

## Розділ III

# ОРГАНІЗМОВИЙ РІВЕНЬ ОРГАНІЗАЦІЇ ЖИТТЯ

### ТЕМА 3.

## ЗАКОНОМІРНОСТІ СПАДКОВОСТІ І МІНЛИВОСТІ

### § 43. ПРЕДМЕТ І ЗАВДАННЯ ГЕНЕТИКИ

*Терміни і поняття: генетика, дискретні ознаки, мутація, ген, хромосомна теорія спадковості.*

**Що вивчає наука генетика.** Генетика — одна з наймолодших біологічних наук, це — наука про закони та механізми спадковості та мінливості.

**Як формувалася сучасна генетика.** 8 березня 1865 р. на засіданні Брюннського (нині місто Брно) товариства натуралістів і лікарів виступив з доповіддю про результати схрещування гороху чеський чернець августинського ордена *Грегор Мендель* (1822—1884). Результати дослідів Менделя спростовували уявлення про те, що спадкові фактори змішуються, як два розчини, і демонстрували, що ознаки батьків успадковуються окремо, як **дискретні ознаки**.

У 1901 р. Хуго де Фріз увів у біологічну термінологію поняття мутація **Мутація** — раптова стрибкоподібна зміна спадкової ознаки.

Дальший розвиток генетики став лавиноподібним. Щороку вводилися нові поняття, які стали ключовими поняттями сучасної біології. У 1906 р. англійський натураліст В. Бетсон увів назву нової науки — **генетика**. У 1909 р. датський ботанік В. Йохансен запропонував термін **ген** для позначення структурної та функціональної одиниці спадковості.

У становленні генетики як науки надзвичайно великий внесок зробив *Томас Хант Морган* (1866—1945). Результатом дослідження Морганом дрозофіл стала **хромосомна теорія спадковості**. Головний її постулат такий: матеріальною основою спадковості є хромосоми, в яких локалізовані гени.

Таким чином, історію генетики започаткували два фундаментальних етапи. Перший — гібридологічні дослідження, що почалися з дослідів Менделя. Результатом їх стали докази існування спадкових факторів, які передаються від батьків нащадкам, підпорядковуючись певним математичним законам. Другий — цитологічні дослідження, які ґрунтувалися насамперед на дослідах Моргана і завершилися доведенням того, що носіями спадкових факторів є хромосоми.

**Завдання сучасної генетики.** Генетика — одна з наймолодших і найперспективніших біологічних дисциплін. Однак як це не дивно, але головні завдання сучасної генетики не відрізняються від тих, які ставили перед собою Мендель і Морган: 1) механізми зберігання і передачі генетичної інформації від батьків потомству; 2) способи і шляхи реалізації цієї інформації у вигляді ознак і властивостей організмів; 3) різноманітність типів, причин і механізмів мінливості всіх живих істот; 4) взаємозв'язки процесів спадковості і мінливості як рушійних факторів еволюції органічного світу.

Генетика є одним з найактуальніших напрямів сучасної біології. Вона виникла трохи менше століття тому. Причиною її стрімкого розвитку стали потреби людства у застосуванні здобутих у межах цієї науки знань як для розвитку інших напрямів біології, так і для розв'язання низки практичних завдань, зокрема виведення нових високопродуктивних порід тварин і високоврожайних сортів рослин, а також для потреб медицини.

### *Перевірте себе*

1. У чому полягає заслуга Менделя? 2. Хто є автором хромосомної теорії спадковості? У чому суть цієї теорії? 3. Які завдання постали перед сучасною генетикою?

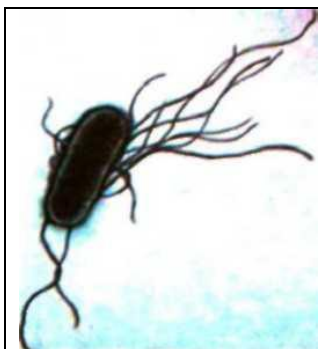
## § 44. МЕТОДИ ГЕНЕТИЧНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ

*Терміни і поняття: методи (гібридологічний, цитогенетичний, генеалогічний, близнюковий, дослідження патології обміну речовин, дерматогліфічний); молекулярно-генетичні методи; геноміка.*

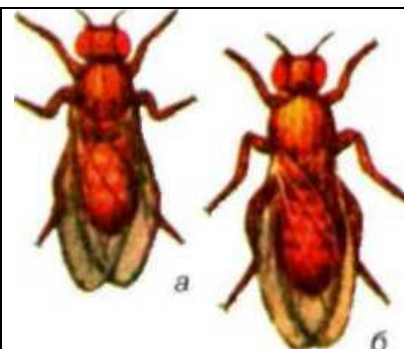
**Які об'єкти найкращі для генетичних досліджень.** Усі об'єкти генетичних досліджень, на яких, як на моделях, вивчають основні закономірності спадковості та мінливості, мають відповідати певним вимогам: легке одержання з природи; можливість вільно культивувати; численне потомство; короткий репродуктивний період.

Таким вимогам найкраще серед прокариотів відповідає бактерія *кишкова паличка* (мал. 3.1), а серед еукаріотів — *дрозофіла* (мал. 3.2). Звичайно, генетичні дослідження проводяться і на інших видах живих організмів, але для лабораторних дослідів найчастіше використовують саме ці два види об'єктів. Якраз їм наука зобов'язана найбільшими відкриттями у царині генетики.

**Методи досліджень у генетиці.** Мабуть, найголовнішим методом генетичних досліджень є гібридологічний метод, або метод схрещування. Суть методу проста: проводять схрещування організмів, які володіють ознаками, що цікавлять дослідника, а потім вивчають закономірності спадкування цих ознак потомством. За допомогою гібридологічного методу можна встановити головне: яким чином успадковується та чи інша ознака.



Мал. 3.1. Електронно-мікроскопічне зображення кишкової палички.



Мал. 3.2. Дрозофіла:  
а — самець,  
б — самка.

Цитогенетичний метод є більш сучасним методом генетичних досліджень. Сутність цитогенетичного методу — вивчення функціонування, кількості, форми і

розмірів хромосом. Причому ці хромосомні параметри, як правило, унікальні для кожного виду тварин і рослин.

Цитогенетичний метод широко застосовують у медицині для виявлення причин ряду захворювань людини, оскільки іноді хвороби спричиняються порушенням кількості хромосом або поломками чи змінами структури окремих з них.

Суть генеалогічного методу, який називають також методом родоводів, полягає у вивченні зміни будь-якої ознаки в ряді поколінь піддослідного. Вивчаючи родовід, можна з тією чи іншою імовірністю передбачити появу хворої дитини, вгадати, яку зовнішність матимуть нащадки (колір очей, кучерявість волосся, форма носа тощо), навіть те, які риси характеру успадкує дитина від своїх предків.

Близнюковий метод. Суть цього методу полягає у спостереженні за однайцевими (гомогаметними) близнюками. Ці організми мають однаковий генетичний апарат, тобто їх можна назвати клонами. Вивчаючи близнюків, можна визначити, як навколишнє середовище впливає на організм, які зміни викликають умови життя: за однакових генетичних наборів усі відмінності у будові тіл, характерах, здоров'ї таких пацієнтів викликані винятково впливом довкілля.

*Описані чотири методи — класичні методи генетичних досліджень. Останнім часом застосовують й інші методи.*

Метод дослідження патології обміну речовин використовують для масових обстежень людей, серед яких потрібно виявити тих, хто страждає на спадкові порушення обміну речовин (наприклад, *фенілкетонурії*).

Дерматогліфічний метод — метод дослідження відбитків долонь. Справа в тому, що шкірний малюнок долонь має своєрідні відмінності у хворих із спадковими хромосомними патологіями. Обстежуючи батьків, можна запідозрити таку саму хворобу і в їхніх дітей.

Молекулярно-генетичні методи досліджень стали досягненням біологічної науки другої половини ХХ століття. Вони уможливають вивчення самої структури ДНК, визначення подібності чи відмінності різних геномів або їх ділянок, виявлення ушкоджень структури ДНК.

**У сучасній генетиці використовується велика кількість методів досліджень, однак основним залишається гібридологічний метод, оскільки саме він дає змогу спостерігати, яким чином успадковуються ознаки.**

**Учені-генетики широко застосовують фізичні та хімічні методи у молекулярних дослідженнях, що допомагає вивчити тонку структуру генетичного апарату організму. Результати генетичних досліджень використовуються в медицині, зоології, ботаніці, еволюційній біології, криміналістиці, селекції тварин і рослин, біотехнологіях.**

### *Перевірте себе*

1. Яким має бути модельний об'єкт генетичних досліджень?
2. Який метод генетичних досліджень став основою для нового напрямку розвитку біології як науки?
3. Чому гібридологічний метод залишається основним методом генетичних досліджень з часів Менделя по наші дні?
4. У яких ще сферах життя можна використовувати результати генетичних досліджень?

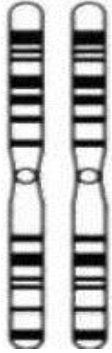
## § 45. ГЕНЕТИЧНА ТЕРМІНОЛОГІЯ І СИМВОЛІКА

*Терміни і поняття: ген; локус; алель; домінантний алель; рецесивний алель; гомозигота; гетерозигота; геном; генотип, фенотип; гібрид.*

**Основні поняття генетики.** Предметом вивчення науки генетики є закономірності спадкування ознак і властивостей організму. Спадкові властивості організму передаються у процесі розмноження. За статевого розмноження спадкову інформацію несуть статеві клітини, за нестатевого — соматичні клітини. Проте у будь-якому випадку носіями спадкової інформації є **гени**, або — одиниці спадковості. Це головне, центральне поняття генетики.

Кожен ген розташований у певній хромосомі, де займає чітко визначене місце. Місце у хромосомі, а саме її ділянка, де розташований конкретний ген (мал. 3.3.), називають локусом.

Кожна соматична клітина організму містить диплоїдний набір хромосом (його позначають  $2n$ , де  $n$  — кількість хромосом у гаплоїдному наборі). Усі хромосоми парні. Гени, що впливають на різний прояв тієї самої ознаки (жовте і зелене забарвлення насіння гороху, блакитні й карі очі людини, білі й червоні пелюстки у маку самосійки) і розташовані в однакових локусах парних (гомологічних) хромосом, називають алельними генами, або алелями.

	<p>Мал. 3.3. Так схематично виглядає розташування локусів (чорні смужки) в гомологічних хромосомах.</p>	<p>Різні алелі гена розташовуються у тих самих локусах гомологічних хромосом. Хромосома може містити тільки один алель будь-якого гена.</p> <p>У кожній парі гомологічних хромосом одна — батьківська, друга — материнська. Відповідно потомство дістає один алель кожного гена від батька, другий — від матері. Алельний стан генів завжди альтернативний, тобто алелі мають різні і, як правило, протилежні властивості.</p>
--	---	--

Наприклад, пелюстки білі або червоні, людина нормальна на зріст або карлик, кіт рудий або чорний. Усі ці ознаки визначаються різними алелями одного й того самого гена. Причому, як правило, один алель «сильніший» за інший. Тобто, якщо в однієї особини присутні два алелі, зовні проявлятиметься тільки один з них — сильніший. Такий алель називають **домінантним**. Він пригнічує прояв другого алеля того самого гена. «Слабший», пригнічуваний алель називають рецесивним.

В обох гомологічних хромосомах організму можуть перебувати однакові (обидва домінантні або обидва рецесивні) алелі гена. Такий організм називають **гомозиготним**. Зрозуміло, що зовні буде проявлятися та єдина ознака, яку визначають ці алелі. У гомологічних хромосомах можуть перебувати різні алелі одного гена — в одній хромосомі — домінантний, у другій — рецесивний. Такий організм називають **гетерозиготним**. У цьому випадку зовні проявлятиметься ознака, яку визначає домінантний алель.

Алельні гени у гомозиготному чи гетерозиготному стані утворюють **генотип** — відповідно гомозиготний або гетерозиготний. Генотипом також прийнято називати всю сукупність генів, властивих даній особині.

Ознаки і властивості організму, які є наслідком прояву генотипу, називають фенотипом. Причому фенотипом вважають або певні ознаки організму, які визначаються гомозиготним чи гетерозиготним станом конкретного генотипу (зелений чи карий колір очей, низький чи високий зріст), або загальний вигляд особини в цілому, наприклад, високий блондин з синіми очима, крпатим носом, широким обличчям і повними губами, який формується усіма генами (генотипом) організму.

Разом з тим у генетиці часто використовують ще один близький за своїм значенням до поняття генотип термін — **геном**, тобто генетичний матеріал (ДНК) повного гаплоїдного набору хромосом організму. У чому ж різниця між термінами «геном» і «генотип»? Справа в тому, що ДНК живих організмів, крім генів, містить додаткові ділянки, які виконують інші різноманітні функції.

**Символіка, використовувана у генетиці.** У генетиці не всяке схрещування називають гібридизацією, а тільки таке, у якому особини, що схрещуються, чітко відрізняються своїми генотипами. Потомство, одержане від таких схрещувань, називають **гібридним**, а окремі особини — **гібридами**.

Для запису результатів схрещувань у генетиці використовують спеціальні символи. Гени одної алельної пари позначають одною літерою латинського алфавіту. При цьому домінантні алелі записують великою літерою, наприклад **A**, а рецесивні алелі — малою, приміром, **a**. Таким чином, запис **AA** означатиме гомозиготний генотип (організм), що містить два домінантних алелі гена A. Запис **aa** означатиме гомозиготний генотип (організм), що містить два рецесивних алелі цього ж гена. Запис **Aa** — гетерозиготний генотип (організм) (таблиця 3.1).

Під час написання схеми схрещування у генетиці прийнято позначати батьківське покоління буквою **P**; знаком **×** — схрещування. Записуючи схему, на перше місце прийнято ставити жіночу стать, яку позначають символом ♀ (дзеркало Венери), на друге — чоловічу ♂ (щит і спис Марса).

Гібриди, одержані в результаті схрещування, позначають буквою **F**: перше покоління — **F1**, друге — **F2** і так далі.

Під час утворення гамет у результаті мейозу гомологічні хромосоми (тобто такі, в яких перебувають відповідні алельні гени), розходяться у різні гамети. Гомозиготний (**AA** або **aa**) організм має два однакових алельних гени, і всі гамети несуть саме цей ген. Гомозиготні особини дають один тип гамет. Гетерозиготний організм має гени **A** та **a** й утворює рівне число гамет, які несуть перший і другий гени. Гетерозиготні особини, на відміну від гомозиготних, продукують два типи гамет.

Таблиця 3.1

**Схема схрещування, записана за допомогою умовних позначок**

Батьки	♀	♂
P (генотипи батьків)	AA	aa
G (гамети батьків)	A	a
F1 (гібриди першого покоління)	Aa	

Таким чином, генетика — наука з чітко прописаною термінологією. На початку вивчення генетики насамперед потрібно визначитися із змістом головних генетичних понять: ген, локус, алель, генотип, фенотип, гомозигота і гетерозигота. Застосування цих термінів потребує використання спеціальної символіки, яку теж треба чітко запам'ятати.

### ***Перевірте себе***

1. Що є одиницею спадковості? 2. Які гени називають алельними? 3. У чому різниця між поняттями «генотип» і «геном»? 4. Яку особину в генетиці називають гібридною, а яку — ні? 5. Фенотип визначає генотип, чи навпаки? Чому?

## **§ 46. ЗАКОНИ Г. МЕНДЕЛЯ, ЇХ СТАТИСТИЧНИЙ ХАРАКТЕР**

*Терміни і поняття: моногібридні, дигібридні та полігібридні схрещування; закони Менделя; закон чистоти гамет; решітка Пеннета; менделюючі ознаки; менделівське успадкування.*

**Г. Менделю поталанило у виборі об'єкта дослідження.** Горох посівний — самозапилюваний, тому всі рослини, які Мендель відібрав для досліджень, мали гомозиготні алелі генів за всіма ознаками, що його цікавили. Таким чином, сам того не знаючи, вчений використовував у дослідженнях **чисті лінії** рослин, які й до сьогодні є ідеальними моделями для гібридологічних дослідів (**чиста лінія — це група організмів, генетично однорідних (гомозиготних) за всіма генами; у рослин їх одержують шляхом самозапилення; у тварин використовують близькосторіднені схрещування — братів з покоління в покоління схрещують з сестрами**).

Нічого не підозрюючи, Г. Мендель проводив серії дослідів, у яких послідовно вивчав успадкування: якоїсь однієї ознаки (ставив **моногібридні** схрещування); відразу двох ознак (**дигібридні** схрещування); багатьох ознак (**полігібридні** схрещування).

**Перший закон Менделя.** Суть дослідів Менделя була проста. Він саджав жовту і зелену горошини, вирощував з них рослини, штучно переносив пилок з квітів однієї рослини на квіти іншої й потім підраховував кількість зелених і жовтих горошин у кожному бобі. Такі ж самі досліди Г. Мендель проводив з гладенькими й зморшкуватими горошинами. У потомстві завжди дотримувалася математична закономірність між кількістю жовтих і зелених або гладеньких і зморшкуватих горошин.

У першому поколінні потомства, отриманого від схрещування двох різних ліній гороху (лінія, яка завжди давала тільки зелені, й лінія, що завжди давала лише жовті горошини), усі горошини завжди були тільки жовтого кольору. Саме це спостереження допомогло Менделю встановити закономірність, яка згодом була названа **першим законом Менделя, або законом однаковості гібридів першого покоління: перше покоління гібридів одноманітне за фенотипом і генотипом**.

Суть цього явища ось у чому. У гороху жовтий колір насіння є домінантним, а зелений — рецесивним. Оскільки для дослідів використовувалися чисті лінії, усі рослини з жовтими горошинами були домінантними гомозиготами за геном забарвлення насіння, тобто мали генотип АА. Усі рослини із зеленими плодами були рецесивними гомозиготами за цим геном і мали генотип аа. До кожної статевої клітини переходить тільки одна хромосома з пари, тому рослини з жовтими насіннями давали гамети А, а рослини із зеленими насіннями — гамети а. Поєднання таких гамет в одній зиготі давало генотип Аа, що був однаковою для всіх нащадків (адже ніякі інші комбінації неможливі).

Таким чином, перше покоління рослин, отриманих від схрещування особин різних чистих ліній, було гетерозиготним за геном забарвлення насінин і мало жовте забарвлення горошин — оскільки домінантний алель (що визначає жовтий колір) панує над рецесивним (що визначає зелений колір).

**Другий закон Менделя і закон чистоти гамет.** Подальші дослідження Мендель проводив з горошинами отриманих ним гібридів (жовте насіння з генотипом Аа). Знову посадивши горошини, він так само провів схрещування рослин, що з них вирости, й дочекавшись дозрівання насінин, підраховував кількість зелених і жовтих горошин. Вийшло: скільки б горошин не зав'язалося на рослинах, завжди  $\frac{3}{4}$  частина їх була жовтими, а  $\frac{1}{4}$  — зеленими.

Це спостереження згодом сформулювали як **другий закон Менделя, або закон розщеплення: при схрещуванні гібридів першого покоління між собою спостерігається розщеплення ознак у співвідношенні 3:1.**

Результат дослідів дав змогу зробити приголомшливий для того часу висновок: ознака, яка зникає в гібридів першого покоління, насправді не втрачається, а лише пригнічується на певний час і проявляється у другому гібридному поколінні.

Крім того, Мендель сформулював **закон чистоти гамет: під час утворення статевих клітин у кожен гамету потрапляє тільки один алель з пари алелей даного гена** (мал. 3.4).

**Решітка Пеннета.** Для зручності вивчення цитологічної основи процесів, що відбуваються під час схрещування гібридів першого покоління й одержання гібридів другого покоління, вдаються до записів за допомогою генетичної символіки і використовують спеціальну модель — **решітку Пеннета**, яку запропонував англійський генетик Р. Пеннет (1875—1967). Ця модель являє собою **таблицю**, до якої записують, які гамети беруть участь у розмноженні і які гібриди будуть отримані в різних комбінаціях цих гамет.

Зробити решітку Пеннета не складно. Необхідно накреслити таблицю, в якій кількість **стовпчиків** відповідає кількості **варіантів материнських гамет**, а кількість **рядків** — кількості **варіантів батьківських гамет**. Ліворуч по вертикалі у рядки записують генотипи гамет батька, а вгорі стовпчиків — варіанти гамет матері. На перетині вертикальних і горизонтальних ліній записують генотипи потомків, одержуючи усі варіанти можливих гібридних форм та їх кількісні співвідношення. Як приклад розберемо дослід Менделя із зеленими і жовтими горошинами.

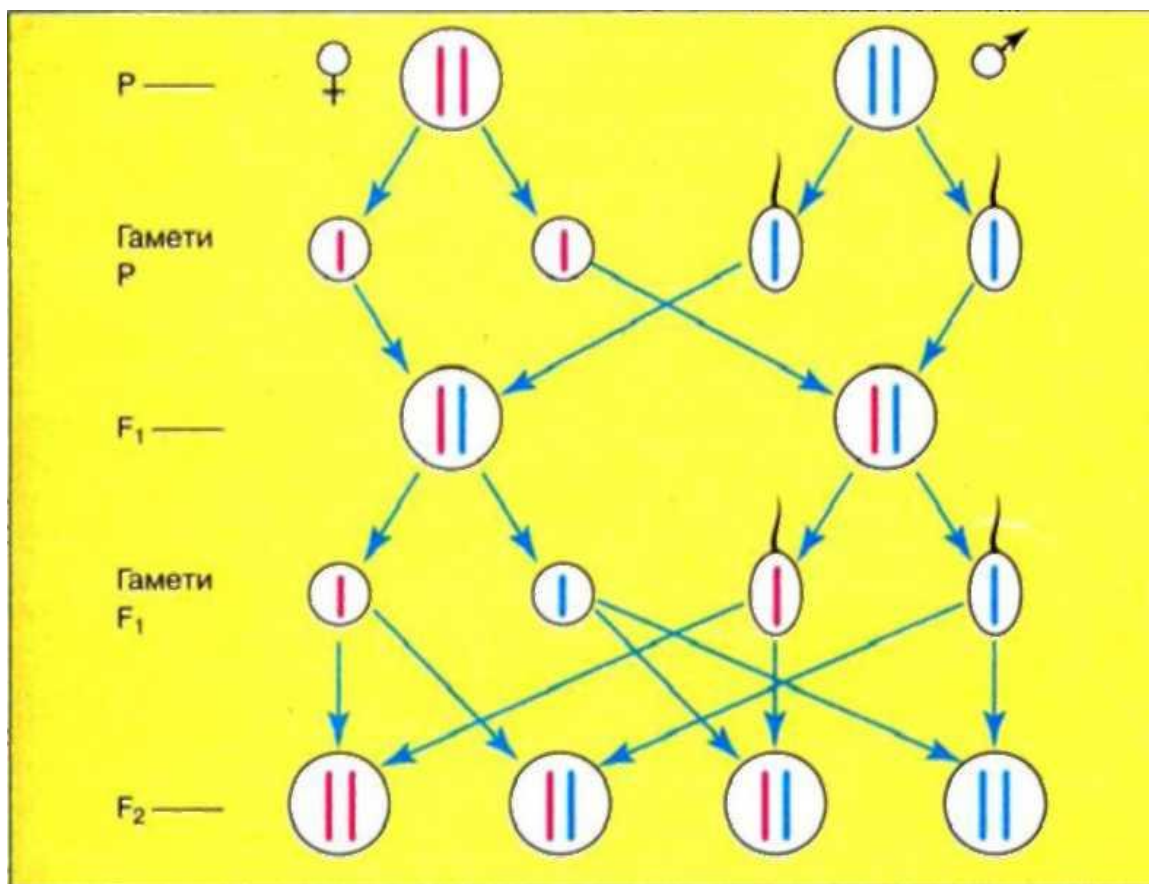
Таблиця 3.2

**Генотипи і фенотипи потомків у першому поколінні моногібридного схрещування**

♂	♀	А
а		Аа (жовті)

*Перше схрещування (таблиця 3.2).* Переносимо пилок з квіток рослини з бобами зеленого кольору на маточку квіток рослини з бобами жовтого кольору. **Генотип** гороху із зеленими насінинами — **аа**, гороху з жовтими насінинами — **АА**. **Гамети** організму батька (з якого взято пилок) позначаємо **а**, **гамети** організму матері — **А**. Складаємо решітку Пеннета, з якої впливає наступне: всі гібридні особи-

ни першого покоління F1 мають **генотип Aa**, хоч за фенотипом усі рослини подібні до материнських особин і мають жовте забарвлення бобів.



Мал. 3.4. Цитологічні основи моногібридного схрещування і закону чистоти гамет. Хромосоми, що несуть домінуючу ознаку (жовтий колір забарвлення гороху) — червоні; хромосоми, що несуть рецесивну ознаку — сині. Із схеми видно, що у кожену гамету потрапляє тільки один алель цих гамет.

Друге схрещування. Гібриди першого покоління мають генотип Aa; гамети організму батька — A або a; гамети організму матері — A або a.

Складаємо решітку Пеннета (табл. 3.3). Чітко видно, що гібриди другого покоління F2 мають три різних генотипи: AA, Aa і aa. Співвідношення всіх можливих генотипів: 1AA : 2Aa : 1aa. **Фенотипів** лише два: жовті горошини (генотипи AA і Aa) та зелені горошини (генотип aa). Співвідношення фенотипів: 3 жовті : 1 зелений.

Таблиця 3.3

**Генотипи і фенотипи потомків у другому поколінні моногібридного схрещування**

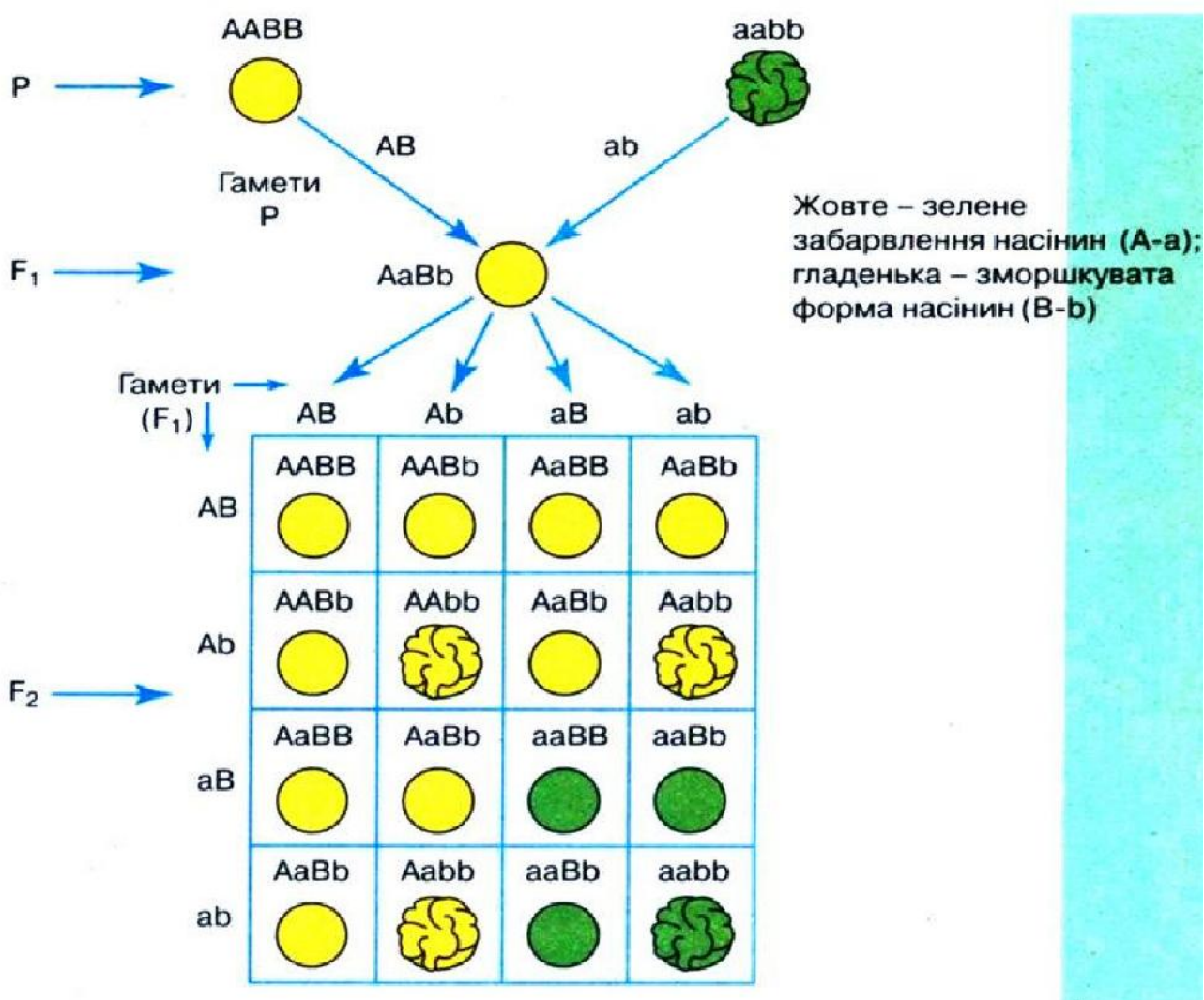
♂ \ ♀	A	AA (жовті)	Aa (жовті)
	a	Aa (жовті)	aa (зелені)

**Третій закон Менделя.** Подальші свої дослідження Мендель трохи ускладнив. Тепер замість статистики успадкування однієї ознаки учений почав вивчати, як успадковуються дві незалежні ознаки, вибравши першою ознакою забарвлення горошин, а



другою — форму горошин, яка буває або гладенькою (домінантна ознака), або зморшкуватою (рецесивна ознака), *тобто провів дигібридне схрещування*.

Схрестивши чисті лінії домінантної і рецесивної форм, Мендель одержав у першому поколінні відповідно до закону однаковості гібридів першого покоління рослини з насінням домінантного типу: усі горошини були жовті й гладенькі. Схрещування F1 між собою дало такий результат (мал. 3.5): горошини одержаних рослин належали до чотирьох фенотипів і розподілялися у такому співвідношенні: 9 частин гладеньких жовтих горошин (повністю домінантний фенотип), 3 ч. гладеньких зелених горошин (за однією ознакою — домінантний, за другою — рецесивний), 3 ч. зморшкуватих жовтих горошин (також за однією ознакою — домінантний, за другою — рецесивний) і 1 ч. зморшкуватих зелених горошин (повністю рецесивний фенотип).



Мал. 3.5. Дигібридне схрещування гороху.

Розглянемо генетичні аспекти схрещування цих рослин за допомогою решітки Пеннета. Позначимо ген, відповідальний за забарвлення горошин, літерою А, а ген, відповідальний за їх форму, — літерою В. Батьківські форми — чисті лінії за обома ознаками: жовті гладенькі (AABB) і зелені зморшкуваті (aabb). Відповідно під час запилення рослини з жовтим гладеньким насінням пилком рослини із зеленим зморшкуватим насінням утворюються гамети матері АВ і гамети батька ав.

Складаємо решітку Пеннета для першого покоління (табл. 3.4). Згідно з нею у поколінні F1 усі рослини мають генотип AaBb і домінуючий фенотип — жовті гладенькі горошини.

Таблиця 3.4

**Генотипи і фенотипи потомків у першому поколінні дигібридного схрещування**

♀	AB
♂	AaBb (жовтий гладенький)

При другому схрещуванні гамет вже буде чотири — у материнського організму (AB, Ab, aB, ab) і ті самі гамети (AB, Ab, aB, ab) — в організмі батька. Складаємо решітку Пеннета (табл. 3.5).

Таблиця 3.5

**Генотипи і фенотипи потомків у другому поколінні дигібридного схрещування**

♀	AB	Ab	aB	ab
♂	AABB Жовті гладенькі	AABb Жовті гладенькі	AaBB Жовті гладенькі	AaBb Жовті гладенькі
Ab	AABb Жовті гладенькі	AAbb Жовті зморшкуваті	AaBb Жовті гладенькі	Aabb Жовті зморшкуваті
aB	AaBB Жовті гладенькі	AaBb Жовті гладенькі	aaBB Зелені гладенькі	aaBb Зелені гладенькі
ab	AaBb Жовті гладенькі	Aabb Жовті зморшкуваті	aaBb Зелені гладенькі	aabb Зелені зморшкуваті

У гібридів другого покоління з'явилися нові форми горошин, яких не було в організмах ані батьків, ані «прабатьків»: зелені гладенькі та жовті зморшкуваті. З цього спостереження Мендель зробив геніальний висновок: різні ознаки успадковуються незалежно одна від одної й можуть створювати у потомства нові комбінації ознак. Це і є **третій закон Менделя — закон незалежного спадкування: кожна пара ознак успадковується незалежно від інших пар**.

Якщо розглядати успадкування одержаними гібридами кожної ознаки окремо, то дістанемо співвідношення гладеньких і зморшкуватих горошин 12:4, жовтих і зелених — теж 12:4. Тобто дістанемо те саме співвідношення 3:1, що й для гібридів другого покоління за моногібридного схрещування. Отже, в разі дигібридного схрещування у другому поколінні утворюється 9 генотипів і 4 фенотипи.

Ознаки, які успадковуються відповідно до законів Менделя, називають **моногенними ознаками**, тобто такими, що кодуються одним геном, або **менделюючими ознаками**, а явище дотримання законів Менделя у ході будь-якого схрещування — **менделівським успадкуванням**.

Проведені Г. Менделем експерименти довели, що ознаки, які визначаються одним геном, нікуди не зникають, а можуть знову з'являтися в ряді поко-

лінь. Крім того, вчений довів, що різні ознаки успадковуються незалежно одна від одної, тобто мають дискретну природу успадкування.

### *Перевірте себе*

1. За яких типів схрещування виконується другий, а за яких — третій закон Менделя? 2. Що таке гіпотеза чистоти гамет? 3. Для чого була придумана решітка Пеннета? 4. Які ознаки називають менделівськими?

## § 47. ВЗАЄМОДІЇ АЛЕЛЬНИХ ГЕНІВ

*Терміни і поняття: домінування; неповне домінування; кодомінування; наддомінування; аналізуюче схрещування.*

**Уявні відхилення від законів Менделя.** Є правила і закони генетики, які поєднують спільним поняттям *уявні відхилення від законів Менделя*. Уявні тому, що від менделівського успадкування відрізняється тільки фенотиповий прояв ознак, тоді як генотипи успадковуються точнісінько за законами Менделя. Всі ці відхилення є наслідком взаємодії генів. Розглянемо можливі результати такої взаємодії.

**Домінування** (повне домінування). Це класичний найпростіший тип взаємодії генів: один алель — домінуючий, другий — рецесивний. Домінуючий алель пригнічує дію рецесивного, тому й гетерозиготи, й домінуючі гомозиготи фенотипово мають домінуючу ознаку. В другому поколінні гібридних схрещувань рецесивні фенотипи розщеплюються у співвідношенні 1 : 3 до домінуючих.

Усі досліди Менделя — яскраві приклади повного домінування.

**Неповне домінування.** Це такий тип взаємодії генів, за якого у гетерозиготи проявляється не домінуюча ознака, а щось середнє, проміжне між домінуючою і рецесивною ознаками. Яскравий приклад такого типу взаємодії генів — успадкування забарвлення квітки *космеї (розпатлана панянка)*. Умовно домінуючий гомозиготний генотип (AA) забезпечує малинове забарвлення пелюсток, умовно рецесивний генотип (aa) — біле. Гетерозиготні рослини (Aa) мають блідорожеве забарвлення віночка.

**Кодомінування.** Це такий тип взаємодії алельних генів, за якого кожний з алелів проявляє свою дію й жодний алель не пригнічує дію іншого. У результаті у гетерозигот формується нова ознака. Типовим прикладом такої взаємодії алельних генів є успадкування груп крові в людини.

**Надомінування** — це більший прояв ознаки у гетерозиготної особини, ніж у кожної з гомозиготних.

**Летальні алелі** як особливий випадок порушень менделівського успадкування. *Летальними* називаються алелі, у разі фенотипового прояву яких організм гине найчастіше на ранніх стадіях онтогенезу. Як правило, летальні гени рецесивні, до летального наслідку призводить їх гомозиготне сполучення. У такому випадку розщеплення фенотипів у народженого потомства також відрізнятиметься від менделівського. Однак розподіл генотипів, враховуючи й загиблі організми, відповідатиме законам Менделя.

**Визначення генотипу особини, яка має домінуючий фенотип.** За фенотипом особини далеко не завжди можна визначити її генотип. Часто зовнішні ознаки домінуючої гомозиготи та гетерозиготи збігаються. Як же бути у цьому випадку? У самозапилюючих рослин генотип можна визначити у наступному поколінні. Якщо перед нами домінуюча гомозигота, її нащадки точносінько нагадуватимуть батьківську особину; якщо батьківська рослина гетерозиготна, у нащадків відбудеться розщеплення ознак відповідно до другого закону Менделя.

Для тих тварин чи рослин, у яких самозапліднення неможливе, застосовують так зване **аналізуюче схрещування**, тобто схрещування особини, генотип якої треба визначити, з **аналізатором** — *рецесивною гомозиготною особиною за досліджуваною ознакою* (табл. 3.6). Якщо аналізована особина була гомозиготною, всі її нащадки матимуть домінуючий фенотип, якщо ж вона була гетерозиготною, то 50 % нащадків будуть з рецесивним генотипом.

Таблиця 3.6

**Розщеплення за фенотипом та генотипом при аналізуючому схрещуванні у випадку, коли материнська особина, що аналізується за домінуючим фенотипом, є гетерозиготною**

	♀	Гамети	
♂		A	a
Гамети (аналізатора)	a	Aa	aa
	a	Aa	aa

Випадки в успадкуванні ознак, які поєднують спільним поняттям *уявні відхилення від законів Менделя*, можуть бути викликані різноманітними типами взаємодії генів, а також наявністю летальних генів, що у разі їх фенотипового прояву призводить до загибелі організму.

Для виявлення генотипу особин, які мають домінуючий фенотип, застосовують аналізуюче схрещування, що полягає у схрещуванні особини, котру аналізують, з аналізатором — *рецесивною гомозиготною особиною за досліджуваною ознакою*.

### *Перевірте себе*

1. Які ви знаєте типи взаємодій алельних генів? 2. Скільки фенотипів у першому і другому поколіннях за повного і неповного домінування? 3. Що таке кодомінування? 4. Яка особина в аналізуючих схрещуваннях є аналізатором?

## **§48. ХРОМОСОМНА ТЕОРІЯ СПАДКОВОСТІ. ЗЧЕПЛЕНЕ СПАДКУВАННЯ. КРОСИНГОВЕР**

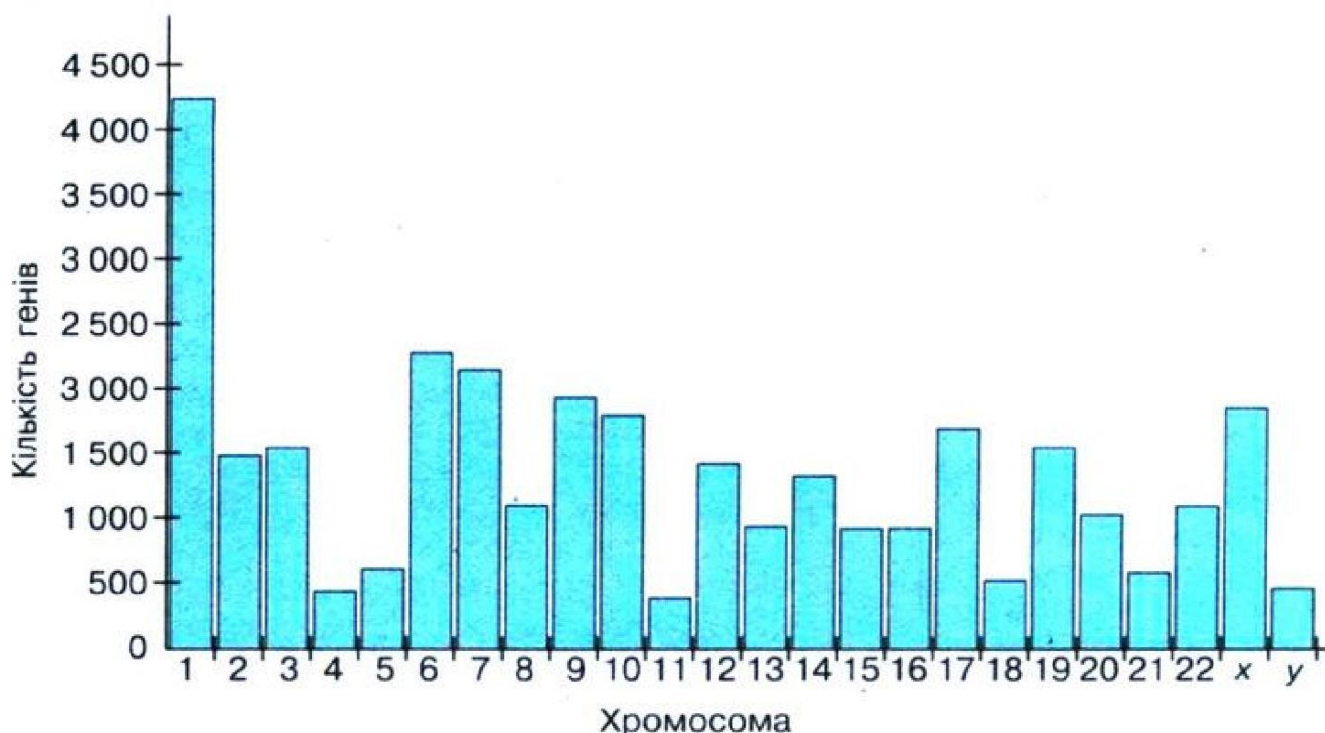
*Терміни і поняття:* зчеплене спадкування; група зчеплення; закон Моргана; морганіда; генетична карта хромосоми; зчеплені зі статтю ознаки.

**Хромосомна теорія спадковості та її положення.** Вважають, що формування хромосомної теорії спадковості стало наступним етапом розвитку клітинної теорії. Через 10 років після встановлення законів Менделя Томас Морган сформулював головні положення хромосомної теорії: *гени знаходяться у хромосомах і розташо-*

вані там у лінійному порядку. Сучасні молекулярно-генетичні дослідження повністю підтвердили ці положення. Було встановлено, що кожна хромосома людини містить від кількох сотень до кількох тисяч структурних генів — усього 32 135 (мал. 3.6). Причому кількість генів у хромосомі не збігається з її розмірами.

