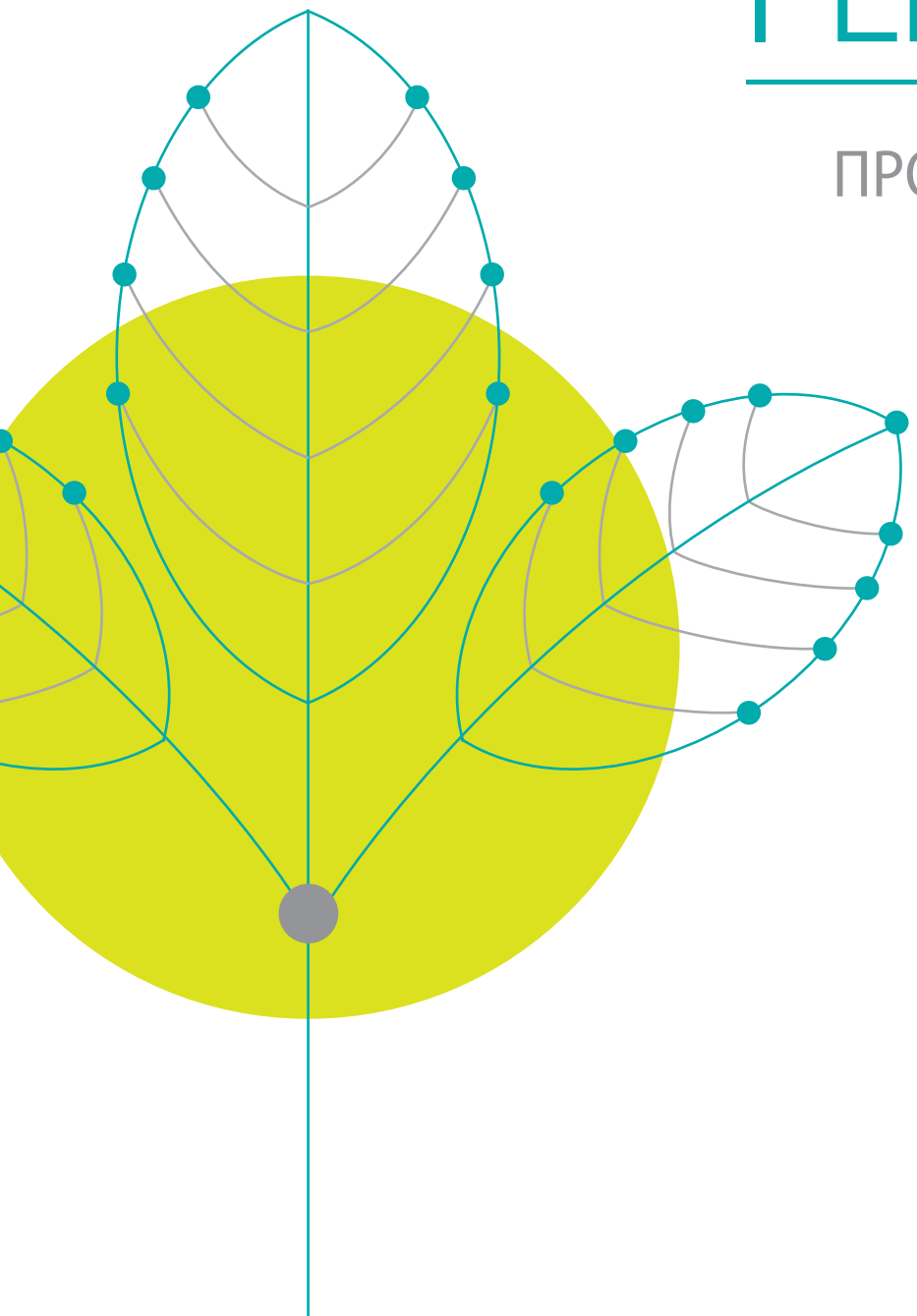
ВИДАВНИЦТВО
РАНОК

К. М. Задорожний
О. М. Утєвська

10

БІОЛОГІЯ і ЕКОЛОГІЯ

ПРОФІЛЬНИЙ РІВЕНЬ



Інтернет-підтримка

К. М. Задорожний
О. М. Утєвська

БІОЛОГІЯ і ЕКОЛОГІЯ

ПРОФІЛЬНИЙ РІВЕНЬ

Підручник для 10 класу
закладів загальної середньої освіти

Рекомендовано
Міністерством освіти і науки України

Харків
Видавництво «Ранок»
2018

УДК [57/502:37.016](075.3)
З-15

Рекомендовано Міністерством освіти і науки України
(наказ Міністерства освіти і науки України від 31.05.2018 № 551)

Видано за рахунок державних коштів. Продаж заборонено

Задорожний К. М.

З-15 Біологія і екологія (профільний рівень) : підруч. для 10 кл. закл. загал. серед. освіти / К. М. Задорожний, О. М. Утєвська. — Харків : Вид-во «Ранок», 2018. — 240 с. : іл.

ISBN 978-617-09-4362-0

УДК [57/502:37.016](075.3)



Інтернет-підтримка
Електронні матеріали
до підручника розміщено на сайті
interactive.ranok.com.ua

© К. М. Задорожний, О. М. Утєвська, 2018
© Д. В. Леонтьєв, ілюстрації, 2018
© І. І. Нестеренко, обкладинка, 2018
© ТОВ Видавництво «Ранок», 2018

ISBN 978-617-09-4362-0

Знайомство з підручником

Шановні десятикласники, цього року ви вивчатимете такі теми біології:

- Біорізноманіття
- Обмін речовин і енергії
- Спадковість і мінливість
- Репродукція та розвиток

Увесь необхідний матеріал ви знайдете у підручнику. Його поділено на чотири розділи відповідно до тем, що будете вивчати.

Підручник побудовано таким чином, щоб вам було зручно з ним працювати. Погортайте сторінки і ознайомтеся з його структурою.

1. Кожний параграф розташований на одному розвороті. Увесь матеріал одного уроку — перед очима. Крім того, таке розташування полегшить пошук потрібного параграфа.

2. На початку кожного параграфа перелічено теми, які необхідно пригадати, перш ніж вивчати новий матеріал.

3. У деяких параграфах, де це необхідно, наведено практичні роботи,

4. Закінчується кожний параграф двома рубриками:

- «Ключова ідея» — це головна думка, висновок;
- «Запитання та завдання» — компетентнісні завдання.

5. Багато інформації наведено у вигляді схем, таблиць, ілюстрацій. Вони полегшать сприйняття й запам'ятовування нового матеріалу.

6. Кожний розділ закінчується узагальнюючим розворотом, у якому стисло подано інформацію, викладену в темі, що вивчалася.

7. У кінці підручника ви знайдете:

- узагальнюючі завдання для індивідуальної та групової роботи за всіма темами підручника та теми навчальних проектів;
- предметний та іменний покажчики, що полегшать пошук необхідної інформації.

Крім того, до підручника додається електронний додаток, що розміщений на сайті interactive.ranok.com.ua. У ньому ви знайдете додаткову інформацію до параграфів, словник термінів, інформацію про вчених, тестові завдання до тем та інші додаткові матеріали.

Як працювати з електронним додатком

1. Зайдіть на сайт **interactive.ranok.com.ua**
2. Зареєструйтеся.
3. Знайдіть розділ «Підручники».
4. Виберіть назву підручника «Біологія і екологія (профільний рівень). 10 клас».
5. У розділі «Електронні матеріали до підручника» виберіть потрібну тему та натисніть «Розпочати роботу».

Умовні позначення у підручнику

— Поміркуйте

— Згадайте

— Дізнайтеся більше

— Ключова ідея

ПР — Практична робота

— Запитання та завдання

Сподіваємося, що вам буде зручно і легко працювати за нашим підручником.
Бажаємо вам успіхів у навчанні!

Тема 1. Вступ



§ 1. Біологія та екологія. Форми життя

Поміркуйте

Як ми зможемо відрізнити живе від неживого?

Згадайте

- Біологія
- Екологія
- Галузі біології
- Властивості живих організмів

Біологія як наука

Термін «біологія» в його сучасному значенні запропонував французький учений Жан Батист Ламарк 1802 року. Біологія (від давньогрец. *bios* — «життя», *logos* — «учення») — це наука про життя. Як і будь-яка інша наука, біологія має об'єкт, який вона вивчає, і методи, якими вона користується для його вивчення. Крім того, біологія має власний понятійний апарат — сукупність термінів і понять, які використовують учені-біологи у своїй роботі.

Об'єктом вивчення біології є всі живі організми та різноманітні аспекти їхньої життєдіяльності. Живих організмів на нашій планеті, як і аспектів їхньої життєдіяльності, багато. А ще є вимерлі організми, які також є об'єктами вивчення біології. Тому сучасна біологія стала справжньою системою наук, у якій виділяють багато галузей.

Ціла низка галузей біології присвячена вивченню певних систематичних груп живих організмів. Ботаніка вивчає рослини, вірусологія — віруси, зоологія — тварин, а мікологія — гриби. Це великі галузі, які, у свою чергу, поділяються на більш дрібні. Так, бріологія вивчає мохи, арахнологія — павуків, ентомологія — комах, мірмекологія — мурах, іхтіологія — риб, орнітологія — птахів, а маммологія — ссавців.

Деякі галузі біології вивчають внутрішні процеси в живих організмах. Це, наприклад, фізіологія рослин і фізіологія тварин. Біохімія вивчає перебіг хімічних реакцій у живих організмах. Цитологія досліджує особливості будови клітин, а гістологія — тканин. Генетика досліджує спадковість та мінливість організмів, а етологія вивчає поведінку тварин.

Існують галузі біології, що вивчають сукупності живих організмів, їхні об'єднання, які утворюються в тих чи інших умовах. Це популяційна генетика (вивчає генетичні процеси в популяціях), біогеоценологія (досліджує біогеоценози) та інші.

Екологія як наука

Термін «екологія» запропонував німецький учений Е. Геккель 1866 року. Він походить від грецьких слів *eikos*, що означає дім, помешкання, місце перебування, та *logos* — наука. Так Геккель назвав науку, що вивчає організацію та функціонування надорганізмових систем різних рівнів, видів, популяцій, біоценозів і біосфери.

Спочатку цей термін застосовували, коли йшлося про вивчення взаємозв'язків між рослинними та тваринними угрупованнями, що входять до складу стійких та організованих систем, які виникли у процесі еволюції органічного світу в певному середовищі. Сучасна екологія вивчає також взаємодію людини та біосфери, суспільного виробництва з навколишнім середовищем та інші проблеми.

Критерії життя

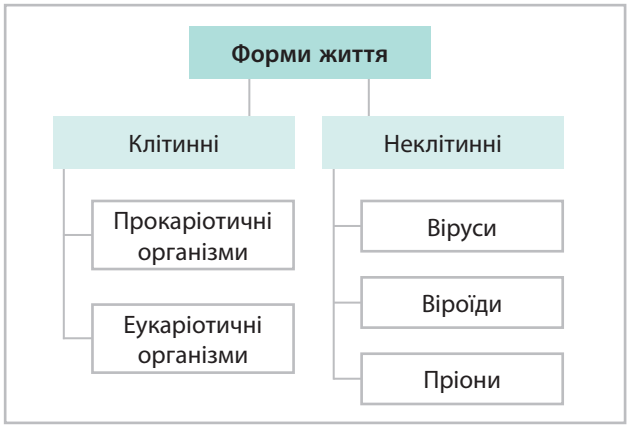
Живе від неживого відрізняється не за однією якоюсь характеристикою, а за сукупністю цілої низки властивостей. Якщо розглядати кожну з характеристик живого окремо, то її можна знайти і в деяких неживих об'єктів. Так, кристали мінералів у певних умовах здатні рости й відтворювати свою структуру.

Основні властивості живого

Властивість живого	Характеристика властивості
Певний хімічний склад	Наявність певних груп речовин, які називають органічними речовинами
Багаторівневість організації	Біологічні системи мають кілька рівнів організації, кожному з яких притаманні певні ознаки й особливості
Наявність обміну речовин	Усі живі системи можуть функціонувати лише за умови існування обміну речовин та енергії з навколишнім середовищем. Припинення обміну спричиняє припинення життєдіяльності живої системи
Здатність до саморегуляції	Наявність обміну речовин вимагає від живих систем здійснення постійної регуляції своїх внутрішніх процесів та процесів у взаємодії з навколишнім середовищем. Відсутність або порушення саморегуляції спричиняє припинення процесів обміну
Подразливість	Це здатність адекватно реагувати на зовнішні або внутрішні впливи. Подразливість живої системи є основою її ефективної саморегуляції, бо без одержання адекватної інформації щодо впливів будь-яка регуляція неможлива
Здатність до розмноження	Неможливість розмноження стає причиною загибелі живої системи
Здатність до розвитку	Усі живі системи протягом індивідуального існування поступово видозмінюються (процес онтогенезу). Крім того, вони змінюються і в процесі еволюції

Форми життя

Живі системи дуже різноманітні, бо життя може існувати в різних формах. Ці форми поділяються на дві великі групи — клітинні й неклітинні (мал. 1.1).



Мал. 1.1. Форми життя

Ключова ідея

Біологія складається з багатьох галузей. Вона вивчає живі організми та їх об'єднання.

Усі живі організми мають певний комплекс характеристик, за якими їх можна відрізнити від неживих.

Практична робота

Довести наявність/відсутність критеріїв життя для запропонованих об'єктів

1. Визначте основні властивості різних об'єктів живої й неживої природи (наприклад, струмка, бурульки, вулкана, їжака, соняшника, підберезника).

2. За результатами дослідження складіть таблицю, в якій укажіть, які з критеріїв життя характерні для кожного з об'єктів, та вкажіть, які об'єкти вашого дослідження є живими й чому.

3. Сформулюйте висновок.

Запитання та завдання

1. До характерних властивостей живого відносять також ріст, живлення, дихання, адаптацію. Складіть для цих властивостей таблицю з їхніми характеристиками та прикладами прояву. **2.** Деякі вчені не впевнені в тому, що віруси можна віднести до живих організмів. На чому може ґрунтуватися така думка? **3.** Використовуючи додаткові джерела інформації (зокрема, Інтернет), знайдіть приклади наявності в неживих об'єктів основних властивостей живого.

§ 2. Біологічні системи. Рівні організації життя

Поміркуйте

Одноклітинну амебу і багатоклітинну курку ми називаємо організмами. А багатоклітинну печінку — ні. Чому?

Згадайте

- Неживі й живі системи
- Приклади живих систем різного рівня організації

Біологічні системи

Система — це ціле, що складається зі взаємопов'язаних частин (елементів). **Біологічними системами** називають системи, до складу яких входять живі організми. Властивості системи не зводяться до суми властивостей її складових. Сукупність складових, які утворюють систему, має властивості, не притаманні жодному з її окремих елементів (так званий системний ефект). Наприклад, такі живі системи, як клітини, є живими лише як результат взаємодії їхніх складових (органел, цитоплазми, мембран). А кожний з цих елементів, виділений окремо, живим бути не може.

Окремі біологічні системи можуть об'єднуватися, утворюючи складніші системи. Так, окремі клітини, об'єднавшись, утворюють багатоклітинний організм. А популяції різних видів живих організмів можуть брати участь в утворенні екосистеми. Такі послідовні об'єднання дедалі складніших біологічних систем є основою різнорівневої організації живих організмів.

Всі частини біологічних систем пов'язані між собою значною кількістю зв'язків. Такі зв'язки можуть бути прямими чи опосередкованими. Прикладами **прямого зв'язку** є взаємодія вовків і зайців у біоценозі (вовки їдять зайців) або мозку і серця в організмі людини (мозок генерує сигнали, які змінюють режим роботи серця). Прикладом **опосередкованого зв'язку** є умовний рефлекс, коли, дивлячись на лимон, у людини може виділятися слина або навіть виникати відчуття кислого смаку (якщо вона раніше їла лимон і пам'ятає його смак). У цьому разі прямої взаємодії людини з лимоном немає, але відповідна реакція організму виникає.

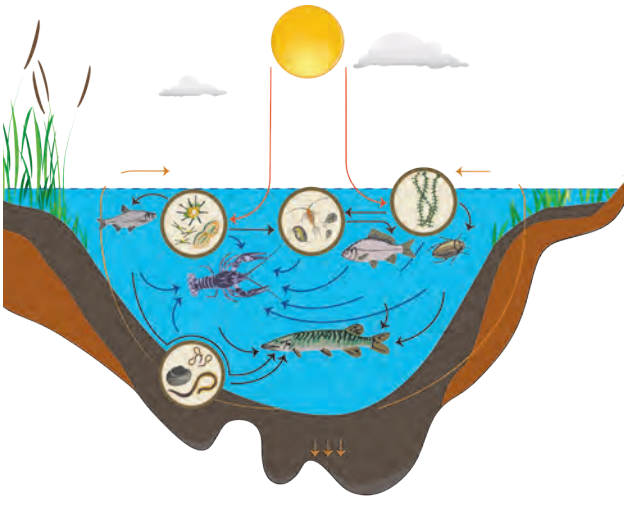
Екосистеми

Екосистема — це сукупність живих організмів, які мешкають у певному середовищі існування й утворюють з ним єдине ціле (мал. 2.1). Будь-яка екосистема має два головні компоненти — біотичний і абіотичний. Біотичний компонент екосистеми — це всі живі організми, які входять до її складу (тварини, рослини, бактерії тощо). Абіотичний — це компоненти неживої природи (каміння, вода, повітря тощо). Біотичний компонент екосистеми називають **біоценозом**.

Біотичний компонент екосистем складається з автотрофних та гетеротрофних організмів. Автотрофні організми здатні утворювати органічні речовини з неорганічних за допомогою або фотосинтезу (фотоавтотрофи), або хемосинтезу (хемоавтотрофи). Гетеротрофні організми отримують потрібні їм органічні речовини з інших організмів.

Рівні організації життя на Землі

Характерною особливістю всіх біологічних систем є наявність у них кількох рівнів



Мал. 2.1. Екосистема ставка

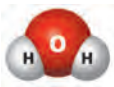
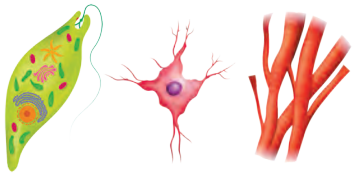
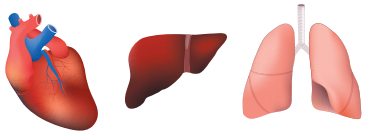
організації. Як ви знаєте, живі організми складаються з багатьох органічних молекул — білків, вуглеводів, жирів, нуклеїнових кислот. Це і є першим рівнем організації життя — *молекулярним*. Біологічні молекули об'єднуються у складніші структури — клітини, які є наступним рівнем організації — *клітинним*.

Клітини в багатоклітинних організмах не існують самі по собі. Вони об'єднані в більші структури — тканини й органи. Це *тканинно-органний* рівень організації. А тканини й органи об'єднуються у складі організму, утворюючи *організмовий* рівень організації.

Але і це ще не все! Організми не живуть самі по собі. У межах певних територій вони утворюють групи особин свого виду — популяції, які є складовими частинами *популяційно-видового* рівня організації. Популяції ж окремих видів взаємодіють з популяціями інших живих організмів, які живуть разом з ними. У такий спосіб вони утворюють екосистеми — складові *екосистемного* рівня організації. І, нарешті, всі екосистеми нашої планети об'єднуються у складі біосфери, яка є найвищим рівнем організації живих систем.

Слід зауважити, що не всі живі системи мають однакову кількість рівнів організації. Так, одноклітинні організми не мають тканинно-органного рівня, а у вірусів відсутній ще й клітинний рівень.

Рівні організації живих систем

Рівень організації	Які компоненти об'єднує	Приклади
Молекулярний	Групи атомів, об'єднаних у молекули	  *Вода* *Нуклеїнова кислота*
Клітинний	Молекули та органели клітин	
Тканинно-органний	Клітини, тканини й окремі органи живих організмів	
Організмовий	Системи органів живих організмів	 *Зебра*
Популяційно-видовий	Особини окремих видів живих організмів	 *Популяція зебр*
Екосистемний	Популяції різних видів живих організмів	 *Саванна*
Біосферний	Всі екосистеми планети Земля	 *Біосфера Землі*

Ключова ідея

Всі живі організми є живими системами і входять до складу більш складних систем (у тому числі до складу екосистем). Наявність кількох рівнів організації є характерною рисою всіх живих систем.

Запитання та завдання

1. Чи може екосистема складатися тільки з автотрофів? Відповідь обґрунтуйте. **2.** На прикладі однієї з екосистем (за вашим вибором) покажіть, які елементи входять до її складу і які зв'язки їх об'єднують. **3.** Чи може зникнення одного з елементів екосистеми бути причиною такого порушення зв'язків, яке стане причиною загибелі всієї системи? Відповідь обґрунтуйте.

§ 3. Середовище життя. Поняття гомеостазу

Поміркуйте

Яким середовищем — природним, штучним чи антропогенно-зміненим — можна вважати помешкання людини, у якому народилася і живе свійська тварина?

Згадайте

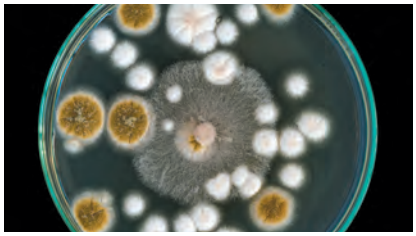
- Внутрішнє середовище організму
- Середовище існування
- Основні види середовищ існування
- Особливості водного, наземного і повітряного середовищ



Природне



Антропогенно-змінене



Штучне

Мал. 3.1. Середовища існування з погляду впливу людини на природу

Різноманіття середовищ існування організмів

Частина природи, яка оточує живий організм і з якою він безпосередньо взаємодіє, називають **середовищем існування**. Живі організми постійно пристосовуються до нього й регулюють свою життєдіяльність відповідно до його змін.

Існують різні способи класифікації середовищ існування. У попередніх класах ви вже дізналися, що існують водне, наземне та повітряне середовища існування. Особливими середовищами існування є ґрунт та живі організми (всередині й на поверхні цих організмів можуть жити інші організми).

Але, враховуючи значний вплив людини на природу, актуальною є класифікація середовищ існування, яка констатує ступінь змінення середовища людиною. Згідно з цією класифікацією, виділяють природне, антропогенно-змінене і штучне середовища (мал. 3.1).

Природним називають середовище, яке не було (або майже не було) змінене людською діяльністю. Прикладами таких середовищ можуть бути екосистеми заповідників, печер та інших місць, до яких утруднено доступ людини.

Антропогенно-зміненим є середовище, на яке людина достатньо сильно впливає, і це є причиною змін у цих середовищах. Прикладом такого середовища може бути річка Дніпро, течія якої зарегульована системою водосховищ, а у воду постійно надходять різноманітні забруднення антропогенного походження.

Штучні середовища створюються людиною. Організми, які живуть у таких середовищах, використані людиною в різноманітних господарських або наукових цілях. До штучних середовищ належать поживні середовища для вирощування мікроорганізмів у лабораторіях, середовища в біотехнологічних реакторах на виробництві, гідропонні культури тощо.

Значення гомеостазу для живих систем

Гомеостаз — це відносна сталість складу та властивостей біологічних та екологічних систем. Він є характерною ознакою всіх рівнів організації життя і необхідною умовою для функціонування біологічних та екологічних систем різних рівнів організації. У результаті процесів взаємодії елементів системи та впливу на неї різних факторів гомеостаз постійно порушується, але одразу ж і відновлюється. Це відновлення здійснюється завдяки саморегуляції біологічних систем.

На рівні окремих клітин або одноклітинних організмів гомеостаз підтримується завдяки прискоренню чи уповільненню біохімічних реакцій, зміні ступеня проникності клітинної мембрани та регуляції роботи певних генів. В екосистемах стабільність підтримується завдяки зміні кількості особин у популяціях видів, взаємодії різних видів

між собою, впливу організмів на стан середовища (наприклад, формування особливих мікрокліматичних умов у лісовому масиві) тощо.

Підтримання гомеостазу на прикладі організму людини

Підтримання гомеостазу організму людини можливо за умов відносної стабільності кількох параметрів його внутрішнього середовища. Параметри внутрішнього середовища організму людини, які є важливими для підтримання гомеостазу:

- кров'яний тиск (у дорослої людини — 120/80 мм рт. ст.);
- температура тіла (35,5–37 °C);
- pH крові (7,3–7,45);
- концентрація гормонів;
- концентрація кисню та карбон(IV) оксиду в крові;
- концентрація глюкози в крові;
- концентрація солей мінеральних речовин у рідинах організму.

Це забезпечується діяльністю трьох регуляторних систем: нервовою, гуморальною та імунною. *Нервова й гуморальна системи* регулюють і координують роботу органів, а імунна захищає організм від порушень, які можуть спричинити інші організми або шкідливі речовини.

Нервова регуляція здійснюється за допомогою імпульсів, що передаються по мембранах нервових клітин, тоді як гуморальна система регулює процеси в організмі за допомогою спеціальних хімічних речовин — гормонів. Взаємозв'язок двох типів регуляції проявляється в тому, що нервова й гуморальна системи впливають одна на одну. Так, нервова система може спричиняти зміну інтенсивності виділення біологічно активних речовин, а дія гормонів може зумовлювати виникнення нервових імпульсів і регулювати роботу окремих частин нервової системи.

Ключова ідея

Всі живі організми є живими системами і входять до складу більш складних систем (у тому числі до складу екосистем). Наявність кількох рівнів організації є характерною рисою всіх живих систем.

Різноманітні фактори постійно впливають на організм людини і порушують його гомеостаз. З незначними впливами організм здатен упоратися досить легко, а із сильними — складніше. Прикладом сильного впливу може бути стресова реакція.

Стрес

Стрес — це неспецифічна нейрогуморальна відповідь організму на сильний зовнішній вплив. Він виникає в разі дії на організм чинників, які порушують гомеостаз. Основна функція стресу — це адаптація організму до умов, що змінилися, його пристосування до конкретної ситуації.

У стресовій ситуації організм мобілізує свої ресурси і повертає гомеостаз до стану рівноваги. Але це працює тільки на відносно коротких проміжках часу, адже ресурси організму, які мобілізує стрес, не є нескінченними. Якщо стресова ситуація стає тривалою, то це починає негативно відбиватися на стані організму.

Вплив тривалого стресу на різні системи організму людини

Система	Можливі наслідки дії стресу на систему
Нервова	Зміна настрою, депресія, порушення концентрації, головний біль
Кровоносна	Підвищення частоти скорочень серця та артеріального тиску
Імунна	Зменшення здатності протистояти інфекціям
Травна	Болі у шлунку, нудота
Статева	Порушення роботи репродуктивних органів
Опорно-рухова	Біль у суглобах і м'язах, порушення структури кісткової тканини

Запитання та завдання

1. До якого типу середовищ існування можна віднести поле кукурудзи? Відповідь обґрунтуйте. **2.** Виберіть біологічну систему одного з рівнів організації живого і складіть список факторів, які можуть порушити її гомеостаз. **3.** На прикладі конкретної екосистеми поясніть, як відбувається підтримання рівноваги в цій конкретній екосистемі. **4.** Складіть списки позитивних і негативних наслідків стресу в людини.

§ 4. Наука та науковий метод пізнання

Поміркуйте

В яких випадках учені можуть застосовувати тільки теоретичні методи дослідження?

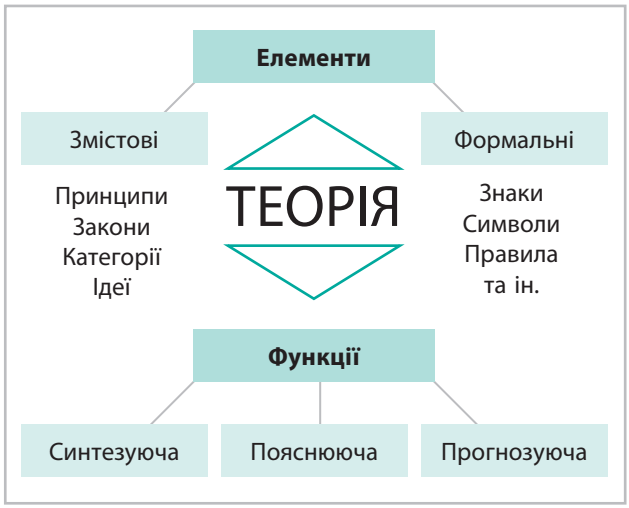
Згадайте

- Галузі біології
- Наукові теорії в галузі біології та екології
- Внесок учених, які створили ці теорії

Наука. Наукові гіпотези та теорії

Наука — це сфера діяльності людини, яка присвячена здобуттю нового знання про навколишній світ. Основою наукового пізнання є побудова системи достовірного знання, що ґрунтується на фактах. *Фактом* є спостереження або експеримент, який може бути відтворений та підтверджений. Проте тлумачити одне й те саме спостереження різні вчені можуть по-різному.

На основі аналізу фактів сформовано **гіпотези** — обґрунтовані припущення, які ці факти пояснюють. Якщо нові факти не підтверджують гіпотезу, то висувають нову гіпотезу. Якщо ж гіпотеза добре узгоджується з наявними фактами й дозволяє робити прогнози, що згодом підтверджені, то вона стає основою наукової теорії. **Наукова теорія** — це система узагальнених знань, яка пояснює наявні факти, формулює загальні закони, яким ці факти підпорядковуються, і дозволяє передбачати невідомі раніше явища (мал. 4.1). Але виникнення наукової теорії не означає, що вона є вічною. Нові дані, отримані в майбутньому, можуть потребувати її корекції.



Мал. 4.1. Основні компоненти наукової теорії

Емпіричні дослідження

Для отримання нових фактів та формування гіпотез і теорій сучасна біологія використовує різноманітні наукові методи. Їх можна розділити на дві великі групи — емпіричні та теоретичні. У разі застосування **емпіричних** методів працюють із природними об'єктами, визначаючи їхні властивості. До таких методів належать спостереження та експеримент.

У ході *спостереження* лише реєструють хід природних процесів, не втручаючись у нього, що є суттєвою перевагою цього методу. Якщо спостереження здійснюють за окремим біологічним об'єктом, то такий тип спостереження називають *описовим*. Якщо ж під час спостереження працюють одразу з кількома об'єктами, а потім порівнюють результати, то такий тип спостереження називають *порівняльним*. Перевага описових досліджень полягає в тому, що на об'єкт спостережень ніяк не впливають. Але в цьому випадку важко визначити роль різних факторів у перебігу певних природних процесів.

Одним із варіантів спостереження є *моніторингові дослідження*, які здійснюють з певною періодичністю. Періодичність досліджень може бути різною і залежить від поставленої мети. Багаторічний моніторинг дозволяє відстежувати зміни в екосистемах, встановлювати вплив різних факторів на живі організми, оцінювати антропогенний вплив.

У ході *експерименту* відбувається активне втручання у природні процеси, під час якого штучно формують умови, у яких відбувається експеримент. Це дозволяє створити ситуацію, коли можна дослідити дію на біологічні процеси лише одного фактора, залишаючи інші

фактори незмінними. Недоліком такого підходу є те, що штучно створені умови експерименту можуть позначатися на нормальному функціонуванні біологічних об'єктів.

В експериментальному методі досліджень зазвичай застосовують контроль (контрольний дослід). Його здійснюють у тих самих умовах, що й експеримент, але виключають дію фактора, який досліджують. Таким чином, порівнюючи результати контролю й експерименту, можна виокремити дію фактора, який вивчають.

Теоретичні дослідження

У разі застосування **теоретичних** методів з об'єктом дослідження безпосередньо не працюють, а вивчають його фізичні чи математичні моделі. У теоретичних методах виділяють моделювання, математичну обробку даних (*статистичний* метод) тощо.

Математичну обробку даних здійснюють після закінчення спостереження або експерименту. Вона дозволяє на основі отриманих даних з'ясувати зв'язки між окремими параметрами біологічних систем, вивчити вплив окремих факторів на біологічні системи та особливості їхньої взаємодії.

Основою *моделювання* є створення певної теорії щодо певної біологічної системи, що містить правила, за якими відбуваються зміни в біологічних аналізованих системах. Після створення такої теорії задають початкові параметри (тобто визначають початковий стан системи). Потім, зазвичай з використанням потужних комп'ютерів, роблять аналіз — як буде змінюватися система у випадку дії правил висунутої теорії. Результати зіставляють з реальними фактами для наявних біологічних систем. Якщо відхилення від природних процесів незначні, то в теорію і модель вносять невеликі правки та продовжують дослідження. Якщо ж відхилення є суттєвими, то створену теорію відкидають і пропонують нову.

Ключова ідея

Наука — це сфера діяльності людини, пріоритетом у якій є об'єктивне, а не суб'єктивне сприйняття дійсності, а будь-які сформовані теорії й гіпотези приймаються тільки після багаторазової перевірки.

Моделювання широко використовують у тих ситуаціях, коли проведення реального експерименту неможливе. Так, наприклад, досліджують еволюційні процеси, зміни екосистем у планетарному масштабі тощо.

Проблема ненаукового пізнання

Основою наукового пізнання є об'єктивність. Тобто всі отримані дані приймають як факти тільки після ретельної перевірки і незалежного підтвердження. Якщо ж підхід до проведення досліджень стає суб'єктивним і отримані дані сприймають однобічно з ігноруванням фактів, які не підтверджують висунуту гіпотезу, то таке пізнання є ненауковим.

На жаль, зараз у ЗМІ часто поширюються псевдонаукові теорії. Причиною цього є й елементарна неосвіченість, і бажання отримати матеріальні вигоди шляхом уведення частини людей в оману. Запобігти цьому можна, використовуючи наукові методи під час аналізу таких теорій та тверджень та розвиваючи власне логічне мислення.

ПР Практична робота

Запропонувати/спростувати гіпотезу за заданим твердженням

1. Виберіть два твердження з наведених: а) рослини є автотрофними організмами; б) тварини та рослини складаються з клітин; в) деякі мухи схожі на бджіл і дзижчать, як бджоли; г) бджоли вказують за допомогою танцю іншим бджолам зі свого вулика напрямок польоту до джерела їжі.
2. Для кожного твердження сформулюйте гіпотезу, яка його пояснює.
3. Запропонуйте способи перевірки вашої гіпотези.
4. Сформулюйте висновок, у якому вкажіть, що слід ураховувати під час висування гіпотези.

? Запитання та завдання

1. Складіть список можливих досліджень, для яких застосування теоретичних методів буде більш доцільним, ніж емпіричних. **2.** На конкретних прикладах поясніть відмінності між науковим і ненауковим пізнанням. **3.** Поясніть, чим наукова гіпотеза відрізняється від наукової теорії. **4.** Використовуючи додаткові джерела (зокрема, Інтернет), знайдіть конкретні приклади, коли відсутність об'єктивного підходу до досліджень стала причиною негативних наслідків для суспільства.

§ 5. Принципи планування біологічного та екологічного дослідження та науковий метод пізнання

? Поміркуйте

Що є предметом, а що — об'єктом у дослідженні «Вплив кількості добрива на ріст рослин цибулі»?

← Згадайте

- Науковий метод пізнання
- Експеримент
- Спостереження
- Моніторинг
- Основні методи біологічних досліджень

Планування дослідження

Планування — найважливіший елемент наукових досліджень, що становить низку послідовних етапів роботи. Під **плануванням** розуміють визначення цілей, завдань і об'єктів досліджень, розробку схеми експерименту, вибір оптимальної структури досліду й ділянки для його проведення.

Структуру планування можна поділити на два етапи.

На **першому етапі планування** відбувається:

- вибір теми;
- визначення актуальності досліджень;
- формулювання цілей і завдань досліджень;
- вибір об'єкта або об'єктів досліджень;
- збирання й критичний аналіз наявної інформації з досліджуваної проблеми;
- формулювання й висування робочих гіпотез (теоретичних моделей).

На **другому етапі планування** відбувається розробка програми досліджень. Вона містить:

- визначення розділів дослідної роботи;
- визначення місця і термінів їх виконання;
- складання схеми проведення дослідів за кожним розділом;
- складання календарного плану робіт з підготовки та проведення досліду;
- складання плану спостережень з конкретним зазначенням термінів і частоти проведення обліків і спостережень.

Формулювання проблеми, мети і завдань дослідження

Вибираючи тему дослідження, слід керуватися такими критеріями, як актуальність, новизна, перспективність. Проблема, для розв'язання якої здійснюють наукове дослідження, має бути чітко й однозначно визначена. Якщо вона не може бути сформульована, то вона не може бути й розв'язана.

Усвідомивши проблему, слід визначити задачі, відповіді на які уможливлять її розв'язання. Відповіді на них отримують з експериментів, кожен з яких передбачає чітко сформульовану мету. Такою метою можуть бути гіпотези, які потрібно перевірити, або ефекти, що мають бути оцінені.

Під час проведення дослідження слід обмежитися рамками саме того питання, на яке бажано отримати відповідь. Бо витрачання наявних ресурсів і часу на розв'язання інших питань може стати причиною того, що завдання дослідження не будуть виконані.

Визначення об'єкта та предмета дослідження

Об'єктом дослідження є те, на що спрямована пізнавальна діяльність дослідників. У біології та екології об'єктами досліджень є біологічні та екологічні системи. А **предметом** дослідження є певна властивість досліджуваного об'єкта (мал. 5.1). Наприклад, під час дослідження міграцій кажанів об'єктом дослідження є представники ряду Рукокрилі, а предметом дослідження — особливості поведінки цих представників, що пов'язані із сезонами року.

Вибираючи об'єкт досліджень, потрібно спиратися на поставлені цілі й завдання, господарське й наукове значення різних об'єктів, планованих методик і здорового глузду. Мабуть, у разі дослідження флори чи фауни України недоцільно





Мал. 5.1. Приклади об'єктів і предметів дослідження: кажан є об'єктом, а його здатність до ехолокації — предметом дослідження; мавпи є об'єктом, а їхня поведінка — предметом дослідження

вибирати як об'єкт вивчення крокодила, кавове дерево або фінікову пальму.

Вивчення наукової літератури є важливим етапом роботи, що дозволяє уникнути непотрібного дублювання. Власне кажучи, формулювання теми, цілей і завдань дослідження та вибір об'єкта й предмета дослідження неможливі без знання наявних у цій сфері наукових даних.

Необхідно добре знати, що саме в цій галузі науки є вже вивченим, а що — залишається невідомим, і чітко уявляти, чому це невивчене важливо дослідити. Крім того, ніколи не роблять висновків винятково на підставі свого експерименту, навіть якщо цей експеримент і було проведено кілька разів. До уваги завжди беруть інформацію, наведену в наукових публікаціях.

! Ключова ідея

Будь-яке біологічне дослідження потребує ретельного планування. Результати погано спланованого дослідження неможливо правильно оцінити і використати.

ПР Практична робота

Створити план проведення біологічного/екологічного дослідження

1. Визначте тему свого дослідження (виберіть одну з наведених або запропонуйте свою): а) фаготерапія — перспективний метод подолання бактеріальних інфекцій; б) роль генетики та молекулярної біології в дослідженні походження людини; в) вплив людини на екологічні системи та еволюцію біосфери; г) вплив омели білої на стан деревних насаджень.
2. Складіть план свого дослідження.
3. Сформулюйте висновок, у якому вкажіть, що слід ураховувати під час планування біологічних досліджень.

ПР Практична робота

Розрахувати основні статистичні показники для порівняння мінливості біологічних об'єктів (середнє арифметичне, медіана, стандартне відхилення, коефіцієнти Фішера та Стьюдента)

1. Зробіть виміри двох характеристик будь-яких біологічних об'єктів (наприклад, довжини або ширини листків, маси яблук певного сорту тощо).
2. Розрахуйте середнє арифметичне, медіану і стандартне відхилення отриманих вибірок.
3. Обчисліть коефіцієнти Фішера і Стьюдента для встановлення значимості відмінностей між цими вибірками.
4. Сформулюйте висновок.

? Запитання та завдання

1. Поясніть на прикладах, до яких негативних наслідків може призвести ігнорування аналізу наукової літератури з відповідної тематики під час планування дослідження. **2.** Поясніть, що буде предметом, а що об'єктом дослідження в роботі «Залежність урожайності томатів від кількості внесених калійних добрив». Запропонуйте схему експерименту, що можна виконати для досягнення мети цього дослідження. **3.** Запропонуйте тему наукового дослідження, актуальну для вашого регіону, і складіть його орієнтовний план.

§ 6. Аналіз та представлення результатів наукових досліджень

Поміркуйте

Групі лабораторних щурів у корм щодня додавали шматочки огірка. Протягом трьох років усі ці щури померли. Чи правильним буде висновок, що споживання огірків стало причиною смерті цих тварин? Поясніть.

Згадайте

- Принципи проведення наукових досліджень
- Методи біологічних та екологічних досліджень
- Відмінності між емпіричними та теоретичними дослідженнями

Принципи аналізу наукових результатів

Аналіз результатів становить головний науковий сенс будь-якої роботи. Він полягає, власне, в поясненні тих результатів, які були отримані в ході роботи. Часто для пояснення результатів автор висуває якусь гіпотезу.

Основними принципами аналізу результатів дослідження є такі:

— пояснення повинно бути обґрунтованим;

— результати експериментального дослідження необхідно статистично обробляти;

— під час проведення аналізу необхідно розглядати можливі альтернативні варіанти пояснення отриманих результатів;

— аналізувати слід усі отримані результати (навіть ті, які не збігаються з гіпотезами автора дослідження).

На основі аналізу результатів роботи необхідно сформулювати висновки, з яких буде видно, чи було досягнуто мети, поставленої на початку роботи. Якщо мети не було досягнуто, то це потребує пояснення. Не треба також вносити до висновків загальновідомих біологічних істин або тих фактів, які не були доведені результатами дослідження.

Представлення результатів наукових досліджень

Результати наукового дослідження матимуть цінність тільки в тому разі, якщо вони будуть представлені для обговорення науковій спільноті. Таке представлення може бути виконане у вигляді усного повідомлення, публікації у друкованому науковому виданні або електронної версії.

Усне повідомлення зазвичай роблять на семінарах, колоквіумах або конференціях різних рівнів. Друковані публікації розміщують у журналах відповідного профілю або в наукових монографіях. Електронні версії — в електронних журналах або на відповідних сайтах. Головна вимога до представлення результатів дослідження в будь-якій формі — чіткість і логічність тексту.

Для полегшення розуміння результатів наукових досліджень дуже добрим є використання схем, графіків, діаграм, фотографій та інших наочних матеріалів. Це дозволяє значно легше сприймати аргументацію. Крім того, ілюстративні матеріали добре показують розуміння авторами біологічного змісту своїх досліджень. Саме за допомогою ілюстративного матеріалу можна одразу побачити як переваги, так і недоліки певної роботи.

Основні види наукових творів

Наукові твори поділяють на дві основні групи — рецензовані й нерецензовані. **Рецензованими** є твори, які перед публікацією перевіряють на новизну результатів, об'єктивність проведеного дослідження, відсутність помилок, правильність виконання аналізу отриманих даних, адекватність висновків тощо. **Нерецензовані твори** в такий спосіб не перевіряються.

Рецензованими є більшість сучасних наукових публікацій. Такими рецензованими публікаціями є статті в наукових журналах (мал. 6.1), електронні препринти (попередні повідомлення головних положень) наукових статей, наукові книги (монографії), дисертації, патенти, наукові звіти. Нерецензованими творами є тези конференцій, тексти усних доповідей, електронні публікації на нерецензованих сайтах.





Мал. 6.1. Міжнародні наукові журнали

Наукометричні бази даних

Наукове дослідження буде мати цінність лише за умови, якщо його результати будуть використовуватися. Найкращим показником використання результатів роботи є його цитованість. Під час виконання будь-якого дослідження звертаються до робіт ученої спільноти, яка працює у цій галузі. Публікуючи результати, вказують, результати яких робіт враховували під час планування свого дослідження та аналізу його результатів. Для цього в кінці будь-якого наукового твору міститься список літератури.

Якщо чиясь робота має важливе значення, то на неї посилаються часто (вона має високий індекс цитування). Для того щоб зрозуміти, наскільки часто посилаються на конкретну роботу, створюють спеціальні наукометричні бази даних.

Наукометричні бази даних — це бібліографічні й реферативні бази даних, які мають спеціальні програмні інструменти для відстеження цитованості статей, що було опубліковано в наукових виданнях. Найбільш авторитетними і повними на даний момент вважаються такі бази даних, як Scopus та Web of Science.

! Ключова ідея

Результати будь-якого наукового дослідження необхідно проаналізувати, на їхній основі сформулювати обґрунтовані висновки, оформити їх у певному вигляді та представити науковій спільноті. Такі роботи можна розмістити для вільного користування в наукометричних базах даних.

ПР Практична робота

Візуалізувати результати дослідження за допомогою таблиць, діаграм, графіків

1. Зробіть виміри певної характеристики будь-яких біологічних об'єктів (наприклад, довжину насінин соняшника, кількість зерен у колоску пшениці тощо) або скористайтеся тими, що наведено в електронному додатку.
2. Візуалізуйте їх — складіть таблиці, побудуйте діаграми й графіки.
3. Сформулюйте висновок.

ПР Практична робота

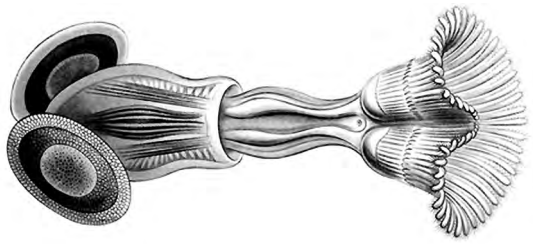
Проаналізувати різні види біологічних/екологічних наукових творів, визначити їхні особливості, мету та завдання, недоліки та переваги

1. Підберіть та прочитайте різні види наукових творів (наприклад, стаття в енциклопедії, в науково-популярному журналі, відеофрагмент в Інтернеті) на біологічну або екологічну тематику (наприклад, способи запилення рослин, способи руху тварин, міграції тварин тощо).
2. Визначте їхні особливості, мету й завдання.
3. Визначте їхні недоліки й переваги.
4. Сформулюйте висновок, зазначивши, яке значення у практичній діяльності людини має вміння аналізувати наукові твори.

? Запитання та завдання

1. Чому тези доповідей для наукових конференцій зазвичай не потребують рецензування? **2.** Порівняйте переваги й недоліки публікацій у друкованих наукових журналах і на сторінках електронних ресурсів. **3.** Щоб встановити вплив добрива на урожайність моркви, учень засіяв нею дві ділянки однакової площі. На першу ділянку він вніс 0,5 кг добрива, а на другу — 1 кг. З першої ділянки він зібрав 20 кг моркви, а з другої — 15 кг, і зробив висновок, що використання цього добрива погіршує врожайність. Поясніть, чому цей експеримент було спланова-но неправильно, а висновки, що було зроблено на основі цього дослідження, не є науковими.

Тема 2. Біорізноманіття



§ 7. Біологічна систематика

Поміркуйте

У своєму романі «Мобі Дік» Г. Мелвілл наполягав, що кити є рибами. Ми знаємо, що це не так. А чи можна застосувати інший варіант систематики, щоб Г. Мелвілл виявився правим? Поясніть.

Згадайте

- Тварини
- Рослини
- Рід
- Вид
- Царство

Розділи біологічної систематики

Біологічна систематика — це розділ біології, який формує єдину систему живого світу на основі виділення біологічних таксонів (систематичних одиниць) і відповідних назв, наданих за певними правилами (біологічної номенклатури). Основні систематичні категорії ввів у науку шведський учений Карл Лінней. Біологічна систематика поділяється на два основні розділи: таксономію та біологічну номенклатуру.

Таксономія займається розробкою правил групування живих організмів. Це дуже складна проблема, бо часто не зовсім зрозуміло, на основі яких ознак слід об'єднувати організми у групи. Так, у давнину всіх червів об'єднували в один тип. Але сучасні дослідження показали, що різні групи червів мають різне походження і не є близькими родичами.

Біологічна номенклатура розробляє правила найменування живих організмів, створює спеціальні міжнародні кодекси, які регулюють спірні питання, вирішує проблеми синонімів (коли один вид випадково отримує кілька назв) тощо.

Штучні (формальні) та природні (філогенетичні) системи живого світу

Системи живого світу можуть бути різними. Їх поділяють на дві групи — штучні (формальні) та природні (філогенетичні). **Штучними** (*формальними*) називають системи, в яких класифікація видів базується лише на ступені їхньої подібності за вибраними ознаками. При цьому не враховується історична спорідненість організмів, які така система об'єднує у відповідні таксони.

Природними (*філогенетичними*) називають системи, в яких класифікація організмів будується на ступені їхньої подібності з урахуванням філогенетичної спорідненості. Так, штучна система може зараховувати до риб усіх хребетних, які живуть у воді. Тоді до риб будуть віднесені всі кити. А природна система враховує, що кити походять від наземних предків і є вторинноводними тваринами. Тому в такій системі кити належать до групи ссавців.

Історія розвитку систем класифікації організмів

Першою спробою класифікувати живі організми можна вважати систему Аристотеля, який виділив групи рослин і тварин. А першою науковою системою класифікації стала система Карла Ліннея (1758 р.), у якій рослини і тварини отримали статус царств (мал. 7.1). Але вже тоді стала зрозуміла значна відмінність грибів, і вони були виділені в окреме царство Отто фон Мюнхгаузеном (1763 р.). Щоправда він об'єднав їх разом із губками і коралами (мал. 7.2). Ця помилка була виправлена в системі Ноеля Жозефа де Неккера (1783 р.), в якій царство Гриби було виділено окремо (мал. 7.3). На жаль, пропозиції Мюнхгаузена й Неккера були надовго забуті.

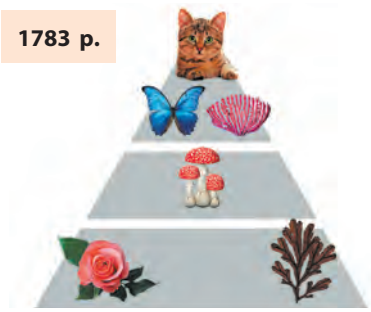
Учені в XIX ст. уперше усвідомили, що численні мікроскопічні істоти (бактерії, найпростіші, мікроскопічні водорості) важко віднести до тварин або рослин. Наслідком цього було виникнення у системі Ернста Геккеля (1866 р.) нового царства Протисти, яке об'єднало всі одноклітинні й колоніальні форми (мал. 7.4).



Мал. 7.1. Система царств живих організмів К. Ліннея



Мал. 7.2. Система царств живих організмів О. Мюнхгаузена



Мал. 7.3. Система царств живих організмів Н. Неккера

У першій половині XX ст. внаслідок розвитку методів мікроскопії стала зрозумілою різниця між прокаріотами та еукаріотами. У системі Герберт Копленд (1938 р.) було виділено чотири царства: Монери (дроб'янки), Протоктисти (нижчі еукаріоти), Тварини і Рослини.

У 1959–1969 роках американський дослідник Роберт Уайттейкер удосконалив цю систему, виділивши гриби в окреме царство (у системі Г. Копленда їх відносили до царства Протоктисти) (мал. 7.5). Ця система була найбільш поширеною до 80–90-х років XX століття, поки нові технології в цитології та молекулярній біології не дозволили створити сучасну систему класифікації живих організмів.

Принципи сучасної класифікації організмів

Сучасна наукова класифікація повинна відображати еволюційні зв'язки між живими організмами та вказувати на рівень їхньої спорідненості. Крім того, вона має бути зручною для використання і дозволяти легко включати нові, нещодавно відкриті види.

Основною систематичною категорією є вид. Видова назва складається з двох латинських слів (бінарна номенклатура), перше з яких є назвою роду, а друге — видовим епітетом. Споріднені види об'єднуються в більш високі таксономічні категорії — роди, роди — в родини, а ті — в іще вищі категорії.



Мал. 7.4. Система царств живих організмів Е. Геккеля



Мал. 7.5. Система царств живих організмів Р. Уайттейкера

Практична робота

Визначення систематичного положення організмів своєї місцевості

1. Оберіть по 3–5 об'єктів рослин і тварин вашої місцевості.
2. Визначте їхні назви й систематичне положення. Складіть дві таблиці (одна — для рослин, інша — для тварин), у яких укажіть систематичні категорії, до яких вони належать.
3. Сформулюйте висновок.

Ключова ідея

Біологічна систематика пройшла шлях довгого розвитку. Сучасна систематика створює природну систему організмів, максимально відображаючи їх еволюцію та родинні зв'язки.

Запитання та завдання

1. Виберіть два види живих організмів з різних царств і визначте їхнє систематичне положення. **2.** Які із зображених у параграфі систем царств живих організмів (мал. 7.1–7.5) є штучними, а які — природними? Обґрунтуйте свою точку зору. **3.** Використовуючи додаткові джерела інформації (у тому числі Інтернет), складіть список методів досліджень, на яких базується сучасна біологічна систематика.

§ 8. Створення систем живих організмів

Поміркуйте

Не так давно систематики вирізняли дві окремі родини — Люди і Людиноподібні мавпи. Але зараз їх об'єднали в одну родину, врахувавши, що останній спільний предок усіх представників родин жив 15 млн років тому, а останній спільний предок людини і шимпанзе — 8 млн років тому. Чому?

Згадайте

- Біологія
- Генетика
- Еволюція
- Методи досліджень
- Таксон
- Симбіогенез

Еволюційна таксономія та кладистика

Після поширення еволюційної теорії Чарльза Дарвіна Ернст Геккель запропонував концепцію еволюційної таксономії. Згідно з цією концепцією, система класифікації повинна була відображати хід еволюції живих організмів. Ця точка зору переважає в науці й зараз. Тому сучасні системи класифікації мають обов'язково враховувати спорідненість різних груп організмів.

Для створення сучасних класифікацій живих організмів учені частіше використовують принципи кладистики. **Кладистика** — це підхід до біологічної класифікації, за якого організми класифікують згідно з їх порядком відгалуження від еволюційного дерева. При цьому морфологічна подібність не враховується, бо вона може виникати в ході пристосування до схожих умов існування. Цей підхід має і деякі недоліки. У рамках кладистичного підходу складніше створювати систематику груп в еволюції, у яких мав місце симбіогенез (наприклад, під час утворення хлоропластів в еукаріотів).

Складність створення сучасної класифікації можна проілюструвати на прикладі класифікації птахів і плазунів (мал. 8.1), коли використання двох різних комплексів морфологічних ознак та молекулярно-генетичних досліджень дає три різні варіанти класифікації.

Монофілетичні й парафілетичні таксони

Систематичні групи живих організмів (таксони) за їхнім походженням поділяють на монофілетичні й поліфілетичні (від грец. *mono* — один, *poli* — багато). **Монофілетичні** таксони об'єднують нащадків одного предка, а **поліфілетичні** — різних, довільно обраних нащадків декількох предків. Наприклад, клас Однодольні є монофілетичним таксоном, а царство Рослини, яке було виділено Р. Уайттейкером,— поліфілетичним, бо воно об'єднує декілька неспоріднених груп (бурі водорості, червоні водорості, зелені рослини тощо). Виділяють також **парафілетичні** таксони, які об'єднують нащадків одного



Мал. 8.1. Різні варіанти класифікації однієї групи тварин: *а*, *б* — за різними морфологічними ознаками, *в* — за молекулярно-біологічними даними

предка, окрім однієї, як правило, найбільш просунутої групи. Так, у межах ряду Примати (мал. 8.2) об'єднання разом довгоп'ятів та лорі буде прикладом поліфілетичного таксону. Додавання до цієї групи лемурів утворить парафілетичний таксон, а об'єднання всіх інших мавп цього ряду в інфраряд Мавпоподібні утворить монофілетичний таксон.

У сучасній систематиці поліфілетичні таксони вважаються неприйнятними. Якщо вдається довести, що група є поліфілетичною, систематики її ліквідовують або ж змінюють її межі, щоб виключити з неї неспоріднені види. Так, у минулому були ліквідовані такі групи, як Безхребетні й Таємношлюбні, а в останні роки суттєво змінилися межі царств Рослини, Гриби і Тварини.

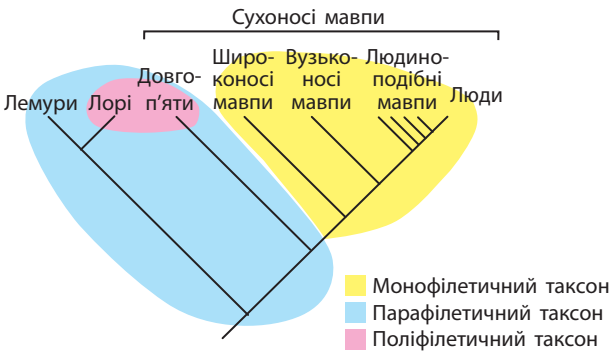
Таксономічна ієрархія

Таксономічна ієрархія — це розташування систематичних груп за порядком супідрядності, тобто включення одних груп до складу інших. Порядок ієрархії для основних систематичних категорій є таким:

Домен → Царство → Відділ (Тип) → → Клас → Порядок (Ряд) → Родина → Рід → → Вид

Так, вид Людина розумна включається до складу роду Людина разом із видами Людина неандертальська, Людина вміла тощо. Рід Людина входить до складу родини Гомініди разом з родами Шимпанзе, Горила й Орангутан. Родина Гомініди входить до складу ряду Примати, який є складовою класу Ссавці. Клас Ссавці входить до складу типу Хордові, царства Справжні тварини, домену Еукаріоти.

У тих випадках, коли систематика групи є складною, основних систематичних категорій може бути недостатньо. У таких випадках використовують так звані *вставні категорії*.



Мал. 8.2. Створення різних таксонів у межах ряду Примати

Назви вставних категорій утворюються від назв основних категорій за допомогою префіксів. Найпоширенішими такими префіксами є *над-* (*супер-*) та *під-* (*суб-*). Можуть використовуватися також префікси *епі-*, *гіпер-*, *інфра-* та інші. Наприклад: субдомен Аморфеї, надряд Дводишні, інфраклас Сумчасті.

Філогенетика

Філогенетика — це одна з галузей систематики, яка встановлює еволюційні зв'язки між різними групами організмів, як сучасних, так і вимерлих.

Для дослідження філогенезу сучасна біологія широко використовує новітні технології. Особливо ефективними є методи галузі молекулярної біології та генетики й мікроскопічних досліджень. Також широко використовують математичне моделювання й побудову філогенетичних дерев.

Філогенетичне дерево — це схема, яка відображає еволюційні зв'язки між таксонами, для яких воно будується. Філогенетичні дерева можуть будуватися не тільки для таксонів живих організмів. Їх можна створювати, наприклад, для певних біополімерів, таких як білки або нуклеїнові кислоти.

Ключова ідея

Головним принципом, якого намагаються дотримуватися під час створення сучасної систематики, є об'єднання всіх нащадків одного предка в єдину систематичну групу. Але в деяких випадках дотримати-ся цього правила не вдається, бо це створює складнощі в практичній роботі.

Запитання та завдання

1. У ряді Примати вчені виділяють підряд Сухоносі, до якого включають представників інфраряду Мавпоподібні й Довгоп'яти. Їхні еволюційні зв'язки показано на мал. 8.2. Проаналізуйте малюнок і зробіть висновок, яким таксоном є Сухоносі — монофілетичним, поліфілетичним чи парафілетичним. Висновок обґрунтуйте. **2.** Чому використання різних наборів морфологічних ознак одних і тих самих груп організмів часто є причиною їх різних класифікацій (як у варіантах а і б на мал. 8.1)? **3.** Складіть список переваг і недоліків кладистичного підходу в систематиці.

§ 9. Вид як базовий таксон сучасної систематики

Поміркуйте

Такса і дог зовні досить сильно різняться між собою. Чому вони є представниками одного виду?

Згадайте

- Систематична категорія
- Бінарна номенклатура
- Рід
- Вид

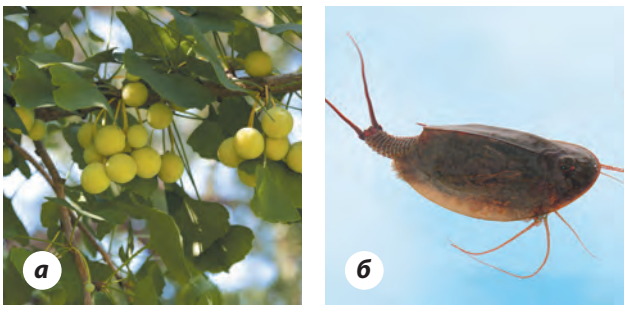


Мал. 9.1. Приклади видів, особини яких значно відрізняються одна від одної за зовнішнім виглядом

Концепції виду

Базовим таксоном сучасна систематика вважає вид. Складність поділу живих істот на види полягає ще й у тому, що саме визначення поняття «вид» є доволі складним. І залежить воно від того, яка з концепцій виду використовується в певному випадку.

У більшості випадків для виду використовують таке визначення: **вид** — це сукупність популяцій особин, подібних між собою за будовою, функціями, місцем в угрупованнях організмів, що населяють певний ареал і вільно схрещуються між собою у природі.



Мал. 9.2. Гінкго дволопатеве (*а*) і щитень літній (*б*) — види-довгожителі, існують понад 100 млн років

Деякі поширені концепції виду

Назва концепції	Визначення виду	Особливості концепції
Типологічна	Це група особин, які є ідентичними до особини-еталону за певними ознаками	Усі особини виду порівнюються з еталонним зразком. Ця концепція дуже незручна для видів, особини яких можуть сильно відрізнятися за зовнішніми ознаками, наприклад собака домашній, коні (мал. 9.1)
Номіналістична	Це група особин, яка визнається формальною класифікацією і становить певний етап розвитку певної еволюційної лінії	Ця концепція розглядає вид як чисто теоретичне поняття, бо живі організми в природі постійно змінюються. В її межах важко пояснити дуже тривале існування гінкго або щитнів (мал. 9.2)
Біологічна	Це група особин, що здатна схрещуватися і давати плідне потомство	Концепція добре підходить для опису багатоклітинних організмів зі статевим розмноженням, але зазнає труднощів під час опису організмів, які не мають статевого розмноження, наприклад бактерій
Філогенетична	Це найменша монофілетична група, яка заслуговує на формальне визнання	Ця концепція визначає вид за його монофілетичним походженням (від однієї популяції або навіть окремої особини). Не є вдалою для визначення видів, які виникли шляхом схрещування або симбіогенезу

Критерії виду

Морфологічний: схожість зовнішньої і внутрішньої будови організмів одного виду та її відмінність у різних видів

У людини більший мозок та інші пропорції частин скелета, шимпанзе має добре розвинений волосяний покрив

Репродуктивний: схожість процесів життєдіяльності й можливість схрещування

Людина не може схрещуватися із шимпанзе

Географічний: зона поширення виду (ареал). Існують види з розірваними і дуже великими ареалами поширення

Людина заселила всі континенти, а ареал шимпанзе обмежений центральною частиною Африки



Біохімічний: можливість розрізняти види за біохімічними параметрами (будовою білків і нуклеїнових кислот)

Білок FOXP2 людини, який регулює розвиток мозку, легенів і кишечника та забезпечує розвиток мовних навичок, на 2 амінокислоти відрізняється від аналогічного білка шимпанзе

Генетичний: кількість і структура хромосом виду, тобто його каріотип (кожний вид має чітко визначений набір хромосом)

У людини 23 пари хромосом, а у шимпанзе їх 24

Екологічний: умови існування виду, його місце в біоценозі, взаємовідносини з іншими видами

Людина заселила багато різних біотопів, а шимпанзе живуть тільки в тропічному лісі

Критерії виду

У природі трапляються види-двійники, які дуже подібні між собою за зовнішньою будовою. Такі види було виявлено серед комах, риб, птахів, ссавців, рептилій, амфібій тощо. В Україні види-двійники знайшли у зелених ропух, полівок, мишаків. Тому, щоб не помилитися, для визначення виду використовують не якусь одну ознаку, а цілий комплекс критеріїв виду.

ПР Практична робота

Вивчення критеріїв виду на прикладі рослин і тварин, що належать до однієї родини

1. Розгляньте кілька видів рослин і тварин, що належать до однієї родини, і визначте їхні риси відмінності одне від одного за кількома критеріями (морфологічним, географічним, екологічним тощо).
2. Результати спостережень оформте у вигляді таблиці.

Приклади рослин однієї родини: яблуня, груша, шипшина.

Приклади тварин однієї родини: сорока, галка, крук.

3. Сформулюйте висновок.

! Ключова ідея

Існує кілька різних біологічних концепцій виду. Але в будь-якій з них окремі види визначають за допомогою комплексу критеріїв, а не за якоюсь однією окремою ознакою.

? Запитання та завдання

1. На конкретному прикладі поясніть, як за допомогою біохімічного критерію розрізнити два види. **2.** Серед комарів існують види-двійники, деякі з яких можуть переносити малярію, а деякі — ні. За зовнішньою будовою вони не відрізняються. Запропонуйте спосіб (або способи), за допомогою якого (або яких) ці види можна розрізнити.

§ 10. Біорізноманіття

Поміркуйте

Корінні американці створили добре розвинені цивілізації. Але до приходу європейців не мали у військову кінноти, хоча коні виникли й еволюціонували в Північній Америці. Чому?

Згадайте

- Живі організми
- Тварини
- Біоценози
- Рослини
- Гриби

Рівні й типи біологічного різноманіття

Термін «біорізноманіття» почали застосовувати нещодавно. Поняття «біологічне різноманіття» ввів Томас Лавджой (мал. 10.1) 1980 року, а скорочений варіант — «біорізноманіття» — запропонував Едвард Осборн Вілсон 1986 року.

Зараз застосовують кілька різних варіантів значення терміна «біорізноманіття». Одним із найбільш поширених є такий: *біорізноманіття* — це сукупність генів, видів та екосистем у регіоні. Визначення, прийняте на саміті ООН у Ріо-де-Жанейро (1992), говорить, що *біорізноманіття* — це мінливості серед живих організмів з будь-яких ареалів, включаючи, зокрема, суходольні, морські та інші водні, та серед екологічних комплексів, частинами яких вони є, що включає мінливість усередині видів, між видами та між екосистемами. Відповідно, за рівнями можна розглядати біологічне різноманіття на рівні популяції, виду, екосистеми тощо.

Розрізняють три основні типи біорізноманіття: альфа-, бета- та гамма-різноманіття. Альфа-різноманіття оцінює різноманіття всередині угруповання, бета-різноманіття — між угрупованнями, а гамма-різноманіття — на рівні ландшафтної зони, яка містить цілу низку угруповань.

Значення біорізноманіття у природі й житті людини

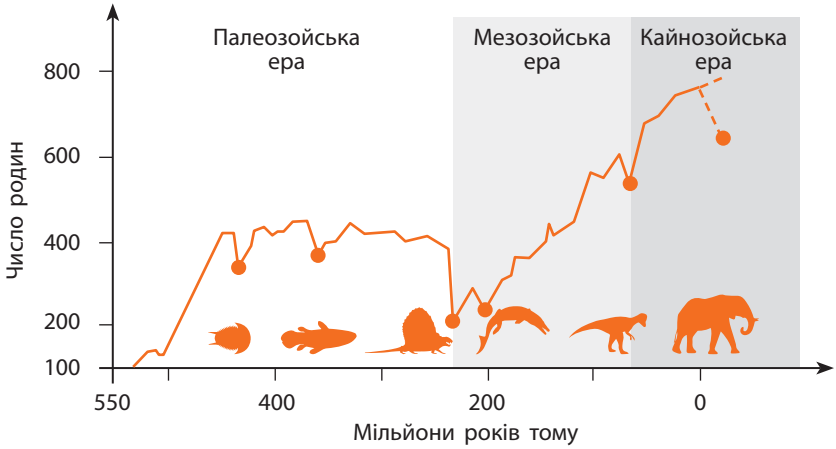
Біорізноманіття відіграє надзвичайно важливу роль в існуванні біосфери. Протягом еволюції біорізноманіття постійно зростало, що добре видно на прикладі збільшення кількості родин живих організмів із часом (мал. 10.2).

Екосистеми можуть існувати тільки за умови, що до їхнього складу входять продуценти, консументи і редуценти, бо органічні речовини слід постійно утворювати і постійно руйнувати, щоб забезпечити обмін речовин. Тобто без мінімального біологічного різноманіття екосистема існувати просто не зможе. Теоретично *мінімальною умовою* існування екосистеми є наявність хоча б двох компонентів — продуцента і редуцента.

Більший рівень різноманіття робить екосистеми більш стійкими до зовнішніх впливів.



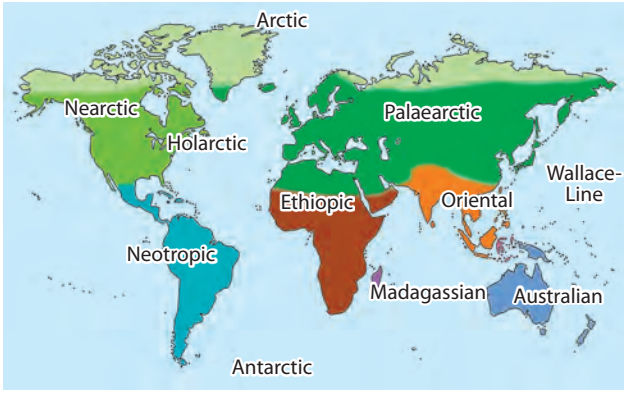
Мал. 10.1. Т. Лавджой (нар. 1941 р.), американський біолог



Мал. 10.2. Зміна числа родин тварин протягом останніх 550 мільйонів років



Мал. 10.3. Флористичні царства



Мал. 10.4. Зоогеографічні царства

Високе генетичне різноманіття збільшує шанси популяції на виживання в умовах зміни середовища існування, бо в такому випадку хоч хтось із нащадків може виявитися достатньо пристосованим до нових умов існування.

Велике значення має біорізноманіття і для людини. Людина також є складовою екосистем. Тому високий рівень біорізноманіття збільшує шанс виживання екосистем узагалі й людини зокрема. Велика кількість різних видів тварин і рослин може бути джерелом природних сполук і матеріалів, які можуть використовуватися людиною.

Крім того, високе різноманіття надає людині переваги і в її господарській діяльності. Так, перші цивілізації на планеті зароджувалися у схожих умовах. Але євразійські цивілізації мали можливість для одомашнення набагато більшої кількості видів тварин, ніж, наприклад, американські. Одомашнення коней зробило більш ефективним як сільське господарство, так і транспорт, що стало причиною вищої ефективності економіки і швидшого розвитку цивілізації в Євразії.

Систематика і біогеографія

Систематика та біогеографія є науками, які складають основу вивчення біорізноманіття. **Систематика** розподіляє організми за систематичними групами, враховуючи ступінь спорідненості та еволюційну історію видів. **Біогеографія** досліджує закономірності географічного поширення живих організмів та їхніх угруповань і характер фауни (сукупності видів тварин) і флори (сукупності видів рослин) окремих територій.

Завдяки дослідженням систематики і біогеографії було, наприклад, виділено флористичні царства — райони Землі, які відрізняються особливостями флористичного складу (мал. 10.3). Цікаво, що фауністичне районування, яке теж було виконано, дало дещо інший поділ поверхні Землі на області (мал. 10.4).

! Ключова ідея

Біорізноманіття є обов'язковою умовою існування будь-якої екосистеми. Високий рівень біорізноманіття робить екосистеми більш стійкими. Воно має величезне значення для розвитку та виживання людства.

ПР Практична робота

Порівняльна характеристика фауністичних царств

1. Розгляньте карту фауністичного районування суходолу. Визначте території, які охоплює кожне фауністичне царство.
2. Використовуючи текст підручника, визначте характерні ознаки кожного фауністичного царства. Складіть та заповніть відповідну таблицю.
3. Визначте головні принципи фауністичного районування. Дайте їм коротку характеристику.
4. Сформулюйте висновок.

? Запитання та завдання

1. Якими мовами подано підписи на картах (мал. 10.3, 10.4)? Чому саме ці мови найчастіше використовують у науці? **2.** Чи згодні ви з твердженням, що популяція з високим рівнем біорізноманіття має більші шанси на виживання у випадку дії на неї несприятливого фактора? Обґрунтуйте свою точку зору. **3.** За яких умов зможе існувати екосистема, до складу якої входить тільки один вид живих організмів? Яким чином у ній можна створити мінімально необхідне для функціонування біорізноманіття?

§ 11. Дослідження біорізноманіття

Поміркуйте

У якому з двох біоценозів — коралового рифу чи відкритого океану, розташованих на однаковій глибині,— біорізноманіття буде більшим і чому?

Згадайте

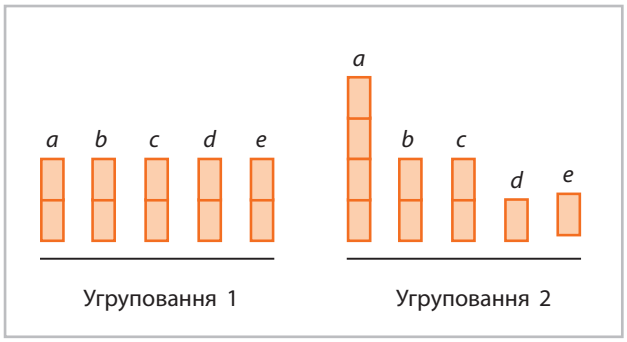
- Біологія
- Експеримент
- Фактори середовища
- Методи біології
- Спостереження

Методи вивчення біорізноманіття

Методи вивчення біорізноманіття є досить численними. До них належать інвентаризація, моніторинг, оцінка видового різноманіття, оцінка екосистемного різноманіття, біоіндикація.

Дуже важливим є кількісний аспект оцінювання різноманіття.

Оцінювати біорізноманіття можна як усередині якогось угруповання, так і порівнюючи між собою різні угруповання. Під час оцінювання біорізноманіття всередині угруповання не слід плутати його з багатством екосистеми. Видове багатство визначається кількістю видів, які присутні в екосистемі. А під час оцінювання біорізноманіття враховується також кількісна частка кожного з видів (мал. 11.1).



Мал. 11.1. Видове багатство угруповань 1 і 2 однакове, а біорізноманіття першого угруповання вище, ніж другого (*a, b, c, d, e* — певні види)

Інвентаризація і моніторинг

Будь-яка оцінка біорізноманіття починається з його переліку (інвентаризації).

Інвентаризація — це виявлення наявності всіх компонентів біорізноманіття та їх фіксація. Так, під час аналізу генетичного різноманіття виявляють усі існуючі варіанти генів, а під час аналізу видового різноманіття визначають усі види, які є в угрупованні.

Інвентаризація є тією основою, з якої починаються всі роботи з дослідження біорізноманіття. Адже перед тим як порівнювати, треба знати, що порівнювати.

Часто для відслідковування змін біорізноманіття використовують моніторингові дослідження. **Моніторинг** — це тип досліджень, за яких з певною періодичністю проводять ряд заходів, які дозволяють визначити стан досліджуваного об'єкта. Заходи проводять однаковим чином і з використанням однакових приладів. Це дає можливість аналізувати динаміку змін стану та виявляти зміни, які відбуваються з об'єктом спостережень. Моніторингові дослідження дозволяють робити ефективні прогнози розвитку ситуації в екосистемах і запобігати негативним тенденціям, які вдається виявити.

Залежно від призначення виділяють загальний (стандартний), оперативний (кризовий) та фоновий (науковий) моніторинг. **Фоновий** моніторинг здійснюється у природних та біосферних заповідниках і на інших територіях, що охороняються. Він є докладним і високоточним, що дозволяє ефективно досліджувати зміну стану екосистем. **Загальний** моніторинг не такий докладний. Параметри, за якими він здійснюється, підбирають з точки зору оптимальності й достатності. **Оперативний** моніторинг проводять у зонах аварій та природних явищ, які суттєво порушили стан екосистеми.

Біоіндикація та екологічне прогнозування

Біоіндикація — це метод визначення екологічного стану екосистем за допомогою живих об'єктів. Як об'єкти можуть використову-





Мал. 11.2. Види-індикатори: лишайники (*а*) — чистоти повітря, дафнії (*б*) — водних екосистем

ватися клітини, організми, популяції окремих видів або екологічні угруповання. За допомогою біоіндикації можна оцінювати дію абіотичних, біотичних та антропогенних факторів.

Для діагностики стану екосистем використовують види-індикатори, які мають більшу чутливість до дії несприятливого фактору середовища і тому швидше реагують на зміни в дії цього фактору. Для оцінки дії різних факторів використовують різні види-індикатори (мал. 11.2).

Слід відмітити, що універсальних видів-індикаторів не існує. Це пов'язано з тим, що різні живі організми суттєво відрізняються між собою за стійкістю до дії різних факторів. І якщо, наприклад, певний вид є чутливим до зміни вмісту сполук Арсену у своєму середовищі існування, то це не означає, що він також буде гарним індикатором для виявлення зміни вмісту сполук Плюмбуму.

Для аналізу змін стану екосистеми в цілому застосовують не один вид-індикатор, а цілий комплекс таких видів. Для того щоб оцінка стану екосистеми була ефективною, до комплексу видів-індикаторів включають представників основних екологічних груп — продуцентів, консументів і редуцентів. При цьому серед консументів види-індикатори підбирають для кожного з основних трофічних рівнів.

! Ключова ідея

Спостереження за станом біорізноманіття в екосистемі може дати дуже багато корисної інформації. З його допомогою можна виявити появу нових проблем і зробити прогноз щодо майбутніх подій в екосистемі.

Екологічне прогнозування — це передбачення можливої поведінки природних систем на основі інформації, яка була отримана в попередніх дослідженнях. Основою екологічного прогнозування часто є створення моделей екосистем, які дозволяють оцінити вплив на них як природних процесів, так і людської життєдіяльності. Для екологічного прогнозування створюють прогнозні карти, які періодично оновлюють, ураховуючи зафіксовані в екосистемах зміни.

