



П.Г. Балан, Ю.Г. Вервес

БІОЛОГІЯ

11

*Рівень стандарту,
академічний рівень*



ББК 28.0я721
Б20

*Рекомендовано Міністерством освіти і науки України
(наказ МОН України № 235 від 16.03.2011 р.)*

Видано за рахунок державних коштів. Продаж заборонено

Наукову експертизу проводив Інститут клітинної біології
та генетичної інженерії НАН України.

Психолого-педагогічну експертизу проводив
Інститут педагогіки НАПН України.

Балан П.Г.

Б20 Біологія : підруч. для 11 кл. загальноосвіт. навч. закл. : рівень стандарту, академ. рівень / П.Г. Балан, Ю.Г. Вервес. – К. : Генеза, 2011. – 304 с. : іл.

ISBN 978-966-11-0061-8.

ББК 28.0я721

ISBN 978-966-11-0061-8

© Балан П.Г., Вервес Ю.Г.,
2011

© Видавництво «Генеза»,
оригінал-макет, 2011

Минулого року ви ознайомилися з молекулярним, клітинним і організованим рівнями організації живої матерії, дізналися про хімічний склад і будову клітин, основні процеси пластичного та енергетичного обміну, особливості будови багатоклітинних організмів, механізми регуляції їхніх життєвих процесів тощо. Ви навчилися проводити деякі біохімічні дослідження та мікроскопічні дослідження, розв'язувати задачі з молекулярної біології.


В 11-му класі ви завершуєте вивчення курсу біології. Ви узагальните свої знання про основні способи розмноження живих істот, дізнаєтеся про спадковість і мінливість організмів, основні закони генетики. Опануєте надорганізмові рівні організації живої матерії (популяційно-видовий, екосистемний та біосферний).

Ми впевнені, що ви усвідомите, чому так важливо зберігати видову різноманітність живих істот нашої планети, вивчати та не порушувати закони живої природи. Завдяки розвитку екологічного мислення ви зможете використовувати набуті знання у повсякденній діяльності. Сподіваємося, вам буде цікаво дізнатися про досягнення біотехнології, генної та клітинної інженерії, адже від їхнього розвитку залежить розв'язання нагальних проблем людства: забезпечення продовольством, розроблення нових лікарських препаратів, заходів охорони навколишнього природного середовища, збільшення тривалості життя людини.

Дуже важливо, щоб наука про життя стала невід'ємною частиною світогляду кожного з вас, незалежно від обраної спеціальності. Так, майбутнім менеджеру, будівельнику, технологу, меліоратору біологічні знання необхідні так само, як лікарю чи агроному, щоб уявляти наслідки своєї професійної діяльності для природи і людини. Представникам гуманітарних спеціальностей та релігійним діячам вони цікаві як складова загальнокультурної спадщини.

Лабораторні та практичні роботи допоможуть вам глибше опанувати теоретичний матеріал і набути початкових практичних умінь у різних галузях біології. Короткі інструкції щодо їх виконання вміщено в підручнику після відповідних тем.

Підручник, окрім обов'язкових даних для рівня стандарту, містить матеріали, вивчення яких передбачено програмою для учнів, які опановують

біологію на академічному рівні. Ці матеріали виділено в тексті  ; утім, вони цікаві та корисні також і для тих, хто вивчає основи цієї науки на рівні стандарту.

Роботу з підручником вам полегшить Тлумачний словник основних термінів і понять, уміщений наприкінці книжки.

Отже, успіхів вам у пізнанні складного та цікавого світу живих організмів!



Тема **4** Розмноження організмів

Під час вивчення цієї теми ви дізнаєтесь про основні форми розмноження і типи запліднення в різних груп організмів та їхнє біологічне значення.

§ 1. ТИПИ РОЗМНОЖЕННЯ ОРГАНІЗМІВ. НЕСТАТЕВЕ РОЗМНОЖЕННЯ



Аби краще засвоїти матеріал цього параграфу, слід пригадати: яке біологічне значення процесу розмноження? Які існують форми розмноження організмів? Як відбувається мітотичний поділ? Які клітини називають стовбуровими та диференційованими?

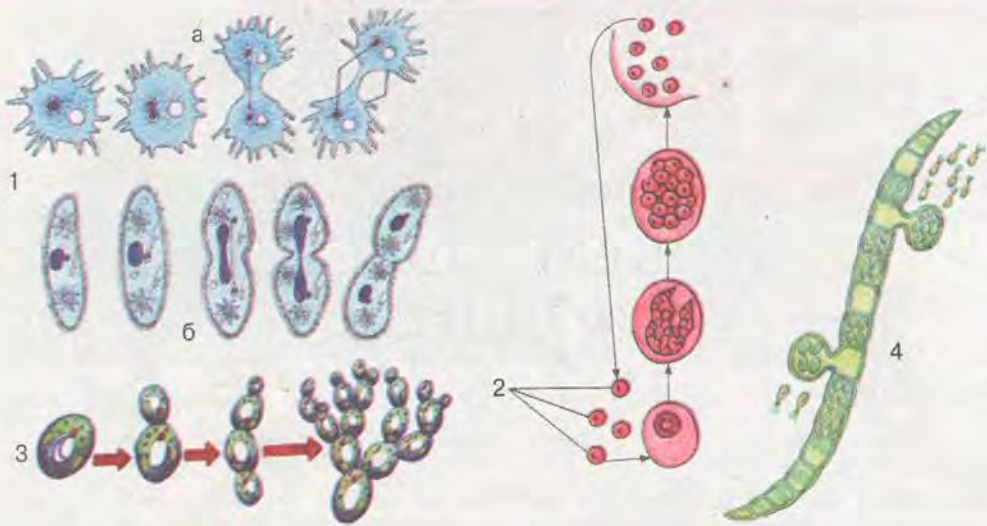
Розмноження – притаманна всім організмам властивість відтворення собі подібних, завдяки чому забезпечуються неперервність і спадковість життя. Основні форми розмноження живих істот – нестатеве та статеве.

Які особливості нестатевого розмноження?

Нестатеве розмноження спостерігають в одноклітинних організмів (прокаріотів, тварин, водоростей і грибів) і деяких багатоклітинних. Нестатеве розмноження відбувається за допомогою нестатевих клітин, які ще називають *соматичними* (від грец. *сома* – тіло). Один із способів нестатевого розмноження, за якого в багатоклітинних організмів відокремлюються групи клітин, називають *вегетативним* (від лат. *вегетативус* – рослинний або *вегето* – оживлюю).

Нестатеве розмноження може відбуватись поділом клітин навпіл, їхнім митозним поділом, брунькуванням, утворенням спор (мал. 1.1).

У разі **поділу клітини** навпіл (мал. 1.1, 1) утворюються дві дочірні, удвічі дрібніші за материнську. Спочатку ділиться ядро, потім – цитоплазма. Органели материнської клітини зазвичай більш-менш рівномірно розподіляються між дочірніми. Якщо певна органела наявна в материнській клітині в однині, то вона потрапляє в одну з дочірніх клітин, а в іншій формується заново (наприклад, довгий джгутик у евглени зеленої). Дочірні клітини живляться, ростуть і починають розмножуватись лише коли досягнуть розмірів материнської клітини. Еукаріотичні клітини діляться переважно шляхом мітозу.



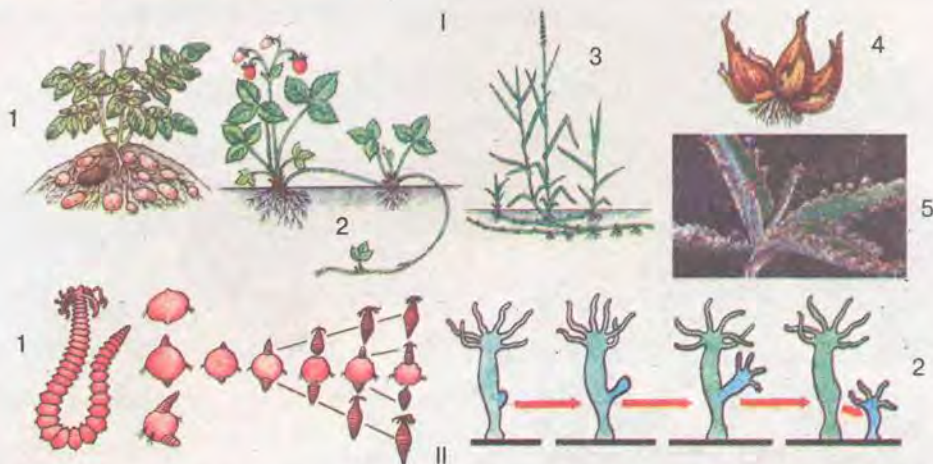
Мал. 1.1. Нестатеве розмноження: 1 – поділ клітини навпіл (а – амеби, б – інфузорії-туфельки); 2 – множинний поділ клітини малярійного плазмодія; 3 – брунькування клітин дріжджів; 4 – спорування у водорості улотрикса

Під час **множинного поділу** спочатку багаторазово ділиться ядро материнської клітини, і вона стає багатоядерною. Потім ділиться цитоплазма та утворюються одноядерні дочірні клітини (мал. 1.1, 2).

У разі **брунькування** від материнської клітини відокремлюється менша – дочірня. За **простого брунькування** зазвичай ядро ділиться навпіл, після чого одне з дочірніх ядер наближується до поверхні клітини та відокремлюється разом з ділянкою цитоплазми (мал. 1.1, 3). За **множинного брунькування** ядро ділиться кілька разів, і кожне з дочірніх відокремлюється разом з ділянками цитоплазми (наприклад, в інфузорій, які ведуть прикріплений спосіб життя).

Розмноження спорами відоме у різних одно- та багатоклітинних еукаріотів: грибів, водоростей, мохів, хвощів, плаунів, папоротей. Спори – це спеціалізовані клітини, які слугують не тільки для розмноження, а й у деяких випадках – для переживання несприятливого періоду та поширення. Вони можуть мати джгутики (у хламідомонади, улотрикса) або позбавлені їх (у хлорели). Спори із джгутиками (зооспори) (мал. 1.1, 4) здатні до активного руху, а спори, які їх не мають, поширюються течією води, вітром, різними організмами. Тривалість існування зооспор незначна, а вкриті щільною оболонкою нерухомі спори можуть зберігати життєздатність протягом довгого часу (років і десятків років).

Вегетативне розмноження може відбуватися кількома шляхами. При фрагментації відокремлюються багатоклітинні частини тіла (стеблові живці у верби або листові – у сенполії чи глоксинії). Видозмінені пагони, що слугують для розмноження, – це бульби картоплі або топінамбура, вуса суниць, кореневища хвоща, конвалії, пирію (мал. 1.2. I, 1–3), цибулини в цибулі ріпчастої та часнику (мал. 1.2. I, 4). Спеціалізовані виводкові бруньки, здатні відокремлюватись від материнської особини в каланхое, росички (мал. 1.2. I, 5). За рахунок кореня розмножуються малина, вишня, сли-



Мал. 1.2. I. Способи вегетативного розмноження рослин: 1 – бульбами в картоплі; 2 – вусами у суниць; 3 – кореневищем у пирію; 4 – цибулинами; 5 – виводковими бруньками. II. Вегетативне розмноження тварин: 1 – фрагментацією в черва додекацерії; 2 – брунькуванням у гідри

ва, троянди (кореневими паростками, які розвиваються з додаткових бруньок), жоржини та батат (бульбокоренями).

Способи вегетативного розмноження тварин також різноманітні. За **невпорядкованого поділу** кількість і розміри частин, на які розпадається організм, непостійні (губки, плоскі і кільчасті черви, голкошкіри). Натомість за **впорядкованого поділу** кількість і розміри утворених частин (фрагментів) більш-менш постійні. Наприклад, багатоцетинковий черв – додекацерія – може розпадатись на окремі сегменти. Кожний з них згодом відокремлює від себе чотири дочірні особини і після цього гине внаслідок виснаження поживних речовин (мал. 1.2. II, 1).

За брунькування від материнського організму відокремлюються одна або кілька бруньок, що згодом розвиваються в самостійні особини (поліпи кишквопорожнинних, деякі кільчасті черви). Коли ж бруньки залишаються зв'язаними з материнською особиною, виникають колонії тварин (наприклад, губки, коралові поліпи) (мал. 1.2. II, 2).

Вегетативне розмноження відбувається завдяки регенерації.



Регенерація (від лат. *regeneratio* – відновлення) – процес відновлення організмом втрачених або ушкоджених частин, а також відтворення цілісної особини з її частини.

Завдяки регенерації в організмі постійно замінюються клітини, термін життєдіяльності яких вичерпано (залозисті клітини кишкового епітелію, клітини крові тощо).

У багатоклітинних водних тварин – губок немає тканин. Їхній організм може відновитися навіть з розтертої клітинної маси. У поліпів кишквопорожнинних (гідра) особина може відновлюватись зі своєї 1/200 частини, у деяких війчастих червів – з 1/100. Відновлювати цілісні органи здатні війчасті, багатоцетинкові та малоцетинкові черви, деякі ракоподібні (напри-



Мал. 1.3. Регенерація хвоста в ящірки (1); регенерація рослини із стеблового живця (2)

клад, краби), голкошкірі. Серед хордових тварин регенерація цілісних органів відбувається у хвостатих земноводних (кінцівок, хвоста, очей, деяких внутрішніх органів), ящірок (відновлення відкинутої частини хвоста) (мал. 1.3, 1).

У птахів і ссавців (зокрема, людини) регенерація проявляється в загоєнні ран, зростанні кісток, поновленні клітин і тканин. За *репаративної* (від лат. *reparatio* – відновлення) *регенерації* відновлюються структури, втрачені внаслідок випадкових пошкоджень, а за *фізіологічної* – оновлюються певні частини тіла (насамперед клітинний склад).

Регенерація у тварин відбувається за допомогою недиференційованих (наприклад, стовбурові клітини червоного кісткового мозку ссавців чи проміжні клітини гідри) та диференційованих (наприклад, кристалик ока хвостатих земноводних відновлюється з клітин райдужної оболонки) клітин. Процеси регенерації відбуваються внаслідок міжклітинних і міжтканинних взаємодій, впливу біологічно активних речовин (гормонів, нейрогормонів), нервової та імунної систем, а також спадкових факторів.

Регенерація добре розвинена в багатьох рослин. Вони здатні відновлювати пошкоджені тканини та органи, а також цілісний організм з певної його частини. Так, у багатьох рослин особина може розвиватись із живців (кореневих, стеблових (мал. 1.3, 2) чи листкових) або видозмінених пагонів. Важливу роль при регенерації вищих рослин відіграє твірна тканина, клітини якої здатні ділитися і давати початок різним типам тканин. За певних умов можуть відновлювати мітотичну активність деякі зрілі клітини. Регенерацію в рослин регулюють фітогормони, які стимулюють поділ і диференціацію клітин в ушкоджених ділянках.

Особливим способом нестатевого розмноження організмів є *поліембріонія* (від грец. *polis* – численний та *ембріон* – зародок) – розвиток кількох зародків із заплідненої яйцеклітини (зиготи). На стадії дроблення в певний момент ембріон розпадається на окремі клітини. Згодом з кожної такої клітини розвивається самостійний організм. Істоти, які виникають унаслідок поліембріонії, називають *однояйцевими близнюками*. Усі вони належать до однієї статі та мають однаковий набір спадкової інформації.





Мал. 1.4. Поліембріонія як явище обов'язкове: у деяких комах-їздців (1) з однієї зиготи виникає до 3000 зародків; у ссавців – панцирників (2) – до 12

Поліембріонія поширена серед різних груп тварин (війчасті і кільчасті черви, іноді – членистоногі, риби, птахи і ссавці). Як явище обов'язкове вона характерна для деяких комах (наприклад, їздців) та ссавців (наприклад, панцирників) (мал. 1.4). У людини це явище випадкове. За статистикою, двоє однойцевих близнюків у людини трапляються раз на 80 років, троє – на 6500, четверо – на 510 000, причому у жінок старшого віку ймовірність народження однойцевих близнюків зростає (у 40-річних вона втричі вища, ніж у 20-річних).

Унаслідок поліембріонії у рослин в одній насініні розвивається кілька зародків (тюльпани, лілії, латаття, суніці тощо). Додаткові зародки в насініні можуть розвиватись не лише із заплідненої яйцеклітини, а й з інших клітин.

Яке біологічне значення нестатевого розмноження?

У деяких груп організмів нестатеве розмноження – це єдина можливість залишити нащадків. У видів, здатних до статевого розмноження, цим способом можуть давати нащадків особини, які з певних причин виявилися ізольованими від інших. Завдяки нестатевому розмноженню особини за незначний проміжок часу можуть значно збільшувати чисельність. Наприклад, з кореневища осоту на 1 м² ґрунту може утворитись до 1800 пагонів! Крім того, за нестатевого розмноження нова особина, зазвичай, розвивається швидше, ніж за статевого.

Унаслідок нестатевого розмноження дочірні особини за набором спадкової інформації є точними копіями батьківських. Людина використовує цю особливість при розмноженні культурних рослин, підтримуючи від покоління до покоління властивості певних сортів.

Нові терміни та поняття. Нестатеве та вегетативне розмноження, регенерація, поліембріонія.



Запитання для повторення: 1. Яке біологічне значення процесу розмноження? 2. Які ви знаєте основні форми розмноження організмів? 3. Які особливості притаманні нестатевому розмноженню? 4. Які форми нестатевого розмноження вам відомі? 5. Чим відрізняється вегетативне розмноження від інших типів нестатевого розмноження? Охарактеризуйте основні форми вегетативного розмноження. 6. У чому суть поліембріонії? 7. Які форми регенера-

ції вам відомі? 8. Яке біологічне значення нестатевого та вегетативного розмноження, поліембріонії?

Проблемні завдання. 1. Відомо, що прокаріоти та деякі паразитичні одноклітинні тварини можуть утворювати спори. Але споруутворення в цих організмів не є розмноженням. Які функції спор у цих організмів? 2. Поміркуйте, чому з підвищенням рівня організації організму його здатність до регенерації зменшується. Чи зможуть у майбутньому люди відновлювати втрачені органи?

§ 2. СТАТЄВЕ РОЗМНОЖЕННЯ ОРГАНІЗМІВ

Аби краще засвоїти матеріал цього параграфу, слід пригадати: які особливості статевого розмноження порівняно з нестатевим? Що таке зигота, гаплоїдний, диплоїдний та поліплоїдний набір хромосом? Як відбувається статевий процес у прокаріотів? Які будова та функції акросоми? Що таке центріолі?

Статевий процес – поєднання в одній клітині спадкового матеріалу двох клітин.

Статеве розмноження забезпечує різноманіття спадкового матеріалу нащадків і генофонду популяції в цілому. Чим різноманітніший генофонд популяції, тим більше в неї шансів пристосуватись до змін умов навколишнього середовища. Статевий процес притаманний більшості видів еукаріотів (він невідомий у деяких одноклітинних організмів, як-от амеби, евглени зеленої, хлорели). Статевий процес еукаріотів здійснюється у формах кон'югації та копуляції.

Що таке кон'югація?

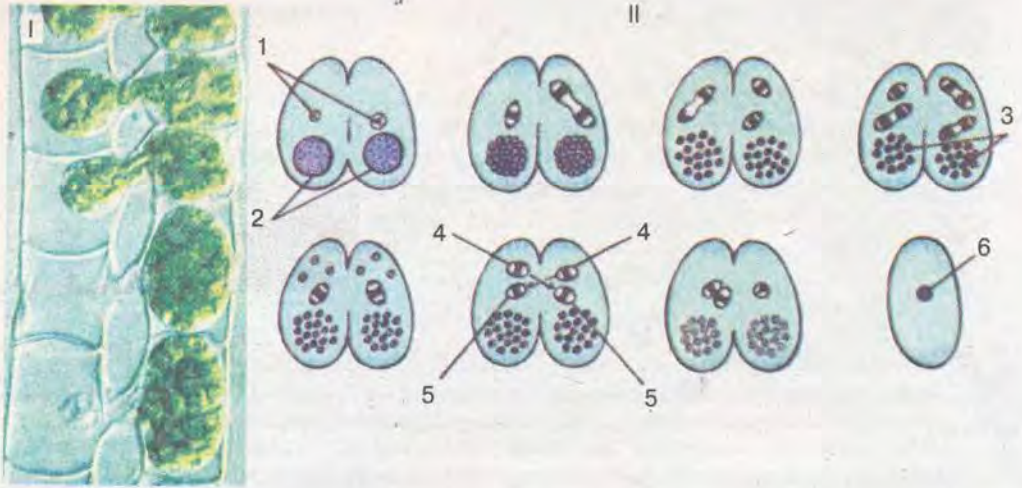
Кон'югація (від лат. *кон'югатіо* – сполучення) – це різні форми статевого процесу, за якого клітини одноклітинних (частина видів бактерій, водоростей, тварин) чи багатоклітинних (деякі гриби, нитчасті зелені водорості) організмів обмінюються спадковим матеріалом.

У деяких водоростей і грибів вміст однієї клітини (її умовно називають чоловічою) через тимчасові цитоплазматичні містки переходить в іншу (жіночу). Так утворюється зигота, яка після певного періоду спокою ділиться шляхом мейозу (мал. 2.1. I).

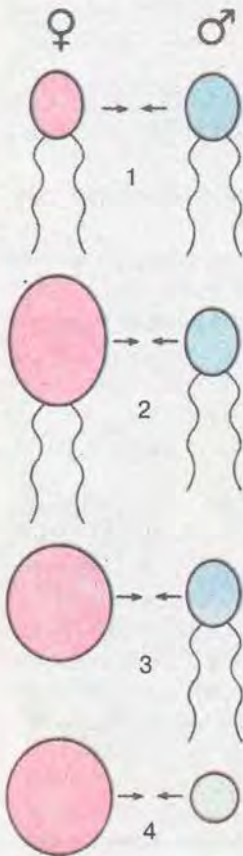
В інфузорій під час кон'югації відбуваються складні перетворення ядерного апарату (мал. 2.1. II). Перед кон'югацією велике (вегетативне) ядро руйнується, а мале (генеративне) кілька разів ділиться. Частина утворених ядер зникає; залишаються лише два – мігруюче (чоловіче) та нерухоме (жіноче). Далі дві клітини зближуються і через цитоплазматичні містки обмінюються мігруючими ядрами, які зливаються з нерухомими. Потім клітини розходяться і після кількох поділів у кожній з них відновлюються велике та мале ядра.

У чому полягає копуляція?

Копуляція (від лат. *копулятіо* – сполучення) – це процес злиття двох спеціалізованих статевих клітин (гамет).



Мал. 2.1. I. Кон'югація у спірогіри. II. Кон'югація в інфузорії-туфельки: 1 – малі ядра; 2 – великі ядра; 3 – великі ядра, що зникають; 4 – мігруючі ядра; 5 – стаціонарні ядра; 6 – ядро, яке утворилося в результаті злиття мігруючого і стаціонарного ядер



Найпростіша форма копуляції – *ізогамія* (від грец. *ізос* – однаковий) – це злиття двох однакових гамет, наприклад у зелених водоростей хламідомонади та улотрикса (мал. 2.2, 1).

За *анізогамії* (від грец. *анісос* – нерівний) зливаються різні за формою, розмірами і особливостями будови чоловічі та жіночі статеві клітини (наприклад, у вищих рослин і багатоклітинних тварин) (мал. 2.2, 2–4).

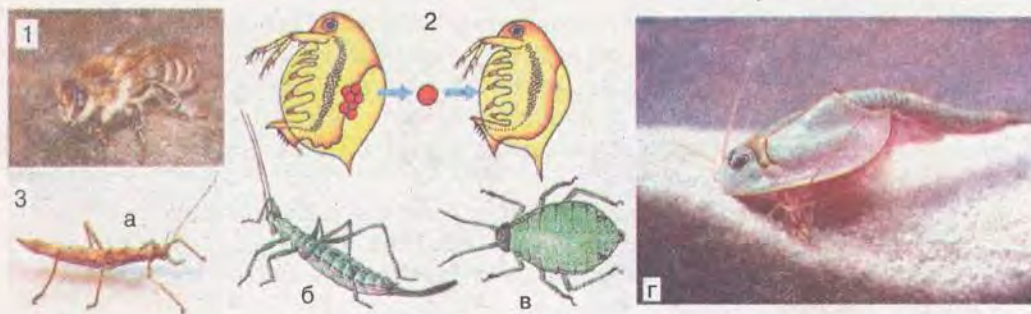
Для найпоширенішого варіанта анізогамії, а саме *оогамії* (від грец. *оон* – яйце) характерні дрібні рухомі (сперматозоїди) або нерухомі (спермії) чоловічі та великі й нерухомі жіночі (яйцеклітини) гамети (мал. 2.2, 3). Великі яйцеклітини містять запас поживних речовин, потрібний для розвитку зародка.

У чому полягає партеногенез?

Хоча запліднення є характерною ознакою статевого розмноження, дочірні організми можуть розвиватись і з незаплідненої яйцеклітини шляхом *партеногенезу* (від грец. *партенос* – дівчина і *генезис* – походження).

Якщо під час розвитку яйцеклітини відбувається мейоз, організми, що розвиваються внаслідок партеногенезу, отримують гаплоїдний набір хромосом (наприклад, трутні – самці медоносної бджоли). Коли ж

Мал. 2.2. Форми копуляції: 1 – ізогамія; 2 – анізогамія; 3–4 – різні форми оогамії



Мал. 2.3. 1. Трутні розвиваються з незаплідненої яйцеклітини (згодом їхній набір хромосом подвоюється). 2. Самки дафній можуть відкладати незапліднені яйця, з яких на різних етапах чергування поколінь у життєвому циклі виходять особи обох статей або лише самки. 3. Організми, здатні до партеногенетичного розмноження: паличники (а), дибки (б), попелиці (в), щитні (г)

при розвитку яйцеклітини мейоз не відбувається (як-от, у рачків дафній), то дочірні особи мають хромосомний набір, подібний до материнського. Для деяких видів партеногенез – єдиний спосіб розмноження (деякі види комах – горіхотворок); в інших (сріблястий карась, ящірки, рачки-артемії) існують двостатеві і партеногенетичні популяції. У життєвому циклі попелиць і дафній закономірно чергуються покоління, які розмножуються статевим шляхом і партеногенетично (мал. 2.3). Партеногенез також відомий у вищих спорових і насінних рослин (мал. 2.4).

У людини під впливом стресових ситуацій, високих температур або інших чинників незапліднена яйцеклітина також може почати поділятися. Але потім вона гине, і нова особина не розвивається.

Крім природного партеногенезу можливий і *штучний*. Його було здійснено у багатьох видів тварин (морських їжаків та зірок, кільчастих червів, комах, молюсків, жаб, кролів та ін.). У 2002 р. учені отримали кілька партеногенетичних зародків макак. А ще через два роки японські дослідники «створили» партеногенетичну мишу, яка виявилася здатною до статевого розмноження та залишила плодючих нащадків. Вона прожила на третину довше, ніж нормальні особи.



Мал. 2.4. Рослини, здатні до партеногенезу: 1 – кульбаба; 2 – нечуйвітер

Штучний партеногенез застосовують у селекції. Наприклад, у середині 30-х років ХХ ст. відомий російський селекціонер Борис Львович Астауров (1904–1974), підігриваючи яйцеклітини шовкопряда, спровокував партеногенетичний розвиток особин жіночої статі. Це мало неабиякий економічний ефект, адже гусінь самок під час заляльковування утворює більше шовкової нитки.

Під час партеногенезу новий організм розвивається зі статевої клітини – яйцеклітини, але розвитку дочірньої особини не передуює запліднення. Тому хоча партеногенез є різновидом статевого розмноження, його механізм нагадує нестатеве.

Нові терміни та поняття. Кон'югація, копуляція, партеногенез.

Запитання для повторення: 1. У чому полягає особливість статевого процесу? У яких формах він може відбуватися? 2. Як відбувається кон'югація у різних груп організмів? 3. Які існують форми копуляції? Чим вони характеризуються? 4. У чому полягають суть і біологічне значення партеногенезу?

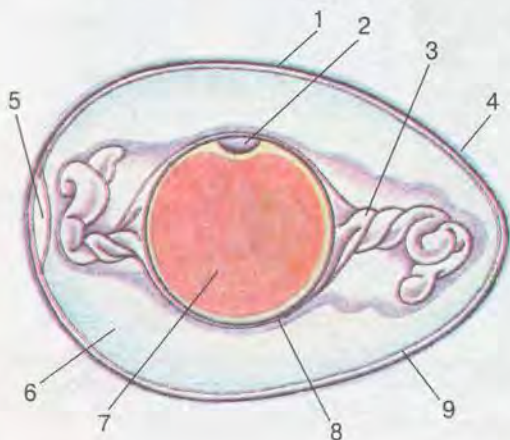
Проблемне завдання. Поміркуйте, що спільного і відмінного між типовим нестатевим розмноженням і партеногенезом.

§ 3. БУДОВА СТАТЕВИХ КЛІТИН. ГАМЕТОГЕНЕЗ

Аби краще засвоїти матеріал цього параграфа, слід пригадати: які типи запліднення відомі в рослин і тварин? Що таке мітоз? Як відбувається мейоз? Що вам відомо про регуляцію розмноження людини?

Яка будова статевих клітин?

Функція статевих клітин (гамет) – передача спадкової інформації від особин батьківського покоління нащадкам. Порівняно з диплоїдними нестатевими вони мають наполовину менший (гаплоїдний) набір хромосом. У заплідненій яйцеклітині (зиготі) відновлюється набір хромосом, характерний для соматичних клітин.



Яйцеклітини часто мають значний запас поживних речовин та оточені кількома оболонками. Наприклад, у птахів яйцеклітина поспідовно вкрита товстою білковою оболонкою, двома тонкими підшкаралупними, твердою шкаралупою з карбонату кальцію та зовнішньою плівкою, або надшкаралупною оболонкою (мал. 3.1). Поверхневі обо-

Мал. 3.1. Будова яйця птахів: 1 – шкаралупа; 2 – зародковий диск; 3 – канатик; 4 – надшкаралупна оболонка; 5 – повітряна камера; 6 – білкова оболонка; 7 – жовток; 8 – жовткова оболонка; 9 – підшкаралупні оболонки

лонки виконують захисну функцію, а білкова, окрім того, слугує джерелом води для розвитку зародка.

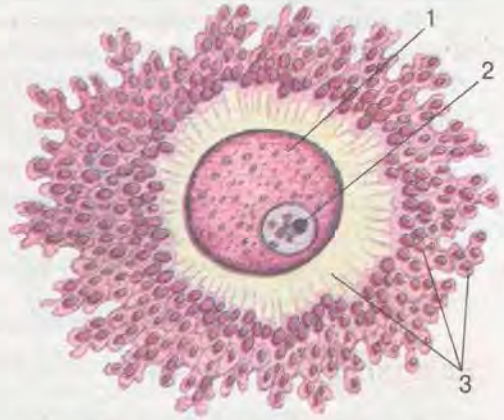
Яйцеклітини ссавців також оточені кількома оболонками, які виконують захисну та живильну функцію (мал. 3.2). У них оболонок менше, ніж у плазунів чи птахів, чий зародок тривалий час розвивається поза організмом матері.

Розміри яйцеклітини залежать від кількості запасних поживних речовин у цитоплазмі. Наприклад, у більшості ссавців, зародки яких отримують поживні речовини від організму матері через плаценту, розміри яйцеклітин (без урахування зовнішніх оболонок) варіюють від 50 мкм (мишоподібні гризуни – полівки) до 180 мкм (вівця). У людини діаметр яйцеклітини – близько 90 мкм. Якщо в яйцеклітині міститься значний запас поживних речовин (жовток), її діаметр може сягати до 5–7 см (акули), 8 см (страуси) тощо. З урахуванням зовнішніх оболонок розміри таких яйцеклітин ще більші. Наприклад, яйце африканського страуса понад 15 см завдовжки і масою 1,5–2 кг.

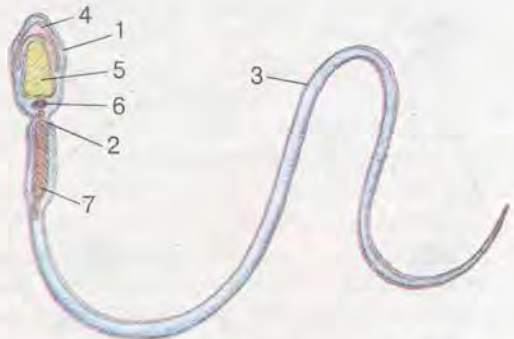
Чоловічі статеві клітини дрібніші за яйцеклітини. Їхня довжина коливається від 10 до 800 мкм. Чоловічі гамети, які мають джгутики і здатні до активного руху (зелені водорості, вищі спорові рослини, більшість тварин тощо), зазвичай називають *сперматозоїдами*. У червоних водоростей, хвойних і покритонасінних рослин, грибів, частини тварин (круглі черви, річкові раки, краби) чоловічі гамети позбавлені джгутиків, їх називають *сперміями*. У деяких тварин спермії здатні до амебоїдного руху (як-от, в аскариди).

Сперматозоїд ссавців (мал. 3.3) має коротку головку, у якій містяться ядро та невелика кількість цитоплазми. Спадкова інформація упакована дуже щільно: об'єм ядра зрілого сперматозоїда майже в 30 разів менший, ніж у клітини-попередника.

На передній частині головки розташована особлива органела – *акросома* (мал. 3.3, 4). Вона містить ферменти, які розчиняють оболонку яйцеклітини, забезпечуючи проникнення до неї сперматозоїда, чим дещо нагадує лізосому. За головою розташована звужена шийка, з якої починається джгутик – «хвіст». Усі частини сперматозоїда вкриті плазматичною мембраною. Мембрана головки містить особливі білки. Одні з них спрямовують рух сперматозоїдів до яйцеклітини, інші – беруть участь у прикріпленні до її оболонки.



Мал. 3.2. 1. Яйцеклітина ссавців. 2. Ядро. 3. Зовнішні оболонки



Мал.3.3. Будова сперматозоїда ссавців: 1 – головка; 2 – шийка; 3 – хвіст; 4 – акросома; 5 – ядро; 6 – центріоля; 7 – мітохондрія



Процес формування статевих клітин має назву **гаметогенез** (від грец. *гамете* – дружина або *гаметес* – чоловік і *генезис* – походження).

Як формуються статеві клітини?

Розглянемо процеси формування статевих клітин на прикладі ссавців (мал. 3.4). Яйцеклітини та сперматозоїди утворюються в статевих залозах з первинних диплоїдних статевих клітин. Процес утворення статевих клітин має кілька послідовних стадій: розмноження, росту, дозрівання і формування.

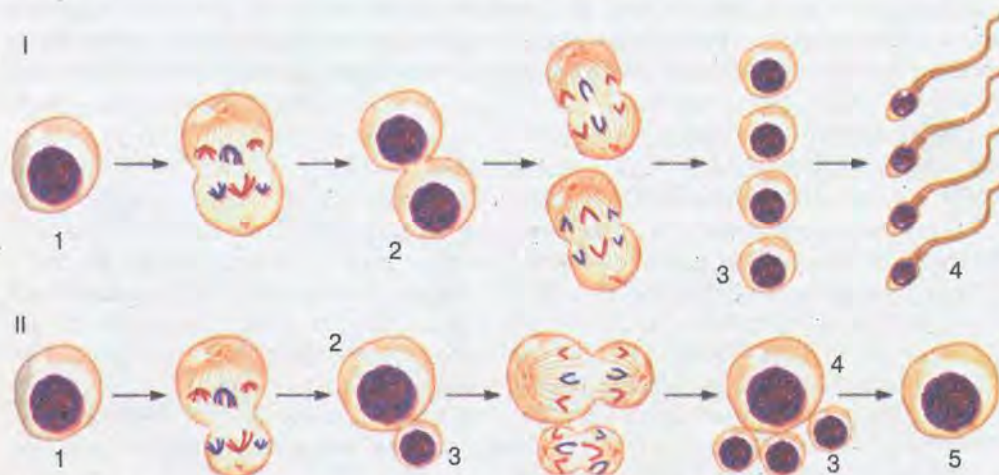
На стадії **розмноження** диплоїдні попередники чоловічих статевих клітин – *сперматогонії* та жіночих – *овогонії* – розмножуються послідовними мітотичними поділами.

На стадії **росту** клітини збільшуються до певних розмірів. Попередники сперматозоїдів мають назву *сперматоцити I порядку*, а яйцеклітин – *овоцити I порядку*.

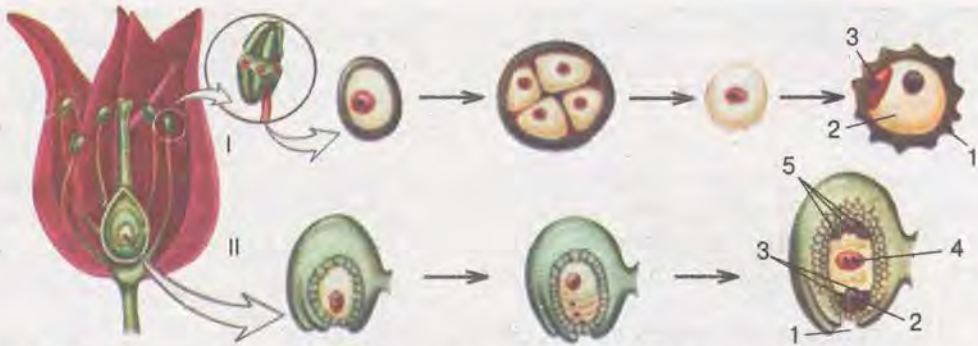
На стадії **дозрівання** диплоїдні сперматоцити I порядку та овоцити I порядку поділяються шляхом мейозу і перетворюються на незрілі гаплоїдні гамети.

Процеси утворення чоловічих і жіночих гамет мають певні відмінності. Під час дозрівання чоловічих статевих клітин утворюються чотири однакові гаплоїдні клітини. Після першого мейотичного поділу вони мають назву *сперматоцити II порядку*, а після другого – *сперматиди*. На стадії **формування** ядро і цитоплазма сперматид ущільнюються, а їхні розміри зменшуються; утворюються *сперматозоїди*. Це триває приблизно 80 днів. Лише після цього вони набувають здатності до пересування і запліднення яйцеклітини.

На стадії **росту** жіночих статевих клітин після першого поділу мейозу утворюються дві різні за розмірами гаплоїдні клітини: велика із запасом поживних речовин (*овоцит II порядку*) і дрібна (так зване *полярне тільце*). Після другого мейотичного поділу – на стадії дозрівання – утворюються



Мал. 3.4. Схема гаметогенезу ссавців: I. Сперматогенез: 1 – сперматоцит I порядку; 2 – сперматоцит II порядку; 3 – сперматиди; 4 – сперматозоїди. II. Овогенез: 1 – овоцит I порядку; 2 – овоцит II порядку; 3 – полярне тільце; 4 – яйцеклітина; 5 – зріла яйцеклітина



Мал. 3.5. Статеві клітини квіткової рослини. I. Пилкове зерно: 1 – оболонки; 2 – вегетативна клітина; 3 – репродуктивна клітина. II. Зародковий мішок у складі насінного зачатка: 1 – пилковхід; 2 – яйцеклітина; 3 – супутні клітини; 4 – центральна клітина з диплоїдним ядром; 5 – клітини-антиподи

чотири гаплоїдні клітини: одна велика *яйцеклітина* і три дрібні полярні тільця, які через деякий час зникають.

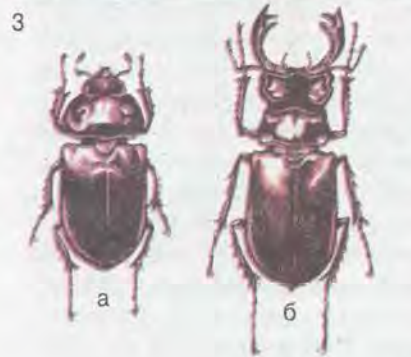
Розбіжності у формуванні сперматозоїдів і яйцеклітин зумовлені тим, що сперматозоїд під час запліднення вносить у яйцеклітину лише свою частку спадкового матеріалу; його маса не має значення для розвитку майбутнього зародка. А яйцеклітина, крім свого спадкового матеріалу, містить також усі органели і запас поживних речовин, які зародок використовує в процесі розвитку. Надходження основної маси цитоплазми до яйцеклітини досягається двома послідовними нерівномірними мейотичними поділами з утворенням полярних тілець, які призначені для видалення зайвого спадкового матеріалу.

Децо інакше утворюються чоловічі та жіночі статеві клітини в квіткових рослин (мал. 3.5). У пилляках тичинок формуються пилкові зерна, оточені двома оболонками. Усередині пилкового зерна є дві гаплоїдні клітини: більша – вегетативна та менша – репродуктивна. При дозріванні з репродуктивної клітини утворюються два гаплоїдні спермії.

Яйцеклітина квіткових рослин розташована поблизу одного з полюсів зародкового мішка, що міститься всередині насінного зачатка. Після закладання насінного зачатка материнська диплоїдна клітина ділиться шляхом мейозу. Так утворюються чотири гаплоїдні клітини. У подальшому три з них відмирають і залишається одна (чи не нагадає це процес овогенезу у хребетних тварин?). Далі гаплоїдне ядро клітини, що залишилася, тричі мітотично ділиться. Так виникають 8 гаплоїдних ядер. Три з них утворюють гаплоїдні клітини біля одного з полюсів зародкового мішка – яйцеклітину та дві супутні клітини. На іншому полюсі також формуються три гаплоїдні клітини – *антиподи*¹, які не беруть участі в процесах запліднення та формування насінини. Останні два ядра переміщуються до центру зародкового мішка, де зливаються в диплоїдне ядро.

У статевому процесі зазвичай беруть участь дві особини. В особливих статевих залозах багатьох тварин формуються чоловічі або жіночі статеві

¹ Антиподи (від грец. *анти* – проти та *подос* – нога, край) – давні греки вважали, що наша планета плоска і тому люди, які мешкають на її нижньому боці, наче б то ходять догори ногами.



Мал. 3.6. 1. Прояви статевого диморфізму: самка (а) та самець (б) левів (1), фазанів (2), жуків-оленив (3)

клітини. Тварин, особини яких мають або чоловічі (сім'яники), або жіночі (яєчники) статеві залози та відповідно утворюють лише один тип статевих клітин, – називають **роздільностатевими**. До них належить більшість круглих і багатощетинкових червів, членистоногих, хордових, головоногі молюски тощо.

Особини різних статей тварин можуть бути подібні зовнішньо (більшість медуз, багатощетинкові черви, двостулкові молюски тощо) або різнитися між собою. Це явище дістало назву **статевого диморфізму**: воно повністю проявляється в період статевої зрілості і пов'язане з розбіжностями в будові статевих органів та розвитком вторинних статевих ознак (мал. 3.6).

Вторинні статеві ознаки – сукупність особливостей, за якими, додатково до власне статевих органів, відрізняються особини різних статей; їхній розвиток зумовлений впливом статевих гормонів. Ці ознаки можуть проявлятися у розмірах тіла, будові та пропорціях його частин, забарвленні тощо, зберігатися постійно або ж проявлятися лише під час періоду парування (наприклад, шлюбне забарвлення деяких птахів, риб). Вони допомагають особинам різних статей впізнати і відшукати один

одного, стимулюють шлюбну поведінку тощо.

Розвиток чоловічих і жіночих статевих залоз можливий і в одній особині. Таких тварин називають **гермафродитами**¹. У виноградного слимака (мал. 3.7), наприклад, є лише одна статева залоза, що почергово продукує то жіночі, то чоловічі статеві клітини.

Трапляються випадки, коли організм спочатку функціонує як особина однієї статі, а через деякий час – іншої (риби-клоуни та мечоносці, креветки; мал. 3.7. II). Як випадкове явище, гермафродитизм трапляється в різних груп роздільностатевих тварин, а також у людини.

Яке біологічне значення гермафродитизму?

У гермафродитних організмів підвищується ймовірність залишити нащадків, зменшуються витрати енергії на пошуки партнера для розмноження. Тому гермафродитизм часто трапляється серед тварин, які ведуть прикріпленій або малорухомий спосіб життя (певні види ракоподібних,

¹ Гермафродит – двостатева істота з грецької міфології, син бога Гермеса і богині Афродіти.



Мал. 3.7. I. Виноградний слимак – тварина-гермафродит. II. Організми, які протягом життя можуть змінювати стать: 1 – креветка; 2 – рика-мечоносець

двостулкових молюсків тощо), та паразитів. Наприклад, у стьожкових черв'як тіло може складатися з кількох тисяч члеників, у кожному з яких водночас функціонують жіночі та чоловічі статеві залози. Це забезпечує феноменальну плодючість: в одному членику бичачого цїп'яка міститься 125–175 тис. яєць, за місяць цей паразит виділяє приблизно 50 млн яєць, за рік – понад 400 млн, за 10 років – понад 4 млрд!

Самозапліднення не сприяє урізноманітненню спадкових ознак, тому в більшості гермафродитів існують механізми, які запобігають цьому: не-одночасне дозрівання чоловічих і жіночих статевих клітин, певні особливості будови статевої системи тварин, явище дводомності в рослин тощо.

Як відбувається регуляція темпів розмноження?

За несприятливих умов (несприятлива інтенсивність дії кліматичних факторів, нестача їжі, площ для зростання, ділянок для влаштування гнізд, нїр тощо) чисельність організмів знижується, а за сприятливих, навпаки, зростає. Надлишок необхідних ресурсів сприяє підвищенню народжуваності, але збільшення кількості особин на одиницю площі або об'єму виснажує кормові та інші ресурси. Тому існують певні механізми, спрямовані на гальмування подальшого зростання чисельності та густоти популяції. У тварин це:

- зниження плодючості;
- затримка статевого дозрівання;
- підвищення рівня смертності (унаслідок внутрішньовидової конкуренції, впливу паразитів, хижаків);
- зміна поведінкових реакцій.

У рослин спостерігають **саморозрідження**: за високої густоти сходів уповільнюється їхній ріст і частина особин гине. Велике значення мають також міжвидова конкуренція рослин за природні ресурси (світло, ділянка ґрунту для кореневого живлення тощо).

Хижак регулюють чисельність популяції здобичі, паразити – хазяїна, рослиноїдні тварини – рослин тощо.

Нові терміни та поняття. Гамети, гаметогенез, роздільностатеві тварини та гермафродити.

Запитання для повторення: 1. Чим характеризується будова жіночих статевих клітин? 2. Яка будова чоловічих статевих клітин? 3. Що таке гаметогенез? Які стадії виділяють під час гаметогенезу? 4. Чим відрізняються процеси формування жіночих і чоловічих статевих клітин у ссавців? 5. Які організми називають гермафродитами? У чому полягає біологічне значення гермафродитизму?

Проблемне завдання. Поміркуйте, чому гермафродитизм насамперед притаманний тваринам-паразитам чи таким, що ведуть прикріплений спосіб життя.

ЛАБОРАТОРНА РОБОТА № 1

Тема: Будова статевих клітин

Мета: Ознайомитись із особливостями будови статевих клітин ссавців.

Обладнання і матеріали: мікроскопи, мікропрепарати та електронно-мікроскопічні фотографії яйцеклітин і сперматозоїдів, дидактичні картки зі схемами будови статевих клітин ссавців, таблиці, підручники.

Хід роботи:

1. Підготуйте мікроскоп до роботи.
2. При малому збільшенні знайдіть на мікропрепараті сперматозоїди (наприклад, морської свинки).
3. При великому збільшенні знайдіть основні частини сперматозоїда: головку, шийку, хвіст. У головці знайдіть ядро та акросому.
4. Порівняйте побачене з мікрофотографіями та схемами будови сперматозоїдів інших видів ссавців.
5. При малому збільшенні знайдіть на мікропрепараті яєчника яйцеклітини (наприклад, морської свинки).
6. При великому збільшенні знайдіть основні частини яйцеклітини: ядро з ядерцями, неоднорідну цитоплазму, оболонки.
7. Порівняйте побачене з мікрофотографіями та схемами будови яйцеклітин різних видів ссавців.
8. Результати спостережень запишіть у зошит.

ТЕМАТИЧНА ПЕРЕВІРКА ЗНАНЬ

I. Виберіть із запропонованих відповідей одну правильну:

1. Укажіть стадію гаметогенезу, на якій відбувається мейоз: а) розмноження; б) росту; в) дозрівання; г) формування.
2. Укажіть кількість яйцеклітин, які виникають з овоциту I порядку: а) одна; б) дві; в) три; г) чотири.
3. Визначте, як називають злиття гамет: а) копуляція; б) поліембріонія; в) партеногенез; г) кон'югація.

II. Завдання на встановлення відповідності:

1. Встановіть відповідність між стадіями гаметогенезу ссавців і подіями, які під час них відбуваються:

Стадії гаметогенезу	Події
А. Розмноження Б. Росту В. Дозрівання Г. Формування	1. Ущільнення цитоплазми сперматозоїдів, формування частини зовнішніх оболонок яйцеклітин 2. Послідовні мітотичні поділи первинних статевих клітин 3. Запліднення 4. Мейоз 5. Ріст

2. Встановіть відповідність між способами розмноження та їхніми механізмами:

Способи розмноження	Механізми
А. Власне нестатеве розмноження Б. Вегетативне розмноження В. Партеногенез Г. Кон'югація	1. Обмін спадковою інформацією в інфузорії 2. Розмноження виводковими бруньками 3. Розвиток з незаплідненої яйцеклітини 4. Множинний поділ клітини 5. Оогамія

3. Встановіть відповідність між організмами та способами статевого процесу:

Організми	Способи статевого процесу
А. Інфузорія-туфелька Б. Хламідомонада В. Слон Г. Деякі види попелиць	1. Оогамія 2. Партеногенез 3. Кон'югація 4. Поліембріонія 5. Ізогамія

III. Відкриті запитання:


1. Що спільного та відмінного в утворенні сперматозоїдів (сперміїв) та яйцеклітин у ссавців та квіткових рослин?
2. Який існує зв'язок між вегетативним розмноженням і регенерацією? Відповідь обґрунтуйте.
3. Що спільного та відмінного між вегетативним та іншими способами нестатевого розмноження?



Тема 5 Закономірності спадковості

Під час вивчення цієї теми ви дізнаєтеся про основні закономірності спадковості; методи, які застосовують під час генетичних досліджень; про зчеплене успадкування та хромосомну теорію спадковості; характер взаємодії алельних і неалельних генів; особливості позаядерної спадковості. Ви також навчитеся розв'язувати типові задачі з генетики.

§ 4. ГЕНЕТИКА – НАУКА ПРО ЗАКОНОМІРНОСТІ СПАДКОВОСТІ І МІНЛИВОСТІ ОРГАНІЗМІВ



Аби краще засвоїти матеріал цього параграфу, слід пригадати: що таке спадковість і мінливість, хромосоми, ген, геном, каріотип? Які є групи крові в людини? Яка будова плазматичної мембрани? Які функції можуть виконувати рецепторні молекули в складі клітинних мембран?

Чому діти схожі на своїх батьків? Чому різні особини одного виду більш-менш схожі між собою, а різних видів – здебільшого ні? Тому що всі організми мають універсальну властивість – *спадковість*, тобто *здатність передавати свої ознаки та особливості індивідуального розвитку нащадкам*. Завдяки спадковості забезпечується генетичний зв'язок між різними поколіннями організмів.

Разом з тим протягом життя ваш організм так само, як і організми інших людей, змінюється. До того ж надзвичайно важко знайти двох людей, повністю ідентичних. Це пов'язано з іншим універсальним біологічним явищем – *мінливістю*, тобто *здатністю організмів набувати нових ознак у процесі індивідуального розвитку*.

Спадковість і мінливість – протилежні властивості живих організмів. Завдяки спадковості зберігається стабільність біологічних видів. Завдяки мінливості виникають нові ознаки та їхні варіанти, отже, стає можливим утворення нових видів й історичний розвиток біосфери в цілому.

Два загальнобіологічні явища – спадковість і мінливість – є предметом досліджень науки *генетики* (від грец. *генезис* – походження). Датою її народження вважають 1900 рік, коли три вчені – голландець Г. де Фріз, німець К. Корренс та австрієць Е. Чермак – під час досліджень з гібридизації рослин незалежно один від одного заново відкрили закони спадковості,

встановлені раніше чеським дослідником Грегором Менделем. Результати своїх дослідів він виклав у праці «Досліди над рослинними гібридами» (1865 р.). Назву «генетика» новій науці запропонував 1906 року англійський учений Уільям Бетсон.

Якими основними термінами послуговуються генетики?

Людський організм складається з мільярдів нестатевих клітин, у всіх них набори генів повністю ідентичні. Кожна нестатева клітина (окрім деяких; *назвіть їх*) містить ядро зі звичайно диплоїдним набором хромосом. У складі кожної пари хромосом одна успадкована від матері й одна – від батька. Кожна хромосома після інтерфази складається з двох хроматид, кожна з яких містить одну молекулу ДНК, у якій закодована інформація про будову білків та молекул РНК (мал. 4.1).



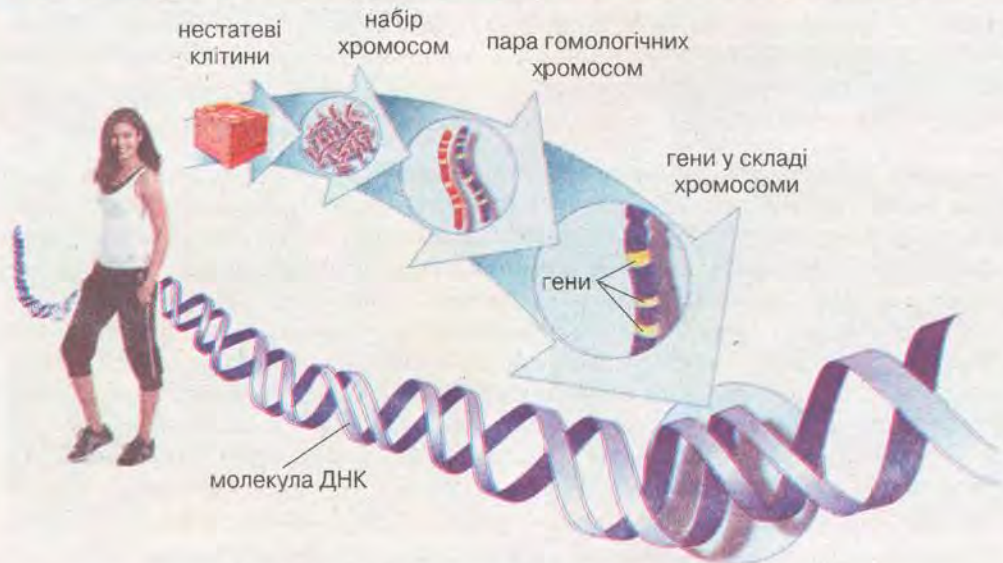
Ділянка молекули нуклеїнової кислоти, яка визначає розвиток спадкової ознаки організмів, називається *геном* (від грец. *генос* – рід, походження).

Термін «ген» у 1909 році запропонував датський учений Вільгельм Людвіг Йогансен (1857–1927). Гени, що кодують первинну структуру молекули поліпептиду, білка, РНК певного типу, називають *структурними*. Гени іншого типу – *регуляторні* – взаємодіють з біологічно активними речовинами та впливають на активність структурних генів.

Гени кодують певні *ознаки*, такі як форма плодів, ріст організмів, колір очей тощо. Але плоди, наприклад помідорів, бувають кулястими чи овальними, колір волосся людини – світлим і темним, рослини – високими і низькими. Це свідчить про те, що певні гени можуть перебувати в різних станах.



Різні структурні стани одного гена називають *алельними генами*, або *алелями* (від грец. *аллелон* – взаємно).



Мал. 4.1. Ген – елементарна одиниця спадковості

Алельні гени розташовані в одному й тому самому місці в хромосомах однієї пари (*гомологічних хромосомах*). Таке місце називають *локусом* (від лат. *локус* – місце).

Різні алелі певного гена визначають різні варіанти тих чи інших ознак. Окремі варіанти певної ознаки називають *фенами* (від грец. *файно* – являю, виявляю). Приклади окремих фенів – жовте чи зелене забарвлення насіння гороху посівного, блакитний чи карий колір очей людини тощо. Існує й самостійна наука *фенетика*, яка досліджує появу та закономірності розподілу фенів у популяціях організмів різних видів.

Слід зауважити, що ознаки бувають кількісними та якісними. Приклади кількісних ознак: кількість пальців на руках чи ногах, кількість зубів у тварин певного виду тощо. Прикладами якісних ознак є колір очей, колір волосся, забарвлення віночка квітки чи оплодня, форма плоду.



Сукупність послідовностей ДНК гаплоїдного набору хромосом організмів певного виду, називають *геномом*. А сукупність генетичної інформації, закодованої в генах окремої клітини або цілого організму, – *генотипом* (від грец. *генос* і *типос* – відбиток).

Отже, геном є характеристикою виду в цілому, а генотип – окремої особини (залежно від її хромосомного набору – гаплоїдного, диплоїдного чи поліплоїдного).

Унаслідок взаємодії генотипу з факторами навколишнього середовища формується *фенотип*, тобто *сукупність усіх ознак і властивостей організму*. На малюнку 4.2 зображено два варіанти фенотипу денного метелика рябокрилки мінливої. Якщо дорослий метелик виходить з лялечки, яка розвивалася за низьких температур (весняна форма), основне тло його крил має цегляне забарвлення (1). Якщо ж розвиток лялечки відбувався за підвищеної температури (літня форма) – тло крил метелика темне (2).

Упродовж життя особини її генотип залишається незмінним, його зміни можуть відбуватися лише внаслідок мутацій. Натомість фенотип організмів змінюється протягом індивідуального розвитку особини. Отже, генотип визначає різноманіття фенотипів, яке, у свою чергу, залежить від різноманітності умов, у яких мешкають організми.



1



2

Мал. 4.2. Весняна (1) та літня (2) форми метелика рябокрилки мінливої

Як алельні гени можуть взаємодіяти між собою?

Мутації окремого гена приводять до появи нових його алелів, яких може бути багато – до кількох десятків і більше¹. При цьому одні алелі певного гена можуть пригнічувати прояв інших. Так, у диплоїдного організму (тобто коли кожна хромосома має собі гомологічну) може бути або два однакових алелі певного гена, або різні. Частіше проявляється варіант ознаки, який визначається лише одним з двох різних алелів, а інший варіант – наче зникає.

Алель, який завжди проявляється в присутності іншого у вигляді варіанта ознаки, що ним визначається, називають домінантним (від лат. *домінантіс* – панівний), а той, який не проявляється, – **рецесивним** (від лат. *рецесус* – відступ, видалення).

Явище пригнічення прояву одного алеля іншим називають домінуванням.

Наприклад, у помідорів алель, який визначає червоне забарвлення плодів, домінує над алелем жовтого забарвлення; у людини алель, який визначає карий колір очей, домінує над алелем блакитного. Домінантні алелі позначають великими літерами латинського алфавіту (*A, B, C, D* тощо), а відповідні їм рецесивні – малими (*a, b, c, d* тощо).

Чим більше існує алелів певного гена, тим більше в популяціях трапляється різних варіантів певної ознаки. Наприклад, у кролів існує декілька алелів, які визначають забарвлення шерсті (мал. 4.3). Алель дикого забарвлення (*C*) домінує над усіма іншими. У свою чергу, алелі, які визначають шиншилове (*c^{ch}*) та гімалайське (*c^h*) забарвлення, переважають над алелем альбінізму (*c*).

Які можливі варіанти поєднання алельних генів у генотипі організмів?

У диплоїдному організмі може бути лише два алелі одного гена – домінантний (*A*) і рецесивний (*a*). Варіантів поєднання цих двох алелів у гомологічних хромосомах може бути три: *AA, Aa* та *aa*. Як ви помітили, у першому та третьому варіантах у генотипі особин присутні два однакових алелі – це генотипи *AA* та *aa*. Таких особин називають гомозиготними (або гомозиготами).

Мал. 4.3. Різні типи забарвлення кролів: 1 – дикий; 2 – альбінос; 3 – гімалайський; 4 – шиншиловий



¹ У конюшини є ген самостерильності (визначає нездатність до самозапилення), алелів якого нараховують близько 200.

Гомозигота (від грец. *гомос* – однаковий та *зиготос* – сполучений разом) – це клітина чи особина з диплоїдним або поліплоїдним набором хромосом, гомологічні хромосоми якої несуть ідентичні алелі певного гена.

У нашому випадку – це два домінуючі алелі *A* або ж два рецесивні алелі *a*. Особин, у генотипі яких є два різних алелі – один домінуючий (*A*), інший – рецесивний (*a*), називають гетерозиготними (або гетерозиготами).

Гетерозигота (від грец. *гетерос* – інший) – це клітина або особина з диплоїдним або поліплоїдним набором хромосом, гомологічні хромосоми якої несуть різні алелі певного гена.

Трапляються випадки, коли у формуванні певного варіанта ознаки беруть участь обидва алельні гени. Прикладом може слугувати успадкування груп крові в людини (табл. 4.1).

Як ви пригадуєте, у складі мембран еритроцитів можуть бути рецепторні білкові молекули, які позначають латинськими літерами *A* і *B*. У плазмі крові присутні антитіла, які позначають грецькими літерами α і β . Якщо зустрічаються молекули *A* і α або *B* і β , між ними відбувається реакція, що нагадує реакцію антиген-антитіло. Алелі, які прийнято позначати I^A та I^B , зумовлюють появу рецепторних молекул одного або іншого типу в мембрані еритроцитів, алель i^0 є неактивною формою відповідного гена. Алелі I^A та I^B повністю домінують над алелем i^0 , тому в людей з генотипом $I^A i^0$ або $I^B i^0$ проявляються тільки домінуючі алелі і відповідно формуються друга (*A*) або третя (*B*) групи крові. Але алелі I^A та I^B не домінують один над одним. Тому в людини, у генотипі якої зустрічаються алелі I^A та I^B , формується четверта група крові (*AB*), а в мембранах еритроцитів утворюються рецепторні молекули обох типів (мал. 4.4).

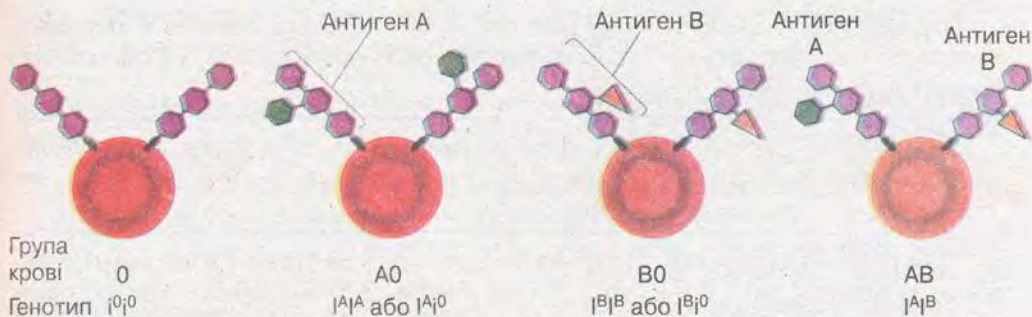
Таблиця 4.1

Групи крові людини

Групи крові людини	Типи білкових молекул (аглютиногенів) у мембранах еритроцитів	Типи білкових молекул (аглютининів) у плазмі крові
I (0)	відсутні	α і β
II (A)	A	β
III (B)	B	α
IV (AB)	A і B	відсутні

Участь обох алельних генів у визначенні певного стану ознаки гетерозиготної особини називають кодомінуючістю (від лат. *ко* – разом і *домінуючіс*).

В іншому випадку, коли жоден з алелів не домінує над іншим, спостерігають *проміжний характер успадкування*. Наприклад, унаслідок схрещування гомозиготних рослин нічної красуні, одна з яких мала червоне забарвлення віночка квітки, інша – біле, гібриди першого покоління матимуть рожеві квітки (мал. 4.5).



Мал. 4.4. Різні варіанти рецепторів у мембранах еритроцитів людини

Випадки проміжного характеру успадкування відомі й у тварин. Наприклад, у курей андалузської породи особини, гомозиготні за геном забарвлення оперення, мають або чорне, або біле забарвлення, а гетерозиготні нащадки, отримані від схрещування гомозиготних батьків, – сіре.

Є алелі, які, проявляючись у фенотипі, призводять до загибелі організму на певній стадії його розвитку. Їх називають *летальними* (від лат. *letalіs* – смертельний). Наприклад, платинове забарвлення хутра лисиць є наслідком мутації відповідного гена. Це забарвлення визначає домінуючий алель (*P*), оскільки при схрещуванні платинових лисиць між собою серед їхніх нащадків є особини як з платиновим, так і зі сріблястим забарвленням шерсті. Спроби вивести лисиць, гомозиготних за домінуючим алелем платинового забарвлення шерсті, виявилися марними. З'ясувалося, що зародки з генотипом (*PP*) гинуть на ранніх етапах розвитку (мал. 4.6). Найчастіше летальні алелі рецесивні, тому можуть проявлятися в фенотипі зазвичай лише в гомозиготному стані.



Мал. 4.5. Проміжний характер успадкування: 1, 2 – гомозиготні батьківські форми; 3 – гібрид першого покоління



Мал. 4.6. Успадкування платинового забарвлення хутра в лисиць

Існують і *сублетальні алелі* (від лат. *суб* – під), які певною мірою знижують життєздатність організмів, але не призводять до 100 %-ї смертності (смертність становить 10–50 %).



Сукупність генів особин певної популяції або виду називають генофондом (від грец. *генос* – рід, походження та лат. *фундус* – основа).

Чим різноманітніший генофонд популяції, тим більше в неї шансів вижити за певних змін умов середовища життя. Адже особини з однаковим генотипом зазвичай подібно реагують на зміни в довкіллі. Якщо такі зміни виявилися для них несприятливими, чисельність популяції може значно скоротитись, а сама популяція через деякий час – зникнути. За різноманітного генофонду зміни в середовищі проживання можуть виявитися несприятливими для особин з одними варіантами генотипу і нейтральними чи сприятливими для тих, що мають інші варіанти генотипу. Відповідно чим різноманітніший генофонд популяції окремих екосистем, тим вони стійкіші. Це саме стосується й усієї біосфери як єдиної глобальної екосистеми нашої планети: чим її генофонд різноманітніший, тим вона стійкіша.

Збереження різноманітності генофонду нашої планети – один з пріоритетних напрямів природоохоронної діяльності.

Нові терміни та поняття.

Спадковість, мінливість, алельні гени, домінуючий стан ознаки, рецесивний стан ознаки, гомозигота, гетерозигота, генотип, фенотип, генофонд.



Запитання для повторення: 1. Що таке спадковість та мінливість? 2. Поясніть сутність поняття «ознака» та її варіанти. 3. Наведіть приклади кількісних та якісних ознак. 4. Які гени називають алельними? Чим вони характеризуються? 5. Як алельні гени можуть взаємодіяти між собою? 6. Які організми називають гомозиготами та гетерозиготами? 7. Що спільного та відмінного в поняттях «генотип» і «геном»?

Проблемні завдання. 1. Виявлено загальнобіологічну закономірність, згідно з якою гетерозиготи більш життєздатні порівняно з гомозиготами. Поміркуйте, чому. 2. Яким чином стабільність біосфери як єдиної глобальної екосистеми нашої планети залежить від різноманітності її генофонду? Відповідь обґрунтуйте.



Творче завдання. Двоє однойцевих близнюків – чоловіків узяли шлюб з однойцевими близнюками – жінками. Чи будуть діти від кожного шлюбу так само схожі між собою, як ідентичні близнюки? Відповідь поясніть.

§ 5. МЕТОДИ ГЕНЕТИЧНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ

Аби краще засвоїти матеріал цього параграфа, слід пригадати: як відбуваються мітотичний і мейотичний поділи клітини? Які особливості будови хромосом? Що таке популяція? Що досліджує наука систематика? Які таксономічні одиниці використовують у систематиці тварин і рослин? Що таке каталіз? Які головні завдання біотехнології та радіоекології?

Кожна наука має свій набір методів досліджень. Про такі методи, як порівняльно-описовий, експериментальний, моніторинг, моделювання ви дізналися раніше. Розглянемо основні методи, які використовують у своїх дослідженнях учені-генетики.

Які методи застосовують генетики у своїх дослідженнях?

Одним з перших у генетичних дослідженнях почали застосовувати гібридологічний метод. Він полягає у схрещуванні (гібридизації) організмів, які різняться певними варіантами однієї чи кількох ознак. Отриманих у результаті цього нащадків називають *гібридами* (від лат. *гібрида* – суміш). На гібридизації базується *гібридологічний аналіз* – дослідження характеру успадкування варіантів ознак за допомогою системи схрещувань. Для цього підраховують кількість особин з певним фенотипом серед нащадків, отриманих унаслідок схрещування.

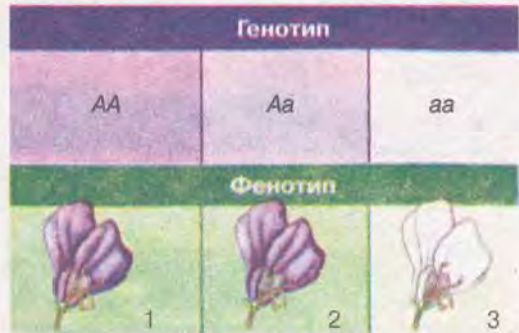
Схрещування – це поєднання генетичного матеріалу різних особин в одній.

Схрещування може бути моногібридним, дигібридним і полігібридним. *Моногібридне схрещування* – це гібридизація батьківських форм, які відрізняються різними варіантами лише однієї досліджуваної спадкової ознаки (наприклад, забарвленням насіння); *дигібридне* – двох (наприклад, забарвленням насіння та структурою його поверхні), *полігібридне* – трьох і більше.

Якими символами позначають процес схрещування?

Погляньте на малюнок 5.1. На ньому зображено квітки трьох рослин гороху посівного з різними варіантами генотипів. За умови повного домінування два варіанти генотипу – *AA* (гомозигота за домінантним алелем *A*) та *Aa* (гетерозигота) – визначають один і той самий варіант фенотипу – фіолетове забарвлення віночка. А ось біле забарвлення віночка однозначно вказує на генотип особини – це гомозигота за рецесивним алелем гена, який визначає біле забарвлення віночка.

Для встановлення генотипу досліджуваної особини її схрещують з особиною, гомозиготною за рецесивним алелем. Такий варіант схрещування називають *аналізуючим*.



Мал. 5.1. Фенотип і генотип трьох рослин гороху посівного з фіолетовим (1,2) і білим (3) забарвленням віночка

Таке схрещування базується на тому, що особини, гомозиготні за рецесивним алелем певного гена, завжди мають лише певний варіант фенотипу й утворюють гамети одного типу.

Припустимо, що популяція гороху посівного складається з особин, які мають генотипи AA , Aa та aa . Домінантний алель визначає високе стебло, рецесивний – низьке. Таким чином, особини з високим стеблом можуть мати генотипи AA та Aa , а з низьким – лише aa . Щоб визначити генотип особин з високим стеблом, їх слід схрестити з особинами, які мають низьке стебло. Схематично покажемо хід схрещування.

Якщо особина, генотип якої хочуть перевірити, була гомозиготною за доміантним алелем, хід схрещування буде таким:

P	♀ AA	×	♂ aa
гамети	A A		a a
F_1	Aa Aa		Aa Aa

Зверніть увагу на символічні позначення. Батьківські особини позначають латинською літерою P (від лат. *parentes* – батьки), символами ♀ та ♂ – відповідно жіночу та чоловічу стать. Якщо організми гермафродитні (деякі тварини) або мають двостатеві квітки (різноманітні рослини), можна довільно позначити одну з таких особин як чоловічу, іншу – як жіночу.

Хід схрещування зручно записувати за допомогою решітки Пеннета (названої так на честь англійського генетика Реджинальда Крандалла Пеннета (1875–1967), який уперше запропонував записувати таким чином хід схрещування). По горизонталі записують гамети однієї (у роздільностатевих організмів – батьківської) особини, а по вертикалі – іншої (материнської). У місцях перетину горизонтальної та вертикальної ліній вказують генотипи нащадків. Перше покоління нащадків позначають F_1 (від лат. *філії* – сини). Запишемо за допомогою решітки Пеннета хід схрещування батьківських особин, гомозиготних за доміантним і рецесивним алелями.

♀/♂	a	a
A	Aa	Aa
A	Aa	Aa

Якщо серед нащадків, отриманих унаслідок аналізуючого схрещування, розщеплення за фенотипом не спостерігають, то батьківська особина, генотип якої перевіряли, була гомозиготною за доміантним алелем. Якби вона була гетерозиготною, то хід аналізуючого схрещування мав би такий вигляд:

P	♀ Aa	×	♂ aa
гамети	A a		a a
F_1	Aa aa		Aa aa

Запишемо за допомогою решітки Пеннета хід схрещування батьківських особин, одна з яких гетерозиготна, а інша гомозиготна за рецесивним алелем.

Якщо внаслідок аналізуючого схрещування серед нащадків спостерігатиметься

♀/♂	a	a
A	Aa	Aa
a	aa	aa

розщеплення за фенотипом у співвідношенні 1 : 1, то особина, чий генотип визначали, була гетерозиготною.

Аналізуюче скрещування широко застосовують у селекції, оскільки воно дає змогу визначити генотип особин, яких планують використати для отримання нащадків з певним фенотипом. Зокрема, завдяки цьому можна уникнути небажаного розщеплення за фенотипом серед нащадків, усунувши від розмноження гетерозиготних особин.

Генеалогічний метод полягає у вивченні родоводів організмів. Це дає змогу простежити характер успадкування різних варіантів певних ознак у ряді поколінь. Генеалогічний метод широко застосовують у медичній генетиці, селекції тощо. За його допомогою встановлюють генотип особин і вираховують ймовірність прояву того чи іншого варіанта ознаки в їхніх майбутніх нащадків. Родоводи складають у вигляді схем за певними правилами: організм жіночої статі позначають колом, чоловічої – квадратом. Позначки особин одного покоління розташовують у ряд і з'єднують між собою горизонтальними лініями, а позначки предків і нащадків – вертикальними: Особин, які мають досліджувану ознаку (наприклад, хворих), зафарбовують. Чим більше поколінь людей або інших організмів включає родовід – тим він повніший і тим достовірніші результати генеалогічного аналізу.

На малюнку 5.2 наведено частину родоводу англійської королеви Вікторії, серед нащадків якої були російські імператори. За ним можна простежити успадкування небезпечного захворювання – гемофілії, або нездатності крові зсідатися (*пригадайте фактори, які сприяють процесу зсідання крові*). Отже, генеалогічний метод включає два основні етапи: складання власне родоводу та здійснення генеалогічного аналізу успадкування тих чи інших варіантів ознак.

Популяційно-статистичний метод дає змогу вивчати, з якою частотою трапляються певні алелі та варіанти їхніх поєднань у популяціях організмів.



Мал. 5.2. Частина родоводу королеви Вікторії: \square – здоровий чоловік; \blacksquare – хворий на гемофілію; \bigcirc – здорова жінка; \bigcirc – носій рецесивного алеля, який визначає хворобу



Мал. 5.3. Людина-альбінос

ментації шкіри та райдужної оболонки ока) трапляється із частотою 0,0001–0,00005 (1 альбінос припадає на 10 000–20 000 людей з нормальною пігментацією) (мал. 5.3).

Цитогенетичний метод базується на дослідженні особливостей хромосомного набору (каріотипу) організмів. Вивчення каріотипу дає змогу виявляти мутації, пов'язані зі зміною як кількості хромосом, так і будови окремих з них. Виявлення таких змін на ранніх етапах розвитку людини дає можливість діагностувати багато спадкових захворювань (як-от, хворобу Дауна) (мал. 5.4). Встановлено, що перенесення ділянки 21-ї хромосоми на хромосому іншої пари (13-ї, 14-ї, 15-ї або 22-ї) в одного з батьків підвищує ймовірність народження хворої дитини до 33 %. Каріотип вивчають у клітині на стадії метафази (у цей період клітинного циклу



Мал. 5.4. Хворобу Дауна зумовлює зайва 21-ша хромосома

Це, у свою чергу, дозволяє встановити *генетичну структуру популяцій*, тобто які з можливих алелів усіх генів організмів певного виду трапляються в даній популяції, з якою частотою і в якому поєднанні. Крім генетики популяцій, метод застосовують і в медичній генетиці для вивчення поширення певних алелів серед людей (здебільшого тих, які зумовлюють спадкові захворювання чи вади). Для цього вибірково досліджують частину населення певної території і статистично обробляють отримані дані. Наприклад, завдяки застосуванню популяційно-статистичного методу було виявлено, що алель, який визначає дальтонізм (порушення сприйняття кольорів), трапляється у 13 % жінок (з них хвороба проявляється лише в 0,5 %) та в 7 % чоловіків (хворіють усі). Рецесивний алель, який зумовлює альбінізм (вроджену відсутність піг-

структура хромосом виражена найчіткіше). Для цього в людини без будь-якої шкоди для неї з периферичної крові беруть лімфоцити і переносять на поживні середовища, штучно стимулюючи клітини до поділу і зупиняючи його на стадії метафази.

Цитогенетичний метод застосовують і в систематиці організмів (каріо-систематиці). Багато видів-двійників (види, які не розрізняються зовнішньо; відомі серед комах, земноводних, гризунів тощо), подібних за фенотипом, можна розпізнати лише за хромосомним набором.

Біохімічні методи використовують для діагностики спадкових захворювань, пов'язаних з порушенням обміну речовин. За їхньою допомогою виявля-

ють білки, а також проміжні продукти обміну, не властиві в нормі даному організму, що свідчить про наявність мутантних генів. Відомо понад 1000 спадкових захворювань людини, які спричиняють мутації (наприклад, цукровий діабет).

Близнюковий метод полягає в порівнянні ознак в однойцевих близнюків (мал. 5.5), які завжди однієї статі, бо мають однакові генотипи. Дослідження таких організмів дає змогу з'ясувати роль факторів довкілля у формуванні фенотипу. Виявлено, що в однойцевих близнюків частіше розвивається один і той самий вид ракових пухлин, ніж у різнояцевих (тобто близнюків, що розвинулися з різних зигот). В однойцевих близнюків часто спостерігають й інші спільні захворювання: бронхіальну астму, кір (відсоток збігу – понад 90 %), шизофренію, цукровий діабет (близько 50 %), туберкульоз (понад 50 %) тощо. Отже, застосування близнюкового методу дає можливість розв'язати питання, наскільки те чи інше захворювання визначається спадково, а наскільки – впливом факторів довкілля.



Мал. 5.5. Однойцеві близнюки

Метод дерматогліфіки ґрунтується на вивченні рельєфу шкіри на пучках пальців (мал. 5.6), долонях і поверхні підошви людини. Ще в давні часи люди звернули увагу на те, що малюнок на шкірі цих частин тіла індивідуальний і неможливо знайти двох людей, у яких він був би повністю подібний. Метод дерматогліфіки дає змогу встановлювати і ступінь спорідненості людей, оскільки доведено, що окремі елементи малюнка шкіри можуть успадковуватись.




Мал. 5.6. Рельєф шкіри на пучках пальців унікальний для кожної людини

Використовують його і для діагностики деяких спадкових захворювань (наприклад, на долонях хворих на хворобу Дауна є лише одна поперечна та одна поздовжня згинальні борозни, тоді як у здорових людей поперечних борозен дві). Цю методику широко застосовують у криміналістиці для доведення причетності до скоєння злочину.

Метод культивування нестатевих (соматичних) клітин людини поза організмом дає можливість вирішувати різні питання генетики людини, які неможливо розв'язати на цілісному організмі. Клітини для досліджень беруть з різних органів і тканин (клітини крові, шкіри, червоного кісткового мозку тощо) і вирощують на штучних поживних середовищах. А потім визначають, приміром, місце певних генів у тих чи інших хромосомах.

Сучасна генетика базується на досягненнях молекулярної біології. Саме з ними пов'язані методи генетичної інженерії. За їхньою допомогою

учені виділяють з організмів окремі гени або синтезують їх штучно, перебудовують певні гени і вводять їх у геном іншої клітини або організму. Крім того, учені можуть сполучати гени різних видів в одній клітині, тобто поєднувати в одній особині спадкові ознаки, притаманні цим видам. Організми, отримані в такий спосіб, називають *трансгенними* (від лат. *транс* – через і грец. *генос* – рід, походження), або *генетично модифікованими* (скорочено – ГМО).



У генетичних дослідженнях використовують і методи молекулярної біології. Зокрема, нині встановлено послідовності нуклеотидів молекул ДНІ багатьох видів організмів. Порівнюючи такі послідовності нуклеотидів молекул ДНК різних видів за ступенем їхньої подібності, вчені з'ясовують ступінь спорідненості різних видів. Два види, які походять від спільного предка (два види одного роду) мають подібніший спадковий матеріал, аніж види, які належать до двох близьких, але різних родів. У генетиці людини цей метод застосовують для з'ясування родинних зв'язків між окремими людьми.

Для проведення досліджень у галузі молекулярної біології здійснюють клонування ДНК. Фрагмент ДНК, який цікавить дослідників, вводять у молекулу ДНК, яку згодом вводять у бактеріальну клітину. Стимулюють розмноження таких клітин. Для отримання необхідних фрагментів ДНК створюють так звані геномні бібліотеки – велику кількість фрагментів геному, серед яких шукають потрібний.

Крім того, для з'ясування ступеня спорідненості організмів застосовують і метод гібридизації нуклеїнових кислот. Для цього поза організмом створюють умови для денатурації молекул ДНК та руйнування водневих зв'язків між комплементарними нуклеотидами. А згодом залежно від того, яка кількість нуклеотидів ланцюга молекули ДНК однієї особини утворює водневі зв'язки з комплементарними нуклеотидами ланцюга молекули ДНК іншої особини, дослідники роблять висновки про ступінь подібності їхнього спадкового матеріалу.

Запам'ятайте. Згідно з Декларацією прав людини і різними міжнародними угодами забороняється будь-яке втручання у спадкову інформацію людини різноманітними експериментальними методами досліджень, навіть якщо при цьому поставлено гуманні цілі. Це пов'язано з тим, що таке втручання може мати непередбачувані наслідки.

Як генетика пов'язана з практичною діяльністю людини?

Результати генетичних досліджень є теоретичною базою для розв'язання практичних питань *селекції* (науки про створення нових сортів рослин і порід тварин), *медичної генетики* (основні напрями – діагностика, профілактика і лікування спадкових захворювань, дослідження факторів, які спричиняють мутації, з метою захисту від них генома людини тощо), *генетичної (генної) інженерії* (штучний синтез генів, виділення генів з організму, перенесення генів з одних організмів в інші) тощо.

Нові терміни та поняття. Аналізуюче схрещування, гібридизація, гібриди.



Запитання для повторення: 1. На чому базується гібридологічний метод? Що таке моно-, ди- та полігібридне схрещування? 2. Для чого застосовують аналізуюче схрещування? 3. З якою метою використовують генеалогічний метод? 4. Охарактеризуйте цитогенетичний метод. 5. Для чого в генетичних дослідженнях використовують популяційно-статистичний, близняковий, біохімічні методи? 6. На чому базуються методи генної інженерії?

Проблемне завдання. Поміркуйте, які з методів генетичних досліджень можуть застосовуватись у генетиці людини, а які – ні.



Творче завдання. Простежте зв'язки між генетикою та біологічними науками, про які ви вже дізналися в попередніх класах.

§ 6. ЗАКОНОМІРНОСТІ СПАДКОВОСТІ, ВСТАНОВЛЕНІ Г. МЕНДЕЛЕМ. СТАТИСТИЧНИЙ ХАРАКТЕР ЗАКОНІВ СПАДКОВОСТІ ТА ЇХНІ ЦИТОЛОГІЧНІ ОСНОВИ



Аби краще засвоїти матеріал цього параграфа, слід пригадати: які варіанти ознак називають домінантними, а які – рецесивними? Що таке генотип і фенотип? Які набори хромосом називають гаплоїдним, диплоїдним і поліплоїдним? Яке схрещування відносять до моно-, ди- та полігібридного? У чому полягає гібридологічний метод генетичних досліджень? Для чого застосовують аналізуюче схрещування? Як відбувається мейотичний поділ і гаметогенез?

Основні закономірності спадковості встановив видатний чеський учений Грегор Мендель (мал. 6.1). Як це інколи буває, геніальні ідеї вченого дещо випередили свій час. Адже, коли він проводив свої дослідження, ще нічого не було відомо про гени, хромосоми, механізми розподілу спадкового матеріалу під час поділу клітини.

Що досліджував Г. Мендель?

Для своїх генетичних досліджень Г. Мендель вибрав дуже вдалий об'єкт – горох посівний з родини Бобові. По-перше, відомо багато сортів цієї культурної рослини, які розрізняються за різними варіантами певних спадкових ознак (забарвленням насіння, віночка, квіток, довжиною стебла, структурою поверхні насіння тощо) (мал. 6.2). По-друге, її життєвий цикл досить короткий, що дає можливість простежити передачу спадкової інформації нащадкам протягом багатьох поколінь. Крім того, горох посівний – самозапильна рослина. Тому нащадки кожної особини, яку розмножували за допомогою самозапилення, є прикладами чистих ліній.

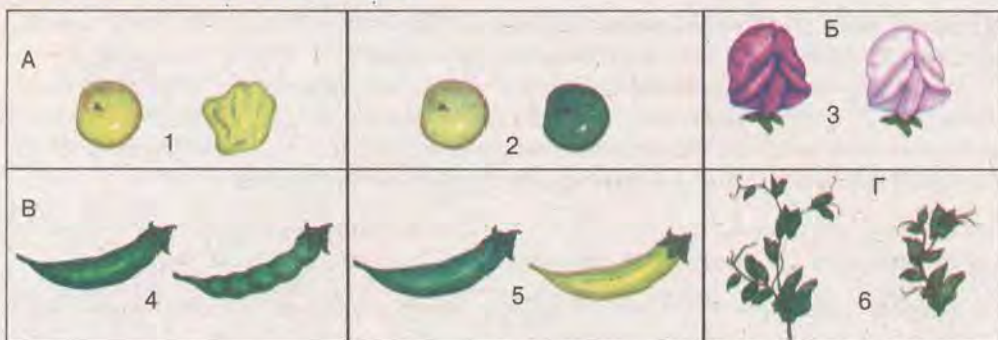


1



2

Мал. 6.1. Г. Мендель (1); монастир Св. Томаса у м. Брно (Чехія), де працював учений (2)



Мал. 6.2. Приклади різних варіантів ознак, властивих гороху посівному:

А. Насіння: 1 – гладенька або зморшкувата поверхня; 2 – жовте або зелене забарвлення;

Б. Квітки: 3 – фіолетове або біле забарвлення віночка; В. Плоди:

4 – боби опуклі або з перетяжками; 5 – боби зеленого або жовтого кольору;

Г. Стебло: 6 – довге або коротке



Чисті лінії – це генотипно однорідні нащадки однієї особи, гомозиготні за досліджуваними генами.

Чисті лінії отримують унаслідок самозапилення рослин або близько-спорідненого схрещування тварин упродовж кількох поколінь. Але горох посівний можна запилювати і перехресно. Це дає змогу здійснювати гібридизацію чистих ліній (*поміркуйте, як можна запобігти самозапиленню квіткових рослин*).

Попередники Г. Менделя також намагалися простежити успадкування різних варіантів ознак досліджуваних організмів, але успіху не досягли. На відміну від них, Г. Мендель сконцентрував свою увагу не на всьому комплексі різноманітних спадкових ознак, а лише на окремих. Тож на прикладі досліджень Г. Менделя можна пересвідчитись, *наскільки важливо в науці чітко сформулювати мету досліджень і ретельно продумати методи, за допомогою яких цієї мети можна досягнути*.

Ще одна особливість дослідів Г. Менделя – це чистота наукового досліду. Перед тим як схрещувати рослини, він переконувався, що має справу із чистими лініями. Крім того, результати досліджень Г. Мендель обробляв статистично, підраховуючи в кожному поколінні гібридів кількість нащадків з тими чи іншими варіантами ознак (*пригадайте, як називають ці методи*). Це дало змогу встановити закономірності передачі різних варіантів спадкових ознак у ряді поколінь гібридів, які розмножувалися статевим шляхом.

Які закономірності встановив Г. Мендель?

Свої дослідження Г. Мендель розпочав з *моногібридного схрещування*: він схрестив між собою дві чисті лінії гороху посівного, які відрізнялися за кольором насіння: відповідно жовтого та зеленого кольору (Р – батьківські форми). Насіння, яке утворювали нащадки, отримані внаслідок такого схрещування (F_1 – гібриди першого покоління), виявилось одноманітним – жовтого кольору (мал. 6.3). Так Г. Мендель встановив закон

одноманітності гібридів першого покоління: у фенотипі гібридів першого покоління проявляється лише один з двох варіантів ознаки, а саме – домігантний. Цю закономірність ще називають **законом домінування**.

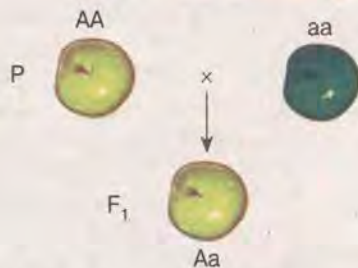
Схрещуючи чисті лінії гороху між собою, Г. Мендель отримав гетерозиготні (гібридні) форми. Отже, він застосував **гібридологічний метод досліджень**.

Потім Г. Мендель вирощував рослини з насіння, отриманого від гібридів першого покоління, і схрещував їх між собою. Їхні нащадки (гібриди другого покоління – F_2) утворили 8023 насінини, з яких 6022 були жовтого кольору, а 2001 – зеленого. Таким чином, серед насіння, утвореного гібридами другого покоління, знову з'явилися насінини зеленого кольору (рецесивний варіант ознаки), які становили приблизно $1/4$ від загальної кількості насіння, тоді як частка насіння жовтого кольору (домінантний варіант ознаки) складала приблизно $3/4$ (мал. 6.4).

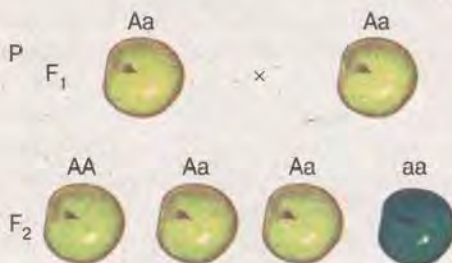
Г. Мендель здійснив подібні досліді і з вивчення успадкування інших ознак і скрізь отримав подібні результати. Цю закономірність названо **законом розщеплення**: при схрещуванні гібридів першого покоління між собою серед їхніх нащадків спостерігають явище розщеплення ознак: у фенотипі $1/4$ гібридів другого покоління проявляється рецесивний, а $3/4$ – домігантний варіанти ознак.

Розщеплення – це прояв обох варіантів ознаки (як домігантного, так і рецесивного) у нащадків гібридних особин, зумовлений розходженням у мейозі, алельних генів, які їх визначають.

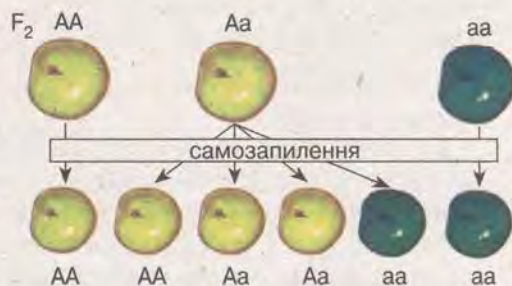
Г. Мендель простежив за успадкуванням домігантного і рецесивного варіантів ознак і в наступних поколіннях гібридів (мал. 6.5). Він звернув увагу на той факт, що з насіння зеленого кольору виростили рослини, які в разі самозапилення утворювали насіння лише зеленого кольору. А рослини, які проросли з насіння жовтого кольору, «поводили себе» по-різному: $1/3$ з них при самозапиленні утворювали насіння лише жовтого кольору, а $2/3$ формували насіння як жовтого, так і зеленого кольорів у співвідношенні 3:1. Таким чином, Г. Мендель дійшов висновку,



Мал. 6.3. Моногібридне схрещування: прояв закону одноманітності першого покоління



Мал. 6.4. Прояв закону розщеплення



Мал. 6.5. Розщеплення за генотипом рослин F_2 гороху посівного, в разі самозапилення



Мал. 6.6. Розщеплення за фенотипом варіантів ознак гороху посівного в разі дигібридного схрещування

що насіння жовтого кольору, хоча й подібне за фенотипом, але може розрізнятися генотипно. Натомість насіння, у фенотипі якого проявився рецесивний варіант ознаки (зелений колір), подібне за генотипом. Отже, усе насіння з рецесивним варіантом ознаки було гомозиготне. А серед насінин з домінантним варіантом ознаки траплялися як гомозиготні, так і гетерозиготні.

У подальших дослідженнях Г. Мендель ускладнив умови проведення дослідів: він обрав рослини, які відрізнялися різними варіантами двох (дигібридне схрещування) або більшої кількості (полігібридне схрещування) досліджуваних спадкових ознак. Зокрема, він схрестив між собою чисті лінії гороху посівного, представники яких формували жовте насіння з гладенькою поверхнею та зелене зі зморшкуватою (мал. 6.6). Отримані гібриди першого покоління (F_1) утворювали лише насіння жовтого кольору з гладенькою поверхнею (домінантні варіанти обох досліджуваних ознак). Таким чином, Г. Мендель спостерігав прояв закону одноманітності гібридів першого покоління.

Схрестивши гібриди першого покоління між собою, Г. Мендель виявив серед гібридів другого покоління (F_2) чотири фенотипні групи в таких співвідношеннях: приблизно 9 частин рослин утворювали насіння жовтого кольору з гладенькою поверхнею (315 насінин), 3 частини – жовтого кольору зі зморшкуватою поверхнею (101 насінина), ще 3 частини – зеленого кольору з гладенькою поверхнею (108 насінин), а 1 частина – зеленого кольору зі зморшкуватою поверхнею (32 насінини). З огляду на це він зробив висновки, що гени, які визначають забарвлення насіння та характер його поверхні, успадковуються незалежно. Але звідки в гібридів

другого покоління з'явилися нові варіанти фенотипів, не властиві батьківським формам?

Щоб пояснити отримані результати, Г. Мендель простежив успадкування різних варіантів кожної з двох ознак окремо. Співвідношення насіння різного кольору, яке утворювали гібриди другого покоління, виявилося таким: 12 частин насіння мало жовтий колір, а 4 – зелений. Тобто розщеплення за ознакою кольору, як і при моногібридному схрещуванні, становило 3 : 1. Те саме він спостерігав і при розщепленні за ознакою характеру поверхні насіння: 12 частин насіння мало гладеньку поверхню, а

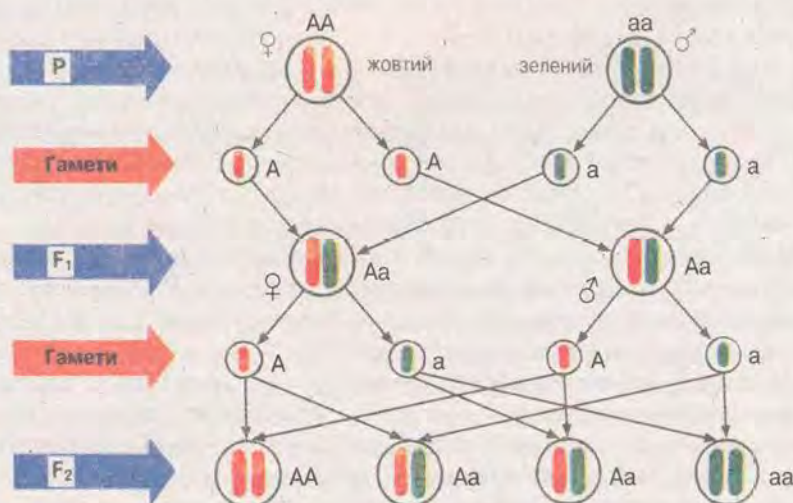
4 – зморшкувату. Таким чином, розщеплення за ознакою характеру поверхні насіння також складало 3 : 1.

На підставі отриманих результатів Г. Мендель сформулював **закон незалежного комбінування ознак**: *при ди- або полігібридному схрещуванні розщеплення за кожною ознакою відбувається незалежно від інших*. Тобто дигібридне схрещування за умови, що один з алельних генів повністю домінує над іншим, являє, по суті, два моногібридних, які ніби накладаються одне на одне, тригібридне – відповідно три і т. д.

Які цитологічні основи і статистичний характер законів спадковості?

Згодом гіпотеза, висунута Г. Менделем, знайшла своє експериментальне підтвердження. Згідно з нею, *гамети диплоїдного гібридного (гетерозиготного) організму «чисті», тобто кожна з його гамет має лише один алель певного гена і не може одночасно нести два чи більшу кількість його алелів*. Ці погляди Г. Менделя розвинув англійський генетик У. Бетсон. Їх названо **законом чистоти гамет**.

Гомозиготна диплоїдна особина формує лише один тип статевих клітин (вони мають лише домінантний або лише рецесивний алель певного гена), тоді як гетерозиготна – два типи в рівних кількостях (50 % з домінантним алелем певного гена і 50 % – з рецесивним). За допомогою малюнка 6.7 простежимо за поведінкою гомологічних хромосом у метозі під час моногібридного схрещування гомозиготних особин гороху посівного. Одна із цих особин гомозиготна за домінантним алелем, інша – за рецесивним. Для спрощення припустимо, що такі особини мають лише одну пару гомологічних хромосом (тобто кількість хромосом у диплоїдному наборі дорівнює двом: $2n = 2$), а кожна з них – містить лише один ген. Хромосома з домінантним алелем (A) позначена на малюнку жовтим кольором, а з рецесивним (a) – зеленим. Нащадки, отримані від схрещування гомозиготних за домінантним і рецесивним алелями особин (гібриди першого покоління), будуть гетерозиготними (їхній генотип – Aa). Це пояснюють



Мал. 6.7. Цитологічні основи моногібридного схрещування

тим, що одну хромосому з домінантним алелем вони отримують від одного з батьків, а іншу, з рецесивним – від іншого. Отже, такі рослини будуть одноманітними як за генотипом, так і за фенотипом.

Гібриди першого покоління, на відміну від батьків, утворюватимуть гамети двох типів: половина з них нестиме хромосому з домінантним алелем, половина – з рецесивним. Унаслідок схрещування гібридів першого покоління між собою в їхніх нащадків (гібридів другого покоління) можливі три варіанти генотипів: четверта їхня частина матиме хромосоми лише з домінантними (гомозиготи за домінантним алелем – AA), половина – одну хромосому з домінантним, другу – з рецесивним (гетерозиготи – Aa) і чверть – хромосоми лише з рецесивними (гомозиготи за рецесивним алелем – aa) алелями. За фенотипом три чверті насіння, яке утворюють гібриди другого покоління, матимуть жовте забарвлення (гомозиготи за домінантним алелем і гетерозиготи), а одна чверть – зелене (гомозиготи за рецесивним алелем).

Отже, якщо утворюється значна кількість гамет рівної життєздатності, то стає зрозумілим статистичний характер закону розщеплення. Він визначається рівною ймовірністю зустрічей гамет різних типів. Запишемо за допомогою решітки Пеннета хід схрещування батьківських особин, гомозиготних за домінантним та рецесивним алелями.

♀/♂	A	A
a	Aa	Aa
a	Aa	Aa

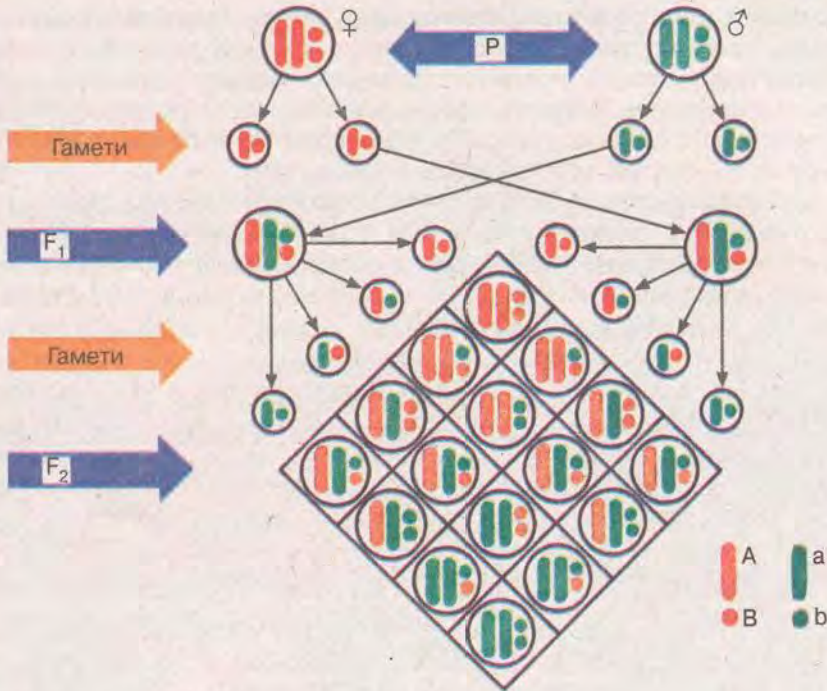
Нащадки, отримані внаслідок схрещування особин, гомозиготних за домінантним і рецесивним алелями, одноманітні: вони є гетерозиготами. Результати схрещування між собою гібридів першого покоління будуть такими.

♀/♂	A	a
A	AA	Aa
a	Aa	aa

Серед гібридів другого покоління можливе утворення трьох варіантів генотипу. За умови повного домінування домінантного алеля над рецесивним вони визначатимуть два варіанти фенотипу. З малюнка 6.7 стають зрозумілими і причини подальшого розщеплення внаслідок розмноження гібридів другого покоління за допомогою самозапилення. Гомозиготні особини формуватимуть гамети лише одного типу, тому серед їхніх нащадків і не спостерігають явища розщеплення. Гетерозиготні особини утворюватимуть гамети двох типів (з домінантним алелем і з рецесивним), тому серед їхніх нащадків будемо спостерігати розщеплення за фенотипом у співвідношенні 3 : 1.

Подібно можна продемонструвати цитологічні основи та статистичний характер закону незалежного комбінування ознак. Уявімо собі, що в диплоїдному наборі рослина має дві пари гомологічних хромосом ($2n = 4$), кожна з яких несе лише один ген (мал. 6.8).

Припустимо, що материнська рослина має хромосоми лише з домінантними алелями генів забарвлення і структури поверхні насіння, а батьківська – лише з відповідними рецесивними. Такі гомозиготні організми в процесі утворення гамет утворюватимуть один їхній тип – або лише з домінантними, або лише з рецесивними алелями. Отже, при схрещуванні батьківських форм усі нащадки (гібриди першого покоління)



Мал. 6.8. Цитологічні основи незалежного комбінування варіантів ознак при дигібридному схрещуванні: хромосоми, що несуть домінуючий алель, – жовтого кольору, рецесивний – зеленого

отримують по дві хромосоми з відповідними домінуючими алелями від материнського організму і по дві з рецесивними – від батьківського. Тож усі вони будуть гетерозиготними за генами забарвлення і структури насіння і формуватимуть чотири типи гамет у рівних кількостях. При цьому в двох з них алельні гени будуть поєднані так само, як і в гаметах вихідних батьківських форм, а в двох інших – у нових комбінаціях (рекомбінаціях).

Рекомбінація (від лат. *re* – префікс, який означає поновлення, повтор дій, і *комбінаціо* – сполучення) – **комбінування спадкового матеріалу батьків у генотипі нащадків**. Іншими словами, рекомбінація – це нові поєднання алелів різних генів у гаметах гібридів, які відрізняються від їхніх поєднань у гаметах батьків.

Унаслідок рівної ймовірності зустрічей гамет різних типів, які утворюють гібриди першого покоління, у їхніх нащадків (гібридів другого покоління) можливе формування дев'яти варіантів генотипів. Ці дев'ять варіантів генотипів, у свою чергу, визначатимуть чотири різні варіанти фенотипу. У двох з них поєднання станів ознак кольору насіння і структури її поверхні будуть у тих самих поєднаннях, як і у фенотипі вихідних батьківських форм (жовтий колір – гладенька поверхня насіння і зелений колір – зморшкувата поверхня), а в двох – у нових (рекомбінаціях) (жовтий колір – зморшкувата поверхня і зелений колір – гладенька поверхня). Таким чином, *рекомбінації є одним із джерел мінливості організмів*.

Результати схрещування батьківських форм, гомозиготних за домінуючими алелями генів забарвлення та структури поверхні насіння ($AABB$) та гомозиготних за рецесивними ($aabb$), розташованими у негомозиготних хромосомах, підтверджують закон одноманітності гібридів першого покоління: усі вони гетерозиготні за цими генами й утворюватимуть насіння жовтого кольору з гладенькою поверхнею.