З часів Моргана хромосомна теорія постійно розвивалася. У сучасному вигляді вона включає такі положення:

- *гени знаходяться у хромосомах;*
- *кожний ген займає певне місце в хромосомі;*
- *гени в хромосомах розташовані в лінійному порядку;*
- *кожна хромосома являє собою групу зчеплення;*
- *кількість груп зчеплення дорівнює гаплоїдному числу хромосом;*
- *між гомологічними хромосомами відбувається обмін алельними генами;*
- *відстань між генами пропорційна відсотку кросинговеру між ними.*



Мал. 3.6. Кількість генів у кожній з хромосом людини

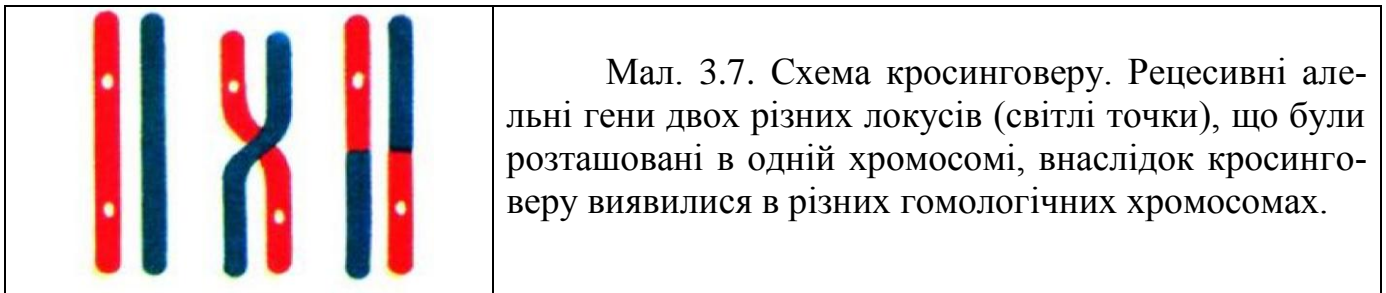
**Зчеплення ознак, або закон Моргана.** Гени, розташовані в різних хромосомах, передаються потомству незалежно один від одного відповідно до законів Менделя. Однак досліди Моргана показали, що гени, розташовані в одній хромосомі, передаються потомству всі разом, утворюючи групи зчеплення. На основі цих спостережень було сформульовано **закон Моргана: гени, локалізовані в одній хромосомі, успадковуються спільно, або зчеплено.** Відповідно спадкування генів, що знаходяться в одній хромосомі, називають **зчепленим спадкуванням.**

Кількість груп зчеплення генів відповідає кількості хромосом гаплоїдного набору. Таким чином, у людини налічують 23 групи зчеплення генів, у дрозофіли — 4, у бізона — 53, у собаки — 39, а в папороті — 660!

**Кросинговер, або уявний виняток із закону Моргана.** Продовжуючи дослідження з вивчення зчепленого спадкування, Морган виявив і відхилення від закону. Серед гібридів другого покоління обов'язково було небагато особин з рекомбінацією ознак, гени яких перебувають в одній хромосомі. Як це можна пояснити?

Морган зробив припущення про те, що перекомбінація ознак може бути викликана **кросинговером**— обміном ділянками гомологічних хромосом під час кон'югації у метафазі-I мейозу (мал. 3.7).

Далі він встановив таке. Гени, що перебувають в одній хромосомі, зчеплені не абсолютно. Кросинговер може відбутися в будь-якій ділянці хромосоми. Очевидно, чим далі розташовані один від одного локуси в одній хромосомі, тим частіше між ними може відбуватися обмін ділянками, і навпаки. Локуси, розташовані в хромосомі пліч-о-пліч, зазнають кросинговеру вкрай рідко. Говорять, що в ознак, які визначаються цими структурними генами, повне зчеплення.



Загальний відсоток особин, чий фенотип є результатом кросинговеру, називають **частотою кросинговеру**. Частота кросинговеру характеризує відстань між генами. Чим більший відсоток кросинговеру, тим далі знаходяться один від одного гени в хромосомі, і навпаки, чим менший відсоток кросинговеру, тим ближче розташовані гени.

**Що таке генетична карта.** Морган зі своїми співробітниками запропонували: використовуючи гібридологічний метод і підраховуючи частоту кросинговеру, будувати генетичні карти, на яких зазначати порядок генів у хромосомі та відстань між ними. Таким чином, генетична карта хромосоми — це схема взаємного розташування і відстані генів, локалізованих у цій хромосомі. Одиницею вимірювання на цій карті є **1 % кросинговеру**, або, як згодом її назвали, **морганіда** (мал. 3.8).

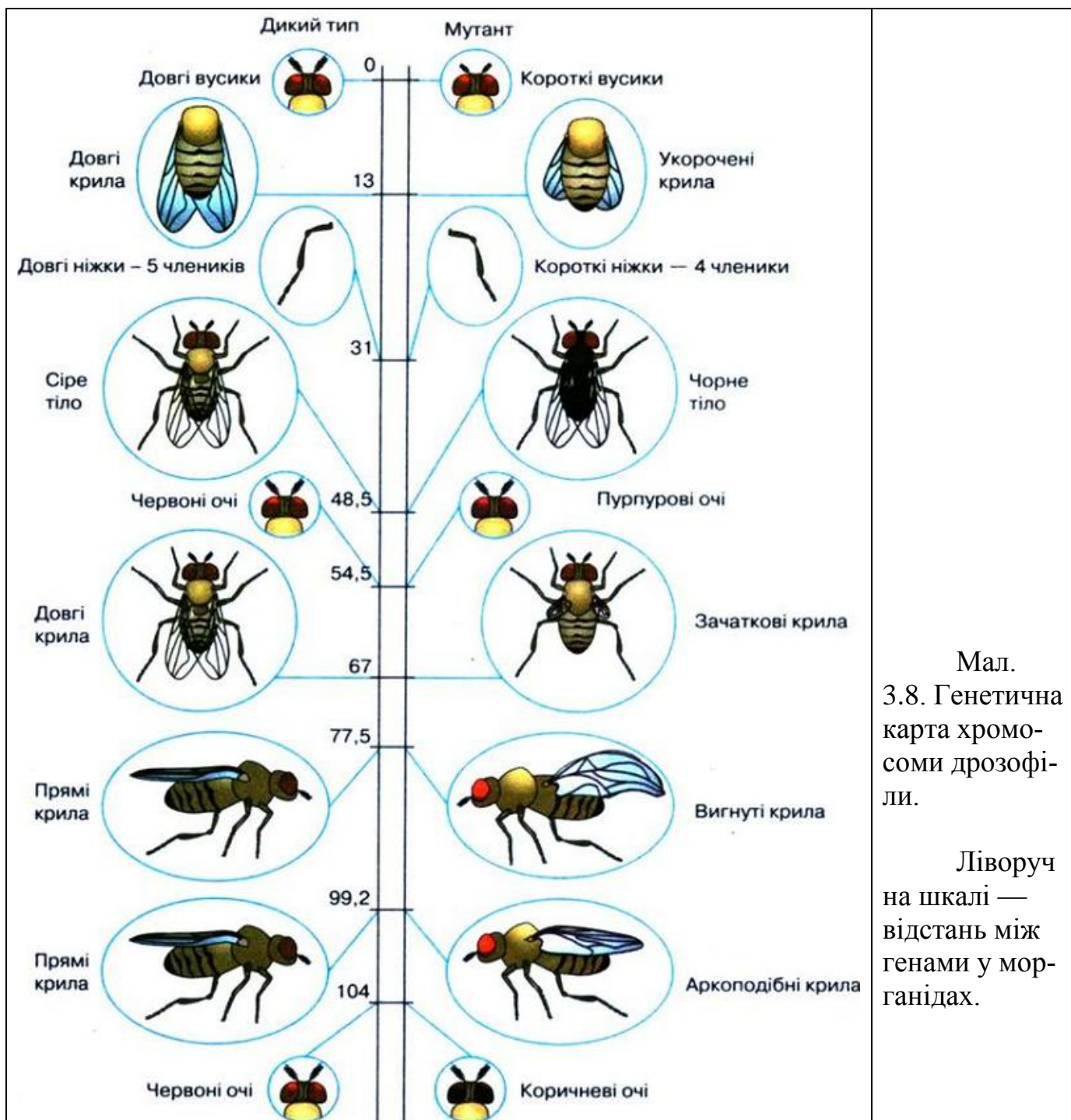
За відстані у 50 і більше морганід ознаки успадковуються незалежно, навіть якщо вони локалізовані в одній хромосомі.

Одним з найважливіших відкриттів у біології ХХ ст. є формулювання хромосомного закону спадковості. Згідно з ним усі гени знаходяться у хромосомах у лінійному порядку.

Також було встановлено, що тільки гени, розташовані у різних хромосомах, успадковуються незалежно, відповідно до законів Менделя, тоді як ті, що перебувають в одній хромосомі, успадковуються разом. Однак, як згодом з'ясувалося, і тут є виняток — кросинговер, тобто обмін ділянками гомологічних хромосом у процесі їх кон'югації.

### *Перевірте себе*

1. У чому суть хромосомної теорії спадковості?
2. Назвіть основні положення хромосомної теорії спадковості.
3. Що таке група зчеплення?
4. Скільки груп зчеплення у людини і дрозофіли?
5. Чи існує абсолютне зчеплення між генами, що перебувають в одній хромосомі?
6. Як будують генетичні карти хромосом?



Мал. 3.8. Генетична карта хромосоми дрозофіли.

Ліворуч на шкалі — відстань між генами у морганідах.

### § 49. УСПАДКУВАННЯ, ЗЧЕПЛЕНЕ ІЗ СТАТТЮ

*Терміни і поняття:* статеві X- та Y-хромосоми; ознаки, зчеплені із статтю.

**Хромосомне визначення статі.** Багато організмів мають спеціальні хромосоми, які називають статевими. Саме їх сполучення у зиготі зумовлює жіночу чи чоловічу стать особини. Стать особини формується під час запліднення, оскільки залежить від того, які саме гамети беруть у ньому участь. Як це не дивно, в людини і дрозофіли виявлено саме такий механізм визначення статі. Самки дрозофіл — гомогаметні (XX), тобто несуть дві величезні X-хромосоми, які вони дістали від матері і

від батька. Самці цих мушок гетерогаметні (XY), оскільки мають X-хромосому від матері і малесеньку Y-хромосому від батька.

**Що називають успадкуванням, зчепленим із статтю.** Виходячи з існування груп зчеплення і явища зчепленого спадкування, зрозуміло, чому деякі ознаки людини чи дрозозфіли бувають закодованими тільки в хромосомах, що визначають стать, тобто притаманні лише самцям або лише самкам. Такі характеристики і властивості організмів називають **ознаками, зчепленими із статтю**.

Гени, відповідальні за формування цих ознак, локалізовані у статевих хромосомах. Виявляється, в X-хромосомі та Y-хромосомі є як гомологічні ділянки, що містять алельні гени, так і ділянки, які не мають алельних генів у другій статевій хромосомі. Саме завдяки гомологічним ділянкам статеві хромосоми здатні до кон'югації. В X-хромосомі ділянка, що несе особливі неалельні гени, набагато більша, оскільки сама X-хромосома набагато крупніша за Y-хромосому. В Y-хромосомі така ділянка також є, проте менша.

Ознаки, розвиток яких визначають гени, розташовані в цій негомологічній ділянці X-хромосоми, називають зчепленими із статтю. Таких ознак щодо людини описано близько 200 (частину їх визначають рецесивні гени — дальтонізм, гемофілія, частина має домінуючу природу — рахіт, темна емаль зубів тощо). Крім того, ряд генів є тільки в Y-хромосомі і відсутній в X-хромосомі.

**Фенотиповий прояв генів, що перебувають у статевих хромосомах, набагато частіше спостерігається в чоловіків, ніж у жінок.**

**Ознаки, що кодуються генами, які знаходяться у статевих хромосомах, прийнято називати ознаками, зчепленими із статтю.**

### **Перевірте себе**

1. Яке успадкування називають зчепленим із статтю? 2. Чому виникають генетичні хвороби «чоловіків»? 3. Яким чином інактивація однієї з X-хромосом у клітинах може впливати на успадкування ознак? 4. Чим успадкування ознак, залежних від статі, відрізняється від успадкування ознак, зчеплених із статтю?

## **§ 50. ПОНЯТТЯ ПРО МІНЛИВІСТЬ ТА СПАДКОВІСТЬ. МОДИФІКАЦІЙНА МІНЛИВІСТЬ**

**Терміни і поняття:** *спадковість і мінливість; мінливість фенотипова (модифікаційна) і мінливість генотипова (генетична); норма реакції.*

**Поняття мінливості.** Як відомо, генетика — наука про спадковість і мінливість. При цьому зазначені поняття за своїм сенсом є протилежними.

**Спадковість** — це властивість спадкоємності організмів у ряді поколінь; здатність батьків передавати потомству видові або індивідуальні ознаки (риси будови й особливості фізіологічних процесів). Завдяки спадковості з покоління в покоління зберігаються специфічні якості кожного біологічного виду.

**Мінливість** — властивість порушувати чітку спадковість. Завдяки мінливості кожний організм має свої особливості, причому індивідуальність властива навіть генетично однаковим особинам (гомогаметним близнюкам, представникам одного



клону або чистої лінії), які завжди мають ледь вловимі відмінності в розмірах, пропорціях тіла тощо. Так підтримується різноманітність організмів одного виду.

**Якою буває мінливість.** На відміну від спадковості, мінливість — явище різноманітне й неоднозначне. Саме тому існує кілька класифікацій цього поняття. За характером змін виділяють два типи мінливості: модифікаційну (фенотипову) і генетичну (генотипову). Перший вид ще називають спрямованою мінливістю, оскільки у змінах ознак можна знайти вплив певних факторів середовища. Ця мінливість нерідко має пристосувальний характер, оскільки зазвичай спрямована на зменшення негативного впливу факторів середовища (температури, вологи, сонячного світла). Генотипову мінливість ще називають неспрямованою мінливістю.

За рівнем прояву мінливість поділяють на індивідуальну і групову. У першому випадку — це проста різноманітність особин одного виду за різними ознаками і параметрами організму, включаючи і його генетичний склад. У другому — це відмінності популяцій, видів, родів і таксонів більш високих рівнів за будь-якими ознаками, в тому числі й генетичними.

**Причини індивідуальної мінливості організмів.** Якщо причини групової мінливості легко пояснити — особини різних популяцій живуть у неоднакових умовах, а тому на них по-різному впливають фактори середовища, то індивідуальну мінливість пояснити складніше.

Звичайно, головною причиною індивідуальної мінливості є генотипові особливості кожного організму, які й визначають мінливість ознак. Проте вони пояснюють тільки якусь частину мінливості. Наприклад, індивідуальна мінливість ссавців, котрі живуть в однакових умовах середовища, за такою ознакою, як довжина тіла, тільки на 30 % пояснюється їх генетичними відмінностями. Решту викликають, як вважається, випадкові фактори. Мінливість інших ознак більшою мірою залежить від генетичних факторів: забарвлення волосся — на 70 % , колір очей — на 90 % . Але у мінливості навіть цих ознак присутня випадковість.

Що це за випадкові фактори? До них, насамперед, відносять не прогнозовані сприятливі або несприятливі для життя події, з якими зустрівся організм у період свого розвитку, і які залишили на ньому свій відбиток (багато їжі, відсутність хвороб, сприятлива температура тощо).

Саме через такі непередбачені впливи факторів середовища і випадкові помилки у реалізації програми розвитку навіть генетично однакові особини завжди зовні чимось відрізнятимуться одна від одної. Причому, як показують дослідження гомогаметних близнюків у людей, з віком відмінності проявляються дедалі більше.

**Властивості модифікаційної мінливості.** Вважають, що модифікаційна мінливість викликана тим, що всі організми тією чи іншою мірою живуть у різних умовах, а тому змушені по-різному реагувати на фактори навколишнього середовища, що й призводить до різноманітності фенотипів. Разом з тим існують фактори, які діють на всі організми, й вони змушені реагувати подібним однотипним чином. Тому особливістю модифікаційної мінливості є її груповий характер. Наприклад, рослини в ідеальних для них умовах будуть вищими і пишнішими, ніж такі самі рослини, що живуть за, скажімо, низьких для них температур і постійної посухи.

Модифікаційній мінливості властива оборотність: якщо усунути дію фактора, фенотип повинен повернутися до нормального для виду стану. У горах в еритроци-

тах крові людей через дефіцит кисню різко зростає вміст гемоглобіну, після повернення ж на рівнину він нормалізується.

У разі модифікаційних змін зачіпається фенотип, а генотип не змінюється. Тому будь-які зміни організму, набуті за життя, не успадковуються. Не випадково з насіння дрібних особин, що виростили в поганих умовах, в ідеальному середовищі виростуть великі рослини.

Модифікаційна мінливість ознак має певні межі мінливості, які визначаються генотипом. Ці межі мінливості називають **нормою реакції**. Наприклад, нормою реакції довжини тіла людського організму на дію середовища життя є діапазон мінливості від 155 до 220 сантиметрів. Все, що виходить за межі цих показників — відхилення від норми: у першому випадку — карлики, у другому — гіганти.

**Властивість організмів порушувати чітку спадковість зазвичай називають мінливістю. Розрізняють два типи мінливості: фенотипову (модифікаційну) і генотипову (генетичну). Модифікаційну мінливість викликають реакції організму на фактори навколишнього середовища, а оскільки середовище кожного організму багато в чому унікальне, то й кожна особина має свій особливий фенотиповий вигляд, навіть якщо є представником одного клону.**

**Кожна ознака має межі нормальної мінливості, які прийнято називати нормою реакції.**

### *Перевірте себе*

1. Чому спадковість і мінливість називають альтернативними явищами? 2. Що є причинами індивідуальної мінливості організмів? 3. Які основні властивості модифікаційної мінливості? 4. Який розподіл ознак при модифікаційній мінливості називають нормальним?

## **§ 51. ГЕНЕТИЧНА МІНЛИВІСТЬ.**

### **МУТАЦІЇ ТА РЕКОМБІНАЦІЇ ГЕНЕТИЧНОГО МАТЕРІАЛУ**

*Терміни і поняття: мутаційна та рекомбінаційна мінливість; тонкої мутації; хромосомні перебудови: геномні мутації; поліплоїдія: рекомбінація.*

**Яку мінливість називають генетичною.** Генетична (генотипова, спадкова) мінливість є зумовленою генетичними факторами різноманітних ознак, що успадковуються. Цю мінливість визначають відмінності в генотипах особин однієї чи різних популяцій, одного чи різних видів, а тому її часто називають генотиповою.

Генетична мінливість — важливий фактор підтримання індивідуальної мінливості. Причинами генотипової мінливості є мутації генів та їх комбінування, що веде до нових генотипових комбінацій.

**Мутаційна теорія і мутаційна мінливість.** *Мутація* – це стійка, раптова зміна фенотипу, яка пов'язана із зміною генотипу, що успадковується. Поняття *мутація* у науковий вжиток увів Хуго де Фріз. Ним також була сформульована *мутаційна теорія*.

Основні положення мутаційної теорії у сучасному трактуванні такі.

- Мутації виникають раптово, стрибкоподібно й проявляються у вигляді дискретних ознак.
- Мутації не втрачаються і передаються з покоління в покоління.
- Мутації проявляються по-різному й можуть бути домінантними або рецесивними, корисними й шкідливими, відрізнятися силою свого впливу на організм: викликати незначні зміни або зачіпати життєво важливі ознаки й бути летальними.
  - Імовірність виявлення мутацій залежить від кількості досліджених особин.
  - Ті самі мутації можуть виникати повторно.
- Мутації можна викликати впливами на організм сильнодіючих фізичних або хімічних агентів, але при цьому поява тієї або іншої мутації не пов'язана з видом агента.
- Мутації завжди спонтанні, незалежні одна від одної, не мають групової спрямованості. Мутувати може будь-яка ділянка хромосоми.

Мінливість організмів, викликана мутаціями, дістала назву **мутаційної мінливості**. Полягає вона головним чином у спонтанних змінах генотипів. Цей тип мінливості, на відміну від модифікаційної, є найважливішим джерелом еволюційних перетворень. Завдяки генетичній мінливості утворюються організми з новими властивостями та ознаками, підтримується високий рівень фенотипової мінливості.

**Типи мутацій.** Нині поняття *мутація* трактують ширше, ніж за часів Х. де Фріза. Під мутаціями розуміють усі зміни генетичного апарату, які успадковуються і можуть передаватися потомкам. Проте найчастіше порушення генетичного апарату призводять до смерті або безпліддя їх носіїв. За характером спадкових змін генетичного апарату виділяють три типи мутацій.

**1. Точкові, або генні, мутації** — це мутації на рівні первинного ланцюга ДНК, які призводять до порушення амінокислотної послідовності у білках (мал. 3.9). Це, як правило, має негативні наслідки для організму. Адже амінокислотна послідовність у кожному білку строго специфічна, й заміна навіть однієї з них може призвести до порушення просторової структури білка й, відповідно, функцій.

До вкрай негативних наслідків призводять мутації стоп-кодону (*зупиняють транскрипцію*) або мутації випадання чи вставляння одного з нуклеотидів. У результаті змінюється частина або вся послідовність триплетів, що спричиняє серйозні порушення амінокислотної структури білка. Це майже завжди несумісне з нормальним функціонуванням організму.

**2. Хромосомні перебудови.** Зміни структури хромосом також відносять до мутаційних подій. Це можуть бути переноси частини однієї хромосоми на іншу, зміни розташування генів на хромосомі шляхом їх розвороту на 180°, вставляння зайвої частини хромосоми або, навпаки, випадіння яких-небудь ділянок (мал. 3.10). У більшості випадків хромосомні перебудови не проходять для організму без наслідків. Найчастіше вони призводять до летальних кінців ще на дуже ранніх стадіях розвитку зародка. Якщо ж хромосомні перебудови не стосуються генів, які відповідають за важливі функції організму, то зазвичай вони призводять до порушень мейозу й стерильності особини. Проте бувають і зовсім нейтральні хромосомні перебудови.

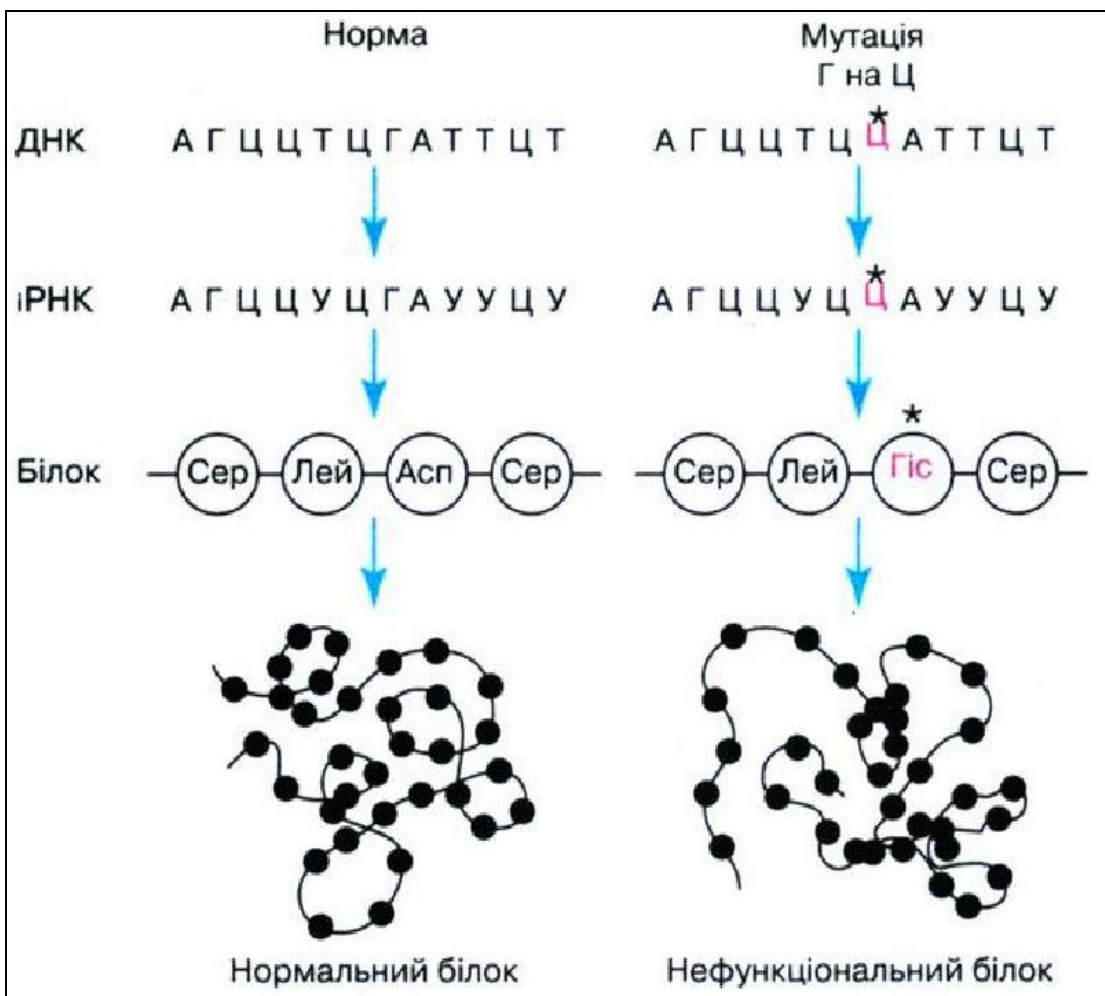
**3. Геномні мутації** є змінами кількості хромосом. Їх причиною є грубі порушення мейозу. Одним з видів геномних мутацій є **анеуплоїдія** — збільшення гомо-

логічних хромосом на одну і більше або, навпаки, нестача найчастіше однієї хромосоми. У результаті особини виду, якому властивий диплоїдний набір  $2n = 22$ , можуть мати 21, 23, 24 і навіть 25 хромосом. Зазвичай у тварин такі порушення несумісні з нормальною життєдіяльністю організму й призводять або до летального кінця на ранніх стадіях, або до численних порушень розвитку (синдром Дауна у людини).

Геномні мутації, пов'язані з кратними збільшеннями кількості хромосомних наборів, називають **поліплоїдією**. Якщо кількість хромосомних наборів збільшена на один, то це триплоїд, якщо на два — тетраплоїд, на три — пентаплоїд, чотири — гексаплоїд і так далі. Найбільше збільшення кількості хромосомних наборів виявлене в організмів з 10 хромосомними наборами.

Поліплоїдні організми, у яких кількість хромосом не парна, можуть розмножуватися тільки шляхом партеногенезу, оскільки нормальний мейоз у таких істот неможливий. У більшості поліплоїдних організмів з парним набором хромосом мейоз може проходити так само вільно, як і в диплоїдів. У цьому випадку тетраплоїдні організми продукуватимуть диплоїдні гамети.

Поліплоїдія досить поширена в природі. Дуже багато поліплоїдних видів серед рослин, набагато менше серед тварин. Досить часто вони трапляються серед безхребетних (ракоподібних, дощових червів, молюсків). Є поліплоїди і серед хребетних, насамперед риб (осетрові). У птахів і ссавців поліплоїдні організми гинуть на ранніх етапах розвитку.

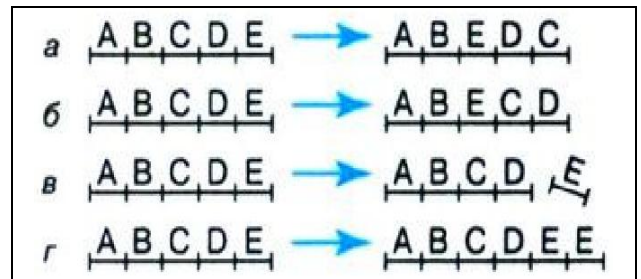


Мал. 3.9. Механізми виникнення точкових мутацій

**Більшість мутацій рецесивні.** Одним з усталених положень генетики вважають тезу про те, що майже всі мутації рецесивні, а дикий тип (так називають зви-

чайний фенотип, властивий особинам, що живуть у природних умовах) завжди домінує над мутантними фенотипами.

Мал. 3.10. Виникнення чотирьох головних типів хромосомних перебудов: *a*, *б* — різні випадки зміни розташування генів на хромосомі; *в* — випадіння одного з генів; *г* — дублювання одного і того самого гена.



**Рекомбінації генетичного матеріалу та рекомбінаційна мінливість.** Ще одним важливим фактором генетичної мінливості є **рекомбінація** — перерозподіл генетичного матеріалу в потомстві. У результаті в одній популяції неможливо зустріти двох генетично однакових особин. Різноманітність організмів, що виникає у процесі рекомбінації, дістала назву **рекомбінаційної мінливості**.

Існують три основні фактори рекомбінації:

- сполучення гамет від різних батьків у разі випадкових схрещувань у тварин і перехресного запилення в рослин;
- незалежний розподіл хромосом після першого поділу мейозу;
- кросинговер — обмін ділянками гомологічних хромосом під час кон'югації у першій метафазі мейозу.

Рекомбінація відіграє важливу роль в еволюції організмів, її властивості використовують і у процесі виведення нових сортів рослин та порід тварин.

**Основою генетичної мінливості організмів є мутаційна і рекомбінаційна мінливість.** Мутації — спадкові зміни структури генетичного апарату — є причиною мутаційної мінливості. Вони проявляються на трьох рівнях: нуклеотидної послідовності ДНК; будови хромосом; кількості хромосом.

**Рекомбінаційна мінливість** — перекомбінування батьківських генотипів унаслідок: випадкового злиття яйцеклітини і сперматозоїда; випадкового розподілу за дочірніми клітинами хромосом після першого поділу мейозу; кросинговеру.

*Перевірте себе*

1. Яку мінливість називають спадковою? 2. Які властивості мутаційної мінливості відрізняють її від модифікаційної? 3. На яких трьох рівнях організації генетичного апарату відбуваються мутації? 4. Що таке поліплоїдія й що таке анеуплоїдія? 5. Які існують фактори рекомбінації генетичного матеріалу?

## § 52. ЧОМУ ВИНИКАЮТЬ МУТАЦІЇ. МУТАГЕНИ

*Терміни і поняття:* мутагенез (експериментальний, спонтанний); мутагени фізичні, хімічні і біологічні; мутації індуковані і спонтанні; лейкоз; репарація.

**Поняття мутагенезу.** Звідки беруться раптові стрибкоподібні зміни фенотипу, мутації? Першим реальним кроком у цьому напрямі стали дослідження з експериментального мутагенезу, тобто впливу на організм мутагенами — сильнодію-

чими фізичними факторами або хімічними речовинами, що спричиняють появу мутацій.

Мутації, викликані у лабораторних умовах, згодом стали називати **індукованими мутаціями**, а знайдені у природних популяціях — **спонтанними мутаціями**. І ті, і другі, як правило, за своїм фенотиповим проявом майже не відрізняються. Проте вчені все-таки відзначали, що індуковані мутації набагато різноманітніші й фенотипово проявляються сильніше, ніж спонтанні.

**Фізичний мутагенез.** Нині доведено, що всі види іонізуючого опромінення є потужними фізичними мутагенами. У лабораторних умовах використовуються майже винятково рентгенівські й гамма-промені. Фізичними мутагенами також є ультрафіолетові промені та підвищена температура.

Проведені дослідження показали, що мутагенний ефект від опромінення є набагато вищим у тканин, клітини яких постійно діляться. Це відбувається тому, що генні мутації найчастіше виникають у процесі реплікації ДНК. Крім того, мутагенний ефект опромінювання більше проявляється у разі опромінення чоловічих гамет, ніж жіночих (бо там практично немає цитоплазми і легше попасти у мішень – ядро).

Не випадково, що в людини радіація насамперед уражує клітини епітеліальної тканини (у тому числі сперматозоїди, які постійно утворюються шляхом поділу сперматогоній) і деяких видів сполучної тканини, насамперед кістковий мозок, де постійно поділом клітин-попередників утворюються формені елементи крові. Одним з найбільш небезпечних наслідків опромінення кісткового мозку є **лейкоз** — злоякісне переродження кровотвірної системи. Дуже чутливі до дії іонізуючого опромінення людські ембріони.

Саме через те, що опромінення уражує передусім клітини, які перебувають у стані поділу, дуже стійкими до його впливу виявилися дорослі комахи. Як відомо, на стадії імаго у комах повністю припиняється ріст і, відповідно, клітинні поділи. Тому, приміром, *тарган рудий* може витримати опромінення у кілька сотень рентгенів, тоді як для людини критичними є дози на рівні 50 рентгенів.

На властивості іонізуючого опромінення уражувати клітини, що діляться, ґрунтується терапевтичний ефект гамма-променів. За їх допомогою убивають ракові клітини, які перебувають у стані постійних поділів, й у такий спосіб гальмують розвиток злоякісних пухлин.

Важливою властивістю фізичних мутагенів є пряма залежність між дозою опромінення, яку дістає організм, і кількістю мутацій. Чим більша доза, тим, відповідно, більше мутацій.

**Особливості хімічного мутагенезу.** **Хімічні мутагени** — речовини певних типів хімічних сполук, що взаємодіють з ДНК й уражують саме генетичний апарат клітини. До хімічних мутагенів відносять: неорганічні речовини (оксиди сірки  $\text{SO}_2$  і азоту  $\text{NO}_2$ , перекис водню  $\text{H}_2\text{O}_2$ , азотисту кислоту  $\text{HNO}_2$ , солі азотної кислоти  $\text{HNO}_3$ , сполуки Плюмбуму та Гідраргіуму); прості органічні сполуки (формальдегід  $\text{CH}_2=\text{O}$ , хлороформ  $\text{CHCl}_3$ ) та набагато складніші органічні сполуки. Сильними мутагенами є органічні сполуки, здатні переносити групи  $\text{CH}_3$  і  $\text{C}_2\text{H}_5$ , циклічні органічні сполуки, у яких бере участь атом Нітрогену. До цієї групи сполук відносять усі аналоги азотистих основ. Мутагенами виявилися й багато отрутохімікатів, що використовуються для боротьби із сільськогосподарськими шкідниками.

Хімічний мутагенез має багато спільного з фізичним. Зокрема, чим вища доза хімічного мутагену, тим більший вихід мутацій. Але хімічний мутагенез має ряд особливостей. По-перше, хімічні мутагени діють більш специфічно, часто викликаючи певні мутації. По-друге, у них пролонгований ефект і мутації можуть проявитися через кілька клітинних поділів або навіть через два-три покоління нащадків.

Одним з наймасовіших небезпечних хімічних мутагенів є поліциклічний вуглеводень — **бензопірен**, який міститься у бензині, а також утворюється під час горіння нікотину. Це дуже стійка сполука, небезпечна тим, що може накопичуватися у навколишньому середовищі або організмі, а тому навіть мінімальні її дози рано чи пізно можуть призвести до **мутагенних і канцерогенних ефектів**.

**Біологічні мутагени.** Численні дослідження з різноманітними видами організмів виявили, що чиста ДНК є сильним мутагеном. Очевидно, що мутагенні ефекти можуть давати і вірусні інфекції. Адже у цих випадках ДНК потрапляє безпосередньо у генетичний апарат, викликаючи порушення його роботи. Справді, в уражених вірусами клітинах дуже часто спостерігаються хромосомні перебудови, що зовні не відрізняються від тих, які викликають гамма-промені.

Саме на мутагенній дії ґрунтується і канцерогенний ефект вірусів, адже виникнення злоякісних пухлин розпочинається з переродження соматичних клітин, викликаного порушеннями їх генетичного апарату різноманітними мутагенами.

**Спонтанні мутації у природі.** Можливо, спонтанні мутації викликають природний радіаційний фон, ультрафіолетові промені Сонця, раптові підвищення температури тощо. Ці фактори завжди були присутні на Землі й впливали на організми. Однак спеціальні розрахунки показують, що підвищеним радіаційним фоном можна пояснити не більше 10 — 25 % усіх спонтанних мутацій у людини. Очевидно, причиною все-таки є випадкові помилки під час реплікації, які й призводять до мутацій.

Доведено, що спонтанні мутації у бактерій становлять десь  $10^{-5}$ , а в еукаріотичних організмів вони мають частоту не вище  $10^{-6}$ . Це означає, що в кожній мільйонній новонародженої дитини наявна мутація певного гена. Очевидно, реальна частота спонтанних мутацій набагато вища, але клітини мають спеціальні механізми репарації (від лат. *reparatio* — відновлення) — систему спеціальних ферментів, які виправляють ушкодження й розриви ДНК, відновлюють цілісність її молекули.

**Мутації можна викликати штучно, впливаючи фізичними агентами або хімічними речовинами певної природи на клітини або організм у цілому. При цьому частота індукованих мутацій тим вища, чим більша доза радіації або концентрація хімічних мутагенів в організмі.**

**У природних умовах виникають спонтанні мутації. Частота спонтанних мутацій набагато нижча за частоту індукованих. У середньому спонтанна мутація трапляється не частіше, ніж одна на мільйон генів.**

### ***Перевірте себе***

1. Який процес називають мутагенезом? 2. У чому полягає ефект малих доз опромінення? 3. Чим хімічний мутагенез відрізняється від фізичного? 4. Що є звичайним чинником біологічного мутагенезу? 5. Чому в природі за відсутності явного впливу фізичних і хімічних мутагенів відбувається мутаційний процес?

## ТЕМА 4.

# ГЕНОТИП ЯК ЦІЛІСНА СИСТЕМА

## § 53. БУДОВА ГЕНА. ОРГАНІЗАЦІЯ ГЕНОМУ

*Терміни і поняття: структурний ген (локус): регуляторний ген; кластери генів: екзон; інтрон; організація геному; сателітна ДНК.*

**Сучасні уявлення про будову структурного гена.** ДНК є носієм генетичної інформації. Структурний ген, або локус — це ділянка ДНК, яка складається із унікальної послідовності нуклеотидів і має специфічний вплив на одну чи кілька ознак організму. Одночасно *структурні гени* — це ділянки ДНК, на яких відбувається синтез РНК. Залежно від того, який тип РНК синтезується, виділяють різні типи генів.

Якщо на ділянках ДНК відбувається синтез іРНК, яка є матрицею для синтезу білків, то такі гени називають *білковими генами*, або *білковими локусами*. Якщо на ділянці ДНК відбувається синтез транспортних РНК, то це *гени (локуси) тРНК*. Якщо здійснюється синтез рибосомальних РНК — то це *гени (локуси) рРНК*.

Ділянки, де перебувають групи генів, що кодують різні рРНК, добре помітні навіть у світловий мікроскоп. Вони дістали назву *ядерець*. Їх може бути від однієї до кількох пар, розміщуються вони на різних хромосомах тварин і людини.

ДНК білкового локусу складається з некодуючих ділянок – **інтронів**, і кодуєчих ділянок – **екзонів**. Первинна іРНК, яка синтезується на цій ДНК (транскрипція) у процесі її так званого дозрівання (вирізання ферментами некодуючих ділянок і поєднання кодуєчих) перетворюється на вторинну іРНК, яка і є матрицею для синтезу білків. Зазвичай у нуклеотидній послідовності одного локусу, що кодує білок, налічують три – п'ять інтронів. Така інтронно-екзонна структура генів характерна тільки для еукаріотичних організмів, у бактерій її немає.

Складна будова структурних генів еукаріотів є механізмом, який обмежує мутаційний процес і забезпечує більш високу стабільність і надійність їх функціонування.

**Що таке регуляторні гени.** Крім структурних генів, що кодують ту або іншу форму РНК, у геномі всіх організмів є ще й регуляторні гени, які визначають початок, швидкість і послідовність процесів синтезу РНК на матриці ДНК. Вони є місцем прикріплення ферментів та інших білків, які беруть участь у реплікації і транскрипції, регулюють активність генів. Ці гени малі (20—80 пар нуклеотидів кожний).

**Розміри геномів і кількість генів у різних організмів.** Під геномом розуміють увесь генетичний матеріал одного гаплоїдного набору хромосом. Зазвичай організми диплоїдні й відповідно мають два геноми: одержаний від матері і одержаний від батька. Хоч бувають організми з трьома геномами — триплоїдні, чотирма — тетраплоїдні й так далі.

Розмір геному, який прийнято оцінювати за кількістю ДНК, що міститься в ядрі, має чітку тенденцію до збільшення в міру ускладнення організації живих організмів. Так, геном бактерії кишкової палички налічує 4,6 млн, геном дріждіїв — 130 млн, а геном людини — 3,2 млрд нуклеотидних пар. У цілому ссавці мають найбільші геноми. Проте з будь-якого правила, як кажуть, є винятки.

**Організація геному.** Кількість ДНК у клітинах будь-яких організмів набагато більша, ніж необхідно для забезпечення структурних генів. Причому, якщо у киш-



кової палички ДНК, на яку припадають структурні гени, становить близько 15-20 % усієї ДНК геному, то в дрозофілі — 5-10 %, а в людини — 2-5 %.

Крім того, встановлено, що геном складається з послідовностей нуклеотидів, що відрізняються своєю унікальністю. Наприклад, у геномі *миші хатньої* 70 % нуклеотидних послідовностей унікальні, тобто наявні в єдиному екземплярі або кількох копіях. Ще 20 % — це середні за показником повторюваності послідовності, що трапляються в геномі сотні й навіть тисячі разів. Це структурні гени, які визначають синтез транспортних і рибосомальних РНК та білків-гістонів (*це основні білки, що взаємодіють з ДНК і визначають її укладання в хромосоми*).

Третя категорія становить 10 % геному. Це високочастотні повтори нуклеотидних послідовностей з менш ніж 10 парами нуклеотидів. Частота їх повторів становить до 10 млн на геном. Цю частину ДНК називають сателітною. Вона перебуває в ділянках ДНК біля центромери хромосоми і очевидно є некодуючою.

Гени поділяють на структурні й регуляторні. Структурний ген — ділянка ДНК, на якій кодується якийсь із типів РНК. Білкові гени — це ділянки ДНК, де кодується іРНК, у процесі дозрівання якої в еукаріотів вирізаються певні ділянки, а решта зшиваються й слугує матрицею для трансляції.

Об'єм ДНК у клітині набагато більший, ніж необхідно для створення потрібної кількості структурних і регуляторних генів. Геном складається з послідовностей нуклеотидів із різним ступенем повторюваності: унікальні (структурні гени); середньоповторювані (гени рРНК і тРНК, та білків-гістонів) та високоповторювані (частина, що не кодує білки).

