



С.В.Межжерін, Я.О.Межжеріна

БІОЛОГІЯ

РІВЕНЬ СТАНДАРТУ, АКАДЕМІЧНИЙ РІВЕНЬ



11

ББК 28.Оя721
М43

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

ВИДАНО ЗА РАХУНОК ДЕРЖАВНИХ КОШТІВ. ПРОДАЖ ЗАБОРОНЕНО

Наукову експертизу проводив Інститут клітинної біології та генетичної інженерії НАН України

Психолого-педагогічну експертизу проводив Інститут педагогіки НАПН України

Межжерін С. В.

М43 Біологія : підруч. для 11 кл. загальноосвіт. навч. закл. : рівень стандарту, академ. рівень / С. В. Межжерін, Я. О. Межжеріна. — К. : Освіта, 2011. — 336 с. : іл.

ISBN 978-966-04-0830-2.

ББК 28.Оя721

ISBN 978-966-04-0830-2

© С. В. Межжерін, Я. О. Межжеріна,
2011
© Видавництво «Освіта», 2011
© Видавництво «Освіта», художнє
оформлення, 2011

Дорогі друзі!


Цього року ви ознайомитесь із розділом біології, до вивчення якого готувалися всі попередні роки. Адже тільки опанувавши курси ботаніки, зоології, анатомії, фізіології та біохімії, можна приступити до вивчення наук ХХІ століття — генетики й екології.

Опрацювавши курс загальної біології, ви дізнаєтеся про небезпеку, що її приховують ГМО-продукти, довідаєтеся, чому в карооких батьків іноді народжуються блакитнооки діти, вивчите історію і розвиток життя на всій нашій планеті, сформуєте власну думку про походження людини, виробите принципово новий — екологічний погляд на світ.

Загальна біологія — наука, що дає знання, без яких не можна вважати себе сучасною людиною, розбиратися у складних проблемах людства ХХІ століття.

Позаду залишилося ХХ століття, яке дістало назву інформаційного. На думку вчених, ХХІ ст. стане століттям біологічної революції, століттям біології, генетики та екології. Біологія сьогодні — це наука формування світогляду, морального погляду на загальнолюдські цінності. Людство нині впритул підійшло до розуміння того, що життя на Землі може бути знищене. Розв'язати проблему виживання на планеті допоможе, зокрема, біологія.

Автори намагалися викласти складний матеріал загальної біології доступно, зробити його цікавим.

Підручник призначено учням загальноосвітніх шкіл, які опановують біологію на рівні стандарту та академічному рівні. Матеріал для вивчення на академічному рівні виділено позначкою .

Відомості, які будуть цікаві тим, хто з інтересом вивчає біологію, подано іншим (дрібним) шрифтом.

Рубрика «**Перевірте себе**» містить запитання і завдання до змісту параграфів. Вона призначена для самоперевірки засвоєного матеріалу.

У рубриці «**Як ви вважаєте?**» запитання і завдання призначені для тих, хто цікавиться біологією. Автори намагалися скласти їх так, щоб збудити ваш інтерес, стимулювати фантазію і наукову інтуїцію.

«Лабораторні роботи» допоможуть виробити навички лабораторної практики, роботи з біологічними об'єктами.

«Практичні роботи» — це, в основному, задачі, що містять завдання на дослідження проявів основних біологічних законів. Задачі з генетики допоможуть потренуватися у визначенні, яке потомство народиться в батьків із заданими ознаками, а задачі з екології навчать розуміти співвідношення між ланками ланцюга під назвою «життя».

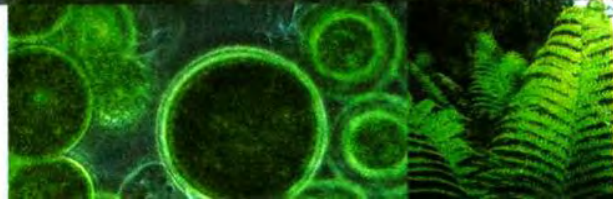
Сподіваємося, вам буде цікаво начатися за цим підручником.

Бажаємо усім випускникам міцних знань, успішного закінчення школи і вступу до навчального закладу, про який мрієте!

Автори

Розділ III

ОРГАНІЗМЕННИЙ РІВЕНЬ ЖИТТЯ



ТЕМА 4. РОЗМНОЖЕННЯ ОРГАНІЗМІВ



§ 1. ПОНЯТТЯ РОЗМНОЖЕННЯ. НЕСТАТЄВЕ РОЗМНОЖЕННЯ

Терміни і поняття: розмноження статеве, нестатеве, поділом, вегетативне; бінарний поділ; множинний поділ; брунькування; спори; стерильність.

Чому самовідтворення живих організмів називають розмноженням. Як відомо, здатність самовідтворення, тобто відтворення собі подібних, властива всім без винятку живим істотам і є однією із ключових ознак живої матерії. Ніякий, навіть найдосконаліший організм не може жити нескінченно довго. Неперервність і наступність життя забезпечуються винятково за рахунок **розмноження** — відтворення живих організмів, яке завжди пов'язане із збільшенням їх чисельності. Що ж зумовлює таку особливість відтворення живих істот? Справа у тому, що всі організми розмножуються або окремими частинами, або клітинами власного тіла, з яких згодом розвиваються нові організми. Як відомо, частин завжди більше за ціле, відтак потомство чисельніше за батьків.

У тому, що розмноження відбувається із збільшенням числа особин, закладений особливий сенс. Смерті від хвороб і випадкових причин, низька життєздатність або **стерильність** (від лат. *sterilis* — безплідний) окремих особин автоматично зумовлюють необхідність переважання числа нащадків над числом батьків. До того ж варто взяти до уваги, що тварини живуть винятково за рахунок того, що живляться рослинами та іншими тваринами і самі при цьому є їжею для хвороботворних бактерій, паразитичних грибів, найпростіших і гельмінтів. Отже, необхідно, щоб у кожному новому поколінні число нащадків кількаразово перевищувало число батьківських особин. Інакше можлива ситуація, що ніхто з нащадків просто не доживе до статевозрілого стану і може перерватися нитка життя. Для популяції людей, наприклад, чітко підраховано: для стабільності народонаселення на кожну жінку дітородного віку має припадати від 2,1 до 2,3 дитини. Якщо немовлят менше, чисельність населення падає, більше — зростає.

Залежно від звичаїв, рівня культури й добробуту населення у різних країнах темпи його зростання істотно різняться.

У багатих країнах, де чоловіки і жінки мають рівні соціальні права, приріст населення становить не більше, ніж 10 людей на одну тисячу, що набагато нижче середнього рівня у світі. Натомість у багатьох азіатських і африканських країнах народжуваність набагато вища й зазначений показник може сягати 50. Європа відноситься до регіонів з одним із найнижчих рівнів народжуваності, а Україна серед європейських країн донедавна посідала останнє місце за числом немовлят. У період 2005—2006 рр. на одну жінку дітородного віку припадало лише 1,2 новонароджень. Починаючи з 2009 року, українські жінки стали народжувати частіше й нині народжуваність в Україні уперше за останні роки перевищує смертність.

Нестатеве розмноження. Є два способи відтворення живих організмів: **нестатеве й статеве розмноження**. Кожний з них, у свою чергу, поділяють на декілька форм (мал. 1).

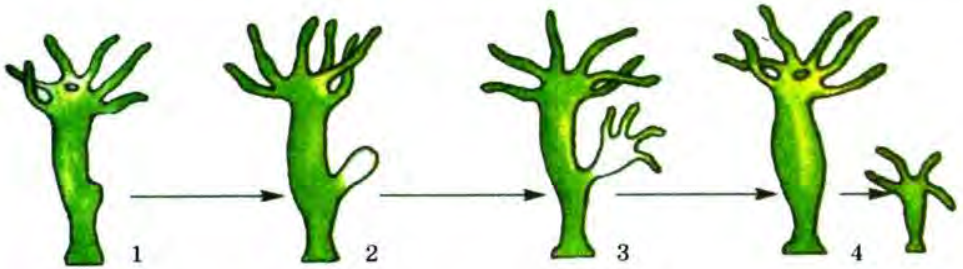
Нестатеве розмноження відбувається шляхом або поділу тіла організму на дві та більше частин, або спеціально призначеними для цього частинами тіла, або за допомогою **спор** (від грец. *спора* — насіння). Процес нестатевого розмноження відбувається без будь-якого контакту з особинами свого виду, тому за такого способу утворення потомства обмін генетичною інформацією між особинами може взагалі не відбуватися.

Розрізняють кілька варіантів нестатевого розмноження. Кожний з них властивий конкретним групам організмів.

Розмноження шляхом **поділу** свого тіла характерне насамперед для одноклітинних організмів. Якщо це еукаріотична істота (найпростіший організм, водорість, гриб), то в основу клітинних поділів покладений мітоз. Якщо це бактерія, то відбувається прямий поділ, властивий прокариотам. Відтворення одноклітинних може йти шляхом **бінарних** (від англ. *binary* — подвійний) **поділів**, коли материнська клітина ділиться навпіл, або, як у дріжджових грибів і деяких бактерій, — **брунькуванням**. В останньому випадку в клітині спочатку відбувається подвоєння генетичного апарату, одна з частин якого мігрує до зовнішньої клітинної мембрани. Там утворюється випинання, яке потім відділяється (відбруньковується) від материнської клітини. У представників найпростіших форамініфер і споровиків (*пригадайте цикл розвитку малярійного плазмодія*) відбувається інший тип клітинних поділів. Спочатку в клітині відбувається ряд послідовних поділів, у результаті яких утворюються кілька десятків ядер, після чого



Мал. 1. Загальна схема класифікації типів розмноження живих організмів.



Мал. 2. Стадії нестатевого розмноження гідри: 1 — початок формування вегетативної бруньки; 2 — її ріст; 3 — завершення формування; 4 — відокремлення від тіла.

вона розпадається на відповідну кількість однадерних клітин. Цей спосіб розмноження дістав назву **множинного поділу**.

На перший погляд, бінарний поділ — найбільш не вигідний спосіб розмноження. Адже чисельність нащадків за одне покоління у такому випадку щонайбільше збільшується вдвічі, тоді як за розмноження статевими клітинами потомство може становити мільйони особин. Але бінарним поділом відтворюються лише найпростіше побудовані одноклітинні істоти, які мають надзвичайно високу швидкість розмноження. Учені підраховали, що одна бактерія, яка може ділитися кожні 20 хвилин, у сприятливих для життя умовах за шість годин здатна дати початок 250 тис. бактерій. Через добу маса потомства вже становитиме 4730 т, а через 3—4 доби вона може заповнити Світовий океан. Так ефективно розмножуватися не здатний жоден інший організм.

Поділом тіла на фрагменти можуть розмножуватися деякі багатоклітинні тварини, наприклад зелена водорість *спірогіра*, плоскі й кільчасті черви.

Брунькування відбувається тільки у найпримітивніших багатоклітинних тварин — губок і кишковопорожнинних (мал. 2), тіло яких побудоване тільки з двох шарів клітин.

Ще один спосіб нестатевого розмноження — **вегетативне розмноження**, властиве, головним чином, квітковим рослинам. Для цього слугують спеціальні органи, зокрема пагони різного типу (*пригадайте, якими пагонами розмножується пирій, а якими — полуниця*), цибулини і бульби. Зазвичай у ході вегетативного розмноження утворюються **колоніальні організми**, які складаються зі сполучених одна з одною окремих особин. Вони мають спільний обмін речовин і однаково реагують на зовнішні подразники. До колоніальних багатоклітинних організмів відносяться не тільки рослини, що розмножуються вегетативно, наприклад *конвалія лікарська* чи *пирій повзучий*, а й примітивні тварини (деякі інфузорії, губки, коралові поліпи).

Здатність рослин до вегетативного розмноження часто використовують у рослинництві. Через те, що багато сортів садових рослин (тюльпанів, троянд, жоржин) не здатні утворювати насіння, єдиною можливістю їх відтворення в ряді поколінь є вегетативне розмноження. У процесі штучного вегетативного розмноження зазвичай використовують черешки й відводки — частини рослин, здатні давати початок новим рослинам.



Мал. 3. Організми, які розмножуються спорами:
 а — гриби; б — водорості; в — мохи; г — плауни; г' — хвощі; д — папороті.

Під час розмноження поділом, брунькуванням або спеціальними вегетативними органами завжди утворюється генетично однорідне потомство, яке є точнісінькою копією материнського організму. І це цілком природно, адже в основу таких способів нестатевого розмноження покладено мітози, за яких дочірні клітини одержують однаковий генетичний матеріал. Вегетативне розмноження, яке проводять у штучних умовах з метою одержання однорідного потомства, називають **кловуванням** (від грец. *клон* — гілочка, втеча, нащадок), а нащадків, що при цьому утворюються, — **клонами**.

Особливий вид нестатевого відтворення живих організмів — розмноження спорами — мікроскопічними зачатками, які найчастіше складаються з однієї, рідше двох, а ще рідше — групи клітин, з яких розвиваються багатоклітинні організми. Їх призначення — розмноження або виживання організму в несприятливих умовах. Спорами розмножуються гриби, водорості й нижчі спорові рослини (мал. 3). Для того, щоб зі спори почав розвиватися новий організм, не потрібний її контакт з іншою спорою. Для проростання спор достатньо сприятливих умов (волога, температура тощо). Спори грибів і водоростей можуть утворюватися в результаті мітотичних і мейотичних поділів, а вищих рослин — тільки внаслідок мейозів. У першому випадку організми, що розвиваються зі спор одного материнського

організму, мають диплоїдну природу, являючи собою клони, у другому — гаплоїдну і генетично відрізняються один від одного (*поміркуйте чому*).

Вади нестатевого розмноження. Якщо подивитися, в яких групах організмів поширене нестатеве розмноження, стає очевидним, що це — властивість низькоорганізованих істот (одноклітинних, грибів, рослин і примітивних тварин). Усі багатоклітинні організми (водорості, гриби, вищі рослини і тварини) на певній стадії життєвого циклу обов'язково розмножуються статевим шляхом. Насінні рослини взагалі втратили здатність розмножуватися спорами (*пригадайте, що являє собою гаметофіт квіткової рослини*), а у найбільш високоорганізованих тварин — членистоногих, молюсків і хребетних нестатевого розмноження не існує взагалі.

Чому статеве розмноження є обов'язковим атрибутом усіх багатоклітинних організмів і чому воно вкрай необхідне? Перевагу статевого розмноження над нестатевим пояснюють тим, що за нестатевого розмноження, коли організм відтворює тільки свої точнісінькі копії, обмежується можливість пристосування виду до мінливих умов навколишнього середовища. Лише за статевого розмноження, коли кожна особина є генетично унікальною, зберігається можливість відповіді на виклики довкілля.

Розмноження — процес відтворення організмом собі подібних організмів, обов'язково пов'язаний із збільшенням чисельності особин. Розмноження буває нестатевим і статевим. Нестатеве розмноження властиве більш примітивним істотам і являє собою або поділ тіла на частини, з яких розвиваються нові організми, або відтворення потомства за допомогою спеціальних вегетативних органів, або розмноження спорами.



Перевірте себе

1. Дайте визначення поняттю *розмноження*.
2. Якими способами розмножуються одноклітинні організми?
3. У чому особливість вегетативного розмноження рослин?
4. Якими типами спор розмножуються квіткові рослини, а якими — водорості та гриби?



Як ви вважаєте ?

1. Чому утворення спор у бактерій не варто вважати процесом їх розмноження?
2. Чому ж усе-таки у ссавців не буває нестатевого розмноження?

§ 2. СТАТЄВЕ РОЗМНОЖЕННЯ І СТАТЄВИЙ ПРОЦЕС

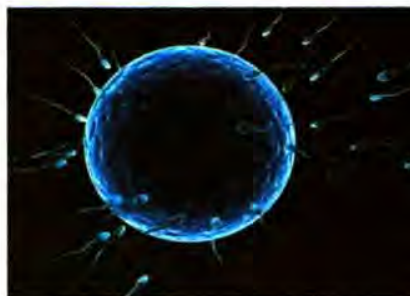
Терміни і поняття: статевий процес; гамета; яйцеклітина; сперматозоїд; зигота; кон'югація; копуляція; гермафродит.

Що таке статеве розмноження. Статеве розмноження властиве усім багатоклітинним організмам, у яких відбувається чергування гаплоїдної і диплоїдної фаз. (*Пригадайте, що таке гаметофіт і спорофіт рослин.*) Процес являє собою відтворення організмами собі подібних за допомогою спеціальних статевих клітин — **гамет** (від грец. *гамете* — дружина). На відміну від одноклітинних спор, властивих рослинам і грибам, які можуть бути диплоїдними або гаплоїдними і з яких безпосередньо розвиваються нові організми, гамети гаплоїдні; щоб дати початок новому диплоїдному організму, вони спочатку мають злитися одна з одною. Таке злиття гамет називають **статевим процесом**. При цьому дрібна рухлива гамета — **сперматозоїд** (від грец. *сперматос* — насіння, *зон* — життя і *еос* — вид) проникає усередину величезної нерухливої **яйцеклітини**. У результаті утворюється **зигота** (від грец. *зиготос* — подвоєний), з якої й розвивається новий організм. Грандіозні розміри яйцеклітин (мал. 4) пов'язані з тим, що в їх цитоплазмі міститься величезна кількість жовтка — включень поживних речовин, необхідних як джерело енергії на перших етапах розвитку зиготи. Таким чином, ключовим процесом статевого розмноження є **запліднення** — злиття двох статевих клітин, за якого ядра гамет утворюють одне спільне ядро зиготи.

В усіх багатоклітинних тварин, вищих рослин і багатьох грибів гамети помітно відрізняються одна від одної і їх легко поділити на нерухливі жіночі — яйцеклітини й найчастіше рухливі чоловічі — сперматозоїди, хоч у насінних рослин чоловічі гамети — **спермії** — не мають джгутиків і дістаються яйцеклітини за допомогою пилкової трубки. Однак у найпримітивніших організмів, що розмножуються статевим шляхом — деяких водоростей, статеві клітини зовні не відрізняються одна від одної, й тому поділити їх на чоловічі та жіночі можна лише умовно.

Організми, що виробляють чоловічі гамети — сперматозоїди, прийнято вважати особинами чоловічої статі (у тварин їх називають самцями і позначають значком ♂), а організми, що продукують яйцеклітини, — особинами жіночої статі (їх називають самками і позначають значком ♀). Статеві клітини розвиваються в спеціальних органах — **яєчниках** (жіночі статеві органи) і **сім'яниках** (чоловічі статеві органи). Рослини у процесі еволюції втрачають статеві органи. Тому в покритонасінних рослин спермії утворюються в чоловічих гаметофітах — пилкових зернах, а яйцеклітини — у жіночих гаметофітах — зародковий мішках (*пригадайте, де розташовується зародковий мішок*).

Цікаво, що роздільностатевість властива далеко не всім організмам. Гриби і більшість вищих рослин (*пригадайте: більшість видів голонасінних і*



Мал. 4. Так виглядають статеві чоловічі гамети — сперматозоїди — на своєму шляху до жіночої гамети — яйцеклітини.

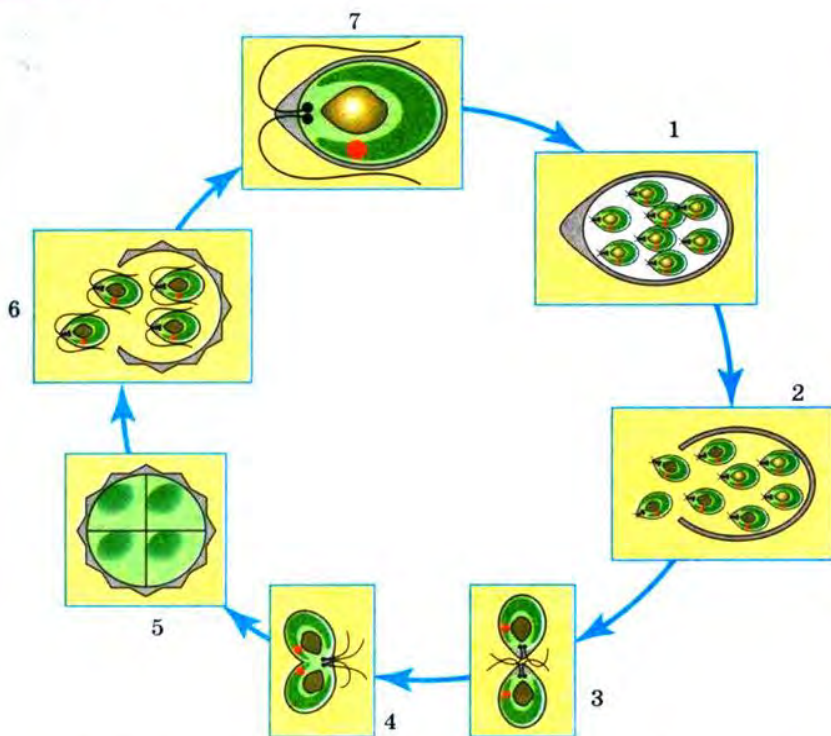


Мал. 5. Гермафродитні тварини: а — ціп'як лентець широкий; б — дощовий черв звичайний; в — прісноводний молюск ставковик великий; г — наземний молюск слимак виноградний.

покритонасінних — однодомні рослини) — двостатеві істоти. Відповідно у них відсутній розподіл на чоловічі та жіночі особини, й один і той самий організм може продукувати жіночі та чоловічі гамети. Двостатевих тварин (мал. 5) прийнято називати **гермафродитами** (від грец. *Гермафродит* — син давньогрецьких богів Гермеса та Афродіти, який поєднував ознаки чоловічої і жіночої статі). Причому у плоских червів (планарій, сисунів, ціп'яків) жіночі й чоловічі гамети водночас утворюються в яєчниках і сім'яниках, а червоногі молюски протягом життя змінюють свою стать. Наприклад, ставковик великий спочатку — самець, а потім водночас і самець, і самка. При цьому жіночі й чоловічі гамети в нього продукує одна і та сама гермафродитна статева залоза. Для високоорганізованих тварин двостатевість не характерна. У комах і хребетних особин гермафродити вкрай рідкісні й зазвичай не здатні дати потомство.

Чи правильно вважати статевий процес синонімом статевого розмноження. У розмовах часто ототожнюють статевий процес і статеве розмноження, проте це — не одне й те саме. Є низка організмів, для яких статевий процес обов'язковий, а розмноження відбувається винятково безстатевим шляхом. До таких істот відносять чимало одноклітинних організмів. Статевий процес інфузорій і бактерій названо **кон'югацією** (від лат. *кон'югаціо* — сполучення). В інфузорій він полягає в обміні генетичним матеріалом між особинами одного виду, а у бактерій у перенесенні генетичного матеріалу (частини ДНК) від однієї бактерії до іншої. Зростання кількості особин при цьому не відбувається. Кількісні збільшення дають тільки наступні за статевим процесом клітинні поділи. Також не супроводжується збільшенням числа особин і **копуляція** (від. лат. *копуляціо* — з'єднання) — злиття двох одноклітинних організмів в один. Цей тип статевого процесу спостерігається, наприклад, у *малярійного плазмодія* (пригадайте цикл розвитку цього паразита), в одноклітинних грибів *дріжджів* і в одноклітинних водоростей (мал. 6). Ці одноклітинні організми, як і всі інші, розмножуються тільки нестатеве — множинним поділом зиготи. (Візьміть до уваги: терміном копуляція також позначають статевий процес багатоклітинних тварин, пов'язаний із внутрішнім заплідненням, що здійснюється спеціальними копулятивними органами шляхом введення самцями статевих продуктів усередину тіла самок.)

Відтворення багатоклітинних організмів, тіло яких побудоване з мільйонів і мільярдів клітин, за рахунок окремих статевих клітин є дуже продуктивним і завжди веде до первісного збільшення числа особин у кожному з наступних поколінь (пригадайте, скільки сперматозоїдів утворюється у



Мал. 6. Копуляція й утворення зиготи в одноклітинній водорості хламідомонади: 1 — утворення гамет; 2 — вихід гамет; 3—4 — копуляція (злиття) гамет; 5 — зигота; 6 — розпад зиготи на чотири дочірні особини; 7 — доросла особина.

чоловіка й скільки яйцеклітин визріває в організмі жінки), а тому з повною підставою називається розмноженням.

Переваги статевого розмноження. Навіть побіжний огляд способів розмноження різних груп організмів свідчить, що у процесі еволюції нестатеве розмноження поступається статевому. Справді, нестатеве розмноження — обов'язковий атрибут усіх одноклітинних організмів, грибів, водоростей і спорових рослин, а також найпримітивніших багатоклітинних тварин. Уже насінні рослини втрачають здатність розмножуватися спорами, багато з них навіть не здатні до вегетативного розмноження. Високоорганізовані тварини відтворюються тільки статевим шляхом. Із чим же пов'язані переваги статевого розмноження? Чому найбільш розвинуті організми віддали перевагу розмноженню за допомогою гамет, а не частинами свого тіла або спорами?

На відміну від нестатевого розмноження, яке являє собою процес копіювання вихідного материнського організму в ряді поколінь, за статевого способу відтворення кожна особина є



Мал. 7. Обличчя кожної людини — унікальне.

унікальною. Це пов'язане з тим, що у процесі злиття материнської і батьківської гамет щоразу утворюється організм з новими генетичними властивостями (*пригадайте механізм мейозу і для чого потрібний кросингвер*). У результаті виявляється, що за статевого способу розмноження кожна особина дістає «персональний» набір генів, який і визначає унікальність її будови (мал. 7) і функціонування. А це означає, що будь-який організм має свої біологічні властивості. Одні особини краще переносять спеку, інші — холод, ще інші здатні швидко розмножуватися або виявляють стійкість до хвороб. Отже, в разі різкого потепління клімату, дуже суворих зим або епідемії завжди знайдуться особини, стійкі до несприятливих факторів. Вони виживуть і дадуть початок новим генераціям. Якщо ж настануть сприятливі умови, з'являться нові «лідери», цінність яких полягатиме в інших властивостях, наприклад у спроможності швидко розмножуватися.

Якщо за нестатевого відтворення кожний організм розмножується без участі особин свого виду, то за статевого всі організми, що належать до того самого виду, потенційно пов'язані «узами шлюбу». Спадкові зміни, що виникають у генетичному апараті і дають організму певні переваги порівняно з іншими особинами виду, допомагають йому не лише вижити, а й залишити більше потомства з такими позитивними властивостями. Це ключове положення сучасної біології поширюється на організми, що розмножуються як нестатевим, так і статевим шляхом. Тільки за нестатевого розмноження ці властивості передаються потомству, а обмінятися корисними «надбаннями» безстатеві організми не можуть. Зате це легко роблять істоти, що розмножуються статевим шляхом. Адже, якщо генетичні особливості тваринного організму, які дають йому змогу, приміром, переносити суворі зими, у його нащадків об'єднуються з іншими, не менш корисними, наприклад, із стійкістю до ураження паразитичними червами, то в них явно буде більше шансів вижити й залишити потомство, ніж у предків, наділених тільки однією з цих переваг. Якщо ж до цього додати, що за статевого розмноження число потенційних нащадків у багато разів більше, ніж за нестатевого (*поміркуйте і порівняйте, скільки нащадків може дати одна рослина шляхом вегетативного розмноження, а скільки — за допомогою насіння*), то такі позитивні зміни в ряді поколінь накопичуватимуться ще швидше. Це означає, що статеве розмноження постачає набагато більше матеріалу для еволюції, ніж нестатеве. Звідси стає очевидним, що в історичному плані статеве розмноження має всі переваги над нестатевим, а тому найбільш високоорганізовані, еволюційно просунуті організми на певному етапі просто відмовилися від нестатевого розмноження.

Статеве розмноження — це відтворення організмами собі подібних за допомогою гамет, що супроводжується статевим

процесом. Статеве розмноження трапляється лише у багатоклітинних організмів. Переваги цього способу розмноження над нестатевим пов'язані з тим, що потомство є генетично різноманітним, а не копією батьківського організму, характеризується різноманітними властивостями. Це істотно підвищує стійкість виду до мінливих і несприятливих умов середовища життя й постачає набагато більше вихідного матеріалу для еволюції.



Перевірте себе

1. Що таке статеве розмноження?
2. Чим гермафродитизм плоских червів відрізняється від гермафродитизму червоногих молюсків?
3. Чи завжди статевий процес пов'язаний із статевим розмноженням?
4. У чому переваги статевого розмноження над нестатевим?



Як ви вважаєте ?

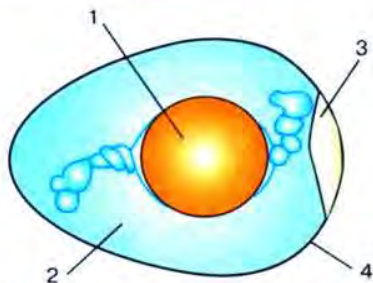
1. Чому в найбільш примітивних багатоклітинних організмів гамети не поділені на чоловічі й жіночі?
2. Чому у тварин у процесі мейотичних поділів утворюються гамети, а у рослин — спори?

§ 3. ГАМЕТОГЕНЕЗ, АБО ПЕРЕДЗАРОДКОВИЙ РОЗВИТОК. БУДОВА СТАТЕВИХ КЛІТИН

Терміни і поняття: гаметогенез; оогенез (овогенез); сперматогенез.

Поняття гаметогенезу. Гаметогенез (від грец. *гамете* — дружина, *гаметес* — чоловік, *генезіс* — походження, зародження, розвиток), або **передзародковий розвиток** — процес дозрівання статевих клітин. Ця стадія обов'язкова для всіх багатоклітинних організмів і деяких найпростіших (*пригадайте, в яких найпростіших має місце копуляція*). У багатоклітинних організмів розвиток жіночих і чоловічих статевих клітин протікає у відповідних статевих органах. Оскільки дозрівання яйцеклітин і сперматозоїдів має свої особливості, прийнято розрізняти ці процеси. Розвиток жіночих гамет називають **оогенезом**, або **овогенезом** (від грец. *оон* — яйце і *генезіс*), чоловічих — **сперматогенезом** (від грец. *сперматос* і *генезіс*).

Будова гамет. Жіночі гамети — яйцеклітини — найбільші за розміром нерухливі клітини ідеальної кулястої форми. Зазвичай їх діаметр становить частки міліметра. Однак серед них не рідкість і клітини-велетні. Діаметр яйцевої клітини *оселедцевої акули*, наприклад, сягає 22 см. І вона — не найбільша за розміром. Власником найкрупнішої яйцеклітини і водночас клітини взагалі серед сучасних живих організмів є *африканський страус*. Маса яйця цього найбільшого на Землі птаха становить близько 1,6 кг. Жовток яйця і є яйцеклітиною. Дуже великі жіночі статеві клітини — відмітна риса риб, земноводних, рептилій і, особливо, птахів. Гігантські розміри яйцеклітин цих хребетних зумовлені вмістом у цитоплазмі значної кількості резервної речовини — жовтка (мал. 8). У ссавців жіночі гамети відносно невеликі. Яйцеклітина людини, приміром, становить лише 0,2 мм у діаметрі.



Мал. 8. Будова яйцеклітини на прикладі пташиного яйця: 1 — яйцеклітина, що містить жовток; 2 — білок; 3 — повітряна камера; 4 — шкаралупна оболонка.



Мал. 9. Будова сперматозоїда птаха: 1 — головка; 2 — шийка; 3 — середня частина; 4 — хвіст.

Чоловічі гамети, навпаки, — дуже дрібні клітини, зовні зовсім не схожі на жіночі. Рослинам властиві нерухливі чоловічі гамети — спермії. Чоловічі гамети тварин, водоростей і грибів — сперматозоїди — рухливі. Вони мають спеціальний орган руху — джгутик. Сперматозоїд ссавця чи птаха має форму довгої нитки. У ньому розрізняють головку, в якій розташовується ядро, шийку, де перебуває центріоль (циліндрична структура діаметром близько 0,15 мкм, що утворює клітинний центр), середню частину і хвіст, які утворюють джгутик (мал. 9). Сперматозоїди майже позбавлені цитоплазми.

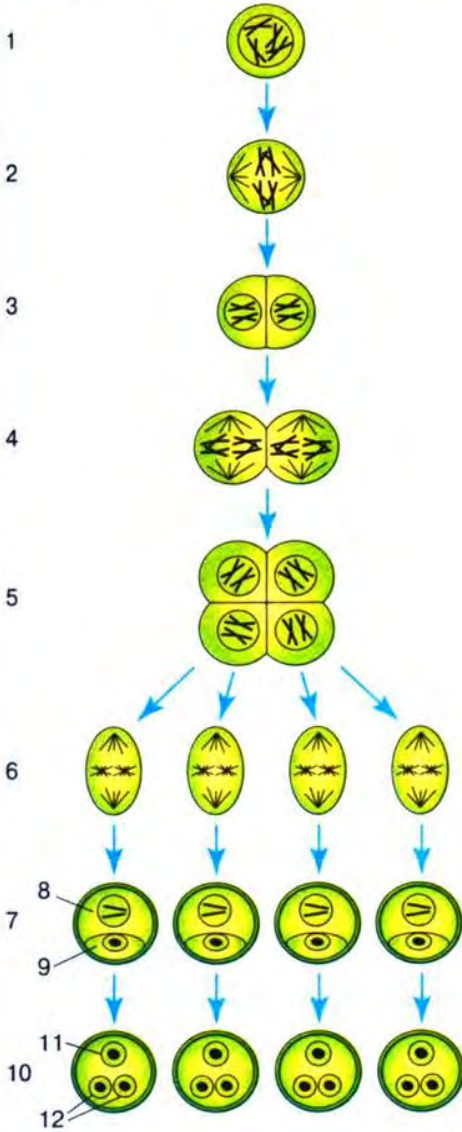
Нині кожній освіченій людині добре відомо, що сперматозоїд дає початок новому життю. Однак значення сперматозоїдів у заплідненні довго залишалося невідомим. Першовідкривачами сперматозоїдів були А. Левенгук та його учень І. Гам. Вони називали їх «насінними звірками». Тривалий час сперматозоїди вважали паразитами. Лише згодом академік Петербурзької академії К. Е. Бер довів їх значення у заплідненні і ввів поняття *сперматозоїд*.

Утворення статевих клітин рослин. Як

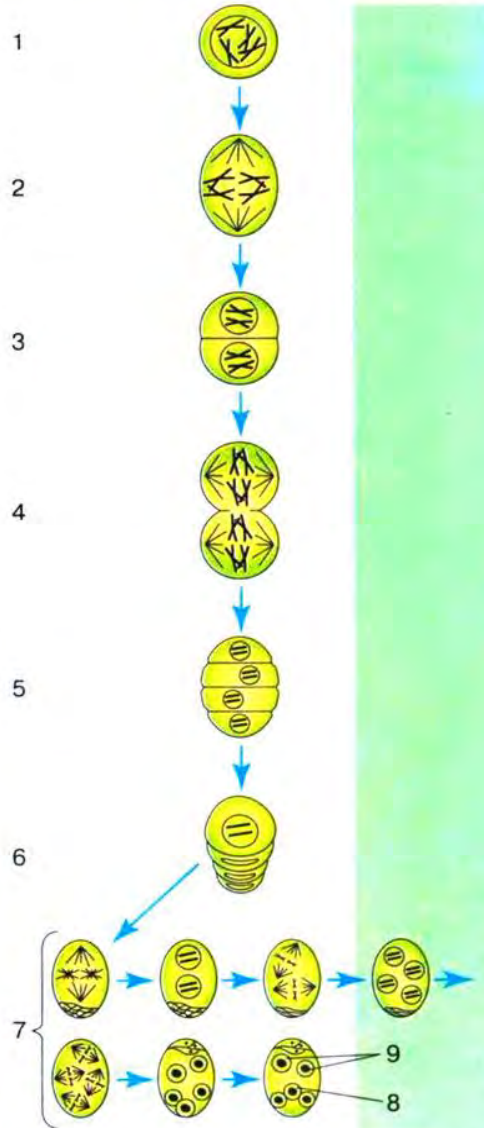
вам уже відомо, в усіх багатоклітинних істот обов'язково чергуються гаплоїдна й диплоїдна фази, а розмноження відбувається статевим шляхом. У рослин диплоїдна стадія життєвого циклу — *спорофіт*, на ній відбувається мейоз. У результаті утворюються гаплоїдні спори. У сприятливих умовах з них проростає *гаметофіт* — гаплоїдна стадія життєвого циклу багатьох рослин. Саме на цій стадії життєвого циклу шляхом мітозу утворюються гамети. У процесі історичного розвитку вищих рослин дедалі більша роль відводилася диплоїдній стадії, тому у квіткових рослин, на відміну від папоротей або плаунів, гаметофіт просто став частиною спорофіта, тобто статевим органом рослини.

Чоловічий гаметофіт квіткових рослин — *пилкові зерна*. Вони є чоловічими органами рослини, саме тут формуються спермії (мал. 10). Пилкові зерна утворюються в *пилляках*, де у значній кількості містяться материнські клітини пилку. У них відбувається мейоз і вони перетворюються на чотири *мікроспори*, з яких, власне, й розвиваються пилкові зерна. Спочатку пилкові зерна одноклітинні. Після першого мітотичного поділу вони стають двоклітинними. Одна клітина (її називають вегетативною) перестає ділитися. З неї утворюється пилкова трубка. У другій клітині (її називають генеративною) відбувається ще один мітоз, внаслідок якого в ній утворюються два ядра. У результаті цих подій визріває пилкове зерно, що складається з двох клітин, одна з яких є двоядерною.

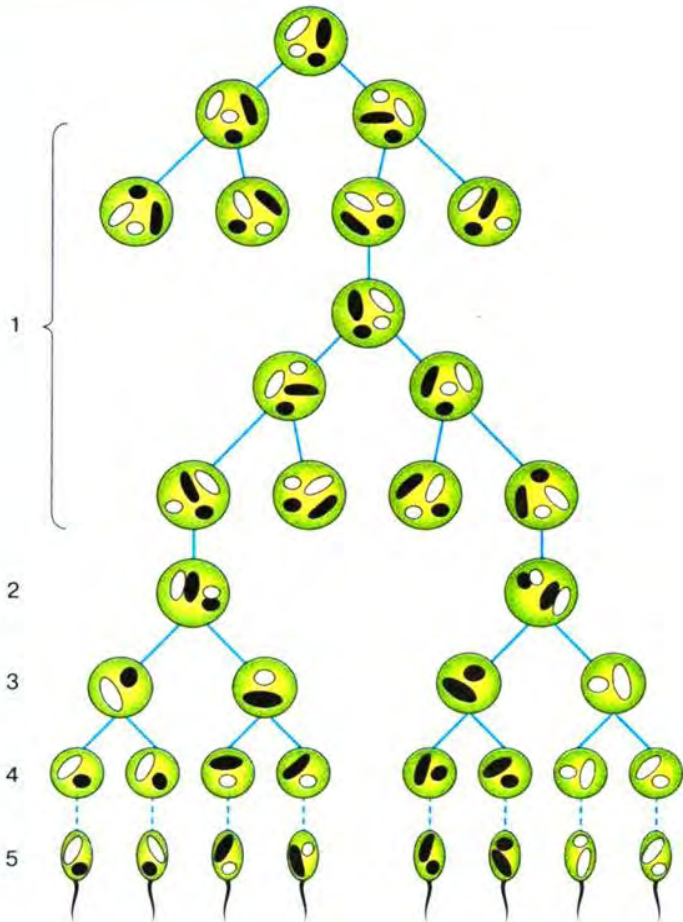
Жіночий гаметофіт розвивається в сім'ябрунці, де містяться материнські клітини — *макроспори* (мал. 11). З цих клітин шляхом мейотичного поділу утворюються чотири дочірні макроспори, три з яких гинуть.



Мал. 10. Утворення чоловічих гамет у квіткових рослин: 1 — материнська мікроспора; 2 — метафаза-1; 3 — телофаза-1; 4 — метафаза-2; 5 — стадія чотирьох спор; 6 — перший мітоз у мікроспорах; 7 — двоклітинні пилкові зерна; 8 — вегетативна клітина; 9 — генеративна клітина; 10 — зрілі пилкові зерна; 11 — ядро дилкової трубки; 12 — спермії.



Мал. 11. Утворення жіночих гамет у квіткових рослин: 1 — материнська макроспора; 2 — метафаза-1; 3 — телофаза-1; 4 — метафаза-2; 5 — стадія чотирьох макроспор; 6 — дегенерація трьох макроспор; 7 — три мітотичні поділи зародкового мішка, що ведуть до утворення зрілої жіночої гамет; 8 — яйцеклітина; 9 — ядра, що утворюють центральне тіло.



Мал. 12. Сперматогенез у вищих тварин:

1 — сперматогонії; 2 — сперматоцит 1-го порядку; 3 — сперматоцит 2-го порядку; 4 — сперматиди; 5 — сперматозоїди.

Примітка. Овальні тіла у межах клітини — хромосоми; чорні — материнські, білі — батьківські. Ліворуч — рекомбінація хромосом у процесі мейозу відбулася, праворуч — не відбулася.

Макроспора, що залишилася (її називають *зародковим мішком*), і є жіночим гаметофітом (жіночим статевим органом). Вона проходить три стадії мітозу. У результаті в ній утворюються вісім ядер, які збираються в три групи: дві полярні, що містять по три ядра (в одній з них перебуває яйцеклітина), і одну центральну, яка складається з двох центральних ядер, що зливаючись, дають диплоїдне *центральне тіло*.

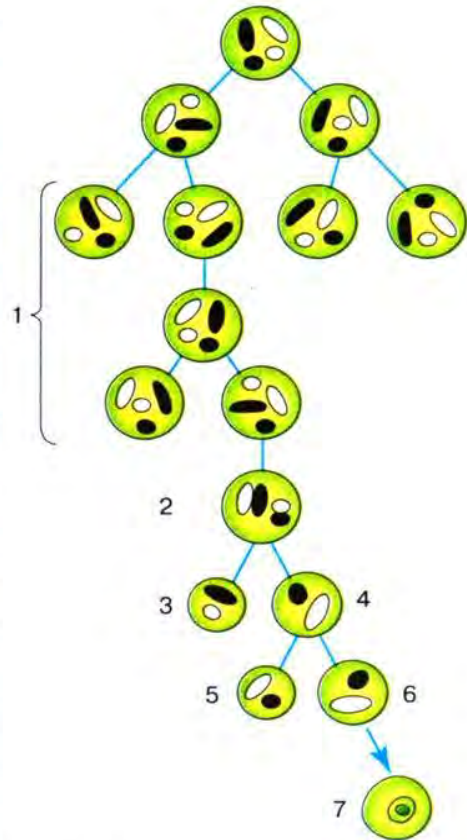
Гаметогенез тварин. Гаплоїдна фаза тварин зводиться до періоду життя статевих клітин. Утворення гамет у вищих тварин і,

особливо, у людини вивчене досить досконально. Цей процес принципово відрізняється від гаметогенезу квіткових рослин тим, що гамети тварин утворюються в результаті мейозу, а не наступних за мейозом мітотичних поділів.

Сперматогенез у вищих тварин і людини відбувається в сім'яниках і являє собою серію перетворень одних клітин на інші (мал. 12). Причому етапи сперматогенезу чітко прив'язані до зон сім'яних каналців (*пригадайте будову сім'яників у людини*). На самому початку каналців розміщуються дуже дрібні первинні статеві клітини круглої форми — **сперматогонії** (від грец. *сперматос* і *гонос* — народження). У період розвитку організму вони постійно діляться за допомогою мітозу, збільшуючи свою чисельність у мільйони разів. Ця частина статевих органів називається **зоною розмноження**. У статевозрілих організмів частина клітин збільшується у розмірах. Цей процес відбувається в **зоні росту**. Далі ці зародкові клітини перетворюються в **сперматоцити** (від грец. *сперматос* і *кітос* — місткість) **1-го порядку**, які проходять стадію мейозу, перетворюються в **сперматоцити 2-го порядку** і, у свою чергу, проходять стадію мейозу в **зоні дозрівання**. У результаті утворюються чотири клітини — **сперматиди**, які згодом стають сперматозоїдами. Процес дозрівання сперматозоїдів супроводжується різким зменшенням розмірів ядра й об'єму цитоплазми, а також виникненням хвоста, завдяки якому сперматозоїд активно рухається.

Оогенез вищих тварин і людини теж складається з кількох стадій (мал. 13). Спочатку в період ембріонального розвитку шляхом мітозу відбувається розмноження зародкових клітин — **оогоній**, з яких розвиваються **ооцити 1-го порядку**. У період росту, що може тривати роками, розмір клітини збільшується у тисячі разів. Після першого поділу мейозу утворюються **ооцити 2-го порядку** і перше **полярне тільце**. Далі відбувається другий поділ мейозу, в результаті якого утворюється гаплоїдне яйце — **оотида** і друге полярне тільце. Обидва полярних тільця згодом розпадаються. Отже, внаслідок мейотичних поділів у процесі оогенезу з однієї зародкової клітини утворюється лише одна яйцеклітина, яка вбирає весь накопичений за період розвитку жовток. Утворення жіночих статевих клітин відбувається послідовно у зонах яєчників відповідно до зон дозрівання сперматозоїдів у сім'яниках.

Процес гаметогенезу, або передзародковий розвиток, являє собою процес дозрівання статевих клітин. Він відбувається у статевих органах і



Мал. 13. Оогенез у тварин: 1 — оогонії; 2 — ооцит 1-го порядку; 3 — перше полярне тільце; 4 — ооцит 2-го порядку; 5 — друге полярне тільце; 6 — оотида; 7 — зріла яйцеклітина.

має спільні й відмінні риси у тварин, в яких гамети утворюються завдяки мейозу, і рослин, де ця роль відведена наступним після мейозу мітотичним поділам.



Перевірте себе

1. Що таке оогенез і що таке сперматогенез?
2. У чому полягають особливості будови яйцеклітин, а в чому — сперматозоїдів?
3. Чим чоловічі гамети квіткових рослин відрізняються від сперматозоїдів тварин?
4. Завдяки яким поділам утворюються гамети рослин?
5. Яким чином виникають полярні тільця?



Як ви вважаєте?

1. Чому гаметогенез ще називають передзародковим розвитком?
2. Чому розміри яйцеклітин зростають відповідно до рівня організації хребетних у ряді риби → амфібії → рептилії → птахи, а в справжніх ссавців вони значно дрібніші?



§ 4. РІЗНОМАНІТНІСТЬ ФОРМ СТАТЕВОГО РОЗМНОЖЕННЯ

Терміни і поняття: амфіміксис; автоміксис; чиста лінія; партеногенез; апоміксис; гіногенез.

Який тип статевого розмноження є найпоширенішим. Незважаючи на те, що в основу статевого розмноження покладено єдиний універсальний механізм — злиття гамет, різним групам організмів притаманні свої варіанти статевого процесу. Притому в кожному випадку може формуватися різна генетична структура потомства, що має величезне значення для еволюції виду.

Найпоширеніший спосіб статевого розмноження — **амфіміксис** (від грец. *амфі* — з обох боків і *міксіс* — змішування), за якого яйцеклітину однієї особини запліднює сперматозоїд (спермій) іншої особини. Він характерний для більшості багатоклітинних організмів (мал. 14). Такий спосіб статевого розмноження властивий усім роздільностатевим організмам і більшості тварин-гермафродитів. Поняття *амфіміксис* можна вважати тотожним поняттю *перехресне запилення* рослин.

Під час амфіміксису виявляється головна перевага статевого розмноження — кожна особина стає генетично унікальною, оскільки містить свою особливу комбінацію генів (*пригадайте, що відбувається під час мейозу*).

Самозапліднення. Ще один спосіб статевого розмноження — самозапліднення — називають **автоміксисом** (від грец. *автос* — сам і *міксіс*). За такої форми статевого розмноження яйцеклітину запліднює чоловіча гамета свого ж організму. У рослин автоміксис є наслідком самозапилення, спостерігається в багатьох видів (*пригадайте: типовими самозапильними рослинами є горох, фіалки, пшениця, томати, ячмінь, квасоля*). У тварин такий тип статевого розмноження трапляється дуже рідко. Тільки паразитичні стьожкові черви розмножуються шляхом самозапліднення. Усі інші види тварин, навіть гермафродити, здатні продукувати водночас жіночі й чоловічі гамети, не самозапліднюються. Це пояснюється специфічним розташуванням чоловічого копулятивного органа, яке робить самозаплід-



Мал. 14. Звичайні види української фауни і флори, що розмножуються амфіміксісом: а — конюшина лучна; б — верба козяча; в — бабка красуна блискуча; г — білий гриб — боровик.

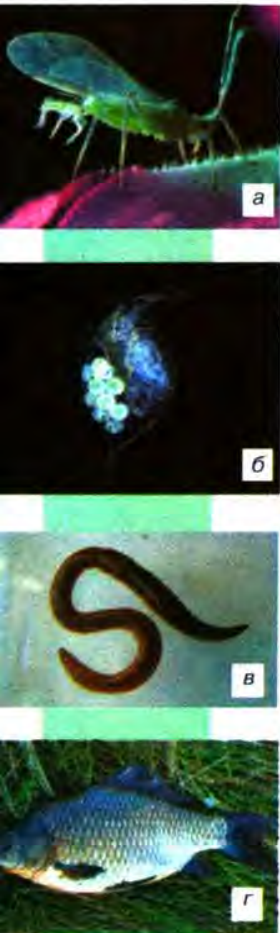
нення механічно неможливим. У рослин, що запилюються перехресно, у процесі еволюції також виробилися механізми, які запобігають самозапиленню. Найчастіше ця проблема вирішується різним часом дозрівання пилку і маточки тієї самої рослини. Крім того, деякі види рослин виробили спеціальні генетичні механізми, що перешкоджають самозапиленню. Якщо рослини, у яких відбувається перехресне запилення, штучно запилювати власним пилком кілька поколінь підряд, може утворитися **чиста лінія** — генетично ідентичне потомство (мал. 15). Таким чином, усі самозапильні рослини є чистими лініями (*пригадайте: така сама структура виникає за вегетативного розмноження, коли всі рослини, що походять від однієї материнської особини, називають клонами*).

Дослідження показали, що незважаючи на механізми, які перешкоджають самозапиленню, наприклад, у хвойних дерев, котрі запилюються перехресно, частина насіння все-таки утворюється в результаті самозапилення. Відстежуючи долю дерев, що виростили з таких насінин, учені встановили їх низьку життєздатність. Такі рослини гинуть зовсім молодими. Натомість усі вікові сосни і ялини, як показав спеціальний генетичний аналіз, є результатом перехресних запилень. Отже, є всі підстави вважати, що самозапліднення зазвичай призводить до зниженої життєздатності потомства, а тому в ході еволюції у рослин виробилися спеціальні механізми, що йому перешкоджають.

Статеве розмноження без статевого процесу. Особливим способом статевого розмноження є **партеногенез** (від грец. *партенос* — незаймана і *генезіс*), або, як його ще називають, незаймане розмноження. Особливість партеногенезу полягає у тому, що розвиток зародка починається з незаплідненої яйцеклітини, тобто без злиття ядер яйцеклітини і сперматозоїда. Це — парадоксальний випадок статевого розмноження, коли відтворення собі подібних за допомогою гамет здійснюється без статевого процесу. Зараз відомі тисячі видів рослин і тварин, які розмножуються партеногенезом (мал. 16). Такий спосіб розмноження описаний у безлічі видів рослин, плоских і малоцетинкових черв'яків, ракоподібних, кліщів, комах. Серед хребетних тварин він у природі спостерігається у риб, амфібій і плазунів. У природних умовах партеногенезу не буває у птахів і ссавців.



Мал. 15. Лабораторні лінії: а — миші хатньої і б — пацюка сірого є типовими прикладами чистих ліній, отриманих штучно упродовж не менш ніж 20 поколінь близькоспорідних схрещувань.



Мал. 16. Парте­но­ге­не­тич­ні ви­ди тварин української фауни: а — тля; б — дафнія; в — дощовий черв дендробена восьми­гранна; г — карась сріблястий.

У деяких видів домашніх птахів у лабораторних умовах можна викликати партеногенетичне розмноження, але при цьому народжуються не самки, як у партеногенетичних карасів чи ящірок, а самці. І це нормально, оскільки у птахів гомогаметною, тобто такою, яка має однакові статеві хромосоми, є чоловіча стать.

Розрізняють кілька варіантів партеногенезу, а саме: *партеногенетичне розмноження перетинчастокрилих* (наїзників, мурах, бджіл, ос та ін.), коли з незаплідненої яйцеклітини розвивається самець, тіло якого складається з гаплоїдних клітин, а із заплідненої — диплоїдна самка. Такий тип партеногенезу ще називають гаплоїдним.

- *циклічний партеногенез*, що трапляється у попелиць і дафній (*пригадайте, до яких класів членистоногих відносяться ці крихітні тварини*). Протягом сприятливих для життя літніх місяців з незапліднених диплоїдних яєць з'являються самки, які, у свою чергу, народжують нові покоління партеногенетичних самок і так протягом сезону до 17 разів. Коли ж настає осінь, з недорозвинених через низьку температуру яєць з'являються самці, які беруть участь у розмноженні. У самок цього періоду так само, як і у самців, відбувається редукційний поділ і вони продукують гаплоїдні яйцеклітини, які запліднюються сперматозоїдами. З них формуються яйця з твердою оболонкою, які зимують. Навесні з них знову з'являються партеногенетичні самки й у такий спосіб цикл замикається.
- *клоновий партеногенез*. Цей спосіб розмноження властивий багатьом видам рослин, а серед тварин — планаріям, дощовим червам, карасям, скельним ящіркам Кавказу і геконам, які живуть в Океанії. У цьому випадку розвиток зародка починається з дроблення незапліднених яйцеклітин і ніколи не супроводжується змінами двостатевих і одностатевих генерацій, як у попелиць або дафній. Яйцеклітини можуть містити два, три, чотири, а в дощових червів — п'ять, шість і навіть десять хромосомних наборів. При цьому потомки (усі вони самки) є точнісінькими генетичними копіями своїх матерів, а тому їх, як і потомство вегетативного розмноження, називають клонами. Спосіб статевого розмноження, за якого утворюється клон самки, у науковій літературі називають **апоміксісом** (від грец. *apo* — без і *miksis*).

Цікавим різновидом клонового партеногенезу є **гіногенез** (від грец. *gine* — жінка і *genesis*), або, як його ще називають, спермієзалежний партеногенез. Цей спосіб статевого розмноження притаманний прісноводним риbam, у тому числі мешканцю водойм України *карасю сріблястому* (див. мал. 16, г). За гіногенезу потомство, яке повністю складається з клонових самок, також походить від незапліднених яйцеклітин. Дроблення у такому випадку обов'язково іні-

ціють сперматозоїди інших видів риб, оскільки при цьому злиття ядер і відповідно запліднення не відбувається. Такого роду взаємодії сперматозоїда і яйцеклітини ще називають **псевдостатевим процесом**.

Чому виник партеногенез. Під час вивчення різноманітних способів статевого розмноження так і напрошується запитання: чому в природі виник такий дивний спосіб розмноження, як партеногенез, адже очевидно, що амфіміксис — найнадійніший і найефективніший спосіб статевого розмноження? Більше того, якщо проаналізувати розповсюдженість цього явища, виявляється, що партеногенезом відтворюються численні представники світової фауни, тобто він видається дуже вигідним видом розмноження. Саме він властивий численним представникам ряду Перетинчастокрилих, в яких самці є гаплоїдними і народжуються з незапліднених яєць. Крім того, партеногенезом розмножується багато видів дощових червів, попелиць і дафній, які становлять істотну масу живої речовини й відіграють помітну роль у біоценозах. Очевидно, така поширеність партеногенетичного розмноження пов'язана з особливими властивостями, якими наділяє організми цей спосіб відтворення.

Якщо причини гаплоїдного партеногенезу перетинчастокрилих і дотепер залишаються загадкою для вчених, то щодо обставин виникнення циклічного і клонового партеногенезу багато що стало зрозумілим. Основна його причина — неможливість нормального ходу мейозу в цих організмів. Виявляється, що особини, які у природі постійно розмножуються шляхом партеногенезу, за своєю генетичною структурою є гібридами близьких видів. Таке часто трапляється в дощових черв'яках, дафній, попелиць, карасів, ящірок та багатьох інших видових груп. Через те, що їх каріотип (типова для виду сукупність морфологічних ознак хромосом) представлений хромосомними наборами різних видів, у мейозі відбувається порушення кон'югації хромосом. У результаті гамети утворюються не шляхом редукційного поділу, а як за мітозу, і тому виявляються диплоїдними. Це означає, що після настання певної зрілості або надходження сигналів ззовні (наприклад, під час взаємодії з чужорідним сперматозоїдом) диплоїдні яйцеклітини починають дробитися, як після запліднення, й дають новий організм.

Багато видів тварин стали такими масовими тільки завдяки партеногенезу. Організми, що розмножуються за його допомогою, хоч і обмежені у своїх еволюційних можливостях, проте наділені властивостями, які дають їм очевидні переваги перед амфіміктичними особинами. Виявляється, вони краще пристосовані до життя в умовах суворого континентального клімату. Доведено, що такий спосіб розмноження сприяє швидкому поширенню виду. Для того, щоб європейський вид партеногенетичних дощових червів став звичайним в Австралії, достатньо завести одну єдину особину в горщику з кімнатною рослиною. Очевидно, так сталося з партеногенетичною формою *пасовищного черв'яка* (це той самий черв'як, що зазвичай виповзає зі своєї нірки після дощу).

Партеногенетичні особини здатні жити поодинокі, тоді як для амфіміктичних організмів необхідне певне концентрування особин. Це теж може бути їх перевагою.

Існує кілька варіантів статевого розмноження, відмінності між якими пов'язані з особливостями статевого процесу. Партеногенез — єдиний спосіб статевого розмноження, який відбувається без статевого процесу, коли розви-

ток зародка починається з незаплідненої яйцеклітини. Як виявилось, цей спосіб наділяє організми деякими перевагами порівняно з організмами, що розмножуються нормальним статевим шляхом. Не випадково так багато видів тварин і рослин стали «шанувальниками» партеногенетичного відтворення.



Перевірте себе

1. Що таке амфіміксис?
2. Які механізми обмежують самозапліднення в рослин і тварин?
3. Чому партеногенез ще називають незайманим розмноженням?
4. У яких груп тварин відбувається гаплоїдний партеногенез, а в яких — диплоїдний?



Як ви вважаєте?

1. Чому у самозапильних рослин не відбувається виродження в ряді поколінь, тоді як у перехреснозапильних рослин самозапилювання неминуче призводить до цього?
2. Чому ссавці у процесі еволюції так і не навчилися розмножуватися партеногенезом?

Тестові завдання до теми 4

1. Укажіть, до якої форми відтворення відноситься розмноження спорами: а) статевої; б) вегетативної; в) нестатевої; г) партеногенетичної.
2. Укажіть, що таке спора: а) яйцеклітина рослини; б) насінина; в) мікроскопічний зачаток; г) вегетативна брунька.
3. Укажіть, за якого способу нестатевого розмноження утворюються клони: а) партеногенезу; б) вегетативного розмноження; в) спорношення; г) самозапліднення.
4. Укажіть, які тварини із зазначених нижче розмножуються виключно статевим шляхом: а) молюски; б) плоскі черви; в) кишковопорожнинні; г) багатощетинкові черви.
5. Укажіть, який із зазначених процесів не є статевим: а) запліднення; б) копуляція; в) кон'югація; г) редукційний поділ.
6. Укажіть, в яких організмів ніколи не буває статевого розмноження: а) одноклітинні; б) гермафродити; в) плоскі черви; г) самозапильні рослини.
7. Укажіть, у чому полягає головна перевага статевого розмноження над нестатевим: а) величезна швидкість розмноження; б) величезна кількість нащадків; в) стабільність генетичної інформації, що передається з покоління в покоління; г) генетична унікальність кожної особини.
8. Укажіть, яким ще терміном позначають гаметогенез: а) кон'югація; б) редукційний поділ; в) мейоз; г) передзародковий розвиток.
9. Укажіть, як називають чоловічі гамети рослин, у яких немає джгутиків: а) сперматозоїди; б) спермії; в) пилкові зерна; г) мікроспори.
10. Укажіть, з чого безпосередньо утворюються пилкові зерна: а) мікроспор; б) макроспор; в) зав'язі; г) пиляків.
11. Укажіть, що є жіночим статевим органом квіткових рослин: а) квітка; б) зародковий мішок; в) зав'язь; г) сім'ябрунька.
12. Укажіть, яке з визначень спорофіт найбільш правильне: а) гаплоїдна стадія розвитку рослини; б) диплоїдна стадія розвитку рослини;

Тема 4. Розмноження організмів

в) гаплоїдна стадія життєвого циклу рослини; г) диплоїдна стадія життєвого циклу рослини.

13. Установіть відповідність між видом живої істоти та способом її розмноження

амеба	фрагментація
пирій	брунькування
папороть	вегетативне розмноження
гідра	спори
	поділ тіла

- 14*. Установіть відповідність між типом партеногенезу та видом тварини

партеногенез перетинчастокрилих	миша хатня
циклічний партеногенез	оси
клоновий партеногенез	тлі
гіногенез	дощові черви
	карась сріблястий

15. Укажіть правильну послідовність дозрівання сперматозоїдів: сперматиди; сперматозоїди; сперматоцити; сперматогонії.

Лабораторна робота 1

БУДОВА СТАТЕВИХ КЛІТИН

Мета. Порівняти будову чоловічої та жіночої статевих клітин. Навчитися робити висновки про відмінність функцій клітин, виходячи з відмінностей їх будови.

Обладнання. Мікроскоп, готові мікропрепарати жіночої та чоловічої статевих клітин.

Інструкція. Налаштуйте мікроскоп. Розгляньте готові мікропрепарати яйцеклітини і сперматозоїда.

Оформлення результатів роботи. Замалюйте у зошитах яйцеклітину і сперматозоїд. Окремо замалюйте яйцеклітину і сперматозоїд, показавши різницю в їх розмірах.

Завдання. Заповніть у зошитах таблицю наведеної нижче форми. Порівняйте будову яйцеклітини і сперматозоїда.

Ознака	Яйцеклітина	Сперматозоїд
Розмір		
Здатність активно пересуватися		
Цитоплазматична мембрана		
Цитоплазма		
Ядро		
Мітохондрії		

Виходячи з особливостей будови цих двох клітин, обґрунтуйте відмінність їх функціонування.

* Завдання для академічного рівня.

ТЕМА 5. ЗАКОНОМІРНОСТІ СПАДКОВОСТІ



§ 5. СТАНОВЛЕННЯ ГЕНЕТИКИ ЯК НАУКИ, ЇЇ ПРЕДМЕТ І ЗАВДАННЯ

Терміни і поняття: генетика; дискретні ознаки; гіпотеза пан-генезису; мутація; ген; хромосомна теорія спадковості.

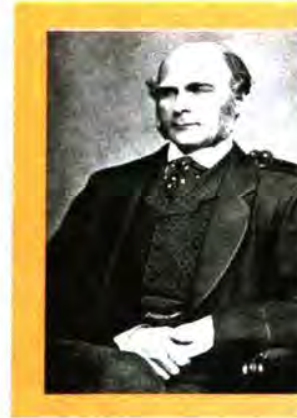
Що вивчає наука генетика. Дивно, але наука про одну з головних властивостей живого: здатність успадковувати і зберігати в ряді поколінь свої ознаки — одна з наймолодших біологічних наук. Предметом її вивчення є не тільки спадковість — здатність зберігати ознаки своїх батьків, а й мінливість — у той самий час відрізнятись від них. Отже, **генетика** (від грец. *genesis*) — наука про закони та механізми спадковості та мінливості.

Люди завжди розуміли, що всі організми передають свої особливі ознаки потомству: у кішки народжуються тільки кошенята, з яєць курки завжди вилуплюються курчата, з насіння рису ніколи не виростає, скажімо, пшениця. Проте наукове розуміння цих, здавалося б, очевидних істин почало формуватися лише близько 100 років тому.

Люди ще у давнину займалися, власне кажучи, прикладною генетикою — селекцією. Приручаючи диких тварин, вони відбирали серед них тих, яких вважали корисними: найрозумніших і найвідданіших собак, найбільш багатих молоком корів, найвитриваліших, жвавих і слухняних коней. Саме від тварин, які мали найбільш бажані людині властивості, одержували потомство, яке успадковувало ознаки батьків. У результаті багатоговікової роботи були виведені породи свійських тварин і сорти культурних рослин.

Уявлення про механізми успадкування до виникнення генетики. Почувши слова «чистокровний» або «напівкровка», сучасна людина навіть не замислюється, свідченням чого вони є, як діють механізми спадковості, яка матеріальна субстанція здатна передавати ознаки від батьків нащадкам. Ще близько 150 років тому вчені вважали, що такою субстанцією є речовина, що міститься в крові: змішуючись, як дві рідини, ці «спадкоємні фактори крові» передаються нащадкам.

Ця помилкова гіпотеза про успадкування ознак була названа **пангенезисом** (від грец. *пан* — усе і *генезіс*). Згідно з цією концепцією кожна клітина організму з током крові передає статевій клітині дрібний зародок — *гемулу*, з якої в майбутньому організмі розвивається така сама клітина. Гіпотезу пангенезису висунув у 1868 р. Ч. Дарвін. Йому просто необхідно було підвести якусь матеріальну основу під явище успадкування ознак. Його двоюрідний брат *Френсіс Гальтон* (1822—1911) дослідним шляхом перевіряв правильність теорії пангенезису. Для цього він переливав кров від темних кроликів світлим, очікуючи, що наявні в крові гемули темнозбарвлених клітин перетворяться в темні плями на шкірках світлих кроликів. Однак гіпотеза не підтвердилася: переливання крові не справило жодного впливу на забарвлення шерсті потомства. Вона була настільки штучною й умоглядною, що навіть сам Ч. Дарвін, який із самого початку вважав гіпотезу пангенезису «тимчасовою», пізніше визнав її хибною у цілому.



Мал. 17. Ф. Гальтон.

Гіпотеза пангенезису нагадувала гіпотезу про успадкування ознак, запропоновану ще античним лікарем Гіппократом. На думку великого елліського вченого, «насіння» чоловіка й «насіння» жінки створюють усі частини людського тіла, тому воно несе інформацію про всі ці частини. Під час злиття материнського і батьківського «насіння» ознаки батьків вступають у боротьбу, і в дитини проявляється ознака-переможець.

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 августиїнського ордена *Грегор Мендель* (1822—1884). Чернець розповів про одержані ним дивні кількісні співвідношення жовтих і зелених, зморшкуватих і гладеньких горошин. Виступ доповідача не справив ніякого враження на слухачів. Ніхто з присутніх навіть не підозрював, що став свідком зародження нової науки — цариці біології — генетики, а ім'я доповідача увійде в історію як ім'я її основоположника і його портрети будуть надруковані в усіх підручниках біології. Результати дослідів Менделя спростовували уявлення про те, що спадкові фактори змішуються, як два розчини, і демонстрували, що ознаки батьків успадковуються окремо, як **дискретні** (від лат. *дискретус* — такий, що переривається) **ознаки**.

Мендель з дитинства захоплювався садівництвом, цікавився рослинами й мріяв викладати природничі науки. Однак, здаючи іспити на звання викладача, одержав незадовільні оцінки з біології і геології. Ще двічі Мендель намагався скласти іспити з біології й щоразу «провалувався». (Цікаво, що б подумали його екзаменатори, зумій заглянути в майбутнє?) Однак Мендель не розчарувався в біології і з захватом займався гібридизацією рослин, вивчав статистичні закономірності розподілу ознак у гібридів. Особливо цікавими виявилися досліді з рослинами гороху, які відрізнялися такими якісними ознаками: насіння гладеньке або зморшкувате, жовте або зелене, форма насінини опукла чи з перетяжками. Потомство, отримане від схрещування рослин різних форм, Мендель підраховував. До нього такого математичного аналізу ніхто не робив. Він опублікував результати своїх досліджень і розіслав їх 40 найвідомішим на той час ботанікам, проте ніхто не знайшов нічого цікавого в роботі чеського ченця. Мендель спробував повторити свої досліді з іншою рослиною — *нечуйвітром* і з тваринами — *бджолами*. На жаль,

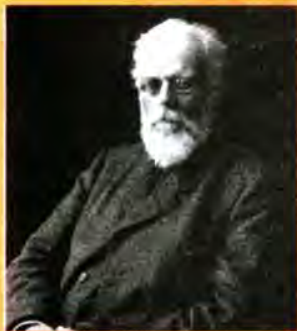


Gregor Mendel

Мал. 18. Г. Мендель.

бажаних результатів вони не дали. А причиною було те, що Мендель випадково обрав для дослідів об'єкти, розмноження яких відбувається за допомогою партеногенезу. Як нині зрозуміло, спадковість ознак організмів цих видів не може бути такою, як у гороху. В результаті і сам учений перестав вірити у своє відкриття. Через три роки після історичної доповіді Менделя обрали настоятелем монастиря, і він припинив біологічні дослідження. Вчений так ніколи й не довідався, що опубліковані в матеріалах того самого засідання Брюннського товариства натуралістів і лікарів результати його наукового пошуку через 35 років підтвердилися.

Категоричну незгоду з гіпотезою пангенезису висловив видатний біолог *Август Вейсман* (1834—1914). Три-чотири заняття з мікроскопом сильно ушкодили його зір. Змушений припинити улюблені мікробіологічні дослідження, він присвятив себе теоретичним питанням біології і зробив на той час зухвалі припущення, які згодом виявилися просто геніальними передбаченнями майбутніх відкриттів. Зокрема, саме він висловив гіпотезу, що кількість хромосом у статевих клітинах повинна бути вдвічі меншою, ніж у соматичних. На протигагу гіпотезі пангенезису вчений припустив, що зачаткові клітини й клітини тіла — принципово різні. Також він висловив думку, що невідомий тоді спадковий фактор повинен мати дискретну природу. Цю гіпотезу пізніше підтвердило відкриття носіїв спадкової інформації — генів. Вейсман запропонував гіпотезу «безсмертної зародкової плазми», згідно з якою існує «безсмертна часточка життя», яка, на відміну від смертних соматичних клітин, ніколи не вмирає і передається від батьків потомству в низці поколінь.



Мал. 19. А. Вейсман.

А. Вейсман справді вніс неабиякий вклад у генетику. Не випадково у Радянському Союзі в 40—50 роках ХХ ст., коли була заборонена справжня генетика, їй дали лайливу назву: «вейсманізм — менделізм — морганізм». Крім того, вчений зробив значний внесок в еволюційне вчення. Він довів неспадковість набутих за життя механічних ушкоджень; заперечував принцип розвитку під впливом суто внутрішніх причин; визнав головним фактором еволюції природний добір, на допомогу якому приходять, зокрема, і змішання «зародкових плазм» батьків.

На початку ХХ ст. ботаніки: німецький — *Карл Ерїх Корренс* (1864—1933), австрійський — *Ерїх Чермак* (1871—1962) і голландський — *Хуго де Фріз* (1845—1935) провели серію дослідів з гібридизації рослин, які підтвердили основні висновки Г. Менделя про незалежне спадкування батьківських ознак і про чисельні співвідношення цих ознак у потомстві.

У 1901 р. Фріз увів у біологічну термінологію поняття *мутація* (від лат. *mutatio* — зміна). Сам термін був не новий: у ХІХ ст. його використовували в геології для позначення різних змін викопних решток тварин. Однак учений застосував цей термін у сучасному значенні: мутація — раптова стрибкоподібна зміна спадкової ознаки.

Дальший розвиток генетики став лавиноподібним. Щороку вводилися нові поняття, які стали ключовими поняттями сучасної біології. У 1902—1903 рр. У. Саттон висловила думку про те, що «спадкові фактори» перебувають у хромосомах. У 1906 р. англійський натураліст В. Бетсон увів назву нової науки — генетика. У 1909 р. датський ботанік В. Йохансен запропонував термін *ген* (від грец. *генос* — рід) на позначення структурної та функціональної одиниці спадковості.

У становлення генетики як науки надзвичайно великий внесок зробив *Томас Хант Морган* (1866—1945). Як не дивно, багато наукових відкриттів ґрунтується не лише на міцних знаннях, талантові й завзятості. Часто для успіху необхідні інтуїція і талан. Наприклад, успіх дослідів Менделя багато в чому зобов'язаний тому, що вчений інтуїтивно обрав для своїх досліджень чудовий об'єкт — горох. А подальша невдача, що змусила Менделя відмовитися від дальших досліджень, стала результатом вибору невдалих піддослідних об'єктів. Морган же для своїх дослідів обрав не просто вдалий, а ідеальний об'єкт, що згодом став найвідомішою генетичною моделлю, — плодону мушку *дрозофілу* (мал. 22). Вона легко розводиться у неволі; її життєвий цикл становить 10—20 діб; за цей період одна самка дає близько 400 потомків. Плодових мушок легко вивчати протягом усього їхнього життя. Крім того, у клітинах слинних залоз личинок дрозофіл є гігантські хромосоми, дуже зручні для досліджень, оскільки не потребують мікроскопів з надто великим збільшенням.

Свої дослідження Морган розпочав у 1908 році. Спочатку він добував дрозофіл у бакалійних і фруктових крамницях: просто вилловлював їх сачком, одержавши дозвіл господарів крамниць, які кепкували з дивака-мухолова. Тридцятип'ятиметрова кімната для дослідів, так звана «fly-room» (мушача кімната) у Колумбійському університеті, де Морган проводив свої дослідження, швидко стала широковідомою. Усе приміщення було заставлене пляшками, банками, площками й колбами, де літали тисячі мух, копирсалися ненажерливі личинки. Усі ці посудини були обліплені лялечками дрозофіл. Пляшок увесь час не вистачало. Ширилися чутки, що рано-вранці дорогою до лабораторії Морган і його студенти викрадали пляшки для молока, які жителі Манхеттена виставляли ввечері за двері!

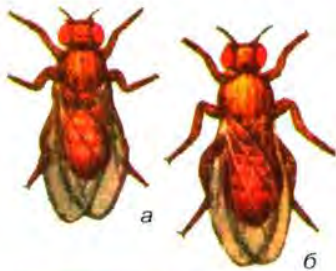
Вивчаючи вирощених мух, Морган виявив, що вони відрізняються зовні: крім звичайних червонооких мух, існують білоокі, жовтоокі й навіть мухи з рожевими очима. Бувають мухи з довгими і короткими крилами. Навіть є мухи зі скривленими зморщеними крильцями, не здатні літати. Дрозофіли



Мал. 20. Х. де Фріз.



Мал. 21. Т. Морган.



Мал. 22. Дрозофіла — найпопулярніший об'єкт генетичних досліджень: а — самець, б — самка.

різняться формою і забарвленням черевця, ніг, антен і навіть щетинок, що вкривають тіло.

Морган схрещував дрозофіл, стежачи за успадкуванням величезної кількості всіх цих ознак. Аналізуючи результати спостережень, він дійшов висновку, що деякі ознаки передаються нащадкам разом. Виходячи з цього, вчений припустив, що гени, які визначають ці «зчеплені» ознаки, не розкидані по всій клітині, а зчеплені в якомусь «острівці». Він встановив: усі спадкові ознаки мушки поділяються на чотири «зчеплені» групи. Вже було відомо, що дрозофіла має чотири пари хромосом. Звідси Морган зробив висновок, що гени локалізуються у хромосомах — у ланцюгах

із сотень генів у кожній хромосомі. Вчений висунув постулат: чим більша відстань між двома генами в хромосомі, тим більша ймовірність розриву ланцюга; розташовані близько гени розділяються дуже рідко. Виходячи зі своїх спостережень, Морган склав карти розташування генів у хромосомах мушки дрозофіли. І сталося це вже через рік після прийняття терміна *ген*!

Крім того, Морган виявив, що деякі ознаки передаються або тільки самцям або тільки самкам. Він зробив висновок, що ці гени локалізовані в хромосомах, які визначають розвиток статі. Так ним було відкрите існування статевих хромосом.

Результатом дослідження Морганом дрозофіл стала **хромосомна теорія спадковості**. Головний її постулат такий: матеріальною основою спадковості є хромосоми, в яких локалізовані гени.

У 1933 р. Томас Хант Морган був визнаний гідним Нобелівської премії з фізіології і медицини «За відкриття, пов'язані з роллю хромосом у спадковості». Він чи не єдиний з батьків генетики, хто удостоївся такої честі.

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 дослідях Моргана і завершилися доведенням того, що носіями спадкових факторів є хромосоми.

Завдання сучасної генетики. Генетика — одна з наймолодших і найперспективніших біологічних дисциплін. Залежно від об'єкта дослідження виділяють генетику рослин, тварин, мікроорганізмів, людини; з огляду на використовувані методи — молекулярну, біохімічну, цитогенетику; відповідно до проблеми, яка стоїть перед окремим напрямом — еволюційну, фізіологічну генетику, генетику розвитку тощо. Генетичні

дослідження широко застосовують у медицині, сільському господарстві, мікробіологічній промисловості. Існують галузі прикладної генетики — селекція і генетична інженерія.

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. Чому саме дрозофіли виявилися таким чудовим об'єктом генетичних досліджень?
4. Які завдання постали перед сучасною генетикою?



Як ви вважаєте?

1. Якби не існувало дрозофіли, то який організм можна було б настільки ж успішно використовувати у генетичних дослідженнях?
2. Які нові завдання можуть постати перед генетикою у другій половині XXI століття?

§ 6. МЕТОДИ ГЕНЕТИЧНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ

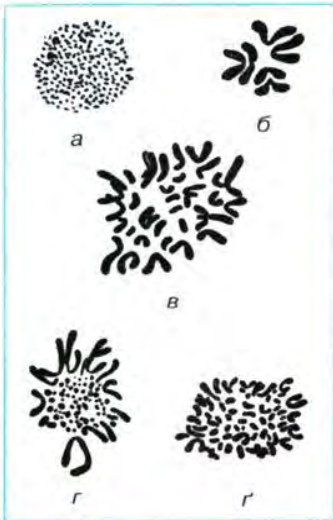
Терміни і поняття: методи (гібридологічний, цитогенетичний, генеалогічний, близнюковий, дослідження патології обміну речовин, дерматогліфічний); молекулярно-генетичні методи; рестриктаза; ампліфікація; геноміка.

Які об'єкти найкращі для генетичних досліджень. Для вивчення генетичного апарату живих істот використовують спеціальні методи. Іноді дослідники просто спостерігають за організмами, іноді — вторгаються у найтонші молекулярні структури клітини. Для цього необхідні відповідні об'єкти. 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. 23), а серед еукаріотів — *дрозофіла*. Звичайно, генетичні дослідження проводяться і на інших видах живих організмів, але для



Мал. 23. Електронно-мікроскопічне зображення кишкової палички.



Мал. 24. Так виглядають каріотиби: а — річкового рака; б — малярійного комара; в — кота; r — курки; r' — коня під час метафази мітозу.

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. Саме він дав змогу Г. Менделю закласти основи генетики, які й сьогодні успішно використовуються вченими у генетичних дослідженнях. Суть методу проста: проводять схрещування організмів, які володіють ознаками, що цікавлять дослідника, а потім вивчають закономірності спадкування цих ознак отриманим потомством. За допомогою гібридологічного методу можна встановити головне: яким чином успадковується та чи інша ознака.

Цитогенетичний метод є більш сучасним методом генетичних досліджень. Для його застосування насамперед необхідні світловий мікроскоп з високою роздільною здатністю (адже доводиться вивчати структури, що містяться в ядрі) та спеціальне устаткування й технічні прилади. Сутність цитогенетичного методу — вивчення функціонування, кількості, форми і розмірів хромосом. Причому ці хромосомні параметри, як правило, унікальні для кожного виду тварин і рослин (мал. 24).

У кожній соматичній клітині людини міститься 23 пари хромосом. У сучасних лабораторіях для цитогенетичного дослідження беруть мазок периферичної крові («аналіз крові з пальця»), виділяють лейкоцити, які вміщують у спеціальне середовище. Хромосоми стають видимими у світловому мікроскопі тільки під час клітинних поділів, тому додаванням спеціальних речовин стимулюють поділ лейкоцитів. Щойно клітини починають готуватися до поділу, у зазначене середовище додають іншу речовину, яка зупиняє процес поділу клітин на певній стадії. Потім додають спеціальний барвник. Хромосоми стають видимими. Дослідник підраховує кількість хромосом, за спеціальними ознаками визначає, до якої пари належить та або інша хромосома, й робить висновок про структуру і кількість хромосом у наборі.

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 підслідного.

Для цього потрібно обстежити якнайбільше членів його родини і скласти родовід, у якому позначити всіх, хто володіє досліджуваною ознакою.

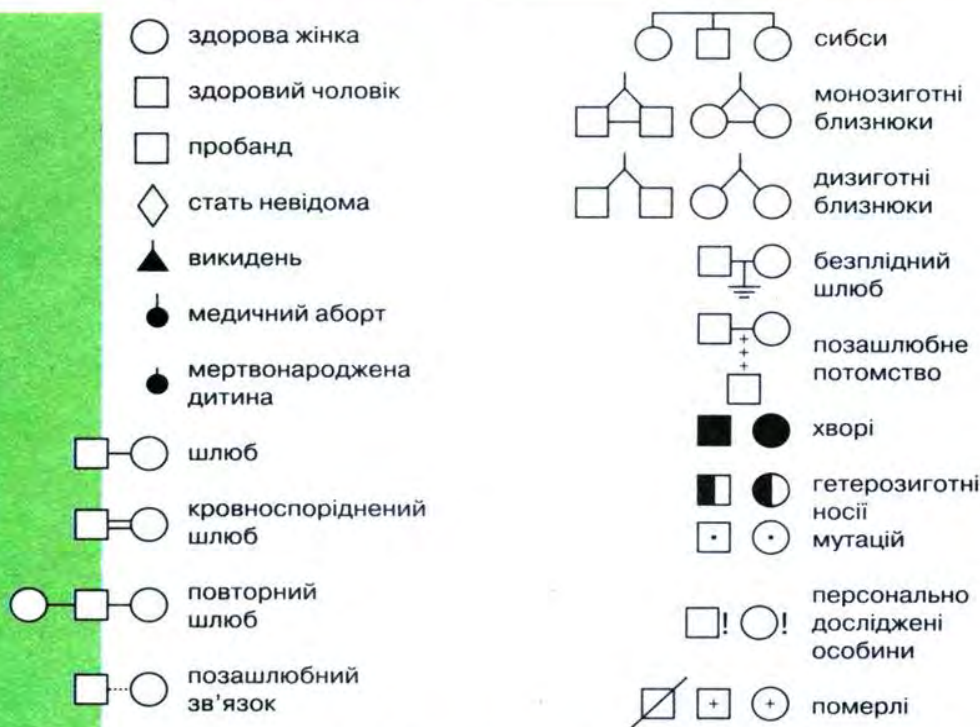
Задовго до появи генетики цей метод використовували люди, котрі особливо піклувалися про одержання здорових і успішних нащадків. Зокрема, родоводи складали у родинах єгипетських фараонів і європейських королів. Ретельно вивчаючи їх, записували народження кожної дитини у спеціальні книги. Та й багато інших сімей складали родоводи й знали свій рід набагато глибше, ніж сучасні родини, де, як правило, знають своїх родичів не далі прабаби й прадіда.

Вивчаючи родовід, можна з тією чи іншою імовірністю передбачити появу хворої дитини, вгадати, яку зовнішність матимуть нащадки, навіть те, які риси характеру успадкує дитина від своїх предків. За допомогою генеалогічного методу досліджень вивчають як патологічні ознаки, хвороби, так і спадкування звичайних ознак, наприклад, зовнішності людини: колір очей, кучерявість волосся, форма носа тощо.

Відомо, що багато представників королівської династії Габсбургів мали досить великий ніс із горбочком і випнуту нижню губу. Однією з представниць цього королівського дому є королева Франції Анна Австрійська, описана О. Дюма в романі «Три мушкетери»: «Анні Австрійській було на той час років двадцять шість або двадцять сім, і вона перебувала у повному розквіті своєї краси. У неї була хода королеви або богині. Очі, що відливали смарагдом, підкреслювали досконалість краси, були сповнені ніжності й у той самий час величі. Маленький яскраво-червоний рот не псувала навіть нижня губа, злегка випнута, як у всіх нащадків австрійського королівського дому». Описана автором нижня губа королеви — генетична ознака, спадкування якої вивчене генеалогічним методом на прикладі родоводу Габсбургів.

Назва собачого корму «Педіґрі» походить від англійського слова «pedigree» — породистий, племінний, яке, в свою чергу, походить від французького «pie de grue», що означає «відбиток ноги журавля», який нагадує лінії, що розходяться на генеалогічному дереві. Тому слово *pedigree* є терміном, що в генетиці тварин позначає поняття *родовід*. При побудові родоводів використовуються й інші терміни. Того, для кого будується родовід (головного досліджуваного), називають *пробандом*, його рідних братів і сестер — *сібсами*, шлюби між родичами — *інбридингом* (мал. 25).

Цікавим прикладом генеалогічного методу як засобу вивчення механізму успадкування генетичної хвороби може бути родовід останнього представника Російського царського дому царевича Олексія Романова. Як відомо, хлопчик страждав гемофілією — рідкісним генетичним захворюванням, за якого кров не згортається й не утворює тромбів, що закупорюють рани. Дослідники, які вивчали родовід царської родини, визначили, що фатальний ген царевич Олексій дістав від своєї прабабусі, англійської королеви Вікторії. Не будучи хворою, вона мала у своєму генотипі, тобто сукупності генів організму, гени, що провокують це захворювання. Ці гени Вікторія передала одному із своїх синів, деяким своїм онукам і правнукам, у тому числі й російському царевичу.



Мал. 25. Позначення при складанні родоводу.

Близнюковий метод. Суть цього методу полягає у спостереженні за однойцевими (гомогаметними) близнюками (мал. 26). Ви пам'ятаєте, що поява таких близнюків можлива, коли на перших етапах поділу зигота розпадається на дві або більше частин і з кожної такої частини розвивається самостійний організм. Усі ці організми мають однаковий генетичний апарат, тобто їх можна назвати клонами. Під час порівняння близнюків вивчають подібність і відмінність генетично зумовлених ознак: кольору очей і шкіри, форми і кольору волосся, форми рота, носа, губів, вушних раковин, родинних плям, малюнку шкірних візерунків на пальцях і долонях. Крім того, метод включає аналіз здоров'я пацієнтів, перебігу у них різних захворювань. 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. У всьому світі в перші дні життя у новонароджених дітей беруть мазок крові з великого пальця ноги. За допомогою спеціальних хімічних реактивів визначають, чи немає в дитини *фенілкетонурії* — спадкової хвороби, пов'язаної з порушенням обміну амінокислот, що супроводжується накопиченням фенілаланіну та його токсичних продуктів. Наслідком фенілкетонурії може бути тяжке ураження організму і розумова відсталість. Цю спадкову хворобу необхідно діагностувати якомога раніше, оскільки в разі дотримання спеціальної дієти (продукти не повинні містити фенілаланіну) дитина виростає практично здоровою. Тобто генетичний дефект залишається, але зовні хвороба не проявляється, й людина веде нормальний спосіб життя.

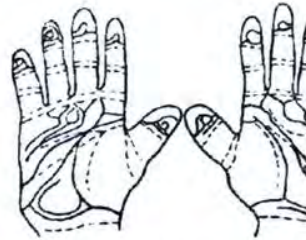
Дерматогліфічний метод — метод дослідження відбитків долонь. Як відомо, кожна людина має чітко індивідуальний характер малюнка на кінчиках пальців і долонях. Усі знають, що відбитки пальців досліджують у криміналістиці, але не всім відомо, що дерматогліфічний метод застосовують й у генетичних дослідженнях. 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 (мал. 27).

Метод дуже простий: на поверхню скляної пластинки наносять чорну друкарську фарбу. Людина притискає долоні до пластинки і робить відбитки долонь на аркуші паперу. Фахівець вивчає відбитки крізь збільшувальне скло й оцінює їх специфічні ознаки.

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 ушкодження структури ДНК і навіть розшифрування первинної послідовності основ у ДНК або РНК. Молекулярно-генетичні дослідження передбачають застосування різноманітних методів і методик. Спільним для всіх є те, що, по-перше, необхідно виділити зразок ДНК досліджуваного організму і, по-друге, використати генно-інженерні технології. Для одержання ДНК беруть будь-які клітини, що містять ядра. У людини найчастіше беруть лейкоцити крові, клітини слизової оболонки рота (для їх одержання досить провести шпателем по внутрішній поверхні щоки) або, якщо вивчається геном ембріона, — навколоплідну рідину.



Мал. 26. Монозиготні близнюки: спробуйте знайти між ними відмінності.



Мал. 27. За розташуванням основних дерматогліфічних ліній на долонях людини можна визначити носіїв спадкових хвороб.



Молекулярно-генетичні методи потребують незначної кількості досліджуваного матеріалу. Вивчити структуру геному організму можна за одним-єдиним волоском, найменшим слідом крові, маленьким шматочком шкіри або кістки.

Для проведення молекулярно-генетичних досліджень використовують тільки невеликий фрагмент ДНК, який містить гени, що цікавлять. Для одержання такого фрагмента застосовують спеціальні ферменти **рестриктази** (від лат. *рестрикціо* — обмеження), які ріжуть молекулу ДНК у строго визначеному місці. Використовуючи набори різних рестриктаз, вдається вирізати з молекули ДНК потрібні фрагменти невеликого розміру.

Наступним етапом дослідження є збільшення кількості добутих фрагментів ДНК. Збільшення кількості ДНК можливе завдяки здатності цієї молекули до самоподвоєння. Збільшення копій ДНК називають **ампліфікацією** (від лат. *ампліфікаціо* — посилення, збільшення). У живому організмі ампліфікація — природний процес реплікації ДНК. У лабораторних умовах його підміняє спеціальна методика — **полімеразна ланцюгова реакція (ПЛР)**. Одержана ДНК є матеріалом для різних досліджень.

Сучасні молекулярно-генетичні методи дають змогу з найвищою точністю встановити близькостпорідненість двох особин, у тому числі й давно померлих людей, якщо доступні їх біологічні матеріали (кістки, волосся). Суть методики проста: порівнюють певні ділянки ДНК різних людей і визначають ступінь подібності послідовностей нуклеотидів цих ділянок. Саме так були ідентифіковані члени загиблої родини останнього Російського імператора Миколи II.

Молекулярно-генетичні методи завдяки їх великій точності використовують у судовій медицині, наприклад **метод «генетичних відбитків пальців»**. З найменшої кількості знайденого на місці злочину біологічного матеріалу (крові, слини, волосся, сперми) виділяють ДНК, розщеплюють її на фрагменти, розділяють ці фрагменти у спеціальних носіях і дістають картинку розташування смуг, так званий «генетичний відбиток пальців». Ця картинка унікальна для кожної людини, за винятком однойцевих близнюків. Адже кожна людина за нюансами нуклеотидних послідовностей так само, як і за папілярними візерунками, — унікальна. Такі «генетичні відбитки пальців» вносять у спеціальну базу і так само, як і справжні відбитки пальців, порівнюють з «генетичними відбитками пальців» підозрюваного. Цей метод також допомагає встановити батьківство — у батьків і дітей «генетичні відбитки пальців» певною мірою схожі.

Таблиця 1

Ступінь подібності геномів людини та живих істот інших видів

Порівнювані види	Ступінь подібності геномів
Людина — людина	99,9 %
Людина — шимпанзе	98,7 %
Людина — горила	98,38 %
Людина — собака	95 %
Людина — круглий черв	74 %
Людина — банан	50 %
Людина — нарцис	35 %

Вивченням не фрагментів ДНК, а всієї ДНК одного організму займається наука **геноміка**. Одним з найбільш грандіозних наукових програм став проект «Геном людини», розпочатий у 1990 році. Цей проект повністю не завершений. Головна його мета — визначити послідовності нуклеотидів, які становлять ДНК людини.

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?



Як ви вважаєте?

1. Чи можна знайти щось спільне в усіх методах генетичних досліджень?
2. Уявіть собі генетику майбутнього. Які нові методи генетичних досліджень ще можуть виникнути?

§ 7. 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, як їх ще називають, 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. 28), називають **локусом** (від лат. *locus* — місце, ділянка).



Мал. 28. Так схематично виглядає розташування локусів (чорні смужки) в гомологічних хромосомах.



Мал. 29. Карий колір очей людини визначає домінантний алель, блакитний — рецесивний.



Мал. 30. Білі і червоне забарвлення пелюсток маку зумовлене різними алелями одного і того самого гена.

