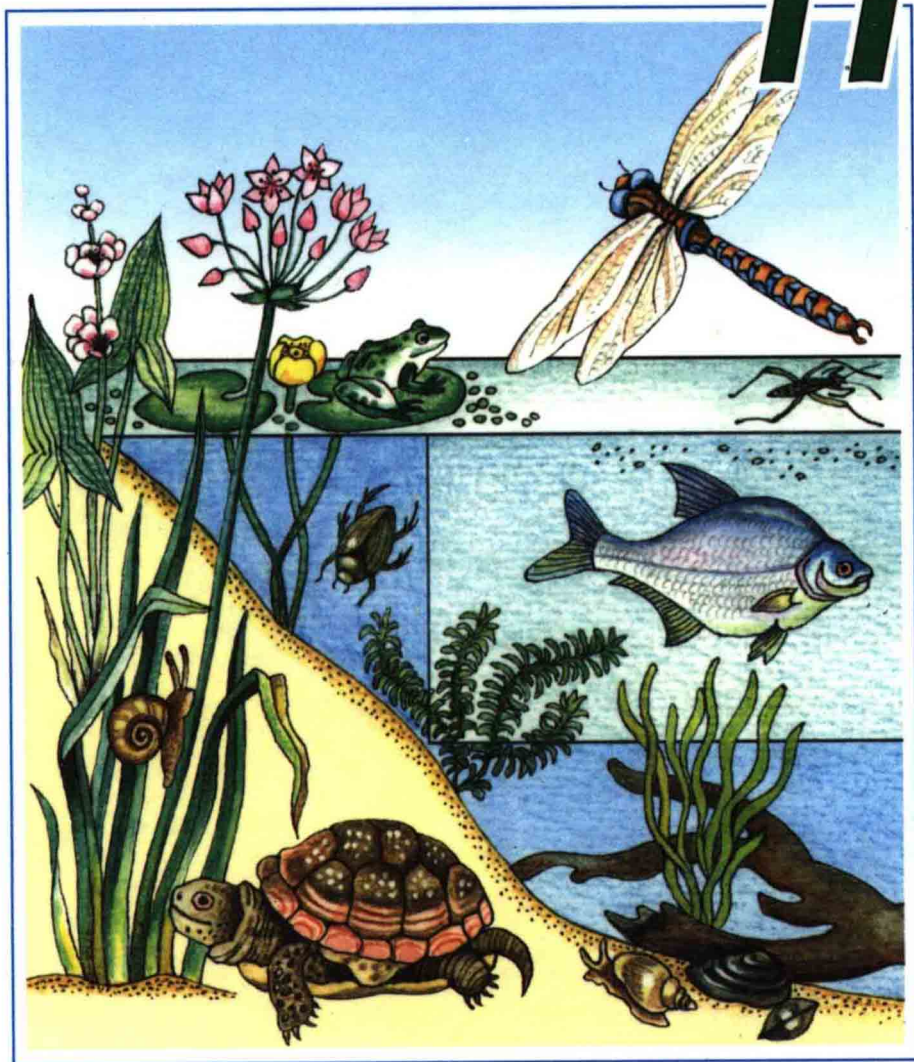


ЗАГАЛЬНА БІОЛОГІЯ

11



ЗАГАЛЬНА БІОЛОГІЯ

11



Підручник для середніх
загальноосвітніх навчальних
закладів

*Рекомендовано
Міністерством
освіти і науки
України*

Видання третє

Київ
«Генеза»
2006

Рекомендовано Міністерством освіти і науки України як підручник для учнів загальноосвітніх навчальних закладів за рішенням Колегії Міністерства освіти України (протокол № 1/11-2323 від 24 липня 2003 р.)

Видано за рахунок державних коштів.
Продаж заборонено.

328 **Загальна біологія:** Підруч. для 11 кл. загальноосвіт. навч. закл. / М. Є. Кучеренко, Ю. Г. Вервес, П. Г. Балан, В. М. Войціцький. 3-є вид.– К.: Генеза, 2006.– 272 с.: іл.

ISBN 966-504-199-1

Підручник знайомить із сучасними досягненнями різних біологічних дисциплін. У ньому розглянуто основні закономірності життєвих явищ, особливості організації й функціонування всіх рівнів живої матерії. Особливу увагу приділено взаємозв'язку між живими організмами та їхнім середовищем життя, проблемам охорони природи, історичним гіпотезам еволюції органічного світу.

ББК 28.Оя 721

ЯК ПРАЦЮВАТИ З ПІДРУЧНИКОМ

ЛЮБІ ДРУЗИ!

Ви продовжуєте вивчати курс «Загальна біологія». В 10-му класі ви вже ознайомилися з молекулярним, клітинним і організованим рівнями організації живої матерії, дізналися про хімічний склад та будову клітин, основні процеси пластичного та енергетичного обмінів, особливості будови багатоклітинних організмів, механізми регуляції їхніх життєвих процесів тощо. Ви навчилися проводити елементарні біохімічні дослідження, розв'язувати задачі з молекулярної біології.

В 11-му класі ви дізнаєтесь про основні способи розмноження живих істот, спадковість і мінливість організмів, основні закони генетики, вищі рівні організації живої матерії (популяційно-видовий, біогеоценотичний та біосферний), історичний розвиток органічного світу тощо. Ви зрозумієте, чому людині важливо зберігати видову різноманітність живих істот на нашій планеті, вивчати закони живої природи та не порушувати їх. Тобто ми намагатимемося прищепити вам екологічне мислення, для того щоб отримані у школі знання ви могли застосувати у своїй повсякденній практичній діяльності. Ви також дізнаєтесь про сучасні досягнення таких перспективних галузей біології, як генна та клітинна інженерія, біотехнологія, їхнє значення для подальшого прогресу людського суспільства. Ми сподіваємось, що вам буде цікаво вивчати біологію, адже не дарма її вважають наукою XXI століття. Від досягнень біології залежить вирішення таких важливих проблем, як забезпечення людства продовольством, розробка нових лікарських препаратів, заходів охорони навколишнього природного середовища, збільшення середньої тривалості життя людини тощо.

Нагадаємо вам, що матеріал підручника поділено на розділи та параграфи, які ви можете знайти, скориставшись «Змістом». Після назви кожного розділу наведено перелік ключових питань, які розглядати-

муться у відповідних параграфах. Кожен параграф, крім основного тексту, має такі рубрики:

ПРИГАДАЙТЕ

наведено запитання, які допоможуть пригадати вивчений раніше матеріал, що сприятиме кращому засвоєнню нових знань;

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

містить перелік запитань для перевірки засвоєних знань;

ПОМІРКУЙТЕ

наведено запитання підвищеної складності.

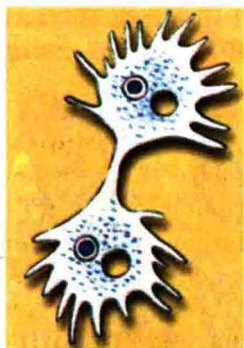
У тексті параграфа основні положення, поняття і терміни, на які потрібно звернути особливу увагу, виділено іншим шрифтом. Текст, набраний дрібнішим шрифтом, містить додаткову інформацію для тих із вас, хто хоче знати більше. Щоб краще засвоїти матеріал, навчайтесь виділяти головне і підтверджувати його прикладами, спираючись не лише на текст підручника, а й на розповідь учителя та рекомендовану ним додаткову літературу. Обов'язково звертайте увагу на малюнки та схеми, що ілюструють і доповнюють текст параграфа. Вони значно полегшать вам роботу з текстом.

Після кожної теми під рубрикою «Про що ми дізналися з цього розділу» у стислій формі узагальнено матеріал відповідного розділу, наведено підсумкові завдання, а також тематичну перевірку знань різних рівнів складності. Вони допоможуть вам перевірити свої знання з відповідних розділів підручника, а короткий словник – краще засвоїти основні терміни.

Наведені після кожного розділу лабораторні роботи дадуть вам змогу застосувати на практиці набуті теоретичні знання.

Отже, успіхів вам у вивченні складного і цікавого світу живих істот!

РОЗМНОЖЕННЯ ТА ІНДИВІДУАЛЬНИЙ РОЗВИТОК ОРГАНІЗМІВ



Вивчаючи цей розділ, ви дізнаєтесь про:

- основні форми розмноження організмів та їхнє біологічне значення;
- типи запліднення у різних груп організмів;
- основні етапи зародкового розвитку організмів;
- типи післязародкового розвитку організмів.

Навчитесь:

- розрізняти різні форми розмноження.

§1 ТИПИ РОЗМНОЖЕННЯ ОРГАНІЗМІВ

ПРИГАДАЙТЕ

Яке біологічне значення процесу розмноження організмів? Які є форми розмноження організмів?

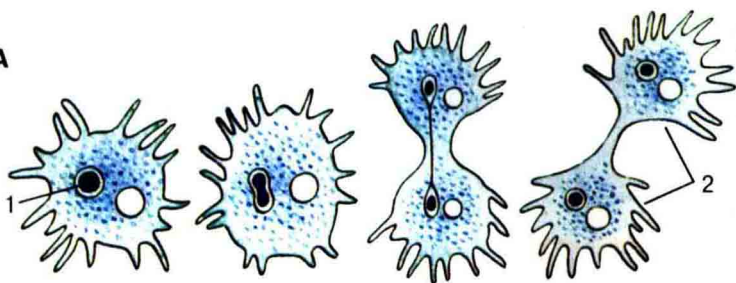
Вам уже відомо, що завдяки розмноженню забезпечується безперервність поколінь організмів різних видів. Унаслідок розмноження батьківські особини передають нащадкам певну спадкову інформацію. В одних випадках спадкова інформація передається майже повністю і особини дочірнього покоління є точною генетичною копією батьків. Це, зокрема, спостерігається при нестатевому і вегетативному розмноженні чи партеногенезі. В інших випадках (при статевому розмноженні) нащадки певним чином відрізняються від батьків за набором спадкової інформації, що зумовлює мінливість виду.

Які особливості притаманні нестатевому розмноженню? Нестатеве розмноження організмів відбувається за допомогою окремих нестатевих клітин (їхнім поділом навпіл, множинним поділом, брунькуванням) або за рахунок утворення спор. Нестатеве розмноження спостерігають в одноклітинних і деяких багатоклітинних організмів (водорості, гриби, вищі спорові).

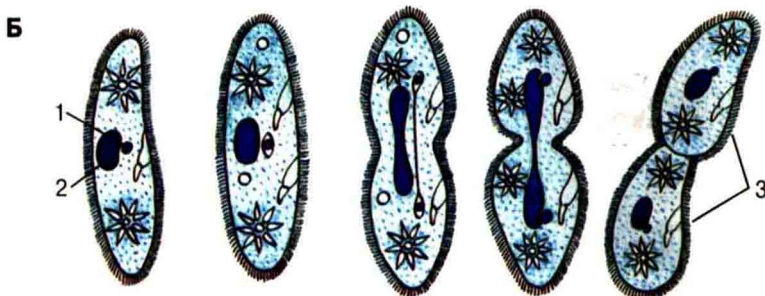
У разі поділу клітини навпіл (мал. 1) утворюються дві дочірні клітини, удвічі дрібніші за материнську. При цьому органели материнської клітини більш-



А – амеби протея:
1 – ядро;
2 – дочірні клітини



Б – інфузорії-туфельки:
1 – мале ядро;
2 – велике ядро;
3 – дочірні клітини



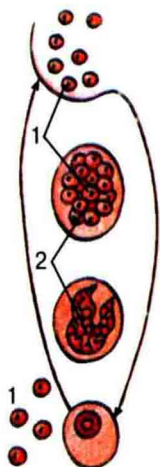
Мал. 1. Нестатеве розмноження. Поділ клітини навпіл

менш рівномірно розподіляються між ними. Якщо ж певна органела наявна в материнській клітині в однині, то вона потрапляє в одну з дочірніх клітин, а в іншій формується заново (наприклад, довгий джгутик у евглени зеленої). Дочірні клітини, що утворилися, живляться, ростуть і, досягнувши певних розмірів, також починають розмножуватись.

Під час множинного поділу спочатку багаторазово ділиться ядро материнської клітини, завдяки чому вона стає багатоядерною, а вже потім ділиться її цитоплазма й утворюється відповідна кількість дочірніх клітин (мал. 2). Така форма нестатевого розмноження притаманна, наприклад, паразиту крові людини малярійному плазмодію.

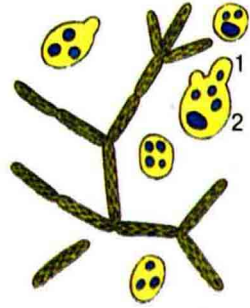
Клітини певних організмів (наприклад, дріжджів, деяких інфузорій) можуть розмножуватись брунькуванням: при цьому від більшої клітини (материнської) відокремлюється менша (дочірня) (мал. 3).

Розмноження спорами відомо у багатьох еукаріотів: грибів, водоростей, мохів, хвощів, плаунів, папоротей. Їхні спори – це окремі спеціалізовані клітини, оточені, зазвичай, захисними оболонками. Вони слугують для розмноження і розповсюдження організмів. Деякі спори мають джгутики, за допомогою яких вони здатні



Мал. 2.
Множинний поділ
клітини
малярійного
плазмодія:
1 – клітини паразита;
2 – еритроцити

активно пересуватись у вологому середовищі (наприклад, у певних видів водоростей і грибів) (мал. 4). У таких спор немає щільної оболонки, тому тривалість їхнього життя незначна. Спори, які не мають джгутиків, зазвичай, вкриті щільною оболонкою і здатні зберігати життєздатність протягом кількох десятків років. Вони поширюються вітром, водою, іншими організмами. В одних випадках спори утворюються шляхом мітозу (певні види грибів і водоростей), в інших – мейозу (мохи, хвощі, плауни, папороті).



Мал. 3.
Брунькування
дріжджів:
1 – брунька;
2 – материнська
клітина

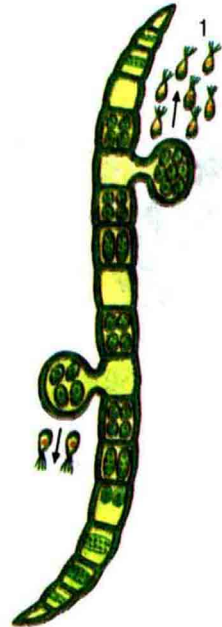
У деяких паразитичних одноклітинних тварин (наприклад, споровиків) спори – це одноклітинні або багатоклітинні утвори, оточені щільною оболонкою. Ці спори не є формою нестатевого розмноження, оскільки вони слугують лише для переживання несприятливих періодів і поширення (наприклад, для зараження нових хазяїв). Те саме стосується і спор, які утворюють деякі групи бактерій.

Що характерне для вегетативного розмноження? Вегетативне розмноження, на відміну від нестатевого, здійснюється багатоклітинними частинами, які відокремлюються від материнського організму.

У багатоклітинних водоростей, грибів і лишайників вегетативне розмноження може відбуватися у вигляді **фрагментації**, тобто відокремлення певних багатоклітинних частин тіла або ж за допомогою спеціалізованих утворів (у лишайників).

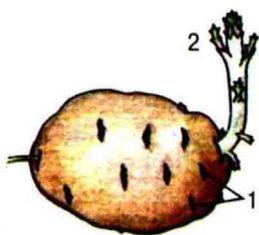
Вищі рослини можуть розмножуватись вегетативними органами, їхніми частинами або видозмінами (кореневищами, стебловими бульбами, цибулинами, вусами, вивідковими бруньками) (мал. 5).

До різноманітних способів вегетативного розмноження тварин належать: брунькування, впорядкований або невпорядкований поділ тіла та інші (мал. 6). За **невпорядкованого поділу** кількість і розміри частин, на які розпадається організм, непостійні. Цей вид вегетативного розмноження відомий серед різних груп безхребетних тварин (губки, кишквопорожнинні, плоскі та кільчасті черви, голкошкірі). Натомість за **впорядкованого поділу** кількість і розміри фрагментів, що утворилися, більш-менш постійні (морські зірки, поліпи кишквопорожнинних тощо).



Мал. 4.
Спороутворення
в улотрикса:
1 – спори

Здатність до поділу (фрагментації) у деяких видів тварин може бути вражаючою. Наприклад, багатощетинковий черв'як додекацерія може розпадатись на окремі сегменти (мал. 6). Кожен з них на передньому кінці починає відновлю-



Бульба
(картопля):
1 – вічка;
2 – молодий пагін



Цибулина
(цибуля ріпчаста)



Кореневище
(конвалія):
1 – молодий пагін

Мал. 5.
Вегетативне
розмноження
рослин

вати передній кінець тіла, а на задньому – хвостовий. Згодом ці відновлені ділянки відокремлюються від материнського сегмента і перетворюються на самостійних дочірніх особин. Через деякий час материнський сегмент відокремлює від себе ще пару дочірніх особин, і після цього гине внаслідок виснаження поживних речовин.

Поширеним способом вегетативного розмноження тварин є **брунькування**, під час якого від материнського організму відокремлюється один або кілька багатоклітинних утворів – бруньок, що згодом розвиваються в самостійні організми (наприклад, поліпи кишковопорожнинних, деякі кільчасті черви) (мал. 6). Коли ж бруньки залишаються на все життя зв'язаними з материнським організмом, виникають колонії (наприклад, губки, коралові поліпи).

Особливими способами розмноження організмів є поліембріонія і партеногенез.

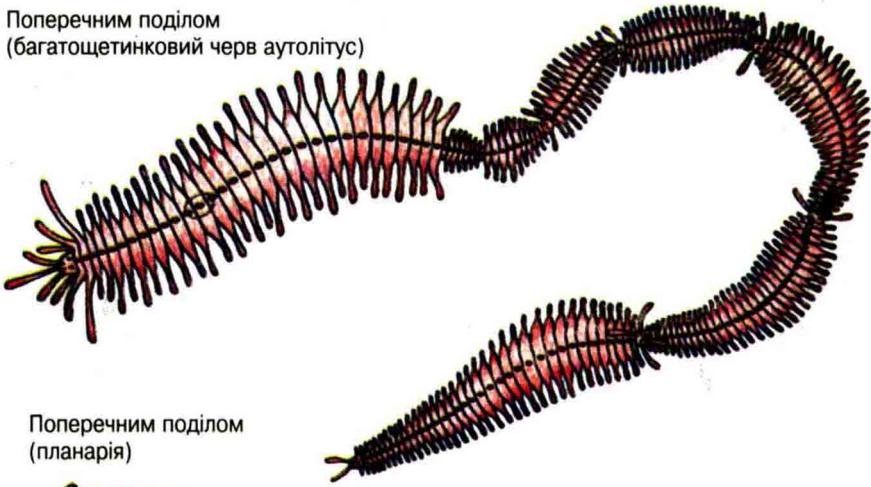
Що таке поліембріонія і партеногенез? Поліембріонія (від грец. *поліс* – численний і *ембріон* – зародок) – процес розвитку кількох зародків з однієї заплідненої яйцеклітини. Поліембріонія досить поширена серед різних груп тварин (війчасті та кільчасті черви, іноді у членистоногих, риб, птахів і ссавців). Як постійне явище вона притаманна деяким комахам (наприклад, іздцям) і ссавцям (наприклад, броненосцям). У людини у разі поліембріонії народжуються однояйцеві близнята, які мають ідентичний набір спадкової інформації.

Трапляється поліембріонія і у рослин. При цьому у одній насініні розвивається кілька зародків (тюльпани, лілії, латаття, суніці тощо). Додаткові зародки в насініні можуть розвиватись не тільки із заплідненої яйцеклітини, а й з інших клітин насініни.

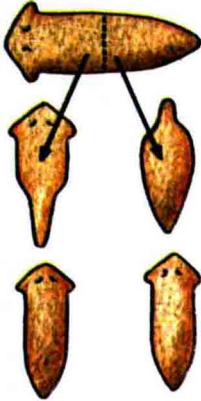
Партеногенез (від грец. *партенос* – дівчина і *генезіс* – походження) – розвиток нового організму з незаплідненої яйцеклітини. Як і у випадку поліембріонії, за партеногенезу дочірні організми мають ідентичний з материнським набір спадкової інформації. Є організми, в яких партеногенез – єдиний спосіб розмноження (деякі комахи – паличники, дибки). А, наприклад, у ящірок існують роздільностатеві та партеногенетичні популяції. У життєвому циклі попелиць і дафній закономірно чергуються покоління, які розмножуються статевим способом і партеногенетично (мал. 7).

Партеногенез за своїми особливостями займає ніби проміжне положення між нестатевим і статевим способами розмноження. З одного боку, новий організм

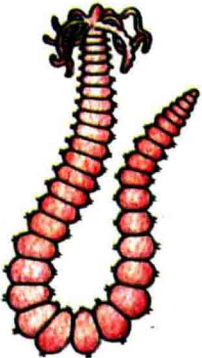
Поперечним поділом
(багатошестинковий черв аутолітус)



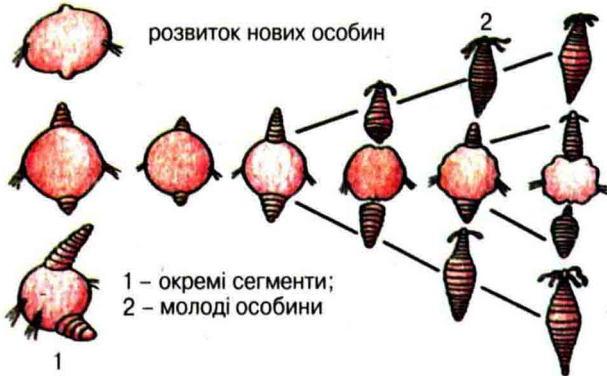
Поперечним поділом
(планарія)



Брунькуванням
(гідроїдні поліпи):
1 – брунька;
2 – окремі особини



доросла особина

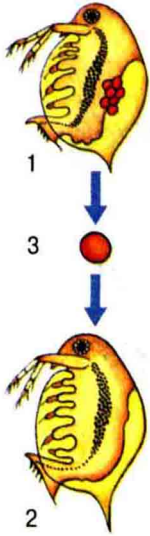


розвиток нових особин

1 – окремі сегменти;
2 – молоді особини

Множинною фрагментацією (кільчастий черв додекаерія)

Мал. 6. Вегетативне розмноження тварин



Мал. 7.
Партеногенетичне
розмноження
рачка дафнії:
1 – материнська
особина;
2 – дочірня
особина;
3 – яйце

розвивається зі спеціалізованої статеві клітини – яйцеклітини, з іншого – розвитку дочірньої особини не передує запліднення.

Яке біологічне значення нестатевого і вегетативного розмноження та партеногенезу? Нестатеве і вегетативне розмноження, поліембріонія та партеногенез у деяких груп організмів є єдиними способами розмноження. У видів, здатних до статевого розмноження, переліченими способами розмножуються особини, які за тих чи інших причин опинилися ізолюваними від інших. Види з короткими життєвими циклами завдяки цим формам розмноження за незначний проміжок часу можуть значно збільшувати свою чисельність. Наприклад, унаслідок поліембріонії у броненосців з однієї зиготи розвивається до 12 зародків, а у їздців – до 3 000. Крім того, за нестатевого або вегетативного розмноження нова особина, зазвичай, розвивається швидше, ніж за статевого.

У результаті нестатевого і вегетативного розмноження, поліембріонії або партеногенезу дочірні особини за набором спадкової інформації здебільшого є точними копіями батьків. Людина використовує цю особливість при розмноженні культурних рослин, підтримуючи з покоління в покоління властивості певних сортів.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що таке розмноження? Яке його біологічне значення? 2. Які ви знаєте основні форми розмноження організмів? 3. Які особливості притаманні нестатевому розмноженню? 4. Які форми нестатевого розмноження вам відомі? 4. Чим вегетативне розмноження відрізняється від нестатевого? Охарактеризуйте його основні форми. 5. Що спільного та відмінного між партеногенезом і нестатевим розмноженням? 6. Що таке поліембріонія? 7. Яке біологічне значення нестатевого і вегетативного розмноження, партеногенезу та поліембріонії?

ПОМІРКУЙТЕ

Чим відрізнятимуться однойцеві близнята від різнояцевих? Популяцію комах складають лише самки. Які можливі способи розмноження цих тварин?

§2 СТАТЄВЕ РОЗМНОЖЕННЯ ОРГАНІЗМІВ

ПРИГАДАЙТЕ

Які особливості статевого розмноження порівняно з нестатевим і вегетативним? Що таке зигота, гаплоїдний, диплоїдний та поліплоїдний набір хромосом, плацента?

Як ви пригадуєте, статевий процес – це поєднання в одній клітині спадкового матеріалу двох різних

клітин. Він може відбуватися у формі кон'югації або копуляції.

Що таке кон'югація і копуляція? Кон'югація (від лат. *кон'югатіо* – сполучення) – спільна назва кількох форм статевого процесу, відомих у деяких груп організмів.

У бактерій в процесі кон'югації дві клітини тимчасово зближуються і через цитоплазматичний місток обмінюються ділянками своїх молекул ДНК. У деяких зелених, діатомових водоростей і грибів при кон'югації зливаються дві подібні безджгутикові клітини (мал. 8, 9). Через цитоплазматичні містки, що утворилися, вміст однієї клітини (її умовно називають чоловічою) переходить в іншу (жіночу). Так утворюється **зигота**, яка після певного періоду спокою починає ділитися.

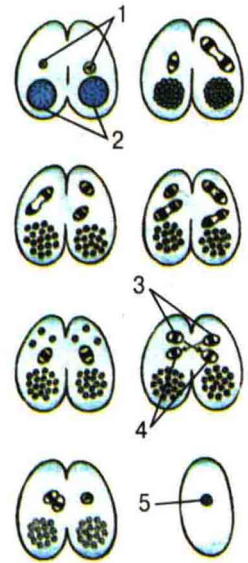
В одноклітинних тварин інфузорій у процесі кон'югації відбувається обмін ядрами: через цитоплазматичні містки **мігруючі** (чоловічі) ядра кожної з двох клітин переходять в інші і там зливаються зі **стаціонарними** (жіночими). Після такого обміну ядрами клітини розходяться і внаслідок кількох поділів у кожній з них відновлюється власний набір ядер.

Біологічне значення кон'югації полягає в обміні спадковим матеріалом між різними особинами. Це сприяє спадковій мінливості, яка підвищує стійкість популяцій організмів до умов довкілля, що змінюються.

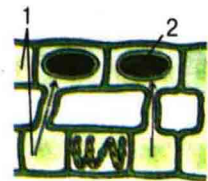
Копуляція (від лат. *копулятіо* – сполучення) – це процес злиття двох статевих клітин (**гамет**). При цьому вони можуть бути однаковими (як наприклад, у хламідомонади) або ж відрізнятися за формою, розмірами і особливостями будови (вищі рослини, хордові тварини тощо).

Яка будова статевих клітин? Статеві клітини передають спадкову інформацію від особин батьківського покоління нащадкам. Порівняно з нестатевими (соматичними) клітинами вони мають половинний (як правило, гаплоїдний) набір хромосом. Під час злиття статевих клітин у заплідненій яйцеклітині відновлюється характерний для організмів даного виду набір хромосом.

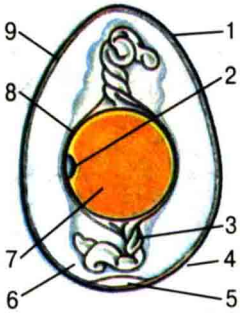
Жіночі статеві клітини – **яйцеклітини** – відрізняються від чоловічих більшими розмірами, оскільки містять запас поживних речовин, потрібний для розвитку зародка. Яйцеклітини можуть бути оточені кількома різними оболонками. Наприклад, у птахів



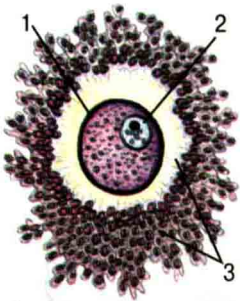
Мал. 8. Кон'югація в інфузорії-туфельки: 1 – малі ядра; 2 – великі ядра; 3 – мігруючі ядра; 4 – стаціонарні ядра; 5 – ядро, яке утворилося в результаті злиття мігруючого та стаціонарного



Мал. 9. Кон'югація у водорості спірогіри: 1 – нитки водорості; 2 – зигота



Мал. 10.
Будова яйцеклітини курки:
1 – шкаралупа;
2 – зародковий диск;
3 – канатик;
4 – надшкаралупна оболонка;
5 – повітряна камера;
6 – білкова оболонка;
7 – жовток;
8 – жовткова оболонка;
9 – підшкаралупні оболонки



Мал. 11.
Будова яйцеклітини ссавців:
1 – жовткова оболонка;
2 – ядро;
3 – вторинні оболонки

яйцеклітина вкрита товстою білковою оболонкою, двома тонкими підшкаралупними, твердою вапняною шкаралупою і тонким зовнішнім кутикулярним шаром у вигляді плівки (мал. 10). Ці оболонки виконують захисну функцію, а білкова слугує також джерелом води для зародка та поживних речовин для пташеняти.

Розміри яйцеклітини залежать від кількості запасних поживних речовин у цитоплазмі. Наприклад, у більшості ссавців, зародки яких отримують поживні речовини від організму матері через плаценту, розміри яйцеклітин (без урахування зовнішніх оболонок) варіюють від 50 (мишоподібні гризуни – полівки) до 180 мкм (вівці). У людини діаметр яйцеклітини становить 90 мкм (мал. 11).

Якщо в яйцеклітині накопичується значний запас поживних речовин (жовток), її діаметр (без зовнішніх оболонок) може досягати кількох сантиметрів: 5–7 (акули), 8 (страуси). З урахуванням зовнішніх оболонок розміри таких яйцеклітин ще більші. Наприклад, у африканського страуса яйце може мати довжину понад 15 см при масі 1,5–2 кг.

Чоловічі статеві клітини – **сперматозоїди** – за розмірами менші за яйцеклітини. Їхня довжина від 10 до 800 мкм, але іноді може сягати навіть 8 000 мкм (черепашкові раки; цікаво, що тіло цих тварин може бути коротшим за сперматозоїди у 6–9 разів). Сперматозоїди часто мають джгутики (хвіст) і здатні до активного руху. Сперматозоїди зі джгутиками характерні для різних груп організмів (зелені водорості, вищі спорові рослини, хордові тварини тощо).

Розглянемо будову сперматозоїда ссавців (мал. 12). Він має коротку головку, в якій міститься ядро. На передній частині головки є особлива органела (**акросома**), яка формується з елементів комплексу Гольджі. Вона забезпечує проникнення сперматозоїда в яйцеклітину (виділяє ферменти, що розчиняють її оболонку) і перехід яйцеклітини від стану спокою до періоду розвитку. За головою розташована **шийка**, а за нею – **проміжний відділ** і **хвіст**. У шийці міститься одна або дві центріолі, а в проміжному відділі – мітохондрії, які забезпечують енергією роботу хвоста.

У деяких вищих (більшість голонасінних, покритонасінних) і нижчих (червоні водорості) рослин, грибів, деяких груп тварин (аскариди, річкові раки) сперматозоїди джгутиків не мають й інколи бувають химерної форми.

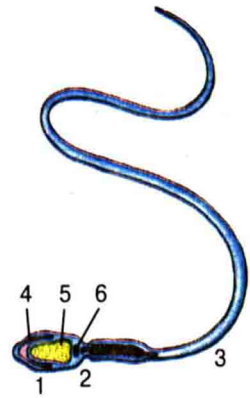
Що таке роздільностатеві та гермафродитні організми? У статевому процесі, як правило, беруть участь дві особини. У них в особливих статевих залозах формуються статеві клітини – чоловічі або жіночі. Тварини, які мають лише один тип статевих залоз, тобто чоловічі (сім'яники) або жіночі (яєчники), й утворюють лише один тип статевих клітин, називають **роздільностатевими**. Якщо чоловічі й жіночі статеві залози закладаються в одному організмі, здатному утворювати як чоловічі, так і жіночі статеві клітини, то таких тварин називають **гермафродитами***.

В одних випадках гермафродити можуть одночасно утворювати як чоловічі, так і жіночі статеві клітини (наприклад, різні види плоских червів). В інших випадках організм спочатку функціонує як особина однієї статі, а через деякий час – іншої (деякі риби, ракоподібні). Як випадкове явище, гермафродитизм спостерігають у роздільностатевих тварин, а також у людини.

Біологічне значення гермафродитизму полягає у підвищенні ймовірності залишити нащадків, зменшенні витрат енергії на пошуки партнера для розмноження. Гермафродитизм дуже важливий для організмів, які ведуть прикріплений спосіб життя, паразитів, а також глибоководних видів (певні види ракоподібних, риб, двостулкових моллюсків тощо).

У більшості гермафродитів є різноманітні механізми, які запобігають самозаплідненню (неодночасне дозрівання чоловічих і жіночих статевих клітин, певні особливості будови статевої системи тощо).

Рослини, у яких органи, що формують чоловічі та жіночі статеві клітини, розташовані на різних особинах, називають **двodomними** (зозулин льон, верба, обліпиха), а на одній особині – **одномними** (наприклад, кукурудза).



Мал. 12.
Будова сперматозоїда:
1 – головка;
2 – шийка;
3 – хвіст;
4 – акросома;
5 – ядро;
6 – центріоля

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що таке статевий процес? У яких формах він відбувається?
2. Яка будова жіночих статевих клітин? 3. Яка будова чоловічих статевих клітин? 4. Яких особин називають роздільностатевими, а яких – гермафродитами? 5. У чому полягає біологічне значення гермафродитизму? 6. Що таке одномні та дводомні рослини?

ПОМІРКУЙТЕ

1. Чому яйцеклітини мають більший запас поживних речовин порівняно зі сперматозоїдами?

*Гермафродит – двостатева істота грецької міфології, син бога Гермеса і богині Афродити.

§3 ГАМЕТОГЕНЕЗ І ЗАПЛІДНЕННЯ

ПРИГАДАЙТЕ

Які типи запліднення відомі у рослин і тварин? Що таке мітоз і мейоз? Яка будова генеративних органів у квіткових рослин?

Процес утворення статевих клітин має назву **гаметогенез** (від грец. *гамете* – дружина або *гаметес* – чоловік та *генезіс*).

Як утворюються статеві клітини? Розглянемо процеси утворення статевих клітин на прикладі ссавців (мал. 13). Яйцеклітини і сперматозоїди, зазвичай, мають гаплоїдний (одинарний) набір хромосом. Вони утворюються в статевих залозах із первинних диплоїдних статевих клітин через низку послідовних стадій: розмноження, росту, дозрівання і формування.

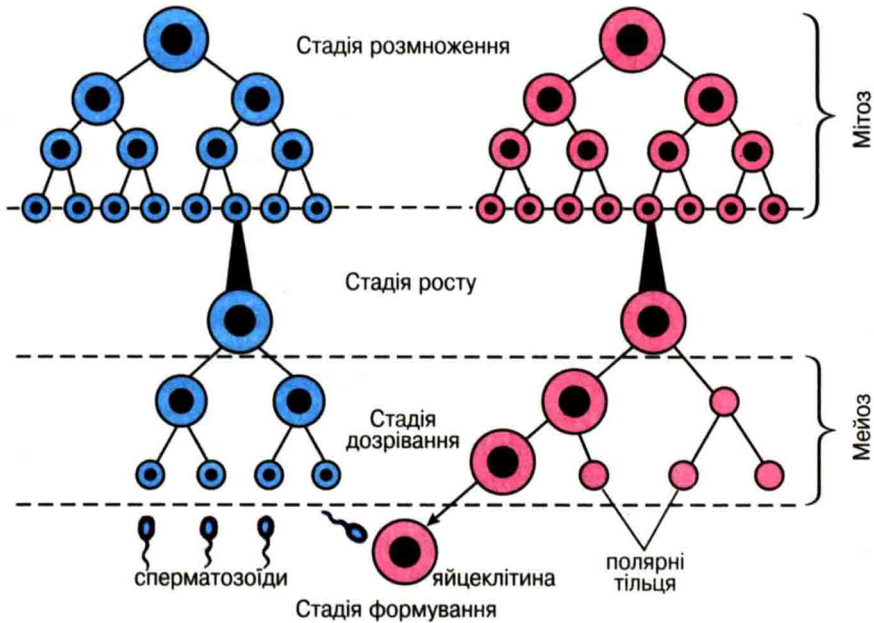
На **стадії розмноження** первинні статеві клітини діляться шляхом послідовних мітозів, унаслідок чого їхня кількість значно зростає. На **стадії росту** клітини, які утворилися, збільшуються до певних розмірів. На **стадії дозрівання** первинні диплоїдні статеві клітини діляться шляхом мейозу і перетворюються на незрілі гаплоїдні гамети. Цей процес має свої особливості при утворенні сперматозоїдів і яйцеклітин.

При дозріванні чоловічих статевих клітин унаслідок двох послідовних мейотичних поділів утворюється чотири однакові гаплоїдні клітини. На **стадії формування** ядро і цитоплазма цих клітин ущільнюються, завдяки чому їхні розміри зменшуються. Лише після дозрівання сперматозоїди набувають здатності до самостійного пересування і запліднення яйцеклітини.

Під час дозрівання жіночих статевих клітин після першого поділу мейозу утворюються дві різні за розмірами гаплоїдні клітини: велика, яка містить запас поживних речовин, необхідних для розвитку зародка, і дрібна (так зване полярне тільце). Після другого мейотичного поділу утворюються чотири гаплоїдні клітини: одна велика яйцеклітина і три дрібні полярні тільця. Полярні тільця в процесі розмноження участі не беруть і через деякий час зникають. На **стадії формування** в яйцеклітині утворюється частина зовнішніх оболонок.

Розбіжності в утворенні сперматозоїдів і яйцеклітин пояснюються тим, що сперматозоїд під час запліднення лише вносить у яйцеклітину спадковий матеріал і тому його маса не має значення для розвитку майбутнього зародка. Яйцеклітина, крім своєї половини спад-



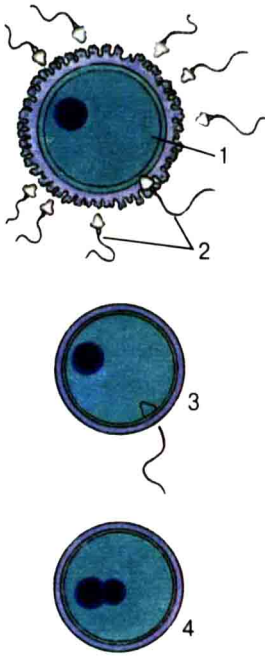


Мал. 13. Схема розвитку сперматозоїдів і яйцеклітини

кового матеріалу, містить також усі органели і запас поживних речовин, які зародок використовує в процесі свого розвитку. Зберігаючи максимальну масу цитоплазми, яйцеклітина має стати гаплоїдною. Це досягається двома послідовними, але нерівномірними мейотичними поділами: дрібні полярні тільця призначені саме для видалення зайвого спадкового матеріалу.

Як відбувається запліднення у різних груп живих істот? У тварин запліднення може бути зовнішнім і внутрішнім. При **зовнішньому заплідненні** жіноча і чоловіча статеві клітини зливаються поза органами статевої системи самки (або гермафродитної особини). Зовнішнє запліднення властиве здебільшого мешканцям водойм (багатощетинковим червам, двостулковим молюскам, річковим ракам, голкошкірим, ланцетникам, більшості кісткових риб і земноводних), а також деяким наземним тваринам (наприклад, дощовим черв'якам).

Внутрішнє запліднення відбувається в органах статевої системи самки (або гермафродитної особини). Воно притаманне більшості наземних тварин (кома-



Мал. 14.
Запліднення:
1 – яйцеклітина;
2 – сперматозоїди;
3 – проникнення
сперматозоїда
в яйцеклітину;
4 – злиття ядер
сперматозоїда
і яйцеклітини



Сергій Гаврилович
Навашин
(1857–1930)

хам, плазунам, птахам, ссавцям), а також багатьом мешканцям водойм (наприклад, хрящовим риbam).

Під час запліднення яйцеклітина активується, в неї проникає сперматозоїд і їхні ядра зливаються (мал. 14). Після проникнення сперматозоїда властивості оболонки яйцеклітини змінюються, і вона стає непроникною для інших сперматозоїдів.

Для процесу запліднення водоростям і вищим споровим рослинам необхідна волога, в якій пересуваються сперматозоїди. У голонасінних і покритонасінних процес запліднення не залежить від вологості середовища. У цих груп рослин заплідненню передують процеси запилення. **Запилення** – це перенесення пилкового зерна, яке містить чоловічі статеві клітини, з пильків тичинок на прийомочку маточки (покритонасінні) або на насінний зачаток (голонасінні). У покритонасінних запилення може відбуватися за допомогою тварин-запилювачів (комахи, дрібні птахи), вітру, води, а у голонасінних – лише вітру.

Запилення може бути *перехресним* (якщо пилокве зерно з однієї квітки потрапляє на прийомочку маточки іншої) або ж спостерігається *самозапилення* (пилкове зерно потрапляє на прийомочку маточки тієї самої квітки).

Розглянемо процес запліднення у рослин на прикладі покритонасінних. Вперше його дослідив 1898 року український вчений С.Г. Навашин. Цей процес дістав назву *подвійного запліднення* (мал. 15).

Після того, як пилокве зерно потрапляє на прийомочку маточки, воно набрякає і починається формування *пилкової трубки*. У пилкову трубку переходять три гаплоїдні клітини – *вегетативна* і два *спермії*. Вегетативна клітина утворює поживне середовище для спермій і з часом зникає. Пилкова трубка проникає в зародковий мішок, який знаходиться всередині насінного зачатка. *Зародковий мішок* містить сім клітин. На обох його полюсах розташовані шість гаплоїдних клітин, одна з яких яйцеклітина, а в центрі – клітина (центральна) з двома гаплоїдними ядрами. З часом ці ядра зливаються, утворюючи *вторинне диплоїдне ядро*.

Потрапивши до зародкового мішка, один зі спермійів зливається з яйцеклітиною. Так утворюється диплоїдна зигота, з якої згодом розвивається зародок. Другий спермій зливається з центральною клітиною, яка внаслідок цього стає триплоїдною (тобто має три гаплоїдні набори хромосом). У подальшому з цієї клітини розвивається тканина – *ендосперм* (від грец. *ендон* –

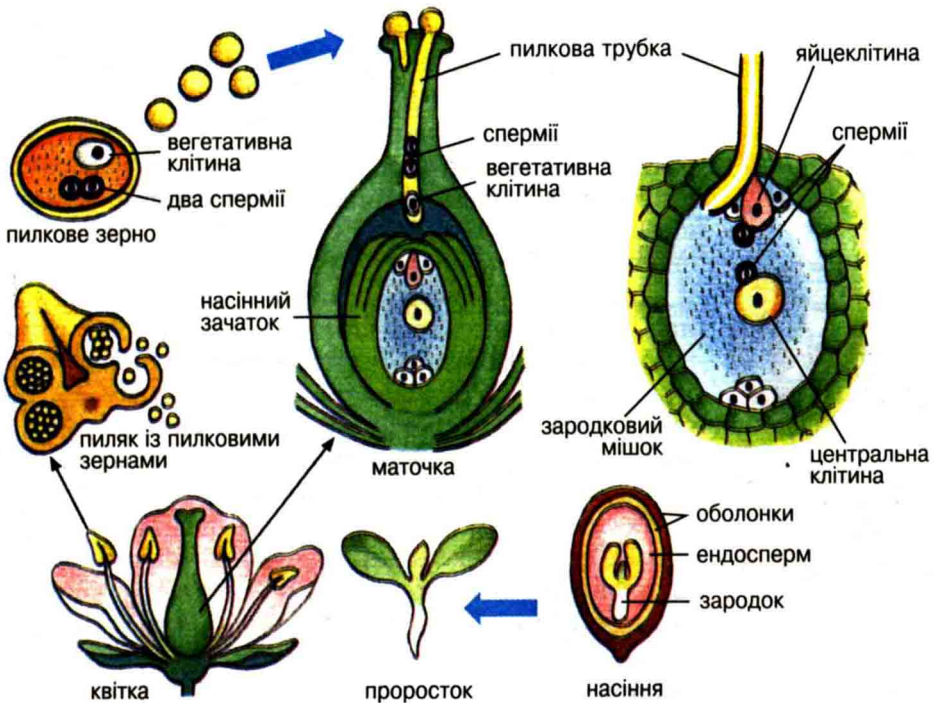
внутрішній і сперма – сім'яна рідина), клітини якої містять поживні речовини, потрібні для розвитку зародка.

Подвійне запліднення у покритонасінних – це фактично два різних процеси, оскільки зародок розвивається лише із заплідненої яйцеклітини. Злиття другого спермія з центральною клітиною назвати заплідненням можна лише умовно, оскільки з утвореної триплоїдної клітини розвивається не новий організм, а ендосперм.

Яке біологічне значення процесу запліднення?

Під час запліднення відновлюється хромосомний набір, притаманний особинам певного виду. У заплідненій яйцеклітині з кожної пари гомологічних хромосом одна – батьківська, інша – материнська. Тому новий організм, який розвивається із зиготи, несе в собі спадковий матеріал обох батьків, що підсилює спадкову мінливість. Цьому сприяє і процес мейозу, під час якого відбувається обмін ділянками між гомологічними хромосомами.

Значення процесу подвійного запліднення у покритонасінних рослин полягає в утворенні триплоїдної



Мал. 15. Подвійне запліднення у квіткових рослин

клітини, з якої згодом розвивається ендосперм. Збільшення вмісту ДНК в її ядрі зумовлює підсилення процесів біосинтезу білків, тобто збільшення запасів поживних речовин, потрібних для розвитку зародка. Завдяки цьому у покритонасінних зародок розвивається значно швидше, ніж у голонасінних, ендосперм в яких гаплоїдний.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Чим відрізняються процеси утворення жіночих і чоловічих статевих клітин у ссавців? 2. Що таке запліднення? Яке його біологічне значення? 3. Які форми запліднення спостерігаються у тварин? 4. Які особливості процесу запліднення у різних груп рослин? 5. Яке біологічне значення процесу подвійного запліднення у покритонасінних рослин?

ПОМІРКУЙТЕ

Чим можна пояснити розбіжності в процесах утворення чоловічих і жіночих статевих клітин?

Чому запліднення у водоростей і вищих спорових рослин можливе лише у вологому середовищі?

§4 ЕТАПИ ІНДИВІДУАЛЬНОГО РОЗВИТКУ ОРГАНІЗМІВ

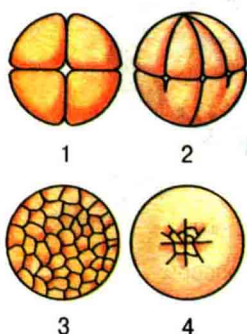
ПРИГАДАЙТЕ

Що таке індивідуальний розвиток? Які етапи індивідуального розвитку відомі у тварин і рослин? Що таке зародковий і післязародковий розвиток? З яких фаз складається клітинний цикл?

Індивідуальний розвиток, або онтогенез (від грец. *онтос* – те, що існує, і *генезіс*), – це розвиток особини від її народження до завершення існування (смерті або нового поділу). У різних груп організмів онтогенез має свої особливості, які, зокрема, залежать від способу розмноження. У одноклітинних організмів онтогенез збігається з клітинним циклом.

Тривалість онтогенезу може бути різною. Наприклад, у мексиканського кипариса – до 10 000, у драцени – до 6 000 років. Є «довгожителі» й серед тварин. Деякі види черепах живуть до 150, білуга – до 100 років. Серед безхребетних тварин значна тривалість життя спостерігається у деяких видів молосків, членистоногих (наприклад, у річкового рака – до 20 років).

Які періоди виділяють в онтогенезі? В онтогенезі виділяють зародковий (ембріональний) і післязародковий (постембріональний) періоди. **Зародковий період** індивідуального розвитку – це час, коли новий організм (зародок, або ембріон) розвивається всередині материнського або всередині яйця, насінини тощо. Він завершується народженням (виходом з оболонки яйця, проростанням). **Післязарод-**



Мал. 16.
Типи дробіння
яйцеклітини:
повне (1, 2, 3)
та неповне (4)

ковий період триває від моменту народження і до моменту набуття організмом здатності до розмноження.

Організми деяких видів після розмноження гинуть (комахи-одноденки, лососеві риби – кета, горбуша, однорічні злаки тощо), в інших (більшість хребетних тварин, річковий рак, деякі комахи, павукоподібні, молюски, багаторічні рослини тощо) здатність до розмноження зберігається певний час. Після її втрати організми гинуть не відразу, а через деякий час. Цей період називають **періодом старіння**, коли знижується рівень обміну речовин, в організмі відбуваються необоротні зміни, які, врешті-решт, призводять до смерті.

Які етапи виділяють у процесі зародкового розвитку тварин? Зародковий розвиток тваринного організму починається з дробіння зиготи (мал. 16).

Дробіння – це ряд послідовних мітотичних поділів зиготи або партеногенетичної яйцеклітини. При цьому утворені клітини (бластомери) в інтерфазі не ростуть і тому їхні розміри після кожного поділу зменшуються.

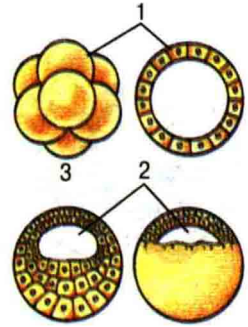
На характер дробіння впливають кількість та розташування поживних речовин (жовтка) у яйцеклітині. Якщо вона має невелику кількість поживних речовин, розподілених більш-менш рівномірно (кишковопорожнинні, ланцетник, плацентарні ссавці тощо), то відбувається **повне дробіння**, за якого зигота ділиться повністю.

Повне дробіння може бути рівномірним або нерівномірним. За **рівномірного дробіння** утворені клітини (бластомери) мають приблизно однакові розміри (морські їжаки, ланцетники, плацентарні ссавці), а за **нерівномірного** – після кожного поділу виникають великі та малі бластомери.

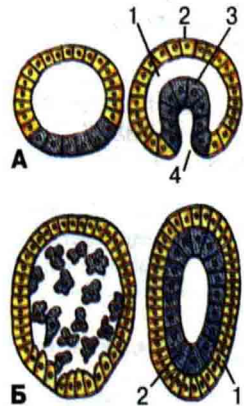
Якщо жовтка в яйцеклітині багато і він займає більшу її частину, то спостерігається **неповне дробіння**. При цьому ділиться не вся зигота, а лише певна її частина. Так, у птахів і плазунів яйцеклітина з ядром сконцентрована на одному з полюсів яйцеклітини у вигляді **зародкового диска**, який і дробиться (мал. 16; 4).

Процес дробіння завершується утворенням **бластули** (від грец. *бластос* – зародок) – порожнистого утвору різної форми, стінки якого утворені одним шаром бластомерів (мал. 17). У багатьох тварин (деякі кишковопорожнинні, плоскі черви, членистоногі, більшість ссавців) унаслідок дробіння утворюється **морула** (від лат. *морум* – ягода шовковиці). Вона відповідає стадії бластули, однак не має порожнини і становить собою скупчення бластомерів, більш-менш щільно притиснутих один до одного (мал. 17).

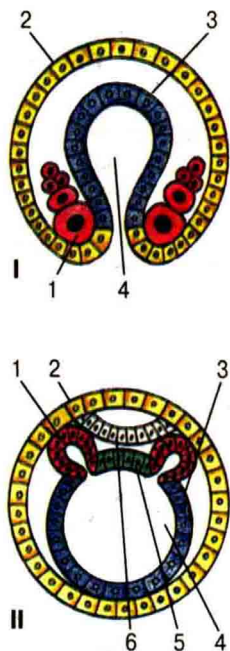
Після утворення бластули починається процес утворення і формування **гаструли** (від грец. *гастер* –



Мал. 17.
Типи бластул:
1 – бластомери;
2 – порожнина
бластули;
3 – морула



Мал. 18.
Типи гастрულляції
А. Вгинання:
1 – порожнина
бластули;
2 – ектодерма;
3 – ентодерма;
4 – первинний рот
Б. Переміщення:
1 – ектодерма;
2 – ентодерма



Мал. 19.
Типи утворення
мезодерми (I, II):
1 – мезодерма;
2 – ектодерма;
3 – ентодерма;
4 – порожнина
первинної кишки;
5 – зачаток хорди;
6 – нервова
пластина

шлунок). Найчастіше цей процес відбувається вгинанням частини бластомерів усередину бластули (мал. 18, А). При цьому утворюються два шари клітин: зовнішній – **ектодерма** (від грец. *ектос* – зовні та *дерма* – шкіра) та внутрішній – **ентодерма** (від грец. *ентос* – всередині та *дерма*). Ці шари тіла зародка багатоклітинних тварин дістали назву **зародкових листків**.

У інших тварин (наприклад, деяких кишковопорожнинних) внутрішній зародковий листок (ентодерма) утворюється завдяки переміщенню частини бластомерів у порожнину бластули (мал. 18, Б).

При подальшому розвитку із зародкових листків формуються всі тканини й органи дорослої особини. На місці вгинання утворюється **первинний рот**, який веде в замкнену порожнину **первинної кишки**. Між ектодермою та ентодермою зберігаються залишки порожнини бластули. На етапі гастрული завершується зародковий розвиток деяких безхребетних тварин (наприклад, кишковопорожнинних): тіло дорослих особин складається з двох шарів клітин; зберігається первинний рот та порожнина первинної кишки.

У більшості ж багатоклітинних тварин після утворення ектодерми та ентодерми настає етап формування третього (середнього) зародкового листка – **мезодерми** (від грец. *мезос* – середній та *дерма*). Мезодерма, розташована між зовнішнім і внутрішнім зародковими листками, закладається по-різному. У більшості безхребетних тварин дві чи більше клітин зародка переміщуються у простір між екто- та ентодермою та розташовуються з боків первинного рта. Внаслідок ряду послідовних поділів ці клітини утворюють мезодерму (мал. 19, I). У інших тварин (голкошкірі, хордові) мезодерма утворюється випинанням у порожнину бластули бічних виростів стінки первинної кишки. Вони відокремлюються й утворюють замкнені мішки, з яких згодом формується мезодерма (мал. 19, II).

Слід зазначити, що первинний рот, який виникає на стадії гастрული, у дорослих особин зберігається не завжди. У голкошкірих, хордових тварин на його місці виникає анальний отвір, а на протилежному кінці тіла утворюється заглибина, що сполучається з кишечником, на місці якої з'являється так званий **вторинний рот**.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що таке онтогенез? 2. Що таке зародковий та післязародковий періоди розвитку? 3. Що таке дробіння? Як воно відбувається? 4. Що таке бластула? Яка її будова? 5. Чим морула

відрізняється від бластули? 6. Що таке гастрולה? Яка її будова? 7. Що таке мезодерма? Якими способами вона може утворюватись?

ПОМІРКУЙТЕ

Чим дробіння зиготи відрізняється від типового клітинного поділу?

§5 ФОРМУВАННЯ ТКАНИН І ОРГАНІВ ЗАРОДКА

ПРИГАДАЙТЕ

Що таке тканини, органи, зародкові листки?

Як ви вже дізналися, початково подібні між собою клітини бластули згодом дають початок різним зародковим листкам. Це відбувається завдяки диференціації клітин.

Що таке диференціація клітин? Диференціація (від лат. *диференція* – розбіжність) – це виникнення під час онтогенезу відмін у будові й функціях клітин, тканин та органів, що походять з однієї зиготи. Сукупність процесів, які забезпечують в онтогенезі багатоклітинних організмів формування, існування та відтворення різних тканин, має назву **гістогенез** (від грец. *хістос* – тканина та *генезіс*). Процеси утворення зачатків органів та їхнє диференціювання під час онтогенезу називають **органогенезом** (від грец. *органон* – орган та *генезіс*).

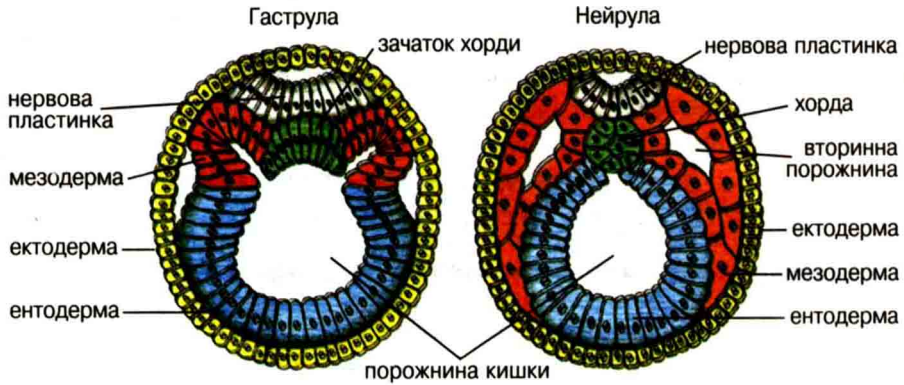
Ми вже згадували, що у рослин усі типи тканин походять із твірної тканини. У тварин процеси гістогенезу складніші: тканини різних типів розвиваються з похідних різних зародкових листків (екто-, енто- та мезодерми). Важливу роль у цих процесах відіграють міжклітинні взаємодії, біологічно активні речовини тощо.

Клітини, що беруть участь у гістогенезі, бувають стовбуровими, напівстовбуровими (клітини-попередники) та дозрілими (диференційованими).

Стовбурові клітини здатні до диференціації і дають початок новим клітинам при формуванні тканин або в процесі їхнього оновлення (*регенерації*). Наприклад, у ссавців із стовбурових клітин кровотворних органів утворюються еритроцити, лейкоцити та клітини, що дають початок тромбоцитам. Стовбурові клітини здатні до *самопідтримання*: після поділу материнської лише одна з двох дочірніх клітин диференціюється, а друга залишається стовбуровою. Напівстовбурові клітини (клітини-попередники) диференційовані, як і дозрілі, але, на відміну від останніх, зберігають здатність до поділу.

Одночасно з гістогенезом відбуваються й процеси органогенезу, бо в утворенні певного органа беруть участь різні типи клітинних елементів і тканин.



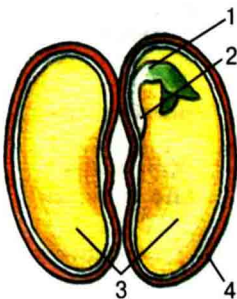


Мал. 20. Гістогенез і органогенез (ланцетник)

Як відбувається органогенез? Процеси формування тканин і органів розглянемо на прикладі хордових тварин (мал. 20). У органогенезі цих тварин виділяють фази утворення комплексу осевих органів (нервової трубки, хорди, кишечника), формування інших органів та їхніх систем. Під час останньої фази різні ділянки організму набувають особливостей будови, притаманних дорослим особинам певного виду.

Нервова трубка починає формуватися після початку утворення мезодерми. Зародок на цій фазі розвитку має назву **нейрули** (від. грец. *нейрон* – нерв) (мал. 20).

Спочатку потовщується ділянка ектодерми на спинному боці зародка, яка перетворюється на **нервову пластинку**. Згодом краї нервової пластинки підіймаються й утворюють **нервові валики**, а між ними виникає поздовжня борозна – зачаток майбутньої порожнини центральної нервової системи. Валики з'єднуються між собою на спинному боці, й нервова пластинка перетворюється на нервову трубку, яка відокремлюється від іншої частини ектодерми. Ектодерма зростається над нервовою трубкою і згодом дає початок покривному епітелію. Розширений передній кінець нервової трубки у хребетних тварин згодом утворює п'ять **первинних мозкових пухирців**, які відповідають певним відділам головного мозку (крім представників підтипу Безчерепні, до якого належать ланцетники; у них є лише незначне потовщення переднього кінця нервової трубки). Від відділу, що відповідає майбутньому проміжному мозку, в обидва боки випинаються очні пухирі, з яких розвиваються очі.



Мал. 21.
Будова насінини квасолі:
1 – стебло;
2 – корінь;
3 – сім'ядолі;
4 – насінна шкірка

На цій фазі зародкового розвитку процеси органогенезу відбуваються не лише в ектодермі, а й в інших зародкових листках. Зародок поступово набуває плану будови дорослого організму: під нервовою трубкою формується хорда, під нею – кишечник. **Хорда** (від грец. *χορδή* – струна) – це пружний тяж, який виникає у всіх представників типу Хордові з випинання спинної частини первинної кишки.

Лише у деяких хордових (ланцетники, осетроподібні, дводишні риби тощо) хорда зберігається протягом усього життя. У більшості хордових вона є лише у зародків, а у дорослих її замінює хрящовий або кістковий хребет.

З ектодерми, крім нервової тканини, формуються елементи органів чуттів, зовнішній шар покривів (епідерміс шкіри) та шкірні залози, передня та задня кишки, зовнішні зябра земноводних тощо.

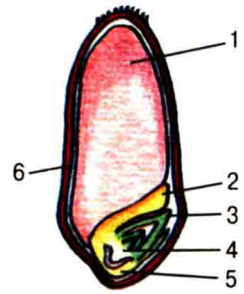
Ентодерма дає початок органам травної системи та травним залозам (печінці, підшлунковій залозі), хорді, плавальному міхуру, внутрішнім зябрам, легеням, частинам деяких залоз внутрішньої секреції (гіпофіза, щитоподібної залози тощо).

З мезодерми формуються зачатки скелета, мускулатури, кровоносної системи, статевих залоз та проток видільних органів, сполучнотканинні шари шкіри (дерма), плевра, вистилка порожнини тіла, перикард тощо.

У вищих рослин зародок розвивається інакше, ніж у тварин і всі його тканини та органи формуються з **твірної тканини**. Зародок у покритонасінних рослин складається із зародкових кореня та пагона, що несе перші листочки зародка (*сім'ядолі*). Проростаючи, ці структури дають початок відповідним органам дорослої рослини. А на верхівці зародкового пагона чи кореня розташований конус наростання (брунька), утворений клітинами твірної тканини та їхніми похідними. Вони забезпечують ріст цих органів. У голонасінних і покритонасінних зародок є складовою частиною насінини, яка містить запас поживних речовин (мал. 21, 22). Насіння формується після запліднення з насінного зачатка.

Які умови необхідні для нормального розвитку зародка тварин? Розвиток багатоклітинного організму тварин об'єднує такі складні, узгоджені між собою, процеси, як поділ клітин, їхня міграція та взаємодія.

За умови нормального розвитку формування окремих частин і організму в цілому узгоджене за місцем



Мал. 22.

Будова насінини пшениці:

1 – ендосперм;

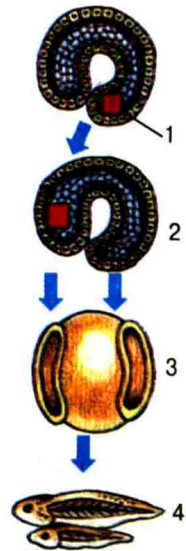
2 – сім'ядоля;

3 – брунька;

4 – стебло;

5 – корінь;

6 – оплсдень, що зрісся з насінною шкіркою



Мал. 23.

Взаємовплив частин зародка, що розвивається:

1 – ділянка, що пересаджується;

2 – стадія гастрুলи;

3 – стадія нейрули;

4 – розвиток додаткового зародка

та часом. Це пояснюється тим, що з певних бластомерів у майбутньому розвиваються певні структури організму. Крім того, зачатки одних органів, як правило, розвиваються під впливом взаємодій із зачатками інших, що заклалися раніше. Отже, розвиток зародка – це своєрідний ланцюг взаємодій між його частинами.

Явище взаємодії частин зародка, що розвивається, було підтверджено експериментально (*мал. 23*): ділянку гастрული земноводних, розташовану над ділянкою первинного рота (з якої в майбутньому мала утворитися спинна частина первинної кишки), пересадили на черевний бік іншого зародка, що перебував на тій самій стадії розвитку (з цієї ділянки мав розвиватись епітелій покривів). Згодом, під впливом пересадженої ділянки, на черевному боці зародка-хазяїна утворився додатковий зародок, який сполучався з ним своєю черевною частиною.

Подібне можливе лише на ранніх етапах утворення гастрული, доки не розпочалась диференціація клітин ділянок, які пересаджують.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. У чому полягає значення диференціації клітин? 2. Що таке гістогенез та органогенез? Який взаємозв'язок між цими процесами? 3. Чим відрізняються процеси гістогенезу у рослин і тварин? 4. Які частини зародка утворюються із екто-, енто- та мезодерми? 5. У чому полягає явище взаємодії частин зародка, що розвивається?

ПОМІРКУЙТЕ

Чим відрізняється зародковий розвиток вищих рослин і тварин?

§6 ПІСЛЯЗАРОДКОВИЙ РОЗВИТОК ТВАРИН. РІСТ І РЕГЕНЕРАЦІЯ ОРГАНІЗМІВ

ПРИГАДАЙТЕ

Які існують типи післязародкового розвитку тварин? Як відбувається післязародковий розвиток покритонасінних рослин? Що таке регенерація? Що таке гормони, нейрогормони та фітогормони?

Післязародковий (постембріональний) розвиток – це період, який триває від народження або виходу із оболонки, що вкривають зародок, до настання здатності до розмноження. У цей період відбуваються ріст організму і диференціювання деяких органів (наприклад, статевих залоз).

Яким може бути післязародковий розвиток тварин? Післязародковий розвиток тварин може бути

прямим або непрямим. За **прямого розвитку** щойно народжена тварина загалом нагадує дорослу. Прямий розвиток можливий завдяки ембріонації. **Ембріонація** – явище, коли зародковий період подовжується за рахунок живлення зародка поживними речовинами материнського організму (плацентарні ссавці, деякі хрящові риби) або яйця (плазуни, птахи) (мал. 24).

Біологічне значення ембріонації розвитку полягає в тому, що народжується або вилуплюється з яйцевих оболонок тварина на вищому рівні розвитку. Це зменшує вразливість організму при дії зовнішніх чинників. У плацентарних ссавців, деяких сумчастих, акул, скорпіонів одна із зародкових оболонок зростається зі стінками розширеної частини яйцепроводів (матки). Через стінки цього органа до зародка надходять поживні речовини та кисень і виводяться продукти обміну речовин та вуглекислий газ. Процес появи на світ такого зародка називають **справжнім живонародженням**.

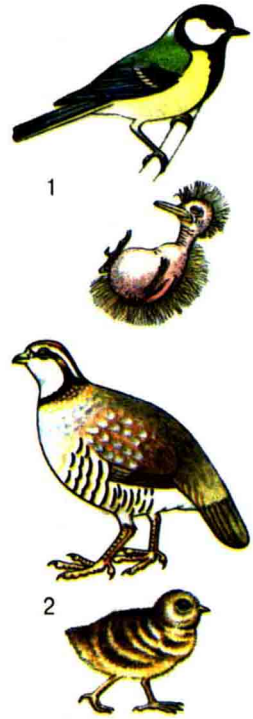
Якщо зародок розвивається за рахунок запасних поживних речовин яйця всередині материнського організму і звільняється від яйцевих оболонок ще в органах статеві системи, то таке явище називають **яйцезивонародженням** (деякі ящірки, змії, акваріумні риби – гупші та мечоносці, попелиці тощо).

Коли зародок розвивається в яйці поза материнським організмом і молодий організм виходить із нього безпосередньо у зовнішнє середовище, то таке явище дістало назву **яйценонародження** (більшість плазунів, птахи, членистоногі, кишковопорожнинні тощо).

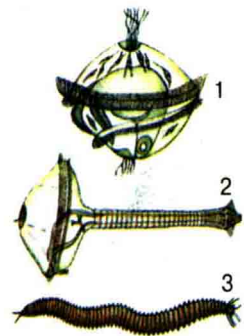
Прямий розвиток характерний також для деяких кишковопорожнинних (гідри), малощетинкових червів, деяких ракоподібних (дафнії, річковий рак), павуків, деяких молюсків (прісноводні та наземні червононогі, головоногі), хрящових риб, плазунів, птахів, ссавців.

Непрямий розвиток супроводжується значними змінами у будові організму, завдяки яким личинка перетворюється на дорослу особину. **Личинка** – фаза післязародкового розвитку багатьох безхребетних (більшість кишковопорожнинних, плоских, круглих і кільчастих червів, молюсків, комахи, голкошкірі тощо) і деяких хребетних (ланцетники, кісткові риби, земноводні тощо) тварин, у яких запаси поживних речовин в яйці недостатні для завершення процесів формування органів та їхніх систем, притаманних дорослій особині.

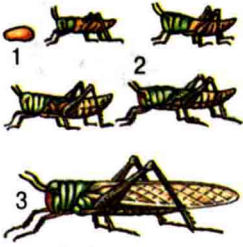
Непрямий розвиток відбувається в кілька послідовних етапів (фаз), на кожному з яких тварина харак-



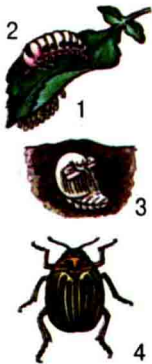
Мал. 24.
Прямий розвиток птахів:
1 – синиці;
2 – перепела



Мал. 25.
Непрямий розвиток (багатощетинковий черв'як nereis):
1 – личинка;
2 – личинка, що розвивається;
3 – дорослий черв'як



Мал. 26.
Непрямий розвиток
комаха з неповним
перетворенням
(сарана):
1 – яйце;
2 – личинки різних
стадій;
3 – доросла комаха



Мал. 27.
Непрямий розвиток
комаха з повним
перетворенням
(колорадський
жук):
1 – яйця;
2 – личинка;
3 – лялечка;
4 – доросла
комаха

теризується певними особливостями будови та життєвих функцій. Наприклад, у процесі розвитку комаха з *неповним перетворенням* виділяють фази яйця, личинки та дорослої комахи (клопи, бабки, таргани, прямокрилі, воші) (мал. 26), а при розвитку з *повним перетворенням* – яйця, личинки, лялечки та дорослої комахи (метелики, жуки, перетинчастокрилі, блохи тощо) (мал. 27). При цьому особливе значення має фаза *лялечки*, на якій відбувається докорінна перебудова організму: за участю лізосом перетравлюється більшість внутрішніх органів личинки (травна, м'язова, видільна системи тощо), а з особливих зародкових клітин формуються тканини та органи дорослої комахи.

Непрямий тип розвитку забезпечує кілька важливих біологічних функцій, які сприяють існуванню виду.

Живильна функція. На певній фазі розвитку тварина отримує найбільше поживних речовин, потрібних для завершення розвитку. У комах цю функцію здійснює личинка (так, гусінь метеликів за час свого розвитку може збільшувати масу тіла в 10 000 разів і більше). Дорослі комахи, як вам відомо, не ростуть і живляться тільки для підтримання обміну речовин чи розвитку статевих продуктів, а деякі не живляться взагалі, використовуючи запаси поживних речовин, накопичені личинкою (наприклад, одноденки, шовковичний шовкопряд, оводи).

Раціональне використання ресурсів. Різні фази розвитку часто розділені просторово, як за способом, так і об'єктами живлення. Так удається уникнути надмірного зростання густоти популяції, що могло б призвести до виснаження ресурсів, необхідних для існування виду. Це явище спостерігають у комах, які розвиваються з повним перетворенням, прохідних риб, паразитичних організмів, цикл розвитку яких пов'язаний зі зміною хазяїв, земноводних тощо.

Функція розселення. Личинки багатьох тварин, які ведуть малорухомий чи прикріплений спосіб життя (губки, коралові поліпи, двостулкові молюски, ланцетники, вусоніг ракоподібні тощо), здатні активно чи пасивно (за допомогою течій, вітру, інших організмів) розселюватись, забезпечуючи поширення виду.

Забезпечення зараження хазяїв. Личинки паразитичних видів потрапляють різними шляхами в організм хазяїна. Так, з їжею потрапляють в організм людини личинки котячого сисуна, цїп'яків, стьожака широкого, трихіNELI; з водою – печінкового сисуна;

через шкіру – анкілостоми тощо. В організмі хазяїна вони мігрують до певних тканин чи органів, де завершується їхній розвиток.

Ми вже згадували, що всім організмам притаманний ріст і розвиток. Багато організмів здатні до регенерації.

Які особливості росту і регенерації організмів?

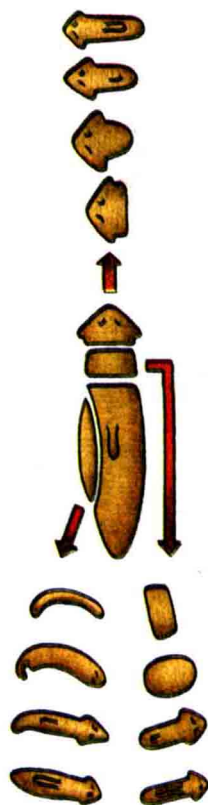
Ріст організмів – це поступове збільшення їхньої маси і розмірів завдяки переважанню процесів пластичного обміну над енергетичним. Ріст організму буває обмеженим і необмеженим. *Обмежений ріст* спостерігають у тих випадках, коли особина, досягаючи певних розмірів і, як правило, при набутті здатності до розмноження, припиняє його (більшість членистоногих, круглі черви, птахи, ссавці тощо). За *необмеженого росту* збільшення розмірів і маси організмів триває до їхньої смерті (більшість вищих рослин, багатоклітинних водоростей, грибів, стьожкових і кільчастих червів, риб, плазунів та ін.).

Залежно від будови покривів тіла, особливостей індивідуального розвитку та умов довкілля, ріст буває безперервним або періодичним. У разі *безперервного росту* організм поступово збільшується доти, доки не сягає певних розмірів або не настає його смерть. *Періодичний ріст* спостерігають у тих випадках, коли періоди збільшення розмірів чергуються з періодами припинення росту. Наприклад, тіло круглих червів і членистоногих росте під час линяння, коли скидаються старі покриви, а нові ще не затверділи. Ріст припиняється також у тих тварин, які впадають у сплячку під дією несприятливих чинників довкілля.

У рослин і багатьох тварин ріст можна призупинити штучно, діючи на них хімічними сполуками, які перешкоджають поділу клітин або гальмують обмін речовин.

Тип росту особин кожного виду визначається спадково і залежить від регуляційних механізмів організму, дії чинників навколишнього середовища тощо. У тварин ріст регулюють насамперед гормони та нейrogормони, у рослин – фітогормони.

Важливе значення для реалізації індивідуального розвитку має **регенерація** (від лат. *regeneratio* – відновлення) (мал. 28, 29). Це процеси відновлення організмом втрачених або ушкоджених частин, а також відтворення цілісного організму з певної його частини. Завдяки процесам регенерації постійно відновлюються клітини і тканини, термін функціонування яких вичерпано (залозисті клітини кишк-



Мал. 28.
Регенерація
цілісних
організмів
у планарії
з різних
фрагментів тіла
однієї особини



Мал. 29.
Регенерація
нової морської
зірки
з відрізаного
променя

вого епітелію, клітини крові тощо). Процеси регенерації також лежать в основі вегетативного розмноження.

У різних груп тварин різна здатність до регенерації. Наприклад, відомі випадки, коли цілісний організм губки відновлювався з розтертої клітинної маси. У гідри організм може відновитися зі своєї $\frac{1}{200}$, у війчастих черв'яків – з $\frac{1}{100}$ його частини. Добре розвинена регенерація у багатощетинкових та малошетинкових черв'яків, деяких ракоподібних (наприклад, краби), голкошкірих.

Серед хребетних регенерацію цілісних органів (кінцівок, хвоста, очей, деяких внутрішніх органів) спостерігають у хвостатих земноводних. У ящірок ці процеси виражені гірше (відновлення відкинutoї частини хвоста).

З підвищенням рівня організації організмів здатність до регенерації зменшується. Так, у птахів і ссавців (зокрема й людини) зберігається тільки здатність до загоєння ран, зростання кісток, поновлення клітин і тканин, що мають обмежений термін життя.

Добре розвинена здатність до регенерації у рослин. Вони відновлюють ушкоджені тканини і органи, а також цілісний організм з певної його частини. У багатьох рослин нова особина може розвиватись із живців (кореневих, стеблових чи листкових) або видозмінених пагонів.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що таке післязародковий розвиток? 2. У чому полягає відмінність прямого і непрямого типу розвитку тварин? 3. Що таке ембріонізація розвитку? Яке її біологічне значення? 4. Що таке яйценоародження, яйцеживоноародження та живонородження? Назвіть приклади тварин, у яких вони спостерігаються. 5. Що таке личинка? Які функції, необхідні для існування та розповсюдження виду, виконують личинкові фази розвитку? 6. Що таке ріст? Які види росту вам відомі? 7. Що таке регенерація? Які види регенерації вам відомі?

ПОМІРКУЙТЕ

У чому полягає біологічне значення прямого і непрямого розвитку тварин?
У чому полягає біологічне значення регенерації?

§7 ПОНЯТТЯ ПРО ЖИТТЄВИЙ ЦИКЛ ОРГАНІЗМІВ

ПРИГАДАЙТЕ

Що таке життєвий цикл? Що таке мінливість і партеногенез? З курсу біології 6-го і 7-го класів – життєві цикли тварин і рослин.

Усі живі організми мають певний життєвий цикл, який повинен забезпечувати безперервність існування виду.

Що таке життєвий цикл? Життєвий цикл – це період між однаковими фазами розвитку двох або більшої кількості послідовних поколінь. У багатоклітинних організмів, як ви знаєте, індивідуальний розвиток завершується природною смертю. Безперервність життєвого циклу організмів забезпечують гамети (статеві клітини), які передають спадкову інформацію організмам дочірнього покоління.

Тривалість життєвого циклу у різних організмів може бути різною. Наприклад, у бактерій або дріжджів проміжок між двома поділами клітини часто не перевищує 30 хвилин, тоді як у багатьох вищих рослин і хребетних тварин він триває багато років. Так, сосна звичайна починає розмножуватись лише на 30–40-му, риба білуга – на 12–18-му роках життя. Тривалі життєві цикли спостерігають і в деяких безхребетних тварин. Наприклад, личинки одного з видів південноамериканських цикад розвиваються протягом 17 років.

Тривалість життєвого циклу залежить від кількості поколінь, які послідовно змінюють одне одного протягом одного року, або кількості років, протягом яких розвивається одне покоління.

Розрізняють прості та складні життєві цикли.

Що таке прості та складні життєві цикли? За простого життєвого циклу всі покоління не відрізняються одне від одного. Прості життєві цикли характерні для різних тварин: гідри, молочно-білої планарії, дощового черв'яка, річкового рака, павука-хрестовика, плазунів, птахів, ссавців.

Складні життєві цикли супроводжуються закономірним чергуванням різних поколінь або складними перетвореннями організму під час розвитку. Так, у деяких водоростей (бурих, червоних) чергується статеве покоління, переважно гаплоїдне, з нестатевим, переважно диплоїдним. Серед вищих рослин лише у мохоподібних переважає статеве покоління, тимчасом як у інших (папоротеподібні, хвощеподібні, плауноподібні, голонасінні, покритонасінні) – нестатеве (мал. 30).

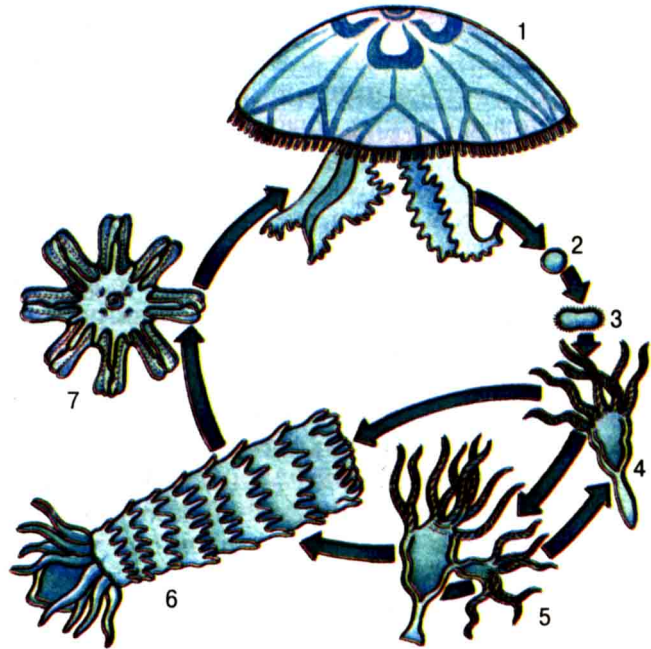
Складні життєві цикли, які супроводжуються зміною різних поколінь спостерігають у різних групах тварин. Так, у життєвому циклі багатьох найпростіших (форамініфери, споровики) і кишковопорожнинних відбувається закономірне чергування поколінь, які розмножуються статевим і нестатевим способами.

Пригадайте життєвий цикл медузи аурелії (мал. 31). Нестатеве покоління цієї тварини – поліпи – роз-



Мал. 30.
Життєвий цикл папороті:
1 – заросток (статеве покоління);
2 – нестатеве покоління;
3 – спори

Мал. 31.
Життєвий цикл
аурелії:
1 – статевозріла
медуза;
2 – яйце;
3 – личинка;
4 – поліп;
5 – брунькування
поліпа;
6 – утворення
медуз на поліпі;
7 – молода медуза



множується брунькуванням, утворюючи нові поліпи. За допомогою поперечного поділу поліпи дають початок особинам статевого покоління – медузам. Чоловічі й жіночі особини медуз розмножуються статевим способом. Із заплідненої яйцеклітини розвивається личинка, яка деякий час плаває за допомогою війок, а згодом осідає на дно і перетворюється на поліп.

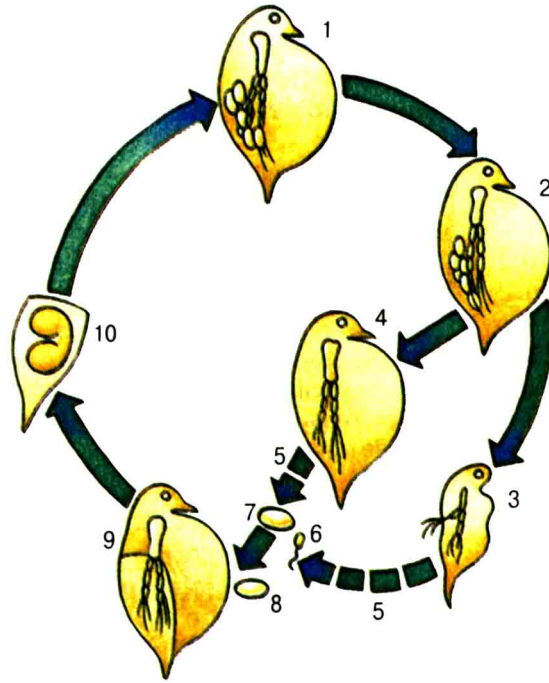
У інших тварин (наприклад, представників плоских червів – сисунів, у деяких членистоногих – попелиць, дафній) у життєвому циклі чергуються покоління, які розмножуються статевим способом і партеногенетично (мал. 32).

Наприклад, самки дрібних рачків дафній тривалий час розмножуються партеногенетично, відкладаючи незапліднені яйця. З них виходить наступне покоління самок, які знову відкладають незапліднені яйця. Але за певних змін умов довкілля (зниження температури, нестача їжі, підвищення солоності води тощо) з незапліднених яєць виходять не тільки самки, а й самці. У самок формуються яйця, розвиток яких можливий лише після запліднення. Ці яйця містять значні запаси поживних речовин (жовток), після запліднення вкриваються щільною оболонкою і здатні переживати періоди несприятливих умов. З настан-

Мал. 32.

**Життєвий цикл
рачків дафній:**

- 1 – самка;
- 2 – покоління
самок, які
розмножуються
партеногенетично;
- 3 – самець;
- 4 – самка;
- 5 – мейоз;
- 6 – сперматозоїд;
- 7 – яйцеклітина;
- 8 – зигота;
- 9 – запліднена
самка;
- 10 – яйця,
що зимують



ням сприятливих умов із них виходить нове покоління самок, які розмножуються партеногенетично. Подібний тип життєвого циклу спостерігають і у комах – попелиць.

Чергування поколінь, які розмножуються статевим способом і партеногенетично, має важливе біологічне значення для тих організмів, які мешкають у мінливих умовах довкілля і не можуть пережити несприятливі періоди в активному стані. Статеве розмноження забезпечує безперервність існування виду, а партеногенез дає змогу повною мірою використовувати сприятливі періоди для швидкого зростання чисельності виду.

У життєвому циклі інших тварин чергуються роздільностатеве і гермафродитне покоління.

Наприклад, у одного з видів круглого черв'яка – рабдитиса – особини гермафродитного покоління паразитують у легенях жаб. Яйця, які відкладають ці особини, виводяться з організму хазяїна назовні. З них виходять личинки, з яких розвиваються особини роздільностатєвого покоління. Вони мешкають у ґрунті й удвічі менші за розмірами, ніж гермафродитні. У свою чергу личинки, які виходять з яєць, відкладених особинами роздільностатєвого покоління, для свого подальшого розвитку повинні потрапити в організм жаби. Там з них розвиваються особини гермафродитного покоління.



Чергування поколінь, які розмножуються різними способами (статевим і нестатевим, статевим і партеногенетично), підсилює мінливість, яка забезпечує здатність виду мешкати в різних умовах довкілля і швидко реагувати на їхні зміни.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що таке життєвий цикл? 2. Яка можлива тривалість життєвих циклів багатоклітинних організмів? 3. Які життєві цикли рослин і тварин називають простими, а які складними? 4. У яких групах рослин спостерігають складні життєві цикли? 5. Які варіанти чергування поколінь спостерігають у ході складних життєвих циклів тварин?

ПОМІРКУЙТЕ

У чому полягає біологічне значення явища зміни поколінь протягом складного життєвого циклу? У квіткових рослин, як і в інших вищих рослин, статеве і нестатеве покоління закономірно змінюють одне одного. Чим представлені ці покоління?

ПРО ЩО МИ ДІЗНАЛИСЯ З ЦЬОГО РОЗДІЛУ

Однією з універсальних властивостей живих організмів є здатність до розмноження, завдяки якій підтримується безперервність життя на нашій планеті. Існують різні форми розмноження організмів. Нестатеве розмноження здійснюється за допомогою окремих нестатевих клітин, вегетативне – відокремленням від материнського організму багатоклітинних частин. При партеногенезі новий організм розвивається з незаплідненої яйцеклітини. Особливою формою розмноження є поліембріонія, за якої з однієї заплідненої яйцеклітини розвивається кілька зародків.

За статевого розмноження дочірній організм розвивається із зиготи, що утворюється внаслідок злиття яйцеклітини та сперматозоїда. Статевий процес може відбуватись у формі копуляції або кон'югації. Статеві клітини забезпечують передачу спадкової інформації від батьківських організмів нащадкам. У хребетних тварин статеві клітини утворюються у статевих залозах у кілька стадій: розмноження, росту, дозрівання та формування.