## § 54. ВПЛИВ ГЕНІВ НА ФЕНОТИП. ГОМОЛОГІЧНІ РЯДИ СПАДКОВОЇ МІНЛИВОСТІ. ПОЗАЯДЕРНА СПАДКОВІСТЬ

*Терміни і поняття: «один ген — одна ознака»: якісні (моногенні) й кількісні (полігенні) ознаки: «один ген — один поліпептидний ланцюг»; закон гомологічних рядів спадкової мінливості; цитоплазматична спадковість.*

**Класична концепція: «один ген — одна ознака».** У першу половину ХХ ст. основним генетичним принципом вважали правило: *«один ген — одна ознака»*. У міру проведення подальших досліджень з'ясували, що моногенних фенотипових ознак, мінливість яких зумовлює один ген, у природі дуже мало. Моногенні ознаки мають якісний прояв (колір очей або волосся, кучерявість, біле і червоне забарвлення пелюсток квітів тощо). Саме тому їх часто називають **якісними**.

Більшість ознак полігенні і визначаються двома і більшою кількістю незалежних генів, кожний з яких представлений двома або кількома алелями. Мінливість полігенних ознак оцінюють кількісно. Якщо це розмірні характеристики чи безупинно мінливі фізіологічні показники: стійкість до хвороб, продуктивність, жирність молока в корови і т. ін., то ці ознаки оцінюють кожну у своїх одиницях. Не випадково безупинно мінливі ознаки прийнято називати **кількісними**.

Здавна відомо, що у більшості організмів, які живуть у дикій природі, дуже рідкісними є випадки мінливості якісних ознак. Як правило, усі організми у природному середовищі життя представлені певним фенотипом, властивим даному виду.

Його прийнято називати **диким типом**. Дикий тип зазвичай формують домінантні алелі, які перебувають у гомозиготному або гетерозиготному стані.

Різноманітні відмінності між особинами виникають не тільки в результаті різних генотипових комбінацій генів, що визначають розвиток, наприклад дзьобу, а й дією різних факторів середовища існування на організм під час його розвитку.

На відміну від природного середовища життя, під час розведення організмів у штучних умовах в їх популяціях накопичується значна кількість фенотипів, які відхиляються від дикого типу, що зумовлено гомозиготними комбінаціями, як правило, рецесивних генів.

**Сучасна концепція: «один ген — один поліпептидний ланцюг».** Коли стало зрозуміло, що основна функція генів — бути матрицею для синтезу певного типу РНК, а РНК, у свою чергу, є матрицею для синтезу поліпептидного ланцюга, було сформульовано ще одне генетичне правило: «один ген — один поліпептидний ланцюг». Адже стало очевидним, що всі гени так чи інакше визначають, які білки й у якій кількості синтезуватимуться у клітині. Остання обставина більше стосується регуляторних генів, функція яких полягає в регуляції активності структурних генів. Регуляторні гени не тільки визначають швидкість синтезу РНК на ДНК, а й здатні перемикаєти гени — зупиняти або запускати транскрипцію.

Якщо на структурні гени середовище безпосередньо не впливає, то на генну регуляцію воно цілком може впливати. У результаті змінюється активність тих або інших генів, що може мати і явні фенотипові прояви.

Зрештою, стало очевидним, що генетична унікальність кожного організму або виду реалізується в особливостях набору білків, а також у тому, як регулюється активність генів.

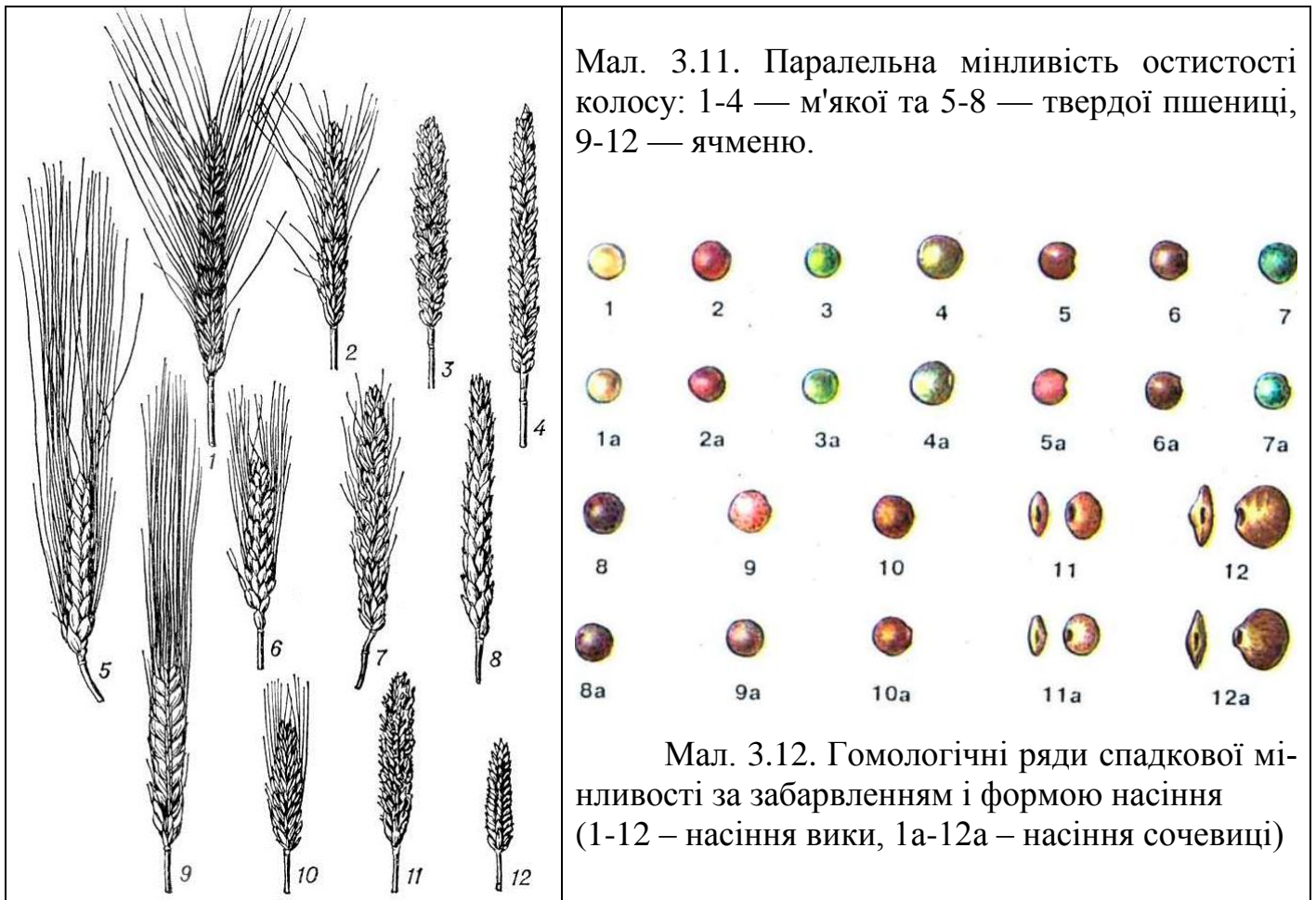
**Гомологічні ряди мутаційної мінливості.** Причиною багатьох мутацій із зовнішнім фенотиповим проявом є збої в метаболізмі, викликані мутаціями генів, що кодують білки-ферменти. Оскільки метаболічні цикли і шляхи навіть у віддалених видів дуже схожі, виходить, що у різних видів неминуче виникають ті самі порушення метаболізму, викликані мутаціями однакових структурних генів. Таким чином, у споріднених видів виникає **паралельна мінливість** (мал. 3.11. і 3.12.).

Прояви однакового спектра мутацій у близьких видів організмів були названі гомологічними рядами спадкової мінливості й сформульовані у 1920 р. академіком Національної академії наук України Миколою Івановичем Вавиловим (1887—1943) щодо рослин таким чином: **генетично близьк, види і роди характеризуються подібними рядами спадкової мінливості**. Це положення часто називають законом гомологічних рядів спадкової мінливості.

Нині цей закон поширюють на тварин і навіть на бактерії. Закон гомологічних рядів має важливе теоретичне і практичне значення, оскільки дає змогу передбачити появу мутацій у різних видів одного роду.

**Позаядерна, або цитоплазматична спадковість.** Дослідження показали, що мутації відбуваються не лише у генах хромосом, а й у генах органел, які самовідтворюються — мітохондріях і пластидах. Вони мають свій генетичний апарат — згорнуту в кільце дволанцюгову молекулу ДНК, яка нагадує бактеріальну хромосому. Оскільки пластиди і мітохондрії передаються потомству тільки через цитоплазму яйцеклітини (у сперматозоїдів практично немає цитоплазми), то, відповідно, всі генетичні властивості, заковані в генетичному матеріалі цих органел, передаються

по материнській лінії. Це також стосується ДНК цитоплазми. Цей спосіб позаядерної передачі генетичного матеріалу дістав назву **цитоплазматичної спадковості**.



Мал. 3.12. Гомологічні ряди спадкової мінливості за забарвленням і формою насіння (1-12 – насіння вики, 1a-12a – насіння сочевиці)

Одним з головних принципів сучасної генетики є положення: «один ген — один поліпептидний ланцюг». Згідно з ним саме мутації в структурних генах, що призводять до порушень білків у цілому і ферментів зокрема, спричиняють порушення метаболізму, що ведуть до зовнішніх фенотипових ефектів.

Близькі види організмів, які мають схожі метаболічні шляхи й гомологічні набори генів, мають подібні набори мутацій структурних генів, що проявляються у вигляді гомологічних рядів спадкової мінливості.

Не вся генетична інформація міститься у хромосомах. Частина її знаходиться у ДНК мітохондрій, пластид і цитоплазми. Цей генетичний матеріал передається по материнській лінії. Такий спосіб передачі генетичної інформації дістав назву цитоплазматичної спадковості.

### *Перевірте себе*

1. Які типи структурних генів є в організмі? 2. У чому полягають особливості будови структурних генів еукаріотів, що кодують білки? 3. Що собою являють регуляторні гени? 4. У яких організмів більші розміри геному: прокаріотичних чи еукаріотичних? 5. Яку ДНК називають сателітною? 6. У чому суть концепції: «один ген — один поліпептидний ланцюг»? 7. Яким чином мутації генів, що кодують ферменти, призводять до фенотипових ефектів? 8. Що називають паралельною мінливістю? 9. Що собою являють фактори цитоплазматичної спадковості?

## § 55. ГЕНЕТИКА ЛЮДИНИ І МЕДИЧНА ГЕНЕТИКА

**Терміни і поняття:** генетика людини; евгеніка; генетичний тягар; спадкові хвороби; патології генні, хромосомні, геномні; захворювання із спадковою схильністю.

**Особливості вивчення генетики людини.** Генетика людини — наука про спадковість і мінливість ознак у людини. Людина як біологічний вид підпорядковується тим самим закономірностям спадкування, що й будь-яка тварина із статевим способом розмноження. Будова генетичного апарату людини подібна до будови генетичних апаратів усіх інших мешканців Землі. Його основу становить ДНК, на якій синтезується РНК, що слугує для біосинтезу білків; уся різноманітність генів побудована за участю лише чотирьох нуклеотидів, генетичний код побудований з триплетів. Більше того, багато генів зовсім різних живих організмів повністю ідентичні. Важко собі уявити, але в людини і банана половина всіх структурних генів організмів — однакова! Генетична подібність людини і шимпанзе становить 98,7 %. Спадкування ознак у людини підпорядковується всім законам і правилам генетики: законам Менделя, Моргана, зчеплення генів, взаємодії алельних і неалельних генів (табл. 3.7).

Таблиця 3.7

### Приклади деяких домінантних і рецесивних ознак у людському організмі

Ознака	Домінантна	Рецесивна
Колір очей	Карі	Блакитні
Тип очей	Монголоїдний	Європеоїдний
Зір	Короткозорість	Норма
Косоокість	Є	Відсутня
Ямка на підборідді	Є	Відсутня
Форма губів	Товсті	Тонкі
Ластовиння	Є	Відсутнє
Густота брів	Густі товсті	Рідкі тонкі
Вії	Довгі	Короткі
Форма носа	Круглий	Гострий
Форма носа	Прямий	Кирпатий
Величина носа	Великий	Нормальний
Нижня губа	Випнута	Нормальна
Структура волосся	Тверде	М'яке
Колір волосся	Темне	Світле
Голос у жінок	Сопрано	Альт
Голос у чоловіків	Бас	Тенор
Зріст	Низький	Високий
Кількість пальців	Багатопалість	П'ятипалість
Група крові	II, III, IV	I
Резус-фактор крові	Позитивний	Негативний

Оскільки людина — не лише біологічна, а й соціальна істота, то генетичні дослідження виду *Homo sapiens* відрізняються рядом особливостей:

- для вивчення спадкування ознак у людини не можна застосувати гібридологічний аналіз (метод схрещувань). Тому для вивчення гібридизації у людини використовують більш опосередкований генеалогічний метод;

- людині властиві ознаки, які не трапляються в інших організмів: темперамент, математичні, образотворчі, музичні та інші здібності, спадкування яких є частиною генетики людини;

- завдяки суспільній підтримці та медицині можливе виживання людей з явними відхиленнями від норми (у дикій природі такі організми нежиттєздатні).

**Що таке євгеніка.** Одним із суперечливих і дуже неоднозначних напрямів генетики людини є євгеніка — вчення про селекцію людини. Сучасну євгеніку поділяють на два напрями.

Негативна євгеніка ставить на меті усунення від участі у розмноженні людей з негативними характеристиками. Однак такі спроби на практиці стикаються з величезними моральними проблемами.

Другий напрям євгеніки — позитивна євгеніка, метою якої є максимальне залучення до участі у відтворенні людського роду більш здорових, гарних, розумних і обдарованих людей.

**Генетичні проблеми на рівні людських популяцій.** Окремий напрям являє собою *генетика людських популяцій*. На відміну від популяцій інших ссавців, у людських поселеннях діють особливі фактори. Це насамперед релігійні та соціальні бар'єри, які накладають обмеження на вільні схрещування. Крім того, у популяціях людини не дуже ефективний природний добір. Справа в тому, що розвиток медицини знижує смертність особин — носіїв генетичного **тягаря**, тобто особин, які у гетерозиготному стані мають летальні, а в гомозиготному стані — напівлетальні алелі. Саме тому в людини природний добір, спрямований проти несприятливих мутацій, ефективний тільки на ембріональних стадіях, коли нежиттєздатні ембріони гинуть.

**Спадкові хвороби. Медична генетика** — це наука, яка вивчає спадкові хвороби людини. Спадкові хвороби — розлади організму, пов'язані з порушеннями генетичного апарату: генів, окремих хромосом або геному.

**Генні патології** — хвороби, викликані неправильною дією одного гена. Такі захворювання з погляду генетики можна аналізувати як генетичну ознаку й вивчати її спадкування на підставі законів Менделя. Типовим випадком домінантної генної патології є *полідактилія* — наявність на руках або ногах додаткових пальців. Ніяких інших проблем, крім естетичної, полідактилія не несе.

Прикладом генної патології рецесивного типу спадкування є *фенілкетонурія* — захворювання, пов'язане з порушенням обміну речовин. Частота захворювання на фенілкетонурію становить 1:10 000 немовлят європеїдної раси; частота гетерозигот (носіїв гена) — 80:10 000 дітей. У представників інших рас ця хвороба трапляється значно рідше. Причина фенілкетонурії — поломка гена у 12-й хромосомі, який кодує фермент, що бере участь у перетворенні амінокислоти фенілаланіну.

**Хромосомні хвороби.** Існують генетичні захворювання, викликані порушенням однієї хромосоми. Іноді це — випадіння шматочка хромосоми. Наприклад, поломка короткого плеча п'ятої хромосоми викликає патологію, яку називають *синдромом котячого лементу*. Для цього захворювання характерні деформація гортані, через яку голос дитини нагадує нявкання кішки, м'язова слабкість, маленькі вага та зріст, загальне відставання у розвитку й розумова відсталість.

**Геномні мутації, або анеуплоїдії.** У людей досить часто виникають спадкові хвороби, викликані наявністю зайвої або відсутністю однієї з статевих хромосом. У цьому випадку в каріотипі хворої людини може бути змінена кількість X- чи Y-

хромосом. Трапляються такі співвідношення статевих хромосом: XO (синдром Шерешевського-Тернера), XXX, XXXX, XXU (синдром Клайнфельтера), XXUU, XUУ, XUUU. У тому випадку, якщо в каріотипі присутня хоча б одна Y-хромосома, організм розвивається за чоловічим типом. Якщо у каріотипі є тільки X-хромосоми, організм розвивається за жіночим типом.

Синдроми Шерешевського-Тернера і Клайнфельтера мають чітко визначений фенотиповий ефект. За цих хвороб відбуваються недорозвинення статевих органів і порушення психіки. Їх легко діагностувати вже на перших роках життя людини.

**Хвороби із спадковою схильністю.** Крім захворювань, що чітко успадковуються, існує значна категорія *хвороб із спадковою схильністю*. Для їх розвитку необхідна комбінація двох факторів: спадковості та впливу середовища. До таких захворювань належать: ішемічна хвороба, цукровий діабет, ревматоїдні захворювання, виразкові хвороби шлунка й дванадцятипалої кишки, онкологічні захворювання, шизофренія та інші захворювання психіки.

Якщо люди із спадковою схильністю до певних хвороб дотримуватимуться відповідного режиму, вестимуть здоровий спосіб життя, хвороби не появляться.

Слід пам'ятати, що всі питання здоров'я, пов'язані з медичною генетикою, необхідно вирішувати у медико-генетичних консультаціях. Основна мета медико-генетичного консультування — інформувати зацікавлених осіб про ймовірність ризику появи у потомстві хворих.

**Генетика людини — наука про спадковість і мінливість ознак у людини. У генетиці людини неможливо застосувати деякі традиційні генетичні методи, зокрема гібридологічний. На генетичні процеси, що відбуваються у популяціях людей, накладають відбиток і соціальні фактори.**

**Медична генетика — наука про спадкові аспекти медичних проблем.**

**Існують спадкові хвороби і хвороби із спадковою схильністю. Спадкові хвороби поділяють на генні, хромосомні і геномні патології.**

*Перевірте себе*

1. У чому полягають особливості генетичних досліджень людини? 2. Які групи спадкових захворювань вам відомі? 3. Наведіть приклади генних захворювань з домінантним і рецесивним типом спадкування. 4. Що викликає синдроми Клайнфельтера та Шерешевського-Тернера?

## **§ 56. ГЕНЕТИЧНІ ОСНОВИ СЕЛЕКЦІЇ ОРГАНІЗМІВ**

*Терміни і поняття: порода; сорт; штаб; штучний добір; генофонд; інбридинг; аутбридинг; гетерозис.*

**Що таке селекція. Селекція** — наука про виведення нових форм тварин, рослин, грибів і бактерій з цінними для людини властивостями. Ще селекцією називають науку про методи створення нових форм організмів, а іноді й галузь сільського господарства, що займається виведенням цих самих нових форм.

Завданнями селекції тварин є виведення нових або вдосконалення існуючих порід свійських тварин певного біологічного виду, які мають цінні для людини спі-

льні ознаки і властивості й чітко відрізняють особин цієї породи від інших представників виду. Критерієм того, що дана сукупність особин є саме породою, є передача всіх її ознак без змін із покоління в покоління, тобто збереження породи. У разі схрещування собак, приміром породи боксер, у потомстві будуть цуценята-боксери.

Завданням селекції рослин є створення і удосконалення **сортів**, а селекції грибів і бактерій — **штамів**. Характерними рисами сортів і штамів, як і порід тварин, є їх здатність зберігати характерні властивості та ознаки з покоління у покоління.

**Штучний добір — основа будь-якого селекційного процесу.** Вибір для схрещувань лише особин, наділених певними, потрібними людині властивостями й ознаками, є **штучним добором**. Коли людина тільки почала одомашнювати тварин й культивувати рослини, вона використовувала **несвідомий добір**, залишаючи для розмноження найбільш підходящі, з її погляду, особини.

Розрізняють два види добору — **масовий** та **індивідуальний**. Масовий добір використовують для численних організмів. Зазвичай це зернові культури рослин, а індивідуальний — для виведення порід свійських тварин, у яких плідність дуже низька, а кількість потомків від схрещування, як у великої рогатої худоби, може бути не більше одного.

**Вчення про вихідний матеріал для селекції. Праці И. І. Вавилова.** Очевидно, для того щоб селекція була успішною, селекціонер повинен володіти значним генофондом видів рослин, тварин і мікроорганізмів, селекцією яких займається.

Створення колекцій різних сортів, форм і навіть диких видів рослин, від яких пішли сучасні сорти, прийнято називати **генетичним банком**. Створювати подібні колекції почали ще на зорі розвитку генетики. Основоположником цієї справи став М. І. Вавилов. У 20-х рр. ХХ ст. він відвідав усі континенти, об'їздив багато країн, де існували давні цивілізації, й привіз звідти насінний матеріал сортів, які там розводили, та диких форм культурних видів. Таким чином учений створив генетичний банк культурних й дикорослих рослин.

На основі вивченого матеріалу М. І. Вавилов виділив вісім центрів походження культурних рослин (табл. 3.8).

Таблиця 3.8

### Центри походження культурних рослин

Центр	Види культурних рослин
Середземноморський	Спаржа, маслини, капуста, цибуля, конюшина, мак, буряк, морква
Передньоазійський	Інжир, мигдаль, виноград, гранат, люцерна, жито, диня, троянда
Середньоазійський	Нут, абрикос, горох, груша, сочевиця, льон, часник, м'яка пшениця
Індо-Малайський	Цитрусові, хлібне дерево, огірок, манго, чорний перець, кокосова пальма, банан, баклажан
Китайський	Просо, редька, вишня, яблуня, гречка, слива, соя, хурма
Центральноамериканський	Гарбуз, квасоля, какао, авокадо, махорка, кукурудза, батат, бавовник
Південноамериканський	Тютюн, ананас, томат, картопля
Абісинський	Банан, кава, сорго, тверда пшениця

**Гібридизація, гетерозис і поліплоїдія.** Штучний добір завжди призводить до різкого збідніння генофонду, тому будь-який сорт генетично менш різноманітний, ніж вихідний матеріал, з якого він виведений. До цього варто додати, що сорти і породи підтримуються тільки схрещуваннями в собі. Такі схрещування генетично споріднених особин прийнято називати **інбредними**. Більше того, породи або сорти най-

частіше беруть початок від окремих особин або батьківських пар, а це означає, що все їх потомство — родичі. Спарювання родинних організмів називається *інбридингом*. Наслідки інбридингу — це підвищення смертності і виродження, пов'язані з тим, що рецесивні летальні та напівлетальні алелі переходять у гомозиготний стан.

Щоб уникнути виродження, потрібно:

- *по-перше*, постійно підтримувати породи або сорти: для схрещувань підбирати найбільш вдалі батьківські пари, які містили б кращі породні (сортові) якості;
- *по-друге*, час від часу «оновлювати» породу або сорт, тобто проводити схрещування з особинами близького сорту (породи) або тими, що мають схожі властивості. Ці неспоріднені схрещування прийнято називати *аутбридними* схрещуваннями.

Крайнім випадком аутбридингу є **гібридизація** різних видів або віддалених форм одного виду, які використовуються в селекції рослин або тварин.

Для чого проводять гібридизацію? По-перше, з її допомогою збагачують генфонди й одержують різноманітніший вихідний матеріал для наступної селекції. По-друге, під час гібридизації часто виникає ефект гібридної сили, або **гетерозис**. Це означає, що *гібридне потомство* виявляється набагато життєздатнішим, ніж батьківські форми, в нього вищі продуктивність, плідність і стійкість до хвороб. Гетерозисні гібриди — не сорти, оскільки у другому гібридному поколінні нащадки втрачають свою високу життєздатність.

У сучасній селекції ефект гетерозису широко використовується не тільки для виведення високопродуктивних гібридів рослин (*помідори та огірки*), а й навіть тварин, зокрема у птахівництві. Саме гетерозис є генетичною основою одержання м'ясних птахів — *бройлерів*, а також підвищення несучості курей.

По-третє, гібридизацію використовують для отримання поліплоїдних організмів. Поліплоїдизація геному — один з ключових шляхів селекції рослин, зокрема для виведення високопродуктивних сортів. Не випадково всі сорти культурних рослин, які використовуються як харчові ресурси, та більшість декоративних садових рослин є поліплоїдами.

**Одержання порід тварин і сортів рослин, наділених корисними для людини властивостями, підтримання порід (сортів) та їх поліпшення здійснюються шляхом штучного добору і називаються селекцією. Науковою основою селекції є генетика, методи якої (інбредні й аутбредні схрещування, гібридизація і штучно викликана поліплоїдія) селекціонери використовують у своїй практичній роботі.**

### *Перевірте себе*

1. Який процес є основою селекції?
2. Наскільки коректними є словосполучення «породи рослин» і «сорт тварин»?
3. Чому процес розведення тварин однієї породи неминуче пов'язаний з інбридингом?
4. Для чого в селекції використовують гібридизацію?
5. Що означає термін «гібридна сила»?
6. Чому більшість сучасних сортів рослин є поліплоїдами?



## § 57. ОСНОВНІ НАПРЯМИ СУЧАСНОЇ БІОТЕХНОЛОПІ. ТРАНСГЕННІ ТА ХИМЕРНІ ОРГАНІЗМИ

*Терміни і поняття: біотехнологія; генна інженерія; генетично модифікований організм; трансгенний організм; трансгени; генна терапія; клітинна інженерія; химерні організми.*

**Біотехнологія і людина.** До середини ХХ ст. селекціонерам доводилося чекати, коли випадкові комбінації генів дадуть корисні властивості, потім відбирати такі організми і закріплювати потрібні комбінації генів у потомстві. Сучасні наука й технологія здатні змінювати геном цілеспрямовано.

**Біотехнологія** — дисципліна, що вивчає можливості використання живих організмів для розв'язання технологічних завдань. Вона використовує знання генетики, молекулярної біології, біохімії, ембріології, клітинної біології, а також прикладних дисциплін — хімічної, фізичної та інформаційної технологій, робототехніки.

**Генна інженерія і генетично модифіковані організми.** Одним з найбільш перспективних напрямів біотехнології вважають генну інженерію — маніпуляції з генетичним апаратом і певними генами, що дають змогу за допомогою молекулярно-біологічних методів штучно конструювати нові генотипові комбінації або навіть утворювати нові геноми.

Найбільш молодий напрям сучасної біотехнології — одержання трансгенних організмів, тобто організмів, які містять трансгени — гени бактерій, грибів, рослин або тварин, чужорідні для цього виду організмів. Живі організми, змінені завдяки генно-інженерним маніпуляціям, дістали назву *генетично модифікованих організмів* (ГМО). Цінність генної інженерії в тому, що її методи допомагають додати організму такі ознаки, які не можна перенести шляхом схрещування з близькоспорідненими видами.

У результаті генно-інженерних технологій був добутий людський інсулін, який продукують ...бактерії групи кишкової палички! Для цього створили трансгенний організм, вбудувавши до геному бактерії ген людського інсуліну. В результаті невибагливі й дешеві в утриманні бактерії, що надзвичайно швидко розмножуються, синтезують інсулін абсолютно такого ж хімічного складу, як природний людський інсулін, який для людини не є чужорідною речовиною. Використовуючи трансгенні бактерії, дешево, швидко й у великій кількості одержують інтерферон, імуноглобуліни, різні гормони, незамінні амінокислоти.

Більшість генних модифікацій рослин спрямована на розвиток стійкості до сільськогосподарських шкідників або вірусів, виживання в разі обробки полів гербіцидами, підвищення смакових і технічних якостей.

**Що таке трансгенна картопля.** Прикладом трансгенної рослини може бути сорт картоплі, у геном якої вмонтовано ген хітинази — ферменту, що розчиняє хітин. Цей ген було вилучено з ґрунтової бактерії. Трансгенна картопля починає синтезувати невластивий їй фермент хітиназу і накопичувати його в листі та стеблах. Паразитичні гриби і комахи-шкідники не можуть жити зеленою масою такої картоплі, оскільки хітиназа ушкоджує їхні покриви. Тому трансгенна картопля не потребує обприскування отрутами. Слід відзначити, що для людського організму хітиназа не являє жодної небезпеки, адже в людини абсолютно відсутній хітин.

Усі трансгенні сорти рослин перед їх широким застосуванням проходять ретельну перевірку на безпечність для людини і навколишнього середовища. Як не парадоксально, але трансгенні рослини генетично набагато більш вивчені, ніж сорти, одержувані методами звичайної селекції.

**Генна терапія.** Донедавна діагноз «спадкове захворювання» був вироком для хворого: генетичні хвороби не лікували, полегшуючи тільки симптоми захворювання. Одним з новітніх напрямів сучасної медичної генетики є **генна терапія (генотерапія)** — сукупність методів генної інженерії і медицини, спрямованих на лікування патологій генетичного апарату.

Можна сказати, що генна терапія — це хірургія генів. Суть генної терапії полягає в тому, що у деякі клітини хворого вводять ті гени, які у нього уражені. Для того, щоб гени проникали у клітину й вбудовувалися в її ДНК, використовують спеціальні носії-віруси. Одним з прикладів лікування спадкових хвороб методом генної терапії є лікування найтяжчої спадкової патології — **важкого комбінованого імунodefіциту** (не плутати з ВІЛ!). Це вроджене захворювання викликають мутації генів, у результаті чого у хворого практично повністю відсутній імунітет.

**Що собою являють химерні організми.** Ще одна галузь сучасної біотехнології — **клітинна інженерія**. На відміну від генної інженерії, що конструює нові рекомбінантні ДНК, клітинна інженерія створює рекомбінантні клітини та їх культури, а також химерні організми.

**Химерний організм** — це організм, що складається з генетично різнорідних клітин. Незважаючи на «жахливу» назву, найчастіше химери — добре відомі всім організми. Це і дика яблуня, на яку прищеплена гілка певного сорту, і прекрасна троянда, що квітне на корені шипшини (саме так вирощують багато сортів троянд). Зовсім химерою є яблуня, у крону якої прищеплена гілка груші...

Крім таких «садових» химер, сучасна наука використовує химери на клітинному рівні. Ізольовану тканинну клітину організму можна змусити жити у штучному середовищі. Безліч нащадків цієї клітини називають **клітинною культурою**. Для одержання химер культуральні клітини двох різних видів тварин обробляють спеціальними вірусними препаратами, добиваючись злиття їх ядер.

Химери потрібні: для картування генів, дослідження генетичного апарату клітин, для вивчення закономірностей сумісності тканин при трансплантації органів, причин виникнення і механізм розвитку ракових пухлин.

**Біотехнологія** — це методологія використання біологічних об'єктів для вирішення технологічних завдань.

Одним з методів генної інженерії є генна терапія, що допомагає лікувати патології генетичного апарату шляхом підсадження здорових генів.

**Клітинна інженерія, на відміну від генної інженерії, не припускає втручання у генетичний апарат і створює рекомбінантні клітини.**

### **Перевірте себе**

Чим займається біотехнологія? 2. Що таке генетично модифікований організм? Наведіть приклади таких організмів. 3. Що таке генна терапія? У чому її відмінність від медикаментозної терапії? 4. Що сучасна біологічна наука називає химерами? Чим відрізняються химерні організми від трансгенних?

## ТЕМА 5.

# ІНДИВІДУАЛЬНИЙ РОЗВИТОК ОРГАНІЗМІВ

## § 58. ЯК ВІДБУВАЄТЬСЯ ЗАПЛІДНЕННЯ

*Терміни і поняття: гаметангій; антеридій; архегоній; запилення; подвійне запліднення.*

**Що таке запліднення.** Запліднення — основна форма статевого процесу, за якої відбувається злиття жіночої і чоловічої гамет, у результаті чого утворюється зигота — перша клітина нового організму. При цьому диплоїдне ядро зиготи формується з двох гаплоїдних ядер гамет, а її цитоплазма майже повністю утворюється з цитоплазми яйцеклітини. Запліднення властиве всім багатоклітинним організмам, у яких є справжній статевий процес, а також деяким одноклітинним, в яких статевий процес відбувається у вигляді копуляції.

**Запліднення у вищих рослин.** Запліднення в насінних рослин відбувається завдяки **запиленню** — перенесенню пилкових зерен у пилову камеру сім'язачатка (у голонасінних) або на приймочку маточки (у покритонасінних). Нерухливі спермії покритонасінних дістаються яйцеклітини, що перебуває в зародковому мішку, за допомогою пилової трубки, яка являє собою виріст цитоплазми чоловічих заростків (мал. 3.13).

У квіткових рослин пилова трубка проростає між клітинами маточки і входить у порожнину зав'язі, вростаючи в зародковий мішок. З пилової трубки виходять два спермії. Один з них зливається з яйцеклітиною, утворюючи диплоїдну зиготу, другий — з центральною диплоїдною клітиною зародкового мішка, яка в результаті стає триплоїдною. Із зиготи розвивається зародок, а з центральної клітини — **ендосперм** — поживна речовина, якою живиться зародок у ході свого розвитку. Зародок і ендосперм разом утворюють **насінину**.

Таким чином, запліднення у квіткових рослин — це досить своєрідний процес, який дістав назву **подвійного запліднення**. Такий тип статевого процесу не трапляється в жодній іншій групі живих організмів. Його вперше описав у 1898 р. професор Київського університету *Сергій Гаврилович Навашин* (1857 —1930).

**Запліднення у тварин.** Запліднення у тварин відбувається за єдиним планом і являє собою злиття яйцеклітини і сперматозоїда. При цьому внесок сперматозоїда в майбутню зиготу — тільки його генетичний матеріал (гаплоїдний набір хромосом), який міститься в ядрі. У момент зіткнення сперматозоїда з яйцеклітиною передня частина сперматозоїда перетворюється на трубочку, крізь яку виділяється вміст сперматозоїда. По суті, це тільки ядро із спадковим матеріалом. Відразу після контакту сперматозоїда з яйцеклітиною на її поверхні утворюється щільна оболонка, яка не дає змоги іншим сперматозоїдам проникнути в яйцеклітину. Одночасно відбувається перебудова цитоплазми. Тільки після цього спадковий матеріал сперматозоїда, що потрапив у яйцеклітину, поєднується з генетичним матеріалом яйцеклітини. Таким чином утворюється зигота.

**Запліднення — основна форма статевого процесу, характерна для всіх організмів, які розмножуються статевим шляхом або одноклітинних організмів, яким властива копуляція. При цьому дві гаплоїдні, найчастіше жіноча й чоло-**

віча, гамети зливаються і дають початок зиготі — першій клітині багатоклітинного організму. У представників трьох царств еукаріотів — рослин, тварин і грибів статевий процес має свої особливості. У квіткових рослин зокрема, він відбувається у вигляді подвійного запліднення.

### *Перевірте себе*

1. У чому полягає процес запліднення? 2. У чому суть процесу подвійного запліднення у рослин? 3. Які особливості запліднення у тварин?

## **§ 59. ПОНЯТТЯ І ЕТАПИ ОНТОГЕНЕЗУ. ЕМБРІОНАЛЬНИЙ РОЗВИТОК**

*Терміни і поняття: онтогенез (індивідуальний розвиток): біологія розвитку: диференціальна активність генів; ембріогенез; постембріональний розвиток.*

**Поняття онтогенезу.** Кожний організм протягом усього життя проходить індивідуальний розвиток, або **онтогенез**. Онтогенез вивчає наука **біологія розвитку**.

У багатоклітинних організмів онтогенез звичайно розпочинається з моменту утворення зиготи й закінчується смертю. При цьому організм не тільки росте, збільшуючись у розмірах, а й проходить ряд різних життєвих фаз, на кожній з яких набуває особливої будови, по-різному функціонує, а в деяких випадках кардинально відрізняється способом життя.

В одноклітинних організмів онтогенез охоплює період від появи клітини в результаті поділу материнської і до власного поділу клітини або до її смерті.

Кожний вид організмів має свою програму онтогенезу, що передбачає набір, тривалість і послідовність етапів розвитку. При цьому онтогенезу будь-якої особини притаманні індивідуальні, а також видові й родові особливості.

Програма онтогенезу — це ніщо інше, як реалізація записаної у генах спадкової інформації. Тому специфічність онтогенезу на рівні окремих особин визначається індивідуальними комбінаціями генів, а на рівні видів, родів і родин — особливими генами, властивими кожній систематичній групі організмів.

У тварин і квіткових рослин онтогенез поділяють на два періоди. **Ембріональний розвиток**, або **ембріогенез** триває від утворення зиготи до народження або виходу з яйця (у рослин – утворення насінини). **Постембріональний розвиток** розпочинається народженням або виходом з яйця й закінчується смертю організму.

**Протікання ембріогенезу.** Загальну схему ембріогенезу можна уявити як наступність таких фаз:

- послідовні поділи зиготи, що завершуються утворенням багатоклітинного зародка, який складається із сотень і навіть тисяч однакових клітин;
- диференціація клітин, що веде до утворення тканин;
- закладання органів і ріст зародка.

Процес ембріонального розвитку багатоклітинних тварин включає три основних етапи: дроблення, гастрюляцію і первинний органогенез. Розпочинається ембріогенез з моменту утворення зиготи.

**Онтогенез** — період життя організму від зиготи (первинної клітини) до смерті. За цей час організм проходить ряд фаз — станів, на яких відрізняється будовою, функціонуванням і способом життя. Розрізняють два етапи онтогене-

зу: ембріогенез — зародковий розвиток; і постембріональний розвиток — період життя організму від народження (виходу з яйця) до смерті.

*Перевірте себе*

1. Що таке онтогенез? 2. Чому онтогенез кожного виду суворо специфічний?
3. На які періоди поділяють онтогенез? 4. Як протікає ембріогенез?

## § 60. ТИПИ ПОСТЕМБРІОНАЛЬНОГО РОЗВИТКУ. РІСТ ОРГАНІЗМІВ

*Терміни і поняття: непрямий і прямий розвиток; личинка; метаморфоз; ріст; статеве дозрівання.*

**Постембріональний розвиток.** У постембріональному періоді розвитку організму завершується формування органів тіла, відбуваються статеве дозрівання і розмноження, настають старіння і смерть.

Усі справжні багатоклітинні організми за типом постембріонального розвитку можна поділити на дві групи: з прямим і з непрямим розвитком (мал.-ки 3.14-3.16).

**Непрямий розвиток** притаманний лише багатоклітинним тваринам. Це ті випадки, коли з яйця з'являється личинка — зародок, який хоч і сильно відрізняється від дорослих особин будовою, але вже здатний самостійно жити. Личинка завжди побудована простіше й розміром зазвичай менша від дорослого організму. Маючи особливі личинкові органи, вона може вести зовсім інший спосіб життя, ніж зрілі особини свого виду. У личинок відсутні навіть зародкові статеві органи, за якими можна встановити, в кого вона розв'ється — у самку чи у самця.

Обов'язковою умовою непрямого розвитку є наявність **метаморфозів** — глибоких перетворень організму, що відбуваються протягом постембріонального періоду життя. У процесі розвитку личинкові органи зникають, а їх місце займають органи, властиві дорослій тварині.

Чому більшість тварин обов'язково проходить личинкову стадію? Вважають, що це пов'язано з дефіцитом поживних речовин, яких не вистачає в яйці для завершення зародкового розвитку. У результаті дитинчата з'являються на світ недорозвиненими, по суті, будучи ще зародками. Важливою перевагою личинкового розвитку є те, що найчастіше личинки і дорослі особини живуть у різних середовищах. Таким чином якоюсь мірою усувається конкуренція особин одного виду за ресурси.

**Прямий розвиток** — це тип розвитку, за якого немовля або організм, що з'явився з яйця, за своєю будовою не відрізняється від дорослого організму. У нього немає специфічних органів або структур, але він має менші розміри й статеве незрілий. Подальший його розвиток пов'язаний з ростом і статевим дозріванням. Прямий тип розвитку характерний для найбільш високоорганізованих груп хребетних (плазунів, птахів і ссавців), а також окремих представників інших груп тварин: війчастим червам і черевоногим молюскам, малощетинковим червам, п'явкам і павукам.

**Особливості росту рослин і тварин.** Одним з головних результатів постембріонального розвитку є збільшення лінійних розмірів і маси організму, що досягається у процесі *росту*. У його основу покладено два механізми: збільшення кількості клітин, що досягається шляхом клітинних поділів, і ріст самих клітин, що відбувається за рахунок збільшення об'єму цитоплазми.

Ріст вищих рослин називають верхівковим, оскільки він здійснюється за рахунок клітинних поділів у меристемах. Верхівкові меристеми забезпечують ріст кореня і верхівок пагонів у довжину, вставні — подовження міжвузлів, бічні — стовщення стебел і кореня. Рослини ростуть усе своє життя. Ріст рослин контролюється *фітогормонами*.

Ріст тварин також здійснюється за рахунок клітинних поділів і росту самих клітин. Але в різних тканинах цей процес відбувається по-різному. Наприклад, клітинні поділи у нервовій і м'язовій тканинах людини відбуваються тільки у період зародкового розвитку, а в сполучній і епітеліальній тканинах — усе життя.

На відміну від рослин, які ростуть певними частинами свого тіла, тварини ростуть усім тілом. Причому в одних видів організмів ріст не припиняється протягом усього життя (у риб), у других триває до певної вікової межі (у птахів і ссавців), у третіх відбувається тільки у період линьки (ракоподібні та круглі черви), а у четвертих — тільки на стадії личинки (комахи).

Ріст хребетних тварин контролюють спеціальні *гормони росту*, які виділяються у гіпофізі, а також *фактори росту*, що синтезуються у печінці. Цікаво, що на ріст людей впливають також статеві гормони. Не випадково різке прискорення росту спостерігається у період активного статевого дозрівання: у дівчат у 12—13 років, у хлопців — у 15—16 років. У 18—20 років ріст припиняється зовсім.

**Статеве дозрівання** — ключова складова постембріонального розвитку. Тварини, які завершили ембріональний розвиток, ще не є статевозрілими і розмножуватися не можуть. У багатьох видів на цій стадії онтогенезу статеві органи взагалі відсутні. У інших — ще не можуть функціонувати, бо для цього необхідно пройти певний період розвитку. Статева зрілість самців припадає на початок сперматогенезу, а самок — на першу овуляцію.

Статева належність представників більшості рядів комах, птахів і ссавців визначається у момент запліднення і залежить тільки від набору статевих хромосом у зиготі. У риб, земноводних і плазунів формування статі відбувається вже в період постембріонального розвитку й багато в чому залежить від умов середовища. Відомо, що різке підвищення температури води, у якій розвивається ікра риб, веде до появи у потомстві лише самців. Більше того, збільшення кількості самців у риб можна викликати будь-якою несприятливою для розвитку личинок і мальків зміною середовища життя (солоності або рН води, дефіцитом корму тощо). Від температури інкубації яєць залежить стать потомства у черепах, крокодилів і змій.