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 (мал. 29), білі й червоні пелюстки у маку-самосійки (мал. 30) і розташовані в однакових локусах парних (гомологічних) хромосом, називають **алельними генами**, або **алелями** (від грец. *аллелон* — взаємний). Різні алелі гена розташовуються у тих самих локусах гомологічних хромосом. Хромосома може містити тільки один алель будь-якого гена.

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. 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** (від лат. *домінантіс* — пануючий). Він пригнічує прояв другого алеля того самого гена. «Слабший», пригнічуваний алель називають **рецесивним** (від лат. *рецесус* — відступ).

В обох гомологічних хромосомах організму можуть перебувати однакові (обидва домінантні або обидва рецесивні) алелі гена. Такий організм називають **гомозиготним** (від лат. *гомо* — однаковий і *зигота*). 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** (від лат. *гетеро* — різний і *зиготос*). 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** (від грец. *файнотіп* — являю). Причому фенотипом вважають або певні ознаки організму, які визначаються гомозиготним чи гетерозиготним станом конкретного генотипу (зелений чи карий колір очей, низький чи великий зріст), або загальний вигляд особи в цілому, наприклад, високий блондин з синіми очима, кирпатим 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. Значення деяких з них і нині залишаються загадковими.

Вплив середовища на спадкування чи прояв ознак. На формування ознак впливає не тільки генотип організму, а й навколишнє середовище, в якому цей організм формується. Деякі ознаки зовсім не зазнають впливу навколишнього середовища й залежать лише від генетичного коду. Наприклад, група крові людини не зміниться під впливом того, в яких умовах формувалася її організм. На формування ж багатьох інших ознак навколишнє середовище впливає. Наприклад, якщо чоловік генетично визначений як високий багатир, але у процесі розвитку його організму не вистачає поживних речовин чи мікроелементів, то може сформуватися досить квола людина середнього зросту.

Символіка, використовувана у генетиці. Як ми вже дізналися у попередньому параграфі, основним методом генетики був і залишається гібридологічний. Адже головним питанням генетики є механізми передачі ознак батьками потомству, а дослідити їх можна передусім за допомогою саме цього методу.

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** (від лат. *гібрида* — помісь), 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 А, а рецесивні алелі — малою, приміром, а. Таким чином, запис АА означатиме гомозиготний генотип (організм), що містить два домінантні алелі гена А. Запис аа означатиме гомозиготний генотип (організм), що містить два рецесивні алелі цього ж гена. Запис Аа — гетерозиготний генотип (організм).

Під час написання схеми схрещування у генетиці прийнято позначати батьківське покоління буквою Р (від лат. *парентс* — батьки); 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 (від лат. *філіала* — діти): 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 2

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?



Як ви вважаєте?

1. Чому для позначення поняття *одиниця спадковості* використали латинське слово *genus* (дженус), що означає рід?
2. Чому саме генетика потребує дуже чіткої термінології?

§ 8. 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.

У чому поталанило Г. Менделю. У кожній науці є певний предмет або подія, що згодом стає притчею во язицех. У фізиці ним є яблуко Ньютона, у хімії — періодична система елементів, яка наснилася Д. І. Менделєєву.

У генетиці, як ви вже знаєте, таким став горох Менделя. *Горох посівний* — самозапильний, 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 досьогодні є ідеальними моделями для гібридологічних дослідів (*пригадайте: чиста лінія — це група організмів, генетично однорідних (гомозиготних) за всіма генами; у рослин чисті лінії одержують шляхом самозапильнення; у тварин з цією метою використовують близькоспоріднені 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 (висловлюючись сучасними термінами, ставив **моногібридні** (від лат. *моно* — один і *гібрида*) схрещування); відразу двох ознак (**дигібридні** (від лат. *ди* — два і *гібрида*) схрещування); багатьох ознак (**полігібридні** (від лат. *полі* — багато і *гібрида*) схрещування).

Перший закон Менделя. Суть дослідів Менделя була проста до надзвичайності. 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, іншими ознаками гороху. Найдивнішим виявилось те, що 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**.

Мендель просто констатував факт: усі гібриди першого покоління однакові й подібні до однієї з батьківських форм. На жаль, сам учений не зміг встановити, з чим пов'язана така закономірність. Однак нині не складно розібратися в суті цього явища — у цитологічних основах закону.

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 насінни (позначимо цей алель літерою А), тобто мали генотип АА. Усі рослини із зеленими плодами були рецесивними гомозиготами за цим геном і мали генотип аа. Як відомо, до кожної статевої клітини переходить тільки одна хромосома з пари, тому тамечи рослини

з жовтими насінинами давали гамети А, а рослини із зеленими насінинами — гамети а. Поєднання таких гамет в одній зиготі давало генотип Аа, що був однаковим для всіх нащадків (адже ніякі комбінації, крім Аа, неможливі).

Таким чином, перше покоління рослин, отриманих від схрещування особин різних чистих ліній, було гетерозиготним за геном забарвлення насінин і мало жовте забарвлення горошин — відповідно до того, що 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. Знову посадивши горошини, він таким самим чином почав схрещувати між собою рослини, що з них вирости, й дочекавшись дозрівання насінин, підраховував співвідношення зелених і жовтих горошин.

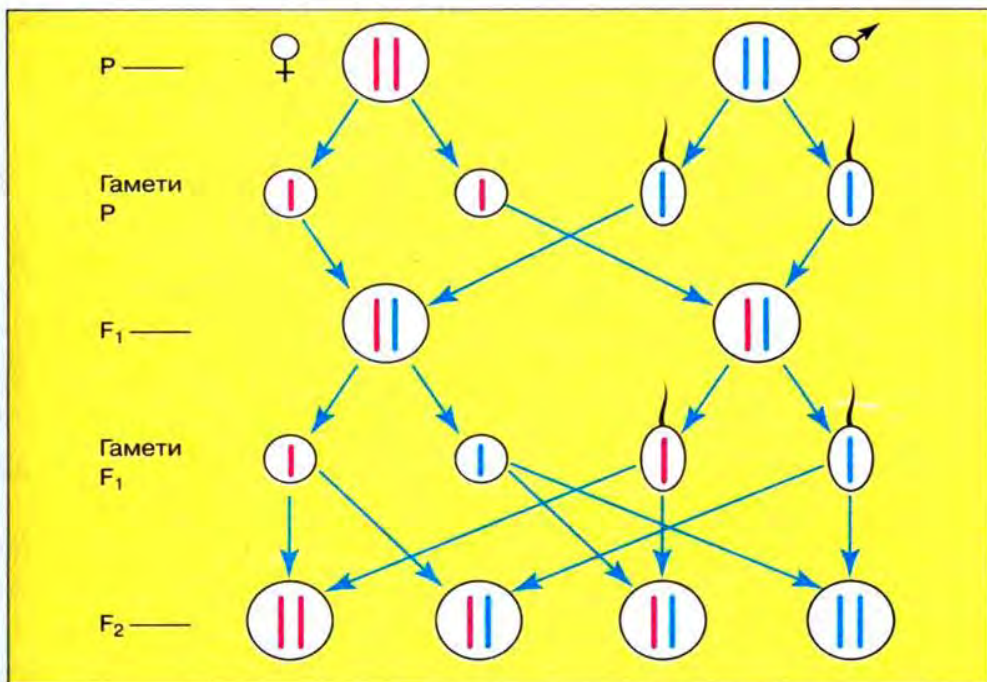
Вийшло: скільки б горошин не зав'язалося на рослинах, завжди $\frac{1}{4}$ частина їх була зеленими, а $\frac{3}{4}$ — жовтими.

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 ученому 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 висловив революційну гіпотезу «чистоти гамет», згодом повністю підтверджену. За життя вченого не було відомо ні про те, що носіями інформації є гени, ні про те, що існують хромосоми, і набір їх парний, ні про те, що існує мейоз. Проте Мендель зумів побачити, що при утворенні гібридів спадкові фактори (так він називав гени) не змішуються, а зберігаються в незмінному вигляді. Крім того, він визначив, що в кожен гамету потрапляє тільки один фактор, тобто гамети «чисті» від змішування ознак. Таким чином, у гібрида присутні обидва фактори — домінантний і рецесивний, а виявлення ознаки визначає, який з них домінантний і який — рецесивний. Те, що Мендель назвав гіпотезою чистоти гамет, сьогодні називають **законом чистоти гамет**: *під час утворення статевих клітин у кожен гамету потрапляє тільки один алель з пари алелей даного гена* (мал. 31).

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**. Ця модель являє собою таблицю, до якої записують, які гамети беруть участь у розмноженні і які гібриди будуть отримані в



Мал. 31. 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.

різних комбінаціях цих гамет. Графічну схему записів генотипів запропонував англійський генетик *Р. Пеннет* (1875—1967). Зробити решітку Пеннета не складно. Необхідно накреслити таблицю, в якій кількість стовпчиків відповідає кількості варіантів гамет, що продукуються організмом батька, а кількість рядків — кількості варіантів гамет, що продукуються організмом матері. Ліворуч по вертикалі у рядки записують генотипи гамет матері, а вгорі стовпчиків — варіанти гамет батька. На перетині вертикальних і горизонтальних ліній записують генотипи потомків, одержуючи усі варіанти можливих гібридних форм та їх кількісні співвідношення. Як приклад розберемо класичний дослід Менделя із зеленими і жовтими горошинами.

Перше схрещування. Переносимо пилок з квіток рослини з бобами зеленого кольору на маточку квіток рослини з бобами жовтого кольору. Генотип гороху з жовтими насінинами — AA , гороху із зеленими насінинами — aa . Гамети організму батька (тобто особини, в якій було взято пилок) позначаємо a , гамети організму матері — A . Складаємо решітку Пеннета (табл. 3), з якої впливає наступне. Всі гібридні особини першого покоління F_1 мають генотип Aa , хоч за фенотипом усі рослини подібні до материнських особин і мають жовте забарвлення бобів.

Таблиця 3

Геноти́пи і феноти́пи пото́мків у першому поколі́нні моногібри́дного схре́щування

♂	♀	A
a		Aa жовті

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

Складаємо решітку Пеннета (табл. 4). Чітко видно, що гібриди другого покоління F₂ мають три різних геноти́пи: AA, Aa і aa. Співвідношення всіх можливих генотипів: 1AA : 2Aa : 1aa. Фенотипів лише два: жовті горошини (рослини з генотипами AA і Aa) та зелені горошини (рослини з генотипом aa). Співвідношення фенотипів: 3 жовті : 1 зелена.

Таблиця 4

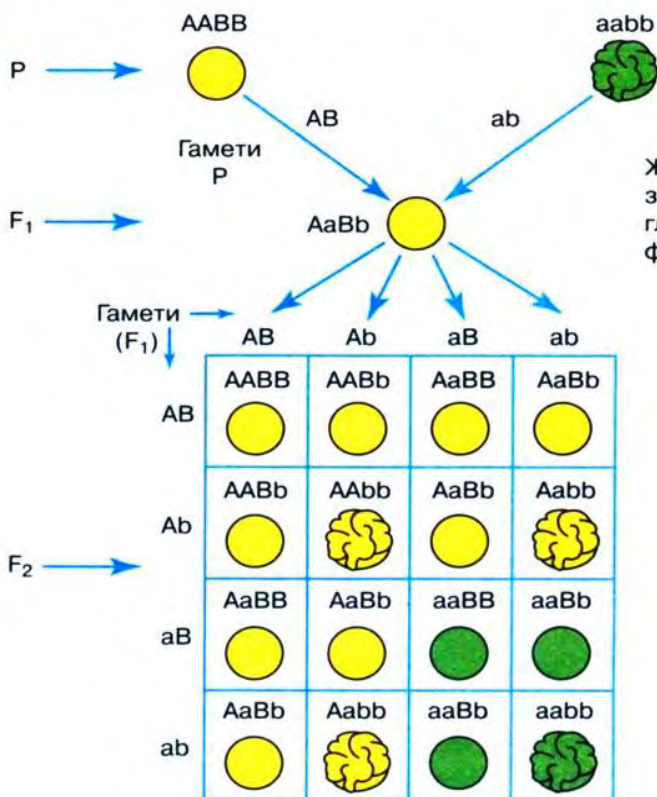
Геноти́пи і феноти́пи пото́мків у другому поколі́нні моногібри́дного схре́щування

♂	♀	A	a
A		AA жовті	Aa жовті
a		Aa жовті	aa зелені

Третій закон Менделя. Подальші свої досліді Мендель трохи ускладнив. Тепер замість статистики успадкування однієї ознаки учений почав вивчати, як успадковуються дві незалежні ознаки, вибравши першою ознакою добре відоме забарвлення горошин, а другою — форму горошин, яка буває або гладенькою (домінантна ознака), або зморшкуватою (рецесивна ознака). *(Ви пам'ятаєте: схре́щування, за постановки якого вивчають закономірності успадкування двох ознак, називається дигібридним.)*

Схрестивши чисті лінії доміантної і рецесивної форм, Мендель одержав у першому поколінні відповідно до закону однаковості гібридів першого покоління рослини з плодами доміантного типу: усі горошини були жовті й гладенькі. Схре́щування гібридів першого покоління між собою дало дуже цікавий результат (мал. 32): горошини одержаних рослин належали до чотирьох фенотипів і розподілялися у такому співвідношенні: 9 частин гладеньких жовтих горошин (повністю доміантний фенотип), 3 частини гладеньких зелених горошин (за однією ознакою — доміантний, за другою — рецесивний), 3 частини зморшкуватих жовтих горошин (також за однією ознакою — доміантний, за другою — рецесивний) і 1 частина зморшкуватих зелених горошин (повністю рецесивний фенотип).

Розглянемо генетичні аспекти схре́щування цих рослин за допомогою решітки Пеннета. Позначимо ген, відповідальний за забарвлення горошин, літерою A, а ген, відповідальний за їх форму, — літерою B. Батьківські фор-



Мал. 32. Дигібридне схрещування гороху.

ми — чисті лінії за обома ознаками: жовті гладенькі (AABB) і зелені зморшкваті (aabb). Відповідно під час запилення рослини з жовтими гладенькими плодами пилком рослини із зеленими зморшкватими плодами утворяться гамети матері AB і гамети батька ab.

Складаємо решітку Пеннета для першого покоління (табл. 5). Згідно з нею у поколінні F₁ усі рослини мають генотип AaBb і домінантний фенотип — жовті гладенькі горошини.

Таблиця 5

Генотипи і фенотипи потомків у першому поколінні дигібридного схрещування

♂	♀	AB
	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. 6).

Таблиця 6

Генотипи і фенотипи потомків у другому поколінні дигібридного схрещування

♀ \ ♂	AB	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

Як не дивно, але у гібридів другого покоління з'явилися нові форми горошин, яких не було в організмах ані батьків, ані «прабатьків»: зелені гладенькі та жовті зморшкуваті. З такого, начебто нескладного, 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*.

Таким чином, якщо розглядати успадкування одержаними гібридами кожної ознаки окремо, то дістанемо співвідношення гладеньких і зморшкуватих горошин 12:4, жовтих і зелених — теж 12:4. Скоротимо ці числа на 4 і 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 поколінь. Крім того, вчений довів, що різні ознаки успадковуються незалежно одна від одної, тобто 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?



Як ви вважаєте?

1. Що в роботі Менделя стало результатом геніальної спостережливості й наукового аналізу, а у чому вченому просто поталанило?
2. Чи відомі вам ознаки людської зовнішності, що менделюють, а якщо ні, то якими мали б бути ці ознаки?

§ 9. ВЗАЄМОДІЇ АЛЕЛЬНИХ ГЕНІВ

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

Уявні відхилення від законів Менделя. Пригадаємо: ознаки, які успадковуються відповідно до законів Менделя, називають менделюючими, а відповідність їх успадкування до цих законів — менделівським успадкуванням. Навіщо ж потрібні такі назви? Хіба не всі чіткі якісні ознаки успадковуються згідно із законами Менделя? Виявляється, що інколи у гібридологічних дослідах спостерігається розщеплення ознак у потомства, відмінне від менделівського. Є правила і навіть закони генетики, які поєднують спільним поняттям **уявні відхилення від законів Менделя**. Чому уявні? А тому, що від менделівського успадкування відрізняється тільки фенотиповий прояв ознак, тоді як генотипи успадковуються точнісінько за законами Менделя. Виявляється, всі ці відхилення, як правило, є наслідком взаємодії генів. Розглянемо, до чого можуть призвести взаємодії алельних генів.

Домінування. Це класичний, можна сказати, 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 вищіплюються у співвідношенні 1 : 3 до домінуючих.

Усі досліди Менделя — яскраві приклади повного домінування.

Неповне домінування. Це такий тип взаємодії генів, за якого у гетерозиготі проявляється не домінуюча ознака, а щось середнє, проміжне між домінуючою і рецесивною ознаками. Яскравий приклад такого типу взаємодії генів — успадкування забарвлення квітки *космеї* (народна назва рослини — *розпатлана панянка*). Умовно домінуючий гомозиготний генотип (його записують літерами з особливими позначеннями \overline{AA}) забезпечує малинове забарвлення пелюсток, умовно рецесивний генотип (aa) — біле. Гетерозиготні рослини (\overline{Aa}) мають блідорожеве забарвлення віночка (мал. 33).



Мал. 33. Три типи забарвлення пелюсток космеї, викликані різними генотипами: а — домінантна гомозигота AA ; б — гетерозигота Aa ; в — рецесивна гомозигота aa .

У разі неповного домінування гетерозиготний організм впізнати легко (на відміну від повного домінування, коли зовні неможливо розрізнити, де гетерозиготний організм, а де — організм з домінантною гомозиготою). За неповного домінування кількість фенотипів відповідає кількості генотипів. У першому поколінні всі гібриди мають бути однаковими — гетерозиготами за генотипом і мати проміжне рожеве забарвлення. У другому поколінні розщеплення ознак становитиме відношення 1:2:1. Одна частина рослин матиме малинові квітки (домінантні гомозиготи), дві частини рослин — рожеві квітки (гетерозиготи) і одна частина рослин — білі квітки (рецесивні гомозиготи).

Таблиця 7

Генотипи і фенотипи батьківських рослин, їх гамети, генотип і фенотип потомства за неповного домінування забарвлення квітів космеї

P:	♀	♂
	AA (малинове)	aa (біле)
	×	
G:	A	a
F1:	Aa (рожеве)	

Таблиця 8

Розщеплення за фенотипом та генотипом у другому поколінні гібридних схрещувань за неповного домінування забарвлення квітів космеї

♂ \ ♀	♀	A	a
AA	AA (малинове)	Aa (рожеве)	
a	Aa (рожеве)	aa (біле)	

Прикладами неповного домінування можуть бути випадки успадкування забарвлення тіла андалузських курей ($\bar{A}\bar{A}$ — чорні, aa — білі, $\bar{A}a$ — сріблясті) або довжина колосся пшениці ($\bar{A}\bar{A}$ — довге, aa — коротке, $\bar{A}a$ — середньої довжини).

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. Пригадаємо, що групи крові визначають за наявністю на поверхні еритроцитів специфічних білків глікопротеїдів аглютиногенів А, В або відсутністю аглютиногену. Відповідно ці ознаки кодують три алелі, які позначають: А, В, О. Два перших — домінантні, третій — рецесивний. Алелі можуть утворювати шість генотипів: АА, АО, ВВ, ВО, ОО, АВ. При цьому утворюються чотири фенотипи, які називають *групами крові*. Перша група крові — це рецесивна гомозигота ОО, друга група — домінантна гомозигота АА і гетерозигота АО за участю домінантного алелю, третя група — домінантна гомозигота за участю другого домінантного алелю ВВ і гетерозигота ВО за участю домінантного алелю, четверта група крові — гетерозигота АВ. Оскільки останню групу крові визначає присутність у генотипі домінантних алелів, то жодний з них не може пригнічувати інший, і тому вони співіснують в одному фенотипі. Це означає, що така людина має як аглютиноген А, так і аглютиноген В.

Цікаво, що та сама система груп крові, що й у людини (АВО), притаманна і шимпанзе. В інших людиноподібних мавп є аглютиногени А і В, але відсутня група крові О. Подібність крові людини і шимпанзе настільки велика, що в разі дотримання відповідності груп крові кров шимпанзе можна безболісно переливати від шимпанзе людині або від людини шимпанзе. Такі випадки відомі науці — кров від шимпанзе переливали для порятунку життя людини, коли людську кров підходящої групи неможливо було дістати.

Особливості успадкування груп крові давно використовуються в судовій експертизі у випадках встановлення сумнівного батьківства. Адже особа з I групою крові ніколи не матиме дітей з IV групою крові і навпаки. Так само у чоловіка з II групою крові не може бути дитини з III групою крові і навпаки. У цьому можна переконаватися, якщо детально проаналізувати відповідну таблицю (табл. 9).

Цікаво, що серед різних рас і народностей групи крові розподіляються нерівномірно. Виявляється, що 80 % американських індіанців мають I групу крові, а III й IV групи крові у них ніколи не трапляються. У жителів Півночі Європи переважають I та II групи крові. Індіанці Південної Америки і аборигени Австралії — люди з I групою крові. Серед жителів Центральної та Східної Азії переважає III група крові. Найпоширеніший у світі алель — О, на другому місці — алель А. Найбільш

рідкісним є алель В. Вивчення успадкування груп крові у різних народів дає змогу робити висновки про історію етносів, відтворювати їх розселення й можливі шляхи міграцій.

Таблиця 9

Схема успадкування груп крові у людини

Група крові (генотип)	♀	I OO	II AA, AO	III BB, BO	IV AB
♂	Гамети	OO	AO	BO	AB
I OO	OO	OO I	AO, OO I, II	OO, BO I, III	AO, BO II, III
II AA, AO	AO	OO, AO I, II	AA, AO, OO I, II	будь- яка	AA, AO, BO, AB II, III, IV
III BB, BO	BO	OO, BO I, III	будь- яка	OO, BO, BB I, III	AO, BB, BO, AB II, III, IV
IV AB	AB	AO, BO II, III	AA, AB, AO, BO II, III, IV	AO, AB, BB, BO II, III, IV	AA, BB, AB II, III, IV

Надомінування — це більший прояв ознаки у гетерозиготній особини, ніж у кожної з гомозиготних. Розглянемо як приклад ген, що забезпечує форму еритроцита людини. Домінантний алель А кодує нормальний гемоглобін А і забезпечує нормальну округлу форму еритроцита. Рецесивний алель а кодує дефектний гемоглобін S. У цьому разі еритроцит набуває незвичної серпоподібної форми (мал. 34). Генотип aa викликає тяжке, часто смертельне захворювання — *серпоподібноклітинну анемію*. У гетерозиготних організмів анемія майже не помітна, оскільки форма еритроцитів практично не змінюється. Здавалося б, рецесивний алель а взагалі повинен зникнути, або траплятися вкрай рідко, оскільки його носії набагато менше пристосовані до життя, ніж носії домінантного алеля А. Але у тропічній Африці та ряді інших районів, де поширена малярія, у популяціях людини постійно присутні всі три генотипи — AA, Aa та aa. Більше того, від 20 до 40 % населення є гетерозиготами Aa, оскільки дефектний алель захищає організм від захворювання малярією. Гомозиготи за нормальним домінантним алелем можуть захворіти на малярію й загинути, гомозиготи за дефектним алелем з високою ймовірністю можуть померти від

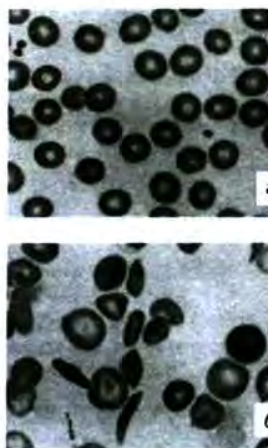
анемії. Однак гетерозиготи за цим алелем не хворіють на серпоподібноклітинну анемію і стійкі до малярії.

Летальні алелі як особливий випадок порушень менделівського успадкування. Іноді відхилення від менделівського успадкування викликають летальні алелі.

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.

Приклад летальних алелів — успадкування забарвлення шерсті лисиць. Ознаку платинового забарвлення шерсті в лисиць контролює, як вважається, домінуючий ген А. Відповідно сріблясто-чорне забарвлення шерсті визначає рецесивний ген. При схрещуванні платинових лисиць між собою спостерігається розщеплення за ознакою забарвлення шерсті на платинових і сріблясто-чорних лисиць у співвідношенні 2:1. Виявилося, що домінуючі гомозиготи АА вмирають на ранніх етапах ембріогенезу, оскільки алель А є летальним (табл. 10). У гетерозигот смертельну дію цього гена компенсує дія рецесивного алеля а. Домінуючі гомозиготи, що не мають такого «підстрахування», гинуть.

Таким чином, незважаючи на те, що летальні алелі можуть викликати загибель організмів на стадіях гамет, зиготи, ембріона, дитинчати, тим не менше, розподіл генотипів, враховуючи й загиблі організми, точнісінько відповідатиме законам Менделя.



Мал. 34. Мінливість форми еритроцитів людей з різними типами гемоглобіну: а — еритроцити особи з нормальним типом гемоглобіну (гомозигота АА), б — еритроцити особи з дефектним гемоглобіном S (гомозигота аа).

Таблиця 10

Розщеплення за фенотипом та генотипом у другому поколінні гібридних схрещувань у лисиць з різним типом забарвлення шерсті

♂	♀	А	а
А		вмирають	Аа (платинове)
а		Аа (платинове)	аа (сріблясто-чорне)

Ще один тип алельної взаємодії генів, що трапляється досить рідко, — **між-алельна комплементация**. За такої взаємодії генів у гетерозиготному за двома рецесивними мутантними алелями гена організмі можливе формування домінуючої фенотипової ознаки. Таким чином, у генетиці інколи буває так само, як в алгебрі — мінус на мінус дає плюс.

Визначення генотипу особи, яка має домінуючий фенотип. За фенотипом особи далеко не завжди можна визначити її генотип. Часто

зовнішні ознаки домінантної гомозиготи та гетерозиготи збігаються. Як же бути у цьому випадку? У самозапильних рослин генотип можна визначити у наступному поколінні. Якщо перед нами домінантна гомозигота, її нащадки точнісінько 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 особи, генотип якої треба визначити, з аналізатором — рецесивною гомозиготною особиною за досліджуваною ознакою (табл. 11). Якщо аналізована особина була гомозиготною, всі її нащадки матимуть домінантний фенотип, якщо ж вона була гетерозиготною, то 50 % нащадків будуть з рецесивним генотипом.

Таблиця 11

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

		♀	Гамети	
			A	a
♂	Гамети	a	Aa	aa
		a	Aa	aa

Випадки в успадкуванні ознак, які поєднують спільним поняттям *уяв- ні відступи 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 особи, які мають домінантний фенотип, застосовують аналізуюче схрещування, що полягає у схрещуванні особи, 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? Наведіть приклад такого типу спадкування ознаки.
4. Дайте визначення поняття *наддомінування*.
5. Яка особина в аналізуючих схрещуваннях є аналізатором?



Як ви вважаєте ?

1. Яка роль явища наддомінування в еволюції?
2. Чому одні ознаки успадковуються за типом повного домінування, а інші — за типом неповного домінування?



§ 10. ВЗАЄМОДІЇ НЕАЛЕЛЬНИХ ГЕНІВ

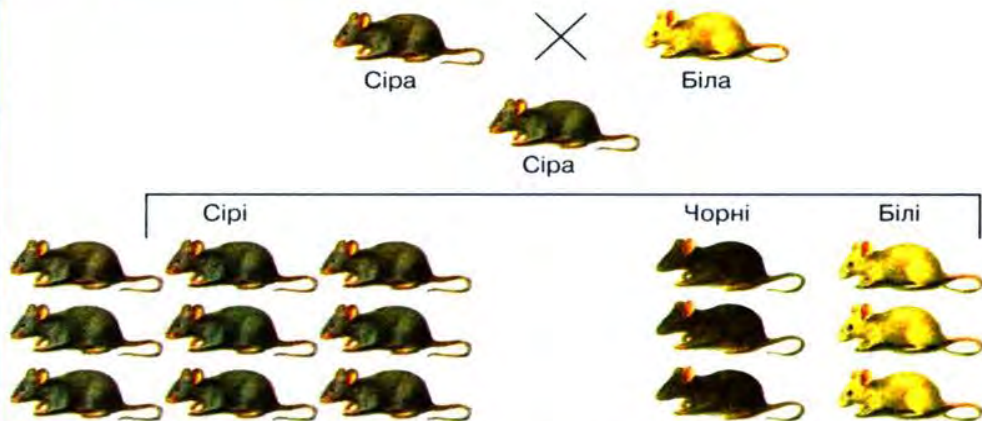
Терміни і поняття: комплементарність генів; епістаз; плейотропна дія генів; полімерія; ген-супресор; синдром Марфана.

Чому взаємодіють неалельні гени. Уявлення про те, що один ген формує одну ознаку, нині застаріло. Сучасна генетика замінила його постулатом: «один ген — один поліпептидний ланцюг» (*пригадайте, яким чином відбувається синтез білка і яку функцію в цьому виконують гени*). Справа в тому, що генотип — цілісна система і продукти дії генів — білки — теж взаємодіють між собою. Якщо ці білки — ферменти, то їх дія може мати вплив на перебіг метаболізму, що спричинить значні зміни властивостей організму в цілому.

Можна навіть сказати, що один ген тим чи іншим чином впливає на всі ознаки організму, а фенотиповий прояв кожної ознаки тією чи іншою мірою залежить від усього генотипу особини. Таке трактування, можливо, є певним перебільшенням, тим не менше сучасні генетики точно знають, що між собою взаємодіють не тільки алельні гени, а й гени різних локусів, котрі визначають різні ознаки. У процесі взаємодії двох неалельних генів розподіл генотипів у кожному з них відбувається точно таким самим чином, як і в ході нормального дигібридного схрещування. Однак фенотипи залежно від типу взаємодії розподіляються у нащадків зовсім в інших кількісних співвідношеннях. Нині визначають кілька типів таких взаємодій.

Комплементарність — це така взаємодія неалельних генів, у разі якої одночасна дія двох домінантних генів різних локусів дає нову ознаку. Кожний з домінантних генів, які називають **комплементарними** (від лат. *комплементум* — доповнення), може проявлятися самостійно, якщо інший перебуває у рецесивному стані, але їх спільна присутність у зиготі зумовлює новий стан ознаки.

Як приклад комплементарної дії генів розглянемо спадкування забарвлення шерсті *хатньої миші* (мал. 35). У найпростішому випадку воно залежить від двох генів. Ген А відповідає за наявність пігменту, ген В — за його колір. За наявності домінантного алеля А пігмент виробляється, й миша забарвлена, тоді як особина з генотипом аа позбавлена пігменту й має білий колір шерсті незалежно від того, який колір пігменту «запрограмований» геном В. Домінантний алель В зумовлює сірий колір шерсті, а рецесивний — чорний. Таким чином, особина з генотипами за участю домінантних алелів А і В матиме сіре забарвлення «дикого типу». Якщо вона міститиме у генотипі домінантний алель А і рецесивну гомозиготу bb, то буде чорною. А якщо миша матиме гомозиготний генотип аа, то буде білою (*якщо бажаєте, складіть решітку Пеннета і спробуйте*



Мал. 35. Схема успадкування забарвлення хутра мишей у разі комплементарної дії генів: сіре забарвлення хутра, коли генотипи обох генів мають домінантні алелі А і В; чорне забарвлення, коли генотип першого гена має домінантний алель А, а другий ген — рецесивний генотип bb; біле забарвлення, коли перший ген представлений рецесивним генотипом aa, а другий ген — будь-яким генотипом.

підрахувати співвідношення фенотипів у другому поколінні дигібридного схрещування).

Ще один приклад комплементарної дії генів — спадкування забарвлення оперення у *хвилястих папужок* (мал. 36). Ген «А» відповідає за синтез блакитного пігменту. Якщо алель А — домінантний, оперення папужки блакитне; якщо алель а — рецесивний, оперення папужки біле. Ген «В» відповідає за синтез жовтого пігменту. Є домінантний алель В — оперення папужки жовте, є рецесивний алель b — жовтий пігмент в оперенні відсутній. Таким чином, комбінування алелів цих двох локусів дає комбінацію забарвлень.

Що ж буде, якщо в генотипі пташки присутні й домінантний алель А (блакитний пігмент), і домінантний алель В (жовтий пігмент)? Напевно, кожному хоч раз у житті доводилося змішувати жовту і блакитну фарби й таким чином одержувати зелений колір. Те саме відбувається з оперенням пташок: змішування жовтого і блакитного пігментів дає нову ознаку — зелене забарвлення оперення (*спробуйте визначити, які саме типи забарвлення можуть бути у папужок у другому поколінні дигібридних схрещувань*).

Епістаз, або ще один тип взаємодії двох неалельних генів. Такий тип взаємодії генів, за якого ген однієї алельної пари пригнічує дію гена іншої пари, називається епістазом (від грец. *epi* — зверху, над і *stasis* — стояння).

У жодному випадку не можна плутати поняття *епістаз* і *домінування*. За домінування взаємодіють алельні гени, і домінантний алель пригнічує рецесивний. За епістазу один

структурний ген, навіть розташований зовсім на іншій хромосомі, пригнічує дію іншого гена. Той ген, що пригнічує дію іншого, називають **супресором**.

Епістаз буває двох типів: домінантний, коли домінантний алель одного гена пригнічує прояв іншого гена, і рецесивний, коли рецесивний алель пригнічує прояв іншого гена.

Явище епістазу було відкрите в ході аналізу спадкування офарблення коней. Відомо, що вороне (чорне) забарвлення шерсті визначає домінантний алель *B*, гніде (руде) — рецесивний алель *b*. Інший ген *C* контролює нормальний розвиток і пігментацію шерсті. Найявність домінантного алеля *C* зумовлює в коней ранне посивіння шерсті й сіру масть, тоді як наявність рецесивного алеля *c* не викликає раннього посивіння. Наявність хоча б одного домінантного алеля *C* (гомозиготи й гетерозиготи) веде до того, що масть коней через ранню сивину завжди буде сірою незалежно від того, яким за алелями гена *B* вона мала бути: вороною чи гнідою. Як очевидно у даному випадку, має місце домінантний епістаз (мал. 37).

Епістатичною дією рецесивного гена можна пояснити найрідший випадок так званого *бомбейського феномена* — відхилення від стандартного спадкування груп крові у людини.

Від шлюбу жінки з I групою крові (00) і чоловіка з II групою крові (AA) народилася дитина з IV групою крові (AB), що неможливо з погляду генетики (*пригадайте попередній параграф*). Жінка категорично наполягала, що її чоловік є батьком дитини, і, як з'ясувалося, не брехала. У ході дослідження виявилось, що жінка успадкувала від матері ген *B*, а від батька — ген *O*. Тобто генетично була власницею III групи крові. Однак її еритроцити не мали будь-яких аглютиногенів, як це властиве всім особинам з I групою крові. З'ясувалося, що в генотипі жінки присутній особливий ген *X*, що перебуває в рецесивному гомозиготному стані *xx*. Саме тому ген *B* був пригнічений рецесивним геном *x*, який виступив супресором щодо гена *B* у гомозиготному стані *xx*. Дитина ж народилася гетерозиготною *Xx* за цим геном, і тому пригнічений ген *B* проявив свою дію, визначивши IV групу її крові, як і повинно бути при схрещуваннях особин другої і третьої груп крові.

В Індії є поселення, де власників гомозигот *xx* істотно більше, ніж у людській популяції в цілому. Щодо них застосовують закони спадкування груп крові з урахуванням епістатичної дії неалельних генів.

Плейотропія. Випадок множинної дії гена, коли один ген може впливати на розвиток кількох ознак, називають **плейотропією** (від грец. *плеіон* — більший і *тропос* — напрям). Явище плейотропії пояснюють тим, що гени плейотропної дії контролюють синтез ферментів, які беруть участь у численних обмінних процесах у клітині й в організмі в цілому й тим самим одночасно впливають на прояв і розвиток багатьох ознак.

Прикладом плейотропної дії генів є ген білого забарвлення шерсті кішок. Домінантний алель *W* цього гена визначає не тільки білий колір шерсті, а й колір очей і глухоту блакитнооких кішок.



Мал. 36. Фенотипи забарвлення папуг при комплементарній дії генів: *a* — особини, в обох генах яких присутній лише один домінантний алель (ген *A* в особини праворуч і ген *B* в особини ліворуч); *б* — особина, в обох генах якої присутні обидва домінантних алелі *A* і *B*.



Мал. 37. Мінливість масті коней — типовий приклад домінантного епістазу: а — ворона (генотип за участю домінантного алеля В першого гена і рецесивний генотип сс другого); б — сіра (за першим геном будь-який генотип, за другим — домінантний алель С); в — гніда (рецесивний генотип bb і рецесивний генотип сс).

У лабораторіях іноді з'являються дуже незвичайні жовті миші. Ген, відповідальний за розвиток такого забарвлення шерсті, також викликає мерзлякуватість, безплідність і карликовість цих мишей.

У дрозюфілі ген білого кольору очей одночасно впливає на забарвлення тіла, довжину крил, знижує плідність і зменшує тривалість життя.

Плейотропною дією одного гена пояснюється така спадкова патологія людини, як **синдром Марфана**. За цієї патології домінантний алель одного гена зумовлює аномалію пальців («павукові пальці»), а також дефект кристалика ока, аномалію скелету й серця. Крім усього цього, ген «дарує» власникові підвищений рівень адреналіну в крові, а разом з ним — надзвичайну працездатність і швидкі реакції, словом, якості, які цілком відповідають епітету «гаряча людина». Не випадково багато відомих людей (мал. 38), які зуміли створити свою долю, здобути славу, популярність завдяки надзвичайній працьовитості й високій життєвій активності, страждали на синдром Марфана. Впізнати їх дуже легко: пригадайте, хто із знаменитостей був дуже високим, сухорлявим, нескладним, власником надзвичайно довгого тонкого носа й довжелезних «павукових» пальців.

Синдром Марфана — ціна надзвичайного успіху Нікколо Паганіні, чиї довгі пальці й неймовірна гарячковість під час виконання музичних творів увійшли в легенду. Аж до ХХ ст. ходили чутки, що в молодості Паганіні вдався до допомоги хірурга, який зробив йому операцію, щоб підвищити гнучкість рук. Синдромом Марфана страждав Авраам Лінкольн, який, почавши свою кар'єру лісорубом, завдяки приголомшливій працьовитості став президентом США. Лінкольн був високим на зріст — 193 см, мав надзвичайно довгі ступні й кисті рук, гнучкі пальці, вузьку грудну клітку й загальну нескладність фігури: типова статура за синдромом Марфана. Цю хворобу мав ще один з талановитих людей — великий дитячий письменник Ганс Христіан Андерсен. Сьогодні премія імені Андерсена є своєрідною Нобелівською премією для дитячих письменників. Відомо, що свої твори Андерсен переписував по 10 раз, добиваючись досконалості. Надзвичайна працьовитість, вражаюча чутливість, збудливість нервової системи, вразливість та емоційність — результат дії адреналіну — зробили сина шевця відомим усьому світу, багатьом поколінням читачів. Зовнішність Андерсена сучасники описували так: «Він був високий, сухорлявий і вкрай своєрідний поставою і рухами. Руки й ноги його були нерозмірно довгими і тонкими, кисті рук — широкими і плоскими, а ступні ніг — таких величезних розмірів, що йому, імовірно, ніколи не доводилося турбуватися, що хто-небудь підмінить його калози. Ніс його був так званої римської форми, але теж нерозмірно великий і якимось особливо видавався вперед».

Полімерія — найпоширеніший випадок взаємодії генів. Прямо протилежне плейотропії явище — **полімерія** (від *поли* — багато і *мерос* — частина). Якщо для плейотропії характерна формула «один ген → багато ознак», то для полімерії навпаки: «багато генів → одна ознака», тобто зумовленість однієї ознаки дією кількох генів.

Більшість ознак організму контролюють полімерні гени. Ступінь прояву ознаки залежить від кількості домінантних алелів. Чим більше домінантних генів, тим сильніше проявляється ознака. У випадку полімерії кілька неалельних генів відповідають за формування тієї самої ознаки, тому їх позначають однією літерою: S1, S2, S3 і так далі.

У людини за типом полімерії успадковується пігментація шкіри. Колір шкіри визначається дією чотирьох генів, розташованих у різних хромосомах. Чим більше домінантних алелів, тим більше меланіну утворюється, і тим інтенсивніше забарвлення шкіри. У найбільш світлошкірих європейців генотип має вигляд s1s1 s2s2 s3s3 s4s4, а в найбільш темношкірих африканців — S1S1 S2S2 S3S3 S4S4.

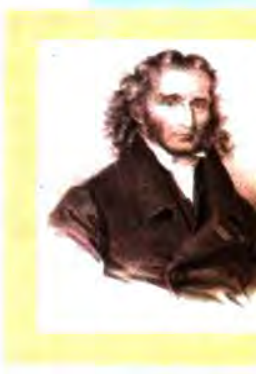
Від шлюбу між чорношкірою жінкою і білошкірим чоловіком народяться мулати з проміжним забарвленням шкіри від світлого до темного. За типом полімерії успадковується багато ознак: маса тіла, зріст, параметри фізичної сили, здоров'я, розумових здібностей людини; молочність худоби, яйценосність курей, довжина колосся злаків, вміст цукру в коренеплодах цукрового буряку або ліпідів у насінніах соняшника тощо.

Генотип — цілісна система, тому між собою можуть взаємодіяти не тільки алельні, а й неалельні гени, тобто гени, що перебувають на різних ділянках хромосом і кодують зовсім різні поліпептидні ланцюги. Існує кілька типів взаємодії неалельних генів. **Комплементарність** — взаємодії неалельних генів, під час яких одночасна дія кількох домінантних генів дає нову ознаку. **Епістаз** — тип взаємодії неалельних генів, за якого один ген пригнічує дію іншого гена, йому неалельного. **Плейотропія** — множинна дія гена: один ген може впливати на розвиток кількох ознак. **Полімерія** — зумовленість однієї ознаки дією кількох генів.



Перевірте себе

1. У чому відмінність алельних і неалельних генів?
2. Які типи взаємодій неалельних генів ви знаєте?
3. Наведіть приклади комплементарної дії генів.
4. Що таке епістаз?
5. Чи можна полімерію і плейотропію називати протилежними генетичними явищами?



Мал. 38. Видатні люди з синдромом Марфа: а — Г. Х. Андерсен; б — А. Лінкольн; в — Н. Ван дер Варде.



Як ви вважаєте ?

1. Чому взаємодія неалельних генів свідчить, що генотип є цілісною системою?
2. Яку перевагу може дістати організм від того, що якусь його ознаку визначає сумарна дія багатьох пар генів, а не два чи кілька алелів?

§ 11. ХРОМОСОМНА ТЕОРІЯ СПАДКОВОСТІ. ЗЧЕПЛЕНЕ СПАДКУВАННЯ. КРОСИНГОВЕР

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

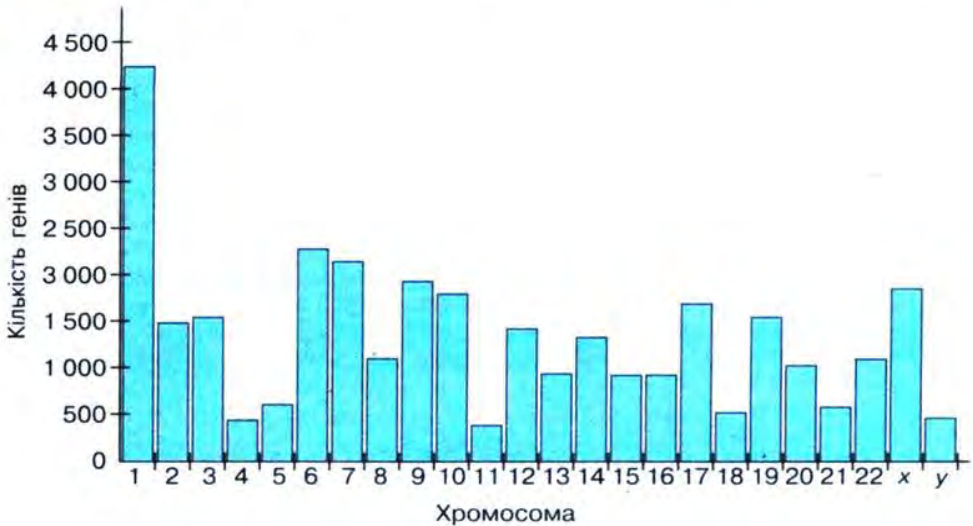
Хромосомна теорія спадковості та її положення. Вважають, що формування хромосомної теорії спадковості стало наступним етапом розвитку клітинної теорії. Головні її положення нині розглядають як постулати сучасної клітинної теорії.

Ще до Моргані, відразу ж після перевідкриття законів Менделі дослідники помітили, що хромосоми під час формування статевих клітин ведуть себе, наче гени. Однак тільки Морган через 10 років після встановлення законів Менделі довів, що гени перебувають у хромосомах. Саме він сформулював головні положення: *гени знаходяться у хромосомах і розташовані там у лінійному порядку.*

Сучасні молекулярно-генетичні дослідження підтвердили ці положення. Ось результати програми «Геном людини», яка мала дослідити, які саме гени розташовані в яких саме хромосомах (мал. 39). Було встановлено, що кожна хромосома містить від кількох сотень до кількох тисяч структурних генів — усього 32 135. Причому кількість генів у хромосомі не збігається з її розмірами. Наприклад, величезна субметацентрична хромосома 5 несе тільки 609 генів, а найменша акроцентрична хромосома 22 налічує 1092 гени.

З часів Моргані 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. 39. 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.

Уперше зчеплене спадкування ознак у процесі дигібридного схрещування виявили англійські генетики У. Бетсон і Р. Пеннет, вивчаючи спадкування забарвлення квітів та форм пилкових зерен *горошку запашного*.

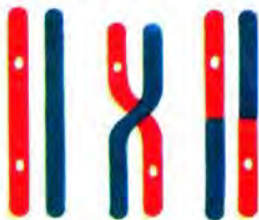
Однак саме досліді Моргана показали, що гени, розташовані в одній хромосомі, передаються потомству всі разом, утворюючи **групи зчеплення**. На основі цих спостережень було сформульовано правило, яке згодом стали називати **законом Моргана**: *гени, локалізовані в одній хромосомі, успадковуються спільно, 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 *ужовника густодрядного* — 660!

Прикладом зчеплено наслідуваних генів людини може бути група зчеплення, яка містить локус Rh, де локалізовані алелі резус-фактора, і локус еліптоцитозу — домінантної мутації, що надає еритроцитам овальної форми. Інший приклад — група зчеплення, яка несе в собі локус, де локалізовані алелі групи АВО й локус, що зумовлює дефекти ліктя і колінної чашечки.

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

Морган зробив припущення про те, що перекombінація ознак може бути викликана **кросинговером** (від англ. *cross* — схрещувати і *over* — над) —



Мал. 40. Схема кросинговеру. Рецесивні алельні гени двох різних локусів (світлі точки), що були розташовані в одній хромосомі, внаслідок кросинговеру виявилися в різних гомологічних хромосомах.

обміном ділянками гомологічних хромосом під час кон'югації при метафазі-I мейозу (мал. 40).

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: чим ближче розташовані локуси, тим рідше між ними відбувається кросинговер. Локуси, розташовані в хромосомі пліч-о-пліч, зазнають кросинговеру вкрай рідко. Говорять, що в ознак, які визначаються цими структурними генами, повне зчеплення.

Дослід, на основі якого Морган відкрив кросинговер, був такий. Учений провів чергове схрещування дрозодфіл: муху дикого типу, гомозиготну за двома домінуючими ознаками (сіре тіло й нормальні крила), схрестив з мухою, гомозиготною за двома

рецесивними ознаками (мутація «чорне тіло» та мутація «короткі крила»). У повній відповідності до першого закону Менделя всі гібриди першого покоління були гетерозиготами, що мали фенотиповий прояв домінуючих ознак: сіре тіло й нормальні крила. Далі Морган провів аналізуюче схрещування гібридів першого покоління з рецесивними гомозиготними за обома ознаками мухами.

Морган очікував одержати один з двох можливих варіантів:

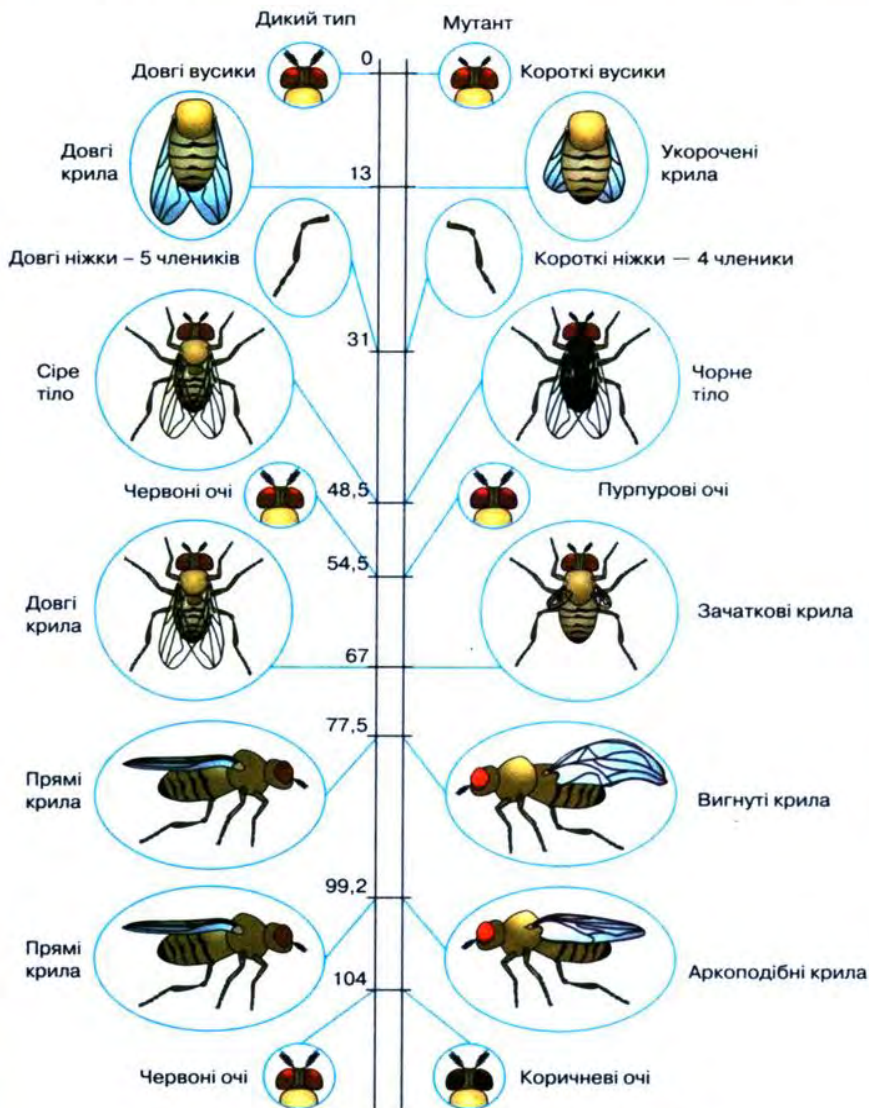
I варіант. Якщо гени, що визначають ці ознаки, локалізовані у різних хромосомах і успадковуються незалежно один від одного, очікується одержання: 25 % сірих мух з нормальними крилами, 25 % чорних мух з короткими крилами, 25 % сірих мух з короткими крилами та 25 % чорних мух з нормальними крилами;

II варіант. Якщо гени, що визначають ці ознаки, перебувають в одній хромосомі й успадковуються зчеплено, то очікується 50 % мух із сірим тілом і нормальними крилами та 50 % мух із чорним тілом і короткими крилами.

Насправді у результаті аналізуючого схрещування з'явилися чотири типи нащадків: 41,5 % сірих мух з довгими крилами; 41,5 % чорних мух з короткими крилами; 8,5 % сірих мух з короткими крилами; 8,5 % чорних мух з довгими крилами. Тобто результат наближався до розподілу 50:50, з чого можна було зробити висновок, що гени все-таки локалізовані в одній хромосомі. Разом з тим виникло по 8,5 % особин з новими, відмінними фенотипами: сіре тіло і короткі крила; чорне тіло і довгі крила. Усього нових фенотипів виявилось: $8,5\% + 8,5\% = 17\%$. Тобто 17 % особин, одержаних під час аналізуючого схрещування, мали перекомбінацію ознак, викликану кросинговером. 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. 41).



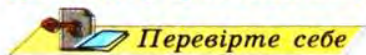
Мал. 41. Генетична карта хромосоми дрозофіли. Ліворуч на шкалі — відстань між генами у морганідах.

За відстані у 50 і більше морганід ознаки успадковуються незалежно (*подумайте чому*), навіть якщо вони локалізовані в одній хромосомі.

У розглянутому нами випадку з мухами-дрозофілами вийшло, що 17 % мух мали перекомбінацію ознак «забарвлення тіла» і «форма крил». Це означає, що відстань між геном, відповідальним за забарвлення тіла мухи й геном, відповідальним за форму її крил, дорівнює 17 морганідам.

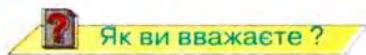
Моргану так само, як і Менделю, поталанило. Адже спочатку він збирався проводити досліди на кроликах, але спонсори, які фінансували його роботу, подумали, що кролики — надто дорогий об'єкт і рішуче відмовили вченому. Тоді Морган і звернувся до плодових мушок, яких він спочатку просто відловлював у крамницях торговців овочами і фруктами. Продавці охоче давали дозвіл на вилов мушок, що докучали їм, й покупцям, але потай посміювалися над диваком із сачком у руках. Саме завдяки скупості спонсорів уже на початку ХХ ст. Томас Морган зробив усі свої відкриття, адже, почни він свої досліди на кроликах, у яких не 4, як у дрозоді, а 22 пари хромосом, то йому б знадобилося для одержання подібних результатів кілька десятиліть.

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 дрозоді?
5. Чи існує абсолютне зчеплення між генами, що перебувають в одній хромосомі?
6. Як будують генетичні карти хромосом?



Як ви вважаєте?

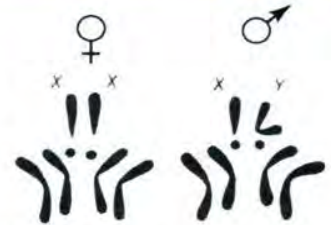
1. Чому виник кросинговер?
2. Чи може кросинговер проходити безпосередньо крізь ген?
- 3*. При аналізуючому схрещуванні гетерозиготної за двома локусами (АаВв) самки дрозоді було отримане потомство: АаВв — 48 %, Аавв — 2 %, ааВв — 2 %, аавв — 48 %. Як розташовуються гени в хромосомі?
- 4¹. У результаті схрещувань установили, що частота кросинговеру між генами дорівнює: С — В = 8 %; D — F = 6 %; А — В = 9 %; А — F = 4 %; А — С = 1 %; С — D = 3 %; А — D = 2 %. Спробуйте визначити порядок генів у хромосомі.

* Для тих, хто бажає вивчити цей матеріал глибше.

§ 12. УСПАДКУВАННЯ, ЗЧЕПЛЕНЕ ІЗ СТАТТЮ

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

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 (мал. 42) 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.



Мал. 42. Хромосомний набір самки (♀) і самця (♂) дрозофіли.

Таке визначення статі у царстві тварин є швидше винятком, ніж правилом. У рептилій і птахів, наприклад, гетерогаметними є самки. У перетинчастокрилих комах (зокрема бджіл) самці з'являються з незапліднених яєць й тому гаплоїдні, тоді як самки — диплоїдні, оскільки народжуються із запліднених яєць. У прямокрилих (коників, сарани) самці в одному з двох гаплоїдних наборів мають на одну хромосому менше. У риб взагалі стать може визначатися після запліднення. Якщо ікринка чи личинка розвивається в оптимальних умовах, то співвідношення статей рівне, якщо в екстремальних — вихід самців різко збільшується і навіть доходить до 100 %.

Що називають успадкуванням, зчепленням із статтю. Виходячи з того, що ми вже знаємо про групи зчеплення і явища зчепленого спадкування, зрозуміло, чому деякі ознаки людини чи дрозофіли 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 домінують природу — рахіт, темна емаль зубів тощо). Крім того, ряд генів є тільки в Y-хромосомі і відсутній в X-хромосомі.

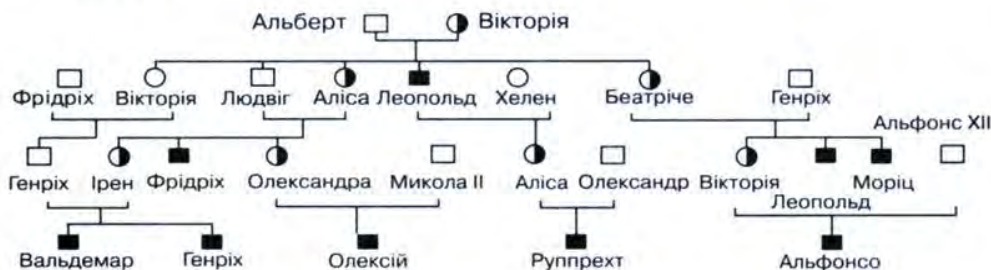
Фенотиповий прояв генів, що перебувають у статевих хромосомах, набагато частіше спостерігається в чоловіків, ніж у жінок. Тому є дві причини.

1. Відсутність гомології ділянці Y-хромосоми, в якій містяться особливі гени, на X-хромосомі. Не випадково, що тут є гени, властиві лише чоловікам, тобто власникам Y-хромосоми. Цілоком природно, що в Y-хромосомі локалізований ген, котрий визначає розвиток чоловічої статі. Але, крім того, тут є й інші гени, які не мають гомологів на X-хромосомі. В людини це гени, відповідальні за такі ознаки, як оволосіння вушної раковини, розвиток перетинки між пальцями ніг тощо. Зрозуміло, що такі ознаки передаватимуться тільки від батька синові й ні за яких умов не можуть виникнути в жінок, оскільки вони не мають Y-хромосоми й, відповідно, цих генів.

2. Відсутність гомології ділянці X-хромосоми на Y-хромосомі. Гени, зчеплені з X-хромосомою, мають дуже різноманітний фенотиповий прояв. У випадку, якщо ознаку визначає рецесивний ген, в жінки він фенотипово проявиться тільки у випадку рецесивної гомозиготи, адже завжди є друга X-хромосома, яка може «підстрахувати» своїм домінантним алелем і не дати розвинутися рецесивній ознаці. У чоловіків такого «підстрахування» у вигляді алельної пари немає, тому всі рецесивні алелі, що знаходяться в їх єдиній X-хромосомі, мають фенотиповий прояв.

Типовий випадок спадкування гена, зчепленого з X-хромосомою, є спадкове захворювання, що характеризується незгортваністю крові, — **гемофілія**. Її спричиняє дія рецесивного мутантного гена. Хворіють на гемофілію набагато частіше чоловіки, ніж жінки, хоч мутантні X-хромосоми однаково часто трапляються і серед чоловіків, і серед жінок (мал. 43). Справа в тому, що чоловік, котрий має X-хромосому з мутантним геном, хворітиме на гемофілію, у той час як жінка з такою X-хромосомою буде фенотипово повністю здоровою (таку жінку називають носителькою гена гемофілії). Для того щоб жінка захворіла, вона повинна бути гомозиготною за цим локусом, тобто дістати один алель від матері-носительки й один — від батька, хворого на гемофілію. Однак подібні випадки вкрай рідкісні, тому традиційно гемофілію сприймають як чоловічу хворобу.

Таким самим чином передається **дальтонізм** — нездатність розрізняти червоний і зелений кольори.



Мал. 43. Родовідне дерево, що ілюструє поширення гена гемофілії в королівських родинах Європи. Чорний колір — хворі на гемофілію чоловіки; чорно-білі — жінки — носії мутантного гена; білі — генотипово здорові особи.



Що таке тільце Барра і чому виникають кішки черепахового забарвлення шерсті.

Дуже цікавим прикладом спадкування ознак, зчеплених із статтю, є забарвлення шерсті кішок. Взагалі генетика забарвлення їх шерсті — надзвичайно складне явище, оскільки будь-який фенотип, за винятком чистих альбіносів, є результатом злагодженої роботи багатьох генів, що визначають хімічну формулу пігменту, інтенсивність забарвлення волосків, візерунок тощо.

Ось такий цікавий факт: не буває котів черепахового забарвлення шерсті (плями чорного, білого й рудого кольору). Таке забарвлення волоссяного покриву характерне тільки для кішок (мал. 44). Справа в тому, що гени, які визначають рудий або чорний колір шерсті, локалізовані в Х-хромосомі. Кіт (як і людина чоловічої статі) дістає одну Х-хромосому, яка може містити гени рудого або чорного забарвлення. Звідси кіт може бути або рудим, або чорним. Кішка (як і людина жіночої статі) дістає дві Х-хромосоми, одна з яких, наприклад, може нести ген рудого забарвлення, а друга — ген чорного забарвлення шерсті. Яке ж забарвлення шерсті матиме така гетерозиготна особина? Невже ж буре? Виявляється, ні! З'являються оті самі черепахові кішки. У чому тут справа?

Виявляється, одна з Х-хромосом у клітинах самки будь-якого виду ссавців перебуває в інактивованому стані. Вона згорнута у специфічний «клубочок», названий **тільцем Барра** за ім'ям одного з дослідників, які перші описали це явище. У результаті працюють гени тільки однієї з Х-хромосом. Оскільки інактивація тієї або іншої Х-хромосоми відбувається випадково на ранніх стадіях ембріогенезу, то й виходить, що на одних ділянках шкіри тіла дорослої тварини працює ген, що визначає руде забарвлення, а на інших — ген, який визначає чорне забарвлення шерсті. Отже, забарвлення шерсті гетерозиготної кішки з генами чорного та рудого забарвлення виглядає як чорно-руда мозаїка.

Ознаки, залежні від статі. Крім ознак, зчеплених із статтю, існують ознаки, залежні від статі. Гени, що визначають ці ознаки, «включаються» під впливом статевих гормонів. Ці гени можуть перебувати не тільки у статевих хромосомах, а й у будь-яких інших, які називають аутосомами. Наприклад, ген, відповідальний за типове для чоловіків облісіння, локалізований в аутосомі, і його прояв залежить від чоловічих статевих гормонів. Саме тому в чоловіків цей ген діє як домінуючий, а в жінок — як рецесивний. У великої рогатої худоби є гени, що



Мал. 44. Кішка черепахового забарвлення шерсті.

контролюють продукцію молока, його жирність, вміст у ньому білка тощо. Проте у биків ці гени «мовчать». Вони «включаються» під впливом статевих гормонів лише в корів. Цікаво, що телички можуть одержувати ген високої молочності не від матері, а від батька.

Ознаки, що кодуються генами, які знаходяться у статевих хромосомах, прийнято називати ознаками, зчепленими із статтю. Фенотиповий прояв генів, які містяться у статевих хромосомах, набагато частіше спостерігається у чоловіків, ніж у жінок.



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. Що таке тварина-мозаїк?
5. Чим успадкування ознак, залежних від статі, відрізняється від успадкування ознак, зчеплених із статтю?



Як ви вважаєте?

1. Чому у ссавців чоловіча хромосома значно менша за жіночу?
2. У людській популяції співвідношення статей на рівні зигот має перевагу на користь чоловічої статі, зберігається таким самим серед немовлят, дорівнює 1:1 серед дітей, а серед статевозрілих особин має перевагу на користь жіночої статі. З чим може бути пов'язана така динаміка?

Тестові завдання до теми 5

1. Укажіть, що вивчає наука генетика:
 - а) спадковість; б) спадковість і мінливість; в) генетичну мінливість; г) генетичну і модифікаційну мінливість.
2. Укажіть, за допомогою якого методу можна у перші ж дні після народження дитини діагностувати в неї фенілкетонурію:
 - а) цитогенетичного; б) методу родоводів; в) дослідження патології обміну речовин; г) дерматогліфічного.
3. Укажіть, яке з визначень відповідає поняттю *локус*:
 - а) місце гена на хромосомі; б) одиниця спадковості; в) те саме, що й ген; г) статева клітина.
4. Укажіть, який вчений є творцем хромосомної теорії спадковості:
 - а) Мендель; б) Йохансен; в) Вейсман; г) Морган.
5. Укажіть, який із законів постулює, що під час утворення статевих клітин у кожен гамету потрапляє тільки один алель з пари алелів даного гена:
 - а) перший закон Менделя; б) другий закон Менделя; в) закон чистоти гамет; г) третій закон Менделя.
6. Укажіть, який випадок взаємодії алельних генів приводить до утворення у людини IV групи крові:

Тема 5. Закономірності спадковості

- а) неповне домінування; б) домінування; в) наддомінування; г) кодомінування.
- Укажіть співвідношення фенотипів у разі схрещування особин генотипів Aa і Aa :
а) 1:1; б) 3:1; в) 1:2:1; г) 1:1:1:1.
 - Укажіть, на що вказує співвідношення фенотипів 2:1 у потомстві від схрещування двох гетерозиготних особин:
а) на взаємодію неалельних генів; б) на неповне домінування, в) на летальність однієї з гомозигот; г) на наддомінування.
 - Укажіть кількість груп зчеплення в особини, яка має 88 хромосом у соматичній клітині:
а) 11; б) 22; в) 44; г) 88.
 - Укажіть положення класичної генетики, яке не є положенням хромосомної теорії:
а) гени знаходяться у хромосомах; б) один ген відповідає за одну ознаку; в) кількість груп зчеплення дорівнює гаплоїдному числу хромосом; г) гени у хромосомах розташовані у лінійному порядку.
 - Укажіть значення одиниць кросинговеру, перебільшення якого вказує на те, що гени успадковуються незалежно:
а) 25; б) 50; в) 75; г) 100.
 - Укажіть, успадкування якої з хвороб у людини зчеплене із статтю:
а) фенілкетонурія; б) синдром Дауна; в) дальтонізм; г) серпоподібноклітинна анемія.
 - Укажіть відповідність між генотипами батьків і розщепленням фенотипів у нащадків від дигібридного схрещування:

$AaBb \times AaBb$	3:1
$aabb \times AABb$	1:1:1:1
$AaBB \times AaBB$	9:3:3:1
$Aabb \times AaBb$	9:7
	1:1

- Укажіть відповідність між генотипами батьків і розщепленням генотипів у нащадків від дигібридного схрещування у другому поколінні:

$AaBb \times AaBb$	9:6:1
$aabb \times AABb$	1:2:1
$AaBB \times AaBB$	1:1:1:1
$aaBb \times AaBB$	1:1
	4:2:2:2:1:1:1:1

- Розташуйте положення хромосомної теорії у логічній послідовності:
кожний ген займає певне місце у хромосомі; кожна хромосома являє собою групу зчеплення; гени знаходяться у хромосомах; кількість груп зчеплення дорівнює гаплоїдному числу хромосом.



Практична робота 1

РОЗВ'ЯЗУВАННЯ ТИПОВИХ ЗАДАЧ З ГЕНЕТИКИ (МОНО- І ДИГІБРИДНЕ СХРЕЩУВАННЯ)

Мета. Навчитися розв'язувати типові генетичні задачі, ознайомитися з ілюстраціями дії законів Менделя на різних прикладах. Навчитися аналізувати розподіл ознак під час гібридизації.

Теоретичне обґрунтування. У кожній парі гомологічних хромосом одна — батьківська, друга — материнська. Відповідно один алель кожного гена потомство одержує від батька, другий — від матері. Алельні стани генів завжди альтернативні, тобто протилежні. Домінантний алель — той алель гена, який пригнічує прояв другого алеля. Слабший алель, що пригнічується, називається рецесивним.

Якщо в обох гомологічних хромосомах перебувають однакові алелі, організм є гомозиготним за даною ознакою, якщо різні алелі — гетерозиготним.

Розподіл ознак у потомства відбувається відповідно до законів Менделя.

Перший закон Менделя — закон однаковості гібридів першого покоління: гібриди першого покоління від схрещування чистих ліній однакові за генотипом і фенотипом. За фенотипом усі гібриди першого покоління характеризуються домінантною ознакою, за генотипом усе перше покоління гібридів є гетерозиготним.

Другий закон Менделя — закон розщеплення: під час схрещування гібридів першого покоління один з одним спостерігається розщеплення ознак у співвідношенні 3:1.

Третій закон Менделя — закон незалежного спадкування: кожна пара ознак успадковується незалежно від інших пар.

Приклад розв'язування задачі. У кішки довга шерсть — рецесивна ознака щодо короткої шерсті. Гомозиготну довгошерсту кішку схрестили з гетерозиготним котом і одержали 8 кошенят.

Дайте відповіді на запитання:

- скільки типів гамет утворюється в ката?
- скільки типів гамет утворюється в кішки?
- скільки генотипів буде в кошенят?
- скільки фенотипів буде в кошенят?
- скільки кошенят народиться з довгою шерстю?

Позначимо ген довжини шерсті літерою А. Домінантна ознака — коротка шерсть, алель А. Рецесивна ознака — довга шерсть, алель а. Кішка гомозиготна за ознакою довгої шерсті, значить, у неї генотип аа. Кіт гетерозиготний — генотип Аа.

- у ката генотип Аа, отже, кіт продукуватиме два типи гамет: А й а;
- у кішки генотип аа, отже, кішка продукуватиме тільки один тип гамет — а;
- у приплоді очікується два генотипи кошенят: аа та Аа у співвідношенні 1:1;
- у приплоді буде два різних фенотипи кошенят. Фенотипи кошенят розподіляться так само, як генотипи: кошенята з генотипом Аа — феноти-

пово короткошерсті, кошенята з генотипом aa фенотипово довгошерсті. Тобто, співвідношення фенотипів також становитиме 1:1;

д) довга шерсть буде у половини народжених кошенят. У нашому випадку народилося восьmero кошенят, отже, довгошерстими будуть четверо з них.

♂ \ ♀	a	a
A	Aa короткошерсті	Aa короткошерсті
a	aa довгошерсті	aa довгошерсті

Приклад оформлення задачі

Дано:

A — коротка шерсть

a — довга шерсть

F1 — ?

P: ♀ aa × ♂ Aa

G: a A

F1: 50 % aa

50 % Aa

У батьків можуть бути

такі типи гамет: ♀

тільки a, ♂ : A й a.

Відповідь: У потомстві буде:
розщеплення за генотипом 1:1,
розщеплення за фенотипом 1:1.

♂ \ ♀	a	a
A	Aa	Aa
a	aa	aa

Задачі

Варіант 1

1. У флоксів біле забарвлення квітів визначає геном B, червоне — геном b . Гібриди першого покоління мають рожеве забарвлення. Рослину з рожевими квітами схрестили з рослиною з червоними квітами. Які квіти матимуть нащадки від цього схрещування?

2. У баклажана нормальна висота рослини домінує над карликовою формою. На дослідній ділянці від схрещування карликової рослини з гетерозиготною рослиною нормальної висоти одержали 56 рослин нормальної висоти, а також особини-карлики. Визначте, скільки приблизно було карликових рослин.

3. Придумайте таке завдання, щоб у потомстві від батьків з різними фенотипами всі особини були однаковими за фенотипом.

4. У людини алель, що визначає кирпатий ніс (A), домінує над алелем, відповідальним за розвиток прямого носа (a), а алель, який спричиняє появу ямки на підборідді (B) над алелем, що забезпечує формування підборіддя без ямки (b). Який генотип кирпатоного батька без ямки на підборідді, якщо у шлю-

бі з жінкою, яка має прямиий ніс і ямку на підборідді народжуються тільки кирпаті діти з ямкою на підборідді.



Додаткове завдання. У родині, де батько і мати мають міцне здоров'я, є три дочки. Чи можна вважати, що ці дочки так само, як і всі наступні дочки, якщо вони будуть народжуватися в цій родині, виявляться такими ж стійкими до інфекційних захворювань, якщо відомо, що в бабусі цих дітей по материнській лінії й дідуся по батьківській лінії — дуже слабе здоров'я, викликане хворобою Брутона (вродженим недоліком гама-глобулінів)? Ген, відповідальний за розвиток стану дефіциту гама-глобулінів, — рецесивний ген і локалізований у Х-хромосомі.

Варіант 2

1. У суниці червоне забарвлення ягід неповно домінує над білим. Яке потомство слід очікувати від схрещування двох рослин з рожевими ягодами?

2. У людини ластовиння успадковується як домінантна ознака. У родині, де батько має ластовиння, а в матері його немає, народився син з ластовинням і дві дочки без ластовиння. Визначте генотипи батьків і дітей.

3. Придумайте таке завдання, щоб у потомстві фенотипово однакових батьків були фенотипово різні діти.

4. У людини довгі вії й випнута нижня губа домінують над короткими віями й нормальною губою. Жінка з довгими віями й нормальними губами вийшла заміж за людину з короткими віями й випнутою нижньою губою. У них народилося четверо дітей, двоє з яких мають довгі вії й випнуту нижню губу, а двоє — короткі вії й нормальні губи. Які генотипи батьків?



Додаткове завдання. Відомо, що ген дальтонізму (нездатність розрізняти червоний і зелений кольори) — рецесивний ген, локалізований у Х-хромосомі. Здорова жінка, мати якої так само, як і вона, здорова, а батько — дальтонік, вийшла заміж за чоловіка, який страждає дальтонізмом. Появу яких дітей можна чекати від цього шлюбу?

ТЕМА 6. ЗАКОНОМІРНОСТІ МІНЛИВОСТІ



§ 13. ПОНЯТТЯ ПРО МІНЛИВІСТЬ ТА СПАДКОВІСТЬ. МОДИФІКАЦІЙНА МІНЛИВІСТЬ

Терміни і поняття: спадковість і мінливість; мінливість фенотипова (модифікаційна) і мінливість генотипова (генетична); норма реакції; варіаційний ряд і варіаційна статистика.

Поняття мінливості. Як відомо, генетика — наука про спадковість і мінливість. При цьому зазначені поняття за своїм сенсом є протилежними, як кажуть, — *альтернативними* (від лат. *альтернатус* — інший).

Спадковість — це властивість спадковості 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, виразності тих або інших ознак. У такий спосіб 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. Генотипову мінливість ще називають *неспрямованою мінливістю*. У цьому випадку відсутній чіткий зв'язок між умовами життя організму або дією на нього певних факторів середовища (температури, вологи, сонячного світла) і характером мінливості організму (*подумайте, чому так відбувається*).

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. Справді, чому риби, які живуть в одному ставку або навіть в акваріумі, відрізняються розмірами, тонами забарвлення, швидкістю росту, плідністю та багатьма іншими ознаками і показниками? Ще більше запитань виникає щодо клонів організмів, які не тільки живуть в одній місцевості, а й мають однакові генотипи. Чому вони індивідуальні на рівні фенотипових ознак?

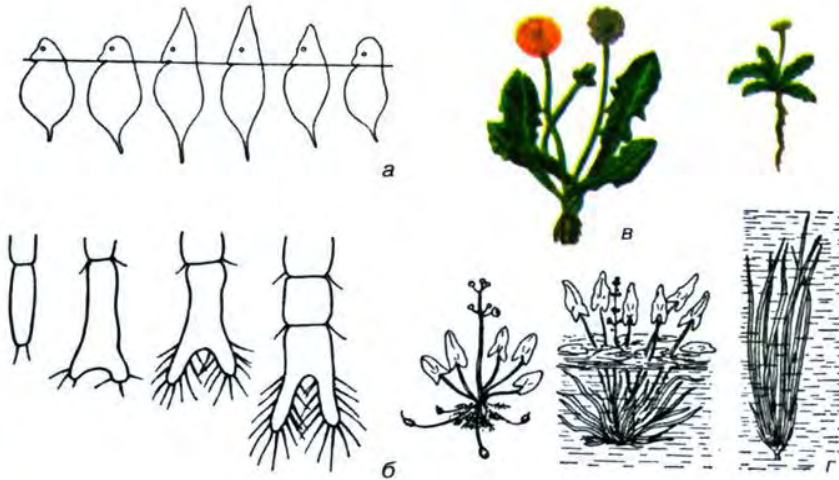
Звичайно, головною причиною індивідуальної мінливості є генотипові особливості кожного організму, які й визначають мінливість ознак. Справді, як показав генетичний аналіз, у мінливості будь-якої ознаки або властивостей організму завжди присутня генетична складова. Проте вона пояснює тільки якусь частину 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 непрогнозовані сприятливі або несприятливі для життя події, з якими зустрівся організм у період свого розвитку, і які залишили на ньому свій відбиток. Наприклад, одному малькові поталанило: він перший проклюнувся з ікринки, йому дісталося багато їжі, й завдяки щасливому випадку він уник зараження паразитами, а тому ріс дуже швидко. Інший мальок виявився невдахою: з'явився з ікринки пізніше за інших, їжі не вистачало й паразити дошкуляли. У результаті він відстав у рості. Більшість потомства особливі невдачі не переслідували, тому за показниками росту вона посіла проміжне, середнє положення.

Очевидно, кому бути щасливчиком, а кому — невдахою, безпосередньо не пов'язано з генетичними особливостями особин, часто навіть визначається ще до народження. Наприклад, ікринки, розташовані ближче до кровоносних судин, що пронизують яєчник, одержують більше поживних речовин і відповідно з них після запліднення з'являються більш життєздатні мальки. Крім того, у процесі реалізації програми індивідуального розвитку, яка являє собою дуже складний процес поділу одних клітин і загибелі інших, можуть відбуватися випадкові мимовільні збої, які зовні проявляються у відмінностях організмів один від одного.

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 навко-



Мал. 45. Приклади модифікаційної мінливості: а — сезонні зміни форми і розміру «голови» у дафній; б — зміна будови черевця рачка артемії солонолюбної під дією опріснення; в — рослини одного виду кульбаби лікарської, що виростили з одного кореня, але у різних умовах: на рівнині (ліворуч), у горах (праворуч); г — зміни форми листків стрілолисту під впливом умов існування: наземна рослина (ліворуч); за часткового занурення у воду (у центрі); за повного занурення у воду (праворуч).

лишнього середовища, що й приводить до різноманітності фенотипів. Разом з тим існують фактори, які діють на всі організми, й вони змушені реагувати подібним однотипним чином (мал. 45). 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 еритроцитах 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 укладена у певний діапазон мінливості, зумовлений генотипом. Ці межі мінливості називають **нормою реакції**. Наприклад, нормою реакції людського організму на дію середовища життя діапазон мінливості довжини тіла становить від 155 до 220 сантиметрів. Все, що

виходить за межі цих показників — відхилення від норми: у першому випадку — карлики, у другому — гіганти.

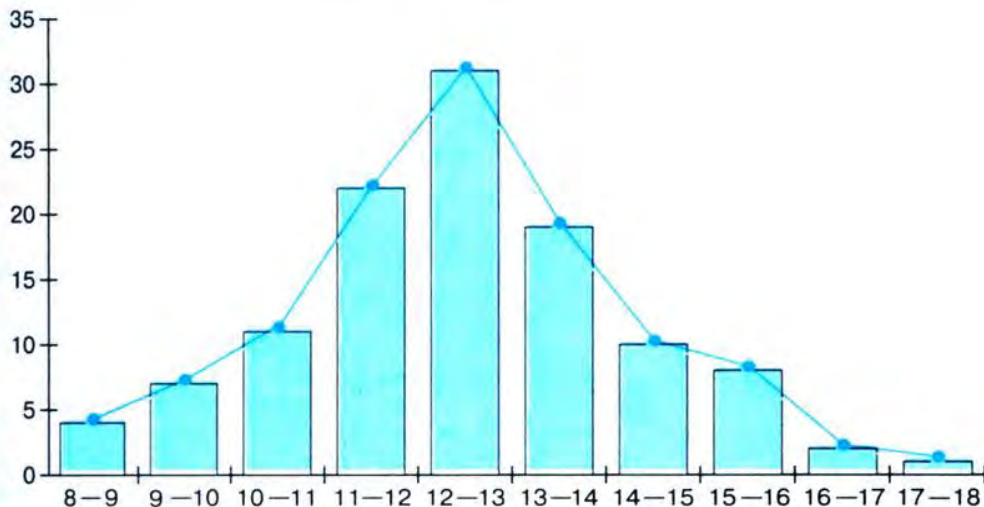
Як аналізувати модифікаційну мінливість. Модифікаційну мінливість будь-якої ознаки можна описати кількісно за допомогою методів **варіаційної** (від лат. *varia* — зміна) **статистики** й подати у вигляді графіків і таблиць. Першими кроками у ході аналізу мінливості ознаки є створення **варіаційного ряду** та побудованої на його основі **варіаційної кривої**.

Скажімо, перед дослідником поставлено завдання вивчити мінливість карасів, яких він піймав у ставку. Для початку необхідно знайти найменшу і найбільшу рибини. Перша, приміром, має 8,2 см завдовжки, друга — 18,3 сантиметра. Діапазон мінливості у цьому випадку дорівнює приблизно 11 сантиметрам. Його зручно розбити на 11 відрізків — класів значень, кожний по 1 сантиметру. Після цього значення довжини кожної особини потрібно занести у відповідний клас і у такий спосіб побудувати варіаційний ряд (табл. 12). На основі варіаційного ряду вже легко побудувати варіаційну криву — графік розподілу кількості особин залежно від значень довжини тіла (мал. 46). Зазвичай варіаційна крива має форму дзвона, що свідчить про *нормальний розподіл* ознаки і відповідає нормі реакції організму за цим показником. За такого розподілу середні особини найчисленніші, а відхилення у бік більших або менших значень рівноімовірні. Для кількісної оцінки розподілу обов'язково використовують два показники: *середнє значення* й *дисперсію*. Остання показує, наскільки особини у даному розподілі відхиляються від середнього значення. Очевидно, чим більше карасів виявляються близькими до середнього зна-

Таблиця 12

Варіаційний ряд карасів, розподілених за довжиною тіла

№ класу	Межі класу (см)	Число особин
1	8—9	1
2	9—10	3
3	10—11	7
4	11—12	11
5	12—13	22
6	13—14	31
7	14—15	19
8	15—16	10
9	16—17	8
10	17—18	2
11	18—19	1



Мал. 46. Варіаційна крива, що відображує мінливість карасів за довжиною тіла.

чення, тим дисперсія нижча, а мінливість ознаки менша. І навпаки, чим більше крайніх значень, тим мінливість ознаки більша, а дисперсія вища. Виходячи з цього, дисперсію у варіаційній статистиці вважають найточнішим показником ступеню фенотипової мінливості.

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. Що таке варіаційний ряд і що таке варіаційна крива?
5. Який розподіл ознак при модифікаційній мінливості називають нормальним?



Як ви вважаєте?

1. Чи можна вважати, що у біології мінливість і різноманітність — синоніми?
2. Які причини того, що потомки однієї партеногенетичної самки карася відрізняються один від одного пропорціями тіла або кількістю лусок чи променів у плавцях?

§ 14. ГЕНЕТИЧНА МІНЛИВІСТЬ: МУТАЦІЇ ТА РЕКОМБІНАЦІЇ ГЕНЕТИЧНОГО МАТЕРІАЛУ

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



Мал. 47. С. І. Коржинський.

Яку мінливість називають генетичною.

Генетична (генотипова, спадкова) мінливість є зумовленою генетичними факторами різноманітністю ознак, що успадковуються. Цю мінливість зумовлюють 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. Вона завжди присутня в амфіміктичних популяціях, в яких кожна особина є генетично унікальною, й, відповідно, досягається високої ступінь генетичної різноманітності. На відміну від амфіміктичних популяцій із звичайним способом статевого розмноження, у популяціях,

де відбувається нестатеве або партеногенетичне розмноження, усі особини можуть утворювати один клон і бути генотипово однаковими.

Причинами генотипової мінливості є мутації генів та їх комбінування, що веде до нових генотипових комбінацій.

Мутаційна теорія і мутаційна мінливість. Поняття *мутація* як стійка, раптова зміна фенотипу пов'язана із зміною генотипу, що успадковується, у науковий вжиток, як ви пам'ятаєте, увів Х. де Фріз. Ним також була сформульована *мутаційна теорія*, ряд істотних положень якої належить відомому російському ботаніку *Сергію Івановичу Коржинському* (1861—1900).

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 в роботі організму 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.



Мал. 48. Приклади типової генетичної мінливості: а — різноманітні породи собак; б — різнобарвні квіти садової рослини портулака великоквіткового.

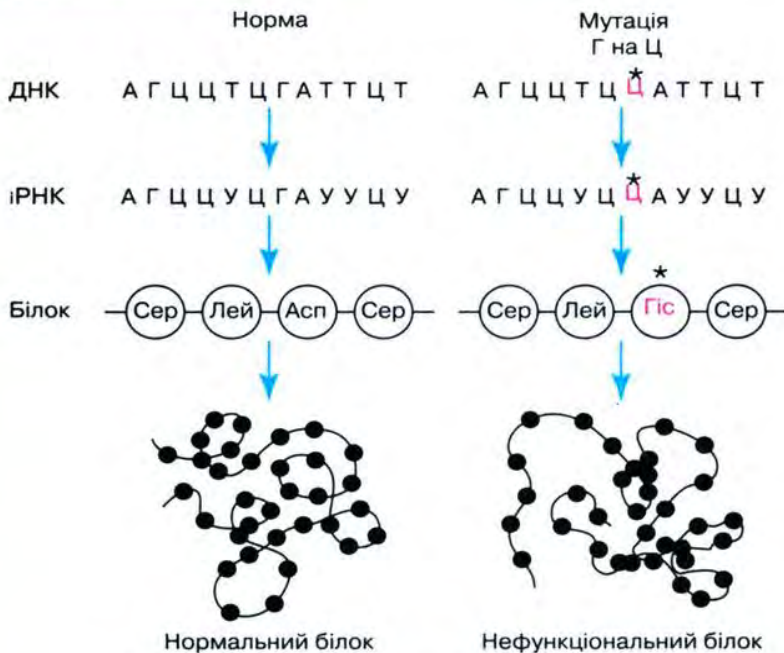
Мінливість організмів, викликана мутаціями, дістала назву **мутаційної мінливості**. Полягає вона головним чином у спонтанних змінах генотипів. Цей тип мінливості, на відміну від модифікаційної, є найважливішим джерелом еволюційних перетворень. Завдяки генетичній мінливості утворюються організми з новими властивостями та ознаками (мал. 48), підтримується високий рівень фенотипової мінливості.

Якими бувають мутації. 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. Звичайним наслідком мутаційного процесу є виникнення летальних алелів, які в гомозиготній комбінації спричиняють смерть носія. Тому шанси залишити потомство в мутантних особин завжди вкрай обмежені.

За характером спадкових змін генетичного апарату виділяють три типи мутацій.

Точкові, або генні, мутації — це мутації на рівні первинного ланцюга ДНК, які призводять до порушення амінокислотної послідовності у білках (мал. 49). 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.

Найпоширеніший випадок точкової мутації — заміщення нуклеотидної пари АТ на ГЦ або навпаки. Якщо ці зміни відбуваються в межах структурних генів, то в результаті замість триплету АГА, приміром, може з'явитися триплет АГЦ і в поліпептидному ланцюзі, відповідно, замість негативно зарядженої амінокислоти **аргініну** виявиться незаряджена амінокислота **серин**. Таке може призвести до зміни заряду білка, порушення його конформації, а якщо це фермент, — то й до зниження



Мал. 49. Механізм виникнення точкової мутації.

швидкості хімічної реакції, яку він каталізує. У результаті можуть початися збої в метаболізмі усього організму.

Заміни можуть бути й нейтральними, наприклад, заміни амінокислот з однаковими властивостями. Більше того, не всі мутації внаслідок виродженості генетичного коду призводять до заміни амінокислот. Скажімо, перетворення кодону АГА в АГГ не спричинить заміщення амінокислоти в поліпептидному ланцюзі, оскільки й той, й інший триплет кодує амінокислоту *аргінін*.

До вкрай негативних наслідків призводять мутації стоп-кодону (*пригадайте, що це за кодон*) 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 несутиме з нормальним функціонуванням організму.

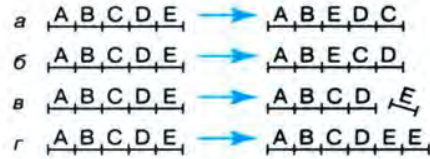
Хромосомні перебудови. Зміни структури хромосом також відносять до розряду мутаційних подій. Це можуть бути переноси частини однієї хромосоми на іншу, зміни розташування генів на хромосомі шляхом їх розвороту на 180° , вставляння зайвої частини хромосоми або, навпаки, випадіння яких-небудь ділянок (мал. 50). 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.

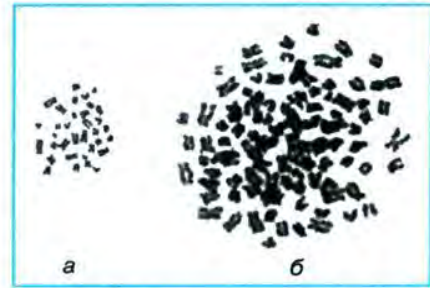
Для невеликого зв'язка ряду комахоїдних бурозубки великої хромосомні перебудови — річ звичайна. У різних частинах ареалу живуть популяції, члени яких мають різні кількості і форми хромосом. Ці хромосомні раси нічим себе не видають, і відрізнити бурозубок, у яких диплоїдний набір має 20 хромосом, від бурозубок, які мають 34 хромосоми, за ознаками, способом життя або плідністю неможливо. Найдивовижніше те, що **хромосомний поліморфізм** (від грец. *полі*, і *морфе* — форма) є особливою саме цього виду бурозубок, тоді як в інших представників роду хромосомні перебудови смерті подібні.

Геномні мутації є змінами кількості хромосом. Їх причиною є грубі порушення мейозу. Одним з видів геномних мутацій є **анеуплоїдія** (від грец. *ан* — негативний префікс, *еу* — повністю, *плоос* — спроба; *ейдос* — вигляд) — збільшення гомологічних 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. Спадкове захворювання людини, що веде до різноманітних вад розвитку, у тому числі й розумової відсталості — так званий синдром Дауна, — викликає додаткова хромосома. Іноді в людей трапляються додаткові статеві хромосоми. У таких випадках завжди спостерігається стерильність.

Геномні мутації, пов'язані з кратними збільшеннями кількості хромосомних наборів, називають **поліплоїдією** (від грец. *полі*, *плоос* і *ейдос*). Якщо кількість хромосомних наборів збільшена на один, то це триплоїд, якщо на два — тетраплоїд, на три — пентаплоїд (мал. 51), 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 (*подумайте чому*). 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.



Мал. 50. Виникнення чотирьох головних типів хромосомних перебудов: *a*, *b* — різні випадки зміни розташування генів на хромосомі; *в* — випадіння одного з генів; *г* — дублювання одного і того самого гена.



Мал. 51. Диплоїдні (*a*) і пентаплоїдні (*б*) набори хромосом в одного й того самого виду дощових черв'яків.



Мал. 52. Альбіносами бувають навіть мавпи.

Поліплоїдія досить поширена в природі. Здебільшого вона представлена парноплоїдними (тетраплоїдними або октоплоїдними) особинами, в яких нормально відбувається мейоз. Дуже багато поліплоїдних видів серед рослин, набагато менше серед тварин. Досить часто вони трапляються серед безхребетних (ракоподібних, дощових черв'їв, молюсків). Є поліплоїди і серед хребетних, насамперед риб. Тут існують навіть цілі родини (осетрові) і ряди (лососеподібні), види яких — виключно поліплоїди, причому з мейозом, що відбувається цілком нормально. Набагато рідше трапляються поліплоїди в амфібії і рептилій, а у птахів і ссавців поліплоїдні організми гинуть на ранніх етапах розвитку.

Чому більшість мутацій рецесивні. Одним з усталених положень генетики вважають тезу про те, що майже всі мутації рецесивні, а дикий тип (так називають звичайний фенотип, властивий особинам, що живуть у природних умовах) завжди домінує над мутантними фенотипами. З чим це пов'язано?