Хід схрещування гібридів першого покоління між собою наведено на малюнку 6.6. Він свідчить, що серед гібридів другого покоління розщеплення за фенотипом буде таким: 9 частин насіння жовтого кольору з гладенькою поверхнею, 3 – жовтого зі зморшкуватою, 3 – зеленого з гладенькою і 1 – зеленого зі зморшкуватою.

♀/♂	AB	Ab	aB	ab
AB	$AABB$	$AABb$	$AaBB$	$AaBb$
Ab	$AABb$	$AAbb$	$AaBb$	$Aabb$
aB	$AaBB$	$AaBb$	$aaBB$	$aaBb$
ab	$AaBb$	$Aabb$	$aaBb$	$aabb$

За умови повного домінування домінуючих алелів над відповідними рецесивними, фенотип жовте насіння з гладенькою поверхнею буде визначатись чотирма варіантами генотипу ($AABB$, $AABb$, $AaBB$, $AaBb$), жовте зі зморшкуватою – двома ($Aabb$, $Aabb$), зелене з гладенькою – теж двома ($aaBB$, $aaBb$), а зелене зі зморшкуватою – одним ($aabb$).

Отже, запам'ятайте! Кількість фенотипних груп серед гібридів другого покоління залежить від того, якою кількістю генів, що успадковуються незалежно, відрізняються батьківські особини. Пригадайте, при моногібридному схрещуванні спостерігалось два варіанти фенотипів гібридів другого покоління (насіння жовтого та зеленого кольору), а при дигібридному – чотири (жовте гладеньке, жовте зморшкувате, зелене гладеньке та зелене зморшкувате насіння).

Кожен новий ген, який враховується під час схрещування, збільшує кількість варіантів гамет, які формують гібриди першого покоління, удвічі, а кількість варіантів генотипів гібридів другого покоління – утричі. Пригадайте, при моногібридному схрещуванні гібриди другого покоління мали три варіанти генотипів, а при дигібридному – дев'ять.

Таким чином, кількість типів гамет, які може продукувати гетерозигота, становитиме 2^n , кількість фенотипних груп – теж 2^n , а генотипних – 3^n , де n – кількість пар алелів, за якими ризняться батьки.

Нові терміни та поняття. Чисті лінії, розщеплення.



Запитання для повторення: 1. Як утворюються чисті лінії? 2. Сформулюйте закон одноманітності гібридів першого покоління. Чи справджується він при ди- чи полігібридному схрещуванні? 3. Про що говорить закон розщеплення? 4. Сформулюйте закон незалежного комбінування ознак. 5. Про що говорить закон чистоти гамет? 6. У чому полягає статистичний характер законів спадковості? 7. Які цитологічні основи законів спадковості? 8. У чому полягає біологічне значення рекомбінацій?

Проблемне завдання. Один зі способів нестатевого розмноження – вегетативний. Поміркуйте, чому за такого типу розмноження не спостерігають розщеплення ознак у потомстві.

Вчимося розв'язувати задачі з генетики.

Задача. У помідорів алель, який визначає кулясту форму плодів (**A**), домінує над алелем, що визначає грушоподібну (**a**). Від схрещування рослин, які утворюють кулясті плоди, утворилося 489 кущів, які утворювали кулясті плоди, та 183, що формували грушоподібні плоди. Визначте генотипи батьківських форм та нащадків.

Алгоритм розв'язку задачі на моногібридне схрещування.

1. Оскільки при схрещуванні кущів помідорів, які утворювали кулясті плоди, отримано нащадків, які формували як кулясті, так і грушоподібні, ми можемо зробити висновок, що ці рослини були гетерозиготними (їхній генотип – **Aa**).

2. Аналізуємо характер розщеплення серед гібридів першого покоління (F_1): 489 кущів, які утворювали кулясті плоди (домінантний фенотип), та 183 кущі, які формували грушоподібні плоди (рецесивний фенотип), – це приблизно 3 : 1.

3. Робимо висновок: такий характер розщеплення (згідно із законом розщеплення) спостерігають при схрещуванні гетерозиготних особин (**Aa** × **Aa**).

4. Щоб довести свій висновок, записуємо хід схрещування між гетерозиготними особинами.

§ 7. ЯВИЩЕ ЗЧЕПЛЕНОГО УСПАДКУВАННЯ. ХРОМОСОМНА ТЕОРІЯ СПАДКОВСТІ

Аби краще засвоїти матеріал цього параграфу, слід пригадати: що таке кросинговер та аналізуюче схрещування? Які хромосоми називають гомологічними і негомологічними? Як відбувається мейоз? Яка будова ДНК?

Учені, намагаючись повторювати досліди Г. Менделя на різних організмах (не тільки на рослинах, а й на тваринах), часто спостерігали варіанти розщеплення, які не відповідали очікуваним згідно із законами спадковості. Деякі з причин цього ми згадували раніше: це й проміжний характер успадкування, кодомінантність, вплив летальних алелів. Одна з основних причин відхилень варіантів розщеплення від передбачених законами спадковості – це *явище зчепленого успадкування*.

У чому проявляється явище зчепленого успадкування?

Закон *незалежного комбінування ознак* базується на таких положеннях:

- розвиток різних варіантів ознак зумовлений алельними генами, які розташовані в однакових локусах у гомологічних хромосомах;
- гамети та інші гаплоїдні клітини, які мають по одній хромосомі з кожної пари гомологічних хромосом, несуть лише один алельний ген з певної їхньої кількості;
- гени, які контролюють розвиток ознак, що успадковуються незалежно, розташовані в негомологічних хромосомах.

Коли ми доводили статистичний характер законів спадковості, вивчених Г. Менделем, то для спрощення припускали, що кожна хромосома несе лише один алель одного гена. Але кількість спадкових ознак організмів значно перевищує кількість їхніх хромосом у гаплоїдному наборі. Наприклад, у гаплоїдному наборі мухи дрозофіли всього чотири хромосоми, а кількість структурних генів, які визначають різні спадкові ознаки становить близько 14 тис. Відповідно, у кожній хромосомі є не один, а багато генів.

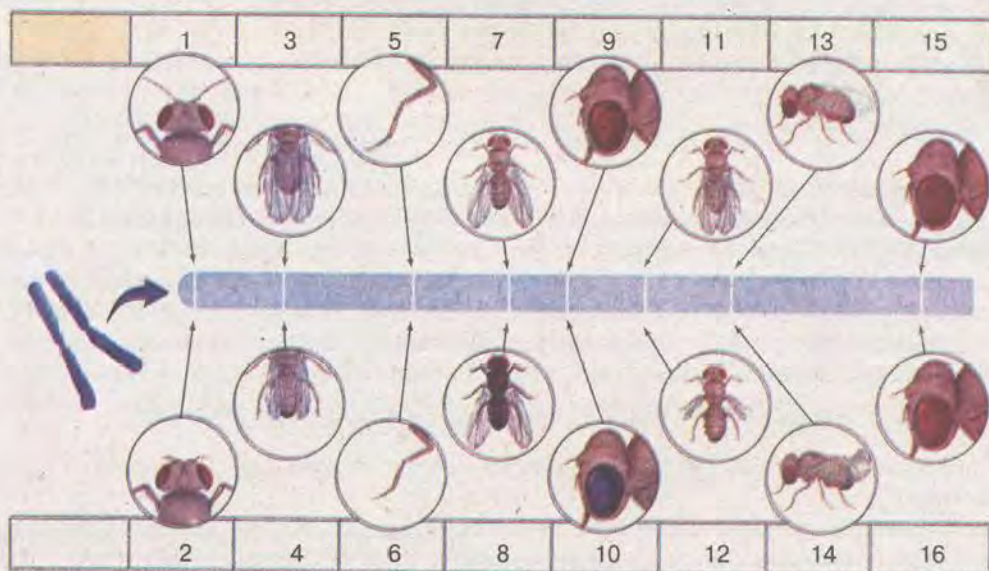
Отже, разом з ознаками, які успадковуються незалежно одна від одної існують і такі, які успадковуються зчеплено, оскільки контролюються генами, розташованими в одній хромосомі.



Гени однієї хромосоми утворюють окрему групу зчеплення.

На малюнку 7.1 наведено частину генетичної карти хромосоми мухи дрозофіли з позначенням груп зчеплення. Кількість таких груп в організмів певного виду дорівнює кількості нестатевих хромосом (аутосом) та типів статевих хромосом. Наприклад, у самки дрозофіли кількість груп зчеплення становить 4, тоді як у самців – 5 (оскільки X- та Y-хромосоми відрізняються за набором генів). Так само в жінок кількість груп зчеплення становить 23, а в чоловіків – 24.

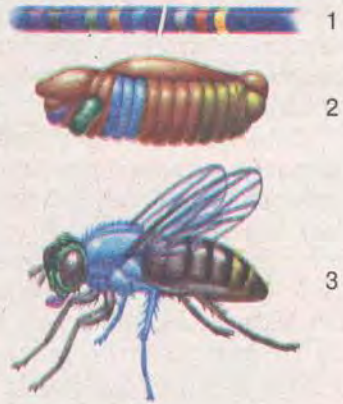
Генетичними картами хромосом називають схеми, на яких показано порядок розташування генів у хромосомі та відносні відстані між ними. Такі карти мають не тільки теоретичний інтерес, а й широке використання в селекції та генній інженерії.



Мал. 7.1. Група зчеплення, позначена на генетичній карті хромосоми мухи дрозофіли: 1 – довгі вусики; 2 – короткі вусики; 3 – довгі крила; 4 – короткі крила; 5 – довгі лапки; 6 – короткі лапки; 7 – сіре тіло; 8 – чорне тіло; 9 – червоні очі; 10 – фіолетові очі; 11 – нормальні крила; 12 – редуковані крила; 13 – рівні крила; 14 – вигнуті крила; 15 – червоні очі; 16 – коричневі очі



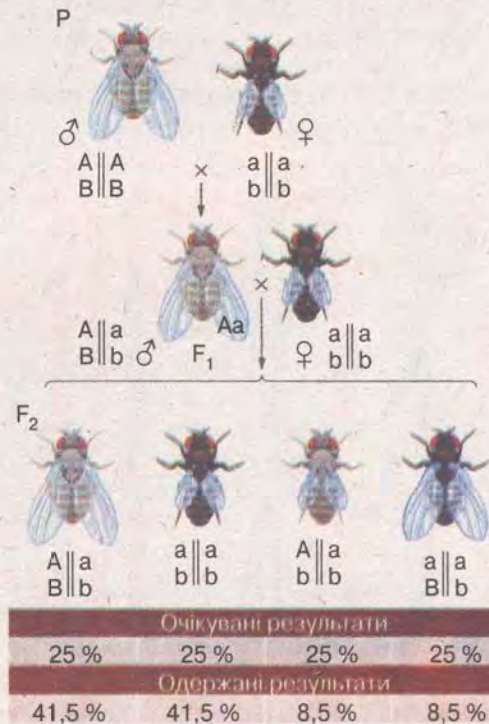
Мал. 7.2. Т.Х. Морган (1866–1945)



Мал. 7.3. Дрозофіла – класичний об'єкт генетичних досліджень: 1 – ділянка хромосоми; 2 – лялечка; 3 – доросла комаха (кольорами схематично показано гени і ознаки, розвиток яких вони зумовлюють)

Явище зчепленого успадкування досліджував видатний американський генетик Т.Х. Морган (мал. 7.2). Як свого часу Г. Мендель, Т.Х. Морган вдало обрав об'єкт для експериментів – муху дрозофілу (мал. 7.3). Цих комах легко утримувати в лабораторіях, для них характерні висока плодючість і швидка зміна поколінь (за оптимальних умов утримання кожне нове покоління з'являється щопівтора-два тижні), невелика кількість хромосом (у диплоїдному наборі – 8). Оскільки дрозофіла розвивається з повним перетворенням, є можливість вивчати активність генів на різних фазах розвитку.

Явище зчепленого успадкування Т.Х. Морган довів за допомогою такого досліді (мал. 7.4). Самців дрозофіли, гомозиготних за доміантними алелями забарвлення тіла (сіре) і форми крил (нормальна), він схрестив із самками, гомозиготними за рецесивними алелями відповідних генів (чорне забарвлення тіла – недорозвинені крила). Усі гібриди першого покоління, отримані від такого схрещування, були гетерозиготними за обома генами, мали



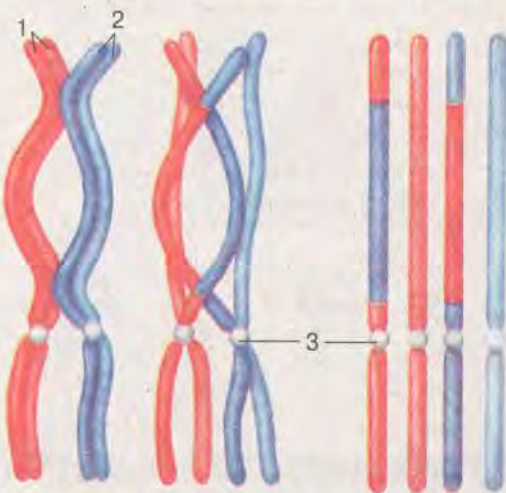
Мал. 7.4. Зчеплене успадкування деяких ознак у дрозофіли

сіре забарвлення тіла і крила нормальної форми. Щоб з'ясувати генотип гібридів першого покоління, Т.Х. Морган здійснив аналізуюче схрещування: схрестив їх з особинами, гомозиготними за рецесивними алелями відповідних генів.

Теоретично серед нащадків, отриманих від такого схрещування, можна очікувати два варіанти розщеплення. Якби гени, що визначають забарвлення тіла і форму крил, були розташовані в негомологічних хромосомах, тобто успадковувалися незалежно, розщеплення мало бути таким: 25 % особин із сірим тілом і нормальною формою крил, 25 % – із сірим тілом і недорозвиненими крилами, 25 % – із чорним тілом і нормальними крилами і 25 % – із чорним тілом і недорозвиненими крилами (тобто в співвідношенні 1 : 1 : 1 : 1). Але якби ці гени були розташовані в одній хромосомі й успадковувалися зчеплено, то серед нащадків можна було б очікувати 50 % особин із сірим тілом і нормальною формою крил і 50 % – із чорним тілом і недорозвиненими крилами (тобто у співвідношенні 1 : 1).

Практично отримані результати були такими: 41,5 % нащадків мали сіре тіло і нормальну форму крил, 41,5 % – чорне тіло і недорозвинені крила, 8,5 % – сіре тіло і недорозвинені крила і 8,5 % – чорне тіло і нормальну форму крил. Отримане внаслідок аналізуючого схрещування розщеплення за фенотипами, подібними до батьківських форм, наближувалося до 1 : 1 (як у разі зчепленого успадкування). Але серед нащадків були й два інші варіанти фенотипів, які можна було б очікувати тоді, коли б гени забарвлення тіла і форми крил розташовувалися в негомологічних хромосомах й успадковувалися незалежно. Проте їхня кількість виявилася занадто малою.

Як Т.Х. Морган пояснив отримані результати? Він припустив, що гени, які визначають забарвлення тіла мух і форму їхніх крил, розташовані в



Мал. 7.5. Схематичне зображення процесу кросингверу: 1 – сестринські хроматиди однієї з гомологічних хромосом; 2 – сестринські хроматиди іншої гомологічної хромосоми; 3 – центромери

одній хромосомі, тож успадковуються зчеплено. Але під час утворення статевих клітин, у процесі мейозу, гомологічні хромосоми здатні обмінюватися своїми гомологічними ділянками (кросингвер) (мал. 7.5). Кросингвер підсилює мінливість, забезпечуючи утворення нових варіантів поєднань алелів. При цьому можливий обмін декількома алельними генами або ділянками одного гена обох або однієї нитки ДНК.

Дослідження кросингверу, проведені на різних організмах, дали змогу виявити такі закономірності:

Гени розташовані в хромосомі по її довжині в лінійному порядку, тобто один за одним.

Сила зчеплення між двома генами, розташованими в одній хромосомі, обернено пропорційна відстані

між ними. Чим більша ця відстань, тим частіше відбувається кросинговер.

У довгих хромосомах є гени, розташовані на їхніх різних полюсах. Ознаки, які вони визначають, можуть успадковуватися незалежно, так само як і ознаки, що визначаються генами, розташованими в негомологічних хромосомах.

Частота кросинговеру між двома генами, розташованими в одній хромосомі, є величиною відносно постійною для кожної конкретної пари генів. Утім на неї можуть впливати деякі фактори зовнішнього і внутрішнього середовища (зміни в будові окремих хромосом, які ускладнюють або унеможливають процес кросинговеру, висока або низька температура, рентгенівські промені, деякі хімічні сполуки тощо). У деяких організмів виявлено залежність частоти кросинговеру від віку (наприклад, у дрозофіли) або статі (миші, кури).

Відносну постійність частоти кросинговеру між різними парами генів однієї групи зчеплення використовують як показник відстані між окремими генами, а також для визначення послідовності їх розташування в хромосомі. Зокрема, визначення частот кросинговеру між різними парами генів використовують для складання генетичних карт хромосом (див. мал. 7.1).

Відстань між двома генами однієї хромосоми вимірюють у сантиморганах (сМ) (названо на честь Т.Х. Моргана): 1 сантиморган відповідає такій відстані між двома генами, за якої процес кросинговеру відбувається в 1 гаметі з кожної сотні, тобто з імовірністю 1 %: 1 сМ = 1 %. Слід зазначити, що за відстані в 50 сантиморганів і більше гени успадковуються незалежно, так, наче вони розташовані в негомологічних хромосомах.

У чому полягає хромосомна теорія спадковості?

Результати досліджень Т.Х. Моргана і його співробітників стали підґрунтям для хромосомної теорії спадковості. Вона багато в чому визначила подальший розвиток не лише генетики, а й біології в цілому. Ця теорія, зокрема, дала змогу з'ясувати матеріальну основу законів спадковості, встановлених Г. Менделем, і те, чому в певних випадках характер успадкування тих чи інших ознак від них відхиляється.

Основні положення хромосомної теорії спадковості такі:

- гени розташовані в хромосомах у лінійному порядку;
- різні хромосоми мають неоднакові набори генів, тобто кожна з негомологічних хромосом має свій унікальний набір генів;
- кожний ген розташований у хромосомі у певному місці – локусі; аallelні гени займають у гомологічних хромосомах однакові локуси;
- усі гени однієї хромосоми утворюють групу зчеплення, завдяки чому відбувається зчеплене успадкування деяких ознак;
- сила зчеплення між двома генами, розташованими в одній хромосомі, обернено пропорційна відстані між ними;
- зчеплення між генами однієї групи порушується внаслідок обміну ділянками гомологічних хромосом у профазі першого мейотичного поділу (процес кросинговеру).

Нові терміни та поняття. Зчеплене успадкування, група зчеплення.



Запитання для повторення: 1. За яких умов виконується закон незалежно го комбінювання ознак? 2. Із чим пов'язане явище зчепленого успадкуванн ознак? 3. Чим визначається кількість груп зчеплення в організмів певного виду? 4. Яке біологічне значення кросинговеру? Які закономірності виявили вчені під час дослідження процесу кросинговеру? 5. Які основні положенн хромосомної теорії спадковості?

Проблемне завдання. Поясніть, як можна довести, що гени розташовані в хромосомі в лінійному порядку. Як складають генетичні карти хромосом?



Творче завдання. Поміркуйте, які іще тварини могли б стати класичним об'єктом генетичних досліджень.

Вчимося розв'язувати задачі з генетики.

Задача. У лабораторії під час схрещування гетерозиготних сірих довгокрилих самок дрозофіл із чорним короткокрилим самцем у потомстві виявилось 83 сірі довгокрилі мухи, 79 чорних короткокрилих, 18 чорних довгокрилих, 17 сірих короткокрилих. Визначте генотип батьків і потомства. Поясніть причину виникнення чотирьох фенотипних груп особин.

Алгоритм розв'язку задачі на зчеплене успадкування.

1. Аналізуючи умови задачі, можемо з'ясувати генотипи батьків: дигетерозиготна самка схрещується із самцем, гомозиготним за обома рецесивними аелями.

2. Аналізуючи характер розщеплення серед нащадків, отриманих від такого схрещування: 42,1 % сірих довгокрилих мух, 41,6 % чорних короткокрилих, 9,5 % чорних довгокрилих та 8,9 % сірих короткокрилих; можна зробити висновок, що ми маємо справу зі зчепленим успадкуванням. Воно порушується внаслідок кросинговеру, завдяки чому з'являються особини з новими комбінаціями ознак: 18 чорних довгокрилих (9,5 %) та 17 сірих короткокрилих (8,9 %).

Висновок: генотипи нащадків будуть такими:

$$\begin{array}{cccc} Aa & aa & Aa & aa \\ Bb' & bb' & bb' & Bb' \end{array}$$

§ 8. ГЕНЕТИКА СТАТІ. УСПАДКУВАННЯ, ЗЧЕПЛЕНЕ ЗІ СТАТТЮ



Аби краще засвоїти матеріал цього параграфа, слід пригадати: який каріотип у дрозофіли? Чим відрізняються хромосомні набори чоловіка і жінки? Що таке статеві хромосоми та аутосоми, що таке партеногенез? Які рослини називають дводомними? Які статеві гормони утворюються в організмі людини?

Визначення статі організмів під час їхнього індивідуального розвитку – одна з найцікавіших проблем біології.

Як визначається стать різних організмів?

Ще наприкінці XIX сторіччя вчені звернули увагу на те, що хромосомні набори самців і самок різняться за будовою хромосом однієї з пар. У диплоїдних нестатевих клітинах самок багатьох видів тварин хромосоми всіх пар подібні за будовою, тоді як у самців хромосоми однієї з пар

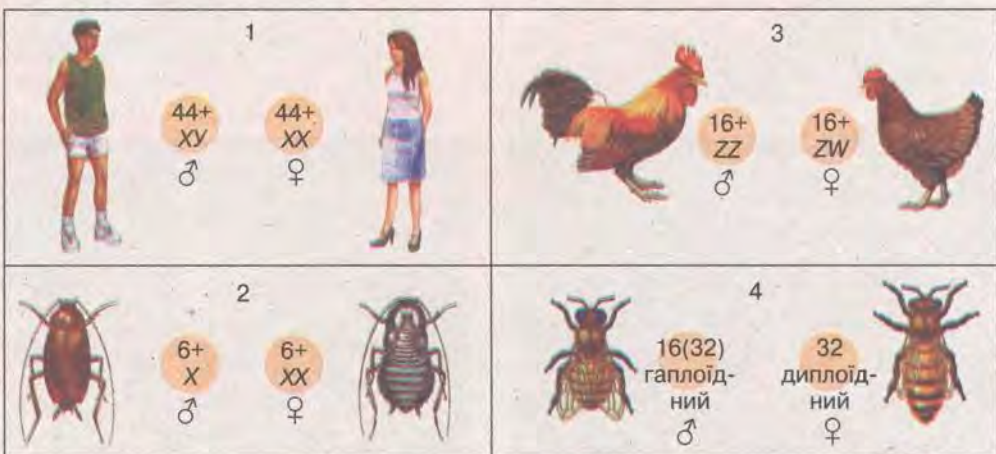
розрізняються. Такі хромосоми назвали *статевими*, або гетерохромосомами. Наприклад, у самців дрозоділ одна зі статевих хромосом має паличкоподібну форму (X-хромосома), інша – гачкоподібну (Y-хромосома). У самок дрозоділ обидві статеві хромосоми мають однакову будову (X-хромосоми), тож їхній каріотип можна умовно позначити як $6A + XX$, а каріотип самців – $6A + XY$ (символом «А» позначають нестатеві хромосоми – *аутосоми*, однакові за будовою в особин різної статі). Різні набори хромосом притаманні й дводомним рослинам.

Оскільки під час мейозу гомологічні хромосоми розходяться до різних гамет, то в особин однієї статі формується лише один тип гамет (*гомогаметна стать*; від грец. *гомойос* – однаковий та *гамете* – жінка або *гаметес* – чоловік), тоді як у особин протилежної – два (*гетерогаметна стать*; від грец. *гетерос* – інший).

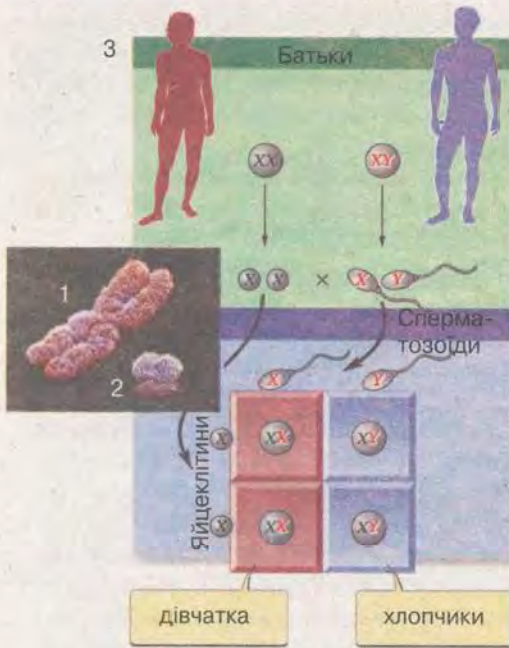
У багатьох організмів гомогаметною статтю є жіноча, а гетерогаметною – чоловіча (мухи, клопи, жуки, ссавці, більшість видів риб, деякі земноводні і дводомні рослини тощо), а в інших – навпаки (метелики, плазуни, птахи, деякі риби і земноводні) (мал. 8.1). У деяких видів особини різних статей відрізняються за кількістю статевих хромосом. Так, у коників або таргана чорного в диплоїдному наборі самки є обидві статеві хромосоми, а самця – лише одна. В організмів, у яких гетерогаметна стать жіноча, статеві хромосоми мають інше умовне позначення: статеві хромосоми, які зустрічаються в обох статей, позначають літерою Z, а ту, яка зустрічається лише в гетерогаметній (жіночій), – W.

У більшості роздільностатевих організмів *стать майбутньої особини визначається в момент запліднення*. Вона залежить від того, скільки і які зі статевих хромосом поєднуються в зиготі. Такий варіант визначення статі називають *сингамним*. Його спостерігають у ссавців.

У процесі розвитку статі у ссавців можна виділити два основні етапи. Хромосомний склад зиготи визначає, у якому напрямі розвиватимуться статеві залози. Якщо в каріотипі зиготи присутні X- та Y-хромосоми,



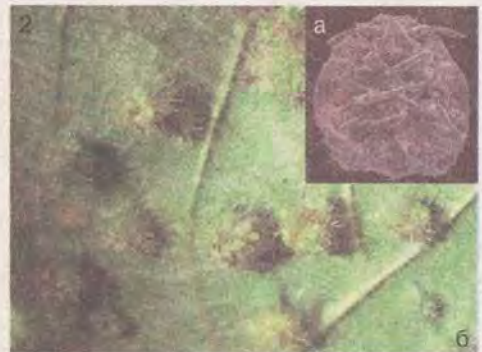
Мал. 8.1. Механізм визначення статі: 1 – X–Y у ссавців; 2 – X–0 у деяких комах; 3 – Z–W у птахів; 4 – гапло-диплоїдний у бджіл (спочатку у самців гаплоїдний (16), а потім число хромосом подвоюється (32))



Мал. 8.2. Механізм визначення статі у людини: 1 – X-хромосома; 2 – Y-хромосома; 3 – визначення статі в людини

У деяких безхребетних тварин (наприклад, коловертки (мал. 8.3, 1), багатоцетинкового черва динофіліуса тощо) стать майбутньої особи визначається ще до моменту запліднення. Ці тварини можуть утворювати яйцеклітини двох типів: великі, багаті на жовток, і дрібні, з невеликим запасом поживних речовин. З яйцеклітин першого типу розвиваються лише самки, а другого – самці.

Ще один приклад – комаха філоксера (мал. 8.3, 2). Наприкінці літа одні самки філоксери відкладають яйця, з яких розвиваються самці, інші – відкладають яйця, з яких розвиваються самки.



Мал. 8.3. Безхребетні тварини, стать яких визначається до запліднення: 1 – коловертка; 2 – філоксера (а – комаха, б – виноградний листок, пошкоджений філоксерою)



1



2

Мал. 8.4. Тварини, на формування статі яких впливають біологічно активні речовини:
1 – бонелія; 2 – креветка роду Спонгікола

У деяких видів черепах, ящірок і крокодилів на формування статі впливає температура, за якої розвиваються яйця. У крокодилів та ящірок у разі підвищення температури докільля з яєць вилуплюється більше самців, у черепах – самок.

У певних організмів на формування статі майбутньої особини можуть впливати біологічно активні речовини. Наприклад, у морської червоподібної тварини – бонелії (мал. 8.4, 1) – личинки, які прикріплюються до поверхні дна, розвиваються у великих (до 1 м завдовжки) самок. А ті з них, які потрапляють на хоботок самки, під впливом її гормонів перетворюються на карликових самців (1–3 мм завдовжки). Подібне явище відоме й для деяких ракоподібних. Наприклад, у порожнині губок мешкають креветки роду Спонгікола. Вони потрапляють туди на стадії личинки, ростуть і потім вже не здатні вибратися звідти. Перша личинка, яка потрапила в порожнину губки, завжди перетворюється на самку, а друга – під впливом біологічно активних речовин, які виробляє перша, перетворюється на самця (мал. 8.4, 2).

У таких суспільних комах, як медоносна бджола (мал. 8.1, 4), джмелі, мурашки стать залежить від кількості наборів хромосом зиготи. Самки цих комах утворюють яйця двох типів: запліднені і незапліднені (партеногенетичні). З незапліднених яєць розвиваються самці, а із запліднених – самки. Таким чином, самки мають диплоїдний набір хромосом, самці – спочатку гаплоїдний, але згодом кількість хромосом подвоюється.

У деяких видів риб і земноводних під час зародкового розвитку одночасно закладаються зачатки як чоловічих, так і жіночих статевих залоз (явище гермафродитизму). У процесі подальшого розвитку спочатку розвивається лише один із цих типів. Наприклад, самці риб-чистильників роду Лаброїдес (мал. 8.5) мають «гареми» з кількох самок. Після загибелі самця його функції перебирає на себе одна із самок, у якої з недиференційованих статевих зачатків розвиваються сім'яники.

Зміну статі під час індивідуального розвитку можна спостерігати і в кільчастого черва офріотроха. Молоді особини цієї тварини спочатку стають сам-



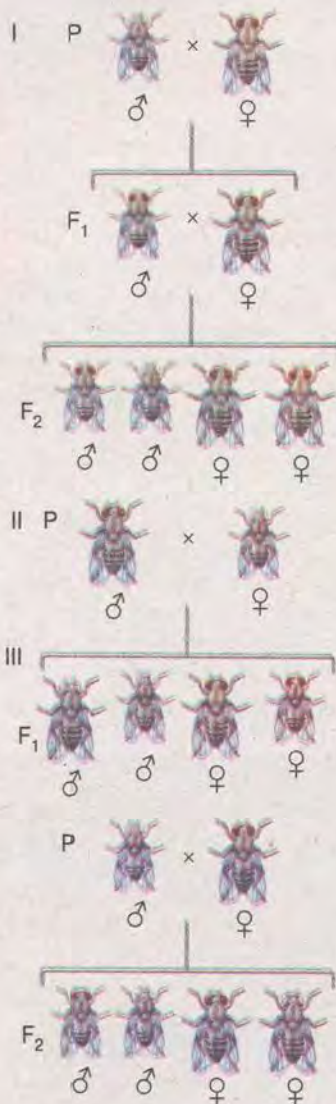
Мал. 8.5. Риба-чистильник роду Лаброїдес за «роботою»

цями, а сягнувши певних розмірів, перетворюються на самок. Подібні приклади зміни статі протягом життя відомі також серед ракоподібних риб (наприклад, в акваріумних риб-мечоносців самки, сягнувши певного віку, здатні перетворюватись на самців).

Чим визначається співвідношення статей в популяціях?

У популяціях організмів, стать яких визначається в момент запліднення, співвідношення самців і самок, згідно із законом розщеплення, має становити 1 : 1.

♀/♂	X	Y
X	XX	X ^Y
X	XX	X ^Y



Мал. 8.6. Успадкування, зчеплене зі статтю, у дрозофіл

Але в природі таке співвідношення статей часто не витримується, тому що в самців і самок різний рівень смертності. Вищий рівень смертності зазвичай серед особин гетерогаметної статі, оскільки в Y-хромосомі через її менші розміри відсутні деякі алельні гени, наявні в X-хромосомі. Тому у фенотипі особин гетерогаметної статі можуть проявитися летальні або напівлетальні рецесивні алелі. Наприклад, у шовковичного шовкопряда число самців перевищує число самок, оскільки від певного вірусного захворювання частіше гине гусінь, з якої мали б розвиватися самки (гетерогаметна стать).

У чому проявляється успадкування, зчеплене зі статтю?

Існують деякі ознаки, на характер успадкування яких впливає стать організму. Це пояснюють неоднаковим складом генів, які містять X- та Y-хромосоми.

Явище успадкування ознак, зчеплених зі статтю, вивчав Т.Х. Морган. Він схрестив чисті лінії самок дрозофіли, які мали червоний пігмент очей, із самцями, які були його позбавлені (мали білі очі) (мал. 8.6, I). Усі гібриди першого покоління мали червоні очі. Серед гібридів другого покоління, отриманих унаслідок схрещування гібридів першого покоління між собою, усі самки мали червоні очі, тоді як половина самців мала червоні очі, а інша – білі. Одночасно він схрестив білооких самок з червонооокими самцями (мал. 8.6, II). Серед гібридів першого покоління спостерігалось таке розщеплення за фенотипом: усі самки мали червоні очі, а всі самці – білі. При схрещуванні гібридів першого покоління між собою серед їхніх

алель рудого забарвлення



алель чорного забарвлення



Мал. 8.7. Визначення черепахового забарвлення в кішок

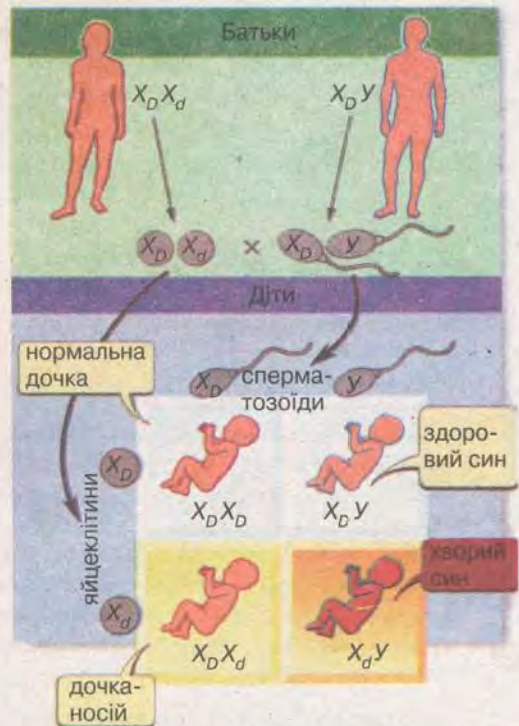
нащадків спостерігався інший варіант розщеплення: 50 % особин кожної статі мали червоні очі, а інші 50 % – білі (мал. 8.6, III).

Такі результати двох варіантів схрещування Т.Х. Морган пояснив тим, що ген, який визначає пігментацію очей, розташований в Х-хромосомі, а Y-хромосома його позбавлена і тому на успадкування цієї ознаки не впливає.

У кішок зчеплено зі статтю успадковуються певні види забарвлення шерсті. Відомо, що коти ніколи не мають черепахового забарвлення (руді і чорні плями на білому тлі): вони мають або темні плями, або руді. Це пояснюють тим, що алельні гени, які визначають руде або чорне забарвлення шерсті, розташовані лише в Х-хромосомі. Жоден з алелів не домінує над іншим, тому кішки, гетерозиготні за цим геном, мають черепахове забарвлення шерсті (мал. 8.7).

У людини зчеплено зі статтю успадковується майже 150 ознак, зокрема деякі захворювання (дальтонізм, гемофілія тощо). Дальтонізм (нездатність розпізнавати деякі кольори) визначається рецесивним алелем, розташованим в Х- і відсутнім в Y-хромосомі. Тому чоловік із цим алелем завжди хворіє на дальтонізм. У жінок відповідне порушення сприйняття кольорів виявляється лише в особин, гомозиготних за рецесивним алелем. А гетерозиготні жінки фенотипно здорові, хоча і є носіями цього алеля (мал. 8.8).

Так само успадковується і гемофілія (нездатність крові зсідатися, унаслідок чого людина може загинути навіть за незначних ушкоджень кровоносних судин). Рецесивний алель, який зумовлює це захворювання, передається з покоління в покоління синам гетерозиготними жінками-носіями.



Мал. 8.8. Механізм успадкування дальтонізму в людини: X_D – домінантний алель; X_d – рецесивний

Нові терміни та поняття. Гомо- та гетерогаметна стать.



Запитання для повторення: 1. Які можливі механізми визначення статі відмі в роздільностатевих організмів? 2. Яку стать називають гетерогаметною яку – гомогаметною? 3. Чим визначається успадкування, зчеплене зі статтю? 4. Чим можна пояснити той факт, що гетерогаметна стать менш життєздатна порівняно з гомогаметною?

Проблемне завдання. У людини спостерігають мутацію за статевими хромосомами, коли клітини містять лише одну X-хромосому, тобто хромосомний набір дорівнює 45, а не 46. Чому не існує людей, які мають лише Y-хромосому без X-хромосоми? Відповідь поясніть.



Творче завдання. З'ясуйте, за допомогою якого методу можна визначити стать тварини, якщо самці і самки не розрізняються за особливостями будови.

Вчимося розв'язувати задачі з генетики

Задача. Визначте ймовірність народження в батьків сина або доньки, хворих на гемофілію, у випадку: а) коли батько здоровий, а мати – носій рецесивного алеля гемофілії; б) батько хворий на гемофілію, а мати – гомозиготна за відповідним домінантним алелем.

Алгоритм розв'язку задачі на успадкування, зчеплене зі статтю.

1. Визначаємо генотипи батьків: генотип здорового батька – $X_H Y$, генотип гетерозиготної матері – $X_H X_h$.

2. Запишемо хід схрещування $P \text{ } \overset{\text{♀}}{X_H X_h} \times \overset{\text{♂}}{X_H Y}$.

Відповідь: у таких батьків усі доньки народяться здоровими, хоча половина з них – будуть носіями рецесивного алеля гемофілії; половина ж синів будуть хворими на гемофілію.

3. У випадку хворого батька та здорової матері, гомозиготної за домінантним алелем, хід схрещування буде таким: $P \text{ } \overset{\text{♀}}{X_H X_H} \times \overset{\text{♂}}{X_h Y}$.

Відповідь: у таких батьків усі діти будуть здоровими, але всі дівчата будуть гетерозиготними – носіями рецесивного алеля гемофілії.

♀/♂	X_H	Y
X_H	$X_H X_H$	$X_H Y$
X_h	$X_H X_h$	$X_h Y$

♀/♂	X_h	Y
X_H	$X_H X_h$	$X_H Y$
X_H	$X_H X_h$	$X_H Y$

§ 9. ГЕНОТИП ЯК ЦІЛІСНА СИСТЕМА. ЦИТОПЛАЗМАТИЧНА СПАДКОВІСТЬ



Аби краще засвоїти матеріал цього параграфу, слід пригадати: що таке ген, геном, генетичний код, рекомбінація, транскрипція, кросингвер? У чому полягає автономія мітохондрій та пластид у клітині? Які гени називають структурними та регуляторними? Що таке плазмід, нуклеоїд?

Яка організація геному в різних організмів?

Тривалий час, доки не було з'ясовано структуру нуклеїнових кислот і генетичний код, ген вважали неподільною одиницею спадкової інформації, рекомбінації і мутації. Але згодом з'ясували, що мутації можуть зачі-

пати не цілісний ген, а лише певну його частину. Так само і під час кросинговеру гомологічні хромосоми можуть обмінюватись як цілісними генами, так і їхніми частинами. Мінімальна ділянка молекули нуклеїнової кислоти, яка може розділятися під час кросинговеру, становить усього 1–2 пари нуклеотидів.

Ген є цілісною функціональною одиницею спадковості, оскільки будь-які порушення його структури змінюють закодовану в ньому інформацію або призводять до її втрати.

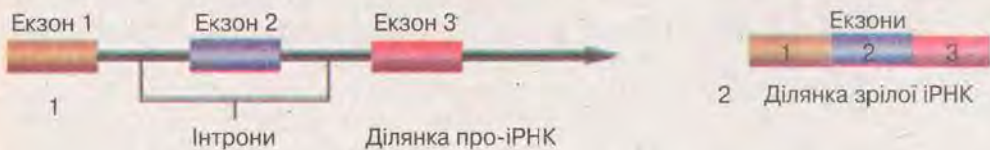
У різних організмів кількість генів у геномі може значно варіювати. Найпростіше організований геном вірусів. Він може включати від декількох генів до декількох сотень. Геном прокаріотів складніший, наприклад ДНК кишкової палички складається з $4,6 \cdot 10^6$ пар нуклеотидів, а кількість структурних генів – приблизно 4100. Геном еукаріотів іще складніший: геном дрозоді складається з майже $1,1 \cdot 10^8$ пар нуклеотидів і нараховує приблизно 14 000 структурних генів. У геномі людини кількість структурних генів близько 20 000–25 000.

Дослідження генома різних еукаріотичних організмів показали, що кількість ДНК у ядрі перевищує необхідну для кодування всіх структурних генів більше ніж у 10 разів. Причини цього явища різні. По-перше, ДНК еукаріотів містить велику кількість послідовностей нуклеотидів, кожна з яких повторюється до сотень тисяч разів. По-друге, частина ДНК взагалі не несе генетичної інформації. По-третє, є багато регуляторних генів, які не кодують структуру білків або РНК.

Гени еукаріотів складаються з окремих блоків, одні з яких – *екзони* (від англ. *експрешн* – вираження) несуть інформацію про структуру певних сполук (наприклад, білків), а інші – *інтрони* (від англ. *інтервенін секвенс* – проміжна послідовність) – ні (мал. 9.1). Окремі інтрони можуть включати від 100 до 1 000 000 пар нуклеотидів і більше. Кількість інтронів усередині окремих генів може бути різною (у гені, який кодує структуру гемоглобіну, – 2, білка яйця – 7, білка-колагену курки – 51). Кількість інтронів специфічні для кожного гена.

Гени копіюються в молекулі-попередниці іРНК (про-іРНК)¹, звідки інтрони видаляються за допомогою особливих ферментів, а екзони залишаються і сполучаються ковалентними зв'язками в певному порядку. Так утворюється зріла іРНК. Цей процес називають *сплайсингом* (від англ. *сплайс* – сполучати) (мал. 9.1).

Тривалий час у генетиці існувало правило, згідно з яким кожний ген визначає синтез одного певного білка («один ген – один білок»). Проте по-



Мал. 9.1. Структура іРНК до (1) та після (2) процесу сплайсингу

¹ У сучасній науковій літературі частіше використовують термін мРНК (матрична РНК) замість іРНК.

дальші дослідження показали, що відношення «ген-ознака» значі складніші, ніж здавалося раніше. Це пов'язано з явищами взаємодії н алельних генів і множинної дії генів.

Як взаємодіють між собою неалельні гени?

Ми згадували такі варіанти взаємодії алельних генів: повне і неповн домінування, кодомінантність. На формування певних варіантів ознак може впливати також *взаємодія двох або більшої кількості неалельних генів*. Така взаємодія може відбуватись у різних формах.

Один з типів взаємодії неалельних генів проявляється в тому, що певний алель одного гена пригнічує прояв у фенотипі алеля іншого, неалельного.

У курей є ген, який визначає той чи інший варіант оперення: кури з генотипом *CC* або *Cc* повинні мати певне забарвлення оперення, тоді як з генотипом *cc* – біле. Але існує неалельний ген, домінантний алель якого пригнічує прояв іншого, неалельного гена, що визначає забарвлення оперення. Тому кури, гомозиготні (*II*) за домінантним алелем або гетерозиготні (*Ii*), мають біле забарвлення оперення, незважаючи на присутність домінантних алелів іншого, неалельного, гена (мал. 9.2).

Явище, за якого алелі одного гена пригнічують прояв у фенотипі алелів іншого, неалельного гена, називають *епістазом* (від грец. *epistasis* – зупинка, перешкода).

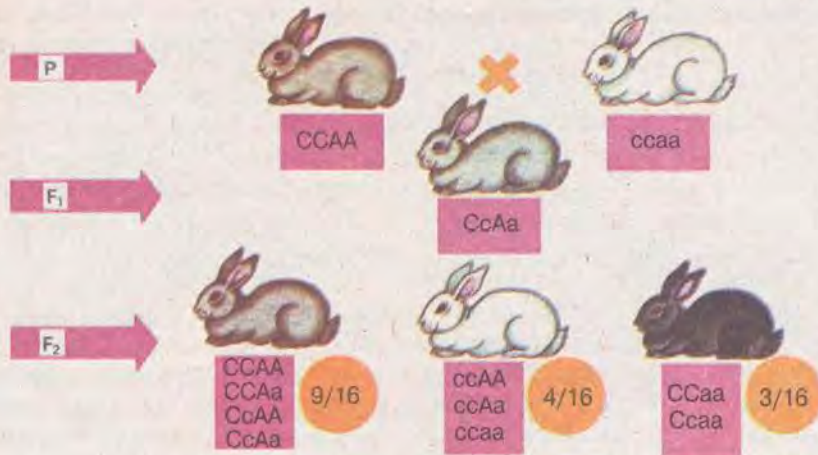
Інший поширений тип взаємодії неалельних генів полягає в тому, що для прояву у фенотипі певного варіанта ознаки необхідна взаємодія домінантних алелів двох або більшого числа неалельних генів. Так, фіолетове забарвлення плодів баклажана залежить від взаємодії домінантних алелів двох неалельних генів, завдяки чому утворюється відповідний пігмент антоціан. Якщо хоча б один із цих генів гомозиготний за рецесивним алелем, пігмент не утворюється і плоди формуються безбарвними. Подібне явище спостерігають і в горошку запашного, у якого домінантні

алелі двох неалельних генів зумовлюють червоне забарвлення віночка. Але якщо хоча б один із цих генів гомозиготний за рецесивним алелем, віночок буде білим.

У тварин (наприклад, мишей, кролів) для формування певного забарвлення шерсті необхідна присутність домінантних алелів двох неалельних генів, один з яких визначає наявність пігменту, а інший – його розподіл по волосині. Так, у кролів синтез темного пігменту визначає домінантний алель *C*. Інший неалельний ген визначає характер розподілу пігменту по волосині. Якщо в генотипі кроля є домінантний алель цього гена (*A*), пігмент концентрується біля основи волосини й тварина має сіре забарвлення хутра. Якщо ж кроль гомозиготний за рецесивним алелем (генотипи – *CCaa*, *Ccaa*), то пігмент рівномірно розподіляється по волосині й забарвлення стає чорним. Якщо ген, який



Мал. 9.2. Кури породи леггорн



Мал. 9.3. Взаємодія неалельних генів на прикладі формування забарвлення хутра в кролів

відповідає за синтез темного пігменту, гомозиготний за рецесивним алелем, то пігмент не синтезується і народжуються білі особини (альбіноси) (мал. 9.3).

У людини розвиток нормального слуху також визначається доміантними алелями двох неалельних генів, один з яких відповідає за нормальний розвиток завитки внутрішнього вуха, а інший – слухового нерва. Якщо хоча б один із цих генів гомозиготний за рецесивним алелем – людина глуха від народження.

Комплементарність (від лат. *комплементум* – доповнення) – такий тип взаємодії неалельних генів, за якого для формування певного варіанта ознаки потрібна присутність хоча б одного доміантного алеля кожного з них.

Крім комплементарних генів, існують також і *полімерні* (від грец. *полімерія* – багатоскладність). Взаємодія цих генів (полімерія) полягає в тому, що варіант певної ознаки залежить від того, як у генотипі поєднані певні алелі цих неалельних генів.

В одних випадках достатньо одного доміантного алеля будь-якого гена з тих, які впливають на ознаку, щоб відповідний її варіант проявився у фенотипі. Наприклад, в одного з видів грициків, лише коли два гени гомозиготні за рецесивними алелями, формується овальна форма плоду, в інших випадках (коли є хоча б один доміантний алель) – форма плоду трикутна.

У тварин полімерна взаємодія неалельних генів може визначати інтенсивність росту, плодючість, жирномолочність тощо, у людини – зріст, масу тіла, рівень артеріального тиску та ін. Полімерія має важливе біологічне значення, оскільки забезпечує мінливість організмів. Крім того, стани ознак, зумовлені взаємодією неалельних генів, стійкіші, ніж ті, що зумовлені взаємодією різних алелів одного гена. Це, зокрема, згладжує прояв у фенотипі певних мутацій.

Слід зазначити, що не завжди можна точно визначити той чи інший тип взаємодії неалельних генів, особливо якщо залишається невідомим біохімічний механізм прояву досліджуваної ознаки.

Як проявляється множинна дія генів?

Раніше ми розглядали варіанти, коли алелі одного гена впливали на формування різних варіантів лише однієї ознаки (наприклад, забарвлення насіння, структури його поверхні, забарвлення віночка). Але більшість генів притаманна властивість, коли певний їхній алель впливає на формування варіантів декількох різних ознак. Це явище називають *множинною дією*, або *плейотропією* (від грец. *плеіон* – численний і *τροπος* – поворот).

Наприклад, у людини відоме захворювання – арахнодактилія (у перекладі з грецької – «павучі пальці») (мал. 9.4). При цьому домінантний мутантний алель впливає на формування видовжених пальців на руках і ногах, зумовлює неправильне положення кришталика ока і вроджені вади серця. Прикладами множинної дії генів у людини є серпоподібноклітинна анемія (недокрів'я) та фенілкетонурія. У разі серпоподібноклітинної анемії рецесивний алель, який виник унаслідок мутації, зумовлює заміну одного амінокислотного залишку на інший під час синтезу поліпептидного ланцюга молекули гемоглобіну. Унаслідок цього в людини формуються еритроцити неправильної серпоподібної форми (мал. 9.5) і спостерігають порушення в серцево-судинній, травній, видільній і нервовій системах.

Причиною множинної дії генів є те, що кожний ген контролює певний етап обміну речовин. Оскільки різноманітні процеси обміну речовин часто взаємопов'язані, то порушення, які виникли на одному з його етапів, неодмінно впливатимуть на наступні й, у кінцевому підсумку, на формування різних ознак організму.

Наведемо приклад. небезпечну спадкову хворобу людини – фенілкетонурію – спричиняє рецесивний алель певного гена. Якщо хвору людину вчасно в ранньому дитинстві не лікувати, в її крові підвищується вміст амінокислоти фенілаланіну, формується маленька голова, спостерігають порушення розумового розвитку, слабку пігментацію волосся, райдужки ока тощо. Нормальний алель відповідного гена кодує фермент, за участі якого з фенілаланіну синтезується інша амінокислота – тирозин. У хворих на фенілкетонурію цей фермент не синтезується й у крові накопичується фенілаланін. Це, у свою чергу, спричиняє порушення розвитку головного мозку, що впливає на зменшення розмірів голови та зниження рівня розумових здібностей.

Наведемо приклади множинної дії генів у тварин і рослин. У дрозофіли рецесивний алель одного з генів ви-



Мал. 9.4. Прояв арахнодактилії



Мал. 9.5. Еритроцити здорової людини (1) і хворої на серпоподібноклітинну анемію (2)

значає відсутність пігменту очей (білоокість), світле забарвлення тіла, змінює будову статевих органів, знижує плодючість і тривалість життя. У картоплі домінуючий алель певного гена визначає рожеве забарвлення бульб і червоно-фіолетове – віночка (у рослин, гомозиготних за відповідним рецесивним алелем, бульби і віночки квіток синюваті або білі).

У чому полягає цитоплазматична спадковість?

У клітинах еукаріотів спадковий матеріал зберігається не лише в ядрі клітини. Цим організмам притаманна ще й цитоплазматична спадковість.

Цитоплазматична, або позаядерна, спадковість полягає в здатності певних структур цитоплазми зберігати і передавати нащадкам частину спадкової інформації батьків.

Цитоплазматична спадковість еукаріотів пов'язана з двома видами генетичних явищ:

- успадкуванням ознак, які кодуються позаядерними генами, розташованими в певних органелах (мітохондріях, пластидах);
- проявом у нащадків ознак, зумовлених ядерними генами, але на формування цих ознак впливає і цитоплазма яйцеклітини.

З курсу біології 10-го класу ви пам'ятаєте, що пластиди і мітохондрії мають власний спадковий матеріал – кільцеву молекулу ДНК, а також апарат, який забезпечує синтез власних білків. У клітин прокариотів існують позакромосомні фактори спадковості – плазміди. Це молекули ДНК, розташовані поза ядерною зоною – нуклеоїдом. Позаядерні гени взаємодіють з ядерними і перебувають під контролем ядерної ДНК.

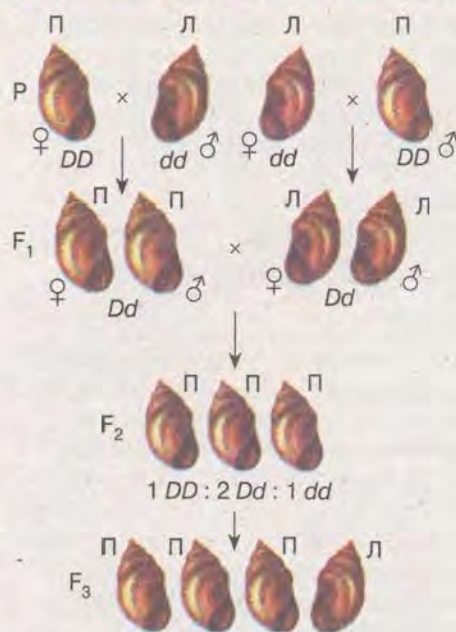
Цитоплазматична спадковість, пов'язана з генами пластид, відома для різних видів рослин. Серед них є форми з мозаїчними (строкатими) листками. Ця ознака передається по материнській лінії і зумовлена тим, що частина пластид не здатна утворювати пігмент хлорофіл. Після поділу клітин з безбарвними пластидами в листках утворюються білі плями, які чергуються із зеленими ділянками (мал. 9.6). Пластиди розмножуються поділом, тому їм притаманна генетична неперервність: зелені пластиди дають початок зеленим, а безбарвні, нездатні синтезувати хлорофіл, – безбарвним.

Явище цитоплазматичної спадковості, пов'язане з генами мітохондрій, вивчали на прикладі пекарських дріжджів. У мітохондріях цих мікроорганізмів виявлено гени, які зумовлюють відсутність або наявність дихальних ферментів, а також стійкість до дії певних антибіотиків.

Вплив ядерних генів материнського організму через цитоплазму яйцеклітини на формування певних станів ознак можна прослідкувати



Мал. 9.6. Механізм прояву цитоплазматичної спадковості в рослин



Мал. 9.7. Приклад явища цитоплазматичної спадковості: успадкування правобічної (П) та лівобічної (Л) закрученості черепашки червоногого молюска ставковика

проявляється в тому, що формування варіантів більшості ознак організму є наслідком взаємодії як алельних, так і неалельних генів, а алелі більшості генів впливають на розвиток певних варіантів декількох ознак. Крім того, формування фенотипу організмів залежить і від цитоплазматичної спадковості.

Нові терміни та поняття.

Епістаз, комплементарні гени, полімерія, множинна дія генів, цитоплазматична спадковість.



Запитання для повторення: 1. Що собою становить ген з біохімічної та генетичної точок зору? 2. Які функції структурних і регуляторних генів? 3. Які гени називають модифікаторами? 4. Наведіть приклади варіантів взаємодії неалельних генів. 5. Які біохімічні основи множинної дії генів? 6. Чим зумовлена цитоплазматична спадковість? 7. У чому полягає цілісність генотипу?

Проблемне завдання. Поміркуйте, які еволюційні основи цитоплазматичної спадковості.



Творчі завдання. Серпоподібноклітинна анемія успадковується як неповністю домінантна ознака. Гомозиготні особини часто гинуть (90 %), а гетерозиготні життєздатні, хоча й мають видозмінені еритроцити. Можна було б очікувати, що такий летальний алель просто зникатиме в процесі еволюції, оскільки гомозиготи за цим алелем помирають дуже рано й не можуть передати його потомству. Утім у тропічній Африці, де висока частота захворювання

на малярію, кількість гетерозигот за цим геном становить від 20 % до 40 %. Серпоподібноклітинна анемія переважно поширена в регіонах, де часто трапляється малярія. При цьому хворі на цю анемію характеризуються надзвичайною стійкістю до малярії. Поясніть таке явище. Чи можна стверджувати в цьому випадку, що мутація абсолютно шкідлива? Відповідь поясніть.

Практична робота № 1

Розв'язання типових задач з генетики (моно- і дигібридне схрещування)

Задача 1. Фокстер'єри, гомозиготні за рецесивним алелем певного гена, сліпі від народження. Пара плідників з нормальним фенотипом дала сім цуценят, з яких п'ять мали нормальний фенотип, а двоє виявилися сліпими. Встановіть генотипи батьків та їхніх нащадків.

Задача 2. У помідорів домінуючий алель (A) визначає високе стебло, рецесивний (a) – низьке. Селекціонери схрестили чисту лінію помідорів з високим стеблом з низькорослими рослинами. Усі гібриди першого покоління (F_1) мали високе стебло, а серед гібридів другого покоління (F_2) 19 651 особина мала високе стебло, а 6237 – низьке. Визначте генотипи батьківських форм, гібридів першого та другого покоління.

Задача 3. У курей породи віандот трояндоподібну форму гребеня визначає домінуючий алель, а просту – рецесивний. При схрещуванні курей з простою формою гребеня всі нащадки її успадковують, а серед нащадків курей з трояндоподібною формою були особини з обома типами гребенів. Яке схрещування має здійснити фермер, який бажає отримати курей виключно з трояндоподібною формою гребеня?

Задача 4. На фермі утримують три фенотипні групи норок: білих, чорних і кохінурових (біле хутро з чорним хрестом на спині). При схрещуванні білих норок між собою народжувалися виключно білі дитинчата; при схрещуванні чорних – лише з чорним забарвленням хутра. Дитинчата від схрещування білих норок з чорними мають виключно кохінурове забарвлення хутра. Визначте:

1. Яке явище спостерігають у гібридів першого покоління?
2. Які будуть фенотипи нащадків, отриманих від схрещування кохінурових норок між собою?
3. Які будуть фенотипи нащадків, отриманих від схрещування кохінурових норок з білими?
4. Які будуть фенотипи нащадків, отриманих від схрещування кохінурових норок із чорними?

Задача 5. У помідорів алель, який визначає кулясту форму плодів, домінує над алелем, що визначає грушоподібну, а алель, що визначає високе стебло, – над алелем, що визначає низьке. Гени, які визначають форму плодів і висоту стебла, розташовані в негомологічних хромосомах. Схрестили дві чисті лінії: рослини з високим стеблом і кулястими плодами та рослини з низьким стеблом і грушоподібними плодами. Усі гібриди першого покоління мали високе стебло та утворювали кулясті плоди. При схрещуванні гібридів першого покоління отримали 4893 нащадки. Визначте, які варіанти генотипів і фенотипів траплятимуться серед гібридів другого

покоління. Які співвідношення фенотипів (у відсотках) спостерігатимуть серед гібридів другого покоління?

Задача 6. У гороху посівного червоне забарвлення віночка домінує над білим, а довге стебло – над коротким. Селекціонери схрестили дві лінії гороху, одна з яких мала червоне забарвлення віночка та коротке стебло, інша – біле забарвлення віночка та довге стебло. Серед гібридів 1-го покоління 4672 рослини мали червоне забарвлення віночка та довге стебло, а 4421 – червоне забарвлення віночка та коротке стебло.

1. Визначте генотики батьківських форм.
2. Якими будуть генотики нащадків, отриманих від схрещування гібридів першого покоління між собою?

! ТЕМАТИЧНА ПЕРЕВІРКА ЗНАТЬ

I. Із запропонованих відповідей виберіть одну правильну:

1. Вкажіть, як називають сукупність послідовностей ДНК гаплоїдного набору хромосом організмів певного виду: а) генотипом; б) геномом; в) генофондом; г) каріотипом.
2. Зазначте, що утворюють гени, розташовані в одній хромосомі: а) геном; б) каріотип; в) групу зчеплення; г) плазмиду.
3. Назвіть причину порушення зчепленого успадкування певних ознак: а) множинна дія генів; б) кросинговер; в) цитоплазматична спадковість; г) розщеплення ознак.
4. Подумайте, як називають схрещування особин, які розрізняються різними станами двох ознак: а) моногібридним; б) дигібридним; в) полігібридним; г) спорідненим.
5. Вкажіть місце розташування алельних генів: а) ідентичні ділянки гомологічних хромосом; б) різні ділянки гомологічних хромосом; в) ідентичні ділянки негомологічних хромосом; г) різні ділянки негомологічних хромосом.
6. Зазначте, чому дорівнює кількість груп зчеплення в каріотипі організмів певного виду: а) кількості хромосом у гаплоїдному наборі; б) кількості хромосом у диплоїдному наборі; в) кількості статевих хромосом; г) кількості аутосом.
7. Визначте умови, за яких усі варіанти генотипу гібридних особин проявляються у фенотипі: а) повне домінування; б) проміжний характер успадкування; в) множинна дія генів; г) взаємодія неалельних генів.

II. Завдання на встановлення відповідності:

1. Визначте типи моногібридних схрещувань, за яких у разі проміжного характеру успадкування спостерігають такі варіанти розщеплення за генотипом:

Типи схрещування	Варіанти розщеплення за генотипом
А. AA × aa	1. 1 : 1
Б. Aa × aa	2. 3 : 1
В. Aa × Aa	3. 1 : 2 : 1
	4. Розщеплення не спостерігають

2. Визначте типи моногібридних схрещувань, за яких у разі проміжного характеру успадкування спостерігають такі варіанти розщеплення за фенотипом:

Типи схрещування	Варіанти розщеплення за фенотипом
А. $AA \times aa$	1. 1 : 1
Б. $Aa \times aa$	2. 1 : 2 : 1
В. $Aa \times Aa$	3. Розщеплення не спостерігають
	4. 3 : 1

3. Визначте типи дигібридного схрещування, за яких у разі повного домінування спостерігають ті чи інші варіанти розщеплення за генотипом:

Типи схрещування	Варіанти розщеплення за генотипом
А. $AABB \times aabb$	1. Розщеплення не спостерігають
Б. $AaBb \times AaBb$	2. 9 : 3 : 3 : 1
	3. 4 : 2 : 2 : 2 : 2 : 1 : 1 : 1 : 1

4. Визначте типи дигібридного схрещування, за яких спостерігають ті чи інші варіанти розщеплення за фенотипом:

Типи схрещування	Варіанти розщеплення за фенотипом
Повне домінування:	1. Розщеплення не спостерігають
А. $AABB \times aabb$	2. 9 : 3 : 3 : 1
Б. $AaBb \times AaBb$	3. 4 : 2 : 2 : 1
Проміжний характер успадкування:	4. 4 : 2 : 2 : 2 : 2 : 1 : 1 : 1 : 1
В. $AaBb \times AaBb$	

5. Встановіть відповідність між типами взаємодії генів та прикладами до них:

Типи взаємодії генів	Приклади
А. Взаємодія алельних генів, повне домінування	1. Забарвлення віночка в нічної красуні
Б. Взаємодія неалельних генів	2. Платинове забарвлення хутра в лисиць
В. Зчеплене успадкування	3. Забарвлення хутра в кролів
Г. Взаємодія алельних генів, проміжний характер успадкування	4. Забарвлення тіла та форма крил у дрозофіл
	5. Забарвлення віночка квіток гороху посівного

III. Відкриті запитання:

1. Який зв'язок існує між законами спадковості, встановленими Г. Менделем, і процесом мейозу? Відповідь обґрунтуйте.
2. У чому полягає біологічне значення того, що певний ген може бути представлений багатьма алелями?
3. За яких умов два гени, які входять до однієї групи зчеплення, можуть успадковуватись незалежно? Відповідь обґрунтуйте.
4. У яких випадках серед нащадків, отриманих від схрещування батьків однієї фенотипної групи, можуть траплятись інші фенотипи? Відповідь обґрунтуйте.
5. Чому летальні та сублетальні алелі зазвичай рецесивні?



Тема **6** **Закономірності мінливості**

Під час вивчення теми ви дізнаєтесь про основні закономірності мінливості; роль факторів спадковості та довкілля у формуванні фенотипу; мутагенні чинники та їхній вплив на спадковий матеріал організмів; значення спадкової мінливості для історичного розвитку живої природи, господарства та здоров'я людини. Ви також навчитеся будувати варіаційний ряд та варіаційну криву; розв'язувати типові задачі на мутації та спадкову мінливість.

§ 10. МОДИФІКАЦІЙНА МІНЛИВІСТЬ – НАСЛІДОК ВЗАЄМОДІЇ ГЕНОТИПУ ТА УМОВ ДОВКІЛЛЯ



Аби краще засвоїти матеріал цього параграфа, слід пригадати: яких близнюків відносять до однойцевих? Що називають породою тварин і сортом рослин? Які ознаки належать до кількісних, а які – до якісних?

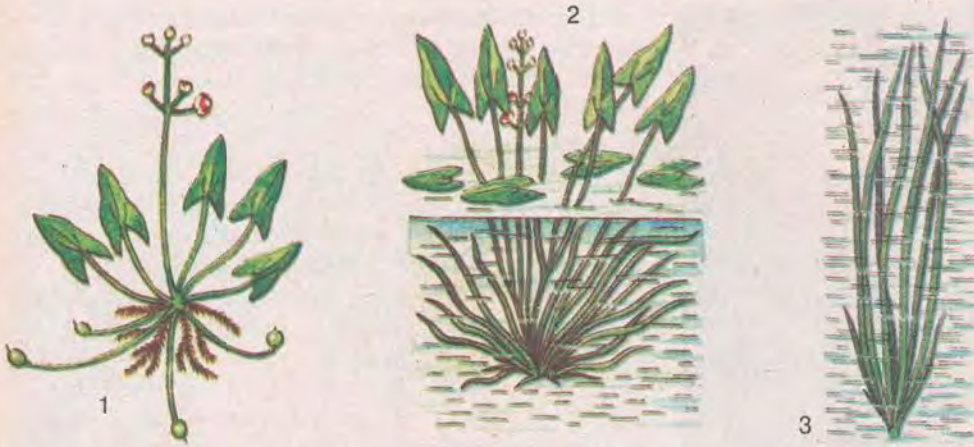
З'ясування взаємодії генотипу та умов довкілля у формуванні фенотипу – одна з центральних проблем генетики. Наприклад, якщо однойцеві близнюки зростатимуть у різних умовах, вони матимуть більше зовнішніх відмінностей, ніж ті, які живуть разом. Це прояв неспадкової (модифікаційної) мінливості. Її дослідження дають можливість з'ясувати, як саме спадкова інформація реалізується за певних умов середовища життя.

Які властивості неспадкової мінливості?



Модифікаційна (від лат. *модус* – міра, вигляд і *фаціо* – роблю), або **неспадкова, мінливість** – це зміни фенотипу, набуті під час індивідуального розвитку організму, спричинені впливом умов довкілля і не пов'язані зі змінами генотипу.

Модифікаційні зміни (модифікації) – реакції організмів на зміну інтенсивності дії певних факторів довкілля. Модифікаційна мінливість зумовлена не змінами нуклеотидних послідовностей молекул ДНК, а характером реалізації спадкової інформації. Модифікації однакові для всіх генотипно однорідних істот. Спадкова програма будь-якого організму реалізується не тільки під контролем генів, а й під впливом навколишнього

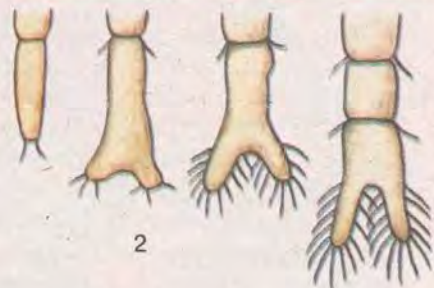


Мал. 10.1. Стріліція (1) та модифікації її листків: 2 – листки стрілоподібної форми, що виростили над водою; 3 – стрічкоподібні листки, що розвинулися під водою

середовища. Від середовища часто залежить ступінь прояву спадкової ознаки. Так, у всіх занурених у воду особин стріліці (мал. 10.1) утворюються довгі й тонкі листки, а в тих, що ростуть на суходолі, – стрілоподібні. У рослин, частково занурених у воду, формуються листки обох типів. У людини та тварин кількість та якість спожитої їжі впливають на розміри тіла.

Ступінь прояву модифікацій прямо залежить від інтенсивності і тривалості дії певного екологічного фактору на організм. Так, у дрібного рачка артемії ступінь опушеності задньої частини черевця залежить від солоності води: вона тим більша, чим нижча концентрація солей у воді (мал. 10.2). З власного досвіду ви знаєте, що чим більше часу перебувати на сонці, тим інтенсивніша засмага. А чим вище людина піднімається у гори і чим триваліше вона перебуває в умовах високогір'я, тим більша концентрація еритроцитів в її крові. Квітки льону яскравіші за вищої температури довкілля, а рослина солянка змінює забарвлення пагонів від зеленого до червоного пропорційно зростанню концентрації натрій хлориду у ґрунтовому розчині.

Учені тривалий час вивчали можливість успадкування нових станів ознак, набутих організмом під час індивідуального розвитку. Вперше те, що модифікації не успадковуються, довів німецький дослідник А. Вейсман (мал. 10.3). Він відрізав мишам хвості протягом багатьох поколінь, але в безхвостих батьків завжди народжувалися хвостаті нащадки.



Мал. 10.2. 1. Рачки артемії (зовнішній вигляд). 2. Опушення черевця артемії за різних умов солоності (зліва направо: від більшої солоності до меншої)



Мал. 10.3. Август Вейсман (1834–1914)



Мал. 10.4. Цариця (в центрі) та робочі особини медоносної бджоли

Модифікації можуть зникати протягом життя особи, якщо припиняється дія фактору, який їх спричиняє. Наприклад, засмага, набута влітку, поступово зникає протягом осінньо-зимового періоду. Після нетривалого перебування в умовах високогір'я кількість еритроцитів у крові знижується до норми (*пригадайте: скільки еритроцитів у нормі міститься в 1 мл крові*), якщо людина повертається у долину.

Деякі модифікації, особливо ті, які виникли на ранніх етапах індивідуального розвитку, можуть зберігатися протягом усього життя особи. Наприклад, викривлення кісток нижніх кінцівок у людини, що в дитинстві перехворіла на рахіт, зберігається протягом усього її життя. Але діти батьків з ознаками рахіту не матимуть такої вади, якщо вчасно отримуватимуть необхідну кількість вітаміну D.

Інший приклад модифікацій, які зберігаються протягом усього життя, – це диференціація личинок медоносної бджоли із диплоїдним набором хромосом на цариць і робочих особин (мал. 10.4). Ті з личинок, що розвиваються в особливих великих комірках стільників і живляться лише «молочком», яке виробляють особливі залози робочих особин, розвиваються в цариць. А ті, яких вигодовують пергою (сумішшю меду і пилку) у комірках звичайних розмірів, згодом стають робочими особинами – нездатними до розмноження самками. Отже, диференціація личинок жіночої статі залежить від якості їхнього живлення. Якщо на початкових етапах розвитку поміняти місцями личинок, з яких мали б розвинутися цариця та робоча особина, то відповідно зміниться характер їхнього живлення та подальший тип розвитку.

Також відомі *довготривалі модифікації*, які можуть успадковуватись протягом кількох послідовних поколінь. Наприклад, у колорадського жука темне забарвлення залежить від температури навколишнього середовища. Після витримування лялечок за високих температур у цитоплазмі деяких клітин накопичуються молекули іРНК, які зберігають інформацію про структуру певного білка, що спричинює зміну забарвлення. Разом із цитоплазмою яйцеклітини ці іРНК передаються нащадкам й зумовлюють забарвлення, притаманне батькам, хоча самі нащадки розвивалися за нижчих температур. Але через кілька поколінь концентрація таких молекул іРНК знижується й зрештою стає недостатньою для прояву темного забарвлення. У рослин усі модифікації можуть успадковуватись під час вегетативного розмноження, на чому ґрунтується існування багатьох сортів культурних рослин.

Мал. 10.5. Модифікації картоплі, позбавлені пристосувального значення; утворення бульб над поверхнею ґрунту при затінненні нижньої частини стебла



Модифікаційна мінливість забезпечує пристосування до змінних умов середовища життя. Наприклад, зміна форми листків стрілиці зі стрілоподібної на вужчу стрічкоподібну захищає ці рослини від ушкодження течією. Заміна шерсті ссавців під час осіннього линня на густішу забезпечує захист організму від дії низьких температур, а засмага людини – від шкідливої дії сонячного випромінювання. Усе це дає підстави вважати, що такі пристосувальні модифікації виникли в процесі історичного розвитку виду як певні реакції на зміни умов довкілля, з якими постійно стикаються організми.



Пристосування організмів до умов середовища життя називають адаптаціями (від лат. *адапто* – пристосовую).

Але не всі модифікації мають пристосувальний характер. Наприклад, якщо затінити вижню частину стебла картоплі, то на ній почнуть утворюватися надземні бульби (мал. 10.5). Отже, позбавлені пристосувального значення модифікації виникають тоді, коли організми опиняються в незвичних умовах, з якими не доводилося постійно стикатися їхнім предкам.

Які статистичні закономірності модифікаційної мінливості?

Модифікаційна мінливість підпорядковується певним статистичним закономірностям. Межі модифікаційної мінливості ознаки визначаються генотипом і мають назву *норми реакції*.

Серед ознак є такі, різні варіанти яких майже повністю визначає генотип (наприклад, розташування очей, кількість пальців кінцівок, група крові, характер жилкування листків тощо). На ступінь прояву варіантів багатьох, переважно кількісних, ознак (наприклад, зріст і маса організмів, площа листкової пластинки тощо) значно впливають умови довкілля. Наприклад, температура впливає на забарвлення шерсті кролів (мал. 10.6). У сіамських кішок так само кожна ділянка шкіри має власний температурний поріг, який визначає те чи інше забарвлення шерсті.



Мал. 10.6. Горностаєве забарвлення хутра кролів: на спинному боці тіла виголили ділянки, до яких прикладали лід; під впливом низьких температур на них відростала не біла, а темна шерсть



Мал. 10.7. Варіаційний ряд листків лавровишні

Норма реакції має певні межі для кожної ознаки. Найвужча норма реакції властива ознакам, які визначають життєздатність організмів (наприклад, взаєморозташування внутрішніх органів), а для таких, що мають менш важливе значення, – може бути ширшою (маса тіла, зріст, колір волосся).

Для вивчення мінливості певної ознаки складають *варіаційний* (від лат. *variatio* – зміна) *ряд* – послідовність кількісних показників певного варіанта ознаки (*варіант*), розміщених у порядку зростання чи зменшення (мал. 10.7). Довжина ряду свідчить про розмах модифікаційної мінливості. Він залежить від умов навколишнього середовища: чим вони стабільніші, тим коротший варіаційний ряд, і навпаки.

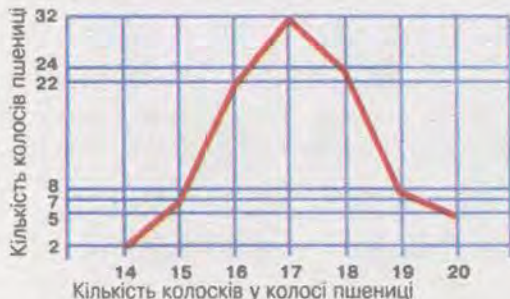
Найбільша кількість варіант припадає на середню частину ряду, тобто середнє значення певної ознаки. Такий розподіл пояснюють тим, що мінімальні і максимальні значення ознаки проявляються, коли більшість екологічних факторів діє в одному напрямку: найбільш чи найменш сприятливому. Але, як правило, одні чинники сприяють розвитку ознаки, інші, навпаки, гальмують. Саме тому ступінь розвитку певної ознаки у більшості особин популяції та виду усереднений. Так, більшість людей має середній зріст, і лише небагато з них велетні або карлики.

Розподіл варіант можна зобразити графічно у вигляді варіаційної кривої (мал. 10.8).



Варіаційна крива – графічне зображення кількісних показників мінливості певної ознаки.

Варіаційна крива показує межі модифікаційної мінливості та частоту зустрічальностей окремих варіант. За її допомогою можна встановити середні показники і норму реакції певної ознаки.



Мал. 10.8. Варіаційна крива кількості колосків у колосі пшениці

Отже, живий організм – це відкрита система, тому його спадкова програма реалізується завдяки взаємодії генотипу та навколишнього середовища. Умови середовища життя зумовлюють ступінь прояву спадкової ознаки. Тому в особин з однаковими генотипами у різних умовах можуть формуватись відмінні фенотипи.

Нові терміни та поняття. Модифікаційна мінливість, норма реакції, варіаційний ряд, варіаційна крива.



Запитання для повторення: 1. Чому модифікаційну мінливість вважають неспадковою? 2. Які властивості притаманні модифікаційній мінливості? 3. Чому більшість модифікацій має адаптивне значення? 4. Що визначає норму реакції організмів? 5. Що таке варіаційний ряд і варіаційна крива? 6. Яка роль генотипу та умов довкілля у формуванні фенотипу особин? 7. Яке біологічне значення модифікаційної мінливості?

Проблемне завдання. Поміркуйте, чому саме модифікації, які виникли на ранніх етапах розвитку особини, зберігаються протягом всього її життя.

§ 11. МУТАЦІЙНА МІНЛИВІСТЬ

Аби краще засвоїти матеріал цього параграфа, слід пригадати: що таке комбінативна мінливість? Що таке гаплоїдний, диплоїдний і поліплоїдний набори хромосом? Що таке рекомбінація, репарація, стоп-кодони, аутосоми, гетерохромосоми, гомо- та гетерозиготи? Що таке репарація ДНК?

Однією із загальних властивостей живої матерії є відносна консервативність спадкової інформації. У роздільностатевих організмів нащадки отримують частину алельних генів від матері, іншу – від батька, що зумовлює певну подібність батьків і нащадків. Унаслідок нестатевого розмноження нащадки часто є генетичною копією материнського організму. Однак існує спадкова мінливість, пов'язана зі змінами в генотипі особин певного виду. Вона може бути комбінативною та мутаційною.

Які особливості комбінативної мінливості?

Комбінативна, або комбінаційна, мінливість пов'язана із виникненням різних комбінацій алельних генів (рекомбінацій). Нові комбінації алельних генів можуть виникати: внаслідок кросинговеру під час кон'югації гомологічних хромосом у профазі та їхнього подальшого незалежного розходження в анафазі першого поділу мейозу, а також випадкового поєднання алельних генів батьків при злитті гамет під час запліднення. Отже, комбінативна мінливість зумовлює появу особин з різними варіантами фенотипу, тобто є одним із джерел мінливості.

Джерелом комбінативної мінливості є й кон'югація – одна з форм статевого процесу, під час якої відбувається обмін спадковою інформацією між двома особинами (бактерії, інфузорії, водорості, гриби). Комбінативну мінливість спостерігають також в організмів, які розмножуються нестатевим. Наприклад, у прокариотів передача спадкової інформації можлива від клітини до клітини за участю вірусів-бактеріофагів.

Які особливості мутаційної мінливості? Які існують типи мутацій?

Як ви пам'ятаєте, **мутації** (від лат. *mutatio* – зміна) – стійкі зміни генетичного матеріалу, які виникають раптово і можуть призводити до зміни тих чи інших спадкових ознак організму. Підвалини вчення про мутації



Мал. 11.1. Гуго де Фріз (1848–1935) – один з трьох учених, які підтвердили закони спадковості Г. Менделя

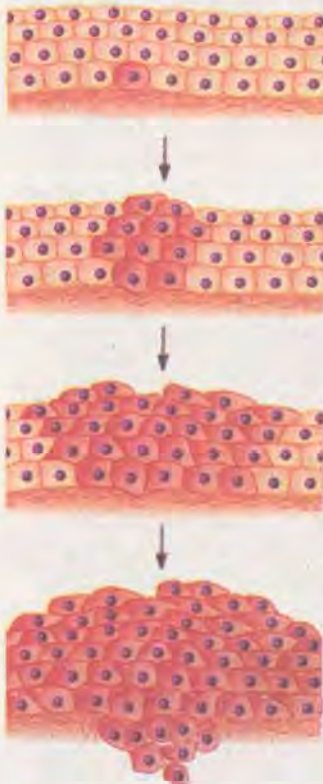
заклав голландський учений Г. де Фріз (мал. 11.1), який і запропонував сам термін. Подальші дослідження показали, що здатність до мутацій – універсальна властивість всіх живих істот.

Мутації можуть виникати у будь-яких клітинах організму і спричиняти різноманітні зміни генетичного матеріалу. Відповідно змінюється фенотип особин. **Генеративні мутації** виникають у статевих клітинах та успадковуються під час статевого розмноження.

Соматичні мутації відбуваються в нестатевих (соматичних) клітинах і при статевому розмноженні нащадкам не передаються. Вони можуть

успадковуватися лише за нестатевого розмноження. Соматичні мутації можуть призводити до важких захворювань. Наприклад, мутації клітин червоного кісткового мозку людини спричиняють лейкоз – злоякісне розмноження нетипових лейкоцитів, а тканин інших типів – утворення пухлин (мал. 11.2).

Залежно від характеру впливу на життєдіяльність організмів розрізняють летальні, сублетальні і нейтральні мутації. **Летальні мутації**, проявляючись у фенотипі, призводять до загибелі особини ще до початку

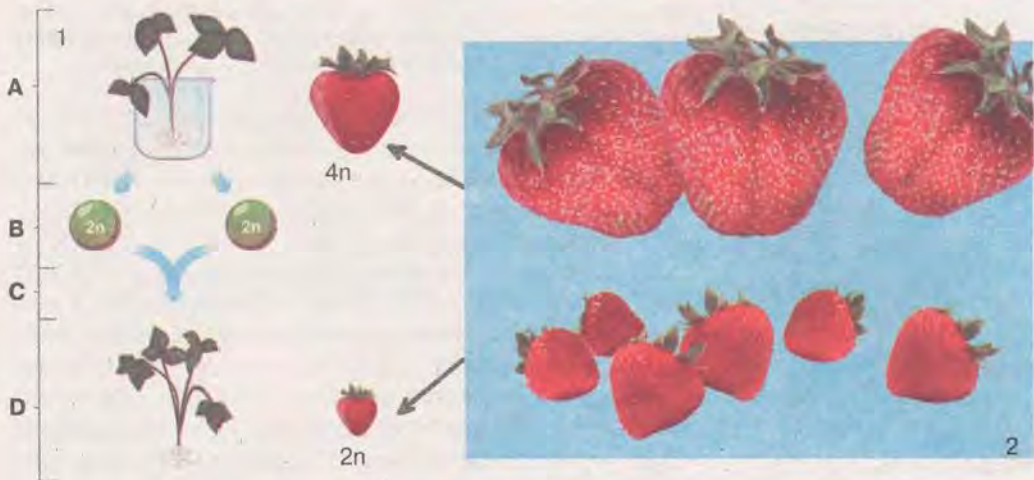


постембріонального розвитку або набуття здатності до розмноження. **Сублетальні мутації** знижують життєздатність, спричиняючи загибель певної частини особин – від 10 % до 50 %. **Нейтральні мутації** (від лат. *нейтраліс* – той, що не належить ні тому, ні іншому) у звичних для організмів умовах існування не впливають на їхню життєздатність. У певних випадках, особливо за змін умов навколишнього середовища, нейтральні мутації можуть виявитися корисними або шкідливими. Ймовірність того, що мутація, яка щойно виникла, виявиться корисною, дуже мала.

Залежно від характеру змін генетичного матеріалу розрізняють мутації: пов'язані з кратним збільшенням або зменшенням кількості хромосомних наборів; пов'язані зі зміною кількості окремих гомологічних хромосом; пов'язані зі зміною будови окремих хромосом та точкові, спричинені порушенням послідовності розташування нуклеотидів у молекулах нуклеїнових кислот.

Збільшення кількості хромосомних наборів зумовлює **поліплоїдію** (від грец. *поліплоос* – багаторазовий та *ейдос* – вид). Поліплоїдію найчасті-

Мал. 11.2. Утворення пухлини внаслідок мутації соматичної клітини (зверніть увагу на неконтрольований поділ клітин)



Мал. 11.3. 1. Схема утворення поліплоїдних полуниць: завдяки застосуванню алкалоїда колхіцина отримують гамети з диплоїдним набором хромосом. При їхньому злитті виникає тетраплоїдна зигота, з якої розвивається рослина. 2. Диплоїдні (2n) та поліплоїдні (4n) плоди полуниці

ще спостерігають у рослин, рідше – у тварин (переважно одноклітинних, інколи – багатоклітинних, які розмножуються вегетативно чи партеногенетично).

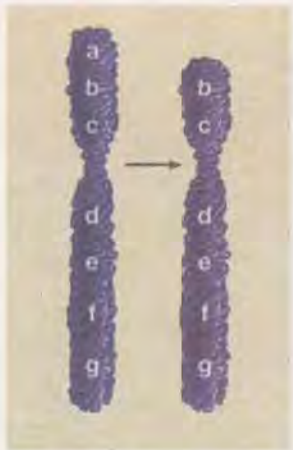
Поліплоїдія може виникати внаслідок: подвоєння числа хромосом, яке не супроводжується наступним поділом клітини; утворення гамет з не зменшеним унаслідок порушення процесу мейозу числом хромосом. Її може також спричинити злиття нестатевих клітин або їхніх ядер.

Поліплоїдія часто сприяє збільшенню розмірів організмів, прискоренню процесів життєдіяльності і підвищенню продуктивності (мал. 11.3). Це пояснюють тим, що інтенсивність біосинтезу білків прямо залежить від числа гомологічних хромосом у ядрі: чим їх більше, тим більше одночасно утворюється молекул білка. Проте поліплоїдія може знижувати плодючість через порушення процесу мейозу. У поліплоїдних організмів можуть утворюватись гамети з різними наборами хромосом (особливо за непарної кількості наборів хромосом: $3n$, $5n$ тощо). Такі гамети не здатні до злиття.

Поліплоїдія відіграє важливу роль в еволюції рослин як один з механізмів утворення нових видів. Її використовують у селекції під час виведення високопродуктивних сортів (м'якої пшениці, цукрового буряку, суниць садових тощо).

Мутації, які супроводжуються зменшенням числа наборів хромосом, мають протилежні наслідки. Гаплоїдні форми, порівняно з диплоїдними, менші за розмірами; їхня продуктивність і плодючість знижені. У селекції такий тип мутацій використовують для отримання гомозиготних за всіма генами особин: спочатку виводять гаплоїдні форми, а згодом подвоюють число хромосом.

Мутації, пов'язані зі зміною числа окремих гомологічних хромосом, значно впливають на фенотип мутантних особин. Наприклад, зародок людини з хромосомним набором 44 аутосоми (A) + X-хромосома розвивається в жіночий організм зі значними вадами (крилоподібна згортка шкіри на



Мал. 11.4. Утрату певної ділянки хромосоми називають делецією (від лат. делетіо – знищення). Знайдіть на малюнку втрачену ділянку

шиї, порушення у будові кісток, кровоносної і сечостатевої систем, не розвиваються статеві залози). А зародки з хромосомним набором $44A + XXX$ розвиваються в жінок, які лише неістотно відрізняються від нормальних.

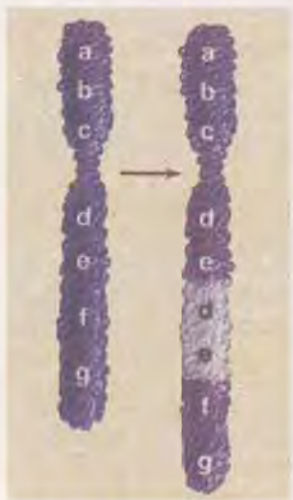
У чоловіків можуть з'являтися одна (XXY , XYY), дві ($XXXU$, $XYYU$, $XXYY$) чи три ($XXXXU$, $XXXYY$) зайві статеві хромосоми. Найчастіше зустрічається варіант XXY . Частота появи хлопчиків із цією мутацією становить 1 на 500–700 новонароджених. Для чоловіків із цим синдромом характерні високий зріст, видовжені кінцівки, відносно короткий тулуб, безпліддя, схильність до ожиріння, кволість, часто розумова відсталість.

Поява зайвої 8-ї хромосоми теж призводить до порушень, але не таких значних (косоокість, короткопалість, збільшення розмірів вух, носа, незначна розумова відсталість та ін.). Пригадайте, що поява зайвої 21-ї хромосоми спричиняє хворобу Дауна.

Особливий вид мутацій, пов'язаних зі зміною числа окремих хромосом, – їхнє злиття або розділення. Злиття хромосом полягає у з'єднанні двох негомологічних хромосом в одну. Зрідка спостерігають розщеплення однієї хромосоми на дві.

Відомі різні типи зміни будови окремих хромосом: втрата ділянки; вбудовування ділянки іншої гомологічної або негомологічної хромосоми; обертання ділянки на 180° тощо. Для таких мутацій характерні значні за масштабами зміни нуклеотидних послідовностей ДНК, до яких залучені ділянки завдовжки від 1 млн пар нуклеотидів і більше.

У разі втрати ділянки хромосома стає коротшою і втрачає певні гени (мал. 11.4). Внаслідок цього у фенотипі гетерозиготних організмів можуть проявлятися рецесивні алелі, розташовані у відповідній ділянці іншої гомологічної хромосоми.



У людини у разі втрати короткого плеча п'ятої хромосоми спостерігають синдром «котячого крику». Плач хворих малюків нагадує нявкання котів, для них характерні маленькі розміри голови, уповільнений ріст і розумова відсталість. Втрата ділянки 21-ї хромосоми людини викликає важку форму блокрів'я.

У хромосому може вбудуватися додатковий фрагмент, який належав гомологічній або негомологічній хромосомі (мал. 11.5).

Як втрата певної ділянки, так і подвоєння певних фрагментів хромосоми можуть бути спричинені порушенням процесу кон'югації гомологічних

Мал. 11.5. Вбудовування додаткового фрагмента у гомологічну хромосому. Такий тип мутацій називають дуплікацією (від лат. дуплікатіо – подвоєння)



Мал. 11.6. Мутація у дрозофіли, пов'язана з подвоєнням певної ділянки Х-хромосоми; у нормальних самок (1) око складається з 800 фасеток; у гетерозиготних за мутантним алелем (2) – із 350; самки, гомозиготні за мутантним алелем (3), мають усього 70 фасеток

хромосом під час мейозу та виникають унаслідок розривів хромосоми (мал. 11.6).

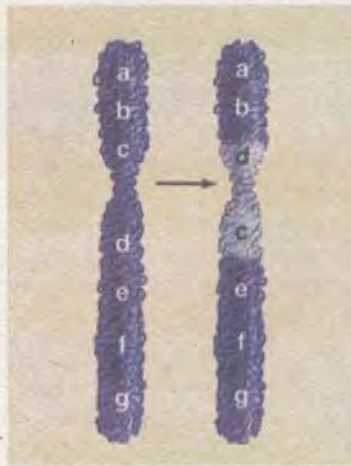
Мутації, за яких дві негомологічні хромосоми обмінюються своїми ділянками (мал. 11.7), можуть викликати нездатність до статевого розмноження.

Інколи ділянка хромосоми, яка утворилася внаслідок двох розривів, повертається на 180° і за допомогою ферментів знову вбудовується в хромосому (мал. 11.8). При цьому кількість генів хромосоми може залишатися незмінною. Однак змінюється послідовність розташування генів. Тому наслідком таких мутацій може бути стерильність організмів.

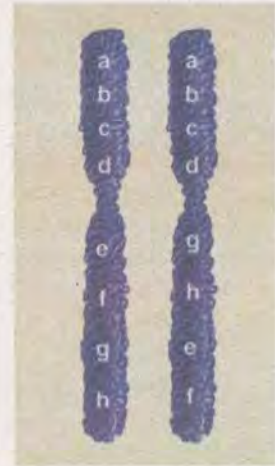
Переміщення ділянки всередині однієї хромосоми або ж в іншу викликає зміни послідовностей нуклеотидів (мал. 11.9). Наприклад, у дрозофіли один з генів Х-хромосоми здатний переміщуватись в аутосому. Вчені з'ясували, що наявність рухомих генетичних елементів є уні-



Мал. 11.7. Мутації, при яких дві негомологічні хромосоми обмінюються своїми ділянками, називають транслокаціями (від лат. транс – через та локатіо – розміщення). Знайдіть на малюнку ділянки, якими обмінялися негомологічні хромосоми



Мал. 11.8. Тип мутацій, коли ділянка хромосоми, яка утворилася внаслідок двох розривів, повертається на 180° і за допомогою ферментів знову вбудовується в хромосому, називають інверсіями (від лат. інверсіо – перевертання). Знайдіть ділянку, положення якої в хромосомі змінилося на 180°



Мал. 11.9. Транспозицією (від лат. транс – через та позитіон – положення) називають переміщення ділянки всередині хромосоми або ж в іншу хромосому. Знайдіть на малюнку ділянку, яка перемістилася всередині хромосоми

версальною властивістю прокариотів та еукаріотів. Припускають, ці хромосомні мутації сприяють включенню до геному нових генів, що урізноманітнює генетичний матеріал виду, роблячи його екологічно пластичнішим.

Спільними наслідками мутацій, пов'язаних зі зміною будови хромосом, можуть бути порушення мейозу, зокрема, кон'югації гомологічних хромосом. Наприклад, гомологічні хромосоми не розходяться після кон'югації і потрапляють лише до частини утворених гамет. Так виникають статеві клітини з відмінними хромосомними наборами.

Точкові мутації – це стійкі зміни окремих послідовностей нуклеотидів у молекулах нуклеїнових кислот. Цей найпоширеніший тип мутацій може зачіпати будь-які ознаки організму (мал. 11.10) і необмежений час передаватися між послідовними поколіннями. Точкові мутації часто виникають унаслідок помилок у процесі подвоєння молекул ДНК або їхнього відновлення (репарації).

Точкові мутації можна поділити на дві групи. Перша група мутацій пов'язана із заміною у складі нуклеїнової кислоти одних нітратних основ на інші. Друга група – це зникнення певних пар нуклеотидів або вбудовування нових. Пригадайте, що генетична інформація, закодована у вигляді послідовності нуклеотидів, починає зчитуватись з певного місця і зчитується послідовно триплет за триплетом. Унаслідок зникнення одних пар нуклеотидів або появи нових цей процес порушується і відповідно змінюється структура синтезованого білка. Заміна нуклеотиду у складі нуклеїнової кислоти може призвести до появи стоп-кодону, що викликає синтез вкороченого нефункціонального поліпептиду.

Розрізняють стійкі алелі, мутації в яких відбуваються відносно рідко, і нестійкі, що змінюються значно частіше.

Точкові мутації можуть бути домінантними, напівдомінантними і рецесивними. Більшість з них рецесивні, тому вони проявляються лише в гомозиготному стані. Але навіть летальні мутації у гетерозиготному стані можуть тривалий час зберігатись у популяції.

У нормальних умовах мутації окремих алелів відбуваються досить рідко. Але, оскільки кількість генів організму значна, то і загальна кількість мутацій також помітна. Наприклад, у дрозофіли приблизно 5 % гамет несуть різноманітні мутації.



Мал. 11.10. Точкові мутації крил у дрозофіли (зверніть увагу на зміну форми та розташування жилок)

Нові терміни та поняття. Комбінативна мінливість, мутації, поліплоїдія.



Запитання для повторення: 1. Який тип мінливості називають спадковою? 2. Що спільного та відмінного між комбінативною та мутаційною мінливістю? 3. Які типи мутацій вам відомі? 4. З чим пов'язані генні мутації?

Проблемне завдання. Поміркуйте, чому мутації, пов'язані з кратним зменшенням хромосомного набору, більш негативно впливають на життєздатність організмів, порівняно з тими, які спричиняють кратне збільшення цього набору.

§ 12. ПРИЧИНИ МУТАЦІЙ. ЗАКОН ГОМОЛОГІЧНИХ РЯДІВ СПАДКОВОЇ МІНЛИВОСТІ



Аби краще засвоїти матеріал цього параграфа, слід пригадати: які фактори можуть спричиняти мутації? Які властивості генетичного коду? Які речовини називають алкалоїдами? Що вивчає систематика? У яких одиницях вимірюють дозу опромінення?

У живих істот весь час виникають **спонтанні** (від лат. *спонтанеус* – самочинний) мутації, наприклад, як помилки при відтворенні генетичного коду. Їх можуть також спричиняти переміщення фрагментів з однієї ділянки молекули ДНК до іншої, природний радіаційний фон, космічні промені, які сягають поверхні Землі, тощо. Частота спонтанних мутацій залежить від віку клітин та організмів в цілому. Так, зі збільшенням віку матерів підвищується частота мутацій, пов'язаних з нерозходженням гомологічних хромосом під час мейозу. Тому частота народження дітей із синдромом Дауна зростає від 0,1 % у 30-річних жінок до 2 % у 45-річних. Загальна ймовірність виникнення різноманітних спонтанних мутацій у дітей, народжених матерями віком понад 42 роки, становить близько 30 %. На частоту спонтанних мутацій впливає і вік батька. Так, у сорокарічних чоловіків кількість нащадків з карликовим зростом, вкороченими кінцівками, сидлоподібним носом зростає вдсятеро порівняно з двадцятирічними.

Тривалий час причини мутацій залишалися нез'ясованими. Лише 1927 року американський генетик Г.Дж. Меллер (мал. 12.1), опромінюючи рентгенівськими променями дрозофіл, викликав у них різноманітні мутації. Фактори, здатні спричиняти збільшення частоти мутацій, називають **мутагенними** (від лат. *мутатіо* – зміна та грец. *генезис* – походження). Мутації, спричинені мутагенними факторами, називають **індукованими** (від лат. *індукціо* – спонукання).



Мал. 12.1. Герман Джозеф Меллер (1890–1967) – видатний американський генетик. Разом з Т.Х. Морганом брав участь у розробці хромосомної теорії спадковості. Лауреат Нобелівської премії (1946)



Мал. 12.2. Сергій Михайлович Гершензон (1906–1998) – академік НАН України, Герой Соціалістичної Праці (1990); всесвітньо відомий своїми працями у галузі вивчення мутагенних факторів, популяційної та молекулярної генетики

Які існують групи мутагенних факторів?

За походженням розрізняють фізичні, хімічні та біологічні мутагенні фактори, або скорочено – мутагени. Серед **фізичних мутагенів** найбільше значення має іонізуюче випромінювання, зокрема рентгенівське. Проходячи через живу речовину, рентгенівські промені вибивають електрони із зовнішньої оболонки атомів або молекул, унаслідок чого ті стають позитивно зарядженими. А вибиті електрони спричинюють неконтрольовані хімічні перетворення різних сполук живих організмів.

До фізичних мутагенів також належать ультрафіолетові промені, підвищена температура тощо. Їхня дія призводить до виникнення насамперед генних мутацій, рідше – хромосомних.

Хімічні мутагени були відкриті пізніше за фізичні. Значний внесок в їхнє вивчення зробила українська генетична школа, очолювана академіком С.М. Гершензоном (мал. 12.2). Дослідники щорічно відкривають нові хімічні

мутагени (зокрема, акридинові барвники, нітритна кислота, гідроген пероксид, формальдегід (метаналь), деякі лікарські препарати тощо). Наприклад, алкалоїд колхіцин унеможлиблює утворення веретена поділу, що спричинює подвоєння числа хромосомних наборів у клітині. Газ іприт (або гірчичний газ), який використовували як хімічну зброю, підвищує частоту мутацій у піддослідних мишей у 90 разів. Дія незначних концентрацій цього газу на самців дрозофіли значно підвищує частоту летальних мутацій в X-хромосомі (до понад 7 %). Нітритна кислота (HNO_2) здатна спричиняти генні мутації, пов'язані зі зміною пар нуклеотидів, наприклад ГЦ – на АТ, АТ – на ЦГ. Хімічними мутагенами, зокрема, є наркотичні речовини, небезпечний вплив яких виявляється не лише в людини, що їх вживає. Мутації, спричинені наркотиками, можуть передаватись нащадкам і викликати у них різноманітні спадкові захворювання і вади.

До **біологічних мутагенів** належать віруси та токсини, що виробляють деякі бактерії. В уражених вірусами клітинах мутації відбуваються значно частіше, ніж у здорових. Вивільнення вірусної ДНК та утворення вірусної частинки, яка потім заражає інші клітини, може супроводжуватись захопленням частини ДНК хазяїна. У такий спосіб віруси здатні переносити генетичну інформацію між різними особинами одного або різних видів (*горизонтальне перенесення генів*). Цей процес має важливе значення в еволюції прокариотів.

Отже, хімічні та фізичні мутагени є універсальними, тобто можуть спричиняти різні типи мутацій у будь-яких організмів.

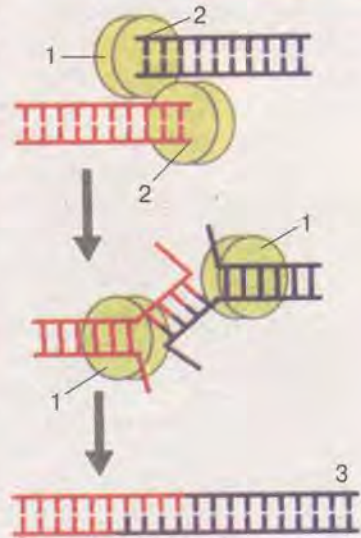
Чи є біологічні антимутаційні механізми?

Живі організми здатні захищати свій генетичний матеріал від мутацій. Так, більшість амінокислот закодована не одним, а кількома триплетами,

Мал. 12.3. Репарація молекули ДНК: білки (1) розпізнають кінці ушкодженої молекули ДНК (2) і з'єднують їх; відновлена молекула ДНК (3)

а також частина генів багато разів повторюється у ланцюзі ДНК. У клітинах існує система виправлення помилок (*системи репарації*), які виникають під час подвоєння молекул ДНК і їхніх змін під впливом мутагенів. Загальний рівень помилок, які залишаються після репарації, незначний: менше однієї заміни нуклеотидів, що припадає на геном еукаріотичної клітини при одному подвоєнні ДНК.

Під час репарації ділянки молекули ДНК, змінені внаслідок мутацій, можуть видалятися за допомогою ферментів. При цьому на місце видаленої ділянки вбудовується інша, з притаманною цій частині молекули послідовністю нуклеотидів (мал. 12.3).



Які загальні властивості мутацій?

Здатність до змін спадкової інформації у процесі історичного розвитку – універсальна властивість живої матерії. Мутації виникають раптово. Викликані мутаціями зміни можуть успадковуватися. Однакові мутації можуть виникати неодноразово і незалежно від інших. На відміну від модифікацій, мутації неспрямовані, тобто можуть бути шкідливими, нейтральними або корисними.

Фактори, які викликають мутації (мутагени), універсальні, тобто здатні спричиняти зміни спадкового матеріалу в організмах усіх видів. Один і той самий фактор, який діє з однаковою інтенсивністю на ідентичні в генетичному відношенні організми (наприклад, на однойцевих близнюків), може викликати в них різні мутації. Разом з тим різні за своєю природою мутагени здатні викликати в організмів неспоріднених видів подібні спадкові зміни.

На відміну від модифікацій, ступінь вираження змін у фенотипі не залежить від інтенсивності і тривалості дії мутагенного фактору: слабкий мутаген, який діє нетривалий час, іноді здатний спричиняти значніші зміни у фенотипі, ніж сильний. Зі зростанням інтенсивності дії мутагенного фактору до певної межі частота виникнення мутацій збільшується.

Доза мутагенного фактору – це добуток його тривалості та інтенсивності дії.

Частота мутацій зростає при підвищенні дози опромінення лише до певної межі: після того, як опромінення перевищить її, частота мутацій може навіть зменшуватись, оскільки багато клітин втрачають життєздатність.

Для мутагенних факторів не існує нижньої межі інтенсивності дії (нижнього порогу дії), нижче якої вони не здатні спричиняти зміни спадкового матеріалу. Ця властивість свідчить про те, що носії спадковості організмів необхідно захищати від усіх мутагенів незалежно від сили та тривалості їхнього впливу.