Існують певні закономірності *статевого дозрівання*, властиві тільки певним групам організмів. Зокрема, для ссавців виявлені такі дві закономірності:

- самки дозрівають швидше від самців;
- статеві зрілість настає раніше, ніж закінчується ріст і дозрівання організму.

**Процес постембріонального розвитку може бути прямим і непрямим. В останньому випадку він відбувається з личинковими стадіями. На цей період припадає остаточне формування органів, ріст і статеве дозрівання, розмноження, старіння та смерть організмів.**

### *Перевірте себе*

1. Які ознаки личинки? 2. Чому для багатьох тварин стадія личинкового розвитку є обов'язковою? 3. Який розвиток називають прямим? 4. Чим відрізняється ріст рослин від росту тварин?

## § 61. ТРИВАЛІСТЬ ЖИТТЯ, СТАРІННЯ І СМЕРТЬ

*Терміни і поняття: період життя; старіння; смерть; максимальна тривалість життя.*

**Що таке тривалість життя.** Однією з характеристик онтогенезу є його тривалість. **Тривалість життя** в організмів різних видів неоднакова (табл. 3.10). Одноклітинні істоти активно живуть (не у вигляді спори або цисти) якнайбільше кілька діб, тоді як життя багатоклітинних організмів часом розтягується на сотні років. Очевидно, чим з більшого числа клітин складається тіло організму й чим складніше він побудований, тим надійніше функціонує й тим повільніше протікають у ньому процеси старіння.

**Старіння** — поступове порушення нормального функціонування, втрата здатності до розмноження і відновлення ушкоджених тканин і органів. Старіючий організм втрачає здатність швидко пристосовуватися до умов навколишнього середовища, протистояти різним інфекціям. Процес старіння неминуче веде до природної **смерті** — необоротного припинення функціонування організму. Багатоклітинні істоти — рослини і тварини, навіть досить близькі у систематичному відношенні, можуть мати різний період життя. Відмінності у **максимальній тривалості життя** у представників одного класу хребетних можуть становити у два, десять чи сто раз.

**Старіння і тривалість життя людини.** Досягнення сучасної медицини майже вдвічі збільшили тривалість життя людей. Дослідники стверджують, що протягом майже всієї людської історії середня тривалість життя була дуже невеликою — приблизно 30—35 років. Починаючи з XVIII ст. дедалі більше людей почали доживати до похилого віку. Нині середня тривалість життя залежно від країни становить 60—80 років. Причому, чим вищий рівень життя в країні, тим більша тривалість життя її громадян. Проте при цьому не вдається збільшити максимальний вік людини. Очевидно, вікова межа, встановлена людині її організмом, не перевищує 120 років, хоч є згадування про 140—160-річних довгожителів.

Що необхідно знати для того, щоб жити довше. Від чого це залежить? Насамперед від генетичної складової. Добре відомо, що у батьків-довгожителів і діти довгожителі. Крім того, дуже важливо жити в екологічно чистому середовищі. Не випадково серед гірських народів найбільше людей, вік яких перевищив 100 років. Не менш важливо вести здоровий спосіб життя: не курити, не вживати наркотики, не зловживати спиртним, не переїдати, їсти прості й здорові страви, пити чисту воду.

Важливою складовою довголіття є життєва активність. Всі довгожителі до останніх днів життя займалися фізичною чи інтелектуальною працею.

**Важливою характеристикою постембріонального розвитку є ступінь його тривалості у часі, яку називають періодом життя. Різні види організмів мають неоднакову тривалість життя. Зазвичай вона вища у великих за розмірами організмів, яким також притаманні низькі темпи росту і дозрівання.**

**У вищих тварин довгожителю є види з добре розвиненим головним мозком. До довгожителів відносять і людину.**

### *Перевірте себе*

1. Що ви знаєте про тривалість життя? 2. Які ознаки характерні для старіння?
3. Які організми є довгожителю і якого віку вони досягають? 4. Що треба робити, щоб жити довше?

## § 62. ЖИТТЄВІ ЦИКЛИ: ЇХ ОСОБЛИВОСТІ У РІЗНИХ ГРУП ОРГАНІЗМІВ

*Терміни і поняття: простий і складний життєві цикли; чергування поколінь.*

**Чим життєвий цикл відрізняється від онтогенезу.** Життєвий цикл організмів, які розмножуються статевим шляхом, — це всі фази одного або кількох онтогенезів, що послідовно відбуваються один за одним від виникнення зиготи до статевого розмноження, результатом чого стає нова генерація зигот. Таким чином життєвий цикл замикається. Головні відмінності онтогенезу і життєвого циклу такі.

**Простий життєвий цикл** є відрізком життєвого шляху організму від зиготи до статевої зрілості (*пригадайте: онтогенез — це життєвий шлях організму від народження до смерті*). При цьому нова генерація будовою чи способом розмноження не відрізняється від попередньої. У тих одноклітинних організмів, у яких статевий процес або відсутній, або відбувається без утворення гамет, життєвий цикл тотожний онтогенезу.

**Складний життєвий цикл** передбачає **чергування поколінь**. Це означає, що між поколіннями організмів, які розмножуються стандартним статевим шляхом (тобто шляхом амфіміксису), з'являється одне або кілька поколінь особин, що відтворюються нестатевим шляхом або партеногенезом. Статеве і нестатеве покоління відрізняються не тільки видом розмноження, будовою тіла, способом життя, а в більшості організмів — ще й плоідністю клітин, з яких побудоване тіло. Чергування поколінь відбувається лише в еукаріотичних організмів у яких відбувається мейоз, є статевий процес і запліднення. Таким чином, складний життєвий цикл — не один, а, щонайменше два, а в багатьох випадках і більше онтогенезів, оскільки містить у собі дві і більше генерацій організмів, що відрізняються способом розмноження.

**Життєві цикли різних груп організмів. Чергування поколінь в одноклітинних еукаріотів.** У прокаріотів і більшості видів одноклітинних еукаріотів життєві цикли досить прості. Вони, як і онтогенез, розпочинаються утворенням нової клітини й закінчуються її поділом. Однак у низці груп паразитичних найпростіших, зокрема споровиків, і багатьох одноклітинних водоростей, наприклад у хламідомонади, життєвий цикл проходить з чергуванням поколінь.

**Вищі рослини: перехід від гаплоїдно-диплоїдного до диплоїдного життєвого циклу.** Життєві цикли вищих рослин — це чергування двох поколінь організмів: гаплоїдного багатоклітинного *гаметофіта* і диплоїдного *спорофіта*. На гаметофітах розвиваються статеві органи *гаметангії*, у яких мітозом утворюються гамети. Зливаючись, останні дають початок диплоїдному поколінню організмів. На стадії спорофіта шляхом мейозу утворюються гаплоїдні спори (*споровий мейоз*), з яких знову утворюється гаметофіт. При цьому в життєвому циклі таких вищих рослин як *мохоподібні* явно домінує гаплоїдна стадія. Недовговічний спорофіт розвивається на гаметофіті (мал. 3.18).

У *плаунів, хвощів, папоротей* переважає диплоїдна стадія спорофіта. У *насінних рослин* гаметофіт (пилкове зерно і зародковий мішок) редукований і вважається частиною спорофіта, а тому не є самостійним організмом. Таким чином, у голонасінних і покритонасінних рослин життєвий цикл відбувається без чергування поколінь і тільки на диплоїдній фазі розвитку.

**Складні життєві цикли тварин** є чергуванням поколінь диплоїдних організмів. На відміну від рослин і грибів, у яких гаплоїдна фаза зазвичай представлена



окремим поколінням організмів, у тварин вона зведена до стадії гамет. При цьому статеві клітини утворюються шляхом мейозу, який називають гаметним. Тому складні життєві цикли тварин можуть бути пов'язані лише із чергуваннями поколінь диплоїдних організмів, які відрізняються одне від одного способом розмноження. Більша частина видів тварин мають простий життєвий цикл, що розпочинається зиготою, а закінчується статевим розмноженням. Тільки у примітивних і найчастіше паразитичних представників цього царства збереглися складні життєві цикли.

Чергування статевого та нестатевого розмноження властиве кишковопорожнинним. При цьому стадія поліпа є нестатевою фазою життєвого циклу, під час якої розмноження відбувається шляхом брунькування, а медузоїдна — статевою. Складний життєвий цикл із зміною нестатевого і статевого розмноження також властивий окремим групам стрічкових червів, зокрема *ехінококу*, який на личинковій стадії розмножується шляхом фрагментації фіни, а у дорослому стані в остаточному хазяїні — статевим шляхом (мал. 3.17).

Другим різновидом складного життєвого циклу, характерного тільки для тварин, слід вважати чергування амфіміктичної (нормальної) і партеногенетичної форм статевого розмноження. Цей тип життєвого циклу властивий усім сисунам. І в цьому випадку амфіміктичне розмноження відбувається в остаточному хазяїні, яким є хребетні тварини, тоді як личинки відтворюються партеногенетичним шляхом у тілі червононогих молюсків, котрі є їх проміжними хазяями.

**Складні життєві цикли — чергування поколінь організмів, що відрізняються будовою і розмноженням, властиві деяким паразитичним найпростішим, грибам, більшості водоростей, багатьом вищим рослинам і лише деяким групам багатоклітинних тварин. Причому скрізь, крім представників царства Тварини, відбувається чергування гаплоїдної і диплоїдної фаз, причому гаметний спосіб розмноження змінюється споровим. У багатоклітинних тварин гаплоїдна фаза зберігається тільки на стадії гамет, спори відсутні, а чергування поколінь пов'язане тільки з особливостями розмноження.**

### ***Перевірте себе***

1. У чому полягають принципові відмінності таких понять, як *онтогенез і життєвий цикл*? 2. У чому полягають особливості життєвого циклу рослин? 3. У чому полягають особливості життєвого циклу тварин?

## **§ 63. РЕГЕНЕРАЦІЯ. ЕМБРІОТЕХНОЛОПІ І КЛОНУВАННЯ**

***Терміни і поняття:*** клітинне диференціювання; тотипотентність; клітинна терапія; регенерація; клонування; близнюки; ембріотехнологія.

**Поняття тотипотентності.** Будь-який організм, що складається з мільярдів різних за будовою і функціями клітин, походить від однієї заплідненої яйцеклітини — зиготи. Це означає, що з однієї неспеціалізованої дуже великої клітини спочатку шляхом дроблення утворюються сотні таких самих неспеціалізованих дрібніших клітин, а потім у ході наступних поділів поступово змінюються їх форма й розміри і вони починають спеціалізуватися. З цих клітин утворюються зародкові листки, в яких відбувається подальша спеціалізація клітин, у результаті чого започатковуються ті або інші органи тіла й утворюється багатоклітинний організм.

Усі ці послідовні етапи індивідуального розвитку є наслідком **клітинного диференціювання** — утворення з однієї батьківської клітини величезної кількості різноманітних за будовою та функціями так званих спеціалізованих клітин. В основу цього процесу покладений механізм реалізації спадкової інформації, який полягає в тому, що на різних етапах розвитку організму в тих чи інших його клітинах активними є різні групи генів.

Властивість зиготи або інших клітин давати початок новому організму називають **тотипотентністю**. Справа в тому, що яйцеклітина не просто має повний набір генетичного матеріалу (ним володіє кожна клітина), а, на відміну від соматичних клітин, в яких одні гени активні, а інші репресовані, у зиготі всі гени зберігають потенційну активність. У багатьох просто організованих багатоклітинних тварин і деяких рослин клітини зберігають тотипотентність у дорослому стані організму.

Саме з тотипотентності клітин витікає здатність певних організмів до вегетативного розмноження. Вегетативне розмноження зазвичай властиве грибам, водоростям і багатьом видам насінних рослин. У тварин розмноження частинами свого тіла у природних умовах трапляється лише у досить низькоорганізованих істот — губок, кишковопорожнинних, плоских і багатощетинкових червів.

Клітини зародків ссавців на стадії бластули втрачають властивість тотипотентності, перетворюючись у **плюропотентні**. З них можуть формуватися різні клітини, тканини і органи, але новий організм утворитися вже не може. Невелика кількість таких клітин зберігається в дорослому організмі людини — це **стовбурові клітини**.

У наш час використання стовбурових клітин або їх продуктів у медицині, що дістало назву **клітинної терапії**, вважають перспективним способом подолання наслідків багатьох дуже важких хвороб: злоякісних новоутворень, порушень функцій імунної системи, патологій обміну речовин тощо. При цьому роль цих клітин полягає не в лікуванні як такому, а у відновленні функцій кісткового мозку, крові та імунної системи пацієнта після проведення лікування.

Деякі дослідники вважають, що із стовбурових клітин можна буде створювати тканини й навіть вирощувати цілі органи для трансплантації замість донорських органів. Головна перевага цього підходу полягає в тому, що ці органи можна виростити з клітин самого пацієнта, і після пересадки їх не відторгатиме імунна система.

**Регенерація як наслідок тотипотентності клітин.** У кожному організмі протягом життя повсякчас відбуваються процеси відновлення частин або органів тіла. У людини, наприклад, постійно відроджується зовнішній шар шкіри. Птахи скидають старе пір'я й відрощують нове. Звірі змінюють шерстний покрив. У листопадних дерев навесні виростає нове листя. Усі тварини і рослини можуть загоювати рани, а деякі здатні навіть заново «відбудовувати» втрачені органи. Усі ці процеси, пов'язані з відновленням організмом свого тіла, називають **регенерацією**.

Чим організм простіший за своєю будовою, тим більше в нього виражена здатність до регенерації. Так, гідра або планарія можуть з легкістю відродити організм з крихітної частки тіла. Такою самою властивістю володіють і багато видів рослин. У *бегонії*, наприклад, нова рослина може відновитися зі шматочка листка, а троянда чи смородина може перетворитися на кущ з невеличкого пагона з двома листками.

Хребетні тварини такими феноменальними здібностями не володіють, однак можуть відновити певні частини свого тіла. Риби без проблем регенерують плавці або луску, хвостаті амфібії — кінцівки, ящірки — хвіст. У ссавців здатності до реге-

нерації не втратили тільки тканини, в яких постійно відбуваються клітинні поділи, — сполучна та епітеліальна. Тому в людини регенерує шкіра й печінка, зростаються кістки, але виростити не те, щоб ногу, а й навіть новий палець не вдається.

**Клонування у природі.** Досить часто у природі трапляється клонування — процес утворення генетично ідентичного потомства шляхом нестатевого розмноження або партеногенезу. Воно властиве майже всім одноклітинним організмам і тим, що розмножуються вегетативно, партеногенетичним рослинам і тваринам, розвиток яких починається з незаплідненої яйцеклітини (яйцеклітини у таких організмів утворюються з порушеннями мейозу, а тому вони диплоїдні або триплоїдні).

Але природа різноманітна, і тому навіть у ссавців, зокрема в людини, як виняток, може відбуватися нестатеве розмноження й клонування. Таким винятком є однайцеві **близнюки**, які розвиваються з однієї заплідненої зиготи — тому їх ще називають *монозиготними*. Генетично вони абсолютно ідентичні, належать до однієї статі. Отже, за всіма критеріями їх правильно вважати клоновими організмами.

Однак у 75 % випадків близнюки людей — *різноюйцеві (полізиготні)*, оскільки походять від різних зигот. Вони можуть бути однієї або різних статей, а за своїм генетичним складом ідентичні у середньому на 50 %.

**Штучне клонування.** Нині мікрохірургічна техніка досягла таких висот, що без особливих труднощів удається поділити ембріон ссавця на стадії дроблення на кілька частин, з яких можна виростити нові організми. Для цього слід зробити кілька маніпуляцій. Спочатку ембріон на ранній стадії розвитку необхідно виїняти з материнського організму, мікрохірургічним шляхом поділити його на кілька частин, а потім або підсадити — *імплантувати* у слизову оболонку матки, або у разі відсутності підходящого реципієнта, до слушної нагоди заморозити у рідкому азоті за температури  $-190^{\circ}\text{C}$ . Дослідження *кріобіологів* — вчених, які досліджують дію на організм низьких температур, показали, що за наднизьких температур 92 % ембріонів зберігають життєздатність. Згодом їх можна успішно імплантувати в матку, створивши у такий спосіб клон. Різноманітні мікрооперації на ембріонах з їх наступним підсадженням у жіночий організм з метою виростити нормальний організм, дістали назву ембріотехнології. Ембріотехнології широко застосовуються під час розведення цінних порід тварин, а також у медицині у ході лікування жіночої безплідності.

Для всіх багатоклітинних організмів характерна регенерація — властивість обновляти або відновлювати після травм частини свого тіла. Регенераційні процеси дуже легко відбуваються у низькоорганізованих тварин і більшості рослин, в яких соматичні клітини навіть зберігають тотипотентність — здатність давати початок новому організму. Високоорганізовані тварини, зокрема хребетні, можуть відновлювати тільки деякі частини свого тіла або обновляти клітини окремих тканин.

### *Перевірте себе*

1. Що означає явище тотипотентності? 2. Які властивості мають стовбурові клітини? 3. Чим відрізняються регенераційні процеси примітивних і високоорганізованих тварин? 4. Як утворюються монозиготні близнюки? 5. У яких організмів у природних умовах розмноження відбувається шляхом клонування? 6. Що собою являє процес штучного клонування у хребетних тварин?

## § 64. ГОМЕОСТАЗ ІНДИВІДУАЛЬНОГО РОЗВИТКУ.

*Терміни і поняття: гомеостаз розвитку; критичні періоди ембріогенезу; вади розвитку.*

**Що таке гомеостаз розвитку.** Індивідуальний розвиток особин кожного виду має чітку генетично закріплену програму. Лише організми, що її реалізували, мають усі шанси вирости, дозріти й залишити численне потомство. Властивість організмів виконувати програму онтогенезу з мінімальною кількістю помилок називається **гомеостазом розвитку**. Проте із зовні нормальних зигот досить часто розвиваються неповноцінні організми. Виникає запитання: з чим це пов'язано?

Насамперед, даються взнаки різні генетичні порушення, викликані мутаціями на рівні хромосом або окремих генів у материнській або батьківській гаметах.

Порушення індивідуального розвитку може спричиняти й так званий **середовищний стрес** — різні зовнішні фактори, що сильно діють на організм. Це не тільки фізичні впливи на організм, котрий розвивається (різка зміна температури, іонізуючі опромінення; нестача кисню), а й хімічні агенти. Для людей найбільшу небезпеку становлять не стільки токсичні речовини, які пасивно потрапляють у плід з навколишнього середовища, скільки лікарські препарати, які використовує жінка під час вагітності. Великий ризик для організму, що розвивається, являють різні вірусні й бактеріальні інфекції.

**Критичні періоди ембріогенезу людини.** У момент максимальної інтенсивності процесів розвитку зародок стає дуже сприйнятливим до негативних середовищних впливів. Саме тоді ймовірність порушення програми розвитку організму є найбільшою. Тому ці періоди розвитку зародка називають **критичними періодами ембріогенезу**.

Перший критичний період розвитку людського ембріона припадає на перші два тижні. У цей період формується бластула. Якщо негативний вплив на організм матері або на ембріон досить сильний, зародок найчастіше гине й виводиться з організму матері. Згідно з науковими даними, частота природного переривання вагітності на цьому терміні становить близько 40 % від усіх вагітностей, що відбулися.

Другий критичний період внутрішньоутробного розвитку організму триває від 20-го до 70-го дня після запліднення. Вважають, що це — час максимальної вразливості зародка. Період ембріогенезу від моменту імплантації зиготи в стінку матки до 12-го тижня є ключовим у розвитку людини. У цей час відбувається закладання й формування всіх життєво важливих органів. Тому в разі впливу на ембріон так званих **тератогенних** факторів можуть виникнути різні аномалії, або, як їх ще називають, **вади розвитку** — відхилення від нормальної будови або функціонування організмів, що виходять за межі норми реакції. Це не лише різні фізичні вади розвитку, а й, найчастіше, фізіологічні аномалії, пов'язані з порушенням обміну речовин.

До тератогенних факторів розвитку людського ембріона відносять такі: різні ендокринні захворювання матері, насамперед, цукровий діабет; температурні або іонізуючі впливи; різноманітні хімічні речовини, в тому числі медикаменти, алкоголь; деякі інфекції, серед них ураження одноклітинним паразитом *токсоплазмою* і вірусом, що спричиняє захворювання на *краснуху*.

Після 12 тижнів розвитку ембріон набуває «людського вигляду» і з цього моменту уже називається **плодом**. Період розвитку, який називається плодовим, триває

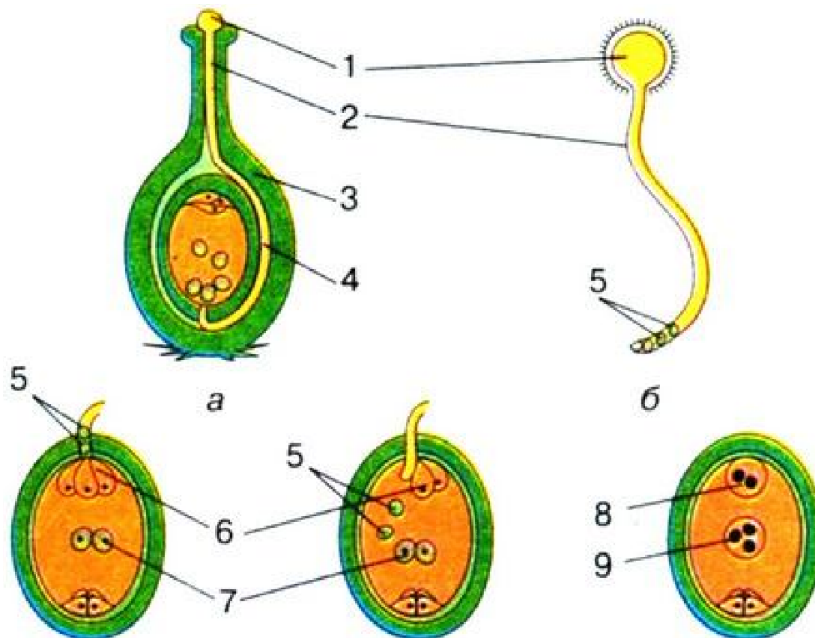
від 12-го тижня до моменту народження. У цей час відбувається дозрівання організму — формуються нові тканини й органи. Ці процеси супроводжуються швидким ростом плоду. Незважаючи на те, що різні фактори все ще можуть впливати на внутрішньоутробний розвиток дитини, їх дія уже не викликає вади розвитку.

Третій критичний період — пологи — небезпечний для майбутньої людини через можливі травми немовляти, насамперед головного мозку. Ураження головного мозку може спричинити **дитячий церебральний параліч**. Це захворювання зазвичай проявляється ще у ранньому дитинстві, характеризується руховими порушеннями. У таких хворих спостерігаються паралічі, слабкість м'язів, порушення координації, мимовільні рухи.

**Процес індивідуального розвитку іноді супроводжується збоями в реалізації програми онтогенезу в результаті порушеннями генетичного апарату, або негативного впливу із зовні. Тоді спостерігаються різного роду відхилення — вали розвитку. Це не тільки помітні відхилення від нормального фенотипу, а й різні порушення метаболізму та функціонування організму. Особливо небезпечні зовнішні негативні впливи на розвиток майбутньої людини у перші 12 тижнів — період ембріогенезу, коли відбувається формування органів.**

### *Перевірте себе*

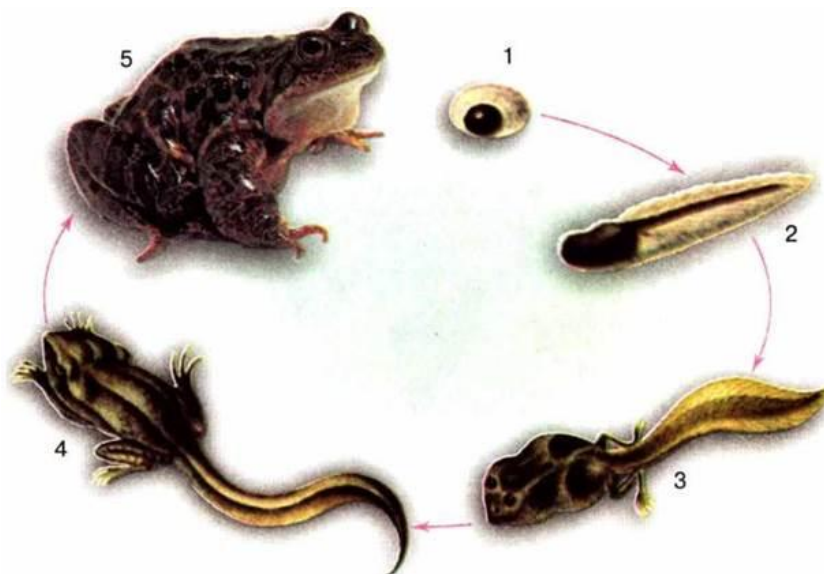
1. Яким чином порушення генетичного апарату призводять до порушення програми розвитку? 2. Який час розвитку ембріона вважають першим критичним періодом? 3. До чого може призвести вплив тератогенних речовин у перші 12 тижнів вагітності жінки? 4. Яка основна причина дитячого церебрального паралічу?



Мал. 3.13. Подвійне запліднення у квіткових рослин: а — поздовжній розріз маточки; б — проростання пилкового зерна; в — проникнення пилкової трубки в зародковий мішок; г — зародковий мішок після запліднення: 1 — проростає пилкове зерно; 2 — пилкова трубка; 3 — зав'язь; 4 — зрілий зародковий мішок; 5 — спермії; 6 — яйцеклітина; 7 — полярні ядра, що утворюють полярне тіло; 8 — зигота; 9 — триплоїдне ядро ендосперму.

Максимальна тривалість життя різних видів хребетних, років

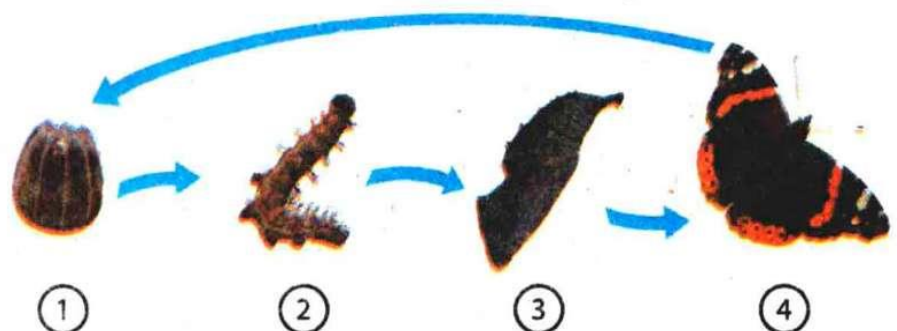
Ссавці	Полярний кит	210
	Людина	122
	Африканський слон	86
	Шимпанзе	75
	Собака	34
	Білка	16
	Миша хатня	4
Птахи	Гриф	118
	Лебідь	70
	Голуб	23
	Ластівка	9
	Колібрі	4
Плазуни	Галапагоська черепаха	177
	Нільський крокодил	68
	Ящірка прудка	8—10
Риби	Осетер	160
	Сом	60
	Карась	15
	Гупі	3



Мал. 3.14. Метаморфоз жаби — типовий приклад непрямих розвитку.

1 — ікра; 2,3 — різні фази розвитку пуголовка; 4 — молода жаба, 5 — доросла особина

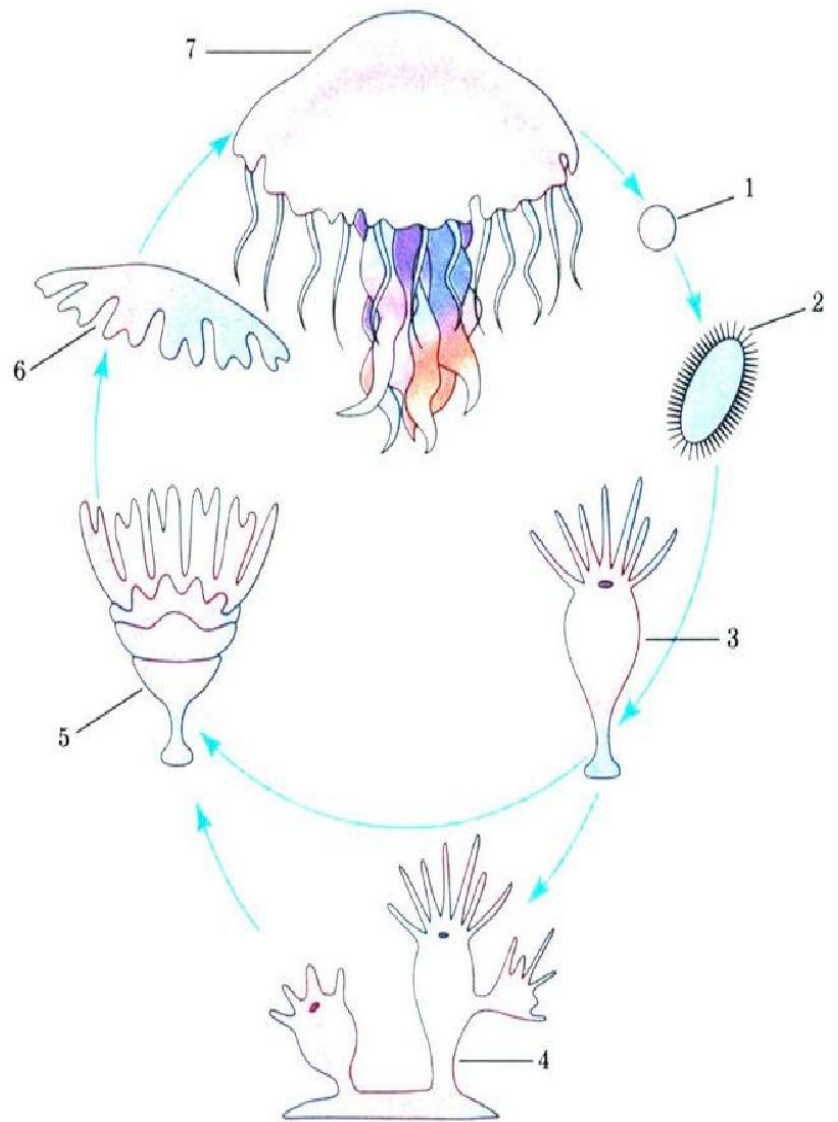
- Схема розвитку комах (непрямий розвиток метелика):
- 1 — яйце (збільшено)
  - 2 — червоподібна личинка (гусінь)
  - 3 — лялечка
  - 4 — дорослий організм



Мал. 3.15. Непрямий розвиток метелика



Мал. 3.16. Прямий розвиток птахів: 1 – синиці, 2 - перепела.



Мал. 3.17. Складний життєвий цикл тварин на прикладі сцифоїдних кишковопорожнинних: 1 — яйце; 2 — личинка; 3 — зрілий поліп; 4 — нестатеве розмноження; 5 — статеве розмноження; 6 — незріла медуза; 7 — зріла медуза.



Мал. 3.18. Життєвий цикл папороті; 1 — спорангій; 2 — стадія чотирьох спор; 3 — молодий гаметофіт; 4 — зрілий гаметофіт; 5 — антеридій; 6 — архегоній; 7 — сперматозоїд; 8 — яйцеклітина; 9 — зигота; 10 — молодий спорофіт; 11 — зрілий спорофіт; 12 — спорангій.

## Розділ IV

# НАДОРГАНІЗМОВІ РІВНІ ОРГАНІЗАЦІЇ ЖИТТЯ

### ТЕМА 1.

## ОРГАНІЗМИ І СЕРЕДОВИЩЕ. ПОПУЛЯЦІЇ ТА ЕКОСИСТЕМИ

### § 65. ЕКОЛОГІЯ ЯК НАУКА, ЇЇ ПРЕДМЕТ ТА ЗАВДАННЯ. СЕРЕДОВИЩЕ ІСНУВАННЯ

*Терміни і поняття: екологія; аутоекологія; демекологія; синекологія; бентос; планктон; нейстон.*

**Що таке екологія.** Термін *екологія* запропонував у 1866 р. німецький біолог *Ернст Геккель* (1834—1899), сформулювавши його у такий спосіб: «під екологією ми розуміємо загальну науку про взаємовідносини організмів з навколишнім середовищем, куди ми відносимо всі умови існування».

**Предмет і завдання екології.** Головним об'єктом екологічних досліджень є природні комплекси живих організмів і середовища їх життя. Об'єктом вивчення екології є і людина, і її діяльність.

Виходячи з того, що жива матерія має кілька рівнів організації, предметом екологічних досліджень є: на організменому рівні — *питання взаємодії середовища з окремими особинами*; на популяційно-видовому — *взаємодія сукупності особин одного виду, що живуть на певній території, між собою і з довкіллям*; на біосферно-біоценотичному — *угруповання різних видів, їх взаємодія один з одним і з середовищем життя*.

Тому в екології зазвичай виділяють такі основні напрями: **аутоекологія**, що досліджує зв'язки окремого організму або виду організмів з навколишнім середовищем; **демекологія** (популяційна екологія) — вивчає структуру та динаміку популяцій окремих видів; **синекологія**, що вивчає життєдіяльність багатовидових угруповань тварин, рослин і мікроорганізмів у середовищі їх життя — лісах, річках, морях.

За завданнями, які постали перед сучасною екологією, її можна поділити на загальну і прикладну.

*Загальна екологія* — розділ біологічної науки, який досліджує загальні закономірності взаємин живих організмів та їх середовища життя. У її завдання входить вивчення механізмів пристосування організмів до середовища існування, оцінка біологічної продуктивності і динаміки чисельності популяцій, розробка теорії стійкості і зміни екологічних систем.

*Прикладна екологія* займається розв'язанням важливих практичних завдань, що регулюють відносини людини і природи, зокрема: складання прогнозів і оцінка негативного впливу діяльності людини на природу, збереження і раціональне використання природних ресурсів; розробка інженерних, економічних, правових і соціальних заходів, покликаних зменшити тиск людини на природу, відрегулювати їх взаємини.



**Що таке середовище життя.** Середовище життя — це частина природи, яка оточує живі організми і справляє на них прямий або непрямий вплив. У середовище життя входять не тільки різні фізичні і хімічні (абіотичні) компоненти, а й живі організми свого або іншого виду — біотична складова. Із середовища живі істоти дістають усе необхідне для життя (речовину та енергію) і в нього ж виділяють продукти свого метаболізму. За особливостями умов існування розрізняють три основних типи середовища життя.

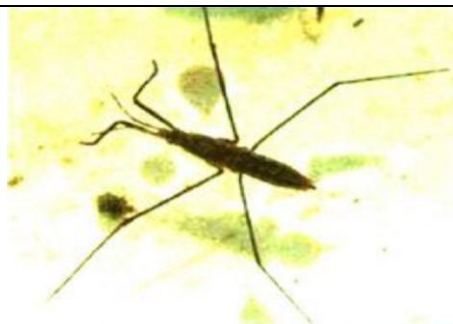
**Наземне середовище життя** — це поверхня суходолу. Тут живуть організми, які розмножуються і розвиваються або безпосередньо на поверхні землі або на рослинах, у тому числі й деревах. Але при цьому вони можуть пересуватися чи полювати у воді або повітрі.

**Водне середовище життя** включає не тільки океани, моря, річки, озера тощо, а й калюжі, порожнечі та капіляри ґрунту, заповнені водою. Для паразитичних найпростіших і багатьох бактерій середовищем життя є цитоплазма клітин багатоклітинних організмів. Ті, хто живуть на дні водойм, утворюють угруповання організмів, яке називають **бентосом**, в товщі води — **планктоном**, на поверхні — **нейстоном** (мал. 4.1, 4.2). Вода є первинним середовищем життя, тут воно зародилося, звідси вийшло на суходіл.

Найбільш специфічним є **підземне середовище життя**. Для нього характерна висока щільність, дефіцит кисню й відсутність світла. У таких умовах можуть жити лише деякі організми. Це головним чином бактерії, а також гриби й окремі види тварин: личинки комах, дощові черви, безногі земноводні та деякі ссавці.



Мал. 4.1. Мікроскопічні водорості — головна складова фітопланктону.



Мал. 4.2. Клоп-водомірка — класичний представник організмів, що входять до складу нейстону.

Сучасна екологія — наука про відносини організмів з іншими організмами та середовищем їх життя — є не тільки найважливішим напрямом сучасної біології, а й міждисциплінарною наукою, яка досліджує найскладніші проблеми взаємодії людини з навколишнім середовищем. Екологічні проблеми планетарного масштабу призвели до «екологізації» природничих, технічних і гуманітарних наук, серед яких виникли: інженерна екологія, соціальна екологія, сільськогосподарська екологія, космічна екологія тощо.

### *Перевірте себе*

1. Що таке екологія і що є предметом її вивчення? 2. Які завдання постали перед загальною, а які — перед прикладною екологією? 3. У чому головна відмінність водного та наземного середовищ життя?

## §66. ЕКОЛОГІЧНІ ФАКТОРИ ТА ЇХ ВПЛИВ НА ЖИВІ ОРГАНІЗМИ

*Терміни і поняття: біотичні, абіотичні й антропогенні екологічні фактори; груповий ефект; закон лімітуючого фактора; закон толерантності; коменсалізм; мутуалізм.*

**Що називають екологічними факторами.** Все, що оточує живі організми, є *середовищем існування*, а окремі його компоненти, які безпосередньо або не прямо впливають на живі організми, є **екологічними факторами**. Умови середовища, що впливають на життя організмів, зазвичай поділяють на три великі групи: біотичні, абіотичні й антропогенні фактори.

**Як живі організми впливають один на одного.** **Біотичні фактори** — це найрізноманітніші форми впливу живих організмів один на одного та на середовище. Взаємини між організмами можуть бути прямими, але частіше мають замаскований, опосередкований характер.

Біотичні взаємодії можна поділити на внутрішньовидові й міжвидові.

Найбільш очевидними внутрішньовидовими відносинами є прямі конкурентні взаємини особин одного виду, що стосуються харчових ресурсів, притулку, місця для розмноження, боротьби самців за самку. До непрямих внутрішньовидових біотичних стосунків відносять, наприклад, так званий **груповий ефект**, згідно з яким живі організми можуть успішно жити й розмножуватися, лише перебуваючи у групі.

Міжвидові біотичні взаємодії набагато складніші й багатогранніші. Головними тут виступають **трофічні** зв'язки, суть яких можна сформулювати дуже просто: «хто, чим або ким і в який спосіб живиться». Трофічні зв'язки можуть бути прямими і непрямими.

Розрізняють й інші типи, як правило, безпосередніх міжвидових контактів особин або популяцій.

**Конкуренція** — це той випадок, коли, наприклад, особини одного або різних видів змагаються за один ресурс. Конкурентами цілком можна вважати *рибу, вовка й лисицю*: у них спільний об'єкт полювання — *заєць білий*.

**Хижацтво** — взаємини між двома однаковими за рівнем організації істотами, одна з яких активно полює (хижак), а друга є об'єктом цього полювання (жертвою). Найбільше хижих істот у царстві тварин. Вони трапляються навіть серед найпростіших і грибів. Останні живляться мікроскопічними личинками круглих червів. Є хижаки і серед рослин. Вони успішно приманюють комах (*росичка*). Хижих створінь немає тільки в надцарстві прокаріотів.

**Паразитизм** є формою ворожих стосунків організмів різних видів, один з яких (паразит), поселяючись на тілі або в тілі іншого (хазяїна), живиться за його рахунок і заподіює йому відчутну шкоду. Паразитичні форми життя зустрічаються серед бактерій, грибів, квіткових рослин (*омела, вовчок, рафлезія*), найпростіших, різних червів і членистоногих. На відміну від хижака, який відразу вбиває свою жертву, паразит використовує свого хазяїна дуже довго й найчастіше це не призводить до смерті хазяїна, оскільки в разі подібного результату може загинути і сам паразит.

**Коменсалізм** є взаєминами між особинами різних видів, які їм не шкодять, проте й не дають користі. Розрізняють кілька форм таких взаємин.

**Квартирантство** — співжиття організмів різних видів, за якого один організм використовує іншого як житло й джерело живлення без шкоди для партнера. Так,

рибка *гірчак* відкладає ікринки в мантийну порожнину двостулкових молюсків перлівниць і беззубок. Внаслідок цього ікринки, що розвиваються, захищені мушлею молюска, але їх присутність байдужа для хазяїна.

*Нахлібництво* є випадком, коли один вид тварини (коменсал) підбирає залишки їжі іншого — хазяїна, що дуже корисно для одного виду й абсолютно байдуже для іншого. Коменсалами є багато видів, що живляться падлом (гієни, грифи, ворони). А *риба-прилипала* прикріплюється своїм плавцем-присоскою до шкіри акул і живиться залишками її трапези.

Мутуалізм — рідкісний випадок взаємно корисного співжиття організмів різних видів. Яскравим прикладом цього є лишайники. Гіфи гриба постачають водорость водою і мінеральними речовинами, а водорость, здійснюючи фотосинтез, постачає грибу органічні речовини. Наочнішим прикладом мутуалізму є взаємини жуйних ссавців і деяких видів інфузорій, що живуть у їх кишечниках. У цьому випадку ні інфузорії ні ссавець не можуть обійтися один без одного.

**Дія на організми факторів неживої природи.** Абіотичні фактори — це впливи на організми неживої природи. Насамперед це різні *кліматичні*, а також *геологічні* (рельєф), *географічні* (грунт, течії, вітри) *фактори*, *фізичні* (радіація) і *хімічні агенти* (макро- і мікроелементи в ґрунті або у воді; газовий склад атмосфери) і навіть *екологічні катастрофи* (повені, пожежі). Кліматичні, фізичні та хімічні фактори впливають на організми безпосередньо, а геологічні або географічні опосередковано. Скажімо, близькість океану визначає вологий і м'який температурний режим прилягаючих до узбережжя територій.

Розглянемо основні кліматичні фактори й особливості їх впливу на живі організми.

Температуру, мабуть, слід вважати найважливішим кліматичним фактором, на який реагують усі без винятку організми. Від температури тіла залежить швидкість метаболізму. Чим вища температура, тим вища швидкість обміну речовин, росту, розвитку і дозрівання організму. Особливе значення має температура у зонах з холодним кліматом. Однак, як не парадоксально, більш критичною для життя організмів є верхня межа температур, ніж нижня.

Ще одним важливим фактором є енергія Сонця й освітленість. Сонячна енергія визначає не тільки температуру на поверхні Землі, а й є первинним джерелом енергії. Завдяки світловій енергії Сонця у рослин відбувається фотосинтез. Визначальним для життя організмів, особливо рослин, як правило, є нижній поріг освітленості.