Розвиток зародка багатоклітинних тварин починається з дробіння зиготи або незаплідненої яйцеклітини, внаслідок якого утворюється одношарова бластула з порожниною всередині. З бластули утворюється дво- або тришаровий зародок – гастрולה. Шари клітин, із яких складається гастрולה, називають зарод-

ковими листками (зовнішній – ектодерма, середній – мезодерма і внутрішній – ентодерма); вони дають початок усім тканинам і органам дорослих особин.

Під час зародкового розвитку спостерігається процес диференціації – виникнення відмінностей у будові та функціях клітин, тканин і органів.

Сукупність процесів, що забезпечують формування тканин у багатоклітинних організмів, називають гістогенезом. Він пов'язаний з органогенезом – процесами закладання органів та їхньою подальшою диференціацією. У процесі зародкового розвитку спостерігається явище взаємодії між частинами зародка, що розвивається, за якої одна з них визначає місце й напрям розвитку сусідньої.

Кожному організмові притаманний певний життєвий цикл. Розрізняють прості та складні життєві цикли. Прості життєві цикли відбуваються без чергування поколінь, тимчасом як при складних спостерігають закономірну зміну поколінь, що розмножуються статевим і нестатевим способами, статевого і партеногенетичного, роздільностатевого та гермафродитного.

ПІДСУМКОВІ ЗАВДАННЯ

Завдання 1 Порівняти різні форми розмноження організмів, заповнивши таблицю:

Запитання для порівняння	Форма розмноження		
	нестатеве	вегетативне	статеве
За рахунок чого відбувається? Чи є нащадки точною копією батьків? Скільки особин беруть участь у процесі розмноження? Яке біологічне значення?			

Завдання 2 Порівняти процеси утворення чоловічих (сперматогенез) та жіночих (овогенез) статевих клітин, заповнивши таблицю:

Стадія	Сперматогенез	Овогенез
Розмноження Росту Дозрівання Формування		

Завдання 3 Порівняти процеси запліднення у ссавців і покритонасінних рослин, заповнивши таблицю:

Група організмів	Скільки клітин беруть участь у процесі запліднення	Де відбувається злиття статевих клітин	Біологічне значення
Ссавці Покритонасінні			

Завдання 4 Охарактеризувати основні етапи зародкового розвитку тварин, заповнивши таблицю:

Етап зародкового розвитку	З якого моменту починається	Які події відбуваються
Дробіння Утворення бластули Утворення гастрული Формування тканин і органів		

Завдання 5 Які органи і системи органів тварин формуються з перелічених зародкових листків? Відповідь дайте у вигляді таблиці:

Зародковий листок	Органи і системи органів, які формуються
Ектодерма Мезодерма Ентодерма	

Завдання 6 Порівняти прямий і непрямий типи розвитку тварин, заповнивши таблицю:

Тип розвитку	Характерні риси	У яких тварин спостерігають	Біологічне значення
Прямий Непрямий			

Завдання 7 Порівняти прості й складні життєві цикли організмів, заповнивши таблицю:

Тип життєвого циклу	Характерні риси	Приклади
Простий Складний		

ТЕМАТИЧНА ПЕРЕВІРКА ЗНАТЬ

I рівень

(вибрати із запропонованих відповідей правильну)

1. Нестатеве розмноження відбувається за рахунок: а) розвитку з незаплідненої яйцеклітини; б) окремих нестатевих клітин; в) відокремлення багатоклітинних частин; г) розвитку із зиготи; ґ) вегетативних органів рослин або їхніх частин.
2. Поліембріонія відбувається завдяки: а) поділу нестатевої клітини; б) відокремлення багатоклітинних частин; в) розвитку з незаплідненої яйцеклітини; г) розвитку кількох зародків з однієї зиготи; ґ) споруутворенню.
3. Гермафродитні організми: а) мають лише один тип статевих залоз; б) мають як чоловічі, так і жіночі статеві залози; в) розмножуються вегетативно; г) розмножуються партеногенетично; ґ) розмножуються спорами.
4. Під час самоzapлiднення: а) зливаються гамети, утворені однією особиною; б) зливаються гамети, утворені різними особинами; в) зливаються спори, утворені однією особиною; г) зливаються спори, утворені різними особинами; ґ) відбувається розвиток із незаплідненої яйцеклітини.
5. У процесі гаметогенезу мейоз відбувається на стадії: а) розмноження; б) росту; в) дозрівання; г) формування.
6. Подвійне запліднення притаманне: а) водоростям; б) мохоподібним; в) папоротеподібним; г) голонасінним; ґ) покритонасінним.
7. Прямий розвиток притаманний: а) комахам; б) хрящовим риbam; в) кістковим риbam; г) багатощетинковим червам.
8. Зародкові листки формуються на стадії: а) дробіння; б) бластули; в) гастрiули; г) органогенезу.
9. Нервова система формується з: а) ектодерми; б) мезодерми; в) ентодерми; г) спільного зачатка екто- та мезодерми.
10. Ріст особини протягом усього життя називається: а) обмеженим; б) необмеженим; в) регенерацією.
11. Непрямий розвиток супроводжується: а) обмеженим ростом; б) глибокими змінами структури організму; в) необмеженим ростом; г) не супроводжується глибокими змінами структури організму.
12. Органи тварин формуються на стадії: а) дробіння; б) утворення бластули; в) утворення гастрiули; г) органогенезу.

II і III рівні

(вибрати із запропонованих відповідей одну чи кілька правильних)

1. Нестатеве розмноження може відбуватись: а) відокремленням багатоклітинних частин; б) поділом клітини навпіл; в) брунькуванням клітини; г) утворенням спор; ґ) розвитком із незаплідненої яйцеклітини.
2. Вегетативне розмноження притаманне: а) лише одноклітинним організмам; б) лише багатоклітинним організмам; в) як одноклітинним, так і багатоклітинним організмам; г) багатоклітинним рослинам, гриbam і тваринам.
3. Статевий процес може здійснюватись: а) відокремленням багатоклітинних частин; б) кон'югацією; в) споруутворенням; г) брунькуванням; ґ) копуляцією.

4. Полярні тільця виникають під час гаметогенезу на стадії: а) розмноження; б) росту; в) дозрівання; г) формування.
5. Гастрела складається з: а) одного шару клітин; б) двох шарів клітин; в) трьох шарів клітин; г) чотирьох шарів клітин; ґ) грудки клітин.
6. Бластула складається з: а) одного шару клітин; б) двох шарів клітин; в) трьох шарів клітин; г) чотирьох шарів клітин; ґ) грудки клітин.
7. Порожнина первинної кишки формується на стадії: а) дробіння; б) бластули; в) морули; г) гастрული; ґ) органогенезу.
8. У процесі подвійного запліднення беруть участь: а) один спермій; б) два спермії; в) три спермії; г) чотири спермії.
9. Партеногенез притаманний лише: а) тваринам; б) рослинам; в) грибам; г) грибам і рослинам; ґ) тваринам і рослинам.
10. З ентодерми формуються: а) зовнішній шар покривів; б) травні залози; в) легені; г) нервова система; ґ) зачатки скелета.
11. Складні життєві цикли притаманні: а) вищим рослинам; б) ссавцям; в) птахам; г) кишковопорожнинним; ґ) форамініферам.
12. Складні життєві цикли супроводжуються: а) зміною статевого і нестатевого поколінь; б) зміною поколінь, які розмножуються статевим і партеногенетично; в) складними морфологічними перетвореннями на різних фазах розвитку; г) не супроводжуються зміною поколінь або складними морфологічними перетвореннями на різних фазах розвитку.

IV рівень

1. Який існує зв'язок між вегетативним розмноженням і регенерацією? Відповідь обґрунтуйте.
2. Що спільного та відмінного між вегетативним і нестатевим розмноженням?
3. Що спільного та відмінного між нестатевим розмноженням і партеногенезом?
4. Чи завжди у процесі утворення статевих клітин відбувається мейоз? Відповідь обґрунтуйте.
5. Що спільного та відмінного між копуляцією і кон'югацією?
6. Які механізми запобігають самозаплідненню у гермафродитних організмів?
7. Який спосіб запліднення (зовнішнє чи внутрішнє) притаманний більшості наземних хребетних? Відповідь обґрунтуйте.
8. Чим можна пояснити те, що у більшості голонасінних рослин на відміну від покритонасінних ендосперм гаплоїдний, а не диплоїдний? Відповідь обґрунтуйте.
9. Який існує зв'язок між процесами гістогенезу та органогенезу?
10. Чому пересадка ділянок одного зародка на другий на пізніх етапах зародкового розвитку не спричинює докорінних змін у розвитку другого зародка? Відповідь обґрунтуйте.
11. Яке значення має статеве розмноження для спадкової мінливості?
12. Яке біологічне значення має чергування у життєвому циклі організмів поколінь, що розмножуються статевим способом і нестатевим або статевим способом і партеногенетично?



ЛАБОРАТОРНА РОБОТА № 1

Тема **Форми розмноження організмів та їхні цитологічні основи**

Обладнання і матеріали Світлові мікроскопи, предметні й накривні скельця, крапельниці, водяна бовтанка пивних дріжджів, міцелій цвілевого гриба мукора, постійні препарати сперматозоїдів, яйцеклітин і яєчника ссавців (морської свинки, миші тощо), мікрофотографії сперматозоїдів і яйцеклітин.

- Хід роботи**
1. Підготувати мікроскоп до роботи.
 2. Нанести на предметне скло краплину бовтанки пивних дріжджів і накрити її накривним скельцем. При малому збільшенні мікроскопа знайти клітини дріжджів. При великому збільшенні знайти клітини, що брунькуються: на одному з їхніх полюсів помітне невелике випинання – бруньку, яка містить ядро.
 3. У краплину води на предметному склі внести кілька ниток міцелію мукора і накрити накривним скельцем. Розглянути виготовлений мікропрепарат. Знайти спорангії – кулясті утвори на ниткоподібній ніжці. Іноді можна помітити також і спори, які висипалися зі спорангії.
 4. Розглянути мікропрепарат сперматозоїдів ссавців.
 5. Розглянути мікропрепарат яєчника ссавців. Знайти на ньому великі кулясті яйцеклітини.



ЛАБОРАТОРНА РОБОТА № 2

Тема **Ембріогенез хордових**

Обладнання і матеріали Світлові мікроскопи, постійні мікропрепарати, муляжі або малюнки різних етапів розвитку ланцетника, кісткових риб, земноводних, плазунів, птахів, ссавців; постійні препарати яйцеклітини, бластули і гастрული жаби або ікра жаби на різних стадіях розвитку.

- Хід роботи**
1. Підготувати мікроскоп до роботи.
 2. Використовуючи постійні препарати, муляжі або малюнки, прослідкувати етапи дробіння зиготи, утворення бластули і гастрული. Звернути увагу на будову шарів гастрული, на початок гісто- і органогенезу.
 3. Розглянути постійні препарати яйцеклітин жаби під час дробіння. Звернути увагу на утворення блас-

томерів. Якщо готових препаратів яйцеклітини, бластули і гастрული жаби немає, їх можна виготовити самостійно. Спочатку зафіксовані ікринки жаби на різних стадіях розвитку відмивають від формаліну, розміщують у краплину води на предметному склі і накривають накривним скельцем.

4. Розглянути зиготи, які почали дробитися.

5. Розглянути мікропрепарат «Зародкові листки». Знайти на препараті різні зародкові листки.

КОРОТКИЙ СЛОВНИК ТЕРМІНІВ

Акросома – органела сперматозоїда, що забезпечує його проникнення в яйцеклітину.

Бластомери – клітини, що утворюються внаслідок дробіння зиготи або незаплідненої яйцеклітини.

Бластула – стадія зародкового розвитку багатоклітинних тварин, що утворюється внаслідок дробіння; складається з одного шару клітин (бластомерів).

Гамети – статеві клітини, що забезпечують передачу спадкової інформації від батьків нащадкам; зливаючись під час запліднення, утворюють запліднену яйцеклітину (зиготу).

Гаметогенез – процес утворення статевих клітин (гамет).

Гастрела – стадія зародкового розвитку багатоклітинних тварин; складається з двох або трьох зародкових листків.

Генеративні органи (органи статевого розмноження) – органи, в яких утворюються й дозрівають статеві клітини, а у голонасінних і покритонасінних рослин відбуваються ще й процеси запилення.

Гермафродитизм – явище, за якого жіночі та чоловічі статеві залози закладаються в одному організмі. Тварин, які мають обидва типи статевих залоз, називають гермафродитами.

Гістогенез – сукупність процесів, що забезпечують формування тканин у багатоклітинних тварин.

Диференціація – виникнення відмінностей у будові та функціях клітин, тканин і органів під час індивідуального розвитку багатоклітинних тварин.

Дробіння – ряд послідовних мітотичних поділів зиготи або незаплідненої яй-

цеклітини, внаслідок яких утворюються клітини – бластомери.

Ембріон (зародок) – стадія онтогенезу, що відбувається всередині яйця, насінни або материнського організму.

Живородіння – спосіб відтворення нащадків, за якого зародок розвивається в материнському організмі та народжується більш-менш сформованим.

Життєвий цикл – сукупність усіх фаз розвитку організмів певного виду.

Запліднення – процес злиття двох гамет з утворенням зиготи.

Зародковий диск – частина яйцеклітини, з якої розвивається зародок.

Зародкові листки – шари тіла зародка багатоклітинних тварин (ектодерма, мезодерма, ентодерма), що утворюються під час формування гастрели; дають початок різним тканинам і органам.

Зигота – запліднена яйцеклітина, що містить характерний для особин певного виду хромосомний набір.

Кон'югація – загальна назва кількох форм статевого процесу, за якого відбувається обмін спадковим матеріалом між двома клітинами.

Копуляція – процес злиття двох гамет, а також процес парування у тварин.

Личинка – фаза непрямого розвитку тварин, що значно відрізняється від дорослих особин будовою та способом життя.

Лялечка – стадія розвитку комах з повним перетворенням.

Морула – стадія розвитку деяких тварин, що утворюється внаслідок дробіння; складається з щільно прилеглих одна до одної клітин (бластомерів) і не має порожнини.

Нейрула – зародок хордових тварин на стадії утворення зачатка центральної нервової системи.

Овогенез – процес утворення жіночих статевих клітин – яйцеклітин.

Онтогенез (індивідуальний розвиток) – процес розвитку організмів, що починається від зародження (утворення зиготи, спори, поділу материнського організму тощо) і завершується смертю.

Органогенез – процеси формування зачатків органів і їхня подальша диференціація в онтогенезі багатоклітинних організмів.

Партогенез – розвиток організму з незаплідненої яйцеклітини.

Полиембріонія – розвиток кількох зародків з однієї яйцеклітини.

Регенерація – процес відновлення організмом втрачених або ушкоджених частин.

Роздільностатеві організми – організми, які мають тільки один тип статевих

залоз і утворюють лише один тип статевих клітин (сперматозоїди чи яйцеклітини).

Розмноження – процес, унаслідок якого відбувається відтворення організмами собі подібних, що забезпечує безперервність існування виду.

Сперматогенез – процес утворення чоловічих статевих клітин – сперматозоїдів.

Сперматозоїд – чоловіча статеві клітина.

Фрагментація – форма вегетативного розмноження, що здійснюється шляхом відокремлення певних багатоклітинних частин тіла.

Яйцеживородіння – явище, за якого зародок звільняється від оболонок яйця ще в материнському організмі.

Яйцеклітина – жіноча статеві клітина.

Яйцеродіння – явище, за якого зародок завершує період розвитку і виходить з оболонок яйця поза організмом матері.

СПАДКОВІСТЬ І МІНЛИВІСТЬ ОРГАНІЗМІВ. ОСНОВИ СЕЛЕКЦІЇ



Вивчаючи цей розділ, ви дізнаєтесь про:

- основні закономірності явищ спадковості й мінливості;
- особливості організації генотипу в різних груп організмів;
- роль спадковості та факторів довкілля у формуванні ознак організму;
- основні методи селекції;
- роль генетичних досліджень у розвитку селекції.

Навчитесь:

- розв'язувати елементарні задачі з генетики.

§8 ГЕНЕТИКА. МЕТОДИ ГЕНЕТИЧНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ

ПРИГАДАЙТЕ

Що таке спадковість і мінливість, хромосоми, ген, генотип, каріотип?

Здатність організмів зберігати спадкові ознаки й передавати їх нащадкам, а також набувати нових ознак і їхніх станів у процесі індивідуального та історичного розвитку виду є загальнобіологічним явищем.

Яка наука вивчає явища спадковості та мінливості? Закономірності спадковості та мінливості організмів досліджує наука **генетика** (від грец. *генезіс*). Це відносно молода біологічна наука.

Датою народження генетики вважають 1900 рік, коли три вчені, які проводили досліди із гібридизації рослин, – голландець Г. де Фріз, німець К. Корренс та австрієць Е. Чермак незалежно один від одного відкрили ті самі закономірності успадковування ознак у рослин, які були встановлені 1865 року чеським дослідником Грегором Менделем і описані в його роботі «Досліди над рослинними гібридами». Сам термін «генетика» запропонував 1906 року англійський учений У. Бетсон.

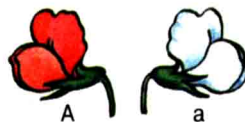
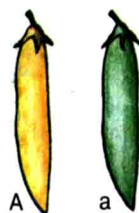
Як вам відомо, елементарною одиницею спадковості є **ген** (від грец. *генос* – рід) – ділянка молекули нук-

лейнової кислоти, яка визначає спадкові ознаки організмів. Ген кодує первинну структуру молекули білка, РНК певного типу або ж взаємодіє з регуляторним білком. Прикладами спадкових ознак є колір очей або волосся, зріст, форма плодів. Але ви знаєте, що у різних людей колір очей чи волосся може бути різним, різною може бути і форма плодів рослин певного виду. Це свідчить про те, що певні гени можуть перебувати у різних станах. Такі різні стани одного гена називають **алелями**, або **алельними генами** (від грец. аллелон – взаємно). Алельні гени займають однакове положення в хромосомах однієї пари (гомологічних хромосомах) і визначають різні стани певних ознак (наприклад, високий чи низький зріст, рудий або чорний колір волосся, блакитний або зелений колір очей).

В особин певного виду алельні гени можуть бути у різних поєднаннях. Якщо організм диплоїдний (тобто кожна хромосома має парну), то він може мати або дві однакові алелі певного гена, або різні. Але коли алелі різні, який саме стан ознаки проявиться? У багатьох випадках проявляється стан ознаки, зумовлений лише однією з двох різних алелей, а інший наче зникає. Алель, яка завжди проявляється в присутності іншої у вигляді певного стану ознаки, називається **домінантною** (від лат. *домінантіс* – панівний), а та, що не проявляється – **рецесивною** (від лат. *рецесус* – відступ, видалення). Явище пригнічення прояву однієї алелі іншою називають **домінуванням**. Наприклад, у помідорів алель, яка визначає червоне забарвлення плодів, домінує над алеллю жовтого; у людини алель, яка визначає карий колір очей, домінує над алеллю блакитного. Домінантні алелі позначають великими літерами латинського алфавіту (А, В, С, D тощо), а відповідні їм рецесивні – малими (а, b, с, d тощо) (мал. 33).

Певний ген може бути представлений не лише двома алелями, а й більшою кількістю (десятками і навіть сотнями). При цьому слід пам'ятати, що в диплоїдних клітинах одночасно наявні дві алелі певного гена, а в гаплоїдних – лише одна.

Сукупність генетичної інформації, закодованої в генах окремої клітини або цілого організму, називають **генотипом** (від грец. *генос* і *типос* – відбиток). Унаслідок взаємодії генотипу з чинниками навколишнього середовища формується **фенотип** (від грец. *файно* – являю, виявляю), тобто сукупність усіх ознак і властивостей організму.



Мал. 33. Домінантні (А) та рецесивні (а) стани ознак гороху посівного



Отже, предмет генетичних досліджень – це явища спадковості та мінливості організмів. **Спадковість** – *здатність живих організмів передавати свої ознаки і особливості індивідуального розвитку нащадкам*. Завдяки цій властивості живих істот забезпечується генетичний зв'язок між різними поколіннями організмів. Натомість, **мінливість** – *здатність живих організмів набувати нових ознак і їхніх станів у процесі індивідуального розвитку*.

Спадковість і мінливість – це протилежні властивості живих організмів. Завдяки спадковості нащадки подібні до батьків, тобто зберігається стабільність біологічних видів. Мінливість забезпечує появу нових ознак та їхніх станів, завдяки чому утворюються нові види і відбувається історичний розвиток біосфери в цілому.

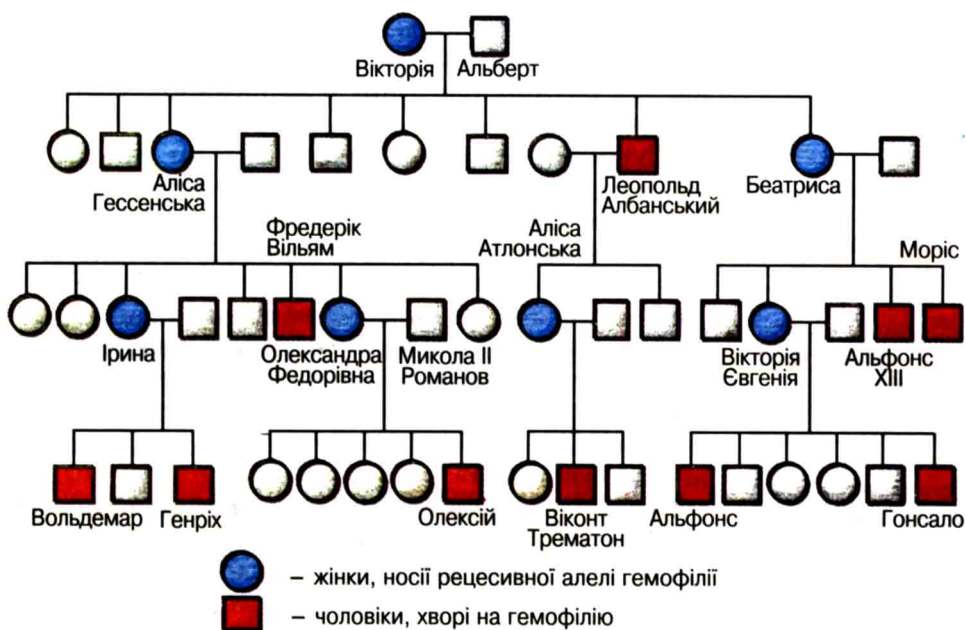
Які методи застосовують генетики у своїх дослідженнях? Генетичні дослідження обіймають чимало різних питань: вивчення матеріальних носіїв спадкової інформації – генів, закономірностей її збереження і передачі нащадкам; з'ясування залежності прояву спадкової інформації у фенотипі від дії певних умов довкілля; причин змін спадкової інформації і механізмів їхнього виникнення; дослідження генетичних процесів, які відбуваються в популяціях організмів, і багато інших.

Залежно від рівня організації живої матерії в генетиці застосовують і відповідні методи досліджень.

Гібридологічний метод полягає у схрещуванні (гібридизації) організмів, які відрізняються певними станами однієї або кількох спадкових ознак. Нащадків, одержаних від такого схрещування, називають *гібридами* (від грец. *гібрида* – суміш), а сам процес, в основі якого лежить об'єднання різного генетичного матеріалу в одній особині (клітині), – *гібридизацією*. За допомогою системи схрещувань дослідники можуть встановити характер успадкування певних станів ознак у ряду поколінь нащадків.

Генеалогічний (від грец. *генеалогія* – родовід) метод полягає у вивченні родоводів організмів. Він дає можливість простежити характер успадкування різних станів певних ознак у різних поколіннях. Цей метод широко застосовують у медичній генетиці, селекції тощо. За його допомогою визначають генотип особин і вираховують імовірність прояву того чи іншого стану ознаки у майбутніх нащадків.

Родоводи в генетиці складають у вигляді схем за певними правилами: організми жіночої статі позначають колом, а чоловічої – квадратом. Позначення особин одного покоління

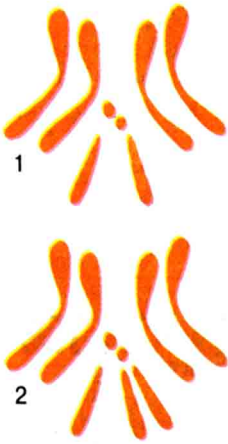


Мал.34. Родовід королеви Великої Британії Вікторії

розташовують у ряд і з'єднують між собою горизонтальними лініями, а предків і нащадків – вертикальними. На малюнку 34 показано частину родоводу англійської королеви Вікторії, серед нащадків якої були і російські імператори. Досліджуючи цей родовід, можна простежити успадкування такого тяжкого захворювання, як гемофілія (нездатність крові зсідатися).

Популяційно-статистичний метод дає можливість вивчати частоти зустрічальності різних алелей та їхніх поєднань у популяціях організмів, а також генетичну структуру популяцій. Цей метод також застосовують у медичній генетиці для вивчення поширення певних алелей (переважно тих, які визначають ті чи інші спадкові захворювання) серед окремих груп населення. Для цього вибірково досліджують частину населення певної території і статистично обробляють одержані результати.

Наприклад, за допомогою цього методу було виявлено, що рецесивна алель, яка зумовлює дальтонізм (порушення зору, пов'язане зі сприйняттям кольорів), трапляється у 13% жінок (але захворювання проявляється лише у 0,5%) і 7% чоловіків (хворі всі).



Мал. 35.
Визначення порушення в каріотипі дрозофіли за допомогою цитогенетичного методу:
1 – нормальний каріотип;
2 – порушений

Цитогенетичний метод ґрунтується на вивченні особливостей хромосомного набору (каріотипу) організмів. Застосування цього методу дає змогу виявляти мутації, пов'язані зі змінами кількості хромосом і будови окремих із них.

Каріотип досліджують у клітинах на стадії метафази, оскільки в цей період клітинного циклу структура хромосом виражена найчіткіше (мал. 35).

Близнюковий метод полягає в дослідженні однояйцевих близнят (тобто організмів, які сформувалися з однієї зиготи). Однояйцеві близнята завжди однієї статі й мають однаковий генотип. Досліджуючи такі організми, можна вивчити роль чинників довкілля у формуванні фенотипу: різний характер їхнього впливу визначає і розбіжності в прояві тих чи інших станів певних ознак.

Особливу групу становлять **методи генетичної інженерії**, за допомогою яких учені змінюють генотипи організмів: видаляють або перебудовують певні гени, вводять гени в геном іншої клітини або організму тощо. **Геном** – це сукупність генів гаплоїдного набору хромосом організмів певного виду. Крім того, дослідники можуть поєднувати в генотипі однієї особи гени різних видів.

Як генетика пов'язана з практичною діяльністю людини? Результати генетичних досліджень слугують теоретичним підґрунтям для вирішення різних практичних задач. Так, сучасна селекція (наука про створення нових порід і сортів організмів та поліпшення якостей створених раніше) враховує дані генетичних наслідків різних систем схрещування організмів, вплив штучного добору на спадкові ознаки, роль чинників довкілля у формуванні ознак тощо. Основні напрями досліджень *медичної генетики* – профілактика і лікування спадкових захворювань, дослідження факторів, які спричиняють зміни у генотипі людини.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що вивчає генетика? 2. Що таке спадковість і мінливість?
3. Дайте визначення таким поняттям, як ген, генотип, фенотип, геном. 4. Що мається на увазі під поняттям «ознака та різні її стани»? 5. Що таке алельні гени? 6. Які існують методи генетичних досліджень? 7. Яке значення має генетика для практичної діяльності людини?

ПОМІРКУЙТЕ

Що таке якісні та кількісні ознаки?

§9 ЗАКОНОМІРНОСТІ СПАДКОВОСТІ, ВСТАНОВЛЕНІ Г. МЕНДЕЛЕМ

ПРИГАДАЙТЕ

Які стани ознак називають домінантними, а які – рецесивними? Що таке гаплоїдний, диплоїдний і поліплоїдний набори хромосом? Що собою становить гібридологічний метод генетичних досліджень?

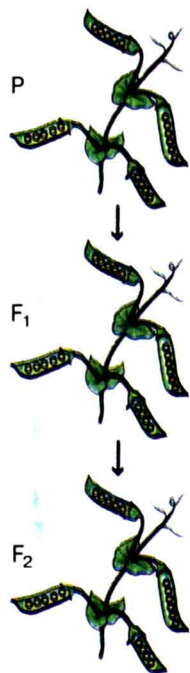
Основні закономірності спадковості встановив видатний чеський учений Грегор Мендель.

Які дослідження провів Грегор Мендель? Свої досліди Г. Мендель провів на рослині з родини Бобові – горосі посівному. Він виявився вдалим об'єктом для проведення генетичних досліджень. По-перше, відомо багато сортів цієї культурної рослини, які відрізняються різними станами певних спадкових ознак (забарвленням насіння, квіток, довжиною стебла, структурою поверхні насіння тощо) (мал. 33). По-друге, життєвий цикл гороху досить короткий, що дає можливість простежити передачу спадкової інформації нащадкам протягом багатьох поколінь. По-третє, горох посівний – самозапиљна рослина, тому нащадки кожної особини, яка розмножувалась самозапиленням, є чистими лініями. **Чисті лінії** – це генотипно однорідні нащадки однієї особини, гомозиготні за більшістю генів і одержані внаслідок самозапилення або самозапліднення (мал. 36). **Гомозиготною** (від грец. *гомос* – однаковий і *зиготос* – сполучений разом) називають диплоїдну або поліплоїдну клітину (особину), гомологічні хромосоми якої несуть однакові алелі певних генів. Але слід зазначити, що горох посівний можна запиљувати і перехресно. Це дає можливість здійснювати гібридизацію різних чистих ліній.

Схрещуючи чисті лінії гороху між собою, Г. Мендель одержав гетерозиготні (гібридні) форми. **Гетерозиготною** (від грец. *гетерос* – інший і *зиготос*) називають диплоїдну або поліплоїдну клітину (особину), гомологічні хромосоми якої несуть різні алелі певних генів. Отже, Г. Мендель застосував гібридологічний метод досліджень. На відміну від своїх попередників він чітко визначав умови проведення дослідів: серед різноманітних спадкових ознак виділяв різні стани однієї (**моногібридне схрещування**), двох (**дигібридне**) або більшої кількості (**полігібридне**) ознак і простежував їхній прояв у ряді наступних поколінь. Результати досліджень він обробляв статистично, що дало можливість встановити закономірності передачі різних станів спадкових ознак у ряді поколінь гіб-



Грегор Йоганн Мендель (1822–1884)



Мал. 36. Одержання чистих ліній у результаті самозапилення

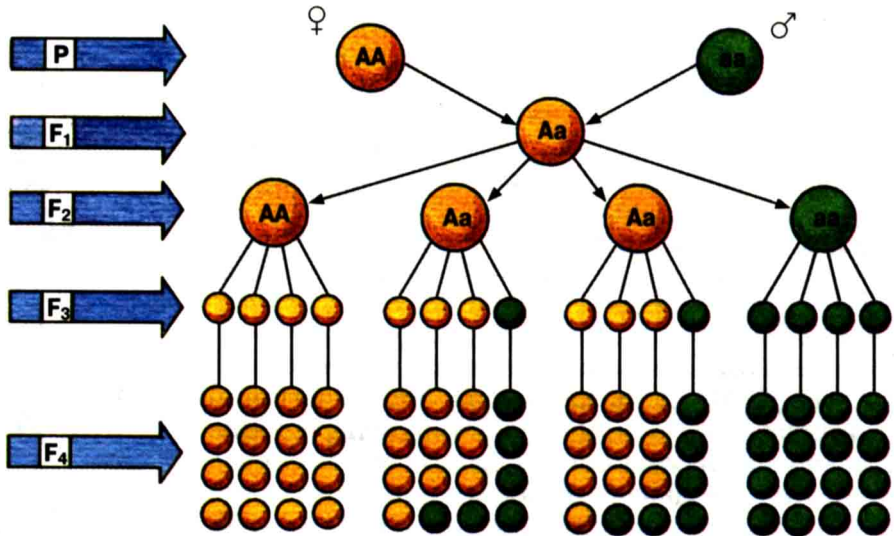


Систематичне положення гороху посівного

ридів. Попередники Г. Менделя намагалися простежити успадкування різних станів усіх ознак досліджуваних організмів одночасно, тому їм і не вдалося виявити будь-які закономірності.

Які закономірності встановив Г. Мендель? Своє дослідження Г. Мендель почав із моногібридного схрещування: він схрестив дві чисті лінії гороху посівного, які давали відповідно насіння жовтого або зеленого кольору (батьківські форми умовно позначають латинською літерою **P** – від лат. *parentes* – батьки). Насіння, яке утворювали нащадки, одержані від такого схрещування (**гібриди першого покоління**: **F₁** – від лат. *filii* – сини), виявилось одноманітним – жовтого кольору. Так був встановлений **закон одноманітності гібридів першого покоління**: у фенотипі гібридів першого покоління проявляється лише один із двох станів ознаки – домінуючий (мал. 37).

Потім Г. Мендель схрестив між собою гібриди першого покоління. Їхні нащадки (**гібриди другого покоління** – **F₂**) дали 8 023 насінини, з яких 6 022 були жовтого кольору, а 2 001 – зеленого. Тож серед насіння гібридів другого покоління знову з'явилися насінини зеленого кольору (проявився рецесивний стан ознаки), які становили приблизно $\frac{1}{4}$ загальної кількості



Мал. 37. Хід моногібридного схрещування гороху посівного: жовтий колір насіння – домінуючий (A), зелений – рецесивний (a) стан ознаки

насіння, тоді як насіння жовтого кольору (домінантний стан ознаки) було близько $\frac{3}{4}$.

Г. Мендель здійснив подібні досліди і з вивчення успадкування різних станів інших ознак і скрізь дістав подібні результати. Так, внаслідок схрещування особин гороху, які утворювали насіння з гладенькою і зморшкуватою поверхнями, всі гібриди першого покоління мали лише насіння з гладенькою поверхнею, а другого – $\frac{3}{4}$ насіння з гладенькою (5 474 насінини) і $\frac{1}{4}$ (1 850) – зі зморшкуватою.

Цю закономірність названо **законом розщеплення**: при схрещуванні гібридів першого покоління між собою серед їхніх нащадків спостерігається явище розщеплення ознак: у фенотипі $\frac{1}{4}$ гібридів другого покоління проявляється рецесивний, а $\frac{3}{4}$ – доміантний стани ознак. **Розщеплення** – прояв обох станів ознаки (домінантного і рецесивного) у другому поколінні гібридів, зумовлений розходженням алельних генів, які їх визначають.

Г. Мендель простежив за успадкуванням доміантного та рецесивного станів ознак і в наступних поколіннях гібридів (мал. 37, 38). Він звернув увагу на той факт, що з насіння зеленого кольору виростили рослини, які при самозапиленні утворювали насіння лише зеленого кольору, тоді як рослини, що виростили з насіння жовтого кольору «поводили себе» по-різному. Одна частина цих рослин при самозапиленні утворювала насіння лише жовтого кольору ($\frac{1}{3}$ від кількості рослин, які виростили з жовтого насіння), тоді як інша ($\frac{2}{3}$ цих рослин) – насіння як жовтого, так і зеленого кольорів у співвідношенні 3:1. Г. Мендель дійшов висновку, що насіння з доміантним станом ознаки (жовтого кольору), хоча й подібне за фенотипом, але може розрізнятися за генотипом. Натомість, насіння, у фенотипі якого проявився рецесивний стан ознаки (зелений колір), подібне і за генотипом. Отже, все насіння з рецесивним станом ознаки було *гомозиготне* за геном забарвлення насіння. А серед насінин з доміантним станом ознаки траплялися як *гомозиготні*, так і *гетерозиготні* (мали дві різні алелі гена забарвлення насіння).

У подальших дослідженнях Г. Мендель ускладнив умови проведення дослідіду: вибрав рослини, які відрізнялися різними станами двох (дигібридне схрещування) або більшої кількості (полігібридне схрещування) спадкових ознак. Так він схрестив між собою чисті лінії гороху посівного, представники яких формували жовте насіння з гладенькою поверхнею та зе-

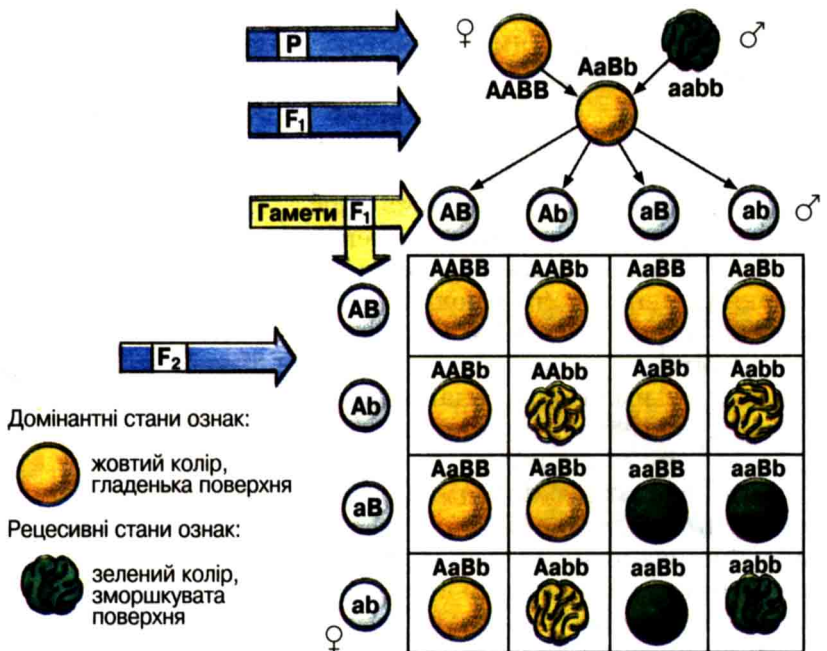


Мал. 38.
Розщеплення за ознакою забарвлення насіння у гібридів другого покоління

лене зі зморшкуватою (мал. 39). Гібриди першого покоління утворювали лише насіння жовтого кольору з гладенькою поверхнею (домінантні стани обох досліджуваних ознак). Так Г. Мендель спостерігав прояв закону одноманітності гібридів першого покоління.

Схрестивши гібриди першого покоління між собою, Г. Мендель одержав такі результати. Серед гібридів другого покоління виявилися чотири фенотипні групи в таких співвідношеннях: приблизно дев'ять частин насіння було жовтого кольору з гладенькою поверхнею (315 насінин), три частини – жовтого кольору зі зморшкуватою поверхнею (101 насінина), ще три частини – зеленого кольору з гладенькою поверхнею (108 насінин), а одна частина – зеленого кольору зі зморшкуватою поверхнею (32 насінини). Отже, кількість фенотипних груп насіння, яке утворювали гібриди другого покоління вдвічі перевищило їхню кількість у вихідних батьківських форм. Крім насіння, яке мало комбінації станів ознак, притаманних батьківським формам (жовтий колір – гладенька поверхня та зелений колір – зморшкувата поверхня), з'явилися ще дві фенотипні групи, з новими комбінаціями (жовтий колір – зморшкувата поверхня та зелений колір – гладенька поверхня).

Мал. 39.
Хід
дигібридного
схрещування
гороху
посівного



Щоб пояснити ці результати, Г. Мендель простежив успадкування різних станів кожної ознаки окремо. Співвідношення насіння різного кольору гібридів другого покоління було таким: 12 частин насіння мало жовтий колір, а 4 – зелений, тобто розщеплення за ознакою кольору, як і при моногібридному схрещуванні становило 3:1. Подібне спостерігали і при розщепленні за ознакою структури поверхні насіння: 12 частин насіння мало гладеньку поверхню, а 4 – зморшкувату. Тобто розщеплення за ознакою структури поверхні насіння також було 3:1.

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

Розщеплення за фенотипом серед гібридів другого покоління можна описати формулою $(3:1)^n$, де $(3:1)$ – характер розщеплення за кожною ознакою, а n – кількість ознак (наприклад, у разі дигібридного схрещування $n = 2$, тригібридного – $n = 3$ тощо).

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що таке чисті лінії? 2. Що відмінного між гомозиготними та гетерозиготними організмами? 3. Що таке моно-, ди- та полігібридне схрещування? 4. Сформулюйте закон одноманітності гібридів першого покоління. 5. Що таке розщеплення? Що стверджує закон розщеплення? 6. Сформулюйте закон незалежного комбінування станів ознак.

ПОМІРКУЙТЕ

Завдяки чому горох посівний є вдалим об'єктом для вивчення закономірностей успадкування ознак?

§10 СТАТИСТИЧНИЙ ХАРАКТЕР ЗАКОНІВ СПАДКОВОСТІ ТА ЇХНІ ЦИТОЛОГІЧНІ ОСНОВИ

ПРИГАДАЙТЕ

Як відбувається мейотичний поділ і гаметогенез? Що таке моно-, ди- та полігібридне схрещування, гомо- та гетерозиготи? Що таке генотип і фенотип?

Що таке закон чистоти гамет? На той час, коли Г. Мендель проводив свої дослідження з горохом, ще нічого не було відомо про гени, будову хромосом і процес мейозу. Але він запропонував **закон чистоти гамет**, який згодом знайшов своє експериментальне підтвер-

Закони, встановлені Г. Менделем

Одноманітності гібридів першого покоління

Розщеплення

Незалежного комбінування станів ознак

Чистоти гамет

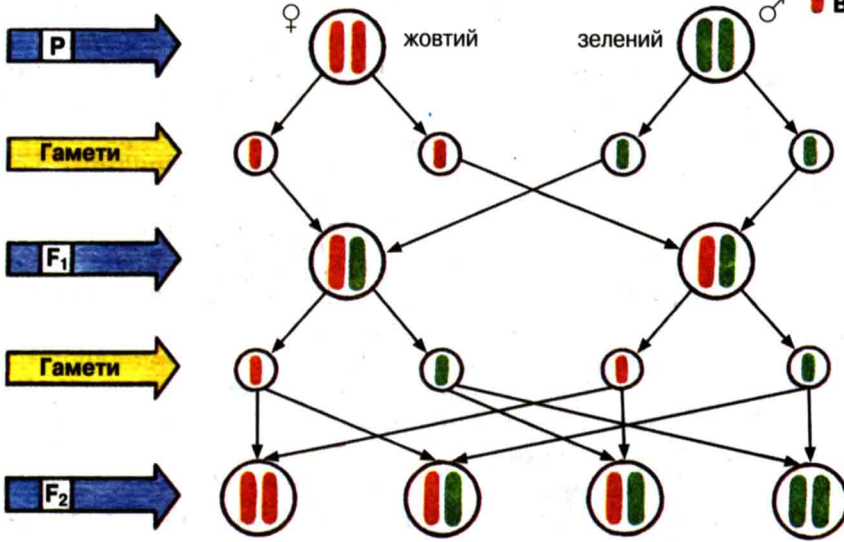
дження. Цей закон стверджує, що в *гібридного (гетерозиготного) організму гамети «чисті»*. Тобто кожна з гамет такого диплоїдного організму може мати лише один алельний ген і не може одночасно нести дві алелі.

Які цитологічні основи і статистичний характер законів спадковості? Нестатеві (соматичні) клітини, як правило, мають диплоїдний набір хромосом, тобто в кожній з них є два алельні гени. Це можуть бути дві домінуючі чи дві рецесивні алелі певного гена (*гомозигота*) або домінуюча і рецесивна алелі (*гетерозигота*). Коли внаслідок мейотичного поділу утворюються статеві клітини, в кожен з них потрапляє тільки одна алель з кожної пари. Гомозиготна особина формує лише *один сорт статевих клітин* (домінуючою або рецесивною алеллю певного гена), тоді як гетерозиготна – *два сорти* в рівних кількостях (50% з домінуючою алеллю певного гена і 50% – з рецесивною).

Користуючись *малюнком 40*, простежимо за гомологічними хромосомами при моногібридному схрещуванні гомозиготних особин гороху посівного. Для спрощення припустимо, що такі особини мають лише одну пару гомологічних хромосом (тобто кількість хромосом у диплоїдному наборі дорівнює двом: $2n = 2$), а кожна з них містить тільки один ген. Хромосому з домінуючою алеллю (A) на малюнку позначено жовтим кольором, а з рецесивною (a) – зеленим. Відомо, що нащадки, отримані від схрещування особин гомозиготних за домінуючою та рецесивною алелями (гібриди першого покоління), будуть гетерозиготними (їхній генотип – Aa). Це пояснюється тим, що одну хромосому з домінуючою алеллю вони дістають від одного з батьків, а іншу, з рецесивною, – від другого. Отже, такі рослини будуть одноманітними як за генотипом, так і за фенотипом.

Гібриди першого покоління, на відміну від батьків, утворюватимуть гамети двох сортів: половина з них нестиме хромосому з домінуючою алеллю, половина – з рецесивною. Внаслідок схрещування гібридів першого покоління між собою у їхніх нащадків (гібридів другого покоління) можливі три варіанти генотипів: чверть особин матиме хромосоми лише з домінуючими (гомозиготи за домінуючою алеллю – AA), половина – одну хромосому з домінуючою, другу – з рецесивною (гетерозиготи – Aa) і чверть – хромосоми лише з рецесивними (гомозиготи за рецесивною алеллю – aa) алелями. А за фенотипом три чверті насіння

Хромосоми, що несуть доміную аallel, забарвлені в жовтий колір, рецесивну – у зелений колір



Мал. 40. Цитологічні основи розщеплення при моногібридному схрещуванні

гібридів другого покоління матиме жовте забарвлення (гомозиготи за доміную аallelю і гетерозиготи), а одна чверть – зелене (гомозиготи за рецесивною аallelю).

Отже, якщо утворюється значна кількість гамет рівної життєздатності, то стає зрозумілим статистичний характер закону розщеплення. Він визначається рівною ймовірністю зустрічей гамет різних сортів. Результати проведеного Г. Менделем моногібридного схрещування можна записати схематично (схема 1).

Проте простіше записати хід схрещування за допомогою так званої **решітки Пеннета***. Її зображують так: по горизонталі записують гамети однієї (у роздільностатевих організмів – батьківської) особини, а по вертикалі – іншої (материнської). В місцях перетину горизонтальної та вертикальної ліній зазначають генотипи нащадків (схема 2).

Згідно з записом, усі нащадки, одержані від схрещування особин, гомозиготних за доміную і рецесивною аallelями, є одноманітними й гетерозиготними.



Схема 1

* Названа так на честь англійського генетика Реджинальда Крандалла Пеннета (1875–1976), який вперше запропонував записувати так хід схрещування.

♀ \ ♂	a	a
A	Aa	Aa
A	Aa	Aa

Схема 2

♀ \ ♂	A	a
A	AA	Aa
a	Aa	aa

Схема 3

Результати схрещування між собою гібридів першого покоління відображені на *схемі 3*.

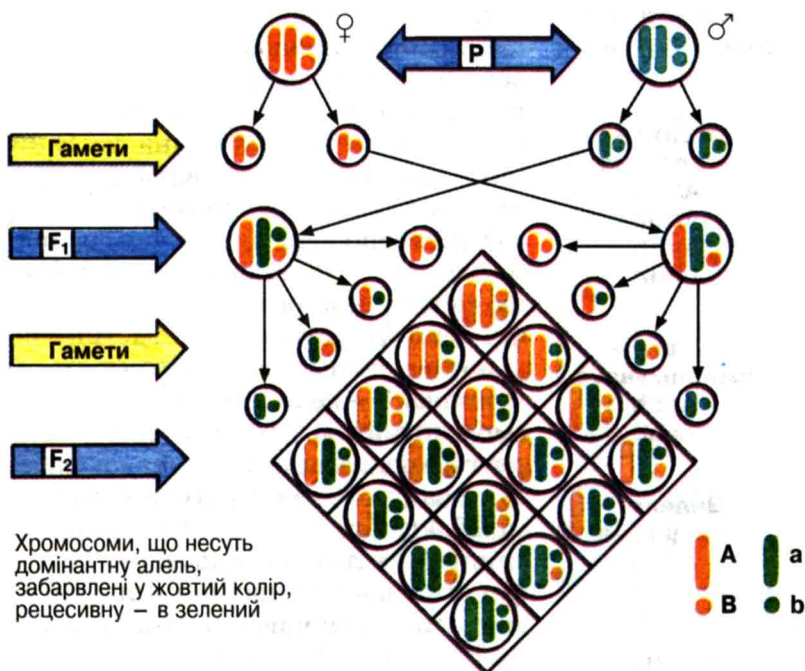
Отже, ми бачимо, що серед гібридів другого покоління можливе утворення трьох варіантів генотипу. За умови повного домінування домінантної алелі над рецесивною вони визначатимуть два варіанти фенотипу. З даних схеми стають зрозумілими і причини подальшого розщеплення ознак унаслідок розмноження гібридів другого покоління самозапиленням. Гомозиготні особини будуть формувати гамети лише одного сорту, тому серед їхніх нащадків не спостерігається явище розщеплення. Гетерозиготні особини утворюватимуть гамети двох сортів (з домінантною і з рецесивною алеллю), тому серед їхніх нащадків буде спостерігатися розщеплення за фенотипом у співвідношенні 3:1.

Так само можна продемонструвати цитологічні основи і статистичний характер закону незалежного комбінування станів ознак. Уявімо, що в диплоїдному наборі рослина має дві пари гомологічних хромосом ($2n = 4$), кожна з яких несе лише один ген. Хромосоми однієї пари позначимо паличками, іншої – кружечками. Хромосоми, які несуть домінантну алель, забарвлені у жовтий колір, а рецесивну – в зелений (*мал. 41*).

Припустімо, що материнський організм містить хромосоми лише з домінантними алелями генів забарвлення і структури поверхні насіння, а батьківський – лише з відповідними рецесивними. Такі гомозиготні організми в процесі утворення гамет формуватимуть один їхній сорт – або з домінантними, або з рецесивними алелями. У разі схрещування батьківських форм усі нащадки (гібриди першого покоління) дістають по дві хромосоми з відповідними домінантними алелями від материнського організму і по дві з рецесивними – від батьківського. Тож усі вони будуть гетерозиготними за генами забарвлення і структури поверхні насіння й формуватимуть чотири сорти гамет у рівних кількостях. При цьому в двох з них алельні гени будуть знаходитися у тих самих комбінаціях, що і в гаметах вихідних батьківських форм, а в двох інших – у нових поєднаннях (рекомбінаціях). **Рекомбінація** (від лат. *re* – префікс, який означає поновлення, повтор дій, і *комбінаціо* – поєднання) – *перерозподіл спадкового матеріалу батьків у генотипі нащадків*. Іншими словами, рекомбінації – це нові поєднання алелей різних генів у гаметах гібридів, які відрізняються від їхнього поєднання у гаметах батьків.

Унаслідок рівної ймовірності зустрічей гамет різних сортів, які утворюють гібриди першого покоління, в

Мал. 41.
Цитологічні
основи
незалежного
комбінування
станів ознак
при
дигібридному
схрещуванні



їхніх нащадків (гібридів другого покоління) можливе утворення дев'яти варіантів генотипів. Ці варіанти, у свою чергу, визначатимуть чотири різних варіанти фенотипу. У двох із них стани ознак забарвлення насінини і структури її поверхні будуть у тих самих поєднаннях, як і у фенотипі вихідних батьківських форм (жовтий колір – гладенька поверхня насінини і зелений колір – зморшкувата поверхня), а у двох – в нових – рекомбінаціях (жовтий колір – зморшкувата поверхня і зелений колір – гладенька поверхня). Рекомбінації є одним із джерел мінливості організмів.

Статистичний характер закону незалежного комбінування станів ознак можна довести, записавши хід дигібридного схрещування за допомогою решітки Пеннета. При схрещуванні гомозиготних батьківських форм його результат буде такий:

♀ \ ♂	ab	ab	ab	ab
AB	AaBb	AaBb	AaBb	AaBb
AB	AaBb	AaBb	AaBb	AaBb
AB	AaBb	AaBb	AaBb	AaBb
AB	AaBb	AaBb	AaBb	AaBb

Варіанти генотипів гібридів другого покоління

Жовте –
гладеньке
AABB
AABb
AaBB
AaBb

Жовте –
зморшкувате
AAbb
Aabb

Зелене –
гладеньке
aaBB
aaBb

Зелене –
зморшкувате
aabb

Результати схрещування батьківських форм, гомозиготних за домінантними і відповідно рецесивними алелями генів забарвлення ($A - a$) і структури поверхні ($B - b$) насіння, розташованих у негомологічних хромосомах, підтверджують закон одноманітності гібридів першого покоління: всі вони гетерозиготні за цими генами й утворюватимуть насіння жовтого кольору з гладенькою поверхнею.

Хід схрещування гібридів першого покоління між собою наведено на *малюнку 39*. Він свідчить про те, що серед гібридів другого покоління розщеплення за фенотипом буде таким: 9 частин насіння жовтого кольору з гладенькою поверхнею, 3 – жовтого зі зморшкуватою, 3 – зеленого з гладенькою і 1 – зеленого зі зморшкуватою. Отже, розщеплення серед гібридів другого покоління як за ознакою забарвлення насіння, так і за ознакою структури його поверхні становитиме 12:4 (тобто 3:1). За умови повного домінування домінантних алелей над відповідними рецесивними фенотип жовтого насіння з гладенькою поверхнею визначатиметься чотирима варіантами генотипу (AABB, AABb, AaBB, AaBb), жовтого зі зморшкуватою – двома (AAbb, Aabb), зеленого з гладенькою – теж двома (aaBB, aaBb), а зеленого зі зморшкуватою – одним (aabb).

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що таке закон чистоти гамет? 2. У чому полягає статистичний характер законів спадковості? 3. Які цитологічні основи законів спадковості? 4. Що таке рекомбінації? Яке їхнє значення?

ПОМІРКУЙТЕ

Як можна довести статистичний характер законів спадковості, встановлених Г. Менделем?

§11 ВІДХИЛЕННЯ ПРИ РОЗЩЕПЛЕННІ ВІД ТИПОВИХ КІЛЬКІСНИХ СПІВВІДНОШЕНЬ, ВСТАНОВЛЕНИХ Г. МЕНДЕЛЕМ

ПРИГАДАЙТЕ

Що таке домінантні та рецесивні алелі? Що таке мутації?

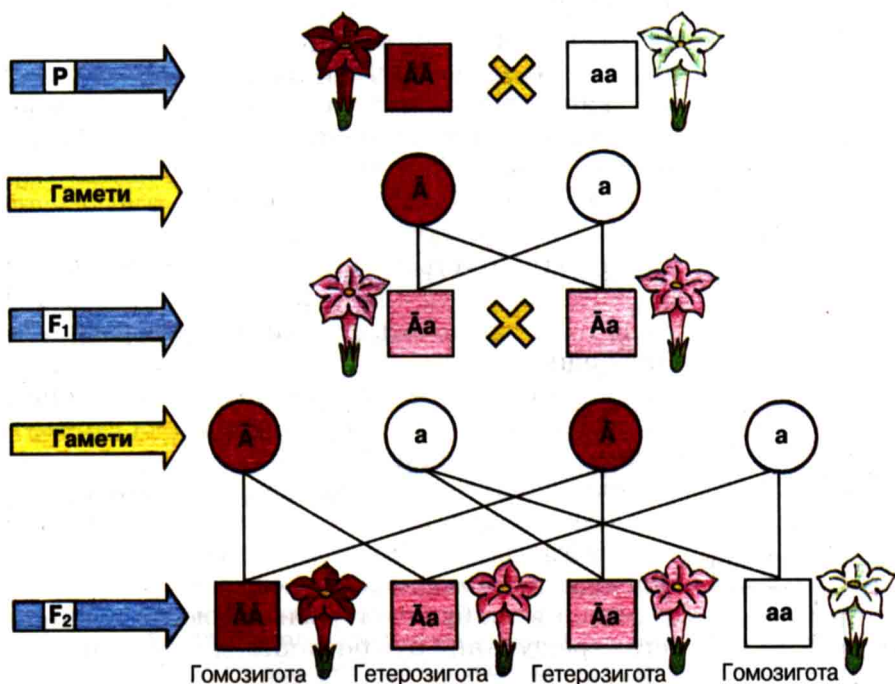
З власного досвіду ви знаєте, що багато законів має винятки.

Чи завжди підтверджуються закони спадковості, встановлені Г. Менделем? Розглядаючи цитологічні основи законів спадковості та їхній статистичний характер, ми виходили з того, що один із

алельних генів повністю пригнічує прояв іншого у фенотипі гібридної особини. Внаслідок цього у гетерозиготних організмів проявляється лише один із двох протилежних станів певної ознаки (домінантний). Але є доміантні алелі, які лише частково переважають над рецесивними. У таких випадках гетерозиготна особина за фенотипом більше нагадуватиме особину, гомозиготну за доміантною алеллю, але дещо відрізнятиметься від неї. Таке явище називають **неповним домінуванням**.

Трапляються випадки, коли жодна з алелей не домінує над іншою. Тоді спостерігають **проміжний характер успадкування**. На малюнку 42 показано хід схрещування гомозиготних рослин нічної красуні, одна з яких мала червоне забарвлення віночка квітки, а інша – біле. Гібриди першого покоління хоча і були одноманітними, але їхній віночок був забарвлений у рожевий колір, тобто займав наче проміжне положення між відповідними фенотипами батьківських особин.

Схрещуючи гібриди першого покоління між собою, спостерігали таке розщеплення серед їхніх нащадків



Мал. 42. Проміжний характер успадкування забарвлення віночка у нічної красуні

P ♀ \overline{AA} x ♂ aa
 гамети \overline{A} \overline{A} a a

F₁ ♀ \overline{Aa} x ♂ \overline{Aa}
 гамети \overline{A} a \overline{A} a

♀	♂	\overline{A}	a
	\overline{A}	\overline{AA}	\overline{Aa}
a	\overline{Aa}	aa	

Схема 4

за фенотипом: одна чверть гібридів другого покоління мала червоне забарвлення віночка, половина – рожеве і ще одна чверть – біле. Отже, через те, що жодна з алелей не домінує над іншою, фенотип гетерозиготних особин займає наче проміжне положення між відповідними фенотипами гомозиготних батьків, а серед гібридів другого покоління розщеплення за фенотипом відбувається у співвідношенні 1:2:1, а не 3:1, якби одна алель повністю домінувала над іншою.

Простежимо за характером успадкування забарвлення віночка у нічної красуні за допомогою решітки Пеннета. Оскільки жодна з алелей не домінує над іншою, як домінантну ми можемо позначити будь-яку з них (наприклад, ту, що визначає червоне забарвлення віночка). Але для того, щоб підкреслити, що вона не домінує над іншою, над позначенням домінантної алелі поставимо рисочку (\overline{A}). Хід схрещування буде такий, як на схемі 4.

Отже, у разі проміжного характеру успадкування у гібридів другого покоління можливі три варіанти генотипу, кожен з яких визначатиме свій варіант фенотипу.

Які є методи перевірки генотипу гетерозиготних особин? У разі повного домінування однієї алелі над іншою особини, гомозиготні за домінантною алеллю і гетерозиготні, подібні за фенотипом. Їхній генотип можна визначити за фенотипом нащадків, одержаних від певних типів схрещувань, наприклад за допомогою аналізуючого схрещування. **Аналізуюче схрещування** – це схрещування особини, генотип якої хочуть визначити, з особоною, гомозиготною за рецесивною алеллю досліджуваного гена. Таке схрещування ґрунтується на тому, що особини, гомозиготні за рецесивною алеллю певного гена, завжди мають лише певний варіант фенотипу й утворюють гамети лише одного сорту.

P ♀ AA x ♂ aa
 гамети A A a a

♀	♂	a	a
	A	Aa	Aa
A	Aa	Aa	

Схема 5

Якщо особина, генотип якої хочуть перевірити, гомозиготна за домінантною алеллю, хід схрещування буде такий, як на схемі 5.

Отже, якщо серед нащадків, одержаних від аналізуючого схрещування, розщеплення за фенотипом не спостерігається, то батьківська особина, генотип якої перевіряли, була гомозиготною за домінантною алеллю. Якби вона була гетерозиготною, то хід аналізуючого схрещування був би такий, як на схемі 6.

Якщо внаслідок аналізуючого схрещування серед нащадків спостерігатиметься розщеплення за фенотипом у співвідношенні 1:1, то особина, чий генотип визначали – гетерозиготна за досліджуваним геном.

P ♀ Aa x ♂ aa
 гамети A a a a

♀	♂	a	a
	A	Aa	Aa
a	aa	aa	

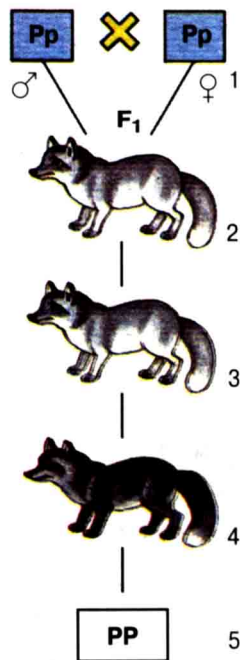
Схема 6

Аналізуюче схрещування широко застосовують у селекційній роботі, оскільки воно дає можливість визначити генотип особин, яких планують використати для одержання нащадків із певним фенотипом. Зокрема, завдяки цьому можна уникнути небажаного розщеплення за фенотипом серед нащадків, усунувши від розмноження гетерозиготних особин.

Відхилення від очікуваних результатів розщеплення часто пов'язані з дією так званих летальних алелей, оскільки особини, гомозиготні й гетерозиготні за цими алелями, мають різну життєздатність.

Що таке летальні алелі? Летальні алелі (від лат. *letalіs* – смертельний) – це алелі, які, проявляючись у фенотипі, спричиняють загибель організму на тій чи іншій стадії його розвитку.

Наприклад, платинове забарвлення хутра лисиць дуже цінується при виготовленні хутряних виробів. Його зумовлює домінуюча алель (P). При схрещуванні лисиць із платиновим забарвленням хутра між собою серед їхніх нащадків трапляються особини з платиновим і сріблястим забарвленням (мал. 43). Проте спроби вивести лисиць, гомозиготних за домінуючою алеллю платинового забарвлення хутра, результатів не дали, хоча це здавалося теоретично можливим. За допомогою аналізуючого схрещування з'ясували, що всі платинові лисиці були гетерозиготні за геном забарвлення хутра. До того ж, унаслідок схрещування платинових лисиць між собою нащадків одержували менше (3–4 цуценят), ніж при схрещуванні між собою сріблястих лисиць або сріблястих лисиць з платиновими (4–5 нащадків). Так з'ясували, що лисиць, гомозиготних за домінуючою алеллю платинового забарвлення хутра, взагалі не існує, оскільки зародки з таким генотипом (PP) гинуть ще на ранніх етапах розвитку.



Мал. 43. Успадкування платинового забарвлення хутра у лисиць:
1 – платинові батьківські особини;
2–3 – платинові нащадки;
4 – сріблястий нащадок (pp);
5 – зародок з генотипом PP гине

Оскільки летальні алелі можуть призводити до загибелі нащадків ще до народження, кількісне співвідношення різних фенотипних груп нащадків відрізнятиметься від того, яке можна було б очікувати теоретично, виходячи із закономірностей спадковості, встановлених Г. Менделем. Найчастіше летальні алелі рецесивні, тому вони можуть проявлятися у фенотипі лише у гомозиготному стані (наприклад, алель, яка спричиняє водянку в телят ейрширської породи).

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що таке неповне домінування? 2. Чим неповне домінування відрізняється від проміжного характеру успадкування ознак?
3. З чим пов'язаний проміжний характер успадкування? 4. Що таке аналізуюче схрещування? Для чого його застосовують?
5. Які алелі називають летальними? Як вони можуть впливати на характер розщеплення ознак серед нащадків?

ПОМІРКУЙТЕ

Чому летальні алелі найчастіше рецесивні?

§12 ЯВИЩЕ ЗЧЕПЛЕНОГО УСПАДКУВАННЯ. ХРОМОСОМНА ТЕОРІЯ СПАДКОВОСТІ

ПРИГАДАЙТЕ

Що таке кросинговер і аналізуюче схрещування? Які хромосоми називають гомологічними і негомологічними? Як відбувається мейоз? Яка будова ДНК?



Томас Хант
Морган
(1866–1945)

Що таке явище зчепленого успадкування? Закон незалежного комбінування станів ознак ґрунтується на таких положеннях:

– розвиток різних станів ознак зумовлений алельними генами, які мають однакове розташування в гомологічних хромосомах;

– гамети та інші гаплоїдні клітини, які мають по одній хромосомі з кожної пари гомологічних хромосом, несуть лише один алельний ген із певної їхньої кількості;

– гени, що контролюють розвиток ознак, які успадковуються незалежно, розташовані в негомологічних хромосомах.

Коли ми доводили статистичний характер законів спадковості, встановлених Г. Менделем, то для спрощення припускали, що кожна хромосома несе лише один ген. Але вчені вже давно звернули увагу на те, що кількість спадкових ознак організмів значно перевищує кількість їхніх хромосом у гаплоїдному наборі. Так, у гаплоїдному наборі мухи-дрозофіли, яка стала класичним об'єктом для генетичних досліджень, усього чотири хромосоми. Але кількість спадкових ознак і, відповідно, генів, які їх визначають, безсумнівно, значно більше.

Отже, в кожній хромосомі є не один, а багато генів. Разом з ознаками, які успадковуються незалежно, існують і такі, що успадковуються зчеплено одна з одною, оскільки визначаються генами, розташованими в одній хромосомі. Такі гени утворюють **групу зчеплення**. Кількість груп зчеплення в організмів певного виду дорівнює кількості хромосом у гаплоїдному наборі (наприклад, у дрозозфіли $1n = 4$, у людини – $1n = 23$).

Експериментально явище зчепленого успадкування довів видатний американський генетик Т.Х. Морган зі своїми співробітниками.



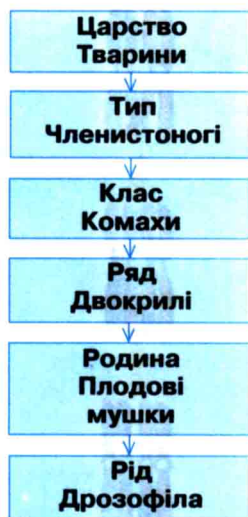
Муха-дрозофіла –
класичний об'єкт
генетичних
досліджень

Слід відзначити, що цей учений, як свого часу і Г. Мендель, вдало обрав об'єкт для своїх досліджень – муху-дрозофілу. Цих комах легко утримувати в лабораторіях. Вони мають високу

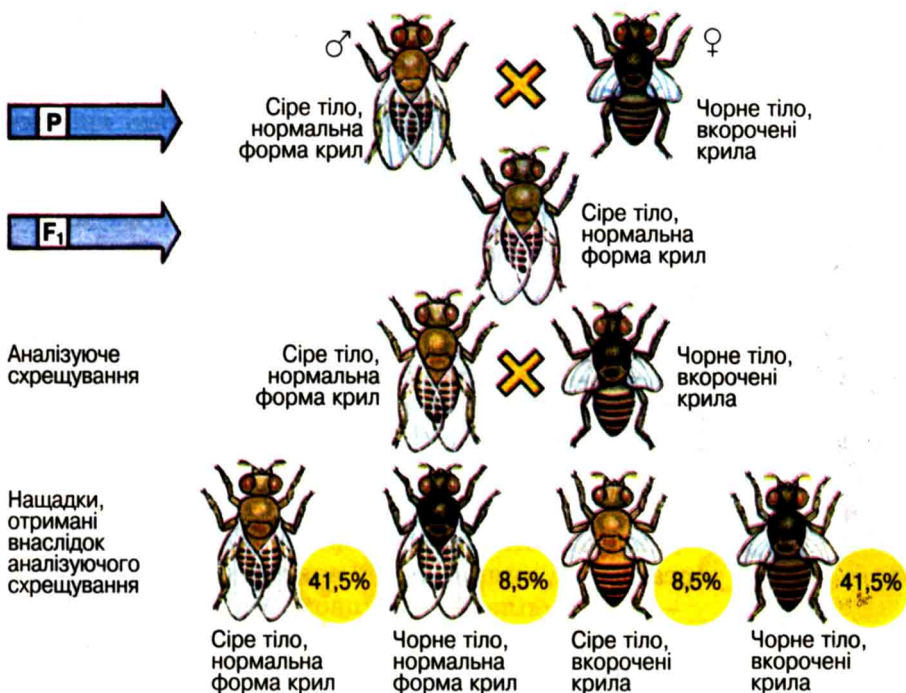
плодючість і швидко зміну поколінь (за оптимальних умов утримання нове покоління з'являється кожні півтора-два тижні), невелику кількість хромосом, що значно спрощує проведення досліджень.

Явище зчепленого успадкування Т.Х. Морган встановив за допомогою такого досліді (мал. 44). Самців дрозофіли, гомозиготних за домінуючими алелями забарвлення тіла (сіре) і форми крил (нормальна), він схрестив із самками, гомозиготними за відповідними рецесивними алелями (чорне забарвлення тіла – недорозвинені крила). Всі гібриди першого покоління мали сіре забарвлення тіла і крила нормальної форми, тобто були гетерозиготними за обома генами. Щоб з'ясувати генотип гібридів першого покоління, Т.Х. Морган провів аналізуюче схрещування: схрестив їх з особинами, гомозиготними за відповідними рецесивними алелями.

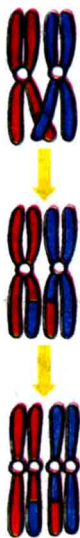
Теоретично від такого схрещування можна було очікувати два варіанти розщеплення. Якби гени, що визначають забарвлення тіла і форму крил, були роз-



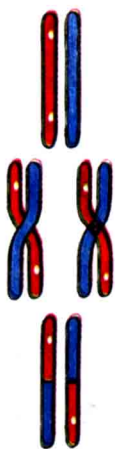
Систематичне положення дрозофіли



Мал. 44. Зчеплене успадкування деяких ознак у дрозофіли



Мал. 45.
Схема кросинговеру між гомологічними хромосомами



Мал. 46.
Схема дослідю, який доводить явище кросинговеру (світлі крапки – радіоактивні мітки, введені до хромосоми)

ташовані в негомологічних хромосомах, тобто успадковувалися незалежно, розщеплення мало бути таким: 25% особин із сірим тілом і нормальною формою крил, 25% – із сірим тілом і недорозвиненими крилами, 25% – з чорним тілом і нормальними крилами і 25% – з чорним тілом і недорозвиненими крилами (тобто у співвідношенні 1:1:1:1). Але якби ці гени були розташовані в одній хромосомі та успадковувалися зчеплено, то серед нащадків можна було б очікувати 50% особин із сірим тілом і нормальною формою крил і 50% – з чорним тілом і недорозвиненими крилами (тобто у співвідношенні 1:1).

Реально 41,5% нащадків мали сіре тіло і нормальну форму крил, 41,5% – чорне тіло і недорозвинені крила, 8,5% – сіре тіло і недорозвинені крила і 8,5% – чорне тіло і нормальну форму крил. Отже, розщеплення за фенотипами наближувалося до 1:1 (як у випадку зчепленого успадкування). Але серед нащадків були й два інші варіанти фенотипів, які можна було б очікувати в тому випадку, якби гени забарвлення тіла і форми крил містились у негомологічних хромосомах й успадковувалися незалежно.

Як Т.Х. Морган пояснив ці результати? Він припустив, що гени, які визначають забарвлення тіла мух і форму їхніх крил, розташовані в одній хромосомі й успадковуються зчеплено. Під час утворення статевих клітин у процесі мейозу гомологічні хромосоми здатні обмінюватися своїми ділянками (явище перехресту хромосом, або кросинговер) (мал. 45). Як вам відомо, кросинговер підсилює мінливість, забезпечуючи утворення нових варіантів поєднань алелей. При цьому може відбуватись обмін кількома генами або ділянками одного гена.

Явище кросинговеру згодом було доведено за допомогою введення в різні ділянки гомологічних хромосом ізотопних атомів (міток) (мал. 46). Після завершення кросинговеру такі мітки, введені в одну з гомологічних хромосом, виявляли у відповідних ділянках іншої.

Дослідження кросинговеру, проведені на різних організмах, виявили такі закономірності:

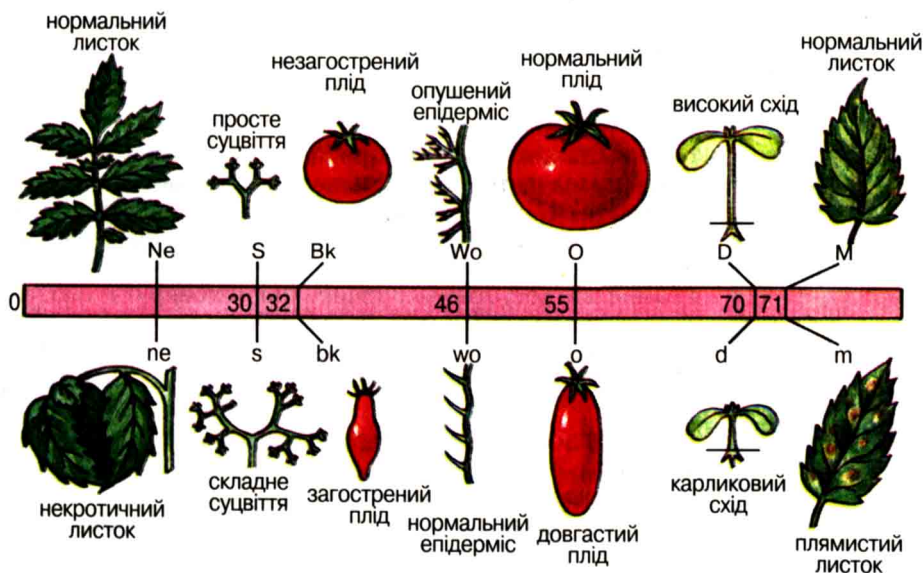
- сила зчеплення між двома генами, розташованими в одній хромосомі, обернено пропорційна відстані між ними. Отже, чим ця відстань більша, тим частіше відбувається кросинговер;

- частота кросинговеру між двома генами, розташованими в одній хромосомі, є величиною відносно постійною для кожної конкретної пари генів.

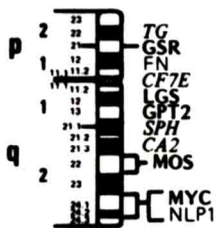
На підставі проведених досліджень зроблено важливий висновок – гени розташовані в хромосомі по її довжині в лінійному порядку, тобто один за одним. Згодом відкриття будови молекули ДНК підтвердило це. Як ви пам'ятаєте, в ній у лінійному порядку розташовані окремі мономери – нуклеотиди, якими закодовано спадкову інформацію.

Хоча частота кросинговеру між різними парами зчеплених генів є величиною відносно постійною, на неї можуть впливати деякі фактори зовнішнього і внутрішнього середовища (зміни в будові окремих хромосом, які ускладнюють або унеможливають процес кросинговеру, висока або низька температура, рентгенівські промені, деякі хімічні сполуки тощо). У деяких організмів виявлено залежність частоти кросинговеру від віку (наприклад, у дрозофіли) або статі (миші, кури).

Що таке генетичні карти хромосом? Відносну сталість частоти кросинговеру між різними парами генів однієї групи зчеплення використовують як показник відстані між окремими генами, а також для визначення послідовності їхнього розташування в хромосомі. Зокрема, визначення частот кросинговеру між різними парами генів використовують для складання **генетичних карт хромосом** (мал. 47,48). На цих



Мал. 47. Схематичне зображення генетичної карти однієї з хромосом помідора



Мал. 48.
Схематичне зображення генетичної карти восьмої пари хромосоми людини (TG, GSR, FN та ін. – позначення певних генів)

картах зазначено порядок розташування і відносні відстані між генами в певній хромосомі.

Що таке хромосомна теорія спадковості? За результатами своїх досліджень Т.Х. Морган із співробітниками запропонував хромосомну теорію спадковості. За її допомогою з'ясовано матеріальну основу законів спадковості, встановлених Г. Менделем, і те, чому в певних випадках успадковування тих чи інших ознак від них відхиляється. Основні положення **хромосомної теорії спадковості** такі:

- гени розташовані в хромосомах у лінійному порядку;
- різні хромосоми мають неоднакові набори генів, тобто кожна з негомологічних хромосом має свій унікальний набір генів;
- кожен ген займає в хромосомі певну ділянку; алельні гени займають у гомологічних хромосомах однакові ділянки;
- усі гени однієї хромосоми утворюють групу зчеплення, завдяки чому деякі ознаки успадковуються зчеплено; сила зчеплення між двома генами, розташованими в одній хромосомі, обернено пропорційна відстані між ними;
- зчеплення між генами однієї групи порушується внаслідок обміну ділянками гомологічних хромосом у профазі першого мейотичного поділу (процес кросинговеру);
- кожен біологічний вид характеризується певним набором хромосом (каріотипом) – кількістю та особливостями будови окремих хромосом.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. З чим пов'язане явище зчепленого успадкування ознак?
2. Чим визначається кількість груп зчеплення в організмів певного виду?
3. Що таке кросинговер? Яке його біологічне значення?
4. Яким дослідом Т.Х. Морган проілюстрував явище зчепленого успадкування ознак?
5. Які закономірності виявили вчені при дослідженні процесу кросинговеру?
6. Що таке генетичні карти хромосом?
7. Які основні положення хромосомної теорії спадковості?
8. Чому дрозофіла виявилася вдалим об'єктом для генетичних досліджень?

ПОМІРКУЙТЕ

Як можна довести, що гени розташовані в хромосомі в лінійному порядку?
Відомо, що в певних випадках ознаки, зумовлені генами, які входять до однієї групи зчеплення, можуть успадковуватися незалежно. Чим це можна пояснити?

§13 ГЕНЕТИКА СТАТІ. УСПАДКУВАННЯ, ЗЧЕПЛЕНЕ ЗІ СТАТТЮ

ПРИГАДАЙТЕ

Чим відрізняються хромосомні набори чоловіка і жінки? Що таке статеві хромосоми та аутосоми, летальні алелі?

Як визначається стать тих чи інших організмів під час їхнього індивідуального розвитку – одна з найцікавіших проблем біології.

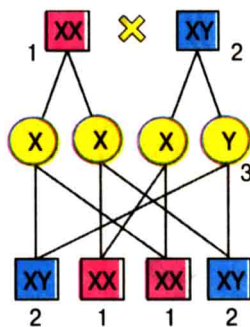
Як визначається стать різних груп організмів? Ще наприкінці XIX століття вчені звернули увагу на те, що хромосомні набори самців і самок різняться за будовою хромосом однієї з пар. У диплоїдних соматичних (нестатевих) клітинах самок багатьох видів тварин хромосоми всіх пар подібні за будовою, тоді як у самців хромосоми однієї з пар різні. Такі хромосоми, як ви пам'ятаєте, називають **статевими хромосомами**. Так, у самців дрозофіли одна зі статевих хромосом має паличкоподібну форму (це так звана X-хромосома), інша – гачкоподібну (Y-хромосома). У самок дрозофіли обидві статеві хромосоми мають однакову будову (X-хромосоми). Отже, каріотип самок дрозофіли можна умовно позначити як $6A + XX$, а самців – $6A + XY$ (символом «А» позначають нестатеві хромосоми – аутосоми, однакові за будовою в особин різної статі).

Оскільки під час мейозу гомологічні хромосоми розходяться до різних гамет, то у особин однієї статі формується лише один тип гамет (*гомогаметна стать*), тоді як у особин протилежної – два (*гетерогаметна стать*). У багатьох групах організмів гомогаметною статтю є жіноча, а гетерогаметною – чоловіча (мухи, клопи, жуки, ссавці, більшість видів риб, деякі земноводні та дводомні рослини тощо), а в інших навпаки (метелики, плазуни, птахи, деякі риби і земноводні).

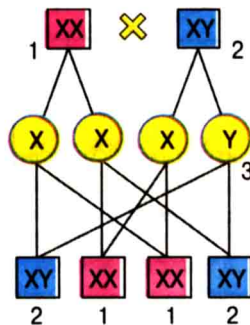
У деяких видів особини різних статей відрізняються за кількістю статевих хромосом. Так, у коників у диплоїдному наборі самки є обидві статеві хромосоми, а самця – лише одна.

Отже, у більшості роздільностатевих організмів стать майбутньої особини визначається в момент запліднення і залежить від того, скільки і які зі статевих хромосом поєднуються в зиготі (мал. 49, 50).

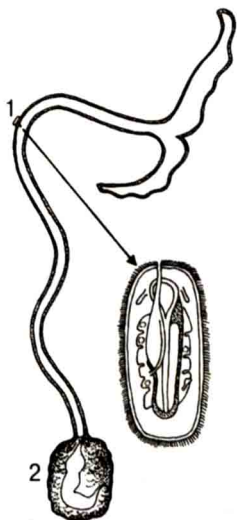
Але крім хромосомного, існують й інші механізми визначення статі організмів. У деяких безхребетних тварин (наприклад, коловерток, багатоцетинкового черв'яка динофілюса) стать майбутньої особини ви-



Мал. 49.
Успадкування статі
у метеликів:
1 – самець;
2 – самка;
3 – гамети



Мал. 50.
Успадкування статі
у ссавців:
1 – самка;
2 – самець;
3 – гамети



Мал. 51.
Бонелія:
1 – самець;
2 – самка

значається ще до моменту запліднення. Ці тварини можуть утворювати яйцеклітини двох типів: великі, багаті на жовток, і дрібні, з невеликим запасом поживних речовин. З яйцеклітин першого типу розвиваються лише самки, а з другого – самці.

У певних організмів на формування статі майбутньої особини можуть впливати біологічно активні речовини. Наприклад, у морської червоподібної тварини – бонелії – личинки, які прикріплюються до поверхні дна, розвиваються в великих (до 1 м завдовжки) самок. А ті з них, які потрапляють на хоботок самки, під впливом її гормонів перетворюються на карликових самців (1–3 мм завдовжки) (мал. 51).

У таких суспільних комах, як медоносна бджола, джмелі, мурашки, самки утворюють яйця двох типів: запліднені та незапліднені (партеногенетичні). З яєць першого типу розвиваються самки, а з другого – самці.

У деяких видів риб і земноводних під час зародкового розвитку одночасно закладаються зачатки як чоловічих, так і жіночих статевих залоз. Проте в процесі подальшого розвитку розвивається лише один із цих типів. Подібне явище спостерігається, наприклад, у риб-«чистильників», самці яких мають «гареми» з кількох самок. Після загибелі самця його функції переходять до однієї з самок, в якій з недиференційованих статевих зачатків починають розвиватися сам'яники.

Чим визначається співвідношення статей у популяціях? У популяціях організмів, стать яких визначається в момент запліднення, співвідношення самців і самок, згідно із законом розщеплення, має становити 1:1 (схема 7).

Але в природі таке співвідношення статей рідко спостерігають унаслідок різного рівня смертності самців і самок. Вищу смертність, зазвичай, мають особини гетерогаметної статі, оскільки в Y-хромосомі через її менші розміри немає деяких алельних генів, наявних в X-хромосомі. Тому у фенотипі особин гетерогаметної статі можуть проявитися летальні або напівлетальні рецесивні алелі. Наприклад, у шовковичного шовкопряда більше самців, ніж самок, оскільки від особливого вірусного захворювання частіше гине гусінь, з якої мали б розвиватися самки (гетерогаметна стать).

Що таке успадкування, зчеплене зі статтю?

Існують деякі ознаки, на характер успадкування яких впливає стать організму. Це пояснюється неоднаковим складом генів у X- та Y-хромосом, про що

P ♀ XX x ♂ XY
гамети X X X Y

F ₁	♂	X	Y
♀	X	XX	XY
	X	XX	XY

Схема 7

ми згадували раніше. У Х-хромосомі є ділянки з генами, яких немає в Y-хромосомі через її менші розміри, хоча в ній можуть бути деякі гени, яких немає в X-хромосомі (наприклад, ген, який зумовлює наявність або відсутність волосин по краю вушної раковини людини).

У кішок зчеплено зі статтю успадковуються певні види забарвлення шерсті. Відомо, що коти майже ніколи не мають черепахового забарвлення (руді та чорні плями на білому тлі) (мал. 52): вони бувають або з темними плямами, або рудими. Це пояснюється тим, що алельні гени, які зумовлюють руде або чорне забарвлення шерсті, розташовані лише в X-хромосомі. Жодна з алелей не домінує над іншою. Тому кішки, гетерозиготні за цим геном, мають черепахове забарвлення шерсті, на відміну від котів, у яких Y-хромосома його позбавлена.

У людини зчеплено зі статтю успадковується майже 150 ознак, зокрема деякі захворювання (дальтонізм, гемофілія тощо). Дальтонізм (нездатність розпізнавати деякі кольори) визначається рецесивною алеллю, розташованою в X- і відсутньою в Y-хромосомі. Тому чоловік, який має цю алель, хворіє на дальтонізм. У жінок це захворювання виявляється лише в особин, гомозиготних за рецесивною алеллю; гетерозиготні жінки фенотипно здорові, хоча і є носіями цієї алелі.

Так само успадковується і гемофілія (нездатність крові зсідатися, внаслідок чого людина може загинути навіть за незначних ушкоджень кровоносних судин). Як правило, рецесивна алель, яка зумовлює це захворювання, передається з покоління в покоління гетерозиготними жінками-носіями, оскільки гомозиготні за цією алеллю жінки хворіють на гемофілію і не доживають до репродуктивного віку.



Мал. 52. Успадкування забарвлення шерсті у котів, зчеплене зі статтю: 1 – кішка ($X^R X^R$) чи кіт ($X^R Y$) руді; 2 – черепахова кішка ($X^R X^B$); 3 – кішка ($X^B X^B$) чи кіт ($X^B Y$) чорні

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Які механізми визначення статі відомі у організмів? 2. Яку статть називають гетерогаметною, а яку – гомогаметною? 3. Що таке хромосомне визначення статі? 4. Чим визначається успадкування, зчеплене зі статтю? 5. Чому у роздільностатевих організмів співвідношення статей у популяціях має наближуватися до 1:1? 6. Чим можна пояснити той факт, що гетерогаметна статть менш життєздатна порівняно з гомогаметною?

ПОМІРКУЙТЕ

Яка ймовірність народження сина або доньки, хворих на гемофілію, у випадку: а) коли батько здоровий, а мати – носій рецесивної алелі гемофілії; б) батько хворий на гемофілію, а мати – гомозиготна за відповідною домінантною алеллю? За допомогою якого методу можна визначити статть тварини, якщо самці й самки не розрізняються за особливостями будови?

§14 ГЕНОТИП ЯК ЦІЛІСНА СИСТЕМА.