Різні види живих організмів і навіть різні особини одного виду характеризуються неоднаковою чутливістю до дії мутагенних факторів. Та дорослі особини деяких груп членистоногих (скорпіонів, багатоніжок ківсяків) здатні витримувати величезні дози радіації: до 100 000 рА для того щоб вбити клітини деяких бактерій, необхідна доза приблизно 1 000 000 рад. Для людини смертельні дози у 700 рад і вище. На ранніх етапах розвитку чутливість організмів до дії мутагенних факторів вища ніж у дорослих особин: доза в 200 рад здатна вбивати зародки комарів а дорослі комахи зберігають життєздатність і при опроміненні понад 10 000 рад.

Різні групи людей мають неоднакову радіочутливість: порівняно зі здоровою дорослою людиною, радіочутливість людей похилого віку вища в 2 рази, дітей – у 5 разів, вагітних жінок – у 50 разів. Розроблені спеціальні санітарні норми радіаційного опромінення, які визначають дози радіації що не мають помітного впливу на людей певної групи. Для більшості людей безпечною вважають дозу 0,05 рад за 1 рік. Доза опромінення у 100 рад викликає *променеву хворобу*, за якої біологічні функції можуть порушуватись настільки, що настає смерть. При цьому слід пам'ятати, що радіоактивні сполуки, які потрапили всередину організму, приблизно в 10 разів перевищують за характером свого впливу таку саму дозу радіації, отриману ззовні.

Запам'ятайте: однією з найактуальніших проблем сьогодення є захист генофонду людства від впливу мутагенних чинників.

Яке значення мутацій в природі і житті людини?

Мутації є джерелом спадкової мінливості – одного з факторів еволюції. Завдяки їм з'являються нові алелі певних генів (їх називають мутантними). Усе різноманіття сучасних та вимерлих форм живих істот завдячує саме мутаціям.

Загальним наслідком мутаційної мінливості є порушення спадкових програм клітин та організмів в цілому. Більшість мутацій шкідлива для живих істот, оскільки вони, проявляючись у фенотипі, знижують пристосованість до умов існування. За підрахунками вчених, у природних популяціях дрозофіли понад 20 % хромосом несуть хоча б один летальний рецесивний алель. Проте нейтральні мутації, як ми вже згадували, можуть виявитися корисними за певних змін середовища життя.

Штучно викликані мутації збільшують різноманіття вихідного матеріалу при селекції рослин і мікроорганізмів. Зокрема, багато культурних рослин є поліплоїдними порівняно з предковими видами (м'яка пшениця, садові суниця, деякі сорти цукрових буряків тощо).

Мутації застосовують у генетичних методах боротьби зі шкідниками. Для цього в лабораторних умовах на самців шкідливого для людини виду діють мутагенами (наприклад, рентгенівськими променями), які викликають нездатність до запліднення. Далі їх випускають в природу, де вони паруються із самками з природних популяцій. Але відкладені такими самками яйця виявляються нежиттєздатними. Таким чином, не забруднюючи довкілля отрутохімікатами, можна достатньо ефективно знижувати чисельність шкідників. Роботи з розробки генетичних ме-

Мал. 12.4. Російський генетик Олександр Сергійович Серебровський (1892–1948) на початку 40-х років ХХ ст. розробляв генетичні методи боротьби зі шкідливими для людини видами



тодів боротьби зі шкідливими для людини видами започаткував російський учений О.С. Серебровський (мал. 12.4).

Існують і певні закономірності мутаційного процесу, який відбувається у споріднених організмів. Цю закономірність, відкриту видатним російським генетиком і селекціонером М. І. Вавиловим (мал. 12.5), названо **законом гомологічних рядів спадкової мінливості**:

генетично близькі види і роди характеризуються подібними рядами спадкової мінливості з такою правильністю, що, вивчивши ряд форм у межах одного виду або роду, можна передбачити наявність форм з подібним поєднанням ознак у межах близьких видів або родів.

М. І. Вавилов встановив цю закономірність для рослин, але вона виявилася універсальною для всіх організмів. Чим тісніші родинні зв'язки між організмами, тим подібніші ряди їх спадкової мінливості (мал. 12.6).

Генетичною основою закону гомологічних рядів спадкової мінливості є те, що ступінь історичної спорідненості організмів прямо пропорційний числу їхніх спільних генів. Тому і мутаційні зміни цих генів можуть бути подібними. Фенотипно це проявляється у вигляді подібної мінливості багатьох ознак у близьких видів, родів і т. д.

Закон гомологічних рядів (закон Вавилова) висвітлює матеріальні основи спільного історичного розвитку споріднених груп живих істот. Спираючись на нього і вивчаючи спадкову мінливість близьких видів, селекціонери планують



Мал. 12.5. М. І. Вавилов (1887–1943) – видатний російський генетик і селекціонер



Мал. 12.6. Гомологічні ряди спадкової мінливості за забарвленням і формою насіння двох видів з родини бобових: 1 – вика; 2 – сочевиця

роботу зі створення нових сортів рослин і порід тварин із задалегідь визначеними спадковими ознаками. Тобто внаслідок дослідження сукупності сортів (порід) одного виду можна планувати виведення сортів або порід із подібним набором спадкових ознак у межах іншого близького виду. Цей закон дає можливість передбачити знахідки нових для науки систематичних груп (видів, родів тощо) з ознаками, притаманними спорідненим групам.

Нові терміни та поняття. Мутагени, спонтанні мутації, гомологічні ряди спадкової мінливості.

Запитання для повторення: 1. Які причини мутацій? 2. Які фактори належать до мутагенних? 3. У чому полягає біологічне значення мутацій? 4. Які є механізми самозахисту організму від мутацій? 5. Які властивості притаманні мутаційній мінливості? 6. Сформулюйте закон гомологічних рядів спадкової мінливості. Яке його практичне і теоретичне значення?

Проблемне завдання. Поміркуйте, що спільного та відмінного між мутаційною та модифікаційною мінливістю.



ЛАБОРАТОРНА РОБОТА № 2

Тема: Спостереження нормальних і мутантних форм дрозофіл, їх порівняння

Обладнання і матеріали: світлові мікроскопи, постійні препарати нормальних (диких) і мутантних форм дрозофіл одного виду.

Хід роботи:

1. Підготуйте мікроскоп до роботи.
2. При малому збільшенні мікроскопа розгляньте препарати особин нормальних дрозофіл. Зверніть увагу на забарвлення мух, наявність і розміри крил.
3. Розгляньте препарати мутантних особин дрозофіл. Зверніть увагу на забарвлення тіла, наявність, форму і розміри крил.
4. Порівняйте фенотипи нормальних і мутантних форм дрозофіл.
5. Зробіть висновки і запишіть їх у зошит.



ЛАБОРАТОРНА РОБОТА № 3

Тема: Вивчення мінливості у рослин. Побудова варіаційного ряду і варіаційної кривої

Обладнання і матеріали: гербарні зразки (пшениця, ячмінь, кукурудза тощо), насіння різних видів (квасолі, кукурудзи, соняшника та ін.), листки (дуба, клена, липи тощо), лінійка або міліметровий папір.

Хід роботи:

1. Порівняйте кілька (3–5) особин одного виду або їхніх частин (злаки, насіння квасолі, бульби картоплі тощо) за фенотипом (зовнішній вигляд, розміри та ін.). Запишіть результати досліджень у зошит.
2. Знайдіть характерні видові ознаки у різних представників.
3. Виявіть відмінності в будові різних представників одного виду, а також порівняйте їх з особинами інших видів. Поясніть причини, які зумовили ці розбіжності.

- Виберіть не менш ніж 10 рослин одного виду (або їхніх частин) за певними ознаками (наприклад, кількість вічок у бульб картоплі, темних плям на білих насінинах квасолі тощо).
- Підрахуйте число обраних показників у кожній з рослин і занесіть отримані дані до таблиці, знайдіть частоти зустрічальності кожного із цифрових значень цих показників та середню величину ознаки.
- Побудуйте на підставі отриманих результатів варіаційні ряд і криву: на осі абсцис відкладіть варіанти, а на осі ординат – частоти прояву певних чисельних (кількісних) показників певної ознаки. Дайте характеристику ряду і кривої нормального розподілу.
- Зробіть висновки і запишіть їх у зошит.

Практична робота № 2

(виконують учні академічного рівня навчання)

Розв'язання типових задач на визначення виду мутацій

Задача 1. В алеля дикого типу (вихідний ген) відбулася така мутація:

алель дикого типу	ЦЦЦГГТГГТАЦЦЦЦ
	ГГГЦЦАЦЦАТГГГГГ
мутантний алель	ЦЦЦГГТАЦЦЦЦ
	ГГГЦЦАТГГГГГ

Визначте вид мутації. Порівняйте фрагменти поліпептидів, що кодуються нормальним і мутантним генами. Які фенотипні прояви може мати ця подія?

Задача 2. В алеля дикого типу (вихідний ген) відбулася така мутація:

алель дикого типу	ЦЦЦГГТАЦЦЦЦ
	ГГГЦЦАТГГГГГ
мутантний алель	ЦЦЦЦЦАТГГЦЦЦ
	ГГГГГТАЦЦГГГ

Визначте вид мутації. Порівняйте фрагменти поліпептидів, що кодуються нормальним і мутантним генами. Позначте цифрами порядок розміщення амінокислот. Які фенотипні зміни може спричинити ця мутація?

Задача 3. Вірус тютюнової мозаїки (ВТМ) синтезує ділянку білка з послідовністю амінокислотних залишків Ала-Тре-Сер-Глу-Мет. Під впливом мутагену – нітратної кислоти HNO_3 – цитозин у результаті дезамінування перетворюється на урацил. Яку будову матиме ділянка білка ВТМ за умови, що всі цитиділові нуклеотиди зазнали вказаного хімічного перетворення? Пам'ятайте, що ВТМ замість ДНК містить РНК.

Задача 4. У першому екзоні гена β -глобінового ланцюга гемоглобіну А дорослої людини ($\text{HbA} - \alpha_2\beta_2$) початкові нуклеотиди кодуючого ланцюга ДНК розміщені в послідовності (3'- та 5'- кінці молекули ДНК):

1	2	3	4	5	6	7	8		
3'	ЦАЦ	ГТА	ААТ	ТГА	ГГА	ЦТЦ	ЦТЦ	ТТТ	5'

Як зміниться амінокислотний склад β -поліпептидного ланцюга цього білка, якщо відбудеться одна з мутацій: а) у третьому триплеті другу осно-



у буде замінено на Т; б) у четвертому триплеті третю основу буде замінено на Г; в) у п'ятому триплеті перша основа випаде (відбудеться делеція)?

! ТЕМАТИЧНА ПЕРЕВІРКА ЗНАТЬ

I. Із запропонованих відповідей виберіть одну правильну:

1. Укажіть клітини, в яких можуть виникати мутації: а) лише статеві; б) лише нестатеві; в) будь-які.
2. Зазначте, як називають межі модифікаційної мінливості ознаки: а) варіаційний ряд; б) варіаційна крива; в) середнє значення; г) норма реакції.
3. Вкажіть мінливість, яку відносять до спадкової: а) модифікаційна; б) вікова; в) мутаційна; г) сезонна.
4. Визначте, яка форма мінливості зумовлює розбіжності у фенотипі однойцевих близнюків: а) корелятивна; б) комбінативна; в) модифікаційна; г) мутаційна.
5. Назвіть джерела комбінативної мінливості: а) випадкове поєднання гамет при заплідненні; б) кількість поживних речовин у яйцеклітині; в) вплив мутагенних факторів; г) вплив умов середовища мешкання.

II. Завдання на встановлення відповідності:

1. Виберіть властивості, притаманні різним видам мінливості:

Тип мінливості	Властивості
А. Модифікаційна Б. Мутаційна В. Комбінативна Г. Корелятивна	1. Набуті ознаки можуть успадковуватися 2. Нові поєднання алелів у генотипі нащадків 3. Одночасний прояв усіх алельних генів у фенотипі 4. Набуті зміни можуть зникати протягом життя особини 5. Зміна одних ознак викликає зміну пов'язаних з ними інших

2. Виберіть властивості, притаманні модифікаціям, мутаціям та комбінативній мінливості:

Тип мінливості	Властивості
А. Модифікаційна Б. Мутаційна В. Комбінативна	1. Нові поєднання алелів у хромосомі унаслідок процесу кросинговеру 2. Вплив генів материнського організму через цитоплазму яйцеклітини 3. Набуті зміни зазвичай мають адаптивне значення 4. Ступінь вираження змін не залежить від сили і тривалості дії їх чинника

3. Встановіть відповідність між видами мутагенів та їхніми прикладами:

Види мутагенів	Приклади
А. Хімічні Б. Фізичні В. Біологічні	1. Ультрафіолетові промені 2. Мобільні групи нуклеотидів, здатних переміщуватись у межах хромосоми 3. Віруси 4. Іприт



Тема **7** Генотип як цілісна система

Під час вивчення теми ви дізнаєтесь про основні закономірності функціонування генів у про- і еукаріотів; про результати досліджень у галузі генетики людини; роль генотипу і середовища у формуванні фенотипу; закономірності диференціації клітин; генетичні основи селекції; химерні та трансгенні організми; основні напрями сучасної біотехнології. Ви також навчитеся обережному ставленню до вживання продуктів із використанням генетично модифікованих організмів; оцінювати можливі наслідки застосування сучасних біотехнологій.

§ 13. ОСНОВНІ ОСОБЛИВОСТІ ГЕНОМУ ВІРУСІВ І ПРОКАРІОТІВ



Аби краще засвоїти матеріал цього параграфа, слід пригадати: що таке ген, геном, генотип, регуляторні та структурні гени, екзони, інтрони? Які особливості організації та функціонування бактеріофагів? Що таке плазмід?

Дослідження організації геному неклітинних форм життя (віруси, віроїди тощо) та різних груп організмів, а також закономірностей функціонування генів має теоретичне та важливе практичне значення. Зокрема ці знання вчені з успіхом використовують у селекції організмів, біотехнології тощо.

Які особливості організації геному вірусів?

Досить детально вивчений геном одного з бактеріофагів – ϕ X-174. Його кільцева молекула ДНК містить лише 10 генів. Така незначна кількість генів компенсується тим, що спадкова інформація з одних і тих само генів може зчитуватись у різний спосіб. Наприклад:

АУГ_ГАЦ_ЦГУ_ААЦ_ЦГГ_УАА – один варіант зчитування спадкової інформації

А_УГГ_АЦЦ_ГУА_АЦЦ_ГГУ_АА – інший варіант зчитування спадкової інформації

Завдяки тому, що межі генів можуть перекриватись своїми кінцями, забезпечується компактність зберігання спадкової інформації. В еукаріотів це явище спостерігають дуже рідко.

Запам'ятайте: невелика кількість ДНК у вірусів забезпечує зберігання відносно істотної кількості спадкової інформації.

Гени вірусів кодують різні білки, зокрема ферменти, які забезпечують процеси подвоєння їхньої нуклеїнової кислоти. Серед білків є регуляторні білки, які впливають на процеси обміну речовин клітини-хазяїна, змушуючи її синтезувати вірусні білки та білки, що забезпечують розчинення оболонки клітини-хазяїна. У бактеріофага- β до складу молекули ДНК також входять гени, які впливають на процеси транскрипції. Вони пригнічують або стимулюють активність інших генів.

Чим характеризується спадковий матеріал прокариотів?

Геном клітин прокариотів містить значну кількість ДНК і, відповідно, більше генів порівняно з вірусами. Наприклад, у бактерії кишкової палички є понад 4100 генів, які кодують білкові молекули, та близько 120 генів, що кодують молекули РНК. Гени в ДНК розмежовані міжгенними ділянками. Значна частина структурних генів кишкової палички утворює групи. На кожній групі синтезується одна молекула іРНК, що кодує кілька білків. Ці білки беруть участь у спряжених біохімічних процесах (наприклад, забезпечують синтез певної сполуки). Крім того, ДНК кишкової палички містить велику кількість регуляторних генів, які впливають на активність структурних.

Запам'ятайте: серед структурних генів прокариотів та еукаріотів є три основні групи. Гени першої кодують структуру молекул білків, другої – тРНК, третьої – рРНК. Молекули іРНК синтезуються лише на одному з ланцюгів молекули ДНК. При цьому послідовність нуклеотидів молекули іРНК комплементарна послідовності ланцюга ДНК, на якому вона синтезована, і збігається за послідовністю нуклеотидів з іншим ланцюгом, який називають *кодуючим*, або *змістовним*.

AUG ГЦГ АУЦ ЦГГ – ділянка молекули іРНК
ТАЦ ЦГЦ ТАГ ГЦЦ – ділянка молекули ДНК, на якій здійснюється процес транскрипції
АТТ ГЦГ АТЦ ЦГГ – другий ланцюг молекули ДНК – кодуючий, або змістовний

У багатьох видів прокариотів геном представлений єдиною молекулою ДНК, яка зосереджена у ядерній зоні клітини – нуклеоїді. Тому їм притаманний гаплоїдний набір генів і рецесивні алелі можуть проявлятися у фенотипі. Крім того, у цитоплазмі бактеріальних клітин є плазміди, або позахромосомні фактори спадковості. Це невеликі кільцеві молекули ДНК, до складу яких входять кілька генів.

Як здійснюється регуляція експресії генів?

Структурні гени не можуть бути постійно в активному стані, тому їхня діяльність то активується, то пригнічується. Але у прокариотів, в яких високий рівень активності обміну речовин, більшість генів постійно активні: на них синтезуються молекули іРНК, або РНК інших типів. Це дає змогу

прокаріотичній клітині швидко реагувати на зміни в навколишньому середовищі.

Процес, за якого спадкова інформація, закодована у вигляді послідовності нуклеотидів молекули ДНК, втілюється у функціональний продукт – молекулу білка або РНК певного типу, називається *експресія* (від лат. *експресіо* – вираження) *генів*.

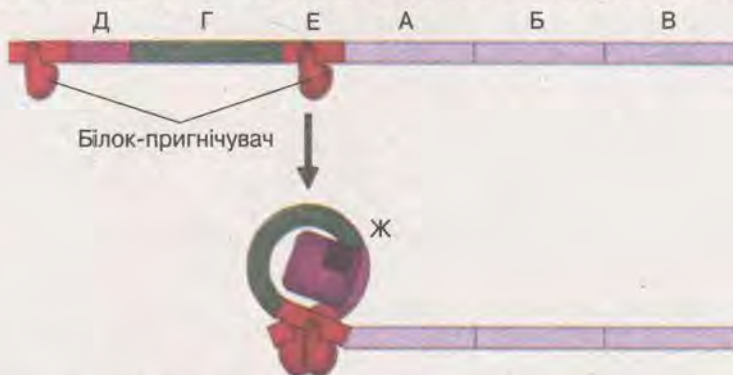
Експресія генів може регулюватись під час транскрипції, трансляції або остаточних змін у структурі білка чи РНК, завдяки чому ці молекули стають функціонально активні.

Клітини прокаріотів та еукаріотів здатні ефективно регулювати експресію генів. Так, за певних умов деякі гени залишаються неактивними, тоді як активність інших зростає або зменшується. Зміни умов середовища можуть спричинити активацію неактивних та пригнічення активних генів.

Механізми регуляції активності генів різноманітні. Насамперед вони можуть реалізуватися на рівні синтезу молекул РНК. Зокрема, така регуляція може здійснюватись або за допомогою білків, одні з яких пригнічують транскрипцію, тоді як інші необхідні для початку цього процесу. У першому випадку процеси транскрипції розпочинаються лише тоді, коли свої властивості втрачає білок-пригнічувач (депресор). В іншому – процеси транскрипції тривають, доки не втрачають своєї активності білки-активатори.

Білкові молекули, які здатні впливати на експресію генів, спочатку зв'язуються з *промотором* (від англ. *premoute* – той, який просуває, сприяє) – послідовністю нуклеотидів, розташованою перед кодуючою частиною гена. Кожний ген або група генів може мати один або кілька промоторів, регуляція кожного з яких здійснюється окремо.

На малюнку 13.1 зображено ділянку бактеріальної ДНК. До її складу входять три структурні гени (позначені літерами А, Б, В). Вони кодують структуру ферментів, що беруть участь у процесах розщеплення молочного цукру – лактози (*пригадайте, до якого класу вуглеводів належить ця сполука*). Ця функціонально єдина група генів має один спільний промотор (Г), який оточують дві регуляторні ділянки нуклеотидів (Д, Е). У разі відсутності молочного цукру за участі цих двох ділянок нуклеотидів та особливого регуляторного білка утворюється петля ДНК (Ж). Структурні гени стають неактивними, оскільки з промотором, що опинився всередині петлі, не можуть зв'язатися ферменти, які забезпечують синтез іРНК. Після того як концентрація молочного цукру зростає, регуляторний білок



Мал. 13.1. Регуляція активності генів у кишкової палички

втрачає зв'язок з ДНК, петля зникає і промотор активується – структурні гени знову набувають здатності забезпечувати синтез ферментів.

Запам'ятайте: важливу роль у регуляції експресії генів у прокаріотів відіграють взаємодії регулюючих білків з відповідними послідовностями нуклеотидів молекули ДНК.

Нові терміни та поняття. Експресія генів.



Запитання для повторення: 1. Чим досягається компактність кодування генетичної інформації у вірусів? 2. Які характерні риси геному прокаріотів? 3. Що таке промотор? 4. Які механізми експресії генів у прокаріотів? 5. Як зовнішні чинники можуть впливати на експресію генів прокаріотів?

Проблемне завдання. Поміркуйте, про що може свідчити здатність спадкової інформації вірусів-бактеріофагів вбудовуватись у ДНК бактеріальної клітини.

§ 14. ОСНОВНІ ЗАКОНОМІРНОСТІ ФУНКЦІОНУВАННЯ ГЕНІВ У ЕУКАРІОТІВ



Аби краще засвоїти матеріал цього параграфу, слід пригадати: що таке ген, геном, регуляторні та структурні гени, екзони, інтрони, сплайсинг? Як відбувається синтез білкових молекул? Які з гормонів людини мають стероїдну та білкову природу? Які існують механізми регуляції активності генів у прокаріотів? Яка будова хромосоми? Яка будова гемоглобіну?

Які особливості організації геному еукаріотів?

В еукаріотів значна частина геному представлена послідовностями нуклеотидів, які не кодують структури молекул білків та РНК. Учені з'ясували, що 20–50 % генів еукаріотів мають одну, інші – кілька зазвичай не ідентичних копій. Понад 50 % усієї кількості ДНК припадає на повтори. Завдяки копіям, мутації окремих генів мало впливають на фенотип. Повторювані послідовності нуклеотидів зосереджені переважно на кінцях хромосом і в зоні прикріплення ниток веретена поділу (центромера).

Генам еукаріотів, на відміну від генів прокаріотів, притаманний мозаїчний характер будови: кодуючі ділянки (екзони) чергуються з некодуючими (інтронами). Серед інтронів є ділянки, що здійснюють важливі регуляторні функції. Регуляторні ділянки є й у складі міжгенної ДНК. Обов'язковим етапом, необхідним для здійснення молекулою іРНК своїх функцій, є процес *сплайсингу*: інтрони за участі відповідних ферментів вирізаються, а екзони зшиваються, утворюючи матрицю для синтезу білкової молекули (див. мал. 9.1).

Які особливості регуляції експресії генів у еукаріотів?

На відміну від прокаріотів, у клітинах еукаріотів молекули іРНК синтезуються на молекулах ДНК в ядрі і вже звідти транспортуються до цитоплазми. Таким чином, такі основні етапи експресії гена, як транскрипція та трансляція (синтез білкової молекули на матриці іРНК) в еукаріотів розділені у просторі та часі.

Гени багатоклітинних організмів поділяють на дві функціональні групи: одні з них активні в усіх клітинах, де забезпечують універсальні функції живого, а інші – активні лише у клітинах певних типів. Особливу групу становлять *псевдогени* – змінені внаслідок мутацій послідовності нуклеотидів, які нагадують певні гени, однак інформація з них не зчитується.

До регуляторних елементів експресії генів належать промотори (послідовність нуклеотидів, з якої розпочинається процес транскрипції), послідовності нуклеотидів, які впливають на ефективність процесу транскрипції, а також ті, що забезпечують припинення транскрипції та трансляції.

Запам'ятайте: на активність генів еукаріотів і прокаріотів впливають певні регуляторні послідовності нуклеотидів, які функціонально пов'язані з ними.

Гени еукаріотів, які керують процесами транскрипції, не можуть бути постійно активними. Тому гени та їхні функціональні групи під впливом певних чинників чи фаз клітинного циклу то активуються, то через певний час знову стають неактивними. Завдяки тому, що не всі гени клітини активні одночасно, різні типи клітин продукують не весь закодований комплекс білків чи молекул РНК, а лише потрібні на даний момент. Так, гени, які кодують структуру субодиниць гемоглобіну дорослої людини, активні лише у клітинах-попередниках еритроцитів. Здатність клітин «вмикати» або «вимикати» структурні гени має важливе значення і для економного витрачання енергетичних ресурсів.

Запам'ятайте: активність будь-якого структурного гена залежить від наявності в клітині чинників, які пригнічують процеси транскрипції або стимулюють їх.

Для регуляції активності певних генів використовується механізм, за якого особливі білкові молекули запобігають розпізнаванню ферментом, що забезпечує синтез іРНК, сигналу про припинення синтезу цієї молекули. Такий сигнал становить певну послідовність нуклеотидів, розташовану всередині кодуючої частини гена (*пригадайте, які саме триплети сигналізують про припинення синтезу білкової молекули*). За наявності факторів, які запобігають розпізнаванню ферментом сигналу про припинення синтезу іРНК, синтез цієї молекули продовжується і вона стає функціонально активною.

Деякі неактивні гени можуть активуватись позаклітинним сигналом, наприклад впливом підвищеної температури чи певних гормонів. Так, потрапивши до клітини, стероїдний гормон взаємодіє з клітинним білком і змінює його структуру. Змінений білок проникає у ядро і зв'язується зі специфічним регуляторним елементом, який ініціює транскрипцію відповідного гена – синтез молекули іРНК.

Гормони білкової природи зв'язуються з відповідним рецептором, розташованим на зовнішньому боці мембрани. Це активує фермент, за участі якого починає діяти фактор транскрипції певного гена.

Деякі білкові молекули здатні переміщуватись у внутрішньому середовищі клітини, «шукаючи» відповідні регуляторні послідовності нуклеотидів. Їхня взаємодія може сприяти активації транскрипції або блокувати цей процес. Перехід певних генів в активний чи неактивний стан можливий і при взаємодії цих білкових молекул з ферментами, що каталізують синтез іРНК.

Запам'ятайте: існують послідовності нуклеотидів, що межують, перекриваються або розташовані поза промотором, з якими взаємодіють регуляторні білки. Ці білки можуть бути активаторами або пригнічувачами (дипресорами), а також запобігати завершенню транскрипції.

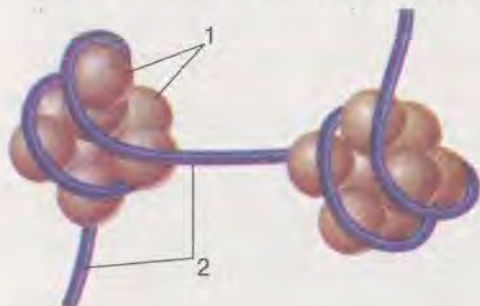
Як ви пам'ятаєте, структурною частиною хромосоми є нуклеосома (мал. 14.1). Вона формується за рахунок взаємодії нитки ДНК з білками (гістонами). Нуклеосоми є загальними пригнічувачами активності генів. Більшість генів у клітині перебуває в неактивному стані, за винятком активованих факторами транскрипції. Активація транскрипції потребує перебудови хроматинових ниток. Ця перебудова пов'язана з тим, що певні ділянки хроматинових ниток стають менш ущільненими і регуляторні ділянки молекули ДНК, пов'язані з даним геном, звільняються від нуклеосом. Так відповідні ділянки ДНК стають доступними для чинників, які забезпечують процес транскрипції.

На експресію генів можуть впливати й зміни хімічного складу ДНК, але послідовність нуклеотидів у молекулі при цьому не змінюється. Так, у певних ділянках може відбуватись введення метильної групи ($-CH_3$) (процес метилювання). Така модифікація молекули ДНК не супроводжується зміною нуклеотидної послідовності. Підвищення ступеня метилювання у певних ділянках спричиняє зменшення або повне пригнічення експресії сусідніх генів. І навпаки, зменшення ступеня метилювання пов'язане з підвищенням рівня їхньої експресії.

Під час формування специфічної природної структури ДНК регуляторні послідовності і відповідні структурні гени зближуються, що полегшує їхню взаємодію. Крім того, фактори транскрипції (наприклад, певні білки) зв'язуються з регуляторними послідовностями нуклеотидів і можуть утворювати ланцюжок, який зближує віддалені структурні гени та їхні регуляторні ділянки.

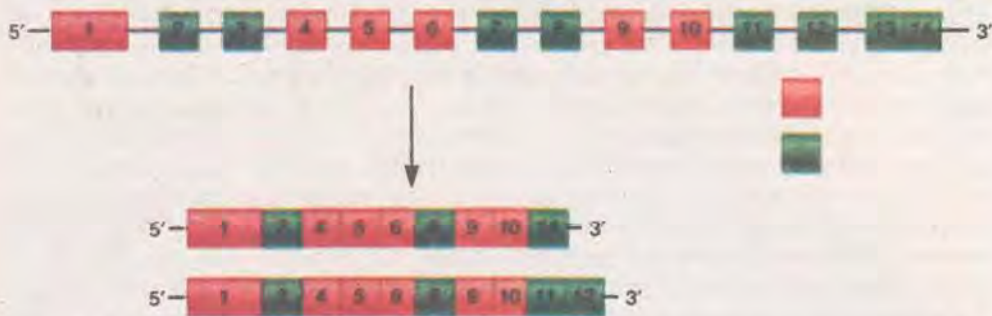
Активність генів може залежати від взаємодії молекул нуклеїнових кислот між собою. Одним з таких механізмів є **РНК-інтерференція** (від лат. *інтер* – між, посеред і *ферентіс* – який несе) – процес пригнічення експресії гена за допомогою молекул мікро-РНК. Це пригнічення експресії гена відбувається під час транскрипції, трансляції або руйнування іРНК.

Молекули мікро-РНК не кодують структуру білків і мають незначну довжину: 19–21 пара нуклеотидів. Як вони виникають? Активація певних генів зумовлює синтез молекул РНК з дволанцюговими ділянками. Ці



Мал. 14.1. Структура нуклеосоми:
1 – глобулярні білки; 2 – нитка ДНК

ділянки вирізаються за участі особливого ферменту. З них утворюються молекули мікро-РНК, кожна з яких зв'язується з кількома білковими молекулами, що забезпечують розплітання ланцюгів РНК. Згодом один з ланцюгів мікро-РНК сполучається з комплементарною ділянкою іРНК, яка кодує структуру певного гена. Наслідки такої взаємодії бувають різні. *По-перше*, це може бути ущільнення хроматину та пригнічення активності гена. *По-друге*,



Мал. 14.2. Альтернативний сплайсинг: вгорі – молекула незрілої іРНК, яка кодує білок α -тропоміозин: червоним кольором показано екзони, які обов'язково залишаються у зрілій молекулі іРНК (1, 4–6, 9, 10), зеленим (2, 3, 7, 8, 11–14) – необов'язково. Зверніть увагу: залежно від того, які саме необов'язкові екзони залишаються після альтернативного сплайсингу, утворюються різні молекули іРНК: верхня кодує білок, що входить до складу непосмугованих м'язових клітин, нижня – посмугованих

після транскрипції молекула іРНК може зруйнуватись, що унеможливає синтез білка (переважно в рослинних клітинах). *По-третє*, можлива зупинка синтезу білка (переважно в тваринних клітинах). Є дані, що молекули мікро-РНК можуть також безпосередньо взаємодіяти з молекулами ДНК.

Зпам'ятайте: експресія генів може залежати від взаємодії молекул нуклеїнових кислот між собою або змін їхнього хімічного складу.

Ще один шлях регуляції експресії генів – це *альтернативний сплайсинг*. Ми згадували, що сплайсинг – процес, пов'язаний з видаленням з іРНК ділянок, що відповідають інтронам. Але він може перебігати й альтернативним¹ шляхом (звідки й походить його назва). Наприклад, за участі певних ферментів можуть вирізатись декілька екзонів як на початку, так і всередині гена. У результаті цього з однієї ділянки можуть бути синтезовані різні варіанти молекул іРНК, які кодують різні білки (мал. 14.2). У геномі людини середня кількість альтернативних форм іРНК, які припадають на один ген, становить 5,4.

Зпам'ятайте: експресія генів може пригнічуватися під час транскрипції або трансляції. При цьому послідовність генів може не змінюватись.

Як результати вивчення активності генів застосовують у генетичній інженерії?

Генетична інженерія – це експериментальна галузь молекулярної генетики. Її основні завдання:

- синтез поза організмом, виділення з клітин і перебудова окремих генів;
- копіювання і розмноження виділених або синтезованих генів;
- введення генів або їхніх груп до геномів інших організмів;
- поєднання різних геномів в одній клітині.

¹ Альтернатива (від лат. *альтернаре* – чергуватися, вагатися, *альтер* – один з двох) – необхідність вибору між двома можливостями, що виключають одна одну.

Важливим етапом цих досліджень є встановлення нуклеотидних послідовностей окремих генів. Без цього неможливо виділяти окремі гени з організму або здійснювати їхній синтез поза організмом. Але недостатньо просто ввести певний ген у геном іншого організму. Вся ця робота втрачить свій сенс, якщо не відбудеться експресії такого гена. А вона неможлива без урахування різноманітних чинників, які впливають на неї.

Регуляторні послідовності нуклеотидів еукаріотів за своєю структурою та розташуванням відносно кодону, який ініціює процес транскрипції, відрізняються від подібних послідовностей у клітинах прокаріотів. Якщо гени еукаріотів просто ввести у прокаріотичну клітину, бактеріальний фермент, який забезпечує синтез іРНК, не розпізнає ці послідовності. Тому для експресії генів еукаріотів у клітинах прокаріотів потрібно, щоб ці гени потрапили під контроль регуляторних елементів клітини хазяїна.

При перенесенні генів еукаріотів необхідно також враховувати, що в їхніх клітинах кожний структурний ген має власний набір регуляторних елементів, які активуються специфічними сигналами у різні періоди клітинного циклу. Натомість структурні гени прокаріотичних клітин об'єднані у групи, що мають спільні елементи регуляції.

Досконале вивчення проблем експресії тих чи інших генів у клітині дало змогу вирішити деякі важливі практичні питання за допомогою генної інженерії. Ви знаєте, що відсутність або недостатність вироблення тих чи інших гормонів в організмі людини або тварин спричинює важкі наслідки. Зокрема, досить поширене захворювання людей – цукровий діабет – є наслідком втрати здатності до синтезу інсуліну; тому для підтримання життєдіяльності необхідно періодично вводити в організм цей гормон. Отримувати препарати інсуліну у достатній кількості дозволило введення відповідних генів у бактеріальну клітину.

РНК-інтерференцію можна використовувати у медичній практиці та селекції. Для цього створюють так звані *антисенсорні* (від грец. *анти* – протилежний та лат. *сensus* – відчуття) молекули РНК. За складом вони відповідають послідовності нуклеотидів молекули іРНК певної клітини. Припустимо, що така сенсорна РНК несе інформацію про шкідливі для організму або небажані для селекціонера білки. Тоді вчені синтезують і вводять у клітину молекулу антисенсорної РНК. Її нуклеотиди зв'язуються з нуклеотидами сенсорної РНК. Це блокує біосинтез білків, закодованих у молекулі сенсорної РНК. Наприклад, застосовуючи антисенсорні технології, можна послабити симптоми ВІЛ-інфекції, коли антисенсорні молекули РНК зв'язують комплементарну іРНК вірусу, що гальмує його розмноження.

Застосування антисенсорної технології у селекції рослин має вже певні практичні результати. У помідорів відомі ферменти, які сприяють їхньому швидкому дозріванню. Але фермерам потрібно, щоб ці овочі достигали поступово, оскільки важко реалізувати значні обсяги продукції за короткий термін. Крім того, один з ферментів прискорює розщеплення полісахариду пектину в клітинних стінках, унаслідок чого плоди швидко псуються. Завдяки введенню у геном помідорів антисенсорних молекул РНК синтез відповідних ферментів гальмується.

Метод РНК-інтерференції застосовують для з'ясування деяких теоретичних питань при дослідженнях з використанням культур клітин або живих організмів. За рахунок синтезованих дволанцюгових молекул мікро-РНК, які вибірково впливають на активність тих чи інших генів,

можна з'ясувати їхні функції. При введенні молекули мікро-РНК вона пригнічує активність специфічного гена, і за наслідками цього процесу вчені роблять висновки щодо його функцій.

Нові терміни та поняття. Явище РНК-інтерференції, антисенсорні технології.

? **Запитання для повторення:** 1. Чим відрізняються між собою організації генному еукаріотів і прокариотів? 2. Яка роль сплайсингу в активації генів? 3. Як регулюється експресія генів за участю регуляторних білків? 4. Які відомі регуляторні послідовності нуклеотидів, що впливають на експресію генів? 5. У чому полягає явище РНК-інтерференції? 6. У чому полягає значення альтернативного сплайсингу?

Проблемне завдання. Поміркуйте, що спільного та відмінного між процесами транскрипції у вірусів та альтернативним сплайсингом в еукаріотів.

§ 15. ГЕНЕТИКА ЛЮДИНИ

Аби краще засвоїти матеріал цього параграфа, слід пригадати: що таке геном, популяції, гомозиготи та гетерозиготи? Про що говорить закон розщеплення? Чим представлений спадковий матеріал мітохондрій?

Що вивчає генетика людини?

Генетика людини – розділ генетики, що вивчає особливості організації та функціонування геному людини, закономірності її спадковості та мінливості. Ця наука зародилася в надрах *євгеніки* (від грец. *євгенес* – доброго роду) – вчення про спадкове здоров'я людини та шляхи його поліпшення. Його започаткував Френсіс Гальтон (мал. 15.1) – двоюрідний брат Ч. Дарвіна. Він вперше розглядав спадковість людини як предмет самостійного дослідження. Ф. Гальтон та його послідовники вважали, що особливими заходами можна поліпшити людський рід. І хоча євгеніка мала гуманну мету – збільшити у генотипі людини кількість «корисних» генів і зменшити кількість «шкідливих», її положення з часом використали для обґрунтування расистських теорій.

Расизм – це світогляд, що ґрунтується на расовій дискримінації, тобто визнанні вродженої фізичної та інтелектуальної переваги представників певної раси над іншими. Послідовники расистських поглядів стверджують, що різниця між представниками різних рас і народів зумовлена механізмами спадковості і не повністю зникає у результаті виховання, соціалізації та інших культурних процесів. Відповідно расист-



Мал. 15.1. Френсіс Гальтон (1822 – 1911) започаткував євгеніку та метод дактилоскопії (встановлення особи людини за відбитками пучок пальців)



ські теорії «доводять» право на експлуатацію і навіть винищення одних народів іншими. Це призвело до заборони евгенічних досліджень у більшості цивілізованих країн, а частину питань, які досліджували у рамках цього вчення, нині вивчає генетика людини, зокрема медична генетика.

Чим характеризуються методи досліджень у галузі генетики людини?

Як і будь-яка наука, генетика людини має свої специфічні методи досліджень. Закономірності спадковості і мінливості людини, на відміну від інших організмів, заборонено вивчати за допомогою методів, пов'язаних із втручанням у її спадковий матеріал (наприклад, генетичної інженерії, коли певні гени вилучають або замінюють). Тому в генетиці людини застосовують лише генеалогічний, популяційно-статистичний, близнюковий, цитогенетичний і молекулярно-генетичний методи.

Учені мають враховувати низку особливостей, притаманних виду Людина розумна. Так, у неї статеве дозрівання відносно пізне, тому для зміни поколінь потрібно 20–30 років. Це ускладнює аналіз успадкування тих чи інших ознак. Такі складнощі частково долають за допомогою вивчення родоводів, складених протягом тривалого часу. Незначна кількість нащадків більшості людей ускладнює статистичний аналіз розщеплення ознак.

При дослідженні впливу довкілля на формування фенотипу слід враховувати, що створити однакові умови існування для всіх людей (мікроклімат, дієта, житлові умови, параметри роботи або навчання тощо) практично неможливо.

Які системи шлюбів притаманні людині?

У будь-яких організмів певного виду існують різні системи схрещування: споріднене та неспоріднене. **Споріднене схрещування** відбувається між особинами, що мають спільних предків принаймні попередніх шести поколінь. **Неспорідненим** вважають схрещування між особинами, у яких не було спільних предків протягом шести попередніх поколінь.

У людини відповідно розрізняють споріднені та неспоріднені шлюби.

Одним із наслідків споріднених шлюбів є підвищення серед нащадків частоти гомозигот за певним алелем. При цьому рецесивні алелі (серед яких летальні та сублетальні) можуть перейти у гомозиготний стан і проявитись у фенотипі нащадків. Небезпека народження дитини з певними спадковими захворюваннями або генетичними вадами зростає зі збільшенням ступеня спорідненості осіб, що беруть шлюб. Наприклад, якщо обидва батьки фенотипно здорові, але гетерозиготні за рецесивним алелем, який визначає глухоту, їхні діти можуть народитися глухими. Майже 20 % усіх альбіносів є нащадками від споріднених шлюбів. Відомо кілька рецесивних летальних алелів, здатних у гомозиготному стані спричинити передчасну смерть.

У нащадків від неспоріднених шлюбів рецесивні алелі, здатні у гомозиготному стані спричинити певні спадкові захворювання або вади, часто переходять у гетерозиготний стан і тому не проявляються у фенотипі.

Які особливості організації геному людини?

Каріотип людини складається з 22 нестатевих хромосом (аутосом) та двох статевих (XX – у жінок та XY – у чоловіків) (мал. 15.2). Йому притаманні

24 групи зчеплення (22 аутосоми, X- та Y-хромосоми, які мають відмінні набори генів).

Одним з міжнародних біологічних проектів кінця XX – початку XXI сторіччя було розшифрування геному людини. Вчені встановили нуклеотидні послідовності і створили генетичні карти, на які нанесли близько 15 тис. структурних генів. Дослідники оцінили геном людини у 3,2 млрд пар нуклеотидів. Вважають, що кількість генів, які кодують білки, не перевищує 21 тис., а тих, які несуть інформацію про різні молекули РНК, – понад 4 тис. Для 12,5 тис. генів встановлено, які саме ознаки вони кодують. Загальна довжина кодуючих ділянок становить близько 34 млн пар нуклеотидів, що складає лише 1,2 % геному. Кільцева молекула ДНК мітохондрій людини утворена 16 569 парами нуклеотидів і містить усього 37 генів, 13 з яких кодують білки мітохондрій, 2 – рРНК та 22 – тРНК.

Геном людини характеризується відносно короткими екзонами, розділеними видовженими інтронами (близько 34 % усієї кількості ДНК).

Дослідження геному засвідчили високу подібність послідовностей нуклеотидів ДНК у різних людей – на 99,5 %. Таким чином, лише 0,5 % геному зумовлює різноманітність фенотипів. Різноманітність геномів людини збільшують і мутації.



Мал. 15.2. Каріотип людини (знайдіть статеві хромосоми, визначте стать людини з даним каріотипом)

Які типи успадкування ознак відомі у людини?

Тип успадкування, пов'язаний з генами нестатевих хромосом, називають **аутосомним**. Якщо певний стан ознаки визначає домінантний алель, то такий тип успадкування називають **аутосомно-домінантним**, якщо рецесивний, – **аутосомно-рецесивним**. Зверніть увагу на таблицю 15.1, у якій наведено домінантні та рецесивні стани певних ознак людини.

Таблиця 15.1

Домінантні та рецесивні стани ознак у людини

Домінантні стани	Рецесивні стани
Карі очі	Блакитні очі
Зелені очі	Блакитні очі
Довгі вії	Короткі вії
Темне волосся	Світле волосся
Монголоїдний розріз очей	Європеїдний розріз очей

Домінантні стани	Рецесивні стани
Наявність залишку третьої повіки	Відсутність залишку третьої повіки
Короткозорість	Нормальний зір
Вільні мочки вуха	Прирослі мочки вуха
Товсті губи	Тонкі губи
Округле обличчя	Видовжене обличчя
Позитивний резус-фактор	Негативний резус-фактор
Короткопалість	Нормальні пальці
Нормальна пігментація	Альбінізм
Прогресуюча атрофія зорового нерва	Нормальний стан

Існує й успадкування, зчеплене зі статтю. Якщо певний ген розташований лише в Y-хромосомі, маємо справу з *Y-зчепленим типом успадкування*. Ознака, яку визначає такий ген, передається по чоловічій лінії.

Гени, розташовані лише в X-хромосомі, визначають *X-зчеплений тип успадкування*. Він може бути *X-зчепленим рецесивним* та *X-зчепленим домінантним*. При X-зчепленому рецесивному типі відповідний стан ознаки проявляється переважно у чоловіків (*пригадайте, чому*). X-зчеплений домінантний тип успадкування характеризується тим, що відповідний варіант ознаки може проявлятися як у чоловіків (успадковують X-хромосому з відповідним домінантним алелем від матері), так і у жінок. А батько передаватиме відповідні алельні гени донькам і ніколи – синам. Деякі стани ознак людини, які успадковуються зчеплено зі статтю, наведені у таблиці 15.2.

Таблиця 15.2

Деякі стани ознак людини, зчеплені зі статтю

Варіант ознаки	Тип успадкування
Волохатість вух (гіпертрихоз)	Y-зчеплений тип
Перетинки між пальцями ніг	Y-зчеплений тип
Гемофілія (нездатність крові зсідатися)	X-зчеплений рецесивний тип
Дальтонізм (нездатність розрізняти червоний та зелений кольори)	X-зчеплений рецесивний тип
Прогресуюча дистрофія м'язів	X-зчеплений рецесивний тип
Рахіт, не пов'язаний з дією вітаміну D	X-зчеплений домінантний тип

Нові терміни та поняття.

Гетерозис, споріднене та неспоріднене схрещування, аутосомно-рецесивний, аутосомно-домінантний, X- та Y-зчеплений типи успадкування.



Запитання для повторення: 1. Які методи генетичних досліджень застосовують для вивчення спадковості людини? 2. У чому полягають особливості виду Людина розумна як об'єкта генетичних досліджень? 3. Чим характеризується геном людини? 4. Охарактеризуйте варіанти успадкування ознак у людини.

Проблемне завдання. Вважають, що людина та людиноподібні мавпи (передусім шимпанзе та горила) мають багато спільного в наборах спадкової інформації. За допомогою яких методів генетичних досліджень можна це підтвердити або спростувати?

§ 16. РОЛЬ ГЕНОТИПУ І ФАКТОРІВ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА У ФОРМУВАННІ ФЕНОТИПУ ЛЮДИНИ. МЕДИЧНА ГЕНЕТИКА

Аби краще засвоїти матеріал цього параграфа, слід пригадати: як можуть взаємодіяти алельні та неалельні гени між собою? Що таке множинна дія генів? Як здійснюється та регулюється експресія генів? Чим зумовлена позаядерна спадковість? Які особливості будови та функціонування імунної системи людини? Які є групи мутагенів?

Формування фенотипу – генетично визначений процес, який залежить від умов середовища життя. Особливості фенотипу визначають взаємодія алельних (повне та неповне домінування, проміжний характер успадкування) та неалельних (епістаз, комплементарність, полімерія) генів та їхня множинна дія.

Чи впливає на формування фенотипу людини позаядерна спадковість?

Як ви пам'ятаєте, мітохондрії мають власний спадковий матеріал – кільцеву молекулу ДНК. Оскільки сперматозоїди не передають своїй мітохондрій при заплідненні, то до зиготи мітохондрії потрапляють з цитоплазмою яйцеклітини. Отже, ознаки, закодовані в генах мітохондрій, можуть проявитись у фенотипах особин обох статей, однак успадковуються по материнській лінії. До таких ознак належать втрата зору у центральній частині зорового поля або утворення доброякісної¹ пухлини нирок.

Як фактори навколишнього середовища впливають на формування фенотипу людини?

Дані щодо впливу умов довкілля на організм отримують, застосовуючи близнюковий метод досліджень. Оскільки генотипи однояйцевих близнюків однакові, то розбіжності в їхніх фенотипах будуть спричинені виключно впливом факторів середовища життя. Це дає можливість з'ясувати, формування яких саме ознак визначає генотип, а на які з них впливають умови середовища життя (табл. 16.1).

¹ Доброякісна пухлина характеризується тим, що її клітини не врастають у сусідні тканини, а тільки стискають та відсувають їх.

Відсотки збігу певних ознак однояйцевих близнюків

Ознака	Збіг, %
Група крові	100
Колір очей	99
Колір волосся	89
Розумова відсталість	97
Епілепсія	72
Туберкульоз	56
Заяча губа	42
Шизофренія	46
Бронхіальна астма	92
Цукровий діабет	56
Гіперфункція щитоподібної залози	47
Псоріаз	61
Кір	97

У деяких випадках певні алелі визначають не варіант ознаки, а схильність до її прояву (наприклад, може передаватись у спадок схильність до ожиріння або цукрового діабету). При цьому ймовірність прояву того чи іншого варіанта ознаки залежить від різних чинників: статі, способу життя (наприклад, людям, схильним до ожиріння, необхідно вести активний спосіб життя, щоб уникнути цієї вади), дієти (людям зі схильністю до цукрового діабету слід обмежувати вживання продуктів, що містять глюкозу).

Запам'ятайте: умови життя можуть як знижувати, так і підвищувати ризик прояву у фенотипі певних вад або хвороб.

Як здійснюється генетична регуляція диференціації клітин?

Розвиток людського організму здійснюється шляхом вибіркового «вмикання» та «вимикання» специфічних генів у клітинах того чи іншого типу у певний час від початку розвитку. Ці проблеми вивчає розділ генетики – **генетика розвитку**.

Будь-яка нестатова (соматична) клітина має повний набір спадкової інформації, притаманний цілісному організму. Таким чином, клітинам багатоклітинного організму притаманна властивість реалізовувати генетичну інформацію, що забезпечує їхню диференціацію та розвиток до цілісного організму. Звідси випливає висновок: різні типи клітин використовують не всі, а лише певні гени з усього їхнього набору.

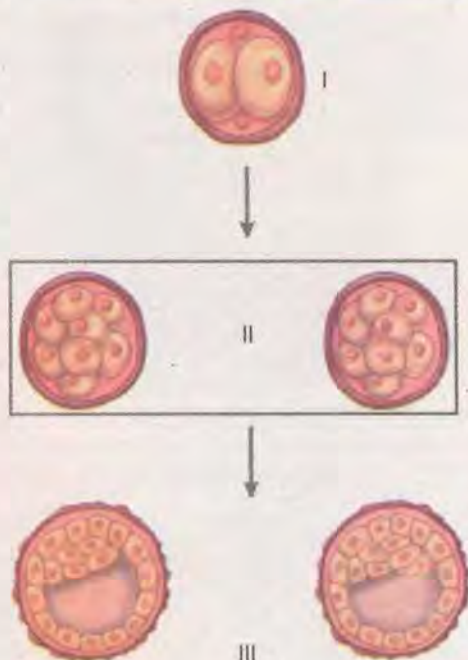
Учені запропонували **гіпотезу диференціальної експресії генів**. Клітини, які виникли на ранніх етапах поділу зиготи, спроможні дати початок окремому повноцінному організму (мал. 16.1). Саме так виникають одно-

яйцеві близнюки. Клітини на пізніших етапах зародкового розвитку таку властивість зазвичай втрачають, оскільки відбувається їхня диференціація.

Запам'ятайте: у клітинах різного типу існують «вимкнені» гени, що можуть бути активовані за певних умов.

У деяких випадках диференціювання клітин може бути пов'язане з перебудовою генетичного матеріалу. Наприклад, такі клітини імунної системи людини, як В-лімфоцити після взаємодії з антигеном починають ділитися і перетворюються на клітини, здатні синтезувати антитіла. Із значної кількості антитіл, структура яких закодована у геномі В-лімфоцитів, ці клітини після активації починають синтезувати тільки один їхній тип, залежно від антигену, з яким вони стикнулися. Така диференціація пов'язана з перебудовою певних ділянок молекул ДНК, які відповідають за синтез антитіл. Інші клітини імунної системи – Т-лімфоцити – також можуть втрачати частину свого геному при формуванні рецепторів, здатних взаємодіяти з певним антигеном.

На диференціальну активність генів, яка позначається на диференціації клітин, впливають біологічно активні речовини.



Мал. 16.1. Дроблення зиготи (I). II і III – послідовні стадії ембріонального розвитку двох однайцевих близнюків

Що досліджує медична генетика?

Медична генетика – наука про спадкові хвороби та вади людини. Вона розробляє методи діагностики спадкових захворювань, їхньої профілактики та лікування. Сучасна медична генетика насамперед орієнтується на профілактику спадкових захворювань, зокрема запобігання народженню дітей з певними спадковими захворюваннями або вадами. За допомогою методів цієї науки визначають батьківство. Оскільки дитина частину спадкової інформації отримує від матері, а частину – від батька, то завдяки різноманітним методам з високим відсотком ймовірності (до 99 %) можна зробити висновок, чи є певна людина батьком дитини або ні.

Які відомі типи спадкових захворювань і вад людини?

Спадкові захворювання і вади, а також генетична схильність до різних захворювань – актуальні медико-біологічні проблеми. За даними Всесвітньої організації охорони здоров'я, 5 зі 100 новонароджених страждають тим чи іншим важким спадковим захворюванням, ще 5 мають генетичні вади, а ще 2 народжуються мертвими внаслідок цих порушень. Ці показники зростають з року в рік унаслідок забруднення довкілля різноманітними мутагенами. Нині відомо понад 4000 спадкових захво-



Мал. 16.2. Полідактилія (поява 6-го, рідше 7-го пальця на всіх чи деяких кінцівках) (I) і синдактилія (зрощення пальців) (II)

рювань і захворювань зі спадковою схильністю, тоді як у 1958 р. – не більше 500.

Спадкові захворювання можуть мати різні прояви:

- порушення будови організму, наприклад вовча паща (виникнення щілини, що сполучає носову та ротову порожнини внаслідок розщеплення верхніх губи, щелепи та піднебіння); заяча губа (розщеплення верхньої губи); багатопапість чи зрощення пальців (мал. 16.2) тощо;

- розлад фізіологічних функцій, наприклад гемофілія та дальтонізм;

- порушення процесів обміну речовин,

зокрема цукровий діабет, фенілкетонурія та ін.

Деякі зі спадкових захворювань, наприклад хвороба Дауна, проявляються відразу після народження. Інші, наприклад хорея Гентінгтона (захворювання клітин нервових вузлів, яке супроводжується мимовільними рухами, поступово прогресуючою недоумкуватістю тощо), проявляються лише у певному віці.

Різноманітні спадкові захворювання та генетичні вади можуть бути спричинені змінами будови хромосом (табл. 16.2).

Таблиця 16.2

Можливі фенотипні наслідки через втрату ділянки певної хромосоми людини

Фенотипний прояв	Номер хромосоми зі втраченою ділянкою (позначено «+»)		
	4-та	5-та	18-та
Синдром котячого крику	–	+	–
Недоумкуватість	+	+	+
Порушення розвитку головного мозку	+	–	–
Зменшення розмірів голови	+	+	+
Косоокість	+	+	+
Недорозвиненість носу та верхньої щелепи	–	–	+
Дефекти вušних раковин	+	+	+
Розщеплення піднебіння	+	–	–
Вади серця	+	–	+

Вади, зумовлені втратою ділянки хромосоми або цілої хромосоми, успадковуються досить рідко. Мутації цього типу спричиняють настільки тяжкі наслідки, що такі люди зазвичай не залишають нащадків. Виживають лише зародки, у яких відбулися втрати чи подвоєння невеликих ділянок хромосом.

Частина (5–20 %) онкологічних захворювань зумовлена спадковою схильністю до них. За даними Міністерства екології та природних ресурсів України, нині кожний 50-й мешканець нашої країни (2 % населення) страждає на онкологічні захворювання. Зокрема, радіонукліди, що утворилися внаслідок Чорнобильської аварії, значно збільшують кількість випадків раку щитоподібної залози, лімфатичної та кровоносної систем тощо.

У чому полягає медико-генетичне консультування?

Важливу роль у профілактиці спадкових захворювань відіграє *медико-генетичне консультування*. У медико-генетичних консультаціях працюють фахівці різних спеціальностей – генетики, біохіміки, цитологи, імунологи, медики тощо. За допомогою різноманітних методів вони виявляють носіїв алелів, які зумовлюють прояви спадкових захворювань, враховують ймовірність успадкування і прояву спадкових захворювань у нащадків. Коли ймовірність появи нащадків із значними спадковими вадами висока, майбутнім батькам пропонують утриматись від народження дитини. Це, передусім, спрямовано не лише на запобігання народженню дітей з певними генетичними дефектами, а й на запобігання подальшій передачі мутантних алелів наступним поколінням. За допомогою різноманітних методів визначають схильність людини до прояву того чи іншого спадкового захворювання і прогнозують можливість його прояву в її фенотипі у майбутньому.

Різнманітні тести дають змогу виявляти дефектні алелі, які відповідають за спадкові захворювання та вади, не лише у майбутніх батьків, а й у зародків. Так, за допомогою вивчення зародкових клітин, взятих із навколоплідної рідини, деякі порушення обміну речовин можна виявити вже на 14–16-му тижні вагітності.

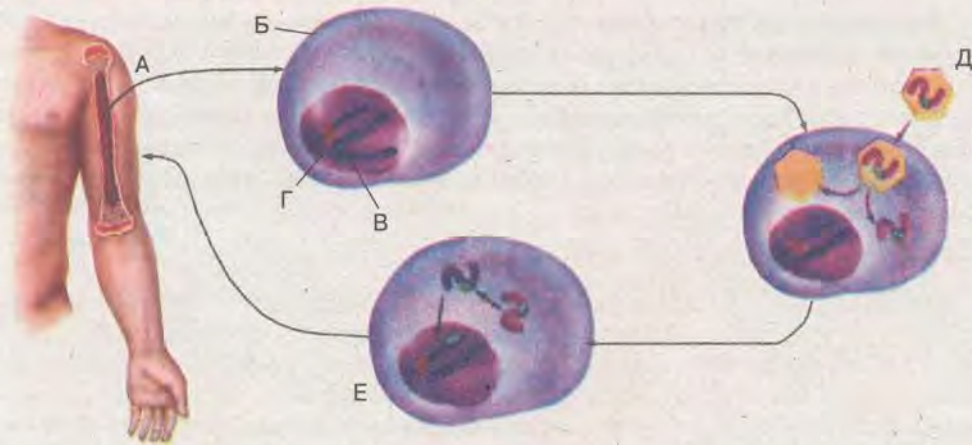
Оскільки домінантні мутантні алелі або хромосомні захворювання проявляються у фенотипі, їхнє діагностування не дуже складне, на відміну від мутантних рецесивних алелів, які у гетерозиготному стані зазвичай не проявляються. Але за допомогою аналізу крові можна виявити людей, гетерозиготних за рецесивним алелем, наприклад, серпоподібноклітинної анемії. Разом з тим, якщо шлюб беруть гетерозиготні за певним мутантним геном особини, рецесивні алелі можуть у нащадків перейти в гомозиготний стан і проявитись фенотипно. Ймовірність народження хворої дитини у гетерозиготних батьків становить 25 %.

Перспективним напрямом у медичній генетиці є генна терапія.

Що таке генна терапія?

Генна терапія (від грец. *therapeia* – лікування, оздоровлення) – медична процедура, під час якої у хворого вилучають певні типи клітин (крові, епітелію шкіри або кишечнику та ін.), замінюють їхні дефектні алельні гени нормальними, а потім вводять в організм. Завдяки цьому в організмі хворої людини можуть синтезуватись білки, яких до цього не вистачало. Нормальні гени вилучають з організму здорової людини та методами генної інженерії отримують їхні численні копії (мал. 16.3).

Для введення генів у клітину необхідний переносник, так званий *вектор* (від лат. *вектор* – носій). Для цього використовують деякі віруси, наприклад ретровіруси. Проникнувши у цитоплазму клітини людини або



Мал. 16.3. Метод генної терапії. Зі шкіри руки (А) отримують клітину епітелію (Б). В її ядрі (В) містяться хромосоми (Г). Нормальні гени (Д) призначені для введення в хромосоми. Введення клітин з нормальними генами в організм людини (Е)

тварин, вони на власній молекулі РНК, використовуючи її як матрицю, синтезують ланцюг ДНК, а потім до нього добудовується друга нитка. Ця ДНК проникає через ядерну оболонку та вбудовується в хромосомну ДНК клітини. Останнім етапом такої процедури є введення клітин з нормальними генами в організм людини (Е).

За певних онкологічних та інфекційних захворювань методами генної терапії можна пригнічувати активність генів, не притаманну нормальній клітині, або посилювати її (наприклад, для збільшення синтезу гемоглобіну у хворих на серпоподібноклітинну анемію). Ще одна галузь застосування генної терапії – генетична модифікація клітин, спрямована на посилення імунних реакцій.

Загалом до 80 % сучасних розробок генної терапії пов'язані з пухлинними захворюваннями людини. Введення «генів-убивць» призводить до загибелі пухлинних клітин. Особливе місце у розробках генної терапії посідають методи боротьби зі СНІДом. Зокрема учені створюють генетично модифіковані клітини, здатні виробляти антитіла проти ВІЛу.

Молекулярна діагностика спадкових захворювань – напрям генної терапії, що ґрунтується на методиках визначення алелів, які зумовлюють ті чи інші спадкові захворювання або схильність до них (хвороба Альцгеймера, рак молочної залози, цукровий діабет, атеросклероз тощо). Своєчасно поставлений діагноз дає можливість розпочати профілактику або лікування ще до того, як з'являться перші симптоми такого захворювання.

Запам'ятайте: мета генної терапії – виправлення або знищення спадкової інформації, яка зумовлює захворювання.

Нові терміни та поняття.

Диференційна експресія генів, медико-генетичне консультування, генна терапія, молекулярна діагностика спадкових захворювань.



Запитання для повторення: 1. Від яких чинників залежить формування фенотипу людини? 2. Яку роль відіграє позаядерна спадковість у формуванні фенотипу людини? 3. Від яких чинників залежить диференціація клітин? 4. Які завдання медичної генетики? 5. Чим зумовлені спадкові захворювання та вади людини? 6. У яких формах можуть проявлятися спадкові захворювання та вади людини? 7. Які методи досліджень застосовують у медичній генетиці? 8. Що таке медико-генетичне консультування та які його завдання? 9. Для чого застосовують генну терапію?

Проблемне завдання. Поміркуйте, чому втручання в спадковий матеріал людини може мати негативні наслідки. Які проблеми етичного плану виникають при проведенні медико-генетичного консультування?

§ 17. ЗАВДАННЯ ТА МЕТОДИ СУЧАСНОЇ СЕЛЕКЦІЇ

Аби краще засвоїти матеріал цього параграфа, слід пригадати: що таке порода тварин, сорт рослин, штам мікроорганізмів, чисті лінії, генофонд? Яка роль генотипу та умов середовища у формуванні фенотипу? Які існують системи шлюбів у людини та які їхні наслідки? Що таке гібридизація?

Селекція (від лат. *селекціо* – вибір, добір) – наука про теоретичні основи і методи створення нових і поліпшення існуючих сортів рослин, порід тварин і штамів мікроорганізмів, пристосованих до сучасних вимог сільсько-господарства і промисловості.

Теоретичними основами селекції слугують результати генетичних досліджень і вчення про штучний добір. Для досягнення ефективних результатів селекціонер повинен бути добре обізнаним також з особливостями розмноження, індивідуального розвитку та процесів життєдіяльності видів, з якими він працює.

Які завдання селекції?

Селекція відіграє значну роль у вирішенні основного завдання сільсько-господарства – забезпеченні максимального обсягу виробництва високоякісних харчових продуктів за мінімальних вкладених коштів і витрат енергоносіїв.

У нашій країні селекційна робота зосереджена в науково-дослідних інститутах, племінних господарствах, на сортовипробувальних станціях тощо.

Запам'ятайте: для успіху селекційної роботи дуже важливе генетичне різноманіття вихідного матеріалу. Генофонд існуючих порід свійських тварин і сортів культурних рослин значно обмежений порівняно з вихідними природними популяціями. Тому для його урізноманітнення вчені постійно шукають ознаки, що їх цікавлять, серед диких видів. Ці види слугують резервом спадкового матеріалу для проведення селекційної роботи. Тож генофонд диких видів потребує охорони.

Що таке сорт рослин, порода тварин та штам мікроорганізмів?

Породою тварин або **сортом рослин** називають сукупність особин одного виду з певними спадковими ознаками (особливостями будови, процесів життєдіяльності, продуктивності тощо), створену людиною внаслідок штучного добору.

Штам (від нім. *штам* – стовбур, родина) – це чиста культура (тобто нащадки однієї клітини) мікроорганізмів. Від однієї материнської клітини внаслідок селекції можливо отримати різні штами, які відрізняються за продуктивністю, чутливістю до антибіотиків тощо.

Запам'ятайте: породи тварин, сорти рослин чи штами мікроорганізмів є своєрідними штучними популяціями, створеними людиною. На відміну від природних популяцій, породи, сорти або штами не здатні існувати поза певними штучними угрупованнями (поля, пасовища, ферми тощо). Без підтримки людини сорти рослин і породи тварин можуть вироджуватись – втрачати притаманні їм властивості.

Вчені всебічно досліджують властивості нових порід і сортів і перевіряють їх придатність для використання в певній кліматичній зоні, тобто здійснюють районування.

Районування – комплекс заходів, спрямованих на перевірку відповідності властивостей тих чи інших порід або сортів умовам певної кліматичної зони. Це необхідна умова раціонального використання порід і сортів у межах будь-якої країни.

Які основні методи застосовують у селекції?

Класичні методи селекції – це штучний добір і гібридизація.

Штучний добір – це відбір людиною найбільш цінних у господарському відношенні тварин, рослин, мікроорганізмів для отримання від них нащадків з бажаними ознаками.



Мал. 17.1. Групи порід собак: знайдіть на малюнку вихідну форму – вовка, а також представників службових, мисливських та декоративних порід

Мал. 17.2. Вільгельм Людвіг Іогансен (1857–1927) – датський учений, який 1909 року у своїй праці «Елементи точного вчення спадковості» ввів терміни «ген», «генотип», «фенотип»



Формування порід і сортів почалося з приручення людиною диких видів тварин і вирощування диких видів рослин. Основу різноманіття порід і сортів складає один або кілька видів диких предків. Наприклад, предком усіх порід свійського собаки, яких нараховують близько 450, вважають вовка (мал. 17.1), а свійського голуба (понад 150) – скельного голуба.

Штучний добір здійснюють за кілька послідовних етапів. Серед багатьох тварин або рослин певного виду людина підмічає особин, які відрізняються від інших цікавими для неї варіантами ознак, і відбирає їх для подальшого розмноження. З покоління в покоління бажаний варіант ознаки проявляється все більше, оскільки як плідників відбирають особин, у яких він виражений краще. Такий добір, зазвичай, приводить і до змін деяких інших ознак, а з часом – і до помітної перебудови самого організму, тобто до створення нового сорту або породи.

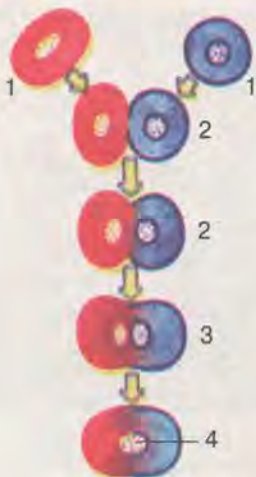
Штучний добір серед самозапильних рослин і самозапідних тварин закінчується виділенням з неоднорідної за генним складом вихідної групи чистих (гомозиготних) ліній. У таких особин єдиним джерелом спадкових змін слугують лише мутації. Так, свого часу датський генетик В. Л. Іогансен (мал. 17.2) від різних самозапильних рослин квасолі відібрав дві групи насіння з найбільшою і найменшою масами. В межах кожної з них він проводив добір відповідно на збільшення або зменшення маси насіння. В обох випадках протягом поколінь добір не дав помітних результатів.

Які існують форми штучного добору?

Застосовують масову та індивідуальну форми штучного добору. При **масовому доборі** з вихідного матеріалу відбирають особин з певними фенотипними особливостями. Хоча масовий добір простий у застосуванні і дає непогані результати, проте має низку недоліків. Групи ззовні подібних особин можуть виявитися генетично різнорідними (наприклад, гомозиготними за домінантними алелями або гетерозиготними), що обов'язково вплине на ефективність добору. Так, при схрещуванні між собою гетерозиготних організмів у гібридів перших поколінь частка особин з бажаними для селекціонера варіантами ознак буде значною. Але в міру накопичення гомозиготних нащадків ефективність добору в подальшому буде знижуватися.

При **індивідуальному доборі** кожного плідника обирають на підставі детального вивчення як його фенотипу, так і генотипу. Інформацію про генотип цих організмів можна отримати, вивчаючи родоводи, за допомогою системи аналізуючих схрещувань тощо.

Ефективність селекції залежить не лише від форми штучного добору, а й від правильного вибору батьківських пар плідників і застосування відповідної системи схрещування організмів – гібридизації.



Мал. 17.3. Гібридизація соматичних клітин: 1 – батьківські клітини; 2 – початкові етапи злиття цитоплазми; 3 – утворення єдиної клітини з двома ядрами; 4 – злиття ядер гібридної клітини

Гібриди виникають унаслідок статевого процесу або шляхом об'єднання нестатевих клітин. Ядра гібридних клітин можуть зливатися (мал. 17.3) або ж залишаються відокремленими. Шляхом гібридизації у фенотипі нащадків поєднують бажані для практичного застосування стани ознак батьків і запобігають проявам негативних наслідків споріднених схрещувань.

Які існують системи гібридизації?

Гібридизація можлива між особинами одного (внутрішньовидова) та різних видів з одного чи двох родів (міжвидова, або віддалена) організмів. Внутрішньовидове схрещування буває спорідненим і неспорідненим.

Найтісніші форми спорідненого схрещування спостерігають серед мозаїчних рослин і гермафродитних самоzapлідних тварин. В організмів з перехресним заплідненням найбільш тісні форми спорідненого схрещування відбуваються при паруванні нащадків спільних батьків і батьків із власними нащадками.

Ви знаєте, що внаслідок послідовних споріднених схрещувань з кожним наступним поколінням підвищується гомозиготність. У самоzapільних рослин майже повну гомозиготність спостерігають в 10-му поколінні (до 99,9%), а у тварин подібний результат відмічений після 20-го покоління. Проте 100%-ї гомозиготності за всіма генами досягти не вдається, бо її порушують мутації.

Споріднене схрещування, як ви вже знаєте, може призводити до ослаблення, виродження або загибелі нащадків внаслідок переходу до гомозиготного стану рецесивних летальних чи сублетальних алелів. У селекції його використовують для отримання чистих ліній.

Неспоріднене схрещування – гібридизація представників різних ліній, сортів чи порід одного виду. За неспорідненого схрещування гетерозиготність нащадків зростає з кожним наступним поколінням, тобто за генетичними наслідками воно протилежне спорідненому. У нащадків, отриманих унаслідок неспорідненого схрещування, часто спостерігають явище гібридної сили, або гетерозису.

Гетерозис (від грец. *гетероіозис* – зміна, перевтілення) – явище, коли перше покоління гібридів, отриманих унаслідок неспорідненого схрещування, має підвищену життєздатність і продуктивність порівняно з батьками. У гетерозисних особин сублетальні і летальні рецесивні алелі переходять у гетерозиготний стан, завдяки чому їхній несприятливий вплив не проявляється у фенотипі. До того ж у генотипі гібридних особин можуть поєднуватися сприятливі домінантні алелі обох батьків. Це, в свою чергу, може зумовлювати взаємодію домінантних алелів неалельних генів (наведіть приклади). Також деякі стани ознак повніше проявляються у гетерозигот, ніж у гомозигот. Як показали біохімічні дослідження гетерозисних істот, у них, порівняно з батьками, ширший набір і підвищена активність ферментів.



Мал. 17.4. Прояв гетерозису у курей: вихідні породи: корніш (1) та плімутрок (2); 3 – бройлери (гетерозисні курчата м'ясних порід)



Мал. 17.5. Міжвидові гібриди: кобили та осла – мул (1), коня із зеброю (2), пшениці та пирію (3)

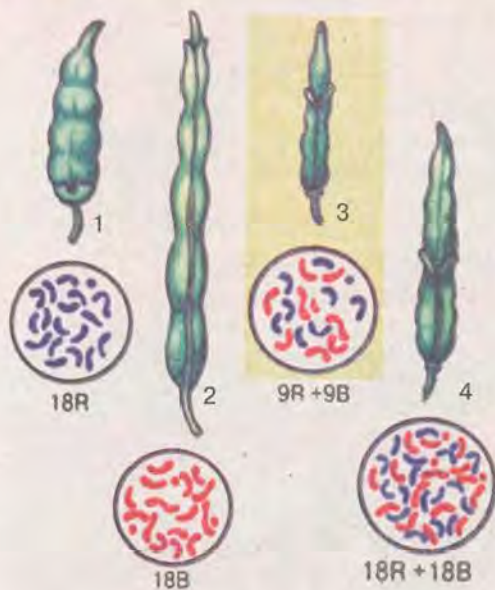
Гетерозис найчіткіше проявляється в першому поколінні гібридів, а в наступних поколіннях унаслідок розщеплення ознак і переходу частини генів у гомозиготний стан, ефект гібридної сили слабшає і до восьмого покоління сходить нанівець. У рослин гетерозисні зміни фенотипу передаються нащадкам при вегетативному та партеногенетичному розмноженні. Гетерозис може більше проявитись у певних ознаках, не зачіпаючи інших.

Явище гетерозису широко застосовують у сільському господарстві, оскільки воно дає змогу значно підвищити продуктивність кукурудзи (до 20–25 %), цибулі, помідорів, огірків, баклажанів, цукрового буряку тощо. У тваринництві схрещування представників різних порід пришвидшує ріст і статеве дозрівання, поліпшує якість м'яса (мал. 17.4), молока та ін.

Віддалену гібридизацію здійснюють з метою отримання високопродуктивних гібридів (мал. 17.5). Різноманітні міжвидові гібриди отримані у рослинництві та тваринництві. Гібриди кобили і осла (мули) чи одnogорбого і двогорбого верблюдів вирізняються значними силою, витривалістю і довголіттям. Гібрид білуги і стерляді (бістер) характеризується швидким ростом і високими смаковими якостями.

Як можна подолати безпліддя міжвидових гібридів?

Селекціонери часто стикаються з проблемою безпліддя міжвидових гібридів, гамети яких зазвичай не дозрівають. Навіть за однакового числа хромосом в обох батьківських каріотипах вони можуть розрізнятися за розмірами та особливостями будови і тому нездатні до кон'югації під час мейозу. Так, мули нездатні до розмноження; у гібрида яка і великої рогатої худоби самці безплідні, а самки – плодючі.



Мал. 17.6. Гібрид капусти та редьки – видів з різних родів родини Капустяні: 1 – редька та її хромосомний набір ($2n = 18$); 2 – капуста та її хромосомний набір ($2n = 18$); 3 – диплоїдний ($2n$) стерильний гібрид; 4 – здатний до розмноження тетраплоїдний гібрид ($4n = 36$)

Методику подолання безпліддя міжвидових гібридів у рослин вперше розробив 1924 року російський учений Георгій Дмитрович Карпеченко (1899–1942) на прикладі гібрида капусти з редькою (мал. 17.6). Створений гібрид виявився безплідним, оскільки під час мейозу «капустяні» і «редькові» хромосоми між собою не кон'югували. Тоді вчений подвоїв число хромосом, тобто в тетраплоїдних ядрах нестатевих клітин гібридів опинилося по два повних набори хромосом кожного з батьківських видів. Завдяки цьому процес мейозу відбувався нормально: «капустяні» хромосоми кожної пари кон'югували з «капустяними», а «редькові» – з «редьковими». Таким чином, у кожну з гамет завжди потрапляло по гаплоїдному набору хромосом редьки та капусти.

Які є центри походження і різноманітності культурних рослин та свійських тварин?

Археологічні та палеонтологічні дослідження дали змогу з'ясувати, що перші вдалі спроби введення в культуру рослин і приручення тварин були 20–30 тис. років тому, а більшість з них проведено за останні 4–6 тис. років.

Центри походження і різноманітності культурних рослин дослідив М. І. Вавилов. Під його керівництвом у 20–30-х роках ХХ сторіччя були організовані численні експедиції в різні куточки нашої планети. Вони встановили, що для кожного з видів культурних рослин існує свій центр різноманітності, де виявлено найбільшу кількість їхніх сортів і форм. Центри походження одомашнених видів – частина ареалу диких предків, де ймовірно їх вводили в культуру. Вчений зробив висновок: *центри різноманітності культурних рослин є водночас районами їхнього походження* (табл. 17.1).

Виявлення таких центрів підказало вченим, де саме потрібно шукати генетично різноманітний вихідний матеріал для селекційної роботи. Завдяки експедиціям М.І. Вавилова було створено унікальну колекцію насіння приблизно 1600 видів рослин, яку використовували для селекційної роботи. Родинні зв'язки культурних рослин і диких видів встановлюють на підставі порівняльно-морфологічного аналізу особливостей каріотипів та інших ознак, молекулярно-біологічних, біохімічних та фізіологічних досліджень тощо.

Таблиця 17.1

**Центри різноманітності і походження культурних рослин
(за М.І. Вавиловим)**

Назва центру	Де розташований	Які види походять
Південно-азійський тропічний	Індія, Індокитай, Південний Китай, острови Південно-Східної Азії	Огірки, кілька видів цитрусових і бананів, рис, цукрова тростина
Східноазійський	Центральний і Східний Китай, Японія, Корея, Тайвань	Соя, гречка, редька, яблуна, груша, слива, шовковиця, кілька видів проса
Південно-західноазійський	Мала і Середня Азія, Кавказ, Іран, Афганістан, Північно-Західна Індія	Горох посівний, сочевиця, морква, цибуля ріпчаста, бавовник, льон, виноград, абрикос, мигдаль, волоський горіх, кілька видів м'якої пшениці, жита, ячменю та вівса
Середземно-морський	Узбережжя Середземного моря	Цукровий буряк, капуста, олива, конюшина, люпин
Абіссінський	Абіссінське нагір'я, південь Аравійського півострова	Тверда пшениця, зернове сорго, особливий вид бананів
Центрально-американський	Південна Мексика та острови Карибського моря	Кукурудза, червоний перець, гарбуз, тютюн, какао, довговолокнутий бавовник, соняшник
Південно-американський (Андійський)	Частина Анд уздовж узбережжя Південної Америки	Картопля, помідори, арахіс, ананас, хінне дерево

Культурні рослини належать до більш ніж 25 тисяч видів. Учені вважають, що одними з перших ввели в культуру кукурудзу, гарбуз, кокосову пальму, цибулю, горох посівний, ячмінь, пшеницю, рис. Дикі предки одних культурних рослин у природі не знайдені (наприклад, цибулі ріпчастої), інших – дотепер поширені в природних екосистемах (наприклад, дикі капуста та морква). Деякі культурні рослини було виведено за допомогою віддаленої гібридизації (наприклад, ріпак – гібрид капусти і свиріпи). Залежно від мети вирощування розрізняють харчові (зернові, зернобобові, овочеві, плодово-ягідні та ін.), кормові, лікарські, технічні (олійні, ефіроолійні, прядильні тощо), декоративні та інші культурні рослини. Завдяки селекційній роботі виведена велика кількість сортів цих рослин (наприклад, пшениці понад 4000, тюльпанів – 8000 сортів).

Хоча землеробство на території України розвивається понад 5 тисячоліть, практично всі культурні рослини, які вирощують у нас, походять з інших країн. Єдиний вид із сучасних меж України, окультурений



Мал. 17.7. Цвітіння тюльпанів Шренка в українському степу

татарами за часів Кримського ханства, це характерний для степової зони тюльпан Шренка (мал. 17.7). Через Туреччину він потрапив до Європи, і починаючи з кінця XVI сторіччя лідером із селекції декоративних сортів тюльпана поступово стали Нідерланди.

Які відомі райони одомашнювання і походження порід свійських тварин?

Райони одомашнювання і походження порід свійських тварин (табл. 17.2) пов'язані з давніми центрами землеробства, точно встановити ці місця значно складніше, ніж культурних рослин. Це пояснюють здатністю тварин до активного пересування та зміною ареалів протягом історичного розвитку. Одомашнювання могло відбуватись у будь-якому місці первинного ареалу, а подальше поширення порід пов'язане не з природним середовищем існування, а з діяльністю людини. Предки свійських тварин, зазвичай, вели гуртовий спосіб життя, що сприяло одомашненню. У свійських тварин відбулися значні зміни в будові, життєвих функціях, індивідуальному розвитку, поведінці.

Таблиця 17.2

Предки деяких свійських тварин

Свійські тварини	Їхні предки
Собака свійський	Вовк
Кішка свійська	Степова або лівійська кішка
Вівця	Муфлон та архар
Кінь	Тарпан
Велика рогата худоба	Дикий бик – тур
Свиня свійська	Дикий кабан
Кури свійські	Дикі банківські кури
Качка свійська	Дика качка-крижень
Гуси свійські	Гуска сіра
Індичка свійська	Дика американська індичка
Короп	Сазан

Одного з перших, 10–15 тис. років тому, в декількох районах Євразії одомашнено собаку свійського, якого спочатку використовували для захисту і як помічника в полюванні. Приблизно 6 тис. років тому на території Давнього Єгипту для захисту запасів зерна від гризунів приручено кішку свійську. Понад 5 тис. років тому в Китаї виникла нова галузь виробництва – шовківництво, а в тропічних і субтропічних ре-


гіонах Євразії – бджільництво. Шовковичний шовкопряд і медоносна бджола в дикому стані нині невідомі, однак бджоли часто дичавіють. Введення в культуру диких видів рослин та одомашнення тварин триває дотепер.

Нові терміни та поняття. Селекція, штучний добір, районування.

? **Запитання для повторення:** 1. Що таке селекція? Які завдання сучасної селекції? 2. Що таке районування? Для чого його здійснюють? 3. Від чого залежить ефективність штучного добору? 4. Що таке гібридизація? В яких формах її здійснюють? 5. Що таке споріднене та неспоріднене схрещування та які їхні наслідки? 6. Що таке віддалена гібридизація? Для чого її застосовують? 7. Які центри походження і різноманітності культурних рослин відкрив М.І. Вавилов? Яке значення для селекції мало встановлення центрів походження і різноманітності культурних рослин?

Проблемне завдання. Поміркуйте, чому безпліддя міжвидових гібридів тварин неможливо подолати шляхом створення поліплоїдних форм.

§ 18. ОСОБЛИВОСТІ СЕЛЕКЦІЇ РОСЛИН, ТВАРИН І МІКРООРГАНІЗМІВ. БІОТЕХНОЛОГІЯ. ГЕННА І КЛІТИННА ІНЖЕНЕРІЯ



Аби краще засвоїти матеріал цього параграфу, слід пригадати: що таке поліплоїдія, як вона впливає на фенотип? Що таке штучний мутагенез, районування сортів і порід, гетерозис, клонування? Що таке антибіотики і вітаміни? Що таке щеплення та з якою метою його здійснюють? Що таке плазмід?

Селекція різних груп живих істот (тварин, рослин, мікроорганізмів) має певні відміни, пов'язані з їхніми біологічними особливостями.

Які особливості селекції рослин?

Можливість отримання великої кількості вихідного матеріалу дозволяє використовувати в селекції рослин різні форми штучного добору (як масовий, так і індивідуальний). У селекції рослин застосовують різні форми гібридизації: споріднену, неспоріднену, міжвидову. Міжвидові гібриди рослин часто безплідні, проте їх розмножують вегетативним шляхом або долають безпліддя, подвоюючи число хромосом. Зокрема, створені гібриди пшениці й пирію, які відрізняються високою продуктивністю (до 300–450 ц зеленої маси з гектара) і стійкістю до полягання; пшениці та жита; плодово-ягідних культур (наприклад, малини та ожини, сливи та терену). Створені поліплоїдні високопродуктивні сорти різних культурних рослин: картоплі, садових суниць, цукрового буряку, гречки, льону, кавуна, м'якої пшениці, жита, кукурудзи, проса тощо. Для селекції рослин важливі мутанти з гаплоїдним числом хромосом. Штучно подвоївши це число, можна швидко отримати гомозиготні за більшістю генів форми.



Мал. 18.1. Форми щеплення: 1 – зближення; 2 – копулювання; 3 – вприклад; 4 – в розціп; 5 – окулірування (6 – вічко)

Щеплення (мал. 18.1) – особливий спосіб штучного об'єднання частин різних особин. Нагадаємо, що частину рослини, яку прищеплюють, називають *прищепою*, а рослину, до якої прищеплюють, – *підщепою*. Щеплення відрізняється від справжньої гібридизації тим, що приводить лише до модифікаційних змін фенотипу прищепленої особини, не змінюючи генотипи обох рослин. Щеплення здійснюють для підсилення бажаних змін фенотипу поєднанням властивостей прищепи й підщепи та поширення їх на весь новостворений організм (наприклад, прищеплення до зимостійкої дички живців від південних високопродуктивних сортів плодкових культур забезпечує поєднання високих смакових якостей прищепи з холодостійкістю підщепи).

Більшість сортів плодкових культур є наслідком мутацій нестатевих клітин; тому при розмноженні насінням нащадки повертаються до фенотипів батьківських форм. Отже, єдиними способами підтримати їхні властивості є вегетативне розмноження або щеплення.

Унаслідок взаємодії прищепи й підщепи нащадки отримують нові корисні властивості, які можна використовувати в подальшій селекційній роботі.

Отримані за допомогою щеплення гібриди необхідно постійно підтримувати, проводячи періодичні повторні щеплення, інакше виродження (повернення до предкових диких форм) сорту неминуче.

У селекції рослин для підвищення різноманітності вихідного матеріалу застосовують різні форми гібридизації спільно із штучним мутагенезом. Завдяки цьому та подальшому добору мутантних нащадків створено сотні нових сортів культурних, переважно злакових, рослин (пшениці, жита, ячменю, кукурудзи тощо).

Які особливості селекції тварин?

Оскільки свійським тваринам притаманне лише статеве розмноження, вегетативне розмноження безплідних міжвидових гібридів неможливе. В селекції тварин майже не застосовують масовий добір, бо кількість нащадків незначна і тому кожна особина має велику цінність.

Організм тварини характеризується високим ступенем інтеграції, тому при селекції потрібно враховувати *корелятивну мінливість*: у разі зміни певної ознаки можуть змінюватись інші, генетично пов'язані з нею. Так, із збільшенням довжини кінцівок у тварин стає довшою і шия, з видовженням тіла свиней стає тоншим шар сала.

У селекції тварин застосовують споріднене (для переведення певних генів у гомозиготний стан) та неспоріднене схрещування, а також віддалену



Мал. 18.2. Дюрок-джерсейська (1) та беркширська (2) породи свиней слугують для отримання гетерозисних особин

гібридизацію (для виведення нових порід). Споріднене схрещування ефективно на окремих етапах селекційної роботи (для підтримання чистоти породи тощо), а його негативні наслідки усувають за допомогою гібридизації представників різних ліній або порід. Широко використовують і явище гетерозису. Наприклад, схрещуючи свиней деяких порід (мал. 18.2), отримують нащадків, які за неповний рік сягають маси понад 300 кг.

Практично важливі спадкові ознаки можуть фенотипно не проявлятися в особин однієї зі статей. Наприклад, у самців великої рогатої худоби не проявляються молочність і жирномолочність, у півнів – несучість. Тому для виявлення подібних властивостей застосовують *метод визначення якостей плідників за властивостями нащадків*. При цьому порівнюють продуктивність нащадків плідників протилежної статі (наприклад, корів – дочок одного бугая) із середніми показниками по породі. Плідників з найкращими показниками залишають для подальшої селекційної роботи. Час використання плідників обмежений тривалістю їхнього репродуктивного періоду. Тому статеві клітини плідників тривалий час зберігають за понижених температур для штучного запліднення необхідного числа особин протилежної статі.

Які основні напрями селекції мікроорганізмів?

Мікроорганізми (прокаріоти і деякі мікроскопічні еукаріоти, наприклад, дріжджі) широко використовують у харчовій, кормовій, мікробіологічній, виноробній та інших галузях, для біологічної боротьби зі шкідниками тощо. Вони мають низку особливостей, які необхідно враховувати в селекційній роботі. Насамперед, гібридизація для більшості видів мікроорганізмів неможлива через відсутність статевого процесу. Тому для збільшення різноманітності вихідного матеріалу здійснюють штучний мутагенез, а потім відбирають найпродуктивніші штами для подальшої роботи з ними; також застосовують методи генної і клітинної інженерії.

Багато прокаріотів мають гаплоїдний набір генів – єдину кільцеву молекулу ДНК, тому мутації проявляються вже в першому поколінні нащадків. Завдяки високим темпам розмноження можна швидко отримати необхідну кількість «мутантів» з певними властивостями. За допомогою вірусів-бактеріофагів, здатних переносити спадкову інформацію від однієї бактеріальної клітини до іншої, штучно об'єднують спадковий матеріал клітин із різних штамів чи видів.

Що таке біотехнологія?

Біотехнологія – сукупність промислових методів, у яких використовують живі організми або біологічні процеси.



Мал. 18.3. Широко використовують для перероблення компостів (суміш рослинних решток та посліду тварин) ейсенію пахучу (промислова назва – каліфорнійський червоний). Шляхом селекції створені високопродуктивні поліплоїдні форми цих тварин

Завдяки мікроорганізмам людина отримує різноманітні антибіотики, вітаміни, амінокислоти, гормони та ін. У харчовій промисловості та галузі виробництва кормів використовують високопродуктивні штами, які дають змогу збільшити випуск високоякісних продуктів харчування (кисломолочних, сирів, пива) і кормів для тварин (силос, кормові дріжджі) тощо.

Селекціонери створили штучні популяції грибів, здатних синтезувати кормові білки з відходів рослинництва, нафти та нафтопродуктів, та штами мікроорганізмів, які можуть вилучати сполуки рідкоземельних елементів і дорогоцінні метали з руд і промислових відходів. Мікроорганізми виробляють основну кількість харчової лимонної кислоти.

Біотехнологічні методи застосовують для очищення навколишнього середовища, зокрема стічних вод і ґрунтів, від побутового і промислового забруднення. Вони базуються на здатності гетеротрофних бактерій і грибів розкладати органічні сполуки. Штучно створені штами руйнують сполуки, стійкі до впливу природних мікроорганізмів. Для очищення стічних вод і природних водойм використовують здатність деяких видів бактерій, водоростей, одноклітинних тварин накопичувати певні сполуки в своїх клітинах.

Штами мікроорганізмів, а також штучні популяції певних видів паразитичних круглих червів, кліщів і комах застосовують у біологічному методі боротьби зі шкідниками сільського та лісового господарств, членистоногими – паразитами свійських тварин і людини та кровосисними видами.

На великих фермах і птахофабриках личинок багатьох видів мух завдяки спеціальним біотехнологіям використовують для швидкої переробки посліду. Так само для перероблення органічних решток використовують деякі види дощових червів (мал. 18.3).

Галузі господарства, де використовують біотехнологічні процеси, наведено в таблиці 18.1.

Таблиця 18.1

Застосування біотехнології в господарстві людини

Технологія	Галузь господарства				
	Охорона здоров'я	Харчова промисловість	Сільське господарство	Енергетика	Хімічна промисловість
Бродіння	Ферменти, вітаміни, амінокислоти, діагностичні препарати	Лимонна кислота, ферменти, біополімери, виноробство, пивоваріння	Біологічні препарати для боротьби з шкідливими видами	Енергетичні сполуки (етанол, біогаз тощо)	Етилен, ацетон, бутанол тощо

Технологія	Галузь господарства				
	Охорона здоров'я	Харчова промисловість	Сільське господарство	Енергетика	Хімічна промисловість
Генна інженерія	Інтерферони, гормони, вакцини		Біологічні препарати для боротьби з шкідливими видами		
Клітинна інженерія (культури клітин і тканин)	Інтерферони, вакцини, антитіла	Білки	Клонування свійських тварин		

Які методи та досягнення генної інженерії?

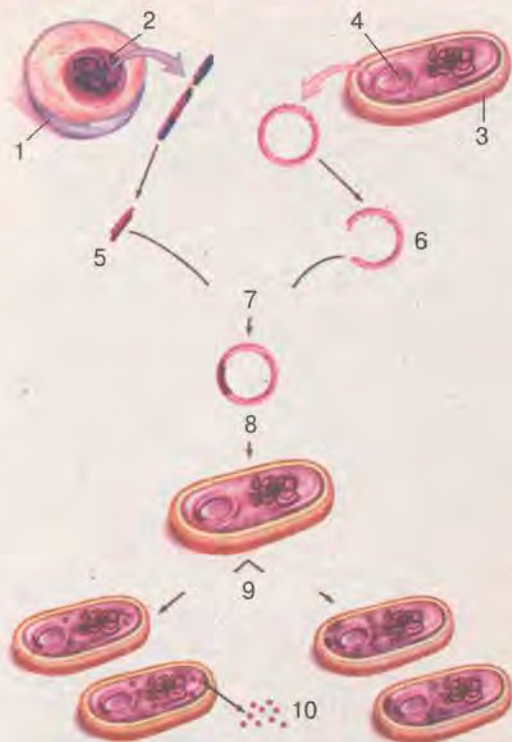
Методи перебудови геномів організмів передбачають видалення або введення в геном клітини окремих генів чи їхніх груп. Як вектори синтезованих або виділених генів використовують віруси та плазміди. З геному, який містить певний ген, виділяють молекулу іРНК, на якій синтезують комплементарну нитку ДНК. Так виникає ДНК-РНК-комплекс, з якого іРНК видаляють, а на нитці ДНК, що залишилася, за принципом комплементарності синтезують другу. Її вбудовують у молекулу ДНК плазміди, яка слугує переносником.

За іншої методики молекулу ДНК розділяють на окремі ділянки (фрагменти). Далі ці фрагменти сполучають із заздалегідь переведеною у лінійну форму молекулою векторної ДНК. У такому вигляді вони потрапляють усередину клітини, відділяються від вектора та приєднуються до ДНК хазяїна. При перенесенні із клітини в клітину еукаріотів метафазних хромосом, які звичайно розпадаються на фрагменти, одні з цих ділянок зникають, інші вбудовуються в хромосому клітини-хазяїна.

У клітини еукаріотів, наприклад рослин, молекули ДНК можна вводити і без векторів, наприклад, за допомогою скляної голки (мікроін'єкції ДНК). Молекули ДНК та цілі хромосоми також вводять за допомогою *ліпосом*. Це оточені подвійним ліпідним шаром порожнисті кульки діаметром близько 100 нм. Молекулу ДНК вносять всередину ліпосом, яку потім вводять у клітину. Ліпідний шар захищає ДНК від розкладу ферментами клітини.

Об'єктами досліджень генної інженерії слугують переважно прокариоти. Наприклад, у геном бактерій введено гени пацюка і людини, які відповідають за синтез гормону інсуліну, необхідного хворим на цукровий діабет (мал. 18.4).

Від генетично змінених бактеріальних клітин отримано білки-інтерферони (захищають організми людини і тварин від вірусних захворювань, наприклад грипу, пригнічуючи розмноження вірусів), гормон росту (дає можливість лікувати деякі форми карликовості), вакцини проти збудників дифтерії, гепатиту В та ін. Слід зазначити, що перелік медичних препара-



Мал. 18.4. Перенесення генів у бактеріальну клітину: 1 – людська клітина; 2 – молекула ДНК людської клітини; 3 – клітина бактерії; 4 – бактеріальна плазмід; 5 – ген, який кодує гормон інсулін; 6 – за допомогою ферменту бактеріальну плазмід «розшивають»; 7 – за допомогою іншого ферменту «вшивають» ген гормону інсуліну у бактеріальну плазмід, отримуючи рекомбінантну ДНК; 8 – плазмід-вектор вводять у клітину бактерії; 9 – при розмноженні бактеріальної клітини відбувається клонування гену інсуліну; 10 – молекули синтезованого інсуліну

тів, отриманих за допомогою методів генної інженерії, щорічно зростає.

Крім вирішення практичних питань (підвищення продуктивності штамів мікроорганізмів, внесення до прокаріотичних клітин генів, які відповідають за синтез вітамінів, гормонів, ферментів тощо), в майбутньому генна інженерія буде здатна замінювати дефектні алелі певних генів нормальними на ранніх етапах онтогенезу; поєднувати в одному геномі спадкову інформацію різних

організмів тощо. Технологія перенесення від прокаріотів генів, які відповідають за фіксацію атмосферного азоту, до клітин вищих рослин, дала б змогу скоротити витрати на виробництво і внесення в ґрунт азотних добрив.

Результати генної інженерії важливі для розвитку теоретичної біології. Завдяки їм були зроблені важливі відкриття про будову та функціонування генів, структуру геномів та ін. Для генної інженерії важливе створення банків генів, тобто колекцій генів і геномів різних організмів.

Унаслідок накопичення величезної маси даних у різних галузях біології, зокрема розшифрування послідовностей нуклеотидів у ДНК окремих хромосом і геномів різних видів, виникла окрема галузь знань – **біоінформатика**. Одним з її напрямів є застосування математичних методів і комп'ютерної техніки для збереження та аналізу цієї інформації.

Нині багато уваги приділяють генетично зміненим, або трансгенним, організмам (генетично модифіковані організми – ГМО). Наприклад, методами генної інженерії в геном рослин вводять певні гени, які забезпечують стійкість до дії пестицидів, шкідників, збудників захворювань, інших несприятливих факторів довкілля. Зокрема, до геному певних сортів картоплі вбудовано гени бактерій, що робить цю рослину неїстівною для колорадського жука. Генетично модифіковані організми часто мають підвищені показники продуктивності та плодючості, що важливо для розв'язання проблеми забезпечення людства продуктами харчування.

З 1996 р. у США, Канаді, Аргентині та інших країнах розпочали масово вирощувати генетично змінені рослини. Але до таких організмів, доки вони не пройдуть належної всебічної перевірки, слід ставитись обережно.



Мал. 18.5. Метод отримання трансгенних тварин

Є дані, що споживання генетично змінених рослин в їжу може спричиняти у людини харчові алергії та отруєння, погіршення стану здоров'я тощо. Невідомо також, впливатиме чи ні їхнє споживання на генотип людей та як генетично змінені організми впливатимуть на природні екосистеми, їхнє біологічне різноманіття. Дискусії щодо трансгенних організмів зумовили прийняття в Україні закону «Про державну систему біобезпеки»¹ під час здійснення генетично-інженерної діяльності». Він передбачає обов'язкову наукову оцінку ризику застосування генетично змінених організмів.

Процес створення трансгенних тварин складніший, ніж рослин. Після народження нащадків сурогатною матір'ю їх перевіряють на наявність введених генів. Для цього ймовірних трансгенних істот схрещують зі звичайними. У разі підтвердження наявності введених генів у нащадків їх схрещують між собою для отримання чистих трансгенних ліній.

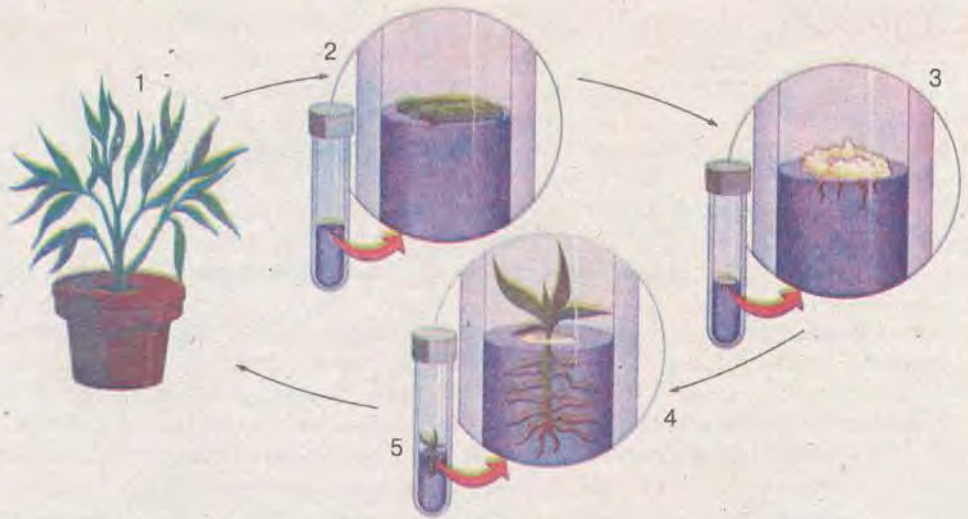
Штучне втручання в геноми, крім технічних труднощів, пов'язане також із проблемами етичного плану. Зміни генотипів організмів, особливо людини, може призвести до непередбачених наслідків незалежно від намірів експериментаторів.

Що собою становить клітинна (тканнна) інженерія?

Клітинна (тканнна) інженерія – галузь біотехнології, в якій використовують методи виділення клітин з організму, трансформування їх і вирощування на поживних середовищах. Такі культури дають змогу отримати важливі сполуки: вітаміни, гормони, фітогормони, цілющі препарати (наприклад, женьшеню) в потрібних кількостях, що значно знижує їх собівартість. Вони слугують для різноманітних експериментів, наприклад, вивчення дії лікарських препаратів та інших речовин тощо. Культури клітин застосовують і для культивування вірусів, які згодом можуть бути використані як вектори у генній інженерії, для діагностики вірусних захворювань чи отримання вакцин.

Методами клітинної інженерії здійснюють віддалену гібридизацію соматичних клітин організмів, яку неможливо здійснити іншим способом (людини і миші, людини і моркви, курки і дріжджів тощо). Це дає змогу

¹ Біологічна безпека (біобезпека) – збереження живими організмами своєї біологічної сутності, біологічних якостей та запобігання масштабних втрат біологічної цілісності унаслідок впливу генної або клітинної інженерії на органи, тканини та організми; проникнення в екосистеми невластивих для них видів; забруднення природних ресурсів (ґрунту, води, харчових ресурсів) тощо.



Мал. 18.6. Клонування рослин; 1 – отримання клітинного матеріалу від рослини-донора; 2 – культивування клітин на штучному поживному середовищі; 3 – отримання культури недиференційованих клітин; 4 – завдяки диференціації клітин з'являються тканини та органи клонованої рослини; 5 – клоновану рослину висаджують у ґрунт

створювати препарати, які підвищують стійкість проти різних захворювань тощо. Так, культури гібридів нормальних клітин з раковими на штучних поживних середовищах виробляють антитіла, що знищують клітини злоякісних пухлин, не діючи на здорові.

Одним з напрямів клітинної інженерії є використання стовбурових клітин для відновлення ушкоджених тканин та органів. У лабораторних умовах можливі розмноження та подальша спеціалізація стовбурових клітин. Це відкриває перспективи штучного вирощування тканин та деяких органів людини і тварин з метою їхнього подальшого введення в організми.

Ще одним напрямом клітинної інженерії є **клонування** організмів. *Клон* (від грец. *клон* – гілка, нащадок) – це сукупність клітин або особин, отриманих від спільного предка нестатевим шляхом; клон складається з генетично однорідних клітин або організмів. У рослин природне клонування поширене завдяки нестатевому, зокрема, вегетативному, розмноженню. Вчені також отримують штучні клони рослин (мал. 18.6).

При клонуванні тварин ядро незаплідненої яйцеклітини замінюють ядром нестатевої клітини іншої особини. Таку штучну зиготу пересаджують у матку самки, де зародок і розвивається. Така методика дає змогу отримувати від цінних за своїми властивостями плідників значну кількість нащадків – їхніх точних генетичних копій. Експериментально вчені клонували різні види тварин (наприклад, відому вівцю Доллі).

Окремо слід згадати про створення химерних організмів. Химерні організми – штучно створені істоти, які мають клітини, що належать різним біологічним видам.

Учені, які створюють химерні організми, стверджують, що це допоможе розробляти нові способи лікування раку або цукрового діабету. Але такі досліді небезпідставно викликають негативне ставлення не тільки з боку простих людей, але й багатьох учених.

Нові терміни та поняття.