Розглянемо ситуацію на прикладі рецесивного гена *альбінізму* (від лат. *альбус* — білий), що визначає у гомозиготному стані вроджену відсутність пігменту шкіри, волосся (мал. 52), райдужної та пігментної оболонки очей у ссавців. Як з'ясувалося, в особин-альбіносів не функціонує фермент *тирозиназа*, який каталізує реакцію утворення пігменту *меланін*. Причиною неробочого стану тирозинази зазвичай є точкові мутації, що призводять до серйозних порушень послідовності амінокислот у первинному ланцюзі. Дефіцит меланіну компенсується гетерозиготною комбінацією генів. Виявляється, що одного нормального гена від одного з батьків цілком достатньо, щоб у клітині синтезувалося в достатній кількості молекул іРНК, за матрицею яких синтезується достатня кількість тирозинази. Таким чином, нормальне функціонування гена, що визначає забарвлення, і є причиною його фенотипового домінування над алелем, який визначає відсутність ознаки (забарвлення). Це пояснення підходить для більшості мутацій, які є просто поломками генів, що призводить до порушення метаболізму. А компенсується негативний ефект від «поламаних» (рецесивних) генів дією нормальних (домінантних) генів.

У деяких випадках одного нормального гена буває недостатньо, щоб повністю компенсувати дефіцит метаболічного продукту. Наприклад, садова рослина *космея* з білими квітами має гомозиготний генотип за геном, що блокує синтез малинового пігменту. Рослини цього виду з малиновими квітами є гомозиготами за алелями, що забезпечують синтез пігменту, а рослини з рожевими (проміжними за кольором) квітами — гетерозиготами з проміжною кількістю пігменту. Саме у такій неповній компенсації й діють механізми неповного домінування.

Особливою групою є домінантні мутації. Вони проявляються у гетерозиготному стані й трапляються набагато рідше за рецесивні. Це випадки, коли в результаті мутації білки набувають нових для них властивостей, або коли в результаті мутації якийсь ген починає продукувати іРНК у ненормально великій кількості. Наслідком домінантних мутацій є, наприклад, більшість випадків появи тварин-меланістів, у яких, на відміну від нормальних особин, синтезується дуже багато меланіну. Зазвичай такі звірі

мають більш темний, ніж особини дикого типу, колір шерсті (мал. 53).

Рекомбінації генетичного матеріалу та рекомбінаційна мінливість. Ще одним важливим фактором генетичної мінливості є **рекомбінація** (від лат. *re* — префікс, що вказує на повторну дію і *комбінаціо* — з'єднання) — перерозподіл генетичного матеріалу в потомстві. У випадку типового статевого розмноження рекомбінація приводить до утворення нащадків з найрізноманітнішими генотиповими комбінаціями. У результаті в одній популяції неможливо зустріти двох генетично однакових особин. Різноманітність організмів, що виникає у процесі рекомбінації, дістала назву **рекомбінаційної мінливості**.



Мал. 53. Пантера, або чорний леопард, — типовий випадок меланізму.

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?



Як ви вважаєте ?

1. Чи може мутантний організм шляхом мутації повернутися до нормального фенотипу?
2. Чому найбільш пересічний фенотип, притаманний даному виду організмів, називають диким типом?

§ 15. ЧОМУ ВИНИКАЮТЬ МУТАЦІЇ. МУТАГЕНИ

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

Поняття мутагенезу. З самого початку становлення генетики особливу увагу вчені приділяли причинам і природі мутацій. Їх насамперед дуже цікавило: звідки беруться раптові стрибкоподібні зміни фенотипу. Першим реальним кроком у цьому напрямі стали дослідження з експериментального мутагенезу (від *мутаціо і генезіс*), тобто впливу на організм мутагенами — сильнодіючими фізичними факторами або хімічними речовинами, що спричиняють появу мутацій. Впровадження математичних методів, за допомогою яких став можливим суворий облік мутацій, що виникають під час дії мутагенів, дало ряд цікавих результатів, котрі стимулювали подальший розвиток генетики. Більше того: їх спрямований пошук у природі показав наявність так званого спонтанного мутагенезу.

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. Наприклад, у дрозофіл (мал. 54) до числа більш-менш поширених відносять мутації «жовте тіло» і «закручені крила». Їх можна викликати в лабораторії й спостерігати в природі, але виразність цих аномалій завжди сильніша в особин, у яких ці мутації були штучно індуковані.

Що таке фізичний мутагенез. Уперше принципову можливість штучного викликання мутацій довів у 1927 р. американський дослідник *Герман Джозеф Мьоллер* (1890—1967), який опромінював дрозофіл рентгенівськими променями. Нині доведено, що всі види іонізуючого опромінення є потужними фізичними мутагенами. У лабораторних умовах використовуються майже винятково рентгенівські й гамма-промені. Це пов'язано з тим, що вони краще, ніж потоки заряджених частинок, проникають усередину організму. Фізичними мутагенами також є ультрафіолетові промені та підвищена температура.

Механізм мутагенного впливу полягає у такому. Проходячи крізь цитоплазму або каріоплазму, промені на своєму шляху вибивають електрони зовнішньої оболонки атомів і перетворюють їх у позитивно заряджені іони. Електрони, що вивільняються, приєднуються до інших атомів, надаючи їм негативного заряду. В результаті у клітині і ядрі утворюється величезна кількість високоактивних хімічних радикалів. Якщо вони взаємодіють із структурними білками або ферментами,

Мал. 54. Приклади мутацій дрозофіли, що можуть бути індуковані мутагенами або виникати у природних умовах: *а* — жовте тіло; *б* — скручені крила.



змінюючи їх структури, то це тільки на якийсь час призводить до порушень функціонування клітини. Якщо ж вони взаємодіють з ДНК, відбуваються необоротні зміни — мутації. Мутації можуть бути пов'язані з порушеннями структури як одного нуклеотида, так і відразу низки сусідніх нуклеотидів. У результаті в першому випадку у ході реплікації можуть виникати генні (точкові) мутації, а в другому — перебудови хромосом. Цікаво, що вплив іонізуючого опромінення найчастіше призводить саме до другого типу мутацій.

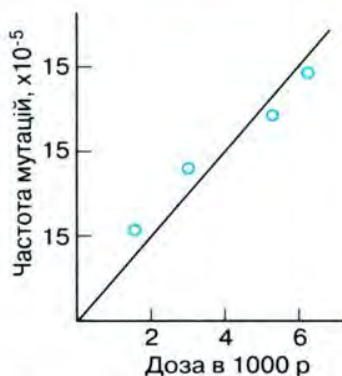
Дуже часто дію іонізуючого випромінювання, особливо заряджених частинок, порівнюють із влученнями у мішень, якою в цьому випадку є генетичний апарат клітини. Як не всяка куля знаходить свою ціль, так і не всяка заряджена частинка влучає в ядро. Якщо ж таке відбувається, то можна припустити, що мутагенний ефект від опромінення буде набагато вищим у тканин, клітини яких постійно діляться (у таких клітин у середньому відносно більший розмір ядра порівняно з клітинами, що не діляться). Крім того, мутагенний ефект опромінювання повинен більше проявлятися у разі опромінення чоловічих гамет, ніж жіночих (*пригадайте ядерно-цитоплазматичні співвідношення в сперматозоїдах і яйцеклітинах*). Проведені дослідження показали, що ця закономірність справді має місце.

Мутагенний ефект випромінювання у клітинах, що діляться, вищий ще й тому, що генні мутації найчастіше виникають у процесі реплікації ДНК. У клітинах, що не діляться, багато з порушень структури нуклеотида (метилування, амінування, фосфорилування азотистих основ) — це ще не власне мутації, а швидше схильність до них. Такі зміни структури нуклеотида різко підвищують імовірність неправильної реплікації й тільки порушення синтезу ДНК безпосередньо призводять до мутації. 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.

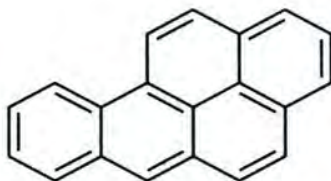
Саме через те, що опромінення уражує передусім клітини, які перебувають у стані поділу, дуже стійкими до його впливу виявилися дорослі комахи. Як відомо, на стадії імаго у комах повністю припиняється ріст і, відповідно, клітинні поділи. Тому, приміром, *тарган рудий* може витримати опромінення у кілька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

Навластивості 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 виходом мутацій (мал. 55). Чим більша доза, тим, відповідно, більше мутацій. Звідси був зроблений висновок, що не існує граничних доз дії іонізуючого опромінення, нижче яких воно не шкідливе, просто за малих доз рівень мутування не дуже помітний. Якщо ж організм пробує в умовах низького рівня радіації досить тривалий період,



Мал. 55. Прямолінійна залежність між частотою мутацій у дрозоділи і дозою рентгенівського опромінення, яку дістали дослідні особини.



Мал. 56. Формула бензопірену — мутагену й одного із забруднювачів навколишнього середовища.

ються у клітині під дією зовнішньої енергії, а проникають у клітину як чужорідні речовини, після чого починають реагувати з ДНК, змінюючи її структуру, що згодом провокує неправильну реплікацію і таким чином призводить до мутацій. Є особливі форми хімічних мутагенів, які не змінюють первинну структуру ДНК, а утворюють комплекси з ДНК. У цьому разі також спостерігаються порушення синтезу ДНК.

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. Це означає, що мутації можуть проявитися через кілька клітинних поділів або навіть через два-три покоління нащадків.

Одним з наймасовіших небезпечних хімічних мутагенів є поліциклічний вуглеводень — **бензопірен** (мал. 56), 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** (від лат. *канцер* — рак і *генезіс*) ефектів.

накопичений мутагенний ефект може бути не менший за одержання великої дози за дуже короткий період часу.

Особливості хімічного мутагенезу. Хімічний мутагенез було відкрито пізніше фізичного, у 1940 році. Честь його відкриття належить видатному генетику, уродженцеві м. Чернігова *Йосипу Абрамовичу Рапопорту* (1912—1990), який вирощував дрозоділу на середовищі з **формальдегідом**.

Хімічні мутагени — речовини певних типів хімічних сполук, що, взаємодіючи з ДНК, уражують саме генетичний апарат клітини. До хімічних мутагенів відносять: неорганічні речовини (оксиди сірки SO_2 і азоту NO_2 , перекислу водню H_2O_2 , азотисту кислоту HNO_2 , солі азотної кислоти HNO_3 , сполуки Плюмбуму та Гідраргіуму); прості органічні сполуки (формальдегід $\text{CH}_2 = \text{O}$, хлороформ CHCl_3) та набагато складніші органічні сполуки. Сильними мутагенами є органічні сполуки, здатні переносити групи CH_3 і C_2H_5 . Деякі з них настільки мутагенні, що їх називають **супермутагенами**. Сильні мутагенні властивості мають 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.

Механізм дії хімічних сполук багато в чому нагадує дію опромінювання. Тільки у цьому випадку хімічно активні речовини не утворюються у клітині під дією зовнішньої енергії, а проникають у клітину як чужорідні речовини, після чого починають реагувати з ДНК, змінюючи її структуру, що згодом провокує неправильну реплікацію і таким чином призводить до мутацій. Є особливі форми хімічних мутагенів, які не змінюють первинну структуру ДНК, а утворюють комплекси з ДНК. У цьому разі також спостерігаються порушення синтезу ДНК.

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. Це означає, що мутації можуть проявитися через кілька клітинних поділів або навіть через два-три покоління нащадків.

Одним з наймасовіших небезпечних хімічних мутагенів є поліциклічний вуглеводень — **бензопірен** (мал. 56), 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** (від лат. *канцер* — рак і *генезіс*) ефектів.

Саме цій речовині завзяті чоловіки-курці найчастіше зобов'язані безплідністю.

Біологічні мутагени. До середини 40-х років ХХ ст., як це не дивно, ніхто й не припускав, що ДНК — основна речовина ядра — є носієм генетичної інформації. Тоді вважали, що ця інформація записана в особливих білках. Довести, що саме ДНК є носієм спадкової інформації, вдалося академіку НАН України *Сергію Михайловичу Гершензону* (1906—1998) та його учням. Вони вирощували дрозофіл на середовищі, насиченому ДНК. Виявилось, що у таких колоніях масово виникають мутації, тоді як у пробірках, середовище яких містило різноманітні білки, мутації не спостерігалися. Звідси був зроблений висновок, що ДНК є генетично активною речовиною. Далі численні дослідження з різноманітними видами організмів підтвердили, що чиста ДНК справді 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. Що може бути причиною рідкісних випадків мутування організмів, які живуть у чистому середовищі і не зазнають дії фізичних та хімічних мутагенів? Адже у таких місцях, на відміну від лабораторій, на організми не впливають ані сильнодіючі хімічні сполуки, ані іонізуюче випромінювання. Якщо нині на Землі можна знайти безліч місць, забруднених мутагенами (території, потерпілі від аварій на ядерних реакторах, наприклад Чорнобильська зона, ділянки, заражені отрутохімікатами та відходами шкідливого виробництва), то ще сто років тому нічого подібного не було. Проте мутації траплялися завжди.

Можливо, спонтанні мутації викликають малопомітні природні фактори, скажімо, 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 новонародженій дитині



Мал. 57. С. М. Гершензон

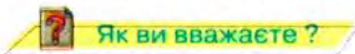
ни наявна мутація певного гена. Очевидно, реальна частота спонтанних мутацій набагато вища, але клітини мають спеціальні механізми **репарації** (від лат. *reparatio* — відновлення) — систему спеціальних ферментів, які виправляють ушкодження й розриви ДНК, відновлюють цілісність її молекул.

Мутації можна викликати штучно, впливаючи фізичними агентами (іонізуючим випромінюванням) 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 без впливу певних мутагенів 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?



Як ви вважаєте?

1. Чимало вчених вважають, що малі дози радіації не такі страшні і до них організм пристосовується, як і до деяких отрут у незначних кількостях. Спробуйте підтримати або спростувати цю точку зору.
2. Чому ефекти від впливу хімічних мутагенів можуть проявлятися через кілька поколінь?

Тестові завдання до теми 6

1. Укажіть, яке з запропонованих нижче тверджень є коректним:
 - а) мінливість властива лише організмам, які розмножуються статевим шляхом;
 - б) клонові організми нічим не відрізняються один від одного;
 - в) мінливість притаманна усім без винятку організмам;
 - г) в основі будь-якої мінливості лежить мінливість генотипів.
2. Укажіть поняття, що за своїм сенсом можна вважати тотожним поняттю *неспрямована мінливість*:
 - а) модифікаційна мінливість;
 - б) групова мінливість;
 - в) індивідуальна мінливість;
 - г) генотипова мінливість.
3. Укажіть, якому поняттю відповідає визначення: «модифікаційна мінливість ознак, укладена у певний діапазон мінливості, зумовлений генотипом»:
 - а) норма реакції;
 - б) варіаційний ряд;
 - в) дисперсія;
 - г) варіаційна крива.
4. Укажіть, що є найбільш точною оцінкою ступеня фенотипової мінливості:
 - а) межі мінливості;
 - б) середнє значення;
 - в) дисперсія;
 - г) варіаційний ряд.

5. Укажіть, яка з властивостей не відноситься до модифікаційної мінливості: а) оберненість; б) спрямованість; в) спадкоємність; г) індивідуальність.
6. Вкажіть, хто з учених увів у науковий обіг поняття *мутація*: а) Мендель; б) де Фріз; в) Коржинський; г) Вавілов.
7. Укажіть, яке з наведених положень не є положенням мутаційної теорії стосовно властивостей мутацій: а) виникають раптово; б) проявляються у вигляді дискретних ознак; в) не здатні передаватися з покоління у покоління; г) можуть виникати повторно.
8. Укажіть, як називаються мутації, що виникають на рівні первинної структури ДНК: а) точковими; б) геномними; в) хромосомними; г) спонтанними.
9. Укажіть тип мутацій, якщо в особини, яка у нормі має 22 хромосоми, виявлено 25 хромосом: а) поліплоїдія; б) анеуплоїдія; в) хромосомна перебудова; г) тетраплоїдія.
10. Укажіть, який із зазначених факторів не вважають фізичним мутагеном: а) гамма-випромінювання; б) ультрафіолетові промені; в) ультразвук; г) висока температура.
11. Укажіть, за допомогою якої речовини вперше був доведений хімічний мутагенез: а) нітратна кислота; б) амоніак; в) бензопірен; г) формальдегід.
12. Укажіть фактор біологічного мутагенезу: а) вірусні інфекції; б) похідні азотистих основ; в) підвищена температура тіла; г) бактеріальні та вірусні інфекції.
13. Установіть відповідність між правилом чи законом генетики та сформульованим положенням:

Третій закон Менделя	Під час утворення статевих клітин у кожен гамету потрапляє тільки один алель з пари алелів даного гена.
Закон чистоти гамет	Мутації здійснюються тільки на певних ділянках хромосоми.
Хромосомна теорія	Мутувати може будь-яка ділянка хромосоми.
Мутаційна теорія	Між гомологічними хромосомами відбувається обмін алельними генами.
	Кожна пара ознак успадковується незалежно від інших пар.

14. Укажіть відповідність між видом мутації та її проявом:

Точкова мутація	Зміни розташування генів на хромосомі
Хромосомна перебудова	Заміщення амінокислоти у білку
Анеуплоїдія	Кратне збільшення числа хромосомних наборів
Поліплоїдія	Амітотичний поділ клітин
	Зменшення хромосомного набору на одну хромосому

15. Установіть правильну послідовність дій дослідника під час вивчення індивідуальної мінливості у певній групі організмів: побудувати варіаційну криву; встановити діапазон мінливості ознаки; побудувати варіаційний ряд; знайти особини з найменшим і найбільшим значеннями ознаки.

Лабораторна робота 2*

СПОСТЕРЕЖЕННЯ ЗА НОРМАЛЬНИМИ ТА МУТАНТНИМИ ФОРМАМИ ДРОЗОФІЛ, ЇХ ПОРІВНЯННЯ

Мета. Вивчити фенотиповий прояв мутацій у дрозозфіли. Навчитися відрізняти дикий тип від мутантного фенотипу.

Обладнання. Бінокляр, колекція дрозозфіл: дикий тип (у мухи сіре тіло, червоні очі та довгі крила овальної форми); мутантний тип 1: у мухи вкорочені (або відсутні) крила; мутантний тип 2: у мухи білі очі; мутантний тип 3: у мухи чорне тіло.

Інструкція. Налаштуйте бінокляр. Розгляньте готові мікропрепарати дикого типу і мутантних фенотипів дрозозфіл. Визначте, де дикий тип, а де — мутантні особини.

Оформлення результатів роботи. Замалюйте у зошитах дрозозфіл різних фенотипів у вигляді таблиці. Вкажіть на малюнках фенотиповий прояв мутацій.

	Дикий тип		
Мутація 1	Мутація 2	Мутація 3	

Завдання. Опишіть дикий тип мухи-дрозозфіли. Які мутації ви побачили? Зробіть висновок про те, як мутаційні зміни у генетичному апараті проявляються фенотипово.

Лабораторна робота 3

ВИВЧЕННЯ МІНЛИВОСТІ В РОСЛИН. ПОБУДОВА ВАРІАЦІЙНОГО РЯДУ І ВАРІАЦІЙНОЇ КРИВОЇ

Мета. Навчитися оцінювати модифікаційну мінливість живих організмів. Сформувати навички побудови варіаційного ряду і варіаційної кривої.

Обладнання. Боби квасолі (не менше 30 шт.), штангенциркуль або лінійка.

Інструкція. За допомогою штангенциркуля виміряйте у міліметрах довжину і ширину не менш ніж 30 бобів. (Вимірювати ширину сім'ядолі зручно, поклавши біб «на бік».)

Оформлення результатів роботи. Заповніть таблицю.

* Лабораторні та практичні роботи, позначені зірочкою, виконуються за вибором учителя.

Довжина бобу									
Розмірні класи	... мм	... мм	... мм	... мм	... мм	... мм	... мм	... мм	... мм
Кількість бобів									
Ширина бобу									
Розмірні класи	... мм	... мм	... мм	... мм	... мм	... мм	... мм	... мм	... мм
Кількість бобів									

Завдання. Обчисліть за формулою середнього арифметично середні довжину і ширину бобів.

Побудуйте варіаційну криву, відкладаючи по осі абсцис відносно довжину бобів L або їх ширину H , а по осі ординат — кількість бобів певного розмірного класу. З'єднайте крапки лінією. За одержаною варіаційною кривою визначте, чи збігається пік вашого графіка із середнім значенням довжини і ширини бобів. У випадку, якщо розподіл нормальний, величина середньої відносної величини збіжиться з піком графіка. Зробіть висновок, чи є ваш розподіл нормальним.



Практична робота 2

РОЗВ'ЯЗУВАННЯ ТИПОВИХ ЗАДАЧ НА ВИЗНАЧЕННЯ ВИДУ МУТАЦІЙ

Мета. Навчитися: визначати, чи є досліджувана мутація рецесивною чи домінантною; розв'язувати генетичні задачі на визначення типу мутацій; визначати генотипи батьків і потомства. Виробити навички визначення генних, хромосомних або геномних мутацій.

Теоретичне обґрунтування. Вивчаючи спадковість, потрібно вміти відрізнити домінантну мутацію від рецесивної.

Домінантні мутації зазвичай визначити легко. Такі мутації завжди мають фенотиповий прояв. У випадку домінантних мутацій потрібно вміти розрізнити гомозиготні і гетерозиготні організми. Для цього застосовують аналізуючі схрещування.

Рецесивні мутації найчастіше стосуються генів, що визначають первинну будову поліпептидних ланцюгів, з яких формуються, зокрема, ферменти. Наслідком можуть бути порушення обміну речовин у гомозиготних особин. Рецесивні мутації становлять проблему для дослідника, оскільки в гетерозиготному стані вони не мають фенотипового прояву. З огляду на це буває надзвичайно складно виявити носія такої мутації. Для визна-

чення рецесивної мутації слід або застосувати самозапилення гібридних рослин, або провести схрещування гібридів першого покоління між собою, що використовують у генетиці як рослин, так і тварин. У генетиці людини подібні методи не застосовують, тому робити висновки про природу мутацій можна тільки на основі аналізу родоводів.

Крім того, досліднику часто необхідно розрізнити, який тип мутації має місце у досліджуваному випадку: генна мутація, хромосомна перебудова або навіть зміна кількості хромосом. Сучасна наука тільки шукає підходи до вирішення питання про визначення типу мутацій. Реально сьогодні визначити тип мутації лише за допомогою цитогенетичного дослідження пацієнта та його родичів. Однак деякі попередні висновки про вид мутації можна зробити на підставі таких даних.

Генна мутація, як правило, стосується лише однієї ознаки. Домінантні генні мутації часто проявляються патологією однієї ознаки у фенотипі, наприклад, укорочений хвіст у кішки, зайвий палець на руці людини. Рецесивні генні мутації часто спричиняють недостатній синтез якогось ферменту. Відповідно такі мутації часто проявляються порушеннями обміну речовин. Прикладом такої мутації може бути хвороба фенілкетонурія.

Хромосомні перебудови, як правило, призводять до множинних системних порушень організму.

Геномна мутація (перебудова геному) часто викликає порушення відтворення. Наприклад, анеуплоїдія (втрата або додавання однієї або кількох хромосом) веде до порушення мейозу і, відповідно, до безплідності.

Поліплоїдія у рослин фенотипово проявляється збільшенням розміру клітин і всього організму в цілому.

Завдання

1. У матері і батька є така генетична ознака, як відсутність малих кутніх зубів. У родині трое дітей, у двох з них також відсутні малі кутні зуби, у третього такі зуби є. Визначте:

а) чи є мутація, що викликає цю патологію, домінантною, чи рецесивною;

б) генотипи батьків.

2. У томата жовтий колір плода викликаний мутацією. При схрещуванні двох червоних плодів одержали такий результат: 26 рослин з плодами червоного кольору і 13 рослин з плодами жовтого кольору. Які генотипи батьківських рослин? Чи є мутація, що визначає жовтий колір плодів томата, домінантною, чи рецесивною?

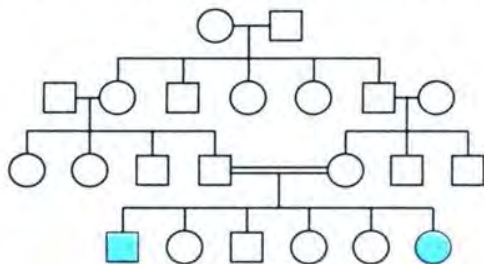
3. Відомо, що в рослині нічної красуні мутантний алель визначає відсутність пігменту в пелюстках і, відповідно, біле забарвлення віночка. Квітки у нічної красуні бувають трьох типів: червоні, рожеві і білі. У разі схрещування двох роже-

вих особин нічних красунь потомство дає розщеплення на червоні, рожеві і білі рослини у співвідношенні 1:2:1. Яка мутація — домінантна чи рецесивна — визначає відсутність пігменту в пелюстках космеї? Як називається такий тип спадкування?

4. Жінка, мати якої страждала дальтонізмом, одружилася з хворим на гемофілію чоловіком. У родині народилися четверо дітей: дві дівчинки та два хлопчики. Обидві дівчинки і один з хлопчиків здорові, другий хлопчик — дальтонік. Визначте: а) зчеплена з X-хромосомою мутація, що визначає розвиток дальтонізму, є рецесивною чи домінантною? б) зчеплена з X-хромосомою мутація, що визначає розвиток гемофілії, є рецесивною чи домінантною?

5. У родині, де обоє батьків мають нормальний зір, народилося кілька дітей з нормальним зором і один хлопчик-дальтонік. Чим це можна пояснити? Які генотипи батьків і дітей?

6. У медико-генетичну консультацію звернулася родина, що має шістьох дітей, двоє з яких страждають важкою патологією, що рідко трапляється, — хворобою, спричиненою мутацією гена, який характеризується прогресуючим зниженням зору в комбінації з деградацією інтелекту до ідіотії. У процесі складання родоводу з'ясувалося, що подружжя було родичами — троюрідними братом і сестрою. Родовід цієї родини такий:



Як ви вважаєте, за яким типом успадковується мутація, що викликає зазначену хворобу?

7. У медико-генетичну консультацію звернулася подружня пара, в якій чотири вагітності закінчилися народженням мертвих дітей з численними аномаліями розвитку. Відомо, що батько в цій родині є ліквідатором аварії на Чорнобильській АЕС. Яка мутація, на ваш погляд, викликала трагічну ситуацію в родині: а) генна домінантна; б) генна рецесивна; в) хромосомна перебудова; г) неуплодія у батька?

8. Юннат забрав з гуртка практичної генетики білого лабораторного пацюка, над яким проводили досліди з впливу мутагенів на живий організм. На жаль, усі спроби юнната одержати від пацюка потомство виявилися невдалими: пацюк не здатний зачати дитинчат. Зробіть припущення про те, яка мутація могла викликати подібну патологію: а) генна домінантна; б) генна рецесивна; в) хромосомна; г) анеуплодія.

9. У 90-х роках XIX ст. голландський ботанік Хуго де Фріз описав мутантну форму рослини *енотери*. Незвичайний екземпляр рослини відріз-

нявся більшою висотою, значною кількістю стебел, великими квітами. На малюнку зображені звичайна рослина енотери і мутантна форма.



Як ви гадаєте, яка мутація викликала такий фенотиповий прояв?

10. Усі овочі, які споживає людина, є штучно відібраними мутантними формами. Усі культурні сорти відрізняються від своїх диких предків значно більшими розмірами, підвищеною плідністю, високою продуктивністю, збільшеним вмістом цукрів, вітамінів, білків. Мутації якого типу сприяли високій продуктивності культурних рослин? Відповідь обґрунтуйте.

ТЕМА 7. ГЕНОТИП ЯК ЦІЛІСНА СИСТЕМА



§ 16. БУДОВА ГЕНА. ОРГАНІЗАЦІЯ ГЕНОМУ У ПРОКАРІОТІВ І ЕУКАРІОТІВ

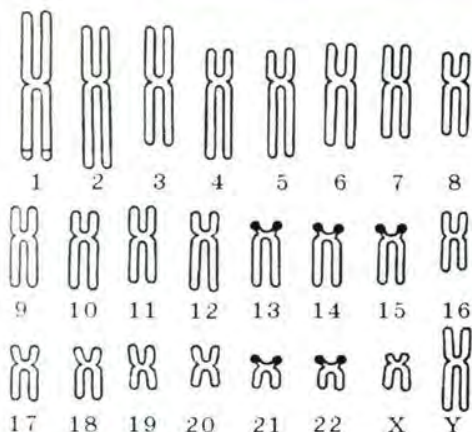
Терміни і поняття: структурний ген (локус); регуляторний ген; кластери генів; екзон; інтрон; організація геному; сателітна ДНК

Розвиток уявлень про будову гена. В міру розвитку генетики і накопичення знань про генетичні процеси уможливило уявлення про ген як про абстрактну одиницю спадковості, введене в науковий вжиток у 1909 р., почало набувати дедалі конкретніших рис. Спочатку гени у хромосомах уявляли як нитку з намистинок, механічно зв'язаних одна з одною. Лише деякі тогочасні вчені розглядали хромосому як величезну молекулу, в якій гени були окремими ділянками. При цьому вони вважали ген чимось неподільним і відтак мутації такими, що стосувалися гена в цілому. У цей період ще ніхто не знав, що ДНК і є речовиною — носієм генетичної інформації. Спадковою речовиною тоді вважали білки.

Тільки наприкінці 30-х років ХХ ст. з'явилися перші відомості про те, що ген подільний. Відповідні дослідження провели видатний російський генетик *Олександр Сергійович Серебровський* (1892—1948) та його учні. Вони вивчали мутації, які призводили до зникнення щетинок на тілі дрізофіли. Вивчення мінливості різних груп щетинок наштотувало на думку, що вони кодуються різними алелями одного і того самого гена, причому ці алелі утворюються в результаті мутування різних субодиниць цього гена. Надалі виявилось, що кросинговер може роз'єднати не тільки різні гени, а й проходити безпосередньо всередині гена. Це також підтвердило подільність гена.

Після доведення того, що ДНК є носієм генетичної інформації, стало ясно, що **структурний ген**, або, як його ще називають, **локус** — це ділянка ДНК, що складається із специфічної послідовності нуклеотидів і має специфічний вплив на один або кілька ознак організму.

Сучасні уявлення про будову структурного гена. Подальші дослідження однозначно довели, що структурні гени — справді ділянки ДНК, на яких відбувається синтез РНК. Залежно від того, який тип РНК синтезується, виділили різні типи генів.



Мал. 58. Розташування ядерець (чорні кружки) на хромосомах людини.

Якщо на ділянках ДНК відбувається синтез іРНК, яка є матрицею для синтезу білків, то такі гени називають **білковими генами**, або **білковими локусами**. Підраховано, що структурний ген містить у середньому не менше тисячі пар нуклеотидів, що дає змогу закодувати один поліпептидний ланцюг, який складається з близько 300 амінокислот. Якщо на ділянці ДНК відбувається синтез транспортних РНК, то це **гени (локуси) тРНК**. Якщо здійснюється синтез рибосомальних РНК — то це **гени (локуси) рРНК**.

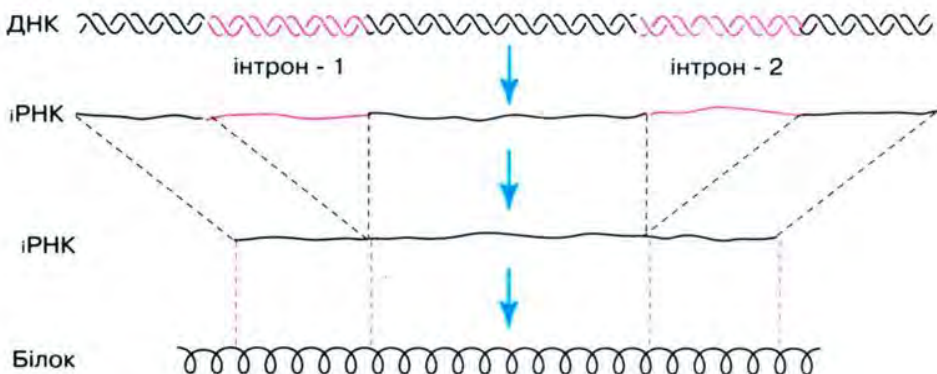
Ділянки, де перебувають гени, що кодують рРНК, добре помітні навіть у світловий мікроскоп. Вони дістали назву **ядерець**. Їх може бути від однієї до кількох пар (мал. 58), розміщуються вони

на різних хромосомах тварин і людини. Ядерця добре помітні тому, що на певній ділянці ДНК збирається кілька генів, кожний з яких кодує певний тип рРНК. Ці групи називають **кластерами** (від англ. скупчення). Через те, що будь-яка клітина потребує величезної кількості рРНК, що використовується для побудови рибосом, кожний з генів рРНК продубльований кілька разів і до того ж ампліфікований, тобто представлений кількома копіями нуклеотидних послідовностей, які реплікувалися зі структурних генів.

Надалі з'ясували: якщо вся нуклеотидна послідовність ДНК білкового локусу повністю бере участь у кодуванні послідовності іРНК, то не вся первинна іРНК є матрицею для наступного синтезу білка. Частина ділянок іРНК у процесі її так званого дозрівання вирізають спеціальні ферменти, а ті, що залишилися, утворюють вторинну іРНК, з матриці якої, власне, і відбувається синтез білків.

Ділянки ДНК, які у процесі дозрівання іРНК вирізаються, дістали назву **інтронів** (від англ. *intervening sequence* — проміжна послідовність), а ті, що потім зшиваються і служать матрицею для трансляції, — **екзонів** (від англ. *expression* — вираження) (мал. 59). 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.

Чому структурні гени еукаріотів мають таку складну структуру. Оскільки інтронно-екзонна організація є властивістю генів лише еукаріотів, цілком обґрунтоване припущення: така складна структура генів — прогресивне еволюційне пристосування еукаріотичних організмів. Вважають, що, насамперед,



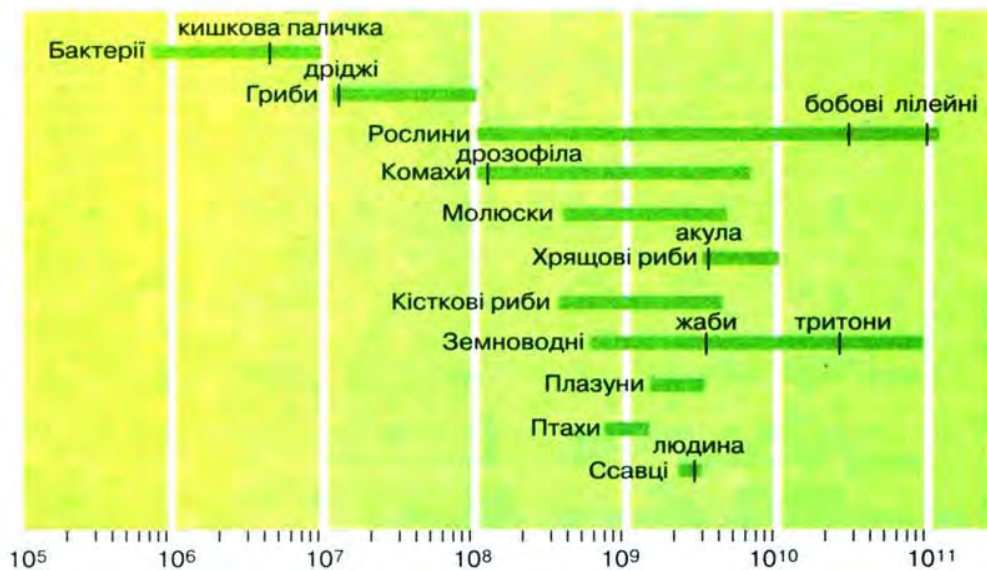
Мал. 59. Тонка структура гена і схема дозрівання іРНК, пов'язана з вирізанням інтронів.

це може бути механізмом, який обмежує мутаційний процес. При цьому інтрони виконують функцію «пасток» мутацій. Адже зміна нуклеотидних послідовностей у частинах структурного гена, що не кодується, не призведе до мутацій і появи амінокислотних замінів. Крім того, якщо в одному з екзонів і відбудеться вставлення або випадіння нуклеотида, то це спричинить зсув рамки синтезу не всієї іРНК, а тільки якоїсь її частини, тобто ефект буде не таким вже й згубним. Очевидно, складна структура гена забезпечує його більш високу стабільність і надійність 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. Регуляторні гени невеликі, включають лише 20—80 пар нуклеотидів кожний, а тому порівняно із структурними генами займають набагато менше місця у геномі. Проте без цих генів, які не кодують специфічні білки, а тільки регулюють процеси реплікації ДНК, взаємодію ДНК з певними білками і ферментами, проходження кон'югації хромосом, так само неможливе функціонування генетичного апарату, як без **гормонів** (речовин, синтезованих організмом у мінімальних кількостях) — життєдіяльність людського організму.

Розміри геномів і кількість генів у різних організмів. Пригадайте: 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 (мал. 60). Так, геном бактерії кишкової палички налічує 4,6 млн, геном дрізофіли — 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. Найбільший геном



Мал. 60. Розміри геномів в організмів різних груп у пікограмах (10^{-12} г).

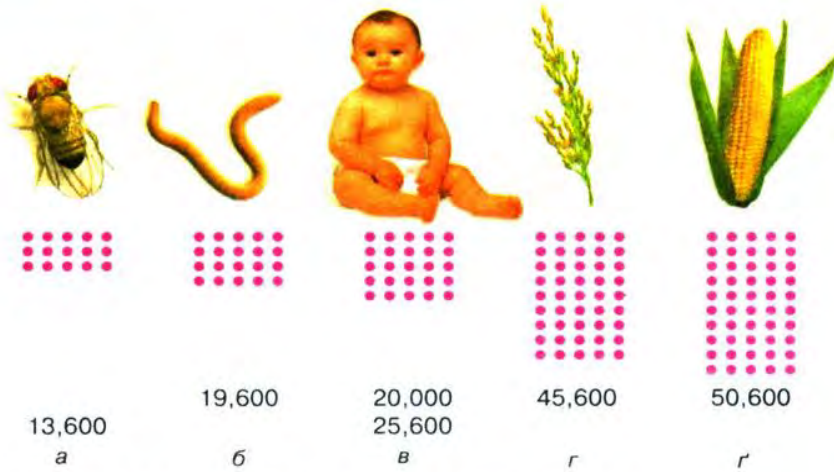
виявлений у дводишної риби *протоптеруса*. Він включає 130 млрд нуклеотидних пар.

Зростання розмірів геному майже завжди супроводжується збільшенням кількості генів (мал. 61). Якщо в кишкової палички структурних генів близько 1 тис., у дрозофіли їх кількість може досягати 10 тис., то в геномі людини їх 20—25 тис., а у рослин — до 50 тисяч.

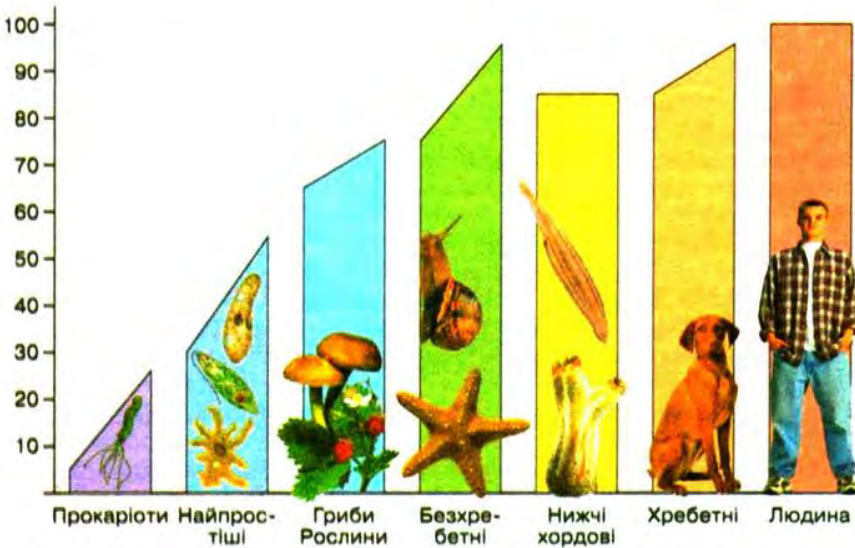
Організація геному. Яким же чином розташовуються гени у геномі? Відповіді на це запитання тривалий час не було. Перші гіпотези (*пригадайте ідею намистинок на нитці*) були дуже далекими від істини. Дослідження, проведені у другій половині XX ст., нарешті висвітлили це питання.

Насамперед було встановлено, що ДНК у клітинах будь-яких організмів набагато більше, ніж необхідно для забезпечення структурних генів. Навіть якщо до структурних генів додати регуляторні, то однаково виявиться, що надлишкова ДНК становить більшу частину геному. Причому, якщо у кишкової палички ДНК, на яку припадають структурні гени, становить близько 15—20 % усієї ДНК геному, то в дрозофіли — 5—10 %, а в людини — 2—5 % (мал. 62). Причини надмірної кількості ДНК у геномі дотепер не мають однозначного пояснення.

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 (*пригадайте: це основні білки, що взаємодіють з ДНК і визначають її укладання в хромосоми*).



Мал. 61. Кількість генів у організмів різних груп: а — дрозофіли; б — вільноживучого круглого черва; в — людини; г — рису; г' — кукурудзи.



Мал. 62. Відсоток ДНК, що не має жодного відношення до структурних генів. Добре помітно: чим вищий щабель організації, тим менший відсоток ДНК припадає на структурні гени.

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 прийнято називати **сателітною** (від лат. *satelles* — супутник). Вона перебуває в ділянках ДНК

біля центромери хромосоми. Очевидно, що ця частина ДНК є некодуючою.

Сучасні уявлення про структуру гена та організацію геному виглядають таким чином. 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 зшивається 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, гістони) та високоповторювані (частина, що не кодує ДНК).



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?



Як ви вважаєте?

1. Чому екзонно-інтронна організація геному властива тільки білковим генам, але її немає у генах, що кодують рРНК і тРНК?
2. У геномах вірусів містяться лише ділянки, що тільки кодують. Чому ж у геномах клітинних організмів завжди спостерігається надлишок ДНК?

§ 17. МЕХАНІЗМ ВПЛИВУ 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». Як вам відомо, у період розвитку класичної генетики, що охоплював першу половину ХХ ст., коли генетичні знання ще не ґрунтувалися на даних молекулярної біології, основним генетичним принципом вважали правило: «один ген — одна ознака». Це означало, що будь-яка спадкова зміна ознаки або поява нової ознаки пов'язані лише зі зміною існуючого гена або появою нового.

У міру проведення подальших досліджень з'ясували, що **моногенних** (від грец. *монос* і *генос*) фенотипових ознак, мін-

лість яких зумовлює один ген, у природі дуже мало. Більшість ознак **полігенні** (від грец. *полі* і *генос*) і визначаються двома і більшою кількістю незалежних генів, кожний з яких представлений двома або кількома алелями. Моногенні ознаки мають якісний прояв (колір очей або волосся, кучерявість, схильність до раннього облісіння в людей, біле і червоне забарвлення пелюсток квітів, ознаки гороху, що були взяті Менделем для досліджень). Саме тому їх часто називають **якісними**. Мінливість полігенних ознак оцінюють кількісно. Якщо це розмірні характеристики, то відповідно використовують одиниці вимірювання, якщо це 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**.



Мал. 63. Рідкісний відок ворони з мутант фенотипом білого барвлення.

Здавна відомо, що у більшості організмів, які живуть у дикій природі, дуже рідкісними є випадки мінливості якісних ознак. Украй рідко у природі можна побачити білу ворону або мисливцеві добути чорно-буру лисицю. 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. Саме вищеплення рецесивних генів у гомозиготу приводить до появи білих ворон (мал. 63). Чорно-сірі особини дикого типу теж відрізняються одна від одної зовні, але тільки за кількісними ознаками. Це означає, що одна особина крупніша, інша — дрібніша, в однієї дзьоб довший, в іншої — вужчий, а в ще іншої він і товстіший, і масивніший тощо. Ці відмінності особин 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. Досить порівняти різноманітні забарвлення напівдиких міських голубів із сіро-сталевими з переливами особинами диких популяцій (мал. 64). Серед цих скельних голубів не зустрінати ані білих, ані строкатих, ані рудих птахів.

Майже повна відсутність у природі мутантних особин пов'язана не стільки з тим, що, наприклад, білій вороні важко підшукати пару для розмноження або її швидше вистежить хижак, а з тим, що будь-яка мутація має плейотропну дію. Причому ефект від дії мутантного гена може зовні ніяк не проявлятися, хоч внутрішні розлади, наприклад порушення обміну речовин, і призводять до того, що, скажімо, у морозні зими за дефіциту корму в білій ворони набагато менше шансів вижити, ніж в особин дикого типу.

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 —



Мал. 64. Голуб «дикого типу» (а) і різноманітні мутантні фенотипи (б—г).

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 тих або інших послідовностях ДНК, а й здатні навіть перемикати гени — зупиняти або включати транскрипцію.

Якщо на структурні гени середовище безпосередньо не впливає, то на генну регуляцію воно цілком може впливати, діючи певними своїми факторами. У результаті змінюється *експресія* (від англ. *expression*) — активність тих або інших генів, що може мати і явні фенотипові прояви. Один з найцікавіших прикладів — мінливість строкатого забарвлення мушлі *лунки річкової*, яка може бути плямистою чи смугастою (мал. 65). Цей невеличкий молюск живе майже в усіх річках України. Виявляється, смугасте забарвлення на плямисте і навпаки в лунки річкової можна змінювати в ряді поколінь, варіюючи температуру, рН і вміст солей у воді, у якій розвивається молюск, або просто на певний час, пригнічуючи ріст особини. Такі модифікації можливі тільки в молюсків, у яких водночас присутні гени, відповідальні за той чи інший тип забарвлення. В одних умовах дія гена плямистого забарвлення домінує над геном смугастого забарвлення, в інших умовах — навпаки.

Зрештою, стало очевидним, що генетична унікальність кожного організму або виду реалізується в особливостях набору білків, а також у тому, як регулюється активність генів. Білки — не лише будівний матеріал клітини, а й ферменти, котрі каталізують усі хімічні реакції, які протікають в організмі. Очевидно, що як і порушення первинної структури поліпептидного ланцюга, викликані мутаціями конкретного гена, так і зменшення його активності призведуть до дефіциту функції

цього білка у клітині. Це може стати причиною всьляких відхилень у будові клітини або порушень обміну речовин. В останньому випадку не будуть синтезуватися потрібні речовини (*пригадайте генетичні механізми альбінізму*), натомість накопичуватимуться непотрібні (*пригадайте, чим викликана фенілкетонурія*).

Проілюструвати, яким чином мутації в різних генах ведуть до збоїв у метаболізмі і фенотипових ефектів, можна на прикладі генів, що визначають різний колір очей дрозофіли. Виділяють серію аallelних генів, кожний з яких має свій фенотиповий прояв. Крім двох крайніх фенотипів: дикий тип — червоні очі (кодування домінантним геном), та повна відсутність пігменту — білі очі (рецесивний ген), був виявлений ряд фенотипів, які визначаються серією алелів: червоні очі, рожеві очі, абрикосові очі, жовті очі. Ці гени послідовно домінують один над одним залежно від того,

наскільки колір очей, який вони визначають, наближений до дикого типу.

Виявилось: появу цієї серії алелів викликали мутації структурних генів, які кодують різні ферменти, що каталізують послідовний ряд хімічних реакцій синтезу меланіну. Якщо у гомозиготній комбінації знаходяться мутантні гени ферменту, задіяного у найпершій реакції синтезу меланіну, то це призведе до повного припинення утворення не лише меланіну, а й навіть меланіноподібних сполук. Тому очі у дрозофіли будуть, як у справжнього альбіноса, білими. Якщо в гомозиготному стані виявляться мутації, які стосуються генів, що кодують ферменти другої, третьої, четвертої реакцій на шляху синтезу меланіну, то на цих стадіях уже будуть синтезуватися похідні цієї речовини, здатні забарвити очі у той чи інший відтінок червоного. Причому в міру перетворень ці сполуки за своєю хімічною формулою дедалі більше нагадуватимуть меланін, а очі дрозофіли усе більше червонітимуть. І нарешті, в особин дикого типу з червоними очима буде або гомозиготна комбінація домінантних алелів гена, що визначає колір, або будь-яка гетерозиготна комбінація за участю домінантного алеля.

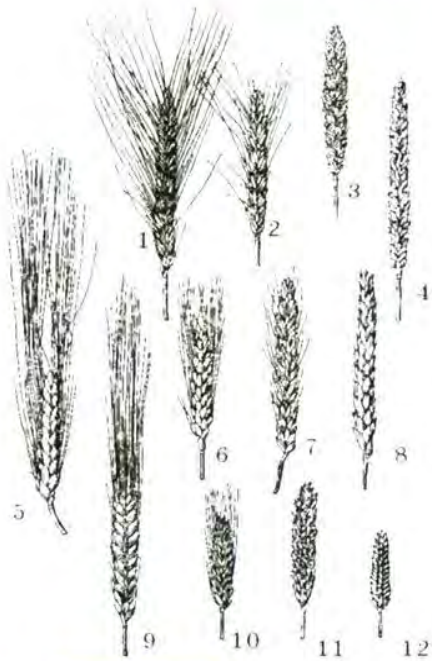
Схожа ситуація і з кольором очей у людини. Мутації структурних генів, які слугують матрицями для синтезу ферментів, що каталізують синтез меланіну і перетворення інших пігментів, у кінцевому підсумку визначають різний ступінь насичення райдужної оболонки ока меланіном у такій послідовності кольорів: синій — блакитний — сірий — зелений — бурштиновий — болотний — коричневий. При цьому гени з фенотиповим ефектом більшого насичення меланіном є домінантними щодо меншого насичення.

Загалом і всі інші фенотипові прояви генів можна інтерпретувати як дії різних мутацій білкових локусів, результатом яких є порушення синтезу відповідних ферментів чи структурних білків. Унаслідок цього деякі реакції у клітинах припиняються взагалі або сильно гальмуються. Якщо це ключові реакції (наприклад, ті, які забезпечують реплікацію, транскрипцію, трансляцію, енергетичний обмін), то таке веде до летального кінця на найбільш ранніх стадіях розвитку. Якщо це реакції вторинного метаболізму (синтез різних пігментів), то результатом будуть різноманітні фенотипові прояви (у нашому випадку зміни забарвлення).

Гомологічні ряди мутаційної мінливості. Отже, виходить, що причиною багатьох мутацій із зовнішнім фенотиповим проявом є збої в метаболізмі, викликані мутаціями генів, що кодують 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. Якщо це близькі, дуже схожі зовні види з однаковими особливостями онтогене-



Мал. 65. Мінливість за забарвлення мушлі лунки річкової, викликана модифікацією генів забарвлення: плямистий (а) смугастий (б) фенотипи.



Мал. 66. Паралельна мінливість остистості колосу: 1—4 — м'якої пшениці, 5—8 — твердої пшениці, 9—12 — ячменю.

зу, то й фенотиповий ефект цих мутацій буде проявлятися схоже. Виникне, як прийнято говорити, *паралельна мінливість* (мал. 66).

Прояви однакового спектра мутацій у близьких видів організмів були названі *гомологічними* (від грец. *гомологос* — відповідність) *рядами спадкової мінливості* й сформульовані у 1920 р. академіком Національної академії наук України *Миколою Івановичем Вавиловим* (1887—1943) щодо рослин таким чином: *генетично близькі, пов'язані один з одним єдністю походження, 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, що певна мутація, виявлена в одному з видів, повинна обов'язково виявитися й в інших видів роду.

Позаядерна, або цитоплазматична, спадковість. У ряді випадків у ході вивчення спадкування моногенних ознак були встановлені відхилення від менделівського спадкування, пов'язані зі статтю. Дослідження показали, що причини цього криються у тому, що мутації відбуваються не у генах хромосом, а у генах

органел, які самовідтворюються — мітохондріях і пластидах (*пригадайте: ці органели, як і клітини, відтворюються поділом навпіл*). Справді, пластиди і мітохондрії 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, закодовані в генетичному матеріалі цих органел, передаються по материнській лінії. Цей спосіб позаядерної передачі генетичного матеріалу дістав назву *цитоплазматичної спадковості*.

Одним з класичних прикладів цитоплазматичного спадкування є передача особливостей форми черепашки (мал. 68) в молюска *ставковика великого* (*пригадайте: ви його вивчали на уроках біології у 8 класі*). В одних рас цього молюска черепашка завивається вправо (ознака, зумовлена домінантним геном), в інших — вліво (ознака, зумовлена рецесивним геном). Як з'ясувалося, у другому поколінні гібридних схрещувань напрямок завитка у потомстві задається не генотипами цих слимаків, а материнським організмом. Тому в материнських

особин, які мають черепашку, що закручується вліво, і потомство має лівозакручену черепашку. Це пов'язано з тим, що другий поділ мітозу при дробленні, що визначає, в який бік спрямовується завиток, визначається організацією цитоплазми клітини. У результаті в другому поколінні незалежно від того, який ген рецесивний, а який — домінуючий, потомство матиме такий самий завиток, що й материнський організм, і лише у другому поколінні відбудеться розщеплення відповідно до другого закону Менделя.



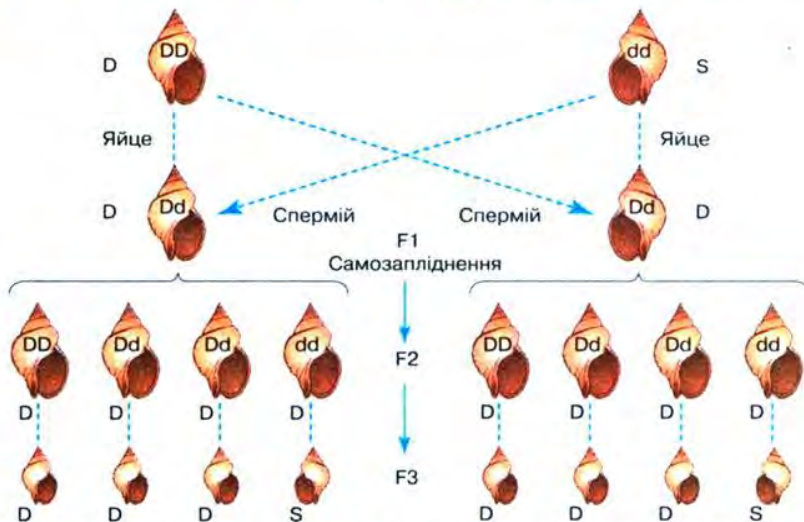
Мал. 67. М. І. Вавилов.

Тепер, збагатившись цими знаннями, на запитання: «На кого ти більше схожий: на маму чи на тата?» ви можете сміливо відповідати: «На маму! У мене від неї мітохондріальна ДНК».

Крім того, в цитоплазмі клітин є особливі генетичні фактори — **плазмід**. Це — невеличкі лінійні або замкнені в кільце молекули ДНК. Найкраще плазмід вивчені у бактерій. Саме у бактеріальних плазмідах містяться гени, що забезпечують бактеріям стійкість до антибіотиків або визначають їх стать при кон'югації.

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



Мал. 68. Схема успадкування напрямку завитка ставковика великого. Фенотипи: D — правосторонній і S — лівосторонній; алелі: D — домінуючий, що визначає правосторонній завиток і d — рецесивний, що визначає лівосторонній завиток.

Не вся генетична інформація міститься у хромосомах. Частина її знаходиться у ДНК мітохондрій і пластид або безпосередньо у клітині у вигляді невеличких молекул ДНК. Цей генетичний матеріал передається по материнській лінії. Такий спосіб передачі генетичної інформації дістав назву цитоплазматичної спадковості.



Перевірте себе

1. Чому білі ворони такі рідкісні істоти?
2. У чому суть концепції: «один ген — один поліпептидний ланцюг»?
3. Яким чином мутації генів, що кодують ферменти, призводять до фенотипових ефектів?
4. Що називають паралельною мінливістю?
5. Що собою являють фактори цитоплазматичної спадковості?



Як ви вважаєте ?

1. Чому свійські тварини, які потрапили у дику природу й утворили там популяції, з кожним поколінням дедалі більше повертаються до дикого типу? Чи можливе повне їх повернення до дикого типу і за яких умов?
2. Чому гени, що зумовлюють колір очей з більшим насиченням меланіну, домінують над тими, які зумовлюють його менше насичення?
3. Схрестили дві гомозиготні за рецесивними генами дрозофіли (одна з них має жовті очі, інша — рожеві) й одержали потомство — всі без винятку особини дикого типу. Як це можна пояснити?

§ 18. 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. Багато хто вважає найбільш захоплюючим розділом генетики **генетику людини** — науку про спадковість і мінливість ознак у людини. І справді, саме у цій царині точаться найжорсткіші наукові дискусії, саме тут впроваджуються найсучасніші наукові методи і технології.

Людина як біологічний вид підпорядковується тим самим закономірностям спадкування, що й будь-яка тварина із статевим способом розмноження, тобто не відрізняється від інших видів ссавців. 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 %. Причому однакові не лише гени, що нормально функціонують, а й так звані **псевдогени** — ділянки хромосоми, які схожі на той або інший структурний ген, проте містять деяку кількість, образно кажучи, «друкарських помилок», котрі роблять їх нефункціональними.

Щодо генетичної подібності всіх живих організмів є дуже дотепне порівняння. Уявіть собі, що два сусіди по парті написали твори, в яких однакові не тільки зміст, а й навіть допущені помилки. Ці твори на три аркуші зошита відрізняються лише одним словом у тексті. Цілком очевидно, що учні списали цей твір або один в одного, або з однієї книжки. Саме така надзвичайна подібність будови апарату спадковості і є незаперечним доказом єдності походження всіх організмів на нашій планеті.

Спадкування ознак у людини підпорядковується всім законам і правилам генетики: законам Менделя, Моргана, зчеплення генів, взаємодії алельних і неалельних генів (табл. 13, 14).

Таблиця 13

Приклади деяких домінантних і рецесивних ознак у людському організмі

Ознака	Домінантна	Рецесивна
Розмір очей	Великі	Маленькі
Колір очей	Карі	Блакитні
Тип очей	Монголоїдний	Європеоїдний
Розріз очей	Прямий	Розкосий
Зір	Короткозорість	Норма
Косоокість	Є	Відсутня
Підборіддя	Широке	Гостре
Підборіддя	Довге	Коротке
Ямка на підборідді	Є	Відсутня
Форма губів	Товсті	Тонкі
Ластовиння	Є	Відсутнє
Густота брів	Густі товсті	Рідкі тонкі
Форма брів	З'єднуються на переніссі	Не з'єднуються на переніссі
Вії	Довгі	Короткі
Форма носа	Круглий	Гострий
Форма носа	Прямий	Кирпатий
Величина носа	Великий	Нормальний
Перенісся	З горбочком	Пряме
Форма ніздрів	Широкі	Вузькі
Нижня губа	Випнута	Нормальна
Мисок волосся на чолі	Є	Немає
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
Колір шкіри	Смаглявий	Світлий
Структура шкіри	Товста	Тонка
Провідна рука	Ліва	Права
Форма обличчя	Кругла	Довгаста

Приклади деяких ознак з неповним домінуванням
в організмі людини

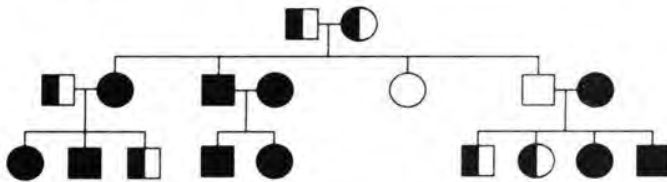
Ознака	Домінантний фенотип	Гетерозиготний фенотип	Рецесивний фенотип
Розмір носа	Великий	Середній	Маленький
Розмір рота	Великий	Середній	Маленький
Розмір очей	Великі	Середні	Маленькі
Відстань між очима	Велика	Середня	Маленька
Колір брів	Дуже темні	Темні	Світлі
Кучерявість волосся	Кучерявеньке	Кучеряве	Пряме

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). Люди не бажають давати потомство за вказівками експериментатора. Тому для вивчення гібридизації у людини використовують більш опосередкований генеалогічний метод (мал. 69);
- людині властиві ознаки, які не трапляються в інших організмів: темперамент, математичні, образотворчі, музичні та інші здібності, спадкування яких, мабуть, є найцікавішою частиною генетики людини;
- завдяки суспільній підтримці та медицині можливе виживання людей з явними відхиленнями від норми (у дикій природі такі організми нежиттєздатні).

Що таке свгеніка. Одним із суперечливих і дуже неоднозначних напрямів генетики людини є **свгеніка** (від грец. *εσγενες* — породистий) — вчення про селекцію людини. На початку ХХ ст., коли генетика тільки робила перші кроки, це вчення було досить популярне, але нацистський світогляд довів свгеніку до абсурду. Тривалий час учення про селекцію людини входило до розряду злочинів проти людства поряд з расизмом і дослідженнями над людьми. Сучасну свгеніку поділяють на два напрями.

Негативна свгеніка ставить на меті усунення від участі у розмноженні людей з негативними характеристиками (фізично або розумово неповноцінних, тих, хто страждає спадковими хворобами), тобто штучне підтримання або навіть поліпшення генофонду людини. Однак і такі спроби на практиці стикаються з величезними моральними проблемами. Адже у кінцевому наслідку виникає питання про межу між генетично здоровою і нездоровою людиною. Тому завжди існує небезпека, що критерії



Мал. 69. Приклад гіпотетичного родоводу родини, заснованої двома гетерозиготними особинами за рецесивною мутацією. Квадратики — особини чоловічої статі, кружечки — жіночої. Біле зафарбування — рецесивний алель, чорне — домінантний алель. Повне зафарбування — гомозигота, зафарбування навпіл — гетерозигота.

відбору можуть набути абсурдного характеру, наприклад, «не придатними» для відтворення людства визнають тих, у кого недостатньо високий зріст, дуже блакитні очі або недостатньо хороший музикальний слух.

Яскравою ілюстрацією того, наскільки не досконалі людські критерії відбору, може служити відома історія. У родині батько хворий, у матері туберкульоз. Старший син помер через шість днів після народження, третій син хворий на туберкульоз, п'ята дитина — дівчинка — померла через чотири дні після народження, шоста дитина прожила лише два роки, сьома померла однорічною. Як би поставилася до цієї родини евгеніка? Як ви вважаєте? Але ж один з двох синів, які вижили у цій родині ... — Людвіг ван Бетховен!

Другий напрям евгеніки — позитивна евгеніка, метою якої є максимальне залучення до участі у відтворенні людського роду більш здорових, гарних, розумних і обдарованих людей. Останнім часом позитивну евгеніку почали розвивати. Це пов'язане з таким напрямом медицини, як запліднення у пробірці. Як донорів яйцеклітин і сперматозоїдів для тих, хто не здатний сам зачати дитину, намагаються залучати здорових і обдарованих людей.

Генетичні проблеми на рівні людських популяцій. Окремий напрям являє собою **генетика людських популяцій** (від англ. *population* — популяція, населення). 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 тягара**, 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.

Останнім часом дедалі більш актуальним стає питання: наскільки змінився генофонд людської популяції за останні 100 років. З одного боку, відбувалася масова міграція, якої не зазнавало людство за всю свою історію. Внаслідок відбувається безліч міжрасових шлюбів, що веде до змішування і збагачення генофондів. З іншого боку, медичні втручання, які допомагають вижити носіям генетичних вад, забруднення води, повітря та їжі мутагенами, підвищення рівня радіації та озонові дірки мають призводити до підвищення генетичного тягара. Однак сьогодні не існує єдиної точки зору щодо цього. Одні генетики вважають, що факт збільшення генетичного тягара все ж таки має місце, а інші вважають цей факт наслідком пильнішої уваги до питання і ретельнішими дослідженнями, проведеними останнім часом.



Мал. 70. Типовий приклад домінантної (чорне волосся) і рецесивної (світлий блондин) ознак у людини.

Генетика окремих ознак. Неабиякий інтерес становлять закономірності спадкування окремих ознак людини. У наш час встановлена спадковість більшості нормальних людських ознак. Усіх їх контролюють серії аельних і неаельних генів, розташовані на різних ділянках хромосом. Дія цих генів, як правило, пов'язана з продукуванням певних поліпептидних ланцюгів, які потім складаються в структурні білки або ферменти.

Наприклад, колір волосся контролюють чотири гени, кожен з яких має два алелі: домінантний і рецесивний (табл. 15). Під час комбінування алелів цих чотирьох локусів можливі дев'ять фенотипових станів кольору волосся — від чорного до білого (мал. 70).

Рудий колір волосся контролює інший ген. Його позначають літерою D: DD — яскраво-рудий, Dd — світло-рудий, dd — нерудий.

Таблиця 15

Спадкування кольору волосся

(контролюється чотирма генами, успадковується полімерно)

Кількість домінантних алелів	Кількість рецесивних алелів	Колір волосся
8	0	Чорне
7	1	Темно-коричневе
6	2	Темно-каштанове
5	3	Каштанове
4	4	Русяве
3	5	Світло-русе
2	6	Блондин
1	7	Дуже світлий блондин
0	8	Біле

Сучасна наука схильна припустити: ген рудого волосся, тобто ген, завдяки якому в клітинах синтезується речовина феомеланін, успадкований сучасною людиною від неандертальців, які часто були рудими і світлошкірими. Кроманьйонці були темноволосими. Саме гібридизація кроманьйонців з неандертальцями могла і привести до внесення гена рудого кольору волосся у геном сучасної людини.

Спадкові хвороби. Найбільшого розвитку дістав медичний аспект генетики людини, яка оформилася в особливу науку — *медичну генетику*. Ця наука передусім вивчає **спадкові хвороби** — розлади організму, пов'язані з порушеннями генетичного апарату: генів, окремих хромосом або геному.

Генні патології — хвороби, викликані неправильно дією одного гена. Такі захворювання з погляду генетики можна аналізувати як генетичну ознаку й вивчати її спадкування на підставі законів Менделя залежно від того, домінантною чи рецесивною вона є.

Типовим випадком домінантної генної патології є **полідактилія** — наявність на руках або ногах додаткових пальців (мал. 71). Ніяких інших проблем, крім естетичної, полідактилія не несе. Тепер зайві пальці зазвичай видаляють у дитинстві. Раніше ж люди, які народилися із зайвими пальцями, не мали можливості позбутися їх. Шість пальців на руці було й у дружини короля Англії Генріха VIII Анни Болейн.

Прикладом генної патології рецесивного типу спадкування є відома вам **фенілкетонурія** — захворювання, пов'язане з порушенням обміну речовин (*пригадайте матеріал відповідного параграфа*). Частота захворювання на фенілкетонурію становить 1 : 10 000 немовлят європейської раси; частота гетерозигот (носіїв гена) — 80 : 10 000 дітей. У представників інших рас ця хвороба трапляється значно рідше. Причина фенілкетонурії — поломка гена (він перебуває у 12-й хромосомі), який кодує фермент, що відповідає за один з етапів перетворення амінокислоти фенілаланіну.

Якщо домінантні мутації генів досить різноманітні за своєю природою і дією, то рецесивні мутації — це різноманітні точкові мутації, які призводять або до порушень синтезу іРНК, або до синтезу поліпептидного ланцюга з неправильним набором амінокислот. В останньому випадку це може спричинити нездатність такого білка (ферменту) виконувати свою функцію.

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 лемента**. 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 зміненою як кількість Х-хромосом, так і кількість Y-хромосом. Трапляються такі співвідношення статевих хромосом: XO (синдром Шерешевського—Тернера), XXX, XXXX, XXY (синдром Клайнфельтера), XXYY, XYY, XYYY. У тому випадку, якщо в каріотипі



Мал. 71. Так виглядає рентгенівський знімок кисті людини з полідактилією



Мал. 72. Хромосомний набір людини чоловічої статі з двома Y-хромосомами. Поперечні смуги на хромосомах виявляють за допомогою спеціальних барвників. За цією ознакою можна легко встановити належність хромосоми до певної пари.

присутня хоча б одна Y-хромосома, організм розвивається за чоловічим типом. Якщо у каріотипі є тільки X-хромосоми, організм розвивається за жіночим типом.

Синдром Шерешевського—Тернера і синдром Клайнфельтера мають чітко визначений фенотиповий ефект. Крім того, за цих хвороб відбуваються недорозвинення статевих органів і порушення психіки. Саме тому їх легко діагностувати вже на перших роках життя людини.

Інакше виглядає ситуація з патологіями каріотипу, пов'язаними зі збільшенням кількості X-хромосом у жінок і Y-хромосом у чоловіків (мал. 72). Частота таких аномалій досить велика й становить 2 : 1000. Однак діагностують цю патологію далеко не в усіх її носіїв. У жінок збільшення кількості X-хромосом специфічно ніяк не проявляється. Чоловіки, у каріотипах яких присутні зайві Y-хромосоми, також рідко звертаються до фахівців і навіть не знають про свою особливість. Однак з'ясувалася цікава закономірність: кількість носіїв зайвої Y-хромосоми серед ув'язнених істотно перевищує кількість таких людей у середньому по людській популяції. Виявилось, що наявність у каріотипі зайвої Y-хромосоми провокує в чоловіка агресивність. Зовні такі хворі — високі чоловіки з надто довгими руками і лютим виразом обличчя.

За високий зріст та асоціальну поведінку носіїв зайвої Y-хромосоми у середовищі генетиків іноді називають «баскетбольною командою в'язниць».

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 розв'яжуться.

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. Для цього аналізують роль генотипу в розвитку даного захворювання і на підставі аналізу прогнозують ризик народження хворих нащадків. До медико-генетичних заходів відносять також пропаганду генетичних знань серед населення. Це допомагає попередити народження хворих дітей.

Генетика людини — наука про спадковість і мінливість ознак у людини. Вивчення геному людини однозначно довело її еволюційне походження. У генетиці людини неможливо застосувати деякі традиційні генетичні методи, зокрема гібридологічний. На генетичні процеси, що відбуваються у популяціях людей, накладають відбиток і соціальні фактори. Євгеніка — вчення про поліпшення людської природи — традиційно є однією з гарячих точок суспільної думки. 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 доміантним і рецесивним типом спадкування.
4. Що викликає синдроми Клайнфельтера та Шерешевського — Тернера? Які ще патології кількості статевих хромосом ви знаєте?



Як ви вважаєте?

1. Чи є щось доцільне в ідеї селекції людини?
2. Пригадайте історію людства: чи можна навести приклади евгенічного добору?

§ 19. ГЕНЕТИЧНІ ОСНОВИ СЕЛЕКЦІЇ ОРГАНІЗМІВ

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

Що таке селекція. Селекція (від лат. *селекціо* — добір) — наука про виведення нових форм тварин, рослин, грибів і бактерій з цінними для людини властивостями. Ще селекцією називають науку про методи створення нових



а



б



в



г

Мал. 73. Породи великої рогатої худоби: а — холмогорська; б — черно-строката; в — червона степова; г — симентальська відрізняються не тільки за своїми біологічними властивостями, а й за фенотипом.

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 спільні ознаки і властивості й чітко відрізняють особин цієї породи від інших представників виду (мал. 73). Критерієм того, що дана сукупність особин є саме породою, також є передача всіх її ознак майже без змін із покоління в покоління, тобто збереження породи.

У разі схрещування собак, приміром породи боксер, у потомстві будуть цуценята-боксери. Те ж саме спостерігатиметься й при схрещуванні, скажімо, доберманів. Але якщо почати схрещувати боксерів з доберманами, щоб вивести собак, наділених надзвичайними якостями цих двох порід, то через два покоління схрещувань гібридів у собі від цих якостей вже нічого не залишиться.

Тому найважливішим завданням під час виведення породи є не стільки те, щоб знайти особини з унікальними якостями, скільки зберегти потрібні якості, нехай навіть й не такі блискучі, у поколіннях. Цього можна досягти, тільки спираючись на знання того, як у цього виду тварин успадковуються ознаки, або вміло маніпулюючи спадковістю. Цілком очевидно, що й те, й інше вимагає знань з генетики. Саме тому науку про спадковість і мінливість вважають основою селекції.

Завданням селекції рослин є створення і удосконалення сортів, а селекції грибів і бактерій — штамів (від нім. *штам* — основа, стовбур). Характерними рисами сортів і штамів, так само, 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 добіром. Коли людина тільки почала одомашнювати тварин й культивувати рослини, вона використовувала **несвідомий добір**, залишаючи для розмноження най-

більш підходящі, з її погляду, особини. Причому людина не ставила перед собою чіткої мети, яку саме породу або сорт повинна вивести, а тим більше не обирала конкретні шляхи вирішення проблеми. Проте нашим предкам, які жили 5 — 10 тис. років тому, вдалося досягти блискучих результатів — одомашнити майже всі види сучасних свійських тварин (коня, осла, барана, козла, kota, собаку, велику рогату худобу) та окультурити основні зернові види рослин (пшеницю, овес, ячмінь, жито).

Добір, проведений відповідно до поставлених завдань і заснований на знанні генетичних особливостей об'єкта, прийнято називати **методичним добіром**. Саме такий спосіб нині використовують у селекції.

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.

Масовий добір традиційно використовують у селекції зернових культур. Виглядає цей процес таким чином. Спочатку дослідник ставить завдання, наприклад вивести сорт м'якої пшениці (цей вид пшениці містить шість наборів хромосом, на відміну від твердої пшениці, яка є тетраплоїдом), який був би не тільки високопродуктивним, а й стійким до грибкових захворювань. Для селекції вибирають вихідний матеріал. Ним можуть бути, приміром, різні високопродуктивні сорти, які, однак, не є стійкими до патогенних грибків (мал. 74). Кожний із цих сортів висаджують на окремій ділянці й піддають дії **патогенів** (від грец. *патос* — страждання і *генезис*). У результаті на кожній ділянці залишаються поодинокі не уражені рослини. Зерно з цих рослин збирають і наступного року знову висівають. Виростають стійкіші рослини: грибки уражують тільки близько половини особин, які зростають на ділянці. Зерно, одержане від цих рослин, висівають на третій рік. Це покоління виявляється вже достатньо стійким — близько 90 % рослин **резистентні** (від англ. *resistance* — супротив, протидія) до грибкових хвороб. Залишається з'ясувати, який з відібраних у процесі селекції на стійкість до патогенних грибків сортів зберіг високу продуктивність, і продовжити з ним роботу з метою одержання нового сорту рослин. Очевидно, що виведення нового сорту займає не три—п'ять років. Звичайно на це йдуть десятиліття.

Вчення про похідний матеріал для селекції. Праці М. І. Вавилова. Успішність селекційної роботи багато в чому залежить від того, наскільки різноманітний і багатий **генофонд** вихідного матеріалу, котрий є у розпорядженні селекціонера. Очевидно, для того щоб селекція, скажімо, на стійкість до патогенних грибків, виявилася успішною, вихідний матеріал має містити достатню кількість алельних генів, бажано різних локусів, які й забезпечать резистентність до патогенів. Якщо генофонд збіднений і гени, що визначають високу стійкість, відсутні, то селекція виявиться не ефективною.

Завдання створення високостійкого продуктивного сорту можливо вирішити й іншим шляхом — схрестивши продуктивні й стійкі сорти. У деяких гібридних форм можна очікувати поєднання продуктивності зі стійкістю до хвороб. Такі гібридні форми у подальшому варто піддати штучному добору й спробувати одержати сорти, в яких вдало сполучалися б ці дві якості.



Мал. 74. Так виглядають колоски пшениці, уражені грибокком.



Мал. 75. Різні види дикорослої пшениці відрізняються один від одного формою колосся.

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 (мал. 75), 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. XX 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 рослин, що й досі зберігається у Всеросійському інституті рослинництва у Петербурзі. Нині інститут володіє унікальною колекцією, котра налічує більш ніж 200 000 зразків культурних й дикорослих рослин.

Створюючи колекцію вихідного матеріалу для селекції рослин, М. І. Вавилов звернув увагу на те, що у різних країнах сорти того самого виду певним чином відрізняються за своїми ознаками і властивостями. Виходячи з того, у яких регіонах вища різноманітність сортів і форм культурних рослин і де частіше трапляються домінуючі дикі типи, він виділив вісім центрів походження культурних рослин (табл. 16).

Таблиця 16

Центри походження культурних рослин

Центр	Види культурних рослин
Середземно-морський	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, яблуна, гречка, слива, соя, хурма
Центрально-американський	Гарбуз, квасоля, какао, авокадо, махорка, кукурудза, батат, бавовник
Південно-американський	Тютюн, ананас, томат, картопля
Абісинський	Банан, кава, сорго, тверда пшениця

Інбридинг і аутбридинг у селекції рослин і тварин. На відміну від біологічних видів сорти і породи в разі їх схрещування з собі подібними згодом вироджуються. Це означає, що потомки не тільки втрачають породні (сортові) властивості, а й знижують свою життєздатність і репродуктивний потенціал. Якщо у плодових і багатьох декоративних видів рослин цього можна уникнути за рахунок нестатевого розмноження (*пригадайте: сорти яблунь, груш, слив та інших плодових дерев відтворюють щепленням, тюльпанів і лілій — цибулинами, ірисів — кореневищами тощо*), то сорти зернових культур і породи тварин відтворюють тільки статевим шляхом, що й призводить до поступового їх виродження.

Виявляється, що зворотною стороною добору особин з певними ознаками і властивостями в ряді поколінь є вибракування особин з іншими ознаками і властивостями, за якими стоять конкретні гени й генотипові комбінації. У результаті 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* (від англ. *inbreeding: in* — в, усередині, *breeding* — розведення). Більше того, породи або сорти найчастіше беруть початок від окремих особин або батьківських пар, а це означає, що все їх потомство — родичі. Спарювання родинних організмів називається **інбридингом**. Наслідки інбридингу в людини добре відомі. Це підвищення смертності і виродження, пов'язані з тим, що рецесивні летальні та напівлетальні алелі переходять у гомозиготний стан. Подібні негативні результати спостерігаються й у разі близькоспоріднених схрещувань у рослин і тварин: зменшується врожайність рослинних культур, тварини дрібнішають, виникають різноманітні аномалії розвитку та каліцтва.

Щоб уникнути виродження, потрібно:

- *по-перше*, постійно вживати заходи щодо підтримання породи або сорту: для схрещувань підбирати найбільш вдалі батьківські пари, які містили б кращі породні (сортові) якості;
- *по-друге*, час від часу «доливати» у породу або сорт «свіжу кров» (*пригадайте, чому виник такий вираз*), тобто проводити схрещування з особинами близького сорту (породи) або тими, що мають схожі властивості. Ці неспоріднені схрещування прийнято називати *аутбредними* (від англ. *outbreeding: out* — поза й *breeding*) схрещуваннями.

Отже, завданнями селекціонерів є не лише виведення нових сортів і порід, а й підтримання вже створених, а в критичних ситуаціях — їх відновлення. Цим займаються спеціальні наукові центри та селекційні станції.

Гібридизація, гетерозис і поліплоїдія. 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 генофонди й одержують різноманітніший вихідний матеріал для наступної селекції. По-друге, під час гібридизації часто виникає ефект гібридної сили, або **гетерозис** (від грец. *heteroiosis* — зміна, перетворення). Це означає, що **гібридне потомство** виявляється набагато життєздатнішим, ніж батьківські форми (мал. 76), в нього вищі продуктивність, плідність і стійкість до хвороб. Гетерозисні гібриди — не сорти, оскільки у другому гібрид-



Мал. 76. Гетерозисна кукурудза (у центрі) та вихідні батьківські форми (по боках).



Мал. 77. Диплоїдна дика (праворуч) і поліплоїдна культурна (ліворуч) форми моркви.

ному поколінні нащадки виявляються вже набагато менш життєздатними, ніж навіть вихідні батьківські форми.

Чим викликаний гетерозис? Вважають, що в разі схрещування генетично віддалених форм, у гомологічних локусах яких зосереджені різні алелі, в потомства утворюються наддомінантні гетерозиготи (*пригадайте, що це за явище — наддомінування*). Крім того, за гетерозиготних комбінацій пригнічується негативний ефект від напівлетальних та інших рецесивних генів, носіями яких є всі організми. Однак у другому поколінні гетерозиготні комбінації руйнуються. Більше того, оскільки генетичні апарати батьківських форм відрізняються, під час кон'югації хромосом у метафазі-1 мейозу відбувається *нерівний кросинговер*, наслідком якого стають численні непомітні при цитологічному аналізі порушення хромосом. У результаті гібриди другого покоління виявляються ще й носіями багатьох додаткових мутацій, яких немає у батьківських особин.

У сучасній селекції ефект гетерозису широко використовується не тільки для виведення високопродуктивних гібридів рослин (*пригадайте гібридні помідори та огірки*), а й навіть тварин, зокрема у птахівництві. Саме гетерозис є генетичною основою одержання м'ясних птахів — *бройлерів* (від англ. *broil* — смажити на вогні), 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.

У селекції тварин поліплоїдію не використовують. Оскільки поліплоїдні особини у птахів і ссавців, які є головними її об'єктами, нежиттєздатні.

Вигода поліплоїдії полягає у тому, що в одному геномі можна створити кілька копій структурних генів і в такий спосіб підвищити дію генів, що визначають синтез цінних: білків (у пшениці), полісахаридів (крохмалю у картоплі), олії (у соняшника). Крім того, великий за розміром генетичний апарат поліплоїдів формує велике ядро, звідси й більші за розмірами клітини й розміри самої рослини та її плодів (мал. 77).

Поліплоїдію також використовують для подолання стерильності віддалених гібридів.

Перший досвід щодо цього набув відомий російський генетик *Георгій Дмитрович Карпеченко* (1899—1941), який схрещував капусту і редьку. Учений хотів одержати рослину з корисними для людини ознаками капусти і редьки. Диплоїдні гібриди з набором $2n = 18$ виявилися стерильними. А тетраплоїдні гібриди з набором $2n = 36$ хоча й дали нащадків, проте не виправдали очікування селекціонера. В них не було ані соковитих листків, як у капусти, ані смачного коренеплоду, як у редьки.

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 будь-якого селекційного процесу?
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?



Як ви вважаєте?

1. Чи є межа корисних ознак рослини, наприклад, вмісту олії у насінні сояшнику, підвищуваних за допомогою селекції? Відповідь обґрунтуйте.
2. Чому під час кон'югації хромосомних наборів, одержаних від різних батьківських видів, спостерігається нерівний кросинговер?

§ 20. ОСНОВНІ НАПРЯМИ СУЧАСНОЇ БІОТЕХНОЛОГІЇ. ТРАНСГЕННІ ТА ХИМЕРНІ ОРГАНІЗМИ

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

Біотехнологія і людина. За визнанням багатьох авторитетних учених усього світу, ХХІ ст. буде століттям біотехнології та генетики. Однак не слід думати, що біотехнологія — дітище лише сучасної науки.

Історія взаємин людини і природи — це споконвічна історія спроб людини змінити геноми рослин і тварин у потрібний їй бік. Навіть тоді, коли людина не мала щонайменшого поняття про існування спадкових факторів, інтуїтивно шляхом гібридизації та селекції організмів з потрібними властивостями



Мал. 78. У лабораторії, де проводять досліді з генної інженерії.

вона змінювала спадковість свійських тварин і культурних рослин.

Усі сучасні сорти фруктів, овочів, злаків, ягід мають змінені геноми, тобто не ті геноми, які мають їх дикі предки, якщо вони вже вимерли. (*Пригадайте: на Землі вже немає диких коней — тарпанів і предків наших корів і биків — турів.*) Ви, напевно, пам'ятаєте, що всі сучасні сорти рослин, що їх люди використовують в їжу, — поліплоїди. Уже кілька століть тому люди почали застосовувати в господарстві міжвидові гібриди тварин, наприклад мулів.

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. В першій половині ХХ ст. з'явилися методи, завдяки яким стало можливо штучно одержувати велику кількість випадкових мутацій (наприклад, за допомогою опромінення радіацією або дії хімічних мутагенів), щоб потім відбирати з мутантів організми з найбільш цінними властивостями. Сучасні генетичні технології пішли ще далі. Вони дають змогу одержати бажаний результат набагато швидше й при цьому уникнути безлічі проміжних і побічних форм, оскільки сучасна наука й технологія здатні змінювати геном цілеспрямовано. Це вдається завдяки генно-інженерним технологіям (мал. 78), за допомогою яких можна взяти певні структурні гени з геному одного виду і ввести їх у генетичний апарат іншого виду, викликавши таким чином у цьому організмі синтез потрібного людині білка.

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.

Термін **біотехнологія** у 1917 р. запропонував угорський інженер К. Ерекі, коли описував процес виробництва свинини.

Генна інженерія і генетично модифіковані організми. Одним з найбільш перспективних напрямів біотехнології вважають **генну інженерію** — маніпуляції з генетичним апаратом і певними генами (мал. 79), 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** (від лат. *транс* — через і грец. *генос*) — 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 здійснити давню мрію селекціонерів: додати організму такі ознаки, які не можна перенести шляхом схрещування з близькоспорідними видами.

Генна інженерія народилася в 1972 р. у Стенфордському університеті в США, коли Пол Берг уперше об'єднав у пробірці фрагменти ДНК фага лямбда, кишкової палички і мавпячого вірусу. Отриману рекомбінантну ДНК було введено у бактерію, що стала першим трансгенним організмом.

За допомогою методів генної інженерії стало можливо створювати організми з новими, раніше не властивими їм якостями. Наприклад, відомо, що мільйони хворих на цукровий діабет потребують щоденних ін'єкцій інсуліну. *(Пам'ятаєте: інсулін — відповідальний за обмін цукру в організмі гормон білкової природи, який продукує підшлункова залоза.)* До того, як у процес виробництва інсуліну втрутилася генна інженерія, гормон одержували з підшлункових залоз свиней, великої рогатої худоби і китів. Свиначий інсулін відрізняється від людського однією амінокислотою, інсулін великої рогатої худоби — трьома амінокислотами, а інсулін китів — ще більшою кількістю амінокислотних заміщень. Тому зрозуміло, що найкращий інсулін для людини — людський. Але як його одержати?

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.

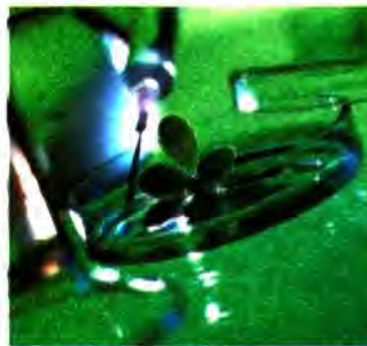
Не варто думати, що одержання генетично модифікованих організмів — прерогатива нашого часу. Перші препарати людського інсуліну, отримані з генетично модифікованих бактерій надійшли у продаж у 70-ті роки ХХ ст. й відтоді (уже близько 40 років) активно використовуються в усьому світі.

Використовуючи трансгенні бактерії, дешево, швидко й у великій кількості одержують інтерферон, імуноглобуліни, різні гормони, незамінні амінокислоти.

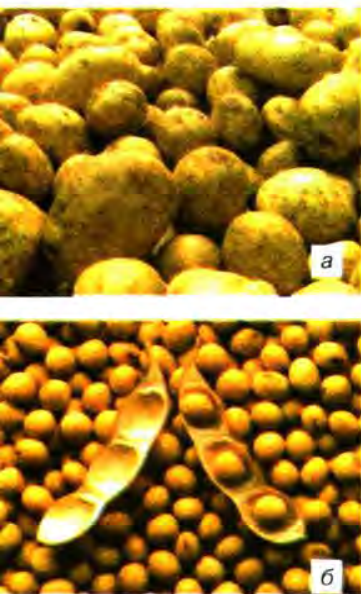
Генетично модифіковані рослини теж можуть виробляти лікарські речовини. Але цей напрям генної інженерії не такий перспективний. Більшість генних модифікацій рослин спрямована на розвиток стійкості до сільсько-господарських шкідників або вірусів, виживання в разі обробки полів гербіцидами, підвищення смакових і технічних якостей (мал. 80).

Уперше трансгенні рослини виростили у 1982 р. вчені Інституту рослинництва в Кельні й американської компанії «Монсанто». Відтоді тільки в цій компанії одержано понад 45 тис. ліній трансгенних рослин, у тому числі: яблуні, сливи, виноград, томати, капуста, баклажани, огірки, кукурудза, пшениця, соя, рис, жито, тютюн тощо.

Звичайно, поліпшення якості харчової продукції добиваються не тільки за допомогою генетичних модифікацій, а й іншими, традиційними спосо-



Мал. 79. Рослина у чашці Петрі під час лабораторних маніпуляцій.



Мал. 80. Трансгенну картоплю (а) та сою (б) зовні не відрізнити від звичайних сортів.

розщеплювати її у відповідних ділянках. Відомо понад 500 видів рестриктаз, і кожна специфічно розщеплює ДНК — ріже її, як ножиці, у конкретному місці, а потім вирізує необхідні фрагменти. Частини її розриви ниток ДНК склеюють за допомогою іншого ферменту — лігази (від лат. *ligare* — з'єднати, склеїти).

Таким чином, використовуючи «ножиці»-рестриктази і «клей»-лігазу, з однієї ДНК вирізують, а в іншу ДНК вклеюють необхідні гени. Як правило, для перенесення генів використовують віруси, фаги або плазміди, оскільки вони завжди мали здатність атакувати клітини, проникати усередину і вбудовувати свою генетичну інформацію в клітинну ДНК. Віруси, фаги і плазміди, які використовують для перенесення генів, називають **векторами перенесення генетичної інформації**.

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 житися 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.

Чому застосування трансгенних організмів викликає певні застереження. Генетичні модифікації бактерій, рослин і тварин мають величезне

бами. Наприклад, вирощують рослини, застосовуючи велику кількість хімічних добрив, рослинних гормонів, обробляють плоди спеціальними речовинами, які уможливають їх тривале зберігання. У продукти додають хімічні речовини: консерванти, ароматизатори, покращувачі смаку. Генетичний склад вихідного організму при цьому не змінюється, і до генетично модифікованих організмів подібні методи поліпшення якості продукції не мають жодного стосунку.

Далекі від біології люди часто сприймають слово «модифікований» як неодмінну вказівку на те, що продукт одержаний методом генної інженерії. Наприклад, так трактують термін «модифікований крохмаль». Нагадаємо: крохмаль — це хімічна речовина, вуглевод. Модифікація крохмалю — це хімічний процес поділу довгої молекули крохмалю на коротші відрізки. Одержана внаслідок цього суміш полісахаридів має високу здатність утримувати вологу й застосовується як згущувач. Модифікований крохмаль не має ані найменшого відношення до генетично модифікованих організмів, оскільки не є організмом і не має генів.

Яким чином одержують генетично модифіковані організми. Виглядає ця процедура таким чином

(мал. 81). Найчастіше у процесі створення генетично модифікованого організму і конструювання рекомбінантної ДНК використовують особливі ферменти — рестриктази (*про це також йшлося вище*), здатні розпізнавати чужорідну ДНК, що проникає в організм, і

розщеплювати її у відповідних ділянках. Відомо понад 500 видів рестриктаз, і кожна специфічно розщеплює ДНК — ріже її, як ножиці, у конкретному місці, а потім вирізує необхідні фрагменти. Частини її розриви ниток ДНК склеюють за допомогою іншого ферменту — лігази (від лат. *ligare* — з'єднати, склеїти).

Таким чином, використовуючи «ножиці»-рестриктази і «клей»-лігазу, з однієї ДНК вирізують, а в іншу ДНК вклеюють необхідні гени. Як правило, для перенесення генів використовують віруси, фаги або плазміди, оскільки вони завжди мали здатність атакувати клітини, проникати усередину і вбудовувати свою генетичну інформацію в клітинну ДНК. Віруси, фаги і плазміди, які використовують для перенесення генів, називають **векторами перенесення генетичної інформації**.

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 житися 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.

Чому застосування трансгенних організмів викликає певні застереження. Генетичні модифікації бактерій, рослин і тварин мають величезне

значення для всіх сфер людського життя від сільського господарства до виробництва біопалива й охорони здоров'я. Однак існують проблеми безпеки, які не варто залишати поза увагою, впроваджуючи нові сорти генетично модифікованих організмів. Наприклад, «пересадження» рослинам гена стійкості до гербіцидів може спровокувати те, що поле, засаджене такими рослинами, почнуть обприскувати більшими дозами цих гербіцидів, ніж потрібно за технологіями. Внаслідок цього частина отрути може потрапити у воду, на сусідні лани і навіть в їжу. Не припустимі генетичні модифікації, що допоможуть рослинам синтезувати небезпечні для людини токсини.

Крім того, в результаті генетичних модифікацій у рослинах починають синтезуватися невласливі їм білки. Це може викликати алергії. Саме з такою небезпекою пов'язана необхідність маркування на вміст у їжі ГМО.

Однак слід пам'ятати, що шкода, яку можуть заподіяти нові генетично модифіковані сорти — це найчастіше шкода опосередкована. Страхи, що трансгени можуть мігрувати з генетично модифікованих організмів і вбудовуватися у геном людини, безпідставні.