ЦИТОПЛАЗМАТИЧНА СПАДКОВІСТЬ

ПРИГАДАЙТЕ

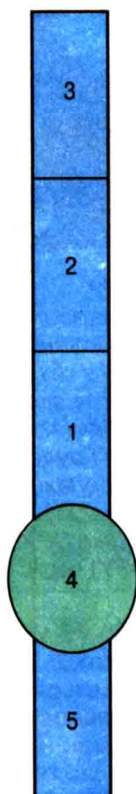
Що таке ген, геном, генетичний код, рекомбінація, транскрипція, кросинговер, антибіотики?

Що таке ген? Раніше ви дізналися про хімічну природу гена*. Тривалий час, доки не було з'ясовано структуру нуклеїнових кислот і генетичний код, ген вважали неподільною одиницею спадкової інформації, рекомбінацій і мутацій. Але згодом з'ясували, що зміни можуть зачіпати не весь ген, а лише певну його частину. Під час кросинговеру гомологічні хромосоми можуть обмінюватися як цілими генами, так і їхніми частинами. Мінімальна ділянка молекули нуклеїнової кислоти, яка може бути поділена під час кросинговеру, становить усього 1–2 пари нуклеотидів. Проте **ген** – *цілісна функціональна одиниця*, оскільки будь-які порушення його структури змінюють закодовану в ньому інформацію або призводять до її втрати.

Серед генів розрізняють **структурні**, що кодують структуру білків і РНК певних типів, і **регуляторні**, які слугують місцем приєднання ферментів та інших біологічно активних речовин. Останні впливають на активність структурних генів і беруть участь у процесах подвоєння ДНК і транскрипції. Розміри регуляторних генів порівняно зі структурними, зазвичай, незначні (мал. 53).

Отже, **ген** – *фактор спадковості, функціонально неподільна одиниця генетичного матеріалу у вигляді ділянки молекули нуклеїнової кислоти (ДНК або РНК)*. Він кодує первинну структуру білка, молекули тРНК чи рРНК або взаємодіє з біологічно активними речовинами (наприклад, ферментами).

Яка організація геному в різних організмів? У різних організмів кількість генів у геномі може значно варіювати. Найпростіше організований геном вірусів. Він може включати від одного гена до кількох сотень генів. Геном прокариотів містить як структурні, так і регуляторні гени. Наприклад, ДНК кишкової палички складається з 3 800 000 пар нуклеотидів, а кількість структурних генів – приблизно 1 000. Май-



Мал. 53.
Фрагмент молекули ДНК зі структурними (1–3, 5) та регуляторним (4) генами

*Термін «ген» запропонував 1909 року датський учений Вільгельм Людвіг Іоганнсен (1857–1927).

же половина довжини такої молекули генетичної інформації не несе, це ділянки, розташовані між окремими генами (так звані спейсери; від англ. *space* – простір).

Геном еукаріотів складніший, бо має більшу кількість ядерної ДНК та структурних і регуляторних генів. Так, геном дрозоділи складається з майже 180 000 000 пар нуклеотидів і включає близько 10 000 структурних генів. За даними останніх досліджень, структурних генів у геномі людини близько 30 000.

У результаті досліджень геному різних еукаріотичних організмів з'ясовано, що кількість ДНК в ядрі перевищує необхідну для кодування всіх структурних генів у 8–10 разів. Причини цього явища різні. По-перше, ДНК еукаріотів містить велику кількість послідовностей нуклеотидів, кожна з яких повторюється до сотень тисяч разів. По-друге, значна частина ДНК взагалі не несе генетичної інформації. По-третє, чимало є регуляторних генів, які не кодують структуру білків або РНК.

Що таке цитоплазматична спадковість? У клітинах еукаріотів, крім спадкового матеріалу, розташованого в ядрі, виявлено також **цитоплазматичну спадковість**, або **позаядерну**. Вона полягає у здатності певних структур цитоплазми зберігати і передавати нащадкам частину спадкової інформації батьків. Хоча провідна роль в успадкуванні більшості ознак організму належить ядерним генам, роль цитоплазматичної спадковості теж значна. Вона пов'язана з двома видами генетичних явищ:

– успадкуванням ознак, які кодуються *позаядерними генами*, розташованими в певних органелах (мітохондріях, пластидах);

– проявом у нащадків ознак, зумовлених ядерними генами, але на формування яких впливає *цитоплазма яйцеклітини*.

Про існування генів в органелах (мітохондріях і пластидах), здатних до самоподвоєння, стало відомо на початку ХХ століття під час вивчення зелених і безбарвних пластид у деяких квіткових рослин із мозаїчним забарвленням листків (мал. 54). Позаядерні гени взаємодіють із ядерними і перебувають під контролем ядерної ДНК. Цитоплазматична спадковість, пов'язана з генами пластид, характерна для різних видів рослин (наприклад, ротиків). Серед таких рослин є форми зі строкатими листками, причому ця ознака передається по материнській лінії. Строкатість листків зумовлена нездатністю частини пластид ут-

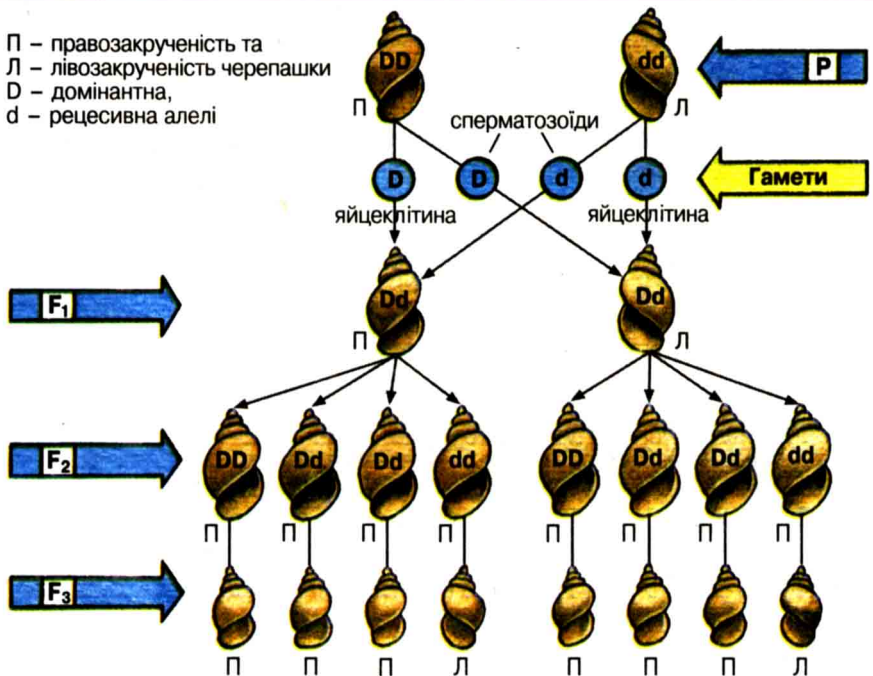


Мал. 54.
Строкатість листків
у бегонії

ворювати пігмент хлорофіл. Після поділу клітин із безбарвними пластидами в листках виникають білі плями, які чергуються із зеленими ділянками. Передача строкатості по материнській лінії пояснюється тим, що під час утворення статевих клітин пластиди потрапляють до яйцеклітин, а не до спермій. Пластиди, які розмножуються поділом, мають генетичну безперервність: зелені пластиди дають початок зеленим, а безбарвні – безбарвним. Під час поділу клітини пластиди розподіляються випадково, внаслідок чого утворюються клітини з безбарвними, зеленими або обома типами пластид одночасно.

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

Вплив ядерних генів материнського організму через цитоплазму яйцеклітини на формування певних станів ознак можна простежити на прикладі ставковика (мал. 55). У цього прісноводного молюска є форми з різними станами спадкової ознаки напрямку



Мал. 55. Прояв цитоплазматичної спадковості у ставковика

закрученості черепашки – лівого або правого. Аallel, яка визначає правозакрученість черепашки, домінує над алеллю лівозакрученості, але при цьому напрямок закрученості зумовлений генами материнської особини. Наприклад, особини, гомозиготні за рецесивною алеллю лівозакрученості, можуть мати правозакручену черепашку, якщо домінують алель правозакрученості мав материнський організм.

Який є взаємозв'язок між генами та ознаками, які вони визначають? Тривалий час у генетиці існувало правило, згідно з яким кожний ген визначає синтез одного білка, чи одну ознаку. Проте подальші дослідження показали, що відношення «ген – ознака» значно складніші. Стали відомі явища множинної дії генів і взаємодії неалельних генів.

Раніше ми з вами розглянули різні варіанти взаємодії алельних генів: повне і неповне домінування, проміжний характер успадкування. Проте на формування певних станів ознак часто впливає **взаємодія двох або більшої кількості неалельних генів**. Така взаємодія можлива у різних формах.

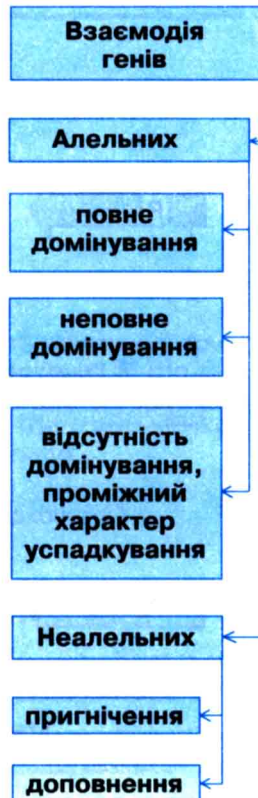
Один із типів взаємодії неалельних генів проявляється в тому, що певна алель одного гена пригнічує прояв алелі іншого, неалельного.

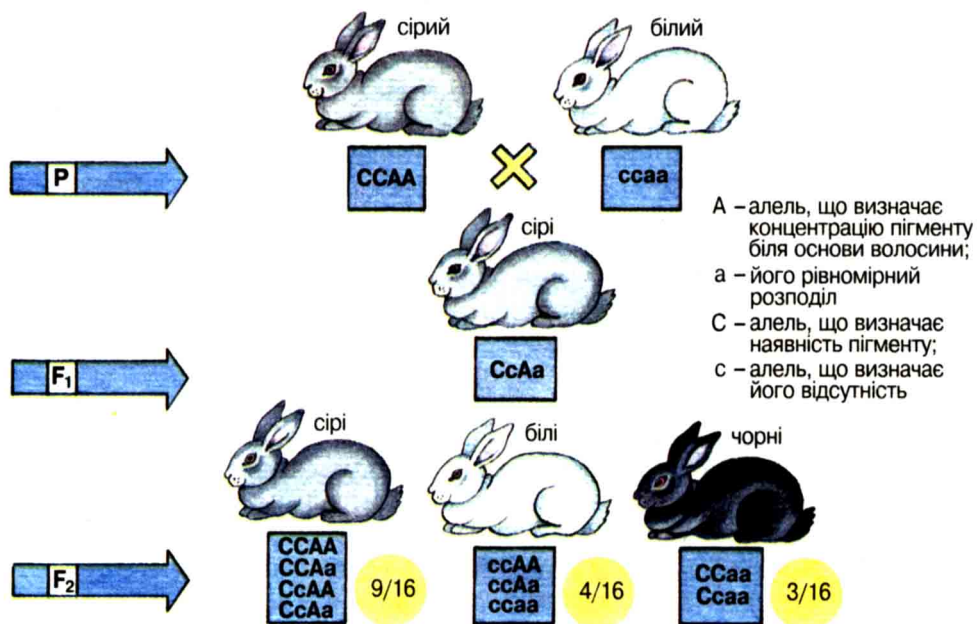
Наприклад, пурпурне забарвлення очей дрозофіли зумовлене рецесивною алеллю одного з генів. Але вона не проявиться у фенотипі, якщо в гомозиготних за цією алеллю особин у гомозиготному стані перебуватиме рецесивна алель іншого неалельного гена, який пригнічуватиме дію першого.

Інший поширений тип взаємодії неалельних генів полягає в тому, що для прояву в фенотипі певного стану ознаки необхідна взаємодія домінують алелей двох або більшої кількості неалельних генів.

Так, фіалкове забарвлення плодів баклажана залежить від взаємодії домінують алелей двох неалельних генів, завдяки чому утворюється відповідний пігмент (антоціан). Якщо хоча б один із цих генів гомозиготний за рецесивною алеллю, пігмент не синтезується і утворюються безбарвні плоди. Подібне явище спостерігається і у запашного горошку, в якого домінують алелі двох неалельних генів зумовлюють червоне забарвлення віночка. Але якщо хоча б один із цих генів гомозиготний за рецесивною алеллю, віночок буде білим.

У тварин (наприклад, мишей, кролів) для формування темного забарвлення шерсті потрібні домінують алелі двох неалельних генів, один із яких визначає наявність пігменту, а інший – його розподіл

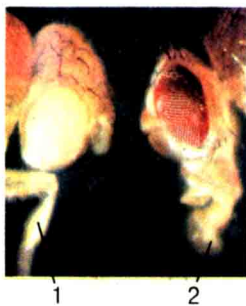




Мал. 56. Приклад взаємодії неалельних генів у кролів

по волосині. Якщо перший з цих генів гомозиготний за рецесивною алеллю, то пігмент не синтезується і народжуються білі особини (альбіноси) (мал. 56). У людини розвиток нормального слуху також визначають домінантні алелі двох неалельних генів, один із яких відповідає за нормальний розвиток завитки внутрішнього вуха, а інший – слухового нерва. Якщо хоча б один із цих генів гомозиготний за рецесивною алеллю – людина глуха від народження.

Що таке множинна дія генів? Більшості генів притаманна властивість, коли одна їхня алель впливає на формування певних станів кількох різних ознак. Це явище називають **множинною дією генів**.



Мал. 57. Мутантна (1) і нормальна (2) форми дрозофіл

Наприклад, у людини відоме захворювання – арахнодактилія (у перекладі – «павучі пальці»). Воно зумовлене мутацією домінантної алелі, що впливає на формування видовжених пальців на руках і ногах, неправильне положення кришталика ока і вроджені вади серця. У дрозофіли рецесивна алель одного з генів визначає відсутність пігменту очей (білоокість), світле забарвлення тіла, змінює будову статевих органів, знижує плодючість і тривалість життя (мал. 57). У картоплі домінантна алель визначає рожеве забарвлення бульб і червоно-фіалкове – віночка (у рослин, гомозиготних за відповідною рецесивною алеллю, бульби і віночки квіток синюваті або білі).

Генотип особин кожного виду є цілісною системою, хоча і складається з окремих генів, які можуть відокремлюватись один від одного і успадковуватись незалежно. Цілісність генотипу, яка склалася в процесі історичного розвитку виду, проявляється в тому, що формування станів більшості ознак організму є результатом взаємодії алельних і неалельних генів, а алелі більшості генів впливають на розвиток певних станів кількох ознак.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що собою становить ген з біохімічної та генетичної точок зору? 2. Що таке структурні та регуляторні гени? 3. Що таке цитоплазматична спадковість і чим вона зумовлена? 4. Які типи взаємодій неалельних генів вам відомі? 5. Що таке множинна дія генів? 6. У чому полягає цілісність генотипу?

ПОМІРКУЙТЕ

Яка біологічна роль цитоплазматичної спадковості?

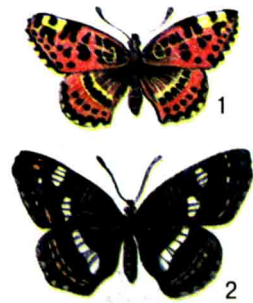
§15 ВЗАЄМОДІЯ ГЕНОТИПУ І УМОВ ДОВКІЛЛЯ. МОДИФІКАЦІЙНА МІНЛИВІСТЬ

ПРИГАДАЙТЕ

Що таке спадкова і неспадкова мінливість, однайцеві близнята? Що таке порода тварин і сорт рослин? Що таке кількісні та якісні ознаки?

Одна з головних проблем генетики – з'ясування співвідносної ролі генотипу і умов довкілля у формуванні фенотипу організмів. Учені вже давно звернули увагу на той факт, що однайцеві близнята, які росли в різних умовах, відмінні за фенотипом. Це прояв неспадкової мінливості. Її дослідження дають можливість з'ясувати, як спадкова інформація реалізується за певних умов середовища існування. Вивчення неспадкової мінливості має і практичне значення: створюючи нові породи і сорти організмів, селекціонери повинні відрізнити спадкову мінливість від неспадкової і підбирати такі умови, за яких найчіткіше у фенотипі організмів проявляються корисні для людини стани ознак і пригнічуються прояви шкідливих.

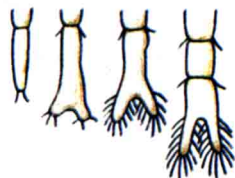
Що таке модифікаційна мінливість? Які її властивості? Модифікаційна (від лат. *модус* – міра, вигляд і *фаціо* – роблю) **мінливість** – це зміни ознак організму (його фенотипу), спричинені змінами умов середовища життя і не пов'язані зі змінами генотипу. Отже, **модифікаційні зміни (модифікації)** – це реакції організмів на зміну інтенсивності дії пев-



Мал. 58. Залежність забарвлення крил у метелика рябокрилки мінливої від температури: 1 – весняна форма; 2 – літня форма



Мал. 59.
Залежність форми
листіків
у стрілолиста від
умов зростання:
1 – на суходолі;
2, 3 – у воді



Мал. 60.
Залежність
опушеності задньої
частини черевця
рачка-артемії
від солоності води

них чинників довкілля. Вони однакові для всіх генотипно однорідних організмів.

Наприклад, у всіх рослин стрілолисту, занурених у воду, утворюються довгі й тонкі листки, а у тих, які ростуть на суходолі – вони стрілоподібні. У рослин стрілолисту, занурених у воду частково, формуються листки обох типів (мал. 59). У денного метелика рябокрилки мінливої основне тло крил залежить від температури, за якої розвивалися лялечки: з тих, що перезимували виходять метелики з цегляно-червоним, а з тих, що розвивалися в умовах підвищених літніх температур, – чорним тлом крил (мал. 58).

Ступінь вираженості модифікацій прямо залежить від інтенсивності й тривалості дії на організм певного чинника. Так, у дрібного рачка-артемії ступінь волохатості задньої частини черевця залежить від солоності води: вона тим більша, чим нижча концентрація солей у воді (мал. 60).

Тривалий час точилися дискусії про можливість успадкування нових станів ознак, набутих організмом під час індивідуального розвитку. Вперше те, що модифікації не успадковуються, довів німецький учений А. Вейсман. Протягом багатьох поколінь він відрізував мишам хвост, але у безхвостих батьків завжди народжувалися хвостаті нащадки.

Як показали численні дослідження, модифікації можуть зникати протягом життя однієї особини, якщо припиняється дія чинника, який їх викликав. Наприклад, загар, набутий людиною влітку, поступово зникає протягом осінньо-зимового періоду. Якщо рослину стрілолист (мал. 59) пересадити з води на суходіл, то нові листки матимуть не видовжену, а стрілоподібну форму. Деякі модифікації, які виникли переважно на ранніх етапах індивідуального розвитку, можуть зберігатися протягом усього життя особини. Але нащадкам вони не передаються. Наприклад, викривлення кісток нижніх кінцівок унаслідок рахіту зберігається протягом усього життя. Але в батьків, які в дитинстві перехворіли на рахіт, діти можуть народитися нормальними, якщо під час свого розвитку вони одержуватимуть потрібну кількість вітаміну D.

Інший приклад модифікацій, які зберігаються протягом життя, – це диференціація личинок медоносною бджолою на цариць і робочих особин. Личинки, що розвиваються в особливих великих комірках і живляться лише «молочком», яке виробляють особливі залози робочих бджіл, розвиваються в цариць. А ті, яких вигодовують пергою (сумішшю меду і

пилку), згодом стають робочими особинами – недорозвиненими самками, нездатними до розмноження. Отже, диференціація личинок жіночої статі медоносної бджоли залежить від їжі, яку вони одержують під час свого розвитку. Якщо на ранніх етапах розвитку поміняти місцями личинок, з яких у подальшому мали розвиватися цариця і робоча бджола, то відповідно зміняться характер їхнього живлення й подальша диференціація. Проте на пізніших етапах розвитку це стає неможливим.

Модифікаційна мінливість відіграє виняткову роль у житті організмів, забезпечуючи, зазвичай, їхню пристосованість до мінливих умов середовища. Наприклад, зміна форми листків стрілолиста із стрілоподібної на стрічкоподібну (лінійну) при зануренні цієї рослини у воду захищає її від ушкодження течією. Зміна шерсті ссавців під час осіннього линяння на густішу забезпечує захист від дії низьких температур, а загар людини – від шкідливої дії сонячного випромінювання. Все це дає підставу вважати, що подібні модифікації виникли в процесі історичного розвитку виду як певні пристосувальні реакції на зміни умов середовища існування, з якими постійно стикаються організми (мал. 61).

Проте не всі модифікації мають пристосувальний характер. Наприклад, якщо затінити нижню частину стебла картоплі, то на ній почнуть утворюватися надземні бульби (мал. 62). В одного з видів ранників при занурюванні рослини в воду і сильному затіненні, верхівкове суцвіття перетворюється на бульбу. Отже, модифікації, позбавлені пристосувального значення, виникають тоді, коли організми опиняються в незвичних для себе умовах, з якими не доводилося постійно стикатися їхнім предкам.

Які статистичні закономірності модифікаційної мінливості? Модифікаційна мінливість підпорядковується певним статистичним закономірностям. Зокрема, будь-яка ознака може змінюватись лише в певних межах. Такі межі модифікаційної мінливості ознак зумовлені генотипом організму і мають назву **норми реакції**. Отже, конкретний алельний ген зумовлює не розвиток певного, кодованого ним стану ознаки, а лише межі, в яких той може змінюватись залежно від інтенсивності дії тих чи інших чинників навколишнього середовища.

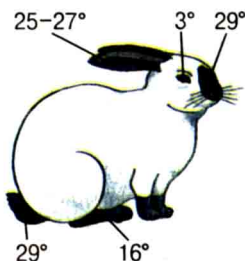
Серед ознак є такі, різні стани яких майже повністю визначаються генотипом (наприклад, розташування очей, кількість пальців на кінцівках, група крові, характер жилкування листків тощо). Але на ступінь про-



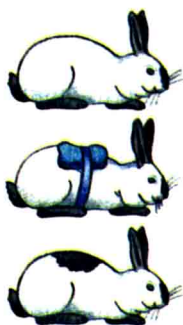
Мал. 61.
Залежність розмірів кульбаби від умов зростання: 1 – рослина, що виросла на збідненому ґрунті; 2 – рослина, що виросла на родючому ґрунті



Мал. 62.
Модифікація, позбавлена пристосувального значення



Мал. 63.
Карта розподілу температурних порогів пігментації волосся горностаєвих кролів



Мал. 64.
Залежність забарвлення шерсті кролів від температури

яву станів інших ознак (ріст і маса організмів, розміри листкової пластинки тощо) значно впливають умови довкілля. Наприклад, розвиток горностаєвого забарвлення шерсті кролів залежить від температури (мал. 63). Якщо в такого кролика поголити ділянку тіла, вкриту білою шерстю, і прикласти до неї лід, то в умовах низької температури на ній виросте чорна шерсть (мал. 64).

Норма реакції для різних ознак має власні межі. Найвужча норма реакції притаманна ознакам, які визначають життєздатність організмів (наприклад, взаєморозташування внутрішніх органів), а для ознак, які не мають такого значення, вона може бути ширшою (маса тіла, ріст, колір волосся).

Для вивчення мінливості певної ознаки складають **варіаційний** (від лат. *variatio* – зміна) **ряд** – послідовність кількісних показників проявів станів певної ознаки (варіант), розташованих у порядку їхнього зростання чи зменшення (мал. 65). Довжина варіаційного ряду свідчить про розмах модифікаційної мінливості. Вона зумовлена генотипом організмів, але залежить від умов навколишнього середовища: чим вони будуть стабільніші, тим коротший варіаційний ряд, і навпаки.

Якщо простежити розподіл окремих варіант усередині варіаційного ряду, то можна помітити, що найбільша їхня кількість розташована в середній його частині, тобто вони мають середнє значення певної ознаки. Такий розподіл пояснюється тим, що мінімальні та максимальні значення розвитку певної ознаки формуються тоді, коли більшість чинників довкілля діє в одному напрямі: найбільш або найменш сприятливому. Але організм, як правило, відчуває на собі різний їхній вплив: одні фактори сприяють розвитку ознаки, інші, навпаки, гальму-



Мал. 65. Варіаційний ряд листків лавровишні

Мал. 66.
Варіаційна
крива кількості
колосків у колосі
пшениці



ють. Саме тому ступінь розвитку певної ознаки у більшості особин виду усереднені. Так, більшість людей має середній зріст, і лише незначна частина серед них – велетні або карлики.

Розподіл варіант усередині варіаційного ряду можна графічно зобразити у вигляді варіаційної кривої (мал. 66). **Варіаційна крива** – це графічне зображення кількісних показників мінливості певної ознаки, яке ілюструє межі модифікаційної мінливості та частоту зустрічальності окремих варіант. За допомогою варіаційної кривої можна встановити середні показники і норму реакції певної ознаки.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що таке модифікаційна мінливість і чому вона не успадковується?
2. Які властивості притаманні модифікаційній мінливості?
3. Хто і яким чином довів, що модифікації не успадковуються? Яке це мало значення для подальшого розвитку біології?
4. Що таке норма реакції? Чим вона зумовлюється?
5. Що таке варіаційний ряд і варіаційна крива?
6. Яка роль генотипу і умов довкілля у формуванні фенотипу особин?
7. Яке біологічне значення модифікаційної мінливості?

ПОМІРКУЙТЕ

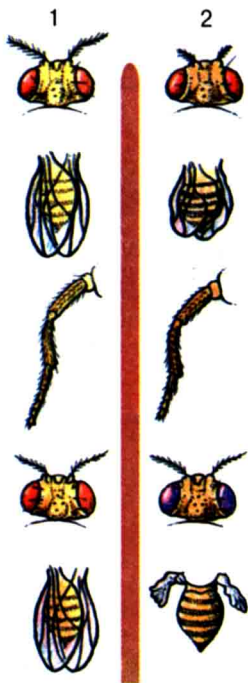
Чому саме модифікації, які виникли на ранніх етапах розвитку особини, зберігаються протягом усього її життя?

§16 МУТАЦІЙНА МІНЛИВІСТЬ

ПРИГАДАЙТЕ

Що таке гаплоїдний, диплоїдний і поліплоїдний набори хромосом? Що таке рекомбінації, аутосоми, гомо- та гетерозиготи?

Крім неспадкової (модифікаційної) мінливості, існує ще і спадкова, пов'язана зі змінами в генотипі. Спадкова мінливість може бути комбінативною і мутаційною.



Мал. 67.
Мутації
у дрозофіл:
1 – нормальні
особини;
2 – мутантні
особини

Що таке комбінативна мінливість? Комбінативна мінливість пов'язана із виникненням різних комбінацій алельних генів (**рекомбінацій**). Джерелами комбінативної мінливості є: *кон'югація* гомологічних хромосом у профазі та їхнє *незалежне розходження* в анафазі першого поділу мейозу, а також випадкове поєднання алельних генів при злитті гамет. Отже, комбінативна мінливість, яка забезпечує різноманітність комбінацій алельних генів, зумовлює і появу особин із різними поєднаннями станів ознак. Комбінативну мінливість спостерігають і в організмів, які розмножуються нестатевим способом або вегетативно (наприклад, у прокаріотів можлива передача спадкової інформації від клітини до клітини за участю вірусів-бактеріофагів).

Що таке мутаційна мінливість, або мутації? Мутації (від лат. *mutatio* – зміна) – *стійкі зміни генотипу, які виникають раптово і призводять до зміни тих чи інших спадкових ознак організму*. Основи вчення про мутації заклав голландський учений Гуго де Фріз (1845–1935), який і запропонував сам термін. Подальші дослідження показали, що здатність до мутацій є універсальною властивістю всіх живих істот.

Які розрізняють типи мутацій? Мутації можуть виникати в будь-яких клітинах організму і спричинювати різноманітні зміни генетичного матеріалу і, відповідно, фенотипу (мал. 67). Мутації, які виникають у статевих клітинах, успадковуються при статевому розмноженні, а в нестатевих клітинах – успадковуються лише за нестатєвого чи вегетативного розмноження.

Залежно від характеру впливу на життєдіяльність організмів розрізняють летальні, сублетальні та нейтральні мутації. **Летальні мутації**, проявляючись у фенотипі, спричиняють загибель організмів ще до моменту народження або до настання здатності до розмноження. **Сублетальні мутації** знижують життєздатність особин, призводячи до загибелі їхньої частини (від 10 до 50%). **Нейтральні мутації** (від лат. *нейтраліс* – той, що нікому не належить) у звичних для організмів умовах існування на їхню життєздатність не впливають. Імовірність того, що мутація, яка щойно виникла, виявиться корисною, незначна. Але у деяких випадках, особливо за змін умов існування, нейтральні мутації можуть виявитися для організму корисними.

Залежно від характеру змін генетичного апарату, розрізняють мутації геномні, хромосомні та генні.

Геномні мутації пов'язані з кратним збільшенням або зменшенням кількості хромосомних наборів. Збільшення їхньої кількості призводить до **поліплоїдії** (від грец. *поліплоос* – багаторазовий і *ейдос* – вид), що найчастіше спостерігається у рослин, рідше – у тварин (переважно одноклітинних, рідше – у багатоклітинних, які розмножуються вегетативно або партеногенетично).

Основна причина того, що поліплоїдія у тварин трапляється лише зрідка, полягає в тому, що цей тип мутацій порушує функціонування хромосомного механізму визначення статі. Якщо кількість статевих хромосом перевищує дві, в організмі порушується розвиток і вони або гинуть, або стають нездатними до розмноження. У більшості рослин цього обмеження не існує, оскільки в них немає статевих хромосом.

Поліплоїдія може виникати різними шляхами: подвоєнням кількості хромосом, яке не супроводжується наступним поділом клітини; утворенням гамет з незменшеною кількістю хромосом унаслідок порушення процесу мейозу. Поліплоїдію також може спричинити злиття нестатевих клітин або їхніх ядер. Вона значно впливає на організми: сприяє збільшенню розмірів, прискорює процеси їхньої життєдіяльності та підвищує продуктивність (мал. 68). Це пояснюється тим, що інтенсивність біосинтезу білків залежить від кількості гомологічних хромосом у ядрі: чим їх більше, тим більше за одиницю часу утворюється молекул білка кожного виду. Проте поліплоїдія може спричинити зниження плодючості внаслідок порушення процесу мейозу: у поліплоїдних організмів можуть утворюватися гамети з різною кількістю наборів хромосом (особливо в організмів з непарною їхньою кількістю: $3n$, $5n$ тощо). Такі гамети, як правило, нездатні зливатись.

Поліплоїдія відіграє важливу роль в еволюції рослин як один із механізмів утворення нових видів. Її використовують у селекції для створення нових високопродуктивних сортів (м'якої пшениці, цукрового буряка, суниць садових тощо).

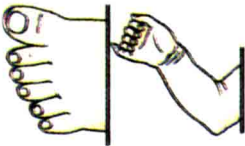
Мутації, пов'язані зі зменшенням кількості наборів хромосом, спричиняють прямо протилежні наслідки (мал. 69): гаплоїдні форми порівняно з диплоїдними мають менші розміри, в них знижені продуктивність і плодючість. Але в селекції такий тип мутацій застосовують для одержання форм, гомозиготних за всіма генами: спочатку виводять гаплоїдні форми, а потім кількість хромосом подвоюють.



Мал. 68.
Геномні мутації у
пасльйону чорного:
1 – диплоїдна
форма, $2n=36$;
2 – тетраплоїдна,
 $4n=72$;
3 – гексаплоїдна,
 $6n=108$;
4 – октоплоїдна,
 $8n=144$



Мал. 69.
Геномна мутація
у помідора:
1 – гаплоїдна
форма, $1n=12$;
2 – диплоїдна,
 $2n=24$



Мал. 70.
Аномалії людини,
що виникли
внаслідок
хромосомної
мутації (поява
третьої хромосоми
в 15-й парі)

Хромосомні мутації пов'язані зі зміною кількості окремих гомологічних хромосом або їхньої будови. Зміна кількості окремих гомологічних хромосом порівняно з нормою значно впливає на фенотип мутантних організмів (мал. 70). При цьому відсутність однієї або обох гомологічних хромосом впливає негативніше на процеси життєдіяльності й розвиток організму, ніж поява додаткової хромосоми. Наприклад, зародок людини з хромосомним набором 44 аутосоми (A)+ X-хромосома розвивається в жіночий організм зі значними порушеннями будови та життєвих функцій (крилоподібна згортка шкіри на шиї, вроджені порушення у формуванні кісток, кровоносної й сечостатевої систем). Зародки з хромосомним набором 44A + XXX хромосоми розвиваються також в жіночий організм, який лише незначно відрізняється від нормального.

Поява третьої хромосоми в 21-й парі спричиняє хворобу Дауна, проявами якої є порушення розумового розвитку, скорочення тривалості життя (як правило, до 30 років), зменшення розмірів голови, сплюсненість обличчя, косий розріз очей тощо.

Можливі й різні варіанти перебудови хромосом: втрата ділянки, вбудова ділянки гомологічної або негомологічної хромосоми, перевертання ділянки хромосоми на 180° тощо.

У разі втрати ділянки хромосома стає коротшою і позбавляється певних генів. Унаслідок такої мутації у фенотипі гетерозиготних організмів можуть проявлятися рецесивні алелі, розташовані в ділянці, гомологічній втраченій. В інших випадках у хромосому вбудовується додатковий фрагмент, який належав гомологічній хромосомі. Такий тип мутацій майже не проявляється у фенотипі організмів.

Ще один варіант перебудови хромосом пов'язаний зі зміною послідовності розташування генів: ділянка хромосоми, яка утворилася внаслідок двох розривів, перевертається на 180° і за допомогою ферментів знову вбудовується в неї. Такий тип мутацій часто не впливає на фенотип, оскільки кількість генів хромосоми залишається незмінною. Спостерігають також обмін ділянками між хромосомами різних пар.

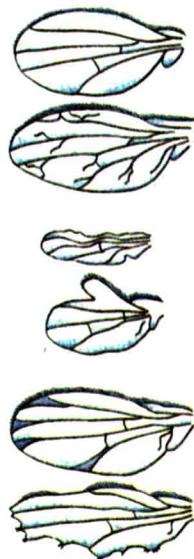
Наслідками мутацій, пов'язаних зі зміною будови хромосом, може бути порушення процесу мейозу, зокрема, кон'югації гомологічних хромосом. Наприклад, гомологічні хромосоми не розходяться після кон'югації і потрапляють до однієї з гамет, тоді як інша їх позбавлена. Так формуються статеві клітини з відмінними хромосомними наборами.

Генні мутації – це стійкі зміни окремих генів, спричинені порушенням звичайної послідовності розташування нуклеотидів у молекулах нуклеїнових кислот (втрата певних нуклеотидів, поява додаткових, зміна порядку їхнього розташування). Такий тип мутацій найпоширеніший, він може зачіпати будь-які ознаки організму і тривалий час передаватися з покоління з покоління.

Різні алелі мають різний ступінь здатності до зміни структури. Розрізняють **стійкі алелі**, мутації яких спостерігаються відносно рідко, і **нестійкі**, мутації яких відбуваються значно частіше.

Генні мутації бувають домінантними, напівдомінантними (які проявляються частково) і рецесивними. Більшість генних мутацій рецесивні, вони проявляються лише в гомозиготному стані й тому виявити їх досить складно.

У природних умовах мутації окремих алелей спостерігають досить рідко, але, оскільки загальна кількість генів в організмі велика, то і мутацій відбувається чимало. Наприклад, у дрозофіли приблизно 5% гамет несуть різноманітні мутації (мал. 71).



Мал. 71.
Генні мутації у дрозофіли (зміни форми і жилкування крила)

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Який тип мінливості називають спадковою? 2. Що спільного та відмінного між комбінативною та мутаційною мінливістю?
3. Що таке мутації? Які властивості притаманні мутаціям? 4. Які типи мутацій вам відомі? 5. Що таке генні мутації? 6. Які види хромосомних мутацій вам відомі? 7. Що таке генні мутації? З чим пов'язаний цей тип мутацій?

ПОМІРКУЙТЕ

Чому мутації, пов'язані з кратним зменшенням хромосомного набору, негативніше впливають на життєздатність організмів порівняно з тими, які спричиняють його кратне збільшення?

§17 ПРИЧИНИ МУТАЦІЙ. ЗАКОН ГОМОЛОГІЧНИХ РЯДІВ СПАДКОВОЇ МІНЛИВОСТІ

ПРИГАДАЙТЕ

Які властивості генетичного коду? Що таке алкалоїди? Що вивчав систематика?

Тривалий час причини мутацій залишалися нез'ясованими. Лише 1927 року американський генетик Герман Джозеф Меллер* встановив, що мутації мож-

*Г.Д. Меллер (1890–1967) – видатний американський генетик. Разом з Т.Х. Морганом брав участь у розробленні хромосомної теорії спадковості. Лауреат Нобелівської премії (1964).

Фактори, що спричиняють мутації

хімічні

фізичні

біологічні



Сергій
Михайлович
Гершензон
(1906–1998)

на викликати штучно. Опромінюючи рентгенівськими променями дрозофіл, він спостерігав у них різноманітні мутації. Фактори, здатні спричинити мутації, називають **мутагенними**.

Які відомі групи мутагенних факторів? За походженням мутагенні фактори бувають фізичними, хімічними та біологічними.

Серед **фізичних мутагенів** найбільше значення мають іонізуючі випромінювання, зокрема рентгенівське. Проходячи крізь живу речовину, рентгенівські промені вибивають електрони із зовнішньої оболонки атомів або молекул, унаслідок чого останні стають позитивно зарядженими, а вибиті електрони продовжують цей процес, спричиняючи хімічні перетворення різних сполук живих організмів. До фізичних мутагенів належать також ультрафіолетові промені, підвищена температура тощо.

Ультрафіолетові промені, як і рентгенівські, в опромінених клітинах призводять до змін, які, у свою чергу, є причиною мутацій, як правило, генних, і рідше – хромосомних. Підвищена температура може збільшити частоту генних, а зростання її до верхньої межі витривалості організмів, і хромосомних мутацій.

Хімічні мутагени було відкрито пізніше за фізичні. Значний внесок у їхнє вивчення зробила українська школа генетиків, очолювана академіком С.М. Гершензоном. Нині відомо багато хімічних мутагенів. Наприклад, алкалоїд колхіцин руйнує веретено поділу, що призводить до подвоєння числа хромосомних наборів у клітині. Газ іприт, який використовують як хімічну зброю, підвищує частоту мутацій у піддослідних мишей в 90 разів. Хімічні мутагени здатні спричинити мутації всіх типів.

До **біологічних мутагенів** належать віруси. У клітинах, уражених вірусами, мутації спостерігають значно частіше, ніж у здорових. Віруси можуть вводити певну кількість власної генетичної інформації в генотип клітини-хазяїна. Вважають, що ці процеси відігравали важливу роль в еволюції прокаріотів, оскільки віруси таким чином переносять генетичну інформацію між клітинами різних видів хазяїв (мал. 72).

Є мутації, які виникають без помітного впливу мутагенних факторів, так звані **спонтанні мутації** (від лат. *спонтанеус* – самочинний), наприклад, як помилки при відтворенні генетичного коду. Їхні причини ще остаточно не з'ясовано. Ними можуть бути: природний радіаційний фон, космічні промені, які досягають поверхні Землі.

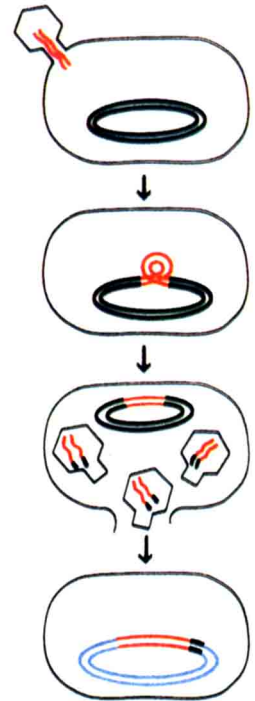
Які існують біологічні антимутаційні механізми? Живі організми здатні певним чином захищати свої гени від мутацій. Приміром, більшість амінокислот закодована не одним, а кількома триплетами; багато генів у генотипі повторюють один одного. Змінені внаслідок мутацій ділянки молекули ДНК можуть видалятися за допомогою ферментів: утворюються два розриви, змінена ділянка видаляється, а на її місце вбудовується інша з притаманною цій частині молекули послідовністю нуклеотидів.

Які загальні властивості мутацій? До мутацій здатні всі живі організми. Вони виникають раптово, а зміни, спричинені мутаціями, стійкі й можуть успадковуватися. Мутації можуть бути шкідливими, нейтральними або, надзвичайно рідко, корисними для організмів. Одні й ті самі мутації можуть виникати неодноразово. Мутагени універсальні, тобто здатні спричиняти мутації в організмів будь-якого виду. На відміну від модифікацій, мутації неспрямовані: один і той самий мутагенний фактор, який діє з однаковою силою на ідентичні в генетичному відношенні організми (наприклад, на однойцевих близнят), може спричиняти різні типи мутацій. Разом із тим різні за своєю природою мутагени можуть викликати у генетично різних організмів подібні спадкові зміни.

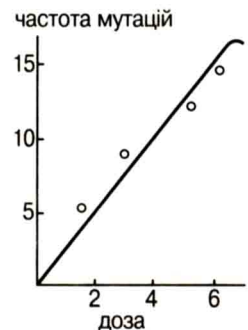
Ступінь вираженості мутаційних змін у фенотипі не залежить від інтенсивності й тривалості дії мутагенного фактора. Так, слабкий мутаген, який діє нетривалий час, іноді здатний спричинити значніші зміни у фенотипі, ніж сильніший. Проте із зростанням інтенсивності дії мутагенного фактора частота виникнення мутацій зростає лише до певної межі (мал. 73).

Для всіх мутагенних факторів не існує **нижнього порогу** їхньої дії, тобто такої межі зниження інтенсивності, після якої вони неспроможні спричинити мутації. Ця властивість мутагенів має важливе теоретичне і практичне значення, оскільки свідчить про те, що генотип організмів необхідно захищати від усіх мутагенних факторів, якою б низькою не була інтенсивність їхньої дії.

Різні види живих організмів і навіть різні особини одного виду, неоднаково чутливі до дії мутагенних факторів. Так, дорослі особини деяких груп членистоногих (наприклад, скорпіонів, багатоніжок-ківсяків) здатні витримувати дози радіації до 100 000 рад (1 рад = 1,07 рентгена). А для того щоб убити клітини деяких бактерій, необхідна доза близько 1 000 000 рад. Для



Мал. 72.
Вірус, який спричинює зміни генотипу бактеріальної клітини



Мал. 73.
Графік залежності частоти мутацій у дрозофіли від дози рентгенівського опромінення

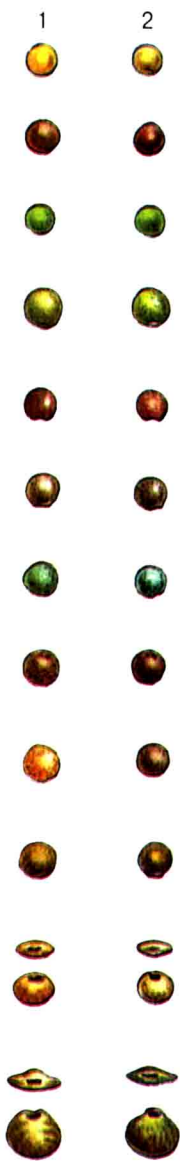
людини смертельною вважають дозу 700 рад. При цьому, на ранніх етапах розвитку чутливість організму до мутагенних факторів вища, ніж у дорослих особин. Так, доза в 200 рад здатна вбивати зародки комарів, тоді як дорослі комахи зберігають життєздатність при дозах понад 10 000 рад.

Яке значення мутацій у природі та житті людини? Мутації є основним джерелом спадкової мінливості – одного з факторів еволюції організмів. Завдяки мутаціям з'являються нові алелі (їх називають мутантними). Більшість мутацій шкідлива для живих істот, оскільки вони знижують їхню пристосованість до умов існування. Проте нейтральні мутації за певних змін середовища існування можуть виявитися корисними для організмів.

Мутації широко застосовують у селекції рослин і мікроорганізмів, оскільки вони дають змогу збільшити різноманітність вихідного матеріалу і тим самим підвищити ефективність селекційної роботи. Використовують мутації і для розроблення **генетичних методів боротьби** з шкідниками сільськогосподарського і лісового господарств, кровосисними комахами.

У лабораторних умовах на самців шкідливого для людини виду діють мутагенними факторами (наприклад, рентгенівськими променями), які впливають на статеві клітини. Внаслідок цього такі самці стають нездатними до запліднення. Їх випускають у природу, де вони паруються з самками. Відкладені цими самками яйця – нежиттєздатні. Так, не забруднюючи довкілля отрутохімікатами, можна достатньо ефективно знижувати чисельність шкідливих і кровосисних видів.

У чому суть закону гомологічних рядів спадкової мінливості? Закон гомологічних рядів спадкової мінливості сформулював видатний російський генетик і селекціонер М.І. Вавилов. За цим законом, *генетично близькі види і роди характеризуються подібними рядами спадкової мінливості з такою правильністю, що, вивчивши ряд форм у межах одного виду або роду, можна передбачити наявність форм із подібним поєднанням ознак у межах близьких видів або родів*. При цьому, чим тісніші родинні зв'язки між організмами, тим подібніші ряди їхньої спадкової мінливості. Цю закономірність М.І. Вавилов встановив для рослин (мал. 74), але вона виявилась універсальною для всіх організмів. Генетичною основою цього закону є те, що ступінь історичної спорідненості організмів прямо пропорційний кількості їхніх



Мал. 74.
Гомологічні ряди спадкової мінливості за забарвленням і формою насіння:
1 – вика;
2 – сочевиця

спільних генів. Тому і мутації цих генів можуть бути подібними. У фенотипі це проявляється подібною мінливістю багатьох ознак у близьких видів, родів й інших таксонів.

Закон гомологічних рядів спадкової мінливості пояснює спрямованість історичного розвитку споріднених груп організмів. Спираючись на нього і вивчивши спадкову мінливість близьких видів, у селекції планують роботу із створення нових сортів рослин і порід тварин з певним набором спадкових ознак. У систематиці організмів цей закон дає можливість передбачити існування невідомих науці систематичних груп (видів, родів тощо) з певною сукупністю ознак, якщо форми з подібними поєднаннями ознак виявлено в споріднених групах.



Микола Іванович
Вавилов
(1887–1943)

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Які причини мутацій? 2. Що таке мутагенні фактори? Які групи мутагенних факторів вам відомі? 3. У чому полягає біологічне значення мутацій? 4. Що таке спонтанні мутації? 5. Яким чином живі істоти можуть захищати свій генотип від мутацій? 6. У чому полягає генетична суть закону гомологічних рядів спадкової мінливості? Яке його практичне і теоретичне значення?

ПОМІРКУЙТЕ

Які властивості відрізняють мутаційну мінливість від модифікаційної?

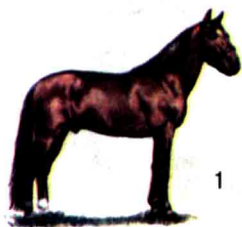
§18 ЗАВДАННЯ СУЧАСНОЇ СЕЛЕКЦІЇ. ШТУЧНИЙ ДОБІР І ЙОГО ФОРМИ

ПРИГАДАЙТЕ

Що таке порода тварин, сорт рослин, чисті лінії, генофонд?

Найважливішою галуззю практичного застосування генетичних досліджень є **селекція** (від лат. *selectio* – вибір, добір) – наука про теоретичні основи і методи створення нових і поліпшення існуючих сортів рослин, порід тварин і штамів мікроорганізмів. Крім генетики, теоретичним підґрунтям для селекції слугує вчення про **штучний добір**. Селекціонер має бути добре обізнаним із особливостями розмноження, розвитку та процесів життєдіяльності тих видів, з якими він працює.

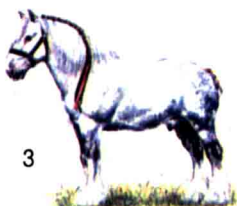
Які завдання постають перед сучасною селекцією? Завданням сучасної селекції є підвищення продуктивності існуючих, а також створення нових, продуктивніших сортів культурних рослин, порід свійських тварин і штамів корисних мікроорганізмів, пристосованих до умов сучасного сільського господар-



1



2



3



4

Мал. 75.
Породи коней:
1,2 – їздові;
3 – ваговоз;
4 – скакова

ства і промисловості. Селекція бере безпосередню участь у розв'язанні основного завдання сільського господарства – забезпечення найповнішого виробництва харчових продуктів за найменших витрат.

Визначаючи завдання селекції, М.І. Вавилов наголошував на необхідності вивчення і врахування різноманітності вихідного матеріалу, ролі середовища життя у формуванні фенотипу, закономірностей успадкування під час гібридизації організмів і визначення форм штучного добору.

Особливе значення для успіху селекційної роботи має **генетичне різноманіття** вихідного матеріалу. Генофонд існуючих порід свійських тварин, сортів культурних рослин, штамів мікроорганізмів значно обмежений порівняно з вихідними предковими видами. Тому вчені виявляють ознаки, що їх цікавлять, серед диких видів, які є резервом для здійснення селекційної роботи. Це є однією з причин, за якої необхідно охороняти генофонд диких видів організмів.

Що таке сорт рослин, порода тварин і штам мікроорганізмів? Породою тварин або **сортом** рослин називають сукупність особин одного виду з певними спадковими ознаками (особливостями будови, процесів життєдіяльності, продуктивності тощо), створену людиною внаслідок штучного добору (мал. 75).

Штам (від нім. *штам* – стовбур, родина) – це чиста культура мікроорганізмів (тобто нащадки однієї клітини). Від однієї материнської клітини можна одержати різні штами, що відрізнятимуться своїми властивостями: продуктивністю, чутливістю до антибіотиків тощо. На відміну від природних популяцій, особини однієї породи, сорту або штаму тривалий час не можуть існувати без постійної уваги до них людини.

Кожній породі, сорту або штаму притаманна певна реакція на вплив умов довкілля. Тобто, їхні позитивні властивості можуть проявитися лише за сукупної дії певних чинників (утримання тварин, вирощування рослин, культивування мікроорганізмів, кліматичних факторів тощо). Породи тварин і сорти рослин високопродуктивні в одних географічних зонах, не завжди придатні для використання в інших. Тому вчені всебічно досліджують властивості нових порід і сортів, перевіряють їхню придатність для використання в певній кліматичній зоні. Так вони здійснюють їхнє **районування** – комплекс заходів, спрямованих на перевірку відповідності властивостей тих чи інших порід або сортів умовам певної кліматичної зони. Районування є

необхідною умовою раціонального використання порід і сортів на території будь-якої країни.

Які основні методи застосовують у селекції?

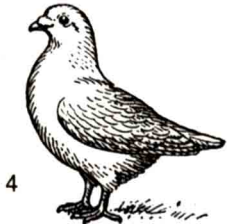
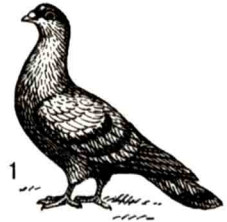
Основні методи селекції – це штучний добір і гібридизація. Теорію штучного добору створив видатний англійський учений Ч. Дарвін.

Основні положення своєї теорії він виклав у праці «Походження видів шляхом природного добору, або збереження обраних порід у боротьбі за життя» і розвинув у праці «Зміни свійських тварин і культурних рослин під впливом одомашнення».

На думку Ч. Дарвіна, формування порід і сортів почалося з приручення людиною диких видів тварин і вирощування диких видів рослин. Адже в основі значного різноманіття порід і сортів лежить лише невелика кількість видів диких предків. Тож порода тварин або сорт рослин не є самостійним видом, а лише групою особин певного виду (штучна популяція), яка відрізняється від інших подібних сукупностей певними спадковими ознаками. Розвиваючи в різних напрямках ознаки диких предків одного чи кількох видів, людина створила багато різноманітних порід і сортів. Наприклад, предками всіх порід свійського собаки (яких нараховують понад 400) вважають кілька близьких видів вовків (мал. 77), а голуба (понад 150) – скельного голуба (мал. 76).

За Ч. Дарвіном, механізм штучного добору такий. Серед багатьох тварин або рослин певного виду людина вибирає для подальшого розмноження окремих особин, які відрізняються від інших станами ознак, що її зацікавили. Серед нащадків відібраних плідників також проводять добір: особин, які успадкували від батьків бажані для людини стани ознак, залишають для подальшого розмноження. Таким чином, із покоління в покоління бажаний для людини стан ознаки розвивається все більше, оскільки як плідників відбирають особин, у яких він виражений найкраще. Водночас методом гібридизації людина може поєднувати (комбінувати) у фенотипі нащадків корисні для неї стани ознак батьків. Проте добір за певними ознаками, зазвичай, приводить до змін і деяких інших ознак, пов'язаних з ними, а з часом – і до значної перебудови самого організму, тобто до створення нового сорту або породи.

Ч. Дарвін припустив, що на початкових етапах створення культурних форм діяв *несвідомий добір*. Надаючи переваги при розмноженні певним особинам,



Мал. 76.
Породи голуба:
1 – поштовий;
2 – дутиш;
3 – кінг;
4 – чайка



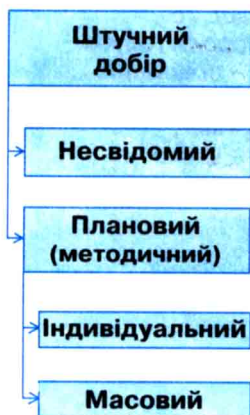
Мал. 77. Різні напрями в селекції собак

людина не ставила перед собою свідомо завдання створити нові породи чи сорти і методично не застосовувала різні системи схрещування і типи штучного добору. Тільки у другій половині XVIII століття несвідому форму штучного добору почали змінювати на *методичну*: спеціально підбирали батьківські пари, застосовували різні варіанти схрещування і плановий добір серед одержаних нащадків за певними ознаками. Це дало можливість створювати породи або сорти із запланованими властивостями.

Отже, **штучний добір** – це вибір людиною господарсько найцінніших тварин, рослин, мікроорганізмів для одержання від них нащадків з бажаними станами ознак. Він є найважливішим елементом будь-якої селекційної роботи, необхідним не лише для збереження досягнутих результатів, а й для їхнього подальшого вдосконалення.

Ми вже відзначали, що важливою умовою ефективності штучного добору є різноманіття вихідного матеріалу. Його збільшенню сприяє використання для селекційної роботи плідників різного географічного походження, вплив на них різних факторів, зокрема мутагенних. Якщо ж різноманітність вихідного матеріалу незначна, штучний добір малоефективний.

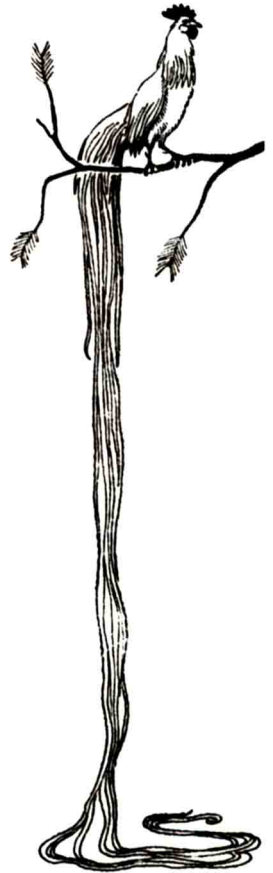
Для організмів, яким властиве самозапліднення або самозапилення, штучний добір буде ефективним доти, доки з вихідної, неоднорідної за генетичним складом групи особин не будуть виділені чисті лінії. Подальший добір у чистих лінях організмів, гомозиготних за більшістю генів, результатів майже не дає, а джерелом спадкових змін у них можуть бути лише мутації. Так, у своєму класичному досліді датський генетик В. Іоганнсен від різних рослин квасолі відібрав дві групи насіння з найбільшою і найменшою масою. У межах кожної



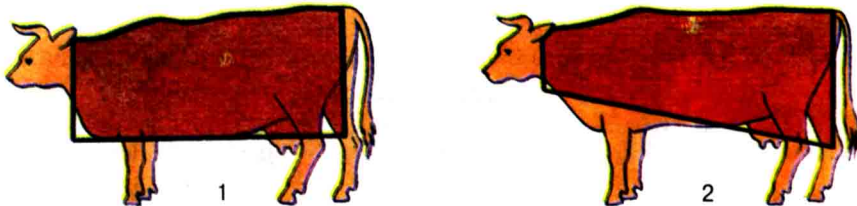
з цих чистих ліній (квасоля, як і горох посівний, самозапильна рослина) він проводив добір відповідно на збільшення або зменшення маси насіння. В обох випадках протягом шести поколінь добір не дав помітних результатів.

Ознаки або їхні стани, які відбирає людина, не завжди виявляються корисними для самих організмів: створені породи чи сорти часто вже не здатні до самостійного існування в природі й потребують постійної турботи з боку людини. Наприклад, важко собі уявити, як можуть врятуватися від хижаків представники м'ясних порід великої рогатої худоби з масивним тілом і короткими ногами або півень з дуже довгим хвостом (мал. 78, 79). У процесі штучного добору модифікаційна мінливість організмів зростає, а їхня загальна життєздатність знижується. На породу або сорт, створені людиною, одночасно діє і весь комплекс факторів навколишнього середовища (кліматичні умови, вплив інших організмів тощо). Тому людина повинна створювати умови, найсприятливіші для розвитку тих чи інших ознак та їхніх станів.

Застосовують масову або індивідуальну форми штучного добору. За **масового добору** з вихідного матеріалу відбирають особин із особливостями фенотипу, які цікавлять селекціонерів. Хоча масовий добір простий у застосуванні та дає непогані результати, проте він має і ряд недоліків. Групи особин, подібних за фенотипом, можуть виявитися генотипно різнорідними (наприклад, гомозиготними за домінантними алелями або гетерозиготними). Це обов'язково впливатиме на ефективність добору: при схрещуванні між собою гетерозиготних організмів у гібридів перших поколінь зміни ознак у бік, бажаний для селекціонерів, відбу-



Мал. 78. Ознака (довгий хвіст), що не приносить користі тварині



Мал. 79. Напрями селекції великої рогатої худоби:
1 – м'ясний; 2 – молочний

ватимуться досить швидко, але у міру накопичення гомозиготних особин ефективність добору в подальшому буде знижуватися.

Кращі результати дає *індивідуальний добір*, коли для подальшого розмноження залишають плідників, обраних на підставі вивчення їхнього фенотипу і генотипу. Інформацію про генотип цих організмів можна одержати, вивчаючи їхні родоводи, за допомогою аналізуючих схрещувань та інших методів.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що таке селекція? Які завдання сучасної селекції?
2. Що таке порода тварин, сорт рослин, штам мікроорганізмів?
3. Що таке районування? Для чого його здійснюють?
4. Що таке штучний добір?
5. Хто автор теорії штучного добору і які її основні положення?
6. Від чого залежить ефективність штучного добору?
7. В яких формах проводять штучний добір?

ПОМІРКУЙТЕ

Чому результати індивідуального добору, зазвичай, ефективніші, ніж масового?

§ 19 СИСТЕМИ СХРЕЩУВАНЬ ОРГАНІЗМІВ ТА ЇХНІ ГЕНЕТИЧНІ НАСЛІДКИ

ПРИГАДАЙТЕ

Що таке летальні та сублетальні алелі, гібриди, гомозигота і гетерозигота? В чому полягає явище розщеплення?

Ефективність селекції залежить не лише від форми штучного добору, але й від правильного вибору батьківських пар плідників і застосування тієї чи іншої системи схрещування організмів – гібридизації. **Гібридизація** – це процес одержання нащадків унаслідок поєднання генетичного матеріалу різних клітин або організмів. **Гібриди** утворюються в результаті статевого розмноження або поєднання нестатевих клітин. В останньому випадку ядра таких гібридних клітин можуть зливатися або ж залишаються відокремленими (мал. 80).

Які існують системи гібридизації організмів?

Гібридизація можлива як у межах одного виду (*внутрішньовидова*), так і між особинами різних видів і навіть родів (*міжвидова*, або *віддалена*). У свою чергу, внутрішньовидове схрещування буває спорідненим і неспорідненим.

Споріднене схрещування – це гібридизація організмів, які мають безпосередніх спільних предків. Залежно від ступеня генетичної спорідненості таке схрещування може бути більш або менш тісним. Найтісніші форми спорідненого схрещування спосте-

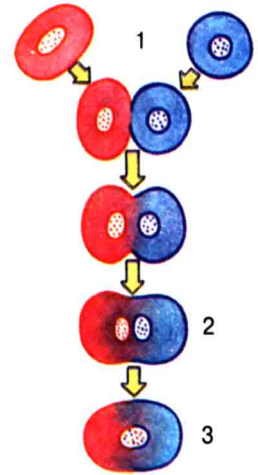


Типи гібридизації, які застосовують у селекції

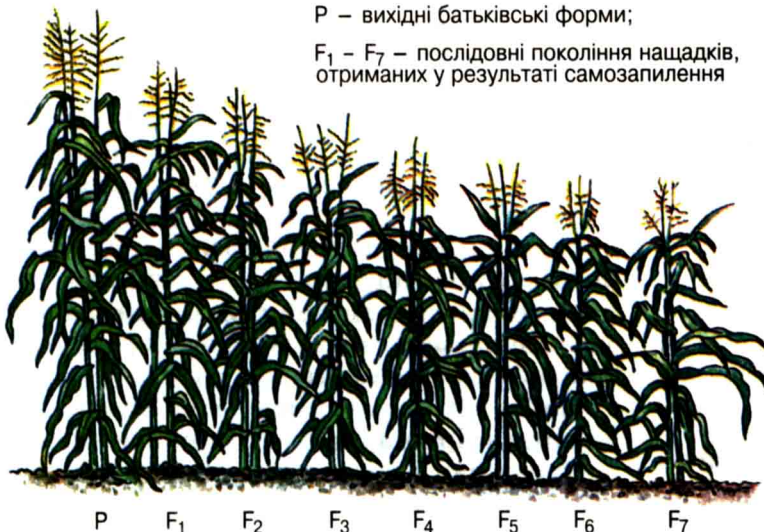
рігають серед самозапильних рослин і гермафродитних тварин, яким притаманне самозапліднення. В організмів із перехресним заплідненням найтісніші форми спорідненого схрещування спостерігають у разі парування братів із сестрами, батьків з їхніми нащадками.

Унаслідок спорідненого схрещування з кожним наступним поколінням гібридів підвищується їхня гомозиготність. Це пояснюється тим, що чим більша генетична подібність батьківських форм, тим вища ймовірність поєднання в генотипі нащадків одних і тих самих алелей різних генів. У самозапильних рослин уже в 10-му поколінні спостерігають майже повну гомозиготність (до 99,9%), а при схрещуванні братів із сестрами або батьків з нащадками такий самий результат може бути досягнутий після 20-го покоління. Проте 100%-ної гомозиготності за всіма генами досягти не вдається, оскільки вона порушується мутаціями, що виникають.

Споріднене схрещування може призводити до негативних наслідків: ослаблення або навіть виродження нащадків (мал. 81). Це пояснюється підвищенням ймовірності переходу в гомозиготний стан рецесивних летальних або сублетальних алелей, які можуть проявитися у фенотипі. Таким чином, тісне споріднене схрещування часто призводить до появи нащадків з різними спадковими вадами.



Мал. 80.
Схема утворення гібридної клітини:
1 – батьківські клітини;
2 – утворення двоядерної клітини;
3 – злиття ядер гібридної клітини



P – вихідні батьківські форми;
F₁ – F₇ – послідовні покоління нащадків,
отриманих у результаті самозапилення

Мал. 81. Виродження кукурудзи внаслідок спорідненого схрещування



Мал. 82.
Явище гетерозису у ротикив:
1 – чиста лінія з нормальними листками;
2 – чиста лінія з вузькими листками;
3 – гетерозисний гібрид

Наслідки спорідненого схрещування відомі людині з давніх-давен. Наприклад, приблизно 20% людей-альбіносів є нащадками від споріднених шлюбів. Загалом у людини відомо кілька рецесивних летальних алелей, здатних у гомозиготному стані спричинити смерть. Тому шлюби між близькими родичами у багатьох народів вважалися небажаними або взагалі заборонялися релігією чи законами.

У селекції споріднене схрещування застосовують для одержання чистих ліній. Воно дає можливість перевести в гомозиготний стан алелі, які визначають цінні для селекціонерів стани ознак.

Неспоріднене схрещування – це *гібридизація організмів, які не мають тісних споріднених зв'язків, тобто представників різних ліній, сортів чи порід одного виду*. Неспорідненими вважають особин, у яких не було спільних предків зонайменше протягом останніх шести поколінь. Неспоріднене схрещування застосовують для поєднання в генотипі нащадків генів, які зумовлюють цінні якості, властиві представникам різних ліній, порід або сортів. За своїми генетичними наслідками неспоріднене схрещування прямо протилежне спорідненому. При неспорідненому схрещуванні з кожним наступним поколінням зростає гетерозиготність нащадків. Адже зі зменшенням ступеня спорідненості організмів зростає ймовірність наявності в них різних алелей певних генів.

У нащадків від неспорідненого схрещування часто спостерігають явище гетерозису, або гібридної сили (мал. 82).

Гетерозис (від грец. *гетероіозіс* – зміна, перетворення) – *явище, за якого перше покоління гібридів, одержаних від неспорідненого схрещування має підвищену життєздатність і продуктивність порівняно з вихідними батьківськими формами*. У гетерозисних форм сублетальні та летальні рецесивні алелі переходять у гетерозиготний стан, завдяки чому їхній несприятливий вплив не проявляється у фенотипі. До того ж, у генотипі гібридних особин можуть поєднуватися сприятливі домінантні алелі обох батьків. Це, у свою чергу, може зумовлювати взаємодію домінантних алелей неалельних генів.

Найчіткіше гетерозис проявляється в першому поколінні гібридів. У наступних поколіннях, завдяки явищу розщеплення ознак і переходу частини генів у гомозиготний стан, ефект гетерозису слабшає і до восьмого покоління сходить нанівець. У рослин ефект гетерозису можна закріпити вегетативним розмноженням, подвоєнням кількості хромосом або парте-

ногенетичним розмноженням. Гетерозис може більше позначитись на одних ознаках гібридної особини, не зачіпаючи інших.

Явище гетерозису широко застосовують у сільсько-мун господарстві, оскільки воно значно підвищує продуктивність (наприклад, у кукурудзи – до 20–25%). Ефект гетерозису добре виражений у овочевих культурах (цибулі ріпчастої, помідорів, огірків, баклажанів, цукрового буряка тощо). У тваринництві схрещування представників різних порід прискорює ріст і статеве дозрівання, поліпшує якість м'яса, молока тощо.

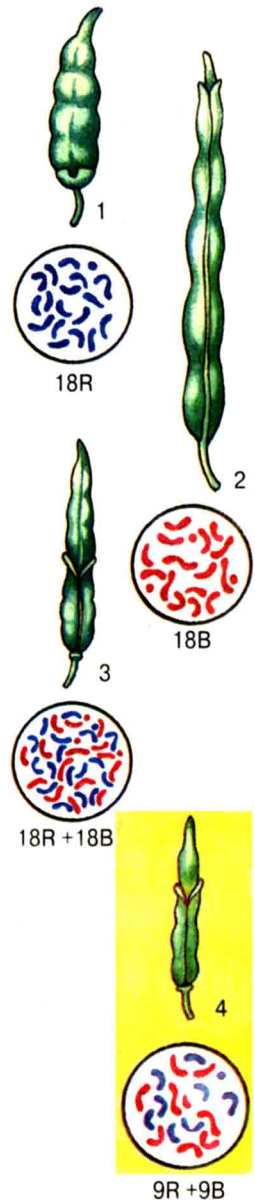
Так, унаслідок схрещування представників різних несучих порід курей (наприклад, леггорнів з австралорнами) продуктивність гібридів зростає на 20–25 яєць на рік. У бройлерів (гібридні курчата м'ясних порід) гетерозис прискорює ріст і поліпшує якість м'яса (мал. 97).

Перспективним методом селекційної роботи є **віддалена гібридизація** – схрещування особин, які належать до різних видів і навіть родів з метою поєднання у генотипі гібридних нащадків цінних спадкових ознак представників різних видів. За допомогою віддаленої гібридизації створено гібриди пшениці й пирію, які відрізняються високою продуктивністю (до 300–450 ц зеленої маси з 1 га) і стійкістю до полягання; пшениці й жита тощо. Відомі міжвидові гібриди й серед плодово-ягідних культур (наприклад, малини та ожини, сливи та терену).

У тваринництві також виведено численні міжвидові гібриди. Так, добре відомий гібрид кобили і віслюка – мул, який відрізняється значною силою, витривалістю та довшим терміном життя порівняно з батьківськими видами. Подібні властивості виявляє гібрид одногорого і двогорого верблюдів. Гібрид білуги і стерляді (бістер) швидко росте і має високі смакові властивості м'яса.

Проте селекціонери часто стикаються з проблемою безпліддя міжвидових гібридів, гамети яких зазвичай не дозрівають. Навіть за умови однакової кількості хромосом у каріотипах батьківських форм, їхні хромосоми можуть відрізнятися за розмірами й особливостями будови і тому нездатні кон'югувати в процесі мейозу. Особливо ускладнюється хід мейозу за умови різної кількості хромосом у каріотипі батьківських форм.

Як можна подолати безпліддя міжвидових гібридів? Вперше методику подолання безпліддя міжвидових гібридів у рослин розробив 1924 року Георгій Дмитрович Карпеченко на прикладі гібрида капусти і редьки. Цей гібрид за своїм фенотипом займав проміжне положення між відповідними фенотипами



Мал. 83. Подолання безпліддя міжвидового капустиано-редькового гібрида: диплоїдні редька (1) та капуста (2); тетраплоїдний (3) та диплоїдний (4) капустиано-редькові гібриди



Мал. 84. Як



батьківських форм (мал. 83). Хоча капуста і редька – представники різних родів родини Капустяні, кількість хромосом у них однакова ($2n=18$). Незважаючи на це, створений Г.Д. Карпеченком гібрид виявився безплідним, оскільки в ході мейозу «капустяні» і «редькові» хромосоми між собою не кон'югували. Тоді вчений подвоїв кількість хромосом гібрида ($4n=36$). У ядрах нестатевих клітин гібридів було тепер по два повних набори хромосом батьківських видів. Унаслідок цього процес мейозу в такій поліплоїдній формі відбувався нормально: «капустяні» хромосоми кожної пари кон'югували з «капустяними», а «редькові» – з «редьковими». У кожну з гамет завжди потрапляло по одному гаплоїдному набору хромосом як редьки, так і капусти.

Якщо в селекції рослин безпліддя міжвидових гібридів ще можна подолати, то в селекції тварин розв'язати цю проблему значно складніше. Лише в окремих випадках у міжвидових гібридів тварин особини однієї чи обох статей виявляються плідними. Так, у гібрида яка (свійська тварина високогірських районів Центральної Азії; мал. 84) і великої рогатої худоби самці безплідні, а самки плідні. Мули взагалі нездатні до розмноження.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що таке гібридизація? Які організми називають гібридами?
2. Що таке споріднене схрещування і які його наслідки?
3. З якою метою споріднене схрещування застосовують у селекційній роботі?
4. Що таке неспоріднене схрещування і які його наслідки?
5. Які причини гетерозису? Для чого його застосовують у селекційній роботі?
6. Що таке віддалена гібридизація? Для чого її застосовують?
7. Чому міжвидові гібриди часто безплідні? Як можна подолати безпліддя міжвидових гібридів?

ПОМІРКУЙТЕ

Чому безпліддя міжвидових гібридів тварин неможливо подолати створенням поліплоїдних форм?

§ 20 ЦЕНТРИ РІЗНОМАНІТНОСТІ ТА ПОХОДЖЕННЯ КУЛЬТУРНИХ РОСЛИН. РАЙОНИ ОДОМАШНЕННЯ ТВАРИН

ПРИГАДАЙТЕ

Яке значення для селекційної роботи має різноманітність вихідного матеріалу?

Перші спроби введення в культуру рослин і приручення тварин здійснено ще 20–30 тис. років тому, проте масового характеру вони набули лише за останні 4–6 тис. років.

Які відомі центри походження і різноманітності культурних рослин? Центри походження і різноманітності культурних рослин досліджував М.І. Вавилов. Під його керівництвом у 20–30-х роках ХХ століття здійснено численні експедиції в різні куточки нашої планети. Вони встановили центри різноманітності для різних видів культурних рослин (мал. 85, 86, 88). М.І. Вавилов зробив висновок, що центри різноманітності культурних рослин є одночасно і районами їхнього походження. Спорідненість культурних рослин із дикими видами встановлюють на підставі всебічного порівняльно-морфологічного аналізу, передусім каріотипу, а також біохімічних і фізіологічних досліджень.

Виявлення центрів походження і різноманітності культурних рослин підказало вченим, де саме потрібно шукати різноманітний вихідний матеріал для селекційної роботи.

Завдяки експедиціям М.І. Вавилова створено унікальну колекцію насіння близько 1600 видів культурних рослин, яку з успіхом використовують у селекційній роботі й нині. М.І. Вавилов виділив 7 основних центрів різноманітності та походження культурних рослин (мал. 87):

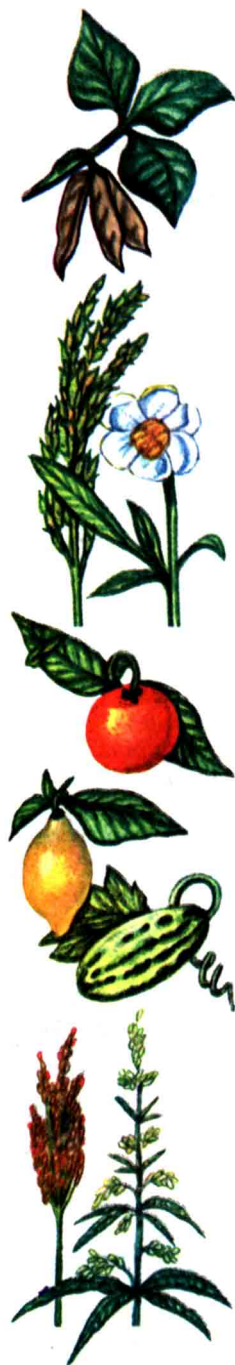
1. Південноазіатський тропічний (тропічна Індія, Індокитай, Південний Китай, острови Південно-Східної Азії): батьківщина рису, цукрової тростини, огірків, кількох видів цитрусових, бананів, багатьох інших плодівих і овочевих культур.

2. Східноазіатський (Центральний і Східний Китай, Японія, Корея, Тайвань): батьківщина сої, гречки, редьки, яблуни, груші, сливи, шовковиці, кількох видів проса, деяких цитрусових.

3. Південно-Західноазіатський (Мала і Середня Азія, Кавказ, Іран, Афганістан, Північно-Західна Індія): батьківщина гороху посівного, сочевиці, кількох видів м'якої пшениці, жита, ячменю, вівса, деяких інших зернових і бобових, моркви, цибулі ріпчастої, бавовнику, льону, винограду, абрикосу, груші, мигдалю, волоського горіха та деяких інших плодівих культур.

4. Середземноморський (країни, розташовані по узбережжю Середземного моря): батьківщина цукрового буряка, капусти, маслини, деяких кормових культур (конюшини, люпину тощо).

5. Абіссінський (Абіссінське нагір'я, частина Аравійського півострова): батьківщина твердої пшениці, особливої форми ячменю, зернового сорго, одного виду бананів та інших рослин.



Мал. 85.
Рослини,
батьківщина яких –
Азія



Мал. 86.
Рослини,
батьківщина яких –
Америка

6. **Центральноамериканський** (Південна Мексика і острови Карибського моря): батьківщина кукурудзи, червоного перцю, квасолі, гарбуза, тютюну, какао, довговолокнутого бавовнику тощо.

7. **Південноамериканський** (Андійський) (частина Анд уздовж узбережжя Південної Америки): батьківщина картоплі, помідорів, арахісу, ананасу, хінного дерева та інших рослин.

Дослідження показали, що дикі предки одних культурних рослин у природі не трапляються (наприклад, цибуля ріпчаста), тоді як інших – поширені й нині у природних екосистемах (наприклад, дика капуста). Певні культурні рослини людина створила методом віддаленої гібридизації (наприклад, рапс – гібрид капусти і свиріпи). Залежно від мети вирощування культурних рослин, кількість видів яких перевищує 25 000, розрізняють харчові, лікарські, технічні (олійні, ефіроолійні та ін.), кормові, декоративні тощо. Завдяки селекційній роботі виведено велику кількість сортів культурних рослин (наприклад, пшениці понад 4 000 сортів, тюльпанів – 8 000).

Учені вважають, що одними з перших окультурено кукурудзу, гарбуз, кокосову пальму, ячмінь, пшеницю, цибулю, рис, горох посівний.

Хоча землеробство на території України розвивається понад 5 тисячоліть, майже всі культурні рослини,



Мал. 87. Центри різноманітності й походження культурних рослин (за М.І. Вавиловим): 1 – Південноазіатський тропічний; 2 – Східноазіатський; 3 – Південно-Західноазіатський; 4 – Середземноморський; 5 – Абіссінський; 6 – Центральноамериканський; 7 – Південноамериканський

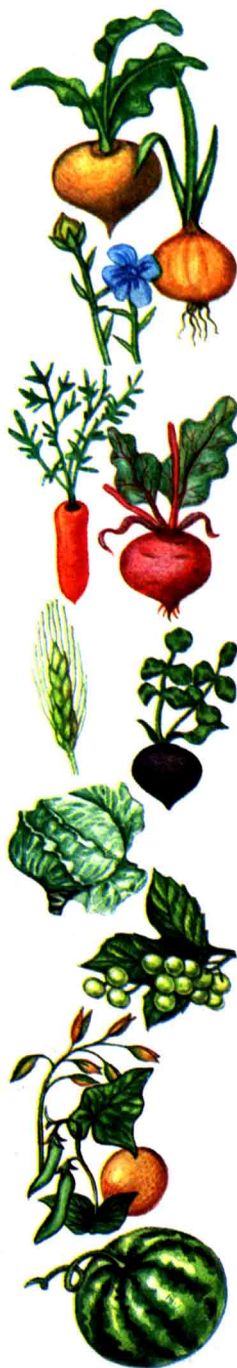
які вирощують у нас, походять з інших країн. Проте багато їхніх сортів створено саме в нашій країні.

Які відомі райони одомашнення і походження порід свійських тварин? Райони одомашнення і походження порід свійських тварин пов'язані з давніми центрами землеробства, однак встановити центри походження свійських тварин значно складніше, ніж культурних рослин. Це пояснюється значними переміщеннями їхніх диких предків у межах первісних ареалів, які тепер складно встановити. Одомашнення могло відбуватись у будь-якому місці первинного ареалу, а подальше поширення порід було пов'язане не з природним середовищем існування, а з діяльністю людини. Більшість свійських тварин приручено 8–10 тис. років тому. Їхні предки, зазвичай, вели гуртовий спосіб життя, що сприяло прирученню диких тварин. Під час одомашнення відбулися значні зміни в будові й життєвих функціях свійських тварин, їхній поведінці.

Одним із перших (10–15 тис. років тому) приручений собака, якого людина спочатку використовувала для захисту і як помічника на полюванні. Вважають, що собаку одомашнено в кількох місцях Євразії, а його предками були деякі види вовків. У наш час відомо понад 400 порід собаки свійського, селекція якого відбувалась у кількох основних напрямках: службові, мисливські та декоративні породи.

Значно пізніше (близько 5 тис. років тому) на території Давнього Єгипту для захисту запасів зерна від гризунів приручили кішку. Її предком вважають дику лівійську кішку.

Від полювання на диких тварин і збирання їстівних рослин первісна людина перейшла до тваринництва і землеробства. Кочові та осілі племена для власних потреб приручали ті чи інші види диких тварин. Одним із перших об'єктів тваринництва були вівці й кози (приручені близько 8–10 тис. років тому). Вівчарство виникло в гірських районах Греції, Кавказу, Малої і Середньої Азії. Предками свійської вівці були дикі види *архар* і *муфлон*, які мешкають і тепер у районах її одомашнення. Свійських овець розводять заради овчини, вовни, м'яса і молока. Відомо понад 600 порід свійської вівці (мал. 89). В Україні, зокрема, розводять асканійську, цигейську, каракульську, гірськокарпатську породи. Свійських кіз вирощують з тією ж метою, що й овець. Їхніми предками вважають деякі види диких козлів (*безоарового* та ін.). Відомо понад 50 порід кіз (молочні, пухові тощо).



Мал. 88.
Рослини, батьківщина яких – Середземномор'я



1



2

Мал. 89.
Породи овець:
1 – асканійська;
2 – каракульська



Мал. 90.
Тарпан



Мал. 91.
Кінь
Пржевальського



Мал. 92.
Тур

Серед перших приручених людиною тварин був і кінь. Його предком вважають дикого коня – *тарпана*, який мешкав раніше в лісостеповій зоні Європи і Казахстану. Проте цей вид людина повністю знищила до кінця XIX століття (мал. 90).

Слід зазначити, що кінь Пржевальського, якого раніше вважали предком свійського коня, насправді ним не є, оскільки має інший набір хромосом (мал. 91).

Коня спочатку приручили заради шкіри, м'яса та молока і лише згодом почали використовувати як транспортний засіб. У наш час відомо понад 200 порід коня, серед яких розрізняють верхові, упряжні та вазовози. Коней і нині використовують для перевезення людей і вантажів, у спортивних змаганнях, а також з метою одержання м'яса і молока (мал. 75).

Предком великої рогатої худоби був дикий бик – тур, який мешкав на території лісостепової і степової зон Євразії*. Вважають що тура одомашнено близько 4 тис. років тому в Давній Греції (мал. 92). Виведено понад 250 порід великої рогатої худоби, яку розводять заради м'яса, молока, шкіри і як тяглову силу. Основні напрями селекції – створення молочних (чорно-ряба, червона степова), м'ясних (геррефордська), м'ясо-молочних (симентальська, лебединська) порід.

Дику свиню (кабана), яка мешкає в різних регіонах Євразії, приручили землеробські племена 5–9 тис. років тому. Від свого дикого предка свійська свиня відрізняється більшою плодючістю, а новонароджені поросята не мають смугастого забарвлення. Різноманітні породи свійської свині (їх відомо понад 100: велика біла, українська степова, миргородська, беркширська тощо) людина розводить заради м'яса, сала і шкіри.

Людина одомашнила також різні види птахів. Так, свійські кури походять від диких *банківських* і *червоних курей*, одомашнених 5–6 тис. років тому на території Південної і Південно-Східної Азії (мал. 93). Залежно від напрямів селекційної роботи розрізняють несучі (леггорн, російська біла), м'ясні (корніш) і м'ясо-яєчні (загорська, плімутрок, родайленд) породи курей (мал. 94). Індійські племена Центральної Америки близько 2 тис. років тому приручили інший вид ряду Куроподібні – дику індичку. Свійських індиків,

*Останню тварину цього виду було знищено 1627 року на території сучасної Польщі.

як і курей, розводять заради м'яса, яєць і пуха. Свійська качка походить від дикої качки – крижня. Різноманітні породи свійських качок (українську, московську, пекінську та ін.) розводять заради м'яса, яєць, пуху. Приблизно в той самий час, що і качку (близько 4 тис. років тому), людина приручила сіру гуску.

Короп, якого людина розводить штучно, походить від сазана, що живе в прісних водоймах Євразії. Різноманітні породи золотих рибок виведено в Китаї від сріблястого карася майже 5 тис. років тому. Людина штучно розводить таких риб, як райдужну форель, осетрів тощо.

Понад 5 тис. років тому в Китаї виникло шовківництво. Приблизно в ті самі часи в тропічних і субтропічних регіонах Євразії виникло і бджолярство. Як і шовковичний шовкопряд, медоносна бджола в дикому стані не відома, ці види є виключно свійськими тваринами.

Отже, за відносно короткий історичний проміжок часу людина одомашнила значну кількість видів диких тварин, які стали предками численних порід свійських тварин. Цей процес триває і нині.



Мал. 93.
Банківські кури



Мал. 94.
Свійські кури

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Які центри походження і різноманітності культурних рослин встановив М.І. Вавилов? 2. Яке значення для селекції мало встановлення центрів походження і різноманітності культурних рослин? 3. З чим пов'язані райони одомашнення і походження порід свійських тварин? 4. Які види ссавців були одомашнені людиною? Хто були їхні предки? 5. Які види птахів одомашнила людина? Хто були їхні предки? 6. Які види свійських комах вам відомі? 7. Які основні напрями селекції собаки свійського, коня, великої рогатої худоби, курей?

ПОМІРКУЙТЕ

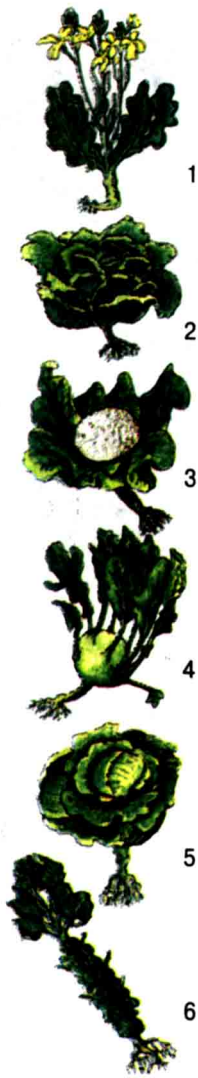
Чому центри стародавнього землеробства і походження культурних рослин, зазвичай, збігаються з гірськими регіонами? Чим можна пояснити, що райони одомашнення тварин, зазвичай, збігаються з центрами походження культурних рослин?

§ 21 ОСОБЛИВОСТІ СЕЛЕКЦІЇ РОСЛИН, ТВАРИН І МІКРООРГАНІЗМІВ

ПРИГАДАЙТЕ

Що таке поліплоїдія, як вона впливає на фенотип організмів? Що таке штучний мутагенез?

Які особливості селекції рослин? Основними методами селекції рослин є гібридизація і штучний добір, які здебільшого застосовують одночасно. Для одержання великої кількості вихідного матеріалу в селекційній роботі використовують різні форми штучного добору: масовий та індивідуальний (мал. 96).