Біотехнологія, трансгенні та химерні організми, генна та клітинна інженерія, клонування організмів.



Запитання для повторення: 1. Які методи застосовують у селекції рослин? Які їхні особливості? 2. Для чого здійснюють щеплення культурних рослин? 3. Як можна підвищити різноманітність вихідного матеріалу в селекції рослин? 4. Які особливості селекції тварин порівняно з селекцією рослин? Що таке оцінка плідників за якостями нащадків? 5. Для чого здійснюють селекцію мікроорганізмів та які її особливості? 6. Які завдання біотехнології? 7. Які завдання генної інженерії? Які методики генна інженерія використовує в своїх дослідженнях? 8. Які завдання клітинної (тканинної) інженерії?

Проблемне завдання. Поміркуйте, яка роль генної і клітинної інженерії у розвитку теоретичної біології. Чому поліплоїдні сорти продуктивніші за диплоїдні?

**ТЕМАТИЧНА ПЕРЕВІРКА ЗНАТЬ****I. Із запропонованих відповідей виберіть одну правильну:**

- Зазначте, яке угруповання організмів у природі відповідає породі тварин чи сорту рослин: а) вид; б) зграя; в) родина; г) популяція.
- Вкажіть, чим супроводжується споріднене схрещування організмів: а) підвищенням гомозиготності нащадків; б) підвищенням гетерозиготності нащадків; в) гетерозисом; г) не впливає на генотип нащадків.
- Зазначте покоління гібридів, у якому найповніше проявляється гетерозис: а) перше; б) друге; в) третє; г) восьме.
- Вкажіть організми, при селекції яких часто отримують поліплоїдні форми: а) тварини; б) рослини; в) прокаріоти; г) віруси.
- Визначте, як називають нащадків однієї клітини: а) породою; б) сортом; в) штамом; г) генофондом.
- Вкажіть форму штучного добору, яку найчастіше застосовують у селекції тварин: а) масовий; б) розриваючий; в) стабілізуючий; г) індивідуальний.

II. Завдання на встановлення відповідності:

- Встановіть відповідність між різними типами схрещування та їхніми генетичними та біологічними наслідками:

Тип схрещування	Ознаки, генетичні та біологічні наслідки
А. Споріднене Б. Неспоріднене В. Віддалена гібридизація	1. Зростає рівень гетерозиготності, гетерозис; можливі зміни каріотипу та стерильність нащадків 2. Зростає рівень гетерозиготності; каріотип не змінюється; можливий гетерозис 3. Можливі зміни каріотипу, зростає рівень гомозиготності, можлива стерильність нащадків 4. Зростає рівень гомозиготності; розвивається біологічна депресія (виродження нащадків)

2. Встановіть відповідність між формами штучного добору та притаманними їм ознаками:

Форма штучного добору	Ознаки
А. Масовий Б. Індивідуальний	1. Обирають окремих особин за наслідками вивчення фенотипу та генотипу; застосовують у селекції рослин та тварин 2. Обирають групу особин за наслідками вивчення фенотипу; зазвичай не застосовують у селекції тварин

3. Встановіть відповідність між різними галузями та методами біології:

Галузі біології	Методи
А. Селекція Б. Генна інженерія В. Клітинна інженерія	1. Клонування 2. Штучний добір 3. Стабілізуючий добір 4. Генна терапія

III. Відкриті запитання:

1. Чому центри стародавнього землеробства і походження культурних рослин зазвичай знаходяться в гірській місцевості?
2. Чим можна пояснити, що райони одомашнювання тварин часто збігаються із центрами походження культурних рослин?
3. У чому полягає складність перенесення генів еукаріотів у прокаріотичну клітину?
4. Чи варто відмовитись від подальших досліджень у галузі створення трансгенних організмів?
5. Яке значення для подальшого розвитку генетики, селекції та біотехнології має створення банків генів?
6. З якою метою у селекції організмів можуть застосовувати мутації, які супроводжуються кратним зменшенням кількості наборів хромосом?
7. Якими шляхами модифіковану молекулу ДНК можна ввести у клітину?
8. Які можливі напрями застосування генетично модифікованих рослин та тварин?



Тема **8** Індивідуальний розвиток організмів

Під час вивчення цієї теми ви дізнаєтесь про способи запліднення у живих істот; етапи ембріонального та типи постембріонального розвитку багатоклітинних організмів; типи життєвих циклів рослин і тварин. Ви також навчитеся розрізняти на схемах і препаратах основні ланки онтогенезу.

§ 19. ЗАПЛІДНЕННЯ У РІЗНИХ ГРУП ОРГАНІЗМІВ

Аби краще засвоїти матеріал цього параграфу, слід пригадати: як відбувається гаметогенез? Які є джерела комбінативної мінливості? Що таке акросома? Які особливості ізогамії, гетерогамії та овогамії? Які рослини називають однодомними та дводомними? Які відомі пристосування рослин до різних способів запилення? Що таке слань? Яка будова пилкового зерна та насінного зачатку?

Запліднення – це процес злиття чоловічої і жіночої статевих клітин (гамет) з утворенням заплідненої клітини (зиготи), з якої розвивається новий організм.

Після запліднення розвиток нового організму розпочинається послідовними поділами зиготи з подальшою диференціацією клітин, тканин та органів.

Як відбувається запліднення у різних груп живих істот?

Запліднення у тварин буває зовнішнім і внутрішнім. За **зовнішнього запліднення** статеві клітини зливаються поза статевими органами, переважно в навколишньому середовищі. Воно характерне для більшості водних видів (багатоцетинкові черви, двостулкові молюски, річкові раки, голкошкірі, ланцетники, більшість кісткових риб і земноводних) (мал. 19.1) і деяких наземних чи ґрунтових тварин (наприклад, дощових червів). Це пов'язане з тим, що поза організмом на статеві клітини несприятливо впливають різні екологічні фактори (висока чи низька температура, пере-

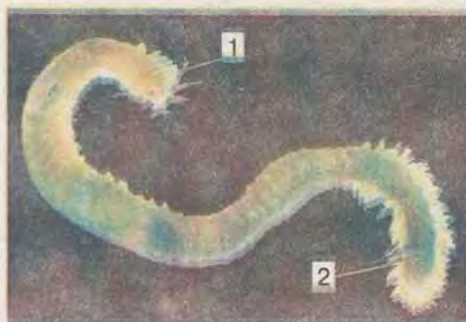


Мал. 19.1. Зовнішнє запліднення в жаб (1) та кісткових риб (2)

сихання, ультрафіолетові промені тощо). А водне середовище певним чином згладжує ці негативні впливи. Крім того, вода сприяє пересуванню рухливих чоловічих гамет. Яйцеклітини виділяють у довкілля особливі речовини, які приваблюють сперматозоїди лише відповідного біологічного виду, що запобігає міжвидовим схрещуванням.

У мешканця дна Тихого океану багатощетинкового черва палоло (мал. 19.2) статеві клітини в особин обох статей дозрівають одночасно в певну фазу Місяця. Гамети утворюються лише в задній частині тіла, яка відривається від передньої і спливає в поверхневі шари. Там гамети виводяться у воду. У передньої частини черва, що залишилася біля дна; регенерує задній кінець. І через певний час тварина знову стає готовою до розмноження.

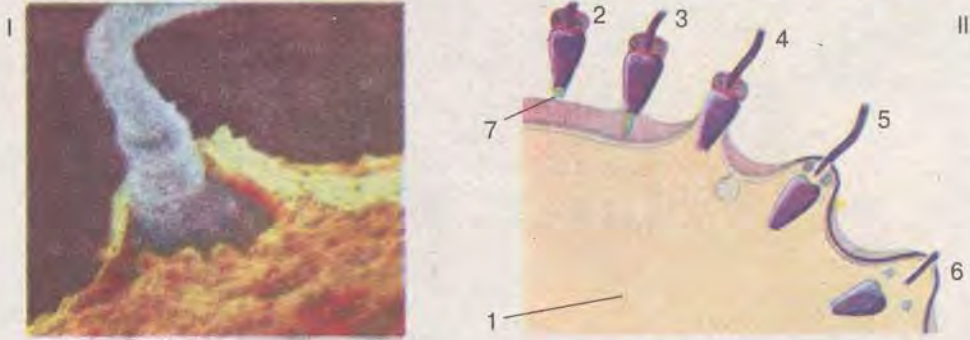
У річкових раків самці за допомогою видозмінених черевних кінцівок поміщають спермії (безджутикові чоловічі гамети), оточені захисними оболонками, на тіло самки поблизу її статевих отворів. Незабаром із цих отворів виділяються яйцеклітини та особлива речовина, що розчинює оболонку капсули зі сперміями; після цього відбувається зовнішнє запліднення.



Мал. 19.2. Багатощетинковий черв палоло: 1 – передній кінець тіла; 2 – задній кінець тіла

Заплідненню часто передує особлива шлюбна поведінка, специфічна для кожного виду. Наприклад, у водних червоподібних істот – немертин – десятки особин різної статі одного виду збираються до купи в оточений слизом клубок. Усередину клубка виділяються чоловічі і жіночі статеві клітини: тут відбуваються запліднення та початок ембріонального розвитку.

Про шлюбну поведінку багатьох риб і жаб («танці» риб, «співи» жаб тощо) вам відомо з курсу біології 8-го класу. Вона закінчується нерестом.



Мал. 19.3. Проникнення сперматозоїда в яйцеклітину. I. Мікрофотографія. II. Схема: 1 – яйцеклітина; 2–6 – послідовні стадії взаємодії та проникнення сперматозоїда в яйцеклітину (зверніть увагу на те, що хвіст сперматозоїда з мітохондрією залишається за межами яйцеклітини); 7 – акросома

Внутрішнє запліднення відбувається в органах жіночої статеві системи. Воно притаманне більшості наземних тварин (черевоні молюски, комахи, плазуни, птахи, ссавці), а також багатьом мешканцям товщі ґрунту та водойм (плоским і круглим червам, хрящовим риbam). У такий спосіб гамети уникають негативного впливу умов довкілля, зростає ймовірність запліднення. Внутрішнє запліднення часто забезпечують особливі органи парування, за допомогою яких статеві клітини потрапляють в органи жіночої статеві системи. В акул, наприклад, цю роль виконують внутрішні потовщені промені черевних плавців самців.

Сперматозоїд проникає в яйцеклітину (мал. 19.3) переважно завдяки ферментам, які виділяє акросома, рідше – через особливий отвір в її оболонці. При цьому з'єднуються плазматичні мембрани обох гамет.

Контакту сперматозоїда та яйцеклітини передують їхнє взаємовпізнавання: запліднення зазвичай можливе лише тоді, коли чоловіча та жіноча гамети належать одному виду. Біологічно активні речовини яйцеклітини стимулюють розрив акросоми сперматозоїда (акросомну реакцію). У результаті цього виділяються ферменти, що забезпечують проникність оболонки яйцеклітини для чоловічої гамети.

Після потрапляння сперматозоїда всередину яйцеклітини її оболонка стає непроникною для інших сперматозоїдів, ядра обох гамет зливаються. Так утворюється зигота.

У заплідненій яйцеклітині активуються процеси обміну та починається дроблення.

Які особливості запліднення у рослин?

Найскладніший процес запліднення у покритонасінних, його називають подвійним. **Подвійне запліднення** покритонасінних (квіткових) рослин відкрив у 1898 році професор Київського університету Святого Володимира (нині – імені Тараса Шевченка) С.Г. Навашин (мал. 19.4).

Пилкове зерно потрапляє на прийомку маточки, під впливом її біологічно активних речовин набрякає та проростає пилковою трубкою. Біологічно активні речовини залозистих клітин прийомки взаємодіють зі сполуками зовнішньої оболонки пилкового зерна, розпізнаючи його. Це забезпечує проростання пилку лише свого виду.



1



Мал. 19.4. 1. Сергій Гаврилович Навашин (1857–1930) – видатний український ботанік. 2. Подвійне запліднення квіткових рослин

До пилкової трубки з пилкового зерна переходять три гаплоїдні клітини – велика вегетативна та дві дрібніших – спермії. Вегетативна клітина бере участь у формуванні пилкової трубки, яка через особливий отвір в оболонках насінного зачатка (пилковхід) проникає до зародкового мішка. На полюсах мішка розташовано шість гаплоїдних клітин: на одному – велика яйцеклітина та дві менші супутні, на іншому – три однакові. У центрі знаходиться клітина з двома гаплоїдними ядрами, які зливаються, утворюючи вторинне диплоїдне ядро. Один зі сперміїв зливається з яйцеклітиною, унаслідок чого виникає диплоїдна зигота, з якої згодом утворюється зародок. Другий спермій зливається з диплоїдним ядром у центрі зародкового мішка. З утвореної триплоїдної клітини в подальшому розвивається особлива зародкова тканина – *ендосперм* (від грец. *ендон* – усередині та *сперма* – сім'яна рідина). Поживні речовини клітин ендосперму слугують для живлення зародка.

Подвійне запліднення квіткових рослин – це, по суті, два різні процеси, оскільки лише із заплідненої яйцеклітини розвивається зародок. Злиття другого спермія з ядром центральної диплоїдної клітини заплідненням можна назвати лише умовно, тому що з виниклої триплоїдної клітини розвивається не новий організм, а тканина, яка забезпечує зародок поживними речовинами.

Яке біологічне значення запліднення?

При утворенні статевих клітин їхня плоїдність вдвічі зменшується, а під час запліднення – відновлюється. Крім того, перехресне запліднення є одним із джерел комбінативної мінливості: у заплідненій яйцеклітині в кожній парі гомологічних хромосом одна – батьківська, друга – материнська. Таким чином, половину спадкового матеріалу майбутня особина отримує від батька, половину – від матері. Тому нащадки генетично відмінні від кожного з батьків. Винятком є лише самозаплідні організми та представники чистих ліній.

Зпам'ятайте: біологічне значення запліднення полягає у відновленні хромосомного набору, притаманного особинам певного виду, та є одним із джерел комбінативної мінливості.

Окремо розглянемо біологічне значення процесу подвійного запліднення в покритонасінних рослин. Утворення триплоїдної клітини, з якої згодом розвивається ендосперм, супроводжується кратним зростанням вмісту ДНК у ядрі. За одиницю часу в триплоїдній клітині синтезується втричі більше білкових молекул порівняно з гаплоїдною. Тому зародок у покритонасінних, що має більший запас поживних речовин, розвивається швидше порівняно з голонасінними, у яких ендосперм довгий час залишається гаплоїдним.

Нові терміни та поняття. Зовнішнє та внутрішнє запліднення у тварин, подвійне запліднення у квіткових рослин.

? **Запитання для повторення:** 1. Яке біологічне значення запліднення? 2. Які форми запліднення відомі у тварин? 3. Які механізми спрямовані на унеможливлення запліднення яйцеклітини тварин одного виду сперматозоїдами іншого? 4. Які процеси відбуваються під час проникнення сперматозоїда до яйцеклітини? 5. Яке значення подвійного запліднення у покритонасінних рослин?

Проблемне завдання: Обґрунтуйте переваги внутрішнього запліднення над зовнішнім.

§ 20. ЕТАПИ ІНДИВІДУАЛЬНОГО РОЗВИТКУ ОРГАНІЗМІВ. ПОЧАТКОВІ СТАДІЇ ЕМБРІОНАЛЬНОГО РОЗВИТКУ ТВАРИН

Аби краще засвоїти матеріал цього параграфа, слід пригадати: що таке індивідуальний розвиток? Які етапи онтогенезу відомі у тварин і рослин? Що таке зародковий (ембріональний) та післязародковий (постембріональний) розвиток? З яких фаз складається клітинний цикл? Яка будова шкіри людини? Що таке гормони та яке їхнє фізіологічне значення? Які органи та клітини складають імунну систему людини?

Індивідуальний розвиток, або онтогенез (від грец. *онтос* – існуюче і *генезис* – походження), – це розвиток особини від зародження до завершення життя (смерті або поділу). У різних груп організмів онтогенез має свої особливості та тривалість, які, зокрема, залежать від способу розмноження. Наприклад, вік дерев мексиканського кипариса сягає до 10 000 років, драцени – до 6000. Є «довгожителі» й серед тварин. Так, одна особина річкової щуки прожила понад 300 років; деякі види черепах живуть до 150 років; риба білуга та нільський крокодил – до 100. Серед безхребетних тварин значну тривалість життя мають деякі види актиній (до 90 років), моллюсків (тридакна – до 300 років) і членистоногих (річковий рак – до 20 років, камчатський краб – понад 30 років).

Онтогенез багатоклітинних організмів забезпечує здійснення всіх їхніх біологічних функцій. Під час індивідуального розвитку відбуваються ди-

ференціація клітин, формування тканин та органів. Лише в організмі людини нараховують близько 250 типів клітин.

Які періоди виділяють в онтогенезі?

В онтогенезі виділяють зародковий (ембріональний) і післязародковий (постембріональний) періоди. *Ембріональний* (від грец. *ембріон* – зародок) *період* – час, коли нова істота зароджується та розвивається всередині материнського організму або яйця, насінини тощо. Він завершується народженням (виходом з оболонки яйця, проростанням). *Постембріональний* (від грец. *пост* – після та *ембріон*) *період* супроводжується збільшенням розмірів (ростом), він триває від моменту народження і до смерті особини. Під час онтогенезу відбувається й розвиток організмів – вони змінюються якісно.

Які етапи зародкового розвитку тварин? Що таке дроблення?



Мал. 20.1. Різні типи дроблення зиготи: повне (1, 2, 3) та неповне (4)

У процесі зародкового розвитку тварин виділяють кілька послідовних етапів: дроблення, яке закінчується формуванням одношарового зародка – бластули; розвиток дво- або тришарового зародка – гастрული; етапи закладання тканин та органів.

Зародковий розвиток починається з дроблення зиготи (мал. 20.1). *Дроблення* – це ряд послідовних мітотичних поділів зиготи або незаплідненої яйцеклітини (у разі партеногенезу). Утворені клітини – *бластомери* (від грец. *бластос* – зародок і *мерос* – частина) – в інтерфазі не ростуть, і тому їхні розміри після кожного поділу зменшуються вдвічі, а об'єми ядер не змінюються. У цей час зазвичай не відбувається транскрипції власних генів, а лише материнської іРНК.

Під час дроблення змінюється так зване ядерно-цитоплазматичне співвідношення об'ємів ядра та цитоплазми. Це важливий показник стану клітини, який зокрема дає змогу оцінити рівень метаболізму. Наприклад, досягнення певного ядерно-цитоплазматичного співвідношення може слугувати сигналом для початку поділу клітини. Зміни цього співвідношення можуть свідчити про запальні процеси та деякі форми онкологічних захворювань.

На дроблення впливають кількість і характер розташування поживних речовин (жовтка) в яйцеклітині. Якщо вона має невелику кількість поживних речовин, більш-менш рівномірно розподілених в цитоплазмі (кишковопорожнинні, кільчасті черви, ланцетник, плацентарні ссавці тощо), то відбувається *повне дроблення*. При цьому зигота повністю ділиться на бластомери.

Повне дроблення може бути рівномірним або нерівномірним (мал. 20.1). За *рівномірного дроблення* всі бластомери мають приблизно однакові розміри (морські їжаки, ланцетники, плацентарні ссавці), а за *нерівномірного* – після кожного поділу виникають великий і малий бластомери (кільчасті черви).

Якщо жовтка в зиготі багато і він заповнює більшу її частину, то відбувається *неповне дроблення*. При цьому ділиться не вся запліднена яйцеклітина, а лише певна її частина. Так, у птахів, плазунів, першозвірів цитоплазма з ядром сконцентрована на одному з полюсів яйцеклітини у вигляді *зародкового диска*, який і дробиться, на відміну від жовтка. У комах велика маса жовтка сконцентрована всередині зиготи, тому в них унаслідок дроблення утворюється поверхневий шар бластомерів, які оточують неподільний жовток. Слід зазначити, що бластомери діляться досить швидко, у дрозофіли, наприклад, кожні 20 хв.

Запам'ятайте: під час дроблення маса та об'єм зародка не змінюються, а залишаються такими, як у зиготи.

Остання стадія дроблення завершується утворенням *бластули* (від грец. *бластос* – зародок) (мал. 20.2) – наступної стадії зародкового розвитку. Бластула має вигляд порожнистого утвору різної форми, стінки якого утворені зазвичай одним шаром бластомерів. Одні з бластул нагадують сферу, інші – диск, в одних усі бластомери однакових розмірів, в інших – є дрібні та великі бластомери. Подібні між собою клітини бластули згодом дають початок різним зародковим листкам. Це відбувається внаслідок диференціації клітин.

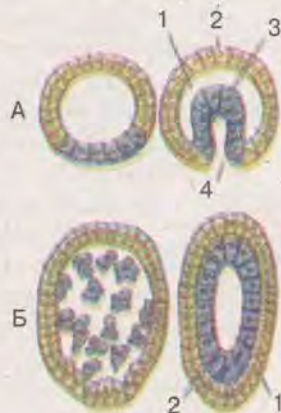
У деяких кишковопорожнинних, плоских червів, членистоногих, більшості ссавців унаслідок дроблення утворюється стадія *морули* (від лат. *морум* – ягода шовковиці). Вона відповідає стадії бластули, однак становить собою скупчення бластомерів, більш-менш щільно притиснутих один до одного (мал. 20.2). Морула – це проміжна стадія між зиготою та бластоцистою (мал. 20.2) (від грец. *бластос* та *кистіс* – міхур) – стадія ембріонального розвитку ссавців (у тому числі й людини). Як і бластула, вона має вигляд порожнистого міхура, заповненого всередині рідиною. Але клітини бластоцисти диференціюються: одні з них забезпечують надходження поживних речовин від організму матері до тих клітин, з яких розвиватиметься зародок. З клітин першого типу згодом утворюється плацента – тимчасовий орган, який забезпечує зв'язок між організмом матері та плоду.

Під час бластуляції збільшується тривалість мітогічних поділів, бластомери діляться несинхронно. Усе це забезпечує перехід до наступної стадії ембріонального розвитку – *гаструляції* (мал. 20.3).

Мал. 20.3. Типи гаструляції: А – вгинання шару клітин; Б – переміщення окремих клітин у порожнину бластули:
1 – бластоцель; 2 – ектодерма; 3 – ентодерма;
4 – первинний рот, який веде у кишкову порожнину



Мал. 20.2. Стадії ембріонального розвитку, що виникають унаслідок дроблення:
1 – морула;
2 – бластула;
3 – бластоциста





Мал. 20.4. Типи утворення мезодерми: А – клітини зародка переміщуються у простір між екто- та ентодермою та розташовуються з боків первинного рота (телобластичний спосіб); Б – бічні вирости стінки первинної кишки вип'ячуються у порожнину бластули (ентероцельний спосіб): 1 – клітини, які дають початок мезодермі; 2 – ектодерма; 3 – ентодерма; 4 – порожнина первинної кишки; 5 – клітини, які дають початок хорді; 6 – нервова пластинка, з якої формуватиметься нервова трубка



Як формується двошаровий зародок – гастрולה та утворюється мезодерма?

Після утворення бластули починається закладання зародкових листків і формування *гаструли* (від грец. *гастер* – шлунок). Виникають два шари клітин: зовнішній – *ектодерма* (від грец. *ектос* – ззовні та *дерма* – шкіра) та внутрішній – *ентодерма* (від грец. *ентос* – всередині та *дерма*). Ці шари називають *зародковими листками* (мал. 20.3). На місці вгинання утворюється *первинний рот*, який веде в замкнену кишкову порожнину. На етапі гаструли завершується ембріональний розвиток кишквопорожнинних. У дорослих особин цих тварин тіло складається з двох шарів клітин, е

первинний рот і кишкова порожнина.

У більшості тварин після завершення гастрюляції між зовнішнім і внутрішнім зародковими листками формується третій (середній) зародковий листок – *мезодерма* (від грец. *мезос* – середній та *дерма*). Вона закладається різними шляхами (мал. 20.4). Зокрема, у голкошкірих і хордових мезодерма утворюється вигинанням у порожнину бластули трьох пар бічних виростів стінки первинної кишки. При цьому первинний рот замикається, а рот дорослої особини утворюється на протилежному кінці тіла. Таких тварин називають *вторинноротими*, на відміну від інших, які загалом зберегли первісне розташування ротового отвору, – *первинноротих* (плоскі, круглі та кільчасті черви, членистоногі, молюски).

У чому полягає диференціація клітин?

Диференціація (від лат. *диференція* – розбіжність) – виникнення під час онтогенезу різних типів клітин з початково однорідних. Завдяки диференціації клітин згодом формуються різні тканини та органи.

Диференціація визначена спадково, оскільки в клітинах різних типів не всі гени активні. Тому в кожній клітині реалізується не вся інформація гено-типу, а тільки деяка частка, необхідна для диференціації саме цієї клітини.

Гістогенез (від грец. *хістос* – тканина та *генезис* – походження) – сукупність процесів, які забезпечують формування, існування та відтворення різних тканин в онтогенезі.

Тканини різних типів розвиваються з похідних різних зародкових листків. У цих процесах важливу роль відіграють міжклітинні взаємодії, вплив біологічно активних речовин тощо.

Клітини, що беруть участь у гістогенезі, бувають стовбуровими, напівстовбуровими (клітини-попередники) та зрілими (диференційовані клітини).

Мал. 20.5. Стовбурові клітини: 1 – поділ стовбурових клітин; їхні нащадки (2) диференціюються (3) і можуть давати початок клітинам різних тканин (4); 5 – стовбурові клітини культивують на штучних поживних середовищах

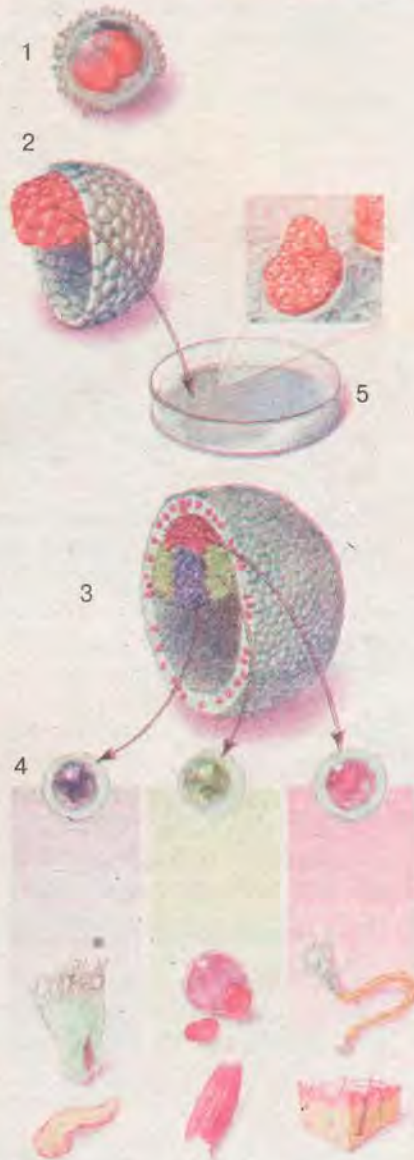
Стовбурові клітини недиференційовані і дають початок новим клітинам під час формування або оновлення (регенерації) тканин (мал. 20.5). Наприклад, у ссавців із стовбурових клітин кровотворних органів виникають еритроцити, лейкоцити та клітини, з яких утворюються тромбоцити. Стовбурові клітини здатні до самопідтримання: після поділу материнської одна з двох дочірніх клітин диференціюється, а друга залишається стовбуровою. Стовбурові клітини, на відміну від інших, здатні послідовно ділитися практично необмежену кількість разів. Крім того, вони стійкі до різних несприятливих чинників.

Напівстовбурові клітини (клітини-попередники) – це диференційовані клітини, що зберігають здатність до поділу.

Диференційовані клітини входять до складу певних тканин і нездатні до поділу. У диференціації клітин важливу роль відіграють гормони та міжклітинні взаємодії. Наприклад, диференційовані клітини, крім здійснення своїх специфічних функцій, виділяють біологічно активні речовини, які гальмують розмноження клітин-попередників та стовбурових клітин. Це відбувається тоді, коли кількість диференційованих клітин перевищує оптимальну. У разі зменшення їхньої кількості (наприклад, унаслідок травми) гальмуючий вплив послаблюється, а розмноження клітин-попередників та стовбурових клітин стає інтенсивнішим. Таким чином міжклітинні взаємодії забезпечують процеси регенерації. Взаємне розташування клітин впливає на функціонування їхніх геномів: активність одних генів зростає, інших – гальмується.

Встановлено, що під час ембріогенезу клітини різних типів розташовуються в чіткій відповідності одна до одної, формуючи різні тканини. Стимулом для міграції клітин слугують гормони та інші біологічно активні речовини, які виділяють сусідні клітини. Наприклад, переміщення попередників лімфоцитів із червоного кісткового мозку до тимуса зародка необхідне для їхнього перетворення на Т-лімфоцити.

Клітини рухаються в певному напрямку завдяки наявності на їхній поверхні своєрідного «щупа» – тоненького цитоплазматичного відростка.



Коли він торкається поверхні іншої клітини, то рух припиняється, а сам відросток зникає. Якщо між клітинами не встановлюються необхідні контакти, рух мігруючої клітини продовжується. Наприклад, при ушкодженні поверхневого епітелію пуголовка (личинки жаби) клітини, розташовані глибше, формують відростки, мігрують і заступають місце втрачених. Після переміщення відростки клітин зливаються, припиняючи рух клітин.

Нові терміни та поняття. *Онтогенез, ембріональний та постембріональний періоди розвитку, дроблення, бластула, гастрולה, екто-, енто- та мезодерма.*

? **Запитання для повторення:** 1. Дайте визначення поняття «онтогенез». 2. Які виділяють періоди онтогенезу? 3. Що таке дроблення? 4. Яка будова бластули? 5. Яка будова гастрული? 6. Як утворюється внутрішній зародковий листок – мезодерма? 7. Які механізми диференціації клітин багатоклітинного організму?

Проблемне завдання. Поміркуйте, чим можна пояснити те, що бластотеми під час дроблення не ростуть.

§ 21. ФОРМУВАННЯ ОРГАНІВ У ЗАРОДКА. ЯВИЩЕ ВЗАЄМОДІЇ ЧАСТИН ЗАРОДКА

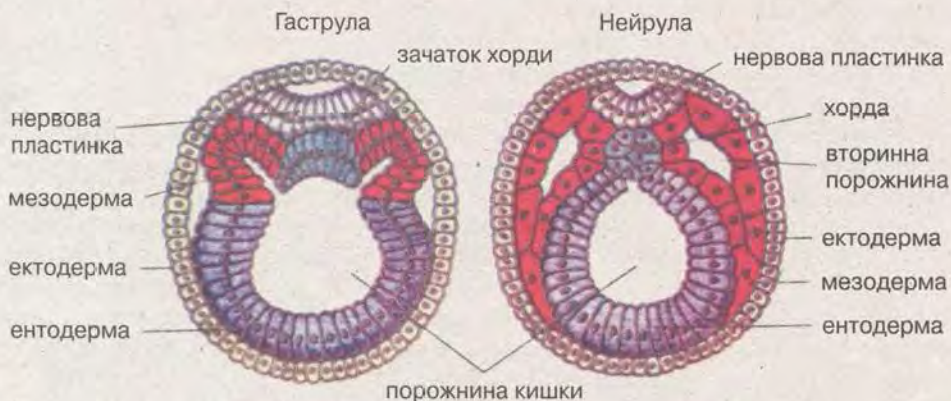


Аби краще засвоїти матеріал цього параграфа, слід пригадати: що таке розвиток комах з повним і неповним перетворенням? Які процеси відбуваються в комах на стадії лялечки?

Водночас із формуванням тканин (гістогенезом) відбувається *органогенез* (від грец. *органон* – орган та *генезис*) – розвиток органів та їхніх систем.

Які особливості гістогенезу та органогенезу хордовиків?

В органогенезі хордовиків виділяють послідовні фази утворення нервової трубки та формування інших органів, коли молоді тварини набувають особливостей будови дорослих особин (мал. 21.1).



Мал. 21.1. Гістогенез та органогенез (на прикладі ланцетника)



Мал. 21.2. Узагальнена схема онтогенезу миші: знайдіть стадії дроблення (1), бластули (2), двошарової (3) та тришарової (4) гастрולי, нейрули (5–8), органогенезу (9), молоді особини (10)

Нервова трубка починає утворюватися після закладання мезодерми. З ектодерми формується нервова пластинка; її бічні краї загинаються та з'єднуються в нервову трубку, яка оточує заповнену рідиною порожнину нервової системи. Особливі біологічно активні речовини визначають, який саме з кінців нервової трубки розвинеться в головний мозок. Ектодерма над нервовою трубкою зростається і дає початок епітелію шкіри.

У ланцетників відсутній головний мозок; нервова трубка в дорослих тварин лише дещо розширена в передньому кінці тіла. У зародків хребетних передній кінець нервової трубки ділиться на п'ять первинних мозкових пухирів, які відповідають певним відділам головного мозку. В обидва боки від зародка проміжного мозку видуються очні пухирі, з яких розвиваються очі.

Процес утворення нервової пластинки та нервової трубки називають *нейруляцією*, а зародок хордових тварин на цій стадії – *нейрулою*.

Водночас із утворенням нервової трубки під нею формуються хорда та кишечник.

Хорда (від грец. *хорде* – струна) – еластична скелетна вісь мезодермального походження у хордових тварин. Лише в деяких груп (ланцетники, осетероподібні та дводишні риби тощо) хорда зберігається протягом усього життя. У більшості хорда існує лише в зародків, а в дорослих її заступає хрящовий або кістковий хребет. Залишки хорди в дорослих особин можуть мати вигляд міжхребцевих дисків (крокодили, ссавці) або відсутні взагалі (птахи).

У формуванні різних тканин, органів та їхніх систем беруть участь різні зародкові листки. З ектодерми виникають нервова тканина, елементи органів чуття, зовнішній шар покривів (епідерміс) та шкірні залози, передня та задня кишки, зовнішні зябра земноводних, складові залоз внутрішньої секреції (надниркових залоз, щитоподібної залози та ін.) тощо.

Ентодерма дає початок органам травлення та їхнім залозам (печінці, підшлунковій залозі), плавальному міхуру, внутрішнім зябрам, легеням, частинам деяких залоз внутрішньої секреції (гіпофіза, щитоподібної залози та ін.).

З мезодерми беруть початок хрящова та кісткова тканини, м'язові тканини, кровоносні та лімфатичні судини, серце, статеві залози, протоки видільних органів, сполучнотканинні шари шкіри (дерма), плевра, епітелій порожнини тіла, навколосерцева сумка (перикард) (мал. 21.2).

Що таке ембріональна індукція?

У нормальних умовах формування окремих частин зародка та організму в цілому узгоджене за місцем і часом. Це пояснюють тим, що відповідні структури беруть початок від певних бластомерів. Подальша доля кожно-

го з бластомерів може бути генетично визначеною ще на початкових етапах зародкового розвитку. Крім того, зачатки одних органів розвиваються під впливом взаємодій із зачатками інших, закладених раніше.



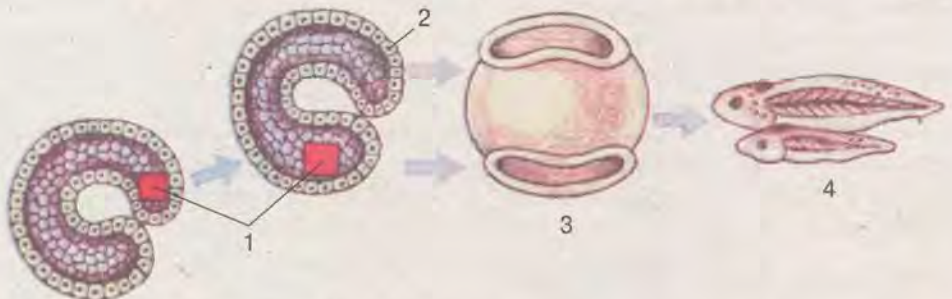
Ембріональна індукція (від лат. *індукціо* – спонування) – це взаємний вплив різних частин зародка при ембріогенезі.

Частини зародка, які закладаються раніше і здатні впливати на закладання та розвиток інших частин, називають *індукторами* (*організаторами*), а ті, що сприймають цей вплив, – *реагуючою системою*. Індуктори впливають на реагуючі системи або за безпосереднього контакту, або на відстані за допомогою переміщення біологічно активних речовин, які стимулюють синтез специфічних іРНК, необхідних для синтезу структурних білків у клітинах реагуючої системи.

Явище взаємодії між частинами зародка відкрите на початку ХХ сторіччя. 1901 року німецький ембріолог Ханс Шпеман (1869–1941) з'ясував, що в разі видалення зачатка ока його кришталик не формується. Однак цей зачаток, пересаджений на бічну частину зародка, стимулював утворення кришталика з ділянки ектодерми, яка за нормальних умов дає початок епідермісу шкіри.

Згодом учений провів ще один експеримент, який також довів явище ембріональної індукції. Частину гастрული ембріона земноводних, розташовану над ділянкою первинного рота, з якої мала утворитися хорда, він пересадив на черевну ділянку, з якої мав розвиватися епітелій покривів іншого зародка. Пересаджена ділянка як організатор дала початок хорді і мезодермі, впливаючи на розвиток прилеглих ділянок. Зокрема, із сусідніх ектодермальних клітин сформувалася друга нервова пластинка. А згодом на черевному боці цього ембріона утворився додатковий зародок (мал. 21.3). За ці дослідження Х. Шпеман 1935 року був нагороджений Нобелівською премією в галузі фізіології та медицини.

Подальші дослідження показали, що ембріональна індукція властива всім хордовим і багатьом безхребетним тваринам. Її прояв можливий лише за умови, коли клітини реагуючої системи здатні сприймати вплив індуктора та відповідати на нього утворенням відповідних структур. Реагуюча система згодом сама може стати індуктором стосовно інших частин, які розвиваються пізніше. Це явище назвали *вторинною індукцією*. Таким



Мал. 21.3. Явище ембріональної індукції: 1 – ділянка, яку пересаджують; 2 – гастрולה з пересадженою ділянкою; 3 – на черевному боці ембріона закладається додатковий зародок; 4 – розвиток додаткового зародка

чином, ембріональний розвиток спрямовується ланцюгом послідовних індукційних взаємодій.

Ембріональна індукція може відбуватись лише на ранніх етапах гастрюляції, перед початком диференціації ділянок, які пересаджують. Якщо ж пересадити вже диференційовані ділянки, то вони і на новому місці розвиватимуться так само, як і на старому. Також виявлено, що індуктори інколи не мають видової специфічності. Наприклад, з тулубових ділянок 9–11-денних зародків курчат виділено білок, який після введення в ектодерму зародка земноводних стимулював утворення ентодерми, а згодом – хорди, м'язів та інших похідних мезодерми (як ви вважаєте, про що це свідчить?).

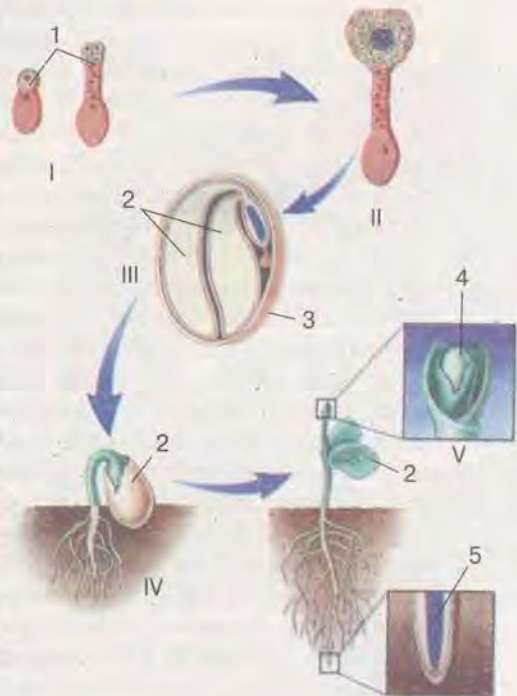
Які умови забезпечують нормальний розвиток зародка тварин?

Розвиток багатоклітинних тварин становить собою складні та узгоджені між собою процеси: поділ клітин, їхню міграцію, взаємодію та диференціацію. Вони регулюються завдяки експресії генів, впливу біологічно активних речовин і міжклітинним взаємодіям. Будь-який негативний вплив, що порушує регуляторні механізми, може спричинити вади розвитку і навіть загибель зародка. Зародки особливо чутливі до таких впливів, зокрема чинників навколишнього середовища, під час інтенсивного розвитку певних органів та їхніх структур, які названі *критичними періодами*. Оскільки різні органи формуються неодноразом, то і їхні критичні періоди не синхронні.

Якщо на ранніх стадіях ембріогенезу під час критичних періодів вплив факторів довкілля може поширюватись на весь організм, то пізніше – лише на формування окремих органів.

Які особливості ембріогенезу вищих рослин?

У вищих рослин зигота внаслідок поділу утворює зародкову твірну тканину, з якої згодом формуються інші зародкові тканини і органи. Як ви пам'ятаєте, зародок у покритонасінних складається із зародкових корінця та пагона, який несе перші листки – одну або дві сім'ядолі (мал. 21.4). На верхівці зародкових пагона та кореня розташовані конуси наростання, утворені клітинами твірної тканини. Вони забезпечують ріст у довжину. У голонасінних і по-



Мал. 21.4. Розвиток насінини покритонасінних та її проростання: I – початкові етапи ембріонального розвитку (1 – зародок); II – формування тканин; III – формування насінини (2 – сім'ядолі; 3 – шкірка насінини); IV – надземний тип проростання (сім'ядолі виносяться на поверхню ґрунту); V – розвиток твірної тканини та формування тканин та органів (верхівкова твірна тканина: 4 – пагона; 5 – кореня)

критонасінних зародок – складова частина насінини, яка вкрита покриттями (шкіркою) і містить запас поживних речовин. Насіння формується після запліднення з насінного зачатка.

Нові терміни та поняття. Органогенез, ембріональна індукція.

? **Запитання для повторення:** 1. Що таке гістогенез та органогенез? 2. Що таке нервова трубка? Які події відбуваються під час її формування? 3. Як утворюється мезодерма? 4. Чим характеризуються критичні періоди розвитку зародка? 5. У чому полягає явище ембріональної індукції? Хто його відкрив? 6. Як взаємодіють між собою частини ембріона під час його розвитку?

Проблемне завдання. Поміркуйте, які можливі перспективи практичного використання ембріональної індукції.

§ 22. ОСОБЛИВОСТІ ЕМБРІОНАЛЬНОГО РОЗВИТКУ ЛЮДИНИ. ЕМБРІОТЕХНОЛОГІЇ



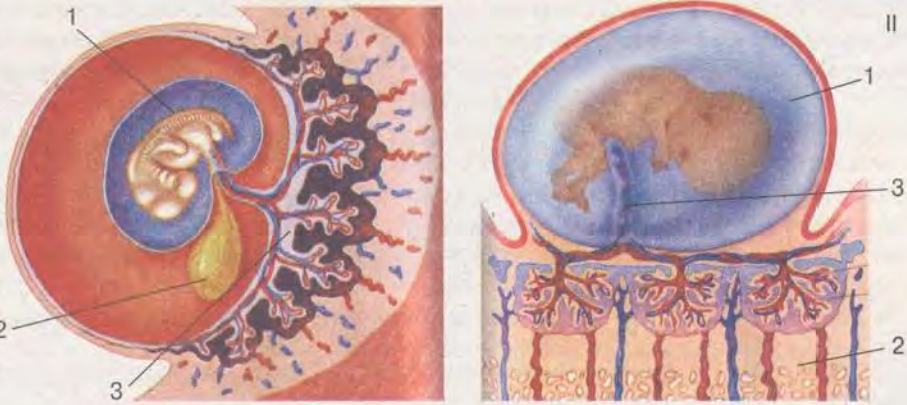
Аби краще засвоїти матеріал цього параграфа, слід пригадати: що таке ВІЛ та СНІД? Що таке плацента та які її функції? Що таке бластоциста? Яке захворювання людини спричиняє токсоплазма? Яких тварин називають гельмінтами? Які гормони виділяють ендокринні залози людини? Що таке гуморальна регуляція функцій організму? Як здійснюють клонування? Які особливості стовбурових клітин? У чому полягає явище ембріональної індукції?

Які особливості ембріонального розвитку людини?

В ембріогенезі людини виділяють три послідовні періоди: початковий, зародковий і плодовий. *Початковий період* триває перший тиждень ембріонального розвитку. Перший мітотичний поділ зиготи закінчується приблизно через 30 годин після запліднення. Через три доби формується купка з 12–16 щільно прилеглих один до одного бластомерів – морула. Для людини, як і для інших плацентарних ссавців, характерне повне рівномірне дроблення. Бластомери забезпечують обмін речовин між зародком і материнським організмом, беруть участь у вrostанні зародка в стінку матки та формуванні плаценти, слугують для забезпечення гістогенезу та органогенезу. Починаючи з четвертої доби після запліднення виникає бластоциста.

Зародковий період триває від початку другого і до закінчення восьмого тижня вагітності. У цей час ембріон живиться переважно секретами залозистих клітин стінки матки. На початку другого тижня розпочинається гастрляція, на третьому – розвиток осьових органів (хорда та нервова трубка) і мозку. Загалом до закінчення восьмого тижня формуються всі органи, системи органів та позазародкові оболонки, тобто загалом завершуються основні події гістогенезу та органогенезу.

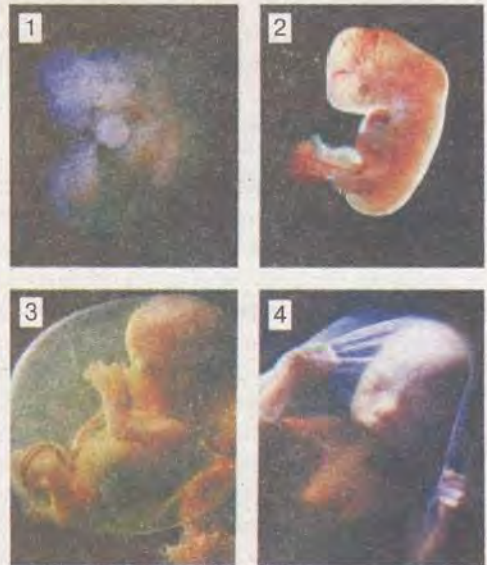
Пловий період починається з дев'ятого тижня вагітності та завершується народженням. Зародок на цій стадії називають *плодом*. У цей час плід посилено росте і живиться за допомогою плаценти. Плацента досягає максимального розвитку наприкінці п'ятого місяця зародкового розвитку: її діаметр становить 15–25 см, а маса – 500–600 г. Як ви пам'ятаєте, через плаценту плід отримує від материнського організму поживні речо-



Мал. 22.1. Стадії ембріонального розвитку людини: I – зародок (1) із жовтковим мішком (2); зверніть увагу на зяброві щілини та довгий хвіст, а також закладання кінцівок; утворюється плацента (3), де переплітаються кровоносні судини матері та зародка; II – плід (1) (зверніть увагу на добре розвинену плаценту (2) та пуповину (3))

вини і кисень, виводить кінцеві продукти метаболізму та вуглекислий газ. Крім того, плацента захищає плід від проникнення токсичних речовин і більшості хвороботворних мікроорганізмів. Однак через плаценту можуть проникати деякі віруси (наприклад, ВІЛ), бактерії (збудники сифілісу тощо), одноклітинні (токсоплазма та ін.) та багатоклітинні (різні види гельмінтів) паразитичні тварини. В клітинах плаценти синтезуються певні вітаміни та гормони. До середини внутрішньої поверхні плаценти приєднаний *пупковий канатик*, або *пуповина* (мал. 22.1), який забезпечує зв'язок з нею зародка. Всередині він заповнений зародковою сполучною тканиною з невеликою кількістю клітин, там проходять дві пупкові артерії та пупкова вена, які закінчуються системою капілярів. Кров матері та плоду не змішується; обмін речовинами відбувається через системи капілярів у плаценті. Артерії відводять венозну кров від плаценти до організму матері, а пупкова вена приносить до плоду через плаценту артеріальну кров з поживними речовинами.

Наприкінці другого місяця довжина плоду зростає до 20–25 мм, причому майже половина тіла припадає на голову; формуються риси обличчя, повіки, ніс, губи, очні западини, кінцівки, розпрямляється спина. Наприкінці третього місяця розвиваються пальці, довжина плоду становить 6–9 см, а маса – до 40 г, а наприкінці четвертого – відповідно 16–20 см та 120 г (мал. 22.2). Упродовж шостого та сьомого місяців



Мал. 22.2. Зародок людини у віці: 1 – чотири тижні; 2 – сім тижнів; 3 – три місяці; 4 – п'ять місяців

тривають ріст і збільшення маси: тіло досягає 40 см завдовжки, маса – 1000 г. На п'ятому місяці плід починає рухатись, що добре відчуває мати. З початку останнього, дев'ятого місяця вагітності остаточно встановлюються пропорції плоду, його голова вкривається волоссям. Перед пологами (38–40-й тиждень зародкового розвитку) доношений плід 45–60 см завдовжки при масі 2,5–4 кг. У нього функціонують смакові, тактильні та температурні рецептори, а органи слуху та зору ще не повністю розвинені. Наприкінці вагітності різко зростає рухова активність плоду. Під час пологів дитина рефлекторно повертає голову та тулуб, відштовхуючись ногами від дна матки.

Зародковий розвиток регулюють біологічно активні речовини. Із четвертого тижня вагітності відбувається розвиток імунної системи, зокрема закладається виличкова залоза (тимус); на дев'ятому тижні починається синтез гонадотропних гормонів (що впливають на розвиток статевих залоз); з 11-го тижня у крові присутній гормон щитоподібної залози – тироксин; на 15–16-й тиждень різко зростає синтез гормону росту, а на 26-й – закінчується формування гіпофіза. Лімфатичні вузли утворюються починаючи з четвертого місяця вагітності, однак здатність виробляти антитіла з'являється лише після народження.

Органами кровотворення плоду спочатку є печінка та селезінка; наприкінці вагітності основним місцем утворення еритроцитів та інших клітин крові стає червоний кістковий мозок.

Які критичні періоди розвитку зародка?

Зародок людини найбільш чутливий до негативних впливів на 7–8-му днях ембріогенезу, коли він занурюється у слизову стінку матки (перший критичний період). Другий критичний період – це час розвитку плаценти (3–10-й тиждень зародкового розвитку, який збігається з періодом формування зачатків органів). В останні два місяці зростає ризик передчасних пологів.

Негативні впливи, зокрема вживання майбутньою матір'ю наркотиків, алкоголю, певних лікарських препаратів, куріння тютюну, іонізуюче випромінювання, певні харчові продукти тощо можуть призвести до порушень ембріогенезу.

Як діагностують вади розвитку та здійснюють їхню корекцію?

Профілактикою захворювань і виникнення вад розвитку плоду є охорона та нормальний перебіг вагітності. Необхідну інформацію можна отримати під час обстеження самого плоду або стану вагітної жінки.

Для безпосереднього дослідження плоду часто застосовують ультразвукові хвилі (ультразвукову діагностику – УЗД та ультразвукове обстеження – УЗО). Зокрема, так можна встановити положення, масу та розміри плоду, виявити порушення його розвитку, серцевої діяльності тощо. Для виявлення спадкових вад і захворювань зародка проводять біохімічні та цитогенетичні дослідження (наведіть приклади).

У крові матері за допомогою імунологічних і біохімічних методів визначають кількість та види антитіл, вміст гормонів, ферментів, цукрів тощо. Крім того, досліджують матково-плацентарний кровообіг. Зокрема, мають бути усунені чинники, які негативно впливають на ембріональний розвиток, попередження вроджених патологій, зниження смертності плодів і новонароджених.

Основною умовою нормальних зачаття та вагітності є міцне здоров'я батьків і відсутність у них генетичних вад. Як ви пригадуєте, для профілактики народження дітей з генетичними захворюваннями та вадами існує медико-генетичне консультування. Крім того, майбутня мати повинна пройти обстеження лікарями різних спеціальностей (терапевтами, гінекологами тощо). Вона має проходити систематичне профілактичне спостереження в жіночій консультації.

Іноколи люди, які бажають мати дитину, не можуть здійснити зачаття або самостійно виносити плід (унаслідок вроджених вад, перенесених захворювань, травм тощо). Вихід із цієї ситуації – штучне запліднення.

Що таке штучне запліднення?

Штучне запліднення (мал. 22.3) застосовують у разі безпліддя одного чи обох майбутніх батьків. Найчастіше для цього використовують власну сперму чоловіка; якщо ж його сперматозоїди нежиттєздатні, то сперму беруть у донора. Законним батьком дитини завжди вважають чоловіка вагітної жінки, а донор не має жодних юридичних прав щодо біологічного нащадка. Як донорів обирають фізіологічно здорових чоловіків без спадкових вад. Уперше методику штучного запліднення застосували 1976 року у Великій Британії.

Складніше виконати запліднення яйцеклітини поза організмом жінки («у пробірці»). Для цього з матки вилучають яйцеклітини, які певний час зберігають живими в ембріологічних лабораторіях. Сперму чоловіка або донора вносять у середовище з яйцеклітинами або сперматозоїд безпосередньо вводять у яйцеклітину (це підвищує ефективність запліднення). Після запліднення зародки кілька днів культивують на поживних середовищах, після чого повертають до матки. Там вони розвиваються до народження.

У житті людини бувають періоди, коли вагітність і народження дитини тимчасово небажані (навчання, тривалі відрядження, певні види захворювань тощо). У цей час для запобігання небажаній вагітності застосовують методи контрацепції.

Що таке контрацепція?

Контрацепція (від лат. *контрацепціо* – протизапліднення) – методи і засоби запобігання вагітності. Відповідно протизаплідні засоби називають *контрацептивами*. Методи контрацепції поділяють на механічні (презервативи, ковпачки, які одягають на шийку матки, тощо) та хімічні (наприклад, гормональні препарати, які регулюють менструальний цикл). Проте



Мал. 22.3. Штучне запліднення: А – за допомогою мікропіпетки сперматозоїд вводять у яйцеклітину; Б – штучне запліднення поза організмом жінки

жодний з них нездатний забезпечити повну гарантію запобігання вагітності. Найбільш простим та ефективним методом контрацепції був і залишається презерватив – гумовий чохлик, який надівають на чоловічий статевий член. Його використання до того ж значно знижує ймовірність зараження ВІЛ та іншими захворюваннями, які передаються статевим шляхом.

Механізми контрацептивної дії гормональних препаратів досить різноманітні. Одні з них запобігають дозріванню і виходу яйцеклітин, інші – згущають слиз у жіночих статевих шляхах, який утворює пробку в отворі шийки матки, або змінюють слизову оболонку самої матки так, що запліднена яйцеклітина не зможе прикріпитися до неї.

Увага! Пам'ятайте, що тривале застосування гормональних контрацептивних препаратів може спричинити необоротні шкідливі зміни статевої та інших функцій жіночого організму.

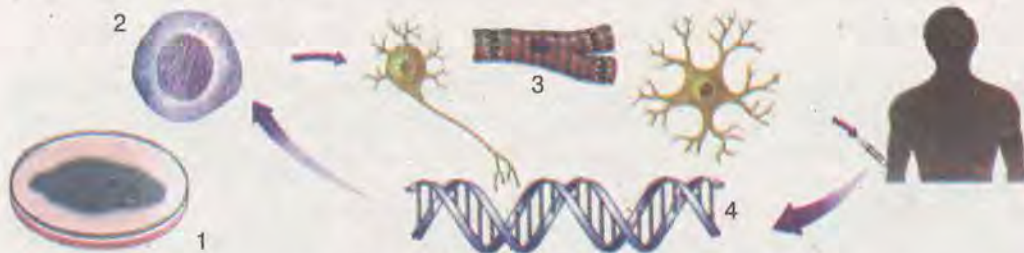
Штучне запліднення є однією з галузей експериментальної ембріології – ембріотехнології.

Які досягнення ембріотехнологій?

Розвиток і застосування ембріотехнологій стали можливими з накопиченням та узагальненням даних про ембріогенез різних видів тварин і людини. Одним з напрямів експериментів є пересадження частин ембріонів різних організмів. Наприклад, до зародка качки пересадили частину зародка курки. Унаслідок певний час відбувався паралельний розвиток зародків обох видів в єдиному ембріоні.

Розроблено методики пересадження зародків свійських тварин. Для цього в самок вилучають зародки на стадії дроблення та утримують їх на поживних середовищах, де відбуваються початкові етапи зародкового розвитку. У цей час дослідники можуть втручатись у генетичну інформацію клітин. Згодом такі генетично змінені (модифіковані) зародки пересаджують до матки іншої тварини, де завершується ембріогенез. В Україні перші телята-трансплантанти із зародків великої рогатої худоби, вирощених поза організмом матері, одержано в 90-х роках ХХ сторіччя в Інституті тваринництва та Інституті розведення та генетики тварин Української академії аграрних наук (УААН).

Серед сучасних методів лікування широко застосовують пересадження стовбурових (мал. 22.4) та інших клітин і тканин. Отримані з пуповинної крові стовбурові ембріональні клітини застосовують для лікування біло-



Мал. 22.4. Використання стовбурових клітин для лікування певних захворювань людини: 1 – культура стовбурових клітин, отриманих з навколоплідної рідини; 2 – стовбурова клітина; 3 – диференціація дочірніх клітин; 4 – генетично змінену молекулу ДНК вводять до стовбурової клітини

крів'я, важких інфекційних захворювань і променевої хвороби. У травмовані ділянки головного чи спинного мозку вживлюють ембріональні нервові клітини. Успішно застосовують пересадження клітин і тканин для терапії деяких захворювань статевих, щитоподібної та вилочкової залоз тощо.

Важливе значення в галузі пересадження клітин та тканин відіграють методи їхнього замороження. **Кріобіологія** (від грец. *кріос* – холод та *біологія*) – галузь біологічної науки, яка досліджує структурно-функціональні властивості біологічних систем різних рівнів організації під час впливу на них низьких температур. Зокрема, в Інституті кріобіології та кріомедицини Національної академії наук України (НАНУ) розроблено методи тривалого зберігання за низьких температур соматичних і статевих клітин, тканин та ембріонів тварин, призначених для пересадження.

Ембріотехнології тісно пов'язані з методами генної та клітинної інженерії. Так, поєднання досягнень генної інженерії з експериментальною ембріологією дає змогу вводити до генома зародків гени різних видів. Встановлено, що введена в складі певного гена молекула ДНК може приєднатись до спадкового матеріалу зародка. Завдяки цьому вирощують тварин з ознаками, які при застосуванні традиційних методів селекції отримати неможливо. Наприклад, можна докорінно змінити склад молока великої рогатої худоби, надаючи йому нових властивостей.

Нові терміни та поняття. Ембріотехнології, контрацепція, кріобіологія.



Запитання для повторення: 1. На які послідовні етапи поділяють зародковий розвиток людини? Чим вони характеризуються? 2. Яка роль плаценти під час розвитку плоду? 3. У чому полягає профілактика захворювань і вад плоду? 4. З якою метою здійснюють штучне запліднення? 5. Які сучасні досягнення ембріотехнологій вам відомі?

Проблемне завдання. Поміркуйте, чому куріння тютюну, вживання алкоголю та наркотиків у молодому віці може негативно позначитись на майбутніх нащадках.

§ 23. ПІСЛЯЗАРОДКОВИЙ РОЗВИТОК І РІСТ ОРГАНІЗМІВ. ПОНЯТТЯ ПРО ЖИТТЄВИЙ ЦИКЛ



Аби краще засвоїти матеріал цього параграфа, слід пригадати: які існують типи післязародкового розвитку тварин? Як відбувається післязародковий розвиток покритонасінних рослин? Що таке регенерація? Яких риб називають прохідними? Що таке гормони, нейрогормони та фітогормони? Які одноклітинні тварини належать до споровиків? Що таке життєвий цикл? Що таке комбінативна мінливість і партеногенез? Пригадайте життєві цикли тварин і рослин, відомі з курсів біології рослин та тварин. Пригадайте, які способи розселення за допомогою плодів і насіння відомі в рослин.

Післязародковий (постембріональний) розвиток тварин і людини – це період життя, який починається після народження або виходу з оболонки, що вкривають зародок, і триває до смерті. За цей час організм росте, набуває здатності до розмноження (зріє), старіє та вмирає.

Які існують різновиди післязародкового розвитку?



Мал. 23.1. Тварини, які після розмноження гинуть: 1 – комахи-одноденки; 2 – горбуша

У деяких тварин (мал. 23.1) та більшості багатоклітинних однорічних рослин загибель настає майже одразу після розмноження. У них є два періоди постембріонального розвитку: *передрепродуктивний* (організми ще статеві незрілі) та *репродуктивний* (коли набувають здатності до статевого розмноження). В інших (більшість хребетних тварин, річковий рак, деякі комахи, павукоподібні, молюски, багаторічні рослини тощо) репродуктивний період триває досить довго. Після нього смерть настає не відразу, а через деякий час (від кількох днів у комах до кількох років і десятків років у великих ссавців, дерев тощо). Він має назву *періоду старіння*, коли поступово знижується рівень обміну речовин та настають необоротні зміни в організмі, які зрештою призводять до смерті.

Післязародковий розвиток тварин буває прямим або непрямим (мал. 23.2). За *прямого розвитку* щойно народжена тварина внаслідок ембріоназації загалом нагадує дорослу. *Ембріонація* – явище, коли зародковий період подовжується за рахунок живлення зародка поживними речовинами материнського організму (плацентарні ссавці, деякі хрящові риби, скорпіони) або яйця (плазуни, птахи).

Біологічне значення ембріонації полягає в тому, що народжується або вилуплюється з яйцевих оболонок тварина на більш високому ступені розвитку, що зменшує її вразливість зовнішніми чинниками. У всіх видів плацентарних і деяких сумчастих ссавців, акул, скорпіонів одна із зародкових оболонок зростається зі стінками розширеної частини яйцепроводів (матки) таким чином, що від матері до ембріона потрапляють поживні речовини та кисень і виводяться продукти обміну речовин та вуглекислий газ. Процес появи на світ такого зародка має назву *справжнього живонародження*.

Якщо зародок розвивається за рахунок запасних поживних речовин яйця всередині материнського організму і ембріон звільняється від яйцевих оболонок ще всередині жіночих статевих проток, то таке явище має назву *яйцезивонародження* (деякі ящірки, змії, акваріумні рибки – гуппі та мечоносці, попелиці тощо).

Якщо зародок розвивається у яйці поза материнським організмом і молодий організм виходить з яйця безпосередньо в зовнішньому середовищі, то спостерігається *яйценонародження* (більшість плазунів і членистоногих, птахи, першозвірі, плоскі черви тощо).

Прямий розвиток характерний для деяких кишковопорожнинних (гідри), війчастих і малоцетинкових червів, деяких ракоподібних (дафнії, річковий рак), павуків, частини молюсків (більшість прісноводних та наземні черевоногі, головоногі), хрящових риб, плазунів, птахів, ссавців.

Мал. 23.2. Тварини з прямим і непрямим типами розвитку. А. Непрямий розвиток багатощетинкового черва нереїса: 1 – личинка; 2 – розвиток личинки; 3 – дорослий черв. Б. Непрямий розвиток комах: 1 – з неповним перетворенням; 2 – з повним перетворенням. В. Прямий розвиток птахів: 1 – нагніздних; 2 – виводкових

Непрямий розвиток супроводжується глибокими змінами в організації організму, завдяки яким личинка перетворюється на дорослу особину. **Личинка** – фаза післяембріонального розвитку багатьох безхребетних (більшість кишковопорожнинних, плоских, круглих, багатощетинкових червів, моллюсків, комахи, голкошкірі тощо) і деяких хребетних (ланцетники, кісткові риби, земноводні) тварин, у яких запаси поживних речовин у яйці недостатні для завершення формування дорослої особини.

Непрямий розвиток здійснюється в кілька послідовних етапів (фаз). На кожному з них тварина має певні особливості будови та життєвих функцій.

Наприклад, онтогенез комах (мал. 23.2, Б) має послідовні фази яйця, личинки та дорослої комахи (при розвитку з *неповним перетворенням*: клопи, бабки, таргани, прямокрилі, воші) або яйця, личинки, лялечки та дорослої комахи (при розвитку з *повним перетворенням*: метелики, жуки, перетинчастокрилі, блохи тощо). Особливе значення має фаза лялечки, на якій комаха зазнає докорінних змін (*пригадайте, яких*).

Непрямий тип розвитку виконує кілька важливих біологічних функцій, спрямованих на забезпечення існування виду.

Живильна функція. На певній фазі розвитку тварина отримує найбільше поживних речовин, необхідних для його завершення. У комах цю функцію здійснює личинка (так, гусінь метеликів може збільшувати масу тіла в 10 000 разів і більше). Дорослі особини деяких видів комах не живляться взагалі, використовуючи накопичені личинкою запаси поживних речовин (наприклад, одноденки, шовковичний шовкопряд, оводи).

Раціональне використання ресурсів полягає в тому, що різні фази розвитку розділені за способами та об'єктами живлення, а також просторово. Так вдається уникнути загрози виснаження необхідних ресурсів. Це явище спостерігають у комах, які розвиваються з повним перетворенням, прохідних риб, паразитичних організмів, цикли розвитку яких відбуваються зі зміною хазяїв, земноводних тощо.

Функція розселення. У багатьох тварин, які ведуть малорухомий чи прикріплений спосіб життя, личинки (губки, коралові поліпи, двостулкові моллюски, ланцетники, вусоногі ракоподібні тощо) здатні активно чи



пасивно (за допомогою течій, вітру, інших організмів) розселюватись, забезпечуючи поширення виду. Так, у двостулкових прісноводних молюсків (жабурниць і перлівниць) личинки поширюються на значні відстані за допомогою риб, паразитуючи в їхніх покривах. Деякі види безхребетних тварин можуть розповсюджуватися на фазі яйця. Наприклад, стійкі до пересихання яйця рачків-щитнів та артемій, які мешкають у тимчасових водоймах (калюжах та ін.), поширюються вітром на десятки і навіть сотні кілометрів.

Зараження нових особин хазяїв забезпечують личинки паразитичних видів. Вони потрапляють до організму хазяїна різними шляхами (через рот, з їжею або водою, через шкіру, за допомогою кровосисних комах тощо). Далі мігрують до певних тканин чи органів, де їхній розвиток завершується (*наведіть приклади з курсу біології 8-го класу*).

Усім організмам притаманний ріст і розвиток.

Які особливості росту і регенерації організмів?

Ріст організмів – це поступове збільшення їхньої маси і розмірів за рахунок переважання процесів пластичного обміну над енергетичним. Ріст буває обмеженим і необмеженим. *Обмежений ріст* спостерігають у тих випадках, коли особина, досягаючи певних розмірів, його припиняє, зазвичай за настання статевої зрілості (більшість членистоногих, круглі черви, птахи, ссавці тощо). У разі *необмеженого росту* розміри і маса особин збільшуються впродовж усього життя (більшість вищих рослин, багатоклітинних водоростей, грибів, стьожкових і кільчастих червів, молюсків, хрящових та кісткових риб, плазунів, деякі багатоніжки та ін.).

Залежно від будови покривів тіла, особливостей індивідуального розвитку та умов довкілля, ріст буває безперервним або періодичним. За *безперервного росту* особина поступово збільшується, доки не досягає певних розмірів або не вмирає. *Періодичний ріст* відбувається, коли періоди збільшення розмірів чергуються з періодами зупинки росту. Наприклад, круглі черви і членистоногі ростуть лише під час линяння, коли старі покриви скинуті, а нові ще не затверділи. Ріст припиняється також під час станів заціпеніння, сплячки тварин чи періоду спокою рослин. Зокрема, у рослин це відбувається унаслідок впливу хімічних сполук, які перешкоджають поділу клітин або гальмують обмін речовин.

Запам'ятайте: тип росту особин кожного виду визначається спадково і залежить від регуляційних механізмів організму, дії факторів довкілля тощо. У тварин ріст регулюють насамперед гормони та нейрогормони, у рослин – фітогормони. Пригадайте: нестача або надлишок гормону росту може спричинити карликовість або гігантизм людини, а нестача гормону щитоподібної залози – тироксину – може викликати ще важчі наслідки – кретинізм.

Безперервність існування видів забезпечують життєві цикли.

Що таке життєвий цикл?

Життєвий цикл – це період між однаковими фазами розвитку двох або більшої кількості послідовних поколінь.

Індивідуальний розвиток багатьох одноклітинних організмів завершується поділом або брунькуванням клітини, тобто вони гинуть лише від несприятливих впливів факторів довкілля. Тому для них поняття «онтогенез» та «життєвий цикл» тотожні. У багатоклітинних організмів індивідуальний розвиток завершується природною смертю. Однак гамети, спори або частини, призначені для вегетативного розмноження, не гинуть, а передають спадкову інформацію організмам дочірнього покоління. Таким чином, безперервність життєвого циклу забезпечують генеративні клітини або групи вегетативних клітин. Натомість, термін життя соматичних клітин, з яких утворено всі органи та тканини організму, обмежений.

Тривалість життєвого циклу у представників різних груп організмів неоднакова. У бактерій і дріжджів проміжок між двома поділами клітини часто не перевищує 30 хвилин. У багатьох вищих рослин і хребетних тварин життєвий цикл завершується через багато років. Наприклад, сосна звичайна починає розмножуватись на 30–40-му році життя, риба білуга – на 12–18-му. Тривалі життєві цикли відомі у деяких безхребетних тварин – молюска тридакни, річкового рака тощо.

Розрізняють прості і складні життєві цикли.

Які життєві цикли називають простими, а які – складними?

Під час *простих життєвих циклів* не відбувається закономірної зміни різних поколінь (наприклад, статевого та нестатевого). Це життєві цикли багатьох одноклітинних організмів (мал. 23.3), більшості круглих і кільчастих червів, членистоногих, молюсків, хордових.

Складні життєві цикли здійснюються через чергування різних поколінь, кожне з яких відрізняється від інших особливостями будови, онтогенезу, плоідністю, способами розмноження тощо (мал. 23.4). Так, у деяких бурих і червоних водоростей та вищих спорових рослин змінюються статеве, переважно гаплоїдне, та нестатеве, переважно диплоїдне, покоління. Серед вищих рослин лише в мохоподібних переважає статеве покоління, або *гаметофіт*, а в інших – нестатеве, або *спорофіт* (папоротеподібні, хвощеподібні, плауноподібні, голонасінні, покритонасінні).

Складні життєві цикли, які супроводжуються зміною різних поколінь, відомі для різних груп тварин.



Мал. 23.3. Простий життєвий цикл амеби протей



Мал. 23.4. Життєвий цикл малярійного плазмодія (використовуючи знання, одержані на уроках з біології у 8-му та 10-му класах, опишіть цей життєвий цикл)



Мал. 23.5. Життєвий цикл аурелії з типу Кишквопорожнинні (опишіть його, використовуючи знання, одержані на уроках з біології у 8-му та 10-му класах)

Так, у життєвому циклі багатьох одноклітинних тварин (форамініфери та споровики) і рослин (хламідомонада) та деяких багатоклітинних тварин спостерігають закономірне чергування поколінь, які розмножуються статевим (I) і нестатевим (II) шляхом (мал. 23.5).

Нестатеве та статеве покоління чергуються в життєвих циклах таких паразитів людини і тварин, як ехінокок та альвеокок. У цих стьожкових червів на стадії, яку називають фіною, шляхом нестатевого

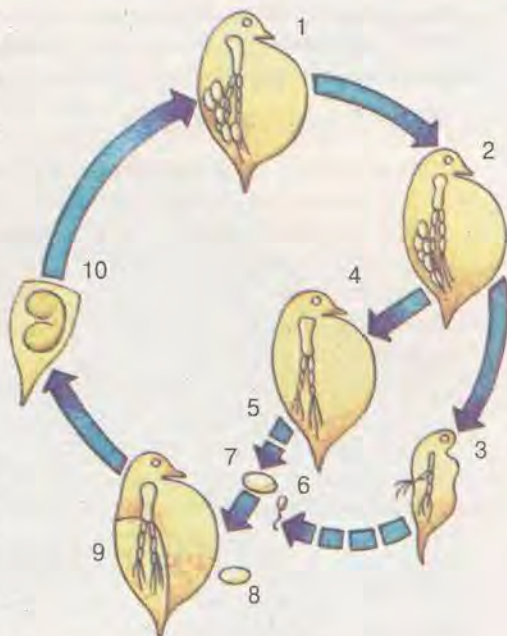
розмноження утворюються нові зачаткові головки з органами прикріплення (мал. 23.6). Капсули альвеокока можуть відриватись від загальної маси і з кров'ю проникати в інші органи, що нагадує утворення метастазів при онкологічних захворюваннях. За відсутності лікування це зрештою веде до загибелі хазяїна. При поїданні зараженого фінами м'яса травоядних тварин собаками чи вовками головки паразитів прикріплюються до стінок їхнього кишечника і перетворюються на статеве покоління – невеликих (до декількох міліметрів завдовжки) червів, які продукують величезну кількість яєць. Яйця з послідом потрапляють назовні; травоядні тварини заражаються під час випасання. Людина може заразитись ехінококом та альвеококом, граючись з прибудними собаками, на шерсті яких багато яєць цих паразитів.



Мал. 23.6. Ехінокок (1) та його фіна (2)

У плоских червів – сисунів, деяких членистоногих (дафній, попелиць тощо) у життєвому циклі чергуються покоління, які розмножуються статеві і шляхом партеногенезу. Наприклад, серед дрібних рачків – дафній – трапляються самки, які протягом ряду послідовних поколінь розмножуються партеногенетично, відкладаючи незапліднені яйця. Але за несприятливих змін умов довкілля (зниження температури, нестача їжі, підвищення солоності води тощо) з незапліднених яєць виходять особини обох статей. У самок цього покоління формуються яйця, розвиток яких можливий лише після запліднення. Запліднені яйця містять значні запаси поживних речовин (жовтка) і вкриті щільною оболонкою. Вони здатні переживати несприятливі умови в стані спокою. З настанням сприятливих умов із цих яєць виходить нове партеногенетичне

Мал. 23.7. Життєвий цикл дафнії: 1 – самка з партеногенетичними яйцями; 2 – самки, які відкладають незапліднені яйця; з них розвиваються як самці (3), так і самки (4); 5 – мейоз; 6 – сперматозоїд; 7 – яйцеклітина; 8 – зигота; 9 – самка із заплідненими яйцями; 10 – зимуючі запліднені яйця



покоління самок, і розпочинається наступний життєвий цикл (мал. 23.7).

Чергування статевих і партеногенетичних поколінь має важливе біологічне значення для істот, які мешкають у мінливих умовах довкілля і нездатні пережити несприятливі періоди в активному стані. Статеве розмноження забезпечує безперервність існування виду в мінливих умовах довкілля, а партеногенез дає змогу повною мірою використовувати сприятливі періоди для швидкого нарощування чисельності популяції.

У життєвому циклі деяких тварин чергуються роздільностатеве і гермафродитне покоління. Наприклад, у одного з видів круглих червів – жаб'ячого рабдіаса – особини гермафродитного покоління паразитують в легенях жаб. Яйця, які відкладають ці особини, виводяться з хазяїна назовні. З них виходять личинки, з яких розвиваються особини вільноживучого роздільностатевого покоління. Вони мешкають у ґрунті і мають вдвічі менші розміри порівняно з гермафродитними організмами. Личинки, які виходять з яєць, відкладених особинами роздільностатевого покоління, для свого подальшого розвитку повинні потрапити в організм жаби. Там вони розвиваються в особин гермафродитного покоління.

Запам'ятайте: складні життєві цикли з чергуванням поколінь, які розмножуються різними способами (статевим і нестатевим, статевим і партеногенетично) забезпечують здатність виду підтримувати чисельність популяції в різних умовах довкілля.

Тривалість життєвого циклу визначають кількістю поколінь, які послідовно змінюють одне одного протягом одного або багатьох років.

Які періоди постембріонального розвитку людини?

Періодизація постембріонального розвитку людини враховує її біологічні та соціальні особливості. Так, перші десять днів життя дитини – це період *новонародженості*. З 11-го дня життя й до одного року триває *грудний період*. Перший – третій роки життя – це період *раннього дитинства*, а від чотирьох до семи – період *першого дитинства*. Період *другого дитинства* триває від 8 до 11 (у дівчаток) та 12 (у хлопчиків) років. *Підлітковий період* дівчат триває від 12 до 15 років життя, хлопців – від 13 до 16. Від 16 до 20 (дівчата) та від 17 до 21 (юнаки) років життя триває *юнацький період*. *Зрілий вік* у жінок продовжується від 21 до 55 років життя, у чоловіків – від 22 до 60. *Похилий вік*



триває від 56 років (жінки) та 61 року (чоловіки) до 74-го року життя. У 75 років починається *старечий вік*, який закінчується смертю. У людей похилого або старечого віку спостерігають процеси старіння.

Які є гіпотези старіння?

Старіння – процес поступового порушення і втрати важливих функцій організму, зокрема здатності до розмноження та регенерації. Учені встановили, що старіння починається із змін у мітохондріях і поступово поширюється на весь організм. Зокрема, зменшується ступінь пристосованості до умов проживання, здатність протистояти хворобам, частіше виникають травми (*пригадайте, чому у людей похилого віку частіше бувають переломи кісток*).

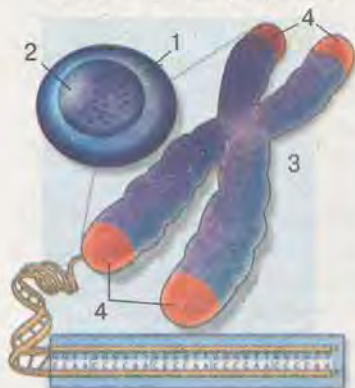
Виділяють *хронологічне* старіння, пов'язане з віком людини (у роках), та *біологічне*, викликане необоротними змінами клітин. Крім того, старіння може бути фізіологічним (природним) і патологічним (передчасним).

Ще недавно старіння людини здебільшого пов'язували з впливом чинників навколишнього середовища. Сучасні наукові дані свідчать, що старіння – це спадково запрограмований процес.

Процеси старіння залежать від активності генів: «ввімкнення» експресії одних і «вимкнення» інших. Зокрема, шведські дослідники встановили, що внаслідок мутацій генів мітохондрій миші старіють у 3–5 разів швидше, ніж нормальні особини. З активністю генів мітохондрій пов'язують серцево-судинні та інші захворювання, притаманні людям похилого віку. Вимкненням активності інших генів учені пояснюють також гальмування багатьох ферментативних реакцій і зниження інтенсивності біосинтезу білків.

Отже, процеси клітинного метаболізму з віком необоротно змінюються. Зокрема, стають активними так звані гени старіння, які несуть інформацію про пригнічення біосинтезу білків, утворення рибосом, порушення будови та функцій клітинних мембран. З віком накопичуються порушення механізмів поділу клітин, унаслідок чого зменшується здатність до регенерації, та функціонування генів, які відповідають за репарацію молекул ДНК.

Ще одна гіпотеза пов'язує старіння людини з укороченням теломер хромосом. *Теломера* (від грец. *телос* – кінець та *мерос* – частина) – розташована на кінці лінійної хромосоми ділянка ДНК, яка складається з великого числа повторів нуклеотидних послідовностей та не несе інформації про білкові молекули. Під час інтерфази лінійна хромосома подвоюється не-



повністю – на кінцях поступово втрачаються ділянки повторів. Якби вони не були теломерами, це спричинило б утрату частини необхідної спадкової інформації. Щоразу, коли лінійна хромосома подвоюється, вона втрачає невеликі ділянки ДНК (50–100 пар основ) на обох своїх кінцях. У деяких клітинах (стовбурових, генеративних) ці ділянки теломер відновлюються за допомогою особливого ферменту, однак цей фермент неактивний у більшості клітин, і хро-

Мал. 23.8. Розташування теломер: 1 – клітина; 2 – ядро; 3 – хромосома; 4 – теломери

мосоми зменшуються від поділу до поділу. Теломери також допомагають правильному приєднанню ділянок хромосом у разі порушення їхньої структури (наприклад, під дією іонізуючого випромінювання) під час репарації ДНК.

Учені виявили ген, який відповідає за довжину теломер. З'ясовано, що у людей з певним алелем цього гена теломери вкорочені. Тому одні люди старіють швидше за інших.

Зменшення довжини теломер упродовж життя можуть зумовлювати наркотичні речовини, алкоголь, куріння тютюну, малорухомий спосіб життя тощо. Тому люди, які ведуть неправильний спосіб життя, вкорочують свій вік. До чинників, які подовжують життя, належать регулярні заняття спортом, раціональне харчування, тривале перебування на свіжому повітрі, уникання стресових ситуацій, відмова від шкідливих звичок тощо.

Процеси старіння надзвичайно різноманітні; зокрема, висунуто понад 300 гіпотез для їхнього пояснення. Отже, передчасне старіння здебільшого запрограмоване спадково та відбувається на молекулярному, клітинному та організмовому рівнях організації.

Геронтологія (від грец. *геронтос* – стара людина та *логос* – наука) вивчає причини та процеси старіння. Можливо, завдяки її здобуткам у недалекому майбутньому тривалість життя людини збільшиться.

Нові терміни та поняття. Прямий та непрямий розвиток, прості та складні життєві цикли, старіння, геронтологія.



Запитання для повторення: 1. Що таке ембріонізація розвитку та яке її біологічне значення? 2. Які функції, необхідні для процвітанню виду, виконують личинкові фази розвитку? 3. У чому полягають процеси росту? Які види росту вам відомі? 4. Які життєві цикли називають простими та складними? 5. Які різновиди чергування поколінь відомі в складних життєвих циклах тварин і рослин?

Проблемне завдання. У квіткових рослин відбувається чергування статевого (гаметофіт) і нестатевого (спорофіт) поколінь. Поміркуйте, чим представлене кожне із цих поколінь.

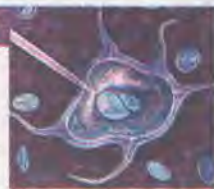
ЛАБОРАТОРНА РОБОТА № 4

Тема: Ембріогенез хордових

Обладнання та матеріали: світлові мікроскопи, постійні мікропрепарати, муляжі або малюнки різних етапів розвитку ланцетника, кісткових риб, земноводних, плазунів, птахів, ссавців; постійні препарати яйцеклітини, бластули і гастрული жаби або ікра жаби на різних стадіях розвитку.

Хід роботи:

1. Підготуйте мікроскоп до роботи.
2. Використовуючи постійні препарати, муляжі, малюнки, прослідкуйте етапи дроблення зиготи, утворення бластули і гастрული. Зверніть увагу на будову шарів гастрული та початок гісто- і органогенезу.
3. Розгляньте постійні препарати яйцеклітини жаби під час дроблення. Зверніть увагу на утворення бластомерів. Замалюйте побачене і поясніть його.
4. Знайдіть на мікропрепараті різні зародкові листки тварин і замалюйте їх.



! ТЕМАТИЧНА ПЕРЕВІРКА ЗНАНЬ

I. Із запропонованих відповідей виберіть одну правильну:

1. Укажіть групи рослин, яким притаманне подвійне запліднення: а) мохоподібні; б) папоротеподібні; в) голонасінні; г) покритонасінні.
2. Укажіть групи тварин, яким притаманний прямий розвиток: а) комахи; б) хрящові риби; в) кісткові риби; г) багатощетинкові черви.
3. Укажіть стадію зародкового розвитку, на якій формуються зародкові листки: а) дроблення; б) бластули; в) гастрული; г) гістогенезу.
4. Як називають ріст особини протягом усього життя: а) обмежений; б) не-обмежений; в) періодичний; г) регенерація.
5. Укажіть стадію зародкового розвитку, на якій формується порожнина первинної кишки: а) дроблення; б) бластули; в) морули; г) гастрული.

II. Завдання на встановлення відповідності:

1. Встановіть відповідність між організмами та чергуванням різних поколінь:

Організми	Покоління
А. Дафнія	1. Гермафродитне та партеногенетичне
Б. Аурелія	2. Роздільностатеве та партеногенетичне
В. Печінковий сисун	3. Роздільностатеве та нестатеве
Г. Круглий черв рабдіас жаб'ячий	4. Гермафродитне та нестатеве
	5. Гермафродитне та роздільностатеве

2. Визначте, які варіанти чергування поколінь присутні у життєвих циклах тих чи інших тварин:

Варіанти чергування поколінь	Тварини
А. Статеве й нестатеве	1. Котячий сисун
Б. Гермафродитне й партеногенетичне	2. Форамініфери
В. Роздільностатеве й партеногенетичне	3. Амеба протей
	4. Дафнії

3. Визначте структури та органи, які розвиваються з відповідних зародкових листків:

Зародкові листки	Органи та структури
А. Ектодерма	1. Печінка
Б. Ендотерма	2. Серцевий м'яз
В. Мезодерма	3. Нервова трубка

III. Відкриті запитання:

1. Чому серед наземних тварин переважає внутрішнє запліднення? Відповідь обґрунтуйте.
2. Який зв'язок між процесами гістогенезу та органогенезу?
3. Які функції притаманні статевому та нестатевому поколінням при здійсненні складних життєвих циклів?

Під час вивчення цієї теми ви дізнаєтеся про популяції, екологічні фактори, середовище життя, угруповання та екосистеми, колообіг речовин і потік енергії в екосистемах, про роль живих організмів у біосфері. Ви також навчитеся розв'язувати задачі з екології.

§ 24. ЕКОЛОГІЧНІ ФАКТОРИ ТА ЇХНЯ КЛАСИФІКАЦІЯ. ЗАКОНОМІРНОСТІ ДІЇ ЕКОЛОГІЧНИХ ФАКТОРІВ НА ОРГАНІЗМИ ТА ЇХНІ УГРУПОВАННЯ

Аби краще засвоїти матеріал цього параграфа, слід пригадати: що таке моніторинг і моделювання в біології?

Екологія як самостійна біологічна наукова галузь сформувалася лише в середині XIX сторіччя. Назву «екологія» запропонував 1866 р. видатний німецький біолог Е. Геккель.

Екологія – комплекс біологічних наук про взаємозв'язки живих організмів та їхніх угруповань між собою і довкіллям, про структуру та функціонування надорганізованих систем.

Основні завдання екології:

- з'ясування закономірностей взаємозв'язків між організмами, їхніми угрупованнями та умовами довкілля;
- дослідження структури та функціонування угруповань організмів;
- спостереження за змінами в окремих екосистемах і біосфері в цілому, прогнозування їхніх наслідків;
- створення бази даних і розробка рекомендацій для екологічно безпечного планування господарської та соціальної діяльності людини;
- застосування екологічних знань у справі охорони довкілля та раціонального використання природних ресурсів.

Отже, предметом вивчення екології слугують різноманітність і структура зв'язків між організмами, їхніми угрупованнями та середовищем життя; склад і закономірності функціонування угруповань організмів (популяцій, біогеоценозів, біосфери в цілому).

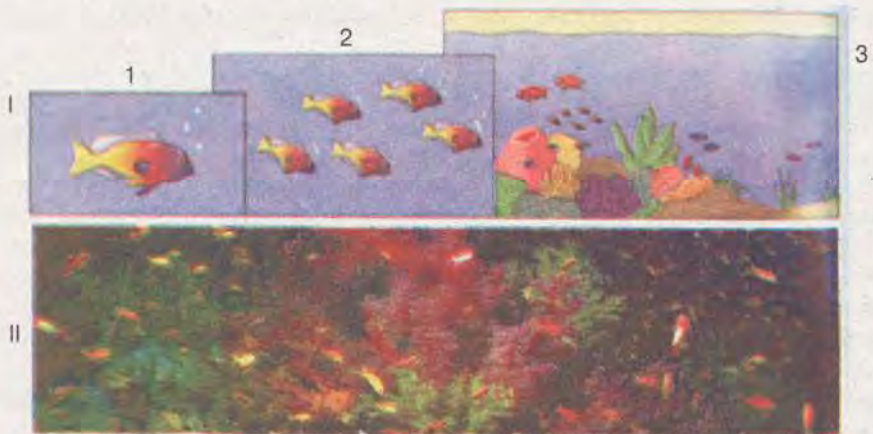
Які основні напрями екологічних досліджень?

Умовно розрізняють екологію особин, популяційну екологію та біогеоценологію (мал. 24.1). Перша з них вивчає дію різноманітних екологічних факторів на окремих особин, а також на їхні угруповання. Популяційна екологія досліджує популяції організмів як особливий рівень організації живої матерії. *Біогеоценологія* – наука про багатовидові угруповання живих організмів – окремі екосистеми та біосферу в цілому.

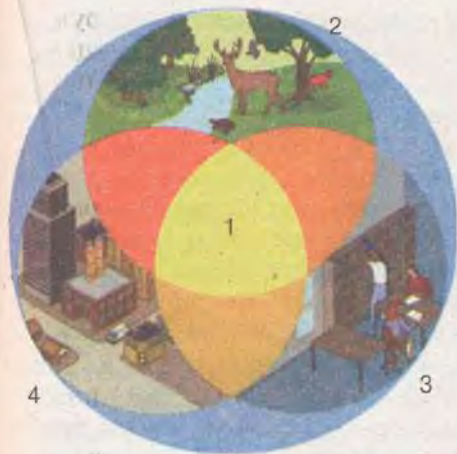
До екологічних наук також належать екологія мікроорганізмів, рослин, грибів, тварин, гідробіологія (вивчає угруповання мешканців водойм), ґрунтова біологія (досліджує угруповання мешканців ґрунту) та ін. Екологія слугує теоретичною базою раціонального природокористування та охорони навколишнього середовища.

Екологія розвивається у взаємодії з іншими біологічними та небіологічними (хімія, фізика тощо) науками. Так, особливу галузь становить *математична екологія*, покликана обробляти дані, отримані дослідним шляхом, та створювати моделі, що дають змогу прогнозувати зміни в угрупованнях живих істот і біосфері в цілому. З екологією пов'язують гуманізацію природничих і технічних наук; її досягнення активно впроваджують у гуманітарні галузі знань. Тому тепер екологію розглядають як світоглядну дисципліну, що об'єднує різні науки і всі сфери діяльності людей (мал. 24.2).

Учені-екологи використовують різноманітні засоби і методи досліджень. Зокрема, *методи екологічної індикації* дають можливість визначити стан і властивості екосистем за видовим складом і співвідношенням між собою певних (еталонних, або індикаторних) груп видів (мал. 24.3). Для проведення постійних спостережень застосовують *метод екологічного моніторингу*. Широко впроваджують у сучасних екологічних дослідженнях *моделюван-*



Мал. 24.1. I. Розділи екології: 1 – екологія особин; 2 – екологія популяцій; 3 – екологія екосистем (біогеоценологія). II. Екосистема коралового рифу



Мал. 24.2. Зв'язки екології з іншими науками: 1 – екологія; 2 – природничі науки; 3 – економічні та суспільні науки; 4 – технічні науки



Мал. 24.3. Білі латаття – індикатор чистоти води

ня та статистичну обробку отриманих результатів. Різноманітні екологічні установи спрямовують свою діяльність на екологічну просвіту населення.

Екологічні фактори та їхня класифікація



Усі складові доквілля, які впливають на стан і властивості живих організмів та їхніх угруповань, називають *екологічними факторами*, або *екологічними чинниками*.

Залежно від природи та особливостей дії екологічні фактори ділять на абіотичні, біотичні та антропогенні.

Абіотичні фактори – це компоненти та властивості неживої природи (температура, освітленість, вологість, газовий склад повітря, тиск, сольовий склад води, тип ґрунту тощо), які прямо або опосередковано впливають на окремі організми та їхні угруповання.

Біотичні фактори – це різні форми взаємодій між особинами в популяціях і між популяціями в угрупованнях. Такі взаємодії можуть бути антагоністичними (конкуренція, паразитизм тощо), взаємовигідними (мутуалізм) чи нейтральними. Одні живі організми є складовою середовища життя інших. Будь-яка жива істота постійно взаємодіє з особинами свого (внутрішньовидові зв'язки) та інших (міжвидові зв'язки) видів. Будь-який організм унаслідок процесів своєї життєдіяльності змінює середовище життя як представників інших видів, так і власне: при цьому одні ресурси із середовища життя вилучаються, інші, навпаки, вносяться.

Окрему групу екологічних факторів становлять різні форми господарської діяльності людини, що змінюють стан середовища життя всіх видів живих істот, серед яких і сама людина (*антропогенні фактори*). За відносно короткий період існування людини як біологічного виду її господарська діяльність докорінно змінила вигляд нашої планети, і щорічно цей вплив на природу зростає. Інколи антропогенний вплив набуває форми катастро-



Мал. 24.4. Чорнобильська атомна станція після катастрофи 1986 р.

фи, як, наприклад, вибух на Чорнобильській атомній електростанції у 1986 р. (мал. 24.4).

Інтенсивність дії екологічних факторів – це певні їхні кількісні значення (наприклад, показники температури, вологості, освітленості тощо). Інтенсивність дії деяких екологічних факторів може залишатися відносно постійною протягом тривалих історичних періодів розвитку біосфери, наприклад сонячне випромінювання, сила тяжіння, сольовий склад морської води, газовий склад атмосфери. Однак більшість з них має мінливу інтенсивність (температура, вологість тощо).

Ступінь цієї мінливості залежить від особливостей середовища життя. Наприклад, температура на поверхні ґрунту може коливатись у значних межах залежно від пори року, часу доби тощо, тоді

як на глибині понад 3 м такі перепади температури практично відсутні.

Зміни екологічних факторів можуть бути:

- *періодичними*, залежно від часу доби, пори року тощо;
- *неперіодичними*, наприклад виверження вулканів, землетруси, урагани, цунамі (мал. 24.5) тощо;
- *спрямованими* протягом значних історичних проміжків часу, наприклад зміни клімату.



Мал. 24.5. Приклади неперіодичних змін дії екологічних факторів: 1. Виверження вулкана Мауна-Лоа. 2. Землетруси – раптові струси земної кори. 3. Цунамі – велетенські хвилі, що виникають унаслідок підводних землетрусів. 4. Ураган (тайфун)

Принцип єдності організмів і їхнього середовища життя полягає в тому, що особини кожного виду протягом тривалого історичного розвитку пристосовуються до певного середовища, при цьому у них виникають певні пристосування (адаптації). Пригадайте, *адаптації* – це пристосування організмів до умов середовища життя, які пов'язані зі змінами особливостей їхньої будови, процесів життєдіяльності, поведінки тощо. Вони визначають можливість існування живих істот у найрізноманітніших умовах довкілля. За час існування виду залежно від змін впливів екологічних факторів одні адаптації з'являються, а ті, що втратили своє значення, зникають.

Які закономірності впливу екологічних факторів на живі організми?

Хоча екологічні фактори дуже різноманітні за своєю природою та характером впливу на біологічні системи, існують закономірності їхнього впливу на живі істоти, а також реакцій організмів на їхню дію. Згідно з *правилом екологічної індивідуальності*, кожний вид пристосований до певної сукупності умов існування особливим чином, тобто не існує двох близьких видів з повністю однаковими адаптаціями (мал. 24.6, 1–2). Добра пристосованість організмів до певного фактору довкілля не означає такої самої адаптованості до інших. Наприклад, лишайники здатні витримувати значні коливання температури та вологості, але чутливі до забруднення повітря (мал. 24.6, 3).

Кожний з факторів має лише певні межі позитивного впливу на організми (*закон оптимуму*). Сприятливі для істот певного виду інтенсивності впливу екологічного фактору мають назву *зони оптимуму*. Чим більше інтенсивність дії певного екологічного фактору відхилятиметься від оптимальної в той чи інший бік, тим більше буде виражений його негативний вплив на організми (верхня та нижня *зони пригнічення*). Значення інтенсивності дії екологічного фактору, за якими існування організмів стає неможливим, називають *верхньою та нижньою межами витривалості, або толерантності (критичні точки максимуму і мінімуму)*. Відстань між межами витривалості визначає діапазон інтенсивності дії екологічного фактору, у якому можливе існування особин певного виду (мал. 24.7).

Окремі фактори діють на організми не ізольовано, а спільно: унаслідок цього вплив котрогось із них може дещо пом'якшуватись або, навпаки, підсилюватись. Наприклад, у суху безвітряну погоду легше витримувати низькі температури. Це означає, що зона оптимуму та межі витривалості стосовно дії певного фактору можуть зсуватися в певний бік залежно від того, з якою силою і в якому поєднанні діють інші чинники, що отримало назву *явища взаємодії екологічних факторів*.



Мал. 24.6. Кріт (1) і сліпак (2) постійно мешкають у ґрунті; при цьому кріт рие розширеними передніми кінцівками, а сліпак – різцями. 3. Лишайники – індикатори чистоти повітря



Мал. 24.7. Схема дії екологічного фактору

Закон взаємокомпенсації факторів стверджує, що відсутність або нестача деяких екологічних факторів може бути частково компенсована завдяки іншим подібним чинникам. Так, нестача світла в житті рослин може бути частково компенсована надлишком карбон(II) оксиду. Але взаємокомпенсація екологічних факторів має певні межі і жоден із життєво важливих факторів не може бути повністю замінений іншими: якщо інтенсивність дії хоча б одного з них виходить за межі витривалості, існування виду стає неможливим, незважаючи на оптимальну інтенсивність дії інших. Так, у місцях, де багато стронцію, молюски під час росту їхніх черепашок здатні лише частково замінювати ним кальцій у карбонатах. Нестача води гальмуватиме процес фотосинтезу навіть за оптимальної освітленості та концентрації CO_2 в атмосфері.

Закон обмежувальних факторів полягає в тому, що можливість існування виду в певних умовах може обмежувати будь-який фактор. Найбільше обмежує можливість існування виду в даних умовах той фактор середовища, інтенсивність дії якого наближується або виходить за межі витривалості. Так, поширення багатьох видів тварин на північ стримується нестачею тепла і світла; проникнення морських видів риб у прісні водойми стримує низька солоність води тощо.

Нові терміни та поняття. Екологія, екологічні фактори, адаптації.



Зпитання для повторення: 1. Що вивчає екологія? 2. Які основні завдання екології? 3. Які розділи екології вам відомі? 4. Якими методами досліджень користуються екологи? 5. Які фактори називають екологічними? 6. Які групи екологічних факторів вам відомі? 7. Які бувають зміни інтенсивності екологічних факторів? 8. Що таке адаптації? 9. У чому полягає правило екологічної індивідуальності? 10. Що стверджує закон оптимуму? 11. Як ви розумієте явище взаємодії екологічних факторів? 12. У чому суть закону взаємокомпенсації екологічних факторів? 13. Поясніть суть закону обмежувальних факторів.

Проблемні завдання. 1. Поміркуйте, який зв'язок існує між екологією та охороною природи. 2. Укажіть, на чому ґрунтується явище взаємодії екологічних факторів. Чому взаємокомпенсація екологічних факторів обмежена?

§ 25. НАЗЕМНО-ПОВІТРЯНЕ ТА ВОДНЕ СЕРЕДОВИЩА ЖИТТЯ

Аби краще засвоїти матеріал цього параграфа, слід пригадати: які органи чуття є в наземних і водних тварин? Чим водорості відрізняються від судинних рослин?

Середовище життя – це сукупність умов, у яких мешкають певні особини, популяції, угруповання організмів. Живі організми нашої планети опанували чотири основні середовища життя: наземно-повітряне, водне, ґрунти, організми інших істот. Серед них найрізноманітніше за умовами наземно-повітряне (мал. 25.1). Провідна роль серед абіотичних чинників у ньому належить освітленості, температурі, вологості, газовому складу атмосфери.

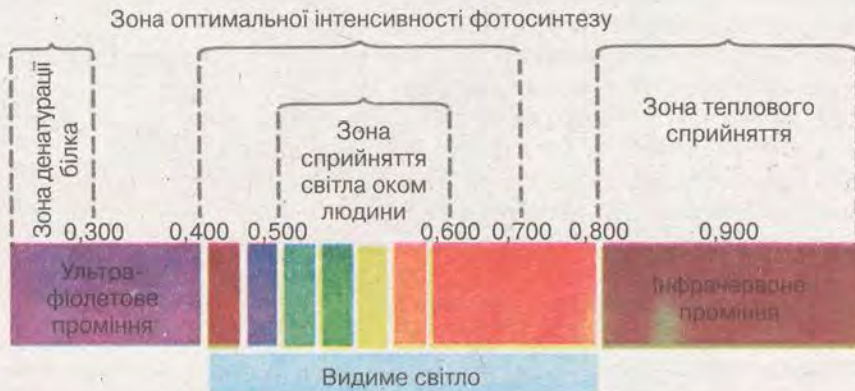


Мал. 25.1. Наземно-повітряне середовище життя

Як світло впливає на живі організми?

Світло надходить до нашої планети від Сонця. У його спектрі виділяють три ділянки, які різняться біологічною дією: ультрафіолетову, видиму та інфрачервону (мал. 25.2). **Ультрафіолетові промені** з довжиною хвиль до 0,29 мкм діють зрубно на живу матерію, але їх майже повністю поглинає озоновий екран. Ультрафіолетові промені з довжиною хвиль 0,29–0,40 мкм у великих дозах негативно впливають на живі організми, бо слугують мутагенами, проте в невеликих кількостях ці промені потрібні тваринам (сприяють синтезу в шкірі ссавців вітаміну D).

На частку **видимих променів** (з довжиною хвиль 0,41–0,74 мкм) припадає близько 50 % сонячного випромінювання, яке сягає поверхні Землі. Завдяки їхній енергії відбувається фотосинтез.



Мал. 25.2. Біологічна дія різних ділянок спектра сонячного проміння



Мал. 25.3. 1. Березовий гай (переважають світлолюбні рослини). 2. Сосновий ліс (переважають тіньовитривалі рослини). 3. Тайга (переважають тіньолюбні види)

Інфрачервоні промені з довжиною хвиль понад 0,75 мкм слугують джерелом теплової енергії для живих істот. Багато видів (наприклад, рослини, комахи, земноводні, плазуни) використовують її для підвищення температури свого тіла.

Щодо вимог до умов освітленості рослини поділяють на світлолюбні, тіньовитривалі та тіньолюбні (мал. 25.3).

Стосовно ступеня освітленості серед тварин виділяють дві групи: «нічну» (активні вночі) та «денну» (активні у світлу частину доби) (*ґрунтуючись на знаннях, отриманих під час вивчення біології у попередніх класах, наведіть приклади тварин згаданих груп*).

Температура навколишнього середовища відіграє винятково важливу роль у житті організмів, бо впливає на їхню температуру тіла. Температура тіла, у свою чергу, впливає на швидкість реакцій обміну речовин: низькі температури їх гальмують, а дуже високі можуть спричинити денатурацію білків, зокрема ферментів. Для більшості організмів оптимальні значення температури мають досить вузькі межі: від +10 до +30 °С. Але в неактивному стані живі істоти здатні витримувати значно ширший діапазон температур: від -200 до +100 °С. Наприклад, спори деяких бактерій здатні нетривалий період витримувати температуру до +180 °С, а цисти найпростіших і коловерток, яйця круглих червів, насіння і пилок рослин після зневоднення не втрачають життєздатності за температури, близької до абсолютного нуля (-271,16 °С).

Щоб пережити несприятливі умови, багато живих істот впадає в стан заціпеніння – **анабіоз** (від грец. *анабіозіс* – повернення до життя). Це стан організму, за якого не помітні прояви життєдіяльності внаслідок значного гальмування процесів обміну речовин. Він супроводжується великими втратами води (до 75 %). Коли ж настають сприятливі умови, організми виходять зі стану анабіозу і життєві процеси відновлюються.

Види, пристосовані до життя за низьких температур, називають **холодостійкими**. Вони здатні зберігати активність навіть тоді, коли температура їхнього внутрішнього середовища знижується до -7...-10 °С (деякі бактерії, лишайники, мохи, членистоногі тощо).

Теплолюбні види мешкають за високих температур доквілля. Наприклад, деякі бактерії, ціанобактерії, членистоногі мешкають у гарячих джерелах при температурах до +80 °С.

Живим істотам властиві різні пристосування, які дають змогу регулювати процеси обміну речовин залежно від змін температури доквілля.