ПР Практична робота

Вивчення видового складу екосистем своєї місцевості. Видова біорізноманітність

1. Визначте види рослин і тварин, які входять до складу однієї з екосистем вашої місцевості.
2. За результатами спостережень заповніть таблицю, у якій укажіть, які рослини є покритонасінними, голонасінними та вищими споровими, а також які тварини є хребетними, безхребетними.
3. Для кожного з видів оцініть частоту, з якою він трапляється в екосистемі, (висока, середня, низька), та вкажіть її в таблиці.
4. Сформулюйте висновок.

? Запитання та завдання

1. Які переваги й недоліки, порівняно з індикацією за допомогою приладів, має біоіндикація? **2.** Складіть список екосистем вашого регіону, для яких було б бажано провести екологічне прогнозування. **3.** Наведіть приклади видів-індикаторів. **4.** На прикладі дафній поясніть, як можна використовувати види-індикатори. **5.** На малюнку 11.1 показано видовий склад та частку (від загального числа особин) кожного з видів двох угруповань. Поясніть, чому біорізноманіття угруповання 1 вище, ніж угруповання 2.

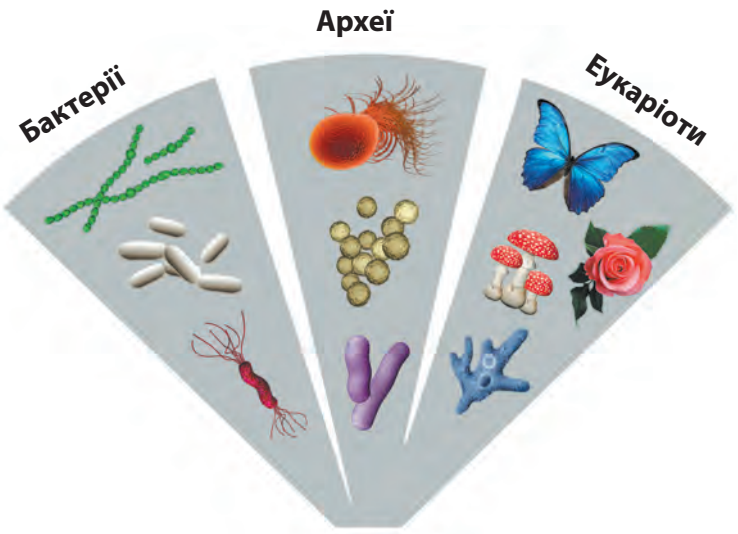
§ 12. Сучасна система живого світу

Поміркуйте

Як можна визначити наявність різних видів мікроорганізмів у певному середовищі існування?

Згадайте

- Клітина
- Еукаріоти
- Систематичні категорії
- Прокаріоти
- Віруси



Мал. 12.1. Три домени живих організмів

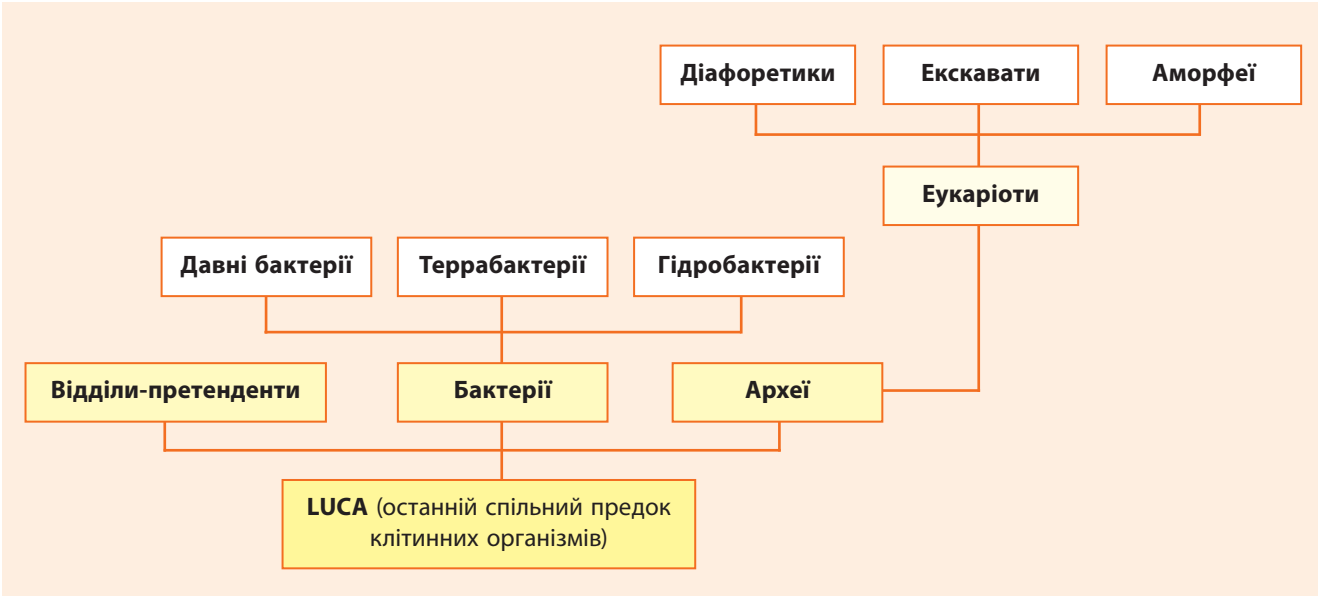
Тридоменна система живого світу

Карл Воуз (1990 р.), спираючись на аналіз послідовності нуклеотидів рРНК та деякі інші молекулярні характеристики, запропонував новий варіант систематики живих організмів. Згідно з ним організми поділялися на великі систематичні групи — домени. **Домен** — це таксон найвищого рангу, який включає кілька царств живих організмів.

Клітинні форми життя поділили на три домени — Бактерії, Археї та Еукаріоти (мал. 12.1). Віруси виділили як окремий таксон *Vira*, який об'єднує неклітинні форми життя й за рангом відповідає домену. Така класифікація найбільш точно відбиває сучасні уявлення про виникнення й еволюцію основних груп живих організмів.

Характерні особливості доменів живих організмів

Група	Організми, які входять до складу групи	Особливості будови і життєдіяльності
Бактерії	Бактерії	Клітинні організми. У клітинах немає ядра й мембранних органел. Відрізняються значною різноманітністю біохімічних процесів у клітинах. Генетичний матеріал зазвичай представлений великою кільцевою молекулою ДНК (бактеріальною хромосомою). Можуть мати плазміди. Гени не містять інтронів
Археї	Археї (архебактерії)	Клітинні організми. Суттєво відрізняються від інших доменів за складом ліпідів та білків. У клітинах немає ядра й мембранних органел. Генетичний матеріал зазвичай представлений великою кільцевою молекулою ДНК (бактеріальною хромосомою). Можуть мати плазміди. Частина генів містить інтрони
Еукаріоти	Тварини, гриби, зелені рослини тощо	Клітинні організми. У клітинах є ядра та інші мембранні органели й цитоскелет. Генетичний матеріал міститься у хромосомах і має вигляд лінійних молекул ДНК. У мітохондріях і пластидах присутні невеликі молекули кільцевої ДНК. Гени містять інтрони



Мал. 12.2. Новий варіант системи організмів, у якому еукаріоти об'єднуються з археями і з'являється нова гілка (відділи-претенденти, які не можна поки що віднести ні до бактерій, ні до архей)

Макросистематика і метагеномний аналіз

Макросистематикою називають розділ систематики живих організмів, який працює із систематичними категоріями найвищих рангів — доменами, субдоменами, групами царств, царствами тощо. Останнім часом у цій галузі було зроблено чимало відкриттів. Це пов'язано із застосуванням новітніх методів аналізу, у першу чергу *молекулярно-генетичних*.

Зараз уже відома послідовність нуклеотидів ДНК для багатьох важливих генів сотень організмів. А геноми хоч кількох представників основних систематичних груп розшифровані повністю. Це дозволяє ефективно порівнювати організми між собою, встановлюючи їхні родинні зв'язки. Завдяки таким технологіям було поставлено питання про об'єднання архей та еукаріотів в один домен. Зараз воно активно обговорюється.

Також широке застосування отримав метод *метагеномного аналізу*. Він дозволяє вилучати й аналізувати ДНК безпосередньо з відібраних проб, без вирощування мікроорганізмів. Такий метод аналізу допомагає вивчати організми, які поки що не вдається вирощувати на поживних середовищах. Виявилося, що таких організмів набагато більше, ніж передбачалося раніше. Серед них навіть була виділена окрема група «відділів-кандидатів» (*Candidate Phyla*), яких поки що не змогли віднести ні до архей, ні до бактерій. Можливо, що їх доведеться виділяти в окремий домен (мал. 12.2).

Ця нова група цілком складається з організмів, які не вдається вирощувати в культурах. Поки що відома тільки будова їхньої ДНК і те, що, скоріше за все, вони є прокаріотами.

Ключова ідея

Усі клітинні організми у сучасній систематиці поділяють на три великі групи — домени: Бактерії, Археї та Еукаріоти. Віруси об'єднують в окрему групу неклітинних форм життя Vira, яка за рангом дорівнює домену.

Запитання та завдання

1. Чи згодні ви з використанням терміна «домен» для позначення найбільшої систематичної категорії? Обґрунтуйте свою точку зору. **2.** Послідовність нуклеотидів яких генів найкраще використовувати для порівняння різних груп живих організмів? Відповідь обґрунтуйте. **3.** Складіть список можливих причин, які заважають вирощуванню в культурі мікроорганізмів, що відкрили за допомогою метагеномного аналізу.

§ 13. Прокаріотичні організми

Поміркуйте

Архей вважають найближчими родичами і предками еукаріотів. А які ознаки на це вказують?

Згадайте

- Клітина
- Нуклеоїд
- Джгутик
- Клітинна стінка
- Плазміда

Бактерії та Археї

Прокаріотів поділяють на дві великі групи — домени Археї та Бактерії (мал. 13.1). Бактерії трапляються в усіх середовищах існування. Вони живуть у воді, ґрунті, живих організмах. Архей спочатку виявили в зонах екстремального існування: у дуже гарячих джерелах (наприклад, у гейзерах) та в дуже холодних умовах, у водоймах із дуже солоним, кислим або лужним середовищем. Але наступні дослідження виявили значну кількість архей, які живуть і в нормальних умовах. Багато представників архей є мешканцями травних трактів тварин (жуйних, термітів, людей тощо).

Систематика бактерій та архей

Поділ бактерій на великі систематичні групи досі є предметом наукової дискусії. Якщо об'єднання видів до груп рангу відділу не викликають особливих проблем, то загальноприйняте їх об'єднання на рівні царств або субдоменів відсутнє.

Найбільш поширеним з існуючих варіантів є поділ бактерій на три великі групи:

Характерні ознаки бактерій та архей

Ознака	Бактерії	Археї
Кількість клітин	Одноклітинні, колоніальні та (інколи) багатоклітинні (мають клітини різних типів, як носток)	Тільки одноклітинні
Будова клітинної мембрани	Мембрана завжди двошарова, складається з фосфоліпідів	Мембрана може бути двошаровою або одношаровою, складається з етерів гліцеролу та терпенових сполук
Клітинна стінка	Складається з муреїну та специфічних білків, часто має додаткові шари	Складається із псевдомуреїну та специфічних білків
Особливості геному	Не містить гістонів	Містить гістоноподібні білки
Особливості джгутиків	Порожнисті білкові циліндри, ростуть кінчиком; обертання відбувається за рахунок різниці концентрації протонів по різні боки мембрани	Суцільні білкові нитки, ростуть основою; обертання відбувається за рахунок використання енергії АТФ



Мал. 13.1. Представники архей (*а*), одноклітинних (*б*) та багатоклітинних (*в*) бактерій

давні бактерії, терробактерії та гідробактерії. Представниками *давніх бактерій* є водневі бактерії (отримують енергію за рахунок окиснення водню) та термотоги (бактерії, які живуть у гарячих джерелах). До *терробактерій* належать ціанобактерії та збудник туберкульозу, а до *гідробактерій* — спірохети, хламідії та збудники чуми, холери і сальмонельозу.

Систематика архей також є ще недостатньо розробленою. Але вчені виділяють серед них дві великі групи — протеоархеї та еуархеї. До групи *протеоархей* належать нещодавно (2015 року) відкриті локіархеї. Їх вважають групою, яка є предковою для еукаріотів.

Значення бактерій та архей для людини

Для людини велике значення мають як бактерії, так і археї. Різні представники цих груп можуть мати для людини як позитивне, так і негативне значення.

Значення бактерій для людини

Взаємодія з людиною	Приклад
Використовуються у виробництві харчових продуктів	Кисломолочні продукти, сири, хлібобулочні вироби тощо
Є основним виробником продукції в біотехнологічному виробництві	Бактерії, які виробляють ліки (наприклад, інсулін)
Є складовою частиною бактеріальних добрив	Азотфіксуючі бактерії, які суттєво підвищують урожайність багатьох рослин
Є мутуалістичними симбіонтами кишечнику людини	Кишкова паличка
Є збудниками багатьох захворювань як самих людей, так і важливих для них тварин і рослин	Збудники холери, чуми, туберкульозу, бактеріального раку рослин
Можуть пошкоджувати внаслідок своєї життєдіяльності споруди або механізми	Залізобактерії, які поселяються у водопровідних трубах і можуть перешкоджати руху води

Значення архей для людини

Взаємодія з людиною	Приклад
Є частиною мікробіоти кишечнику людини	Метаногенні архебактерії товстого кишечнику
Важливе джерело ферментів, які використовуються в наукових дослідженнях і промисловості	ДНК-полімеразу архебактерій, які живуть у гарячих джерелах, використовують для полімеразної ланцюгової реакції
Збагачення руд металів під час видобування	Архебактерій використовують для видобутку золота, міді й кобальту
Виробництво продуктів харчування за високих температур	Ферменти архей використовують у виробництві молока з низьким умістом лактози, яке відбувається за високої температури

Ключова ідея

Прокаріотичні організми представлені двома доменами — Бактерії та Археї,— які суттєво різняться між собою. Обидва домени відіграють дуже важливу роль у природних екосистемах і житті людини.

Запитання та завдання

1. Які особливості біології бактерій можуть впливати на те, що їх об'єднання на рівні відділів не викликає великих проблем, а на рівні більших таксономічних груп (царства, субдомени) викликає постійні дискусії? **2.** Складіть список захворювань людини, збудниками яких є бактерії. **3.** Чи можна стверджувати, що бактерії є більш важливими для людства, ніж археї? Відповідь обґрунтуйте.

§ 14. Сучасна систематика еукаріотів

Поміркуйте

Які ознаки вказують на те, що амеба є більш близьким родичем людини, ніж інфузорія?

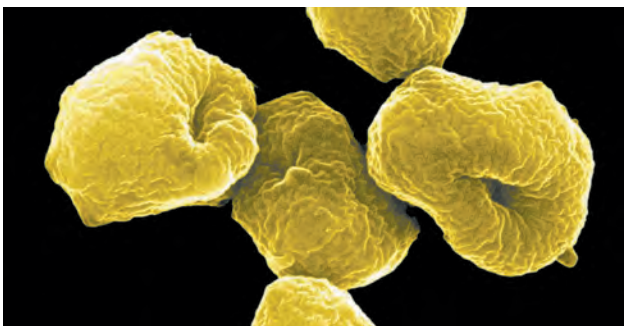
Згадайте

- Домен
- Еукаріоти
- Археї
- Моно- та поліфілетичні організми
- Ядро
- Мітохондрії
- Пластиди

Еволюційні зв'язки між еукаріотами та прокаріотами

Еукаріотичні організми утворилися в процесі еволюції з прокаріотичних. Але про те, яка саме з груп прокаріотів була предком еукаріотичних організмів, дискусії тривали довго. Перші дані про спорідненість еукаріотів з археями з'явилися ще 1984 року. Але тільки після розвитку технологій молекулярно-біологічних досліджень удалося встановити це більш обґрунтовано.

2015 року група під керівництвом Аньї Спанг (A. Spang) виявила у Північному Льодовитому океані сліди ДНК невідомого раніше організму з домену архей, який був названий *Lokiarchaeum* і віднесений до самостійного відділу Локіархеї (*Lokiarchaeota*), що входить до складу надвідділу Асгардархеї (*Asgardarchaea*) (мал. 14.1). Ця група архей і виявилася найближчим родичем еукаріотів. Більш того, вона утворила з ними монофілетичну групу. Саме тому зараз розглядають можливість змінити тридоменну систему органічного світу на дводоменну, бо, за правилами систематики, монофілетичні групи повинні утворювати один таксон.



Мал. 14.1. Асгардархеї

Поділ еукаріотів на субдомени

Нові технології досліджень, які з'являлися в другій половині XX ст., сприяли виділенню набагато більшого числа царств у межах групи еукаріотів. Така система найточніше відображає еволюційні зв'язки між окремими групами еукаріотів. Найбільший внесок у створення нової системи зробила група вчених під керівництвом Сайни Едла.

Згідно з новою системою, домен Еукаріоти поділяється на три частини — субдомени, які, у свою чергу, діляться на кілька груп (надцарств). А вже надцарства поділяють на окремі царства живих організмів. Трьома субдоменами еукаріотів є Екскавати, Діафоретики (біконти) та Аморфеї (мал. 14.2). Екскавати є винятково одноклітинними організмами, а серед діафоретиків та аморфеїв трапляються як одноклітинні, так і багатоклітинні форми.

Екскавати

Екскавати є найдавнішою групою еукаріотів. До них належать тільки одноклітинні організми. Вони можуть бути вільноживучими, вести паразитичний спосіб життя або ставати симбіонтами багатоклітинних організмів.

До цієї групи належать збудники захворювань, небезпечних для людини. Це, наприклад, трихомонада (збудник трихомонозу), трипаносома (збудник сонної хвороби) і лейшманія (збудник лейшманіозу).

Також до екскаватів належать евглени, типовим представником яких є евглена зелена, і гіпермастигіни (наприклад, трихонімфа) — одноклітинні організми з великою кількістю джгутиків. Гіпермастигіни є симбіонтами, які живуть у кишечниках термітів і тарганів.

Аморфеї

Аморфеї є найбільшою за кількістю видів групою еукаріотів. До складу цього субдомену входить кілька надцарств, найбільш значними з яких є Амебозої та Опістоконти.



Мал. 14.2. Сучасна класифікація еукаріотів

Амебозої представлено переважно одноклітинними формами. Але є серед них і колоніальні організми. А справжні слизовики здатні утворювати багатоклітинний плазмодій. Представниками амебозоїв є різноманітні амеби та справжні слизовики.

Опістоконти можуть бути одноклітинними, колоніальними або багатоклітинними організмами. До цієї групи належать царства Справжні гриби та Справжні тварини. Справжніми грибами є представники таких груп, як Базидіоміцети (у тому числі шапинкові гриби), Аскоміцети (трюфель, пеніцил тощо) та інші. Царство Справжні тварини об'єднує всіх багатоклітинних тварин (вони об'єднані в окреме підцарство), їх безпосередніх предків (хоанофлагелят) та їх близьких родичів.

Діафоретики

Діафоретики є дуже різноманітною за складом групою еукаріотів. До цього субдомену відносять кілька надцарств, найбільш значними з яких є Архепластиди та SAR.

Архепластиди об'єднують фотосинтезуючих еукаріотів, пластиди яких виникли в результаті симбіозу з ціанобактеріями. Серед них є одноклітинні, колоніальні й багатоклітинні організми. Найбільш відомими представниками цієї групи є царство Червоні водорості й царство Зелені рослини. До царства Зелені рослини відносять кілька груп, у тому числі зелені водорості та всі судинні наземні рослини (як спорові, так і насінні).

Назва надцарства SAR утворена за першими літерами назв трьох царств, які входять до його складу (*Stramenopiles, Alveolata, Rhizaria*). Серед них є одноклітинні, колоніальні й багатоклітинні організми. Багато представників цього надцарства, як і архепластиди, є фотосинтезуючими еукаріотами. Але їхні хлоропласти утворилися завдяки симбіозу з іншими еукаріотами (частіше за все з представниками червоних або зелених водоростей). Найбільш відомими автотрофними представниками SAR є бурі, діатомові та золотисті водорості.

Є серед представників SAR і гетеротрофні групи. До таких належать форамініфери, радіолярії, несправжні слизовики, інфузорії, споровики (у тому числі збудник малярії) тощо.

! Ключова ідея

Предками еукаріотів є організми з групи Асгардархеї. А самі еукаріоти поділяються на три великі субдомени — Екскавати, Аморфеї і Діафоретики, а кожний із них — на менші систематичні групи.

? Запитання та завдання

1. Чому в деяких випадках в одну таксономічну групу можуть об'єднувати автотрофних і гетеротрофних еукаріотів? **2.** Обґрунтуйте, чому бурі водорості слід відносити до надцарства SAR, а не до надцарства Архепластиди. **3.** Використовуючи додаткові джерела, знайдіть ознаки, за якими асгардархей і еукаріотів об'єднують в одну групу.

§ 15. Наземні рослини

Поміркуйте

Багатоклітинні морські водорості можуть досягати велетенських розмірів, хоча вони й не мають коренів. А от навіть у невеликих наземних рослин корені є. У чому секрет водоростей?

Згадайте

- Автотрофи
- Тканини
- Діафоретики
- Пластиди
- Органи

Загальна характеристика наземних рослини

Наземні рослини походять від зелених водоростей. Вони утворюють групу Ембріофітів (мал. 15.1). Характерні особливості цієї групи такі:

• багатоклітинність;

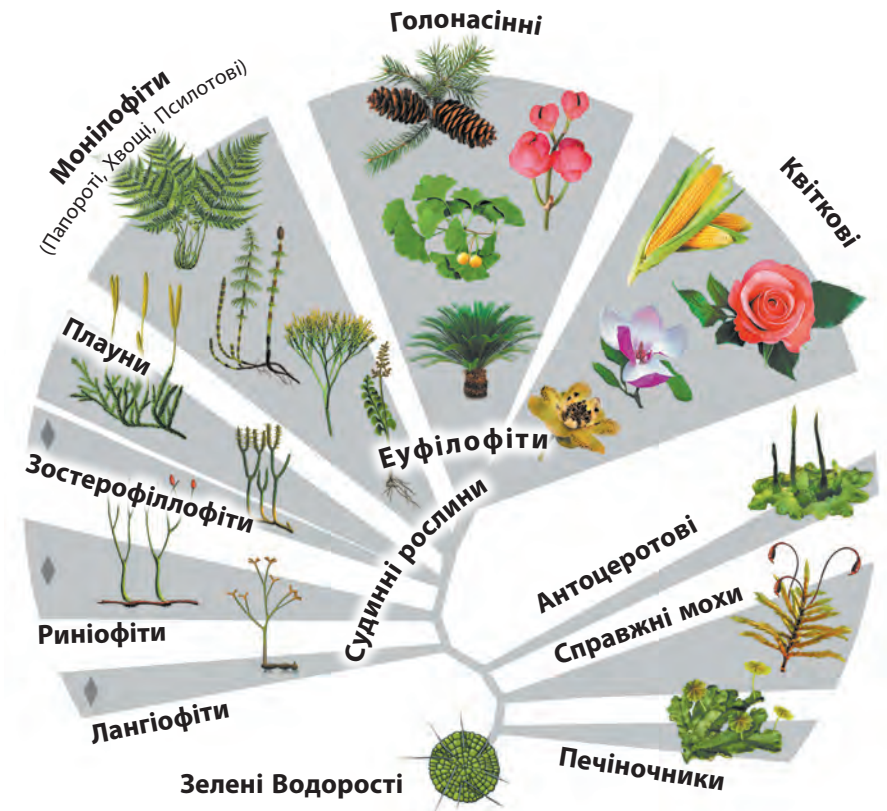
• адаптація до життя на суходолі (хоча є і вторинноводні форми);

• живлення зародка (ембріона) рослиною попереднього покоління (саме ця особливість і дала назву групі);

• наявність специфічної структури, у якій утворюються жіночі гамети,— архегонію;

• наявність продихів (можуть бути відсутні у деяких печіночників).

У життєвому циклі ембріофітів є дві фази — *гаметофіта* (коли утворюються гамети і відбувається статеве розмноження) і *спорофіта* (коли утворюються спори і відбувається нестатеве розмноження). Для того щоб спермії гаметофіта здійснили запліднення, потрібна наявність рідкої води, в якій вони рухаються. Тому спорові судинні рослини завжди ростуть у достатньо вологих умовах. І лише насінні рослини змогли вирішити цю проблему і втратили залежність від рідкої води під час розмноження.



Мал. 15.1. Родинні зв'язки всередині групи ембріофітів (знаком ◆ позначено вимерлі групи)

Печіночники, Антоцеротові та Справжні мохи

Раніше печіночники, антоцеротові та справжні (листостеблові) мохи об'єднували в один відділ. Але останні дослідження довели, що всі ці три групи слід розглядати як окремі відділи. Ці групи відрізняються від інших ембріофітів тим, що в їхньому життєвому циклі переважає гаметофіт (життєва стадія, на якій утворюються гамети). А спорофіт (життєва стадія, на якій утворюються спори) розвинений гірше.

Для представників цієї групи характерною є також відсутність коренів і поділу (у частини представників) тіла рослини на органи.

Судинні рослини

До судинних рослин належить більша частина ембріофітів. Характерною ознакою цієї групи є наявність справжніх тканин і поділ тіла рослини на органи. У найперших наземних рослин тіло поділялося тільки на пагін і корінь. У життєвому циклі судинних рослин переважає спорофіт.

Судинні рослини створили перші ліси в історії нашої планети. Вони змогли адаптуватися до умов життя на суходолі завдяки поділу їхнього тіла на органи (корінь і пагін) та появі у них спеціалізованих механічних і провідних тканин. Корінь забезпечив мінеральне живлення рослини. Через нього до організму рослини надходять вода і неорганічні речовини, а пагін забезпечив процеси фотосинтезу і дихання. Механічні тканини дозволили рослинам протидіяти силі земного тяжіння і рости вгору, а провідні тканини забезпечили зв'язок між їхніми органами.

Мікрофільні рослини. Плауни

Лінія плаунів є найдавнішою серед судинних рослин. Вона відокремилася від інших груп аж 420 млн років тому. Зараз плауни є невеликою групою — їх нараховують приблизно 1000 видів. Сучасні плауни — це багаторічні трав'янисті рослини. Але під час розквіту цієї групи 350 млн років тому були поширені й деревні форми плаунів, такі як лепідодендрон і сигілярія.

Характерною ознакою групи став оригінальний шлях утворення листків. Листки плаунів є *мікрофільними*. Вони містять усередині лише один судинний пучок, тоді як листки всіх інших судинних рослин, які є макрофільними, мають набагато складнішу будову. Відповідно, і розмір листків у плаунів невеликий, бо лише розгалужена судинна система в листках дає можливість збільшити їхній розмір.

Макрофільні рослини. Папороті, хвощі, псилоти

Макрофільна лінія спорових судинних рослин є більш різноманітною. До неї входять папороті (більше 9000 видів), хвощі (15 видів) і псилоти (92 види). Розквіт цієї групи, як і у плаунів, припав на кінець палеозойської ери — 350–250 млн років тому. Більшість сучасних представників цієї групи — трав'янисті рослини. Але серед папоротей є і деревовидні форми.

Листки у папоротей великі й часто можуть бути сильно розгалуженими. На відміну від інших рослин вони ростуть верхівкою, а не основою. Такий тип листка називають *вайя*. У хвощів листки редуковані й мають вигляд лусочок, які розташовані у вузлах пагона. Псилоти листків не мають узагалі.

Ключова ідея

Усі наземні багатоклітинні зелені рослини мають спільне походження від зелених водоростей. В їхньому життєвому циклі завжди присутні дві стадії — гаметофіта і спорофіта. Але рівень розвитку рослин на кожній із цих стадій у різних систематичних груп суттєво різниться.

Запитання та завдання

1. Складіть список із 7–10 представників спорових ембріофітів, які ростуть у вашій місцевості, і вкажіть, чи є серед них рослини, занесені до Червоної книги України. **2.** Під час пристосування до наземних умов існування у зелених рослин стали переважати форми з прямостоячим стеблом, хоча для цього їм довелося витрачати багато ресурсів на формування міцних опорних структур. Чому їм «програли» форми, які стелилися по поверхні ґрунту і не потребували таких великих витрат на створення міцного стебла? **3.** Використовуючи додаткові джерела інформації, з'ясуйте, які особливості хімічного складу хвощів роблять їх небажаними пасовищними бур'янами для корів.

§ 16. Різноманітність насінних рослин

Поміркуйте

Найбільші у світі насінини важать понад 15 кг. А навіщо їм бути такими великими?

Згадайте

- Насіння
- Квітка
- Плід
- Суцвіття

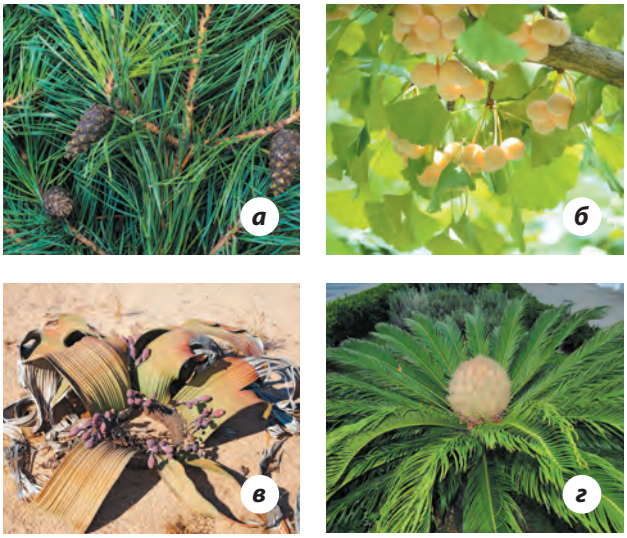
Насінні рослини

Насінні рослин є найбільшою за кількістю видів групою рослин. Вони поділяються на дві великі групи — голонасінні та покритонасінні. Голонасінні з'явилися в кінці палеозойської ери, а покритонасінні — в кінці мезозойської. За кількістю видів насінні рослини є найбільшою групою серед усіх автотрофних організмів.

Головна відмінність насінних рослин у тому, що вони можуть розмножуватися без наявності рідкої води. Це стало можливо завдяки тому, що спермії під час запліднення рухаються не в зовнішньому середовищі, а всередині пилкової трубки. Після запліднення насінні рослини утворюють насінини, які містять запас поживних речовин і зародок (мал. 16.1).



Мал. 16.1. Насінина сейшельської пальми є найбільшою у світі. Вона важить більше 15 кг



Мал. 16.2. Представники голонасінних: хвойні (*а*), гінкгові (*б*), гнетові (*в*) й саговникові (*г*)

Голонасінні

У голонасінних насінина розвивається незалежно від того, було запилення чи ні, хоча за відсутності запилення зародок не розвивається. Тому частину ресурсів на розмноження вони витрачають задарма, формуючи насінини без зародків. А відкрите й не дуже захищене розташування зав'язі збільшує можливість її пошкодження. Це робить їх розмноження не таким ефективним, як у покритонасінних. Серед голонасінних немає трав'янистих рослин. Більша частина з них є деревами або кущами, а деякі види — ліанами.

До голонасінних рослин належать такі групи, як хвойні, гінкгові, гнетові та саговникові (мал. 16.2). Хвойні дерева складають основну масу багатьох лісів, таких як тайга. За кількістю видів (трохи більше 1000) вони суттєво поступаються як покритонасінним, так і мохам та папоротям. Але загальна чисельність особин цієї групи (і площа, на якій вони ростуть) надзвичайно велика.

Покритонасінні

Покритонасінні (Квіткові) є найбільшою за кількістю видів групою рослин. Їх понад

250 000 видів. Вони ростуть на всіх континентах і в усіх природних зонах. Більшість із них є наземними рослинами, але існують і вторинноводні форми. Квіткові рослини є основою сучасного сільського господарства.

Суттєвою перевагою покритонасінних є поява у них подвійного запліднення, квітки і плоду.

Квітка забезпечує більші можливості для запліднення (наприклад, привертаючи увагу комах, які здійснюють запилення). А плід захищає насінини від зовнішніх впливів і може забезпечити набагато краще їх поширення. Серед квіткових рослин є всі відомі життєві форми — дерева, кущі, трав'янисті рослини, ліани.

Ще однією перевагою квіткових рослин виявилася їх тісна взаємодія з комахами. Утворення мутуалістичних зв'язків, коли комахи переносять пилок між квітками, а рослини забезпечують їх нектаром, дозволило різко підвищити ефективність запліднення. Також вигідним надбанням виявилося утворення плоду. Наявність частин плоду, які могли споживати тварини, стало причиною більш ефективного поширення насіння і сприяла освоєнню квітковими рослинами нових місць існування.

Традиційно квіткові рослини залежно від кількості сім'ядоль у насінині поділяли на дві групи — однодольні та дводольні (мал. 16.3, 16.4). Представниками *однодольних* є такі рослини, як пшениця, жито, кукурудза, конвалії, лілії, часник, пальми. *Дводольними* є горох, соняшник, троянда, яблуня, буряк, дуб, клен, липа.

Дослідження останніх років підтвердили те, що однодольні є монофілетичною групою. А от дводольні виявилися групою парафілетичною і містили кілька неспоріднених таксонів. Тому в сучасній систематиці їх поділяють на кілька груп.



Мал. 16.3. Представники однодольних рослин



Мал. 16.4. Представники дводольних рослин

Ключова ідея

Насінні рослини є вершиною еволюції наземних рослин. Їхня головна перевага полягає у незалежності процесу запліднення від наявності рідкої води і формування насінин із запасом поживних речовин, що забезпечує розвиток наступного покоління.

Запитання та завдання

1. Складіть списки сільськогосподарських однодольних і дводольних рослин, які вирощують у вашій місцевості. **2.** Використовуючи додаткові джерела інформації, складіть список способів запилення, які використовують квіткові рослини. **3.** Сформулюйте та обґрунтуйте гіпотезу, яка пояснює, навіщо рослини сейшельської пальми утворюють такі великі насінини.

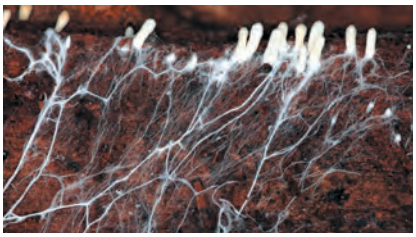
§ 17. Гриби та грибоподібні організми

Поміркуйте

Гриби й грибоподібні організми мають різне походження, але дуже схожу будову свого тіла — міцелію, який складається з великої кількості тонких ниток. Чому?

Згадайте

- Еукаріоти
- Гриби
- Спори
- Гетеротрофи
- Міцелій



Мал. 17.1 Міцелій гриба

Загальна характеристика грибів та грибоподібних організмів

Як і рослини, справжні гриби та грибоподібні організми вчені довго об'єднували в одне царство. Сучасні методи дослідження дозволили встановити, що схожість цих організмів пов'язана з пристосуванням до схожого способу життя, але вони мають різне походження. Тому зараз різні групи справжніх грибів і грибоподібних організмів відносять до різних субдоменів еукаріотів.

Характерними особливостями всіх грибів і грибоподібних організмів є те, що вони отримують потрібні їм речовини з навколишнього середовища, поглинаючи їх усією поверхнею свого тіла. Такому способу живлення сприяє те, що їхнє тіло має форму міцелію (мал. 17.1). *Міцелій* — гігантська багатоядерна клітина, окремі ниткоподібні вирости якої є *гіфами*.

Але крім води і мінеральних речовин цим організмам доводиться поглинати із зовнішнього середовища ще й органічні речовини, бо всі вони є гетеротрофами і не здатні самостійно синтезувати органічні речовини з неорганічних.

Справжня багатоклітинність притаманна тільки невеликій кількості грибів, але трапляються й гриби з класичними невеликими окремими клітинами (класичні одноклітинні організми), наприклад дріжджі.

Справжні гриби

Справжні гриби сучасні вчені виділяють в окреме царство в субдомені Аморфеї. За кількістю видів справжні гриби поступаються тільки тваринам і перевершують усі інші групи еукаріотів.

Широко відомими групами грибів є базидіальні та сумчасті гриби. Представниками сумчастих є пеніцил, хлібні дріжджі, трюфель (мал. 17.2). А до базидіальних грибів належать шапинкові гриби (опеньок, печериця тощо) та цілий ряд збудників захворювань рослин (наприклад, сажкові



Мал. 17.2. Сумчасті гриби



Мал. 17.3. Базидіальні гриби



Мал. 17.4. Пам'ятник жертвам голоду в Ірландії, що виник як результат епіфітотії фітофторозу



Мал. 17.5. Плодові тіла, що утворюються з плазмодію



Мал. 17.6. Псевдоплазмодій у процесі утворення плодових тіл

гриби) (мал. 17.3). Відрізняються ці групи грибів особливостями свого статевого розмноження. У сумчастих грибів статеві спори утворюються в так званій сумці, а у базидіальних — на спеціальному утворі — базидії. Такі особливості біології дали цим групам грибів їхні сучасні назви.

Справжні гриби відіграють велику роль у природних екосистемах. Частина їх є паразитами інших живих організмів (у тому числі й інших грибів). Але значна частина належить до сапротрофів — організмів, які переробляють мертву органіку. Саме вони руйнують рештки мертвих організмів до простих неорганічних речовин і повертають хімічні елементи до геохімічного кругообігу.

Люди широко використовують справжні гриби в їжу. Але особливо велике значення вони мають для біотехнологічних виробництв. Приготування хліба, виробництво ряду кисломолочних продуктів і сирів, створення певних сортів вин — в усіх цих процесах задіяні гриби. І, зрозуміло, виробництво антибіотиків. За допомогою грибів їх відкрили і з допомогою грибів досі виробляють.

Несправжні гриби

Несправжні гриби є представниками діафоретиків. Предками несправжніх грибів були водорості, які втратили здатність синтезувати хлорофіл. Саме тому клітинні стінки представників цієї групи містять целюлозу.

Серед цих організмів багато паразитів як водних, так і наземних організмів. Інші види є сапротрофами (переважно у водних екосистемах).

Для людини несправжні гриби — це, в першу чергу, збитки і трагедії. Епіфітотія картоплі, збудником якої була фітофтора, коштувала в середині XIX століття багатьох померлих від голоду (особливо постраждала Ірландія) (мал. 17.4).

Слизовики

Справжні слизовики, як і гриби, є представниками аморфеїв, але належать до іншого царства, ніж справжні гриби. Інші групи слизовиків відносять до екскаватів (несправжні слизовики, або акразії) та діафоретиків (паразитичні слизовики, або плазмодіафориди).

Представники різних груп слизовиків здатні утворювати плазмодії (гігантські рухомі багатоядерні клітини) (мал. 17.5) або псевдоплазмодії (скупчення окремих клітин, які можуть рухатися узгоджено) (мал. 17.6). В екосистемах слизовики відіграють роль мікроконсументів, тобто дрібних хижаків, які регулюють чисельність бактерій, водоростей і найпростіших у грунті та органічних рештках.

! Ключова ідея

Гриби та грибоподібні організми — це екологічна група гетеротрофних організмів, які поглинають поживні речовини всією поверхнею тіла. До складу цієї групи входять різні організми з усіх субдоменів еукаріотів.

? Запитання та завдання

1. Як можна відрізнити плазмодій від псевдоплазмодію? **2.** Які особливості будови тіла грибів сприяють тому, що їм важко пристосовуватися до посушливих умов існування? **3.** Чому слизовиків і справжні гриби не можна об'єднувати в одне царство?

§ 18. Тварини

Поміркуйте

Вчені вважають, що морська зірка є більш близьким родичем людини, ніж метелик. Чому?

Згадайте

- Систематика
- Аморфеї
- Ембріогенез
- Субдомен
- Гетеротрофи

Систематичне положення тварин

Справжні тварини є представниками аморфеїв. Царство Справжні тварини об'єднує багатоклітинних тварин, їхніх одноклітинних предків та найближчих родичів. Багатоклітинні тварини, яких зазвичай і називають просто тваринами, утворюють у цьому царстві окреме підцарство. За кількістю видів справжні тварини є найбільшою групою живих організмів.

Загальна характеристика царства Справжні тварини

Як і гриби, тварини є гетеротрофними організмами. Характерною рисою багатоклітинних тварин є те, що потрібні їм речовини вони отримують з їжею, яку потім перетравлюють.

Форма тіла тварин є різною. Частіше за все вона є *білатеральною*, тобто тіло має одну вісь симетрії. У ньому можна розрізнити правий і лівий боки та передній і задній кінці тіла. Багато тварин мають *радіальну симетрію* тіла, коли через нього можна провести кілька осей симетрії. Форма тіла може бути і неправильною, коли через нього не можна провести жодної осі симетрії (мал. 18.1).



Білатеральна



Радіальна



Неправильна

Мал. 18.1. Різні варіанти форми тіла тварин



Мал. 18.2. Підцарство Багатоклітинні тварини

Значення тварин для людини

Джерело харчування Сільськогосподарські й дикі тварини	**Джерело промислової сировини** Отримання шерсті, шкіри, тканини (шовкопряд), воску (бджоли) і сировини для виробництва багатьох видів косметики (кити)	• **Транспортні засоби та засоби зв'язку** Коні, північні олені, верблюди, воли, собаки, віслюки, голуби • **Домашні улюбленці** Коти, собаки
Завдання шкоди продуктам харчування, спорудам та матеріалам Міль, шашіль, хрущак борошняний, терміти тощо	**Завдання шкоди культурним рослинам і свійським тваринам** Збудники захворювань рослин (попелиці, короїди тощо) і тварин (плоскі та круглі черви, кліщі тощо)	**Завдання шкоди здоров'ю людини** Отруйні тварини, виробники алергенів (пилові кліщі, свійські тварини тощо), збудники захворювань (глисти, воші тощо), переносники захворювань (кліщі, комарі тощо), хижі тварини

Різноманітність тварин

Тварини є найбільшою за чисельністю видів групою живих організмів. Ця група є монофілетичною, але порядок розходження окремих таксонів та їхні родинні зв'язки все ще активно вивчаються. Не підлягає сумніву походження багатоклітинних тварин від комірцевих джгутиконосців, а взаємовідносини різних груп усередині таксону показано на мал. 18.2.

Тривалий час учені поділяли тварин на безхребетних і хребетних. До *хребетних* відносили ссавців, птахів, рептилій, амфібій і риб, які мали хребет. Усі інші тварини вважалися *безхребетними*. Та більш докладні дослідження виявили, що хребетні тварини мають близьких родичів, у яких хребет відсутній (ланцетники, асцидії, сальпи тощо), тому їх об'єднали в одну групу і виділили в окремий тип Хордові, хоча хребетні залишилися у ньому в ранзі підтипу. А безхребетні виявилися дуже різноманітною групою, окремі підрозділи якої були споріднені між собою менше, ніж із хордовими. Тому сучасна систематика не розглядає безхребетних як окрему систематичну групу.

Серед тварин виділяють кілька найбільш примітивних груп, тіло представників яких складається з двох шарів клітин. Багато їхніх представників мають радіальну симетрію тіла, хоча трапляються й представники з тілом неправильної форми. Це губки, пластинчасті, реброплави й жалкі.

Інші тварини представлені організмами з трьома шарами клітин і, переважно, білатеральною симетрією тіла. Тому їх часто називають *двобічносиметричними* тваринами. Хоча деякі їхні групи і демонструють радіальну симетрію (морські зірки, морські лілії тощо), але така будова є новим надбанням, і походять вони від двобічносиметричних предків. Залежно від того, що саме утворюється під час ембріогенезу на місці бластопору (отвору на поверхні гаструли), їх поділяють на первинноротих (якщо утворюється ротовий отвір) та вторинноротих (якщо утворюється анальний отвір).

До *первинноротих* відносять круглих і кільчастих червів, молюсків, членистоногих, тихоходів, мохуваток, плечоногих (брахіоподів) та інші групи. Представниками *вторинноротих* є хордові, голкошкірі, напівхордові та щетинкощелепні.

Ключова ідея

Тварини — це найбільша за чисельністю група живих організмів. Вони є фаготрофами, тобто живляться шляхом поглинання їжі всередину організму. Тварини відіграють надзвичайно важливу роль у природі й житті людини.

Запитання та завдання

1. У яких галузях промисловості людина використовує тварин, продукти, що вони виробляють та які з них отримують? Наведіть приклади. **2.** Протягом тривалого часу реброплавів відносили до типу Кишковопорожнинні, але потім виділили в окремий тип. Наведіть аргументи на користь такого рішення. **3.** Які особливості дозволили тваринам стати найбільшою за кількістю видів групою живих організмів?

§ 19. Анамнії та амніоти

Поміркуйте

У ссавців зародок розвивається в організмі матері й не потребує такого захисту, як зародки рептилій, які розвиваються у яйцях. Але зародкові оболонки в нього все одно добре розвинені. Чому?

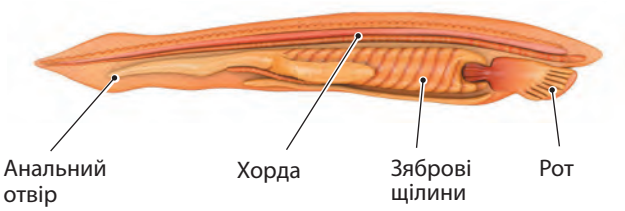
Згадайте

- Тварини
- Вторинноroті
- Онтогенез
- Хорда
- Хребет

Хордові та їх різноманіття

Хордові є однією з найуспішніших груп тварин. Її представники опанували всі середовища існування (водне, наземне, підземне, повітряне). Ця група тварин є монофілетичною, що було підтверджено за допомогою молекулярно-біологічних досліджень. Найближчими родичами хребетних є голкошкірі (морські зірки, морські їжаки, голотурії, офіури тощо).

Всі представники хордових мають певні риси будови, які є характерними для всієї групи (мал. 19.1).



Мал. 19.1. Характерні риси будови представників хордових

Характерними рисами хордових, які проявляються хоч на якійсь зі стадій онтогенезу, є:

- наявність хорди;
- трубчаста нервова система;
- розташування нервової трубки безпосередньо над хордою;
- вторинна порожнина тіла;
- травна система з ротом і анальним отвором;
- наявність зябрових щілин;
- сегментована мускулатура;
- наявність хвоста з м'язами.

Тип Хордові поділяється на три підтипи: Хребетні (риби, птахи тощо), Головохордові (ланцетники) та Покривники (асцидії, сальпи тощо). Найбільш розвиненою й поширеною групою серед них є хребетні, у яких на місці хорди розвивається хребет, що може складатися з хрящової або кісткової тканини. Залежно від особливостей ембріонального розвитку Хребетних поділяють на групи анамній та амніот.

Анамнії

Анамнії — це хордові тварини, у яких у процесі ембріонального розвитку не утворюються зародкові оболонки (амніон, хоріон та алантоїс). До анамній відносять усі первинноводні групи хордових: безщелепних, риб і амфібій (мал. 19.2).

Більша частина анамній постійно живе у воді. Лише певні представники земноводних (наприклад, ропухи) більшу частину життя проводять на суходолі. Але розмножуються вони все одно у водному середовищі.



Ропуха



Лин



Міногa

Мал. 19.2. Представники анамній



Черепаха



Качка



Гелада

Мал. 19.3. Представники амніот

Запліднення у більшості анамній зовнішнє. Розвиток зародка відбувається в яйці, яке вкрите слизовою оболонкою. Вода надходить до зародка через поверхню яйця. Тому розмноження можливе тільки у водному середовищі.

У деяких представників анамній способи розмноження були суттєво вдосконалені. Так, еволюційний успіх хрящових риб багато в чому пов'язаний саме з цим. Ця група першою серед хребетних перейшла до внутрішнього запліднення. Яйця, які відкладають хрящові риби, великі, мають значний запас жовтка і достатньо щільну оболонку. У частини видів спостерігається яйцеживородіння, коли зародок розвивається тільки за рахунок речовин яйця, але саме яйце міститься в організмі матері. А для окремих видів (акула-молот, електричний скат) зафіксовано справжнє живородіння, коли потрібні речовини надходять до зародка прямо з організму матері.

Амніоти

Амніоти — це хордові тварини, у яких у процесі ембріонального розвитку утворюються зародкові оболонки (амніон, хоріон та алантоїс). Амніоти є первинноназемними організмами. Ця група виникла в умовах суходолу, і всі її представники, які перейшли до життя у воді, є вторинноводними організмами. Ця група включає рептилій, птахів і ссавців (мал. 19.3).

Всі амніоти мають внутрішнє запліднення. Зародок розвивається в яйці, частиною якого є захисні зародкові оболонки. У частини амніот (наприклад, у ссавців) яйце розвивається в організмі матері. При цьому живлення зародка відбувається за допомогою зародкових оболонок, а поживні речовини надходять з організму матері (справжнє живонародження).

У тих амніот, яйця яких розвиваються у зовнішньому середовищі, зовнішні покриви яєць щільні й не пропускають воду. Всі потрібні зародку речовини розміщені всередині яйця, і ззовні крізь пори надходить тільки кисень. Така будова робить можливим розвиток зародків у наземному середовищі.

Розвиток яєць у зовнішньому середовищі може відбуватися без участі батьків. Прикладом цього може бути розмноження морських черепах, які просто заривають яйця в теплий пісок на березі. Батьки можуть захищати яйця і певним чином регулювати температуру їхнього розвитку, регулюючи товщину шару ґрунту, який їх вкриває. Так роблять крокодили. І нарешті, вони можуть висиджувати яйця, зігріваючи їх теплом свого тіла. Така поведінка притаманна птахам.

Ключова ідея

Залежно від особливостей ембріонального розвитку хордових тварин розділяють на дві великі групи — Анамнії і Амніоти. В амніот у процесі ембріогенезу утворюються спеціальні зародкові оболонки, які забезпечують життєдіяльність зародка. А в анамній таких оболонок немає.

Запитання та завдання

1. У людини немає хвоста, хоча наявність хвоста з м'язами є характерною ознакою типу Хордові. Чому ми таки можемо визначати людину як представника цього типу? **2.** Турбота про нащадків притаманна не тільки амніотам, але й деяким представникам анамній. Знайдіть за допомогою додаткових джерел такі приклади і наведіть їх. **3.** Використовуючи додаткові джерела інформації, знайдіть представників анамній (крім тих, які вказані в параграфі), для яких є властивим внутрішнє запліднення.

§ 20. Екосистемне біорізноманіття

Поміркуйте

Чим пристосування людини до різних умов середовища відрізняється від пристосування інших тварин?

Згадайте

- Екосистема
- Біорізноманіття
- Біосфера
- Еволюція

Різноманіття екосистем

Біорізноманіття притаманне всім рівням організації живого. Крім видового різноманіття, дуже важливим є екосистемне різноманіття. Формування цього різноманіття є складним процесом. На нього, крім кліматичних і геологічних факторів, суттєво впливає історія розвитку флори й фауни. Найвищим рангом екосистемного біорізноманіття є флористичні та фауністичні царства.

Флористичні царства

Царство	Місце розташування	Характерні представники флори
Голарктичне	Більша частина Північної Америки, яка розташована північніше Мексики, Північна частина Африки, яка прилягає до Середземного моря, більша частина Євразії, окрім південних регіонів	Родини Соснові, Букові, Березові, Розові, Капустяні, Осокові тощо
Палеотропічне	Вся територія Африки за винятком регіону, прилеглого до Середземного моря та невеликої області на півдні континенту, більша частина Аравії, Індостан, південь Китаю й острови Тихого океану	Родини Пальми, Тутові, Молочайні, Пасльонові, Бананові, Миртові, Ароїдні тощо
Неотропічне	Більша частина Південної Америки і Центральна Америка	Родини Бромелієві, Орхідні, Миртові, Пальми, Лаврові тощо
Капське	Крайній південний край Африки	Родини Груббієві, Рорідулові, Брунієві тощо
Австралійське	Австралія та прилеглі до неї острови	Родини Евкаліптові, Араукарієві, Подокарпові тощо
Голантарктичне	Південна частина Південної Америки, Нова Зеландія, субантарктичні острови	Родини Галофітові, Лакторисові, Мізодендрові

Фауністичні царства

Царство	Місце розташування	Характерні представники фауни
Арктогея	Більша частина Північної Америки, яка розташована північніше Мексики, Північна частина Африки, яка прилягає до Середземного моря, більша частина Євразії, окрім південних регіонів	Лосі, олені, рисі, кози, бобри, кроти тощо
Палеогея	Займає тропічні райони Східної півкулі: Африка на південь від Сахари, Південна та Південно-Східна Азія, острови між Азією та Австралією	Страуси, мартишки, павіани, слони, горили, шимпанзе, орангутани тощо
Неогея	Південна та Центральна Америка, острови Карибського моря	Ігрунки, броненосці, опосуми, шиншили, нанду тощо
Нотогея	Австралія, Тасманія, Нова Гвінея, Нова Зеландія, острови Тихого океану	Кенгуру, коала, вомбати, качкодзьоби, єхидни, ему, казуари, варани, райські птахи тощо

Космополіти

Космополіти — це види або таксони, які поширені по території Землі, трапляються на території різних фауністичних або флористичних царств і в різних природних зонах. Космополітами стають види, які є жителями біотопів, що не сильно відрізняються між собою незалежно від місця проживання.

Класичними видами-космополітами є, наприклад, щитні. Ці ракоподібні мешкають у калюжах. Термін їх розвитку дуже короткий, а температурні умови, в яких можуть існувати калюжі, мають достатньо вузькі рамки, тобто калюжі в Америці та Євразії відрізняються не дуже сильно. А яйця щитнів стійкі до зовнішніх впливів і дуже легкі, тому вітром легко переносяться на сотні кілометрів.

Ще одна гарна екологічна ніша для видів-космополітів — синантропна. Синантропні види пристосовуються до життя поряд з людиною. А людина створює схожі умови для існування, перебудовуючи навколишнє середовище під свої звичні потреби. Такими синантропними видами-космополітами стали всі свійські тварини, для яких людина спеціально створює підходящі умови проживання. Але багато видів поширилися разом з людиною без її згоди (таргани, пацюки тощо).

Ендеміки

Ендеміки — це види, які мають дуже обмежений ареал (наприклад, щілинозуб на Кубі, фоса на Мадагаскарі, ківі у Новій Зеландії). Зазвичай це види з вузькою спеціалізацією й унікальною екологічною нішею. Найбільша кількість ендеміків зосереджена у відносно ізольованих екосистемах. Це острови (особливо ті, які розташовані далеко від найближчої суші), озера, печери тощо.

Велика кількість ендеміків є на Гавайських та Галапагоських островах. Так, ендеміками Галапагосів є гігантська галапагоська черепаха, галапагоська сухопутна ігуана, 13 видів галапагоських в'юрків тощо.

В озері Байкал нараховують близько 1000 видів-ендеміків. На суходолі, крім озер, велика кількість ендеміків може утворюватися в гірських регіонах.

Особливою групою ендеміків є палеоендеміки. Це представники давніх таксонів, які в інших місцевостях були витіснені новими групами організмів, бо не витримали конкурентної боротьби з ними. А в окремих регіонах нові конкуренти не з'явилися і старим групам удалося вижити. Прикладом палеоендеміків є однопрохідні й сумчасті Австралії, гатерія, яка збереглася в Новій Зеландії, латимерія, що вціліла в невеличких біоценозах Індійського океану.

Ендеміків не слід плутати з видами-аборигенами. **Аборигени** (або **автохтони**) — це організми, які утворилися на певній території і живуть на ній протягом тривалого часу. Вони можуть бути як ендеміками, так і космополітами. Тільки в інших регіонах види-космополіти будуть уже не автохтонами.

Представник тарганів Прусак рудий (*Blattella germanica*) походить з Південної Азії і є автохтонним видом для цього регіону. В Європу він потрапив у XVIII столітті і вже звідти поширився по інших континентах, ставши видом-космополітом. Поселяючись в людських оселях, прусак витісняє з них чорного таргана (*Blatta orientalis*), чисельність якого з того часу різко зменшилася.

Ключова ідея

Екосистеми планети Земля надзвичайно різноманітні. Але вони мають певні риси схожості, які дозволяють їх об'єднувати у групи — флористичні та фауністичні царства. Окремі види організмів можуть бути поширеними в різних екосистемах (космополіти) або траплятися на дуже обмеженій території (ендеміки).

Практична робота

Порівняльна характеристика флористичних областей даної місцевості

1. Виберіть три флористичні області Євразії (наприклад, Ірано-Туранську, Східно-Азіатську, Середземноморську).
2. Складіть порівняльну таблицю цих областей, указавши найбільш поширені групи рослин та характерні кліматичні умови.
3. Сформулюйте висновок.

Запитання та завдання

1. Які особливості біології пацюка дозволили йому стати видом-космополітом? **2.** Складіть список видів-космополітів, які трапляються у вашій місцевості. **3.** Чому межі флористичних і фауністичних царств не співпадають?

§ 21. Зміни біорізноманіття

Поміркуйте

Не всі види з тих, які людина завозить на нові території, приживаються на них. З чим це може бути пов'язано?

Згадайте

- Біорізноманіття
- Конкуренція
- Ареал
- Екологічна ніша

Інтродукції та їхні причини й наслідки

Інтродукція — це цілеспрямоване переселення людиною одного з видів живих організмів за межі його ареалу в нові умови існування. Вид, який потрапив в екосистему шляхом інтродукції, називають інтродукованим, або чужорідним видом. Процес адаптації інтродукованого виду до нових умов існування називають акліматизацією.

Найчастіше причиною інтродукції є потреба в певній продукції, джерелом якої є живі організми. Це продукти харчування, сировина для виробництва одягу, будівельні матеріали тощо. Часто інтродукція проводиться з естетичних потреб (наприклад, для створення парків з екзотичними для певної місцевості рослинами). У деяких випадках інтродукція може вирішувати транспортні проблеми (коні, верблюди, віслюки, собаки).

Інтродукція нових видів людиною може мати різні наслідки. У деяких випадках інтродуковані види не здатні вижити без підтримки людини. Тоді вони залишаються в новому регіоні тільки у складі агроценозів і самостійно не поширюються. Але інколи вид, який потрапив на нову територію за допомогою людини, може адаптуватися до нових умов існування і почати поширюватися в екосистемі самостійно, без допомоги людини. Це може бути причиною великих проблем для місцевої екосистеми. Так, заселення багатьох островів козами практикувалося мореплавцями не менш ніж кілька сотень років. Таким чином вони розраховували мати самовідновний запас м'яса, яким можна було користуватися кожного разу, пропливаючи повз такі острови. Але на островах у кіз не було природних ворогів, і вони починали безконтрольно розмножуватися, знищуючи місцеву рослинність і викликаючи екологічну катастрофу. Так, дуже сильно постраждали від таких дій Галапагоські острови.

Прикладами інтродукованих видів для України є кукурудза, пшениця, біла акація, клен ясенелистий, дуб червоний, кавун, товстолоб, білий амур, кішка, коза, шовковичний шовкопряд.

Інвазії та їхні причини й наслідки

Інвазія — це переселення одного з видів живих організмів за межі його ареалу в нові умови існування, в результаті якого вид закріплюється у складі нової екосистеми й утворює новий (вторинний) ареал. Інвазія може відбуватися без участі людини або здійснюватися людиною несвідомо і випадково.

Вид, якому вдалося ввійти до складу нової екосистеми і сформувати новий ареал, називають **інвазійним**. Інтродуковані людиною види також можуть утворювати вторинний ареал і закріплюватися у складі нової екосистеми. У такому випадку вони теж стають інвазійними.

Причини інвазій можуть бути різними. Інвазії без участі людини відбуваються, коли якийсь вид починає розширювати ареал свого існування. Так може статися через успішне розмноження особин виду внаслідок гарних умов існування і збільшення внутрішньовидової конкуренції в межах старого ареалу. Також причиною такого поширення може стати виникнення доступу до нових територій у результаті геологічних процесів. Це відбулося, наприклад, під час формування перешийка між Північною і Південною Америкою.

Людина також є важливим чинником для виникнення інвазій. Частіше за все вона випадково завозить види у нові регіони. Або ці види є синантропними і весь час живуть по-

ряд з людиною. За умови потрапляння в нові умови вони просто супроводжують людину, а потім починають освоювати нові території вже самостійно.

Такі випадкові інвазії дуже часто призводили до катастрофічних наслідків. І не тільки для місцевих екосистем, але й для самої людини. Характерними прикладами є потрапляння непарного шовкопряда в Північну Америку, а колорадського жука і виноградної філоксери — в Європу.

В Україну шляхом випадкової інвазії потрапило багато видів. Так, суттєвої шкоди екосистемі Чорного моря завдав молюск рапана, якого в кінці 40-х років XX століття випадково завезли з Далекого Сходу. Він фактично знищив великі колонії двостулкових молюсків (особливо постраждали устриці), що різко погіршило фільтрацію морської води. Катастрофічною була і поява в Чорному морі реброплава мнеміопсиса 1982 року. Цей вид потрапив у Чорне море з баластними водами кораблів від узбережжя Флориди і за короткий термін знищив значну частину зоопланктону, що підірвало кормову базу багатьох промислових риб і різко знизило їх чисельність.

Але не всі такі інвазії мають катастрофічний характер. Австралійський гриб квітохвістник Арчера був випадково завезений у Європу в першій половині XX століття. Він цілком нормально ввійшов до складу лісових біоценозів і поширився територією Європи, досягнувши й України.

Біорізноманіття як ресурс і основа збереження життя на Землі

Біорізноманіття є одним із основних ресурсів нашої планети, який забезпечує її існування. Різноманіття екосистем з великою кількістю видів у кожній з них робить біосферу нашої планети стійкою до різноманітних змін і катаклізмів. Саме за рахунок діяльності живих організмів на планеті існують умови, сприятливі для життя людини. А от зменшення кількості видів і різноманіття екосистем різко підвищує ризик екологічних криз. Біологічні системи з невеликим різноманіттям є уразливими до несприятливих факторів і набагато легше руйнуються внаслідок їхньої дії.

Тому одним із найважливіших завдань людини є збереження максимального різноманіття як екосистем, так і видів у цих екосистемах. Одним з ефективних методів відновлення біорізноманіття людиною є реінтродукція.

Реінтродукція — це переселення видів на територію, яка раніше була частиною їхнього ареалу, але потім з якихось причин була ними залишена. Дуже часто причиною втрати частини ареалу є діяльність людини, і реінтродукція — це гарний спосіб упоратися з негативними наслідками такої діяльності. Прикладами успішної реінтродукції є переселення вівцебиків на півострів Таймир, відновлення популяції зубра на півночі й заході України, формування популяції куланів у заповіднику Асканія-Нова і на острові Бірючий.

Ключова ідея

Живі організми можуть змінювати свій ареал, як збільшуючи, так і зменшуючи його. Потрапляння нових видів в екосистеми може суттєво впливати на стан їхнього біорізноманіття.

Практична робота

Вивчення динаміки рослинності екосистем з використанням ботанічного моніторингу

1. Виберіть ділянку місцевості певної екосистеми площею приблизно 1 га (100×100 м), за якою ви мали можливість спостерігати кілька років, та визначте видовий склад рослинності цієї ділянки.
2. Оцініть, як змінювалася рослинність цієї ділянки. Виявіть ознаки й ступінь забруднення (руйнування) досліджуваної екосистеми.
3. Зробіть припущення про причини динаміки рослинності досліджуваної екосистеми та спрогнозуйте подальший розвиток цієї екосистеми.
4. Сформулюйте висновок.

Запитання та завдання

1. Наведіть приклади чотирьох-п'яти інвазійних видів, які можна побачити у вашій місцевості. **2.** Якими можуть бути причини того, що потрапляння нових видів у Чорне море часто стає причиною катастрофічних наслідків? **3.** Використавши додаткові джерела, визначте причини інтродукції вказаних у параграфі видів на територію України.

Основні положення теми «Біорізноманіття»

Критерії класифікації живих істот

Критерії	Приклади ознак	Приклади систем органічного світу
Анатомо-морфологічні	Одно- або багатоклітинність, рухливість, типи росту й розвитку	**Традиційні системи:** Лінней (1758), Мюнхгаузен (1763), Неккер (1783), Геккель (1866), Копленд (1938), Уайттейкер (1965), Маргуліс (1971), «Шкільна» чотирицарствова класифікація 1980–1990-х рр.
Еколого-фізіологічні	Тип живлення, місце в екосистемі	
Цитолого-біохімічні	Будова та хімічний склад клітини	
Молекулярно-філогенетичні	Спорідненість, встановлена шляхом порівняльного аналізу біополімерів	**Сучасні системи:** Едл та ін. (2012), Буркі (2016), Браун та ін. (2018)

Неклітинні форми життя

Особливості	Віруси	Віроїди	Пріони
Будова: • нуклеїнові кислоти	ДНК або РНК	РНК	–
• білки	+	–	+
• ліпідна оболонка	+ / –	–	–
Організми-хазяї	Усі клітинні організми	Вищі рослини	Ссавці, гриби, рослини
Викликані хвороби	Сказ, грип, СНІД, віспа, гепатит, ебола, кір, краснуха, вірусний паротит, ящур	Веретеноподібність бульб картоплі, карликовість хризантем та томатів	Куру, скрепі, хвороба Крейтцфельдта — Якоба, фатальне родинне безсоння

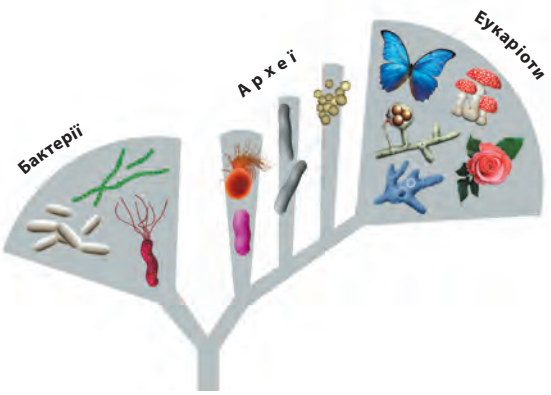
Прокаріотичні організми

Бактерії	Археї
Ознаки: • Одноклітинні, колоніальні або багатоклітинні • Клітинна стінка з муреїну • Мембрана завжди двошарова • Геном не містить гістонів	Ознаки: • Одноклітинні • Клітинна стінка із псевдомуреїну, S-білків тощо • Мембрана може бути двошаровою або одношаровою • У геномі присутні гістоноподібні білки
Представники: ціанобактерії, протеобактерії, грампозитивні бактерії, актиноміцети, ріккетсії, хламідії, спірохети, планктоміцети	**Представники:** евріархеоти (галоархеї, метаноархеї), кренархеоти, наноархеоти, асгардархеоти
Викликані хвороби: чума, холера, тиф (висипний, поворотний, черевний), правець, сибірка, бруцельоз, лепра, гангрена, ботулізм	–

Еукаріотичні організми

Екскавати	Діафоретики	Аморфеї
Ознаки: • одноклітинні • джгутиків переважно 4, 6, 8; зрідка 1-2 передні • мітохондрії часто редуковані, або з дископодібними кристами • статевий процес відсутній • гетеротрофні (за винятком деяких евглен)	**Ознаки:** • одноклітинні, колоніальні або багатоклітинні • джгутиків переважно 2, передні або бічні • мітохондрії з трубчастими або пластинчастими кристами • автотрофні та гетеротрофні	**Ознаки:** • одноклітинні, колоніальні або багатоклітинні • джгутик переважно 1, задній • мітохондрії з трубчастими або пластинчастими кристами • гетеротрофні
Представники: евглени, трихомонади, трипаносоми, лямблії, акразієві слизовики	**Представники:** бурі, діатомові, червоні, зелені водорості, вищі рослини, несправжні гриби, інфузорії, спороники-апікомплекси, радіолярії, форамініфери, сонцевики	**Представники:** типові амеби, справжні слизовики, справжні гриби, комірчасті джгутиконосці, багатоклітинні тварини, у т. ч. людина

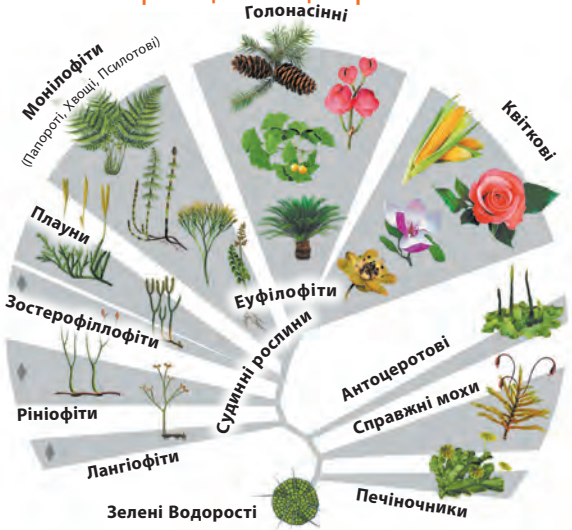
Класифікація клітинних організмів



Класифікація еукаріотів



Класифікація вищих рослин



(знаком ⧫ позначені вимерлі групи)

Класифікація багатоклітинних тварин



Тема 3. Обмін речовин і перетворення енергії



§ 22. Органічні та неорганічні сполуки, необхідні для організмів

Поміркуйте

Нестача елементів в організмі рослин, яких міститься зазвичай відносно багато (C, O, H, N), погано позначається на їхньому стані. Чи позначиться на їхньому стані нестача тих елементів, яких в організмі рослини набагато менше, наприклад S або K?

Згадайте

- Органічні й неорганічні речовини в клітині
- Мономери, полімери, біополімери

Органічні речовини клітин живих організмів

Головними компонентами живих організмів є органічні речовини. З них будуються всі клітини, структура й склад яких сильно відрізняються від тіл неживої природи. Саме органічні речовини забезпечують виконання тих специфічних функцій, що визначають загальні властивості живого (сталість складу, самовідтворення, спадковість, мінливість тощо).

Як ви вже знаєте, органічні сполуки складаються переважно з біогенних хімічних елементів — C, H, O, N, які становлять до 98 % сухої маси живої клітини. Великі органічні молекули (з масою понад 1000 Да), які входять до складу живих організмів, називають *макромолекулами*, або *біополімерами*. Вони складаються з мономерів.

Органічні речовини, що містяться в живих організмах, поділяють на чотири основні групи: білки, вуглеводи, ліпіди й нуклеїнові кислоти.

Білки є біополімерами, молекули яких складаються з великої кількості амінокислот. Вони виконують найрізноманітніші функції: каталітичну (ферменти), структурну (колаген, еластин), захисну (імуноглобуліни) тощо.

Вуглеводи беруть участь у процесах обміну речовин (глюкоза, фруктоза) і зберіганні спадкової інформації (рибоза, дезоксирибоза), виконують структурну (целюлоза, хітин) і запасаючу (крохмаль, глікоген) функції. До складу молекул вуглеводів входять кілька функціональних груп: гідроксильна (–OH), карбоксильна (–COOH) або карбонільна (–COH). Загальна формула вуглеводів — $C_n(H_2O)_m$, де n і m є натуральними числами.

Ліпіди є групою речовин, яких об'єднали не за хімічною будовою, а за фізичними властивостями. Вони всі є нерозчинними у воді маслянистими або жирними речовинами. Найбільш поширеними ліпідами є жири, олії, фосфоліпіди, воски та стероїди. Основними функціями ліпідів у живих організмах є структурна (фосфоліпіди, гліколіпіди), резервна й енергетична (жири, олії), регуляторна (стероїдні гормони, жиророзчинні вітаміни), захисна і терморегуляторна (воски, жири).

Нуклеїнові кислоти (ДНК, РНК) є великими біополімерами, мономерами яких є нуклеотиди. Функція нуклеїнових кислот — збереження й відтворення генетичної інформації.

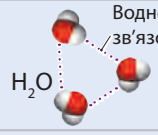
Неорганічні речовини клітин живих організмів

Функціонування клітин живих організмів було б неможливим без участі неорганічних речовин. Вони є необхідними компонентами всіх органів і тканин.

Найважливішою неорганічною речовиною будь-якої клітини є вода, яка переважає серед інших компонентів за масою.

Окремі низькомолекулярні мікроелементи, солі та йони солей (мінеральні речовини) входять до складу структурних елементів усіх клітин і тканин і беруть участь у всіх біохімічних процесах, які відбуваються в організмі. Неорганічні сполуки можуть перебувати в живих організмах як у розчиненій формі (у вигляді йонів), так і в нерозчиненому вигляді.

Функції неорганічних компонентів у клітині

Неорганічний компонент клітини	Функції в клітині
Вода 	Формує внутрішньоклітинне середовище, підтримує форму клітин і організмів (гідроскелет), бере участь у біохімічних реакціях (фотоліз води під час фотосинтезу, гідроліз), терморегуляції (потовиділення, гутація), забезпечує транспірацію, бере участь у транспорті речовин
Катіони Гідрогену (H^+)	Забезпечують кислотно-лужний баланс
Бікарбонати і фосфати Натрію і Калію	Утворюють буферну систему тканин і крові, підтримуючи їхній pH на постійному рівні
Катіони та аніони розчинних солей (Na^+, K^+, Cl^-)	Створюють різницю потенціалів між умістом клітини й навколишнім середовищем, забезпечуючи роботу транспортних білків мембран та проведення нервового імпульсу
Слабкорозчинні солі Кальцію і Фосфору	Містяться у складі опорних структур тварин (кістки, мушлі молюсків) і забезпечують їхню міцність
Йони металічних елементів	Є складовими багатьох гормонів, ферментів і вітамінів або беруть участь у їх активації: Магній (компонент хлорофілу), Цинк (кофактор багатьох ферментів), Ферум (компонент гемоглобіну), Купрум (компонент гемоціаніну), Кальцій (компонент кісткової тканини і вапняних раковин молюсків)

Неорганічні речовини потрапляють у живі організми переважно із зовнішнього середовища з їжею (у тварин) або у вигляді водного розчину через поверхню організму (у рослин, грибів і бактерій). Нестача або надлишок певних хімічних елементів спричиняють порушення розвитку організму і процесів його життєдіяльності.

Наслідки надлишку та нестачі Нітрогену, Фосфору, Сульфуру і Калію у рослин

Хімічний елемент	Наслідки надлишку хімічного елемента	Наслідки нестачі хімічного елемента
Нітроген	Інтенсивний ріст; листки темно-зелені, великого розміру; нижні листки скручуються; урожай не дозріває	Сповільнений ріст; листки жовтіють, маленького розміру; нижні листки скручуються й опадають; урожай знижується
Фосфор	Листки тонкі; їхні верхівки і краї «вигоряють»; нижні листки скручуються, з плямами; урожайність знижується	Ріст уповільнюється; листки синювато-зелені; на нижніх листках темні плями; нижні листки скручуються й опадають
Сульфур	Скорочуються терміни розвитку рослини; кінчики і краї листків знебарвлюються	Розвиток листків уповільнюється; кінчики листків темніють
Калій	Нові листки тонкі; верхівки і краї листків стають бурими і відмирають; міжвузля стають коротшими; нижні листки скручуються, на них утворюються бурі плями	Цвітіння припиняється або уповільнюється; нові листки дрібні й більш темні; верхівки і краї листків мають відтінок іржі; стебла стають тонкими і ламкими

! Ключова ідея

Основними органічними речовинами, що визначають властивості живих організмів, є білки, вуглеводи, ліпіди й нуклеїнові кислоти. Серед неорганічних речовин найважливішою є вода, яка переважає в клітині за масою. Необхідними компонентами всіх органів і тканин є окремі мікроелементи, солі та йони солей (мінеральні речовини).

? Запитання та завдання

1. Наведіть приклади відомих вам білків і поясніть їхні функції. **2.** Чим і чому різняться між собою властивості й функції різних полімерів глюкози — крохмалю, глікогену й целюлози? **3.** У складі яких органічних речовин містяться атоми Нітрогену? Фосфору? Сульфуру? Йоду? Кобальту? **4.** Чому зневоднення є небезпечним для організму?

§ 23. Потреба людини в речовинах і хімічних елементах

Поміркуйте

До яких наслідків може призвести харчування людини лише картоплею (хоча і в достатній кількості)?

Згадайте

- Білки
- Вуглеводи
- Вітаміни
- Жири
- Амінокислоти
- Мікро- та макроелементи

Здорове харчування

Речовини та енергію ми отримуємо з їжі. Для нашої життєдіяльності нам необхідні білки, вуглеводи, ліпіди, а також вода, невеликі кількості мікроелементів і вітамінів.

Збалансоване харчування — це харчування, за якого в організм з харчовими продуктами надходять усі поживні речовини в кількості, необхідній для нормальної життєдіяльності.

Харчовий раціон — це набір продуктів, який людина споживає протягом певного часу. Правильно підібраний харчовий раціон є основою раціонального харчування.

Харчова та енергетична цінність продуктів харчування

Енергетична цінність, або **калорійність**, продукту харчування — це кількість енергії, яку одержує організм від споживання цього продукту. Її вимірюють у кілокалоріях або в кілоджоулях (1 ккал = 4,1868 кДж).

Енергетична цінність добового раціону харчування має відповідати енергетичним витратам організму. За добу на різні види діяльності людина витрачає від 2000 до 4500 ккал. Добова норма калорій залежить від віку, статі, зросту й маси, способу життя, інтенсивності обміну речовин, клімату та інших чинників.

