმე ბუნებრივი კატასტროფის გამო, მაგალითად შტორმების გამო. თუ სახეობა გაწყვეტის ვერტექსტთანაა, ორი სამი წლის განმავლობაში ცუდი ამინდის შემთხვევაში შეიძლება ბოლო მოეღოს ისეთ პოპულაციას, რომელიც უკვე **მსპ**-ს ქვემოთ იმყოფება.

პოპულაციის **მსპ**-ს უქვემდებარებენ ეგრეთწოდებულ პოპულაციის სიცოცხლისუნარიანობის ანალიზს (V = **პსა**). ამ ანალიზის მიზანია გონივრულად გათვალოს პოპულაციის გადარჩენის შანსები, რომელიც განიხილება, როგორც გადარჩენის სპეციფიკური ალბათობა (მაგალითად, 99% შანსი) დროის გარკვეულ პერიოდში (მაგალითად, 100 წელიწადში). ისეთი მიდგომის მოდელები, როგორიცაა **პსა**, საშუალებას აძლევს დაცვით ბიოლოგებს გამოიკვლიონ ალტერნატული მართვის გეგმების პოტენციური შედეგები. მიუხედავად იმისა, რომ მოდელირება ეყრდნობა შესასწავლი პოპულაციის შესახებ არსებულ უტყუარ ინფორმაციას, დაცვითი ბიოლოგია მაინც უფრო ზუსტია, როცა მოდელირება კომბინირებულია პოპულაციის საველე კვლევებთან. ამგვარი მიდგომის მაგალითს წარმოადგენს მურა დათვების შემთხვევა, რომელსაც ამ ქვეთავში მოგვიანებით წარმოგიდგენთ.

პოპულაციის ეფექტური ზომა

მცირე პოპულაციური მიდგომისას ამოსავალ საკითხს წარმოადგენს გენეტიკური ვარიაცია. პოპულაციის სრულმა ზომამ შეიძლება შეცდომაში შეგვიყვანოს, რადგან პოპულაციის მხოლოდ გარკვეული წევრები ახერხებენ გამრავლებას და თავიანთი ალელების ნაშიერებისათვის გადაცემას, ამიტომაც **მპს**-ს გონივრული გაანგარიშება მოითხოვს მკვლევარისაგან პოპულაციის ეფექტური ზომის განსაზღვრას, რაც პოპულაციის გამრავლების პოტენციალს ეფუძნება. ქვემოთ მოცემული ფორმულა მოიცავს გამრავლებისუნარიანი ინდივიდების სქესობრივ თანაფარდობას პოპულაციის ეფექტური ზომის გათვლისას.

$$N_e = \frac{4N_f N_m}{N_f + N_m}$$

სადაც f და N_m აღნიშნავენ შესაბამისად, მდედრების რაოდენობასა და მამრების რაოდენობას, რომლებიც წარმატებით მრავლდებიან. თუ ამ ფორმულას გამოვიყენებთ იდეალიზირებულ პოპულაციაზე, რომლის მთლიანი მოცულობა შეადგენს 1 000 ინდივიდს, N_e-ც ასევე იქნება 1 000-ის ტოლი, იმ შემთხვევაში, თუ ყოველი ინდივიდი გამრავლდება და სქესობრივი თანაფარდობა შეადგენს 500 მდედრსა და 500 მამრს. ამ შემთხვევაში $N_e = (4 \times 500 \times 500)/(500+500)=1$ 000 ამ მდგომარეობიდან გადახრა (დევიაცია) (ანუ თუ ყველა ინდივიდი არ მრავლდება ან/და სქესობრივი თანაფარდობა არ შეადგენს 1 :1) ამცირებს N_e-ს. მაგალითად, თუ პოპულაციის მთლიანი ზომა შეადგენს 1 000, მაგრამ მხოლოდ 400 მდედრი და 400 მამრი მრავლდება, მაშინ N_e=(4×400×400)/(400+400)=800 ანუ პოპულაციის მთლიანი ზომის 80%-ს.

სიცოცხლის ისტორიის მრავალ მახასიათებელს შეუძლია გავლენა იქონიოს N_e-ზე ხოლო N_e-ს შეფასების ალტერ-

ნატიული ფორმულა მხედველობაში იღებს ოჯახის ზომას, მომწიფების ასაკს, პოპულაციის წევრებს შორის გენეტიკურ კავშირებს, გენების გადაცემის ეფექტურობას გეოგრაფიული განფენილობის პოპულაციებში და პოპულაციის მერყეობის დონეს.

პოპულაციების ფაქტიური შესწავლისას N_e ყოველთვის წარმოადგენს მთლიანი პოპულაციის რაღაც ნაწილს. ამდენად მცირე ზომის პოპულაციის ინდივიდების მთლიანი რაოდენობის განსაზღვრა არ იძლევა იმის რეალურ სურათს, თუ რამდენად დიდია პოპულაცია საიმისოდ, რომ თავიდან აიცილოს გაწყვეტა. სადაც ეს შესაძლებელია, დაცვითი პროგრამა მიმართულია პოპულაციის საერთო ზომის შენარჩუნებისაკენ, რომელიც მოიცავს რეპროდუქტიულობის მიხედვით აქტიური ინდივიდების სიცოცხლისუნარიანობის მინიმუმ რაოდენობას.

ეფექტური პოპულაციის ზომის N_e **მსპ**-ს ზემოთ შენარჩუნების დაცვითი მიზანი გამომდინარეობს იმ მოსაზრებიდან, რომ პოპულაციებმა უნდა შეძლონ იმგვარი გენეტიკური მრავალფეროვნების შენარჩუნება, რაც მისცემს მათ ევოლუციურად ადაპტირების საშუალებას.

შემთხვევის შესწავლა: მურა დათვის პოპულაციების სიცოცხლისუნარიანობის ერთ-ერთი პირველი ანალიზი 1978 წელს დიუკის უნივერსიტეტის მეცნიერის, მარკ შაფერის მიერ გაკეთდა. ეს ანალიზი წარმოადგენდა ელოუსტოუნის ეროვნული პარკისა და მიმდებარე ტერიტორიაზე მცხოვრები დათვების გრძელვადიანი შესწავლის შემადგენელ ნაწილს. **(სურათი 55.11)** ამერიკის შეერთებულ შტატებში საფრთხის ქვეშ მყოფი სახეობა, მურა დათვი (Ursus arctos horribilis), ამჟამად 48 ერთმანეთის მომიჯნავე შტატიდან მხოლოდ 4 შტატში ცხოვრობს. ამ შტატებშიც მათი პოპულაციები საშინლადაა შემცირებული და ფრაგმენტირებული. 1800 წლის მონაცემებით 100 000 დათვი 500 მილიონ ჰექტარ ტერიტორიაზე იყო გავრცელებული მეტ-ნაკლებად მომიჯნავე საცხოვრებელ გარემოში. დღეს კი მხოლოდ 6 შედარებით იზოლირებული პოპულაცია, რომელთა შემადგენლობაში მთლიანობაში 1 000 ინდივიდია, 5 მილიონ ჰექტარზე ნაკლებ ტერიტორიაზეა გაშლილი.

შაფერმა სცადა განესაზღვრა ამერიკის შეერთებული შტატების მურა დათვების სიცოცხლისუნარიანობა. სიცოცხლის ისტორიის შესახებ მოპოვებული მონაცემების გამოყენებით, რომელთა შეგროვება მან შეძლო ელოუსტოუნის დათვებზე 12 წლიანი დაკვირვების შედეგად, მან გააკეთა გადარჩენასა და რეპროდუქციაზე გარემო ფაქტორთა გავლენის სიმულაცია. მისი მოდელირების მიხედვით ვარაუდი ასეთია, რომ შესაფერისი საარსებო გარემოს შემთხვევაში დათვების პოპულაციას, რომელიც 70-90 ინდივიდისაგან შედგება, ექნება გადარჩენის დაახლოებით 95% შანსი 100 წლის განმავლობაში, მაშინ როცა 100 ინდივიდისაგან შემდგარ ამ პოპულაციას ექნება გადარჩენის 95% შანსი 200 წლის განმავლობაში.

როგორ შესაბამისობაშია ელოუსტოუნის მურა დათვების პოპულაციის ფაქტიური ზომა შაფერის შეფასების მიხედვით



▲ *სურათი 55.11* ***გრიზლის პოპულაციის გრძელვადიანი მონიტორინგი.*** *ამ ფოტოსურათზე გამოსახულია ჯონ და ფრენკ გრეიგჰედები, რომლებიც დაძინებულ გრიზლის რადიო საყელოს უკეთებენ. ამ მეთოდიკის დახმარებით მათ პოპულაციის ზომა დაადგინეს, რაც მარკ შაფერის პოპულაციების სიცოცხისუნარიანობის ანალიზისთვის აუცილებელი იყო.*

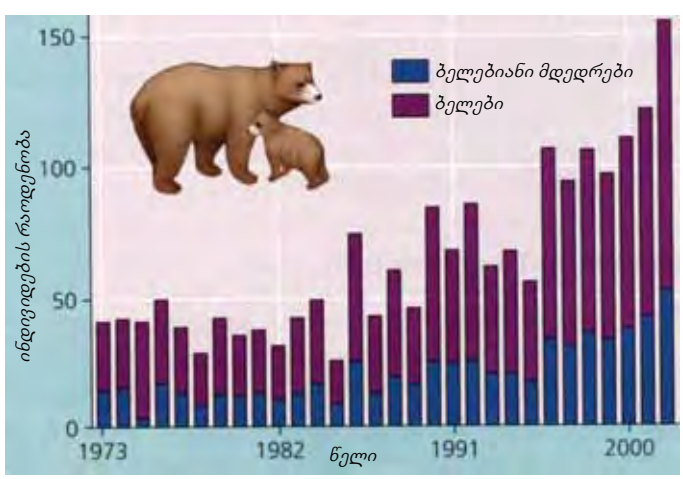
პოპულაციის სიცოცხლისუნარიანობის მინიმალურ ზომასთან? ინფორმაციის რამოდენიმე წყარო მიუნიშნებს, რომ ელოუსტოუნის დათვების პოპულაცია იზრდება. ამ ზრდის ერთ-ერთი საუკეთესო ინდიკატორია შვილებიანი მდედრი დათვების რაოდენობა ყოველწლიურად. ამ ციფრის ყოველწლიური ზრდა 1973 წლიდან 2002 წლამდე ამყარებს დასკვნას იმის შესახებ, რომ ელოუსტოუნის დათვების რაოდენობა საგრძნობლად გაიზარდა **(სურათი 55.12)**. უფრო მეტიც, იმდენად, რამდენადაც შვილებიანი ყველა მდედრი არ არის აღნუსხული, **სურათზე 55.12**. მოცემული ციფრები მხოლოდ მინიმალური შეფასების მაჩვენებელს წარმოადგენს და იმის გამო, რომ მდედრი დათვები შვილებს აჩენენ დაახლოებით სამ წელიწადში ერთხელ, შვილებიანი მდედრების რაოდენობა ყოველწლიურად შეადგენს პოპულაციაში მომწიფებული მდედრების მთლიანი რაოდენობის მხოლოდ დაახლოებით ერთ მესამედს. უმწიფარი მამრებისა და მდედრების რაოდენობისა და მომწიფებული მამრების დამატება მომწიფებული მდედრებისა და ბელების რაოდენობაზე საშუალებას იძლევა, დადგინდეს ელოუსტოუნის მთელს ეკოსისტემაში მცხოვრები დათვების მთლიანი პოპულაციის ზომა, რომელიც უტოლდება 400-ს.

ამ მაჩვენებლისა და ეფექტური პოპულაციის ზომის (N_e) დამოკიდებულება რამოდენიმე ფაქტორითაა განსაზღვრული. ჩვეულებრივ მხოლოდ რამოდენიმე დომინანტური მამრი მრავლდება და შესაძლოა მათთვის ძნელი აღმოჩნდეს მდედრის მოძებნა, რადგანაც ინდივიდები გაშლილნი არიან ფართო არეალზე. ამას გარდა, მდედრებს გამრავლების უნარი აქვთ მხოლოდ მაშინ, როცა საკვები უხვადაა; ამის შედეგად N_e შეადგენს მთლიანი პოპულაციის ზომის მხოლოდ დაახლოებით 25%, რაც ელოუსტოუნის პოპულაციისათვის, რომელიც დაახლოებით 400-ს შეადგენს, იქნება მხოლოდ 100 დათვი.

იმის გამო, რომ მცირე ზომის პოპულაციებს გენეტიკური სხვადასხვაობის დაკარგვის ტენდენცია აღენიშნებათ, მეცნიერთა ჯგუფებმა ჩაატარეს ცილების, მიტოქონდრიუმის **ДნმA**-სა და ბირთვული მიკროსატელიტის **ДნმA**-ს ანალიზი, იმისათვის, რომ შეეფასებინათ ელოუსტოუნის მურა დათვების პოპულაციის გენეტიკური სხვადასხვაობა. დღეისათვის არსებული ყველა მონაცემი მიუთითებს, რომ ელოუსტოუნის მურა დათვების პოპულაცია უფრო ნაკლები გენეტიკური სხვადასხვაობით ხასიათდება, ვიდრე ჩრდილო ამერიკის სხვა დათვების პოპულაციები. თუმცა იზოლაციასა და გენეტიკური სხვადასხვაობის შემცირებას ელოუსტოუნის დათვების პოპულაციაში ჰქონდა თანდათანობითი და არც თუ ისე სასტიკი ხასიათი XX საუკუნის განმავლობაში.

1900-იანი წლების დასაწყისში შეგროვილი სამუზეუმო ექსპონანტები უჩვენებენ, რომ ელოუსტოუნის მურა დათვების გენეტიკური სხვადასხვაგვარობას ისტორიულად მწირი ხასიათი ჰქონდა. შესწავლამ ასევე უჩვენა, რომ ელოუსტოუნის დათვების პოპულაციის ეფექტური პოპულაციის ზომა იმაზე უფრო დიდია, ვიდრე ადრე ეგონათ. თითქმის მთელი XX საუკუნის განმავლობაში მიჩნეული იყო, რომ იგი დაახლოებით 80 ინდივიდს შეადგენდა, დღეს იგი ცოტათი უფრო მეტი, 100 ინდივიდითაა განსაზღვრული.

როგორ შეუძლიათ დაცვით ბიოლოგებს განსაზღვრონ პოპულაციის ეფექტური ზომა და გენეტიკური სხვადასხვაგარობა ელოუსტოუნის მურა დათვების პოპულაციაში? იზოლირებულ პოპულაციებს შორის მიგრაციამ შეიძლება გაზარდოს, როგორც ეფექტური, ასევე მთლიანი პოპულაციის ზომა. კომპიუტერული მოდელები ვარაუდობენ, რომ ყოველ ათ წელიწადში ერთხელ მხოლოდ ორი დათვის შეყვანა პოპულაციაში, რომელშიც 100 ინდივიდია, დაახლოებით ნახევარჯერ შეამცირებს გენეტიკური სხვადასხვაგვარობის დაკარგვას. მურა დათვებისა და მრავალი სხვა სახეობისთვის, რომელთა პოპულაციები ძალიან მცირეა, ერთ-ერთი ყველაზე უფრო გადაუდებელი დაცვითი მოთხოვნილებათაგანი პოპულაციებს შორის გაფანტვის გზების ძიება იქნება.



▲ *სურათი 55.12* ***იელოუსტონის გრიზლის პოპულაციის ზრდა დაგენილია ბელებიანი მდედრების და ბელების რაოდენობის მიხედვით.***

ამ შემთხვევის შესწავლა, ისევე, როგორც დიდი პრერიის ქათმის შემთხვევის შესწავლა, მცირე პოპულაციური მიდგომის თეორიას დაცვის პრაქტიკულ გამოყენებასთან აკავშირებს. ქვემოთ ჩვენ განვიხილავთ გადაშენებითი ბიოლოგიის გაგების ალტერნატულ მიდგომას.