Мал. 25.4. 1. Пінгвіни в сильні морози збираються до купи. 2. Білий ведмідь ховається за сніговим торосом. 3. Бурий ведмідь солодко спить у затишному барлогу

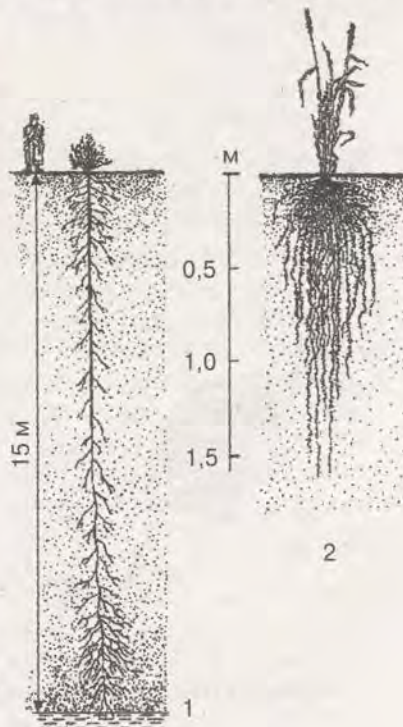
Наприклад, підвищення концентрації цукру в клітинному соку рослин чи гліцерину в рідинах тіла членистоногих знижує температуру замерзання. Теплокровні тварини часто мають добре розвинений волосяний або пір'яний покрив, підшкірний жировий прошарок для забезпечення теплоізоляції. Багато тварин здатні до терморегуляції.

Терморегуляція (від грец. *терме* – тепло та *регуло* – регулюю) – здатність підтримувати стаке співвідношення між виробленням тепла (теплопродукцією) в організмі або його поглинанням з довкілля та втратами теплової енергії (тепловіддачею).

Хімічна терморегуляція відбувається за допомогою збільшення вироблення тепла у відповідь на зниження температури довкілля (наприклад, завдяки скороченню м'язів, прискоренню процесів дисиміляції та ін.).

Фізична терморегуляція зумовлена зміною рівня тепловіддачі (регуляція стану волосяного чи пір'яного покриву, діаметра капілярів шкіри, потовиділення, випаровування води рослинами тощо) або поглинання тепла з довкілля (вигрівання на сонці ящірок, комах та інших холоднокровних тварин). Вона можлива і завдяки змінам поведінки тварин, які збираються до купи, ховаються в затишних місцях (нори, печери, снігові заноси), де коливання температур згладжені; часто впадають у сплячку (мал. 25.4) тощо.

Бологість. Ми вже знаємо про винятково важливу роль води в забезпеченні життєдіяльності клітини та організму в цілому. Живі істоти наземно-повітряного середовища мають пристосування до економного споживання та витрат води. Життєві цикли видів адаптовані до розподілу опадів між сезонами року та порами доби. Так, у рослин посушливих місцезростань коренева система або здатна проникати на значну глибину (мал. 25.5), що дає змогу добувати підґрунтові води, або добре розгалужена у поверхневих



Мал. 25.5. Кореневі системи пустельних рослин: 1 – тягнуться до підґрунтових вод (до 15 м углиб); 2 – збирають поверхневу вологу



Мал. 25.6. Рослини посушливих місцезростань:
1 – молодило (запасає воду у листках);
2 – деревоподібні кактуси (запасують воду у стеблі)

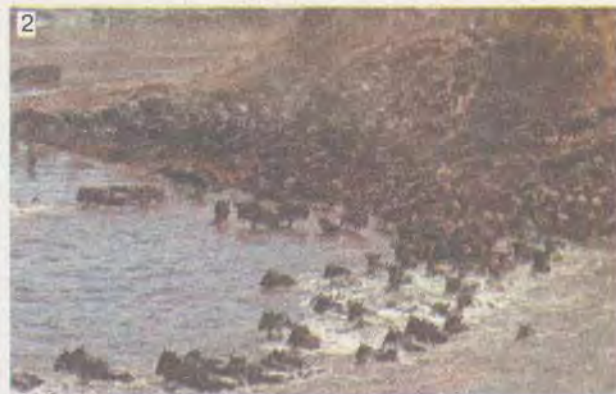
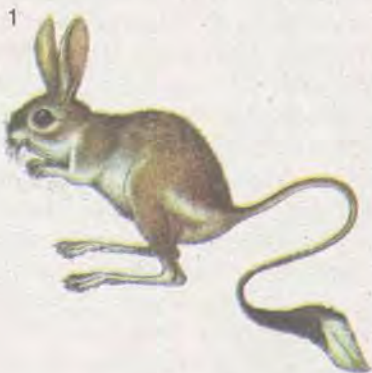
шарах ґрунту (кактуси), що забезпечує ефективне засвоєння вологи зі значної площі під час короткочасних дощів. Вони також мають багато інших пристосувань для подолання дефіциту вологи (мал. 25.6). Деревя і кущі зменшують випаровування у посушливий період, скидаючи листя.

Як і рослини, тварини – мешканці наземно-повітряного середовища – повинні підтримувати водний баланс у своєму організмі, оскільки його зневоднення швидше спричиняє загибель, ніж тривала відсутність їжі. Наприклад, для організму людини небезпечні втрати води, які перевищують 10 % загальної маси тіла, а для верблюдів – 27 %.

Економії вологи в умовах посушливого клімату сприяють покриви, що запобігають випаровуванню (кутикула комах, лусочки плазунів тощо). Тварини посушливих місцезростань часто активні вночі, коли повітря вологіше та прохолодніше (мал. 25.7, 1), а під час тривалої посухи деякі з них впадають у сплячку. Великі тварини можуть долати значні відстані в пошуках джерел води (мал. 25.7, 2).

Газовий склад повітря. Головними складовими нижніх шарів атмосфери є кисень (близько 21 %), вуглекислий газ (близько 0,03 %) та азот (понад 78 %). Кисень необхідний живим істотам для аеробного дихання. За умов нестачі або повної відсутності кисню виживають лише організми, здатні отримувати необхідну їм енергію за допомогою безкисневого розщеплення органічних сполук (анаеробне дихання).

Вуглекислий газ негативно впливає на життєдіяльність, оскільки підвищення його концентрації в довкіллі гальмує процеси дихання, але до певного ступеня сприяє інтенсифікації фотосинтезу, зниження – гальмує.



Мал. 25.7. 1. Великий тушканчик активний уночі. 2. Африканські антилопи гну прийшли на водопій

Зростання його концентрації підвищує температуру атмосфери, оскільки завдяки високій теплоємності він акумулює тепло.

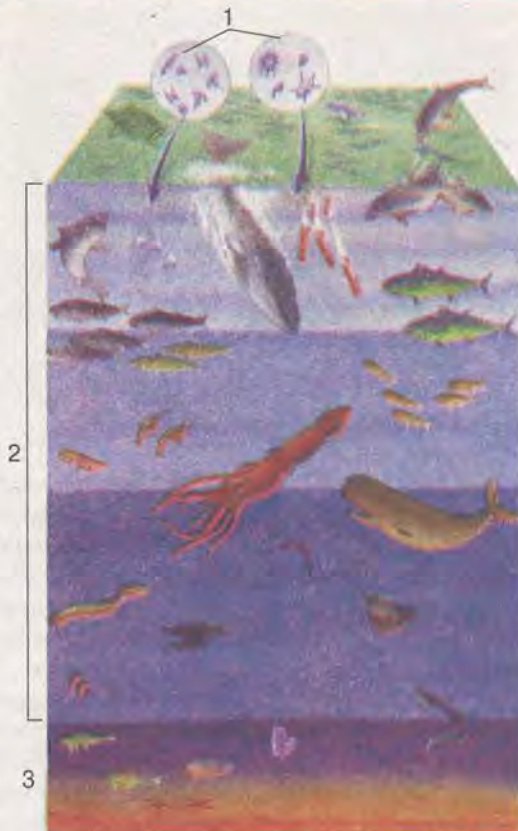
Азот для більшості організмів є інертним газом. Проте певні види (азотфіксуючі бактерії, деякі ціанобактерії, водорості) здатні фіксувати атмосферний азот і переводити його у сполуки, які можуть засвоюватись зеленими рослинами.

Водне середовище життя за своїми умовами значно відрізняється від наземно-повітряного (мал. 25.8). Воно характеризується високою густиною, меншим вмістом кисню, значними перепадами тиску. Крім того, різні типи водойм відрізняються за концентрацією солей, швидкістю течії тощо. Мешканці водойм – *гідробіонти* – пристосовані як до життя у водному середовищі взагалі, так і до певного типу водойм чи зони Світового океану.

Екологічні групи гідробіонтів. Живі організми населяють всі зони Світового океану. Мешканці товщі води складають екологічні групи планктону та нектону. **Планктонні організми** (мал. 25.8, 1): бактерії, ціанобактерії, водорості, радіолярії, медузи, дрібні ракоподібні, личинки кісткових риб тощо. Багато з них можуть активно плавати (за допомогою джгутиків, війок, скорочення м'язових волокон), але не здатні протистояти течіям, що переміщують маси планктону на значні відстані. Планктонні організми мають пристосування для забезпечення плавучості: дрібні розміри, різноманітні вирости, зниження питомої маси (полегшення скелетних елементів, наявність жирових включень, газових вакуоль тощо) та ін. Планктонним організмам притаманні періодичні (добові, сезонні тощо) вертикальні чи горизонтальні переміщення, пов'язані з розмноженням, живленням, змінами температури, солоності води тощо.

Нектонні організми (мал. 25.8, 2) – більшість риб, головоногих моллюсків, китоподібні – здатні до активного пересування в товщі води незалежно від напрямку течії. Вони мають обтічну форму тіла та добре розвинені органи руху.

До складу **бентосу** входять організми, які мешкають на поверхні та в товщі дна водойм: форамініфери, поліпи, круглі та багатощетинкові черви, двостулкові та деякі інші моллюски, ракоподібні – вусоногі раки, краби, омари, голкошкірі, придонні риби (наприклад, бички), деякі водорості, ціанобактерії, бактерії та ін. (мал. 25.8, 3). Ці організми мають пристосу-



Мал. 25.8. Водне середовище життя (океан): 1 – планктонні організми; 2 – нектонні організми; 3 – бентосні організми



Мал. 25.9. 1. Губки – представники перифітону. 2. Клоп-водомерка – представник нейстону

страту (мал. 25.9, 1).

Своєрідну групу – *нейстон* – становлять організми, які мешкають на межі водного та наземно-повітряного середовищ, населяючи поверхневу плівку води. Одні з них використовують сили поверхневого натягу води для пересування по водній плівці, цьому сприяє незмочуваність тіла (наприклад, клопи-водомерки (мал. 25.9, 2), жуки-вертячки). Інші підвішуються до водної плівки або спираються на неї знизу (личинки комарів, найпростіші, молодь риб).

Основні властивості водного середовища. Серед екологічних чинників водного середовища життя провідна роль належить температурі, освітленості, тиску, газовому режиму, солоності, рельєфу дна.

Температурний режим. Висока питома теплоємність води зумовлює значно менші коливання температури в її поверхневих шарах води порівняно з повітрям. Зокрема, річні коливання температур у поверхневих шарах океану не перевищують $+10...+15^{\circ}\text{C}$, а на великих глибинах температура взагалі стала: від $+1,5$ до -2°C , але різні типи водойм значно відрізняються за температурним режимом; відповідно і показники оптимальних температур для тих чи інших гідробіонтів дуже різняться.

Освітленість водойм швидко зменшується зі збільшенням глибини. Зазвичай на глибинах понад 150–250 м фотосинтезуючі водорості існувати не можуть. На максимальній глибині – 270 м мешкають червоні водорості,



Мал. 25.10. Восьминіг, здатний до біоломінесценції

здатні вловлювати слабке розсіяне світло. На глибини понад 1500 м світло взагалі не проникає. Деякі глибоководні організми (кишковопорожнинні, ракоподібні, молюски, риби) самі можуть виробляти світло завдяки окисненню певних ліпідів (явище *біоломінесценції*) (мал. 25.10). Світлові сигнали – засіб спілкування глибоководних тварин – за їх допомогою зустрічаються особини різних статей та ін.

Хімічний склад води також значно впливає на умови життя гідробіонтів. Так, різні солі, наприклад карбонат кальцію, потрібні для побудови черепашок (форамініфер, молюсків), зовнішнього (мадрепорові корали, ракоподібні

тощо) чи внутрішнього (риби) скелета. Гідробіонти вилучають з води та використовують завислі в ній органічні частинки, розчинені сполуки Нітрогену, Фосфору, Силіцію, Феруму тощо.

Уміст газів. У воді вміст кисню в 20–30 разів нижчий, ніж в атмосферному повітрі. Кисень надходить у водне середовище з атмосфери завдяки дифузії; також його виділяють фотосинтетики – мешканці верхніх шарів водойм. Тому зі збільшенням глибини концентрація кисню зменшується, а в придонних шарах вона зовсім незначна та умови існування можуть наближатись до анаеробних. Тож глибоководні мешканці пристосовані до існування в умовах дефіциту кисню. Зменшується вміст Оксигену також зі зростанням температури чи солоності води.

Тиск води – один з провідних факторів водного середовища. При зануренні на кожні 10 м тиск зростає приблизно на 1 атмосферу, на великих глибинах він може перевищувати 1000 атмосфер. Більшість видів водяних тварин саме завдяки тиску мешкає на певних глибинах (наприклад, кільчастий черв піскожил мешкає здебільшого у припливно-відпливній зоні, а кистепера риба – латимерія – на глибинах 400–1000 м). Лише окремі види можуть жити від припливно-відпливної зони до глибин у кілька тисяч метрів.

Переміщення водних мас зумовлені зміною положення Землі відносно Сонця і Місяця відносно Землі (припливи та відпливи), земним тяжінням (течії річок), впливом вітру тощо. Рух води забезпечує міграції гідробіонтів, переміщення поживних часток та кисню. Пристосування організмів до постійних переміщень водних мас дуже різноманітні.

Які є адаптації гідробіонтів до пересихання водойм?

Організми, які населяють водойми, що періодично пересихають, пристосовані до переживання періодів відсутності водного середовища. У них зазвичай короткі періоди розвитку, і за незначний проміжок часу вони здатні значно збільшувати свою чисельність. Посушливий період ці істоти переносять у неактивному стані (у вигляді яєць, цист, спор тощо). Так, яйця рачків-щитнів у висушеному стані можуть перебувати до 15 років, не втрачаючи життєздатності. На період посухи деякі гідробіонти закопуються у товщу дна, інколи формуючи зовнішню захисну оболонку, як-от африканський лусковик (мал. 25.11).



Мал. 25.11. Африканський лусковик

Нові терміни та поняття. Середовище життя, анабіоз, терморегуляція, планктон, нектон, бентос, перифітон, нейстон.



Запитання для повторення: 1. Що таке середовище життя? 2. Яка біологічна роль різних ділянок спектра сонячного світла? 3. Які пристосування живих істот до різних ступенів освітленості? 4. Які види терморегуляції є у живих організмів? 5. Що таке анабіоз та яке його біологічне значення? 6. Як живі істоти підтримують водний баланс своїх організмів? 7. Яка біологічна роль різних складових атмосфери? 8. Які особливості водного середовища життя? 9. Які екологічні групи гідробіонтів вам відомі?

Проблемне завдання. Поміркуйте, чому під час переохолодження ссавці, у тому числі й людина, починають тремтіти. Чому з усіх груп водоростей на більші глибини проникають саме червоні водорості?

§ 26. ҐРУНТ ТА ЖИВІ ОРГАНІЗМИ ЯК СЕРЕДОВИЩЕ ЖИТТЯ

Аби краще засвоїти матеріал цього параграфа, слід пригадати: як рослини закріплюються в ґрунті?

Ґрунт – це верхній родючий шар твердої оболонки Землі, утворений діяльністю живих організмів. Він складається із заповнених водою або повітрям невеликих шпарин між частинками глини, піщинками та органічними речовинами (мал. 26.1).

Зовнішній шар ґрунту – **гумусовий**. Він темнозбарвлений завдяки високому вмісту особливих органічних речовин – гумусових кислот. Гумус склеює дрібні ґрунтові частки в більші за розміром, збільшуючи шпаристість ґрунту. Це полегшує надходження повітря до підземних частин рослин. Гумус становить основу ґрунтового живлення рослин завдяки постійному біогенному розкладу до мінеральних речовин.

Над ґрунтом розташований шар **підстилки**, що складається переважно з рослинного опаду. За активної участі живих організмів (бактерій, грибів, тварин) органічні рештки підстилки подрібнюються та хімічно перетворюються. Вони перемішуються з мінеральними речовинами і надходять до верхнього шару ґрунту, де на початкових етапах біогенного розкладу перетворюються на гумусні кислоти (мал. 26.2).

Ґрунт лежить на мінеральній моноклітній материнській породі. Вона під дією різних кліматичних факторів із часом подрібнюється та утворює



Мал. 26.1. Ґрунт у розрізі (ґрунтовий профіль)



Мал. 26.2. Підстилка – джерело утворення гумусу (1); організми, що мешкають у підстилці (2)



Мал. 26.3. Мешканці ґрунту: 1 – дощовий черв'як; 2 – кріт; 3 – личинка хруща

мінеральні складові (пісок, глина) або, при розчиненні, – поживний для рослин розчин.

Ґрунт – середовище з більш постійними умовами порівняно з наземно-повітряним. За допомогою вертикальних міграцій у його товщі ґрунтові організми знаходять оптимальні умови існування. Більшість мешканців ґрунту потребує підвищеної вологості, що пов'язано з характером живлення або нездатністю покривів утримувати вологу в тілі. Склад ґрунтового повітря значно відрізняється від атмосферного: вміст вуглекислого газу в 10–100 разів вищий, а кисню – в декілька разів нижчий. Кисень надходить здебільшого з атмосферного повітря, тому його більше у верхніх шарах ґрунту.

У ґрунтах існують багатовидові угруповання. Тут розташовані кореневі системи і видозміни пагонів вищих рослин. На поверхні й у верхніх шарах мешкають водорості (зелені, жовто-зелені, діатомові), лишайники, ціано-бактерії. Бактерії та гриби населяють всю товщу ґрунтів.

У ґрунті постійно мешкають різні найпростіші, круглі і кільчасті черви, членистоногі (комахи, багатоніжки, павукоподібні, ракоподібні), черевоногі молюски, хребетні тварини (кроти, землерийки, сліпаки). Багато видів мешкає в ґрунтах лише на певних фазах розвитку (наприклад, личинки хрущів) або під час несприятливих періодів – холодів, посух та ін. (мал. 26.3).

Серед ґрунтових тварин є фітофаги, хижакі, паразити тощо. Проте більшість з них є сапротрофами – організмами, які споживають мертву органіку. Основні ланки процесів ґрунтоутворення вони здійснюють разом з ґрунтовими бактеріями та грибами. Крім того, вони перемішують ґрунт, поліпшуючи його структуру.

Організми як середовище життя за своїми властивостями істотно відрізняються від усіх інших. На організми, які живуть на поверхні інших, чинники довкілля впливають безпосередньо, а на тих, що мешкають у середині організму іншого виду, – лише опосередковано, через організм хазяїна.

Симбіоз. Усі форми співіснування різних видів називають *симбіозом*, а кожний з видів, які співіснують, – *симбіонтом*. Симбіоз може ґрунтуватися на *харчових* (коли організм одного із симбіонтів, продукти його життєдіяльності або залишки їжі слугують для живлення іншого) або *просторових* (оселення одного організму всередині або на поверхні іншого чи спільне використання певних місцеперебувань: гнізд, нір, черепашок тощо) *взаємозв'язках*. Симбіоз може бути обов'язковим або необов'язковим.

У першому випадку існування обох симбіонтів чи одного з них неможливе без іншого (наприклад, гриби, що входять до складу лишайників, стьожкові черви – паразити хребетних тварин і людини тощо). У другому випадку організми можуть існувати як разом, так і окремо один від одного. Залежно від характеру взаємозв'язків між партнерами розрізняють такі основні типи симбіозу: паразитизм, коменсалізм і мутуалізм.

Паразитизм – тип симбіозу, за якого один вид (паразит) більш-менш тривалий час використовує іншого (хазяїна) як джерело живлення та середовище життя, частково чи повністю покладаючи на нього регуляцію своїх взаємозв'язків з довкіллям. Паразитизм розвинений серед різних груп організмів: тварин, бактерій, грибів і навіть рослин (мал. 26.4). Усі віруси – внутрішньоклітинні паразити.

Одні види паразитів мешкають на поверхні організму хазяїна (воші, пір'яні кліщі тощо), інші – всередині його (стьожкові та круглі черви, сисуни, личинки шлункових оводів та ін.).

Існування в такому специфічному середовищі, як організм хазяїна, зумовлює наявність у паразитів особливих пристосувань. У них часто спрощені або повністю відсутні певні органи (наприклад, органи чуттів) та системи органів (як-от, травна система у стьожкових червів). Натомість бувають добре розвинені засоби прикріплення до органів хазяїна та статева система. Ймовірність зараження нових особин хазяїв низька, і більшість особин паразитичних видів притаманна значна плодючість. Наприклад, самка людської аскариди продукує до 240 000 яєць за добу, а бичачий ціп'як протягом свого життя (до 18 років) – понад 10 000 000 000. Багатьом видам притаманні складні життєві цикли, які можуть супроводжуватись зміною поколінь, хазяїв і середовищ життя.

Роль паразитів у біогеоценозах полягає в тому, що одні з них, мало шкідливі для місцевих видів, спричиняють важкі захворювання особин видів, невластивих даному біоценозу, тобто захищають біоценоз від вторгнень невластивих йому видів. Наприклад, одноклітинна тварина трипаносома мешкає в крові антилоп, не призводячи до помітних негативних наслідків; але коли в місця поширення антилоп потрапляє людина чи велика рогата худоба, у них паразит спричинює смертельну сонну хворобу. Інші паразити, шкідливі для місцевих видів, запобігають надмірному зростанню густоти популяцій цих організмів (збудник чуми в поселеннях бабаків та інших гризунів).



Мал. 26.4. Паразити трапляються серед представників різних царств: 1 – круглий черв трихіNELA та її личинка; 2 – гриб-трутовик; 3 – повитиця



Мал. 26.5. Рак-самітник може вступати у різні форми симбіозу:
 1 – симбіоз з рачками – морськими жолудями – є прикладом коменсалізму;
 2 – симбіоз з актинією є прикладом мутуалізму

Коменсалізм – це такий тип взаємозв'язків різних видів, за якого один з них (*коменсал*) використовує залишки їжі, продукти життєдіяльності чи житло іншого (*хазяїна*), не завдаючи йому помітної шкоди. Проте і користі від коменсалів організмам хазяїв ніякої (мал. 26.5, 1).

Коменсалізм може проявлятися у формах *квартирантства* або *нахлібництва*. Квартирантство – використання коменсалом для оселення організму хазяїна або частини його середовища життя. Нахлібництво – споживання залишків їжі або продуктів життєдіяльності хазяїна.

Мутуалізм – різновид співіснування особин різних видів, від якого вони отримують взаємну користь (мал. 26.5, 2). Часто види, які перебувають у мутуалістичних взаємозв'язках, не можуть існувати окремо. Наприклад, деякі одноклітинні джгутикові найпростіші постійно мешкають у кишечнику комах (тарганів, термітів тощо). Джгутикові виробляють ферменти, які розщеплюють целюлозу до простих вуглеводів, що легко засвоюються організмом комах. Отже, вони «готують» хазяїну поживні речовини, а самі знаходять у його кишечнику їжу та захист від несприятливих умов довкілля. Якщо комах штучно позбавити симбіотичних джгутикових, вони загинуть від голоду навіть за достатньої кількості їжі, оскільки самі розщеплювати целюлозу не здатні.

Інші приклади – співіснування водорості та гриба в лишайнику, з яких лише водорість може існувати окремо; рака-самітника та актинії, які обидва здатні до самостійного життя; бульбочкових бактерій на корінні бобових рослин.

Нові терміни та поняття. Ґрунт, паразитизм, коменсалізм, мутуалізм.



Запитання для повторення: 1. Який склад ґрунту? 2. Як організми адаптувалися до життя в товщі ґрунту? 3. Які особливості організму як середовища життя? 4. Що вам відомо про симбіоз та його форми? 5. У чому полягає паразитизм? 6. Що таке коменсалізм та які його форми? 7. У чому полягає мутуалізм? Наведіть приклади мутуалістичних взаємозв'язків.

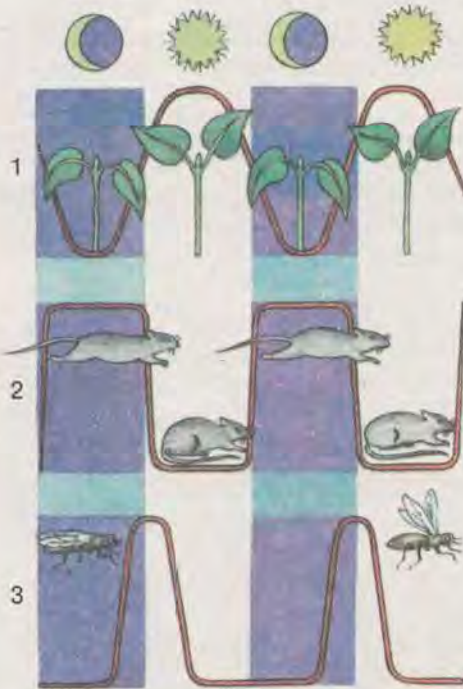
Проблемне завдання. Поміркуйте, чим можна пояснити те, що членистоногі, які мешкають у глибоких шарах ґрунту, мають тонші покриви, ніж близькі до них види, які мешкають у його поверхневих шарах.

§ 27. БІОЛОГІЧНІ АДАПТИВНІ РИТМИ ОРГАНІЗМІВ

Аби краще засвоїти матеріал цього параграфу, слід пригадати: які періодичні зміни екологічних факторів пов'язані з обертанням Землі навколо Сонця та Місяця навколо Землі?

Одне з найзагальніших явищ, що відбуваються в природі, – це *сезонна і добова періодичність*. Сезонна періодичність чіткіше виражена в помірних і північних широтах, де зумовлює певну ритмічність життя організмів, тоді як у мешканців тропіків сезонні зміни здебільшого виявляються не так чітко. Чергування пір року пов'язане з рухом планет (насамперед з обертанням Землі навколо Сонця), який зумовлює зміни світлового режиму, температури, вологості повітря. Добові ритми організмів спричинені обертанням Землі навколо власної осі. Між рухом небесних тіл і організмами, які населяють нашу планету, існує тісний зв'язок, унаслідок якого спостерігають періодичні (сезонні, добові, припливно-відпливні) зміни інтенсивності екологічних факторів. Живим істотам притаманні різноманітні механізми, які дають змогу визначати положення Сонця, певні фази Місяця тощо. Так, висота розташування Сонця над обрієм свідчить про час доби, а тривалість світлової її частини – про певний сезон. Це зумовлює формування в організмів *адаптивних біологічних ритмів (біоритмів)*: добових, припливно-відпливних, сезонних, річних.

З біоритмами пов'язане явище «*біологічного годинника*» – здатності ор-



Мал. 27.1. Приклади добових ритмів активності рослин і тварин: 1 – бобова рослина; 2 – пацюк; 3 – хатня муха

ганізмів реагувати на плин часу. Механізми цього явища ще остаточно не з'ясовані, але вважають, що воно ґрунтується на чіткій періодичності фізико-хімічних процесів, які відбуваються в клітині. Це має важливе біологічне значення, оскільки дає змогу узгоджувати фізіологічні ритми зі змінами довкілля.

Біоритми пов'язані з періодичною зміною інтенсивності дії різноманітних екологічних факторів – освітленості, припливів і відпливів тощо. Розрізняють добові, припливно-відпливні, сезонні, річні типи адаптивних біологічних ритмів організмів та їхніх угруповань.

Добові ритми. Унаслідок обертання Землі навколо своєї осі двічі на добу змінюється освітленість. Це зумовлює коливання температури, вологості та інших абіотичних факторів, що, в свою чергу, впливає на активність організмів. Зокрема, сонячне світло визначає періодичність фотосинтезу, час розкриття та закриття квіток тощо. Зміна дня і ночі впливає на перебіг різних функцій організмів тварин: рухову ак-

тивність, інтенсивність процесів обміну речовин тощо (мал. 27.1). У людини зареєстровано понад 100 життєвих функцій, залежних від часу доби.

Добові ритми також характерні для угруповань організмів. Наприклад, маси морських планктонних тварин удень пересуваються ближче до поверхні води, а вночі – опускаються вглиб. Ці міграції спричинені добовими змінами освітленості, температури. Услід за зоопланктоном переміщуються тварини, які ним живляться, та хижаки, що полюють на планктоноідні види.

Припливно-відпливні ритми зумовлені рухом Місяця навколо Землі, який притягує водні маси. Найбільш чітко вони виражені в мешканців припливно-відпливної зони (літоралі). Протягом місячної доби (24 год 50 хв) відбувається по два припливи та відпливи. Щодобово фази припливів і відпливів зсуваються приблизно на 50 хв. При цьому двічі на місяць у період нового та повного місяця (приблизно кожні 14 діб, коли Земля, Сонце й Місяць розташовуються на одній лінії) припливи стають максимальними. Таким чином, на добовий ритм припливів і відпливів накладається ще й місячний.

Під час відпливів мешканці літоралі закривають свої черепашки (молюски), будиночки (вусоногі раки), ховаються у ґрунт (кільчасті черви), змінюють своє забарвлення тощо. Натомість на ділянках, які звільнилися від води, з'являються тварини – мешканці наземно-повітряного середовища (кліщі, комахи, птахи тощо), які знаходять тут достатню кількість їжі (скупчення водоростей, рештки тварин та ін.). Активність літоральних гідробіонтів поновлюється під час відпливів. З періодами припливів і відпливів пов'язані й періоди розмноження тварин певних видів.

Сезонні ритми пов'язані з обертанням Землі навколо Сонця, що зумовлює річні цикли змін кліматичних умов (мал. 27.2). З певними сезонами в організмів пов'язані періоди розмноження, розвитку, стану зимового спокою, у тварин – також періоди линяння, міграцій, сплячки тощо, у листопадних рослин – періоди листопаду. Отже, залежно від певного сезону в організмів спостерігають значні зміни інтенсивності основних процесів життєдіяльності, поведінки. При цьому періоди активного живлення, розмноження й розвитку припадають зазвичай на сприятливі сезони, несприятливі ж різні організми можуть переживати в стані спокою (анабіозу тощо). Найчіткіше сезонні ритми виражені у вищих рослин, укорінених на певній ділянці, та тварин, що ведуть прикріплений спосіб життя. Сезонні ритми впливають не тільки на життєві процеси організмів, а й на їхню будову.



Мал. 27.2. Приклади сезонних ритмів у природі: 1 – зима; 2 – весна–літо; 3 – осінь

Багаторічні ритми. У багатьох організмів спостерігають менш чітко виражені *багаторічні цикли*, пов'язані з неперіодичною зміною сонячної активності протягом кількох років (наприклад, масові розмноження перелітної сарани та деяких інших тварин). Звичайно періоди сонячної активності настають приблизно кожні 11 років.

Фотоперіодизм. Одним з провідних чинників, які впливають на біологічні ритми, є *фотоперіод* – тривалість довжини світлого періоду доби. Реакція організмів на зміну довжини фотоперіоду дістала назву *фотоперіодизму*. Тривалість світлого періоду доби є найбільш стабільним з екологічних факторів, бо вона завжди постійна в певному місці в певний день року, тоді як інші чинники (температура, вологість, тиск тощо) можуть коливатись у значних межах щодобово. Здатність організмів реагувати на зміну довжини світлого та темного періодів доби дає змогу заздалегідь адаптуватися до наступних сезонних змін умов існування. Явище фотоперіодизму властиве різним організмам, але найбільш чітко виражене у видів, які живуть в умовах різких сезонних змін довкілля.

У рослин структурами, які сприймають зміну тривалості світлого періоду, насамперед є листки. Унаслідок цих змін у клітинах рослин утворюються біологічно активні речовини (фітогормони), які впливають на різноманітні процеси життєдіяльності (цвітіння, листопад, проростання насіння, бульб, цибулин та ін.). Залежно від реакції на довжину світлого періоду доби розрізняють *рослини довгого та короткого дня* (мал. 27.3). У рослин довгого дня (блекота, злаки, листопадні дерева тощо) збільшення тривалості світлого періоду стимулює процеси росту та розмноження, а його скорочення – гальмує, визначаючи перехід до стану зимового спокою. А рослини короткого дня (тютюн, рис, соя та ін.) цвітуть при скороченні тривалості світлого дня. Рослини короткого дня здебільшого зростають у низьких широтах, довгого – у високих і помірних. При цьому фотоперіодизм чіткіше виражений у рослин короткого дня.

У багатоклітинних тварин фотоперіодичні реакції регулюють нервова та ендокринна системи. Як приклад розглянемо вплив довжини світлого дня на розмноження в комах. У період найдовших днів у нервових клітинах самок деяких видів комах виробляються нейрогормони, під впливом яких вони відкладають яйця, що можуть тривалий час перебувати у стані спокою. Личинки із цих яєць виходять лише навесні наступного року, коли достатньо їжі та сприятливі кліматичні умови. Завдяки цьому регулюється ріст чисельності популяцій, що запобігає виснаженню кормових ресурсів.



Мал. 27.3. I. Рослини довгого дня: 1 – блекота; 2 – клен.
II. Рослини короткого дня: 3 – тютюн; 4 – соя

Довжина світлого дня впливає не лише на процеси життєдіяльності окремих особин або видів, а й на функціонування екосистем у цілому, зумовлюючи закономірні сезонні заміни одних видів іншими (наприклад, тюльпани в степах і пустелях цвітуть і дають насіння навесні, потім їхні надземні частини відмирають, а цибулини залишаються в ґрунті в неактивному стані до наступної весни). Певні види перелітних птахів улітку входять до складу екосистем помірних кліматичних зон (ластівки, лелеки тощо), взимку – тропічних і субтропічних. У більшості рослин і холоднокровних тварин взимку значно гальмуються процеси життєдіяльності.

Дослідження фотоперіодичних реакцій організмів має важливе практичне значення. Змінюючи довжину світлого періоду в умовах штучного утримання свійських тварин і вирощування культурних рослин, вдається регулювати процеси їхнього росту та розвитку. Так, збільшуючи фотоперіод, можна підвищувати продуктивність рослин, стимулювати розмноження, ріст, линяння тварин тощо.

Як організми пристосовуються до періодичних змін умов середовища життя?

Кожна жива істота пристосована до періодичних змін інтенсивності дії багатьох екологічних факторів.

Активні пристосування. Організми регулюють власні процеси життєдіяльності залежно від змін умов довкілля. Це дає змогу підвищити стійкість до несприятливих змін умов існування і здійснювати процеси життєдіяльності, незважаючи на них (наприклад, температура тіла птахів і ссавців залишається постійною навіть за сильних морозів, а пустельні членистоногі підтримують відносно сталий вміст води в тілі за умов значної посухи).

Пасивні пристосування. Процеси життєдіяльності організмів підпорядковані змінам у довкіллі. Так, за зниження температури повітря у холоднокровних тварин знижується інтенсивність процесів обміну, вони впадають у стан заціпеніння. Подібне спостерігають і в деяких теплокровних тварин (наприклад, зимова сплячка їжаків або бурих ведмедів). Листопадні рослини взимку припиняють фотосинтез, ріст, розвиток, зменшують інтенсивність транспірації або припиняють її ззагалі. Щоб пережити несприятливі умови, тварини переміщуються в інші місця (міграції та кочівлі деяких комах, риб, птахів, ссавців тощо) або найвразливіші фази розвитку завершують у найбільш сприятливі періоди, а на несприятливі періоди припадають фази спокою (наприклад, фази яйця або лялечки в комах) (мал. 27.4).



Мал. 27.4. Приклади пристосування тварин до періодичних змін середовища життя:
1 – зимова сплячка тварин; 2 – міграції птахів; 3 – тихоходи можуть перебувати в стані анабіозу роками, не втрачаючи життєдіяльності

Нові терміни та поняття. Явище «біологічного годинника», фотоперіодизм.

? **Запитання для повторення:** 1. Що таке адаптивні біологічні ритми? 2. У чому полягає явище «біологічного годинника»? 3. Чим зумовлені добові ритми? 4. Що таке припливно-відпливні ритми та яка їхня причина? 5. Чим зумовлені сезонні ритми та чергування пір року? 6. Що таке фотоперіодизм?

Проблемне завдання. Поміркуйте, чому в мешканців тропіків сезонні зміни інтенсивності процесів життєдіяльності виражені не так чітко, як у жителів помірних широт.

§ 28. ПОПУЛЯЦІЯ: ЇЇ ХАРАКТЕРИСТИКИ ТА СТРУКТУРА. ПОПУЛЯЦІЙНІ ХВИЛІ. ГОМЕОСТАЗ ПОПУЛЯЦІЙ

Х **Аби краще засвоїти матеріал цього параграфа, слід пригадати:** які існують форми внутрішньовидових і міжвидових взаємозв'язків організмів?

Взаємодія популяцій певного виду з комплексом усіх екологічних чинників, притаманних для середовища життя, становить його *екологічну характеристику*. Популяції певного виду постійно взаємодіють не лише з абіотичними факторами, а й з популяціями інших видів, що визначає положення виду в біогеоценозі – екологічну нішу.

Екологічна ніша – це просторове і трофічне положення популяції певного виду в біогеоценозі, комплекс його взаємозв'язків з популяціями інших видів і вимог до умов довкілля.

У разі руйнування екологічної ніші популяція виду з певної екосистеми зникає. Згодом вона може відновитись за рахунок міграцій особин виду з інших екосистем. Чим ближчі екологічні ніші популяцій певних видів в одному біогеоценозі, тим гостріша між ними конкуренція. Наслідком такої конкуренції є або витіснення одного виду іншим, або зниження її гостроти внаслідок змін їхніх вимог до умов довкілля (мал. 28.1).



Мал. 28.1. Навколоводні та водоплавні птахи, що займають різні екологічні ніші



Мал. 28.2. Життєві форми рослин: 1 – дерево; 2 – кущ; 3 – трав'яністі рослини

Екологічна характеристика виду є сукупністю ніш його популяцій. Порушення екологічної ніші виду призводить до його вимирання.

Частину простору в екосистемах, яка заселена популяціями даного виду та забезпечує їх необхідними ресурсами, називають *місцеіснуванням виду*.

Життєві форми. Сукупність подібних адаптацій будови і функцій еукаріотичних організмів до певних умов середовища в організмів незалежно від їхнього систематичного положення називають *життєвою формою*. Вона свідчить про спосіб життя представників виду та слугує одиницею екологічної класифікації. Життєвою формою рослин вважають насамперед їхній зовнішній вигляд, який відбиває пристосованість до певних умов існування (мал. 28.2). Класифікація життєвих форм тварин буває за типом живлення (фільтратори, хижаки, фітофаги, паразити, кровососи, некрофаги тощо), за характером місцеіснування (землерії, деревні форми, літаючі) тощо.

Популяційна структура виду. У межах ареалу виду окремі особини зібрано в більш-менш розмежовані групи – популяції. Пригадаємо означення популяції.

Популяція – сукупність особин одного виду, які тривалий час мешкають у певній частині свого ареалу частково чи повністю ізольовано від інших подібних угруповань.

Існування виду у формі популяцій пов'язане з нерівномірністю розподілу сприятливих умов існування за його ареалом. Наприклад, білка звичайна поширена в Євразії, але мешкає лише в лісах певних типів, які розділено іншими рослинними угрупованнями, горами, річками. Тому кожний з таких лісів має свою, більш-менш відокремлену від інших, популяцію білок. Отже, *чим різноманітніші умови існування, до яких адаптований вид, тим більша кількість популяцій, з яких він складається*.

За наявності значних географічних перешкод популяції можуть бути майже повністю відокремлені одна від одної (як-от, у риб з різних озер). Коли ж територія, яку заселяє вид, більш-менш однорідна, то межі між окремими популяціями виражені нечітко (наприклад, у копитних тварин пустель і степів).

Популяція як структурна одиниця виду характеризується певними особливостями. Кожна популяція займає певну площу або об'єм (для популяцій гідробіонтів) у біогеоценозі.

Густина популяції визначається середньою кількістю особин, що припадає на одиницю площі або об'єму, який вона займає.

Питома біомаса – це маса особин популяції, що припадає на одиницю площі або об'єму.

Народжуваність – кількість особин популяції, які народились за певний час, а **смертність** – кількість особин, які гинуть за цей самий час.

Різниця між народжуваністю і смертністю становить *приріст популяції*. Якщо інтенсивність народжуваності перевищуватиме смертність, то приріст популяції позитивний, якщо навпаки – негативний.

Які особливості структури популяцій?

Кожна популяція характеризується певною структурою: статевою, віковою, просторовою. Структура популяції має пристосувальне значення, бо є наслідком взаємодії особин з умовами довкілля. Вона динамічна, тобто змінюється відповідно до змін умов довкілля.

Статева структура визначається співвідношенням особин різних статей, а **вісова** – розподілом особин за віковими групами. Цей показник характеризує стан популяції. Так, різке скорочення частки нестатевозрілих особин свідчить про можливе зменшення чисельності популяції в майбутньому, коли ці особини стануть статевозрілими і залишать мало нащадків. Розподіл особин популяції по території, яку вона займає, визначає її *просторову структуру*.

За характером використання території популяції тварин можна поділити на осілі, кочові та мігруючі. *Популяції осілих видів* (ведмеді, кроти, хатні горобці, більшість комах і ґрунтових організмів тощо) тривалий час займають одну й ту саму територію. *Популяції кочових видів* переміщуються на невеликій відстані в пошуках їжі, місць розмноження, зимівлі тощо (шпаки, граки, пєсці, копитні тварини тощо). Кочовий спосіб життя дає можливість уникати швидкого виснаження ресурсів середовища, а також краще пристосовуватись до сезонних змін умов існування.

Популяції мігруючих видів закономірно змінюють місцеіснування, значно відокремлені просторово. Міграції, як і кочівлі, часто спричиняються сезонними змінами умов існування і відбуваються зазвичай за визначеними маршрутами. Міграції можуть бути *періодичними* (у перелітних птахів, прохідних риб тощо) і *неперіодичними*, пов'язаними з переселенням осілих видів унаслідок несприятливих кліматичних змін, виснаження кормової бази тощо (наприклад, міграції зграй сарани, білок і тундрових гризунів – лемінгів – у роки масового розмноження). Отже, просторова структура популяції має пристосувальний характер, бо дає змогу повніше використовувати ресурси середовища життя.

Етологічна структура популяції – це система взаємозв'язків між її особинами, що проявляється в поведінці. Особинам різних видів притаманний *поодинокий* або *груповий спосіб життя*. У першому випадку особини популяції більш-менш відокремлені просторово і збираються групами лише на період розмноження (скорпіони, сольпуги, більшість видів павуків, тетереви, качка-крижень тощо). Груповий спосіб життя пов'язаний з утворенням постійних родин, колоній, табунів, зграй тощо. Спільне існування організмів у вигляді родин, колоній, табунів, зграй, табунів дає можливість краще пристосуватись до умов існування (захист від ворогів, ефективне використання кормових ресурсів, розмноження, краще виживання молоді тощо) (мал. 28.3). Зазвичай у таких гуртах кожна особина займає певне положення (ранг), що визначає поведінку стосовно інших членів гурту, зокрема черговість доступу до їжі, можливість участі в розмноженні тощо.



Мал. 28.3. Груповий спосіб життя у тварин: 1. Самки слонів тримаються групами, допомагаючи виховувати потомство. 2. Прайд левів, у якому зазвичай один чи два самці і група самок. 3. Стадо копитних

Популяційні хвилі. Чисельність і густина популяцій, навіть за сталих умов існування, непостійні в часі, вони можуть періодично чи неперіодично змінюватись під впливом різноманітних факторів. Коливання чисельності популяцій називають *популяційними хвилями*, або *хвилями життя*. Це поняття ввів російський біолог С.С. Четвериков. Популяційні хвилі можуть бути сезонними або несезонними.

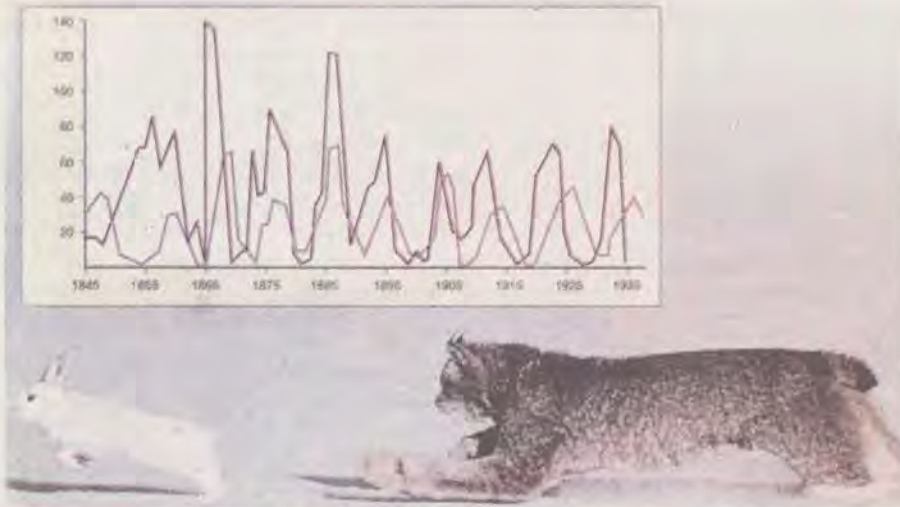
Сезонні популяційні хвилі зумовлені особливостями життєвих циклів або сезонною зміною кліматичних факторів. Так, у середовищах із чітко вираженими сезонними змінами умов існування розмноження організмів припадає на сприятливу пору року, у несприятливі періоди, навпаки, зростає смертність організмів, особливо з нетривалим періодом життя. Наприклад, більшість комах протягом року розмножується переважно з весни до осені, а з початком холодів більшість особин гине.

Несезонні популяційні хвилі можуть бути спричинені змінами різних екологічних факторів: абіотичних, біотичних, антропогенних (спрямовані протягом значного історичного періоду кліматичні зміни, інтенсивний вплив хижаків або паразитів, господарська діяльність людини тощо).

Регуляція чисельності популяцій. Будь-яка популяція теоретично здатна до необмеженого росту чисельності, якщо її не лімітують фактори середовища життя. У такому гіпотетичному випадку зростання її чисельності залежатиме від величини біологічного потенціалу.

Біологічний потенціал – це теоретичний максимум нащадків від однієї пари батьків (або однієї особини в гермафродитних організмів), що народилися за одиницю часу (місяць, рік тощо). Але народжуваність і смертність особин популяції залежать від багатьох факторів, насамперед від необхідних ресурсів (наявність їжі, води, місць розмноження тощо). За низької густоти популяції, коли наявні надлишкові ресурси, народжуваність перевищуватиме смертність, за надто високої – навпаки. Якщо густина популяції падає нижче певного рівня, здатного забезпечити зустріч особин різної статі для розмноження, то така популяція приречена на загибель. Натомість, надмірне зростання густоти призводить до виснаження ресурсів середовища життя, збільшення тиску природних ворогів тощо і також є негативним явищем.

Теоретично для кожного комплексу умов середовища життя існує певна оптимальна густина популяції того чи іншого виду, за якої народжуваність і смертність будуть врівноважувати одне одного і не спостерігатиметься ані росту, ані скорочення чисельності особин. Такий врівноважений стан популяції відповідає поняттю *ємності середовища*.



Мал. 28.4. Багаторічні спряжені коливання чисельності популяцій рисі та зайця

Ємність середовища життя – це його спроможність забезпечити нормальну життєдіяльність певній кількості особин популяції без помітних порушень довкілля. При цьому рівень споживання ресурсів має врівноважуватись їхнім відновленням. Як тільки густина популяції стає вищою або нижчою від певного оптимального рівня, у ній виникають процеси саморегуляції, що приводять цей показник у відповідність до ємності середовища та проявляються у вигляді хвиль життя.

Густина популяції залежить і від кліматичних умов. Популяції рослин і тварин, що мають тривалий період життя, характеризуються відносно повільними темпами розмноження і порівняно малою чутливістю до змін кліматичних факторів. Коливання чисельності таких популяцій значно розтягнені у часі: найвищий і найнижчий її рівні припадають раз на декілька років (мал. 28.4).

Організми з нетривалими строками життя зазвичай здатні до швидкого розмноження. Тому вони (наприклад, комахи, мишоподібні гризуни) більш чутливі до змін умов існування і їхня чисельність може значно змінюватися за незначний проміжок часу.

На коливання чисельності популяції впливають взаємозв'язки з популяціями інших видів. Так, чисельність популяцій паразитів залежить від чисельності популяції хазяїв, хижаків – від популяції здобичі тощо (мал. 28.4). Густина популяцій тварин регулюється також територіальною поведінкою. Так, у деяких ссавців (бурих ведмедів, тигрів, зубрів тощо) окремі особини чи родини охороняють певні ділянки від інших особин виду. Завдяки цьому густина популяції визначається кількістю ділянок.

Поняття про гомеостаз популяцій. Популяціям притаманні різноманітні механізми, які допомагають уникнути необмеженого росту чисельності і, таким чином, перенаселення та виснаження ресурсів середовища. Підтримання чисельності популяції на певному, оптимальному для даного середовища життя, рівні називають *гомеостазом популяції*. На гомеостаз популяцій впливають абіотичні фактори, а також міжвидові і внутрішньовидові взаємодії.

Нові терміни та поняття.

Екологічна ніша, життєві форми, популяція, популяційні хвилі, гомеостаз популяції.

- ?** **Запитання для повторення.** 1. Що таке екологічна ніша? 2. Що таке місцезнаходження виду? 3. В чому суть поняття про життєву форму організмів? 4. Схарактеризуйте поняття густота, питома біомаса та приріст популяції. 5. Що становлять собою статева, вікова та просторова структури популяції? 6. Чим відрізняються популяції осілих, кочових і мігруючих видів? 7. Що таке етологічна структура популяції? 8. Що таке сезонні та несезонні популяційні хвилі? 9. У чому суть поняття про біологічний потенціал? 10. Що таке ємність середовища життя? 11. У чому полягає гомеостаз популяції?

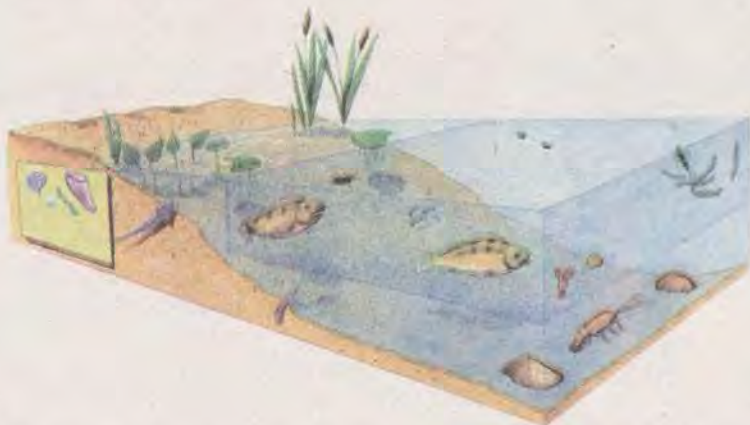
Проблемні завдання. 1. Поміркуйте, від чого залежить ступінь відокремленості популяцій одного виду. 2. Чому життєву форму вважають одиницею екологічної класифікації організмів?

§ 29. БАГАТОВИДОВІ УГРУПОВАННЯ ОРГАНІЗМІВ: БІОЦЕНОЗИ, БІОГЕОЦЕНОЗИ, ЕКОСИСТЕМИ

Аби краще засвоїти матеріал цього параграфа, слід пригадати: які організми називають автотрофами, гетеротрофами та міксотрофами? Що таке паразитизм, коменсалізм, нейтралізм?

Популяції різних видів існують у природі не відокремлено, а мають різноманітні взаємозв'язки. Завдяки цьому утворюються багатовидові угруповання – сукупності популяцій організмів різних видів, що займають певну ділянку біосфери.

Біоценоз – угруповання популяцій організмів різних видів, які населяють ділянку біосфери з однорідними умовами існування і пов'язані між собою різноманітними взаємозв'язками. Основою біоценозів є фотосинтезуючі організми (переважно зелені рослини). Межі біоценозів визначають рослинні угруповання (фітоценози). Водні біоценози розташовані в однорідних частинах водойм (мал. 29.1).



Мал. 29.1. Приклад водного біоценозу (схарактеризуйте його склад)



Мал. 29.2. Ярусність рослин (надземна і підземна)

Ділянку середовища з більш-менш однорідними фізико-кліматичними умовами, яку займає біоценоз, називають **біотопом**. Кожен біоценоз має певні характеристики. **Видове різноманіття** – це сукупність популяцій різних видів, які входять до складу певного біоценозу. Існують біоценози з незначним і багатим видовим різноманіттям. У процесах становлення і розвитку біоценозу його видове різноманіття зазвичай збільшується. Види, які входять до складу біоценозу, мають різну чисельність. Види, популяції яких найчисленніші, називають **домінуючими**. Домінуючі види рослин визначають характер біоценозу в цілому (наприклад, ковила в ковиловому степу, дуб і граб у дубово-грабовому лісі). Існує певний зв'язок між видовим різноманіттям біоценозу та ступенем домінування окремих видів: чим бідніший видовий склад, тим чіткіше виражене домінування. **Біомаса біоценозу** – це сумарна маса особин різних видів у перерахунку на одиницю площі або об'єму.



Мал. 29.3. Види славок, що різняться зонами живлення на ялині

Кожен біоценоз має видову, просторову, екологічну та інші структурні складові. **Видова структура** визначається видовим різноманіттям, співвідношенням чисельності та густоти популяцій окремих видів. **Просторова структура** – це насамперед взаєморозташування різних видів рослин – **ярусність**. Розрізняють ярусність надземну і підземну. **Надземна ярусність** зумовлена певним розташуванням надземних частин різних видів рослин за висотою, а **підземна** – їхніх кореневих систем за глибиною (мал. 29.2). Існує до п'яти надземних і підземних ярусів. Ярусне розташування знижує



Мал. 29.4. Різноманітні сапротрофи

гостроту конкуренції за світло: верхні щаблі займають переважно світлолюбні рослини, а нижні – тінювитривалі та тінюлюбні. Воно впливає на просторове розміщення популяцій тварин, які за об'єктами живлення або просторово тісно пов'язані з рослинністю (мал. 29.3).

Екологічна структура біоценозу визначається певним співвідношенням популяцій різних екологічних груп організмів (їхніх життєвих форм). За типом живлення всі організми належать до автотрофів, гетеротрофів чи міксотрофів.

Серед гетеротрофів розрізняють сапротрофів, хижаків, паразитів, фітофагів тощо.

Сапротрофи – організми, які живляться рештками організмів або продуктами їхньої життєдіяльності. Зокрема, *копрофаги* споживають послід тварин і людини (жуки-гноювики, личинки мух тощо). *Некрофаги* поїдають трупи, *детритофаги* – споживають подрібнену органіку (детрит) та мікроорганізми, які в ній містяться (мал. 29.4).

Хижацтво – міжвидові взаємозв'язки тварин (рідше – між іншими організмами та тваринами), за яких одна особина (хижак) ловить, вбиває і споживає іншу (здобич). Хижацтво досить поширене серед різноманітних груп тварин – від найпростіших до ссавців. Хижаки трапляються і серед рослин (мал. 29.5).

Фітофагія (вїдання) – міжвидові взаємозв'язки рослиноїдних тварин (фітофагів) з рослинами, якими вони живляться.

Усі популяції організмів, які входять до складу певного біоценозу, пов'язані між собою прямими та непрямыми зв'язками. *Прямі зв'язки* безпосередньо зв'язують популяції двох видів. У разі *непрямих зв'язків* популяція одного виду впливає на популяцію іншого опосеред-



Мал. 29.5. Рослини-хижаки:
1 – непентес; 2 – росичка

ковано, через популяції третього. Наприклад, хижаки, регулюючи чисельність здобичі, водночас впливають і на популяції організмів, якими живляться жертви.

Отже, між популяціями різних видів, які входять до складу певного біоценозу, існують складні і різноманітні взаємозв'язки. Їхня сукупність забезпечує функціонування біоценозу як цілісної біологічної системи та його саморегуляцію. Чим різноманітніші та розгалуженіші взаємозв'язки, тим стабільніший біоценоз (наприклад, за достатньої видової різноманітності кілька видів фітофагів краще обмежують густоту популяцій певного виду рослин, ніж один).

Біогеоценоз та екосистема. Популяції різних видів, які входять до складу біоценозу, пов'язані не лише між собою, а й з умовами фізичного середовища життя. Зокрема, вони отримують з довкілля речовини, необхідні для забезпечення процесів життєдіяльності, та виділяють туди продукти обміну речовин. Таким чином, угруповання організмів утворюють з фізичним середовищем єдине ціле – екосистему.

Екосистема – це сукупність організмів різних видів, які взаємодіють між собою і з фізичним середовищем таким чином, що всередині системи відбуваються потоки енергії та колообіг речовин, які забезпечують її видове різноманіття та створюють певну трофічну структуру.

Біогеоценоз – це певна територія з більш-менш однорідними умовами існування, населена взаємопов'язаними популяціями різних видів, які об'єднані між собою та з фізичним середовищем життя колообігом речовин і потоками енергії. Основою будь-якого біогеоценозу слугують авто-трофні організми.

Поняття «екосистема» та «біогеоценоз» як функціональні системи живих і неживих об'єктів, пов'язаних між собою різними прямими і зворотними зв'язками, досить близькі, але не тотожні.

Біогеоценоз, на відміну від екосистеми, є більш конкретним, територіальним поняттям, бо він займає обмежену ділянку з однорідними умовами існування з певним рослинним угрупованням – фітоценозом. Отже, біогеоценоз відповідає конкретній частині біосфери та слугує одиницею її просторової структури. Термін «екосистема» стосується будь-якої сукупності організмів різних видів, пов'язаних між собою харчовими зв'язками.

У структурі будь-якої екосистеми, у тому числі біогеоценозу, виділяють *біотичну* (сукупність взаємопов'язаних живих організмів – біоценоз) та *абіотичну* (умови фізичного середовища життя) частини (мал. 29.6). До абіотичної частини входять:



Мал. 29.6. Екологічна структура біогеоценозу: 1 – абіотична частина; 2 – біотична частина; 3 – біогеоценоз

- *неорганічні сполуки* (вуглекислий газ, кисень, азот, вода, сірководень тощо), які включаються в біогенну міграцію речовин;

- *органічні сполуки* (рештки організмів чи продукти їхньої життєдіяльності), які зв'язують між собою абіотичну та біотичну частини біогеоценозу;

- *кліматичний режим, або мікроклімат* (середньорічна температура, вологість, рельєф місцевості тощо), який визначає умови існування організмів.

Біотичну частину складають популяції з різних трофічних груп:

- *продуценти* – популяції автотрофних організмів, здатних синтезувати органічні сполуки з неорганічних (автотрофні і хемотрофні прокариоти, водорості, рослинні джгутікові, вищі рослини);

- *консументи* – популяції гетеротрофних організмів, які живляться іншими живими організмами (фітофаги, хижаки, паразити) або їхніми рештками (сапротрофи);

- *редуценти* – популяції гетеротрофних організмів, які живляться органічною речовиною залишків чи продуктів життєдіяльності організмів, розкладаючи її до неорганічних сполук (здебільшого бактерії та гриби).

Колообіг речовин – це обмін речовинами між абіотичною (неживою) та біотичною (живою) частинами екосистеми. Частина колообігу речовин відбувається за участі живих істот (*біогенна міграція*), інша – без них (*абіогенна міграція*).

Нові терміни та поняття. Біоценоз, сапротрофи, фітофаги, екосистема, біогеоценоз, колообіг речовин.



Запитання для повторення: 1. Що таке біоценоз і біотоп? 2. Які є структури біоценозу? 3. Що таке ярусність? 4. Які види їжі споживають сапротрофи? 5. У чому полягають хижацтво та фітофагія? 6. У чому відмінність між прямими та непрямими біоценотичними зв'язками? 7. Що таке екосистема? 8. Які організми називають продуцентами, консументами та редуцентами?

Проблемне завдання. Поміркуйте, у чому полягає відмінність між хижацтвом, паразитизмом і некрофагією.

§ 30. РІЗНОМАНІТНІСТЬ, РОЗВИТОК І ПРОДУКТИВНІСТЬ ЕКОСИСТЕМ

Аби краще засвоїти матеріал цього параграфу, слід пригадати: що таке біоритми організмів, гомеостаз і приріст популяції?

Які властивості біогеоценозів?

Становлення певного біогеоценозу – це складний і тривалий процес, під час якого живі організми різних видів адаптуються до умов фізичного середовища життя, а також один до одного. За цей час ускладнюється його структура, формуються властивості – цілісність, стійкість, здатність до самовідтворення та саморегуляції.

Цілісність біогеоценозів забезпечують взаємодії популяцій організмів всередині угруповання між собою та фізичним середовищем, що забезпе-

чують потоки енергії та колообіг речовин. *Здатність біогеоценозів до самовідтворення* зумовлена властивістю організмів відтворювати свою чисельність та умови власного існування. *Стійкість біогеоценозів* проявляється у їхній властивості протистояти несприятливим зовнішнім впливам без руйнування власної структури.

Саморегуляція біогеоценозів полягає в тому, що кількісні та якісні показники їхньої біопродуктивності, густоти видових популяцій, швидкості колообігу речовин та потоків енергії коливаються навколо певних оптимальних значень. Як регулюючі фактори діють внутрішньовидові та міжвидові зв'язки, що корегують чисельність окремих популяцій, унаслідок чого підтримується гомеостаз системи в цілому. Щойно густота популяції певного виду перевищить деякий середній (оптимальний) рівень, у біогеоценозі починають діяти регулюючі механізми (наприклад, вплив популяцій хижаків на популяції здобичі, паразитів – на популяції хазяїна, фітофагів – на популяції рослин тощо). Порушення взаємозв'язків організмів у біогеоценозах унаслідок діяльності людини можуть призвести до різкого скорочення чисельності одних видів та одночасного масового розмноження інших, зокрема шкідників лісу та сільського господарства (*наведіть приклади*).

Перетворення енергії в біогеоценозах. Функціонування будь-якого біогеоценозу пов'язане з перетворенням енергії та колообігом речовин, тобто хімічними і фізичними процесами, які забезпечують життєдіяльність біологічних систем. Біогеоценози є *відкритими системами*, тобто потребують постійного надходження речовини та енергії ззовні. Основним джерелом енергії є сонячне світло, яке фототрофи вловлюють і перетворюють на енергію хімічних зв'язків синтезованої ними органічної речовини. Частину накопиченої енергії рослини витрачають на забезпечення власних процесів життєдіяльності, інша – переходить до організмів, які споживають зелені рослини або їхні рештки (мал. 30.1).



Мал. 30.1. Перетворення енергії в екосистемі (простежте шлях сонячної енергії у цій екосистемі)



Мал. 30.2. Приклад ланцюгів живлення в наземній (I) та водній (II) екосистемах:
 П – продуценти; К I – консументи I порядку; К II – консументи II порядку;
 К III – консументи III порядку; К IV – консументи IV порядку

Гетеротрофи отримують необхідну їм енергію внаслідок ферментативного розщеплення органічних речовин. Вони засвоюють для побудови речовин свого тіла лише незначну частину енергії хімічних зв'язків їжі (10–20 %), а решта розсіюється у вигляді тепла, витрачаючись на процеси життєдіяльності. Подібне спостерігають і при поїданні фітофагів хижаками і т. п. Отже, на кожному етапі передачі енергії від одних організмів до інших більша частина її витрачається (розсіюється у вигляді тепла) і лише незначна частка перетворюється в потенційну енергію хімічних зв'язків синтезованих ними сполук.

Послідовності, у яких особини одного виду, їхні рештки або продукти життєдіяльності слугують об'єктом живлення для організмів іншого, називають *ланцюгами живлення*. Кожний ланцюг живлення складається з певної кількості ланок (мал. 30.2). Оскільки під час переходу від попередньої ланки до наступної значна частина енергії втрачається, кількість ланок обмежена і, зазвичай, не перевищує 4–6.

Популяція кожного виду займає в певному ланцюзі живлення певне положення – *трофічний рівень*. Здебільшого, першою ланкою цих ланцюгів у біогеоценозах слугують продуценти. Наступні трофічні рівні належать консументам і визначаються кількістю ланок, через яку до них надходить енергія продуцентів.

Так, рослиноїдні тварини займають наступний, після продуцентів, трофічний рівень (*консументи I порядку*), далі йде рівень хижаків, які живляться рослиноїдними видами (*консументи II порядку*) тощо.

Якщо консументи споживають різні види їжі, вони можуть перебувати на різних трофічних рівнях. Наприклад, сіра ворона може житися зерном (консумент I порядку); пташенятами зерноїдних (консумент II порядку) чи комахоїдних (консумент III порядку) видів птахів. Відмерлі продуценти, як-от: листяний опад, рештки чи продукти життєдіяльності організмів, становлять кормову базу консументів і редуцентів, які в кілька етапів розкладають органічні сполуки до неорганічних.

Таким чином, у біогеоценозі енергія у вигляді хімічних зв'язків органічних сполук накопичується на рівні продуцентів, проходить через організми консументів і редуцентів, але на кожному з послідовних трофічних

рівнів частково розсіюється у вигляді тепла. Енергія, яка зберігається в мертвій органічній речовині, значною мірою переходить у тепло внаслідок діяльності редуцентів.

Оскільки під час передачі енергії від нижчого трофічного рівня до вищого більша її частина втрачається у вигляді тепла, колообіг енергії, на відміну від колообігу речовини, неможливий: для функціонування біогеоценозу потрібне постійне надходження енергії ззовні, тому незаперечною умовою існування будь-якого біогеоценозу є наявність зелених рослин, які вловлюють сонячну енергію.

Енергія в біогеоценозах ніби поділяється на два потоки: до консументів вона надходить або від продуцентів, або від решток організмів – мертвої органічної речовини. Унаслідок цього в біогеоценозах формуються ланцюги живлення двох типів: пасовищного та детритного.

Ланцюги живлення пасовищного типу починаються від продуцентів і послідовно включають ланки консументів I, II та інших порядків і завершуються редуцентами.

Ланцюги живлення детритного типу починаються з мертвої органічної речовини (решток організмів або продуктів їхньої життєдіяльності) і продовжуються організмами, які її безпосередньо споживають (сапротрофами), якими живляться консументи, і закінчуються редуцентами.

У будь-якому біогеоценозі різні ланцюги живлення не існують окремо один від одного, а тісно переплетені завдяки тому, що представники одного і того самого виду можуть бути ланками різних ланцюгів живлення. Переплітаючись, ланцюги живлення формують *трофічну сітку* (мал. 30.3). Її існування забезпечує стійкість біогеоценозу, бо в разі коливань чисельності популяцій певних видів і навіть зникнення певних кормових об'єктів вони замінюються на інші і сумарна продуктивність біогеоценозу практично не змінюється. Отже, що розгалуженіша трофічна сітка, то стійкіший біогеоценоз.

Продуктивність біогеоценозів. Кожен біогеоценоз характеризується певною продуктивністю, яку виражають в одиницях маси або енергії. Розрізняють продуктивність *первинну* та *вторинну*, створену відповідно автотрофними та гетеротрофними організмами. При цьому продуценти значну



Мал. 30.3. Приклад трофічної сітки (охарактеризуйте окремі ланцюги живлення)

частину синтезованої продукції (40–70 % сумарної) споживають для забезпечення власних процесів життєдіяльності, а та, що залишилася, становить *чисту первинну продукцію* – приріст рослин за певну одиницю часу. Це той резерв, який можуть споживати консументи та редуценти.

Для всіх біогеоценозів характерні певні закономірності передачі енергії та біомаси між трофічними рівнями.

Правило екологічної піраміди відбиває таку закономірність: на кожному попередньому трофічному рівні кількість біомаси та енергії, що запасуються організмами за одиницю часу, значно більша, ніж на наступних. Графічно це правило можна зобразити у вигляді піраміди, складеної з окремих блоків. Кожен із цих блоків відповідає продуктивності організмів на відповідному трофічному рівні ланцюга живлення. Залежно від того, який показник покладено в їхню основу, розрізняють різні види екологічних пірамід.

Піраміда біомаси (мал. 30.4) відбиває кількісні закономірності передачі маси органічної речовини від одного трофічного рівня ланцюга живлення до іншого (продуктивність організмів при цьому виражають у одиницях маси сухої речовини). Таким чином, піраміда біомаси демонструє ту закономірність, що консументи I порядку запасують у 5–10 разів меншу біомасу, ніж біомаса продуцентів, яку вони споживають. І так далі: з кожною наступною ланкою ланцюга живлення біомаса, яку запасують організми вищого трофічного рівня, зменшується в 5–10 разів порівняно з тією, яку вони споживають.

Відповідні закономірності передачі енергії від однієї ланки ланцюга живлення до іншої демонструє **піраміда енергії**. Кожний її блок відповідає кількості хімічної енергії, яка запасується на відповідному трофічному рівні. Вона показує, що більша частина енергії при передачі з нижчого трофічного рівня на вищий витрачається у вигляді тепла, а запасується лише 10–20 % порівняно з попереднім.



Мал. 30.4. Приклади екологічних пірамід біомаси

Піраміда чисел відбиває співвідношення кількості особин на кожному з трофічних рівнів ланцюга живлення. Кількість особин, які беруть участь у ланцюзі живлення, з кожним наступним трофічним рівнем зазвичай зменшується: наприклад, хижаки мають більші розміри і відповідно меншу чисельність порівняно із здобиччю. Але у деяких випадках спостерігають протилежне явище, коли кількість особин на попередньому трофічному рівні менша, ніж на наступному. Так, зграя вовків може полювати на велику здобич (наприклад, лося), а на одному дереві можуть житись десятки, сотні і навіть тисячі особин рослиноїдних комах тощо. Таким чином, на відміну від пірамід біомаси і енергії, в деяких випадках основа піраміди чисел може бути вужчою за верхівку.

Як екологічні фактори впливають на зміни в біогеоценозах?

Будь-який біогеоценоз може нормально функціонувати лише за більш-менш стабільних умов довкілля, що потрібно для здійснення колообігу речовин. Біогеоценози певною мірою здатні до підтримання власної сталості (гомеостазу), однак у них можуть відбуватись циклічні або поступальні зміни. *Циклічні зміни* є наслідком пристосувань біогеоценозів до періодичних (добових, сезонних тощо) змін довкілля. Це явище ґрунтується на адаптації популяцій окремих видів, які можуть проявлятись як періодичні зміни густоти окремих популяцій, їхньої вікової структури, активності особин популяцій різних видів тощо.

Поступальні зміни відбуваються у разі відновлення зруйнованих біогеоценозів (наприклад, перетворення кинутих агроценозів на природні екосистеми, відтворення лісів і степів на місці згаріщ тощо) або необоротних змін у певному напрямі кліматичних умов (вологості, середньорічної температури тощо). Вони можуть приводити до заміни біогеоценозу одного типу іншим.

Спрямовані послідовні зміни угруповань організмів, які з часом приводять до перетворення самого біогеоценозу, називають *сукцесією* (мал. 30.5). Це процес саморозвитку біогеоценозів, який відбувається внаслідок взаємодії живих організмів між собою і довкіллям. Угруповання організмів,



Мал. 30.5. Приклад сукцесії: 1 – оселення лишайнику на скельній породі; 2 – заселення первинного ґрунту мохами; 3 – утворення трав'янистого рослинного покриву; 4 – формування угруповання із світлолюбних деревних і трав'янистих рослин; 5 – формування екосистеми лісу

які існують на початкових етапах сукцесії, характеризуються незначним видовим різноманіттям, слабо розгалуженими трофічними сітками, рідкими коливаннями чисельності й густоти окремих популяцій та низькою здатністю підтримувати гомеостаз популяцій. Тому вони швидко заміщуються стійкішими угрупованнями. Цей процес повторюється, аж поки не сформується багатовидовий біогеоценоз із максимально можливим в даних умовах ступенем стійкості.

Під час сукцесії збільшується видове різноманіття. Унаслідок підвищуються стійкість біогеоценозів і їхня здатність до саморегулювання. Наприклад, оселення сосни звичайної на пісках значно змінює умови існування такого угруповання: затінюючи поверхню ґрунту, сприяючи надходженню до нього органіки, утриманню ґрунтової води, вона створює можливість для оселення інших видів рослин. Тип рослинного угруповання, в свою чергу, визначає видовий склад тварин. Процес сукцесії можна спостерігати і на прикладі кинутого поля. Культурні рослини витісняються дикорослими трав'янистими, а згодом можлива поява кущів і дерев.

Сукцесії можуть бути первинними і вторинними. *Первинні сукцесії* – це поява і розвиток рослинних угруповань у місцях, де рослинності раніше не було (оселення лишайників на скельних породах або вищих рослин на піщаних узбережжях тощо). *Вторинні сукцесії* – відновлення природної рослинності після певних порушень, наприклад відновлення лісів після пожеж.

Під час сукцесії зростає видове різноманіття організмів, розгалужується трофічна сітка, поступово уповільнюються темпи приросту біомаси і споживається все більша частка первинної продукції. Процес сукцесії триває, доки біогеоценоз не досягне значної видової різноманітності, стабілізації процесів колообігу речовин і перетворень енергії. При цьому вселення нових видів або зникнення видів, які існували в біогеоценозі раніше, не змінюватимуть його середовища життя.

Сукцесія завершується формуванням *зрілих стійких біогеоценозів* зі значним видовим різноманіттям, розвиненими механізмами саморегуляції (підтримання гомеостазу) і здатністю до самовідтворення. Такі дозрілі біогеоценози перебувають у стані рівноваги з фізичним середовищем.

Що таке агроценози?

Агроценози – збуднені видами високопродуктивні угруповання рослин, тварин, грибів і мікроорганізмів, створені людиною для отримання сільськогосподарської продукції (мал. 30.6). Від природних угруповань (біоценозів) агроценози докорінно від-



Мал. 30.6. Приклади агроценозів

різняються властивостями та особливостями функціонування. Незначне видове різноманіття та погано розгалужені трофічні сітки зумовлюють слабку стійкість агроценозів (тобто здатність витримувати коливання інтенсивності чинників довкілля без різких змін структури і функцій), але високу продуктивність одного чи кількох видів у його складі. Незважаючи на те, що до складу агроценозів можуть входити представники дикої фауни та флори, без яких вони не можуть існувати, на відміну від природних біогеоценозів, в агроценозах практично відсутня саморегуляція; без постійного втручання людини вони руйнуються і зникають.

Унаслідок вирощування на значних площах протягом років однієї чи кількох рослинних культур в агроценозах можливе масове розмноження бур'янів і шкідників (комах, гризунів, паразитичних грибів тощо). Для забезпечення функціонування агроценозів людина має постійно запобігати процесам сукцесії, бо культурні рослини менш конкурентоспроможні, ніж дикі. На відміну від природних біогеоценозів, в агроценозах не відбувається колообіг речовин, бо більшу частину продукції людина вилучає у вигляді врожаю.

Створюючи агроценози, людина повинна враховувати зв'язки, що існують між організмами в природних угрупованнях, а також ті, які можуть виникати між культурними та дикими організмами при їхньому спільному існуванні.

Нові терміни та поняття. Ланцюг живлення, трофічна сітка, екологічна піраміда, сукцесія, агроценоз.



Запитання для повторення: 1. Які основні властивості біогеоценозів? 2. У чому полягає саморегуляція біогеоценозів? 3. Як відбуваються перетворення енергії в біогеоценозах? 4. Що таке ланцюги живлення та трофічні рівні? 5. Що таке первинна, вторинна та чиста первинна продукції біогеоценозу? 6. Що таке екологічна піраміда біомаси? 7. Що таке екологічна піраміда енергії? 8. Що таке сукцесії?

Проблемне завдання. Поміркуйте, які основні відмінності між біогеоценозом та агроценозом. Чому агроценози продуктивніші від природних екосистем?

Вчимося розв'язувати задачі з екології.

Задача. Показником ефективності використання рослинами сонячної енергії є коефіцієнт корисної дії (ККД) – відношення кількості енергії, яка запасається у продуктах фотосинтезу (первинній продукції), до кількості використаної енергії сонячного випромінювання. Для рису показники ККД становлять від 2,5 до 4,4. Визначте ККД фотосинтезу, якщо поле загальною площею 2 га отримує протягом доби 480 000 кДж енергії сонячного випромінювання, а приріст сухої органічної речовини за цей же час становить 12 550 кДж. Які висновки можна зробити щодо умов вирощування рису?

Алгоритм розв'язку задачі.

1. Визначаємо ефективність використання рисом за даних умов вирощування енергії сонячного випромінювання протягом доби:

$$480\,000 \text{ кДж} - 100\%;$$

$$12\,550 \text{ кДж} - x\%;$$

$$2. x : 100 = 5850 : 480\,000;$$

$$3. x = 12\,550 \cdot 100 / 480\,000 = 2,61 \%$$

Відповідь: ККД фотосинтезу за даних умов вирощування становить 2,61 %. Ці показники наближуються до нижньої межі ККД фотосинтезу для цієї рослини, тому можна зробити висновок, що дані умови вирощування не є оптимальними.

§ 31. БІОСФЕРА ТА ЇЇ МЕЖІ. РОЛЬ ОРГАНІЗМІВ У БІОСФЕРІ

Аби краще засвоїти матеріал цього параграфа, слід пригадати: які ділянки виділяють у спектрі сонячного випромінювання? Що таке колообіг речовин та потоки енергії в екосистемах?

Загальна характеристика біосфери. Планета Земля оточена оболонками (мал. 31.1) – твердою (літосферою), рідкою (гідросферою) та газоподібною (атмосферою).

Літосфера – зовнішня тверда оболонка завтовшки 50–200 км. Вона складається з поверхневого шару переважно осадових порід, сформованого за участю живих істот (вапняк, крейда, кремнезем тощо), граніту (середній шар) та базальту (нижній шар).

Сукупність усіх водойм (океанів, морів, річок, озер тощо) утворює водну оболонку – **гідросферу**, яка охоплює майже 71 % поверхні планети та в деяких місцях сягає понад 11 км завтовшки.

Атмосфера – це газова оболонка, розташована над поверхнею літосфери та гідросфери.

Поняття **біосфера** запропонував Е. Зюсс (мал. 31.2) 1875 р., а вчення про неї як частину геологічних оболонок Землі, населену живими організмами, створив український учений В.І. Вернадський (мал. 31.3). Біосфера не утворює окремої оболонки Землі, а охоплює верхню частину літосфери, всю гідросферу та нижній шар атмосфери. Вона є сукупністю всіх біогеоценозів Землі, єдиною глобальною екосистемою.



Мал. 31.1. 1. Біосфера та оболонки Землі; 2 – літосфера; 3 – атмосфера; 4 – гідросфера



Мал. 31.2. Е. Зюсс
(1831–1914)



Мал. 31.3. В.І. Вернадський (1863–1945)

У літосфері життя сконцентроване здебільшого у ґрунті. Деякі види здатні до життя в порожнинах корінних порід; найбільш різноманітне населення печер. На глибинах 2–4 км можуть існувати лише деякі групи бактерій, переважно у нафтоносних пластах. Обмеження проникнення живих істот у глиб літосфери зумовлено високою температурою (понад $+100\text{ }^{\circ}\text{C}$) гірських порід і підземних вод на глибинах 1,5–15 км. У гідросфері життя існує на будь-яких глибинах. Поширення організмів у атмосфері (переважно спор і цист) визначається положенням озонового екрану, бо вище нього практично все живе гине під дією космічного випромінювання. Максимальна висота, на якій було виявлено спори бактерій і грибів, – близько 22 км. Найвища концентрація біомаси у місцях з найбільш різноманітними умовами на межах літосфери та атмосфери, атмосфери та гідросфери, гідросфери та літосфери.

Жива речовина біосфери та її властивості. Всю сукупність організмів на планеті Земля В.І. Вернадський називав *живою речовиною*. Основними її характеристиками є сумарна біомаса, хімічний склад та енергія. Енергія живої речовини біосфери насамперед проявляється у здатності організмів до розмноження і поширення. Життя на нашій планеті має значну стійкість до змін інтенсивності різних екологічних чинників. Тому живих організмів у межах біосфери немає лише в товщі льодовиків і кратерах діючих вулканів.

Однією з властивостей живої речовини є її постійний обмін з довкіллям. Організмам необхідні певні речовини і енергія, які вони отримують з навколишнього середовища, значно змінюючи його. В результаті різні хімічні елементи надходять у живі істоти, можуть у них накопичуватись і виходити в довкілля лише через певний час або лише після загибелі.

Жива речовина (продуценти) здатна вловлювати сонячну світлову енергію, перетворюючи її на енергію хімічних зв'язків синтезованих сполук. Сумарна продукція автотрофних організмів визначає біомасу біосфери в цілому. Завдяки фотосинтезу щорічно жива речовина Землі продукує близько 160 млрд тонн сухої органічної речовини, з якої приблизно $1/3$ припадає на екосистеми біогеоценозу Світового океану, а $2/3$ – суходолу.

У чому полягають біохімічні функції живої речовини?

Жива речовина виконує різноманітні функції, які забезпечують існування біосфери як цілісної системи.

Газова функція. Організми в процесі своєї життєдіяльності впливають на газовий склад атмосфери, Світового океану та ґрунту. Аеробні істоти під час дихання поглинають кисень і виділяють вуглекислий газ. Зелені рослини, деякі найпростіші та ціанобактерії у процесі фотосинтезу погли-

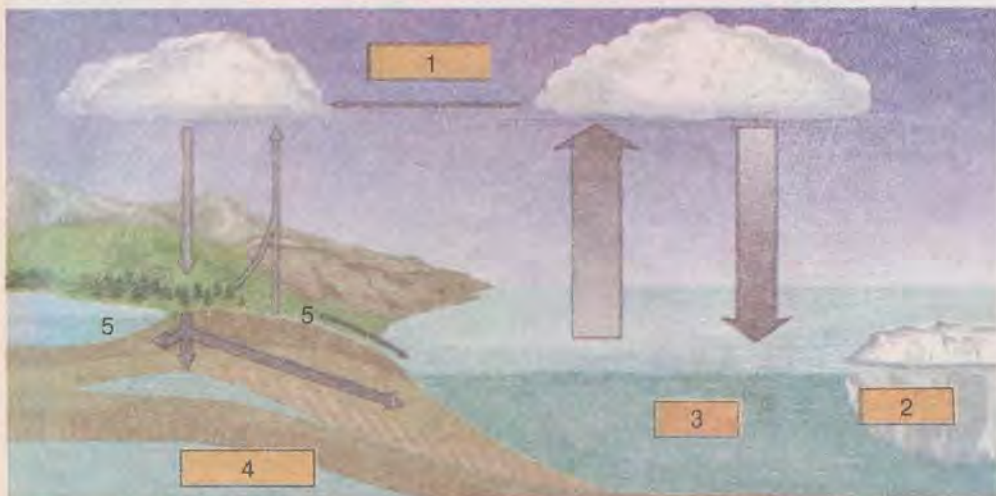
нають вуглекислий газ і виділяють кисень. Життєдіяльність організмів, наприклад певних груп прокариотів, може впливати на концентрацію інших газів (сірководню, метану, азоту тощо).

Окисно-відновна функція. За допомогою організмів у ґрунті, воді та атмосферному повітрі окиснюються чи відновлюються певні сполуки. Так, залізобактерії здатні окиснювати сполуки Феруму, сіркобактерії – Сульфору, а денітрифікуючі – відновлювати нітрати та нітрити до молекулярного азоту або оксидів Нітрогену.

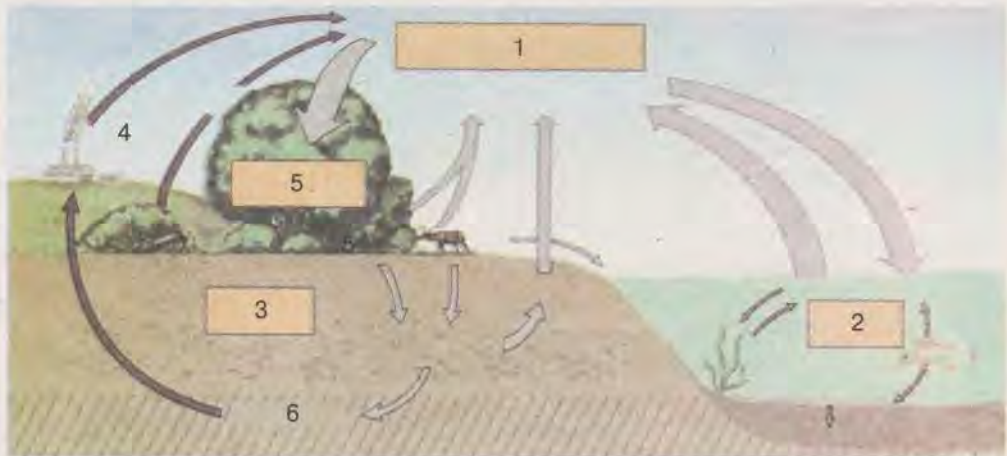
Концентраційна функція. Живі істоти можуть вбирати певні хімічні елементи з навколишнього середовища і накопичувати їх у своїх організмах. Так, моллюски, форамініфери, десятиногі раки, хребетні тварини можуть накопичувати у своїх організмах, передусім у скелетах, панцирах, черепашках, неорганічні сполуки Кальцію та Фосфору, радіолярії – Стронцію та Силіцію, бурі водорості – Йоду тощо.

Біогеохімічні цикли. Здійснення функцій живої речовини пов'язано з міграцією атомів і молекул у процесі колообігу речовин, тобто біогеохімічних циклів. У біосфері постійно триває колообіг води і всіх хімічних елементів, які входять до складу живих організмів.

Біогеохімічний цикл води (мал. 31.4). Вода є найпоширенішою хімічною сполукою в біосфері. Її сукупні запаси на Землі становлять 1,5 млрд км³. Водяна пара надходить в атмосферу під час випаровування з поверхні водойм, транспірації рослин, дихання тощо; в складі повітря її переміщує вітер. З атмосфери вода випадає у вигляді дощу або снігу. У морях та океанах її запас поповнюється завдяки стокам річок та опадів. Морські течії переносять воду різної температури на значні відстані, впливаючи на клімат певних ділянок земної поверхні. Вода спричинює геологічні явища вимивання, перенесення та відкладання речовин. Воду поглинають істоти, і вона включається у їхній обмін речовин. Організми виділяють воду з відходами життєдіяльності, під час дихання, випаровування тощо.



Мал. 31.4. Колообіг води в природі: 1 – вода атмосфери; 2 – вода льодовиків; 3 – вода океану; 4 – підґрунтові води; 5 – вода річок



Мал. 31.5. Колообіг Карбону: 1 – CO_2 атмосфери; 2 – океан; 3 – ґрунт; 4 – заводи; 5 – зелені рослини; 6 – осадові породи

Біогеохімічний цикл Оксигену. Поглинаючи молекулярний кисень (O_2) під час дихання, живі істоти забезпечують свої енергетичні потреби. Атмосферний та розчинений у воді кисень здатні окиснювати органічні рештки, а також неорганічні сполуки оболонки Землі. Частина атмосферного кисню під дією ультрафіолетових сонячних променів і електричних розрядів перетворюється на озон (O_3). Вміст кисню в нижніх шарах атмосфери становить близько 21 % і знижується зі збільшенням висоти.

Біогеохімічний цикл Карбону (мал. 31.5). Карбон входить до всіх органічних сполук – основи складу та біохімічних процесів живих організмів. Автотрофи здатні фіксувати вуглекислий газ (CO_2) і синтезувати різноманітні органічні сполуки, використовуючи для цього світлову енергію (фототрофи) або енергію хімічних реакцій (хемотрофи). Ці речовини в подальшому по ланцюгах живлення потрапляють до гетеротрофів. Карбон у живих організмах існує у вигляді органічних сполук і карбонатів, а поза ними – в органічних речовинах ґрунту, вуглекислому газі та різноманітних осадових породах (мармурі, вапняку, крейді тощо). На певний час Карбон, який міститься в цих сполуках, виділяється із біохімічних циклів, але згодом, унаслідок життєдіяльності живих організмів (дихання, виділення тощо), біогенного розкладу мертвої органіки (наприклад, процеси мінералізації, бродіння), хімічних перетворень осадових порід (вивітрювання, розчинення), він знову залучається до біогеохімічних процесів.

Біогеохімічний цикл Нітрогену. Вміст вільного газоподібного азоту (N_2) в атмосфері становить близько 79 %. З атмосфери деяка його кількість надходить у воду та ґрунт переважно у вигляді нітроген(II) оксиду (NO_2) та амоніаку (NH_3), які утворюються під впливом космічних променів, грозвих розрядів та ін. Основна частина сполук Нітрогену потрапляє у ґрунт та воду завдяки фіксації атмосферного азоту прокаріотами (азотфіксуючі бактерії, деякі ціанобактерії тощо). Нітроген у складі хімічних речовин, які можуть бути засвоєні живими організмами, має назву *фіксованого*. Він може засвоюватись безпосередньо з ґрунту зеленими рослинами або завдяки мутуалістичному співіснуванню з бульбочковими азотфіксуючими бактеріями. Зі сполук Нітрогену рослини синтезують амінокислоти, з

яких складаються білки, нуклеїнові кислоти та ін. Далі нітрогеновмісні органічні сполуки передаються по ланцюгах живлення. В результаті дисиміляції складні сполуки Нітрогену в організмах розкладаються до простіших (амоніак, сечовина, сечова кислота, гуанін тощо) та потрапляють назовні при видиху, із потом, сечею, екскрементами та ін. Білки та інші органічні сполуки Нітрогену надходять у доквілля з рештками організмів. Їх розкладають редуценти, які здійснюють *денітрифікацію* – процес відновлення нітритів (солі нітритної кислоти HNO_2) або нітратів (солі нітратної кислоти HNO_3) до молекулярного азоту або нітроген(II) оксиду. Інші мікроорганізми забезпечують реакції *нітрифікації*, завдяки яким йони амонію (NH_4^+) окиснюються до нітритів, а нітрити – до нітратів.

Яка роль організмів у перетворенні оболонок Землі?

Живі організми беруть участь в утворенні осадових порід, ґрунту, формуванні атмосфери, змінюючи оболонки Землі.

Осадові породи виникають на дні водойм унаслідок нашарування різних нерозчинних речовин, значна частина яких має біогенне походження. З решток істот, які накопичують у своїх скелетах, черепашках, панцирах карбонати, фосфати, силіцій(II) оксид, утворюються різноманітні осадові породи (вапняк, крейда, кремнезем, радіолярити, діатоміти), які часто сягають значної товщини. У накопиченні кремнеземних осадових порід (SiO_2) беруть участь одноклітинні еукаріоти – радіолярії та діатомові водорості. Так, радіолярити (осадові породи, утворені переважно зі скелетів радіолярій) представлені кременястими глинами, родовищами напівкоштовних каменів (яшми, халцедону). Поклади фосфоритів та апатитів (солі фосфатних кислот, що їх застосовують як мінеральні добрива та сировину для промисловості) утворені залишками особливих вимерлих груп морських тварин, які мали черепашки із фосфату кальцію.

Кам'яне (викопні вищі спорові) та буре (викопні голонасінні) вугілля і торф (мохи) утворилися за особливих умов перетворень відмерлих решток рослин. Поклади залізної руди – це здебільшого наслідки діяльності хемотрофних залізобактерій. Є гіпотези біогенного походження нафти, природного газу, горючих сланців тощо.

Організми беруть участь й у вивітрюванні (руйнуванні) гірських порід. Наприклад, лишайники, оселяючись на скелях, виділяють органічні кислоти, які руйнують гірські породи.

Організми забезпечують основні ґрунтоутворювальні процеси: розпад органічної речовини до мінеральних сполук, утворення гумусу та його розпад, руйнування та новоутворення мінеральних сполук. Унаслідок цього мінеральні елементи літосфери включаються у біогенну частину колообігу речовин.

Завдяки життєдіяльності організмів підтримується *газовий склад атмосфери*. Так, атмосферний кисень має фотосинтетичне походження. Рослинність Землі щорічно поглинає близько $1,7\text{--}10^8$ тонн вуглекислого газу і виділяє близько $1,2\text{--}10^8$ тонн кисню, який використовують у процесі дихання всі аеробні організми. Живі організми впливають і на концентрацію в атмосфері азоту внаслідок процесів *фіксації*, *нітрифікації* та *денітрифікації*.

Нові терміни та поняття. Біосфера, жива речовина біосфери.



Запитання для повторення: 1. Що таке біосфера та які її межі? 2. Які основні характеристики живої речовини Землі? 3. Які біогеохімічні функції живої речовини? Що таке біогеохімічні цикли? 4. Яка роль живих організмів у перетворенні оболонок Землі?

Проблемне завдання. Обґрунтуйте, чому біосфера не становить окремої оболонки Землі.

§ 32. ВПЛИВ ДІЯЛЬНОСТІ ЛЮДИНИ НА СТАН БІОСФЕРИ

Аби краще засвоїти матеріал цього параграфу, слід пригадати: які основні форми господарської діяльності людини?

У чому полягає сучасна екологічна криза?

Людина на певному етапі розвитку цивілізації та техніки почала активно перетворювати природу, а її вплив на довкілля збільшувався з кожним сторіччям, доки не став провідним екологічним фактором – *антропогенним*. Перелік екологічних проблем, породжених діяльністю людини, досить великий – зростання народонаселення, нестача продовольства, енергії, прісної води, забруднення навколишнього середовища тощо. Вони поставили людство на межу всеосяжної біосферної кризи.

Зростання чисельності населення. За підрахунками вчених, у 7-му тисячолітті до нашої ери населення Землі налічувало не більше 10 млн, на початку нашої ери – близько 300 млн, у середині XVII ст. – близько 700 млн, за XX сторіччя зросло майже вчетверо, а у 2030 р. може перевищити 9 млрд. Лише за останні 50 років населення нашої планети збільшилося вдвічі, що змушує говорити про справжній *демографічний вибух*, наслідки якого можуть бути непередбачуваними.

Зростання населення Землі та розвиток промисловості супроводжуються інтенсивним розвитком міських поселень (*урбанізація*), зокрема появою велетенських міст – *мегаполісів* (мал. 32.1). Нині у містах проживає понад 40 % населення, хоча вони займають не більше 0,5 % площі



Мал. 32.1. Мегаліс

нашої планети. Міста та їхні околиці є прикладом антропогенно зміненого природного середовища: практично повне знищення природних екосистем, високий рівень забруднення промисловими та побутовими відходами, інтенсивний рух транспорту тощо. В містах унаслідок скучення населення постійно існує високий ступінь ризику розвитку епідемій грипу, СНІДу, холери, черевного тифу (сальмонельоз), туберкульозу тощо, зараження паразитичними червами, кліщами, комахами.

Забезпечення населення Землі продуктами харчування потребує щорічного збільшення площі орних земель. Але вплив знарядь і способів обробітку, вирубування лісів, які захищають ґрунти від дії вітрів і підземних вод, та інші фактори спричиняють їхню ерозію. **Ерозія ґрунтів** – це зменшення товщі їхнього верхнього, найродючішого, шару в результаті знесення вітром або водою (мал. 32.2). Унаслідок ерозії та інших явищ (засолювання тощо) запаси родючих ґрунтів щорічно зменшуються на 24 млн т, а площа пустель лише за останні 20 років збільшилася на 100 млн га. Інша причина скорочення площі орних земель – **засолення ґрунтів** унаслідок нераціонального поливу. Надмірне зрошування спричиняє підвищення рівня ґрунтових вод, у результаті чого на поверхні ґрунту відкладаються солі, що підіймаються разом з ними.



Мал. 32.2. Ерозія ґрунту

Шкідники культурних рослин і свійських тварин знищують принаймні 50 % продукції сільського господарства. Надмірне використання пестицидів забруднює продукти харчування, питну воду, з якими вони можуть потрапляти до організму людини та свійських тварин.

Знищення лісів (мал. 32.3). Протягом останніх 10 тисяч років під впливом діяльності людини площа лісів на нашій планеті скоротилася не менш ніж на третину. Нині фітоценози деревних рослин щорічно скорочуються на 17 млн гектарів насамперед за рахунок тропічних лісів, які відіграють провідну роль у підтриманні екологічної рівноваги на нашій планеті. Як відомо, зменшення площі лісів є однією з причин накопичення в атмосфері вуглекислого газу.

Проблеми достатності енергоресурсів. Проблема енергозабезпечення тісно пов'язана з екологічним станом планети: ефективне використання енергоресурсів дає змогу знизити не тільки собівартість виробництва, а й рівень видобутку корисних копалин і тим самим зменшити рівень забрудненості довкілля. Зокрема, збільшення споживання електроенергії потребує будівництва нових електростанцій, серед яких і атомні (АЕС). Експлуатація АЕС, які діють у понад 30 країнах світу, пов'язана з вирішенням проблем їхньої безаварійної роботи, забруднення радіонуклідами довкілля, ізоляції (поховання) відпрацьованого палива тощо. Щорічно внаслідок роботи АЕС утворюється понад 70 тонн радіоактивних відходів, але надійні способи їхнього зберігання донині невідомі. Термін експлуатації контейнерів, у яких зберігається від-



Мал. 32.3. Вирубування лісів

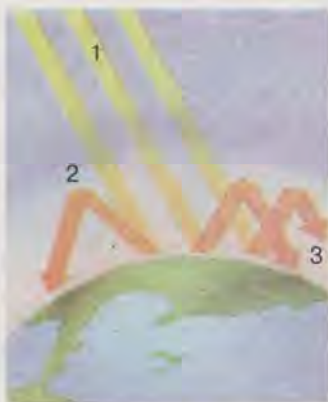


Мал. 32.4. Пожежа на АЕС «Фукусіма - 1»

відбулася у квітні 1986 р. на Чорнобильській АЕС поблизу столиці України – міста Києва. І нині, через багато років, важко спрогнозувати її наслідки, адже викиди радіонуклідів були не менші, ніж ті, що утворюються внаслідок вибуху великої атомної бомби.

11 березня 2011 р. великий землетрус стався на морському дні поблизу східного узбережжя японського острова Хонсю. Внаслідок землетрусу та викликаного ним цунамі були пошкоджені реактори атомної електростанції «Фукусіма - 1» (мал. 32.4); розпочалась пожежа. Реактори охолоджували морською водою, тому в океан потрапила велика кількість радіонуклідів, зокрема цезій-137. Період напіврозпаду цього радіоактивного ізотопу становить близько 30 років; у воді він перебуває у вигляді йонів. Цезій-137 спочатку потрапляє всередину водоростей та інших планктонних організмів; проходячи ланцюгами живлення, він накопичується в небезпечних кількостях у м'язах хижаків – лососевих та інших риб, кальмарів, восьминогів, ікрі тощо. Радіоактивний цезій в організмі людини спричинює злоякісні пухлини та променеви хворобу. Тому бажано вилучити з раціону харчування будь-які морепродукти з басейну Тихого океану, зокрема далекосхідних морів Росії.

Рівень небезпеки на АЕС «Фукусіма - 1» міжнародними організаціями визначений як максимальний («катастрофічна аварія»). Досі його надавали тільки катастрофі на Чорнобильській АЕС.



Мал. 32.5. Схема тепличного ефекту: 1 – сонячна енергія; 2 – парникові гази; 3 – тепло

працьоване паливо, дуже короткий порівняно з періодом напіврозпаду радіоактивних речовин (у деяких ізотопів він досягає понад 24 000 років), тому через певний час можливе значне забруднення довкілля. Не виключена і можливість аварій на АЕС, унаслідок яких великі території стають непридатними для проживання та господарського використання. Такі аварії були на АЕС у Три Майл Айленд (США), ядерному заводі на Уралі поблизу Єкатеринбурга (Росія), але найбільша з них

Кліматичні зміни. Діяльність людини є однією з причин змін клімату Землі. Зокрема, інтенсивний розвиток промисловості та енергетичного комплексу збільшує концентрацію вуглекислого газу в атмосфері, що в свою чергу спричиняє так званий *тепличний*, або *парниковий*, ефект (мал. 32.5): за останні двісті років уміст CO_2 збільшився на 25 %, а температура біля поверхні Землі зросла на 0,5 °С. Якщо цей процес триватиме, то вже до середини наступного сторіччя температура може зрости ще на 5 °С. Це спричинить танення льодовиків і полярних шапок, підйом рівня води Світового океану на 1–2 м, затоплення понижених місцевостей, а урагани і сухії перетворять на пустелі значні території.

Вплив діяльності людини на стан атмосфери. Забруднення атмосфери спричиняють викиди шкідливих для здоров'я людини та інших організмів відходів промислових підприємств, вихлопних газів автомобільного транспорту (H_2S та SO_2 , NH_3 та NO_2 , CO , важких металів тощо). Підприємства будівельної і вугільної промисловості (цементні та гіпсові заводи, відкриті вугільні кар'єри тощо) є джерелами забруднення атмосфери пилом. Особливу небезпеку для довкілля становлять **кислотні дощі**, спричинені забрудненням атмосфери H_2S та NO_2 . Сполучаючись із молекулами води, ці сполуки утворюють сильні неорганічні кислоти – сульфатну H_2SO_4 та нітратну HNO_3 . Кислотні дощі призводять до тяжких наслідків: гинуть екосистеми лісів та прісних водойм.

Іншою небезпекою для здоров'я людини може стати послаблення озонового екрану. Це відбувається внаслідок надходження в атмосферу хлорфторвуглецевих сполук, які використовують в охолоджувальних агрегатах, кондиціонерах, аерозольних балончиках – розпилювачах лаків, фарб, парфумів тощо.

Вплив діяльності людини на гідросферу. Діяльність людини негативно впливає на водні екосистеми. Це, зокрема, забруднення промисловими та побутовими відходами, пестицидами і добривами, які змиваються з полів, зведення гідротехнічних споруд, осушення, витік нафтопродуктів тощо (мал. 32.6). Погіршення санітарного стану водойм, а також виснаження водних ресурсів (насамперед прісних водойм і ґрунтових вод) загострює проблему питної води. Навіть очищені стічні води варто лише обмежено використовувати для потреб промисловості, енергетики, зрошення орних земель тощо.

Зникнення видів. Інтенсивний вплив людини на природні біогеоценози спричинює вимирання певних видів тварин і рослин унаслідок прямого винищення, руйнування місць їхнього існування, забруднення довкілля тощо. За підрахунками вчених, за останнє тисячоліття з нашої планети зникло понад 130 видів та підвидів ссавців, близько 260 видів і підвидів птахів, а кількість зниклих видів безхребетних тварин, рослин і грибів взагалі важко підрахувати.

Сучасний стан природних ресурсів України. Унаслідок інтенсивної господарської діяльності людини, особливо з другої половини XIX ст., природні ландшафти України зазнали значних змін. Спотворені середовища життя диких видів тварин і рослин. Нині площа, охоплена природними угрупованнями, становить лише близько 29 % території країни. Зокрема лісові масиви скоротилися до 14,3 % порівняно із 28 % у 1850 р. та 45 %



Мал. 32.6. Забруднення води нафтою

на межі I та II тисячоліть. Практично повністю знищений цілинний степ, змінено гідрологічний режим багатьох територій через побудову гребель, водосховищ, осушення боліт Полісся та обводнення територій степової зони. Зокрема внаслідок створення каскаду «штучних морів» у Дніпрі практично зникли осетрові риби через перекриття їм доступу з Чорного моря (осетер, білуга тощо). Сильне антропогенне забруднення значних територій природних екосистем хімічними сполуками, радіонуклідами створює загрозу генофонду багатого і різноманітного тваринного і рослинного світу України.

За останні 30–40 років значно зменшився вміст гумусу у ґрунтах України. Згідно з розрахунками вчених Української академії аграрних наук, щорічні втрати гумусу становлять до 1 т/га. Це пояснюють недостатнім впровадженням сучасних технологій обробітку ґрунту. Нині до 20 % ґрунтів України забруднені токсичними сполуками (радіонуклідами, важкими металами, пестицидами тощо).

В Україні зменшується чисельність видів ссавців – об'єктів полювання (лося, дикого кабана, козулі та ін.). Знижується промисел риби у водоймах.

Нові терміни та поняття. Ерозія ґрунтів, кислотні дощі.



Запитання для повторення: 1. У чому причини сучасної екологічної кризи? 2. Чим небезпечно стрімке зростання чисельності народонаселення Землі? 3. Які наслідки урбанізації для біосфери та здоров'я людини? 4. Які причини ерозії та засолення ґрунтів? 5. Яку екологічну небезпеку становлять АЕС? 6. Що таке тепличний ефект? 7. Що становлять собою кислотні дощі? 8. Як відбуваються забруднення та знищення природних водойм унаслідок господарської діяльності людини? 9. Чому багато видів вимирає в наш час?

Проблемне завдання. Оцініть сучасну екологічну ситуацію в Україні.