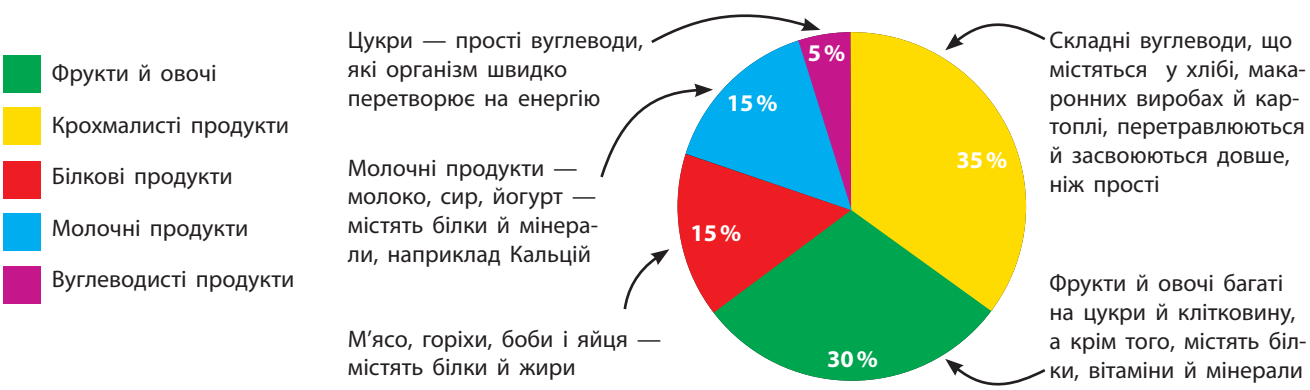
Енергетична цінність компонентів їжі

Компонент їжі	кДж/г	ккал/г
Жири	38,9	9,29
Білки	17,2	4,11
Вуглеводи	17,2	4,11

Харчова цінність продукту визначається тим, наскільки добре цей продукт забезпечує потреби людини в основних речовинах та енергії. Харчова цінність залежить від того, які компоненти і в яких співвідношеннях містяться у складі харчового продукту.

Розроблені орієнтовні норми споживання різних компонентів їжі. Якщо дотримуватися цих норм, раціон буде збалансованим (мал. 23.1). Оптимально добовий раціон дорослої людини має містити:

- 80–120 г білків (25–35 %);
- 60–150 г жирів (15–20 %);
- 450–550 г вуглеводів (50–60 %).



Мал. 23.1. Харчовий баланс

Біологічна цінність продуктів харчування

Крім загальної кількості білків, жирів і вуглеводів, важливим також є їхній склад. Тільки з їжею ми отримуємо незамінні речовини, які необхідні для нормальної життєдіяльності, але не синтезуються нашим організмом. Незамінними для людини є вітаміни, деякі амінокислоти та ненасичені жирні кислоти.

До *незамінних амінокислот* належать ізолейцин, лізин, лейцин, метіонін, фенілаланін, треонін, триптофан, валін (також гістидин і аргінін для дітей). Білки їжі, що містять необхідний набір амінокислот, називають *повноцінними*. До них належать переважно тваринні білки. Найбільш високу біологічну цінність мають білки, що містяться в яйцях, м'ясі, молоці, рибі.

Зростаючий організм дитини потребує додаткової кількості білків, які забезпечують ріст і формування тіла. Особливо важливим є надходження всіх незамінних амінокислот. Їхня відсутність у їжі призводить до затримки росту, виснаження і нервових розладів.

Вітаміни потрібні організму в невеликій кількості, але без них його життєдіяльність неможлива.

Порушення обміну мінеральних речовин

Мінеральні речовини також не синтезуються в організмі людини і є одними з основних незамінних компонентів харчування. Їхня нестача або надлишок викликає порушення, що призводять до захворювань.

Причинами порушення обміну мінеральних речовин можуть бути:

- недостатнє або надмірне надходження мінеральних речовин в організм;
- деякі захворювання (гормональні, спадкові тощо);
- неправильне вживання деяких лікарських препаратів.
- дія токсичних речовин.

! Ключова ідея

Харчовий раціон характеризується енергетичною, харчовою та біологічною цінністю продуктів, що споживають у їжу. Збалансований раціон забезпечує потреби людини в основних речовинах та енергії. Нестача або надмірне надходження незамінних компонентів їжі стає причиною порушення обміну речовин.

Перетворення речовин в організмі людини

Як ви вже знаєте, спожиті з їжею речовини зазнають у нашому організмі складних хімічних перетворень. У процесі травлення високомолекулярні сполуки їжі розщеплюються відповідними ферментами до низькомолекулярних:

- білки розщеплюються протеазами до амінокислот;
- жири — ліпазами до гліцеролу й жирних кислот;
- вуглеводи — амілазами до моносахаридів.

Продукти травлення, що надійшли в кров, переносяться до всіх клітин тіла. Усередині клітин відбуваються основні біохімічні перетворення. Синтезуються власні біомолекули, які додаються до складу клітин і беруть участь у здійсненні їхніх функцій. Частина органічних речовин розщеплюється до більш простих компонентів з виділенням енергії, яка використовується для процесів життєдіяльності.

Побічні продукти обміну речовин виділяються з організму. Для більшості органічних речовин кінцевими продуктами розкладу є вуглекислий газ і вода, а для білків — ще й амоніак, який знешкоджується перетворенням на сечовину.

ПР Практична робота

Розрахунок основного обміну і власної добової витрати енергії, складання харчового раціону

1. Складіть індивідуальний розпорядок дня і визначте енергетичні витрати свого організму, виходячи з видів вашої діяльності впродовж дня і їхньої тривалості.
2. Складіть власний добовий раціон харчування виходячи з енергетичної цінності продуктів харчування (див. таблицю на с. 237).
3. Установіть, чи відповідають нормі вміст білків, жирів і вуглеводів та калорійність вашого добового харчового раціону.
4. Сформулюйте висновок.

? Запитання та завдання

1. Назвіть продукти харчування з високим умістом: а) білків; б) жирів; в) вуглеводів. **2.** Обговоріть, наскільки виправданою є вегетаріанська дієта. **3.** Чи є збалансованим ваш особистий раціон харчування?

§ 24. Метаболізм

Поміркуйте

Чому в разі гормональних порушень людина може швидко схуднути або різко збільшити масу тіла?

Згадайте

- Гомеостаз
- Нервова й гуморальна регуляція

Етапи метаболізму на прикладі тварин

Метаболізм, або **обмін речовин** — це сукупність хімічних реакцій в організмі, які забезпечують його речовинами та енергією, необхідними для життєдіяльності.

Матеріалом для обмінних процесів є **субстрати метаболізму** — сполуки, що надходять з їжею. Серед них виділяють основні харчові речовини (білки, вуглеводи, ліпіди) і мінорні харчові речовини — ті, що надходять у малих кількостях (вітаміни, мінеральні речовини).

В обміні речовин виділяють два етапи:

I — підготовчий (хімічні перетворення речовин у травній системі);

II — власне метаболізм (хімічні перетворення сполук усередині клітин).

Усі процеси клітинного метаболізму можна умовно розділити на дві фази:

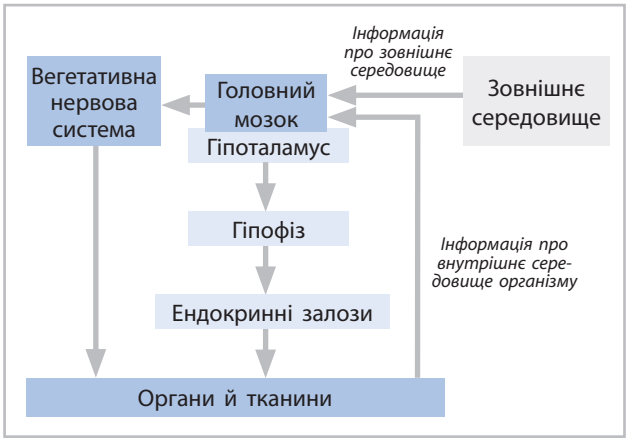
- **катаболізм** (дисиміляція, енергетичний обмін) — процес розкладу складних речовин на простіші; при цьому вивільняється енергія;
- **анаболізм** (асиміляція, пластичний обмін) — синтез складних сполук із більш простих; при цьому енергія витрачається.

Катаболічні та анаболічні процеси в клітині тісно взаємопов'язані. Енергія, що вивільняється в ході катаболічних процесів, витрачається на утворення макромолекул у процесі анаболізму. Основним акумулятором і переносником енергії є аденозинтрифосфатна кислота (АТФ). У свою чергу, продукти анаболізму можуть бути субстратом для катаболічних процесів. Крім того, анаболічний синтез є джерелом ферментів для всіх етапів обміну речовин.

Різноспрямовані процеси метаболізму підтримують сталість внутрішнього середовища організму (гомеостаз). Ви вже знайомилися з цим на прикладі організму людини.

Регуляція метаболізму у тварин

Координація процесів метаболізму здійснюється шляхом нервової і гуморальної регуляції. Нервова регуляція здійснюється



Мал. 24.1. Схема нервово-гуморальної регуляції обміну речовин в організмі людини

Приклади нервової та гуморальної регуляції обміну речовин

Процес	Нервова регуляція	Гуморальна регуляція
Обмін ліпідів	Симпатична нервова система (НС) гальмує синтез тригліцеридів і посилює їхній розпад. Парасимпатична НС сприяє відкладенню жирів	Мобілізацію жирів посилюють соматотропний гормон, інсулін, адреналін. Мобілізацію жирів гальмують глюкокортикоїди
Обмін вуглеводів	Гіпоталамус і довгастий мозок підвищують уміст глюкози в крові	Інсулін знижує вміст глюкози в крові, але глюкагон, адреналін, соматотропний гормон, глюкокортикоїди, тироксин, трийодтиронін підвищують його

гіпоталамусом і вегетативною нервовою системою (симпатичною і парасимпатичною). Гуморальну регуляцію здійснюють ендокринні залози (залози внутрішньої секреції), які є виробниками гормонів. Гормони (інсулін, адреналін, тироксин) переносяться різними рідинами організму (кров, лімфа, тканинна рідина) і керують діяльністю ферментних систем у клітинах.

Нервова й гуморальна системи тісно взаємодіють одна з одною (мал. 24.1). Особливе значення в регуляції обміну речовин має відділ проміжного мозку — гіпоталамус. Гіпоталамус регулює діяльність найважливішої залози внутрішньої секреції — гіпофіза, який контролює роботу всіх інших залоз внутрішньої секреції.

Деякі фактори, що впливають на метаболізм у людини

Існує ряд факторів, що впливають на швидкість метаболізму.

Спадковість. Унаслідок спадково зумовлених чинників швидкість обмінних процесів у різних людей може відрізнятися на 10 %.

Статура. Чим більше і важче тіло, тим більше витрачається енергії для підтримки життєдіяльності. М'язовій масі потрібно більше калорій, ніж жировій тканині.

Стать. У чоловіків обмін речовин відбувається швидше, ніж у жінок. Це зумовлено більшими розмірами тіла та більшою м'язовою масою.

Спосіб життя. У разі пасивного способу життя відбувається уповільнення процесів метаболізму, і, навпаки, під час значного фізичного навантаження обмін речовин прискорюється. Стреси, депресії, недосипання й голодування призводять до уповільнення обміну речовин. Харчування невеликими порціями 4–5 разів на день, білкова їжа прискорюють метаболізм.

Ключова ідея

Два боки метаболізму — катаболічні та анаболічні процеси — тісно взаємопов'язані. Координація процесів метаболізму здійснюється шляхом нервової й гуморальної регуляції. За способом одержання органічних речовин живі організми поділяють на автотрофів і гетеротрофів, а за способом отримання енергії — на фототрофів і хемотрофів.

Обмін речовин в автотрофних і гетеротрофних організмів

За способом одержання органічних речовин (сполук Карбону) живі організми поділяють на автотрофів і гетеротрофів.

Автотрофи здатні синтезувати органічні речовини з неорганічних. Для побудови свого тіла вони використовують неорганічні речовини ґрунту, води й повітря. До автотрофів належать рослини та деякі бактерії.

Гетеротрофи одержують органічні речовини з їжею. Вони живляться іншими організмами або їхніми рештками. До гетеротрофів належать усі тварини, гриби, багато бактерій, паразитичні рослини.

Існують організми зі змішаним типом живлення — **міксотрофи**.

За джерелом енергії для процесів життєдіяльності живі організми поділяють на фототрофів і хемотрофів.

Фототрофи використовують енергію сонячного світла для синтезу органічних речовин (фотосинтез). До фототрофів належать зелені рослини й деякі бактерії.

Хемотрофи для життєдіяльності використовують енергію, яка вивільняється у ході хімічних реакцій, що відбуваються в їхніх організмах. До хемотрофів належать тварини, гриби, бактерії.

Усі зелені рослини є *фотоавтотрофами* — вони синтезують органічні речовини з неорганічних у процесі фотосинтезу, використовуючи енергію Сонця.

Усі тварини й гриби є *хемогетеротрофами* — вони живляться готовими органічними речовинами і використовують для своєї життєдіяльності енергію хімічних реакцій.

Невелика група бактерій належить до *хемоавтотрофів* — вони синтезують органічні сполуки з неорганічних, використовуючи енергію, що вивільняється в процесі окиснення неорганічних речовин (гідроген сульфіду, метану, сірки, сполук Феруму(II) тощо).

Запитання та завдання

1. Як пов'язані між собою катаболізм і анаболізм? **2.** Які переваги й недоліки мають нервова й гуморальна регуляції метаболізму? **3.** Як ви вважаєте, чому після низькокалорійних дієт (голодування) маса тіла збільшується ще швидше? **4.** Чому деяким організмам вигідно бути міксотрофами?

§ 25. Клітинний транспорт речовин

Поміркуйте

Чому існує не один, а кілька різних способів перенесення речовин через клітинну мембрану?

Згадайте

- Будова клітинних мембран
- Ендоцитоз
- Мембранні білки

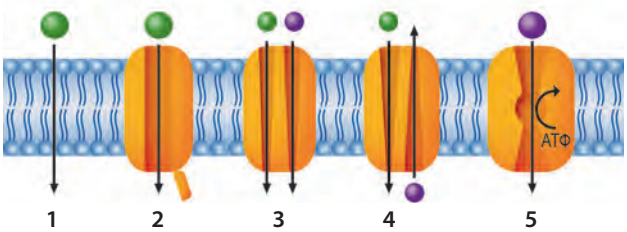
Активний і пасивний транспорт речовин

Клітина постійно розщеплює і синтезує безліч хімічних речовин. Одні речовини переміщуються в клітині між органелами, інші виводяться крізь мембрану назовні, тоді як деякі проникають усередину.

Клітинна мембрана пропускає одні речовини і не пропускає інші. Ця найважливіша властивість біологічної мембрани називається *вибірковою проникністю*. Вона має велике значення для саморегуляції і підтримки сталого складу клітини.

Транспортування речовин крізь клітинну мембрану здійснюється за допомогою різних механізмів (мал. 25.1).

Пасивний транспорт — це рух речовин крізь клітинну мембрану без витрат енергії за градієнтом концентрації (від ділянки з високою до ділянки з низькою концентрацією). Пасивний транспорт здійснюється шляхом простої і полегшеної дифузії. У такий спосіб крізь клітинну мембрану переміщуються малі молекули.



Пасивний транспорт: *Проста дифузія*: 1 — дифузія крізь фосфоліпідний бішар, 2 — дифузія крізь білок-канал; *Полегшена дифузія* крізь білок-переносник: 3 — симпорт, 4 — антипорт. **Активний транспорт:** 5 — крізь білок-насос із підводом енергії

Мал. 25.1. Види мембранного транспорту

Активний транспорт — це перенесення речовин через клітинну мембрану проти градієнта концентрації, з витратою енергії. Активний транспорт здійснюється за допомогою спеціальних білків-транспортерів, шляхом екзо- або ендоцитозу, а також шляхом везикулярного транспорту. У такий спосіб крізь клітинну мембрану переміщуються йони й великі молекули, для яких мембрана є непроникною.

Дифузія (пасивний транспорт)

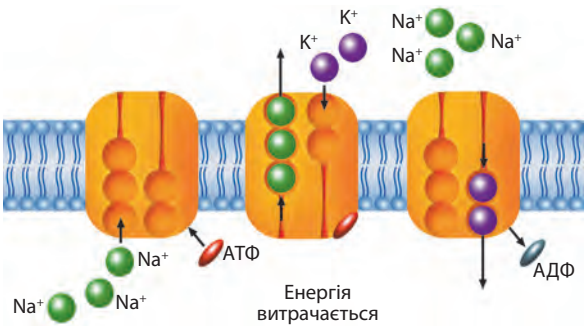
Дифузія — це рух речовини від зони з її високою концентрацією до зони з її низькою концентрацією. Невеликі неорганічні молекули (CO_2, O_2) і гідрофобні речовини легко проходять крізь ліпідний бішар клітинної мембрани. Такий вид пасивного транспорту називають *простою дифузією*.

Пасивний транспорт за градієнтом концентрації за участю мембранних білків називають *полегшеною дифузією*. Полегшена дифузія відбувається через спеціальні канали, розташовані всередині великих білкових молекул. Так транспортуються невеликі органічні молекули (глюкоза, деякі амінокислоти, моносахариди тощо).

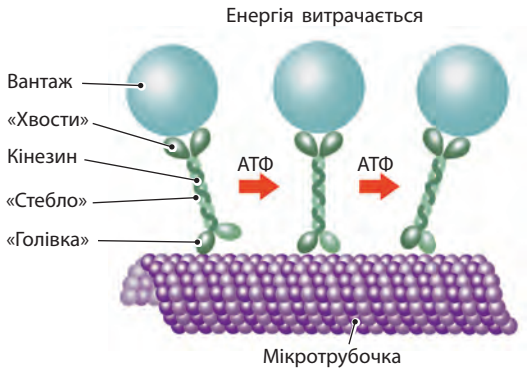
Транспортування молекул води крізь мембрани здійснюють спеціальні мембранні білки *аквапорини*.

Білки-транспортери (активний транспорт)

Одним із видів активного транспорту речовин крізь клітинну мембрану є перенесення їх білками-транспортерами. **Транспортери** — це білки, що переміщують певні речовини крізь клітинну мембрану з витратами енергії. Симпортні транспортери здійснюють спільний транспорт в одному напрямку двох речовин — це так званий **симпорт**: наприклад, симпорт у клітину глюкози відбувається спільно з йонами Натрію. Антипортні транспортери здійснюють зустрічний транспорт двох речовин, він має назву **антипорт**. За принципом антипорту працює натрій-калі-



Мал. 25.2. Схема роботи натрій-калієвого насоса



Мал. 25.3. Схема роботи кінезину — білка, що «крокує» уздовж мікротрубочок і переносить везикули та інші частинки між відділами клітини

євий йонний насос (йонні насоси — це транспортери йонів). **Уніпорт** здійснює транспорт тільки однієї речовини.

Робота натрій-калієвого насоса

У цитоплазмі та позаклітинному середовищі підтримується певне співвідношення йонів Na^+ і K^+ (вміст K^+ більше у клітині, а Na^+ — поза клітиною). Викачування йонів Na^+ із клітини і перенесення йонів K^+ у клітину здійснюється мембранним білком. Для цього процесу використовується енергія АТФ (мал. 25.2).

За один цикл роботи насос викачує з клітини три йони Na^+ і закачує два йони K^+. Тому на зовнішньому боці мембрани накопичується надлишок позитивних йонів. Цю різницю потенціалів між зовнішньою і внутрішньою поверхнями мембрани використовують як джерело енергії багато інших білкових комплексів для перенесення різних речовин крізь мембрану.

Ендоцитоз і екзоцитоз (активний транспорт)

Перенесення великих молекул (білків, полісахаридів, нуклеїнових кислот) і частинок (фрагменти клітин) через клітинну мембрану відбувається з утворенням везикул. **Везикули** — це мембранні пухирці, які здатні транспортувати речовини. Мембранний транспорт у клітину називають **ендоцитозом**, а транспорт із клітини — екзоцитозом. Поглинання клітиною твердих частинок називають **фагоцитозом**, а поглинання рідин і крапель — **піноцитозом**.

Везикулярний транспорт усередині клітини (активний транспорт)

Транспорт речовин усередині клітини з однієї органели в іншу також відбувається у везикулах. Везикули відбруньковуються від цистерн апарату Гольджі й доставляють речовини в органели-мішені, зливаючись з їхніми мембранами. Для транспортування везикул використовуються мікротрубочки, що є складовими цитоскелета. Транспортування на поверхні мікротрубочок здійснюють моторні білки: *динеїни* і *кінезини* (мал. 25.3). Динеїни переміщують частинки з периферійних ділянок клітини до центросоми. Кінезини, навпаки, переміщують частинки в напрямку до клітинної периферії. Процес іде з витратою енергії АТФ.

Ключова ідея

Пасивний транспорт (без витрат енергії) невеликих молекул крізь клітинну мембрану здійснюється шляхом простої і полегшеної дифузії. Активний транспорт (з витратами енергії) здійснюється за допомогою спеціальних білків-транспортерів (уніпорта, симпорта, антипорта), екзо- або ендоцитозом, а також шляхом везикулярного транспорту.

Запитання та завдання

1. Чому клітини витрачають значну частину виробленої енергії (до 50 %) на транспорт речовин через мембрани? **2.** Які клітини хребетних активно використовують фагоцитоз? **3.** Як внутрішньоклітинні транспортні везикули розпізнають органели-мішені?

§ 26. Транспортна система рослин: симпласт і апопласт

Поміркуйте

Чому рослини в'януть, якщо вони отримують недостатню кількість води?

Згадайте

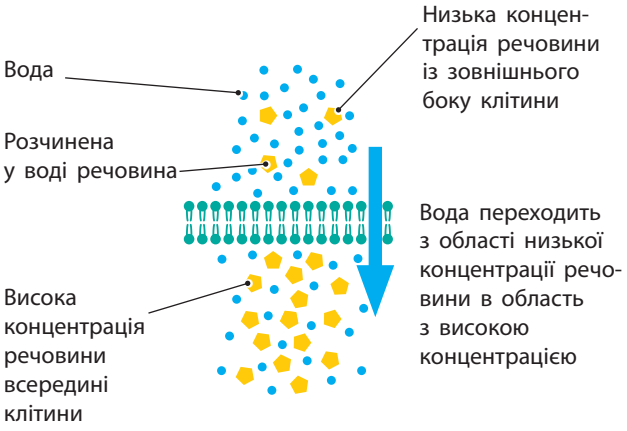
- Будова кореня
- Кореневі волоски
- Жилкування

Рух речовин у вищих рослин

Як вам відомо, рослини поглинають із навколишнього середовища воду й розчинені в ній неорганічні (мінеральні) речовини.

Поглинання вищими рослинами мінералів з ґрунту здійснюється особливою зоною кореня — зоною всмоктування, де покривні клітини мають вирости — кореневі волоски. Крізь мембрани кореневих волосків проникає вода і розчинені в ній солі.

Від покривних клітин кореневих волосків водний розчин далі пересувається паренхимною тканиною до центру кореня. Тут розміщено елементи провідної системи рослин (ксилема й флоема). Ними водний розчин мінералів піднімається вгору до стебла й листків, а синтезовані рослиною органічні речовини розподіляються між усіма частинами організму.



Мал. 26.1. Осмос

Поглинання води кореневими волосками. Осмос і тургор

Надходження розчинених речовин крізь мембрани клітин кореневих волосків здійснюється шляхом дифузії й активного транспорту.

Вода надходить у рослину в основному завдяки осмосу.

Осмос — це *дифузія* молекул розчинника (у випадку, що розглядається,— води) крізь напівпроникну мембрану із зони з низькою концентрацією розчиненої речовини в зону з її більш високою концентрацією (мал. 26.1). Великі молекули розчинених у воді речовин не можуть проникнути крізь клітинну мембрану, а молекули води можуть. Вони ніби розбавляють висококонцентрований розчин по інший бік мембрани.

Осмос характеризується **осмотичним тиском** — тиском, який потрібно докласти, щоб запобігти осмотичному надходженню води в розчин.

У наземних рослин поглинання води з грунту шляхом осмосу здійснюється крізь клітинні мембрани кореневих волосків та інших клітин у корені. Осмотичний тиск у цих клітинах і клітинах, що проводять воду від кореневого волоска до ксилеми і далі до листків, набагато вищий, ніж осмотичний тиск ґрунтової води, унаслідок високої концентрації розчинених солей і сахаридів у клітинах. Наприклад, клітини кореневих волосків мають велику вакуолю з дуже високою концентрацією розчинених речовин, тому вода «прагне» увійти в ці клітини, знижуючи їхню осмотичну концентрацію.

Коли в рослинну клітину в результаті осмосу надходить вода, усередині клітини формується **тургорний тиск**. Це напружений стан клітинної оболонки, що створюється тиском внутрішньоклітинної рідини. Завдяки тургору тканини мають пружність, стебла зберігають вертикальне положення, відкриваються продихи. Зниженням тургору супроводжуються процеси в'янення й старіння клітин (мал. 26.2).



а *б*

Мал. 26.2. Роль осмотичного й тургорного тиску в пружності тканин рослин: а — зростання тургорного тиску спричинює відкриття замикаючих клітин продихів, а втрата тургору — їх закривання; б — коли води у вазі не залишається, осмос «змушує» її виходити з клітин назовні. Вода випаровується, і квіти в'януть

Апопластичний та симпластичний шляхи транспорту води й мінеральних речовин

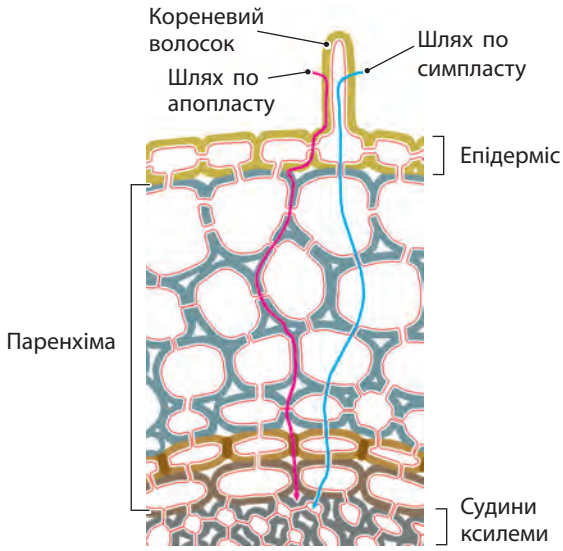
Вода з розчиненими мінеральними речовинами, що потрапили з ґрунту в корінь, рухається до його центру, а точніше — до судин ксилеми. Це переміщення називають **радіальним (або близьким) транспортом** води в корені. Швидкість руху води в корені дуже незначна — близько 1 мм/год.

Радіальний (близький) транспорт води в корені здійснюється кількома способами (мал. 26.3).

• **Симпластичний шлях:** речовини транспортуються з цитоплазми однієї клітини в цитоплазму іншої крізь *плазмодесми* — цитоплазматичні містки. Цитоплазма всіх клітин, з'єднана плазмодесмами, називається *симпластом*. Симпласт слугує для транспортування мінеральних і органічних речовин.

Ключова ідея

Поглинання вищими рослинами мінералів з ґрунту здійснюється крізь мембрани клітин кореневих волосків шляхом активного транспорту. Вода надходить завдяки осмосу. Радіальний (близький) транспорт води й мінералів у корені й листках здійснюється трьома шляхами: по апопласту (системі клітинних стінок і міжклітинних просторів), симпласту (цитоплазмі клітин, з'єднаних плазмодесмами) та вакуолях.



Мал. 26.3. Шляхи транспорту води в корені від кореневих волосків до судин

• **Апопластичний шлях:** речовини транспортуються по *апопласту* — взаємозв'язаній системі клітинних стінок і міжклітинних просторів. Апопласт необхідний для транспортування води й мінеральних сполук.

• **По вакуолях:** вода транспортується по системі клітинних вакуолей.

Переміщення води в листку

Вода з клітин паренхіми кореня надходить у судини ксилеми. По ксилемі мінеральні речовини поширюються по всій рослині. Основними споживачами цих речовин є частини рослини, що ростуть.

Потрапляючи по ксилемі в листки, вода й мінеральні речовини розподіляються через розгалужену мережу провідних пучків по клітинах. Завдяки рясному розгалуженню ксилеми в листку майже кожна клітина контактує з провідною системою. Рух речовин по клітинах листка здійснюється, як і в корені, трьома шляхами: по апопласту, симпласту та вакуолях.

Запитання та завдання

1. Чим осмос відрізняється від звичайної дифузії? **2.** Чим для рослин небезпечне зневоднення? **3.** Як регулюється робота продихів? **4.** Чим відрізняються симпластичний та апопластичний транспортні шляхи?

§ 27. Транспортна система рослин: провідні тканини

Поміркуйте

Як ви гадаєте, чому вода в рослинах піднімається від коренів до листків проти сили тяжіння?

Згадайте

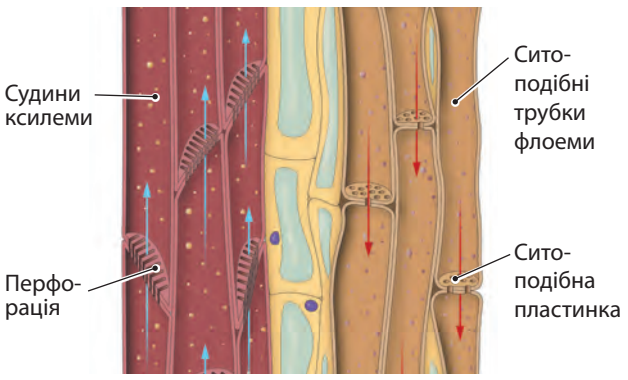
- Будова стебла
- Ксилема
- Транспірація
- Провідні пучки
- Флоема

Провідні тканини рослин

Транспортування речовин у вертикальному напрямку у вищих рослин здійснюють провідні тканини — **ксилема** (деревина) і **флоема** (луб). По ксилемі проходить висхідний (від кореня до пагонів) рух води з розчиненими в ній мінеральними солями. Речовини, що утворюються в результаті фотосинтезу, переміщуються по флоемі від листків до інших частин рослини (стебла, кореня, квітки). Ксилема й флоема розташовані поряд і утворюють провідні пучки (мал. 27.1).

Будова ксилеми

Ксилема складається з власне провідних елементів, а також клітин основної (паренхіма) та механічної (волокна деревини) тканин. Провідні елементи ксилеми представлені трахеїдами і судинами. Обидва типи провідних елементів є витягнутими клітинами зі здерев'янілими оболонками. Ці клітини є мертвими і не містять протопластів, що значно полегшує транспорт речовин.



Мал. 27.1. Система провідних тканин вищих рослин

Трахеїди — це дуже довгі, розташовані у ряд клітини, у стінках яких є пори. Пересування води з клітини в клітину здійснюється крізь ці пори.

Судини — це більш спеціалізовані провідні елементи, що є довгими (від кількох сантиметрів до кількох метрів) порожнистими трубками. Ці трубки утворені одним рядом клітин — *члениками судини*. У місцях з'єднання члеників є *перфорації* — наскрізні отвори, крізь які здійснюється транспортування речовин. Переміщення розчинів судинами відбувається набагато швидше, ніж трахеїдами.

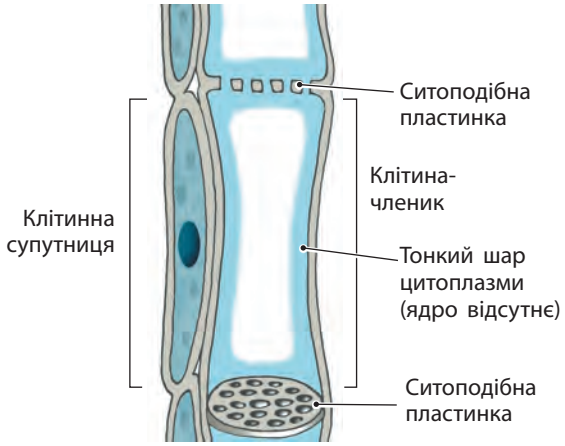
Механізми транспорту речовин по ксилемі

Ксилемою вода пересувається до листків, з яких випаровується крізь продихи. Цей напрямок руху розчинів називають висхідним потоком. Але судинами і трахеїдами розчини можуть транспортуватися не тільки вертикально, але й горизонтально — до живих клітин або сусідніх провідних елементів.

Підйом води по ксилемі відбувається здебільшого за рахунок **транспірації** — випаровування води листками. Унаслідок цього в кроні рослини виникає нестача води, і зневоднені клітини присмоктують воду з розташованих нижче судин ксилеми. Ця **сисна сила** піднімає воду в судинах зі швидкістю від 1 до 10 м/год. Друга важлива сила, яка бере участь у підйомі води,— **кореневий тиск**. Причиною кореневого тиску є різна концентрація розчинених мінеральних речовин у різних частинах рослини. Також підйому води в судинах сприяють **капілярні ефекти** — зчеплення полярних молекул води одна з одною та зі стінками судин.

Будова флоеми. Будова ситоподібних трубок

Основною частиною флоеми є ситоподібні провідні елементи — ситоподібні клітини і ситоподібні трубки (мал. 27.2). До її складу входять також клітини основної (паренхіма) та механічної (луб'яні волокна) тканин.



Мал. 27.2. Будова ситоподібної трубки

Ситоподібні клітини, на відміну від трахеїд ксилеми, є живими. Вони мають видовжену форму і пронизані наскрізними отворами, крізь які транспортуються речовини.

Ситоподібні трубки складаються з безлічі клітин-члеників. Наскрізні отвори двох сусідніх клітин утворюють ситоподібні пластинки, крізь які переміщуються розчини. Ці клітини живі, але в них немає ядер. Поруч з клітинами-членниками розташовані клітини-супутниці, які мають ядра і цитоплазму з органелами. Клітини-супутниці підтримують обмін речовин у клітинах-члениках ситоподібних трубок.

Переміщення речовин по флоемі

На відміну від ксилеми, органічні речовини можуть транспортуватися по флоемі й угору, і вниз. Майже 90 % усіх речовин, що переносяться, становить сахароза. Швидкість руху сахарози становить 20–100 см/год; за день по стовбуру великого дерева може переміститися кілька кілограмів цього вуглеводу.

! Ключова ідея

Еволюційне виникнення провідних тканин пов'язане з виходом рослин на суходіл. Ксилема (трахеїди й судини) забезпечує висхідний рух води й мінеральних речовин. Підйом води по ксилемі відбувається за рахунок транспірації, кореневого тиску й капілярних ефектів. Флоема забезпечує переміщення речовин, утворених під час фотосинтезу, від листків до інших частин рослини.

Еволюція транспортної системи в рослин

Виникнення провідних тканин пов'язане з виходом рослин на суходіл, коли з'явилася необхідність доставки речовин від коренів до листків, і навпаки.

Ксилема. У процесі еволюції першими виникли трахеїди. Їх виявлено в перших примітивних наземних рослин. Судини з'явилися значно пізніше шляхом перетворення трахеїд. Сучасні спорові й голонасінні рослини здебільшого мають тільки трахеїди; судини в них відсутні (окрім деяких випадків). Майже в усіх покритонасінних рослин є й трахеїди, і судини.

Флоема. Ситоподібні клітини за будовою більш примітивні порівняно з багатоклітинними ситоподібними трубками. Вони є характерними для спорових і голонасінних рослин. У покритонасінних провідні елементи представлені більш ефективними ситоподібними трубками.

Виникнення судин ксилеми і ситоподібних трубок флоеми в покритонасінних рослин полегшило транспортування води, що виявилося важливим еволюційним пристосуванням до життя на суходолі.

ПР Практична робота

Визначення інтенсивності транспірації та відносної транспірації ваговим методом

1. Помістіть листок пеларгонії з черешком у пробірку з водою, на поверхню якої тонким шаром нанесено олію. Зважте цю пробірку.
2. Через 30 хв іще раз зважте пробірку та визначте кількість води, що випарилася. Розрахуйте інтенсивність транспірації листкової пластинки.
3. Визначте інтенсивність транспірації вільної водної поверхні. Для цього налийте у чашку Петрі воду, зважте її, а потім через 30 хв повторіть зважування. Розрахуйте відносну транспірацію.
4. Сформулюйте висновок.

? Запитання та завдання

1. Що спільного між трахеїдами і ситоподібними клітинами? У чому їхні відмінності? Як ви вважаєте, чи є в них спільний еволюційний «предок»? **2.** Порівняйте швидкість транспорту речовин по флоемі та ксилемі. Як будова провідних елементів впливає на цю швидкість? **3.** Чи обмежує провідна система висоту наземних рослин?

§ 28. Транспорт речовин у тварин. Кровоносна система

Поміркуйте

У війчастих плоских червів було виявлено закономірність: чим більшим є розмір тіла, тим більший ступінь галуження має їхній кишечник. З чим це може бути пов'язано?

Згадайте

- Функції кровоносної системи
- Типи і будова кровоносних судин
- Будова серця

Транспортні системи тварин

Метаболічні процеси, що перебігають у клітинах тіла тварин, вимагають безперервного припливу поживних речовин і кисню, а також видалення продуктів обміну. Всі організми тим чи іншим шляхом здійснюють перенесення речовин з однієї частини тіла в іншу.

В одноклітинних організмів перенесення речовин відбувається шляхом дифузії молекул, переміщенням яких сприяє рух цитоплазми. У великих тварин існує спеціальна система внутрішнього транспорту.

Найпростіші із сучасних тварин, у яких є спеціальна транспортна система,— це немертини. У них є одна спинна і дві бічні кровоносні судини, з'єднані поперечними судинами. У більших і складно організованих тварин система кровообігу складається зазвичай із кровоносних судин і серця.

Транспорт речовин у кишковопорожнинних, губок, плоских і круглих червів

Кишковопорожнинні, губки, плоскі черви не мають кровоносної системи. У кишковопорожнинних і губок транспорт речовин по всьому організму здійснюється шляхом дифузії (поліпи, губки) або за допомогою розгалужень кишкової порожнини (медузи).

Рідина, що циркулює в каналах кишкової порожнини кишковопорожнинних,— **гідролімфа** — доставляє до клітин поживні речовини і видаляє продукти обміну. Гідролімфа містить солі та органічні речовини; її склад несталий.

У плоских червів транспорт речовин відбувається також шляхом дифузії. У них немає порожнини тіла, і речовини транспортуються тканинною рідиною між клітинами мезодерми. Дифузія полегшується сплощеною формою тіла і численними розгалуженнями кишечника.

У круглих червів речовини переносяться рідиною первинної порожнини тіла.

Кровоносна система

У більшості тварин для транспортування поживних речовин по організму тільки дифузії недостатньо. Це зумовлює виникнення кровоносної системи. Основними компонентами кровоносної системи є:

- рідина, яка циркулює (кров, лімфа, гемолімфа);
- судини, якими циркулює рідина (артерії, вени, капіляри);
- пульсуючий орган, що забезпечує рух рідини (серце, кровоносна судина).

Гемолімфа — рідка тканина, що циркулює в судинах і міжклітинних порожнинах багатьох безхребетних тварин (членистоногі, молюски) з незамкненою системою кровообігу. Складається з води, неорганічних і органічних сполук.

Кров — рідка сполучна тканина, що складається з плазми і клітин (формених елементів) — лейкоцитів, еритроцитів і тромбоцитів. Циркулює у замкненій системі кровоносних судин.

У **незамкненій кровоносній системі** кров виходить з кровоносних судин, потрапляє в порожнину тіла або проміжки між органами і через відкриті кінці венозних судин знову надходить до кровоносної системи (членистоногі, частина молюсків, голкошкірі). У **замкненій кровоносній системі** кров тече тільки судинами (кільчасті черви, хребетні і деякі інші тварини).

Еволюція кровоносної системи у хордових

У хордових кровоносна система замкнена.

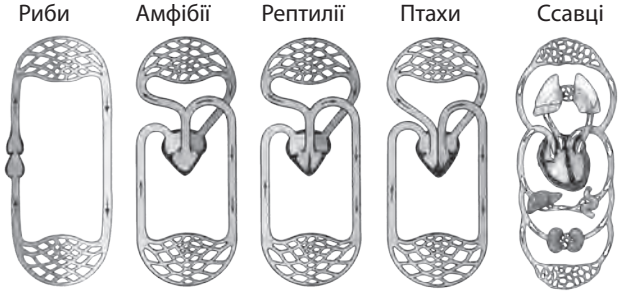
Головні еволюційні зміни в системі кровообігу пов'язані з переходом від зяброво-

го дихання до легеневого: у земноводних з'являється друге коло кровообігу (мале, або легеневе) і, як наслідок, ускладнюється будова серця (формуються два передсердя) (мал. 28.1).

Далі еволюція йде шляхом збільшення вмісту кисню в крові, що надходить до органів: у плазунів виникає неповна перегородка в шлуночку, а у птахів і ссавців формується чотирикамерне серце. У птахів і ссавців до органів надходить тільки артеріальна кров; завдяки кращому забезпеченню киснем у тканинах підтримується високий рівень обміну речовин, що зумовлює теплокровність.

Будова кровоносної системи у хордових

Тварини	Будова кровоносної системи
Ланцетник	Одне коло кровообігу. Серця немає, замість нього — черевна аорта
Риби	Одне коло кровообігу. Серце двокамерне (передсердя і шлуночок). У серці — венозна кров
Амфібії	Два кола кровообігу. Трикамерне серце (два передсердя і шлуночок). Кров у шлуночку серця змішана
Рептилії	Два кола кровообігу. Серце трикамерне з неповною перегородкою в шлуночку. Кров у шлуночку змішується не повністю
Птахи і ссавці	Два кола кровообігу. Серце чотирикамерне. Артеріальна та венозна кров не змішуються

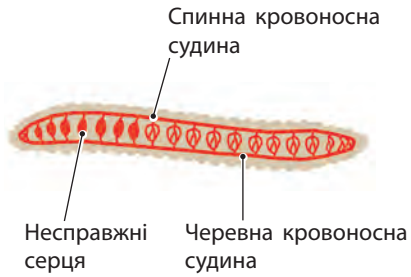


Мал. 28.1. Схеми кровообігу у хребетних

Будова кровоносної системи у безхребетних

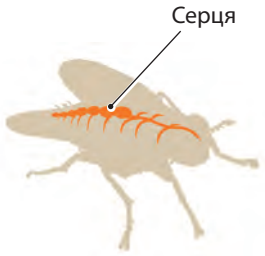
Кільчасті черви

Кровоносна система замкнена. Одне коло кровообігу. Роль серця виконують кільцеві судини



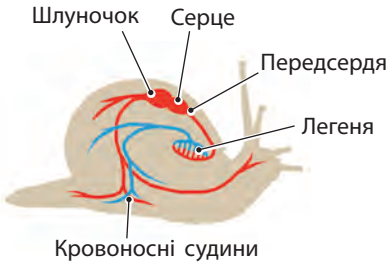
Членистоногі

Кровоносна система незамкнена. Серце трубчасте, розташоване на спинному боці тіла



Молюски

Кровоносна система незамкнена. Серце зі шлуночком і передсердям, розташоване на спинному боці тіла



Ключова ідея

Компонентами кровоносної системи є рідина, яка циркулює (кров, лімфа, гемолімфа); судини (артерії, вени, капіляри) і пульсуючий орган (серце, видозмінена судина). Еволюційні зміни кровообігу хордових пов'язані з переходом від зябрового дихання до легеневого: з'являється друге коло кровообігу (мале, або легеневе) й ускладнюється будова серця (формуються два передсердя, а потім і два шлуночка для поліпшення постачання кисню у тканини).

Запитання та завдання

1. Чи є еволюційною перевагою замкнена система кровообігу порівняно з незамкненою? **2.** Які еволюційні переваги чотирикамерного серця порівняно з трикамерним? **3.** Сформулюйте основні напрямки еволюції кровоносної системи у хордових.

§ 29. Транспорт речовин у плазмі крові

Поміркуйте

Розчинні речовини легко переносяться за допомогою крові, розчиняючись у її плазмі. А як транспортувати нерозчинні речовини?

Згадайте

- Склад крові
- Функції крові
- Плазма крові

Транспортна функція крові

Кров транспортує поживні речовини — білки, жири, вуглеводи, вітаміни, а також йони мікро- і макроелементів від травної системи до всіх клітин тіла.

З транспортом пов'язана *екскреторна функція* крові — виділення з організму кінцевих продуктів обміну речовин (сечовини, сечової кислоти тощо) або надлишкових речовин (солей, води).

Завдяки транспорту здійснюється й *дихальна функція крові*: від органів дихання до тканин та інших органів тіла кров транспортує кисень, а назад забирає вуглекислий газ.

Кров переносить також гормони, за допомогою яких здійснюється гуморальна регуляція роботи організму. Завдяки *регуляторній функції крові* підтримується сталість внутрішнього середовища організму, регулюються водний і сольовий баланс тканин, температура тіла, контролюються обмінні процеси і фізіологічні функції.

Також кров переносить імуноглобуліни — білки-антитіла *імунної системи*.

Транспортна функція крові здійснюється як плазмою, так і форменими елементами (клітинами) крові.

Плазма крові

Плазма крові — це рідка частина крові, що містить розчинені йони, неорганічні й органічні речовини, а також продукти клітинної дисиміляції. Плазма становить близько 55 % загального обсягу крові, тобто в людини це приблизно 2,5–3 літри. У її складі міститься 93 % води і 7 % розчинених речовин.

До органічних речовин плазми крові належать:

- білки плазми (альбуміни, глобуліни, фібриноген) — 7,8 %;
- глюкоза — 0,12 %;
- ліпіди — 0,8–1 %;
- нітрогеновмісні сполуки, що екскретуються (сечовина, сечова кислота тощо) — 0,05 %;
- біологічно активні речовини (ферменти, гормони, вітаміни).

До неорганічних речовин плазми крові належать:

- катіони (Na^+, Ca^{2+}, K^+, Mg^{2+}) та аніони (Cl^-, HPO_4^{2-}, HCO_3^-) — 0,9 %;
- гази (кисень, вуглекислий газ).

Транспортні білки плазми крові

У плазмі міститься кілька сотень білків, частина з яких здійснює транспорт речовин. Основними транспортними білками крові є *альбумін*, *α-глобуліни* і *β-глобуліни*. Вони переносять сполуки, що погано розчиняються у воді,— жирні кислоти, гідрофобні гормони, жиророзчинні вітаміни, а також йони та інші речовини.

Близько 55 % від усіх білків, що містяться в плазмі крові людини, становить сироватковий альбумін. Він є неспецифічним транспортним білком і може зв'язуватися із широким колом речовин: металами, йонами, жирними кислотами, амінокислотами, ферментами тощо.

На відміну від альбуміну, деякі транспортні білки крові є вузько специфічними. Зокрема, церулоплазмін спеціалізований для переносу йонів Купруму, трансферин — йонів Феруму.

Спеціальні білки переносять стероїдні або інші гідрофобні гормони — тестостерон, кортизол, тироксин та інші. Існують також окремі переносники для гідрофобних вітамінів, зокрема A і D.

Ліпіди, що синтезуються у тканинах організму, переносяться плазмою крові у складі спеціальних комплексів з білками — *ліпопротеїнів*.

Найважливіші транспортні білки плазми крові

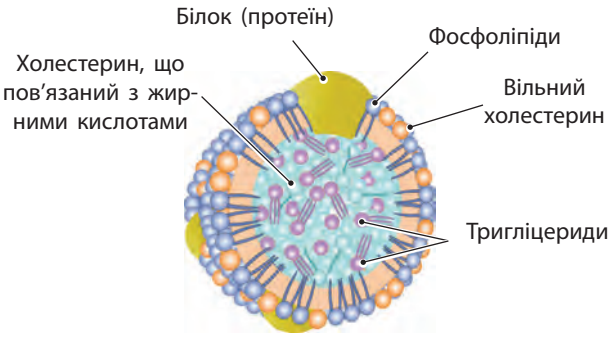
Білки плазми крові	Речовини, що транспортуються
Альбуміни	
Альбумін	Жирні кислоти, білірубін, гем, солі жовчних кислот, стероїдні гормони (тироксин, кортизол, тестостерон), вітаміни, деякі ліки (аспірин, сульфаніламіди), йони Ca^{2+} і Mg^{2+}
Транстиретин	Тироксин, ретинол (вітамін А)
α-Глобуліни	
Церулоплазмін	Йони Купруму Cu^{2+}
Ретинол-зв'язуючий білок	Ретинол (вітамін А)
Вітамін D-зв'язуючий білок	Кальциферол (вітамін D)
Тироксин-зв'язуючий глобулін	Тироксин, трийодтиронін
Транскортин	Кортизол, кортикостерон, прогестерон
β-Глобуліни	
Трансферин	Йони Феруму Fe^{2+}, Fe^{3+}
Транскобаламін	Ціанкобаламін (вітамін B_{12})
Глобулін-зв'язуючий білок	Тестостерон, естрадіол

Транспорт ліпідів

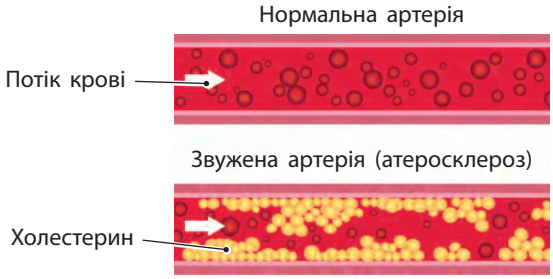
Жири не розчиняються у воді й тому не можуть бути перенесені кров'ю в чистому вигляді. Вони утворюють *ліпопротеїни*, білкова частина яких забезпечує перенесення всього комплексу кров'ю (мал. 29.1).

Ключова ідея

Завдяки транспортній функції крові здійснюються також її дихальна, екскреторна, регуляторна і захисна функції. Транспортна функція крові здійснюється як плазмою, так і форменими елементами крові. Основними транспортними білками плазми крові є альбумін, α- і β-глобуліни. Ліпіди переносяться плазмою крові у складі комплексів з білками — ліпопротеїнів.



Мал. 29.1. Будова ліпопротеїнів. Зовнішня оболонка ліпопротеїну складається з гідрофільних білків і фосфоліпідів, а внутрішнє ядро містить жири і жироподібні речовини



Мал. 29.2. Атеросклеротичні зміни у судинах

Дізнайтеся більше

Чим вищий уміст ліпідів, тим нижча щільність ліпопротеїнів. Близько 60–70 % усього холестерину плазми крові концентрується в ліпопротеїнах низької щільності (ЛПНЩ). Якщо аналіз крові виявив підвищений уміст ЛПНЩ, це означає, що існує високий ризик атеросклерозу

Якщо баланс ліпідів у крові змінюється, виникають патологічні процеси, зокрема атеросклероз (мал. 29.2). Причинами таких порушень можуть бути ендокринні або спадкові захворювання, хвороби печінки, неправильне харчування, паління і надмірне вживання алкоголю.

Запитання та завдання

1. Які важливі функції крові пов'язані з її головною функцією — транспортуванням речовин? **2.** Чому багато речовин транспортуються в крові спеціальними переносниками, а не самостійно «добираються» до клітин? **3.** Яким чином кров підтримує гомеостаз?

§ 30. Транспорт газів у кровоносній системі

Поміркуйте

Чому у людини кров червона, а у кальмара блакитна?

Згадайте

- Гемоглобін і еритроцити
- Газообмін у тканинах

Транспорт газів

Кровообіг у тварин виконує одну з найважливіших функцій — перенесення кисню від легенів до тканин, а вуглекислого газу — від тканин до легенів.

Ці гази можуть транспортуватися у плазмі крові як у розчиненому вигляді, так і за допомогою спеціальних переносників. Сполуки, що зв'язують і транспортують кисень і вуглекислий газ, називають **дихальними пігментами**. Такими дихальними пігментами є *гемоглобін* і *гемоціанін*. Вони перебувають у розчиненому стані (у гемолімфі безхребетних) або містяться в кров'яних клітинах — еритроцитах (у крові хребетних).

Дихальні пігменти є металопротеїнами — комплексами білків з атомами металічних елементів. Атоми металічних елементів відіграють ключову роль у приєднанні й транспортуванні кисню.

Кисень головним чином зв'язується і транспортується дихальними пігментами (у людини — гемоглобіном). Концентрація O_2 в плазмі крові дуже незначна, тому що цей газ погано розчиняється у воді.

Основна частина вуглекислого газу, навпаки, транспортується плазмою крові. Приблизно 90 % CO_2, утвореного в тканинах, перетворюється на гідрогенкарбонат HCO_3^-, який легко розчиняється і транспортується у складі плазми крові. У легенях з гідрогенкарбонату знову утворюється CO_2, який виводиться назовні під час дихання. Деяка кількість вуглекислого газу (5 %) транспортується у розчиненому стані. Лише близько 5 % CO_2 зв'язується з гемоглобіном.

Гемоглобін

Гемоглобін — ферумовмісний білок кровоносної системи тварин, який оборотно зв'язується з киснем і забезпечує його перенесення від органів дихання до тканин. Крім того, гемоглобін бере участь у транспортуванні вуглекислого газу у зворотному напрямку.

У хребетних тварин гемоглобін міститься у червоних клітинах крові — еритроцитах. У більшості безхребетних він розчинений у плазмі крові.

За будовою гемоглобін є складним білком, що містить білкову частину — **глобін** — і ферумовмісну частину — **гем** (мал. 30.1).

Білкова частина гемоглобіну складається з чотирьох поліпептидних ланцюгів: α_1, α_2, β_1 і β_2. Кожний ланцюг поєднаний з одним гемом, тобто з однією молекулою гемоглобіну зв'язуються максимально чотири молекули O_2.

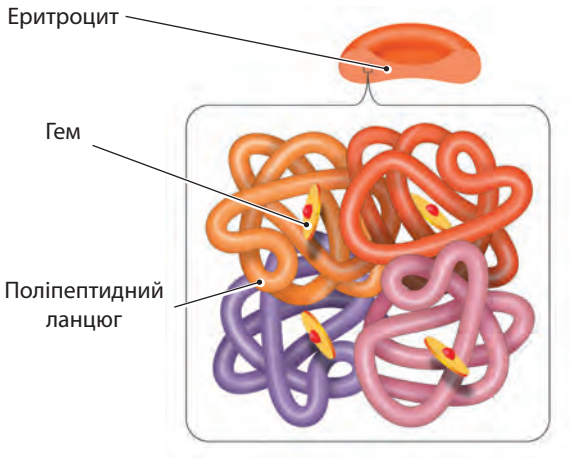
Форми гемоглобіну

У капілярах легенів кисень приєднується до гемоглобіну, утворюючи **оксигемоглобін**. Оксигемоглобін надає артеріальній крові червоного забарвлення. Потоком крові еритроцити, що містять оксигемоглобін, доставляються до органів; тут кисень вивільняється і переходить у тканини. Віддавши кисень, гемоглобін зв'язує невелику кількість вуглекислого газу, переносячи його в легені. Сполуку вуглекислого газу з гемоглобіном називають **карбгемоглобіном**; він надає венозній крові темного відтінку.

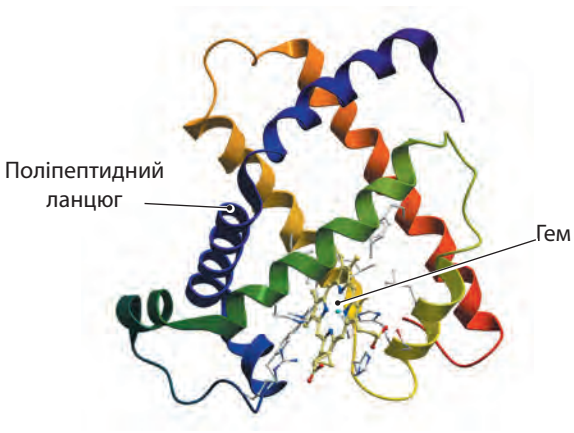
Конкурувати з киснем за зв'язок з гемоглобіном може чадний газ CO. При цьому утворюється **карбоксигемоглобін**. Зв'язок CO з гемоглобіном у 240 разів міцніший, ніж з киснем, тому під час отруєння чадним газом передача кисню тканинам блокується.

Міоглобін

Міоглобін — ферумовмісний білок, що зв'язує кисень, який надходить до серцевих і скелетних м'язів у хребетних тварин і людини. Міоглобін є глобулярним білком, який



Мал. 30.1. Молекула гемоглобіну людини



Мал. 30.2. Молекула міоглобіну людини

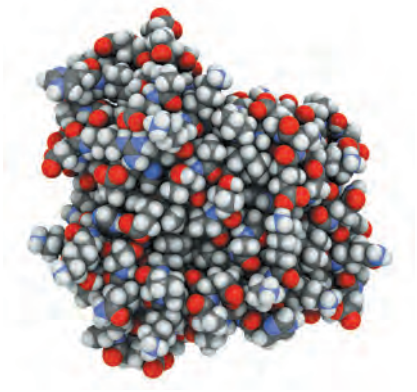
складається з одного поліпептидного ланцюга, що несе гем з атомом Феруму (мал. 30.2).

Міоглобін зв'язує і зберігає кисень, створюючи в м'язах його резерв. Цей резерв витрачається у разі кисневого голодування, наприклад, під час інтенсивної роботи м'язів. Міоглобін надає м'язовим волокнам червоного кольору.

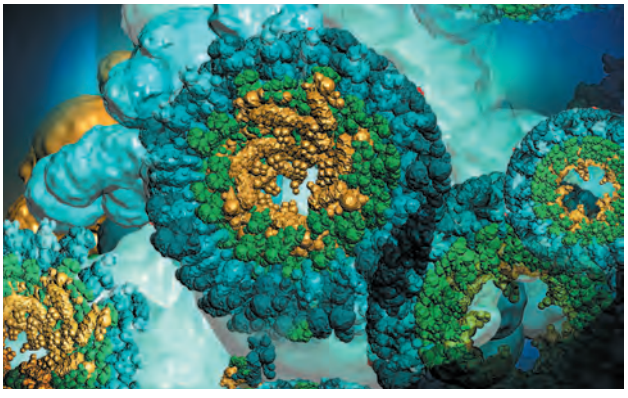
Гемоціанін

Гемоціанін — купрумовмісний білок, що зв'язує і переносить кисень у молюсків (головоногих, черевоногих) та членистоногих (мечохвостів, павукоподібних, ракоподібних). Під час зв'язування кисню безкольоровий гемоціанін забарвлюється у блакитний колір.

На відміну від гемоглобіну, молекули гемоціаніну розчинені в гемолімфі. Завдяки цьому мономери гемоціаніну можуть об'єднуватися в дуже великі комплекси (мал. 30.3). Ці комплекси дозволяють краще переносити O_2, особливо в умовах з малим умістом кисню.



Членистоногі



Молюск *Megathura crenulata*

Мал. 30.3. Приклади структури молекул гемоціаніну

Ключова ідея

Гази можуть транспортуватися у плазмі крові як у розчиненому вигляді, так і за допомогою переносників. Вуглекислий газ транспортується здебільшого плазмою крові. Транспорт кисню забезпечується дихальними пігментами гемоглобіном або гемоціаніном.

Запитання та завдання

1. Як людина може отруїтися чадним газом? Яких запобіжних заходів слід ужити, щоб цього не сталося? Що слід робити в разі отруєння чадним газом? **2.** Які причини виникнення анемії (нестачі гемоглобіну) в людини? **3.** Чому м'язи кальмарів білі, а м'язи китів червоні?

§ 31. Надходження газів до організму тварин

Поміркуйте

Шкіра у ропух більш зроговіла, ніж у жаб, а їхні легені мають більш складну будову порівняно із жабами. З чим це може бути пов'язано?

Згадайте

- Газообмін
- Дихальна система

Органи дихання тварин

Надходження газів до організму тварин забезпечує дихальна система, функцією якої є постачання до організму кисню і виведення з нього газоподібних продуктів обміну, насамперед вуглекислого газу.

Дифузія газів через **поверхню тіла** відбувається у дрібних тварин — водних (ракоподібних, червів) або наземних, які мешкають у вологих умовах (червів, амфібій). У наземних видів покриви зволожені, із великою кількістю залоз, пронизані густою мережею кровоносних капілярів.

Зябра — органи дихання водних або напівводних тварин (рак оподібних, молюсків, риб, амфібій). У безхребетних зябра є виростами поверхні тіла, у хребетних розвиваються з отворів у стінці глотки. Зябра мають розгалужену поверхню і рясно пронизані кровоносними капілярами. Кожна тварина, яка має зябра, має те або інше пристосування, що забезпечує омивання їх водою.

Трахеї — органи дихання дрібних наземних безхребетних (комах, павукопобідних). Трахеї є системою дихальних трубочок, що пронизують усе тіло і відкриваються на поверхні тіла дихальцями. Повітря втягується

Еволюція дихальної системи у безхребетних тварин

Нижчі безхребетні	У нижчих безхребетних (кишковопорожнинні, плоскі та круглі черви, більшість кільчастих червів) органи дихання відсутні, газообмін здійснюється дифузно всією поверхнею тіла
Морські кільчасті черви	Уперше дихальна система з'являється в морських кільчастих червів; на їхніх параподіях є спеціалізовані органи дихання — зябра (епітеліальні вирости з капілярами). При цьому значний газообмін відбувається і через поверхню тіла
Молюски	У більшості молюсків органами дихання є зябра. Наземні молюски втратили зябра і здобули легені — видозмінену мантійну порожнину, стінки якої пронизані кровоносними судинами
Членистоногі	У членистоногих будова органів дихання залежить від умов проживання. Органами дихання ракоподібних є зябра, які розташовані на ніжках і ногощелепах, де вони постійно омиваються водою. Дихальна система павукоподібних представлена або легенями, або трахеями, які відкриваються назовні отворами (стигмами) на бічних частинах члеників. У комах дихання здійснюється за допомогою трахей

Еволюція легень у хребетних

Амфібії	Легені з'являються в амфібій як у перших хребетних, що вийшли на суходіл. Вони формуються у вигляді парних виростів черевної частини глотки. Повітря в легені потрапляє з ротової порожнини за рахунок ковтальних рухів. Легені крупнокомірчасті, мають невелику дихальну поверхню. Тому газообмін ще значною мірою (60–70 %) здійснюється через шкіряні покриви, які пронизані кровоносними капілярами і забезпечені слизовими залозами
Рептилії	У рептилій у зв'язку з остаточним виходом на суходіл дихальна система ускладнюється. Шкірне дихання зникає. Дихальна поверхня дрібнокомірчастих легеневих мішків збільшується. Формуються повітроносні шляхи: трахея і бронхи. Дихання здійснюється за рахунок скорочення міжреберних м'язів, які зумовлюють рух грудної клітини

Закінчення таблиці

Птахи	У птахів легені мають численні перегородки з мережею кровоносних капілярів. Від трахеї йде бронхіальне дерево, яке закінчується бронхіолами. Частина бронхів виходить за межі легенів і утворює повітряні мішки. Під час польоту кров насичується киснем і під час вдиху, і під час видиху (подвійне дихання). У стані спокою птах дихає шляхом розширення і стискання грудної клітки (мал. 31.1)
Ссавці	Ссавці мають легені альвеолярної будови, завдяки чому їхня поверхня в 50–100 разів більша за поверхню тіла. Трахея розділяється на бронхи, які деревоподібно розгалужені й закінчуються тонкостінними бронхіолами з ґронами альвеол, густо обплетених кровоносними капілярами. Основним м'язом у процесі дихання є діафрагма (мал. 31.2)

в трахеї під час розширення тіла і видавлюється під час його стиснення.

Легені — органи дихання наземних тварин (деяких черевоногих молюсків, амфібій, рептилій, птахів, ссавців). Еволюційно виникли як вирости травного тракту. Часто мають коміркову будову і повітроносні шляхи. Густо обплетені кровоносними судинами. Повітря в легені активно нагнітається роботою м'язів.

Етапи еволюції зябрового апарату у хордових:

• зменшення числа зябрових щілин (від 150 пар зябрових щілин у ланцетника до 4–7 пар зябрових мішків у кісткових риб);

• збільшення дихальної поверхні шляхом утворення зябрових пелюсток;

• розвиток у кісткових риб зябрових кришок, які нагнітають потік води.

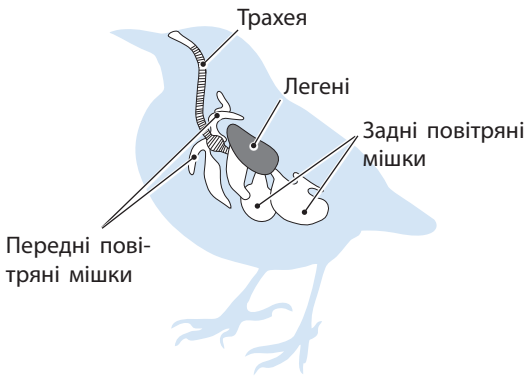
Етапи еволюції легень у хребетних:

• відокремлення дихальних шляхів від кишечника;

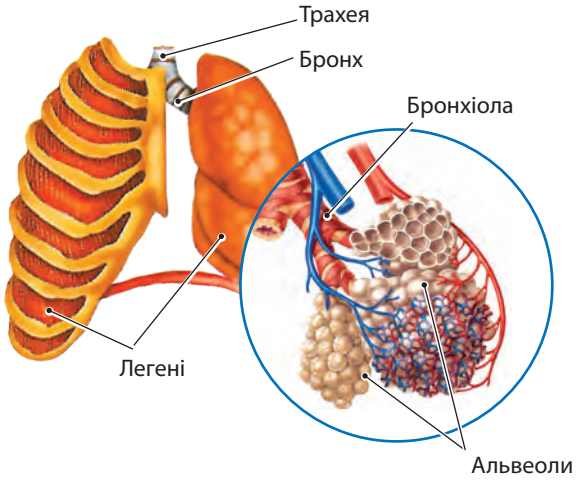
• збільшення дихальної поверхні шляхом утворення складної системи розгалужених бронхів і комірчастих легень;

• ускладнення будови повітроносних шляхів;

• удосконалення системи нагнітання повітря.



Мал. 31.1. Дихальна система птахів



Мал. 31.2. Дихальна система людини

Ключова ідея

У дрібних тварин газообмін здійснюється дифузно через поверхню тіла. Спеціалізовані органи дихання безхребетних мають епітеліальне походження, а органи дихання хордових за походженням пов'язані з кишечником. Еволюція дихальної системи у хребетних відбувалася шляхом збільшення дихальної поверхні й удосконалення системи нагнітання потоку води (зябра) або повітря (легені).

Запитання та завдання

1. Чому трахейна дихальна система поширена серед дрібних тварин, таких як комахи й павукоподібні, і не трапляється у великих тварин? **2.** У повітрі міститься значно більше кисню, ніж у воді. Чому ж більшість риб не можуть дихати на суходолі? **3.** Навіщо організмам потрібен кисень?

§ 32. Надходження газів та поживних речовин до організмів рослин і грибів

Поміркуйте

Сумарна довжина кореневих волосків однієї рослини пшениці може сягати 20 км. Навіщо рослині це потрібно?

Згадайте

- Продихи
- Дихання
- Фотосинтез
- Автотрофи, гетеротрофи
- Хемотрофи, фототрофи
- Осмос, тургор

Особливості рослин і грибів

Рослини й гриби мають спільні риси: вони ведуть нерухомий спосіб життя і прикріплені до субстрату, з якого й поглинають поживні речовини.

Але ці групи організмів відрізняються одна від одної за дуже важливою ознакою: рослини є автотрофами, тоді як гриби належать до гетеротрофів. Отже, рослини поглинають з навколишнього середовища мінеральні речовини, тому що органічні вони синтезують самі. На відміну від рослин, гриби поглинають із середовища і мінеральні, й органічні сполуки.

Рослини й гриби, як і всі живі організми, дихають. При цьому вони поглинають атмосферний кисень і виділяють у навколишнє середовище вуглекислий газ. Але рослини здатні до фотосинтезу і водночас потребують надходження як кисню (для дихання), так і вуглекислого газу (для фотосинтезу).

Всмоктування рослинами речовин із ґрунту

Як вам уже відомо, мінеральні речовини й вода потрапляють в організм рослин через корінь. Вода надходить за допомогою осмосу, а мінеральні речовини переносяться шляхом активного транспорту.

Поглинання води й мінеральних солей з ґрунту відбувається в зоні всмоктування кореня, де добре розвинена різодерма з кореневими волосками. Йони мінеральних солей ґрунтового розчину пересуваються з течією води до поверхні кореневих волосків. Транспорт йонів крізь цитоплазматичну мембрану всередину клітин кореневих волосків відбувається проти градієнта концентрації й електричного потенціалу, тому вимагає витрат енергії. Тобто *поглинання поживних речовин рослинами є процесом, під час якого витрачається енергія.*

Джерелом енергії, необхідної для активного поглинання елементів мінерального живлення, є процеси клітинного дихання. У разі погіршення росту коренів і гальмування дихання (поганої аерації ґрунтів) поглинання поживних речовин уповільнюється.

Газообмін у рослин

В організм рослин гази з повітря потрапляють через листки, корені й стебла. Кожна клітина самостійно обмінюється з навколишнім середовищем вуглекислим газом і киснем шляхом дифузії. Кисень легко дифундує з повітря в проміжках між частинками ґрунту у воду і потім у кореневі волоски. Утворена в клітинах рослини вуглекислота дифундує у зворотному напрямку і виходить з кореня назовні також через кореневі волоски. У листках газообмін здійснюється через продихи. Гази дифундують також через сочевички на коренях і стовбурах старих дерев і чагарників.

Найінтенсивніший газообмін відбувається через продихи. Продихи ведуть у систему міжклітинників, утворених пухко розташованими клітинами губчастої паренхими листка. По міжклітинному простору до клітин постачається кисень для дихання, вуглекислий газ для фотосинтезу і видаляються продукти обміну (мал. 32.1).

Газообмін крізь продихи забезпечує два основні процеси: дихання та фотосинтез. Удень більша частина CO_2 для фотосинтезу і O_2 для дихання надходить у рослину крізь продихи. Уночі продихи закриті, і для дихання рослини використовують O_2, утворений у процесі фотосинтезу і накопичений у міжклітинниках.

Надходження поживних речовин до організму грибів

Живлення грибів здійснюється шляхом усмоктування води і розчинених у ній органічних і неорганічних речовин усією поверхнею міцелію. Для того щоб вода з розчиненими в ній поживними речовинами надходила із субстрату (наприклад ґрунту) у міцелій, гриби створюють у клітинах високий осмотичний тиск, наслідком якого є утворення тургору (мал. 32.2).

Такий спосіб живлення змушує тіло гриба повністю занурюватися в субстрат. Розгалужений міцелій допомагає грибу охопити максимальну площу для вилучення поживних речовин. При цьому гриб не може мати великі розміри, тому що надходження поживних речовин у глибину тіла викликає труднощі.

Як джерела енергії гриби використовують складні органічні речовини. Але, як вам відомо, великі біополімери не можуть проникати в клітину крізь її мембрану. Тому гриби виділяють у навколишнє середовище ферменти, які руйнують високомолекулярні полімери до мономерів, що потім надходять у клітину.

Відповідно, гриби розвиваються на ґрунтах, багатих на органічні речовини. Часто гриби використовують як живильне середовище інші організми або їхні залишки (паразитичні й цвілеві гриби, копрофаги, трутовики). Іноді гриби вступають у взаємовигідні харчові взаємовідносини з рослинами (мал. 32.3).

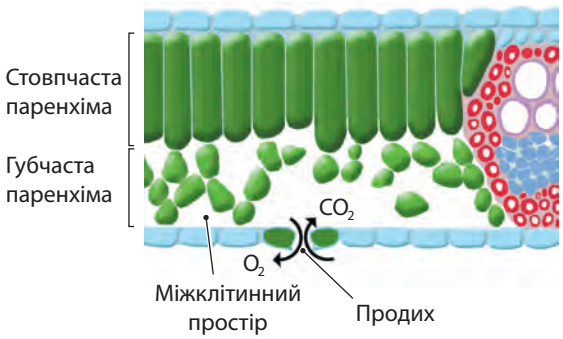
Газообмін у грибів

Як і для інших аеробних організмів, для грибів характерно кисневе дихання, що забезпечує вилучення енергії з їжі. При цьому деякі гриби, наприклад дріжджі, можуть обходитися малою кількістю кисню.

Газообмін відбувається крізь усю поверхню міцелію. Перебуваючи в ґрунті, міцелій потребує постійного притоку повітря, тому грибниця залягає неглибоко, у 6–12 см від поверхні ґрунту.

Ключова ідея

Поглинання поживних речовин рослинами й грибами потребує енергії. Рослини поглинають мінеральні речовини й воду коренями. Газообмін відбувається дифузно крізь продихи, сочевички й кореневі волоски. Гриби всмоктують із субстрату гази, воду, органічні й неорганічні речовини поверхнею міцелію.



Мал. 32.1. Схема газообміну крізь продихи



Мал. 32.2. Великий тургорний тиск усередині грибів дозволяє їм проростати навіть крізь асфальтове покриття



Мал. 32.3. Мікориза й лишайник — приклади взаємодії грибів і рослин з метою взаємного поліпшення живлення

Запитання та завдання

1. Як протягом доби змінюються інтенсивність і характер газообміну у рослин? **2.** Що відбувається з мінеральним живленням рослин у випадках: а) висихання ґрунту; б) затоплення ґрунту; в) засоленості ґрунту? Відповідь поясніть. **3.** Виходячи з особливостей живлення грибів поясніть, чому гриби не досягають складної організації, як вищі рослини й тварини. **4.** Як взаємодіють гриб і рослина у мікоризі та в складі лишайнику?

§ 33. Типи гетеротрофного живлення

Поміркуйте

Чим різняться живлення лисиці, дощового черв'яка та мідії?

Згадайте

- Гетеротрофи
- Паразити, симбіонти, сапротрофи

Основні способи гетеротрофного живлення

Як ви вже знаєте, гетеротрофні організми не здатні синтезувати органічні речовини з неорганічних шляхом фото- або хемосинтезу. Їм необхідні готові органічні речовини, вироблені іншими організмами; вони отримують їх з їжею.

Способи гетеротрофного живлення поділяють на кілька типів:

- залежно від джерела поживних речовин — на *голозойне*, *сапротрофне*, *симбіотрофне*, *паразитичне*;
- залежно від механізму поглинання їжі — на *фаготрофне* та *осмотрофне*.

Голозойне живлення

Голозойне живлення — живлення, що складається з етапів поглинання їжі, її перетравлювання, всмоктування, асиміляції й виділення неперетравлених залишків. Голозойний тип живлення характерний для тварин. Вільноіснуючі голозойні організми мають травну систему. Тварин, що живляться голозойним способом, можна поділити на м'ясоїдних, рослиноїдних і всеїдних.

Сапротрофне живлення

Сапротрофне живлення — тип живлення, за якого організм живиться мертвими органічними рештками. Сапротрофні організми виділяють ферменти на мертвий або органічний матеріал, що розкладається. Перетравлення відбувається поза організмом. Продукти перетравлення всмоктуються й асимілюються організмом.

До сапротрофів належать бактерії гниття, багато грибів, деякі членистоногі, а також сапрофіти (паразитичні квіткові рослини і деякі водорості). До часткових сапротрофів належать багато хижаків і всеїдних тварин. Серед сапротрофів виділяють детритофагів, некрофагів, копрофагів (мал. 33.1).

Детритофаги — тварини й бактерії, які живляться детритом. Детрит є сукупністю дрібних (від кількох мікрометрів до кількох сантиметрів) частинок — залишків рослинних або тваринних організмів або їх виділень. Детрит міститься у ґрунтах, суспензіях або донних відкладах водойм. Водні детритофаги беруть участь у біологічному очищенні вод (наприклад, двостулкові молюски), а ті, що мешкають у ґрунті,— у ґрунтоутворенні (ґрунтові бактерії, дощовий черв'як).

Некрофаги — організми, що живляться померлими тваринами. Некрофагами є багато



Дощовий черв'як — детритофаг



Гієна — некрофаг



Жук-гнойовик — копрофаг

Мал. 33.1. Сапротрофи



Трипаносома в кров'яному руслі



Холерний вібріон



Печінковий сисун



Повитиця

Мал. 33.2. Організми-паразити

комах (жуки-мертвоїди, шкіроїди, личинки двокрилих); деякі птахи (грифи, сипи, марабу, крук тощо) та ссавці (гієни). Некрофаги відіграють значну роль у природних екосистемах, роблячи внесок у розклад решток мертвих тварин.

Копрофаги — це тварини, що живляться екскрементами. Представниками є жуки-гнойовики, деякі двокрилі та їхні личинки, деякі кліщі та інші. Копрофаги прискорюють розклад органічних решток та підвищують родючість ґрунту.

Беручи участь у мінералізації органічних сполук, сапротрофи є важливою ланкою в кругообігу речовин і енергії. Багато сапрофагів відіграють позитивну роль «санітарів місцевості». Однак деякі з них, наприклад мухи, переносять збудників хвороб з екскрементів на харчові продукти, сприяючи поширенню захворювань — дизентерії, черевного тифу, гельмінтозів. Хребетні сапрофаги (зокрема, свині), поїдаючи трупи, сприяють циркуляції трихінельозу, лептоспірозу, токсоплазмозу та інших захворювань.

Симбіотрофне живлення

Симбіотрофне живлення — тип живлення, характерний для симбіотичних організмів, за якого один організм живиться відходами іншого, не завдаючи тому шкоди. Наприклад, нітрифікуючі бактерії, що живуть на бобових рослинах, постачають їм Нітроген. У кишечнику ссавців живуть бактерії, які допомагають розщеплювати поживні речовини, наприклад кишкова паличка *E. coli*.

Паразитичне живлення

Паразитичне живлення — тип живлення, за якого організм отримує органічні речовини від організму хазяїна, завдаючи йому істотної шкоди. Так живляться деякі найпростіші (малярійний плазмодій, дизентерійна амеба), бактерії (дифтерійна паличка, холерний вібріон, стафілококи), вищі рослини (повитиця європейська, вовчок), тварини (сисуни, стьожкові черви, аскариди) (мал. 33.2).

Способи поглинання їжі

За способом поглинання їжі гетеротрофів поділяють на фаготрофів та осмотрофів. **Фаготрофи** заковтують тверді шматки їжі; до них належать тварини. **Осмотрофи** поглинають органічні речовини з розчинів безпосередньо через клітинні стінки; це гриби, грибоподібні організми й більшість бактерій.

! Ключова ідея

Залежно від джерела поживних речовин способи гетеротрофного живлення поділяють на голозойне, сапротрофне, симбіотрофне й паразитичне; залежно від механізму поглинання їжі — на фаготрофне та осмотрофне.

? Запитання та завдання

1. Які тип живлення і спосіб поглинання їжі характерні для хижих тварин? для комахоїдних рослин? для грибів? **2.** Який тип живлення притаманний людині? Чи використовуємо ми симбіотрофне харчування?

§ 34. Внутрішньоклітинне травлення

Поміркуйте

Всередині клітин немає травної системи. Як клітина переробляє речовини, які вона поглинула?