Вода — ключова речовина живих систем. Кожна клітина у середньому на 80—85 % складається з води. Не випадково вологість середовища життя й, особливо, дефіцит прісної води — визначальний фактор для життя багатьох організмів на суходолі.

Як правило, у природі на організм діє не один якийсь, а кілька факторів. Дуже часто важлива їх комплексна дія. Наприклад, вплив високої температури на організми буде набагато відчутнішим у дуже вологому або, навпаки, дуже сухому середовищі, тобто за критичних показників вологості.

**Лімітуючі екологічні фактори. Закон лімітуючого фактора.** На будь-який живий організм у природі діє низка різних абіотичних факторів. Якщо взяти, наприклад, сосну, то її життєдіяльність визначають низька температура взимку і максима-

льна влітку, вологоємність, структура і хімічний склад ґрунту, кількість опадів, освітленість дерева, наявність і масовість паразитів та шкідників. Який з названих факторів найважливіший для життя рослини?

Виявляється, відповідь на це запитання дає **закон лімітуючого фактора** (мал. 4.3). Проводячи експерименти з мінеральним живленням рослин, німецький хімік Юстус Лібіх встановив, що врожай сільськогосподарських культур насамперед залежить від того необхідного рослині хімічного елемента, наявність якого в ґрунті є найменшою. Наприклад, якщо в ґрунті лише 20 % Фосфору від необхідної норми, Кальцію — 50 %, а Калію — 95 %, то низька продуктивність рослин на таких ґрунтах буде викликана нестачею фосфору. Отже, якщо його додати до ґрунту, то рослини почнуть швидко рости. А якщо додати скільки завгодно кальцію і калію, а фосфор залишити у колишній кількості, нічого не зміниться.



Відносно сосни ситуація з лімітуючим фактором виглядає таким чином. Дерево, що росте в тінистому лісі, насамперед потребує світла, тому скільки його не поливай, нічого не зміниться; на сухому піщаному ґрунті фактором, що обмежує процвітання, стане дефіцит води, а у болотистій місцевості — висока температура влітку.

Мал. 4.3. Унаочнення закону мінімуму — «бочка Лібіха». У процесі наповнення бочки вода починає переливатися через найкоротшу дошку, тому довжина інших дошок уже не має значення.

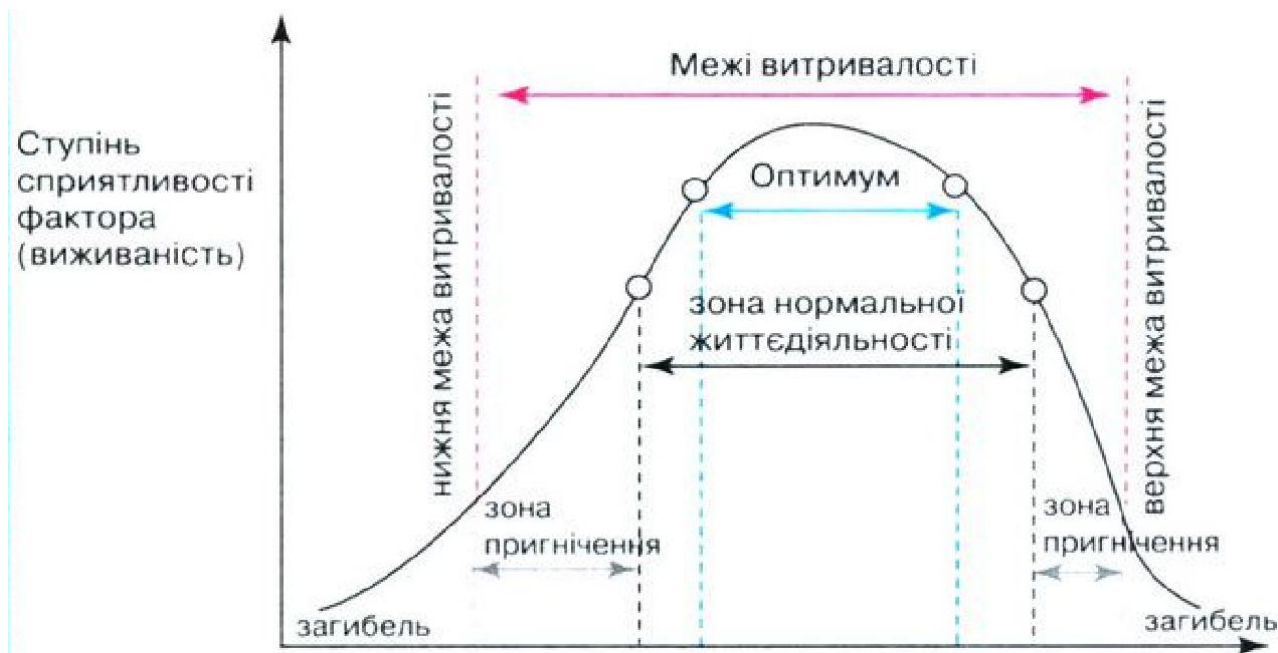
Закон лімітуючого фактора звичайно формулюють таким чином: *для організму або популяції, які перебувають у стабільному стані, найбільш значущим є екологічний фактор, що перебуває на своїй мінімальній межі. Збільшення дози цього фактора веде до швидкої зміни стану біологічних систем.*

**Закон толерантності** — принцип екології, згідно з яким *лімітуючим фактором, що визначає процвітання організму, може бути як мінімум, так і максимум екологічного впливу; діапазон між крайніми значеннями і визначає ступінь толерантності організму до даного фактора.*

Із закону толерантності випливає, що всі фактори середовища сприятливі за оптимального для даного організму рівня впливу. Цей рівень зазвичай близький до середнього значення фактора (мал. 4.4). У цьому випадку організм ніби не помічає дії фактора. Причому чим ширші межі дії будь-якого фактора, для нормальної життєдіяльності організму, тим вища його толерантність до цього фактора. Тому організми, що мають широкий діапазон толерантності до багатьох екологічних факторів, зазвичай поширені найбільше.

**Вплив людини на живі організми як група особливих екологічних факторів.** Діяльність людини вже давно стала глобальним екологічним фактором, що набув для всього живого на планеті такого самого значення, як температура, освітленість або вода. З одного боку, за своєю природою людина — біологічний вид, а тому її діяльність логічно розглядати як біотичний фактор. З іншого боку, вплив людини зовсім не такий, як інших живих істот. Людина не створює середовище існування, а руйнує його. Саме тому діяльність людини виділена в особливу групу **антропоген-**

них екологічних факторів. Це всі ті види діяльності людини, насамперед господарської, які впливають на природне середовище, змінюючи умови існування живих організмів.



Мал. 4.4. Наочна ілюстрація закону толерантності Шелфорда.

В останні десятиліття у зв'язку з бурхливим розвитком техніки і ростом чисельності населення уся планета зазнала негативного впливу людської діяльності. Спеціальні аналізи показали, що токсичні речовини — *інсектициди*, які використовуються для боротьби із шкідниками, тепер можна виявити у найбільш віддалених куточках земної кулі — в Антарктиді або на Північному полюсі. Викиди вуглекислого газу в атмосферу стали причиною парникового ефекту й призвели до початку глобальної зміни клімату на всій планеті. А масове використання фтор- і хлорорганічних сполук — фреонів — у холодильних апаратах спричинило різке збільшення озонових дірок, крізь які проникає дуже небезпечно для живих істот жорстке ультрафіолетове випромінювання.

Різноманітні умови середовища існування, що справляють вплив на живий організм, прийнято називати екологічними факторами. Їх традиційно поділяють на три групи: біотичні, серед яких головними є трофічні відносини, а також абіотичні та антропогенні.

Незважаючи на те що біологічні системи зазнають дії групи факторів, ключовими є ті, що перебувають на максимальній або мінімальній межі толерантності організмів. Такі фактори визначають стан біологічних систем і мають назву лімітуючих факторів.

### *Перевірте себе*

1. На які три групи поділяють екологічні фактори? 2. Які типи міжвидових взаємодій спостерігаються у природі? 3. Яким чином закон толерантності доповнює закон мінімуму? 4. Чому антропогенні фактори виділяють в особливу групу?

## § 67. ПОПУЛЯЦІЯ ТА ЇЇ ВЛАСТИВОСТІ. БІОЛОГІЧНІ АДАПТИВНІ РИТМИ

*Терміни і поняття: популяція; популяційний гомеостаз; сезонність життєвих явищ; структура популяції; чисельність популяції; сезонна і багаторічна динаміка чисельності; хвилі життя: біологічні ритми; біологічний годинник.*

**Поняття популяції.** Організми певного виду завжди прагнуть зайняти найбільш придатні для них місця проживання. Саме на таких ділянках ареалу концентруються особини, які утворюють **популяцію**. На практиці найчастіше популяцію визначають як ізольоване поселення організмів одного виду, прив'язане до конкретної території або акваторії.

Чим простіший організм і чим сильніша його залежність від умов існування, тим більшою мірою межі його розселення визначаються умовами середовища. І навпаки, чим розвиненіша, рухливіша й розумніша істота, тим більше значення під час формування популяції набуває ефект групи (поведінкові та соціальні фактори). Зазвичай межі популяцій чітко окреслені лише у нерухливих організмів — рослин або грибів.

**Репродуктивні відносини у популяціях.** Багато вчених, особливо генетики та еволюціоністи, ключовою властивістю популяції вважають можливість особин, які її складають, вільно схрещуватися одна з одною і навіть розглядають це як *головний критерій* популяції. Такі поселення особин одного виду, в яких самці і самки мають рівні шанси зустрітися у шлюбний період і залишити потомство, прийнято називати *панміктичними* популяціями. Природні популяції не бувають на 100 % панміктичними, оскільки в популяціях тварин і рослин існує певна вибірковість схрещувань.

**Структура популяції.** Кожна популяція складається з особин хоч і одного виду, але чимось унікальних, які відрізняються одна від одної: генотипами, розмірами, плідністю, віком, статтю. Причому в цій різноманітності особин існує певний порядок, який і називають *структурою популяції*.

Очевидно, що генетичну структуру популяції визначає спосіб розмноження її членів. Якщо репродукція здійснюється нестатевим шляхом або партеногенезом, то популяція являє собою клон або суміш кількох клонів. Якщо у популяції яйцеклітини одних особин запліднюють сперматозоїди інших, то кожна особина матиме унікальний генотип, навіть якщо в популяції тільки частина схрещувань є випадковими.

Важливим компонентом структурної організації популяції є співвідношення особин різного віку. Зазвичай у популяціях незрілих особин і особин молодшого віку завжди більше, ніж дорослих, а тим більше старих. Але буває й так, що популяції старіють. У таких популяціях пригнічене розмноження, що є ознакою їх неблагополуччя. Може бути й протилежна ситуація, коли у популяції майже не трапляються дорослі й старі особини. У промислових тварин така ситуація пояснюється масовим винищенням дорослих особин.

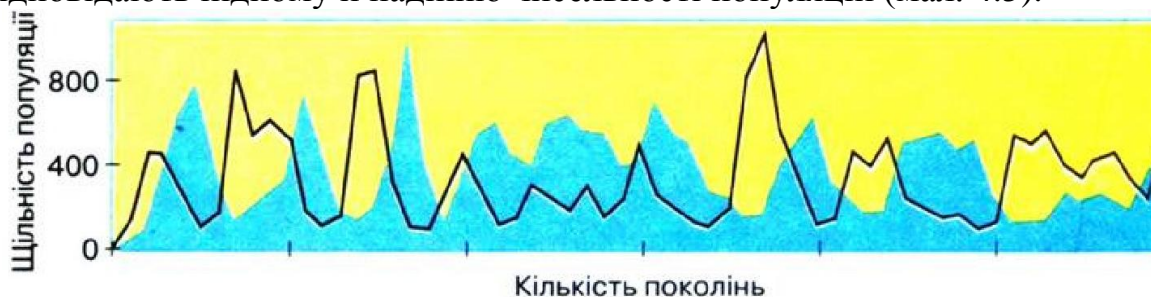
Ще одним показником популяційної структури є співвідношення статей. В ідеальних умовах співвідношення самок і самців має бути не рівним, а ледь зрушеним у бік збільшення частки самок. За такого співвідношення статеве розмноження буде найефективнішим. Не випадково приблизно таке саме співвідношення чолові-

ків і жінок спостерігається у репродуктивно зрілих частинах більшості популяцій людини. Коли тваринам не вистачає ресурсів, у їх популяціях зростає частка самців, якщо ж навпаки — самок. Адже кількість самок у популяції й визначає успіх розмноження. Ця залежність співвідношення статей і щільності й чисельності особин у популяції є важливою складовою *популяційного гомеостазу*, що забезпечує стабільність популяції.

**Популяційна динаміка та її причини.** Головною характеристикою будь-якої популяції є її чисельність, тобто кількість особин, які її складають. *Чисельність популяції* — дуже динамічний показник, що постійно змінюється за сезонами і роками.

Сезонні зміни чисельності мають місце у популяціях тварин, які живуть у тих частинах земної кулі, де відбувається зміна пір року. Тут спостерігається *періодизація життєвих явищ*, зумовлена тим, що одні сезони сприятливі для розмноження, а інші — ні. У цих зонах, насамперед в організмів, життєвий цикл яких становить кілька місяців (дрібних ракоподібних, багатьох комах, мишоподібних гризунів), відбувається *сезонна динаміка чисельності*. У результаті протягом сприятливого сезону відбувається один або кілька циклів розмноження, після кожного з яких популяція різко збільшує чисельність. У несприятливий для життя і розмноження зимовий період відбувається падіння чисельності й до весни популяція повертається в ті самі межі чисельності, які мала навесні попереднього року. Цей циклічний процес зміни структури популяцій повторюється щороку.

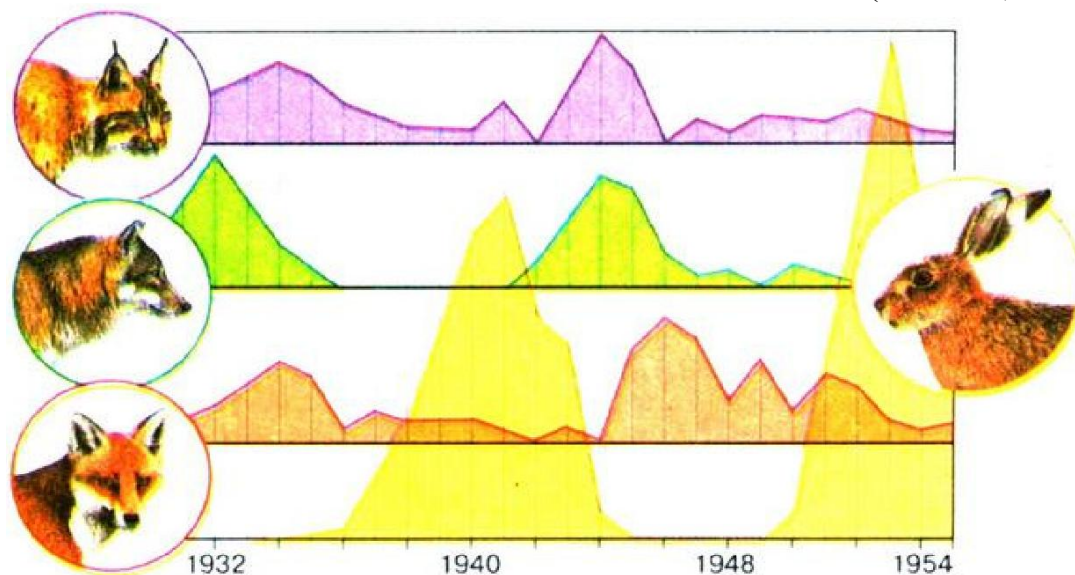
Не тільки пори року, а й різні роки відрізняються за своїми умовами. Рік з ранньою холодною весною й дощовим літом сприятливий для життя вологолюбних організмів, а з пізньою дружною весною і спекою влітку підходить для посухостійких теплолюбних організмів. У результаті в різні роки активно розмножуються ті або інші види організмів, а за дуже сприятливих умов відбуваються *спалахи чисельності* популяцій. У таких випадках кількість особин може зростати в сотні й тисячі разів. Очевидно, що роки зі сприятливими умовами змінюються несприятливими й за підйомом відбувається падіння чисельності популяцій. Ця особливість популяцій періодично рік у рік змінювати свою чисельність дістала назву *багаторічної динаміки чисельності*, її можна зобразити графічно у вигляді синусоїди, періоди якої відповідають підйому й падінню чисельності популяцій (мал. 4.5).



Мал. 4.5. Коливання чисельності жука-довгоносика (синій фон) і паразита-наїзника (чорна лінія) протягом 60 років

Уявімо собі: рік активного Сонця, підвищена сонячна радіація стимулює фотосинтез і високу продуктивність трави на луках. Трава — найкраща їжа для полівок. Очевидно, що в разі її надлишку полівки швидше ростуть і дозрівають, частіше розмножуються, причому в кожній генерації самки дають більше потомків, ніж зви-

чайно. Якщо до цього ще додасться й м'яка сніжна зима, в умовах якої вони не припиняють розмножуватися, то на початку літа відбудеться спалах їх чисельності. Оскільки полівки — це головний об'єкт живлення хижих птахів (сов, лунів, канюків) і звірів (ласок, горностаїв, лисиць), то слідом за збільшенням чисельності полівок обов'язково відбудеться зростання чисельності хижаків, які ними живляться. Зазвичай підйоми чисельності популяцій у багаторічній динаміці відбуваються з певною періодичністю. У полівок, наприклад, підйоми чисельності чергуються кожні 3—5 років, відповідно піднімається й падає чисельність хижаків (мал. 4.6).



Мал. 4.6. Динаміка чисельності зайця білого і хижаків (рисі, вовка і лисиці), здобиччю яких він є, протягом 20 років.

Відповідно до того, як змінюється чисельність популяції, перетворюється і її структура. У популяції, яка перебуває на підйомі чисельності, більшу частину становлять молоді особини, в ній зазвичай більше самців. У популяції, що перебуває у стані депресії, навпаки, переважають дорослі й старі особини і зазвичай більше самок.

Періодичні зміни чисельності популяцій та їх структури дістали назву *хвиль життя*. Особливо помітні хвилі життя у плодючих тварин, які швидко дозрівають, а саме у комах і гризунів.

**Адаптивні ритми популяцій і організмів.** Життя будь-якого організму складається з **біологічних ритмів** — повторюваних змін характеру його життєдіяльності. Розрізняють два типи біологічних ритмів. *Внутрішні ритми* засновані на періодичних фізіологічних процесах, що протікають усередині організму (дихання, серцеві скорочення тощо). В організмі людини, приміром, розрізняють не менш ніж 300 ритмічних процесів, які й утворюють *біологічний годинник* — здатність відчувати час.

Другу групу біологічних ритмів формують *адаптивні біологічні ритми*, виникнення яких пов'язане з необхідністю пристосовуватися до періодично змінюваних умов навколишнього середовища.

*Добові (циркадні) ритми*, пов'язані з пристосуванням організму до зміни дня і ночі, а тому в більшості видів мають 24-годинну циклічність. До циркадних ритмів відносять фази фотосинтезу в рослин, зміну сну й рухової активності у тварин, інтенсивність клітинних поділів.



**Місячні біоритми** пов'язані з фазами місяця, їх період відповідає місячному циклу (29,5 доби). Оскільки місячні ритми впливають на припливи й відпливи, то вони добре помітні у морських рослин і тварин, які живуть у припливній зоні (наприклад, відкривання й закривання мушлі у двостулкових моллюсків). Позначаються вони і на поведінці людей. Вже давно відзначено, що у період молодика зростає, наприклад, кількість серцевих нападів тощо.

Особливу роль у житті організмів помірної зони відіграють **сезонні ритми**. Причиною їх є не тільки різкі контрасти літніх і зимових температур, а й зміни довжини світлового дня. Саме цей фактор, а не висока чи низька температура навесні зумовлюють строки пробудження дерев після зими, а потім визначають період цвітіння й навіть плодоносіння. Подовження світлового дня взимку служить для багатьох звірів сигналом до початку гону, а його скорочення влітку для більшості перелітних птахів сповіщає: пора на південь. Реакція організму на тривалість світлового дня дістала назву **фотоперіодизму**.

**Популяція** — сукупність особин одного виду, що живуть на конкретній території — являє собою дуже динамічну систему. Ключовим показником будь-якої популяції є її чисельність, яка багато в чому залежить від факторів середовища й обов'язково змінюється залежно від сезону й за роками. В останньому випадку прийнято говорити про хвилі життя.

#### **Перевірте себе**

1. Що таке популяція? 2. Що ви знаєте про структуру популяції? 3. Що ви знаєте про хвилі життя? 4. Як формується біологічний годинник?

## **§ 68. ПОНЯТТЯ ПРО ЕКОЛОГІЧНУ СИСТЕМУ**

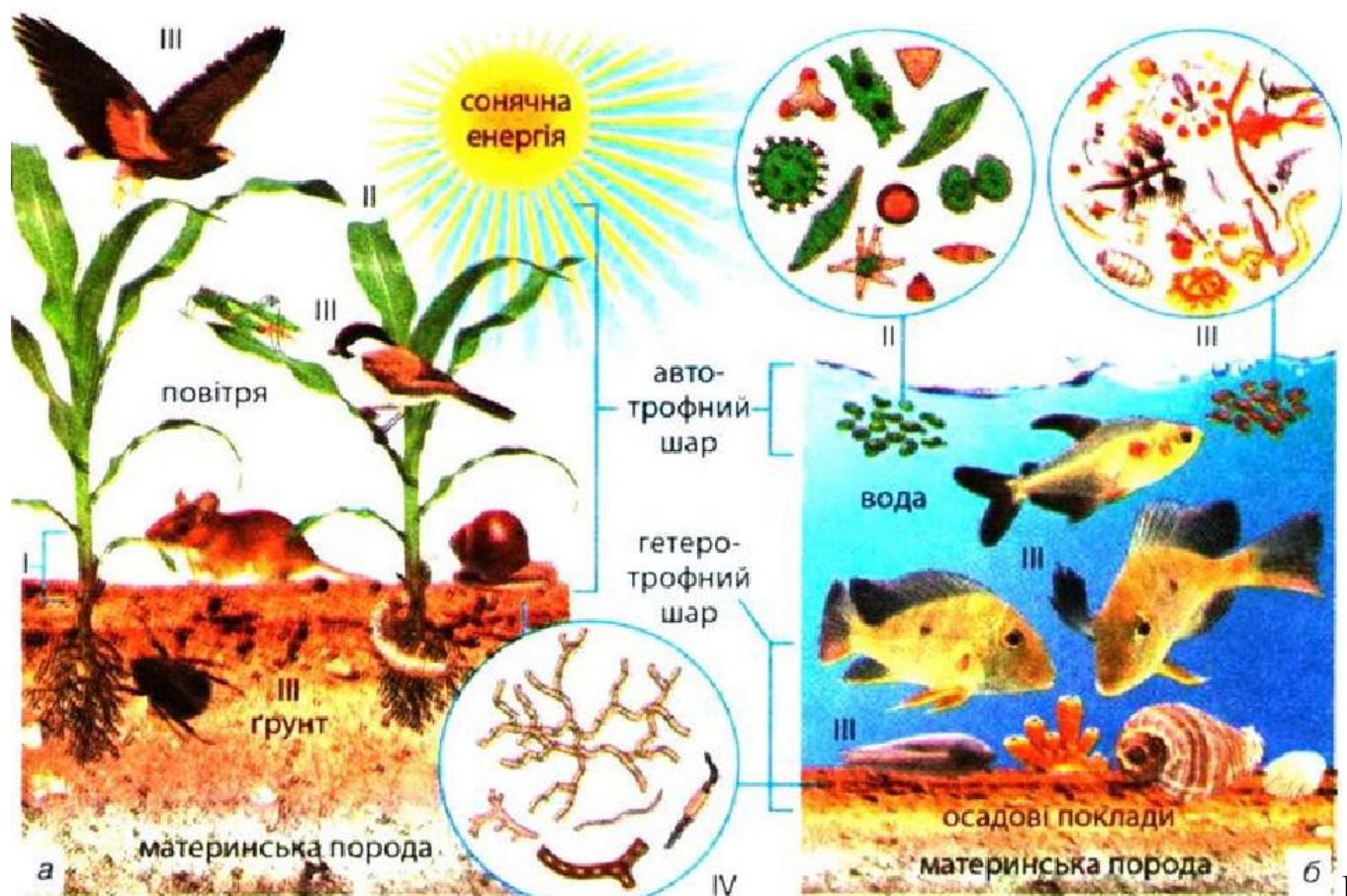
**Терміни і поняття:** екосистема; продуценти; консументи; редуценти; біоценоз; біотоп; біогеоценоз; біом; біота; біосфера; екологічна ніша; принцип конкурентного витіснення.

**Екологічна система, її складові.** Між популяціями різних видів організмів, які живуть у певних кліматичних, фізичних і хімічних умовах, виникають чітко структуровані закономірні зв'язки. Ці зв'язки організмів один з одним та з абіотичними компонентами середовища життя формують екологічну систему (екосистему) (мал. 4.7). **Є різні рівні організації екосистем: біогеоценоз, біом і біосфера.**

Будь-яка екосистема складається з таких компонентів:

- кліматичний режим, хімічні й фізичні характеристики середовища;
- неорганічні речовини (макроелементи і мікроелементи) та деякі органічні речовини, що формують гумус ґрунту;
- продуценти — виробники органічної речовини: автотрофні організми, головним чином зелені фотосинтезуючі рослини;
- консументи — споживачі органічної речовини: тварини, паразитичні гриби і бактерії, які споживають створену рослинами органічну речовину;
- редуценти — бактерії і гриби, котрі руйнують мертві тіла або відпрацьовану органічну речовину до стану простих неорганічних сполук (води, вуглекислого газу, оксидів сірки та ін.), які здатні засвоювати рослини.

Таким чином, будь-який досить великий за розмірами природний об'єкт: ліс, озеро, ставок, лука, сад, поле й навіть міський двір — це екосистеми, які складаються з абіотичної і біотичної частин. Біотична частина містить у собі *автотрофний* і *гетеротрофний* компоненти. *Важливою властивістю екосистем є їх здатність до самоорганізації, саморегуляції та саморозвитку.*



Мал. 4.7. Порівняння структури наземної (а) та водної (б) екосистем: I – абіотичні речовини (неорганічні та органічні); II – продуценти (вищі рослини на суходолі, одноклітинні водорості у воді); III – консументи; IV – редуценти

**Біогеоценоз як елементарна екосистема.** *Біотоп* — однорідна з огляду на абіотичні фактори ділянка суходолу або водойми. Історично складені угруповання популяцій різних видів тварин і рослин, прив'язані до одного біотопу, формують **біоценоз**, у якому встановлюються певні відносини. Разом біоценоз і біотоп утворюють **біогеоценоз**, яким може бути весь ліс або, наприклад, дубовий гай у сосновому борі; озеро в цілому або окремі його частини: прибережні зарості очерету, мілководдя з водною рослинністю чи глибини.

Як складові частини біоценозу зазвичай розглядають: *фітоценоз* — рослинний компонент, *зооценоз* — популяції тварин, *мікоценоз* — сукупність грибів і *мікробіоценоз* — різні бактерії, що живуть у межах даного біотопу.

Важливою особливістю біоценозу є його здатність до саморегуляції. Ця властивість автоматично встановлювати й підтримувати на постійному рівні біологічні показники характерна не лише для екологічних, а й будь-яких інших біологічних систем. На рівні біоценозу саморегуляція проявляється у тому, що, незважаючи на постійні зміни середовища і хвилі життя, *основні показники екосистеми* (її фізичні

розміри, кількість видів, продукція органічної речовини, яку вона дає) рік у рік залишатимуться досить стабільними.

**Просторова структура біоценозу.** Зазвичай життєвий простір біотопу не є просто площею на поверхні Землі. Він ще має і певний об'єм, оскільки особини одного виду розміщуються як за площею, так і за висотою. *За типом середовища і просторовою структурою розрізняють два типи екосистеми.*

У водних екосистемах використовується весь фізичний об'єм біотопу, і живі організми утворюють тут кілька тинів угруповань: з тих, що живуть на дні; з тих, що плавають у товщі води; з тих, що живуть на поверхні води чи у тілах водних рослин, які перебувають на поверхні води. Екологічні відносини у водних екосистемах вивчає наука *гідробіологія*.

У наземних екосистемах використовується насамперед поверхня ґрунту, а якщо фітоценози формуються за участю дерев, то утворюється кілька **ярусів** — горизонтів концентрації живих істот та слідів їх діяльності. Якщо взяти типовий широколистяний ліс, можна виділити такі яруси: перший — угруповання, що живуть безпосередньо у ґрунті та на його поверхні; другий — угруповання, які заселили високу траву та кущі; третій — угруповання, котрі уподобали крони дерев. У тропічних лісах ярусів значно більше. Чим більше ярусів у екосистемі, тим більше видів у ній живе і тим більше в ній організмів.

**Екосистеми високого рівня.** Більші за розмірами екосистеми ніж біогеоценози називають **біомами**. Останні включають усі пов'язані одна з одною екосистеми однієї природно-кліматичної зони. Біом — усі біогеоценози певного типу, що належать до території з конкретним типом рослинності, наприклад, виділяють біоми широколистяного лісу, тундри, сухого степу, вологого тропічного лісу (мал. 4.8). У межах території України виділяють чотири типи біомів: широколистяних лісів, степу, гірських лісів (Карпати) і середземноморської рослинності (Південний Берег Криму).

Часто в екології для позначення всієї сукупності об'єднаних спільним простором живих організмів користуються терміном **біота**.

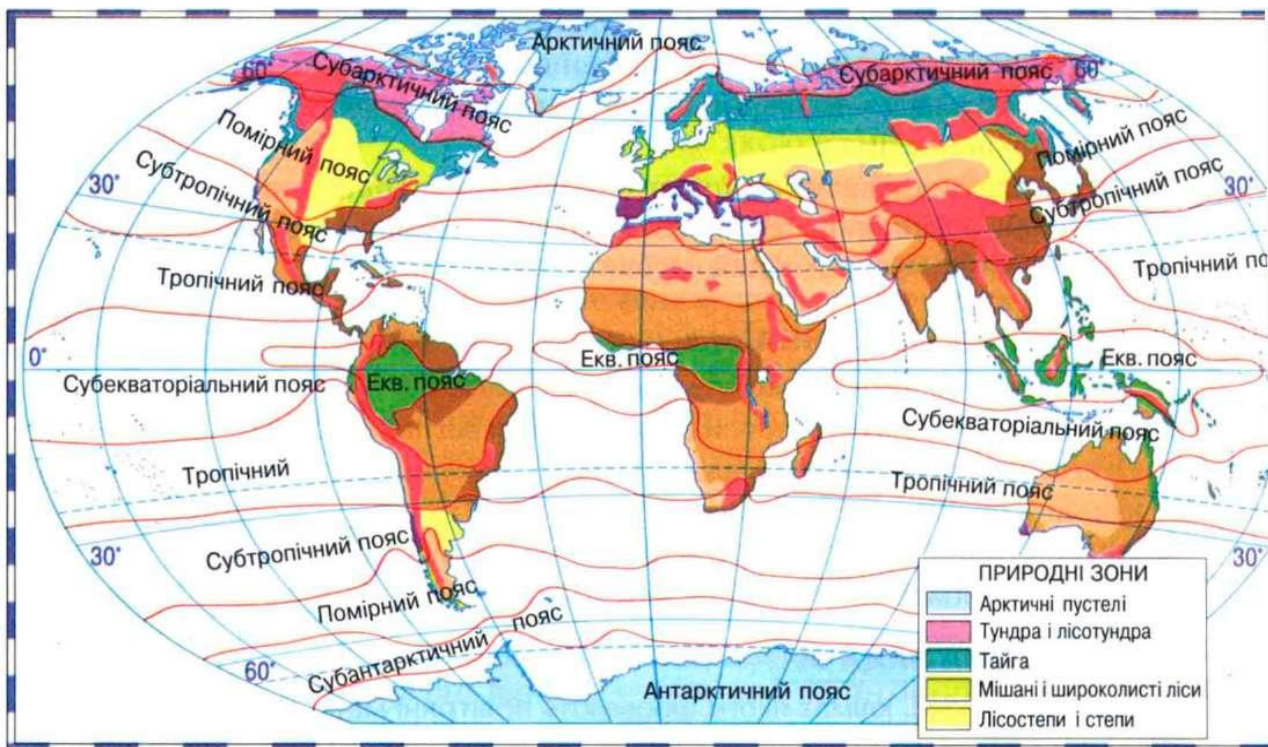
Біоми формують **біосферу**, яка є екосистемою найвищого рівня, тому її ще називають глобальною екосистемою Землі.

**Екологічна ніша.** Популяція кожного виду, що входить до складу біоценозу, займає певне місце — екологічну нішу. Насамперед, екологічна ніша є місцем, яке займає вид у трофічних відносинах, що склалися між видами в екосистемі. Якщо це автотрофний вид, то його місце визначається способом одержання енергії (*фототрофи і хемотрофи*) і тим, для яких організмів він є їжею. Якщо це гетеротроф, то його положення в екосистемі зумовлює те, чим він живиться і для кого сам є джерелом речовини та енергії.

Стосунки видів, які займають одну й ту саму екологічну нішу, визначає **принцип конкурентного витіснення**: *два види, що конкурують за той самий набір ресурсів, в умовах стабільності факторів середовища не можуть існувати разом нескінченно довго. У результаті один вид завжди здобуде перевагу над іншим і рано чи пізно витіснить його з даного біоценозу, якщо тільки слабший вид не перейде в іншу екологічну нішу.*

Наприклад, при утворенні спільних поселень інфузорій на штучному середовищі *інфузорія золотиста* настільки пригнічує *інфузорію туфельку*, що згодом

остання у пробірках зникає. Але можна добитися співіснування цих видів, постійно змінюючи умови існування у пробірках.



Мал. 4.8. Карта біомів світу

Оскільки у природі не існує стабільного середовища, більше того, навіть у межах одного біогеоценозу завжди можна знайти ділянки з різними комбінаціями екологічних факторів, то у будь-якій екосистемі потенційних ніш набагато більше, ніж в ній живе видів. Багато вчених навіть вважають, що кількість ніш у будь-якому біоценозі настільки значна, що наближається до нескінченності. У результаті кожний вид, якому підходять умови існування даної екосистеми, знайде в ній свою екологічну нішу. Тим більше, що *кожний вид є екологічно унікальним*. У нього не лише свої особливі вимоги до абіотичних факторів середовища, а й свої ритми життя, особливості живлення і розмноження.

Популяції різних видів організмів формують угруповання, які разом з абіотичними факторами середовища прийнято називати екологічними системами. За своїми розмірами екосистеми бувають кількох рівнів: елементарні екосистеми — біогеоценози, біоми — сукупності екосистем однієї кліматичної зони та біосфера — глобальна екосистема Землі.

Місце виду в екологічній системі прийнято називати екологічною нішею. У випадку стабільних умов існування види з близькими екологічними потребами конкурують, пригнічуючи один одного, тоді як у постійно мінливому й різноманітному за умовами середовищі навіть екологічно дуже близькі види можуть знайти свої окремі екологічні ніші.

#### *Перевірте себе*

1. З яких компонентів складається будь-яка екосистема? 2. Чому біогеоценоз цілком можливо назвати елементарною екосистемою? 3. Які типи біомів є на території України? 4. Чому в мінливому середовищі набагато менша конкуренція видів, ніж у постійному?

## § 69. ПОТОКИ РЕЧОВИНИ ТА ЕНЕРГІЇ, ЛАНЦЮГИ ЖИВЛЕННЯ І ТРОФІЧНІ РІВНІ

*Терміни і поняття: трофічний ланцюг; трофічна мережа; консументи першого, другого, третього і четвертого порядків; первинна і вторинна продукція; біомаса; екологічна піраміда; правило екологічної піраміди.*

**Ланцюги живлення і трофічні рівні.** Ключовий процес, що відбувається в екосистемах, — перенесення речовини та енергії. Цей потік спрямований від продуцентів до консументів, а потім — до редуцентів. Реально у природі перенесення речовини та енергії є просто поїданням одними організмами інших. При цьому відбувається певна послідовність об'єктів живлення і тих, хто їх поїдає, оскільки останні, у свою чергу, стають жертвами хижаків або хазяями паразитів. Усю цю послідовність живих організмів, що складається з ланок — видів рослин, тварин, грибів і бактерій, зв'язаних один з одним відносинами «їжа — споживач», називають трофічним ланцюгом.

*Звичайно між ланками трофічного ланцюга не має одиничних зв'язків, адже той самий вид рослин може бути об'єктом живлення різних видів тварин, а будь-який вид гризунів, наприклад хом'як, живиться рослинною і тваринною їжею. У результаті трофічний ланцюг перетворюється у складнішу структуру — трофічну мережу.* Таким чином, навіть найпростіше побудований харчовий ланцюг включає кілька трофічних рівнів:

- перший — зелені рослини (**продуценти**);
- другий — тварини, які живляться рослинами (**консументи першого порядку**);
- третій — хижаки, котрі поїдають рослиноїдних тварин (**консументи другого порядку**);
- четвертий і п'ятий, що трапляються не часто — хижаки, жертвами яких стають дрібніші хижаки (**консументи відповідно третього та четвертого порядків**).

**Трофічні ланцюги живлення.** Трофічні ланцюги поділяють на два типи: **ланцюги виїдання** (мал. 4.9) та **ланцюги розкладання** (мал. 4.10). Типовий трофічний ланцюг виїдання можна легко проілюструвати на прикладі пасовища. Його основу становлять автотрофні організми — трав'янисті рослини та їх насіння, якими живляться комахи, птахи, гризуни, копитні. Вони, у свою чергу, є об'єктами живлення сов, яструбів, тхорів, лисиць, вовків. Але чимало хижаків і самі стають об'єктами полювання: вовки часто поїдають лисиць, а пугачі добувають ласок і сов.

Дуже довгі ланцюги виїдання в океанічних екосистемах, де завжди є консументи четвертого порядку й можуть траплятися консументи п'ятого порядку. Основу цих ланцюгів також становлять автотрофні організми, але на цей раз — одноклітинні водорості, які плавають у товщі води (*фітопланктон*).

Вони є об'єктом живлення *зоопланктону*. Ці невеликі рачки, у свою чергу, є чудовою їжею для дрібної риби (хамси, шпротів). Ця рибка — їжа більших за розмірами хижих риб, наприклад оселедців, а ті, в свою чергу, — їжа ще більших хижих риб (акул, тунців), а також дельфінів і тюленів. Але й самі тюлені є головним об'єктом полювання косаток.

**Ланцюг розкладання.** Оскільки рослини, не з'їдені рослиноїдними тваринами, відмирають, у ґрунті, товщі води і на дні водойм утворюється *детрит* — дрібні частки мінералізованої органічної речовини, що залишилася від померлих організмів.



Ці крупинки стають їжею первинних *детритофагів* — бактерій, дощових червів, грибів, які самі є їжею для вторинних детритофагів — інфузорій, амеб, різних членистоногих, личинок комах. Вони, у свою чергу, стають трофічною базою для вторинних консументів.

Ланцюги розкладання поширені головним чином у лісах, проте відіграють певну роль і у водних екосистемах, особливо у водоймах з високим вмістом органічних речовин. Підраховано, що у масштабах Землі завдяки ланцюгам розкладання в колообіг включається до 90 % енергії та речовини, накопичених автотрофами, тоді як у колообіг за участю ланцюгів виїдання вводиться тільки 10 % енергії та речовини.

**Біологічна продукція.** Первинним джерелом речовини та енергії для будь-якої екосистеми є продуценти. На суходолі це — вищі рослини, у водному середовищі — нижчі (водорості). Саме на першому трофічному рівні створюється **первинна продукція** — органічна речовина, утворена в результаті фотосинтезу. Таким чином, первинна продукція являє собою масу синтезованої рослинами органічної речовини. Оцінюють первинну продуктивність швидкістю накопичення органічної речовини рослинами. При цьому одна частина первинної продукції йде на обслуговування самих рослин (в основному на дихання), а друга частина, так звана **чиста продукція**, стає доступною консументам. Органічні речовини, вироблені на другому і вищих трофічних рівнях, є вторинною продукцією. По суті, це консументи і редуценти — тварини і сапротрофні мікроорганізми.

Як найкраще оцінити продукцію конкретної екосистеми? Простіше за все — виміряти **біомасу**, тобто визначити сукупну масу всіх організмів, що живуть у даній екосистемі. Звичайно, зважити всі живі організми біогеоценозу не реально. Зробити вказану оцінку можна лише непрямим шляхом — за якоюсь частиною (наприклад, визначити масу всього живого з 1 м<sup>2</sup> луки, поверхні або дна водойми), а потім добу-

те значення помножити на всю площу. Оскільки клітини на 80 % складаються з води, то для одержання точніших цифр продуктивності використовують масу сухої речовини, яка точніше відбиває продукцію екосистеми.

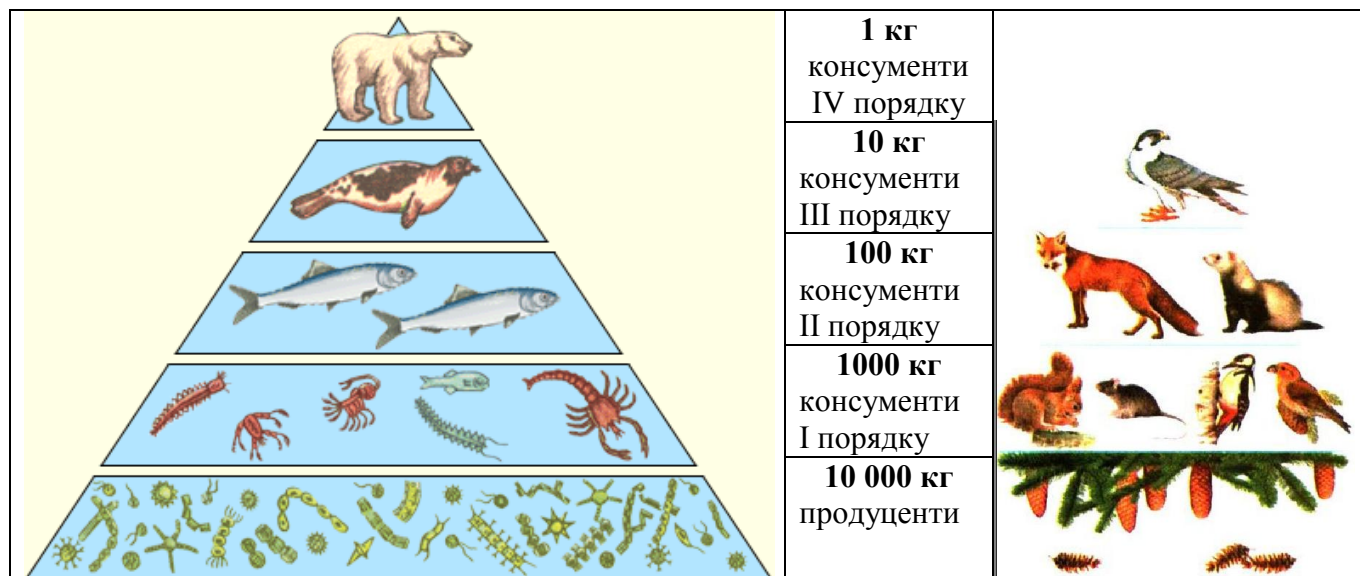


Мал. 4.10. Принципова схема ланцюга розкладання.