§ 33. ОХОРОНА БІОСФЕРИ

Аби краще засвоїти матеріал цього параграфа, слід пригадати: що таке Червона книга, природоохоронні території, екологічний моніторинг?

Які можливі шляхи подолання екологічної кризи?

Розвиток природничих наук зумовив розуміння того, що людина повинна підпорядковуватись законам природи як її складова частина, а не намагатись їх змінити (*ойкуменічний світогляд*). В.І. Вернадський ще в першій половині ХХ ст. передбачав, що біосфера переходить у новий стан – *ноосферу* під впливом наукової думки і людської праці.

Для ноосфери характерний тісний зв'язок законів природи і соціально-економічних чинників суспільства, що базується на науково обґрунтованому раціональному використанні природних ресурсів, яке передбачає відновлюваність колообігу речовин та потоків енергії. До вирішення будь-яких проблем людина повинна підходити з позицій *екологічного мислення*, тобто підпорядкування повсякденної практичної діяльності людини

законам природи та вимогам охорони природного середовища. Отже, ноосфера – це якісно нова форма організації біосфери, яка сформується внаслідок її взаємодії із людським суспільством, коли буде досягнуте гармонійне співіснування природи і людини.

Раціональне, або екологічно обґрунтоване, природокористування – це використання природних ресурсів в обсягах та способами, які забезпечують сталий економічний розвиток, що не призводить до порушення відновлювальних властивостей природи і погіршення екологічних умов навколишнього природного середовища. Ці принципи реалізують за допомогою різних заходів на державному рівні:

- встановлення лімітів використання природних ресурсів, застосування маловідходних, енерго- та ресурсозберігаючих технологій;
- здійснення заходів щодо відтворення відновлювальних природних ресурсів;
- планування розміщення виробничих та інших господарських об'єктів з урахуванням екологічної ємності відповідної території;
- збереження популяційно-видового та ландшафтного розмаїття;
- запобігання забрудненню навколишнього природного середовища;
- застосування біологічних, хімічних та інших методів поліпшення якості природних ресурсів;
- економічне стимулювання заходів щодо забезпечення раціонального використання природних ресурсів.

Альтернативні джерела енергії – це поновлювані джерела, до яких відносять енергію сонячного випромінювання, вітру, морів, річок, біомаси, теплоти Землі, та вторинні енергетичні ресурси, які існують постійно або виникають періодично у доквітлі.

Зменшенню споживання енергетичних ресурсів сприяє впровадження нових, менш енергоємних, технологій у промисловості, сільському господарстві, будівництві. Зокрема, впровадження нових систем освітлення – флуоресцентних ламп, які працюють у 10 разів довше, ніж звичайні, дасть можливість знизити споживання електроенергії у 4 рази. Економія енергетичних витрат на опалення приміщень стає можливою з розробкою нових теплоізоляційних матеріалів і технологій будівництва.

Економічно вигідне вторинне використання сировини – один з ефективних засобів захисту довкілля від промислового і побутового забруднення. Наприклад, для виплавки алюмінію з металобрухту енер-



Мал. 33.1. Приклади використання альтернативних джерел енергії: 1 – електромобіль; 2 – сонячні батареї; 3 – вітрові електростанції

гії споживається у 20 разів менше, ніж для виплавки з бокситової руди, для сталі така економія становить до 60 %, а для виготовлення паперу з макулатури порівняно з його виробництвом з целюлози – понад 25 %.

Важливе використання нових джерел енергії, зокрема біопалива. На відміну від інших природних енергетичних ресурсів (нафта, вугілля, ядерне паливо), біопаливо – поновлюване джерело енергії; його повністю розкладають мікроорганізми і тому воно безпечне для навколишнього середовища.

Охорона природи – це прикладна галузь знання про збереження стану біосфери, для якої екологія слугує теоретичною базою. Лише з розвитком екології людство поступово почало розуміти значення дослідження взаємозв'язків між організмами та їхнім довкіллям, виявлення закономірностей, які керують функціонуванням біосфери. Адже навіть незначний вплив людини на довкілля спричиняє ланцюгову реакцію, здатну призвести до непередбачених наслідків у глобальному масштабі. Щоб уникнути глобальної екологічної кризи, потрібні об'єднані зусилля всіх країн у справі охорони природного середовища.

Важливе завдання всього людства – це побудова *екологічно стабільного суспільства*, яке ґрунтується на застосуванні екологічних знань у господарській діяльності, щоб заради задоволення власних потреб не ставити під загрозу існування наступних поколінь, тобто нести відповідальність за те, в якому стані людство залишить після себе довкілля і природні ресурси.

Стратегічні принципи побудови такого суспільства розробили вчені Міжнародного союзу охорони природи та природних ресурсів (МСОП) і погодили з урядами більшості країн світу.

Для створення екологічно стабільного суспільства людство повинне:

- взяти під контроль стрімке зростання народонаселення. Прикладом вдалого вирішення цієї проблеми може слугувати Китай, у якому темпи росту населення зменшені вдвічі;

- обмежити використання невідновних ресурсів (чорне вугілля, нафта тощо) і ширше експлуатувати відновні (енергію Сонця, вітру, припливів і відпливів, гарячих джерел та ін.);

- впровадити екологічно обґрунтовані технології обробітку ґрунту для захисту його від ерозії та засолення. Зокрема, такі технології передбачають обробіток ґрунту без порушення його структури (безплучна оранка тощо), раціональне використання добрив, поливу, сівозмін (періодичних змін видів культурних рослин, які вирощують на певній ділянці), створення полезахисних лісосмуг, перехід на безпечні для довкілля методи боротьби зі шкідниками;

- для збереження та примноження лісового фонду планети припинити знищення первинних лісів і перейти до промислового використання вторинних і штучних лісонасаджень з наступним їхнім відновленням;

- зменшувати об'єми стічних вод, запроваджувати надійні способи очищення та постійний контроль за їхньою якістю, створювати замкнені системи водопостачання промислових та енергетичних об'єктів;

- здійснювати програми захисту і відновлення природних водойм.

Дані екологічних досліджень обов'язково мають бути враховані у справі акліматизації та реакліматизації видів. **Акліматизація** – пристосування певного виду до умов місцевості, де він раніше не мешкав, а **реакліматизація** – його повернення до місцевості, де він був поширений у

минулому. Під час штучного вселення певного виду необхідно прогнозувати його можливі взаємозв'язки з корінними мешканцями екосистеми (аборигенними видами). Наприклад, акліматизація медоносною бджолою в Австралії призвела до витіснення місцевого виду, позбавленого жала, а завезення туди кактуса-опунції – до заростання цією неїстівною для худоби рослиною пасовищ.

Зникнення видів місцевої фауни та флори можливе також і через те, що на них можуть переходити паразити і шкідники від акліматизованих видів. Так, спроба акліматизації волзької севрюги в Аральському морі стала причиною масової загибелі місцевого виду – аральського шипа, який почали вражати плоскі черви – паразити севрюги. Тому існують особливі *карантинні служби*, які обстежують організми, що їх ввозять у певну країну, з метою виявлення потенційно небезпечних видів.

Які основні напрями збереження різноманітності організмів?

Збереження і поліпшення стану біосфери неможливе без збереження біологічного різноманіття (біорізноманіття) організмів, які населяють нашу планету. У свою чергу, охорона біорізноманіття неможлива без всебічного вивчення видового складу організмів різних регіонів земної кулі, їхніх екологічних та морфофізіологічних особливостей, стану популяцій тощо. Для збереження видового різноманіття багато країн світу (серед яких і Україна) приєдналися до розробленої МСОП *Всесвітньої стратегії охорони природи*. Важливість охорони біологічного різноманіття нашої планети підкреслює ухвалена ООН 1992 р. «Конвенція про охорону біологічного різноманіття», а також створена на її основі «Концепція збереження біологічного різноманіття України» (1997). Для реалізації цих документів розроблено Національну програму збереження біологічного різноманіття України на 1998–2015 рр.

Її основні положення:

- збереження, поліпшення стану й відновлення природних і порушених екосистем, місцеперебувань окремих видів тварин, рослин, грибів і компонентів ландшафтів;
- сприяння переходу до збалансованого використання природних ресурсів, зменшення негативного впливу на екосистеми;
- підсилення відповідальності за збереження біологічного різноманіття підприємств і громадян, діяльність яких пов'язана з використанням природних ресурсів або впливає на стан навколишнього середовища.

Розуміння необхідності ретельного обліку рідкісних і зникаючих видів організмів зумовило створення 1948 року при МСОП постійної Комісії з видів рослин і тварин, яким загрожує зникнення. Результатом роботи комісії стало створення *Міжнародної Червоної книги*, окремі випуски якої почали видавати з 1966 р. Водночас провадять роботу зі складання так званих *Чорних списків* видів, які зникли з лиця Землі починаючи з 1600 р. Підставою для введення певного виду до Чорного списку є відсутність достовірних його знахідок принаймні протягом останніх 50 років. Створюються списки видів, які потребують охорони на теренах окремих держав, та національні Червоні книги. Перше видання *Червоної книги України* вийшло друком 1980 р., останнє – у 2009 р. Згідно із *Положенням про Червону книгу України*, прийнятим Верховною Радою 1992 р., Червона книга –



це державний документ про сучасний стан видів тварин і рослин, які перебувають під загрозою зникнення, та про заходи щодо їхнього збереження та науково обґрунтованого відтворення. До неї заносять види тварин і рослин, які постійно чи тимчасово (наприклад, перелітні птахи) мешкають у природних умовах на території України або в межах її територіальних вод. Для кожного із занесених до Червоної книги України видів наведені дані про їхнє поширення, особливості будови, функціонування, життєвий цикл, чисельність у природі, вжиті або ті, що плануються, заходи охорони тощо. Нині до Червоної книги України занесено 826 видів рослин і грибів та 542 види тварин (мал. 33.2–33.3).

Фахівці України вперше у світі розробили *Зелену книгу*, до якої заносять рідкісні і типові для певної місцевості рослинні угруповання, що потребують встановлення особливого режиму їх використання.

Види, занесені до Червоної книги, охороняють і відновлюють, зокрема на різноманітних природоохоронних територіях. Відтворення та використання цих територій, які є національним надбанням, здійснюється згідно із *Законом України «Про природно-заповідний фонд» (1992)*.

Біосферні заповідники (Асканія-Нова, Карпатський, Чорноморський, Дунайський) мають міжнародне значення і створені з метою збереження у природному стані найтипівіших природних комплексів біосфери та проведення екологічного моніторингу. У біосферних заповідниках здійснюють міжнародні наукові та природоохоронні програми.

Природні заповідники – це природоохоронні науково-дослідні установи загальнодержавного значення, які створюють з метою збереження у природному стані типових для даної місцевості або унікальних природних комплексів, вивчення природних процесів і явищ, що в них відбуваються, розробки наукових засад охорони природи. На території Ук-

Мал. 33.2. Тварини Червоної книги: 1 – хохуля звичайна; 2 – рись; 3 – дельфін-білобочка; 4 – лелека чорний; 5 – пелікан кучерявий; 6 – сорокопуд сірий; 7 – саламандра плямиста; 8 – мідянка; 9 – бражник олеандровий

раїни природні заповідники розміщені в усіх природних зонах. Так, у зоні мішаних лісів розташовані Древянський, Поліський, Рівненський, Черемоський; лісостеповий – Канівський, «Розточчя», «Медобори»; степовий – Луганський, Український степовий, Дніпровсько-Орільський, «Сланецький степ», Опукський; у Криму – Казантипський, Карадазький, Кримський, Ялтинський гірсько-лісовий, «Мис Мартьян»; в Українських Карпатах – «Горгани».

Національні природні парки – природоохоронні, науково-дослідні та культурно-просвітні установи, покликані зберігати цінні природні, а також історико-культурні комплекси та об'єкти. На їхній території за умов дотримання заповідного режиму можуть здійснюватись організований туризм і певні форми відпочинку. В Україні нині створені такі національні природні парки (подано за алфавітом): Азово-Сиваський, «Білобережжя Святослава», Білоозерський, «Бузький Гард», «Великий Луг», Верховинський, Вижницький, Галицький, Гетьманський, Голосіївський, «Гомільшанські ліси», «Гуцульщина», Дворічанський, Дермансько-Острозький, Деснянсько-Старогутський, Джарилгацький, «Залісся», Ічнянський, «Кармелюкове Поділля», Карпатський, «Кременецькі гори», Мезинський, Нижньосульський, Пирятинський, «Північне Поділля», «Подільські Товтри», Приазовський, «Приазовський», «Прип'ять-Стохід», «Святі гори», «Синевир» і «Синьогора», Сіверсько-Донецький, «Сіверсько-Донецький», «Сколівські Бескиди», Слобожанський, «Тузлівські лимани», Ужанський, Хотинський, «Чарівна гавань», Черемоський, Шацький, Яворівський.

Регіональні ландшафтні (пейзажні) парки – природоохоронні заклади місцевого або регіо-



Мал. 33.3. Рослини Червоної книги: 1 – півонія кримська; 2 – анемона; 3 – горицвіт весняний; 4 – зозулинець салепів; 5 – сон-трава; 6 – тюльпан двоквітковий; 7 – пізноцвіт осінній; 8 – пальчатокорінник травневий; 9 – тирлич безстебловий; 10 – лілія лісова; 11 – підсніжник білосніжний; 12 – зозулині черевички

нального значення, покликані здійснювати ті ж завдання, що й національні природні парки.

Заказники – природні території, створені з метою збереження і відтворення певних природних комплексів або окремих видів організмів. Наукова та деякі види господарської і культурно-просвітньої діяльності дозволені на їхній території з дотриманням вимог охорони довкілля.

Пам'ятки природи – окремі унікальні природні утворення, які мають природоохоронне, наукове, естетичне або пізнавальне значення.

Особливе місце у здійсненні природоохоронних заходів посідають **ботанічні сади та зоологічні парки**, які створюють з метою вивчення, збереження, акліматизації та ефективного господарського використання рідкісних й інших видів місцевої і світової фауни та флори. Але головне призначення цих закладів – проведення освітньо-виховної роботи, формування у населення дбайливого ставлення до природи. Найстаріший серед ботанічних садів – Ботанічний сад Харківського університету, його створено 1804 р. Найбільшу площу займає Донецький ботанічний сад – понад 275 га, а найбагатша колекція видів рослин представлена у Нікітському ботанічному саду – понад 15 000. Серед зоопарків найтривалішу історію має також Харківський (1895), а найбільше видів тварин можна спостерігати у Київському зоопарку – понад 400.

Незважаючи на збільшення загальної площі природно-заповідного фонду України, його території розташовані розрізнено. Це заважає міграціям видів, які потребують охорони, з одних охоронних територій до інших. Тому необхідне створення **екологічної мережі** – єдиної системи охоронних територій, просторово сполучених екологічними коридорами. Розвинуті європейські країни вже давно розпочали формування таких мереж, а в Україні Закон «Про загальнодержавну програму формування національної екологічної мережі України на 2000–2015 рр.» прийнятий лише 2000 р. Для цього планують збільшити частку природних екосистем у земельному фонді України до рівня, достатнього для збереження біорізноманіття нашої країни та забезпечення можливостей міграцій і поширення видів.

Природоохоронне законодавство України. Збереження і відтворення природних комплексів та окремих видів організмів неможливе без відповідної правової бази. Природоохоронна діяльність забезпечена Основним законом – Конституцією України. Питання охорони довкілля, раціонального використання природних ресурсів та загальні принципи забезпечення екологічної безпеки регулюються положеннями Закону України «Про охорону навколишнього природного середовища». Їх також регламентують Закони України «Про тваринний світ», «Про рослинний світ», «Про охорону атмосферного повітря», Кодекс України про надра, Водний, Земельний та Лісовий кодекси України. В Україні організацію охорони довкілля та загальне керівництво природоохоронними заходами здійснює Міністерство екології та природних ресурсів України.

Нові терміни та поняття.

Ноосфера, екологічне мислення, акліматизація та реакліматизація видів, Червона книга, Зелена книга.



Запитання для повторення: 1. Як учені розуміють поняття «ноосфера» та «екологічне мислення»? 2. У чому полягають основні принципи раціональ-

ного природокористування? 3. Які ви знаєте альтернативні джерела енергії? 4. Які переваги застосування біопалива в енергетиці? 5. Які основні напрями охорони природи? 6. Які шляхи побудови екологічно стабільного суспільства?

Проблемне завдання. Поміркуйте, які відмінності в природоохоронному статусі є між такими категоріями природоохоронних територій, як біосферні заповідники; природні заповідники; національні природні парки; регіональні ландшафтні (пейзажні) парки; заказники; пам'ятки природи.

Практична робота 3

Розв'язування задач з екології

Мета: скласти спрощену математичну модель взаємин хижака і жертви в угрупованні.

Задача 1. Людина має масу тіла 70 кг, з якої 60 % становить вода. Яка площа акваторії моря здатна її прогодувати, якщо в їжу споживається риба, що живиться водоростями (фітопланктоном). Продуктивність фітопланктону становить 600 г/м² сухої біомаси.

Приклад розв'язку. Для розв'язання цієї задачі використовуємо правило екологічної піраміди, згідно з яким на кожному з ланцюгів живлення запасється лише 10 % спожитої біомаси.

Визначаємо суху біомасу людини:

$$70 \text{ кг} - 100 \%;$$

$$x \text{ кг} - 40 \%;$$

$$x = 28 \text{ кг.}$$

Для створення 28 кг сухої біомаси людині потрібно спожити 280 кг риби, а рибі – відповідно 2800 кг фітопланктону.

Визначимо площу акваторії, на який мешкає відповідна маса фітопланктону:

$$2800 \text{ кг} : 0,6 \text{ кг} = 4666,6 \text{ м}^2.$$

Задача 2. Визначте продуктивність агроценозу площею 1 га (суху речовину та енергію, яка у ній запасється), якщо протягом доби рослинами створюється 560 г/м² сухої речовини, а в 1 г сухої біомаси, створеної рослинами, запасється 22 кДж енергії.

Задача 3. Маса самця сивуча (тюлень з родини Морські леви) становить 400 кг. До складу його гарему входять три самки, масою 200, 230 та 250 кг. У даному місці мешкання основу їжі сивучів становлять риби, які живляться планктоном. Чи достатньо акваторії площею 50 000 м² для нормального живлення сивучів, якщо продуктивність планктону становить 700 г/м², а вміст води у тілі тюленів становить близько 60 %?

Задача 4. Скільки корів масою 300 кг може прогодувати пасовище площею 2 га, якщо продуктивність рослин, якими вони живляться, становить 800 г/м² сухої речовини, а вміст води у тілі корови становить близько 60 %?

Задача 5. Ланцюг живлення складається з наступних ланок: рослини – миша – змія – орел-змійєд. Визначте масу миші, якщо маса орла-змійєда становить 2 кг.



ТЕМАТИЧНА ПЕРЕВІРКА ЗНАТЬ

I. Із запропонованих відповідей виберіть одну правильну:

1. Зазначте, як називають усі можливі типи співіснування організмів різних видів: а) паразитизм; б) мутуалізм; в) коменсалізм; г) симбіоз.

2. Укажіть, чим визначаються межі певного біогеоценозу: а) межами певного тваринного угруповання; б) межами певного рослинного угруповання; в) довільно; г) чітких меж не існує.

3. Визначте, як називають тип симбіозу, за якого організми різних видів отримують взаємну користь: а) паразитизм; б) коменсалізм; в) мутуалізм; г) конкуренція.

4. Зазначте, як називають просторове та трофічне положення популяції певного виду в біогеоценозі: а) місцеперебуванням; б) трофічним рівнем; в) симбіозом; г) екологічною нішею.

5. Зазначте, що таке ноосфера: а) розумова оболонка Землі; б) частина оболонок Землі, заселена живими істотами; в) новий стан біосфери, зумовлений розумовою діяльністю людини; г) сукупність усіх природоохоронних територій.

6. Укажіть типи природоохоронних територій, які функціонують в Україні: а) лише заповідники; б) лише заказники; в) лише національні природні парки; г) заповідники, національні природні парки та заказники.

II. Завдання на встановлення відповідності

1. Встановіть відповідність між видами екологічних факторів та прикладами, які їх ілюструють:

Види екологічних факторів	Приклади
А. Абіотичні	1. Уміст газів у ґрунті
Б. Біотичні	2. Взаємодія хижак–здобич
В. Антропогенні	3. Підвищений уміст радіонуклідів у ґрунті

2. Встановіть відповідність між формами симбіозу та прикладами, що їх ілюструють:

Форми симбіозу	Приклади співіснування організмів різних видів
А. Мутуалізм	1. Співіснування уссурийського тигра та лісового kota
Б. Коменсалізм	2. Мешкання малярійного плазмодія в еритроцитах
В. Паразитизм	3. Оселення рачків морських жолудів на тілі китів
Г. Нейтралізм	4. Мешкання багатоджгутикових одноклітинних тварин у кишечнику тарганів та термітів

3. Встановіть відповідність між парами видів та відносинами, які між ними можуть виникати:

Екологічні групи	Організми
А. Підосичник – осика	1. Коменсал – хазяїн
Б. Орхідеї – тропічні дерева	2. Паразит – хазяїн
В. Малярійний комар – людина	3. Кровосисний вид – живитель
Г. Малярійний плазмодій – людина	4. Хижак – здобич
	5. Мутуалістичні відносини

4. Встановіть відповідність між формами діяльності людини та їхніми наслідками:

Наслідки діяльності людини	Форми діяльності людини
А. Ерозія ґрунтів Б. Засолення ґрунтів В. Утворення озонових дірок Г. Тепличний ефект	1. Інтенсивна діяльність промисловості та транспорту 2. Викиди в атмосферу хлорфторвуглецевих сполук 3. Масове вирубування лісів 4.осушення боліт 5. Нераціональне поливання ґрунтів

III. Відкриті запитання:

1. Які рівні організації живої матерії вивчає екологія? Які розділи екології вивчають ті чи інші рівні організації живої матерії?
2. Що спільного й відмінного у механізмах регуляції чисельності популяцій тварин і рослин? Відповідь обґрунтуйте.
3. Чому стабільність біогеоценозів залежить від їхнього видового різноманіття? Відповідь обґрунтуйте.
4. Еволюція багатьох видів квіткових рослин і комах відбувалася спільно. Які спільні пристосування у них виробилися і чим вони залежать одне від одного?
5. Чому слід охороняти не окремі рідкісні або зникаючі види, а цілісні біогеоценози, до складу яких вони входять? Відповідь обґрунтуйте.
6. Чому глобальну екологічну катастрофу можна відвернути лише спільними зусиллями урядів та громадськості різних країн? Відповідь обґрунтуйте.



РОЗДІЛ V

ІСТОРИЧНИЙ РОЗВИТОК ОРГАНІЧНОГО СВІТУ

Тема

1

Основи еволюційного вчення

Під час вивчення цієї теми ви дізнаєтесь про становлення еволюційних поглядів, основні положення синтетичної гіпотези еволюції, природний добір, механізми видоутворення, сучасні уявлення про фактори еволюції. Ви також навчитеся порівнювати природний і штучний добір, географічне та екологічне видоутворення.

§ 34. СТАНОВЛЕННЯ ЕВОЛЮЦІЙНИХ ПОГЛЯДІВ



Аби краще засвоїти матеріал цього параграфу, слід пригадати: що таке модифікаційна мінливість? Які основні положення клітинної теорії?

Що таке еволюція?

Еволюція (від лат. *evolutio* – розгортання) – це процес необоротних змін будови та функцій живих істот протягом їхнього історичного існування. Наслідком еволюції є пристосованість живого до умов навколишнього середовища в будь-який момент існування. Проблеми еволюції вивчає розділ біології – **еволюційне вчення**. Це наука про фактори, механізми, загальні закономірності та наслідки еволюції.

Окремі ідеї про історичний розвиток живих істот висловлювали ще античні мислителі (мал. 34.1): давньогрецькі – Геракліт, Демокріт, давньоримські – Тіт Лукрецій Кар та інші, однак спроби науково пояснити це явище з'явилися лише на початку XIX ст.

У чому полягає еволюційна гіпотеза Ж.-Б. Ламарка?

Першу еволюційну гіпотезу створив видатний французький учений Жан-Батіст Ламарк (1744–1829) (мал. 34.2). Це була людина енциклопедичних знань і великого таланту. Він написав багатотомну працю «Флора Франції», створив систему безхребетних тварин, яка включала, поряд



Мал. 34.1. 1. Давньогрецький філософ Геракліт Ефеський (535–475 рр. до н. е.). Основна праця – «Про природу». Вважав, що світ вічний і єдиний; у ньому все змінюється і нічого не повторюється, в тому числі і жива матерія. Все підкоряється єдиному закону буття – боротьбі протилежностей. Крилаті вислови Геракліта – «все тече, все змінюється» та «в одну і ту ж річку двічі не увійти». 2. Давньогрецький філософ Демокріт (460–370 рр. до н. е.). Вважав, що життя зародилось у минулому із неживої матерії під впливом сонячного проміння. В живих організмах життя підтримують особливі «атоми вогню»; нові види з'являються внаслідок «взаємного змішування», тобто гібридизації. 3. Давньоримський поет і філософ Тіт Лукрецій Кар (99–55 рр. до н. е.). Написав філософську поему «Про природу речей». Вважав, що всі тіла складаються із різних сортів елементарних тілець – атомів та відрізняються їхніми випадковими поєднаннями. Різноманітні живі організми також утворились із таких випадкових поєднань. Проте зберігались і давали нащадків лише найбільш пристосовані істоти

із сучасними, і викопні форми. Ж.-Б. Ламарк одночасно з Р. Тревіранусом запропонував термін *біологія* (1802), обґрунтував уявлення про окрему «*область життя*» на Землі (пізніше названу *біосферою*), проводив спостереження за психічною діяльністю тварин. Еволюційну гіпотезу Ж.-Б. Ламарка прийнято називати *ламаркізмом*. Сучасники її загалом не сприйняли.

Свої еволюційні погляди Ж.-Б. Ламарк оприлюднив 1809 р. у книзі «*Філософія зоології*». Вони ґрунтуються на уявленні про те, що еволюція – це безперервний процес набуття корисних пристосувань живими організмами, які успадковуються нащадками. Вона відбувається як низка послідовних змін, що полягають в ускладненні будови і переходах від нижчого щаблю організації до вищого. Такі щаблі він назвав *градаціями*.

Нижчі градації – це бактерії та інші мікроскопічні організми, вищі – теплокровні тварини, зокрема ссавці і людина. Найвність видів, які перебувають на нижчих щаблях досконалості в кожний момент існування Землі, Ж.-Б. Ламарк пояснював тим, що *життя безперервно самозароджується* і багато організмів, які виникли пізніше, ще не встигли досягнути вищого щабля.

Нижчі організми, які не мають нервової системи, змінюються безпосередньо під впливом факторів довкілля: підводні листки рослини стрілиці стьожкоподібні (лінійні), бо їх витягує течія; на поверхні води вони округлі, щоб втриматися на плаву;



Мал. 34.2. Жан-Батіст Ламарк (1744–1829)



Мал. 34.3. Вправління органів та його результат у жирафи (за Ламарком)

нарешті, в повітряному середовищі листки жорсткі та стрілоподібні, щоб протистояти впливу вітру тощо (мал. 10.1).

Вищі організми, тобто тварини, що мають нервову систему, виробляють пристосування за схемою: зміна потреб веде до зміни звичок; зміна звичок викликає зміну дій, що зумовлює вправління одних і невправління інших органів. Органи, що вправляються, протягом низки поколінь розвиваються, а які не вправляються, зменшуються і зрештою зникають; ці зміни з покоління в покоління успадковуються. Наприклад, жирафа почала живитися листям дерев, тому весь час витягувала шию, щоб дістатися до крони: шия і передні ноги у неї видовжились, і ці набуті особливості успадкували нащадки (мал. 34.3). Неважко помітити, що Ж.-Б. Ламарк досліджував переважно *модифікаційну мінливість*.

Як рушійні сили еволюції – еволюційні фактори Ж.-Б. Ламарк визначив такі:

1. Успадкування набутих ознак. Це означає, що всякі зміни в будові чи функціях організму спадкові, виникають під впливом зовнішніх умов або внутрішніх чинників і завжди корисні для організму.

2. Внутрішнє вроджене прагнення організмів до прогресу не залежить від характеру зміни умов довкілля. Завдяки йому рівень організації організмів має підвищуватись від покоління до покоління й забезпечувати перехід на вищий рівень (наступну градацію). Прогресивним у гіпотезі Ж.-Б. Ламарка було те, що він визнавав вплив умов існування на формування ознак організмів.

Ж.-Б. Ламарк був єдиним ученим за всю історію біології, який вважав людиноподібних мавп безпосередніми предками людини. Згідно з його поглядами, сучасні шимпанзе, горили, орангутани в найближчому майбутньому перейдуть до вищої градації – людини. Критики еволюційних поглядів чомусь цю гіпотезу приписують Ч. Дарвіну, який її ніколи не підтримував.

Які успіхи біології сприяли подальшому розвитку еволюційного вчення?

Біологи першої половини XIX ст. зробили багато відкриттів, які стали системою доказів існування еволюції.

У галузях цитології та порівняльної ембріології обґрунтування клітинної теорії М. Шлейденем, Т. Шванном та Р. Вірховим, відкриття зародко-



Мал. 34.4. Відомі цитологи та ембріологи першої половини XIX ст.: 1 – Матіас Шлейден (1804–1881) – німецький ботанік, один із авторів клітинної теорії; 2 – Теодор Шванн (1810–1882) – німецький зоолог, співзасновник клітинної теорії; 3 – Рудольф Вірхов (1821–1902) – німецький цитолог і фізіолог. Уперше довів, що нові клітини виникають виключно внаслідок розмноження материнської; 4 – пам'ятник К. Беру в м. Тарту (Естонія). Карл Бер (1792–1876) – естонський і російський зоолог і ембріолог німецького походження; відкрив яйцеклітину ссавців, а також закономірності ембріонального розвитку тварин, зокрема розробив вчення про зародкові листки та їхні похідні, простежив розвиток багатьох органів; помітив, що на ранніх стадіях зародки різноманітних тварин дуже схожі, що свідчить про їх історичну спорідненість

вих листків та основних етапів ембріогенезу у хребетних тварин К. Бером (мал. 34.4) та ін. дало початок ідеї про спільність походження живих істот.

Французький учений Ж. Кюв'є (мал. 34.5), вивчаючи викопні рештки організмів, встановив послідовну зміну певних флор і фаун у минулому Землі. Він був одним із засновників *палеонтології* (науки про викопні рештки живих організмів минулих геологічних епох) та *порівняльної анатомії* тварин. Зокрема, Ж. Кюв'є довів, що кожний тип тварин має притаманний лише йому план будови (тобто докорінно відрізняється від інших типів).

Щоб пояснити послідовні зміни населення Землі, цей учений розробив *гіпотезу катастроф*. Він використав дослідження геологів – англійця Ч. Лайєля та німця К. фон Гоффа, які в 20–30-ті роки XIX ст. показали, що тривалі проміжки відносно стабільного стану біосфери історично розділені різкими та короткочасними періодами змін. Ці зміни виникають унаслідок зсуву материкових платформ, горотворчих процесів, зниження чи підвищення рівня Світового океану, що супроводжується активізацією вулканічної діяльності і пов'язаним з нею збільшенням концентрації деяких газів в атмосфері (передусім оксидів Карбону, Нітрогену, Сульфуру), затопленням або, навпаки, осушенням значних територій тощо. Катастрофи призводили до повного знищення життя; такі ділянки згідно з поглядами Ж. Кюв'є або знову заселявались організмами з інших місць, або знову створювались актом Божественного творіння і не були ніяк пов'язані зі зниклими формами. Гіпотеза катастроф стала основою цілого напрямку поглядів, що мають спільну назву *неокатастрофізм*.



Мал. 34.5. Жорж Леопольд Кюв'є (1769–1832)



Мал. 34.6. Засновники науки біогеографії: 1 – Олександр Гумбольдт (1769–1859) – знаменитий німецький мандрівник, географ і натураліст. Засновник ботанічної географії; вперше дослідив природну зональність суходолу, пояснив рослинність в горах; вивчав тваринний і рослинний світ тодішньої Російської імперії, зокрема терени сучасної України; 2 – Петро-Симон Паллас (1741–1811) – видатний німецький і російський натураліст; організував експедиції в різні частини тодішньої Російської імперії, в тому числі і на теренах сучасної України. Вивчав тваринний і рослинний світ; основна праця – багатотомна «Флора Росії» (1784–1788). 1895 р. він переселився до Криму, вивчав його природу, заснував школи для виховання садівників і виноробів. 3. Голуба сорока – вид, описаний П.-С. Палласом у 1776 р. Цей птах має дуже дивний ареал – мешкає в Східній Азії (Китай, Корея, Монголія) та на Іберійському п-ві (Іспанія і Португалія)

У кінці XVIII – на початку XIX ст. розвинулась **біогеографія** – наука про закономірності розповсюдження на земній кулі видів живих істот і їхніх спільнот – **біогеографічних комплексів**. Вона виникла завдяки організації розвиненими країнами того часу експедицій в різні куточки земної кулі. Одними із засновників біогеографії були німецькі учені О. Гумбольдт та П.-С. Паллас (мал. 34.6).

Створення систем видів живих істот наштовхнуло різних учених на думку, що ступінь подібності певних груп одна до одної визначається їх-



Мал. 34.7. 1. Видатний англійський біолог Чарльз Дарвін (1809–1882).
2. Дарвінівські (галапагоські) в'юрки. Зверніть увагу: у різних видів форма дзьоба залежить від раціону живлення

Мал. 34.8. Юстус Лібіх (1803–1873) – німецький хімік, один із засновників органічної хімії та біохімії. В екології – автор закону мінімуму. Він встановив, що з усього комплексу екологічних факторів, що діють на живий організм конкретного виду, найбільший обмежувачий вплив має той фактор, інтенсивність дії якого найбільш віддалена від оптимальної. Крім того, Ю. Лібіх показав, що продуктивність рослин залежить від того мінерального елемента, вміст якого у ґрунті найменший



нім походженням від спільного предка. Було показано, що між різними континентами, островами тощо тим більше відмінності в їхньому населенні, чим надійніше вони ізольовані одне від одного. Це явище можна пояснити тим, що в умовах ізоляції види пристосовуються до умов довкілля незалежно від видів інших місцевостей. Наприклад, молодий Ч. Дарвін (мал. 34.7, 1) під час навколосвітнього плавання відкрив, що на кожному з островів архіпелагу Галапагос мешкає свій вид дрібних пташок – в'юрків. Ці види, однак, досить близькі між собою і видом, який мешкає в тій частині Південної Америки, біля берега якої розташовані острови архіпелагу. Це явище навело Ч. Дарвіна на думку, що материковий вид свого часу розселився на архіпелаг, де внаслідок пристосувань до певних умов від нього виникли характерні для кожного острова різні види (мал. 34.7, 2).

Відомий німецький учений Ю. Лібіх (мал. 34.8) сформулював поняття про обмін речовин у природі за участю живих істот. Він встановив, що для підтримання родючості ґрунту в нього слід постійно вносити таку кількість хімічних елементів, яка вилучається рослинами. Успіхи хімії показали, що органічні речовини можуть виникати з неорганічних, а також було встановлено, що до складу живих істот входять ті самі хімічні елементи, що формують тіла неживої природи. Так було доведено хімічну єдність живої і неживої природи. Було встановлено основні класи органічних сполук, які входять до складу живих організмів, закладено основи вивчення фотосинтезу та фізіологічних процесів тварин тощо.

У першій половині XIX ст. було накопичено багато нових даних про життєдіяльність і будову живих організмів, які потребували свого теоретичного пояснення. Це і зробив видатний англійський учений Ч. Дарвін.

Нові терміни та поняття. Еволюція, неокатастрофізм, біогеографія.



Зпитання для повторення: 1. Що таке еволюція? 2. Які фактори еволюції за Ж.-Б. Ламарком? 3. Які основні досягнення біологічних наук у першій половині XIX сторіччя вплинули на розвиток еволюційних ідей? 4. У чому суть гіпотези катастроф? 5. Яке значення палеонтології для розвитку еволюційних ідей? 6. Що вивчає біогеографія? 7. Як дані біогеографії вплинули на створення основ еволюційного вчення?

Проблемне завдання. Поміркуйте, чому одночасно існують організми, що перебувають на різних рівнях організації.

§ 35. ЧАРЛЬЗ ДАРВІН ТА ОСНОВНІ ПОЛОЖЕННЯ ЙОГО ЕВОЛЮЦІЙНОГО ВЧЕННЯ

Аби краще засвоїти матеріал цього параграфу, слід пригадати: що таке мутаційна, комбінативна та модифікаційна форми мінливості?

Який внесок Чарльза Дарвіна у розвиток біологічної науки?

Чарльз Дарвін – один з найвидатніших біологів світу. Його еволюційне вчення, відоме під назвою «дарвінізм», тривалий час було основою теоретичної біології і не лише сприяло велетенським змінам у галузі вивчення життя, а й вплинуло на інші природничі науки та філософське осмислення місця людини в живій природі.

Основні положення свого вчення Ч. Дарвін розробив ще в молоді роки під час навколосвітньої подорожі на кораблі «Бігль» (1831–1836) як натураліст, спостерігаючи живу природу. Упродовж більш ніж 20 наступних років він збирав факти, опрацьовував тогочасні досягнення в різних галузях біології та селекції і лише 1859 р. виклав результати досліджень у книзі «Походження видів шляхом природного добору, або Збереження обраних порід у боротьбі за життя». У працях «Зміни свійських тварин і культурних рослин під впливом одомашнення» (1868) та «Походження людини і статевий добір» (1871) учений додатково дослідив деякі проблеми еволюції, зокрема штучний добір як основу селекції, та спробував обґрунтувати походження людини і мавп від спільних предків.

Ч. Дарвін, крім розвитку еволюційного вчення, багато і плідно працював у різних галузях біології, насамперед зоології. Він запропонував гіпотезу утворення коралових атолів, яка не втратила значення і тепер, уперше дослідив роль дощових черв'яків у ґрунтоутворенні, пристосування орхідей до запилення комахами, зробив значний внесок у вивчення сучасних і викопних вусоногих раків.

Які основні положення еволюційної гіпотези Ч. Дарвіна?

Еволюція за Дарвіном полягає в безперервних пристосувальних (*адаптаційних*) змінах видів (мал. 35.1). Він вважав, що всі сучасні види є нащадками вимерлих предкових форм. Еволюція відбувається на ґрунті *спадкової мінливості* під дією *боротьби за існування*, наслідком якої є *природний добір*.

Спадкова (невизначена) мінливість – це зміни, які виникають у кожного організму індивідуально та передаються нащадкам. Як ви пам'ятаєте, існують два типи спадкової мінливості: мутаційна та комбінативна. Від неї Ч. Дарвін відрізняв *неспадкову (визначену)*, яка проявляється у всіх особин виду однаково під дією певного чинника і зазвичай зникає у



Мал. 35.1. Різні адаптивні типи задніх кінцівок птахів (визначте, до яких умов існування птахів найкраще пристосовані ці кінцівки)

нащадків, коли ця дія припиняється. Наприклад, коні на невеликих островах чи в горах через кілька поколінь дрібнішають. При утриманні таких тварин на низинних рівнинах через кілька поколінь вони знову досягають попередніх розмірів. Капуста за нестачі вологи не формує качан. Спадкові зміни бувають корисними, шкідливими або нейтральними. Оскільки незначена (спадкова) мінливість сама по собі не має пристосувального характеру (*неадаптаційна*), то необхідне існування якогось природного механізму, який визначає ступінь пристосування організмів до умов довкілля. Цей механізм Ч. Дарвін вбачав у боротьбі за існування та природному доборі.

Боротьба за існування за Ч. Дарвіном – це вся сукупність взаємозв'язків між особинами одного чи декількох видів, а також між особинами та різними абіотичними факторами довкілля. Ідею для пояснення причини цієї боротьби він запозичив у англійського соціолога Т. Мальтуса (1766–1834) – автора першої гіпотези про народонаселення. Т. Мальтус вважав, що темпи росту населення зростають у геометричній прогресії, в той час як засоби для існування – лише в арифметичній. Це призводить до перенаселення та зубожіння, і регуляторами чисельності людськості стають голодомори, епідемії, війни тощо. Ч. Дарвін уперше звернув увагу на те, що подібні процеси відбуваються і в живій природі: здатність організмів до розмноження і, як наслідок, різке збільшення чисельності суперечить постійності ресурсів біосфери, тому значна частина нащадків приречена на загибель.

За Ч. Дарвіном, існують три форми боротьби за існування: внутрішньовидова, міжвидова та з факторами неживої природи. Він вважав, що найгострішою є *внутрішньовидова боротьба* між особинами одного виду за їжу, місця розмноження, територію тощо. Як ви пам'ятаєте, це пов'язано з тим, що особинами одного виду притаманні ї подібні вимоги до середовища життя. Наприклад, проростки сосни, що густо сходять на невеликій площі, затіняють один одного, конкурують за розчини мінеральних речовин тощо, внаслідок цього лише близько 1 % з них досягає зрілого віку (мал. 35.2, 1).

Міжвидова боротьба проявляється у змаганні між особинами різних видів. Наприклад, хижак обмежують чисельність жертв (мал. 35.2, 2), рослини різних видів змагаються за місцезростання і т. п. Чим ближчі екологічні ніші двох видів, тим гостріше проявляється конкуренція між ними.



Мал. 35.2. Форми боротьби за існування: 1 – внутрішньовидова боротьба за існування. Сосновий ліс – внаслідок внутрішньовидової конкуренції частина дерев гине; 2 – міжвидова боротьба за існування. Левиця наздоганяє свою жертву – антилопу; 3 – взаємодія із силами неживої природи: ураганний вітер на острові



Мал. 35.3. Прояви статевого добору: 1 – поєдинок самців жуків-оленів; 2 – шлюбний танок вінценосних журавлів; 3 – співає самець солов'я

Взаємодія із силами неживої природи часто призводить до загибелі значної частини особин: наприклад, сильні вітри здувають безліч крилатих комах із узбережжя на морські простори, де вони гинуть (мал. 35.2, 3).

Наслідком боротьби за існування є **природний добір**, який проявляється у переважаючому виживанні і розмноженні найбільш пристосованих до умов середовища життя організмів певного виду. Цей термін Ч. Дарвін увів аналогічно **штучному добору**, який застосовує людина для виведення нових порід тварин і сортів рослин, залишаючи нащадків найпродуктивніших особин під час селекції. Ч. Дарвін вважав, що саме природному добору притаманний творчий характер: з різноспрямованих спадкових змін залишаються лише ті, які відповідають умовам існування організмів певного виду. Накопичуючись і підсилюючись з покоління в покоління, ці зміни призводять до появи нових підвидів, видів, родів тощо.

Однією з форм природного добору Дарвін вважав **статевий добір** – явище суперництва особин однієї статі за парування з особинами іншої статі у багатьох тварин. Він проявляється в поєдинках (мал. 35.3, 1), шлюбних танцях (мал. 35.3, 2), «конкурсах» співу (співочі птахи) (мал. 35.3, 3) тощо. Переможці у цих змаганнях отримують можливість паруватися з особинами протилежної статі, переможені позбавляються можливості залишити нащадків. Унаслідок статевого добору розвинулась більшість проявів **статевого диморфізму**, завдяки чому особини різних статей зовнішньо розрізняються між собою.

Нові терміни та поняття.

Боротьба за існування, природний добір, статевий добір.



- Запитання для повторення:** 1. Чому присвячені основні праці Ч. Дарвіна? 2. Як відбувається еволюція згідно з поглядами Ч. Дарвіна? 3. Які форми боротьби за існування виділяв Ч. Дарвін? 4. Що таке природний добір? 5. Що таке статевий добір та які його наслідки?

Проблемне завдання. Поясніть з точки зору сучасної молекулярної біології виникнення спадкових змін незалежно від впливів навколишнього середовища.

§ 36. ПОДАЛЬШИЙ РОЗВИТОК ДАРВІНІЗМУ. АДАПТАЦІЯ ЯК РЕЗУЛЬТАТ ЕВОЛЮЦІЙНОГО ПРОЦЕСУ

Аби краще засвоїти матеріал цього параграфа, слід пригадати: які основні етапи онтогенезу тварин вам відомі? Що таке гомеостаз, конвергенція?

Учення Ч. Дарвіна було значно доповнене і розширене працями його послідовників і остаточно сформоване на початку ХХ ст. як закінчена система поглядів. Вона має назву *класичний дарвінізм*.

Що таке філогенез?

Найбільшу роль у розвитку дарвінізму того часу зіграв знаменитий німецький учений Ернст Геккель (мал. 36.1) – засновник *філогенетичного* (від грец. *філон* – рід, пам'ять та *генезіс* – походження) напряму дослідження еволюційних процесів, пропагандист ідей Ч. Дарвіна та дослідник різноманіття живих істот. Він звернув увагу на те, що внаслідок добору протягом історичного розвитку певної систематичної групи ті організми, які зазнали змін у процесі еволюції, передають нащадкам свої властивості. Отже, *філогенез* – це історичний розвиток як усього живого разом, так і окремих груп (видів, родів, родин і т. д. до царств включно). Для встановлення філогенезу певної групи Е. Геккель запропонував метод потрійного паралелізму: зіставлення даних палеонтології, порівняльних анатомії та ембріології.

Вивчення решток викопних організмів та їх порівняння із сучасними видами, а також будови сучасних видів між собою дають змогу виявити відмінності між ними, а також встановити напрями історичних змін в організмі певної систематичної групи: як окремих рис будови, так і типу організації в цілому. Таким чином, викопні і сучасні форми зв'язуються в єдиний *філогенетичний ряд* – послідовність історичних змін організмів у цілому чи їх окремих органів у межах певної систематичної групи (наприклад, послідовність еволюційних змін черепа і кінцівок у предків коней, черепашок молюсків тощо). Філогенетичні ряди включають у себе перехідні форми – організми, які поєднують у собі ознаки споріднених систематичних одиниць: тих, які виникли раніше, та тих, що з'явилися пізніше в процесі історичного розвитку певної групи.

Мал. 36.1. 1. Ернст Геккель (1834–1919).
2. Скелети радіолярій – морських одноклітинних тварин (малюнок Е. Геккеля).
3. Найменші птахи у світі – південноамериканські колібри (малюнок Е. Геккеля)



Про що говорить біогенетичний закон?

Е. Геккель і Ф. Мюллер незалежно один від одного відкрили **філогенетичний закон**. Він показує зв'язки між **філогенезом та онтогенезом**: індивідуальний розвиток (**онтогенез**) всякого організму – це вкорочене і стиснуте повторення історичного розвитку (**філогенезу**) даного виду. На прикладі багатоклітинних тварин було показано, що наявність однакових початкових фаз ембріонального розвитку (яйце, бластула, гастрולה) вказує на спільне походження. Так, аналіз відповідних фаз ембріонів різних класів хребетних показує наявність у них стадій розвитку зябрових щілин, хорди. Це свідчить про походження наземних хребетних від рибоподібних предків.

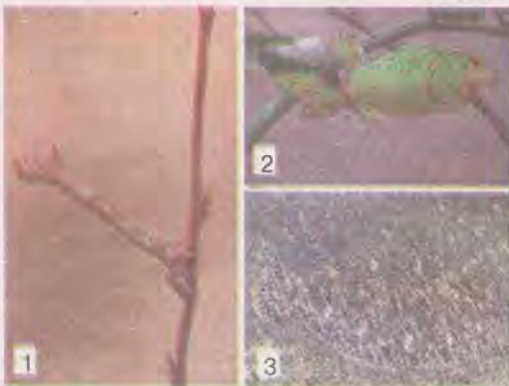
Наступні дослідження, зокрема українських учених О.А. Ковалевської, І.І. Шмальгаузена та російського О.М. Северцова, показали, що онтогенез не є точним і однозначним відображенням філогенезу. Зокрема встановлено, що під час онтогенезу повторюється будова не дорослих стадій предкових форм, а їхніх зародків і личинок. Крім того, у зародків можуть з'являтися ознаки, які є адаптаціями до умов розвитку і яких не було у предкових форм (наприклад, плацента у зародків ссавців, яйцевий зуб пташенят, яким вони розрізають шкаралупу яйця).

Що таке природна класифікація організмів?

Для пояснення походження кількох видів-нащадків від спільних предків Ч. Дарвін увів поняття **дивергенція** (від лат. *divergo* – відхиляюся, відходжу) – явище розходження ознак у нащадків спільного предка як наслідок пристосувань особин предкового виду до різних умов довкілля (пригадайте приклад з галапагоськими в'юрками; мал. 34.7, 2). Е. Геккель дійшов висновку, що всі нащадки певного виду, які виникли шляхом дивергенції, мають єдине походження (тобто монофілетичні). **Монофілія** (від грец. *monos* – один і *філе* – рід, плем'я) – походження певної систематичної групи від одного спільного предка. На підставі цього Е. Геккель запропонував принципи побудови природної (філогенетичної) класифікації, яка базується на походженні від спільного предка, та розробив спосіб графічного зображення філогенезу у вигляді філогенетичних дерев, або дендрограм (від грец. *дендрон* – дерево). Він склав перші філогенетичні схеми розвитку живих організмів.

Які бувають типи адаптацій організмів до середовища життя?

Учені дослідили різноманітні адаптації організмів та пояснили їх з дарвінівських позицій. Це, зокрема, різні види **захисних забарвлень**, форми



тіла і поведінки у різних організмів, переважно тварин, які роблять їх носіїв менш помітними для ворогів. Тварини із захисними забарвленнями і формою тіла в разі небезпеки завмирають у певній позі (мал. 36.2). У помірних широтах завдяки сезон-

Мал. 36.2. Захисні забарвлення та форма тіла тварин: 1 – гусинь метелика-п'ядуна за небезпеки завмирає, що робить її схожою на сухий сучок; 2 – паличник, що нагадує листок; 3 – камбала здатна змінювати забарвлення тіла залежно від тла морського дна

Мал. 36.3. Явище демонстрації: 1 – колорадський жук має попереджувальне яскраве забарвлення, оскільки в його крові (гемолімфі) містяться отруйні речовини, завдяки чому його практично не їдять тварини; 2 – шершень – велика (до 3,5 см завдовжки) отруйна оса з попереджувальним забарвленням; при великій кількості укусів можливий летальний наслідок; 3 – погрозлива поза павука-тарантула; 4 – погрозлива поза кобри



ним линянням ссавці і птахи набувають темного літнього чи світлого зимового забарвлення, під загальне тло довкілля. Багато тварин здатні швидко змінювати забарвлення залежно від довкілля: восьминоги, камбали (мал. 36.2), хамелеони тощо.

При **демонстрації**, навпаки, забарвлення і поведінка тварин роблять їх помітними на тлі довкілля. Попереджувальне і погрозливе забарвлення та поведінка пов'язані з різними способами захисту тварин. Наприклад, отруйні тварини (мал. 36.3) своїм яскравим забарвленням немов попереджують потенційного ворога про небезпечність контактів з ними. Для цього ж слугують погрозливими пози різних комах, павуків, змій (мал. 36.3).

Приваблюючі забарвлення та поведінка забезпечують зустріч особин різних статей, збирання зграй для полювання тощо. Утім, навіщо денному метелику-махаону яскраве забарвлення, якщо воно приваблює хижаків? Це пов'язано з тим, що тривалість життя цієї комахи становить усього близько трьох тижнів, за які цьому досить рідкісному виду потрібно знайти партнера для парування й залишити нащадків.

Мімікрія (від грец. *мімікос* – наслідувальний) – здатність до наслідування забарвлення чи форми добре захищених організмів погано захищеними. Вона ефективна лише при захисті від хижих тварин за умови, коли вид, що наслідує (*імітатор*), та вид, якого наслідують (*модель*), мешкають в одній місцевості, причому чисельність імітатора істотно нижча, ніж моделі (інакше умовний рефлекс на певний подразник, пов'язаний з неістівністю, у хижака не виробиться). Англійський ентомолог Г. Бейтс і німецький зоолог Ф. Мюллер відкрили дві форми мімікрії у тварин.

За **бейтсівської мімікрії** гірше захищений вид наслідує добре захищеного, наприклад деякі тропічні метелики-білани подібні до неістивних для птахів метеликів інших родин; наші істивні метелики несправжні пістряки нагадують отруйних для птахів справжніх пістряків тощо. Різні метелики, мухи, жуки наслідують отруйних ос та бджіл, неотруйні змії – отруйних тощо (мал. 36.4).

Суть **мюллерівської мімікрії** полягає в тому, що кілька захищених видів нагадують один од-



Мал. 36.4. Бейтсівська мімікрія: 1 – отруйна модель; 2 – неотруйний імітатор



Мал. 36.5. Мюллерівська мімікрія. Усі ці метелики отруйні; види імітаторів рідкісні, моделей – звичайні; значення наслідування полягає в тому, щоб хижаки швидше навчилися не нападати на комах з певним малюнком на крилах



Мал. 36.6. Мімікрія у рослин: квітка тропічної орхідеї, що за формою нагадує самку метелика

ного за забарвленням і формою, утворюючи «кільце»; їхні вороги, виробивши рефлекс відрази до одного з видів такого «кільця», не чіпають також і інших (мал. 36.5). Такі

«кільця» утворюють, наприклад, отруйні комахи, що мають попереджувальне червоне з чорними плямами (сонечка, клоп-солдатик та інші) або жовто-чорне (різні види ос, деякі павуки) забарвлення.

Мімікрія у рослин проявляється у виробленні окремих пристосувань, що нагадують моделі. Так, у деяких рослин квітки не мають нектарників, однак приваблюють запилювачів, нагадуючи квітки гарних нектароносців. Комахоїдна рослина непентес із Південно-Східної Азії має ловильні листки, які нагадують квітки комахозапильних рослин, для приваблення жертв – комах. Квітки деяких тропічних орхідей нагадують самок певних видів метеликів за формою, кольором і запахом. Самці приваблюються цими «самками» і запилюють їх при спробах парування (мал. 36.6).

Які успіхи порівняльної анатомії сприяли розвитку еволюційних поглядів?

Завдяки дослідженням у галузі порівняльної анатомії англійського вченого Т. Гекслі (мал. 36.7, 1), українського О. О. Ковалевського (мал. 36.7, 2) та інших були розроблені поняття про аналогії, гомології, рудименти та атавізми.

Гомології (від грец. *гомологія* – відповідність, згода) – це відповідність загального плану будови органів у представників різних видів, зумовлена їхнім спільним походженням (мал. 36.8). Часто під час адаптації до певних умов існування внаслідок дивергенції гомологічні органи значно від-

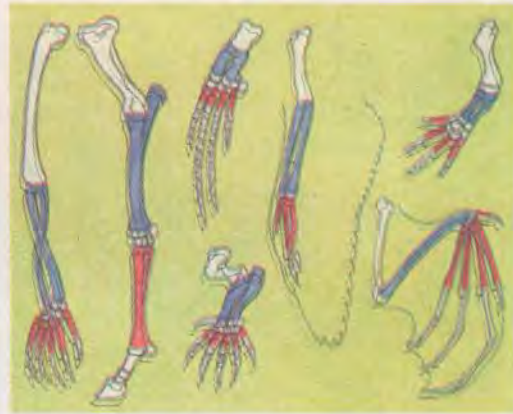


Мал. 36.7. Видатні фахівці XIX ст. у галузі порівняльної анатомії; 1 – Томас Генрі Гекслі (1825–1895) – англійський зоолог; захисник дарвінізму; 2 – Олександр Онуфрійович Ковалевський (1840–1901) – видатний зоолог; деякий час викладав у Київському університеті та очолював Севастопольську біологічну станцію. Вперше знайшов зародкові листки у безхребетних. Довів належність ланцетника до хордових тварин

різняються між собою, і їх спорідненість можна встановити лише на основі досліджень онтогенезу тощо. Приклад гомологічних органів тварин – це передні кінцівки (нога, крило, рука тощо) різних наземних чи вторинноводних (ласти) хребтних, які виникли від грудних плавців кистеперих риб. У рослин гомологічні корінь та його видозміни (коренеплід, бульбокорінь та інші) тощо.

Аналогії (від грец. *аналогія* – подібність) – це зовнішня подібність за будовою різних структур видів, які мають різне походження, однак виконують однакові функції (мал. 36.9). У тварин це, наприклад, крила птахів і комах; зябра риб і ракоподібних. Аналогічні органи рослин – колючки, які бувають стеблового (глід) чи листкового (барбарис, кактуси) походження; стеблові бульби (видозміна пагона) та бульбокорені (видозміна кореня) тощо. Аналогічні органи виникають унаслідок **конвергенції** – сходження ознак. Конвергенція проявляється в результаті пристосування до однакових умов існування в неспоріднених організмів.

Рудименти (від лат. *рудиментум* – зачаток, першооснова) – це недорозвинені чи спрощені органи або їхні частини (порівняно з подібними утвореннями предкових форм), які в процесі історичного розвитку виду втратили свої функції (мал. 36.10). Вони притаманні всім особинам певного



Мал. 36.8. Гомологічні органи (застосувавши знання, здобуті на уроках з біології у 8-му класі, та власний досвід, визначте, яким тваринам належать зображені кінцівки)



Мал. 36.9. Аналогічні органи (I–IV)



Мал. 36.10. Приклади рудиментів

виду, наприклад залишки тазового поясу китів; очі тварин, що мешкають в умовах слабкого освітлення (ґрунту – кріт, сумчастий кріт, сліпаки тощо, печер – протей, багато глибоководних тварин). Апендикс (червоподібний відросток сліпої кишки) та хвостові (куприкові) хребці – рудиментарні органи людини. У верблюжій колючки рудименти листків помітні у вигляді лусочок; у квіток злакових оцвітина також зменшена до лускоподібних утворів. Рудиментарні органи нормально закладаються під час ембріонального розвитку, однак згодом їх розвиток припиняється і вони залишаються у недорозвиненому стані. Ці органи або взагалі не виконують жодних функцій (наприклад, мигальна перетинка ока людини – залишок третьої повіки, розвиненої у земноводних, плазунів та птахів), або ж беруть на себе нові функції (так, дзижчальця – рудиментарна друга пара крил двокрилих комах – забезпечують рівновагу під час польоту).



Мал. 36.11. Приклад атавізму

Атавізми (від лат. *atavis* – предок) – прояв у окремих представників виду рис, притаманних їхнім предкам (мал. 36.11). Наприклад, у людини – це наявність хвоста, густого волосся на всьому тілі, розвиток додаткових пар молочних залоз. У безногих ящірок (веретільниця) інколи помітні недорозвинені кінцівки. Так само у китоподібних інколи спостерігають недорозвинену задню пару кінцівок.

Вивчення рудиментів та атавізмів дає змогу дослідити риси спорідненості між організмами. Наприклад, наявність рудиментів тазового поясу у китів та удавів свідчить про походження від предків з добре розвиненими кінцівками. А наявність мигальної перетинки чи рудиментів ребер на поперекових хребцях у ссавців дає змогу припустити їхні родинні зв'язки з певними групами викопних плазунів.

З чим пов'язана криза дарвінізму в другій половині XIX – на початку XX сторіччя?

Ще за життя Ч. Дарвіна його еволюційні погляди були різко розкритиковані різними вченими. Насамперед залишалась невідомою природа *спад-*

Мал. 36.12. Герберт Спенсер (1820–1903) – англійський філософ і соціолог; вважав, що поступовий еволюційний процес адаптацій до довкілля притаманний не тільки живій матерії, а й людському суспільству та Всесвіту в цілому. В двотомній книзі «Принципи біології» (1864 та 1867 рр.) пропонував ідеї дарвінізму; автор терміну «виживання найбільш пристосованих»



кової мінливості. Вважали, що риси гібридів мають проміжний характер між батьківськими і материнськими ознаками (наприклад, гібрид коня й ослиці – мул має риси обох батьків тощо). Виходячи з цього, англійський натураліст Ф. Дженкін дійшов висновку, що прояв будь-якої виниклої корисної ознаки буде зменшуватись, доки через ряд поколінь безслідно зникне. Отже, як він вважав, природний добір неможливий. Ч. Дарвін не зміг спростувати цього твердження і назвав його «жахом Дженкіна».

Сучасник Дарвіна, відомий англійський філософ Г. Спенсер (мал. 36.12) стверджував, що неспрямовані спадкові зміни певних частин організму ведуть до порушення його гомеостазу, тобто до загибелі. Крім того, він вважав, що саме поняття «добір» є не що інше, як цілеспрямований вольовий акт, який здійснює розумна істота, наприклад штучний добір під час селекції. Тому саме поняття природного добору неправильне, бо в природі не існує свідомої добираючої сили.

Повторне відкриття на початку ХХ сторіччя законів Г. Менделя і формування понять «ген» та «мутація» привели дослідників до висновку, що добір, подібно до сита, відокремлює життєздатні фенотипи від нежиттєздатних і, фактично, його можна замінити словом *елімінація*.

Елімінація (від лат. *еліміно* – видаляю) – загибель особини до моменту настання здатності до розмноження.

Елементарною одиницею еволюції класичний дарвінізм вважав особину, яка під дією добору в процесі боротьби за існування може залишити або не залишити плідних нащадків. Згодом це положення було переглянуто й елементарною одиницею еволюції стали вважати популяцію.

Нові терміни та поняття.

Дивергенція, мімікрія, гомологічні та аналогічні органи, рудименти, атавізми, елімінація.

Запитання для повторення: 1. У чому суть класичного дарвінізму? 2. Який внесок Е. Геккеля у розвиток дарвінізму? 3. Яка роль захисного забарвлення та форми тіла? 4. У чому біологічна суть попереджувального і погрозового забарвлень і поведінки? 5. Що таке мімікрія? Які різновиди мімікрії вам відомі? 6. Які органи називають гомологічними та аналогічними? 7. Що таке рудименти та атавізми?

Проблемне завдання. Поміркуйте, як можна пояснити явище атавізму з позицій сучасної генетики.

§ 37. ОСНОВНІ ПОЛОЖЕННЯ СИНТЕТИЧНОЇ ГІПОТЕЗИ ЕВОЛЮЦІЇ



Аби краще засвоїти матеріал цього параграфа, слід пригадати: які закономірності спадкової мінливості відкрив Г. Мендель? Що зумовило кризу дарвінізму на початку ХХ століття? Що таке норма реакції? Що таке генофонд, фенотип і фени? Що таке підвид?

Невирішені проблеми загальної біології початку ХХ сторіччя дали поштовх для створення низки гіпотез, серед яких для подальшого розвитку еволюційних поглядів першорядне значення мали синтетична гіпотеза еволюції та гіпотеза неокатастрофізму.

У чому суть синтетичної гіпотези еволюції?

Синтетична гіпотеза еволюції – це комплекс понять про еволюційний процес, що склалися в 20–50-х роках ХХ сторіччя. Серед її творців були видатні вчені з різних країн світу (мал. 37.1). Її було розроблено як наслідок поєднання уявлень про мутації як єдине джерело спадкової мінливості, популяцію як елементарну одиницю еволюції та дарвінівських уявлень про боротьбу за існування та природний добір. Основні положення цієї гіпотези такі:

1. Єдиним джерелом спадкової мінливості є мутації.
2. Усі еволюційні перетворення відбуваються в популяціях – елементарних одиницях еволюції.



Мал. 37.1. Видатні вчені, які зробили вагомий внесок у розвиток синтетичної гіпотези еволюції: 1 – Сергій Сергійович Четвериков (1880–1959). Російський учений, засновник генетики популяцій. Розробив учення про популяцію як елементарну одиницю еволюції. Ввів термін «хвилі життя»; 2 – Феодосій Григорович Добржанський (1900–1981). Американський генетик. Закінчив Київський національний університет імені Тараса Шевченка і певний час працював у ньому. Зробив кілька відкриттів у галузі вивчення мутацій і мутагенезу. Досліджував основні особливості мікроеволюційних процесів. Засновник фенетики (від грец. *файно* – являю, знаходжу) – науки про прояв і розподіл фенів, тобто різних станів певної ознаки в популяції; 3 – Олексій Миколайович Северцов (1866–1936) – російський зоолог; з 1902 по 1911 р. працював професором у Київському університеті Св. Володимира (нині – імені Тараса Шевченка). Автор концепції про біологічний прогрес і шляхи його досягнення (ароморфози, ідіоадаптації, дегенерації). Розробив основи сучасної порівняльної анатомії хребетних тварин; 4 – Іван Іванович Шмальгаузен (1884–1963). Видатний український учений, спеціаліст у галузі еволюційної морфології та порівняльної анатомії та ембріології хордових тварин. Закінчив у 1907 р. Київський університет Св. Володимира (нині – імені Тараса Шевченка), згодом працював у ньому професором. У 1930–1941 рр. очолював Інститут зоології НАН України, який носить його ім'я

3. Елементарними факторами еволюції є боротьба за існування, хвилі життя, ізоляція, дрейф генів.

4. Існують три види еволюційного процесу: мікроеволюція, видоутворення та макроеволюція.

5. Рушійною силою еволюції є природний добір, який діє на сукупність фенотипів популяції. Природний добір буває стабілізуючим, рушійним і розриваючим (дизруптивним).

6. Будь-яка систематична група організмів може або процвітати (перебувати у стані біологічного прогресу), або вимирати (перебувати у стані біологічного регресу). Біологічний прогрес досягається за рахунок змін у будові: ароморфозів, ідіоадаптацій чи загальної дегенерації.

7. Процес еволюції необоротний, тобто при поверненні умов довкілля до попереднього стану адаптації кожного разу розвиваються заново, а не відтворюються попередні.

Чому популяцію вважають елементарною одиницею еволюції?

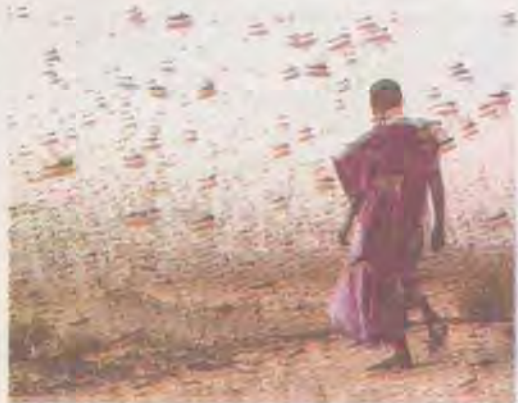
Синтетична гіпотеза еволюції розглядає популяцію як елементарну одиницю еволюції, бо в ній відбуваються всі основні еволюційні процеси: спадкова мінливість, боротьба за існування, природний добір, хвилі життя (популяційні хвилі), ізоляція, дрейф генів. Окремі особини, які складають популяцію, не мають власної еволюційної долі, бо всі еволюційні події здійснюються під час зміни поколінь.

Елементарними факторами еволюції, на думку творців синтетичної гіпотези, є хвилі життя, дрейф генів та ізоляція.

Пригадайте, *хвилі життя (популяційні хвилі)* – це коливання чисельності особин популяції, характерні для всіх видів. Вони можуть залежати від циклу розвитку виду і бути зумовлені генетично, наприклад сезонні коливання чисельності однорічних рослин, комах тощо, або викликані змінами інтенсивності екологічних факторів (умови зимівлі, прес хижаків, паразитів, наявність їжі тощо), мати періодичний чи неперіодичний характер (мал. 37.2).

Еволюційне значення хвиль життя полягає в тому, що при зменшенні або збільшенні чисельності особин частка тих чи інших алелів у генофонді популяції може змінюватись незалежно від ступеня пристосованості організмів. Наприклад, під час суворої зими вимерзають організми верхніх шарів ґрунту і залишаються лише ті з них, що випадково потрапили в місця, де замерзання менш інтенсивне (наприклад, у затішку, де вітер не здуває сніг, тощо). Таким чином, хвилі життя є одним з чинників, здатних спричинити зміни генофонду популяцій.

Мал. 37.2. Хвилі життя можна простежити на прикладі перелітної сарани. У разі масового розмноження сарана збирається у велетенські зграї і перелітає з місця на місце, видаючи всю зелену рослинність на своєму шляху. Стимулом до гуртування слугує висока густина популяції. Якщо густина популяції невелика, то сарана веде поодинокий спосіб життя



Дрейф генів – випадкова та неспрямована зміна частот зустрічальностей певних алелів та їхніх поєднань у генофондах популяцій, яка не має пристосувального характеру. Найчіткіше це явище виявляється у нечисленних популяціях завдяки обмеженню вільного схрещування. І навпаки, чим вища чисельність популяції, тим менш значна роль дрейфу генів у зміні частот зустрічальності алелей та їхніх поєднань.

Розробив учення про дрейф генів як елементарний фактор еволюції американський генетик Сьюел Райт (1889–1982). Він виконав такі дослідження. У пробірці з поживним середовищем С. Райт помістив по два самці та дві самки дрозофіли, гетерозиготні за певним геном (запишемо їхній генотип як Aa , при цьому нормальний алель – дикий тип – позначимо як A , а мутантний – як a). Отже, у цих штучних мікропопуляціях частоти зустрічальностей обох алелів дорівнювали 50%. Через деякий час, за який змінилося декілька поколінь дрозофіл, виявили, що в деяких мікропопуляціях усі особини стали гомозиготними за рецесивним алелем a , в інших – за домінантним алелем A , а в інших збереглися обидва алелі, але співвідношення частот їхніх зустрічальностей відрізнялося від подібних показників на початку експерименту. Цей дослід показав, що в нечисленних популяціях частоти зустрічальностей алелів та їхніх поєднань можуть різко і неспрямовано змінюватись. При цьому може зберігатись мутантний алель, незважаючи на те, що він знижує пристосованість особин.

Однією з причин дрейфу генів є популяційні хвилі. Найчіткіше це виражене в організмів із швидкою зміною поколінь (наприклад, комах, кліщів, однолітніх рослин). При цьому густина популяції зменшується через загибель частини особин з випадкових причин, незалежно від ступеня їхньої пристосованості до умов довкілля, що значно змінює частоти зустрічальностей різних алелів та їхніх поєднань.

Отже, дрейф генів може мати такі наслідки. *По-перше*, в популяціях, особливо нечисленних, може зростати частота зустрічальностей гомозигот. Це зумовлено підвищенням ймовірності спорідненого схрещування, наслідком якого є зростання частки гомозигот. *По-друге*, у популяції тривалий час може зберігатись мутантний алель, який знижує пристосованість особин. *По-третє*, завдяки популяційним хвилям може швидко збільшуватись частота зустрічальностей одних алелів, тоді як інші взагалі можуть бути втрачені. Отже, унаслідок дрейфу генів популяції, які спочатку мали подібну генетичну структуру, можуть з часом усе більше за нею розрізнятись, незалежно від змін умов існування. Про інтенсивність дрейфу генів судять, виходячи із зростання частки гомозигот.

Дрейф генів як фактор еволюції має особливе значення при заселенні нових територій, наприклад островів. Зазвичай на них потрапляє невелике число особин одного виду з різними генотипами, і тому генофонд такої популяції з покоління до покоління все більше відрізнятиметься від генофондів вихідних популяцій. Під час дрейфу генів певні поєднання алелів виявляються корисними та зберігаються у нащадків; тому зміни генофондів мають пристосувальний характер.

Ізоляція – умови, за яких схрещування між особинами одного виду стає неможливим. Розрізняють кілька форм ізоляції. За *географічної ізоляції* різні популяції роз'єднані непрохідним для них географічним

Мал. 37.3. Приклади екологічної ізоляції: 1–5 – місця нересту різних стад севанської форелі

бар'єром. Наприклад, якщо річка чи гірський хребет виникають на території між двома популяціями рівнинного виду, нездатного плавати чи літати, коли один лісовий масив поділяється на два степом тощо.

Екологічна ізоляція відбувається, якщо всередині популяції виникають певні форми (раси), кожна з яких має відмінні вимоги до умов середовища життя. Часто виникають внутрішньовидові групи тварин, які відрізняються характером їжі. Наприклад, одні раси жука горохової зернівки живляться насінням гороху, інші – квасолі тощо. В період розмноження ці раси між собою не контактують завдяки різним місцезростанням кормових рослин.

Ізоляція може виникнути через різні строки розмноження особин одного виду в різних умовах. Наприклад, різні рослини лучних трав певного виду цвітуть залежно від часу весняної повені: особини, що довше перебували під водою, цвітуть пізніше від тих, які взагалі не були затоплені чи перебували під водою короткий час.

Ізоляція часто залежить від особливостей поведінки. Наприклад, в озері Севан (Вірменія) мешкає кілька стад форелі, які живляться разом, однак кожне стадо на нерест прямує в особливе місце (мал. 37.3).

Певні форми ізоляції можуть діяти незалежно одна від одної і водночас у різних популяціях одного виду. Еволюційне значення ізоляції полягає в тому, що за відсутності обміну алелями між популяціями певного виду в генфонді кожної з них виникають різні мутації та змінюються частоти зустрічальностей алелів, за рахунок чого популяції пристосовуються до умов довкілля незалежно одна від одної. Отже, ізоляція – це необхідна умова розходження ознак всередині одного виду.

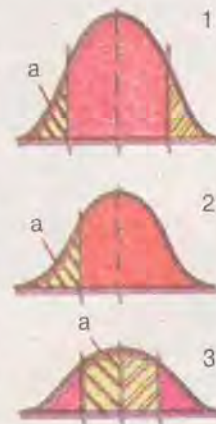


Які відомі форми дії природного добору?

Залежно від спрямування адаптаційних змін організмів природний добір буває стабілізуючим, рушійним і розриваючим (дизруптивним) (мал. 37.4).

Стабілізуючий добір проявляє себе в постійних умовах довкілля. Він підтримує сталість певного фенотипу, найбільш відповідного навколишньому середовищу. Натомість відкидаються будь-які зміни, як менш адаптаційні, тим самим звужуючи *норму реакції* (тобто межі модифікаційної мінливості). Наприклад, два сучасні види кистеперих риб – латимерії (мал. 37.5) – дожили до наших днів, оскільки мешкають на значних глибинах, де умови існування досить постійні.

Рушійний, або спрямований, добір відбувається в разі змін у навколишньому середовищі або під час пристосувань до нових умов при розширенні ареалу. Він сприяє змінам мінливості в певному напрямі, зсуваючи



Мал. 37.4. Форми природного добору: 1 – стабілізуючий; 2 – рушійний; 3 – розриваючий (а – загибель особин)



Мал. 37.5. Два сучасні види латимерій



Мал. 37.6. Дія розриваючого (дизруптивного) добору: різні форми забарвлення сонечка дво-крапкового; форми з червоними надкрилами (1) краще пристосовані до дії підвищених температур, а з чорними (2) – до дії низьких

чок, жук-гнойовик, сумчасті та плацентарні кроти тощо).

Розриваючий, або дизруптивний, добір (від лат. *дизруптус* – розірваний) спрямовує мінливість у двох, рідше кількох, різних напрямках, однак не сприяє середнім (проміжним) станам ознак (мал. 37.6). Наприклад, у популяціях комах океанічних островів, де постійно дме сильний вітер, унаслідок дизруптивного добору є особини без крил або з дуже добре розвинутими крилами, які здатні протистояти здуванню, а комахи із середнім ступенем розвитку крил зникли. Отже, цей добір спричиняє виникнення кількох фенотипних форм у популяції (**поліморфізму**), що сприяє її пристосуванню до нестабільних умов довкілля.

Що таке мікроеволюція? Яке її значення для еволюції організмів?



Мікроеволюція – сукупність еволюційних процесів, які відбуваються в популяціях одного виду.

Згідно із синтетичною гіпотезою еволюції, єдиним джерелом спадкової мінливості є мутації. Природний добір спрямовує різні елементарні спадкові зміни фенотипів (фени), що виникли внаслідок мутацій, на шлях утворення адаптацій – пристосувань організмів до умов навколишнього середовища (мал. 37.7). У цьому полягає творча роль природного добору. Саме тому його часто називають рушійною силою еволюції.

Спостереження в природних умовах підтвердили адаптаційну реакцію популяцій на зміни умов довкілля. Так, у середині XIX сторіччя в Англії переважали особини метелика березового п'ядуна, що мали світле захисне забарвлення відповідно до тла стовбурів, на яких вони сидять. У промислових районах унаслідок задимлення стовбури беріз стали сірими, і за кілька десятків років у популяціях п'ядуна почала переважати форма з темними крилами (мал. 37.8). Завдяки ефективним заходам щодо зменшення промислових викидів в атмосферу берези в Англії знову посвітлішали, і в популяціях метелика тепер переважають світлокрилі особини.



Мал. 37.7. Внутрішньовидова мінливість черепашок суходільного кубинського слимака поліміти



Мал. 37.8. Темна та світла форми метелика березового п'ядуна на чистому (1) і задимленому (2) стовбурах беріз

Це свідчить про те, що з часом генофонд популяції змінився; в ньому знову поширився алель, який визначає світле забарвлення.

Які проблеми не змогла вирішити синтетична гіпотеза еволюції?

Синтетична гіпотеза не змогла пояснити, що собою становлять популяції прокариотів та тих еукаріотів, яким не властива комбінативна мінливість, бо статевий процес або відсутній (наприклад, амеби, хлорела тощо), або відбувається самозапліднення (багато видів квіткових рослин) чи партеногенез. Тому механізми еволюції таких організмів до останнього часу практично не розглядали.

Отже, на характер еволюційних змін у популяціях впливають хвилі життя, дрейф генів та ізоляція, здатні змінювати генофонди популяцій. Якщо всі популяції обмінюються генетичною інформацією шляхом парубань особин з різних популяцій, то їхні генофонди будуть більш-менш подібні. А сам вид еволюціонуватиме як одне ціле. Якщо окремі популяції або їхні групи протягом багатьох поколінь відрізняються одна від одної за деталями будови, трофіч-



Мал. 37.9. Декілька підвидів тигра: 1 – балійський тигр. Цей підвид тигра мешкав на о-ві Балі (Індонезія). Останню самку застрелено у 1937 р.; 2 – яванський тигр. Мешкав на густонаселеному індонезійському о-ві Ява до початку 90-х років ХХ століття; кілька десятків особин збережено в зоопарках; 3 – каспійський (туранський) тигр. Мешкав виключно в прируслених лісах (тугаях). Останніх особин винищено наприкінці 50-х років ХХ століття. У зоопарках цей підвид відсутній

ними зв'язками, особливостями міграцій, термінами розмноження тощо, то їх часто згруповують у підвиди. Ми вже згадували, що існування підвидів – свідчення екологічної пластичності виду, тобто його здатності пристосовуватись до різноманітних умов довкілля (мал. 37.9).

Нові терміни та поняття. Синтетична гіпотеза еволюції, дрейф генів, ізоляція, мікроеволюція.



Запитання для повторення: 1. Які основні положення синтетичної гіпотези еволюції? 2. Чому популяцію вважають елементарною одиницею еволюції? 3. Що таке хвилі життя та дрейф генів? Яке їхнє значення в еволюції видів? 4. Що таке ізоляція та які її види? 5. Чому наявність підвидів вважають свідченням екологічної пластичності видів?

Проблемне завдання. Поміркуйте, чому наявність популяцій є необхідною умовою дивергенції виду.

§ 38. ВИД І ЙОГО КРИТЕРІЙ. ВИДОУТВОРЕННЯ



Аби краще засвоїти матеріал цього параграфа, слід пригадати: який внесок Карла Ліннея в розвиток біології? Що таке мікроеволюція, ареал, філогенетичний ряд, підвиди? Що таке поліморфізм? У чому полягає метод гібридизації ДНК? Які існують типи ізоляції?

Як змінювались уявлення про вид?

Міграції особин одного виду між різними його популяціями в різних біогеоценозах змінюють частоти зустрічальностей варіантів ознак і генофонди популяцій. Це позначається на густоті популяцій і зумовлює ввімкнення різних регуляторних механізмів біоценозів для її збалансування, тобто веде до низки мікроеволюційних процесів. Отже, популяції одного виду неначе сполучають окремі біогеоценози в одне ціле. Крім того, за рахунок міграцій здійснюються горизонтальні потоки біомаси та енергії між біоценозами на відміну від вертикальних, які відбуваються по ланцюгах живлення всередині них.

Класичне визначення виду К. Ліннея трактує його як сукупність подібних за будовою особин, що схрещуються між собою та дають плодючих нащадків. К. Лінней та його послідовники вважали, що *види реально існують у природі і не змінюються із часом.*

Ж.-Б. Ламарк відповідно до своєї еволюційної гіпотези був переконаний, що *реально існують не види, а лише групи особин*, подібність яких між собою визначається тим, що вони мешкають в однакових умовах. Зміна цих умов приводить до змін у будові особин, тобто до виникнення нових їхніх груп, які людина і називає видами.

На думку Ч. Дарвіна і його послідовників, *види реально існують у вигляді сукупності особин, досить подібних за будовою.* Кожен вид більшменш чітко відокремлений від інших і має певні властивості та ареал у даний момент часу. Види змінюються у процесі еволюції: будь-який вид має ланцюжок предкових форм. У деяких випадках такі предкові форми

Мал. 38.1. 1. В.О. Ковалевський (1842–1883) – російський зоолог. Вивчав еволюцію непарнокопитних; описав декілька філогенетичних рядів цих тварин. 2. Філогенетичний ряд предків сучасних коней; праворуч показано скелети передньої кінцівки та кутні зуби

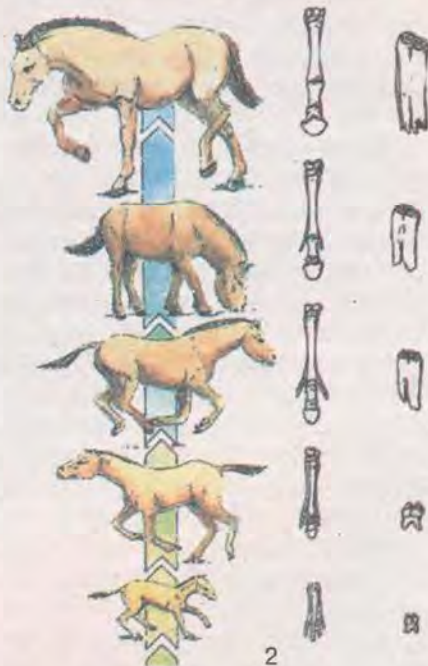


1

було встановлено (створено філогенетичні ряди). Наприклад, встановлено філогенетичний ряд предків сучасних коней завдяки дослідженням, що тривали майже сторіччя і були започатковані видатним зоологом В.О. Ковалевським (мал. 38.1, 1). Цей ряд показує, як саме змінювались розміри тіла, будова черепа та формувалось копито коней (мал. 38.1, 2).

Відповідно до положень синтетичної гіпотези еволюції американський учений Е. Майр (мал. 38.2) та інші дослідники розробили біологічну концепцію виду. Вона ґрунтується на уявленні про популяцію як одиницю еволюції та понятті про *репродуктивну ізоляцію* – явище, коли різні види розмежовані внаслідок нездатності до гібридизації між собою.

Визначення виду, яке впливає з біологічної концепції, таке: *вид – це сукупність популяцій особин, що подібні між собою за будовою, функціями, положенням у біогеоценозах (екологічна ніша), населяють певну частину біосфери (ареал), вільно схрещуються між собою (якщо їм притаманне перехресне запліднення), дають плодючих нащадків і не гібридизуються з іншими видами в природних умовах. У певних видів популяції групуються в підвиди.*



2

Які існують сучасні критерії виду?

Унаслідок існування дуже близьких морфологічно та екологічно видів-близнюків, а також явища поліморфізму встановлюють видову самостійність певної групи особин за різними критеріями виду.

Мал. 38.2. Ернст Майр (1904–2005) – американський зоолог. Розвивав біологічну концепцію виду; запропонував сучасну класифікацію способів видоутворення. Висловив думку про еволюцію як процес пристосування живого одразу до всієї сукупності екологічних факторів, яка лягла в основу гіпотези еволюційного компромісу





Мал. 38.3. Діагностичні ознаки двох видів річкових раків: довгопалого (1) та широкопалого (2)

Морфологічний критерій базується на подібності в будові особин одного виду. Він включає в себе різні морфологічні ознаки – від будови хромосом до особливостей будови органів та їхніх систем. Морфологічні ознаки, унікальні для певного виду (або таксона вищої категорії: роду, родини тощо), називають *діагностичними*. Наприклад, два види річкових раків – широкопалий та довгопалий – різняться за будовою клешень першої пари ходильних ніг (мал. 38.3).

Ми вже згадували про види-двійники – види, які важко, інколи – майже неможливо, розрізнити за особливостями будови. Часто їх можна розпізнати лише за особливостями хромосомного набору ядра – каріотипом, який характеризується певним числом хромосом та особливостями їхньої будови. Види-двійники відомі серед багатьох груп комах, безхвостих земноводних, землерійок, мишоподібних гризунів тощо).

Фізіологічний критерій враховує подібність та відмінності в процесах життєдіяльності організмів одного чи різних видів. Сюди належать, наприклад, здатність до парування та утворення плодючих нащадків або репродукційна ізоляція: нездатність до парування між собою особин протилежної статі різних видів. Часто, якщо парування між особинами різних видів і можливе, то зародок або не розвивається, або гібридні нащадки безплідні.

Генетичний критерій базується на тому, що особини одного виду мають подібний геном, особини навіть близьких видів – відмінний. Але чим ближчі філогенетично види, тим більше в них спільних генів. Зокрема, для визначення спорідненості видів використовують дані дослідження рРНК малої субодиниці рибосом, а також послідовності ДНК, що кодують певні поширені білки. Для з'ясування спорідненості організмів використовують і метод гібридизації ДНК.

Біохімічний критерій – це особливості будови і складу макромолекул та перебігу певних біохімічних реакцій, характерних для особин певного виду. Наприклад, близькі види, які мають різний набір генів, відрізняються і за білковим складом.

Географічний критерій полягає в тому, що популяції одного виду займають певну частину біосфери (ареал), яка зазвичай відрізняється від ареалів близьких видів.

Екологічний критерій пов'язаний з тим, що внаслідок взаємодії популяції певного виду з комплексом усіх екологічних факторів середовища життя формується власна екологічна ніша. Вона визначає трофічне й просторове положення популяції виду в екосистемі. Поняття екологічної ніші включає в себе і всі попередні критерії виду. Наприклад, деякі морфологічно близькі види паразитичних червів (людська та свиняча аскарида тощо) розрізняють за видами хазяїв. Такий критерій, як екологічна ніша дає змогу встановити видову самостійність сукупностей будь-яких популяцій, незалежно від способів розмноження.

При вивченні видів тварин використовують ще й **етологічний критерій**, який базується на вивченні особливостей їхньої поведінки: шлюбної, соціальної, будівельних, мисливських інстинктів, міграцій тощо.

Останнім часом досить широко використовують **цитологічний критерій**, пов'язаний з вивченням будови клітини. Особлива увага приділяється таким органелам, як хлоропласти та мітохондрії (поясніть чому, застосувавши знання, одержані на уроках біології у 10-му класі).

Які виділяють типи видоутворення?

Видоутворення – еволюційний процес виникнення нових видів. На відміну від мікроеволюції, видоутворення необоротне. Наприклад, якщо поновлюється інтенсивний обмін генами між популяціями різних підвидів, відмінності їхніх генофондів можуть поступово зменшуватись. Види до цього неспроможні тому, що кожен з них унаслідок мутацій накопичив багато алелів, відсутніх в інших, що спричинює репродуктивну ізоляцію і формування власної екологічної ніші.

Видоутворення найчастіше відбувається шляхом дивергенції, коли від вихідної форми виникають два або більше нових видів. Здебільшого воно є наслідком ізоляції. Відповідно до її типів розрізняють географічне та екологічне видоутворення.

Географічне видоутворення відбувається внаслідок географічної ізоляції (мал. 38.4, 1). Прикладів географічного видоутворення існує дуже багато. Це і класичні спостереження Ч. Дарвіна над різноманіттям в'юрків на архіпелазі Галапагос, і величезний матеріал, накопичений про різні групи живих організмів палеонтологами, зоологами, ботаніками та ін. Для пояснення фактів географічного видоутворення необхідно



Мал. 38.4. 1. Схема географічного видоутворення: а – єдиний ареал виду; б–в – виникнення ізоляції внаслідок розриву ареалу. 2. Два близькі види бобрів: а – європейський бобер; б – американський (канадський) бобер



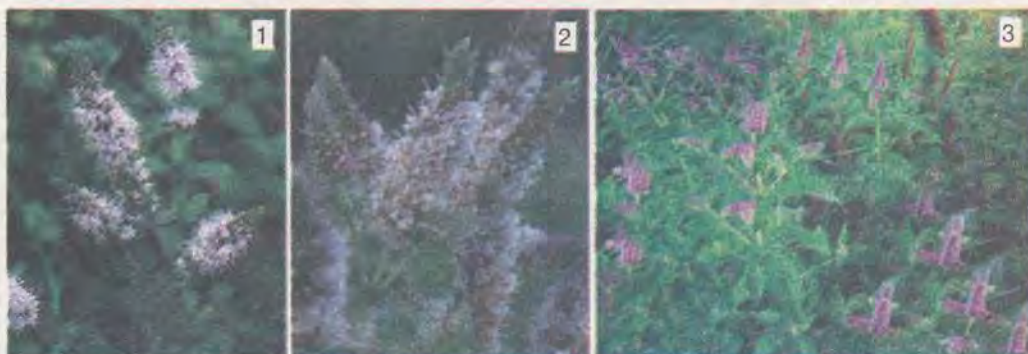
Мал. 38.5. Види синиць, які утворилися шляхом екологічного видоутворення: 1 – синиця велика; 2 – московка; 3 – синиця голуба; 4 – синиця чубата; 5 – гаїчка

знати дані *палеогеографії* (науки про будову земної поверхні минулих епох) та *геології* (науки про будову Землі). Наприклад, у Північній Америці мешкають види бобрів і норок, близькі до євразійських. За геологічними даними, кілька сотень тисяч років тому Азія та Північна Америка були з'єднані суходільним містком, і на їхньому спільному терені мешкали ті самі види бобрів і норок. Після утворення Берингової протоки внаслідок географічної ізоляції євразійські та американські популяції цих тварин перетворилися на окремі види (мал. 38.4, 2).

Екологічне видоутворення відбувається внаслідок появи різних форм екологічної ізоляції. Наприклад, кілька видів синиць мешкають в одних і тих самих екосистемах і навіть утворюють змішані зграйки (мал. 38.5). Кожен вид відрізняється способом живлення (одні збирають корм на землі, інші – на стовбурах дерев або у верхівітті тощо), складом їжі (тваринна чи рослинна або живлення змішане), місцями гніздівель, шлюбною поведінкою тощо.

Інші способи видоутворення. Досить часто у рослин і рідше в тварин (наприклад, у жаб) видоутворення відбувається внаслідок появи поліплоїдних форм. За умови несхрещуваності з вихідними формами такий новий вид може існувати поряд з ними.

Інколи новий вид виникає внаслідок схрещування між особинами близьких батьківських видів, коли гібридні нащадки, у свою чергу, здатні до парування між собою та утворення плідних нових поколінь. Якщо гібридні популяції виявляються стабільними та входять до складу екосистем, займаючи специфічні екологічні ніші, то їх вважають за окремі види, незважаючи на гібридне походження. Наприклад, перцева м'ята (мал. 38.6, 1) – культурна рослина, яка досить часто дичавіє, є гібридом колосоподібної (мал. 38.6, 2) та водяної (мал. 38.6, 3) м'ята; істівна жаба – наслідок схрещування трав'яної та ставкової жаб тощо.



Мал. 38.6. 1. Перцева м'ята. 2. Колосоподібна м'ята. 3. Водяна м'ята



Мал. 38.7. Послідовний ряд видів молюсків-палудин від сучасного (1) до найдавнішого викопного (17)

У деяких видів з вузьким ареалом, який не змінювався протягом тривалого часу, відомо послідовний ряд видів, що змінюють один одного в різні геологічні епохи, наприклад черевоногих молюсків озер Словенії, великих озер Африки та Північної Америки (мал. 38.7). Кожен із сучасних видів цих молюсків має довгий ряд власних видів-попередників.

Нові терміни та поняття.

Філогенетичний ряд, біологічна концепція виду, репродуктивна ізоляція, видоутворення географічне та екологічне.



Запитання для повторення: 1. У чому полягає біологічна концепція виду? 2. Яке значення має репродуктивна ізоляція для видоутворення? 3. Які існують критерії виду? 4. Чому екологічний критерій найважливіший для встановлення видової самостійності? 5. Які відмінності між географічним та екологічним видоутворенням? 6. Яка роль гібридизації у видоутворенні? 7. Чи може видоутворення відбуватись без дивергенції? Відповідь аргументуйте.

Проблемне завдання. Поміркуйте, які відмінності є між колишнім та сучасним біологічними поняттями про вид.

§ 39. МАКРОЕВОЛЮЦІЙНІ ПРОЦЕСИ

Аби краще засвоїти матеріал цього параграфа, слід пригадати: чи реально існують у природі надвидові систематичні групи (роди, родини тощо)? Навіщо їх використовують у науковій систематиці? Які є сучасні критерії виду? Що таке адаптивна радіація? Що вивчають палеонтологія та біогеографія?

Що таке макроеволюція?

Макроеволюція – сукупність еволюційних процесів, що приводять до виникнення надвидових таксонів (родів, родин і т. д. аж до царства).

Як відомо, реально в природі існують лише види, а надвидові систематичні категорії вчені ввели для їхнього впорядкування (систематизації):



Мал. 39.1. Адаптивна радіація ссавців. Подумайте, які риси подібності виникли в різних груп унаслідок адаптацій до певного середовища життя (наземно-повітряного, водного, ґрунтового тощо)

певні види належать до певного роду, певні роди – до певної родини тощо. Належність виду до того чи іншого роду, родів – до родини тощо дослідники встановлюють на основі ступеня їхньої історичної спорідненості. Для цього вони використовують різні критерії: морфологічні, генетичні, географічні тощо. Тому особливих механізмів макроеволюції не існує. Певні її закономірності є наслідком узагальнень ученими накопичених протягом історичного розвитку відмінностей між спорідненими видами, які виникають унаслідок тривалих мікроеволюційних змін і послідовного ряду видоутворень.

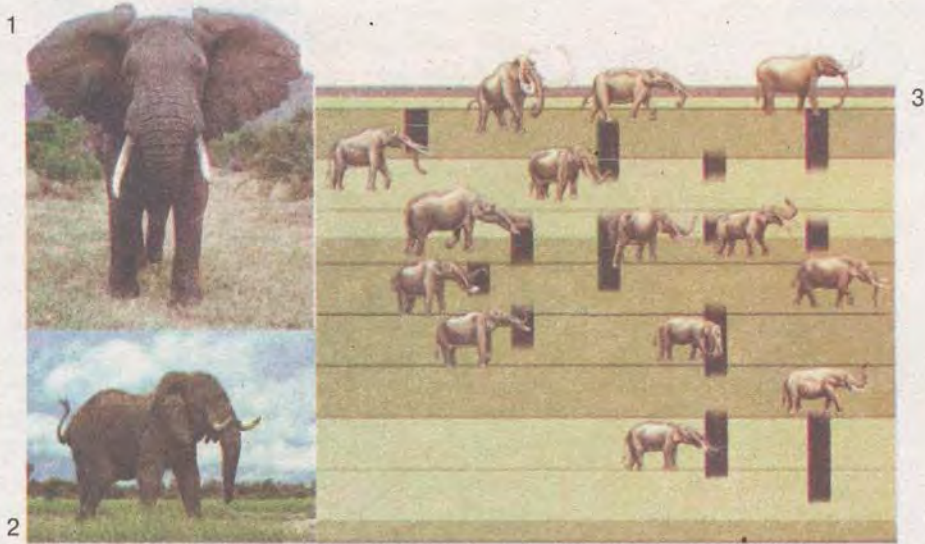
Різноманітність видів зумовлена пристосуваннями організмів до різних умов довкілля, які супроводжуються дивергенцією. Це явище має назву **адаптивна радіація**. Наприклад, усі ряди плацентарних ссавців виникли від спільного предка внаслідок пристосувань до різних умов наземного, водного (ластоподібні, китоподібні) та повітряного (рукокрилі) середовищ (мал. 39.1).

Що таке біологічний прогрес і регрес? Якими шляхами може бути досягнутий біологічний прогрес?

Вивчаючи історичний розвиток тварин, О.М. Северцов (мал. 37.1, 3) у 20-х роках ХХ сторіччя розробив учення про біологічний прогрес і регрес.

Біологічний прогрес проявляється в збільшенні чисельності популяцій, розширенні ареалу та утворенні нових підвидів і видів у межах певної групи. Наприклад, у стані біологічного прогресу в наш час перебувають покритонасінні, комахи, молюски, птахи, ссавці тощо. Він є наслідком **еволюційного успіху** певної групи.

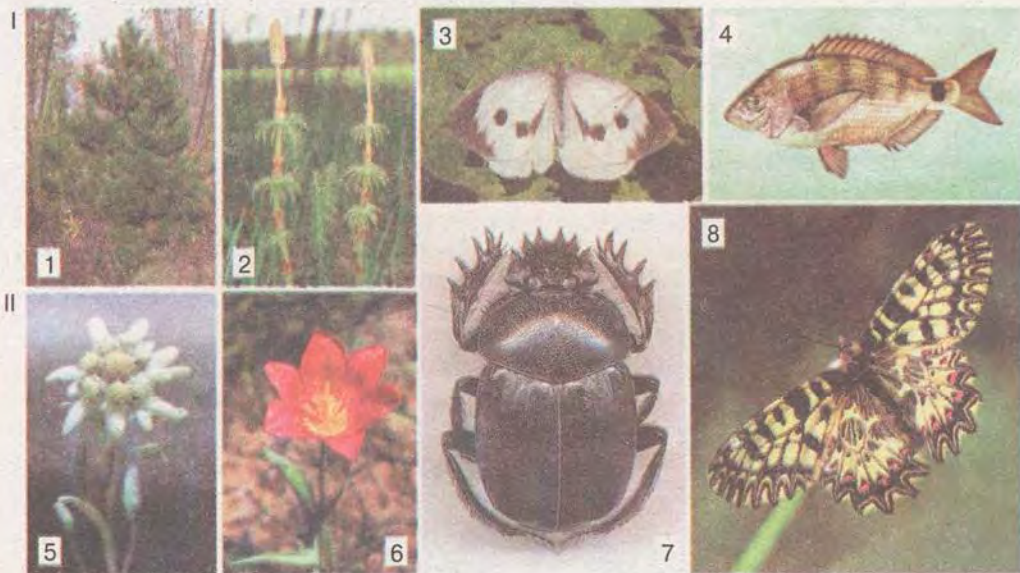
Біологічний регрес – це наслідок неспроможності пристосуватись до змін довкілля. Він проявляється в зменшенні чисельності популяцій, зву-



Мал. 39.2. 1. Африканський слон. 2. Індійський слон. 3. Різноманіття викопних хоботних

женні ареалів та може призвести до **вимирання певної групи**. Наприклад, з колись багатого на види ряду хоботних нині залишилися африканський та індійський слони, які перебувають під загрозою повного вимирання (мал. 39.2).

Неважко помітити, що, оскільки існують лише види, поняття про прогрес чи регрес стосується лише кожного з них окремо (мал. 39.3). За дани-



Мал. 39.3. I. Види фауни та флори України, які перебувають у стані біологічного прогресу: 1 – сосна звичайна; 2 – хвоць польовий; 3 – метелик білан капустяний; 4 – карась сріблястий. II. Види фауни та флори України, які перебувають у стані біологічного регресу: 5 – едельвейс; 6 – тюльпан Шренка; 7 – жук-скарабей; 8 – поліксена

ми палеонтології, багато груп організмів безслідно зникли, однак це явище свідчить, насправді, лише про вимирання конкретних споріднених видів. З іншого боку, у кожній з «процвітаючих» груп багато видів зникають, їм на зміну виникають нові, які займають подібні екологічні ніші, однак зовсім не обов'язково є родичами зниклих. Наприклад, після вимирання динозаврів їхнє місце в наземних екосистемах зайняли ссавці. Цікаво, що динозаври – це лише два ряди плазунів, тоді як протягом сучасної (кайнозойської) ери повністю вимерли 14–16 рядів ссавців. Голонасінних нині налічують ледве 600 видів, а «примітивних» папоротей – 10 000!

Уявлення про зміни будови організмів для досягнення біологічного прогресу мають узагальнюючий характер. До них належать поняття про ароморфоз, ідіоадаптацію та загальну дегенерацію (мал. 39.4). **Ароморфоз** – (від грец. *айро* – піднімаю та *морфозис* – форма, зразок), або **морфофізіологічний прогрес**, – еволюційне перетворення, яке підвищує рівень організації організму в цілому і відкриває нові можливості для пристосування до різноманітних умов існування. Наприклад, виникнення щелеп у хребетних дало їм можливість живитись великою здобиччю; утворення квітки у покритонасінних привело до урізноманітнення способів запилення та формування плодів тощо.

Загальна дегенерація (від лат. *дегенеро* – вироджуюсь), або **морфофізіологічний регрес**, – явище спрощення організмів у процесі еволюції. Відомо, що в паразитичних тварин зникають органи чуття, а також цілі системи органів (наприклад, травна – у стьожкових червів). Деякі паразитичні види рослин втрачають хлорофіл і відповідно – здатність до фотосинтезу (наприклад, петрів хрест; мал. 39.4, 1). Малорухомість і пасивний (фільтруючий) спосіб життя також ведуть до дегенерації – наприклад, у двостулкових молюсків, вусоногих рачків (мал. 39.4, 2) тощо. Інколи дегенерації зазнає лише певна фаза життєвого циклу (наприклад, гаметофіт у насінних рослин).

Результатом як ароморфозу, так і загальної дегенерації є розширення адаптаційних можливостей, яке реалізується за допомогою ідіоадаптацій. **Ідіоадаптація** (від грец. *ідіос* – особливий, своєрідний та лат. *адаптація* – пристосування) – певна зміна будови організму, яка має характер пристосування до певних умов та не змінює рівень його організації. Приклади ідіоадаптацій – це різна будова квіток покритонасінних (мал. 39.5), різно-



Мал. 39.4. Приклади загальної дегенерації: 1 – рослина петрів хрест паразитує на коренях дерев: її надземні органи позбавлені хлорофілу, але вона утворює пурпурові квітки, зібрані в китицю. Її багаторазово розгалужене кореневище розвиває тонке коріння, що присмоктується до коренів рослини-хазяїна; 2 – вусоногий рачок веде прикріплений спосіб життя; живиться за допомогою фільтрації води. Оточений карбонатним захисним будиночком; складні очі та черевце редукуються; кінцівки створюють потоки води і перетворені на органи фільтрації для вилучення з води твердих поживних частинок

манітні ротові органи комах, різна форма дзьоба у птахів (мал. 34.7, 2), пристосована для здобування різної їжі та ін. Ідіоадаптації забезпечують адаптивну радіацію, однак організація всіх видів залишається на рівні предкової.

О.М. Северцов сформулював положення про співвідношення між собою основних шляхів досягнення біологічного прогресу (зміна фаз еволюційного процесу, або «закон Северцова»): як правило, у межах природної (тобто монофілетичної) групи організмів за періодом ароморфозів чи загальної дегенерації настає час ідіоадаптацій (мал. 39.6). Отже, під час історичного розвитку певної систематичної групи ароморфози чи загальна дегенерація відбуваються значно рідше, аніж ідіоадаптації.



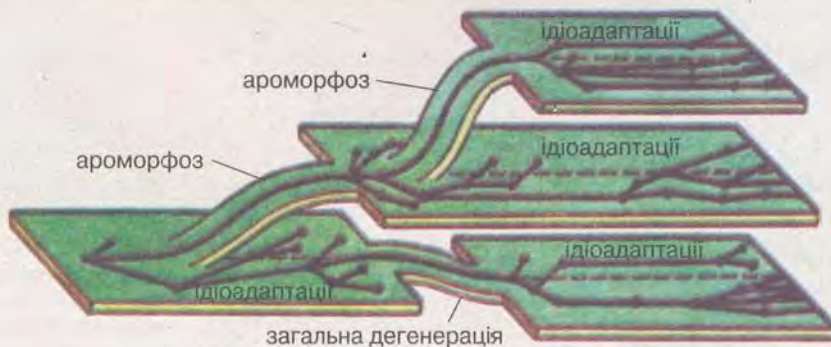
Мал. 39.5. Різноманітність будови квіток покритонасінних

Як здійснюється інтеграція живого на різних рівнях організації?

Різні рівні організації живої матерії співвідносяться так, що кожен вищий щабель містить у собі нижчий. Так, біомолекули складають клітини, клітини – організм, організми – популяції, а популяції, у свою чергу, – біоценози. Отже, докілька впливає на нижчий рівень не безпосередньо, а через усі вищі від нього. Тому від факторів навколишнього середовища найбільше залежні біогеоценози, найменше – біомолекули, що зумовлює різні ступені інтеграції живого на кожному рівні його організації.