შემცირებადი-პოპულაციის მიდგომა

შემცირებადი პოპულაციური მიდგომა ფოკუსირებულია გადაშენების საშიშროებისა და მუქარის ქვეშ მყოფ პოპულაციებზე, რომლებიც შემცირების ტენდენციას ავლენენ, მაშინაც კი, თუ პოპულაციას სიცოცხლისუნარიანობის მინიმუმზე მნიშვნელოვნად მაღალი მაჩვენებელი აღენიშნება. განსხვავება შემცირებად პოპულაციას (რომელიც შეიძლება მცირე ზომის იყოს) და მცირე ზომის პოპულაციას შორის (რომელიც შეიძლება შემცირებადი იყოს) უფრო ნაკლებად მნიშვნელოვანია, ვიდრე სხვაობა დაცვითი ბიოლოგიის ორი საბაზო მიდგომის პრიორიტეტებს შორის. მცირე პოპულაციური მიდგომა ხაზს უსვამს თვით სიმცირეს, როგორც გენეტიკური განსხვავებულობის დაკარგვის გზით პოპულაციის გადაშენების უმნიშვნელოვანეს მიზეზს. ამის საპირისპიროდ, შემცირებადი პოპულაციური მიდგომა ხაზს უსვამს გარემო ფაქტორებს, რომლებმაც გამოიწვიეს პოპულაციის შემცირება. თუ, მაგალითად, ტერიტორიაზე ტყე გაიჩეხა, სახეობები, რომლებიც ხეებზე არიან დამოკიდებულნი, შემცირდებიან და ლოკალურ დონეზე გაწყდებიან იმისდა მიუხედავად, გააჩნიათ თუ არა მათ გენეტიკური სხვადასხვაგვარობა.

ანალიზისა და კვლევის საფეხურები

შემცირებადი-პოპულაციის მიდგომა მოითხოვს, რომ პოპულაციის შემცირება შეფასდეს შემთხვევათა განხილვის საფუძველზე, რომელში ჩართული მკვლევარებიც უფრო შემცირების მიზეზებს განიხილავენ, ვიდრე შესთავაზებდნენ რეკომენდაციებს ქმედითი ღონისძიებების შესახებ. მაგალითად, თუ გარკვეული ტოქსიკური დამაბინძურებლის ბიოლოგიური მაგნიფიკაცია იწვევს რომელიმე ზედა დონის მომხმარებლის, მაგალითად, მტაცებელი ფრინველის (იხ. თავი 54) შემცირებას, მაშინ კონკრეტული სახეობის გადარჩენა შესაძლებელია მხოლოდ გარემოში ამ მომწამვლელი ნივთიერების შემცირების ან მოსპობის საშუალებით. სიტუაციები იშვიათადაა ასეთი მარტივი. ქვემოთ მოყვანილი საფეხურები, რომლებიც შემცირებადი პოპულაციური ანალიზისა და ინტერვენციის განსაზღვრისთვისაა, სასარგებლო იქნება ასევე რთული სიტუაციების შემთხვევებშიც.

1. პოპულაციის მიდრეკილებებისა და დისტრიბუციის შეფასება იმის დასამტკიცებლად, რომ სახეობა ამჟამად შემცირებადია და რომ ის ადრე უფრო ფართოდ იყო გავრცელებული და უფრო მრავლად მოიძიებოდა.
2. ამ და მონათესავე სახეობების ბუნებრივი ისტორიის შესწავლა, ამაში შედის სამეცნიერო კვლევების შეს-

ახებ ლიტერატურის გადახედვა სახეობის გარემო პირობებისადმი მოთხოვნების განსასაზღვრად.

3. ჰიპოთეზის განვითარება სახეობის შემცირების ყველა შესაძლო მიზეზის შესახებ. ამაში შედის ადამიანის აქტივობები და ბუნებრივი მოვლენები და თითოეული ჰიპოთეზის წინასწარგანჭვრეტების ჩამოწერა.
4. იმის გამო, რომ შემცირების მიზეზებთან ერთად მრავალი თანაფაქტორი შეიძლება არსებობდეს, უპირველეს ყოვლისა შეამოწმეთ ყველაზე უფრო უტყუარი ჰიპოთეზა, მაგალითად, მოაშორეთ შემცირების სავარაუდო აგენტი, იმისათვის, რომ ნახოთ ექსპერიმენტული პოპულაცია გამრავლდება თუ არა დაკვირვების ქვეშ მყოფ პოპულაციასთან შეფარდებით.
5. დიაგნოზის შედეგები გამოიყენეთ საფრთხის ქვეშ მყოფი სახეობის მენეჯმენტისათვის და გააკეთეთ შედეგების მონიტორინგი.

ქვემოთ მოყვანილი შემთხვევის შესწავლა წარმოადგენს იმის მაგალითს, თუ როგორ იქნა გამოყენებული შემცირებადი პოპულაციური მიდგომა საფრთხის ქვეშ მყოფ ერთ სახეობაზე.

შემთხვევის შესწავლა: წითელი კოდალას ინდივიდთა რაოდენობის შემცირება.

წითელი კოდალა (Picoides borealis) წარმოადგენს საშიშროების ქვეშ მყოფ სახეობას. იგი ენდემია, ანუ გვხვდება მხოლოდ ერთ, განსაზღვრულ ადგილას. ეს არის ამერიკის შეერთებული შტატების სამხრეთ აღმოსავლეთი, ხოლო ადრე ის მთელს რეგიონში იყო გავრცელებული. ეს სახეობა საცხოვრებელ გარემოდ ირჩევს წლოვანი ფიჭვის ტყეებს, უპირატესად ისეთებს, რომლებშიც დომინანტურს წარმოადგენსგრძელფოთლა ფიჭვი. ძირითადად კოდალები გამხმარ ხეებში იკეთებენ ბუდეებს, მაგრამ წითელი კოდალა ბუდეებისთვის ხვრელებს ცოცხალი ფიჭვის ხეებში ბურღავს (სურათი 55.13.ა) წითელი კოდალა ხვრელებს ასევე თავისი ბუდის შესასვლელის გარშემოც აკეთებს. ხეებიდან გამოსული კაუჩუკი აფრთხობს გარკვეული სახეობის მტაცებლებს, მაგალითად, როგორიცაა გირჩის გველები, რომლებიც ჩიტის კვერცხებს და ბარტყებს ჭამენ.

კიდევ ერთ მნიშვნელოვან მოთხოვნას, რაც გარემო საცხოვრებლის პირობებთანა დაკავშირებით კოდალას ამ ჯიშის აქვს, წარმოადგენს ის, რომ მცენარეული საფარის სიმაღლე ფიჭვის ტორსის გარშემო დაბალი უნდა იყოს (სურათი 55.13.ბ). ბუდობისას დედა-ჩიტები მიატოვებენ ბუდეებს თუ ფიჭვის ხეებს შორის ვეგეტაცია ხშირია და იგი თხუთმეტ ფუთზე მეტი სიმაღლისაა (სურათი 55.13. გ). როგორც ჩანს, ჩიტები საჭიროებენ სუფთა საფრენ ბილიკს მათ ბუდესა და მეზობელ ადგილებს შორის, სადაც ისინი იკვებებიან. ისტორიულად პერიოდულმა ხანძრებმა გააჩანაგეს გრძელფოთლა ფიჭვის ტყეები და დაბალი ამონაყარი დატოვეს.

ერთ-ერთი ფაქტორი, რამაც წითელი კოდალების შემცირება გამოიწვია, არის სოფლის მეურნეობის სამუშაოებისა და ხე-ტყის დამუშავების გამო ამ სახეობის კოდალასათვის შესაფერისი გარემოს ფრაგმენტაცია ანდა განადგურება. ამოსავალი საცხოვრებელი გარემო ფაქტორების დადგენამ, გრძელფოთლა ფიჭვის ტყეების დაცვამ და მაკონტროლებელი ხანძრების გამოყენებამ ტყის ქვედა დონის ვეგეტაციის შესამცირებლად ხელი შეუწყო ისეთი გარემოს შექმნას, რომელსაც შეუძლია შეინარჩუნოს სიცოცხლისუნარიანი პოპულაციები, თუმცა აღდგენითი პროგრამის შემუშავება გაართულა ჩიტების სოციალურმა ორგანიზაციამ. წითელი კოდალები ჯგუფებად ცხოვრობენ. ჯგუფში შედის ერთი წყვილი და ოთხამდე „დამხმარე“, უმეტესწილად მამრი კოდალა. დამხმარეები არიან ის ნაშიერები, რომლებიც არ გაიფანტნენ, არც გამრავლდნენ და ეხმარებიან წყვილს ინკუბაციაში (კვერცხებზე ჯდომაში) და



(ა) წითელ ქუდიანი კოდალა ავსტრალიის ფიჭვზე, ბუდეს შესასვლელთან ზის



(ბ) ტყე, რომელშიც კოდალა ბინადრობს დაბალი ქვედა იარუსით ხასიათდება.



(გ) ტყე, რომელშიც წითელქუდიანი კოდალა არ ბინადრობს, მაღალი, ხშირი ქვედა იარუსით ხასიათდება, რაც კოდალას მიერ საკვების მოძიების ფართობს ამცირებს.

▲ *სურათი 55.13* ***წითელქუდიანი კოდალას მოთხოვნები ჰაბიტატის მიმართ.***

ბარტყების გამოკვებაში. საბოლოოდ მათ შეიძლება მოითხოვონ გამრავლების სტატუსი, როცა უფროსი ჩიტები დაიხოცებიან, მაგრამ ლოდინი შეიძლება წლობით გაგრძელდეს და მაშინაც კი დამხმარეებს შეჯიბრში მონაწილეობა უწევთ, რომ გამრავლდნენ. იმ ახალგაზრდა ჩიტებს, რომლებიც გაიფანტებიან და გახდებიან ახალი ჯგუფის წევრები, ასევე რთული გზის გავლა უწევთ გამრავლებაში წარმატების მოსაპოვებლად. ახალი ჯგუფები ძირითადად იკავებენ მჭიდროდ დასახლებულ ტერიტორიებს ანდა იწყებენ ახალ ადგილზე ცხოვრებას და ბუდეების იქ თხრას, ამას კი შეიძლება რამოდენიმე წელიწადი დასჭირდეს. როგორც წესი, ინდივიდებს გამრავლების უფრო მეტი შანსი აქვთ იმ შემთხვევაში, თუ ადგილზე დარჩებიან ვიდრე იმ შემთხვევაში, თუ გაიფანტებიან და ახალ ტერიტორიებზე დაიწყებენ ბუდეების თხრას.

იმ ჰიპოთეზის შესამოწმებლად, რომ ამ სოციალურ ქცევას წვლილი შეაქვს წითელი კოდალების შემცირებაში, ჩრდილოეთ კალიფორნიის უნივერსიტეტის მკვლევარებმა კაროლ კოპეიონმა, ჯეფრი ვოლტერსმა და ჯეი კარტერმა გააკეთეს ხვრელები ფიჭვის ხეებში ოც ადგილას. შედეგი დრამატული იყო. ოც ადგილზე გაკეთებული ხვრელებიდან თვრამეტი წითელმა კოდალებმა დაიკავეს და ამ ადგილებში ჩამოყალიბდა ახალი გამრავლებადი ჯგუფები. ამ ექსპერიმენტმა დაადასტურა ჰიპოთეზა, რომლის მიხედვითაც კოდალის ეს სახეობა მათთვის ყველაზე უფრო შესაფერისი გარემო საცხოვრებელ ტერიტორიებზე ვერ სახელდებოდნენ მხოლოდ და მხოლოდ იმიტომ, რომ იქ არ იყო მათთვის დასაბუდებლად საჭირო ხვრელები.

ამ ექსპერიმენტის საფუძველზე საჭირო საცხოვრებელი გარემოს შენარჩუნებისა და ახალი საბუდარებისთვის საჭირო ხვრელების გაკეთებით შესაძლებელი გახდა ამ, ერთ დროს გადაშენების საშიშროების ქვეშ მყოფი სახეობის, გამრავლება.

წინააღმდეგობრივი მოთხოვნების „აწონ-დაწონვა“

პოპულაციის რაოდენობისა და საცხოვრებელი გარემოს მოთხოვნების განსაზღვრა წარმოადგენს სახეობის გადარჩენის მცდელობის მხოლოდ ნაწილს. ასევე მნიშვნელოვანია სახეობის ბიოლოგიური და ეკოლოგიური მოთხოვნების სხვა წინააღმდეგობრივ მოთხოვნებთან შეპირისპირება – აწონ-დაწონვა. დაცვითი ბიოლოგია ხშირად ანიჭებს დიდ მნიშვნელობას მეცნიერებას, ტექნოლოგიას და საზოგადოებას შორის ურთიერთობებს, რაც ამ წიგნის ერთ-ერთ თემასაც წარმოადგენს, მაგალითად, მიმდინარე, ზოგჯერ მწვავე დებატები, იმის შესახებ, თუ რომელი უფრო მნიშვნელოვანია ამერიკის შეერთებული შტატების წყნარი ოკეანის ჩრდილო დასავლეთის საცხოვრებელი გარემოს შენარჩუნება ჩრდილოეთის წინწკლებიანი ბუს, ტყის მგლის, მურა დათვისა და კალმახის პოპულაციებისათვის, თუ სამუშაო ადგილების გაჩენა ხე-ტყის დამუშავების, ქვანახშირის მოპოვებასა და სხვა რესურსების ამოღების ინდუსტრიულ სფეროებში. ელოუსტოუნის პარკის მგლების გამრავლების პროგრამას უპირისპირდება ზოგიერთი რეკრეატივისტი, რომლებიც ადამიანის უსაფრთხოებაზე წუხან, ასევე უპირისპირდებიან ამ იდეას იქაური რანჩერებიც, რომლებიც შიშობენ საქონლის უსაფრთხოებაზე.

ამგვარი კონფლიქტების ცენტრში ყოველთვის დიდტანიანი ხერხემლიანები არ არიან, თუმცა საცხოვრებელი გარემოს გამოყენების საკითხი ყოველთვის აქტუალურია. უნდა გაგრძელდეს თუ არა ახალი მაგისტრალური ხიდის სამუშაოები თუ ეს ანგრევს ერთადერთ შემორჩენილ საცხოვრებელ გარემოს სხვადასხვა სახეობებისთვის, ანდა მტკნარი წყლის ორკარედი ნიჟარებისთვის. თქვენ რომ ყავის პლანტაციების მფლობელი იყოთ, რომლისთვისაც მზის შუქია საჭირო, გექნებოდათ სურვილი შეგეცვალათ ეს ჯიშები ჩრდილის მოყვარული სხვა ჯიშებით, რომლებიც ნაკლებ პროდუქტიულები და ნაკლებშემოსავლიანები არიან, მაგრამ სამაგიეროდ დიდი რაოდენობით მგალობელი ფრინველებისთვის შექმნიდნენ კარგ საცხოვრებელ გარემოს?

კიდევ ერთ, მეტად მნიშვნელოვან საკითხს სახეობათა ეკოლოგიური როლი წარმოადგენს. იმის გამო, რომ ჩვენ არ შეგვიძლია, გადავარჩინოთ ყველა ის სახეობა, რომელიც გადაშენების საშიშროების ქვეშ იმყოფება, ჩვენ უნდა გადავწყვიტოთ, რომელი მათგანი უფრო მნიშვნელოვანია ბიომრავალფეროვნების შენარჩუნების თვალსაზრისით მთლიანობაში. სახეობები ერთნაირ გავლენას არ ახდენენ თანასაზოგადოებასა და ეკოსისტემაში მიმდინარე პროცესებზე. ძირითად სახეობათა იდენტიფიკაცია და მათი პოპულაციების შენარჩუნების გზების ძიება შეიძლება იყოს მთლიანად თანასაზოგადოებებისათვის ცენტრალური მნიშვნელობის მქონე გადარჩენის თვალსაზრისით.