**Піраміда в екології.** Цілком очевидно, що як рослини не здатні вловити всю сонячну енергію, яка на них падає, так і тварини не можуть засвоїти всю потенційну енергію, яку вони одержують, поїдаючи рослини і одне одного. Значний відсоток цієї енергії розсіюється у вигляді тепла. Крім того, частина органічних речовин, синтезованих клітинами рослин залишається неперетравленими. Наприклад, травна система більшості тварин не в змозі розщепити клітковину на молекули глюкози. Для цього у цих тварин немає спеціальних ферментів. Крім того, велика частка енергії поживних речовин, які організм тварини засвоює, витрачається на дихання та інші процеси життєдіяльності. Підраховано, що лише 10-15% її використовується на побудову нових клітин і тканин. Тому при переході від одного трофічного рівня до іншого відбуваються постійні втрати речовини та енергії, й їх потоки стають дедалі біднішими. Відповідно до зменшення речовини та енергії на кожному трофічному рівні знижується кількість особин, що його складають.

Певні кількісні закономірності, яким підпорядковуються трофічні рівні, вперше встановив британський еколог і зоолог *Чарлз Елтон* (1900—1991). Він сформулював таке положення: *кількість особин, що утворюють послідовний ланцюг живлення, неухильно зменшується*. Оскільки цю закономірність зазвичай зображують графічно у вигляді піраміди, то її називають *пірамідою Елтона*. Проілюструвати схему **екологічної піраміди** (мал. 4.11) не складно. Нехай один дельфін протягом року з'їдає 1 000 оселедців, які, у свою чергу, поїдають 15 тис. шпротів, котрі спожили 2,5 т зоопланктону, для якого було необхідно не менше 30 тис. т фітопланктону. Це співвідношення у продуктивності різних трофічних рівнів екосистеми дістало назву правила екологічної піраміди. Сформулювати його можна в такий спосіб: *ма-*

са кожної подальшої ланки ланцюга живлення прогресивно зменшується, причому продукція організмів кожного наступного трофічного рівня завжди менша у середньому до 10 раз за продукцію попереднього.



Мал. 4.11. Екологічна піраміда відображає співвідношення чисельності організмів, маси і енергії в екосистемах на різних трофічних рівнях.

Розрізняють три типи екологічних пірамід: піраміда чисел, що відображує співвідношення між кількістю особин на кожному трофічному рівні; піраміда біомаси — кількість органічної речовини, синтезованої на кожному з рівнів; піраміда енергії — величина потоку енергії. Завдяки правилу екологічної піраміди можна оцінити кількість речовини і енергії на кожному з трофічних рівнів, порівняти різні екосистеми. За допомогою цього підходу можна оцінити і максимальні розміри популяцій видів, що входять до конкретної екосистеми. При цьому кожний тип екологічної піраміди має свої переваги та недоліки.

**Будь-який біоценоз є багаторівневою системою — трофічною мережею, якою пересуваються потоки речовини та енергії. Перший трофічний рівень утворюють продуценти — зелені рослини, другий-четвертий формують консументи — тварини.**

**Під час переміщення ланцюгами живлення речовини та енергії відбуваються їх втрати. У результаті кожний наступний трофічний рівень характеризується приблизно десятиразовим скороченням речовини та енергії. У такій же закономірності зменшується кількість організмів на кожному з рівнів.**

**Це описує правило екологічної піраміди.**

### *Перевірте себе*

1. До якого трофічного рівня відносять рослини, а до яких — хижих тварин?
2. Які ланцюги живлення: виїдання або розкладання — більш енергоємні?
3. Як можна виміряти біомасу в екосистемі заплавної луки площею 20 км<sup>2</sup>?
4. Які причини зменшення потоку речовини та енергії у процесі переходу з одного трофічного рівня на інший?
5. Сформулюйте правило екологічної піраміди.



## § 70. ДИНАМІКА І ПРОДУКТИВНІСТЬ ЕКОСИСТЕМ

*Терміни і поняття: сукцесії; клімакс; екотони; агроценози.*

**Чому змінюються екосистеми.** Важливою властивістю екосистеми, що відрізняє її від простої сукупності організмів, є стійкість — властивість зберігати свою структуру і функціональні параметри стабільними протягом багатьох років. Це досягається за рахунок здатності біоценозів до саморегуляції і самовідтворення. Проте за певних умов співтовариства організмів можуть швидко перетворюватися.

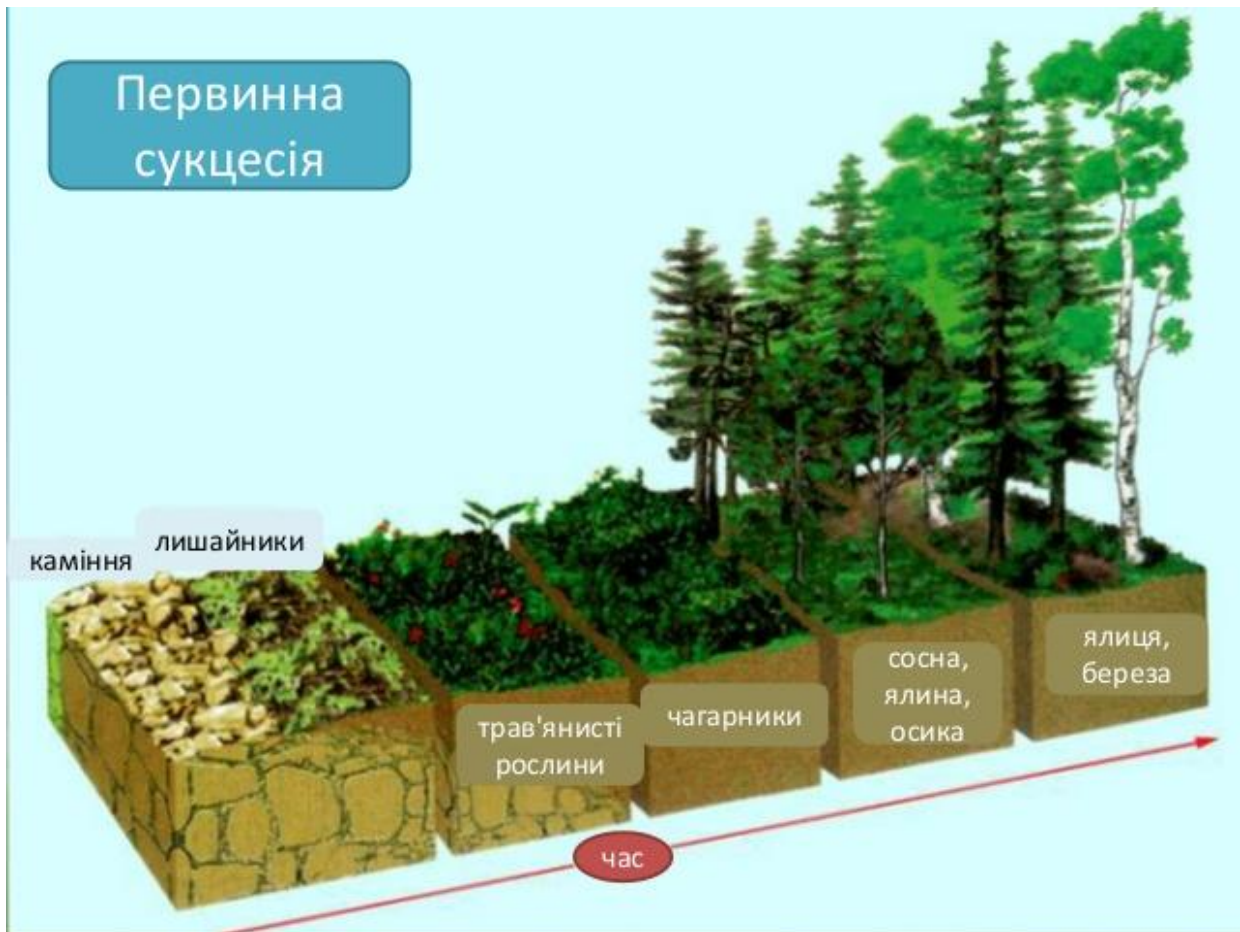
Очевидно, що угруповання організмів може залишатися стабільним лише у разі сталості кліматичних і фізичних факторів середовища. Через потепління клімату, природні катастрофи (повені, посухи, пожежі) і негативний вплив діяльності людини (вирубання лісів, розорювання луків і степів, зарегулювання річок) природні умови постійно змінюються, що неминуче спричиняє зміни видового складу біоценозу і порушення його екологічних параметрів. Крім того, змінюється структура популяцій видів, що формують тип екосистеми.

Екосистеми не ізольовані глухими стінами. У них активно вселяються нові види. Тільки на території Європи налічується не менше 10 тис. чужорідних видів рослин, грибів і тварин, більша частина яких завезена людиною. Як правило, це екологічно агресивні види, здатні швидко створювати численні популяції. Такі цілком закономірні заміни видових співтовариств іншими, пов'язані з перетворенням екосистем, прийнято називати сукцесіями.

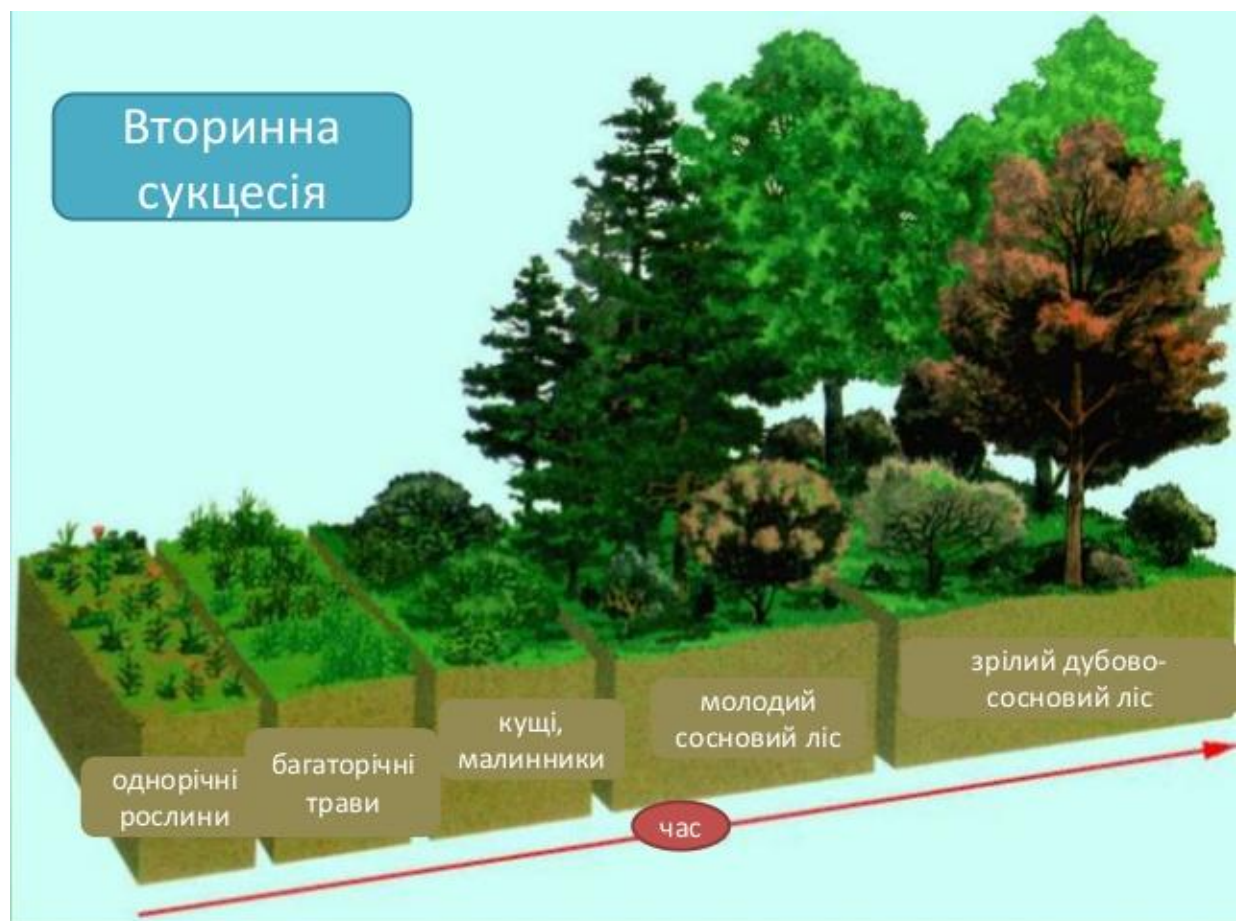
**Якими бувають сукцесії.** Первинні сукцесії (мал. 4.12) виникають у місцях, де життя на певний час *повністю* зникло, наприклад на схилах вулканів, якими текла лава. Першопоселенцями таких ділянок стають лишайники. Для їх існування не потрібні ніякі інші організми, а лише твердий субстрат, до якого вони прикріплюються. Потім у міру нанесення вітрами ґрунту з'являються мохи й трав'янисті рослини. Наступний етап — утворення чагарникових угруповань за участю різних видів верб. У цей період розвитку екосистеми вже з'являються популяції різних безхребетних, а згодом, коли тут починають формуватися хвойні ліси, сюди проникають і хребетні.

Вторинні сукцесії (мал. 4.13) можуть бути наслідком стихійних лих, змін клімату або руйнівного впливу людини. Типовий приклад вторинної сукцесії — це відновлення екосистеми соснового лісу після пожежі. При цьому докорінно змінюються абіотичні умови, насамперед режим освітленості, температури і вологості. Тому спочатку з насіння, що збереглося у ґрунті, виростають світлолюбні й посухостійкі трав'янисті рослини, й пожарище заростає однолітніми і багаторічними травами. Потім поступово формуються непролазні малинники, у яких місцями пробиваються молоді берізки. Згодом утворюється березовий ліс, під пологом якого відбувається відновлення соснового лісу. Через 100—150 років на цьому місці може знову з'явитися справжній сосновий бір.

**Які екосистеми є стабільними.** Кожна сукцесія завершується періодом стабільності, який прийнято називати **клімаксом**. Цей стан динамічної рівноваги екосистеми настільки сталий, що у ньому, як вважають, будь-яке угруповання організмів може перебувати нескінченно довго. Популяції, що становлять клімаксне угруповання, не схильні ані до різких спалахів чисельності, ані до депресій. Для них характерна постійна висока продуктивність.



Мал. 4.12. Схема первинної сукцесії



Мал. 4.13. Схема вторинної сукцесії

Вважають, що більша частина історично сформованих екосистем, не порушених діяльністю людини або стихійними лихами, відноситься до розряду сталих. Прикладом сталої екосистеми може служити заплава рівнинної річки — лука з численними озерцями. Щоліта тут із занесеного вітром насіння починають проростати численні деревця, чагарники й трав'янисті рослини, загалом не властиві заплавному фітоценозу. Однак весняні паводки щоразу нищать не пристосовані до тривалого перебування у воді рослини, заповнюють озерця свіжою водою, очищаючи їх дно від мулу. Таким чином відбувається щорічне відновлення заплавної екосистеми, після чого вона повертається у вихідний стан. Зарегулювання річки дамбою запобігає щорічним паводкам. У результаті корінна екосистема руйнується: лука заростає чагарниками та деревами, зникають вологолюбні рослини, на їх місці поширюються чужорідні види рослин, озера спочатку заболочуються, а потім висихають. Іншими словами, відбуваються сукцесії. Через кілька десятиліть на місці колишньої заплави можна буде спостерігати зарості чагарників або рідколісся.

Типовими клімаксними екосистемами помірних широт є діброви, утворені віковими деревами. Вирубування таких дерев призводить до заповнення місць, на яких вони росли, підростом ліщини, берези, осики і сосни. У результаті світлий ліс з трав'янистою підстилкою перетворюється у густі зарості із зовсім іншим складом рослин і тварин.

У сучасній Україні корінні усталені екосистеми — велика рідкість. Дуже мало залишилося незарегульованих річок, незайманих заплавл і заливних лук, майже всі вікові діброви і бори вирубані. Тільки у Карпатах або глухих районах Полісся ще збереглися ділянки стародавніх лісів — *пралісів*, які можна назвати клімаксними угрупованнями.

**Найбільш продуктивні біоценози.** Екосистеми відрізняються своєю продуктивністю, яка насамперед залежить від їх географічного положення на поверхні земної кулі. Найбільш продуктивним біомом суходолу є *вологі тропічні ліси*, а у Світовому океані — *коралові рифи*. Саме в цих екосистемах за одиницю часу найбільше виробляється й транспортується органічної речовини. Такий високий потенціал цих екосистем пояснюється їхнім близьким розташуванням до екватора – тут найбільша сонячна радіація й постійно висока температура, отже, біохімічні реакції проходять швидко, а фотосинтез відбувається протягом усього року. *Найнижча продуктивність арктичних і тундрових екосистем.*

Біоценози можуть відрізнятися своєю продуктивністю й у межах одного біома. Очевидно, що багатоярусні зрілі екосистеми, до складу яких входить велика кількість видів організмів, що займають різноманітні екологічні ніші, продуктивніші за одноярусні з бідним видовим складом. Однак найбільш продуктивними й багатими у видовому відношенні є угруповання організмів на межах двох біомів (зон широколистяного лісу й степів), ландшафтів (лісу і поля), середовищ життя (морського і прісноводного). Це пов'язано з набагато густішою населеністю таких місць порівняно з угрупованнями, які контактують одне з одним. Тут трапляються як види, притаманні кожному з типів екосистем, так і організми, що живуть тільки у прикордонних місцях. Властивість підвищувати видову різноманітність і продуктивність на прикордонних просторах часто називають «ефектом узлісся», а такі місця — **екотонами**. Вони мають специфічну структуру й надзвичайно важливі для збереження видового та біологічного різноманіття.

Екотони — не тільки узлісся, а й заплави річок, морські узбережжя і лимани — місця, де зустрічаються прісна річкова та солоня морська вода. На таких опріснених ділянках живуть морські, прохідні й навіть прісноводні види риби. Одним з найбільших сучасних екотонів України є Азовське море. Воно насправді є лиманом Дону.

**Найбідніші екосистеми.** Очевидно, що на поверхні Землі найбіднішими є *полярні екосистеми*, де температура найнижча, сонячна радіація найменша, а фотосинтез відбувається лише протягом двох — трьох місяців на рік. Тут бідне видове різноманіття й найнижча продуктивність органічної речовини.

У межах однієї природно-кліматичної зони можна виділити різні за продуктивністю екосистеми. Найменш продуктивними є **агроценози** — штучні екосистеми, створені людиною в результаті застосування комплексу агротехнічних засобів обробітку ґрунту. Це всі території сільськогосподарського призначення, на які нині припадає 10 % поверхні Землі.

Агроценози відрізняються від природних екосистем кількома ключовими обставинами. Так, сільгоспугіддя біологічно продуктивні тільки у певні періоди року. Наприклад, поле ярої пшениці продуктивне три — чотири місяці на рік. У цей період тут не тільки росте пшениця, а й поселяються комахи, птахи, гризуни. Решта часу — це голий ґрунт під паром, у якому все ж таки зберігається життя. *(Для порівняння: такі самі ділянки степу є продуктивними протягом більшої частини року.)*

Агроценози — це монокультури з низьким рівнем біологічного різноманіття. Крім ключової культури, на полях можуть траплятися як випадкові види, так і види, здатні жити там, які тут вирощують. Причому людина розглядає ці види як шкідників і веде з ними постійну боротьбу.

Агроценози, на відміну від природних екосистем, не здатні до самовідновлення і саморегулювання, їм постійно загрожує загибель внаслідок масового розмноження шкідників або різкого поширення хвороб, тому вони потребують постійної підтримки людини.

**Важливою особливістю будь-якого угруповання організмів є його тяжіння до стабільності й рівноваги з навколишнім середовищем. Проте постійні зміни середовища життя, викликані змінами клімату, стихійними лихами та діяльністю людини, ведуть до сукцесій — закономірних змін біоценозів. Кінцевою метою таких змін є досягнення стабільного стану, який в екології прийнято називати клімаксом.**

Екосистеми відрізняються своєю продуктивністю. Найпродуктивнішими є тропічні екосистеми, а також прикордонні угруповання організмів в екотонах — перехідних зонах між різними екосистемами, ландшафтами або середовищами життя. Найменш продуктивними є агроценози — землі сільськогосподарського призначення.

### *Перевірте себе*

1. Чому один біоценоз може змінюватися на інший? 2. Чим вторинна сукцесія відрізняється від первинної? 3. Що є завершальною стадією будь-якої сукцесії? 4. У яких місцях земної кулі знаходяться найбільш продуктивні екосистеми? 5. Чому в екотонах утворюються найбільш продуктивні угруповання організмів? 6. Які властивості відрізняють агроценоз від природних екосистем?

## ТЕМА 2.

# БІОСФЕРА

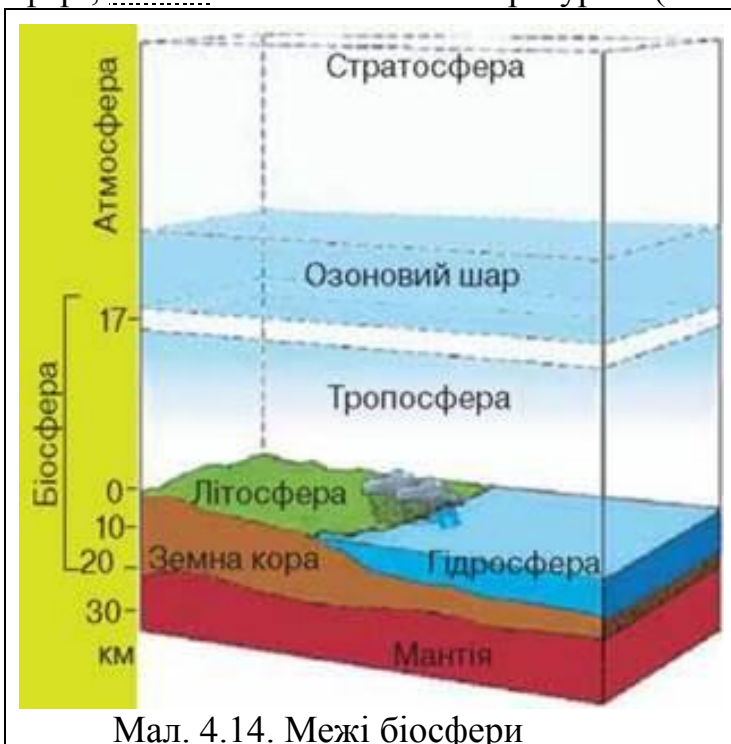
## § 71. БІОСФЕРА ТА ЇЇ МЕЖІ

*Терміни і поняття: жива речовина; ґрунт; ноосфера*

**Що таке біосфера.** Біосфера є екосистемою найвищого порядку. Її ще називають глобальною екосистемою, живою оболонкою Землі. Виникла вона мільярди років тому в процесі еволюції живого. Останнім часом дедалі частіше використовують й інше визначення біосфери: область поширення життя на будь-якій планеті.

Термін *біосфера* увів у науковий обіг французький зоолог і еволюціоніст Ж.Б. Ламарк на початку ХІХ століття. Цілісне вчення про біосферу створив наш співвітчизник, перший президент Національної академії наук України *Володимир Іванович Вернадський* (1863—1945). Він є основоположником нової науки — *біогеохімії*, що пов'язує хімічні процеси, які відбуваються на Землі, з хімічними процесами у живих організмах. Саме В.І. Вернадський довів роль живих організмів у перетворенні земної поверхні.

**Межі біосфери.** Біосфера — особлива геологічна оболонка, населена живими організмами. Саме тут відбувається діяльність живих організмів (рослин, тварин, мікроорганізмів) і людства. Біосфера займає всю поверхню Землі. До неї входить верхня частина *літосфери*, уся *гідросфера* й нижня частина *атмосфери* — *тропо-сфера*. Межі біосфери визначають умови, що підходять для життя. Верхня межа життя окреслена інтенсивною концентрацією ультрафіолетових променів у атмосфері; нижня — високою температурою (понад 100 °С) у літосфері.



Мал. 4.14. Межі біосфери

На краях меж біосфери трапляються тільки бактерії. Спори аеробних бактерій і деяких грибів знаходять на 20-кілометровій висоті; анаеробних бактерій — на понад 3-кілометровій глибині (мал. 4.14).

Найбільша концентрація живої маси у біосфері перебуває в зонах зіткнення різних геологічних шарів: літосфери і атмосфери, гідросфери і атмосфери, гідросфери і літосфери. Саме на поверхні суходолу й океану створюються найбільш сприятливі для життя умови: оптимальна температура, висока вологість, насиченість киснем та іншими хімічними елементами, потрібними для життєдіяльності організмів.

**Що таке жива речовина.** До складу біосфери входять такі основні типи речовин. 1. *Жива речовина* — сукупність тіл живих організмів у біосфері. Маса живої речовини оцінюється десятками трильйонів тонн, що, однак, становить не більше однієї мільйонної частки маси інших оболонок Землі. Проте, незважаючи на свій

скромний внесок у загальну масу Землі, жива речовина, за словами В. І. Вернадського, є однією «з найбільш могутніх геохімічних сил нашої планети», оскільки багато змін земної кори зумовлено саме цією речовиною. Розподілена вона у межах біосфери дуже нерівномірно.

Живу речовину характеризують певні фізичні та хімічні особливості. Вона володіє величезною вільною енергією, яка у кількісному відношенні порівнянна з потоками гарячої лави, що стікає схилами вулканів. Саме тому у живій речовині хімічні реакції проходять у тисячі й мільйони разів швидше, ніж у неживій. Основу живої речовини складають особливі органічні сполуки, серед них білки, ферменти і нуклеїнові кислоти.

**2. Біогенні речовини** — продукти діяльності живих організмів. До них відносять природний газ, нафту, кам'яне й буре вугілля, торф.

**3. Біокісна речовина** — ґрунт на суходолі та мул на дні водойм, які утворюються у ході геологічних процесів за участі живих організмів. (*Кісна речовина* — хімічні продукти, що утворюються без участі живих організмів: пісок, граніт, вода тощо).

**Розподіл живої речовини на поверхні Землі.** На суходолі жива речовина розподілена дуже нерівномірно. Її маса збільшується від полюсів до екватора. Оскільки основну біомасу в екосистемах формують рослини, не випадково, що в напрямі до екватора кількість видів організмів збільшується у десятки разів. У тундрі, де в основному ростуть мохи і лишайники, рослин не більше 500 видів; у хвойних, широколистяних лісах і степу їх кількість доходить до 2 тис; у субтропіках їх уже понад 3 тис. Найвища біомаса і різноманітність рослин у вологих тропічних лісах. Тут кількість видів сягає 8 тисяч. Завдяки тому, що у тропіках тепло й волого, висота дерев у лісах зазвичай становить 110—120 м, що допомагає сформувати багатоярусні високопродуктивні екосистеми.

Очевидно, що кількість видів і біомаса тварин, які є консументами, також збільшуватиметься від полюсів до екватора пропорційно масі й кількості видів рослин. Причому, чим більше видів входить до складу біоценозу, тим складнішими стають трофічні ланцюги, тим більш спеціалізованими — види й тим вузьчі екологічні ніші вони займають.

Подібним чином розподілена жива речовина й у Світовому океані. Ближче до екватора, особливо на коралових рифах, спостерігається найвища продуктивність екосистем. Тут же зосереджена найвища різноманітність живих організмів.

**Жива речовина суходолу.** Поверхневий пухкий і родючий шар землі, у якому ростуть рослини й живе безліч тварин, грибів і бактерій, називають **ґрунтом**.

Вода від дощів і танення снігів збагачує ґрунт киснем і розчиняє мінеральні солі, що перебувають у ньому. Частина розчинених речовин утримується в ґрунті, частина виноситься у Світовий океан. Ґрунт випаровує воду, що піднімається його капілярами. Завдяки цьому відбувається рух води у ґрунті й випадання солей у різних його шарах.

У ґрунті відбувається газообмін. Уночі під час охолодження в нього проникає повітря. Кисень повітря поглинають ґрунтові тварини і коріння рослин. Азот, що проник у ґрунт із повітрям, уловлюють азотфіксуючі бактерії. Удень під час нагрівання ґрунту відбувається процес виділення з ґрунту вуглекислого газу, сірководню й аміаку.

Саме в ґрунті та на його поверхні відбувається утворення живої речовини суходолу. Особливе значення у підвищенні родючості ґрунту має наявність у ньому перегною. У бідних підзолистих ґрунтах його товщина становить приблизно 5—10 см, а в чорноземі досягає 1—1,5 метра.

Ґрунт густо заселений живими організмами. Біомаса самих лише дощових черв'їв, наприклад, у глинистих ґрунтах досягає 1,2 т на 1 га, або 2,5 мли особин. Кількість бактерій в 1 г ґрунту вимірюється сотнями мільйонів.

**Жива речовина Світового океану.** Основною речовиною будь-якого організму є вода. Не випадково *водне середовище* дуже сприятливе для життя і, як не без підстав вважають, стало колыскою життя. До складу води Світового океану входять мінеральні солі, що містять близько 60 хімічних елементів, у ній розчиняються кисень і вуглекислий газ, що надходять з повітря. Крім того, водорості у процесі фотосинтезу також збагачують воду киснем, а водні тварини під час дихання виділяють вуглекислий газ.

Світовий океан займає понад 2/3 поверхні планети. Тим не менше, водні продуценти синтезують тільки 1/3 усієї органічної речовини планети. Біомаса Світового океану в 1 000 раз менша, ніж біомаса суходолу. Фотосинтез відбувається головним чином у верхньому шарі води — до 100 м і його здійснюють мікроскопічні водорості, що утворюють фітопланктон — основу водних ланцюгів живлення. Водоростями й найпростішими живляться різні рачки, яких поїдають риби. Вони, у свою чергу, йдуть у їжу хижим риbam і рибоїдним птахам. Планктоном живляться найбільші тварини, що будь-коли жили на планеті, — *вусаті кити*. Крім планктону і вільно плаваючих тварин, в океані чимало організмів, які прикріплюються до дна і плазують по ньому.

**Що таке ноосфера.** Біосфера постійно розвивається. У період зародження життя вона була представлена живою речовиною мікроорганізмів і біогенною речовиною — результатом їх життєдіяльності. У міру виникнення багатоклітинних організмів жива оболонка ставала потужнішою, включала у себе всі живі організми, що населяли Світовий океан. Близько 600 млн років тому, коли життя проникло на суходіл, біосфера поширилася на всю поверхню Землі. Але на цьому її розвиток не припинився. Наступною, як вважають, вищою стадією еволюції біосфери, становлення якої пов'язане з розвитком людського суспільства, стала **ноосфера** — частина планети і навколопланетного простору зі слідами діяльності людини. На стадії розвитку біосфери, коли людина як вид набуває планетарного значення, фактором, що визначає існування і розвиток біосфери, стає розумна людська діяльність. В. І. Вернадський вважав, що людський розум є силою геологічного й, навіть, космічного рівня.

**Біосфера — жива оболонка Землі — є глобальною екологічною системою, частини якої так само залежать одна від одної, як компоненти одного біогеоценозу.** Ключовим поняттям у вченні про біосферу є поняття живої речовини — сукупності всіх організмів, що живуть на нашій планеті.

**Біосфері, як і будь-якому іншому біологічному об'єкту, властивий розвиток.** Вершиною розвитку біосфери є становлення ноосфери частини планетарного і навколопланетного простору, фактором існування і розвитку, якої є розумна людська діяльність.

### ***Перевірте себе***

1. Чому біосферу називають глобальною екосистемою? 2. Де проходять межі біосфери й у яких її місцях концентрується найбільша маса живої речовини? 3. Які частини земної поверхні є найбільш продуктивними? 4. Де вища ефективність засвоєння сонячної енергії рослинами — у Світовому океані чи на суходолі? 5. Який зміст вкладають у поняття *біосфера*, *ноосфера*?

## **§ 72. БІОГЕОХІМІЧНІ ЦИКЛИ ЯК ОСНОВА БІОСФЕРИ**

*Терміни і поняття: біогенна міграція хімічних елементів; нітрифікуючі та денітрифікуючі бактерії; азотобактерії; енергетичний баланс Землі.*

**Як відбувається колообіг речовин.** Зелені рослини, поглинаючи світлову енергію Сонця, з найпростіших неорганічних сполук (води, вуглекислого газу та мінеральних солей) синтезують органічні речовини — первинну продукцію для тварин, грибів і бактерій усієї планети. Тварини перетворюють первинну продукцію у вторинну. Сапротрофні бактерії і гриби руйнують первинну рослинну і вторинну тваринну продукцію, що залишилася від померлих організмів, знову до простих неорганічних сполук. Таким чином, зелені рослини є виробниками органічної речовини, тварини — її споживачами, а бактерії і багато грибів — руйнівниками.

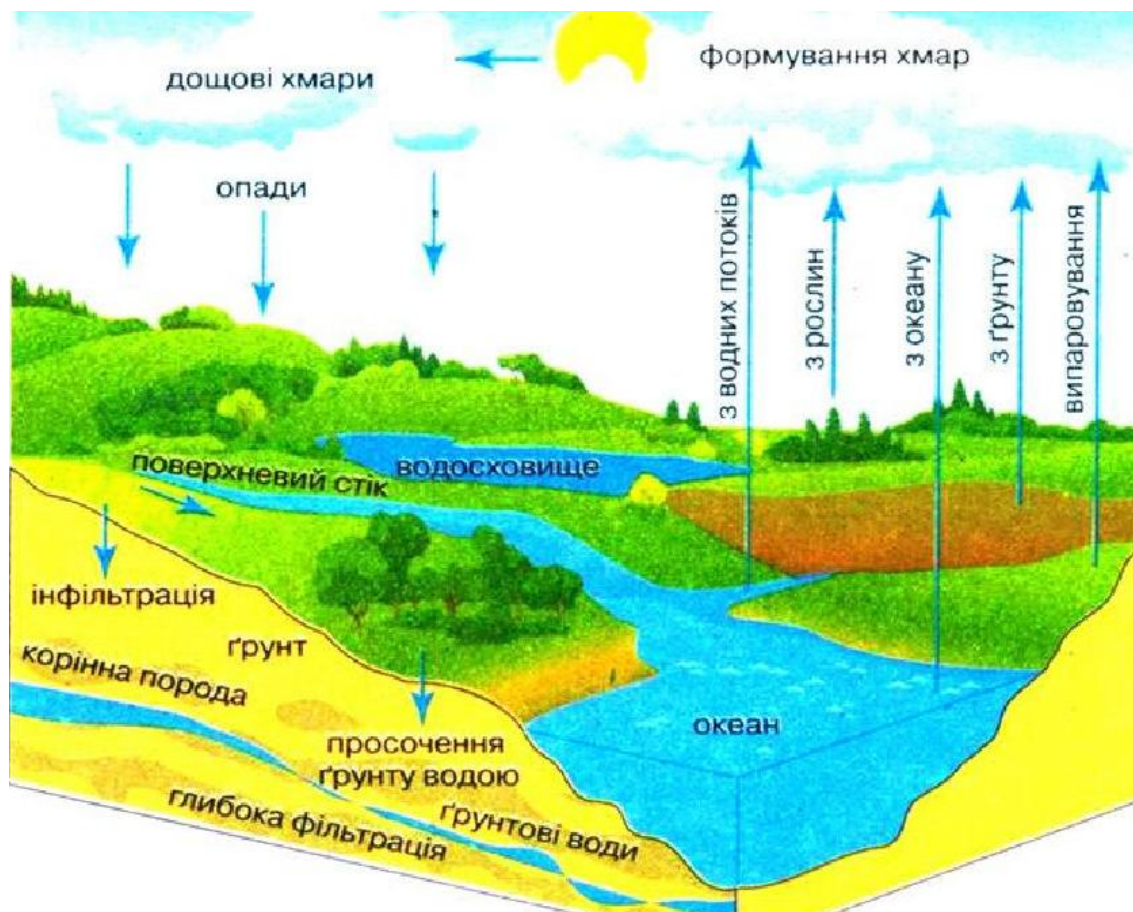
На Землі щомиті вмирають мільйони організмів. Тому розкладання органічних сполук на мінеральні речовини під час гниття мертвих тіл рослин і тварин є одним з найбільш глобальних процесів у біосфері. У ході цього процесу в атмосферу виділяється велика кількість вуглекислого газу та водню. Мікроорганізми беруть активну участь у геохімічних процесах і переміщеннях речовин у біосфері, а також у виведенні речовин з колообігу і накопиченні їх покладів у земній корі.

Принципова схема колообігу речовини у біосфері виглядає таким чином: неорганічні речовини → органічні сполуки → неорганічні речовини. У цей процес залучено як багато найпростіших неорганічних сполук, так і всі хімічні елементи, що постійно входять до складу живих організмів.

**Колообіг води.** Вода — одна з найдинамічніших сполук. Вона перебуває у постійному русі — переходить з одного стану в інший. Її колообіг надзвичайно важливий для всього живого. Випаровуючись з поверхні океану, прісноводних водойм, ґрунту і рослин, вода спочатку накопичується в атмосфері, а потім випадає на земну поверхню у вигляді опадів. Власне, це і є найпростішою схемою колообігу води (мал. 4.15). У результаті кількість води на Землі залишається постійною. Змінюються її властивості (з солоної вона стає прісною) і фізичний стан, який може бути газуватим, рідким і твердим. У Світовий океан потрапляє 80 % опадів. Однак цінність для живого передусім мають ті 20 % води, що у вигляді опадів потрапляють на суходіл, оскільки саме прісна вода підтримує основну масу живої речовини на планеті. Частина води, що випала на суходіл, збираючись у потічки, річечки і річки, з часом повертається у Світовий океан. Друга частина її наводнює ґрунт і поповнює запаси ґрунтових вод. З ґрунту воду беруть рослини, а потім випаровують її завдяки механізмам транспірації.



**Біогенна міграція атомів.** У біосфері відбувається постійна *міграція хімічних елементів*, їх переміщення від одного виду організмів до іншого. Ця міграція здійснюється за безпосередньої участі мікроорганізмів, рослин і тварин і являє собою постійний колообіг хімічних елементів, які переходять з організму в організм, потім у неживу природу і знову до організмів. Завдяки механізму колообігу в біосфері підтримується відносно постійна кількість хімічних елементів і найпростіших хімічних сполук: вони нікуди не зникають і нізвідки не беруться.



Мал. 4.15. Колообіг води у біосфері

У колообігу речовин у біосфері беруть участь ті самі елементи, що входять до складу живих організмів. Для біогенної міграції характерне нагромадження хімічних елементів у живих організмах з подальшим їх вивільненням або у процесі життєдіяльності, або після смерті в результаті розкладання решток. Цей біологічний колообіг — накопичення хімічних елементів у живих організмах та мінералізацію в неживій природі можна спостерігати у кожному біоценозі.

Міграції атомів планетою сприяють розселення та пересування організмів. Перенесення хімічних елементів відбувається не тільки дальніми міграціями птахів, риб і комах, а й під час виходу личинок комах, які розвиваються у водному середовищі, на суходіл у вигляді імаго. Останнє дуже важливе, оскільки вода постійно змиває розчинні неорганічні сполуки у Світовий океан, і якщо б не було зворотної міграції, у ґрунті неминуче виник би дефіцит багатьох хімічних елементів.

Розрізняють два типи біогенної міграції атомів: перший здійснюється завдяки мікроорганізмам, другий — завдяки багатоклітинним організмам. При цьому значущість першого на планеті набагато більша, ніж другого.

**Колообіг кисню.** Вільний кисень земної атмосфери є продуктом процесу фотосинтезу зелених рослин. Його загальна кількість в атмосфері відображає баланс між продукуванням кисню і процесами окиснення, у тому числі й процесу дихання. Кисень — найактивніший з газів, що постійно перебувають в атмосфері. Тому обмін киснем між середовищем існування і організмами протікає дуже швидко. Нині вільний кисень в атмосфері виявився збалансованим, оскільки кількість виробленого кисню (фотосинтез) дорівнює кількості кисню, що поглинається.

**Колообіг Карбону** (мал. 4.16). Вуглець у біосфері часто представлений найрухомішою формою — вуглекислим газом. Джерелом вуглекислоти є окиснення органічних сполук у результаті пожеж, спалювання палива та дихання живих організмів. З атмосфери  $\text{CO}_2$ , поглинають рослини. Це відбувається в процесі фотосинтезу з утворенням органічних речовин, які або окиснюються до вуглекислоти під час дихання, або розкладаються бактеріями до найпростіших неорганічних сполук, у тому числі й вуглекислоти.

Якщо у біосфері накопичується значна кількість сполук Карбону, він залягає в літосфері у вигляді торфу, вугілля, сланців, нафти, газу, осадових порід. Цей процес відбувався сотні мільйонів років тому, коли значна частина органічної речовини не використовувалася ні консументами, ні редуцентами, а накопичувалася в товщі літосфери. Перебуваючи глибоко під землею впродовж мільйонів років, детрит під впливом високих температур і тиску перетворився на нафту, природний газ і вугілля. Тепер же завдяки величезній кількості викопного палива його цілком вистачає для забезпечення потреб людства в енергії. Спалюючи його, людство у певному сенсі повертає його в колообіг вуглецю.

**Колообіг Нітрогену** (мал. 4.17). Під час розкладання органічних речовин значна частина азоту, що в них міститься, перетворюється на аміак, який під впливом **нітрифікуючих бактерій**, котрі живуть у ґрунті, перетворюється на азотну кислоту ( $\text{HNO}_3$ ). Остання, вступаючи у хімічні реакції, утворює розчинні нітрати.