Усі трансгенні сорти рослин перед їх широким застосуванням проходять ретельну перевірку на безпечність для людини і навколишнього середовища. Саме це зумовлює надзвичайно високу вартість розробки й висновку про випуск на ринок нових трансгенних рослин-продуктів (від 50 до 200 млн доларів). Як не парадоксально, але трансгенні рослини генетично набагато більш вивчені, ніж сорти, одержані методами звичайної селекції.

Генна терапія. Донедавна діагноз «спадкове захворювання» був вироком для хворого: генетичні хвороби не лікували, полегшуючи тільки симптоми захворювання. Прикладом такого лікування може бути терапія фенілкетонурії. Не усуваючи причини хвороби, тобто дефекту генів, коригують стан хворих за допомогою дієти.

Одним з новітніх напрямів сучасної медичної генетики є **генна терапія (генотерапія)** — сукупність методів генної інженерії і медицини, спрямованих на лікування патологій генетичного апарату.



Мал. 81. Так виглядає послідовність операцій під час отримання генетично модифікованого організму.



Мал. 82. Такі химерні тварини — лише фантазія митця.



Мал. 83. Строкаті кімнатні фіалки — справжні химерні організми, оскільки складаються з генетично різних клітин.

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.

Сама ідея генної терапії виникла після відкриття вірусів, які викликають розвиток пухлин у людини. Ці віруси мають здатність вбудовуватися у генетичний апарат людини і залишатися там протягом життя клітини.

У генотерапії використовують віруси, які в результаті генно-інженерних операцій втратили здатність утворювати пухлини, але несуть у собі вбудовані гени — такі, як уражені мутаціями у хворого.

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.

Перші спроби застосування генної терапії у ліванні цього захворювання належать до 1990 року. В 1993 р. уперше успішно проведена генна терапія хворого на важкий комбінований імунodefіцит. Після лікування білі кров'яні клітини виконували свої функції протягом чотирьох років, тобто чотири роки працював імунітет. Після цього знадобилося повторне лікування. У наші дні кожна третя дитина у світі, що страждає важким комбінованим імунodefіцитом, лікується за допомогою генної терапії.

Сьогодні у світі апробовано й затверджено вже близько 200 генотерапевтичних протоколів лікування.

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.

У давньогрецькому міфі Химера — істота з лев'ячою головою, козячим тулубом і хвостом дракона. Звичайно, такого монстра породила фантазія автора міфу, однак з його легкої руки у біології прижився термін **химерний організм**, який застосовують до організмів, що складаються з генетично різнорідних клітин (мал. 82, 83). 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 шишшини (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 тварин обробляють спеціальними вірусними препаратами, добиваючись злиття їх ядер.

Ще наприкінці 70-х рр. минулого століття угорські дослідники повідомили про одержані клітини-гібриди хом'яка і курки, група радянських учених одержала тканинні гібриди хом'яка і лисиці, кілька американських повідомлень були присвячені гібридним клітинам людини й миші.

Навіщо ж потрібні химери? Наприклад, для картування генів. Крім того, химерні організми використовують з метою вивчення багатьох клітинних процесів, особливо дослідження генетичного апарату цих клітин. Саме вони допомагають вивчати генетичні закономірності сумісності тканин при трансплантації органів. Клітинна інженерія важлива і для генетиків-онкологів, які вивчають причини виникнення і механізм розвитку ракових пухлин.

Біотехнологія — це методологія використання біологічних об'єктів для вирішення технологічних завдань. Сучасна біотехнологія дає змогу втручатися у генетичний апарат і конструювати нові комбінації генів. Так одержують генетично модифіковані і трансгенні організми. Генетичні модифікації роблять для того, щоб додати організмам корисні властивості. Трансгенні організми використовують у фармакології, сільському господарстві, промисловості. 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, а не рекомбінантні ДНК.

Химерний організм — це організм, що складається з генетично різно-рідних клітин.



Перевірте себе

1. Чим займається біотехнологія?
2. Що таке генетично модифікований організм? Наведіть приклади таких організмів.
3. Як здійснюється перенесення генів під час створення трансгенних організмів?
4. Що таке генна терапія? У чому її відмінність від медикаментозної терапії?
5. Що сучасна біологічна наука називає химерами? Чим відрізняються химерні організми від трансгенних?



Як ви вважаєте ?

1. Проаналізуйте страхи, пов'язані з впровадженням генетично модифікованих організмів. Які з них безпідставні, а які — реальні?
2. Запропонуйте свої варіанти генетичних модифікацій і трансгенних організмів.

Тестові завдання до теми 7

1. Укажіть, яка речовина синтезується в ядерцях:
 - а) гістони; б) і РНК; в) рРНК; г) тРНК.
2. Укажіть, як називаються ділянки, що вирізаються під час дозрівання іРНК:
 - а) екзони; б) інтрони; в) траспозони; г) кластери.

РОЗДІЛ III. Організменний рівень життя

3. Укажіть приблизну кількість структурних генів у геномі людини:
а) 1—5 тис.; б) 20—25 тис.; в) 100 тис.; г) 1 млн.
4. Укажіть, яку ДНК прийнято називати сателітною:
а) яка має унікальні послідовності нуклеотидів; б) яка кодує кластери генів; в) яка має послідовності, що повторюються мільйони разів; г) що знаходиться на прикінцевих ділянках хромосом.
5. Укажіть, яка із зазначених ознак людини є полігенною:
а) колір очей; б) кучерявість; в) схильність до раннього облісіння; г) стійкість до інфекцій.
6. Укажіть, що в генетиці називають паралельною мінливістю:
а) гомологічні ряди мутацій; б) зміни в кластерах генів, розташованих на певних ділянках хромосом; в) одночасні зміни генів, що знаходяться на гомологічних ділянках гомологічних хромосом; г) модифікаційну мінливість, що має груповий прояв.
7. Укажіть, який із вчених сформулював положення про гомологічні ряди спадкової мінливості:
а) Карпеченко; б) Вавілов; в) Шмальгаузен; г) Вернадський.
8. Укажіть, у яких органелах тварин міститься цитоплазматична ДНК:
а) лізосомах; б) пластидах і мітохондріях; в) мітохондріях; г) ендоплазматичному ретикулюмі.
9. Укажіть, який генетичний метод неможливо застосувати під час вивчення генетики людини:
а) гібридологічний; б) цитогенетичний; в) складання родоводу; г) молекулярно-генетичний.
10. Укажіть, у чому полягає ефект гетерозису:
а) у різкому підвищенні життєвої сили у гібридів першого покоління; б) у підвищенні життєздатності у гібридів усіх поколінь; в) у зниженні життєздатності гібридів; г) у стерильності гібридів.
11. Укажіть, як називають схрещування в собі близькоспоріднених особин:
а) аутбридингом; б) методичним добором; в) інбридингом; г) штучним добором.
12. Укажіть, які організми є генетично модифікованими:
а) поліплоїдні; б) мутанти; в) у геном яких штучно підсажені чужорідні гени; г) усі три групи.
13. Установіть відповідність між поняттями та їх визначеннями:

структурний ген	гомологічна ділянка гомологічної хромосоми
інтрон	ділянка, що слугує матрицею для трансляції
екзон	ділянка на ДНК, що кодує послідовність РНК
сателітна ДНК	ділянка ДНК, яка у процесі дозрівання іРНК вирізається
	високочастотний повтор нуклеотидних послідовностей

14. Вкажіть відповідність між синдромом та типом хромосомної чи геномної мутації

синдром котячого лементу	транслокація 21-ої хромосоми
синдром Дауна	поломка плеча 5-ої хромосоми
синдром Шерешевського—Тернера	поломка Y-хромосоми
синдром Клайнфельтера	X0
	XXY

15. Установіть послідовність збільшення розміру геному у зазначених видів організмів: людина; протоптерус; дрозофіла; кишкова паличка.

ТЕМА 8. ІНДИВІДУАЛЬНИЙ РОЗВИТОК ОРГАНІЗМІВ



§ 21. ЯК ВІДБУВАЄТЬСЯ ЗАПЛІДНЕННЯ

Терміни і поняття: гаметангій; оогоній; 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 (*пригадайте, яка це форма статевого процесу характерна для одноклітинних істот*). 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 (*пригадайте, чи відбувається статевий процес у партеногенетичних організмів*), а також деяким одноклітинним, в яких статевий процес відбувається у вигляді копуляції (*пригадайте, у яких видів найпростіших спостерігається цей процес*).



Запліднення у нижчих рослин. Статевий процес у рослинному світі дуже різноманітний і часто дуже складний, та завжди зводиться до злиття чоловічої і жіночої статевих клітин. Процес копуляції властивий усім вищим рослинам (за винятком партеногенетичних видів), деяким одноклітинним і всім багатоклітинним водоростям. У багатоклітинних водоростей гамети утворюються у статевих органах, які прийнято називати **гаметангіями** (від грец. *гамете* і *ангеніон* — судина). В одноклітинних організмів, скажімо, у водорості *хламідомонади*, не можуть утворюватися справжні статеві органи (*подумайте чому*). Тому вона сама стає нібито гаметангієм. При цьому клітина втрачає джгутики і в ній відбувається ряд послідовних мітозів, які приводять до утворення від двох до восьми джгутикових гамет (див. мал. 6). Зовні вони однакові, проте за фізіологічними властивостями поділяються на дві групи. До однієї групи входять гамети, які прийнято називати *гамети «-»*, до другої — гамети, які називають *гамети «+»*. Вони виходять

з материнської клітини і копулюють одна з одною. Зливатися можуть тільки клітини з протилежними властивостями. У результаті копуляції утворюється зигота без джгутиків, у якій відбувається мейоз, наслідком якого є поява чотирьох нових хламідомонад (*пригадайте, як називають тип мейозу, що протікає в одноклітинних організмів, і чим він відрізняється від мейозу багатоклітинних*).

У складніше організованих багатоклітинних водоростей гамети утворюються у спеціальних клітинах, яких уже можна вважати статевими органами. Великі нерухливі, позбавлені джгутиків гамети — жіночі. Вони утворюються у жіночих органах **оогоніях** (від грец. *оон* і *гоун* — потомок). Дрібні рухливі гамети — чоловічі. Вони розвиваються у чоловічих статевих органах — **антеридіях** (від грец. *антерос* — квітучий). Зазвичай запліднення у водоростей відбувається у воді, але в деяких видів, наприклад у *вольвоксу*, яйцеклітина залишається в оогонії, де й запліднюється чоловічою гаметою.

Запліднення у вищих рослин. У всіх вищих рослин гамети чітко відрізняються за зовнішнім виглядом й поділяються на чоловічі й жіночі. Утворюються вони в гаметангіях, які у вищих рослин, на відміну від водоростей, багатоклітинні. Чоловічими статевими органами, так само, як і у водоростей, є антеридії. В антеридіях мохоподібних і папоротеподібних утворюється безліч сперматозоїдів. Як і сперматозоїди тварин, вони мають джгутики і рухаються. У насінних рослин чоловічі гамети нерухливі, розвиваються в пилкових зернах. Їх, як ви пам'ятаєте, називають сперміями. Жіночі статеві органи вищих рослин — **архегонії** (від грец. *архе* — початок і *гоун*). У них формується тільки одна яйцеклітина. Архегонії характерні для нижчих спорових рослин. Вони ще є в голонасінних, але в покритонасінних повністю редувані. Тому в останніх розвиток яйцеклітини відбувається в зародковому мішку.

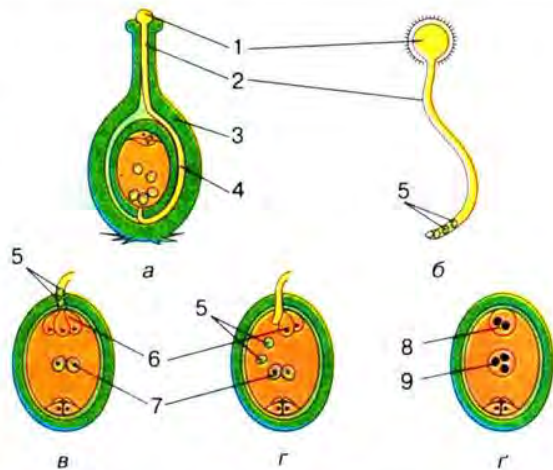
Запліднення у мохоподібних відбувається у воді: сперматозоїди, які вийшли з антеридіїв, підпливають до архегоніїв, що відкрилися, і там зливаються з яйцеклітиною, даючи початок спорофіту.

У папоротеподібних статевий процес проходить на заростках (гаметофітах) у водному середовищі. Для одних видів характерні лише двостатеві заростки, для інших — або жіночі, або чоловічі. У насінних рослин вони тільки двостатеві.

Запліднення в насінних рослин відбувається завдяки **запиленню** — перенесенню пилкових зерен у пилкову камеру сім'язачатка (у голонасінних) або на рильце маточки (у покритонасінних). Нерухливі спермії покритонасінних дістаються яйцеклітини, що перебуває всередині зародкового мішка, за допомогою пилкової трубки, яка являє собою зв'язку цитоплазми чоловічих заростків.

У квіткових рослин пилкова трубка проростає між клітинами маточки і входить у порожнину зав'язі, врос-таючи в зародковий мішок (мал. 84). З пилкової трубки виходять два спермії. Один з них зливається з яйцеклітиною, утворюючи диплоїдну зиготу, другий — з центральною диплоїдною клітиною зародкового мішка, яка в результаті стає три-пloidною. Із зиготи розвивається зародок, а з центральної клітини — **ендосперм** (від грец. *ендон* — усе-редині і *сперматос*) — поживна речовина, якою живиться зародок у ході свого розвитку. Зародок і ендосперм разом утворюють **насінину**.

Таким чином, запліднення у квіт-кових рослин — це досить своєрідний процес, який дістав назву **подвій-ного запліднення**. Такий тип стате-вого процесу не трапляється в жод-ній іншій групі живих організмів. Його вперше описав у 1898 р. професор Київського університету *Сергій Гаврилович Навашин* (1857—1930).

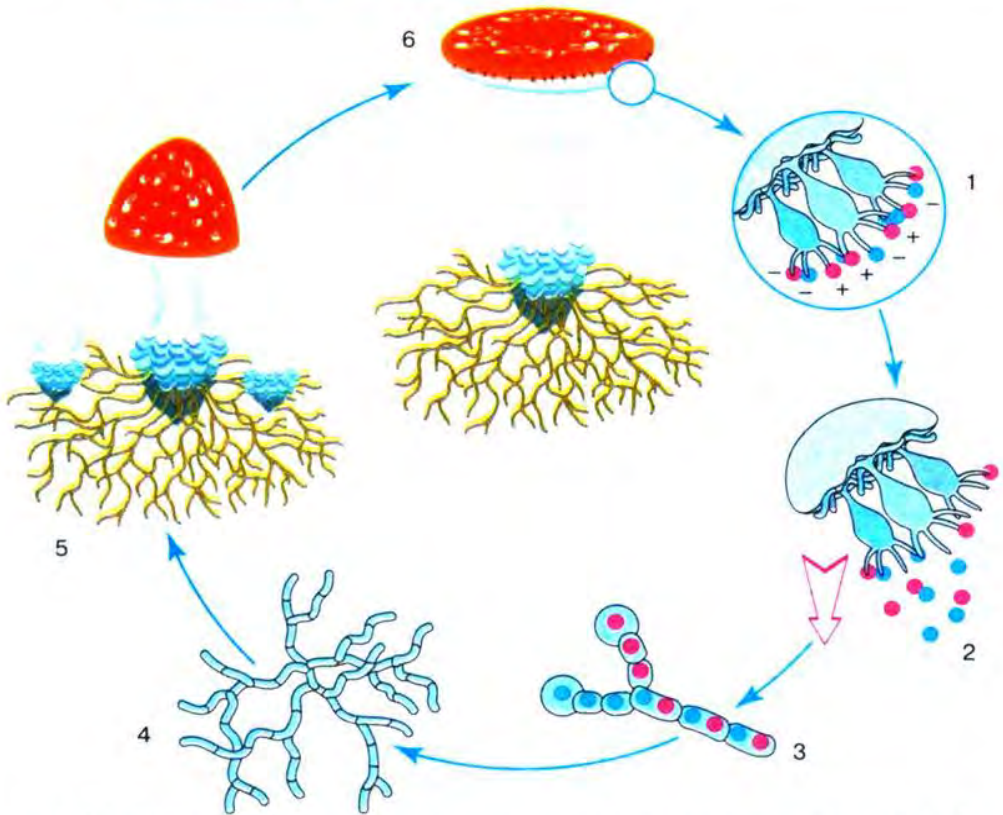


Мал. 84. Подвійне запліднення у квіткових рослин: *а* — поздовжній розріз маточки; *б* — проростання пилкового зерна; *в* — проникнення пилкової трубки в зародковий мішок; *г* — проникнення двох спермій у зародковий мішок; *г'* — зародковий мішок після запліднення: 1 — проростає пилкове зерно; 2 — пилкова трубка; 3 — зав'язь; 4 — зрілий зародковий мішок; 5 — спермії; 6 — яйцеклітина; 7 — полярні ядра, що утворюють полярне тіло; 8 — зигота; 9 — трипloidне ядро ендосперму.

Запліднення у грибів. Способи запліднення у грибів, як у ніякій іншій групі живих організмів, дуже різноманітні. Для кожної великої системати-чної групи грибів характерні свої особливості статевого процесу. Це може бути і копуляція невеликих статевих клітин, і злиття цілих статевих органів, і навіть міцеліїв (*по суті, цілих організмів*).

Ось як виглядає статевий процес у найбільш високоорганізованих грибів — *базидіоміцетів*, до яких відносять більшість шапкових грибів (мал. 85). Спочатку зі спор розвиваються гаплоїдні короткоживучі «+» і «-» міцелії. Потім протилежні за знаками міцелії зливаються один з одним, утворюючи довгоживучий диплоїдний міцелій. З нього формуються плодові тіла, які знову продукують спори. При цьому ядра в диплоїдних міцеліях не зливаються, а просто зближуються один з одним (*пригадайте, як побудовані тіло і клітини грибів*).

Запліднення у тварин. Запліднення у тварин відбувається за єдиним планом і являє собою злиття яйцеклітини і сперматозоїда. При цьому вне-сок сперматозоїда в майбутню зиготу — тільки його генетичний матеріал (гаплоїдний набір хромосом), який міститься в ядрі. У момент зіткнення сперматозоїда з яйцеклітиною передня частина сперматозоїда перетворю-



Мал. 85. Таким чином відбувається запліднення в життєвому циклі шапкових грибів: 1 — дозрівання спор; 2 — вихід спор; 3 — злиття двох короткоживучих гаплоїдних міцеліїв у диплоїдний, клітини якого складаються з двох ядер; 4 — диплоїдний міцелій; 5 — молоде плодове тіло; 6 — зріле плодове тіло.

ється 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. Відразу ж відбувається перебудова цитоплазми. Тільки після цього спадковий матеріал сперматозоїда, що потрапив у яйцеклітину, поєднується з генетичним матеріалом яйцеклітини. Таким чином утворюється зигота.

Місце проникнення сперматозоїда в яйцеклітину може згодом визначити розташування органів майбутнього організму. Відомо, що в земноводних та частина яйцеклітини, у яку входить сперматозоїд, у ході розвитку перетворюється у передню частину тіла.

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 чоловіча, гамети зливаються і дають початок зиготі — першій

клітинні 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. Як відбувається цей процес у одноклітинних організмів?
3. У чому полягає сутність процесу подвійного запилення?
4. Яким чином сперматозоїд проникає в яйцеклітину тварини?



Як ви вважаєте?

1. Чому статевий процес так і не виник у амеб?
2. У процесі копуляції грибів з двома ядрами клітин утворюються двоядерні. Чи можна цей процес називати заплідненням?

§ 22. ІНДИВІДУАЛЬНИЙ РОЗВИТОК, ЙОГО ЕТАПИ. ЕМБРІОНАЛЬНИЙ РОЗВИТОК

Терміни і поняття: онтогенез (індивідуальний розвиток); біологія розвитку; диференціальна активність генів; ембріональний розвиток (ембріогенез); постембріональний розвиток; бластомери; морула; бластула, гастрουла; зародкові листки.

Поняття онтогенезу. Кожний організм, незалежно від того, одноклітинний він чи багатоклітинний, до якого царства живого належить, протягом усього життя проходить **індивідуальний розвиток**, або **онтогенез** (від грец. *онтос* — істота і *генезіс*). Ця частина біології, що вивчає онтогенез, називають **біологією 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 (*пригадайте індивідуальний розвиток метелика*).

В одноклітинних організмів початком онтогенезу вважають момент відділення від материнської або сестринської клітини. Триває він до наступного поділу клітини або смерті. При цьому зовні онтогенез зазвичай проявляється лише як незначне збільшення клітини у розмірах, хоч насправді за цим стоять різні періоди життя клітини (*пригадайте, що собою являє інтерфаза*).

Кожний вид організмів має свою програму онтогенезу, що передбачає не тільки набір і послідовність стадій розвитку, а й тривалість кожної з них. При цьому онтогенезу будь-якої особини притаманні індивідуальні особливості, які, однак, не виходять за межі видових (*пригадайте, що таке індивідуаль-*



Мал. 86. Паросток квіткової рослини з сім'ядольними листками: шлях від насінини-«ембріона» до малесенької рослинки.

на мінливість і що таке норма реакції), а ті, у свою чергу, підпорядковуються закономірностям онтогенезу на рівнях роду, родини, ряду і, навіть, класу (пригадайте особливості індивідуального розвитку представників кожного з класів хребетних тварин).

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.

Механізм реалізації спадкової інформації полягає насамперед у **диференціальній активності генів**. Це означає, що у різні періоди розвитку у різних тканинах багатоклітинного організму актив-

ні ті або інші гени, на нуклеотидних послідовностях яких відбувається синтез певних іРНК. У результаті цього синтезуються конкретні структурні білки й ферменти, які в кінцевому підсумку й визначають особливості функціонування і поведінки клітин на певних етапах розвитку, особливості їх метаболізму.

У тварин і квіткових рослин онтогенез поділяють на два періоди. **Ембріональний розвиток**, або **ембріогенез** (від грец. *ембріон* — зародок і *генезіс*) триває від утворення зиготи до народження або виходу з яйця. **Постембріональний** (від грец. *пост* — після й *ембріон*) **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.



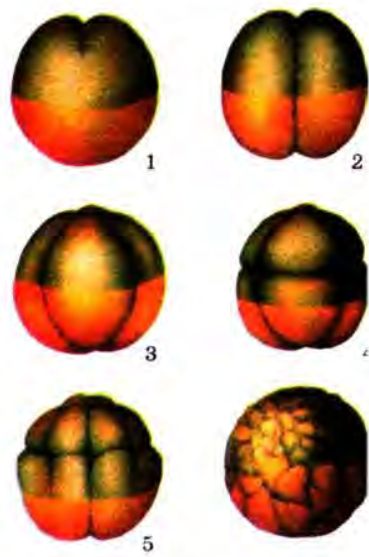
Ембріогенез квіткових рослин — це розвиток зародка в насінині. На ранніх етапах він протікає однаково як у дводольних, так і однодольних рослин (мал. 86). Процес розвитку починається з того, що розташована у насінному зачатку зигота витягається й ділиться впоперек. Одна з клітин утворює так званий підвісок. За своїм функціональним призначенням він нагадує плаценту ссавців. Підвісок виконує трофічну функцію, забезпечуючи зв'язок зародка з ендоспермом. Друга клітина багаторазово ділиться шляхом мітозу й зрештою утворює зародок. У ньому вже закладені основні структури майбутньої рослини, серед яких: точка росту пагона; **гіпокотиль** (від грец. *гіпо* — знизу і *котіле* — чаша) — нижня частина стебла зародка

рослини, що має ознаки кореня; сім'ядолі; зародковий корінець. Усі частини зародка складаються з клітин, здатних до поділу (*пригадайте, які тканини є в рослин і клітини яких з них здатні до поділу*). Зародок до проростання перебуває у стані спокою. У вологому середовищі розпочинається процес росту, водночас з яким відбувається розвиток органів.

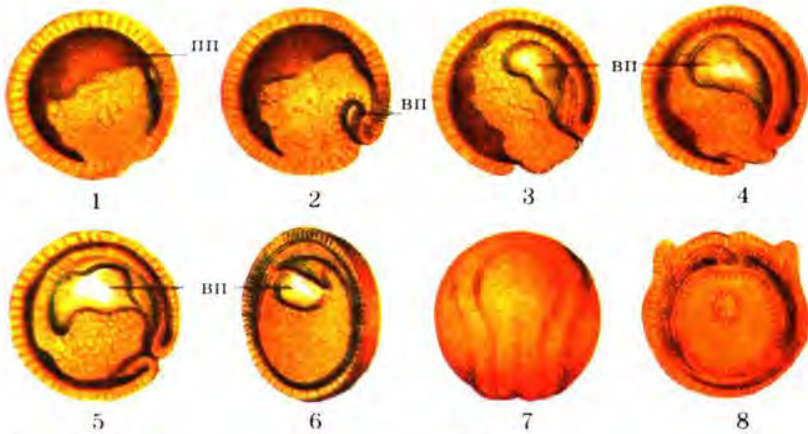
Процес ембріонального розвитку багатоклітинних тварин включає три основних етапи: дроблення, гастрюляцію, і первинний органогенез. Розпочинається ембріогенез з моменту утворення зиготи (*зверніть увагу: в партеногенетичних тварин відбувається не запліднення, а активізація яйцеклітини до поділу*).

Розглянемо стадії ембріонального розвитку на прикладі жаби озерної. Вже через кілька годин (у деяких видів навіть через кілька хвилин) після проникнення сперматозоїда в яйцеклітину розпочинається перший етап ембріогенезу — **дроблення**, що являє собою ряд послідовних мітотичних поділів зиготи (мал. 87). При цьому з кожним поділом утворюються дедалі дрібніші клітини, які прийнято називати **бластомерами** (від грец. *блaстoс* — паросток, *мерoс* — частина). Здрібніння клітин відбувається за рахунок зменшення об'єму цитоплазми. Процес клітинних поділів триває доти, доки розміри бластомерів не стануть такими самими, як й інших соматичних клітин цього виду організмів (*пригадайте: яйцеклітина — одна з найбільших клітин організму*). У результаті у завершальному періоді цього етапу маса зародка і його об'єм залишаються такими самими, як і на початку дроблення зиготи. Потім через полюси зиготи проходить поперечна борозна, що ділить її навпіл. Далі подібним чином проходить друга борозна, яка ділить зиготу вже на чотири бластомери. У подальшому поділ відбувається як у поперечному, так і поздовжньому напрямках. На стадії 32 бластомерів, яку прийнято називати **морулою** (від лат. *морум* — шовковична ягода), зародок і справді трохи нагадує ягуду шовковиці. Завершується дроблення приблизно на стадії 128 бластомерів, які утворюють **бластулу** — порожню кулю, що складається з одного шару клітин.

Після того, як бластула жаби повністю сформувалася, дроблення клітин особливо інтенсивно продовжується на одному з полюсів, що веде до втягування цієї частини усередину. У результаті утворюється двошаровий зародок. Наступний етап онтогенезу називають гастрюляцією. Завершується він формуванням **гаструли** (від грец. *гастер* — шлунок, череву). Саме на стадії гаструли з'являються **зародкові листки** — шари тіла зародка багатоклітинних тварин, які дають початок певним органам і тканинам (мал. 88).



Мал. 87. Етапи дроблення зиготи жаби: 1 — початок формування борозни поділу; 2 — утворення перших двох бластомерів; 3 — стадія чотирьох бластомерів; 4 — стадія восьми бластомерів; 5 — стадія 16 бластомерів (бластомери починають розрізнятися за розмірами); 6 — пізня морула (бластомерів вже кілька десятків, й вони чітко розрізняються за розмірами).



Мал. 88. Розвиток ембріона жаби після проходження процесу дроблення:

1 — стадія бластули (лише первинна порожнина тіла); 2—6 — стадії утворення гастрული, що розпочинаються невеличким вгинанням і закінчуються утворенням вторинної порожнини тіла (схеми 5 і 6 ілюструють одну і ту саму стадію гастрული у різних проєкціях); 7—8 — первинний органогенез (зверху добре помітна нервова пластинка). Схеми подані у розрізі, за винятком схеми 7, де зображено зовнішній вигляд ембріона на стадії нейрули (пп — первинна порожнина; вп — вторинна порожнина).

У найбільш примітивних багатоклітинних тварин — губок і кишковопорожнинних — розвиток організму завершується на стадії двох зародкових листків — внутрішнього та зовнішнього. В усіх інших тварин утворюється ще й третій зародковий листок — проміжний. Із зовнішнього шару клітин — *ектодерми* (від грец. *ектос* зовні й *дерма* — шкіра) утворюються нервова пластинка, з якої формується нервова система; крім того, з цих клітин формуються покриви тіла, органи чуття і частина травної системи. Із внутрішнього шару клітин — *ентодерми* (від грец. *ентос* — усередині й *дерма*) утворюються органи дихальної і травної систем. Похідні проміжного шару клітин — *мезодерми* (від грец. *мезос* — проміжний і *дерма*) виконують рухову та опорну функції.

Таким чином, процес первинного органогенезу (його ще називають *нейруляцією* (від грец. *нейрон* — нерв), а зародок на цій стадії — *нейрулою*), веде до формування органів, що визначають основу — вісь будови майбутнього дорослого організму. У хребетних у цей період відбувається закладання хорди, нервової і кишкової трубок. Потім починається бурхливий поділ клітин, який завершується різким збільшенням їх чисельності й відповідно ростом ембріона. При цьому клітини диференціюються, з них утворюються різні органи і тканини. Розвиток зародків вищих хребетних тварин (плазунів, птахів і ссавців) на ранніх стадіях дуже схожий на розвиток земноводних. Проте в них, починаючи вже із стадії бластули, спостерігається поява спеціальних зародкових оболонок, які захищають зародок, що розвивається, від висихання та інших негативних впливів середовища. Саме наявність яйцевих оболонок дала змогу хребетним тваринам залишити водне середовище життя і стати суходільними істотами.

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 онтогенезу: 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 етапи поділяють онтогенез?
- 4*. Які ембріональні органи формуються у зародків рослин?
5. Якими двома ознаками бластула відрізняється від гаустрли?
6. Які системи органів тварин формуються з ентодерми?



Як ви вважаєте ?

1. Чому пору старіння також вважають одним з періодів індивідуального розвитку організму?
2. Чому прийнято говорити, що організм у процесі індивідуального розвитку проявляє себе як цілісне утворення, а не просто як сукупність клітин, що діляться?

§ 23. 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.

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. Зовні вона схожа на своїх далеких предків (*пригадайте, наприклад, на кого схожа личинка жаби*). 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 розів'ється — у самку чи у самця.



Мал. 89. Метаморфоз жаби — типовий приклад непрямого розвитку.

Обов'язковою умовою непрямого розвитку є наявність **метаморфозів** — глибоких перетворень організму (від грец. *metamorphosis* — перетворення), що відбуваються протягом постембріонального періоду життя. У тварин цей процес стосується не якихось окремих частин тіла, а організму в цілому (мал. 89). У процесі розвитку личинкові органи зникають, а їх місце займають органи, властиві дорослій тварині.

У рослин також можуть відбуватися метаморфози. Це не тільки різні видозміни органів під впливом навколишнього середовища (наприклад, відмирання наземної частини пагона у спекотний або холодний період) чи тимчасове перетворення рослини в цибулину або кореневище, а й зміна форми і функцій органів. Так, у процесі індивідуального розвитку в деяких видів рослин пагони можуть перетворюватися або в листки, або в колючки. Особливості метаморфозу рослин визначають умови навколишнього середовища. Крім того, він не стосується, як у тварин, організму в цілому. Саме тому в постембріональному розвитку рослин, навіть незважаючи на наявність у них метаморфозів, не виділяють личинкових стадій.

Личинковий розвиток характерний для більшості груп тварин (губок, червів, молюсків, членистоногих, костистих риб, земноводних тощо). Це ніяк не зумовлене середовищем — водним чи сухопутним, у якому живуть особини цих видів у дорослому стані.

Чому у своєму розвитку 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. Таке пояснення підтверджує порівняння розмірів яєць хребетних. У самок рептилій і птахів, котрі є безличинковими тваринами, яйця величезні (*пригадайте, які клітини найбільші*) і багаті жовтком, якого вистачає для повноцінного розвитку. А у багатьох риб і земноводних, які проходять личинкову стадію, яйця (ікра) невеличкі, резервних речовин у них не дуже багато. Гігантські яйцеклітини мають хрящові риби, котрі є безличинковими тваринами. Личинкової стадії не буває у живородних тварин (деяких акул, морських змій, ссавців тощо). Очевидно, їх материнські організми мають достатні ресурси для того, щоб внутрішньоутробне потомство благополучно завершило зародковий період розвитку.

Важливою перевагою личинкового розвитку вважають те, що найчастіше личинки і дорослі особини живуть у різних середовищах (*пригадайте: у воді відбувається розвиток*

багатьох крилатих комах: бабок, комарів, гедзів тощо). Таким чином якоюсь мірою усувається конкуренція особин одного виду за ресурси.

Личинки бувають настільки несхожими на дорослі форми, що на зорі систематики їх часто описували як представників різних родів, рядів, класів і навіть типів царства Тварини (мал. 90). Відтоді багато личинок зберегли свої власні назви: *наяда* (у давньогрецькій міфології — німфа лісового струмка) — личинка бабки; *піскорийка* — личинка міноги, що живе у норі, виритій у мулі; *трохофора* (від грец. *трохос* — колесо і *форос* — несучий) — вільно плаваюча личинка деяких груп моллюсків і кільчастих червів; *наупліус* (від грец. *наупліус* — тварина з панциром) — рання личинка багатьох ракоподібних; *лептоцефал* (з лат. перекладається як *короткоголов*) — личинка вугра, що має зовсім прозоре тіло.

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 статеву незрілість. 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 царства Тварини: деяким 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.

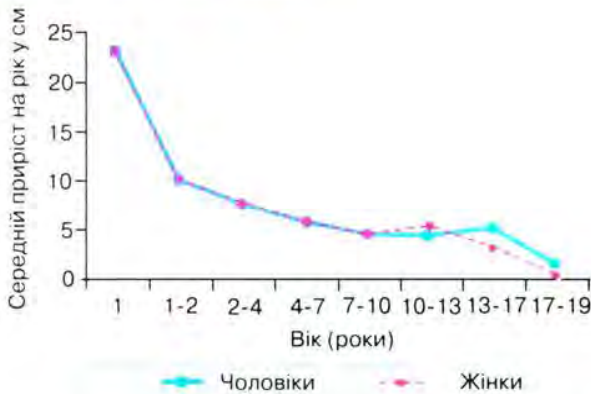
Вищі рослини і тварини мають різну будову тканин (*пригадайте, у чому полягають принципові відмінності*), у них неоднаково сформоване тіло, а розвитку дістають різні системи органів. Тіло рослини розкидисте, начебто прагне захопити більше простору й світла, що досягається розвитком зовнішніх органів. Внутрішні органи у рослин відсутні. Тіло ж тварини, навпаки, компактне, розвиваються насамперед системи внутрішніх органів. Отже не випадково, що рослини й тварини ростуть по-різному.

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 тварин також здійснюється за рахунок клітинних поділів і росту самих клітин. Але в різних тканинах цей



Мал. 90. Різноманітні личинки: а — бабки; б — метелика; в — багатощетинковий черв; г — ома.



Мал. 91. Зміна темпів росту у різні періоди розвитку чоловіків і жінок.

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, хоч на певних етапах постембріонального розвитку ріст окремих органів може йти як із прискоренням, так і з уповільненням. 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 (мал. 91).

Статеве дозрівання — це одна ключова складова постембріонального розвитку. Тварини, які завершили ембріональний розвиток, ще не є статевозрілими і розмножуватися не можуть. В організмів багатьох видів на цій стадії онтогенезу статеві органи як такі взагалі відсутні. У тих же організмів, у яких статеві органи вже з'явилися, вони ще не можуть функціонувати. Для цього необхідно пройти певний період розвитку. Статева зрілість самців припадає на початок сперматогенезу, а самок — на першу овуляцію.

Виявляється, на ранніх етапах постембріонального розвитку в тварин багатьох видів навіть найбільш досконалими методами неможливо встановити, хто перед вами: майбутня самка чи майбутній самець. Уся справа в механізмі визначення статі. Якщо статева належність представників більшості рядів комах, птахів і ссавців визначається у момент запліднення і залежить тільки від набору статевих хромосом у зиготі (*пригадайте: серед комах винятком є перетинчастокрилі, у яких самки з'являються із запліднених яйцеклітин, а самці — з незапліднених*), то в риб, земно-

водних і плазунів формування статі відбувається вже у 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 популяції 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 черепаха, крокодилів і змій. У деяких черепахах низька температура приводить до появи самців, а висока — самок. В інших видів самці з'являються як за низьких, так і за високих температур, а самки — за середніх оптимальних температур.

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

- самки дозрівають швидше від самців (*інформація для міркування: у риб, амфібій і рептилій, навпаки, раніше дозрівають самці*);
- статева зрілість настає раніше, ніж закінчується ріст і дозрівання організму. Оскільки для народження здоровішого потомства необхідний нормальний хід вагітності, успішні пологи і стабільне вигодовування молоком, що може забезпечити тільки зрілий і сильний організм, необхідно уникати ранніх вагітностей.

Статеве дозрівання рослин, так само, як і тварин, настає тільки після досить тривалого періоду росту. Проявляється воно у цвітінні, адже саме у квітках розміщуються «статеві органи» рослин: чоловічі — пилкові мішки і жіночі — зародкові мішки.

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?



Як ви вважаєте?

1. Чому ріст риб не обмежений, а ссавців — обмежений?
2. Чому фізичне дозрівання людини настає тільки після статевого дозрівання?

§ 24. ТРИВАЛІСТЬ ЖИТТЯ, СТАРІННЯ І СМЕРТЬ

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



Мал. 92. Одноденки — комахи окремого ряду, які у дорослому стані живуть так недовго, що навіть не мають функціональної травної системи.

Що таке тривалість життя. Однією з характеристик онтогенезу є його тривалість. У всіх рослин і тварин період зародкового розвитку завжди коротший за постембріогенез, який і прийнято вважати **періодом життя** організму. У тварин з прямим типом розвитку життя починається від появи на світ і триває до смерті. В організмів з метаморфозами не все так просто — частина життя припадає на личинкову стадію. У хребетних тварин ця стадія становить дуже незначний період онтогенезу. У яйцєродних костистих риб період розвитку личинки займає від кількох днів до кількох тижнів, а на ріст, дозрівання й зрілість залежно від виду припадає три-чотири, десятки й, навіть, більше сотні років. У жаб розвиток пуголовка триває один-два місяці, а подальший період життя може бути більше 10 років.

У комах зовсім інша ситуація — личинкова стадія зазвичай набагато триваліша за дорослий період життя. Цей дорослий період життя, на якому комахи не ростуть і не дозрівають, як ви пам'ятаєте, називається **імаго** (від лат. *імаго* — образ). Деякі комахи, наприклад *одноденки*, (мал. 92) або *комарі-дзвінці*, у цей період навіть не живляться, оскільки у дорослому стані мають недорозвинену травну систему. У результаті стадія імаго у них триває лише кілька діб (на личинкову стадію припадає кілька місяців). За цей час відбувається копуляція й самки встигають відкласти яйця. Про таких тварин часто говорять, що вони живуть лише кілька днів. У більшості ж комах, які в дорослому стані добре й багато живляться, стадія імаго може тривати кілька тижнів або місяців, тоді як личинка живе кілька років. Наприклад, літ *травневих хрущів* триває два-три тижні при тому, що личинка розвивається в землі три роки. Рекордсменом серед комах за тривалістю життя на личинковій стадії є *періодична цикада*, личинки якої зариваються глибоко в землю, де розвиваються протягом 16 років. Проте є і винятки — матки соціальних комах. Так, самки-цариці медоносної бджоли живуть до п'яти років, а мурах — навіть до 15.

З чим пов'язані такі відмінності хребетних і комах? Очевидно, на стадіях личинки і лялечки комахи проходять усі стадії розвитку, повністю виростають та дозрівають. Після цього їм тільки й залишається, що розмножуватися. У хребетних же личинка — це практично ще ембріон, здатний, однак, жити. Щоб досягти дорослої стадії розвитку у післяличинковий період організму необхідно ще довго рости і дозрівати.

Від чого залежить тривалість життя. Тривалість життя в організмів різних видів дуже неоднакова. 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** — поступового порушення нормального функціонування, втрати 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 два, три, десять і навіть майже сто раз (табл. 16).

Таблиця 16

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
	Колібри	4
Плазуни	Галапагоська черепаха	177
	Нільський крокодил	68
	Ящірка прудка	8—10
Риби	Осетер	160
	Сом	60
	Карась	15
	Гупі	3

Дослідження вчених дають підстави вважати, що максимальна тривалість життя особин конкретного виду чітко залежить від його біологічних особливостей. Ідеальний вид-довгожитель серед ссавців — великий звір з досить тривалим періодом статевого дозрівання й нечисленним потомством. Також встановлено, що повільніше старяться тварини з більшим мозком і низькою швидкістю метаболізму. Виходячи з цих критеріїв, усі великі ссавці, особливо кити, слони й людина в ідеальних умовах повинні жити довго, а крихітні землерийки і плодючі мишоподібні гризуни, навіть якщо їх позбавити ворогів і лікувати від хвороб, матимуть дуже короткий вік. Подібну закономірність легко простежити не тільки у звірів, а й в інших хребетних: риб, рептилій і птахів.

З чим же пов'язана більша тривалість життя великих тварин? Насамперед, через більші розміри вони довше ростуть, а тому пізніше дозрівають. Крім того, у великих організмів набагато нижча швидкість обміну речовин, ніж у дрібних близької їм систематичної групи. Це означає, що за одиницю фізичного часу великі організми витрачають менше енергії та речовини, тобто, ніби заощаджують свої життєві сили.

Час, як і всі інші фізичні величини, — поняття відносне. Тому тривалість життя будь-якого організму можна оцінювати як за допомогою астрономічного годинника, створеного, виходячи з часу обертуті Землі, так і біологічного, що ґрунтується на внутрішніх ритмах життєдіяльності організму. Відомо, що у всіх менших за розміром організмів швидкість метаболізму вища, ніж у великих особин свого або близьких видів. Відповідно, якщо це хребетні тварини, то відносно дрібні особини частіше дихають, їх серце б'ється у підвищеному ритмі. Цю особливість біологічного годинника підтверджують найдрібніші звірки — землерийки, які за добу встигають щонайменше чотири рази пополювати й чотири рази поспати. Очевидно, що за один оберт Земної кулі вони проживають кілька біологічних діб, а за місяць свого життя, можливо, навіть й астрономічний рік. Виходить, якщо як критерій тривалості життя брати не стрілки годинника, а періодичні події, які відбуваються в організмі, то цілком резонним буде запитання: а хто насправді довше живе? Чи вовчиця, котра протягом не більше 30 астрономічних років встигає дати життя кільком десяткам нащадків, чи слониха, яка за максимальний строк свого життя шість — сім десятих років народжує трьох-чотирьох слоненят?



Скільки живуть рослини. Різну тривалість життя мають і рослини. Дерев'янисті рослини дозрівають повільніше й вступають у плодоносіння набагато пізніше, ніж трав'янисті, а тому зрозуміло, що строк їх життя завжди довший. Деревя взагалі мають найвищу тривалість життя серед усіх мешканців Землі. Найбільшими довгожителами є представники відділу Хвойні. Це головним чином мешканці гірських систем американського континенту *сосна остиста*, *секвойядендрон гігантський* (*мамонтове дерево*) і *мексиканський кипарис*, а також представник європейської гірської флори, що росте, у тому числі й у Карпатах, — *тис ягідний*. Найбільшим довгожителем вважають *сосну остисту*. У горах Сьєрра-Невада не рідкісні екземпляри віком 4 тис. років. Найстаріші особини настільки унікальні, що їм дані власні імена. Вік найдавнішого дерева, названого Мафусаїлом, оцінюють у 4,9 тис. років. Можна подумати, що сосни цього виду живуть в ідеальних умовах, але все з точністю до навпаки: селяться вони на крутих кам'янистих схилах, на великій висоті, у місцях з дефіцитом опадів і ураганними вітрами. Саме тому ці дерева ростуть вкрай повільно, й, можливо, живуть так довго (мал. 93, а — в).

Є довгожителі й серед квіткових рослин. Найсправжнісінький виклик сосні остистій кинув *баобаб африканський* (мал. 93, г), якого вважають восьмим дивом світу. Радіокарбоний метод дослідження показав, що дерева з діаметром стовбура 4,6 м, які й нині ще трапляються в Африці, мають вік понад 5,5 тис. років. А ще 200 років тому росли екземпляри баобабів зі стовбурами дев'ять метрів у діаметрі.

У флорі України також є свої рослини-довгожителі. Поряд з тисом до них відносять і пересічний вид наших лісів *дуб черешчатий*. Дозрівають молоді дубки пізно. Жолуді уперше з'являються тільки у 60—80-літніх дерев. Доживає дуб черешчатий до 1,5 тис. років. Один з кращих наших медоносів *липа дрібнолиста* зазвичай живе 200—400 років, але є й 500-літні особини.

Перше цвітіння в цього дерева спостерігається у віці 20 років. *Сосна звичайна* живе якнайбільше 300 років, звичайно ж — до 150, входить у період плодоносіння у 15 років. Найбільш швидко-коростучі рослини українських лісів — верби й тополі живуть не більше 100 років, дозріваючи уже в 10-літньому віці.

Старіння і тривалість життя людини. Старіння людини, тобто зниження її фізичних можливостей на рівні фізіологічних функцій, можна проілюструвати в такий спосіб. Виявляється, в 75-літнього чоловіка порівняно з 30-літнім знижені: на 10 % — швидкість проведення нервових імпульсів; на 29 % — швидкість фільтрації сечі в нирках; на 30—40 % — працездатність скелетних м'язів. Кровообіг мозку у нього здійснюється на 80 %, а серця — на 75 %. Ці зміни у функціях органів зумовлені їх структурними змінами. Так, число смакових рецепторів у літнього чоловіка менше на 64 %, ниркових каналців — на 47 %, аксонів спинного мозку — на 37 %. Просвіти кровоносних судин через відкладання холестеринових бляшок у нього вужчі на 29 %, а життєвий обсяг легенів — на 44 %.

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. А яка ж максимальна тривалість життя людини взагалі? Офіційно встановлений рекорд у цьому належить, мабуть, французенці Жанні Кальман, яка народилася в 1875-у, а вмерла в 1997-у році, проживши 122 роки й 164 дні. У першу десятку офіційних довгожителів входить і наш земляк, житель невеличкого містечка Львівської області Григорій Нестір, який прожив трохи більше 116 років.

Очевидно, вікова межа, встановлена людині її організмом, не перевищує 120 років, хоч є згадування про 140—160, і, як легенду, — про 200-річних довгожителів. Але у ті далекі часи, коли вони народилися, не було такої строгої реєстрації народження, як тепер, отже, правильність дати їх народження викликає великі сумніви.

Чому настає старіння і з чим пов'язані необоротні вікові порушення? З одного боку, відповідь на ці запитання лежить на поверхні, й багато вчених вважають, що старіння людського організму подібне зношуванню техніки. Однак, з іншого боку, організм, на відміну, скажімо, від автомобіля, є системою, яка сама себе відновлює, а тому звести процес старіння просто до незворотного зношування окремих деталей-органів було б неправильно.



Мал. 93. Найбільші довгожителі Землі: а — сосна остиста; б — мамонтове дерево; в — тис ягідний; г — баобаб.



Мал. 94. Теломерні ділянки хромосом, наявність яких дає змогу, наприклад клітинам людини, ділитися не більше ніж 50 раз.

Часто вчені пояснюють старіння процесами, що відбуваються на молекулярному рівні організації. Це зокрема нагромадження непотрібних активних речовин — хімічних радикалів (*пригадайте, які речовини називають хімічними радикалами й чому вони такі активні*). Взаємодіючи з білками і нуклеїновими кислотами, вони викликають в останніх пошкодження, що призводить до порушення їх функцій. Пригадайте, саме взаємодія радикалів з молекулами ДНК веде до точкових мутацій, які, в свою чергу, спричиняють порушення структури білка. До цього слід додати, що мутації у клітинах можуть викликатися й іншими факторами (*пригадайте, що таке спонтанний мутагенез*). Мутації мають властивість накопичуватися протягом життя, тому в старих клітинах синтезується багато «неправильних» білків.

Існують й інші теорії старіння. Встановили, що клітини людини можуть ділитися якнайбільше 50 раз, після чого гинуть. Причиною їх запрограмованої смерті є те, що після кожного клітинного поділу від кінцевої, особливо побудованої ділянки хромосоми, яку називають **теломерою** (від грец. *телос* — кінець і *мерос*) (мал. 94), особливі ферменти ніби «відкушують» невеликий шматочок. Після 50 поділів уся теломера «з'їдається», і клітина гине. Дослідження показали, що організми, клітини яких здатні до нескінченного числа поділів (це одноклітинні організми, багатоклітинні рослини і тварини, які можуть розмножуватися вегетативним шляхом, а також ракові клітини), мають спеціальний фермент **теломеразу**, за допомогою якого відновлюють втрачені ділянки.

Саме тому багато вчених вважають, що максимальний строк життя людини можна продовжити тільки шляхом генної інженерії, ввівши у клітини ген, що кодує теломеразу. Це може забезпечити їм нескінченне число поділів і таким чином, навіть, відкрити шлях до безсмертя.

Що необхідно знати для того, щоб жити довше. Різні організми відрізняються один від одного здатністю до максимальної тривалості життя так само, як розмірами тіла, плідністю, швидкістю росту та іншими індивідуальними параметрами. Не є винятком і вид *людина розумна*. 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. Давно помічено, що 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. Звичайно вона вища у великих за розмірами організмів, яким також притаманні низькі темпи росту і дозрівання. У вищих тварин довгожителами є види з добре розвиненим головним мозком. До довгожителів відносять і людину.



Перевірте себе

1. Що у ссавців називають періодом життя?
2. Які ознаки характерні для тварин-довгожителів?
3. Які організми слід вважати найбільшими довгожителами і якого віку вони досягають?
4. Які є теорії старіння?
5. Що треба робити, щоб жити довше?



Як ви вважаєте?

1. Чому період ембріогенезу завжди істотно коротший за період онтогенезу? Чи для всіх живих істот це положення правильне?
2. Гірські види хвойних у світі рослин так само, як і горці серед людей є найбільшими довгожителами. Як ви гадаєте, це випадковість чи закономірність? Відповідь обґрунтуйте.

§ 25. ЖИТТЄВІ ЦИКЛИ: ЇХ ОСОБЛИВОСТІ У РІЗНИХ ГРУП ОРГАНІЗМІВ

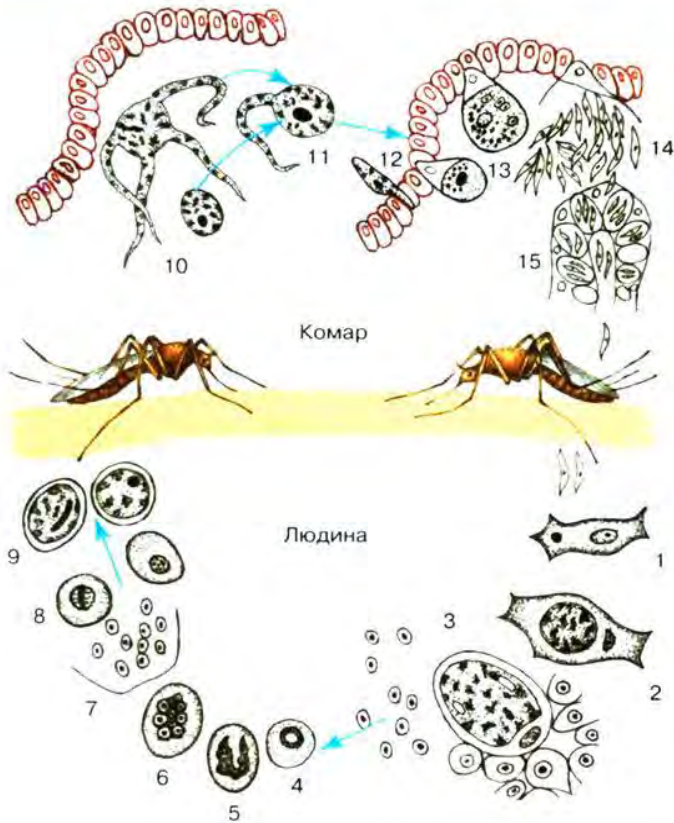
Терміни і поняття: простий і складний життєві цикли; чергування поколінь.

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 (запліднення) до статевого розмноження (статевого дозрівання), 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.

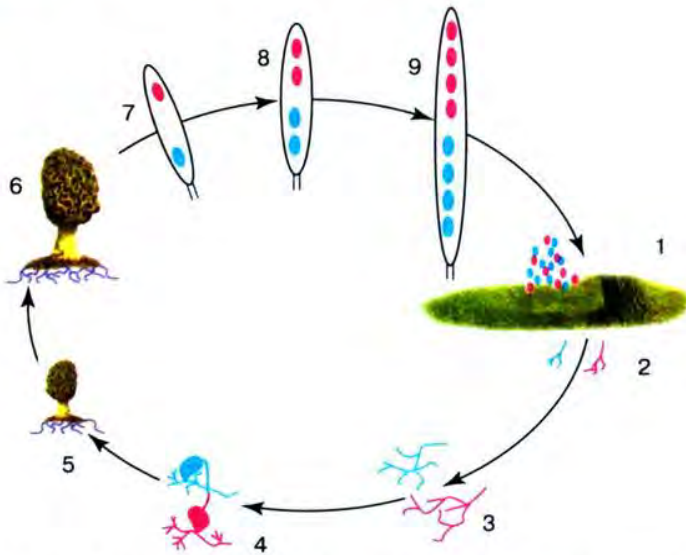
Складний життєвий цикл передбачає **чергування поколінь**. Це означає, що між поколіннями організмів, які розмножуються стандартним статевим шляхом (тобто шляхом амфіміксису), з'являється одне або кілька поколінь особин, що відтворюються нестатевим шляхом або партеногенезом. Статеве і нестатеве покоління відрізняються не тільки видом розмноження, будовою тіла, способом життя, а в більшості організмів — ще й



Мал. 95. Життєвий цикл малярійного плазмодія: 1—2 — розвиток плазмодія на першому етапі життєвого циклу; 3 — розмноження у клітинах печінки; 4—6 — розвиток в еритроцитах; 7 — розмноження в еритроцитах; 8—9 — розвиток гамет; 10 — дозрівання гамет; 11 — копуляція; 12 — зигота; 13—15 — розмноження після статевого процесу.

плідністю клітин, з яких побудоване тіло. Чергування поколінь відбувається лише в еукаріотичних організмів, причому тільки у тих з них, у яких відбувається мейоз, є статевий процес і запліднення (*подумайте, у яких еукаріотичних організмів не відбувається мейоз і не буває 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 (*пригадайте життєвий цикл малярійного плазмодія, мал. 95*), і багатьох одноклітинних водоростей, наприклад у хламідомонади, життєвий цикл проходить з чергуванням поколінь. На

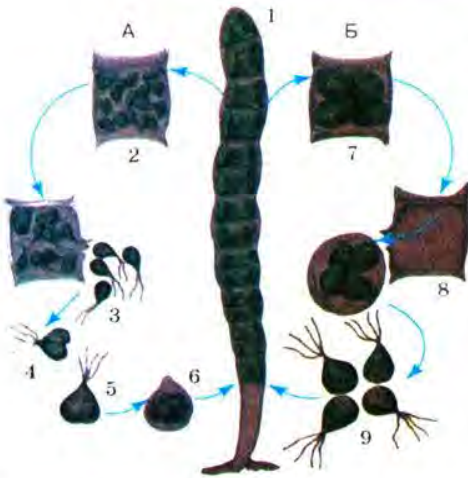


Мал. 96. Життєвий цикл грибів зморшків: 1 — гаплоїдні спори, що падають на землю; 2—3 — розвиток гаплоїдних гіфів; 4 — статевий процес, який веде до утворення двоядерних клітин; 5—6 — утворення і дозрівання плодових тіл; 7—8 — перша і друга стадії мейозу в асках, що ведуть до утворення чотирьох гаплоїдних клітин; 9 — мітотичні поділи, які ведуть до появи у кожній асці восьми гаплоїдних спор.

певному етапі послідовних мітотичних поділів клітини видозмінюються й перетворюються на гамети, які зливаються (копулюють) і утворюють диплоїдну зиготу, яка відразу ж проходить мейоз (*пригадайте: мейоз на стадії зиготи прийнято називати зиготичним*). У результаті утворюються чотири гаплоїдні клітини, які виростають у нові гаплоїдні організми.



Життєвий цикл усіх видів грибів завжди відбувається з чергуванням гаплоїдного і диплоїдного поколінь. Диплоїдна фаза — це виключно стан зиготи, який, як і в найпростіших, швидкоплинний і завершується мейозом. Наприклад, у весняних грибів зморшків (мал. 96), яких відносять до вищих сумчастих грибів *аскомицетів* (від грец. *аскос* — мішок, сумка й *мікес* — гриб), життєвий цикл виглядає таким чином. З гаплоїдних спор, які бувають чоловічими або жіночими, розвиваються гаплоїдні гіфи, що розмножуються шляхом фрагментації. Згодом починається статевий процес. Справжнього запліднення при цьому не відбувається, оскільки жіноче і чоловіче ядра не зливаються, а тільки зближуються одне з одним у центрі клітини. Тому на цьому етапі клітини міцелію не можна чітко назвати диплоїдними. У міру росту міцелію,



Мал. 97. Життєвий цикл зеленої водорості улотриксу: А — статеве розмноження; Б — нестатеве розмноження. 1 — гаплоїдний багатоклітинний організм, що має ниткоподібне тіло; 2 — утворення гамет; 3 — вихід гамет назовні; 4 — копуляція; 5 — зигота; 6 — початок розвитку багатоклітинного організму із спори, що утворилася внаслідок мейотичних поділів; 7 — утворення спор; 8 — вихід спор назовні; 9 — спори з чотирма джгутиками.

який супроводжується поділами гаплоїдних ядер, на його кінцевих частинах відбуваються злиття ядер, утворення зигот і асків — специфічних органів, у яких відбувається мейоз і формуються гаплоїдні спори. Спочатку за рахунок мейозу утворюється чотири спори, кожна з яких мітозом ділиться ще на дві, в результаті чого з однієї зиготи у кінцевому підсумку формуються вісім спор. Відразу ж шляхом мейозу вони діляться на чотири клітини, а потім кожна з них шляхом мітозу ділиться ще на дві, у результаті чого з однієї зиготи у кінцевому підсумку формується вісім спор.

Багатоклітинні водорості — організми із складними життєвими циклами (мал. 97), що протікають різноманітно. Нижчі багатоклітинні рослини з відсутньою провідною системою є однією з груп багатоклітинних організмів, які найскладніше класифікувати. Їх відносять до двох підцарств і 11 відділів (*пригадайте, скільки є відділів вищих рослин*). Не випадково тут трапляються найрізноманітніші життєві цикли.

У багатоклітинних зелених водоростей життєвий цикл може бути як простим, так і складним, але зазвичай спостерігається

комбінування цих двох типів. Що це означає? Простий життєвий цикл проходить лише за участю нестатевого розмноження і на рівні гаплоїдної організації клітин *талому* (*пригадайте: так називають тіло багатоклітинних водоростей і грибів*), коли в окремих клітинах утворюються гаплоїдні спори, безпосередньо з яких проростають гаплоїдні багатоклітинні організми. Складний життєвий цикл відбувається з чергуванням статевого і нестатевого розмноження, диплоїдної та гаплоїдної фаз. В останньому випадку утворюються спори, які мають тільки два джгутики і зовні не відрізняються. Вони копулюють, утворюючи диплоїдну зиготу, де шляхом мейозу формуються гаплоїдні спори, що дають початок новим таломам. Але в ряді випадків ситуація може бути складнішою, оскільки відбувається не лише чергування поколінь, а й зміна типів життєвого циклу. Наприклад, у весняний період має місце тільки нестатеве розмноження, а в літній цикл нестатеве розмноження перемежується із статевим.

У бурих водоростей також можуть чергуватися гаплоїдні та диплоїдні фази розвитку. Однак у багатьох видів бурих водо-

ростей, як і у більшості тварин, спостерігається простий життєвий цикл із статевим розмноженням. Талом бурих водоростей, на відміну від зелених, складається з диплоїдних клітин. На ньому формуються жіночі і чоловічі статеві органи, де утворюються яйцеклітини і сперматозоїди. Копуляція гамет відбувається у водному середовищі, й із зигот, що утворилися, розвиваються нові водорості.

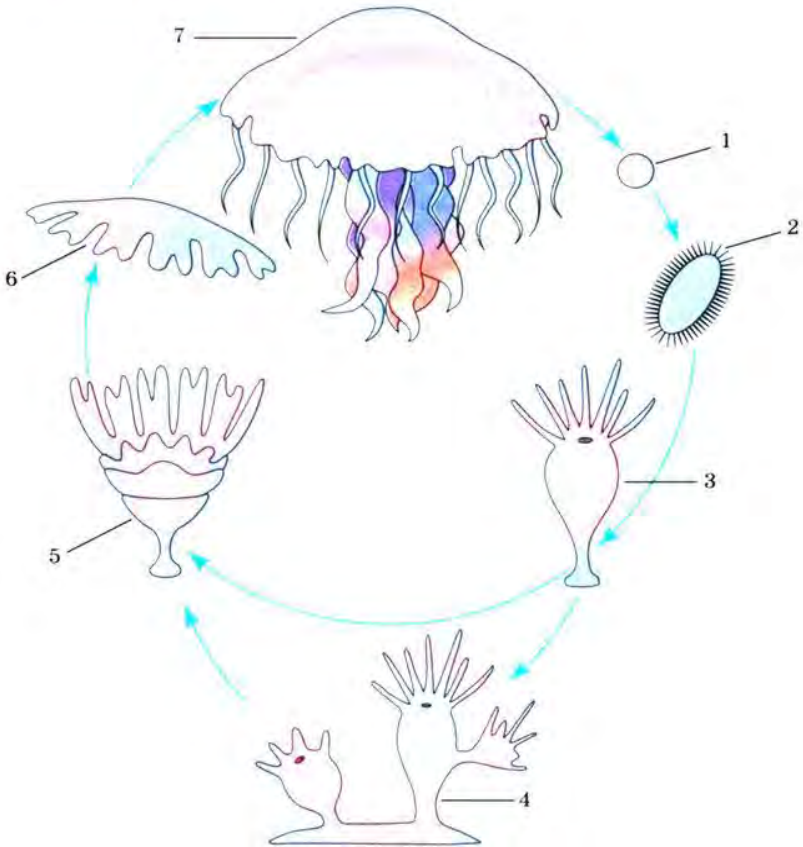
Вищі рослини: перехід від гаплоїдно-диплоїдного до диплоїдного життєвого циклу. Життєві цикли вищих рослин — це чергування двох поколінь організмів: гаплоїдного багатоклітинного **гаметофіта** і диплоїдного **спорофіта**. На гаметофітах розвиваються статеві органи **гаметаангії** (від грец. *ангеїон* — судина), у яких мітозом утворюються гамети. Зливаючись, останні дають початок диплоїдному поколінню організмів. На стадії спорофіта шляхом мейозу утворюються гаплоїдні спори (*пригадайте, який вид мейозу називається споровим*), з яких знову утворюється гаметофіт. При цьому в життєвому циклі найбільш просто організованих з них живучих вищих рослин — *мохоподібних* явно домінує гаплоїдна стадія. Недовговічний спорофіт розвивається на гаметофіті. При цьому цілком природно виникає запитання: чи є спорофіт мохів самостійним організмом? У плаунів, хвощів, папоротей (мал. 98) переважає диплоїдна стадія спорофіта. У насінних рослин гаметофіт скорочений і вважається частиною спорофіта (*пригадайте, що собою являють статеві органи квіткових рослин*), 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 (*пригадайте, які це бувають типи мейозу*). Тому складні життєві цикли тварин можуть бути пов'язані лише із чергуваннями поколінь диплоїдних організмів, які відрізняються одне від одного лише способом розмноження. Слід урахувати, що 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 кишково-порожнинним (мал. 99). При цьому стадія поліпа є нестатевою фазою жит-



Мал. 98. 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.



Мал. 99. 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.

тевого циклу, під час якої розмноження зазвичай відбувається шляхом брунькування, а медузоїдна — статевою.

Складний життєвий цикл із зміною нестатєвого і статєвого розмноження також властивий окремим групам стрічкових черв'їв, зокрема *ехінококку*, який на личинковій стадії розмножується шляхом фрагментації фіни, а у дорослому стані в остаточному хазяїні — статєвим шляхом (*пригадайте життєвий цикл цього дуже небезпечного для людини паразита*).

Другим різновидом складного життєвого циклу, характерного тільки для тварин, слід вважати чергування амфіміктичної і партеногенетичної форм статєвого 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 стадій, 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 яких груп еукаріотів спостерігається зиготний мейоз і чим він відрізняється від гаметного?
3. У чому полягають особливості життєвого циклу грибів?
4. У чому полягають особливості життєвого циклу тварин?
5. Життєвий цикл яких водоростей — зелених чи бурих — схожий на життєвий цикл тварин?



Як ви вважаєте?

1. Чому споровики дістали таку назву?
2. У деяких випадках поняття *життєвий цикл* і *цикл розвитку* ототожнюють. Чи правильно це? Відповідь обґрунтуйте.

§ 26. РЕГЕНЕРАЦІЯ. ЕМБРІОТЕХНОЛОГІЯ І КЛОНУВАННЯ

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

Поняття тотипотентності. Як вам добре відомо, будь-який організм, що складається з мільярдів і трильйонів різноманітно функціонуючих і зовні зовсім не схожих клітин, походить від однієї заплідненої яйцеклітини — зиготи. Це означає, що з однієї неспеціалізованої дуже великої клітини спочатку шляхом дроблення утворюються сотні й тисячі таких самих неспеціалізованих, але набагато дрібніших клітин, а потім у ході наступних поділів поступово змінюються форма й розміри клітин 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** (від англ. *differ* — різнитися) — 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 або інших його клітинах активними є різні групи генів.

Властивість зиготи або інших клітин давати початок новому організму називають **тотипотентністю** (від лат. *totus* — увесь, цілий, *potentia* — сила, міць). Справа в тому, що яйцеклітина не просто має повний набір генетичного матеріалу (ним володіє кожна нестатева клітина організму), а, на відміну від інших соматичних клітин дорослого організму, в яких одні гени активні й на них відбувається синтез іРНК, а інші репресовані, у зиготі всі гени зберігають потенційну активність. Цей стан клітин, наприклад у ссавців, залишається незмінним до стадії морули (*пригадайте, скільки клітин у зародка на стадії морули*), а в багатьох просто організованих багатоклітинних тварин і деяких рослин клітини зберігають тотипотентність навіть у дорослому стані організму.

Саме з тотипотентності клітин витікає здатність певних організмів до вегетативного розмноження. Причому саме його можливість у різних групах організмів є доказом того, що в кожній клітині тіла зберігається весь генетичний матеріал. Вегетативне розмноження зазвичай властиве грибам, водоростям і багатьом видам насінних рослин, серед яких проявляється у дуже різних формах (*пригадайте способи вегетативного розмноження квіткових рослин*). У тварин розмноження частинами свого тіла у природних умовах трапляється лише у досить низькоорганізованих істот — губок, кишковопорожнинних, плоских і деяких багатоцетинкових червів.



Що таке стовбурові клітини. На стадії бластули клітини зародків ссавців втрачають властивість тотипотентності, перетворюючись у **плюропотентні** (від лат. *plurales* — множинний і *potentia*). Такі клітини ще зберігають здатність йти тим чи іншим шляхом розвитку. З них можуть формуватися різні клітини, тканини і органи, але новий організм з них утворитися вже не може. Цікаво, що нечисленні плюропотентні клітини зберігаються в дорослому організмі людини. Називаються вони **стовбуровими клітинами** (оскільки вони є ніби стовбуром, з якого виростають різноманітні клітини всього організму). Саме з них постійно утворюються клітини, необхідні для відновлення організму.

Стовбурові клітини, на відміну від інших клітин організму людини, можуть ділитися нескінченно довго. При цьому одна з дочірніх клітин залишається стовбуровою, а друга диференціюється, перетворюючись у функціонуючу клітину, наприклад лімфоцит або еритроцит. За рахунок цього, зокрема, і відбувається постійне відновлення клітинного складу крові. Не випадково термін **стовбурова клітина** уперше був застосований до кровотвірних клітин. Це відбулося у 1908 р. Автором термі-

на став російський гістолог *Олександр Олександрович Максимов* (1874—1928). Однак, як нині з'ясувалося, функції стовбурових клітин в організмі набагато ширші, ніж формування формених елементів крові. Із стовбурових клітин може утворюватися кожний з приблизно 350 типів клітин організму людини.

Стовбурові клітини у тканинах людського ембріона трапляються у співвідношенні 1 на 10 тис. звичайних клітин, а в літньої людини віком 60—80 років 1 на 9 мільйонів. Саме тому в людей похилого віку так повільно відбуваються відбудовні процеси.

Більшість клітин дорослого організму, які зберегли здатність до поділів, відносять до *уніпотентних* (від лат. *unicus* — єдиний у своєму роді і *potentia*), оскільки вони здатні розвиватися в клітини лише одного типу. До цієї групи відносять, наприклад, клітини, з яких утворюються сперматозоїди.

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 у такому, а у відновленні функцій кісткового мозку, крові та імунної системи пацієнта після проведення лікування.

Оптимістично настроєні дослідники навіть вважають, що із стовбурових клітин згодом 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.

Разом з тим масове застосування стовбурових клітин викликає й певні застереження. Справа в тому, що за такого роду терапії в організм людини вводять тисячі клітин, здатних до нескінченного числа поділів. Але ж саме такою властивістю характеризуються ракові клітини. Тому виникає застереження, що введення стовбурових клітин не тільки омолоджує організм або стимулює імунітет, а й може призвести до виникнення ракових захворювань. Крім того, одержання стовбурових клітин пов'язане з використанням людських органів. Усе це разом узятє накладає серйозні моральні, а в багатьох країнах і юридичні обмеження на маніпуляції із стовбуровими клітинами.

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 восени опадає старе листя, а навесні виростає нове. Усі тварини і рослини можуть загоювати рани й у такий спосіб усувати наслідки травм, а деякі здатні навіть заново у повному обсязі «відбудувати» втрачені органи. Усі ці процеси, пов'язані з відновленням організмом свого тіла, називають **регенерацією** (від лат. *regeneratio* — відродження, поновлення).

Чим організм простіший за своєю будовою, тим більше в нього виражена здатність до регенерації. Так, гідра або планарія можуть не тільки з легкістю відновити втрачені органи, а й навіть вирішити зворотне завдання —



Мал. 100. Поступова регенерація кінцівки аксолотля.

ногенезу. Воно властиве майже всім одноклітинним організмам, у яких відсутній статевий процес, організмам, що розмножуються вегетативно, партеногенетичним рослинам і тваринам, у яких не буває самців, а розвиток нового організму починається з незаплідненої яйцеклітини (яйцеклітини у таких організмів утворюються з порушеннями мейозу, а тому вони диплоідні або навіть триплоідні).

Але природа різноманітна, і тому навіть у ссавців, зокрема в людини, як виняток, може відбуватися нестатеве розмноження й клонування. Таким винятком є однойцеві близнюки, які розвиваються з однієї заплідненої зиготи — тому їх ще називають *монозиготними*. Генетично вони абсолютно ідентичні, належать до однієї статі. Отже, виходить, що за всіма критеріями їх правильно вважати клоновими організмами. Найчастіше народжуються два однойцевих близнюки, однак бувають випадки трьох, чотирьох і так до шести близнюків — чом не клонів? Причиною утворення монозиготних близнюків є спонтанний поділ зародка на перших етапах дроблення на частини, з яких згодом утворюються два і більше плодів, які мають спільну плаценту. Однак у 75 % випадків близнюки людей — *різнойцеві (полізиготні)*, оскільки походять від різних зигот. Вони можуть бути однією 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 виростити нові організми. Для цього слід зробити кілька маніпуляцій. Спочатку ембріон на ранній стадії розвитку необхідно витягти з материнського організму, мікрохірургічним шляхом

відродити організм з крихітної частки тіла (*пригадайте, чому гідра дістала свою назву*). 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-трьома 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 (мал.100), ящірки — хвіст. У ссавців здатності до регенерації 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.

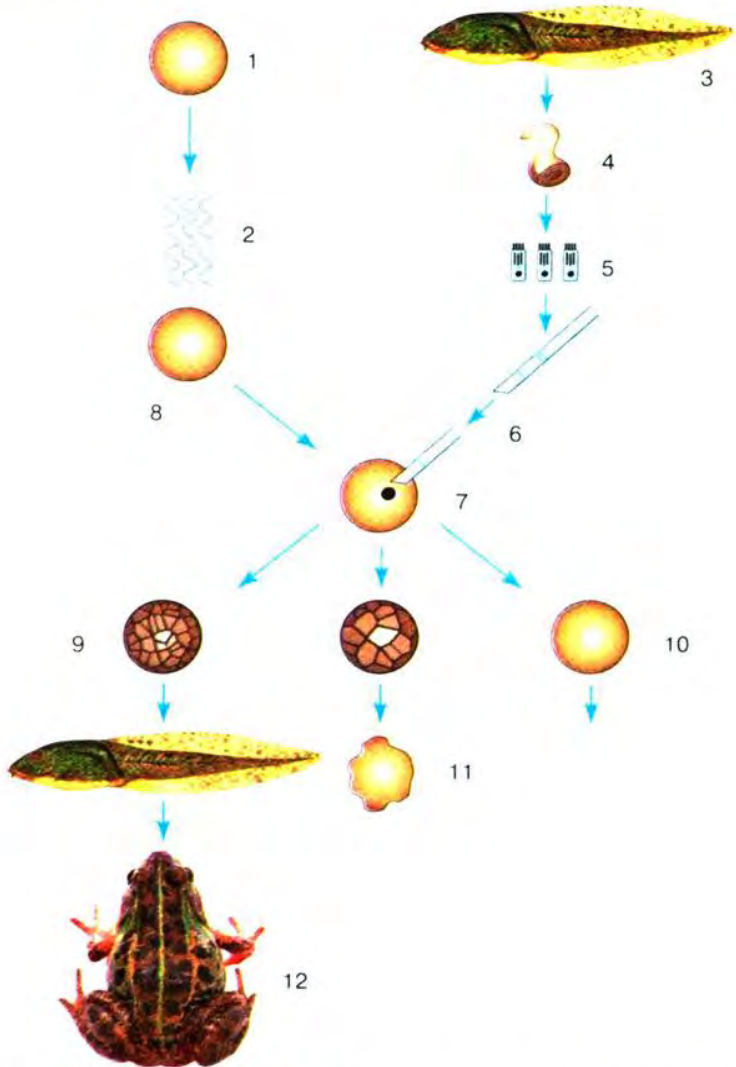
Клонування у природі. Досить часто у природі трапляється клонування — процес утворення генетично ідентичного потомства шляхом нестатевого розмноження або партеногенезу.

поділити його на кілька частин, а потім або підсадити — *імплантувати* (від лат. *ім* — у й *плантаре* — саджати) у слизову оболонку матки, або у разі відсутності підходящого реципієнта (від лат. *реципієне* — той, хто одержує, приймає), до слухної нагоди заморозити у рідкому азоті за температури $-190\text{ }^{\circ}\text{C}$. Дослідження *кріобіологів* (від грец. *кріос* — холод, мороз, лід і *біологія*) — вчених, які досліджують дію на організм низьких і наднизьких 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 лікуванні жіночої безплідності.

Уперше штучне клонування серед хребетних тварин було здійснене ще в 50-х роках ХХ століття. З цією метою з клітин епітелію кишечника пуголовка жаби вилучали ядра, які потім підсадили в яйцеклітини жаби, з яких попередньо видалили ядра (мал. 101). Якщо операція проходила вдало, яйцеклітини починали дробитися й з них розвивалися пуголовки, котрі у деяких випадках доростали до дорослих жаб. Варто зазначити, що більшість таких «гібридних» особин мала вади розвитку й досить низьку життєздатність.

Здавалося б, ці маніпуляції з клітинами амфібій, що нині стали звичайними у добре оснащених цитологічних лабораторіях, можна проводити у значних масштабах, причому на інших об'єктах, зокрема ссавцях і людині. Однак більшість подібних спроб дотепер залишаються марними. Наприклад, у ссавців пересадження ядра епітеліальної клітини в яйцеклітину з наступним розвитком зародка і його успішним народженням виявилися дуже складною процедурою не лише у технічному відношенні, а й у біологічному. Справа в тому, що геном ссавців улаштований значно складніше за геном амфібій, а розвиток ембріона відбувається всередині іншого (материнського) організму. Однак вважають, що й у справі клонування ссавців досягнути певні успіхи. Найбільш відомим випадком одержання клонового ссавця з ядер соматичної тканини стала вівця Доллі (мал. 102). Цей експеримент виглядав так. До 277 яйцеклітин були пересаджені ядра епітелію, вилучені з вимені тварин цього виду. Таким чином отримали 29 ембріонів, один з яких вижив.

Як це заманливо: одержати клони із соматичних клітин надзвичайних людей — геніальних вчених, художників, музикантів і виростити низку геніїв рівня Леонардо да Вінчі, «накарбувати» Рафаелею або Шаляпіних. Але, на жаль, сьогодні такий шлях вирішення проблеми безсмертя не реальний. А багато вчених вважають, що він принципово неможливий. Справа



Мал. 101. Клонування зелених жаб: 1 — незапліднене яйце; 2 — ультрафіолетове випромінювання, за допомогою якого знищують ядро; 3 — пуголовок; 4 — кишечник пуголовка; 5 — клітини кишечника; 6 — мікропіпетка; 7 — ядро клітини кишечника; 8 — яйце-реципієнт; 9 — бластула; 10 — розвиток не відбувається; 11 — ненормальний ембріон; 12 — жабеня.

в тому, що в соматичних клітинах за період їх життя накопичується чимало мутацій. Навіть якщо сурогатні матері й виносили б дітей з клітин геніїв людства, такі нащадки не просто були б мало схожими на своїх геніальних батьків, а, найімовірніше, виявилися б виродами, які довго не прожили б. Як це й трапилося з вівцею Доллі, яка прожила лише 6,5 років.

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.



Мал. 102. Вівця Доллі.



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?



Як ви вважаєте ?

1. Чому соматичні клітини ссавців на відміну від клітин гідри втрачають тотипотентність?
2. Які моральні проблеми виникають у разі клонування людини?

§ 27.

ГОМЕОСТАЗ ІНДИВІДУАЛЬНОГО РОЗВИТКУ. ВАДИ РОЗВИТКУ ЛЮДИНИ, ЇХ КОРЕКЦІЯ

Терміни і поняття: гомеостаз розвитку; фенодевіації; середовищний стрес; критичні періоди ембріогенезу; вади розвитку; дитячий церебральний параліч.

Що таке гомеостаз розвитку. Індивідуальний розвиток особин кожного виду має чітку генетично закріплену програму. Лише організми, що її реалізували, мають усі шанси з'явитися на світ здоровими й міцними, вирости, дозріти й залишити численне потомство. Властивість організмів виконувати програму онтогенезу з мінімальною кількістю помилок називається гомеостазом (від. грец. *гоміос* — однаковий і *стасіс*) розвитку. Проте, незважаючи на існування спеціальних механізмів стабілізації онтогенезу, 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. Якщо мають місце хромосомні перебудови, то мітотичні поділи клітин в організмі, який розвивається, відбуваються із затримкою, що призводить до порушень закладання органів і, в кінцевому підсумку, до недо-



розвинення організму в цілому або його окремих частин. За точкових мутацій виникають порушення синтезу певних структурних білків або ферментів. В останньому випадку в клітині недостатньо швидко або взагалі не здійснюється одна з тисяч взаємозалежних хімічних реакцій. Внаслідок цього у клітині нагромаджуються непотрібні речовини, відбувається отруєння клітин і організму в цілому, уповільнюється обмін речовин й індивідуальний розвиток. У кожному разі збої в метаболізмі ембріона призводять до різного роду порушень онтогенезу, які можуть проявлятися або зовні у вигляді явних відхилень від нормального фенотипу — **фенодевіації** (від грец. *файнон* — проявляти і лат. *deviare* — збиватися зі шляху) (мал. 103), або внутрішньо — фізіологічно. У людей найчастіше це виявляється у затримці розумового розвитку.

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, за якої розвивається ембріон; 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 (а їх там нині вистачає!), скільки лікарські препарати, використовувані жінкою під час вагітності. Великий ризик для організму, що розвивається, являють різні вірусні й бактеріальні інфекції.

До аномального морфогенезу пуголовків може призвести не тільки забруднення навколишнього середовища, вірусні й бактеріальні інфекції, а й навіть зараження личинками паразитичних червів. Наприклад, у пуголовків, що проходили метаморфоз у міських водоймах, часто закладаються не дві, а чотири й навіть більше пар кінцівок. Такі жабенята — доволі звичайне явище для ставків українських мегаполісів. Проте і дотепер не ясно, чим викликана їх масова поява: чи водою з домішкою бензину, чи інвазіями личинок сисунів, що занурюються в тіло пуголовка саме у тих місцях, де відбувається закладання кінцівок.

Критичні періоди ембріогенезу людини. Як вам уже відомо, різні тканини й органи формуються у певні періоди розвитку ембріона. 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**.

Мал. 103. Різноманітні вади розвитку (фенодевіації) у тварин.

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. Якщо вплив не згубний, то в силу того, що клітини на цій стадії розвитку ще тотипотентні, ембріон здатний повністю відновитися й продовжити нормально розвиватися. Згідно з науковими даними, частота природного переривання вагітності на цьому терміні становить близько 40 % від усіх вагітностей, що відбулися. У таких ситуаціях жінка зазвичай навіть не знає, що була вагітною.

Другий критичний період внутрішньоутробного розвитку організму триває від 20-го до 70-го дня після запліднення. Вважають, що це — час максимальної вразливості зародка. Взагалі 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* (від грец. *тератос* — чудовисько і *генезіс*) 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. Багато порушень розвитку є настільки серйозними, що спричиняють викидні. Вважають, що спонтанними абортами в ембріональному періоді закінчується не менше 10 % зареєстрованих вагітностей.

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* (цією епідемічною хворобою зазвичай хворіють діти). Якщо жінку уражує вірус краснухи у перші 12 тижнів вагітності, дитина, яка народжується, може мати вроджені вади розвитку, серед них хвороби серцево-судинної системи, вади будови очей та органів слуху. Після четвертого місяця вагітності небезпека цього захворювання для плоду зводиться до нуля. Крім того, якщо жінка хворіла на краснуху в дитинстві, вторинна інфекція їй уже не загрожує, оскільки до вірусів краснухи утворюється стійкий імунітет.

Однією з найвідоміших тератогенних речовин є заспокійливий, снодійний засіб *талідомід*. Як було встановлено, з 1956-го по 1962-й роки ХХ ст. через масове використання вагітними жінками цього препарату в ряді країн світу народилося від 8 до 12 тис. дітей з уродженими каліцтвами. Ця трагедія змусила чимало країн посилити вимоги до ліцензування медичних препаратів.

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, у цей період їх вплив 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. Дитячий церебральний параліч, як і більшість інших вад розвитку, не можна вилікувати повністю, як грип чи дизентерію. Основними методами реабілітації таких хворих, крім усіляких медикаментозних препаратів, є лікувальна фізкультура. Дуже важлива соціальна адаптація таких людей.

Процес індивідуального розвитку іноді супроводжується збоями в реалізації програми онтогенезу, які можуть бути спровоковані або порушеннями генетичного апарату, або негативним впливом іззовні. У результаті можуть статися різного роду відхилення — вади розвитку. Це не тільки помітні відхилення від нормального фенотипу, а й різні порушення метаболізму, що призводять до неправильного 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. Якою є одна з основних причин дитячого церебрального паралічу?



Як ви вважаєте?

1. Який захід є найбільш ефективним для запобігання захворюванню вагітних жінок на краснуху?
2. Чому метаболічні захворювання чи фізіологічні розлади, які виникли під час ембріонального розвитку, майже не виліковні?

Тестові завдання до теми 8

- Укажіть, в якому випадку не відбувається запліднення:
 - самозапилення;
 - перехресного запилення;
 - партеногенезу;
 - гермафродитизму.
- Укажіть, як називають чоловічі статеві органи водоростей:
 - архегонії;
 - антеридії;
 - ендосперм;
 - гаметангії.
- Укажіть, з чого складається насінина:
 - з ендосперму;
 - з центральної клітини;
 - із зародка;
 - зародка і ендосперму.
- Укажіть, у чому полягає механізм реалізації спадкової інформації:
 - у різноманітності генів;
 - у різноманітності фенотипів;
 - у диференціальній активності генів;
 - у модифікаційній мінливості.
- Укажіть, який період визначають як онтогенез:
 - від зиготи до народження;
 - від зиготи до зиготи;
 - від зиготи до смерті;
 - від народження до статевого дозрівання.
- Укажіть, для якої із зазначених груп тварин не характерні личинкові стадії:
 - губки;
 - членистоногі;
 - земноводні;
 - птахи.
- Укажіть ознаку, характерну для росту тварин:
 - ріст верхівкою;
 - ріст усім тілом;
 - ріст протягом усього життя;
 - ріст у товщину.
- Укажіть, який із зазначених видів організмів має найдовший період життя:
 - полярний кит;
 - собака;
 - гриф;
 - ящірка прудка.
- Укажіть, у яких рослин стадія гаметофіта довша за стадію спорофіта:
 - папоротей;
 - плавунів;
 - хвощів;
 - мохів.
- Укажіть, наслідком чого є здатність організмів до регенерації:
 - особливостей їх генотипу;
 - тотипотентності клітин;
 - незакінченості онтогенезу;
 - незавершеності онтогенезу.
- Укажіть, як ще називають однойцевих близнюків:
 - монозиготними особинами;
 - полізиготними особинами;
 - лінійними особинами;
 - напівсисбами.
- Укажіть, на якому тижні вагітності людський зародок починають називати плодом:
 - третьому;
 - дев'ятому;
 - дванадцятому;
 - п'ятнадцятому.
- Установіть відповідність між видом організму та особливостями його життєвого циклу:

Медуза	Домінування спорофіта над гаметофітом
Печінковий сисун	Статева і нестатева фази розвитку
Миша хатня	Гермафродитна стадія дорослих особин і партеногенетична стадія личинок
Мох	Партеногенетична стадія дорослих особин і гермафродитна стадія личинок
	Простий життєвий цикл

- Установіть правильну послідовність етапів ембріонального розвитку ланцетника та стадій його раннього онтогенезу:

Перший етап	Органи
Другий етап	Зародкові листки
Третій етап	Морула
Четвертий етап	Бластула
	Гаструла

15. Установіть правильну послідовність етапів ембріогенезу: диференціація клітин; утворення тканин; послідовні поділи зиготи; утворення багатоклітинного зародка.

Лабораторна робота 4*

ЕМБРІОГЕНЕЗ ХОРДОВИХ

Мета. Порівняти різні стадії раннього ембріогенезу хордових тварин. Навчитися визначати ці стадії.

Обладнання. Мікроскоп, готові мікропрепарати (як правило, препарати ембріонів жаби, аксолотля або птаха) етапів ембріогенезу (зигота, морула, бластула, гаструла, органогенез) хордових.

Можливий варіант проведення лабораторної роботи без мікроскопа за допомогою муляжів етапів ембріогенезу хордових.

Інструкція. Налаштуйте мікроскоп. Розгляньте готові мікропрепарати етапів ембріогенезу хордових. (Або розгляньте муляжі етапів ембріогенезу.)

Оформлення результатів роботи. Замалюйте у зошиті побачені етапи ембріогенезу хордових у такому порядку: 1 — зигота; 2 — морула; 3 — бластула; 4 — гаструла; 5 — органогенез.

Завдання. Визначіть, на якому препараті зафіксований кожний з етапів ембріогенезу. Підпишіть на своїх малюнках етапи ембріогенезу й укажіть ознаки, за якими ви визначили, який етап ембріогенезу зафіксований на даному препараті.

Розділ IV

НАДОРГАНІЗМОВІ РІВНІ ОРГАНІЗАЦІЇ ЖИТТЯ



ТЕМА 1. ПОПУЛЯЦІЯ. ЕКОСИСТЕМА. БІОСФЕРА



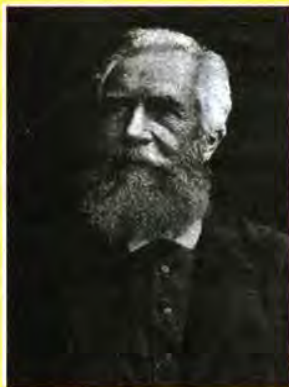
§ 28. ЕКОЛОГІЯ ЯК НАУКА, ЇЇ ПРЕДМЕТ ТА ЗАВДАННЯ. СЕРЕДОВИЩЕ ІСНУВАННЯ

Терміни і поняття: екологія; принцип двоїстого стану організму в природі; аутоекологія; демекологія; сінекологія; бентос; планктон; нейстон.

Що таке екологія. Нині слово *екологія* звучить так само часто, як ще кілька десятиліть тому слова *технічний прогрес*, *кібернетика*, *космонавтика*. І це не випадково. Якщо раніше людство своє майбутнє пов'язувало з технічним прогресом, розумними машинами та завоюванням космосу, то тепер у нього зовсім інші пріоритети. Необхідно зберегти природне середовище, перейти на поновлювані джерела енергії, забезпечити населення планети харчовими ресурсами, запобігти пандеміям нових, насамперед вірусних, хвороб. Усі ці глобальні проблеми називають екологічними. Це також не випадково, адже екологія — наука про життя.

Термін *екологія* (від грец. *oikos* — дім, житло і *logos* — розум, знання) запропонував у 1866 р. німецький біолог-еволюціоніст *Ернст Геккель* (1834—1899), сформулювавши його у такий спосіб: «під **екологією** ми розуміємо загальну науку про взаємовідносини організмів з навколишнім середовищем, куди ми відносимо у широкому сенсі всі умови існування». За задумом автора терміна, екологія мала досліджувати нові для тогочасної науки питання: конкуренція організмів у природі і, як наслідок, — їх боротьба за існування. Як ви пам'ятаєте, вони є дуже важливими постулатами еволюційної теорії Ч. Дарвіна (*пригадайте або спробуйте сформулювати поняття природного добору — ключове поняття цієї теорії*). Звідси випливає, що екологія замислювалася як доповнення до еволюційної теорії.

У жодному разі не слід вважати, що історія екологічних досліджень бере початок з другої половини XIX століття. Насправді усі описи життєдіяльності окремих організмів чи видів у природі, зроблені задовго до цього, сміливо можна



Мал. 104. Е. Геккель.

вважати екологічними дослідженнями. Більше того, на той час уже був зроблений ряд важливих екологічних узагальнень, зокрема такі: окремі живі організми та їх види живуть не поодиноці, а обов'язково разом з особинами свого виду й іншими видами організмів; живі істоти заселяють усі можливі місця на Землі, але при цьому вони мають бути пристосованими до середовища життя. Особливе місце у цьому сенсі посідають роботи відомого російського біолога *Карла Францевича Рулье* (1814—1858). Йому належить формулювання **принципу двоїстого стану організму в природі**, згідно з яким будь-яка істота живе як сама по собі, так і є компонентом угруповання організмів.

Саме слово *екологія* походить від давньогрецького *ойкос*, що означає *житло* й, по суті, дуже влучно відбиває зміст екології — науки про організми «у себе вдома», або точніше, про організми у природі, їх взаємини один з одним і неживими компонентами середовища життя. Об'єктом вивчення екології є і людина з усією її діяльністю.

Сучасна екологія стала настільки різноманітною й багатогранною наукою, що серед професійних екологів часто можна почути такий жарт: «Екологія — це те, чим займаюсь я, і чим не займаєшся ти».