მენეჯმენტს, რომლის მიზანია ცალკეული სახეობების დაცვა, ეკისრება პასუხისმგებლობა იმაზე, რომ მას სხვა პოპულაციებზე ნეგატიური გავლენა არ უნდა ჰქონდეს. მაგალითად, წითელი კოდალებისთვის გათვლილმა ფიჭვის ტყის მენეჯმენტმა შეიძლება გავლენა იქონიოს გადამფრენ ჩიტებზე, რომლებიც დაკავშირებულნი არიან ფართოფოთლოვან ზომიერ ტყეებთან. ამგვარი ზეგავლენების შესამოწმებლად ეკოლოგებმა შეადარეს ფიჭვის ტყის ჩიტების თანასაზოგადოებები, რომლებიც კოდალას ბუდეების სიახლოვეს ბინადრობენ იმ ტყეებში, რომლებიც წითელი კოდალების მოსაწყობად იყო განსაზღვრული, იმ ტყეების ჩიტების თანასაზოგადოებთან, რომლებიც არ იყო წითელი კოდალების მოსაწყობად გამიზნული. მოლოდინის საწინააღმდეგოდ, აღმოჩნდა, რომ მენეჯმენტის ქვეშ მყოფი ფიჭვის ტყეები უზრუნველყოფდა უფრო დიდი რაოდენობისა და მრავალფეროვნების ჩიტებს ხელსაყრელი გარემო პირობებით, ვიდრე დაკვირვების ქვეშ მყოფი ტყეები. ამ კონკრეტულ შემთხვევაში, ერთი სახეობის ჩიტებისათვის გამიზნულმა მენეჯმენტმა გაზარდა მთლიანი ჩიტების თანასაზოგადოების მრავალფეროვნება. მრავალ სხვა სიტუაციაში დაცითი ბიოლოგიის მენეჯმენტმა უნდა გაითვალისწინოს, რომ იმ ცალკეული სახეობის გარდა, რომლის გადარჩენასაც იგი ცდილობს, მთელი თანასაზოგადოება და ეკოსისტემა წარმოადგენს მეტად მნიშვნელოვან ელემენტს ბიომრავალფეროვნებისათვის.

კონცეფცია შემოწმება 55.2

1. რატომ ხდის შემცირებული გენეტიკური სხვადასხვაობა მცირე პოპულაციას გადაშენებისაკენ უფრო მიდრეკილს?
2. შეუპირისპირეთ ერთმანეთს ორი მიდგომა: მცირე პოპულაციური მიდგომა და შემცირებადი პოპულაციური მიდგომები იმ რეკომენდაციების თვალსაზრისით, რასაც ისინი გვთავაზობენ სახეობათა გადაშენების თავიდან ასაცილებლად.
3. რატომ არის პოპულაციის ეფექტური ზომა (Ne) თითქმის ყოველთვის უფრო პატარა, ვიდრე მისი მთლიანი ზომა (N)?

პასუხები იხ. დამატება ა)-ში

კონცეფცია 52.3

ლანდშაფტისა და რეგიონალური დაცვის მიზანია მთლიანი ბიოტას შენარჩუნება

ისტორიულად შენარჩუნების მცდელობები ფოკუსირებული იყო გადაშენების საფრთხის ქვეშ მყოფი სახეობების გადარჩენაზე. მაგრამ ახლა დაცვითი ბიოლოგია სულ უფრო მეტადაა მიმართული მთლიანი თანასაზოგადოების ბიომრავალფეროვნების, ეკოსისტემისა და ლანდშაფტების შენარჩუნებისაკენ. ამგვარი ფართო ხედვა მოითხოვს თანასაზოგადოების, ეკოსისტემისა და ლანდშაფტის ეკოლოგიისა და ასევე, ადამიანის პოპულაციისა და ეკონომიკის პრინციპების წვდომასა და მათ გამოყენებას. **ლანდშაფტის ეკოლოგიის** ერთ-ერთ მიზანს (იხ. თავი 50), რომლის ერთ-ერთ ნაწილსაც შეადგენს ეკოსისტემის მენეჯმენტი, წარმოადგენს ლანდშაფტის აწმყოს, წარსულისა და მომავლის მოდელების გამოყენების ცოდნა და ბიომრავალფეროვნების დაცვისადმი, როგორც ხმელეთის გამოყენების დაგეგმარების ნაწილისადმი, მიდგომა.

ლანდშაფტის სტრუქტურა და ბიომრავალფეროვნება

მოცემული ლანდშაფტის ბიომრავალფეროვნება ფართო მასშტაბით, წარმოადგენს ლანდშაფტის სრტუქტურის ფუნქციას. ლანდშაფტის დინამიკის გაგება უაღრესად მნიშვნელოვანია დაცვისას, რადგანაც მრავალი სახეობა იყენებს არა ერთ, არამედ რამოდენიმე სხვადასხვა ტიპის ეკოსისტემას, ხოლო მრავალი მათგანი კი ცხოვრობს ეკოსისტემებს შორის მდებარე ზღვარზე.



(ა) ბუნებრივი საზღვარი. *იელოუსტონის ეროვნულ პარკში ბალახოვანი ველები ტყის ეკოსისტემას უთმობენ ადგილს.*



(ბ) ადამიანის აქტიურობით შექმნილი საზღვრები. *გამოკვეთილი საზღვრები (გზები) გარს ერტყმის გაჩეხილ ადგილებს (მალაზიის ძლიერ გაჩეხილი ტენიანი ტყეები).*

▲ *სურათი 55.14* ***საზღვარი ეკოსისტემებს შორის.***

ფრაგმენტაცია და ზღვრები

ეკოსისტემებს შორის არსებული საზღვრები, იგივე ზღვრები, (მაგალითად, ტბასა და გარშემო მდებარე ტყეს შორის, სახნავ მიწებსა და ახლომდებარე სამოსახლო ადგილს შორის) და ეკოსისტემებს შორის (მაგალითად, გზისპირსა და კლდოვან კარიერს შორის) არიან ლანდშაფტის მახასიათებელთა განმსაზღვრელები (სურათი 55.14). ზღვრებს აქვთ ფიზიკური თავისებურებების საკუთარი მახასიათებლები, რომლებიც განსხვავდებიან როგორც ერთი, ასევე მეორე მხარის მახასიათებლებისაგან. მაგალითად, ნიადაგის ზედაპირი, რომელიც მდებარეობს ტყის ნაკვეთსა და დამწვატი ტყის

ტერიტორიებს შორის, უფრო მეტ მზის შუქს იღებს და როგორც წესი, უფრო ცხელი და მშრალია, ვიდრე ტყის ინტერიერი, მაგრამ უფრო გრილი და ნესტიანია, ვიდრე დამწვარი ტყის ტერიტორიის ნიადაგის ზედაპირი.

ზოგი ორგანიზმი უკეთ თავს ზღვრულ ტერიტორიებზე მცხოვრებ თანასაზოგადოებებში გრძნობს, რადგანაც აქ მათ ხელი მიუწვდებათ ორივე მოსაზღვრე ტერიტორიის რესურსებზე. მაგალითად, Bonasa umbellatus ისეთი ჩიტია, რომელსაც ბუდეების გასაკეთებლად ესაჭიროება ტყის გარემო, ზამთრის საკვები და თავშესაფარი, მაგრამ მას ასევე ესაჭიროება ტყის ღია ადგილები, სადაც ხშირი ბუჩქნარი და ბალახეულობაა ზაფხულის საკვებისათვის. თეთრკუდა ირემიც ასევე უკეთ ბინადრობს ზღვრულ ტერიტორიებზე, სადაც მას შეუძლია ბუჩქნარი ძოვოს. ირმების პოპულაციები ხშირად ვრცელდებიან იქ, სადაც ტყეს ჭრიან და სადაც უფრო მეტი ზღვრები ჩნდება.

თანასაზოგადოების ბიომრავალფეროვნებაზე ზღვრულ ტერიტორიებზე მცხოვრები სახეობების გამრავლებას შეიძლება ჰქონდეს დადებითი ან უარყოფითი შედეგი. მაგალითად, კამერონის ზღვრული და შიდატერიტორიების პოპულაციათა შედარებითმა შესწავლამ, რომელიც 1997 წელს ჩატარდა პატარა ტროპიკული წვიმის ტყეების ჩიტზე, უჩვენა, რომ ტყისპირა ზღვრული ტერიტორიები სპეციფიურობის თვალსაზრისით შესაძლებელია მეტად მნიშვნელოვანი ადგილები იყოს. მეორეს მხრივ, იმ თანასაზოგადოებებს, რომლებსაც ზღვრულ ადგილებში ადამიანის მიერ ტერიტორიის გადაკეთების გამო უხდებათ ცხოვრება, ხშირად აღენიშნებათ შემცირებული ბიომრავალფეროვნება, რადგანაც ზღვრული ტერიტორიების საცხოვრებელი გარემო ხელსაყრელი ხდება უმეტესწილად ზღვრულ გარემოსთან კარგად ადაპტირებადი სახეობებისათვის. მაგალითად, Molothrus ater არის ზღვრული ტერიტორიების გარემოსთან ადაპტირებული ჩიტის სახეობა. იგი კვერცხებს დებს სხვა ჩიტების ბუდეებში, განსაკუთრებით გადამფრენი მგალობელი ფრინველების ბუდეებში. მათ ესაჭიროებათ ტყე, სადაც ისინი შეძლებენ სხვა ჩიტის ბუდეების გამოყენებას. მათ ასევე ესაჭიროებათ ღია მდელოები, სადაც ისინი მწერებზე ნადირობენ. ამიტომ ამ სახეობის ჩიტები ბინადრობენ იქ, სადაც ტყეები იჩეხება, სადაც ტყის ფრაგმენტაცია ხდება, და სადაც ჩნდება ზღვრული საცხოვრებელი გარემო და ღია ადგილები. გარემოს განადგურებასა და ამ სახეობის ჩიტების გამრავლებას შედეგად მოაქვს მრავალი მკვიდრი სახეობის ჩიტების პოპულაციათა შემცირება.

თანასაზოგადოების სტრუქტურაზე ფრაგმენტაციის გავლენის შესწავლას ეძღვნება გრძელვადიანი 'ტყის ფრაგმენტაციის ბიოლოგიური დინამიკის პროექტი', რომელიც ორი ათეული წლის განმავლობაში მიმდინარეობს. საკვლევი ტერიტორია, რომელიც მდებარეობს მდინარე ამაზონის აუზის შუაგულში, ქალაქ მანაუსიდან დაახლოებით 80 კილომეტრით ჩრდილოეთით, შედგება ტყის ფრაგმენტებისაგან (სურათი 55.15). ფრაგმენტები არის ტყის იზოლირებული ნაკვეთები, რომლებიც მოწყვეტილნი არიან გარშემომდებარე ტროპიკული წვიმის ტყეებიდან 80 – 1000 მეტრით. მთელი მსოფლიოს მასშტაბით მეცნიერებმა აშკარად დააფიქსირეს ამ ფრაგმენტაციის ფიზიკური და ბიოლოგიური გავლენა იქ მცხოვრებ ორგანიზმებზე, ხოჭოებიდან დაწყებული ჩიტებით დამთავრებული. მათ მიერ გაკეთებულ აღმოჩენათა შორისაა ორი ჯგუფის სახეობების განმეორებითი დაფიქსირება. ეს ის სახეობებია, რომლებიც ცხოვრობენ ზღვრულ საცხოვრებელ გარემოში და ისინი, რომლებიც ცხოვრობენ ტყის ინტერიერში. სახეობებს, რომლებიც ტყის ინტერიერთან არიან ადაპტირებულნი, აღენიშნებათ რაოდენობრივი შემცირების მაღალი დონე მცირე ზომის ფრაგმენტებში. ეს კი ნიშნავს, რომ ლანდშაფტები, რომლებზედაც მცირე ფრაფმენტაციები უხვადაა, ხელსაყრელ საცხოვრებელ გარემოს უფრო მცირე რაოდენობის სახეობებისათვის შექმნის, ძირითადად ინტერიერთან ადაპტირებული სახეობების დაკარგვის გამო.

კორიდორები, რომლებიც აკავშირებენ საცხოვრებელი გარემოს ფრაგმენტებს

იქ, სადაც საცხოვრებელი გარემო სასტიკადაა ფრაგმენტირებული, ბიომრავალფეროვნების დაცვისათვის გადამწყვეტი მნიშვნელობის ფაქტორი შეიძლება აღმოჩნდეს ეგრეთწოდებული **სამოძრაო კორიდორები**, ანუ ვიწრო ზოლი ან ბუჩქნარის რიგები, რომლებიც აკავშირებენ სხვამხრივ იზოლირებულ ფრაგმენტებს. მდინარისპირა საცხოვრებელი გარემო ხშირად ასრულებს ამგვარი კორიდორის როლს, ამიტომ ზოგჯერ ქვეყანაში სამთავრობო პოლიტიკა კრძალავს ასეთი წყლური მიდამოების განადგურებას. იმ ტერიტორიებზე, რომლებიც ადამიანების მიერ უფრო ინტენსიურადაა გამოყენებული, ზოგჯერ ხელოვნური კორიდორები იგება, მაგალითად, ხიდები ანდა გვირაბები, რომელთა მეშვეობითაც შესაძლებელია, შემცირდეს იმ ცხოველთა სიკვდილიანობა, რომლებიც მაგისტრალების გადაკვეთისას იღუპებიან (სურათი 55.16).

სამოძრაო კორიდორს ასევე შეუძლია ხელი შეუწყოს გაფანტვას და შეამციროს უნაყოფობა შემცირებად პოპულაციებში, კორიდორებმა გაზარდეს ინდივიდთა გაცვლა-გამოცვლის შესაძლებლობა მეტაპოპულაციის ქვეპოპულაციებს შორის სხვადასხვა ორგანიზმებისათვის, პეპლებისა და სხვადასხვა წყალმცენარეების ჩათვლით. კორიდორები განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია იმ სახეობებისათვის, რომლებიც სეზონურად გადაადგილდებიან ერთი საცხოვრებლიდან მეორეში, თუმცა კორიდორი ასევე ზიანის მომტანიც შეიძლება იყოს, როგორც, მაგალითადმ დაავადებების გავრცელებისას, განსაკუთრებით მცირე ზომის პოპულაციებში, რომლებიც საცხოვრებელი გარემოს სხვადასხვა, მაგრამ ახლომდებარე მონაკვეთებში ცხოვრობენ. 2003 წლის შესწავლის მიხედვით ესპანეთის ზარაგონას უნივერსიტეტის მკვლევარმა, აუგუსტინა ესტრადა-პენამ დაადგინა, რომ კორიდორები ხელს უწყობენ დაავადებების მატარებელი ტკიპების მოძრაობას ტყის მონაკვეთებს შორის ჩრდილოეთ ესპანეთში. კორიდორების ყველა ფუნქცია ჯერ გამოკვლეული არ არის და მათი გავლე-



▲ *სურათი 55.15* ***ამაზონის ტენიანი ტყეების ფრაგმენტები.*** *ტყის იზოლირებული მონაკვეთების არეალი 1-დან 100 ჰექტრამდე მერყეობს.*



▲ *სურათი 55.16* ***ხელოვნური დერეფანი.*** *ბენფის ეროვნულ პარკში (კანადა) აშენებული ხიდის დახმარებით ცხოველები ადამიანის მიერ შექმნილ ბარიერებს ლახავენ.*

ნის შესწავლა აქტიური კვლევის საგანს წარმოადგენს დაცვით ბიოლოგიასა და აღდგენით ეკოლოგიაში.

დაცული ტერიტორიები

როცა დაცვითი ბიოლოგები დაცულ ტერიტორიებს გამოყოფენ ბიომრავალფეროვნების დაკარგვის პროცესების შესანელებლად, ისინი იყენებენ არსებულ ცოდნას თანასაზოგადოებების, ეკოსისტემის და ლადშაპტის დინამიკის შესახებ. დღესდღეისობით მთავრობებმა გამოყვეს მსოფლიოს ტერიტორიების დაახლოებით 7% სხვადასხვა ფორმის რეზერვაციებისათვის (ნაკრძალებისათვის). დაცული ტერიტორიების შერჩევა და ბუნებრივი რეზერვაციების დაგეგმვა მრავალ პრობლემასთანაა დაკავშირებული. მაგალითად, თუ თანასაზოგადოება იმყოფება სხვადასხვა რისკის ქვეშ, ვთქვათ, ხანძრის, გადაძოვის (ბალახის გამოლევის) მტაცებლების საფრთხის ქვეშ, როგორ უნდა მოეწყოს ნაკრძალი ამ პროცესების მინიმალიზაციისკენ მიმართული საფრთხის ქვეშ მყოფი ცხოველების გადასარჩენად? იგი ბუნებრივი უნდა დარჩეს, როგორადაც კი ეს შესაძლებელია და მეხისგან გამოწვეული ხანძარი არ უნდა ჩააქროს ადამიანმა თავისი ჩარევით? ეს არის დავის ერთ-ერთი საგანი, რაც იმ ადამიანებს შორის მიმდინარეობს, ვისაც ეხება ეროვნული პარკებისა და სხვა დაცული ტერიტორიების სიჯანსაღეზე ზრუნვა. მრავალი ამ საკითხთაგანი ბიოლოგიური მრავალფეროვნების ცხელ წერტილს წარმოადგენს.