Згадайте

- Травлення
- Ендоцитоз
- Травні ферменти
- Лізосоми

Способи травлення

Травлення — процес, за якого відбувається перетравлювання їжі та її засвоєння клітинами. У результаті харчові продукти перетворюються на компоненти, позбавлені видової специфічності й придатні до засвоєння.

Існують різні **способи травлення:**

• *внутрішньоклітинне* — поживні речовини надходять усередину клітини і розщеплюються ферментами її цитоплазми або лізосом;

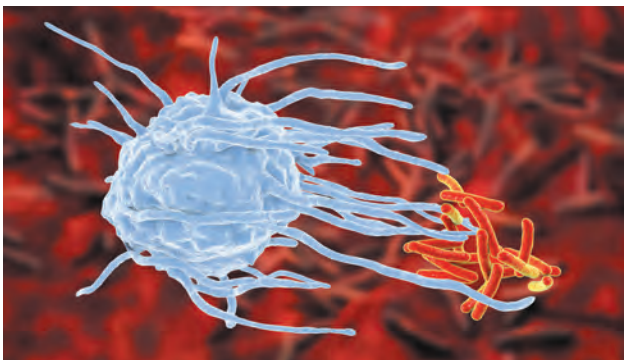
• *позаклітинне* (*порожнинне* й *зовнішнє*) — відбувається у позаклітинному середовищі завдяки ферментам, які виділяють клітини;

• *пристінкове* —відбувається на структурах клітинної мембрани.

Внутрішньоклітинне травлення

Внутрішньоклітинне травлення — тип травлення, за якого поживні речовини розщеплюються ферментами в клітинах організму. При цьому клітина активно захоплює поживні речовини з навколишнього середовища шляхом ендоцитозу.

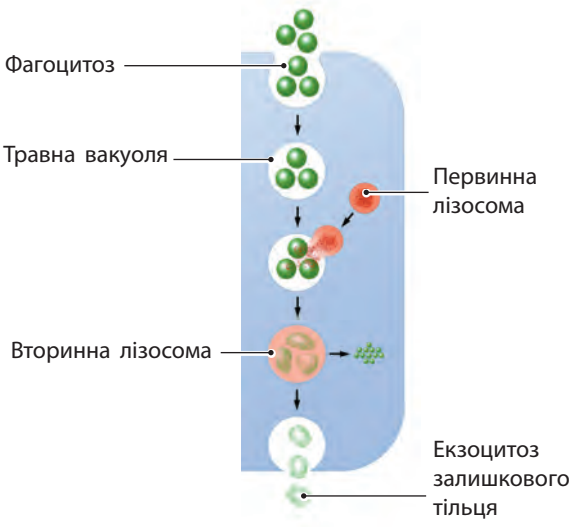
Внутрішньоклітинне травлення найдавніше з еволюційної точки зору. Воно властиве всім одноклітинним і деяким примітивним багатоклітинним організмам (губкам і плоским червам). Як додатковий механізм травлення, воно трапляється у голкошкірих, деяких кільчастих червів і багатьох молюсків. У вищих тварин і людини внутрішньоклітинне травлення виконує захисні функції — його здійснюють лейкоцити крові й тканинні макрофаги під час фагоцитозу (мал. 34.1).



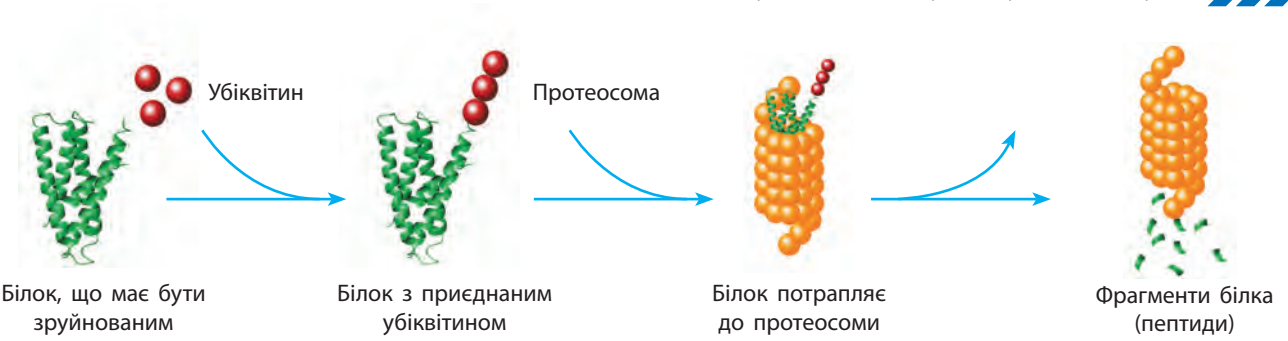
Мал. 34.1. Макрофаг захоплює бактерію

Роль лізосом у внутрішньоклітинному травленні

Внутрішньоклітинне травлення відбувається у спеціальних органелах — травних вакуолях, які можуть існувати постійно або утворюватися під час фагоцитозу чи піноцитозу (мал. 34.2). У перетравленні їжі беруть участь лізосоми. Ці органели містять понад 30 гідролітичних ферментів, що розщеплюють білки, нуклеїнові кислоти, вуглеводи й ліпіди. Лізосоми, що відбруньковуються від апарату Гольджі, містять ці ферменти в неактивному стані. Такі органели називають **первинними лізосомами.**



Мал. 34.2. Схема внутрішньоклітинного травлення



Мал. 34.3. Схема роботи протеосоми

Коли первинні лізосоми зливаються з травними (фагоцитозними) вакуолями, гідролітичні ферменти активуються. Такі лізосоми, що утворюються в результаті злиття первинних лізосом з травними вакуолями і містять активні ферменти, називають **вторинними лізосомами**.

Під дією гідролітичних ферментів лізосом біологічні полімери розщеплюються до мономерів, які надходять у цитоплазму.

Після перетравлення лізосома стає **залишковим тільцем** з неперетравленими залишками їжі й ферментами. Залишкові тільця видаляються з клітини під час злиття травної вакуолі із зовнішньою мембраною.

Роль протеосом у внутрішньоклітинному травленні

У клітинах еукаріотів, архей та деяких бактерій у гідролізі білків беруть участь також **протеосоми** — великі білкові комплекси, що складаються з великого числа протеаз. Протеази — це ферменти, що руйнують білки. Протеосоми перетравлюють білки, які стають непотрібними клітині після виконання своїх функцій, а також пошкоджені й неправильно згорнуті білки (мал. 34.3). До того ж, протеази видаляють білки вірусів і надлишкові ферменти.

До білків, що підлягають руйнуванню, прикріплюються молекули спеціального білка убіквітину, який розпізнається протеосомою.

Протеази протеосом розривають пептидні зв'язки у молекулах білків (здійснюють протеоліз). У результаті утворюються короткі пептиди завдовжки 7–8 амінокислот.

Аутофагоцитоз і автоліз

Ферменти лізосом можуть перетравлювати не тільки речовини, що надійшли ззовні, а й структури клітини, здійснюючи аутофагоцитоз і автоліз.

Аутофагоцитоз — розщеплення в лізосомах власних матеріалів клітини: запасних речовин, макромолекул або органел, які втратили функціональну активність. Аутофагоцитоз використовується клітиною для знищення непотрібних структур, наприклад під час заміни старих органел новими, або для перетравлення білків та інших речовин, утворених усередині самої клітини.

Автоліз — самоперетравлення клітин після руйнування мембран лізосом, спричиненого патологічними змінами або старінням. Автоліз призводить до загибелі клітини. Іноді цей процес не є патологічним, а супроводжує розвиток організму або диференціювання спеціалізованих клітин. Наприклад, під час перетворення пуголовка на жабу лізосоми, що містилися в клітинах хвоста, перетравлюють його: хвіст зникає, а утворені речовини всмоктуються і використовуються іншими клітинами тіла.

! Ключова ідея

Внутрішньоклітинний тип травлення є еволюційно найдавнішим. Поживні речовини активно захоплюються з навколишнього середовища шляхом ендоцитозу й розщеплюються всередині клітини. У перетравленні їжі беруть участь ферменти лізосом і протеосоми. Можливе також перетравлення власних структур клітини у процесах аутофагоцитозу й автолізу.

? Запитання та завдання

1. Як внутрішньоклітинне травлення виконує захисну функцію у людини? **2.** Чим розрізняються первинні й вторинні лізосоми? **3.** Чому надлишкові ферменти в клітині руйнуються? **4.** Яка роль лізосом в ембріогенезі людини?

§ 35. Позаклітинне і зовнішнє травлення

Поміркуйте

Планарії часто полюють на дрібних рачків, хоч вони і не мають зубів, щоб розгризти їхній хітиновий панцир. Як вони можуть отримувати поживні речовини ізсередини панцира своєї жертви?

Згадайте

- Осмотрофне живлення
- Живлення рослин



Росичка



Венерина мухоловка

Мал. 35.1. Хижі рослини



Мал. 35.2. Хижа личинка жука-плавунця

Позаклітинне травлення

Позаклітинне травлення характеризується тим, що травні ферменти секретуються у зовнішнє середовище, перетравлення їжі відбувається поза клітиною, утворені речовини потім усмоктуються в клітину.

Таким чином організми перетравлюють великі органічні молекули, які не можуть проникнути безпосередньо крізь клітинну мембрану. Біологічні макромолекули руйнуються до невеликих сполук, які й засвоюються клітиною.

Позаклітинне травлення може відбуватися зовні організму (*зовнішнє* травлення) або в травних порожнинах тіла (*порожнинне* травлення).

Позаклітинне травлення у бактерій і архей

Мікроорганізми поглинають їжу і виділяють продукти обміну всією поверхнею клітини. Але поживні речовини можуть надходити в клітину тільки в розчиненому вигляді, тому розщеплення нерозчинних складних органічних сполук на більш прості відбувається зовні. Травні ферменти секретуються клітинами мікроорганізмів в зовнішнє середовище або закріплюються на зовнішній мембрані чи на клітинній стінці. Таким чином, перетравлення їжі відбувається поза клітиною. Утворені мономери всмоктуються через клітинну мембрану.

Позаклітинне травлення у хижих грибів

Існує близько 200 видів хижих грибів. Вони утворюють з ниток міцелію спеціальні ловчі системи, що нагадують рибальські снасті з безліччю гачків, клейкі мережі або кільця-зашморги. Після захоплення здобичі гіфи гриба проростають через покриви жертви і виділяють травні ферменти. Потім спеціальні асиміляційні гіфи всмоктують і засвоюють перетравлені речовини.

Позаклітинне травлення у хижих рослин

Існує близько 630 видів комахоїдних рослин. Це переважно багаторічні трав'янисті рослини, але серед них також трапляються напівчагарники й невеликі чагарники. Зазвичай вони живляться, як і всі рослини, поглинаючи речовини з ґрунту та фотосинтезуючи. Але багато з них ростуть на болотах — на ґрунтах, украй бідних на поживні елементи. Тому вони використовують у їжу дрібних тварин (переважно комах) як додаткове джерело Нітрогену, Калію, Фосфору та інших елементів.

Комахоїдні рослини застосовують різні приманки, приваблюють комах забарвленням, солодкими виділеннями або запахом. Вони ловлять здобич за допомогою липких виділень і ловчих апаратів (видозмінних листків) — схлопувальних листків, ловчих глечиків (мал. 35.1). У пастку виділяються ферменти, які перетравлюють спійману жертву. Утворені продукти травлення, переважно амінокислоти, всмоктуються і засвоюються.

Зовнішнє травлення у членистоногих

Особливий вид живлення — **зовнішнє травлення** — характерне для деяких дрібних представників тварин: павуків, хижих личинок жуків, бабок і мух. Ці хижаки спочатку впорскують у тіло здобичі травні ферменти, які розм'якшують тверді тканини, а потім усмоктують частково перетравлену їжу.

Дізнайтеся більше

У деяких видів морських зірок формується об'ємний шлунок, здатний вивертатися через рот. Зірка обволікає шлунком здобич, яку не може проковтнути (наприклад, мушлю молюска), і таким чином здійснює зовнішнє травлення. Морська зірка *Patiria miniata* розстеляє свій шлунок по дну і перетравлює органічні речовини, що знаходить.



Ключова ідея

Позаклітинне травлення використовується майже всіма живими організмами для перетравлення великих органічних молекул, які не можуть проникнути безпосередньо крізь клітинну мембрану. Травні ферменти секретуються у зовнішнє середовище; утворені речовини потім усмоктуються в клітину.



Мал. 35.3. Початок процесу зовнішнього травлення павука-оси

Наприклад, хижа личинка жука-плавунця, схопивши свою жертву щелепами, впорскує в неї травну рідину, яка паралізує здобич (мал. 35.2). Наступна порція травного соку починає перетравлювати паралізовану жертву, розріджує її, після чого личинка всмоктує їжу через глотку.

Павуки так консервують своїх жертв на павутині. Піймавши здобич, павук вбиває її отрутою. Отруйні залози павуків розташовані в хеліцерах. Вони оточені м'язами, під час скорочення яких отрута впорскується через отвір на кінці пазуруватого членика хеліцер. На невеликих комах отрута павуків діє майже миттєво. Піймавши й убивши здобич, павук розриває її хеліцерами і впорскує в неї травні соки (мал. 35.3). Через певний час павук висмоктує утворений поживний розчин. Пристосуванням павуків для харчування рідкою їжею є фільтруючий апарат ротової порожнини і глотки, потужний смоктальний шлунок.

Вважають, що позакишкове травлення еволюційно виробилося у членистоногих для того, щоб подолати твердий хітиновий панцир під час харчування одних членистоногих іншими. Відсутність потужних щелеп змусило павуків перейти до розчинення тканин жертви і харчування рідкою їжею.

Запитання та завдання

1. Чому бактерії використовують позаклітинне травлення? **2.** Чим відрізняється живлення хижих грибів і хижих рослин? **3.** За яких причин павуки використовують зовнішнє травлення? **4.** Чому укус павука може бути небезпечним для людини?

§ 36. Порожнинне та пристінкове травлення

Поміркуйте

Якщо тварини будуть перетравлювати їжу, тільки виділяючи травні ферменти в порожнину кишечника, то витрати на їх синтез будуть дуже значними, бо ферменти будуть постійно виводитися з організму з рештками їжі. Як тваринам можна зекономити свої ферменти?

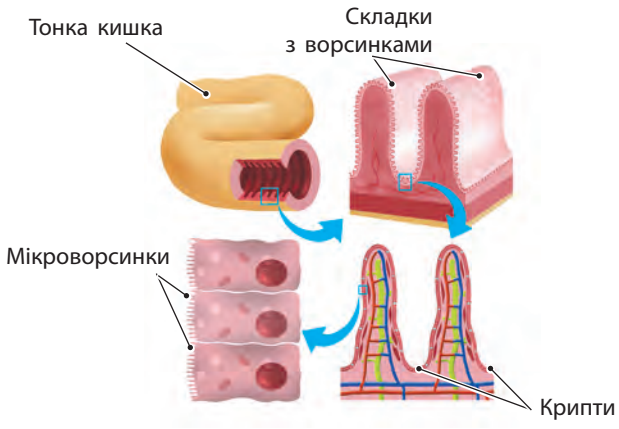
Згадайте

- Травна система
- Травні ферменти
- Пасивний та активний транспорт речовин через мембрану

Порожнинне травлення

Порожнинне травлення — тип позаклітинного травлення, за якого поживні речовини розщеплюються ферментами в порожнинах травного тракту. Порожнинне травлення забезпечує гідроліз великих харчових молекул до оліго- та мономерів. Такий тип травлення характерний для багатоклітинних організмів — круглих і кільчастих червів, молюсків, членистоногих і хордових.

Органи травлення складаються з травного каналу і травних залоз. Травний канал утворюють ротова порожнина, стравохід, шлунок, кишечник. Кишечник людини ділиться на тонкий і товстий. Слинні залози, залози шлунка й кишечника, підшлункова залоза виділяють травні соки. Травні соки містять ферменти (гідролази), які здійснюють гідроліз полімерів — білків, складних вуглеводів, жирів. Порожнинне травлення завершується утворенням невеликих молекул — дисахаридів, дипептидів, жирних кислот, моногліцеридів.



Мал. 36.1. Структура стінок тонкого кишечника

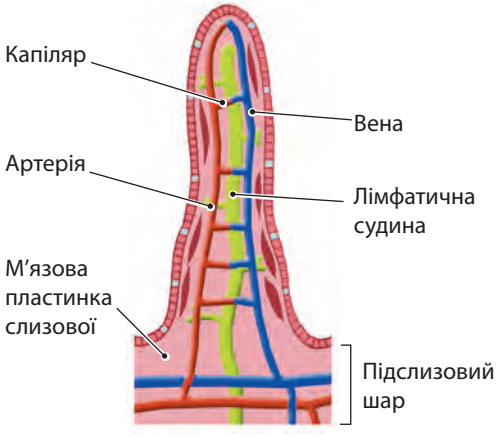
Пристінкове травлення

Пристінкове травлення відбувається на величезній поверхні тонкого кишечника, утвореної складками, ворсинками й мікроворсинками слизової оболонки. Воно здійснюється завдяки гідролітичним ферментам, які вбудовані в мембрани клітин кишкового епітелію — **ентероцитів**. Ферменти-гідролази здійснюють остаточний гідроліз поживних речовин. Далі відбувається всмоктування — транспорт молекул через ентероцит у кров або лімфу.

Будова ворсинок тонкого кишечника

Внутрішня поверхня тонкої кишки має характерний рельєф завдяки наявності складок, ворсинок і крипт (мал. 36.1). Ці структури збільшують загальну поверхню тонкого кишечника в 600 разів, що сприяє здійсненню функції травлення.

На складках стінок тонкого кишечника є випинання слизової оболонки — **ворсинки**. Висота ворсинок становить 0,5–1,5 мм. На 1 мм^2 слизової оболонки розташовано близько 30–40 таких ворсинок. У центрі ворсинки проходить лімфатичний капі-



Мал. 36.2. Будова ворсинки

Травні ферменти людини

Тип ферментів	Приклади	Де синтезуються	Що розщеплюють	Продукти гідролізу
Протеолітичні ферменти (протеази)	Пепсин, трипсин	Шлунок, підшлункова залоза	Білки	Амінокислоти
Амілолітичні ферменти (амілази)	α- і β-амілаза, β-галактозидаза	Слинні залози, підшлункова залоза, слизова оболонка кишечника	Полісахариди	Олігo- і моносахариди
Ліполітичні ферменти (ліпази)	Ліпаза шлункового соку, ліпаза підшлункової залози, ліпаза кишкового соку	Шлунок, підшлункова залоза, слизова оболонка кишечника	Нейтральні жири	Гліцерол і жирні кислоти

ляр (мал. 36.2). У кожну ворсинку входить по 1–2 артеріоли, які розпадаються на капіляри. З капімлярів кров збирається у венулу, яка проходить уздовж осі ворсинки.

Будова мікроворсинок тонкого кишечника

Основну масу епітеліальних клітин, які вкривають ворсинку, становлять **ентероцити**. Ентероцити покриті **мікроворсинками**, у середньому до 1700–3000 штук на клітину. Висота кожної мікроворсинки — близько 1 мкм. На 1 мм^2 епітелію тонкого кишечника розташовано близько 50–200 млн таких мікроворсинок. Завдяки їм поверхня пристінкового травлення і всмоктування збільшується в 30–40 разів.

У мембрани мікроворсинок убудовані ферменти, які беруть участь у розщепленні та транспорті речовин, що всмоктуються (мальтаза, інвертаза, лактаза, трегалаза, лужна фосфатаза, моногліцеридліпаза, пептидази тощо). Ці ферменти синтезуються всередині ентероцитів і вбудовуються в їхню мембрану як інтегральні білки.

Процеси, що відбуваються на мікроворсинках, отримали назву **пристінкового (мембранного) травлення**. Вони були вперше описані українським ученим О. М. Уголєвим 1958 року.

Ключова ідея

Порожнинне травлення здійснюється ферментами в порожнинах травного каналу. Такий тип травлення характерний для багатоклітинних тварин. Пристінкове травлення відбувається на поверхні мікроворсинок тонкого кишечника. Кінцеві продукти травлення транспортуються всередину ентероцитів, звідки переносяться в кров (амінокислоти, вуглеводи) або лімфу (жири).

Всмоктування речовин у тонкому кишечнику

Кінцеві продукти травлення транспортуються всередину ентероцита, звідки переносяться в кров (амінокислоти, вуглеводи) або лімфу (жири). Перенесення речовин відбувається шляхом пасивного й активного транспорту.

Абсорбція води відбувається пасивно за допомогою осмосу. Багато йонів (Ca^{2+}, K^+, Mg^{2+}, Zn^{2+}, Cu^{2+}) всмоктуються шляхом простої або полегшеної дифузії. Всмоктування йонів Na^+ відбувається шляхом активного транспорту з витратою енергії АТФ.

Всмоктування більшості органічних речовин відбувається завдяки активному закачуванню через мембрану ентероцита (спеціальними переносниками з використанням АТФ) і наступним пасивним транспортуванням у кров або лімфу. Так, наприклад, здійснюється всмоктування амінокислот, глюкози й галактози.

Транспортування жирів здійснюється у вигляді гліцеролу й жирних кислот. Гліцерол надходить усередину ентероцитів пасивно, жирні кислоти транспортуються за участю жовчних кислот. Усередині ентероцитів відбувається ресинтез тригліцеридів. Із тригліцеридів, холестеролу, фосфоліпідів і глобулінів утворюються *хіломікрони* — жирові частинки, укладені в ліпопротеїнову оболонку. Шляхом пасивного транспорту вони потрапляють у лімфатичні судини.

Запитання та завдання

1. Що в подальшому відбувається з ліпідами, які надійшли до лімфи? **2.** Що в подальшому відбувається з амінокислотами, які надійшли до крові?

§ 37. Травлення в товстому кишечнику

Поміркуйте

Звідки в товстому кишечнику людини з'являються бактерії?

Згадайте

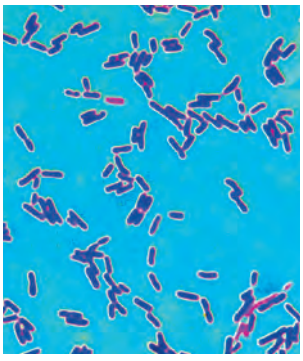
- Вітаміни
- Товстий кишечник
- Бродіння
- Апендикс

Травні процеси в товстому кишечнику

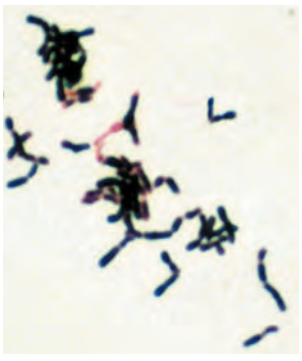
У товстому кишечнику завершуються процеси травлення під дією підшлункового, кишкового соків, відбувається часткове розщеплення харчових волокон ферментами кишкових мікроорганізмів. Залози слизової оболонки товстої кишки виділяють небагато травного соку, який містить слиз і невелику кількість ферментів. У процесах перетравлення їжі товстий кишечник відіграє незначну роль, оскільки їжа майже повністю перетравлюється і всмоктується в тонкому кишечнику.

У товстому кишечнику відбувається всмоктування води, у невеликих кількостях — солей, глюкози, вітамінів, амінокислот, часткове всмоктування білків.

Мікроорганізми, які живуть у товстій кишці, синтезують ферменти, деякі вітаміни та фізіологічно активні речовини.



Лактобактерії



Біфідобактерії

Мал. 37.1. Молочнокислі бактерії

Роль симбіотичних мікроорганізмів

Значна роль у процесах травлення належить мікроорганізмам — бактеріям, що живуть у товстому кишечнику (мал. 37.1). До 90 % із них становлять біфідобактерії, інші види представлені лактобактеріями, стрептококами, кишковою паличкою тощо.

Ферменти бактерій розщеплюють волокна клітковини (целюлозу) до оцтової кислоти, глюкози та інших продуктів. Тому роль бактерій особливо важлива в травленні травоїдних тварин, довжина товстого кишечника в яких значно більша, ніж у хижих (мал. 37.2).

Мікроорганізми зброджують вуглеводи до кислих продуктів (молочної та оцтової кислоти). Кислоти пригнічують розмноження хвороботворних і гнильних бактерій.

Під дією гнильних бактерій у товстому кишечнику руйнуються невсмоктані продукти перетравлення білка.

Мікроорганізми товстого кишечника синтезують вітамін К, вітаміни групи В (B_1 — тіамін, B_2 — рибофлавін, B_5 — пантотенову кислоту, B_3 — нікотинову кислоту, B_6 — піридоксин, B_9 — фолієву кислоту), амінокислоти, білки та інші речовини.

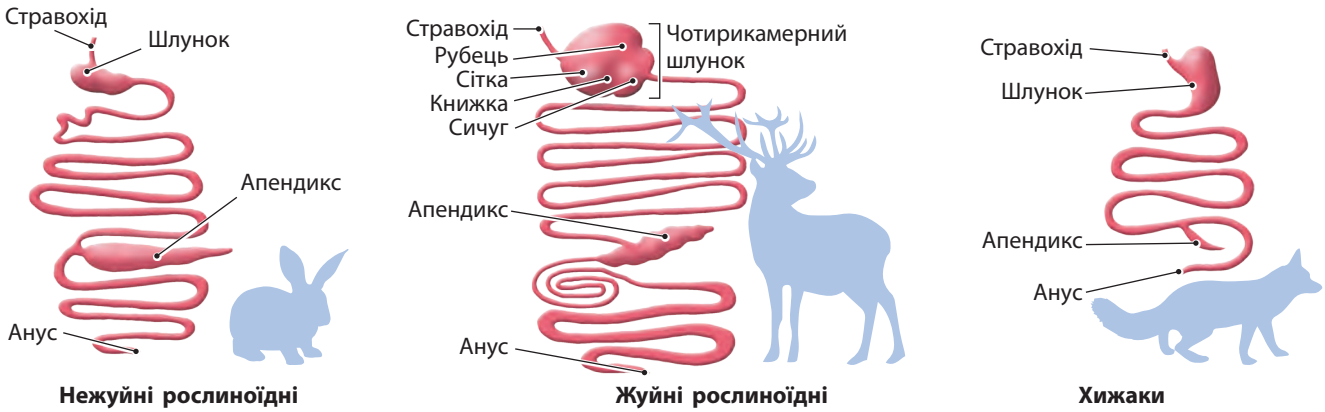
Фізіологічно активні речовини, які продукуються кишковими мікроорганізмами, впливають на тонус кишкової стінки, підсилюють секрецію травного соку, сприяють посиленню процесів усмоктування води, амінокислот, йонів Кальцію, Феруму, вітаміну D.

Корисні мікроорганізми пригнічують ріст і розмноження патогенних мікробів.

Негативна роль мікроорганізмів кишечника полягає в тому, що вони утворюють ендотоксини, спричиняють бродіння і гнильні процеси з утворенням отруйних речовин (індол, скатол, фенол) і в певних випадках можуть стати причиною захворювань.

Дізнайтеся більше

У кишечнику людини мешкає близько 500 різноманітних видів мікроорганізмів. Загальна кількість бактерій становить близько 50 трильйонів.



Мал. 37.2. Будова травної системи залежно від типу їжі

Дізнайтеся більше

Рослинна їжа перетравлюється значно важче, ніж тваринна. Тому в рослиноїдних тварин травний тракт помітно довше, ніж у м'ясоїдних, а також має спеціалізовані відділи для перетравлення рослинних волокон ферментами бактерій. У жуйних тварин процес розкладання їжі за допомогою бактерій починається ще у першій камері шлунка (рубці). Потім їжа відригується і пережовується, після чого проходить через інші три камери шлунка і дуже довгий кишечник. У гризунів і непарнокопитних основна частина процесу травлення здійснюється у сліпій кишці, де також живуть симбіотичні бактерії, які допомагають перетравлювати клітковину.

Поняття про пробіотики і пребіотики

Кишкові мікроорганізми необхідні для нормального функціонування травної системи і підтримання життєвого тонусу організму. За певних умов, наприклад за умови неправильного харчування або після довготривалого лікування антибіотиками, мікрофлора кишечника пригнічується. Розвивається хворобливий стан — дизбактеріоз. Відновити порушений баланс можна двома способами — вживанням пребіотиків або пробіотиків.

Пребіотики — це речовини, що сприяють росту й розмноженню корисних бактерій. Це можуть бути низькомолекулярні вуглеводи (лактулоза, рафіноза), розчинні харчові волокна (інулін, пектин, полідекстроза), рослинні екстракти й антиоксиданти (вітаміни A, B, C). Речовини-пребіотики містяться переважно в молочних і рослинних продуктах (кукурудзяних пластівцях, крупах, хлібі, цибулі, часнику, фасолі, горосі, бананах та інших фруктах, овочах і травах).

Пробіотики — це види їжі або лікарські препарати, що містять живі мікроорганізми. Основними пробіотиками є лакто- й біфідобактерії, які є складовими кисломолочних продуктів. До продуктів-пробіотиків належать сметана, йогурт, кефір, айран, кумис, квашена капуста та інші. У разі тяжкого дизбактеріозу вживати тільки кисломолочні продукти недостатньо, а для відновлення мікрофлори необхідно вживати лікарські препарати з пробіотиками.

Ключова ідея

У товстому кишечнику завершуються процеси травлення і всмоктування речовин. Велике значення має діяльність мікроорганізмів, які синтезують фізіологічно активні речовини. Пригнічення мікроорганізмів кишечника призводить до хворобливого стану — дизбактеріозу. Відновити порушений баланс можна вживанням пребіотиків або пробіотиків.

Запитання та завдання

1. Чому під час довготривалого прийому антибіотиків можуть початися мікози — грибкові захворювання? Як цьому запобігти? **2.** Які лікарські препарати-пробіотики ви можете побачити в аптеках? **3.** Які продукти мають входити до дієти, що сприяє життєдіяльності кишкової мікрофлори? 4. Яке харчування може пригнічувати діяльність бактерій у товстому кишечнику?

§ 38. Ферменти. Регуляція метаболічних шляхів

Поміркуйте

Досить часто прикріплення невеликої молекули до ферменту на достатньо великій відстані від його активного центру суттєво змінює його активність. На чому ґрунтується це явище?

Згадайте

- Каталіз
- Ферменти
- Метаболізм

Метаболічні шляхи

У клітинах постійно відбувається безліч біохімічних реакцій, що забезпечують обмін речовин. Ці реакції утворюють певні послідовності, в яких продукти одних реакцій стають субстратами для наступних. Сукупність послідовних біохімічних реакцій, завдяки яким відбувається синтез складних сполук з простіших або розпад сполук до кінцевих продуктів, називається **метаболічним шляхом**. Метаболічні шляхи всіх речовин пов'язані між собою, утворюючи єдину мережу біохімічних реакцій в організмі.

Ферментативний каталіз

Ферментативний каталіз — це прискорення біохімічних реакцій за участю ферментів. Відповідно, **ферменти** — це біологічні каталізатори, що прискорюють хімічні реакції в живих організмах. Реагенти в реакції, що каталізується ферментами, називаються *субстратами*, а отримувані речовини — *продуктами*.

Ферменти зазвичай є білковими макромолекулами. Вони специфічно зв'язують субстрати реакції в особливій ділянці — **активному центрі** (мал. 38.1). При цьому субстрати орієнтуються так, що набувають оптимального положення для перебігу реакції. Енергія активації, що необхідна для перебігу реакції, при цьому знижується (мал. 38.2).

Загальне рівняння реакції за участю ферменту має вигляд:

$$Ф + С \rightarrow ФС \rightarrow Ф + П,$$

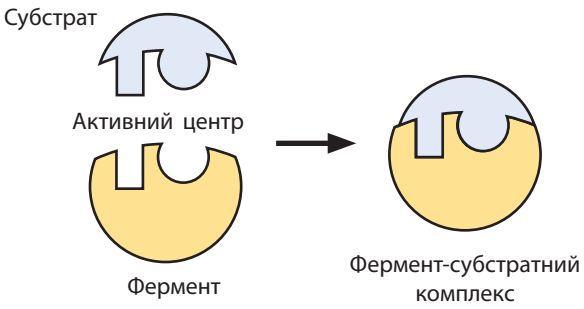
де Ф — фермент, С — субстрат,
ФС — фермент-субстратний комплекс,
П — продукт реакції

Ферменти є дуже ефективними каталізаторами — швидкість реакцій за ферментативного каталізу збільшується в 10^9–10^{12} разів.

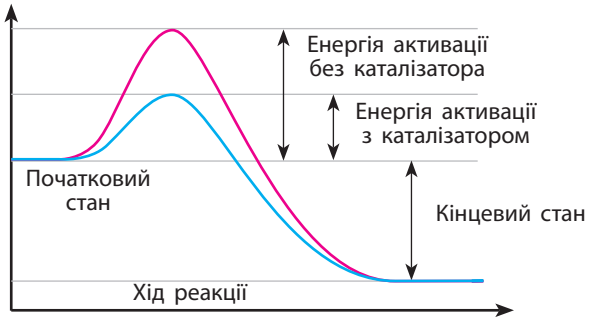
Ферменти мають високу специфічність щодо субстратів. Вони каталізують перетворення тільки однієї або декількох близьких за структурою речовин. Специфічність зумовлена просторовою і хімічною структурою ділянки активного центру, що зв'язує субстрат (мал. 38.1).

Кофактори

Кофактори (кофактори) — це низькомолекулярні небілкові речовини, участь яких необхідна для каталітичної дії ферментів. Кофактори приєднуються до активного центру ферменту і беруть участь в утворенні фермент-субстратного комплексу. Кофакторами є вітаміни, деякі йони (K^+, Mg^{2+} і Mn^{2+}).



Мал. 38.1. Специфічне зв'язування субстрату зумовлене просторовою будовою й хімічною спорідненістю активного центру ферменту



Мал. 38.2. За умови ферментативного каталізу знижується енергія активації реакції

Регуляція метаболічних шляхів

Швидкість різних метаболічних шляхів регулюється, інакше метаболізм у клітині відбувався б неузгоджено і не відповідав би наявним потребам організму. Найпростіший спосіб регуляції ґрунтується на **доступності субстрату:** зменшення концентрації субстрату знижує швидкість реакцій, а збільшення концентрації субстрату стимулює метаболічний шлях.

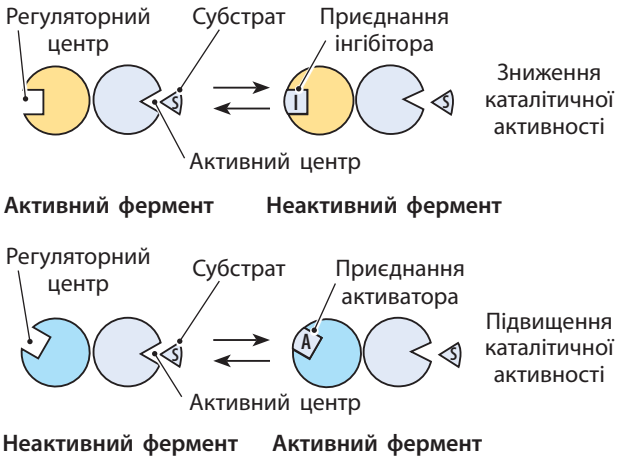
Але основна регуляція здійснюється шляхом зміни **концентрації** або **активності ферментів**. Концентрація певного ферменту в клітині регулюється на етапах транскрипції і трансляції, у процесі формування і руйнування ферментного білка. Активність ферменту змінюється за рахунок хімічної модифікації або алостеричної регуляції.

Регуляція транскрипції ферментів

Учені Ф. Жакоб і Ж. Моно сформулювали теорію оперона (1961 р.), що пропонує два механізми регуляції швидкості транскрипції у прокаріотів: *індукцію* і *репресію*. Транскрипція регулюється блокуванням або вивільненням *оператора* — ділянки, з якої починається транскрипція *структурного гена*. В еукаріотів регуляція ускладнюється і залучає додаткові регуляторні ділянки геному (енхансери, сайленсери), альтернативний сплайсинг та інші механізми.

Алостерична регуляція активності ферментів

Активність ферментів регулюється спеціальними речовинами — **інгібіторами** (пригнічують активність) і **активаторами**. Ці речовини зворотно зв'язуються з **регуляторним центром** молекули ферменту, який просторово віддалений від активного центру. Зв'язування змінює третинну структуру молекули ферменту і, відповідно, структуру активного центру. У результаті змінюється швидкість реакції, що каталізується. Така регуляція має назву **алостерична регуляція** (мал. 38.3). Активаторами та інгібіторами можуть бути субстрати і продукти реакції.



Мал. 38.3. Принцип алостеричної регуляції активності ферменту

Алостерична регуляція має дуже важливе значення. Вона зумовлює швидку відповідь клітини на умови, що змінюються, а також регуляцію метаболізму за принципом позитивного і негативного зворотного зв'язку.

Хімічна модифікація ферментів

Інший тип регуляції активності ферментів — їх **хімічна модифікація**, наприклад фосфорилювання (приєднання фосфатних груп) або глікозилювання (приєднання вуглеводних залишків). Активність ферментів також регулюється шляхом обмеженого протеолізу (видалення фрагменту молекули). Таким шляхом ферменти інактивуються або, навпаки, стають активними.

! Ключова ідея

Хімічні реакції в живих організмах прискорюються ферментами — дуже ефективними і високоспецифічними каталізаторами білкової природи. Швидкість різних метаболічних шляхів регулюється концентрацією субстрату, швидкістю синтезу або розпаду ферментів, зміною активності ферментів (алостерична регуляція, хімічна модифікація).

ПР Практична робота

Вивчення активності ферментів слини

1. Виконайте дослід із взаємодії розчинів слини (ферменту амілаза) і крохмалю за умови:
   а) різної температури;
   б) різної кислотності (pH) середовища.
2. Сформулюйте висновок.

? Запитання та завдання

1. Що є коферментом гемоглобіну? хлорофілу? **2.** Які фактори (зовнішні, генетичні та інші) можуть порушити правильну регуляцію метаболічного шляху? **3.** Що може статися, якщо порушиться регуляція певного метаболічного шляху?

§ 39. Анаеробні процеси енергетичного обміну

Поміркуйте

Гліколіз дає клітині набагато менше молекул АТФ, ніж, наприклад, процес окисного фосфорилювання. Чому тоді його продовжують активно використовувати живі організми?

Згадайте

- Катаболізм
- Роль АТФ
- Субстрати та продукти реакції

Катаболізм і клітинне дихання

Як вам уже відомо, катаболізм (енергетичний обмін, дисиміляція) — це процес розпаду складних речовин на більш прості, що зазвичай перебігає зі звільненням енергії.

До процесів катаболізму належить **клітинне**, або **тканинне**, **дихання** — сукупність реакцій біологічного окиснення органічних речовин, у яких організми отримують енергію, необхідну для життєдіяльності. Ця енергія запасається в хімічних зв'язках макроергічних сполук (АТФ та ін.), які є універсальним джерелом енергії для біохімічних процесів.

Виділяють два основні типи клітинного дихання: анаеробне (безкисневе) та аеробне (кисневе).

За **анаеробного дихання** окиснення органічних речовин і одержання енергії відбувається без участі кисню. При цьому розщеплення органічних речовин є неповним і виділяється незначна кількість енергії. До процесів анаеробного дихання належать *гліколіз* і різні види *бродіння*.

За **аеробного дихання** окиснення органічних речовин і одержання енергії відбувається за участю кисню. Розщеплення органічних речовин є повним і відбувається з утворенням кінцевих продуктів окиснення H_2O і CO_2. У результаті аеробного дихання виділяється і запасається багато енергії. Загальна формула біологічного окиснення має вигляд:

$$\underset{\text{Глюкоза}}{C_6H_{12}O_6} + \underset{\text{Кисень}}{6O_2} \rightarrow \underset{\text{Вуглекислий газ}}{6CO_2} + \underset{\text{Вода}}{6H_2O} + \text{Енергія}$$

Етапи катаболізму

I етап, підготовчий
Відбувається у травному каналі. Складні органічні сполуки розпадаються на прості під дією травних ферментів. Виділяється тільки теплова енергія.

II етап, безкисневий (гліколіз)
Відбувається у цитоплазмі клітини без участі кисню. Молекула глюкози розщеплюється з утворенням 2 молекул піровиноградної кислоти. Енергія використовується для синтезу 2 молекул АТФ.

III етап, кисневий (аеробне клітинне дихання)
Здійснюється у мітохондріях за участю кисню. Утворюються кінцеві продукти окиснення — H_2O і CO_2. У результаті розщеплення 2 молекул піровиноградної кислоти синтезується 36 молекул АТФ.

Гліколіз

Гліколіз — це анаеробний процес окиснення глюкози, який є одним з джерел АТФ для клітини. Окрім цього, у процесі гліколізу утворюються сполуки, які використовуються в подальших процесах клітинного дихання.

Процес гліколізу відбувається у цитоплазмі клітини і складається з 10 послідовних біохімічних реакцій. У результаті цих реакцій з однієї молекули глюкози утворюються дві молекули пірувату (піровиноградної кислоти).

Підготовчий етап гліколізу відбувається з витратою енергії двох молекул АТФ, а на останньому етапі синтезуються чотири молекули АТФ. Таким чином, енергетичний баланс гліколізу становить дві молекули АТФ на одну молекулу глюкози (мал. 39.1).

Сумарне рівняння гліколізу:

$$\underset{\text{Глюкоза}}{C_6H_{12}O_6} + 2\text{АДФ} + 2\text{Ф} \rightarrow \underset{\text{Піруват}}{2C_3H_4O_3} + 2\text{АТФ}.$$

У процесі гліколізу синтез АТФ відбувається шляхом **субстратного фосфорилювання**, за якого залишок фосфатної кислоти (H_2PO_3) переноситься на АДФ безпосередньо від високоенергетичних фосфорильованих сполук (у даному випадку проміжних продуктів гліколізу). Субстратне фосфорилювання порівняно з окисним фосфорилюванням (див. §40) дає незначну кількість молекул АТФ.

Але великою перевагою гліколізу є те, що для нього не потрібен кисень. Саме тому м'язи людини можуть працювати навіть за нестачі кисню під час великих фізичних навантажень. Необхідну енергію вони отримують завдяки гліколізу.

Гліколіз виник ще на ранніх стадіях еволюції і сьогодні є одним з основних метаболічних процесів у всіх живих організмів. В аеробних організмів кінцеві продукти гліколізу підлягають подальшим перетворенням у біохімічних циклах, що належать до аеробного клітинного дихання. В анаеробних організмів піруват далі підлягає бродінню. А для деяких анаеробів гліколіз залишається єдиним способом одержання енергії.

Бродіння

Бродіння — це анаеробний процес окиснення вуглеводів, який дозволяє клітинам отримувати енергію у вигляді молекул АТФ. Першим етапом бродіння є гліколіз. На наступному етапі залежно від типу бродіння з продукту гліколізу (пірувату) утворюються спирт, молочна і лимонна кислоти або інші сполуки.

Більшість типів бродіння здійснюють мікроорганізми. Залежно від того, які речовини утворюються, виділяють декілька різновидів бродіння.

Під час *молочнокислого бродіння* (наприклад, у молочнокислих бактерій) утворюється молочна кислота:

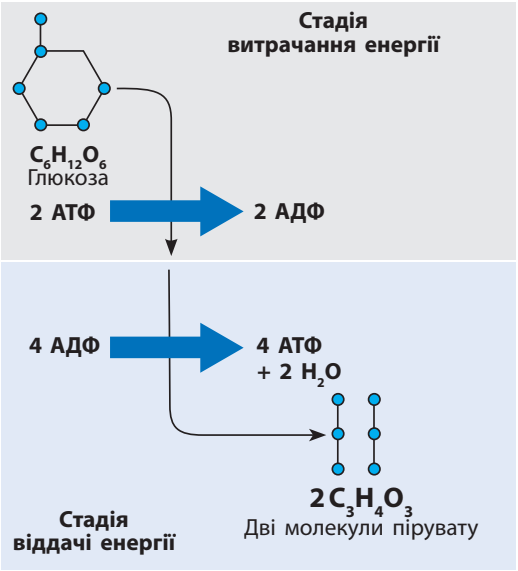
$$C_6H_{12}O_6 = 2CH_3{-}CHOH{-}COOH.$$

Спиртове бродіння (здійснюється дріжджами і деякими бактеріями) характеризується утворенням молекул етанолу і вуглекислого газу:

$$C_6H_{12}O_6 = 2C_2H_5OH + 2CO_2.$$

Ключова ідея

Клітинне дихання — сукупність реакцій біологічного окиснення органічних речовин, у яких організми отримують енергію, необхідну для життєдіяльності. Основними типами клітинного дихання є анаеробне (безкисневе) та аеробне (кисневе). До процесів анаеробного дихання належать *гліколіз* і *бродіння*. Гліколіз є одним з основних метаболічних процесів в усіх живих організмів. У результаті гліколізу з однієї молекули глюкози утворюються дві молекули пірувату і дві молекули АТФ.



Мал. 39.1. Схема гліколізу

За *оцтовокислого бродіння* (оцтовокислі бактерії) продуктом є оцтова кислота:

$$C_6H_{12}O_6 + 2O_2 \rightarrow 2CH_3COOH + 2CO_2.$$

Відомі також *маслянокисле*, *лимоннокисле* та інші види бродіння.

Бродіння посідає надзвичайно важливе місце серед природних процесів. У живій природі саме бродіння забезпечує енергією ті організми, які живуть у безкисневих умовах.

Бродіння відбувається і в організмі людини. За великих навантажень у клітинах з пірувату внаслідок бродіння утворюється молочна кислота, накопичення якої призводить до болю в м'язах після фізичних вправ.

Людина використовує бродіння для одержання багатьох харчових продуктів. Наприклад, отримання кисломолочних продуктів (сметани, кефіру, сирів, йогурту), квашених овочів, силосування кормів пов'язано з діяльністю молочнокислих бактерій. Спиртове бродіння використовується для випікання хліба.

Запитання та завдання

1. Яке значення має гліколіз для організму людини? **2.** Чому саме гліколіз, а не кисневе дихання, є універсальним способом отримання енергії клітиною? **3.** Розгляньте детальніше використання людиною різних видів бродіння.

§ 40. Аеробне дихання

Поміркуйте

Під час аеробного дихання, як і в процесі горіння, з органічних речовин утворюються CO_2 і H_2O. Але живі клітини в цьому процесі ще й запасають енергію. Як їм це вдається?

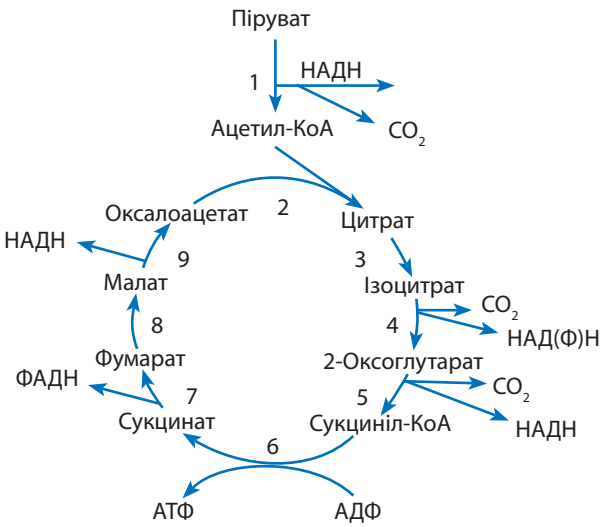
Згадайте

- Гліколіз
- Будова мітохондрій

Аеробне дихання

Як ви пам'ятаєте, за безкисневим етапом катаболізму йде кисневий етап, або **аеробне дихання.** Аеробне дихання характерне для більшості організмів і відбувається в мітохондріях клітини. Під час цього процесу органічні речовини, утворені у ході гліколізу, окиснюються киснем до H_2O і CO_2. Значна частина енергії, яка при цьому виділяється, запасається клітинами у вигляді молекул АТФ.

Ключовим етапом аеробного дихання є **цикл Кребса**, або **цикл трикарбонових кислот.** За встановлення схеми циклу Х. Кребс отримав Нобелівську премію 1953 року. Саме в реакціях цього циклу утворюються сполуки, які є джерелом протонів і електронів для процесу окиснення. Переважна кількість молекул АТФ виробляється на останній стадії клітинного дихання: у процесах **окисного фосфорилювання** в **електроннотранспортному (дихальному) ланцюзі** мітохондрій.



Мал. 40.1. Схема реакцій циклу трикарбонових кислот

Цикл трикарбонових кислот

Піруват, утворений у результаті гліколізу, транспортується з цитозолю до матриксу мітохондрій. У мітохондріях за умов достатнього надходження кисню піруват окиснюється. На першому етапі він утворює сполуку **ацетил-кофермент А**, скорочено **ацетил-КоА.** Це основний субстрат для реакцій циклу трикарбонових кислот. Головна функція ацетил-КоА — доставляти у цей цикл атоми Карбону у складі ацетильної групи.

У реакціях циклу (мал. 40.1) відбувається послідовне окиснення проміжних сполук — органічних кислот — з **утворенням CO_2.** На кількох етапах циклу енергія окиснення запасається у вигляді відновлених коферментів НАДН · Н і $ФАДН_2$.

Проміжні сполуки циклу трикарбонових кислот є попередниками для синтезу багатьох речовин. Таким чином, цикл трикарбонових кислот пов'язує катаболічні та анаболічні процеси і є центром перетину багатьох метаболічних шляхів.

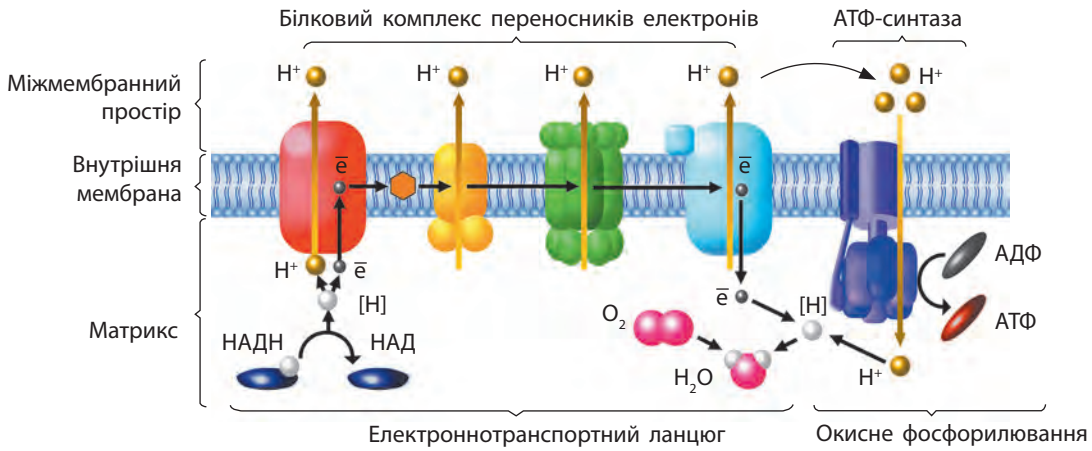
Переносники Гідрогену

Часто одним з етапів хімічного перетворення органічних речовин усередині клітини є відокремлення від їхніх молекул атомів Гідрогену. Вони приєднуються до спеціальних молекул — **переносників Гідрогену,** які доставляють їх у мітохондрії. Зазвичай у клітині є три типи переносників Гідрогену: **$НАД^+$, $НАДФ^+$ і ФАД.**

$$НАД^+ + 2H = НАД \cdot Н + H^+$$
$$НАДФ^+ + 2H = НАДФ \cdot Н + H^+$$
$$ФАД + 2H = ФАД \cdot H_2$$

Робота дихального ланцюга

Основна кількість молекул АТФ утворюється у процесах окисного фосфорилювання в електроннотранспортному (дихальному) ланцюзі мітохондрій. Дихальний ланцюг являє



Мал. 40.2. Схема дихального ланцюга на внутрішній мембрані мітохондрій

собою декілька білкових комплексів, убудованих у внутрішню мембрану мітохондрії. У мембрану також убудована АТФ-синтаза — комплекс, що синтезує АТФ.

Вивільнені в циклі трикарбонових кислот електрони, акцептовані на коферментах НАДН·Н і $ФАДН_2$, надходять до дихального ланцюга, де послідовно переносяться з комплекса на комплекс (мал. 40.2). Під час перенесення електронів відбувається послідовне окиснення й відновлення елементів дихального ланцюга. Наприкінці електрони поєднуються з киснем, утворюючи **молекули води**.

Перенесення електронів по дихальному ланцюгу супроводжується викачуванням протонів із матриксу в міжмембранний простір. Так створюється **протонний градієнт**, за якого концентрація протонів у міжмембранному просторі більша, ніж у матриксі. Унаслідок цього виникає різниця потенціалів з обох боків мембрани: позитивні заряди переважають у міжмембранному просторі, а негативні — у матриксі мітохондрій. Збільшення концентрації протонів у міжмембранному просторі активує АТФ-синтазу. У разі досягнення певної різниці потенціалів **АТФ-синтаза** транспортує протони назад у матрикс, при цьому **утворюється АТФ**.

Таким чином, у мітохондріях окиснення (перенесення електронів) спряжене з фосфорилюванням (АДФ + Ф = АТФ), тобто відбувається процес **окисного фосфорилювання**.

Пояснення механізмів сполучення роботи дихального ланцюга і синтезу АТФ було запропоновано англійським біохіміком П. Мітчеллом 1961 року.

Енергетичний баланс аеробного й анаеробного окиснення глюкози

Енергетичний баланс окиснення 1 молекули глюкози такий:

- на стадії гліколізу утворюється 2 молекули АТФ;
- на стадії аеробного дихання утворюється 36 молекул АТФ.

Отже, у результаті повного окиснення 1 молекули глюкози до CO_2 і H_2O утворюється 38 молекул АТФ. При цьому енергетична ефективність аеробного дихання виявляється у 18 разів вищою за ефективність гліколізу.

! Ключова ідея

Енергетична ефективність аеробного дихання у 18 разів вища за ефективність гліколізу: на стадії аеробного дихання з двох молекул піровату утворюється 36 молекул АТФ. Ключовим етапом аеробного дихання є цикл трикарбонових кислот. Переважна кількість АТФ виробляється у процесах окисного фосфорилювання в електроннотранспортному (дихальному) ланцюзі мітохондрій.

? Запитання та завдання

1. Чим субстратне фосфорилювання відрізняється від окисного фосфорилювання? Який із цих процесів ефективніший? **2.** Як виникли мітохондрії? На які сучасні організми вони схожі? **3.** У разі порушення генів, які кодують білки мітохондрій, виникають так звані «мітохондріальні хвороби». Як ви вважаєте, якими симптомами вони характеризуються? Які тканини страждають насамперед?

§ 41. Катаболізм жирних кислот, амінокислот і нітрогеновмісних основ

Поміркуйте

Якщо розглянути дві насичені жирні кислоти приблизно однакової довжини, одна з яких має парну, а друга — непарну кількість атомів С, то яку з них клітині легше піддати β-окисненню?

Згадайте

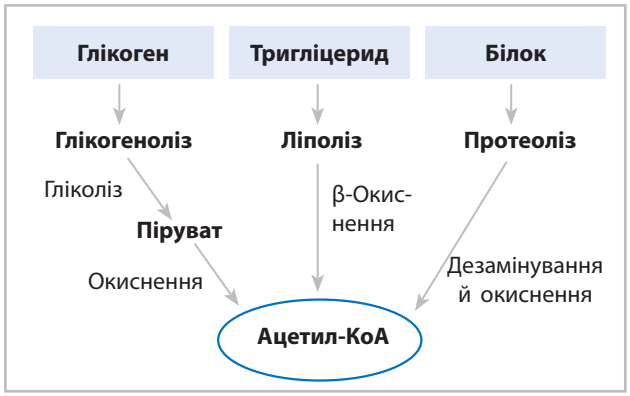
- Будова жирних кислот, триацилгліцеридів, фосфоліпідів
- Будова амінокислот
- Будова нуклеотидів, пурини, піримідини

Джерела енергії у клітині

Реакції циклу трикарбонових кислот і окисне фосфорилювання у мітохондріях є універсальним шляхом отримання енергії для аеробних організмів. Але вуглеводи (глюкоза, піруват) не є єдиним джерелом для синтезу ацетил-КоА, який залучений до циклу трикарбонових кислот. Ця універсальна молекула може утворюватися також під час окиснення жирних кислот, дезамінування й окиснення амінокислот (мал. 41.1). Тобто клітина використовує різні субстрати — вуглеводи, жири та білки — для вивільнення енергії у процесах катаболізму.

β-окиснення жирних кислот

Як ми вже з'ясували, головний субстрат циклу трикарбонових кислот ацетил-КоА



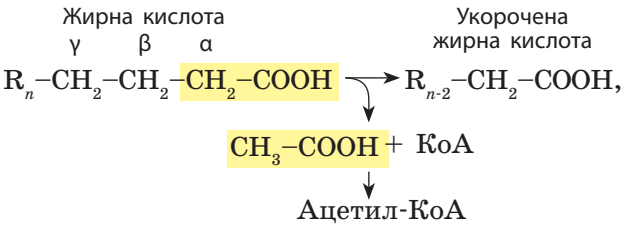
Мал. 41.1. Ацетил-КоА — центральна молекула катаболізму

може утворюватися в результаті окиснення жирних кислот. Вільні жирні кислоти утворюються в клітині під час *ліполізу* — розщеплення ліпідів. Найчастіше клітина розщеплює триацилгліцериди (жири), які відкладаються в ній як резервне джерело енергії, а також фосфоліпіди мембран, що підлягають постійному оновленню.

Вільні жирні кислоти можуть бути знову використані для синтезу ліпідів (анаболічні процеси) або можуть бути розщеплені до вуглекислого газу і води (катаболічні процеси).

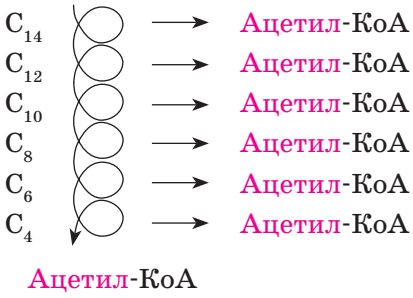
Першою стадією катаболізму жирних кислот є **β-окиснення** — специфічний шлях окиснення жирних кислот, що завершується утворенням ацетил-КоА.

β-Окиснення жирних кислот перебігає в матриксі мітохондрій, тільки в аеробних умовах. Це циклічний процес, за якого від карбоксильного кінця жирної кислоти послідовно відокремлюється по 2 атоми Карбону у вигляді ацетил-КоА:

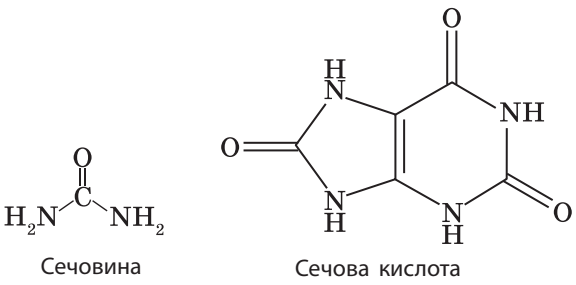


який у подальшому проходить цикл трикарбонових кислот і дихальний ланцюг. Цикл β-окиснення повторюється доти, доки вся жирна кислота не буде перероблена на ацетил-КоА (мал. 41.2).

β-Окиснення жирних кислот є одним з головних джерел енергії для синтезу АТФ і універсальним біохімічним процесом, який перебігає в усіх живих організмах. Найінтенсивніше β-окиснення відбувається в червоних скелетних м'язах, серцевому м'язі, нирках й печінці. Швидкість β-окиснення збільшується в разі вуглеводного голодування й інтенсивної фізичної роботи. При цьому концентрація жирних кислот у крові збільшується в результаті їх мобілізації з жирової тканини.



Мал. 41.2. Цикли β-окиснення жирних кислот



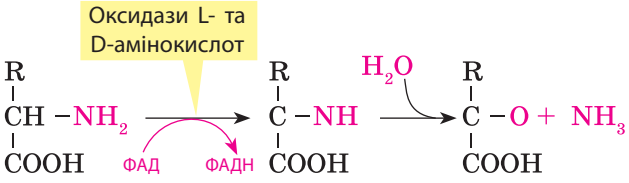
Мал. 41.3. Нітрогеновмісні кінцеві продукти катаболізму

Дезамінування амінокислот

Як вам відомо, в клітинах живих організмів присутні 20 основних видів амінокислот. Для кожної амінокислоти існує специфічний шлях розщеплення вуглецевого скелета. Але в результаті катаболізму всіх двадцяти основних амінокислот утворюються всього шість речовин, які можуть окиснюватися у циклі трикарбонових кислот до CO_2 і H_2O з утворенням АТФ (мал. 40.1).

Таким чином, катаболізм амінокислот до кінцевих продуктів вивільняє енергію. Однак енергетична роль амінокислот, звичайно, невелика, вона складає лише 10–15 % потреби організму в енергії.

Катаболізм більшості амінокислот починається з відщеплення α-аміногрупи. Амінокислота втрачає аміногрупу в результаті двох типів реакцій: трансамінування і дезамінування. **Дезамінування** — це відокремлення аміногрупи від амінокислоти з утворенням вільного амоніаку. У вищих тварин основним шляхом є **окисне дезамінування**, за якого, окрім амоніаку, утворюється α-кетокислота:



Ключова ідея

Одним з головних джерел енергії для синтезу АТФ є β-окиснення жирних кислот, що завершується утворенням ацетил-КоА. Катаболізм амінокислот завершується утворенням продуктів, які можуть окиснюватися у циклі трикарбонових кислот з утворенням АТФ.

Утворені α-кетокислоти окиснюються у реакціях циклу трикарбонових кислот. Але вони також можуть перетворюватися на вуглеводи або ліпіди.

Ще один продукт дезамінування — амоніак — є токсичною сполукою. Навіть невелике підвищення його концентрації негативно впливає на організм. Тому в тканинах відбувається зв'язування амоніаку з утворенням нетоксичних сполук. Основний шлях знешкодження амоніаку — синтез сечовини (мал. 41.3), яка виводиться з організму із сечею.

Розщеплення нітрогеновмісних основ

Пуринові та піримідинові нуклеотиди розкладаються з утворенням різних кінцевих продуктів.

Пуринові нітрогеновмісні основи (аденін, гуанін) зберігають циклічну структуру пурину. Кінцевим продуктом їх розкладу є сечова кислота (мал. 41.3).

На відміну від пуринів, кільцева структура піримідинових основ (тимін, цитозин, урацил) руйнується з утворенням звичайних кінцевих продуктів катаболізму — вуглекислого газу, води й амоніаку. З амоніаку утворюється сечовина (мал. 41.3).

Сечовина і сечова кислота виводяться з організму із сечею.

Запитання та завдання

1. До яких процесів належить клітинне дихання — катаболічних чи анаболічних? **2.** Опишіть, які метаболічні шляхи перетинаються на циклі трикарбонових кислот. **3.** До яких процесів належить цикл трикарбонових кислот — катаболічних чи анаболічних? Відповідь аргументуйте. **4.** Які речовини є кінцевими продуктами катаболізму нітрогеновмісних сполук?

§ 42. Біосинтез білка.Транскрипція і процесинг іРНК

Поміркуйте

У геномі людини приблизно 20 000 генів. А в її клітинах синтезується понад 100 тисяч білків. Яким чином?

Згадайте

- Будова ДНК і РНК
- Нуклеотиди
- Будова генів еукаріотів
- Екзони й інтрони
- Принцип комплементарності

Поняття про пластичний обмін у клітині

Пластичний обмін у клітині являє собою сукупність реакцій синтезу органічних речовин з використанням енергії.

У результаті пластичного обміну клітини забезпечуються будівельним матеріалом для створення своїх структур і органічними речовинами для етапів енергетичного обміну.

Прикладами такого біосинтезу є синтез білків з амінокислот, синтез вуглеводів у процесі фотосинтезу, синтез жирів з гліцерину і жирних кислот.

Поняття про матричний синтез

Синтез складних полімерних молекул на основі генетичної інформації клітини, закодованої в молекулі ДНК, відбувається за типом так званого **матричного синтезу.** Матричними називаються процеси синтезу, за яких на основі первинної структури одного біополімера (матриці) синтезується первинна структура іншого біополімера (копії).

До матричних процесів у живих клітинах належать **реплікація** (біосинтез ДНК на матриці ДНК), **транскрипція** (біосинтез РНК на матриці ДНК) і **трансляція** (біосинтез білка за послідовністю нуклеотидів РНК).

Етапи біосинтезу білка

Біосинтез білка складається з таких етапів:

- **транскрипція** — синтез молекули іРНК на матриці ділянки ДНК;
- **процесинг РНК** — дозрівання і модифікація іРНК;
- **трансляція** — синтез білкової молекули на матриці іРНК.

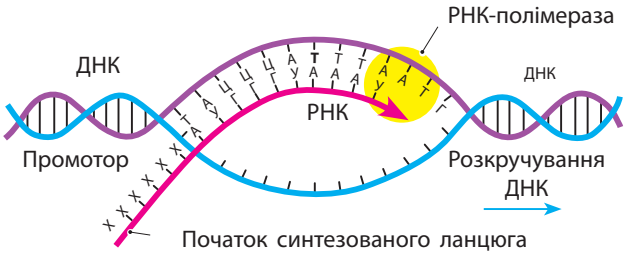
Транскрипція і процесинг іРНК відбуваються в ядрі клітини, трансляція — у цитоплазмі на рибосомах. Після синтезу поліпептидний ланцюг укладається в просторову структуру і піддається різним посттрансляційним модифікаціям.

Транскрипція

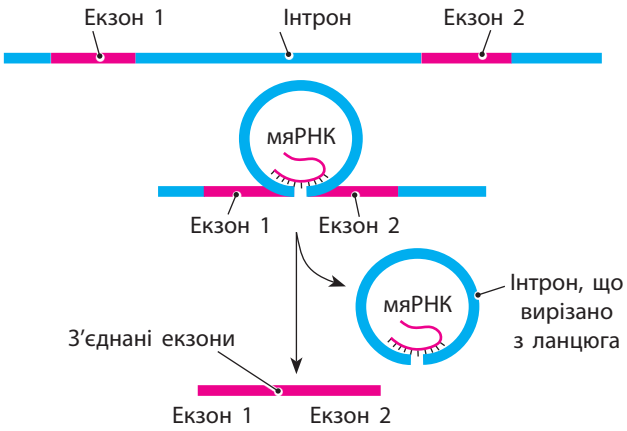
На етапі транскрипції відбувається синтез молекули іРНК за зразком одного з ланцюгів молекули ДНК. Під час синтезу молекули РНК нуклеотиди приєднуються за принципом комплементарності. Навпроти аденілового нуклеотиду в ланцюзі ДНК розміщується уридиловий нуклеотид РНК (а не тимідиловий, як у синтезі ДНК).

Транскрипція здійснюється великим комплексом ферментів, головним з яких є ДНК-залежна РНК-полімераза (мал. 42.1). Така назва означає, що він створює полімерний ланцюжок РНК за зразком молекули ДНК.

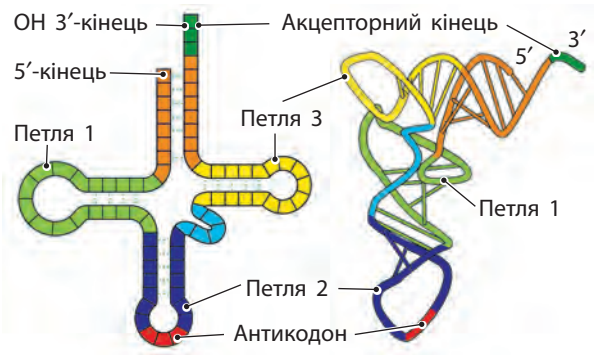
Процес транскрипції починається, коли РНК-полімераза виявляє на ланцюзі ДНК зону промотора. Вона прикріплюється до ДНК у цій зоні й починає просуватися уздовж її ланцюга. При цьому подвійна спіраль молекули ДНК розкручується, і РНК-полімераза зчитує інформацію лише з одного ланцюга ДНК. Вона розпізнає нуклеотиди на ланцюзі ДНК і приєднує відповідні нуклеотиди до ланцюга РНК (за принципом комплементарності). Нові нуклеотиди приєднуються до «хвоста» лан-



Мал. 42.1. Процес транскрипції



Мал. 42.2. Схема сплайсингу РНК



Мал. 42.3. Просторова структура тРНК

цюга РНК, що синтезується. Ділянка ДНК, з якої фермент уже зчитав інформацію, знову скручується в спіраль. Процес транскрипції закінчується, коли РНК-полімераза досягає ділянки термінатора.

Дозрівання (процесинг) РНК

Дозрівання РНК є важливим етапом реалізації спадкової інформації в еукаріотів. Воно властиве всім типам РНК і не відбувається тільки в окремих випадках.

Під час дозрівання РНК відбувається декілька процесів, зокрема:

- **сплайсинг** — вирізання інтронів і з'єднання екзонів у синтезованій молекулі РНК за допомогою малої ядерної РНК (мяРНК) (мал. 42.2);
- **кепування** — додавання до початку молекули РНК декількох модифікованих нуклеотидів, які допомагають транспортувати її в цитоплазму;
- **поліаденілування** — додавання до кінця молекули РНК декількох аденілових нуклеотидів, які допомагають транспортувати її в цитоплазму.

! Ключова ідея

Копіювання та реалізація спадкової інформації забезпечуються процесами матричного синтезу. Біосинтез білка складається з транскрипції, процесингу РНК і трансляції. На етапі транскрипції відбувається синтез молекули іРНК за зразком одного з ланцюгів ДНК. Важливим етапом процесингу РНК в еукаріотів є сплайсинг — вирізання інтронів і з'єднання екзонів у молекулі іРНК.

Альтернативний сплайсинг

Процес дозрівання дозволяє клітинам еукаріотів проводити так званий **альтернативний сплайсинг**, під час якого з однієї молекули РНК можуть утворюватися різні комбінації екзонів. При цьому з одного початкового варіанта утворюються різні білки. Про масштаб цього процесу свідчить той факт, що в геномі людини трохи більше 20 000 генів, а в клітинах налічують понад 250 тисяч білків.

Транскрипція тРНК і рРНК

Транспортні РНК синтезуються РНК-полімеразою в клітинному ядрі. Вихідні транскрипти піддаються багатостадійному процесингу, у результаті якого формується типова для тРНК просторова структура (мал. 42.3). Після дозрівання тРНК переносяться з ядра в цитоплазму спеціальними переносниками.

В еукаріотів налічується від кількох сотень до десятків тисяч генів рРНК, які дуже інтенсивно транскрибуються. Спочатку РНК-полімераза синтезує довгу молекулу-попередника рибосомної РНК, яка потім розрізається на окремі види рРНК. Місця зосередження генів рРНК в ядрі клітини разом із рибосомами, що збираються, утворюють ядерце.

? Запитання та завдання

1. Які властивості живого забезпечуються процесами матричного синтезу? **2.** За рахунок яких процесів збільшується різноманітність білків за незмінної кількості генетичного матеріалу?

§ 43. Біосинтез білка. Трансляція

Поміркуйте

Чому в деяких випадках у живих організмів виникли модифіковані варіанти генетичного коду?

Згадайте

- Будова білка
- Амінокислоти білків
- Пептидний зв'язок
- Будова рибосом

Генетичний код

Будова молекули білка визначається послідовністю нуклеотидів у ДНК. Кожна амінокислота кодується за допомогою трьох нуклеотидів. Такий триплет нуклеотидів, відповідний певній амінокислоті, називається **кодоном**. Система запису спадкової інформації в молекулах нуклеїнових кислот, за якою послідовність нуклеотидів у молекулах ДНК і РНК визначає послідовність амінокислот у молекулі білка, називається **генетичним кодом**.

Наприклад, триплету АУГ відповідає амінокислота метіонін (Мет), триплету АУЦ — амінокислота ізолейцин (Іле), а нуклеотиди УАА, УАГ і УГА є стоп-кодонами, вони сигналізують про закінчення синтезу поліпептидного ланцюга.

Генетичний код універсальний — він працює за однаковими принципами в організмах різного рівня складності. Однак відомо кілька винятків. У геномах мітохондрій і прокаріотів виявлено альтернативні варіанти деяких кодонів. А недавно у деяких груп організмів було відкрито дві рідкісні амінокислоти: селеноцистеїн, що кодується стоп-кодоном УГА, і піролізин, що кодується стоп-кодоном УАГ.

Універсальність генетичного коду свідчить про те, що він склався дуже рано в процесі еволюції, а відхилення від універсальності — про те, що сам код змінювався.

Аміноацил-тРНК

20 різних амінокислот, необхідних для синтезу білка, містяться в цитоплазмі клітини. Для участі в синтезі вони мають приєднатися до відповідних молекул тРНК. Приєднання каталізують ферменти аміноацил-тРНК-синтетази. Вони працюють дуже специфічно — кожна з 20-ти аміноацил-тРНК-синтетаз розпізнає тільки одну амінокислоту і відповідну їй тРНК. Молекула тРНК, ковалентно пов'язана з амінокислотою, називається **аміноацил-тРНК**.

Трансляція

Трансляція, або **біосинтез білка**,— це етап, під час якого за інформацією, що міститься в іРНК, синтезується поліпептидний ланцюг молекули білка.

Процес трансляції відбувається в рибосомах, які містяться в цитоплазмі клітини. Синтез відбувається згідно з генетичним кодом, тобто кожному триплету нуклеотидів іРНК відповідає певна амінокислота.

Біосинтез білка забезпечується енергією за рахунок розщеплення АТФ.

Процес трансляції складається з трьох етапів: ініціації, елонгації та термінації.

Ініціація — початок синтезу поліпептидного ланцюга (мал. 43.1, А). На цьому етапі відбувається: приєднання малої субодиниці рибосоми до ланцюга іРНК, розпізнавання старт-кодону, приєднання великої субодиниці рибосоми та транспорт до рибосоми першої амінокислоти.

Старт-кодоном завжди є кодон АУГ. До нього приєднується тРНК, що приносить до рибосоми амінокислоту метіонін, яка й буде першою амінокислотою майбутнього поліпептидного ланцюга.

Молекула тРНК приєднується до молекули іРНК за допомогою свого триплету, який називають **антикодоном**, за принципом комплементарності.

Елонгація — нарощування поліпептидного ланцюга (мал. 43.1, Б). Після старт-кодона рибосома аналізує наступний кодон, розпізнає його та приєднує до нього відповідну молекулу тРНК з наступною амінокислотою.

На мал. 43.1, Б наступним кодоном є ГУЦ, а наступною амінокислотою, яка транспортується за допомогою тРНК,— валін.

Між двома амінокислотами утворюється пептидний зв'язок. Молекула тРНК при цьому звільняється і залишає рибосому.

Після цього рибосома переміщується до наступного триплету іРНК, розпізнає його та приєднує наступну молекулу тРНК, яка приносить до рибосоми відповідну амінокислоту. Вона приєднується до попередньої амінокислоти за допомогою пептидного зв'язку, і поліпептидний ланцюг подовжується.

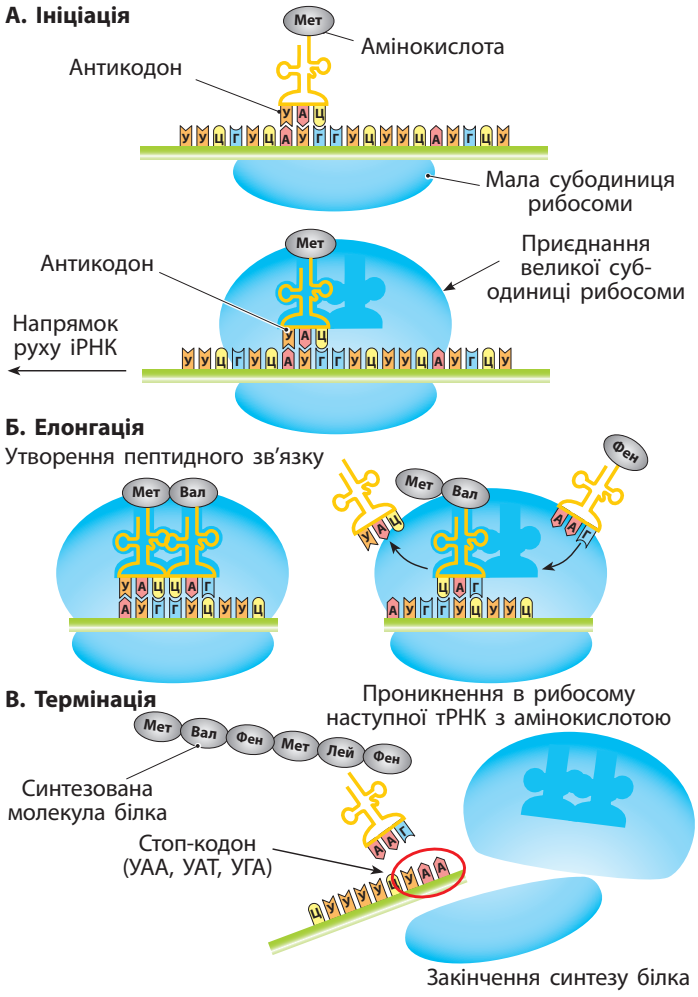
Термінація — завершення трансляції (мал. 43.1, В). Починається з розпізнавання рибосомою стоп-кодону — УАА, УАГ або УГА. Синтез поліпептидного ланцюга завершується, рибосома розпадається на субодиниці, молекули тРНК та іРНК звільняються.

Рибосоми

Рибосоми — немембранні органели, що складаються з рибосомних білків і молекул рРНК. Рибосома може дисоціювати на дві окремі субодиниці — велику й малу.

По суті, рибосома — це величезний фермент, активний центр якого каталізує синтез пептидних зв'язків. Також на рибосомах є ділянки зв'язування іРНК і тРНК, ділянки зв'язування рибосомних субодиниць одна з одною, ділянки зв'язування рибосом з мембранами ендоплазматичного ретикулуму.