Предмет і завдання екології. Предметом екології є сукупність певним чином організованих і структурованих зв'язків між організмом і середовищем. Крім того, важливою складовою екологічних досліджень є практичне застосування здобутих знань про життя природи. Цілком очевидно, що не можна охороняти природу, користуватися її ресурсами, не знаючи, за якими законами вона живе і розвивається, як реагує на вплив людини і який об'єм ресурсів може взяти собі людство, щоб це не призвело до необоротних втрат. Усе це у кінцевому підсумку і є предметом екології.

Головним об'єктом екологічних досліджень є природні комплекси живих організмів і середовища їх життя. 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, у яких ці види взаємодіють один з одним і з середовищем життя. Тому в екології зазвичай виділяють такі основні напрями: **аутекологія** (від грец. *аутос* — сам, *ойкос* і *логос*), що досліджує зв'язки окремого організму або виду організмів з навколишнім середовищем; **демекологія** (від грец. *демос* — народ, *ойкос* і *логос*); її ще називають популяційною екологією), у завдання якої входить вивчення структури та динаміки популяцій окремих видів; **синекологія** (від грец. *син* — разом, *ойкос* і *логос*), 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.



Мал. 105. К. Ф. Рулье.



Мал. 106. Видра річкова — наземна тварина, яка почуває себе у воді, як риба.



Мал. 107. Метелик очняк квітковий, гусінь якого розвивається на злакових рослинах, є типовою наземною твариною.

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. Прикладну екологію у вітчизняній науковій літературі зазвичай називають *охороною навколишнього середовища* (охороною природи), а в англійській літературі — *енвайронменталізмом* (від англ. *environment* — навколишнє середовище).

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 (так звані 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. Нині середовище життя кожного організму тією чи іншою мірою формують людина, її виробнича діяльність. При цьому одні компоненти навколишнього середовища життєво необхідні організму, інші справляють на нього негативний вплив, ще інші — байдужі.

За особливостями умов існування розрізняють три основних типи середовища життя, кожний з яких має свої ключові компоненти.

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 або полювати у воді (мал. 106) або повітрі (мал. 107).

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 цитопlasма клітин багатоклітинних організмів. Особливістю водного середовища є те, що різні види організмів можуть розміщатися в ньому не в одній площині, як на поверхні суходолу, а в товщі, для чого в них виробилося пристосування. Ті, хто живуть на дні водойм, утворюють угруповання

організмів, яке називають **бентосом** (від грец. *бентос* — глибина), в товщі води — **планктоном** (від грец. *планктос* — блукаючий) (мал. 108), на поверхні — **нейстоном** (від грец. *неустос* — плаваючий) (мал. 109) (*пригадайте, які пристосування виробили водні тварини, яких відносять до цих трьох угруповань*). 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 та групи тварин: личинки комах, дощові черви, безногі земноводні (мал. 110) та деякі ссавці (мал. 111).

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 привели до «екологізації» природничих, технічних і гуманітарних наук, серед яких виникли: інженерна екологія, соціальна екологія, сільсько-господарська екологія, космічна екологія тощо. Очевидно, що нині термін «екологія» трактують набагато ширше, ніж кілька десятиліть тому.



Мал. 108. Мікроскопічні вододорості — головна складова фітопланктону.



Мал. 109. Клоп-водомерка — класичний представник організмів, що входять до складу нейстону.



Мал. 110. Черв'яга — безнога тропічна амфібія, яка веде підземний спосіб життя.



Мал. 111. Гризун сліпак піщаний, який веде риючий спосіб життя, занесений до Червоної книги України.



Перевірте себе

1. Як найбільш правильно визначити, що таке екологія і що є предметом її вивчення?
2. У чому полягає суть принципу двоїстого стану організму в природі?
3. Які завдання постали перед загальною, а які — перед прикладною екологією?
4. У чому головна відмінність водного та наземного середовищ життя?



Як ви вважаєте?

1. Деякі вчені називають екологію економікою природи. Наскільки виправдане таке трактування?
2. У сучасних джерелах можна зустріти словосполучення екологія душі. Наскільки воно виправдане?

§ 29.

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; алелопатія.

Що називають екологічними факторами. Все, що оточує живі організми, є *середовищем існування*, а окремі його компоненти й елементи, 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. При спільному житті тварин полегшується пошук ними їжі, вони ефективніше протистоять ворогам, у них простіше відбувається розмноження тощо. У вищих рослин легше відбувається запилення. У тварин і рослин, що живуть групами, зазвичай більша плідність, вища швидкість росту і розвитку. Вони навіть зовні можуть відрізнятися від своїх родичів, які ведуть усамітнений спосіб життя.

Міжвидові біотичні взаємодії набагато складніші й багатогранніші. Головними тут виступають **трофічні** (від грец. *трофе* — живлення) 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 (мал. 112) або різних видів змагаються за один ресурс. Конкурентами цілком можна вважати *рись, вовка й лисицю*: у них спільний об'єкт полювання — *засць білий*.

Хижачтво — 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 (мал. 113). Вони трапляються навіть

серед найпростіших (*подумайте, хто це*) і грибів. Останні живляться мікроскопічними личинками круглих червів. Є хижакі і серед рослин. Вони успішно приманюють комах (*пригадайте росичку*). Хижих створінь немає тільки в надцарстві прокаріотів. Аджє годуватися, активно захоплюючи здобич, через щільну клітинну оболонку бактерії просто не можуть фізично. Тому поглинають поживні речовини шляхом дифузії — поверхнею тіла.

Паразитизм (від грец. *паразитос* — нахлібник) 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 мають місце серед бактерій, грибів, квіткових рослин (мал. 114) (*пригадайте хоча б вічнозелену рослину омелу, що уражує верхівки дерев у наших містах*), 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. Крім того, будувати свої відносини з навколишнім світом паразити доручають своїм хазяям.

Коменсалізм (від лат. *кін менса* — «за одним столом») 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. Звичайна у водоймах України рибка *гірчак* відкладає ікринки в мантіюну порожнину двостулкових моллюсків перлівниць і беззубок. Внаслідок цього ікринки, що розвиваються, захищені мушлею моллюска, але їх присутність байдужа для хазяїна.

Нахлібництво є випадком, коли один вид тварини (коменсал) підбирає залишки з «панського стола» 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*



Мал. 112. Антагоністичні відносини між дорослими самцями бегемотів — чудова ілюстрація внутрішньовидової конкуренції.



Мал. 113. Вовки, мабуть, є найвідомішими хижаками.



Мал. 114. Рослина-паразит раффлезія не має справжніх коренів, стебла і листків, проте має найбільші квіти, маса яких сягає 9 кілограмів.



Мал. 115. Риба-прилипала, що «присмок-талася» до тіла акули.



Мал. 116. Накипні лишайники здатні жити на голому камінні.

(мал. 115) взагалі вступила в настільки тісні відносини з акулами, що виробила для цього спеціальне пристосування. Прикріплюючись своїм плавцем-присоском до шкіри акули, вона не лише пересувається з її допомогою, а й живиться залишками трапези хазяїна.

Мутуалізм (від англ. *mutual* — обопільний) — рідкісний випадок взаємно корисного співжиття організмів різних видів. Яскравим прикладом цього є лишайники (мал. 116). Гіфи гриба постачають водорість водою і мінеральними речовинами, а водорість, здійснюючи фотосинтез, постачає грибу органічні речовини. Вважають, що саме завдяки цьому лишайники являють собою приклад ідеальних симбіотичних відносин організмів. Проте це не зовсім так. Гриб, що утворює тіло лишайника, не може обійтися без водорості і, по суті, бере її у «полон», тоді як водорість, що бере участь у симбіозі, віддає перевагу вільному життю. Наочнішим прикладом мутуалізму є взаємини жуйних ссавців і деяких видів інфузорій, що живуть у їх кишечниках. У такому випадку наявна однозначна двостороння вигода, оскільки ані інфузорії не живуть поза шлунком ссавця, ані ссавець без них не може обійтися.

Особливим випадком антагоністичних біотичних взаємин є **алелопатія** (від грец. *аллелон* — взаємно і *патос*) — властивість рослин, бактерій і мікроскопічних грибів виділяти біологічно активні речовини, які негативно впливають на життєдіяльність інших рослин або мікроорганізмів. До цієї групи речовин відносять антибіотики і фітонциди, що пригнічують ріст бактерій. Крім того, одні види рослини продукують особливі речовини, які можуть пригнічувати ріст інших. Не випадково у землеробстві прийняті сівозміни з чітко прописаними правилами, яку культуру за якою саджати.

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. Як ви знаєте, 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, джерелом якої насамперед є опаді, — 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 максимальна влітку, вологоємність, структура і хімічний склад ґрунту, кількість опадів, освітленість дерева, наявність і масовість паразитів та шкідників. Який саме з названих факторів найбільш визначальний для життя рослини?

Виявляється, відповідь на це запитання дає **закон лімітуючого фактора** (його також називають **законом мінімуму Лібиха** (мал. 117). Його у 1840 р., ще до появи терміна *екологія*, сформулював німецький хімік Юстус Лібих (1803—1873). Проводячи експерименти з мінеральним живленням рослин, він встановив, що врожай сільськогосподарських культур насамперед залежить від необхідного рослині хімічного елемента, присутність 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 найбільш дефіцитного елемента. Отже, якщо в ґрунт додати фосфор, то рослини почнуть швидко рости й інтенсивно розвиватися. 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. 117. Унаочнення закону мінімуму — «бочка Лібиха». У процесі наповнення бочки вода починає переливатися через найкоротшу дошку, тому довжина інших дошок уже не має значення.



Мал. 118. Наочна ілюстрація закону толерантності Шелфорда.

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 (від лат. *толерантіа* — терпіння) **Шелфорда** — 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.* Цей закон сформулював у 1913 р. американський еколог Віктор Ернест Шелфорд (1877—1968). Логіка закону очевидна: будь-який організм, у тому числі й людина, однаково некомфортно почуває себе, наприклад, при вкрай низьких або вкрай високих для нього температурних межах. Або такий приклад. Якщо кімнатну рослину поливати недостатньо, то вона так само погано ростиме, як і в умовах надмірного поливу. В останньому випадку рослина все одно залишатиметься кволою, але не через дефіцит води, а через те, що у постійно вологому ґрунті розмножаться анаеробні бактерії, ґрунт стане кислим, і коріння почне гнити. Іншими словами, і те, й інше може стати лімітуючим фактором, який визначає стан організму чи популяції.

Із закону толерантності випливає, що фактори середовища сприятливі за оптимального для даного організму рівня впливу, який зазвичай близький до середньої дії фактора (мал. 118). У цьому випадку організм ніби не помічає дії фактора. Причому чим ширші межі дії будь-якого фактора, за наявності якого даний організм може зберігати життєздатність, 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 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 середовища існування, а руйнує його. Саме тому діяльність людини виділена в особливу групу **антропогенних (від грец. *антропос* — людина і *генезис*) екологічних факторів**. Це всі ті види діяльності людини, насамперед господарської, які впливають на природне середовище, змінюючи умови існування живих організмів.

Востанні десятиліття у зв'язку з бурхливим розвитком техніки, ростом чисельності населення, збільшенням виробництва матеріальних благ уся планета зазнала негативного впливу людської діяльності. Це означає, що вона стала антропогенним середовищем існування. Підтвердити це положення дуже легко. Спеціальні аналізи показали, що токсичні речовини — **інсектициди** (від лат. *інсектум* — комаха й *цедо* — убиваю), які використовуються для боротьби із шкідниками, тепер можна виявити у найбільш віддалених куточках земної кулі — в Антарктиді або на Північному полюсі (мал. 119). Викиди вуглекислого газу в атмосферу стали причиною парникового ефекту й призвели до початку глобальної зміни клімату на всій планеті. А масове використання фторорганічних і хлорорганічних сполук з метаном і етаном — фреонів — у холодильних апаратах спричинило різке збільшення озонних 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**.



Мал. 119. Найбільш сумнівний інсектицид — ДДТ, сліди якого можна знайти навіть в Антарктиді.



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?



Як ви вважаєте?

1. Чи є спалахи на Сонці екологічним фактором відносно таких видів, як лисиця, борсук або ведмідь?
2. Чи можна логіку законів мінімуму і толерантності перенести на людське суспільство?

§ 30. 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; спалахи чисельності популяцій; хвилі життя; біологічні ритми; біологічний годинник.

Поняття популяції: Жодний вид організмів не здатний жити самотньо. І справа не лише у взаємодопомозі живих істот, яку в екології прийнято називати ефектом групи, а й у тому, що організми певного виду завжди прагнуть зайняти найбільш придатні для них місця проживання. Саме на таких ділянках ареалу концентруються особини, які утворюють **популяцію**. Термін походить від англійського слова *population* — населення. Справді, на практиці найчастіше популяцію визначають як ізольоване поселення організмів одного виду, прив'язане до конкретної території або акваторії (мал. 120).

Чітких рекомендацій щодо розміру території, яка має підходити для популяції, не існує. Багато в чому це залежить від біологічних особливостей виду. Приміром, популяцією можна вважати: колонію *сріблястої чайки*, що розміщується на одному острові, або кілька її колоній на прилеглих островах, або поселення цього виду в одній великій затоці, або навіть на узбережжі усього моря. Тому дуже часто межі між популяціями умовні й визначаються відповідно до мети і завдання наукового дослідження.

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 у нерухомих організмів — рослин або грибів. Вони самі не здатні активно вибирати місця проживання, а тому концентруються на ділянках з відповідними умовами існування.

Уявімо популяцію вікових дубів де-небудь в Українському Поліссі. Вони є середовищем життя для величезної кількості комах, у тому числі й жуків-короїдів, для яких дерева є не тільки джерелом їжі, а й притулком. У цих дубах жуки розмножуються, під корою або у деревині розвиваються їх личинки і ховаються лялечки. У такий спосіб тут формується популяція короїдів. Ясна річ, що й інші популяції цього виду будуть також прив'язані до дібров і залишатимуться у певних межах протягом багатьох років.

У травні—червні у душлястих деревах таких лісів, що дуже підходять для обладнання гнізд, формуються популяції птахів-дуплогнізників, наприклад *синиці великої* — одного з найчисленніших видів наших лісів. Однак із середини літа молоді синиці разом із батьками, утворивши невели-

кі зграйки, починають кочувати усім лісом. Ближче до зими зграйки зливаються і навіть утворюють змішані зграї з іншими видами синиць (до великих синиць часто прибиваються *синиці блакитні, гаїчки, довгохвості синиці*). У пошуках їжі такі зграї залітають у населені пункти й міста. Очевидно, що ключовими для підтримки співтовариства таких рухливих й досить розумних істот, як синиці, багато в чому є соціальні відносини.

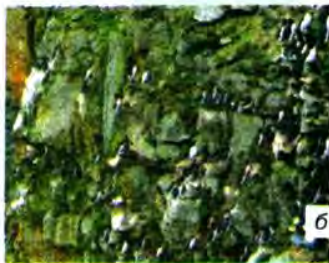
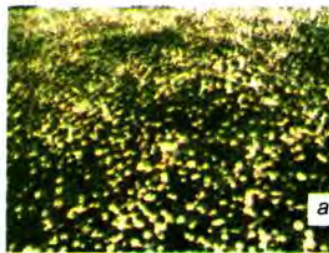
Такі самі рухливі, мобільні популяції, чітко не прив'язані до одного місця проживання, утворюють не тільки птахи, а й багато видів риб і ссавців. Для їх позначення у біології використовують терміни: зграя, стадо, табун, косяк (у риб), клин (у журавлів).

Таким чином, у різних видів організмів, залежно від сезону, стадії, життєвого циклу, можуть бути дуже різні за структурою і своїм положенням популяції.

Виявляється, не тільки багатоклітинні організми: гриби, рослини або тварини, а й навіть бактерії, воліють жити групами. Останнім часом уявлення про бактерії як про одноклітинні поодинокі організми істотно змінилося. Встановлено, що найбільш природною формою існування мікроорганізмів є біоплівка — щось на зразок колоніального утворення. Всередині біоплівки мікроорганізми проявляють різні форми соціальної поведінки: здатність до спілкування, до формування багатоклітинного колективу, структура якого нагадує співтовариство вищих тварин. Нині встановлено, що у стані біоплівки перебуває 90 % усіх мікроорганізмів.

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* (від грец. *пан* — усі і *міксіс* — змішання) популяціями (мал. 121). Важливою характеристикою такої популяції є те, що кожна особина, яка до неї входить, має свій особливий генотип. Зрозуміло, що ймовірність схрещувань самок і самців однієї популяції набагато вища, ніж особин з різних популяцій. Тому вважається, що кожна популяція може сформувати свій особливий генофонд.

Природні популяції не бувають на 100 % панміктичними. Так само, як у людському суспільстві не кожний чоловік може утворити подружню пару з жінкою, яка йому сподобалася, так і в популяціях тварин і рослин існує певна вибірковість схрещувань.



Мал. 120. Різноманітні сукупності організмів одного виду (а — ромашки на полі; б — колонія пінгвінів; в — клин журавлів у небі; г — стадо тихоокеанського лосося — нерки, що йде на нерест) можна називати популяціями.



Мал. 121. Населення мегалопісу — один з прикладів панмікτικής популяції.

Причини можуть бути різні: і нерівне співвідношення особин різної статі в популяціях тварин, коли самцям, а іноді навіть і самкам, для розмноження не вистачає партнера; і генетична несумісність, наприклад пилку й маточки в рослин, викликана наявністю специфічних білків у клітинних мембранах; і різні етологічні й соціальні перепони (*пригадайте, у більшості видів мавп самець-ватажок має свій гарем, до якого ні в якому разі не підпускає інших самців*). Проте, незважаючи на те, що в популяціях більшості амфіміктичних видів тварин і багатьох рослин існують обмежен-

ня на вільні схрещування, панміксія реалізується більш ніж на 90 %. Це приводить до того, що кожна особина популяції має свій особливий генотип.

Крім того, слід урахувати, що репродуктивні критерії популяції не підходять для організмів, розмноження яких відбувається без статевого процесу. Це насамперед стосується багатьох одноклітинних організмів або партеногенетичних видів, у яких потомство — клони. Також ці критерії не підходять і до самоплідних організмів: самозапилюючих рослин або, наприклад, цип'яків. Як ви пам'ятаєте, потомство таких організмів рано чи пізно перетворюється на чисту лінію, в якій всі особини генетично однакові.

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 не всі, а 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. У цій закономірності можна переконатися самому: досить легко наловити кілька десятків цього-річних щучок розміром ледь більше пальця, набагато рідше попадаються дорослі щуки масою 2—3 кг, а гігантські особини по 10 і більше кілограмів — взагалі рідкість. Ту саму закономірність можна простежити й у світі рослин. У наших лісах, як правило, на один столітній дуб припадають сотні молодих рослин, багато з яких ще навіть не вступили в плодоносіння.

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.

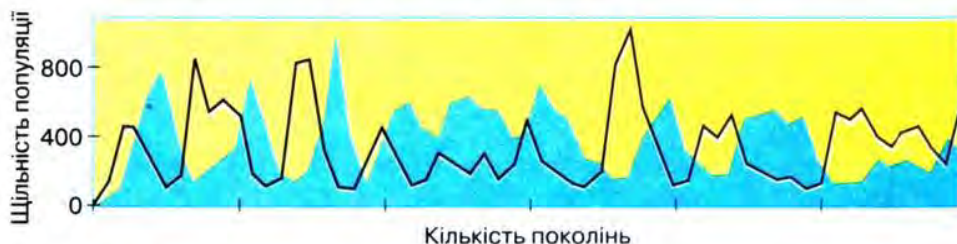
Ще одним показником популяційної структури є співвідношення статей. В ідеальних умовах співвідношення самок і самців має бути не рівним, а ледь зрушеним у бік збільшення частки самок. За такого співвідношення статеве розмноження буде найефективнішим. Не випадково приблизно таке саме співвідношення чоловіків і жінок спостерігається у репродуктивно зрілих частинах більшості популяцій людини.

Проте близьке до рівного співвідношення статей спостерігається далеко не в усіх видів тварин. Більше того, у різних популяціях одного виду співвідношення статей може варіюватися у досить широких межах. Така закономірність відзначена у випадках дуже численних і щільних популяцій. Коли тваринам не вистачає ресурсів, у їх популяціях зростає частка самців, якщо ж навпаки — самок. Адже кількість самок у популяції й визначає успіх розмноження. Якщо самки в дефіциті, то чимало самців виявляються поза процесом розмноження, зменшуючи його ефективність, отже, подальше зростання чисельності популяції обмежується. І навпаки, якщо самок багато — всі особини популяції беруть участь у розмноженні. У таких випадках кількість особин у популяції швидко зростає. 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 і є **періодизація життєвих явищ** (*пригадайте, що позначають цим терміном*), зумовлена тим, що одні сезони сприятливі для розмноження, а інші — ні. Саме тут, насамперед в організмів, життєвий цикл яких становить кілька місяців (дрібних ракоподібних, багатьох видів 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. Причому найчастіше, коли в межах однієї популяції не вистачає місця молодим, вони починають мігрувати у сусідні або навіть утворюють нові популяції. 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



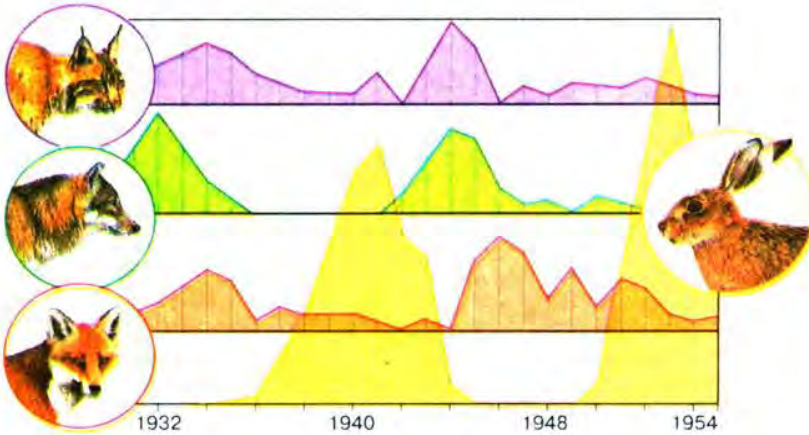
Мал. 122. Коливання чисельності хазяїв жука-довгоносика (синій фон) і паразита — наїзника (чорна лінія) протягом 60 років.

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. 122).

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 звичайно. Якщо до цього ще додається 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. 123).

Ще на початку минулого сторіччя відомий біофізик А. Л. Чижевський встановив, що спалахи інфекційних хвороб мають чітку 33-річну й 11-річну періодичність. За його спостереженнями, зменшення сонячної активності збігається зі спадами захворюваності. Він пояснив цей феномен впливом сонячної активності на популяції мікроорганізмів за рахунок потоку іонізуючого випромінювання.

Найбільш очевидною причиною змін чисельності популяцій є періодичні зміни факторів середовища існування. Проте, як показало моделювання на лабораторних популяціях, навіть у стабільних умовах середовища обов'язково спостерігаються періодичні зміни чисельності популяцій. Якщо у величезну за розмірами клітку помістити кілька десятків мишей і щодня давати їм чітко визначену кількість води та їжі, якої більш ніж достатньо для спокійного життя популяції, то вони почнуть розмножуватися. Через кілька поколінь, коли чисельність мишей перейде за сотню, їм вже не буде вистачати ані води, ані їжі. Крім того, за високої щільності популяції почнуть розвиватися інфекції. Народжуваність стане значно меншою за смертність, і популяція почне різко знижувати свою чисельність. У таких умовах виживуть найсильніші й найвитриваліші особини,



Мал. 123. Динаміка чисельності зайця білого і хижаків (рисі, вовка і лисиці), здобиччю яких він є, протягом 30 років.

яким згодом вже буде цілком вистачати життєвих ресурсів. У популяції знову народжуваність перевищить смертність, розпочнеться інтенсивне розмноження, і популяція почне збільшуватися доти, поки вистачатиме ресурсів.

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. Сумну популярність завдяки своїй особливості давати спалахи чисельності популяції здобула *перелітна сарана* (мал. 124). Описи її спустошливих нальотів можна знайти навіть у Біблії. Велику небезпеку людям несуть і різкі підйоми чисельності мишоподібних гризунів, за якими звичайно йдуть спалахи небезпечних інфекційних захворювань, насамперед *туляремії й лептоспірозу*.

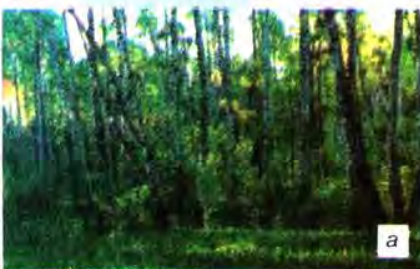
Адаптивні ритми популяцій і організмів. Життя будь-якого організму складається з **біологічних ритмів** — повторюваних змін характеру його життєдіяльності. Розрізняють два типи біологічних ритмів. **Внутрішні ритми** засновані на періодичних фізіологічних процесах, що протікають усередині організму (дихання,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



Мал. 124. Сарана перелітна під час масового розмноження.



Мал. 125. Типовий приклад циркадних ритмів. Квітка тюльпана, як і багато інших, сонячним днем відкривається, а вночі чи у похмуру погоду закривається.



Мал. 126. Весна (а) і осінь (б), мабуть, є найкращими прикладами фотоперіодизму у рослин.

показники біологічного й астрономічного годинників можуть збігатися.

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

Добові, або, як їх ще називають, *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 не тільки фази фотосинтезу в рослин або зміну сну й рухової активності у тварин, а й навіть інтенсивність клітинних поділів, яка також залежить від часу доби (мал. 125).

Місячні біоритми пов'язані з фазами місяця. Їх період відповідає місячному циклу (29,5 доби) або місячній добі (24,8 годин). 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 мушлів двостулкових моллюсків). Добре помітні місячні ритми й при культивуванні мікроорганізмів. 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* (мал. 126). 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*.

Те, що світловий день важливіший за температуру, свідчать такі приклади. Перші трелі синиці часто можна почути вже у перших числах січня, коли світловий день тільки починає збільшуватися, хоч тривають різдвяні морози. Молоді солов'ї починають відкочовувати на південь ще в середині липня, коли літо в розпалі, але довжина світлового дня пішла на спад.

Популяція — населення особин одного виду, що живуть на конкретній території — являє собою дуже динамічну систему. Ключовим показ-

виком 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. Як правильно визначити, що таке популяція?
2. Що таке репродуктивні критерії виділення популяції, для яких організмів вони не підходять?
3. Чи можна називати сезонні зміни чисельності особин у популяціях хвилями життя?
4. Що таке циркадні ритми?



Як ви вважаєте?

1. Чи змінюватиметься генетична структура популяції в разі різкого підвищення чи зниження її чисельності, а якщо буде змінюватися, то яким чином?
2. Згідно з теорією відносності Ейнштейна час на Землі й у космічному кораблі, що рухається з близькою до світлової швидкістю, тече не однаково. Тому в багатьох фантастичних романах можна прочитати, що космонавти, які повернулися на Землю після мандрівок, залишилися молодими, тоді як їхні однолітки на Землі зістарилися. Отож чи є біологічний сенс у цих міркуваннях?

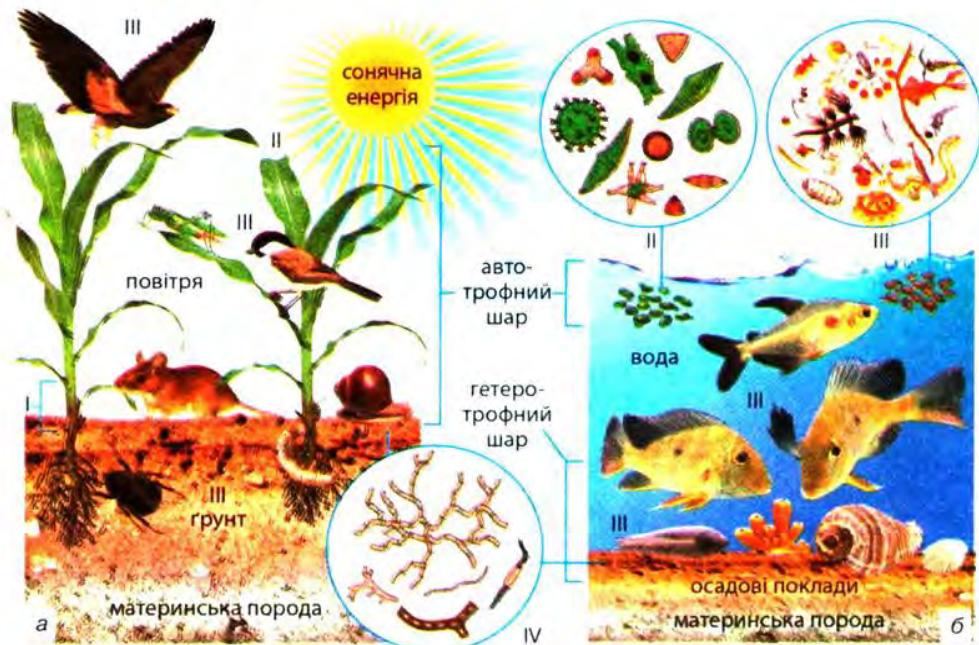
§ 31. ПОНЯТТЯ ПРО ЕКОЛОГІЧНУ СИСТЕМУ

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

Екологічна система, її складові. Кожний, хто хоч трохи цікавиться життям природи, чітко уявляє, що життєдіяльність організмів зумовлена не лише різними абіотичними (температурою, солоністю, киснем, магнітним полем Землі, світлом, ґрунтом, вологістю), а й біотичними факторами, тобто взаєминами різних видів живих організмів. У результаті 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. 127).

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 (від лат. *гумус* — земля) ґрунту;
- **продуценти** (від лат. *продуценс* — той, що створює) — виробники органічної речовини: автотрофні організми, головним чином зелені фотосинтезуючі рослини;
- **консументи** (від лат. *консуменс* — той, що споживає) — споживачі органічної речовини: тварини, паразитичні гриби і бактерії, які споживають створену рослинами органічну речовину;
- **редуценти** (від лат. *редуцетис* — той, що відновлює) — 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.



Мал. 127. 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.

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.

Біогеоценоз як елементарна екосистема. Історично складені угруповання популяцій різних видів тварин і рослин, прив'язані до однієї досить однорідної з огляду на абіотичні фактори ділянки суходолу або водойми — **біотопу** (від грец. *біос* — життя й *тоπος* — місце), формують **біоценоз** (від грец. *біос* і *коїнос* — спільний), у якому встановлюються певні відносини. Разом біоценоз і біотоп утворюють **біогеоценоз** (від грец. *біос*, *геос* — земля і *коїнос*), яким може бути весь ліс або, наприклад, дубовий гай у сосновому борі; озеро в цілому або окремі його частини: прибережні зарості очерету, мільководдя 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 (*наведіть приклади саморегуляції на рівні кліти-*

ни). На рівні біоценозу саморегуляція проявляється у тому, що, незважаючи на постійні зміни середовища і підпорядкування популяції видів, які його складають, хвилям життя, основні показники екосистеми (її фізичні розміри, кількість видів, що до неї входять, продукція органічної речовини, яку вона дає) рік у рік залишатимуться досить стабільними.

Біогеоценоз слід розглядати як елементарну екосистему. Його не можна поділити на екосистеми нижчого рангу, оскільки всі його складові, навіть якщо це — угруповання організмів, уже не можна назвати біоценозами.

Візьмемо, наприклад, величезний трьохсотрічний дуб. На ньому можна знайти десятки видів організмів, чимало з яких утворюють поселення із сотень особин, але таке угруповання видів не є біоценозом. Згідно з визначенням, біоценоз — це сукупність популяцій різних видів, що склалися історично, а окреме дерево — не популяція. Для позначення такого угруповання дрібних організмів, прив'язаних до будь-якого великого організму, використовується спеціальний термін — **консорція** (від лат. *консорціум* — співучасть, співтовариство). Прикладами консорцій можуть бути невеличкий акваріум, горщик з кімнатною рослиною (мал. 128) й навіть будь-який окремий організм, у тілі якого постійно живе значна кількість різноманітних коменсалів (бактерій, найпростіших) і паразитів (плоских і круглих червів). Консорції, на відміну від біоценозу, не здатні до саморегуляції й самовідновлення.

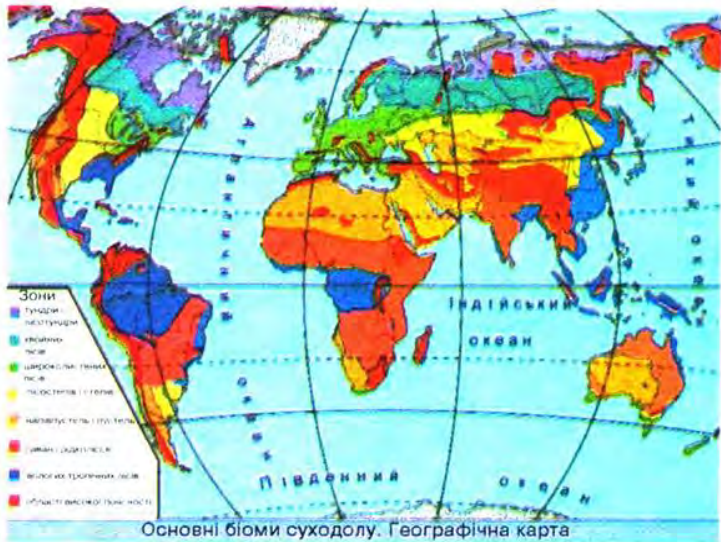
Просторова структура біоценозу. Популяції організмів, що складають біогеоценоз, перебувають у межах певного біотопу. Зазвичай цей життєвий простір не є просто площею на поверхні Землі. Він ще має і певний об'єм, оскільки особини одного виду розміщуються як за площею, так і за висотою. За типом середовища і просторовою структурою розрізняють два типи екосистеми.

У водних екосистемах використовується весь фізичний об'єм біотопу, і живі організми утворюють тут кілька типів 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** (від грец. *гідрос* — вода і біологія).

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 кілька ярусів: перший — угруповання, що живуть безпосередньо у ґрунті та на його поверхні; другий — угруповання, які заселили високу траву



Мал. 128. Акваріум (а) та горщик (б) з кімнатною рослиною, хоч тут разом і співіснують різні види організмів, є не екосистемами, а консорціями.



Мал. 129. Карта біомів світу.

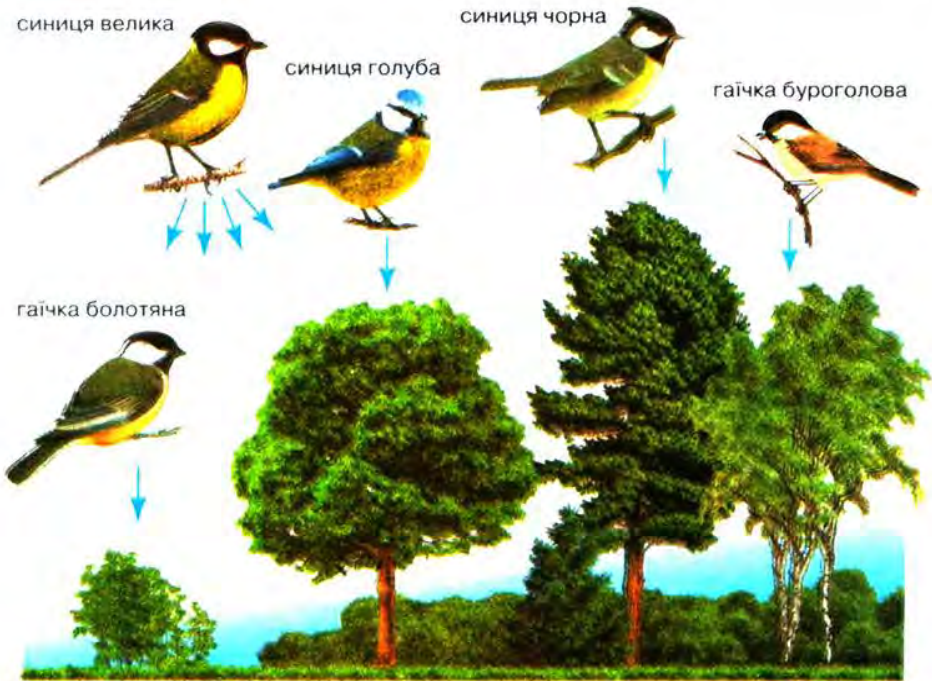
та кущі; третій — угруповання, котрі уподобали крони дерев. У тропічних лісах ярусів значно більше. Чим більше ярусів у наземній екосистемі, тим більше видів у ній живе і тим більше в ній організмів.

Екосистеми високого рівня. Біогеоценози є більшими за розмірами екосистемами — **біомами** (від грец. *біос* і лат. *омат* — сукупність). Останні включають усі пов'язані одна з одною екосистеми однієї природно-кліматичної зони. Наземні біоми класифікують за головним типом рослинності, наприклад, виділяють біоми широколистяного лісу, тундри, вологого тропічного лісу (мал. 129). 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, які представляють певний зріз історичного розвитку життя, користуються терміном **біота** (від грец. *біос*). На відміну від біома, в якому головна роль належить екологічним зв'язкам організмів, біота — це історично складена сукупність видів, об'єднана великою територією або акваторією. Саме тому терміном *біота* часто визначають викопну фауну і флору певного геологічного періоду будь-якого значного регіону.

Біоми формують **біосферу** (від грец. *біос* і *сфеїре* — сфера, куля), 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**. Насам-



Мал. 130. Екологічні ніші різних видів синиць, що визначаються переважним місцем живлення: синиця велика — повсюдно; гаїчка болотяна — кущі; синиця чорна — хвойні дерева; синиця голуба (лазорівка) — крони широколистяних дерев; гаїчка буроголова — береза.

перед, екологічна ніша є місцем, яке займає вид у трофічних відносинах (мал. 130), що склалися між видами в екосистемі. Якщо це автотрофний вид, то його місце визначається способом одержання енергії (*пригадайте: автотрофи поділяють на фототрофів і хемотрофів*) 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.

Чимало вчених трактують екологічну нішу як певний фізичний простір, який займає популяція, з його абіотичними і біотичними умовами, тоді як інші дослідники вважають, що це поняття більш функціональне і позначає комплекс зв'язків виду в біоценозі та його відношення до умов середовища. Наприклад, екологічна ніша квіткової рослини включає кількість опадів, сонячного світла і мінеральних речовин у ґрунті, необхідних для нормального життя. Нішу тварини-хижака формують різні абіотичні, насамперед кліматичні фактори, наявність жертв, а також паразити та інфекційні захворювання, характерні для місцевості, у якій він живе.

Очевидно, було б зовсім не правильним сприймати екологічну нішу як щось застигле й непорушне. Навіть її розміри у межах одного біоценозу залежно від стану популяції, сезону й року постійно змінюються. Якщо вид не має конкурентів, він займає повністю всю нішу, якщо ж конкуренти є, то він змушений ділити її з ними.

Стосунки видів, які займають одну й ту саму екологічну нішу, визначає **принцип конкурентного витиснення**: *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 витисне його з даного біоценозу, якщо тільки слабший вид не перейде в іншу екологічну нішу.* Сформулював його російський еколог і мікробіолог *Георгій Францевич Гаузе* (1910—1986). Спостерігаючи у лабораторних умовах за співіснуванням популяцій двох видів інфузорій, він встановив, що у стабільних умовах колонії цих видів прекрасно ростуть і розвиваються кожний у своїй пробірці. Однак при утворенні спільних поселень *інфузорія золотиста* настільки пригнічує *інфузорію тувельку*, що згодом остання у таких пробірках зникає. Дослідникові все ж таки вдалося добитися співіснування цих видів. Для цього знадобилося постійно змінювати умови існування у пробірках.

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. Тому, якщо близькі види циклопів чи дафній, які зовні майже не відрізняються, живуть в одному шарі води, кожний з них займає своє положення в екосистемі. Вони можуть по-різному реагувати на світло і температуру, відповідно мати неоднакову добову активність і сезонну динаміку розмноження та чисельності.

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. Сформулюйте принцип Гаузе.
5. Чому в мінливому середовищі набагато менша конкуренція видів, ніж у постійному?



Як ви вважаєте ?

1. Чи можна акваріум назвати штучною екосистемою і чи взагалі до екосистеми придатне слово *штучна*?
2. Спробуйте визначити нішу людини у сучасних екосистемах.

§ 32. 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 вибудовується 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** (форзац I).

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. 131) та **ланцюги розкладання** (мал. 132). Типовий трофічний ланцюг виїдання можна легко проілюструвати на прикладі пасовища лучного типу (форзац I). 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



Мал. 131. Принципова схема ланцюга виїдання.

стають об'єктами полювання: вовки часто поїдають лисиць, а пугачі добувають ласок, горностаїв і дрібних 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 (їх називають *фітопланктоном*). Вони є об'єктом живлення *зоопланктону*. Ці невеликі рачки, у свою чергу, є чудовою їжею для дрібної риби (скажімо, 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.

Оскільки рослини, не з'їдені рослиноїдними тваринами, відмирають, у ґрунті, товщі води і на дні водойм утворюється *детрит* (від лат. *detritus* — стертий) — дрібні частки мінералізованої органічної речовини, що залишилася від померлих організмів. Ці крупинки стають їжею первинних *детритофагів* (від лат. *detritus* та грец. *фагос* — пожиратель) — бактерій, дощових черв'яків, грибів, які самі є їжею для вторинних детритофагів — інфузорій, аміб, 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 розкладан-



Мал. 132. Принципова схема ланцюга розкладання.

ня в кругообіг включається до 90 % енергії та речовини, запасених автотрофами, тоді як у кругообіг 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 м² луки, поверхні або дна водойми), а потім добуте 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.

Піраміди 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,



Мал. 133. Екологічна піраміда відображає співвідношення чисельності організмів, маси і енергії в екосистемах на різних трофічних рівнях.

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

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.

залишається неперетравленими. Наприклад, травна система більшості тварин не в змозі розщепити клітковину (*пригадайте: це найбільш масова органічна речовина рослинних клітин*) 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. У результаті навіть для четвертого трофічного рівня вже майже не залишається ані речовини, ані енергії, які були накопичені рослинами на першому рівні. 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).

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 км²?
4. Які причини зменшення потоку речовини та енергії у процесі переходу з одного трофічного рівня на інший?
5. Сформулюйте правило екологічної піраміди.



Як ви вважаєте?

1. Чому в наземних екосистемах рідко трапляються чотири трофічних рівні, тоді як у Світовому океані — це звичайне явище?
2. Яких видів тварин у біоценозі більше: тих, що живляться рослинною їжею, всьєдних або хижих, чи взагалі ніякої закономірності щодо цього не існує?

§ 33. ДИНАМІКА І ПРОДУКТИВНІСТЬ ЕКОСИСТЕМ

Терміни і поняття: сукцесії (первинні, вторинні); 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 виявляється, що за певних умов співтовариства організмів починають швидко перетворюватися.

Нині в Україні склалася саме така екологічна ситуація. Справді, добре знайомий ліс за 20 років так змінюється, що його важко впізнати. І справа не тільки в тому, що дерева стали вищими, а полог щільнішим, а й у тому, що з'явився густий підлісок з ліщини й малини, змінився травостій (замість злакових — папороті), на зміну одним комахам і птахам прийшли інші. У такому лісі вже немає тих грибів, які збирав у дитинстві. Схожу картину можна спостерігати і з колись швидкоплинною річкою з прозорою водою — вона замулилася, заросла, течія уповільнилася, вода, насичена органічними речовинами, потем-



Мал. 134. Невеличка рибка ротан-головешка стала справжнім лихом для рибного населення багатьох українських водойм.

нішала, риби залишилося мало. У багатьох місцях заплавні луки просто на очах перетворилися на рідколісся берези й осики. Очевидно, що ці екосистеми були виведені із стану рівноваги, а перетворення, які в них спостерігаються, зумовлені прагненням біоценозів знову перейти у стійкий стан. Що ж змушує екосистеми змінюватися?

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. Вони активно впливають на видові угруповання, що склалися історично. Наприклад, вселення невеличкої рибки *ротан* з Далекого Сходу (мал. 134) призвело до того, що тепер у багатьох водоймах вона виявилася єдиним видом риб. Ця ненажерлива всеїдна рибка просто виїла ікру інших риб і навіть амфібій. До того ж вона легко переносить дефіцит кисню у літню спеку і промерзання водойми взимку.

Такі цілком закономірні заміни видових співтовариств іншими, пов'язані з перетворення екосистем, прийнято називати **сукцесіями** (від лат. *successio* — наступність, спадкування).

Якими бувають сукцесії. *Первинні сукцесії* (мал. 135) 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. 136) 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,



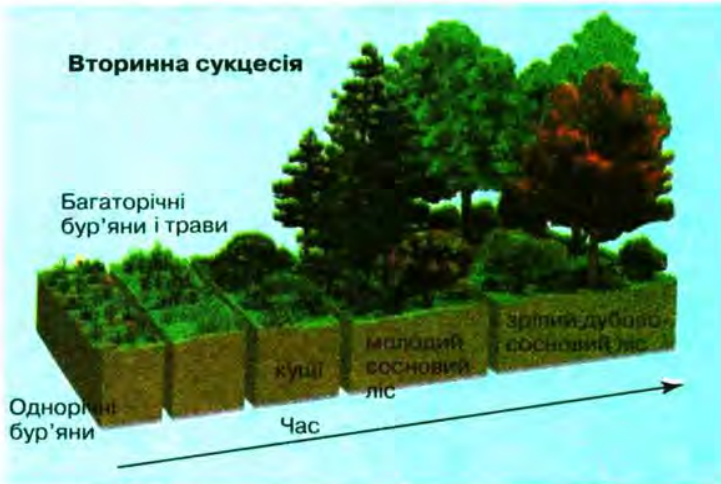
Мал. 135. Схема первинної сукцесії.

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 — починають рости сосни. Через 100—150 років на цьому місці може знову з'явитися справжній сосновий бір. Звичайно, за умови, що не станеться нових пожеж або років через п'ятдесят цей ліс не вирубають.

Через те, що сукцесії — це насамперед зміни фітоценозів, а тривалість життя більшості багаторічних рослин становить не менше кількох десятиліть, відновлення знищених стихією або людиною екосистем займає сотні років. Причому в природних умовах України рекордсменом щодо цього є діброви, період відродження яких охоплює не одну сотню років. Тому можна не сумніватися, що за нинішнього ставлення до охорони лісів відновити вирубані діброви вже практично неможливо.

У жодному разі не слід сприймати сукцесії лише як екологічний прогрес — перетворення простої екосистеми у складну, одноярусної — у багатоярусну, менш продуктивної — у більш продуктивну. Існують і так звані *регресивні сукцесії*, пов'язані із спрощенням екосистем, зменшенням ярусності, зниженням чисельності і продуктивності організмів. Їх причиною є руйнівні впливи людини на середовище.

Типовим прикладом регресивної сукцесії є сучасна екосистема Азовського моря — колись найпродуктивнішої морської водойми у світі. Вода в ній була опрісненою й добре прогрівалася; тут водилися морські і прісноводні організми, зокрема морська, прісноводна і прохідна риба. Зарегулювання рік Дону й Кубані призвело до того, що стік прісної води в Азовське море поменшав, воно стало більш солоним. Отже, умови у цій водоймі стали менш придатними для багатьох цінних видів організмів. Крім того, численні сейнери вичерпали запаси риби. Нині в Азовському морі майже не зали-



Мал. 136. Схема вторинної сукцесії.

шилося осетрових, чорноморських оселедців, стало дуже мало тюльки, хамси, судака й тарані. Навіть запаси бичків зменшилися у десятки разів. Зник і ряд видів молюсків та ракоподібних. Їх місце зайняли медузи і гребневики — примітивні безхребетні, яких відносять до окремого типу тварин, що зовні нагадують медуз. У результаті Азовське море з найпродуктивнішого стало місцем екологічної катастрофи.

Про те, скільки риби було в Азовському морі, свідчить хоча б такий факт. Північне узбережжя Азовського моря — степи. Дрова тут завжди були великим дефіцитом. Тому ще на початку ХХ ст. у холодні зими місцеві жителі топили печі... в'яленими судаками!

Із екосистеми є стабільними. Кожна сукцесія завершується періодом стабільності, який прийнято називати **клімаксом** (від грец. *клімакс* — вища крапка, кульмінація). Цей стан динамічної рівноваги екосистеми настільки стабільний, 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, навпаки, до депресій. Для них характерна постійна висока продуктивність. Дуже важливою складовою стабільності біоценозів є рівновага між організмами і фізичними факторами середовища існування.

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, схильні до експансії і спалахів чисельності, 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 (мал. 137), утворені віковими деревами. Вирубання 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 заплав 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 відрізнитися 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** (від грец. *oikos* і *tonos* — напруга). Вони мають специфічну структуру й надзвичайно важливі для



Мал. 137. Дубовий праліс — типовий приклад клімаксної екосистеми.



Мал. 138. Найбільш продуктивні ділянки — екотони: а — узлісся; б — лиман; в — заплава річки.

збереження видового та біологічного різноманіття (мал. 138).

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. Ця водойма насправді є величезним лиманом річки Дон. Не випадково стародавні греки називали Азовське море Мейотийським болотом.

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** (від грец. *агрос* — поле і *коінос*) — 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 (мал. 139). Крім ключової культури, на полях можуть траплятися як випадкові види, так і види, здатні житися видами, 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.



Мал. 139. Пшеничне поле — екосистема, що характеризується не лише збідненим біологічним різноманіттям, а й низькою продуктивністю порівняно з природними екосистемами.



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?



Як ви вважаєте ?

1. Чи можна назвати сучасний Дніпро усталеною екосистемою?
2. Чому ліси є більш продуктивними екосистемами, ніж степи?
3. Чому агроценози називають штучними екосистемами?

§ 34. БІОСФЕРА ТА ЇЇ МЕЖІ

Терміни і поняття: жива речовина; ґрунт; ноосфера.

Що таке біосфера. Вивчення різноманітності форм організації живого, з'ясування закономірностей його розвитку не повне без розуміння місця і ролі організмів на нашій планеті.

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. При цьому зовсім не обов'язково, щоб життя на інших космічних тілах мало таку саму розвинену форму, як нині на Землі. Воно може нагадувати життя на нашій планеті у час його зародження, тобто 3—4 млрд років тому, й бути представлене *протоорганізмами* (від грец. *протос* — перший



Мал. 140. В. І. Вернадський.

і організми), що заселяють невеликі порожнини у твердому субстраті або ховаються від сонячної радіації під щільним покривом льодових океанів (*пригадайте: життя на Землі від згубного випромінювання захищає озоновий шар атмосфери*).

Термін **біосфера** увів у науковий обіг французький зоолог і еволюціоніст Ж. Б. Ламарк на початку XIX століття. Уперше застосував його у 1875 р. австрійський геолог Е. Зюсс. 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** (від грец. *літос* — камінь і *сфеїре*), уся **гідросфера** й нижня частина **атмосфери** (від грец. *атмос* — пар і *сфеїре*) — **тропосфера** (від грец. *тропе* — зміна і *сфеїре*). 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. 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. 141).

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 живлення і 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 порівняно з масою земної кори оцінюється десятками трильйонів тонн, що, незважаючи на значність цифр, 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 орга-

нічні сполуки, серед них білки, ферменти і нуклеїнові кислоти (*пригадайте, які ще групи органічних речовин є обов'язковими компонентами клітин*).

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 (*для порівняння: сосни, як правило, досягають 50 м заввишки*), 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 вузччі 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.



Мал. 141. Межі біосфери проходять від літосфери до стратосфери.



Мал. 142. Майже увесь суходіл Землі вкритий живою речовиною.



Мал. 143. Риби, корали, губки, водорості та багато інших організмів утворюють живу речовину Світового океану.

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 (мал. 142). Особливе значення у підвищенні родючості ґрунту має присутність 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'яків, наприклад, у глинистих ґрунтах досягає 1,2 т на 1 га, або 2,5 млн 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 (мал. 143) і, як не без підстав

вважають, стало колискою 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. Використання енергії сонячного випромінювання на поверхню океану становить 0,04 % (використання енергії сонячного випромінювання на поверхню суходолу — 0,1 %). 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.

Оскільки померлі організми осідають на дно, то там, так само, як і на поверхні суходолу, утворюється детрит, у якому живуть бактерії, що перетворюють органічні залишки в неорганічні речовини. У свою чергу, вони є основою ланцюгів розкладання.

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** (від грец. *ноос* — розум і *сфеіре*) — 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.

Термін **ноосфера** запропонував французький математик *Едуард Леруа* (1870—1954).

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*?



Як ви вважаєте?

1. Чому органічної речовини набагато більше продукується на суходолі, ніж у Світовому океані?
2. Чи можна вважати результати діяльності людини у планетарному масштабі свідченням приходу ери розуму?

§ 35. БІОГЕОХІМІЧНІ ЦИКЛИ ЯК ОСНОВА БІОСФЕРИ

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

Як відбувається кругообіг речовини. Зелені рослини, поглинаючи світлову енергію Сонця, з найпростіших неорганічних сполук (води, вуглекислого газу та мінеральних солей) синтезують органічні речовини — первинну про-

дукцію для тварин, грибів і бактерій усієї планети. Тварини перетворюють первинну продукцію у вторинну. Сапротрофні (від грец. *сапрос* — гнилий і *трофос* — їжа) 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.

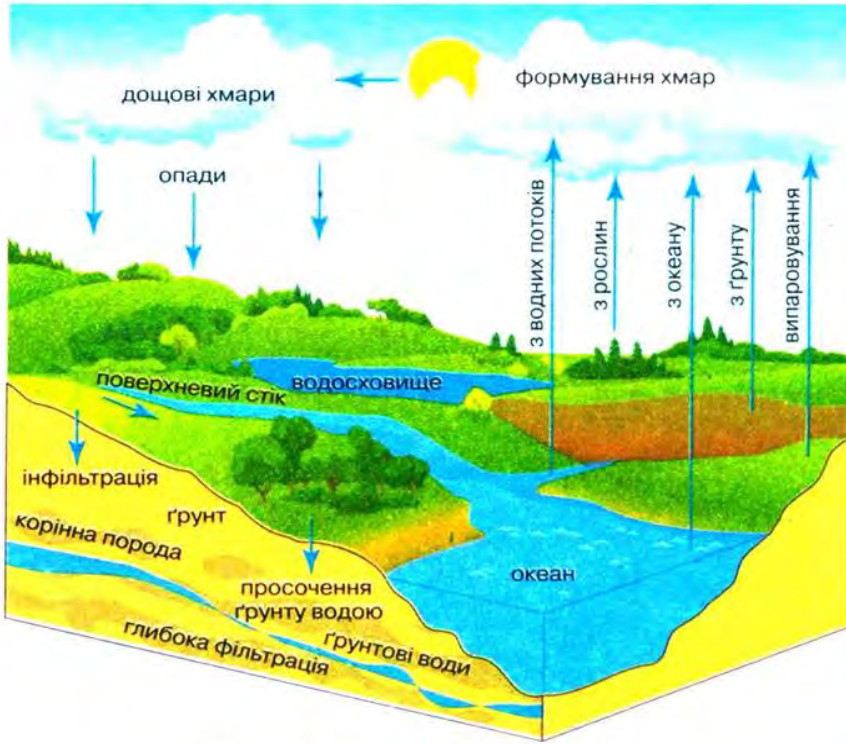
На Землі щомиті вмирають мільйони організмів. Тому розкладання органічних сполук на мінеральні речовини під час гниття мертвих тіл рослин і тварин є одним з найбільш глобальних процесів у біосфері. (Саме тому видатний мікробіолог Л. Пастер назвав бактерії «великими гробарями природи».) У ході цього процесу в атмосферу виділяється велика кількість вуглекислого газу та водню. Мікроорганізми беруть активну участь у геохімічних процесах і кругообігу речовин у біосфері, а також у виведенні речовин з круговороту і накопиченні їх покладів у земній корі.

Принципова схема кругообігу речовин 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.

Кругообіг води. Вода — одна з найдинамічніших сполук. Вона перебуває у постійному русі — переходить з одного стану в інший. Її кругообіг 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 кругообігу води (мал. 144). 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. Однак 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 кругообіг хімічних елементів, які переходять з організму в організм, потім у неживу природу і знову до організмів. Завдяки механізму кругообігу в біосфері підтримується відносно постійна кількість хімічних елементів і найпростіших хімічних сполук: вони нікуди не зникають і нізвідки не беруться.

У кругообігу 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 кругообіг — накопичення хімічних елементів у живих організмах та мінералізацію в неживій природі можна спостерігати у кожному біоценозі.

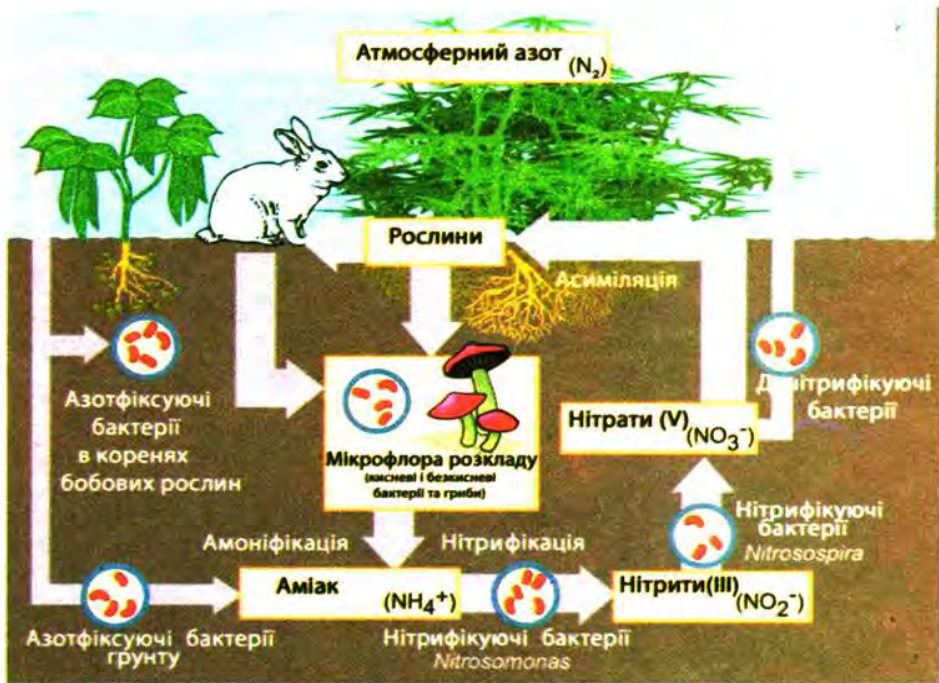


Мал. 144. Кругообіг води у біосфері.

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.

Кругообіг Оксигену (мал. 145). 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 середовища життя з організмами протікає дуже швидко. Нині вільний кисень в атмосфері виявився збалансованим, оскільки кількість вироб-



Мал. 146. Кругообіг Нітрогену в біосфері.

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

Чим виробництво відрізняється від кругообігу речовини в природі? Виробничу діяльність людини цілком можна розглядати як перетворення речовин або як міграцію хімічних елементів. Чудовою ілюстрацією є такий виробничий цикл: отримання заліза з руди, виплавлення сталі, виготовлення деталей і складання з них автомобіля, потім корозія і перетворення автомобіля у брукхт. Певна аналогія з перетворенням речовин у біосфері є, проте мають місце і принципові відмінності.

У біосфері перетворення речовин здійснюється замкненим колом; це — безвідходне виробництво, оскільки кожна утворена речовина включається у новий цикл. У виробничій діяльності людини цикли не замкнуті, у кінцевому підсумку з'являється величезна кількість непотрібних людині і незатребуваних природою речей — відходів виробництва. Рано чи пізно вони руйнують природні середовища життя. Чудовою ілюстрацією цього є викинуті пластикові пляшки, поліетилен або радіоактивні відходи ядерних реакторів. Саме тому для того, щоб уникнути забруднення навколишнього середовища, необхідно будувати замкнуті виробничі цикли з безвідходним виробництвом.

Сучасна виробнича діяльність людини нагадує організм, у якого через мутації генів, що кодують ферменти, порушено процес метаболізму. Наслідком цього є накопичення метаболітів — непотрібних і небезпечних речовин. Кінцевий результат очевидний: організм хворіє і гине.

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 (*пригадайте: перехід з одного трофічного рівня на інший призводить до зменшення потенційної енергії у 10 і більше раз*). Колосальну потужність сонячної енергії, яка падає на Землю, допомагають уявити такі цифри. Рослини земної кулі продукують протягом року близько 100 млрд т органічних речовин. При цьому вони поглинають близько $1,7 \times 10^8$ т вуглекислого газу, виділяють близько $11,5 \times 10^7$ т кисню і випаровують $1,6 \times 10^{13}$ т води.

Основу 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 кругообіг води у природі.
3. Яким чином у надрах Землі виявилось так багато запасів викопного палива?
4. Чому в ґрунті підтримується постійний рівень атомів Нітрогену?
5. Чим виробнича діяльність людини відрізняється від біогеохімічних потоків у біосфері?



Як ви вважаєте ?

1. Чи відбуваються у біосфері біогенні міграції атомів золота і платини?
2. Які джерела енергії, використовувані нині людиною, можна вважати безвідходними, що не руйнують природні місця життя?

§ 36. ЛЮДИНА І БІОСФЕРА

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

Людина і зміна 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 владу 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 як біологічного виду й функціонування біосфери в її нинішньому вигляді. Особливо негативні 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.

Вимирання організмів, які жили на Землі, досить часто траплялося в минулому. Найбільшою катастрофою біосфери вважається Велике пермське вимирання, яке відбулося близько 251,4 млн років тому. За даними палеонтологів, тоді вимерло 96 % усіх морських видів тварин, 70 % наземних видів хребетних і 83 % комах. Причинами катастрофи, найімовірніше були: зміна газового складу атмосфери, різке збільшення сухості клімату, піднімання рівня моря, а також зміни океанічних течій. Симптоматично, що схожі порушення спостерігаються й у сучасній біосфері. І виникли вони зокрема і внаслідок діяльності людини.

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, що використовуються для виробництва енергії. З кож-

ним роком людина потребує дедалі більше мінеральних ресурсів (корисних копалин), 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.

Одні абіотичні ресурси є поновлюваними, наприклад, сонячна радіація, енергія вітру й морських припливів. Інші можна вичерпати тільки теоретично. До них варто віднести кисень в атмосфері й прісну воду на суходолі. Третя категорія ресурсів однозначно відноситься до таких, що вичерпуються: ґрунт, мінеральні ресурси й корисні копалини. Якщо втрату багатьох мінеральних ресурсів можна компенсувати (залізо можна замінити деревом або полімерними речовинами), то кисень і прісна вода — незамінні. Очевидно, людству слід створювати таке виробництво, яке не поглинало б безповоротно абіотичні ресурси, перетворюючи якусь їх частину на відходи виробництва, а знову включати їх у виробничий цикл, подібно тому, як це відбувається в кругообігу речовини у біосфері.

Біотичні ресурси (тваринний і рослинний світ), які є харчовими ресурсами людини, варто вважати такими, що поновлюються. Справді, рослини і тварини розмножуються, а тому, якщо якоюсь частиною їх розумно користуватися, то через певний період часу вони зможуть повністю відновитися. Але не все так просто. Насамперед, слід чітко визначити, скільки й чого можна взяти, виключити браконьєрство — недозволені законом видобування, рибальство, полювання. І найголовніше, потрібно пам'ятати: усяке вилучення — це руйнування природного середовища життя, у результаті якого змінюються умови існування. Відновлення популяцій тварин і рослин може виявитися дуже тривалим і не завжди успішним процесом.

Особливу проблему становить суперечність між необхідністю розширювати виробництво, з кожним роком збільшуючи матеріальні блага (*пригадайте: дотепер істотна частина населення Землі зазнає голоду*) і тим, що ресурсів на Землі меншає. Вочевидь, необхідні принципово нові рішення, пов'язані з впровадженням екологічно чистого виробництва. Крім того, щоб уникнути безповоротних втрат природних ресурсів, необхідні нові дослідження з біології, насамперед екології, зоології та ботаніки. А урядам країн, їх органам, що ухвалюють рішення, слід більше прислухатися до рекомендацій учених.

Які впливи людини на біосферу є найбільш негативними. Забруднення повітря. Основною причиною забруднення атмосфери є спалювання палива і викиди важкої промисловості. У ХІХ 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 тропіч-

них, через те, що біомаса продуцентів з кожним роком зменшується, 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_2 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.

Рідкі й тверді частки (пил), зважені у повітрі, розсіюючи світлові промені, зменшують кількість сонячної радіації, що досягає поверхні Землі. Нині характерним явищем усіх мегаполісів став **смог** (від англ. *smoky fog* — димовий туман) — суміш туману, пилу й диму (мал. 147). 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.

Проблема прісної води особливо актуальна для України. Прісна вода — один з найдефіцитніших природних ресурсів нашої країни. В Україні на одного жителя припадає близько 1000 м³ води на рік, тоді як згідно з розрахунками ООН достатньою вважається величина 10000—15000 кубічних метрів. Саме тому промислові й комунальні підприємства пропускають води більше, ніж її взагалі є на території України. Цей парадокс означає, що одна й та сама вода використовується у промисловості не один раз, а оскільки повного очищення води досягти неможливо, то в результаті майже 90 % підземних і річкових вод України мають санітарний стан, який оцінюється від «поганого» до «критичного».

Проблеми Світового океану. З річковим стоком, викидами морського транспорту й, особливо, через аварії танкерів, у море потрапляє величезна кількість нафтопродуктів (мал. 148), 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.



Мал. 147. Смог у мегаполісі.



Мал. 148. Забруднення нафтою океану.

знесення ґрунтового покриву потоками води або вітром (мал. 149). 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 вимойни 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. Це означає, що з території України щороку у Світовий океан змивається ґрунт, яким можна було б завантажити 100 тис. залізничних вагонів. Щоб компенсувати втрату гумусу, на поля щороку повинно вноситися 400 млн тонн мінеральних добрив. Їх необхідно виробити з наявних мінеральних ресурсів.

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.

Кожний вид організмів займає певну екологічну нішу, своє місце у біосфері. Його зникнення не проходить для екосистем безслідно, оскільки спрощує трофічний ланцюг, зменшує стабільність біоценозів.

За останні два сторіччя на Землі зникло кілька сотень видів тварин. Насамперед це ссавці, яких вимерло понад 100 видів, птахи і рептилії. Під реальною загрозою існування ще 2 тис. видів тварин. Нині очевидно, що дуже багато видів, особливо цінних промислових видів, в умовах, що змінилися, ніколи не відновлять свою колишню чисельність.

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 «цвітіння» водою.

Ще одним фактором деградації ґрунтів є **ерозія** (від лат. *erosio* — роз'їдання) — руйнування її

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 (мал. 150), 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* (мал. 151).

В Україні різко підірвані запаси риби. Якщо ще 70 років тому Азовське море й північно-західна частина Чорного моря вважалися найбагатшими рибними регіонами світу, то нині — це зона кризового стану фауни і флори. На початку ХХІ ст. в басейні Дніпра риби добувають утричі менше, ніж її ловили до створення системи водоймищ.

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.



Мал. 149. Ерозія ґрунту.



Мал. 150. Третє видання Червоної книги України.



Мал. 151. Одні види тварин вже зникли з території України: а — орел степовий, а інші можуть зникнути найближчим часом: б — осетер руський; в — зубр; г — лось європейський.

На практиці спочатку потрібно перейти до раціонального ставлення до природних ресурсів, до екологічно обґрунтованого використання земних надр, водних ресурсів, рослинного і тваринного світу. Необхідно зробити ряд важливих кроків для збереження в чистоті повітря і води.

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, що 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 набутися 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?
5. Які екологічні закони прийняті в Україні?
6. Рішення яких двох стратегічних завдань дасть змогу людині і природі розвиватися гармонійно?



Як ви вважаєте?

1. Якими, крім згаданих, можуть бути джерела енергії, використання яких не призведе до руйнування природного середовища життя?
2. Чи можливе в принципі безвідхідне виробництво? Якщо не можливе, то які кроки слід зробити, щоб розв'язати проблему забруднення навколишнього середовища?

Тестові завдання до теми 1

1. Укажіть, який вчений вперше запропонував термін *екологія*: а) Дарвін; б) Геккель; в) Рульє; г) Ломоносов.

2. Укажіть, який саме напрям сучасної екології займається питаннями популяційного рівня організації:
 - а) демекологія; б) синекологія; в) аутекологія; г) прикладна екологія.
3. Укажіть, який екологічний фактор є лімітуючим за законом Лібіха:
 - а) температурний; б) наявний у мінімальній кількості; в) наявний у максимальній кількості; г) або той, що в мінімальній, або той, що в максимальній кількості.
4. Укажіть, в якому із зазначених випадків популяція є панміктичною:
 - а) коли особини одного виду вільно схрещуються одна з одною; б) коли в популяції існують чіткі обмеження на вільні схрещування; в) коли в популяції поряд із статевим відбувається і нестатеве розмноження; г) коли в популяції відбувається самозапліднення.
5. Укажіть, які із зазначених ритмів є циркадними:
 - а) місячні; б) сезонні; в) багаторічні; г) добові.
6. Укажіть, до якої групи відносять тварин відповідно до їх функцій в екосистемах:
 - а) продуцентів; б) консументів; в) редуцентів; г) консорцій.
7. Укажіть, до складу яких екосистем більш високого рівня безпосередньо входять біогеоценози:
 - а) біомів; б) біот; в) біосфери; г) екологічних ніш.
8. Укажіть, як називають принцип (закон, правило), сформульований таким чином: «два види, що конкурують за той самий набір ресурсів, в умовах стабільності факторів середовища не можуть існувати разом нескінченно довго»:
 - а) принципом конкурентного витіснення; б) законом лімітуючого фактора; в) законом толерантності; г) правилом екологічної піраміди.
9. Укажіть, якою мусить бути біомаса консументів четвертого порядку, якщо біомаса продуцентів становить 10 тис. т:
 - а) 1 000 т; б) 100 т; в) 10 т; г) 1 000 кілограмів.
10. Укажіть, якою має бути маса зоопланктону Чорного моря, якщо загальна кількість дельфінів, які є консументами третього порядку, в цьому морі становить 3 млн особин (вага одного дельфіна дорівнює 50 кг):
 - а) 1,5 млн т; б) 15 млн т; в) 150 млн т; г) 200 млн тонн.
11. Укажіть, як називають процес розвитку екосистеми у місцях, де на певний час життя повністю зникло:
 - а) первинна сукцесія; б) вторинна сукцесія; в) відродження екосистеми; г) стан клімаксу.
12. Укажіть, яка з екосистем є найбіднішою:
 - а) клімаксна; б) вологий тропічний ліс; в) агроценоз; г) екотон.
13. Установіть відповідність між терміном і його визначенням:

Мутуалізм	антагоністичні взаємини між організмами, що будуються на основі взаємодії біологічно активних речовин
Паразитизм	змагання за один і той самий ресурс
Аделопатія	взаємно корисне співжиття організмів різних видів
Коменсалізм	ворожі стосунки організмів різних видів, один з яких поселяється на тілі або в тілі іншого
	взаємини особин різних видів, які їм не шкодять, проте їй не дають користі

14. Установіть, до якого з понять відноситься наступне визначення:

Закономірна зміна видових угруповань	клімакс
Період стабільності екосистеми	сукцесія
Прикордонні простори	екологічна піраміда
Неухильне зменшення кількості особин, що утворюють послідовний ланцюг живлення	детрит
	екотон

15. Установіть правильну послідовність процесів під час вторинної сукцесії на місці лісового пожарища:

малинники; сосновий бір; березовий ліс; трав'янисті рослини.



Практична робота 3

РОЗВ'ЯЗУВАННЯ ЗАДАЧ З ЕКОЛОГІЇ

Мета. Навчитися розраховувати співвідношення між ланками екологічної піраміди. Опанувати правило екологічної піраміди. Навчитися визначати положення живих організмів у трофічних ланцюгах.

Теоретичне обґрунтування. Послідовність живих організмів, яку можна уявити такою, що складається з ланок — видів рослин, тварин, грибів і бактерій, пов'язаних одна з одною відносинами «їжа — споживач», прийнято називати **трофічним ланцюгом**. Навіть найбільш простий харчовий ланцюг має кілька трофічних рівнів. Перший трофічний рівень формують зелені рослини (продуценти); другий займають тварини, які живляться рослинами (консументи першого порядку); третій — хижаки, які поїдають рослиноїдних тварин (консументи другого порядку), і четвертий — хижаки, жертвами яких стають дрібніші хижаки (консументи третього порядку). Редуценти — мікроорганізми (бактерії і гриби), що руйнують рештки мертвих істот.

Правило екологічної піраміди — закономірність, згідно з якою кількість рослинної речовини, що є основою ланцюга харчування, приблизно у 10 раз більша, ніж маса рослиноїдних тварин, і кожний наступний харчовий рівень також має масу, в 10 раз меншу за попередній.

Приклади розв'язування задач.

Складаючи харчовий ланцюг, необхідно правильно розташувати всі ланки і показати стрілками, з якого рівня отримана енергія.

Приклад 1. У лучному угрупованні живуть: гусениці, жайворонки, люцерна, шуліки. Складіть харчовий ланцюг.

В і д п о в і д ь: люцерна → гусениці → жайворонки → шуліки.

Приклад 2. На підставі правила екологічної піраміди визначте, скільки потрібно планктону, щоб у морі виросла одна особина *калана* (морської видри) масою 30 кг, якщо трофічний ланцюг має вигляд: фітопланктон, нехижі риби, хижі риби, калан.

З правила екологічної піраміди відомо, що кожний наступний трофічний рівень має масу, в 10 раз меншу за попередній. Знаючи це, можна легко розв'язати завдання.

Р о з в' я з о к. Складемо трофічний ланцюг, починаючи від продуцентів: фітопланктон → нехижі риби → хижі риби → калан.

Знаючи, що маса калана становить 30 кг, а маса консументів другого рівня, яку він споживає, повинна бути у 10 раз більшою, підрахуємо масу хижої риби, якою він живиться: $30 \times 10 = 300$ (кг); відповідно маса нехижкої риби: $300 \times 10 = 3000$ (кг); а маса фітопланктону, яким живиться нехижа риба: $3000 \times 10 = 30000$ (кг). Отже, дістаємо в і д п о в і д ь: для того, щоб у морі виріс один калан масою 30 кг, необхідно 30 000 кг фітопланктону.

З а д а ч і

Варіант 1

1. Установіть відповідність між організмом і трофічним рівнем екологічної піраміди, на якому він перебуває, та впишіть у таблицю наведеної форми: рослини, орел, жаба, мікроскопічні гриби, жук.

Продуцент	
Консумент 1 порядку	
Консумент 2 порядку	
Консумент 3 порядку	
Редуцент	

2. Визначте масу компонентів ланцюга живлення, якщо відомо, що маса консументу 3-го порядку становить 8 кг.

Компоненти ланцюга живлення	Загальна маса
Фітопланктон	
Дрібні ракоподібні	
риби	
видра	8 кг

3. Використовуючи правило екологічної піраміди, визначте площу (у м^2) відповідного біогеоценозу, на якій може прогудуватися вовк масою 55 кг (ланцюг живлення: трав'янисті рослини \rightarrow парнокопитні \rightarrow вовк). Біомаса рослинності лісу становить 2000 г/м^2 . Візьміть до уваги, що масова частка води в організмі становить 70 % від загальної маси.

4. Визначте площу акваторії моря, потрібної для прогудування дельфіна звичайного масою 60 кг (30 % сухої речовини) у ланцюзі живлення: фітопланктон \rightarrow риба \rightarrow дельфін. Продуктивність фітопланктону — 500 г/м^2 .

5. Біомаса сухого сіна з 1 м^2 поля становить 300 грамів. На підставі правила екологічної піраміди визначте, скільки гектарів поля необхідно, щоб прогудувати одного школяра масою 50 кг (70 % маси становить вода), згідно з харчовим ланцюгом: трава \rightarrow корова \rightarrow людина.

Варіант 2

1. Установіть відповідність між організмом і трофічним рівнем екологічної піраміди, на якому він перебуває, та впишіть у таблицю: циклоп, фітопланктон, судак, карась, річковий рак.

продуцент	
консумент 1 порядку	
консумент 2 порядку	
консумент 3 порядку	
редуцент	

2. Визначте, яку кількість сичів може прогодувати ланцюг живлення, якщо відомо, що загальна маса продуцента становить 8 000 кг, а маса одного сича — 0,2 кг.

Компоненти ланцюга живлення	Загальна маса
рослини	8 000
комахи	
дрібні птахи	
сичі	

3. Використовуючи правило екологічної піраміди, визначте, на скільки збільшилася маса молодої лисиці за тиждень мишування, якщо протягом цього тижня вона з'їла 200 полівок та мишей (маса одного гризуна становить приблизно 10 г). Візьміть до уваги, що масова частка води в організмі становить 70 % від загальної маси.

4. Визначте площу акваторії річки, яка потрібна для прогодування судака масою 1 кг (30 % сухої речовини) у ланцюзі живлення: фітопланктон — трав'яниста риба — судак. Продуктивність фітопланктону — 700 г/м².

5. Біомаса планктонів становить 500 г/м² площі моря. Користуючись правилом екологічної піраміди, визначте, яка площа моря може прогодувати одного білого ведмедя масою 500 кг (70 % становить вода) згідно з харчовим ланцюгом: планктон → риба → тюлень → білий ведмідь.



Додаткове завдання

Початкова чисельність популяції оленя становить 1 000 особин. Оленями живляться вовки. Частина популяції оленів, що виживала до кінця кожного року, збільшує свою чисельність на 40 %. Початкова чисельність популяції вовків становить 10 особин; один вовк споживає по 30 оленів щороку; річний приріст популяції вовків становить 10 %. У разі відсутності вовків природна смертність оленів від хвороб становить 30 %.

1. Розрахуйте, якою буде чисельність оленів через 3 роки; 10 років у разі повної відсутності хижаків. Зобразіть зміни чисельності оленів протягом даного періоду часу графічно.

2. Розрахуйте, якою буде чисельність оленів через 3 роки; 10 років з урахуванням впливу на неї вовків.

Розділ V

ІСТОРИЧНИЙ РОЗВИТОК ОРГАНІЧНОГО СВІТУ



ТЕМА 1. ОСНОВИ ЕВОЛЮЦІЙНОГО ВЧЕННЯ



§ 37. ЩО ТАКЕ ЕВОЛЮЦІЯ І ЯК ЗАРОДЖУВАЛИСЯ ЕВОЛЮЦІЙНІ ДІЇ

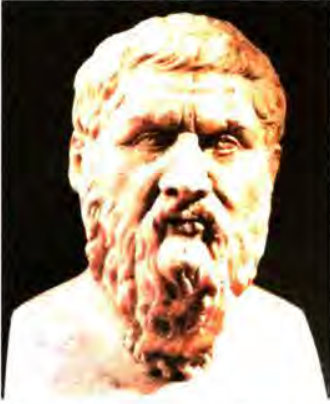
Терміни і поняття: біологічна еволюція; геологія; єдність природи; єдність плану будови організмів; палеонтологія; креаціонізм; трансформізм.

Поняття біологічної еволюції. *Еволюція* — звичне слово, яким сучасні школярі вільно оперують у розмовах з друзями, дорослими. Його часто можна почути по телевізору або радіо, прочитати в газеті, навіть знайти у сучасному детективному романі. Говорять про еволюцію Землі, галактик, родинних відносин, поглядів на життя, комп'ютерних технологій, літератури, музики — чого завгодно. Завжди мають на увазі розвиток, тобто заміну старого новим (звичного способу життя — новими порядками, консервативного мислення — свіжими ідеями, застарілого програмного забезпечення — більш просунутим). Іншими словами, мова йде про історичний прогрес, який відбувається за чітким сценарієм і передбачає певні спрямовані зміни.

Виявляється, те саме відбувається й у живій природі. Дослідження тисяч учених — зоологів, ботаніків, генетиків, палеонтологів, біологів інших спеціальностей, проведені за останні 250 років, показали, що й органічний світ перебуває у стані вічного руху. Проте якщо історія людства — це зміна лідерів, політичних систем, піднесення одних народів або держав над іншими, а потім їх занепад, то історія органічного світу — це вимирання або відхід у «тінь» життєвого простору одних видів і приход на зміну їм інших. У результаті утворюються нові співтовариства тварин і рослин, які щоразу по-новому формують вигляд Землі.

Виявляється, ще 20 тис. років тому в степовій зоні України була найсправжніша африканська фауна. Тут жили слони, носороги, антилопи, жирафи, африканські страуси і леви. Тисячу років тому нічого з цього вже не залишилося, зате в європейських степах паслися величезні стада турів, зубрів, сайгаків і тарпанів. Згодом усі вони вимерли, залишивши по собі лише згадки у літописах і викопні рештки. Ще сто років тому звичними в українському степу були ховрашки, тушканчики, хом'яки, тхори. Нині і від цього минулого розмаїття мало що збереглося. Можна не сумніватися, що ці зміни фауни ссавців закономірні. Це історичний зріз стану європейського степу. Описані зміни тваринного світу так само необоротні, як й історичні процеси у людському суспільстві. Це означає, що вже ніколи українськими степами не блукатимуть тисячні стада сагайдаків і зубрів.

Найбільш наочну ілюстрацію біологічної (органічної) еволюції — історичного розвитку життя на Землі дає така, здавалося б, далека від живо-



Мал. 153. Геракліт Ефеський.

потамії, Єгипту). Пізніше подібні вчення розвивали античні філософи Давньої Греції.

В основу всіх цих філософських міркувань покладено ідею **єдності природи**, згідно з якою всі тіла і явища природи пов'язані і походять з якихось матеріальних початків. Такими першоосновами одні давні мислителі вважали воду, землю, вогонь, повітря або їх комбінацію, а інші — неподільні частки речовини — **атоми** (від грец. *атомос* — неподільний). Основоположник **діалектичного** (від грец. *діалектике* — вміння вести дискусію) **мислення** давньогрецький філософ **Геракліт Ефеський** (544—488 до н.д.), якому приписують знамениту фразу: «*Все тече, все змінюється; двічі ми не входимо до тієї самої річки*», вважав, що основою всього сущого є вогонь — адже це наймінливіше з начал.

Давньогрецький філософ **Емпедокл** (бл. 490—430 до н.д.) висловив першу гіпотезу походження різноманітності живих організмів і спробував пояснити доцільність будови тіла тварин за допомогою ідеї, яка нагадувала природний добір.

Хід його думок був таким. Спочатку з ґрунту вирости окремі органи, які згодом почали сполучатися, породжуючи різноманітні химери. Багато з них вмирили, оскільки були навіть нездатні пересуватися. Деякі вижили, стали повноцінними організмами і дали потомство. З позицій сучасної людини ця гіпотеза виглядає швидше сюжетом для фантастичного роману. Проте варто врахувати, що будь-яка наукова гіпотеза завжди відповідає тому рівню знань, яке нагромадило людство на момент її створення.

Наступний етап розвитку еволюційних поглядів на живе припав на XVII—XVIII ст., коли у біологічні дослідження були впроваджені експериментальні методи, засновані на досягненнях

фізики і хімії. Цей період ознаменувався насамперед досягненнями у царинах анатомії, фізіології та **ембріології** (від ембріон і грец. *логос*). Саме тоді сформувалася ідея **єдності плану будови** організмів. Здобуті дані уможливили поділ тварин на групи, для кожної з яких характерний свій план будови живих організмів (*пригадайте, які бувають типи симетрії у живій природі і які структури визначають план будови тіла тварини*). Стало очевидним, що люди та інші ссавці мають однаково побудовані системи органів, що функціонують за єдиними принципами (мал. 155).

У 1748 р. французький учений **Жюльєн Офре де Ламетрі** (1709—1751) видав спеціальну працю «Людина-машина», у якій наводив докази єдності будови людини і тварин (мал. 155).

Ще задовго до цього періоду в науковий обіг увійшов принцип: «Усе живе — з яйця», що, як ніщо інше, стверджує ідею



Мал. 154. В. Гарвей.

єдності будови живих організмів. Цей принцип сформулював англійський анатом *Вільям Гарвей* (1578—1657) (*пригадайте, у чому ще полягають заслуги цього вченого*). Він перший вказав, що всі тварини, причому не тільки яйцеродні, а й живородні, у тому числі й людина, розвиваються з яйця.

Завдяки великим географічним відкриттям, коли на нових землях стали знаходити чимало невідомих видів тварин і рослин, з'ясувалася така закономірність: представники одного роду, родини або ряду, що живуть на різних континентах, у цілому зберігаючи схожий зовнішній вигляд, у деталях будови відрізняються один від одного. Це дало підставу французькому дослідникові *Жоржу Луї Леклерку Бюффону* (1707—1788) пояснити подібність будови організмів різних видів їх походженням від загального предка.

За допомогою мікроскопа вдалося виявити безліч крихітних істот, що різко розширило уявлення вчених про масштаби різноманітності організмів. Стало зрозуміло, що одні організми — примітивні, інші — складні. Було побудовано так звану «драбину істот», у якій нижню сходинку посіли нижчі форми організмів, а вищу — людина.

У середині XVIII ст. з'явилася класифікаційна система організмів Карла Ліннея, яка об'єднала рослини і тварин у систематичні категорії за подібністю їх будови. Але її творець навіть не припускав, що за подібністю організмів стоїть їх спорідненість. Це пізніше стали визнавати тільки його учні.

Нарешті, сформувалася наука **палеонтологія** (від грец. *palaios* — стародавній, *ontos* і *logos*). Завдяки її досягненням стало ясно, що в доісторичну пору Землю населяли зовсім інші живі істоти, які згодом вимерли.

Дослідження неминуче привели до формування у науковому світі уявлень про єдність усіх живих організмів, про те, що в історії Землі одні організми приходили на зміну іншим, причому «природа переходила від менш складних до більш складних організмів», про існування історичної ієрархії — прадавніх і молодих організмів.

До кінця XVIII ст. біологи поділялися на два табори: **креаціоністів** (від лат. *creatio* — творення) і **трансформістів** (від лат. *трансформо* — перетворення, система), представники яких по-різному пояснювали виникнення живих організмів та їх різноманітність.

Креаціоністи вважали, що все живе — результат божественного творення, а види незмінні, кожному з них відведене своє постійне місце на «драбині істот». Навіть на той час цю концепцію інші вчені вважали доволі консервативною. Незважаючи на це, серед її прихильників було чимало видатних учених, серед



Мал. 155. Скелет хребетних тварин — типовий доказ єдиного плану будови живих організмів.



Мал. 156. Ж. Кюв'є.



Мал. 157. Ж. Сент-Ілер.

яких К. Лінней і один із засновників палеонтології *Жорж Кюв'є* (1769—1832). Останній зробив істотний внесок у становлення *еволюційної морфології* (*пригадайте, як називається наука, що вивчає будову організму на всіх його рівнях*). Він стверджував, що Земля має свою історію, протягом якої постійно відбувається заміна одних видів іншими (тепер її називають зміною фаун і флор), але вважав вимирання організмів наслідком стихійних лих — катастроф, а виникнення на зміну їм інших — нічим іншим, як результатом божественного творення. Ця точка зору згодом дістала назву *теорії катастроф*. Креаціоністські погляди на походження життя і незмінність видів збереглися донині, але в сучасному суспільстві вони вже не належать до біології, а є суто релігійними.

Трансформісти висловлювали як на той час революційні ідеї. Вони вважали: жива природа розвивається у часі, організми виникли з неорганічних речовин, а види здатні змінюватися. Яскравим представником цієї течії був французький учений *Жоффрау Сент-Ілер* (1772—1844), який висловлював найбільш прогресивні ідеї. Зокрема він стверджував, що наявність єдиного плану організації — це доказ спільності походження живих організмів, а не божественного задуму, а відмінності прадавніх і сучасних копалин є результатом змін організмів під впливом внутрішніх і зовнішніх причин.

Чому концепція трансформізму не переросла в еволюційну теорію? Головна причина полягає у тому, що трансформісти не шукали біологічних причин еволюційних змін організмів. Вони обмежилися констатацією того, що природа розвивається, а види змінюються. Відсутність інтересу до механізмів еволюційних перетворень багато в чому була природною, адже тогочасна наука ще не мала арсеналу наукових фактів, які з'явилися у XIX столітті. Тоді й були сформульовані перші еволюційні теорії.

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

Ідея еволюції — розвитку живої природи — зародилася ще в стародавніх мудреців і формувалася в людській свідомості відповідно до накопичення знань про живу природу.



Перевірте себе

1. Дані якої науки дають найбільш наочну ілюстрацію органічної еволюції?
2. Сформулюйте, що таке еволюція.
3. У чому полягає суть концепції креаціонізму й чим вона відрізняється від трансформізму?
4. Чому ідеї трансформізму не переросли в еволюційну теорію?



Як ви вважаєте ?

1. Чому концепція креаціонізму не вважалася прогресивною навіть для свого часу?
2. Як можна довести, що природі притаманний історичний розвиток, і які докази цього виглядають найбільш переконливими?

§ 38. ВИНИКНЕННЯ ЕВОЛЮЦІЙНОЇ ТЕОРІЇ. ТЕОРІЇ Ж. Б. ЛАМАРКА ТА Ч. ДАРВІНА

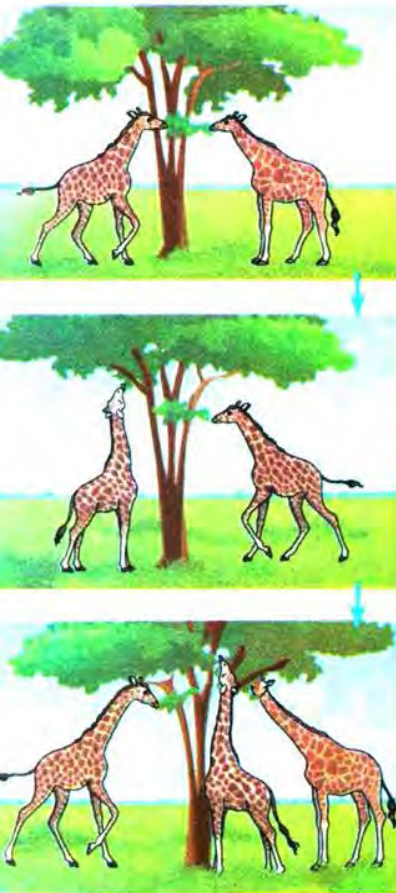
Терміни і поняття: еволюційне вчення; фактори еволюції; ламаркізм; боротьба за існування; природний добір; теорія еволюції; дарвінізм.

Ж. Б. Ламарк та його теорія. До початку XIX століття дослідження живих об'єктів сформували єдину науку. Як наслідок, у 1802 р. в науковій термінології замість застарілої назви *натурфілософія* почали використовувати термін *біологія* (від грец. *біос* і *логос*). Одним з його авторів був французький натураліст, зоолог і філософ *Жан Батіст Ламарк* (1744—1829). Його внесок у біологію, зокрема зоологію, надзвичайно великий. Він поділив тварин на безхребетних і хребетних, а павукоподібних і кільчастих червів виділив в окремі класи. Особливе місце у своїх працях Ламарк приділив ідеї походження людини від мавпоподібних предків. Нарешті, він — автор першого **еволюційного вчення**, суть якого виклав у праці «Філософія зоології», опублікованій у 1809 році.



Мал. 158. Ж. Б. Ламарк.

- Основні положення теорії Ламарка такі.
- Усі рослини і тварини — справжнє надбання природи; вони не існували споконвіку, а виникли свого часу з неорганічної природи.
 - Види змінювані, але утворення нових видів відбувається вкрай повільно, а тому непомітно.
 - Головною рисою історичного розвитку живого є процес схвалення від простого до складного.
 - Кожний клас живих організмів на східцях драбини істот (табл. 16) — це наступний етап розвитку — нова, 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.



Мал. 159. Так Ламарк уявляв еволюцію жирафів, які, прагнучи дотягтися до гілок із зеленим листям, постійно витягували шиї.

Головним набутком еволюційного вчення Ламарка, що відрізняє його від ідей трансформістів, стало те, що він уперше у біології порушив питання про причини — **фактори** (від лат. *фактор* — творець будь-чого) **еволюції**. Ключовим у його теорії стало питання: чому в процесі еволюції відбувається східчате підвищення рівня організації живих істот? Відповіддю на нього став сформульований вченим **постулат** (від лат. *постулатум* — вимога): усі життєві форми наділені прагненням до підвищення рівня своєї організації, що, на думку Ламарка, є вродженою властивістю всього живого.