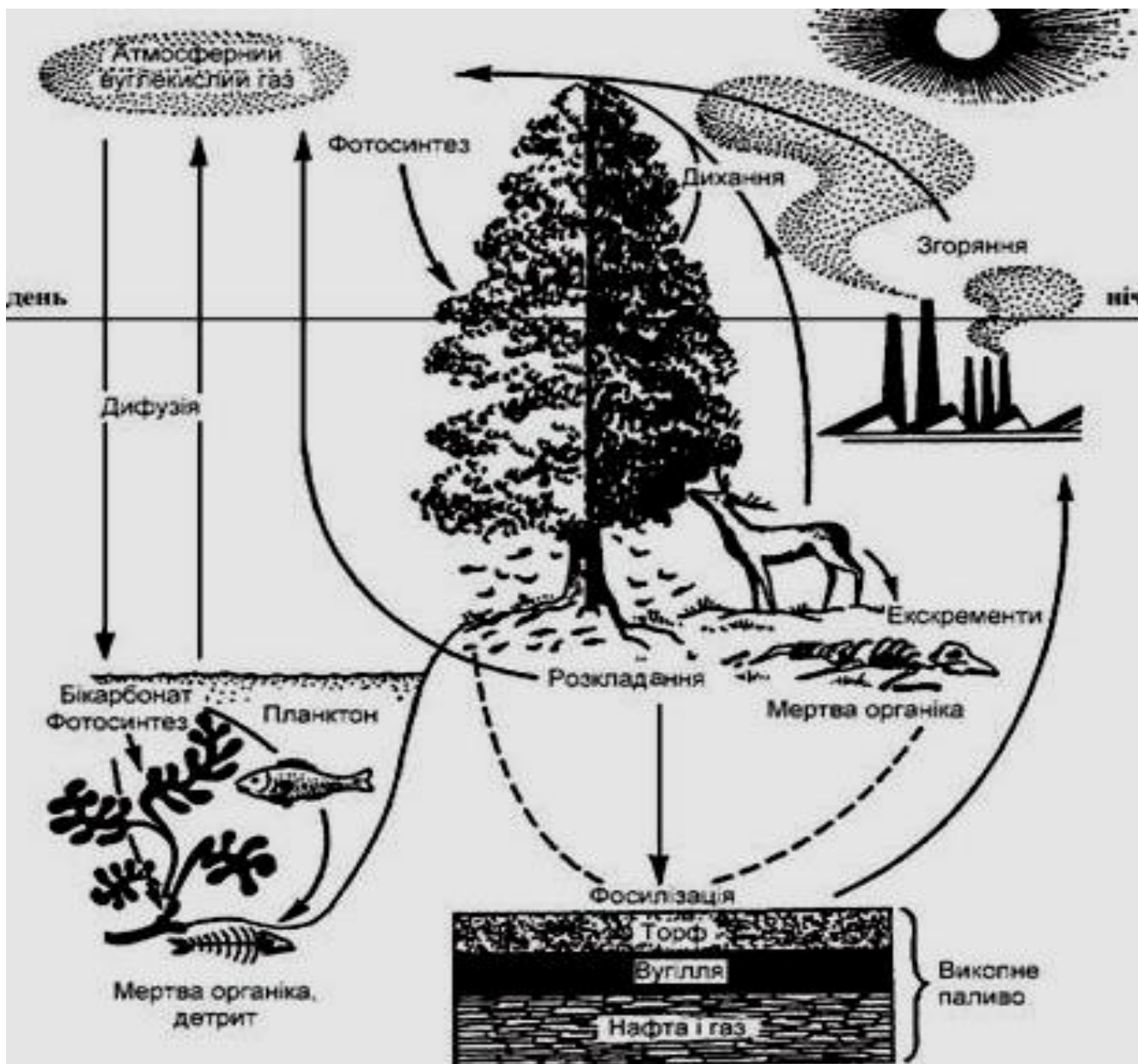
Частина вільного азоту, що утворюється у процесі гниття організмів, потрапляє в атмосферу. Туди виділяється також азот, який утворюється у процесі спалювання дров, кам'яного вугілля, торфу. Крім того, вільний азот в атмосферу виділяється завдяки діяльності **денітрифікуючих бактерій**, здатних руйнувати нітрати.

Отже, очевидно, що не весь азот, який входив до складу загиблих рослин і тварин, повертається у ґрунт. Безперервна втрата ним азотних сполук могла б призвести до припинення життя, якби не існували процеси, що відновлюють втрати азоту ґрунтом. До них, зокрема, належать атмосферні електричні розряди, при яких завжди утворюється певна кількість оксидів азоту. Взаємодіючи з парами води, вони утворюють азотну кислоту, що у ґрунті перетворюється у нітрати.

Важливим джерелом поповнення азотних сполук ґрунту є **азобактерії**, що мають унікальну здатність — засвоювати атмосферний азот. Найвідоміші з них — так звані *бульбочкові бактерії*, що поселяються на коренях рослин родини бобових, викликаючи утворення «бульбочок». Засвоюючи атмосферний азот, вони переробляють його в азотні сполуки, котрі рослини, у свою чергу, перетворюють у білки, нуклеїнові кислоти та інші органічні речовини. Таким чином, у природі відбувається безперервний колообіг азоту.

Щороку з урожаєм з полів вивозять рослини. Через це повернення у ґрунт сполук азоту в агроценозах дуже обмежене. Тому під час орання земель у ґрунт обо-

в'язково вносять органічні або мінеральні добрива, відшкодовуючи таким чином втрати ним хімічних елементів, насамперед азоту, котрий є важливою складовою мінерального живлення рослин.

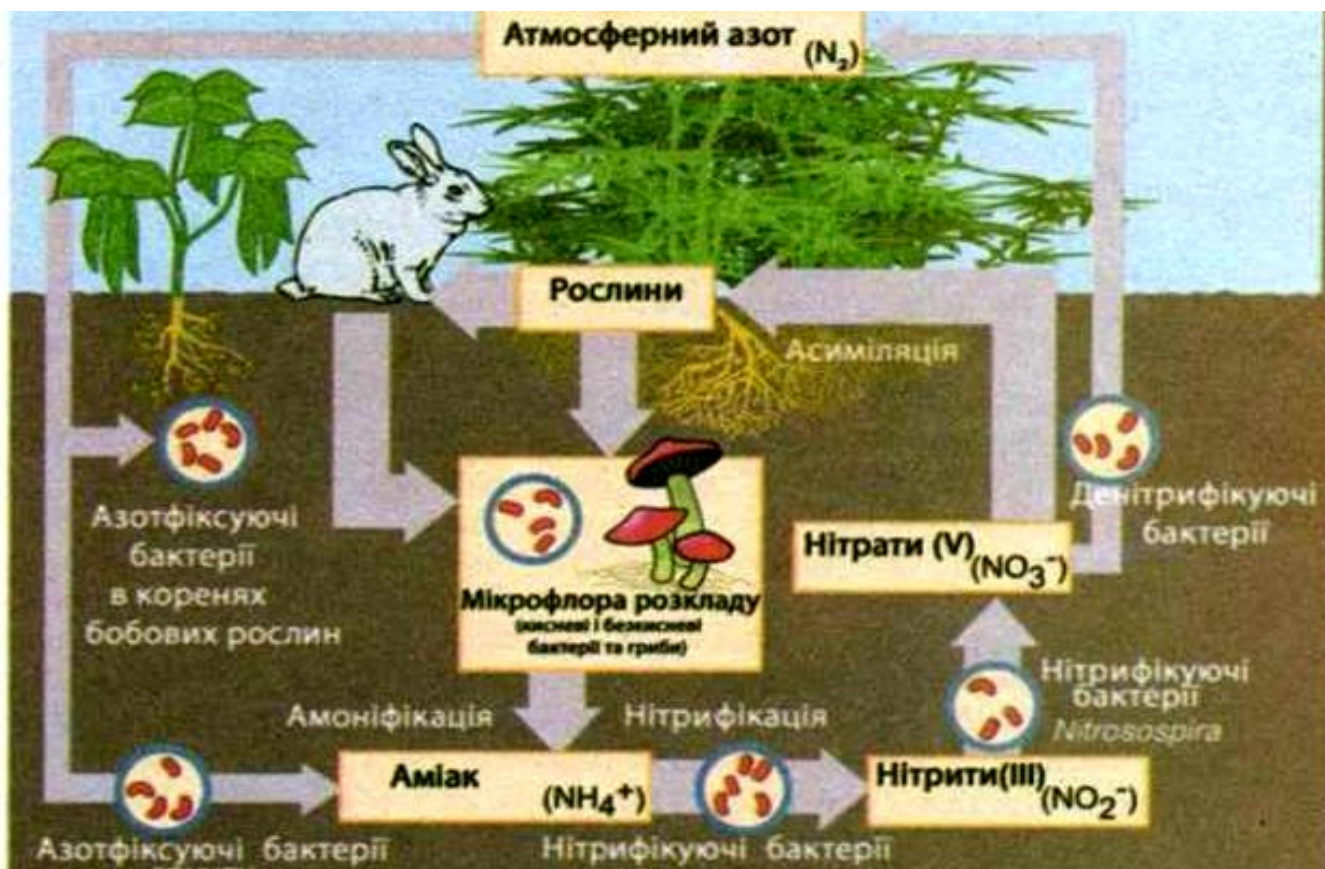


Мал. 4.16. Колообіг Карбону в біосфері

**Біосфера і перетворення енергії.** Біосфера є відкритою системою, до якої ззовні постійно вливається потік сонячної енергії. Частина її використовується для створення і підтримання живої речовини, а частина втрачається. Співвідношення енергії, що надходить і втрачається, прийнято називати **енергетичним балансом Землі**. Розрахунки показують, що 42 % енергії Сонця відбивається Землею у світовий простір, 58 % поглинають атмосфера і ґрунт. З цієї кількості енергії поверхня планети випромінює понад 20 %. 10 % витрачається на випаровування води з водного дзеркала Світового океану.

Падаючу на Землю сонячну енергію акумулюють (від лат. *аккумуляціо* — накопичення) зелені рослини у вигляді потенційної енергії хімічних зв'язків. Із синтезованою ними органічною речовиною вона надходить в інші організми, де витрачається, переходячи в кінетичну, або накопичується у вигляді потенційної. Колосальну

потужність сонячної енергії, яка надає на Землю, допомагають уявити такі цифри. Рослини земної кулі продукують протягом року близько 100 млрд. т. органічних речовин



Мал. 4.17. Колообіг Нітрогену в біосфері

Основи біосфери формують циклічні потоки речовини, які пов'язані з біогенними міграціями хімічних елементів і супроводжуються перетвореннями енергії.

### Перевірте себе

1. У чому полягає біосферна функція мікроорганізмів? 2. Опишіть колообіг води у природі. 3. Яким чином у надрах Землі виявилось так багато запасів викопного палива? 4. Чому в ґрунті підтримується постійний рівень атомів Нітрогену?

## § 73. ЛЮДИНА І БІОСФЕРА

*Терміни і поняття: природні ресурси; парниковий ефект; смог; ерозія ґрунту; біологічна різноманітність; реакліматизація; охорона природи.*

**Людина і зміни біосфери.** Сучасна людина сформувалася за еволюційними мірками зовсім недавно, не більш ніж 50 тис. років тому. Проте лише біологічному виду *людина розумна* за такий короткий період вдалося здобути великий вплив над процесами, що відбуваються на Землі. У наш час діяльність людини стала силою планетарного масштабу, одним з вирішальних факторів еволюції біосфери. У результаті людина так зуміла змінити довкілля, що поставила під загрозу факт свого існування й функціонування біосфери в її нинішньому вигляді. Особливо великі не-

гативні зміни відбулися в останні 100 років — у період науково-технічної революції. Вони призвели до зміни клімату, забруднення середовища життя, порушення складу атмосфери, вимирання численних видів організмів.

Існує кілька найбільш проблемних точок взаємин людини і біосфери. Кожна з них може стати причиною серйозних катаклізмів біосферного характеру.

**Проблема обмеженості природних ресурсів і дедалі зростаючі потреби людини.** Як і будь-який біологічний вид, людина не може жити без джерел речовини та енергії, що забезпечують її життєдіяльність, а також джерел постачання необхідних матеріалів для виробництва. Основою людського існування є **природні ресурси**. Природні ресурси можна поділити на дві групи: **абіотичні** — ресурси неживої природи і **біотичні** — ресурси живої природи.

Найважливішими для людини абіотичними ресурсами є випромінювання Сонця, що нагріває Землю і дає енергію, необхідну для фотосинтезу; прісна вода; чисте повітря; ґрунт; корисні копалини. З кожним роком людина потребує дедалі більше мінеральних ресурсів, освоює усе більшу частину планети. Це досягається завдяки новим технологіям, які відкривають нові царини застосування чорних і кольорових металів, різної неметалічної сировини. У результаті розширюється розробка руд, збільшується видобування нафти і газу, в тому числі й з дна моря.

Особливу проблему становить суперечність між необхідністю розширювати виробництво, з кожним роком збільшуючи матеріальні блага і тим, що ресурсів на Землі меншає. Вочевидь, необхідні принципово нові рішення, пов'язані з впровадженням екологічно чистого виробництва. Розглянемо найнегативніші впливи людини на біосферу.

**Забруднення повітря.** Основною причиною забруднення атмосфери є спалювання палива і викиди важкої промисловості. У XIX ст. усі продукти згоряння вугілля, що надходили в навколишнє середовище, повністю засвоювала рослинність. Нині вона із цим завданням впоратися не може. Більше того, з кожним роком через вирубування лісів, насамперед тропічних, рослинність не в змозі переробити величезну кількість вуглекислого газу, який постійно накопичується в атмосфері. Океан і зелені рослини нині поглинають лише близько половини діоксиду Карбону, що утворюється під час згоряння палива, решта залишається в атмосфері.

За підрахунками вчених, за останні 100 років вміст CO<sub>2</sub> в атмосфері збільшився більш ніж на 10 %. У результаті того, що накопичений в атмосфері діоксид Карбону заважає тепловому випромінюванню Землі, виникає **парниковий ефект**, за якого рік у рік зростає середня температура на поверхні Землі. Це призводить до танення льодовиків і висушування клімату.

Крім того, як результат промислової діяльності людини, повітря забруднюється рідкими й твердими частинками (пилом). Вони зменшують кількість сонячної радіації, що досягає поверхні Землі. Нині характерним явищем усіх мегаполісів став **смог** — суміш туману, пилу й диму. У результаті тільки у містах сонячна радіація зменшується на 15 %, а ультрафіолетове випромінювання — на 30 %.

**Забруднення прісних вод.** Найбільше прісної води витрачається на зрошення. Величезну її кількість використовує промисловість. Найменше її йде безпосередньо на задоволення фізіологічних потреб населення. З кожним роком потреби у прісній воді зростають. При цьому дедалі небезпечнішим стає нерівномірний розподіл ресурсів прісної води на Землі.

Забруднення прісних вод викликане не тільки тим, що в ріки скидають відходи виробництва. Це і змиви з полів пестицидів та мінеральних добрив, що отруюють багато водних організмів, насамперед моллюсків, раків, риб, підвищують концентрацію у воді макро- і мікроелементів. Останнє спричиняє «цвітіння» водойм — спалахи чисельності *ціанобактерій* у жаркий період, що робить воду ставків, рік і водоймищ непридатною не лише для споживання, а й навіть для мешкання тих самих тварин.

**Проблеми Світового океану.** З річковим стоком, викидами морського транспорту й, особливо, через аварії танкерів, у море потрапляє величезна кількість нафтопродуктів, солей важких металів, пестицидів. Забруднення багатьох морів досягло загрозливих для їх біоти масштабів. Зокрема, багато в чому критичною є ситуація у північно-західній частині Чорного та Азовського морів.

**Деградація ґрунту.** Родючий шар ґрунту формується сторіччями, тоді як зруйнувати його можна за кілька років. Причиною деградації ґрунтів насамперед є їх виснаження. Щороку разом з урожаєм з ґрунту вилучають десятки мільйонів тонн Нітрогену, Калію, Фосфору — головних компонентів живлення рослин. Якщо ґрунт не поповнювати сполуками Нітрогену, запас родючості може бути вичерпаний за 50—100 років. Тому землеробство припускає внесення у ґрунт органічних і мінеральних добрив. Навіть у разі правильного використання тільки 40—50 % внесених у ґрунт азотних добрив використовують рослини. Інша частина звітряється в атмосферу або вимивається з ґрунту, що призводить знову ж таки до забруднення і «цвітіння» водойм.

Ще одним фактором деградації ґрунтів є *ерозія*. — руйнування й знесення ґрунтового покриву потоками води або вітром. Ерозія виникає й унаслідок оранки, особливо, якщо її проводять не за правилами. Разом з талими і дощовими водами з полів щороку в ріки й моря виносяться мільйони тонн ґрунту. Якщо розмиву ніщо не перешкоджає, дрібні вимоїни перетворюються у більш глибокі, а ті — у яри.

Розорана земля не до кінця реалізує свої біосферні функції, оскільки не дає повної продукції рослин і тварин. Україна має одну з найбільш розораних територій у світі. Навіть у розпал кризи сільського господарства під плугом перебувало понад 55 % її території. Порівняйте: у Франції і Німеччині ріллею зайнято трохи більше 33 %, в Англії — 18 %, а в США — 15 % території країни.

За розрахунками вчених, щорічні втрати ґрунту в Україні становлять 600 млн тонн, у тому числі гумусу — до 20 млн тонн. Щоб компенсувати втрату гумусу, на поля щороку повинно вноситися 400 млн тонн мінеральних добрив.

**Зниження біологічної різноманітності.** Під біологічною різноманітністю зазвичай розуміють усю сукупність видів організмів, що живуть на якійсь певній території або в цілому на планеті Земля. Виробнича діяльність людини, безпосереднє винищення багатьох видів, які були харчовими об'єктами людини, однозначно призводять до зниження біологічної різноманітності. Це загрожує негативними наслідками для біосфери.

Дуже непроста ситуація склалася в Україні. З кожним десятиліттям зниклих видів тварин і рослин стає дедалі більше. Якщо до першого видання Червоної книги України, опублікованого в 1980 р., входило 245 видів тварин та рослин, то до наступного, що побачило світ у 1994—1995 рр., — вже 895, а до третього видання, здійсненого у 2009 р., — понад 1300 видів.

За останні 200 років з території України зникли такі види, як тур (дикий предок корови), *тарпан* (дикий предок коня), *сайгак*, *кулан* (дикий осел), *росомаха*, *орел степовий*. На межу існування поставлено такі види, як *зубр*, *ведмідь бурий*, *лось*, найбільшого серед літаючих птахів — *дрохву* і найбільшого орла *беркута*.

Збереженню тваринного і рослинного світу сприяє організація системи заповідників і заказників, які повинні зберігати екологічну мережу по всій території країни. Заповідники утримують у незайманому вигляді популяції й угруповання організмів, є базою для одомашнювання диких тварин з цінними господарськими властивостями. В Україні саме до цієї категорії відноситься біосферний заповідник «Асканія-Нова». Крім того, заповідники можуть бути центрами розселення тварин, які зникли у певній місцевості, або слугувати цілям збагачення фауни. Багато в чому завдяки природоохоронним заходам і **реакліматизації** вдалося відновити популяції *бобра європейського* й *оленя шляхетного*, які до середини ХХ ст. в Україні практично зникли.

**Охорона природи і раціональне використання природних ресурсів.** *Охорона природи* — це комплекс послідовно здійснюваних державних заходів, що включає пошук нових наукових рішень, розширення наявних знань.

Державні заходи це насамперед — різні закони й законодавчі акти, які повинні неухильно виконуватися урядом, адміністративними органами і місцевим самоврядуванням. В Україні прийнято багато законів у галузі охорони природи. Це «Закон про тваринний світ», «Кодекс законів про ліс», «Закон про полювання», «Закон про Червону книгу України» тощо.

Можна виділити два стратегічних напрями охорони природи. *Перший* — навчитися забезпечувати енергетичні потреби людства з поновлюваних джерел, не руйнуючи середовище життя. Такими джерелами можуть бути енергія вітрів, використання біологічного палива й штучний фотосинтез. *Другий* напрям — створити безвідхідне виробництво, оскільки відходи у будь-якій формі неминуче забруднюватимуть довкілля.

Нині людина стала потужним екологічним фактором, який має рівень біосферного впливу. Викликані нею зміни за короткий період часу (100 — 200 років) призвели до змін планетарного масштабу. Їх наслідки через якийсь час можуть набути катастрофічного характеру, призвести до масових вимирань представників фауни і флори, руйнування існуючої цивілізації, поставити під сумнів можливість виживання людини як біологічного виду.

### ***Перевірте себе***

1. Чи можна вважати людину і виробництво екологічними факторами планетарного рівня? 2. У чому полягає основна проблема природних ресурсів? 3. Які особливо «гарячі» точки взаємин людини і природи? 4. Що собою являє державна програма охорони природи?

## Розділ V.

# ОСНОВИ ЕВОЛЮЦІЙНОГО ВЧЕННЯ. ІСТОРИЧНИЙ РОЗВИТОК ОРГАНІЧНОГО СВІТУ

### § 74. ВИНИКНЕННЯ ЕВОЛЮЦІЙНОЇ ТЕОРІЇ

*Терміни і поняття: біологічна еволюція; еволюційне вчення, фактори еволюції, ламаркізм; боротьба за існування; природний добір; теорія еволюції; дарвінізм.*

**Що таке еволюція.** *Еволюція* — процес історичного розвитку життя на Землі. Біологічна еволюція має ряд важливих особливостей.

- Вона має пристосувальний.
- Протікає еволюція в низці поколінь, тому кожна нова генерація організмів хоч трохи відрізняється від попередньої.
- Розвиток органічного світу має необоротний характер, а значить, вимерлі рослини і тварини ніколи не відродяться.

Ідею щодо еволюційного походження живого постійно висловлювали у своїх працях мислителі Стародавнього Сходу, античні філософи Давньої Греції (Гераклід), європейські вчені XVII-XIX ст. (В. Гарвей, К. Лінней, Ж. Кюв'є, Ж. Ламарк)

**Ж. Б. Ламарк та його теорія.** Французький натураліст, зоолог і філософ *Жан Батист Ламарк* (1744—1829). є автором першого еволюційного вчення, суть якого виклав у праці «Філософія зоології», опублікованій у 1809 році.

Основні положення теорії Ламарка такі.

- Усі рослини і тварини — справжнє надбання природи; вони не існували споконвіку, а виникли свого часу з неорганічної природи.
- Види змінюються, але вкрай повільно, а тому непомітно. Головною рисою історичного розвитку живого є процес сходження від простого до складного.
- Кожний клас живих організмів на східцях драбини істот — це наступний етап розвитку, більш висока організація. У межах класів відсутній поділ на прості й складно організовані види, а відмінності між видами пов'язані з особливостями їх пристосування до різних умов існування.

Головним набутком еволюційного вчення Ламарка стало те, що він уперше у біології порушив питання про причини — **фактори еволюції**.

**Чарлз Дарвін та його вчення про природний добір.** Ламарк не з'ясував механізми еволюційних перетворень, їх причини чи фактори еволюції. Відповідь на це запитання вчені дістали у праці англійського натураліста *Чарлза Роберта Дарвіна* (1809-1882) «Походження видів шляхом природного добору», у якій він виклав своє бачення механізмів еволюційних перетворень.

Коротко ідеї цієї книги зводяться до такого.

- Організми розмножуються в геометричній прогресії, проте до дорослого стану доживає дуже незначна їх частина. Більшість особин гинуть у боротьбі за існування, яка проявляється, у конкуренції особин одного виду між собою за кращі місця проживання, їжу, ресурси; у тварин самці змагаються за самку.
- Для природи характерна загальна мінливість. Кожний організм має певні індивідуальні особливості, що відрізняють його від інших. Існує неспадкова групова



(модифікаційна) й спадкова індивідуальна (генетична) мінливість. Саме остання форма мінливості відіграє ключову роль в еволюції, постачає для неї матеріал.

- Особини одного виду відрізняються одна від одної, а тому мають різні шанси вижити й залишити потомство. Частіше виживають і відповідно залишають потомство організми більш пристосовані до умов середовища життя, які володіють особливо корисними у боротьбі за існування ознаками чи властивостями. Саме це виживання найбільш пристосованих у боротьбі за існування організмів і є **природним добром**. Саме він є основним чинником — рушійною силою еволюційного процесу. Як головний доказ реальності природного добору, Дарвін наводив приклади **штучного добору**, за допомогою якого людина вивела безліч потрібних їй порід тварин і сортів рослин з не відомими у природі властивостями.

- Оскільки середовище життя організмів постійно змінюється, то щоразу у боротьбі за існування перевагу мають особини з новими ознаками, які спадково закріплюються. Ці зміни, що накопичуються під дією природного добору, поширюються в ряді поколінь і неминуче ведуть до істотних змін будови тіла й особливостей функціонування груп особин. У результаті утворюється новий вид.

Таким чином, основоположна ідея вчення про природний добір — головну рушійну силу органічної еволюції — полягає у *виживанні найбільш пристосованих у боротьбі за існування*. При цьому найбільш пристосованими варто вважати організми, які залишили найбільше нащадків.

Вчення Дарвіна про еволюційне значення природного добору як головного фактора еволюції прийнято називати **дарвінізмом**.

**Органічна еволюція** — це процес історичного розвитку живої природи, що являє собою спрямовані зміни організмів, видів і біосфери в цілому.

Автором першого еволюційного вчення є французький учений **Ж. Б. Ламарк**, який, однак, не зміг сформулювати природних причин еволюційного розвитку. Це зробив англійський натураліст і вчений **Дарвін**, який висунув ідею природного добору як головної рушійної сили еволюції.

### *Перевірте себе*

1. Сформулюйте, що таке еволюція. 2. Перерахуйте особливості біологічної еволюції. 3. У чому полягає головний сенс теорії Ламарка? 4. У чому полягає заслуга Дарвіна?

## § 75. ОСНОВНІ ПОЛОЖЕННЯ СУЧАСНОЇ ТЕОРІЇ ЕВОЛЮЦІЇ

*Терміни і поняття: палеонтологія; послідовність викопних форм; рудименти; атавізми; закон зародкової подібності; біогенетичний закон; фактори еволюції (природний добір, генетична мінливість, дрейф генів, хвилі життя, ізоляція).*

**Докази еволюції.** Дані палеонтології — науки про вимерлу фауну і флору та про викопні рештки тварин і рослин слід розглядати як найвагоміші аргументи на користь існування еволюційного процесу. Головним палеонтологічним доказом реальності еволюції є те, що ці викопні рештки утворюють **послідовність викопних форм**, яка відповідає процесу еволюційних перетворень певної групи організмів.

Дані про будову організмів. Одним із ключових положень **порівняльної анатомії** є принцип: чим ближча спорідненість організмів, тим вища їх подібність за

**гомологічними** ознаками. Органи або структури тіла називають гомологічними, коли вони мають спільний план будови, розвиваються в ембріогенезі з одних зачатків і зазвичай виконують однакові функції.

Переконливими доказами процесу еволюції є рудименти (зачаток) і атавізми (предок) — недорозвинені органи або структури тіла, які втратили своє функціональне значення. Вони є і в людини, що доводить змінюваність її як біологічного виду. Рудиментами людини є вушні м'язи та підшкірна мускулатура. Прикладами атавізму можна назвати випадки появи в людей рудиментарного хвоста, надзвичайно сильного волосяного покриву на тілі й наявність не двох, а кількох пар сосків.

Дані ембріології також є прямими доказами реальності еволюційного процесу. Насамперед його доводить **закон зародкової подібності**: *чим більш ранні стадії індивідуального розвитку досліджуються, тим більше подібності виявляється між різними організмами*. Зародкова подібність свідчить про спільність походження та єдність початкових етапів еволюції хребетних. Грунтуючись на наведених фактах був сформульований **біогенетичний закон**, згідно з яким кожна особина у своєму індивідуальному розвитку повторює історію розвитку свого виду. Зазвичай цей закон формулюють дуже коротко: *«онтогенез — це швидке повторення філогенезу»*.

Молекулярно-генетичні дані. Одним із головних правил біології є принцип єдності хімічного складу живих організмів. Причому в основу біохімічної універсальності живого покладено дві групи речовин: білки та нуклеїнові кислоти. Проведені дослідження показали: чим більша спорідненість видів і чим вища їх анатомічна подібність, тим більше подібні в них первинна структура білків і послідовність ДНК. Виявляється, ДНК людини однакова з ДНК шимпанзе на 98 %.

**Методи еволюційних досліджень**: геологічні і палеонтологічні, анатомічні та ембріологічні, молекулярно-генетичні, біогеографічні, екологічні.

### **Основні положення сучасної синтетичної еволюційної теорії (СЕТ):**

1. **Природний добір** — головний фактор і рушійна сила еволюції, причина розвитку історичного пристосування організмів до навколишнього світу.

Розрізняють три форми природного добору. *Перша* — **спрямований (рушійний) добір**, коли виживають особини з певними генетично закріпленими ознаками (мал. 5.1, в). *Друга форма природного добору* — **стабілізуючий добір**, або виживання особин з проміжними, близькими до середніх значень ознак (мал. 5.1, б). *Третя форма природного добору* — **дизруптивний добір**, коли селективну перевагу мають особини з крайніми формами прояву ознаки (мал. 5.1, а) (мал. 5.4).

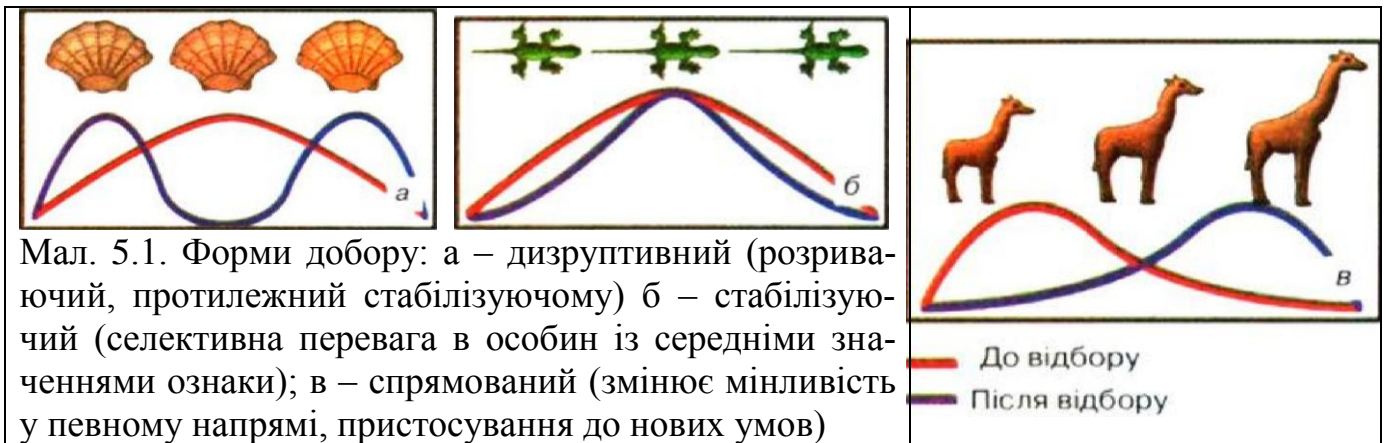
2. *Матеріалом для еволюції слугує мутаційна й рекомбінаційна мінливість*. Генетична мінливість є одним з головних факторів еволюції.

3. *Одиницею еволюції є не окрема особина, а популяція*. Особливе місце посідає **дрейф генів** — випадкові зміни частот генів, що відбуваються у дуже невеликих за розмірами популяціях. Коливання чисельності організмів в біології називають хвилями життя й поряд із дрейфом генів відносять до важливих факторів еволюції.

4. *Ключовою еволюційною подією є процес утворення видів*. Видоутворення здійснюється поступово і являє собою процес пристосування до мінливих умов середовища. Звичайно він здійснюється за умови географічної **ізоляції**, яку розглядають як ще один обов'язковий фактор еволюції.

5. *Еволюційні механізми, що ведуть до утворення нових видів, цілком придатні до утворення таксонів більш високого рівня*. Іншими словами: нові роди, роди-

ни, ряди, порядки, класи утворюються за допомогою тих самих еволюційних факторів, що й види.



**Синтетична теорія еволюції** — одна з основ сучасної біології. Вона є синтезом основних положень дарвінізму й досягнень генетики. За своєю суттю СТЕ являє собою ідею органічної еволюції шляхом природного добору генетично закріплених ознак.

**Природний добір** — це виживання найбільш пристосованих у боротьбі за існування організмів, здатних залишити численне потомство.

**Штучний добір** — вибір людиною у процесі селекції особин з певними ознаками для подальшого розмноження.

### *Перевірте себе*

1. Які докази еволюції вам відомі? 2. Перерахуйте методи еволюційних досліджень. 3. Перерахуйте основні положення синтетичної еволюційної теорії.

## § 76. МІКРОЕВОЛЮЦІЯ, ВИДОУТВОРЕННЯ ТА ВИДИ

*Терміни і поняття: мікроеволюція; макроеволюція; видоутворення (географічне, екологічне, миттєве), вид і його критерії.*

**Поняття мікроеволюції та макроеволюції.** Зазвичай еволюційні процеси поділяють на два рівні. На рівні популяції відбувається **мікроеволюція**. У результаті її спочатку виникають внутрішньопопуляційні угруповання, а у кінцевому підсумку утворюються нові види. Еволюційні події, що протікають на рівні, вищому за видовий, і пов'язані з утворенням нових родів, родин, рядів, порядків, відділів, класів, типів тощо, називають **макроеволюцією**. Мікроеволюція та макроеволюція не мають принципових відмінностей. Вважають, що всі еволюційні події, що спочатку відбуваються на рівні популяції, обов'язково накладають свій особливий відбиток на хід макроеволюції конкретної групи організмів. Особливістю мікроеволюційних подій є те, що вони відбуваються за короткий період часу, а це дає змогу безпосередньо спостерігати за їх ходом. Макроеволюційні процеси розтягуються на мільйони років, а тому досліджувати їх можна лише непрямым шляхом.

**Що собою являє елементарний еволюційний процес.** Елементарною (первісною) еволюційною подією, що протікає на мікроеволюційному рівні, є зміна гене-

тичної структури популяції. Вона полягає у зміні співвідношення особин з різними генотипами в популяції. **Факторами** (причинами) такого роду змін можуть бути природний добір, різке зменшення або збільшення кількості особин у популяції, зміна темпу мутаційного процесу.

**Видоутворення, або кінцевий етап мікроеволюції.** В основу процесу видоутворення покладено *такі зміни генетичної структури* в ізольованій популяції, за яких у багатьох локусах відбувається заміщення одного алеля на інший. Це призводить до *змін фенотипу особин і характеру їх життєдіяльності*. У кінцевому підсумку між групами популяцій виникає бар'єр несхрещуваності (репродуктивна ізоляція), і одна з популяцій перетворюється на новий вид. Для того щоб відбулися якісні генетичні зміни, необхідно, щоб групи популяцій вихідного виду були на тривалій період ізольовані одна від одної. Залежно від механізму ізоляції й визначають типи видоутворюючих процесів.

Найпоширенішим типом видоутворення є **географічне видоутворення**, в основу якого покладено просторову (географічну) ізоляцію, яка згодом спричиняє генетичні зміни у різних частинах ареалу одного і того самого виду (мал. 5.2, а).

Існують й інші способи видоутворення, коли ізолюючим началом є не географічні, а інші фактори. Одним із таких способів є **екологічне видоутворення** (мал. 5.2, б), за якого ареал виду не поділяється на частини. Ізоляцію популяцій, що живуть на одній території, визначають відмінності умов існування. Екологічне видоутворення, насамперед, властиве організмам, життя яких особливо тісно пов'язане з факторами середовища. Це стосується, наприклад, паразитів, середовищем життя яких є інші організми, або організмів, які мають *екологічні раси*.

У квіткових мух є *екологічні раси*, личинки яких можуть розвиватися на рослинах певних видів: ( хрестоцвітих, бобових, пасльонових тощо). У багатьох видів рослин є ранньоквітучі й пізньоквітучі раси (наприклад, весняний і літній дуби: одна форма цвіте у травні, друга — у липні), репродуктивно ізольовані одна від одної. Сезонні раси трапляються у прохідних риб. Екологічні раси риб можуть бути репродуктивно ізольованими не тільки часом, а й місцем нересту: річка чи озеро. Репродуктивна ізоляція у часі або просторі, що виникає між екологічно роз'єднаними популяціями організмів протягом тривалого часу, може привести до нагромадження генетичних відмінностей і видоутворення.

Особливим випадком є **миттєве видоутворення**. Якщо для географічного або екологічного видоутворення необхідні десятки тисяч поколінь, то у ході миттєвого видоутворення нова репродуктивна ізоляція досягається за два-три покоління. Найчастіше це відбувається шляхом міжвидової гібридизації з наступним партеногенетичним розмноженням самок. У рослин особини видів гібридного походження часто бувають стерильними, тобто нездатними давати потомство статевим шляхом. Проте вони успішно розмножуються вегетативно.

**Поняття виду.** Вид — структурна одиниця органічного світу. Вид — основа класифікації, основна одиниця систематики, одиниця різноманітності живого, і в той же час динамічна система — основний етап еволюційного процесу.

Ще у 20-х рр. генетики сформуvalи уявлення про вид як генетичну систему, в якій можна виділити два головних положення.

Перше: *особини одного виду формують спільний генофонд, у якому містяться унікальні алельні гени, що відрізняють цей вид від інших.*

Друге: *види захищені від проникнення генів чужорідного виду*. Це досягається за рахунок репродуктивної ізоляції — бар'єра несхрещувань, який виникає у процесі видоутворення між двома різними підвидами, або екологічними расами чи формами.

Факторами, які забезпечують бар'єр несхрещувань і репродуктивну ізоляцію, можуть бути: величезні відстані або географічні перешкоди, що розділяють близькі види; особливості шлюбної поведінки; строки й місця розмноження; пахучі мітки або *феромони*, які притягують особин протилежної статі (комахи), несумісність копулятивних органів чи статевих клітин самок і самців різних видів.

Таким чином, генетична єдність особин і популяцій, а також їх ізоляція від інших є головним *критерієм виду*. Однак на практиці часто користуються й іншими критеріями, серед яких особливе місце посідає *морфологічний*.

**Мікроеволюційні події відбуваються на рівні популяцій, завершальним етапом їх є утворення нового виду — генетично замкненої системи, що являє собою сукупність популяцій із загальним генофондом, захищених репродуктивною ізоляцією від потоків чужорідних генів. Кожний вид характеризується своїми генетичними й морфологічними особливостями, має свій ареал і займає свою екологічну нішу.**

### *Перевірте себе*

1. Що таке мікроеволюція? Макроеволюція? 2. Чим відрізняється географічне видоутворення від екологічного? 3. Чому вид називають генетично замкненою системою?

## § 77. МАКРОЕВОЛЮЦІЯ ТА ЇЇ ЗАКОНОМІРНОСТІ

*Терміни і поняття: філогенетика; дивергенція; монофілія; паралелізми; конвергенція; біологічний прогрес; ароморфоз; ідіоадаптація; дегенерація; біологічний регрес; правила еволюції.*

**Ієрархічна система організмів і макроеволюція.** Мікро- і макроеволюція є різними сторонами одного процесу. Еволюцією таксонів високого рівня (родів, родин, рядів, класів) займається окрема наука — філогенетика. Причиною їх виникнення є ті самі події, що й під час утворення видів, тільки вони відбувалися набагато раніше — у дуже давні часи. Чим вищий рівень таксономічної ієрархії, тим більший період часу відокремлює прадавні творчі процеси від сучасності. Це означає, що ієрархія таксонів відбиває не тільки ступінь споріднення видів, а й час **дивергенції** — поділу єдиного предкового виду на два й більше, з яких згодом утворилися інші види, що потім сформували таксони вищого рівня ієрархії. Таким чином, чим менше споріднені види, тим більший проміжок часу відділяє їх від спільного предка, тим більше вони накопичили генетичних відмінностей і сильніше відрізняються своєю будовою, розвитком і способом життя.

**Форми філогенезу.** Магістральною формою філогенезу є **дивергентна еволюція**, за якої з одного виду утворюється кілька. Основними факторами такого видоутворення є: природний добір, ізоляція, мутаційна мінливість, різкі перепади чисельності популяцій, спонтанні зміни частот генів. Дії цих факторів неминуче ведуть до того, що різні групи популяцій дедалі більше відрізняються від вихідного виду (дивергують). На певному етапі накопичені відмінності стають настільки істо-

тними, що спричиняють розпад вихідного виду на два й більше нових, які згодом дають початок новим видам і так далі. У такий спосіб усі види одного роду, роди у межах родини і т.д. утворюються шляхом дивергенції від одного спільного виду.

Якщо віддалені неспоріднені групи організмів приймають подібну форму тіла або в них утворюються аналогічні органи чи структури, то цей стан називають **конвергенцією**. Наприклад, схожа форма тіла іхтіозаврів, акул і дельфінів; або, скажімо, екологічні типи «кріт», «вовк», «ведмідь» «кенгуру», що виникають незалежно у плацентарних ссавців і в сумчастих; деревоподібні хвощі, папороті й справжні дерева насінних рослин.

**Напрями еволюції.** Найважливішими результатами еволюції є:

- пристосованість (адаптація) організмів до умов існування шляхом природного добору;
- біологічна різноманітність як наслідок процесу дивергенції;
- біологічний прогрес — ускладнення та підвищення організації живих систем.