На одній молекулі іРНК одночасно може «працювати» кілька рибосом. Спільно з іРНК вони утворюють полірибосоми (полісоми).



Мал. 43.1. Схема трансляції

Ключова ідея

Трансляція — процес, під час якого за інформацією, що міститься в іРНК, синтезується поліпептидний ланцюг молекули білка. Синтез відбувається згідно з генетичним кодом, тобто кожному триплету нуклеотидів іРНК відповідає певна амінокислота білка. Трансляція відбувається на рибосомах у цитоплазмі клітини.

Практична робота

Розв'язування задач на тему «Біосинтез білка»

1. Фрагмент ланцюга іРНК має послідовність нуклеотидів: ЦЦЦ АЦЦ ГЦА ГУА. Визначте послідовність нуклеотидів у молекулі ДНК, антикодони відповідних тРНК і послідовність амінокислот у фрагменті молекули синтезованого білка.
2. У молекулі білка така послідовність амінокислот: тре-лей-тир-ліз-сер-глі. Побудуйте ділянку іРНК, на якій закодований цей білок.

Запитання та завдання

1. Вважають, що генетичний код еволюціонував від дволітерного (одна амінокислота визначається двома нуклеотидами) до трилітерного. Що в сучасному генетичному коді свідчить про це? **2.** Для чого клітина утворює полірибосоми?

§ 44. Посттрансляційне дозрівання білків

Поміркуйте

Як клітина виходить із ситуації, коли білок після свого синтезу не здатен самостійно утворювати потрібну для його функціонування третинну структуру молекули?

Згадайте

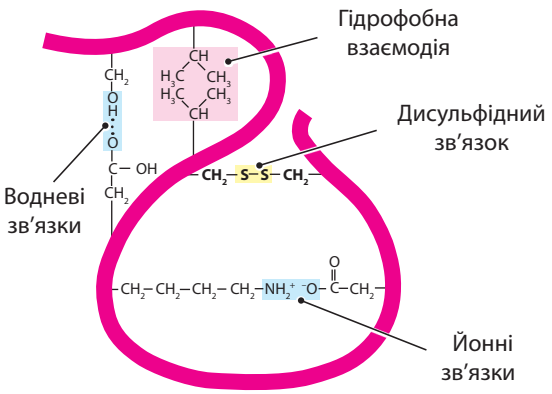
- Будова амінокислот
- Радикали амінокислот
- Гідрофільність, гідрофобність
- Третинна і четвертинна структури білків

Дозрівання білка

Після закінчення синтезу може відбуватися процес посттрансляційного дозрівання білка. Посттрансляційні зміни включають видалення фрагментів поліпептидного ланцюга, приєднання небілкової частини, остаточне формування просторової структури молекули. У результаті формується функціонально активний білок.

Фолдінг

Залишаючи рибосому, поліпептидний ланцюг згортається, і білок набуває певної просторової структури (конформації). Процес спонтанного згортання поліпептидного ланцюга має назву **фолдінг**.



Мал. 44.1. Зв'язки, що стабілізують третинну структуру молекули білка

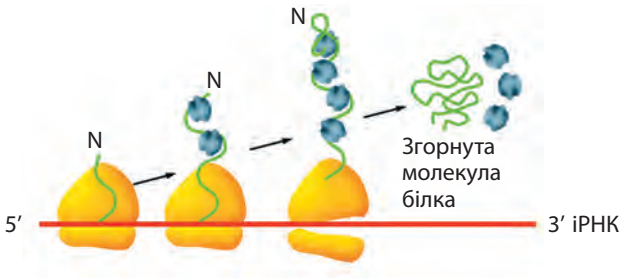
Кінцева форма білкової молекули багато в чому зумовлена його первинною структурою, тобто послідовністю амінокислот у поліпептидному ланцюжку. Властивості амінокислот, такі як електричний заряд, гідрофільність і гідрофобність, визначають характер їх взаємодії одна з одною і клітинним оточенням.

Наприклад, у глобулярних цитоплазматичних білків гідрофобні амінокислотні залишки занурюються в глиб молекули, а гідрофільні розподіляються по поверхні. Також формування структури білка визначається утворенням зв'язків (гідрофобних, електростатичних та ін.) між радикалами амінокислотних залишків (мал. 44.1). Для підтримання конформації білкових молекул величезне значення має формування ковалентних **дисульфідних зв'язків** між атомами Сульфуру бічних радикалів цистеїну.

У результаті формується і підтримується третинна структура білка, що обумовлює його властивості й функції. Зокрема, в молекулах ферментів формуються активні центри, що виконують каталітичні функції. На окремих поліпептидах у складі білків з четвертинною структурою формуються поверхні, що контактують завдяки нековалентним зв'язкам (гідрофобним, йонним, водневим). У молекулах білків клітинних мембран формуються канали для трансмембранного транспорту речовин.

Неправильна просторова структура спричиняє утворення неактивних білків, які порушують нормальну роботу клітини і навіть усього організму. Яскравими прикладами цього є утворення пріонних білків, що призводять до руйнування нервової тканини або формування аномального гемоглобіну, що викликають серповиднокліти нну анемію.

Порушення третинної структури білка — *денатурація* — відбувається за зміни внутрішньоклітинних умов, зокрема, у разі підвищення температури, зміни кислотності. За незначних пошкоджень можливе відновлення структури і функцій — *ренатурація*.



Мал. 44.2. Принцип роботи шаперонів

Шаперони

У фолдінгу деяких білків беруть участь білки **шаперони**. Вони допомагають синтезованим білкам згортатися в правильну конформацію (мал. 44.2).

Шаперони не тільки беруть участь у фолдінгу дозріваючих ланцюгів, але й допомагають пошкодженим білкам знову набути правильної конформації. Наприклад, синтез шаперонів певного класу (білків теплового шоку), що беруть участь у стабілізації пептидів, зростає за підвищення температури та інших формах стресу. При цьому вони захищають білки клітини від денатурації.

Посттрансляційні модифікації

Після завершення трансляції велика частина білків піддається подальшим хімічним модифікаціям.

Відомо більше двохсот варіантів посттрансляційних модифікацій білків. Багато з них здійснюються на мембранах ендоплазматичного ретикулуму. Білки піддаються ацетилюванню, глікозилюванню, фосфорилюванню та іншим хімічним перетворенням. Наприклад, глікозилювання є необхідним етапом дозрівання білків плазматичної мембрани. Для багатьох білків, особливо ферментів, важливим є приєднання небілкового компонента (простетичної групи). Обмежений протеоліз необхідний для активування неактивних білків-попередників. Таким чином, наприклад, прогормони перетворюються на гормони. У деяких випадках від поліпептидних ланцюгів можуть видалятися кінцеві амінокислоти, або приєднуватися сигнальні пептиди для виходу молекули білка з клітини. Крім того, для формування складних білків необхідне утворення зв'язків між окремими ланцюгами (наприклад, у молекулі гемоглобіну об'єднуються чотири окремі ланцюги).

Ключова ідея

Після трансляції відбувається фолдінг — згортання поліпептидного ланцюга у просторову структуру, яка багато в чому залежить від послідовності амінокислот. У фолдінгу беруть участь білки шаперони. Посттрансляційні модифікації білків включають також хімічні перетворення.

Синтез і дозрівання цитоплазматичних, мембранних і секреторних білків

Водорозчинні білки для внутрішніх потреб цитоплазми синтезуються на рибосомах, вільно розташованих у цитоплазмі. Такі білки згортаються в процесі виходу з рибосоми у водному оточенні, формуючи глобулярну структуру з полярною поверхнею і гідрофобним ядром усередині.

Мембранні білки або секреторні білки, які виводяться з клітини через мембрани, синтезуються на рибосомах, пов'язаних з мембранами ендоплазматичного ретикулуму. Після синтезу білки зовнішніх мембран убудовуються в мембрану ендоплазматичного ретикулуму і доставляються до апарату Гольджі, а потім — до поверхні клітини.

Секреторні білки також транспортуються до апарату Гольджі, але не по мембранах, а по по каналах ендоплазматичного ретикулуму. Для подальшого транспорту вони пакуються апаратом Гольджі у секреторні пухирці.

У каналах ендоплазматичного ретикулуму і цистернах апарату Гольджі білки дозрівають — підлягають посттрансляційним модифікаціям.

Запитання та завдання

1. Які взаємодії підтримують третинну та четвертинну структури білка? **2.** Поясніть, як помилка в гені (заміна одного нуклеотиду на інший) може призвести до порушень обміну речовин. Використовуйте ваші знання про генетичний код, фолдінг, ферментативний каталіз, метаболічні шляхи. **3.** Чим просторова структура цитоплазматичних білків відрізняється від структури мембранних білків? **4.** Поясніть значення обмеженого протеолізу в дозріванні білків.

§ 45. Фотосинтез. Світлова фаза

Поміркуйте

Ключову функцію в процесі світлової фази фотосинтезу відіграє молекула хлорофілу. А навіщо тоді потрібні інші пігменти у складі антенного комплексу?

Згадайте

- Пластиди
- Будова хлоропластів
- Хлорофіл

Фотосинтез

Фотосинтез — це процес утворення живими організмами органічних речовин з неорганічних з використанням енергії світла:

$$6CO_2 + 6H_2O + \frac{\text{Енергія}}{\text{світла}} = C_6H_{12}O_6 + 6O_2$$

Процес фотосинтезу складається з двох основних фаз — світлової і темнової. Під час **світлової фази** кванти світла вловлюються хлорофілом, енергія квантів використовується для синтезу АТФ і НАДФ · H_2. Побічним продуктом є кисень. У ході **темнової фази** за рахунок АТФ та інших продуктів світлової фази відбувається фіксація молекул CO_2 і утворюються молекули глюкози.

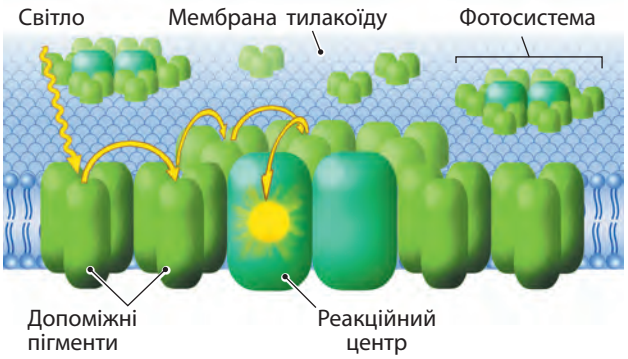
До фотосинтезу здатні рослини і деякі бактерії.

У клітинах рослин фотосинтез відбувається в хлоропластах: світлова фаза — на мембранах тилакоїдів, темнова — у стромі.

Світлова фаза: поглинання енергії Сонця

Сонячна енергія уловлюється фотосинтетичними пігментами, серед яких основну роль відіграє **хлорофіл *a***. Крім того, існують **хлорофіли *b*, *c*, *d*, *f***. Допоміжними пігментами є *каротиноїди* (жовті, помаранчеві, червоні) і *фікобіліни* (червоні й сині пігменти червоних водоростей).

Фотосинтетичні пігменти згруповані на мембранах тилакоїдів у комплекси двох типів — **фотосистему I (ФС I)** і **фотосистему II (ФС II)**. Кожна фотосистема складається з кількох сотень молекул пігментів. Усі пігменти фотосистеми можуть поглинати кванти світла, але тільки одна молекула хлорофілу фотосистеми може використовувати поглинену енергію у фотохімічних реакціях. Ця молекула називається **реакційним центром** (мал. 45.1). Усі інші молекули пігментів утворюють **антенний комплекс**: вони уловлюють енергію світла і передають її в реакційний центр.



Мал. 45.1. Схема передачі поглиненої енергії в антенному комплексі фотосистеми. Енергія передається від молекули до молекули, поки не досягає реакційного центру

Світлова фаза: фотоліз води

У рослин фотосинтез починається з фотосистеми II. Енергія поглиненого світла від антенних комплексів передається в реакційний центр **ФС II** і переводить один з електронів хлорофілу *a* в збуджений стан (мал. 45.2).

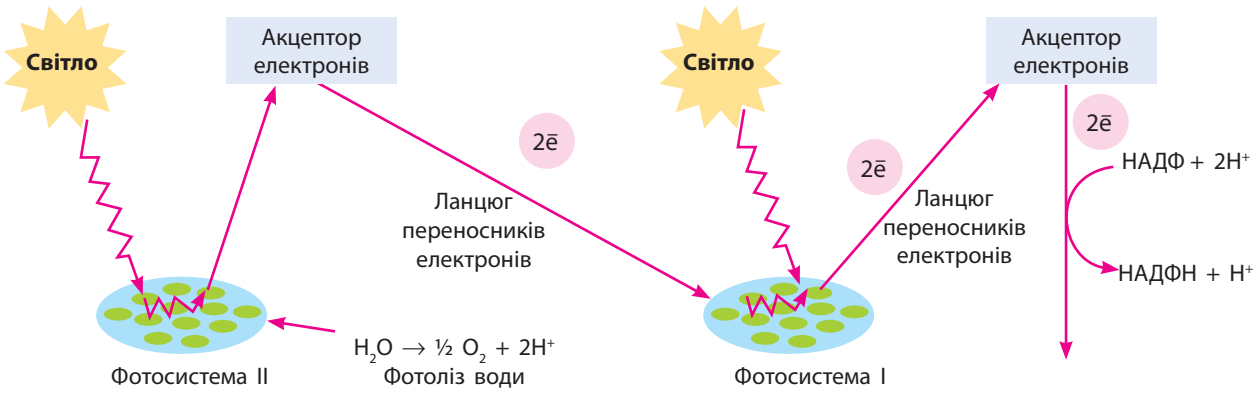
Збуджений електрон передається на молекулу-переносник, а в молекулі хлорофілу з'являється позитивно заряджена електронна «дірка».

Втрачений хлорофілом електрон заміщується електроном, який утворюється в результаті фотолізу води під дією світла:

$2H_2O = 4H^+ + O_2 + 4e^-$, де e^- — електрон.

Під час фотолізу в результаті розщеплення молекули води утворюються:

- електрони, що заповнюють «дірки» у фотосистемі II;
- протони H^+;
- побічний продукт — молекулярний кисень O_2.



Мал. 45.2. Схема роботи фотосистем I і II. У центрі кожної ФС розміщений реакційний центр (молекула хлорофілу *a*)

Світлова фаза: фотосинтетичний ланцюг перенесення електронів

Електрон, випущений збудженим хлорофілом ФС II, через ланцюг молекул-переносників передається до ФС I. Там він заповнює електронну «дірку», яка утворюється під час поглинання кванта світла хлорофілом ФС I. Тут електрон збуджується вдруге і бере участь у відновленні НАДФ$^+$ до НАДФ · H_2. Такий рух електронів по ланцюгу переносників називають **нециклічним потоком**, або *Z*-схемою.

У мембранах тилакоїдів можуть здійснюватися **циклічні потоки** електронів. У них електрон збуджується тільки в реакційному центрі ФС I, і не відбувається утворення НАДФ · H_2. Потік стає циклічним, коли електрони від реакційного центру ФС I передаються не на НАДФ$^+$, а повертаються назад, у ланцюг переносників електронів від ФС II до ФС I. Такий рух електронів забезпечує тільки АТФ, але не НАДФ · H_2.

Світлова фаза: протонний градієнт на мембранах тилакоїдів

Перенесення електронів супроводжується іншим процесом: переносом протонів H^+ у внутрішньотилакоїдний простір. На мембрані тилакоїдів виникає електрохімічний градієнт. Накопичені протони «прориваються» з внутрішньотилакоїдного простору в строму по каналах АТФ-синтази; при цьому синтезується АТФ. Цей механізм називається **фотофосфорилювання**; його принцип схожий з механізмом окисного фосфорилювання в мітохондріях.

Основні продукти світлових реакцій фотосинтезу — НАДФ · H_2 і АТФ — накопичуються в стромі, тобто там, де вони мають витрачатися в реакціях темнової фази.

! Ключова ідея

Фотосинтез — це процес утворення живими організмами органічних речовин з неорганічних з використанням енергії світла. Під час світлової фази кванти світла вловлюються фотосинтетичними пігментами, що згруповані у фотосистеми I і II на мембранах тилакоїдів хлоропластів. Енергія квантів використовується для синтезу АТФ і НАДФ · H_2. Побічним продуктом є кисень.

ПР Практична робота

Виділення і розділення суміші рослинних пігментів методом паперової хроматографії

1. Зробіть ацетонову витяжку з листків однієї з кімнатних рослин.
2. Розділіть пігменти на фракції за допомогою смужки хроматографічного або фільтрувального паперу, використовуючи як розчинник суміш бензену і бензину (3:1).
3. Ідентифікуйте розділені пігменти за їхнім кольором та місцем розташування на папері, висушіть паперову смужку і вклейте її в зошит.
4. Сформулюйте висновок.

? Запитання та завдання

1. Як, на вашу думку, еукаріотична клітина «здобула» хлоропласти? **2.** Порівняйте будову хлорофілу та гема. **3.** Чому основний фотосинтетичний пігмент рослин має зелений колір? **4.** Які особливості екології червоних водоростей зумовлюють те, що в них основними пігментами є червоні фікобіліни?

§ 46. Фотосинтез. Темнова фаза

Поміркуйте

З якої сполуки рослини беруть Карбон для синтезу вуглеводів?

Згадайте

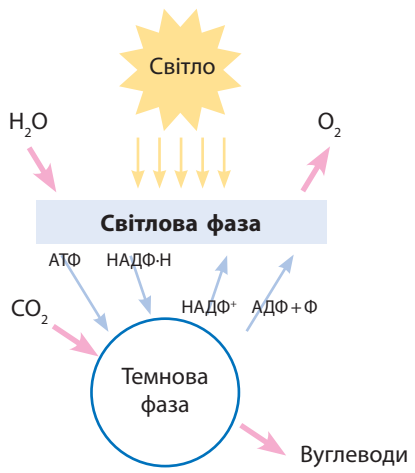
- Моносахариди, полісахариди
- Крохмаль, целюлоза, глюкоза, сахароза

Процеси темнової фази фотосинтезу

У процесах темнової фази фотосинтезу утворюються вуглеводи — первинні органічні речовини. Саме в цій фазі відбувається включення атмосферного CO_2 у склад біосфери. Реакції синтезу органічних речовин відбуваються з використанням енергії, накопиченої у ході світлової фази (мал. 46.1).

Темнова фаза фотосинтезу здійснюється у стромі хлоропластів. Ця фаза називається темновою тому, що світло не бере в ній безпосередньої участі. У рослин вона відбувається як удень, так і вночі.

Сукупність послідовних реакцій темнової фази називається **циклом Кальвіна**. Цикл названий на честь американського біохіміка Мелвіна Кальвіна, який отримав за його відкриття Нобелівську премію з хімії 1961 р.



Мал. 46.1. Взаємозв'язок світлової і темнової фаз фотосинтезу

Цикл Кальвіна

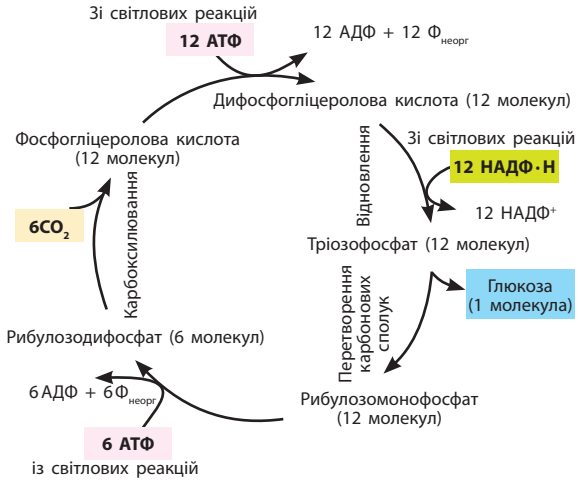
Під час біохімічних реакцій циклу Кальвіна за участю вуглекислого газу і продуктів світлової фази фотосинтезу НАДФ · H_2 і АТФ утворюються молекули глюкози.

Синтез 1 молекули глюкози відбувається за 6 обертів циклу і потребує 6 молекул CO_2, 12 молекул НАДФН і 18 молекул АТФ.

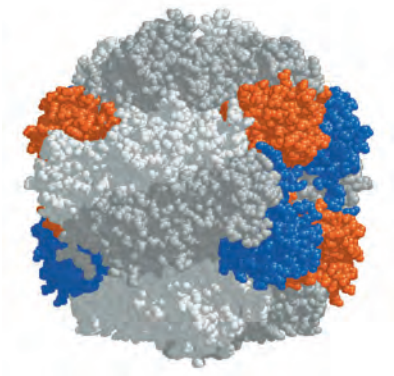
Цикл Кальвіна складається з трьох стадій: карбоксилювання, відновлення та регенерації (мал. 46.2).

Карбоксилювання. Ця стадія найважливіша, оскільки саме на ній неорганічний Карбон у складі CO_2 включається до складу органічних речовин. Ключовою реакцією є приєднання молекули вуглекислого газу до 5-карбонової сполуки рибулозо-1,5-бісфосфату. Реакція каталізується ферментом *рибулозобісфосфаткарбоксилазою* (скорочено — *RuBisCo*). Процеси карбоксилюваня здійснюються за участю АТФ, отриманої під час світлової фази фотосинтезу. Нова, вже 6-карбонова сполука, нестійка і швидко розкладається на дві молекули 3-фосфогліцеролової кислоти (3-ФГК).

Відновлення. 3-ФГК відновлюється до 3-фосфогліцеролового альдегіду (3-ФГА), частина молекул якого йде в цитоплазму на синтез 6-карбонового моносахариду (глюкози



Мал. 46.2. Схема циклу Кальвіна — шляхи фіксації Карбону під час фотосинтезу



Мал. 46.3. Модель молекули *RuBisCo*



Мал. 46.4. Уміст крохмалю в продуктах харчування

або фруктози). Тут, крім АТФ, використовується також НАДФ · Н.

Регенерація. Частина молекул 3-ФГА використовується для синтезу рибулозо-1,5-бісфосфату, який вступає в новий цикл.

Фермент RuBisCo

RuBisCo (мал. 46.3) є дуже важливим ферментом на Землі, оскільки саме він включає неорганічний CO_2 з атмосфери у біологічний кругообіг. Іншого подібного ферменту не існує. Цей фермент виявлений у фотосинтезуючих клітинах усіх наземних і водних еукаріотичних фототрофів і ціанобактерій, у більшості пурпурних і зелених бактерій та у безхлорофільних хемоавтотрофних бактерій. Вважається, що це найпоширеніший на Землі і переважний у кількісному відношенні білок.

Реакція, що каталізується ферментом *RuBisCo*, відбувається дуже повільно (кілька молекул CO_2 на секунду), тому в стромі хлоропластів цей фермент може становити до половини всього білка. На рівні цього ферменту здійснюється регуляція швидкості циклу Кальвіна.

Ключова ідея

У ході темнової фази фотосинтезу у стромі хлоропластів відбувається фіксація молекул CO_2 і утворюються молекули глюкози. Надалі глюкоза може полімеризуватися в крохмаль, целюлозу та інші органічні сполуки. Сукупність послідовних реакцій темнової фази називається циклом Кальвіна. Ключова реакція приєднання молекули CO_2 каталізується ферментом *RuBisCo*.

Синтез, запасання і використання крохмалю

Трикарбонові фосфосахариди (3-ФГА), що утворилися на другій стадії циклу Кальвіна, транспортуються в цитоплазму клітини, де з'єднуються один з одним і утворюють шестикарбоновий сахарид — глюкозу або фруктозу. Надалі глюкоза може полімеризуватися в крохмаль, целюлозу та інші сполуки:

$$n C_6H_{12}O_6 \rightarrow (C_6H_{10}O_5)_n + n H_2O.$$

Крохмаль є основним запасним полісахаридом у рослинах. У клітинах він зберігається у вигляді крохмальних зерен діаметром від 1 до 100 мкм. Зазвичай крохмаль концентрується в листках у період активного фотосинтезу, після чого перетворюється на розчинну сахарозу, яка транспортується в інші частини рослини.

Крохмаль накопичується у насінні й використовується під час проростання. Відкладення крохмалю накопичуються також у підземних пагонах (бульбах, цибулинах, кореневищах), паренхімі провідних тканин коренів і стебел. Особливо багатими на крохмаль є бульби картоплі, насіння злаків, бобових, гречаних рослин (мал. 46.4).

Запитання та завдання

1. Які продукти світлової фази фотосинтезу використовуються для реакцій темнової фази (циклу Кальвіна)? **2.** Які особливості ферменту *RuBisCo* свідчать про те, що це дуже давній фермент? **3.** Чому рослини запасають вуглеводи у вигляді крохмалю, а не сахарози чи целюлози?

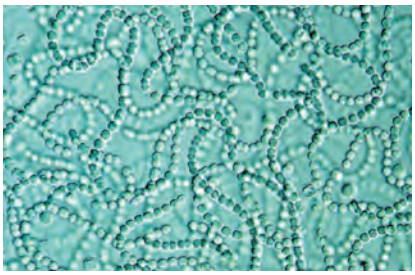
§ 47. Фотосинтез у прокаріотів. Планетарне значення фотосинтезу

Поміркуйте

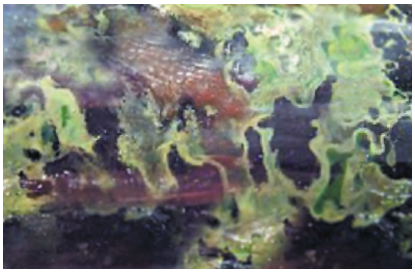
Чи може відбуватися фотосинтез без виділення кисню?

Згадайте

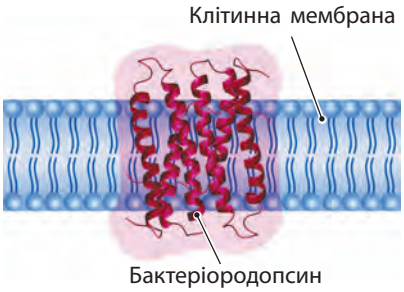
- Прокаріоти
- Автотрофи, гетеротрофи



Мал. 47.1. Ціанобактерії здійснюють кисневий фотосинтез



Мал. 47.2. Сіркобактерії здійснюють безкисневий фотосинтез



Мал. 47.3. Бактеріородопсин — трансмембранний білок, що забезпечує безхлорофільний фотосинтез в архей роду *Halobacterium*

Фотосинтез у прокаріотів

Фотосинтезуючими є багато груп бактерій, зокрема ціанобактерії. У бактерій немає хлоропластів, тому фотосинтез відбувається в цитоплазмі та на внутрішніх складках плазматичної мембрани — *мезосомах*.

На мезосомах розташовані фотосинтезуючі пігменти — бактеріохлорофіли, які здійснюють світлову фазу фотосинтезу; темнова фаза відбувається в цитоплазмі.

Подібно до хлорофілу, бактеріохлорофіли поглинають енергію світла й випускають електрони, які передаються по електроннотранспортному ланцюгу і забезпечують синтез АТФ, НАДФ · Н. Далі відбувається фіксація CO_2 у карбонові сполуки.

Бактеріальний фотосинтез може відбуватися як з виділенням кисню, так і без його виділення.

Кисневий (оксигенний) фотосинтез відбувається у ціанобактерій (синьо-зелених водоростей) (мал. 47.1). Він подібний до фотосинтезу вищих рослин:

- забезпечується хлорофілом *a*;
- супроводжується виділенням молекулярного кисню;
- відбувається з фотолізом води як джерела електронів.

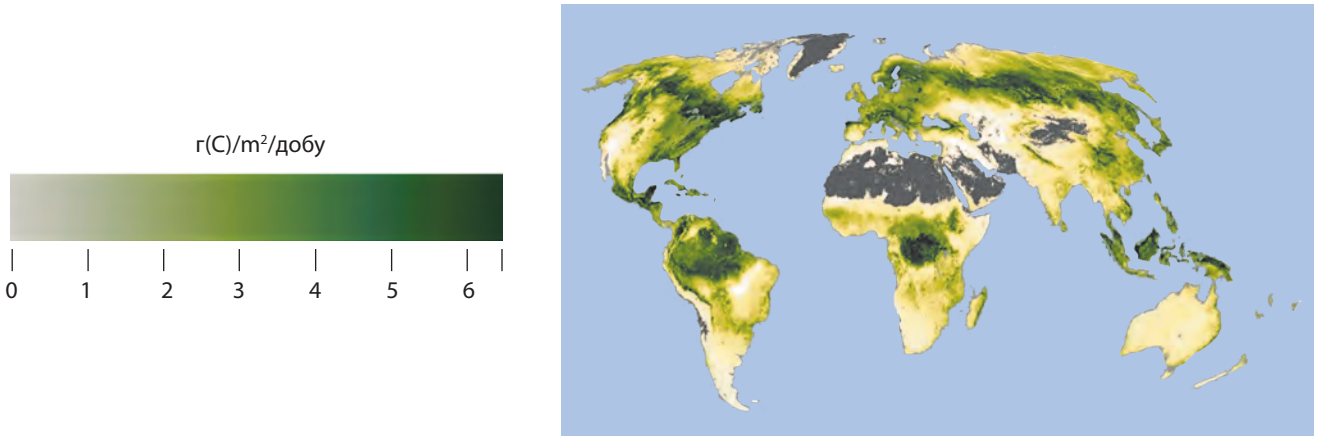
Безкисневий (аноксигенний) фотосинтез відбувається в пурпурних, деяких зелених і геліобактерій (мал. 47.2). Це найдавніші, примітивні форми фотосинтезу, які:

- забезпечуються *бактеріохлорофілом*;
- відбуваються без виділення кисню в навколишнє середовище;
- як донора електронів використовують не воду, а інші речовини — гідроген сульфід, молекулярний Гідроген, молекулярний Сульфур, тіосульфат, органічні сполуки.

В екстремальних галофільних архебактерій виявлений так званий **безхлорофільний фотосинтез**. Роль хлорофілу в них виконує білок *бактеріородопсин* (мал. 47.3). Це фіолетовий світлочутливий пігмент, подібний до родопсину сітківки ока. Він поглинає світло і перетворює поглинену енергію на АТФ. Безхлорофільний бактеріородопсиновий фотосинтез є найбільш примітивним типом фотосинтезу. Порівняно з ним хлорофільний фотосинтез має суттєво більшу ефективність запасання енергії.

Планетарне значення фотосинтезу

Перші земні організми були анаеробними гетеротрофами — вони поглинали готові органічні речовини з первинних водойм. Згодом готової органіки стало не вистачати, й організми почали шукати інші джерела речовин. Однією з адаптацій було виникнення автотрофного типу живлення. Перші автотрофи використовували *безкисневий фотосинтез*. Самостійно синтезуючи необхідні речовини, вони перестали



Мал. 47.4. Первинна продукція органічної речовини в процесі фотосинтезу на суходолі

конкурувати за них з гетеротрофами, посіли нові екологічні ніші та створили безліч нових форм і видів.

Наступним етапом була поява *кисневого фотосинтезу*. Молекулярний кисень видалявся з клітин як побічний продукт, оскільки він був токсичний для давніх автотрофних анаеробів. Згодом кисень накопичувався в атмосфері, й організми почали виробляти способи захисту від його токсичної дії. Так виникли *аероби*. З'явилися нові метаболічні шляхи, що використовують кисень для ефективного вироблення енергії (*кисневе дихання*). Анаероби зникли або збереглися у важкодоступних місцях.

Унаслідок високої концентрації кисню в атмосфері сформувався *озоновий шар*. Він захищав планету від жорсткого сонячного випромінювання. Організми змогли вийти з води на суходіл, що зумовило різкий стрибок видоутворення.

Сьогодні основними фотосинтезуючими організмами на Землі є зелені рослини і ціанобактерії. Фотосинтез є основним джерелом біологічної енергії (мал. 47.4). Фотосинтезуючі автотрофи використовують її для синтезу органічних речовин. Гетеротрофи існують за рахунок енергії, запасеної автотрофами у вигляді хімічних зв'язків, вивільняючи її в процесах дихання і бродіння.

Ключова ідея

Кисневий фотосинтез за допомогою хлорофілу притаманний зеленим рослинам і ціанобактеріям. Безкисневий і безхлорофільний фотосинтези є найдавнішими і примітивними формами фотосинтезу, що здійснюються деякими бактеріями й археями за допомогою бактеріохлорофілу і бактеріородопсину. Виникнення фотосинтезу змінило еволюцію організмів і склад атмосфери, літосфери і гідросфери Землі.

Функції фотосинтезу

• **Накопичення органічної біомаси.** У процесі фотосинтезу рослини утворюють 160–240 млрд тонн біомаси на рік (у перерахунку на суху речовину). За час існування життя на Землі органічні залишки накопичувалися і модифікувалися (гумус ґрунтів, мул, торф, кам'яне вугілля, осадові породи морів і океанів).

• **Підтримка складу атмосфери.** Щорічно в ході фотосинтезу в атмосферу надходить 70–120 млрд тонн кисню. Сьогодні він становить близько 21 % за обсягом повітря. Фотосинтез і дихання підтримують відносно сталий рівень CO_2 в атмосфері (0,03 %), уміст якого впливає на тепловий режим планети.

• **Утворення озонового шару.** На висоті близько 25 км під дією сонячної радіації з кисню O_2 утворюється озон O_3. Шар озону затримує значну частину ультрафіолетового випромінювання (довжина хвилі 240–290 нм), згубного для живих організмів.

Запитання та завдання

1. Де живуть сучасні анаероби? Наведіть приклади. **2.** Що таке парниковий ефект і який газ атмосфери його створює? **3.** Як ви вважаєте, яким шляхом пішла б еволюція, якби не виникли автотрофи? **4.** Зробіть припущення, як відбувалася б еволюція, якби не виник кисневий фотосинтез.

§ 48. Хемосинтез

Поміркуйте

Відомо, що процес хемосинтезу не залежить від сонця і може відбуватися цілодобово. Але в масштабах нашої планети хемосинтез не так поширений, як фотосинтез. Чому?

Згадайте

- Окиснення, відновлення
- АТФ
- Кругообіг речовин

Процес хемосинтезу

Одним з видів автотрофного живлення є **хемосинтез** — процес, у якому енергію для утворення органічних речовин організм отримує від реакцій окиснення неорганічних сполук.

Такий тип живлення характерний тільки для бактерій і архей.

Хемосинтез здійснюється без участі світла. Це відрізняє хемосинтезуючі організми від фотосинтезуючих, оскільки останні використовують як джерело енергії сонячне світло, а не енергію хімічних реакцій.

Для одержання енергії мікроорганізми використовують енергію реакцій окиснення сірководню, амоніаку, водню, ферум(II) оксиду та інших речовин. Енергія, що отримується під час окиснення, запасається у формі АТФ.

Речовинами, з яких відбувається синтез органічних молекул, є вуглекислий газ або метан.

Процес хемосинтезу відкрив 1889 року видатний український мікробіолог С. М. Виноградський.

Групи хемосинтезуючих організмів

Залізобактерії. Існують за рахунок окиснення Феруму (двовалентного Fe^{2+} до тривалентного Fe^{3+}):

$$4Fe(OH)_2 + O_2 = 4H_2O + 2Fe_2O_3$$

Утворений ферум(III) оксид залізобактерії відкладають у своїй слизовій оболонці. Ці мікроорганізми поширені в прісних і морських водоймах (мал. 48.1, 48.2).

Сіркобактерії. Окиснюють сірководень (гідроген сульфід) до молекулярної сірки:

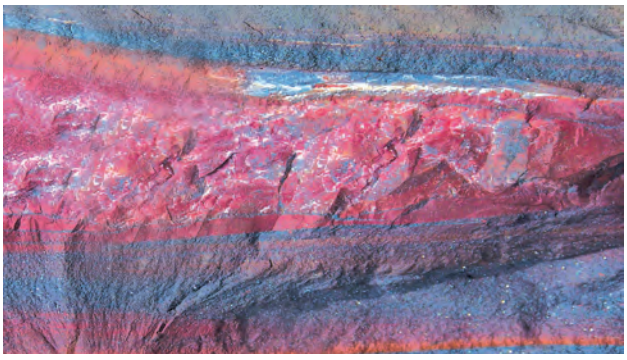
$$2H_2S + O_2 = 2H_2O + 2S$$

У разі нестачі сірководню окиснюють сульфур до сульфатної кислоти:

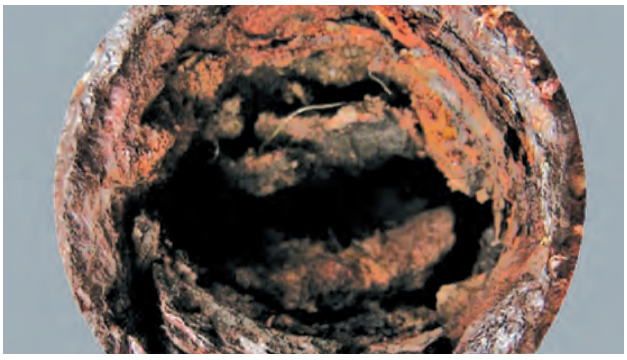
$$2S + 3O_2 + 2H_2O = 2H_2SO_4$$

Сіркобактерії можуть жити в океанах на величезній глибині, у тих місцях, де з розломів земної кори у воду виходить сірководень. Колосальна кількість сіркобактерій існує в Чорному морі, в якому на глибинах понад 200 м вода насичена сірководнем.

Тіонові бактерії. Окиснюють відновлені сполуки Сульфуру та двовалентного Феруму до сульфатної кислоти. Деякі представники тіонових бактерій здатні виживати й розмножуватися за екстремальних концентрацій кислоти ($pH = 2$). Більшість із них є аеробами.



Мал. 48.1. Залізисті кварцити — результат життєдіяльності залізобактерій



Мал. 48.2. Результати діяльності залізобактерій у водопровідних трубах

Нітрифікуючі бактерії. Окиснюють амоніак, що утворюється в процесі гниття органічних речовин (білків), до нітритної та нітратної кислот:

$$2NH_3 + 3O_2 = 2HNO_2 + 2H_2O,$$
$$2HNO_2 + O_2 = 2HNO_3$$

Утворені кислоти взаємодіють з ґрунтовими мінералами, утворюючи нітрити та нітрати. Нітрифікуючі бактерії поширені в ґрунті та водоймах. Багато з них є симбіонтами рослин.

Водневі бактерії окиснюють водень, який утворюється під час анаеробного розкладання органічних решток: $2H_2 + O_2 = 2H_2O$. Отриману енергію використовують для перетворення CO_2 на метан та інші органічні сполуки.

Значення хемосинтезу

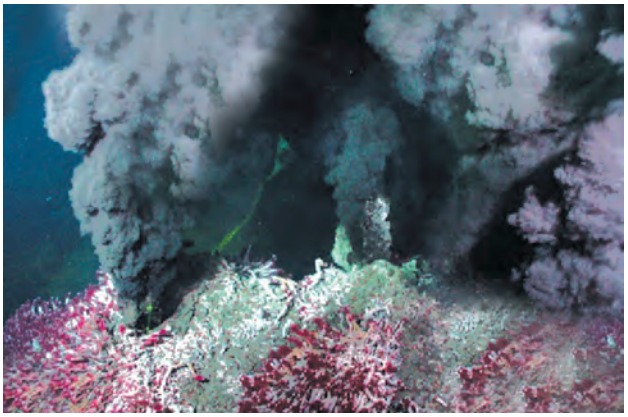
Органічна продукція хемосинтезу становить менше 1 % від фотосинтезу, проте він має величезне значення для біологічних і геохімічних процесів на Землі. Основне значення хемосинтезу полягає в тому, що він забезпечує кругообіг найважливіших елементів зі змінним ступенем окиснення: Феруму, Сульфуру, Нітрогену та інших.

Суттєве значення в кругообігу Нітрогену належить хемотрофним нітрифікуючим бактеріям. Вони поширені в природі, і здійснювані ними процеси відбуваються у досить великих масштабах. Процес нітрифікації є джерелом нітратів і нітритів — сполук Нітрогену, що засвоюються рослинами і включаються до складу органічних речовин. До того ж, життєдіяльність нітрифікуючих бактерій — найважливіший чинник родючості ґрунтів. Важливу роль у процесах перетворення речовин у ґрунтах відіграють також водневі бактерії.

Залізобактерії відіграють важливу роль у кругообігу таких елементів, як Ферум і Манган. Завдяки їхній життєдіяльності на дні водойм відкладаються залізні й марганцеві руди.

Сіркобактерії, утворюючи сульфатну кислоту, сприяють поступовому руйнуванню і вивітрюванню гірських порід, руйнуванню кам'яних і металевих споруд.

Хемосинтезуючі організми виробляють органічні речовини там, де фотосинтез неможливий. Глибоко на дні океанів існують справжні «оази життя» навколо «чорних палиів». «Чорні палії» — це підводні гарячі джерела, вода яких насичена сполуками Сульфуру. Сіркобактерії використовують ці сполуки для свого росту, а ними живляться інші живі організми (мал. 48.3).



Мал. 48.3. Скупчення живих організмів біля «чорного палія»

Ключова ідея

Хемосинтез — вид автотрофного живлення, у якому енергію для утворення органічних речовин організм отримує від реакцій окиснення неорганічних сполук. До хемосинтетиків належать залізобактерії, сіркобактерії, тіонові, нітрифікуючі, водневі бактерії. Хемосинтез забезпечує кругообіг найважливіших елементів зі змінним ступенем окиснення: Феруму, Сульфуру, Нітрогену тощо.

Практична робота

Розв'язування задач на тему «Фотосинтез і хемосинтез»

1. Розрахуйте, скільки кілограмів глюкози синтезовано рослинами під час фотосинтезу, якщо відомо, що в результаті цього процесу виділився кисень об'ємом 22 400 л.
2. Визначте, яку кількість речовини амоніаку повинні окиснити нітрифікуючі бактерії для синтезу глюкози масою 360 г, якщо для синтезу 1 моль глюкози використовується близько 12 600 кДж енергії?

Запитання та завдання

1. Чим хемосинтез відрізняється від фотосинтезу? **2.** Чим хемосинтез відрізняється від гетеротрофного живлення? **3.** Наведіть приклади використання людиною тіонових бактерій і залізобактерій. **4.** Намалюйте схему кругообігу Нітрогену в природі.

§ 49. Утворення глікогену. Біосинтез ліпідів

Поміркуйте

Глікоген, крохмаль і клітковина є полімерами однієї і тієї самої сполуки — глюкози. Але ці полімери мають дуже різні властивості. Чому?

Згадайте

- Полісахариди, глюкоза
- Будова крохмалю
- Будова жирних кислот
- Будова фосфоліпідів, жирів, холестеролу

Дізнайтеся більше

Вуглеводи, які ми вживаємо з їжею (хліб, фрукти, солодощі) у процесі травлення розщеплюються до глюкози, яка потрапляє в кров. Ця глюкоза може використовуватися або для поточних енергетичних потреб, або для створення запасів енергії. Спочатку організм синтезує з глюкози глікоген, а пізніше починає перетворювати глюкозу на жири.

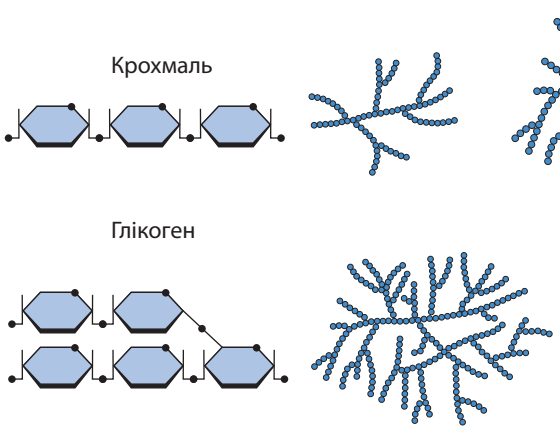
Глікогенез

У рослинах, як ви вже знаєте з матеріалу § 46, глюкоза, що синтезована в реакціях фотосинтезу, полімеризується до крохмалю. Саме крохмаль є запасним полісахаридом рослин.

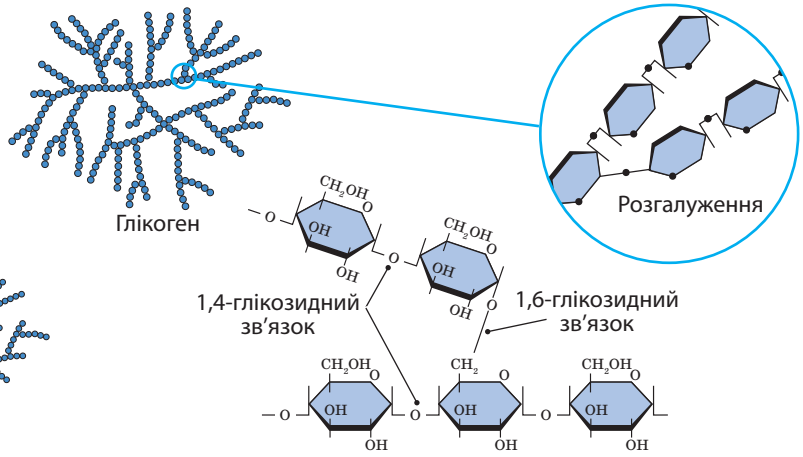
У грибів, тварин і людини вуглеводи також запасаються, але переважно у вигляді глікогену. Це полісахарид, теж полімер глюкози. Структурно глікоген є аналогом крохмалю, але має більший ступінь розгалуженості (мал. 49.1).

Процес біосинтезу глікогену називається **глікогенезом**. Глікогенез стимулюється гормоном інсуліном. Полімеризація здійснюється кількома ферментами, що будують прямі або розгалужені ланцюжки глікогену. У лінійних ділянках основного ланцюга залишки глюкози зв'язані 1,4-глікозидними зв'язками, тоді як точки розгалуження формуються 1,6-глікозидними зв'язками (мал. 49.2).

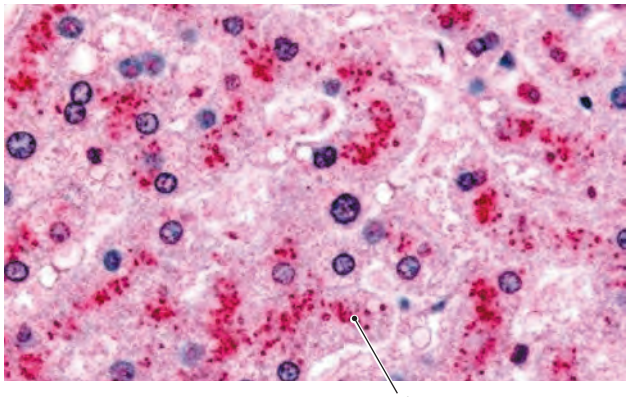
Синтезований глікоген накопичується переважно в клітинах печінки й м'язів (мал. 49.3). Його запаси є енергетичним резервом організму, що швидко мобілізується у разі потреби. За нестачі в організмі глюкози (через кілька годин після їжі або під час фізичних навантажень) глікоген печінки розщеплюється ферментами до глюкози, яка надходить у кров і використовується для харчування всього організму. У м'язах глікоген переробляється на глюкозу винятково для локального споживання; він є головним джерелом енергії для працюючих м'язів.



Мал. 49.1. Структура глікогену порівняно зі структурою крохмалю



Мал. 49.2. Глікоген — полімер глюкози



Мал. 49.3. Включення глікогену в клітинах печінки

Біосинтез жирних кислот і ліпідів

Жири в організмі синтезуються з вуглеводів, тому найшвидше жирні кислоти і жири синтезуються після вживання вуглеводневої їжі. Найбільш активно цей процес відбувається у печінці та жировій тканині.

Синтез жирних кислот і жирів називається **ліпогенезом**. Їхній синтез відбувається у цитоплазмі клітини. Субстратом для синтезу є вже добре відома вам сполука — ацетил-КоА. Процес є циклічним: у кожному циклі до радикалу жирної кислоти, що поступово подовжується, додається два атоми Карбону. У кожному циклі використовується НАДФ · Н і АТФ. Кінцевим продуктом синтезу є пальмітинова кислота, що має 16 атомів Карбону (мал. 49.4).

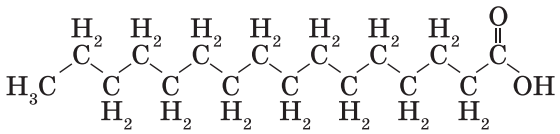
Інші жирні кислоти в організмі людини синтезуються саме з пальмітинової кислоти. Але подовження ланцюгів жирних кислот до 18, 20 і 22 атомів Карбону відбувається вже не у цитоплазмі, а в мітохондріях.

Дізнайтеся більше

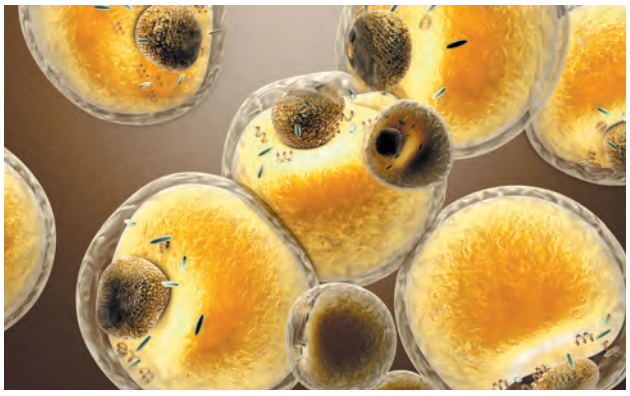
Середньостатистична людина має запас жиру приблизно 13 кг, цього могло б вистачити на 40 днів голодування в умовах помірного фізичного навантаження. А загальні запаси глікогену в організмі неспортсмена приблизно 200–300 грамів, чого вистачить менш ніж на одну добу голодування.

Ключова ідея

Запаси глікогену і жирів є енергетичними резервами у тварин і людини. Обидві речовини можуть синтезуватися з глюкози через утворення ацетил-КоА.



Мал. 49.4. Структурна формула пальмітинової кислоти



Мал. 49.5. Клітини жирової тканини

Однак не всі жирні кислоти можуть бути нами синтезовані. Для людини незамінними є дві жирні кислоти — лінолева і α-ліноленова. Їх джерелом може бути тільки їжа. Вони містяться у всіх рослинних оліях. Нестача таких кислот призводить до порушення обміну речовин.

Синтезовані жирні кислоти входять до складу інших молекул: жирів і фосфоліпідів. Стероїдні гормони (тестостерон, естрогени) синтезуються з холестеролу.

Жири, синтезовані в печінці, транспортуються кров'ю в складі ліпопротеїнів. Жири, синтезовані в клітинах жирової тканини, запасаються в них (мал. 49.5).

На відміну від вуглеводів, жири становлять довготривалий енергетичний резерв організму. Вуглеводи ж, запаси яких представлені в організмі людини у вигляді глікогену, виконують більш оперативну функцію енергопостачання протягом нетривалого часу.

Запитання та завдання

1. Чому ефективним засобом проти зайвої ваги є дієта, в якій значно обмежене споживання будь-яких вуглеводів? **2.** Чому глікоген називають «тваринним крохмалем»? 3. Як пов'язані шляхи метаболізму глюкози та жирів? **4.** Порівняйте глікоген і жири як енергетичні резерви тварин і людини. **5.** Чому не можна повністю виключати з раціону жири? холестерол?

§ 50. Виділення у тварин

Поміркуйте

Розмір тіла бурої планарії не дуже відрізняється від розміру тіла гідри. При цьому у бурої планарії є спеціалізовані органи виділення, а у гідри їх немає. Чому?

Згадайте

- Екзоцитоз
- Прото- і метанефридії
- Будова нирок
- Фільтрація і реабсорбція

Екскреція та екскрети

У ході обміну речовин утворюються різні відходи, які повинні виводитися з організму. Якщо вони накопичуються понад певної концентрації, то виникає загроза порушення нормального перебігу фізіологічних процесів.

Екскреція — це виведення з організму кінцевих продуктів обміну речовин.

Екскрети — це кінцеві продукти обміну речовин у живих організмах, які більше не беруть участі у життєвих процесах.

Основні продукти екскреції у тварин:

- вуглекислий газ, що утворюється в процесі клітинного дихання;
- нітрогенвмісні продукти розпаду білків і нуклеїнових кислот — амоніак, сечовина і сечова кислота;
- жовчні пігменти, які утворюються під час руйнування гема в печінці.

Виділення продуктів метаболізму клітиною

Переміщення речовин із клітини в зовнішнє середовище відбувається шляхом **екзоцитозу**. Цей процес дозволяє клітинам видаляти відходи, а також секретувати гормони і білки.

Видалення відходів у клітині здійснюють лізосоми, які руйнують відпрацьовані клітинні компоненти. Перетравлений матеріал вивільняється у позаклітинне середовище.

Клітини, які секретують біологічно активні речовини, формують спеціальні секреторні везикули. Такі везикули містять гормони, нейромедіатори або травні ферменти. Вони формуються з мембран комплексу Гольджі й вивільняють уміст назовні після надходження в клітину спеціального сигналу.

Різноманітність органів виділення

В одноклітинних тварин виділення відбувається безпосередньо через клітинну мембрану, у нижчих безхребетних — через епідерміс. У тварин, що стоять на вищому щаблі еволюції, розвинулися спеціальні органи, які виконують функцію екскреції. Вуглекислий газ виділяється через легені, трахеї або зябра; вода, сечовина і солі — через шкіру (з потом) і нирки (із сечею). Екскреція жовчних пігментів відбувається через печінку і виводиться з організму з послідом.

Органи виділення у тварин

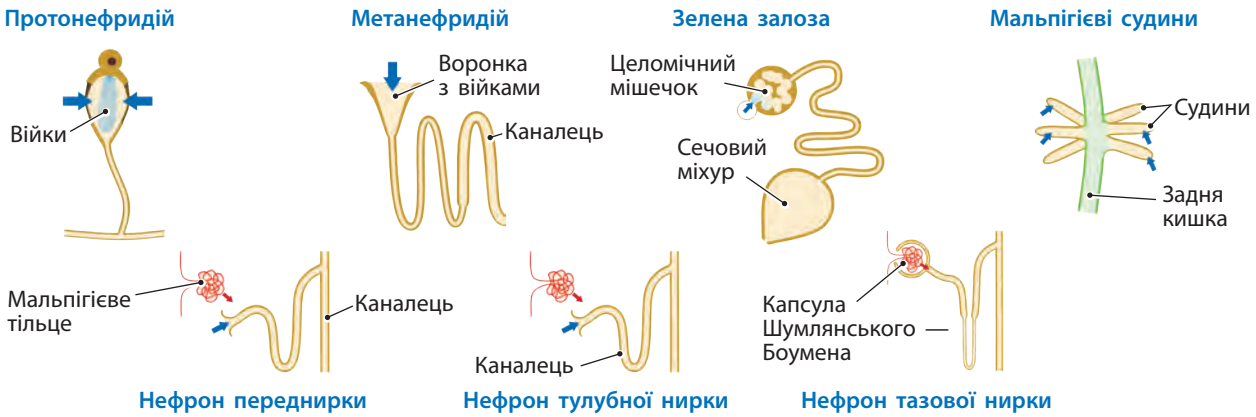
Тварини	Органи виділення
Черви	Протонефридії, метанефридії
Членистоногі	Зелені залози, мальпігієві судини, трахеї
Риби, земноводні	Нирки, печінка, зябра, шкіра
Наземні хребетні	Нирки, печінка, легені, шкіра

Еволюція видільної системи у безхребетних

Шляхом дифузії через клітинну мембрану видаляють продукти обміну губки й кишковопорожнинні, які не мають спеціальних органів виділення.

Перші видільні органи — **протонефридії** — з'являються у плоских червів. Протонефридії регулюють переважно вміст води в організмі (мал. 50.1).

Більш досконалі органи виділення — **метанефридії** — з'являються у кільчастих червів. Метанефридій являє собою канал, внутрішній кінець якого відкривається в порожнину тіла воронкою з війками, а інший



Мал. 50.1. Еволюція видільної системи у тварин

кінець відкривається назовні видільною порою. Рухами війок продукти обміну видаляються з організму.

У ракоподібних органами виділення є **зелені залози**, розташовані біля основи антен. Вони являють собою мішечки з каналом, який іде до сечового міхура. Сеча накопичується в сечовому міхурі, а потім виливається назовні.

У комах і павукоподібних є **мальпігієві трубочки**. Продукти обміну надходять туди з гемолімфи і по трубочках виводяться в травний тракт. Крім того, у комах є жирове тіло, де накопичуються шкідливі речовини.

У молюсків головними органами виділення є **нирки**, схожі на метанефридії.

Еволюція видільної системи у хребетних

Система виділення хребетних еволюціонувала від окремих ниркових канальців — **нефронів** — до спеціальних органів — **нирок**, які складаються з багатьох видільних канальців із загальною вивідною протокою. У наземних хребетних удосконалюються способи мінімізації втрати води шляхом її зворотної реабсорбції.

Переднирки круглоротих і деяких риб схожі на метанефридії кільчастих червів.

Первинні, або **тулубні, нирки** є в більшості риб і земноводних. Вони мають **мальпігієве тільце** — з'єднання воронки нефридію з клубочком капілярів. Так встановлюється безпосередній зв'язок між кровоносною та видільною системами. Видільний каналець стає довшим, утворює вигини, що дозволяє виконувати зворотне всмоктування води, глюкози й інших речовин.

Вторинні, або **тазові, нирки** розвинені в плазунів, птахів і ссавців. Одиницею будови нирки є **нефрон**, який починається **капсулою Шумлянського — Боумена** з клубочком капілярів. У судинних клубочках відбувається *фільтрація* й утворюється первинна сеча. Від ниркового тільця відходить видільний **звивистий каналець**. У довгих ділянках ниркового канальця відбувається *реабсорбція* — зворотне всмоктування води, і тому виділяється дуже концентрована вторинна сеча. Усе це дозволило тваринам успішно пристосуватися до життя на суходолі й економно витрачати воду.

! Ключова ідея

В одноклітинних організмів екскреція відбувається шляхом екзоцитозу. Найбільш прості органи виділення у багатоклітинних тварин — це протонефридії плоских червів і метанефридії кільчастих червів. Система виділення хребетних еволюціонувала від окремих канальців — нефронів — до спеціалізованих органів — нирок.

? Запитання та завдання

1. Чи завжди продукти екскреції є непотрібними відходами метаболізму? Наведіть приклади, як екскрети можуть використовуватися як хімічні сигнали (не тільки на рівні клітин, але й на рівні окремих організмів). **2.** Які органи виконують функцію екскреції в людини? Які продукти обміну речовин вони виводять? **3.** Як запобігається втрата води в наземних тварин? **4.** Чим мальпігієве тільце відрізняється від метанефридію?

§ 51. Осморегуляція

Поміркуйте

Люди, які потрапили у корабельну аварію, страждають від спраги, хоча навколо них багато морської води. Чому не можна її пити?

Згадайте

- Осмос
- Осмотичний тиск

Осморегуляція та її механізми

Важливу роль в організмі відіграють йони Натрію, Хлору, Калію, Магнію, Кальцію, Феруму, концентрація яких повинна строго регулюватися, оскільки ці йони беруть участь у багатьох процесах, включаючи роботу ферментів, синтез білків, утворення гормонів, проникність мембран, електричну активність і м'язове скорочення.

Регуляція відносних концентрацій розчинених речовин і води всередині тканин тіла називається **осморегуляцією**.

Живі організми населяють різноманітні середовища — суходіл, морські та прісні водойми. У солоній воді (гіпертонічному середовищі) вода з клітин «прагне» вийти назовні, тоді як у прісній воді (гіпотонічному середовищі) — навпаки, постійно надходить у клітину (мал. 51.1). Зрозуміло, що контроль внутрішньоклітинних умов у різних умовах існування потребує різних адаптацій.

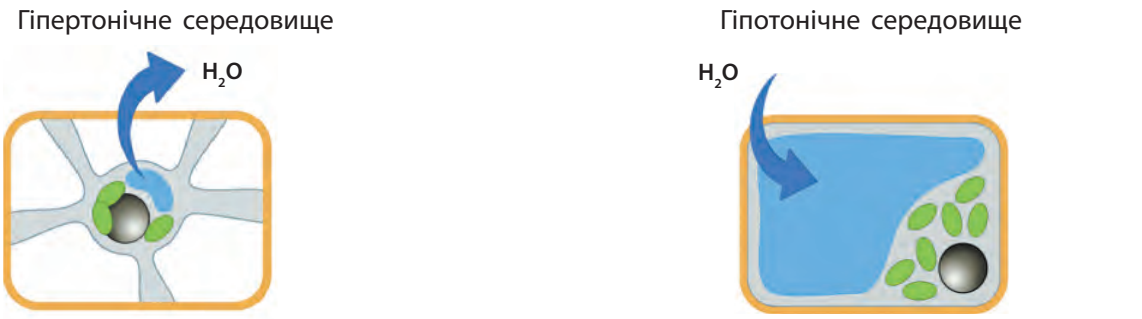
Існує два типи реакцій тварин на концентрацію осмотично активних речовин у зовнішньому середовищі. *Пойкілосмотичні* тварини не мають активної системи стабілізації концентрації осмотично активних речовин; концентрація солей у рідинах їхнього тіла є такою ж, як і назовні. *Гомойосмотичні* тварини здатні підтримувати сталість концентрації осмотично активних речовин у рідинах внутрішнього середовища.

Способи осморегуляції гомойосмотичних тварин, що регулюють уміст води в організмі, різноманітні. Виділяють *гіперосмотичні* і *гіпоосмотичні* механізми регуляції.

Гіперосмотична регуляція

Механізм осморегуляції називають **гіперосмотичним**, якщо осмотичний тиск (концентрація солей) у рідинах організму більший, ніж у зовнішньому середовищі. До гіперосмотичних видів належать мешканці прісних водойм і морські хрящові риби.

У прісноводних організмів концентрація солей у клітинах і рідинах тіла вища, ніж у навколишньому середовищі, тому вода постійно надходить у них шляхом осмосу через клітинні мембрани. Таким організмам загрожує небезпека роздутися від проникаючої води. Тому надлишок води постійно виводиться. У прісноводних одноклітинних надлишок води виводиться за допомогою скоротливих вакуолей, у багатоклітинних тварин — нефридіями або нирками.



Плазмоліз — відділення протопласту від клітинної стінки у гіпертонічному середовищі

Деплазмоліз — повернення протопласта клітин у початковий стан з нормальним тургором у гіпотонічному середовищі

Мал. 51.1. Плазмоліз і деплазмоліз рослинної клітини

Інша проблема прісноводних організмів — постійний витік солей у гіпотонічне навколишнє середовище. Сольові ресурси поповнюються шляхом активного транспорту солей із зовнішнього середовища в тканинну рідину і кров. Даний активний транспорт здійснюється епітеліальними клітинами, що містяться в шкірі у земноводних і зябрах у риб. У риб і багатьох водних безхребетних зябра є основним органом осморегуляції, більш ефективним, ніж нирки.

Морські хрящові риби (акули, скати) теж мають гіперосмотичну регуляцію. Їхній водний баланс забезпечується за рахунок накопичення в крові дуже високої концентрації сечовини.

Гіпоосмотична регуляція

Механізм осморегуляції називають **гіпоосмотичним**, якщо осмотичний тиск (концентрація солей) у рідинах організму менший, ніж у зовнішньому середовищі. Гіпоосмотична регуляція характерна для морських костистих риб, морських плазунів, морських ссавців.

Оскільки в тілі морських мешканців менше солей, ніж у навколишньому середовищі, вони постійно втрачають воду через покриви тіла, зябра та із сечею. Тому їм загрожує зневоднення. Для компенсації втрат води вони змушені весь час багато пити.

Але ковтання морської води призводить до поглинання великої кількості солей. Надлишок більшості солей морські риби виводять нирками або через травний канал з екскрементами. Солі Натрію риби екскретують спеціальними клітинами зябрового апарату, а плазуни і морські птахи — клітинами сольових залоз (мал. 51.2)

Ключова ідея

Регуляція концентрації розчинених речовин і води у тканинах тіла називається осморегуляцією. Механізм осморегуляції називають гіперосмотичним, якщо концентрація солей у рідинах організму більша, ніж у зовнішньому середовищі (мешканці прісних водойм і морські хрящові риби), і гіпоосмотичним, якщо концентрація солей у рідинах організму менша, ніж у зовнішньому середовищі (морські костисті риби, плазуни, ссавці).

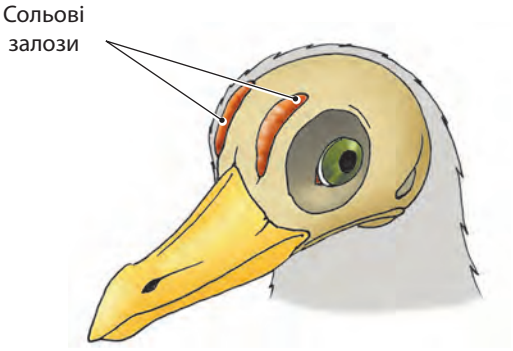
Осморегуляція у ссавців

У ссавців основним органом осморегуляції є нирки. Вони здатні виділяти сильно розбавлену сечу за надлишку води в організмі й більш концентровану сечу — у разі дефіциту води.

У людини і ссавців осморегуляція забезпечується на рефлекторному рівні. Спеціалізовані рецептори (осморецептори) постійно моніторять концентрацію осмотично активних речовин у сироватці крові й передають інформацію до ЦНС. Гіпоталамус виділяє гормон вазопресин, який секретується в кров і регулює вміст води в тілі. Зокрема, вазопресин збільшує реабсорбцію води в протоках нирок, тим самим підвищуючи концентрацію сечі й зменшуючи її обсяг.

Осморегуляція в умовах посухи

Організми, що мешкають у середовищах з дефіцитом води, мають спеціальні пристосування. Одним з механізмів осморегуляції є збільшення здатності нирок концентрувати сечу, що дозволяє обходитися без питної води. Плазуни й птахи використовують сечову кислоту як кінцевий продукт обміну сполук Нітрогену, у разі виділення якої втрачається найменша кількість води. Деякі ящірки мають носові залози, що екскретують сіль.



Мал. 51.2. Сольова залоза. У морських птахів і плазунів, вимушених уживати для пиття солону воду, є особливі сольові залози, що виводять надлишок солей з організму

Запитання та завдання

1. Чому організм екскретує кінцеві продукти обміну речовин, а не накопичує їх у тканинах? **2.** Чи можуть одні організми використовувати побічні продукти метаболізму інших організмів? Наведіть приклади. **3.** М'ясо акул і скатів не вживають у їжу. Чому?

§ 52. Виділення у рослин

Поміркуйте

Видільні органи й системи тварин добре відомі. А чи потрібні видільні органи рослинам?

Згадайте

Роль транспірації в житті рослин

Рослинні екскрети

Рослини не синтезують білок у надлишку і тому виділяють дуже мало нітрогенвмісних відходів, які утворюються під час розщеплення білків. Три кінцеві продукти, які утворюються у ході обмінних процесів,— кисень, вуглекислий газ і вода — використовуються рослинами як вихідні речовини для інших реакцій. Єдиний газоподібний продукт, що виділяється рослинами у великій кількості,— це кисень, що утворюється у ході фотосинтезу.

Продуктами виділення у рослин також є нектар, дубильні речовини, слиз, смоли, ефірні олії, органічні кислоти, вітаміни, цукри, гормони, ферменти та інші речовини. Кількість речовин, що виділяється рослиною, може становити до 30 % від маси сполук, утворених під час фотосинтезу.

Багато рослинних екскретів мають біологічне значення.

Солодкий нектар важливий для залучення комах-запилювачів. Ефірні олії зумовлюють запах, що відлякує травоїдних тварин (кмин, кропива тощо). Віск захищає поверхню органів і перешкоджає випаровуванню води. Смоли затягують механічні ушкодження і захищають рослину від бактерій і грибів, що руйнують деревину (сосна, ялина та ін.).

Виділення коренями спеціальних ґрунтових ферментів сприяє мінералізації органічних залишків у ґрунті. Протеолітичні ферменти комахоїдних рослин (росичка та інші) здійснюють позаклітинне травлення.

Деякі кореневі, стеблові й листові виділення регулюють взаємодію різних рослин у фітоценозі (наприклад, пригнічують ріст



Мал. 52.1. Виділення нектару

конкурентів, сприяють мікоризі). Особливим виділенням є рослинний газоподібний гормон (фітогормон) етилен C_2H_4. Він контролює дозрівання плодів, розпускання бутонів, старіння та опадання листків.

Видільні структури рослин

Виділення у рослин здійснюється клітинами листків і коренів, а також клітинами спеціальних видільних тканин (залозистими волосками, молочними судинами, нектарниками) (мал. 52.1). Речовини, що виділяються, можуть накопичуватися у вакуолях і клітинних стінках. Багато продуктів метаболізму рослин відкладається у змертвілих тканинах (деревина), а також у листках або корі, які рослини періодично скидають.

Гутація і транспірація

Вода становить 80–95 % маси рослини. Основна маса води надходить у рослину з ґрунту. Всмоктуючись через корінь, вода переходить у тканини стебла і листків. Досягнувши листків, частина води використовується на ріст і метаболізм клітин, а більша її частина (до 90 %) виділяється у вигляді пари (транспірація) або рідини (гутація).

Як вам відомо, **транспірація** — це процес випаровування води рослинами через продихи епідерми. Через транспірацію рослини витрачають велику кількість води. Наприклад, за вегетативний період одна рослина кукуру-

дзи випаровує 200–250 л води, а яблуня — до 26 тонн. У спекотні літні дні витрата води на транспірацію перевищує її надходження, тому виникає водний дефіцит, що може призвести до в'янення рослини.

Інтенсивність транспірації регулюється насамперед станом продихів. За гарного освітлення відбувається фотоактивне відкриття продихів. На світлі в замикаючих клітинах продихів збільшується вміст цукрів і йонів Калію, що веде до підвищення осмотичного тиску і надходження води. Тургор клітин збільшується, і продихи відчиняються тим ширше, чим вищий рівень освітлення. Якщо ж транспірація надто інтенсивна і перевищує поглинання води коренем, тургорний тиск у замикаючих клітинах спадає, і продихи закриваються.

У процесі еволюції в рослин сформувалися різні пристосування для зменшення транспірації: восковий наліт на поверхні листків і плодів, занурення продихів у мезофіл, опушеність, редукція листкової поверхні. За нестачі води рослини можуть згортати або навіть утрачати листки.

Чинники середовища також впливають на інтенсивність транспірації. Головним чинником, що регулює транспірацію, є світло. Під час максимальної освітленості спостерігається й максимальна інтенсивність транспірації. Транспірація також залежить від вологості повітря, температури, вітру. Значно впливає на інтенсивність транспірації *мінеральне живлення рослин*. У разі нестачі Нітрогену, Фосфору й Калію інтенсивність транспірації максимальна, а за збалансованого мінерального живлення транспірація різко зменшується.

Гутація — процес виведення води у вигляді крапель рідини на поверхні рослини. Гутація відбувається через *гідатоди* — спеціальні водні продихи на краях і кінчиках листків (мал. 52.2). Гідатоди відкриті постійно. Гутація відбувається в тому випадку, коли надходження води в рослину перевищує транспірацію. Гутація характерна для рослин тропічних лісів через велику вологість атмосфери. На території України прикладом гутуючих рослин є верба ламка, яка росте на берегах водойм.



Мал. 52.2. Гутація

Листопад

У разі настання зимової посухи дерева в помірній зоні скидають усе листя. До кінця літа — початку осені в листках зменшується інтенсивність обміну речовин, поступово руйнуються хлорофіл і хлоропласти. Між основою листка і стеблом починає формуватися відокремлювальний шар мертвих клітин корка. У пазусі листка в цей час остаточно формується брунька, після чого листок опадає.

Значення листопада полягає у видаленні з рослини продуктів обміну речовин і зменшенні випаровування, що особливо важливо взимку, коли майже припиняється надходження води з ґрунту. Крім того, зменшення площі пагонів знижує кількість снігу, що затримується на гілках, і зменшує ймовірність поломки пагонів.

Ключова ідея

Основними екскретами рослин є кисень, вуглекислий газ і вода. Вода випаровується у процесах транспірації та гутації. Продуктами виділення у рослин також є нектар, смоли, ефірні олії, цукри, ферменти та інші речовини, багато з яких мають біологічне значення. Виділення здійснюється клітинами листків, коренів, а також клітинами видільних тканин. Багато продуктів метаболізму відкладається у клітинах.

Запитання та завдання

1. Для наземних організмів важливо запобігати втраті води з організму. Однак рослини втрачають до 90 % води, що надійшла, через транспірацію. Чому ж транспірація не зникла в процесі еволюції наземних рослин? **2.** Широколисті дерева видаляють продукти обміну речовин разом з листям, яке щорічно скидається. А як видаляють побічні продукти хвойні рослини?

§ 53. Роль виділення у підтриманні гомеостазу

Поміркуйте

Нефрони гризунів, що живуть у пустелі, мають надзвичайно довгі петлі Генле, а у їхніх родичів, що живуть у лісах, ці петлі набагато коротші. Чому?

Згадайте

- Гомеостаз
- Дисиміляція білків, вуглеводів, жирів
- Будова нирок та сечовидільних шляхів

Роль екскреції та осморегуляції в підтриманні гомеостазу

Екскреція і осморегуляція є дуже важливими процесами життєдіяльності, вони підтримують сталість внутрішнього середовища організму (гомеостаз). Їхня функція полягає в підтримці сталості складу й обсягу рідин внутрішнього середовища організму, насамперед крові.

Шляхом екскреції видаляються побічні продукти метаболізму, багато з яких є токсичними і негативно впливають на перебіг нормальних метаболічних реакцій.

Процеси екскреції й осморегуляції підтримують йонний склад рідин тіла за рахунок регуляції концентрації йонів Na^+, K^+, Mg^{2+}, Ca^{2+}, Fe^{2+}, H^+, Cl^-, I^-, PO_4^{3-}, HCO_3^-.

Процеси екскреції й осморегуляції підтримують постійну концентрацію йонів Гідрогену H^+ (тобто підтримують кислотність середовища).

Шляхом осморегуляції контролюється вміст води в рідинах тіла.

Токсичні продукти обміну речовин

Кінцеві продукти обміну речовин не можуть далі використовуватися організмом і мають вилучатися з нього. Основними відходами, які необхідно видаляти з організму, є вуглекислий газ і вода від розщеплення глюкози, амоніак від переробки амінокислот, солі. Частина цих продуктів є токсичною, тому в організмі формуються механізми, спрямовані на перетворення цих шкідливих речовин або на нешкідливі, або менш шкідливі для організму.

Багато з продуктів метаболізму білків (амоніак, індол, феноли, ароматичні аміни) є дуже токсичними і, за високих концентрацій спричиняють ураження різних внутрішніх органів. Знешкодження токсичних продуктів розпаду білків відбувається в печінці. Амоніак перетворюється на сечовину або сечову кислоту; фенол, індол і скатол з'єднуються із сульфатною й глюкуроновою кислотами, утворюючи менш токсичні сполуки. В екскреції нітрогенвмісних речовин головну роль відіграють нирки, а невелика кількість цих речовин виводиться через легені й потові залози шкіри.

Однією з найтоксичніших речовин є *амоніак* — продукт руйнування амінокислот. Він має швидко видалятися з організму. У прісноводних організмів амоніак розчиняється у великій кількості води і виділяється безпосередньо в навколишнє середовище, не встигаючи досягнути токсичної концентрації. У морських і суходільних організмів запаси води в організмі обмежені, і вони не можуть марнотратно витрачати її на виведення амоніаку. Такі тварини використовують інші способи екскреції нітрогенвмісних продуктів. Головним нітрогенвмісним екскретом у ссавців є сечовина, яка утворюється в печінці з амоніаку і яка набагато менш токсична, ніж амоніак. В інших наземних тварин (комах, птахів) екскретом є сечова кислота та її солі. Вони майже не токсичні й малорозчинні, для їх екскреції потрібна невелика кількість води.

Дізнайтеся більше

Деякі метаболіти, що накопичуються рослинами в клітинних вакуолях, виконують захисні функції. Щоб уникнути знищення травоїдними тваринами, рослини синтезують різні отруйні речовини, які вивільняються з вакуолей у разі пошкодження клітин. Серед них і високотоксичні алкалоїди, і просто неприємні на смак речовини, що негативно впливають на травлення.

Вуглекислий газ також є токсичним продуктом метаболізму. Навіть незначне підвищення його концентрації призводить до підвищення кислотності, погіршення самопочуття, головного болю, зниження уваги. Видалення понад 90 % вуглекислого газу забезпечують легені. Також через легені виводяться інші леткі речовини, наприклад випари ефіру й хлороформу під час наркозу, випари алкоголю в разі сп'яніння.

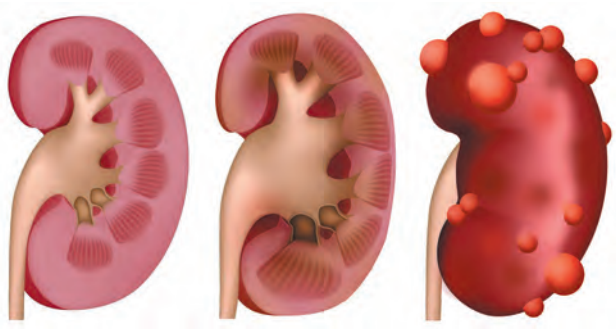
Рослини як кінцеві продукти обміну виділяють не тільки вуглекислий газ і воду, а й кисень. Роль кисню в організмах двоїста. Вільний, атомарний Оксиген і озон фактично є клітинними отрутами. В атмосфері чистого кисню дихання рослин знижується, а за тривалої його дії рослина гине. Це пов'язано з посиленням вільнорадикальних реакцій, пошкодженням мембран унаслідок окиснення їх ліпідів і, зрештою, з порушенням багатьох процесів обміну речовин.

Фактори, що порушують процес виділення у людини

• **Спадкові та вроджені захворювання органів виділення.** Спадкові дефекти нирок (нефропатії) можуть виникати в різних структурах видільної системи, наприклад у клубочковому апараті, ферментних системах і транспортних каналах ниркових канальців, спричиняти анатомічні аномалії нирок і сечовидільних шляхів (мал. 53.1).