Картина еволюційних змін організмів, згідно з теорією Ламарка, виглядала таким чином. Спочатку відбуваються зміни середовища життя, відповідно до цього змінюються потреби організму, характер роботи його органів. Це приводить до тренування одних органів і нетренування інших. У результаті органи починають змінюватися (мал. 159): потрібні організму — розвиваються, а непотрібні — зникають (**перший закон Ламарка**). Набуті у процесі життя зміни успадковуються (**другий закон Ламарка**).

Таблиця 17

Східці драбини організації тваринного світу за Ламарком

Східці	Класи	
I	1	Інфузорії
	2	Поліпи
II	3	Променисті
	4	Хробаки
III	5	Комахи
	6	Павукоподібні
IV	7	Ракоподібні
	8	Кільчасті черви
V	9	Вусоногі ракоподібні
	10	Молюски
VI	11	Риби
	12	Рептилії
	13	Птахи
	14	Ссавці

Унаочнюють теорію Ламарка такі міркування її автора: «...прагнучи уникнути необхідності занурювати тіло у воду, птах робить усілякі зусилля, щоб видовжити ноги. У результаті засвоєної даним птахом та іншими особинами його породи звички постійно видовжувати ноги, усі особини цієї породи ніби

стають на ходулі, оскільки помалу в них формуються довгі ноги, позбавлені п'я до стегна, а часто й вище».

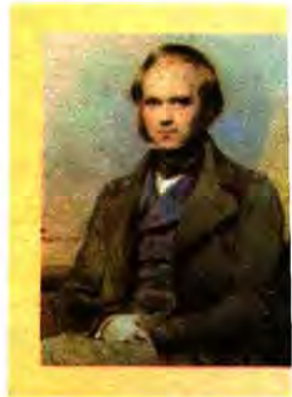
Теорія Ламарка не дістала значного поширення серед його сучасників багато в чому через умоглядність. Її основні положення — більше припущення, ніж перевірений фактичний матеріал. Вона не пояснювала, чому живі організми «прагнуть» досконалості, які біологічні причини — генетичні, фізіологічні, поведінкові тощо стоять за цим «бажанням» живих істот бути дедалі більше організованими. Це залишало можливості для визнання надприродних сил в еволюційному процесі. Помилковою виявилася висловлена вченим ідея про можливість успадкування набутих протягом життя ознак.

Ідеї Ламарка про еволюційне значення тренування або нетренування органів і про спадкування набутих за життя ознак і властивостей у ХХ ст. стали називати **ламаркізмом**. Ці ідеї, незважаючи на те, що численні дослідження доводили: модифікаційні зміни, викликані реакцією організмів на зміни середовища життя, не передаються нащадкам, неодноразово відроджувалися. Одним із таких сплесків лamarкізму став монополізм в 1948—1964 рр. у радянській науці ідей агронома Т. Д. Лисенка. Лисенко вважав, що середовище безпосередньо впливає на спадковість, і шляхом «виховання» організмів певними умовами можна вивести сорт рослин або породу тварин з будь-якими потрібними людині якостями. Він стверджував, що ніяких генів у природі не існує — це все вигадки буржуазних учених, а еволюція йде під безпосереднім впливом середовища, причому впливом настільки значимим, що у певних умовах «піночка може перетворитися на зозулю».

Чарлз Дарвін та його вчення про природний добір.

У середині ХІХ ст. біологічна наука вже принципово відрізнялася від натурфілософії кінця ХVІІІ століття. Завдяки експериментальним дослідженням був накопичений великий фактичний матеріал. Біологи дедалі більше спиралися на конкретні наукові дані, а не на абстрактні міркування. Саме у цей час було зроблено перше біологічне узагальнення, згодом назване теорією, значимість якої не втрачена і донині (*пригадайте, основні положення якої теорії були сформульовані у першій половині ХІХ ст.*).

Більшість тогочасних біологів вже не сумнівалася, що еволюція реальна: природа змінювана, одні види приходять на зміну іншим, а життя на Землі розвивається. Тому на порядок денний постало питання не доказів еволюції як такої, а необхідності з'ясувати механізми еволюційних перетворень. Насамперед наукова спільнота чекала відповіді на запитання: що змушує живі організми змінюватися у часі? Іншими словами, виникла потреба з'ясувати причини, фактори еволюції.



Мал. 160. Ч. Дарвін.



Мал. 161. Титульний аркуш першого видання «Походження видів».

Відповідь на це запитання вчені дістали у праці англійського натураліста, мандрівника і дослідника *Чарлза Роберта Дарвіна* (1809—1882) «Походження видів шляхом природного добору» (мал. 161), 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 (*зверніть увагу: у природі молодих особин завжди більше, ніж дорослих*). Отже, більшість особин гинуть у **боротьбі за існування** (мал. 162), яка проявляється, головним чином, у конкуренції особин одного виду між собою за кращі місця проживання, їжу, ресурси; у тварин самці, до того ж, змагаються за самку.
- Для природи характерна загальна мінливість. Кожний організм має певні індивідуальні особливості, що відрізняють його від інших. За Дарвіном, у природі мають місце неспадкова групова (він її назвав «визначеною», а нині її називають модифікаційною) й спадкова індивідуальна (за термінологією вченого «невизначена», а в сучасному науковому обігу — генетична) мінливість. Саме остання форма мінливості згідно з теорією Дарвіна 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 більш пристосовані до умов середовища життя організми, 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**. За Дарвіном, 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. Так само і природа за допомогою природного добору творить потрібні їй види.
- 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* (мал. 163). При цьому найбільш пристосованими варто вважати організми, які залишили найбільше нащадків.

На відміну від теорії Ламарка, еволюційну теорію Дарвіна захоплено сприйняли не тільки науковці, а й уся освічена європейська громадськість того часу. Перший тираж «Походження



Мал. 162. Так виглядала боротьба за існування у часи панування динозаврів.



видів...», що побачив світ 24 листопада 1859 р., розійшовся за кілька днів. Такий успіх був зумовлений зрозумілою і чіткою логікою теорії природного добору, аргументованістю доводів. Крім того, ідея виживання в конкурентній боротьбі найдужчих і найприспособаніших відповідала духу часу — стану капіталістичних відносин середини XIX ст., отже, була природною й зрозумілою суспільству.

Вчення Дарвіна про еволюційне значення природного добору як головного фактора еволюції прийнято називати **дарвінізмом**. Більшість сучасних біологів взагалі ототожнюють його з **теорією еволюції** й вважають єдино правильним трактуванням механізмів еволюційного процесу. На відміну від еволюційного вчення Ламарка, Дарвін у своїй праці не лише доводив факт еволюції (змінюваність видів, походження одного виду від іншого, змінюваність видів у часі), а й першим запропонував прийнятні для тогочасної науки природничо-наукові механізми еволюційного процесу. Завдяки теорії Дарвіна у біології відбулися прогресивні зміни, які можна порівняти з науковою революцією.

Еволюційне вчення стало проникати в усі біологічні дисципліни. З'явилися зовсім нові наукові напрями — порівняльна анатомія й фізіологія, еволюційна морфологія, еволюційна ембріологія тощо. Істотний прогрес був досягнутий у систематиці і філогенії. Система тварин і рослин перестала бути штучною, вона дедалі більше стала ґрунтуватися не на зовнішній схожості організмів, а на їх філогенетичній спорідненості.

Автором першого еволюційного вчення, згідно з яким життя на Землі — результат органічної еволюції, 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. Саме тому Ч. Дарвіна визнають основоположником сучасної теорії еволюції — він не тільки переконливо довів її реальність, а й обґрунтував її природні чинники.



Мал. 163. Усі зображені ознаки ссавців (а — грива у лева; б — голки в їжака; в — крила у кажана; г — гола шкіра в дельфіна) є пристосуваннями, які, згідно з теорією Дарвіна, виникли в організмів у процесі боротьби за існування і були закріплені в ряді поколінь природним добром.



Перевірте себе

1. У чому полягає головний сенс теорії Ламарка; які її положення виявилися неправильними?
2. У чому полягає заслуга Дарвіна?
3. Чим еволюційне вчення відрізняється від еволюційної теорії?
4. Чому теорія Дарвіна так швидко здобула величезну кількість прихильників?



Як ви вважаєте ?

1. Чому еволюційна праця Ламарка була названа «Філософія зоології»?
2. Відомо, що органічна еволюція йшла від простих організмів до складних, але чи можна вважати, що складноорганізовані істоти є більш пристосованими, ніж низькоорганізовані?

§ 39.

ДОКАЗИ ЕВОЛЮЦІЇ ТА МЕТОДИ ЇЇ ВИВЧЕННЯ

Терміни і поняття: палеонтологія; послідовність викопних форм; біостратиграфія; релікти; рудименти; атавізми; закон зародкової подібності; біогенетичний закон; молекулярна філогенія.

Чи потрібно доводити реальність біологічної еволюції. Численні дослідження вчених різних царин біології та суміжних наук неминуче приводять до думки про реальність еволюції й визнання її таким самим науковим фактом, як і будь-який інший біологічний процес: індивідуальний розвиток, статеве розмноження, фотосинтез або м'язове скорочення. Саме об'єктивність феномена еволюції зумовлює необхідність такого самого детального його вивчення, як і будь-якого іншого експериментально доведеного біологічного явища.

Історичні зміни організмів, екосистем і біосфери у цілому є предметом досліджень учених усіх економічно розвинутих країн світу незалежно від державного устрою і релігії. Щороку у світовій періодиці з'являються тисячі статей, у яких просяняються деталі історичного розвитку живої природи.

Якщо історія природознавства налічує не менше 2,5 тис. років, то ідея історичного розвитку природи — не більше 300. Уперше ідею розвитку матеріального світу висловив німецький філософ *Іммануїл Кант* (1724—1804), поширивши свої ідеї на становлення Всесвіту. Раціональне обґрунтування цієї ідеї дав інший німецький філософ — *Георг Вільгельм Фрідріх Гегель* (1770—1831), який сформулював закони діалектичної логіки. Проте дискусія про реальність біологічної еволюції ведеться й донині, хоча це питання давно перейшло з царини біології у царину суспільної свідомості. Саме тому необхідно знати докази того, що історичний розвиток живої природи є об'єктивною реальністю, і методи, за допомогою яких можна вивчати еволюційні процеси.

Докази еволюції. Дані палеонтології — науки про вимерлу *фауну* (від лат. *Фауна* — богиня лісів, полів, покровителька стад тварин) і *флору* (від лат. *Флора* — богиня квітів і весни) та про викопні рештки тварин і рослин слід розглядати як

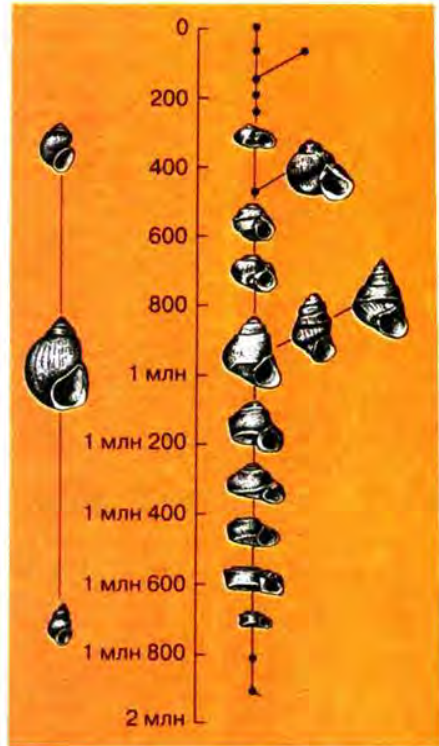
найвагоміші аргументи на користь існування еволюційного процесу. Факти цієї науки вагомі ще й тому, що зміни прадавніх флор і фаун відбувалися відповідно до зміни геологічних *epoch* (від грец. *epoche* — зупинка), кожна з яких відбиває певний період історії Землі (як відомо, проблемою визначення віку Землі займається не біологія, а геологія). Тому докази історичного розвитку життя на нашій планеті, здобуті фахівцями зовсім іншої галузі природознавства, особливо переконливі.

Головним палеонтологічним доказом реальності еволюції є не просто знахідки прадавніх вимерлих тварин або рослин, а те, що ці викопні рештки утворюють **послідовність викопних форм**, яка відповідає процесу еволюційних перетворень певної групи організмів (мал. 164).

Приміром, якщо п'ятипалу кінцівку прадавнього предка коней, вік якого оцінюється в 100 млн років, порівняти зі ступнею сучасного коня, важко знайти в них щось спільне. У першому випадку — це типова кінцівка п'ятипалоного типу, властива більшості сучасних ссавців, у другому — ступня з одним третім пальцем (мал. 165). Однак знахідки у Північній Євразії безлічі проміжних за своєю будовою викопних форм показують, що насправді вони — два крайніх варіанти одного еволюційного ряду.

Причому, чим давніші викопні рештки, тим глибше вони залягають у шарах Землі. Саме ця послідовність залягання дає змогу відстежити, як одні види змінювали інші. Тому в процесі палеонтологічних розкопок землю знімають шар за шаром, чітко фіксуючи, в якому шарі й у якій послідовності знайдені ті або інші рештки. Найбільш придатними об'єктами для вивчення еволюційного ряду вимерлих форм є рештки тварин з твердим скелетом, на яких добре видно ознаки виду. Найчастіше це рештки молюсків чи ссавців. Знаючи геологічний вік шарів землі, можна в мільйонах років визначити часовий діапазон, у якому жив вид. У міру нагромадження даних і відновлення послідовності викопних форм з'являється можливість вирішення зворотного завдання — визначення віку шарів землі за фрагментами кісток викопних форм. Цей напрям дослідження історії Землі виявився настільки плідним, що на стику геології та біології виникла окрема наука — **біостратиграфія** (від грец. *бiос*, лат. *стратум* — настил, шар та грец. *графо* — пишу, малюю).

Сучасна палеонтологія має арсенал й інших методів, за допомогою яких можна переконливо довести наявність послідовних рядів викопних форм. Одним з найточніших є метод **радіоавтографії**, заснований на періодах напіврозпаду радіоактивного ізотопу C^{14} .



Мал. 164. Послідовність викопних форм, що відповідає процесу послідовних еволюційних перетворень викопного роду черевоногих молюсків.



Мал. 165. Історична послідовність розвитку однопалої кінцівки сучасного коня від п'ятипалої кінцівки стародавнього коня.

павуків, комах) тільки **аналогічні** (від грец. *аналогос* — схожість) лапам наземних хребетних. Вони виконують ту саму функцію, будучи органами локомоції, але є похідними зовнішнього скелета — кутикули. Аналогічними органами також є крила птахів і метеликів, очі головоногих молюсків і ссавців (мал. 169).

«Живі викопні». За мільйони років від колись живих істот залишаються тільки скам'янілі фрагменти тіла, тому перед палеонтологами постає досить складне завдання відтворити вигляд цілого організму найчастіше навіть за єдиною деталлю. Такі реконструкції багато в чому залежать від підготовки, знань і уяви дослідника, тому почасти суб'єктивні й у скептиків викликають сумніви. Особливу цінність як докази правильності палеонтологічних реконструкцій являють «живі викопні», або **релікти** (від лат. *реліктум* — залишок) — види або групи близьких видів прадавнього походження, які змогли дожити до наших днів, маючи низку ознак вимерлих тварин або рослин минулих геологічних епох.

Реліктами у царстві тварин (мал. 166) є *мечохвости* — гігантські морські членистоногі, що сягають 60 см завдовжки; кистепера риба *латимерія* (*пригадайте: кистеперих риб вважають предками земноводних*); рептилія *гатерія*, яка зовні нагадує ящірку (вона збереглася на кількох дрібних островах поблизу Нової Зеландії). Релікти серед ссавців — яйцекладні (*качконіс і східна*), які поєднують ознаки рептилій і ссавців (*пригадайте, що це за ознаки*).

У царстві рослин реліктом вважають *гінкго дволопатевий* (мал. 167), котрий ще називають *священним деревом*. Цьому представнику реліктової флори голонасінних близько 300 млн років.

Дані про будову організмів. Одним із ключових положень порівняльної анатомії — науки, що вивчає закономірності будови і розвитку органів шляхом порівняння різних видів живих істот, є принцип: чим ближча спорідненість організмів, тим вища їх подібність за **гомологічними** (від грец. *гомологія* — відповідність) ознаками. Які ж органи або структури тіла називають гомологічними? Насамперед ті, що мають не тільки спільний план будови, а й розвиваються в ембріогенезі з одних зачатків і зазвичай виконують однакові функції.

Гомологічними, наприклад, є парні кінцівки всіх хребетних (мал. 168). Вони не тільки з'являються з одних зачатків, а й у наземних хребетних (амфібій, рептилій, птахів і ссавців) складаються з однакових кісток, що кріпляться до осьового скелета за допомогою пояса кінцівок. Тоді як кінцівки членистоногих (ракоподібних,



Мал. 166. «Живі викопні» — релікти серед тварин: *а* — мечохвіст; *б* — латимерія; *в* — гаттерія; *г* — качконіс.

Мал. 167. Реліктовий вид гінкго дволопатевого відносять до голонасінних рослин.



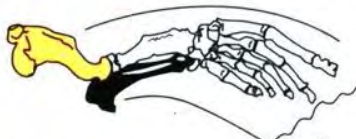
а



б



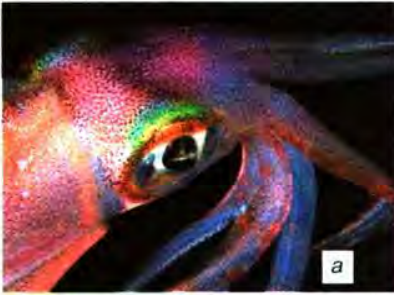
в



г

Мал. 168. Кінцівки хребтних тварин — типовий приклад гомологічної ознаки. Передні кінцівки: *а* — амфібії; *б* — черепахи; *в* — фазана; *г* — морського лева.

Прикладом гомологічних органів рослин, які виконують різні функції й зовні зовсім не схожі, є численні випадки видозмін листкових пластинок: вусики гороху, стеблові лусочки хвоща, колючки барбарису, лусочки на кореневищі й брунькові луски, характерні для більшості квіткових рослин. Дивний перехідний ряд від пелюсток до тичинок латаття унаочнює, яким чином у процесі еволюції виникли тичинки. У рослин також можна знайти безліч аналогічних органів. Наприклад,



Мал. 169. Аналогічні органи: а — око кальмара; б — око корови.



Мал. 170. Новозеландський птах ківі, в якого крила є рудиментами.

колючки барбарису виникають із листків, білої акації — з прилистків, глоду — з пагонів, а колючки ожини є похідними кори.

Принцип «чим більша подібність гомологічних органів, тим сильніше споріднення» легко продемонструвати на прикладі метелика білана капустяного. Особини цього представника типу членистоногих мають дві пари крил. Це означає: вид споріднений з усіма крилатими членистоногими — комахами. Вкриті лусочками крила доводять, що цей метелик ближчий до лусокрилих побратимів. Білан капустяний складає крила разом, отже, незаперечно його споріднення з денними метеликами. Жилки крил роздуті, лусочки білі. Таким чином, зрозуміло, що білан капустяний — член родини білянок. А його близька спорідненість з іншими видами роду біланів впливає з того, що представники цих видів відрізняються лише деталями забарвлення — кількістю і розміщенням плям на крилах.

Переконливими доказами процесу еволюції є **рудименти** (від лат. *рудіментум* — зачаток) і **атавізми** (від лат. *атавус* — предок) — недорозвинені органи або структури тіла, які втратили своє функціональне значення. Відмінність рудиментів від атавізмів полягає в тому, що перші трапляються у всіх без винятку особин даного виду, тоді як другі — лише в окремих із них. Типовими прикладами рудиментарних органів тварин є редукція таза в китоподібних або крил у нелітаючого птаха ківі, що живе у Новій Зеландії (мал. 170).

Рудиментарні органи й атавізми є і в людини. Їх наявність доводить змінюваність людини як біологічного виду й вказує на її генетичні зв'язки з іншими ссавцями. Рудиментарні органи людини є вухні м'язи та підшкірна мускулатура (*пригадайте: за допомогою підшкірної мускулатури їжак згортається у клубок, а в кішок і собак шерсть стає «сторчма», тоді як*

у людини збереглася лише здатність утворювати «гусячу шкіру»). Прикладами атавізму можна назвати випадки появи в людей рудиментарного хвоста, надзвичайно сильного волосяного покриву на тілі й наявність не двох, а кількох пар сосків.

На перший погляд, наявність рудиментарних органів — це ніщо інше як підтвердження теорії Ламарка про тренування органів і спадкування набутих за життя властивостей. Справді, якщо організм перестає використовувати якусь частину свого тіла, то в ряді поколінь вона поступово втрачається. Сучасна генетика дає таке пояснення цьому цікавому еволюційному феномену. Виявляється, в генах, відповідальних за розвиток непрацюючого органа, спонтанно накопичуються рецесивні мутації, які

можуть спричинити його недорозвинення. Якщо це орган, без активної роботи якого життєдіяльність неможлива, то особини з будь-якими мутаціями в цих генах матимуть низьку пристосованість і відповідно відмітатимуться природним добором. У результаті цього мутації генів, відповідальних за розвиток життєво важливих органів, у популяціях не накопичуються.

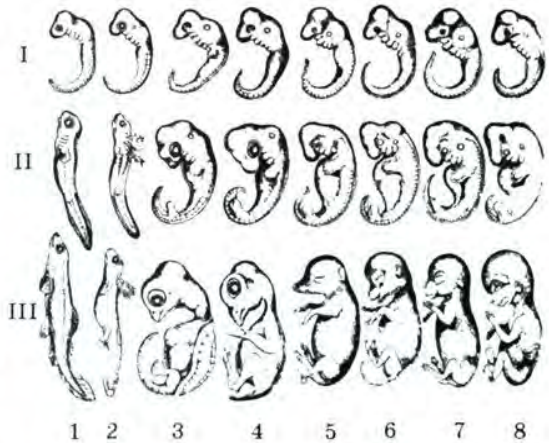
Дані ембріології також є прямими доказами реальності еволюційного процесу. Насамперед його доводить **закон зародкової подібності**, сформульований видатним натуралістом *Карло Максимовичем (Ернестом) Бером* (1792—1876) у першій половині XIX ст. таким чином: «*Чим більш ранні стадії індивідуального розвитку досліджуються, тим більше подібності виявляється між різними організмами*». Підставами для нього виявилися такі факти. Стало відомо, що на ранніх стадіях розвитку ембріони хребетних не відрізняються один від одного. Тільки на середині ембріогенезу в зародків з'являються ознаки, характерні для риб і амфібій, а ще пізніше — ознаки, властиві рептиліям, птахам і ссавцям. Очевидно, що в цьому випадку зародкова подібність свідчить про спільність походження та єдність початкових етапів еволюції хребетних, у тому числі й людини.

Грунтуючись на наведених фактах, у другій половині XIX ст. німецькі вчені *Фріц Мюллер* (1822—1897) і *Ернст Геккель* сформулювали **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*».

Приміром, усі багатоклітинні тварини проходять у своєму розвитку одноклітинну стадію, що може розглядатися як свідчення походження багатоклітинних від одноклітинних, потім стадію одношарової кулі — бластули. Так побудовані найпримітивніші багатоклітинні — колоніальні організми (*пригадайте вольвокс*). Наступний етап розвитку — двошаровий мішок (гаструла). Цій стадії відповідає організація двошарових тварин — кишквопорожнинних. Повторення рис будови предкових форм можна відзначити й в інших випадках (мал. 171).

Наочною ілюстрацією правильності біогенетичного закону є життєвий цикл безхвостих амфібій. Виявляється, зовсім не обов'язково вивчати викопні рештки прадавніх риб, щоб зрозуміти — земноводні пішли від риб. Для цього досить вивчити будову личинок жаб — пуголовків. Вони, як і риби, мають хвіст, непарні плавці, зябра, двокамерне серце, одне коло кровообігу й навіть особливий орган чуття — бічну лінію.

Молекулярно-генетичні дані. Одним із головних правил біології є принцип єдності хімічного складу живих організмів. Причому в основу біохіміч-



Мал. 171. Зародки різних видів хребетних на різних (I—III) стадіях розвитку: 1 — риба; 2 — саламандра; 3 — черепаха; 4 — курка; 5 — свиня; 6 — корова; 7 — криль; 8 — людина.

ної універсальності живого покладено дві групи речовин: білки та нуклеїнові кислоти. Проведені в останні десятиліття дослідження показали, що спорідненість видів чітко відбивається в їх подібності на рівні первинної структури ДНК і білків. Виходить така закономірність: 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 %.

Відмінності між видами на рівні первинної структури ДНК і білків викликані точковими мутаціями й чітко відповідають спорідненості порівнюваних видів. Це дає змогу однозначно визначити генетичні (родинні) взаємини між порівнюваними видами й у такий спосіб відтворити еволюцію й реконструювати філогенію груп організмів, обходячись при цьому без палеонтологічного матеріалу. Цей напрямок досліджень названо **молекулярною філогенією**. Молекулярні дані, як відомо, дістають експериментальним шляхом. Їх легко формалізувати, а результати виразити у вигляді чітких і зрозумілих цифр, що відбивають відсоток однакових послідовностей нуклеотидів або амінокислот у двох порівнюваних видів (чим більше однакових послідовностей, тим види генетично ближчі один до одного).

Важливим підсумком застосування молекулярних даних став збіг у більшості випадків родинних зв'язків, здобутих за допомогою молекулярної філогенії й методами порівняльної анатомії, ембріології та палеонтології. У кінцевому підсумку це підтверджує об'єктивність еволюційних подій.

Методи еволюційних досліджень. Сучасна біологічна наука володіє арсеналом методів вивчення еволюції.

Геологічні і палеонтологічні методи дослідження пов'язані з вивченням історії Землі, змін флор і фаун у різні геологічні епохи. Як ніякі інші, вони допомагають зробити реконструкцію історичного розвитку живого на Землі.

Анатомічні та ембріологічні методи донедавна залишалися головними засобами, завдяки яким вдавалося встановити механізми і фактори еволюції організмів, визначити еволюційні зв'язки між ними.

Молекулярно-генетичні методи є ключовими в сучасних еволюційних дослідженнях. Вважається, що розвиток еволюційної теорії визначається насиченням її генетичними ідеями і методами. Крім того, ці методи дають змогу чітко й однозначно визначити родинні зв'язки між організмами, вивчити еволюційні процеси на молекулярному рівні.

Біогеографічні методи засновані на вивченні закономірностей географічного розподілу тварин і рослин на Землі, які визначаються історичними факторами. Наприклад, зоологам давно відомо, що у Південній Австралії і Південній Америці живуть найдавніші і найпримітивніші види ссавців з нині живучих (*подумайте, про які види звірів йде мова*), еволюційно молоді живуть у Північній Євразії і Північній Америці, а екваторіальну зону Землі населяє середня за віком фауна ссавців.

Оскільки будь-які процеси протікають не тільки в часі, а й у просторі, то питання, якими цікавляться біогеографи (виникнення біогеографічних областей, розподіл видів поверхнею Землі, формування острівних фаун), дають дуже цінну інформацію і для еволюційних досліджень.

Важко переоцінити значення **екологічних методів** досліджень у розумінні еволюційних процесів. Адже, згідно з дарвінізмом, еволюція —

процес виникнення різних пристосувань, які виробляються у ході взаємодії організмів з навколишнім середовищем і закріплюються генетично. Крім того, біологічна еволюція є не тільки історичним розвитком організмів (утворення нових видів, родів, родин і таксонів більш високого рівня), а й еволюцією екосистем і біосфери. Вивчити ці процеси можна тільки методами екології.

Еволюція — історичний розвиток живого на Землі є не гіпотезою, а незаперечним науковим фактом, який підтверджують безпосередні спостереження і методи різних наук.



Перевірте себе

1. Чому палеонтологічні дані є одними з найнадійніших доказів еволюції?
2. Які організми називають реліковими?
3. Які органи називають аналогічними, а які — гомологічними?
4. У чому полягає суть біогенетичного закону?
5. Що таке молекулярна філогенія?



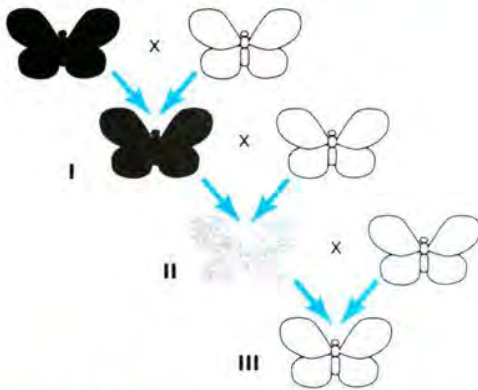
Як ви вважаєте ?

1. З чим пов'язано, що більшість видів прадавніх фаун і флор вимирають, а деякі все ж таки зберігаються, стаючи реліктами?
2. Назвіть рудиментарні органи рослин, тварин і людини, не зазначені у тексті підручника.
3. Як можна вивчити еволюційні явища під час літніх канікул, відпочиваючи, наприклад, на дачі?

§ 40. СИНТЕТИЧНА ТЕОРІЯ ЕВОЛЮЦІЇ ТА ЇЇ ОСНОВНІ ПОЛОЖЕННЯ

Терміни і поняття: синтетична теорія еволюції; фактори еволюції (природний добір, генетична мінливість, дрейф генів, хвилі життя, ізоляція).

Чому сучасну еволюційну теорію називають синтетичною. Незважаючи на те, що більшість учених — сучасників Дарвіна — стали гарячими прихильниками його теорії, деякі дослідники критично поставилися до ідеї природного добору як головного фактора еволюції. Найсерйозніше наукове заперечення висунув британський інженер *Флемінг Дженкін* (1833—1885). Суть його заперечення така. Якщо в індивіда виникають корисні риси, які успадковуються і дають нащадкам перевагу перед іншими особинами, то у випадку вільних схрещувань ці корисні риси неминуче «розчиняться» в ряді потомків. Причому в кожному новому поколінні набуті предком позитивні властивості повинні дедалі більше згасати й, нарешті, зникнути у «болоті звичайних ознак». Наприклад, якщо чорне забарвлення крил дає метелику перевагу у боротьбі за існування над звичайними білокрилими особинами, то його нащадки у першому поколінні ста-



Мал. 172. Ілюстрація «жаху Дженкіна» на прикладі білокрилих і темнокрилих метеликів. За три покоління схрещувань у потомків, за генетичними уявленнями тогочасних учених, нічого не залишається від набутих предками корисних рис.

змогу пояснити, чому новоутворені корисні ознаки не «розчиняються» у потомстві, а в ході добору накопичуються з покоління в покоління. Саме тому сучасна теорія еволюції являє собою синтез дарвінізму, точніше його головної ідеї — природного добору, з генетикою, а тому називається **синтетичною теорією еволюції (СТЕ)**. Її ідеї постулати спираються також і на досягнення інших наук: палеонтології, систематики, екології, молекулярної біології тощо.

Ще до відкриття Менделем законів успадкування були відомі численні факти, що доводять — є низка ознак, які не «розчиняються», а передаються протягом багатьох поколінь. Наприклад, характерний горбик на носі членів королівського дому Бурбонів зберігся навіть у восьмому за рахунком поколінні, хоч за розрахунками Дженкіна ця ознака повинна була за цей період зменшитися у 128 раз. Але подібні факти так само, як і численні дані селекції, залишилися поза полем зору тогочасних учених-еволюціоністів.

СТЕ сформувалася у 40-х роках ХХ століття. Серед її основоположників були і наші співвітчизники *Сергій Сергійович Четвериков* (1880—1959), *Феодосій Григорович Добжанський* (1900—1975), *Іван Іванович Шмальгаузен* (1884—1963). Останній заснував Інститут зоології Національної академії наук України, що нині носить його ім'я.

Основні положення сучасної еволюційної теорії. Деякі питання теорії органічної еволюції дотепер залишаються предметом обговорення і наукових суперечок, проте основні положення СТЕ визнає більшість біологів. Ці положення такі.

1. Природний добір — головний фактор і рушійна сила еволюції, причина розвитку історичного пристосування орга-

нуть вже темно-сірими, і їх перевага буде вже набагато меншою. У другому поколінні крила метеликів стануть світло-сірими і майже не відрізнятимуться від крил білих метеликів. Відповідно їх перевага стане зовсім незначною. Особи третього покоління вже не відрізнятимуться від звичайних білих особин і не матимуть додаткових шансів на виживання (мал. 172). Цей недолік своєї теорії сам Дарвін визнавав дуже серйозним, оскільки не міг знайти проти нього переконливих доводів, і називав його «жахом Дженкіна».

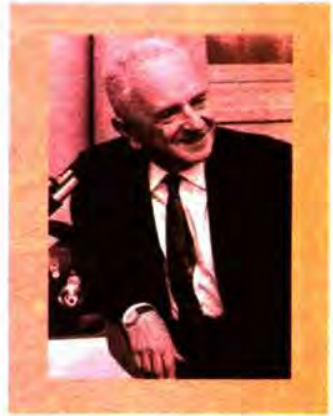
Очевидно, ця суперечність дарвінізму ґрунтувалася на хибній теорії зливої спадковості, яка панувала у середині ХІХ ст. (*пригадайте теорію пангенезису*). Відкриття генів і перехід на генну теорію спадковості дали

нізмів до навколишнього світу. Це положення теорії Дарвіна залишилося незмінним з часу виходу «Походження видів...». Згідно із СТЕ завдяки боротьбі за життя з абіотичними факторами середовища та оточуючими організмами виробляються еволюційні пристосування до довкілля, які у кінцевому підсумку приводять до утворення нових видів.

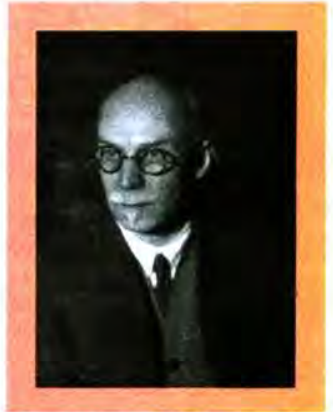
Розрізняють три форми природного добору. Перша — *спрямований добір*, коли виживають особини з певними генетично закріпленими ознаками (мал. 175, а). Наприклад, встановлено, що *хом'яки* і *бабаки*, у яких замість звичайного рудого офарблення хутро чорне, краще переносять низькі температури, а тому легше переживають морозні зими. У результаті на північній межі їх ареалу селективну перевагу мають особини-меланісти (*пригадайте, яка речовина визначає чорний колір забарвлення волосся людини і ссавців*), які тут трапляються часто, тоді як на півдні живуть тільки руді особини.

Друга форма природного добору — *стабілізуючий добір*, або виживання особин з проміжними, близькими до середніх значень ознак (мал. 175, б). Відомо, що до різноманітних екстремальних впливів середовища найкраще пристосовані оптимальні особини, які характеризуються звичайнісінькими, найчастіше середніми, значеннями ознак. Наприклад, у люті зими підвищену виживаність демонструють *хатні горобці* із середньою довжиною крил, тоді як короткокрилі або довгокрилі гинуть. У такий спосіб оптимальні, тобто з найбільш пересічними за розмірами крил особини виявляють найвищу пристосованість і можуть залишити найбільше потомків. Стабілізуючий добір — це найпоширеніша у природі форма природного добору. Згідно із СТЕ саме він відіграє головну роль в еволюції, забезпечуючи розвиток регуляторних систем організму (*пригадайте, які регуляторні системи є в організмі людини*), удосконалення яких і веде до біологічного прогресу. Вчення про стабілізуючий добір як найважливіший фактор еволюції розробив український учений І. І. Шмальгаузен.

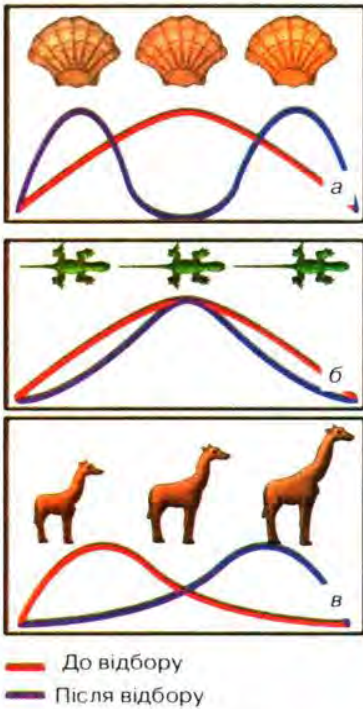
Третя форма природного добору — *дизруптивний добір*, коли селективну перевагу мають особини з крайніми формами прояву ознаки (мал. 175, в). У цьому випадку природний добір здійснюється у двох протилежних напрямках. У чистому вигляді дизруптивний добір у природі майже не трапляється. Однак часто зустрічається його особлива форма — *балансуючий добір*, за якого вектор добору змінюється у часі у той або інший бік. У результаті в різні сезони перевагу можуть мати особини — носії проти-



Мал. 173. Ф. Г. Добжанський.



Мал. 174. І. І. Шмальгаузен.



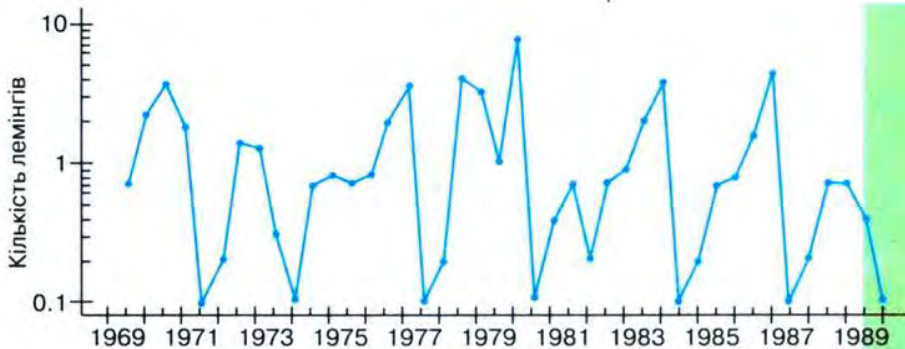
Мал. 175. Форми добору: а — спрямований (селективна перевага в особин з крайніми значеннями ознаки); б — стабілізуючий (селективна перевага в особин із середніми значеннями ознаки); в — дизруптивний (процес, протилежний стабілізуючому добору).

особин, вона здійснювалася б так повільно, що нині замість птахів і ссавців на Землі у найкращому разі панували б павуки та скорпіони (*пригадайте: це перші суходільні тварини*). Тому повинні існувати «каталізатори» еволюції, якими вважаються процеси, що протікають на популяційному рівні. Особливе місце посідає **дрейф генів** — випадкові зміни частот генів, що відбуваються у дуже невеликих за розмірами популяціях. Наприклад, у разі катастрофічного падіння чисельності організмів через суто випадкові обставини можуть вижити поодинокі особини — носії якихось рідкісних алелів. Згодом у сприятливих умовах вони спроможні сильно розмножитися, дати спалах чисельності й захопити нові життєві простори. Таким чином процес добору генетичних ознак багаторазово прискорюється. Ці коливання чисельності організмів в еволюційній біології називають, як ви вже знаєте, хвилями життя й поряд із дрейфом генів відносять до важливих факторів еволюції (мал. 176).

лежних ознак. Схожа ситуація складається з тими самими хом'яками-меланістами на півночі України: особини з чорним хутром краще переносять суворі зими, але вони не такі плідні, як руді. У результаті між кількостями рудих і чорних хом'яків встановлюється певний баланс: навесні більше чорних, а восени — рудих. І так триває рік у рік.

2. Матеріалом для еволюції слугує мутаційна й рекомбінаційна мінливість. Ще Дарвін підкреслював, що для еволюції має значення тільки невизначена мінливість; вона проявляється на рівні окремих особин, а її спрямованість і сила не залежать від впливу навколишнього середовища. З погляду сучасної генетики мова йде про мутації, а також індивідуальні комбінації генетичного матеріалу (*пригадайте три механізми рекомбінації генетичного матеріалу*), які створюють особин з новими біологічними властивостями. Саме мутанти, яким випадає щасливий жереб виявитися більш пристосованими до умов, що змінилися, ніж звичайним особинам, є матеріалом для природного добору. Саме вони мають усі шанси згодом утворити новий вид. Таким чином, **генетична мінливість є ще одним украй важливим фактором еволюції.**

3. Одиницею еволюції є не окрема особина, а популяція. За Дарвіном, одиницею еволюції є окрема особина — індивід, який набув корисних спадково закріплених властивостей. Однак спеціальні розрахунки показали: якби еволюція проходила на рівні окремих



Мал. 176. Різкі підйоми та падіння чисельності популяції сибірського лемінга і є хвилями життя.

4. Ключовою еволюційною подією є процес утворення видів. Не випадково Дарвін назвав свою працю «походженням видів». Згідно із СТЕ 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. Цей фактор сприяє виникненню географічно віддалених популяцій, генетично ізольованих одна від одної (мал. 177).

5. Еволюційні механізми, що ведуть до утворення нових видів, цілком придатні до утворення таксонів більш високого рівня. Іншими словами: нові роди, родини, ряди, порядки, класи утворюються за допомогою тих самих еволюційних факторів, що й види. При цьому слід урахувати: чим вищий рівень таксономічної ієрархії, тим більш давньою є еволюційна подія.

Синтетична теорія еволюції (СТЕ) — 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. Її істинність не викликає сумніву в більшості сучасних біологів.



Мал. 177. Ареал блакитної сороки — класичний приклад географічної ізоляції популяцій одного виду.



Перевірте себе

1. Чому сучасний дарвінізм дістав назву синтетичної теорії еволюції?
2. Який з факторів вважають основною рушійною силою еволюції?
3. Яка з форм добору найчастіше трапляється у природі?

4. Чому в СТЕ саме популяція, а не особина вважається одиницею еволюції?
5. Яка з форм ізоляції частіше за інші є обов'язковою умовою утворення видів?



Як ви вважаєте?

1. У чому полягає внесок екології в сучасну теорію еволюції?
2. Які невіршені завдання постали сьогодні перед ученими-еволюціоністами?

§ 41. МІКРОЕВОЛЮЦІЯ, ВИДОУТВОРЕННЯ ТА ВИДИ

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

Поняття мікроеволюції та макроеволюції. Зазвичай еволюційні процеси поділяють на два рівні. На рівні популяції, яка згідно з положеннями СТЕ є одиницею еволюції, відбувається **мікроеволюція**. У результаті її спочатку виникають внутрішньовидові угруповання популяцій, 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**. Згідно із СТЕ 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 непрямим шляхом.

Що собою являє елементарний еволюційний процес. Елементарною (первісною) еволюційною подією, що протікає на мікроеволюційному рівні, є зміна генетичної структури популяції. Вона полягає у зміні співвідношення особин з різними генотипами в популяції й веде до заміщення одних алелей іншими. Факторами (причинами) такого роду змін можуть бути насамперед природний добір, різке зменшення або збільшення кількості особин у популяції й, нарешті, зміна темпу мутаційного процесу.

Одним з найбільш вдалих прикладів мікроеволюційних подій є випадки **індустріального меланізму**. У XIX—XX ст. в індустріальних районах Європи та Північної Америки почали спостерігати цікаве явище: у багатьох видів зазвичай світло забарвлених метеликів з покоління в покоління стали темні-

шати крила. Як показали дослідження, причина цього явища — зміна середовища життя й викликана цим зміна напряму дії природного добору.

Уперше випадок індустріального меланізму був виявлений у середині XIX ст. у метелика *березовий п'ядак* (мал. 178), який мешкав на околицях Манчестера (Велика Британія). Спочатку такі особини траплялися вкрай рідко, проте через кілька десятиліть вони настільки розмножилися, що стали звичайними в усіх задимлених і забруднених районах Англії, повсюдно витісняючи білу форму. З'ясувалося, що метелики-меланісти краще маскуються у забруднених місцях, і комахоїдні птахи тут частіше годуються білими метеликами. У лісах, навпаки, їх жертвами насамперед стають темні особини. Проведений генетичний аналіз показав, що меланістичне забарвлення метеликів зумовлене доміантним алелем. Це означає, що в індустріальних районах, де вперше в результаті мутації виникли ці алелі, відбулася елементарна еволюційна подія — витіснення в популяції рецесивного алеля доміантним.

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. В кінцевому підсумку між групами популяцій виникає бар'єр несхрещуваності (репродуктивна ізоляція), і одна з популяцій чи груп популяцій перетворюється на новий вид. Для того щоб відбулися якісні генетичні зміни, необхідно, щоб групи популяцій вихідного виду були на тривалий період ізольовані одна від одної. Залежно від механізму ізоляції й визначають типи видотворчих 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. 179, а).

Уявімо, що якийсь європейський вид мишей, що живе в умовах м'якого океанічного клімату, сильно розмножився й став розширювати свій ареал у континентальні райони Азії. Ясно, що в умовах морозної зими підвищену виживаність виявлять особини генотипів, які в умовах теплого клімату не надавали їх носіям ніякої переваги у боротьбі за існування. Тому в суворих умовах місця проживання кількість особин з такими генотипами буде рік у рік зростати, й вони поступово витіснять мишей із звичайними для європейських популяцій генотипами.



Мал. 178. Виникнення темного забарвлення березового п'ядака — один з найбільш відомих доказів мікроеволюційних подій. Метелики-меланісти краще маскуються на темній корі, тоді як у лісах на світлій корі берез, навпаки, жертвами насамперед стають темні особини.

Географічне
видоутворенняЕкологічне
видоутворення

Мал. 179. Схеми видоутворення: а — географічного; б — екологічного.

служити річки, гірські масиви, для лісових видів — відкриті ділянки степів, а для степових, навпаки, — ділянки лісу.

Через десятки й сотні тисяч років може розпочатися процес зворотної міграції, й ареали європейського та азіатського підвидів мишей частково з'єднаються. При цьому через те, що особини різних підвидів уже нагромадили велику кількість генетичних відмінностей, вони будуть добре відрізнятися зовні, займати різні екологічні ніші, й між ними утвориться бар'єр несхрещуваності. В такий спосіб у результаті пристосування до більш суворих умов існування під дією факторів еволюції (*перелічить фактори еволюції*) утвориться новий вид.

Існують й інші, як вважається, більш другорядні способи видоутворення, коли ізолюючим началом є не географічні, а інші фактори. Одним із таких способів є **екологічне видоутворення**, за якого ареал виду не поділяється на частини (мал. 179, б). 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. Навіть випадковий перехід від одного остаточного хазяїна до іншого може бути причиною зміни проміжного хазяїна (наприклад, у сисунів замість прісноводних червононогих молюсків проміжними хазяями можуть бути наземні організми), що приведе до зміни життєвого циклу паразита й виникненню бар'єра несхрещуваності між його вихідною і новою формами.

Спочатку генетичні відмінності між азіатськими і європейськими популяціями будуть незначними й полягатимуть лише у тому, що в одних популяціях переважатимуть одні алелі, а в других — інші, причому особини цих географічних популяцій за зовнішніми ознаками майже не відрізнятимуться. Такі географічні групи популяцій слід розглядати як **підвиди**. Після тисяч поколінь у підвидів можуть накопичитися більш істотні генетичні відмінності. Це пов'язано з тим, що в результаті мутаційного процесу виникнуть нові алелі, які замінять старі, що приведе до значних змін фенотипу особин і характеру їх життєдіяльності. Причому зміни виникнуть тим швидше, чим більш ізольованими будуть підвиди і чим менше вони обмінюватимуться особинами й, відповідно, генами. Ці обмеження на обмін накладає саме географічна ізоляція. При цьому перешкодами для міграцій можуть

У квіткових мух є *екологічні раси*, личинки яких можуть розвиватися на рослинах певних видів: особини однієї групи популяцій розвиваються на представниках родини хрестоцвітих, другої — бобових, третьої — пасльонових. Рано чи пізно у популяціях кожної з рас у результаті мутаційного процесу сформуються необоротні генетичні зміни, які будуть підтримані природним добром і необхідністю пристосуватися до умов життя на рослинах конкретного виду. В результаті виникне низка видів.

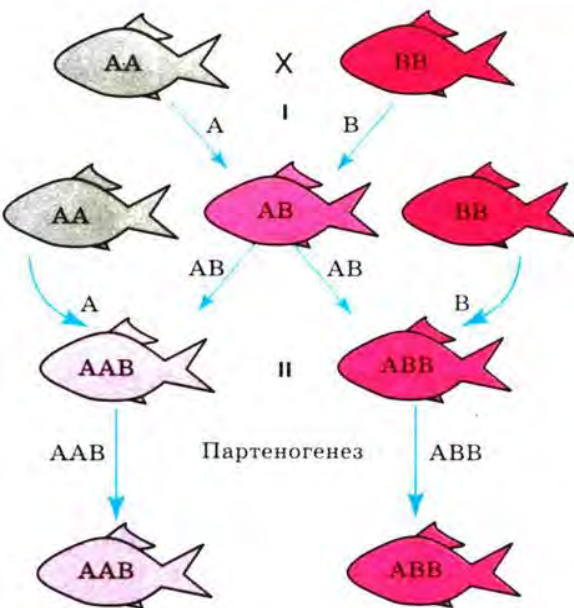
Утворення нового виду в межах вихідного ареалу може відбуватися не тільки шляхом пристосування до особливих умов середовища. У багатьох видів рослин є ранньоквітучі й пізньоквітучі раси (наприклад, весняний і літній дуби: одна форма цвіте у травні, друга — у липні), репродуктивно ізольовані одна від одної. Можна бути впевненим, що ці форми згодом нагромадять істотні генетичні відмінності й набудуть рангу повноцінних видів. Сезонні раси трапляються у прохідних риб (*пригадайте, так називають екологічні групи риб, що нерестяться у прісній воді, а решту життя проводять у морській або навпаки*). Наприклад, у деяких видів осетрових одні популяції нерестяться восени, а інші — навесні (їх так і називають: ярі й озимі стада). Екологічні раси риб можуть бути репродуктивно ізольованими не тільки часом, а й місцем нересту. Форель, яка живе в озерах, зазвичай чітко диференціюється на дві екологічні форми: великі за розмірами прохідні раси нерестяться у річках, а дрібні — безпосередньо в озері (мал. 180). Очевидно, що репродуктивна ізоляція у часі або просторі, що виникає між екологічно роз'єднаними популяціями організмів протягом тривалого часу, також може привести до нагромадження генетичних відмінностей і видоутворення.

Особливим випадком є **миттєве видоутворення** (мал. 181). Якщо за географічного або екологічного видоутворення для накопичення істотних генетичних відмінностей між підвидами або екологічними формами необхідні десятки тисяч поколінь (а «пристойні» види взагалі мають вік не менше одного мільйона років), то у ході миттєвого видоутворення нова репродуктивна ізоляція досягається за два-три покоління.

Яким же чином це відбувається? Останнім часом стало відомо, що у природі між близькими видами час від часу відбувається гібридизація. Зазвичай частота гібридних особин становить десяті частки відсотка. Частіше гібридизація відбувається між видами рослин, рідше — безхребетних організмів, ще рідше — хребетних тварин. Міжвидові гібриди першого покоління є, як правило, самками, у яких через



Мал. 180. Екологічні раси риб — перший етап у процесі екологічного видоутворення: вони відрізняються зовні, однак генетичних відмінностей не мають.



Мал. 181. Схема миттєвого видоутворення: I етап — гібридизація двох видів з утворенням гібридів, які розмножуються диплоїдними гаметами; II етап — зворотна гібридизація з одним із батьківських видів. При цьому утворюються триплоїдні гібриди, які розмножуються виключно партеногенезом. Це призводить до утворення клонів генетично однакових потомків, репродуктивно ізольованих від батьківських видів.

відмінності у будові хромосом батьківських видів порушений мейоз. Тому вони продукують диплоїдні яйцеклітини, які запліднюються самцями одного з батьківських видів. У результаті вже у другому поколінні з'являються триплоїдні гібридні самки з двома геномами одного батьківського виду й одним геномом другого. Триплоїдні самки розмножуються тільки партеногенезом і не мають потреби в самцях, а тому репродуктивно самодостатні й ізольовані від амфіміктичних (пригадайте: так називають спосіб статевого розмноження, коли яйцеклітину однієї особини запліднює сперматозоїд іншої) батьківських видів. Досить одній партеногенетичній особині потрапити у придатний для життя біотоп, де відсутні батьківські види, щоб створити тут численну популяцію. Ця популяція при вдалому збігу обставин може дати початок низці нових популяцій, які розповсюджуються так широко, що їх уже можна буде вважати окремими видами.

Відомо, що партеногенетичні поліплоїдні види, у популяціях яких наявні лише самки, частіше живуть в умовах, екстремальних для самців (високогір'я, посушливі степи, Заполяр'я).

У рослин особини видів гібридного походження часто бувають стерильними, тобто нездатними давати потомство статевим шляхом. Проте вони успішно розмножуються вегетативно.

Видоутворення шляхом гібридизації дістало назву гібридогенного. Воно може здійснюватися різними шляхами і є єдиним доведеним у лабораторії способом утворення нового виду. Уперше можливість такого видоутворення довів академік В. А. Рибін, який здійснив генетичний синтез сливи, що виявилася тетраплоїдним гібридом аличі і терну.

Поняття виду. Здавалося б, немає нічого простішого, ніж дати визначення усталеному поняттю, яке є одним із базових у сучасній біології. Але, як свідчить досвід будь-якої науки, чим більше заглиблюєшся у сутність явища, тим важче дати однозначне визначення. Не становить винятку й таке поняття, як *вид*.

Уперше поняття виду як структурної одиниці органічного світу дав англійський натураліст Джон Рей (1628—1705). Пізніше це поняття як основу класифікації організмів використав Карл Лінней. Відтоді вид став основною одиницею систематики. У сучасній біології вид трактують не як застиглу статичну одиницю різноманітності живого, а як динамічну систему — основний етап еволюційного процесу.

Ще у 20-х рр., на самому початку становлення СТЕ, генетики сформулювали 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.* Це положення на практиці означає, що особини одного виду характеризуються алельними генами, властивими лише особинам певного виду. Специфічні алельні варіанти виникають у популяціях в результаті точкових мутацій і фіксуються природним добром у процесі тривалої мікроеволюції за умови ізоляції від інших популяцій вихідного виду.

Тому в сучасній систематиці критерієм того, чи є певна форма рослин або тварин окремим, новим для науки видом, чи просто якоюсь модифікацією, викликаною незвичними умовами життя, є виявлення в аналізованих організмів алелів, яких не мають особини інших видів. Такі дослідження можуть бути виконані в сучасних лабораторіях з використанням методів біохімічної або молекулярної генетики. Ці методи дають змогу виявити в особин білки з унікальними амінокислотними послідовностями або ділянки ДНК з особливим порядком розташування нуклеотидів.

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

Факторами, які забезпечують бар'єр несхрещувань і репродуктивну ізоляцію, можуть бути: величезні відстані або географічні перешкоди, що розділяють близькі види; особливості шлюбної поведінки або специфічні звуки (квакання жаб, спів птахів, стрекотіння коників, трелі цикад), якими самці приваблюють самок; строки й місця розмноження (дуже часто в риб); пахучі мітки (у комахоїдних, гризунів, хижаків) або особливі речовини — *феромони* (від грец. *феро* — нести й *омоун* — викликати), які притягують особин протилежної статі (майже всі літаючі комахи). У ряді випадків, коли не спрацьовують поведінкові бар'єри, у тварин із внутрішнім заплідненням репродуктивну ізоляцію забезпечує несумісність копулятивних органів самок і самців різних видів. У випадку зовнішнього запліднення сперматозоїд навіть одного дуже близького виду часто виявляється не здатним проникнути крізь клітинну мембрану яйцеклітини іншого, а у квіткових рослин чужорідний пилок не може утворювати пилкову трубку.

Якщо репродуктивна ізоляція не повна, то відбувається міжвидова гібридизація. Встановлено, що гібриди у кожному поколінні становлять лише невелику частку відсотка статевозрілих особин. Крім того, гібридизація відбувається зазвичай на просторово обмежених ділянках — у гібридних зонах, а тому не може спричиняти значних змін генофонду виду в усьому його ареалі. Тому навіть у випадку неповної репродуктивної ізоляції вид у цілому залишається досить захищеним від проникнення чужорідних генів.



Мал. 182. Полівки звичайна (а) і східноєвропейська (б) — типові види-двійники української фауни.

морфологія — наука про будову організмів). Згідно з цим критерієм особини одного виду мають ряд спільних ознак у будові тіла, що чітко відрізняють їх від особин інших видів. При цьому набір ознак добирається дослідним шляхом, залежить від досвіду й навіть смаків дослідника. У систематиці тварин ознаками, за якими визначають видову приналежність, найчастіше бувають забарвлення тіла або окремих його частин, розміри, пропорції й форма кінцівок, особливості будови черепа й зубів, наявність додаткових структур тощо. У квіткових рослин це, насамперед, будова квітки, її форма й забарвлення.

Морфологічні критерії виду обмежені. Не випадково, що майже у кожній групі організмів існують *види-двійники*, настільки схожі зовні, що відрізнити особин різних видів можна тільки за допомогою аналізу каріотипу або генних ознак. Види-двійники часто трапляються у царстві тварин серед комах (плодові мушки дрозофіли, малярійні комарі), риб (карасі), земноводних (квакші, жаби) і ссавців (миші, полівки) (мал. 182); багато їх у царствах рослин і грибів.

Географічний критерій виду передбачає, що кожний вид має свій ареал, який відображає його екологічні переваги, місце походження й історію розселення. Тому види із спільними центрами походження мають приблизно однаковий тип ареалу (середземноморський, європейський, центральноазіатський).

Згідно з екологічним критерієм кожний вид посідає своє особливе місце у природі або, як говорять екологи, займає свою екологічну нішу в екосистемі. Якщо це, скажімо, вид тварин, то йому відповідають свій неповторний

Якщо в амфіміктичних організмів межа між видами пролягає по репродуктивно ізольованих популяціях, то в апоміктичних організмів, що розмножуються нестатево або партеногенезом, вона проходить на рівні окремих організмів — для розмноження нестатевим шляхом або партеногенезом партнер не потрібний. Тому досить однієї мутації, щоб від однієї особини — бактерії або евглени — виник клон генетично відмінних особин, які формально заслуговують рангу виду. Якщо врахувати, що розмноження в одноклітинних організмів відбувається дуже швидко, то можна уявити темпи цього видоутворення. Разом із тим кількість видів бактерій становить 20 тис. і найпростіших — 60 тис., що набагато менше, ніж багатоклітинних рослин (500 тис.) і тварин (1,5 млн). Більшість систематиків цю суперечність вважають певним науковим артефактом. Адже насправді, якщо використовувати критерії виду, що застосовуються для багатоклітинних істот, то кількість видів одноклітинних стане настільки значною, що навіть їх облік стане непосильним завданням.

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* (пригадайте:

спектр живлення, специфічна реакція на фізичні фактори середовища, своя сезонна і добова активність тощо.

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. Чому явище індустріального меланізму вважають прямим доказом мікроеволюційного процесу?
3. Чим відрізняється географічне видоутворення від екологічного?
4. У чому полягає механізм миттєвого видоутворення?
5. Чому вид називають генетично замкненою системою?



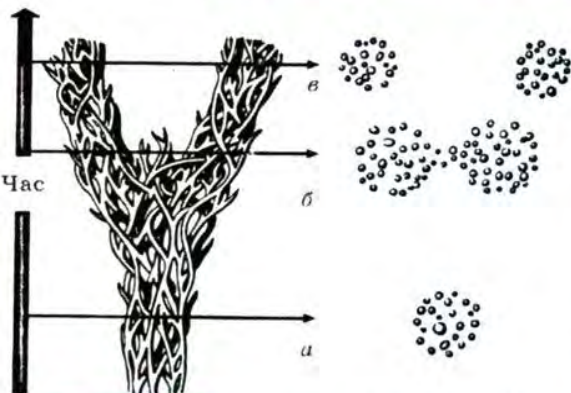
Як ви вважаєте ?

1. Чому видоутворення таке активне на островах?
2. Чому географічне видоутворення є найбільш універсальною формою видоутворення?

§ 42. 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. Згідно із СТЕ мікро- і макроеволюція є різними сторонами одного процесу. Хоч 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 ці події 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** (від лат. *диверgere* — виявити розходження) — поділу єдиного предкового виду на два й більше, з яких згодом утворилися інші види, що потім сформували таксони високого рівня ієрархії (мал. 183). Таким чином, чим менше споріднені види, тим більший проміжок часу відділяє їх від спільного предка, тим більше вони за час свого незалежного один від одного існування накопичили генетичних відмінностей, тим сильніше вони у кінцевому підсумку відрізняються своєю будовою, індивідуальним розвитком і способом життя.



Мал. 183. Схема дивергенції. Кожна гілочка — окрема популяція: а — єдиний вид; б — дивергенція; в — утворення нових видів



Мал. 184. Еволюція плацентарних ссавців є типовим випадком монофілії: всі вони походять від одного спільного предка — примітивного ссавця, який нагадує тропічних комахоїдних.

Ієрархічність таксономічної системи та генетичну спорідненість біологічних видів можна порівняти з кровними зв'язками людей: види одного роду — це рідні брати і сестри, однієї родини — двоюрідні, ряду — троюрідні тощо. Таким чином, чим менше споріднення, тим менше спільних генів мають види і тим менше їх представники схожі один на одного.

Проілюструвати послідовність видотворчих процесів, що ведуть до виникнення таксонів різного рівня ієрархії, можна на прикладі ссавців, історія яких добре відома. Перші види найдавніших ссавців, які вже перестали бути рептиліями, але ще не стали справжніми звірами, з'явилися на Землі близько 300 млн років тому і дали початок підкласам. 50—100 млн років тому з'явилися представники усіх сучасних рядів. Сучасні родини — це теж результат еволюції видів, але тільки тих, що виникли лише 10—20 млн років тому. Роди започатковані видами 5—7 млн років тому. Сучасні види ссавців утворилися тільки 1—2 млн років тому.

Подану філогенетичну схему еволюції ссавців відносять до **монофілетичних** (від грец. *μονος* і *φίλον* — родинний клан) конструкцій, в яких група родинних видів сформувалася шляхом дивергенції з одного спільного предка (мал. 184). У конкретному випадку

із ссавцями це означає, що всі сучасні й вимерлі види беруть початок від одного стародавнього предкового виду.

Форми філогенезу. Магістральною формою філогенезу є **дивергентна еволюція**, в основу якої покладено видоутворення, за якого 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 істотними, 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, родини у межах ряду утворюються шляхом дивергенції від одного спільного виду.

Найчастіше у процесі дивергентної еволюції ознаки видів з кожною новою видотворчою подією дедалі більше відрізняються. Проте бувають і винятки, коли родинні види незалежно один від одного здобувають дуже схожі й досить специфічні риси будови. Прикладом такого роду **паралелізмів** є розвиток шаблезубості у викопних котячих. Ця властивість розвивалася у різні періоди й у різних групах цієї родини (мал. 185).

Якщо віддалені неспоріднені групи організмів приймають певну форму тіла або в них утворюються аналогічні органи чи структури, то цей стан називають **конвергенцією** (від лат. *convergo* — зближую). Як приклад такого роду подій зазвичай наводять аналогічні органи (спинний плавець іхтіозавра, акули і дельфіна (мал. 186) або крила метелика і кажана), хоч конвергенція є ширшим поняттям, під яке підпадає схожа форма тіла іхтіозаврів, акул і дельфінів або, скажімо, екологічні типи «кріт», «вовк», «ведмідь» «кенгуру», що виникають незалежно у плацентарних ссавців і в сумчастих (*пригадайте: в Австралії живуть сумчастий кріт, сумчастий вовк і сумчастий ведмідь коала*). Явище конвергенції широко розповсюджене у рослин. Це деревоподібні хвощі, папороті й справжні дерева насінних рослин або особливі посухостійкі форми *молочайів*, що зовні дуже нагадують кактуси (мал. 187).

Значення дивергенції як особливої форми еволюції полягає у тому, що її результатом є збільшення кількості видів. У такий спосіб досягається зростання чисельності різноманітних життєвих форм. Але виявляється, не будь-яке видоутворення приводить до збільшення кількості видів. Є такий шлях філогенезу — **філетична еволюція**, коли види утворюються без дивергенції. Просто на певному етапі в усіх популяціях виду одночасно відбуваються настільки істотні генетичні та інші зміни, що старий вид перетворюється на новий. Такий шлях еволюції ілюструють ряди викопних форм (див. мал. 164).

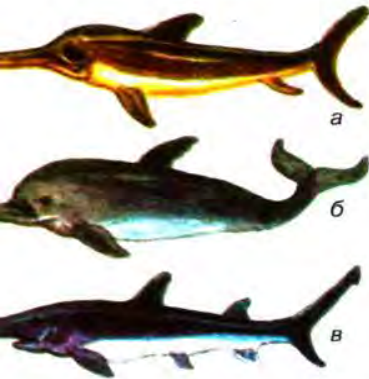
Напрями еволюції. Згідно з положеннями СТЕ трьома найважливішими результатами еволюції є:

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

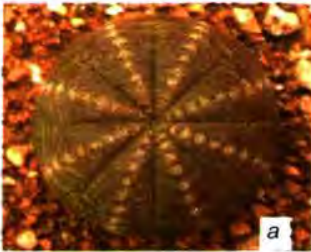
Інформація до роздумів. Найбільш високоорганізовані класи тваринного світу — птахи та ссавці, представники яких досягли вершин біологічного прогресу, не є ані найчислен-



Мал. 185. Випадок паралелізму — виникнення шаблезубості в різних групах викопних кішок.



Мал. 186. Конвергенція за формою тіла у водних хребетних тварин: а — іхтіозавр; б — дельфін; в — акула.



Мал. 187. Конвергенція у різних групах рослин, викликана незалежним пристосуванням до життя в умовах дефіциту води: а — молочай; б — кактус.

нішими, ані найприспособанішими видами. Відомо близько 5,4 тис. видів ссавців і 9,8 тис. видів птахів, тоді як видів кісткових риб налічується понад 29 тисяч. Чимало класів безхребетних ще більш численні (червононогі молюски налічують 60—80 тис., ракоподібні — 50 тис., павукоподібні — 100 тис., комахи — близько 1 млн видів). Багато видів ссавців і птахів, незважаючи на високий рівень організації, не витримавши пресу людини, стрімко зникають, що доводити, наскільки вони вразливі, тоді як існуванню примітивних форм організації життя ніщо не загрожує.

Біологічний прогрес вважають магістральним напрямом біологічної еволюції. Кожна з великих груп організмів, які населяють Землю, свого часу зазнала його впливу. 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, захопити нові адаптивні зони (наприклад, водяним рослинам або тваринам вийти на суходіл), де можна створити велику кількість нових видів.

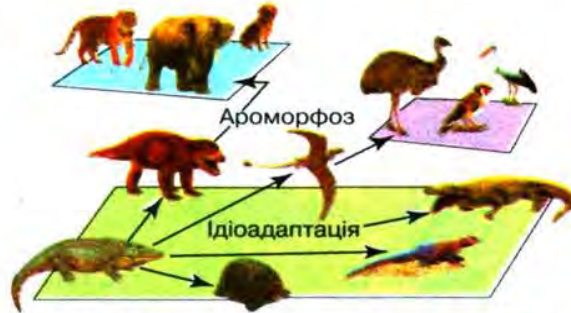
Щоб організмам досягти стану прогресу, в їх будові мають відбутися принципові зміни — **ароморфози**, які ведуть до підвищення загального рівня організації й появи принципово нових пристосувань. Найбільші ароморфози пов'язані з утворенням надцарств, царств або підцарств живих організмів. Наприклад, поява особливих білків гістонів, хромосом і ядерної оболонки привели до утворення надцарства еукаріотів, можливості мітозу, мейозу та статевого розмноження; 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 і п'ятипалої кінцівки в наземних хребетних) або відділів рослин (виникнення пілкової трубки й насіння в насінних рослин). Як ще більш окремі випадки ароморфозів можна навести повний поділ кіл кровообігу у птахів і ссавців, виникнення квітки й плоду у покритонасінних.

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 і не дають їм змоги перейти у нову адаптивну зону. Ця

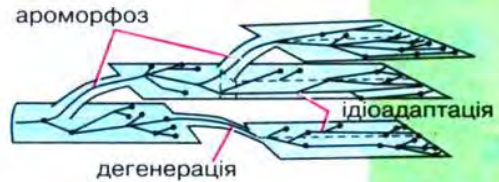
особлива форма історичного розвитку груп організмів пов'язана з **ідіоадаптаціями** (від грец. *idios* — своєрідний і лат. *адаптаціо* — пристосування) — змінами будови організму, що забезпечують лише пристосованість до конкретних умов, у яких живе вид (мал. 188). При цьому не відбувається значного ускладнення або спрощення рівня організації організмів. До таких випадків ідіоадаптацій відносять крила кажанів, плавці китоподібних, рухливі пальці приматів або характерні ознаки родин у рослин (*подумайте, які структури характерні для злакових, бобових, хрестоцвітних*).

Між ароморфозами та ідіоадаптаціями не завжди можна провести чітку межу. До ознак, що викликають неоднозначну оцінку вчених, відносять луску риб, пір'я птахів або шерстний покрив у ссавців. Одні вчені їх появу розглядають як частковий ароморфоз, а інші — як великі ідіоадаптації.

Ще одним напрямом розвитку живих організмів, що веде їх до біологічного прогресу, є, як це не здається дивним, загальне спрощення будови тіла (мал. 189), або **дегенерація** (від лат. *дедженеро* — вироджуюсь). У цьому випадку прогресивні ознаки заміщуються примітивними або взагалі втрачаються. Так, тварини сидячих форм, які на личинкових стадіях ведуть рухливий спосіб життя, наприклад *личинки губок*, у дорослому стані втрачають органи локомоції; у деяких видів хвостатих амфібій довічно зберігаються зябра й зяброве дихання, а легені не розвиваються; у ціп'яків, на відміну від інших червів, відсутня травна й недорозвинена нервова системи. Особливою формою спрощення організації деякі вчені вважають феномен втрати дорослого стану, який трапляється у світі тварин і рослин, так званої **неотенії** (від грец. *нео* — новий і *теіно* — розтягнуто). Так, у личинок розвиваються статеві органи і вони починають розмножуватися. Аксолотлі (мал. 190) — неотенічні личинки американських саламандр *амбістом* — за несприятливих умов не завершують метаморфоз, зате здобувають розвинену статеву систему. Неотенічне розмноження спостерігається й у безхребетних: у мушок-галиць роду *міастор*, у яких личинки розмножуються у тілі матері, і в сисунів, чиї личинки шляхом партеногенезу розмножуються в тілі проміжних хазяїв.



Мал. 188. Еволюційні перетворення у вищих хребетних тварин: ароморфози (виникнення птахів і ссавців) та ідіоадаптації (утворення різних груп рептилій, птахів і ссавців).



Мал. 189. Співвідношення між напрямками розвитку живих організмів: ароморфозом, ідіоадаптацією і дегенерацією.



Мал. 190. Статевозріла особина аксолотля, яка зберегла личинкову ознаку — зовнішні зябра.

Неотенія, хоч і трапляється у природі нечасто, відіграє важливу роль в еволюції.

Біологічний регрес. Якщо швидкість еволюції даної групи організмів відстає від змін навколишнього середовища, то настає стадія **біологічного регресу**, критерії якого протилежні критеріям біологічного прогресу (*пригадайте ці критерії*). У результаті група організмів, що у своєму історичному розвитку відстає, вимирає або стає реліктом (*пригадайте, які тварини чи рослини є реліктами*), зберігається у специфічних, часто ізольованих місцях проживання.

Правила макроеволюції. Виявляється макроеволюція має свої правила.

Правило необоротності еволюції, сформульоване наприкінці XIX ст. бельгійським палеонтологом Луї Долло (1857—1931), проголошує: *«еволюція є процесом необоротним, й організм не може повернутися до попереднього стану, вже реалізованого в ряді його предків»*. Наочною ілюстрацією цього положення є таке. Рептилії (іхтіозаври та плезіозаври), що повернулися у простори Світового океану, так само, як і ссавці (китоподібні), не стали рибами, у них не з'явилися зябра, луска або такий специфічний орган чуття, як бічна лінія (*спробуйте й ви знайти приклад необоротності еволюції*).

Правило прогресивної спеціалізації, сформульоване у 1876 р. французьким палеонтологом Шарлем Депере (1854—1929), говорить: *«група організмів, яка стала у процесі еволюції на шлях спеціалізації, невідворотно має йти до дедалі глибшої й вузкої спеціалізації»*. Доказом і водночас ілюстрацією цього правила є еволюція кінцівок коней, які з п'ятипалих на початку перетворюються у чотирипалі, потім трипалі і лише згодом — в однопалі.

Правило походження від неспеціалізованих предків сформульоване американським палеонтологом Едвардом Копом (1840—1897). Звучить воно таким чином: *«Зазвичай нові великі групи беруть початок не від вищих, а від порівняно неспеціалізованих представників предкових груп»*. Ссавці — найбільш прогресивний клас тварин — виникли не від високоспеціалізованих рептилій — динозаврів, а від неспеціалізованих стародавніх плазунів, характерною особливістю яких були тільки зуби, що нагадують зуби звірів. Більшість рядів сучасних ссавців виникла від представників ряду комахоїдних — найбільш неспеціалізованого з рядів. Можна знайти приклади й у ботаніці. Наприклад, квіткові рослини походять не від спеціалізованих голонасінних, а від особливої вимерлої групи, еволюційно близької до прадавніх папоротеподібних.

Походження нових груп тварин чи рослин від неспеціалізованих предків допомагає їм у подальшій спеціалізації, що полягає у виникненні пристосованих принципово нового характеру.

Правило посилення інтеграції біологічних систем: «біологічні системи у процесі еволюції стають дедалі більше інтегрованими з дедалі більш розвиненими регуляторними механізмами, що забезпечують дедалі міцнішу інтеграцію» сформульоване українським зоологом І. І. Шмальгаузенем. Справді, ссавці, які є вершиною еволюції тварин, мають найвищий ступінь розвитку регуляторних (нервової, гуморальної та імунної) систем і, отже, вищий порівняно з рибами, амфібіями або рептиліями ступінь інтеграції організму.

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.

Макроеволюційні зміни підпорядковуються правилам еволюції, сформульованим ще у початковий період розвитку сучасної еволюційної теорії.



Перевірте себе

1. Що відбиває ієрархія таксонів?
2. Який філогенез називають монофілетичним?
3. Які зміни у будові організму ведуть до біологічного прогресу?
4. Які критерії біологічного регресу?
5. У чому полягає сутність правила еволюції, сформульованого Л. Долло?



Як ви вважаєте ?

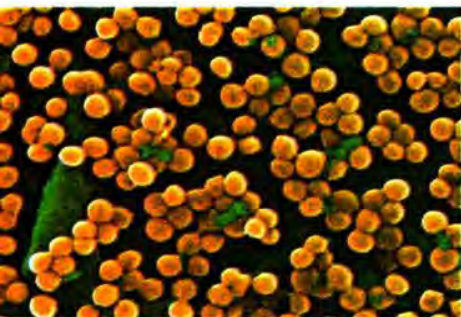
1. Стандартна ієрархія таксонів у ряді ссавців виглядає таким чином: 4—8 родин, 10—20 родів, 100—200 видів, але мають місце й інші ситуації: одна родина, два роди, два види. Про що це може свідчити?
2. Вважають, що генетичні дані є одним з реальних доказів правила необоротності еволюції. Чому?



§ 43. ЕВОЛЮЦІЯ У НАШ ЧАС. ДИСКУСІЙНІ ПИТАННЯ СУЧАСНОЇ ЕВОЛЮЦІЙНОЇ ТЕОРІЇ

Терміни і поняття: антидарвінізм.

Прокаріоти як ілюстрація еволюції, що триває у наш час. Головною методичною проблемою еволюційних досліджень є непрямий характер одержуваних результатів і доказів висловлюваних гіпотез. Справді, проаналізувати елементарне еволюційне явище, відстежити зміни частот алельних генів ряду локусів у популяціях — не проблема. Щоб здобути переконливі результати, досить кількох років, у крайньому разі — десятиліття. Це довели, наприклад, дослідження популяцій плодової мушки дрозофіли. Але здобуті достовірні



Мал. 191. Бактерії розмножуються швидше за будь-які інші організми, а тому є ідеальним об'єктом доказу існування еволюції в наш час.

з такою величезною швидкістю, що еволюційні перетворення в них протікають буквально «на очах». Такими організмами є бактерії (мал. 191). За добу в оптимальних умовах одна бактерія може дати початок кільком десяткам поколінь (як ви пам'ятаєте, поділ бактерій у сприятливих умовах відбувається кожні 20 хвилин). За тиждень в ідеальних для життя умовах зміняться сотні, а за місяць — тисячі поколінь бактерій. Вважають, що стільки поколінь необхідно видам багатоклітинних істот для виникнення хоча б первинних необоротних мікроеволюційних змін. Але якщо це так, то спеціально спланованими експериментами з прокаріотичними організмами можна довести, що еволюція відбувається і тепер.

Один з таких експериментів був проведений з колоніями кишкової палички (пригадайте: ця бактерія є сапрофітом, живе у кишечнику людини). Спочатку в окремих колбах заснували 12 колоній, що розвивалися на спеціальному середовищі, в яке ввели поживну речовину — глюкозу, а також додали сполуки лимонної кислоти, яку в аеробних умовах кишкова паличка не засвоює. Експеримент тривав 20 років. За цей час змінилося 44 тис. поколінь. До 30-тисячного покоління жодних змін у колоніях не спостерігали, але з 31-тисячного в одній з популяцій розпочався бурхливий ріст, зумовлений тим, що місцеві бактерії набули здатність засвоювати сполуки лимонної кислоти. Розрахунки показали, що десь на рівні 20-тисячного покоління, ймовірно, в одній єдиної особини відбулася мутація, яка дала змогу цій бактерії та її потомству жити не тільки глюкозою, а й цитратом. Це дало їм селективну перевагу порівняно з рештою членів колонії. Поступово таких мутантів ставало все більше й більше, і до 31-тисячного покоління вони повністю витіснили інші бактерії. Очевидно, якщо подібна мутація відбудеться у природі, й окремі бактерії дістануть змогу засвоювати новий субстрат, це дасть їм та їх нащадкам перевагу в боротьбі за існування з іншими особинами. У кінцевому підсумку це приведе до утворення нового виду.

Ще одним доказом еволюції бактерій, яку можна спостерігати в наш час, є вироблення ними стійкості до антибіотиків. Особливо небезпечними

наукові результати не дають прямих доказів того, що певна еволюційна подія є початковим етапом видоутворення й що через значний час замість, скажімо, дрозофіл із червоними очима ту чи іншу місцевість заселять особини нового виду, ключовою ознакою яких стануть рожеві очі.

Аби довести, що динаміка генів є реальною еволюційною подією, необхідно вивчити зміни генетичної структури десятків тисяч поколінь. Таке дослідження розтягнеться на тисячоліття. Очевидно, що сучасна генетика, якій ледь виповнилося 100 років, не може мати у своєму розпорядженні дані за такий період.

У цьому зв'язку особливого значення набувають дослідження істот з дуже коротким життєвим циклом, які розмножуються

для здоров'я людей стали стійкі до антибіотиків штами *туберкульозної палички* й *золотистого стафілокока*, поява яких є прямим результатом дії природного добору, за умови якого виживають найбільш стійкі до антибіотиків бактерії.

Дивовижну здатність до вироблення стійкості до різних пестицидів демонструють комахи. За останні 50 років зареєстровано 2500 випадків таких еволюційних адаптацій. За цими адаптаціями стоять генетичні зміни — мутації комах, що викликали їх резистентність до отрут, підхоплені природним добром.

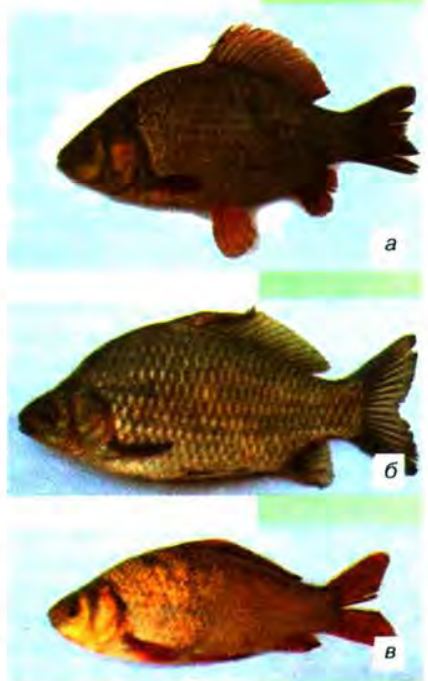
Інші випадки сучасної еволюції видів. Якщо спостерігати за популяціями, що перебувають під сильним антропогенним пресом, протягом 50—70 років, можна відзначити істотні зміни не тільки в їх чисельності та структурі, термінах розмноження, швидкості росту і темпах дозрівання, а й у фенотипах особин, що їх складають. Наприклад, особини чорноморського оселедця, які заходять на нерест у Дунай, за другу половину ХХ ст. і перше десятиліття ХХІ ст. збільшилися у розмірах; у них змінилася форма тіла, подовжилися плавці, відбулися зміни й у ряді інших ознак. У Дніпрі, де порушення екосистеми виражені набагато більше, ніж у Дунаї, оселедці змінилися ще більше й стали зовсім не схожі на тих невеличких оселедчиків, яких добували тут в 30-х рр. ХХ ст., коли цей вид був масовим. Подібні зміни стосуються не тільки оселедців, а й інших видів риб Чорноморсько-Азовського регіону, який став не просто зоною негативного впливу людини, а наближається до стану зони екологічного лиха.

Еволюційні зміни часто спостерігаються в організмів, переселених у нові місця. Широко відомий випадок, як у середземноморської *ящірки стінної* (мал. 192) після переселення з одного сусіднього острова на інший лише за кілька десятиліть змінилися форма й розмір голови, збільшилася сила укусу, а в кишечнику з'явився особливий клапан, не характерний для цього виду.

Крім того, організми, які недавно переселилися, можуть почати гібридизувати з місцевими близькими видами. Як



Мал. 192. Так виглядає ящірка стінна, здатна швидко еволюціонувати.



Мал. 193. Природна гібридизація між двома видами карасів призвела до майже повного винищення популяції одного з них в Україні: а — карась золотистий — вид Червоної книги; б — карась китайський — чужорідний для української фауни вид; в — міжвидовий гібрид.

наслідок, генетичні перетворення у таких популяціях багаторазово прискорюються і досить часто приводять до миттєвого видоутворення (*пригадайте, як розмножуються види, що виникли в результаті такого способу видоутворення*).

Подібне відбулося й із звичайними рибами наших водойм — карасями. В 60-х роках ХХ ст. у водойми України завезли *карася китайського*, який почав з легкістю гібридизувати з місцевим видом — *карасем золотистим*. Гібриди, що при цьому утворювалися, мали особливі генотип і ряд зовнішніх ознак, часто були поліплоїдами, мали виняткову форму мейозу, нерідко утворювали ізольовані популяції. Тепер *карась китайський* став одним з масових прісноводних видів риб, а *карась золотистий* — зникаючим видом, занесеним до Червоної книги України. Причиною пригнічення останнього виду, як вважають фахівці, могла стати й гібридизація (мал. 193).

Наведений випадок з гібридизацією карасів не є винятковим. Нині в Європі відомо близько 10 тис. чужорідних видів тварин, рослин і грибів, завезених людиною. Багато з цих видів гібридизують зі своїми європейськими родичами, що призводить до істотних і необоротних змін генофонду їх популяцій.

Таким чином, науковий досвід свідчить, що знайти й довести наявність еволюційних перетворень, які відбуваються прямо тепер, не становить особливих труднощів: необхідно поставити перед собою відповідне завдання, вибрати підходящий об'єкт і методи дослідження, а потім протягом певного періоду провести детальні спостереження. Результати таких наукових пошуків особливо актуальні нині, коли вплив людини на природу з кожним роком стає дедалі більшим, й багато видів пристосовуються до зовсім нових для них умов.

Дискусійні питання в сучасній еволюційній біології. У будь-якій науці завжди залишаються невирішені питання; жодна теорія не дає відповіді на всі питання; закони і правила обов'язково мають винятки. Схожа ситуація поступово склалася й у синтетичній теорії еволюції. Багато вчених здобули факти, які суперечать теорії природного добору. В результаті в еволюційній біології навіть виникли наукові течії, спільною ознакою яких стало заперечення провідної ролі в еволюції природного добору. Їх прийнято називати **антидарвінізмом**. Ось деякі з положень СТЕ, що викликають найжвавішу дискусію.

1. Численні експерименти підтвердили, що у природі справді може відбуватися добір — за сильного впливу будь-яких фізичних факторів у популяції частіше виживають особини певного генотипу. Однак у подальшому з'ясувалося, що у природі не існує найбільш пристосованих генотипів і, відповідно, особин. Справа в тому, що умови навколишнього середовища динамічні, й на один організм діє безліч різноспрямованих факторів. Тому виходить, що до одного фактора (наприклад, зимової холоднечі) особина певного генотипу справді може бути пристосована краще за інших, що забезпечує їй вищі шанси на виживання взимку.

Зате до іншого фактора (наприклад, посухи), навпаки, вона може бути пристосована гірше. Причому, чим сильніше виражена перевага особини в одному випадку, тим вразливіша вона в іншому. В результаті всі нормально розвинені особини в популяції в середньому виявляються однаково пристосованими й мають рівні шанси і на виживання, і на те, щоб залишити потомство. Як показує практика, частіше виживають найпересічніші, найбільш численні у популяції особини, які не мають яких-небудь помітних селективних переваг перед іншими.

2. Ще одне дискусійне питання синтетичної теорії еволюції: чи можуть мутації викликати сприятливі зміни в організмі. Мутація — це така сама «аварія» генома, як, наприклад, прокол колеса в автомобілі. А чи можуть мутації бути матеріалом для прогресу? Багато дослідників вважають, що реально в еволюції сенс мають тільки так звані нейтральні мутації. Вони не ведуть до яких-небудь змін у властивостях білка, функціонуванні геному або всього організму, тоді як інші мутації мають лише негативне значення й у кінцевому підсумку тільки знижують пристосованість особини. А тому ці інші мутації не можуть бути вихідним матеріалом для прогресивної еволюції. Деякі вчені пішли ще далі. Вони вважають, що матеріалом для еволюції є не мутації структурних генів, а зміни генних регуляцій: включення одних генів і вимикання інших у процесі онтогенезу.

3. Принциповим питанням в дискусіях еволюціоністів є питання «взаємин» мікроеволюції та макроеволюції. Багато дослідників припускає, що макроеволюція відбувається зовсім за іншими правилами, ніж мікроеволюція. Причому головним механізмом макроеволюції вони вважають не нагромадження мутацій, що несуть позитивні зміни, а порушення ходу онтогенезу, що супроводжуються змінами строку або місця закладання органа чи структури. Причому ці зміни залежно від стадії онтогенезу можуть спричиняти еволюційні наслідки різного масштабу. Особливо цінний матеріал для створення нових напрямів філогенезу постають зміни на початкових стадіях формоутворення, що може привести до докорінної перебудови всього організму. Одним з таких випадків ранньої зміни онтогенезу є перетворення у квіткових рослин дводольного зародка на однодольний, що привело до появи нового класу.

Одним з ключових механізмів макроеволюції на рівні таксонів високої ієрархії вважають неотенію (*пригадайте: так називають процес розмноження організмів на личинкових стадіях*). Саме з неотенією пов'язують редукцію гаметофіта, що привело до виникнення насінних рослин. Є всі підстави вважати, що головохордові (ланцетники) виникли від неотенічних личинок *асцидій* — морських, у дорослому стані нерухоливих тварин, що зовні нагадують губок (мал. 194). Асцидії широко відомі безбарвною гемолімфою, у якій містяться іони ванадію.

4. Біологічна еволюція — це не тільки еволюція організмів і виникнення їх різноманіття, а й еволюція екосистем і біосфери. Проте теорія природного добору взагалі не торкається останніх питань. Особливості екосистем багато в чому визначаються видовим складом і рівнем організації живих істот. Наприклад, можна лише здогадуватися, що являли собою екосистеми до виникнення багатоклітинних організмів і як вони відтоді змінилися. В сучасній екології чітко визначені певні закономірності й механізми історичних змін угруповань організмів. Ці знання особливо актуальні у наші дні, коли вплив людини на природу набув біосферного характеру.

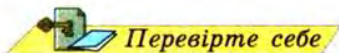


Мал. 194. Асцидія — примітивний представник типу Хордові. У дорослому стані істота не рухлива (а), тоді як личинка (б) веде плаваючий спосіб життя.

Жодне наукове узагальнення — закон, теорія, принцип — не є вічною істиною, а лише певним етапом, сходинкою пізнання живої природи. Їх наукова значимість визначається тим, наскільки вони у свій час стимулювали розвиток науки. У цьому сенсі значення теорії Дарвіна важко переоцінити. Вона, без сумніву, дала один з найпотужніших поштовхів розвитку сучасної біології.

Еволюційні процеси тривають і в наш час. Вони являють собою різноманітні перетворення, у тому числі й генетичні, які можна відстежити і довести у ході спеціальних спостережень протягом кількох десятиліть.

Нині теорія Дарвіна, незважаючи на ряд дискусійних положень, є основною еволюційною теорією, правильність якої визнає більшість біологів.



1. Чому прокариотичні організми є вдалим об'єктом еволюційних експериментів?
2. Які спостереження за багатоклітинними організмами доводять, що еволюція триває й у наш час?
3. Які положення СТЕ викликають найбільші суперечки?
4. Яких учених називають антидарвіністами?



1. Чому факт елементарного еволюційного явища не може вважатися доказом еволюції?
2. Чи може еволюція біосфери відбуватися без зміни різноманітності видів, чи обов'язковою умовою є виникнення нових таксонів?

Тестові завдання до теми 1

1. Укажіть правильний переклад українською мовою давньогрецького слова, від якого походить термін *еволюція*:
 - а) розвиток; б) зміни; в) розгортання; г) походження.
2. Укажіть, яка саме із зазначених особливостей не стосується біологічної еволюції:
 - а) має пристосувальний характер; б) безперервно протікає в ряді поколінь; в) відбувається лише у певні проміжки часу; г) має необоротний характер.
3. Укажіть, хто з учених XVIII ст. став засновником теорії катастроф:
 - а) Бюффон; б) Кюв'є; в) Лінней; г) Сент-Ілер.
4. Укажіть, яке із зазначених положень варто вважати «другим законом Ламарка»:
 - а) набуті упродовж життя ознаки успадковуються; б) потрібні організму органи розвиваються; в) непотрібні організму органи зникають; г) організми виживають лише внаслідок боротьби за існування.

5. Укажіть, який з факторів еволюції у теорії Дарвіна варто вважати основним чинником еволюції:
 - а) боротьба за існування; б) розмноження організмів у геометричній прогресії; в) статевий добір; г) природний добір.
6. Укажіть, що називають живими копалинами:
 - а) нафта і вугілля; б) рештки давно вимерлих істот; в) стародавні істоти, які й нині живуть на Землі; г) усе зазначене вище.
7. Укажіть, які з наведених ознак слід вважати аналогічними:
 - а) парні кінцівки всіх хребетних; б) крила птахів і метеликів; в) вусики гороху і стеблові лусочки хвощу; г) лусочки на кореневищі й брунькові луски більшості видів квіткових рослин.
8. Укажіть, яке із зазначених формулювань є біогенетичним законом:
 - а) чим більш ранні стадії індивідуального розвитку досліджують, тим більше подібності виявляють між різними організмами; б) кожна особина у своєму індивідуальному розвитку повторює історію розвитку свого виду; в) між історією виду і історією родини немає нічого спільного; г) у філогенезі повторюється онтогенез.
9. Укажіть, у чому полягає внесок у розвиток синтетичної теорії еволюції І. І. Шмальгаузена:
 - а) вчення про спрямований добір; б) вчення про важливість ізолюючих факторів під час видоутворення; в) вчення про мутаційну мінливість як матеріал для еволюції; г) вчення про стабілізуючий добір.
10. Укажіть, який із зазначених факторів не відносять до факторів еволюції:
 - а) дрейф генів; б) ізоляція; в) мутаційний процес; г) модифікаційна мінливість.
11. Укажіть, що собою являє елементарний еволюційний процес:
 - а) утворення нового виду; б) зміна генетичної структури популяції; в) ізоляція популяції від інших популяцій; г) різке збільшення популяції у розмірах.
12. Укажіть, що називають миттєвим видоутворенням:
 - а) утворення виду завдяки географічній ізоляції; б) виведення нового сорту, породи чи штаму; в) утворення нового виду завдяки екологічній ізоляції; г) утворення нового виду завдяки гібридизації двох інших видів.
13. Установіть відповідність між видом добору та його характером:

спрямований	виживання особин з будь-якими ознаками
стабілізуючий	відбір особин з корисними для людини ознаками
дизруптивний	виживання особин з проміжними ознаками, близькими до середніх значень
штучний	селективна перевага особин з крайніми формами прояву ознаки
	виживання особин з певними генетично закріпленими ознаками

14. Установіть відповідність між положенням та його змістом:

Одне з положень СТЕ	Чим більш ранні стадії індивідуального розвитку досліджують, тим більше подібності виявляють між різними організмами
Закон зародкової подібності	Еволюційні механізми видоутворення цілком придатні й до утворення таксонів більш високого рівня
Положення теорії Дарвіна	Тренування одних органів і нетренування інших призводить до того, що органи починають змінюватися: потрібні організму — розвиваються, а не потрібні — зникають
Перший закон Ламарка	Два види, що конкурують за той самий набір ресурсів ... не можуть існувати разом нескінченно довго
	Більшість особин гине у боротьбі за існування, яка проявляється головним чином у конкуренції особин одного виду між собою

15. Установіть правильну послідовність подій під час географічного видоутворення:
утворення підвидів; географічна ізоляція; виникнення бар'єра несхрещуваності; накопичення істотних генетичних відмінностей.