Інтеграція (від лат. *integratio* – відновлення, поповнення) – структурне об'єднання та узгодження дій окремих частин, що входять до складу цілісної системи (наприклад, клітин в багатоклітинному організмі).



Мал. 39.6. Схема, що ілюструє співвідношення між ароморфозом, загальною дегенерацією та ідіоадаптаціями

Найвищий ступінь інтеграції здійснюється на *молекулярному рівні*, де величезна різноманітність молекул складає кілька стабільних типів сполук: білки, ліпіди, вуглеводи, нуклеїнові кислоти. Найнезначніші зміни структури молекул найважливіших біополімерів, зокрема білків і нуклеїнових кислот, можуть докорінно змінити їхні властивості. Така інтеграція – необхідна умова нормального функціонування надзвичайно складних молекулярних систем живих істот.

На *клітинному рівні* ступінь інтеграції зменшується: число та форма певних органел можуть значно змінюватись у клітині, не порушуючи її функцій тощо. На *організмовому рівні* інтеграція ще нижча: значно варіюють маса, ріст, забарвлення та багато інших ознак організму. Ще менш інтегровані *популяції*, у яких відбуваються постійні зміни числа особин, їхніх вікових груп, різних фаз розвитку тощо.

Інтегрованість у *біогеоценозах* дуже слабка і полягає лише в підтриманні колообігу речовин і перетворень енергії в ланцюгах живлення. Окремі ланки цих ланцюгів можуть легко взаємно замінюватись. Ступінь інтеграції зумовлює рівень ефективності використання енергії живою системою. Регуляторні механізми також значно більш жорсткі на нижчих рівнях порівняно з вищими.

Ще однією особливістю живих систем є їхня здатність функціонувати лише в стабільних умовах, тому на кожному рівні організації підтримується гомеостаз її внутрішнього середовища. Найбільш нестабільні умови довкілля і відповідно нестійкий гомеостаз у надорганізованих живих систем.

Від чого залежать темпи еволюції?

Темпи еволюції – проміжки часу, за який виникають певні систематичні групи (види, роди, родини і т. д. аж до типів тварин чи відділів рослин і царств). Під час створення синтетичної гіпотези еволюції темпи еволюційних процесів учені почали пов'язувати зі швидкістю зміни поколінь (мал. 39.7). Такі погляди базуються на таких міркуваннях: високі темпи зміни поколінь підвищують швидкість поширення мутацій у популяціях. Це призводить до змін фенотипів та вресі-решт – до утворення нових видів. Тобто швидкість зміни поколінь прямо пропорційна темпам еволюції.



Однак виявилось, що дані палеонтології не відповідають цій гіпотезі. Наприклад, у балтійському бурштині віком близько 40 млн років виявили 15 видів комах і кліщів, які практично не відрізняються від сучасних. Один з видів раків-щитнів у викопному стані відомий починаючи з тріасового періоду мезозойської ери, тобто 230 млн років тому (мал. 39.8). Цим організмам властива висока швидкість зміни поколінь (не менш ніж раз на рік). З іншого боку, ряд хоботних, зміна по-

Мал. 39.7. Джордж Сімпсон (1902–1984) – американський палеонтолог та еволюціоніст. Встановив, що темпи еволюції різних систематичних груп залежать від швидкості зміни умов довкілля. Також досліджував форми добору

Мал. 39.8. Щитень літній – невеликий рачок (3–4 см завдовжки), мешканець прісних водойм, зокрема калюж. Без видимих змін деякі види щитнів існують починаючи з тріасового періоду мезозойської ери, тобто близько 230 млн років

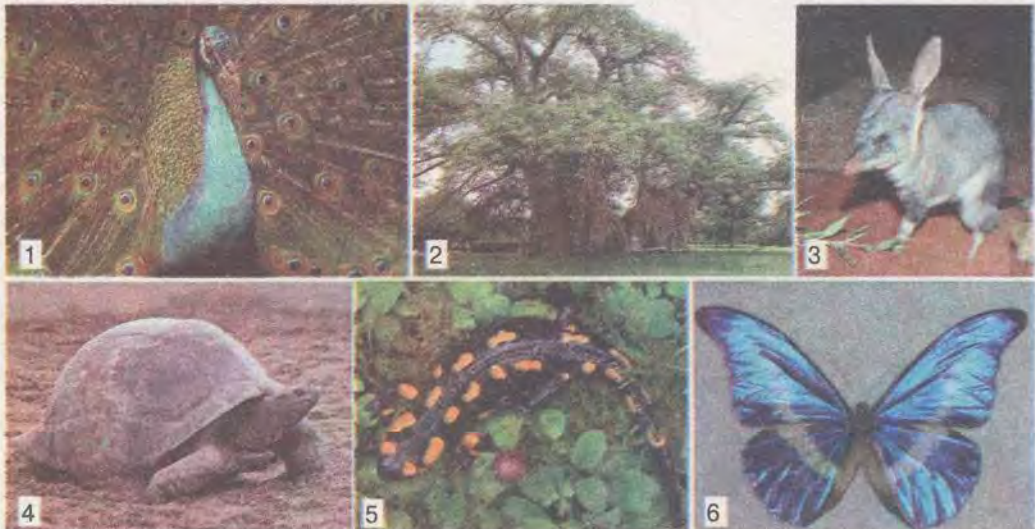


колінь у яких відбувається повільно (20–30 років), виник приблизно 36 млн років тому, дав у минулому велике число форм, а нині близький до вимирання. Отже, темпи еволюції та час існування певного виду не залежать від частоти зміни поколінь.

Яке значення має біогеографія для розвитку еволюційного вчення?

Учені встановили, що різні частини біосфери розрізняються своїми групами ендемічних видів та біогеоценозами. **Ендеміки** (від грец. *ендемос* – місцевий) – види, роди, родини тощо, що мешкають лише в певній обмеженій частині біосфери (мал. 39.9). Ботанічне (флористичне) та зоологічне (зоогеографічне) районування не цілком збігаються внаслідок здатності тварин до активних міграцій, значного впливу властивостей ґрунту на рослини тощо.

Дані біогеографії використовують для обґрунтування положення про географічну ізоляцію як необхідну умову видоутворення. Однак нині зібрано свідчення про те, що ізоляція не завжди спричиняє дивергенцію та видоутворення. Так, більшість видів прісноводних і ґрунтових одноклітинних тварин має всесвітнє поширення. Одні й ті самі види ногохвісток



Мал. 39.9. 1. Синьокрилий павич – ендемік тропічної Азії. 2. Баобаб, або адамсонія, – ендемічна рослина тропічної Африки. 3. Кролячий бандикут – невелика сумчаста тварина (до 50 см завдовжки, масою до 3 кг), мешканець пустель Австралії. 4. Велетенська черепаха – ендемік о-ва Альдабра біля західноафриканського узбережжя. 5. Плямиста, або вогняна, саламандра – ендемік Південної Європи; поширений у Львівській та Закарпатській областях України. 6. Морфоретенор – ендемік Південної Америки. Це великий метелик із переливчастим металево-блискучим забарвленням



Мал. 39.10. Ногохвістки – дрібні безкрилі членистоногі, здебільшого трапляються у ґрунті та підстиліці

Подібні біогеоценози, до складу яких входять близькі види, наприклад звичайний та американський клени, європейська та американська норки (мал. 39.11) тощо. Це свідчить про існування суходільних зв'язків між Північною Америкою та північними континентами Східної півкулі в недалекому минулому. Дійсно, геологи довели, що протягом різних періодів та епох кайнозойської ери Північна Америка неодноразово з'єднувалась з Європою перешийком (його залишки – Гренландія та Ісландія) та з Азією – через суходіл на місці сучасної Берингової протоки.

Які причини вимирання видів?

Сучасний синтез даних біогеографії та геології дав змогу зробити висновки щодо причин вимирання певних груп організмів і бурхливої адаптивної радіації видів, які зайняли їхні місця. Багато вчених вважає, що так звані примітивні групи витісняються більш високоорганізованими «прогресивними». По суті, це подальший



Мал. 39.11. Близькі види, які мешкають на території Євразії та Північної Америки: 1. Листок звичайного клена. 2. Листок американського клена. 3. Європейська норка. Невелика (від носа до хвоста до 65 см завдовжки) тварина родини кунячих. Мешкає в норах на берегах водойм Європи та Західної Азії. Занесена до Червоної книги України. 4. Американська норка зі своїм дитинчам. За способом життя нагадує європейську, однак трохи більша за розмірами (до 80 см завдовжки). Акліматизована в Європі, де витісняє норку європейську. Її розводять на звірофермах як хутрову тварину

розвиток учення Ж.-Б. Ламарка про градації.

Наприклад, Ч. Дарвін вважав, що сумчасті ссавці були розповсюджені спочатку на всьому суходолі, однак згодом їх витіснили більш «прогресивні» плацентарні. В Австралії ж сумчасті збереглися завдяки її ізольованості від інших материків, яка зашкодила проникненню на її територію плацентарних. Дослідження американського вченого Л. Маршалла (1980) повністю спростували це твердження. Як свідчать дані палеонтології, сумчасті виникли в Америці в другій половині крейдяного періоду (близько 100 млн років тому). У кінці цього періоду Північна і Південна Америки втратили суходільний зв'язок, тому еволюція сумчастих у цих двох частинах світу відбувалась різними шляхами. На початку кайнозойської ери Північна Америка була з'єднана з Європою, куди і розселились сумчасті (мал. 39.12). Вони мешкали на цих континентах паралельно з плацентарними аж до антропогенного періоду, коли зникли внаслідок кількох послідовних зледенінь Північної півкулі.

Приблизно 12 млн років тому значне зледеніння відбулось у Південній півкулі, що призвело до зникнення австралійської біоти. Трохи раніше через суходільний місток, що існував між Південною Америкою та Австралією, через не вкриту ще тоді льодом Антарктиду до Австралії мігрували сумчасті. Вони пережили наступне зледеніння в північних місцевостях Австралії і згодом заселили весь материк, зазнавши широкої адаптивної радіації. Плацентарні (за винятком мишоподібних гризунів і рукокрилих) не змогли освоїти цю територію, бо суходільні адаптаційні зони ссавців вже були зайняті сумчастими.

Отже, основною причиною вимирання певних груп організмів є руйнування біогеоценозів, до складу яких вони входять. Насамперед вимирають високоспеціалізовані види з низькою екологічною (еволюційною) пластичністю.

При заселенні нових ділянок (наприклад, щойно виниклих островів) чи місць зруйнованих екосистем важливе значення має послідовність потрапляння до них певних груп організмів. Перші з них через відсутність конкуренції з екологічно близькими видами повністю освоюють певну адаптаційну зону, формуючи максимально можливу кількість екологічних ніш. Наприклад, дослідження фауни комах геологічно дуже молодих (виникли близько мільйона років тому) на Гавайських островах показали, що групи, які першими заселили ці території, дали величезну кількість ендемічних видів (один рід жуків-вусачів – 136 видів, мухи дрозофіли – понад 300 видів та ін.).



Мал. 39.12. Стрілками показано напрямки розселення сумчастих наприкінці крейдяного періоду (подано тогочасні обриси суходолу)

Нові терміни та поняття.

Макроеволюція, біологічні прогрес і регрес, ароморфоз, загальна дегенерація, ідіоадаптація, темпи еволюції, ендеміки.



Заяпитання для повторення: 1. Що таке макроеволюція? 2. Як проявляються біологічні регрес і прогрес? 3. Що таке ароморфоз? Наведіть приклади. 4. Що таке загальна дегенерація? Наведіть приклади. 5. Що таке ідіоадаптація? Наведіть приклади. 6. У чому полягає інтеграція живого на різних рівнях його організації? 7. Від чого залежать темпи еволюції? 8. Яке значення біогеографії для доказів існування еволюції? 9. У чому причини вимирання видів?

Проблемне завдання. Поміркуйте, який характер (ароморфоз, ідіоадаптація, загальна дегенерація) мають такі еволюційні події: виникнення еукаріотів; зникнення крил у бліх та вошей; перетворення крил на ласти в пінгвінів; видозміна кореня на коренеплід; утворення квітки в покритонасінних.

§ 40. СУЧАСНІ УЯВЛЕННЯ ПРО ФАКТОРИ ЕВОЛЮЦІЇ: СИНТЕЗ ЕКОЛОГІЇ ТА ЕВОЛЮЦІЙНИХ ПОГЛЯДІВ



Аби краще засвоїти матеріал цього параграфа, слід пригадати: які основні методи біологічних досліджень? Що таке наукові поняття? Які основні рівні організації живої матерії? Які типи зв'язків існують між організмами в біогеоценозах?

Поки що не створено підтвердженої фактами теорії про закономірності історичного розвитку живої матерії. Розроблено кілька гіпотез, які пояснюють окремі сторони еволюційного процесу. Більшість з них визнає, що екологічні чинники водночас є факторами еволюції.

Чому біогеоценоз вважають середовищем еволюційних змін?

Сучасні еволюційні погляди ґрунтуються на ідеях про взаємозв'язок усіх рівнів живого в єдиній біосфері і про те, що життя на Землі із самої своєї появи мало різні рівні організації, включно з біогеоценотичним.

У біогеоценозах усі популяції взаємопов'язані трофічними, просторовими та іншими зв'язками і впливають одна на одну. Тому еволюційні зміни в популяціях спричинюються факторами, які діють через біогеоценоз як цілісну систему. Отже, біогеоценоз – це середовище еволюційних процесів.

Фактори еволюції – це чинники, що приводять до адаптивних змін організмів, популяцій і видів. За сучасними уявленнями, на різних рівнях організації живого діють особливі фактори еволюції; унаслідок їх спільної дії відбуваються адаптації організмів та популяцій до умов навколишнього середовища.

Спадкова інформація (генотип) закодована у вигляді послідовності нуклеотидів ДНК чи РНК. Носії спадкової інформації найбільш захищені від зовнішніх впливів, бо містяться всередині клітини в цитоплазмі (прокаріоти) або ще додатково оточені ядерною оболонкою чи оболонками мітохондрій чи пластид (в еукаріотів). Спрямованість спадкових змін, які відбуваються на молекулярному (мутації) та клітинному (комбінаційна мінливість) рівнях, можуть не залежати від умов довкілля або ж на них діють мутагенні чинники.

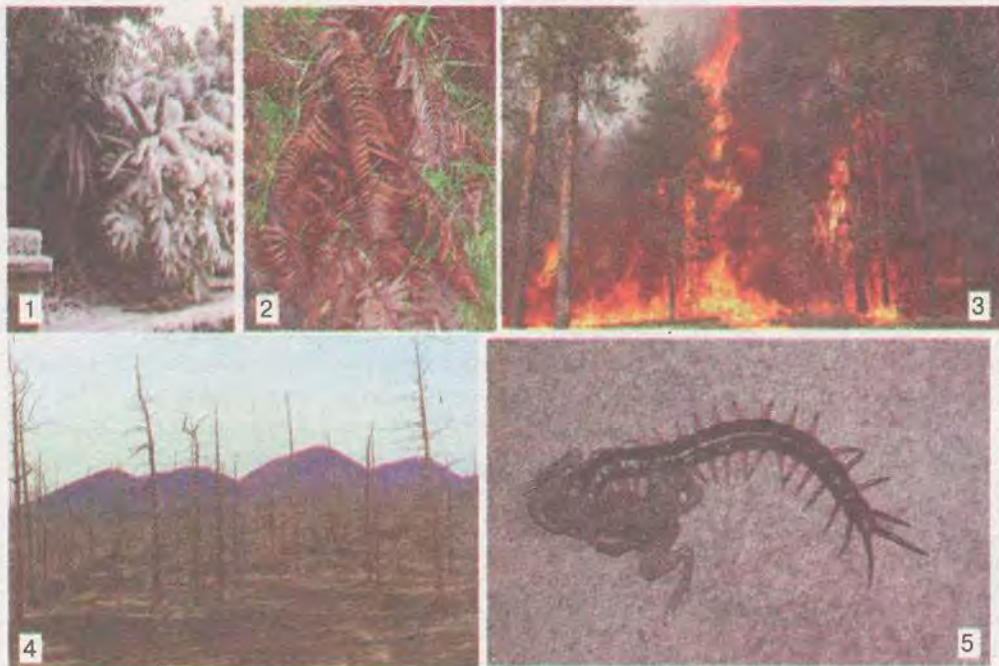
На клітинному рівні здійснюються всі основні функції живого, які проявляються внаслідок взаємодії генотипу клітини з її оточенням. Наприклад, в організмі багатоклітинних усі соматичні клітини мають однаковий генотип, але диференціюються, спеціалізуючись у різних напрямках, через активність певних генів чи вплив біологічно активних речовин тощо.

Саме поняття «боротьба за існування» не має біологічного сенсу. Його зазвичай вживають для позначення всієї сукупності відносин між організмами та між організмами і довкіллям, тобто насправді воно охоплює цілий розділ екології – вчення про екологічні фактори та взаємозв'язки особин у популяції та між популяціями різних видів. Ніяких особливих механізмів «боротьби за існування» у живих істот не виявлено, хоча це поняття відіграло значну роль у побудові різних еволюційних гіпотез.

Усі екологічні фактори, якщо вони діють з відносно постійною інтенсивністю або ця інтенсивність періодично змінюється, є водночас і факторами еволюції. Унаслідок їхньої комплексної дії на популяції частина особин передчасно гине. Ми вже згадували, що елімінація – це загибель особини на будь-якому етапі індивідуального розвитку, внаслідок чого вона переважно не залишає нащадків (мал. 40.1). Елімінація змінює частоти зустрічальностей організмів з певними фенотипами. Її слід відрізняти від природної смерті як завершення процесу старіння після розмноження, що не впливає на генофонд популяції. Отже, загальна смертність у популяції є сумою елімінації та природної смертності за певний відрізок часу.

Термін *добір* означає певний свідомий акт; тому його спостерігають лише серед тварин з розвинутою вищою нервовою діяльністю: статевий добір, добір певних видів їжі за доступністю, поживними якостями тощо.

Важливим показником біологічного процвітання виду є оптимальна густина просторового розміщення особин кожної з його популяцій, яка зумовлена збалансованістю народжуваності та загальної смертності. Розглянемо найпопулярніші сучасні еволюційні гіпотези.



Мал. 40.1. Явище елімінації: 1 – вимерзання рослин; 2 – зів'ялі рослини; 3 – лісова пожежа; 4 – мертвий ліс; 5 – жертва хижака (багатоніжка вбила жабу)

У чому суть гіпотези неокатастрофізму?

Неокатастрофізм (від грец. *neos* – новий та *катастрофе* – переворот) – система поглядів, яка базується на факті етапності розвитку життя на Землі, тобто гіпотеза катастроф. У 1864 р. Е. Зюсс (мал. 40.2) модернізував погляди Ж. Кюв'є для пояснення швидкої заміни одних комплексів викопних організмів іншими; саме його вважають засновником неокатастрофізму.

Етапність історичного розвитку живого полягає в тому, що протягом послідовних етапів геологічної історії Землі існували певні більш-менш стабільні екосистеми зі специфічними флорою та фауною, які на межах цих етапів відносно швидко (за кілька тисяч років) замінювались іншими.

Об'єктивні підтвердження цього явища дає вивчення темпів вимирання одних і появи інших систематичних груп організмів різного рангу. Протягом певного, досить тривалого часу (мільйони та десятки мільйонів років) незначне вимирання одних груп врівноважується появою екологічно близьких їм інших; на межах періодів та окремих епох (*епоха* – геологічний підрозділ всередині періоду, наприклад рання, або нижня, середня, пізня, або верхня, крейда – крейдяний період) незбалансовані вимирання зареєстровані наприкінці попереднього, а незбалансоване швидке зростання видового різноманіття – на початку наступного періоду чи епохи.

Наприклад, наприкінці середньокрейдяної епохи відбулося масове вимирання багатьох груп голонасінних, комах, динозаврів (зникло 5 родин з 11), ссавців та значного числа видів інших організмів. Навпаки, на початку другої половини крейдяного періоду відбувалось бурхливе видоутворення: виникають і зазнають значної адаптивної радіації покритонасінні та комахи-запилювачі (мухи, деякі групи жуків, бджоли, денні метелики тощо), з'являються 10 нових родин динозаврів, кілька рядів справжніх птахів, сумчастих і плацентарних ссавців. Протягом пізньокрейдяної епохи число цих новоутворених груп стабілізується, а в її кінці знову спостерігається незбалансоване вимирання, зокрема динозаврів, яке замінюється бурхливим видоутворенням на початку наступного періоду (палеоген). Вимирання динозаврів стало підґрунтям для різних фантастичних пояснень його причин. Так, однією з популярних гіпотез вимирання динозаврів є їхня раптова загибель внаслідок зіткнення Землі з астероїдом. Однак жодних фактичних підтверджень цього не знайдено.

Отже, на межах геологічних періодів та епох відбуваються різкі зміни видового складу біосфери, тобто заміна одних біогеоценозів іншими. Причини цього явища вчені вбачають у неперіодичній зміні інтенсивності екологічних факторів, яка перевищує межі витривалості біогеоценозів, руйнуючи їх, що і спричинює масове вимирання спеціалізованих видів. Неспеціалізовані види як екологічно пластичні опановують простір зруйнованих екосистем і формують там нові стійкі біогеоценози, адаптуючись до їхніх умов. Цим пояснюють бурхливу адаптивну радіацію на початку періодів та епох.



Мал. 40.2. Едуард Зюсс (1831–1914) – австрійський геолог, засновник неокатастрофізму. У 1898–1911 рр. був президентом Віденської академії наук

У житті біосфери геологічні катастрофи спричинюють загальні (глобальні) або місцеві (локальні), тобто в межах певної території, **біоценотичні кризи**. Вони можуть бути спричинені не лише геологічними, але й біогенними причинами. Наприклад кризу середини крейдяного періоду спричинила поява покритонасінних рослин; сучасна екологічна криза – наслідок дії антропогенного фактору, що може катастрофічно закінчитись.

На чому базується гіпотеза нейтральності молекулярної еволюції?

Гіпотезу нейтральності молекулярної еволюції вперше опублікував японський генетик М. Кімура (мал. 40.3) у 1968 р. і розвинув у багатьох своїх наступних працях. Незалежно від М. Кімури американські біохіміки Д. Кінг та Т. Джукс дійшли майже тих самих висновків про нейтральну еволюцію (1969).

М. Кімура зі співробітниками провели низку експериментів над дрозофілами та математично обробили результати, а також вивчили генофонди природних популяцій різних видів. Виявилось, що в будь-якій природній чи штучній популяції 7–15 % організмів були гетерозиготні по кожному з локусів. Від 30 до 50 % генів були представлені декількома алелями. Це визначає поліморфізм білків, тобто явище, коли кожний білок у різних організмів одного виду фактично перебуває в кількох генетично зумовлених формах. Сумарна кількість алелів, які несуть інформацію про поліморфні білки, у популяціях становить багато тисяч, тому число різних поліморфних білків сягає мільйонів і більше. М. Кімура припустив, що більшість цих білків нейтральна, тобто не шкідлива і не корисна для організму і не підлягає дії добору. Пізніше було встановлено, що найпоширеніші мутації в структурі ДНК або не порушують послідовності амінокислот при синтезі поліпептидів, або відбуваються в ділянках, які не кодують інформацію про амінокислоти. Таким чином, у мікроеволюції чільне місце належить випадковим процесам (мутації, дрейф генів, елімінація), які змінюють частоту зустрічальностей алелів, а не природному добору чи боротьбі за існування.



Мал. 40.3. Мотоо Кімура (1924–1994) – автор нейтральності молекулярної еволюції

У чому полягає гіпотеза сальтаціонізму?

Сальтаціонізм (від лат. *сальто* – стрибаю) – система поглядів на темпи еволюції як стрибкоподібні зміни, що відбуваються за незначний проміжок часу і спричинюють виникнення нових видів, родів тощо. Ці погляди побудовано на уявленнях про те, що темпи еволюції зумовлені швидкістю змін умов довкілля. Зрозуміло, що кожний вид має бути адаптованим до умов середовища життя в будь-який момент свого існування. Якщо ж він не встигає пристосуватися до змін довкілля, то вимирає. Тому в стабільні періоди темпи еволюції незначні або ж вона не відбувається зовсім. Під час біоценотичних і біосферних криз ці темпи зростають, і видоутворення в масштабах геологічної історії Землі відбувається практично миттєво, стрибкоподібно.

Які основні положення гіпотези перерваної рівноваги?

Відомо, що біологічні системи всіх рівнів організації здатні функціонувати лише за сталого або періодично змінного середовища. Неперіодичні зміни інтенсивності екологічних факторів, що перевищують межі стійкості живих систем, призводять до їхнього руйнування. Найвразливіші до таких впливів біогеоценози та біосфера в цілому. На цьому ґрунтується еволюційна гіпотеза перерваної рівноваги, запропонована американськими вченими Н. Елреджем, С. Гоулдом та С. Стенлі в 70-х – 80-х роках ХХ сторіччя та значно доповнена дослідженнями російських ботаніків та екологів С.М. Розумовського і В.А. Красилова. Її основні положення такі:

1. Кожен етап історичного розвитку біосфери має відносно стабільні кліматичні умови і характеризується певними біогеоценозами з притаманними їм спеціалізованими екологічно непластичними видами (*ценофілами*). Тобто існує динамічна рівновага між біотичними та абіотичними складовими екосистем і біосфери в цілому.

2. За різких (катастрофічних) змін довкілля, спричинених абіотичними, біотичними чи антропогенними факторами, необоротно порушується рівновага в екосистемах: настають локальні чи біосферні екологічні (біогеоценотичні) кризи.

3. Під час біогеоценотичних криз унаслідок руйнування стабільних екосистем вимирають ценофіли. Вживають лише ті групи (переважно мало спеціалізовані екологічно пластичні види – *ценофоби*), які внаслідок притаманної їм екологічної пластичності встигають адаптуватись до швидких змін довкілля.

4. Під час стабілізації умов довкілля відновлюється рівновага в біосфері внаслідок зміни самих екосистем та їх населення відповідно до нових умов. У цей час відбувається швидка адаптивна радіація груп організмів, що пережили кризу, завдяки якій виникають нові стабільні біогеоценози з новими ценофільними видами.

5. Темпи еволюції нерівномірні: вони мають характер повільних незначних змін або зовсім непомітні в стабільних біогеоценозах та багатократно прискорюються під час екологічних криз.

У чому суть гіпотези адаптивного компромісу?

Сучасний російський палеонтолог та зоолог О.П. Расніцин наприкінці 80-х років ХХ сторіччя звернув увагу на відоме явище відносної пристосованості організмів до середовища життя. Відомо, що вид у формі популяцій одночасно пристосовується до кожного з факторів та до їхнього комплексного впливу.

Зміцнення зовнішніх захисних утворів (мал. 40.4) знижує рухливість видів; збільшення розмірів і маси тіла тварин зменшує їхню відносну тепловіддачу, однак веде до необхідності споживання великої кількості поживних речовин, тому такі види дуже вразливі щодо нестачі їжі.

Отже, вузька пристосованість видів до певних умов довкілля (*спеціалізація*) забезпечує максимальне використання ресурсів середовища життя, але водночас знижує здатність адаптації до нових умов (мал. 40.5).

Таким чином, адаптивний компроміс – це можливість пристосування виду до всього комплексу умов довкілля лише за рахунок неповних адаптацій до дії окремих чинників.



Мал. 40.4. Товста черепашка забезпечує надійний захист, однак обмежує рухливість морського хижого молюска мурекса



Мал. 40.5. Приклад вузької пристосованості. Гусінь метелика поліксени (1) живиться виключно пагонами отруйної для інших фітофагів рослини – хвилівника звичайного (2), уникаючи трофічної конкуренції з іншими видами. Але існування її популяцій повністю залежить від наявності хвилівника на відміну від видів, що живляться різноманітною їжею і легко замінюють кормові об'єкти

Чи існують ненаукові погляди на історію життя?

Наука – це система знань про матеріальні та нематеріальні явища, здобутих різними методами. Серед науковців було і є багато і віруючих, і атеїстів; однак їхні релігійні уподобання не впливали і не впливають на планування, проведення та пояснення результатів досліджень. Так, глибоко віруючими були біологи К. Лінней, Ж. Кюв'є, Ч. Дарвін, Г. Мендель, геолог Ч. Лайєль та багато інших; не менше також учених-атеїстів, починаючи з Ж.-Б. Ламарка.

Релігія в Україні, як відомо, відокремлена від держави, у чому і полягає конституційне забезпечення свободи совісті. Ніхто з державних службовців не має права діяти в інтересах якоїсь релігії чи, навпаки, вести атеїстичну пропаганду.

Запам'ятайте, чим більше людина знає про Всесвіт, тим багатший її духовний світ. Високий рівень освіти не дозволить віруючій людині перетворитись на злого нетерпимого фанатика, а атеїсту – стати на слизький шлях гонителів релігій. Терпимість до світоглядів і культур інших людей, які можуть багато в чому відрізнятись від вашого, є необхідною умовою для громадян нашої багатонаціональної України, де в мирі та злагоді з атеїстами проживають вірні багатьох релігій – християни, мусульмани, іудаїсти, буддисти...

Нові терміни та поняття.

Біоценотичні кризи, гіпотеза нейтральності молекулярної еволюції, сальтаціонізм, гіпотеза перерваної рівноваги, гіпотеза адаптивного компромісу.



Запитання для повторення: 1. Чому біогеоценоз вважають середовищем еволюційних процесів? 2. Які фактори еволюції діють на різних рівнях організації живої матерії? 3. Що таке елімінація? 4. Як пояснити етапність розви-

тку живої матерії з позицій неокатастрофізму? 5. Які основні положення гіпотези нейтральності молекулярної еволюції? 6. Як швидкість змін середовища життя впливає на темпи еволюції? 7. Що стверджує гіпотеза перерваної рівноваги? 8. У чому сутя гіпотези адаптивного компромісу?

Проблемне завдання. Поміркуйте, у чому полягає небезпека мішанини наукових і релігійних понять для світогляду сучасної людини.

Практична робота № 4

Порівняння природного та штучного добору

Повторіть матеріал підручника про природний та штучний добір. Заповніть таблицю за зразком:

	Властивості	Тип добору	
		Природний	Штучний
1.	Джерело еволюційних змін		
2.	Причина		
3.	Рушійна сила		
4.	Які форми зберігаються		
5.	Які форми елімінуються		
6.	Наслідки добору		



ТЕМАТИЧНА ПЕРЕВІРКА ЗНАНЬ

Із запропонованих відповідей виберіть одну правильну:

1. Укажіть, як називають еволюційне перетворення, пов'язане з підвищенням рівня організації організмів: а) ароморфоз; б) ідіоадаптація; в) загальна дегенерація; г) біологічний регрес.
2. Зазначте принцип, покладений в основу сучасної класифікації організмів: а) монофілії; б) поліфілії; в) панспермії; г) конвергенції.
3. Укажіть елементарну одиницю еволюції: а) порода тварин; б) сорт рослин; в) популяція; г) вид.
4. Укажіть форму ізоляції, яку спостерігають за умов роз'єднання популяцій певними просторовими перешкодами: а) екологічна; б) географічна; в) сезонна; г) генетична.
5. Зазначте, як називають здатність до наслідування добре захищених організмів погано захищеними: а) дивергенція; б) конвергенція; в) атавізми; г) мімікрія.
6. Назвіть приклади ідіоадаптацій: а) виникнення квітки; б) утворення ластів у ластоногих; в) зникнення кишечника у стьожкових черв'як; г) поява щелеп у хребетних тварин.

II. Завдання на встановлення відповідності:

1. Визначте відповідність між еволюційними процесами та їхнім визначенням:

Еволюційні процеси	Визначення
А. Мікроеволюція Б. Видоутворення В. Макроеволюція	1. Процеси, які призводять до виникнення нових видів 2. Процеси, які призводять до виникнення надвидових систематичних одиниць 3. Процеси, які призводять до виникнення подібних ознак у представників різних систематичних категорій 4. Процеси, які призводять до виникнення нових популяцій та підвидів

2. Визначте, які з ознак організмів є прикладами ароморфозів, ідіоадаптацій, загальної дегенерації, атавізмів та рудиментів у тварин:

Типи еволюційних перетворень	Приклади
А. Ароморфоз Б. Ідіоадаптація В. Загальна дегенерація Г. Рудименти Д. Атавізми	1. Тазовий пояс у китів 2. Чотирикамерне серце 3. Гачкуватий дзьоб хижих птахів 4. Поява недорозвинених кінцівок у безногої ящірки веретільниці 5. Відсутність кишечника у стьожкових червів

III. Відкриті запитання:

1. Як з позицій еволюційних поглядів Ч. Дарвіна та Ж.-Б. Ламарка можна пояснити появу в процесі еволюції довгої шиї у жирафи?
2. Що спільного та відмінного у сучасних еволюційних поглядах та основних положеннях синтетичної теорії еволюції?
3. Яким з критеріїв виду надають перевагу при встановленні видової приналежності організмів? Чому?
4. У чому полягає сучасний синтез еволюційної теорії та екології?



Тема 2

Історичний розвиток і різноманітність органічного світу

Під час вивчення цієї теми ви дізнаєтесь про систему органічного світу як відображення його історичного розвитку, гіпотези виникнення життя на Землі, періодизацію еволюційних явищ, формування екосистем.

§ 41. ГІПОТЕЗИ ВИНИКНЕННЯ ТА ПОЧАТКОВІ ЕТАПИ РОЗВИТКУ ЖИТТЯ НА ЗЕМЛІ



Аби краще засвоїти матеріал цього параграфа, слід пригадати: у чому полягає внесок Карла Ліннея в розвиток біологічних наук? Які таксономічні категорії вам відомі? Що таке гіпотеза, аксіома, теорія? Які організми належать до продуцентів, консументів та редуцентів?

Як система органічного світу відображає його історичний розвиток?

Свою систему органічного світу К. Лінней характеризував як «штучну», тобто таку, що ґрунтується на ознаках, обраних дослідником. Він вважав, що вона є лише кроком до «природної» системи, і зазначав: «Штучна система слугує лише доти, доки не знайдено природну. Перша вчить лише розпізнавати рослини. Друга навчить нас пізнати природу самої рослини». Довгий час еволюціоністи вважали системи, що ґрунтуються на подібності будови організмів, штучними, а на єдності походження – природними.

Більшість сучасних дослідників будує системи живих організмів, виходячи з таких припущень:

1. Усі живі організми виникають від батьківських форм, а самозародження життя в наш час неможливе.
2. Викопні види є або «сліпими гілками еволюції» (тобто такими, які не дали нащадків), або предками сучасних видів.
3. Різноманіття видів є наслідком їхніх пристосувань до умов довкілля.

Чим характеризується різноманітність органічного світу?

У сучасній біосфері налічують близько 3 млн видів живих істот, з них тварин – понад 2 млн, рослин – близько 600 тис., решта – це гриби, прокаріоти та віруси. Життя на Землі з'явилося 3,8 млрд років тому. На сьогодні описано кілька сотень тисяч вимерлих видів. Учені вважають, що у викопному стані зберігається не більш ніж 0,1–1 % дійсного числа видів, що існували в різні відрізки часу історії Землі. Сумарна кількість сучасних і вимерлих видів може становити від 100 млн до 1 млрд. Це величезне біорізноманіття зумовлене існуванням різних рівнів організації живої матерії та пристосуваннями організмів до різних умов довкілля.

Які відомі найпоширеніші погляди на проблему виникнення життя на Землі?

Проблема виникнення життя та пізнання його суті здавна хвилювала не лише вчених, а й інші верстви освіченого населення, у тому числі слугжителів релігійних культів. Однією з основних догм (*догма* – положення, яке потребує віри без будь-яких доказів) усіх релігій є створення Всесвіту, а згодом і життя божественною нематеріальною силою. Ці погляди, наприклад, детально викладені в Біблії та Корані.

Більшість учених визнає виникнення та подальші зміни Всесвіту, і живої матерії зокрема, у часі та просторі. Ці погляди належать до двох напрямів: гіпотези абіогенезу (живі істоти виникли з неживої матерії) та біогенезу (організми можуть виникати лише від живих істот). Кожен із цих поглядів має свої корені ще в поглядах стародавнього світу і розвивається донині.

Абіогенні гіпотези (гіпотези самочинного, або спонтанного, зародження) висували ще вчені прадавніх цивілізацій Китаю, Вавилону та Греції 3–4 тис. років тому. Зокрема, Арістотель (384–322 до н. е.) (мал. 41.1), якого часто називають засновником біології, вважав, що живі істоти постійно виникають з мулу, гною тощо, частинки яких містять «активний зародок», що за відповідних умов може дати початок живому організму. Подібних поглядів дотримувались видатні вчені епохи Відродження – Ф. Парацельс, Р. Декарт, Ф. Бекон. Знаменитий дослідник свого часу голландець ван Гельмонт (1577–1644) описав дослід з виникнення («мимовільного зародження») мишей з пропотілої сорочки в темній шафі зі жменню пшениці.



Мал. 41.1. Прихильники ідей абіогенного походження життя на нашій планеті: 1 – Арістотель; 2 – Парацельс (справжнє ім'я Філіпп Ауреол Теофраст Бомбаст фон Гогенгейм); 3 – Френсіс Бекон; 4 – Ян Баптиста ван Гельмонт

Протягом XVII–XVIII сторіч ці погляди були спростовані. Так, Лінней в основу біологічної систематики поклав принцип «всякий подібний організм походить від собі подібного». Остаточо вчені відмовилися від абіотичних гіпотез у другій половині XIX ст. після встановлення Робертом Вірховим факту, що будь-яка клітина утворюється лише внаслідок поділу материнської клітини. У 1860 р. знаменитий французький біолог Луї Пастер експериментами з дріжджами та бактеріями довів неможливість самозародження мікроорганізмів.

З розвитком знань про історичний розвиток земної поверхні та молекулярної біології *гіпотеза абіогенезу* отримала нове життя в XX сторіччі. Особливість її трактування полягає в тому, що, виключаючи можливість самозародження життя в наш час, учені припускають його виникнення з хімічних сполук у минулому. Уперше цю думку висловив Ж.-Б. Ламарк у 1820 р.; згодом її розвинули Е. Геккель та К. А. Тимірязєв. Вони вважали, що в первісному океані в результаті певних хімічних процесів виникли спочатку органічні речовини, а з них – доклітинні форми життя, які поступово перетворилися в клітинні організми. Ця гіпотеза є наслідком поглядів Ж.-Б. Ламарка на еволюцію як процес поступового переходу від нижчого щабля організації до вищого.

У 20-х роках минулого сторіччя російський учений О.І. Опарін та англійський Д. Холдейн сформували *біохімічну гіпотезу виникнення життя*, яка, по суті, є розвитком ідей Ж.-Б. Ламарка. На думку цих учених, біологічній еволюції передувала хімічна еволюція органічних речовин, яка тривала кілька сотень мільйонів років аж до часу виникнення перших живих істот (мал. 41.2).

Як свідчать геологічні дані, первинна атмосфера Землі складалася з вуглекислого газу, метану, аміаку, оксидів Сульфуру, сірководню та водяної пари. Вільний атмосферний кисень та озоновий екран були відсутні, і на поверхню суходолу та Світового океану падав потік космічного та сонячного випромінювань, включаючи ультрафіолетові промені. Унаслідок високої вулканічної активності до океану та атмосфери з надр Землі постійно надходили різноманітні хімічні сполуки. Подібні умови вчені неодноразово відтворювали в лабораторіях. Під час дослідів виявилось, що у



Мал. 41.2. I. Гіпотетичні умови для створення життя на Землі.
II. Дослід Опаріна–Холдейна: 1 – електроди; 2 – суміш газів (CH_4 , NH_3 , H_2 , H_2O);
3 – конденсор; 4 – підігрів води; 5 – дрібні органічні молекули

водному розчині, близькому за складом до сучасної океанічної води, в умовах опромінення та пропускання через нього електричних розрядів (аналогія блискавки) утворились деякі низькомолекулярні органічні сполуки: нуклеотиди, амінокислоти та невеликі ланцюжки амінокислот, моносахариди тощо. Вони збирались у скупчення, відокремлені від води поверхнею розділу, – *коацерватні краплини*, які існували досить довгий час. Нічого, що нагадувало б живих істот, ученим більш ніж за 70 років експериментів здобути таким чином не вдалось. Незважаючи на це, гіпотеза Опаріна–Холдейна стверджує, що коацерватні краплини якимось чином перетворились на гіпотетичні «доклітинні» біологічні системи, від яких виникли прокаріоти. Отже, виникнення життя з неживої матерії в минулому та сучасному Землі довести не вдалось.

Біогенні гіпотези ґрунтуються на поглядах на життя як на особливу форму існування матерії, що існує стільки ж часу, як і Всесвіт. Ці гіпотези не містять ніяких ідей щодо пояснення виникнення життя, а говорять лише про його неземне походження.

Сучасні біогенні погляди мають назву **гіпотези панспермії** (від грец. *пан* – усе та *сперматос* – насіння). Уперше висловив думку про можливість занесення життя з космосу ще давньогрецький філософ Анаксагор у п'ятому сторіччі до нашої ери. Гіпотезу панспермії сформував шведський фізик С.А. Арреніус на початку XX сторіччя, а розвинув український учений В.І. Вернадський. До її прихильників належать видатні російські вчені: зоолог Л.С. Берг, географ О.Ю. Шмідт, астроном Й.С. Шкловський, один з відкривачів молекулярної структури молекули ДНК англійський біохімік Ф. Крік та багато інших (мал. 41.3).

Суть гіпотези панспермії полягає в такому: спори прокаріотів можуть, не втрачаючи здатності до життєдіяльності, витримувати перебування у вакуумі при температурах, близьких до абсолютного нуля ($-273,15^{\circ}\text{C}$), жорстке радіаційне та ультрафіолетове опромінення, тобто умови космічного простору. Вони легко потрапляють у верхні шари атмосфери планет і завдяки мізерній власній масі можуть звідти потрапляти у відкритий космос.

С.А. Арреніус підрахував, що тиск світла спричинює помітну механічну дію на частки діаметром близько 0,015 мм, переміщуючи їх. Саме такий діаметр мають спори більшості бактерій. Спора, розганяючись під дією тиску сонячних променів, за 20 діб може подолати відстань між орбітами Землі та Марса, а за 80 – досягти орбіти Юпітера. Нещодавно в метеоритах знайдено спороподібні утвори. Отже, у космосі присутні спори прокаріотів, які неначе дощем безперервно потрапляють на планети. За сприятливих умов з них виходять активні форми прокаріотів різних видів, які утворюють *первинні біогеоценози*. У подальшому еволюція таких



Мал. 41.3. Прихильники біогенних гіпотез походження життя на Землі: 1 – Лев Семенович Берг (1876–1950); 2 – Френсіс Крік (1916–2004)

«первинних» видів відбувається в різних напрямках відповідно до змін умов довкілля на певних небесних тілах.

Яка періодизація еволюційних явищ?

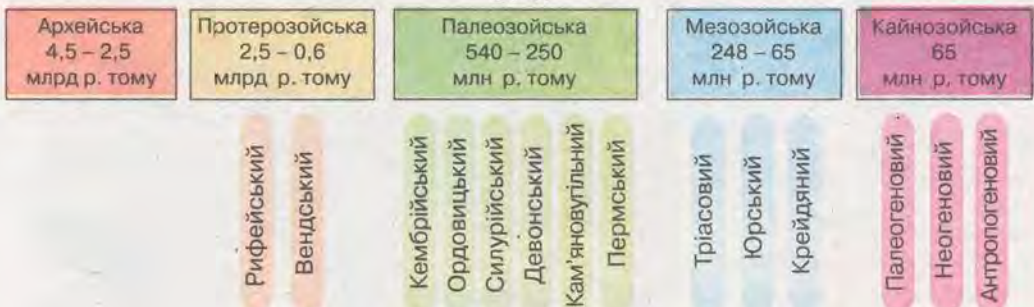
Сучасні вчені вважають, що планета Земля виникла зі згуртування газів та пилу. Ці частинки були притягнені з космосу силою тяжіння Сонця та обертались навколо нього по близьких орбітах. Із часом вони об'єднались в єдину масу. Цей гіпотетичний період розвитку земної кулі вчені визначили як «догеологічний час», що тривав приблизно мільярд років. Жодних матеріальних доказів існування цього періоду не відомо. Після формування земної кори розпочався «геологічний час». Вік гірських порід, утворених протягом цього часу, визначають радіометричними методами, основаними на тривалості розпаду нестійких радіоактивних елементів до стійких нерадіоактивних. Перші прадавні породи виникли близько 4,5 млрд років тому. Геологічний час поділяють на п'ять ер – архейську, протерозойську (вони дістали загальну назву – докембрій), палеозойську, мезозойську та кайнозойську. Кожну еру поділяють на періоди, а періоди – на епохи (мал. 41.4). Кожен період та епоха мали більш-менш стабільні клімато-географічні параметри, характеризуються сталими екосистемами із специфічним видовим складом продуцентів, консументів та редуцентів. У проміжках між стабільними періодами існування відбувались локальні чи глобальні катастрофічні зміни рельєфу та клімату, які назвали «екологічні кризи». Вони спричинюють заміни старих екосистем новими та оновлення біосфери в цілому.

Як відбувався розвиток життя в архейську еру?

Перші залишки живих організмів відносяться до *архейської ери* (почалась приблизно 4,5, а закінчилась – 2,5 млрд років тому). Їх знайдено в осадових породах віком приблизно в 3,5 млрд років. Це були прокариоти, у вивіпному стані представлені залишками оболонки колоній ціанобактерій з вуглекислого кальцію (*строматолітів*) та клітинних стінок бактерій.

На відміну від еукаріотів, еволюція яких відбувалась у більш-менш стабільних геохімічних умовах, первинні бактеріальні екосистеми докорінно змінили ці умови протягом архейської ери та самі пристосувались до них, у свою чергу, змінившись. Перші осадові породи значною мірою є наслідком життєдіяльності залізобактерій (поклади залізної руди), зелених і пурпурових бактерій (поклади сірки), можливо, нафти та природного газу тощо.

ЕРИ



Мал. 41.4. Періодизація геологічної історії Землі

Унаслідок фотосинтезуючої діяльності ціанобактерій у кінці архейської ери в атмосфері накопичилась значна кількість кисню та утворився озоновий шар. Це спричинило появу більш енергетично вигідного аеробного розщеплення поживних речовин живими організмами та захист поверхні Землі за допомогою озонового екрана від космічного та сонячного ультрафіолетового опроміненя.

Які основні події протерозойської ери?

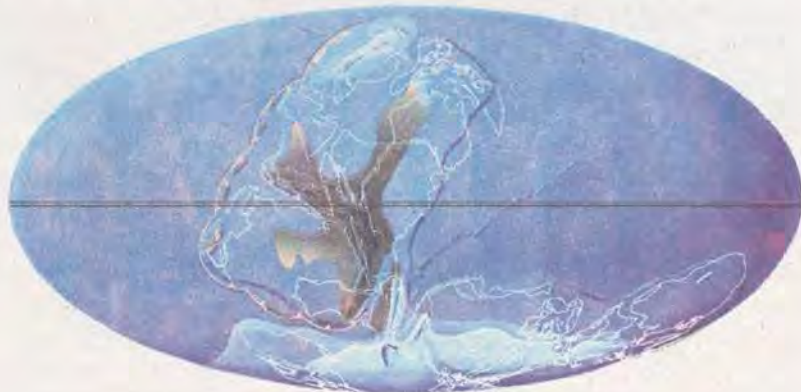
За першу половину протерозойської ери (почалась 2,5 млрд, закінчилась – близько 0,6 млрд років тому) прокаріотні екосистеми опанували весь Світовий океан. Близько 2 млрд років тому з'явилися первісні одноклітинні еукаріоти, які швидко дивергували (*пригадайте, яке явище називають дивергенцією*) на рослини, здатні здійснювати фотосинтез (водорості), та тварини і гриби, що належать до гетеротрофів. Як спосіб досягнення біологічного прогресу для еукаріотів характерне ускладнення організації в процесі історичного розвитку. Навіть в одноклітинних еукаріотів (багато видів водоростей, інфузорії, споровики) клітини побудовані дуже складно. Більшість учених вважає, що багатоклітинні організми походять від колоній одноклітинних унаслідок диференціації їхніх клітин.

У чому полягає симбіотична гіпотеза походження еукаріотів?

Є кілька гіпотез походження еукаріотів, з яких у наш час найпопулярніша симбіотична. Її послідовники вважають, що двомембранні органели, що мають свій геном і здатні до розмноження поділом (пластиди та мітохондрії), – нащадки симбіотичних прокаріотів, які втратили здатність до існування поза клітиною хазяїна. Співжиття кількох видів прокаріотів сприяло зрештою появі еукаріотичних клітин. Такі органели, як ядро, апарат Гольджі та багато інших, могли виникнути шляхом вгинів плазматичної мембрани всередину клітини.

Як відбувався розвиток життя у вендському періоді протерозойської ери?

Цей останній період протерозойської ери тривав близько 80 млн років (мал. 41.5). За нього на мілководдях морів сформувались біогеоценози,



Мал. 41.5. Карта Землі вендського періоду

основними продуцентами в яких були ціанобактерії та зелені водорості. Найпоширенішими тваринами були різноманітні кишковопорожнинні: поліпи та медузи. Деякі з них досягали метра в діаметрі. У середині періоду з'явилися повзаючі та плаваючі двобічносиметричні тварини. Серед них були несегментовані та сегментовані організми, у деяких із них на кожному сегменті тіла розташовувалась пара кінцівок. Наприкінці періоду внаслідок біосферної кризи, спричиненої зледенінням, вендські екосистеми зруйнувались і більшість їхніх видів вимерло.

Нові терміни та поняття. Гіпотези абіогенезу та біогенезу, панспермії, архейська та протерозойська ери, симбіотична гіпотеза походження еукаріотів

? **Запитання для повторення:** 1. У чому полягає суть абіогенних гіпотез виникнення життя? 2. У чому суть біохімічної гіпотези виникнення життя? 3. Які основні положення гіпотези панспермії? 4. Які екосистеми характерні для архейської ери? 5. Які основні етапи розвитку життя в протерозойську еру?

Проблемне завдання. Відтворіть ланки ланцюгів живлення, характерні для первісних прокариотних екосистем.

§ 42. РОЗВИТОК ЖИТТЯ ПРОТЯГОМ ПАЛЕОЗОЙСЬКОЇ ЕРИ



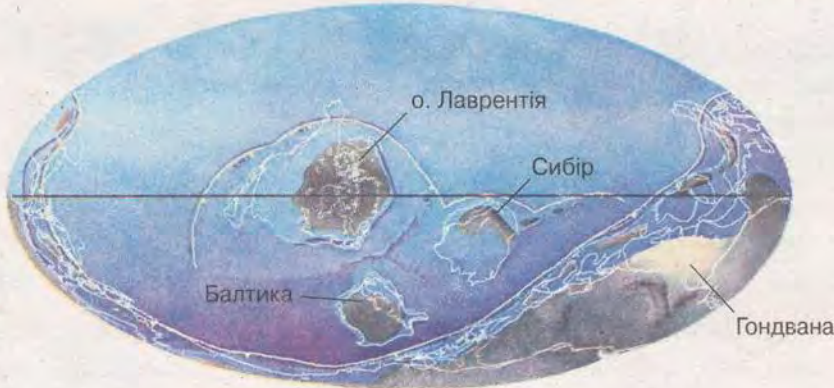
Аби краще засвоїти матеріал цього параграфу, слід пригадати: які характерні риси відомих вам з курсів біології за минулі роки класів та відділів (типів) живих організмів? Які частини біосфери вам відомі? Які причини змін обрисів суходолу та водойм на поверхні Землі? Що таке бентос, адаптивна радіація?

Які події відбувались протягом палеозойської ери?

Палеозойська ера (палеозой), або ера давнього життя, почалась близько 540 млн і закінчилась менш ніж 250 млн років тому. Протягом палеозою життя опанувало суходіл і біосфера набула сучасних меж. Еру поділяють на 6 періодів у послідовності від найстаршого до наймолодшого: кембрійський, ордовицький, силурійський, девонський, кам'яновугільний (карбонівий) та пермський.

Кембрійський період мав загалом теплий клімат (мал. 42.1). Він тривав близько 50 млн років і закінчився 490 млн років тому. У цей час з'явилися представники майже всіх типів сучасних тварин, у тому числі форми з твердим зовнішнім, інколи – внутрішнім скелетом та вкриті черепашками види.

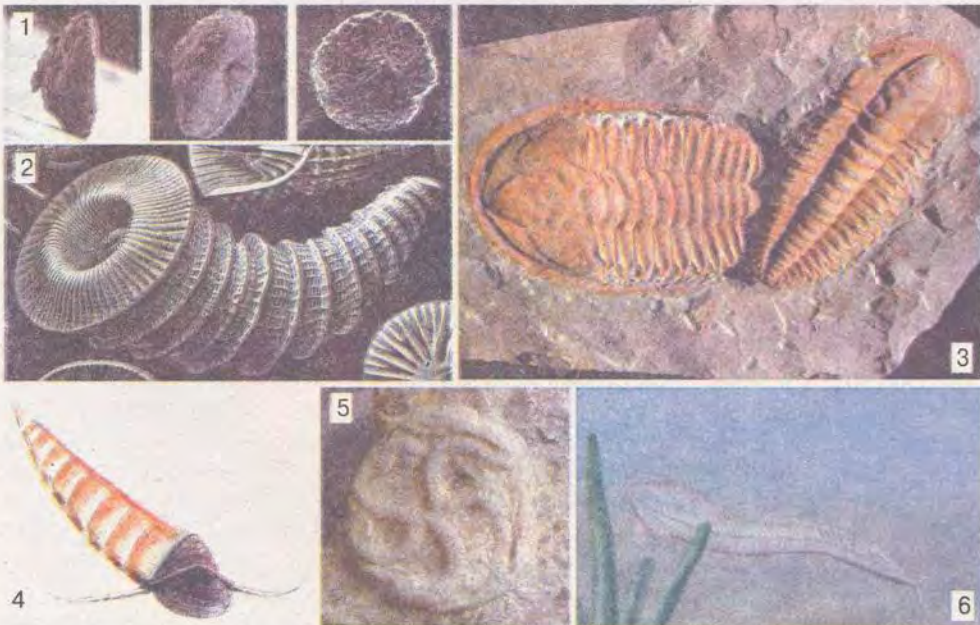
Життя було сконцентроване переважно на мілководдях тропічних морів з постійною температурою води +20...25 °С. У Південній півкулі в цей час існував велетенський материк Гондвана, до складу якого входили території сучасних Південної Америки, Африки, півострова Індостан, Австралії та Антарктиди. Північніше переважно в тропічній зоні знаходились декілька невеликих материків та островів (Лаврентія, Балтика, Сибір та ін.), розділених мілководними теплими морями.



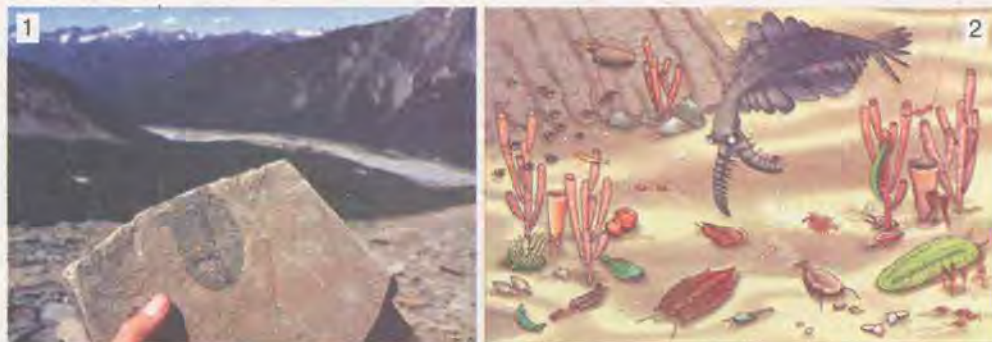
Мал. 42.1. Карта Землі кінця кембрійського періоду

З рослин у цей період з'явилися *червоні водорості*, з одноклітинних тварин – *форамініфери* з однокамерною черепашкою (мал. 42.2). У цей час виникають також *губки*. Кембрійські губки належали до особливої групи *Археоціати*, один з представників якої зберігся до наших часів. У морях були поширені різноманітні кишковопорожнинні.

З кембрійських відкладів відомі добре збережені відбитки морських сегментованих тварин: *багатоцетинкових черв'яків* та перших членистоногих, серед яких особливої різноманітності досягали *трилобіти*. Відомі представники всіх сучасних класів молюсків: двостулкові, черевоногі, головоногі (мали зовнішню черепашку і належали до бентосних форм), а також із викопного класу *Хіоліти*.



Мал. 42.2. Організми кембрійського періоду: 1 – форамініфери; 2 – кембрійські губки; 3 – скам'янілі рештки трилобітів; 4 – молюски хіоліти; 5 – голкошкірі; 6 – головохордова тварина



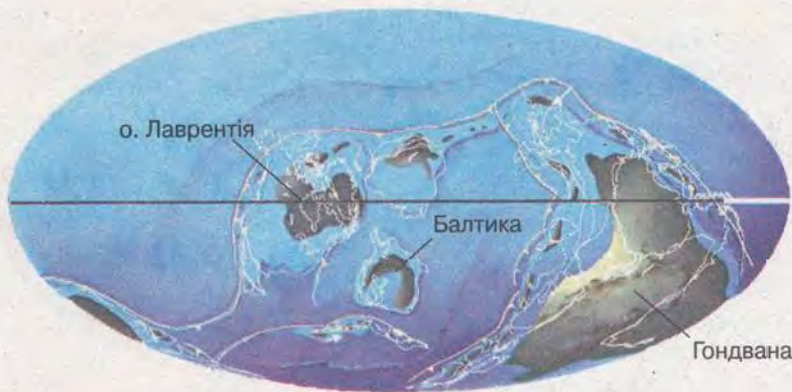
Мал. 42.3. 1. Сланець Бьєрджес. 2. Реконструкція екосистеми Бьєрджес

У цьому періоді жили представники восьми класів типу *Голкошкірі*. З'являються перші хордові з класу *Головохордові*, що загалом подібні до сучасного ланцетника (мал. 42.2), та *безщелепні*, розквіт яких припадає на наступний, ордовицький, період.

У канадських Скелястих горах є гора Бьєрджес. На її схилі на початку ХХ сторіччя відкрили осадову породу – сланець віком приблизно 540 млн років (мал. 42.3). За сто років досліджень у ній знайшли залишки понад 60 тисяч решток тогочасних переважно м'якотілих тварин, які відсутні або погано збереглися в інших кембрійських породах. Це пояснюють унікальними умовами виникнення сланців Бьєрджес, які встановила спеціальна наукова експедиція в 1966 р. Тоді частина пологого мулистого схилу, утвореного скелетами археоціат вапнякового рифу, розташованого на місці сучасної гори Бьєрджес, зсунулась на глибину, що викликало раптово загибель населення мулу. Тут за умов відсутності течії та низького вмісту кисню у воді мул поступово перетворився на сланець, навіки зберігши, як на фотоплівці, рештки всіх живих істот. Лише для частини з них можна встановити належність до відомих типів чи класів; більшість не має жодної подібності до інших викопних чи сучасних тварин.

Чим характеризується ордовицький період палеозойської ери?

Ордовицький період тривав понад 50 млн років і закінчився приблизно 443 млн років тому. У його відкладах залягають поліметалічні та залізні руди, фосфорити, горючі сланці, будівельні матеріали, нафта. Клімат був загалом теплішим і м'якшим, ніж у кембрії. Значно збільшилася площа моря, яке затопило великі площі кембрійських материків; залишилися Гондвана та кілька невеликих континентів в екваторіальній частині Землі (мал. 42.4). Життя опанувало прісні водойми, у яких мешкали зелені водорості, були поширені різноманітні ракоподібні та найбільші за всю історію Землі хижі членистоногі – *ракоскорпіони (евриптериди)* (мал. 42.5). Ці хижаки досягали майже 2 м завдовжки. Найхарактернішим для ордовицьких водойм був розквіт і широка адаптивна радіація безщелепних хребетних – щиткових. Вони мали обтічну (рибоподібну) форму тіла, хрящовий скелет, непарні, а інколи ще й парні плавці. Довжина тіла була від кількох сантиметрів до метра. Більшість видів була вкрита ззовні захисними щитками з кісткової тканини, які часто зросталися у суцільний панцир. Щиткові не мали зябрових дуг і щелеп, дихали за допомогою сполучених



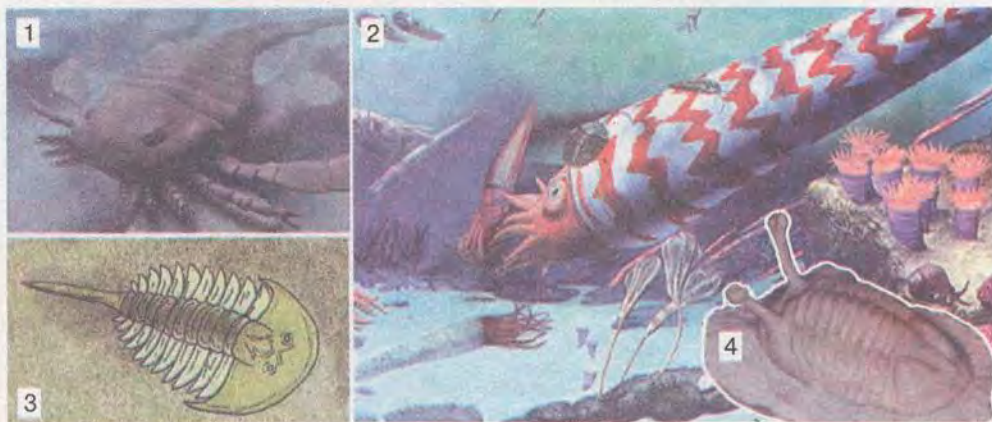
Мал. 42.4. Карта Землі ордовицького періоду

з довкіллям зябрових мішків, що знаходились в товщі черепа. Мешкали щиткові переважно в прісних та напівсолоних водоймах, живились, імовірно, дрібними планктонними і бентосними організмами та їхніми рештками.

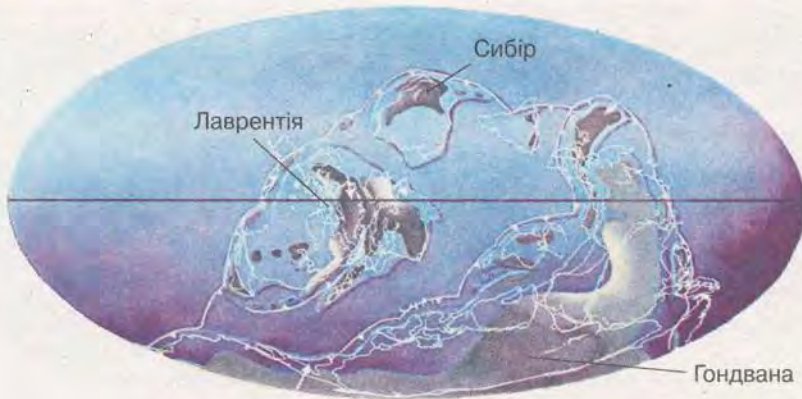
Основними фотосинтетиками були ціанобактерії, зелені та червоні водорості. У морях було багато губок, кишковопорожнинних, багатоцетинкових кільчастих червів, трилобітів, ракоподібних, молюсків тощо. Знайдені залишки мешканців приливо-відпливної зони – мечохвостів, які практично не відрізняються від сучасних. З'являється багато видів коралових поліпів, які стали основними рифоутворювачами. Були поширені різноманітні молюски (двостулкові, червононогі та ін.), серед яких хижі велетенські головоногі, укриті конусоподібними черепашками до 9 м завдовжки (мал. 42.5), різноманітні голкошкірі, зокрема морські лілії до 20 м завдовжки.

Які події відбувалися протягом силурійського періоду?

Силурійський період розпочався 443 млн років і закінчився близько 417 млн років тому. Продовжувала існувати Гондвана; поблизу екватора



Мал. 42.5. Організми ордовицького періоду: 1 – ракоскорпіон; 2 – головоногий молюск; 3 – мечохвіст; 4 – скам'янілий трилобіт



Мал. 42.6. Карта Землі силурійського періоду

знову розташувався материк Лаврентія (мал. 42.6). Для силуру характерна наявність мілководних (до 10 м глибини) континентальних теплих морів з незначною солоністю та багатою флорою та фауною (мал. 42.7). У них поряд із щитковими з'являються перші щелепні хребетні, представлені особливими викопними класами риб. Ці риби мали особливі скелетні утвори – зяброві дуги, передні з яких перетворились в органи захоплення їжі – щелепи, та добре розвинені грудні та черевні парні плавці для збільшення маневрування при плаванні. Первинні хребетні (безщелепні) риби не мали зябрових дуг та обох пар парних плавців. Обидва силурійські класи риб не дожили до наших днів. Вони мали хрящовий внутрішній скелет, у них не було зябрових кришок та плавального міхура. Деякі з них замість луски були ззовні захищені кістковим панциром (так звані панцирні риби) та досягали 6 м завдовжки. Серед первісних риб були придонні та плаваючі форми. Вважають, що всі вони були хижаками.

У прибережних частинах прісноводних водойм унаслідок мінливості рівня води утворився шар мулу. Він став основою первісних ґрунтів, на яких сформувались перші наземні біогеоценози (мал. 42.7). Їх основу складали *риніофіти* до метра заввишки та повзучі плауноподібні росли-



Мал. 42.7. Організми силурійського періоду: 1 – екосистема морського дна; 2 – панцирні риби. Наземний біогеоценоз силурійського періоду (3)

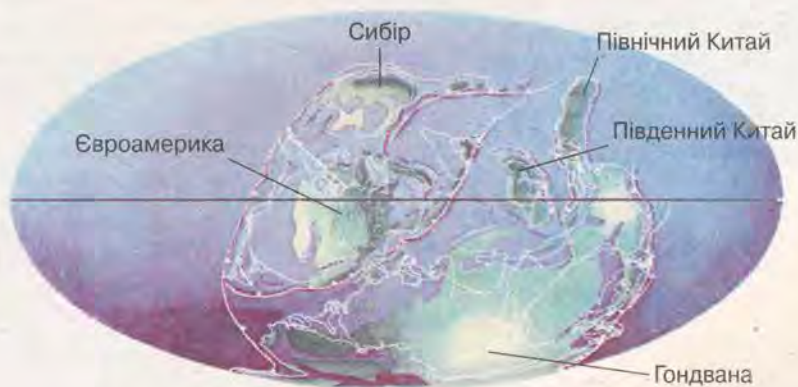
ни. З тварин у таких екосистемах мешкали різні ґрунтові види (малощетинкові черви, павукоподібні – павуки та скорпіони, рослиноїдні багатоніжки, або ківсяки, тощо). Усі ці тварини мало відрізнялися від сучасних.

Чим характеризувався девонський період?

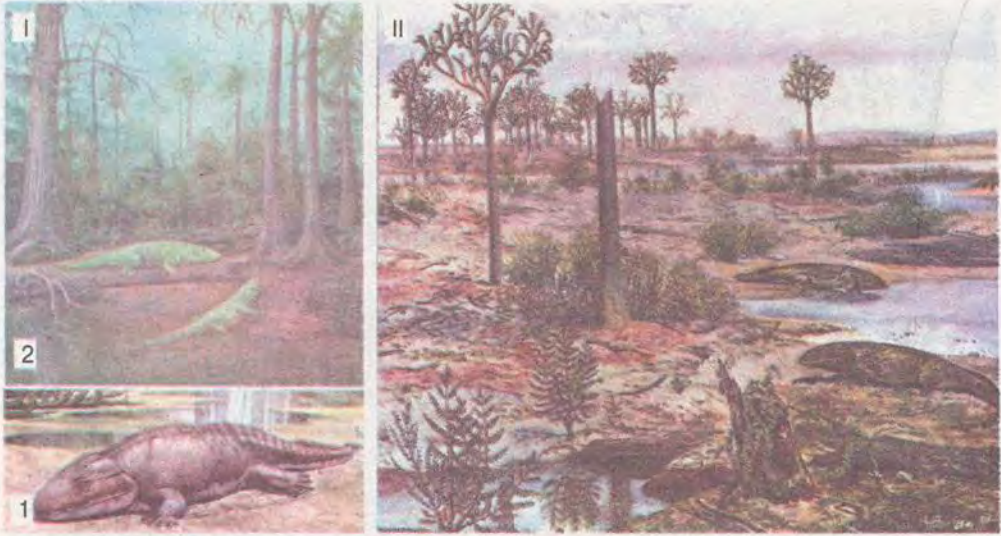
Девонський період (почався 417 млн, а закінчився близько 354 млн років тому) має виняткове значення в історії біосфери. Саме тоді наземні екосистеми заселили значні площі суходолу, який опанували також хребетні тварини. Цей період характеризується великим різноманіттям клімату, частими коливаннями рівня Світового океану, процесами гороутворення тощо. Це, у свою чергу, спричиняло місцеві (локальні) біоценотичні кризи, тому темпи еволюції загалом були досить високі. За девонського часу спочатку було кілька північних материків – Єврамерика, Сибір, Південний та Північний Китай тощо (мал. 42.8), які згодом з'єдналися та утворили єдиний великий материк Атлантию. Продовжує існувати Гондвана.

У водоймах на початку періоду вимерло багато груп тварин, серед яких більшість трилобітів, а наприкінці – панцирні риби та щиткові. Значну площу зволжених частин суходолу займали ліси з дерев'янистих вищих спорових – *плауноподібних, хвоців, папоротей* (риніофіти вимерли наприкінці періоду) (мал. 42.9). З'являються перші *голонасінні*, що належали до класу насінних папоротей. З безхребетних тварин суходіл заселили павуки та кліщі.

Девонський період часто називають «віком риб». Дійсно, у цей період в морях з'являються *хрящові* (первісні акули та деякі інші), а в прісних водоймах – *кісткові риби*. Вважають, що плавальний міхур у них слугував для додаткового дихання атмосферним повітрям, оскільки у воді багатих на гниючі рештки рослин прісних водойм розчиненого кисню було замало. З девону відомо багато видів *кистеперих* (мал. 42.9) та *дводишних* риб, а також деякі *променепері*. М'язисті парні плавці кистеперих слугували їм, імовірно, для повзання по дну захаращених стовбурами впалих дерев водойм; план будови цих плавців виявився пригідним і для їх перетворення на кінцівки для пересування на суходолі. Нащадки деяких кистеперих у девоні пристосувались до життя на суходолі, де знайшли багату кормову базу у вигляді наземних безхребетних – багатоніжок, павукоподібних



Мал. 42.8. Карта Землі початку девонського періоду



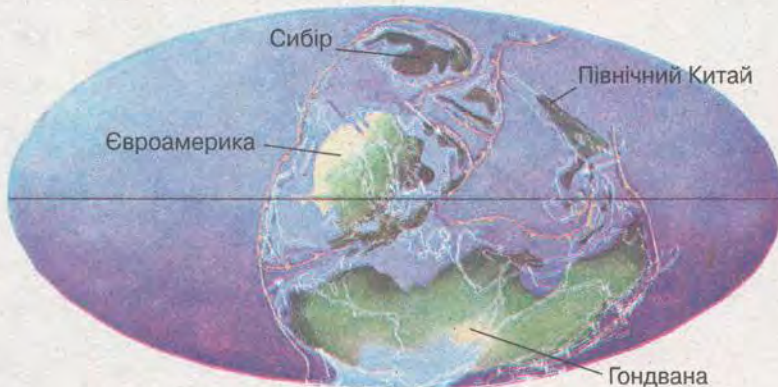
Мал. 42.9. I. Організми девонського періоду: 1 – кистепера риба; 2 – девонські земноводні. II. Ландшафт суходолу девонського періоду

тощо. Однак для розмноження і розвитку вони потребували водного середовища. Так виникли перші *земноводні*. У зв'язку з диханням атмосферним киснем уміст гемоглобіну в крові різко зростає, тому основним органом кровотворення наземних хребетних слугує червоний кістковий мозок (у риб – лише селезінка).

Сучасні земноводні (ряди Хвостаті, Безхвості та Безногі) у викопному стані відомі починаючи із середини мезозойської ери та мають досить мало спільних рис будови з палеозойськими видами.

Які події відбувалися протягом кам'яновугільного періоду?

Наступний період – *кам'яновугільний*, або *карбонівий*, – розпочався 354 млн і закінчився 290 млн років тому. Він загалом був одним з найтепліших в історії Землі, коли поверхня моря значно переважала площу суходолу (мал. 42.10). Посилена вулканічна діяльність зумовила потрапляння в ат-



Мал. 42.10. Карта Землі початку карбонівського періоду



Мал. 42.11. I. Голонасінні карбонового періоду.

II. Тварини кам'яновугільного періоду: 1 – комахи; 2 – земноводні і плазуни

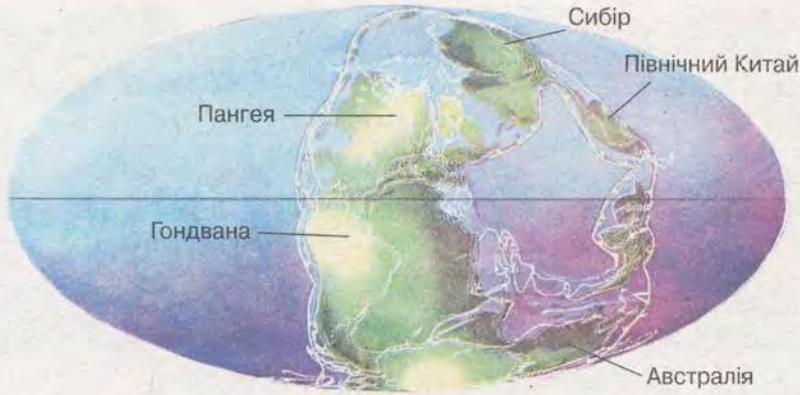
мосферу великої кількості CO_2 , а вулканічний попіл підвищив родючість ґрунтів. Теплий і вологий клімат панував на материках тривалий час. Це створило сприятливі умови для розвитку наземної флори. Зокрема, існувало багато болотистих низовин, де буяли ліси з вищих спорових та різноманітних голонасінних (мал. 42.11). Потрапляючи в заболочений ґрунт, стовбури відмерлих дерев за умов відсутності кисню не перегнивали, а замулювались і за багато мільйонів років перетворились на кам'яне вугілля (що складається з Карбону), від якого і дістав назву сам період. У цей час виникли хвойні рослини, розмноження яких не зв'язане з наявністю води в довкіллі, та мешканці перезволожених місцевостей – мохоподібні. Хвойні стали основою біогеоценозів середньозволожених і посушливих місцевостей, а мохоподібні створили наземний ярус у рослинних угрупованнях. На кінець періоду життя опанувало весь суходіл, тобто біосфера досягла сучасних меж.

Тварини швидкими темпами заселили суходіл. На початку періоду від гіпотетичних прісноводних ракоподібних виникли спочатку безкрилі, а потім – крилаті комахи. Деякі з них мали значні розміри, досягаючи метра в розмаху крил. З'явилися червононогі молюски, що дихали легенями. Були поширені багатоніжки, земноводні (мал. 42.11). Серед них відомі як невеликі тварини, так і хижак до кількох метрів завдовжки. У середині періоду частина амфібій набула здатності до розмноження на суходолі завдяки виникненню в них внутрішнього запліднення, відкладання багатих на жовток яєць з товстими оболонками та прямого розвитку. В одних з них зникли шкірні залози, а сама шкіра стала дуже товстою (пристосування до збереження води в тілі), і вони дали початок першим плазунам. В інших збереглися шкірні залози внаслідок пристосування до терморегуляції за рахунок випаровування води через шкіру; вони були предками послідовного ряду форм, які врешті-решт набули рис ссавців.

Наприкінці кам'яновугільного періоду рівень Світового океану знизився, унаслідок чого утворились велетенський материк Пангея та кілька менших континентів. Частина Пангеї вкрилася льодом. Усе це зумовило біосферну кризу, яка дала початок наступному, пермському, періоду.

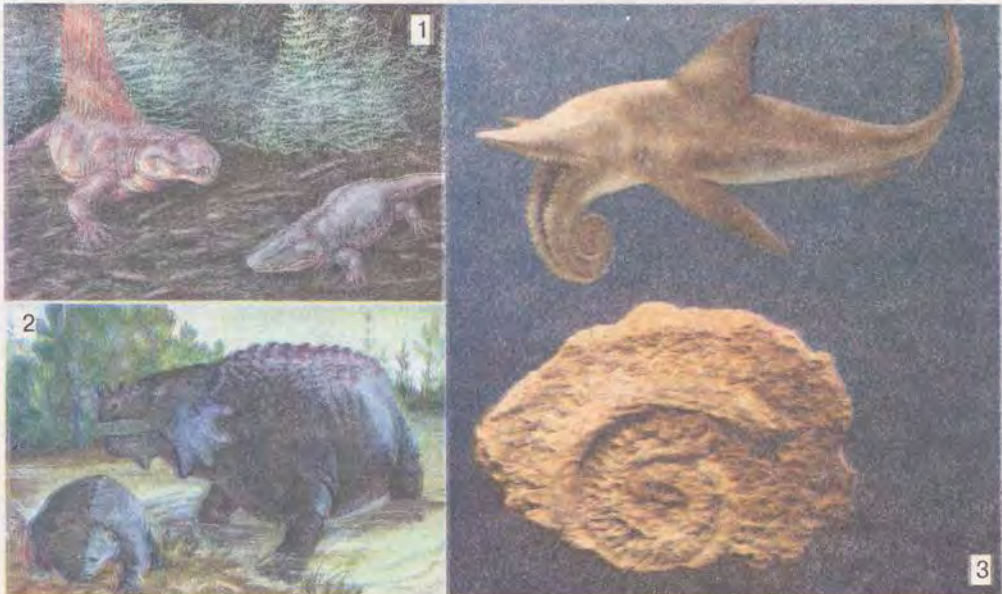
Що відбувалося протягом пермського періоду?

Останній період палеозойської ери – пермський (почався 290, а закінчився 248 млн років тому) – характеризувався переважанням суходолу над



Мал. 42.12. Карта Землі пермського періоду

морем: існував єдиний величезний материк Пангея з різкою природною зональністю, у тому числі значними площами із сухим кліматом (мал. 42.12). Протягом цього періоду відбулося кілька зледенінь. Унаслідок різких змін умов довкілля на початку та в кінці періоду відбулися глобальні біосферні кризи і пов'язані з ними масові вимирання та виникнення нових груп. Основу наземних біогеоценозів із сухим кліматом становили хвойні та деякі інші голонасінні. Відбувалася подальша адаптивна радіація комах; на кінець періоду їх відомо вже 30 рядів, серед яких прямокрилі, твердокрилі, лускокрилі та перетинчастокрилі. Значно зростає різноманіття плазунів, зокрема з'являються черепахи, лускати, представлені ящірками, та деякі інші, які в мезозойську еру дали початок наземним динозаврам, вторинноводним і літаючим плазунам.



Мал. 42.13. Тварини пермського періоду: 1 – звірозубі ящери; 2 – амфібії; 3 – пермська акула

Лінія розвитку наземних хребетних, яка зрештою привела до виникнення ссавців, у пермський період була представлена різноманітними плазунами – *пелікозаврами* та *звірозубими ящерами* (мал. 42.13). У їхній шкірі було багато залозистих клітин для виділення подібної до поту вологи. Пересувалися ці тварини на спрямованих донизу чотирьох кінцівках. Серед звірозубих відомі дрібні комахоїдні, а також великі (до 6–7 м завдовжки) хижі та рослиноїдні види. Крім різців та іклів, у цих рептилій були більш-менш розвинені й кутні зуби – пристосування до жування їжі; багато цих тварин були покриті шерстю та, можливо, здатні до підтримання певної температури тіла як пристосування до надто холодного або сухого жаркого клімату. Отже, у пермський період відбулися зміни, які підготували панування на суходолі голонасінних та плазунів протягом наступної, мезозойської, ери.

У морях на кінець періоду вимирають трилобіти, деякі групи коралових поліпів і риб, а в прісних водоймах – значна частина дводішних і кісткоперих риб і первісних земноводних. Хрящові риби, передусім акули, досягають найвищої видової різноманітності та значних розмірів (до 10 м завдовжки). Деякі з них мали досить незвичну форму нижньої щелепи, що пов'язано з особливостями живлення (мал. 42.13).

Нові терміни та поняття. Палеозойська ера, щиткові, риніофіти, кісткопері риби, звірозубі ссавці.



Запитання для повторення: 1. Які фотосинтезуючі організми існували на початку палеозойської ери? 2. Які пристосування вищих рослин до наземного способу життя вам відомі? 3. Чому саме рептилій, на відміну від земноводних, вважають першими справжніми наземними хребетними тваринами?

Проблемне завдання. Поміркуйте, чим зумовлене формування перших біогеоценозів з еукаріотичними видами саме на морських мілководдях.

§ 43. РОЗВИТОК ЖИТТЯ ПРОТЯГОМ МЕЗОЗОЙСЬКОЇ ЕРИ



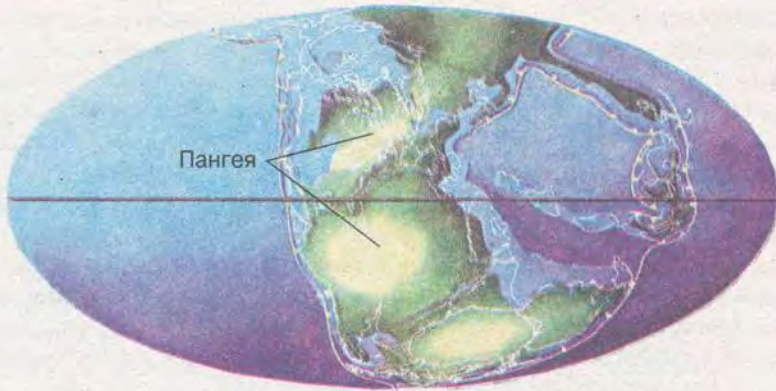
Аби краще засвоїти матеріал цього параграфа, слід пригадати: які основні зміни в екосистемах Землі відбулися наприкінці палеозойської ери? Які види називають ценофільними та ценофобними? Що таке сукцесія, спряжена еволюція?

Які групи організмів панували протягом мезозойської ери?

Протягом мезозойської ери (248–65 млн років тому) у наземних біотах панували голонасінні та вищі спорові рослини, плазуни та комахи, у водоймах – різноманітні водорості, ракоподібні, молюски, хрящові та кісткові риби, водні плазуни. За цей час виникли покритонасінні, птахи та ссавці.

Як відбувався розвиток життя в тріасовому періоді?

Перший період мезозою – *тріасовий* – закінчився 206 млн років тому. Його кліматичні умови нагадували пермський; продовжувала існувати



Мал. 43.1. Карта Землі початку триасового періоду

Пангея, яка простягалась від північного до південного полюсів (мал. 43.1). У морях з'являються коралові поліпи, за будовою близькі до сучасних, та морські їжаки; відомі різноманітні двостулкові молюски-фільтратори, серед яких устриці; мешкає багато амонітів та інших головоногих молюсків; зростає різноманіття видів хрящових і кісткових риб, які заселяють, крім прісних, і солоні водойми.



Мал. 43.2. Триасовий період: 1 – екосистема; 2 – бенетит; 3 – таністрофей; 4 – лістрозавр; 5 – сальтоп; 6 – плакодонт; 7 – ікарозавр; 8 – триасовий ссавець; 9 – нотозавр

Існували різноманітні лісові та відкриті степові, пустельні тощо екосистеми (мал. 43.2). Основу рослинних угруповань складали голонасінні – різноманітні види гінкгових, саговників, бенетитів, хвойних (зокрема, з родин араукарієвих і тисових) тощо та вищі спорові – папороті, хвощі, плауни. Із цього періоду відомі представники всіх сучасних та кількох вимерлих рядів комах. Виникають два ряди наземних плазунів – *динозаври*. Вони мешкали на суходолі, пересуваючись на чотирьох або на двох задніх кінцівках, які були спрямовані вниз, на відміну від сучасних плазунів. Серед них були рослиноїдні, комахоїдні та хижі тварини. Деякі були навіть здатні до ширяючого польоту. Звірозубі плазуни також були досить різноманітні. Вважають, що від невеликих комахоїдних звірозубих у другій половині періоду виникли перші ссавці. Це були маленькі (5–15 см завдовжки) покриті шерстю звірки, що ззовні нагадували землерийок та живились комахами. Невідомо, чи вони народжували живих малят, чи були яйцекладними, подібно до сучасних першозвірів.

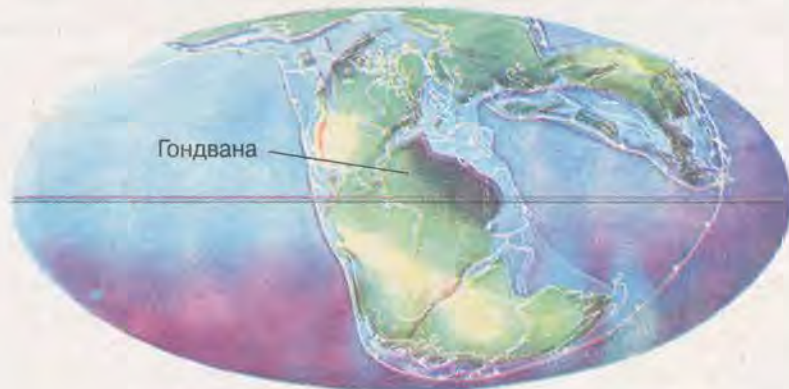
Починаючи із середини тріасу відомі перші черепахи та крокодили. На відміну від сучасних, тріасові крокодили були дуже рухливими наземними хижаками з видовженими пристосованими до бігу кінцівками (мал. 43.2) і лише в кінці періоду опанували водне середовище.

Тріасовий період закінчився біоценотичною кризою, спричиненою розпадом Пангеї на кілька менших континентів та пов'язаним із цим загальним потеплінням клімату, що супроводжувалось вимиранням багатьох груп (древні земноводні, звірозубі та ін.).

Які події відбувалися протягом юрського періоду?

Юрський період (206–144 млн років тому) характеризувався переважно помірним кліматом; у цей час існувало багато мілководних морів (мал. 43.3). Це був період високої вулканічної активності. У морях існували коралові рифи та острови. Великі площі суходолу були зайняті вологими лісами, у яких з'явилися нові родини хвойних – кипарисові та соснові.

Із цього часу відомі одноклітинні діатомові водорості, вкриті панциром із SiO_2 . Вони утворили особливі осадові породи – діатоміти. У морях дуже поширились головоногі моллюски, що загалом нагадували кальмарів, – белемніти (мал. 43.4). Також існували справжні кальмари і каракатиці.



Мал. 43.3. Карта Землі початку юрського періоду



Мал. 43.4. Тварини юрського періоду: 1 – белемніти; 2 – крокодили; 3 – бронтозавр; 4 – плезіозаври; 5 – алозавр; 6 – ссавець; 7 – диплодок; 8 – стегозавр; 9 – рамфоринх

Для юрського періоду характерне опанування плазунами повітряного і морського середовищ. Відомі рибоїдні морські черепахи. Крокодили, крім прісних водойм, заселяють і солоні, причому деякі морські види досягали 15 м завдовжки. Досягають розквіту кілька рядів морських плазунів, з яких найбільш відомі плезіозаври та іхтіозаври, що з'явилися в кінці попереднього періоду.

Птерозаври, або літаючі ящери, мали, подібно до сучасних птахів, порожнисті кістки, кіль грудини, полегшений череп; на щелепах були дрібні зуби або рогові чохла (подібно до дзьоба птахів). Як у сучасних кажанів, крила птерозаврів становили собою шкірясту перетинку, що тяглася від передніх кінцівок до задніх ніг. Ця перетинка трималася на дуже подовженому п'ятому пальці (мізинці) передніх кінцівок; інші пальці передніх кінцівок були добре розвинені та слугували для чіпляння до твердих поверхонь, утримання здобичі тощо.

Динозаври юрського періоду були дуже різноманітні. На чотирьох кінцівках пересувались переважно рослиноїдні види, з яких деякі 20–30-метрові гіганти мали масивний тулуб, видовжені шию та хвіст; важили вони по кілька десятків тонн. Це були найбільші наземні тварини за всю історію Землі. На території сучасної Північної Америки мешкав химерний *стегозавр*. Багато видів динозаврів пересувались на задніх кінцівках, а передні були вкорочені. Серед них були і невеликі тварини масою не більше ніж 1–2 кг і хижаки до 12 м завдовжки.

Деякі види мешкали в помірних широтах і, ймовірно, були теплокровними, про що свідчить покрив із пір'я, наприклад *археоптерикс*. Протягом періоду продовжувалась еволюція ссавців, які належали до чотирьох нині вимерлих рядів. Усі вони були дрібними тваринами (мал. 43.4).

У другій половині юри з'явилися близькі до сучасних безхвості та хвостаті земноводні. Наприкінці періоду відбулось різке підвищення рівня Світового океану, що спричинило потепління клімату і біосферну кризу, унаслідок якої сформувались екосистеми наступного, крейдяного періоду.

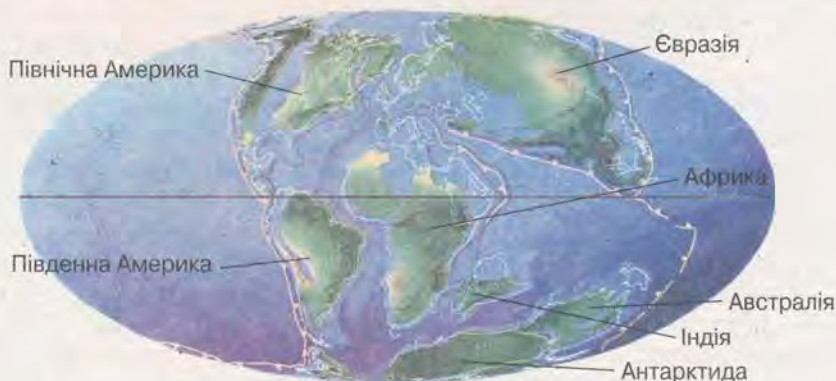
Як відбувався розвиток життя в крейдяному періоді?

Крейдяний період (137–65 млн років тому) названий так тому, що завдяки діяльності морських одноклітинних водоростей – *гантофітів* виникли поклади крейди. На початок періоду суперматерик Гондвана розпався на частини. На південь від екватора утворилися окремі континенти Південна Америка, Африка, Індія, Австралія та Антарктида (мал. 43.5). На кінець періоду площа моря ще збільшилась, а всі континенти розійшлися один від одного на значні відстані; в загальних рисах сформувались акваторії Тихого, Атлантичного, Індійського та Північного Льодовитого океанів.

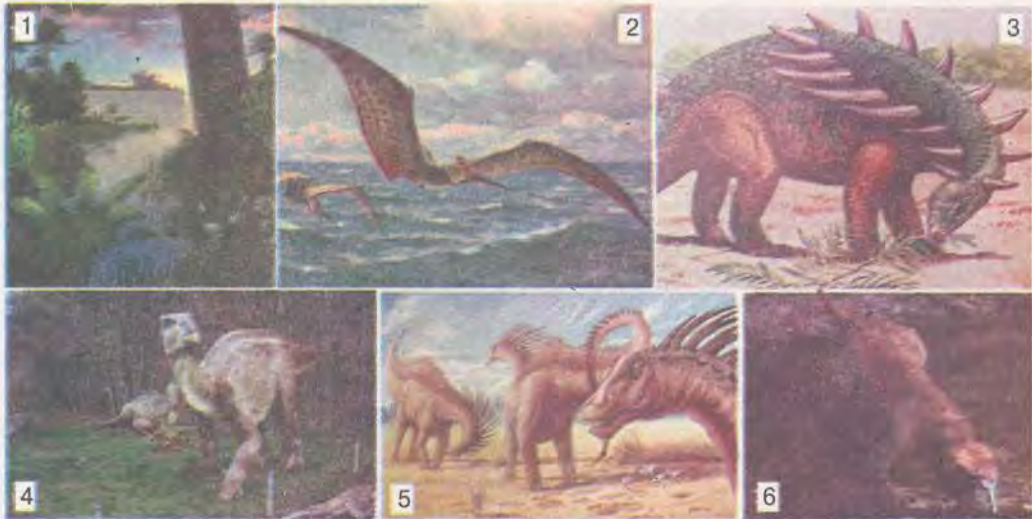
У першій половині періоду в складі наземної флори домінували голонасінні – саговники, гінкгові, бенетити, хвойні, а також папороті (мал. 43.6). Значної видової різноманітності досягли безхвості птеродактилі, розміри яких коливались від 10 см до 12 м у розмаху крил. На суходолі продовжували панувати динозаври, деякі з них мали дуже химерний вигляд. Досить різноманітні ссавці переважно належали до тих самих рядів, що й в юрський період. Із цього часу відомі рештки перших яйцекладних ссавців.

У середині періоду відбулася біосферна криза, зумовлена не змінами клімату, а біогенним фактором – появою покритонасінних рослин. Це були дерев'яністі комахозапильні рослини (магнолії, лаври та ін.). Основними ароморфозами, що дозволили їм потіснити голонасінні, були подвійне запліднення, запилення комахами та формування плодів.

У другій половині крейдяного періоду формуються нові біогеоценози, основу яких складали дерев'яністі комахозапильні (магнолії, лаври), а пізніше – і вітрозапильні (дуби, буки, берези та ін.) покритонасінні



Мал. 43.5. Карта Землі початку крейдяного періоду



Мал. 43.6. Крейдяний період (початок): 1 – ландшафт; 2 – птеранодон; 3 – полакантус; 4 – ігуанодон; 5 – амаргозавр; 6 – яйцекладний ссавець

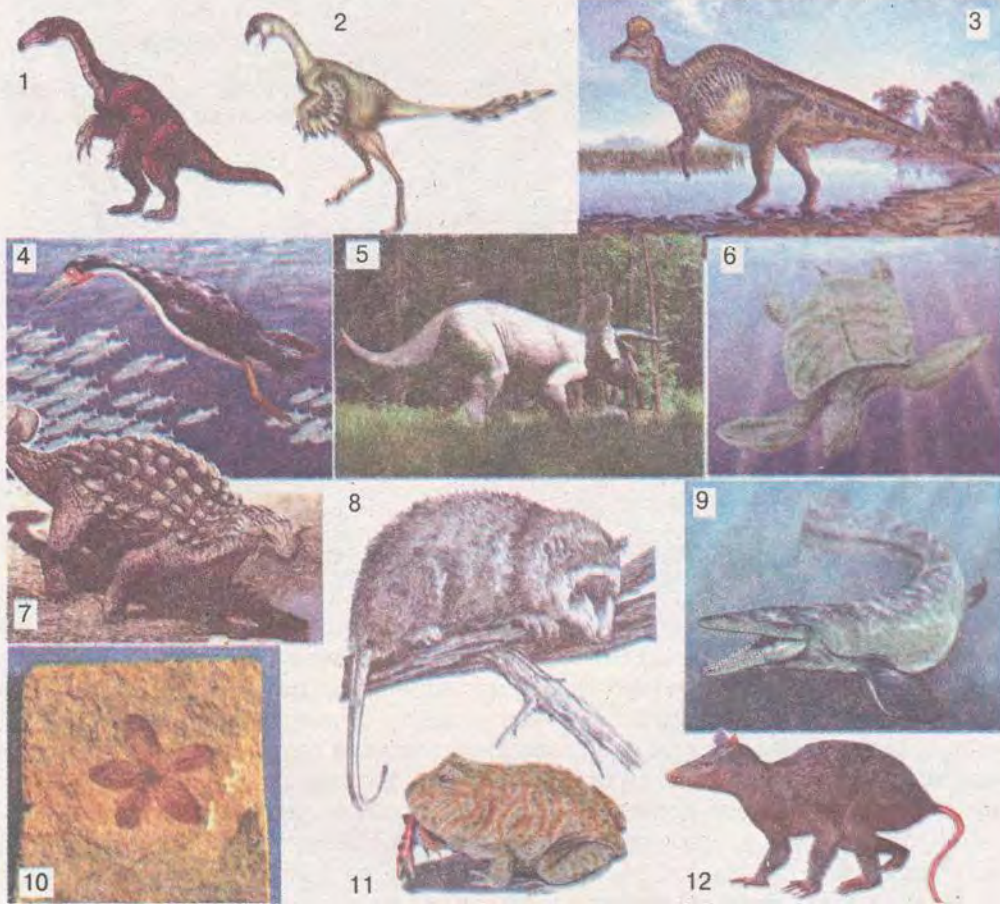
рослини. Відбувається бурхлива спряжена еволюція квіткових рослин та комах-запилувачів: з'являються бджоли, денні метелики, мухи.

У цей час з'являються птахи, які співіснували з іншими літаючими хребетними – птерозаврами та рукокрилими. Представники підкласу зубатих птахів відрізнялись наявністю дрібних зубів на щелепах. Кілегруді птахи з роговим дзьобом (предки сучасних буревісників, куликів та мартинів) другої половини періоду також були пов'язані з водоймами.

З другої половини крейдяного періоду з'явилися як сумчасті (мал. 43.7), так і плацентарні ссавці переважно невеликих розмірів.

Частина динозаврів пристосувалась до нових умов і досягла значного видового різноманіття. Більшість хижих суходільних динозаврів пересувалась на задніх кінцівках, а передні були помітно зменшені та слугували для утримання здобичі. Страусоподібні динозаври та авімії пропорціями та розмірами тіла нагадували страусів. Вони мали порожнисті кістки та дзьоб, однак хвіст у них був довгий, складався з багатьох хребців. Це були мешканці пустельних рівнин, пристосовані до швидкого бігу. Рослиноїдні динозаври були також дуже різноманітні; серед них були двоногі, що жились кронами дерев, та чотириногі, які надавали перевагу трав'янистій рослинності (мал. 43.7). У цей час в морях мешкали велетенські черепахи, у деяких з яких панцир досягав 4 м завдовжки. Особлива група лускатих плазунів (*мозазаври*), близьких за будовою до сучасних варанів, була поширена в морях кінця періоду. Завдовжки ці хижаки були від 3 до 21 м, плавали за допомогою двох пар ластоподібних кінцівок і видовженого хвостового плавця. На щелепах мали багато гострих зубів (мал. 43.7).

У кінці крейдяного періоду відбулася ще одна біосферна криза, спричинена зрушеннями та подальшим опусканням материків. Клімат став дуже вологим, що призвело до зникнення біоценозів посушливих та середньозволожених ландшафтів. На суходолі це призвело до вимирання багатьох груп комах, зубатих птахів, динозаврів, птерозаврів, кількох рядів ссавців. Ці зрушення підготували умови для утворення кайнозойських біот.



Мал. 43.7. Організми другої половини крейдяного періоду: 1 – стегозавр; 2 – авімім; 3 – коритозавр; 4 – гесперорніс; 5 – трицератопс; 6 – архелон – велетенська черепаха; 7 – анкілозавр; 8 – комахоїдний ссавець; 9 – тилозавр – велетенська хижа морська ящірка; 10 – відбиток квітки покритонасінної рослини; 11 – велетенська жаба кінця крейдяного періоду; 12 – сумчастий ссавець

Нові терміни та поняття. Мезозойська ера, динозаври, іхтіозаври, плезіозаври, птерозаври.

Запитання для повторення: 1. Які найважливіші зміни тваринного і рослинного складу Землі відбулися протягом мезозойської ери? 2. У чому полягає спряжена еволюція комах і покритонасінних? 3. Які групи плазунів домінували в різні періоди мезозойської ери? 4. Що вам відомо про ссавців мезозойської ери?

Проблемне завдання. Поміркуйте, чи справедливе твердження, що птахи витіснили птерозаврів, а ссавці – динозаврів.

§ 44. ЕВОЛЮЦІЙНІ ПОДІЇ КАЙНОЗОЙСЬКОЇ ЕРИ

Аби краще засвоїти матеріал цього параграфу, слід пригадати: які види з родини гомінід вам відомі (за матеріалом підручника «Біологія» для 9-го класу)?

Чим характеризується кайнозойська ера?

Кайнозойська ера розпочалась близько 65 млн років тому і триває дотепер. За цей час завершилось формування рельєфу, суходіл і водойми поступово набули сучасних обрисів, встановились кліматичні зони. Це ера бурхливої адаптивної радіації покритонасінних, птахів і ссавців; у біосфері в цілому також домінують членистоногі, у водних екосистемах – водорості та молюски. Близько 300 тис. років тому з'являється людина. Наслідки її господарської діяльності стають одним з основних факторів еволюції. Кайнозойську еру поділяють на три періоди: палеогеновий, неогеновий та антропогеновий.

Як відбувався розвиток життя в палеогеновий період?

Клімат *палеогенового періоду*, або *палеогену* (65–23 млн років тому), загалом був теплим, хоча на рубежах епох значно змінювався; зокрема, відомі часткові зледеніння материків. Неодноразово відбувалися значні зрушення земної кори, що визначало формування гірських систем, виверження вулканів, землетруси, зміни рівня Світового океану тощо. З органічних решток цього періоду утворились поклади бурого вугілля. За цей час з'являються майже всі сучасні ряди птахів і ссавців, порядки покритонасінних, а також бурі водорості. Скам'яніла смола хвойних рослин цього періоду відома під назвою «бурштин» (мал. 44.1). Палеогеновий період поділяють на три послідовні епохи (відділи), кожна з яких досить різко відрізняється від інших: палеоцен, еоцен та олігоцен. Наприкінці олігоцену відбулось зниження рівня Світового океану та помітне похолодання, що викликало біосферну кризу, після чого розпочався неогеновий період.

Палеоценова епоха (65–56 млн років тому) загалом була теплою та вологою. На суходолі домінували біоценози, основу яких складали дерев'яністі голонасінні (кипарисові, соснові, гінкгові та ін.). Також відомі комахозапильні (магнолії, лаври тощо) та вітрозапильні (магнолії, буки, дуби) квіткові рослини і вищі спорові. Залишки їхніх стебел потрапляли на дно водойм, де в анаеробних умовах під шарами мулу за мільйони років перетворились на сучасні корисні копалини – буре вугілля.