Мал. 96.
Селекція капусти:
1 – дикий предок;
2 – листкова;
3 – цвітна;
4 – кольрабі;
5 – білоголова;
6 – брюссельська

У селекції рослин застосовують різні форми гібридизації: споріднене, неспоріднене і міжвидове схрещування. Як вам уже відомо, міжвидові гібриди рослин часто безплідні. Проте їх можна розмножувати вегетативно або за допомогою самозапилення. Крім того, безпліддя міжвидових гібридів рослин долають, подвоюючи кількість хромосом, тобто створюючи поліплоїдні форми. Ці форми порівняно з вихідними диплоїдними, мають більші розміри, підвищені життєздатність і продуктивність. Поліплоїдні набори хромосом (порівняно зі спорідненими дикими видами) мають різні культурні рослини: картопля, суніці садові, деякі сорти цукрового буряка, м'якої пшениці тощо. Останнім часом створено високопродуктивні поліплоїдні сорти жита, гречки, кукурудзи, проса, льону, кавунів тощо.

Широко застосовують у селекції рослин **щеплення** – особливий спосіб штучного об'єднання частин різних рослин. Нагадаємо, що частину рослини, яку прищеплюють, називають **прищепою**, а рослину, до якої її прищеплюють, – **підщепою**. Щеплення відрізняється від справжньої гібридизації тим, що приводить лише до неспадкових змін фенотипу прищепленої рослини, оскільки генотипи прищепи й підщепи не змінюються. Щеплення застосовують з різною метою. Насамперед для підсилення бажаних змін фенотипу внаслідок поєднання властивостей прищепи й підщепи і поширення їх на весь новостворений організм. Наприклад, прищеплення до зимостійкої дички живців від південних високопродуктивних сортів плодових культур забезпечує поєднання високих смакових якостей прищепи з холодостійкістю підщепи. Саме так відомий російський селекціонер І.В. Мічурін створив новий сорт груші бере зимова, районований у середній смузі Росії та на півночі України.

Більшість сортів плодових культур є наслідком мутацій у нестатевих клітинах, тому при розмноженні насінням вони повертаються до фенотипів батьківських форм. Отже, єдиними способами підтримати їхні властивості є або вегетативне розмноження, або щеплення до дички.

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

Корисні властивості гібридів, одержані внаслідок щеплення, слід постійно підтримувати, періодично проводячи повторні щеплення, щоб уникнути виродження сорту.

У селекції рослин різні форми гібридизації застосовують спільно з дією мутагенних факторів. Подальшим добором серед мутантних нащадків створюють сотні нових сортів культурних рослин (пшениці, жита, ячменю, кукурудзи тощо), які за низкою показників переважають вихідні форми.

Які особливості селекції тварин? У селекції тварин застосовують ті самі методи, що і в селекції рослин, проте є і певні відмінності, пов'язані з особливостями організму тварин. Так, свійським хребетним тваринам притаманне лише статеве розмноження, тому безплідних міжвидових гібридів не можна розмножувати вегетативно. В селекції тварин, як правило, не застосовують масовий добір, оскільки кількість нащадків у них незначна і тому кожна особина становить собою певну цінність.

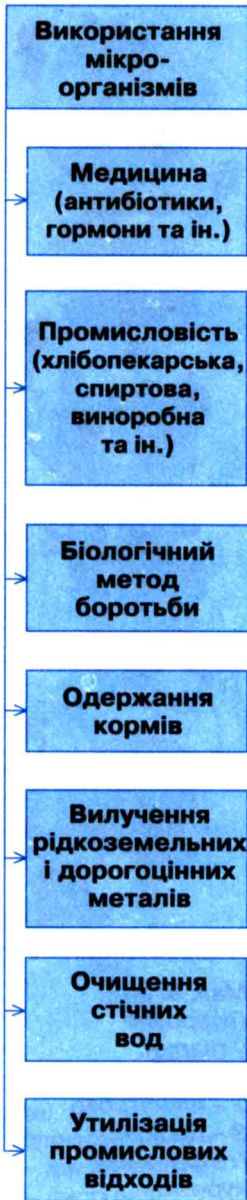
Організм тварини має високий ступінь інтеграції, тому в селекційній роботі слід враховувати те, що у разі зміни певної ознаки можуть змінюватися й інші, пов'язані з нею. В селекції тварин застосовують як споріднене схрещування (для переведення певних генів у гомозиготний стан), так і неспоріднене чи віддалену гібридизацію (для створення нових порід). Оскільки споріднене схрещування часто знижує життєздатність організмів, його застосовують лише як певний етап у селекційній роботі. Негативні його наслідки усувають за допомогою схрещування представників різних ліній або порід, що сприяє переведенню несприятливих рецесивних алелей у гетерозиготний стан.

Широко використовують у селекції тварин і явище гетерозису. Наприклад, схрещуючи дюркджерсійську і беркширську породи свиней, одержують нащадків, які за неповний рік досягають маси до 300 кг і більше, а схрещуючи м'ясні породи курей – корніш з білим плімутроком – скороспілих бройлерів (мал. 97).

Проте спадкові ознаки тварин, які цікавлять людину, в особин однієї зі статей можуть не проявлятися. Наприклад, у самців великої рогатої худоби не проявляються такі ознаки, як молочність і жирномолочність, у півнів – несучість. Тому для з'ясування цих властивостей застосовують **метод визначення якостей плідників за якість їхніх нащадків**. Він полягає в тому, що від плідників певної статі одержують нащадків протилежної статі й порівнюють їхню продуктивність із середніми показниками по породі. Якщо вони виявляться вищими, то таких плідників можна використовувати у подальшій селекційній роботі. Але час використання таких плідників може бути



Мал. 97.
Гетерозис
у тварин:
1 – корніш;
2 – плімутрок;
3 – бройлери
(гетерозисні
курчата)



обмеженим, оскільки перевірка їхніх якостей за якість нащадків триває роками. Щоб не залежати від цього, в селекції тварин статеві клітини плідників зберігають при пониженій температурі, а потім за допомогою штучного осіменіння дістають потрібну кількість нащадків.

Останнім часом зародків цінних порід тварин одержують штучно (як кажуть, «у пробірці»), а згодом для подальшого розвитку пересаджують у матку самки іншої породи. Це дає можливість дістати велику кількість нащадків з новими або цінними для людини ознаками.

Чим характеризується селекція мікроорганізмів? Мікроорганізми (прокаріоти і деякі мікроскопічні еукаріоти, наприклад дріжджі) нині широко використовують у різних галузях народного господарства. За допомогою мікроорганізмів людина виробляє різноманітні антибіотики, вітаміни, амінокислоти, гормони тощо. Дріжджі використовують у хлібопекарській, спиртовій, виноробній промисловості, у пивоварінні тощо. Виведено гриби, здатні синтезувати кормові білки з відходів рослинництва і навіть нафти. Мікроорганізми виробляють основну кількість харчової лимонної кислоти. Створено штами мікроорганізмів, які можуть вилучати рідкоземельні елементи й дорогоцінні метали з руд і промислових відходів. Для виробництва необхідних речовин і препаратів створена окрема галузь промисловості – мікробіологічна. Мікроорганізми застосовують і у боротьбі зі шкідниками сільського і лісового господарств, а також кровосисними та паразитичними видами.

Мікроорганізми мають низку особливостей, які варто враховувати в селекційній роботі. Насамперед багатом із них не властивий статевий процес, і тому щодо них неможливо застосувати звичайну гібридизацію. Для збільшення різноманітності вихідного матеріалу використовують дію мутагенних факторів, а потім відбирають найпродуктивніші штами для подальшої селекційної роботи. У деяких випадках проводять штучне схрещування різних штамів за допомогою вірусів-бактеріофагів, здатних переносити спадкову інформацію від однієї бактеріальної клітини до іншої.

Багато мікроорганізмів має гаплоїдний набір хромосом або кільцеву молекулу ДНК (прокаріоти), що дає змогу мутаціям проявлятися вже в першому поколінні нащадків. А завдяки швидким темпам розмноження мікроорганізмів можна одержувати значну кількість нащадків.

У селекції мікроорганізмів широко застосовують методи генетичної і клітинної інженерії, про які ви дізнаєтеся у наступному параграфі.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Які методи застосовують у селекції рослин? Які їхні особливості? 2. Для чого в селекції рослин одержують поліплоїдні форми? 3. Що таке щеплення рослин? Для чого використовують щеплення культурних рослин? 4. Як можна підвищити різноманітність вихідного матеріалу в селекції рослин? 5. Які особливості селекції тварин порівняно з селекцією рослин? 6. Що таке оцінка плідників за якість їхніх нащадків? 7. Для чого здійснюють селекцію мікроорганізмів? Які особливості селекції мікроорганізмів?

ПОМІРКУЙТЕ

Що є біологічною основою створення нових сортів рослин за допомогою щеплення? Чому поліплоїдні сорти рослин продуктивніші за диплоїдні?

§ 22 БІОТЕХНОЛОГІЯ. ГЕНЕТИЧНА ТА КЛІТИННА ІНЖЕНЕРІЯ

ПРИГАДАЙТЕ

Що таке ген? Які особливості будови і життєдіяльності вірусів? Як відбувається транскрипція і подвоєння ДНК? Що таке інтерферони, гормони?

Що таке біотехнологія? Біотехнологія – сукупність промислових методів, у яких використовують живі організми або біологічні процеси. Людина з давніх-давен застосовує біотехнологічні процеси для виробництва різних речовин і харчових продуктів (сирів, молочних продуктів, тіста, пива тощо), але сам термін «біотехнологія» (від грец. *біос* – життя, *технос* – мистецтво і *логос* – учення) запровадили лише в 70-х роках ХХ століття.

У наш час різні види бактерій і грибів використовують у мікробіологічній промисловості для виробництва антибіотиків, вітамінів, гормонів, ферментів, кормових білків тощо. У харчовій промисловості вископродуктивні штами мікроорганізмів дають змогу збільшити випуск високоякісних продуктів харчування (кисломолочних, сирів, пива), кормів для тварин (силос, кормові дріжджі) тощо.

Біотехнологічні процеси застосовують і для очищення навколишнього середовища, зокрема стічних вод і ґрунту від побутового і промислового забруднення. Методи біологічного очищення ґрунтуються на здатності певних видів бактерій розкладати органічні сполуки, які потрапляють у довкілля. Завдяки се-

Застосування біотехнології

→ Медична промисловість

→ Харчова промисловість

→ Сільське господарство

→ Енергетика

→ Хімічна промисловість

→ Охорона природи

лекційній роботі створено штами мікроорганізмів, здатних розкласти ті сполуки, які природні види не можуть мінералізувати. Для очищення стічних вод, природних водойм і ґрунту застосовують властивості деяких організмів накопичувати органічні та неорганічні сполуки або певні хімічні елементи у своїх клітинах (деякі види бактерій, водоростей, найпростіших).

Біотехнологічні процеси враховують і під час розроблення біологічних методів боротьби зі шкідниками сільського і лісового господарств, а також паразитичними і кровосисними видами. Використовуючи штами певних видів мікроорганізмів (бактерій, грибів), виготовляють препарати, які ефективно знижують чисельність шкідливих видів, не забруднюючи при цьому довкілля токсичними сполуками. Необхідною умовою використання біологічних препаратів у біологічному методі боротьби є їхня безпечність для корисних видів організмів.

Останнім часом у розробці біотехнологічних процесів все ширше застосовують методи генетичної і клітинної інженерії, які дають можливість одержати різноманітні сполуки і препарати.

Які завдання генетичної інженерії? Генетична (генна) інженерія – прикладна галузь молекулярної біології, яка розробляє методи перебудови геномів організмів вилученням або введенням окремих генів чи їхніх груп. Генна інженерія здійснює:

- синтез генів поза організмом, видалення з клітин і перебудову окремих генів;
- копіювання і розмноження виділених або синтезованих генів;
- введення генів або їхніх груп у геном інших організмів;
- експериментальне поєднання різних геномів у одній клітині.

Для перенесення синтезованих або виділених генів, крім вірусів, використовують і плазміди (переважно одержані з клітин бактерій). **Плазміди** – позахромосомні фактори спадковості, найчастіше являють собою кільцеві молекули ДНК прокаріотів (наприклад, генетичний апарат мітохондрій і хлоропластів).

Одну з можливих схем перенесення певного гена до клітини бактерії наведено на малюнку 98. З клітин, які містять у своєму геномі певний ген, виділяють молекулу іРНК, на якій, як на матриці, синтезують комплементарний ланцюг ДНК. Так виникає ДНК-РНК-комплекс, з якого іРНК вилучають, а на ланцюзі ДНК, що залишився, за принципом комплемен-

тарності синтезують другий. Створену таким чином молекулу ДНК вбудовують у молекулу ДНК плазміди, яка слугує переносником.

Іншим способом є фрагментація молекули ДНК, яка підлягає перенесенню. Утворені фрагменти молекули ДНК сполучають з молекулою ДНК переносника, яку перед цим переводять у лінійну форму. Крім того, переносять із клітини в клітину еукаріотів метафазні хромосоми. Такі хромосоми звичайно розпадаються на фрагменти, одні з яких втрачаються, а інші вбудовуються у хромосому клітини-хазяїна і там функціонують.

Об'єктами досліджень генетичної інженерії є переважно прокаріоти, хоча вчені працюють і з генами еукаріотів. Наприклад, у геном бактерій було введено гени пацюка і людини, які відповідають за синтез гормону інсуліну, і бактерії почали синтезувати цей гормон. Методами генетичної інженерії одержані білки-інтерферони, які захищають організм людини і тварин від вірусних інфекцій, гормон росту тощо. Щорічно зростає перелік медичних препаратів, одержаних за допомогою методів генетичної інженерії.

Перед генетичною інженерією, незважаючи на її молодість, відкриваються значні перспективи. Крім розв'язання перелічених вище питань, у майбутньому генетична інженерія буде здатна вирішувати і глобальні завдання. Серед них: видалення дефектних алелей на найранніших етапах індивідуального розвитку і заміна їх нормальними, поєднання в одному геномі генів різних організмів тощо.

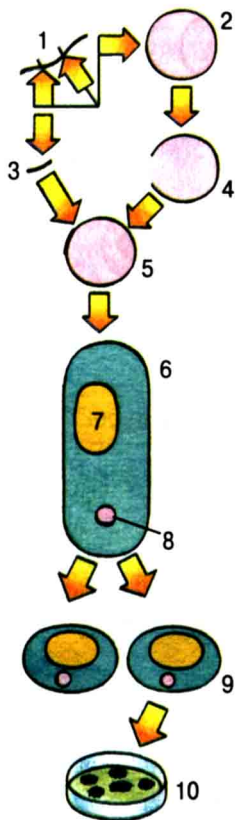
Наприклад, перенесення з клітин азотфіксуючих бактерій генів, які відповідають за фіксацію атмосферного азоту, в клітини вищих рослин, значно скоротило б витрати на виробництво і внесення в ґрунт нітратних добрив.

Результати досліджень генетичної інженерії мають виняткове значення і для теоретичної біології. Завдяки їм зроблено важливі відкриття щодо тонкої будови генів, їхнього функціонування, структури геномів різних організмів. Подальший розвиток генетичної інженерії пов'язаний зі створенням банків генів, тобто колекцій генів різноманітних організмів.

Робота з геномами вищих організмів, крім технічних труднощів, пов'язана і з етичними проблемами. Втручання в генотип хребетних тварин і особливо людини, навіть із найкращими намірами, може спричинити непередбачувані наслідки.

Що таке клітинна (тканинна) інженерія?

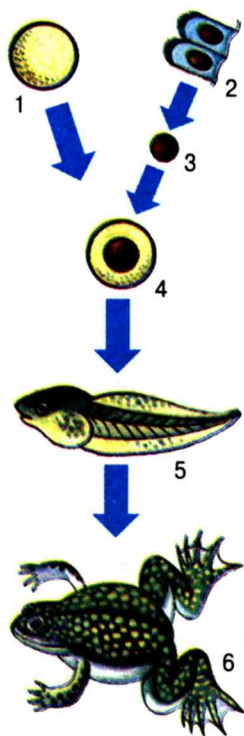
Клітинна (тканинна) інженерія – галузь біотех-



Мал. 98.

Схема введення гена в молекулу бактеріальної клітини:

- 1 – фрагмент ДНК, призначений для перенесення;
- 2 – плазмідна ДНК;
- 3 – фрагмент ДНК;
- 4 – розкрита плазміда;
- 5 – плазміда з введеним фрагментом ДНК;
- 6 – клітина бактерії;
- 7 – бактеріальна ДНК;
- 8 – плазміда;
- 9 – покоління бактеріальних клітин з плазмідною;
- 10 – штам клітин бактерій з плазмідами



Мал. 99.
Методика
клонування
організму
шпорцевої жаби:
1 – яйцеклітина з
видаленим ядром;
2 – клітини епітелію
кишечнику
пуголовка;
3 – ядро;
4 – зигота;
5 – пуголовок;
6 – доросла жаба

нології, в якій застосовують методи виділення клітин з організму і перенесення їх на поживні середовища, де вони продовжують жити і розмножуватися. Крім того, клітинна інженерія здійснює гібридизацію соматичних клітин організмів різних видів, родів, родин тощо. Тобто здійснює схрещування організмів, яке неможливо зробити іншим способом (людини і миші, людини і моркви, курки й дріжджів тощо). Гібридизація нестатевих клітин дає змогу створювати препарати, які підвищують стійкість організмів проти різних інфекцій, а також лікують ракові захворювання.

Наприклад, гібридизацією клітин, здатних виробляти певні антитіла, з раковими одержано гібридні клітини. Найпродуктивніші з цих клітин переносили на поживні середовища і вирощували культури, які виробляли антитіла.

Завдяки вирощуванню нестатевих клітин певних видів організмів на поживному середовищі створюють **культуру клітин (тканин)** для отримання цінних речовин, що значно знижує собівартість лікарських препаратів (наприклад, препарати лікарської рослини женьшеню). Оскільки нестатеві клітини, як правило, містять усю спадкову інформацію про організм, то існує можливість вирощувати з них значну кількість організмів з однаковими спадковими властивостями.

Перспективним напрямом клітинної інженерії є клонування організмів. **Клон** (від грец. клон – гілка, нащадок) – сукупність клітин або особин, які виникли від спільного предка нестатевим способом. Отже, клон складається з однорідних у генетичному відношенні клітин або організмів.

При клонуванні з незаплідненої яйцеклітини видаляють ядро і пересаджують у неї ядро нестатевої клітини іншої особини. Таку штучну зиготу пересаджують у матку самки, де зародок і розвивається. Ця методика дає можливість одержувати від цінних за своїми якостями плідників необмежену кількість нащадків, які є їхньою точною генетичною копією. Методом клонування вирощують різні організми (мал. 99).

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що таке біотехнологія? Яке її значення в житті людини?
2. Що таке генетична інженерія? Які методики вона використовує у своїх дослідженнях?
3. Які завдання постають перед клітинною (тканинною) інженерією?
4. На яких рівнях організації живої матерії проводять дослідження в галузі генетичної та клітинної інженерії?
5. Що таке клонування клітин або організмів?

ПОМІРКУЙТЕ

Яке значення має генетична і клітинна інженерія для розвитку теоретичної біології?
Яким чином можна ввести в іншу клітину синтезовані або виділені гени?

ПРО ЩО МИ ДІЗНАЛИСЯ З ЦЬОГО РОЗДІЛУ

Генетика – наука, що вивчає закономірності спадковості та мінливості. Елементарною одиницею спадковості є ген – ділянка молекули нуклеїнової кислоти. Гени, що кодують певні ознаки організму, можуть знаходитися у різних станах, які називають алелями (або алельними генами). Сукупність спадкової інформації, закодованої в генах клітини або всього організму, називають генотипом. Унаслідок взаємодії генотипу з умовами довкілля формується фенотип особин – сукупність усіх їхніх ознак і властивостей.

Видатний чеський учений Грегор Мендель установив основні закони спадковості: одноманітності гібридів першого покоління (закон домінування), розщеплення, незалежного комбінування станів ознак, чистоти гамет.

Відомі випадки, коли одна алель тільки частково домінує над іншою або ж домінування кожної з алелей відсутнє (проміжний характер успадкування). Існують також летальні алелі, які, проявляючись у фенотипі, можуть спричинити загибель організму ще до набуття ним здатності до розмноження. Для перевірки генотипу гібридних особин застосовують аналізуюче схрещування.

Гени, розташовані в одній хромосомі, утворюють групу зчеплення і успадковуються зчеплено. Зчеплене успадкування певних ознак може порушуватись унаслідок кросинговеру. Явище зчепленого успадкування вивчав відомий американський генетик Т.Х. Морган, який створив хромосомну теорію спадковості.

У роздільностатевих видів стать майбутньої особини визначають переважно у момент запліднення і вона залежить від певного поєднання статевих хромосом (X- та Y-хромосоми). Деякі ознаки успадковуються зчеплено зі статтю (гемофілія, дальтонізм у людини, черепахове забарвлення шерсті у котів тощо).

Генотип особин кожного виду є цілісною системою, що склалася в процесі його тривалого історичного розвитку. Формування станів більшості ознак є наслідком взаємодії як алельних, так і неалельних генів, а також їхньої множинної дії.

Існує спадкова і неспадкова мінливість. Неспадкову мінливість називають модифікаційною. Вона, зазвичай, має пристосувальний характер. Межі модифікаційної мінливості ознак називають нормою реакції. Спадкова мінливість буває комбінативною і мутаційною. Комбінативна мінливість виникає внаслідок нових варіантів поєднань алелей (рекомбінацій). Мутації – стійкі зміни спадкового матеріалу, що виникли раптово. Фактори, що спричиняють мутації, називають мутагенними. Залежно від природи їх поділяють на фізичні, хімічні та біологічні. На підставі того, що у близьких у генетичному відношенні організмів можуть виникати подібні мутації, відомий російський генетик М.І. Вавилов сформулював закон гомологічних рядів спадкової мінливості.

Селекція – наука про теоретичні основи та методи створення нових і поліпшення існуючих порід тварин, сортів рослин і штамів мікроорганізмів. Теоретично основою селекції є генетика, а основними методами – штучний добір і гібридизація.

Центри походження та різноманітності культурних рослин і одомашнення тварин, зазвичай, збігаються з давніми центрами землеробства й тваринництва. Ефективність селекції рослин, тварин і мікроорганізмів залежить від різноманітності вихідного матеріалу.

Особливою галуззю промисловості є біотехнологія, що використовує живі організми та біологічні процеси для одержання потрібних людині речовин і препаратів. Перспективним напрямом біотехнології є клонування організмів.

ПІДСУМКОВІ ЗАВДАННЯ

Завдання 1 Охарактеризувати основні методи генетичних досліджень, заповнивши таблицю:

Метод дослідження	Суть методу	Для чого застосовують
Гбридологічний		
Генеалогічний		
Популяційно-статистичний		
Цитогенетичний		
Біохімічний		
Близнюковий		

Завдання 2 Сформулювати закони, встановлені Г. Менделем, заповнивши таблицю:

Закон	Формулювання	За яких умов виконується
Одноманітності гібридів першого покоління Розщеплення Незалежного комбінування станів ознак Чистоти гамет		

Завдання 3 Який механізм визначення статі в перелічених у таблиці організмів?

Вид організмів	Механізм визначення статі
Людина Дрозофіла Шовковичний шовкопряд Коник зелений Бджола медоносна	

Завдання 4 Що спільного між мутаціями і модифікаціями? Відповідь дайте у вигляді таблиці:

Властивість	Модифікації	Мутації
Визначеність змін Залежність прояву від сили і тривалості дії фактора, який спричинює зміни Пристосувальне значення Успадковуються чи не успадковуються		

Завдання 5 Порівняти різні системи схрещувань організмів, заповнивши таблицю:

Тип схрещування	Які організми схрещують	Можливі генетичні та біологічні наслідки
Споріднене Неспоріднене Віддалена гібридизація		

Завдання 6 Назвати предків і приблизне місце одомашнення основних видів свійських тварин, заповнивши таблицю:

Свійські тварини	Дикий предок	Місце і час одомашнення
Собака Велика рогата худоба Свиня Коза Вівця Кури Гуска Індик		

Завдання 7 Охарактеризувати особливості селекції рослин, тварин і мікроорганізмів, заповнивши таблицю:

Група організмів	Особливості селекції	Методи
Рослини Тварини Мікроорганізми		

ТЕМАТИЧНА ПЕРЕВІРКА ЗНАТЬ

I рівень

(вибрати із запропонованих відповідей правильну)

1. Сукупність генів гаплоїдного набору хромосом називають: а) генотипом; б) геном; в) геномом; г) генофондом; ґ) каріотипом.
2. Прояв обох станів ознаки у фенотипі гібридів другого покоління називають: а) рекомбінацією; б) мутацією; в) розщепленням; г) модифікацією.
3. Мутації можуть виникати у клітинах: а) лише статевих; б) лише соматичних; в) як статевих клітинах, так і соматичних.
4. Гени, розташовані в одній хромосомі, утворюють: а) геном; б) генотип; в) каріотип; г) групу зчеплення; ґ) генофонд.
5. Зчеплене успадкування порушується внаслідок: а) рекомбінацій; б) кросинговеру; в) мутацій; г) модифікацій.
6. Схрещування особин, які відрізняються різними станами двох ознак, називають: а) моногібридним; б) дигібридним; в) полігібридним; г) аналізуючим.
7. Аельні гени займають: а) однакові ділянки гомологічних хромосом; б) різні ділянки гомологічних хромосом; в) однакові ділянки негомологічних хромосом; г) різні ділянки негомологічних хромосом; ґ) ділянки в одній хромосомі.
8. Число груп зчеплення організмів певного виду дорівнює: а) кількості хромосом у гаплоїдному наборі; б) кількості хромосом у диплоїдному наборі; в) кількості статевих хромосом; г) кількості аутосом.
9. Межі модифікаційної мінливості ознаки називають: а) варіаційним рядом; б) варіаційною кривою; в) модифікаціями; г) нормою реакції.
10. Сперіднене схрещування супроводжується: а) підвищенням гомозиготності нащадків; б) підвищенням гетерозиготності нащадків; в) гетерозисом; г) підвищенням частоти мутацій; ґ) не впливає на генотип нащадків.
11. Гетерозис найкраще проявляється у гібридів: а) першого покоління; б) другого покоління; в) третього покоління; г) восьмого покоління.
12. Виродження нащадків спостерігають у разі схрещування: а) спорідненого; б) неспорідненого; в) при віддаленій гібридизації; г) моногібридного; ґ) дигібридного.

II і III рівні

(вибрати із запропонованих відповідей одну чи кілька правильних)

1. Г. Мендель сформулював: а) закон гомологічних рядів спадкової мінливості; б) хромосомну теорію спадковості; в) закон розщеплення; г) закон чистоти гамет; ґ) клітинну теорію.
2. Спадкова мінливість буває: а) модифікаційною; б) комбінативною; в) віковою; г) мутаційною; ґ) сезонною.
3. Цитоплазматична спадковість пов'язана з: а) позаядерними генами; б) генами, розташованими в статевих хромосомах; в) генами, розташованими в аутосомах; г) впливом цитоплаз-

ми яйцеклітини на формування ознак нащадків; г) дрейфом генів.

4. Певний стан ознаки може: а) визначатися впливом лише одного алельного гена; б) формуватися внаслідок взаємодії алельних генів; в) формуватися внаслідок взаємодії алельних і неалельних генів; г) формуватися лише під впливом умов довкілля; ґ) формуватися внаслідок взаємодії генотипу і умов довкілля.

5. Пристосованість організмів до періодичних змін умов довкілля забезпечують: а) модифікації; б) мутації; в) кросинговер; г) дрейф генів; ґ) зчеплене успадкування.

6. Геномні мутації пов'язані з: а) кратним збільшенням наборів хромосом; б) кратним зменшенням наборів хромосом; в) зміною кількості окремих гомологічних хромосом; г) зміною будови окремих хромосом; ґ) зміною структури окремих генів.

7. Прикладами успадкування, зчепленого зі статтю, є: а) хвороба Дауна; б) успадкування строкатості листків рослин; в) черпахове забарвлення шерсті котів; г) платинове забарвлення шерсті у лисиць; ґ) дальтонізм.

8. Усі варіанти генотипу гібридних особин проявляються у фенотипі за умов: а) повного домінування; б) неповного домінування; в) проміжного характеру успадкування; г) множинної дії генів; ґ) взаємодії неалельних генів.

9. Відхилення результатів розщеплення у фенотипі нащадків від очікуваного теоретично, згідно із законами спадковості, встановленими Г. Менделем, можливе внаслідок: а) повного домінування одних алельних генів над іншими; б) зчепленого успадкування певних ознак; в) множинної дії генів; г) взаємодії неалельних генів; ґ) модифікаційної мінливості.

10. Штучний добір буває: а) масовим; б) моногібридним; в) дигібридним; г) полігібридним; ґ) індивідуальним.

11. Явище гетерозису спричинюється: а) переходом рецесивних алелей у гетерозиготний стан; б) підвищенням гомозиготності нащадків; в) взаємодією неалельних генів; г) модифікаційною мінливістю; ґ) мутаційною мінливістю.

12. Ефективність селекційної роботи залежить від: а) різноманітності вихідного матеріалу; б) впливу чинників довкілля; в) обрання певних форм гібридизації; г) застосування певної форми штучного добору; ґ) систематичної належності організмів.

IV рівень

1. Який зв'язок існує між законами спадковості та процесом мейозу? Відповідь обґрунтуйте.

2. У чому полягає біологічне значення того, що певний ген може бути представлений великою кількістю алелей?

3. Як часто між генами, які входять до однієї групи зчеплення, повинен відбуватися кросинговер, щоб стани ознак, які він визначає, успадковувалися незалежно? Відповідь обґрунтуйте.

4. З чим пов'язане утворення нових станів ознак під час схрещування організмів? Відповідь обґрунтуйте.

5. Чому летальні й сублетальні алелі переважно рецесивні? Відповідь обґрунтуйте.

6. Чому мутації, що супроводжуються кратним зменшенням набору хромосом, зазвичай, негативно впливають на життєдіяльність організмів? Відповідь обґрунтуйте.

7. Чому штучний мутагенез практично не застосовують у селекції тварин? Відповідь обґрунтуйте.
8. Які органи тварин у першу чергу потребують захисту від іонізуючого випромінювання? Відповідь обґрунтуйте.
9. Внаслідок мутацій можуть народжуватись діти, що мають лише статеву хромосому – X-хромосому, але випадки народження дітей з однією Y- хромосомою невідомі. Чому?
10. З якою метою у селекції використовують споріднене та неспоріднене схрещування, а також віддалену гібридизацію?
11. Що спільного та відмінного у селекції тварин, рослин і мікроорганізмів?
12. Чому ефективність селекції залежить від різноманітності вихідного матеріалу?



ЛАБОРАТОРНА РОБОТА № 3

Тема Спостереження нормальних і мутантних форм дрозофіл

Обладнання і матеріали Світлові мікроскопи, постійні препарати нормальних (диких) і мутантних форм дрозофіл.

- Хід роботи**
1. Підготувати мікроскоп до роботи.
 2. При малому збільшенні мікроскопа розглянути препарати нормальних дрозофіл. Звернути увагу на забарвлення мух, наявність і розміри крил.
 3. Розглянути препарати мутантних форм дрозофіл. Звернути увагу на забарвлення комах, наявність, форму і розміри крил.
 4. Порівняти фенотипи нормальних і мутантних форм дрозофіл.
 5. Зробити висновки.



ЛАБОРАТОРНА РОБОТА № 4

Тема Описання фенотипів місцевих сортів культурних рослин. Вивчення мінливості у рослин. Побудова варіаційних рядів і кривих

Обладнання і матеріали Гербарні зразки місцевих рослин (пшениця, ячмінь, кукурудза тощо), насіння різних видів рослин (квасолі, кукурудзи, соняшника та ін.), листя (дуба, клена, липи тощо), лінійка або міліметровий папір.

- Хід роботи**
1. Порівняти кілька (3–5) рослин одного виду (злаки, насіння квасолі, бульби картоплі тощо) за фенотипом (зовнішній вигляд, розміри та ін.).

2. Знайти характерні видові ознаки у різних представників рослин. Пояснити це явище.
3. Виявити відмінності в будові різних представників рослин одного виду, а також порівняти їх з представниками інших видів. Пояснити причини, які зумовили ці розбіжності.
4. Вибрати не менш як 10 рослин одного виду (або їхніх частин) за певними ознаками (наприклад, кількість вічок у бульб картоплі чи темних плям на білих насінинах квасолі тощо).
5. Підрахувати кількість обраних показників у кожній з рослин і занести одержані дані в таблицю, де відзначити частоту зустрічальності кожного з цифрових значень цих показників та середню величину ознаки.
6. Побудувати на підставі одержаних результатів варіаційний ряд і варіаційну криву: на осі абсцис відкласти варіанти, а на осі ординат – частоти прояву певних чисельних (кількісних) показників певної ознаки. Дати характеристику варіаційних ряду і кривої.

КОРОТКИЙ СЛОВНИК ТЕРМІНІВ

Алельні гени (*алелі*) – різні стани гена; визначають різні стани ознаки, яку він кодує.

Аутосоми – нестатеві хромосоми.

Біотехнологія – галузь промисловості, в якій використовують живі організми чи біологічні процеси.

Варіаційна крива – графічне зображення кількісних показників мінливості певної ознаки, яке ілюструє розмах мінливості й частоту зустрічальності окремих варіант.

Варіаційний ряд – послідовність кількісних показників (варіант) певної ознаки, розташованих в порядку їхнього зростання чи зменшення.

Ген – ділянка молекули нуклеїнової кислоти. **Гени регуляторні** – гени, які є місцем прикріплення ферментів та інших біологічно активних речовин. **Гени структурні** – містять інформацію про структуру РНК, білка або поліпептиду.

Генетика – наука, що вивчає закономірності мінливості та спадковості.

Геном – сукупність генів гаплоїдного набору хромосом організмів певного виду.

Генотип – сукупність генетичної інформації, закодованої в генах окремої клітини чи цілого організму.

Генофонд – сукупність усіх генів особин окремої популяції чи виду.

Гетерозигота – диплоїдна або поліплоїдна клітина (особина), гомологічні хромосоми якої містять різні алелі певних генів.

Гетерозис – явище гібридної сили, що виявляється у першому поколінні гібридів, одержаних шляхом неспорідненого схрещування або віддаленої гібридизації.

Гетерохромосоми – статеві хромосоми, що відрізняються своєю будовою і набором спадкової інформації (так звані Х- та Y-хромосоми).

Гібридизація (схрещування) – процес схрещування організмів, які відрізняються різними станами певних ознак.

Гібриди – нащадки, одержані внаслідок гібридизації.

Гомозигота – диплоїдна або поліплоїдна клітина (особина), гомологічні хромосоми якої містять однакові алелі певних генів.

Мінливість – здатність організмів набувати нових ознак і їхніх станів у процесі як індивідуального розвитку особин, так і історичного розвитку виду.

Мутації – стійкі зміни генетичного матеріалу, що виникають раптово й спричинюють зміни спадкових ознак організму.

Норма реакції – межі модифікаційної мінливості ознаки, що визначаються генотипом.

Плазмідни – позахромосомні фактори спадковості.

Поліплоїдія – кратне збільшення набору хромосом у клітинах організму.

Порода – створена людиною сукупність особин тварин одного виду, що характеризується певними особливостями будови, життєвих функцій і продуктивністю.

Рекомбінація – явище перерозподілу генетичного матеріалу батьків у генотипі нащадків.

Розщеплення – прояв різних станів певних ознак у нащадків гібридних особин.

Селекція – наука, що розробляє теоретичні основи створення нових і поліпшення існуючих порід тварин, сортів рослин, штамів мікроорганізмів.

Сорт – створена людиною сукупність особин рослин одного виду, що характеризується певними особливостями будови, життєвих функцій і продуктивністю.

Спадковість – властивість живих організмів зберігати властиві їм ознаки та передавати їх нащадкам, забезпечуючи цим наступність поколінь.

Фенотип – сукупність усіх ознак і властивостей особини, що формуються внаслідок взаємодії її генотипу і умов довкілля.

Чисті лінії – генотипно однорідні нащадки однієї особини, гомозиготні за більшістю генів.

Штам – культура мікроорганізмів, одержаних від однієї клітини (так звана чиста культура).

ОСНОВИ ЕКОЛОГІЇ. ЛЮДИНА І БІОСФЕРА



Вивчаючи цей розділ, ви дізнаєтесь про:

- основні закономірності дії екологічних факторів на живі організми та їхні угруповання;
- основні середовища існування організмів;
- адаптивні біологічні ритми організмів;
- структуру і закономірності функціонування угруповань організмів;
- особливості структури і функціонування штучних угруповань організмів – агроценозів;
- єдину глобальну екосистему – біосферу; закономірності її функціонування;
- живу речовину біосфери; її властивості та функції;
- вплив людини на стан біосфери.

Навчитесь:

- складати схеми ланцюгів живлення, будувати екологічні піраміди, розв'язувати елементарні задачі з екології;
- виявляти основні компоненти біогеоценозів;
- проводити спостереження за живими організмами та їхніми угрупованнями в природі;
- застосовувати екологічні знання у своїй практичній діяльності.

§23 ПРЕДМЕТ І ЗАВДАННЯ ЕКОЛОГІЇ

ПРИГАДАЙТЕ

Що таке моніторинг і моделювання в біології?

Які предмет і завдання екології? Екологія як самостійна біологічна наука сформувалась у другій половині XIX століття, коли остаточно стало зрозумілим, що неможливо вивчати живі організми поза їхнім середовищем існування. Саму назву «екологія» 1866 року запропонував видатний німецький біолог Е. Геккель.

Екологія (від грец. *ойкос* – дім, житло і *логос* – вчення) – наука про взаємозв'язки між організмами, їхніми угрупованнями та середовищем існування.

ня, про структуру і функціонування надорганізмових систем. Основні завдання екології:

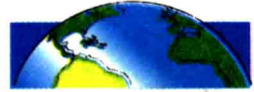
- з'ясування взаємозв'язків між організмами, їхніми угрупованнями і умовами довкілля;
- вивчення структури і закономірностей функціонування угруповань організмів;
- спостереження за змінами в окремих екосистемах і в біосфері в цілому, прогнозування їхніх наслідків;
- створення бази даних і розробка рекомендацій для екологічно безпечного планування господарської діяльності людини;
- застосування екологічних знань у справі охорони навколишнього середовища і раціонального використання природних ресурсів.

Отже, предметом вивчення екології є різноманітність і структура взаємозв'язків між організмами, їхніми угрупованнями і середовищем існування; а також склад і закономірності функціонування угруповань організмів: популяцій, біоценозів, біогеоценозів, біосфери.

Які основні напрями екологічних досліджень? В екології розрізняють такі основні напрями: **екологію особин**, популяційну екологію і біогеоценологію (мал. 100). Якщо перший з них розглядає вплив екологічних факторів на окремих особин, то **популяційна екологія** досліджує популяції організмів як особливий рівень організації живої матерії: їхню структуру, стан, механізми саморегуляції. **Біогеоценологія** – наука про структуру, функціонування та саморегуляцію багатовидових угруповань організмів (біогеоценозів) і біосфери в цілому.

До екологічних наук також належать: *екологія бактерій, грибів, рослин, тварин, гідробіологія* (наука про угруповання водних організмів), *радіоекологія* (наука про вплив радіаційного випромінювання на окремі організми та їхні угруповання) та інші науки.

Тож екологія – це комплексна біологічна наука, яка тісно взаємодіє з багатьма іншими біологічними і небіологічними (математика, фізика, хімія тощо) науками. Нині перед загрозою глобальної екологічної кризи як ніколи актуальним є об'єднання зусиль учених різних країн для проведення спільних екологічних досліджень. У 1964 році розпочалися роботи за **Міжнародною біологічною програмою** (МБП), завдяки яким вдалося встановити потенційну продуктивність біосфери і ту частину її продукції, яку людина без значної шкоди для довкілля може використовувати для своїх потреб.



4



3



2



1

Мал. 100.

Розділи екології:

1 – екологія особин;

2 – екологія популяцій;

3 – екологія угруповань

(біогеоценологія);

4 – вчення про біосферу



Мал. 101.
Чорнобильська
АЕС

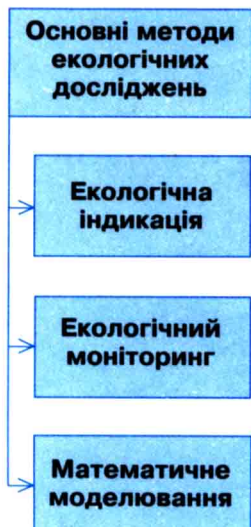
Об'єднання зусиль екологів різних країн потрібне і для створення біологічних основ охорони навколишнього середовища, адже не буває екологічних катастроф місцевого значення: наслідки подій, які відбулися в одній країні, впливають і на інші, віддалені від неї. Актуальність цієї проблеми наочно продемонструвала аварія на Чорнобильській АЕС, що відбулася 1986 року (мал. 101).

На розв'язання проблем раціонального природокористування, взаємовідносин людського суспільства і природи спрямована й інша міжнародна програма «Людина і біосфера». Її мета – розвинути у людей **екологічне мислення**, щоб практична повсякденна діяльність людини була підпорядкована законам природи і вимогам охорони навколишнього природного середовища. Лише екологізація суспільства, тобто екологічна грамотність усіх людей, виховання дбайливого ставлення до природи, може допомогти уникнути екологічної катастрофи, здатної знищити життя на нашій планеті.

Які методи екологічних досліджень? Екологія є точкою перетину інтересів різних учених: систематиків, зоологів, ботаніків, генетиків, фізіологів, біохіміків, географів, фізиків тощо. Тому у своїх дослідженнях екологи використовують концепції і методи цих та інших наук. Але є і власні методи екологічних досліджень.

Методи **екологічної індикації** дають змогу визначити стан і властивості екосистем за видовим складом і співвідношенням чисельності певних, спеціально для цього обраних груп організмів. **Екологічний моніторинг** буває локальним, регіональним або глобальним. Відповідно проводять постійні спостереження за змінами, що відбуваються в певній місцевості (найчастіше на природоохоронних територіях) або регіоні чи біосфері в цілому. Моніторинг дає змогу виявляти зміни в екосистемах (продуктивності, інтенсивності колообігу речовин, потоків енергії, видового складу, чисельності окремих видів). Для здійснення екологічного моніторингу часто використовують автоматичні та дистанційні прилади, які дають змогу діставати інформацію з тих ділянок, де складно або неможливо проводити безпосередні спостереження (наприклад, зона саркофагу Чорнобильської АЕС).

За допомогою **математичного моделювання** можна вивчати взаємозв'язки організмів в екосистемах (харчові, конкурентні та ін.), встановити



залежність змін чисельності популяцій і їхньої продуктивності від змін інтенсивності дії екологічних факторів тощо. Математичні моделі дають змогу прогнозувати можливі варіанти перебігу подій, виділяти окремі види взаємозв'язків між організмами, комбінувати їх. Завдяки моделюванню людина, наприклад, може прогнозувати, яку кількість особин промислових тварин можна вилучити з природних популяцій, щоб не знизити їхню чисельність; можливі спалахи чисельності шкідливих для неї видів, наслідки впливу своєї господарської діяльності на окремі екосистеми і біосферу в цілому.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що досліджує екологія? 2. Які завдання постають перед екологією? 3. Коли екологія сформувалася як наука? 4. Які основні напрями екологічних досліджень? 5. Які методи застосовують в екологічних дослідженнях?

ПОМІРКУЙТЕ

Чому електронно-обчислювальна техніка відіграє значну роль у екологічних дослідженнях? Який зв'язок між екологією та охороною природи?

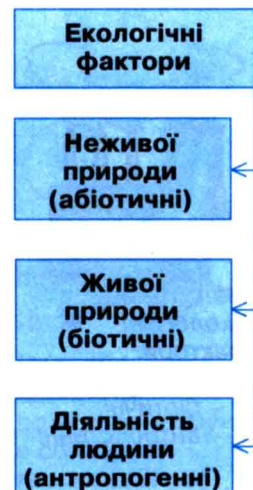
§24 ЗАКОНОМІРНОСТІ ДІЇ ЕКОЛОГІЧНИХ ФАКТОРІВ НА ЖИВІ ОРГАНІЗМИ

ПРИГАДАЙТЕ

Що таке екологічні фактори?

Що таке екологічні фактори? Яка їхня класифікація? Усі організми потенційно здатні до необмеженого розмноження і розселення: навіть види, що ведуть прикріплений спосіб життя, мають хоча б одну фазу розвитку, на якій здатні до активного чи пасивного розповсюдження. Але, незважаючи на це, видовий склад організмів, які мешкають у різних кліматичних зонах, майже не змінюється: для кожної з них характерний певний набір видів тварин, рослин і грибів. Це пояснюється тим, що здатність організмів до розмноження і розселення обмежена певними географічними перешкодами (моря, гірські хребти, пустелі тощо), кліматичними факторами (температура, вологість та ін.), а також взаємозв'язками між організмами різних видів.

Усі компоненти середовища існування, які впливають на живі організми та їхні угруповання, називають **екологічними факторами**. Залежно від природи й особливостей дії на організми їх поділяють на абіотичні, біотичні та антропогенні (мал. 102).





1



2



3

Мал. 102.

Екологічні фактори:

1 – абіотичні;

2 – біотичні;

3 – антропогенні

Абіотичні фактори – це компоненти і властивості неживої природи (температура, вологість, освітленість, газовий склад атмосфери, сольовий склад води тощо), які прямо чи опосередковано впливають на окремі організми або їхні угруповання.

Біотичні фактори – це різні форми взаємодій між особинами в популяціях і між популяціями в угрупованнях. Вони можуть бути *антагоністичними* (конкуренція, паразитизм тощо), *взаємовигідними* (мутуалізм) чи *нейтральними*. Будь-який організм постійно взаємодіє з особинами свого (*внутрішньовидові зв'язки*) чи інших (*міжвидові зв'язки*) видів.

До окремої групи екологічних факторів належать різні форми господарської діяльності людини – **антропогенні фактори**, які змінюють стан середовища існування різних видів живих істот, у тому числі й самої людини. За відносно короткий період існування людини як біологічного виду її діяльність докорінно змінила вигляд нашої планети і з кожним роком цей вплив усе більше зростає.

Інтенсивність дії певних екологічних факторів може залишатися відносно постійною протягом значних історичних періодів розвитку біосфери (наприклад, сонячне випромінювання, сила земного тяжіння, газовий склад атмосфери). Але інтенсивність дії більшості з них мінлива (температура, вологість тощо).

Ступінь мінливості кожного з екологічних факторів залежить від особливостей середовища існування організмів. Наприклад, температура на поверхні ґрунту може значно змінюватись залежно від пори року і, навіть, часу доби, тоді як на глибині понад 3 м такі зміни практично відсутні.

Зміни дії екологічних факторів можуть бути:

– **періодичними**, залежно від часу доби, пори року, положення Місяця відносно Землі тощо;

– **неперіодичними**, наприклад, виверження вулканів, землетруси, урагани тощо;

– **спрямованими** протягом значних історичних проміжків часу, наприклад, зміни клімату Землі.

Кожен із живих організмів постійно пристосовується до всього комплексу екологічних факторів, тобто до середовища існування, регулюючи свої процеси життєдіяльності відповідно до їхніх змін. При цьому до дії кожного з них він пристосовується незалежно від інших. Організми, які виявляються нездатними пристосуватись до змін довкілля, зникають із певної екосистеми або з планети взагалі. Присто-

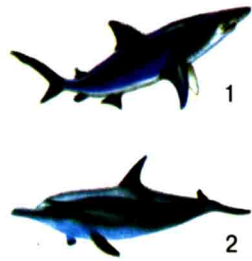
сування до певного середовища виникають не відразу, а формуються протягом історичного розвитку виду. В цьому і проявляється *принцип єдності організмів і середовища їхнього існування*: організми пристосовані саме до того середовища, в якому вони мешкають.

Які загальні закономірності впливу екологічних факторів на живі організми? Хоча екологічні фактори дуже різноманітні за своєю природою, існують певні закономірності їхнього впливу на живі організми, а також реакцій організмів на дію цих факторів. Пристосування організмів до умов середовища існування називають **адаптаціями** (від лат. *adaptatio* – пристосування) (мал. 103). Вони виникають на всіх рівнях організації живої матерії: від молекулярного до біогеоценотичного. Але адаптації непостійні: вони змінюються в процесі історичного розвитку виду залежно від змін інтенсивності дії екологічних факторів.

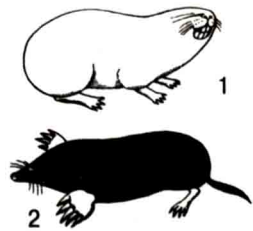
Кожен вид організмів пристосовується до певних умов довкілля особливим чином, тобто не існує двох близьких видів, подібних за своїми адаптаціями (**правило екологічної індивідуальності**). Наприклад, два види ссавців: кріт (ряд Комахоїдні) і сліпак (ряд Гризуни) (мал. 104) пристосовані до існування в ґрунті. Але кріт рие ходи за допомогою передніх кінцівок, а сліпак – різців.

Якщо організм добре пристосований до дії певного екологічного фактора, то це не означає, що він так само пристосований і до дії інших. Наприклад, лишайники можуть оселятись на субстратах, бідних на органіку (наприклад, скелях), і витримувати тривалі періоди посухи, але дуже чутливі до забруднення атмосферного повітря.

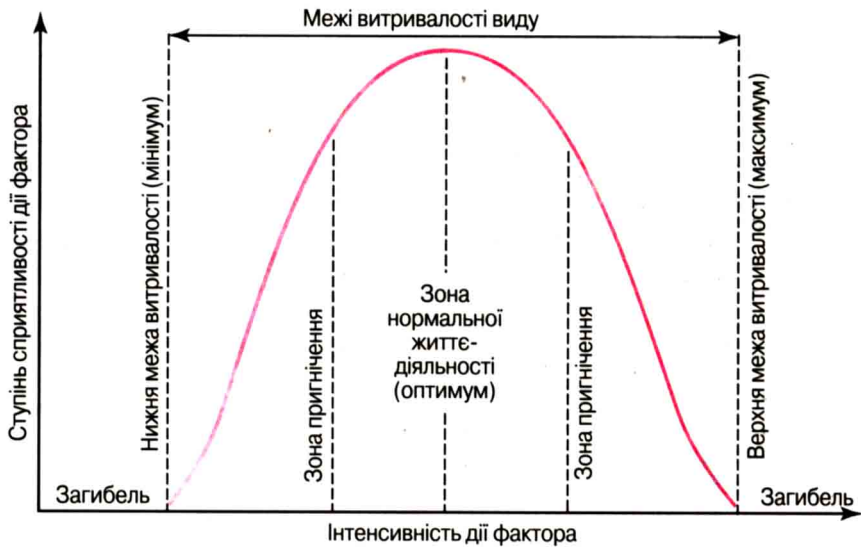
Існує і **закон оптимуму**: кожен з екологічних факторів має лише певні межі позитивного впливу на організми. Межі інтенсивності дії екологічного фактора, сприятливої для організмів певного виду, називають **зоною оптимуму** (мал. 105). Чим більше інтенсивність дії екологічного фактора відхилятиметься від оптимуму в той чи інший бік, тим більше буде його пригнічувальна дія на живі організми (**зона пригнічення**). Значення інтенсивності дії фактора, за якими існування організмів стає взагалі неможливим, називають верхньою та нижньою **межами витривалості** (або відповідно точками максимуму і мінімуму). Відстань між точками максимуму і мінімуму – це ті межі інтенсивності дії екологічного



Мал. 103.
Обтічна форма тіла акул (1) та дельфіна (2) – адаптація до життя у водному середовищі



Мал. 104.
Адаптація до життя у ґрунті в сліпака (1) та крота (2)



Мал. 105. Інтенсивність дії екологічного фактора

фактора, в яких можливе існування організмів певного виду (мал. 105).

Оптимум і межі витривалості організмів по відношенню до дії певного фактора залежать від того, з якою інтенсивністю і в якому поєднанні діють інші (**явище взаємодії екологічних факторів**). Наприклад, низькі температури легше переносити у суху і безвітряну погоду.

Мала інтенсивність дії деяких екологічних факторів може бути частково компенсована іншими подібними факторами (**закон взаємокомпенсації екологічних факторів**). Так, у місцях, де багато стронцію, молюски під час росту черепашок можуть частково замінювати ним кальцій. Нестачу світла фотосинтезуючі рослини можуть частково компенсувати надлишком двооксиду карбону. Але взаємокомпенсація екологічних факторів має певні межі й жоден із важливих факторів не може бути повністю замінений іншими. Якщо інтенсивність дії хоча б одного з них виходить за межі витривалості, існування виду стає неможливим, незважаючи на оптимальне поєднання та інтенсивність дії інших. Так, у місцях, де багато стронцію, молюски можуть замінювати ним кальцій під час росту черепашок лише частково; нестача вологи гальмуватиме процес фотосинтезу навіть за оптимальних освітлення і концентрації CO_2 в атмосфері.

Фактор, інтенсивність дії якого наближується до меж витривалості або виходить за них, називають **обмежувальним**. Обмежувальні фактори визначають територію розселення виду – його **ареал** (від лат. *area* – площа, простір). Так, поширення багатьох видів тварин на північ стримується нестачею тепла і світла, на південь – дефіцитом вологи. Отже, можливість існування виду в певних умовах визначається будь-яким фактором, інтенсивність дії якого наближуватиметься до критичних точок мінімуму та максимуму або виходитиме за них (**закон толерантності**; від лат. *toleratio* – терпець).

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що таке екологічні фактори? 2. Які групи екологічних факторів вам відомі? 3. Яким може бути характер змін інтенсивності дії екологічних факторів? 4. Сформулюйте закон оптимуму. Що таке межі витривалості? 5. Які екологічні фактори називають обмежувальними? Яка їхня роль у поширенні організмів? 6. Про що твердить закон взаємокомпенсації екологічних факторів? 7. Сформулюйте закон толерантності.

ПОМІРКУЙТЕ

На чому ґрунтується явище взаємодії екологічних факторів? Чому взаємокомпенсація екологічних факторів обмежена?

§25 ОСНОВНІ СЕРЕДОВИЩА ІСНУВАННЯ ОРГАНІЗМІВ. НАЗЕМНО-ПОВІТРЯНЕ СЕРЕДОВИЩЕ

ПРИГАДАЙТЕ

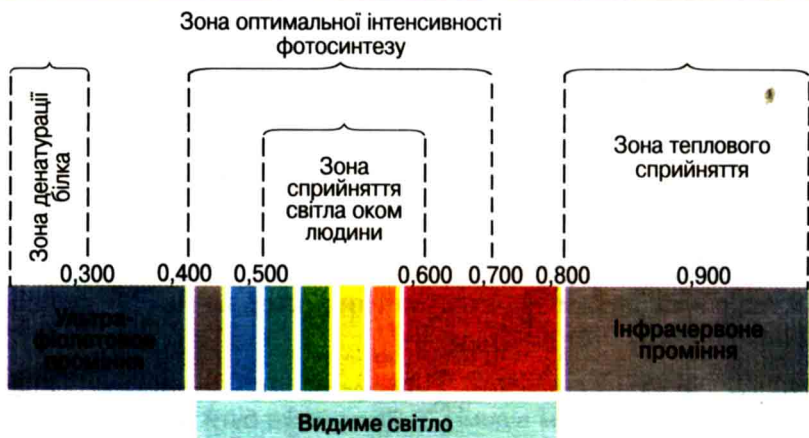
Що таке середовище існування? Чим забезпечується теплокровність організмів? Що таке денатурація білків?

Живі організми – мешканці нашої планети – опанували чотири основні середовища існування: наземно-повітряне, водне, ґрунт, а також інші живі організми. **Середовище існування** – це сукупність умов, у яких мешкають особини, популяції й угруповання організмів різних видів.

Серед них **наземно-повітряне середовище** найрізноманітніше за своїми умовами. Провідна роль серед абіотичних факторів тут належить освітленості, температурі, вологості та газовому складу атмосфери.

Як впливає на живі організми освітленість? Світло надходить до нашої планети від Сонця. У спектрі сонячного випромінювання виділяють три ділянки, які відрізняються за своєю біологічною дією на живі організми: ультрафіолетові, видимі та інфрачервоні промені (мал. 106).





Мал. 106. Біологічна дія різних ділянок спектра сонячного випромінювання

Ультрафіолетові промені з довжиною хвиль до 0,29 мкм згубно впливають на живу матерію, але їх майже повністю поглинає озоновий екран. Без нього існування організмів на суходолі взагалі було б неможливим. Ультрафіолетові промені з довжиною хвиль 0,29–0,40 мкм у великих дозах також негативно впливають на живі організми, спричиняючи невластиві їм біохімічні процеси і мутації. Проте у невеликих кількостях ці промені потрібні тваринам і людині, бо сприяють утворенню в шкірі вітаміну D.

На частку **видимих променів** з довжиною хвиль від 0,41 до 0,75 мкм припадає понад 50% сонячного випромінювання, яке досягає поверхні Землі. Саме завдяки цим променям можливий фотосинтез.

Інфрачервоні промені з довжиною хвиль понад 0,75 мкм є джерелом теплової енергії для живих істот. Деякі організми (наприклад, рослини, комахи, земноводні, плазуни) використовують їх для підвищення температури тіла.

У тварин світло відіграє важливу роль для орієнтації в просторі. А реакція на тривалість світлового періоду доби дає їм змогу, як і іншим організмам, регулювати процеси життєдіяльності залежно від пори року.

Серед тварин по відношенню до світла виділяють дві групи: «нічну» (види, активні вночі) і «денну» (види, активні вдень) (мал. 107).

Яка роль температури в житті організмів? Температура доквілля відіграє виняткову роль у житті організмів, оскільки впливає на температуру



1



2



3

Мал. 107.
Тварини, активні в нічний (1 – пугач, 2 – кажан) та денний (3 – олень) час

їхнього тіла. У свою чергу, температура тіла впливає на швидкість біохімічних реакцій обміну речовин: низькі температури їх гальмують, але занадто високі можуть змінити структуру (спричинити денатурацію) білків, зокрема ферментів.

Для більшості організмів оптимальні значення температури лежать у досить вузьких межах – від $+10^{\circ}\text{C}$ до $+30^{\circ}\text{C}$. Але в неактивному стані живі організми можуть витримувати значно ширший діапазон температур (від -200°C до $+100^{\circ}\text{C}$).

Наприклад, спори деяких бактерій нетривалий період можуть витримувати температуру до $+180^{\circ}\text{C}$, а цисти найпростіших і коловерток (мал. 108), яйця круглих червів, насіння і пилок рослин, спори прокариотів після зневоднення не втрачають життєздатності й при температурі, близькій до абсолютного нуля ($-273,15^{\circ}\text{C}$).

Переживати несприятливі умови організми можуть у стані анабіозу. **Анабіоз** (від грец. *анабіозіс* – повернення до життя) – стан організмів, за якого непомітні прояви процесів життєдіяльності внаслідок значного уповільнення процесів обміну речовин. Він супроводжується значними втратами води до 75%. Коли ж настають сприятливі умови, організми виходять з анабіозу і процеси життєдіяльності поновлюються.

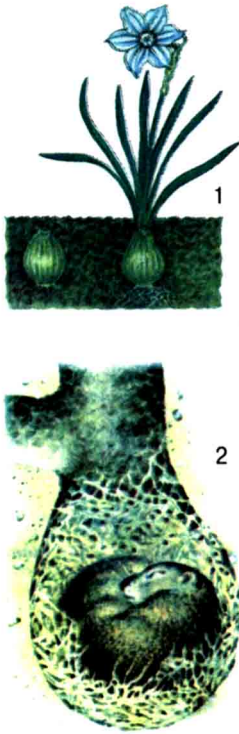
Види, здатні існувати при низьких температурах, називають **холодостійкими** (деякі бактерії, лишайники, мохи, членистоногі та ін.). Вони мають певні пристосування для існування в таких умовах. Наприклад, у рослин тундри, високогір'я стебло низьке, стелиться по землі; їхній клітинний сік містить багато цукрів, які знижують температуру замерзання цитоплазми. У комах функцію «антифризу*» виконує гліцерин, який накопичується в їхній гемолімфі. Комахи північних широт часто мають чорне забарвлення, що сприяє кращому поглинанню сонячних променів. Теплокровні тварини холодних регіонів мають добре розвинений волоссяний або пір'яний покрив, жировий прошарок тіла (у синього кита він може бути завтовшки 50 см), що забезпечує надійну теплоізоляцію.

Є і **теплолюбні організми**, здатні існувати в умовах підвищених температур. Наприклад, деякі бактерії, ціанобактерії, членистоногі з гарячих джерел здатні витримувати температури до $+80^{\circ}\text{C}$ і вище.



Мал. 108.
Коловертка (1)
та її циста (2)

*Антифриз (від грец. *анти* – проти та англ. *фріз* – замерзати) – засоби, які запобігають зледенінню механізмів за низьких температур.



Мал. 109.
Адаптації
до переживання
несприятливих
періодів:
1 – у рослин
(нарцис);
2 – у тварин
(ховрах)

Зберігати активність за певного діапазону температур дає змогу терморегуляція. **Терморегуляція** (від грец. *терме* – тепло та *регуло* – регулюю) – *здатність підтримувати постійне співвідношення між утворенням тепла в організмі (теплопродукцією) або його поглинанням із довкілля і втратами теплової енергії (тепловіддачею).*

Хімічна терморегуляція забезпечує підвищення утворення тепла у відповідь на зниження температури довкілля (наприклад, завдяки швидшому розщепленню запасних органічних сполук або скороченню м'язів). **Фізична терморегуляція** зумовлена зміною рівня тепловіддачі (регуляція стану волоссяного або пір'яного покриву, діаметра капілярів шкіри, потовиділення, випаровування води рослинами тощо). Вона можлива і завдяки **зміні поведінки** тварин, здатних у холодну погоду збиратися до купи, ховатись від несприятливих температур у ґрунті, печерах тощо).

Яке значення має вологість у житті організмів? Ми вже згадували, яку важливу роль відіграє вода в забезпеченні біохімічних процесів, утворенні й підтриманні структури молекул певних сполук. Унаслідок пристосування до існування в наземно-повітряному середовищі в живих істот виникли адаптації до економного споживання і витрачання води, що, у свою чергу, підтримує її вміст в організмі на відносно сталому рівні.

Наприклад, у вищих рослин посушливих місць зростання корені здатні проникати на значну глибину (сосна звичайна, верблюда колючка), де розташовані підґрунтові води. Коренева система може добре розгалужуватись у верхніх шарах ґрунту (кактуси), забезпечуючи ефективне поглинання води зі значної площі під час короткочасних дощів. У рослин посушливих місць зростають також зменшується площа листових пластинок, які можуть перетворюватись на голки; потовщується кутикула, зменшується кількість продихів (кактуси, верблюда колючка тощо). Деякі рослини здатні накопичувати воду в своїх органах (кактуси, алое, молодило), а потім її економно використовувати. Багаторічні трав'янисті рослини можуть переживати посушливий період у вигляді підземних пагонів (кореневищ, цибулин та ін.), тоді як їхня надземна частина на цей період відмирає (мал. 109). Дерева і кущі можуть зменшувати випаровування, скидаючи листя.

Тварини дістають вологу: під час водопою, з їжею і при розщепленні органічних сполук, насамперед

жирів. В умовах посушливого клімату утримання вологи в тілі забезпечують покриви, які запобігають її випаровуванню (кутикула комах, лусочки плазунів тощо), а також особливі органи виділення наземних членистоногих. До того ж, тварини посушливих місць можуть змінювати періоди своєї активності: вони активніші вночі, коли повітря вологіше і прохолодніше, а в період тривалої посухи перебувають у неактивному стані (мал. 109). Великі тварини (антилопи, слони) можуть долати значні відстані в пошуках джерел води.

Яке значення газового складу атмосфери для мешканців суходолу? Головними компонентами нижніх шарів атмосфери є кисень (приблизно 21%), вуглекислий газ (близько 0,03%) і азот (понад 78%). Ви вже знаєте, що кисень необхідний живим істотам для **аеробного дихання**. За умов нестачі або повної його відсутності можуть виживати лише організми, здатні діставати необхідну їм енергію за рахунок безкисневого розщеплення органічних сполук (**анаеробне дихання**).

Підвищення концентрації вуглекислого газу в атмосфері гальмує процеси дихання, але до певного ступеня підвищує інтенсивність фотосинтезу. До того ж, вуглекислий газ має високу теплоємність, тому зростання його концентрації підвищує температуру атмосфери.

У повітря разом із викидами промислових підприємств і транспорту потрапляють різні домішки: метан, сірководень, аміак, оксиди сульфуру й нітрогену, частинки пилу тощо, які негативно впливають на життєдіяльність організмів, насамперед зелених рослин.



КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що таке середовище існування організмів? Які середовища опанували живі організми?
2. Яку роль відіграє світло в житті тварин?
3. Як організми пристосовуються до різної освітленості?
4. Як температура впливає на процеси життєдіяльності організмів?
5. Як організми пристосовуються до існування в різних температурних умовах?
6. Що таке анабіоз? Яке його біологічне значення?
7. Яка роль води в житті організмів?
8. Як організми пристосовуються до існування в умовах дефіциту води?
9. Яке значення газового складу атмосфери для забезпечення існування живих істот?

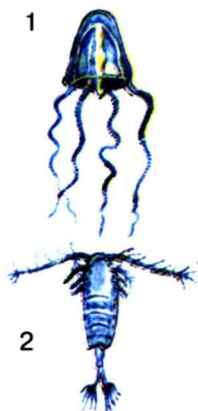
ПОМІРКУЙТЕ

Чому під час переохолодження ссавці, в тому числі й людина, починають тремтіти?

§26 ВОДНЕ СЕРЕДОВИЩЕ ІСНУВАННЯ

ПРИГАДАЙТЕ

Що таке анабіоз? Чим обумовлена висока теплоємність води?



Мал. 110.
Організми,
що входять до складу
планктону:
1 – медуза;
2 – рачок-циклоп

Водне середовище існування за своїми умовами значно відрізняється від наземно-повітряного. Вода має високу густину, менший вміст кисню, значні перепади тиску. До того ж, водойми різних типів відрізняються концентрацією солей, швидкістю течії тощо. Мешканці водойм – **гідробіонти** (від грец. *хидор* – вода та *біонтос* – той, що живе) – виробили пристосування як до існування у водному середовищі взагалі, так і до певного типу водойм або зони Світового океану (мал. 110–113). Світовий океан утворений власне океаном та периферичними частинами – морями. Його середня глибина становить 3 760 м, а максимальна – 11 024 м.

Які є екологічні групи гідробіонтів? Гідробіонти заселили всі зони Світового океану. Ті з них, які мешкають у товщі води, входять до складу планктону або нектону. **Планктонні** (від грец. *планктос* – блукаючий) **організми** (деякі бактерії, ціанобактерії, водорості, найпростіші, медузи, дрібні ракоподібні, личинки риб) не здатні протидіяти течіям, тому розносяться ними на великі відстані. Їхні пристосування до існування в товщі води пов'язані з забезпеченням плавучості: дрібні розміри, різноманітні вирости, зменшення щільності тіла (полегшення скелетних елементів, наявність газових вакуолей, жирових включень тощо) (мал. 110).

Нектонні (від грец. *нектос* – плаваючий) **організми** (більшість риб, головоногих молюсків, китоподібні) здатні активно пересуватись у товщі води, незалежно від напрямку течії. Вони мають обтічну форму тіла і добре розвинені органи руху (мал. 111).

До складу **бентосу** (від грец. *бентос* – глибина) входять організми, які мешкають на поверхні або в товщі дна водойм (форамініфери, коралові поліпи, круглі та малощетинкові черви, деякі молюски і ракоподібні, голкошкірі, придонні риби, деякі водорості, бактерії). Ці організми мають пристосування для пересування по дну водойм або прикріплення до нього, часто здатні закопуватись у його товщу.

Організми, які оселяються на різних субстратах у товщі води (дно кораблів, гідротехнічні споруди тощо), відносять до **перифітону** (від грец. *пери* – навколо і *фітон* – рослина) (деякі губки, водорості, вусоногі ракоподібні). Такі

організми мають різні пристосування для прикріпленого способу життя. Їхнє поширення забезпечують певні фази життєвого циклу (личинки, спори тощо).

Своєрідну групу – **нейстон** (від грец. *нейстос* – плаваючий) – становлять організми, які мешкають на межі повітряного і водного середовища. При цьому одні з них більше пов'язані з повітряним (наприклад, клопи-водомирки): вони пересуваються по поверхневій плівці, використовуючи силу поверхневого натягу води. Цьому сприяє і незмочуваність їхнього тіла. Інші ж більше пов'язані з водним середовищем, їхнє тіло спирається на водну плівку знизу або підвішується до неї (деякі бактерії, найпростіші, ракоподібні, комахи та їхні личинки, молюски, личинки і молодь риб).

Які основні властивості водного середовища?

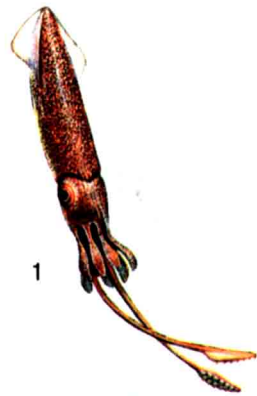
Різні зони Світового океану відрізняються за характером дії екологічних факторів, серед яких провідна роль належить температурі, освітленості, тиску, газовому складу і солоності води, рельєфу дна.

Висока теплоємність води на відміну від повітря зумовлює значно менші коливання температури в її поверхневих шарах (мал. 114). Так, протягом року коливання температури в поверхневих шарах Світового океану не перевищує 10–15° С. На великих глибинах температура стала: від 1,5° С до 2° С. Але водойми різних типів значно відрізняються за своїм температурним режимом.

Освітленість водойм швидко зменшується зі збільшенням глибини. Як правило, на глибинах понад 250 м фотосинтезуючі організми існувати не можуть. На максимальній глибині (268 м) виявлено лише червоні водорості, здатні вловлювати розсіяне світло.

На глибини понад 1500 м світло взагалі не проникає. Деякі глибоководні організми (кишковопорожнинні, ракоподібні, молюски, риби) здатні самі виробляти світло за рахунок окиснення певних ліпідів. Це явище називають **біоломінесценцією** (від грец. *біос* – життя і лат. *люмен* – світло). Світлові сигнали дають змогу глибоководним організмам збиратися в табуни, знаходити особин протилежної статі при розмноженні тощо (мал. 112).

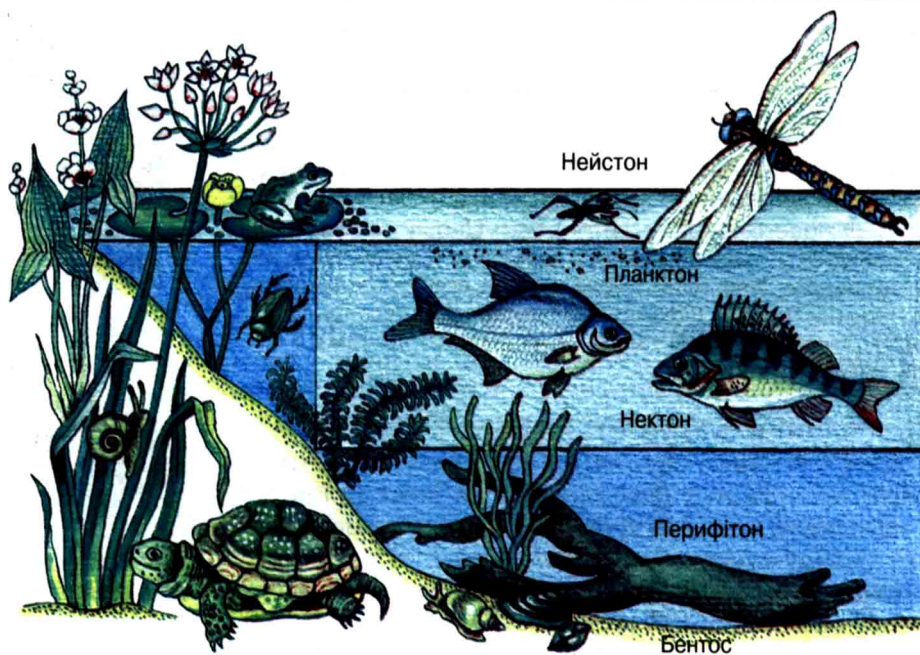
Оскільки вода поглинає промені світла, то навіть організми з добре розвиненими органами зору (головноногі молюски, риби, китоподібні) бачать лише на незначній відстані. Тому для спілкування, орієнтації в просторі, пошуку їжі вони використовують звукові, електричні, хімічні способи передавання та отримання інформації.



Мал. 111.
Організми,
що входять
до складу нектону:
1 – кальмар;
2 – карась



Мал. 112.
Риби-вудильники
з органами-
приладами,
що світяться

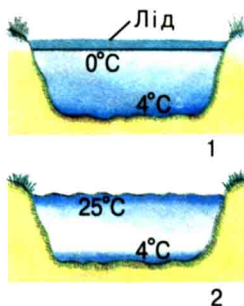


Мал. 113. Структура біоценозу озера

Водойми різних типів відрізняються за сольовим складом води. В океанічній воді солоність відносно стала – 34–35 ‰*.

Оскільки вміст солей у воді впливає на їх надходження в організм, то цей чинник обмежує поширення гідробіонтів. Якщо мешканці прісних водойм вимушені виводити надлишок води з організму (одноклітинні – за допомогою скоротливих вакуолей, багатоклітинні тварини – органів виділення), то солоних – зберігати її (наприклад, завдяки непроникним для води покривам). Лише деякі види можуть мешкати в широкому діапазоні солоності води (наприклад, рачки-артемії).

Кисень, який міститься у воді, надходить туди з атмосферного повітря, а також виділяється фотосинтезуючими організмами, що мешкають у верхніх шарах водойм. Із збільшенням глибини концентрація кисню у воді знижується. Тож глибоководні організми пристосувалися до існування в умовах дефіциту кисню.



Мал. 114.
Температурний режим прісного озера помірної зони:
1 – зима;
2 – літо

*Символом ‰ позначають проміле – десятку частку відсотка; 1 ‰ відповідає вмісту 1 г солей в 1 л води.

Густина води – один із провідних факторів водного середовища існування. З нею пов'язаний тиск: при зануренні на кожні 10 м він зростає приблизно на 1 атмосферу, на великих глибинах він може перевищувати 1 000 атмосфер. Тому гідробіонти пристосовані до існування на певних глибинах і лише окремі види (деякі черви, голкошкірі) здатні існувати від припливно-відпливної зони до глибин у кілька тисяч метрів.

На життя гідробіонтів впливає і в'язкість води. Більша в'язкість солоної води порівняно з прісною полегшує ширяння організмів у її товщі.

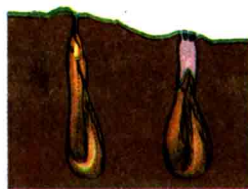
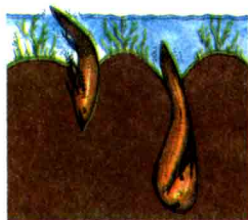
Пересування водних мас зумовлене положенням Землі відносно Сонця і Місяця відносно Землі (припливи і відпливи), земним тяжінням (течія річок), впливом вітру тощо. Рух води забезпечує міграції гідробіонтів і переміщення кормової бази. Організми, які мешкають у припливно-відпливній зоні, мають особливі пристосування. Під час відпливу вони закопуються в пісок, ховаються у черепашках, будиночках (кільчасті черви, молюски, вусоногі раки) або мігрують у відкрите море (медузи). Певні пристосування мають і організми, які мешкають у прісних водоймах зі швидкою течією (водорості, райдужна форель, личинки комах).

Як гідробіонти пристосовуються до пересихання водойм? Організми, які населяють водойми, що періодично пересихають, пристосовані до переживання періодів відсутності води. Як правило, вони мають короткі періоди розвитку, за які здатні значно збільшити свою чисельність. Посушливий період вони переживають у неактивному стані (фази яйця, цист, спор тощо). Наприклад, яйця рачків-щитнів у висушеному стані можуть не втрачати життєздатності до 8 років.

Під час посушливого періоду деякі організми можуть закопуватись у дно (війчасті та малоцетинкові черви, водяні комахи та їхні личинки, деякі риби тощо), іноді утворюючи зовнішню захисну оболонку.

Так, дводишна риба – африканський лусковик – здатна закопуватись в мул до 1 м завглибшки. Навколо себе вона утворює захисну капсулу з частинок мулу, склеєних виділеннями слизових залоз. У такому стані риба може перебувати близько 9 місяців (в умовах досліду – до 4 років) і виходить з нього лише після того, як водойма заповниться водою (мал. 115). Так само переживають пересихання водойм і в'юни.

Тривалість переживання гідробіонтами посушливого періоду залежить від їхньої здатності утриму-



Мал. 115. Переживання періоду пересихання водойми дводишною рибою лусковиком

вати воду в своєму тілі. Втрати води зменшуються завдяки ущільненню покривів, утворенню додаткових захисних оболонок тощо. Коли гідробіоти нездатні зберегти необхідну кількість води в організмі, вони часто переходять у стан анабіозу.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Які абіотичні фактори відіграють провідну роль у водному середовищі? Як організми адаптуються до їхньої дії? 2. Чим відрізняються температурні режими наземно-повітряного і водного середовищ існування? 3. Які групи організмів мешкають у товщі води? Які адаптації їм притаманні? 4. Що таке бентос? Які адаптації спостерігають у цих організмів? 5. Як гідробіоти можуть переживати періоди пересихання водойм?

ПОМІРКУЙТЕ

Чому з усіх груп водоростей на більші глибини проникають саме червоні водорості?

§27 ГРУНТ ЯК СЕРЕДОВИЩЕ ІСНУВАННЯ

ПРИГАДАЙТЕ

Що таке ґрунт?

Які особливості ґрунту як середовища існування організмів? Як ви пам'ятаєте, **ґрунт** – це верхній родючий шар твердої оболонки Землі (літосфери), утворений діяльністю живих організмів. Ґрунт становить собою систему порожнин, заповнених водою або повітрям. Завдяки наявності води умови існування дрібних організмів у ґрунті наближаються до подібних у водоймах. Вологість ґрунту завжди вища, ніж повітря, тому організмам легше переживати періоди посухи в ґрунті.

Іншою характерною особливістю ґрунту як середовища існування організмів є порівняно невелика амплітуда добових і сезонних коливань температури (наприклад, на глибині понад 2 м сезонні коливання температури майже не відчуваються). Це дає організмам можливість переживати в глибині ґрунту в активному чи неактивному стані періоди високих або низьких температур. Значні запаси органічних речовин ґрунту слугують кормовою базою для різноманітних організмів.

Різні типи ґрунтів відрізняються за розмірами ґрунтових часток і вмістом органічних сполук. Розміри ґрунтових часток визначають шпаристість ґрунтів: чим вони більші, тим більший діаметр шпар. У свою чергу, розміри шпар впливають на властивості ґрунту: в ґрунтах з добре розвиненою шпаристістю легше вглиб проникають розчини солей і повітря, а також легше



Мал. 116.
Зріз ґрунту

прокладати ходи тваринам (наприклад, ходи дощових черв'яків виявляли на глибині до 8 м).

Над ґрунтом розташований шар **підстилки**, який формується здебільшого з рослинного опаду. За участю мешканців підстилки (бактерій, грибів, водоростей, тварин) її органічні речовини активно переробляються, перемішуються з мінеральними і надходять у верхній шар ґрунту.

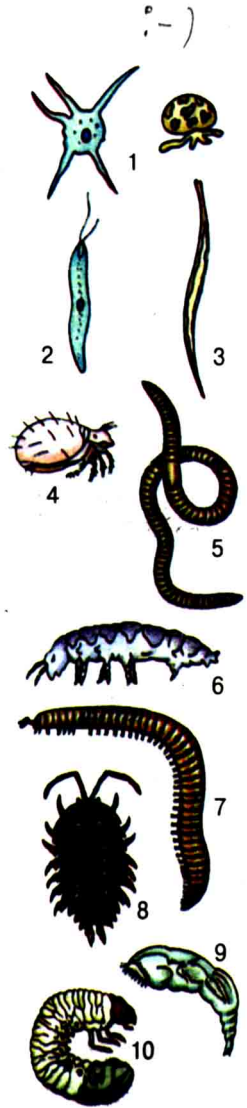
Верхній шар ґрунту – **гумусовий**. Він темно забарвлений і має високий вміст органічних сполук. Саме цей шар і визначає родючість ґрунту, тобто забезпечує рослин водою та елементами живлення. В середньому шарі ґрунту осідають і переробляються сполуки, які надійшли з верхнього шару. Нижній шар – це **материнська порода**, матеріал якої з часом подрібнюється і перетворюється на ґрунт (мал. 116).

ґрунт – стабільніше середовище існування порівняно з наземно-повітряним. За допомогою вертикальних міграцій мешканці ґрунту (тварини, бактерії) знаходять оптимальні умови існування. Більшість мешканців ґрунту потребують підвищеної вологості, що пов'язано з характером живлення або нездатністю покривів утримувати вологу в їхньому тілі.

Склад ґрунтового повітря значно відрізняється від атмосферного: вміст вуглекислого газу в 10–100 разів вищий, а кисню – в декілька разів нижчий. Оскільки кисень надходить у ґрунт переважно з атмосферного повітря, то з глибиною його вміст знижується.

Які групи організмів мешкають у ґрунті? Різноманітність умов існування в ґрунті зумовлює і різноманітність організмів, які там мешкають (мал. 117). У ґрунті розташовані кореневі системи і видозмінені пагони вищих рослин. На поверхні та у верхніх шарах ґрунту мешкають водорості (зелені, діатомові), гриби, лишайники, ціанобактерії. ґрунтові бактерії дуже різноманітні; в деяких ґрунтах вони можуть проникати вглиб до кількох метрів. Серед них є автотрофи (переважно хемосинтетики) і гетеротрофи. ґрунтові гриби трапляються в ґрунтах різних типів, де є запаси органіки.

Серед тварин трапляються як постійні мешканці ґрунту (круглі та малощетинокві черви, деякі кліщі, комахи, кроти, землерийки, сліпаки), так і види, які мешкають у ньому протягом більшої частини свого життєвого циклу (наприклад, личинки хрущів). Деякі види тварин мешкають у ґрунті лише під час несприятливих періодів (зимівлі, посухи): деякі комахи, земноводні, плазуни, ссавці.



Мал. 117.

Мешканці ґрунту:

- 1 – амеби;
- 2 – джгутиконосець;
- 3 – нематода;
- 4 – кліщ;
- 5 – дощовий черв'як;
- 6 – ногохвістка;
- 7 – багатоніжка-квісяк;
- 8 – мокриця;
- 9 – коловертка;
- 10 – личинка хруща

Тварини мають певні пристосування до життя в ґрунті, насамперед до пересування в ньому. Одні тварини активно прокладають ходи за допомогою скорочень мускулатури тіла (дощові черв'яки), інші – за допомогою риючих кінцівок (вовчок, кріт). Дрібні тварини (найпростіш, круглі черви, кліщі) пересуваються ґрунтовими шпарами. Пристосуванням до низького вмісту кисню в ґрунті є здатність поглинати його крізь тонкі покриви (круглі та дощові черви тощо). Нестачу кисню, вологи або, навпаки, перезволоження тварини здатні уникати за допомогою вертикальних міграцій (круглі та кільчасті черви, кліщі, комахи тощо).

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що таке ґрунт? 2. Які особливості ґрунту як середовища існування організмів? 3. Які групи організмів мешкають у ґрунті? 4. Які пристосування мають організми до існування в ґрунті?

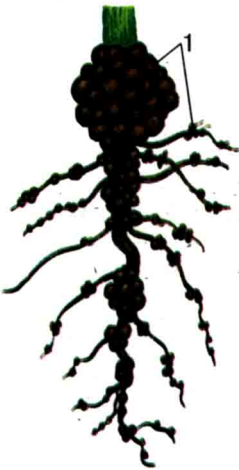
ПОМІРКУЙТЕ

Чим можна пояснити те, що членистоногі, які мешкають у глибоких шарах ґрунту, мають тонші покриви, ніж близькі до них види, які мешкають у його поверхневих шарах?

§28 ЖИВІ ОРГАНІЗМИ ЯК ОСОБЛИВЕ СЕРЕДОВИЩЕ ІСНУВАННЯ

ПРИГАДАЙТЕ

Що таке симбіоз? Хто такі хазяїн і паразит? Що таке прості й складні життєві цикли?



Мал. 118.
Бульбочкові бактерії (1) на коренях бобової рослини

Особливе середовище існування – живі організми – за своїми властивостями значно відрізняється від інших. Воно досить різноманітне. Так, якщо на організми, які мешкають на поверхні інших, фактори довкілля впливають безпосередньо, то на ті, що живуть усередині хазяїна, ці фактори діють лише опосередковано. В ролі хазяїв можуть бути будь-які організми – від бактерій до квіткових рослин і ссавців.

Що таке симбіоз? Усі форми співіснування різних видів організмів називають **симбіозом** (від грец. *сим* – разом і *біос* – життя). Симбіоз може ґрунтуватись на харчових зв'язках (коли організм хазяїна, залишки його їжі чи продукти життєдіяльності слугують їжею симбіонту) або просторових (симбіонт оселяється всередині або на поверхні організму хазяїна чи організми різних видів спільно використовують певні місцезнаходження: нори, черепашки тощо) (мал. 118).

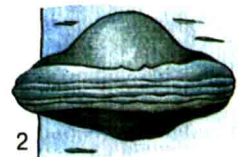
Симбіоз може бути **обов'язковим** або **необов'язковим**. У першому випадку існування обох організмів або одного з них неможливе один без іншого (гриби, що входять до складу лишайників, стьожкові черви – паразити хребетних тварин тощо). У другому випадку організми можуть існувати разом або окремо один від одного (наприклад, деякі актинії і раки-самітники). Залежно від характеру взаємозв'язків розрізняють такі основні типи симбіозу: паразитизм, коменсалізм і мутуалізм.

Що таке паразитизм? Паразитизм (від грец. *пара* – біля та *ситос* – живлення) – тип взаємозв'язків між організмами різних видів, за яких один із них (паразит) тривалий час використовує іншого (хазяїна) як джерело живлення і середовище існування, частково чи повністю покладаючи на нього регуляцію своїх взаємозв'язків із зовнішнім середовищем. Паразитизм трапляється серед різних груп організмів (мал. 119, 120): бактерій, грибів (сажки, борошнисто-росяні, ріжки), тварин (найпростіші, плоскі та круглі черви, членистоногі) і, навіть, рослин (повитиця, вовчок). Усі віруси – внутрішньоклітинні паразити.