Практична робота 4

ПОРІВНЯННЯ ПРИРОДНОГО ТА ШТУЧНОГО ДОБОРІВ

Мета. Навчитися відрізнати дії природного та штучного доборів на наочному прикладі. Зрозуміти механізми еволюції.

Теоретичне обґрунтування. Штучний і природний добір мають певні риси як подібності, так і відмінності. Якщо природний добір веде до еволюції видів у природі, до кращої пристосованості особин виду до умов навколишнього середовища, то добір, зроблений людиною, не є формою біологічної еволюції. Можна сказати, що сорти рослин і породи тварин виключені з еволюції (мова йде лише про еволюцію породи або сорту), оскільки, перебуваючи під постійним захистом людини, вони не вступають у боротьбу за існування, або дія останньої значною мірою знижена. У результаті виведені людиною породи тварин і сорти рослин виявляються пристосованими не стільки до умов навколишнього середовища, скільки до потреб людини. Якщо з якихось причин сорт або порода залишаються без захисту людини, вони або швидко гинуть, не витримуючи конкуренції з дикими родичами, або втрачають сортові і породні якості.





3



4



5

Завдання. Розгляньте ілюстрації.

На малюнках 1, 2, 3 — фотографії порід домашньої кішки (перська, донський сфінкс, британська короткошерста). На малюнку 4 — фотографія дикої лісової кішки, фенотип якої є результатом природного добору.

Вкажіть, які риси фенотипу кішки є результатом штучного добору.

Заповніть у зошитах таблицю наведеної форми.

Показник	Вид лісова кішка — результат природного добору	Порода перський кіт — результат штучного добору
Передумови і рушійні сили еволюції		
Темпи еволюції		
Результати		
Пристосованість		

На мал. 5 — кішка породи європейська короткошерста, підібрана на вулиці (кілька поколінь її предків не зазнавали дії штучного добору й вільно схрещувалися з кішками різних порід). Проаналізуйте фенотип кішки. Чи збереглися риси, що культивуються штучним добором? Як ви гадаєте, чому? Як виглядатиме потомство цієї кішки у разі вільного схрещування з котами, які також живуть на вулиці?

ТЕМА 2. ІСТОРИЧНИЙ РОЗВИТОК І РІЗНОМАНІТНІСТЬ ОРГАНІЧНОГО СВІТУ

§ 44. ХІМІЧНА ЕВОЛЮЦІЯ І ВИНИКНЕННЯ ЖИТТЯ НА ЗЕМЛІ

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

Абіогенез і самозародження.

Першими свої думки про те, як на Землі з'явилося життя, висловлювали ще прадавні мудреці. Уже тоді вони припускали, що живі організми виникли з неорганічної матерії. В античні часи ідея **самозародження** (спонтанного зародження) живих істот з неживих матеріалів сприймалася як щось само собою зрозуміле. У Середньовіччі уявлення про походження життя набули форми релігійної догми. Одним з її постулатів стала ідея про виникнення живих істот з ґрунту в процесі гниття під впливом животворячого духу.

Середньовічний природодослідник **Ян Батіста ван Гельмонт** (1579—1644), наприклад, пропонував такий спосіб одержання мишей. Відкритий глечик слід набити брудною білизною і додати туди пшениці. Приблизно через три тижні варто очікувати зародження мишей, «оскільки закваска, що перебувала в білизні, проникає крізь пшеничну лушпайку й перетворює пшеницю на мишу». Середньовічний філософ і богослов **Фома Аквінський** (1225—1274) вважав, що паразити та інші тварини-шкідники зароджуються з волі диявола, який прагне таким витонченим способом завдати шкоди людині.

В епоху Відродження активно поширилася легенда про **гомункулуса** — крихітну людинку, яку можна створити з глини, ґрунту або іншої неживої матерії за допомогою магічних заклинань і обрядів.

Помилковість ідеї про самозародження життя документально довів італійський лікар **Франческо Реді** (1626—1698). Він провів ряд дослідів, які показали, що м'ясні мухи, всупереч думці, що тоді побутувала, розвиваються з відкладених самками яєць, а не зароджуються самі по собі в гниючому м'ясі. Так, Реді брав два шматки м'яса, розкладав їх у два глиняних горщики, один з яких накривав серпанком. Через якийсь час у відкритому горщику розвивалися личинки, а в закритому не було жодних ознак личинок або мух. Відтак учений зробив



Мал. 195. Ф. Реді.

висновок: мухи сідають на гниюче м'ясо й відкладають у нього личинки, в результаті чого народжуються нові мухи.

Проте у більшості біологів аж до XIX ст. не виникало сумніву, що властивістю самозародження володіють усі одноклітинні організми. Цю ідею розвінчав тільки у 1865 р. видатний мікробіолог *Луї Пастер* (1822—1895). На той час вже було відомо, що після тривалого кип'ятіння у закритій пробкою колбі будь-якого середовища, воно залишається стерильним доти, поки колба залишається невідкорованою. Однак прихильників ідеї самозародження не переконував цей дослід. Вони вважали, що для самозародження необхідне чисте, а не прогріте повітря. Тому на замовлення Пастера спеціально виготовили колбу з вигнутим у вигляді лебединої шиї горлечком (мал. 197). Прокип'ячений у такій колбі живильний бульйон не простав бактеріями так само, як і в колбі, закритій пробкою. Пастер пояснював це тим, що мікроорганізми, які проникають у таку колбу разом з повітрям, осідають на вигинах горлечка. Свої слова він підтвердив, струснувши колбу так, щоб бульйон обполоскав стінки горлечка. Саме після цього через деякий час у відварі з'явилися бактерії. У такий спосіб Л. Пастер довів, що у середовищі, позбавленому мікроорганізмів, неможливе їх зародження навіть за ідеальних умов.

Нині притулком ідеї самозародження організмів залишається креаціонізм — релігійно-філософська концепція, яка різноманітність живої природи, людство, Землю і Всесвіт розглядає як акт божественного творення.

Заперечення ідеї можливості спонтанного зародження організмів у сучасних умовах не суперечить науковим уявленням про те, що життя на Землі виникло з неорганічної матерії мільярди років тому в результаті хімічної, або, як ще її називають, **передбіологічної еволюції**. Ідея передбіологічного розвитку природи, який спричинив утворення життя, дістала назву **абіогенезу** (від грец. *a* — не, *bios* і *genesis*). 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. Матеріальна сутність тіл живих організмів досить проста. Вони побудовані з полімерних органічних сполук, основу яких становлять сполуки атомів Карбону. А процес життєдіяльності — це не що



Мал. 196. Л. Пастер у своїй лабораторії.



Мал. 197. Колба, яку використав Л. Пастер у своєму досліді.

інше, як сукупність упорядкованих, що впливають одна з одною, хімічних реакцій. Подумки розклавши клітину на окремі структури і макромолекули, з яких вона побудована, а метаболізм організму спочатку на біохімічні цикли, а потім на окремі реакції, легко уявити логіку поступового ускладнення будови хімічних сполук і реакцій, яке могло відбуватися мільярди років тому. У лабораторних умовах, що імітують умови первісної Землі, можливо спочатку здійснити синтез найпростіших біогенних сполук, потім — структури, що нагадують клітинну мембрану. Тим самим можна довести принципову можливість хімічної еволюції — поступального процесу появи нових хімічних сполук, більш складних і високоорганізованих порівняно з вихідними речовинами, що відбувався на Землі перед виникненням життя.

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.

А чи можна в сучасних умовах на Землі знайти граничний стан між неживим і живим? Виявляється, можна. Це ті самі віруси, які виявляють властивості як живого, так і неживого, хоча, як вважає більшість учених, не мають жодного відношення до хімічної еволюції і походження життя. Цікавішою є знахідка зовсім нового прикордонного стану між живим і неживим — так званих нанобактерій. Це дуже дрібні кулясті субстанції, які за розмірами не перебільшують віруси. Їх можна розгледіти лише в електронний мікроскоп. Більшість учених вважають їх біомінералами. Нанобактерії здатні до самовідтворення у присутності певних вітамінів. Їх розмноження при цьому відбувається шляхом самокопіювання. Нанобактерії не містять ані ДНК, ані РНК, ані будь-яких білків. Хімічні процеси у цих субстанціях відбуваються інакше, ніж у прокариотів, а швидкість їх росту у тисячі разів менша, ніж у бактерій.

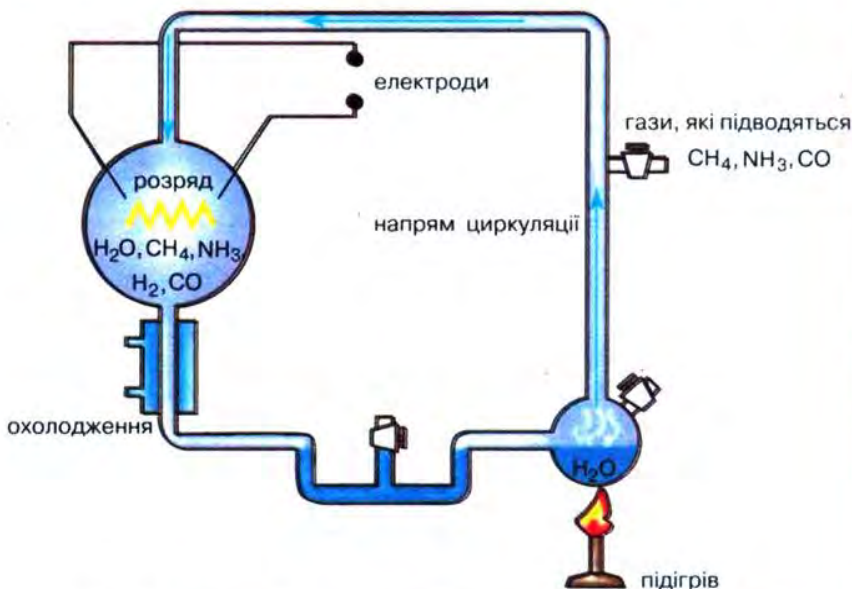
Сучасні уявлення про основні етапи абіогенезу. Утворення поширених у живій природі органічних сполук поза організмом проходить ряд етапів.

1. Синтез органічних мономерів: органічних кислот, амінокислот, вуглеводів, азотистих основ. Для цього на первісній Землі були всі умови: 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.

Можливість синтезу амінокислот та інших низькомолекулярних органічних сполук з хімічних елементів і неорганічних сполук доведена експериментально. Для цього складові атмосфери тогочасної Землі (вуглекислий газ, метан і аміак, водяна пара) були вміщені у замкнену колбу й крізь цю суміш пропущені електричні розряди (мал. 198). У результаті вдалося син-

тезувати ряд порівняно складних біогенних сполук: амінокислоти (гліцин, аланін, аспарагінову кислоту), янтарну й молочну кислоти, інші низькомолекулярні органічні сполуки. Схожі результати були отримані неодноразово, у тому числі за використання інших джерел енергії, інших газів, їх різного співвідношення. Враховуючи, що нині у міжпланетному просторі знайдені десятки простих органічних сполук, можна цілком обґрунтовано припустити, що за мільярди років до виникнення життя концентрація органічних сполук на Землі місцями могла бути досить високою. Розчинені у воді, вони утворювали так званий «первинний бульйон».

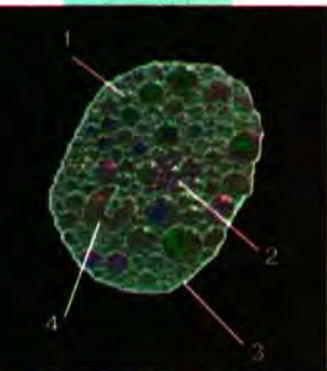
2. Синтез органічних полімерів, що здійснювався з наявних мономерів, став наступним етапом хімічної еволюції. Каталізаторами могли бути іони металів, а матрицею — частки глини. У результаті цього процесу в «первинному бульйоні» утворювалися різні поліпептиди і найпростіші ліпіди (*пригадайте, з яких двох компонентів побудовані жири*). Вони сполучалися один з одним, утворюючи складніші багатомолекулярні комплекси — **коацервати** (від лат. *коацерватус* — зібраний до купи), що мали вид крапель із чіткими межами (мал. 199). Коацервати вже були здатні поглинати різні речовини, в них відбувалися різні реакції, зокрема полімеризація мономерів, що надходили іззовні. За рахунок цих реакцій краплі могли рости — збільшуватися в об'ємі, а після досягнення критичної маси розмножуватися — дробитися на дочірні краплі. Авто-



Мал. 198. Схема лабораторної установки, яка імітувала умови первісної Землі під час абіогенезу.



Мал. 199. Коацерватні краплі в мікроскопі.



Мал. 200. Будова типового протобіонта: 1 — мікрочастки; 2 — РНК; 3 — зовнішня мембрана; 4 — впинання мембрани.

ром ідеї коацерватних крапель, якому вдалося одержати їх у лабораторних умовах ще в 20-х роках ХХ ст., був російський біохімік *Олександр Іванович Опарін* (1894—1980).

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

3. *Утворення комплексів білків і нуклеїнових кислот, пов'язана з цим поява реакцій матричного типу, виникнення ліпідних мембран.* Лише наявністю коацерватів, що складаються з білків і ліпідів, не можна пояснити, яким чином найбільш ефективно побудовані коацерватні краплі передають свої виняткові особливості з покоління в покоління. Для цього 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** (від грец. *protos* — перший і *bios*) (мал. 200).

4. *Поява перших біологічних систем і організмів.* Саме поява протобіонтів, як вважають, 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** (від грец. *archeos* — стародавній

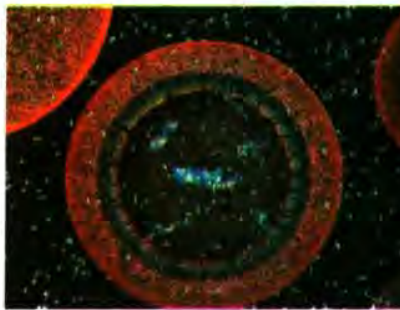
і *bios*) — перші організми. Як вважається, вони вже мали три основних клітинних компоненти: клітинну мембрану, цитоплазму, генетичний апарат. В архебіонтів з'явилися електрон-транспортні ланцюги, виникли реплікація нуклеїнових кислот і біосинтез білка, які здійснювалися на основі генетичного коду.

У лабораторних умовах донині не вдалося синтезувати живих організмів, хоча є конкретні успіхи, які дають підставу вважати, що передбіологічна еволюція — це перспективна гіпотеза, що являє значний науковий інтерес. У пробірках з неорганічних речовин не тільки вдалося одержати амінокислоти і синтезувати з них найпростіші поліпептидні ланцюги, а й із цих поліпептидних ланцюгів і води створити **протоклітини** — частки сферичної форми (мал. 201). Ці протоклітини можуть збільшуватися у розмірах, ділитися, брунькуватися, мають ферментативну активність.

Концепція космічного виникнення життя на Землі. Наукова ідея, згідно з якою життя могло бути занесене з космосу (мал. 202), дістала назву концепції **панспермії** (від грец. *пан* — усі і *сперматос*). Думку про занесення життя з космосу, висловлену у 1865 р. Г. Е. Ріхтером, обґрунтував шведський астроном, фізик і хімік *Сванте Август Арреніус* (1859—1927). Він підрахував, що фотони світла тиснуть на частки, які за діаметром дорівнюють спорам бактерій. Завдяки цьому, спори з величезними швидкостями можуть переміщуватися у міжпланетному просторі. Припускалося, що спори потрапили на Землю з метеоритами або космічним пилом. Непрямим підтвердженням цього припущення є те, що спори бактерій можуть перебувати у стані спокою тисячоліттями, витримувати тривале перебування за температури абсолютного мінімуму ($-273\text{ }^{\circ}\text{C}$), вони надзвичайно стійкі до радіації й ультрафіолетового випромінювання, вакууму та інших хімічних і фізичних впливів.

Надзвичайно стійкими до факторів космічного середовища є не тільки спори бактерій, а й деякі групи багатоклітинних тварин, наприклад *тихоходки* — окремий клас типу Членистоногі (мал. 203). У стані діапаузи ці мікроскопічні, схожі на ведмежат тваринки витримують: нагрівання до $+150\text{ }^{\circ}\text{C}$ і охолодження до $-271\text{ }^{\circ}\text{C}$, тиск близько 6000 атмосфер, що в шість раз перевищує тиск на дні найглибшого місця в океані, перебування у вакуумі, вплив найсильнішого рентгенівського випромінювання (570 000 рентген убиває тільки 50 % опромінених особин. Порівняйте: для людини смертельною дозою радіації є 500 рентген); перебування в чистому водні; висихання тривалістю понад 100 років; повну відсутність кисню.

Проте детальні космічні та інші дослідження не дали безсумнівних фактів на підкріплення гіпотези панспермії. Будь-яких живих часток у космосі або на планетах Сонячної системи не виявлено. Досі немає даних, що підтверджують реальність занесення одноклітинних організмів метеоритами. Усі спори або бактерії, начебто виявлені у каменях позапланетного походження, виявилися звичайними земними видами. Та навіть якщо припустити, що перші організми потрапили на Землю з космосу й їм підійшли для життя умови, які були на Землі 3—4 млрд років тому, що вони розмножувалися і згодом започаткували органічну еволюцію й життя на планеті, все одно залишається відкритим питання про первісне виникнення життя й можливості передбіологічної еволюції.



Мал. 201. Загальний вигляд протоклітини.



Мал. 202. Таким чином прихильники панспермії уявляють занесення життя на Землю.



Мал. 203. Тихоходка — тварина, найбільше пристосована до екстремальних умов існування.

Більшість біологів, котрі займаються питаннями еволюції, вважають, що походження життя на Землі є результатом передбіологічної (хімічної) еволюції. Цей процес відбувався на Землі перед виникненням життя й полягав у появі нових, дедалі складніших хімічних сполук. У наш час хімічна еволюція залишається дуже правдоподібною науковою гіпотезою, яка в міру розширення досліджень у цій царині знаходить дедалі більше підтверджень.



Перевірте себе

1. У чому полягають істотні відмінності ідей самозародження та абіогенезу?
2. Що таке хімічна еволюція, які її головні положення?
3. Що являють собою протоклітини?
4. У чому обмеженість ідеї панспермії?



Як ви вважаєте?

1. Чому в лабораторних умовах й дотепер не вдалося синтезувати живі організми з неорганічних речовин і хімічних елементів?
2. Життя на планеті Земля — це унікальне чи відносно звичайне явище, що трапляється на інших планетах Всесвіту? Відповідь обґрунтуйте.



§ 45. ІСТОРІЯ ЗЕМЛІ. ПЕРІОДИ РОЗВИТКУ ЖИТТЯ

Терміни і поняття: радіоізотопний метод; геохронологічна шкала; еоми; ери; періоди; епохи.

Методи вивчення історії Землі. Історію Землі вивчають за допомогою комплексу різноманітних методів. Найважливішим у геологічних і палеонтологічних дослідженнях є послідовне визначення віку шарів землі від верхніх до нижніх (мал. 204). Найпоширенішим методом цих досліджень є **радіоізотопний** — за періодом радіоактивного напіврозпаду урану, що перетворюється на свинець. Співвідношення цих двох елементів у геологічній породі й визначає її вік. Точність методу висока — кілька мільйонів років. Зважаючи на вік стародавніх порід, помилка становить менше відсотка. Вік молодших шарів Землі визначають за співвідношенням інших радіоактивних елементів або за вмістом Карбону ^{14}C , який накопичується в органічних рештках (кістках і зубах хребетних та панцирах молюсків й інших безхребетних).

Дуже важливі для відтворення історії Землі й біологічні дані. Про часи панування прокариотів і одноклітинних еукариотів розповідають так звані біогенні осадові породи, що сформувалися із залишків тварин і рослинних організмів або продуктів їх життєдіяльності. За хімічним складом їх поділяють на карбонатні, кременисті й фосфатні породи, а також вугілля. Пізніші відрізки історії планети і життя на ній досліджують або за різноманітними відбитками, або за знахідками скам'янілих організмів чи їх твердих часток — фрагментів скелета, кісток, навіть окремих зубів (мал. 205), за якими можна відтворити зовнішній вигляд тварини чи рослини, вста-

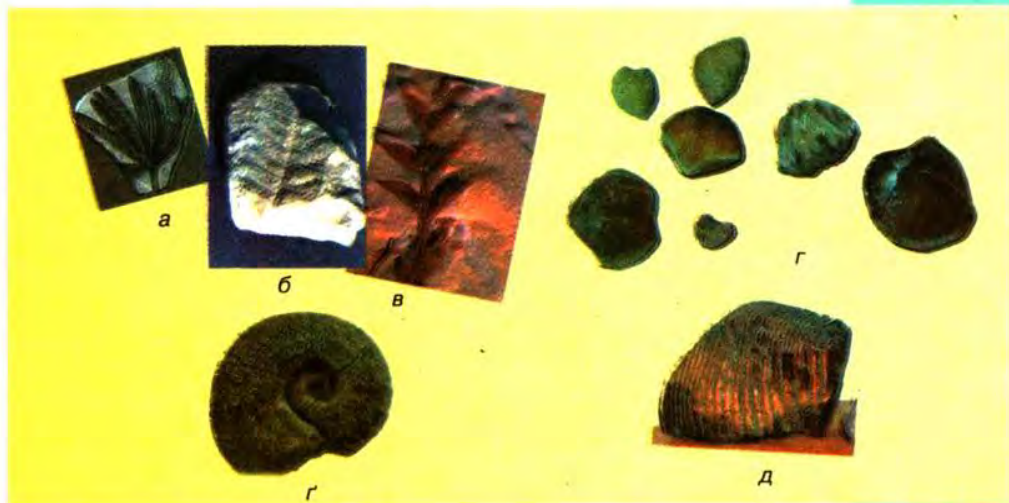


Мал. 204. Залягання шарів землі різного віку (за віссю ординат — млн років).

новити її систематичну приналежність, визначити вік і період існування. Цей напрям дослідження, як ви вже знаєте, дістав назву *біостратиграфії*.

Короткий нарис історії Землі й життя на ній. Комбінація різноманітних методів у кінцевому підсумку дає змогу досить докладно відновити події, що відбувалися на нашій планеті мільярди років тому (табл. 18).

Абсолютний вік Землі й усієї Сонячної системи, визначений за співвідношенням ізотопів, становить близько 4,6 млрд років. З них ледь більше 1 млрд років припало на час безжиттєвого



Мал. 205. Викопні рештки: а—в — відбитки стародавніх рослин; г — скам'янілі рештки стародавніх морських безхребетних, що утворюють окремий тип Плечсногі; г' — викопний молюск амоніт; д — скам'янілий зуб мамонта.

Геологічні та біологічні події в історії Землі

Вік (млрд років)	Подія в історії Землі	Середовище		Прокаріоти			Еукаріоти			
		Безкиснєве	Киснєве	Анаеробні	Фотосинтезуючі	Аеробні	Ціанобактерії	Одноклітинні	Багатоклітинні	Безхребетні
0—0,5	Становлення основних груп хребетних тварин і насінних рослин									
0,5—1	Виникнення й еволюція багатоклітинних організмів									
1—1,5	Виникнення й еволюція еукаріотів, поява статевого розмноження									
1,5—2	Еволюція аеробних еукаріотів									
2—2,5	Розвиток аеробного фотосинтезу й утворення атмосфери, що утримує кисень									
2,5—3	Еволюція аеробних прокаріотів									
3—3,5	Анаеробні й фотосинтезуючі бактерії									
3,5—4	Хімічна еволюція									
4—4,5	Утворення океанів і материків									

Примітка. Рожевим кольором заповнені періоди повної переваги, світло-рожевим — часткової присутності, білим — відсутність.

існування нашої планети. Про це свідчить наявність у шарах Землі віком від 4,6 до 3,6 млрд років винятково магматичних порід. Таке доводить: у ті часи на Землі відбувалася активна вулканічна діяльність, а життя ще не існувало (мал. 206). Атмосфера була повністю позбавлена кисню й складалася з парів сірководню, аміаку, чадного газу, води. У ній постійно відбувалися грозові розряди. Інтенсивне ультрафіолетове випромінювання пронизувало не тільки газу, що огортали планету, а й верхні шари води. Під впливом цих факторів постійно синтезувалися органічні сполуки, які поступово накопичувалися й згодом утворили первинний бульйон.

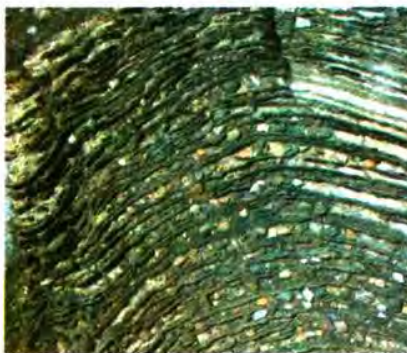
Тільки у шарах Землі віком порядку 3,5 млрд років стали з'являтися найдавніші осадові породи біологічного походження (мал. 207). Особливий інтерес викликають знахідки вуглецевих мінералів, у яких співвідношення ізотопів ^{12}C і ^{14}C дає підставу припустити наявність примітивного фотосинтезу. Крім того, у шарах осадових порід були виявлені сліди перших викопних мікроорганізмів, які в палеонтології прийнято називати **мікрокопалинами** (мал. 208). Вони містяться у прадавніх породах у такій великій кількості, що можна в конкретному шарі сантиметр за сантиметром відстежити зміну їх складу й таким чином установити, з якою швидкістю йшла еволюція. Вважається, що саме в інтервалі від 3,9 до 3,6 млрд років тому і відбувалася хімічна еволюція, яка спричинила появу протобіонтів. Із них згодом (3,5—3 млрд років тому) утворилися перші анаеробні прокаріотичні організми — архебіонти, які є спільними предками усіх нині існуючих організмів.

Період наступного мільярда років (3—2 млрд років тому) можна назвати періодом царювання прокаріотів. У його першій половині на Землі існували в основному гетеротрофні анаеробні бактерії, що живилися речовинами з первинного бульйону. Потім виникли хемотрофи й фотосинтезуючі бактерії. Останні здійснювали фотосинтез, який не супроводжувався виділенням кисню (*пригадайте: нині існує безліч видів бактерій, у яких фотосинтез відбувається зовсім інакше, ніж у вищих рослин*). Тільки наприкінці цього проміжку історії Землі масово з'явилися **ціанобактерії** (*пригадайте, їх ще називають синьо-зеленими водоростями*), у яких фотосинтез відбувався так само, як і у вищих рослин, за допомогою хлорофілу і супроводжувався виділенням кисню. Різке збільшення біомаси ціанобактерій змінило склад атмосфери, яка протягом 2—2,2 млрд років тому перетворилася з відновної, що містить аміак і сірководень, у кисневу окисну. Це призвело до масової загибелі анаеробних прокаріотів.

Наведені міркування — не вигадки вчених, а результат скрупульозного аналізу фактичного матеріалу, знахідок викопних мікроорганізмів і слідів їх життєдіяльності у вигляді відкладень (головним чином особливих форм вапняку), а також деяких мінералів, що містять сполуки Феруму.



Мал. 206. Вигляд земної поверхні у період формування первинного бульйону.



Мал. 207. Щільні шаруваті утворення в товщах вапняку є наслідком відкладання ціанобактерій та одноклітинних водоростей, що жили на Землі більш ніж мільярд років тому.



Мал. 208. Форамініфе-ри — одна з груп одно-клітинних організмів, що мають твердий скелет.

На наступному етапі (від 2 до 1 млрд років тому) відбулося різке збільшення кількості різноманітних аеробних прокаріотів. У другій половині цього проміжку часу з'явилися еукаріоти і розвинулося статеве розмноження. Мимоволі виникає запитання: що дає вченим підставу вважати, що ці нові одноклітинні організми справді були саме еукаріотами, адже у мікрокопалинах не можна розгледіти будову клітини, побачити ядро або мітохондрії? Виявляється, розв'язати цю проблему зовсім нескладно — до кінця цього мільярда років мікрокопалини настільки збільшилися у розмірах, що стали порівнянними із сучасними одноклітинними еукаріотами (*пригадайте: об'єми клітин прокаріотів і еукаріотів відрізняються у тисячі разів*).

Багатоклітинні організми — це продукт останнього мільярда років розвитку Землі. За період з 1 до 0,5 млрд років тому з'явилися багатоклітинні водорості й зародилося багато груп безхребетних тварин. Друга половина цього проміжку часу стала періодом розвитку хребетних тварин і судинних рослин.

Літопис історії життя на Землі. Історія Землі — не лише сукупність таких епохальних геологічних подій, як формування земного ядра, утворення літосфери, гідросфери й атмосфери, поява океанів і материків, а й більш окремі явища: зміни хімічного складу гідросфери й атмосфери, рух материків і океанів, коливання температури (потепління, похолодання). Кожна з таких подій призводила спочатку до масових вимирань живих організмів, а потім — до появи нових їх видів і груп. За цими подіями була побудована **геохронологічна шкала Землі** (табл. 19) — своєрідний календар геологів і палеонтологів. У ній історію життя на нашій планеті поділено на ряд проміжків часу від сотень тисяч до сотень мільйонів років, і кожний з них відображує певну геологічну або еволюційну подію.

Історію життя на Землі поділяють на два дуже великих нерівних за тривалістю проміжки часу — **еони**. Перший — **Докембрій** (його ще називають **первинним періодом**) охоплює величезний часовий відрізок від 3,6 до 0,6 млрд років і складається з двох ер — **Архею** (від. грец. *археіос* — давній) і **Протерозою** (від. грец. *протерос* — більш ранній і *зоє* — життя). В Археї на Землі жили головним чином одноклітинні організми, а в Протерозої вже з'явилися водорості й м'якотілі (позбавлені будь-якого твердого скелета) багатоклітинні тварини (мал. 209), які не залишили жодних слідів в осадових породах. Тому «первинний період» ще називають часом схованого життя.

Набагато більший інтерес для дослідження еволюції являє другий еон — **Фанерозой** (від грец. *фаерос* — явний і *зоє*). Це час існування багатоклітинних тварин і рослин, який розпочався з появи величезної кількості різноманітних молюсків та інших морських безхребетних з твердим панциром.

Таблиця 19

Геохронологічна шкала

Еон	Ера	Період	Епоха	Проміжок часу (млн років)	Характерні події
ФАНЕРОЗОЙ	КАЙНОЗОЙ	Четвертинний	Голоцен	Від 0,012 до нашого часу	Виникнення людини сучасного типу
			Плейстоцен	0,012 — 2,6	Виникнення видів сучасних ссавців і птахів
		Третинний		2,6 — 65,5	Утворення сучасних родів, родин, рядів птахів і ссавців, формування сучасної флори
	МЕЗОЗОЙ	Крейдовий		65,5 — 146	Вимирання динозаврів, поява перших приматів та розвиток квіткових рослин і комах
			Юрський	146 — 200	Панування динозаврів, поява перших птахів і перших покритонасінних рослин
		Триасовий		200 — 251	Панування давніх плазунів, поява перших ссавців. Поширення голонасінних рослин
	ПАЛЕОЗОЙ	Пермський		251—299	Вимирання близько 95% усіх видів, що жили на той момент. Початок панування рептилій, поява голонасінних рослин
			Карбоновий		299 — 359
		Девонський		359 — 416	Поява перших амфібій, панування щелепоротих риб, поява лісів з мохів, плаунів і папоротей
		Силурійський		416 — 444	Вихід рослин і безхребетних на суходіл
		Ордовикський		444 — 488	Поява перших хребетних — безщелепних тварин і перших судинних рослин
		Кембрійський		488 — 542	Розвиток безхребетних, поява хордових
		ПРОТЕРОЗОЙ			600 — 2500
	АРХЕЙ			2500 — 3600	Зародження життя, поява прокаріотів, панування бактерій



Мал. 209. М'якотілі тварини Докембрію, які не залишили майже ніяких викопних решток.



Мал. 210. Хребетні тварини з твердим скелетом Фанерозою (Мезозойський період).

Численні викопні рештки у датованих шарах дали геологам змогу поділити цей відрізок історії життя на Землі на три ери, межі яких проходять найбільш значущими еволюційними подіями — глобальним вимиранням одних груп організмів і розвитком інших. Ери поділяють на **періоди**, а періоди — на **епохи**.

Палеозой (від грец. *палаіос* — прадавній і *зоє*) і **Мезозой** (від грец. *мезо* — середній і *зоє*) — дві перші ери Фанерозою (мал. 210), які ще називають **вторинним періодом**, — становлять 340 і 170 млн років відповідно. У цей проміжок історії розвитку Землі відбулася інтенсивна еволюція багатоклітинних тварин. У результаті її утворилися представники всіх сучасних типів і класів царств тварин і рослин. Еволюція чітко йшла від примітивних організмів до більш складних. Наприклад, перші хордові з'явилися на самому початку Фанерозою — у **Кембрійському періоді** близько 488 млн років тому, безщелепні рибоподібні — в **Ордовикському періоді** близько 440 млн років тому; щелепні риби й амфібії — у **Девонському періоді** близько 360 млн років тому, примітивні яйцекладні ссавці — у **Триасовому періоді** близько 200 млн років тому і птахи — у **Юрському періоді** близько 146 млн років тому.

Подібна ситуація спостерігається і з рослинами. Перші судинні рослини з'явилися в Ордовикському періоді 440 млн років тому, деревоподібні папороті панували на Землі на межі Палеозою й Мезозою — близько 220—200 млн років тому, розквіт голонасінних припав на Триасовий і Юрський періоди 200—140 млн років тому, а початок еволюційного піднесення квіткових рослин — на **Крейдовий період** близько 65 млн років тому.

Важливою подією цього історичного відрізка часу, що відіграла ключову роль для подальшої еволюції тварин і рослин, став вихід живих істот на суходіл. Спочатку це відбулося у **Силурійському періоді** (416 млн років тому), коли першопоселенцями стали примітивні судинні рослини й членистоногі (скорпіони й павуки), а потім — у Девонському (420—360 млн років тому) і **Карбоновому періодах** (360—300 млн років тому), коли суходіл заселили амфібії та рептилії.

Кайнозой (від грец. *каїнос* — новий і *зоє*) — остання ера геологічної історії Землі, час розвитку сучасної флори і фауни. У цю еру максимального розвитку досягли ссавці, птахи, костисті риби, комахи і квіткові рослини.

Прадавня частина Кайнозою, або **третинний період**, тривала від 66 до 3 млн років тому. У цей час утворювалися сучасні родини й роди птахів і ссавців. Нинішній етап розвитку Землі — **четвертинний період** — розпочався близько 3 млн років

го наука, як **геологія** (пригадайте, які осадові породи формують одноклітинні тварини і які види корисних копалин утворилися з відмерлих рослин).

Завдяки досягненням цієї науки вдалося встановити, що етапи історії Землі чітко відповідають етапам розвитку життя на ній. При цьому черговість етапів життя чітко підпорядковується зрозумілій логіці — поява нових форм життя відбувалася у напрямі від просто організованих одноклітинних істот до складно організованих багатоклітинних організмів.

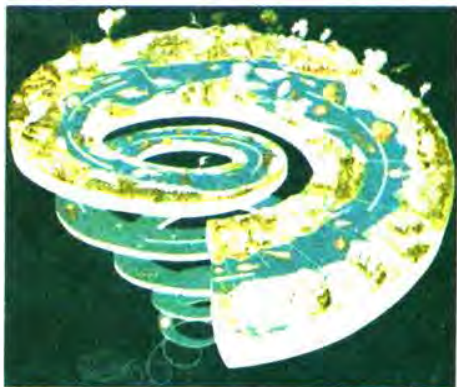
Термін **еволюція** (від грец. *еволюціо* — розгортання) запропонував швейцарський зоолог **Шарль Бонне** (1720—1793), який спостерігав за розвитком партеногенетичних попелиць. Він помітив, що у новонароджених самок завжди наявні зачатки майбутнього покоління. Вчений висловив думку: в організмі найпершої самки, яка започаткувала новий вид, були закладені всі майбутні покоління. Поширивши цю гіпотезу на весь світ живого, він уявив його як розгортання природи від нижчих форм до вищих (мал. 152). Ідея про розвиток живого припала до душі тогочасним ученим, і відтоді термін прижився.

Порівняно з іншими історичними процесами біологічна еволюція має ряд важливих особливостей.

- Насамперед вона має пристосувальний характер, що проявляється в обов'язковій відповідності новоутворених організмів умовам їх існування.
- Протікає еволюція в ряді поколінь, а тому можна вважати, що кожна нова генерація організмів чимось, нехай навіть ледь помітним, відрізняється від попередньої.
- Розвиток органічного світу має необоротний характер, а значить, вимерлі тварини і рослини ніколи не відродяться.

Зародження еволюційних ідей у людському суспільстві.

Ідею, що життя на Землі є результатом історичного розвитку матерії, неодноразово висловлювали ще у давнину, коли наука як така ще не існувала. Стародавні філософи були мудрецами, які лише розмірковували про світобудову. У їх здобутках, що відносяться до кінця II — початку I тисячоліття до н. д., можна знайти думки про те, що живе походить від неживого, що одні істоти дають початок іншим і навіть про те, що люди походять від мавп. Ідею щодо еволюційного походження живого, нехай і в дуже примітивному вигляді, постійно висловлювали у своїх працях мислителі Стародавнього Сходу (Індії, Китаю, Месо-

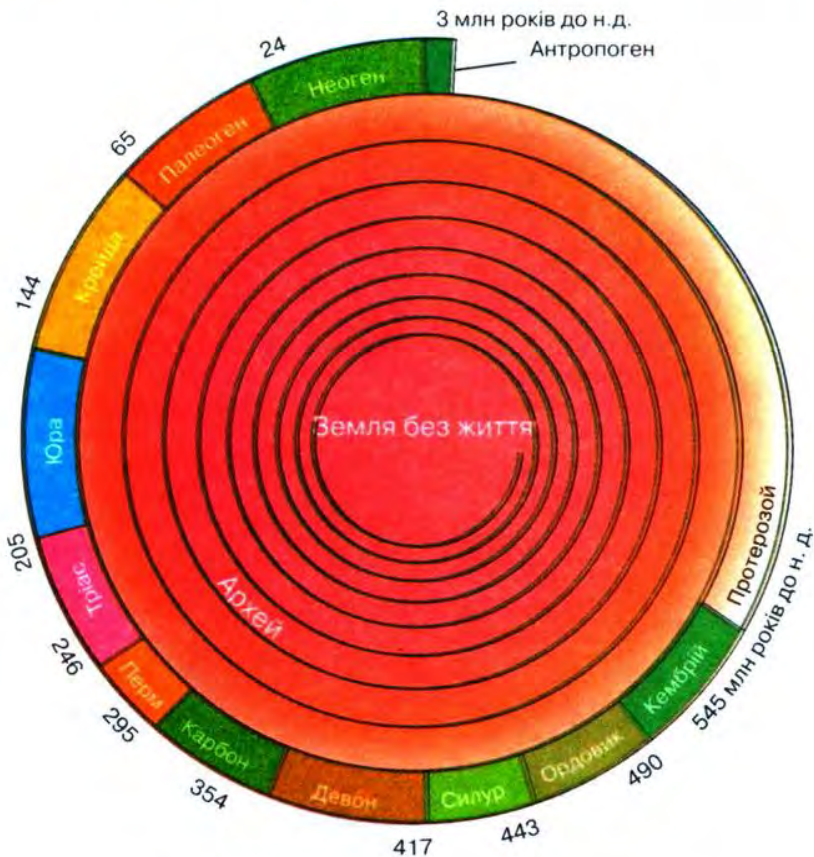


Мал. 152. Так сучасні біологи уявляють процес еволюції — «розгортання» життя на Землі.

тому. Саме у цей період часу утворилася більшість сучасних видів птахів і ссавців, з'явився вид *Homo sapiens* — людина розумна. Саме тому цей період ще називають **антропогеном** (від грец. *антропос* — людина і *генезіс*).

Отже, еволюція на нашій планеті відбувається дедалі швидшими темпами. Для того щоб на Землі зародилося життя, знадобилося від 1 до 1,5 млрд років, щоб з'явилися еукаріоти й виник статевий процес — ще близько 1 млрд років. На те, щоб з'явилися перші багатоклітинні, пішло ще близько 800 млн років. Хребетні виникли через 600 млн, а ссавці — через 200 млн років. Саме тому геохронологічну шкалу краще уявляти не у вигляді драбини зі сходами різної висоти, а у вигляді спіралі, що розкручується (мал. 211).

Історію Землі відповідно до геологічних і еволюційних подій поділяють на ряд часових відрізків різної тривалості. При цьому в еволюції життя зазвичай виділяють два головних періоди: час схованого життя, коли еволюціонували одноклітинні організми, виникли багатоклітинні м'якотілі тварини і водорості, і набагато коротший період еволюції багатоклітинних вищих рослин і тварин з твердим скелетом.



Мал. 211. Геохронологічна шкала у вигляді спіралі.



Перевірте себе

1. Яким чином за допомогою радіоізотопних методів визначають вік Землі або кісткових решток?
2. Що таке мікропалини?
3. Чому докембрійський еон називають часом схованого життя?
4. Яку еру вважають періодом розквіту птахів і ссавців?



Як ви вважаєте?

1. Чому кожна нова ера розвитку життя на Землі стає коротшою за попередню?
2. Чому четвертинний період ще називають антропогеном?

§ 46. СИСТЕМА ОРГАНІЧНОГО СВІТУ І ПРИНЦИПИ ЇЇ ПОБУДОВИ

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



Мал. 212. Арістотель.

Система органічного світу. Пізнання навколишнього світу неможливе без класифікації здобутої інформації. За відсутності системи упорядкування явищ і наукових фактів жоден найдужчий розум не зміг би розібратися навіть з кількома тисячами назв, тоді як сучасна наука оперує мільйонами їх (*пригадайте, скільки видів рослин і тварин відомо на нашій планеті й скільки органічних речовин синтезовано в лабораторіях*). Головним прийомом, який при цьому використовується, є групування явищ і фактів за їх подібністю й спорідненістю у суспільні категорії.

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. Систематика, мабуть, — найбільш давня з біологічних наук. І це не випадково: систематику прийнято вважати початком будь-якої науки.

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 (дво-

слівними) латинськими назвами: перше слово — назва роду, друге — назва виду. Таким чином за кожним видом закріплюється одна латинська назва, що складається з двох слів. Ця назва застосовується у будь-якій країні незалежно від місцевих назв. Наприклад, заєць білий був названий Ліннеєм *Lepus timidus*. Слово *Lepus* (заєць) — назва роду, а *timidus* (боязливий) — назва виду (мал. 214, а).

Інший видатний учений — німецький і російський натураліст, дійсний член і професор Петербурзької Імператорської академії наук *Петер Симон Паллас* (1741—1811) описав близький вид, який назвав *Lepus eugoraicus*, тобто 'заєць європейський (мал. 214, б). (Зверніть увагу: українською мовою за цим видом закріплено назву заєць сирій). Із назв цих ссавців випливає, що мова йде про два близьких види, які відносяться до одного роду.

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. У сучасній систематиці в кожному з царств налічується не менше 12 ієрархічно підпорядкованих таксонів (наприклад, представників типу Хордові класифікують ще й на підтипи, надкласи, підкласи, надряди, підряди і т. ін.). Така детальна ієрархія необхідна, щоб максимально точно відобразити спорідненість організмів.

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



Мал. 213. К. Лінней.



Мал. 214. Близькі види ссавців: а — заєць білий; б — заєць сирій.



Мал. 215. Пам'ятник відкриттю структури молекули ДНК у Воронежі.

біології, подібність організмів доводять не лише за комплексом різноманітних ознак чи даних палеонтології, а й за допомогою досліджень мінливості молекулярних структур: білків і ДНК (мал. 215).

Принципи побудови системи органічного світу. Перший принцип — система органічного світу повинна бути філогенетичною, мати під собою генетичну основу (*Дарвін висловив цю ідею просто: «Будь-яка справжня класифікація є генеалогічною»*), з максимальною повнотою відображати еволюційні зв'язки між організмами. На відміну від штучних систем, яких може бути безліч, природна система органічного світу, що ґрунтується на спорідненні організмів, — лише одна.

Другий принцип — ієрархічності. Згідно з ним систематичні категорії (їх прийнято називати **таксонами** від лат. *taksonare* — оцінювати) нижчого порядку об'єднують у категорії вищого порядку. При цьому таксони низького порядку характеризуються особистими ознаками, а високого порядку — загальними, об'єднуючими. 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 (мал. 216), які у біології мають силу закону. Недотримання їх призводить до того, що ті самі вид, рід, родина тощо організмів можуть називатися по-різному й учені просто перестануть розуміти, хто з яким об'єктом працює. Важливим є правило пріоритету, згідно з яким перша назва, дана з дотриманням правил Кодексу, є загальнозживаною, усі наступні — тільки синонімами. Принципи біологічної номенклатури єдині для всіх груп організмів: тварин, рослин, грибів, бактерій, навіть вірусів, хоча відрізняються багатьма деталями.

Сучасна система органічного світу. Незважаючи на досягнення у царині побудови природної системи органічного світу, її вдосконалювання є неперервним процесом. З кожним роком ученим стають відомі дедалі більше видів сучасних і викопних організмів. Це веде до появи не лише нових родів, родин, рядів, а й навіть класів і типів. Виявляється, що межі між царствами еукаріотів не такі й чіткі, що існує безліч різноманітних організмів, які водночас мають ключові ознаки рослин і тварин (*пригадайте евглену зелену*) або тварин і грибів. Не випадково за різними системами органічного світу виділяють від 4 до 26 царств, від 33 до 132 типів, від 100 до 200 класів, а загальну кількість видів

живих істот оцінюють у кілька мільйонів. 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) (мал. 217). Основним критерієм, за яким організми поділяють на ці дві великі групи, є будова клітини. Для еукаріотичних організмів характерна наявність у цитоплазмі значної кількості органел, відсутніх у прокаріотів (*пригадайте, як в еукаріотів побудована цитоплазма*). А генетичний апарат у них сформований у вигляді ядра, в якому перебувають хромосоми. Крім того, 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** (від грец. *археос*) і царство **Еубактерії** (від грец. *еус* — справжній). До першого відносять зовсім примітивно побудовані навіть для бактерій мікроскопічні одноклітинні істоти. За молекулярною будовою і хімічним складом клітин вони відрізняються від усіх інших живих істот. Можливо тому їх відносять до **екстремофілів** (від лат. *екстремум* — крайній і грец. *філео* — люблю), тобто організмів, для яких природним є існування в умовах, граничних для інших живих істот. Різні види архей не просто витримують, а спокійнісінько живуть у джерелах з температурою +45 — +113 °С, у кислотному середовищі (рН 1-5); у 25—30-процентних розчинах NaCl, в умовах мінімальної вологості й постійного дефіциту води. Крім того, серед представників цього царства є такі, що розмножуються за температури нижче нуля й витримують тиск у 700 атмосфер. Вважають, що археї дуже стародавні, виникли на Землі 3,5 млрд років тому. Більшість видів є автотрофами, в яких відбувається хемосинтез. Серед них практично немає паразитів і збудників хвороб. Деякі вчені вважають, що археї — наймасовіші організми, що колись існували на нашій планеті.

Царство Еубактерії часто поділяють на дві групи: **бактерії** та **ціанобактерії** (від грец. *ціано* — блакитний). Власне бактерії — гетеротрофні або хемотрофні організми, а ціанобактерії — прокаріотичні фотосинтетики, у клітинах яких утримуються пігменти, гомологічні пігментам рослин, у тому числі й хлорофіл. Фотосинтез у них відбувається з виділенням кисню. Завдяки цій особливості їх ще називають **синьо-зеленими водоростями**. Вважають, що завдяки ціанобактеріям, що розмножилися, близько 2 млрд років тому на Землі виникла киснева атмосфера. Окремі клітини ціанобактерій мікроскопічного розміру — не більше 10 мкм, але вони здатні утворювати колонії в кілька метрів. Саме ціанобактерії формують синьо-зелену масу в товщі й щільну плівку на поверхні води під час «цвітіння» наших водойм у літню спеку.

Надцарство Ядерні поділяють на три царства (мал. 217, 218). Царство **Рослини** — нерухливі фотосинтезуючі організми, клітини яких мають



Мал. 216. Офіційне видання Кодексу зоологічної номенклатури українською мовою.



Мал. 217. Систематична ієрархія на рівні надцарств і царств живих істот.

щільні оболонки й постійну форму, а цитоплазма містить пластиди, зокрема зелені, — хлоропласти. Це царство зазвичай поділяють на два підцарства — *Нижчі* й *Вищі рослини*. Нижчими рослинами (їх ще називають *Нижчими споровими* рослинами) є водорості, утворені різними за походженням еволюційними групами тварин. (*Пригадайте, як побудовані тіла і клітини зелених, червоних, діатомових і бурих водоростей.*) Головна відмінність вищих рослин від водоростей полягає не в тому, що їх тіло побудоване не з однієї, як у багатьох водоростей, а з мільйонів і мільярдів клітин, а в тому, що у вищих рослин тіло поділене на органи, а клітини диференційовані на тканини. Тому, якою великою не була б водорість (*пригадайте: бурі водорості можуть досягати сотні метрів завдовжки*), її тіло побудоване з однакових клітин, у ньому відсутні провідна система й органи. Крім того, клітинні оболонки водоростей у ряді випадків формують не тільки клітковина, а у багатьох вона навіть відсутня (*пригадайте, у панцир з яких сплук закуті клітини діатомових водоростей*), а самі клітини можуть мати скорочувальні вакуолі й органи руху — джгутики.

Вищі рослини мають провідну систему й органи тіла, клітини в них збираються в тканини. Їх поділяють на два надвідділи. *Вищі спорові рослини*

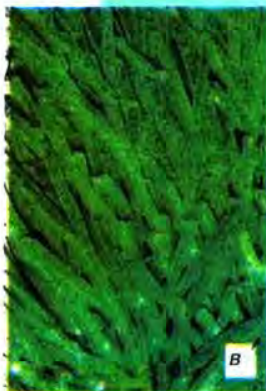
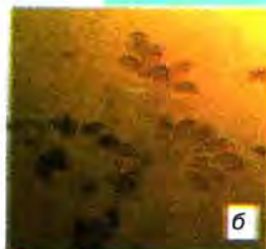
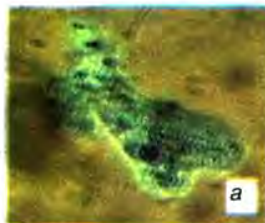


Мал. 218. Ієрархія груп організмів найбільших царств — Рослини і Тварини.

(мохи, плауни, хвощі, папороті) розмножуються спорами й мають тривалу стадію гаметофіта. **Насінні рослини** (голонасінній покритонасінні) розмножуються виключно насінням, а стадія гаметофіта в них редукована.

До царства **Тварини** входять рухливі гетеротрофні організми. Їх клітини позбавлені фотосинтетичного апарата й клітинних оболонок, тому вони можуть змінювати свою форму. Одноклітинні тварини розмножуються поділом клітини навпіл, багатоклітинні — за допомогою гамет. Поділяють це царство на два підцарства: **Одноклітинні**, або **Найпростіші**, й **Багатоклітинні**. Одноклітинні тварини за багатьма своїми ознаками не відрізняються від деяких груп водоростей, тому чимало вчених розглядають водорості, найпростіших і навіть деякі примітивні гриби як окреме царство **Протисти** (мал. 219). Тіло багатоклітинних тварин побудоване з тканин. Виняток становлять лише представники типу **Губки**, у яких немає тканин і органів, а клітини одного типу можуть перероджуватися у клітини іншого. Саме тому їх зазвичай відокремлюють від інших багатоклітинних тварин. Усім іншим багатоклітинним тваринам властива диференціація клітин, за якою клітини можна віднести до чотирьох типів тканин (*пригадайте, що це за тканини*). Зародки багатоклітинних тварин, починаючи з плоских черв'яків, складаються з трьох зародкових шарів клітин. У всіх них з'являються внутрішні органи, з яких формуються системи органів.

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 — складного полісахариду, з якого утворюється кутикула членистоногих, вони схожі на тварин. Відсутність фотосинтетичного апарата й гетеротрофний тип живлення також зближує їх із тваринами, але розмноження спорами — знову ж таки зі споровими рослинами. У грибів особлива клітинна будова. Їх тіло — гіф, по суті, є однією довгою клітиною, розбитою на секції, в яких зазвичай міститься по два рівноцінних ядра. Сплетіння гіфів утворюють плодові тіла їстівних грибів. Гриби у своїй більшості — багатоклітинні організми. Сучасні одноклітинні гриби — дріжджі — мають вторинне походження, тому що виникли від багатоклітинних грибів. (*Пригадайте, яким терміном називають еволюційний процес спрощення організації.*) Гриби поділяють на нижчі й вищі. Нижчі гриби так відрі-



Мал. 219. Представники групи протистів, яку останнім часом вважають окремим царством живих істот: а — амеба звичайна; б — колоніальна інфузорія перетрихій; в — зелені водорості; г — бурі водорості.

няються від вищих (аскоміцетів і базидіоміцетів), що деякі дослідники і грибами їх не вважають, відносячи до протистів.

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



Перевірте себе

1. 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 прокаріотів?
- 6*. Що це за організми — протисти?



Як ви вважаєте?

1. Зрозуміло, чому систематику вважають початком науки, але тоді чому багато хто з учених називають її одночасно початком і кінцем будь-якої науки?
2. Чому штучних систем можна створити скільки завгодно, а природна може бути лише однією?
- 3*. Чому більшість учених залишаються прихильниками традиційної системи еукаріотів, у якій виділено три царства, не підтримуючи виділення протистів?

§ 47.

ПЕРШІ КРОКИ ЕВОЛЮЦІЇ ОРГАНІЧНОГО СВІТУ. ІСТОРИЧНИЙ РОЗВИТОК ПРОКАРІОТІВ, РОСЛИН І ГРИБІВ

Терміни і поняття: спільний предок живих організмів; теорія симбіогенезу; риніофіти; коеволуція.

Спільний предок живих організмів і еволюція прокаріотів. Вважають, що вже від 3,8 до 3,6 млн років тому на завершальному етапі передбіологічної еволюції утворилися архебiонти — найперші організми, які й стали **спільними предками живих організмів**, які нині живуть на Землі. Населяли вони дно невеличких водойм або мілководні узбережжя. Живилися готовою органічною речовиною, раніше синтезованою у ході хімічної еволюції. Цілковімовірно, що ці найдавніші організми вже мали клітинну будову й розмножувалися поділом клітини навпіл. Є всі підстави припускати, що їх зовнішня клітинна мембрана була двошаровою й її оточувала щільна оболонка. Джерелом енергії слугував гліколіз, а універсальним переносником енергії — АТФ. Генетична інформація зберігалася в ДНК, побудованій з чотирьох нуклеотидів (А, Г, Т, Ц). Генетичний код архебiонтів становив 64 триплетти, у яких було закодовано 20 основних амінокислот. Генетична інформа-

ція реалізовувалася спочатку як послідовність нуклеотидів і РНК, а потім у вигляді амінокислотного складу білків.

З археобіонтів в інтервалі від 3,5 до 3,0 млрд років тому розвинулися численні прокаріотичні організми. Про це свідчить наявність як слідів їх діяльності, так і достовірних мікрокопалин у шарах того часу (мал. 220). Перші прокаріотичні організми за своїми розмірами і, ймовірно, клітинною будовою нічим не відрізнялися від сучасних гетеротрофних бактерій. Оскільки нині бактерії всюдиусі й живуть у прісній і морській воді, у гарячих джерелах, температура яких вище 100°C, у ґрунті, гірських породах, повітрі, усередині інших організмів, то цілком можна припустити, що перші прокаріоти виникли незалежно у різних середовищах існування.

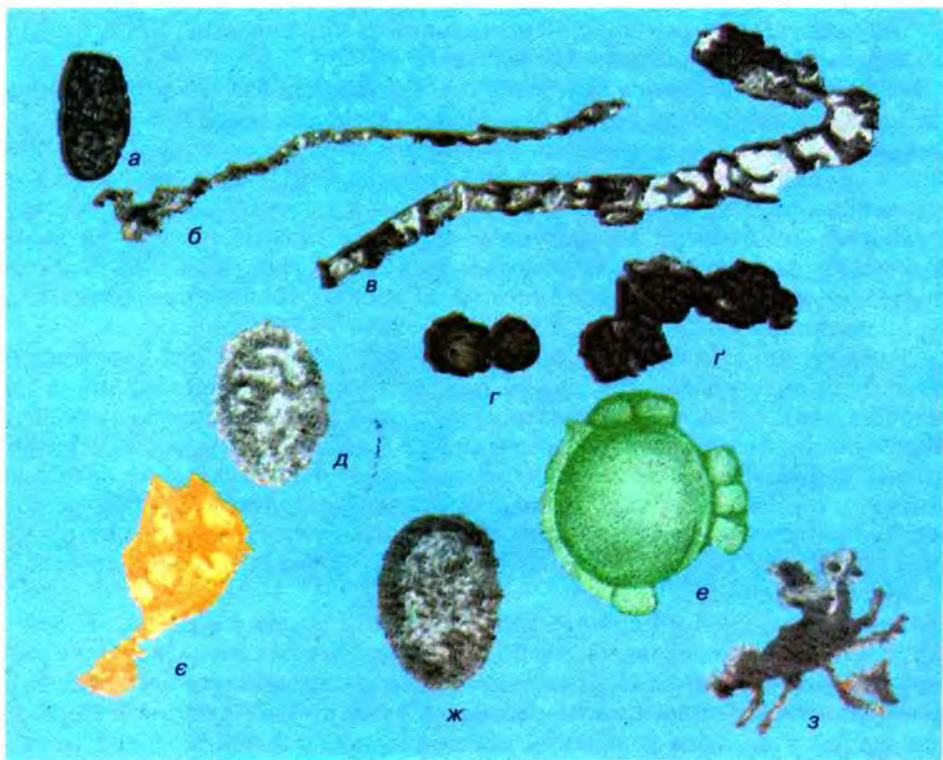
Через те, що атмосфера планети ще не містила кисню, всі перші прокаріоти були анаеробами. Вважають, що спочатку з'явилися первинні гетеротрофи, які живилися органічною речовиною «первинного бульйону», згодом виникли хемоавтотрофні організми й тільки після них — фотоавтотрофні. Перехід на фотосинтез запустив процес нагромадження органічної речовини на Землі за рахунок енергії Сонця. Це привело до різкого збільшення біомаси й появи так званих вторинних гетеротрофів, які вже живилися не речовиною первинного бульйону, а поїдали інших прокаріотів або продукти їх розпаду.

Оскільки протягом першого мільярда років життя на Землі атмосфера залишалася безкисневою, то, очевидно, перші фототрофи здійснювали анаеробний фотосинтез. 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 водоростей і вищих 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.

І нині на Землі живе безліч груп бактерій, у яких фотосинтез відбувається без виділення кисню. Найпримітивнішим є безхлорофільний фотосинтез у деяких археїв: світлову енергію поглинають спеціальні білки, що нагадують зорові пігменти ссавців. Зелені і бурі бактерії, хоч і мають речовину бактеріохлорофіл, однак фотони світла сприймають за допомогою червоно-коричневих пігментів каротиноїдів. Тільки потім їх енергія передається молекулам бактеріохлорофілу.

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 коменсалами (*пригадайте, що це за явище — коменсалізм*) багатоклітинних еукаріотів. Якщо перші є ворогами еукаріотичних організмів, викликаючи у них хвороби, то другі виявилися незамінними супутниками, без яких неможливе функціонування організмів рослин і тварин. Обидві ці групи бактерій еволюційно молодші за своїх хазяїв, у тому числі ссавців і людини. Нині на Землі живе не менш ніж 20 тис. видів надцарства Прокаріоти.

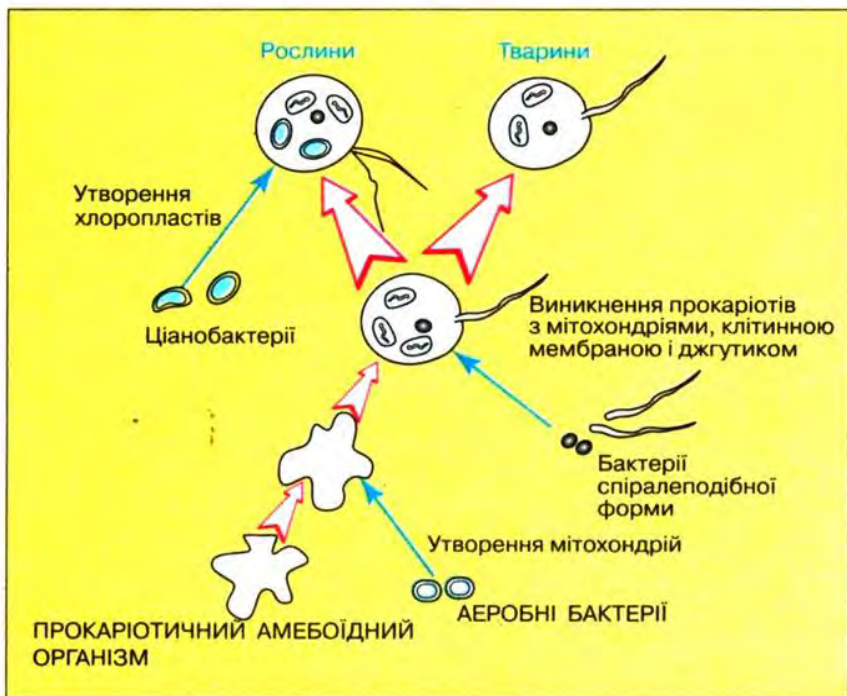
Теорія симбіогенезу і виникнення еукаріотів. Вважають, що еукаріоти виникли 1,5 млрд років тому. Останнім часом дедалі більшого підтвер-



Мал. 220. Випокні одноклітинні організми: *а* — найдавніша істота — спільний предок усіх організмів (3,8 млрд років тому); *б—д* — прокаріоти, бактерії і ціанобактерії, що жили на Землі у межах 3,5—2,5 млрд років тому; *е—з* — прокаріотичні і еукаріотичні організми, які існували близько 2 млрд років тому.

дження знаходить **теорія симбіогенезу** (від грец. *симбіосіс* — співжиття і *генезіс*), 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. Справді, мітохондрії й пластиди, на відміну від інших органел цитоплазми, мають двошарову оболонку; містять власний генетичний апарат у вигляді згорнутої у кільце (як у бактерій) молекули ДНК; мають свої, дрібніші за звичайні, рибосоми; відтворюються, як і клітини, шляхом поділу навпіл.

Симбіотичне утворення еукаріотичних організмів мало проходити у кілька етапів (мал. 221). Спочатку прокаріотичний організм, що, ймовірно, мав амебоїдну форму, включив до своєї цитоплазми дрібні аеробні бактерії, які згодом перетворилися на мітохондрії. Потім відбувся другий симбіоз. Цього разу амебоїдна клітина з мітохондріями поглинула бактерії, що мали спіралеподібну форму. В результаті утворилися прокаріоти із джгутиками, мітохондріями і клітинними мембранами, що пронизували

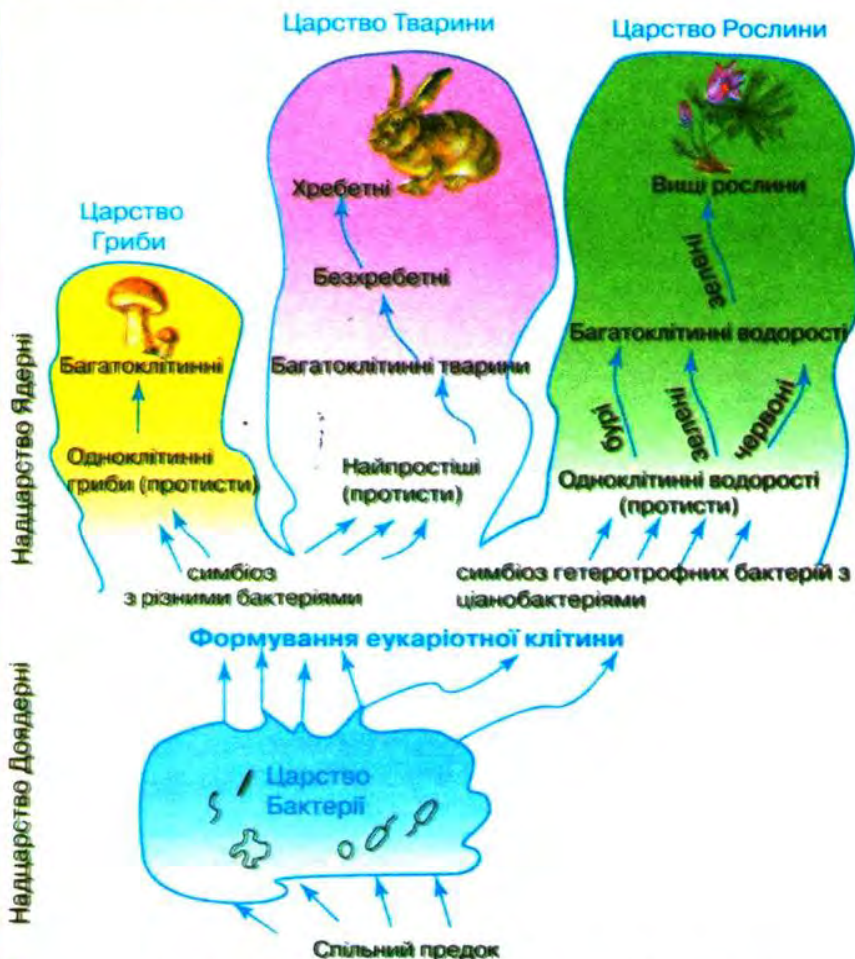


Мал. 221. Етапи симбіогенезу.

цитоплазму (пригадайте, як називають систему одношарових мембран, що знаходиться у цитоплазмі). Поступово в міру розвитку системи внутрішньоклітинних мембран з них сформувалася оболонка ядра і паралельно з цим з ДНК та специфічних лужних білків гістонів утворилися хромосоми. З таких первинних джгутикових еукаріотів виникли найпростіші й одноклітинні гриби. Шлях до одноклітинних водоростей, очевидно, проліг через третій симбіоз. Цього разу «бранцями» схожих на амеб джгутикових прокаріотів стали ціанобактерії, з яких згодом виникли хлоропласти. (Пригадайте: і тепер на Землі живе низка одноклітинних видів зелених і золотистих водоростей, які мають амебоїдну форму.)

Подальша еволюція йшла від одноклітинних до колоніальних організмів, а потім — до багатоклітинних (мал. 222).

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 не тільки тим, що їх тіло не має



Мал. 222. Схема еволюції органічного світу відповідно до теорії симбіогенезу.

спеціального захисту від висихання, а й особливостями статевого розмноження. Як відомо, у водоростей існує чергування поколінь: диплоїдного спорофіта, що розмножується спорами, і гаплоїдного гаметофіта, на стадії якого розмноження відбувається за допомогою гамет, для копуляції яких потрібне водне середовище. Саме це і стало головною перешкодою для виходу водоростей на суходіл. Вважають, що саме потреба пристосуватися до наземного способу життя і стала головним напрямом еволюції рослин. Цього було досягнуто за рахунок збільшення тривалості стадії спорофіта й поступового скорочення фази гаметофіта і згодом його редукції взагалі. Саме ароморфоз, пов'язаний з редукцією гаметофіта в насінних рослин, дав їм

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. У них вже є певний поділ тіла на стебло й коріння (ризоїди), однак відсутня провідна система. Мохи відокремилися від водоростей на самому початку Фанерозою близько 600 млн років тому. Особливостями їх життєвого циклу є такі. Зі спор цих рослин проростає так званий *передпаросток*, дуже схожий на водорість. З нього розвивається тіло моху, яким є гаметофіт. Копуляція гамет відбувається тільки у воді, яку мохи накопичують у пазухах листків. Тому ці рослини можуть жити лише у сирих притінках. Із зиготи утворюється спорофіт, який розвивається безпосередньо на гаметофіті (мал. 223). На відміну від гаметофіта спорофіт посухостійкий, що й дало змогу мохам прижитися на суходолі. Їх вважають не справжніми суходільними, а земноводними рослинами. Можливо, саме тому вони стали сліпою гілкою в еволюції рослин.

Усі інші вищі рослини походять від **риніофітів** (мал. 224, 225). Ці вимерлі рослини дуже добре збереглися у вигляді скам'янілих відбитків у стародавніх шарах. Зовні вони були більше схожі на водорості, ніж на сучасні вищі рослини. В них ще не було коренів і листків, а провідна система розвинута дуже слабо. Жили вони на мілководді або у болотистій місцевості.

Початок риніофітам дали або зелені, або бурі водорості. Це трапилося у Силурійському періоді 400—500 млн років тому. Від них окремими еволюційними гілками відійшли плауни, хвощі, папороті й голонасінні рослини. Цей еволюційний вибух стався у Девонському періоді близько 300—400 млн років тому. Папороті — перші рослини, які змогли завоювати суходіл, утворивши в Карбонському періоді найсправжнісінькі 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.

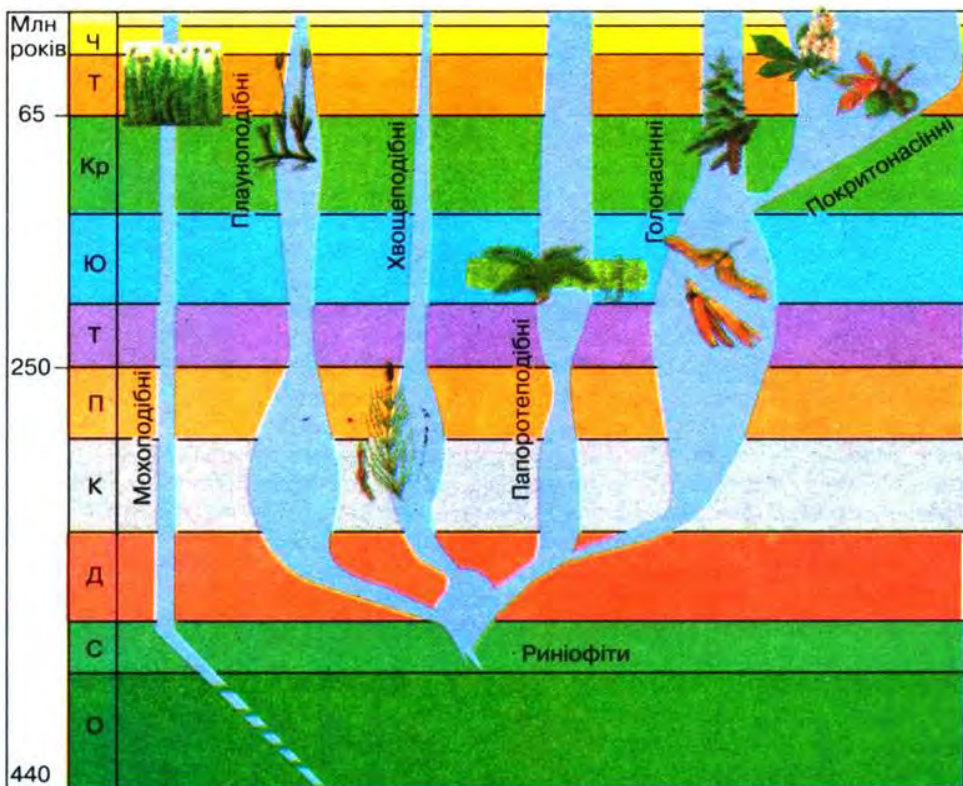
У процесі еволюції покритонасінних найбільших змін зазнала квітка. Багато в чому це пов'язано із пристосуванням квіткових рослин до запилення вітром або комахами чи іншими тваринами. В останньому випадку квітки зазвичай великі, яскраві з рясним пилком і запашним нектаром. Вони дуже часто мають спеціалізованого запильника (*пригадайте: квіт-*



Мал. 223. Зозулин льон — звичайний вид мохів українських лісів. Сухі коробочки і є спорофітами.



Мал. 224. Так виглядали зарості риніофітів, з яких згодом утворилися вищі рослини.



Мал. 225. Родовідне дерево вищих рослин.

ки конюшини можуть запилювати тільки джмелі). Така спеціалізація, у свою чергу, стимулює еволюцію комах, сприяючи особливому розвитку їх ротового апарату. Не випадково початок Кайнозою ознаменувався спалахом різноманітності не лише квіткових рослин, а й комах. Цей процес взаємозумовленої еволюції дістав назву **коеволуції** (від лат. *ко* — узгодженість).

Шляхи еволюції грибів і лишайників. Гриби пішли від невідомих одноклітинних протистів. Літопис їх походження дуже бідний, хоч у викопному стані й збереглися спори, гіфи та окремі клітини. Особливо багато спор знаходять у бурому вугіллі. Перші достовірні викопні рештки грибів відомі з Девонського періоду (близько 410 млн років тому), однак, без сумніву, гриби набагато давніші.

Лишайники є, по суті, певними видами грибів, які взяли у полон звичайні вільноживучі водорості і встановили з ними симбіотичні відносини. У результаті гриби живляться органічними речовинами, які синтезують водорості. Вважається, що такі відношення наклали на лишайники особливу печатку, й їх еволюція пішла шляхом спрощення організації і набуття надзвичайної невибагливості (*пригадайте: лишайники — це єдині істоти, здатні жити на голому камінні*).

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 привело до утворення квіткових рослин.

Перевірте себе

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

Як ви вважаєте?

1. Чому магістральний напрям історичного розвитку царства рослин пов'язаний саме з виходом на суходіл?
- 2*. Які ще приклади коеволуції ви можете навести?

§ 48. ОСОБЛИВОСТІ ЕВОЛЮЦІЇ ТВАРИН

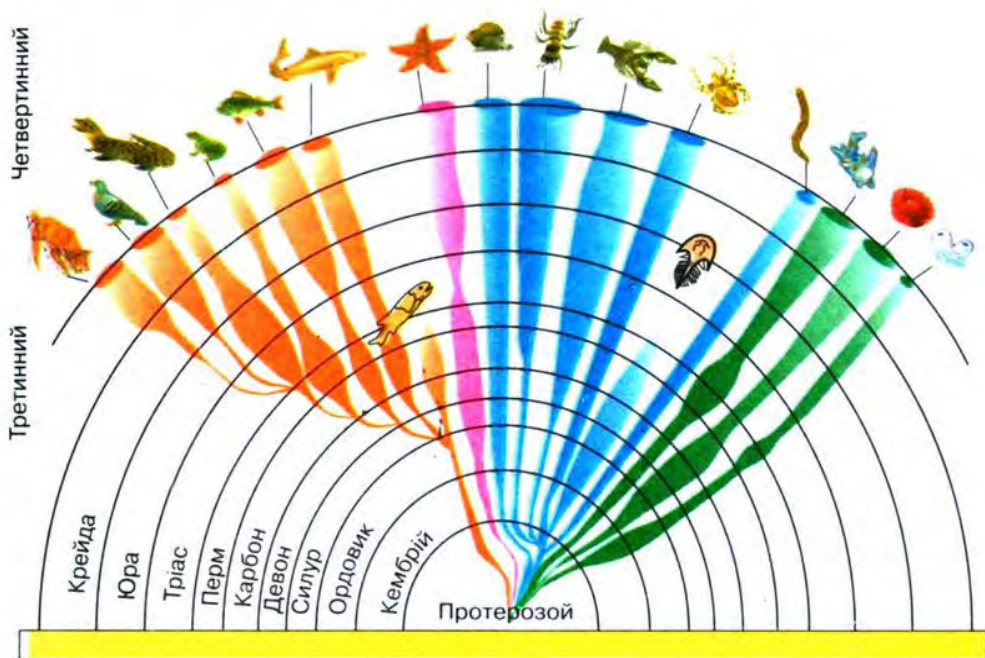
Терміни і поняття: трилобіти; щиткові й панцирні риби; ракоскорпіони; лабіринтоданти; антропоген; льодовиковий період.

Магістральні напрями еволюції тварин.

Тварин слід визнати не тільки найбільш високоорганізованими, а й найбільш різноманітно побудованими істотами (мал. 226). І справа не лише в тому, що видів тварин більше, ніж видів усіх інших царств разом узятих (*пригадайте: тварин налічують як мінімум від 1,2 до 2 млн, рослин — близько 500 тис., грибів — понад 200 тис. і бактерій — близько 20 тис. видів*). І навіть не в тому, що в цьому царстві є більше, ніж у будь-якому іншому, таксонів рівня класу й типу (*до відома: протягом історичного часу виникло 35 типів тварин, з них до наших днів дожило 26*). А справа у тому, що на шляху еволюції тварини пройшли ароморфозів набагато більше, ніж представники будь-якого іншого царства.



Мал. 226. Співвідношення видів у чотирьох царствах живих організмів.



Мал. 227. Родовідне дерево царства Тварини.

Еволюція тварин так само, як і грибів та рослин, почалася з одноклітинного джгутикового або амебоїдного предка. Потім відбувся ряд етапів історичного розвитку, у тому числі тих, що включали стадію безскелетних малорухливих і нерухливих навіть у дорослому стані тварин. Вінцем еволюції тварин вважають комах, птахів і ссавців, у яких, на перший погляд, немає нічого спільного зі своїми далекими предками (мал. 227). (Порівняйте, хто більше схожий один на одного: водорості, мохи й вищі рослини чи найпростіші, губки й ссавці).

Через високу різноманітність життєвих форм і типів організації тварин, багато з яких є альтернативними (зазвичай цим терміном називають стани або процеси, що мають тенденцію до протилежної спрямованості), неможливо точно визначити, який з магістральних напрямів історичного розвитку в царстві еукаріотів є головним. Як правило, дослідники виділяють такі напрями еволюції тварин.

- Як і у всіх еукаріотів інших царств, — виникнення багатоклітинності, а також, як і у рослин, — диференціація клітин на тканини й поява органів. Але на відміну від рослин у тварин, крім зовнішніх, є ще й внутрішні органи. У тварин також формуються системи органів, чого

немає у рослин. Багатоклітинність дає чимало переваг. Багатоклітинні організми живуть довше, оскільки окремі загиблі клітини легко замінити. Вони мають змогу залишити більше нащадків, оскільки розмножуються окремими клітинами. Багатоклітинні організми 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 більшості молюсків і членистоногих, внутрішнього — у хордових і головоногих молюсків), що забезпечує симетрію й чіткий план будови.
- Розвиток рухливості і системи регуляцій як основи нервової системи. Вважають, що у процесі еволюції тварини реалізували дві різні стратегії. У хребетних тварин розвиток головного мозку в основному відбувався завдяки навчанню й умовним рефлексам, а в комах — завдяки спадковому закріпленню інстинктів. Це пов'язано з особливостями будови нервової системи тварин. У хребетних відбувається розвиток центрального органа нервової системи — головного мозку, а в комах нервова система являє собою розкидані по всьому тілу майже рівні за значимістю нервові центри.
- Виникнення такого явища, як соціальність, незалежно у різних групах тварин.

Послідовність еволюційних подій у царстві Тварини. Первісні етапи еволюції царства тварин залишаються невідомими. Адже перші тварини були м'якотілими істотами, що не мали скелета, тому жодних чітких викопних залишків перехідних істот від одноклітинних до багатоклітинних у прадавніх відкладеннях просто не збереглося. Перші реальні викопні свідчення існування багатоклітинних тварин — це різноманітні ходи у породах, вік яких оцінюється порядку 700 млн років. Ці ходи дають змогу судити, що прадавні тварини, як для свого юного еволюційного віку, були досить розвинутими — мали щільні покриви тіла, гідроскелет і добре розвинутий м'язовий апарат.

У морських відкладеннях початку Фанерозою (600—500 млн років тому) вже вдалося знайти представників відразу кількох сучасних типів тварин: губок, кишковопорожнинних, різноманітних кільчастих червів, плечоногих (ці морські тварини своєю черепашкою нагадують двостулкових молюсків), гігантських членистоногих **трилобітів** (мал. 228) і навіть перших хордових. У викопних рештках початку першої ери Фане-



Мал. 228. Трилобіти — перші членистоногі тварини на Землі; а — відбиток на камені; б — реконструкція у вигляді муляжу.



Мал. 229. Щиткові риби: а — скелет у вигляді копалини; б — такими їх уявляють учені.



Мал. 230. Ротовий апарат міноги.

розою (*пригадайте, як вона називалася*) близько 580 млн років тому вже точно встановили присутність майже всіх типів сучасних тварин. Усі вони були морськими мешканцями — величезні хижі ракоподібні, губки, корали, плечоногі, голкошкірі, молюски. Перші встановлені викопні хребетні відносяться до наступного періоду Палеозою — Ордовикського періоду (близько 500 млн років тому). Цими хребетними були примітивні **щиткові риби**. Їх тіло зверху вкривали міцні пластинки. Щелеп і парних плавців у щиткових риб ще не було (мал. 229).

Нині на Землі також живуть хребетні тварини, які не мають ані щелеп, ані парних кінцівок. Це — нащадки стародавніх щиткових риб, представники класу Круглороті — міксини і міноги (мал. 230). Це єдині серед хребетних тварини-паразити. Вони нападають на інших риб і живляться або їхньою кров'ю, або м'ясом чи нутрощами, прогризаячись у жертву роговими зубами. Можливо, завдяки такому незвичайному для хребетних тварин способу життя вони і змогли зберегтися до наших днів.

У Силурійському періоді (440 млн років тому) з'явилися перші тварини, які дихали повітрям. Вони змогли освоїти суходіл. Першопоселенцями суходолу вважають **ракоскорпіонів** — павукоподібних, зовні схожих на скорпіонів. Вони сягали кількох метрів завдовжки (мал. 231). У цей період безщелепні риби досягли свого розквіту.

У Девонському періоді виникли щелепороті **панцирні риби**. Вони мали парні кінцівки, міцний осьовий скелет, що складався з хребців, та зовнішню броню з пластинок, що прикривали спину. Ці риби дали початок кистеперим, дводишним і променеперим риbam. Деякі з цих риб мали легені й могли дихати повітрям. Променепері дали початок сучасним костистим риbam, кистепері — стародавнім амфібіям — **лабіринтодонтам** (мал. 232). Дводишні виявилися сліпою гілкою в еволюції, хоч окремі представники їх дожили до наших днів. Тоді ж виникли перші крилаті комахи. Зовні вони нагадували гігантських бабок і тарганів (мал. 233).

У Карбонському періоді клімат на Землі був вологим. З деревоподібних папоротей сформувалися справжні ліси, у яких літали величезні комахи. У болотистій місцевості, що вкривала більшу частину суходолу, жили величезні стегоцефали — земноводні, зовсім не схожі на сучасних тритонів і жаб. Тоді ж з'явилися й перші плазуни, які, завдя-

ки захищеним твердою шкаралупою яйцям і роговому покриву тіла, змогли почати завоювання суходолу. Вони були майже не пов'язані з водоймами.

У Пермський період клімат на нашій планеті став сушішим. Це спричинило масове вимирання гігантських земноводних і водночас різке збільшення різноманітності плазунів. Від того багатства рептилій до сьогодні збереглися новозеландська морська рептилія гатерія, яка зовні нагадує ящірку, та черепахи (зверніть увагу: життя цих рептилій пов'язане з водою). У цьому ж періоді зародилася особлива група примітивних рептилій, з яких у наступному періоді — Триасі утворилися перші яйцекладні ссавці.

Юрський період — час розквіту прадавніх плазунів, частина яких знову повернулася у Світовий океан (іхтіозаври й плезіозаври), частина освоїла повітряне середовище (археоптерикси, птеродактилі), де вони, очевидно, полювали за численними величезними комахами, а частина залишилася наземними жителями. Саме у цей період виникли птахи, предками яких, як нині вважають, були не археоптерикси (мал. 234), а дрібні (не більше курки) теплокровні динозаври (мал. 235).

Крейдовий період став критичним для гігантських рептилій. У першій його половині ще виникали нові групи рептилій. Так з'явилися найбільші з тих, що колись жили на Землі, сухопутні тварини — диплодоки. Маса тіла диплодока становила від 10 до 20 т, а за деякими даними доходила до 80 т (порівняйте: африканський слон важить до 9 т). Розмах крил гігантських літаючих ящерів сягав 20 метрів. 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, зокрема величезна кількість головоногих моллюсків. Лише у тропічному поясі збереглися великі рептилії — крокодили. Сучасним шестиметровим гігантам далеко до викопних предків, довжина яких сягала 16 метрів. В умовах похолодання 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



Мал. 231. Першопоселенці суходолу — величезні членистоногі ракоскорпіони — були за розмірами більші, ніж людина.



Мал. 232. Розміри лабиринтодонтів сягали 5 метрів.



Мал. 233. Перші крилаті комахи мали розмах крил понад метр.



Мал. 234. Саме такі відбитки доводять існування археоптерикса.



Мал. 235. Перші птахи походять від невеликих за розмірами теплокровних динозаврів.

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**. Така назва зумовлена тим, що у середніх широтах Північної півкулі значні площі суходолу вкривали суцільні льодовики. Найбільшим було **Дніпровське зледеніння**. Воно трапилося близько 200 тис. років тому й тривало понад 100 тис. років. У цей час льодовики дійшли долиною Дніпра на південь аж до місця розташування сучасного Дніпропетровська. Під дією величезних мас льодів змінювався клімат, і північні види могли проникати далеко на південь. У результаті, наприклад у Криму, в той час разом з представниками тундрової фауни — *мамонтами, шерстистими носорогами, північними оленями, песцями*, жили й саванні види — *великорогі олені, антилопи, бізони*.

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. Які копальни вказали на час появи перших по-справньому багатоклітинних тварин?
4. Який з періодів історичного розвитку Землі став критичним для гігантських рептилій і чому?
5. Як називається сучасна ера і які еволюційні події в ній відбувалися?
- 6*. Які зміни тваринного світу відбуваються у періоди зледеніння?



Як ви вважаєте?

1. Чому видів тварин більше, ніж видів рослин і грибів, узятих разом?
2. Чому типи тварин виникли подібно «еволюційному вибуху» за відносно короткий період часу, а не поступово, один за одним?

§ 49. ПОХОДЖЕННЯ ЛЮДИНИ

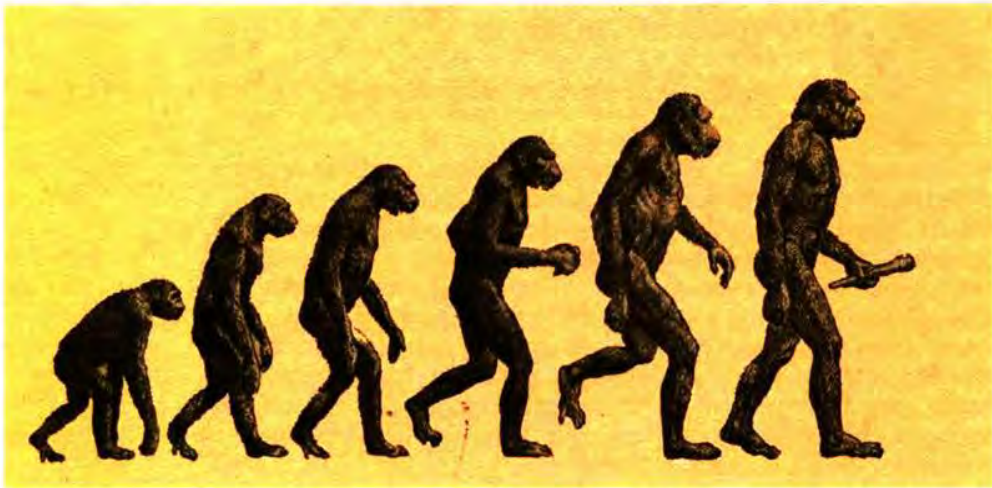
Терміни і поняття: антропологія; антропогенез; цефалізація; статевий диморфізм.

З історії питання. Уявлення про походження людини від людиноподібних мавп виникали ще у давнину. Відповідні висловлювання можна знайти навіть у середньовічних натурфілософів, хоч аж до XVIII ст. переважна більшість учених не сумнівалася, що людину створив Бог. Початок науковому баченню спорідненості людини з мавпами поклав К. Лінней. Саме він об'єднав людину в один ряд з іншими приматами і дав їй бінарну латинську назву *Homo sapiens* — *людина розумна*. У цьому ж таки XVIII ст. були проведені справжні порівняльні анатомічні дослідження тіл людини і мавп, що довели глибоку подібність будови їх органів. Усе це дало змогу авторові першої еволюційної теорії Ж. Б. Ламарку обережно висловитися про мавпяче походження людини.

Середина XIX століття ознаменувалася двома важливими відкриттями у галузі **антропології** (від грец. *антропос* — людина і *логос*) — науки, що вивчає людину як біологічний об'єкт. По-перше, були знайдені кам'яні знаряддя праці прадавніх людей, які жили за часів мамонтів. По-друге, вдалося знайти рештки стародавніх людей: спочатку череп, а згодом і цілий скелет **неандертальця**. (Ця назва пішла від ущелини *Неандерталь*, — місця, де вперше був описаний знайдений череп). За певними ознаками череп прадавньої людини відрізнявся від черепа людини сучасного типу, мав деякі мавпячі риси. Тому неандертальця визначили як проміжну ланку між мавпами і сучасною людиною. Ці факти, у кінцевому підсумку, стали підставою для визнання еволюції людини реальним фактом.

Величезну роль у суспільній свідомості відіграла і ще одна відома праця Чарлза Дарвіна «Походження людини й статевий добір», де на великому масиві здобутих тогочасною наукою даних він доводив, що людина походить від стародавніх мавп, що сучасні мавпи не можуть розглядатися як предки людини — вони тільки її «двоюрідні брати». Ідею, що люди і сучасні людиноподібні мавпи — найближчі родичі, що місце людини в зоологічній системі — поруч з людиноподібними мавпами, розвивали й інші видатні еволюціоністи кінця XIX ст. англієць *Томас Генрі Гекслі* (1825—1895) і німець *Ернст Генріх Геккель*. Останній не лише детально дослідив будову тіла приматів, а й особливості їх ембріологічного розвитку (*пригадайте біогенетичний закон*).

Дані, здобуті у XX ст., доповнили дослідження, розпочаті у XIX столітті. Це, зокрема, нові палеонтологічні знахідки, які дали змогу встановити послідовність викопних форм від прадавніх мавп до людини сучасного типу (мал. 236). Особливий інтерес викликали молекулярно-генетичні дані, здобуті у другій половині цього століття. Вони доводять, що людину і сучасних людиноподібних мавп, образно кажучи, «виліпили з того самого молекулярного тіста». Виявилось, що люди та їхні найближчі родичі шимпанзе і горила мають ідентичний майже на 98 % генетичний матеріал.