ბიომრავალფეროვნების ცხელი წერტილების მოძებნა

ბიომრავალფეროვნების ცხელი წერტილები შედარებით მცირე ტერიტორიებია, რომლებზედაც თავმოყრილია ენდემურ სახეობათა განსაკუთრებული რაოდენობა და ასევე დიდი რაოდენობის გადაშენების საფრთხისა და საშიშროების ქვეშ მყოფი სახეობები (სურათი 55.17). მაგალითად, ჩიტების სახეობათა დაახლოებით 30% თავმოყრილია დედამიწის სახმელეთო ტერიტორიის მხოლოდ დაახლოებით 2%-ზე, ხოლო 50 000-მდე მცენარეული სახეობა ანუ ყველა აღნუსხული მცენარეული სახეობის დაახლოებით 17% თავმოყრილია მხოლოდ 18 ცხელ წერტილში, ეს კი შეადგენს მთლიანი სახმელეთო ზედაპირის მხოლოდ 0,5%-ს. მთლიანობაში ბიომრავალფეროვნების ცხელი წერტილების ყველაზე უფრო ცხელი ადგილები შეადგენს დედამიწის ტერიტორიის 1.5%-ზე უფრო ნაკლებს, მაგრამ ისინი იტევენ დედამიწის მცენარეული საფარის სახეობათა ერთ მესამედს. ცხელი წერტილები ასევე მოიცავენ წყლის ეკოსისტემებსაც, როგორიცაა, მაგალითად, მარჯნის რიფები და ასევე გარკვეული მდინარის სისტემები.

ბიომრავალფეროვნების ცხელი წერტილები, როგორც ჩანს, საუკეთესო ადგილებს წარმოადგენენ ბუნებრივი ნაკრძალებისთვის, თუმცა მათი იდენტიფიკაცია არც თუ მარტივია. ყველა ცხელი წერტილის დაცვა შესაძლებელი რომ იყოს კიდეც, ეს მცდელობა მაინც მწარე მარცხს განიცდიდა პლანეტის ბიომრავალფეროვნების დაცვის თვალსაზრისით. ერთ-ერთ პრობლემას წარმოადგენს ის, რომ ცხელი წერტილი, რომელიც ერთი ტაქსონომიური ჯგუფისათვისაა ცხელი, მაგალითად, პეპლებისათვის, შეიძლება ცხელი წერტილი არ აღმოჩნდეს სხვა ტაქსინომიური ჯგუფებისათვის, მაგალითად ჩიტებისათვის. ტერიტორიის ბიომრავალფეროვნების ცხელ წერტილად აღიარება ხშირად გამიზნულია მცენარეებისა და ხერხემლიანი ცხოველების გადარჩენისაკენ და უფრო ნაკლები ყურადღება ეთმობა უხერხემლოებსა და მიკროორგანიზმებს. ზოგიერთ ბიოლოგს აღელვებს ის, რომ ცხელი წერტილების სტრატეგია მეტისმეტადაა ფოკუსირებული დაცვის მცდელობებზე დედამიწის სახმელეთო ტერიტორიის ასეთ პატარა მონაკვეთებზე.

ბუნებრივი ნაკრძალების ფილოსოფია

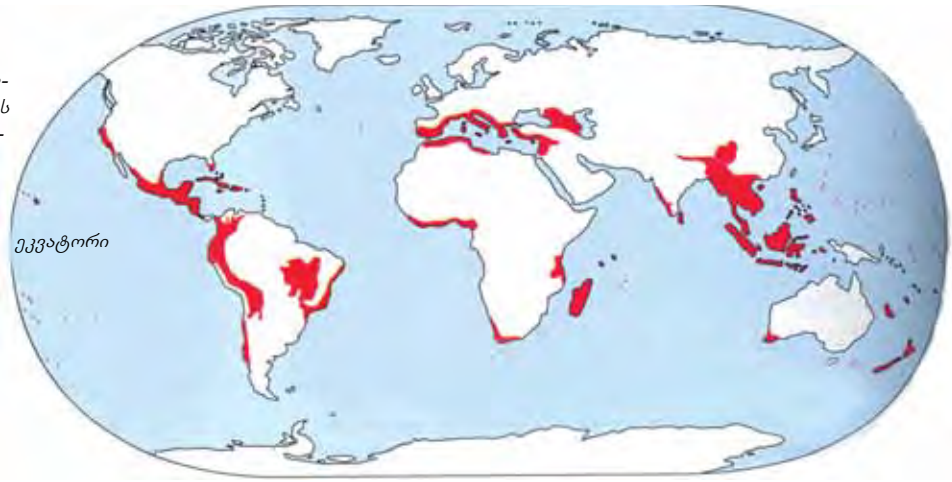
ბუნებრივი ნაკრძალები წარმოადგენენ ბიომრავალფეროვნების შემცველ კუნძულებს ერთიანი საცხოვრებელი გარემოს დიდ ოკეანეში, რომელიც დეგრადირებულია სხვადასხვა ხარისხში ადამიანის აქტივობის გამო. ძალიან მნიშვნელოვანია იმის გაცნობიერება, რომ ეს დაცული "კუნძულები" იზოლირებულნი არიან მათი გარშემორტყმული ტერიტორიებისაგან და რომ არაწონასწორობის მოდელი, რომელიც ჩვენ 53-ე თავში განვიხილეთ, ესადაგება როგორც ბუნებრივ ნაკრძალებს, ასევე უფრო დიდ ლადშაპტებსაც, რომლებშიც ეს ნაკრძალები მდებარეობენ.

ადრინდელი პოლიტიკა, რომლის მიხედვითაც დაცული ტერიტორიები სამუდამოდ უნდა შევინარჩუნოთ ხელუხლებლად, ეფუძნებოდა იმ კონცეფციას, რომ ეკოსისტემები არიან დაბალანსებული, თვით-რეგულირებადი წარმონაქმნები. თუმცა როგორც ჩვენ 53-ე თავში ვნახეთ ჩარევა წარმოადგენს ყველა ეკოსისტემის ფუნქციონალურ კომპონენტს და მენეჯმენტის პოლიტიკამ, რომელიც ბუნებრივ ჩარევასა და მათი თავიდან აცილების მცდელობებს უგულვებელყოფს, მარცხი განიცადა. ეს არის მაგალითად, იმ ტერიტორიების ხელუხლებლად შენარჩუნება, ენრომლებშიც ცხოვრობს ხანძარზე დამოკიდებული თანასაზოგადოებები. ამ თანასაზოგადოებების გადარჩენის მცდელობა არარეალურია, თუ გამოირიცხა აღნიშნული ტერიტორიების პერიოდული გადაწვა. ძლიერი ჩარევის გარეშე ხანძართან ადაპტირებულ სახეობებს, როგორც წესი, ჯაბნიან სხვა სახეობები და ბიომრავალფეროვნება ამის გამო მცირდება.

იმის გამო, რომ ადამიანის ჩარევა და ფრაგმენტაცია თანდათან ლანდშაპტის სულ უფრო გავრცელებული მახასიათებელი ხდება, ჩარევის დინამიკა, პოპულაციის დინამიკა, ზღვრები და კორიდორები ძალიან დიდ მნიშვნელობას იძენენ დაცული ტერიტორიების მართვისა და მოწყობის დაგეგმვაში. უმთავრეს დაცვით საკითხს წარმოადგენს ის, თუ რა არის უკეთესი, დიდი ნაკრძალის შექმნა თუ მცირე ზომის ნაკრძალების ჯგუფების შექმნა. ერთი-ერთი არგუმენტი ვრცელი ნაკრძალის სასარგებლოდ არის ის, რომ დიდტანიანი, ტერიტორიულად ფართოდ გაშლილი ცხოველები, რომელთაც დაბალი სიჭარბე ახასიათებთ, როგორიცაა მაგალითად, მურა დათვი, საჭიროებენ ვრცელ საცხოვრებელ გარემოს. ამის გარდა, ვრცელ ტერიტორიებს აქვთ პროპორციულად მცირე პერიმეტრები, ვიდრე მცირე ზომის ტერიტორიებს და ამიტომაც მათში უფრო ნაკლებადაა ზღვრული ტერიტორიები. რაც უფრო მეტს სწავლობენ დაცვითი ბიოლოგები იმ მოთხოვნათა შესახებ, რაც საჭიროა საშიშროების ან საფრთხის ქვეშ მყოფი ორგანიზმების პოპულაციის სიცოცხლისუნარიანობის მინიმალური ზომის შესანარჩუნებლად, უფრო ნათელი ხდება, რომ ეროვნულ პარკთა უმეტესობა და ასევე სხვა ნაკრძალებიც ძალიან მცირე ზომისანი არიან. მაგალითად, სურათი 55.18. ერთმანეთს ადარებს ელოუსტოუნისა და გრანდ ტეტონის ეროვნულ პარკებს ტერიტორიების თვალსაზრისით, რაც ფაქტიურადაა საჭირო მურა დათვების გადაშენების თავიდან ასაცილებლად.

ბიოტური საზღვრები, ანუ ტერიტორია, რაც საჭიროა მურა დათვების შესანარჩუნებლად, შეადგენს ათჯერ და მეტჯერ უფრო დიდ არეალს, ვიდრე პარკის ფაქტიურად არსებული ტერიტორიაა.მოცემული პოლიტიკური და ეკონომიკური რეალობების პირობებში, მრავალი არსებული პარკის გადიდებისათვის არანაირი შანსი არ არსებობს, და ახალი ნაკრძალებიც ასევე პატარა ზომისა იქმნებიან. მეორე არგუმენტი მცირე ზომის ნაკრძალების სასარგებლოდაა და მისი მიხედვით მცირე ზომის, ერთმანეთისგან დამოუკიდებელ ნაკრძალებში მთელს პოპულაციაში დაავადების გავრცელების შანსი უფრო ნაკლები იქნება.

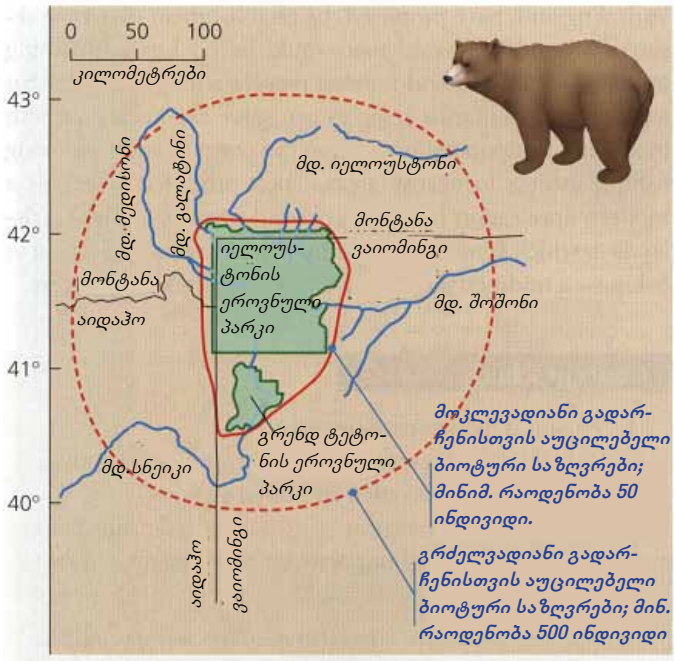
პრაქტიკულ პირობებში ადამიანის მიერ სახმელეთო ტერიტორიის გამოყენებამ შეიძლება გადაწონოს ყველა სხვა მოსაზრება და საბოლოოდ განსაზღვროს დაცული ტერიტორიის ზომა და ფორმა. სახმელეთო ტერიტორიის დიდი ნაწილი, რომელიც ნაკრძალებისთვისაა გამოყოფილი გამოუყენებელია სოფლის მეურნეობისა და მეტყევეობისათვის, მაგრამ ზოგ შემთხვევაში, მაგალითად თუ ნაკრძალის ტერიტორია გარშემორტყმულია კომერციული თვალსაზრისით სასიცოცხლო მნიშვნელობის საკუთრებით, მიწების სოფლის მეურნეობისა და მეტყევეობისათვის გამოყენება ჩართული უნდა იქნეს დაცვის სტრატეგიაში.



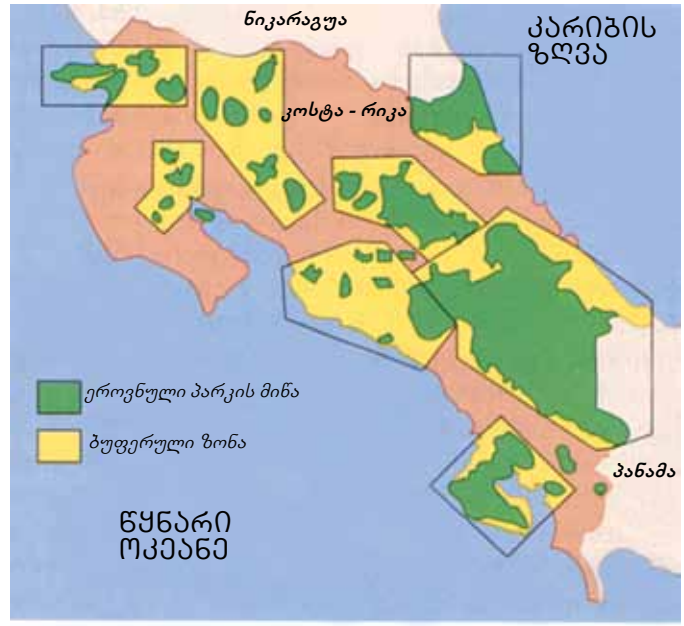
▲ *სურათი 55.17* **დედამიწის ხმელეთის ბიომრავალფეროვნების ცხელი წერტილები.**

ზონირებული ნაკრძალები

ზოგიერთმა ქვეყანამ ლანდშაპტის მენეჯმენტის ზონირებული ნაკრძალების ტიპი დანერგა. ზონირებული ნაკრძალი წარმოადგენს ხმელეთის ვრცელ



▲ *სურათი 55.18* ***გრიზლის გავრცელების დადგენილი (მწვანე საზღვარი) და ბიოტური (წითელი საზღვარი) საზღვრები იელოუსტონის და გრენდ ტეტონის ეროვნულ პარკებში.*** *ბიოტურ საზღვრებს ქმნის ამ რეგიონის სრული წყალგამყოფი და არეალი, რომელიც აუცილებელია გრიზლის მინიმალური სიცოცხლისუნარიანი პოპულაციის არსებობისთვის.*



(ა) *შავი ხაზებით აღნიშნულია ზონირებული ნაკრძალების საზღვრები.*



(ბ) *ადგილობრივი მოწაფეები გაკვირვებულნი არიან კოსტა- რიკას ნაკრძალის სიცოცხლის მრავალფეროვნებით.*

▲ *სურათი 55.19* ***კოსტა რიკას ზონირებული ნაკრძალები.***

რეგიონს, რომელიც მოიცავს ერთ და მეტ ისეთ ტერიტორიას, რომელსაც ადამიანის ხელი არ შეხებია და გარშემორტყმულია ისეთი ტერიტორიებით, რომლებიც ადამიანის აქტივობის შედეგად შეცვლილია და გამოიყენება ეკონომიკური მოგებისათვის. ზონირებული ნაკრძალების ამოსავალი არსი მდგომარეობს ისეთი სოციალური და ეკონომიკური კლიმატის განვითარებაში გარშემომდებარე ტერიტორიებზე, რაც შესაბამისობაში იქნება დაცული ძირითადი ტერიტორიის გრძელვადიან სიცოცხლისუნარიანობასთან, გარშემომდებარე ტერიტორიების გამოყენება გრძელდება ადამიანის პოპულაციის უზრუნველსაყოფად, თუმცა ისინი იმართება კანონმდებლობით, რაც კრძალავს ამ ტერიტორიების მეტის-მეტ გადაკეთებას, რამაც შეიძლება ზიანი მოუტანოს დაცულ ტერიტორიას. ამის შედეგად გარშემომდებარე სახმელეთო ტერიტორია ბუფერული ზონის როლს თამაშობს ხელშეუხებელ ტერიტორიებზე შემდგომი შეჭრის წინააღმდეგ.