Паразитизм – приклад антагоністичних взаємозв'язків між організмами: хазяїн за допомогою імунних та інших захисних реакцій намагається позбутися паразитів, а ті, у свою чергу, – їх послабити або повністю нейтралізувати. В деяких випадках паразити так впливають на імунну систему хазяїна, що вона не розпізнає їх як чужорідні об'єкти і не виробляє проти них захисні реакції.

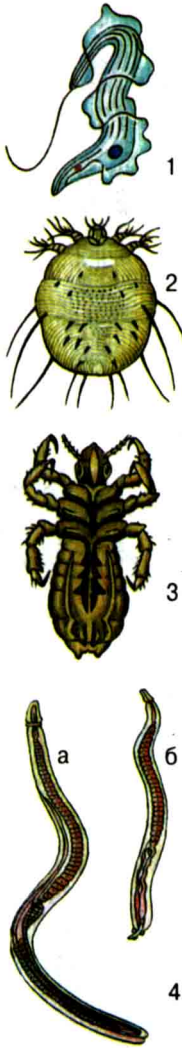
Протягом спільного історичного розвитку паразит і хазяїн пристосовуються один до одного, і гострота їхніх антагоністичних взаємозв'язків зменшується. Це пояснюється тим, що передчасна загибель хазяїна може спричинити і загибель паразита. Тому паразити, в яких зв'язки з організмом хазяїна виникли еволюційно відносно недавно (наприклад, людина і вірус СНІДу) або невласливі йому, як правило, завдають більшої шкоди, ніж ті, що пройшли з організмом хазяїна тривалий шлях спільної еволюції (наприклад, бичачий ціп'як і людина).

Існування в такому специфічному середовищі, як організм хазяїна, зумовлює формування у паразитів особливих пристосувань. Оскільки фактори зовнішнього середовища впливають на паразитів переважно через організм хазяїна, в них спостерігають спрощення або повну втрату певних органів чи їхніх



Мал. 119.
Гриби – паразити рослин:
1 – головня пшениці;
2 – трутовик





Мал. 120.
 Паразити людини
 та тварин:
 1 – трипанозома;
 2 – коростяний
 свербун;
 3 – воша головна;
 4 – трихинела
 (а – самка,
 б – самець)

систем (травної, нервової, органів чуттів). Натомість, у паразитів, як правило, добре розвинені органи прикріплення (присоски, гачки тощо) і статева система (наприклад, у члениках деяких видів стьожкових черв'яків закладається від 2 до 14 наборів чоловічих і жіночих статевих органів). Тому для більшості паразитів характерна значна плодючість. Наприклад, самка людської аскариди відкладає за добу до 240 тис. яєць, а бичачий ціп'як протягом усього життя (до 18 років) – понад 10 млрд. Це пояснюється загибеллю великої кількості паразитів ще до завершення їхнього розвитку.

Багатьом паразитам властиві складні життєві цикли, які супроводжуються зміною різних поколінь, хазяїв і середовищ життя, що забезпечує їхнє виживання та розповсюдження.

Слід зазначити, що паразити, проникаючи в різні органи й тканини хазяїна, забезпечені чималими запасами їжі. Багато паразитів внутрішніх органів мешкає в умовах нестачі або відсутності вільного кисню, внаслідок чого в них переважають процеси безкисневого розщеплення запасних поживних речовин (переважно глікогену).

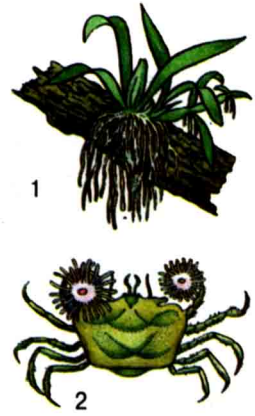
Роль паразитів у житті людини і культурних рослин, звичайно, зрозуміла. Але яка ж їхня роль у природі? Безсумнівно, паразити відіграють певну роль у природних угрупованнях організмів. Одні з них, які мало шкідливі для місцевих видів, можуть спричиняти тяжкі захворювання особин тих видів, які нехарактерні для даних угруповань. Наприклад, паразитування одноклітинних тварин – трипанозом – у крові антилоп не спричиняє тяжких наслідків, але, потрапивши в організм людини, вони призводять до смертельно небезпечної сонної хвороби. Так паразити ніби «захищають» екосистеми від проникнення нових видів. Інші паразити, шкідливі для видів місцевих екосистем, регулюють їхню чисельність, запобігаючи надмірному зростанню густоти популяції хазяїна (наприклад, збудник чуми в поселеннях бабаків, чорних пацюків та інших гризунів).

Що характерне для коменсалізму? Коменсалізм (від лат. *ком* – разом і *менса* – стіл, трапеза) – такий тип взаємозв'язків між організмами різних видів, за якого один із них (*коменсал*) використовує іншого (хазяїна), його житло, залишки їжі чи продукти життєдіяльності, не завдаючи йому помітної шкоди. Проте і користі коменсал організму хазяїна не приносить. Прикладом коменсалізму може слу-

гувати оселення невеликого краба (пінікси) в мантійній порожнині двостулкового моллюска (гребінця), де він живиться залишками їжі хазяїна.

Коменсалізм може відбуватись у формі *квартирантства* або *нахлібництва*. В першому випадку коменсал використовує для оселення організм хазяїна чи його житло, в другому – живиться залишками його їжі чи продуктами його життєдіяльності.

Прикладом квартирантства слугують орхідеї, які оселяються на стовбурах дерев (мал. 121), а нахлібництва – інфузорії, що мешкають у шлунку жуйних парнокопитних і живляться симбіотичними бактеріями. А один із середземноморських крабів (мелія) постійно тримає в клешнях двох актиній (мал. 121), споживаючи частину їхньої здобичі.

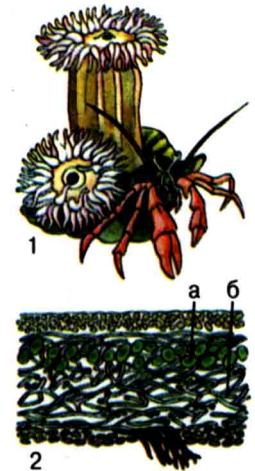


Мал. 121.
Коменсалізм:
1 – орхідея на стовбурі дерева;
2 – краб-мелія з актиніями

У деяких випадках коменсал може завдавати шкоди організму хазяїна. Так, гатерія (плазун, який нагадує ящірку), що мешкає в гніздах буревісників на островах Нової Зеландії, живиться різними безхребетними тваринами. Але, в деяких випадках може поїдати яйця і пташенят птахів.

Що таке мутуалізм? Мутуалізм (від лат. *мутуус* – взаємний) – такий тип співіснування різних видів, від якого вони дістають взаємну користь. Часто види, які перебувають у мутуалістичних взаємозв'язках, не можуть існувати один без одного. Наприклад, деякі одноклітинні джгутикові постійно мешкають у кишечнику комах (тарганів, термітів тощо). Джгутикові виробляють особливі ферменти, які розщеплюють целюлозу до простих цукрів, що легко засвоюються організмом комах. Постачаючи хазяїну поживні речовини, ці найпростіші знаходять у їхньому кишечнику їжу й захист від дії несприятливих умов довкілля. Якщо комах штучно позбавити найпростіших, вони загинуть від голоду навіть за достатньої кількості целюлози в їжі, оскільки ферменти, які розщеплюють цю сполуку, самі не виробляють.

Іншими прикладами мутуалістичних взаємозв'язків слугують відносини актинії і рака-самітника (мал. 122), а також бульбочкових бактерій і кореневої системи бобових рослин. Так, рак-самітник для актинії є засобом пересування, що краще забезпечує її їжею, актинія, завдяки своїм жалким клітинам, забезпечує надійний захист рака. Бульбочкові бактерії, які оселяються в клітинах кореневої системи бобових рослин, постачають їм нітроген, тобто перетворюють атмосферний азот на такі хімічні сполуки, які можуть засвоїти рослини. Бактерії, у



Мал. 122.
Мутуалізм:
1 – актинія на черепашці рака-самітника;
2 – лишайник (а – клітини водорості, б – грибниця)

свою чергу, одержують від рослин синтезовані ними органічні сполуки (мал. 118).

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що таке симбіоз? 2. Які форми симбіозу вам відомі? 3. Що спільного та відмінного між паразитизмом і коменсалізмом? 4. Яка роль паразитів у природі? 5. Які пристосування до існування в організмі хазяїна притаманні паразитам? 6. В яких формах може відбуватись коменсалізм? Наведіть приклади. 7. Що таке мутуалізм? Наведіть приклади.

ПОМІРКУЙТЕ

Чому паразити внутрішніх органів часто запасують багато глікогену?

§29 АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ОРГАНІЗМІВ

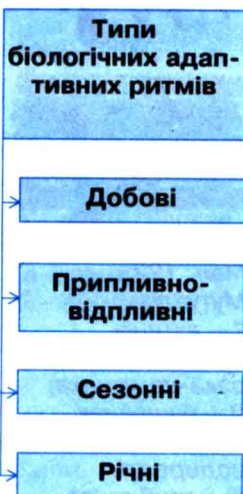
ПРИГАДАЙТЕ

Що таке фотоперіодизм? З чим пов'язані зміни сезонів року?

Що таке адаптивні біологічні ритми? Одне з найзагальніших явищ, які спостерігаються у природі – це **сезонна періодичність**. Чіткіше вона виражена в помірних і північних широтах, де зумовлює певну ритмічність життя організмів. У мешканців тропіків сезонні зміни виявляються не так чітко, хоча вони можуть бути зумовлені чергуванням періодів дощів і посушливих періодів. Як вам відомо, обертання Землі навколо Сонця і навколо своєї осі, а також Місяця навколо Землі, зумовлюють періодичні зміни світлового режиму, температури, вологості повітря, морські припливи і відпливи.

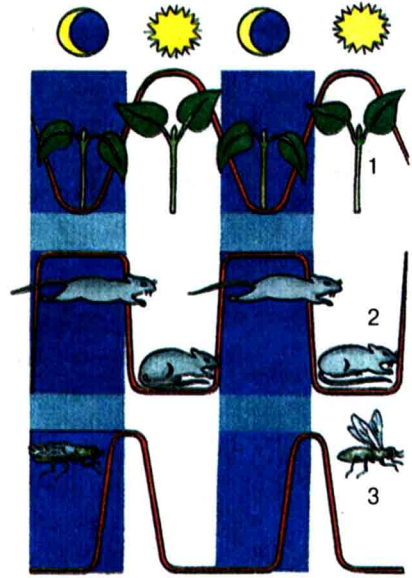
Періодичні зміни інтенсивності екологічних факторів впливають на формування у живих істот **адаптивних біологічних ритмів**: добових, припливно-відпливних, сезонних, річних тощо (мал. 123). З цими ритмами пов'язане явище «**біологічного годинника**» – здатності організмів реагувати на плин часу. Механізми цього явища ще остаточно не з'ясовано, але, безсумнівно, воно має важливе біологічне значення, оскільки дає змогу узгоджувати фізіологічні процеси організмів зі змінами в довкіллі.

Що таке добові ритми? Унаслідок обертання Землі навколо своєї осі двічі на добу змінюється освітленість, що зумовлює коливання температури, вологості та інших абіотичних факторів, які впливають на активність організмів. Зокрема, сонячне світло визначає періодичність фотосинтезу, випаровування води рослинами, час відкриття й закриття квіток тощо. Ви вже знаєте, що зміна дня і ночі



впливає на процеси життєдіяльності тварин (мал. 123): рухову активність, обмін речовин та ін. У людини виявлено понад 100 життєвих функцій, інтенсивність яких залежить від часу доби.

Чим зумовлені припливно-відпливні ритми? Припливно-відпливні ритми зумовлені обертанням Місяця навколо Землі. Найчіткіше вони простежуються у мешканців припливно-відпливної зони. Протягом місячної доби (24 години 50 хвилин) відбувається по два припливи і відпливи, що спонукає організми пристосовуватися до таких періодичних змін умов існування. Під час відпливів мешканці припливно-відпливної зони закривають свої черепашки (молюски), будиночки (вусоніг раки, деякі багатощетинкові черви), закопуються в пісок. Деякі види тварин (наприклад, ваблячий краб) залежно від припливу чи відпливу змінюють своє забарвлення. З ритмом припливів і відпливів пов'язане і розмноження деяких мешканців цієї зони.

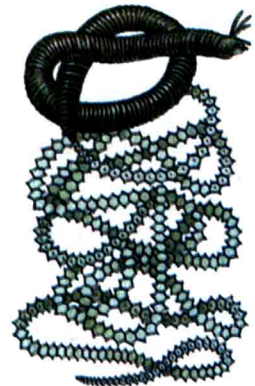


Мал. 123.
Добові ритми активності рослин і тварин:
1 – бобова рослина;
2 – пацюк; 3 – хатня муха

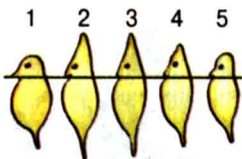
Так, самка риби атерини, яка мешкає біля узбережжя Каліфорнії, під час високих припливів підпливає до берега і заковує ікру в пісок, а після нересту повертається в море. Личинки виходять з ікринок під час наступного високого припливу. Отже, нерест атерини залежить від певної фази Місяця. З цим фактором пов'язане і розмноження багатощетинкових червів, наприклад тихоокеанського палоло (мал. 124).

Що таке сезонні ритми? Сезонні ритми пов'язані з обертанням Землі навколо Сонця, що зумовлює річні цикли змін кліматичних умов. З певною порою року в організмів пов'язані періоди розмноження, розвитку, стан зимового спокою, у тварин, зокрема, линяння, міграції, сплячка, а у листопадних рослин – щорічна зміна листя. Сезонні ритми впливають не лише на процеси життєдіяльності організмів, а й на їхню будову. Наприклад, у дафній і попелиць протягом року в особин різних поколінь закономірно змінюються розміри тіла і особливості будови певних його частин (мал. 125).

У багатьох організмів спостерігають **багаторічні цикли**, пов'язані з неперіодичними змінами сонячної активності протягом кількох років. Але такі рит-



Мал. 124.
Розмноження тихоокеанського палоло пов'язане з певними фазами Місяця



Мал. 125.
Сезонні зміни форми голови у дафній:
1 – травень;
2 – червень;
3 – липень;
4 – вересень;
5 – січень

ми виражені не так чітко, як сезонні. Прикладом багаторічних циклів є масові розмноження перелітної сарани і деяких інших тварин.

Яке біологічне значення фотоперіодизму?

Одним із провідних факторів, які впливають на біологічні ритми організмів, є **фотоперіод** – тривалість світлового періоду доби. Реакції організмів на зміни фотоперіоду дістали назву **фотоперіодизму** (від грец. *фотос* – світло і *періодос* – чергування). Тривалість світлового періоду доби – це найстабільніший екологічний фактор, оскільки вона завжди постійна в даному місці в певний день року. Натомість, інші фактори (температура, вологість, тиск тощо) можуть змінюватись протягом доби.

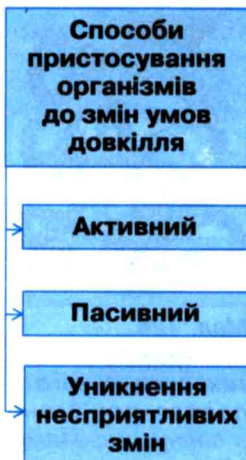
Здатність організмів реагувати на зміни тривалості світлового періоду доби дає можливість заздалегідь пристосовуватись до сезонних змін умов довкілля. Явище фотоперіодизму властиве різним групам організмів, але найчіткіше виражене у видів, які мешкають в умовах різких сезонних змін (мал. 126).

Фотоперіодизм тісно пов'язаний з явищем «біологічного годинника», утворюючи досконалий механізм регулювання життєвих функцій організму.

У рослин на зміну тривалості світлового періоду доби насамперед реагують листки: в їхніх клітинах утворюються біологічно активні речовини (фітогормони), які впливають на різні процеси життєдіяльності рослин (цвітіння, листопад тощо). У тварин реакції фотоперіодизму регулюють нервова система та система залоз внутрішньої секреції. Наприклад, у період найдовших днів нервові клітини деяких комах виробляють **нейрогормони**, під впливом яких відкладені яйця можуть тривалий час перебувати в стані спокою. Личинки з цих яєць виходять лише навесні наступного року, коли є достатньо їжі та сприятливі кліматичні умови. Завдяки цьому регулюється зростання чисельності популяції, що запобігає виснаженню кормових ресурсів.

Фотоперіодизм, як правило, виявляється лише за певного поєднання з іншими екологічними факторами. Так, вихід комах із зимуючих лялечок залежить не лише від довжини світлового періоду доби, а й від температури довкілля.

Дослідження фотоперіодизму має важливе практичне значення. Змінюючи довжину світлового періоду в умовах штучного утримання свійських тварин



і культурних рослин, можна регулювати процеси їхнього росту і розвитку, підвищувати продуктивність, стимулювати розмноження тощо.

Які є шляхи пристосування організмів до умов середовища? Незважаючи на те, що різні організми пристосовуються до одних і тих самих умов існування по-різному, в їхніх адаптаціях можна виділити певні закономірності.

Організми можуть пристосовуватись до змін умов довкілля **активно**, регулюючи власні процеси життєдіяльності залежно від змін довкілля. Це дає змогу підвищити стійкість до несприятливих умов існування. Наприклад, температура тіла птахів і ссавців залишається сталою навіть за значних її змін у довкіллі, а більшість членистоногих – мешканців пустель – зберігає відносно постійний вміст води в організмі в умовах сильної посухи.

За **пасивного** формування адаптацій до змін умов довкілля процеси життєдіяльності організмів підпорядковані цим змінам. Наприклад, під час зниження температури довкілля у холоднокровних тварин різко знижується рівень процесів обміну речовин і вони можуть впадати в стан заціпеніння. Це спостерігають і в деяких теплокровних тварин (наприклад, зимова сплячка бурих ведмедів чи їжаків). Листопадні рослини взимку припиняють фотосинтез, ріст, розвиток (мал. 126).

Ще одним типом пристосувань організмів до змін умов довкілля – уникнення цих змін (міграції та кочівлі риб, птахів, ссавців тощо). При цьому найвразливіші фази розвитку припадають на сприятливі періоди, а на несприятливі – фази спокою (наприклад, фаза лялечки в комах).



Мал. 126.
Сезонні зміни
у листопадних
рослин:
1 – літо;
2 – зима

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Чим зумовлені сезонні явища в житті організмів? 2. Чим зумовлені добові ритми? Як вони впливають на життєдіяльність організмів? 3. Що таке явище «біологічного годинника»? Яке його значення? 4. Як організми пристосувались до припливно-відпливних ритмів? 5. Що таке фотоперіодизм? Яке його значення в житті організмів? 6. Як організми можуть пристосовуватись до змін у довкіллі?

ПОМІРКУЙТЕ

Чому сезонні зміни інтенсивності процесів життєдіяльності у мешканців тропіків виражені не так чітко, як у тих, які живуть у помірних широтах?

§30 ЕКОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДУ ТА ЙОГО ПОПУЛЯЦІЙНА СТРУКТУРА

ПРИГАДАЙТЕ

Що таке вид і популяція?

Що таке екологічна характеристика виду?

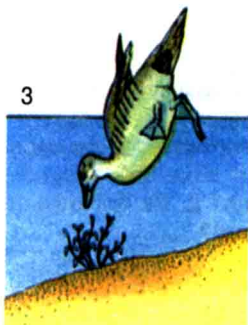
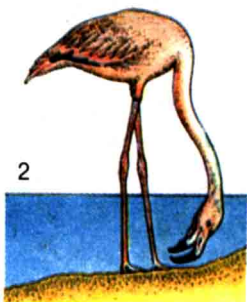
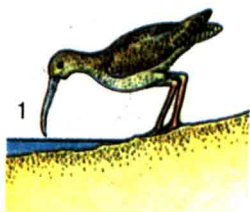
Кожен вид організмів у процесі свого історичного розвитку пристосовується до певних умов існування, що визначає його ареал. Взаємодія популяцій виду з усім комплексом екологічних факторів певного середовища існування, в тому числі з популяціями інших видів, визначає місце його популяцій у системі біогеоценозу – екологічну нішу.

Екологічна ніша – це просторове і трофічне положення популяції певного виду в біогеоценозі, комплекс його взаємозв'язків з іншими видами і вимог до умов довкілля. Екологічна ніша популяції певного виду в даному біогеоценозі визначається як абіотичними факторами, так і біотичними (взаємодіями з популяціями інших видів). Від біотичних факторів залежить, наскільки екологічні можливості певного виду будуть реалізовані в умовах конкретного біогеоценозу. Чим ближчі екологічні ніші популяцій різних видів в одному біогеоценозі, тим гостріша між ними конкуренція за ресурси. Внаслідок такої конкуренції або один вид витискує інший з даного біогеоценозу, або їхні вимоги до умов довкілля (характеру їжі, просторового розміщення, часу розмноження тощо) змінюються (мал. 127). Наприклад, ярусне розташування різних видів рослин у біогеоценозі знижує їхню конкуренцію за світло.

Популяції видів із широкими екологічними можливостями в різних біогеоценозах можуть займати різні екологічні ніші. *Сукупність екологічних ніш, які займають різні популяції певного виду в різних біогеоценозах, становить екологічну характеристику виду.*

Поняття екологічна ніша не слід плутати з місцезнаходженням виду. **Місцезнаходження виду** – це частина простору в біогеоценозах, заселена популяціями даного виду, яка забезпечує їх потрібними ресурсами.

Що таке життєві форми організмів? Пристосування еукаріотичних організмів до певних умов середовища неодмінно позначається на їхній будові та процесах життєдіяльності. Так виникають **мор-**



Мал. 127.
Навколводні (1,2)
та водоплавні (3)
птахи,
що займають різні
екологічні ніші

фотізіологічні адаптації, які сприяють успішному здійсненню життєвих функцій і виживанню організмів кожного виду.

Якщо організми віддалених систематичних груп мешкають у подібних умовах, у них можуть формуватися і подібні адаптації. Наприклад, ласти китоподібних і ластоногих (ссавців, які пристосувалися до життя у водному середовищі) зовні нагадують плавці акул (хрящові риби). *Тип морфотізіологічних пристосувань організмів до умов середовища і певного способу життя називають життєвою формою*. Життєва форма свідчить про спосіб життя виду і є одиницею екологічної класифікації організмів.

У тварин класифікація життєвих форм залежить від того, який критерій покладено в її основу (тип живлення, характер місцеіснування тощо).

Наприклад, серед ссавців можна виділити такі життєві форми: наземні (кони, зебри, вовки), підземні, або землерій (кріт, сліпак), деревні (білки), повітряні (кажани), водяні (китоподібні, ластоногі).

У рослин життєва форма – це насамперед їхній зовнішній вигляд, який відображає характер пристосованості до умов середовища. Так, у вищих рослин, виділяють такі життєві форми: **дерева**, **кущі**, **напівкущі**, **трави** (мал. 128). Серед цих життєвих форм незалежно один від одного можуть виникати **ліаноподібні форми**, **сукуленти** (багаторічні рослини із соковитим стеблом або листками), **сланкі** форми та ін.

Яка структура виду? На території, яку займає вид, окремі особини зібрані в більш-менш відмежовані одна від одної групи – популяції. **Популяція** (від лат. *популюс* – народ, населення) – *сукупність особин одного виду, які тривалий час мешкають у певній частині його ареалу частково чи повністю ізолювано від інших подібних угруповань*.

Існування виду в формі популяцій пов'язане з нерівномірністю розподілу сприятливих умов існування по його ареалу. Наприклад, білка звичайна поширена в Євразії, але мешкає лише в лісах певних типів, які розділені іншими рослинними угрупованнями, річками, горами. Тому кожен із таких лісів має одну або кілька популяцій білки. Отже, чим різноманітніші умови існування на території поширення виду, тим більшою буде кількість популяцій, з яких він складається.



дерева

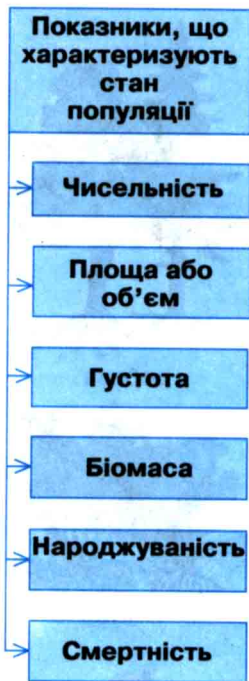


кущі



трави

Мал. 128.
Життєві форми рослин



Ступінь відокремленості популяцій може бути різним. За значних географічних перешкод популяції одного виду можуть бути повністю відокремлені одна від одної (наприклад, популяції риб з різних озер). Якщо ж умови існування на території поширення виду відносно однорідні, то окремі популяції можуть бути відокремлені нечітко (популяції гризунів, які мешкають у степах і пустелях).

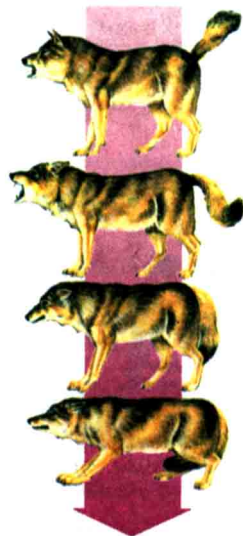
Популяція як **структурна одиниця виду** характеризується певними показниками. Так, кожна популяція має певну чисельність, тобто кількість особин, які її складають. Кожна популяція в біогеоценозі займає певну **площу** або **об'єм** (популяції мешканців водойм). **Густота популяції** визначається середньою кількістю особин, що припадає на одиницю площі або об'єму. **Біомаса** – це маса особин у перерахунку на одиницю площі або об'єму. **Народжуваність** – кількість особин популяції, які народилися за певний час, а **смертність** – кількість особин, яка гине за цей самий час. Різниця між народжуваністю і смертністю становить **приріст популяції**. За певних умов він може бути або позитивним, або негативним.

Які особливості структури популяцій? Кожна популяція характеризується певною структурою: статеву, віковою, просторовою тощо. Структура популяції має пристосувальне значення, оскільки формується внаслідок взаємодії особин популяції з умовами довкілля. Вона динамічна, тобто зміни умов середовища життя спричиняють і відповідні зміни структури популяції.

Статеву структуру популяції визначає співвідношення особин різних статей, а **вікову** – розподіл її особин за віковими групами. Цей важливий показник характеризує стан популяції. Так, різке скорочення частки нестатевозрілих особин свідчить про можливе зниження чисельності популяції в майбутньому, коли ці особини стануть статевозрілими і залишать нечисленне потомство. Розподіл особин популяції по території, яку вона займає, визначає її **просторову структуру**.

Залежно від характеру використання території популяції тварин поділяють на осілі, кочові й мігруючі. Популяції **осілих видів** (бурі ведмеді, кроти, дощові черв'яки тощо), як правило, тривалий час мешкають на одній і тій самій території. Популяції **кочових видів** у пошуках їжі або оптимальних умов життя здатні пересуватись на відносно незначній відстані (шпаки, пєсці, сірі ворони). Кочовий спосіб життя дає можливість уникнути швидкого виснаження ресурсів

довкілля, а також краще пристосуватись до сезонних змін клімату. Популяції **мігруючих видів** закономірно змінюють місце існування, просторово значно віддалені. Міграції, як і кочівлі, часто зумовлені сезонними змінами у навколишньому середовищі й відбуваються, як правило, за певними маршрутами. Міграції бувають *періодичними* (перелітні птахи, прохідні риби) і *неперіодичними*. Останні спричиняються несприятливими змінами умов довкілля, виснаженням кормової бази, масовим розмноженням тощо (наприклад, міграції перелітної сарани, білок, лемінгів). Просторова структура популяції дає змогу найповніше використовувати ресурси середовища життя.



Мал. 129.
Поведінка вовків,
що визначається
їхнім рангом у зграї

Етологічна структура популяції – це система взаємозв'язків між особинами, яка проявляється в їхній поведінці. Науку про біологічні основи поведінки тварин називають **етологією** (від грец. *етос* – характер, норів і *логос*). Особи різних видів властивий **поодинокий** або **груповий** спосіб життя. У першому випадку особи популяції більш-менш розділені просторово і збираються разом лише на період розмноження, міграцій тощо (скорпіони, тетеруки, качки-крижні та ін.). Груповий спосіб життя пов'язаний з утворенням постійних родин, колоній, зграй, табунів тощо. Спільне існування організмів у вигляді постійних груп сприяє кращому пристосуванню до умов довкілля (захист від хижаків, ефективне полювання, виживання молоді тощо). Зазвичай у цих угрупованнях кожна особина займає певне положення (ранг), яке визначає поведінку, черговість доступу до їжі, участі (або неучасті) у розмноженні тощо (мал. 129).

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що таке екологічна ніша? 2. Що таке місцеіснування виду?
3. Що таке життєва форма організмів? 4. Що таке популяція?
5. Чому вид існує у вигляді системи популяцій? 6. Які показники характеризують стан популяції? 7. Що таке структура популяції? Чим вона визначається?

ПОМІРКУЙТЕ

Від чого залежить ступінь відокремленості популяцій? Чому життєву форму вважають одиницею екологічної класифікації організмів?

§31 ПОПУЛЯЦІЙНІ ХВИЛІ

ПРИГАДАЙТЕ

Які фактори впливають на чисельність популяцій? Що таке стрес?

Що таке популяційні хвилі? Чисельність і густота популяцій, які мешкають навіть у стабільних умовах, можуть періодично або неперіодично зміню-

ватись під впливом різноманітних факторів. Коливання чисельності популяцій дістали назву **популяційних хвиль**, або **хвиль життя** (мал. 130). Це поняття ввів російський біолог С.С. Четвериков.

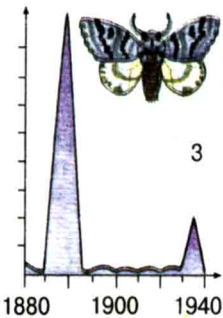
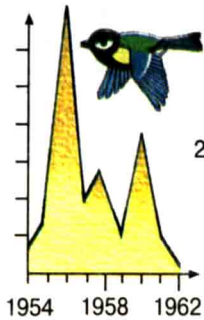
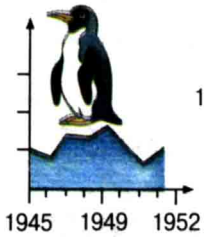
Популяційні хвилі можуть бути сезонними чи несезонними. **Сезонні популяційні хвилі** зумовлені особливостями життєвих циклів організмів або сезонними змінами кліматичних факторів. Наприклад, за умов чітко виражених сезонних змін довкілля, розмноження організмів, як правило, припадає на сприятливі періоди року, а в несприятливі, навпаки, спостерігають підвищену смертність, особливо видів із нетривалим терміном життя. Приміром, комахи розмножуються переважно наприкінці весни – влітку, а наприкінці осені та взимку значна частина особин їхніх популяцій гине.

Несезонні популяційні хвилі можуть бути спричинені зміною інтенсивності дії різних екологічних факторів (наприклад, спрямовані протягом тривалого історичного періоду зміни кліматичних факторів, інтенсивний вплив хижаків або паразитів, господарська діяльність людини).

Як регулюється чисельність популяцій? Ви знаєте, що чисельність популяції залежить від рівня народжуваності й смертності особин, які входять до її складу. Якщо інтенсивність народжуваності перевищуватиме смертність, то приріст популяції буде **позитивним**, якщо ж навпаки – **негативним**. Тривалий негативний приріст популяції з часом може спричинити її зникнення.

Рівень народжуваності та смертності особин популяції залежить від багатьох чинників, насамперед від ресурсів, потрібних для її нормального існування (наявність їжі, води, місць гніздування). За низької густоти популяції, коли є надлишкові ресурси, необхідні для її існування, народжуваність перевищуватиме смертність, а за надто високої – навпаки. Надмірне зростання густоти популяції спричинює виснаження ресурсів середовища існування і тому є негативним явищем. Зниження густоти популяції є сигналом для запровадження заходів щодо її охорони.

Теоретично для кожного комплексу умов середовища є певна оптимальна густота популяції того чи іншого виду, за якої народжуваність і смертність врівноважуватимуть одна одну. В цьому випадку не відбувається ні зростання, ні зменшення чисельності популяції. Такий врівноважений стан популяції відповідає поняттю **ємності середовища існування**.



Мал. 130.
Багаторічні коливання чисельності популяцій:
1 – пінгіна (особин колонії);
2 – синиці великої (пар на 10 га);
3 – соснового шовкопряда (зимуючих личинок на 100 м²)

ня – його здатність забезпечити нормальну життєдіяльність певній кількості особин популяції без помітних порушень у довкіллі. При цьому рівень споживання ресурсів має врівноважуватись їхнім відновленням. Як тільки густина популяції стає вищою чи нижчою певного рівня, в ній спрацьовують процеси саморегуляції, що приводять цей показник у відповідність до ємності середовища існування. Зміни чисельності популяції проявляються у вигляді популяційних хвиль.

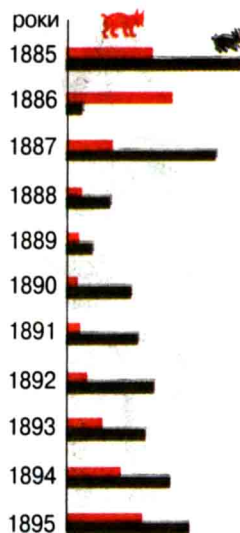
Густина популяції залежить і від змін **інтенсивності дії кліматичних факторів**. Популяції рослин і тварин, що мають тривалий період розвитку, як правило, характеризуються відносно повільними темпами розмноження і порівняно слабкою чутливістю до змін кліматичних факторів. Зміни чисельності популяцій таких видів значно розтягнені в часі: періоди зростання чисельності та її зниження спостерігаються раз у декілька років. Так, дослідження змін чисельності популяцій рисі показали, що її максимум спостерігається приблизно раз на 10 років і пов'язаний зі зростанням чисельності популяції зайця, який слугує рисі кормовою базою (мал. 131).

Натомість, організми з нетривалими періодами розвитку, як правило, здатні до інтенсивного розмноження. Тому вони чутливіші до змін умов довкілля і їхня чисельність може значно змінюватися за незначний проміжок часу.

На зміни чисельності популяцій впливають **взаємозв'язки з популяціями інших видів**. Так, чисельність популяцій паразитів залежить від чисельності популяцій їхніх хазяїв, популяцій хижаків – популяцій здобичі.

Густина популяцій тварин регулюється також їхньою **територіальною поведінкою**. Наприклад, у деяких ссавців (бурих ведмедів, тигрів, зубрів) окремі особини або родини займають певні ділянки, які вони мітять за допомогою пахучих речовин або подряпин на стовбурах дерев і охороняють від інших особин свого виду (мал. 132). Завдяки цьому густина популяції обмежується кількістю придатних для існування ділянок.

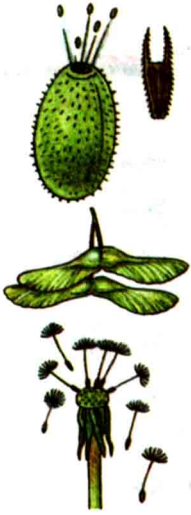
Регуляції чисельності популяцій тварин сприяють і фізіологічні процеси, зокрема **стресова поведінка**. Коли густина популяції перевищує певний рівень, в її особин спостерігають затримку росту й статевого дозрівання, підвищену агресивність, поїдання особин свого виду (**канібалізм**).



Мал. 131. Багаторічні спряжені коливання чисельності популяцій рисі та зайця



Мал. 132. Ведмідь мітить свою територію



Мал. 133.
Прийстосування
до поширення
насіння у рослин

Уникненню надмірної густоти популяції сприяє **розселення** (мал. 133), коли частина особин мігрує на незайняті території або до інших популяцій, з низькою густиною. Особливо інтенсивне розселення відбувається у роки масового розмноження організмів. Наприклад, перелітна сарана утворює численні зграї, здатні долати значні відстані.

Що таке гомеостаз популяцій? Унаслідок пристосування до умов середовища життя у різних видів виробилися різноманітні механізми, які дають змогу уникнути необмеженого зростання чисельності популяцій і, відповідно, перенаселення і виснаження ресурсів довкілля. Ці механізми сприяють підтриманню густоти популяцій на відносно сталому рівні, особливо у видів з тривалими періодами індивідуального розвитку. Підтримання чисельності популяції на певному, оптимальному для даного середовища життя рівні, дістало назву **гомеостаз популяції**. На гомеостаз популяції впливають абіотичні фактори, а також міжвидові й внутрішньовидові взаємозв'язки.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Чим спричинені популяційні хвилі? 2. Від чого залежить народжуваність і смертність особин популяції? 3. Як регулюється чисельність популяцій? 4. Що таке ємність середовища існування? 5. Яким чином забезпечується гомеостаз популяцій?

ПОМІРКУЙТЕ

Яким чином особливості життєвого циклу організмів впливають на характер популяційних хвиль?

§32 БІОЦЕНОЗ І ЙОГО СТРУКТУРА

ПРИГАДАЙТЕ

Що таке ярусність? Які організми належать до автотрофів, а які – до гетеротрофів?

Популяції різних видів існують у природі не відокремлено, а пов'язані між собою різноманітними взаємозв'язками. Завдяки цьому формуються угруповання – певні сукупності популяцій різних видів, які тісно взаємопов'язані між собою. Кожний вид може існувати у формі популяцій лише завдяки зв'язкам із популяціями інших видів. Унаслідок цих взаємозв'язків між видами, які населяють ділянки місцевості з однорідними умовами існування, формуються біоценози.

Що таке біоценоз? Біоценоз (від грец. *біос* – життя і *койнос* – спільний) – *угруповання взаємопо-*

в'язаних між собою популяцій організмів різних видів, які населяють ділянку місцевості з однорідними умовами існування. Основу біоценозів складають фотосинтезуючі організми (переважно зелені рослини). Рослинні угруповання – **фітоценози** (від грец. *фітон* – рослина та *койнос*) – визначають межі біоценозів (наприклад, біоценоз соснового лісу, ковилового степу). Водні біоценози розташовані в однорідних ділянках водойм (наприклад, біоценози припливно-відпливної зони). Кожний біоценоз характеризується певним видовим різноманіттям, біомасою, продуктивністю, густиною видових популяцій, площею або об'ємом, які він займає.

Видове різноманіття біоценозу визначається кількістю видів, популяції яких входять до його складу. Існують біоценози з незначним (пустелі, тундра) і багатим (тропічні ліси, коралові рифи) видовим різноманіттям. Види, які входять до складу біоценозу, мають різну чисельність. Найчисленніші види називають **домінантними**. Вони визначають характер біоценозу в цілому (наприклад, види ковили в ковиловому степу, дуб і граб у дубово-грабовому лісі). Є види, які створюють необхідні умови для існування інших і відіграють провідну роль у структурі та функціонуванні біоценозу. Наприклад, сосна звичайна, оселяючись на пісках, створює умови для оселення там й інших видів рослин.

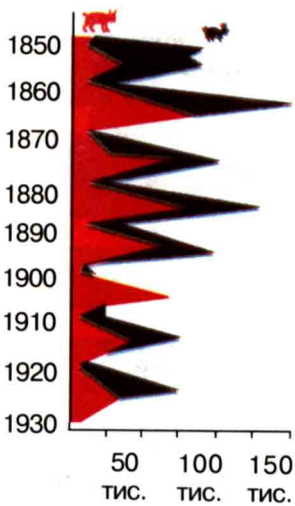
Біомаса біоценозу – сумарна маса особин різних видів у перерахунку на одиницю площі або об'єму. Кожний біоценоз характеризується і певною **продуктивністю** – біомасою, створеною особинами всіх видів за одиницю часу. Розрізняють продуктивність первинну і вторинну. Первинна продуктивність – це біомаса, створена за одиницю часу автотрофними організмами, вторинна – гетеротрофними.

Яка структура біоценозу? Кожен біоценоз має певну структуру: видову, просторову, екологічну. **Видова структура** зумовлена видовим різноманіттям і співвідношенням чисельності та густоти популяцій окремих видів.

Просторова структура визначається, насамперед, розташуванням різних видів рослин у просторі – **ярусністю**. Розрізняють ярусність *надземну* і *підземну* (мал. 134). Завдяки ярусності у біоценозі знижується конкуренція рослин за світло: верхні яруси займають, як правило, світлолюбні види, а нижні – тіньовитривалі та тіньолюбні. Ярусне розташування рослин впливає також і на просторове роз-



Мал. 134.
Надземна і підземна ярусність



Мал. 135.
Взаємопов'язані
коливання
чисельності
популяцій хижака
і здобичі
(рисі та зайця)

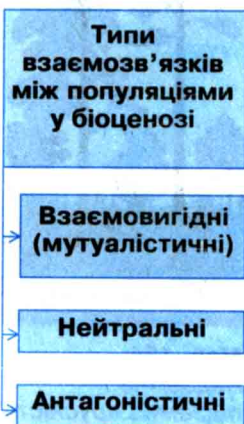
ташування популяцій тварин, які трофічно або просторово пов'язані з рослинами.

Екологічна структура біоценозу визначається певним співвідношенням популяцій різних екологічних груп організмів (їхніх життєвих форм). Як ви пам'ятаєте, за типом живлення всі організми ділять на автотрофів, гетеротрофів і міксотрофів. **Міксотрофи** (від грец. *міксіс* – змішування і *трофе* – їжа) – організми, здатні синтезувати органічні сполуки з неорганічних і споживати готові органічні речовини (евглена зелена, хламідомонада та ін).

Серед гетеротрофів виділяють сапротрофів, хижаків, паразитів, фітофагів тощо. **Сапротрофи** – організми, які живляться залишками інших організмів чи продуктами їхньої життєдіяльності. **Хижак** – тварини (іноді рослини), які ловлять, убивають і з'їдають тварин інших видів. **Паразити**, на відміну від хижаків, тривалий час використовують організм хазяїна як середовище життя і джерело живлення. Організми, які живляться рослинами, називають **фітофагами** (від грец. *фітон* – рослина і *фагос* – поїдати). Гетеротрофні організми, здатні споживати різну за походженням їжу, називають **поліфагами** (від грец. *полі* – чисельний і *фагос*). Наприклад, бурій ведмідь споживає і тваринну, і рослинну їжу. Широке коло кормових об'єктів у свині дикої, сірого пацюка, рудого таргана тощо.

Які взаємозв'язки існують між організмами в біоценозах? Усі популяції організмів, які входять до складу певного біоценозу, пов'язані між собою. Зв'язки між популяціями різних видів у біогеоценозі можна поділити на антагоністичні, мутуалістичні й нейтральні. За **антагоністичних взаємозв'язків** (наприклад, конкуренції, паразитизмі, хижацтві) кожна з взаємодіючих популяцій різних видів відчуває негативний вплив іншої.

Взаємозв'язки популяцій хижака і здобичі, паразита і хазяїна можуть спричинити періодичні коливання їхньої чисельності (популяційні хвилі). Наприклад, хижак, що активно виїдає здобич, знижує густоту її популяції. Але тим самим хижак підживляє і власну кормову базу і з часом густота його популяції знижуватиметься. А це, у свою чергу, зменшує тиск на популяцію здобичі, що створює умови для активного її розмноження і зростання чисельності її популяції. Отже, дані взаємозв'язки зумовлюють взаємопов'язані коливання чисельності популяцій хижака і здобичі (мал. 135).



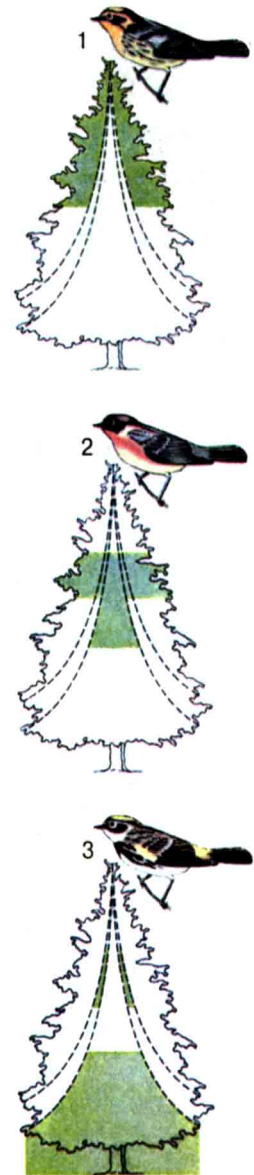
Періоди коливань чисельності популяцій хижака і здобичі відносно постійні, але їхній розмах під впливом різних екологічних факторів може змінюватись у широких межах. У процесі спряженої еволюції хижаків і здобичі відбувається їхнє взаємне пристосування: перші вдосконалюють способи полювання, а другі – захисту й уникнення хижаків. Подібні взаємні пристосування виробляються і в процесі спільної еволюції рослиноїдних тварин і рослин.

Конкуренція (від лат. *конкурентіо* – стикатись) – взаємозв'язки між популяціями одного (**внутрішньовидова**) або різних (**міжвидова**) видів, за яких використання певного ресурсу довілля одними з них зменшує його доступність для інших. Форми конкуренції можуть бути різноманітними – від прямої боротьби до опосередкованого впливу (наприклад, полювання хижаків, які належать до різних видів, на популяцію спільної здобичі). Найгостріша конкуренція відбувається між представниками одного виду або різних видів із подібними екологічними вимогами.

За **законом конкурентного виключення***, популяції двох видів з однаковими екологічними вимогами не можуть тривалий час існувати в одному біоценозі. Внаслідок такої конкуренції один, конкурентоспроможніший, вид витискатиме інший, або ж їхні екологічні ніші розійдуться (мал. 136).

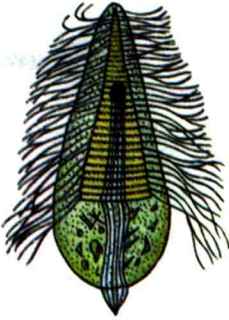
Наприклад, протягом ХХ століття на території України спостерігали витіснення з певних водойм широкопалого річкового рака довгопалим. Перший з цих видів переважав у водоймах нашої країни на початку століття (а тепер трапляється лише на півночі й занесений до Червоної книги України). Після масової загибелі широкопалого рака внаслідок вірусного захворювання (чума раків) у прісних водоймах його місце зайняв близький вид – довгопалый рак. Він виявився стійкішим до зростаючого антропогенного впливу (менш вибагливий до чистоти води, вмісту в ній кисню тощо) і плодючішим.

За **нейтральних взаємозв'язків** існування на спільній території популяцій двох видів жодний із них не відчуває на собі безпосереднього негативно чи позитивного впливу іншого. Наприклад, популяції хижаків різних видів, які живляться різними видами здобичі, не конкурують між собою. Але стан їхніх популяцій опосередковано залежить від густо-



Мал. 136.
Види славок,
які відрізняються
зонами живлення:
1 – Блекберна;
2 – каштанова
деревна;
3 – жовтоголова
деревна

*Сформулював російський біолог Георгій Францович Гаузе (1910–1986).



Мал. 137.
Джгутиковий з
кишечнику терміта

ти популяцій рослин, які слугують кормовою базою для популяцій здобичі – рослиноїдних видів.

За мутуалістичних (взаємовигідних) взаємозв'язків кожен із взаємодіючих видів має певну користь (взаємозв'язки бульбочкових бактерій і бобових рослин, найпростіших джгутикових і комах, у кишечнику яких вони мешкають тощо) (мал. 137).

Отже, між популяціями різних видів, що входять до складу певного біоценозу, виникають складні й різноманітні взаємозв'язки, які можуть бути більш-менш тісними. Загалом вони забезпечують функціонування біоценозу як єдиної цілісної системи і його саморегуляцію.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що таке біоценоз? 2. Які показники характеризують біоценоз? 3. Які види називають домінантними? 4. Якою може бути роль домінантних видів у формуванні та функціонуванні біоценозів? 5. Якою може бути структура біоценозу? 6. Що таке продуктивність біоценозу? Чим первинна продуктивність відрізняється від вторинної? 7. На які екологічні групи поділяють організми за типом живлення? 8. Які типи взаємозв'язків виникають між популяціями організмів, що входять до складу певного біоценозу?

ПОМІРКУЙТЕ

Чим можна пояснити, що домінування окремих видів чіткіше виражене в біоценозах з незначним видовим різноманіттям, ніж з великим?

§33 БІОГЕОЦЕНОЗ ТА ЕКОСИСТЕМА

ПРИГАДАЙТЕ

Що таке коменсалізм і мутуалізм? Що таке гомеостаз? Хто такі автотрофи, гетеротрофи?

Що спільного та відмінного між біогеоценозом і екосистемою? Популяції видів, які входять до складу певного біоценозу, тісно пов'язані не лише між собою, а й з умовами фізичного середовища життя (тобто неживою природою). Зокрема, вони дістають з довкілля речовини, необхідні для забезпечення їхньої життєдіяльності та виділяють туди продукти обміну речовин. Так угруповання організмів утворюють із фізичним середовищем життя єдину функціональну систему – екосистему.

Поняття «екосистема» запропонував у 1935 році англійський еколог Артур Джордж Тенслі (1871–1955). Він розглядав екосистеми як функціональні одиниці природи нашої планети, що можуть охоплювати будь-які ділянки біосфери. **Екосистема**

(від грец. *ойкос* – і *система* – сполучення) – сукупність популяцій організмів різних видів, які взаємодіють між собою і з неживою природою таким чином, що всередині такої системи виникають потоки енергії і колообіг речовин. Це, у свою чергу, зумовлює функціонування екосистеми як єдиної цілісної багатокомпонентної системи. Нагадаємо, що **колообіг речовин** – це обмін речовинами між абіотичною (неживою) та біотичною (живою) частинами екосистем.

Згодом російський еколог Володимир Миколайович Сукачов (1880–1967) запропонував поняття «біогеоценоз». **Біогеоценоз** (від грец. *біос* – життя, *гео* – Земля та *койнос*) – певна територія з відносно однорідними умовами існування, населена взаємопов'язаними популяціями, що складаються з різних видів, об'єднаних між собою фізичним середовищем життя, колообігом речовин і потоками енергії. Основою будь-якого біогеоценозу є фотосинтезуючі організми.

Отже, поняття «екосистема» і «біогеоценоз» досить близькі, але не тотожні. Біогеоценоз, на відміну від екосистеми, конкретніше поняття, оскільки він займає ділянку місцевості з однорідними умовами існування та певним рослинним угрупованням.

Яка структура біогеоценозу? Оскільки біогеоценоз – це сукупність популяцій організмів, які взаємодіють між собою і з фізичним середовищем, у ньому виділяють біотичну (сукупність популяцій організмів – біоценоз) та абіотичну (умови фізичного середовища існування) частини (мал. 138).

До складу **абіотичної частини** входять такі компоненти:

– **неорганічні речовини** (вуглекислий газ, кисень, вода тощо), які завдяки діяльності живих організмів вводяться у колообіг;

– **органічні речовини** (залишки живих організмів або продукти їхньої життєдіяльності), які зв'язують між собою абіотичну і біотичну частини біогеоценозу;

– **кліматичний режим**, або **мікроклімат** (середньорічна температура, кількість опадів тощо), який визначає умови існування організмів.

Біотичну частину біогеоценозу складають різні екологічні групи організмів, об'єднані між собою просторовими і трофічними зв'язками:

– **продуценти** (від лат. *продуцентіс* – той, що створює) – популяції автотрофних організмів, здатних синтезувати органічні речовини з неорганічних (фототрофні або хемотрофні організми);

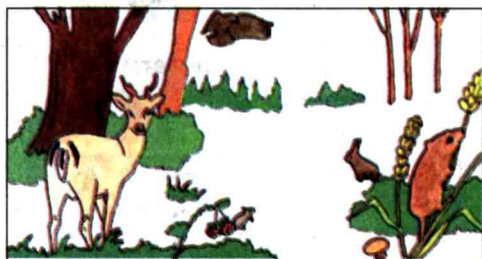




1



3



2

Мал. 138.

Екологічна структура біогеоценозу:

1 – абіотична частина;

2 – біотична частина

(біоценоз);

3 – біогеоценоз

– **консументи** (від лат. *консумо* – споживаю) – популяції гетеротрофних організмів, які живляться іншими організмами чи мертвою органікою (фітофаги, хижаки, паразити, сапротрофи);

– **редуценти** (від лат. *редуцентіс* – той, що повертає, відновлює) – популяції організмів, які, споживаючи мертву органіку, розкладають її до неорганічних сполук (різноманітні бактерії, гриби).

Які властивості біогеоценозів? Становлення певного біогеоценозу – це тривалий історичний процес, під час якого популяції організмів різних видів пристосовуються до спільного існування, а також до факторів фізичного середовища життя. Внаслідок цього процесу ускладнюється його структура і формуються такі властивості, як цілісність, стійкість, здатність до саморегуляції та самовідтворення.

Цілісність біогеоценозів забезпечують тісні взаємозв'язки популяцій організмів між собою і фізичним середовищем життя: фактори неживої природи впливають на життєдіяльність організмів, а останні – на мікроклімат біогеоценозу. Внаслідок цих взаємодій виникають потоки енергії і колообіг речовин, які зв'язують усі компоненти біогеоценозу в єдину цілісну систему.

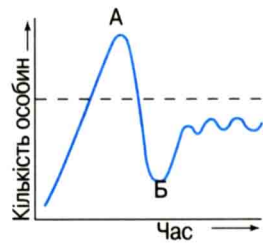
Здатність біогеоценозів до **самовідтворення** насамперед зумовлена здатністю популяцій організмів, які входять до їхнього складу, відтворювати

свою чисельність. Крім того, взаємодіючи між собою і з компонентами фізичного середовища, вони беруть участь у регуляції чисельності популяцій інших видів. Завдяки цим взаємодіям живі організми відтворюють і необхідні умови фізичного середовища існування. Наприклад, рослини вбирають з ґрунту сполуки нітрогену, внаслідок чого його вміст зменшується. Ґрунтові бактерії, гриби і тварини, розкладаючи органічні рештки, повертають ці сполуки в ґрунт у формі, доступній для засвоєння рослинами.

Стійкість біогеоценозів склалася внаслідок взаємного пристосування популяцій організмів різних видів, а також їхніх адаптацій до умов фізичного середовища життя. Вона проявляється в здатності протистояти несприятливим зовнішнім впливам без помітних порушень власної структури. При цьому, чим більше видове різноманіття певного біогеоценозу і чим різноманітніші взаємозв'язки між популяціями різних видів, тим вищою буде його стійкість (наприклад, за достатнього видового різноманіття кілька рослиноідних видів регулюють густоту популяцій певного виду рослин ефективніше, ніж один).

Саморегуляція біогеоценозів полягає в коливаннях кількісних і якісних показників його продуктивності, швидкості біогенної (тобто за участю живих організмів) міграції атомів і потоків енергії навколо певних середніх (оптимальних) значень. При цьому регулюючими чинниками є внутрішньовидові та міжвидові зв'язки, які згладжують коливання чисельності окремих видів. Як тільки густина певної популяції перевищить деякий середній рівень, у біогеоценозі починають діяти регуляторні механізми (наприклад, вплив популяцій хижаків на популяції їхньої здобичі, популяцій паразитів – на популяції хазяїна тощо), що приводять її у відповідність до умов середовища існування (мал. 139).

Порушення взаємозв'язків між популяціями організмів у біогеоценозах, спричинені діяльністю людини, можуть призводити до різкого скорочення чисельності одних видів (наприклад, промислових) і масового розмноження інших (зокрема, шкідників сільського і лісового господарств).



Мал. 139. Графік коливання чисельності популяції: А – спалах чисельності; Б – приведення густоти популяції у відповідність до умов середовища життя під дією регулюючих механізмів



КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що таке біогеоценоз і екосистема? 2. Чим визначаються межі біогеоценозу? 3. Яка структура біогеоценозу? 4. Яка роль у біогеоценозах продуцентів, консументів і редуцентів? 5. Чому біогеоценози є цілісними системами? 6. На чому ґрунтується здатність біогеоценозів до самовідтворення?

7. Завдяки чому біогеоценози здатні до саморегуляції?
8. Від чого залежить стійкість біогеоценозів?

ПОМІРКУЙТЕ

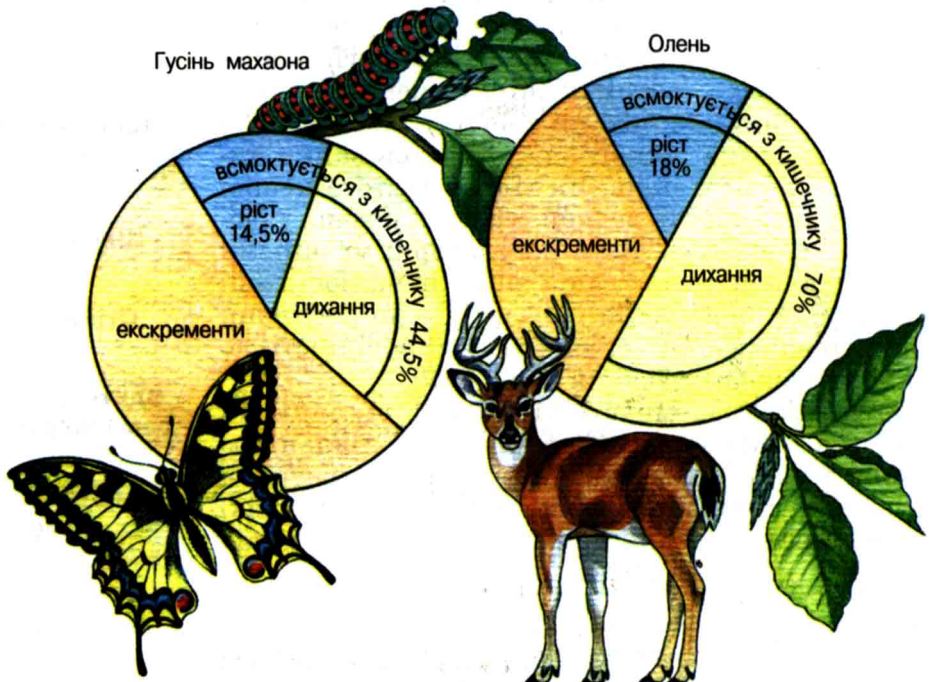
На той час, коли В.М. Сукачов запропонував термін «біогеоценоз», вже користувались поняттям «екосистема». Чому, на вашу думку, виникла необхідність введення терміну «біогеоценоз»?

§34 ПЕРЕТВОРЕННЯ ЕНЕРГІЇ В БІОГЕОЦЕНОЗАХ

ПРИГАДАЙТЕ

Як відбувається фотосинтез? Що таке первинна і вторинна продуктивність біоценозів?

Які перетворення енергії відбуваються в біогеоценозах? Функціонування будь-якого біогеоценозу, як і окремого організму, пов'язане з перетворенням енергії. Енергія потрібна всім організмам для забезпечення процесів життєдіяльності: росту, розмноження, рухової активності тощо. Так само, як і окремі організми, біогеоценози – відкриті системи, тому вони потребують постійного надходження енергії ззовні. Простежимо, які саме перетворення енергії відбуваються в біогеоценозах.

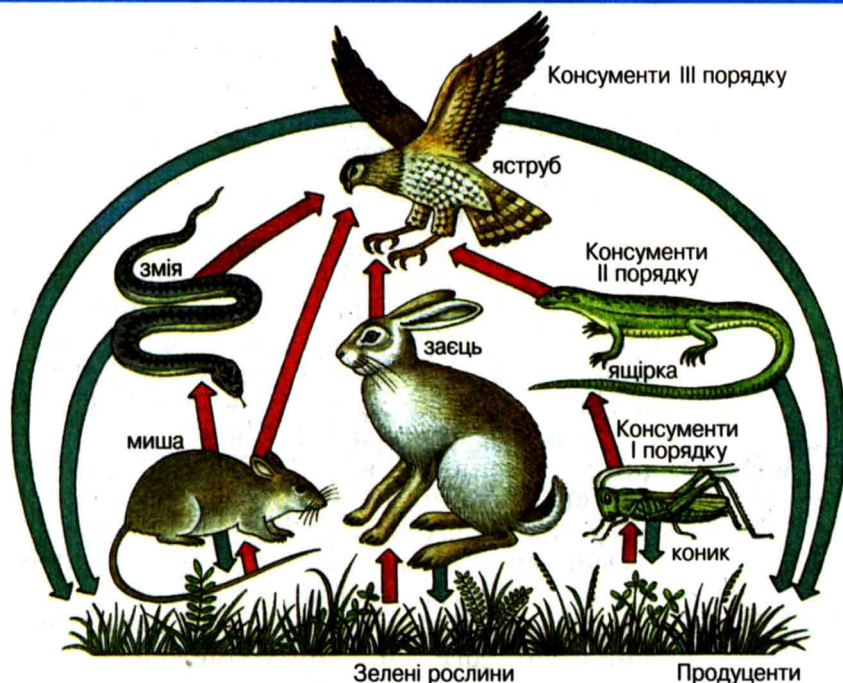


Мал. 140. Перетворення енергії, яку отримують з рослинною їжею консументи I порядку

Основним джерелом енергії, що надходить до біогеоценозу ззовні, є сонячне світло. Як вам відомо, її вловлюють фотосинтезуючі організми. Гетеротрофні організми дістають необхідну їм енергію внаслідок розщеплення органічних речовин, які надійшли до них з їжею.

Лише незначну частину сонячної енергії, що досягає поверхні Землі (приблизно 1%), вловлюють зелені рослини, інша ж її частина відбивається в космос або розсіюється у вигляді тепла. Частину засвоєної енергії вони використовують на забезпечення власних процесів життєдіяльності, а частину – запасують у вигляді синтезованих ними органічних сполук.

Організми, які споживають зелені рослини, також запасують лише частину енергії, одержану з їжею (близько 10–20%), іншу – розсіюють у вигляді тепла, витрачають на забезпечення процесів життєдіяльності (мал. 140). Те саме відбувається і при поїданні рослиноїдних видів хижаками тощо. Отже, на кожному з етапів передачі енергії від одних організмів до інших, більша її частина розсіюється у вигляді тепла і лише незначна частка (10–20%) запасується у вигляді енергії хімічних зв'язків синтезованих органічних сполук.



Мал. 141. Ланцюги живлення в наземному біогеоценозі



Мал. 142.
Потік енергії
в екосистемах

Що таке ланцюги живлення? Ми можемо створити уявний ряд організмів, у якому особини одного виду, їхні рештки або продукти життєдіяльності слугують об'єктом живлення для представників іншого виду. Такі ряди організмів називають **ланцюгами живлення** (мал. 141). Кожен ланцюг живлення складається з певної кількості видів, тобто окремих ланок. При цьому кожен з цих видів займатиме в ланцюзі живлення певне положення, або **трофічний рівень**. На початку ланцюгів живлення, як правило, перебувають продуценти, тобто автотрофні організми. А трофічний рівень консументів (гетеротрофних організмів) визначають тією кількістю ланок, через яку вони дістають енергію від продуцентів.

Так, рослиноїдні тварини займають трофічний рівень, наступний за продуцентами. Тому їх називають **консументами I порядку**. Далі йде рівень хижаків, які живляться рослиноїдними видами (**консументи II порядку**) тощо.

Якщо консументи споживають різні види їжі, то в різних ланцюгах живлення вони можуть займати різні трофічні рівні. Наприклад, сіра ворона може поїдати зерно (консумент I порядку), пташенят зерноїдних (консумент II порядку) чи комахоїдних (консумент III порядку) птахів.

Частина біомаси відмерлих продуцентів (наприклад, листяний опад), яка до цього не була спожита консументами, а також рештки чи продукти життєдіяльності самих консументів (наприклад, трупи, екскременти тварин), складають кормову базу редуцентів. Редуценти дістають необхідну їм енергію, розкладаючи органічні сполуки до неорганічних.

Отже, в біогеоценозі енергія накопичується у вигляді хімічних зв'язків органічних сполук, синтезованих продуцентами з неорганічних речовин. Далі вона проходить через організми консументів і редуцентів, але при цьому на кожному з трофічних рівнів частково розсіюється у вигляді тепла. Наприкінці ланцюга живлення, енергія, яка зберігається в мертвій органіці, остаточно розсіюється у вигляді тепла при руйнуванні її редуцентами (мал. 142).

Оскільки під час передачі енергії з одного трофічного рівня на наступний, вищий, більша її частина втрачається для організмів, то кількість можливих ланок ланцюга живлення обмежена. Як правило, вона не перевищує чотирьох-п'яти. Можна також зробити висновок, що оскільки при передачі енергії

від нижчого трофічного рівня на вищий більша її частина розсіюється у вигляді тепла, колообіг енергії в біогеоценозі, на відміну від колообігу речовин, неможливий. Для нормального функціонування біогеоценозу необхідне постійне надходження певної кількості енергії ззовні, яка компенсує її втрати живими організмами.

Отже, основу будь-якого біогеоценозу складають зелені рослини, здатні вловлювати енергію сонячного світла і переводити її в енергію хімічних зв'язків синтезованих ними органічних сполук.



Мал. 143.
Стойкість біогеоценозів підвищується завдяки використанню видами різних джерел харчування

Тому мешканці дна морів і печер, тобто місцеіснунвань, куди не доходить сонячне світло, не формують окремих біогеоценозів. Вони – лише компоненти більших біогеоценозів і функціонують за рахунок надходження органічної речовини з тих їхніх частин, де є продуценти.

З чого формується трофічна сітка? Чи всі ланцюги живлення беруть початок від продуцентів? Звичайно ж, ні. Енергія в біогеоценозах ніби поділяється на два потоки: один починається з живих організмів – продуцентів, другий – від мертвої органіки. Внаслідок цього в біогеоценозах формуються два типи ланцюгів живлення: пасовищного (ланцюги виїдання) і детритного* (ланцюги розкладання).

Ланцюги живлення **пасовищного типу** (мал. 141) починаються з продуцентів і включають послідовно ланки консументів I, II та ін. порядків і завершуються редуцентами. Ланцюги живлення **детритного типу** починаються зі споживачів мертвої органіки, далі ведуть до видів, які ними живляться, і завершуються також редуцентами.

У будь-якому біогеоценозі різні ланцюги живлення не існують окремо один від одного, а переплітаються між собою. Це відбувається тому, що організми певного виду можуть бути ланками різних ланцюгів живлення. Наприклад, особини одного виду птахів можуть споживати як рослиноїдні (консументи II порядку), так і хижі види комах (консументи III порядку) тощо. Отже, переплітаючись, різні ланцюги живлення формують **трофічну сітку** біогеоценозу. Розгалужені трофічні сітки забезпечують стійкість біогеоценозів, оскільки при зменшенні чисельності певних видів (чи, навіть, за умови їхнього зникнення з даного біогеоценозу), види, які ними живлять-



*Детрит (від лат. *детритус* – подрібнений) – подрібнені рештки організмів.



ся можуть переключатись на інші об'єкти живлення. Внаслідок цього сумарна продуктивність біогеоценозу залишається стабільною (мал. 143).

Що таке правило екологічної піраміди? Різні біогеоценози відрізняються за своєю продуктивністю. Ви вже знаєте, що є різні ланцюги живлення. Але всім їм властиві певні співвідношення продукції (тобто біомаси з енергією, що витрачаються і запасуються на кожному з трофічних рівнів). Ці закономірності дістали назву **правила екологічної піраміди**: на кожному попередньому трофічному рівні кількість біомаси і енергії, які запасуються організмами за одиницю часу, значно більші, ніж на наступному (в середньому в 5–10 разів).

Графічно це правило можна зобразити у вигляді піраміди, складеної з окремих блоків. Кожен блок такої піраміди відповідає продуктивності організмів на кожному з трофічних рівнів певного ланцюга живлення. Отже, екологічна піраміда є графічним зображенням трофічної структури ланцюга живлення.

Розрізняють різні типи екологічних пірамід, залежно від того, який показник покладено в її основу. Так, *піраміда біомаси* (мал. 144) відображає кількісні закономірності передачі ланцюгом живлення маси органічної речовини;

Мал. 144.
Екологічна піраміда біомаси



піраміда енергії – відповідні закономірності передачі енергії від однієї ланки ланцюга живлення до наступного. Розроблена і *піраміда чисел*, яка відображає кількість особин на кожному з трофічних рівнів ланцюга живлення.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Чому біогеоценози потребують надходження енергії ззовні? 2. Яка подальша доля світлової енергії, яку засвоюють автотрофні організми? 3. Що таке ланцюги живлення? Завдяки чому вони формуються? 4. Чим визначається трофічний рівень, який займають організми певного виду в ланцюзі живлення? 5. Чому кількість ланок у певному ланцюзі живлення не перевищує 4–5? 6. Які ви знаєте типи ланцюгів живлення? 7. Що таке трофічна сітка? Завдяки чому вона формується? 8. Сформулюйте правило екологічної піраміди. Яка її біологічна основа?

ПОМІРКУЙТЕ

Чому біогеоценози не можуть існувати без продуцентів? Чому стабільність біогеоценозів залежить від ступеня розгалуженості трофічної сітки?

§35 ЗМІНИ В БІОГЕОЦЕНОЗАХ. АГРОЦЕНОЗИ

ПРИГАДАЙТЕ

Що таке біологічні адаптивні ритми організмів? Що таке гомеостаз?

Що таке сукцесії? Як правило, будь-який біогеоценоз може нормально функціонувати лише за відносно стабільних умов навколишнього середовища, потрібних для здійснення колообігу речовин. Ви вже знаєте, що біогеоценози певною мірою здатні до саморегуляції, завдяки чому вони підтримують свою сталість (гомеостаз). Проте, у біогеоценозах можуть відбуватися зміни, які мають циклічний або поступальний характер.

Циклічні зміни є результатом пристосувань біогеоценозів до періодичних (добових, сезонних) змін у довкіллі. Пригадайте, наприклад, як змінюється вигляд широколистяних чи мішаних лісів протягом року (мал. 145). В основі циклічних змін у біогеоценозах лежать адаптації популяцій окремих видів. Вони можуть проявлятися як періодичні зміни їхньої густоти, вікової структури, так і активності особин, що входять до складу популяції.

Поступальні зміни в біогеоценозах відбуваються внаслідок інтенсивного впливу господарської діяльності людини, змін клімату в певних регіонах нашої планети тощо. Такі зміни можна спостерігати і під час відновлення порушених біогеоценозів (наприклад, відновлення лісів чи степової рослинності



Мал. 145.
Сезонні зміни в житті рослин



на місці пожеж). Поступальні зміни в біогеоценозах можуть спричинятись і процесами, які відбуваються в них самих, наприклад, внаслідок незавершеності колообігу речовин.

Унаслідок процесів життєдіяльності кожний організм змінює власне середовище існування, оскільки забирає з нього певні речовини і виділяє туди кінцеві продукти обміну речовин. Якщо ж такі зміни не будуть компенсуватись діяльністю інших видів, з протилежними екологічними потребами, середовище життя може настільки змінитися, що існування такого виду (й інших, які з ним пов'язані) стане неможливим. Так, вбирання організмами в процесі дихання з атмосфери кисню і виділення вуглекислого газу компенсують зелені рослини, які в процесі фотосинтезу виділяють кисень і поглинають вуглекислий газ. Масове ж вирубування лісів призводить до накопичення в атмосфері вуглекислого газу, що може вплинути на зміну клімату всієї планети.

До того ж, унаслідок незавершеності колообігу речовин у біогеоценозі може накопичуватись значна маса неспожитих редуцентами і консументами органічних решток. Така кормова база створює умови для вселення в біогеоценоз нових видів, що може призвести до змін в його видовій структурі.

Спрямовані послідовні зміни в угрупованнях організмів, які можуть спричинити заміну біогеоценозу одного типу іншим, називають сукцесією. **Сукцесія** (від лат. *сукцесіо* – послідовність) – це процес саморозвитку біогеоценозів, який відбувається внаслідок взаємодії живих організмів між собою і з середовищем їхнього існування (мал. 146).

Сукцесії за участю рослин бувають первинними і вторинними. **Первинні сукцесії** пов'язані з появою і розвитком рослинних угруповань у тих місцях, де рослинності раніше не було. Прикладом сукцесій цього типу може слугувати оселення лишайників на голих скелях чи сосни звичайної на піщаних дюнах. **Вторинні сукцесії** – це відновлення природної рослинності після певних порушень (наприклад, відновлення лісів після пожежі чи лучної рослинності на місці кинутого пшеничного поля).

Під час сукцесії види організмів не лише пристосовуються до умов довкілля, але й самі здатні їх змінювати. Наприклад, оселення на пісках сосни значно впливає і на умови існування інших організмів: вона затіняє поверхню ґрунту, забезпечує надходження до неї органіки, затримує ґрунтові води. Так сосна ство-

рює умови для оселення інших видів рослин, тварин, грибів.

Сукцесія характеризується певними закономірностями. Наприклад, під час сукцесії, хоча одні види і замінюються іншими, конкурентоспроможнішими, видове різноманіття біогеоценозу в цілому зростає. Одночасно трофічна сітка стає розгалуженішою, все більшу частку первинної продукції споживають гетеротрофні організми, тому темпи приросту біомаси поступово падають. Це зменшує можливості масового розмноження окремих видів, вселення нових видів і одночасно підвищує стійкість біогеоценозів, а також їхню здатність до саморегуляції.

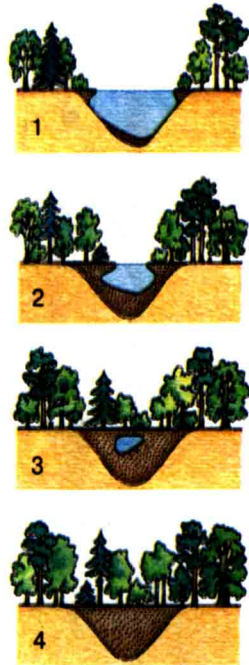
Сукцесія відбувається лише в одному напрямі: вона не може зупинитись на певному етапі й повернутись до вихідного стану. Ми вже згадували, що відновлення біогеоценозу після порушень – складний процес, який триває десятки і сотні років, і має пройти низку закономірних проміжних етапів.

На початкових етапах сукцесії, як правило, переважають види, здатні опанувати нові місця існування. Вони відрізняються інтенсивним розмноженням, короткими періодами розвитку, значною витривалістю щодо змін дії екологічних факторів тощо. Своєю життєдіяльністю вони створюють умови для вселення в біогеоценоз нових, конкурентоспроможніших видів, які часто витісняють своїх попередників.

Сукцесія триває доти, доки біогеоценоз не досягне значного видового різноманіття. Це, у свою чергу, дає змогу стабілізувати колообіг речовин і потоки енергії. Сукцесія, як правило, завершується формуванням **зрілих стійких біогеоценозів**, які характеризуються значним видовим різноманіттям, розвиненими механізмами саморегуляції та здатністю до самовідтворення.

Що таке агроценози? Як і інші консументи, людина у своєму існуванні залежить від чистої первинної продукції, створеної зеленими рослинами. Для її постійного одержання вона створює штучні угруповання організмів – агроценози (поля, пасовища, сади, городи тощо) (мал. 147).

Агроценози (від грец. *агрос* – поле і *койнос* – спільний) – *маловидові угруповання рослин, грибів, тварин і бактерій, створені людиною для одержання продукції*. Від природних угруповань (біоценозів) агроценози докорінно відрізняються своїми властивостями та особливостями функціонування.



Мал. 146.
Сукцесійні зміни від озерної екосистеми до лісової:
1 – чисте озеро;
2 – озеро з підвищеним вмістом органіки;
3 – вкрите рослинністю болото;
4 – ліс на болотяному ґрунті



Мал. 147.
Агроценоз злакового поля

у функціонуванні біогеоценозів? 5. Які закономірності процесу сукцесій вам відомі? 6. Чим характеризуються зрілі біогеоценози? 7. Що таке агроценози? Які особливості функціонування агроценозів?

ПОМІРКУЙТЕ

Чи можна вважати агроценози штучними біогеоценозами? Які фактори можуть спричинити найшвидкіші зміни в екосистемах?

§36 БІОСФЕРА ТА ЇЇ МЕЖІ

ПРИГАДАЙТЕ

Які ділянки виділяють у спектрі сонячного випромінювання? Що таке колообіг речовин, екологічне мислення?

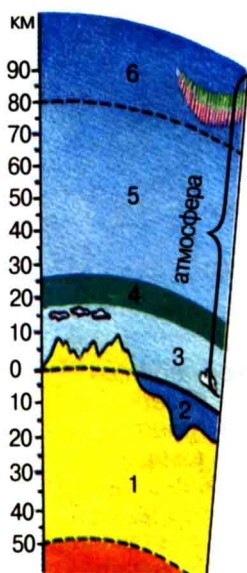
Які оболонки оточують планету Земля? Розвиток Землі, як й інших планет Сонячної системи, має свою тривалу геологічну історію. За цей час сформувалися її зовнішні оболонки: тверда (літосфера), рідка (гідросфера) і газоподібна (атмосфера) (мал. 149).

Літосфера (від грец. *літос* – камінь і *сфера* – куля) – зовнішня тверда оболонка планети завтовшки 50–200 км. Вона складається з поверхневого шару осадочних порід (крейда, вапняк, кремнезем тощо), сформованого за участі живих істот, а також граніту (середній шар) і базальту (нижній шар).

Сукупність усіх водойм (океанів, морів, річок тощо) утворює водну оболонку Землі – **гідросферу**, яка займає майже 71% поверхні планети. Ця оболонка може бути завтовшки понад 11 км.

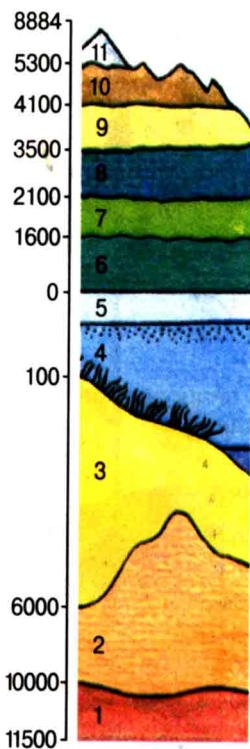
Газову оболонку, розташовану над поверхнею літосфери і гідросфери, називають **атмосферою** (від грец. *атмос* – пара). Її нижню частину заввишки до 15–18 км (у помірних широтах – до 8–12 км) називають **тропосферою** (від грец. *тропос* – зміна). Тут міститься зважена в повітрі водяна пара. Внаслідок нерівномірного нагрівання поверхні Землі вона формує хмари, здатні пересуватись на значні відстані. Температура тропосфери, особливо її нижніх шарів, непостійна.

Над тропосферою розташована **стратосфера** (від лат. *стратус* – шар) заввишки 80 км. Біля верхньої межі цього шару виникає північне сяйво (свічення газів, спричинене потоком електрично заряджених частинок, які випромінює Сонце). В атмосфері на висотах між 7–8 км (над полюсами), 17–18 км (над екватором) і 50 км сформувався особливий **озоновий екран** (від грец. *озон* – пахучий). До його



Мал. 149.
Оболонки планети Земля:

- 1 – літосфера;
- 2 – гідросфера;
- 3 – тропосфера;
- 4 – озоновий екран;
- 5 – стратосфера;
- 6 – північне сяйво



Мал. 150.
Межі
біосфери (м):
1 – базальт;
2 – граніт;
3 – осадові
породи;
4 – океан;
5 – припливно-
відпливна зона;
6–8 – тропічні,
широколисті
та хвойні ліси;
9 – альпійські
луки;
10 – гірська тундра;
11 – крига

складу входить озон (O_3), який утворився під дією сонячної радіації з кисню (O_2). Озоновий екран має виняткове значення для існування наземних біогеоценозів і біосфери в цілому, оскільки відбиває короткохвильове ультрафіолетове сонячне випромінювання, яке згубно діє на живу матерію.

Що таке біосфера? Поняття «*біосфера*» (від грец. *біос* – життя) запропонував 1875 року австрійський учений Едуард Зюсс. Вчення про біосферу створив видатний український учений В.І. Вернадський. На його думку, біосфера не є окремою єдиною оболонкою Землі, це лише частина її геологічних оболонок, населених живими організмами. Живі організми поширені у верхніх шарах літосфери, нижніх атмосфери і по всій глибині гідросфери. У глиб літосфери живі організми можуть проникати на відносно незначні відстані (наприклад, на глибині 2–4 км переважно в нафтоносних пластах можуть мешкати лише деякі групи бактерій). Проникнення живих істот у глиб літосфери обмежене високою температурою (понад $+100^\circ C$) гірських порід і підземних вод на глибинах 1,5–15 км. Поширення організмів в атмосфері (переважно спор і цист мікроорганізмів) обмежене озоновим екраном, оскільки вище нього майже все живе гине під дією космічного випромінювання.

Тож найбільшу концентрацію живих організмів спостерігають там, де умови їхнього існування найсприятливіші: на межі окремих геологічних оболонок Землі: літосфери і атмосфери, атмосфери і гідросфери, літосфери і гідросфери.

Отже, *біосфера* – це сукупність усіх біогеоценозів Землі, єдина глобальна екосистема вищого порядку (мал. 150).

В.І. Вернадський заклав основи нової науки – *біогеохімії* – вчення про геохімічну діяльність живих організмів. Біогеохімія вивчає роль живих організмів у перетворенні зовнішніх оболонок нашої планети: руйнуванні гірських порід, процесах ґрунтоутворення, формуванні осадових порід, колообігу, перерозподілі та концентрації хімічних елементів у біосфері.

Що таке ноосфера? Ще в першій половині ХХ століття В.І. Вернадський передбачав, що біосфера поступово розвиватиметься у ноосферу*. Спочатку

*Цей термін запропонували 1927 року французькі філософи Едуард Леруа та П'єр Тейяр де Шарден.

він розглядав ноосферу як особливу оболонку Землі, яка розвивається поза біосферою. Але згодом він дійшов висновку, що **ноосфера** (від грец. *ноос* – розум) – це новий стан біосфери, за якого визначальним фактором стає розумова діяльність людини. За В.І. Вернадським, під впливом наукової думки і людської праці біосфера поступово переходить у свій новий стан – ноосферу. Людство все більше відрізняється від інших компонентів біосфери як нова надпотужна геологічна сила. Завдяки науковій думці, втіленій у технічних досягненнях, людина опановує ті частини біосфери, куди раніше не проникала.

Ноосфері як якісно новому етапу в розвитку біосфери властивий тісний зв'язок законів природи і факторів, які визначають розвиток людського суспільства. Цей зв'язок опирається на науково обґрунтоване раціональне використання природних ресурсів, яке передбачає відновлюваність колообігу речовин і потоків енергії в окремих біогеоценозах і біосфері загалом. Характерною особливістю розвитку ноосфери є екологізація всіх сфер життя людини. Тому до розв'язання будь-яких проблем людина має підходити з позицій **екологічного мислення**.

Отже, ноосфера – це якісно нова форма організації біосфери, яка формується внаслідок її взаємодії із людським суспільством і передбачає гармонійне співіснування природи і людини.

Що таке жива речовина біосфери? Сукупність усіх організмів нашої планети В.І. Вернадський назвав **живою речовиною**. Основними її характеристиками є сумарна біомаса, хімічний склад і енергія. Енергія живої речовини насамперед проявляється в здатності організмів до розмноження і поширення. Життя на нашій планеті відрізняється значною стійкістю до змін інтенсивності дії різних екологічних факторів. Так, у стані анабіозу організми здатні витримувати значні коливання температури (від абсолютного нуля до +100° С й вище), тиску (від сотих часток атмосфери до 1 000 атмосфер і більше на великих океанічних глибинах). Фактично живі організми відсутні лише в товщі льодовиків і в кратерах діючих вулканів.

Однією з властивостей живої речовини є її постійний обмін з довкіллям, під час якого через організми проходять різні хімічні елементи. Для здійснення процесів життєдіяльності живим істотам необхідні певні речовини і енергія, які вони дістають з довкілля,



Володимир
Іванович
Вернадський
(1863–1945)

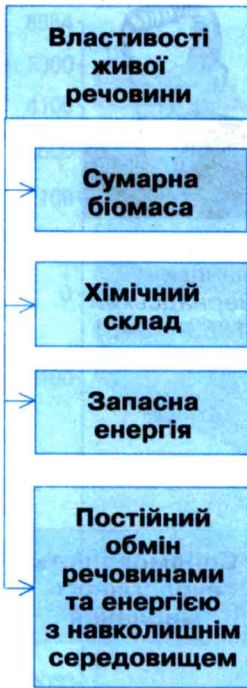
Спрямованість
екологічного
мислення

Наукові
розробки
екологічно
безпечних
виробництв

Постійний
нагляд
за станом
довкілля та
прогнозування
можливих
порушень
у ньому

Раціональне
використання
і охорона
орних ґрунтів

Охорона
природних
екосистем та
їхніх мешканців



значно його змінюючи. Внаслідок постійного обміну речовин з навколишнім середовищем різні хімічні елементи надходять у живі організми, можуть у них накопичуватись і виходити у довкілля лише через деякий час або лише після їхньої загибелі.

Ви також пам'ятаєте, що зелені рослини виконують у біосфері космічну роль, вловлюючи енергію сонячного світла і перетворюючи її в енергію хімічних зв'язків, синтезованих ними органічних сполук. Сумарна первинна продукція автотрофних організмів у кінцевому підсумку визначає і біомасу біосфери в цілому.

Учені підраховали, що завдяки фотосинтезу продуценти щорічно створюють приблизно 160 млрд т сухої органічної речовини, з якої $\frac{1}{3}$ припадає на екосистеми Світового океану, а $\frac{2}{3}$ – суходолу.

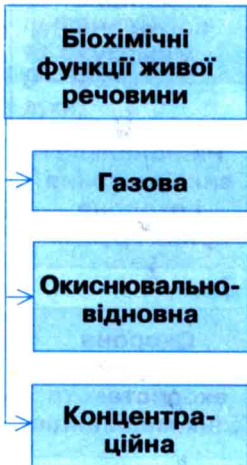
Як вам уже відомо, енергія далі разом з їжею надходить від рослин до рослиноїдних організмів, від них – до хижаків і т.д. Таким чином постійний колообіг речовин і потоки енергії забезпечують функціонування біосфери як єдиної цілісної екосистеми.

Які біохімічні функції живої речовини? Жива речовина біосфери виконує різноманітні функції, пов'язані з процесами обміну речовин у живих організмах: газову, окиснювально-відновну, концентраційну.

Газова функція живої речовини полягає в тому, що живі істоти в процесі своєї життєдіяльності впливають на газовий склад атмосфери, Світового океану і ґрунту. Аеробні організми в процесі дихання поглинають із довкілля кисень і виділяють туди вуглекислий газ. Рослини і ціанобактерії в процесі фотосинтезу, навпаки, поглинають вуглекислий газ і виділяють кисень. Деякі організми (наприклад, певні групи бактерій) можуть впливати на концентрацію в довкіллі й інших газів (метану, сірководню, азоту тощо).