Мал. 236. Еволюційна послідовність

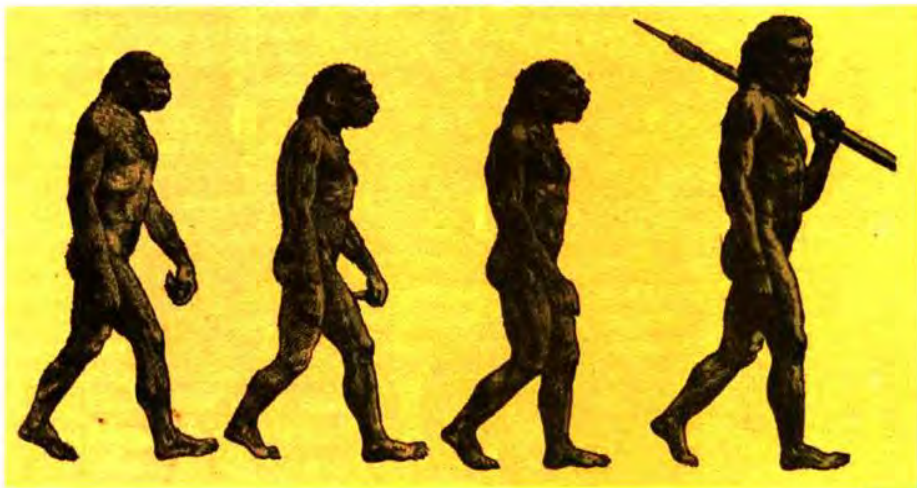
Місце людини у системі тваринного світу. Як і будь-який інший біологічний вид, людину розумно легко класифікувати за ключовими ознаками. Так:

- поява у процесі ембріонального розвитку хорди і нервової трубки, зябрових щілин у порожнині глотки доводить її приналежність до типу Хордові;
- наявність хребтного стовпа і двох пар п'ятипалих кінцівок визначає належність до чотириногих хребетних;
- молочні залози і волосся на поверхні тіла відносять її до класу ссавців;
- розвиток дитинчати усередині тіла, наявність матки і плаценти доводять, що людина є представником підкласу плацентарних.
- нігті (а не кігті) на пальцях, кінцівки хватального типу, протиставлення великого пальця іншим є ознаками ряду Примати;
- низка другорядних ознак, зокрема: особливості зубної системи, редукція хвоста, значний об'єм головного мозку, особлива форма грудної клітки дають підставу вважати, що людина входить до родини людиноподібних мавп.

Особливостями будови, що відрізняють людину від людиноподібних мавп, є надзвичайно великий головний мозок, прямоходіння, особливе розташування волосся на тілі й невеликі ікла, які майже не виділяються із зубного ряду. У людини, на відміну від людиноподібних мавп, значно помітніший **статевий диморфізм** (від грец. *дис* — удвічі та *морфі* — вид, фігура), пов'язаний із сильним розвитком вторинних статевих ознак. Як вважають фахівці у царині приматів, ці риси будови відбивають загальну тенденцію еволюції ряду приматів, вершину якої займає людина.

Етапи походження людини сучасного типу. Еволюція людини проходила так само, як і еволюція будь-якого іншого сучасного виду тварин, у кілька етапів, а тому може бути зображена у вигляді філогенетичного дерева (мал. 237).

Припускають, що примати походять від прадавніх *тунаїв* — невеликих тропічних звірків, що водночас нагадують представників трьох рядів: вели-

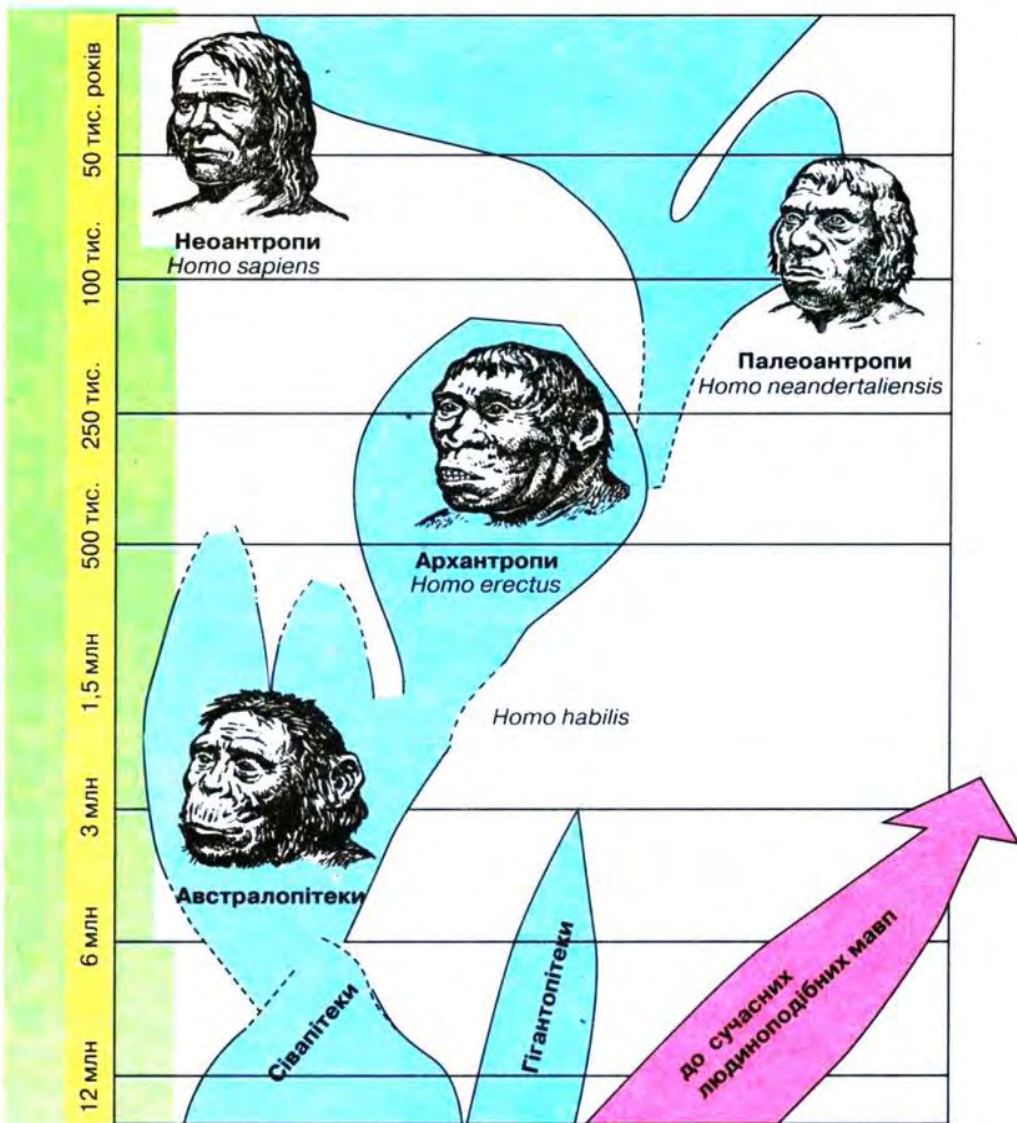


від викопних мавп до людини розумної.

ких тропічних комахоїдних, дрібних куниць і лемурів (*пригадайте, хто такі лемури і руконіжки*). Ці звірки настільки незвичайні, що й дотепер одні систематики відносять сучасних тупаїв до ряду комахоїдних, а інші вважають їх найпримітивнішими приматами.

Першими викопними тваринами, що за будовою тіла були проміжними між людиною й сучасними людиноподібними мавпами, виявилися величезні мавпи, названі *сівалітеками* (від *Шива* — індійське божество і грец. *пітекос* — мавпа). Вони існували в інтервалі від 12,5 до 5 млн років тому. Жили не в лісах, як всі інші мавпи, а в саванах. Фрагменти їх скелетів виявлені в Африці, Південній Азії й Центральній Європі. Судячи із залишків скелета, вони пересувалися на задніх кінцівках, спираючись на передні. Точно так це роблять сучасні людиноподібні мавпи. Об'єм черепної коробки сівалітека становив не більше 350 см^3 (*зверніть увагу! в сучасних людиноподібних мавп розміри мозку значно більші: в шимпанзе — 420 см^3 , в горили — близько 500 см^3*).

Наступним етапом еволюції приматів стали вимерлі прямоходячі мавпи — *австралопітеки* (від лат. *австраліс* — південний і грец. *пітекос*). Уперше їх виявили у Південній Африці. Австралопітеки полюбляли відкриті простори, селилися у печерах. Їх ріст сягав 150 см, а пропорції тіла відповідали хребетним тваринам, що пересуваються на двох задніх кінцівках за спрямленого положення тіла (*пригадайте, які тварини, крім людини, так пересуваються*). Об'єм головного мозку у найстаріших видів австралопітеків становив порядку 450 см^3 , а в наймолодших сягав 750 см^3 . Незважаючи на те, що австралопітеки в еволюційному плані набагато ближчі до людини, ніж



Мал. 237. Етапи і хронологія еволюції людини.

до людиноподібних мавп, вони не вміли виготовляти знаряддя праці. Однак доведено, що під час полювання та у бійках вони користувалися ціпками й каменями. Австралопітеки — це окремий рід людиноподібних мавп, у який входить 5—6 видів. Вони жили у період від 8 до 0,75 млн років тому.

Перша з роду людей — *людина вміла (Homo habilis)*. За нечисленними викопними рештками її можна вважати або

дуже розвиненим австралопітеком, або найбільш давнім представником роду людей. У сучасній антропології прийнята остання точка зору. Підставами для цього є великий головний мозок ($850\text{—}1100\text{ см}^3$) і те, що на відміну від австралопітеків людина вмiла виготовляла з гальки знаряддя праці. Жив цей викопний вид у період від 3 млн до 1,75 млн років тому.

Виникнення найдавніших викопних людей, або, як їх ще називають, **архантропів** (від грец. *архайос* — стародавній і *антропос*), вважають початковим етапом **антропогенезу** — еволюції людини з моменту виникнення перших представників роду *Ното*.

Архантропи з'явилися на Землі близько 2 млн років тому, час їх розквіту припав на відрізок від 650 до 350 тис. років тому. Походять вони від австралопітеків. Характерною рисою еволюції архантропів є **цефалізація** (від грец. *кефале* — голова) — різке збільшення об'єму головного мозку, який у них коливався від 900 до 1200 см^3 — майже порівнянно з мозком сучасної людини (близько 1300 см^3). Архантропи вже мали примітивну мову, вмiли користуватися вогнем, виготовляли кам'яні знаряддя (мал. 238), загорталися у шкури замість одягу, жили у печерах і були канібалами. Висота тіла чоловіків сягала 160 см, жінок — 150 см.

Типовим представником архантропів є *Homo erectus* — людина прямоходяча, яка розселилася усім Старим Світом, утворивши ряд підвидів: *синантроп* (від лат. *Сина* — Китай) — китайська, *пітекантроп* (від грец. *питекос*) — індонезійська, *гейдеберзька людина* (за назвою м. Гельдеберг, біля якого вперше виявили викопні залишки виду) — європейський підвид. Припускають, що архантропи вимерли близько 300 тис. років тому, поступившись неандертальцям, хоч зовсім недавно встановили, що останні пітекантропи дочекалися приходу сучасної людини й вимерли лише 18—27 тис. років тому.

Палеоантропи (від грец. *палаіос* і *антропос*), або неандертальці (*Homo neandertaliensis*), — викопні прадавні люди, які змінили архантропів. Одні дослідники вважають їх окремим видом, інші — тільки підвидом людини розумної. Жили неандертальці 300—24 тис. років тому. Мали міцну щільну статуру і зріст до 165 см. Об'єм головного мозку у них навіть перевищував об'єм мозку людини сучасного типу — $1400\text{—}1600\text{ см}^3$. Визначальною рисою палеоантропів були дуже розвинуті надбрівні дуги. Існує думка, що серед них могли траплятися руді й блідолиці особини. Будова голосового апарату дає підставу вважати, що неандертальці мали чітку членороздільну мову. Про досить високий рівень їх інтелекту свідчать наявність музичних інструментів — кісткових флейт, вміння лікувати переломи кісток, похоронні обряди.

Неоантропи (від грец. *неос* — новий і *антропос*), або люди сучасного типу, яких відносять до виду *Homo sapiens*, жили від 200 до 50 тис. років тому. Ранніх представників сучасної людини називають **кроманьйонця**



Мал. 238. Кам'яні знаряддя стародавніх людей.



Мал. 239. Таким був зовнішній вигляд чоловіків неандертальців (а) і кроманьйонців (б).

ми (від назви грота Кроманьйон у Франції, де уперше виявлені їх рештки). Вони жили 40—10 тис. років тому. Об'єм головного мозку кроманьйонця такий самий, як і неандертальця (1200—1500 см²). Раніше припускали, що кроманьйонці — безпосередні еволюційні нащадки неандертальців. Проте нині вважають, що вони родом з Африки, звідки розселилися, місцями витіснивши, а місцями асимілювавши шляхом гібридизації неандертальців — давніх мешканців Євразії. Кроманьйонці зовні помітно відрізнялися від неандертальців: були високими на зріст, мали легку статуру (мал. 239). Доведено, що геноми кроманьйонців і неандертальців майже однакові.

Відомо, що кроманьйонці й неандертальці співіснували протягом кількох десятків тисяч років. При цьому між ними, мабуть, велися первісні війни.



Молекулярно-генетичні дані про еволюцію людини. Недавні дослідження людини і людиноподібних мавп принесли чимало цікавих результатів. Виявлений ступінь генних відмінностей між людиною та шимпанзе і гориллою звичайно спостерігається між досить близькими видами одного роду, а не між представниками різних родів. Людина набагато більше віддалена від своїх східноазійських родичів орангутанга і гібона, ніж від африканських. Це доводить саме африканське походження людини. Судячи з генетичних дистанцій, еволюційні шляхи шимпанзе і людини розійшлися близько 2 млн років тому, що відповідає часу становлення архантропів. Особливо пікантності генетичним даним надає ще й та обставина, що людина, шимпанзе і горила генетично рівновіддалені одне від одного, тоді як з погляду традиційних уявлень, шимпанзе і горила повинні бути генетично близькими видами й утворювати одну еволюційну гілку, а люди — зовсім іншу. Ці дані дають підставу вважати, що, по-перше, розмежування африканських людиноподібних мавп і людини відбулося набагато пізніше — на межі австралопітеків і прадавніх людей, і, по друге, їх еволюція йшла різними шляхами. Еволюція людини — прогресивна. У ході її вона набувала нових ознак, не властивих приматам (великий головний мозок, відсутність суцільного волосяного покриву, прямоходіння). Еволюція ж людиноподібних мавп повернула назад. Вони знову перейшли до чотириноного ходіння. Такий досить сміливий висновок генетиків могли б спростувати палеонтологи, однак і дотепер викопні рештки предків людиноподібних мавп не відомі. Їх відсутність є, нехай і непрямим, але підтвердженням справедливості генетичної гіпотези. У кожному разі можна однозначно стверджувати, що людина і африканські людиноподібні мавпи є близькими видами одного роду, справді кровними братами. Не випадково шимпанзе може бути донором крові для людини.

Походження людини нерозривно пов'язане з процесом еволюції приматів. Можна виділити два основних етапи: утворення австралопітеків —

- г) на підставі двох останніх властивостей.
7. Укажіть інтервал часу, в якому існували архебійоти:
 - а) 3,8 — 3,6 млрд років тому; б) 3,5 — 3,0 млрд років тому; в) 3,0 — 2,0 млрд років тому; г) 21,5 млрд років тому.
 8. Укажіть, як називається теорія походження еукаріотичних організмів, відповідно до якої вони утворилися внаслідок поглинання одних організмів іншими:
 - а) теорія філогенезу; б) теорія партеногенезу; в) теорія абіогенезу; г) теорія симбіогенезу.
 9. Укажіть, які тварини першими вийшли на суходіл:
 - а) плазуни; б) скорпіони; в) ракоскорпіони; г) павуки.
 10. Укажіть період, який став критичним для гігантських стародавніх рептилій:
 - а) Карбоновий; б) Силурійський; в) Пермський; г) Крейдовий.
 11. Укажіть, яка з рис еволюції архантропів є найбільш характерною:
 - а) повна редукція хвоста; б) виникнення нігтів; в) цефалізація; г) прямоходіння.
 12. Укажіть, де виникли кроманьйонці:
 - а) Європа; б) Східна Азія; в) Африка; г) Австралія.
 13. Установіть відповідність між етапами біогенезу і подіями, що відбувалися:

I	Утворення ліпідних мембран
II	Синтез органічних мономерів
III	Синтез нуклеотидів і поліпептидів
IV	Виникнення архебактерій
	Виникнення протобіотів

14. Установіть відповідність між виникненням певної групи рослин і геологічними періодами та ерами:

Риніофіти	Фанерозой
Плауни	Силурійський
Перші ліси	Кайнозой
Покритонасінні рослини	Девонський
	Карбоновий

15. Установіть правильну послідовність етапів виникнення людини сучасного типу:
 - архантропи; палеоантропи; австралопітеки; сівапітеки.

Узагальнення курсу

§ 50. БІОЛОГІЯ І МАЙБУТНЄ ЛЮДСТВА

Терміни і поняття: зелена революція; пестициди; ксенобіотики; біопаливо; штучний фотосинтез; сталий розвиток.

Чи справді біологія — основа майбуття людства. У жодному разі твердження про те, що біологія є найважливішою для людства з природничих наук, не є перебільшенням. Справа в тому, що наука про живе є ключем до гармонійного співіснування природи і людини. А це, як з'ясувалося останніми десятиліттями — обов'язкова умова не лише розвитку сучасної цивілізації, а й існування людства взагалі. Саме біологія є:

- науковою базою для сільського господарства — виробництва первинних продуктів для харчової промисловості, дефіцит яких на нашій планеті стає дедалі відчутнішим;
- основою медицини — науки, що дбає про здоров'я людини. З огляду на нагальні проблеми, пов'язані з виникненням нових інфекційних захворювань, цей аспект біологічних досліджень стає все більш актуальним;
- підвалиною розробки сучасних біотехнологій. Уже у близькому майбутньому людству потрібно перейти на екологічно чисте паливо. Це позбавить його можливої енергетичної кризи, яка неминуче виникне після вичерпання запасів нафти та газу.

Біологія і проблема харчових ресурсів. Проблема постачання населення продовольством завжди гостро стояла перед людством. Грандіозну спробу її розв'язання, розпочату в середині ХХ ст., назвали «**зеленою революцією**» (мал. 240). Суть її полягала в тому, що за допомогою виведення продуктивних сортів, зрошення, використання мінеральних добрив, засобів захисту рослин і найбільш передової на той час техніки була підвищена врожайність. Це справді сприяло значному збільшенню виробництва сільськогосподарської продукції у світі й дало змогу покращити рівень



Мал. 240. Символічні ознаки «зеленої революції»: *а* — високпродуктивне поле пшениці; *б* — різноманітні види рослин, уведені в культуру; *в* — емблема зеленого руху.

значного збільшенню виробництва сільськогосподарської продукції у світі й дало змогу покращити рівень



Мал. 241. Негативними наслідками людської діяльності стали зміни клімату, викликані ними посухи і неврожаї.

життя багатьох людей. Адже кількість споживаних калорій на душу населення у країнах, що розвивалися, у той час зросла на 25 %. Проте масове використання мінеральних добрив призвело до забруднення ґрунтів і водойм, меліорація — до засолення ґрунтів, багато території перетворилося на пустелі. Особливої шкоди живому завдали **пестициди** (від лат. *pestis* — зараза і лат. *цедо* — убиваю) — отрутохімікати, призначені для боротьби з шкідниками сільськогосподарських культур (комахами, кліщами, грибами) і бур'янами. Спочатку як пестициди використовувалися різні препарати на основі Купруму і Сульфуру. Вони викликали забруднення ґрунту важкими металами. У середині ХХ ст. ці препарати замінили органічними отрутами, серед яких найбільш масовим став знаменитий «дуст» — ДДТ. Органічні пестициди виявилися дуже стійкими. Вони погано розкладалися в ґрунті. Потрапивши у ланцюги живлення, ці речовини починали мігрувати й потрапляли в організм людини, призводячи до ушкоджень генетичного апарата та онкологічних захворювань.

І найголовніше: зелена революція повністю не розв'язала проблему їжі для населення у країнах, що розвиваються. Незважаючи на виведення нових, більш продуктивних сортів рослин та порід тварин, число голодуючих на земній кулі не тільки не зменшується, а й навіть збільшується. Причиною цього стали насамперед зміни клімату, спричинені людською діяльністю, посухи та неврожаї (мал. 241), а також зменшення площі орних земель, зниження родючості ґрунту.

За даними ООН, на грудень 2008 р. число голодуючих у всьому світі перевищило 960 мільйонів чоловік. Більшість (907 мільйонів) проживає у країнах, що розвиваються. З них 65% живуть в Індії, Китаї, Конго, Бангладеш, Індонезії, Пакистані та Ефіопії. Отже, нині, як ніколи гостро, незважаючи на зниження темпів народжуваності у світі, постала проблема харчових ресурсів для людства (мал. 242).

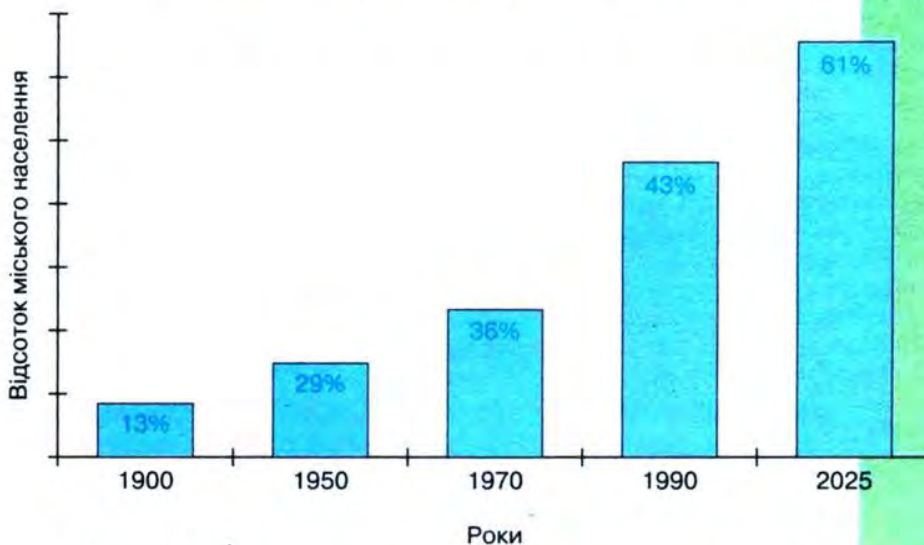
Розв'язання цієї проблеми нині пов'язують із створенням нового покоління високопродуктивних й ефективних сортів рослин та нових екологічно не шкідливих технологій їх вирощування. Передбачається за допомогою генної інженерії вивести трансгенні сорти всіх видів культурних рослин, стійкі до хвороб, високопродуктивні, високої харчової цінності. Тепер у цьому напрямі робляться лише перші кроки.

Вірусні епідемії як небезпека людству. З кожним роком зростаючий дефіцит чистої питної води, забруднення повітря, неприродні продукти харчування, наявність в атмосфері чужорідних, невідомих природі речовин, які називають **ксенобіотиками** (від грец. *ксенос* — чужий і *біос*), спричинили появу величезної кількості раніше не відомих хвороб. Крім того, **урбанізація** (від лат. *урбанос* — міський) призводить до дедалі більшої щільності поселень (мал. 243), що сприяє виникненню **епідемій** (від грец. *epi* і *демос*).

Найбільш небезпечними для сучасного людства є вірусні інфекції, які становлять загрозу фізичному здоров'ю всього людства. Якщо за допомо-



Мал. 242. Кількість людей на планеті, які постійно недоїдають, за останні 20 років має чітку тенденцію до зростання.



Мал. 243. Таким чином зростає відсоток міського населення на Землі.

гою антибіотиків теоретично можна здолати будь-яку бактеріальну інфекцію, то винайти препарати, які б так само швидко й ефективно вбивали віруси, неможливо. Це цілком природно: віруси — не організми; у певний період свого «життя» вони стають компонентами генетичного апарату хазяїна, а отже, надійно «ховаються» всередині клітини від дії ліків та впливу імунної системи. Крім того, віруси швидко мутують, видозмінюються, тому щороку з'являються нові патогенні для людини віруси, які спричиняють нетипові для клінічної практики хвороби, методів лікування яких не розроблено.



Мал. 244. Повітряна енергетика — використання енергії повітряних мас за допомогою спеціальних «вітряків» — є одним з альтернативних нафті та природному газу джерел енергії.

Вірусні хвороби поширюються на цілі континенти, призводячи до так званих *пандемій* (від грец. *пандеміа* — увесь народ), коли хворіють мільйони людей. Встановлено, що віруси викликають близько 80 % інфекційних захворювань людини (грип, гострі респіраторні захворювання, гепатит, енцефаліт, віспу, краснуху, сказ, поліомієліт, кір, СНІД тощо). Крім того, вони здатні спричинити виникнення злоякісних пухлин, а також лейкоз (білокрів'я).

Очевидно, для того, щоб подолати ці небезпеки, потрібно передусім на базі останніх досягнень у фізіології, біохімії, імунології та інших науках створити нові медичні препарати. Крім того, потрібно розробити систему запобіжних заходів, що не можливо без підготовки спеціальних екологічних програм, адже багато інфекцій переносять дикі тварини (*пригадайте, наприклад, пташиний грип*).

Енергетична криза і альтернативні джерела енергії.

У зв'язку з обмеженістю запасів нафти і газу на Землі і можливою енергетичною кризою дедалі необхідніше використання альтернативних джерел енергії (мал. 244), зокрема **біопалива** — горючих газів і рідин біологічного походження. Джерелом сировини для нього є сира рослинна маса (стебла цукрової тростини, кукурудзи або зелена маса, що її отримують з рапсу та інших технічних культур). В особливих апаратах її розкладають за допомогою бактерій та одноклітинних грибів. Кінцевими продуктами цих реакцій стають горючі гази і рідини (водень, метан, етанол). Їх можна використовувати як паливо на електростанціях або у двигунах внутрішнього згоряння автомобілів. Підраховано, що виробництво біопалива економічно ефективніше за використання бензину. Крім того, від згоряння біопалива значно менші викиди в атмосферу вуглекислого газу, відсутні токсичні речовини. А під час згоряння водню утворюється лише вода.

Проте виробництво біопалива не є таким вже екологічно чистим процесом, оскільки потребує значних територій. Під час розведення рапсу на зелену масу так само, як і під час вирощування інших сільгоспкультур, ґрунти виснажуються. Це потрібно компенсувати внесенням мінеральних добрив. Також необхідне використання пестицидів. Крім того, рапс починає конкурувати за посівні площі із зерновими культурами, а це призводить до зменшення виробництва поживних продуктів.

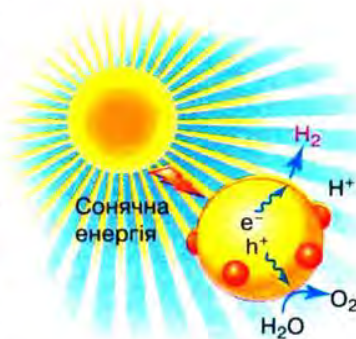
Саме тому найбільш ефективним джерелом енергії нині вважають **штучний фотосинтез**. Очевидно, тільки налагодивши його у виробничих умовах, можна врятувати цивілізацію від енергетичної кризи. В цьому сенсі особливий інтерес викликає одна з реакцій, що відбуваються у ході фотосинтезу, — реак-

ція розкладання води на Гідроген і Оксиген під впливом сонячної енергії (мал. 245). Добутий таким чином Гідроген планують спалювати на водневих станціях, використовуючи для цього Оксиген, який виділяється під час цієї реакції. В результаті тут, як і на будь-яких інших теплоелектростанціях, можна буде виробляти енергію. Тільки на відміну від звичних нам станцій, що спалюють вугілля, мазут чи газ, водневі станції не викидатимуть в атмосферу сажу та оксиди Карбону, Сульфуру, Фосфору, а вироблятимуть тільки чисту воду, яку можна знову використовувати. В результаті дістанемо ідеальний цикл безвідхідного виробництва енергії.

Сталий розвиток — ідеологія гармонійного існування природи і людства. Це сучасна концепція дальшого розвитку людства, яка постулює необхідність збереження цілого балансу:

- між реальними об'ємами природних ресурсів, які можна без шкоди вилучати з природи, і потребами людства;
- між можливостями задовольняти потреби сучасного покоління, не ставлячи під загрозу можливість майбутніх поколінь задовольняти свої потреби.

Ключовим аспектом сталого розвитку є збереження безпечного і здорового довкілля, збалансування використання енергії із здатністю біосфери до самовідновлення (мал. 246). Передусім необхідно обмежити надмірне використання природних ресурсів планети окремими багатими країнами. Конкретними напрямками роботи є, наприклад, розробка способів ведення сільського господарства, які б не вели до виснаження і погіршення якості ґрунтів; створення альтернативних існуючим джерел енергії, під час використання яких не забруднювалося б навколишнє середовище.



Мал. 245. Схема штучного фотосинтезу: розкладання молекули води на Оксиген і Гідроген за допомогою сонячної енергії.



Мал. 246. Символічна ідея сталого розвитку: рівновага між трьома складовими: здоровим середовищем, економічним зростанням і соціальними гарантіями.

Глобальною проблемою людства, яка у XXI ст. посіла перше місце, є проблема взаємин людини і природи. Без пізнання правил і законів життя природи, без переходу промисловості та енергетики на екологічно чисті безвідходні технології, без впровадження останніх досягнень біологічної науки у сільське господарство та медицину даліше існування сучасної цивілізації просто неможливе.



Перевірте себе

1. Що означає поняття *зелена революція*?
2. Чому спроба зеленої революції не увінчалася успіхом?
3. Чим пандемії відрізняються від епідемій?
4. Що таке біопаливо і що таке штучний біосинтез?
5. Що передбачає ідеологія сталого розвитку?



Як ви вважаєте ?

1. Які біотехнологічні заходи під час вирощування сільськогосподарських рослин можуть бути використані замість внесення мінеральних добрив?
2. Чи можлива у сучасних соціальних умовах реалізація стратегії сталого розвитку?

ДОДАТКОВА ЛІТЕРАТУРА ТА ІНТЕРНЕТ-РЕСУРС ДЛЯ ПОГЛИБЛЕННЯ І РОЗШИРЕННЯ ЗНАЇЬ

1. Гершензон С. М. Основы современной генетики. — К.: Наук. думка, 1979. — 270 с.
2. Дарвин Ч. Происхождение видов путём естественного отбора: Книга для учителей. — М.: Просвещение, 1986. — 382 с.
3. Энциклопедический словарь юного биолога. — М.: Педагогика, 1986. — 352 с.
4. Михайлова И. А. Система органического мира / И. А. Михайлова, О. Б. Бондаренко // Соросовский образовательный журнал. — 1999. — № 2. — С. 42—51.
5. Одум Е. Экология. — М.: Просвещение, 1968. — 168 с.
6. Общая биология: Учеб. для 9—10 классов средней школы / Под ред. Ю. И. Полянского. — М.: Просвещение, 1988. — 288 с.
7. Парамонов А. А. Дарвинизм. — М.: Просвещение, 1978. — 336 с.
8. Яблоков А. В. Эволюционное учение / А. В. Яблоков, А. Г. Юсуфов. — М.: Высш. шк., 1989. — 336 с.
9. Википедия — свободная энциклопедия. — <http://ru.wikipedia.org/wiki/>

ПРЕДМЕТНИЙ ПОКАЖЧИК

- Абіогенез 259
 Австралопітеки 293
 Автоміксис (самозапліднення) 20
 Агроценоз 194
 Азотобактерії 203
 Алелопатія 168
 Алель 38
 Алель доміантний 38
 летальний 51
 рецесивний 38
 Ампліфікація 36
 Амфіміксис 20
 Аналогічні органи 228
 Анеуплоїдія 79
 Антеридій 126
 Антидарвінізм 253
 Антропоген 290
 Антропогенез 295
 Антропологія 291
 Апоміксис 22
 Ароморфоз 248
 Архантроп 295
 Архебіонти 262
 Архегоній 126
 Архей 268
 Атавізм 229
 Аутбридинг 115
 Аутекологія 163
- Бактерії нітрифікуючі 202
 денітрифікуючі 203
 Бентос 165
 Біогенез 259
 Біогенетичний закон 230
 Біогенна міграція хімічних елементів 200
 Біогеоценоз 180
 Біологічний годинник 178
 Біологічний прогрес 248
 регрес 248
 Біологія 221
 Біологія розвитку 129
 Біом 182
 Біомаса 187
 Біопаливо 302
 Біостратиграфія 227
 Біосфера 183
 Біота 182
- Біотехнологія 118
 Біотоп 180
 Біоценоз 180
 Бластомери 131
 Бластула 131
 Близнюки 152
 Боротьба за існування 223
 Брунькування 7
- Вади розвитку 156
 Варіаційна крива 74
 Варіаційна статистика 74
 Варіаційний ряд 74
 Вегетативне розмноження 8
 Вектори перенесення генетичної інформації 120
 Вид 244
 Види-двійники 243
 Видуотворення географічне 238
 екологічне 239
 миттєве 240
- Гамета 11
 Гаметангій 125
 Гаметогенез 15
 Гаметофіт 146
 Гастроула 131
 Гемофілія 64
 Генна інженерія 118
 Генна терапія (генотерапія) 121
 Ген 37
 Ген алельний (алель) 38
 доміантний (комплементарний) 53
 регуляторний 95
 рецесивний 38
 структурний 93
- Генетика 26
 Генетика людини 104
 Генетика медична 108
 Генетична карта хромосоми 61
 Генетичний банк 114
 Генетичний тягар 107
 Генні патології 109
 Генетично модифіковані організми 119
 Геном 39
 Геноміка 37
 Генотип 39
 Генотип гомозиготний 38

- гетерозиготний 39
- Генофонд 113
- Геологія 217
- Геохронологічна шкала 268
- Гермафродит 12
- Гетерозис 115
- Гібрид 39
- Гідробіологія 182
- Гіногенез 22
- Гіпокотиль 130
- Гомеостаз розвитку 155
- Гомологічні органи 228
- Гомологічні ряди мінливості 101
- Гормон 95
- Група зчеплення 59
 - крові 49
- Груповий ефект 166
- Гумус 179
- Грунт 198

- Дальтонізм 64
- Дарвінізм 224
- Дегенерація 248
- Демекологія 163
- Детрит 186
- Дивергенція 244
- Дикий тип 99
- Динаміка чисельності багаторічна 176
 - сезонна 175
- Дисперсія 74
- Дитячий церебральний параліч 157
- Диференціальна активність генів 130
- Дніпровське зледеніння 290
- Добір (в селекції) 112
 - індивідуальний 112
 - масовий 112
 - методичний 112
 - несвідомий 112
 - штучний 112
- Докембрій (первинний період) 268
- Домінування повне 47
 - неповне 47
- Дрейф генів 236
- Дроблення 131

- Еволюційна морфологія 220
- Еволюційне вчення 221
- Еволюція 220
- Еволюція біологічна (органічна) 217
 - дивергентна 245
 - філетична 246
 - хімічна (передбіологічна) 259
- Екзон 94

- Екологічна ніша 183
- Екологічна піраміда (піраміда Елтона) 188
- Екологічна система (екосистема) 179
- Екологія 162
- Екотон 194
- Ектодерма 132
- Ембріогенез (ембріональний розвиток) 130
- Ембріотехнологія 152
- Ендосперм 127
- Енергетичний баланс Землі 204
- Ентодерма 132
- Еон 268
- Епідемії 300
- Епістаз 54
- Епоха 270
- Ера 268
- Ерозія ґрунту 208
- Ефекти канцерогенні 84
 - мутагенні 84

- Євгеніка 106

- Жива речовина 196
- Життєвий цикл (поняття) 143
 - простий 143
 - складний 143
- Життя період 138
 - тривалість 130

- Закон гомологічних рядів мінливості 102
 - зародкової подібності 230
 - лімітуючого фактора (Лібіха) 169
- Моргана 59
 - толерантності (Шелфорда) 170
- Закони Ламарка 222
 - Менделя:
 - незалежного спадкування (третій закон) 46
 - однаковості гібридів першого покоління (перший закон) 41
 - розщеплення (другий закон) 42
- Запилення 126
- Запліднення 125
- Зародковий мішок 18
- Зародкові листки 131
- Зелена революція 299
- Зигота 11
- Зооценоз 181
- Зчеплене спадкування 59

- Ідіоадаптація 247
- Ізоляція 236

- Інбридинг 115
 Індустріальний меланізм 238
 Інсектициди 171
 Інтрон 94
 Кайнозой 270
 Квартирантство 167
 Кластери генів 94
 Клімакс 192
 Клітинна інженерія 122
 Клітинна культура 123
 Клітинна терапія 150
 Клітинне диференціювання 149
 Клони 9
 Клонування 9
 Коацервати 261
 Кодекси біологічної номенклатури 274
 Кодомінування 49
 Коеволюція 284
 Колоніальні організми 8
 Коменсалізм 167
 Комплентарність 53
 Конвергенція 246
 Конкуренція
 внутрішньовидова 166
 міжвидова 166
 Консорція 181
 Консументи 180
 Кон'югація 12
 Копуляція 12
 Креаціонізм 219
 Критичні періоди ембріогенезу 156
 Кроманьйонці 295
 Кросингвер 60
 Круговорот речовини 187
 Ксенобіотики 300
 Ламаркізм 222
 Ланцюги живлення 185
 поїдання 186
 розкладання 186
 Лейкоз 83
 Летальні алелі 51
 Личинка 133
 Лігаза 120
 Лімітуючий фактор 169
 Локус 37
 білковий 94
 Льодовиковий період 290
 Макроеволюція 237
 Макроспора 16
 Мезодерма 132
 Мезозой 270
 Метаморфоз 133
 Методи генетичних досліджень
 близнюковий 34
 генеалогічний 33
 генетичних «відбитків пальців» 36
 гібридологічний 32
 дерматогліфічний 35
 дослідження патології обміну
 речовин 35
 молекулярно-генетичний 35
 радіоізотопний 264
 мікоценоз 181
 цитогенетичний 32
 Міжлельна комплементация 51
 Мікробіоценоз 181
 Мікроеволюція 237
 Мікрокопалини 267
 Мікроспора 16
 Мінливість 71
 генотипова, генетична (неспря-
 мована, спадкова) 71
 групова 71
 індивідуальна 71
 мутаційна 77
 паралельна 102
 рекомбінаційна 81
 фенотипова (модифікаційна,
 спрямована) 71
 Мозаїцизм 65
 Молекулярна філогенія 231
 Монофілія 245
 Морганіда 61
 Морула 131
 Мутагенез експериментальний 82
 спонтанний 82
 Мутагени 82
 біологічні 85
 фізичні 82
 хімічні 84
 Мутації
 геномні 79
 індуковані 82
 спонтанні 82
 точкові (генні) 77
 хромосомні 78
 Мутаційна теорія 76
 Мутація 28
 Мутуалізм 168
 Наддомінування 50
 Насінина 127
 Натурфілософія 221

- Нахлібництво 167
 Неандерталець 291
 Нейрула 132
 Нейруляція 132
 Нейстон 165
 Неоантропи 295
 Неотенія 248
 Ноосфера 199
 Норма реакції 73
- «Один ген — одна ознака» 98
 «Один ген — один поліпептидний ланцюг» 99
- Ознаки аналогічні 27
 гомологічні 228
 дискретні 27
 зчеплені зі статтю 63
 менделюючі (моногенні) 46
 полігенні 99
- Онтогенез (індивідуальний розвиток) 129
 Оогенез (овогенез) 15
 Оогоній 126
 Оотида 19
 Ооцит 1-го порядку 19
 2-го порядку 19
- Охорона навколишнього середовища 164
 Охорона природи (енвайронменталізм) 209
- Палеоантропи 295
 Палеозой 270
 Палеонтологія 226
 Пангенезис 27
 Пандемії 302
 Панспермія 263
 Паразитизм 167
 Паралелізм 246
 Парниковий ефект 207
 Партеногенез 21
- Період (одиниця геохронології) 270
 первинний 268
 вторинний 270
 третинний 270
 четвертинний 271
- Кембрійський (Кембрій) 270
 Крейдовий (Крейда), 270
 Ордовікський (Ордовік) 270
 Девонський (Девон) 270
 Карбоновий (Карбон) 269
 Пермський (Перм) 269
 Силурійський (Силур) 270
 Тріасовий (Тріас) 270
 Юрський (Юра) 270
- Періодизація життєвих явищ 175
 Пестициди 30
 Пиляк 16
 Підвид 239
 Планктон 165
 Плейотропія 55
 Плід (у людини) 157
 Подвійне запліднення 127
 Поділи бінарні 7
 множинні 8
- Полідактилія 109
 Полімеразна ланцюгова реакція 36
 Полімерія 57
 Поліплоїдія 79
 Полярне тільце 19
 Послідовність викопних форм 226
 Потомство гібридне 115
 Популяційний гомеостаз 175
 Популяція 172
 панміктична 173
- Порода 112
 Правила еволюції 248
 Правило екологічної піраміди 188
 Принцип двоїстого стану організму в природі 163
 конкурентного витиснення 184
- Природні ресурси 206
 Природний добір 224
 Продукція біологічна 187
 первинна 187
 вторинна 187
 чиста 187
- Продуценти 179
 Протерозой 268
 Протобіоти 262
 Протоклітини 262
 Псевдогени 104
- Радіоавтографія 227
 Реакліматизація 209
 Регенерація 151
 Редуценти 180
 Рекомбінація 81
 Релікти (живі викопні) 227
 Репарація 86
 Рестриктаза 36
 Речовини біогенні 197
 Решітка Пеннета 42
 Риніофіти 283
 Ритми адаптивні 178
 біологічні 177
 добові (циркадні) 178
 місячні 178
 сценні 178

- Різноманітність біологічна 208
 Ріст організмів 135
 Розвиток (ідея)
 ембріональний 130
 індивідуальний 129
 історичний 215
 непрямий 133
 передзародковий 15
 постембріональний 133
 прямий 135
 Розмноження (поняття) 6
 нестатеве 7
 статеве 7
 Рудименти 229
- Самозародження 258
 Сателітна ДНК 97
 Селекція 111
 Середнє значення 74
 Середовище життя 164
 існування 166
 Середовищний стрес 155
 Марфана 56
 Клайнфельтера 110
 котячого лементу 109
 Шерешевського—Тернера 110
 Синекологія 163
 Синтетична теорія еволюції 233
 Система органічного світу 272
 природна 273
 штучна 273
 Систематика біологічна 272
 Сівалітек 293
 Смерть 139
 Смог 207
 Сорт 112
 Спадковість 71
 позаядерна (цитоплазматична) 102
 Спалахи чисельності популяцій 176
 Сперматида 19
 Сперматогенез 15
 Сперматогонія 19
 Сперматозоїд 11
 Сперматоцити 1-го порядку 19
 2-го порядку 19
 Спермій 11
 Спільний предок всіх організмів 278
 Спора 7
 Спорофіт 146
 Сталий розвиток 303
 Старіння 139
 Статеве дозрівання 137
 Статевий диморфізм 292
- Статевий процес 11
 Стерильність 6
 Стовбурові клітини 150
 Структура популяції 174
 Сукцесії первинні 190
 вторинні 191
 регресивні 191
 Супресор 55
 Схрещування аналізуюче 52
 дигібридне 41
 моногібридне 41
 полігібридне 41
- Таксон 274
 Талом 146
 Теломера 142
 Теорія катастроф 220
 еволюції 224
 симбіогенезу 280
 Тільце Бару 65
 Тотипотентність 149
 Трансгени 118
 Трансгенні організми 118
 Трансформізм 219
 Трофічні взаємодії 166
 Трофічний ланцюг 185
 Трофічна мережа 185
- Урбанізація 300
 Успадкування менделівське 46
 Уявні відступи від законів Менделя 47
- Фактори еволюції 221
 екологічні 166
 абіотичні 168
 антропогенні 171
 біотичні 166
 тератогенні 156
 Фанерозой 268
 Фенілкетонурія 109
 Фенодевіація 155
 Фенотип 39
 Філогенетика 244
 Фітоценоз 181
 Фотоперіодизм 178
- Хвилі життя 177
 Хвороби спадкові 108
 зі спадковою схильністю 111
 Хижацтво 166
 Химерний організм 122
 Хромосоми статеві: 63
 X-хромосома 63

- Y-хромосома 63
- Хромосомна теорія спадковості 30
- Хромосомні перебудови 78
- Хромосомний поліморфізм 79

- Центральне тіло 18
- Центри походження культурних рослин 114
- Цефалізація 295

- Чергування поколінь 143
- Чисельність популяції 175
- Чиста лінія 21

- Штам 112
- Штучний фотосинтез 302

- Ядерце 94
- Яйцеклітина 11

СЛОВНИК БІОЛОГІЧНИХ ТЕРМІНІВ І ПОНЯТЬ

- Абіогенез** (передбіологічна, або хімічна, еволюція) — теорія походження живих істот з хімічних сполук шляхом поступового ускладнення останніх.
- Австралопітеки** — вимерлі прямоходячі мавпи, предки стародавньої людини.
- Агроценози** — штучні екосистеми, створені людиною (лани, сади, городи) в результаті застосування комплексу агротехнічних засобів обробітку ґрунту.
- Алель** — один з можливих станів гена. Будь-яка зміна структури гена призводить до появи нового алеля.
- Анеуплоїдія** — геномна мутація, яка полягає в зменшенні або збільшенні хромосомного набору на одну або кілька хромосом.
- Антропогенез** — еволюція людини з моменту виникнення перших представників роду *Номо*.
- Антропология** — наука, що вивчає людину як біологічний об'єкт.
- Ароморфоз** — прогресивна еволюційна зміна, яка веде до підвищення загального рівня організації й появи принципово нових пристосувань (виникнення еукаріотичних клітин і багатоклітинних організмів, чотирьох п'ятипалих кінцівок у хребетних тощо).
- Архантропи** — найдавніші представники роду *Номо*.
- Архей** — найдавніший еон в історії Землі (3,5—2,6 млрд років тому). Період існування первинних істот — деяких бактерій.
- Атавізм** — випадкове виникнення в особини ознак, що були властиві предковим видам.
- Аутбридинг** — схрещування, до яких залучають особин інших популяцій.
- Аутекологія** — напрям екології, що вивчає дію на організм чи популяцію певних екологічних факторів.
- Біогенез** — власне біологічна еволюція, коли живі організми походять тільки від живих організмів.
- Біогеоценоз** — угруповання популяцій організмів різних видів, поєднаних трофічними зв'язками, чітко прив'язаних до певного місця перебування, та абіотичні фактори середовища (ґрунт, вода, повітря).
- Біом** — усі біогеоценози певного типу, що належать до територій з конкретним типом рослинності (тундри, гірського лісу, сухого степу і таке інше).

- Біомаса** — маса живих істот, що мешкають у певній місцевості.
- Біосфера** — жива оболонка Землі, частина гідросфери, літосфери і атмосфери, де мешкають живі організми.
- Біотехнологія** — використання властивостей живих організмів для потреб виробництва (виготовлення ліків, поживних речовин, очищення стічних вод, селекція).
- Біотоп** — абіотичний компонент біогеоценозу.
- Біоценоз** — сукупність популяцій різних видів організмів, що утворюють біотичний компонент біогеоценозу.
- Біологічний годинник** — властивість організмів «чути» час.
- Біологія розвитку** — царина біології, яка вивчає онтогенез (індивідуальний розвиток організмів).
- Бластула** — багатоклітинний зародок, що складається з одного шару клітин і має форму порожньої кулі.
- Боротьба за існування** — конкуренція особин, за якої одні організми здатні залишити більше потомства, ніж інші.
- Вади розвитку** — відхилення від нормального розвитку, що полягають у різного роду аномаліях будови організму чи його функціонування.
- Видоутворення** — завершальний етап мікроеволюції, що веде до утворення нового виду.
- Гаметогенез** — сукупність мітотичних та мейотичних поділів, що відбуваються у статевих органах, результатом чого є утворення статевих клітин.
- Гастрюла** — друга за бластулою стадія розвитку зародка, на якій він вже має двошарову будову.
- Генна інженерія** — спеціальні маніпуляції з геномом, що мають на меті змінити його будову. Полягає у внесенні чужорідних генів і таким чином створенні генетично модифікованих чи трансгенних організмів.
- Генна терапія** — лікування людини від деяких спадкових хвороб за допомогою методів генної інженерії.
- Ген** — одиниця спадковості, що структурно відповідає ділянці ДНК, яка кодує послідовність певного типу РНК.
- Генетика** — наука про спадковість і мінливість.
- Генетичний банк** — колекція різноманітного генетичного матеріалу, наприклад, сортів і видів пшениці.
- Генетичний тягар** — різноманітні рецесивні мутації в гетерозиготному стані конкретних особин.
- Генетично модифікований організм** — жива істота, в геномі якої міститься чужорідний ген, вбудований в її геном за допомогою генно-інженерних маніпуляцій.

- Генофонд* — усе різноманіття алельних генів популяції або виду в цілому.
- Геном* — усі гени гаплоїдного набору хромосом даного виду.
- Геноміка* — наука, яка вивчає особливості будови ДНК організмів різних видів.
- Генотип* — сукупність генів певного організму або алельні сполучення генів певного локусу.
- Геохронологічна шкала* — геологічний календар, що відображує періоди в історії Землі.
- Гетерозис* — ефект гібридної сили, коли гібридні особини переважають батьківські за показниками життєздатності, швидкості росту, плодючості.
- Гібрид* — особина, генотип якої поєднує різні генетичні варіанти одного чи багатьох генів.
- Гомологічні ряди мінливості* — явище паралельної мінливості, коли однакові мутації трапляються у різних видів.
- Група зчеплення* — сукупність генів, розміщених на одній хромосомі.
- Дарвінізм* — еволюційна теорія, головною ідеєю якої є уявлення про природний добір як головний рушійний фактор еволюції.
- Дегенерація* — напрям прогресивної еволюції, пов'язаний із спрощенням організації (наприклад, редукція кишечника у стьожкових червів).
- Демекологія* — розділ екології, що вивчає структуру та динаміку популяцій окремих видів.
- Дивергенція* — еволюційне розходження популяцій, видів, родів за певними ознаками.
- Дикий тип* — домінантний фенотип, який притаманний більшості особин даного виду, які живуть у природі.
- Докембрій* — період життя на Землі, у якому ще не було тварин з твердим скелетом; одно- і багатоклітинні організми цього відрізка часу майже не залишили викопних решток.
- Домінування* — взаємовідносини між алелями одного гена, за яких один з них (домінантний) пригнічує прояв другого (рецесивного).
- Дрейф генів* — випадкові зміни частот алелів у популяції під впливом *хвиль життя*.
- Дроблення* — процес безперервних поділів клітин зародка від зиготи до бластули з одночасним зменшенням розмірів клітин.
- Еволюція* — процес історичного розвитку життя на Землі.
- Екологічна ніша* — місце популяції певного виду в біоценозі (трофічній мережі).

Екологічна система — угруповання організмів і середовище їх існування, пов'язані один з одним обміном речовини. Біоценоз, біом і біосфера — екосистеми різних рівнів організації.

Екологічна піраміда — графічне зображення співвідношення між продуцентами і консументами різних рівнів.

Екотон — угруповання, що сформувалися на межі різних типів природних екосистем: узлісся, заплава річки, лиман.

Ембріогенез — період зародкового розвитку.

Ембріотехнологія — маніпуляції із статевими клітинами, зиготами та зародками.

Еон — найдовший відрізок історії Землі; поділяється на ери.

Ера — відрізки історії Землі (наприклад, Палеозой, Мезозой, Кайнозой), що поділяються на періоди.

Жива речовина — усі живі організми біосфери.

Життєвий цикл — зміна одного чи кількох онтогенезів, характерних для даного виду організмів. Простий життєвий цикл — один онтогенез від зиготи до зиготи, складний життєвий цикл — кілька онтогенезів (чергування гаметофіта і спорофіта у нижчих спорових рослин, нестатевого і статевого розмноження у тварин).

Зпліднення — одна з форм статевого процесу, за якої відбувається злиття жіночої і чоловічої гамет з утворенням спільного ядра.

Зародкові листки — шари зародка багатоклітинних тварин, з яких розвиваються ті чи інші тканини та органи.

Ідіоадаптація — один з шляхів прогресивної еволюції, пов'язаний з пристосуванням до певних умов існування.

Ізоляція — один з факторів еволюції, відокремлення однієї популяції чи групи популяцій від інших на історично тривалий час.

Інбридинг — схрещування генетично близькоспоріднених особин.

Кайнозой — сучасна ера історії Землі; розпочалася 65,6 млн років тому.

Клімакс (в екології) — сталий стан екосистеми, до якого приводить ряд сукцесій.

Клітинна інженерія — різноманітні маніпуляції з клітинами, що мають на меті створення клітин з новими властивостями.

Клонування — спосіб відтворення, за якого утворюються клони — генетично тотожні одна одній особини, які походять від спільного материнського організму. Відбувається при різних формах нестатевого розмноження та партеногенезі.

Креаціонізм — релігійне уявлення про походження Землі і життя на ній у результаті божественного творення.

- Кодомінування** — тип взаємодії алельних генів, за якого кожний з алелів проявляє свою дію, не пригнічуючи дію іншого. В результаті у гетерозигот формується нова ознака.
- Конвергенція** — виникнення східних ознак у неспоріднених груп організмів.
- Конкуренція** — боротьба, змагання між організмами за будь-які ресурси.
- Консументи** — головним чином тварини, що споживають органічні речовини, створені рослинами-продуцентами.
- Кроманьйонці (неоантропи)** — перші представники людини сучасного типу, які виникли 40 тис. років тому.
- Кросинговер** — обмін ділянками гомологічних хромосом при кон'югації під час мейозу.
- Кругообіг речовин** — постійна циркуляція нескладних неорганічних речовин чи окремих хімічних елементів між літосферою, атмосферою, гідросферою і живими організмами.
- Ламаркізм** — еволюційна концепція, побудована на помилкових припущеннях, зокрема такому: набуті за життя організму ознаки успадковуються.
- Ланцюг живлення (трофічний ланцюг)** — низка організмів різних видів, поєднані відношеннями «їжа — споживач».
- Леталі (летальні алелі)** — алелі, фенотиповий прояв яких є смертельним для організму.
- Лімітуючий фактор** — найбільш дефіцитний екологічний фактор, зміна дії якого веде до зміни стану популяцій чи екосистем.
- Локус** — місце гена на хромосомі.
- Льодовиковий період** — період охолодження клімату тривалістю мільйони років, за якого частину сучасного суходолу вкривали льодовики.
- Макроеволюція** — еволюція на рівні, вищому за видовий.
- Мезозой** — ера історії Землі у межах від 251 млн до 65 млн років тому.
- Мікроеволюція** — еволюційні процеси на рівні популяцій, що завершуються утворенням нового виду.
- Мікрокопалини** — викопні одноклітинні організми.
- Мінливість** — властивість організмів перебувати у різному стані; явище, протилежне спадковості.
- Морула** — стадія розвитку зародка відразу після завершення дроблення.
- Мутагенез** — процес виникнення мутацій. Розрізняють індукований мутагенез, коли мутації викликаються в лабораторних умовах певними чинниками — мутагенами, і спонтанні, що відбуваються у природних умовах.

- Мутація** — стійка, спонтанна зміна генотипу. Мутації бувають геномними (анеуплоїдія, поліплоїдія), хромосомними (хромосомні перебудови) і генними (точковими).
- Неандертальці** (палеоантропи) — викопні прадавні люди, які існували 300—24 тис. років тому.
- Нейрула** — стадія розвитку зародка хребетних тварин відразу за гастролою.
- Ноосфера** — сфера розумної діяльності людини, в межах якої вона є визначальним фактором розвитку.
- Норма реакції** — межі нормальної модифікаційної мінливості організму.
- Онтогенез** (індивідуальний розвиток) — період життя організму від зиготи до смерті.
- Оогенез** (овогенез) — процес утворення жіночих статевих клітин.
- Охорона навколишнього середовища** (природи) — комплекс заходів із збереження, раціонального використання і відновлення природних ресурсів Землі.
- Палеозой** — ера розвитку життя на Землі від 542 до 290 млн років тому.
- Панспермія** — гіпотеза, згідно з якою життя було занесене на Землю з космосу.
- Паралелізм** — виникнення однакових ознак в організмів різних видів, які мали спільних предків.
- Парниковий ефект** — збільшення температури планети, викликане, можливо, надлишком CO₂ в атмосфері.
- Подвійне запліднення** — своєрідний процес запліднення у квіткових рослин, при якому утворюються зародок і ендосперм — поживна речовина, якою живиться зародок.
- Поліплоїдія** — геномна мутація, пов'язана з кратними збільшеннями кількості хромосомних наборів.
- Послідовність викопних форм** — види живих істот, що походять один від одного і змінюють одне одного в історичному часі.
- Популяція** — сукупність особин одного виду, що мешкають на певній території.
- Природний добір** — виживання найбільш пристосованих у боротьбі за існування організмів, здатних залишити численне потомство.
- Продуценти** — автотрофні організми (рослини), що синтезують органічні речовини і є їжею для консументів (гетеротрофів).
- Регенерація** — здатність організмів відновлювати частини свого тіла.
- Редуценти** — мікроорганізми, які розкладають рештки мертвих тіл до простих неорганічних сполук.

Рекомбінація — перерозподіл генетичної інформації, який здійснюється на рівні випадкових запліднень, перерозподілу батьківських хромосом під час мейозу й *кросинговеру*.

Релікти — стародавні види, що збереглися до сьогодні.

Розмноження — процес відтворення живих організмів, що передбачає збільшення кількості особин. Статеве Р. відбувається виключно за допомогою статевих клітин, нестатеве — поділом або частинами тіла, вегетативними бруньками, спорами.

Рудименти — органи, які в процесі еволюції втратили своє значення.

Селекція — процес створення і підтримання сортів рослин і порід тварин.

Середовище існування — все те, що оточує живий організм.

Синекологія — напрям екології, який вивчає екосистеми.

Синтетична теорія еволюції — сучасна еволюційна теорія, яка є синтезом ідей дарвінізму і досягнень генетики.

Спадковість — властивість організмів зберігати у потомстві особливості будови, функціонування і способу життя.

Сперматогенез — процес утворення чоловічих статевих гамет.

Сталий розвиток — оптимальний баланс між потребами людини і можливостями планети їх забезпечити, необхідний для дальшого розвитку людства.

Статевий процес — обмін генетичним матеріалом у той чи інший спосіб між особинами одного виду.

Сукцесія — послідовна закономірна зміна екосистеми одного типу на екосистему іншого типу.

Таксон — систематична категорія будь-якого рангу.

Трансгенні організми — тварини, рослини, гриби, бактерії з чужорідними генами, введеними шляхом генно-інженерних маніпулювань.

Трофічна мережа — розгалужена система трофічних ланцюгів.

Фанерозой — на відміну від *Докембрію*, період явного життя, історію якого можна відстежувати за твердими рештками організмів.

Фенотип — у широкому розумінні — всі ознаки організму, у вузькому — прояв певного генотипу.

Фотоперіодизм — реакція організму на добовий чи сезонний ритм освітленості.

Центри походження культурних рослин — місця, де виникли види рослин, які нині вирощують у культурі. Вперше виділені М.І. Вавиловим.

Цефалізація — різке збільшення об'єму головного мозку в процесі еволюції людини.

Цитоплазматична спадковість — позаядерна передача генетичного матеріалу.

Чиста лінія — генетично ідентичне потомство.

Хвилі життя — один з факторів еволюції, спалахи чисельності популяції організмів.

Химерний організм — організм, що складається з генетично різних клітин.

Хроматида — одна з двох нуклеопротейдних (нуклеопротейди — комплекси білків з нуклеїновими кислотами) ниток, що утворюються у ході клітинного поділу. Після поділу Х. називають дочірними хромосомами.

Хромосома — структурний елемент ядра клітини, що містить ДНК.

Хромосомна теорія спадковості — одне з головних узагальнень генетики, головним положення якого є те, що всі гени перебувають у хромосомах і розміщуються у лінійному порядку.

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

Цікаво знати

І. Акімушкін

ЛЮДИНА НАРОДИЛАСЯ*

Людина народжується раніше, ніж з'являється на світ. На дев'ять місяців раніше, коли один з 200 мільйонів батьківських сперматозоїдів, напружуючи всі свої мікросили, спрямовується (зі швидкістю 7,5 сантиметра на годину) до материнської яйцеклітини й, прорвавши кордони її оболонки, буквально вливається в неї. Щаслива мить! Через півгодини їх ядра поєднуються назавжди в одне єдине й нове диплоїдне ядро — людина народилась.

Вона ще одноклітинна зигота: без рук, без ніг, без усяких органів. Але все її майбутнє, залежне від спадковості, усі гарні й погані якості, особливості характеру, розуму й статури відтепер визначені. Злиття ядер гамет і з'єднання генів батька й матері дають життя новій індивідуальності, увесь шлях розвитку якої запрограмований у нових комбінаціях хромосом.

Початок усіх справ людських, перший крок у світ — поділ заплідненого яйця.

Розвиток починається відразу: запліднившись, яйцеклітина незабаром ділиться навпіл. Через десять годин — знову мітоз і поділ: майбутня людина складається вже із чотирьох клітин.

Через десять годин — другий крок, другий поділ.

Через тиждень їх сто. Важать вони близько грама, і «купа» клітин, іменована відтепер ембріоном, у поперечнику... з наперсток? Ні, менше. Навіть набагато менше шпилькової голівки — 0,2 міліметра!

Отут відбувається щось дуже важливе: досить значна в житті людини подія — переселення в матку.

Яйцеклітина, залишивши жіночий яєчник, спочатку потрапляє неначебно в грамофонну трубу. (Точніше, потрапляє вона спочатку в порожнину тіла, а потім мерехтливі війки яйцепроводу разом з током порожнинної рідини заганяють її у фаллопієву трубу.) Прорвавши його оболонку, яйцеклітина спрямовується у світ нескінченних перетворень, що очікують її за порогом.

Цю трубу називають фаллопієвою. Іншим своїм кінцем вона вростає в матку. Так ось, у фаллопієвій трубі, або, інакше кажучи, у яйцепроводі, сперматозоїд наздоганяє яйцеклітину й, злившись з нею, народжує людину.

* Занимательная биология. — М.: Просвещение, 2008. — 172 с.

Через тиждень зародок, сповзаючи вниз по фаллопієвій трубці, переселяється у матку. Тут його зовнішні клітини зростаються з пухкою поверхнею матки й утворюють плаценту, або дитяче місце. Цей губчатий шматок плоті слугує людині у перші дев'ять місяців його життя і легенями, і шлунком, і печінкою, і нирками.

У плаценті кровоносні судини тісно стикаються з кров'ю матері (але не змішуються з нею!). Із крові в кров, від матері до дитини, дифузно поширюючись, тече кисень: ним зародок дихає. Течуть і поживні речовини — уже через годину після того, як мати їх перетравить. Через плаценту ембріон викидає геть непотрібні йому продукти. Вона ж, як гарний фільтр, не пускає до нього мікроби й отруйні речовини.

Але, на жаль, не всі. Нікотин і алкоголь, сифіліс і віруси краснухи (*краснуха — найнебезпечніша на першому місяці життя (ембріонального): вона тоді уражує ускладненнями — вади серця, катаракта, глухота й недоумкуватість — майже половину заражених нею ембріонів, через два місяці — лише 8—9 відсотків*) обходять сторожові пости плаценти й часто прориваються до беззахисного ще зародка, отруюючи його на все життя. Між 28-м і 49-м днями після зачаття зародок особливо сприйнятливий до всяких хімікалій і отрут, і, знаючи про це, мати не повинна у цей період приймати навіть ліки, якщо може без них обійтися.

До кінця третього місяця плацента вже цілком зріла й функціонує на повну силу. А до цього, поки вона ще зріє, відбуваються такі події.

Через місяць зародок — завдовжки з ніготь мізинця, вже має зачатки рук і ніг і разом з ними... хвіст і зябра. Ну не зовсім зябра, а так звані зяброві щілини — атавістичний дарунок наших предків — риб. Потім вони заростають, частково перетворюючись у зобну й щитовидну залози, у вуха й тканини обличчя. А хвіст, хоч він і справжній, теж потихеньку деградує, і залишається від нього тільки куприк.

Але скелета в місячного зародка ще немає. Є тільки серце (*воно починає пульсувати на 18-й день і б'ється без відпочинку до самої смерті!*) (У місячного зародка серце в 9 раз (відносно) більше, ніж у дорослої людини, і б'ється 65 раз на хвилину) і зачатки легенів, печінки, нирок, нервів, очей і вух.

Два місяці. Перед нами вже закінчена людина. Вірніше, крихтний гомункулус (так у в Середньовіччі називали крихтну людинку, яка, на думку алхіміків, могла самозароджуватися): росту в ньому лише 2—3 сантиметри. Але всі його органи (навіть пальці на руках і ногах) у цілому сформовані.

Три місяці. Ембріон ще підріс: 5—9 сантиметрів. Уже перші кістки підпирають м'язи, і нерви, як дроти, розгалужуються в ньому. Можна визначити навіть стать: жіноча чи чоловіча. І з цього знаменного моменту ембріон називають плодом.

Чотири місяці. Плід може комфортабельно розміститися на долоні: його довжина 10—16 сантиметрів, вага 40—50 грамів. Плацента товстим млинцем зрушилася до матки (дотепер вона оточувала зародок). Маленька людина, як у целофан, загорнута у прозору й тонку зародкову оболонку.

Видно, як вона немов парить у ній і, морщачи личко, «дихає» навколоплідною рідиною, набираючи її в легені й викидаючи з них. Це тренування для легенів: насправді ж плід дихає не ними, а пуповиною, яка через плаценту постачає його кров киснем. (Можливо також, що, «вдихаючи» навколоплідні води, плід одержує з них необхідні речовини й віддає непотрібні.)

Мати вже почуває, як він там штовхається ніжками у неї всередині (втім, рухатися ембріон почав ще на третьому місяці, але тоді навколоплідна рідина амортизувала поштовхи, і мати їх не відчувала).

...П'ять місяців. Людина важить близько фунта (0,4 кг) і проявляє свій поганий або добрий норов. Вона вже чує голосні лементи з гучного світу, в якому живе його мати, по-своєму їх лякається, або, навпаки, якщо характер у нього агресивний, гнівається й погрожує. Вона вже реагує на мамині настрої й, очевидно, навіть на її ніжні слова йощення.

Якщо трапляться передчасні пологи, плід може й вижити. Щоправда, доля дає йому на це лише один шанс зі ста. Але все-таки, якщо лікарі не пошкодують сил, таке можливе: одна п'ятимісячна дівчинка в Данії народилася у вазі курчати: 675 грамів! Її відразу уклали в купіль із живильним розчином, і вона вижила.

Шість місяців — людині вже тісно в мамі, і вона готується залишити її. Повертається вниз головою — так зручніше вибиратися. Але попереду ще вісім-дев'ять довгих безтурботних тижнів, повних не затьмареного насильством задоволення (так запевняє Фрейд). Потім почнуться всякі придушення інстинктів і бажань, а поки, у непокинутому ще раї, безтурботно блаженствуючи й смакуючи радості вдоволеного апетиту, майбутня дитина... ссе великий палець.

Сім місяців — плід відкриває очі! І хоча там, де він живе, дуже темно, дивиться, не стуляючи повіки, немов не терпиться йому побачити барвисті картини, які скоро відкриє перед ним життя.

Сім місяців і вага не менше кілограма — дві неодмінні умови, які дають лікареві надію (не дуже, втім, твердо), застосувавши все своє мистецтво, врятувати життя недоношеної дитини.

Через місяць такої надії майже не буде. А ще через місяць людина народиться й виживе без допомоги лікаря. Перший вдих дитини — найбільш важкий: в її легенях немає повітря, їх стінки опалі, як порожній мішок.

І тоді людині, щоб, відкривши рот, вона наповнила їх, дають першого ляпаса. І вона кричить, тому що не любить, коли кривдять. Цей лемент, кажуть матері, — перший і останній плач дитини, який не турбує, а радує.

Переклад С. В. Межжеріна, 2011

ЛІТ ДО СТА РОСТИ НАМ БЕЗ СТАРОСТІ

Найбільш довголітнім представником роду людського за всю його історію, очевидно, варто було б вважати біблійного героя Мафусаїла. Як стверджує Біблія, цей старець прожив 969 років. Однак Біблія, хоч і найдавніший документ, але, на жаль, не найбільш достовірний. До того ж сучасні

дослідження показали, що в цьому випадку просто відбулася плутанина з календарним відліком. У часи Мафусаїла рік календаря, за яким визначали «життєвий стаж» поважного старця, за кількістю днів дорівнював лише одному нашому місяцю. Майже тисячолітній «мафусаїлів вік» — це нинішні 78 років. Так що, наприклад, у Грузії Мафусаїл сьогодні міг би зійти за парубка.

Загалом, як не спокусливо було б усвідомлювати, що один із синів людських, нехай навіть у біблійні часи, прожив майже десять століть, випадок з Мафусаїлом треба віднести до курйозів і звернутися до фактів більш достовірних.

Майже два століття — 186 років — прожив абат Кентингерн*, який вмер у 600 році. Угорський землевласник Петро Зортай народився в 1539, а помер в 1724 році, проживши також 185 років. 180 років ходила по землі осетинка ... Тенсе Абзиве. Дещо менше її прожив Джон Равель (172 роки). Його дружині Сарі Равель у рік його смерті було 164 роки. До речі, це приклад найбільш тривалого шлюбного союзу. Разом вони прожили 126 років. Албанець Худіє прожив 170 років. І за цей час кількість його нащадків досягла двохсот.

Англійський селянин Фома Парра прожив 152 роки. Помер Фома у 1721 році від завороту кишок, що стався після бенкету при королівському дворі, влаштованого на його честь: король побажав ушанувати найстаршу людину в Англії. Знаменитий лікар Гарвей після розтину заявив, що це була надзвичайно міцна людина, яка мало піддалася старості. Син Фоми Парра помер 127-річним.

У Грузії дуже популярний хор столітніх старих. А танцюрист Л. Шарія в 112 років одержав навіть премію за кращий танець.

Загалом цей перелік можна продовжувати. Випадки виняткового довголіття спостерігалися за всіх часів і в усіх народів. Цікаво, що для досягнення такого похилого віку, очевидно, не завжди обов'язково, щоб життя було спокійне.

Так, 146-літній Дракенберг провів життя досить важке й тривожне: 91 рік він прослужив матросом і 15 років був у неволі в африканських піратів. Не завжди, імовірно, потрібна й особлива помірність життя. Іноді люди, які досягли столітнього віку, відрізнялися великою нестримністю. Хірург Політиман, який прожив 140 років, починаючи з 25-літнього віку мав звичай щодня напиватися. Ірландський хлібороб Браун, який помер 120-річним, заповів зробити такий надгробний напис: «Він завжди був п'яний і такий страшний у цьому стані, що сама смерть його боялася».

Один паризький єпископ, який прожив 115 років, прославився нестримними гульбами. У сто років він перейшов до «помірного способу життя» і в

* У суто науковій літературі цей та інші випадки довголіття, наведені у статті, піддаються сумніву, адже на той час не було достовірної реєстрації ані дня народження, ані дня смерті. Найбільша тривалість життя у людини за сучасними підтвердженими даними — 118 років.

книзі про причини свого довголіття серйозно писав, що «з тих пір він з'їдав у день не більше фунта м'яса й випивав не більше літра вина».

Зі сказаного, зрозуміло, ніяк не впливає, що алкоголь — відмінний засіб продовження життя. Навпаки, зловживання спиртним руйнує організм. Довголітні п'яниці прожили б ще довше, якби не пили. Їхній приклад доводить лише, якою величезною життєздатністю іноді наділяє природа людину.

Взагалі важко зараз точно визначити, у чому причини виняткового довголіття названих людей, але, безумовно, перше місце тут належить спадковості. Одні родини наділені від природи винятковим довголіттям. В інших, навпаки, усі живуть недовго.

Цікавий випадок «сімейного довголіття» наводить у своїй книжці «Продовження життя» академік А. А. Богомолець: «31 липня 1654 року кардинал Д'арманьяк побачив, проходячи вулицею, 80-літнього старого, який плакав. На запитання кардинала старий відповів, що його побив батько. Здивований кардинал побажав побачити батька. Йому представили дуже бадьорого старого 113 років. Старий пояснив кардиналові, що побив сина за неповагу до діда, повз якого той пройшов, не вклонившись. Увійшовши в будинок, кардинал побачив ще одного старця — 143 років.

Переклад С. В. Межжеріна, 2011

С. В. Межжерін, Ю. Р. Шеляг-Сосонко

ЖИТТЯ ПІД ЗНАКОМ ТОТАЛЬНОЇ ДЕГРАДАЦІЇ*

Песиміст:

— Усе, гірше вже не буде!

Оптиміст:

— Ні, буде! Ні, буде!

Щоб існувати успішно й довго, людство має використовувати лише ті ресурси, які можна відновити, у жодному випадку не допускати їх безповоротної втрати. Цей принцип дістав назву «стійкого розвитку» і став наріжним каменем «Порядку денного на ХХІ століття» — офіційного документа, прийнятого на конференції ООН з охорони довкілля й розвитку, що відбулася в червні 1992 р. у Ріо-де-Жанейро. Через п'ять років, на ХІХ спеціальній сесії Генеральної Асамблеї ООН, присвяченій проблемі стійкого розвитку людства, було констатовано, що попри низку позитивних результатів, загальні тенденції в галузі стійкого розвитку гірші, аніж були п'ять років тому.

За період своєї «життєстверджуючої» діяльності людство вже втратило близько 45 % земель, придатних для сільського господарства. Цей процес триває дедалі швидшими темпами — кожен двадцять років у Світовий оке-

* Дзеркало тижня. — 2001. — № 15. — 14 квітня.

ан змивається прошарок родючого ґрунту, еквівалентний всій орній землі США.

На сьогодні двом з половиною мільярдам людей бракує питної води.

Щороку вирубується 25 млн гектарів лісу (це відповідає площі лісів трьох територій України). Отже, в атмосфері кисню стає дедалі менше, а вуглекислого газу дедалі більше. За прогнозами, до середини ХХІ століття вміст вуглекислого газу в атмосфері збільшиться на 230 відсотків.

Якщо підсумувати весь втрачений ґрунт, воду і рослинність, то виявиться, що Європа «з'їла» себе вже кілька разів.

За найоптимістичнішими прогнозами, за існуючих темпів експлуатації природи людству вистачить вільних ресурсів до 2050 року.

Зрозуміло, що в планетарному масштабі людство далеке від перспектив стійкого розвитку. А чи можна вижити в одній окремо взятій країні? Які в цьому плані перспективи України — країни з багатючими в минулому природними ресурсами?

Природні ресурси України, попри падіння виробництва і зменшення площі оброблюваної землі, деградують такими ж темпами, що й за часів розвиненого соціалізму. І що найдивніше, за період нашої незалежності ця тенденція навіть збільшилася. Певне, глобальна криза тому і називається глобальною, що вона торкається всіх сторін буття.

Україну офіційно визнано країною з катастрофічним становищем навколишнього середовища. Це розуміють усі: і високі посадовці, і люди свідомі, і далекі від проблем біорізноманітності обивателі. Головна небезпека екологічної кризи пов'язана з деградацією природних джерел, що безпосередньо забезпечують життя людини: ресурсів ґрунту, прісної води, рослинного і тваринного світу.

Земля без шкіри

Наша країна — одна з найбільш розораних у світі. Навіть нині, у розпал кризи сільського господарства, під плугом перебуває понад 55 % її території. Наївно думати, що розорана земля — це ґрунт, приведений у порядок, удобрений, угноєний і позбавлений всякого сміття. Насправді розорана територія, образно кажучи, — «земля без шкіри», що стає вразливою для ерозії і не до кінця реалізує свої біосферні функції, не забезпечуючи повної продуктивності рослин і тварин. Порівняйте: у Франції та Німеччині розорано не більше 33 % земель, в Англії — 18 %, а в США — 15%.

Наш народ традиційно пишається вітчизняними чорноземами, адже, за неофіційною статистикою, понад половина світових чорноземів зосереджена на території України. Тому, обираючи незалежність, наївний народ був твердо переконаний: хай там як, а з голоду ми не помremo, на наших ґрунтах і за нашого курортного (із точки зору Сибіру) клімату навіть палиця, встромлена у землю, заколоситься небувалим урожаєм. Насправді чорноземів на території нашої країни не так вже й багато: лише 4 % території колишнього СРСР. Крім того, володіння чорноземними ґрунтами в практичному відношенні дає не так уже й багато. Просто ресурси ґрун-

тів дозволяють українцям уникати внесення мінеральних добрив, які на бідних ґрунтах Західної Європи заповнюють відсутність природного гумусу. Таким чином, ми можемо уникнути забруднення ґрунту, але чомусь уперто цього не робимо, і наш народ постійно труїться нітратами. Чому ж відбувається те, що не повинно відбуватися, чому наша земля дедалі більше забруднюється?

Насамперед, це викликано розорюванням і знищенням степів і лук, які захищають ґрунт від ерозії. Зараз через незахищеність берегової лінії річок деградація ґрунтів сягнула просто загрозливих масштабів. Тобто гордість України — чорнозем — спливає в річки, перетворюється на мул. За розрахунками вчених, щорічні втрати ґрунту в Україні становлять 600 млн тонн, у тому числі гумусу — до 20 млн тонн. Мабуть, усі знають про те, що гітлерівська Німеччина під час Великої Вітчизняної війни вивозила українські чорноземи ешелонами. Уявіть: нині щорічно зі «станції» Україна в нікуди вирушає більше 100 тисяч повноцінних залізничних вантажних ешелонів із нашою землею. Щоб компенсувати втрату гумусу, на поля щороку має вноситись 400 млн тонн добрив. І це при тому, що промисловість України не здатна задовольнити навіть цю компенсаційну потребу. Але ж потрібні ще добрива для ґрунтів Полісся, що бідні самі по собі, без наших старань...

У результаті маємо забавну ситуацію — скільки землі спливає в море, майже стільки ж вноситься добрив. Тобто йде швидкий і рішучий процес заміни українських чорноземів мінеральними добривами. А тому можна сміливо прогнозувати: через 100 років такого господарювання українці житимуть на нітратних солончаках і розповідатимуть своїм дітям про те, що колись тут були ґрунти, котрі лопата різала, мов ніж масло.

Хвора «кров біосфери»

Вода — «кров біосфери». Без води неможливе не лише життя рослин і тварин, а й життя самої сучасної цивілізації. Вода не лише живить промисловість і сучасні міста, а ще й чистить, виносячи із собою людські та промислові відходи.

Саме вода є найбільш недостатнім ресурсом України. Навіть якщо забути про енергійне втручання людини у всі природні процеси, у силу гідрологічних особливостей території України — країна має незмінний дефіцит води. На кожного жителя нашої держави реально припадає до однієї тисячі кубічних метрів прісної води на рік. Тоді як, за оцінками ООН, достатньою вважається величина на порядок більша, тобто 10—15 тис. м³.

З водяної безвиході є єдиний вихід: одна й та сама вода має використовуватись кілька разів. Для цього необхідно зупинити її біг до моря. Таке завдання виконує система зарегулювання річок. Це не лише каскад гігантських водосховищ на Дніпрі, а сила-силенна ставочків і ставків на струмках і річечках України, які за своєю площею й обсягом перевищують дніпровський каскад. Але не варто бурхливо радіти успіхам меліорації,

що загатила Україну водосховищами. Зміна стоку річок так не минулася і призвела до загальної зміни гідрологічного режиму країни. У результаті майже на всій території держави підвищився рівень ґрунтових вод і почалося підтоплення земель, особливо помітне на Причорноморській низовині. А позаяк низовини найбільших річок України розташовані в сухому південному степу, то сталося диво природи — після невеликого дощу степ перетворюється на... болото.

Багаторазове використання однієї й тієї самої води призводить до жакхливого її забруднення. Воду, яка пройшла промисловий кругообіг і міську каналізацію, неможливо повністю очистити.

Майже 90% опорних рік України мають водно-екологічний стан, оцінка якого вміщується в сумні межі від «поганого» до «катастрофічного».

Замість повноцінного лісу — монокультура

Вважається, що 2000 років тому в межах України проживало 1,5 млн осіб, і вони зуміли знищити рослинність на площі, що займає не більше 2—3% усієї території. У той час ліси займали понад 50%, степ — 35%, болота — 6%, солончаки — 4%, луки — 1% території. Після наступу науково-технічної революції знищення рослинності пішло значно стрімкішими темпами. Нині в Україні розорано понад 55% усіх земель, а це означає, що більш ніж на половині території знищено природну рослинність. Ліси сьогодні займають лише 14,3%, луки — 9%, болота — 3%, а степи — 1% території. За останні сорок років площа лук скоротилася на 2,5 млн гектарів, із них 1,4 млн гектарів (понад 60%) ми втратили за останнє десятиліття! Найдивовижніше, що сталося це в період глобальної кризи і спаду виробництва, коли бензину бракує навіть для збирання врожаю!

Тепер частка лук в Україні становить 12,8% від площі оранки. Це майже в сім разів менше за оптимальні значення. За світовими природоохоронними стандартами, частка лук має становити не менше 2/3 площі сільгоспугідь. Лише в цьому випадку луки здатні стримувати ерозію ґрунту.

Лісів в Україні теж дуже мало. Показники лісистості в нас набагато нижчі за середні по Європі. Якщо в нашій країні за різними оцінками площа лісів коливається від 14 до 16%, то територія, зайнята лісами в Західній Європі, становить 24% за середньоевропейського показника — 41,3%. При цьому на одного жителя Європи припадає 1,3 га лісу, а на українця — у 6 разів менше, усього 0,2 га.

Відчуття незадоволеності можна було б компенсувати тим, що частка пралісів (так би мовити, істинних лісів, що нагадують картини Івана Шишкіна) у нас, за європейськими мірками, ще висока. Ми можемо пишатися, що в Україні збереглися корабельні сосняки і трьохсотрічні діброви, а не лише соснові й тополеві посадки, як у багатьох «заліснених» країнах Західної Європи. Але саме зараз цим лісам загрожує сумна доля бути вирубаними...

Відомо, що існує неправда, брехня, нахабна брехня і статистика. Статистика говорить: вирубані ліси компенсуються посадками цього самого лісу, адже за існуючим законодавством у нас не може бути вирубано більше лісу, аніж посаджено. Однак вирубуються повноцінні ліси, а висаджуються монокультури (ті ж самі сосонки по лінієчці), із яких виjde все що завгодно, але тільки не ліс, який ріс на цьому місці. Хороший приклад такої необоротності показують праліси Карпат, що знищені майже скрізь, окрім заповідників. Їх місце швидко заповнюють зарості ялиці чи ялини, котрі ростуть густо, але не мають розвиненої кореневої системи. Тому при буревіях валяться, створюючи непролазний вітровал.

Один на всіх чи всі на одного?

Цілком природно, що за активного знищення всіх компонентів середовища життя — води, ґрунту, рослинності — виснажуються і ресурси тваринного світу. Так, якщо в середині 80-х років на кожного жителя України видобувалося понад три кілограми біомаси аквакультури, риби і дичини, то нині видобуток не становить і кілограма. Насамперед скоротився вилов риби, що становить понад 90 % видобутої біомаси тваринних ресурсів України. Власне, за останні 50 років вилов риби в нашій країні зменшився в 10 раз! Але й це не все: за даний період кількість видів промислових риб скоротилася втричі.

...

Якщо на початку 90-х років кількість промислової звірини сягнула рекордних для України показників, то, внаслідок безконтрольного полювання, вона почала падати, починаючи з 1995 року (на жаль, цей процес триває й досі). Тільки за офіційними даними, на кінець 90-х біомаса основних промислових видів знизилася в 1,5 раза.

Сьогоднішнє становище у тваринному світі нашої країни дуже нагадує ситуацію періоду громадянської війни, коли перестріляли всіх оленів, кабанів і лосів, зате розплодилася сила-силенна хижаків, насамперед вовків.

Ресурси тваринного світу України мають стійку тенденцію до виснаження. Нашій країні катастрофічно бракує розробленої програми з відновлення тваринного світу. А це — справа воістину державної ваги. За роки незалежності нашої держави втрати ресурсів склали не менше мільярда доларів США.

Після нас справді буде потоп

Вже багато років говорять про парниковий ефект, причиною якого є спалювання органічних сполук (а це — всі види палива). Накопичення в атмосфері вуглекислого газу перетворює планету на гігантську теплицю, створюючи так званий парниковий ефект. Очевидно, Землю очікує потепління клімату, і нинішня зима — пряме тому підтвердження.

...

Особливу тривогу викликає потепління води Світового океану, її температура в тропіках уже перевищила +30 °С. У результаті почався процес знебарвлення коралових рифів, за яким слідує їх вимирання. За своєю біорізноманітністю і продуктивністю коралові рифи — друга після лісів екосистема планети. Її загибель позначиться не лише на економіці п'ятдесяти острівних держав, що живуть за рахунок цих ресурсів, а й на добробуті всієї планети. Очікується, що в результаті ланцюгової реакції відбудеться глобальна втрата біопродуктивності Світового океану і подальше підвищення рівня вуглекислоти в атмосфері.

Не варто думати, що захована в глибині континенту Україна уникне особливих потрясінь, пов'язаних із потеплінням і зміною берегової лінії. На тлі наявних на сьогодні в Україні екологічних проблем руйнація системи природокористування породить просто небувалі труднощі. Адже підйом рівня Світового океану має викликати підтоплення Причорномор'я, а підвищення температури вкоротить зиму, що, безсумнівно, призведе до ще більшого дефіциту прісної води.

Особлива ситуація склалася в Чорному морі. Вже зараз через зарегулювання стоку Дніпра змінився гідрологічний режим моря. Адже Чорне — особливе море. Тільки 200 метрів його поверхневих вод становлять живий прошарок, нижче — мертва зона, заповнена сірководнем. Очікується, що за будь-яких глобальних пертурбацій сірководень підніметься на поверхню. Якщо таке трапиться, то Чорне море просто загине, а разом із ним загине все Причорномор'я. І такі прогнози — не кіношна страшилка, а дуже недалека реальність. Вже сьогодні сірководень час від часу виривається на поверхню Чорного моря, але поки, на щастя, у незначній кількості.


Яким же чином можна зупинити насування парникового ефекту? Відповідь проста: зменшити вміст вуглецю в атмосфері. Адже вся енергетична діяльність сучасної людини пов'язана зі спалюванням рідкого і твердого палива — переведення вуглецю з рідкого і твердого стану в газуватий. Зменшення виробництва має різко скоротити викиди діоксиду Карбону. Крім того, мало хто уявляє собі, що дерева — справжня панацея від парникового ефекту. Адже протягом усього світлового дня зелені рослини шляхом фотосинтезу перетворюють газуватий вуглець атмосфери у тверду речовину — деревину. Ось чому зараз, як ніколи, важливо зберігати і збільшувати ліси. Але, на жаль, принцип «Після нас хоч потоп», схоже, став основним... Гігант сучасної індустрії США категорично відмовляється зменшити обсяг виробництва. Тож парникового ефекту не уникнути. Схоже, після нас у буквальному сенсі буде потоп...

ЗМІСТ


<i>Дорогі друзі!</i>	3
----------------------------	---

РОЗДІЛ III. ОРГАНІЗМЕННИЙ РІВЕНЬ ЖИТТЯ


ТЕМА 4. РОЗМНОЖЕННЯ ОРГАНІЗМІВ

§ 1. Поняття розмноження. Нестатеве розмноження	6
§ 2. Статеве розмноження і статевий процес	11
§ 3. Гаметогенез, або передзародковий розвиток. Будова статевих клітин	15
 § 4. Різноманітність форм статевого розмноження	20
Тестові завдання до теми 4	24
<i>Лабораторна робота 1</i>	25

ТЕМА 5. ЗАКОНОМІРНОСТІ СПАДКОВОСТІ

§ 5. Становлення генетики як науки, її предмет і завдання	26
§ 6. Методи генетичних досліджень	31
§ 7. Генетична термінологія і символіка	37
§ 8. Закони Г. Менделя, їх статистичний характер	40
§ 9. Взаємодії алельних генів	47
 § 10. Взаємодії неалельних генів	53
§ 11. Хромосомна теорія спадковості. Зчеплене успадкування. Кросинговер	58
§ 12. Успадкування, зчеплене із статтю	63
Тестові завдання до теми 5	66
<i>Практична робота 1</i>	68

ТЕМА 6. ЗАКОНОМІРНОСТІ МІНЛИВОСТІ

§ 13. Поняття про мінливість та спадковість. Модифікаційна мінливість	71
§ 14. Генетична мінливість: мутації та рекомбінації генетичного матеріалу	76
§ 15. Чому виникають мутації. Мутагени	82
Тестові завдання до теми 6	86
<i>Лабораторна робота 2</i>	88
<i>Лабораторна робота 3</i>	88
 <i>Практична робота 2</i>	89

ТЕМА 7. ГЕНОТИП ЯК ЦІЛІСНА СИСТЕМА

§ 16. Будова гена. Організація геному у прокариотів і еукаріотів	93
§ 17. Механізм впливу генів на фенотип. Гомологічні ряди спадкової мінливості. Позаядерна спадковість	98
§ 18. Генетика людини і медична генетика	104
§ 19. Генетичні основи селекції організмів	111
§ 20. Основні напрями сучасної біотехнології. Трансгенні та химерні організми	117
Тестові завдання до теми 7	123

ТЕМА 8. ІНДИВІДУАЛЬНИЙ РОЗВИТОК ОРГАНІЗМІВ

§ 21. Як відбувається запліднення	125
§ 22. Індивідуальний розвиток, його етапи. Ембріональний розвиток	129
§ 23. Типи постембріонального розвитку. Ріст організмів	133
§ 24. Тривалість життя, старіння і смерть	138
§ 25. Життєві цикли: їх особливості у різних груп організмів	143
§ 26. Регенерація. Ембріотехнології і клонування	149
§ 27. Гомеостаз індивідуального розвитку. Вади розвитку людини, їх корекція	155
Тестові завдання до теми 8	159
<i>Лабораторна робота 4</i>	160

РОЗДІЛ IV. НАДОРГАНІЗМОВІ РІВНІ ОРГАНІЗАЦІЇ ЖИТТЯ**ТЕМА 1. ПОПУЛЯЦІЯ. ЕКОСИСТЕМА. БІОСФЕРА**

§ 28. Екологія як наука, її предмет та завдання. Середовище існування	162
§ 29. Екологічні фактори та їх вплив на живі організми	166
§ 30. Популяція та її властивості. Біологічні адаптивні ритми	172
§ 31. Поняття про екологічну систему	179
§ 32. Потоки речовини та енергії, ланцюги живлення і трофічні рівні	185
§ 33. Динаміка і продуктивність екосистем	189
§ 34. Біосфера та її межі	195
§ 35. Біогеохімічні цикли як основа біосфери	199
§ 36. Людина і біосфера	205
Тестові завдання до теми 1	210
<i>Практична робота 3</i>	212

РОЗДІЛ V. ІСТОРИЧНИЙ РОЗВИТОК ОРГАНІЧНОГО СВІТУ

ТЕМА 1. ОСНОВИ ЕВОЛЮЦІЙНОГО ВЧЕННЯ

§ 37. Що таке еволюція і як зароджувалися еволюційні ідеї	216
§ 38. Виникнення еволюційної теорії. Теорії Ж. Б. Ламарка та Ч. Дарвіна	221
§ 39. Докази еволюції та методи її вивчення	226
§ 40. Синтетична теорія еволюції та її основні положення	233
§ 41. Мікроеволюція, видоутворення та види	238
§ 42. Макроеволюція та її закономірності	245
§ 43. Еволюція у наш час. Дискусійні питання сучасної еволюційної теорії	251
Тестові завдання до теми 1	256
<i>Практична робота 4</i>	258

ТЕМА 2. ІСТОРИЧНИЙ РОЗВИТОК І РІЗНОМАНІТНІСТЬ ОРГАНІЧНОГО СВІТУ

§ 44. Хімічна еволюція і виникнення життя на Землі	260
§ 45. Історія Землі. Періоди розвитку життя	266
§ 46. Система органічного світу і принципи її побудови	274
§ 47. Перші кроки еволюції органічного світу. Історичний розвиток прокаріотів, рослин і грибів	280
§ 48. Особливості еволюції тварин	287
§ 49. Походження людини	293
Тестові завдання до теми 2	299

УЗАГАЛЬНЕННЯ КУРСУ

§ 50. Біологія і майбутнє людства	301
Додаткова література та інтернет-ресурс для поглиблення і розширення знань	307
Предметний покажчик	308
Словник біологічних термінів і понять	314
Цікаво знати	320