კოსტა რიკას ცენტრალური ამერიკის მცირე ერები მსოფლიო ლიდერები გახდნენ ზონირებული ნაკრძალების დაარსებაში (სურათი 55.19,) საერთაშორისო შეთანხმებებში, რომელმაც მათ სხვა ქვეყნებთან ფინანსური ვალი შეუმცირა, კოსტა რიკამ გამოყო რვა ზონირებული ნაკრძალი, რომელთაც უწოდა "დასაცავი ტერიტორიები". იგი წარმოადგენს ეროვნული პარკის ტერიტორიას. კოსტა რიკა წარმატებას აღწევს ზონირებული ნაკრძალების მენეჯმენტში, ხოლო ბუფერული ზონები უზრუნველყოფენ სტაბილურ მომარაგებას ტყის პროდუქტებით, წყლითა და ჰიდროელექტრო ენერგიით. ისინი ასევე ხელს უწყობენ სოფლის მეურნეობისა და ტურიზმის განვითარებას. ეს მნიშვნელოვანი ღონისძიებები იქ მცხოვრები ადამიანებისათვის სტაბილურ ეკონომიკურ ბაზას ქმნის. როგორც პენსილვანიის უნივერსიტეტის ეკოლოგმა, ტროპიკული დაცვითი ბიოლოგიის წამყვანმა მეცნიერმა, დენიელ ჯანზილმა თქვა: "კონსერვირებული ვრცელი ბუნების გრძელვადიანი გადარჩენის ალბათობა პირდაპირპროპორციულია იმ საზოგადოების ეკონომიკური სიჯანსაღისა და სტაბილურობისა, რომელშიც ეს ველური ბუნებაა შენარჩუნებული". დესტრუქციის მაგალითები, რომლებიც შესაბამისობაში არ არიან ეკოსისტემის გრძელვადიან დაცვასთან და რომლისგანაც ძალიან მცირეა ლოკალური სარგებელი, როგორიცაა მაგალითად მასობრივი ხე-ტყის დამზადება, ფართომასშტაბი-

ანი ერთმოსავლიანი სოფლის მეურნეობა, ფართოდ გაშლილი ქვანახშირის მოპოვება, იდეალურადაა მოქცეული ბუფერული ზონების ცენტრიდან ყველაზე უფრო მოშორებულ ზღვრებში და თანდათანობით იზღუდებიან.

კოსტა რიკას იმედი აქვს, რომ ზონირებული ნაკრძალების სისტემით იგი შეინარჩუნებს ბუნებრივი სახეობების სულ ცოტა 80%-ს, თუმცა ამ სისტემას აქვს ასევე ნეგატიური მხარეც. 2003 წლის ანალიზის მიხედვით, რომელიც ჩატარდა 1960-1997 წლებში ხმელეთის საფარის ცვლილების შესასწავლად, აღმოჩნდა, რომ კოსტა რიკას ეროვნულ პარკში და ბუფერული ზონის 1კმ-იან ზონაში ადგილი ჰქონდა ხელაღებულ ტყის ჩეხვას. ტყის საფარის მნიშვნელოვანი დანაკარგი ასევე აღმოჩენილ იქნა ეროვნული პარკის 10 კმ-იანი ბუფერულ ზონაშიც. ეს ყველაფერი ქმნის პარკის იზოლირებულ საცხოვრებელ გარემოდ გადაქცევის საშიშროებას.

ადამიანების მიერ ეკოსისტემის ექსპლუატაციის მაღალი მაჩვენებელი ზოგიერთ ანალიტიკოსს აძლევს იმის ვარაუდის საშუალებას, რომ ბიოსფეროს მხოლოდ 10%-ზე ნაკლები იქნება დაცული, როგორც ბუნებრი ნაკრძალი. ბიომრავალფეროვნების შენარჩუნება ხშირად მოიცავს ისეთ ლანდშაფტზე მუშაობას, რომლებზედაც მთლიანად ადამიანები დომინირებენ. ვრცელი წყლური ეკოსისტემებიც კი დღეს ძლიერად არიან ადამიანისგან ექსპლუატირებულნი. მაგალითად, კომერციულად მნიშვნელოვანი თევზების პოპულაციები მთელს მსოფლიოში განადგურდა თევზჭერისათვის ისეთი უაღრესად განვითარებული ტექნოლოგიების გამოყენების წყალობით, რომელთა მეშვეობით თევზჭერა ხელმისაწვდომი ხდება ყველა დონეზე და ყველა ადგილზე. ამის პასუხად ინგლისის იორკის უნივერსიტეტის მეცნიერებმა, ფიონა გელმა და კალუმ რობერტსმა შემოგვთავაზეს წყლური ნაკრძალების შემოღების იდეა მთელს მსოფლიოში, რომლებშიც თევზჭერა შეზღუდული იქნება (სურათი 55.20.). გელისა და რობერტსის ძლიერი არგუმენტი იმაში მდგომარეობს, რომ წყლური ნაკრძალები კარგი საშუალებანი იქნებიან, როგორც თევზების პოპულაციების ზრდისათვის, ასევე ახლო-მახლო არეალებში თევზჭერის განვითარებისათვის. მათ მიერ შემოთავაზებული სისტემა წარმოადგენს ფიჯის კუნძულებზე საუკუნეების წინ არსებული პრაქტიკის თანამედროვე გამოყენებას.ამ კუნძულებზე ზოგიერთი ტერიტორია ისტორიულად ჩაკეტილი იყო თევზჭერისათვის. ეს სწორედ ზონირებული ნაკრძალების კონცეფციის ტრადიციულ მაგალითს წარმოადგენს.



▲ *სურათი 55.20 მონიტორინგის ჯგუფი ემზადება ფიჯის ზღვის მიმოქცევის ზოლის ნაკრძალის ორსადგულიანი მოლუსკების დასათვლელად და გასაზომად.*

კონცეფცია შემოწმება 55.3

1. რა არის ბიომრავალფეროვნების ცხელი წერტილი?
2. როგორ უზრუნველყოფს ზონირებული ნაკრძალი ეკონომიკურ მიზნებს დაცული ტერიტორიების გრძელვადიანი დაცვისათვის?
3. როგორ ეხმარება საცხოვრებელი გარემოს ფრაგმენტაციების დამაკავშირებელი კორიდორები საფრთხის ქვეშ მყოფ პოპულაციებს? როგორ შეუძლია ამ კორიდორებს პოპულაციისათვის ზიანის მოტანა?

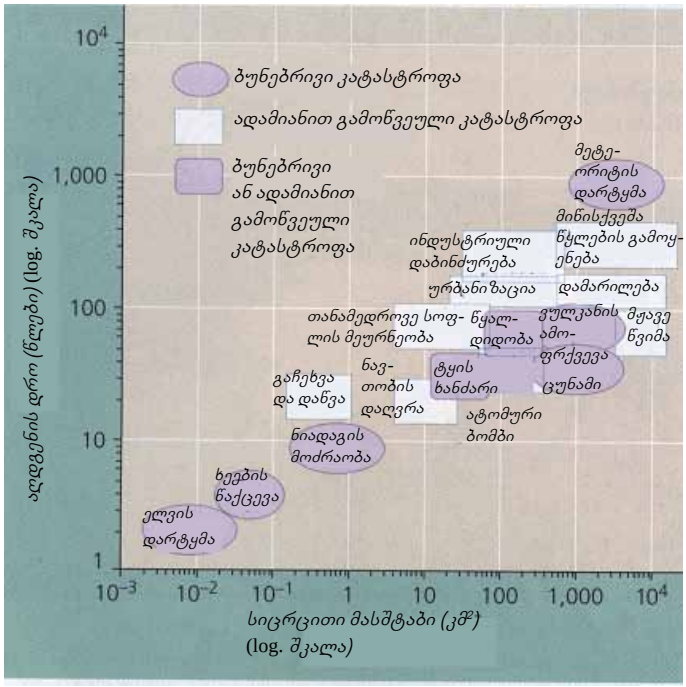
პასუხები იხ. დამატება ა)-ში.

კონცეფცია 55.4

აღდგენითი ეკოლოგია ცდილობს დეგრადირებული ეკოსისტემების აღდგენას და მათთვის ბუნებრივი მდგომარეობის დაბრუნებას

ზოგიერთი ტერიტორია, რომელიც ადამიანის აქტივობის შედეგადაა გადაკეთებული, საბოლოოდ მიტოვებული რჩება, მაგალითად, ტროპიკული ტერიტორიები უნაყოფო ხდება და ამიტომ ფერმერული საჭიროებებისთვის ტყის გაჩეხვის შემდეგ ხუთიოდე წლით ეს ტერიტორიები მიტოვებულია ხოლმე. ქვანახშირის მოპოვება შეიძლება რამოდენიმე ათწლეული გაგრძელდეს, მაგრამ შემდეგ სრულ დეგრადირებულ მდგომარეობაში მოყვანილ ამ მიწებს მიატოვებენ ხოლმე. ასევე მრავალი ეკოსისტემა განადგურებულია ტოქსიკური ქიმიკატებით ანდა ნავთობის ჩაღვრით. ასეთი დეგრადირებული ტერიტორიებისა და ეკოსისტემების რიცხვი სულ უფრო იზრდება, რადგანაც აღდგენის ბუნებრივი საშუალებების მოქმედების პროცესი უფრო ნელა მიმდინარეობს, ვიდრე ადამიანის აქტივობით გამოწვეული დეგრადაციის პროცესები.

თუ საკმაო დროს მივცემთ, ბიოლოგიურ თანასაზოგადოებებს შეუძლიათ ბუნებრივად აღიდგინონ თავი მრავალი სხვადასხვა ტიპის ჩარევის შემდეგ ეკოლოგიური თანმიმდევრობის სხვადასხვა ეტაპზე, რაც ჩვენ 53-ე თავში განვიხილეთ.



▲ *სურათი 55.20* ***ბუნებრივი და ადამიანით გამოწვეული კატასტროფების შედეგად დანგრეული თანასაზოგადოების აღდგენისთვის აუცილებელი ზომა-დროის კავშირი.*** *მიაქციეთ ყურადღება, რომ შკალები ლოგარითმულია.*

ჩარევა (ხელყოფა)

ამგვარი ბუნებრივი აღდგენისათვის საჭირო დროის ოდენობა უფრო მეტად დამოკიდებულია ჩარევის რიცხობრივ მასშტაბზე, ვიდრე ჩარევის ტიპზე. რაც უფრო დიდია ხელყოფილი ტერიტორია, მით უფრო მეტი დროა საჭირო მისი აღდგენისთვის. მნიშვნელობა არა აქვს ხელყოფა ადამიანის მიერაა განხორციელებული თუ ბუნებრივი მოვლენისაგანაა გამოწვეული (სურათი 55.21).

ერთ-ერთ საბაზო მოსაზრებას აღდგენითი ეკოლოგიისათვის წარმოადგენს ის, რომ გარემოსათვის მიყენებული ზიანის აღდგენა შესაძლებელია, მაგრამ ეს ოპტიმიზმი უნდა დაბალანსდეს მეორე მოსაზრებით, იმით, რომ თანასაზოგადოებები უსასრულოდ სიცოცხლისუნარიანები არ არიან. აღდგენითი ეკოლოგები მუშაობენ იმ პროცესების იდენტიფიკაციასა და მანიპულაციაზე, რომლებიც უაღრესად ზღუდავენ აღდგენის პროცესის ტემპს, იმ მიზნით, რომ როგორმე შეამცირონ ის დრო, რომელიც თანასაზოგადოებას სჭირდება ხელყოფის შედეგების შემდეგ თავის აღსადგენად. ბუნებრივი ხელყოფა, როგორიცაა პერიოდული ხანძრები ან წყალდიდობები, წარმოადგენს მრავალი ეკოსისტემის დინამიკის ნაწილს და საჭიროა ამგვარი ხელყოფის ჩართვა აღდგენით სტრატეგიაში. აღდგენითი ეკოლოგიის ორ ამოსავალ სტრატეგიას წარმოადგენს: ეკოსისტემის პროცესთა ბიორემედიაცია და ოგმენტაცია.

ბიორემედიაცია

ბიორემედიაცია არის ცოცხალი ორგანიზმების, როგორც წესი, პროკარიოტების, სოკოვანების ან მცენარეების გამოყენება დაბინძურებული ეკოსისტემის დეტოქსიკაციის მიზნებისთვის (იხ. თავი 27). მაგალითად, ზოგიერთ მცენარეს, რომელიც ადაპტირებულია მძიმე მეტალების შემცველ ნიადაგთან, უნარი შესწევს აკუმულირება გაუკეთოს პოტენციურად ტოქსიკური მეტალების, მაგალითად თუთიის, ნიკელის, ტყვიისა და კადმიუმის მაღალ კონცენტრაციას. აღდგენით ეკოლოგებს შეუძლიათ, გამოიყენონ ეს მცენარეები იმ ტერიტორიების რევეგეტაციისთვის, რომლებიც დაბინძურებულია ქვანახშირის მოპოვების და ადამიანის სხვა აქტივობის გამო და შემდეგ მოსხიპონ ეს მცენარეები იმისთვის, რომ მოაშორონ ეს მეტალები ეკოსისტემიდან. ზოგი მკვლევარი ასევე ფიქრობს გარკვეული პროკარიოტებისა და ხავსურების გამოყენებას მეტალების კონცენტრაციისათვის. გაერთიანებულ სამეფოში მეცნიერებმა აღმოაჩინეს ხავსურას სახეობები, რომლებიც იზრდებიან ისეთ ნიადაგზე, რომელი ცქვანახშირის მოპოვების შემდეგ დარჩენილი ურანის მტვრითაა დაბინძურებული. ხავსურა კონცენტრაციას უკეთებს ურანს ბნელ პიგმენტად და სასარგებლოს ხდის მას, როგორც ბიოლოგიურ მონიტორს და პოტენციურად კი – როგორც რემედიატორს.

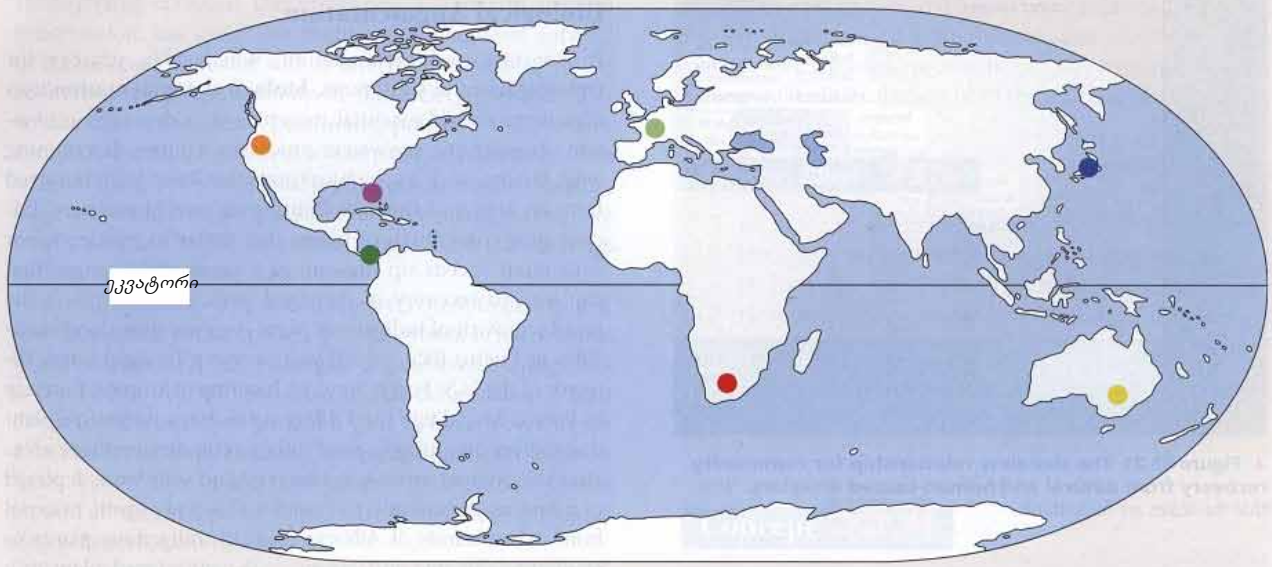
აღდგენითმა ბიოლოგებმა ასევე წარმატებას მიაღწიეს ბაქტერიის, Bacterium Pseudomonas, გამოყენებაში დაღვრილი ნავთობისაგან ზღვის ნაპირების გასაწმენდად. უფრო გავრცელებულია გარკვეული პროკარიოტების გამოყენება ნაგავსაყრელებზე ტოქსინების მეტაბოლიზაციისთვის. მომავალში გენური ინჟინერია შეიძლება გახდეს მეტად მნიშვნელოვანი იარაღი ორგანიზმთა გარკვეული სახეობების ბიორემედიატორებად გამოყენებისათვის.