• **Інфекційні захворювання.** Ниркові інфекції зазвичай спричиняють бактерії, які уражають ниркові лоханки або ниркову паренхіму. Трапляються також паразитарні та вірусні захворювання. Інфекція знижує активність роботи нирок.

Здорова нирка Гідронефроз Полікістоз нирки



Мал. 53.1. Спадкові захворювання нирок — полікістоз і гідронефроз. Ниркова паренхіма заміщується численними кістами або нирковою лоханкою, яка збільшується через поганий відтік сечі

• **Інтоксикація.** До ураження нирок можуть призвести отруєння алкоголем, важкими металами, отруйними речовинами в побуті та в промисловості, укуси отруйних змій і комах, надмірні дози деяких лікарських препаратів.

• **Травми.** Ниркова недостатність розвивається в разі сильного травмування нирок.

• **Гормональний дисбаланс.** Порушення реабсорбції можуть бути зумовлені недостатньою секрецією гормонів (альдостерону, вазопресину) або блокадою рецепторів до цих гормонів.

! Ключова ідея

Екскреція й осморегуляція є дуже важливими процесами життєдіяльності, вони підтримують сталість внутрішнього середовища організму (гомеостаз). Шляхом екскреції видаляються побічні продукти метаболізму, багато з яких є токсичними; це продукти метаболізму білків (амоніак), вуглекислий газ, кисень (у рослин). Нормальні процеси виділення можуть бути порушені внаслідок захворювань нирок (спадкових та інфекційних), гормонального дисбалансу, отруєння і травм нирок.

ПР Практична робота

Критичний аналіз реклами харчових продуктів та біодобавок

1. Знайдіть в Інтернеті відеоролики або тексти реклами харчових продуктів та біодобавок (або скористайтеся тими, що розміщено в електронному додатку).
2. Проаналізуйте їх, зверніть увагу на коректність, науковість та об'єктивність інформації, яка в них міститься.
3. Сформулюйте висновок.

? Запитання та завдання

1. У ході метаболізму білків утворюються дуже токсичні продукти. Чи означає це, що ми не повинні вживати білкові продукти в їжу? **2.** Чи є кисень корисним або небезпечним для організмів? **3.** Як порушуються процеси виділення у разі великих опіків? **4.** Як порушуються процеси виділення під час синдрому здавлювання?

§ 54. Взаємозв'язок метаболічних шляхів

Поміркуйте

У результаті фотосинтезу рослини утворюють вуглеводи. Отримати інші органічні речовини з продуктами харчування, як тварини, вони не можуть. Звідки рослини беруть ліпіди, білки й нуклеїнові кислоти для своїх клітин?

Згадайте

- Метаболізм
- Цикл трикарбонових кислот
- Біотехнології

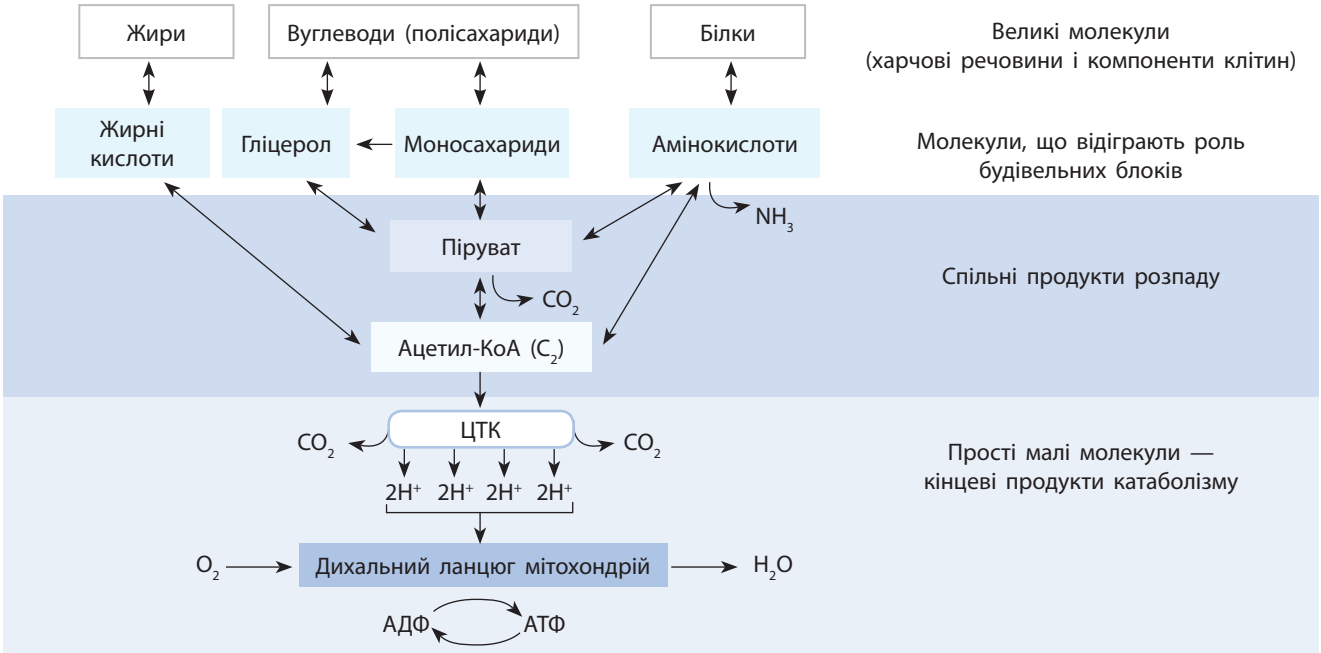
Взаємоперетворення між різними класами органічних речовин

Обмін речовин в організмі людини відбувається не хаотично. Він інтегрований і тонко настроєний. Усі перетворення органічних речовин тісно пов'язані один з одним. Наприклад, у разі надмірного споживання жирів вони можуть використовуватися для утворення глюкози. Білки й вуглеводи можуть перетворюватися на ліпіди, а вуглеводи в деяких випадках можуть перетворюватися на білки.

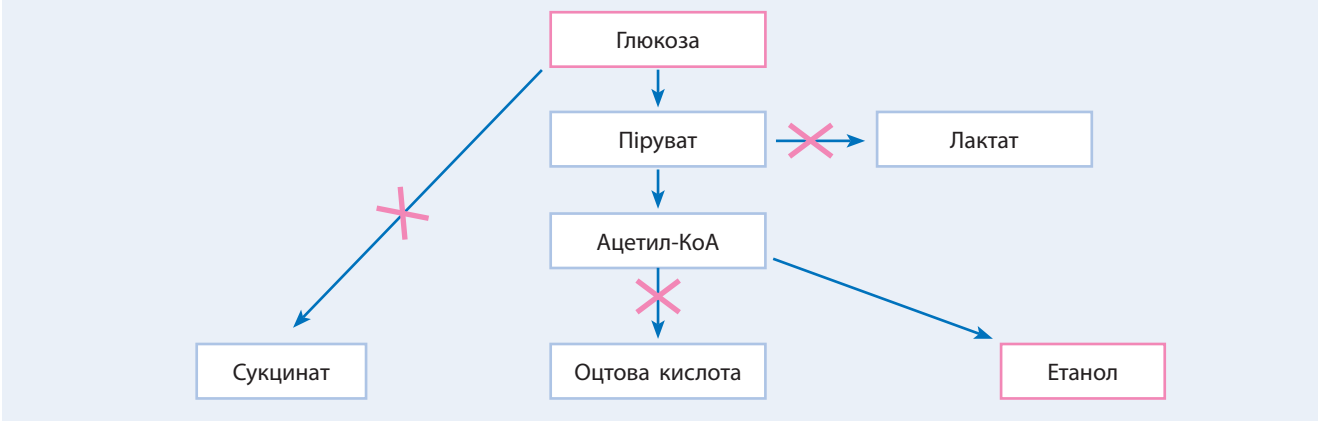
Взаємоперетворення окремих класів речовин можливі завдяки циклу трикарбонових кислот, в якому сполучаються всі основні шляхи розпаду й синтезу речовин (мал. 54.1). Взаємоперетворення здійснюються через ключові метаболіти, які є спільною ланкою на шляхах розпаду або синтезу. До таких метаболітів належать піруват, ацетил-КоА, фосфогліцерат, метаболіти циклу Кребса.

Вуглеводи в результаті гідролізу утворюють моносахариди (глюкозу), які здатні перетворюватися на тріози, зокрема піровиноградну кислоту, що надходить до циклу трикарбонових кислот. І, навпаки, тріози здатні утворити глюкозу.

Білки в результаті гідролізу утворюють різні амінокислоти, які в процесі окисного дезамінування дають амоніак і кетокислоти. Кетокислоти надходять у цикл трикарбонових кислот. Навпаки, піровиноградна кислота, а також кетокислоти циклу трикарбонових кислот (α-кетоглутарова, фумарова, щавелевооцтова) перетворюються на амінокислоти, які організм використовує в процесі біосинтезу білків.



Мал. 54.1. Основні шляхи взаємоперетворення білків, жирів і вуглеводів



Мал. 54.2. Схема виробництва етанолу кишковою паличкою *E. coli* за рахунок блокування паралельних метаболічних шляхів (×)

Продукти гідролізу жирів — жирні кислоти — в результаті β-окиснення дають ацетил-КоА. Навпаки, тріози можуть дати гліцерин, а ацетил-КоА необхідний для синтезу високомолекулярних жирних кислот. У результаті можна знову отримати жири.

Метаболічна інженерія

Одним з перспективних нових напрямків у біотехнології є **метаболічна інженерія** — спрямована зміна клітинного метаболізму за допомогою введення, видалення або модифікації метаболічних шляхів з використанням технології рекомбінантних ДНК. Завданням метаболічної інженерії є створення в організмі метаболічних шляхів, які раніше в даному організмі не існували або взагалі не існували в природі.

Метаболічна інженерія здатна створювати біологічні системи, що вироблятимуть хімічні речовини, які важко й дорого одержувати традиційними способами хімічної індустрії. Такими речовинами можуть бути, наприклад, корисні білки з високим умістом незамінних амінокислот, їстівні вакцини, антитіла, нові полімери, що не засмічують навколишнє середовище.

Прикладами результатів метаболічної інженерії є створення бактерій-продуцентів етанолу (мал. 54.2), розгалужених спиртів, бурштинової кислоти, синтетичного каучуку та інших органічних речовин.

Системи метаболічної інженерії також використовували для створення штамів дріжджів, які виробляють опіоїди для знеболювання, і бактерій, які виробляють біорозкладні полімери для хірургічного шовного матеріалу.

! Ключова ідея

Взаємоперетворення білків, жирів і вуглеводів в організмі здійснюються через ключові метаболіти обміну речовин — піруват, ацетил-КоА, фосфогліцерат та метаболіти циклу трикарбонових кислот. Одним з перспективних нових напрямків у біотехнології є метаболічна інженерія — спрямована зміна клітинного метаболізму за допомогою модифікації існуючих метаболічних шляхів.

ПР Практична робота

Розв'язування задач на тему «Енергетичний обмін»

1. У процесі енергетичного обміну розщепилося 12 молекул глюкози. Повного розщеплення зазнали 3 молекули глюкози, а з рештою відбулися лише реакції безкисневого етапу обміну. Скільки молекул піровиноградної кислоти та АТФ утворилося?
2. У процесі енергетичного обміну утворилося 100 молекул АТФ. Повного розщеплення зазнали 2 молекули глюкози, а з рештою відбулися лише реакції безкисневого етапу обміну. Скільки всього молекул глюкози розщепилося?

? Запитання та завдання

1. Як ви вважаєте, чому всі метаболічні шляхи в клітині взаємопов'язані? **2.** Які, на вашу думку, переваги й перспективи, а може, і недоліки має метаболічна інженерія порівняно з традиційною хімічною промисловістю?

§ 55. Обмін речовин і енергії

Поміркуйте

Яким чином організм людини обмінюється енергією з навколишнім середовищем?

Згадайте

- Асиміляція і дисиміляція
- Закони термодинаміки

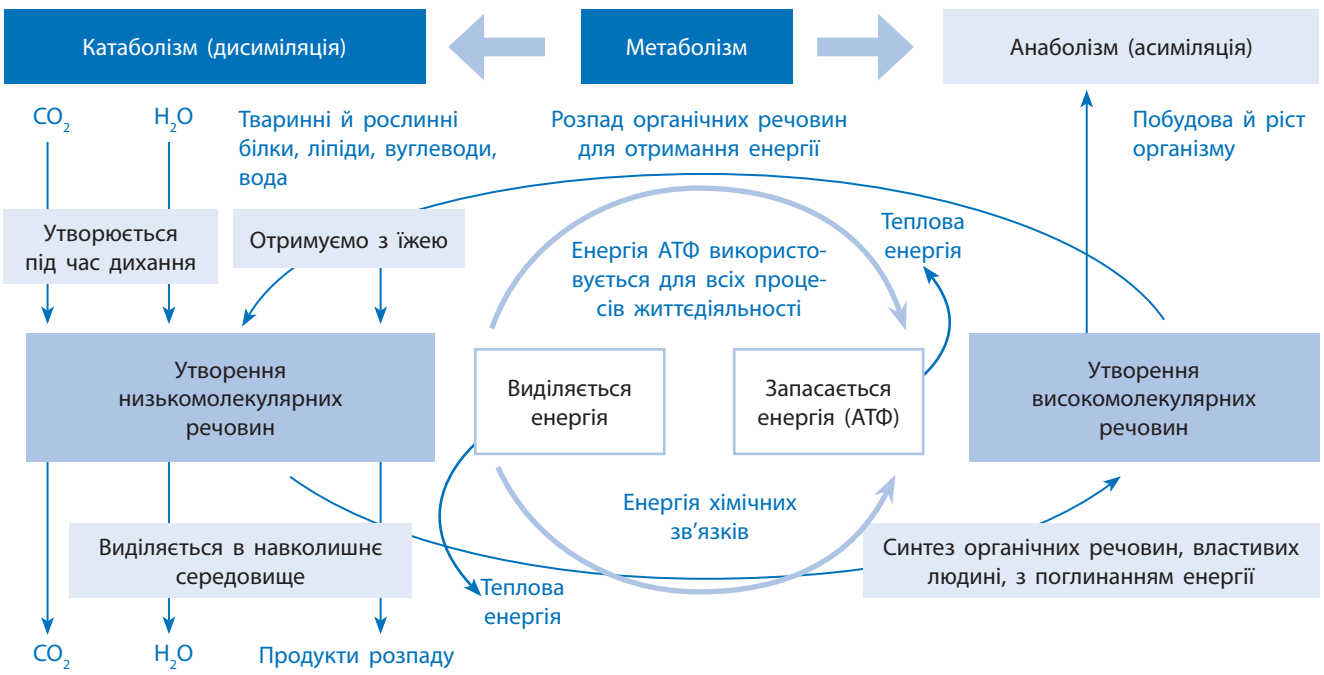
Єдність процесів обміну речовин і енергії

У клітинах одночасно відбуваються процеси енергетичного та пластичного обміну. Вони пов'язані між собою потоками речовин і енергії (мал. 55.1). Головну роль у поєднанні анаболічних і катаболічних процесів відіграє АТФ.

Процеси анаболізму і катаболізму перебувають в організмі або в стані динамічної рівноваги, або з переважанням одного з них. Переважання анаболічних процесів над катаболічними призводить до зростання, накопичення маси тканин, а переважання катаболічних процесів веде до часткового руйнування тканинних структур, виділення енергії. Стан рівноважного або нерівноважного співвідношення анаболізму й катаболізму залежить від віку (переважання анаболізму в дитячому віці, рівновага у зрілому, переважання катаболізму в старості), стану здоров'я, фізичного або психоемоційного навантаження.

Перетворення енергії в живій клітині

Внутрішні метаболічні процеси супроводжуються перетвореннями одних форм енергії на інші. Так, наприклад, хімічна енергія глюкози перетворюється у ході клітинного окиснення частково на тепло, частково — на енергію макроергічних зв'язків АТФ. За рахунок гідролізу АТФ може відбуватися перенесення речовин з ділянки з меншою концентрацією до ділянки з більшою (осмотична робота), перенесення йонів у місце більш високого електричного потенціалу (електрична



Мал. 55.1. Взаємозв'язок процесів катаболізму й анаболізму ґрунтується на єдності біохімічних перетворень, що забезпечують енергією всі процеси життєдіяльності

робота), в організмі тварини — скорочення м'язів (механічна робота). При цьому відбувається перетворення частини хімічної енергії АТФ на теплову, осмотичну, електричну та механічну енергію.

З розвитком у XIX–XX ст. термодинаміки — науки про взаємоперетворення теплоти й енергії — стало можливо кількісно розраховувати перетворення енергії в біохімічних реакціях і передбачати їх напрямок.

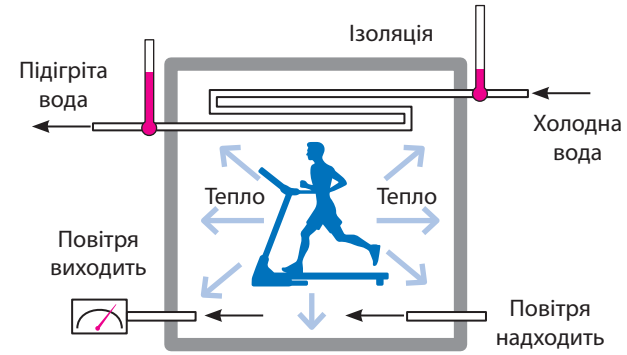
Термодинаміка обміну речовин

З точки зору термодинаміки, живі організми являють собою **відкриті нерівноважні системи**, оскільки вони обмінюються з навколишнім середовищем як енергією, так і речовиною, і при цьому перетворюють і те, й інше.

Припинення обміну речовин та потоку енергії для організмів означає втрату структурної організації і смерть.

Експериментальним шляхом було встановлено, що до процесів, які відбуваються в біологічних системах, можна застосовувати перший і другий закони термодинаміки. Сумарна кількість енергії, яку отримує живий організм з їжею за певний проміжок часу, дорівнює кількості енергії, що виділяється у вигляді тепла і міститься в продуктах виділення, та енергетичним витратам на роботу, що здійснюється.

Кількість теплоти, виділеної організмом, можна точно виміряти. Для цього організм поміщають у спеціальну камеру, яка добре ізольована від середовища, тобто не відбувається обміну енергією з навколишнім середовищем (мал. 55.2). Експерименти, виконані цим методом, довели, що кількість енергії, яка надходить в організм, дорівнює енергії, що виділяється під час проведення калориметрії.



Мал. 55.2. Камера для прямого вимірювання кількості теплоти, виділеної організмом

Ключова ідея

У клітинах одночасно відбуваються процеси енергетичного та пластичного обміну. Вони пов'язані між собою потоками речовин і енергії. Головну роль у поєднанні анаболічних і катаболічних процесів відіграє АТФ. Живі організми належать до відкритих термодинамічних систем: вони обмінюються речовинами й енергією з навколишнім середовищем.

Дізнайтеся більше

Термодинаміка — наука, що вивчає загальні закони перетворення різних видів енергії в системі.
Розрізняють три типи систем:
Ізольована — не обмінюється з навколишнім середовищем ані речовиною, ані енергією.
Замкнена (*закрита*) — обмінюється з навколишнім середовищем тільки енергією.
Відкрита — обмінюється з навколишнім середовищем речовиною і енергією.
Перший закон термодинаміки є законом збереження енергії. Він визначає, що загальна енергія в ізольованій системі — величина стала і не змінюється із часом, а лише переходить з однієї форми в іншу.
Другий закон термодинаміки визначає, що всі реальні процеси супроводжуються розсіюванням певної частини енергії в теплоту.

Практична робота

Порівняльна характеристика змін у процесі еволюції органів травлення, дихання та виділення як оптимізація їх до процесів метаболізму

1. Розгляньте зображення органів травної, дихальної та видільної систем різних груп тварин (наприклад, риб, амфібій, птахів та ссавців). Установіть зміни, які відбувались із цими органами у процесі еволюції.
2. Сформулюйте висновок.

Запитання та завдання

1. Опишіть, як одні види енергії перетворюються на інші в процесі фотосинтезу. **2.** Які види енергії виділяються під час роботи м'язів? **3.** Якою системою з точки зору термодинаміки, є космічний корабель з космонавтами?

Основні положення теми «Обмін речовин і перетворення енергії»

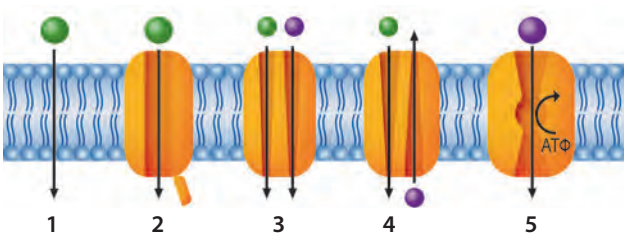
Основні неорганічні речовини клітини

Компонент	Функції
H_2O	Утворення внутрішнього середовища організму, підтримка форми тіла (тургор), участь у метаболізмі (фотоліз, гідроліз), терморегуляція (потовиділення, гутація), транспорт речовин
H^+, Na^+, K^+, Cl^-	Утворення мембранного потенціалу для синтезу АТФ та передачі сигналів, у тому числі, нервового імпульсу
HCO_3^-, HPO_4^{2-}, $H_2PO_4^-$	Забезпечення буферних властивостей системи тканин
Ca^{2+}, PO_4^{3-}	Забезпечення міцності опорних структур тварин (кістки, мушлі молюсків)
Mg, Fe, Zn, Cu, Mn	Утворення активного центру гормонів, ферментів, вітамінів, транспортних білків, пігментів фотосинтезу

Біополімери

Полімери	Мономери	Обов'язкові елементи	Основні функції
Білки	Амінокислоти	C, H, O, N, S	Каталітична, структурна, моторна, транспортна, регуляторна
Полісахариди	Моносахариди	C, H, O	Механічна, резервна, регуляторна
Жири	Гліцерин і жирні кислоти	C, H, O	Резервна, термоізолююча, регуляторна, структурна
Нуклеїнові кислоти	Нуклеотиди	C, H, O, N, P	Інформаційна, регуляторна, каталітична

Мембранний транспорт



Пасивний транспорт:
А. Проста дифузія
1 — дифузія крізь фосфоліпідний бішар
2 — дифузія крізь білок-*канал*
Б. Полегшена дифузія крізь білок-*переносник*
3 — симпорт
4 — антипорт
Активний транспорт:
5 — крізь білок-*насос* із підводом енергії

Транспорт речовин у багатоклітинних організмів

Рослини	Тварини
Ксилема (трахеїди, судини) — транспорт води й мінералів від коренів до листків	**Гемолімфа** — рідина, що транспортує поживні речовини
Флоема (ситоподібні трубки) — транспорт органічних речовин від листків до коренів	**Кров** — рідка тканина, що містить *плазму* (рідину) і *формені елементи* (еритроцити, лейкоцити, тромбоцити)

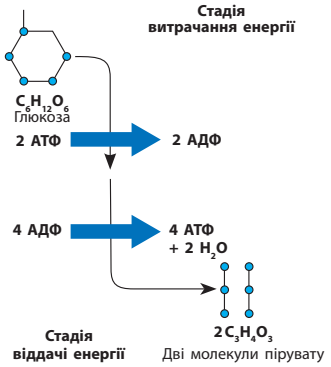
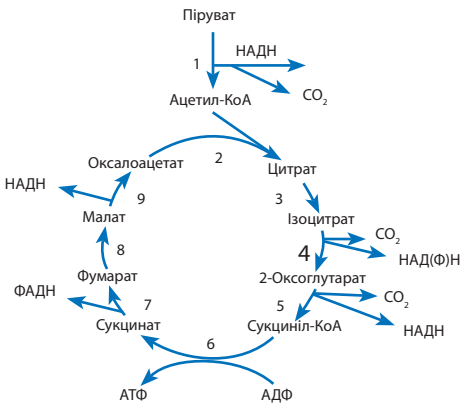
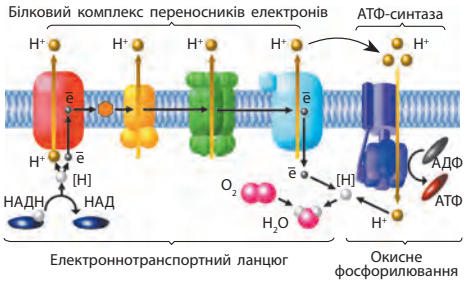
Типи живлення

За джерелом Карбону	За джерелом енергії	За джерелом Гідрогену
• **автотрофне** — CO_2 • **гетеротрофне** — органічні речовини	• **фототрофне** — енергія світла • **хемотрофне** — енергія хімічного зв'язку	• **літотрофне** — неорганічні речовини • **органотрофне** — органічні речовини

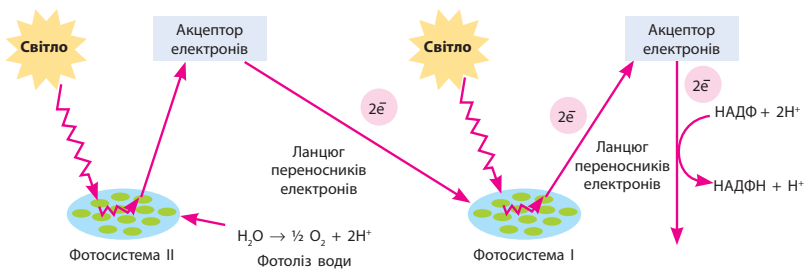
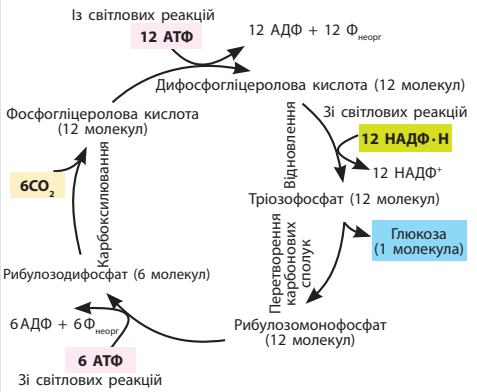
Типи гетеротрофного живлення

За джерелом поживних речовин	За механізмом поглинання їжі
• **голозойне** — поглинання живих істот (хижацтво) та їхніх частин (мерофагія) • **сапротрофне** — живлення відмерлими рештками живих істот • **симбіотрофне** — одержання поживних речовин від партнера за взаємовигідним симбіозом • **паразитичне** — одержання поживних речовин від організму-хазяїна	• **фаготрофне** — поглинання шляхом заковтування • **осмотрофне** — поглинання шляхом усмоктування

Гетеротрофний метаболізм: аеробне дихання

Стадія 1. Гліколіз	Стадія 2. Цикл трикарбонових кислот	Стадія 3. Електроннотранспортний ланцюг
		
Вихідні речовини: глюкоза	**Вихідні речовини:** піруват	**Вихідні речовини:** НАДН, ФАДН
Продукти: піруват, АТФ (2 молекули), H_2O	**Продукти:** CO_2, НАДН, ФАДН	**Продукти:** АТФ (36 молекул), H_2O

Автотрофний метаболізм: фотосинтез

Стадія 1. Світлова	Стадія 2. Темнова
	
Вихідні речовини: H_2O	**Вихідні речовини:** CO_2
Продукти: НАДФН, АТФ	**Продукти:** глюкоза

Тема 4. Спадковість і мінливість

§ 56. Шляхи передачі інформації в живих системах

Поміркуйте

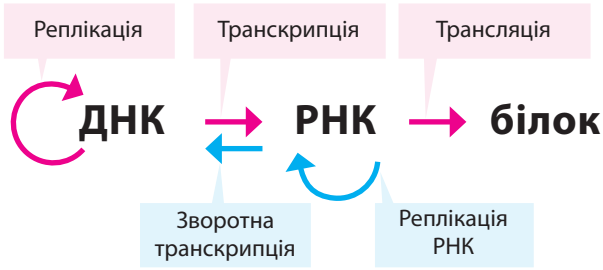
У ГМО-технологіях широко використовують ген медузи, який відповідає за синтез білка, що світиться під впливом ультрафіолету. Якщо такий ген увести до організму кози так, щоб синтезований ним білок потрапляв у молоко, то чи може людина, що п'є таке молоко, отримати цей ген у свій геном?

Згадайте

- Нуклеотиди
- Реплікація
- Транскрипція
- Трансляція

Центральна догма молекулярної біології

Френсіс Крік 1958 року запропонував так звану центральну догму молекулярної біології. Ця догма стверджувала, що потік інформації в живих організмах відбувається тільки в напрямку від ДНК до РНК, а потім до білків. Але після подальших досліджень догму було відредаговано, і в сучасному формулюванні вона має такий вигляд:



Мал. 56.1. Схема передачі інформації в живих організмах згідно з центральною догмою молекулярної біології

потік інформації в живих організмах може відбуватися між нуклеїновими кислотами та в напрямку від нуклеїнових кислот до білків, але не може проходити від білків до нуклеїнових кислот (мал. 56.1).

З ДНК на ДНК та в напрямку ДНК—РНК—білок інформація передається в усіх клітинах живих організмів (під час реплікації, транскрипції і трансляції). Передачу інформації з РНК на РНК використовують деякі віруси. А передача інформації з РНК на ДНК використовується деякими вірусами і, в деяких випадках, у клітинах живих організмів (так звана зворотна транскрипція).

Процеси передачі інформації в клітині

Процес	Звідки й куди передається інформація	Коли відбувається	Ферменти та структури, які беруть участь у процесі
Реплікація ДНК	З ДНК на ДНК	Під час подвоєння ДНК перед поділом клітини	ДНК-залежна ДНК-полімераза, топоізомераза, геліказа
Транскрипція	З ДНК на РНК	На першому етапі синтезу білка	ДНК-залежна РНК-полімераза, топоізомераза, геліказа
Трансляція	З РНК на білок	На другому етапі синтезу білка	Рибосома
Зворотна транскрипція	З РНК на ДНК	Під час переміщення мобільних генетичних елементів та під час розмноження ретровірусів у клітині	РНК-залежна ДНК-полімераза (ревертаза), топоізомераза, геліказа
Реплікація РНК	З РНК на РНК	У процесі відтворення в клітині всіх РНК-вірусів, окрім ретровірусів	РНК-залежна РНК-полімераза, топоізомераза, геліказа

Зворотна транскрипція

З процесами реплікації, транскрипції і трансляції ви вже знайомі. У процесі зворотної транскрипції події відбуваються у зворотному порядку порівняно зі звичайною транскрипцією. Здійснює його також комплекс ферментів, головним з яких є фермент РНК-залежна ДНК-полімераза (її часто називають ревертазою або зворотною транскриптазою). Цей фермент будує ланцюжок ДНК за зразком ланцюжка РНК.

Принцип побудови нової молекули також базується на явищі комплементарності, але відповідність у цьому випадку дещо інша порівняно з транскрипцією.

Транскрипція		Зворотна транскрипція	
ДНК (зразок)	РНК (будується)	РНК (зразок)	ДНК (будується)
Г	Ц	Ц	Г
Ц	Г	Г	Ц
Т	А	А	Т
А	У	У	А

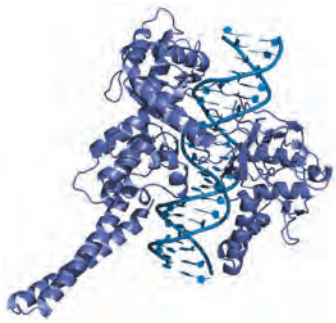
Уридиловий нуклеотид до складу ДНК не входить, тому навпроти аденілового нуклеотиду РНК розташовується тимідиловий нуклеотид у ланцюжку ДНК, а навпроти уридилового — аденіловий.

Особливо часто цей процес використовують віруси, у яких нуклеїновою кислотою є РНК. Вони проникають у клітини живих організмів і там за допомогою ферменту ревертази зі своєї РНК утворюють ДНК. А вже ця ДНК вбудовується в геном клітини й починає контролювати процеси, які в ній відбуваються. Також ряд вірусів використовує для розмноження в клітині явище реплікації РНК без синтезу проміжної молекули ДНК.

Одним із тих, хто відкрив явище зворотної транскрипції, був український учений С. М. Гершензон.

Ключова ідея

У живих системах спадкова інформація передається переважно у напрямках ДНК — РНК — білок та ДНК — ДНК. Можлива також передача інформації у напрямах РНК — ДНК і РНК — РНК. Для забезпечення передачі цієї інформації живі організми використовують спеціальні ферменти: полімерази, топоізомерази, гелікази тощо.



Мал. 56.2. Модель молекули топоізомерази людини

Ферменти, що забезпечують передачу спадкової інформації

Функціонування нуклеїнових кислот у клітинах забезпечує великий комплекс молекул, основними з яких є ферменти: полімерази, гелікази, топоізомерази тощо. **Полімерази** — це ферменти, які здійснюють полімеризацію нитки нуклеїнової кислоти з нуклеотидів, використовуючи як матрицю вже існуючий ланцюг нуклеїнової кислоти. Залежно від того, який ланцюг використовується і яка кислота синтезується, існують кілька видів полімераз. Наприклад, ДНК-залежна РНК-полімераза синтезує молекулу РНК на ланцюжку ДНК (цей фермент бере участь у процесі транскрипції). А ДНК-залежна ДНК-полімераза синтезує нові молекули ДНК під час реплікації.

Топоізомерази — це ферменти, які здатні змінювати топологію ДНК (її просторову будову) (мал. 56.2). Це дозволяє привести ділянку ДНК в стан, коли можлива робота інших ферментів.

Гелікази — це ферменти, які відповідають за розділення дволанцюгових молекул нуклеїнових кислот на одноланцюгові. Такий процес є дуже важливим, наприклад, перед початком реплікації або транскрипції. Залежно від того, з якою нуклеїновою кислотою працює фермент, виділяють ДНК-гелікази і РНК-гелікази.

Запитання та завдання

1. За яким зразком і що синтезує РНК-залежна ДНК-полімераза? **2.** Чи потрібні топоізомерази і гелікази в бактеріальній клітині, ДНК якої має вигляд кільцевої молекули? **3.** У якій послідовності повинні працювати полімераза, геліказа і топоізомераза для забезпечення процесу реплікації?

§ 57. Гени й геноми

Поміркуйте

Кількість генів у геномі людини більше, ніж у геномі кишкової палички, приблизно в 5 разів. А кількість нуклеотидів ДНК у геномі людини більше аж у 700 разів. Чому має місце така різниця?

Згадайте

- Ген
- Геном
- ДНК
- Нуклеоїд
- Хромосоми

Ген та його структура

Кожний ген є ділянкою молекули ДНК. Він відповідає за утворення однієї або кількох ознак організму. Але більшість ознак утворюються в результаті взаємодії кількох генів.

В яких структурах розташовані гени? У прокаріотів вони зосереджені у великій кільцевій молекулі ДНК (це нуклеоїд або бактеріальна хромосома). Крім того, вони є в невеликих кільцевих молекулах ДНК — плазмідах.

В еукаріотів гени містяться в хромосомах ядра, мітохондріях і пластидах. Відповідно до місця розташування гени еукаріотів поділяють на ядерні, мітохондріальні та гени пластид.

Усі гени мають однакову схему будови. Вони складаються з кількох ділянок. Головною ділянкою будь-якого гена є та, яка містить інформацію про будову молекули білка або РНК (продукту гена). Це **кодуюча** частина гена. Інші ділянки гена — некодуючі. Вони не містять інформації про будову молекул, синтез яких забезпечує ген, але відповідають за роботу гена. **Некодуючими** ділянками гена є промотор і термінатор. **Промотор** — це ділянка гена, яка позначає місце, де починається синтез РНК, **термінатор** — де закінчується синтез. Крім того, до складу гена входять регуляторні ділянки, які регулюють його роботу.

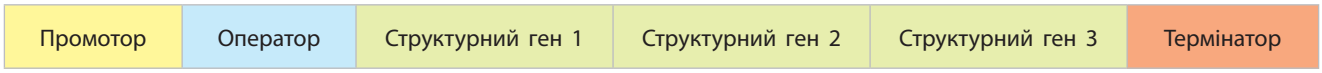
Гени прокаріотів

Гени прокаріотів мають відносно просту структуру. Частіше за все вони містять інформацію тільки про одну структуру — молекулу білка або РНК. Гени прокаріотичних організмів часто організовані в оперони. **Оперон** — структура, яка складається з кількох структурних генів (мал. 57.1). Структурні гени в опероні розташовані поряд і мають на всіх один спільний промотор, один спільний термінатор і один спільний оператор, який регулює його роботу.

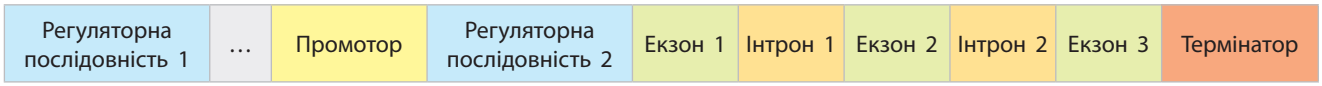
Прикладом оперона може бути лактозний оперон кишкової палички. Він містить гени, які кодують ферменти, потрібні для синтезу вуглеводу лактози.

Гени еукаріотів

На відміну від генів прокаріотів, гени еукаріотичних організмів не утворюють оперонів. Кожний із них має власні промотор і термінатор. Крім того, будова цих генів більш складна. У складі їхньої ділянки ДНК є послідовності нуклеотидів, які не містять інформації, потрібної для синтезу продукту гена (молекули білка або РНК). Такі ділянки називають **інтронами**. Ті ділянки, які містять потрібну інформацію, називають **екзо-**



Мал. 57.1. Будова оперона прокаріотичного організму



Мал. 57.2. Будова гена еукаріотичного організму

нами. Зазвичай еукаріотичний ген містить по кілька інтронів та екзонів (мал. 57.2).

Важливою частиною еукаріотичних генів є регуляторні ділянки. З допомогою цих ділянок клітина може прискорювати або вповільнювати синтез продукту гена.

Особливості геномів прокаріотів

Основна частина геному прокаріотів зосереджена в бактеріальній хромосомі. Це кільцева молекула ДНК, яка зазвичай в одному місці прикріплюється до клітинної мембрани. Крім цієї ДНК до складу геному еукаріотів входять плазміди. Плазміди є маленькими кільцевими молекулами ДНК, які розташовані в цитоплазмі клітини.

Геном прокаріотів не містить або містить дуже мало некодуючих ділянок ДНК.

Особливості геномів еукаріотів

Характерною рисою геномів еукаріотів є те, що більша частина їхньої ДНК представлена некодуючими ділянками. Спочатку таку ДНК назвали сміттєвою, бо думали, що вона непотрібна. Але потім виявилося, що вона може відігравати важливу роль у регуляції роботи геному та еволюційних процесах. Проте остаточно роль некодуючих ділянок ДНК ще не з'ясовано.

Геноми еукаріотів поділяються на дві великі частини — ядерну і позаядерну. Основна частина генів еукаріотів зосереджена в ядерній частині геному. **Ядерна частина** представлена генами, які розташовані в хромосомах ядра клітини.

Позаядерна частина геному представлена ДНК мітохондрій і пластид. Ця ДНК має форму кільця, вона не пов'язана з білками і за своєю будовою дуже схожа на бактеріальну хромосому. Деякі еукаріоти (наприклад, дріжджі) можуть мати також у своїх клітинах плазміди.

! Ключова ідея

Ген — це одиниця спадковості, ділянка ДНК, до складу якої входить кілька компонентів (промотор, термінатор, кодуючі ділянки тощо). Гени прокаріотів мають більш складну будову, ніж гени еукаріотів. Сукупність усіх генів і некодуючих ділянок ДНК клітини утворює її геном. За будовою геномів прокаріоти та еукаріоти також різняться між собою.

Крім структурних і регуляторних генів у геномах еукаріотичних організмів трапляються довгі ділянки повторюваних нуклеотидних послідовностей різної довжини. Їхні функції ще недостатньо вивчені. У геномах еукаріотів трапляються також мобільні генетичні елементи (мобільні гени), які здатні переміщатися всередині геному. Ці гени не є структурними або регуляторними, і їх часто розглядають як внутрішньогеномних паразитів.

Регуляція активності генів

У геномі людини понад 20 000 генів. Але для життєдіяльності й виконання своїх функцій кожній окремій клітині потрібно набагато менше генів. Тому більша їх частина у клітинах є «вимкненою», неактивною.

Але й ті гени, які працюють, не завжди працюють однаково. Якщо є потреба у виробленні слини, то гени, які виробляють потрібні ферменти, працюють активно. А коли потреба минає, інтенсивність їхньої роботи слід зменшувати. Так клітини можуть економити ресурси організму.

У клітинах регуляція реалізації генетичної інформації може відбуватися за допомогою кількох механізмів. **Перший механізм** — взаємодія продуктів регуляторних генів (зазвичай білків) з певними структурами генів: оператором, промотором або регуляторними ділянками. Це дозволяє змінювати швидкість роботи генів або «вмикати» чи «вимикати» їх.

Другий механізм — модифікація деяких нуклеотидів у ланцюжках ДНК. Якщо до них приєднується метильний радикал (CH_3), то зчитування інформації з ділянки ДНК за таким нуклеотидом стає неможливим.

Третій механізм — пакування певних ділянок ДНК за допомогою білків таким чином, щоб з них не можна було зчитати спадкову інформацію. Крім того, регуляція можлива й на більш пізніх етапах, коли клітина блокує роботу РНК або білків, які є продуктами роботи гена.

? Запитання та завдання

1. Складіть список «недоліків» оперонів порівняно з еукаріотичними геномами. **2.** Більша частина ДНК в геномі еукаріотів є некодуючими ділянками. Але під час аналізу геному дуже важливо визначити кількість генів у геномі. Яким чином можна дізнатися, що певна ділянка ДНК є геном?

§ 58. Генетика як наука. Методи генетики

Поміркуйте

Чому людина схожа на своїх батьків, але в той же час не є їхньою копією?

Згадайте

- Біологічні науки
- Мінливість
- Гени
- Спадковість
- Мутації

Генетика як наука

Генетика (від грец. *genetic* — походження) — наука про спадковість і мінливість живих організмів. Цей термін було запропоновано англійським генетиком В. Бетсоном 1905 року. В основу генетики було покладено закономірності спадковості, які виявив Г. Мендель під час вивчення різних сортів і гібридів гороху в 1860-х роках.

Народження генетики відносять до 1900 року, коли Х. де Фріз, К. Коренс і Є. Чермак повторно відкрили закон Г. Менделя, але розвиток генетики почався набагато раніше. Уже в давні часи люди помічали певні закономірності успадковування ознак і намагалися застосовувати їх для виведення нових сортів і порід. Тому **перший період** розвитку генетики з давніх часів до середини XIX століття був періодом накопичення інформації про закономірності спадковості й мінливості. **Другий період** (1865–1900) — це період виникнення генетики як науки. Він розпочався з виходу роботи Г. Менделя і закінчився перевідкриттям його законів.

Третій період розвитку (1900–1953) було присвячено вивченню генетичних процесів на клітинному рівні. Саме тоді було сформовано хромосомну теорію спадковості й виявлено роль хромосом. А після 1953 року (з моменту встановлення особливостей структури ДНК) розпочався **сучасний період** розвитку генетики, коли дослідження переважно проводяться на молекулярному рівні.

Залежно від об'єкта дослідження виділяють генетику рослин, тварин, мікроорганізмів, людини тощо.

Генетика як наука виникла внаслідок практичних потреб. Під час розведення домашніх тварин і культурних рослин здавна використовували гібридизацію порід або сортів, які відрізнялися між собою за певними ознаками. Порівнюючи гібриди з вихідними формами, люди давно помітили деякі особливості успадкування ознак. А поєднання багаторічних спостережень і потреби підвищення врожайності та ефективності сільського

Класичні методи генетичних досліджень

Назва	Суть методу
Генеалогічний	Вивчення родоводів організмів. Це дає змогу простежити характер успадкування різних станів певних ознак у ряді поколінь
Популяційно-статистичний	Встановлення частоти зустрічальності алелів у популяціях організмів та генетичної структури популяцій
Гібридологічний	Схрещування (гібридизація) організмів, які відрізняються за певними станами однієї чи кількох спадкових ознак. Нащадків, одержаних від такого схрещування, називають гібридами
Цитогенетичний	Вивчення хромосомного набору (каріотипу) організмів
Біохімічний	Вивчення особливостей біохімічних процесів в організмів з різними генотипами
Близнюковий	Вивчення монозиготних близнят (організмів, які походять з однієї зиготи) та порівняння їх з дизиготними близнятами (які утворюються з різних зигот). Досліджуючи такі організми, можна з'ясувати роль чинників довкілля у формуванні фенотипу особин: різний характер їхнього впливу зумовлює розбіжності у прояві тих чи інших станів певних ознак

господарства стало причиною бурхливого розвитку генетики у XX столітті.

На вивченні генетичних закономірностей ґрунтуються технології створення нових і покращення існуючих порід свійських тварин, сортів культурних рослин, а також мікроорганізмів, які використовуються у фармацевтичній промисловості й медицині. Велике значення має генетика для медицини та ветеринарії, оскільки багато захворювань людини й тварин є спадковими, і для їх діагностики, лікування та профілактики потрібні генетичні дослідження.

Спадковість і мінливість

Спадковість — це здатність живих організмів передавати особинам наступного покоління особливості своєї організації, а також характерні риси становлення цих особливостей у процесі розвитку. Прикладами спадковості є рудий колір волосся, який діти отримують від батьків, однакова кількість крил і особливості їхньої будови в різних поколінь мухи дрозофіли, однакове забарвлення яблук одного сорту.

Мінливість — це властивість організму змінювати свою організацію, а також набувати нових ознак у процесі індивідуального розвитку. Прикладами мінливості є поява листків конюшини з чотирма лопатями, народження білої ворони у сірих батьків, несхожість рідних братів в одній родині.

Методи генетичних досліджень

Генетика використовує велику кількість методів для проведення досліджень, традиційними з яких є гібридологічний, генеалогічний, популяційно-статистичний, цитогенетичний, біохімічний і близнюковий. Ці методи застосовуються вже багато років.

В останні роки найбільш поширеними стали відносно нові методи молекулярної біології: секвенування генів, полімеразна ланцюгова реакція, застосування генетичних маркерів. Вони засновані на новітніх технологіях і дозволяють суттєво збільшити ефективність генетичних досліджень, адже працюють напряму з ДНК, в якій зберігається спадкова інформація.

У результаті **секвенування** ДНК встановлюється послідовність нуклеотидів у певному гені або у цілому геномі.

Полімеразна ланцюгова реакція (ПЛР) за допомогою специфічних ферментів дозволяє багаторазово копіювати окремі фрагменти ДНК, значно збільшуючи їх концентрацію в розчині протягом не дуже тривалого часу. Цей процес називають **ампліфікацією**. У результаті ампліфікації можна отримати достатню для аналізу кількість матеріалів, навіть якщо на початку було знайдено лише один невеличкий фрагмент ДНК. ПЛР дозволяє також проводити велику кількість різних маніпуляцій з генетичним матеріалом (клонування генів, секвенування тощо).

Метод **генетичних маркерів** полягає в ідентифікації певних генів, ділянок ДНК, хромосом або особин за допомогою притаманних лише їм сполучень нуклеотидів. **Молекулярно-генетичні маркери** (*ДНК-маркери*) є поліморфними (такими, що мають кілька варіантів) ознаками, виявленими методами молекулярної біології в нуклеотидній послідовності ДНК. Вони використовуються для порівняння різних груп (сортів, порід, штамів, видів, родів тощо) живих організмів. За допомогою цього методу можна встановити наявність певних генних мутацій у геномі, визначити набір генетичних маркерів, що є специфічним для певного біологічного виду або навіть окремого індивіда.

Ключова ідея

Генетика — це наука, яка вивчає закономірності спадковості й мінливості організмів. Основними методами генетики є гібридологічний, генеалогічний, цитогенетичний, біохімічний, близнюковий тощо.

Запитання та завдання

1. Чому близнюковий метод дозволяє виявити роль генотипу і впливу середовища у формуванні ознаки? **2.** Навіщо потрібно проводити секвенування та використовувати генетичні маркери? **3.** Під час проведення полімеразної ланцюгової реакції процес відбувається у вигляді кількох циклів. У кожному циклі на нитці ДНК синтезується її копія, а потім під дією підвищеної температури ця копія відокремлюється. Яким чином за достатньо невелику кількість циклів (зазвичай їх 25–30) вдається отримати велику кількість копій (до мільярда разів більшу, ніж на початку реакції)?

§ 59. Генетична термінологія. Типи схрещувань

Поміркуйте

Що хочуть сказати, коли кажуть, що в певному випадку було здійснено тетрагібридне схрещування? З якої мови в генетику потрапив префікс тетра-?

Згадайте

- Генетика
- Ген
- Алель
- Гаплоїдна клітина
- Диплоїдна клітина

Основні терміни і поняття генетики

Генетика, як і будь-яка наука, має свій понятійний апарат і систему позначень.

Ген — дискретна функціональна одиниця спадковості, за допомогою якої відбувається запис, зберігання та передача генетичної інформації в ряді поколінь, певна ділянка молекули ДНК (або РНК у деяких вірусів) розташована на певній ділянці (у певному локусі) хромосоми еукаріотів, у бактеріальній хромосомі чи плазміді у прокаріотів або в молекулі нуклеїнової кислоти вірусів.

Алель — один з можливих станів (варіантів) гена.

Алель дикого типу — алель, який поширений у природних популяціях певного виду і зумовлює розвиток ознак, що є характерними для цього виду.

Локус — місце розташування алелів певного гена на хромосомі.

Гомозигота — диплоїдна або поліплоїдна клітина (особина), гомологічні хромосоми якої мають однакові алелі певного гена. У гомозиготному стані проявляються і домінантні, і рецесивні алелі.

Гетерозигота — диплоїдна або поліплоїдна клітина (особина), гомологічні хромосоми якої мають різні алелі певного гена. У гетерозиготному стані за умови повного домінування проявляється дія домінантного алеля, а за неповного домінування ознака має проміжне вираження між домінантним і рецесивним алелями.

Гемізигота — диплоїдна клітина (особина), яка має лише один алель певного гена. Цей стан виникає внаслідок того, що у деяких видів особини однієї зі статей мають дві різні статеві хромосоми або лише одну статеву хромосому.

Генотип — сукупність усіх генів клітини, локалізованих у ядрі (у хромосомах) або у різних реплікуючих структурах цитоплазми (пластидах, мітохондріях, плазмідах). Генотип — це спадкова основа організму, єдина система взаємодіючих генів, тому прояв кожного гена залежить від його генотипного середовища. Генотип — носій генетичної інформації, який контролює формування всіх ознак організму, тобто його фенотипу.

Фенотип — сукупність властивостей і ознак організму, що склалися на основі взаємодії генотипу з умовами зовнішнього середовища. Фенотип ніколи не відображає генотип цілком, а лише ту його частину, яка реалізується в певних умовах онтогенезу. У процесі розвитку організму фенотип змінюється. Межі, в яких змінюються фенотипові прояви генотипу, називаються **нормою реакції.**

Гібридологічний аналіз та основні типи схрещувань

Гібридологічний аналіз — це дослідження характеру успадкування ознак за допомогою системи схрещувань. Його основою є гібридизація, яка полягає в схрещуванні організмів, що відрізняються між собою за однією чи кількома спадковими ознаками, наприклад за забарвленням насінин, формою крил, довжиною ніг тощо. Нащадків, одержаних від такого схрещування, називають **гібридами.**

Для проведення дослідів з генетики й селекції вчені здійснюють схрещування організмів і досліджують батьківські організми та організми першого, другого й наступних поколінь. Залежно від кількості генів, які

аналізують, розрізняють **моногібридне** (один ген), **дигібридне** (два гени) і **полігібридне** (багато генів) схрещування.

Під час вивчення успадкування, зчепленого зі статтю, часто використовують **зворотне схрещування**, коли ознака, яка вивчається, в першому варіанті схрещування є у самки, а в другому — у самця.

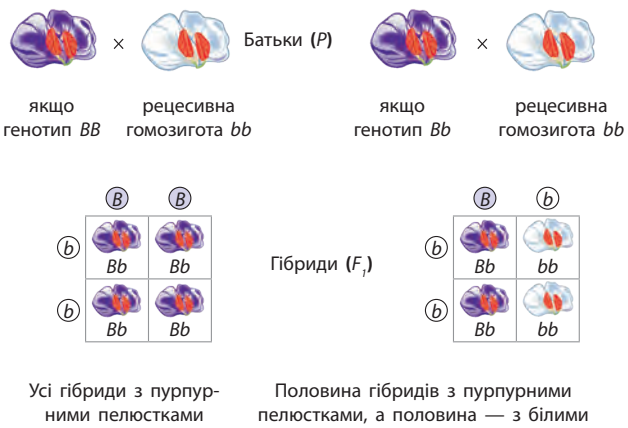
Генетична символіка

Для запису систем схрещування та розв'язання генетичних задач у генетиці використовують спеціальну систему позначень і символів.

Якщо генів кілька, то вони в запису розташовуються в алфавітному порядку. Домінантний алель завжди пишуть перед рецесивним алелем того ж гена.

Основні генетичні символи

Батьківський організм	P
Гібриди першого покоління	F_1
Гібриди другого покоління	F_2
Гамети	G
Знак схрещування	×
Материнська особина	♀
Батьківська особина	♂
Алель певного гена — латинські букви	*A, B, a, b*
Алелі одного гена — однакові букви	*Aa, AA, Bb*
Домінантні алелі — великі букви	*A, B, R*
Рецесивні алелі — маленькі букви	*a, b, r*
Генотипова формула особини	*Ab, aa, AaBb, AArr*
Будь-який алель (домінантний чи рецесивний, якщо це не має значення) у генотиповій формулі	— (наприклад, *A–B–*)



Мал. 59.1. Схема аналізуючого схрещування

Аналізуюче схрещування

У ході досліджень генетики часто проводять так звані аналізуючі схрещування. **Аналізуюче схрещування** — це схрещування особини з невідомим генотипом з особиною, гомозиготною за рецесивними алелями всіх досліджуваних генів. Розглянемо його на конкретному прикладі (мал. 59.1).

Пурпурні пелюстки — домінантна ознака, яка визначається домінантним алелем *P*. Білі пелюстки — рецесивна ознака, яка визначається рецесивним алелем *p*. Якщо рослина, яку ми досліджуємо, має пурпурні пелюстки, то в неї може бути два різні генотипи, які забезпечують такий фенотип: *PP* і *Pp*. Якщо ми схрестимо цю рослину з рослиною, яка має білі пелюстки (вона може мати тільки генотип *pp*), то результат схрещування буде залежати тільки від її генотипу. Якщо вона має генотип *PP*, то всі нащадки від схрещування матимуть генотипи *Pp* і пурпурні пелюстки. А якщо її генотип *Pp*, то половина нащадків матиме пурпурні (генотип *Pp*), а половина — білі (генотип *pp*) пелюстки.

! Ключова ідея

Генетика застосовує багато специфічних термінів та спеціальну генетичну символіку. Одним з основних методів генетичних досліджень є гібридологічний, під час якого використовуються різноманітні типи схрещувань.

? Запитання та завдання

1. Для чого можна використовувати аналізуюче схрещування? Наведіть приклади. **2.** Яким буде результат аналізуючого схрещування з дигетерозиготою *AaBb*? **3.** Складіть схему будь-якого тригібридного схрещування.

§ 60. Закономірності успадкування. Закони Г. Менделя

Поміркуйте

Алель, що визначає темне забарвлення очей у людини, домінує над алелем, що зумовлює їхній блакитний колір. Чи можливе народження блакитноокої дитини у темнооких батьків?

Згадайте

- Ген
- Алель
- Фенотип
- Гібридизація
- Генотип

Створення гібридологічного методу досліджень

Основи сучасного гібридологічного методу створив Грегор Мендель (мал. 60.1). Він досліджував наслідування різних ознак гороху. Провівши математичні підрахунки розподілу різних варіантів ознак у нащадків, Г. Мендель зміг установити закономірності успадкування ознак і сформулював свої закони. Саме Г. Мендель запропонував «задатки» ознак (гени) позначити літерами латинського алфавіту.

Закон чистоти гамет та цитологічна основа законів Г. Менделя

У своїх дослідах Г. Мендель упевнився, що і батьківський, і материнський організми мають два варіанти (алеля) спадкового «задатку» (гена). І кожному зі своїх нащадків вони передають тільки один з них. Це правило отримало назву **закону чистоти гамет**.

Коли пізніше вивчили будову ядра клітин живих організмів, то виявили в них парні хромосоми. Ці структури розходилися поодинці в дочірні клітини під час кожного поділу. Тому вони чудово підходили під роль носія генів. І дійсно, саме хромосоми містять ДНК, у якій і розміщено гени клітин.

Схеми схрещування

Досліди зі схрещування в генетиці записують у вигляді схем схрещування, використовуючи генетичну символіку. У першому рядку записують генотипові формули батьків, у другому — типи їхніх гамет, у третьому — генотипи першого покоління і т. д. Якщо генів кілька, то вони у запису розташовуються в алфавітному порядку. Домінантний алель завжди пишеться перед рецесивним алелем того ж гена.

Приклад

P	$AAbb$	×	$aaBB$
Гамети	(Ab)		(aB)
F_1	$AaBb$		

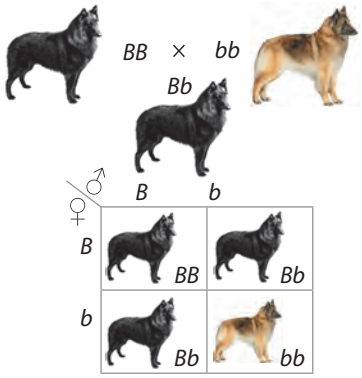
Нащадки, які утворюються в результаті схрещування, можуть відрізнятися між собою як за фенотипом, так і за генотипом. У такому випадку кажуть, що відбулося **розщеплення ознаки** у нащадків за генотипом і фенотипом. Записують це, розділяючи



Мал. 60.1. Грегор Мендель (1822–1884), чеський священик, захоплювався ботанікою і проводив багато біологічних досліджень



Мал. 60.2. Прояв закону однотипності гібридів під час схрещування собак



Мал. 60.3. Прояв закону розщеплення спадкових ознак під час схрещування рослин

групи нащадків за допомогою двокрапки. Наприклад, розщеплення за генотипом 1 (*AA*) : 2 (*Aa*) : 1 (*aa*) означає, що всіх нащадків можна поділити на 4 частини. З них одна частина буде мати генотип *AA*, дві — генотип *Aa* і ще одна — генотип *aa*.

Закон однотипності гібридів першого покоління

Нащадки першого покоління від схрещування стійких форм, які відрізняються за однією ознакою, мають однаковий генотип та фенотип за цією ознакою (мал. 60.2).

Закон розщеплення спадкових ознак у нащадків гібрида

Під час схрещування гібридів першого покоління між собою серед гібридів другого покоління у певних співвідношеннях з'являться особини з фенотипами вихідних батьківських форм та гібридів першого покоління (мал. 60.3).

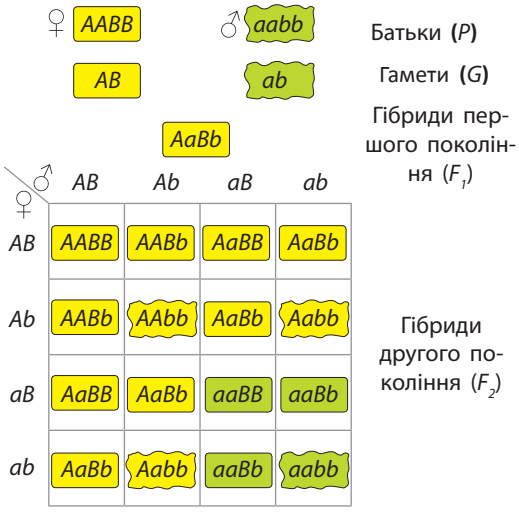
У цьому випадку ми спостерігаємо у другому поколінні розщеплення за генотипом

1(*BB*) : 2(*Bb*) : 1(*bb*),

а за фенотипом: 3 (фіолетові) : 1 (білі).

Закон незалежного комбінування спадкових ознак

Гени, які визначають різні ознаки й перебувають у різних групах хромосом, спадкуються незалежно один від одного, унаслідок



Мал. 60.4. Прояв закону розщеплення спадкових ознак під час схрещування гороху з насінням різного кольору і форми

чого серед нащадків другого покоління у певних співвідношеннях з'являються особини з новими (відносно батьківських) комбінаціями ознак (мал. 60.4).

У цьому випадку ми спостерігаємо у другому поколінні розщеплення за генотипом:

1(*AABB*) : 4(*AaBb*) : 2(*AABb*) : 2(*AaBB*) : 1(*aaBB*) : 2(*aaBb*) : 1(*AAbb*) : 2(*Aabb*) : 1(*aabb*),

а за фенотипом: 9 (*жовті гладенькі*) : 3 (*зелені гладенькі*) : 3 (*жовті зморшкуваті*) : 1 (*зелені зморшкуваті*).

Генотипи *AABB*, *AaBb*, *AABb* і *AaBB* визначають однаковий фенотип, тому що в них міститься хоча б по одному домінантному алелю обох генів. Який алель буде в іншій хромосомі в цьому випадку, не має значення. Тому часто всі ці варіанти генотипів позначають як *A*–*B*–. Тире на місці другого алеля позначає те, що там може бути будь-який алель (домінантний чи рецесивний). У такому випадку запис розщеплення за генотипом буде мати вигляд:

9(*A*–*B*–) : 3(*aaBB*) : 3(*AAbb*) : 1(*aabb*).

! Ключова ідея

Грегор Мендель сформулював кілька важливих законів, які встановлюють закономірності успадкування моногенних ознак. Ці закони стали основою класичної генетики.

? Запитання та завдання

1. Чому горох виявився вдалим об'єктом для досліджень, які здійснював Г. Мендель? **2.** На конкретному прикладі поясніть, як працює закон розщеплення спадкових ознак у нащадків гібридів. **3.** Складіть генетичну задачу, яка ілюструвала б закон незалежного комбінування спадкових ознак.

§ 61. Взаємодія алелів. Множинний алелізм

Поміркуйте

Для проведення досліджень груп крові у населення в системі груп крові АВ0 виділяють три алеля і чотири групи крові, а в системі резус — два алеля і дві групи крові. Чому?

Згадайте

- Ген
- Домінування
- Гетерозигота
- Алель
- Гомозигота
- Диплоїдний організм

Взаємодія алелів одного гена

Як ви вже знаєте, домінантний алель у гетерозиготних особин пригнічує дію рецесивного алеля. Але ступінь домінування може бути різним. Розрізняють **повне домінування**, **неповне домінування** і **кодомінування**.

Множинний алелізм

Як ви вже знаєте, в організмі диплоїдних еукаріотів кожний ген, розташований в аутосомі, представлений у двох екземплярах. Також вам відомо, що можуть існувати різні варіанти генів, які називаються алелями. Зрозуміло, що в організмі одночасно може бути тільки два різні алелі. Але якщо ми розглянемо не одну особину, а цілу популяцію, то виявиться, що кількість варіантів одного гена може бути набагато більшою. Наявність двох і більше алелів у популяції має назву **множинного алелізму**.

Це явище виникає через те, що в організмах постійно відбуваються мутації. І мутації, які сталися на різних ділянках гена, можуть створювати різні його варіанти. Між собою алелі можуть взаємодіяти по-різному. Наприклад, як у випадку груп крові в людини, два алелі можуть бути кодомінантними між собою і домінантними по відношенню

Варіанти взаємодії алелів одного гена

Особливості типу домінування	Схема взаємодії алелів
Повне домінування У гетерозиготи проявляється тільки дія домінантного алеля, й ознака виглядає так, як і в домінантної гомозиготи	*AA* зелений + *aa* жовтий = *Aa* зелений
Неповне домінування Гетерозигота має проміжний прояв ознаки порівняно з проявом цієї ознаки у домінантної та рецесивної гомозигот	*AA* червоний + *aa* білий = *Aa* рожевий
Кодомінування Обидва варіанти ознаки проявляються одночасно. Наприклад, гетерозигота за групою крові *AB* містить на мембранах еритроцитів і антиген *A*, і антиген *B* одночасно (алелі *A* і *B* є кодомінантними). Алель 0 цього гена є рецесивним по відношенню до інших алелів, і гетерозиготи, які містять цей алель, мають на мембранах або антиген *A*, або антиген *B*. Різниця між кодомінуванням і неповним домінуванням у тому, що під час кодомінування обидві ознаки проявляються повністю	антиген *A* — група крові *A* антиген *B* — група крові *B* антигени *A* і *B* — група крові *AB* антигени відсутні — група крові 0

Генотип			
CC	$c^{ch}c^{ch}$	$c^{h}c^{h}$	cc
Фенотип			
Чорне	Шиншилове	Гімалайське	Альбінос



Мал. 61.1. Генетичне визначення інтенсивності забарвлення шерсті у кролів

Приклади плейотропії

Організм	Приклади плейотропії
Овес	Забарвлення лусочки і довжина ості насінин визначається одним геном
Кішка	Білі кішки з голубими очима мають схильність до глухоти
Людина	Алель рудого забарвлення волосся також визначає більш світлий колір шкіри і розвиток ластовиння. Синдром Марфана виникає як результат порушення в гені, який відповідає за синтез одного з глікопротеїнів. Наслідком цього захворювання є розвиток довгих пальців (арахнодактилія), порушення зору (дефект кришталика), вади серця та деякі інші ознаки

до третього алеля. Або алелі можуть утворювати ряд за здатністю домінувати.

Так, ген *C* у кроликів відповідає за інтенсивність забарвлення шерсті (мал. 61.1). Один з його алелів (алель повного забарвлення) є домінантним для всіх інших алелів і забезпечує рівномірне густе забарвлення всього тіла. Другий алель (шиншилового забарвлення) є рецесивним до першого алеля і домінантним для інших алелів. Він забезпечує менш інтенсивне забарвлення шерсті по всьому тілу.

Третій алель (гімалайського забарвлення) забезпечує світле забарвлення всього тіла з темними плямами на деяких ділянках (лапи, вуха тощо). Він є рецесивним до двох перших алелів і домінантним для наступного. Останній алель цього гена (алель альбінізму) визначає відсутність забарвлення по всій шерсті. Він є рецесивним по відношенню до всіх інших.

Плейотропія

Плейотропія, або модифікуюча дія гена,— це здатність одного гена до визначення різних ознак. Для еукаріотів така властивість їхніх генів є нормою, бо завдяки процесу альтернативного сплайсингу кожний з генів може утворювати кілька різних продуктів. У людини, наприклад, у середньому з одного гена може утворюватися шість різних білків. А кожний з цих білків уже є окремою ознакою. Приклади плейотропії можна побачити як у людини, так і в інших живих організмів.

! Ключова ідея

Алелі одного гена можуть взаємодіяти між собою. Наслідком такої взаємодії є явища домінування і кодомінування. Кількість алелів одного гена може бути різною, але в нормі в одному організмі можуть бути присутні не більше двох алелів одного гена. Один ген може визначати формування кількох ознак (явище плейотропії).

? Запитання та завдання

1. На конкретних прикладах поясніть, чим кодомінування відрізняється від неповного домінування. **2.** Розв'яжіть задачу. Гомозиготного кролика з гімалайським забарвленням схрестили з гомозиготним кроликом із шиншиловим забарвленням. А гібрид від цього схрещування схрестили з кроликом альбіносом. Яке забарвлення будуть мати гібриди від першого і другого схрещувань? **3.** Використовуючи додаткові джерела, знайдіть іще два-три приклади плейотропії в різних організмів.

§ 62. Хромосомна теорія спадковості. Кросинговер

Поміркуйте

Яким чином дитина отримує ознаки і батька, і матері?

Згадайте

- ДНК
- Хромосома
- Ядро
- Мітоз
- Мейоз

Групи зчеплення

Після відкриття законів Г. Менделя в науці поступово почали накопичуватися факти про те, що в деяких випадках розщеплення ознак відбувається не так, як це передбачали. Виявилося, що гени, які розташовані в одній хромосомі, успадковуються разом (зчеплено). Такі гени назвали **зчепленими генами**. А разом усі гени, які розташовані в одній хромосомі, утворюють **групу зчеплення**. Кількість груп зчеплення в організмів певного виду дорівнює кількості хромосом в одинарному (гаплоїдному) наборі, який міститься у статевих клітинах. Наприклад, у дрозофіли їх 4, у кішки — 19, а в людини — 23.

Утворення гамет у разі зчепленого успадкування

Прикладом зчепленого успадкування генів може бути успадкування двох ознак у мушки дрозофіли — кольору тіла й форми крил. Чорний колір (*a*) і зачаткові крила (*b*) визначаються рецесивними алелями, а сіре тіло (*A*) і довгі крила (*B*) — домінантними. Гени, які визначають ці ознаки, розташовані поряд в одній хромосомі. Що буде у випадку, якщо ми схрестимо самку дрозофіли, яка є рецесивною гомозиготою за цими ознаками (генотип *aabb*), із самцем, у якого в одній хромосомі розташовані два домінантні алелі, а в іншій — два рецесивні (генотип *AaBb*)?

Якби ці ознаки успадковувалися незалежно, то у гетерозиготної мухи мали б утворитися чотири типи гамет: *Ab*, *aB*, *AB* і *ab*. Але ознаки успадковуються зчеплено, і тому утворюється тільки два типи гамет: *AB* і *ab* (у самців кросинговер не відбувається). Відповідно, нащадки від цього схрещування будуть мати тільки два фенотипи: сіре тіло з довгими крилами й чорне тіло із зачатковими крилами (мал. 62.1).

Хромосомна теорія спадковості

Хромосомна теорія спадковості була запропонована майже відразу після перевідкриття законів Г. Менделя. Її запропонували Т. Бовері та В. Саттон (1902–1903). Але свій сучасний вигляд вона отримала дещо пізніше завдяки роботам Т. Х. Моргана та його співробітників. Ця теорія дозволила зосередити увагу вчених на ядрі клітини як місці зберігання спадкової інформації і на хромосомах як на носіях цієї інформації.

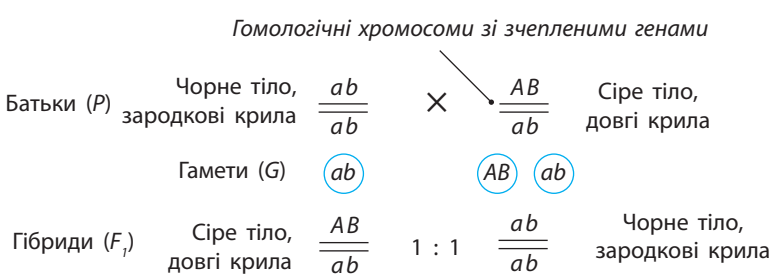
Основні положення хромосомної теорії спадковості:

- Матеріальною основою спадковості є хромосоми.
- Гени розташовані в хромосомах у лінійній послідовності.
- Гени, які локалізовані в одній хромосомі, утворюють одну групу зчеплення і передаються нащадкам разом.
- Кількість груп зчеплення дорівнює гаплоїдному числу хромосом.
- Гаплоїдне число хромосом є постійним для кожного виду.
- Ознаки, які визначаються зчепленими генами, також успадковуються зчеплено.
- Між гомологічними хромосомами можуть відбуватися кросинговери й обмін ділянками.
- Частота кросинговеру прямо пропорційна відстані між генами.

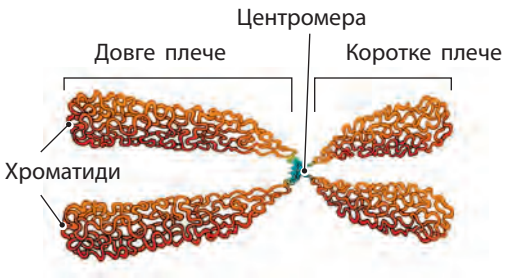
Будова хромосом

Кожна з хромосом є довгою молекулою ДНК, яка утворює складний комплекс із білками *гістонами*. Більшу частину свого існування хромосоми перебувають у неконденсованому стані й мають вигляд тонких ниток. Лише під час клітинного поділу вони конденсуються й утворюють чітко окреслені **хромосоми**.

Під час поділу клітини майже всі хромосоми мають *X*-подібну форму (мал. 62.2).



Мал. 62.1. Зчеплене успадкування генів у дрозофіли



Мал. 62.2. Будова хромосоми

Така форма зумовлена тим, що в цей момент кожна з хромосом складається з двох однакових ниток (*хроматид*), які з'єднані між собою в одній точці, що називається *центромерою*, а частини хроматид від цієї точки до їхніх кінців — *плечами*.

У більшості еукаріотів кожна з хромосом має парну їй гомологічну хромосому. Гомологічні хромосоми дублюють одна одну. У кожній із хромосом такої пари є ділянки, які кодують однакові гени.

Каріотип

Сукупність усіх хромосом клітини називають **каріотипом**. Для кожного з видів еукаріотів властивий свій каріотип. Кількість, розмір і структура хромосом цього каріотипу є одним із критеріїв виду, який дозволяє визначити належність особин до нього. Каріотип людини містить 23 пари хромосом. Одна з цих пар — це статеві хромосоми (*XX* у жінок і *XY* у чоловіків). Всі інші хромосоми людини називають аутосомами.

Механізм кросинговеру

В експериментах Моргана та його співробітників під час вивчення успадкування зчеплених ознак було виявлено, що серед гібридів дрозофіл є певна частина мух з перекомбінацією цих ознак і має місце порушення зчепленого успадкування. Це було наслідком кросинговеру.

Ключова ідея

Гени еукаріотів розташовані в хромосомах — складних структурах, які складаються з ДНК і білків. Особливості передачі спадкової інформацію для цього випадка описує хромосомна теорія спадковості. Однією з особливостей хромосом є можливість обміну ділянками між хромосомами – кросинговер.

Ви вже знаєте, що **кросинговер** — це обмін ділянками гомологічних хромосом у процесі мейозу. Саме через кросинговер немає абсолютно повного зчеплення генів, за якого вони передавалися б завжди разом.

Перехрещення між хроматидами гомологічних хромосом може відбуватися одночасно в кількох точках. Кросинговер, що відбувається лише в одному місці, називають **поодиноким**, у двох точках одночасно — **подвійним**, у трьох — **потрійним**. Насправді в живих клітинах кросинговер завжди є множинним, а всі інші варіанти стосуються конкретних генів, які досліджують у певній групі зчеплення. Гамети, у яких відбувся кросинговер, називають **кросоверними**.

Карти хромосом

Виходячи з положень хромосомної теорії спадковості й механізму кросинговеру було створено генетичні карти хромосом. **Генетичною картою хромосоми** називають її графічне зображення з позначеним на ньому розташуванням генів. На карті позначають назви генів, відстані між генами та іноді місце розташування центромери. Генетичні карти хромосом особливо докладно складені для хромосом дрозофіли і кукурудзи, які є об'єктами генетичних досліджень уже багато років. Складені вони також і для хромосом людини та багатьох свійських тварин і культурних рослин. Ці карти мають велике значення для селекційної роботи й діагностики важких спадкових захворювань людини.

Запитання та завдання

1. Чому дрозофіла виявилася дуже зручним об'єктом для генетичних досліджень? **2.** Деякі гени гороху містяться в одній хромосомі, але їх успадкування відбувається згідно із законами Г. Менделя, тобто незалежно. Поясніть, яким чином це можливо.

§ 63. Генетика статі

Поміркуйте

Одне з досліджень виявило особини мишей-самців, які мали в своїх соматичних клітинах по дві Х-хромосоми (каріотип самки). Поясніть, як могла виникнути така ситуація.

Згадайте

- Стать
- Хромосоми
- Розмноження
- Статеві хромосоми

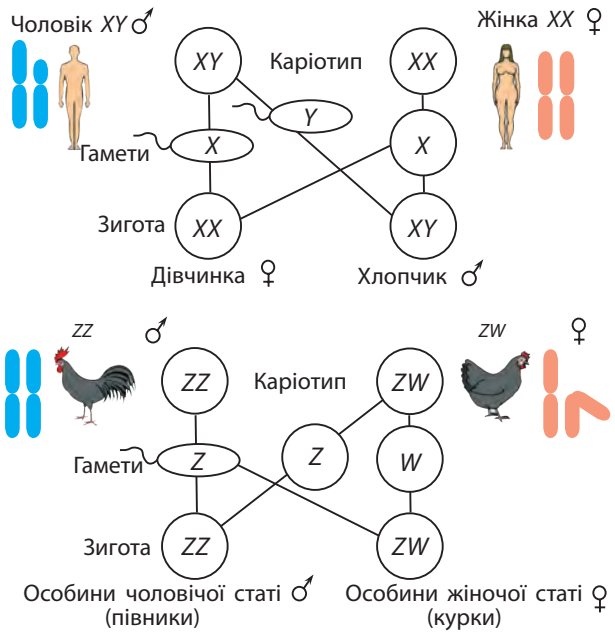
Способи визначення статі

У живих організмів існує кілька способів визначення того, якої статі особина розвивається із зиготи. Майбутню стать можуть визначати зовнішні умови (якщо личинка черв'яка бонелії перебуває на дні океану, то з неї розвивається самка, а якщо на хоботку самки — то самці), плоїдність організму (у бджіл і мурах гаплоїдні особини — самці, а диплоїдні — самки) чи спеціальні статеві хромосоми, як у дрозофіл (інші хромосоми в цьому випадку називають аутосомами).

Статеві хромосоми

Якщо організм визначає свою стать за допомогою статевих хромосом, то він має одну або дві такі хромосоми. Якщо статевих хромосом дві, то вони зазвичай відрізняються за розміром (одна велика, а інша маленька). А особини різної статі мають або дві великі хромосоми (гомогаметна стать), або одну велику й одну маленьку (гетерогаметна стать). Позначають такі хромосоми латинськими літерами. Наприклад, велику хромосому можуть позначати літерою *X*, а малу — літерою *Y*.