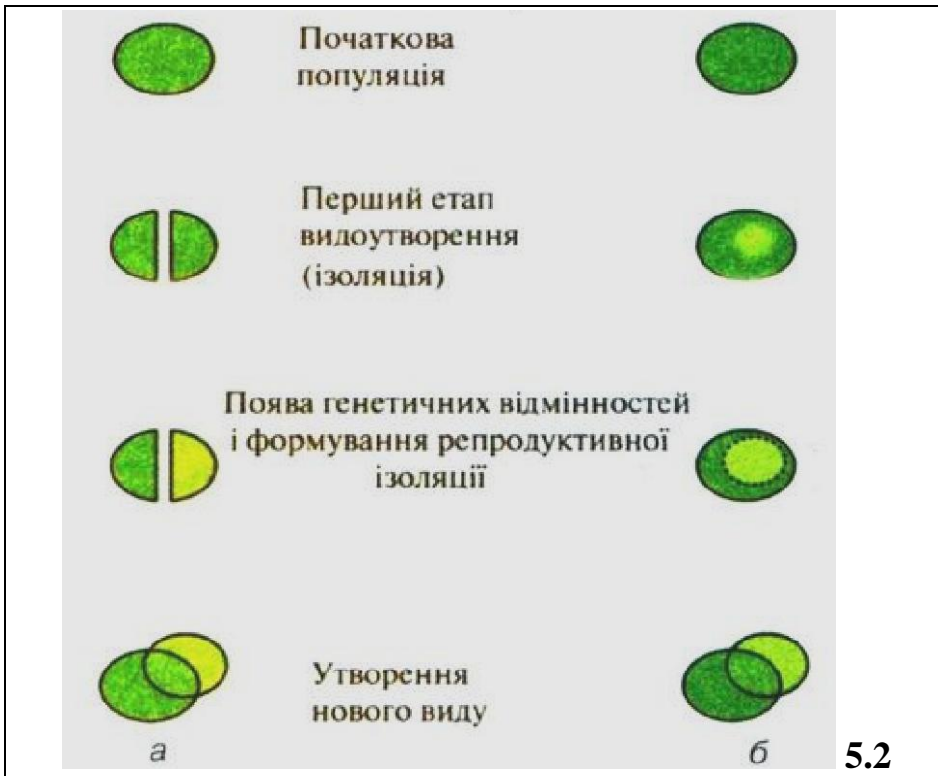
**Біологічний прогрес** вважають магістральним напрямом біологічної еволюції. Нині на стадії біологічного прогресу перебувають покритонасінні рослини, комахи, птахи та ссавці. Критеріями цього стану є такі показники: збільшення чисельності; розширення ареалу; інтенсивне видоутворення. Прогресивний стан дає змогу проникнути у раніше недоступні місця, зони (наприклад, водяним рослинам або тваринам вийти на суходіл), де можна створити велику кількість нових видів.

Щоб організмам досягти стану прогресу, в їх будові мають відбутися принципові зміни — **ароморфози, які ведуть до підвищення загального рівня організації й появи принципово нових пристосувань** (мал. 5.3). Найбільші ароморфози пов'язані з утворенням над царств і царств живих організмів. Наприклад, поява хромосом і ядерної оболонки призвели до утворення *надцарства еукаріотів*; поява зародкових листків у тварин стала причиною тканинної диференціації й виникнення внутрішніх органів, у результаті з'явилося *підцарство багатоклітинних тварин*.

Менш значущі ароморфози пов'язані з утворенням нових типів і класів тварин (виникнення осьового кістяка — хорди, поява членистих кінцівок у ракоподібних, п'ятипалої кінцівки в наземних хребетних) або відділів рослин (виникнення пилкової трубки й насіння в насінних рослин).

Необхідною умовою досягнення біологічного прогресу є видотворчі процеси у межах однієї адаптивної зони, в ході яких у нових видів з'являються ознаки, що не підвищують загального рівня організації. Ця форма розвитку організмів пов'язана з **ідіоадаптаціями** — змінами будови організму, що забезпечують лише пристосованість до конкретних умов, у яких живе вид (мал. 5.3). При цьому не відбувається значного ускладнення або спрощення рівня організації організмів. До ідіоадаптацій відносять крила кажанів, плавці китоподібних, рухливі пальці приматів або характерні ознаки родин у рослин.

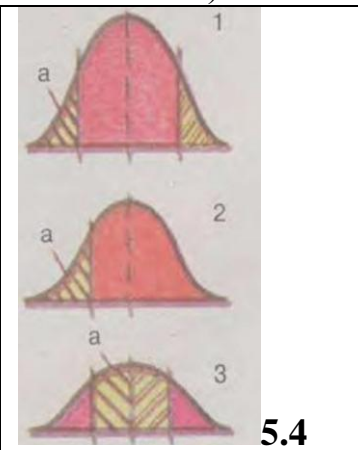
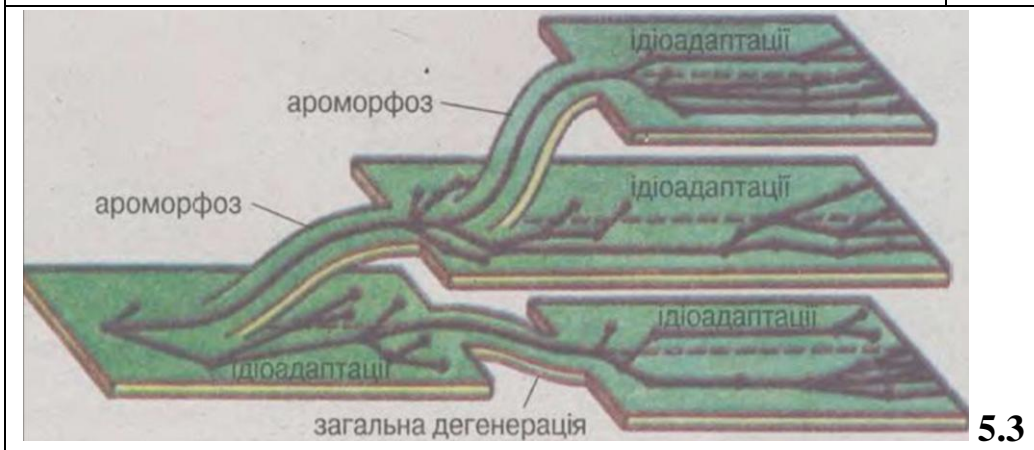
Ще одним напрямом розвитку живих організмів, що веде їх до біологічного прогресу, є загальне спрощення будови тіла (мал. 5.3), або **дегенерація**. У цьому випадку прогресивні ознаки заміщуються примітивними або взагалі втрачаються. Так, тварини сидячих форм, які на личинкових стадіях ведуть рухливий спосіб життя, у дорослому стані втрачають органи локомоції; у деяких видів хвостатих амфібій довічно зберігається зяброве дихання, а легені не розвиваються; у ціп'яків, на відміну від інших червів, відсутня травна й недорозвинена нервова системи.



Мал 5.2. Схема видоутворення: а – географічного; б – екологічного.

Мал. 5.3. Співвідношення між напрямками розвитку живих організмів: ароморфозом, ідіоадаптацією і дегенерацією.

Мал 5.4. Форми природного добору: 1 – стабілізуючий; 2 – рушійний (спрямований); 3 – розриваючий (дизруптивний, а – загибель особин)



**Біологічний регрес.**

Якщо швидкість еволюції даної групи організмів відстає від змін навколишнього середовища, то настає стадія **біологічного регресу**, критерії якого протилежні критеріям біологічного прогресу. У результаті група організмів, що у своєму історичному розвитку відстає, вимирає або стає *реліктом* і зберігається у специфічних, часто ізольованих місцях проживання.

**Різноманітність живих організмів класифікована у вигляді ієрархічної системи таксонів, яка відбиває родинні відносини видів, що виникають у ході дивергентної еволюції.**

**Основним напрямом еволюційних змін є біологічний прогрес, який досягається підвищенням рівня організації й у кінцевому підсумку переходом організмів у нову адаптивну зону.**

**Перевірте себе**

1. Що відбиває ієрархія таксонів?
2. Поясніть основну форму філогенезу?
3. Які зміни у будові організму ведуть до біологічного прогресу?
4. Які критерії біологічного регресу?
5. Як Ви розумієте сутність правил еволюції?

## § 78. ХІМІЧНА ЕВОЛЮЦІЯ І ВИНИКНЕННЯ ЖИТТЯ НА ЗЕМЛІ

*Терміни і поняття: самозародження; хімічна або передбіологічна еволюція; абіогенез; біогенез; коацервати; протобіонти; архебіонти; гіпотеза панспермії.*

**Абіогенез і самозародження.** В античні часи ідея **самозародження** (спонтанного зародження) живих істот з неживих матеріалів сприймалася як щось само собою зрозуміле. Поширена думка, що життя на Землі виникло з неорганічної матерії мільярди років тому в результаті **хімічної** (передбіологічної) **еволюції**. Ідея передбіологічного розвитку природи, який спричинив утворення життя, дістала назву **абіогенезу**. Нині вважають, що еволюція життя на нашій планеті складається з двох етапів: абіогенезу та **біогенезу** — власне біологічної еволюції, коли живі організми походять тільки від живих організмів.

**Хімічна еволюція.** Основні положення концепції хімічної еволюції такі.

- Життя на Землі виникло природним шляхом з неорганічних речовин з витратою енергії, яка надходила іззовні.

- Виникнення життя — це процес появи дедалі нових хімічних сполук та хімічних реакцій.

- Хімічна еволюція — процес, який протікав протягом мільярдів років у дуже специфічних умовах під впливом потужних зовнішніх джерел енергії.

- Важливу роль у хімічній еволюції відіграв передбіологічний добір, що сприяв виникненню, насамперед, складних сполук, у яких здатність до обміну речовин поєднувалася зі здатністю до самовідтворення.

- Ключовим у процесі хімічної еволюції був фактор самоорганізації, властивий усім складним системам, до яких відносяться й органічні молекули.

**Сучасні уявлення про основні етапи абіогенезу.** Утворення поширених у живій природі органічних сполук поза організмом проходить ряд етапів.

1. *Синтез органічних мономерів:* органічних кислот, амінокислот, вуглеводів, азотистих основ. Для цього на первісній Землі були всі умови: необхідна кількість води, метану, аміаку і ціанідів, відсутність кисню та інших окиснювачів (атмосфера мала відновний характер), а також надлишок вільної енергії у вигляді ультрафіолетового випромінювання, електричних розрядів і вулканічної діяльності.

Можна цілком обґрунтовано припустити, що за мільярди років до виникнення життя концентрація простих органічних сполук на Землі місцями могла бути досить високою і утворювати так званій «первинний бульон».

2 *Синтез органічних полімерів,* що здійснювався з наявних мономерів, став наступним етапом хімічної еволюції. Каталізаторами могли бути іони металів, а матрицею — частки глини. У результаті цього процесу в «первинному бульйоні» утворювалися різні поліпептиди і найпростіші ліпіди. Вони сполучалися один з одним, утворюючи складніші багатомолекулярні комплекси — **коацервати**, що мали вид крапель із чіткими межами. Коацервати вже були здатні поглинати різні речовини, в них відбувалися різні реакції, зокрема полімеризація мономерів, що надходили із зовні. За рахунок цих реакцій краплі могли рости — збільшуватися в об'ємі, а після досягнення критичної маси розмножуватися — дробитися на дочірні краплі.

Найстійкіші коацерватні краплі завдяки передбіологічному добору діставали перевагу, яка забезпечила вдосконалювання світу молекул.



**3.** Утворення комплексів білків і нуклеїнових кислот і пов'язана з цим поява реакцій матричного типу, виникнення ліпідних мембран.

Для ефективної передачі з покоління в покоління своїх унікальних властивостей коацерватами потрібний спадковий апарат. Вважають, що спочатку він будувався виключно з молекул РНК, які забезпечували всі матричні процеси, а ДНК виникла значно пізніше. Найімовірніше, що на певному етапі коацервати вступили у симбіоз із колоніями молекул, здатних до самовідтворення. Це й призвело до формування перших по-справжньому автономних біологічних систем — **протобіонтів**.

**4.** Поява перших біологічних систем і організмів. Саме поява протобіонтів завершила процес хімічної еволюції. Одні дослідники розглядають їх як неживі субстанції, інші — як дуже примітивні живі істоти зі своєю еволюцією. За час існування протобіонтів утворилися справжні ферменти, різко зросла стійкість матричного синтезу й почали утворюватися клітинні мембрани. Саме з них понад 3,5 млрд років тому виникли **архебіонти** — перші організми. Як вважається, вони вже мали три основні клітинні компоненти: клітинну мембрану, цитоплазму, генетичний апарат. В архебіонтів з'явилися електронтранспортні ланцюги, виникли реплікація нуклеїнових кислот і біосинтез білка, які здійснювалися на основі генетичного коду.

У лабораторних умовах донині не вдалося синтезувати живі організми.

Наукова ідея, згідно з якою життя могло бути занесене з космосу, дістала назву концепції **панспермії**.

**Більшість біологів, котрі займаються питаннями еволюції, вважають, що походження життя на Землі є результатом передбіологічної (хімічної) еволюції. Цей процес полягав у появі нових, дедалі складніших хімічних сполук. У наш час хімічна еволюція залишається дуже правдоподібною науковою гіпотезою.**

### *Перевірте себе*

1. У чому полягають істотні відмінності ідей самозародження та абіогенезу?
2. Що таке хімічна еволюція, які її головні положення?
3. Охарактеризуйте основні етапи абіогенезу.
4. Що являють собою коацервати, протобіонти, архебіонти?

## **§ 79. СИСТЕМА ОРГАНІЧНОГО СВІТУ І ПРИНЦИПИ ЇЇ ПОБУДОВИ**

*Терміни і поняття: біологічна систематика; система органічного світу; штучна і природна системи; таксони; кодекси біологічної номенклатури.*

**Система органічного світу.** Пізнання навколишнього світу неможливе без класифікації здобутої інформації. Питаннями класифікації організмів займається наука **біологічна систематика**. Її головне завдання — побудова **системи органічного світу** — сукупності видів організмів, які живуть або жили на Землі, класифікованої за певними принципами.

Системи органічного світу, побудовані у різні часи, істотно відрізняються. Найпершу класифікацію живих об'єктів розробив античний філософ *Арістотель* (384—322 рр. до н. д.). Його вважають родоначальником зоології. Незважаючи на те, що Арістотель класифікував лише 454 види тварин, розроблена ним схема не втрачала свого значення аж до часів К. Ліннея, який описав уже 4208 видів живих організмів.

Заслуга визначного шведського природодослідника *Карла Ліннея* (1707—1778) полягає у тому, що він не тільки розробив першу систему організмів, а й уперше сформулював поняття **вид** як «сукупність організмів, подібних між собою, як подібні діти одних батьків, і здатних давати плідне потомство». Учений запропонував позначати види бінарними (двослівними) латинськими назвами: перше слово — назва роду, друге — назва виду. Наприклад, заєць білий був названий Ліннеєм *Lepus timidus*. Слово *Lepus* (заєць) — назва роду, а *timidus* (боягузливий) — назва виду. (Фіалка польова - *Viola arvensis* L., Ф. триколірна - *V. tricolor* L., Ф. болотна - *V. palustris* L., Незабудка польова - *Myosotis arvensis* L., Н. болотна - *M. palustris* L.)

Ще одне важливе нововведення Ліннея полягало у створенні ієрархічної системи чотирьох супідрядних категорій: вид, рід, ряд і клас. При цьому клас включав кілька рядів, ряд — родів, рід — видів. Таксони вищого за рід рівня відтоді прийнято іменувати одним латинським словом.

На відміну від **штучної системи** Ліннея, що ґрунтувалася на подібності організмів за одиничними ознаками, нині у біології використовують **природну систему**, основу на філогенетичній спорідненості організмів. Застосовуючи її в сучасній біології, подібність організмів доводять не лише за комплексом різноманітних ознак чи даних палеонтології, а й за допомогою досліджень мінливості молекулярних структур: білків і ДНК.

**Принципи побудови системи органічного світу.** Перший принцип — система органічного світу повинна бути філогенетичною, мати під собою генетичну основу, з максимальною повнотою відображати еволюційні зв'язки між організмами.

Другий принцип — ієрархічності. Згідно з ним систематичні категорії (їх прийнято називати **таксонами**) нижчого порядку об'єднують у категорії вищого порядку. У систематиці тварин прийняті такі основні таксони: тип — клас — ряд — родина — рід — вид. У систематиці рослин, грибів і бактерій використовують як основні таксони: відділ — клас — порядок — родина — рід — вид.

Третій принцип — усі назви й описи таксонів мають подаватися за суворими правилами, чітко прописаними у спеціальних міжнародних **кодексах біологічної номенклатури**, які у біології мають силу закону.

**Сучасна система органічного світу.** Нині усі живі організми об'єднують в імперію *Клітинні*. Спільною особливістю їх будови є клітинна структура. Імперію поділяють на два надцарства: *Доядерні* (прокаріоти) і *Ядерні* (еукаріоти). Основним критерієм поділу на ці дві великі групи є будова клітини (мал. 5.5). Для еукаріотичних організмів характерна наявність у цитоплазмі клітин сформованого ядра з хромосомами і значної кількості органел, відсутніх у прокаріотів. Всім еукаріотичним організмам властиве розмноження клітин шляхом непрямого поділу — мітозу, а деяким одноклітинним і всім без винятку багатоклітинним еукаріотам — статеве розмноження й редукційний поділ — мейоз.

Надцарство Доядерні зазвичай поділяють на дві групи: царство *Археї* і царство *Еубактерії*. До першого відносять зовсім примітивно побудовані навіть для бактерій мікроскопічні одноклітинні істоти. Царство Еубактерії часто поділяють на дві групи: *бактерії* та *ціанобактерії* (мал. 5.5).

Надцарство Ядерні поділяють на три царства.

Царство *Рослини* — нерухливі фотосинтезуючі організми, клітини яких мають щільні оболонки й постійну форму, а цитоплазма містить пластиди, зокрема зелені, — хлоропласти (мал. 5.6).

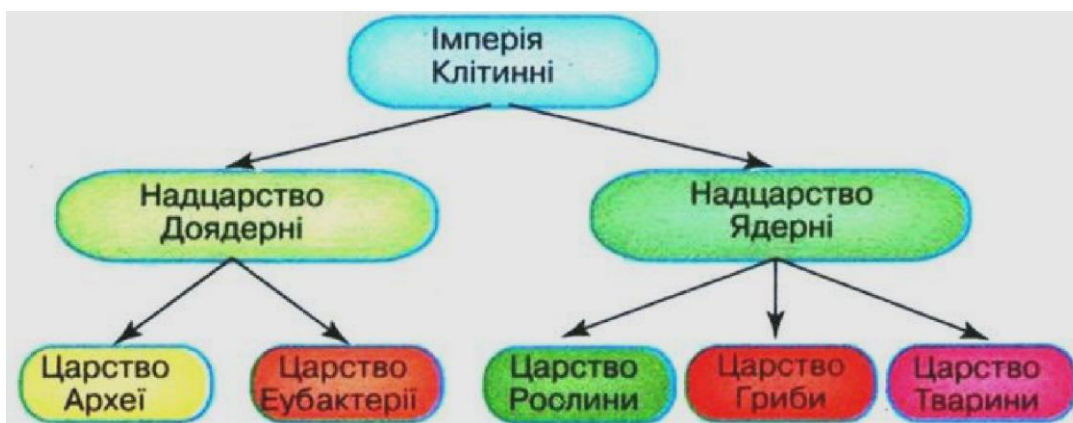
До царства *Тварини* входять рухливі гетеротрофні організми. Їх клітини позбавлені фотосинтетичного апарата й клітинних оболонок, вони можуть змінювати свою форму. Одноклітинні тварини розмножуються поділом клітини навпіл, багатоклітинні — за допомогою гамет (мал. 5.6).

Царство *Гриби*. Ці організми поєднують у собі особливості рослин і тварин. Через щільну клітинну оболонку вони нерухливі й відтак нагадують рослин. Проте хімічним складом своїх клітин, зокрема тим, що їх оболонки побудовані з хітину, вони схожі на тварин.

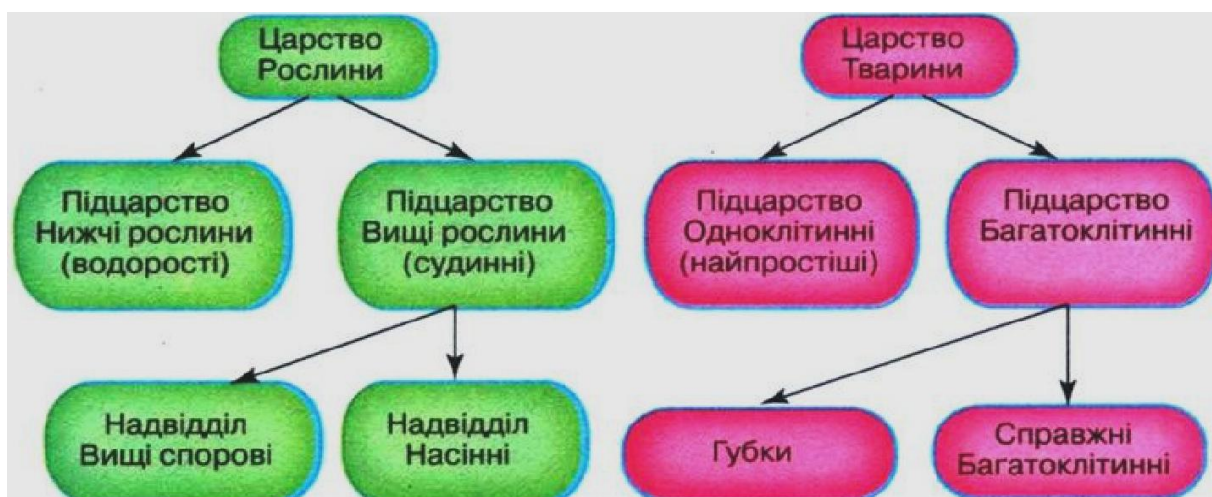
**Найважливішим завданням біологічної науки є створення системи органічного світу, яка являє собою всю різноманітність видів живих організмів, класифікованих за принципом філогенетичного споріднення.**

### Перевірте себе

Що слід розуміти під системою органічного світу? 2. Чим штучна система відрізняється від природної? 3. Яка наука займається питаннями побудови системи органічного світу? 4. Для чого необхідні кодекси біологічної номенклатури? 5. На які великі таксони поділяють прокариотів? 6. Що це за організми— протисти?



Мал. 5.5. Систематична ієрархія на рівні надцарств і царств живих істот



Мал. 5.6. Ієрархія груп організмів найбільших царств — Рослини і Тварини

## § 80. ПЕРШІ КРОКИ ЕВОЛЮЦІЇ ОРГАНІЧНОГО СВІТУ. ІСТОРИЧНИЙ РОЗВИТОК ПРОКАРІОТІВ І РОСЛИН

*Терміни і поняття: спільний предок; теорія симбіогенезу; риніофіти.*

**Спільний предок живих організмів і еволюція прокаріотів.** Вважають, що вже від 3,8 до 3,6 млрд років тому на завершальному етапі передбіологічної еволюції утворилися *архебіонти* — найперші організми, які й стали спільними предками живих організмів, які нині живуть на Землі (мал. 5.8).

З архебіонтів в інтервалі від 3,5 до 3,0 млрд років тому розвинулися численні прокаріотичні організми. Через те, що атмосфера планети ще не містила кисню, всі перші прокаріоти були анаеробами. Вважають, що процес поглинання сонячної енергії з наступним виділенням кисню розпочався близько 2,5 млрд років тому і був пов'язаний з масовим розвитком ціанобактерій, у яких, як у рослин, фотосинтез відбувається з виділенням кисню. Як наслідок поступово стала утворюватися атмосфера з вмістом кисню. В результаті більша частина анаеробних прокаріотів вимерла, а період з 2 до 1,5 млрд років тому став часом інтенсивної еволюції різноманітних аеробних груп прокаріотів.

Подальша еволюція прокаріотів пов'язана з освоєнням нового середовища існування — суходолу, де згодом сформувалася величезна кількість видів різноманітних ґрунтових бактерій. Багато гетеротрофних бактерій стали паразитами й комменсалами багатоклітинних еукаріотів. Нині на Землі живе не менш ніж 20 тис. видів надцарства Прокаріоти.

**Теорія симбіогенезу і виникнення еукаріотів.** Вважають, що еукаріоти виникли 1,5 млрд років тому. Останнім часом дедалі більшого підтвердження знаходить *теорія симбіогенезу*, згідно з якою всі еукаріотичні організми є результатом своєрідного симбіозу різних видів прокаріотів. Великі гетеротрофні прокаріоти, які живилися дрібними, не зуміли перетравити деяких з них і ті прижилися в цитоплазмі «хижаків», перетворившись у мітохондрії, пластиди й джгутики.

Подальша еволюція йшла від одноклітинних до колоніальних організмів, а потім — до багатоклітинних.

**Шляхи й закономірності еволюції рослин.** Близько мільярда років тому на дні Світового океану вже жила безліч зелених, бурих та інших водоростей. Їх прогресивна еволюція проходила в напрямі від одноклітинності до колоніальності, а потім — до багатоклітинності. В результаті чимало водоростей досягли гігантських розмірів, однак так і залишилися водними істотами. Це пояснюється тим, що їх тіло не має спеціального захисту від висихання й особливостями статевого розмноження (для копуляції гамет потрібне водне середовище).

Потреба пристосуватися до наземного способу життя стала головним напрямом еволюції рослин. Цього було досягнуто за рахунок збільшення тривалості стадії спорофіта й поступового скорочення фази гаметофіта і згодом його редукції взагалі. Такий ароморфоз дав рослинам змогу освоїти новий адаптивний простір — суходіл й утворити тут надзвичайне біологічне різноманіття. Рослинний світ нині налічує приблизно півмільйона видів, з яких на квіткові рослини припадає більше половини — близько 300 тис. видів.

Найпримітивнішими вищими рослинами з тих, що збереглися на Землі, вважають мохоподібних, які відокремилися від водоростей близько 600 млн років тому.

Усі інші вищі рослини походять від **риніофітів**. Ці вимерлі рослини були більше схожі на водорості. В них ще не було коренів і листків, а провідна система розвинута дуже слабо. Жили вони на мілководді або у болотистій місцевості 400—500 млн років тому. Від них окремими еволюційними гілками відійшли плауни, хвощі, папороті й голонасінні рослини.

Папороті — перші рослини, які змогли завоювати суходіл, утворивши в Карбонському періоді (300-360 млн р. т.) найсправжніснінькі ліси. У зв'язку з необхідністю жити на суходолі у рослин виникла провідна система, вдосконалилися покривна і механічна тканини. З голонасінних рослин на межі Мезозою і Кайнозою утворилися покритонасінні рослини. Їх поява ознаменувалася низкою ароморфозів, а саме: появою квітки, внутрішнім і подвійним заплідненням, механізмами захисту зародка від несприятливих умов, забезпеченням його їжею на ранніх стадіях розвитку.

**Магістральний шлях еволюції на рівні прокариотичних організмів проходив від первинно гетеротрофних організмів через хемотрофи до фототрофів і вторинних гетеротрофів. Завершився він утворенням перших еукаріотичних організмів.**

Головним шляхом еволюції рослин стало зменшення значущості й тривалості гаплоїдної стадії — гаметофіта, що дало рослинам змогу вийти на суходіл і у кінцевому підсумку призвело до утворення квіткових рослин.

### *Перевірте себе*

1. Яких істот вважають спільними предками всіх живих організмів? У чому особливості їх будови і функціонування? 2. Яких етапів було необхідно для симбіотичного утворення водоростей? 3. У чому полягають особливості будови риніофітів? 4. Який напрям еволюції рослин був генеральним?

## **§ 81. ОСОБЛИВОСТІ ЕВОЛЮЦІЇ ТВАРИН**

*Терміни і поняття: трилобіти; щиткові й панцирні риби; ракоскорпіони; лабіринтодонти; антропоген; льодовиковий період.*

**Магістральні напрями еволюції тварин.** Тварин слід визнати не тільки найбільш високоорганізованими, а й найбільш різноманітно побудованими істотами. На шляху еволюції тварини пройшли ароморфозів набагато більше, ніж представники будь-якого іншого царства.

Еволюція тварин почалася з одноклітинного амебоїдного предка. Потім відбувся ряд етапів історичного розвитку, включаючи стадію безскелетних нерухливих тварин. Вінцем еволюції тварин вважають комах, птахів і ссавців.

Як правило, дослідники виділяють такі напрями еволюції тварин (мал. 5.7).

- Виникнення багатоклітинності, диференціація клітин на тканини й поява органів (зовнішніх і внутрішніх), формування систем органів. Багатоклітинність дає чимало переваг. Такі організми живуть довше, мають змогу залишити більше нащадків, досягають більших розмірів тіла, що забезпечує їх фізіологічну стабільність і незалежність від умов життя. Нарешті, багатоклітинність — це можливість спеціалізації клітин, появи тканин і органів, що веде до великої різноманітності будови тіла.

- Поява опори тіла — скелета (зовнішнього у молюсків і членистоногих, внутрішнього — у хордових), що забезпечує симетрію й чіткий план будови.
- Розвиток рухливості і системи регуляцій як основи нервової системи.
- Виникнення соціальності незалежно у різних групах тварин.

**Послідовність еволюційних подій у царстві Тварини.** Перші реальні викопні свідчення про багатоклітинних тварин мають вік порядку 700 млн років. Ці прадавні тварини були досить розвинутими — мали щільні покриви тіла, гідроскелет і добре розвинутий м'язовий апарат.

У морських відкладеннях початку Фанерозою (600—500 млн р. т.) вже вдалося знайти представників відразу кількох сучасних типів тварин: губок, кишковопорожнинних, різноманітних кільчастих червів, плечоногих, гігантських членистоногих **трилобітів** і навіть перших хордових. Перші встановлені викопні хребетні відносяться до Ордовицького періоду (близько 500 млн р. т.). Цими хребетними були примітивні **щиткові риби**. Їх тіло зверху вкривали міцні пластинки (мал. 5.7).

У Силурійському періоді (440 млн р. т.) з'явилися перші тварини, які дихали повітрям. Першопоселенцями суходолу вважають **ракоскорпіонів** — павукоподібних, зовні схожих на скорпіонів. У Девонському періоді (360-416 млн р. т.) виникли щелепороті **панцирні риби**. Ці риби дали початок кистеперим, дводишним і променеперим риbam. Променепері дали початок сучасним **костистим риbam**, кистепері — стародавнім амфібіям — **лабіринтодонтам**. Тоді ж виникли перші крилаті **комахи**. Зовні вони нагадували гігантських бабок і тарганів (мал. 5.7).

У Карбонському періоді (300-350 млн р. т.) клімат на Землі був вологим. У болотистій місцевості жили величезні **стегоцефали** — **земноводні**, зовсім не схожі на сучасних тритонів і жаб. Тоді ж з'явилися й **перші плазуни**, які, завдяки захищеним твердою шкаралупою яйцям і роговому покриву тіла, змогли почати завоювання суходолу. Вони були майже не пов'язані з водоймами (мал. 5.7 і 5.8).

У Пермський період (250-300 млн р. т.) клімат на нашій планеті став сухішим. Це спричинило масове вимирання гігантських земноводних і водночас різке збільшення різноманітності плазунів. У цьому ж періоді зародилася особлива група примітивних рептилій, з яких у наступному періоді — Триасі (200-250 млн р. т.) утворилися перші **яйцекладні ссавці**.

Юрський період (146-200 млн р. т.) — час розквіту прадавніх плазунів, які жили у воді, повітрі і на суходолі. Саме у цей період виникли **птахи**, предками яких були не археоптерикси, а дрібні (не більше курки) теплокровні динозаври (мал. 1.7).

Крейдовий період (65-146 млн р. т.) став критичним для гігантських рептилій. У першій його половині ще виникали нові групи гігантських рептилій (**диплодоки**, маса тіла — від 10-20 до 80 т), проте до кінця цього періоду відбулося їх масове вимирання. Причому зникли не лише прадавні гігантські плазуни, яких зазвичай називають динозаврами, а й теплолюбні жителі морів.

В умовах похолодання (70 млн р. т.) перевагу здобули теплокровні птахи і ссавці. Саме тоді з'явилися плацентарні, розквіт яких припав на наступну еру — Кайнозой. Паралельно йшла інтенсивна еволюція комах, тісно пов'язана із зменшенням їх розмірів.

Кайнозой, що розпочався 65,5 млн років тому й триває дотепер, — час становлення сучасної фауни й флори. На початку ери виникла більша частина рядів птахів

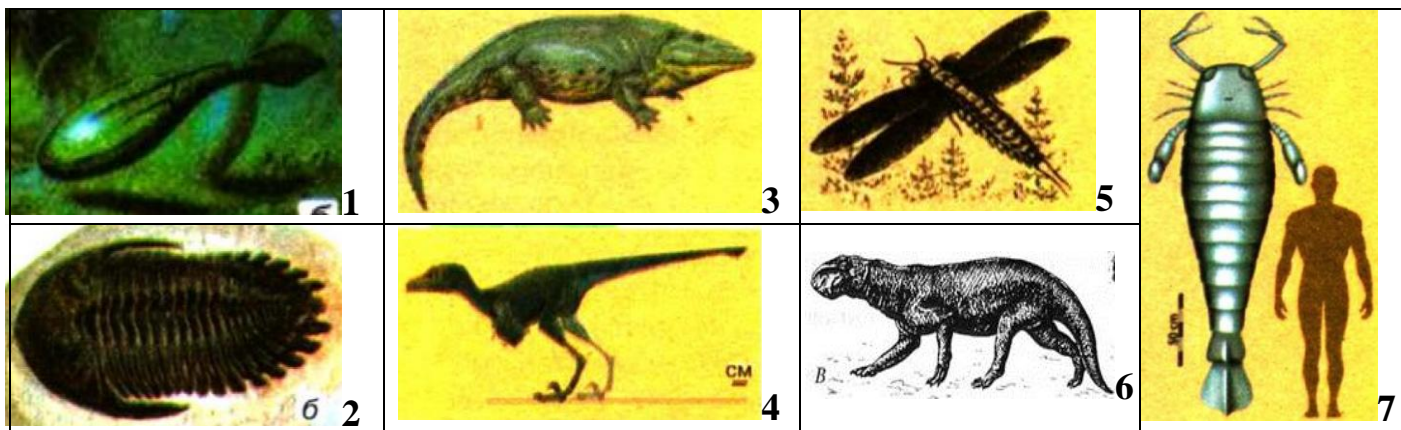
і ссавців, порядків покритонасінних рослин. Вважається, що саме у цей період серед тварин виникли і соціальні відносини.

Для останнього періоду Кайнозою — **антропогену** — характерним є поступове охолодження клімату. На цьому тлі неодноразово повторювалися фази особливо різкого похолодання, які прийнято називати **льодовиковими періодами**. Найбільшим було *Дніпровське зледеніння*. Воно трапилося близько 200 тис. років тому й тривало понад 100 тис. років.

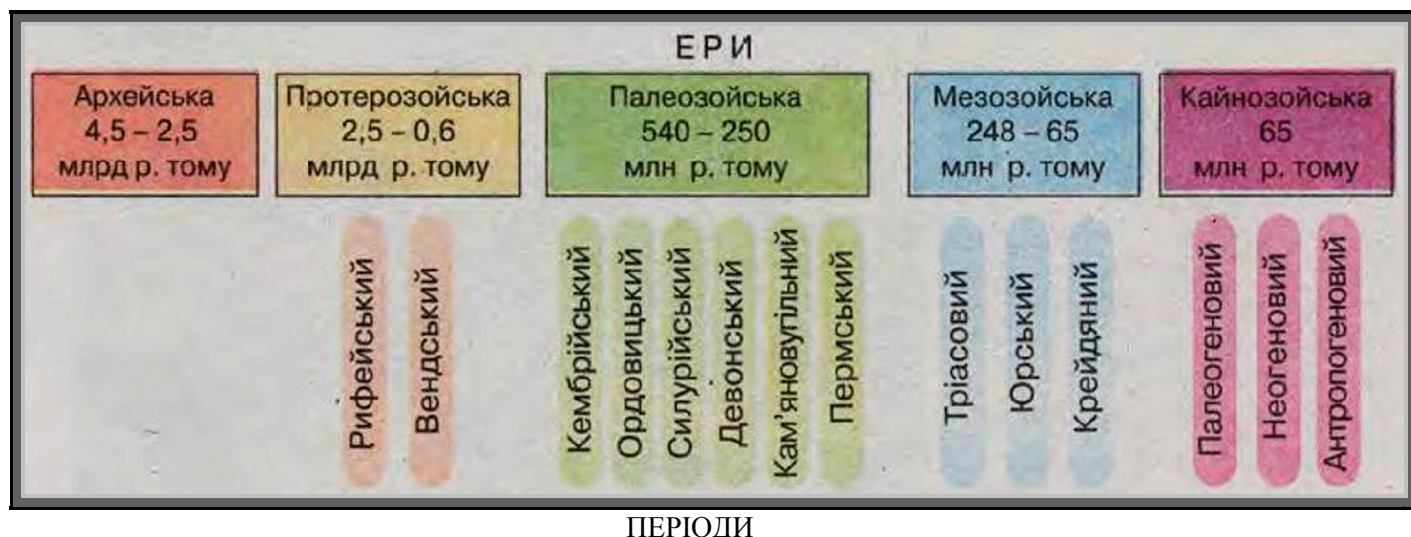
**Головна особливість еволюції тварин полягає у її багатоплановості. За період свого історичного розвитку тварини зазнали найбільшого числа ароморфозів порівняно з представниками інших царств еукаріотів. Це відобразилося у більшій кількості таксонів високого рівня.**

**Перевірте себе**

1. Чому тварин слід вважати найбільш різноманітно побудованими істотами?
2. У чому полягає альтернативність еволюції комах і хребетних?
3. Назвіть основні напрями еволюції тварин.
4. Який з періодів історичного розвитку Землі став критичним для гігантських рептилій і чому?
5. Що відбувається в сучасну еру?



Мал 5.7. **Викопні тварини:** 1 – щиткові риби; 2 – трилобіти; 3 – лабіринтодонт (5 м); 4 – дрібний теплокровний динозавр – предок птахів; 5 – перші крилаті комахи (розмах крил – 1 м); 6 – звіроподібна рептилія; 7 – ракоскорпіони – першопоселенні суходолу



Мал 5.8. Ери і періоди еволюції органічного світу

## Зміст



РОЗДІЛ III. ОРГАНІЗМОВИЙ РІВЕНЬ ОРГАНІЗАЦІЇ ЖИТТЯ	
ТЕМА 3. ЗАКОНОМІРНОСТІ СПАДКОВОСТІ І МІНЛИВОСТІ	
§ 43. ПРЕДМЕТ І ЗАВДАННЯ ГЕНЕТИКИ	1
§ 44. МЕТОДИ ГЕНЕТИЧНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ	2
§ 45. ГЕНЕТИЧНА ТЕРМІНОЛОГІЯ І СИМВОЛІКА	4
§ 46. ЗАКОНИ Г. МЕНДЕЛЯ, ЇХ СТАТИСТИЧНИЙ ХАРАКТЕР	6
§ 47. ВЗАЄМОДІЇ АЛЕЛЬНИХ ГЕНІВ	11
§ 48. ХРОМОСОМНА ТЕОРІЯ СПАДКОВОСТІ. ЗЧЕПЛЕНЕ СПАДКУВАННЯ. КРОСИНГОВЕР	12
§ 49. УСПАДКУВАННЯ, ЗЧЕПЛЕНЕ ІЗ СТАТТЮ	15
§ 50. ПОНЯТТЯ ПРО МІНЛИВІСТЬ ТА СПАДКОВІСТЬ. МОДИФІКАЦІЙНА МІНЛИВІСТЬ	16
§ 51. ГЕНЕТИЧНА МІНЛИВІСТЬ. МУТАЦІЇ ТА РЕКОМБІНАЦІЇ ГЕНЕТИЧНОГО МАТЕРІАЛУ	18
§ 52. ЧОМУ ВИНИКАЮТЬ МУТАЦІЇ. МУТАГЕНИ	21
ТЕМА 4. ГЕНОТИП ЯК ЦІЛІСНА СИСТЕМА	
§ 53. БУДОВА ГЕНА. ОРГАНІЗАЦІЯ ГЕНОМУ	24
§ 54. ВПЛИВ ГЕНІВ НА ФЕНОТИП. ГОМОЛОГІЧНІ РЯДИ СПАДКОВОЇ МІНЛИВОСТІ	25
§ 55. ГЕНЕТИКА ЛЮДИНИ І МЕДИЧНА ГЕНЕТИКА	28
§ 56. ГЕНЕТИЧНІ ОСНОВИ СЕЛЕКЦІЇ ОРГАНІЗМІВ	30
§ 57. ОСНОВНІ НАПРЯМИ СУЧАСНОЇ БІОТЕХНОЛОГІЇ. ТРАНСГЕННІ ТА ХИМЕРНІ ОРГАНІЗМИ	33
ТЕМА 5. ІНДИВІДУАЛЬНИЙ РОЗВИТОК ОРГАНІЗМІВ	
§ 58. ЯК ВІДБУВАЄТЬСЯ ЗАПЛІДНЕННЯ	35
§ 59. ПОНЯТТЯ І ЕТАПИ ОНТОГЕНЕЗУ. ЕМБРІОНАЛЬНИЙ РОЗВИТОК	36
§ 60. ТИПИ ПОСТЕМБРІОНАЛЬНОГО РОЗВИТКУ. РІСТ ОРГАНІЗМІВ	37
§ 61. ТРИВАЛІСТЬ ЖИТТЯ, СТАРІННЯ І СМЕРТЬ	39
§ 62. ЖИТТЄВІ ЦИКЛИ: ЇХ ОСОБЛИВОСТІ У РІЗНИХ ГРУП ОРГАНІЗМІВ	40
§ 63. РЕГЕНЕРАЦІЯ. ЕМБРІОТЕХНОЛОГІЇ І КЛОНУВАННЯ	41
§ 64. ГОМЕОСТАЗ ІНДИВІДУАЛЬНОГО РОЗВИТКУ	44
РОЗДІЛ IV. НАДОРГАНІЗМОВІ РІВНІ ОРГАНІЗАЦІЇ ЖИТТЯ	
ТЕМА 1. ОРГАНІЗМИ І СЕРЕДОВИЩЕ. ПОПУЛЯЦІЇ ТА ЕКОСИСТЕМИ	
§ 65. ЕКОЛОГІЯ ЯК НАУКА, ЇЇ ПРЕДМЕТ ТА ЗАВДАННЯ. СЕРЕДОВИЩЕ ІСНУВАННЯ	48
§ 66. ЕКОЛОГІЧНІ ФАКТОРИ ТА ЇХ ВПЛИВ НА ЖИВІ ОРГАНІЗМИ	50
§ 67. ПОПУЛЯЦІЯ ТА ЇЇ ВЛАСТИВОСТІ. БІОЛОГІЧНІ АДАПТИВНІ РИТМИ	54
§ 68. ПОНЯТТЯ ПРО ЕКОЛОГІЧНУ СИСТЕМУ	57
§ 69. ПОТОКИ РЕЧОВИНИ ТА ЕНЕРГІЇ, ЛАНЦЮГИ ЖИВЛЕННЯ І ТРОФІЧНІ РІВНІ	61
§ 70. ДИНАМІКА І ПРОДУКТИВНІСТЬ ЕКОСИСТЕМ	70
ТЕМА 2. БІОСФЕРА	
§ 71. БІОСФЕРА ТА ЇЇ МЕЖІ	69
§ 72. БІОГЕОХІМІЧНІ ЦИКЛИ ЯК ОСНОВА БІОСФЕРИ	72
§ 73. ЛЮДИНА І БІОСФЕРА	76