ბიოლოგიური ოგმენტაცია

ბიორემედიაციის საპირისპიროდ, რაც წარმოადგენს მავნე ნივთიერებების მოშორების სტრატეგიას, ბიოლოგიური ოგმენტაცია იყენებს ორგანიზმებს იმისთვის, რომ დაამატოს დეგრადირებულ ეკოსისტემაზე სასიცოცხლო მნიშვნელობის ნივთიერებები. ეკოსისტემების პროცესების ოგმენტაცია საჭიროებს იმის განსაზღვრას, თუ რომელი ფაქტორი, მაგალითად, რომელი ქიმიური საკვები ნივთიერება, იქნა მოშორებული ტერიტორიიდან, რის გამოც იზღუდება აღდგენის პროცესი. იმ მცენარეთა ზრდისათვის ხელის შეწყობა, რომლებიც საკვები ნივთიერებებით ღარიბ ნიადაგზე იზრდებიან, ხშირად აჩქარებს თანმიმდევრული ცვლილებების პროცესებს, რასაც შედეგად მოაქვს დაზიანებული ტერიტორიების აღდგენა. ამის მაგალითია, ადგილობრივი მცენარეული თანასაზოგადოებების სწრაფი ზრდა პუერტო რიკოს მაგისტრალების გასწვრივ. სამუშაოებს მეთვალყურეობას უწევდა არიელ ლეგო, ტროპიკული მეტყევეობის ამერიკის შეერთებული შტატების ტყის სერვისის ინსტიტუტის დირექტორი პუერტო რიკოში.

სურათი 55.22
კვლევა: მსოფლიო ეკოლოგიის აღდგენა

ამ გვერდებზე აღწერილია მთელ მსოფლიოში განხორციელებადი ეკოლოგიური აღდგენითი პროექტების რამდენიმე მაგალითი. ფერადი წერტილებით რუკაზე აღნიშნულია პროექტის ადგილი.





ნევადა, მდინარე ტრაკიი. *მეოცე საუკუნის განმავლობაში მიმდინარე დამბების მშენებლობამ და დინების მიმართულების შეცვლამ ტრაკიის მდინარის ნაკადი შეამცირა, რამაც სანაპიროს ტყის ფართობის შემცირება გამოიწვია. ეკოლოგები ჰიდროლოგებთან ერთად მუშაობდნენ, რომ ბუნებრივი ალვის და ტირიფის ხეების თესლის წარმოების მოკლე პერიოდის განმავლობაში თესლის დასამკვიდრებლად საკმარისი წყალი ყოფილიყო. ნაკადის ცხრა წლიანი კონტროლის შედეგად აქ გამოხატული სურთი მიიღეს ანუ სანაპიროს ალვისა და ტირიფის ხეების ტყეების სწრაფი აღდგენა.*



ფლორიდა, მდინარე კისიმე. *სამხრეთ-ცენტრალური ფლორიდის მიანდრირებული მდინარე კისიმე 90 კმ-იან არხად გარდაქმნეს, რამაც თევზების და დაჭაობებულ ადგილებში მობინადრე ფრინველების პოპულაციებზე უარყოფითი გავლენა იქონია. მდინარე კისიმეს აღდგენისას სადრენაჟო არხის 12 კმ-იანი მონაკვეთი ააშენეს და მდინარის არხის 167 კმ-იდან 24 კილომეტრი აღადგინეს. აქ გამოსახულია კისიმეს არხი, რომელიც დახურეს (ფართო, ნათელი ზოლი ფოტოსურათის მარჯვენა მხარეს) და დინება მდინარის ყოფილ არხში გადაიყვანეს (ფოტოსურათის ცენტრი). პროექტის ფარგლებში ასევე აღადგინეს დინების ბუნებრივი რეჟიმი, რომელმაც ხელი უნდა შეუწყოს დაჭაობებული ადგილების ფრინველების და თევზების პოპულაციების აღდგენას.*

ავსტრალია. *აღდგენითი ეკოლოგიის ერთ-ერთი ყველაზე რთული ასპექტია ადამიანის ეკოსისტემაზე ზეოქმედების სიმკვეთრის და ეკოსისტემის აღდგენისთვის საჭირო ნაბიჯების დადგენა. ავსტრალიის შემთხვევაში იმ ადამიანების მონაყოლი, რომლებიც მიწაზე დიდი ხნის განმავლობაში ცხოვრობნენ ინფორმაციის შესანიშნავი წყაროა, რომლის დახმარებით აღდგენის ღონისძიებები დგინდება.*



ტროპიკული მშრალი ტყეები, კოსტა-რიკა. *სოფლის მეურნეობის, ძირითადად მესაქონლეობის, განვითარებისთვის ტყეების გაჩეხვამ მექსიკის და ცენტრალური ამერიკის მშრალი ტროპიკული ტყეების 98% გაანადგურა. კოსტა-რიკის ტყეების აღსადგენად ბალახოვან ველებში ხეების თელსლის გასავრცელებლად საქონელი გამოიყენეს. ფოტოსირათზე ნაჩვენებია საძოვრების ტყეებით კოლონიზაციის მიზნით საქონელის მიერ გავრცელებული ერთ-ერთი პირველი ხე (მარჯვნივ ცენტრში). ეს პროექტი აღდგენითი ეკოლოგიის მოდელია, რომელიც ადგილობრივი მეურნეობისა და საგანმანათლებლო ორგანიზაციების ერთობლივი ძალისხმევით ტარდება.*



რეინი ევროპა. *ნაოსნობის განვითარების მიზნით ფსკერის გაღრმავების და არხების მშენებლობის სამუშაოები (ფოტოსურათის მარკვენა მხარეს ფართო ძირითად არხზე ბარკასი მოჩანს) საუკუნეების განმავლობაში ტარდებოდა, რის შედეგად ერთ დროს დაკლაკნილი რეინი გაასწორეს და გვერდითი არსებისგან და მასთან დაკავშირებულ დაჭაობებულ ადგილებისგან გამოყვეს. რეინის გასწვრივ მდებარე ქვეყნები; საფრანგეთი, გერმანია, ლუქსემბურგი, ნიდერლანდები და შვეიცარია ერთობლივი ძალისხმევით ცდილობენ რეინის გვერდით არხებთან (ამ ფოტოსურათის მარცხენა მხარეს გამოსახული არხის მსგავსებთან) დაკავშირებას. გვერდითი არხები წყლის ბიოტის ჰაბიტატების მრავალფეროვნებას და წყლის ხარისხს ზრდიან, ამავე დროს წყლის დინებასაც იცავენ.*



სუკულენტური კარუ, *სამხრეთი აფრიკა. სამხრეთი აფრიკის ამ უდაბნოს რეგიონში, ისევე, როგორც სხვა არიდულ რეგიონებში, გადაჭარბებულმა ძოვამ მიწების დიდი ფართობი დაა ზიანა. ამ ტენდენციასთან საბრძოლველად სამხრეთი აფრიკის კერძო მესაკუთრეები და სამთავრობო მოხელეებმი ერთად მუშაობენ და ცდილობენ ამ უნიკალური რეგიონის დიდი ნაწილის აღდგენას. ფოტოსურათზე ნაჩვენებია კაურუს სუკულენტების განსაცვიფრებელი მრავალფეროვნება. აქ სუკულენტური მცენარეების 5 000-მდე სახეობა ბინადრობს, რაც მსოფლიოში ამ მცენარეების ყველაზე დიდი მრავალფეროვნებაა.*



იაპონიის სანაპირო. *ზღვის წყალმენარეები თევზებისა და კიბოსნაირების მრავლაფეროვნების მნიშვნელოვანი საფუძველია. იაპონიის სანაპიროებთან ერთ დროს მრავალრიცხოვანი, მაგრამ ადამიანის ცხოველმოქმედების შედეგად შემცირებული ზღვის მცენარეების აღდგენას ცდილობენ. მეთოდიკაში შედის ზღვის ფსკერის მსგავსი ჰაბიტატის შექმნა, ბუნებრივი ადგილიდან გადატანა ხელოვნური სუბსტრატის გამოყენებით და დათესვა (ნაჩვენებია ამ ფოტოსურათზე).*

ლეგომ მაგისტრალების გასწვრივ ტყის გაჩეხვის შემდეგ საკვები ნივთიერებებისგან გამოფიტულ ნიადაგებში გასავრცელებლად გამოიყენა არაადგილობრივი მცენარე Albizzia procera, რომელიც იზრდება აზოტით მწირ ნიადაგში. ეს მცენარე სწრაფად მოედო ტერიტორიებს და ორგანული ნივთიერებებიც სწრაფად აღდგა ნიადაგში.ამან საშუალება მისცა ადგილობრივ მცენარეებს მცირე დროში გავრცელებულიყვნენ და გადაეჯაბნათ შემოყვანილი მცენარეები.

აღდგენითი ეკოლოგია

აღდგენითი ეკოლოგია შედარებით ახალ მეცნიერულ დისციპლინას წარმოადგენს. ამის გამო, ასევე ეკოსისტემების კომპლექსურობის გამო და ყოველი სიტუაციის უნიკალურობის გამო აღდგენით ეკოლოგებს ყველაფრის სწავლა გზადაგზა უწევთ. აღდგენით ეკოლოგთაგან მრავალი მათგანი უჭერს მხარს ადაპტურ მენეჯმენტს.ეს არის რამოდენიმე პერსპექტიული ტიპის მენეჯმენტის ექსპერიმენტირება, იმის გამოსავლენად, თუ რომელი მათგანი მუშაობს უკეთ. ადაპტური მენეჯმენტისა და აღდგენითი ეკოლოგიის ამოსავალ პრინციპს წარმოადგენს მიზნის მიღწევისათვის ალტერნატული გზების გამოყენება და დაშვებული შეცდომების და ასევე მიღწეული წარმატებების საფუძველზე სწავლა. აღდგენითი ეკოლოგიის გრძელვადიანი მიზანია, დააჩქაროს ეკოსისტემის აღდგენა და მიუახლოვოს იგი რაც შეიძლება ბუნებრივ პირობებს, ისეთს, როგორიც ის იყო ხელყოფამდე. მომდევნო ორ გვერდზე **სურათი 55.22**. ასახავს რამოდენიმე სამომავლო პროექტსა და წარმატებულად განხორციელებულ აღდგენით პროექტებს. ამ პროექტებში დაკავებული ადამიანების საქმისადმი ერთგულება, თავდადება და წარმატებები იმაზე მიგვანიშნებს, რომ ეს მხოლოდ დასაწყისია.

კონცეფცია შემოწმება 55.4

1. რას წარმოადგენს აღდგენითი ეკოლოგიის მიზნები?
2. რით განსხვავდება ერთმანეთისგან ბიორემედიაცია და ოგმენტაცია?

კონცეფცია 55.5

უწყვეტი განვითარების მიზანია ადამიანის პირობების გაუმჯობესება მიმრავალფეროვნების აღდგენისას

დღევანდელ პირობებში, როცა სახეზე გვაქვს საცხოვრებელი გარემოს სულ უფრო მზარდი დანაკარგი და ფრაგმენტაცია, როგორ შეგვიძლია უფრო უკეთ ვმართოთ დედამიწის რესურსები? თუ ჩვენ უნდა დავიცვათ სახეობათა უმეტესობა, რომელი საცხოვრებელი ტერიტორიებია ყველაზე კრიტიკული მნიშვნელობის მქონე? არჩევანს შორის არსებულთაგან რომელი ტერიტორიების დაცვა და მენეჯმენტია უფრო პრაქტიკული, თუ ჩვენ გვინდა, რომ გადავარჩინოთ საშიშროების ქვეშ მყოფი სახეობები ანდა სახეობათა რაც შეიძლება დიდი რაოდენობა?

უწყვეტი ბიოსფეროს ინიციატივა

ჩვენ კარგად უნდა გავაცნობიეროთ ბიოსფეროს რთული ურთიერთკავშირები იმისათვის, რომ გონივრული დასკვნები გამოვიტანოთ იმის შესახებ, თუ როგორ დავიცვათ ეს ქსელები. დღეს მრავალი ქვეყანა, სამეცნიერო საზოგადოება და კერძო ფონდი იზიარებს უწყვეტი განვითარების კონცეფციას, რაც გულისხმობს ადამიანის საზოგადოებებისა და მათი უზრუნველმყოფი ეკოსისტემების გრძელვადიან კეთილდღეობას. სამომავლო პროექტებზე მომუშავე ამერიკის ეკოლოგიური საზოგადოება, რომელიც წარმოადგენს პროფესიონალი ეკოლოგებისაგან შემდგარ მსოფლიოს უდიდეს ორგანიზაციას, მხარს უჭერს სამეცნიერო პროექტს, სახელწოდებით უწყვეტი ბიოსფეროს ინიციატივა. ამ ინიციატივის მიზანია საბაზისო ეკოლოგიური ინფორმაციის განსაზღვრა და მიღება, რაც საჭიროა მსოფლიოს რესურსების ჭკვიანური და კეთილსინდისიერი განვითარების, მენეჯმენტისა და დაცვისათვის. სამეცნიერო პროექტი მოიცავს გლობალურ ცვლილებათა შესახებ კვლევებს, ეკოლოგიურ პროცესებსა და კლიმატს შორის არსებული ურთიერთმოქმედებების ჩათვლით, საკითხებს ბიოლოგიური მრავალფეროვნებისა და მისი როლის შესახებ ეკოლოგიური პროცესების შენარჩუნებაში, და იმ გზების შესახებ, რომელთა მეშვეობითაც შესაძლებელია ბუნებრივი და ხელოვნური ეკოსისტემების პროდუქტიულობის განვითარება.ეს ინიციატივა მოითხოვს ადამიანური და ეკონომიკური რესურსების მკაცრ კონტროლს.

უწყვეტი განვითარება მხოლოდ მეცნიერების საქმეს არ წარმოადგენს. ეკოსისტემების პროცესების უწყვეტობის შენარჩუნებისა და ბიომრავალფეროვნების დაკარგვის აღმოსაფხვრელად ჩვენ უნდა დავუკავშიროთ ცოცხალი სამყაროს მეცნიერებები საზოგადოებრივ მეცნიერებებს, ეკონომიკასა და ჰუმანიტარულ მეცნიერებებს. ასევე მნიშვნელოვანია ისიც, რომ ჩვენ უნდა გადავაფასოთ ღირებულებები. ყველაზე მეტად გარემოს დეგრადაციაზე პასუხისმგებელნი არიან ისინი, ვინც მდიდრულ და კარგად განვითარებულ ქვეყნებში ცხოვრობენ. რეალობა მოითხოვს, რომ ჩვენ უნდა ვისწავლოთ ბუნებრივი პროცესების პატივისცემა და შევზღუდოთ მოკლევადიანი პირადი მოგებებისადმი ჩვენი ლტოლვა. ქვემოთ მოყვანილი საქმის შესწავლა იმის ილუსტრირებაა, თუ როგორ შეუძლია კერძო და მეცნიერულ ძალისხმევას ერთდროულად მნიშვნელოვანი წვლილი შეიტანოს მართლაც უწყვეტი განვითარების სამყაროს შექმნაში.