У різних організмів гомогаметною може бути як жіноча, так і чоловіча стать. Наприклад, у ссавців і мух гомогаметною є жіноча стать (її представники мають по дві *X*-хромосоми, генотип — *XX*), а гетерогаметною — чоловіча (її представники мають одну *X*- і одну *Y*-хромосоми, генотип — *XY*). У більшості птахів і метеликів, навпаки, гомогаметною статтю є чоловіча (її представники мають по дві однакові хромосоми, але позначаються вони вже іншою латинською літерою — *Z*, генотип — *ZZ*), а гетерогаметною — жіноча (генотип — *ZW*) (мал. 63.1).



Мал. 63.1. Утворення гамет у тварин з різними варіантами гомо- і гетерогаметної статі

Існують також інші варіанти визначення статі за допомогою статевих хромосом. У деяких тварин статеві хромосоми одного типу, й одна стать має лише одну статеву хромосому, а інша — дві однакові. Так, серед клопів, ящірок і деяких птахів трапляються види з генотипами чоловічої та жіночої статей *ZZ* і *Z0* та *X0* і *XX* відповідно (цифра 0 у запису означає відсутність другої пари хромосоми).

А качкодзьоб має п'ять пар статевих хромосом. У його гаметах міститься або п'ять *X*-хромосом, або п'ять *Y*-хромосом. Ці хромосоми утворюють один комплекс і під час поділу клітини розходяться завжди разом.

Успадкування, зчеплене зі статтю

Гени, які розташовані у статевих хромосомах, називаються **генами, зчепленими зі статтю**. Прикладами таких генів є гени забарвлення очей у *X*-хромосомі дрозофіли, гени дальтонізму й гемофілії в *X*-хромосомі

людини та гени гіпертрихозу й іхтіозу в *Y*-хромосомі людини.

Особливістю генів, які зчеплені зі статтю, є те, що вони можуть перебувати у стані гемізиготи.

Гемізигота — це диплоїдна особина, яка має лише один алель певного гена. Цей стан виникає внаслідок того, що особини однієї зі статей мають дві різні статеві хромосоми. Наприклад, у людини в *X*-хромосомі генів багато, а в *Y*-хромосомі мало. Через це навіть рецесивні алелі генів *X*-хромосоми будуть проявлятися у фенотипі, бо немає другої хромосоми з домінантним алелем.

Розглянемо особливості успадкування генів, зчеплених зі статтю, на прикладі ссавців. З генами, які розташовані в *Y*-хромосомі самців, усе просто. Вони передаються напряму від самця до самця і в самок проявлятися не можуть. Вони завжди перебувають у стані гемізиготи, бо в нормі ця хромосома в ядрі клітини тільки одна.

Успадкування генів, які розташовані на *X*-хромосомах, більш складне. В організмі самок вони поводяться як звичайні гени аутосом (нестатевих хромосом), бо *X*-хромосом тут дві. В організмі самців ці гени проявляють себе у стані гемізиготи. Тому ознаки, які визначаються рецесивними алелями таких генів, проявляються у самців завжди. А отримують вони їх від своїх матерів.

Успадкування, залежне від статі

Стать може суттєво впливати і на успадкування генів, які розташовані в аутосомах. Такий тип успадкування має назву **успадкування, залежне від статі**. Можливі різні варіанти прояву цього типу успадкування. Наприклад, ознака може розвиватися тільки в однієї статі. Так, розмір молочних залоз та жирність молока у ссавців визначаються аутосомними генами. Але у самців молочні залози не розвиваються і молоко не виробляють. Тобто гени в геномі особини є, але через те, що «стать не та», вони не працюють.

Інший варіант прояву успадкування — зміна домінантності ознаки залежно від статі. Так, в овець є ген, який відповідає за розвиток рогатості (наявність рогів) або комолості (відсутність рогів). У самців домінує алель цього гена, який відповідає за рогатість, а у самок, навпаки, домінантним є алель комолості.

Таке явище виникає через те, що організм є складною системою і на прояв ознак впливає багато різних факторів, наприклад рівень гормонів у крові. У самців значно вищий рівень чоловічих гормонів, що впливає на розвиток цілого ряду ознак, у тому числі й на розвиток рогів.

Цікавим прикладом впливу гормонального рівня на розвиток ознаки, успадкування якої залежить від статі, є північний олень. Це єдиний вид, у якого роги мають і самці, і самки. Розвиток рогів у самок цього виду став побічним ефектом пристосування до життя в умовах Півночі, для чого оленям довелося підвищувати загальний рівень тестостерону в організмі (у всіх ссавців чоловічі й жіночі статеві гормони виробляють обидві статі, але чоловічих гормонів більше у самців, а жіночих — у самок). У самців рівень тестостерону все одно залишився значно вищим, ніж у самок, але його рівень у самок виявився достатнім для того, щоб зумовити розвиток рогів.

! Ключова ідея

Існують кілька спеціальних генетичних механізмів, які забезпечують у живих організмів визначення статі. Гени, які розташовані в статевих хромосомах, мають деякі особливості успадкування і можуть по-різному проявлятися в особин різної статі. Деякі з генів, які розташовані не в статевих хромосомах, також мають певні особливості успадкування, пов'язані зі статтю.

? Запитання та завдання

1. На конкретному прикладі поясніть, як відбувається успадкування ознак, залежних від статі. **2.** *Розв'яжіть задачу.* Ген, який визначає забарвлення шерсті у котів, розташований у *X*-хромосомі. Один із його алелів визначає чорне забарвлення, а інший — руде. У випадку, якщо організм є гетерозиготою за цим геном, то його забарвлення є черепаховим (частина волосинок має чорне забарвлення, а частина — руде). Який колір шерсті матимуть нащадки від схрещування рудого кота й черепахової кішки? **3.** Аналіз хромосом качкодзьоба показав, що його 6-та хромосома є гомологом статевої хромосоми плацентарних ссавців (наприклад, миші). Чи можна, спираючись на цей факт, зробити висновок про спосіб визначення статі у спільного предка качкодзьоба і миші? Відповідь обґрунтуйте.

§ 64. Генотип і взаємодія генів

Поміркуйте

Чому для формування ознаки зазвичай необхідна взаємодія кількох генів?

Згадайте

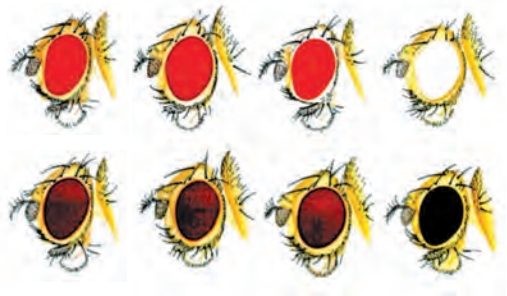
- Спадковість
- Мінливість
- Реалізація спадкової інформації

Генотип як цілісна система

Для того щоб в організмі з'явилася певна ознака, частіше за все повинно відбутися кілька різних процесів. Наприклад, у мухи дрозофіли (класичного об'єкта генетичних досліджень) забарвлення очей зумовлене наявністю в них двох пігментів — яскраво-червоного й коричневого. Для вироблення кожного з них має відбутися декілька біохімічних реакцій. Кожну з цих реакцій каталізує окремий фермент, який кодується окремим геном. І порушення будь-якого з них позначається на забарвленні очей дрозофіли (мал. 64.1).

Ознаки, які визначаються одним геном, називають **моногенними**. Але навіть вони можуть утворюватися внаслідок взаємодії. Ви вже ознайомилися з цим явищем, коли розглядали поняття неповного домінування алелів.

Відомо багато випадків, коли ознака або властивості організму визначаються двома або більше різними генами, які взаємодіють між собою. Але слід пам'ятати, що взаємодіють не самі гени, а молекули білків або РНК, утворення яких вони забезпечують. Під час взаємодії неалельних генів відбувається відхилення від менделівських закономірностей розщеплення за фенотипом у нащадків. Розрізняють такі основні типи взаємодії генів: комплементарність, епістаз і полімерія.



Мал. 64.1. Різноманітність забарвлення очей у дрозофіл

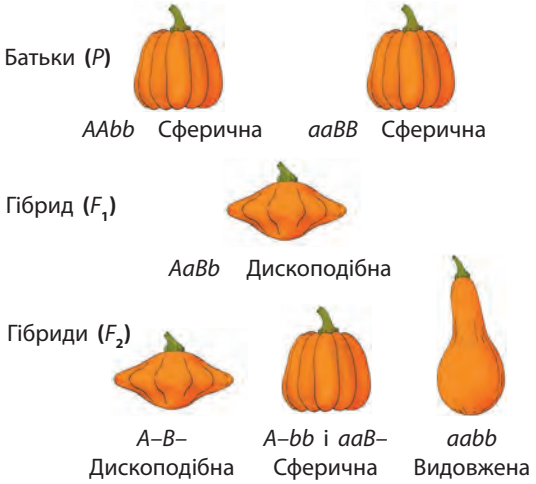
Комплементарність

Під час комплементарної взаємодії генів розвиток ознаки відбувається лише у випадку, коли кожний із неалельних генів має хоча б по одному домінантному алелю. Наприклад, у визначенні форми плода у гарбуза беруть участь два гени — *A* і *B*. Якщо певна рослина має в кожному з цих генів хоча б один домінантний алель, то форма її плодів буде дископодібною. А утвориться така форма внаслідок взаємодії домінантних алелів двох генів. Тобто дископодібні плоди мають будь-які особини з генотипом *A–B–*.

Якщо один із генів буде представлений рецесивною гомозиготою, а інший матиме хоча б один домінантний алель (особини з генотипами *aaB–* і *A–bb*), то комплементарна взаємодія не відбудеться і плоди матимуть сферичну форму. Особина з обома генами у стані рецесивної гомозиготи матиме видовжені плоди (мал. 64.2).

Епістаз

У разі епістатичної взаємодії генів домінантний або рецесивний алель одного гена



Мал. 64.2. Комплементарна взаємодія генів



Мал. 64.3. Епістатична взаємодія генів

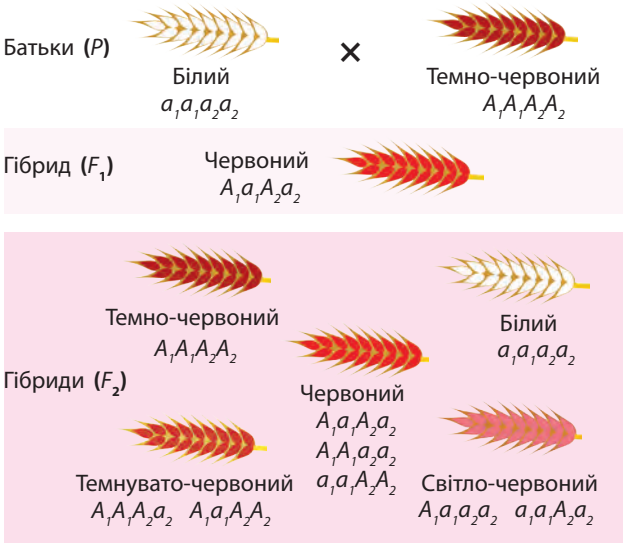
пригнічує прояв домінантного алеля іншого гена. Відповідно, розрізняють домінантний і рецесивний епістаз. Наприклад, у собак домінантний алель гена *A* забезпечує чорне забарвлення, а рецесивний — коричневе. А домінантний алель гена *I* узагалі блокує синтез відповідних ферментів і спричиняє появу палевого забарвлення. Тому особини з генотипами *A–ii* будуть мати чорну шерсть, з генотипами *A–I–* або *aaI–* — палеву, а з генотипом *aaii* — коричневу (мал. 64.3).

Полімерія

У разі полімерної взаємодії генів для прояву ознаки необхідна наявність хоча б одного домінантного алеля в будь-якого з кількох генів. Ці гени виконують одну функцію (наприклад, забезпечують синтез одного пігменту), але можуть розташовуватися в різних хромосомах. Їх називають **полімерними генами**.

Полімерні гени зазвичай визначають кількісні ознаки (розмір, забарвлення тощо). Діють вони, доповнюючи один одного, тому їх зазвичай позначають однаковими літерами латинського алфавіту, додаючи нижній числовий індекс для того, щоб розрізняти гени між собою. Наприклад, $A_1A_1a_2a_2$ або $A_1a_1A_2A_2$.

За цим механізмом відбувається успадкування кольору насіння у пшениці та кольору шкіри у людини. Так, у разі успадкування



Мал. 64.4. Полімерна взаємодія генів

кольору насінин пшениці взаємодіють два полімерні гени, кожен з яких має по два алелі. А забарвлення насінин зумовлене кількістю домінантних алелів цих генів. Чим більше домінантних алелів, тим більша інтенсивність червоного забарвлення. У рецесивних гомозигот насіння біле, а в особин із генотипом $A_1A_1A_2A_2$ воно темно-червоне (мал. 64.4).

! Ключова ідея

Різні гени в геномі взаємодіють між собою. Поширеними типами взаємодії різних генів є комплементарність, епістаз і полімерія.

ПР Практична робота

Розв'язування типових задач з генетики: успадкування ознак

1. У людини ген, що викликає одну з форм спадкової глухонімоти, рецесивний стосовно гена нормального слуху. Яке потомство можна чекати: а) від шлюбу двох гетерозиготних за даним геном батьків; б) від шлюбу глухонімої жінки з нормальним чоловіком?
2. У матері I група крові, а в батька — III. Чи можуть діти успадкувати групу крові матері?

? Запитання та завдання

1. Чи можуть організми з однаковим генотипом мати різний фенотип? Відповідь обґрунтуйте. **2.** *Розв'яжіть задачу*. У рослини ген А визначає забарвлення оцвітини. Домінантний алель *A* забезпечує червоне забарвлення, а рецесивний алель *a* — біле. Домінування є неповним, і гетерозиготи мають рожеве забарвлення оцвітини квіток. Які генотипи й фенотипи будуть мати гібриди від схрещування двох гетерозиготних особин? **3.** Чому під час взаємодії різних генів відбувається відхилення від менделівських закономірностей розщеплення?

§ 65. Мінливість ознак

Поміркуйте

Чому проти вірусу грипу дуже важко створити вакцину?

Згадайте

- Спадковість
- Мінливість
- Гени
- Хромосомна теорія спадковості

Різноманітність форм мінливості ознак

Ви вже знаєте, що мінливість — це властивість живих організмів змінюватися. Ці зміни можуть відбуватися як із самим організмом упродовж певного часу, так і зі зміною поколінь у кожного з видів живих організмів.

У генетиці виділяють дві основні форми мінливості — спадкову (генотипову) і неспадкову (модифікаційну, або фенотипову). Зміни, які виникають у випадку **спадкової** мінливості, передаються нащадкам, а **неспадкової** — нащадкам не передаються.

Спадкова мінливість поділяється на комбінативну й мутаційну. За **комбінативної** мінливості не змінюється структура ДНК. Відбувається лише перекомбінування алелів різних генів. За **мутаційної** мінливості структура ДНК може змінюватися. Такі зміни не завжди пов'язані зі зміною послідовності нуклеотидів у межах гена. Зміни можуть відбуватися як на рівні окремих хромосом, так і всього геному в цілому. Наприклад, дві хромосоми можуть об'єднатися в одну. Або загальна кількість хромосом у геномі може подвоїтися.

Часто вчені виділяють як окремий вид мінливості **онтогенетичну** мінливість. Вона відбувається протягом життя особини під контролем генів. Саме ця мінливість відповідає за те, що одна й та сама людина у віці одного, шести, двадцяти й сімдесяти років виглядає зовсім по-різному.

Комбінативна мінливість

Комбінативна мінливість пов'язана з отриманням нових поєднань генів у генотипі. Ви вже добре знайомі з цим типом мінливості на прикладі законів Г. Менделя і взаємодії генів.

В еукаріотів, які розмножуються статевим шляхом, комбінативна мінливість досягається в результаті трьох процесів:

— незалежного розходження хромосом під час мейозу;

— випадкового поєднання гамет під час запліднення;

— рекомбінації генів завдяки кросинговеру.

Самі гени при цьому не змінюються, але виникають нові їх поєднання, що спричинює появу організмів з іншими генотипом і фенотипом.

Наслідком комбінативної мінливості є явище гетерозису. **Гетерозис** (від грец. *heteroisis* — видозміни, перетворення), або «гібридна сила», може спостерігатися в першому поколінні в разі гібридизації між представниками різних видів або сортів. Виділяють три основні форми гетерозису: репродуктивний (підвищується врожайність), соматичний (збільшуються лінійні розміри організму) і адаптивний (підвищується стійкість до дії чинників середовища).

Мінливість ознак бактерій

Комбінативна мінливість трапляється не тільки в еукаріотів, які здійснюють її під час статевого розмноження. У мікроорганізмів, які розмножуються нестатевим шляхом, теж виникли спеціальні механізми комбінативної мінливості. Це кон'югація, трансдукція і трансформація.

Кон'югація — це безпосередній контакт між двома бактеріальними клітинами за допомогою спеціальних порожнистих трубочок (F-пілей), під час якого генетичний матеріал з однієї клітини переноситься в іншу. Зазвичай кон'югація контролюється генами, які розташовані в плазміді.

Трансформація — це перенесення ДНК, яка була ізольована, з одних бактеріальних клітин до інших. Найчастіше вона відбувається після загибелі бактеріальних клітин. Після того як загиблі клітини руйнуються, окремі фрагменти їхньої ДНК можуть поглинатися іншими бактеріями. Потім бактерії вбудовують ці фрагменти у свою кільцеву молекулу ДНК.

Трансдукція — це перенесення бактеріальних генів з однієї клітини в іншу за допомогою бактеріофага. Коли бактеріофаги розмножуються в клітині, то в деякі з вірусних частинок потрапляє ДНК не вірусу, а бактерії. Вірусна частинка переносить цю ДНК в іншу бактеріальну клітину, де вона вбудовується в бактеріальну хромосому.

За допомогою таких процесів бактерії можуть, наприклад, обмінюватися генами стійкості до антибіотиків.

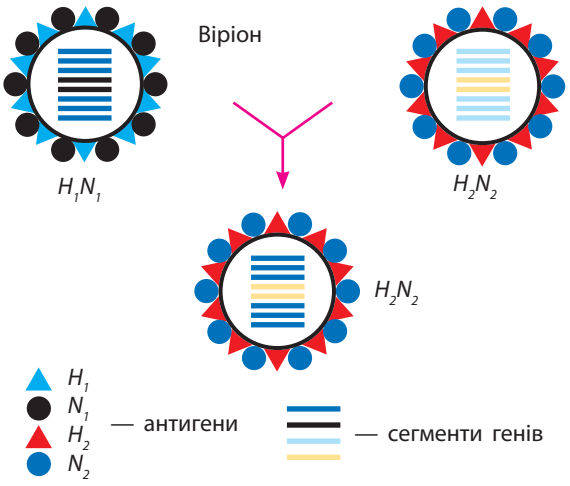
Мінливість вірусів

Мінливість у вірусів може бути як спадковою, так і неспадковою. **Неспадкова мінливість вірусів** виникає, коли вірус покидає клітину, в якій утворився, і захоплює частину її клітинної мембрани, утворюючи свою зовнішню оболонку. Різні ділянки мембрани дещо відрізняються між собою, і тому різні віріони також мають незначні відмінності. Ці відмінності нащадкам не передаються.

Спадкова мінливість вірусів, як і інших організмів, може бути мутаційною і комбінативною. **Мутаційна мінливість у вірусів** є наслідком мутацій. У вірусів немає таких репараційних систем, які виправляють пошкодження спадкового матеріалу, як у клітинах. Тому шанси на виникнення мутацій у них більші, ніж у клітинних організмів. Найбільший ризик виникнення мутацій у РНК-вірусів, бо РНК є менш стабільною, ніж ДНК, з точки зору збереження генетичної інформації.

! Ключова ідея

Мінливість є характерною ознакою всіх живих організмів. Вона трапляється і в еукаріотів, і в прокаріотів, і у вірусів. Мінливість може передаватися (спадкова) або не передаватися (неспадкова) нащадкам. Крім того, протягом життя у живих організмів спостерігається онтогенетична мінливість.



Мал. 65.1. Рекомбінація у вірусу грипу

Комбінативна мінливість у вірусів виникає внаслідок зараження однієї клітини кількома різними варіантами вірусу. У процесі «збірки» віріонів ці різновиди вірусу можуть обмінюватися фрагментами ДНК і утворювати нові комбінації. Це явище є дуже характерним для вірусу грипу. Його геном складається з восьми окремих фрагментів РНК. У разі зараження однієї клітини кількома вірусами ці фрагменти перемішуються, що стає причиною появи нових варіантів вірусу грипу (мал. 65.1).

ПР Практична робота

Виявлення та опис нормальних і мутантних форм дрозофіли

1. Розгляньте нормальні форми дрозофіли. Зверніть увагу на нормальні ознаки: сіре тіло, червоні очі, сформовані крила. Відрізніть самців від самок.
2. Розгляньте мутантні форми дрозофіли. Визначте, які ознаки в них є мутантними.
3. Складіть порівняльну таблицю нормальних і мутантних форм дрозофіл.
4. Сформулюйте висновок.

? Запитання та завдання

1. На конкретному прикладі поясніть особливості комбінативної мінливості. **2.** Складіть список факторів, які можуть впливати на мінливість живих організмів. **3.** Використовуючи додаткові джерела, наведіть приклади гетерозису і запропонуйте пояснення механізму цього явища.

§ 66. Мутації

? Поміркуйте

Чому проти вірусу імунодефіциту людини (ВІЛ) дуже важко створити вакцину?

← Згадайте

- Мінливість
- Спадкова мінливість
- ДНК
- Обмін речовин

Мутації

Мутацією (від латин. *mutatio* — зміна) називають зміну ознаки, що зумовлена зміною спадкових структур, перебудовою генетичного апарату. Мутації змінюють генотип особини. Вони виникають раптово й іноді надають організму значних відмінностей від вихідної форми.

Ученим такі зміни були відомі давно. Мутаційній мінливості присвятили свої роботи С. І. Коржинський і Г. де Фриз. Останньому належить термін «мутація». Крім того він сформулював основні положення теорії мутацій (1901–1903):

- Мутації виникають раптово як дискретні (перервні) зміни ознак.
- Нові форми є стійкими.
- На відміну від неспадкової мінливості, мутаційні ознаки не утворюють неперервних рядів і не зосереджуються навколо якогось середнього типу. Мутації є якісними змінами в організмах.
- Мутації проявляються по-різному. Вони можуть бути і шкідливими, і корисними.
- Вірогідність виявлення мутацій залежить від числа досліджуваних особин.
- Одні й ті самі мутації можуть виникати повторно.

Молекулярна основа мутацій

Молекула ДНК, як і будь-яка інша молекула, може зазнати пошкоджень, які ми називаємо мутаціями. Ці пошкодження можуть бути різними. Може бути пошкоджено один нуклеотид або відразу пару нуклеотидів. Може статися розрив одного з ланцюгів ДНК або навіть обох ланцюгів одночасно тощо.

Мутаційна мінливість виникає внаслідок змін структури або кількості чи розташування молекул ДНК. Всі живі організми мають механізми репарації ДНК, які дозволяють ліквідувати такі порушення. Але якщо механізми репарації не впораються із завданням, то виникає зміна ДНК, яка буде передаватися нащадкам. Виникне мутація. Слід зазначити, що в багатоклітинних організмах нащадкам буде передано лише ті мутації, які виникли у статевих клітинах.

Класифікації мутацій

Наразі відомі мутації в усіх класів тварин, рослин і вірусів. Існує багато мутацій і в людини. Саме мутаціями зумовлена різноманітність (поліморфізм) людських популяцій: різна пігментація шкіри, волосся, колір очей, форма носа, вух, підборіддя тощо.

Існує кілька варіантів класифікації мутацій:

- **За типом прояву ознаки в гетерозиготі** мутації поділяють на домінантні (проявляються у гетерозиготі) і рецесивні (не проявляються у гетерозиготі).
- **За локалізацією в клітині** розрізняють ядерні (змінюють гени, розташовані в ядрі клітини) і цитоплазматичні (змінюють гени, розташовані в цитоплазмі клітини, наприклад, у мітохондріях або пластидах) мутації.
- Залежно від **причини виникнення** виділяють спонтанні (причина виникнення не встановлена) та індуковані (причиною виникнення є дія встановленого фактору — фізичного, хімічного або біологічного) мутації.
- Важливим є також те, **у яких саме клітинах** виникають мутації. Якщо вони виникають у соматичних клітинах — соматичні мутації, то можуть передаватися нащадкам лише за умови вегетативного розмноження. Якщо ж вони виникають у гаметах — генеративні мутації, то можуть передаватися нащадкам за звичайного статевого розмноження.

Генні, хромосомні та геномні мутації

Проте однією з найбільш поширених класифікацій мутацій є їх розподіл **за рівнем ор-**

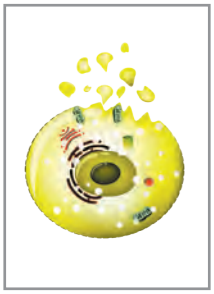

УФ промені


Промислові викиди


Паління


Радіація


Помилки під час реплікації


Запальні процеси

Мал. 66.1. Мутагенні фактори

ганізації спадкового матеріалу, на якому відбувається мутація. Якщо мутація змінює лише один ген (заміна, втрата чи додавання пари нуклеотидів), це є прикладом **генної мутації**.

У разі, коли зачіпається комплекс генів на хромосомі (заміна, втрата, додавання чи зміна місця розміщення ділянки хромосоми), це є прикладом **хромосомної мутації**. А коли зміни відбуваються на рівні геному (зміна кількості окремих хромосом чи всього хромосомного набору), це є прикладом **геномної мутації**.

До геномних мутацій належать поліплоїдія і гетероплоїдія (анеуплоїдія). **Поліплоїдія** — це збільшення кількості хромосом шляхом додавання цілих хромосомних наборів у результаті порушення мейозу.

Гетероплоїдія — це зміна кількості хромосом, що не є кратною гаплоїдному набору. Явище, коли яка-небудь із хромосом у генотипі має не дві, а три гомологічні хромосоми, називаються **трисомією**. Трапляється і втрата однієї з гомологічних хромосом — **моносомія**.

Мутагенні фактори

Фактори, які здатні індукувати мутаційний ефект, називають **мутагенними**. Установлено, що будь-які фактори зовнішнього і внутрішнього середовища, які можуть порушувати гомеостаз, здатні спричиняти мутації. Традиційно їх поділяють на **фізичні** (рентгенівське та інші випромінювання, ультразвук, температура тощо), **хімічні** (хімічні сполуки) та **біологічні** (віруси, токсини) (мал. 66.1).

Значну загрозу як мутагени для людини можуть становити шкідливі звички. І тютюнопаління, й алкоголь, і наркотичні речовини є досить сильними мутагенними факторами. Вони зумовлюють підвищення ризику виникнення мутацій у нащадків.

Мутагенні фактори широко застосовують у селекційній практиці з метою отримання нових сортів рослин і порід тварин. Так, на рослини діють критичними температурами, іонізуючим випромінюванням, хімічними речовинами (найбільш поширений алкалоїд колхіцин).

! Ключова ідея

Мутації – це раптові зміни ознак, що спричинені порушеннями в спадкових структурах живого організму. Існує багато різновидів мутацій (генних, хромосомних, геномних тощо). Появі мутацій сприяє дія мутагенних факторів.

ПР Практична робота

Розв'язування типових задач з генетики: визначення типу мутацій

1. У медико-генетичну консультацію звернулися батьки п'ятирічної дівчинки. Після дослідження її каріотипу було виявлено, що в її соматичних клітинах міститься по 46 хромосом, але одна із хромосом у 15-й парі довша за звичайну, тому що до неї приєдналася хромосома 21-ї пари. Який вид мутації в цієї дівчинки?
2. У результаті схрещування самки дрозофіли з мозаїчними очима з білооким самцем у потомстві одержали самок із мозаїчними й білими очима, самців — із червоними й білими. Визначте тип мутаційної мінливості зазначених форм дрозофіли.

? Запитання та завдання

1. Чому живі організми можуть бути мутагенними факторами? **2.** Поясніть, у чому полягає ризик для нащадків людини, якщо вона вживає наркотичні речовини. **3.** Запропонуйте та обґрунтуйте заходи захисту від впливу мутагенних факторів.

§ 67. Модифікаційна мінливість

Поміркуйте

Чи може зріст людини бути більшим, ніж 3 метри?

Згадайте

- Мінливість
- Спадковість
- Форми мінливості
- Фактори середовища

Модифікаційна мінливість

Неспадкову мінливість іще називають *фенотиповою*, або *модифікаційною*. **Модифікації** — це фенотипові зміни, які виникають під впливом умов середовища. Модифікаційні зміни ознаки не успадковуються, але її діапазон (норма реакції) генетично зумовлений і успадковується. Вони не спричиняють змін генотипу. Модифікаційна мінливість відповідає умовам існування, вона є пристосувальною (мал. 67.1).

Унаслідок цієї мінливості під дією на організм факторів навколишнього середовища змінюється інтенсивність ферментативних реакцій або відбувається «включення» чи «виключення» певних генів. Характерними рисами модифікаційної мінливості є такі:

- оборотність — зміни зникають за умови зникнення специфічних умов середовища, що спричинили появу модифікації;
- мають груповий характер;
- зміни у фенотипі не успадковуються;
- успадковується норма реакції генотипу;
- існує статистична закономірність варіаційних рядів;
- модифікації диференціюють фенотип, не змінюючи генотипу.

Прикладами модифікаційної мінливості є:

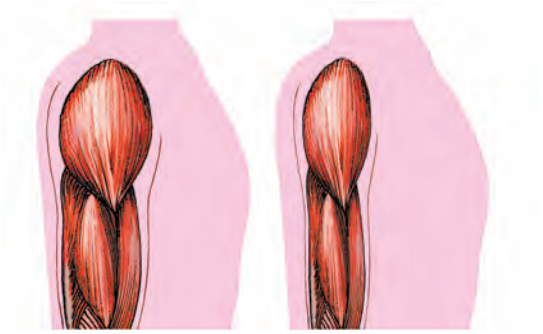
- зміна маси тіла тварин у разі зміни кількості їжі;
- зміна забарвлення хутра у зайця зимою;
- зміна розміру окремих листків на одному дереві;
- утворення засмаги на шкірі людини під впливом сонячних промінів.

Норма реакції

Основою, яка визначає існування модифікаційної мінливості та її межі, є норма реакції. **Норма реакції** — це все різноманіття експресії генів за умови незмінного генотипу, з якого вибирається найбільш відповідний умовам середовища рівень активності кожного з генів, що і формує фенотип, який найбільшою мірою відповідає існуючим умовам.

Норма реакції для кожної ознаки має межу вияву (мал. 67.2). Наприклад, посилене годування тварини зумовить зростання її маси, проте вона перебуватиме у межах спектру виявлення цієї ознаки для цього виду.

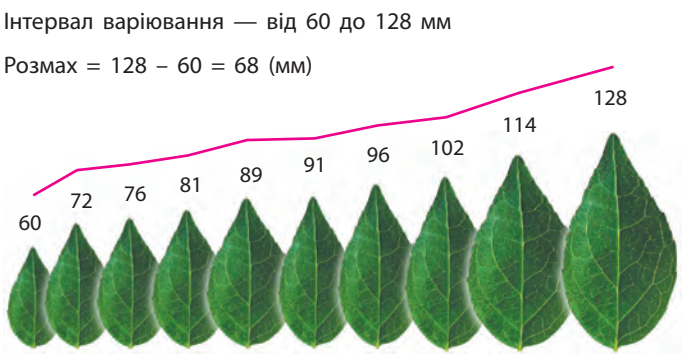
Норма реакції визначається генетично. Для різних ознак є різні межі вияву норми реакції. Наприклад, сильно варіювати може величина удою, продуктивність злаків (кількісні зміни), слабко — інтенсивність забарв-



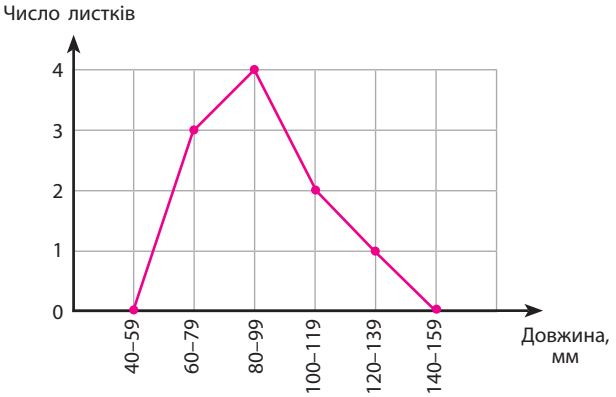
Мал. 67.1. Мінливість розміру м'язів руки людини в умовах різних фізичних навантажень



Мал. 67.2. Верхню і нижню межі зросту людини визначає норма реакції



Мал. 67.3. Варіаційний ряд довжини листків



Мал. 67.4. Варіаційна крива довжини листків

лення шерсті у тварин або кількість зубів у людини (якісні зміни).

Відповідно до цього, норма реакції може бути вузькою (якісні зміни — забарвлення лялечок та імаго деяких метеликів) та широкою (кількісні зміни — розміри листків рослин, розміри тіла комах залежно від харчування їхніх лялечок). Проте для деяких кількісних змін характерна вузька норма реакції (жирність молока), а для деяких якісних змін — широка (сезонні зміни забарвлення у песців).

Варіаційний ряд і варіаційна крива

Варіаційний ряд — це послідовність будь-яких чисел, розташованих за порядком зростання їхніх величин. Проміжок між крайніми членами ряду називають **інтервалом варіювання**, а довжину цього інтервалу — **розмахом**.

Варіаційним рядом є і ранжирування відображення прояву модифікаційної мінливості — ряд значень певного показника або характеристики організму, розміщених за порядком зростання чи спадання кількісного вираження (довжини листка, зміни інтенсивності забарвлення хутра та ін.) (мал. 67.3).

Варіаційна крива є графічним відображенням прояву модифікаційної мінливості. Вона демонструє як діапазон варіації показника, так і частоту зустрічальності окремих варіантів. Для побудови варіаційної кривої по горизонтальній осі відкладають значення варіантів, а по вертикальній — частоту їх виявлення (мал. 67.4).

Після побудови кривої видно, що найбільш часто трапляються середні варіанти прояву показника. Причиною цього є дія факторів навколишнього середовища на організм. Деякі фактори пригнічують експресію генів, інші — посилюють. Майже завжди ці фактори, діючи на організм, нейтралізують один одного, тобто крайні вияви ознаки мінімізуються за частотою зустрічальності. Це і є причиною більшої зустрічальності особин із середнім проявом ознаки.

! Ключова ідея

Модифікаційна мінливість виникає в організмі під впливом середовища і є способом його пристосування до умов існування. Межі цієї мінливості зумовлені спадковістю, а конкретний прояв залежить від умов існування.

ПР Практична робота

Вивчення мінливості рослин. Побудова варіаційного ряду й варіаційної кривої

1. Зробіть виміри певної характеристики будь-якої рослини (наприклад, довжини або ширини листкової пластинки) або скористайтеся тими, що наведено в електронному додатку.
2. Побудуйте варіаційний ряд та варіаційну криву.
3. Сформулюйте висновок.

? Запитання та завдання

1. Наведіть приклади модифікаційної мінливості у рослин і тварин. **2.** У яких випадках є можливим вихід величини ознаки (наприклад, зросту людини) за межі норми реакції? **3.** Виміряйте довжину 20 листків будь-якого дерева або кімнатної рослини. На основі отриманих даних побудуйте варіаційний ряд і варіаційну криву.

§ 68. Популяційна генетика

Поміркуйте

Чи може популяція складатися з однієї особини? Чому?

Згадайте

- Вид
- Популяція
- Генетика
- Еволюція

Популяції та їх характеристики

Популяція — це сукупність особин одного виду, які відтворюють себе протягом великої кількості поколінь і тривалий час займають певну територію, функціонуючи і розвиваючись в одному або кількох угрупованнях живих організмів. Види живих організмів складаються із сукупності своїх популяцій. У більшості видів нараховується кілька популяцій. Але існують і види, які мають тільки одну популяцію.

Кожній популяції властиві певні характеристики, за допомогою яких можна характеризувати її стан. Це щільність, розподіл особин за віком і статтю, характер розміщення в межах проживання, тип росту та інші.

Чисельність і щільність популяції

Чисельність популяції — це загальна кількість особин на певній території, які належать до однієї популяції. Для популяцій дрібних організмів (особливо водних) чисельність розраховують на певний об'єм (води, ґрунту, повітря). Чисельність популяції з часом може змінюватися (мал. 68.1).

Якщо ми будемо рахувати не загальну кількість особин, а середню кількість на одиницю площі чи об'єму, то визначимо **щільність популяції**. Наприклад, чисельність популяції ящірок на острові становить 256 особин. А щільність цієї популяції — 20 особин на гектар.

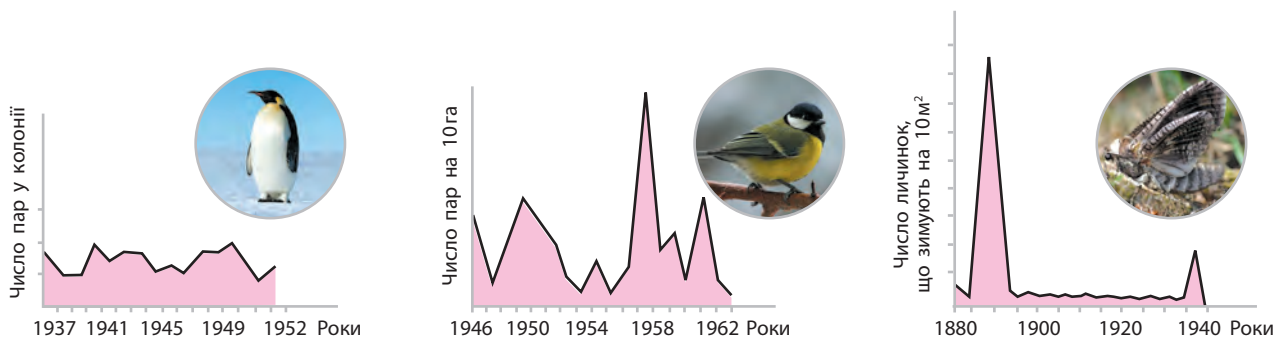
Крім щільності важливою характеристикою популяції є розподіл особин у межах території, яку займає популяція,— її **просторова структура**. У певних місцях території проживання щільність особин може бути набагато більшою, ніж на іншій території. Наприклад, у місцях, зручних для розмноження або добування їжі.

Статева й вікова структури популяцій

Співвідношення чоловічої й жіночої статей у популяції має важливе екологічне значення. Воно безпосередньо пов'язане з потенціалом її розмноження. Визначається співвідношення статей як відношення кількості самців до кількості самок або кількості самців до загальної кількості самців і самок.

Дуже важливим показником для популяції є її **вікова структура**. Це співвідношення чисельності особин різних вікових класів і поколінь. Не обов'язково популяція має складатися з особин різного віку. Наприклад, усі особини в популяціях однорічних рослин мають однаковий вік.

Статева й вікова структури популяції відображають її **здатність до розмноження**.



Мал. 68.1. Динаміка чисельності популяцій трьох різних видів тварин

Наприклад, якщо в популяції переважають старі особини або дуже мало самок, швидко чисельність популяції збільшуватися не буде.

Популяційна генетика

Генетичну структуру популяцій та генетичні процеси, які в популяціях відбуваються, вивчає **популяційна генетика**. Популяційна генетика пояснює процеси адаптації та видоутворення через зміну частот алелів генів як наслідку еволюційних процесів. Вона вивчає те, як змінюються частоти алелів під дією різних еволюційних факторів.

Популяційна генетика сформувалася у 20–40-х роках XX століття. Вона стала основою сучасної синтетичної теорії еволюції. Найбільший внесок у її розвиток зробили вчені Сьюал Райт, Рональд Фішер, Джон Холдейн, Сергій Четвериков, Голфрі Харді (мал. 68.2), Вільгельм Вайнберг (мал. 68.3) та інші.

Важливими методами, які сприяли розвитку популяційної генетики, стали методи біохімії та молекулярної біології. У 60–70-х роках XX століття широке застосування отримав **метод білкового електрофорезу**. За допомогою цього методу вдалося встановити велике різноманіття форм білків, які кодувалися одним геном. Ці роботи стали основою нової еволюційної теорії нейтральності. Дослідження різноманіття білків (особливо ізоферментів — різних форм одного ферменту) широко використовують і зараз.

Але з кінця 1970-х років у генетиці популяцій для проведення досліджень почали широко використовувати **ДНК-технології**. І зараз ці методи є одними з найбільш популярних. Крім того, створення нових методів виділення ДНК з викопних решток дозволяє проводити аналіз навіть давно вимерлих популяцій і видів. Так, завдяки цим методам удалося встановити, що неандертальське населення Європи менш активно, ніж представники сучасної людини, обмінювалося генами зі своїми сусідами.



Мал. 68.2. Г. Харді



Мал. 68.3. В. Вайнберг

Популяція як одиниця еволюції

Популяції є тими основними компонентами, з яких складаються види живих організмів. Уся сукупність генів усіх особин популяції складає її **генофонд**. Коли якийсь фактор знищує частину особин популяції, він змінює співвідношення різних варіантів генів у генофонді популяції. А зміна генофонду з часом може призводити і до еволюційних змін. Тому саме популяції, а не окремі організми є учасниками еволюційного процесу й елементарними одиницями еволюції.

! Ключова ідея

Будь-який вид живих організмів складається з популяцій. Кожна з популяцій складається з представників виду, які взаємодіють між собою, і має певну структуру (вікову, статеву, просторову тощо).

ПР Практична робота

Визначення характеру успадкування та мінливості організмів

1. Порівняйте рослини одного виду, знайдіть ознаки подібності в їхній будові. Поясніть причини подібності особин одного виду.
2. Знайдіть у досліджуваних рослин ознаки відмінності. Яка властивість організмів зумовлює відмінності між особинами одного й того самого виду?
3. Які з виявлених вами відмінностей можуть бути зумовлені спадковою мінливістю, а які — неспадковою?
4. Сформулюйте висновок.

? Запитання та завдання

1. Поясніть, чому окрема особина не може бути елементарною одиницею еволюції. **2.** Чому технологія відтворення динозаврів, що показана у фантастичному фільмі «Парк Юрського періоду», не може бути реально втілена в життя?

§ 69. Елементарні процеси еволюції. Видоутворення

Поміркуйте

Чи може новий вид утворитися з однієї особини?

Згадайте

- Еволюція
- Популяція
- Фактори еволюції
- Видоутворення

Фактори еволюції

Елементарні фактори еволюції — це явища та процеси, які змінюють генофонд популяції. Зміни в генофонді популяцій з часом можуть накопичуватися. Тому особини в популяції починають дедалі більше відрізнятися від своїх предків. Так і відбувається еволюція.

До факторів еволюції відносять мутації (мутаційний процес), популяційні хвилі (хвилі життя), дрейф генів, ізоляцію, міграцію і природний добір.

Закон Харді — Вайнберга

У тих умовах, коли ситуація в популяції живих організмів відносно стабільна, різні варіанти генів перебувають у стабільних співвідношеннях (у стані рівноваги). Цей стан описує закон Харді — Вайнберга, який встановлює відповідність між частотами різних алелів та частотами генотипів, які за участю цих алелів утворюються.

Умови, за яких цей закон працює, є такими:

- схрещування в популяції є вільним і випадковим;
- у популяції відсутня міграція;

Еволюційні фактори

Фактор	Опис фактора	Приклад дії
Мутації (мутаційний процес)	Природний процес постійних змін спадкової інформації внаслідок дії мутагенних факторів	У предків людини внаслідок мутації дві хромосоми об'єдналися в одну. Тому в людини 23 пари хромосом, а у шимпанзе, як і у нашого спільного предка,— 24 пари
Популяційні хвилі (хвилі життя)	Коливання чисельності природних популяцій, яке відбувається постійно внаслідок кліматичних, біологічних або інших факторів	Періодично виникають спалахи розмноження комах (наприклад, сарани). При цьому тварини можуть поширюватися за межі території свого звичайного проживання
Дрейф генів	Зміна частоти алелів певних генів через випадкові процеси. Наприклад, виверження вулкана, повінь або потрапляння невеликої групи особин на нову територію (ефект засновника)	Коли люди потрапили на Американський континент, серед них випадково не виявилося людей з алелем, який відповідає за формування III і IV груп крові. Тому до нової хвилі міграції з Європи, населення Америки мало тільки I або II групи крові
Ізоляція	Розділення популяцій одного виду через виникнення між ними якихось бар'єрів (фізичних або екологічних)	Популяції, які потрапляли на острови, часто не могли контактувати з популяціями материка й утворювали нові вид, як в'юрки на Галапагоських островах
Міграція	Переміщення особин з однієї популяції в іншу або на нові території	Риба-голка з Чорного моря мігрувала в р. Дніпро, а звідти по каналу Дніпро-Донбас потрапила в р. Сіверський Донець
Природний добір	Диференційоване виживання більш пристосованих до певних умов існування особин у популяції	Під час використання антибіотиків виживають тільки ті бактерії, які мають до них стійкість

Способи видоутворення

Спосіб видоутворення	Процеси, які відбуваються
Географічне (алопатричне) видоутворення (мал. 69.1)	Нові форми організмів виникають як результат розриву ареалу і просторової ізоляції. У кожній ізольованій популяції внаслідок дрейфу генів і добору змінюється генофонд. Далі настає репродуктивна ізоляція, що веде до утворення нових видів. Причинами розриву ареалу можуть бути гірські процеси, льодовики, утворення річок та інші геологічні процеси
Екологічне (симпатричне) видоутворення (мал. 69.2)	Нові форми займають різні екологічні ніші в межах одного ареалу. Ізоляція відбувається внаслідок невідповідності часу і місця схрещування, поведінки тварин, пристосування до різних способів запилення у рослин, споживання різної їжі тощо
Видоутворення шляхом схрещування	Нова форма утворюється внаслідок схрещування двох видів. Прикладом такого видоутворення є слива (гібрид терена та аличі)
Видоутворення шляхом поліплоїдії	Нова форма утворюється зі старої шляхом поліплоїдизації. Цей спосіб видоутворення поширений у рослин

- у популяції відсутні мутації;
- популяція має велику чисельність.

Математично закон Харді — Вайнберга для двох алелів одного гена описують формулою:

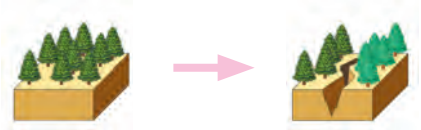
$$p^2 + 2pq + q^2 = 1,$$

де p — це частота (у частках одиниці) першого алеля гена, а q — частота другого алеля. Відповідно, p^2 і q^2 — частоти обох типів гомозигот, $2pq$ — частота гетерозигот.

Зрозуміло, що в реальному природному середовищі досягнення цих умов повністю неможливе. Але за умови достатньо близької ситуації (дуже мало мутацій, схрещування майже вільне, міграції майже немає) розрахунки за цією формулою дають цілком прийнятний результат. Якщо ж це співвідношення порушується, то це є сигналом про те, що відбуваються якісь еволюційні процеси і змінюється генофонд популяції.

Направленість елементарних процесів еволюції

З еволюційних факторів тільки природний добір є **направленим** — він діє у певному напрямі, відбираючи більш пристосованих особин. Усі інші фактори еволюції є **ненаправленими**. Вони змінюють частоти різних варіантів генів у генофонді популяції випадковим чином. І напрями цих змін можуть у різні моменти бути різними. Але ненаправлені фактори виконують дуже важливу роль. Вони забезпечують природний добір матеріалами для роботи.



Мал. 69.1. Географічне (алопатричне) видоутворення



Мал. 69.2. Екологічне (симпатричне) видоутворення

Способи видоутворення

Існує кілька можливих способів утворення нового виду. Найважливішою умовою утворення виду є ізоляція його окремих популяцій. Класифікація способів видоутворення побудована саме на різниці у способах створення ізоляції між різними популяціями виду.

! Ключова ідея

Під дією факторів еволюції часто́ти алелів генів у популяціях змінюються. Наслідком цього процесу є еволюція живих організмів. Результатом еволюції є видоутворення — процес формування нових видів живих організмів.

? Запитання та завдання

1. Які існують фактори еволюції? **2.** Використовуючи додаткові джерела, підберіть один-два приклади дрейфу генів для популяцій людини. **3.** Різновидом якого видоутворення — симпатричного чи алопатричного — можна вважати видоутворення шляхом поліплоїдизації?

§ 70. Генетика людини

Поміркуйте

Чому трансплантація органів між монозиготними близнюками є набагато менш проблемною, ніж між дизиготними?

Згадайте

- Генетика
- Геном людини
- Методи генетичних досліджень

Генетика людини

Генетика людини вивчає явища спадковості й мінливості у популяціях людей, особливості успадкування нормальних і патологічних ознак, залежність захворювання від генетичної схильності й факторів середовища. Завданням медичної генетики є виявлення і профілактика спадкових захворювань.

Особливо важливою генетика людини є з огляду на те, що спадковість людини — це важлива складова її здоров'я. До факторів, які

Основні методи генетики людини

Метод досліджень	Особливості методу
Генеалогічний	Ґрунтується на простеженні будь-якої ознаки в ряді поколінь зі вказівкою родинних зв'язків між членами родоводу. Використовується для оцінки ризику успадкування генетичного захворювання. Генеалогічний метод був уведений у науку в кінці XIX ст. Ф. Гальтоном.
Молекулярно-генетичний	Молекулярно-генетичний метод досліджень спадковості людини є сукупністю різноманітних технологій і працює з молекулами нуклеїнових кислот і білків. Зазвичай усі ці технології використовують у комплексі. До найбільш поширених молекулярно-генетичних технологій належать: • секвенування ДНК (полягає у встановленні послідовності нуклеотидних основ на певній ділянці ДНК); • полімеразна ланцюгова реакція (використовує принцип комплементарності ДНК для збільшення її кількості у пробі); • генетичні маркери (полягає в ідентифікації певних генів, ділянок ДНК, хромосом або особин за допомогою притаманних лише їм сполучень нуклеотидів); • ДНК-мікрочіп (полягає в тому, що на спеціальній платі розташовується велика кількість зондів — невеликих молекул ДНК, з якими взаємодіють РНК, що наявні у досліджуваних клітинах)
Біохімічний	Використовується для діагностики захворювань обміну речовин, причиною яких є зміна активності окремих ферментів. За допомогою біохімічних методів відкрито близько 5000 молекулярних захворювань, які є наслідком прояву мутантних генів. У разі виникнення захворювання вдається визначити або сам аномальний білок — фермент, або проміжні продукти обміну
Популяційно-статистичний	Дозволяє вивчати поширення окремих генів у популяціях людей. Зазвичай проводять безпосереднє вибіркове дослідження частини популяції або вивчають архіви лікарень, пологових будинків, а також проводять опитування шляхом анкетування. Вибір способу залежить від мети дослідження. Останній етап дослідження полягає у статистичному аналізі. Цей метод дозволяє визначити генетичну структуру популяцій (співвідношення між частотою гомо- і гетерозигот)
Цитогенетичний	Ґрунтується на вивченні хромосом людини в нормі й за патології. Він відіграє суттєву роль у вивченні та діагностиці спадкових захворювань. Особливо ефективним цей метод став після розробки методів диференційного забарвлення хромосом
Моделювання	Ґрунтується на побудові математичної моделі різноманітних біологічних процесів і розрахунку реакції змодельованої системи на дію певних факторів. За допомогою моделювання вивчають процеси в генофондах різних популяцій людини, особливості роботи ферментів після виникнення мутацій у гені, який їх кодує, тощо

визначають здоров'я людини, відносять також вплив навколишнього середовища, рівень медичного обслуговування й спосіб життя.

Генетика людини об'єднує кілька напрямів досліджень спадковості людини. Так, *медична генетика* зосереджена на дослідженнях спадкових захворювань і порівнянні успадкування й реалізації нормальних і патологічних ознак та залежності захворювань від генетичних факторів. А на межі генетики людини, біології людини й антропології сформувалася *антропогенетика*. Цей напрям досліджує процеси, які відбуваються в сучасних та проходили в давніх популяціях людини, залучаючи дані популяційної генетики людини, генетики поведінки, цитогенетики, імуногенетики, антропології тощо.

Методи генетики людини

Дослідження генетики людини пов'язане з великими труднощами. Причини — у неможливості експериментального схрещування, повільній зміні поколінь, малій кількості потомків у кожній сім'ї. Крім того, на відміну від класичних об'єктів, що вивчаються у загальній генетиці, у людини складний каріотип, велика кількість груп зчеплення. Проте, незважаючи на всі ці труднощі, генетика людини успішно розвивається.

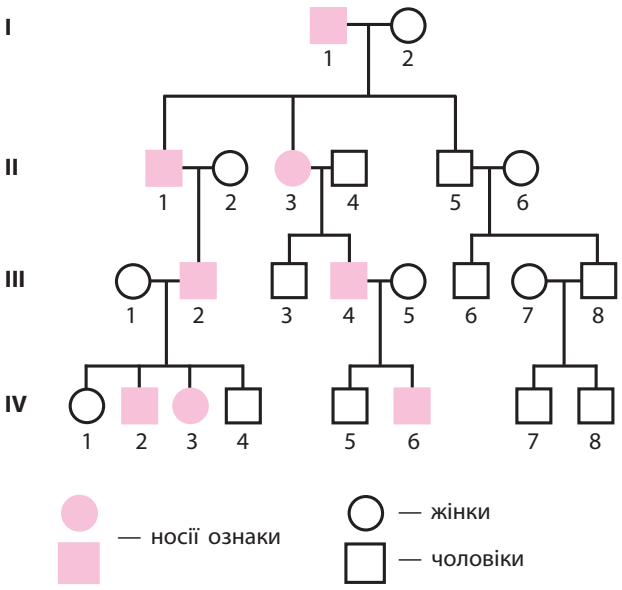
У вивченні генетики людини використовуються такі методи: генеалогічний, молекулярно-генетичний, біохімічний, популяційно-статистичний, цитогенетичний, метод моделювання тощо.

Складання родоводів

Збирання даних починається з **пробанда** — особи, родовід якої необхідно скласти. Ним може бути людина — носій якої-небудь ознаки, або особа, яка звернулася за порадою до лікаря-генетика. Зазвичай родовід складають за однією або кількома ознаками. Метод включає два етапи: збір відомостей про сім'ю і генеалогічний аналіз.

! Ключова ідея

Генетика людини — це дуже важливий розділ генетики, який вивчає спадковість і мінливість людини. У цій галузі застосування певних методів генетичних досліджень потребує врахування не тільки біологічних, але й соціальних та моральних аспектів.



Мал. 70.1. Родовід

Під час складання родоводу покоління можна позначати римськими цифрами зверху вниз (зліва від родоводу). Представники одного покоління розташовуються в одному горизонтальному ряду за порядком народження (зліва направо). У межах одного покоління кожний член позначається арабськими цифрами. Кожний член родоводу може бути позначений відповідним шифром, наприклад II-5, III-7 (мал. 70.1).

ПР Практична робота

Складання родоводів

1. Складіть схему родоводу певної родини (своєї або іншої), використовуючи генетичні символи.
2. Проаналізуйте родовід і визначте тип успадкування (домінантний чи рецесивний, зчеплений чи незчеплений зі статтю тощо) ознак, які ви розглянули.
3. Сформулюйте висновок.

? Запитання та завдання

1. Знайдіть та проаналізуйте родовід королеви Вікторії як приклад успадкування гемофілії. Укажіть нащадків королеви, які не отримали алеля гемофілії, та поясніть, чому це відбулося. **2.** Деякі з класичних методів генетики не використовують у дослідженнях генетики людини. Які це методи й чому їх не використовують у цьому випадку?

§ 71. Спадкові захворювання та їх профілактика

Поміркуйте

Чи можуть спадкові захворювання та уроджені вади мати однаковий зовнішній прояв?

Згадайте

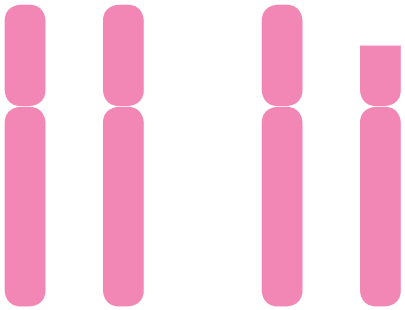
- Спадковість
- Генеалогія
- Мутації
- Генетика людини

Спадкові захворювання і вади людини

Як і в інших живих організмів, генетичні порушення в організмі людини можуть відбуватися на різних рівнях організації спадкового матеріалу, що і стає причиною спадкових захворювань. Відповідно, трапляються геномні, хромосомні й генні захворювання.

На відміну від спадкових захворювань, природжені вади виникають не в результаті пошкодження ДНК. **Природжені вади** — це структурні порушення, які виникають до народження дитини і проявляються відразу або через певний час після народження. Їх причиною є порушення процесу ембріогенезу під час внутрішньоутробного розвитку зародка.

Причиною природжених вад може бути дія біологічних, хімічних або фізичних факторів. Наприклад, захворювання вагітної жінки на краснуху може бути причиною глухоти у дитини, а дія снодійного талідоміду стала причиною народження дітей з нерозвиненими кінцівками.



а *б*

Мал. 71.1. П'ята пара гомологічних хромосом у здорової (*а*) та хворої на синдром Лежена (*б*) людини

Геномні та хромосомні захворювання людини

Геномні й хромосомні захворювання людини зазвичай є дуже тяжкими й рідко бувають сумісними з життям. Так, під час утворення триплоїдної зиготи її розвиток розпочинається, але зародок гине на досить ранніх стадіях розвитку. Зміни кількості хромосом в окремих парах (трисомії і моносомії) теж відомі. Але в більшості випадків зародки з такими порушеннями теж гинуть.

Є лише кілька винятків. Так, до народження доживають немовлята з трисоміями по 13-й (синдром Патау), 18-й (синдром Едвардса) і 21-й (синдром Дауна) хромосомах. Але люди із синдромами Патау і Едвардса мають значні аномалії розвитку різних систем організму і живуть дуже недовго. Люди із синдромом Дауна живуть довше, але в них є проблеми зі здоров'ям.

Частіше трапляються порушення у числі статевих хромосом. Це пов'язане з тим, що *Y*-хромосома містить дуже мало генів, а зайві *X*-хромосоми інактивуються клітиною, перетворюючись на тільце Барра. Тому генотипи *XYY* і *XXX* якихось особливих зовнішніх проявів не мають. Але за умови подальшого збільшення кількості статевих хромосом виникають проблеми. Спадковими захворюваннями є синдром Кляйнфельтера (генотип *XXY*) і синдром Шерешевського — Тернера (в геномі є лише одна *X*-хромосома).

Прикладом хромосомного захворювання у людини є синдром Лежена, який виникає внаслідок утрати фрагмента хромосоми 5 (мал. 71.1). Його ще називають синдромом котячого крику, бо плач багатьох дітей із цим синдромом схожий на котячий крик.

Ще одним прикладом хромосомного захворювання є хорея Гантінгтона. Вона виникає в результаті багаторазової дуплікації одного з кодонів (CAG) гена IT-15, розташованого на хромосомі 4. У здорових людей цей кодон присутній у кількох копіях. Але після того, як копій кодону стане більше 36, розвивається хорея Гантінгтона. Захворювання розвивається у віці 35–50 років і стає при-

Приклади генних захворювань людини

Захворювання	Відомості про захворювання
Муковісцидоз	Виникає внаслідок пошкодження гена, розташованого на хромосомі 7. Призводить до загущення секретів залоз зовнішньої секреції. Викликає значні проблеми в роботі травної і дихальної систем
Фенілкетонурія	Виникає внаслідок пошкодження гена, розташованого на хромосомі 12. Призводить до неможливості переробки амінокислоти фенілаланіну. За відсутності лікування призводить до ураження нервової системи
Дальтонізм	Виникає внаслідок пошкодження одного з трьох генів, що відповідають за синтез білка опсину, який сприймає відповідний колір. Ген синього опсину розташований на хромосомі 7, а гени червоного й зеленого — на *X*-хромосомі. Призводить до втрати можливості сприймати відповідний колір
Гемофілія	Виникає внаслідок пошкодження одного з генів, що відповідають за процес зсідання крові. Ці гени розташовані на *X*-хромосомі. Призводить до порушення процесів зсідання крові
Серповидноклітинна анемія	Виникає в результаті заміни нуклеотиду А на Т в гені, який розташований на хромосомі 11. Наслідком мутації є заміна в молекулі β-ланцюга гемоглобіну амінокислоти глутаміну на валін. Така молекула значно гірше транспортує кисень

чиною атрофії клітин деяких відділів та кори головного мозку.

Генні захворювання людини

За допомогою сучасних методів досліджень уже відкрито близько 5000 молекулярних захворювань, які є наслідком прояву мутантних генів. Деякі з таких захворювань поки що лікувати не вдається, але для деяких знайдено шляхи лікування.

Виявлення та профілактика спадкових захворювань

Виявлення спадкових захворювань можливе декількома способами. Для цього можна проводити аналіз каріотипу, що дозволить виявити пошкодження хромосом або зміну їхньої кількості, або виконати біохімічні аналізи, які покажуть зміну активності ферментів або дефіцит чи надлишок певних речовин в організмі (наприклад, гормонів).

Можна провести аналізи амніотичної рідини й виявити захворювання зародка ще в тілі матері. Дуже важливим є обстеження новонароджених. За допомогою нескладного тесту можна рано виявити захворювання на фенілкетонурію. Це дозволяє попередити розвиток цього захворювання шляхом переведення дитини на особливу дієту. Надзвичайно перспективним є також використання молекулярно-генетичних методів діагностики спадкових захворювань.

Зараз відомі сотні захворювань, у яких механізми біохімічних порушень вивчено досить докладно, але спадкові захворювання людини набагато простіше попередити, ніж вилікувати. Тому для їх попередження створено систему генетичного консультування. У генетичних консультаціях можна проаналізувати родоводи батьків і розрахувати ризик народження дитини зі спадковим захворюванням.

Ключова ідея

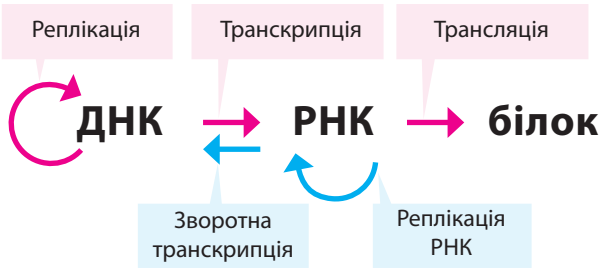
Спадкові захворювання людини дуже різноманітні. Вони можуть виникати через порушення на різних рівнях організації спадкового матеріалу: генному, хромосомному, геномному. Для профілактики таких захворювань використовують генетичне консультування.

Запитання та завдання

1. Чому збільшення кількості Х-хромосом у людини є менш небезпечним, ніж збільшення кількості будь-якої з аутосом? **2.** Відомі випадки народження дитини лише з однією статевою хромосомою. Але завжди це хромосома Х. Чому не народжуються діти з єдиною статевою Y-хромосомою? **3.** Запропонуйте й обґрунтуйте гіпотезу, яка пояснює, чому народжуються діти з трисомією саме по 13-й, 18-й і 21-й хромосомах, а з трисомією по інших хромосомах гинуть іще на ембріональній стадії розвитку.

Основні положення теми «Спадковість і мінливість»

Центральна догма молекулярної біології



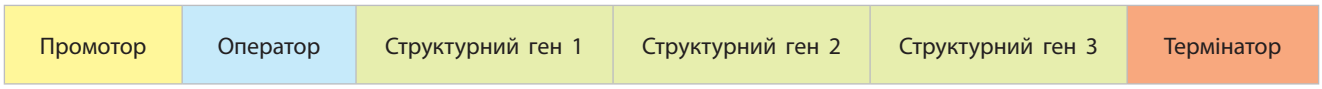
Нуклеїнові кислоти

Ознаки	ДНК	РНК
Цукор	Дезоксирибоза	Рибоза
Нітрогеновмісні основи	Г Ц А Т	Г Ц А У
Дволанцюгова структура	Обов'язково (окрім деяких вірусів); утворена двома антипаралельними ланцюгами	Не в усіх молекулах і не по всій їхній довжині; утворена петлями одного ланцюга, замкненого на себе
Приклади	Хромосомна ДНК, плазміди, ДНК-віруси, мобільні генетичні елементи	Інформаційна РНК, транспортна РНК, рибосомна РНК, РНК-віруси, рибозими, віроїди

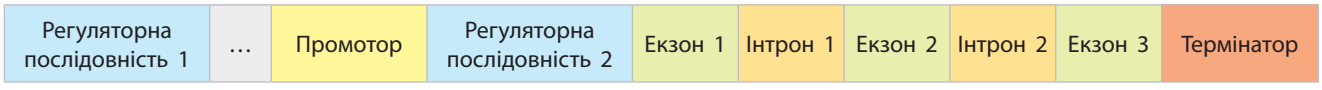
Ферменти, що забезпечують передачу спадкової інформації

Назва	Процес	Функція
ДНК-залежні ДНК-полімерази	Реплікація	Синтез дочірньої ДНК на матриці материнської ДНК
ДНК-залежні РНК-полімерази	Транскрипція	Синтез РНК на матриці ДНК
Топоізомерази	Реплікація, транскрипція	Зміна топології ДНК шляхом розрізання й повторного зшивання
Гелікази	Реплікація, транскрипція	Розділення комплементарних ланцюгів ДНК

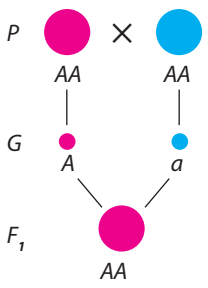
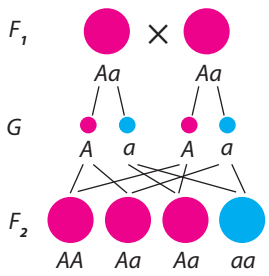
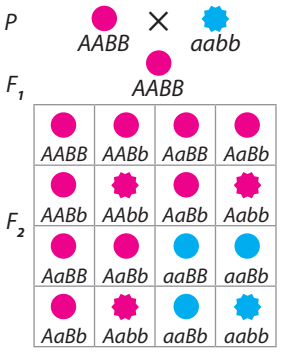
Будова оперона прокаріотичного організму



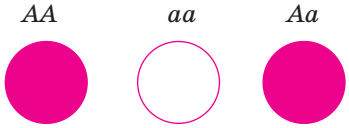
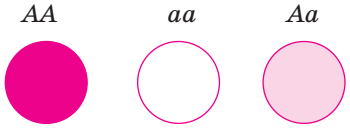
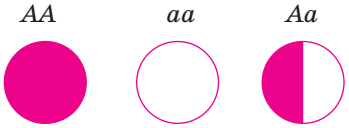
Будова гена еукаріотичного організму



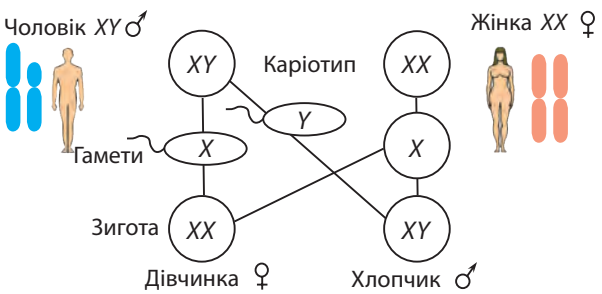
Закони спадковості

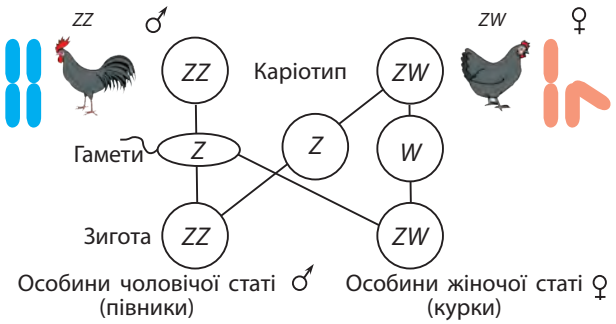
Закон однотипності гібридів першого покоління	Закон розщеплення спадкових ознак у нащадків гібрида	Закон незалежного комбінування спадкових ознак
		

Варіанти взаємодії алелів одного гена

Повне домінування	Неповне домінування	Кодомінування
		

Генетика статі





Неалельна взаємодія генів

Різновид	Сутність	Приклади розщеплень за однією ознакою
Комплементарність	У визначенні ознаки беруть участь два гени	9:6:1 9:3:4 9:7 9:3:3:1
Епістаз	Алель одного гена пригнічує прояв алеля іншого гена	12:3:1 7:6:3 13:3 (домінантний епістаз) 9:3:4 9:7 13:3 (рецесивний епістаз)
Полімерія	Ступінь прояву ознаки залежить від кількості домінантних алелей полімерних генів	1:4:6:4:1

Тема 5. Репродукція та розвиток організмів



§ 72. Будова вірусів

Поміркуйте

Як можна заразитися вірусною інфекцією?

Згадайте

- Властивості живих організмів
- Будова клітини

Віруси в системі органічного світу

Віруси є внутрішньоклітинними паразитами — вони розмножуються тільки в живих клітинах, використовуючи їхній ферментативний апарат.

У таксономії живої природи вірусів виділяють в окремий таксон неклітинних форм життя *Vira*. Основною відмінністю вірусів від клітин є відсутність обміну речовин і нездатність до самостійного розмноження. Поза клітиною віруси не виявляють ознак живого і поводяться як агрегати біомолекул. Позаклітинна форма вірусу називається *віріон*.

Утім віруси використовують цілком успішний спосіб відтворення. Подібно до всіх живих організмів, вони мають генетичний матеріал, який передають своїм численним копіям. Віруси можуть видозмінюватися й еволюціонувати. Крім того, вони активно впливають на еволюцію живих організмів.

Існування вірусів було відкрито 1892 року видатним ученим Д. Й. Івановським під час вивчення мозаїчної хвороби тютюну.

Будова вірусів

Розміри вірусів варіюють від 20–30 (вірус некрозу тютюну) до 300–400 нм.

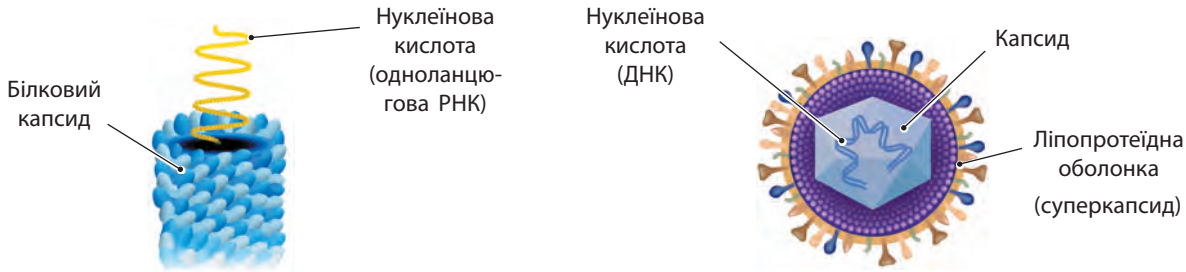
Головними компонентами вірусу є молекула нуклеїнової кислоти (ДНК або РНК) і захисна оболонка — *капсид* (мал. 72.1).

Нуклеїнова кислота вірусу може бути представлена молекулою ДНК або РНК, яка може бути одноланцюговою або дволанцюговою, кільцевою або лінійною. За типом нуклеїнової кислоти віруси класифікують на ДНК-вмісні і РНК-вмісні. Тому за кількістю варіантів організації геному віруси набагато різноманітніші, ніж бактерії й еукаріоти.

Капсид складається з однакових білкових частинок — *капсомерів*. Деякі віруси поверх капсиду мають ліпідну оболонку — *суперкапсид*. Білки капсиду кодуються вірусним геномом, а суперкапсид утворюється з мембрани клітини-хазяїна.

Різноманітність вірусів

Віруси поширені всюди і є найчисленнішими біологічними об'єктами на Землі.



Віріон простого вірусу
Вірус тютюнової мозаїки

Віріон складного вірусу
Вірус герпесу

Мал. 72.1. Будова вірусів



Мал. 72.2. Дія вірусу тютюнової мозаїки у томатів



Мал. 72.3. Будова бактеріофага

Вони уражають усі форми клітинних організмів, у тому числі тварин, рослини, бактерії та гриби.

Серед **вірусів тварин і людини** існують збудники дуже небезпечних хвороб, таких, наприклад, як віспа, поліомієліт, сказ, вірусний гепатит, грип, СНІД тощо. Багато вірусів, до яких чутлива людина, уражає тварин, і навпаки. Крім того, деякі тварини є переносниками вірусів людини.

Віруси тварин і людини можуть поширюватися:

- тваринами-переносниками (наприклад, вірус сказу);
- повітряно-крапельним шляхом під час кашлю або чхання (вірус грипу);
- фекально-оральним шляхом під час контакту із зараженою їжею або водою (віруси, що спричиняють кишкові розлади);
- статевим шляхом і під час переливання зараженої крові (ВІЛ).

Віруси рослин завдають величезної шкоди сільськогосподарським культурам. Наприклад, вірус тютюнової мозаїки є причиною втрат не тільки тютюну, а й томатів (мал. 72.2), перців і баштанних культур, у яких він викликає некроз плодів. Урожаю рису завдає шкоди вірус карликовості рису. Картопля найчастіше страждає від вірусу карликовості картоплі. Вірусні захворювання спричиняють у рослин нерівномірне забарвлення, пожовтіння й хлороз листків, порушення росту (карликовість), зморшкуватість і скручування листків, надмірну кущистість.

Віруси легко передаються від однієї рослини до іншої через контакт із соком хворих рослин (у разі травмування рослин, під час пікіровки розсади, пасинкування тощо), через насіння, а також комахами-переносниками.

Віруси бактерій — *бактеріофаги* — вибірково уражають бактеріальні клітини. Типова фагова частка складається з голівки та хвоста (мал. 72.3). У голівці міститься ДНК або РНК. На кінці хвоста розташована базальна пластинка, за допомогою якої вірус закріплюється на поверхні бактерії. Хвіст має вигляд порожнистої трубки, по якій генетичний матеріал потрапляє з головки фага в цитоплазму бактерії.

! Ключова ідея

Віруси є неклітинною формою життя. Компонентами вірусу є нуклеїнова кислота (ДНК або РНК), білкова оболонка (капсид) і ліпідна оболонка (суперкапсид). Віруси уражають усі форми клітинних організмів, іноді викликаючи небезпечні захворювання.

? Запитання та завдання

1. Наведіть аргументи «за» і «проти» точки зору на те, що вірус — це: а) форма життя; б) неживий комплекс органічних молекул. **2.** Чи існують віруси, корисні для людини?

§ 73. Життєдіяльність вірусів

Поміркуйте

Як відбувається копіювання генетичного матеріалу РНК-вмісних вірусів під час їх розмноження?

Згадайте

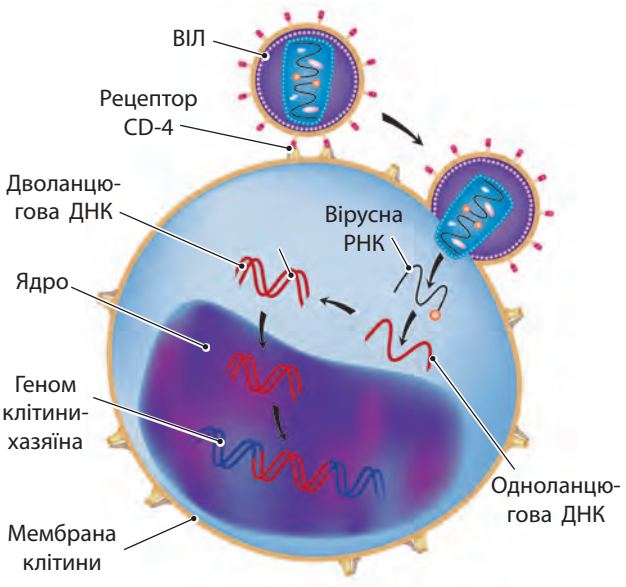
- Реплікація ДНК
- Зворотна транскрипція

Процеси життєдіяльності й розмноження вірусів

Як ви вже знаєте, віруси є внутрішньоклітинними паразитами, оскільки вони не здатні розмножуватися поза клітиною. Віруси використовують ресурси клітини-хазяїна для утворення своїх численних копій.

У вірусів розрізняють дві життєві форми: позаклітинну (віріон), що не виявляє ознак життєдіяльності, і внутрішньоклітинну, в стані якої вірус активно розмножується.

Поза організмом-хазяїном вірусні частинки деякий час не втрачають здатності до зараження. Наприклад, вірус поліомієліту зберігає інфекційну активність протягом кількох діб, вірус віспи — декількох місяців.



Мал. 73.1. Проникнення РНК-вмісного (ВІЛ) у Т-лімфоцит

Віріони взагалі мають високу життєздатність, вони можуть навіть переносити високі дози радіації та високий тиск. Проте вони гинуть в ультрафіолетовому опроміненні, за умов високої температури, під впливом дезінфікуючих речовин. Але вірус гепатиту В зберігає здатність до зараження навіть після короткочасного кип'ятіння.

Життєвий цикл вірусу складається з чотирьох етапів.