У морських і прісноводних водоймах досягли значного видового різноманіття кісткові риби. Відомі представники багатьох сучасних рядів птахів, а також велетенські нелітаючі птахи (мал. 44.2). Разом співіснують види першозвірів, сумчастих та плацентарних ссавців, серед яких – представники комахоїдних, приматів і кількох викопних рядів. Копитні ссавці палеоцену належали до кількох рядів, жоден з яких не зберігся до наших днів, наприклад *кондилляртри*. До ряду *Креодонти* належали переважно хижі види. Ряд *мезоніхій* об'єднував



Мал. 44.1. Бурштин

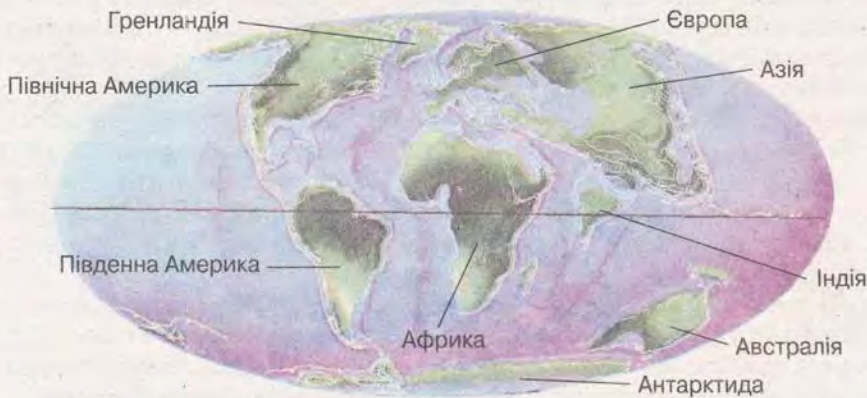


Мал. 44.2. Тварини палеогенової епохи: 1 – діатрима з пташенятами; 2 – ссавці; 3 – плезіадапіс (найдавніший представник приматів); 4 – диссакус; 5 – кондилартр; 6 – трійзодон

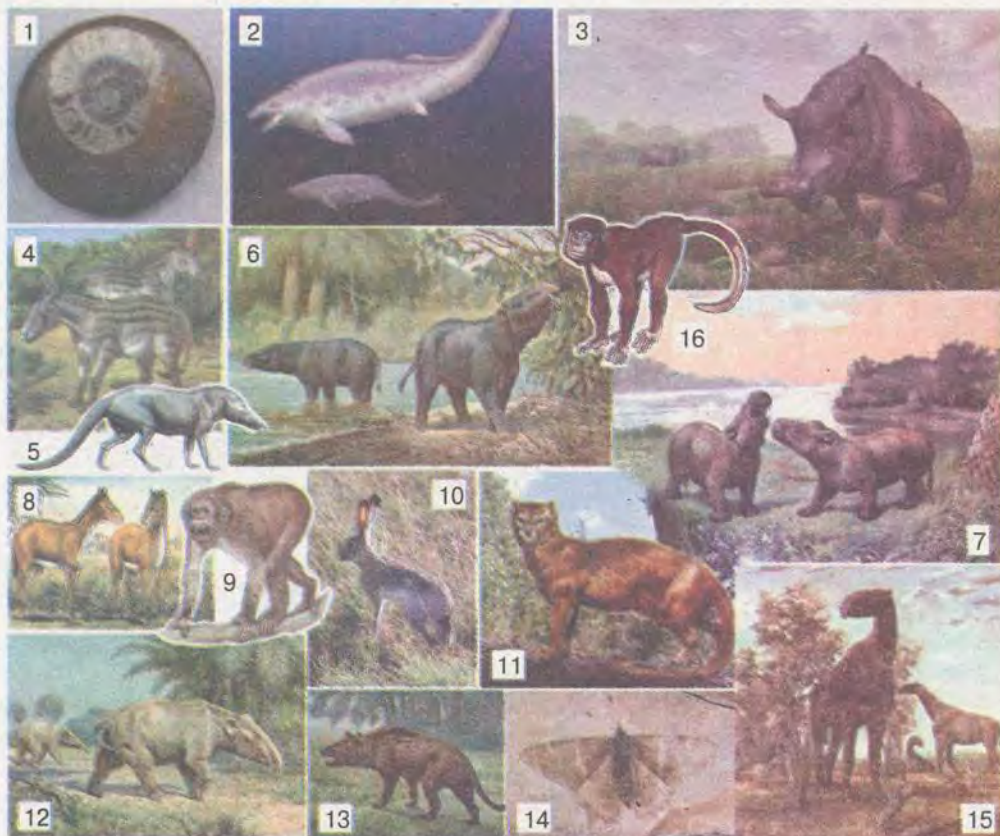
хижі види, які мали копита. Зовні вони нагадували собак (мал. 44.2), а задовжки були від одного до двох метрів.

За *еоценової епохи* (56–34 млн років тому) всі континенти та великі острови (Північна та Південна Америки, Гренландія, Європа, Азія, Індія, Африка, Австралія та Антарктида) були розмежовані морями (мал. 44.3). Домінували вічнозелені субтропічні та тропічні ліси з представників родин лаврових, миртових, пальмових та ін. Покритонасінні заселяють прісноводні водойми; це істотно змінило екосистеми річок та озер, зокрема в них з'явилися вторинноводні комахи – клопи, жуки тощо. Значні площі охоплювали степові простори.

Для різноманітної фауни морських безхребетних еоцену дуже характерні відомі ще з початку ери бентосні форамініфери значних розмірів (мал. 44.4). Крокодили мешкали переважно в прісних водоймах. У цю епоху існувало 80 родин птахів, які належали до 12 рядів. У Південній



Мал. 44.3. Карта Землі середини еоценового періоду



Мал. 44.4. Організми еоценової епохи: 1 – залишок черепашки форамініфер; 2 – базилозавр; 3 – бронтотерій (носоріг еоценової епохи); 4 – гіракотерій (перший представник конячих); 5 – діакоексис (парнокопитна тварина); 6 – баритерій (слон); 7 – корифодон; 8 – мезогіпус (трипалій кінь); 9 – протеопітек (перша короткохвоста мартішкоподібна мавпа); 10 – палеолагус (заєць); 11 – проаліур; 12 – палеомастодон (хоботна тварина); 13 – гієнодон; 14 – продріас (метелик); 15 – індрикотерії (безрогі носороги); 16 – бранізіля (давня широконоса мавпа)

Америці знайдено залишки безкільових птахів, близьких до сучасних африканських страусів. У кінці епохи в Південній півкулі виникли *пінгвіни*. Вважають, що в цей час частина *мезоніхій* перейшла до мешкання у морях та дала початок зубатим китам, деякі з яких досягали 25 м завдовжки. В ізольованій Південній Америці з'явились кілька рядів травоядних тварин, які протягом наступних епох повністю вимерли. З еоцену відомо багато видів хижих ссавців. У цей час виникли різноманітні непарнокопитні, хоботні та парнокопитні. Загалом з кінця еоценової епохи відомі представники майже всіх сучасних рядів плацентарних ссавців, у тому числі мартішкоподібні мавпи.

В *олігоцену* епоху (34–23 млн років тому) клімат стає різноманітнішим; помітно знижується рівень Світового океану; встановлюється природна зональність, що загалом нагадує сучасну. У лісах помірного клімату росли різноманітні хвойні та покритонасінні дерева, зокрема береза, в'яз, тополя, клен, дуб та ін. Субтропічні та тропічні ліси (зокрема, на теренах

сучасної України) складались також із хвойних (ялини, сосни, кедри, смереки, секвої, кипариси) і покритонасінних (фінікові пальми, буки, каштани та ін.) порід. Помітні площі займали степи.

Комахи були дуже різноманітні та загалом нагадували сучасних. Виникли хоботні, зайцеподібні та деякі інші плацентарні. Серед хижих відомі представники багатьох сучасних та деяких вимерлих родин. Частина хижих опанувала водойми і дала початок ряду ластоногих. З Південної Америки відомі *широконосі мавпи* (мал. 44.4).

У кінці палеогенового періоду піднімається суходіл; розпочинається гороутворення. Це спричинило біосферну кризу, наслідком якої було настання неогенового періоду.

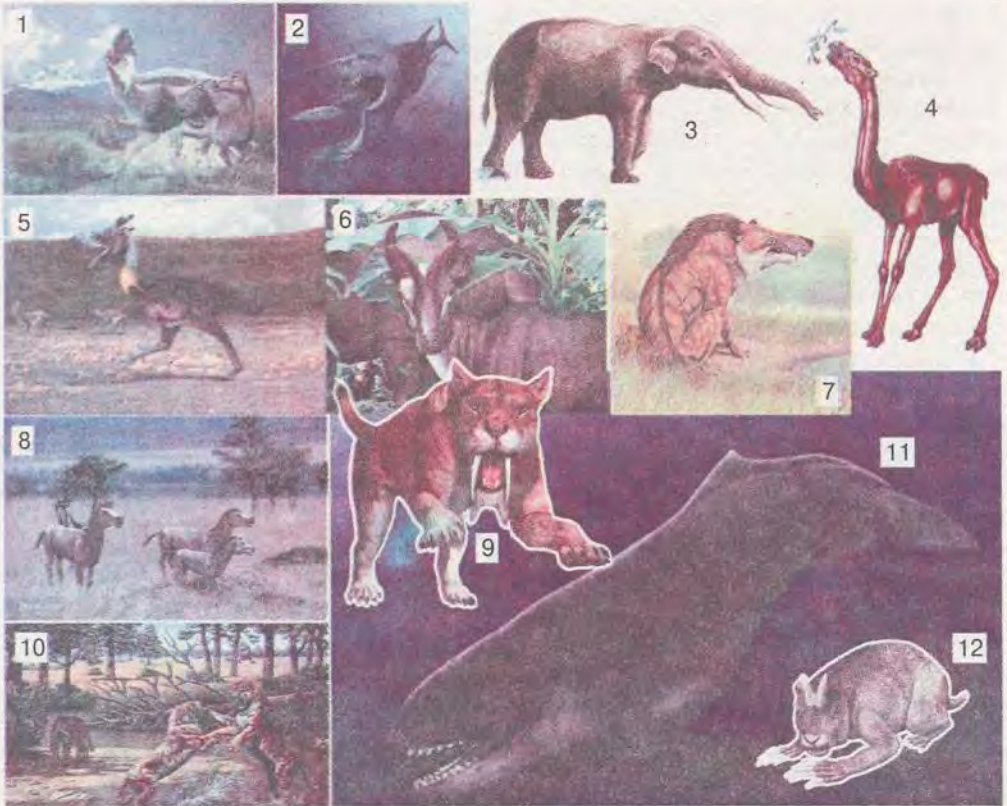
Як відбувався розвиток життя в неогеновий період?

Неогеновий період, або *неоген* (23–2,6 млн років тому), складається з двох епох – ранньої, або *міоценової* (23–5,3 млн років тому), та пізньої, або *пліоценової* (5,3–2,6 млн років тому). Цей період загалом характеризується низьким рівнем Світового океану, утворенням сучасних гірських масивів (Альпи, Піренеї, Карпати, гори Греції, Криму, Кавказу, Гімалаї, Кордильєри, Анди тощо), досить суворим кліматом із чіткою зональністю та кількома зледеніннями в Північній та Південній півкулях. Чергування льодовикових і міжльодовикових епох зумовило неодноразові міграції тварин і рослин. У льодовикові епохи теплолюбні форми відтіснялися до екваторіальних областей, а в міжльодовикові – поширювалися на північ та південь. Наприклад, близько 12 млн років тому під кригою знаходились частина Південної Америки (Патагонія), Антарктида (до сьогодні), Нова Зеландія та майже вся Австралія (мал. 44.5). Усе це спричинювало часті як місцеві, так і глобальні біоценотичні кризи, що супроводжувались руйнуванням екосистем, формуванням нових біот і вимиранням одних та виникненням інших систематичних груп.

У кінці періоду фауна і флора загалом нагадували сучасні, відрізняючись переважно на видовому та родовому рівнях. У міоцені з'являється більшість сучасних родин покритонасінних, комах, молюсків, птахів, ссавців тощо. Відомі залишки африканських страусів; нелітаючі птахи стали одними з найбільших за розмірами хижаків у степах Південної



Мал. 44.5. Карта Землі середини неогенового періоду



Мал. 44.6. Тварини неогенового періоду: 1 – титаніс; 2 – мегалодон; 3 – кювероніус; 4 – альтикамеліус (неоценовий верблюд); 5 – пеленкен; 6 – синдіоцерас (північноамериканський олень); 7 – мегістотерій; 8 – гіпаріон; 9 – тилакосміл; 10 – махайроди; 11 – левіафан (кашалот міоценових океанів); 12 – епігаулюс (рогатий гризун)

Америци (мал. 44.6). Біота морів загалом мало відрізнялась від сучасної, хоча в неогені досягли розквіту велетенські акули мегалодони. У кінці міоцену виник суходільний «міст» між Азією та Північною Америкою на місці сучасної Берингової протоки, і фауна цих материків частково змішалася. У Північну Америку мігрують хоботні, у Європу та Азію – предки сучасних верблюдів та особливий рід трипалих конячих – гіпаріон. Його представники були дуже поширені в міоцені та пліоцені в Євразії, у тому числі в Україні, і дали назву специфічній викопній фауні степів тих часів (гіпаріонова фауна).

Під час міоценової епохи відбувались горотворчі процеси. У північній частині Європи та Північній Америці були поширені степи, хвойні та широколисті ліси, характерні для помірного клімату. Були також зони субтропічного та тропічного клімату. Деякі види сумчастих ссавців досягали значних розмірів. З відкладів епохи відомі рештки різноманітних видів гризунів, мастодонтів, свиней, антилоп, оленів, різноманітних хижаків, китоподібних тощо. На початку міоцену в Східній Африці з'явилися перші людиноподібні мавпи, які впродовж епохи розселились до Європи (дріопітеки) та Азії (рамапітеки); останніх вважають предками сучасних орангутанів, а перші згодом повністю вимерли.

З *пліоцену* відомі викопні рештки безкільових птахів, подібних до американських нанду та австралійських ему. Гіпаріони, мастодонти, слони, мозолоногі досягли значного видового різноманіття. У багатьох видів родини котячих ікла верхніх щелеп були настільки великі, що виступали назовні. Такі види об'єднують під назвою «шаблезубі кішки». У кінці періоду Південна Америка з'єдналась із Північною через Панамський перешийок, і між ними відбувся обмін частиною фаун, зокрема велетенські нелітаючі журавлі розселилися (мал. 44.6) в Північну Америку. Північна Америка на той час мала усталені біоти, тому більшість південноамериканських видів у ній не прижилась (лишилось лише 5 з них). У Південній Америці натомість відбувалась біоценотична криза внаслідок завершення утворення Анд. Тому близько 50 % сучасних родів плацентарних ссавців цього континенту – нащадки північноамериканських мігрантів. Ця подія дістала назву «великого обміну», який детально дослідив відомий американський зоолог Г. Сімпсон у 40–70-х роках ХХ сторіччя.

Викопні рештки примітивних істот з родини гомінід знайдено в Східній Африці. Їхній вік обчислюють у 4–5 млн років. Це були австралопітеки, яких існувало водночас кілька видів на Африканському континенті. Кінець неогену характеризувався горотворчою активністю, частковим зледенінням Північної півкулі, зміною кліматів, що призвело до вимирання багатьох груп; так, повністю зникла гіпаріонова фауна; значно зменшилось видове різноманіття хоботних тощо.

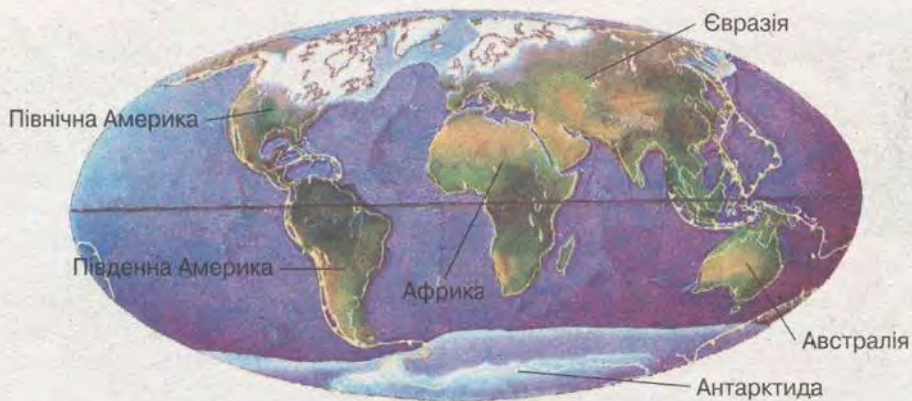
Які події відбувалися в антропогеновому (четвертинному) періоді?

Антропогеновий (четвертинний) період (2,6 млн років тому і до сьогодні) складається з двох епох – *плейстоценової* (закінчилась 11 тис. років тому) та сучасної, або *голоценової*. Предки сучасних коней незадовго перед зледенінням мігрували з Північної Америки до Азії через перешийок на місці нинішньої Берингової затоки, а згодом розселились у Європу та Африку, де від них виникли коні, осли та зебри.

Близько 1,7 млн років тому африканські австралопітеки вимирають. У цей час у Східній Африці виникає від невідомих предків *Людина прямоходяча*. Згодом цей вид розселився до Азії. Різні його географічні популяції отримали назви пітекантропів, синантропів та ін. Усі вони вимерли не пізніше ніж 300 тис. років тому; саме в цей час з'являється вид *Людина розумна*. Цей вид мав два підвиди, які чітко різнилися між собою особливостями будови: неандертальці та кроманьйонці (останні близькі до сучасної людини).

Протягом *плейстоцену* сталося п'ять зледенінь (мал. 44.7); у Північній Америці вимерли всі копитні та багато інших груп. Унаслідок цього великі простори Північної півкулі були охоплені тундрами, де розвинулась специфічна біота. Основу її складали трав'янисті покритонасінні, мохи та лишайники. Із ссавців для неї характерні лемінги, песець, північний олень та вівцебек (дожили до наших днів), а також нині вимерлі покритий шерстю слон – мамут¹, шерстистий носоріг, великорогий олень, печерний ведмідь, смілодон (мал. 44.8) та ін. У цю епоху розпочалась активна господарська діяльність людини: полювання, рільництво, скотарство.

¹ У побуті та популярній літературі мамутів часто називають мамонтами. Мамонт – нині забуте чоловіче ім'я, а мамут (від лат. *Mammuthus*) – назва роду викопних слонів.



Мал. 44.7. Карта Землі останнього зледеніння

У голоцені остаточно сформувались сучасні обриси суходолу, мережа водойм, географічні зони. Він розпочався після звільнення Європи та Азії від льодовика. Приблизно 5–6 тис. років тому виникають перші держави і міста, а в ХІХ ст. формуються промислові комплекси.

Діяльність людини є **провідним сучасним фактором еволюції**. Вона проявляється в знищенні природних екосистем унаслідок вирубування лісів, створення водосховищ, поселень, промислових центрів, агроценозів, забруднення довкілля промисловими відходами, зміни газового складу атмосфери (підвищення вмісту вуглекислого газу, окислів сірки, азоту тощо, порушення цілісності озонового шару), виснаження ґрунтів.

Місце стабільних екосистем з високою видовою різноманітністю займають лісові насадження та агроценози з незначним числом видів. Це при-



Мал. 44.8. Тварини плейстоцену: 1 – мамут; 2 – шерстистий носоріг; 3 – великорогий (ісландський) олень; 4 – печерний ведмідь; 5 – мегатерій (велетенський лінивцеві); 6 – смілодон (шаблезуба кішка)



Мал. 44.9. Види, що зникли за останні 300 років: 1 – тарпан – дикий кінь; 2 – стеллерова корова; 3 – дикий кінь Пржевальського (залишився тільки на заповідних територіях); 4 – тур (наскельний малюнок); 5 – епіорніс; 6 – моа; 7 – дронт (нелітаючий птах)

зводить до неспряженої еволюції екологічно пластичних видів фітофагів, які стають шкідниками культурних рослин, а також всіляких бур'янів. Зростання популяцій свійських тварин та самої людини стимулює еволюцію пов'язаних з ними паразитичних, кровосисних і синантропних видів. Така діяльність призводить до дестабілізації біосфери та її кризи з непередбаченими наслідками, безумовно катастрофічними для сучасних біот.

За останні 2–3 тисячі років унаслідок дії антропогенного фактору зникли сотні тисяч видів, більшість з яких так і не була відкрита науковцями. Лише за останні 300 років в Європі винищено дикого бика-тура, коня-тарпана, біля узбережжя Камчатки – морського ссавця стеллерову корову, у Монголії – коня Пржевальського, на о-ві Мадагаскар – 8 видів нелітаючих птахів епіорнісів, у Новій Зеландії – 20 видів безкільових птахів моа, 3 види нелітаючих голубів-дронтів на Маскаренських о-вах в Індійському океані (мал. 44.9). До 20 % видів комах, 80 % земноводних і плазунів, 30 % птахів і ссавців у наш час перебувають під загрозою повного вимирання.

Зниження видового різноманіття, спричинене як наслідками господарської діяльності людини, так і прямим винищенням з її боку цінних для неї видів, – один із чільних факторів, що викликають дестабілізацію біогеоценозів та їхній розпад.

Зрозуміло, що лише негайний перехід до гармонічного включення господарської діяльності людини до біосфери, тобто створення *ноосфери*, може відвернути загрозу *екологічної катастрофи*. Самі лише природоохоронні заходи без докорінної зміни світогляду людини та принципів ведення її господарства можуть лише дещо віддалити цю загрозу.

Нові терміни та поняття.

Кайнозойська ера, австралопітеки, неандертальці, кроманьйонці



Запитання для повторення: 1. Як можна охарактеризувати основні риси фауни і флори Землі кайнозойської ери? 2. Які основні еволюційні події від-

бувалися в палеогеновий період? 3. Охарактеризуйте основні еволюційні події неогенового періоду. 4. Які основні еволюційні події відбувалися в антропогеновий період?

Проблемне завдання. Поміркуйте, під впливом яких чинників виникають нові збудники захворювань людини.

! ТЕМАТИЧНИЙ КОНТРОЛЬ ЗНАТЬ

I. Із запропонованих відповідей виберіть одну правильну:

1. Укажіть, як називають систему поглядів про незмінність живої природи з часів її виникнення: а) еволюційним вченням; б) гіпотезою панспермії; в) гіпотезою перерваної рівноваги.

2. Укажіть, як називають гіпотези походження життя, які засновані на тому, що жива матерія виникла з неживої: а) біогенетичними; б) абіогенетичними; в) панспермією.

3. Назвіть учених, які висунули біохімічну (абіогенетичну) гіпотезу виникнення життя: а) С. Арреніус та В. Вернадський; б) О. Опарін та Д. Холдейн; в) Л. Пастер та Р. Вірхов; г) Е. Геккель та К. Тимірязєв.

4. Укажіть період, у якому сформувалися перші наземні біогеоценози: а) силурійський; б) кембрійський; в) ордовіцький; г) девонський.

5. Укажіть предків ссавців: а) певні групи динозаврів; б) певні групи звірозубих ящерів; в) кистепері риби; г) певні групи крокодилів.

6. Укажіть період, у якому з'явився вид Людина розумна: а) юрський; б) крейдяний; в) палеогеновий; г) антропогеновий.

II. Завдання на встановлення відповідності:

1. Встановіть відповідність між ерами та періодами історичного розвитку біосфери:

Ери	Періоди
А. Протерозойська	1. Неогеновий
Б. Палеозойська	2. Девонський
В. Мезозойська	3. Крейдяний
Г. Кайнозойська	4. Вендський
	5. Архейський

2. Визначте, у які ери та періоди геологічної історії планети Земля виникли ті чи інші групи організмів:

Ери та періоди	Групи організмів
А. Тріасовий період мезозою	1. Ряд Хижі
Б. Юрський період мезозою	2. Австралопітеки
В. Крейдяний період мезозою	3. Археоптерикс
Г. Палеогеновий період кайнозою	4. Динозаври
Д. Неогеновий період кайнозою	5. Покритонасінні
	6. Кісткові риби

III. Відкриті запитання:

1. Чому саме одну з груп звірозубих ящерів розглядають як можливих предків ссавців?
2. Відомо, що є первинноводні тварини (предки яких ніколи не залишали водойм) та вторинноводні (предки яких повернулися до існування у водоймах). Як можна довести, що такі групи тварин, як китоподібні, морські черепахи чи змії є вторинноводними тваринами?
3. У який період історичного розвитку Землі біосфера зайняла сучасні межі і чому?
4. Як можна довести те, що життя виникло саме у водоймах? Відповідь обґрунтуйте.
5. Які умови сприяли виходу організмів на суходіл?
6. Чим, з точки зору сучасних еволюційних поглядів, можна пояснити вимирання видів у процесі еволюції до появи людини?

УЗАГАЛЬНЕННЯ КУРСУ

Питання про появу і суть життя здавна хвилювали вчених, філософів і широкі верстви населення; це зрозуміло, адже ми й самі – живі істоти. Незважаючи на бурхливий розвиток біологічних наук, застосування фізико-хімічних методів досліджень, методів молекулярної біології, генної та клітинної інженерії, електронної мікроскопії та складної обчислювальної техніки, сутність життя досі залишається загадковою для людства. Сучасна наука не здатна штучно створити навіть найпростіший живий організм, невідомі точні причини старіння й смерті, причини появи життя на нашій планеті. Тому дотепер визначення життя має описовий характер і складається з перерахування його основних форм і властивостей:

1. Живі організми складаються з тих самих хімічних елементів, що й неживі тіла. На відміну від неживої природи, процентне співвідношення хімічних елементів у всіх живих істотах практично однакове. Чотири **органогенні елементи** (Карбон, Оксиген, Гідроген, Нітроген) становлять до 98 % біомаси; близько 1,9 % припадає на 8 **макроелементів** (Фосфор, Сульфур, Хлор, Калій, Натрій, Кальцій, Магній, Ферум), а 0,1 % – на частку більш ніж 30 **мікроелементів** (Алюміній, Купрум, Цинк, Молібден, Кобальт, Нікель, Стронцій, Йод, Селен, Флуор, Бром, Бор та ін.).

2. Живі істоти складаються з особливих, переважно високомолекулярних, органічних сполук, води й деяких інших неорганічних речовин. Серед органічних речовин основні – це білки, нуклеїнові кислоти, вуглеводи й ліпіди. З неорганічних речовин виняткове значення має вода, що становить 60–99 % біомаси різних організмів, а також солі та неорганічні кислоти.

3. Обмін речовинами та енергією з навколишнім середовищем – необхідна умова існування живих систем. Дві його сторони – асиміляція й дисиміляція, взаємно врівноважуючись, забезпечують динамічну сталість будови та властивостей внутрішнього середовища біологічних систем (**гомеостаз**), що складає основу їхньої здатності до **саморегуляції**.

4. Жива матерія характеризується різними взаємозалежними рівнями організації: молекулярним, клітинним, організмовим, популяційно-видовим, екосистемним, або біогеоценотичним, і біосферним. Інтеграція взаємодій окремих складових кожного рівня зменшується від нижчого до вищого.

5. Живій матерії властива дискретність. Це означає, що на будь-якому рівні організації обов'язково існують структурно-функціональні одиниці – молекули, клітини, організми, популяції, біогеоценози.

6. Живі істоти здатні до розмноження, росту та індивідуального розвитку. Неперервність життя забезпечують **життєві цикли**. Усі нові клітини та організми утворюються, незважаючи на розмаїтість способів розмноження, винятково з материнських клітин.

7. Спадкова інформація (генотип) закодована у вигляді певної послідовності нуклеотидів молекул нуклеїнових кислот (ДНК чи вірусної РНК). Під час поділу клітини вона або повністю (мітотичний поділ), або частково (мейотичний поділ) передається кожній з дочірніх клітин.

8. Генотип реалізується у фенотипі під час матричного синтезу білків і може змінюватися за рахунок мутацій і рекомбінацій. Фено-

тип формується за рахунок взаємодії генотипу організму з факторами навколишнього середовища.

9. *Процеси життєдіяльності клітин забезпечуються органелами, а більшість багатоклітинних організмів – ще й тканинами та органами.* Для всіх живих істот характерна подразливість; функції більшості багатоклітинних тварин регулюють нервова (шляхом рефлексів), ендокринна (за допомогою гормонів та інших біологічно активних речовин) та імунна системи, тоді як у рослин і грибів – біологічно активні речовини (фітогормони та ін.).

10. *Еволюція – процес виникнення адаптацій організмів до змін навколишнього середовища в послідовних рядах поколінь.* Здатність живих істот та надорганізованих живих систем пристосовуватись до умов середовища – показник ступеня їхньої екологічної пластичності. Процес адаптацій відбувається в елементарних еволюційних одиницях (популяціях) у середовищі біогеоценозів. Темпи еволюції залежать від швидкості змін умов довкілля; вони різко зростають під час біоценотичних криз. Процес еволюції необоротний.

11. *Біологічний прогрес будь-якого виду залежить від його здатності підтримувати оптимальну густоту (гомеостаз) окремих популяцій.* Вимирання або виживання виду під час біоценотичних криз залежить від його здатності швидко пристосовуватися до змін середовища (*еволюційна пластичність*). Тому історичний час існування як окремого виду, так і надвидових груп (родів і т. д.) не залежить від ступеня морфологічного ускладнення та частоти зміни поколінь.

12. *Біопродуктивність і біорізноманітність біосфери в періоди між кризами є відносно стабільними показниками.* Їх визначають максимально можлива продуктивність автотрофів і максимально повне засвоєння продуктів їхньої асиміляції в ланцюгах живлення.

13. *Живі системи всіх рівнів організації можуть нормально функціонувати лише за умови підтримання їхнього гомеостазу.* Порушення гомеостазу хоча б на одному із цих рівнів веде до структурно-функціональних змін на всіх інших.

14. *Найменш інтегровані та, відповідно, уразливі для зовнішніх впливів популяційно-видовий, екосистемний, або біогеоценотичний, і біосферний рівні.* Зниження біорізноманіття призводить до дестабілізації біогеоценозів, руйнування ланцюгів живлення та зрештою спричиняє біоценотичні кризи. У свою чергу це може викликати біосферну кризу. Найзгубніше впливають на стабільність надорганізованих біологічних систем фактори, інтенсивність дії яких неперіодично змінюється і виходить за межі витривалості біологічних систем, насамперед *антропогенні*.

Можливості й перспективи застосування досягнень біології у забезпеченні існування людства. Біологічні дослідження необхідні для створення наукових основ прогнозування та планування розвитку стабільного процвітаючого людського суспільства майбутнього. Для цього необхідно відвернути наявну загрозу біосферної кризи, яку в пресі часто називають «екологічною». Специфічність загрози сучасної біоценотичної кризи, як і всіх майбутніх, – у змінах біосфери, викликаних господарською діяльністю людини.

Для створення екологічно стабільного суспільства, тобто ноосфери, людство повинне в найближчому майбутньому взяти під контроль стрімке зростання народонаселення; замість використання невідновних ресурсів експлуатувати відновні; впровадити екологічно обґрунтовані технології збільшення виробництва продуктів харчування; припинити знищення первинних лісів і перейти до промислового використання вторинних і штучних лісонасаджень з наступним їхнім відновленням; зменшувати об'єми стічних вод, запроваджувати надійні способи очищення та постійний контроль за їхньою якістю, створювати замкнені системи водопостачання промислових та енергетичних об'єктів; здійснювати ефективний захист і відновлення природних екосистем.

Одне з важливих завдань біології – це вивчення біорізноманіття істот нашої планети. Воно далеко не завершене: учені-систематики вважають, що невідомими науці залишаються не менш мільйона видів нині існуючих живих організмів.

У майбутньому селекціонери будуть ще ширше застосовувати штучні мутації для отримання високопродуктивних сортів сільськогосподарських рослин та промислових штамів мікроорганізмів. Штучні мутації також необхідні для розроблення генетичних методів контролю чисельності популяцій шкідливих організмів, що в майбутньому унеможливить масове розмноження цих видів в агроценозах і людських поселеннях.

Значні перспективи має *генетична (генна) інженерія*. Крім практичних напрямів (підвищення продуктивності штамів мікроорганізмів, перенесення в клітини прокаріотів генів еукаріотів, які відповідають за синтез важливих сполук – вітамінів, гормонів, ферментів тощо), у майбутньому вона зможе розв'язувати глобальні проблеми. Так, у галузі боротьби зі спадковими захворюваннями будуть знайдені методи вилучення з хромосом алельних генів – носіїв інформації про ці захворювання, із заміною на безпечні алелі, та інші способи відповідних змін генотипу, а також штучні антимутаційні засоби для зниження частот нових, насамперед шкідливих, мутацій. Перенесення генів бульбочкових бактерій, які визначають здатність до фіксування атмосферного азоту, до каріотипу вищих рослин дало б можливість значної економії коштів, які витрачаються на виробництво і внесення азотних добрив, а також знизило б небезпеку забруднення довкілля нітратами. Для подальшого розвитку генетичної інженерії створюють банки генів – колекції генів різноманітних організмів, вбудованих у плазміді.

Широко застосовуватимуть у майбутньому генетично змінені, так звані *трансгенні*, або *генетично модифіковані, організми*. Методами генетичної інженерії в геном рослин вводять певні гени, які забезпечують стійкість до дії пестицидів, шкідників, інших несприятливих факторів довкілля тощо. Так, створені сорти картоплі, до каріотипу яких були приєднані бактеріальні гени, що робить цю рослину неістотною для колардського жука. Генетично змінені організми часто характеризуються високою продуктивністю і плодючістю, що може допомогти розв'язати проблему забезпечення людства продуктами харчування. Утім, широке застосування таких організмів потребує додаткових досліджень.

Багато очікують у майбутньому від такої галузі біотехнології, як *клітинна інженерія*. Унаслідок штучного поєднання соматичних клітин ор-

ганізмів різних видів, що можуть належати до різних родин та рядів, буде отримано багато високопродуктивних гібридів. Гібридизація соматичних клітин дає можливість створювати препарати, які підвищують стійкість організму до різноманітних інфекцій, високопродуктивні популяції породи, сорти та штами промислових і сільськогосподарських організмів тощо.

Завдяки виділенню соматичних клітин з організму та перенесенню на поживні середовища вже створюють культури клітин (тканин) для отримання цінних речовин, що значно зменшить собівартість і припинить вилучення цілющих рослин та інших організмів з природи. Крім того, оскільки соматичні клітини містять всю спадкову інформацію, притаманну особині, існує можливість вирощування з них значної кількості нащадків з ідентичними спадковими властивостями, тобто клонування.

Застосування *стовбурових клітин* у медицині дасть можливість лікувати різноманітні захворювання, зокрема онкологічні, відновлювати ушкоджені органи, омолоджувати організм тощо.

На прощання автори цієї книжки бажають вам успіхів у вивченні та збереженні різноманітного та чудового світу живої природи.

Абіогенез (від грец. *a* – заперечна частка, *біос* – життя та *генезис* – походження) – загальна назва гіпотез про виникнення життя із неживої матерії.

Автогенез (від грец. *аутос* – сам та *генез*) – пояснення еволюції як наслідок дії лише внутрішніх чинників організму.

Агроценоз (від грец. *агрос* – поле та *койнос* – загальний) – збіднене видами угруповання рослин, тварин, грибів і мікроорганізмів, створене людиною для одержання сільськогосподарської продукції.

Адаптації (від лат. *адапто* – пристосувую) – пристосування організмів до умов середовища існування.

Адаптивна радіація (від лат. *адапто* та *радіаціо* – розходження, розповсюдження) – зростання різноманіття видів шляхом дивергенції внаслідок виникнення пристосувань нащадків спільних предків до різних умов довілля.

Акліматизація (від лат. *ад* – до та грец. *кліматос* – нахил) – пристосування певного виду до умов місцевості, де він раніше не мешкав.

Акросома (від грец. *акрон* – вершина, кінець та *сома* – тіло) – особлива органела на кінці головки сперматозоїда, утворена з елементів комплексу Гольджі, яка забезпечує проникнення сперматозоїда в яйцеклітину.

Алельні гени (від грец. *алельон* – один одного, взаємно та *генос* – рід) – різні варіанти певного гена, які займають подібне положення (локус) у гомологічних хромосомах та визначають різні варіанти певної ознаки.

Алель (від грец. *алельон*) – один із можливих структурних станів гена.

Анабіоз (від грец. *анабіозіс* – оживлення) – стан організму, за якого відсутні помітні прояви життєдіяльності внаслідок майже повного гальмування обміну речовин.

Аналізуюче схрещування здійснюють між особинами, які мають рецесивний

та домінуючий варіанти певної ознаки, з метою встановлення генотипу особини з домінуючою ознакою.

Аналогії (від грец. *аналогія* – подібність) – схожість за будовою органів, які мають різне походження, але виконують однакові функції у неспоріднених видів.

Анізогамія (від грец. *анізос* – нерівний та *гамете* – дружина) – копуляція двох різних за будовою гамет.

Антеридії (від грец. *антерос* – квітучий) – чоловічі статеві органи рослин.

Ароморфоз (від грец. *айро* – піднімаю та *морфозис* – форма, зразок) – еволюційне перетворення, яке підвищує рівень організації організму в цілому і сприяє пристосуванню до різноманітних умов існування.

Ареал (від лат. *ареа* – площа, простір) – частина біосфери, яку населяють особини певного виду чи систематичної групи.

Архегонії (від грец. *архе* – початок та *гоне* – народження) – жіночі статеві органи більшості вищих рослин (за винятком покритонасінних).

Атавізми (від лат. *атавіс* – предок) – прояв ознак у окремих представників певного виду, притаманних їхнім предкам.

Аутбридинг (від англ. *аут* – ззовні та *бридинг* – розведення) – див. неспоріднене схрещування.

Аутосоми (від грец. *автос* – сам та *сома* – тіло) – всі хромосоми каріотипу, крім статевих.

Бейтсівська мімікрія – форма мімікрії, коли погано захищений вид зовні нагадує добре захищеного.

Бентос (від грец. *бентос*) – сукупність організмів, які мешкають на поверхні та у товщі дна водойм.

Біогенез (від грец. *біос* та *генезис*) – загальна назва гіпотез про життя як особливу форму матерії, яке відтворює саме себе та не може виникнути з неживих елементів.

Біогенетичний закон (закон Геккеля – Мюллера) (від грец. *біос* та *генезис*) – біологічна закономірність, яка полягає в тому, що *онтогенез* будь-якого *багатоклітинного організму* – це вкорочене і стисле повторення *філогенезу виду*, до якого цей *організм* належить.

Біогеохімія – біологічна наука про роль живої речовини в перетворенні оболонок Землі (утворення осадових порід, ґрунту, зміна газового складу атмосфери тощо).

Біогеографічні комплекси – угруповання *видів живих організмів*, характерні для різних природних зон і частин Землі.

Біогеографія (від грец. *біос*, *гея* – земля та *графос* – опис) – біологічна наука про закономірності розповсюдження на земній кулі *видів* й інших *систематичних груп* живих істот та їхніх спільнот – біогеографічних комплексів.

Біогеоценоз (від грец. *біос*, *гея* та *койнос* – загальний) – ділянка місцевості з однорідними умовами існування, населена взаємопов'язаними *популяціями* різних *видів*, які об'єднані між собою, та з фізичним середовищем життя *колообігом речовин* та потоком енергії; основу біогеоценозу становлять *фотосинтезуючі організми* – *фітоценоз*.

Біогеоценологія (від грец. *біос*, *гея*, *койнос* та *логос*) – біологічна наука про структуру, функціонування, саморегуляцію та саморозвиток багатовидових *угруповань організмів* (*біогеоценозів*) та *біосфери* в цілому.

Біоіндикація (від грец. *біос* – життя та лат. *індіко* – вказую) – метод оцінювання стану природних екосистем та штучних угруповань за наявністю чи відсутністю, густиною популяцій, особливостями будови та розвитку певних груп організмів. Як *організми-індикатори* обирають ті види, популяції яких чітко реагують на ті чи інші зовнішні впливи або процеси, що відбуваються в екосистемах.

Біологічний годинник – здатність *організмів* реагувати на плин часу, яка зумовлена внутрішніми біологічними ритмами (певною переіодичністю фізико-хімічних процесів, що відбуваються в клітинах).

Біологічний метод (біометод) – застосування у боротьбі з організмами-шкідниками їхніх природних ворогів (*паразитів*, *хижаків* тощо).

Біологічний прогрес – еволюційний розвиток певної систематичної групи, який супроводжується збільшенням *чисельності популяцій*, розширенням *ареалів* й утворенням нових *підвидів* та *видів* у межах певної групи.

Біологічний регрес – наслідок неспроможності певної групи пристосуватися до змін довкілля; проявляється у зменшенні *чисельності популяцій*, звуженні *ареалів* й може призвести до вимирання.

Біологія (від грец. *біос* та *логос*) – сукупність наук про живі істоти, їхню будову, різноманітність, процеси життєдіяльності, взаємозв'язки між собою та умовами навколишнього середовища, закономірності розповсюдження в *біосфері*, *онтогенез* та *життєві цикли*, *еволюцію* тощо.

Біом (від грец. *біос* та лат. *ома* – закінчення, що позначає певну сукупність) – сукупність різних *видів* і їхнього середовища життя (тобто подібних *біогеоценозів*) у межах певної ландшафтно-географічної зони.

Біомаса – маса особин *популяції*, що припадає на одиницю її площі або об'єму.

Біопродуктивність – *біомаса*, що створюється в певному *біоценозі* за одиницю часу: *первинна продуктивність* – *біомаса*, створена за одиницю часу *автотрофними організмами*; *вторинна продуктивність* – *біомаса*, створена за одиницю часу *гетеротрофними організмами*.

Біосфера (від грец. *біос* та *сфера*) – частина геологічних оболонок земної кулі (*атмосфери*, *гідросфери*, *літосфери*), заселена *живими організмами*: єдина глобальна екосистема нашої планети.

Біосферна криза – *біоценотична криза* в планетарному масштабі.

Біосферні заповідники – *заповідники*, які мають міжнародне значення і створюються для збереження у природному стані найтипівіших та унікальних природних комплексів *біосфери* та здійснення *екологічного моніторингу*.

Біота (від грец. *біоте* – життя) – сукупність різних *біомів* в певному біогеографічному підрозділі.

Біотехнологія (від грец. *біос*, *техне* – мистецтво, майстерність та *логос*) – сукупність промислових методів, які застосовують у виробництві різних речовин із використанням *організмів* та *біологічних процесів* чи явищ.

Біотичні зв'язки – будь-які взаємодії між різними організмами, що впливають на їхню життєдіяльність.

Біотоп (від грец. *біос* та *топос* – місце) – певна ділянка *біосфери* з однорідними умовами існування, яку займає біоценоз.

Біохімічна гіпотеза (гіпотеза Опаріна–Холдейна) – *абіогенна* гіпотеза виникнення життя на основі позаорганізмового синтезу органічних сполук із неорганічних в певних умовах водоюм початку *архейської ери* через стадію *коацерватних краплин*.

Біоценоз (від грец. *біос* та *койнос*) – угруповання *популяцій організмів* різних *видів*, які населяють певну ділянку *біосфери* з однорідними умовами існування (*біотоп*) і тісно взаємодіють між собою.

Біоценотична криза – руйнування з різних причин зрілих *біогеоценозів*, яке характеризується масовим вимиранням *видів ценофілів* та наступним формуванням нових *біогеоценозів* за рахунок *ценофобів*, що супроводжується різким прискоренням *темрів еволюції*.

Близнюки – всі нащадки, що народились одночасно від однієї матері або вилупились з однієї *яйцекладки*: *однойцеві близнюки* – *організми*, що розвинулись із різних *бластомерів* однієї *зиготи*; *різнойцеві близнюки* – *близнюки*, що виникли із різних *зигот*. **Близнюковий метод генетичних досліджень** – вивчення та порівняння *фенотипів однойцевих близнюків*, що розвивалися у різних умовах.

Боротьба за існування (одне з положень *дарвінізму*) – усі взаємовідносини живих істот із навколишнім середовищем. Її причиною є здатність *організмів* до збільшення своєї чисельності за рахунок *розмноження*, яка не

забезпечена наявністю засобів до існування для більшості нащадків, що внаслідок цього гинуть: **боротьба за існування з факторами неживої природи** призводить до загибелі більшої частини особин унаслідок дії на них різноманітних *абіотичних екологічних факторів*; **внутрішньовидова боротьба за існування** відбувається між особинами одного виду за їжу, місця розмноження тощо; **міжвидова боротьба за існування** відбувається між особинами різних видів.

Бройлери – *гібридні* (переважно *гетерозисні*) курчата м'ясних *пород*.

Бурштин – скам'яніла *смола хвойних дерев крейдяного – палеогенового періодів*.

Взаємодія екологічних факторів – явище, коли *оптимум* та *межі витривалості організмів* стосовно будь-якого *екологічного фактора* можуть зсуватися у певний бік залежно від того, з якою силою і в якому поєднанні діють інші *фактори*.

Віддалена гібридизація – схрещування особин, які належать до різних *видів* чи *родів*.

Вид – сукупність *популяцій* особин, подібних між собою за будовою, функціями, положенням у *біогеоценозі* (*екологічна ніша*), які населяють певну частину *біосфери* (*ареал*), вільно схрещуються між собою в природі, дають плідних нащадків і не *гібридизуються* з іншими видами.

Видове різноманіття – сукупність *популяцій* різних *видів*, які входять до складу певного *біогеоценозу*.

Видоутворення – *еволюційний* процес виникнення нових *видів*.

Внутрішнє прагнення організмів до прогресу – у гіпотезі Ж.-В. Ламарка – *фактор еволюції*, що не залежить від довкілля та спричинює значні ускладнення будови *організмів*.

Газова функція живої речовини – зміни, які спричинює діяльність живих істот у газовому складі *атмосфери, гідросфери* та *грунту*.

Гамети (статеві клітини) (від грец. *гамете* – дружина або *гаметес* – чоло-

вік) – клітини, що беруть участь у копуляції та мають порівняно із соматичними клітинами даного організму половинний набір хромосом.

Гаметогенез (від грец. *гамете* або *гаметес* та *генезіс*) – процес утворення статевих клітин (*гамет*), який проходить послідовні стадії розмноження, росту, дозрівання та формування.

Гаметофіт (від грец. *гамете* або *гаметес* та *фітон* – рослина) – статеве покоління рослин, у яких відбувається чергування поколінь.

Гаплоїдний набір хромосом (від грец. *гаплоос* – поодинокий) – хромосомний набір ядра, у якому всі хромосоми відрізняються між собою (умовно позначається $1n$, де n – кількість хромосом).

Гастрей (від грец. *гастер* – шлунок) – на думку Е. Геккеля, гіпотетична первісна багатоклітинна тварина, що виникла від колоніальних джгутикових та нагадувала гастролу.

Ген (від грец. *генос* – рід) – ділянка молекули ДНК (у деяких вірусів – РНК), що містить інформацію про первинну структуру молекул поліпептиду, білка, певного типу РНК або взаємодіє з регуляторним білком, тобто є елементарним носієм спадкової інформації: регуляторні гени слугують місцем приєднання ферментів й інших біологічно активних сполук та впливають на активність структурних генів; структурні гени кодують структуру білків та РНК.

Генеалогічний метод генетичних досліджень – встановлення характеру успадкування ознак за допомогою вивчення родоводів організмів.

Генеративні клітини (від лат. *генеро* – породжую, виробляю) – клітини, призначені для статевого чи нестатевого розмноження (наприклад, гамети).

Генетика (від грец. *генезіс*) – наука про закономірності спадковості і мінливості організмів.

Генетика популяцій вивчає генофонди природних популяцій, а також генетичні процеси, які в них відбуваються.

Генетична інженерія – галузь генетики та біохімії, яка розробляє методи перебудови геномів організмів шляхом вилучення або введення окремих генів

чи їхніх груп; штучного синтезу генів тощо.

Геном – сукупність послідовностей молекул ДНК гаплоїдного набору хромосом організмів певного виду.

Генотип (від грец. *генос* і *типос* – відбиток) – сукупність генетичної інформації, закодованої в генах клітини або організму в цілому.

Генофонд (від грец. *ген* та франц. *фонд* – основа) – сукупність усіх генів та їхніх алелів особин певної популяції, групи популяції або виду.

Гермафродитизм (від імені міфологічної істоти давніх греків – *Гермафродита* – напівчоловіка, напівжінки) – явище, коли жіночі та чоловічі статеві клітини утворюються в одному організмі.

Геронтологія (від грец. *геронтос* – дід і *логос*) – наука, що вивчає проблеми старіння.

Гетерозигота (від грец. *гетерос* – інший, другий та *зиготос* – сполучений разом) – диплоїдна або поліпloidна клітина (особина), гомологічні хромосоми якої вміщують різні алелі певного гена.

Гетерозис (від грец. *гетероіозіс* – зміна, перевтілення) – явище, за якого перше покоління гібридів, одержаних шляхом неспорідненого схрещування, має підвищені життєздатність та продуктивність порівняно з батьками.

Гібриди (від грец. *гібрида* – суміш) – нащадки від схрещування батьків, які відрізняються між собою набором спадкової інформації.

Гібридологічний метод у генетиці полягає в схрещуванні (гібридизації) організмів, які відрізняються за певними варіантами однієї чи кількох ознак.

Гібридологічний аналіз – дослідження характеру успадкування варіантів ознак за допомогою системи схрещувань.

Гібридизація – див. *схрещування*.

Гідробіонти (від грец. *хідор* та *біонтос* – той, що живе) – мешканці водойм.

Гідросфера (від грец. *хідор* та *сфера*) – водна оболонка Землі, тобто сукупність усіх водойм (океанів, морів, річок, озер тощо).

Гомозигота (від грец. *гомос* – рівний, однаковий та *зиготос*) – диплоїдна або

поліплоїдна клітина (особина), гомологічні хромосоми якої вміщують однакові алелі певного гена.

Гомології (від грец. *гомологія* – відповідність) – подібність загального плану будови органів різних видів, зумовлена їхнім спільним походженням, хоча внаслідок адаптації до тих чи інших умов існування такі органи зовні можуть значно різнитися між собою.

Гомологічні хромосоми – хромосоми однієї пари, які мають однакові розміри, будову та набір генів.

Градації (від лат. *градатіо* – поступове підвищення) – уявлення Ж.-Б. Ламарка про безперервні переходи організмів від нижчого щабля організації до вищого як єдиний напрям еволюції.

Група зчеплення – сукупність генів певної хромосоми.

Густота популяції – середнє число особин, що припадає на одиницю площі або об'єму, які займає популяція.

Ґрунт – верхній родючий шар літосфери, створений завдяки діяльності живих організмів.

Ґрунтова біологія – біологічна наука про угруповання організмів ґрунту.

Дальтонізм – спадкове порушення кольорового зору людини, яке проявляється у нездатності розрізняти деякі кольори; передається зчеплено зі статтю.

Дарвінізм – гіпотеза Ч. Дарвіна, згідно з якою еволюція організмів відбувається на підставі спадкової мінливості під дією боротьби за існування, наслідком якої є природний добір.

Демонстрація – явище, коли забарвлення і поведінка тварин роблять їх помітними на тлі довкілля.

Дивергенція (від лат. *диверго* – відхилюсь, відхожу) – явище розходження ознак у нащадків спільного предка як наслідок пристосувань особин предкового виду до різних умов довкілля.

Дизруптивний добір (від лат. *дизруптус* – розірваний) спрямовує мінливість у двох, рідше кількох різних напрямках, однак не сприяє середнім ступеням прояву варіантів ознак.

Диплоїдний набір хромосом (умовно позначається $2n$, де n – кількість хро-

мосом у гаплоїдному наборі) – хромосомний набір ядра, у якому є по дві гомологічні хромосоми, що належать до кожної пари.

Диференціація (від лат. *диференція* – відмінність, особливість) – виникнення відмін у будові і функціях клітин, тканин та органів під час онтогенезу.

Добові ритми – зміни інтенсивності фізіологічних процесів живих організмів, поведінки тварин тощо в різні пори доби.

Домінантний алель (від лат. *домінантіс* – панівний) – алель, який кодує варіант ознаки, що проявляється у фенотипі гетерозиготних за цим геном особин (умовно позначається великою літерою латинського алфавіту – *A, B, C, D* тощо).

Домінантні види (від лат. *домінантіс*) – види, популяції яких у даному біоценозі найчисленніші.

Домінування (від лат. *домінантіс*) – явище пригнічення прояву одного алеля іншим.

Дрейф генів (від голланд. *дрівен* – плавати, гнати) – неспрямована зміна частот зустрічальності певних алелів у популяції під впливом випадкових причин.

Дроблення – ряд послідовних мітотичних поділів зиготи або незаплідненої яйцеклітини, за якого утворені клітини (бластомери) в інтерфазах не ростуть: неповне дроблення відбувається у багатих на жовток яйць, коли лише частина зиготи поділяється на бластомери; нерівномірне дроблення – явище, коли після кожного поділу виникають великий і малий бластомери; повне дроблення відбувається у збіднених на жовток яйць, коли вони повністю розпадаються на бластомери; рівномірне дроблення – явище, коли утворені бластомери приблизно однакові за розмірами.

Еволюційна екологія – біологічна наука про історичні зміни біогеоценозів та біосфери в цілому.

Еволюційне вчення – біологічна наука про чинники (фактори), механізми, загальні закономірності та наслідки еволюції.

Еволюційний потенціал – потенційна здатність певного *виду* досягнути біологічного прогресу в змінених умовах довкілля.

Еволюція (від лат. *еволуціо* – розгортання) – процес необоротних змін будови та функцій живих істот протягом їхнього історичного існування; її наслідком є пристосованість організмів до умов довкілля.

Еврибіонтні види (від грец. *еврис* та *біонт* – той, що живе) – види, які можуть жити в широкому діапазоні коливань інтенсивності різноманітних екологічних факторів.

Едифікатори (від лат. *едифікатор* – будівник) – домінуючі види переважно рослин, які відіграють провідну роль у структурі і функціонуванні біогеоценозу.

Екологія (від грец. *ойкос* – дім та *логос*) – біологічна наука про взаємозв'язки живих організмів та їх угруповань між собою та довкіллям, про структуру та функціонування надорганізмових біологічних систем.

Екологічна валентність – діапазон інтенсивності дії того чи іншого екологічного фактора, в якому можливе існування певного *виду*.

Екологічна ніша – притаманне кожному *видові* унікальне положення в біогеоценозах, яке є наслідком його взаємодії із сукупністю екологічних факторів.

Екологічна піраміда – графічне відображення трофічної структури ланцюга живлення: екологічна піраміда біомаси відображає кількісні закономірності передачі біомаси від одного трофічного рівня ланцюга живлення до іншого; екологічна піраміда енергії відображає кількісні закономірності передачі енергії від одного трофічного рівня ланцюга живлення до іншого; екологічна піраміда чисел відображає співвідношення кількості особин між різними трофічними рівнями ланцюга живлення.

Екологічні фактори – всі компоненти довкілля, які впливають на живі організми та їх угруповання: абіотичні екологічні фактори – складові неживої природи; антропогенні (антропічні) екологічні фактори – різні форми господарської діяльності людини; біотич-

ні екологічні фактори – різні форми взаємозв'язків між особинами в популяціях і між популяціями в угрупованнях.

Екосистема (від грец. *ойкос* та *система* – об'єднання, сполучення) – сукупність популяцій різних видів, які взаємодіють між собою та з фізичним середовищем існування таким чином, що виникає потік енергії та колообіг речовин.

Ектогенез (від грец. *ектос* – зовні та *генезис*) – еволюційні погляди, що визнають факторами еволюції лише зовнішні стосовно біологічної системи чинники.

Ектодерма (від грец. *ектос* та *дерма* – шкіра) – зовнішній зародковий листок багатоклітинних тварин.

Ектопаразити (від грец. *ектос* та *паразитос* – нахлібник) – паразити, що мешкають на поверхні організму хазяїна.

Елементарні фактори еволюції – згідно із синтетичною гіпотезою, це фактори еволюції, що діють в популяціях: хвилі життя, ізоляція, дрейф генів.

Елімінація (від лат. *елімо* – виношу за поріг, видаляю) – загибель особини на будь-якому етапі онтогенезу, коли вона не залишає нащадків.

Ембріологія (від грец. *ембріон* – зародок та *логос*) – біологічна наука про закономірності ембріонального періоду онтогенезу.

Ембріон (зародок) (від грец. *ембріон*) – стадія онтогенезу, що розвивається всередині яйця, насінини чи материнського організму.

Ембріональна індукція (від лат. *індукціо* – спонукання) – взаємодія між частинами зародка, коли одна з них визначає місце закладання і напрям розвитку іншої.

Ембріональний (зародковий) період онтогенезу – час, протягом якого новий організм (*ембріон*) розвивається всередині материнського організму або яйця, насінини тощо; завершується народженням (*вилупленням, проростанням*).

Ембріоналізація розвитку – явище продовження ембріонального періоду за рахунок живлення ембріона ресурсами материнського організму або жовтком яйця.

Ендемік (від грец. *ендемос* – місцевий) – вид чи інша систематична група з обмеженим ареалом.

Ендопаразити (від грец. *ендон* та *паразитос*) – паразити, що мешкають усередині організму хазяїна.

Ендосперм (від грец. *ендон* та *сперма* – сім'яна рідина) – тканина насіння, що містить поживні речовини для розвитку зародка.

Епістаз (від грец. *епістазіс* – зупинка, перешкода) – один із типів взаємодії між неалельними генами, за якого алель одного гена пригнічує фенотипний прояв алелі іншого.

Ерозія ґрунтів (від лат. *ерозіо* – роз'їдання) – зменшення товщі найродючішого верхнього шару ґрунтів унаслідок знесення вітром або водою.

Етапність (від франц. *етап* – перехід) історичного розвитку живого полягає в тому, що протягом кожного з послідовних геологічних періодів існували певні відносно стабільні флори і фауни, які на їхніх межах досить швидко (за кілька сотень тисяч років) замінювались іншими.

Етологічна структура популяцій тварин – система взаємозв'язків між особинами, що проявляється в особливостях їхньої поведінки.

Етологія (від грец. *етос* – характер, норв та *логос*) – біологічна наука про поведінку тварин.

Ємність середовища життя – спроможність довкілля забезпечити нормальну життєдіяльність для певної кількості особин популяції.

Життєва форма – тип морфологічних пристосувань організмів до умов середовища і певного способу життя. Чим екологічно пластичніша певна систематична група, тим ширшим спектром життєвих форм вона представлена.

Життєвий цикл – сукупність усіх фаз розвитку чи різних за будовою та проявами життєдіяльності поколінь організмів певного виду; відбувається між однаковими фазами розвитку двох чи більше послідовних поколінь: простий життєвий цикл завершується між дво-

ма поколіннями, які не відрізняються одне від одного; складний життєвий цикл відбувається з чергуванням різних за способом розмноження поколінь.

Заказники – природні території з обмеженою господарською діяльністю людини, створені для збереження і відтворення певних природних комплексів або окремих видів.

Загальна дегенерація (від лат. *дегенеро* – вироджуюсь) – явище спрощення будови організмів унаслідок еволюції, здебільшого характерне для паразитів і малорухомих видів.

Закон Геккеля – Мюллера – див. біогенетичний закон.

Закон гомологічних рядів спадкової мінливості полягає в тому, що споріднені види та роди характеризуються подібними рядами спадкової мінливості з такою правильністю, що, вивчивши ряд форм у межах одного виду чи роду, можливо передбачити знахідки форм із подібним поєднанням ознак у межах близьких видів чи родів.

Закон незалежного комбінування варіантів ознак полягає в тому, що при дигібридному чи полігібридному схрещуваннях розщеплення варіантів кожної ознаки у нащадків відбувається незалежно від інших.

Закон одноманітності гібридів першого покоління (закон домінування) полягає в тому, що у гібридів першого покоління у фенотипі проявляються виключно домінантні варіанти ознак. **Закон розщеплення ознак** полягає в тому, що при схрещуванні гібридів першого покоління між собою серед їхніх нащадків спостерігається явище розщеплення варіантів ознак: у фенотипі чверті особин проявляється рецесивний, а в трьох четвертих – домінантний варіанти певної ознаки.

Закон чистоти гамет стверджує, що у гібридного (гетерозиготного) диплоїдного організму кожна гамета містить лише один алельний ген з певної їхньої сукупності.

Запліднення – процес злиття двох гамет із утворенням зиготи: внутрішнє запліднення тварин відбувається в жіночих статевих органах; зовнішнє

запліднення тварин відбувається поза статевими шляхами жіночої статевої системи.

Заповідники – природоохоронні науково-дослідні установи загальнодержавного значення, які створюються з метою збереження у природному стані типових для даної місцевості або унікальних природних комплексів, вивчення природних процесів і явищ, що в них відбуваються, розробки наукових засад охорони природи.

Зародкові листки – зародкові тканини багатоклітинних тварин (ектодерма, мезодерма, ентодерма).

Зародок – див. *ембріон*.

Зграї – тимчасові рухомі угруповання тварин, які виникають для спільних міграцій, пошуків їжі тощо.

Зигота (від грец. *зиготос* – сполучений разом) – запліднена яйцеклітина. У ній завдяки злиттю зі спермієм (сперматозоїдом) відновлюється хромосомний набір, притаманний особинам даного виду.

Зона оптимуму (від лат. *оптимум* – найкраще) – сприятлива для організмів даного виду інтенсивність впливу певного екологічного фактору.

Зона песимуму (від лат. *песимум* – найгірше) – несприятлива для організмів даного виду інтенсивність впливу певного екологічного фактору.

Зоогеографія – біологічна наука про закономірності розповсюдження по земній кулі видів та інших систематичних груп тварин і їхніх угруповань.

Зоологічні парки – штучні місця утримання та розмноження тварин, створені для вивчення, збереження, акліматизації та ефективного господарського використання рідкісних й інших видів як місцевої, так і світової фауни, а також здійснення просвітницької роботи.

Зрілий (клімаксний) біогеоценоз має значне видове різноманіття, розгалужену трофічну сітку, розвинені механізми підтримання гомеостазу і здатний до саморегуляції та самовідтворення.

Зчлене успадкування – успадкування ознак, закодованих у генах однієї хромосоми.

Ідіоадаптація (від грец. *ідіос* – особливий, своєрідний та лат. *адаптаціо* – пристосування) – зміна будови організму, яка має характер пристосування до певних умов і не змінює його рівень організації.

Ієрархія (від грец. *ієрархія* – правління) – система поведінкових зв'язків між особинами у зграї, сім'ї або табуні, яка визначає черговість їх доступу до їжі, паруння тощо.

Ізогамія (від грец. *ізос* – рівний, подібний та *гамете*) – копуляція двох однакових за будовою гамет.

Ізоляція (від франц. *ізолясьйон* – розділення) – унеможливлення схрещувань між особинами одного виду в природі: за географічної ізоляції різні популяції роз'єднані непрохідним для них географічним бар'єром; за екологічної – всередині популяції виникають певні форми (*раси*) з різними вимогами до умов довкілля, що унеможлиблює схрещування між ними.

Інбредна депресія – результат спорідненого схрещування, що полягає в ослабленні або виродженні нащадків.

Інбридинг (від англ. *ін* – усередині та *бридинг* – розведення) – див. *споріднене схрещування*.

Інтеграція (від лат. *інтеграціо* – відродження, відновлення) – структурне об'єднання та узгодження дій окремих частин, що входять до складу цілісної системи (наприклад, клітин у багатоклітинному організмі).

Інтразональні біогеоценози – екосистеми, умови довкілля в яких постійно змінюються.

Інтродукція (від лат. *інтродукціо* – введення) – поселення певного виду в місцевість, де раніше він не мешкав (*акліматизація*) або де він був поширений у минулому (*реакліматизація*).

Каріотип (від грец. *каріон* та *тіпос* – форма, зразок) – специфічний для кожного виду набір хромосом ядра.

Катастрофізм (від грец. *катастрофа* – переворот) – гіпотеза Ж. Кюв'є про те, що живий світ Землі неодноразово знищав унаслідок геологічних зрушень (*катастроф*) і потім щоразу створювався знову.

Квартиранство – використання коменсалом для оселення організму хазяїна або частини його середовища життя.

Клон (від грец. клон – гілка, нащадок) – сукупність клітин або особин, які виникли від спільного предка нестатевим шляхом.

Когерентна еволюція (від лат. когерентіо – спряженість та еволюціо – розгортання) – спряжена еволюція різних систематичних груп, коли у кожної із них виникають пристосування до іншої.

Кодомінування (від лат. ко – разом та домінантіс) – явище, коли обидва алелі певного гена повністю проявляються у фенотипах гібридних особин.

Комбінативна мінливість – спадкова мінливість, спричинена рекомбінаціями алельних генів.

Коменсал (від лат. ком – з, разом та менса – стіл, трапеза) – організм певного виду, який використовує їжу чи житло організму іншого виду (хазяїна) для своїх потреб, не завдаючи тому відчутної шкоди.

Коменсалізм (від лат. ком та менса) – тип взаємозв'язків різних видів, за якого один з них (коменсал) використовує їжу чи житло іншого (хазяїна), не завдаючи йому помітної шкоди.

Комплементарність генів (від лат. комплементум) – тип взаємодії генів, коли два або більше домінантні неалельні гени разом визначають ступінь розвитку певної ознаки.

Концентраційна функція (від лат. кон – префікс, що означає об'єднання та центрум – середина) живої речовини – здатність живих істот вбирати певні хімічні елементи з навколишнього середовища і накопичувати їх у своїх організмах.

Конкуренція (від лат. конкуренція – стикатись) – взаємозв'язки між особинами в популяціях одного (внутрішньовидова) або між популяціями різних видів (міжвидова), за яких використання певного ресурсу довкілля одним із конкурентів зменшує його доступність для інших.

Консументи (від лат. консумо – споживаю) – гетеротрофні організми, які споживають інші організми або їх рештки.

Кон'югація (від лат. кон'югатіо – сполучення) – загальна назва кількох форм статевого процесу: при кон'югації (тимчасовому з'єднанні) дві клітини прокаріотів обмінюються частинами молекул ДНК через цитоплазматичний місток; у деяких водоростей і грибів кон'югація відбувається шляхом злиття вмісту двох вегетативних клітин; у інфузорій кон'югація – обмін ядрами між двома клітинами.

Кон'югація гомологічних хромосом – зближення гомологічних хромосом при першому мейотичному поділі.

Копрофаги (від грец. копрос – екскремент та фагос) – тварини, що живляться послідом і гноєм.

Кочові види тварин – види, які залежно від змін умов довкілля відносно недалеко переміщуються у пошуках їжі, місць розмноження, зимівлі тощо.

Криптобіоз (від грец. криптос – прихований та біос) – стан організму, за якого процеси життєдіяльності значно уповільнені, але не повністю гальмуються (наприклад, зимова сплячка багатьох ссавців).

Кросинговер (перехрест хромосом) (від англ. кросинг-овер – перехрест) – обмін певними ділянками між гомологічними хромосомами при кон'югації останніх у профазі першого мейотичного поділу.

Ксерофіли (від грец. ксерос – сухий та філео) – тварини посушливих місць суходолу.

Ксерофіти (від грец. ксерос та фітон) – рослини, що населяють посушливі місця.

Ламаркізм – система еволюційних поглядів Ж.-Б. Ламарка про те, що в основі еволюції лежать виникнення спадкових пристосувальних змін під впливом умов довкілля та внутрішнє прагнення живих організмів до самовдосконалення (ускладнення).

Ланцюги живлення – послідовності, в яких організми одного виду, їх рештки або продукти життєдіяльності слугують об'єктом живлення організмів іншого виду. **Ланцюги живлення детритного типу (ланцюги розкладу)** починаються із споживання сапротрофами залишків організмів або продуктів їхньої

життєдіяльності; ланцюги живлення пасовищного типу (ланцюги видання) починаються із зелених рослин (продуцентів), послідовно включають трофічні рівні рослиноїдних тварин (консументів I порядку), хижаків (консументів II, III порядку тощо) і закінчуються редуцентами.

Летальний аелель (від лат. *Лета* – назва річки у міфічному царстві мертвих) – аелель, яка, проявляючись у фенотипі, призводить до загибелі організму.

Літораль (від лат. *літораліс* – береговий) – припливно-відпливна зона узбережжя, яка частину доби перебуває в повітряному, а частину – у водному середовищах.

Личинка – фаза непрямого розвитку тварин, яка істотно відрізняється від дорослих особин за будовою та способом життя.

Локус (від лат. *локус* – місце) – певна ділянка гомологічних хромосом, де розташовані алелі відповідного гена.

Макроеволюція (від грец. *макрос* – довгий та *еволюція*) – еволюційні процеси, що призводять до виникнення надвидових таксонів (рід, родина і т.д. аж до царства).

Маскування – явище, коли тварина, маючи захисні забарвлення і форму, приймає певне положення тіла, що нагадує предмети чи тло довкілля.

Межі витривалості (верхня та нижня) – величина інтенсивності дії екологічного фактору, за яким існування організмів певного виду стає неможливим.

Мезодерма (від грец. *мезос* – середній, проміжний та *дерма*) – середній зародковий листок більшості багатоклітинних тварин.

Мезофіли (від грец. *мезос* та *філео*) – тварини помірно зволжених місць суходолу.

Мезофіти (від грец. *мезос* та *фітон*) – рослини, які існують в умовах достатньої, але не надлишкової зволоженості ґрунтів.

Метаморфоз (від грец. *метаморфозис* – перетворення) – див. *непрямий розвиток*.

Міграції (від лат. *міграціо* – переселення, переміщення) – періодичні зміни

місць існування тварин на значні відстані, що здійснюються за сталими маршрутами.

Мігруючі види тварин – види, які періодично змінюють місця існування, значно віддалені просторово.

Міжнародна Червона книга – видання Міжнародного союзу охорони природи і природних ресурсів (МСОП), куди заносяться види, яким загрожує знищення.

Міжнародний союз охорони природи і природних ресурсів (МСОП) – неурядова організація, що координує зусилля урядів різних країн, наукових, освітніх і громадських організацій у галузі охорони природи; видає *Міжнародну Червону книгу*.

Мікроеволюція (від грец. *мікрос* – маленький та *еволюція*) – сукупність еволюційних процесів, які відбуваються в популяціях одного виду.

Мімікрія (від грец. *мімікос* – наслідувальний) – здатність до наслідування забарвлення чи форми добре захищених організмів погано захищеними.

Мінливість – здатність організмів набувати нових ознак та їхніх станів у процесі онтогенезу.

Місцеіснування виду – частина простору біогеоценозів, населена популяціями даного виду, яка забезпечує їх необхідними ресурсами.

Множинна дія генів (плейотропія) (від грец. *плейон* – численний та *тропос* – поворот, зміна) – явище, коли на прояв варіантів різних ознак впливає один алель.

Моделювання (від лат. *модулюс* – устрій, зразок) – метод дослідження та демонстрації структур, функцій, процесів за допомогою їхнього спрощеного відтворення (імітації).

Модифікаційна (неспадкова) мінливість (від лат. *модус* – міра, вид та *фаціо* – роблю) – зміни фенотипу, спричинені різними екологічними факторами та не пов'язані зі змінами генотипу.

Моніторинг (від лат. *монітор* – той, хто нагадує, попереджає) – постійне стеження за перебігом певних процесів в окремих екосистемах, біосфері в цілому чи за станом інших біологічних об'єктів.

Монофілія (від грец. *монос* та *філон* – вид, рід, плем'я) – походження будь-

якої *систематичної групи* від спільного предка.

Мутагени (від лат. *мутацио* – зміна та *генос*) – фактори довкілля різної природи (фізичні, хімічні, біологічні), здатні спричинити *мутації*.

Мутаційна мінливість – *спадкова мінливість*, спричинена *мутаціями*.

Мутації (від лат. *мутацио* – зміна) – стійкі зміни *генів* (точкові мутації), будови хромосом (хромосомні мутації) або кількості хромосом (геномні мутації), які виникають раптово.

Мутуалізм (від лат. *мутуус* – взаємний) – форма *симбіозу*, за якого кожен із співіснуючих *видів* дістає певну користь від іншого.

Мюллерівська мімікрія – форма *мімікрії*, коли кілька добре захищених *видів* нагадують один одного забарвленням і формою.

Народжуваність – кількість особин *популяції*, які народжуються за одиницю часу.

Нахлібництво – використання *коменсалом* залишків їжі або продуктів виділення *хазяїна*.

Національні природні парки – природоохоронні, науково-дослідні та культурно-просвітні установи, призначені зберігати цінні природні, а також історико-культурні комплекси та об'єкти, в яких дозволяються певні форми організованого відпочинку.

Національні Червоні книги містять списки *видів*, які потребують охорони на теренах окремих держав.

Нейроцель (від грец. *нейрон* та *койлома* – заглиблення, порожнина) – порожнина центральної нервової системи хордових.

Нейрула (від грец. *нейрон*) – *ембріон* хордових на етапі *нейруляції*.

Нейруляція (від грец. *нейрон*) – процес закладання *нервової трубки* у *ембріонів* хордових.

Нейстон (від грец. *нейстос* – плаваючий) – *організми*, які мешкають на межі водного та наземно-повітряного середовища, населяючи поверхневу плівку води.

Нейтралізм (від лат. *нейтер* – ніякий) – форма співіснування *популяцій* двох *видів*, за якої жоден з них не відчуває

на собі безпосереднього впливу іншого. **Некрофаги** (від грец. *некрос* – мертвий та *фагос*) – *тварини*, що живляться трупами.

Нектон (від грец. *нектос* – плаваючий) – *організми*, здатні до активного пересування в товщі води незалежно від напрямків течій.

Неокатастрофізм (від грец. *неос* – новий та *катастрофе* – переворот) – система *еволюційних* поглядів, яка базується на факті *етапності* розвитку життя на Землі.

Неоламаркізм (від грец. *неос*) – погляди сучасних вчених, в основі яких лежать *еволюційні* ідеї Ж.-Б. Ламарка.

Непрямі міжпопуляційні зв'язки в *біогеоценозах* полягають у тому, що одна *популяція* впливає на іншу опосередковано, через *популяції* інших видів.

Непрямий розвиток, або *метаморфоз* (від грец. *метаморфозіс* – перетворення), – тип *постембріонального розвитку тварин*, за якого новонароджена особина (*личинка*) істотно відрізняється за будовою від дорослої.

Неспоріднене схрещування (*аутбридинг*) (від англ. *аут* – поза та *бридинг*) – *гібридизація організмів*, які не мають спільних предків протягом останніх шести поколінь; його наслідком є зростання гетерозиготності нащадків.

Нестатеві клітини – див. *соматичні клітини*.

Ноосфера (від грец. *ноос* – розум та *сфера*) – новий стан *біосфери*, за якого розумова діяльність людини стає визначальним чинником її розвитку.

Норма реакції – межі *модифікаційної мінливості*, які визначаються *генотипом організму*.

Обмежуючий, або лімітуючий, фактор – *екологічний фактор*, інтенсивність дії якого виходить за межі *витривалості*. **Озоновий екран** (від грец. *озон* – пахучий) – тоненький шар *стратосфери* із газу *озону* (O₃).

Окисно-відновна функція живої речовини – окиснення чи відновлення певних сполук земних оболонок за допомогою *живих організмів*.

Онтогенез (*індивідуальний розвиток*) (від грец. *онтос* – єство та *генезіс*) –

розвиток *багатоклітинних організмів*, що починається від однієї клітини (*зиготи, спори* тощо) чи багатоклітинного *зачатка* (при *вегетативному розмноженні*) та закінчується *смертю*.

Оогамія (від лат. *оо* – яйце та грец. *гамете*) – форма *анізогамії*, коли зливаються велика нерухома *яйцеклітина* та *сперматозоїд*.

Оогенез (від лат. *оо* та *генезіс*) – процес формування *яйцеклітин*.

Органогенез (від грец. *органон* та *генезіс*) – процес формування *зачатків органів* та їхньої подальшої *диференціації* під час *онтогенезу*.

Осадкові породи – відклади, що виникають на дні водойм внаслідок нашарування різних нерозчинних речовин, значна частина яких має *біогенне походження*.

Осілі види тварин – *види*, які незалежно від змін умов довкілля постійно мешкають на одній території.

Палеобіогеографія (від грец. *палайос* – давній та *біогеографія*) – розділ *біогеографії*, що вивчає розповсюдження *систематичних груп живих істот* у минулі періоди історії Землі.

Палеонтологія (від грец. *палайос, онтос* – створіння, істота та *логос*) – *біологічна наука про вимерлі організми*.

Пам'ятки природи – окремі унікальні природні утворення, які мають природоохоронне, наукове, естетичне або пізнавальне значення.

Паразит (від грец. *пара* – біля та *ситос* – живлення) – *вид*, який тривалий час використовує *організми іншого виду (хазяїна)* як джерело живлення та середовище життя.

Паразитизм (від грец. *пара* та *ситос*) – тип взаємозв'язків між різними *видами*, за яких один з них (*паразит*) відносно тривалий час використовує іншого (*хазяїна*) як джерело живлення та середовище життя, частково чи повністю покладаючи на нього регуляцію своїх взаємозв'язків з довкіллям.

Партеногенез (від грец. *партенос* – дівчина та *генезіс*) – розвиток *організму з незаплідненої яйцеклітини*.

Період зрілості – час, протягом якого *організм зберігає здатність до розмноження*.

Період старіння – час від втрати *організмом здатності до розмноження до смерті*.

Перифітон (від грец. *пери* та *фітон*) – *організми*, які оселяються на різних поверхнях у товщі води.

Підвид – сукупність подібних між собою *популяцій*, які відрізняються від інших *популяцій* того самого *виду* однією або небагатьма *варіантами ознак*.

Підстилка – надґрунтовий шар, який переважно формується за рахунок *рослинного опаду*.

Планктон (від грец. *планктос* – блукаючий) – істоти: *рослини* – *фітопланктон* чи *тварини* – *зоопланктон*, що мешкають у товщі води та нездатні протистояти течіям.

Плоїдність (від грец. *плоос* – кратний та *ейдос* – вид) – число *хромосомних наборів клітин організму*.

Подвійне запліднення квіткових рослин – одночасне злиття одного *спермія з яйцеклітиною*, а другого – із *центральною диплоїдною клітиною у зародковому мішку*.

Полімергенів (від грец. – *полімерейя* – багатоскладність) – явище, коли кілька *неалельних генів* спільно визначають ступінь розвитку певного *стану ознаки*.

Поліембріонія (від грец. *поліс* та *ембріон* – зародок) – розвиток кількох *зародків* із однієї заплідненої *яйцеклітини*.

Поліморфізм (від грец. *поліс* та *морфе* – вигляд) – наявність кількох різних *фенотипних форм* у *популяції*.

Поліплоїдний набір хромосом (від грец. *поліс, плоос* – кратний та *ейдос* – вид) – *хромосомний набір ядра*, у якому кожна *хромосома представлена* трьома чи більшим числом *гомологів*.

Поодинокий спосіб життя – спосіб життя *тварин*, коли особини в *популяції* більш-менш відокремлені простором і збираються попарно або групами лише на час розмноження.

Попереджувальне забарвлення – яскраве забарвлення, пов'язане із різними способами *самозахисту тварин* від ворогів.

Популяційна екологія – *біологічна наука про популяції* як особливий *рівень організації живої матерії*.

Популяційні хвилі (хвилі життя) – періодичні коливання чисельності особин у популяції.

Популяційно-статистичний метод генетичних досліджень – вивчення частот зустрічальності алелів у популяціях, а також генофонду популяцій.

Популяція (від лат. *populus* – народ, населення) – сукупність особин виду, які тривалий час мешкають у певній частині його ареалу, частково чи повністю ізольовано від інших подібних сукупностей цього самого виду.

Порода – штучно створена внаслідок селекції популяція тварин з корисними для людини властивостями.

Постембріональний (післязародковий) період (від лат. *post* – після, пізніше та грец. *ембріон*) онтогенезу триває від народження (виплуплення, проростання) до набуття здатності до розмноження.

Правило екологічної піраміди полягає в тому, що на кожному попередньому трофічному рівні ланцюга живлення кількість біомаси та енергії, що запасуються організмами за одиницю часу, значно більша (зазвичай у 10 разів), ніж на наступних.

Приваблюючі забарвлення та поведінка забезпечують зустріч особин різних статей тварин, збиранню їх у зграї тощо.

Припливно-відпливні ритми зумовлені рухом Місяця навколо Землі та становлять собою добові зміни активності насамперед організмів літоралі.

Природний добір, за Ч. Дарвіном, – це наслідок боротьби за існування, який проявляється у переважаючому виживанні і розмноженні найприспособіших до умов довкілля організмів певного виду.

Продуценти (від лат. *продуцентіс* – той, що виробляє, створює) – популяції автотрофних організмів, здатних синтезувати органічні сполуки з неорганічних.

Проміжний характер успадкування проявляється у випадках, коли жоден з алелів не домінує над іншими; тому фенотип гетерозиготної особини буде усереднений порівняно з фенотипами гомозигот по обох алелях.

Прямий розвиток – тип постембріонального розвитку тварин, коли ново-

народжена особина загалом нагадує за будовою дорослу.

Прямі міжпопуляційні зв'язки в біогеоценозах виникають безпосередньо між двома популяціями: хижака та здобичі, паразита та хазяїна тощо.

Реакліматизація – повернення певного виду в місцевість, де він був поширений у минулому.

Регенерація (від лат. *регенераціо* – відновлення) – процес відновлення втрачених або пошкоджених частин, а також відтворення цілісного організму з його частини; фізіологічна регенерація забезпечує оновлення клітинного складу організмів.

Редуценти (від лат. *редуцентіс* – той, що повертає, відновлює) – популяції гетеротрофних організмів, які живляться органічною речовиною решток організмів чи продуктів їхньої життєдіяльності, розкладаючи її до неорганічних сполук.

Рекомбінація (від лат. *рекомбінаціо* – воз'єднання) – нові поєднання алелів різних генів у гаметах гібридних особин, які відрізняються від таких поєднань у гаметах батьків.

Рецесивний алель (від лат. *рецесус* – відступ) – алель, який кодує стан ознаки, що не проявляється у фенотипі гетерозиготних за цим геном особин (умовно позначається малою літерою латинського алфавіта – *a, b, c, d* тощо).

Родина – група особин, в якій разом мешкають батьки і діти, причому перші піклуються про останніх.

Роздільностатеві тварини мають тільки один тип статевих залоз й утворюють лише один вид статевих клітин (сперматозоїди або яйцеклітини).

Розщеплення ознак – прояв обох варіантів ознаки (рецесивного та домінантного) у фенотипах нащадків гібридної особини.

Розмноження – притаманна всім живим істотам властивість відтворення собі подібних, що забезпечує неперервність і спадковість життя: нестатеве розмноження – виникнення нового організму з однієї нестатевої клітини (поділ, брунькування) або спори; вегетативне розмноження – різновид не-

статевого, за якого відбувається відокремлення від материнського організму багатоклітинних частин; **статеве розмноження** – утворення нового організму за рахунок статевих клітин (гамет). **Росливість** – сукупність рослинних угруповань (фітоценозів) певної території.

Рудименти (від лат. *рудиментум* – зачаток, першооснова) – органи або структури, недорозвинені чи спрощені у певних видів порівняно з подібними утворами предкових форм внаслідок втрати своїх функцій протягом філогенезу.

Рушійний добір відбувається під час пристосувань до нових умов; сприяє змінам мінливості в певному напрямі.

Сальтаціонізм (від лат. *сальто* – стрибок) – гіпотеза про стрибкоподібні різкі еволюційні зміни, що спричинені зростанням темпів еволюції, масовим вимиранням старих і виникненням нових систематичних груп (видів, родів і т.д.) під час біоценотичних криз.

Сапробіонти (від грец. *сапрос* – гнилий та *біонт*) – організми, що мешкають в гниючих органічних рештках.

Сапротрофи (від грец. *сапрос* та *трофе*) – організми, що живляться органічними рештками.

Сезонні ритми – біологічні адаптивні ритми організмів, які пов'язані із річними циклами змін кліматичних умов, зумовленими обертанням Землі навколо Сонця.

Селекція (від лат. *селекціо* – вибір, добір) – наука про теоретичні основи та методи створення нових і поліпшення вже існуючих сортів рослин, порід тварин та штамів мікроорганізмів.

Симбіогенез (від грец. *сим* – разом, *біос* та *генезис*) – гіпотеза про походження еукаріотів унаслідок симбіозу кількох видів прокаріотів.

Симбіоз (від грец. *сим* та *біос*) – будь-які форми співіснування різних видів.

Синантропні види (від грец. *син* – біля та *антропос* – людина) – види, які знаходяться в оселях людини та поблизу них оптимальні умови для розмноження та живлення.

Синтетична гіпотеза еволюції – комплекс уявлень про еволюційний процес,

що склався в 20–50-х роках ХХ сторіччя внаслідок поєднання поглядів про мутації як єдине джерело спадкової мінливості, популяцію як основну одиницю еволюції та дарвінівських уявлень про боротьбу за існування та природний добір.

Смертність – число особин популяції, які гинуть за одиницю часу внаслідок старіння та елімінації.

Соматичні (нестатеві) клітини (від грец. *сома*) – клітини, що виконують вегетативні функції та у більшості багатоклітинних організмів мають диплоїдний набір хромосом.

Сорт – штучно створена внаслідок селекції популяція рослин з корисними для людини властивостями.

Спадкова мінливість виникає внаслідок змін генотипу (комбінативна та мутаційна).

Спадковість – властивість організмів передавати свої ознаки нащадкам.

Сперматогенез (від грец. *сперматос* – сім'яна рідина та *генезис*) – процес формування сперматозоїдів (сперміїв).

Сперматозоїд (від грец. *сперматос* – сім'яна рідина та *зоон* – жива істота) – чоловіча гамета, яка рухається за допомогою джгутика.

Спермій (від грец. *сперматос* – сім'яна рідина) – позбавлений джгутика нерухомий сперматозоїд.

Споріднене схрещування (інбридинг) (від англ. *in* – в, всередині та *бридинг* – розведення) – схрещування організмів, що мають безпосередніх спільних предків протягом останніх шести поколінь; його наслідком є зростання частки гомозигот.

Спорофіт (від грец. *спора* – посів, насіння та *фітон* – рослина) – нестатеве покоління (переважно диплоїдне) видів рослин, у яких відбувається чергування поколінь.

Стабілізуючий добір проявляється в постійних умовах довкілля; підтримує сталість певного фенотипу, найбільш відповідного навколишньому середовищу, і відкидає будь-які зміни, як менш адаптаційні, тим самим звужуючи норму реакції.

Статеві структура популяції – співвідношення особин різних статей в певній популяції.

Статевий процес – поєднання в клітині, з якої розвиватиметься новий організм, генетичного матеріалу двох батьківських особин; здійснюється у формах кон'югації та копуляції.

Статеві клітини – див. *гамети*.

Статеві хромосоми – див. *гетерохромосоми*.

Статевий диморфізм (від грец. *ди* – подвійний та *морфа* – форма) – явище, коли особини різної статі за будовою, розмірами чи забарвленням помітно відрізняються одна від одної.

Статевий добір – явище суперництва особин однієї статі за парування з особинами іншої статі у багатьох тварин, переважно хребетних.

Стенобіонтні види (від грец. *стенос* – вузький та *біонт*) можуть жити лише в певному вузькому діапазоні коливань інтенсивностей різних екологічних факторів.

Сукуленти – багаторічні рослини посушливих місць, здатні накопичувати вологу у листках або стеблах.

Сукцесії (від лат. *сукцесіо* – послідовність, наступність) – спрямовані послідовні зміни угруповань організмів, які приводять до перетворення самого біогеоценозу.

Табуни – більш-менш постійні групи тварин із складною системою ієрархії серед особин.

Темпи еволюції – проміжки часу, за який виникають певні систематичні групи.

Тепличний ефект – загальне потепління, викликане зростанням концентрації вуглекислого газу (CO₂) в атмосфері.

Територіальність – явище, коли у багатьох видів тварин особини або родини займають певні ділянки, які ці тварини охороняють від інших особин свого виду.

Термофіли (від грец. *терме* – тепло та *філео* – люблю) – види, що мешкають при високих температурах.

Тіньолюбні рослини – рослини, що ростуть у затінку.

Тіньовитривалі рослини – рослини, що ростуть як на відкритих, добре освітлених місцях, так і здатні переносити певний ступінь затінку.

Топічні зв'язки (від грец. *топос* – місце) – форма біотичних зв'язків, коли популяції різних видів розміщені в біогеоценозах таким чином, що внаслідок життєдіяльності одних видів змінюються умови існування інших.

Трофічна сітка – сплетіння ланцюгів живлення у біогеоценозах внаслідок того, що один і той самий вид одночасно може бути ланками різних ланцюгів.

Трофічні зв'язки (від грец. *трофе* – живлення, їжа) – форма біотичних зв'язків, при якій організми одного виду безпосередньо або продукти їх життєдіяльності є об'єктом живлення для особин іншого.

Трофічний рівень (від грец. *трофе* – живлення, їжа) – місце популяції певного виду у ланцюзі живлення.

Урбанізація (від лат. *урбанус* – місто, міський) – зростання площі землі, зайнятої містами.

Фактори еволюції – фактори, які спричиняють необоротні адаптивні зміни організмів, популяцій і видів протягом існування біосфери.

Факультативний (від лат. *факультатіс* – можливість) – необов'язковий вид біологічних явищ, процесів тощо.

Фен (від грец. *фаіно* – являю, знаходжу) – певний варіант ознаки.

Фенетика (від грец. *фаіно* – являю, знаходжу) – біологічна наука про прояв та розподіл фенів в популяції.

Фенотип (від грец. *фаіно* – являю і *тіпос* – відбиток) – сукупність всіх ознак і властивостей організму, що формується внаслідок взаємодії генотипу з факторами довкілля.

Філогенез (від грец. *філон* – рід, плем'я та *генезис*) – історичний розвиток певної систематичної групи, тобто послідовний ряд її предкових форм.

Філогенетична (природна) систематика базується на таких принципах: всі сучасні види є нащадками викопних форм, чим забезпечується безперервність життя; видоутворення відбувається переважно шляхом дивергенції, і кожна систематична група є монофілетичною; кожний тип (відділ) має притаманний лише йому загальний

план будови, який докорінно відрізняється від інших; як нині існуючі, так і вимерлі *види* входять в єдину класифікацію живого, тобто *систематичне положення виду* не залежить від часу його існування.

Філогенетичний ряд – послідовність історичних змін *організмів* у цілому чи їх окремих *органів* у межах певної *систематичної групи*.

Філогенія (від грец. *філон* – рід, плем'я та *генезис*) – біологічна наука про шляхи історичного розвитку (*філогенезу*) певних *систематичних груп*.

Фітофаги (від грец. *фітон* – рослина та *фагос* – живлення, їжа) – *тварини*, які живляться *рослинами*.

Фітоценоз (від грец. *фітон* – рослина та *койнос* – загальний) – угруповання *популяцій* різних *видів рослин* (*рослинність*), що разом ростуть на спільній території.

Фітоценологія (від грец. *фітон* – рослина, *койнос* – загальний та *логія*) – біологічна наука про *рослинні угруповання*.

Флора (від лат. *Флора* – богиня кевітів та весни) – сукупність *видів рослин* певної території та *біосфери* в цілому.

Формальна (штучна) систематика – *систематика*, у якій для побудови *системи живих організмів* основним критерієм є ступінь подібності об'єктів.

Фотоперіодизм (від грец. *фотос* – світло та *періодос* – чергування, коловорот) – реакція *організмів* на зміни тривалості світлового дня.

Фототрофи (від грец. *фотос* – світло та *трофос* – живлення, їжа) – *автотрофні організми*, які для процесів синтезу використовують енергію світла.

Хазяїн – організм певного *виду*, за рахунок якого існує *паразит*.

Хемосинтетички, або хемотрофи (від грец. *хемейя* – хімія та *трофе* – живлення, їжа), – *автотрофні організми*, які для синтезу органічних речовин використовують енергію хімічних реакцій.

Хижак – *тварини*, які полюють на інших *тварин*, ловлять їх, вбивають та поїдають.

Ценофіли (від грец. *койнос* – загальний та *філео* – люблю) – екологічно непластичні *види*, з *популяцій* яких складаються *зрілі (стабільні) біоценози*.

Ценофоби (від грец. *койнос* – загальний та *фобос* – страх) – *види*, що беруть участь у *ранніх сукцесіях*, екологічно *пластичні* і зазвичай не зустрічаються в *зрілих біоценозах*.

Центр видової різноманітності – частина *біосфери* з найвищою кількістю сучасних *видів* певної *систематичної групи*.

Чергування поколінь – явище, коли у *життєвому циклі* чергуються два або більше різних за будовою, способом життя та розмноження *поколінь*.

Чисельність популяції – число особин, які входять до складу *популяції*.

Чисті лінії – *генотипно* однорідні нащадки, отримані від однієї особини шляхом *самоzapліднення, гомозиготні* за більшістю *генів*.

Чорні списки – *списки видів*, які зникли починаючи з 1600 року.

Штам (від нім. *штамм* – стовбур, основа, сім'я, плем'я) – культура *мікроорганізмів*, отримана від однієї *клітини*.

Штучний добір – *добір*, який *людина* проводить з метою виведення *сортів, порід* чи *штамів* із корисними для неї властивостями: *індивідуальний добір* – виділення для подальшого розмноження окремих особин на підставі вивчення їх фенотипів та генотипів; *масовий добір* – виділення з вихідного матеріалу груп особин, які мають певні *фенотипові* особливості.

Ярусність – просторове розташування *популяцій* різних *видів рослин* у *біоценозі*.

НОБЕЛІВСЬКІ ЛАУРЕАТИ, ЯКІ ЗРОБИЛИ ВІДКРИТТЯ В БІОЛОГІЇ

У галузі медицини та фізіології

Рік	Ім'я	Тема
1901	Еміль Адольф фон Берінг	«За працю із сироваткової терапії, переважно за її застосування при лікуванні дифтерії, що відкрило нові шляхи у медичній науці й дало у руки лікарів переможну зброю проти хвороб та смерті»
1902	Рональд Росс	«За роботу по малярії, у якій він показав, як збудник потрапляє в організм, й тим самим заклав основу для подальших успішних досліджень у цій галузі розробки методів боротьби з малярією»
1904	Іван Павлов	«За роботу з фізіології травлення»
1906	Камілло Гольджі, Сант'яго Рамон-і-Кахаль	«У знак визнання праць про структуру нервової системи»
1908	Ілля Ілліч Мечников, Пауль Ерліх	«За праці про імунітет»
1910	Альбрехт Коссель	«За внесок у вивчення хімії клітини, внесений дослідженням білків, включаючи нуклеїнові речовини»
1919	Жуль Борде	«За відкриття, пов'язані з імунітетом»
1920	Август Крог	«За відкриття механізму регуляції просвіту капілярів»
1922	Арчибалд Гілл	«За відкриття у галузі теплоутворення у м'язі»
	Отто Меєргоф	«За відкриття тісного взаємозв'язку між процесом поглинання кисню та метаболізмом молочної кислоти у м'язі»
1923	Фредерик Бантинг, Джон Маклеод	«За відкриття інсуліну»
1929	Христіан Ейкман	«За внесок у відкриття вітамінів»
	Фредерик Гоулєнд Гопкінс	«За відкриття вітамінів, що стимулюють процеси росту»
1930	Карл Ландштейнер	«За відкриття груп крові людини»
1933	Томас Хант Морган	«За відкриття, пов'язані з роллю хромосом у спадковості»
1936	Генрі Дейл, Отто Леві	«За відкриття, пов'язані з хімічною передачею нервових імпульсів»
1943	Генрік Карл Петер Дам	«За відкриття вітаміну К»
	Едуард Адальберт Дойзі	«За відкриття хімічної структури вітаміну К»

Продовження таблиці

Рік	Ім'я	Тема
1945	Александр Флемінг, Ернст Боріс Чейн, Говард Волтер Флорі	«За відкриття пеніциліну і його цілющого впливу при різних інфекційних хворобах»
1946	Герман Джозеф Мьоллер	«За відкриття появи мутацій під впливом рентгеновського випромінювання»
1947	Карл Фердинанд Корі, Герті Тереза Корі	«За відкриття каталітичного перетворення глікогену»
	Бернардо Альберто Усай	«За відкриття ролі гормонів передньої частки гіпофізу у метаболізмі глюкози»
1949	Волтер Гесс	«За відкриття функціональної організації проміжного мозку як координатора активності внутрішніх органів»
1950	Едуард Кендалл, Тадеуш Рейхштейн, Філіп Хенч	«За відкриття, що стосуються гормонів кори надниркових залоз, їхньої структури і біологічних ефектів»
1953	Ганс Адольф Кребс	«За відкриття циклу цитринової кислоти»
	Фріц Альберт Ліпман	«За відкриття коферменту А і його значення для проміжних стадій метаболізму»
1955	Гуґо Теорель	«За відкриття, що стосуються природи й механізму дії окислювальних ферментів»
1958	Джордж Бідл, Едуард Тейтем	«За відкриття, що стосуються ролі генів у специфічних біохімічних процесах»
1959	Северо Очоа, Артур Корнберг	«За відкриття механізмів біологічного синтезу рибонуклеїнової і дезоксирибонуклеїнової кислот»
1962	Френсіс Крік, Джеймс Ватсон, Моріс Вілкінс	«За відкриття, що стосуються молекулярної структури нуклеїнових кислот і їх значення для передачі інформації у живих системах»
1963	Джон Еклс, Алан Ходжкін, Ендрю Філдінг Хакслі	«За відкриття, що стосуються іонних механізмів збудження й гальмування у периферичних і центральних ділянках нервових клітин»
1964	Конрад Блох, Феодор Лінен	«За відкриття, що стосуються механізмів і регуляції обміну холестерину і жирних кислот»
1965	Франсуа Жакоб, Андре Львов, Жак Моно	«За відкриття, що стосуються генетичного контролю синтезу ферментів і вірусів»
1968	Роберт Голлі, Гар Хорана, Маршалл Ніренберг	«За розшифрування генетичного коду і його ролі в синтезі білків»
1969	Макс Дельбрюк, Алфред Херші, Сальвадор Лурія	«За відкриття, що стосуються механізму реплікації і генетичної структури вірусів»
1972	Джералд Едельман, Родні Портер	«За відкриття, що стосуються хімічної структури антитіл»

Рік	Ім'я	Тема
1973	Карл фон Фріш, Конрад Лоренц, Ніколаас Тінберген	«За відкриття, пов'язані зі створенням і встановленням моделей індивідуальної та групової поведінки тварин»
1974	Альбер Клод, Кристіан де Дюв, Джордж Паладе	«За відкриття, що стосуються структурної та функціональної організації клітини»
1980	Барух Бенасерраф, Жан Доссе, Джордж Снелл	«За відкриття, що стосуються генетично визначених структур на клітинній поверхні, що регулюють імунні реакції»
1981	Роджер Сперрі	«За відкриття, що стосуються функціональної спеціалізації півкуль головного мозку»
	Девид Хьюбел, Торстен Візел	«За відкриття, що стосуються принципів обробки інформації у нейронних структурах»
1983	Барбара Мак-Клінток	«За відкриття транспозиційних генетичних систем»
1986	Стенлі Коен, Ріта Леві-Монтальчіні	«У знак визнання відкриттів, що мають найвагоміше значення для розкриття механізмів регуляції росту клітин та органів»
1993	Річард Робертс, Філіпп Шарп	«За відкриття, незалежно один від одного, переривчастої структури гена»
1995	Едвард Льюїс, Крістіана Нюсляйн-Фольхард, Ерік Вішаус	«За відкриття, що стосуються генетичного контролю на ранній стадії ембріонального розвитку»
1996	Пітер Доерті, Рольф Цинкернагель	«За відкриття у галузі імунної системи людини, зокрема її здатностей виявляти клітини, уражені вірусом»
1997	Стенлі Прузінер	«За відкриття пріонів, нового біологічного принципу інфекції»
	Ерік Кандел	«За відкриття молекулярних механізмів роботи синапсів»
2001	Леланд Гартвелл, Тимоті Хант, Пол Нерс	«За відкриття ключових регуляторів клітинного циклу»
2002	Сідні Бреннер, Роберт Горвіц, Джон Салстон	«За відкриття у галузі генетичного регулювання розвитку людських органів»
2006	Ендрю Фаєр, Крейг Мелло	«За відкриття РНК-інтерференції – можливості контролю активності певних генів»
2008	Люк Монтаньє і Франсуаза Барр-Сінуссі, Гаральд цур Гаузен	«За вивчення вірусу імунодефіциту людини (ВІЛ) і папіломавірусу»
2009	Елізабет Блекбурн і Керол Грейдер, Джек Шостак	«За відкриття того, як хромосоми захищені теломерами та ензимом теломерази»
2010	Роберт Джеффрі Едвардс	«За розвиток запліднення in vitro»

ЗМІСТ

Дорогі одинадцятикласники! 3

Тема 4. Розмноження організмів

§ 1. Типи розмноження організмів. Нестатеве розмноження	4
§ 2. Статеве розмноження організмів	9
§ 3. Будова статевих клітин. Гаметогенез	12
<i>Лабораторна робота № 1. Будова статевих клітин</i>	18

Тема 5. Закономірності спадковості

§ 4. Генетика – наука про закономірності спадковості і мінливості організмів	20
§ 5. Методи генетичних досліджень	27
§ 6. Закономірності спадковості, встановлені Г. Менделем. Статистичний характер законів спадковості та їхні цитологічні основи	33
§ 7. Явище зчепленого успадкування. Хромосомна теорія спадковості	41
§ 8. Генетика статі. Успадкування, зчеплене зі статтю	46
§ 9. Генотип як цілісна система. Цитоплазматична спадковість	52
<i>Практична робота № 1. Розв'язання типових задач з генетики (моно- і дигібридне схрещування)</i>	59

Тема 6. Закономірності мінливості

§ 10. Модифікаційна мінливість – наслідок взаємодії генотипу та умов довкілля	62
§ 11. Мутаційна мінливість	67
§ 12. Причини мутацій. Закон гомологічних рядів спадкової мінливості	73
<i>Лабораторна робота № 2. Спостереження нормальних і мутантних форм дрозофіл, їх порівняння</i>	78
<i>Лабораторна робота № 3. Вивчення мінливості у рослин. Побудова варіаційного ряду і варіаційної кривої</i>	78
<i>Практична робота № 2 (виконують учні академічного рівня навчання). Розв'язання типових задач на визначення виду мутацій</i>	79

Тема 7. Генотип як цілісна система

§ 13. Основні особливості геному вірусів і прокариотів	81
§ 14. Основні закономірності функціонування генів у еукаріотів.....	84
§ 15. Генетика людини	89

§ 16. Роль генотипу і факторів навколишнього середовища у формуванні фенотипу людини. Медична генетика	93
§ 17. Завдання та методи сучасної селекції	99
§ 18. Особливості селекції рослин, тварин і мікроорганізмів. Біотехнологія. Генна і клітинна інженерія	107

Тема 8. Індивідуальний розвиток організмів

§ 19. Запліднення у різних груп організмів	117
§ 20. Етапи індивідуального розвитку організмів. Початкові стадії ембріонального розвитку тварин	121
§ 21. Формування органів у зародка. Явище взаємодії частин зародка	126
§ 22. Особливості ембріонального розвитку людини. Ембріотехнології	130
§ 23. Післязародковий розвиток і ріст організмів. Поняття про життєвий цикл	135
<i>Лабораторна робота № 4. Ембріогенез хордових</i>	<i>143</i>

Розділ IV. НАДОРГАНІЗМОВІ РІВНІ ЖИТТЯ

Тема 1. Популяція. Екосистема. Біосфера

§ 24. Екологічні фактори та їхня класифікація. Закономірності дії екологічних факторів на організми та їхні угруповання	145
§ 25. Наземно-повітряне та водне середовища життя.....	151
§ 26. Ґрунт та живі організми як середовище життя	158
§ 27. Біологічні адаптивні ритми організмів.....	162
§ 28. Популяція: її характеристики та структура. Популяційні хвилі. Гомеостаз популяцій	166
§ 29. Багатовидові угруповання організмів: біоценози, біогеоценози, екосистеми	171
§ 30. Різноманітність, розвиток і продуктивність екосистем	175
§ 31. Біосфера та її межі. Роль організмів у біосфері	183
§ 32. Вплив діяльності людини на стан біосфери	188
§ 33. Охорона біосфери	192
<i>Практична робота № 3. Розв'язування задач з екології</i>	<i>199</i>

Розділ V. ІСТОРИЧНИЙ РОЗВИТОК ОРГАНІЧНОГО СВІТУ

Тема 1. Основи еволюційного вчення

§ 34. Становлення еволюційних поглядів	202
§ 35. Чарльз Дарвін та основні положення його еволюційного вчення	208
§ 36. Подальший розвиток дарвінізму. Адаптації як результат еволюційного процесу	211
§ 37. Основні положення синтетичної гіпотези еволюції	218
§ 38. Вид і його критерії. Видоутворення	224

§ 39. Макроеволюційні процеси	229
§ 40. Сучасні уявлення про фактори еволюції: синтез екології та еволюційних поглядів.....	238
<i>Практична робота № 4. Порівняння природного та штучного добору</i>	<i>244</i>

Тема 2. Історичний розвиток і різноманітність органічного світу

§ 41. Гіпотези виникнення та початкові етапи розвитку життя на Землі	246
§ 42. Розвиток життя протягом палеозойської ери	252
§ 43. Розвиток життя протягом мезозойської ери	261
§ 44. Еволюційні події кайнозойської ери	268
Узагальнення курсу	278
Тлумачний словник термінів і понять	282
Додаток. Нобелівські лауреати, які зробили відкриття в біології	298

Навчальне видання

БАЛАН Павло Георгійович
ВЕРВЕС Юрій Григорович

БІОЛОГІЯ

11 клас

Рівень стандарту, академічний рівень

Видано за рахунок державних коштів. Продаж заборонено

Редактор *Людмила Мялківська*
Обкладинка, художнє оформлення,
комп'ютерна обробка ілюстративного матеріалу *Юлії Куц*
Комп'ютерна верстка *Олени Білохвост*
Коректори *Алла Кравченко, Любов Федоренко*

Формат 70×100/16.
Умовн. друк. арк. 24,70. Обл.-вид. арк. 21,85.
Тираж 127 823 прим. Вид. № 1107.
Зам. № 11-0116.

Видавництво «Гене́за», вул. Тимошенка, 2-л, м. Київ, 04212.
Свідоцтво про внесення суб'єкта видавничої справи
до Державного реєстру видавців серія ДК № 3966 від 01.02.2011 р.

Віддруковано з готових позитивів у
ТОВ «ПЕТ» вул. Ольмінського, 17, м. Харків, 61024.
Свідоцтво про внесення суб'єкта видавничої справи
до Державного реєстру видавців серія ДК № 3179 від 08.05.2008.