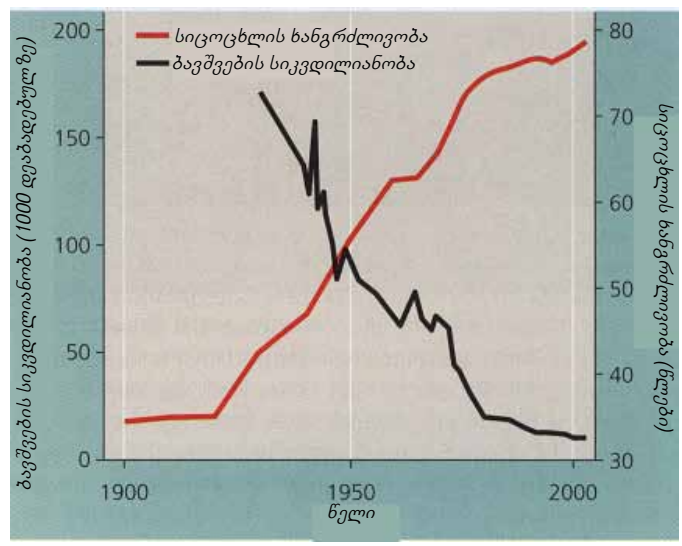
შემთხვევის შესწავლა: უწყვეტი განვითარება კოსტარიკაში

კოსტარიკაში დაცვითი ღონისძიებების წარმატებაში, რომელიც ჩვენ კონცეფციაში 55.3. განვიხილეთ, ჩართული იყვნენ ქვეყნის მთავრობის ხელმძღვანელები და ასევე არსებობდა მნიშვნელოვანი პარტნიორული თანამშრომლობა ეროვნულ მთავრობას, არასამთავრობო ორგანიზაციებსა და კერძო მოქალაქეებს შორის. მაგალითად, მრავალი ბუნებრივი ნაკრძალი, რომლებიც კერძო პირებმა დააარსეს, აღიარებულ იქნა მთავრობის მიერ, როგორც ეროვნული ველური სამყაროს ნაკძალი და მიეცა მნიშვნელოვანი საგადასახადო შეღავათები. მაგრამ ბიომრავალფეროვნების დაცვა და აღდგენა უწყვეტი განვითარების მხოლოდ ერთ მხარეს წარმოადგენს. მის მეორე მხარეს წარმოადგენს ადამიანის პირობების გაუმჯობესება. რა საფრთხის ქვეშ იყო კოსტა რიკელი ხალხის ცხოვრების პირობები მაშინ, როცა ქვეყანა დაცვითი მიზნების აღსრულებას ეწეოდა? მის შესახებ ინფორმაციას პოპულაციის სტატისტიკური მონაცემები გვაძლევენ. როგორც ჩვენ 52-ე თავში განვიხილეთ, ცხოვრების პირობების მაჩვენებელ ორ ფუნდამენტალურ მონაცემის წარმოადგენს ახალშობილთა სიკვდილიანობის მაჩვენებელი და სიცოცხლის ხანგრძლივობა სურათი 55.23. გვიჩვენებს, რომ კოსტა რიკაში XX საუკუნის განმავლობაში ახალშობილთა სიკვდილიანობის მაჩვენებელი მკვეთრად დაეცა, ხოლო სიცოცხლის ხანგრძლივობა კი გაიზარდა. 1930 წელს ყოველი 1 000 დაბადებიდან 170 ახალშობილზე მეტი იღუპებოდა. 2003 წლისათვის ახალშობილთა სიკვდილიანობა 10-ით შემცირდა ყოველ 1 000 ახალშობილზე. ამასობაში, სიცოცხლის ხანგრძლივობა 35 წლიდან, რაც 1900 წელს აღინიშნებოდა, 2003 წელს 78 წლამდე ავიდა. ეს მაჩვენებელი დაახლოებით ერთი წელით მეტია, ვიდრე ამერიკის შეერთებულ შტატებში, სადაც 2003 წელს შეადგენდა 77 წელს. ცხოვრების პირობების განსაზღვრისასკიდევ ერთ ინდიკატორ განათლების დონე წარმოადგენს. 2003 წელს განათლების დონე კოსტა რიკაში 96%-ს შეადგენდა, ხოლო ამერიკის შეერთებულ შტატებში – 97%-ს.

სტატისტიკა უჩვენებს, რომ კოსტა რიკაში ცხოვრების პირობები ძალიან გაუმჯობესდა იმ პერიოდის განმავლობაში, როცა ქვეყანამ დაცვით და აღდგენით სამუშაოებს მიუძღვნა თავი. მიუხედავად იმისა, რომ კორელაცია არ ამტკიცებს მიზეზ-შედეგობრივ ურთიერთობებს, ჩვენ რა თქმა უნდა, შეგვიძლია დავასკვნათ, რომ კოსტა რიკას დაცვით ინიციატივას ადამიანების კეთილდღეობისათვის ზიანი არ მოუტანია და შეგვიძლია ვთქვათ, რომ კოსტა რიკაში განვითარებამ დადებითად იმოქმედა, როგორც ბუნებაზე, ასევე ადამიანებზე. და მაინც, პრობლემა მრავლად რჩება. ერთ-ერთი გამოწვევა, რომლის წინაშეც ეს ქვეყანა აღმოჩნდება, იქნება მზარდი პოპულაციის პირობებში დაცვის ვალდებულების შენარჩუნება. კოსტა რიკა არის სწრაფი დემოგრაფიული გადაადგილების შუაგულში. (იხ. თავი 52), და მიუხედავად იმისა, რომ შობადობის დონე სწრაფად ეცემა, მისი პოპულაცია განაგრძობს ზრდას დაახლოებით 1,5%-ით ყოველწლიურად (ამერიკის შეერთებულ შტატებში ზრდის მაჩვენებელი შეადგენს 0,9%-ს). კოსტა რიკას პოპულაცია, რომელიც ამჟამად ოთხ მილიონს შეადგენს, ვარაუდობენ, რომ მიმდინარე საუკუნის შუა წლებამდე განაგრძობს ზრდას, ამ დროისათვის იგი შეადგენს ექვს მილიონს. ამ ქვეყნის უახლესი ისტორიის მიხედვით თუ ვიმსჯელებთ, კოსტა რიკელი ხალხი მომავალშიც ისეთივე ენერგიითა და ოპტიმიზმით დაუპირისპირდება უწყვეტი განვითარების პოლიტიკასთან დაკავშირებულ პრობლემებს, როგორიც მათ წარსულში გამოიჩინეს.

ბიოფილია და ბიოსფეროს მომავალი

მიუხედავად იმისა, რომ ბიოსფეროს მომავალი გაურკვეველია, დღეს გაკიცხვისა და გულგატეხილობის დრო არ არის. დღეს არის ბუნებასთან გაერთიანების დრო. დღეს ბევრი ადამიანი არ ცხოვრობს ნამდვილ ველურ გარემოში და არც ამგვარ ადგილებს სტუმრობს ხშირად. დღევანდელი ჩვენი ცხოვრება ძალიან განსხვავდება ცხოვრების იმ წესისაგან, რასაც ადრე ეწეოდა ადამიანი, როცა ის ნადირობდა, აგროვებდა საკვებს და ველური ბუნების ფრესკებს ხატავდა გამოქვაბულის კედლებზე (სურათი 55.24.ა), მაგრამ ჩვენი წინაპრებისეულ მიჯაჭულობას ბუნებაზე და ცხოვრების მრავალფეროვნებაზე დღეს ჩვენი ქცევა ასახავს. ეს არის ბიოფილიის კონცეფცია, რომელიც ამ თავის დასაწყისში შემოგთავაზეთ. ჩვენ განვითარდით ბიომრავალფეროვნების მხრივ მდიდარ ბუნებრივ გარემოში, და ჩვენ კვლავ გვაქვს ამგვარი მიდრეკილებები (სურათი 55.24.ბ). ე. ო. ვილსონი ფიქრობს, რომ ჩვენი ბიოფილია თანდაყოლილია, იგი წარმოადგენს ბუნებრივი სელექციის ევოლუციურ პროდუქტს, რომელიც მოქმედებს გონიერ სახეობებზე, რომელთა გადარჩენა დამოკიდებულია იმაზე, თუ რამდენად მჭიდრო კავშირში არიან ისინი გარემოსთან და რამდენად სცემენ პატივს მცენარეებსა და ცხოველებს.



▲ *სურათი 55.23 კოსტა-რიკა. სიცოცხლის ხანგრძლივობა და ახალშობილების სიკვდილიანობა.*

გასაკვირი არ არის, რომ მრავალი ბიოლოგი იზიარებს ბიოფილიის კონცეფციას. ბოლოსდაბოლოს ეს ხომ ის ხალხია, რომელთაც ბუნებისადმი სიყვარული კარიერად იქციეს. მაგრამ ბიოფილია ბიოლოგებთან სხვა მიზეზის გამოა ამგვარ ჰარმონიაში. თუ ბიოფილია ევოლუციურადაა ჩვენს გენომეში ჩადებული, მაშინ არის იმის იმედი, რომ ჩვენ შეგვიძლია გავხდეთ ბიოსფეროს უკეთესი დამცველები. თუ ჩვენ უფრო მეტ ყურადღებას მივაქცევთ ჩვენს ბიოფილიას, ინდივიდებსა და საზოგადოებებს შორის შეიძლება ჩამოყალიბდეს გარემოს დაცვის ახლებური ეთიკა.ეს ეთიკა არასოდეს მოგვცემს უფლებას, დავუშვათ სახეობების გადაშენება ანდა ეკოსისტემების განადგურება ადამიანის აქტივობების შედეგად, როცა არსებობს გონივრული გზები, რომ თავიდან ავიცილოთ ამგვარი ეკოლოგიური ძალადობანი. ეკოლოგიური ეთიკა ასევე აბალანსებს კიდევ ერთ ადამიანურ თვისებას, დედამიწის დაპყრობისა და დამორჩილების ტენდენციას. დიახ, ჩვენ მოტივირებულნი უნდა ვიყოთ ბიომრავალფეროვნების შესანარჩუნებლად, რადგანაც ჩვენ მასზე ვართ დამოკიდებულნი საკვებით, წამლებით, სამშენებლო მასალით, ნოყიერი ნიადაგით, წყალდიდობის კონტროლოთ, საცხოვრებელი კლიმატით, სასმელი წყლით და სასუნთქი ჰაერით, მაგრამ შესაძლოა ჩვენ უფრო მეტადაც უნდა ვიშრომოთ, იმისათვის, რომ თავიდან ავიცილოთ სიცოცხლის სხვა ფორმების გადაშენება, იმიტომ, რომ ჩვენთვის უფრო ეთიკურია ასე მოქცევა, ჩვენთვის, როგორც ბიოსფეროს ყველაზე გონიერი სახეობისათვის. ვილსონი აჟღერებს მოწოდებას: „სწორედ ახლა, ჩვენ მსოფლიოს სახეობები ბეწვის ხიდზე გაგვყავს. ჩვენ გვმართებს, მორალურ პრინციპად გავიხადოთ ის, რომ რაც შეიძლება მეტი სახეობა გადავიყვანოთ სამშვიდობოს. ეს დღეს ჩვენთვის მომდევნო საუკუნეების გამოწვევაა და ჩვენ, ადამიანის სახეობას ერთი კარგი თვისება გააჩნია: ჩვენ გვიყვარს გამოწვევები.“

მეტად ნიშანდობლივია, რომ ჩვენს სახელმძღვანელოს ბიოფილიის განხილვით ვასრულებთ, რადგანაც ბიოლოგია წარმოადგენს სამყაროს შეცნობის შესახებ ჩვენი სურვილის მეცნიერულ გამოხატულებას. ჩვენ უნდა დავიცვათ ის, რაც ჩვენთვის ძვირფასია და რასაც ჩვენ ვაფასებთ და ჩვენ ალბათ დავაფასებთ იმას, რაც გვესმის. სიცოცხლის პროცესებისა და ნაირფეროვნების შეცნობით ჩვენ ასევე უფრო მეტს ვიგებთ ჩვენივე თავის შესახებ და ჩვენი ადგილის შესახებ ბიოსფეროში. ვიმედოვნებთ, რომ ეს წიგნი კარგ სამსახურს გაგიწევთ ცხოვრებაში.



(ა) 36 000 წლის წინათ შექმნილი ცხოველების გამოსახულება, ლესკო, საფრანგეთი



(ბ) ბიოლოგი კარლოს რივერა გონსალესი პერუში პატარა ხის ბაყაყს აკვირდება.

▲ *სურათი 55.24* ***ბიოფილია. წარსული და აწმყო.***

კონცეფცია შემოწმება 52.1

1. რას გულისხმობს ტერმინი უწყვეტი განვითარება?
2. როგორი გავლენა შეიძლება იქონიოს ბიოფილიამ გარემოს დაცვის ეთიკაზე?

55-ე თავის შემოწმება

55-ე თავში ჩამოთვლილი კვლევებისა და დავალებების მიმოსახილად იხილეთ კემპბელის ბიოლოგიის 7-ე გამოცემის ვებ გვერდი **(Campbel BIOLOGY 7th edition web site)** და ამოირჩიეთ „Chapter 55~ (თავი 535) ჩამოსაშლელი მენიუდან.

ძირითადი კონცეფციების შემოწმებაა:

კონცეფცია 55.1

ადამიანის აქტივობა დედამიწის ბიომრავალფეროვნებას საფრთხეს უქმნის

- **ბიომრავალფეროვნების სამი დონე.** ბიომრავალფეროვნება შედგება ბიოსფეროს სხვადასხვაგვარი ეკოსისტემებისაგან, ამ ეკოსისტემებში სახეობათა მრავალფეროვნებისაგან და გენეტიკური სხვადასხვაგვარობისაგან სახეობებს შორის და მათ შიგნით.
- **ბიომრავალფეროვნება და ადამიანის კეთილდღეობა.** ჩვენთვის დამახასიათებელი ბიოფილია საშუალებას გვაძლევს, ჩავწვდეთ ბიომრავალფეროვნების ფასს. სხვა სახეობები ადამიანს უზრუნველყოფენ საკვებით, ბოჭკოებით, მედიკამენტებით და ეკოსისტემის მომსახურეობით.
- **ბიომრავალფეროვნების ოთხი ძირითადი საშიშროება.** ბიომრავალფეროვნების ოთხი ძირითადი საშიშროებაა საცხოვრებელი გარემოს განადგურება, შემოყვანილი სახეობები, გადაჭარბებული ექსპლუატაცია და ურთიერთმოქმედებების ქსელის დარღვევა.

დავალება: მადაგასკარი და ბიომრავალფეროვნების კრიზისი.
დავალება: შეყვანილი სახეობები: ხანძრის ჭიანჭველა. გრაფიკულად გამოსახეთ ტყის გაშენების ცვლილებები.
გრაფიკულად გამოსახეთ გლობალური თევზჭერები და გადაჭარბებული თევზჭერა.
გრაფიკულად გამოსახეთ ამერიკის შეერთებული შტატების ნარჩენების მუნიციპალური ერთსულოვანი ტენდენცია.

კონცეფცია 55.2

პოპულაციის დაცვა ყურადღებას ამახვილებს პოპულაციის ზომაზე, გენეტიკურ სხვადასხვაობაზე და ბირითად საცხოვრებელ გარემოზე

- **მცირე პოპულაციური მიდგომა.** როცა პოპულაცია მცირდება და ჩამოდის სიცოცხლისუნარიანობის მინიმალური ზომის ქვემოთ, გენეტიკური ნაირსახეობის დაკარგვამ შეიძლება მიიყვანოს ის გადაშენების ვერტექსამდე.
- **შემცირებადი-პოპულაციური მიდგომა.** შემცირებადი პოპულაციური მიდგომა ფოკუსირებულია იმ გარემო ფაქტორებზე, რაც შემცირების მიზეზი ხდება. მიუხედავად პოპულაციის ზომისა, იგი ნაბიჯ-ნაბიჯ მისდევს პროფილაქტიკურ დაცვით სტრატეგიას.
- **ურთიერთსაწინააღმდეგო მოთხოვნათა წონის განსაზღვრა.** სახეობათა დაცვა ხშირად მოითხოვს ურთიერთსაპირისპირო მოთხოვნებით გამოწვეული კონფლიქტების მოგვარებას, რაც არსებობს გადაშენების საფრთხის ქვეშ მყოფი სახეობების საარსებო გარემო მოთხოვნებსა და ადამიანის მოთხოვნებს შორის.