Окиснювально-відновна функція живої речовини полягає в тому, що за допомогою живих організмів у атмосферному повітрі, воді та ґрунті окиснюються чи відновлюються певні хімічні сполуки. Наприклад, залізобактерії здатні окиснювати сполуки заліза, денітрифікуючі – відновлювати нітрати і нітрити до молекулярного азоту чи його оксидів.

Концентраційна функція полягає у поглинанні живими істотами з довкілля і накопиченні у своєму організмі певних хімічних елементів. Так, молюски,



форамініфери, десятиногі раки, хребетні тварини накопичують у своїх організмах сполуки кальцію; радіолярії і діатомові водорості – сполуки силіцію тощо.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Які ви знаєте зовнішні оболонки Землі? Охарактеризуйте їх.
2. Що таке біосфера? Хто створив вчення про біосферу?
3. Чому біосферу вважають єдиною глобальною екосистемою нашої планети?
4. Що таке ноосфера? Чим характеризується?
5. Яке значення вчення В.І. Вернадського про ноосферу?
6. Що таке жива речовина біосфери? 7. Яка роль живої речовини у функціонуванні біосфери?

ПОМІРКУЙТЕ

Чому біосфера не становить окремої оболонки Землі?

§37 КОЛООБІГ РЕЧОВИН У БІОСФЕРІ

ПРИГАДАЙТЕ

Що таке колообіг речовин? Як відбувається процес фотосинтезу? Що таке реакції гідролізу?

Здійснення живою речовиною нашої планети своїх функцій пов'язане з міграцією атомів у процесі колообігу речовин у біосфері. В ній постійно відбувається колообіг усіх хімічних елементів, які входять до складу живих істот. Міграцію хімічних елементів з участю організмів називають **біогенною** (від грец. *біос* – життя), а ту, що відбувається поза ними – **абіогенною** (від грец. *а* – частинка, що означає заперечення, та *біос*).

Як відбувається колообіг води в біосфері?

Вода – найпоширеніша хімічна сполука в біосфері. Сумарні запаси води нашої планети становлять приблизно 1,5 млрд км³. Ви пам'ятаєте, що вода може перебувати не лише в рідкому, а й у твердому (лід) чи газоподібному стані. Водяна пара надходить в атмосферу внаслідок випаровування з поверхні водойм, живими організмами тощо. З атмосфери вода випадає у вигляді дощу або снігу. Це може відбуватися поблизу місця випаровування або ж за тисячі кілометрів від нього. Перебування молекул води в атмосфері триває від кількох годин до тижнів.

У морях і океанах запас води поповнюється завдяки стокам річок, які в них впадають, і опадам. Морські течії переносять теплу або холодну воду на значні відстані, впливаючи на клімат певних ділянок суходолу; вода переміщується і завдяки течії річок. З нею пов'язані такі геологічні явища, як вимивання певних сполук, їхнє перенесення і відкладення.



**Накопичення
Карбону
в живих
організмах**

**У складі
органічних
речовин**

**У вигляді іонів
карбонної
кислоти HCO_3^-
в рідині**

**У вигляді
нерозчинних
сполук CaCO_3
у скелетах
та черепашках**

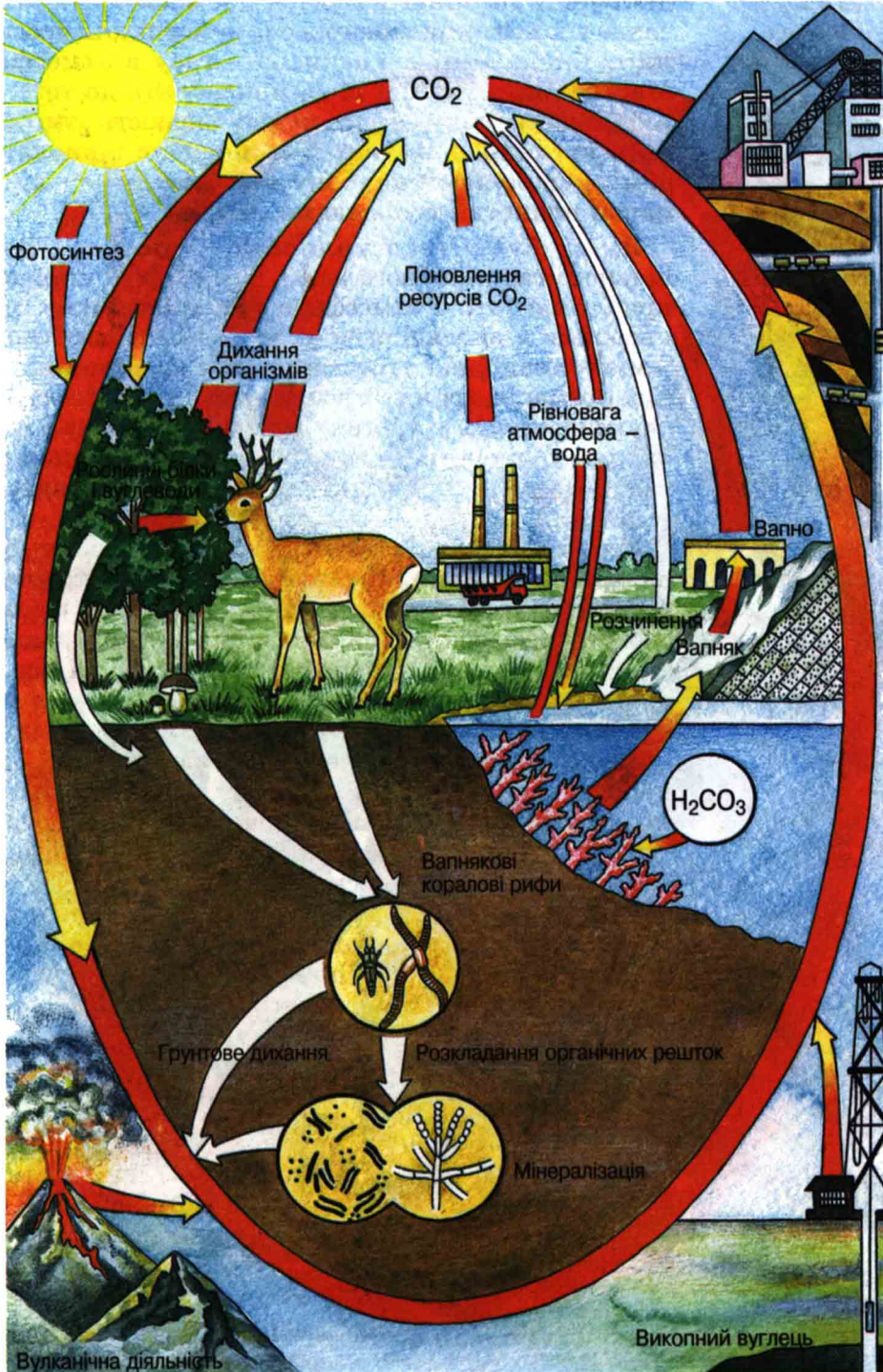
Вода поглинається живими організмами і включається в їхній обмін речовин: реакції синтезу, гідролізу тощо. Організми виділяють воду в доквілля з продуктами обміну речовин, у процесі дихання, випаровування.

Як відбувається колообіг Оксигену в біосфері? Ви вже знаєте, що Оксиген відіграє в біосфері виняткову роль. Споживаючи кисень у процесі дихання, організми забезпечують свої енергетичні потреби. Але молекулярний кисень у надлишковій кількості небезпечний для живої матерії, оскільки здатний окиснювати органічні сполуки клітини. Тому живі організми мають захисні системи, здатні зв'язувати вільний кисень. Атмосферний і розчинений у воді кисень здатний окиснювати і неорганічні сполуки Землі.

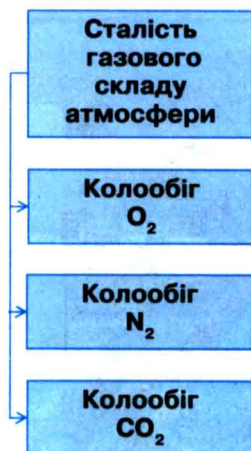
Слід зазначити, що майже весь атмосферний кисень біогенного походження: він утворився внаслідок фотосинтезу, який здійснюють зелені рослини і ціанобактерії. Вміст кисню в нижніх шарах атмосфери становить приблизно 21% і знижується зі збільшенням висоти над рівнем моря. Частина молекулярного кисню атмосфери під дією ультрафіолетових сонячних променів і електричних розрядів перетворилася на озон, з якого сформувався озоновий екран.

Що характерно для колообігу Карбону? Карбон, як відомо, входить до складу органічних сполук, що постійно синтезуються, перетворюються і розщеплюються всіма організмами. Автотрофи здатні засвоювати вуглекислий газ з атмосфери і синтезувати різноманітні органічні речовини, які згодом ланцюгами живлення передаються гетеротрофним організмам (*мал. 151*).

Карбон накопичується в живих організмах у вигляді синтезованих органічних сполук, а також солей карбонатної кислоти (переважно в скелетах або черепашках), а поза живими організмами – в органічних речовинах ґрунту, вуглекислому газі та різноманітних осадових породах (мармур, вапняк, крейда тощо). На певний час Карбон, який міститься в цих сполуках, вилучається з біогенної міграції. Але внаслідок процесів життєдіяльності організмів (дихання, виділення тощо), біогенного розкладання мертвої органіки (процеси мінералізації, бродіння), хімічних перетворень осадових порід (розчинення, вивітрювання) він знову включається в біогеохімічні процеси.



Мал. 151. Колообіг Карбону в біосфері



На колообіг Карбону впливає господарська діяльність людини. Розвиток промисловості, інтенсивне споживання енергоносіїв зумовлюють зростання концентрації вуглекислого газу в атмосфері. Масове вирубування лісів призводить до того, що рослинність Землі зв'язує меншу кількість атмосферного вуглекислого газу. Це порушує рівновагу в обміні сполуками карбону між живою речовиною нашої планети і оболонками Землі.

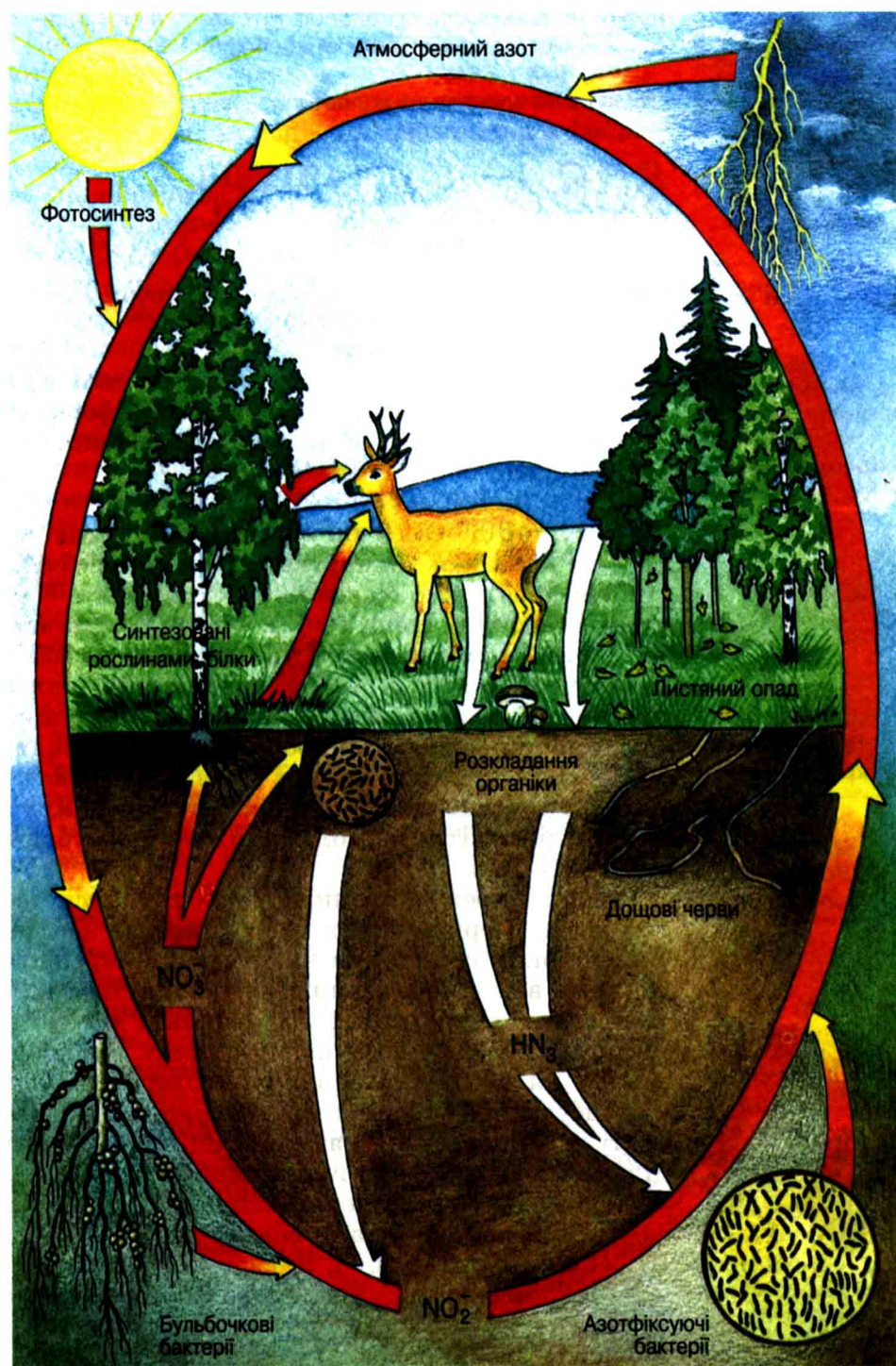
Як відбувається колообіг Нітрогену? Вміст вільного газоподібного азоту в атмосфері становить приблизно 79%. З атмосфери азот надходить у ґрунт і водойми у вигляді оксидів і у складі інших сполук (аміаку тощо), які утворюються під впливом космічних променів, грозових розрядів та ін. Проте основна частина сполук нітрогену надходить у воду і ґрунт завдяки фіксації атмосферного азоту прокаріотами (азотфіксуючі бактерії, деякі ціанобактерії) (мал. 152).

Нітроген у складі хімічних сполук, які можуть бути використані живими організмами, називають **фіксованим**. Фіксований нітроген з ґрунту зелені рослини можуть засвоювати або безпосередньо, або завдяки симбіозу з бульбочковими бактеріями. Зі сполук нітрогену рослини синтезують амінокислоти, з яких складаються білки. Далі нітрогенвмісні органічні сполуки передаються ланцюгами живлення. В організмах складні сполуки нітрогену розщеплюються до простих (аміак, сечовина, сечова кислота, гуанін тощо) і виділяються в довкілля з видихуваними газами, потом, сечею, екскрементами.

Складні органічні сполуки нітрогену (білки, нуклеїнові кислоти) надходять у навколишнє середовище із рештками організмів. Вони розкладаються редуцентами, які здійснюють **денітрифікацію** – процес відновлення нітритів або нітратів до газоподібних сполук – молекулярного азоту (N_2) чи двооксиду нітрогену (NO_2). Інші мікроорганізми забезпечують процеси нітрифікації, завдяки яким іони амонію (NH_4^+) окиснюються до нітритів (NO_2^-), а останні – до нітратів (NO_3^-). Так, завдяки діяльності редуцентів нітрогенвмісні органічні сполуки розкладаються до простих, і колообіг Нітрогену в біосфері поновлюється.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що таке біогенна та абіогенна частини колообігу хімічних сполук? 2. Як відбувається колообіг води в біосфері? 3. Як відбувається колообіг Оксигену в біосфері? 4. Якими шляхами сполуки карбону можуть надходити до живих організмів?



Мал. 152. Колообіг Нітрогену в біосфері

5. Які організми можуть накопичувати в собі сполуки карбону? 6. Як відбувається колообіг Нітрогену в біосфері? 7. Які організми здатні фіксувати атмосферний азот?

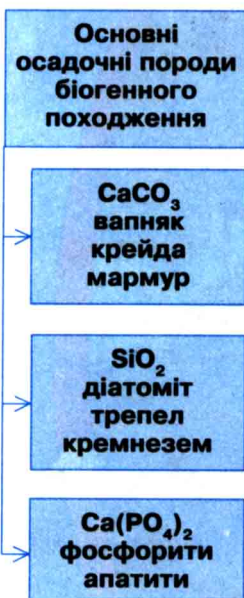
ПОМІРКУЙТЕ

Як людина впливає на колообіг речовин у біосфері?

§38 РОЛЬ ОРГАНІЗМІВ У ПЕРЕТВОРЕННІ ОБОЛОНОК ЗЕМЛІ

ПРИГАДАЙТЕ

Які організми беруть участь у процесах ґрунтоутворення і відкладанні осадочних порід? Що таке гумус?

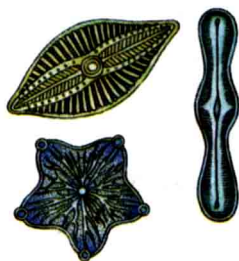


Живі організми беруть участь у процесах відкладання осадочних порід, ґрунтоутворенні, формуванні атмосфери. Таким чином, вони активно впливають на формування оболонок Землі.

Яка роль живих організмів в утворенні осадочних порід? Осадочні породи формуються на дні водойм внаслідок нашарувань різних нерозчинних сполук переважно біогенного походження. У створенні осадочних порід беруть участь ті живі істоти, які накопичують протягом усього життя в своїх скелетах, черепашках, панцирах тощо сполуки кальцію, кремнію, фосфору та інші. Із залишків цих організмів (діатомових водоростей, форамініфер, радіолярій, молюсків, коралових поліпів та ін.) виникають різноманітні осадочні породи (вапняк, крейда, кремнезем, діатоміти, радіолярити) значної товщини (мал. 153, 154).

Поклади крейди і вапняків утворювалися протягом усього періоду історичного розвитку біосфери. Внаслідок накопичення на дні морів черепашок і скелетів відмерлих організмів утворюється вапняковий мул. У його товщі відбуваються хімічні процеси, які в умовах підвищеного тиску зумовлюють утворення крейди чи вапняку. Геологічні процеси, що відбувалися на нашій планеті, приводили до того, що ті або інші частини материків опускалися, а певні ділянки морського дна піднімалися. Внаслідок цього відбувався перерозподіл площі суходолу й гідросфери, а також виникали гірські хребти з вапняку (Піренеї, Альпи, Гімалаї, Кавказькі гори тощо).

У накопиченні кремнеземових осадочних порід брали участь радіолярії і діатомові водорості. Радіолярити (осадочні породи, утворені переважно з внутрішньоклітинних скелетів радіолярій) представлені крем'яними глинами, родовищами напівкоштовних



Мал. 153.
Діатомові водорості, які беруть участь в утворенні осадочних порід

каменів (яшми, опала, халцедона). Переважно з радіоляритів утворений острів Барбадос у Карибському морі. Поклади фосфоритів і апатитів (солі фосфатних кислот, які використовують як добрива і сировину для промисловості) утворені рештками особливих груп морських тварин, що мали черепашки з фосфату кальцію.

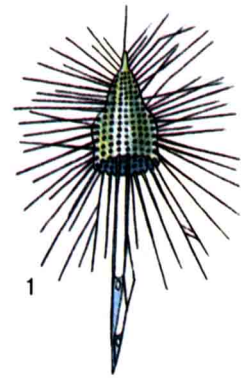
Кам'яне (з решток викопних вищих спорових рослин), буре (викопних голонасінних) вугілля і торф (з решток мохоподібних) утворилися за особливих умов відповідного періоду. Поклади залізної руди формувалися протягом усього існування біосфери внаслідок життєдіяльності хемотрофних залізобактерій. Є гіпотези щодо біогенного походження нафти, природного газу та інших корисних копалин.

Живі організми беруть участь і в процесах **руйнування гірських порід**. Наприклад, лишайники, оселяючись на скелях, виділяють органічні кислоти, які руйнують мінерали. Лишайники та інші організми можуть руйнувати гірські породи і механічним впливом. Наприклад, гіфи грибів, які входять до складу лишайника, корені та ризоїди рослин проникають у тріщини скель, розширюючи їх. Це, у свою чергу, сприяє проникненню в ці тріщини води, що призводить до розчинення гірських порід, які стають крихкими і руйнуються.

Яка роль живих організмів у процесах ґрунтоутворення? Ми вже згадували, що без різноманітного світу живих істот, які населяють ґрунт, його формування було б неможливе. А відсутність ґрунту унеможливила б формування і функціонування наземних біогеоценозів.

Вплив мешканців ґрунту, а також вітру, води, повітря і кліматичних факторів забезпечує перебіг процесів ґрунтоутворення. Під час цих процесів відбуваються складні перетворення і переміщення різноманітних сполук у верхньому шарі літосфери. Процеси ґрунтоутворення сприяють збереженню і підвищенню *родючості ґрунтів* – здатності забезпечувати потреби рослин в елементах живлення, воді, а також кисні, необхідному для дихання їхніх підземних частин.

Мешканці ґрунту впливають на його фізичні, хімічні й біологічні властивості. Так, кореневі системи рослин поліпшують його шпаристість, що впливає на надходження в ґрунт кисню, розчинів солей. Живі та відмерлі підземні частини рослин збагачують ґрунт органікою, слугують кормовою базою для



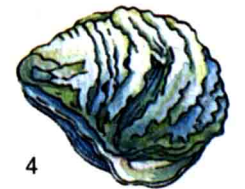
1



2

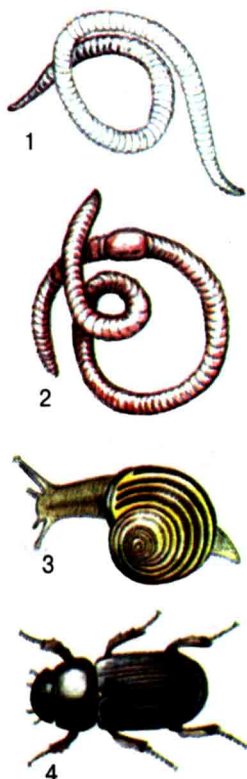


3



4

Мал. 154.
Організми,
які беруть участь
в утворенні
осадочних порід:
1 – радіолярія;
2 – молюск-
наутилус;
3 – морський
гребінець;
4 – устриця



Мал. 155.
Організми –
грунтоутворювачі:
1, 2 – кільчасті
черви;
3 – черевоногий
моллюск;
4 – жук-гноювик

грунтових тварин, грибів, бактерій. Деякі з мікроорганізмів, які мешкають у ґрунті у вільному стані або вступають у симбіоз з вищими рослинами (азотфіксуючі бактерії, ціанобактерії, деякі водорості), як вам вже відомо, здатні фіксувати атмосферний азот і збагачувати ним ґрунт, підвищуючи його родючість. На структуру і родючість ґрунтів впливає і діяльність певних груп тварин (дощові черв'яки, комахи, кроти, сліпаки): прокладаючи ходи в ґрунті, вони поліпшують його шпаристість. Тварини також збагачують ґрунт органікою і разом з грибами і бактеріями забезпечують процеси **мінералізації** (тобто розкладають органіку до неорганічних сполук, які здатні засвоювати рослини).

Рештки організмів (насамперед рослин), потрапляючи на поверхню ґрунту, утворюють шар *підстилки*. У підстилці за активної участі живих організмів одночасно відбуваються як процеси мінералізації, так і синтезу органічних речовин, що входять до складу гумусу. В утворенні гумусу беруть участь різні організми: безхребетні тварини, гриби, бактерії (мал. 155). Отже, запаси гумусу в ґрунті – це результат різноманітних процесів синтезу, розкладання і накопичення органічних речовин, переважно рослинного походження.

Як живі організми впливають на газовий склад атмосфери? На початку утворення біосфери газовий склад атмосфери значно відрізнявся від сучасного: в ній було багато водяної пари, вуглекислого газу, аміаку, сірководню, метану, проте не було вільного кисню та озонового екрана. Тому сонячні ультрафіолетові промені легко сягали поверхні Землі. Внаслідок цього життя тривалий час могло існувати лише у водному середовищі, оскільки вода поглинає ці промені. Але завдяки діяльності фотосинтезуючих ціанобактерій газовий склад атмосфери поступово змінювався: знижувалася концентрація аміаку, вуглекислого газу, метану тощо; з'явився вільний кисень. Приблизно 2–3 млрд років тому його концентрація в атмосфері досягла сучасної, завдяки чому сформувався озоновий екран. Це створило передумови виходу життя на суходіл.

Ви вже знаєте, що атмосферний кисень має фотосинтетичне походження. Рослинність Землі щорічно поглинає приблизно $1,7 \cdot 10^8$ тонн вуглекислого газу і виділяє майже $1,2 \cdot 10^8$ тонн кисню, який використовують у процесі дихання аеробні організми. Проте на співвідношення вмісту в атмосфері кисню

і вуглекислого газу негативно впливає господарська діяльність людини (забруднення атмосфери промисловими викидами, інтенсивне спалювання енергоносіїв тощо), яка призводить до зниження в атмосфері концентрації кисню і підвищення вуглекислого газу. Внаслідок цього виникає так званий тепличний ефект: висока теплоємність вуглекислого газу зменшує випромінювання тепла поверхнею Землі, що зумовлює глобальне потепління клімату. Вуглекислий газ виділяється і в процесі дихання організмів, а також внаслідок розкладання органічної речовини живими істотами.

Організми впливають і на концентрацію в атмосфері азоту. Він зв'язується азотфіксуючими бактеріями, ціанобактеріями, а повертається в атмосферу в результаті процесів розщеплення органічних сполук або денітрифікації переважно у вигляді аміаку. Діяльність організмів сприяє надходженню в атмосферу сірководню, метану та деяких інших газів.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Які групи організмів беруть участь у формуванні осадових порід? 2. Які осадові породи утворюються завдяки діяльності живих організмів? 3. Що таке ґрунт? 4. Які групи організмів беруть участь у процесах ґрунтоутворення? Які процеси у ґрунті вони забезпечують? 5. Як газовий склад атмосфери залежить від діяльності живих істот?

ПОМІРКУЙТЕ

Чому на перших етапах історичного розвитку біосфери життя могло існувати лише у воді?

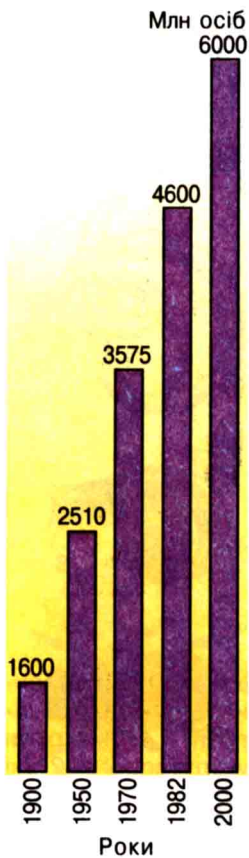
§39 ДІЯЛЬНІСТЬ ЛЮДИНИ І СУЧАСНИЙ СТАН БІОСФЕРИ

ПРИГАДАЙТЕ

Що таке біосфера, екологічна ніша, генофонд?

У процесі свого історичного розвитку вид Людина розумна поступово втрачав свою залежність від природи. На певному етапі розвитку цивілізації людина почала активно перетворювати природу і її вплив на довкілля зростає з кожним століттям, доки не став провідним екологічним фактором.

Але діяльність людини, яка визначає нині обличчя нашої планети, поставила її перед складним вибором: або і далі жити за принципом «після нас хоч потоп», нехтуючи законами природи, або ж розвивати те, що американський еколог Ольдо Леопольд називав «екологічною совістю», тобто відповідальність



Мал. 156.
Динаміка зростання чисельності населення Землі

перед наступними поколіннями людей за стан нашої планети. Перелік екологічних проблем, породжених діяльністю людини, чималий. Невирішеність цих проблем поставила людство на межу біосферної кризи, яка загрожує самому його існуванню. Розглянемо ці проблеми докладніше.

Які проблеми породжує зростання населення Землі? Причиною багатьох проблем, які стоять нині перед людством, є швидке збільшення населення нашої планети. За підрахунками вчених, у VII тис. до н. е. населення Землі не перевищувало 10 млн осіб (порівняйте: тепер лише в столиці Японії – Токіо – людей живе більше), на початку н. е. – 300, в середині XVII століття – майже 700 млн, у 1970 році – 3,6 млрд, а в 1990 – 5,3 млрд осіб (мал. 156). Якщо ця тенденція зростання народонаселення зберігатиметься, то за прогнозами фахівців уже в 2030 році воно сягне 9 млрд. Лише за останні 50 років населення Землі збільшилося вдвічі, що дає підстави стверджувати про справжній **демографічний вибух**, наслідки якого неможливо передбачити. Зокрема, зростання народонаселення загострює проблему забезпечення його продовольчими ресурсами. При цьому регіони з найбільшою густиотою населення часто не збігаються з місцями найрозвиненішого сільського господарства. Наприклад, у країнах Європи, Північної Америки, Австралії, де виробляють до 60% харчових продуктів, мешкає всього 30% населення Землі, тоді як для Східної Азії це співвідношення становить відповідно 28 і 53%.

Отже, проблема **перенаселеності** певних регіонів визначається співвідношенням густоти населення з наявними на цій території ресурсами, необхідними для існування людини.

Наприклад, густина населення Нідерландів, країни з високим рівнем розвитку сільського господарства, становить понад 1 000 особин на 1 км², тоді як для багатьох країн Африки, які перебувають на межі голоду, цей показник не перевищує 100.

Який сучасний стан ґрунтів нашої планети? Забезпечення населення Землі продуктами харчування зумовлює щорічне збільшення площі орних земель. Але розорювання ділянок, зайнятих природними екосистемами, і вирубування лісів, які забезпечують оптимальний рівень ґрунтових вод і захищають ґрунти від впливу вітрів, спричинюють їхню ерозію. **Ерозія** (від лат. *erodere* – роз'їдати) **ґрунтів** – це зменшення товщі їхнього верхнього

родючого шару внаслідок розмивання водою або видування вітром.

Ще одна причина скорочення площ орних ґрунтів – це їх **засолювання**, яке відбувається внаслідок нераціонального **зрошування**. Надмірне зрошування спричинює підвищення рівня ґрунтових вод, а разом з ними і солей, що відкладаються на поверхні ґрунту.

Негативно впливає на родючість ґрунтів і їхніх мешканців застосування **пестицидів** (від лат. *пестис* – зараза і *цидо* – вбиваю) – хімічних сполук, які використовують для захисту рослин, продуктів харчування від шкідників. Надмірна кількість пестицидів забруднює природні екосистеми, а також продукти харчування, питну воду, з якими вони можуть потрапити в організм людини. Регулярне їхнє застосування спричинює появу шкідників, нечутливих до дії певних отрутохімікатів, та зникнення корисних видів.

Наприклад, у деяких районах Коста-Ріки вирощування бавовнику було припинено через те, що кошти, вкладені в боротьбу зі шкідниками, стійкими до дії пестицидів, почали перевищувати прибуток, який одержували від вирощування цієї культури. На згадку залишилися лише забруднені пестицидами ґрунти, непридатні для подальшого сільськогосподарського використання.

Внаслідок ерозії та інших процесів запаси гумусу нашої планети щорічно зменшуються приблизно на 24 млн тонн, а площа пустель лише за останні 25 років збільшилася на 120 млн га. Якщо ці процеси своєчасно не зупинити, то вже наприкінці XXI століття майже третина всіх орних ґрунтів може стати непридатною для сільськогосподарського використання.

Які проблеми пов'язані із появою великих міст? Зростання населення Землі та стрімкий розвиток промисловості супроводжується інтенсивним розвитком міст, зокрема появою велетенських міст – **мегаполісів** (від грец. *мегас* – великий і *поліс* – місто). Нині в містах проживає понад 40% населення нашої планети, хоча вони займають не більше 0,5% її площі. Великі міста та їхні околиці є прикладом природного середовища, найспотворенішого діяльністю людини: руйнування природних екосистем, забруднення промисловими та побутовими відходами, інтенсивний рух транспорту тощо.

Як знищення лісів впливає на стан нашої планети? За підрахунками вчених, протягом останніх



Світове використання основних енергоресурсів (дані останнього десятиріччя)

→ **Нафта – 40%**

→ **Вугілля – 27%**

→ **Газ – 23%**

→ **Атомна енергія – 7%**

→ **Гідро-енергія – 3%**

10 тис. років унаслідок діяльності людини площа лісів на нашій планеті скоротилася не менш ніж на $\frac{1}{3}$. І навіть тепер, коли людина починає усвідомлювати катастрофічні наслідки цього процесу, площа лісів щорічно скорочується майже на 17 млн га. Насамперед винищуються тропічні ліси, які відіграють провідну роль у підтриманні екологічної рівноваги на нашій планеті. Ми вже згадували, що вирубування лісів спричинює накопичення в атмосфері вуглекислого газу, призводить до масового зникнення видів тварин і рослин (а в тропічних лісах мешкає майже половина всіх видів організмів). Майже повністю знищені первинні ліси Європи, а вторинні ліси, які їх заступили, мають збіднений видовий склад тварин, рослин і грибів.

Які проблеми пов'язані з використанням енергоресурсів? Зростання населення Землі та інтенсивний розвиток промисловості загострюють проблему *енергоресурсів*. Ця проблема тісно пов'язана з екологічним станом нашої планети, оскільки ефективне використання енергоресурсів не лише знижує собівартість промислового виробництва, а й рівень видобутку корисних копалин, що, у свою чергу, значно знижує забрудненість довкілля.

В останні роки загострилися проблеми використання атомних електростанцій (АЕС), які діють у понад 30 країнах світу. Це і розв'язання проблем безаварійної роботи АЕС, і забруднення радіонуклідами територій, які їх оточують, і захоронення відпрацьованого ядерного палива тощо.

Так, ще й досі не розроблені надійні способи зберігання радіоактивних відходів: термін експлуатації контейнерів, в яких вони зберігаються, важко зіставити з періодом напіврозпаду радіоактивних сполук (у деяких ізотопів він може перевищувати 24 тис. років).

Як діяльність людини впливає на стан атмосфери? Атмосферу забруднюють шкідливі для здоров'я людини та інших організмів *викиди промисловості, вихлопні гази* автотранспорту (сполуки сульфуру, аміак, метан, важкі метали тощо). Підприємства будівельної і вугледобувної промисловостей є джерелами забруднення атмосфери *пилом*.

Особливу небезпеку для довкілля становлять **кислотні дощі**, спричинені забрудненням атмосфери сірчистим газом (щорічно в атмосферу надходить близько 160 млн тонн двооксиду сульфуру і оксиду натрію). Ці дощі спричинюють тяжкі наслідки: ста-

ють мертвими прісні водойми, гинуть ліси, спостерігаються значні втрати врожаю (мал. 157).

Ще одна небезпека для живих організмів – **руйнування озонового екрана** внаслідок надходження в атмосферу хлорфторвуглецевих сполук. Ці сполуки використовують у холодильних агрегатах, кондиціонерах, аерозольних балончиках (розпилювачі лаків, фарб, парфумерії тощо). За підрахунками вчених, вже зруйновано до 5% озонового екрана, що може спричинити появу так званих озонових дірок, через які шкідливі ультрафіолетові промені можуть сягати поверхні Землі.

Як людина впливає на гідросферу? Діяльність людини негативно впливає і на стан водойм. Виникають проблеми забруднення промисловими і побутовими стоками, пестицидами та добривами, які вимиваються з агроценозів, осушення тощо. Погіршення санітарного стану водойм, а також нераціональне використання водних ресурсів **загострюють проблему питної води**. Незважаючи на застосування сучасних методів очищення промислових і побутових стічних вод, до 10% найстійкіших забруднювачів все ж таки можуть залишатися у воді. Тому вони, навіть очищені, для побутових потреб можуть використовуватись лише обмежено.

Надходження неочищених чи недостатньо очищених стічних вод у природні водойми унеможлиблює їхнє використання для відпочинку людей або рибалки. Потрапляння у водойми сполук фосфору й нітрогену сприяє масовому розмноженню ціанобактерій (явище, яке називають «цвітіння води»), що спричинює масову загибель інших гідробіонтів (через нестачу кисню і впливу токсичних сполук, які виділяють ціанобактерії).

Масову загибель гідробіонтів спричиняють і аварії танкерів, нафтодобувних платформ, унаслідок чого нафтова плівка вкриває значні площі водойм (мал. 158).

До зміни гідрологічного режиму водойм (глибини, швидкості течії, солоності тощо) призводить створення штучних морів (наприклад, сумнозвісний каскад водосховищ на Дніпрі). Такі зміни згубно впливають на екосистеми водойм. Так, у Дніпрі майже зникли прохідні осетрові риби через перекриття доступу до нерестилищ із Чорного моря.

Чим зумовлені зміни клімату нашої планети? Діяльність людини є однією з причин зміни клімату Землі. Зокрема, інтенсивний розвиток промисло-



1



2

Мал. 157.
Забруднення атмосфери сірчистим газом (1) і його наслідки: результат впливу кислотних дощів (2)



Мал. 158.
Баклан, який забруднився нафтою внаслідок аварії танкера

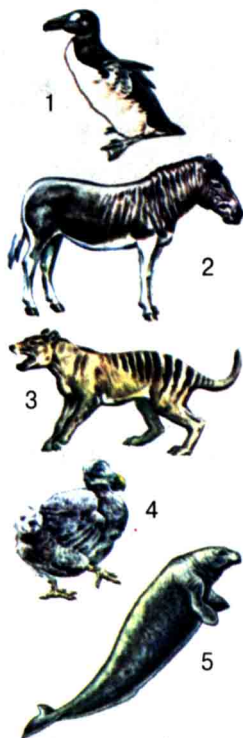


Мал. 159.
Тепличний ефект

вості та енергетичного комплексу збільшують концентрацію в атмосфері вуглекислого газу. Як ви пам'ятаєте, це явище має назву «тепличний ефект», унаслідок якого підвищується температура біля поверхні Землі (мал. 159). Так, за останні 200 років вміст вуглекислого газу в атмосфері збільшився на 25%, а середньорічна температура біля поверхні Землі – на 0,5° С. Якщо цей процес триватиме і далі, то вже до середини ХХІ століття температура довікільля може зрости ще на 5° С. Це, у свою чергу, спричинить танення льодовиків і підйом рівня води у Світовому океані на 1–2 м, затоплення понижених місцевостей, а урагани і суховії перетворять на мертві пустелі значні території.

Чим зумовлене зникнення видів? Інтенсивний вплив людини на природні біогеоценози (безпосереднє винищення організмів, руйнування їхніх місцеіснувань, забруднення довкілля) спричинив вимирання багатьох видів тварин, рослин і грибів. За підрахунками вчених, починаючи з 1600 року* тільки птахів зникло 94 види і 164 підвиди, ссавців – 63 види і понад 70 підвидів, серед яких дикий бик (тур), дикий кінь (тарпан), морська, або стеллерова корова, сумчастий вовк, нелітаючий голуб дронт тощо. А кількість зниклих видів безхребетних тварин і грибів взагалі важко підрахувати (мал. 160).

Тепер на межі зникнення понад 25 000 видів рослин, 200 – ссавців, 250 – птахів, десятки тисяч видів безхребетних тварин. Звичайно, багато видів організмів зникло з нашої планети і до появи на ній людини, тобто цей процес природний, і кожний біологічний вид існує лише певний історичний відрізок часу. Як вам відомо, до появи людини зникли риніофіти, трилобіти, динозаври, птерозаври тощо. Основними причинами їхнього вимирання є руйнування тих біогеоценозів, до складу яких вони входили. Проте поява людини і її вплив на природу (полювання, рибалка, перетворення довкілля) прискорили ці процеси. Вважають, що лише 25% видів після 1600 року вимерло через природні причини, тоді як за зникнення інших відповідальність несе саме людина.



Мал. 160.
Вимерлі в XVIII–XX століттях види тварин:

- 1 – безкрила гагара;
- 2 – квагга;
- 3 – сумчастий вовк;
- 4 – дронт;
- 5 – стеллерова корова

*1600 рік обраний за відправну точку не випадково. Річ у тім, що наукові описи (а часто – і наукові назви), а також музейні експонати видів тварин і рослин, які зникли до цієї дати, практично відсутні. До того ж, на цей час з'явилися перші фундаментальні зведення по видах рослин і тварин, одночасно посилювався і вплив людини на природу.

Вимирання будь-якого виду організмів збіднює генофонд нашої планети, оскільки він має унікальний набір генів. Ви вже знаєте, що всі види пов'язані різноманітними зв'язками, тому зникнення деяких з них безперечно знижує стійкість і біогеоценозів у цілому. Навіть зникнення певних видів-шкідників може мати негативні наслідки і для самої людини: екологічну нішу такого виду обов'язково займе інший, екологічно близький. Тому людині доведеться вкладати значні кошти у вивчення цих видів, розроблення нових заходів боротьби з ними тощо.

Взагалі слід знати, що в природі не існує «шкідливих» чи «корисних» видів. Ці поняття лише визначають роль того чи іншого виду стосовно людини та її господарської діяльності. У природних біогеоценозах усі види є необхідними їхніми складовими.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Чому антропогенний вплив став провідним екологічним фактором сьогодення? 2. Як впливає на біосферу зростання населення Землі? 3. Що таке ерозія ґрунтів? Які причини цього явища? 4. Які причини скорочення площі орних земель нашої планети? 5. Чому знищення лісів негативно впливає на стан біосфери? 6. Як споживання енергоресурсів впливає на стан біосфери? 7. Які причини погіршення стану атмосфери? Що таке «кислотні дощі» і «озонові дірки»? 8. Що таке «тепличний ефект»? Чим він спричинений і які можливі наслідки цього явища? 9. Як впливає діяльність людини на стан водойм? 10. Як впливає людина на біологічне різноманіття організмів нашої планети?

ПОМІРКУЙТЕ

Чому діяльність людини може спричинити скорочення площ орних земель на нашій планеті?

§40 ЗАСТОСУВАННЯ ЕКОЛОГІЧНИХ ЗНАТЬ У ПРАКТИЧНІЙ ДІЯЛЬНОСТІ ЛЮДИНИ

ПРИГАДАЙТЕ

Що таке ноосфера?

Як уникнути глобальної екологічної кризи? Ми вже розглянули деякі проблеми з тих, що постали перед людиною відтоді, як вона перестала відчувати себе частиною природи і почала активно її перетворювати. Але, незважаючи на бурхливий розвиток науки і техніки, людина неспроможна відмінити або змінити закони природи: вона може лише використовувати їх у своїй діяльності. Допомогти людині досягти гармонії у своїх взаємовідносинах із природою і покликана екологія.



Середовище існування організмів не повинно стати таким!



Екологію часто ототожнюють з охороною природи, але це не одне й те саме. **Охорона природи** – це прикладна галузь знань про збереження і поліпшення стану біосфери, теоретичною базою якої є екологія. Під час планування та здійснення природоохоронних заходів на практиці реалізуються результати екологічних досліджень. Лише з розвитком екології людство поступово почало усвідомлювати важливість знань про взаємозв'язки між організмами і середовищем їхнього життя, виявлення тих закономірностей, які керують функціонуванням біосфери. Навіть незначний вплив людини на довкілля може призвести до ланцюгових реакцій, здатних спричинити непередбачені наслідки глобального масштабу. Тому, щоб уникнути всеосяжної екологічної кризи, потрібне об'єднання зусиль усіх країн, що дасть можливість виробити і втілити у життя єдину стратегію збереження і поліпшення стану навколишнього природного середовища.

Насамперед, варто побудувати **екологічно стабільне суспільство**, яке б ґрунтувалося на застосуванні екологічних знань у практичній діяльності людини. Таке суспільство для задоволення власних потреб не повинне ставити під загрозу існування наступних поколінь, тобто має бути відповідальним за те, в якому стані залишить після себе навколишнє середовище і природні ресурси.

Стратегічні принципи побудови такого суспільства, узгоджені з урядами багатьох держав, розробили вчені під керівництвом **Міжнародної спілки охорони природи і природних ресурсів (МСОП)**. Ця стратегія передбачає забезпечення такого рівня розвитку людського суспільства, який реально поліпшить умови життя і водночас сприятиме збереженню стану біосфери і видового різноманіття організмів як основного фактора її стійкості.

Які кроки потрібно здійснити для розбудови екологічно стабільного суспільства? Для розбудови екологічно стабільного суспільства людство, передусім, повинне контролювати **темпи зростання населення** нашої планети. Прикладом вдалого розв'язання цієї проблеми може слугувати Китай, де даний показник вдалося зменшити вдвічі. Потім потрібно вирішити проблему **раціонального використання енергоресурсів** шляхом обмеження застосування невідновних ресурсів (чорне вугілля, нафта тощо) і ширшого використання відновних (енергія вітру, Сонця, припливів і відпливів, гарячих джерел та ін.).

Захисту довкілля від промислового і побутового забруднення сприяє економічно вигідне **вторинне використання сировини**. Наприклад, при виплавленні алюмінію з металобрухту енерговитрати в 20 раз менші, ніж з бокситової руди; для сталі така економія становить до 60%, а при виготовленні паперу з макулатури порівняно з виробництвом з деревини – понад 25%.

Зростання виробництва сільськогосподарської продукції неможливе без впровадження **екологічно обґрунтованих технологій обробітку ґрунту**. Такі технології передбачають захист ґрунтів від ерозії та засолювання. Вони мають враховувати: обробіток ґрунту без порушення його природної структури; раціональне використання добрив і поливу, сівозмін (періодична зміна видів культурних рослин, які вирощують на певній ділянці); створення полезахисних лісосмуг, які захищають ґрунт від вивітрювання і зберігають вологу на полях; зменшення використання пестицидів і перехід на біологічні та інші безпечні для довкілля методи боротьби з шкідниками.

Однією з головних умов створення екологічно стабільного суспільства є **збереження і примноження лісового фонду планети**. Для цього слід припинити вирубування первинних лісів і перейти до промислового використання вторинних і штучних лісонасаджень з наступним їхнім відновленням. Обмежити потреби людини в деревині можна завдяки використанню для виробництва паперу макулатури і ширшому застосуванню у будівництві та промисловості синтетичних матеріалів.

Проблема охорони лісового фонду тісно пов'язана з охороною і раціональним використанням **водних ресурсів**. Для розв'язання цієї проблеми потрібно запроваджувати ефективні методи очищення стічних вод, здійснювати постійний контроль за санітарним станом водойм і якістю питної води. Зокрема, слід створювати замкнені системи водопостачання промислових і енергетичних об'єктів. Нагальною є проблема розроблення і впровадження програм захисту й відновлення природних водойм. Необхідний виважений підхід до побудови нових гідроелектростанцій, створення водосховищ, оскільки це впливає як на стан самих водойм, так і на їхніх мешканців. Значну увагу слід приділяти збереженню малих річок та інших дрібних водойм, які відіграють важливу роль у загальному водному балансі планети.

Для забезпечення нормального існування мешканців великих міст потрібне дбайливе ставлення до



Лісовий фонд
України



Схема очищення стічних вод

їхнього природного оточення. З цією метою створюють зелені зони (лісопарки), які слугують місцезнаванням диких видів організмів. Чим більше вони нагадуватимуть природні екосистеми, тим вищим буде видове різноманіття організмів, які їх населяють.

Як екологічні знання людина застосовує у своїй практичній діяльності? Екологічні знання широко застосовують у мисливських і рибних господарствах, під час акліматизації видів тощо. Для ефективного ведення мисливського господарства слід науково визначати і постійно контролювати норми добування промислових видів, встановлювати терміни полювання на той чи інший вид тварин. Фахівці повинні вивчати і постійно стежити за станом популяцій, їхньої кормової бази, з'ясовувати причини змін чисельності тощо. У разі зниження густоти популяцій нижче певного критичного рівня полювання на таких тварин має бути заборонене до моменту відновлення їхньої чисельності.

Так само людина повинна вивчати й контролювати стан популяцій промислових риб. Раціональному рибному промислу сприяють технології, що запобігають вилову личинок, мальків і молоді риб, які не досягли товарної маси; заборона вилову під час нересту тощо. Поступово від промислового вилову гідробіонтів людина переходить до їхнього штучного розведення в спеціалізованих господарствах (наприклад, ставкових).

Важливу роль відведено екологічним дослідженням і в справі акліматизації видів. Нагадаймо, що **акліматизація** (від лат. *ad* – до та грец. *κλίματος* – нахил) – пристосування певного виду до умов місцевості, де він раніше не мешкав. Перед акліматизацією певного виду людина повинна передбачити і можливі його взаємозв'язки з місцевими мешканцями екосистеми. Так, у деяких випадках акліматизовані види можуть виявитись конкурентоспроможнішими за місцевих і витіснити останніх. Наприклад, медоносна бджола, акліматизована в Австралії, витіснила місцевий вид, позбавлений жала. До того ж, паразити і шкідники акліматизованих видів можуть переходити на місцеві види, спричинюючи їхню масову загибель.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Який існує зв'язок між екологією і охороною природи?
2. Що таке екологічно стабільне суспільство?
3. Як людина створює екологічно стабільного суспільства?
4. Як людина застосовує екологічні знання в своїй практичній діяльності?
5. Що таке акліматизація? Для чого людина здійснює акліматизацію організмів?

ПОМІРКУЙТЕ

Як оцінити з екологічної точки зору підхід людини до природного середовища, втілений у таких висловах: «Природа – не храм, а майстерня» і «Ми не можемо чекати милостей від природи, взяти їх у неї – наше завдання»?

§41 ОХОРОНА ВИДОВОГО РІЗНОМАНІТТЯ ОРГАНІЗМІВ

ПРИГАДАЙТЕ

Що таке Червона книга? Які існують природоохоронні території? Як здійснюють екологічний моніторинг?

Які основні напрями збереження видового різноманіття організмів? Ми вже згадували, що збереження і поліпшення стану навколишнього природного середовища неможливе без збереження видового різноманіття організмів, які населяють нашу планету. Для цього потрібно всебічно вивчати видовий склад організмів різних регіонів Землі, приділяючи при цьому особливу увагу тим видам, яким загрожує зникнення. На підставі цих досліджень розробляють основи **раціонального використання видів**, за якого їхні популяції могли б відновлювати свою чисельність. З метою збереження видового різноманіття уряди різних країн (у тому числі й України) приєдналися до розробленої МСОП **Всесвітньої стратегії охорони природи**. Її теоретичною базою є розуміння того, що кожен вид організмів є необхідним і унікальним компонентом біосфери.

Важливість охорони біологічного різноманіття підкреслює і ратифікована урядами різних країн (серед них і Україна) «Конвенція про охорону біологічного різноманіття», а також створена на її основі «Концепція збереження біологічного різноманіття України» (1997 р.).

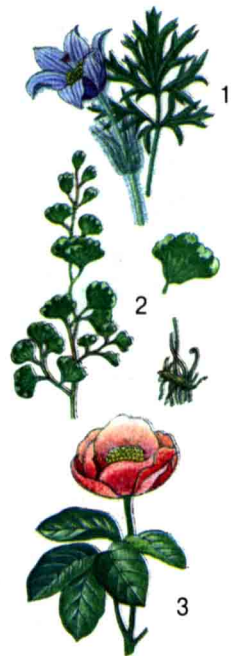
Для реалізації цих документів розроблено Національну програму збереження біологічного різноманіття України на 1998–2015 рр.

Її основні положення такі:

– збереження, поліпшення стану та відновлення природних і порушених екосистем, місцеіснувань окремих видів тварин, рослин, грибів і компонентів ландшафтів;

– сприяння переходу до збалансованого використання природних ресурсів, зменшення негативного впливу на екосистеми;

– посилення відповідальності за збереження біологічного різноманіття з боку підприємств і громадян, діяльність яких пов'язана з використанням



Мал. 161.
Види рослин, занесені до Червоної книги України:
1 – сон-трава велика;
2 – адіант венерин волос;
3 – півонія кримська

природних ресурсів або впливає на стан навколишнього середовища.

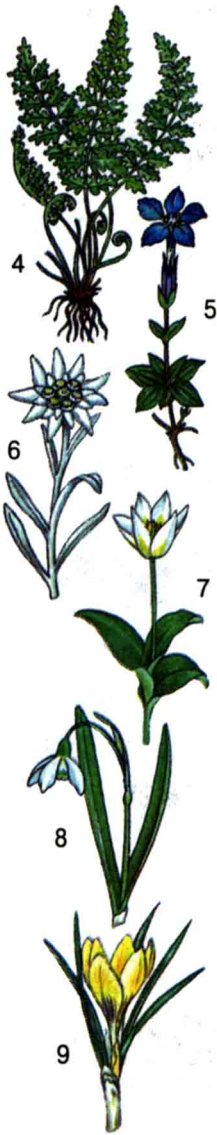
З прийняттям цих документів розпочато новий етап в охороні довкілля і його мешканців. Згідно з ними, біологічне різноманіття України слід охороняти, як національне багатство; його збереження і раціональне використання є важливою умовою стабільного розвитку країни. Охорона навколишнього середовища є одним із основних напрямів політики нашого уряду. При цьому визнано необхідність охорони всіх організмів, незалежно від того, постійно чи тимчасово вони перебувають на території України.

Для реалізації Національної програми збереження біологічного різноманіття України вдосконалюється і законодавча база, спрямована на охорону навколишнього природного середовища.

Зокрема, прийнято такі закони України: «Про охорону навколишнього природного середовища» (1991), «Про природно-заповідний фонд України» (1992), «Про тваринний світ» (1993) (розроблений і аналогічний закон про рослинний світ) і багато інших законодавчих актів. Нагадаємо, що природоохоронна діяльність забезпечується Основним Законом нашої країни – Конституцією України. Зокрема, там говориться, що забезпечення екологічної безпеки і підтримання екологічної рівноваги на території країни є обов'язком держави, а кожен громадянин зобов'язаний не завдавати шкоди природі й компенсувати завдані ним збитки. В Україні організацію охорони довкілля і загальне керівництво природоохоронними заходами здійснює Міністерство охорони навколишнього природного середовища і ядерної безпеки.

Що таке Червона книга? Розуміння необхідності обліку рідкісних і зникаючих видів організмів зумовило створення при МСОП ще в 1948 році постійної Міжнародної комісії по рідкісних і зникаючих видах рослин і тварин. Її основним завданням було розробити заходи і правову базу щодо охорони цих видів. Наслідком роботи комісії стало створення **Міжнародної Червоної книги**, окремі випуски якої почали видавати з 1966 року. Занесення певного виду до Міжнародної Червоної книги означає визнання того, що він потребує охорони на території всіх країн, де трапляється.

Створюють і списки видів, які потребують охорони на території окремих регіонів чи країн. Наприклад, існує **Європейський Червоний список**.



Мал. 161.
(продовження):
4 – вудсія
альпійська;
5 – тирлич;
6 – едельвейс
альпійський;
7 – тюльпан
двоквітковий;
8 – підсніжник
звичайний;
9 – шафран жовтий

В Україні перше видання Червоної книги вийшло у 1980 році, а наступне – в 1994 (тварини) і 1996 (рослини і гриби) роках. Згідно з «Положенням про Червону книгу України», прийнятим Верховною Радою України 1992 року, Червона книга – це державний документ про сучасний стан видів тварин і рослин, які перебувають під загрозою зникнення, та про заходи щодо їхнього збереження і науково обґрунтованого відтворення. Для кожного із занесених до Червоної книги України видів (мал. 161,162) наведено дані про їхнє поширення, екологічні особливості, чисельність у природі, про здійснені чи заплановані заходи щодо їхньої охорони тощо.

Нині на території нашої країни потребують охорони 541 вид і підвид рослин і грибів та 382 види й підвиди тварин.

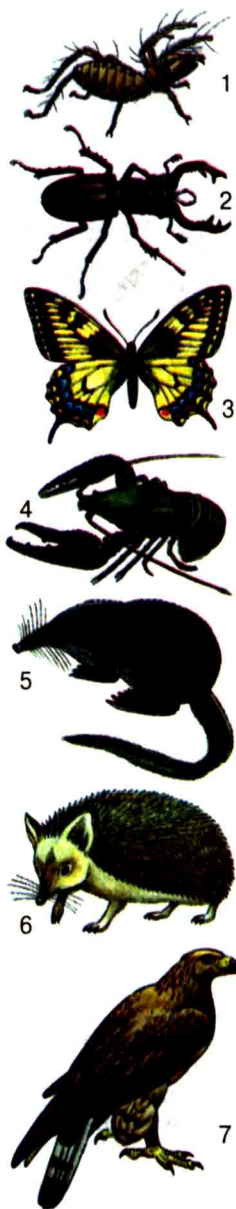
Одночасно проводиться робота із складання так званих Чорних списків видів, які зникли з нашої планети, починаючи з 1600 року. Підставою для занесення певного виду до Чорного списку є відсутність його достовірних знахідок принаймні протягом останніх 50 років.

Що таке Зелена книга України? Зелена книгу вперше у світі розробили фахівці України. До неї заносять рідкісні й типові для певної місцевості рослинні угруповання, які потребують особливого режиму їхнього використання. На відміну від Червоної книги, Зелена книга звертає увагу на охорону не окремих видів, а цілісних угруповань. У ній представлено 126 рідкісних й типових рослинних угруповань, які потребують охорони.

Які існують природоохоронні території? Види, занесені до Червоної книги, охороняють і відновлюють різними способами, зокрема створенням різноманітних природоохоронних територій: заповідників, національних природних парків, заказників, пам'яток природи тощо.

Згідно із Законом України про природно-заповідний фонд, до природоохоронних територій відносять ділянки суходолу і водойм, природні комплекси та об'єкти яких мають особливу природоохоронну, наукову, естетичну чи іншу цінність для збереження різноманіття ландшафтів, генофонду видів, підтримання екологічного балансу.

Заповідники – це природоохоронні науково-дослідницькі установи, створені з метою збереження в природному стані типових для даної місцевості чи



Мал. 162. Види тварин, занесені до Червоної книги України: 1 – сольпуга звичайна; 2 – жук-олень; 3 – махаон; 4 – широкопалий річковий рак; 5 – хохуля звичайна; 6 – їжак вухатий; 7 – беркут



Мал. 163.
Асканійський степ

унікальних природних комплексів; вивчення природних процесів або явищ, які в них відбуваються; розроблення наукових основ охорони природи. Нині в Україні діє 16 природних і 4 біосферні заповідники, розташовані в усіх природних зонах (мал. 163).

Так, у зоні мішаних лісів розташовані Поліський і Рівненський заповідники; лісостеповій – Канівський, «Розточчя», «Медобори»; степовій – Чорноморський, Асканія-Нова, Луганський, Український степовий, Дніпровсько-Орільський, Дунайський, «Єланецький степ», Опукський, Казантипський; у гірському Криму – Карадазький, Кримський, Ялтинський гірсько-лісовий, «Мис Мартьян»; в Українських Карпатах – Карпатський, «Горгани».

Серед заповідників України особливе місце належить *біосферним*: Асканія-Нова, Карпатський, Чорноморський, Дунайський. Ця категорія заповідників має міжнародне значення і створена для збереження в природному стані найтипівіших природних комплексів і здійснення екологічного моніторингу. В біосферних заповідниках реалізують міжнародні наукові й природоохоронні програми.

Національні природні парки – це природоохоронні та культурно-просвітницькі установи, покликані зберігати цінні природні, історико-культурні комплекси та об'єкти. На їхній території крім зон повної заповідності є певні місця, відкриті для організованого відвідування, наприклад туризму.

В Україні нині функціонує 10 національних природних парків: Карпатський, Шацький, Азово-Сиваський, Вижницький, «Синевір», «Подільські Товтри», «Святі гори», «Яворівський», Деснянсько-Старогутський, «Сколівські Бескиди».

Заказники – природні території, створені для збереження і відтворення природних комплексів або окремих видів організмів. На їхній території наукову та інші види діяльності здійснюють з дотриманням вимог охорони довкілля. Особливе місце у здійсненні природоохоронних заходів належить **ботанічним садам і зоопаркам**, де вивчають, зберігають, акліматизують та ефективно використовують представників рідкісних і типових видів місцевої і світової фауни та флори. Але головне призначення цих закладів – проведення просвітницько-виховної роботи, формування у людей дбайливого ставлення до природи. В Україні функціонує 8 зоопарків і 24 ботанічні сади.



Усього в нашій країні понад 6 600 територій та об'єктів природно-заповідного фонду загальною площею близько 2,5 млн га, що становить понад 4% території України.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що мається на увазі під раціональним використанням природних ресурсів? 2. Чому важливо охороняти не окремі види організмів, а все біологічне різноманіття? 3. З якою метою створюють Червоні книги? 4. Яке значення має створення Зеленої книги України? 5. Які типи природоохоронних територій створено в Україні? 6. Яку законодавчу базу щодо охорони природи створено в Україні?

ПОМІРКУЙТЕ

Які види тварин і рослин вашої місцевості потребують охорони?
Які природоохоронні території є у вашій місцевості?

ПРО ЩО МИ ДІЗНАЛИСЯ З ЦЬОГО РОЗДІЛУ

Екологія — наука про взаємозв'язки живих організмів і їхніх угруповань між собою та умовами середовища існування, про структуру й функціонування надорганізмових біологічних систем. Усі компоненти середовища існування, що впливають на живі організми та їхні угруповання, називають екологічними факторами. Їх ділять на абіотичні, біотичні та антропогенні. Фактори, дія яких виходить за межі витривалості організмів називають обмежувачами. Вони визначають територію розселення видів.

Живі організми – мешканці нашої планети – освоїли чотири основні середовища існування: наземно-повітряне, водне, ґрунт та організми інших видів. Найрізноманітнішим за умовами існування є наземно-повітряне середовище.

Усі форми співіснування організмів (паразитизм, коменсалізм і мутуалізм) називають симбіозом.

Сезонні зміни умов середовища зумовлюють формування в організмів адаптивних біологічних ритмів: добових, припливно-відпливних, сезонних тощо. Одним із провідних факторів, що впливає на інтенсивність процесів життєдіяльності організмів є тривалість світлового періоду доби. Реакція організмів на цей фактор дістала назву фотоперіодизм.

Види існують у формі популяцій. Популяція кожного виду займає в біогеоценозі певне положення – екологічну нішу. Кожна популяція характеризується певними показниками (чисельністю, густрою, біомасою тощо), а також певною структурою (стате-

вою, віковою, просторовою, екологічною). Зміни чисельності популяцій під впливом різних факторів називають популяційними хвилями; вони бувають сезонними й несезонними. Підтримання чисельності популяції на оптимальному для даного середовища рівні називають гомеостазом популяції.

Угруповання взаємодіючих між собою популяцій організмів різних видів, що населяють територію з однорідними умовами існування, утворюють біоценози. Біоценози характеризуються певним видовим різноманіттям, біомасою, продуктивністю, просторовою та екологічною структурою. Популяції організмів різних видів, що входять до складу певного біоценозу, тісно взаємопов'язані не лише між собою, а й з умовами фізичного середовища. Внаслідок цього формуються біогеоценози – цілісні системи, яким властиві стійкість, здатність до саморегуляції (підтримання гомеостазу) та самовідтворення.

Біогеоценози – відкриті системи, що потребують постійного надходження енергії ззовні. В них формуються різні типи ланцюгів живлення. Переплітаючись, ланцюги живлення певного біогеоценозу утворюють його трофічну сітку. Закономірність витрат енергії на різних трофічних рівнях ланцюгів живлення дістала назву правила екологічної піраміди. У біогеоценозах постійно відбуваються сукцесії, які сприяють заміні біогеоценозу одного типу іншими.

Біосфера – це єдина екосистема Землі вищого порядку, сукупність усіх її біогеоценозів. Жива речовина біосфери, тобто вся сукупність організмів нашої планети, забезпечує постійний колообіг речовин і потоки енергії.

Для постійного одержання сільськогосподарської продукції людина створює штучні угруповання – агроценози. Підвищений вплив людини на довкілля призводить до його забруднення, зникнення багатьох видів організмів тощо. Внаслідок цього перед людиною виникає багато екологічних проблем, без розв'язання яких їй загрожує глобальна екологічна криза з непередбачуваними наслідками.

ПІДСУМКОВІ ЗАВДАННЯ

Завдання 1 Охарактеризувати основні закономірності дії екологічних факторів на організми, заповнивши таблицю:

Закономірність	Формулювання	Біологічний сенс
Правило екологічної індивідуальності Закон оптимуму Явище взаємодії екологічних факторів Закон взаємокомпенсації факторів Закон толерантності		

Завдання 2 Охарактеризувати зв'язки, які виникають між популяціями організмів, що входять до складу певного біогеоценозу, заповнивши таблицю:

Тип зв'язку	Чим характеризується	Приклади
Хижацтво Конкуренція Паразитизм Коменсалізм Мутуалізм Нейтралізм		

Завдання 3 Охарактеризувати основні екологічні групи організмів, заповнивши таблицю:

Групи організмів	Чим характеризуються	Роль у біогеоценозах
Продуценти Консументи Редуценти		

ТЕМАТИЧНА ПЕРЕВІРКА ЗНАТЬ

I рівень
(вибрати із запропонованих відповідей правильну)

1. Всі можливі типи взаємозв'язків між організмами різних видів називають: а) паразитизм; б) мутуалізм; в) коменсалізм; г) нейтралізм; г) симбіоз.

2. Межі біоценозу визначаються: а) поширенням домінуючого виду тварин; б) межами певного рослинного угруповання; в) довільно; г) чітких меж не існує.
3. Фактори неживої природи називають: а) абіотичними; б) біотичними; в) антропогенними; г) домінуючими.
4. Реакція організмів на зміну тривалості світлового періоду доби – це: а) фотоперіодизм; б) анабіоз; в) біологічний годинник; г) симбіоз; г') адаптація.
5. Тип симбіозу, за якого організми різних видів мають взаємну користь – це: а) паразитизм; б) коменсалізм; в) мутуалізм; г) нейтралізм; г') конкуренція.
6. Просторове і трофічне положення популяції певного виду в біогеоценозі називають: а) місцеіснуванням; б) трофічним рівнем; в) симбіозом; г) екологічною нішею.
7. Біомасу, створену за одиницю часу продуцентами, називають: а) первинною; б) вторинною; в) третинною.
8. Угруповання організмів, штучно створене людиною для одержання сільськогосподарської продукції, називають: а) біогеоценозом; б) екосистемою; в) популяцією; г) агроценозом.
9. Ноосфера – це: а) розумова оболонка Землі; б) частина оболонок Землі, заселена живими істотами; в) новий стан біосфери, зумовлений розумовою діяльністю людини; г) сукупність усіх природоохоронних територій.
10. Потепління клімату Землі пов'язане з: а) зростанням народонаселення; б) руйнуванням озонового екрана; в) зростанням великих міст; г) збільшенням концентрації CO_2 в атмосфері; г') ерозією ґрунтів.
11. Ерозія ґрунтів – це: а) відкладення солей на поверхні ґрунту; б) зменшення їхнього родючого шару; в) знищення корисних мешканців ґрунту; г) вирубування лісів.
12. Зелену книгу створено з метою охорони: а) рідкісних видів; б) зникаючих видів; в) рідкісних і типових тваринних угруповань; г) рідкісних і типових рослинних угруповань; г') акліматизованих видів.

II і III рівні

(вибрати із запропонованих відповідей одну чи кілька правильних)

1. Органічні речовини з неорганічних утворюють: а) автотрофи; б) гетеротрофи; в) продуценти; г) консументи; г') редуценти; д) фототрофи.
2. Між організмами різних видів можуть виникати зв'язки: а) конкуренція; б) мутуалізм; в) коменсалізм; г) паразитизм; г') хижацтво.
3. Між організмами одного виду можуть виникати зв'язки: а) конкуренція; б) мутуалізм; в) коменсалізм; г) паразитизм; г') хижацтво.
4. До біотичних факторів належать: а) температура; б) господарська діяльність людини; в) конкуренція; г) паразитизм; г') вологість; д) хижацтво.
5. Фактори, які визначають територію поширення виду, називають: а) абіотичними; б) біотичними; в) антропогенними; г) обмежуючими; г') кліматичними; д) симбіозом.

6. Показники, які характеризують стан популяції, – це: а) видова структура; б) густина; в) швидкість колообігу речовин; г) вікова структура; ґ) статеві структура, д) біомаса.
7. Певний біоценоз характеризується структурою: а) статевою; б) видовою; в) віковою; г) просторовою; ґ) екологічною.
8. Агроценоз відрізняється від природного біогеоценозу: а) незавершеністю колообігу речовин; б) відсутністю біотичних зв'язків між організмами різних видів; в) незначним видовим різноманіттям; г) різким переважанням окремих видів; ґ) здатністю до саморегуляції.
9. Графічне відображення трофічної структури ланцюга живлення – це: а) екологічна ніша; б) піраміда чисел; в) піраміда біомаси; г) піраміда енергії; ґ) варіаційна крива.
10. Біосфера – це: а) жива оболонка Землі; б) розумова оболонка Землі; в) частина оболонок Землі, населених живими організмами; г) сукупність усіх природоохоронних територій; ґ) єдина глобальна екосистема Землі.
11. В утворенні осадових порід беруть участь: а) двостулкові молюски; б) хрящові риби; в) форамініфери; г) діатомові водорості; ґ) зелені водорості; д) гриби.
12. У процесах ґрунтоутворення активну участь беруть: а) гриби; б) дощові черв'яки; в) птахи; г) діатомові водорості; ґ) круглі черви; д) кишковопорожнинні.

IV рівень

1. Які рівні організації живої матерії вивчає екологія? Які розділи екології вивчають ті чи інші рівні організації живої матерії?
2. У чому полягає принцип єдності організмів і середовища їхнього існування?
3. Що спільного та відмінного в механізмі регулювання чисельності популяцій тварин і спільнот людей? Відповідь обґрунтуйте.
4. Чому конкуренція між близькими у систематичному відношенні видами відбувається гостріше, ніж між віддаленими? Відповідь обґрунтуйте.
5. Яким чином густина популяції залежить від ресурсів середовища існування? Відповідь обґрунтуйте.
6. Чому стабільність біогеоценозів залежить від їхнього видового різноманіття?
7. Чи можна вважати угруповання організмів, які мешкають у печерах або на великих глибинах моря, окремими біогеоценозами? Відповідь обґрунтуйте.
8. Еволюція багатьох видів квіткових рослин і комах відбувалася спільно. Які загальні пристосування є у них? Чим вони залежать один від одного?
9. Чим можна пояснити, що темпи сукцесійних перетворень на покинутому пшеничному полі з часом значно сповільнюються?
10. Чим можна пояснити, що в процесі сукцесії продуктивність біогеоценозу зростає?
11. Чому слід охороняти не тільки окремі рідкісні чи зникаючі види, а й цілі екосистеми, до складу яких вони входять? Відповідь обґрунтуйте.

12. Чому біосферу не вважають окремою оболонкою Землі? Відповідь обґрунтуйте.



ЛАБОРАТОРНА РОБОТА № 5

Тема Вивчення морфологічного критерію виду на прикладі рослинних і тваринних організмів

Обладнання і матеріали Гербарні зразки або живі рослини, зафіксовані тварини або їхні опудала.

- Хід роботи**
1. Розглянути гербарні зразки або живі рослини кількох (2–3) видів однієї родини. Записати їхні наукові назви і охарактеризувати за особливостями зовнішньої будови (стебло, коренева система, листки, квітки, плоди). Для кожного виду визначити його характерні відмінності від інших (використати діагностичні ознаки).
 2. Розглянути зафіксовані особини тварин 2–3 видів або їхні опудала. Записати їхні наукові назви, охарактеризувати за зовнішньою будовою, виявити риси подібності й відмінності. Для кожного виду відзначити його характерні відмінності від інших (діагностичні ознаки).

КОРОТКИЙ СЛОВНИК ТЕРМІНІВ

Агроценоз – маловидові штучні угруповання організмів, створені людиною для одержання сільськогосподарської продукції.

Адаптації – пристосування організмів до умов довкілля.

Бентос – сукупність організмів, які мешкають на поверхні чи в товщі дна водойм.

Біогеоценоз – певна територія з відносно однорідними умовами існування, населена взаємопов'язаними популяціями різних видів, об'єднаних між собою і фізичним середовищем, колообігом речовин і потоками енергії.

Біосфера – частина оболонок Землі, заселена живими організмами; єдина глобальна екосистема планети.

Біоценоз – угруповання взаємопов'язаних популяцій різних видів, які населяють територію з відносно однорідними умовами існування.

Гідробіонти – організми, які населяють водойми різних типів.

Екологічна ніша – положення популяції певного виду у біогеоценозі, що визначається взаємозв'язками з популяціями інших видів та умовами фізичного середовища існування.

Екологічна піраміда – графічне зображення трофічної структури ланцюга живлення.

Екологічні фактори – всі компоненти середовища існування, що впливають на живі організми та їхні угруповання.

Екологія – наука про взаємозв'язки живих організмів, їхніх угруповань між собою та середовищем існування, про структуру й функціонування надорганізмівих систем (популяцій, біоценозів, біогеоценозів, біосфери).

Екосистема – сукупність популяцій різних видів, які взаємодіють між со-

бою та з фізичним середовищем існування таким чином, що всередині цієї системи виникають потоки енергії та колообіг речовин.

Колообіг речовин – обмін речовинами між живою (біотичною) та неживою (абіотичною) частинами екосистем.

Коменсалізм – тип симбіозу, за якого організм одного виду (коменсал) використовує організм іншого виду (хазяїна), його житло, залишки їжі, або продукти життєдіяльності, не завдаючи йому помітної шкоди.

Конкуренція – тип антагоністичних взаємозв'язків між організмами одного (внутрішньовидова) або різних (міжвидова) видів, унаслідок яких використання певного ресурсу докиля одними з них зменшує його доступність для інших.

Консументи – гетеротрофні організми, які живляться готовими органічними речовинами.

Ланцюги живлення – послідовність організмів різних видів, у яких організми одного виду, їхні рештки чи продукти життєдіяльності є їжею для організмів іншого виду.

Місцеіснування виду – частина простору в біогеоценозах, заселена популяціями певного виду.

Мутуалізм – тип симбіозу, за якого кожний із взаємопов'язаних видів одержує певну користь від іншого.

Нейстон – сукупність організмів, які пересуваються по поверхневій плівці води або прикріплюються до неї знизу.

Нектон – сукупність організмів, що мешкають у товщі води й здатні активно пересуватись незалежно від напрямку течії.

Ноосфера – новий стан біосфери, зумовлений розумовою діяльністю людини.

Паразитизм – тип симбіозу, за якого організм одного виду (паразит) тривалий час використовує іншого (хазяїна) як середовище життя та джерело живлення.

Перифітон – сукупність організмів, які оселяються на різних субстратах, розташованих у товщі води.

Планктон – сукупність організмів, які мешкають у товщі води й нездатні протидіяти течіям.

Поліфаги – організми, які живляться різною за походженням їжею.

Популяційні хвилі (або *хвилі життя*) – періодичні коливання чисельності особин у популяції.

Популяція – сукупність особин одного виду, які певний час мешкають у певній частині аріалу частково чи повністю ізольовано від інших подібних угруповань.

Продуценти – організми, які утворюють органічні сполуки з неорганічних.

Редуценти – організми, які живляться мертвою органікою, розкладаючи її до неорганічних сполук.

Сапротрофи – організми, які живляться мертвою органікою.

Середовище існування – частина природи населена особинами, популяціями та угрупованнями організмів, яка характеризується певною сукупністю умов існування.

Симбіоз – усі форми співіснування організмів різних видів.

Сукцесія – закономірні та спрямовані зміни комплексів організмів, які входять до складу певних біогеоценозів. Наслідком сукцесії може бути заміна біогеоценозу одного типу іншим.

Трофічна сітка – структура біогеоценозу, що формується внаслідок переплетення різних ланцюгів живлення.

Фітофаги – організми, які живляться рослинами.

Фітоценоз – угруповання популяцій рослин різних видів, які мешкають на загальній території з більш-менш однорідними умовами існування.

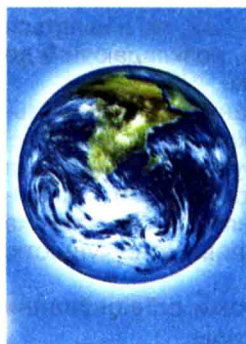
Фотоперіодизм – реакції організмів на зміни тривалості світлового дня (фотоперіоду).

Хижацтво – явище, за якого певні види організмів (переважно тварини) ловлять, убивають і споживають в їжу тварин.

Червона книга – список рідкісних і зникаючих видів організмів, які потребують охорони.

Чорний список – списки видів різних груп організмів, які вимерли, починаючи з 1600 року.

ОСНОВИ ЕВОЛЮЦІЙНОГО ВЧЕННЯ. ІСТОРИЧНИЙ РОЗВИТОК ОРГАНІЧНОГО СВІТУ



Вивчаючи цей розділ, ви дізнаєтесь про:

- основні еволюційні гіпотези;
- елементарну одиницю, фактори та середовище еволюції;
- біологічну концепцію виду;
- сучасні погляди на еволюційний розвиток;
- зміни, що відбулися в фауні та флорі протягом існування Землі.

§42 ПОНЯТТЯ ПРО ЕВОЛЮЦІЮ. ЕВОЛЮЦІЙНА ГІПОТЕЗА Ж.-Б. ЛАМАРКА

ПРИГАДАЙТЕ

Що таке модифікаційна мінливість? Основні положення клітинної теорії. Що вивчає систематика?

Ви вже знаєте що всі групи організмів пройшли певний шлях еволюції.

Що таке еволюція? **Еволюція** (від лат. *evolutio* – розгортання) – це процес необоротних змін у будові та функціях живих організмів протягом їхнього історичного розвитку. Її наслідком є пристосованість організмів до умов середовища життя. Загальні закономірності, фактори, механізми і наслідки еволюції живої матерії вивчає розділ біології – **еволюційне вчення**.

Ідеї про еволюцію живих організмів висловлювали ще давньогрецькі (Геракліт, Демокріт та ін.) та давньоримські (Лукрецій та ін.) мислителі. Однак спроби науково пояснити це явище з'явилися лише на початку XIX століття.

Що таке креаціонізм? Не всі біологи визнають реальність еволюційного процесу. Система поглядів на незмінність живої природи з часу її виникнення дістала назву **креаціонізм** (від лат. *creatio* – створення). Її послідовники здебільшого дотримуються

релігійних поглядів на походження життя, розглядаючи його як наслідок свідомого творчого акту вищої нематеріальної сили (Бога). Креаціоністами були такі видатні біологи, як К. Лінней, Ж. Кюв'є, геолог Ч. Лайель та інші.

Які основні положення еволюційної гіпотези Ж.-Б. Ламарка? Першу еволюційну гіпотезу створив видатний французький учений Жан-Батіст Ламарк.

Це була людина енциклопедичних знань. Він написав багатотомну працю «Флора Франції», створив систему класифікації безхребетних тварин, яка певною мірою не втратила свого значення і донині. Саме він запропонував термін «біологія» (1802), обґрунтував уявлення про окрему «область життя» на Землі (пізніше названу біосферою) тощо.

Свою еволюційну гіпотезу Ж.-Б. Ламарк опублікував у 1809 р. у книзі «Філософія зоології». Він вважав, що організми, позбавлені нервової системи, змінюються безпосередньо під впливом факторів довкілля. Наприклад, листки водяних рослин стрічкоподібні, бо видовжуються під впливом течії води. У тварин, які мають нервову систему, пристосування виробляються за схемою: зі зміною потреб змінюються звички; зміна звичок сприяє вправленню певних органів. Органи, які вправляються, розвиваються, а ті, що не вправляються, – зменшуються. Згодом ці зміни успадковуються. Наприклад, жирафа почала житися листям дерев, тому весь час витягувала шию, щоб дістатися крони: шия і передні ноги у неї видовжились. Отже, за Ж.-Б. Ламарком, одним із факторів еволюції є успадкування всіх ознак, які виникли під впливом чинників довкілля.

Інший фактор еволюції, за Ж.-Б. Ламарком, – це *внутрішнє прагнення організмів до прогресу, яке не залежить від умов довкілля*. Річ у тім, що він розглядав еволюцію як процес безперервних змін, які полягають в ускладненні організації в процесі історичного розвитку при переході від нижчого щабля організації до вищого. Такі щаблі він назвав *градациями*. Нижчі щаблі – це бактерії та інші мікроорганізми, вищі – ссавці, у тому числі й людина. Одночасне існування організмів, які перебувають на різних щаблях досконалості, він пояснював безперервним процесом самозародження життя з неживої матерії. Тому, чим пізніше виникли види, тим простіше вони організовані, оскільки ще не встигли досягти вищих щаблів розвитку.



Жан-Батіст
Ламарк
(1744–1829)



Схема вироблення пристосувань у тварин за Ламарком

Цікаво, що Ж.-Б. Ламарк єдиний за всю історію біології запропонував вважати людиноподібних мавп безпосередніми предками людини.

Еволюційну гіпотезу Ламарка називають **ламаркізмом**. Сучасники вченого її не сприйняли, однак згодом вона знайшла багато прихильників. Погляди вчених, які ґрунтуються на еволюційній ідеї Ламарка, називають **неоламаркізмом** (від грец. *неос* – новий).

Які успіхи біології в першій половині XIX століття? Перша половина XIX століття ознаменувалась багатьма відкриттями в різних галузях біології.

Завдяки створенню клітинної теорії з'ясували, що клітинний рівень організації притаманний усім живим організмам, а клітини істот, які належать до різних царств, подібні за будовою. Це дало підставу для розвитку ідеї про спільність походження всього живого на Землі.

Відкриття зародкових листків показало, що зародковий розвиток представників різних класів хребтних тварин має однакові етапи. Отже, ці тварини мають спільних предків.

Одним із засновників **палеонтології** (від грец. *палайос* – давній, *онтос* – ество і *логос*) – науки про викопні організми – вважають видатного французького вченого Ж. Кюв'є (1769–1832). Він встановив, що кожній геологічній епосі відповідає певний набір викопних видів, які відрізняються від тварин і рослин попередніх і наступних епох.

Для пояснення послідовних змін викопних фаун і флор учений запропонував **гіпотезу катастроф** (від грец. *катастрофе* – переворот). Ж. Кюв'є вважав, що геологічна історія Землі становить собою чергування тривалих стабільних періодів з відносно короткими різкими змінами її поверхні (опускання чи піднімання суходолу, вулканічна діяльність тощо). Останні призводили до повного знищення життя у певній частині планети, що знову заселялась видами з інших місцевостей або виникали форми, які нічого спільного не мали з вимерлими.

На межі XVIII і XIX століть виникла **біогеографія** (від грец. *біос* – життя та *географія* – землеопис) – наука про закономірності поширення видів живих істот і їхніх спільнот (біогеографічних комплексів) по земній кулі. Її розвитку сприяли численні наукові експедиції у різні куточки нашої планети, що проводили різні країни. Одним із засновників біогеографії вважають німецького вченого О. Гумбольдта (1769–



Схема основних етапів зародкового розвитку багатоклітинних тварин

1859). Значний вклад в її розвиток вніс академік Петербурзької академії наук П.С. Паллас, який вивчав тваринний і рослинний світ тодішньої Російської імперії, в тому числі й на теренах сучасної України.

Було встановлено, що розбіжності в заселенні різних континентів і островів тим більші, чим більше вони ізольовані один від одного. Наприклад, Ч. Дарвін під час навколосвітнього плавання на кораблі «Бігль» звернув увагу на те, що на кожному з островів Галапагосу мешкає свій вид птахів – в'юрків. Однак усі ці види виявились досить близькими між собою, а також із видом, що мешкає у Південній Америці поблизу цих островів. Учений припустив, що материковий вид свого часу заселив острови, де на кожному з них внаслідок ізоляції та пристосувань до місцевих умов від нього утворилися різні види.

Створення систем різних груп організмів наштовкнуло вчених на думку про те, що подібність певних груп (видів, родів тощо) зумовлена їхнім історичним походженням від спільного предка.

У цей час також було доведено єдність хімічного складу живої та неживої природи, а також припущена можливість утворення органічних сполук з неорганічних.

Німецький хімік Ю. Лібіх (1803–1873), вивчаючи мінеральне живлення рослин і біологічну природу процесів гниття та бродіння, встановив участь живих істот в колообігу речовин у природі. Тоді ж були вивчені основні класи органічних сполук, почали досліджувати процес фотосинтезу.

Накопичення багатьох нових даних про життєдіяльність і будову живих організмів потребувало систематизації та теоретичного пояснення.



*Петро Симон
Паллас
(1741– 1811)*

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що таке еволюція та еволюційне вчення? 2. Що таке креаціонізм? 3. Які фактори еволюції розглядав Ж.-Б. Ламарк?
4. Як, за Ж.-Б. Ламарком, виникають нові ознаки? 5. Що таке градації? 6. Чим пояснював Ж.-Б. Ламарк існування просто організованих істот? 7. Чому створення клітинної теорії відіграло важливу роль у розвитку еволюційних ідей? 8. Які основні досягнення були зроблені в біології в першій половині XIX століття? 9. Що таке гіпотеза катастроф? 10. Яке значення палеонтології і систематики для розвитку еволюційних ідей? 11. Які відкриття в галузі біохімії були зроблені в першій половині XIX століття? 12. Які дані біогеографії вплинули на створення основ еволюційного вчення?

ПОМІРКУЙТЕ

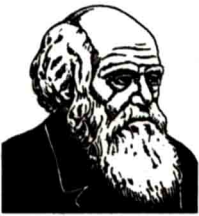
Чому одночасно існують організми, що перебувають на різних рівнях ускладнення організації?
Чому створення еволюційної гіпотези Ч. Дарвіна стало можливим саме в середині XIX століття?

§43 ОСНОВНІ ПОЛОЖЕННЯ ЕВОЛЮЦІЙНОЇ ГІПОТЕЗИ Ч. ДАРВІНА

ПРИГАДАЙТЕ

Які основні положення еволюційної гіпотези Ж.-Б. Ламарка? Що таке спадкова і неспадкова мінливість?

Який внесок зробив Ч. Дарвін у розвиток біології? Англійський учений Чарлз Дарвін – один із найвидатніших біологів світу. Його еволюційна гіпотеза, відома під назвою «дарвінізм», понад 100 років слугувала теоретичним підґрунтям біології, значно вплинула на розвиток інших природничих наук, а також на філософське осмислення проблеми утворення світу.



Чарлз Роберт
Дарвін
(1809–1882)

Основні положення свого вчення Ч. Дарвін розробив ще в молоді роки під час навколосвітньої подорожі на кораблі «Бігль» (1831–1836). Після неї протягом понад 20 років він збирав факти на підтвердження своїх ідей і лише в 1859 році виклав їх у книзі «Походження видів шляхом природного добору, або збереження сприятливих порід у боротьбі за життя». В інших працях – «Зміни свійських тварин і культурних рослин під впливом одомашнення» (1868) та «Походження людини і статевий добір» (1871) – Ч. Дарвін додатково дослідив деякі проблеми еволюції і спробував обґрунтувати походження людини від викопних предків – приматів.

Які основні положення еволюційної гіпотези Ч. Дарвіна? Еволюція, за Ч. Дарвіном, полягає в безперервних пристосувальних змінах видів у процесі їхнього історичного розвитку (мал. 164). Він вважав, що всі сучасні види є нащадками вимерлих предкових форм. Еволюція відбувається на основі спадкової мінливості під впливом боротьби за існування, наслідком якої є природний добір.

Спадкова (за Ч. Дарвіном – **невизначена**) **мінливість** – це зміни, які виникають індивідуально в кожного організму незалежно від впливів довкілля і можуть передаватися нащадкам. Від неї Ч. Дарвін відрізняв **неспадкову** (або **визначену**) **мінливість**, яка проявляється у всіх особин певного виду однаково під дією певного чинника довкілля. Вона зникає у нащадків після того, як ця дія припиняється. Наприклад, коні на невеликих островах чи в горах через кілька поколінь дрібнішають. Якщо таких тварин повернути на низинні рівнини, то через кілька поколінь їхні нащадки знову досягатимуть розмірів предків.

Основні фактори еволюції за Дарвіном

→ Невизначена мінливість

→ Боротьба за існування

→ Природний добір

Сама по собі спадкова мінливість не має пристосувального характеру. Тому Ч. Дарвін вважав, що існують особливі природні механізми (фактори), які забезпечують пристосування організмів (адаптації) до умов довкілля – це боротьба за існування та природний добір.

Боротьба за існування – це вся сукупність взаємозв'язків між організмами та різними чинниками довкілля. Ідею для пояснення її причин він запозичив у англійського соціолога Т. Мальтуса (1766–1834) – автора першої гіпотези про народонаселення. Згідно з нею, темпи росту населення зростають у геометричній прогресії, а засоби існування – лише в арифметичній. Це спричиняє перенаселення та зубожіння, а регуляторами чисельності людства стають голодомори, епідемії та війни.

На думку Ч. Дарвіна, подібні процеси відбуваються і в живій природі. Так, здатність організмів до інтенсивного розмноження суперечить сталості ресурсів біосфери, тому більша частина нащадків приречена на загибель.

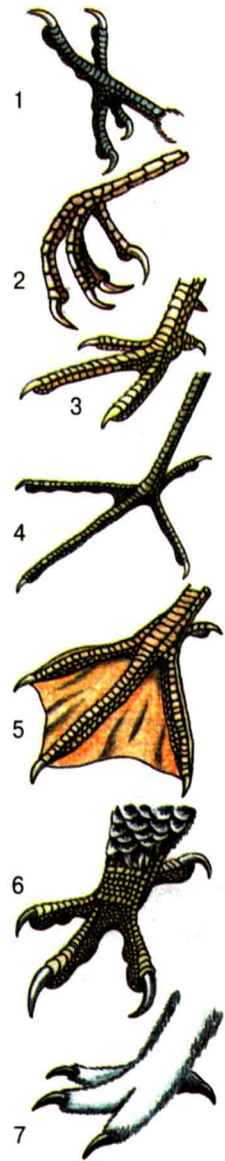
Він розрізняв кілька форм боротьби за існування. Найгострішою є **внутрішньовидова боротьба**, яка відбувається між особинами одного виду за їжу, місця розмноження тощо. Наприклад, проростки сосни, що рясно сходять на обмеженій площі, затіняють один одного і конкурують за ґрунтові розчини мінеральних речовин, унаслідок чого з них виживає не більше 1%.

Міжвидова боротьба проявляється у «змаганні» (конкуренції) між особинами різних видів: хижаків і здобичі, паразитів та їхніх хазяїв тощо. Найгостріші конкурентні взаємозв'язки спостерігають між видами з близькими екологічними потребами.

Взаємодія з силами неживої природи також призводить до загибелі значної частини особин: наприклад, сильні вітри виносять крилатих комах з узбережжя на морські простори, де вони гинуть.

Наслідком боротьби за існування, згідно з Ч. Дарвіном, є **природний добір**. Він проявляється у переважаючому виживанні та розмноженні найпристосованіших до умов існування організмів певного виду і загибелі менш пристосованих.

Однією з форм природного добору Ч. Дарвін вважав статейний добір. Він проявляється в багатьох тварин у формі суперництва особин однієї статі за парування з особинами іншої (поєдинки самців оленів, півнів, шлюбні танці журавлів, «конкурси співу» птахів тощо).



Мал. 164.
Різні пристосувальні типи задніх кінцівок птахів:

- 1 – дятла;
- 2 – горобця;
- 3 – фазана;
- 4 – чаплі;
- 5 – качки;
- 6 – орла;
- 7 – польної куріпки

Для пояснення походження кількох видів від спільного предка Ч. Дарвін ввів поняття **дивергенція** (від лат. *divergo* – відхиляюсь). Це явище полягає в розходженні у нащадків ознак предків унаслідок пристосувань до різних умов довкілля.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Чому присвячені основні праці Ч. Дарвіна? 2. Як Ч. Дарвін пояснював процес еволюції? 3. Що Ч. Дарвін розумів під визначеною і невизначеною мінливістю? 4. Що таке боротьба за існування? Які її форми? 5. Що таке природний добір? 6. Що становить собою статевий добір? 7. Що таке дивергенція?

ПОМІРКУЙТЕ

Як пояснити з точки зору сучасної молекулярної біології виникнення спадкових змін незалежно від впливів довкілля?

§44 РОЗВИТОК ДАРВІНІЗМУ У ДРУГІЙ ПОЛОВИНІ XIX – НА ПОЧАТКУ XX СТОЛІТТЯ

ПРИГАДАЙТЕ

Які основні етапи індивідуального розвитку тварин?

Учення Ч. Дарвіна було значно доповнено працями його послідовників і як закінчена система поглядів під назвою **класичний дарвінізм** остаточно сформувався на початку XX століття.

Що таке філогенез? Важливу роль у розвитку дарвінізму відіграв відомий німецький учений Е. Геккель. Він звернув увагу на те, що види змінюються в процесі свого історичного розвитку і дають початок новим видам у межах будь-якої систематичної групи.

Е. Геккеля вважають засновником філогенетичного напрямку в дарвінізмі. **Філогенез** (від грец. *філон* – рід і *генезіс*) – це конкретні шляхи історичних (еволюційних) змін окремих систематичних груп (від видів до царств включно) і всього живого. Для з'ясування філогенезу певної групи Е. Геккель запропонував зіставляти дані палеонтології, порівняльних анатомії та ембріології. Так, учені зв'язують викопні та сучасні форми в єдиний **філогенетичний ряд** – послідовність історичних змін організмів чи їхніх частин у межах певної систематичної групи (наприклад, послідовність змін черепа та кінцівок у предків коней).

Е. Геккель ввів поняття про **монофілію** (від грец. *монос* – один та *філон* – рід), тобто походження всіх нащадків від спільного предка. Це поняття він запропонував як основний принцип **природної (філогенетичної) класифікації**, а також розробив спосіб

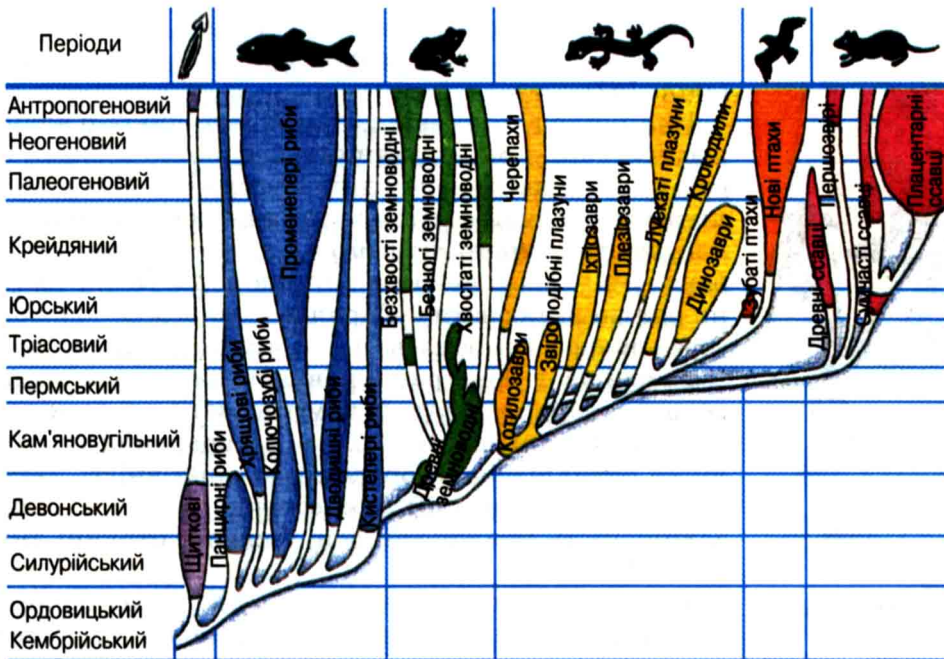


Ернст Геккель
(1834–1919)

графічного відображення історичного розвитку у вигляді так званих філогенетичних дерев (мал. 165).

Що таке біогенетичний закон? Біогенетичний закон одночасно відкрили двоє вчених: Е. Геккель та Ф. Мюллер (закон Геккеля – Мюллера): *індивідуальний розвиток (онтогенез) будь-якого організму є стислим повторенням історичного розвитку (філогенезу) виду, до якого він належить*. Так, було показано, що наявність однакових початкових фаз зародкового розвитку (зигота, бластула, гастрולה тощо) вказує на спільне походження всіх багатоклітинних тварин. Поява на відповідних фазах розвитку зародків різних класів наземних хребтних тварин зябрових щілин свідчить про їхнє походження від рибоподібних предків (мал. 166).

У чому проявляються адаптації живих істот до умов середовища життя? З позицій учення Ч. Дарвіна були пояснені різноманітні адаптації живих істот до умов середовища життя. Зокрема, вивчено різні види захисних забарвлень, форми тіла і поведінки організмів (переважно тварин), які роблять їх менш вразливими для ворогів.



Мал. 165. Філогенетичне дерево хребтних

- 1 – кісткової риби;
- 2 – саламандри;
- 3 – черепахи;
- 4 – пацюка;
- 5 – людини



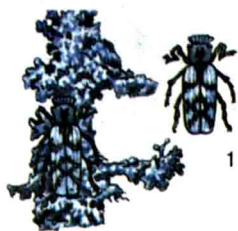
Мал. 166. Послідовні фази розвитку зародків хребетних тварин і людини

Тварини із захисними забарвленням і формою тіла у разі небезпеки, маскуючись, приймають певну позу (мал. 167).

Наприклад, завмерши, гусінь метеликів-п'ядунів або тропічні комахи-паличники стають схожими на сухі сучки і зовсім непомітні на рослинах. У помірних широтах завдяки сезонним линянням ссавці й птахи набувають темного літнього чи світлого зимового забарвлення, що відповідає тлу довіклля. Деякі тварини здатні змінювати забарвлення залежно від фону середовища – камбала, восьминоги, хамелеони та інші.

За явища демонстрації, навпаки, забарвлення і поведінка тварин роблять їх помітними на тлі довіклля. Попереджувальне і погрозове забарвлення та поведінка сигналізують ворогам про неістинність таких тварин (колорадський жук, сонечко) або їхню добру захищеність (жалоносні оси, бджоли, отруйні змії) (мал. 168).

Мімікрія (від грец. *мімікос* – наслідувальний) – це здатність до уподібнення за забарвленням, формою чи поведінкою організмів одного виду (моделей) особинами іншого (імітаторами). Дві форми мімікрії відкрили англійський учений Г. Бейтс та німецький – Ф. Мюллер.



Мадагаскарський жук



Морський коник

Рис. 167. Захисні забарвлення (1) та форма (2) тіла тварин

За бейтсівської мімікрії гірше захищений вид уподібнюється добре захищеному, а за мюллерівської – кілька захищених видів наслідують один одного, утворюючи своєрідне кільце: їхні вороги, виробивши рефлекс відрази до одного з видів «кільця», не чіпають також й інших.

Прикладом бейтсівської мімікрії слугують деякі тропічні метелики-білани, які подібні до неїстівних для птахів метеликів інших родин. Різні метелики, мухи, жуки наслідують отруйних ос і бджіл, неотруйні змії – отруйних тощо. Мюллерівську мімікрію ілюструють отруйні членистоногі із попереджувальним червоним забарвленням з чорними плямами (сонечка, клоп-солдатик та ін.) або жовто-чорним (різні види ос, деякі павуки).

Мімікрія у рослин – це окремі пристосування, що нагадують інші види. Так, у деяких рослин квітки не мають нектарників, однак вони нагадують квітки гарних нектароносців і цим приваблюють комах-запилювачів. Квітки деяких тропічних орхідей за формою і забарвленням нагадують самок певних видів метеликів. Самці цих комах запилюють їх при спробах парування.

Дослідження у галузі порівняльної анатомії та ембріології дали змогу сформуваати поняття про аналогії, гомології, рудименти та атавізми.

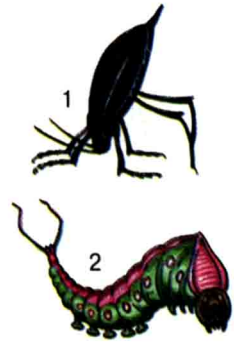
Яке значення для філогенетичних досліджень має вивчення гомологій та аналогій, рудиментів і атавізмів? Гомології (від грец. *гомологія* – відповідність) – це відповідність загального плану будови органів різних видів, зумовлена їхнім спільним походженням (мал. 169). Унаслідок адаптацій до різних умов життя гомологічні органи в різних видів можуть значно відрізнятись між собою, і єдність їхнього походження встановлюють лише на підставі досліджень індивідуального розвитку, даних палеонтології тощо.

Прикладами гомологічних органів є передні кінцівки (нога, крило, рука, ласти тощо) різних хребетних тварин або видозміни кореня вищих рослин (коренеплід, коренева бульба тощо).

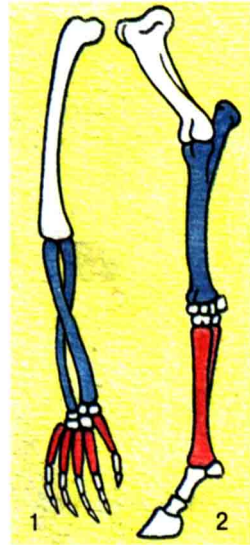
Аналогії (від грец. *аналогія* – подібність) – це подібність будови органів різного походження, які виконують однакові функції (мал. 170).

Аналогічними органами є, наприклад, крила птахів і комах, зябра риб, молюсків і ракоподібних, у рослин – колючки, які є видозмінами пагона (глід) чи листків (барбарис, кактуси).

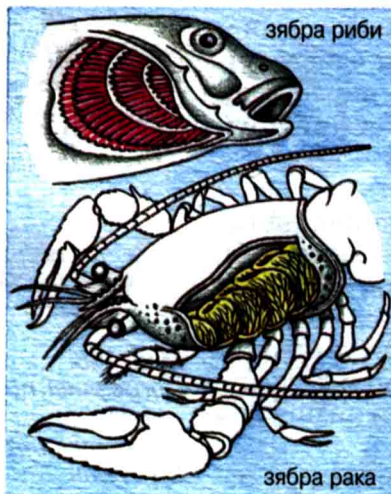
Рудименти (від лат. *рудиментум* – зачаток) – це органи, недорозвинені чи спрощені у особин певного



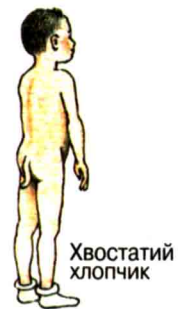
Мал. 168.
Погрозливі пози тварин:
1 – жук-чорнотілка;
2 – гусінь вилохвоста



Мал. 169.
Гомологічні органи: передні кінцівки мавпи (1) і коня (2)



Мал. 170. Аналогічні органи



Мал. 171. Рудименти (А) та атавізми (Б)

виду внаслідок втрати своїх функцій протягом філогенезу (мал. 171), наприклад, залишки тазового поясу у китів, недорозвинені очі кротів, лускоподібні листки верблюжої колючки.

Атавізми (від лат. *atavis* – предок) – прояв у окремих представників виду станів ознак, притаманних їхнім предкам. Наприклад, інколи народжуються люди із хвостом, густим волоссям на всьому тілі, з багатьма сосками (мал. 171).

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що таке класичний дарвінізм? 2. Який внесок зробив Е. Геккель у розвиток дарвінізму? 3. Що таке філогенез і природна система класифікації організмів? 4. Які види адаптацій розрізняють у формі, забарвленні чи поведінці організмів? 5. У чому суть мімікрії? Які види мімікрії ви знаєте? 6. Що таке гомології і аналогії, рудименти та атавізми?

ПОМІРКУЙТЕ

Гомологічними чи аналогічними утворами є листок яблуні, хвоїнка сосни, колючка кактуса?

§45 СИНТЕТИЧНА ГІПОТЕЗА ЕВОЛЮЦІЇ

ПРИГАДАЙТЕ

Які основні положення еволюційного вчення Ч. Дарвіна? Які закономірності спадковості відкрив Г. Мендель?

Що зумовило кризу дарвінізму на початку ХХ століття?

Ще за життя самого Ч. Дарвіна його еволюційні погляди критикували вчені. Через те, що природа спадкової мінливості залишалась невідомою, багато дослідників вважало, що гібриди мають риси проміжного характеру порівняно з батьківськими організмами. Наприклад, гібрид віслюка та кобили (мул) має риси обох батьківських видів. Виходячи з цього, англійський натураліст Ф. Дженкін висловив думку, що прояв будь-якої виниклої корисної ознаки у нащадків зменшуватиметься доти, доки через ряд поколінь не зникне безслідно. Тому природний добір неможливий. Сам Ч. Дарвін не зміг спростувати це твердження і назвав його «жахом Дженкіна».

Інший сучасник Ч. Дарвіна – відомий англійський філософ Г. Спенсер (1820–1903) – стверджував, що неспрямовані спадкові зміни спричиняють нездатність організму підтримувати сталість свого внутрішнього середовища (гомеостаз), тобто призводять до його загибелі. Він також відзначив, що саме поняття «добір» передбачає цілеспрямований вольовий акт, такий само, який людина здійснює під час селекційної роботи.



Сучасне поняття про структуру виду



Олексій
Миколайович
Северцов
(1866–1936)



Іван
Іванович
Шмальгаузен
(1884–1963)

Але в природі такої свідомої відбираючої сили не існує, тому саме поняття «природний добір» позбавлене біологічного сенсу. Це заперечення не втратило своєї актуальності й тепер.

Поняття «вид» у класичному дарвінізмі залишилося таким самим, яким його запропонував К. Лінней 1735 року: **вид** – це сукупність подібних за будовою особин, здатних схрещуватись між собою і давати плодючих нащадків. Елементарною одиницею еволюції дарвіністи вважали окрему особину.

Відкриття мутацій сформувало думку про те, що спадкові зміни фенотипу організмів відбуваються раптово, а не формуються тривалий історичний проміжок, як вважали прихильники вчення Ч. Дарвіна.

Усі невирішені на той час проблеми в біології підготували ґрунт для створення низки еволюційних поглядів, серед яких тривалий час популярною була синтетична гіпотеза еволюції.

У чому полягає синтетична гіпотеза еволюції?
Синтетична гіпотеза еволюції – це комплекс уявлень про еволюційний процес, що виник унаслідок поєднання положень класичного дарвінізму з ученням про мутації та уявленнями про популяцію як елементарну одиницю еволюції. Вона склалася в 20–50-х роках ХХ століття, завдяки працям різних учених, зокрема О.М. Северцова та І.І. Шмальгаузена.

Основні положення синтетичної гіпотези еволюції такі:

- головним джерелом спадкової мінливості є мутації;
- елементарною одиницею еволюції є популяції, в яких діють усі елементарні фактори еволюції;
- еволюційний процес відбувається у формах мікроеволюції, видоутворення та макроеволюції;
- рушійною силою еволюції є природний добір, який є наслідком боротьби за існування в різних її формах;
- будь-яка систематична група організмів може або процвітати (перебувати у стані біологічного прогресу), або вимирати (стан біологічного регресу).

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Чим спричинена криза класичного дарвінізму на початку ХХ століття?
2. Чому поняття «природний добір» було розкритиковане сучасниками Дарвіна?
3. Який рівень організації живої матерії Ч. Дарвін вважав елементарною одиницею еволюції?
4. Які основні положення синтетичної гіпотези еволюції?

ПОМІРКУЙТЕ

Чому дослідження природи спадкової мінливості спричинили кризу класичного дарвінізму?

§46 ПОПУЛЯЦІЯ ЯК ЕЛЕМЕНТАРНА ОДИНИЦЯ ЕВОЛЮЦІЇ

ПРИГАДАЙТЕ | Що таке популяція?

Що таке генетика популяцій? Генетика популяцій – розділ генетики, який вивчає генетичну структуру природних популяцій, а також генетичні процеси, які в них відбуваються. Вона має важливе значення для розвитку еволюційної теорії: завдяки її дослідженням встановлено, що популяція є не лише одиницею виду, але й еволюції, оскільки в ній відбуваються всі еволюційні процеси, про які ви дізнаєтесь пізніше.

Дослідження в галузі генетики популяцій розпочав російський учений С.С. Четвериков у 20-х роках ХХ століття. В Україні подібні дослідження проводив С.М. Гершензон із співробітниками.

Яке значення мають дослідження генетики популяцій для еволюційного вчення? Як відомо, різні фактори довкілля впливають насамперед на фенотип. Спадкова інформація, закодована в молекулах нуклеїнових кислот (генотип), може не проявитись фенотипно, якщо відповідна рецесивна алель перебуває в гетерозиготному стані. Тому в популяціях диплоїдних організмів, яким притаманне перехресне запліднення, рецесивні мутації тривалий час можуть не проявлятися у фенотипі, перебуваючи в гетерозиготному стані. Так створюється **резерв спадкової мінливості**.

Чим ширше рецесивні мутації розповсюджуються серед особин популяції завдяки послідовним схрещуванням, тим ймовірніше їхній перехід у гомозиготний стан та прояв у фенотипі. Залежно від відповідності рецесивних станів ознак умовам довкілля їхні носії (організми) або гинуть, або дають плідних нащадків. В останньому випадку через кілька поколінь такий рецесивний стан ознаки (або **фен**) як пристосованіший повністю витісняє з популяції менш відповідний даним умовам існування домінантний фен. Отже, зберігається лише рецесивна мутація певного гена, а її домінантна алель зникає.

Напівдомінантні та домінантні мутації внаслідок взаємодії з умовами довкілля організму, який їх містить, в тому чи іншому ступені проявляються у фенотипі. Тому такі особини або відразу гинуть, або не залишають плідних нащадків, якщо певний фен не відповідає умовам навколишнього середовища. Однак, якщо він надає істотам певних переваг, то широко розповсюджується в популяції з їхніми нащадками.



Схема прояву мутацій у фенотипі

Отже, незважаючи на природу того чи іншого фена (рецесивний або домінантний стан ознаки), за умови відповідності умовам довкілля він поширюється в популяції внаслідок розмноження особин – його носіїв. Невідповідні фени, навпаки, зникають разом з особинами – їхніми носіями. Водночас перерозподіляються частоти зустрічальності алельних генів.

Спостереження в природних умовах підтвердили здатність популяцій пристосовуватись до змін умов довкілля. Так, у середині XIX століття в Англії переважали світлі особини метелика березового п'ядуна, забарвлення яких відповідало тлу стовбурів беріз, на яких вони траплялись. Але в промислових районах, унаслідок забруднення повітря, стовбури беріз посіріли, і за кілька десятків років у популяціях цього метелика вже переважала форма з темними крилами (мал. 172). У наш час завдяки заходам, спрямованим на охорону навколишнього середовища, берези в Англії знову посвітлішали, і в популяціях березового п'ядуна тепер переважають форми зі світлим забарвленням крил. Отже, з часом змінився й генофонд популяцій: в ньому знову поширилась алель світлого забарвлення, пристосованіша в нових умовах.



Мал. 172. Темна та світла форми метелика березового п'ядуна на чистому (1) і задимленому (2) стовбурах берези

Чому популяцію вважають елементарною одиницею еволюції? Синтетична гіпотеза еволюції розглядає популяцію як елементарну одиницю еволюції, бо в ній спостерігають усі основні еволюційні процеси: спадкову мінливість, боротьбу за існування, природний добір, хвилі життя, дрейф генів, ізоляцію. Окремі особини, які складають популяцію, не мають власної еволюційної долі, оскільки всі еволюційні події відбуваються під час зміни поколінь. Про перші чотири еволюційні фактори йшлося раніше, два останні розглянемо детальніше.

Що таке дрейф генів? Одним із чинників, здатних змінювати генетичну структуру популяцій, є **дрейф** (від голл. *drijven* – плавати) **генів** – це випадкова і неспрямована зміна частот зустрічальності алелей та їхніх поєднань у популяції. Найчіткіше це явище виявляється в нечисленних популяціях завдяки обмеженню свободи схрещування при розмноженні. Навпаки, чим численніша популяція організмів, тим менш значна роль дрейфу генів у зміні її генетичної структури.

Серед наслідків дрейфу генів у нечисленних популяціях є зростання частоти зустрічальності гомозигот. Це зумовлене зростанням імовірності спорідненого схрещування між особинами популяції. Завдяки популяційним хвилям може швидко зростати частота зустрічальності одних алелей, тоді як інші можуть бути втрачені назавжди. Отже, популяції, які колись мали подібну генетичну структуру, з часом все більше розрізнятимуться за нею незалежно від змін умов існування.

Що таке ізоляція? Які розрізняють її види? **Ізоляція** – це унеможливлення схрещування між особинами одного виду внаслідок відсутності контактів між ними. Розрізняють кілька її форм.

За **географічної ізоляції** різні популяції певного виду роз'єднані нездоланими для них просторовими бар'єрами, наприклад річкою, гірським хребтом, лісовим масивом чи степами (мал. 173).

Екологічна ізоляція виникає тоді, коли всередині популяції формуються різні групи особин (екологічні форми або раси), кожна з яких відрізняється вимогами до умов середовища існування.

Часто утворюються групи тварин, які відрізняються видом їжі. Наприклад, одна раса жука горохової зернівки живиться насінням гороху, інша – квасолі. В період розмноження завдяки різним місцезростанням кормових рослин, особини цих рас між собою не контактують.





Мал. 173. Географічна ізоляція близьких видів смереки: заштриховано ареал смереки європейської; чорною лінією окреслено ареали інших видів смерек (кожен вид позначено певною цифрою)

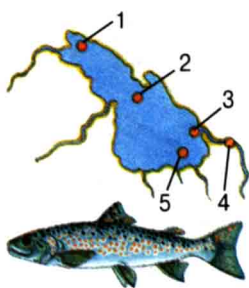
Ізоляція може виникнути через різні **строки розмноження** особин одного виду. Наприклад, окремі рослини лучних трав певного виду можуть цвісти в різні терміни, залежно від часу весняної повені: особини, що довше перебували під водою, цвітуть пізніше від тих, які взагалі не затоплювались чи перебували під водою короткий час.

Забезпечують ізоляцію також особливості поведінки тварин (**етологічна ізоляція**). Наприклад, в озері Севан (Вірменія) мешкає кілька стад форелі, які живляться разом. Але нерестяться риби кожного стада у різних місцях (мал. 174).

Різні форми ізоляції можуть діяти незалежно одна від одної і водночас в популяціях одного і того самого виду.

Еволюційне значення ізоляції полягає в тому, що за відсутності обміну генами між популяціями певного виду в генофонді кожної з них з часом виникають різні мутації та змінюються частоти зустрічальності алелей та їхніх поєднань. Ізольовані популяції пристосовуються до умов довкілля незалежно одна від одної. Тож ізоляція – необхідна умова виникнення внутрішньовидової дивергенції.

Чи можна застосувати положення синтетичної гіпотези еволюції до всіх видів? Неважко помітити, що всі висновки синтетичної гіпотези стосуються лише



Мал. 174. Етологічна ізоляція п'яти стад форелі (місця нересту позначено цифрами)

популяцій організмів з перехресним заплідненням. Тому механізми еволюції партеногенетичних та самозаплідних організмів, а також видів, у яких відсутнє статеве розмноження, до останнього часу практично не вивчали.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що таке популяція з точки зору еволюційного вчення? 2. Які можливі причини зміни генофонду популяції? 3. Що собою становить резерв спадкової мінливості? 4. Які ви знаєте елементарні фактори еволюції? 5. Що таке дрейф генів? 6. Що таке ізоляція? Які види ізоляції вам відомі?

ПОМІРКУЙТЕ

Чому ізоляція є необхідною умовою дивергенції?

§47 МІКРОЕВОЛЮЦІЯ. ФОРМИ ПРИРОДНОГО ДОБОРУ. ВИД І ЙОГО КРИТЕРІЇ

ПРИГАДАЙТЕ

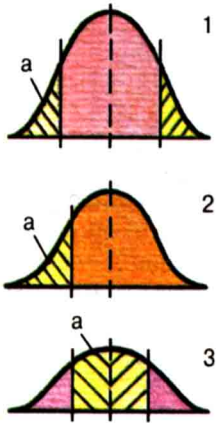
Що таке природний добір і норма реакції?

Що таке мікроеволюція? Мікроеволюція – це сукупність еволюційних процесів, які відбуваються в популяціях одного виду. Згідно із синтетичною гіпотезою еволюції, природний добір спрямовує різні елементарні зміни фенотипів, що виникли внаслідок мутацій, у бік формування пристосувань організмів до змін умов довкілля. В цьому і полягає творча роль природного добору. Тому його часто називають **рушійною силою еволюції**.

У різних місцях широких ареалів певних видів популяції, пристосовуючись до тих чи інших особливостей середовища життя, більш-менш різняться між собою за будовою. Такі популяції (або їхні групи) часто називають **підвидами**. Наприклад, вид тигр має 7 підвидів, білий гриб – приблизно 20. Кожен підвид відрізняється одним чи кількома фенами. Існування підвидів свідчить про екологічну пластичність виду, тобто його здатність пристосовуватись до різноманітних умов довкілля.

Які виділяють форми природного добору? Залежно від спрямування адаптаційних змін, розрізняють стабілізуючий, рушійний і розриваючий природний добір (мал. 175).

Стабілізуючий добір проявляється в постійних умовах довкілля. Він підтримує сталість певного фенотипу, який найбільше відповідає середовищу, і відкидає будь-які менш пристосувальні зміни. Цим він звужує межі модифікаційної мінливості, тобто норму реакції. Наслідком дії стабілізуючого добору є доско-



Мал. 175.
Форми природного добору:
1 – стабілізуючий;
2 – рушійний;
3 – розриваючий
(а – загибель особин)

нала пристосованість до певних умов існування, або спеціалізація видів (наприклад, ярусність рослин).

Рушійний добір відбувається за змін умов довкілля або під час пристосувань організмів до нових умов у разі розширення ареалу. Він зберігає спадкові зміни, що відповідають змінам у довкіллі. Завдяки дії рушійного добору в певний бік зсувається і норма реакції. Наприклад, під час заселення ґрунту як середовища життя у різних неспоріднених груп тварин кінцівки перетворилися на копальні (вовчок, жуки-гноювики, кроти тощо).

Розриваючий добір діє одночасно у двох, рідше – кількох напрямках, однак не сприяє збереженню усереднених (проміжних) станів ознак. Наприклад, у популяціях комах океанічних островів, де постійні сильні вітри, зберігаються або безкрилі особини, або особини з добре розвиненими крилами, здатні протистояти повітряним течіям. Комахи з середнім ступенем розвитку крил зникли, оскільки їх здувало в океан. Так розриваючий добір сприяє виникненню кількох різних фенотипів в одній популяції (явище **поліморфізму**).

Яке сучасне визначення виду? Майже два століття в науці користувались класичним визначенням виду, запропонованим К. Ліннеєм. Цей учений і його послідовники вважали, що види реально існують у природі й з часом не змінюються. Іншої думки дотримувався Ж.-Б. Ламарк, який вважав, що реально існують лише групи особин (популяції), подібність яких між собою зумовлена проживанням в однакових умовах. Будь-яка зміна цих умов спричиняє зміни особин, тобто виникнення нових їхніх груп, які називають видами. Отже, види, за Ж.-Б. Ламарком, у природі реально не існують: ці систематичні категорії людина ввела штучно для позначення груп подібних особин.

Відповідно до класичного дарвінізму, види реально існують у природі у вигляді певних сукупностей особин. Кожен вид більш-менш чітко відокремлений від інших притаманними йому певними властивостями та ареалом у даний момент часу. Протягом геологічної історії Землі види змінюються внаслідок еволюції. Будь-який вид має низку предкових форм. У деяких випадках такі предкові форми були встановлені. Так були створені **філогенетичні ряди**. Наприклад, завдяки дослідженням, розпочатим видатним зоологом В.О. Ковалевським (1842–1883), які тривали понад 100 років, встановлено філогенетичний ряд предків сучасних коней.

З розвитком синтетичної гіпотези еволюції було розроблено **біологічну концепцію виду**. Вона ґрунтується

ся на уявленнях про популяцію як одиницю еволюції та про **репродуктивну ізоляцію** – явище, коли різні види розмежовані внаслідок нездатності до схрещування між собою.

З погляду біологічної концепції, **вид** – це сукупність популяцій особин, подібних між собою за будовою, життєвими функціями, місцем у біогеоценозі, які населяють певну частину біосфери (ареал), вільно схрещуються між собою в природі (якщо їм притаманне перехресне запліднення) і дають плодючих нащадків.

Які критерії виду? Встановити видову самостійність певної групи особин можна лише за сукупністю різних критеріїв.

Морфологічний критерій – це ступінь подібності особин виду за будовою. До нього відносять усі матеріальні структури: від хромосом до особливостей будови органів та їхніх систем. Ознаки, унікальні для особин певного виду (або систематичної групи вищого рангу: роду, родини тощо), називають **діагностичними**. Наприклад, види-близнюки комарів або землерийок різняться своїми хромосомними наборами.

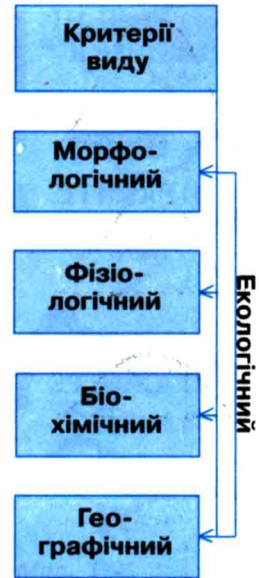
Фізіологічний критерій – це подібність або відмінність у процесах життєдіяльності особин одного чи різних видів. Наприклад, здатність до парування та народження плодючих нащадків або ж, навпаки, репродуктивна ізоляція.

Біохімічний критерій – це особливості хімічного складу та перебігу певних біохімічних реакцій, характерні для особин певного виду. Наприклад, близькі види відрізняються за білковим складом тощо.

Географічний критерій полягає в тому, що популяції кожного виду заселяють певну частину біосфери (ареал), яка відрізняється від ареалів близьких видів.

Екологічний критерій охоплює всі критерії, оскільки популяції кожного виду мають свою екологічну нішу в біогеоценозі. Наприклад, деякі близькі за будовою види паразитичних червів розрізняються за видами хазяїв або мешканням у різних органах хазяїв одного виду.

Екологічний критерій дає змогу встановити видову самостійність будь-яких сукупностей організмів, незалежно від того, здатні вони до перехресного запліднення чи ні.



КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що таке мікроеволюція? 2. В чому полягає творча роль природного добору? 3. Чим відрізняються наслідки дії стабілізуючого, рушійного та розриваючого добору? За яких умов вони діють? 4. Що таке біологічна концепція виду? 5. Яке сучасне визначення виду? 6. Які критерії виду ви знаєте?

ПОМІРКУЙТЕ

Як можна встановити видову приналежність бактерій кишкової палички і чуми, якщо за будовою вони не відрізняються?

§48 ВИДОУТВОРЕННЯ

ПРИГАДАЙТЕ

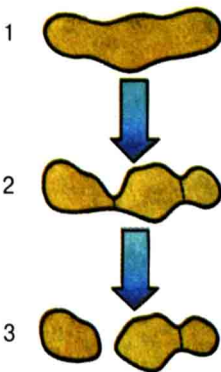
Що таке дивергенція, поліплоїдія, ізоляція?

Що таке видоутворення? Видоутворення – це еволюційний процес виникнення нових видів. На відміну від мікроеволюції, воно має необоротний характер. Наприклад, якщо між ізольованими популяціями різних підвидів поновиться обмін спадковою інформацією, вони можуть втратити свої відмінності та повернутись до попереднього стану. Але види до цього неспроможні, тому що кожен із них накопичив багато алелей, відсутніх в інших, що спричинює репродуктивну ізоляцію і формування власної екологічної ніші.

Видоутворення найчастіше відбувається за допомогою дивергенції, коли від вихідної форми виникають два або більше нових видів. Здебільшого воно є наслідком різних форм ізоляції. Відповідно до її типів розрізняють географічне та екологічне видоутворення.

Географічне видоутворення відбувається внаслідок географічної ізоляції (мал. 176). Існує багато прикладів географічного видоутворення. Це і класичні спостереження Ч. Дарвіна над різноманіттям в'юрків на островах Галапагосу, і величезний матеріал, накопичений систематиками.

Для пояснення фактів географічного видоутворення слід враховувати дані *палеогеографії* (науки про будову земної поверхні минулих епох) та *геології* (науки про будову Землі). Наприклад, у Північній Америці мешкають види бобрів і норок, близькі до євразійських. За геологічними даними, кілька сотень тисяч років тому Азія та Північна Америка були з'єднані суходольним містком. На їхній спільній території мешкали одні й ті самі види бобрів і норок. Після утворення Берингової протоки внаслідок географічної ізоляції євразійські та американські популяції цих тварин перетворилися на окремі види.



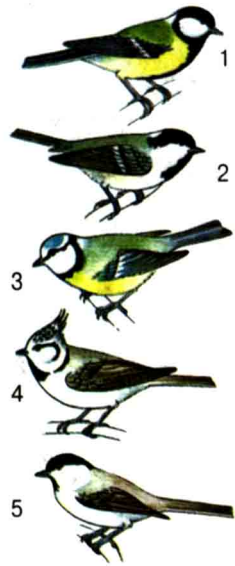
Мал. 176.
Схема
географічного
видоутворення:
1 – єдиний ареал
виду;
2–3 – виникнення
ізоляції внаслідок
розриву ареалу

Екологічне видоутворення відбувається внаслідок екологічної ізоляції (мал. 177). Наприклад, кілька видів синиць мешкають в одних і тих самих екосистемах й утворюють змішані зграйки. Кожен з них відрізняється за місцем живлення (одні збирають корм на землі, інші – на стовбурах дерев або в їхніх кронах), складом їжі (тваринна, рослинна або змішана), місцями гніздівель, шлюбною поведінкою тощо.

Які ще є способи видоутворення? Досить часто у рослин і рідше у тварин (наприклад, у жаб) види утворюються внаслідок виникнення поліплоїдних форм. За умови несхрещуваності з вихідними формами формується новий вид.

Іноколи новий вид виникає внаслідок схрещування між особинами близьких видів за умови, що гібридні нащадки здатні до розмноження. Якщо популяції таких гібридних особин існують тривалий час і сформували в екосистемах власні екологічні ніші, то їх вважають окремими видами. Наприклад, м'ята перцева – культурна рослина, яка часто дичавіє, є гібридом колосоподібної та водяної; їстівна жаба виникла в результаті схрещування трав'яної та ставкової жаб тощо.

У деяких видів з вузьким ареалом відомий ряд послідовних предкових видів, які переходили один в одного у процесі історичного розвитку без дивергенції. Такі ряди відомі, наприклад, для деяких черевоногих молюсків – мешканців Великих Озер у Північній Америці. Кожен із сучасних видів цих молюсків має довгий ряд видів-попередників.



Мал. 177.
Види синиць, які, можливо, утворилися в результаті екологічного видоутворення:
1 – синиця велика;
2 – московка;
3 – синиця голуба;
4 – синиця чубата;
5 – гаїчка

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що таке видоутворення? 2. Яка роль ізоляції у видоутворенні? 3. Що таке географічне й екологічне видоутворення? 4. Чи може один вид протягом історичного розвитку без дивергенції перетворитись на інший та за яких умов?

ПОМІРКУЙТЕ

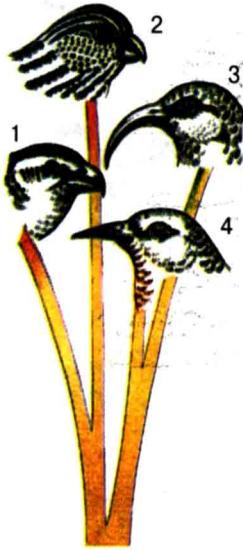
- Чим зумовлена тривалість історичного існування виду?

§49 МАКРОЕВОЛЮЦІЯ. БІОЛОГІЧНИЙ ПРОГРЕС І РЕГРЕС

ПРИГАДАЙТЕ

- Чи існують реально в природі надвидові систематичні категорії? Для чого їх введено?

Що таке макроеволюція? Макроеволюція – це сукупність еволюційних процесів, які сприяють утворенню надвидових систематичних категорій (родів, родин та ін.). Як відомо, реально в природі існують лише види, а надвидові категорії вчені ввели для



Мал. 178.
Адаптивна радіація
пташок-квітникарок,
що живляться:
1 – комахами;
2 – насінням
і плодами;
3 – нектаром;
4 – різними
кормами

їхньої систематизації. Належність виду до того чи іншого роду, родів – до родини і так далі дослідники встановлюють за ступенем їхньої історичної спорідненості. Тому особливих механізмів макроеволюції не існує. Певні її «закономірності» є наслідком узагальнень, накопичених протягом історичного розвитку відмінностей між спорідненими видами, які утворилися у процесі тривалих мікроеволюційних змін і послідовного ряду видоутворень.

Різноманітність видів зумовлена пристосуваннями організмів до змін умов існування, що супроводжуються дивергенцією. Це явище має назву **адаптивна радіація** (мал. 178). Наприклад, усі ряди плацентарних ссавців походять від спільного предка внаслідок пристосувань до різних умов наземного (примати, парнонога непарнокопитні тощо), водного (ластоногі, китоподібні) та повітряного (рукокрилі) середовищ життя.

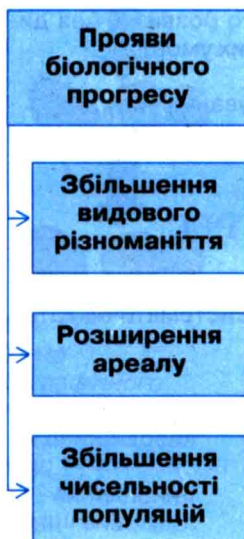
Що таке біологічний прогрес і регрес? Вивчаючи закономірності історичного розвитку тварин, О.М. Северцов у 20-х роках ХХ століття розробив поняття «біологічний прогрес» і «біологічний регрес».

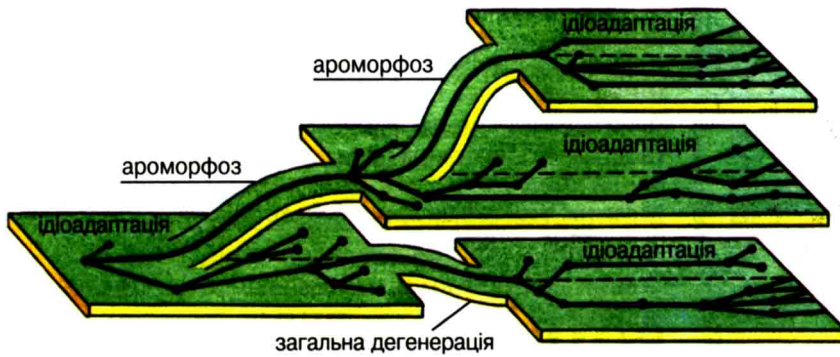
Біологічний прогрес проявляється у збільшенні чисельності популяцій, розширенні ареалу та видоутворенні в межах тієї чи іншої систематичної групи. Він є наслідком еволюційного удосконалення певної групи організмів. Наприклад, у наш час у стані біологічного прогресу перебувають покритонасінні рослини, комахи, молюски, птахи та ссавці.

Біологічний регрес – це результат неспроможності певної групи організмів пристосуватись до змін умов середовища. Він проявляється у зменшенні чисельності популяцій, звуженні ареалу і може призвести до вимирання виду. Наприклад, із колись процвітаючого ряду Хоботні тепер залишилося тільки два види – африканський та індійський слони, які перебувають на межі зникнення.

Через те, що в природі реально існують лише види, поняття про біологічний прогрес чи регрес можна застосувати лише до кожного з них окремо. За палеонтологічними даними, багато груп організмів безслідно зникло з нашої планети, однак це свідчить лише про вимирання конкретних споріднених видів. З іншого боку, в кожній із «процвітаючих» груп зникає багато видів, але їм на зміну з'являються нові, які займають подібні екологічні ніші. Проте вони не обов'язково є родичами зниклих.

Поняття про біологічний прогрес і регрес є лише узагальнюючими термінами, які показують ступінь ви-





Мал. 179. Схема, що ілюструє співвідношення між ароморфозом, загальною дегенерацією та ідіоадаптацією

дової різноманітності певної групи у відповідний геологічний період розвитку нашої планети.

Як може бути досягнений біологічний прогрес? Узагальнюючий характер мають також уявлення про морфологічні шляхи досягнення біологічного прогресу: ароморфоз, ідіоадаптацію та загальну дегенерацію (мал. 179).

Ароморфоз (від грец. *айро* – піднімаю та *морфозіс* – форма) – значне ускладнення будови організмів, яке підвищує загальний рівень їхньої організації і сприяє кращому пристосуванню до різноманітних умов. Наприклад, поява щелеп у хребетних тварин дала їм можливість жити великою здобиччю; утворення квітки у покритонасінних привело до розвитку запилення за участю комах тощо.

Загальна дегенерація (від лат. *дегенеро* – вироджуюсь) – явище спрощення будови організмів у процесі заселення нових середовищ життя. Як правило, воно характерне для паразитичних і малорухомих організмів. Відомо, що у паразитичних тварин зникають органи чуттів, цілі системи органів (наприклад, травна – у стьожкових червів).

Як ароморфоз, так і загальна дегенерація дають змогу організмам розширити свої адаптаційні можливості за допомогою ідіоадаптацій.

Ідіоадаптація (від грец. *ідіос* – особливий та лат. *адаптаціо* – пристосування) – певні зміни у будові організму, які не змінюють загального рівня організації, а є лише пристосуванням до певних умов існування. Приклади ідіоадаптацій – це різна будова квіток покритонасінних, різноманітні ротові органи комах тощо.



КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що таке макроеволюція? 2. Як співвідносяться між собою різні види еволюційного процесу: мікроеволюція, видоутворення і макроеволюція? 3. Що таке біологічний прогрес і регрес? 4. Як може бути досягнений біологічний прогрес?

ПОМІРКУЙТЕ

Який характер (ароморфоз, загальна дегенерація чи ідіоадаптація) мають такі еволюційні події: виникнення еукаріотів; зникнення крил у бліх та вошей; перетворення крил на ласти у пінгвінів; видозміна кореня на коренеглід; утворення квітки у покритонасінних?

§50 БІОГЕОЦЕНОЗ ЯК СЕРЕДОВИЩЕ ЕВОЛЮЦІЇ

ПРИГАДАЙТЕ

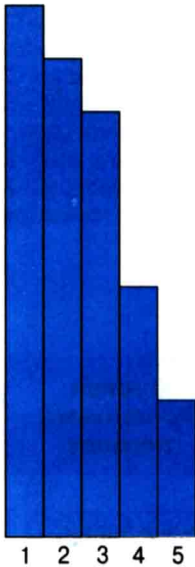
Які є рівні організації живої матерії? Чому популяцію вважають елементарною одиницею еволюції?

Різні рівні організації живої матерії співвідносяться між собою за принципом «матрьошки»: кожен вищий щабель містить у собі всі попередні. Так, молекули складають клітини, клітини – організм, організми – популяції, а останні – біогеоценози. Довкілля на певний рівень впливає опосередковано, через вищі. Тому від факторів навколишнього середовища найбільш залежні біогеоценози, а найменш – біомолекули. Це визначає різні ступені інтеграції живого на кожному рівні його організації (мал. 180).

Що таке інтеграція в біологічних системах?
Інтеграція (від лат. *integratio* – поповнення) – структурне об'єднання окремих частин, які входять до складу цілісної системи, та узгодженість їхніх дій (наприклад, клітини в багатоклітинному організмі).

Найвищий ступінь інтеграції спостерігають на молекулярному рівні, де величезна різноманітність молекул складає кілька стабільних типів сполук: білків, ліпідів, вуглеводів, нуклеїнових кислот. Навіть незначні зміни структури молекул, насамперед білків і нуклеїнових кислот, можуть докорінно змінити їхні властивості. Така інтеграція – необхідна умова нормального функціонування надзвичайно складних молекулярних систем живих істот.

На клітинному рівні ступінь інтеграції зменшується: кількість і форма певних органел у клітині може значно змінюватись, не порушуючи при цьому її функцій тощо. На організмовому рівні інтеграція ще нижча: значно варіюють маса, зріст, забарвлення та багато інших ознак організму. Ще менш інтегровані популяції, в яких постійно змінюється чисельність осо-



Мал. 180.
Схема зниження ступеня інтеграції на різних рівнях живої матерії:
1 – молекулярному;
2 – клітинному;
3 – організмовому;
4 – популяційному;
5 – біогеоценотичному

бин, співвідношення їхніх вікових груп, різних фаз розвитку тощо.

Інтеграція в біогеоценозах дуже слабка і полягає лише у підтриманні на певному рівні колообігу речовин та перетворень енергії в ланцюгах живлення. Окремі ланки цих ланцюгів можуть легко замінюватись іншими.

Важливою особливістю живих систем усіх рівнів організації є їхня здатність нормально функціонувати лише в стабільних умовах, тому на кожному рівні організації підтримується гомеостаз. Найнестабільніші умови довкілля і, відповідно, нестійкий гомеостаз притаманні надорганізованим живим системам.

Чому біогеоценоз є середовищем для еволюційних процесів? Сучасні еволюційні погляди ґрунтуються на ідеях В.І. Вернадського про взаємозв'язок усіх рівнів живого в єдиній біосфері.

У кожному біогеоценозі всі популяції взаємопов'язані трофічними, просторовими та іншими зв'язками і постійно впливають одна на одну. Тому будь-які еволюційні зміни в популяціях спричинюють фактори, які діють через біогеоценоз як цілісну систему. Отже, біогеоценоз – це середовище еволюційних процесів. Залежно від типу біогеоценозу еволюція популяцій, що входять до його складу, може відбуватись у різних напрямках.

Що таке спряжена еволюція? У стабільних біогеоценозах завдяки великій кількості популяцій різних видів, тобто різних екологічних ніш, та розгалуженим трофічним сіткам будь-які еволюційні зміни порушують гомеостаз системи, тому елімінація насамперед відбувається серед мутантних особин. Такі біогеоценози можуть поступово змінюватись як одне ціле завдяки **спряженій еволюції**. Її прикладом можуть слугувати пристосування квіткових рослин до запилення комахами, а комах – до живлення пилком і нектаром квіток.

Звичайно ці взаємозв'язки ще складніші. Наприклад, комахи-запилювачі слугують їжею для інших тварин; існують комплекси рослиноїдних видів, які живляться квітковими рослинами, не запилюючи їх, тощо. Такі стабільні біогеоценози є живими компонентами різних ландшафтно-кліматичних зон.

Які види називають ценофілами, а які – ценофобами? Види, із популяцій яких складаються стабільні біогеоценози, називають **ценофілами** (від грец. *койнос* – спільний та *філео* – люблю). Вони здебільше вузько пристосовані до певних умов того чи

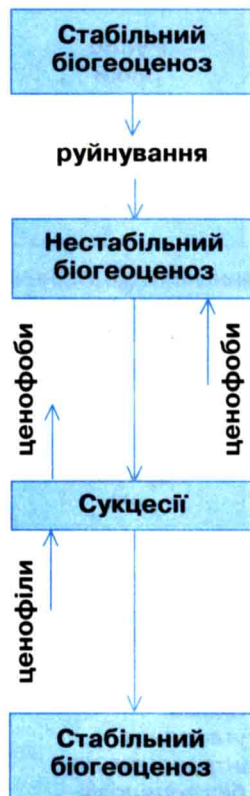


Схема відновлення біогеоценозу



Схема утворення інтразональних біогеоценозів річкової долини

іншого типу стабільних біогеоценозів, тобто екологічно та еволюційно непластичні.

Стабільний біогеоценоз у разі порушення відновлюється через послідовні зміни компонентів – сукцесії. Як вам відомо, перші етапи сукцесії збуднені видами. Їм властиві різкі коливання чисельності, жорстка конкуренція тощо. До наступних етапів сукцесії входить усе більше видів, поки відновиться колишнє видове різноманіття. Види, які беруть участь на ранніх етапах сукцесій, мають високу екологічну пластичність, мало спеціалізовані й не трапляються в зрілих біогеоценозах. Тому їх називають **ценофобами** (від грец. *φобος* – страх).

У яких екосистемах відбувається неспряжена еволюція? Звідки види-ценофоби потрапляють на ділянки зрушених біоценозів? Існують так звані **інтразональні** біогеоценози, умови довкілля в яких постійно змінюються, наприклад біогеоценози річкових долин. Річка, вимиваючи породу, постійно поглиблює своє русло: частина вимитих речовин відкладається на її берегах у вигляді піску та глини. У міру поглиблення русла ці наноси вкриваються рослинністю, утворюючи заплавні луки (тобто угруповання, що періодично затоплюються під час повені). Коли русло значно заглиблюється, частина лук уже не затоплюється, і заміщується сосновими лісами, які з часом витісняє листяний ліс. Зрозуміло, що в таких мінливих умовах біогеоценози перебувають у стані безперервної сукцесії і заселені переважно екологічно пластичними видами-ценофобами. У збуднених видах біогеоценозах зміни в кожній популяції мало залежать від змін у інших популяціях, тобто відбувається **неспряжена еволюція**.

На межах між стабільними біогеоценозами умови середовища різноманітніші, тому їхнє видове різноманіття багатше, ніж у кожному з сусідніх біогеоценозів. Тут, крім ценофілів з обох стабільних біогеоценозів, трапляються й ценофоби. Наприклад, біогеоценози лісостепу різноманітніші за угруповання степової та лісової зон, які вони розділяють.

Яку роль відіграють види у біосфері? Як ви помітили, видовий рівень організації живої матерії не вписується в систему «матрьошки», бо популяції одного і того самого виду входять до складу різних біогеоценозів. Міграції особин між різними популяціями одного виду, що трапляються в різних біогеоценозах, змінюють частоти зустрічальності алейних генів і їхніх поєднань й, відповідно, генофонди популяцій.

Це позначається на густоті популяцій і сприяє ввімкненню різних регуляторних механізмів для її збалансування, тобто спричиняє низку мікроеволюційних змін. Популяції одного виду наче «зшивають» окремі біогеоценози в єдину надсистему. Крім того, за рахунок міграцій відбувається горизонтальний потік біомаси між біогеоценозами.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Як змінюються ступінь інтеграції та ефективність підтримання гомеостазу від молекулярного до біогеоценотичного рівнів організації живої матерії? 2. Які види називають ценофобами, а які – ценофілами? 3. Яка роль видів у забезпеченні цілісності біосфери?

ПОМІРКУЙТЕ

Як у сукцесії потрапляють ценофобні та ценофільні види?

§51 СУЧАСНІ УЯВЛЕННЯ ПРО ФАКТОРИ ЕВОЛЮЦІЇ

ПРИГАДАЙТЕ

Які фактори еволюції вирізняли Ж.-Б. Ламарк і Ч. Дарвін?

Що таке фактори еволюції? Фактори еволюції – це впливи, що спричиняють адаптивні зміни організмів, популяцій і видів. Починаючи з Ж.-Б. Ламарка і Ч. Дарвіна, питання про фактори еволюції було і є предметом наукових дискусій. Найпоширеніші нині пояснення еволюції як результату впливу переважно внутрішніх факторів (наприклад, «внутрішнє прагнення організмів до прогресу», за Ж.-Б. Ламарком, чи ароморфози, за О.М. Северцовим). Багато вчених вважає еволюцію наслідком впливу умов довкілля. Наприклад, учення про рушійні сили еволюції надає природному добору роль скульптора, а організму – глини. Неважко помітити, що ці погляди не враховують багаторівневої організації живої матерії: те, що для клітини є зовнішнім чинником, для організму може бути внутрішнім (наприклад, обмін речовин клітини відбувається з внутрішнім середовищем організму).

Згідно із сучасними уявленнями, на кожному з рівнів організації живої матерії діють особливі фактори еволюції, а їхня спільна дія зумовлює адаптації організмів і популяцій до умов довкілля.

У чому полягає роль спадкової інформації як фактора еволюції? Спадкова інформація (генотип) найзахищеніша від зовнішніх впливів, бо зосереджена всередині клітини – в цитоплазмі (прокаріоти) чи додатково оточена особливою ядерною оболонкою (еукаріоти). Вона забезпечує сталість генофонду виду.



Спрямованість спадкових змін, які відбуваються на молекулярному та клітинному рівнях (*мутації та комбінативна мінливість*), не залежить від умов довкілля, хоча їхня частота зростає під впливом особливих факторів – мутагенів.

На клітинному рівні відбуваються всі основні функції живого, які проявляються внаслідок взаємодії генотипу клітини з її оточенням. Наприклад, у багатоклітинних організмах усі соматичні клітини мають однаковий генотип, але диференціюються, розвиваючись у різних напрямках, через вплив біологічно активних речовин тощо.

Чи має місце в живій природі боротьба за існування? Сам термін «боротьба за існування» не має біологічного сенсу. Його вживають для позначення всієї сукупності взаємозв'язків між організмами і довкіллям, тобто він охоплює цілий розділ екології – вчення про екологічні фактори. Ніяких особливих механізмів боротьби за існування не виявлено, хоча це поняття відіграло значну роль у побудові різних еволюційних гіпотез.

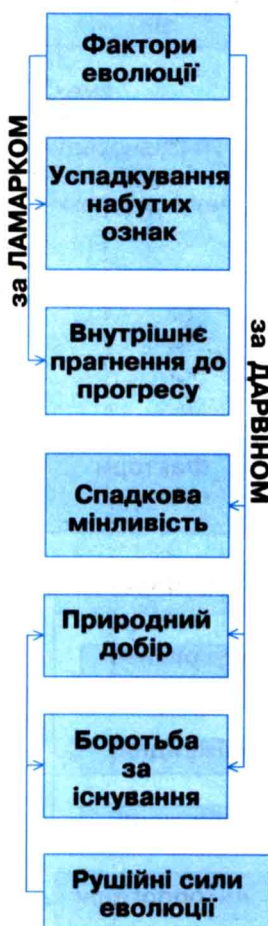
Усі екологічні фактори, якщо вони діють з відносно постійною інтенсивністю або остання періодично змінюється, є водночас і факторами еволюції. Внаслідок їхньої комплексної дії на популяції менш адаптовані особини гинуть, не залишаючи потомства.

Що таке елімінація? Елімінація (від лат. *eliminare* – виганяти) – загибель особини на будь-якому етапі індивідуального розвитку, коли вона не залишає нащадків. Елімінація змінює частоти зустрічальності організмів з певними генотипами. Її слід відрізняти від природної смерті як завершення процесу старіння після розмноження, що не впливає на генофонд популяції.

Важливим показником біологічного процвітання виду є оптимальна густина просторового розміщення особин кожної з його популяцій, яка зумовлена збалансованістю народжуваності та загальної смертності (сума елімінації та природної смертності).

Що таке внутрішньовидові фактори еволюції? Внутрішньовидові фактори еволюції – це взаємозв'язки між особинами всередині популяції: міграції, хвилі життя, статевий добір, ієрархічні та інші взаємовідношення в зграях, табунах, колоніях, родинах, розподіл гніздових чи мисливських територій між особинами чи їхніми групами тощо.

Сукупна дія цих факторів зумовлює саморегуляцію густоти популяцій. Така саморегуляція обмежена, ос-



кільки чисельність певної популяції насамперед залежить від стану популяцій інших видів даної екосистеми, пов'язаних ланцюгами живлення чи спільною територією.

Що таке міжвидові фактори еволюції? Міжвидові фактори еволюції – це різні форми симбіозу, конкуренція, виїдання та інші типи міжвидових зв'язків. У різних умовах кожен із них діє з певною інтенсивністю, яка прямо пропорційна густоті популяцій видів, які взаємодіють. Так, кількість хижаків і паразитів зростає, коли збільшується чисельність популяції здобичі або хазяїна.

Антропогенний фактор, крім відомих негативних впливів на довкілля, є ще чинником еволюції паразитів, кровосисних комах, шкідників культурних рослин та синантропних видів, що мешкають у житлах людини чи поблизу них. Кліматичні фактори значно впливають на формування адаптацій окремих популяцій і видів у цілому, а також на зміни, що відбуваються в біогеоценозах.



КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що таке елімінація і природна смертність? 2. Як можна охарактеризувати поняття «боротьба за існування» з точки зору сучасних еволюційних поглядів? 3. Які фактори еволюції діють на молекулярному і клітинному рівнях? 4. Які внутрішньовидові фактори еволюції ви знаєте? 5. У чому полягає значення антропогенного еволюційного фактора?

ПОМІРКУЙТЕ

Чому наслідком спільної дії еволюційних факторів є або елімінація, або виживання?

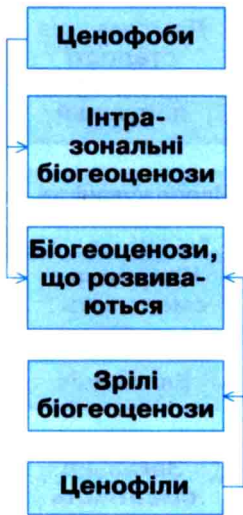
§52 ТЕМПИ ЕВОЛЮЦІЇ

ПРИГАДАЙТЕ

Хто автор гіпотези катастроф і в чому її сутність? Які види називають ценофілами і ценофобами?

Що таке темпи еволюції? Темпи еволюції – це проміжки часу, за який виникають певні систематичні групи (від видів до царств). Ч. Дарвін вважав еволюцію безперервним і поступовим процесом, який відбувається шляхом незначних змін. Ж.-Б. Ламарк висловлював подібні погляди, однак вказував, що внаслідок «внутрішнього прагнення організмів до прогресу» ускладнення організації (градації) відбувається за незначні проміжки часу, тобто стрибкоподібно.

Автори синтетичної гіпотези еволюції темпи еволюційних процесів пов'язували з частотою зміни по-



колінь: чим вищі темпи зміни поколінь, тим швидше корисні мутації поширюються в популяціях. Це спричиняє зміни фенотипів і врешті-решт утворення нових видів. Таким чином, частота зміни поколінь прямо пропорційна темпам еволюції.

Однак дані палеонтології суперечать цій гіпотезі. Наприклад, у балтійському бурштині віком близько 40 млн років знайдено понад 20 видів комах і кліщів, які майже не відрізняються від сучасних. Один із видів невеликих прісноводних ракоподібних – щитнів, широко розповсюджений у прісних водоймах, у викопному стані відомий, починаючи з початку тріасового періоду (майже 230 млн років тому). Всім цим організмам властива висока швидкість зміни поколінь (не менше одного покоління за рік). З іншого боку, ряд Хоботні ссавці, у яких покоління змінюються дуже повільно (20–30 років), з'явився приблизно 36 млн років тому, дав у минулому велику кількість різноманітних форм, а нині близький до вимирання.

Отже, темпи еволюції та історичний час існування певного виду чи надвидової систематичної групи не залежать від частоти зміни поколінь. Інші погляди на темпи еволюції висловили прихильники гіпотез неокатастрофізму та сальтаціонізму.

Що таке неокатастрофізм? Неокатастрофізм (від грец. *неос* – новий та *катастрофе*) – система поглядів, яка ґрунтується на факті етапності розвитку життя на Землі. У кожному геологічному періоді існували певні порівняно стабільні угруповання з притаманними їм видами. На межах цих періодів відносно швидко (за кілька сотень тисяч років) ці екосистеми руйнувались і замінювались іншими.

Об'єктивні підтвердження цього явища отримані внаслідок вивчення темпів вимирання одних та появи інших систематичних груп організмів різного рангу. Протягом досить тривалого часу (мільйони та десятки мільйонів років) незначне вимирання одних груп врівноважувалося появою інших, екологічно близьких до них. На межах періодів або окремих епох (геологічних підрозділів всередині періоду) відбувалися незбалансоване вимирання наприкінці попереднього та бурхливе утворення певних груп на початку наступного періоду (епохи) і заміна одних екосистем іншими.

Причини цього явища вчені вбачають у неперіодичній зміні інтенсивності дії екологічних факторів, яка перевищує межі стійкості біогеоценозів. Руйнування останніх, у свою чергу, спричинює масове вимирання

ня видів-ценофілів. Ценофоби як екологічно та еволюційно пластичніші види заповнюють простір зниклих біогеоценозів і з часом формують там нові стійкі угруповання, еволюціонуючи до нових ценофілів. Цим і пояснюють бурхливу адаптивну радіацію на початку періодів та епох.

Як проявляються біогеоценотичні та біосферні кризи? Біогеоценотична криза – необоротне одночасне руйнування біогеоценозів у певній частині біосфери. Ще на початку XIX століття геологи довели, що стан оболонки Землі різко змінювався за короткий час. Ці зміни зумовлені зсувом материкових платформ, горотворчими процесами, коливанням рівня Світового океану, активізацією вулканічної діяльності й відповідними викидами газів (вуглекислого, оксидів нітрогену, сульфору тощо) в атмосферу. Періоди різких змін оболонки Землі чергуються з тривалими періодами їхнього стабільного стану.

У житті біосфери геологічні катастрофи призводили до глобальних або місцевих (локальних) біогеоценотичних криз, однак причини цих криз можуть бути не лише геологічними, а й біогенними. Наприклад, біогеоценотичну кризу середини крейдяного періоду спричинила поява покритонасінних рослин, а сучасна екологічна криза – наслідок діяльності людини (антропогенний фактор).

Що таке сальтаціонізм? Сальтаціонізм (від лат. *сальто* – стрибак) – система поглядів на темпи еволюції як стрибкоподібні зміни, що відбуваються за незначний проміжок часу і сприяють виникненню нових видів, родів тощо. Ці погляди побудовані на уявленнях про те, що темпи еволюції визначає швидкість змін умов довкілля. Отже, кожен вид має бути адаптованим до умов середовища життя в будь-який момент свого існування. Якщо ж він не встигає пристосуватись до відповідних змін довкілля, то вмирає. Тому в стабільні періоди розвитку біосфери темпи еволюції незначні, або ж вона не відбувається зовсім. Під час біогеоценотичних або біосферних криз ці темпи різко зростають і видоутворення відбувається досить швидко, стрибкоподібно.



КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що таке темпи еволюції? 2. Чому темпи еволюції не залежать від частоти зміни поколінь та часу історичного існування будь-якої групи організмів? 3. Що таке біогеоценотичні кризи? 4. У чому полягає суть гіпотез неокатастрофізму та сальтаціонізму? 5. Що може спричинити глобальні та локальні біогеоценотичні кризи?

ПОМІРКУЙТЕ

1. Чому еволюція не відбувалася поступово і повільно протягом існування біосфери?

§53 БІОГЕОГРАФІЯ ТА ЕВОЛЮЦІЯ. СУЧАСНИЙ СИНТЕЗ ЕКОЛОГІЇ ТА ЕВОЛЮЦІЙНОГО ВЧЕННЯ

ПРИГАДАЙТЕ

Що таке ареал, географічна та екологічна ізоляція? Що таке підвиди? Чому біогеоценози є середовищем еволюції?



Мал. 181.
Півонія кримська –
ендемік Криму

Що таке біогеографічне районування біосфери? Вивчаючи ендемічні організми та основні типи біогеоценозів, учені виявили, що за цими ознаками різні частини біосфери відрізняються між собою. **Ендеміки** (від грец. *ендемос* – місцевий) – види та надвидові систематичні категорії (роди, родини та ін.), які мешкають лише в певній частині біосфери. Наприклад, бізон – ендемік Північної Америки, півонія кримська – Криму (мал. 181, 182, 184). Зоологічне і ботанічне районування не завжди збігаються. Це зумовлене здатністю тварин до активних міграцій, а в рослин – значним впливом особливостей ґрунту, клімату тощо.

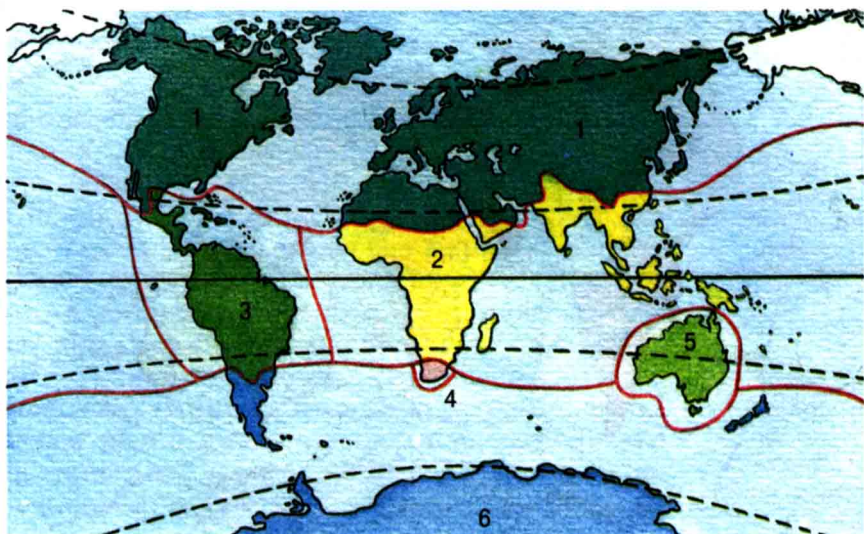
Розглянемо флористичне і фауністичне (зоогеографічне) районування суходолу (подібне районування створене і для Світового океану). На підставі виділення ендемічних комплексів ботаніки поділяють суходіл на 6 царств (мал. 183), у кожному з яких виділено декілька областей (усього 34), а в останніх – приблизно 150 провінцій. Україна розташована в Циркумбореальній області Голарктичного царства. Зоогеографи виділяють 7 фауністичних областей (мал. 185).

Яке значення біогеографії для розвитку еволюційних поглядів? Дані біогеографії використовують для обґрунтування положення про географічну ізоляцію як необхідну умову видоутворення. Однак нині, за результатами сучасних досліджень, ізоляція не завжди спричиняє дивергенцію та видоутворення. Наприклад, багато видів прісноводних і ґрунтових тварин поширено по всьому світі; одні й ті самі види ногохвісток (дрібних безкрилих членистоногих) мешкають на більшості континентів. Незважаючи на нездатність цих організмів до міграцій чи поширення іншими способами, їхні популяції не дивергують. Отже, екологічна ніша виду зберігає його цілісність у стабільних умовах існування незалежно від можливості обміну спадковою інформацією між популяціями, а також форм розмноження.

Дані біогеографії підтверджують єдність походження флори і фауни певних царств, областей, провінцій.



Мал. 182.
Саламандра
плямиста –
ендемік Карпат

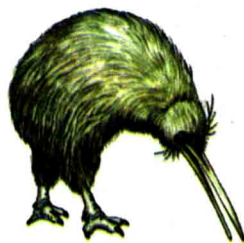


Мал. 183. Флористичні царства суходолу:
 1. Голарктичне; 2. Палеотропічне; 3. Неотропічне;
 4. Капське; 5. Австралійське; 6. Голантарктичне

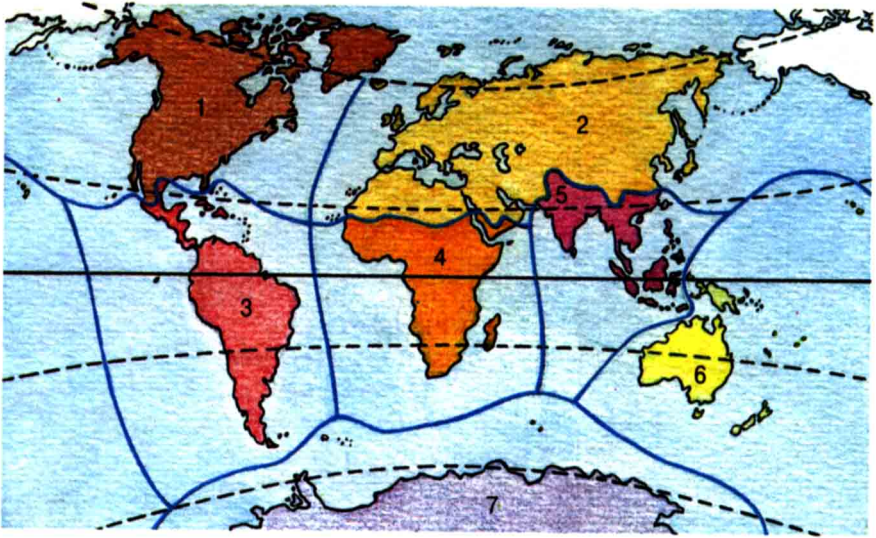
Наприклад, у різних областях Голарктичного царства існують подібні біогеоценози (від тундри до субтропіків), до складу яких входять близькі види (звичайний та американський клени, європейські та американські норка і бобер). Ці факти свідчать про існування в недавньому минулому суходольних зв'язків між Північною Америкою та Євразією.

Які причини вимирання видів? Синтез даних сучасної біогеографії, палеонтології та геології дав змогу зробити дуже цікаві висновки щодо причин вимирання певних груп організмів та бурхливої адаптивної радіації видів, які зайняли їхні місця.

Багато вчених вважає, що так звані примітивні групи витісняються високоорганізованішими – прогресивними. По суті, це – подальший розвиток учення Ж.-Б. Ламарка про градації. Утім, підвищення рівня організації, як засобу досягнення біологічного прогресу, спостерігають лише в деяких філогенетичних гілках (насінні рослини, молюски, членистоногі, хордові). При цьому всередині кожної з них процвітають різні за рівнем ускладнення групи (наприклад, усі класи хребетних, починаючи від «примітивних» хрящових риб і земноводних). Такі поширені типи тварин, як кишковопорожнинні, юруглі й кільчасті черви,



Мал. 184.
 Ківі – ендемік
 Нової Зеландії



Мал. 185. Фауністичні (зоогеографічні) області суходолу:
 1. Неарктична; 2. Палеарктична; 3. Неотропічна;
 4. Афротропічна; 5. Орієнтальна;
 6. Австралазійська; 7. Антарктична

відділи рослин – червоні та бурі водорості, мохоподібні та інші з часу своєї появи ніяк не ускладнились, а біологічний прогрес величезної кількості паразитичних видів досягнуто завдяки загальній дегенерації.



Мал. 186.
 Розселення сумчастих наприкінці крейдяного періоду (подано тогочасні обриси суходолу)

Наприклад, Ч. Дарвін вважав, що сумчасті ссавці були спочатку поширені по всьому суходолу, але з часом їх витіснили «прогресивніші» плацентарні ссавці. В Австралії сумчасті збереглися завдяки її тривалій ізоляції від інших материків. Але дослідження з палеонтології американського вченого Л. Маршалла (1980) повністю спростували це твердження. Сумчасті виникли в Америці близько 100 млн років тому. Пізніше Північна і Південна Америка втратили суходольний зв'язок між собою, тому еволюція сумчастих у цих двох частинах континенту відбувалася по-різному. На початку кайнозойської ери вони потрапили в Європу та бурхливо еволюціонували паралельно з плацентарними (мал. 186). Приблизно 12 млн років тому значне зледеніння в Південній півкулі призвело до майже повного зникнення австралійської флори і фауни. Але трохи раніше через суходольні містки, що існували між континентами, сумчасті мігрували до Австралії і внаслідок широкої адаптивної радіації заселили весь материк. Плацентарні ж ссавці не змогли заселити цю територію, бо всі суходольні екологічні ніші були вже зайняті сумчастими.

Отже, основною причиною вимирання певних груп організмів є руйнування біогеоценозів, до складу яких вони входять. Найсамперед вимирають спеціалізованіші види з низькою екологічною (еволюційною) пластичністю.

Під час заселення нових ділянок (наприклад, щойно виниклих островів) чи місць зруйнованих екосистем важливе значення має послідовність потрапляння до них певних груп організмів. Перші з них через відсутність конкуренції з екологічно близькими видами в процесі неспряженої еволюції повністю опановують певну адаптаційну зону, формуючи максимально можливу кількість екологічних ніш.

У чому полягає сучасний синтез екології та еволюційного вчення? Як вам відомо, біологічні системи всіх рівнів організації здатні функціонувати лише за сталого або періодично змінного середовища. Неперіодичні зміни інтенсивності зовнішніх впливів, які перевищують межі стійкості живих систем, призводять до руйнації останніх. Найвразливіші до таких впливів біогеоценози.

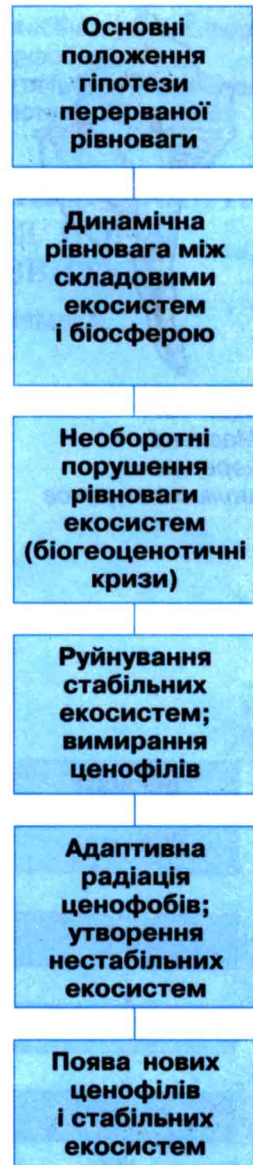
На цьому положенні ґрунтується **еволюційна гіпотеза перерваної рівноваги**, яку запропонували американські вчені Н. Елредж, С. Гоулд та С. Стенлі у 70–80-х роках ХХ століття. Цю гіпотезу значно доповнили дослідження російських учених С.М. Розумовського та В.А. Красилова. Її основні положення:

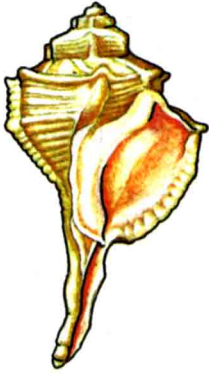
1. Кожен етап історичного розвитку біосфери має відносно стабільні кліматичні умови і характеризується певними біогеоценозами зі специфічними комплексами ценофілів. Тобто існує динамічна рівновага між біотичними та абіотичними складовими екосистем і біосфери в цілому.

2. За різких (катастрофічних) змін довкілля, спричинених абіотичними, біотичними чи антропогенними факторами, необоротно порушується рівновага в екосистемах: настають локальні чи біосферні екологічні (біогеоценотичні) кризи.

3. Під час біогеоценотичних криз унаслідок руйнування стабільних екосистем вимирають спеціалізовані види ценофілів. Вживають лише ті види (переважно ценофоби), які внаслідок притаманній їм екологічній пластичності встигають адаптуватись до швидких змін довкілля.

4. Під час стабілізації умов довкілля відновлюється і рівновага в біосфері внаслідок зміни самих екосистем та їхнього населення відповідно до нових умов. У цей час відбувається бурхлива адаптивна радіація





Мал. 187.
Масивна
черепашка
молюска мурекса

груп організмів, які пережили кризу, завдяки чому утворюються нові стабільні біогеоценози з новими це-нофільними видами.

5. Темпи еволюції нерівномірні: вони мають характер повільних незначних змін або зовсім непомітні у стабільних біогеоценозах та багаторазово прискорюються під час екологічних криз.

Російський палеонтолог і зоолог О.П. Расніцин наприкінці 80-х років ХХ століття звернув увагу на відоме явище відносності пристосованості організмів до середовища життя. Воно проявляється не лише за зміни умов довкілля, а й у разі елімінації частини особин популяції будь-якого виду незалежно від ступеня їхньої пристосованості. Це пояснюють тим, що вид у формі популяції одночасно пристосовується до дії кожного з чинників окремо та до їхнього комплексного впливу. Наприклад, гусінь метелика поліксени живиться лише пагонами отруйної рослини кірказону, уникаючи тим самим трофічної конкуренції з іншими рослиноїдними тваринами. Але існування її популяції повністю залежить від наявності кірказону, на відміну від видів, які живляться різноманітною їжею і можуть змінювати кормові об'єкти.

Зміцнення зовнішніх захисних утворів (черепашки молюсків, панцир черепах тощо) знижує рухливість особин (мал. 187). Збільшення розмірів і маси тіла тварин зменшує їхню відносну тепловіддачу, але зумовлює необхідність споживання великої кількості поживних речовин, тому такі види дуже вразливі щодо нестачі їжі.

Отже, вузька пристосованість до певних умов довкілля (*спеціалізація*) певних видів забезпечує максимальне використання ними ресурсів середовища життя. Але водночас це знижує їхню здатність адаптуватись до нових умов.

Пристосування виду до всього комплексу умов довкілля можливе лише внаслідок неповних адаптацій до дії окремих чинників, що дістало назву **гіпотези адаптивного компромісу**.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. На чому ґрунтується біогеографічне районування суходолу? 2. Що таке ендеміки? 3. Чи завжди географічна ізоляція спричиняє видоутворення? Відповідь обґрунтуйте. 4. Чому під час заселення нових територій відбувається бурхливе видоутворення у тих груп, які перші потрапили до них? 5. Яка основна причина вимирання чи, навпаки, швидкої адаптивної радіації різних систематичних груп? 6. Що стверджує гіпотеза перерваної рівноваги? 7. У чому суть гіпотези адаптивного компромісу?

ПОМІРКУЙТЕ

У яких видів і чому в періоди відносної стабільності біосфери темпи еволюції вищі – у ценофілів чи ценофобів?
Чому центри сучасного видового різноманіття та походження певних систематичних груп живих організмів часто не збігаються?

§54 СИСТЕМА ОРГАНІЧНОГО СВІТУ ЯК ВІДОБРАЖЕННЯ ЙОГО ІСТОРИЧНОГО РОЗВИТКУ

ПРИГАДАЙТЕ

Що таке штучна і природна системи організмів?

У складі сучасної біосфери налічують близько 3 млн видів живих істот, з них тварин – понад 2 млн, рослин – близько 600 тис., решта – це гриби, прокаріоти та віруси. Життя на Землі існує близько 3,8 млрд років. Учені підраховали, що у викопному стані збереглося не більш як 0,1–1% вимерлих видів, з яких нині відомо близько мільйона. Тому реальна кількість видів, які живуть тепер чи існували в минулому на нашій планеті, становить від 100 мільйонів до мільярда.

Які систематичні категорії встановили учені?

Ви вже знаєте, що вчені-систематики визначають приналежність організмів до того чи іншого виду. Різні види об'єднують у групи (таксони) вищих рангів (категорій). Основні систематичні категорії, кожна з яких має індивідуальну наукову (латинську) назву – це вид, рід, родина, ряд (у ботаніці – порядок), клас, тип (у ботаніці – відділ), царство. Кожен вид повинен обов'язково бути класифікований, тобто віднесений до кожної з вказаних категорій. Наприклад: собака домашній має таку систематичну приналежність:

Вид *Собака домашній* – *Canis familiaris*

Рід *Собака* – *Canis*

Родина *Собачі* – *Canidae*

Ряд *Хижі* – *Carnivora*

Клас *Ссавці* – *Mammalia*

Тип *Хордові* – *Chordata*

Царство *Тварини* – *Animalia*

Крім основних, у систематиці деяких груп застосовують і допоміжні (необов'язкові) категорії. Найуживаніші з них – підвид, підродина, надродина, підряд, надряд, підклас, надклас, підтип, надтип, підцарство. Наприклад, собака належить до підтипу Хребетні (*Vertebrata*) та підцарства Багатоклітинні (*Metazoa*).

Системи живих організмів бувають штучні та природні.

Що таке штучна система живих організмів? Основний критерій для створення *штучної* (*формаль-*





ної) системи – це ступінь подібності класифікованих об'єктів без будь-якого врахування їхнього історичного споріднення. Такі штучні системи створюють через брак даних про особливості будови та онтогенезу певних груп організмів, викопних форм та ін. Наприклад, тривалий час до штучного типу Черви відносили плоских, круглих і кільчастих червів та деяких інших червоподібних тварин, а до відділу Папоротеподібні – папороті, плауни і хвощі.

Які принципи побудови природних систем організмів? Під час побудови *природних (філогенетичних) систем* застосовують такі принципи: всі сучасні види є потомками викопних форм, чим забезпечується безперервність життя; унаслідок дивергенції кожна систематична група має спільного предка.

Отже, ступінь подібності видів є наслідком їхнього історичного походження і тим менший, чим більше розійшлись ознаки порівнюваних видів у процесі історичного розвитку.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Чим зумовлена висока видова різноманітність живих організмів?
2. Які основні та допоміжні категорії ви знаєте?
3. Що таке штучна система класифікації організмів?
4. Які принципи побудови природної системи класифікації організмів?

ПОМІРКУЙТЕ

Чи можливе існування окремо взятого виду поза біогеоценозом?

§55 ГІПОТЕЗИ ПОХОДЖЕННЯ ЖИТТЯ НА ЗЕМЛІ

ПРИГАДАЙТЕ

Які властивості та рівні організації живої матерії?

Проблема походження життя та пізнання його суті здавна хвилювала не лише вчених, а й широкі верстви населення. Однією з основних догм (догма – твердження, яке потребує віри без доказів) усіх релігій є створення життя божественною силою. Ці догми, наприклад, детально викладені в Біблії та Корані. Віра в Бога чи атеїзм є особистою справою кожної людини і має назву «свобода совісті».