კონცეფცია 55.3

ლანდშაპტისა და რეგიონის დაცვის მიზანია მთლიანი ბიოტას შენარჩუნება

- **ლანდშაპტის სტრუქტურა და ბიომრავალფეროვნება.** ლანდშაპტის სტრუქტურამ შეიძლება ძლიერი გავლენა იქონიოს ბიომრავალფეროვნებაზე. საცხოვრებელი გარემოს ფრაგმენტაციის გახშირებისა და ზღვრული ტერიტორიების გამრავლების პარალელურად ბიომრავალფეროვნება მცირდება. სამოძრაო კორიდორების არსებობა ხელს უწყობს გაფანტვას და ეხმარება პოპულაციას გადარჩენაში.
- **დადგენილი დაცული ტერიტორიები.** ბიომრავალფეროვნების ცხელი წერტილები ასევე სახეობათა გაწყვეტის ცხელ წერტილებსაც წარმოადგენენ, და ამდენად, ისინი დაცვის პირველ რიგებში უნდა იყვნენ.

ბიომრავალფეროვნების შენარჩუნება პარკებსა და ნაკრძალებში საჭიროებს ისეთ მენეჯმენტს, რომელიც უზრუნველყოფს იმას, რომ ადამიანის აქტივობა გარშემო ტერიტორიებზე ზიანს არ მოუტანს დაცულ ტერიტორიებს. ზონირებული ნაკრძალის მოდელი ითვალისწინებს იმას, რომ დაცვითი სამუშაოები ხშირად მოიცავენ მუშაობას იმ ლანდშაფტებზე, რომლებზეც ფართოდ არიან ადამიანები დასახლებულნი.

კონცეფცია 55.4

ლანდშაფტისა და რეგიონის დაცვის მიზანია მთლიანი მიდგმის შენარჩუნება

- **ბიორემედიაცია.** აღდგენითი ეკოლოგები დაბინძურებული ეკოსისტემის დეტოქსიკაციისათვის ცოცხალ ორგანიზმებს იყენებენ.
- **ბიოლოგიური ოგმენტაცია.** ეკოლოგები ასევე იყენებენ ორგანიზმებს ეკოსისტემაში სასიცოცხლო მნიშვნელობის ნივთიერებების დასამატებლად.
- **აღდგენითი ეკოლოგიის კვლევები.** აღდგენითი ეკოლოგიის სრულყოფილება და სიახლე მოითხოვს მეცნიერებისაგან ალტერნატული გადაწყვეტილებების განხილვას და ექსპერიმენტებზე დაფუძნებული მიდგომების მისადაგებას.

კვლევა: როგორ აანალიზებენ პრერიების პოტენციურ სააღდგენითო ტერიტორიებს?

კონცეფცია 55.5

უწყვეტი განვითარების მიზანია ადამიანის პირობების გაუმჯობესება მიდმრავალფეროვნების დაცვის პირობებში

- **უწყვეტი ბიოსფეროს ინიციატივა.** უწყვეტი ბიოსფეროს ინიციატივის მიზანია იმ ეკოლოგიური ინფორმაციის მოპოვება, რაც დედამიწის რესურსების განვითარების, მენეჯმენტის და დაცვისთვისაა საჭირო. შემთხვევის შესწავლა: უწყვეტი განვითარება კოსტა რიკაში.

ტროპიკული მრავალფეროვნების დაცვაში კოსტა რიკას წარმატება მთავრობას, სხვა ორგანიზაციებსა და კერძო მოქალაქეებს შორის პარტნიორული თანამშრომლობის შედეგს წარმოადგენს. ადამიანის ცხოვრების პირობები კოსტა რიკაში გაუმჯობესდა ეკოლოგიური დაცვითი სამუშაოების განხორციელებასთან ერთად.

დავალება: დაცვითი ბიოლოგიის მიმოხილვა. გლობალური მტკნარი წყლის რესურსების გრაფიკული გამოსახვა. განახლებადი ენერგიის პერსპექტივების გრაფიკული გამოსახვა.

- **ბიოლოგია და ბიოსფეროს მომავალი.** ბუნებასთან ჩვენი კავშირის არსებობის თანდაყოლილმა გრძნობამ საბოლოოდ შეიძლება მოტივაცია გაუკეთოს ჩვენი გარემოს დაცვის პრიორიტეტების განსაზღვრას.

შეამოწმეთ საკუთარი ცოდნა

თვითშეფასება

1. ეკოლოგები ასკვნიან, რომ არსებობს ბიომრავალფეროვნების კრიზისი, რადგანაც:
   ა. ბიოლოგია უბიძგებს ადამიანს მორალურად პასუხისმგებელი იყოს სხვა სახეობების დაცვაზე.
   ბ. მეცნიერებმა ბოლოსდაბოლოს აღმოაჩინეს და დათვალეს დედამიწის სახეობათა უმეტესობა და ახლა ზუსტად შეუძლიათ გამოთვალონ სახეობათა გაწყვეტის მიმდინარე მაჩვენებელი.
   გ. სახეობათა გაწყვეტის მიმდინარე მაჩვენებელი გაცილებით უფრო მაღალია, ვიდრე იგი ოდესმე ყოფილა ბოლო 100 000 წლის განმავლობაში.
   დ. სახეობათა გაქრობასთან ერთად მრავალი პოტენციური სიცოცხლის შემნარჩუნებელი წამალი იკარგება.
   ე. ბიომრავალფეროვნების ცხელი წერტილები ძალიან ცოტაა.

2. ქვემოთ ჩამოთვლილთაგან რომელი გამოსთქვამს შეშფოთებას ეკოსისტემის მრავალფეროვნების დაკარგვის საშიშროების მზარდი ხასიათიის გამო?
   ა. მცირე პოპულაციური მიდგომა;
   ბ. აღდგენითის ეკოლოგია;
   გ. შემცირებადი პოპულაციური მიდგომა;
   დ. საფრთხის ქვეშ მყოფი სახეობების მზარდი ეფექტური პოპულაციის ზომა;
   ე. პოპულაციათა მართვა გენეტიკური მრავალფეროვნების გასაზრდელად;

3. რა არის ეფექტური პოპულაციის ზომა (Ne) იმ პოპულაციისთვის, რომელიც შედგება 50 მკაცრად მონოგამიური გედისგან (40 მამრი და 10 მდედრი ინდივიდისგან):
   ა. 50; გ. 3; ე. 10;
   ბ. 40; დ. 32;

4. ერთ-ერთი მახასიათებელი, რაც ასხვავებს გაწყვეტის

ვერტექსში მყოფ ერთ პოპულაციას მეორე პოპულაციისგან არის ის, რომ:

ა. მისი საარსებო გარემო ფრაგმენტირებულია;
ბ. იგი წარმოადგენს იშვიათ, ზედა დონის მტაცებელს;
გ. მისი ეფექტური პოპულაციის ზომა გაცილებით მცირეა, ვიდრე მისი საერთო პოპულაციის ზომა;
დ. მისი გენეტიკური მრავალფეროვნება ძალიან მწირია;
ე. იგი ცუდადაა ადაპტირებული ზღვრული გარემოს პირობებთან;

5. დისციპლინა, რომელიც ეკოლოგიურ პრინციპებს იყენებს დეგრადირებული ეკოსისტემების შედარებით ბუნებრივ მდგომარეობამდე მიყვანისათვის, ცნობილია როგორც:

ა. პოპულაციის სიცოცხლისუნარიანობის ანალიზი;
ბ. ლანდშაპტის ეკოლოგია;
გ. დაცვითი ეკოლოგია;
დ. აღდგენითი ეკოლოგია;
ე. რესურსების დაცვა;

6. რა არის ბიომრავალფეროვნების ერთადერთი უდიდესი საფრთხე:

ა. კომერციულად მნიშვნელოვანი სახეობების გადაჭარბებული ექსპლუატაცია;
ბ. შემოყვანილი სახეობები, რომლებიც ეჯიბრებიან ან ნადირობენ ადგილობრივ (მკვიდრ) სახეობებზე;
გ. დედამიწის ჰაერის, წყლისა და ნიადაგის დაბინძურება;
დ. თროფიკული ურთიერთობების დარღვევა სახეობათა გადაშენების გამო;
ე. საცხოვრებელი გარემოს გადაკეთება, ფრაგმენტაცია და განადგურება;

7. ქვემოთ ჩამოთვლილთაგან, რომელი მათგანი არ წარმოადგენს ერთ-ერთ საფეხურს დაცვითი ბიოლოგიის შემცირებად პოპულაციურ მიდგომაში:

ა. მონაცემთა შეგროვება, იმის გასაგებად მცირდება თუ არა პოპულაცია;
ბ. დაცვითი გეგმის დანერგვა შესწავლის საწყის ეტაპზევე, რადგანაც მეტისმეტად სარისკოა მოცდა იქამდე, ვიდრე მონაცემები შეგროვდებოდეს და გაანალიზდებოდეს;
გ. მრავალი ალტერნატული ჰიპოთეზის განვითარება პოპულაციის შემცირების მიზეზების შესახებ;
დ. პოპულაციის შემცირების შესაძლო მიზეზებს შორის ადამიანის აქტივობისა და ბუნებრივი მოვლენების ჩართვა;
ე. პოპულაციის შემცირების მიზეზების შესახებ ჰიპოთეზების შემოწმების დაწყება იმ ჰიპოთეზით, რომელიც ყველაზე უფრო მეტად შეიძლება, რომ სწორი იყოს;

8. ქვემოთ მოყვანილთაგან რომელი სტრატეგია გაზრდის უფრო სწრაფად იმ პოპულაციის გენეტიკურ მრავალფეროვნებას, რომელიც გადაშენების ვერტექსზეა?

ა. ყველა შემორჩენილი ინდივიდის დაჭერა ტყვეობაში გასამრავლებლად, რასაც მოჰყვება მათი ველურ ბუნებაში შეყვანა;
ბ. ნაკრძალის დაარსება, რომელიც დაიცავს პოპულაციის საცხოვრებელ გარემოს;
გ. იგივე სახეობის სხვა პოპულაციებიდან ახალი ინდივიდების ტრანსპორტირება და შეყვანა;
დ. პოპულაციის ყველაზე ნაკლებად შემგუებადი ინდივიდების სტერილიზაცია;
ე. საფრთხის ქვეშ მყოფი პოპულაციების მტაცებლებისა და კონკურენტი სახეობების პოპულაციათა კონტროლი;

9. ქვემოთ მოყვანილ დებულებათაგან, რომლებიც შეეხებიან ბიომრავალფეროვნების შესანარჩუნებლად დაარსებულ დაცულ ტერიტორიებს, რომელი მათგანი არ არის სწორი:

ა. დღეს დაცულია დედამიწის საერთო ტერიტორიის დაახლოებით 25%;
ბ. ეროვნული პარკები წარმოადგენენ დაცული ტერიტორიების მრავალსახეობათა ერთ-ერთ ტიპს;
გ. დაცული ტერიტორიების უმეტესობა მეტისმეტად მცირე ზომისაა სახეობათა დასაცავად;
დ. დაცული ტერიტორიების მენეჯმენტი კოორდინირებული უნდა იყოს გარშემორტყმული ტერიტორიების მენეჯმენტთან;
ე. განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია ბიომრავალფეროვნების ცხელი წერტილების დაცვა;

10. რა არის უწყვეტი ბიოსფეროს ინიციატივა?

ა. ბიოსფეროში ყველა ბუნებრივი ეკოსისტემის გარდაქმნის გეგმა კარგად მოფიქრებულ ერთიან სისტემად;
ბ. ბიომრავალფეროვნების შესწავლისა და უწყვეტი განვითარების ხელშემწყობი საკვლევი გეგმა;
გ. დაცვითი სამუშაო, რომელიც აარსებს ზონირებულ ნაკრძალებს, რომელთა გარშემო ბუფერული ზონები იქმნება;
დ. დაცვისადმი შემცირებადი-პოპულაციური მიდგომა, რომლის მიზანია აღმოაჩინოს და აღმოფხვრას სახეობათა შემცირების მიზეზები;
ე. პროგრამა, რომელიც ექსპერიმენტებში იყენებს ადაპტურ მენეჯმენტს და გაჩანაგებულ ეკოსისტემებთან მუშაობისას იძენს ცოდნას;

ტესტის პასუხები იხ. დამატება ა)-ში;
დამატებითი შეკითხვებისათვის ეწვიეთ ვებ-საიტს ან იხილეთ CD-ROM-ი.

ეკოლოგიური კაშხალი

შემოყვანილი სახეობებისათვის პოპულაციის სწრაფი ზრდის ერთ-ერთ ხელისშემწყობ ფაქტორს წარმოადგენს მტაცებლების, პარაზიტებისა და პათოგენების არყოფნა, რომლებიც

აკონტროლებენ პოპულაციას იმ რეგიონში, სადაც სახეობა განვითარდა. რა გავლენა შეიძლება იქონიოს ბუნებრივი შერჩევის გზით ევოლუციამ მკვიდრი მტაცებლების, პარაზიტებისა და პათოგენების შეტევის დონეზე იმ ტერიტორიებზე, სადაც სახეობათა შეყვანა მოხდა?

მეცნიერული კვლევა

დავუშვათ, თქვენ ხართ ტყის ნაკრძალის დაგეგმვის სამუშაოების პასუხისმგებელი პირი და თქვენი ერთ-ერთი მიზანია, ხელი შეუწყოთ ტყის ჩიტების ადგილობრივი პოპულაციის შენარჩუნებას, რომლებიც საქონლის ჩიტების პარაზიტიზმისგან არიან შეწუხებულნი. მეცნიერული მოხსენების კითხვისას, თქვენ აღნიშნავთ, რომ მდედრ საქონლის ჩიტებს, როგორც წესი, ეზარებათ ტყეში 100 მეტრზე ღრმად შესვლა და ბუდეებზე ნადირობის ანუ პარაზიტიზმის დონე კლებულობს, როცა ტყის ბინადარი ჩიტები იბუდებენ ტყის უფრო შუაგულ, ცენტრალურ ნაწილში. ტყის ტერიტორია, რომელზეც თქვენ უნდა იმუშაოთ, შეადგენს დაახლოებით 1 000 მ × 6 000 მ. არც თუ დიდი ხნის წინ ჩატარებული ხე-ტყის დამზადების ოპერაციის შედეგად გატანილია თითქმის ნახევარზე მეტი ხე-ტყე ერთ-ერთ 6 000 მეტრიან ზოლში. სამი დანარჩენი ზოლი ემიჯნება საძოვრებს, სადაც ტყე ადრევე გაიჩეხა. თქვენს გეგმაში ჩართული უნდა ყოს ადგილი მცირე ზომის ნაგებობისთვის, რომლის გაშენებასაც თქვენ ვარაუდობთ 100 მ 2-ზე. აუცილებელი იქნება ასევე 10 მ × 1 000 ზომის გზის გაყვანა ნაკრძალის ერთი კიდედან მეორემდე. სად ააშენებდით ნაგებობასა და სად გაიყვანდით გზას და რატომ?

მეცნიერება, ტექნოლოგია და საზოგადოება

ზოგიერთი ორგანიზაცია, როგორიცაა, მაგალითად, ამერიკის ეკოლოგიური საზოგადოება, იწყებს უწყვეტი განვითარების საზოგადოების საკითხის განხილვას. ეს არის ისეთი საზოგადოება, რომელშიც ყოველი თაობა მემკვიდრეობით იღებს საჭირო ოდენობის ბუნებრივ და ეკონომიკურ რესურსს და მეტ-ნაკლებად სტაბილურ გარემოს. მსოფლიო მასშტაბის სამეთვალყურეო ინსტიტუტი ვარაუდობს, რომ იმისათვის, რომ მივაწიოთ უწყვეტ განვითარებას 2030 წლისათვის ჩვენ უწყვეტი განვითარების საზოგადოების კონტურების ჩამოყალიბება მომდევნო 10 წელიწადში უნდა დავიწყოთ. რით არ არის ჩვენი მიმდინარე, დღეს არსებული სისტემა უწყვეტი განვითარების? რა უნდა გავაკეთოთ ჩვენ უწყვეტი განვითარების მისაღწევად? რა წარმოადგენს უმთავრეს დაბრკოლებებს მის მისაღწევად? როგორ შეიცვლება თქვენი ცხოვრება უწყვეტი განვითარების საზოგადოებაში.