Природничі науки – це спосіб пізнання людиною самої себе та довкілля за допомогою встановлення причинно-наслідкових зв'язків між незалежними від її свідомості, тобто об'єктивними, явищами і предметами матеріального світу. Багато видатних учених-біологів були глибоко віруючими людьми (К. Лінней, Ч. Дарвін, І.П. Павлов), а Г. Мендель – навіть настоятелем монастиря, інші (Ж.-Б. Ламарк, Е. Геккель,

М.І. Вавилов, І.І. Шмальгаузен) – атеїстами, що аж ніяк не позначилось на їхніх наукових досягненнях. Тому ми розглядатимемо лише наукові гіпотези походження життя. Їх поділяють на абіогенні (живі істоти виникли з неживої матерії) та біогенні (живі істоти походять лише від живих).

У чому суть абіогенних гіпотез походження життя? Ще вчені стародавньої Греції (Демокрит, Епікур, Платон, Арістотель та ін.) вважали, що живі істоти виникають з мулу, гною, води, ґрунту тощо. Протягом XVII–XVIII століть ці погляди було спростовано завдяки вивченню фізіології розмноження багатоклітинних організмів. Так, К. Лінней в основу створеної ним наукової систематики поклав принцип «будь-який організм походить від собі подібного». Остаточо вчені відмовилися від абіогенних поглядів у другій половині XIX століття після відкриття Р. Вірховим відомого положення клітинної теорії про те, що всяка клітина виникає тільки в результаті поділу материнської клітини. Водночас видатний французький біолог Л. Пастер у серії дуже цікавих дослідів довів неможливість самозародження мікроорганізмів (на прикладі дріжджів і бактерій).

З розвитком геологічних знань про історичний розвиток оболонок Землі та молекулярної біології гіпотези абіогенезу знову розвинулись у XX столітті. Їхня особливість полягає в тому, що, унеможливаючи самозародження життя в наш час, учені вважають можливим його виникнення з хімічних сполук у минулому. Вперше цю думку висловив Ж.-Б. Ламарк 1820 року; згодом її підтримали Е. Геккель та К.А. Тимірязев. Вони вважали, що в первісному океані внаслідок певних хімічних процесів виникли спочатку органічні речовини, а потім – доклітинні форми життя, які поступово перетворилися в клітинні організми.

Які основні положення гіпотези Опаріна-Холдейна? У 20-х роках XX століття російський учений О.І. Опарін та англійський – Д. Холдейн сформулювали **біохімічну гіпотезу походження життя**. Згідно з цією гіпотезою біологічній еволюції передувала хімічна, що тривала кілька сотень мільйонів років аж до появи життя. Первинна атмосфера Землі складалась із вуглекислого газу, метану, аміаку, оксидів сульфуру, сірководню та водяної пари. Озонового екрана не було і на поверхню Землі потрапляв потік космічного та ультрафіолетового сонячного випромінювань. Унаслідок підвищеної вулканічної активності у воді Світового океану й атмосферу з надр Землі



Арістотель
(384–322 до н.е.)



Карл Лінней
(1707–1778)



Луї Пастер
(1822–1895)

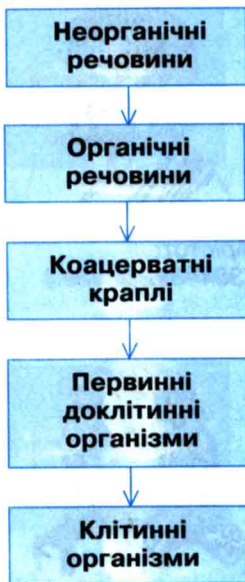


Схема
виникнення життя
за гіпотезою
Опаріна–Холдейна

надходили різноманітні хімічні сполуки. Такі умови вчені неодноразово відтворювали в лабораторіях. У водному розчині солей, близьких за складом до морської води, в умовах опромінення та пропускання через них електричних розрядів (аналогія блискавки), утворювались деякі органічні сполуки – нуклеотиди, амінокислоти, пептидні ланцюги, моносахариди тощо. Вони утворювали скупчення, відокремлені від води поверхнею розділу – **коацерватні краплі**, здатні існувати досить тривалий час. Нічого, що нагадувало б живих істот, за 70 років подібних експериментів одержати не вдалось.

Незважаючи на це, автори біохімічної гіпотези стверджують, що коацерватні краплі якимось чином перетворились на гіпотетичні «**доклітинні**» живі організми, від яких потім утворилися прокаріоти. Отже, абіогенні гіпотези походження життя досі довести не вдалось.

Що стверджує гіпотеза панспермії? Наука не підійшла до розуміння сутності життя, так само, як і до пояснення виникнення Всесвіту, матерії, енергії, простору і часу. Вчені лише відкрили основні закони перетворень матерії та енергії, які можуть бути перевірені експериментально. Ще Ч. Дарвін вказував на безглуздість спроб науково пояснити походження життя без розуміння виникнення Всесвіту.

Сучасні біогенні погляди мають назву «**гіпотези панспермії**» (від грец. *пан* – усе та *сперматос* – насіння). Вперше на початку ХХ століття її сформулював видатний шведський фізик С. Арреніус, а розвинув геніальний український учений В.І. Вернадський.

Відомо, що спори прокаріотів можуть без втрати здатності до життєдіяльності витримувати тривале перебування у вакуумі при температурах, близьких до абсолютного нуля (-273°C), а також радіаційне та ультрафіолетове опромінення, тобто умови космічного простору. Вони легко проникають у верхні шари атмосфери планет і завдяки мізерній власній масі можуть легко потрапляти у відкритий космос або, навпаки, в атмосферу з міжпланетного простору.

С. Арреніус підрахував, що тиск світла спричинює помітну механічну дію на частки діаметром близько 0,015 мм, переміщуючи їх. Саме такий діаметр мають спори більшості бактерій. Спора, розганяючись під дією тиску сонячних променів, за 20 діб може подолати відстань між орбітами Землі та Марса, а за 80 – досягти орбіти Юпітера. Спороподібні частки нещодавно знайдено в метеоритах. Отже, в космосі присутні

спори прокариотів, які безперервно потрапляють на планети. В сприятливих умовах з них виходять активні форми прокариотів різних видів, які утворюють **первинні прокариотні біогеоценози**. Подальша еволюція таких «видів-переселенців» відбувається в різних напрямках відповідно до змін умов навколишнього середовища на певних небесних тілах.

Наприклад, у сірководневій атмосфері фотосинтез можуть здійснювати зелені та пурпурні бактерії за рахунок фотолізу сірководню. Поклади сірки, датовані архейською ерою, підтверджують це припущення. Різні компоненти первинної атмосфери могли перетворювати хемосинтетики (аміак – нітрифікуючими, метан – метановими бактеріями тощо). З появою вільного кисню внаслідок фотолізу води ціанобактеріями інші види фотосинтезу та хемосинтезу у біосфері Землі відійшли на другий план.



Схема походження життя за гіпотезою панспермії

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що таке абіогенез та біогенез? 2. У чому суть гіпотези Опаріна–Холдейна? 3. Які основні положення гіпотези панспермії?

ПОМІРКУЙТЕ

Згідно з абіогенною гіпотезою першими живими істотами, які виникли з коацерватних крапель, були гетеротрофи. Вони жились, поглинаючи розчинені у воді органічні речовини, які утворилися внаслідок абіогенного синтезу. Чому, з погляду біоценології, таке явище неможливе?

§56 ПЕРВИННІ ПРОКАРІОТНІ ЕКОСИСТЕМИ ТА ОСОБЛИВОСТІ ЇХНЬОГО ФУНКЦІОНУВАННЯ

ПРИГАДАЙТЕ

Які особливості будови та життєдіяльності бактерій і ціанобактерій відрізняють їх від еукаріотів?

Як розвивалося життя в архейську еру? Перші рештки живих організмів знайдено у австралійських та південноафриканських осадових породах віком приблизно в 3,5 млрд років, які, на думку вчених, сформувались в **архейську еру** (почалась приблизно 4,5, а закінчилась – 2,5 млрд років тому). Це були прокариоти, представлені залишками карбонатних оболонок колоній ціанобактерій та клітинними стінками бактерій різної форми (кулясті, паличкоподібні та ниткоподібні) (мал. 188, 189). На відміну від еукаріотів, еволюція яких відбувалась у більш-менш стабільних геохімічних умовах, первинні бактеріальні екосистеми докорінно змінили ці умови протягом архейської ери та самі пристосувались до них, у свою чергу, змінившись.



Мал. 188.
Ціанобактерії

Перші осадові породи мають вік близько 3,8 млрд років; вони переважно є наслідком життєдіяльності залізобактерій (поклади залізної руди), зелених і пурпурних бактерій (поклади сірки), можливо, нафти та природного газу. У результаті фотосинтезуючої діяльності ціанобактерій в атмосфері поступово накопичилась значна кількість кисню та утворився озоновий шар. Це спричинило появу енергетично вигіднішого кисневого дихання і, відповідно, аеробних прокаріотів.

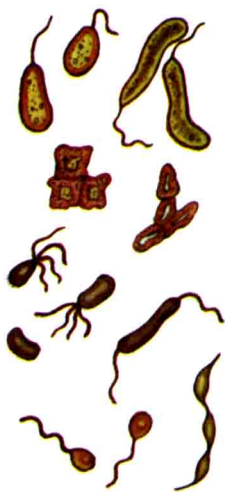
На кінець архейської ери бактерії в морях та океанах повністю здійснювали всі ті біогенні геохімічні процеси, що й нині – біогенну міграцію різних хімічних елементів та перетворення енергії в ланцюгах живлення.

Які особливості еволюції прокаріотів? Еволюційних змін у будові прокаріотів майже не відбувалось: усі їхні викопні форми не відрізняються від сучасних. Це пояснюють насамперед тим, що серед них немає багатоклітинних організмів, тобто прокаріоти нездатні до диференціації клітин та ускладнення організації. Внаслідок простої будови геному (єдина кільцева молекула ДНК) у них легко відбувається горизонтальний (між різними видами) транспорт спадкової інформації за допомогою переносу фрагментів ДНК вірусами-бактеріофагами з однієї бактеріальної клітини в іншу. Крім того, спадкові властивості бактеріальних клітин можуть значно змінюватися під впливом плазмід.

Плазмід, або позаклітинні фактори спадковості, – ланцюжки з кількох нуклеотидів. Вони часто перебувають поза організмами і за певних умов можуть потрапляти всередину прокаріотних клітин і вбудовуватися в їхні ДНК. Тому у прокаріотів відбувається здебільшого біохімічна, або функціональна, еволюція. Вони здатні опановувати різні адаптаційні зони, виробляючи нові ферменти для засвоєння тих чи інших живих речовин.

В еукаріотів подібні форми зміни спадковості через складність геному та взаємодію генів призводять до загибелі клітини і тому не можуть бути факторами еволюції.

У прокаріотних екосистемах відсутні ланцюги видання через нездатність бактерій до фагоцитозу. Тому ланцюги живлення прокаріотних біогеоценозів мало розгалужені, а їхня видова різноманітність незначна. Отже, прокаріотні екосистеми мають невисоку здатність до саморегуляції.



Мал. 189.
Бактерії

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Які залишки живих істот відомі з архейської ери? 2. У чому полягають особливості еволюції прокариотів? 3. Чому прокариотні екосистеми мають обмежену здатність до саморегуляції?

ПОМІРКУЙТЕ

Який тип ланцюгів живлення можливий у прокариотних екосистемах?

§57 ПОЯВА ЕУКАРІОТІВ І БАГАТОКЛІТИННИХ ОРГАНІЗМІВ

ПРИГАДАЙТЕ

Що таке колоніальні та багатоклітинні організми? Які основні етапи ембріогенезу багатоклітинних тварин?

Як розвивалось життя у протерозойську еру?

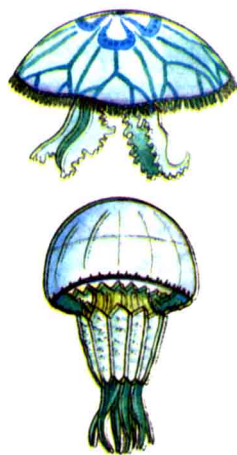
Протягом першої половини **протерозойської ери** (почалась 2,5 млрд, закінчилась – близько 0,6 млрд років тому) прокариотні екосистеми опанували весь Світовий океан. Близько 2 млрд років тому з'явилися первісні одноклітинні еукаріоти, які швидко дивергували на рослини (водорості), тварин (найпростіші) та гриби.

Як спосіб досягнення біологічного прогресу для еукаріотів характерне ускладнення організації в процесі історичного розвитку. Вже в одноклітинних організмів (водорості, інфузорії) клітини побудовані дуже складно. Поява багатоклітинних організмів – ще один прояв здатності еукаріотів до ускладнення будови. Більшість учених вважає, що багатоклітинні організми походять від колоніальних унаслідок диференціації клітин останніх.

У чому суть симбіотичної гіпотези походження еукаріотів? Є кілька гіпотез походження еукаріотів, з яких у наш час найпопулярніша симбіотична. Її послідовники вважають, що двомембранні органели, які мають свій геном і здатні до розмноження поділом (пластиди та мітохондрії) – нащадки симбіотичних прокариотів, котрі втратили здатність до існування поза клітиною хазяїна. Спільне існування кількох видів прокариотів привело врешті-решт до появи еукаріотичних клітин.

Як розвивалося життя у вендському періоді?

Вендський період – останній період протерозойської ери – тривав близько 80 млн років. У цей час на мілководдях морів сформувались біогеоценози, основними продуцентами в яких були ціанобактерії та перші зелені водорості. Найпоширенішими тваринами були різноманітні кишковопорожнинні: поліпи та медузи (мал. 190). Деякі з них досягали метра в діаметрі. Від



Мал. 190.
Медузи

таких форм з променевою симетрією в середині періоду утворилися повзаючі та плаваючі двобічносиметричні тварини. Серед них були несегментовані та сегментовані організми, у деяких з останніх на кожному сегменті тіла розташовувалась пара кінцівок. Наприкінці періоду внаслідок біосферної кризи, спричиненої зледенінням, вендські екосистеми зруйнувались і більшість їхніх видів вимерло.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Коли з'явилися і що становили собою перші еукаріотичні організми? 2. Що стверджує симбіотична гіпотеза походження еукаріотів? 3. Які екосистеми існували у вендський період?

ПОМІРКУЙТЕ

Які еволюційні переваги одержали еукаріоти внаслідок ускладнення організації?

§58 РОЗВИТОК ЖИТТЯ НА ПОЧАТКУ ПАЛЕОЗОЙСЬКОЇ ЕРИ

ПРИГАДАЙТЕ

Які розрізняють відділи водоростей та типи тварин?



Мал. 191.
Кембрійські губки

Палеозойська ера почалась близько 600 млн і закінчилась 240 млн років тому. Протягом цього часу життя опанувало суходіл і біосфера досягла сучасних меж.

Які еволюційні події відбулися в кембрійському періоді? Кембрійський період (600–500 млн років тому) відрізнявся загалом теплим кліматом. Життя сконцентрувалося переважно в мілководних морях з температурою води +20...25° С. У цей час у Південній півкулі існував материк Гондвана, до складу якого входили території сучасних Південної Америки, Африки, півострова Індостан, Австралії та Антарктиди. В Північній півкулі існувало кілька порівняно невеликих материків (Північна Америка, Східна Європа, Китай та ін.), розділених мілководними теплими морями.

З цього періоду відомі рештки зелених і червоних водоростей, а також найпростіших одноклітинних тварин – форамініфер. З'являються **губки** – особливий тип нерухомо прикріплених багатоклітинних тварин, які були побудовані із різних типів клітин, що не утворюють тканин, і живляться за допомогою фільтрації. Кембрійські губки мали масивний скелет з вуглекислого кальцію. Їхні колонії утворювали рифи (мал. 191). Вони належали до особливого класу, один із представників якого зберігся до наших часів. Кишковопорожнинні кембрійського періоду були менш різноманітними, ніж вендського.



Мал. 192. Трилобіти

З кембрійських відкладень відомі добре збережені відбитки морських багатоштиткових черв'яків, членистоногих – ракоподібні та особливі, нині вимерлі, форми – *трилобіти* (мал. 192). З'являються представники всіх відомих класів молюсків: двостулкові, червононогі, головоногі. Останні мали зовнішню черепашку.

У цьому періоді жили представники 8 класів типу голкошкірих (нині налічують 6 класів цих тварин). Це виключно морські тварини з променевою, рідше – двобічною симетрією (мал. 193). Вони мають скелет із вуглекислого кальцію, вторинну порожнину тіла і особливу водносудинну систему, що слугує для руху, захоплення їжі та дихання. Вважають, що голкошкірі походять від спільних предків з хордовими.

З'являються перші хордові, загалом подібні до сучасного ланцетника, а наприкінці періоду – представники хребетних (безщелепні).

Ордовицький період закінчився 440 млн років тому. У морях існували велетенські головоногі, вкриті конусоподібними черепашками до 9 м завдовжки. Відомо близько 20 класів голкошкірих, серед яких також були гігантські форми – *морські лілії* завдовжки до 20 м. З'являються різні коралові поліпи, які стали основними рифоутворювачами. Життя опанувало прісні водойми, де росли зелені водорості, мешкали різноманітні ракоподібні та найбільші за всю історію Землі членистоногі – *ракоскорпіони*. Ці хижаки досягали 2 м завдовжки.

У цей період відбувалась широка адаптивна радіація безщелепних хребетних – *щиткових* (мал. 194). Вони мали обтічну (рибоподібну) форму тіла, непарні, а іноді парні, плавці та хрящовий скелет. Більшість видів ззовні була вкрита захисними щитками з кісткової тканини, які часто зливались у суцільний панцир. Щиткові не мали зябрових дуг та щелеп, дихали за допомогою зябрових мішків подібно сучасним міногам. Довжина тіла цих тварин становила від кількох сантиметрів до метра. Живились щиткові переважно дрібним планктоном і рештками організмів.



Рис. 193.
Викопні
голкошкірі



Мал. 194.
Щиткові

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Які характерні риси біорізноманіття кембрійського періоду?
2. Що собою становлять щиткові? 3. Які членистоногі відомі з відкладень кембрійського та ордовицького періодів? 4. Які фототрофні організми існували на початку палеозойської ери?
5. Які характерні риси біорізноманіття ордовицького періоду?

ПОМІРКУЙТЕ

Як можна пояснити той факт, що перші, багаті на види еукаріотів, біогеоценози утворилися саме на мілководдях морів?

§59 ОПАНУВАННЯ ЖИВИМИ ОРГАНІЗМАМИ СУХОДОЛУ В СЕРЕДИНІ ПАЛЕОЗОЙСЬКОЇ ЕРИ

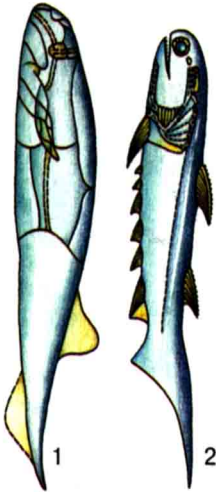
ПРИГАДАЙТЕ

Які розрізняють середовища існування організмів?

У середині палеозойської ери життя поступово опанувало добре зволожені частини суходолу.

Як розвивалося життя протягом силурійського періоду? Для **силурійського періоду** (440–400 млн років тому) характерна наявність мілких (до 10 м глибини) теплих морів зі зниженою солоністю. В них з'являються перші щелепні хребетні, представлені особливими викопними класами риб. Предки риб невідомі, бо у безщелепних немає зябрових дуг і вони є особливою еволюційною гілкою.

Силурійські риби мали хрящовий внутрішній скелет, у них не було зябрових кришок та плавального міхура. **Колючозубі** досягали не більше 30 см у довжину. Для них характерна велика кількість парних плавців (до 8 пар). Їхнє тіло було вкрите кістковою лускою. **Панцирні** риби мали кісткові пластинки, часто злиті в суцільний захисний панцир. Деякі з них досягали 6 м завдовжки. Серед силурійських риб траплялись придонні та плаваючі форми. Вважають, що всі вони були хижаками (мал. 195).



Мал. 195.
Викопні риби
силурійського
періоду:
1 – панцирні;
2 – колючозубі

У прибережних частинах континентальних водойм утворився шар мулу внаслідок мінливості рівня води. Він став основою первісних ґрунтів, на яких утворилися наземні біогеоценози. Їхню основу складали вищі спорові рослини з відділів Риніофіти та Плауноподібні (мал. 196). З тварин там мешкали ґрунтові види (малощетинкові черви та ін.) та рослиноїдні багатоніжки. Це особливий клас членистоногих, представники якого і нині широко розповсюджені на Землі. Їхнє тіло поділене на голову та багатосегментний тулуб, кожний сегмент якого несе 2 пари кінцівок. Відомі також перші наземні хижаки – скорпіони.

Як розвивалося життя у девонський період? Протягом **девонського періоду** (закінчився близько 350 млн років тому) процеси гороутворення чергувались із опусканнями суходолу, що спричинювало часті біоценотичні кризи. Тому темпи еволюції загалом були досить високими.

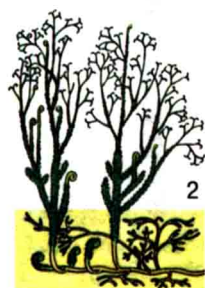
На початку періоду вимерли більшість трилобітів, а наприкінці – панцирні риби та щиткові. На понижених зволжених частинах суходолу утворилися ліси із

дерев'янистих вищих спорових – **плаунів, хвощів, папоротей**. З'являються перші голонасінні з класу насінних папоротей. Ці рослини зовні нагадували деревоподібні папороті, але розмножувались насінням. З безхребетних тварин суходіл опанували павуки та кліщі.

У морях з'являються хрящові риби (акули та деякі інші); в прісних водоймах – кісткові риби. Це переважно **кистепері** та **дводишні**, які досягли значного видового різноманіття, а також **променепері**. Вважають, що плавальний міхур кісткових риб слугував для додаткового дихання атмосферним повітрям, оскільки у воді прісних водойм, де перегнивали рештки деревних рослин, було замало розчиненого кисню.

Як з'явилися земноводні? М'язисті парні плавці кистеперих риб слугували їм, імовірно, для повзання по дну водойм, захаращених стовбурами впалих дерев. План будови цих плавців виявився вдалим для перетворення їх на кінцівки для пересування на суходолі. Нашадки деяких кистеперих пристосувались до життя на суходолі, де знайшли багату кормову базу у вигляді наземних безхребетних. Однак їхні розмноження та розвиток відбувались у воді. Так з'явилися перші земноводні. У зв'язку з диханням атмосферним киснем у них різко зросла кількість гемоглобіну в крові, тому основним органом кровотворення наземних хребетних стає червоний кістковий мозок (у риб – лише селезінка).

Девонські земноводні мали найрізноманітніші розміри (від кількох сантиметрів до 3–4 м завдовжки) та форму тіла (мал. 197).



Мал. 196.
Риніофіти (1) та
Плауноподібні (2)



Мал. 197.
Викопна земно-
водна тварина
девонського
періоду

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Які пристосування були у вищих рослин до наземного способу життя? 2. Як утворилися перші наземні біогеоценози? 3. Чому земноводні походять саме від кистеперих риб? 4. Які хребетні тварини першими опанували суходіл?

ПОМІРКУЙТЕ

Які риси наземних тварин, а які – водяних є у земноводних?

§60 СТАНОВЛЕННЯ СУЧАСНИХ МЕЖ БІОСФЕРИ

ПРИГАДАЙТЕ

Як і з чого утворилося кам'яне вугілля?

Наприкінці палеозойської ери життя опанувало всю поверхню суходолу і біосфера досягла сучасних меж.

Чим кам'яновугільний період знаменний в історії розвитку біосфери? Кам'яновугільний період закінчився 280 млн років тому. Він був одним із



Мал. 198.
Викопні вищі
рослини (1),
комахи (2)
та плазун (3)
кам'яновугільного
періоду

найтепліших в історії Землі. На суходолі було багато зволжених низовин, де буяли ліси з різноманітних вищих спорових та **голонасінних** (мал. 198). Потрапляючи в заболочений ґрунт, стовбури відмерлих дерев через відсутність кисню не перегнивали, а замулювались, вкривались шарами піску та глини і врешті-решт виявились на значних глибинах під землею, де в умовах високого тиску перетворились на кам'яне вугілля (звідси походить назва періоду). В цей час з'явилися **хвойні рослини**, розмноження яких не було пов'язане з водою. Вони утворили основу біогеоценозів середньозволжених та посушливих місцевостей, і на кінець періоду весь суходіл був опанований життям, тобто біосфера досягла сучасних меж. У цей час з'являються також **мохоподібні**.

Тварини швидко опановували суходіл слідом за рослинами. На початку періоду від якихось прісноводних ракоподібних утворилися спочатку безкрилі, а потім – крилаті комахи, яких на кінець періоду налічують вже 15 рядів. Деякі види кам'яновугільних бабок досягали 1 метра в розмаху крил. На суходолі з'явилися черевоногі молюски, що дихали легенями.

У середині періоду деякі земноводні пристосувались до розмноження на суходолі завдяки появі внутрішнього запліднення, багатих на запасні речовини яєць, вкритих товстими водонепроникними оболонками, та прямого розвитку. В одних із них зникли шкірні залози, а сама шкіра стала дуже товстою (пристосування до збереження води в тілі). Вони дали початок першим **плазунам** (мал. 198). В інших земноводних збереглися шкірні залози як пристосування до терморегуляції за рахунок випаровування води через шкіру. Вони стали предками послідовного ряду форм, аж до ссавців.

Як розвивалося життя у пермській період?

Пермський період (280–240 млн років тому) характеризувався пониженням рівня Світового океану. Протягом цього періоду відбулося кілька зледенінь значної частини суходолу і, відповідно, біосферних криз, а також пов'язані з ними вимирання одних та поява інших груп організмів.

Основу наземних біогеоценозів становили хвойні та деякі інші голонасінні, а деревоподібні вищі спорові майже повністю вимерли. Відбувалася подальша адаптивна радіація комах; на кінець періоду їх відомо вже 30 рядів, серед них – прямокрилі, жорсткокрилі, лускокрилі та перетинчастокрилі. Значно зросло різноманіття плазунів; з'явилися черепахи, ящірки та деякі інші форми.

Лінія розвитку наземних хребетних, яка зрештою привела до появи ссавців, у цей період була представлена **пеликозаврами** – хижаками завдовжки до 4 м з добре розвиненими іклами. Їх змінили **звірозубі**, серед яких були дрібні комахоїдні форми, та великі хижаки завдовжки до 6–7 м (мал. 199). Крім різців та іклів у них були розвинені також і кутні зуби – пристосування до жування їжі.



Мал. 199.
Череп звірозубого плазуна

На кінець періоду в морях повністю вимирають трилобіти, колючозубі риби та багато інших груп тварин, а в прісних водоймах – значна частина дводишних та кистеперих риб і первісних земноводних. Отже, в пермський період відбулися зміни, які підготували панування голонасінних і плазунів протягом наступної мезозойської ери.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Які особливості клімату кам'яновугільного періоду сприяли повному заселенню суходолу? 2. Які наземні хребетні характерні для пермського періоду? 3. Які зміни у наземній рослинності відбулися в пермському періоді і що їх спричинило? 4. Що вам відомо про комах палеозойської ери?

ПОМІРКУЙТЕ

Які риси організації властиві плазунам як наземним хребетним?

§61 ОСНОВНІ ЕВОЛЮЦІЙНІ ПОДІЇ МЕЗОЗОЙСЬКОЇ ЕРИ

ПРИГАДАЙТЕ

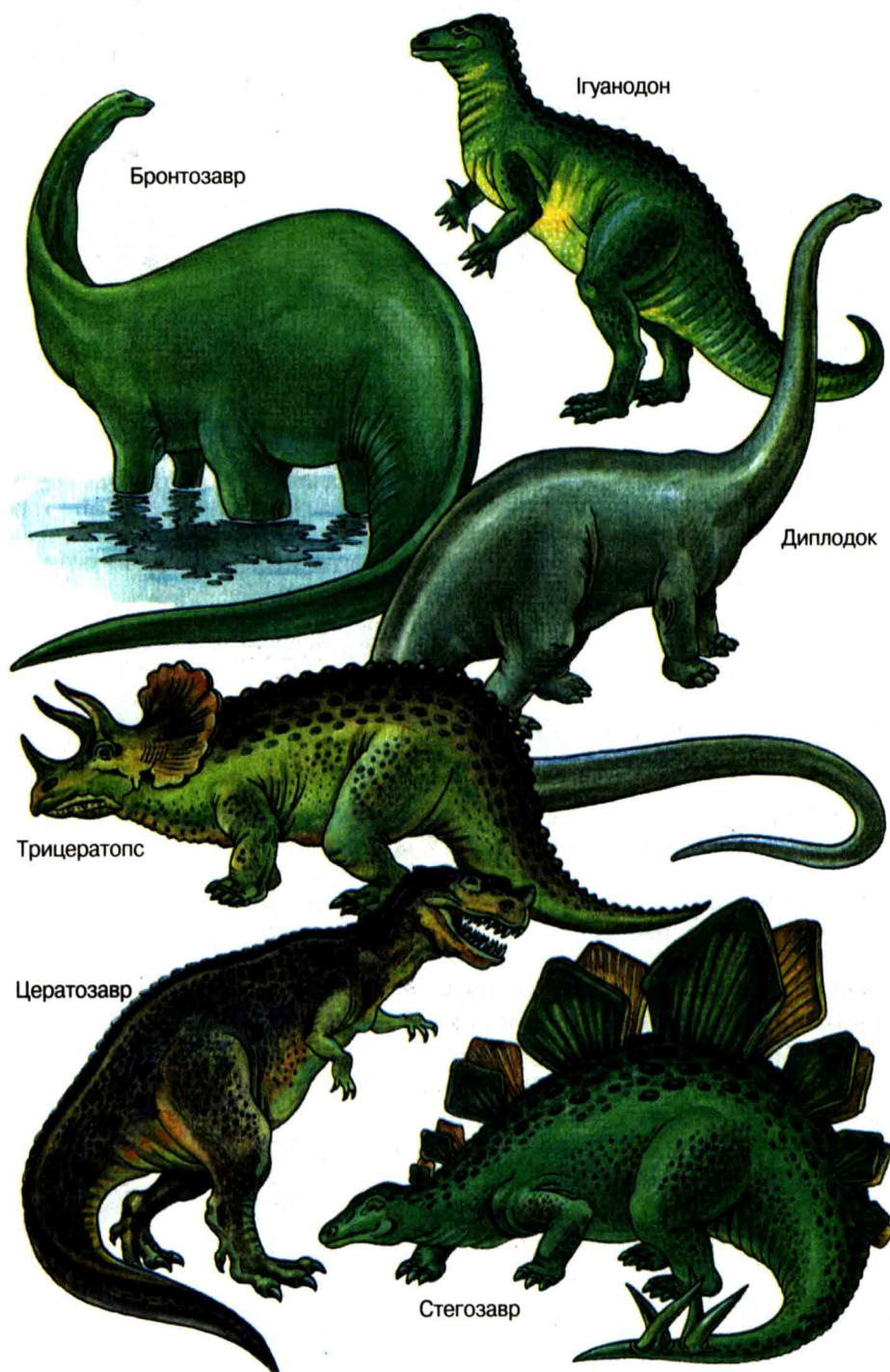
Які особливості будови і життєдіяльності мають покритонасінні рослини і теплокровні тварини (птахи і ссавці)?

Мезозойська ера розпочалася 240 і закінчилась 65 млн років тому. У ній виділяють тріасовий, юрський та крейдяний періоди.

Як розвивалося життя в тріасовому періоді?

Тріасовий період закінчився близько 185 млн років тому. Його кліматичні умови загалом нагадували пермський. У морях тривало зростання різноманітності хрящових і кісткових риб; останні поширились і в солоних водоймах. З цього періоду відомі представники всіх сучасних та деяких викопних рядів комах.

З'являються два ряди наземних плазунів, відомих під загальною назвою **динозаври** (мал. 200). Це були тварини середніх і великих (від одного до 30 м завдовжки) розмірів, що пересувались на чотирьох або на двох задніх кінцівках, які були спрямовані вниз, на відміну від сучасних плазунів. Існувало кілька груп морських плазунів. Від невеликих за розмірами комахоїдних звірозубих у другій половині періоду походять перші ссавці. Вони були невеликі (5–15 см



Бронтозавр

Игуанодон

Диплодок

Трицератопс

Цератозавр

Стегозавр

Мал. 200. Динозаври

завдовжки), вкриті шерстю, і зовні нагадували сучасних землерийок (мал. 201). Невідомо, чи вони народжували живих малят, чи були яйцекладними, як сучасні першозвірі.

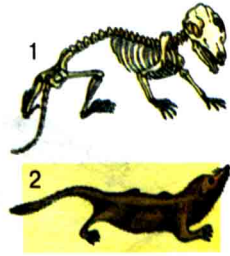
Із середини тріасового періоду відомі крокодили, які, на відміну від сучасних, були дуже рухливими наземними хижаками з видовженими, пристосованими до бігу, кінцівками (мал. 202).

Тріасовий період закінчився біосферною кризою, спричиненою підйомом рівня Світового океану та пов'язаним із цим загальним потеплінням клімату, що супроводжувалось вимиранням багатьох груп – первісних земноводних, звірозубих та інших тварин.

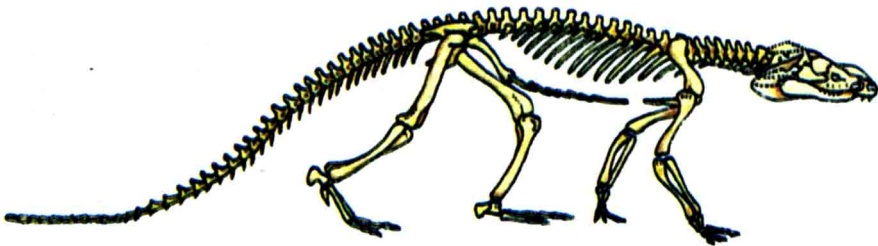
Що відбувалося в біосфері юрського періоду?

Юрський період (185–130 млн років тому) характеризувався переважно помірним кліматом; у цей час існувало багато мілководних морів. У них дуже поширились головоногі моллюски, що загалом нагадували кальмарів, однак мали зовнішню пряму черепашку – **белемніти** (мал. 204). Рештки цих черепашок, які часто знаходять у піщаних породах, відомі в народі під назвою «чортові пальці». У водоймах з'являються діатомові водорості.

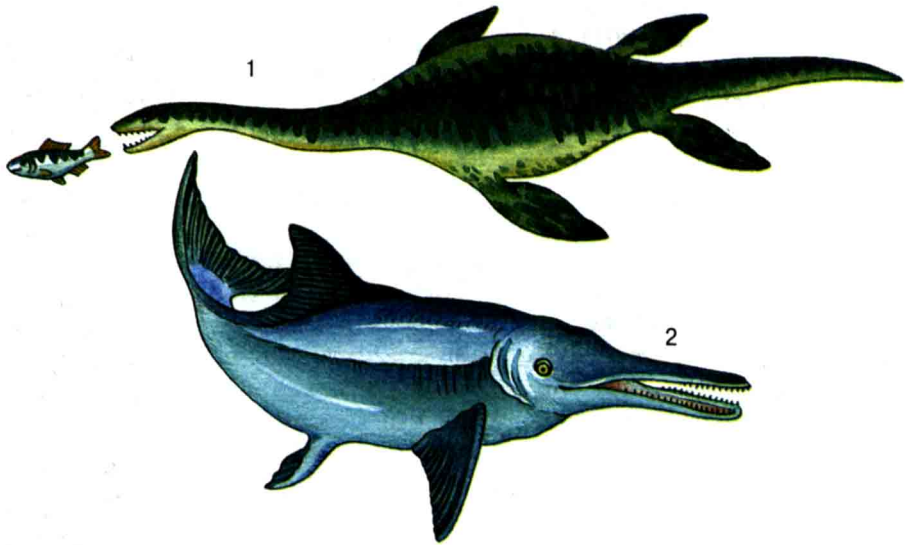
Крокодили стають водними тваринами; крім прісних водойм вони заселили солоні, причому деякі морські види досягали 15 м завдовжки. Поширились водяні хижі плазуни, плезіозаври та іхтіозаври (мал. 203). **Плезіозаври** мали від 2 до 20 м завдовжки. Голова розміщувалась на довгій гнучкій шії (кількість шийних хребців досягала 80); рот був озброєний гострими зубами. Тулуб був джжкоподібний, обидві пари кінцівок перетворилися на ласті. Ці тварини займали адаптивну зону сучасних ластоногих і розмножувались на суходолі.



Мал. 201.
Скелет (1)
і реконструкція (2)
одного із перших
ссавців



Мал. 202. Скелет наземного крокодила

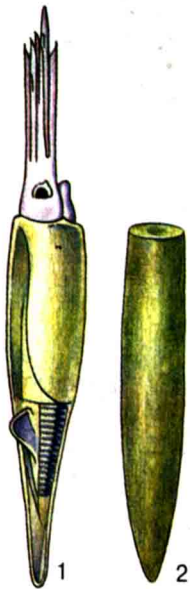


Мал. 203. Плезіозавр (1) та іхтіозавр (2)

Іхтіозаври (завдовжки від одного до 15 м) мали рибоподібну форму. У них була коротка шия, передні та задні кінцівки перетворились на ласти, а хвіст – на вертикальний хвостовий плавець. Подібно сучасним зубастим китам, вони ніколи не виходили на суходіл і були живородними (знайдено скелет самки із сформованим дитинчам усередині черевної порожнини).

Птерозаври, або **літаючі ящери**, з'явилися наприкінці тріасового періоду, однак найбільшого різноманіття досягли в юрський та крейдяний (мал. 206). Подібно сучасним птахам, вони мали порожнисті кістки, кіль грудини, полегшений череп з тонкими кістками; на щелепах були дрібні зуби або рогові чохли, що нагадували дзьоб. Як і у сучасних рукокрилих, крила птерозаврів становили шкірясту перетинку, що тяглася від передніх до задніх кінцівок. Вона прикріплювалась до дуже видовженого п'ятого пальця (мізинця) передніх кінцівок. У юрському періоді були поширені **рамфоринхи**, що мали довгий хвіст і розмах крил до метра. Це були комахоїдні та рибоїдні тварини.

Динозаври були дуже різноманітними. На чотирьох кінцівках пересувались переважно рослиноїдні види, з яких найвідоміший **диплодок** завдовжки 30 м і схожий на нього, але кремезніший, бронтозавр масою близько 80 т. Це були найбільші наземні тварини за всю історію Землі. На території сучасної Північної



Мал. 204.
Белемніт:
1 – загальний
вигляд;
2 – викопна
черепашка

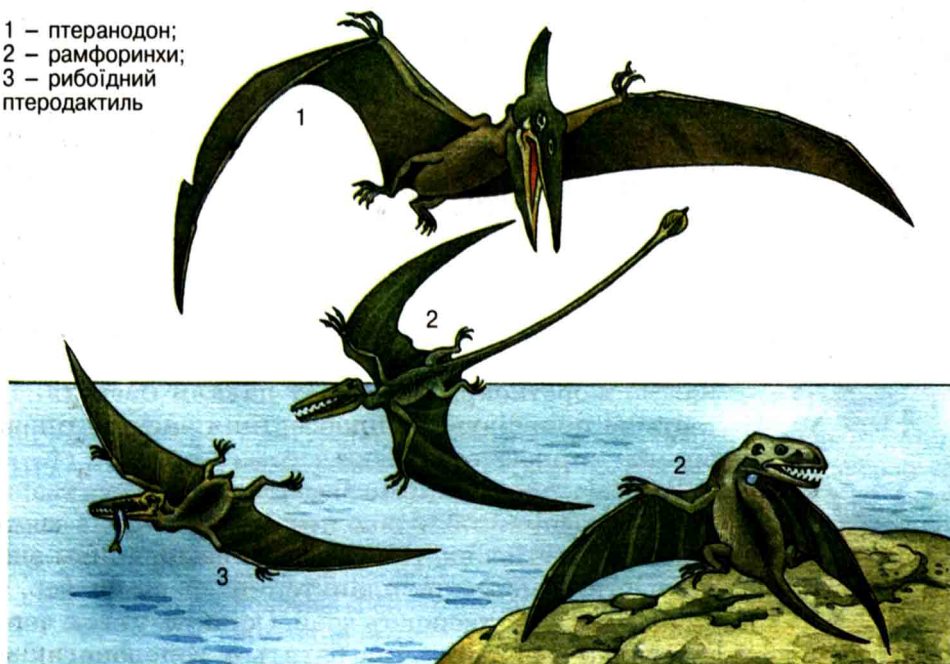
Америци мешкав **стегозавр** з двома паралельними рядами вертикальних кісткових пластин на спині. Вважають, що через них з організму розсіювався надлишок тепла (мал. 200).

Деякі динозаври юрського періоду пересувались на задніх кінцівках, а передні були вкорочені. Серед них були і дрібні тварини масою не більше 2,5 кг, і хижак до 6 м завдовжки. Багато таких динозаврів мешкало в помірних широтах і, ймовірно, були теплокровними, про що свідчить пір'яний покрив. В одного з них, наприклад **авіміма**, розміром з курку, передні кінцівки перетворились на короткі крила, а хвостовий відділ хребта – на куприк (мал. 205). Він бігав по рівнинах, а крила, як у сучасних страусів, слугували для гальмування чи зміни напрямку руху. В лісах мешкав **археоптерикс**, крилоподібні передні кінцівки якого мали пальці для лазання по деревах (мал. 207). Він був здатний ширяти з дерева на дерево. Вважають, що від подібних динозаврів походять птахи. Тривала еволюція ссавців, яких відомо чотири ряди. Всі вони були дрібними тваринами. У другій половині періоду різко підвищився рівень Світового океану, що спричинило потепління клімату і чергову біосферну кризу, внас-

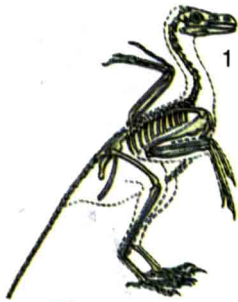


Мал. 205.
Авімім

- 1 – птеранодон;
- 2 – рамфоринхи;
- 3 – рибоподібний птеродактиль



Мал. 206. Птерозаври



Мал. 207.
Археоптерикс:
1 – скелет;
2 – загальний вигляд



Мал. 208.
Комахи-
запилувачі

лідок якої сформувались біогеоценози початку наступного, крейдяного періоду.

Яку роль у розвитку біосфери зіграв крейдяний період? Крейдяний період (130–65 млн років тому) названо так тому, що в морях, крім бентосних, розповсюдились і досягли великої чисельності планктонні форамініфери. Залишки їхніх черепашок утворили поклади крейди та вапняку.

Екосистеми першої половини періоду істотно не відрізнялись від юрських. У цей час досягли найбільшої видової різноманітності безхвості літаючі ящери. Їхні розміри варіювали від 10 см до 13 м (птеранодон) у розмаху крил. Цікаво, що багато з них були вкриті шерстю і, можливо, теплокровними. Решток птахів цього часу не знайдено, а ссавці представлені тими ж рядами, що і в юрський період.

У середині періоду відбулась біосферна криза, зумовлена не змінами клімату, а біотичним фактором – появою покритонасінних квіткових рослин. Вважають, що вони походять від якихось голонасінних, залишки яких не збереглись. Завдяки подвійному заплідненню та запиленню комахами, вони зруйнували екосистеми, основою яких були голонасінні, й утворили нові біогеоценози. Подвійне запліднення привело до появи триплоїдного ендосперму (у голонасінних він гаплоїдний), що значно прискорює дозрівання насіння. Спрямоване запилення комахами дає змогу поодиноким рослинам дати насіння на відміну від голонасінних, яким для успішного неспрямованого запилення вітром потрібно зростати великими групами.

Протягом геологічної історії Землі окремі біогеоценози завжди гинули від випадкових причин (наприклад, пожежа від удару блискавки). Вони відновлювались завдяки сукцесіям. Насіння квіткових, потрапивши в такі зруйновані екосистеми, швидко проростало, ці рослини запилювалися комахами (тоді це були переважно жорсткокрилі) і знову давали насіння. Так квіткові пригнічували проростання насіння голонасінних, змінюючи хід сукцесій.

Разом із голонасінними вимерло багато груп тварин. Зокрема, зникло близько двох третин видів комах, 5 родин динозаврів. Це збіглося з вимиранням значної частини морських планктонних форамініфер, що значно змінило твердість води. Останнє, у свою чергу, призвело до вимирання багатьох головоногих моллюсків із зовнішньою черепашкою, іхтіозаврів та інших тварин.

У другій половині періоду сформувалися нові біогеоценози, основу яких становили комахозапильні дводольні та однодольні покритонасінні рослини, а також частина хвойних (переважно соснові). Відбувається бурхлива спряжена еволюція квіткових рослин та комах-запилювачів: відомі бджоли, денні метелики, сучасні групи мух (мал. 208). У цей час з'являються сумчасті та плацентарні ссавці. Останні були представлені комахоїдними, рукокрилими, приматами (напівмаври) та кількома нині вимерлими рядами. Ссавці того часу досягли значного видового різноманіття, мали розміри від 5–10 см до 5–6 м завдовжки; серед них були рослиноїдні, трупіодні, комахоїдні та хижі форми.



Мал. 209.
Зубастий птах –
іхтіорніс

З середини періоду відомі птахи, які співіснували з іншими літаючими хребетними – птерозаврами та рукокрилими. Представники вимерлого підкласу зубастих птахів відрізнялись від сучасних лише наявністю дрібних зубів на щелепах (мал. 209). Поряд з ними жили птахи з роговим дзьобом – предки сучасних буревісників, куликів і мартинів.

Частина динозаврів пристосувалась до нових умов і досягла значної різноманітності (відомо близько 120 видів). Одні з них пересувались на чотирьох кінцівках, наприклад, рослиноїдні *трицератопси*, які досягали 10 м довжини, інші – на двох (рослиноїдні ігуанодони, найбільший наземний хижак – тиранозавр завдовжки 6–7 м).

Наприкінці крейдяного періоду відбулася ще одна біосферна криза, спричинена подальшим опусканням материків. Клімат став дуже вологим, що призвело до зникнення біогеоценозів посушливих та помірно зволжених ландшафтів та до вимирання багатьох груп комах, зубастих птахів, динозаврів, літаючих ящерів, кількох рядів ссавців. У морях зникли плезіозаври. Ці зміни підготували умови для утворення кайнозойських екосистем.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Які систематичні групи рослин і тварин з'явились протягом мезозойської ери? 2. У чому полягає причина біосферної кризи всередині крейдяного періоду і які її наслідки? 3. Які групи живих істот переважали в другій половині крейдяного періоду? 4. Що вам відомо про динозаврів, літаючих та морських плазунів мезозойської ери? 5. Які птахи і ссавці жили у другій половині крейдяного періоду? 6. Що собою становили авімім і археоптерикс?

ПОМІРКУЙТЕ

Чи справедливе твердження, що птахи витіснили птерозаврів, а ссавці – динозаврів?

§62 РОЗВИТОК ЖИТТЯ В КАЙНОЗОЙСЬКУ ЕРУ. ЛЮДИНА ТА ЇЇ ДІЯЛЬНІСТЬ ЯК ЕВОЛЮЦІЙНИЙ ФАКТОР

ПРИГАДАЙТЕ

Які основні етапи антропогенезу?

Кайнозойська ера розпочалась близько 65 млн років тому і триває досі. У ній виділяють палеогеновий, неогеновий та антропогеновий періоди.

Що характерне для біосфери палеогенового періоду? Палеогеновий період закінчився 25 млн років тому. Клімат загалом був теплий, хоча на рубежах епох відбувалися значні похолодання, навіть часткові зледеніння материків. За цей час з'явилися бурі водорості, майже всі сучасні порядки покритонасінних, ряди птахів і ссавців. Палеогеновий період поділяють на кілька послідовних епох, кожна з яких досить різко відрізняється від інших: палеоценову (65–55 млн років), еоценову (55–38 млн років) та олігоцену (38–25 млн років тому).

Палеоценова епоха була найтеплішою та найвологішою. На суходолі переважали біоценози, основою яких були дерев'яністі покритонасінні (буки, дуби), голонасінні (кипарисові, соснові, гінкгові та ін.), скам'яніла смола яких відома під назвою «бурштин», та папороті. Їхні рештки, потрапляючи на дно водойм, перетворились на буре вугілля.

На початку епохи вимерло багато груп давніх ссавців, що з'явилися у тріасовий і юрський періоди мезозойської ери. З'являються представники сучасних рядів хижих, гризунів і зайцеподібних, а також кілька нині вимерлих рядів. У морях досягають розквіту радіолярії та велетенські бентосні форамініфери з діаметром черепашки до 5 см (мал. 210). З'являються та широко розповсюджуються бурі водорості. У кінці епохи остаточно вимирають белемніти та багато видів хрящових риб. Із кісткових риб бурхлива адаптація відбувається серед **променеперих**. Вони стають домінуючою групою прісних і солоних водойм.

Еоценова епоха мала сухий клімат. У цей час утворилися степові простори. З'явилися хоботні, а також предки сучасних носорогів і коней. Парнокопитні в цю епоху досягали значної різноманітності форм і розмірів (від 50 см до 3–4 м завдовжки). Серед них були предки сучасних жуйних, свиней і бегемотів. У Північній Америці з'явилися предки сучасних верблюдів та лам.



Мал. 210.
Форамініфери
палеоценової
епохи

У цей час існував нині вимерлий особливий ряд хижих копитних. Деякі з них перейшли до життя у морях та дали початок зубастим китам, серед яких були види, що досягали 25 м завдовжки. Водночас частина зубастих китів почала житися планктоном – це були предки вусатих китів. Відомо багато представників ряду Хижи, деякі з них досягали значних розмірів.

З цієї епохи відомо понад 80 родин птахів із 12 сучасних рядів. У степах були поширені велетенські хижи безкілеві птахи діатрими, які належали до особливого викопного ряду та досягали 2 м заввишки.

Олігоценова епоха характеризується суворішим кліматом унаслідок зниження рівня Світового океану; встановлюється природна зональність, що загалом нагадує сучасну. З цієї епохи відомо більшість сучасних рядів птахів, серед яких були велетенські нелітаючі форми – мешканці степових просторів, наприклад, південноамериканський хижий журавель **фороракос** (мал. 211), що досягав триметрової висоти. Тривала адаптивна радіація копитних та хоботних, хижих та інших рядів. У багатьох з видів котячих ікла верхніх щелеп були настільки великими, що виступали назовні. Їх об'єднують під назвою «шаблезубі кішки», а великих за розмірами представників – «шаблезубі тигри» (мал. 212). Частина хижих опанувала водойми і дала початок ластоногим. З півночі Африки відомі представники вузьконосих, а з Південної Америки – широконосих мавп.



Мал. 211.
Фороракос



Мал. 212. Шаблезубий тигр

Наприкінці палеогенового періоду відбувається підняття суходолу. Утворилися Альпи, Піринеї, гори Греції, Криму, Кавказу, Гімалаї, Кордильєри, Анди тощо. Це спричинило біосферну кризу, під час якої вимерло багато груп рослин і тварин, характерних для палеогенового періоду, й сформувались біогеоценози наступного неогенового періоду.

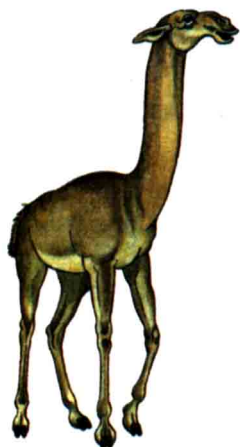
Як розвивалось життя в неогеновий період?

Неогеновий період загалом характеризується низьким рівнем Світового океану, завершенням утворення сучасних гірських масивів, досить суворим кліматом з чіткою природною зональністю та кількома зледеніннями в Північній та Південній півкулях. Наприклад, близько 12 млн років тому під кригою перебувала частина Південної Америки (Патагонія), Антарктида (до сьогодення), Нова Зеландія та майже вся Австралія. Все це спричинювало часті як місцеві, так і глобальні біогеоценотичні кризи, що супроводжувались масовим вимиранням одних та появою інших груп організмів.

Наприкінці періоду фауна і флора загалом нагадували сучасні, відрізняючись переважно на видовому та частково родовому рівнях. З'явилась більшість сучасних родин покритонасінних, комах, молюсків, птахів і ссавців. Існування сухопутного перешийка між Північною Америкою та Європою забезпечило взаємообмін компонентами фаун і флор: зокрема в Північній Америці з'являються хоботні, в Європі та Азії – особливий рід трипалих конячих – гіпаріон. Його представники були дуже поширені в Євразії, у тому числі на території сучасної України. Вони дали назву специфічному комплексу степових тварин того часу – **гіпаріонова фауна**. Деяких незвичних ссавців неогенового періоду зображено на малюнку 213.

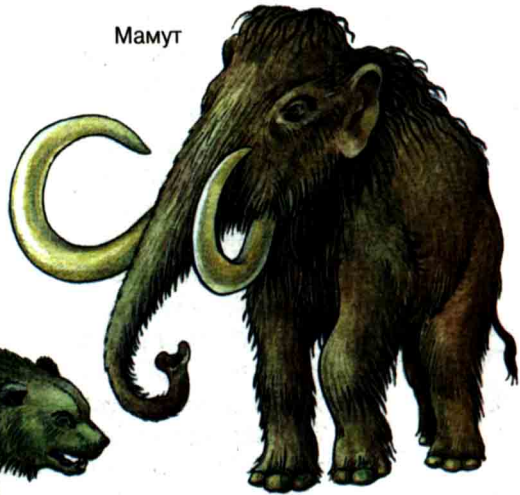
У східноафриканських відкладах знайдено рештки перших людиноподібних мавп, які внаслідок адаптивної радіації утворили значну кількість форм та розповсюдились в Європу і Азію. Високні рештки деяких близьких видів примітивних істот із родини Людей (гомінід) віком 4–5 млн років знайдено в Східній Африці. Їх назвали **австралопітеки**. Наприкінці неогенового періоду підвищилась горотворча активність, відбулося часткове зледеніння Північної півкулі, внаслідок чого змінився клімат і виникла чергова біосферна криза. Так, повністю зникла гіпаріонова фауна; значно зменшилось видове різноманіття хоботних тощо.

Що таке антропогенний період? **Антропогенний період** складається з двох епох – плейстоцено-



Мал. 213.
Деякі ссавці неогенового періоду

Мамут



Печерний ведмідь



Шерстистий носоріг



Великорогий олень



Мал. 214. Тундрова фауна антропогенного періоду



Мал. 215.
Деякі представники
роду Людина:
1 – пітекантроп;
2 – неандерталець;
3 – кроманьйонець

вої (закінчилась 100 тис. років тому) та сучасної, або голоценової. **Плейстоценова епоха** – час формування флор і фаун, близьких до сучасних. На Австралійському континенті з'явилися першозвірі. Наприкінці епохи внаслідок значного зледеніння Північної півкулі під кригою опинилась майже вся Північна Америка, значна частина Європи та Азії. У Північній Америці через це повністю вимерли копитні та багато інших груп тварин. Предки сучасних коней, ослів та зебр незадовго до цього мігрували з Північної Америки до Азії через перешийок на місці нинішньої Берінгової протоки, а згодом розселились в Європу та Африку.

Великі простори Північної півкулі були зайняті тундрою із специфічними біогеоценозами, основу яких складали трав'янисті покритонасінні, мохи та лишайники. Із ссавців для тундри характерні лемінги (особливий вид гризунів), північний олень та вівцебик (дожили до наших днів), а також нині вимерлі вкритий шерстю слон – мамут, шерстистий носоріг, великорогий олень, печерний ведмідь (мал. 214).

Близько 1,7 млн років тому вимерли австралопітеки. Приблизно в цей час у Східній Африці від невідомих предків з'явилась Людина прямоходяча, яка вже застосовувала деякі знаряддя праці й уміла користуватись вогнем. Згодом цей вид розселився до Азії. Різні його географічні популяції дістали назви **пітекантропів**, **синантропів** та ін. Всі вони вимерли не пізніше ніж 300 тис. років тому. Саме в цей час з'являється вид Людина розумна. Він мав два підвиди: **неандертальці** та **кроманьйонці**, які займали спільний ареал – Європу, Кавказ та Передню Азію, але чітко відрізнялись між собою особливостями будови (мал. 215).

Голоценова епоха – час розселення кроманьйонців по всьому світові та формування людських рас (географічних популяцій). У цей час розпочинається активна господарська діяльність людини: полювання, рільництво, скотарство неандертальців (зникли приблизно 30 тис. років тому) та кроманьйонців. Приблизно 5–6 тис. років тому утворюються перші держави і міста, а в XIX столітті формуються промислові комплекси.

Чому діяльність людини є фактором еволюції? Господарська діяльність людини у наш час є **провідним фактором еволюції**. Вона проявляється у знищенні біогеоценозів унаслідок вирубування лісів, розорювання степів, створення водосховищ, поселень, промислових центрів, агроценозів; змінах газового складу повітря, води та ґрунтів через їхнє забруднення промисловими відходами.

Замість стабільних екосистем з високою видовою різноманітністю людина створює нездатні до саморегулювання лісові насадження та агроценози з незначною кількістю видів. Це призводить до неспряженої еволюції екологічно пластичних видів тварин – фітофагів, які стають шкідниками культурних рослин, а також всіляких бур'янів. Зростання чисельності популяцій свійських тварин і самої людини стимулює еволюцію пов'язаних з ними паразитичних, кровосисних та синантропних видів. Така діяльність призводить до дестабілізації біосфери та її кризи з непередбаченими наслідками, безумовно катастрофічними для природи всієї планети, включаючи й антропогенізовані промислові та сільськогосподарські ландшафти.

Тому лише негайний перехід до гармонійного ведення господарської діяльності людини може відвернути загрозу екологічної катастрофи. Окремі природоохоронні заходи без докорінної зміни світогляду людини та принципів ведення її господарства можуть лише трохи відстрочити цю загрозу.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Як можна охарактеризувати основні риси фауни і флори Землі кайнозойської ери? 2. Які основні еволюційні події відбулися в палеогеновий період? 3. Які основні еволюційні події відбулися в неогеновий період? 4. Які основні еволюційні події відбулися в антропогеновий період?

ПОМІРКУЙТЕ

Під впливом яких чинників виникають усе нові збудники захворювань людини?

ПРО ЩО МИ ДІЗНАЛИСЯ З ЦЬОГО РОЗДІЛУ

Еволюція – процес необоротних змін у будові та функціях живих істот, що відбуваються при змінах поколінь протягом їхнього історичного існування. В основу першої еволюційної гіпотези Ж.-Б. Ламарка покладено уявлення про те, що всі організми під впливом умов середовища набувають корисних ознак, змінюючи свою будову, функції, індивідуальний розвиток і «прагнуть» до ускладнення організації.

Еволюція, за Ч. Дарвіном, – це безперервний пристосувальний процес змін видів у процесі їхнього історичного розвитку. Всі сучасні види є нащадками вимерлих предкових форм. Основними факторами еволюції є спадкова мінливість, боротьба за існування, природний добір.

На початку ХХ століття сформувалась система поглядів – «класичний дарвінізм»; у 20–50 рр. було створено синтетичну гіпотезу еволюції.

Еволюційний процес відбувається у формах мікро-еволюції, видоутворення та макроеволюції. Природний добір, залежно від характеру пов'язаних з ним адаптаційних змін, буває стабілізуючим, руйнівним та розриваючим. З розвитком синтетичної гіпотези еволюції було розроблено й біологічну концепцію виду, згідно з якою вид – це сукупність популяцій, що складаються з особин, подібних між собою за будовою і життєвими функціями, здатних схрещуватись і давати плодюче потомство. Популяції одного виду мають унікальну екологічну нішу і займають певний аріал. Основні критерії виду – морфологічний, фізіологічний, біохімічний, географічний та екологічний. Видоутворення – необоротний еволюційний процес утворення нових видів.

Біологічні види, як і інші систематичні групи, можуть перебувати у стані процвітання (біологічний прогрес) чи вимирання (біологічний регрес). Біологічний прогрес може бути досягнений шляхом ароморфозів, ідіоадаптацій або загальної дегенерації.

Згідно із сучасними еволюційними поглядами, біогеоценоз – це середовище, в якому відбуваються еволюційні процеси. У стабільних біогеоценозах темпи історичних змін незначні, на відміну від тих, у яких умови життя організмів постійно змінюються. Міграції особин між популяціями одного виду змінюють їхній генофонд, зв'язуючи різні біогеоценози в єдину цілісну систему. Фактори еволюції – це чинники, що викликають адаптивні зміни організмів, популяцій і видів.

Темпи еволюції – це час, за який утворюються певні систематичні групи організмів. Дані біогеографії, геології та палеонтології дають змогу встановити закономірності історичних змін біогеоценозів, причини вимирання або швидкої адаптивної радіації певних систематичних груп організмів, місця їхньої появи. Дані екологічних досліджень і еволюційного вчення знайшли своє відображення в гіпотезах перерваної рівноваги та адаптивного компромісу.

Видове різноманіття організмів зумовлене існуванням різних рівнів організації живої матерії та пристосуваннями організмів до різних умов.

Однією з центральних проблем біології є походження життя на Землі. Існують дві основні групи гіпотез, що пояснюють походження життя – абіогенні та біогенні.

Прокаріотні екосистеми утворилися в архейську еру на морських мілководдях близько 3,8 млрд років тому, а біо-

геоценози, основу яких склали ціанобактерії, – близько 3,5 млрд років тому. У них були мало розгалужені ланцюги живлення та незначне видове різноманіття.

У першу половину протерозойської ери з'явилися перші одноклітинні джугікові еукаріоти, які дали початок рослинам (водоростям), тваринам (найпростішим) та грибам. Наприкінці ери (вендський період) з'являються і багатоклітинні організми.

У кембрійський і силурійський періоди палеозойської ери з'являється більшість типів тварин, для багатьох з яких характерна наявність зовнішнього (членистоногі, голкошкірі) чи внутрішнього (хордові) скелета. Життя опанувало поряд із солоними, ще й прісні водойми. В середині палеозойської ери у зволжених місцях утворюються наземні біогеоценози, основу яких склали вищі спорові рослини. Суходіл освоїли різні безхребетні, з'явилися перші наземні хребетні – земноводні, в морях – хрящові, а в прісних водоймах – кісткові риби. Наприкінці палеозойської ери життя опанувало весь суходіл і біосфера досягла сучасних меж: з'явилися голонасінні рослини та плазуни; вимерли деякі вищі спорові рослини і земноводні, повністю – давні класи риб, трилобіти і багато інших видів.

Упродовж мезозойської ери на суходолі панували голонасінні, плазуни та комахи, а в морях – хрящові й кісткові риби, головоногі молюски. У цей час з'являються покритонасінні, ссавці та птахи.

Під час кайнозойської ери суходіл поступово набув сучасних обрисів, встановилися кліматичні зони. Ця ера характеризується бурхливою адаптивною радіацією квіткових рослин, комах, птахів і ссавців. Приблизно 2 млн років тому з'являється сучасна людина. Її господарська діяльність у наш час – провідний фактор еволюції сучасних організмів.

ПІДСУМКОВІ ЗАВДАННЯ

Завдання 1 Охарактеризувати основні положення еволюційної гіпотези Ч. Дарвіна, заповнивши таблицю:

Фактор еволюції	Визначення	Роль у еволюційному процесі
Спадкова мінливість Боротьба за існування Природний добір		

Завдання 2 Охарактеризувати основні сучасні гіпотези та порівняти їх із еволюційною гіпотезою Ч. Дарвіна, заповнивши таблицю:

Гіпотеза	Основні положення	Положення, спільні з гіпотезою Ч. Дарвіна	Положення, відмінні від гіпотези Ч. Дарвіна
Перерваної рівноваги Неокатастрофізму Адаптивного компромісу			

Завдання 3 Охарактеризувати основні події архейської ери, заповнивши таблицю:

Розпочалась	Завершилась	Основні еволюційні події

Завдання 4 Охарактеризувати основні події протерозойської ери, заповнивши таблицю:

Розпочалась	Завершилась	Основні еволюційні події

Завдання 5 Охарактеризувати основні події палеозойської ери, заповнивши таблицю:

Період	Розпочався	Завершився	Основні еволюційні події
Кембрійський Ордовицький Силурійський Девонський Кам'яновугільний Пермський			

Завдання 6 Охарактеризувати основні події мезозойської ери, заповнивши таблицю:

Період	Розпочався	Завершився	Основні еволюційні події
Тріасовий Юрський Крейдяний			

Завдання 7 Охарактеризувати основні події кайнозойської ери, заповнивши таблицю:

Період	Розпочався	Завершився	Основні еволюційні події
Палеогеновий Неогеновий Антропогеновий			

ТЕМАТИЧНА ПЕРЕВІРКА ЗНАТЬ

I рівень

(вибрати із запропонованих відповідей правильну)

- Система поглядів про незмінність живої природи з часів її виникнення має назву: а) еволюційне вчення; б) гіпотеза панспермії; в) креаціонізм; г) гіпотеза адаптивного компромісу; г') гіпотеза перерваної рівноваги.
- Еволюційне перетворення, пов'язане з підвищенням рівня організації, – це: а) ароморфоз; б) ідіоадаптація; в) загальна дегенерація; г) дрейф генів.
- Елементарною одиницею еволюції є: а) порода тварин; б) сорт рослин; в) популяція; г) вид; г') рід.
- У разі роз'єднання популяцій певними просторовими перешкодами спостерігають форму ізоляції: а) екологічну; б) географічну; в) сезонну; г) етологічну; г') генетичну.
- Здатність до наслідування ознак добре захищених організмів погано захищеними називають: а) дивергенцією; б) конвергенцією; в) дрейфом генів; г) атавізмом; г') мімікрією.
- Відповідність загального плану будови органів різних видів, зумовлена їхнім спільним походженням, – це: а) аналогії; б) гомології; в) рудименти; г) атавізми.
- Гіпотези походження життя, які ґрунтуються на тому, що жива матерія виникла з неживої, називають: а) біогенезом; б) абіогенезом; в) панспермією; г) креаціонізмом.
- Еукаріоти з'явилися в еру: а) архейську; б) протерозойську; в) палеозойську.

9. Предками багатоклітинних тварин вважають: а) ціанобактерій; б) сапротрофних бактерій; в) інфузорій; г) колоніальних джгутикових.

10. Перші наземні біогеоценози сформувалися в періоді: а) вендському; б) кембрійському; в) ордовицькому; г) силурійському; ґ) девонському.

11. Перші ссавці з'явилися в періоді: а) кам'яновугільному; б) пермському; в) триасовому; г) юрському; ґ) крейдяному.

12. Людина розумна з'явилася в період: а) юрський; б) крейдяний; в) палеогеновий; г) неогеновий; ґ) антропогеновий.

II і III рівні

(вибрати із запропонованих відповідей одну чи кілька правильних)

1. Ж.-Б. Ламарк факторами еволюції вважав: а) природний добір; б) боротьбу за існування; в) мінливість організмів під впливом факторів довкілля; г) внутрішнє прагнення організмів до прогресу.

2. Ч. Дарвін факторами еволюції вважав: а) ізоляцію; б) спадкову мінливість; в) популяційні хвилі; г) дрейф генів; ґ) боротьбу за існування; д) природний добір.

3. Прикладами ідіоадаптацій є: а) поява квітки; б) утворення ластів у ластоногих; в) перетворення листків у кактусів на колючки; г) зникнення кишечника у стьожкових черв'як; ґ) поява щелеп у хребетних тварин.

4. Зміни генофонду популяцій можливі внаслідок: а) дрейфу генів; б) популяційних хвиль; в) ізоляції; г) боротьби за існування; ґ) конвергенції.

5. Екологічна ізоляція буває: а) сезонною; б) генетичною; в) географічною; г) етологічною; ґ) трофічною.

6. Прикладами гомологічних органів є: а) передні кінцівки кажана та кита; б) колючки глоду та кактусів; в) вуса суніць і вусики гороху; г) листки вишні та колючки барбарису; ґ) коренеплід моркви та коренеплід жоржин.

7. Прикладами аналогічних органів є: а) зябра рака та коропа; б) крила кажана та голуба; в) крила кажана та хруща; г) бульби картоплі та коренеплід редису; ґ) передні кінцівки крота та вовчка.

8. Прикладами атавізмів є: а) наявність хвоста у людини; б) залишки тазового поясу у кита; в) смугасте забарвлення поросят свині свійської; г) апендикс у людини.

9. Основні події кам'яновугільного періоду: а) поява кистеперих риб; б) формування перших наземних біогеоценозів; в) поява хвойних рослин; г) поява комах; ґ) поява плазунів; д) поява ссавців.

10. Основні події крейдяного періоду: а) розквіт голонасінних; б) поява покритонасінних; в) розквіт форамініфер; г) розквіт птерозаврів; ґ) поява плацентарних ссавців.

11. Протягом юрського періоду з'явилися: а) діатомові водорості; б) червоні водорості; в) іхтіозаври; г) кистепері риби; ґ) безхвості земноводні.

12. Протягом девонського періоду з'явилися: а) папоротеподібні; б) комахи; в) хрящові риби; г) земноводні; ґ) плазуни.

IV рівень

1. Що спільного і відмінного в еволюційних поглядах Ж.-Б. Ламарка та Ч. Дарвіна?
2. У яких умовах діють ті чи інші форми природного добору? Які наслідки їхньої дії?
3. Чим сучасні еволюційні погляди (гіпотези перерваної рівноваги та адаптивного компромісу) відрізняються від основних положень синтетичної гіпотези еволюції?
4. Чому пристосованість організмів до середовища існування має відносний характер?
5. Які з критеріїв виду відіграють провідну роль при встановленні видової приналежності? Чому?
6. У чому полягає відносність кожного з основних критеріїв виду (морфологічного, фізіологічного, біохімічного, екологічного, географічного)? Відповідь обґрунтуйте.
7. Що спільного і відмінного в географічному та екологічному способах видоутворення?
8. Чому ароморфози або загальна дегенерація в процесі історичного розвитку певної систематичної групи трапляються значно рідше, ніж ідіоадаптації?
9. Які умови сприяли виходу організмів на суходіл?
10. У які періоди історичного розвитку біосфери з'явилися риніофіти, трилобіти, щиткові, ракоскорпіони, динозаври?
11. Чим, з точки зору сучасних еволюційних поглядів, можна пояснити вимирання видів у процесі еволюції до появи на Землі людини?

КОРОТКИЙ СЛОВНИК ТЕРМІНІВ

Абіогенеза гіпотези – гіпотези, за якими живі організми походять з неживої матерії.

Адаптивна радіація – процес виникнення від загального предка кількох нових систематичних груп організмів, пов'язаний з пристосуванням до різних умов середовища існування.

Аналогія – зовнішня подібність у будові органів різних видів організмів, що мають різне походження, але виконують однакові функції.

Ароморфоз – один із шляхів досягнення біологічного прогресу, що супроводжується значним ускладненням організації організмів.

Атавізми – прояв у окремих особин певного виду ознак предків.

Біогенеза гіпотези – гіпотези, за якими все живе бере початок лише від живого.

Біологічний прогрес – шлях історичного розвитку певної систематичної групи,

що супроводжується збільшенням чисельності, розширенням ареалу і процесами видоутворення.

Біологічний регрес – шлях історичного розвитку певної систематичної групи, що супроводжується зменшенням чисельності, звуженням ареалу й вимиранням деяких підгруп.

Боротьба за існування – один із факторів еволюції за Ч. Дарвіном; уся сукупність взаємозв'язків між особинами і різними факторами середовища життя.

Видоутворення – процес утворення нових видів.

Гомологія – відповідність загального плану будови органів видів, зумовлена їхнім загальним походженням.

Дивергенція – розходження ознак у нащадків спільного предка як результат пристосування до умов довкілля.

Еволюція – процес необоротних змін у будові та життєвих функціях організмів під час їхнього історичного розвитку.

Елімінація – загибель особин на певному етапі онтогенезу до моменту настання здатності до розмноження.

Ендеміки – систематичні групи, що мешкають лише в певних ділянках біосфери.

Загальна дегенерація – один із шляхів досягнення біологічного прогресу, що супроводжується спрощенням будови організмів у процесі пристосування до простішого середовища життя (перехід до паразитизму, малорухомого способу життя тощо).

Ідіоадаптація – один із шляхів досягнення біологічного прогресу, що супроводжується певними змінами в будові організмів, не порушуючи загального рівня їхньої організації; є пристосуванням до конкретних умов існування.

Ізоляція – один із еволюційних факторів, який унеможливорює схрещування між особинами одного виду.

Креаціонізм – система поглядів, яка визнає незмінність живої природи, а різноманіття видів розглядає як результат творення вищої нематеріальної сили.

Макроеволюція – сукупність еволюційних процесів, які приводять до утворення надвидових систематичних категорій.

Мікроеволюція – сукупність еволюційних процесів, що відбуваються в популяціях одного виду.

Мімікрія – здатність організмів одного виду наслідувати будові, забарвленню чи поведінці організмів іншого.

Монофілія – походження кількох систематичних груп від загального предка.

Поліморфізм – явище існування в межах певного виду різних фенотипних груп особин.

Природний добір – наслідок боротьби за існування; виявляється в переважному виживанні та розмноженні особин, найпристосованіших до умов довкілля.

Рудименти – органи, що втратили в процесі історичного розвитку свої функції й знаходяться в недорозвиненому чи спрощеному стані порівняно з відповідними органами предків.

Темпи еволюції – час, протягом якого утворилися певні систематичні групи (від видів до царств).

Філогенез – історичний розвиток окремих систематичних груп або всієї сукупності живих організмів нашої планети.

Ценофіли – види, популяції яких входять до складу стабільних біогеоценозів.

Ценофоби – види, що беруть участь на ранніх етапах сукцесії, мають високу екологічну пластичність і не входять до складу зрілих біогеоценозів.

УЗАГАЛЬНЕННЯ

Протягом двох років ви знайомилися з будовою, рівнями організації, особливостями функціонування й основними етапами історичного розвитку живої матерії нашої планети. А тепер підведемо деякі підсумки.

Питання «що таке життя?» і «як воно виникло?» здавна хвилювали вчених-біологів, філософів та широкі верстви населення. Незважаючи на бурхливий розвиток біологічних наук, генної і клітинної інженерії, електронної мікроскопії та складної електронно-обчислювальної техніки, сутність життя все ще залишається для людства загадкою. Сучасна наука нездатна штучно створити найпростіший живий організм, невідомі точні причини старіння і смерті, походження життя тощо. Тому визначення життя досі має описовий характер і включає в себе перелік його основних форм і властивостей. Основні з них – такі.

1. **Живі організми складаються з тих самих хімічних елементів, що й неживі тіла.** На відміну від неживої природи, відсоткове співвідношення хімічних елементів в усіх живих істотах майже однакове. Чотири **органогенні елементи** (Карбон, Оксиген, Гідроген і Нітроген) становлять до 98% їхньої біомаси; приблизно 1,9% припадає на вісім інших **макроелементів** (Фосфор, Сульфур, Хлор, Калій, Натрій, Кальцій, Магній, Ферум) і лише 0,1% – на частку хімічних елементів, які називають **мікроелементами** (Алюміній, Купрум, Цинк, Молібден, Кобальт, Нікель, Стронцій, Йод тощо).

2. **Живі істоти складаються переважно з високомолекулярних органічних сполук,** основні серед них – білки, нуклеїнові кислоти, вуглеводи і ліпіди, та **неорганічних речовин,** виняткове значення серед яких має вода (вміст її може становити 60–90% їхньої біомаси).

3. **Необхідною умовою існування біологічних систем є обмін речовинами та енергією з навколишнім середовищем.** Два його боки – асиміляція і дисиміляція, взаємно врівноважуючись, забезпечують сталість складу і властивостей живих систем (**гомеостаз**). Це є основою їхньої здатності до **саморегуляції**.

4. **Жива матерія характеризується різними взаємопов'язаними рівнями організації:** молекулярним, клітинним, організмовим, популяційно-видовим, біогеоценотичним і біосферним. Інтеграція

взаємодій окремих складових кожного рівня зменшується від нижчого до вищого.

5. **Живій матерії притаманна дискретність.** Це означає, що на будь-якому рівні її організації існують структурні одиниці – молекули, клітини, організми, популяції, види, біогеоценози.

6. **Живі організми здатні до розмноження, росту та індивідуального розвитку.** Неперервність життя забезпечують **життєві цикли**. Всі нові клітини та організми утворюються, незважаючи на різноманітність способів розмноження, лише з материнських клітин.

7. **Спадкова інформація організмів (генотип) закодована у вигляді певної послідовності нуклеотидів молекул нуклеїнових кислот (ДНК чи вірусної РНК).** Під час поділу в одних випадках вона повністю передається від материнської клітини дочірнім (мітотичний поділ), в інших – лише частково (мейотичний поділ).

8. **Генотип реалізується у фенотипі під час матричного синтезу білків і може змінюватись унаслідок мутацій і рекомбінацій.** Фенотип формується унаслідок взаємодії генотипу з факторами довкілля.

9. **Процеси життєдіяльності клітин відбуваються в органелах, а у багатоклітинних організмів – ще в тканинах та органах.** Усім живим істотам притаманна **підразливість**; функції більшості багатоклітинних тварин регулюють нервова (в основі її діяльності – рефлекси), ендокринна (здійснює гуморальну регуляцію за допомогою біологічно активних речовин) та імунна системи. Вони підтримують їхній гомеостаз.

10. **Еволюція – процес виникнення адаптацій організмів до зміни довкілля в послідовних рядах поколінь їхніх нащадків.** Здатність організмів і надорганізмових систем пристосовуватись до змін середовища існування є показником їхньої **екологічної пластичності**. Елементарною одиницею еволюції є популяція, а її середовищем – біогеоценоз. Темпи еволюції залежать від швидкості змін умов довкілля: вони різко зростають під час **біогеоценотичних криз**.

11. **Біологічний прогрес будь-якого виду залежить від його здатності підтримувати густоту окремих популяцій на оптимальному для певного середовища існування рівні.** Цим забезпечується гомеостаз популяцій. Вимирання або виживання виду під час біогеоценотичних криз залежить від його здатності швидко пристосовуватись до змін довкілля (**еволюційна пластичність**). При цьому

сторичний час існування як окремого виду, так і надвидових груп (родів, родин тощо) не залежить від ступеня його морфологічної складності та частоти змін поколінь.

12. Біопродуктивність і біорізноманітність біосфери в періоди між біогеоценотичними кризами є відносно стабільними показниками. Їх визначають максимально можлива продуктивність автотрофів і повне засвоєння продуктів їхньої асиміляції в ланцюгах живлення гетеротрофів.

13. Живі системи всіх рівнів організації можуть нормально функціонувати лише за умови підтримання їхнього гомеостазу. Порушення гомеостазу хоча б на одному з цих рівнів призводить до порушення функціонування і всіх інших, пов'язаних із ним.

14. Найменш інтегровані і, відповідно, уразливі для зовнішніх впливів – популяційно-видовий, біогеоценотичний і біосферний рівні організації живої матерії. Зниження біорізноманіття призводить до дестабілізації біогеоценозів, руйнування ланцюгів живлення і, врешті-решт, спричиняє біогеоценотичні кризи. Це, у свою чергу, рано чи пізно призводить до кризи біосферної. Найзгубніше впливають на стабільність надорганізмових біологічних систем фактори, інтенсивність дії яких неперіодично змінюється або безмежно зростає, насамперед антропогенні.

Усі розділи біології в тому чи іншому ступені досліджують різні аспекти взаємодії живої матерії на різних рівнях її організації з довкіллям, тобто містять елементи екології. Але лише екологія вивчає надорганізмові рівні організації життя в їхній взаємодії з неживою природою. Екологія має виняткове значення у справі охорони навколишнього природного середовища як її біологічна основа.

Одне з важливих завдань біології – вивчення різноманітності живих істот, які населяють нашу планету. Вчені-систематики вважають, що досі невідомими науці залишаються не менш ніж мільйон нині існуючих видів. Для того, щоб відкрити новий для науки вид, необхідно бути висококваліфікованим фахівцем у галузі систематики певної групи організмів, уміти збирати і вивчати тих чи інших істот, працювати з колекціями тощо. Для відкриттів такого роду не обов'язково їхати в екзотичні країни: лише з 1965 по 2000 р. на території України описано понад 1000 нових для науки видів тварин (переважно безхребетних) і кілька сотень – рослин і грибів.

На завершення автори цієї книги бажають вам успіхів у вивченні того складного і чудового світу живої природи, який нас оточує.

ЗМІСТ

ЯК ПРАЦЮВАТИ З ПІДРУЧНИКОМ 1

РОЗДІЛ 1

РОЗМНОЖЕННЯ ТА ІНДИВІДУАЛЬНИЙ РОЗВИТОК ОРГАНІЗМІВ

§1. Типи розмноження організмів	5
§2. Статеве розмноження організмів	10
§3. Гаметогенез і запліднення	14
§4. Етапи індивідуального розвитку організмів	18
§5. Формування тканин і органів зародка	21
§6. Післязародковий розвиток тварин. Ріст і регенерація організмів	24
§7. Поняття про життєвий цикл організмів	28

РОЗДІЛ 2

СПАДКОВІСТЬ І МІНЛИВІСТЬ ОРГАНІЗМІВ. ОСНОВИ СЕЛЕКЦІЇ

§8. Генетика. Методи генетичних досліджень	40
§9. Закономірності спадковості, встановлені Г. Менделем	45
§10. Статистичний характер законів спадковості та їхні цитологічні основи	49
§11. Відхилення при розщепленні від типових кількісних співвідношень, встановлених Г. Менделем	54
§12. Явище зчепленого успадкування. Хромосомна теорія спадковості	58
§13. Генетика статі. Успадкування, зчеплене зі статтю	63
§14. Генотип як цілісна система. Цитоплазматична спадковість	66
§15. Взаємодія генотипу і умов довкілля. Модифікаційна мінливість	71
§16. Мутаційна мінливість	75
§17. Причини мутацій. Закон гомологічних рядів спадкової мінливості	79
§18. Завдання сучасної селекції. Штучний добір і його форми	83
§19. Системи схрещувань організмів та їхні генетичні наслідки	88
§20. Центри різноманітності та походження культурних рослин. Райони одомашнення тварин	92
§21. Особливості селекції рослин, тварин і мікроорганізмів	97
§22. Біотехнологія. Генетична та клітинна інженерія	101

РОЗДІЛ 3

ОСНОВИ ЕКОЛОГІЇ. ЛЮДИНА І БІОСФЕРА

§23. Предмет і завдання екології	114
§24. Закономірності дії екологічних факторів на живі організми	117
§25. Основні середовища існування організмів. Наземно-повітряне середовище	121
§26. Водне середовище існування	126
§27. Ґрунт як середовище існування	130
§28. Живі організми як особливе середовище існування	132
§29. Адаптивні біологічні ритми організмів	136
§30. Екологічна характеристика виду та його популяційна структура	140
§31. Популяційні хвилі	143
§32. Біоценоз і його структура	146
§33. Біогеоценоз та екосистема	150
§34. Перетворення енергії в біогеоценозах	154
§35. Зміни в біогеоценозах. Агроценози	159
§36. Біосфера та її межі	163
§37. Колообіг речовин у біосфері	167
§38. Роль організмів у перетворенні оболонок Землі	172
§39. Діяльність людини і сучасний стан біосфери	175
§40. Застосування екологічних знань у практичній діяльності людини	181
§41. Охорона видового різноманіття організмів	185

РОЗДІЛ 4

ОСНОВИ ЕВОЛЮЦІЙНОГО ВЧЕННЯ. ІСТОРИЧНИЙ РОЗВИТОК ОРГАНІЧНОГО СВІТУ

§42. Поняття про еволюцію. Еволюційна гіпотеза Ж.-Б. Ламарка	196
§43. Основні положення еволюційної гіпотези Ч. Дарвіна	200
§44. Розвиток дарвінізму у другій половині ХІХ – на початку ХХ століття	202
§45. Синтетична гіпотеза еволюції	207
§46. Популяція як елементарна одиниця еволюції	209
§47. Мікроеволюція. Форми природного добору. Вид і його критерії	213
§48. Видоутворення	216
§49. Макроеволюція. Біологічний прогрес і регрес	217
§50. Біогеоценоз як середовище еволюції	220

§51. Сучасні уявлення про фактори еволюції	223
§52. Темпи еволюції	225
§53. Біогеографія та еволюція. Сучасний синтез екології та еволюційного вчення	228
§54. Система органічного світу як відображення його історичного розвитку	233
§55. Гіпотези походження життя на Землі	234
§56. Первинні прокаріотні екосистеми та особливості їхнього функціонування	237
§57. Поява еукаріотів і багатоклітинних організмів	239
§58. Розвиток життя на початку палеозойської ери	240
§59. Опанування живими організмами суходолу в середині палеозойської ери	242
§60. Становлення сучасних меж біосфери	243
§61. Основні еволюційні події мезозойської ери	245
§62. Розвиток життя в кайнозойську еру. Людина та її діяльність як еволюційний фактор	252
УЗАГАЛЬНЕННЯ	265

Навчальне видання

КУЧЕРЕНКО Микола Євдокимович
ВЕРВЕС Юрій Григорович
БАЛАН Павло Георгійович
ВОЙЦІЦЬКИЙ Володимир Михайлович

ЗАГАЛЬНА БІОЛОГІЯ

*Підручник для 11 класу середніх
загальноосвітніх навчальних закладів*

Видання третє

Завідуюча редакцією біології – *Л. М'ялківська*
Редактор – *Л. Тінякова*
Макет і художнє оформлення – *П. Машков*
Комп'ютерна підготовка ілюстрацій – *О. Ільїних*
Коректори – *І. Барвінок, О. Ємець*
Комп'ютерна верстка *К. Шалигіної*

**Видано за рахунок державних коштів.
Продаж заборонено.**

Здано на виробництво та підписано до друку 17.11.2006.

Формат 70×100/16.

Папір офсетний. Друк офсетний.

Гарнітура Шкільна.

Ум. друк. арк. 22,1. Ум. фарбо-відб. 89,05.

Обл.-вид. арк. 17,43.

Наклад 150 050 прим.

Вид. № 233.

Зам. № 6-940 (д).

Видавництво «Генеза»,

04212, м. Київ-212, вул. Тимошенка, 2-л.

Свідоцтво серія ДК № 25 від 31.03.2000 р.

Віддруковано з готових позитивів

у ВАТ «Харківська книжкова фабрика «Глобус»»,
61012, м. Харків, вул. Енгельса, 11.

Свідоцтво серія ДК № 1626 від 22.12.2003 р.