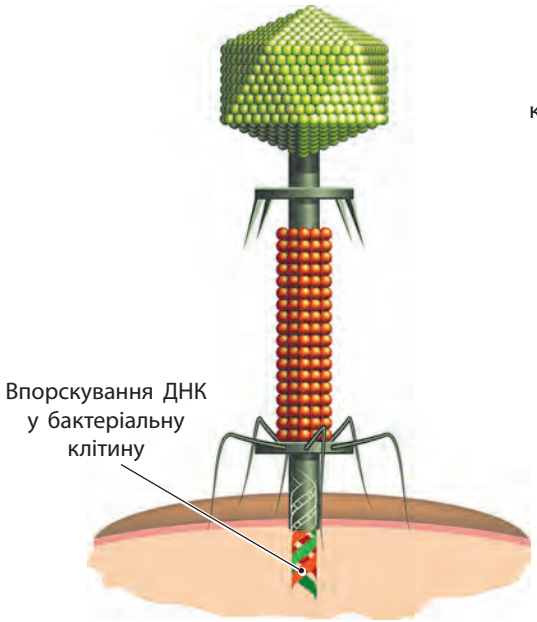
1. Прикріплення до клітини. Білки вірусного капсиду зв'язуються з рецепторами на поверхні клітини-хазяїна. Специфіка зв'язування визначає коло хазяїв вірусу. Наприклад, ВІЛ уражає тільки Т-лімфоцити людини, оскільки один із глікопротеїнів оболонки вірусу специфічно зв'язується з рецептором на поверхні Т-лімфоцита (мал. 73.1). Інші віруси, наприклад вірус тютюнової мозаїки, мають широкий спектр хазяїв.

2. Проникнення в клітину. Вірус переносить усередину клітини свій генетичний матеріал, а іноді й власні білки, які допомагають у реалізації його спадкової програми.

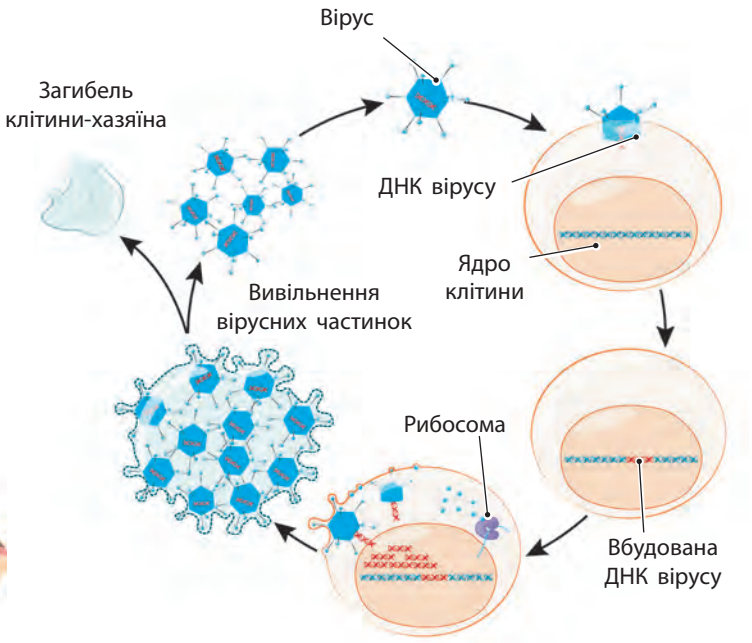
Для проникнення в клітини тварин віруси використовують різні способи: деякі впорскують нуклеїнову кислоту через плазматичну мембрану, інші зливаються з клітинною мембраною, треті потрапляють у клітину шляхом ендоцитозу.

Процес інфікування вірусами грибів і рослин відрізняється від інфікування клітин тварин, тому що клітини рослин і грибів мають міцну клітинну стінку, і віруси можуть проникнути всередину тільки після її пошкодження. Бактерії також мають клітинну стінку; віруси її ушкоджують або ж впорскують свій геном у бактеріальну клітину (мал. 73.2).

3. Реплікація вірусів. Відбувається всередині клітини, у цитоплазмі або ядрі. Клітина реплікує вірусний геном і синтезує вірусні білки. Після цього усередині клітини відбувається збирання вірусних частинок.



Мал. 73.2. Інфікування бактеріальної клітини бактеріофагом



Мал. 73.3. Репродукція ДНК-вмісного вірусу

4. Вихід із клітини. Зазвичай розмножені вірусні частинки залишають клітину після її загибелі. Іноді віруси просто відокремлюються від клітинної мембрани: вірус обзаводиться своєю оболонкою, а клітина продовжує жити і продукувати вірус. Деякі віруси вбудовують свій геном у хромосому клітини-хазяїна. Цей геном реплікується разом з геномом клітини і не виявляє себе, доки певні чинники не спричинять його активацію (наприклад, вірус герпесу).

Особливості репродукції різних груп вірусів

• **ДНК-вмісні віруси** (вірус тютюнової мозаїки, герпесу). Віруси прикріплюються до поверхні клітини, проникають усередину, звільняються від капсиду. У клітинному ядрі ферменти клітини-хазяїна реплікують вірусну ДНК і транскрибують її в іРНК. Рибосоми клітини-хазяїна транслюють іРНК в білки вірусного капсиду (мал. 73.3). Вірус для виробництва власної РНК і ДНК використовує ферменти клітини-хазяїна.

• **РНК-вмісні віруси** (вірус кору). Реплікація зазвичай відбувається в цитоплазмі. Для копіювання своїх геномів РНК-віруси використовують власний фермент РНК-репліказу.

• **Ретровіруси** (ВІЛ). Містять одноланцюгову РНК і використовують власний фермент — *зворотну транскриптазу*, що переносить генетичну інформацію з РНК на ДНК. Отримана ДНК може вбудовуватися в геном клітини-хазяїна або використовуватися для транскрипції (мал. 73.1).

! Ключова ідея

Життєвий цикл вірусу складається з таких етапів: прикріплення до клітини-хазяїна, проникнення в клітину, реплікація вірусних частинок, вихід з клітини. Для виробництва власної РНК або ДНК віруси використовують як ферменти клітини-хазяїна, так і власні ферменти — РНК-репліказу і зворотну транскриптазу.

? Запитання та завдання

1. Поясніть, як ВІЛ пригнічує реакцію імунної системи. **2.** Чи можна для лікування вірусної інфекції використовувати антибіотики? **3.** Які підходи можна використовувати у фармакології для розробки антивірусних препаратів?

§ 74. Вірусні інфекції

Поміркуйте

Чому антибіотики не є ефективними проти вірусних хвороб, зокрема грипу?

Згадайте

- Клітинний і гуморальний імунітет
- Вакцини

Інфекційний процес, викликаний вірусами

Кожний вірус має певну специфічну вибірковість хазяїв, що визначається типами клітин, які він може інфікувати.

У вірусних інфекцій є **інкубаційний період**, протягом якого симптоми захворювання відсутні. Зазвичай інкубаційний період триває від декількох днів до декількох тижнів, але в деяких вірусів може тривати місяці або навіть роки (ВІЛ).

Після інкубаційного періоду або одночасно з ним настає **період поширення інфекції**, під час якого заражений організм є джерелом вірусних частинок.

Далі настає власне **період захворювання**. Віруси спричиняють загибель заражених клітин, від чого страждає весь організм.

Вірусні інфекції можуть бути гострими (грип, віспа, сказ, лихоманка Ебола) і хронічними (гепатити В і С). Іноді віруси перебувають в організмі в стані спокою (віруси герпесу, оперізуючого лишаю).

Час від часу відбуваються спалахи інфекційних захворювань (зокрема вірусних), під час яких фіксується незвично велика кількість хворих. Якщо спалах відбувається в окремому регіоні, його називають **епідемією**, якщо захворювання поширюється по всій земній кулі, то його називають **пандемією**.

Антивірусний імунітет

Організми мають **вроджений імунітет** проти вірусів, сформований у процесі еволюції. В усіх видів, у тому числі архей, на клітинному рівні існують спеціальні ферментні системи, які руйнують одно- й дволанцюгові вірусні РНК.

Окрім того, у хребетних після контакту з вірусом організм виробляє білок *інтерферон*, який пригнічує утворення нових вірусів, знищуючи уражені та сусідні клітини. Ще одним видом антивірусного захисту є специфічні антитіла (гуморальний імунітет) — *імуноглобуліни*, які приєднуються до вірусу і нейтралізують його.

Набутий імунітет формується після перенесеного захворювання або шляхом вак-

Дізнайтеся більше



Пандемія іспанського грипу 1918–1919 років була спричинена вірусом грипу А. Забрала життя 50–100 млн осіб.



Епідемія лихоманки Ебола в Західній Африці 2014 року забрала життя близько 8 тис. осіб. Летальність захворювання — від 25 до 90%.

Дізнайтеся більше

Відкриття 1987 року антивірусної системи архей CRISPR-Cas9 зумовило прорив у сучасній генній інженерії. Ця система функціонує як бактеріальний імунітет проти вірусів. Було доведено, що її можна використовувати як інструмент для точної корекції геному безпосередньо всередині клітини. Це відкриває потенційні можливості повного лікування спадкових захворювань людини.

цинації. Він здійснюється *імунними клітинами*: Т-лімфоцити розпізнають вірусні фрагменти, а Т-кілери руйнують уражені клітини (клітинний імунітет).

Період стійкості набутого імунітету значно варіюється залежно від виду вірусної інфекції. До деяких інфекцій, наприклад кору, вітряної віспи, паротиту, краснухи, імунітет зазвичай зберігається протягом життя. Повторні захворювання трапляються рідко.

Але імунітет до вірусу грипу зберігається протягом кількох місяців. Повторне захворювання пояснюється тим, що вірус грипу швидко мутує. Його поверхневі гени постійно змінюються та з'являються нові штами вірусу. З точки зору імунної системи, такі модифіковані варіанти виглядають як абсолютно нові інфекції.

Деякі віруси (в тому числі ВІЛ та віруси гепатиту) уникають імунної відповіді та викликають хронічні хвороби. До того ж ВІЛ, потрапляючи в організм людини, вражає імунні клітини – Т-лімфоцити. Це знижує стійкість імунітету до будь-яких інфекцій, у тому числі й до ВІЛ.

Профілактика і лікування вірусних інфекцій

Ефективними методами боротьби з вірусними інфекціями є вакцинація і вживання противірусних препаратів.

Ключова ідея

Етапи інфекційного процесу вірусних інфекцій: інкубаційний період, період поширення інфекції, період захворювання. Імунітет проти вірусів включає ферментні системи, що руйнують вірусні РНК і ДНК, утворення специфічних антитіл та інтерферону. Ефективними методами боротьби з вірусними інфекціями є вакцинація і противірусні препарати.

Противірусні вакцини використовують з метою профілактики вірусних захворювань. Їх уводять здоровим людям, щоби сформувати імунітет до можливої інфекції. Загальну вакцинацію населення проводять щодо особливо тяжких і смертельних вірусних інфекцій, таких як віспа, кір, поліомієліт. До інших вірусів вакцинацію можна робити за потреби, наприклад перед сезонними спалахами грипу або після укусу тварини з підозрою на сказ.

Всесвітня організація охорони здоров'я оновлює вакцину проти грипу кожні півроку. Це необхідно, оскільки щороку вірус еволюціонує, змінюючи свої антигенні властивості.

Висока мінливість ВІЛ також є причиною того, чому складно розробити вакцину до цього вірусу.

Противірусні препарати вживають під час захворювання. Вони переривають життєвий цикл вірусів і пригнічують їх розмноження всередині клітини. Такі препарати можуть блокувати необхідні вірусу ферменти (наприклад, зворотну транскриптазу). Часто противірусні препарати є аналогами нуклеотидів, що вбудовуються в геном вірусу в ході реплікації, але при цьому новосинтезовані ДНК неактивні.

Ще один спосіб профілактики вірусних захворювань — **запобігання потраплянню вірусу в організм**. Це можливо, якщо відомі шляхи поширення інфекції. Наприклад, для профілактики зараження грипом рекомендують не контактувати з носіями інфекції, уникати місць масового скупчення людей у періоди епідемії. Для профілактики вірусних кишкових інфекцій рекомендують мити руки та продукти харчування. Для профілактики СНІДу слід уникати випадкових статевих контактів, використовувати одноразові медичні інструменти, проводити контроль донорської крові тощо.

Запитання та завдання

1. Чому складно розробити вакцини до вірусів грипу та ВІЛ? **2.** Як ви думаєте, до яких наслідків призведе масова відмова від обов'язкової вакцинації? **3.** Запропонуйте заходи для профілактики захворювання на грип. **4.** Запропонуйте заходи для профілактики захворювання на СНІД. **5.** Запропонуйте заходи для профілактики вірусних захворювань рослин.

§ 75. Віруси й еволюція

Поміркуйте

Який внесок в еволюцію людини зробив вірус віспи?

Згадайте

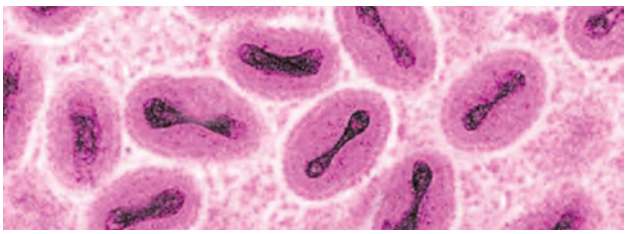
- Регресивна еволюція (дегенерація)
- Плазміди
- Внутрішньоклітинний ендосимбіоз

Гіпотези походження вірусів

Існує кілька гіпотез виникнення вірусів (мал. 75.1)

1. Гіпотеза регресивної еволюції. Віруси є нащадками стародавніх одноклітинних організмів, будова яких спростилася через паразитичний спосіб життя. Гіпотеза ґрунтується на існуванні складних, великих ДНК-вірусів, геноми яких мають сотні генів (наприклад, вірус віспи, мал. 75.2). Вони могли бути внутрішньоклітинними паразитами і зазнати регресивної (дегенеративної) еволюції.

2. Гіпотеза виникнення з доклітинних форм життя. Віруси є нащадками стародавніх доклітинних форм життя, які перейшли до паразитичного способу існування. Гіпотеза ґрунтується на величезній різноманітності генетичного матеріалу вірусів: у якості нуклеїнових кислот вони мають як ДНК, так і РНК, що можуть бути одно- й дволанцюговими. Вважається, що до виникнення перших клітин як носії спадкової інформації використовувалися різні форми нуклеїнових кислот.



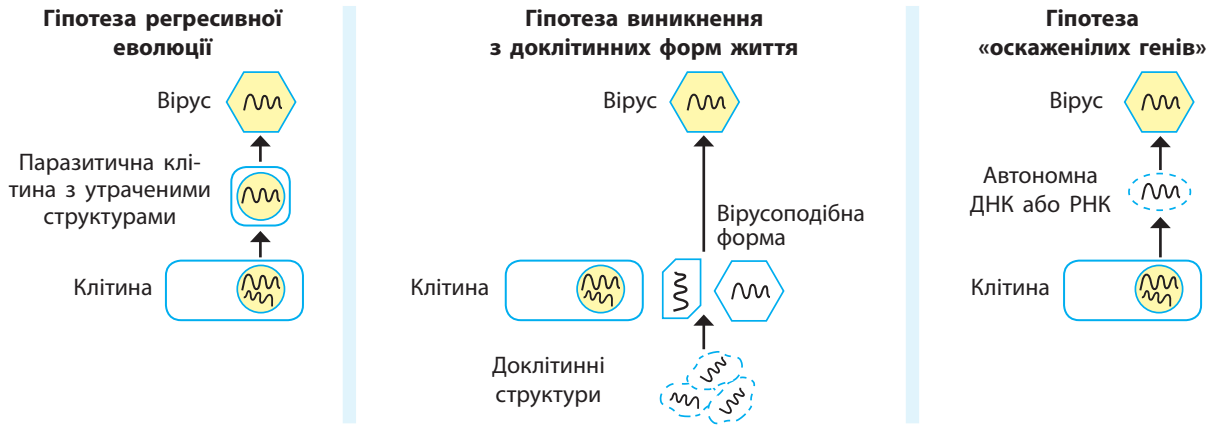
Мал. 75.2. Вірус натуральної віспи має великі розміри і дволанцюгову ДНК

3. Гіпотеза «оскаженілих генів». Віруси — видозмінений генетичний матеріал, що «втік» із клітини. Гіпотеза ґрунтується на схожості вірусів з мобільними генетичними елементами — плазмідами, транспозонами, віроїдами, F-факторами бактерій. Віруси-«втікачі» стали відносно автономними, але певну залежність від клітин зберегли.

Певна річ, кожна з гіпотез має аргументи «за» і «проти». Найімовірніше, що віруси виникали різними шляхами і на різних етапах еволюції, а в подальшому еволюціонували спільно зі своїми клітинами-хазяями.

Взаємодія вірус — хазяїн

Віруси взаємодіють з клітинами за класичною схемою паразит — хазяїн. Нові інфекції зазвичай перебігають у важкій фор-



Мал. 75.1. Три гіпотези походження вірусів

мі, нерідко зі смертельним результатом, але в процесі еволюції вони стають більш легкими. З часом види-хазяї набувають імунітету до вірусу. А вірус знижує агресивність, тому що паразиту вигідно не швидко вбивати хазяїна, а тривалий час використовувати його як харчовий ресурс і притулок.

Іноді вірус має двох хазяїв: в одного виду він викликає тяжке захворювання, а іншому не завдає шкоди і «зберігається» в ньому. Наприклад, вірус сказу в природі зберігається в гризунах, віруси енцефаліту переносяться кліщами.

Час від часу віруси змінюють хазяїв. Вважається, що натуральна віспа людини з'явилась у результаті еволюції віспи корів, а еволюція вірусу імунодефіциту зелених мавп призвела до виникнення ВІЛ.

Роль вірусів у виникненні ДНК-геномів

Існує гіпотеза про те, що віруси першими в еволюції використали ДНК для перенесення спадкової інформації. Ця гіпотеза ґрунтується на припущенні, що спочатку всі живі системи використовували тільки РНК для збереження і реалізації спадкової інформації. Найдавніші віруси також були РНК-вмісними. Але згодом вони змінили РНК на ДНК, щоб уникнути дії захисних систем клітин, які знищували молекули вірусної РНК. Відповідно, віруси «розробили» і ферментний апарат для реплікації ДНК. Поступово в усіх живих системах здійснився перехід від РНК- до ДНК-геномів.

Віруси і горизонтальне перенесення генів

В еволюції віруси є важливим «засобом» горизонтального перенесення генів, що забезпечує генетичне різноманіття організмів.

Горизонтальне перенесення генів — процес, за якого генетична інформація передається не від батьків до нащадків, а між неспорідненими організмами, які іноді належать навіть до різних біологічних видів.

Фрагменти ДНК вірусів, які заражували різні клітини, у процесі еволюції вбудовувалися в геноми цих клітин, «одомашнювалися» вищими організмами і починали виконувати корисні функції.

Ці залишки вірусів є суттєвими елементами геномів сучасних організмів. У людини й ссавців вони складають до половини всіх послідовностей ДНК.

Вивчення функцій цих убудованих елементів дозволило встановити деякі дуже корисні «надбання», отримані завдяки вірусам. Вважають, що за допомогою горизонтального перенесення генів сформувалася система адаптивного імунітету у хребетних, виникла плацента у ссавців, у людини розвинулися більші інтелектуальні здібності порівняно з приматами.

Вірусне походження клітинного ядра

Існує думка, що віруси зіграли ключову роль на початкових етапах еволюції, ще до поділу організмів на прокаріотів і еукаріотів. 2001 року була запропонована **гіпотеза вірусного походження клітинного ядра**, згідно з якою ядро сучасних еукаріотів є давнім вірусом, «осілим» у без'ядерній клітині. У рамках гіпотези запропонована модель еволюції еукаріотів, у якій вірус, схожий із сучасним вірусом віспи, розвинувся в клітинне ядро. Поступово цей вірус став основним сховищем інформації в клітинці, яка зберегла здатність до трансляції генів і життєздатності.

На користь гіпотези свідчить те, що клітинне ядро і віруси мають дуже схожу будову: обидва являють собою хромосоми, укладені у білкову капсулу. У деяких порівняно простих організмах, таких як паразитичні червоні водорості, ядро може проникати з клітини в клітину. Цей процес дуже нагадує вірусне інфікування.

Ключова ідея

Віруси могли виникнути з доклітинних форм життя, стародавніх одноклітинних організмів, будова яких спростилася через паразитичний спосіб життя, або з мобільних генетичних елементів клітин. В еволюції віруси забезпечують горизонтальне перенесення генів, можливо, вони сформували клітинне ядро.

Запитання та завдання

1. Яка з гіпотез походження вірусів здається вам найбільш достовірною? Відповідь аргументуйте. **2.** Запропонуйте аргументи «за» чи «проти» кожної з гіпотез походження вірусів. **3.** Які особливості будови клітинного ядра роблять його схожим на вірус? **4.** Яке значення вірусів в еволюції сучасної людини? Наведіть приклади.

§ 76. Пріони й віроїди

Поміркуйте

Чи можуть білки відтворювати самі себе, без участі нуклеїнових кислот?

Згадайте

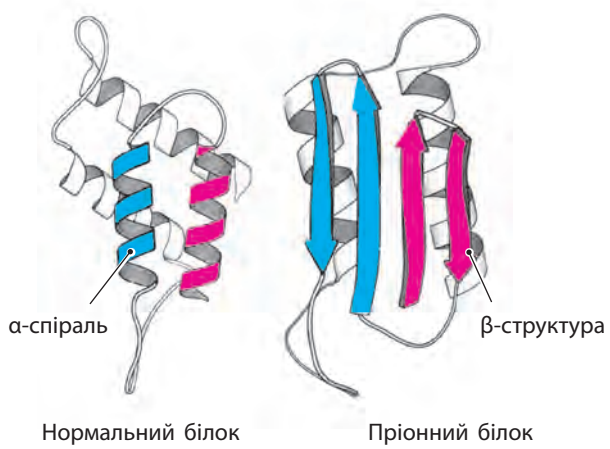
- Вторинна й третинна структури білка
- α-спіраль і β-структура

Пріони

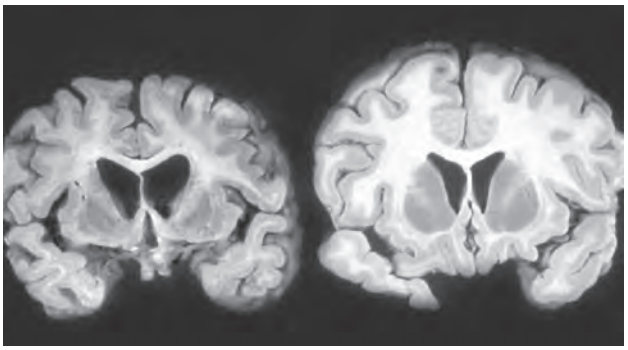
Пріони — це інфекційні агенти, які є білками з аномальною третинною структурою. Вони не містять нуклеїнових кислот.

У певному сенсі, пріони подібні до вірусів, оскільки здатні збільшувати свою чисельність, тільки використовуючи ресурси клітини. Разом з тим для їх розмноження не потрібні ДНК або РНК.

Пріонні білки тварин і людини утворюються з нормальних клітинних білків, які відповідають за оболонки нервових волокон. Просторова структура білків може аномально змінюватися. Як правило, під час переходу білка з нормального стану в пріонний його α-спіралі перетворюються на β-структури (мал. 76.1). Унаслідок цього білок набуває каталітичної активності й каталізує перетворення дедалі більшої кількості нових нормальних білків на пріонні. Таким чином, запускається ланцюгова реакція й утворюється безліч неправильно згорнутих білків. У клітині накопичуються їх відкладення — **амілоїди**. Уражені амілоїдами тканини втрачають нормальну структуру й відмирають.



Мал. 76.1. Структурні варіанти білка клітинних мембран *PrP*



Мозок, уражений пріонною хворобою — Нормальний мозок

Мал. 76.2. Руйнування тканин головного мозку в разі хвороби Крейтцфельдта—Якоба (губчаста структура тканини, утворення порожнин)

У ссавців пріонні захворювання уражають нервову тканину, переважно головний мозок (мал. 76.2). Вони спричиняють невиліковні стани — губчасті енцефалопатії (коров'ячий сказ у великої рогатої худоби, скрейпі в овець), що призводять до смерті. У людини відомі такі пріонні захворювання, як хвороба Крейтцфельдта — Якоба і куру.

За даними сучасних досліджень, основний шлях поширення пріонних захворювань — заражена їжа. Наприклад, уживання м'яса корів, уражених губчастим енцефалітом, призводить до розвитку хвороби Крейтцфельдта — Якоба в людини. Також у сім'ях з певними мутаціями гена PrP мають місце спадкові пріонні захворювання.

Інкубаційний період пріонних хвороб становить від місяця до кількох десятиліть.

Пріони не викликають імунної відповіді організму. Вони надзвичайно стійкі до дії хімічних і фізичних чинників, витримують кип'ятіння, не розщеплюються протеазами (ферментами, що розщеплюють білки) і не перетравлюються в травному тракті.

Дізнайтеся більше

Пріонна хвороба куру була описана 1957 року серед аборигенів племені форе у високогір'ях Папуа — Новій Гвінеї. Спочатку у хворих порушується координація рухів, стає нестійкою хода. Потім починається тремтіння кінцівок і голови, людина втрачає пам'ять і розум. На останніх стадіях людина перестає рухатися і вмирає приблизно через рік від початку перших симптомів. Папуаси вважали причиною хвороби зле чаклунство. Але насправді інфікування відбувалося через канібалізм — аборигени практикували ритуальне поїдання мозку померлих родичів. Вони вважали, що, з'ївши мозок покійного, вони придбають його розум і силу. З викоріненням канібалізму куру практично зникла. За відкриття інфекційного характеру хвороби куру Карлтон Гайдузек отримав Нобелівську премію з фізіології та медицини 1976 року.

Віроїди

Віроїди — інфекційні агенти, що складаються тільки з кільцевої молекули РНК. У віроїдів немає білкової оболонки. Віроїдна РНК дуже маленька — завдовжки лише кілька сотень нуклеотидів; вона не кодує білків.

Імовірно, копіювання віроїдної РНК здійснюється РНК-полімеразами клітини-хазяїна. Деякі віроїди реплікуються в клітинному ядрі, інші — у хлоропластах.

Віроїди спричиняють захворювання рослин, такі як карликовість хризантем, веретеноподібність бульб картоплі (мал. 76.3), плямистість авокадо тощо. Вони значно впливають на світове сільське господарство, спричиняючи захворювання економічно важливих культурних і декоративних рослин.

Зараження віроїдами відбувається під час механічного пошкодження рослини. Усередині ураженої рослини віроїди переміщаються по клітинних контактах — плазмодесмах.

Сьогодні ще не зовсім зрозумілий молекулярний механізм, що призводить до захворювання. Припускають, що віроїдна РНК може блокувати або заміщати клітинну РНК, порушувати сплайсинг, взаємодіяти з клітинними білками.

Ключова ідея

Пріони — це інфекційні агенти, які є білками з аномальною третинною структурою. Віроїди — це інфекційні агенти, що складаються тільки з кільцевої молекули РНК.



Мал. 76.3. Веретеноподібність бульб картоплі спричиняється віроїдами

У сучасній науці віроїди використовують як модельні об'єкти для вивчення структури і функцій РНК, а також еволюції ДНК і РНК геномів.

Походження віроїдів

Існує гіпотеза про те, що першими молекулами, здатними до самовідтворення, були різні види РНК. Вони відпрацювали механізм самокопіювання і реалізації спадкової інформації, зумовивши перехід від неживої природи до живих організмів. Відлунням стародавнього РНК-світу є різнобічні функції сучасних видів РНК: вони переносять спадкову інформацію (іРНК, РНК ретровірусів), беруть участь у сплайсингу (мяРНК) і синтезі білка (тРНК, рРНК), мають каталітичну активність (рибозими).

Феномен зберігання спадкової інформації в молекулі ДНК виник пізніше. На відміну від РНК, ДНК не здатна до самореплікації, але вона хімічно стабільніша і складається з двох комплементарних ланцюгів, що дозволяє відновити інформацію в разі пошкодження одного з них. У цілому ДНК дозволяє більш надійно зберігати більші обсяги інформації.

Якщо ця гіпотеза відповідає дійсності, віроїди можуть бути «живими залишками» доклітинного РНК-світу: вони реплікуються, не кодують білки, деякі з них використовують для реплікації рибозими.

Запитання та завдання

1. Чим схожі й чим відрізняються віруси, пріони та віроїди? **2.** Чи можна вважати пріони і віроїди неклітинними формами життя? **3.** Обговоріть, у чому може полягати еволюційне значення віроїдів? пріонів?

§ 77. Репродукція прокаріотичних клітин

Поміркуйте

Прокаріоти не мають статевого розмноження, але у них існують механізми обміну генетичною інформацією. Які способи обміну генетичною інформацією існують у прокаріотів?

Згадайте

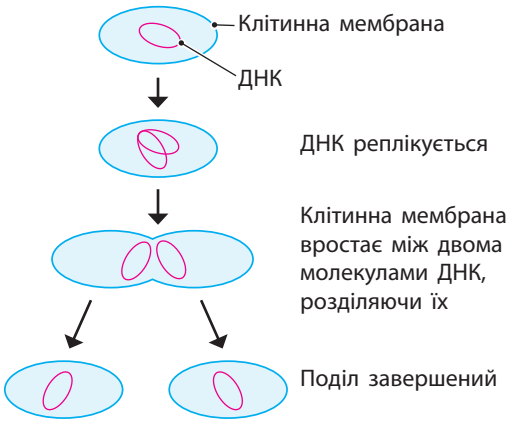
- Будова бактеріальної клітини
- Реплікація ДНК

Бінарний поділ

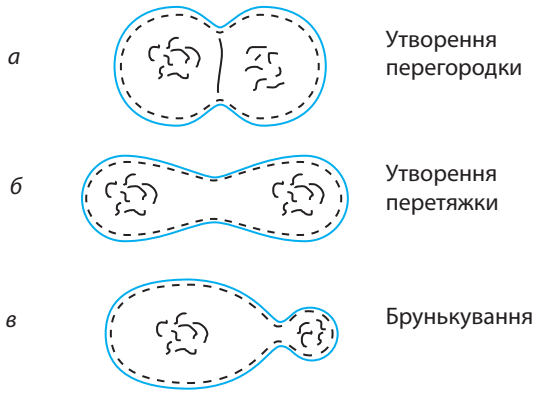
Прокаріотичні клітини розмножуються нестатевим шляхом. Розмноженню передує подвоєння кільцевої молекули ДНК, яка в прокаріотичній клітині існує у вигляді компактної структури — нуклеоїду, що прикріплений до мезосоми (впинання цитоплазматичної мембрани всередину клітини).

Реплікація кільцевої молекули ДНК бактерій починається з точки ініціації реплікації. Вона відбувається одночасно в протилежних напрямках. Через певний час після реплікації ДНК і розходження дочірніх хромосом клітина починає ділитися.

У більшості випадків прокаріотичні клітини діляться навпіл з утворенням двох однакових за розміром дочірніх клітин, тому цей процес називають **бінарним поділом** (мал. 77.1).



Мал. 77.1. Схематичне зображення бінарного поділу



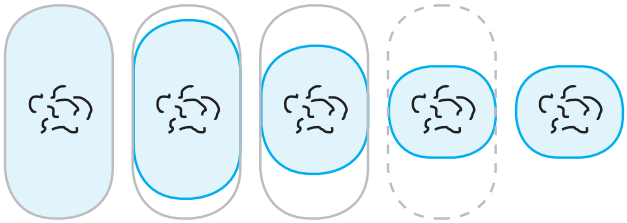
Мал. 77.2. Схематичне зображення способів поділу прокаріотичної клітини

В одних видів бактерій бінарний поділ відбувається шляхом *формування перегородки*, що зростає від периферії до центра (мал. 77.2, *а*). В інших видів бактерій бінарний поділ відбувається шляхом *утворення перетяжки*: клітина поступово стоншується посередині, поки не розірветься на дві самостійні клітини (мал. 77.2, *б*). Іноді дочірні клітини бактерій після поділу не розходяться і залишаються пов'язаними між собою. Це спричинює утворення клітинних скупчень різної форми. Наприклад, сферичні бактерії можуть утворювати пари (диплококи), ланцюжки (стрептококи) або грони (стафілококи) клітин.

Різновидом бінарного поділу є *брунькування*, яке можна розглядати як нерівновели-

Дізнайтеся більше

Розмноження прокаріотів відбувається з величезною швидкістю. За сприятливих умов їхні клітини діляться кожні 20–30 хвилин. За добу в бактерій змінюється стільки поколінь, скільки в людини за 5000 років. За наявності ідеальних умов, що виключають загибель клітин, з однієї бактерії за добу можуть утворитися «нащадки» масою 4720 т (якщо прийняти, що 1 млрд бактерій має масу 1 мг). Настільки високі темпи розмноження прокаріотів сприяють їх швидкому поширенню на планеті. Однак їх розмноження обмежене кліматичними умовами, дією сонячного світла, боротьбою між видами, накопиченням продуктів обміну речовин.



Мал. 77.3. Схема утворення спор у бактерій. Спора розвивається всередині клітини бактерії: до 60 % води переходить у зв'язаний стан, протопласт стискається і покривається дуже щільною оболонкою

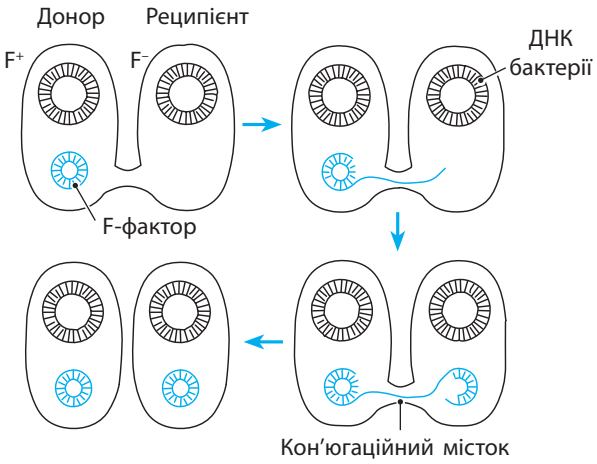
кий бінарний поділ. Під час брунькування на одному з полюсів материнської клітини утворюється маленький виріст, який збільшується і згодом відокремлюється (мал. 77.2, *в*). У результаті брунькування утворюються дві нерівноцінні клітини, що розрізняються за формою, розмірами та іншими ознаками. Материнська клітина поступово старіє, а дочірня клітина, навпаки, активно добудовує клітинні структури і краще пристосовується до мінливого середовища.

Утворення спор

За несприятливих умов паличкоподібні бактерії здатні утворювати *спори* (мал. 77.3). На поверхні бактеріальної клітини утворюється щільна багатошарова оболонка, усі життєві процеси в клітині припиняються. Спороутворення не є розмноженням, тому що з кожної клітини формується одна спора і число особин при цьому не збільшується. У вигляді спори прокаріотична клітина витримує дію високих або низьких температур, отруйних речовин, зневоднення, зберігаючи життєздатність протягом багатьох років. За сприятливих умов оболонка спори руйнується, і процеси життєдіяльності відновлюються.

Кон'югація

Для бактерій характерний статевий процес — **кон'югація**. Це перенесення частини



Мал. 77.4. Схема кон'югації у бактерій

генетичного матеріалу під час безпосереднього контакту бактеріальних клітин. У процесі кон'югації по спеціальному каналу, що утворюється між двома клітинами, фрагмент ДНК з однієї клітини передається іншій клітині (мал. 77.4).

Для кон'югації бактерій необхідна спеціальна плазміда, яка називається F-фактором. Кон'югація відбувається за наявності двох типів клітин: донорів (F^+), що володіють F-фактором, і реципієнтів (F^-), що не мають його. F-фактор містить гени структур, за допомогою яких відбувається прикріплення клітини-донора до клітини-реципієнта. Потім між клітинами формується кон'югаційний місток, через який передається копія F-фактора, а також інші плазміди з цитоплазми донора. Після потрапляння F-фактора в реципієнтну клітинку вона стає F^+.

Кон'югація не є способом статевого розмноження, оскільки число бактерій при цьому не збільшується. Кон'югацію визначають як статевий процес, що приводить до горизонтального перенесення генів і сприяє обміну корисними ознаками. Зокрема, кон'югація забезпечує швидке поширення між бактеріями генів стійкості до антибіотиків у складі плазмід.

! Ключова ідея

Прокаріотичні клітини діляться навпіл бінарним поділом. Спороутворення і кон'югація у бактерій не є способами розмноження. Спори утворюються для перенесення несприятливих умов, а кон'югація призводить до обміну генами між особинами.

? Запитання та завдання

1. Які процеси призводять до рекомбінації генетичного матеріалу в прокаріотів? **2.** Чим статевий процес бактерій відрізняється від статевого розмноження еукаріотів? Чим він подібний до нього?

§ 78. Репродукція еукаріотичних клітин

Поміркуйте

Чим відрізняється генетичний матеріал еукаріотичних клітин від генетичного матеріалу прокаріотів?

Згадайте

- Будова клітинного ядра
- Хромосоми

Генетичний матеріал в еукаріотичних клітинах

Клітини еукаріотів відрізняються від клітин прокаріотів більш складною будовою, насамперед наявністю таких клітинних структур, як ядро, розвинена мережа внутрішньоклітинних мембран, мітохондрії та пластиди. Еукаріотичне ядро містить велику кількість генетичного матеріалу, що представлений, як правило, кількома десятками молекул ДНК. Комплекси цих молекул ДНК з білками називають **хромосомами**.

Набір хромосом у ядрі клітини, що характеризується їх числом, розміром і формою, називають **каріотипом**. Каріотип є видоспецифічною характеристикою, тобто різні біологічні види мають різні каріотипи (мал. 78.1).

Соматичні й статеві клітини

Багатоклітинні еукаріотичні організми мають різні типи клітин, які спеціалізуються на виконанні різних функцій. Усі клітини поділяють на соматичні та статеві.



Людина

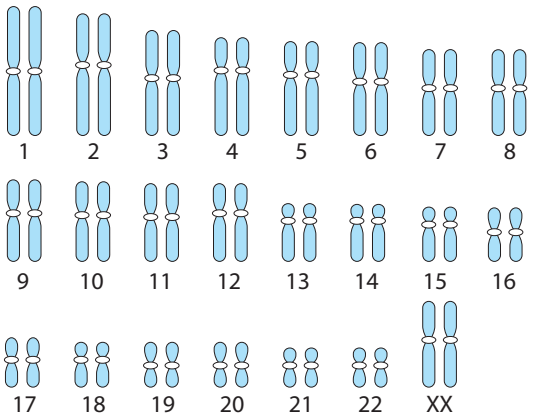


Дрозофіла

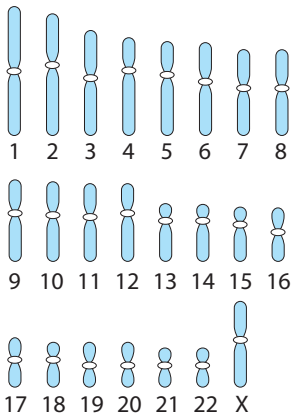
Мал. 78.1. Каріотипи під мікроскопом

Число хромосом у представників різних біологічних видів

Вид	Число хромосом
Малярійний плазмодій	2
Радіолярія	1600
Плодова мушка	8
Комар-пискун	6
Річний рак	116
Равлик садовий	54
Короп	104
Окунь звичайний	28
Жаба	24
Гуска	80
Курка	78
Заєць	48
Домашня кішка	38
Собака	78
Корова	60
Кінь	64
Віслюк	62
Слон	56
Шимпанзе	48
Людина	46
Папороть	1260
Ялина	24
Модрина	24
Сосна	24
Пшениця-однозернянка	14
Пшениця тверда	28
Пшениця м'яка	42
Кукурудза	20
Картопля	48
Горох	14
Вишня	32
Груша	34
Яблуня	34



Диплоїдний ($2n$ = 46) у соматичних клітинах



Гаплоїдний (n = 23) у гаметах

Мал. 78.2. Хромосомний набір людини

Статевими клітинами (гаметами) називають клітини, спеціалізовані на функції статевого розмноження. Вони містять половинний набір генетичного матеріалу і під час злиття одна з одною утворюють першу клітину нового організму.

Соматичними клітинами називають усі інші типи клітин, з яких будується тіло організму.

Число хромосом у соматичних клітинах особини або виду називають **диплоїдним** (подвійним) і позначають $2n$. Так, у людини $2n = 46$.

У статевих клітинах число хромосом називають **гаплоїдним** (одинарним) і позначають n. У людини $n = 23$ (мал. 78.2).

Непрямий поділ еукаріотичних клітин

Процес поділу еукаріотичних клітин значно складніший порівняно з поділом прокаріотів. Еукаріотичні клітини розмножуються шляхом спеціально вироблених механізмів **непрямого поділу** — мітозу і мейозу.

Ускладнення генетичного апарату еукаріотів, наявність у їхніх клітинах не однієї, а багатьох молекул ДНК створило проблему їх рівномірного розподілу під час поділу. Для вирішення цієї проблеми в ході еволюції виник спеціальний механізм поділу — **мітоз.** Поява статевого розмноження призвела до виникнення **мейозу** — особливого типу клітинного поділу для утворення спеціалізованих статевих клітин.

! Ключова ідея

Еукаріотичне ядро містить кілька десятків хромосом — комплексів молекул ДНК з білками. Набір хромосом у ядрі називають каріотипом, і він є видоспецифічною характеристикою. Репродукція еукаріотичних клітин відбувається шляхом мітозу й мейозу.

+ Дізнайтеся більше

Число хромосом не залежить від кількості ДНК, що в них міститься. У 14-ти хромосомах американської амфібії *Amphiuma* у близько 30 разів більше ДНК, ніж у людини. Найменша хромосома амфібії більше найбільших хромосом людини.

Розмір геномів у представників різних таксонів зовсім не відповідає нашому уявленню про те, хто з них «вище», а хто «нижче» на еволюційних сходах. Еволюційно примітивні організми за вмістом ДНК на клітину нерідко перевершують представників еволюційно процвітаючих таксономічних груп: наприклад, розмір геному дводишних риб майже в 35 разів перевищує розмір геному людини.

? Запитання та завдання

1. Виконайте завдання, користуючись таблицею, наведеною в параграфі: а) визначте, скільки хромосом міститься в гаметах і зиготі зазначених видів; б) порівняйте число хромосом у різних видів пшениці, зробіть висновок; в) порівняйте число хромосом в еволюційно близьких видів, зробіть висновок.
2. У процесі еволюції клітини «шукали баланс» між кількістю генетичного матеріалу і числом хромосом, у яких він розподілений. Які, на вашу думку, проблеми створює для клітини велика кількість хромосом? занадто великі за розміром хромосоми?

§ 79. Життєвий цикл клітин. Інтерфаза

Поміркуйте

На якій стадії інтерфази потрапляння хімічного мутагену в клітину може спричинити пошкодження спадкового матеріалу?

Згадайте

- Реплікація ДНК
- АТФ

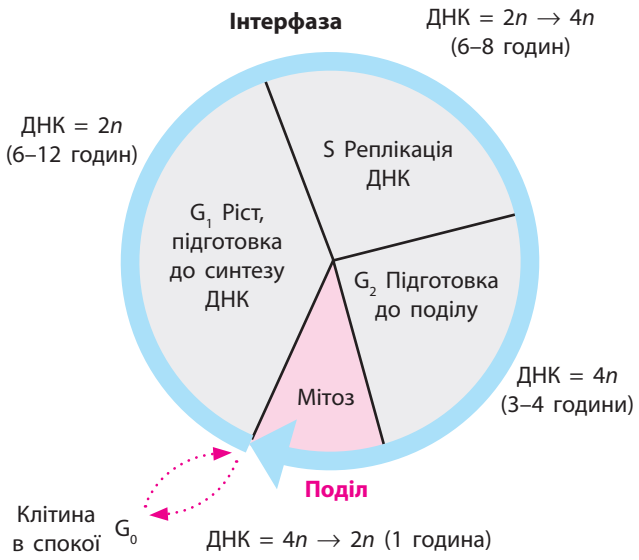
Життєвий цикл клітини

Життєвий цикл клітини — це період її існування від утворення шляхом поділу до наступного поділу або природної загибелі.

У життєвому циклі виділяють дві великі стадії — інтерфаза і власне поділ (мал. 79.1).

Інтерфаза — період життєвого циклу між двома послідовними поділами клітини. У цей час клітина росте і виконує свої функції в організмі. Одна з найважливіших подій інтерфази — реплікація (подвоєння) ДНК перед поділом.

Поділ еукаріотичних клітин може відбуватися шляхом мітозу або мейозу.



Мал. 79.1. Схема життєвого циклу клітини

Дізнайтеся більше

Тривалість клітинного циклу в клітин базального шару епідермісу шкіри, червоного кісткового мозку, кишкового епітелію тварин, клітин твірної тканини рослин становить 8–36 годин. Лейкоцити людини діляться кожні 4–5 діб. Найкоротші клітинні цикли (близько 30 хвилин) властиві ембріональним клітинам голкошкірих і земноводних на стадії дроблення.

Періоди інтерфази

1. Пресинтетичний період (G_1). Клітина зростає і виконує свої функції в організмі. Збільшується кількість мембран і органел, синтезуються різні сполуки, запасається енергія. Клітини проводять нервові імпульси, скорочуються, секретують речовини тощо.

2. Синтетичний період (S). Розпочинається підготовка клітини до поділу. Відбувається одна з найважливіших подій інтерфази — реплікація (подвоєння) ДНК. Також подвоюються центросоми.

3. Постсинтетичний період (G_2). Клітина завершує підготовку до поділу. Особливо інтенсивно синтезується АТФ, створюються нові мембрани й органели.

Тривалість інтерфази

Тривалість інтерфази і клітинного циклу варіює залежно від видової належності, типу клітин і відрізняється навіть у різних клітинах однієї і тієї ж тканини. У більшості клітин, що активно діляться, тривалість інтерфази становить близько 10–24 годин. У клітинах, що повільно діляться, цей період може становити декілька місяців.

Майже всі відмінності в частоті поділу клітин зумовлені різницею в довжині пресинтетичного періоду G_1. У середньому в більшості клітин він триває 3–8 годин, а в клітин, що повільно діляться,— тижні й навіть роки (клітини печінки). Деякі клітини існують у такому стані все своє життя, не переходячи в наступну фазу і не приступаючи до поділу. До таких клітин належать спеціалізовані клітини багатоклітинних організмів, наприклад еритроцити, нервові та

м'язові клітини. Кажуть, що такі клітини переходять у **фазу спокою G_0**.

Час, за який клітина проходить періоди S, G_2 і мітоз, відносно сталий — у ссавців він варіює від 10 до 25 годин. Сам процес поділу набагато коротший, ніж етап підготовки до нього: мітоз становить близько 1/10 частини клітинного циклу.

Регуляція інтерфази

Існують складні механізми контролю клітинного циклу. Тривалість періоду G_1 значною мірою визначається зовнішніми умовами і сигналами від інших клітин. Тривалість періоду G_2 регулюється розміром клітини.

У клітинному циклі існують так звані *контрольні точки*. Це ключові етапи, на яких контролюється правильність процесів, що відбуваються, а також збереження генетичного матеріалу. Важлива контрольна точка є на початку фази G_1. Якщо умови сприятливі та клітина отримує від сусідніх клітин сигнали зростання й поділу, то вона починає підготовку до реплікації ДНК. У фазі G_2 є контрольна точка, яка затримує клітини у цій фазі G_2, якщо після реплікації виявилося пошкодження ДНК.

Перехід від одного періоду клітинного циклу до іншого регулюється ферментом циклінзалежною протеїнкіназою. Важливу роль у цьому процесі відіграє білок циклін.

Контрольні точки забезпечують правильність і високу точність процесів дуплікації і розходження хромосом. Порушення контролю клітинного циклу можуть призводити до розвитку ракових захворювань.

Особливі клітинні цикли

Описані закономірності життєвого циклу характерні для клітин, що часто діляться. Однак існують клітини, життєвий цикл яких має інші особливості.

Добре відомо, що клітини нервової тканини, особливо нейрони центральної нервової системи, після ембріонального періоду втрачають здатність до поділу. Життєвий цикл клітин, що не діляться, включає лише період G_0 і складається з росту, тривалого функціонування, старіння й смерті.

Клітини печінкової тканини (гепатоцити) після свого утворення шляхом мітозу також вступають у період G_0, під час якого вони виконують свої численні функції. Вони можуть роками перебувати на стації G_0, не вступаючи в період S. Однак у разі пошкодження або видалення частини печінки вони продовжують нормальний клітинний цикл — входять у S- і G_2-періоди, а потім діляться.

Клітини печінки, а також деякі інші клітини організму людини (наприклад, підшлункової залози) здатні й до іншого видозміненого життєвого циклу. Вони проходять G_1- та S-періоди інтерфази, однак потім не вступають ані в період G_2, ані в мітоз, тобто не діляться. У результаті кількість ДНК в клітині збільшується — клітина перетворюється на поліплоїдну. Поліплоїдні клітини печінки мають більші розміри й працюють більш ефективно.

Тривалість життєвого циклу може бути різко скорочена в ембріональних клітин. Відомо, що великі яйцеклітини вже містять у цитоплазмі усі компоненти, необхідні для численних поділів. Тому після запліднення клітини діляться надзвичайно швидко і не мають у життєвому циклі періодів G_1 і G_2.

Ключова ідея

Життєвий цикл клітини — це період її існування від утворення шляхом поділу до наступного поділу або природної загибелі. У життєвому циклі виділяють дві стадії — інтерфазу і власне поділ (мітоз або мейоз).

Практична робота

Цитогенетична характеристика ядра соматичної клітини у різні періоди клітинного циклу

1. Розгляньте схему клітинного циклу соматичної клітини. Зверніть увагу на число хромосом та хроматид у ядрах клітин та їхні морфологічні особливості у різні періоди клітинного циклу.
2. Складіть таблицю, у якій укажіть ознаки ядра у різні періоди клітинного циклу.
3. Сформулюйте висновок.

Запитання та завдання

1. Нервові клітини людини діляться тільки на стадії ембріонального розвитку. Чому пізніше вони перестають ділитися і переходять у фазу спокою G_0? **2.** У чому полягає призначення контрольних точок клітинного циклу? **3.** Чи може клітина пройти стадію реплікації ДНК, але так і не почати поділ?

§ 80. Структурна організація хроматину

Поміркуйте

Чому щільність пакування різних ділянок хроматину може бути різною?

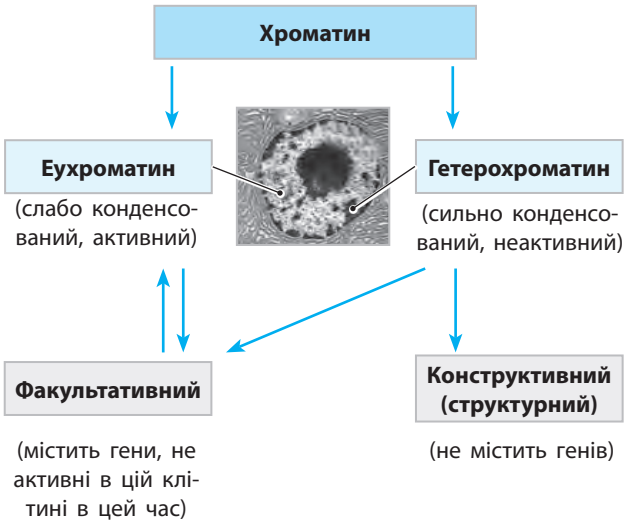
Згадайте

- Будова молекули ДНК
- Білки
- Хромосоми

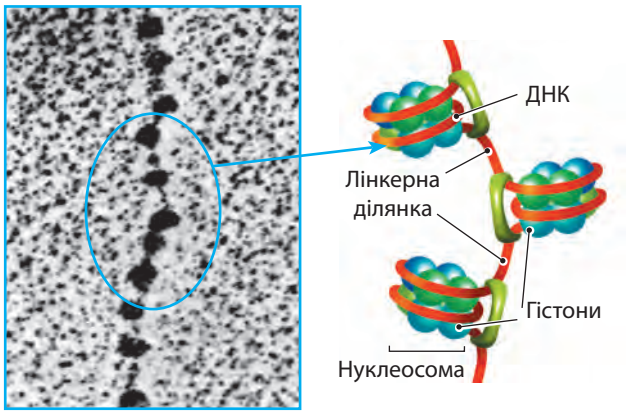
Інтерфазний хроматин

Молекули ДНК в інтерфазному ядрі під світловим мікроскопом виглядають як безструктурне переплетіння ниток, що називають **хроматином**. Хроматин являє собою комплекс ДНК і білків. Білки хроматину виконують структурну й регуляторну функції. Структурні білки підтримують тривимірну структуру молекули ДНК, стабілізують її та захищають від пошкоджень. Регуляторні білки регулюють активність генів.

Нитки ДНК у хроматині певним чином упаковані. Розрізняють більш щільні (гетерохроматин) і менш щільні (еухроматин) ділянки хроматину, що мають різну функціональну активність (мал. 80.1).



Мал. 80.1. Еухроматин і гетерохроматин



Мал. 80.2. Нуклеосомне укладання ДНК

Нуклеосоми

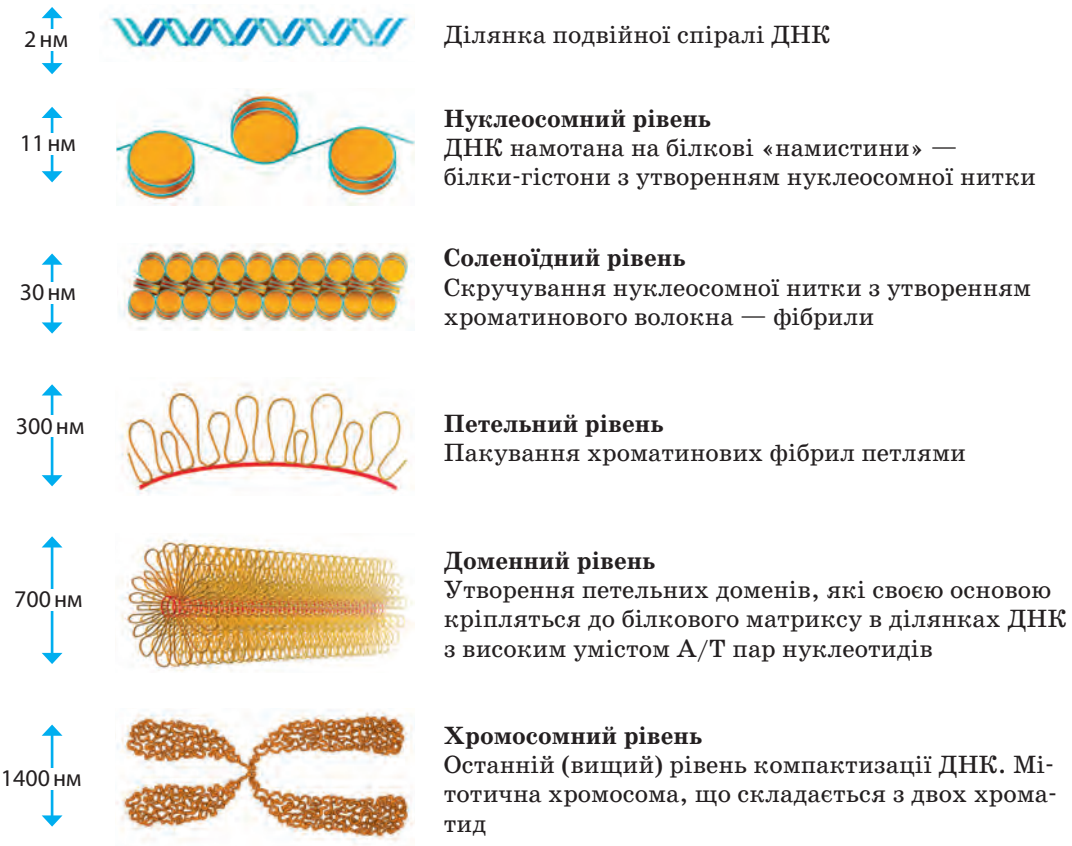
Елементарною одиницею упаковки хроматину є **нуклеосома**. Нуклеосома є дископодібною частинкою, що складається з білків гістонів, навколо якої обмотана двоспіральна ДНК (мал. 80.2).

Характеристики нуклеосом

- До складу нуклеосоми входить чотири пари гістонових білків H2A, H2B, H3 і H4 (всього вісім білків).
- Діаметр нуклеосомного диска становить 11 нм, а його товщина — 5,5 нм.
- ДНК робить 1,67 оберта (147 пар нуклеотидів) навколо нуклеосомного ядра.
- Нуклеосоми розташовані уздовж молекули ДНК на відстані 10–20 нм одна від одної.
- Ділянка ДНК між нуклеосомами називається лінкерною ДНК і становить 10–100 пар нуклеотидів.
- З лінкерною ДНК між двома сусідніми нуклеосомами зв'язується гістон H1.

Дізнайтеся більше

За допомогою FISH-технології, що дозволяє фарбувати кожну хромосому в окремий колір, учені дізналися, що в інтерфазному ядрі хромосоми розташовані не хаотично, а займають певне місце і мають конкретне оточення. Порушення цього порядку спостерігається в разі хромосомних патологій.



Мал. 80.3. Структурна організація ДНК на різних стадіях клітинного циклу (рівні конденсації хроматину)

Структурні зміни хроматину в клітинному циклі

Перед поділом клітини хроматин конденсується — ДНК скручується і за участю спеціальних білків спаковується в компактні структури — **хромосоми**. Щільна упаковка ДНК у хромосомах перешкоджає розривам ниток ДНК у процесі поділу клітини. Існує декілька рівнів конденсації хроматину (мал. 80.3). Білки хроматину поділяються на основні й кислі. Основні білки представлені гістонами, які забезпечують просторове укладання ДНК. Кислі білки хроматину переважно є регуляторними білками або ферментами, що беруть участь у метаболізмі нуклеїнових кислот.

! Ключова ідея

Перед поділом клітини хроматин упаковується в компактні структури — хромосоми. Щільна упаковка перешкоджає розривам ниток ДНК у процесі поділу. Елементарною одиницею упаковки хроматину є нуклеосома.

ПР Практична робота

Вивчення будови хромосом на постійному препараті гігантських хромосом мотиля

1. Розгляньте за збільшення мікроскопа 64× постійний мікропрепарат слинних залоз мотиля й знайдіть на них клітини, потім — ядра клітин.
2. Розгляньте ядра за збільшення мікроскопа 160×. Знайдіть у них велетенські хромосоми, які схожі на посмуговані лінії зі «здуттями» та прозору каріоплазму.
3. Замалюйте знайдені хромосоми й підпишіть їхні частини.
4. Сформулюйте висновок.

? Запитання та завдання

1. Яке значення для функціонування геному мають різні рівні укладання ДНК? **2.** У скільки разів зменшуються лінійні розміри хромосом за максимальної компактизації хроматину (порівняно з подвійною спіраллю ДНК)?

§ 81. Мітотичний поділ

Поміркуйте

Чому мітоз не потрібний бактеріям?

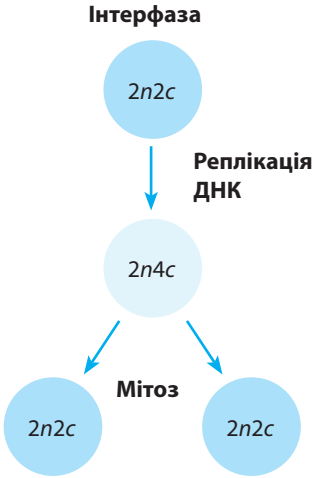
Згадайте

- Будова клітини
- Інтерфаза
- Хромосома
- Клітинний цикл
- Хроматин

Загальна схема і біологічне значення мітотичного поділу

Мітотичний поділ — це спосіб непрямого поділу еукаріотичних клітин, за якого генетичний матеріал рівномірно розподіляється між дочірніми клітинами. У результаті мітотичного поділу утворюються дві дочірні клітини, які є точною генетичною копією материнської клітини (мал. 81.1).

Отже, завданням мітотичного поділу є точне копіювання генетичної інформації і відтворення численних копій (клонів) вихідних клітин. Основними біологічними процесами, які реалізуються за рахунок мітотичного поділу, є ріст організмів, регенерація органів і тканин, а також нестатеве розмноження.



Мал. 81.1. Загальна схема мітотичного поділу. 2*n* — диплоїдне число хромосом, 2*c* — кількість ДНК у диплоїдному ядрі, 4*c* — подвоєна кількість ДНК в ядрі після реплікації

Підготовка клітини до мітозу

На стадії *S* інтерфази відбувається реплікація ДНК. У результаті загальна кількість генетичного матеріалу в клітині подвоюється. Копії молекул ДНК, що утворилися під час реплікації, не відокремлюються одна від одної, а залишаються з'єднаними в ділянці центромери — так майбутні хромосоми набувають *X*-подібної форми. Ці копії називають **сестринськими хроматидами**, вони є абсолютно ідентичними.

До кінця інтерфази клітина має подвоєну ДНК, збільшений об'єм цитоплазми, збільшене число мембран та інших органел, а також запас АТФ для забезпечення всіх процесів енергією.

Стадії мітозу

Мітотичний поділ складається з двох стадій — поділу клітинного ядра **(мітоз**, або **каріокінез)** і розподілу цитоплазми **(цитокінез)**.

Мітоз складається із чотирьох стадій — *профази*, *метафази*, *анафази* і *телофази*.

Середня тривалість мітозу — 1–2 години. Найшвидше діляться ембріональні клітини. Так, дроблення яйцеклітини відбувається за 10–40 хвилин. Мітоз у рослинних клітинах триває 2–3 години, мітоз у клітинах тварин відбувається швидше — близько 30–60 хвилин.

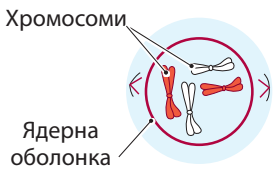
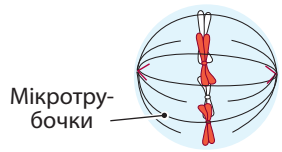
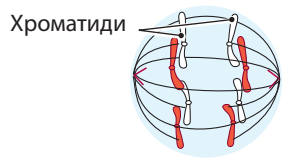
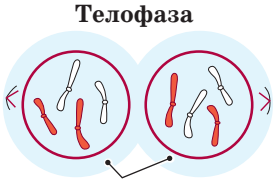
Морфологічна будова метафазної хромосоми

Як вам уже відомо, хромосоми на стадії метафази максимально щільно спаковані (будову метафазної хромосоми ви вивчали ра-



Мал. 81.2. Класифікація хромосом за морфологією

Стадії мітозу

Профаза 	Хроматин конденсується, під мікроскопом стають помітні окремі хромосоми. Кожна хромосома складається з двох ідентичних сестринських хроматид. Ядерна оболонка і ядерце руйнуються. У цитоплазмі формується веретено поділу. Тривалість: 30 хв — 1,5 години
Метафаза 	Нитки веретена поділу простягаються між полюсами клітини. Хромосоми шикуються на екваторі клітини, прикріплюються центромерами до ниток веретена, утворюючи метафазну пластинку. Тривалість: до 1 хвилини
Анафаза 	Сестринські хроматиди відокремлюються одна від одної і просуваються уздовж ниток веретена до протилежних полюсів клітини. Від цього моменту сестринські хроматиди стають окремими дочірніми хромосомами. Тривалість: 2–3 хвилини
Телофаза 	Хромосоми (однохроматидні) збираються на протилежних полюсах клітини й оточуються ядерними оболонками — виникають два нових клітинних ядра. Формуються ядерця, деконденсується хроматин, зникає веретено поділу. Тривалість: 20–30 хвилин

ніше) (мал. 81.2). Вони компактно розташовані в ділянці екватора клітини і найбільш зручні для вивчення під світловим мікроскопом. Саме на метафазних мікропрепаратах визначають каріотип.

Дізнайтеся більше

Центромерні частини хромосом представлені гетерохроматиновими ділянками, що містять багаторазові повтори ДНК. Крім поєднання сестринських хроматид, центромера бере участь у формуванні кінетохора — складного білкового комплексу, до якого прикріплюються нитки веретена поділу.

Ключова ідея

Мітотичний поділ — це спосіб непрямого поділу еукаріотичних клітин, за якого відбувається точне копіювання генетичної інформації, і генетичний матеріал рівномірно розподіляється між дочірніми клітинами. Завдяки мітотичному поділу відбуваються ріст, регенерація і нестатеве розмноження.

Практична робота

Вивчення стадій мітозу на препараті корінця цибулини

1. Помістіть мікропрепарат під мікроскоп та уважно розгляньте клітини. Знайдіть клітини, що діляться, на різних стадіях мітозу та інтерфазні клітини.

Порада. Щоб знайти всі стадії мітотичного циклу, пересувайте препарат.

2. Замалюйте клітини на різних стадіях мітотичного циклу.
3. Сформулюйте висновок.

Запитання та завдання

1. Для приготування хромосомних препаратів людини використовують венозну кров. Як ви вважаєте, хромосоми яких клітин крові вивчаються під мікроскопом — еритроцити чи лейкоцити? **2.** Чи можна приготувати каріологічні препарати з метафазними пластинками нейронів? **3.** Що станеться в результаті мітозу, якщо одна з хромосом утратить центромеру? **4.** Поміркуйте, як би йшла еволюція, якби не виник мітоз.

§ 82. Цитокінез. Регуляція і порушення процесу мітозу

Поміркуйте

Якими можуть бути порушення мітозу, якщо одна з хромосом втратить центромеру?

Згадайте

- Будова рослинної клітини
- Клітинна стінка

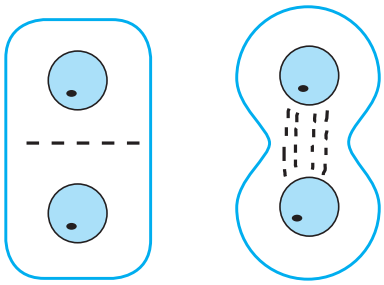
Цитокінез у рослин і тварин

Наступною стадією після поділу ядра є **цитокінез** — стадія поділу цитоплазми. Цей процес завершується утворенням двох окремих дочірніх клітин (мал. 82.1).

У клітинах тварин і рослин цитокінез відбувається по-різному. У тваринній клітині виникає перетяжка плазматичної мембрани, що оперізує клітину по екватору. Утворена борозна поступово поглиблюється і, врешті-решт, розділяє цитоплазми дочірніх клітин.

У рослин у центрі клітини утворюється *клітинна пластинка*, яка розростається зсередини і зрештою повністю розділяє дочірні клітини. Такий спосіб розділення цитоплазми зумовлений наявністю жорсткої клітинної стінки рослин. У деяких місцях між рослинними клітинами зберігаються цитоплазматичні канали і формуються *плазмодесми*.

Не завжди поділ ядра супроводжується поділом цитоплазми. У разі порушення цитокінезу формуються двоядерні або навіть багатоядерні клітини (симпласти). Із таких клітин



а *б*

Мал. 82.1. Цитокінез у рослин (*а*) і тварин (*б*)

Дізнайтеся більше

Цитокінез можна блокувати штучно за допомогою деяких хімічних речовин, наприклад цитохалазіну. Так можна отримувати клітини з 4, 8 і більшим числом ядер.

складаються, наприклад, міцелій багатьох грибів та волокна скелетної мускулатури.

Порушення процесу мітозу

Якщо нормальний перебіг мітозу порушується, то утворюються клітини з незбалансованим генетичним матеріалом.

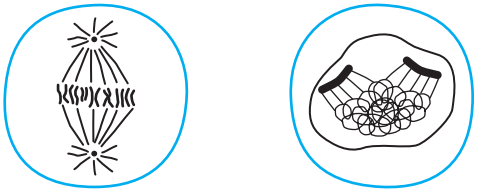
Нерозходження сестринських хроматид в анафазі призводить до подвоєння числа хромосом — **поліплоїдії**. Таке можливо, якщо з певних причин не формується веретено поділу або ж не руйнуються *когезіни* — білки, які утримують сестринські хроматиди разом.

Якщо хромосоми розходяться до полюсів клітини нерівномірно, спостерігається **анеуплоїдія** — нестача або наявність зайвих хромосом у дочірніх клітинах.

Часткова втрата генетичного матеріалу в ході мітозу можлива внаслідок фрагментації хромосом. Деякі хімічні речовини, віруси, йонізуюче випромінювання та інші чинники спричиняють розриви хромосом. Хромосомні фрагменти без центромерних ділянок не можуть прикріпитися до веретена поділу, не розподіляються до нових клітинних ядер і руйнуються в цитоплазмі.

Дізнайтеся більше

Деякі порушення мітозу використовують у практичних цілях. Хімічні речовини, що перешкоджають утворенню ниток веретена поділу (колхіцин, колцемід тощо), використовують для отримання поліплоїдних клітин. Поліплоїдизація є одним з методів створення високопродуктивних сортів сільськогосподарських рослин. Рослини з поліплоїдними клітинами мають більші розміри і запасають більше поживних речовин. Колхіцин використовують також у цитології для зупинки клітинного поділу на стадії метафази, щоб отримувати мікропрепарати клітин, які діляться.



Відкритий ортомітоз Закритий плевромітоз

Мал. 82.2. Типи мітозу

У цілому порушення мітозу трапляються рідко і не перевищують 1 %, проте вони частішають з віком організму, у разі онкологічних захворювань, вірусних інфекцій, після радіоактивного опромінення.

Типи мітозу

Основна класифікація типів мітозу ґрунтується на стані ядерної оболонки в процесі поділу. За **відкритого мітозу** оболонка ядра руйнується, і веретено поділу утворюється в цитоплазмі. За **закритого мітозу** руйнування ядерної оболонки не відбувається, а утворення веретена і мітоз відбуваються всередині ядра.

Ще одна класифікація враховує симетрію веретена. За **ортомітозу** веретено симетричне щодо екватора клітини. За **плевромітозу** веретено складається з двох частин, які можуть розташовуватися під кутом одна до одної.

Для тварин і вищих рослин характерний відкритий ортомітоз. Еволюційно давнішим вважають закритий плевромітоз, наприклад, у дріжджових грибів (мал. 82.2).

Різновидом мітозу є **ендомітоз**, за якого хромосоми подвоюються, але поділ ядра і клітини не відбувається. У результаті в одному ядрі накопичуються численні копії хромосом. Якщо ці копії не розходяться, а залишаються зчепленими разом, утворюються **гігантські політенні хромосоми** (мал. 82.3).



Мал. 82.3. Політенні хромосоми

Регуляція процесу мітозу

У запуску початкових стадій мітозу (профази й метафази) активну участь бере *циклін-кіназний комплекс* (білки циклін-кіназа й цикліни). Вони контролюють укладання і розпад веретена поділу, руйнування і відновлення ядерних оболонок. Крім того, відомі інші типи кіназ, які регулюють конденсацію хроматину, збирання веретена поділу і прикріплення до нього кінетохора, поділ сестринських хроматид.

Активація анафази відбувається під дією іншого білкового комплексу — *циклосоми*. Циклосома модифікує деякі білки так, що вони надалі руйнуються. Зокрема, активність циклосоми призводить до руйнування *когезину* — білка, який утримує сестринські хроматиди разом. Однією з головних «мішеней» циклосоми є цикліни.

Дізнайтеся більше

На контрольній точці клітинного циклу між інтерфазою та мітозом перевіряється результат реплікації ДНК: якщо реплікація не завершена або призвела до численних помилок, то мітоз блокується. Ще одна контрольна точка розділяє метафазу та анафазу: якщо веретено поділу має дефекти або до нього прикріплені не всі хромосоми, то анафаза блокується.

Ключова ідея

Цитокінез — стадія поділу цитоплазми, яка завершує поділ утворенням двох окремих дочірніх клітин. Усі стадії мітотичного поділу контролюються і регулюються спеціальними білковими комплексами. Унаслідок порушення процесів мітозу виникає незбалансований розподіл генетичного матеріалу (поліплоїдія, анеуплоїдія).

Запитання та завдання

1. Які переваги і які недоліки надає клітинам багатоядерність? **2.** Навіщо деяким комахам потрібні політенні хромосоми? **3.** Яке еволюційне та практичне значення має поліплоїдизація? **4.** Знаючи характер шкідливої дії йонізуючої радіації на хромосоми, поясніть, чому один з головних симптомів променевої хвороби — анемія («білокрів'я») — виявляється не відразу, а через декілька місяців після опромінення. Які тканини й системи органів уражаються через променеву хворобу в першу чергу?

§ 83. Мейоз

Поміркуйте

Як можна довести, що рекомбінація генетичного матеріалу відбувається під час першого поділу мейозу, а не під час другого?

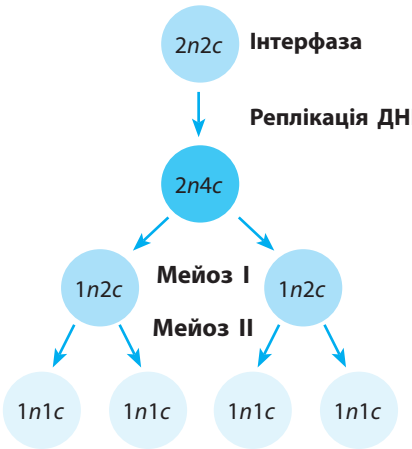
Згадайте

- Хроматиди
- Гомологічні хромосоми
- Мітоз

Мейоз

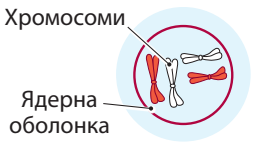
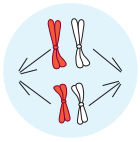
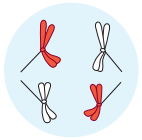
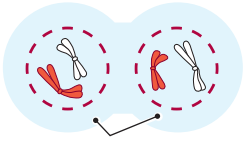
Мейоз — це непрямий поділ клітини, у результаті якого утворюються чотири гаплоїдні дочірні клітини і відбувається рекомбінація генетичного матеріалу (мал. 83.1).

Процес мейозу складніший порівняно з мітозом. Він складається з двох послідовних

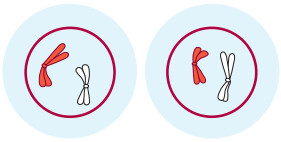
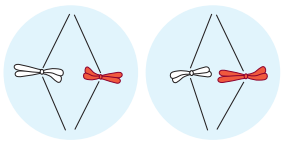
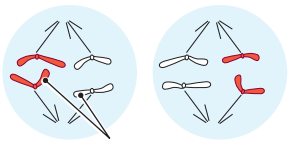
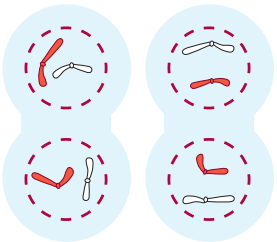
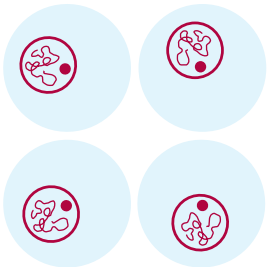


Мал. 83.1. Загальна схема мейозу. 2*n* — диплоїдне число хромосом, 1*n* — гаплоїдне число хромосом, 2*c* — кількість ДНК у диплоїдному ядрі, 4*c* — подвоєна кількість ДНК в ядрі після реплікації, 1*c* — кількість ДНК у гаплоїдному ядрі

Фази мейозу I

Профаза I 	Відбуваються процеси, подібні профазі мітозу: хроматин конденсується, ядерна оболонка та ядерце руйнуються, у цитоплазмі формується веретено поділу. Унікальними для профази I є процеси рекомбінації генетичного матеріалу. Відбувається кон'югація гомологічних хромосом — гомологічні хромосоми попарно зближуються і з'єднуються одна з одною по довжині. Далі відбувається кросинговер — обмін ділянками між гомологічними хромосомами
Метафаза I 	У метафазі I гомологічні хромосоми ще залишаються зчепленими одна з одною попарно. Такі пари гомологічних хромосом разом прикріплюються до ниток веретена поділу
Анафаза I 	Гомологічні хромосоми (НЕ сестринські хроматиди, як у мітозі!) відокремлюються одна від одної і рухаються уздовж ниток веретена до протилежних полюсів клітини. Кожна хромосома, як і раніше, складається з двох хроматид. Анафаза I є ще однією стадією мейозу, на якій відбувається генетична рекомбінація — незалежне розходження гомологічних хромосом до протилежних полюсів клітини
Телофаза I 	Хромосоми (двохроматидні) збираються на протилежних полюсах клітини. Їх число зменшено у два рази, оскільки до кожного полюса відійшла тільки одна гомологічна хромосома з пари. Таким чином відбувається редукція числа хромосом і утворення двох гаплоїдних дочірніх клітин

Фази мейозу II

Профаза II 	Відбувається конденсація хроматину. Ядерна оболонка і ядерце руйнуються. Формується веретено поділу
Метафаза II 	Хромосоми шикуються на екваторі клітини і прикріплюються центромерами до ниток веретена поділу
Анафаза II  Хроматиди	Сестринські хроматиди відокремлюються одна від одної і рухаються уздовж ниток веретена поділу до протилежних полюсів клітини
Телофаза II 	Хромосоми збираються на протилежних полюсах клітини. Їх число гаплоїдне, вони однохроматидні. Деконденсується хроматин, формуються нові ядерні оболонки
Цитокінез 	Після поділу цитоплазми виникають чотири дочірні гаплоїдні клітини. Кожна клітина має унікальну комбінацію генетичного матеріалу

Ключова ідея

Мейоз включає два послідовні поділи. У результаті двох поділів утворюються чотири дочірні клітини, які є гаплоїдними й генетично унікальними. Рекомбінація генетичного матеріалу відбувається у профазі й анафазі мейозу I (кросинговер і незалежне розходження гомологічних хромосом).

Дізнайтеся більше

Число можливих комбінацій хромосом у гаметах унаслідок незалежного розходження хромосом в анафазі I дорівнює $2n$, де n — число хромосом гаплоїдного набору. Наприклад, у людини число таких комбінацій становить $2^{23} = 8\ 388\ 608$.
Якщо врахувати випадкову зустріч гамет під час запліднення, то число можливих комбінацій в однієї батьківської пари становить $2^{23} \times 2^{23} = 70\ 368\ 744\ 177\ 664$ або близько $7{,}04 \times 10^{13}$.
Для порівняння — число зір у нашій Галактиці оцінюють величиною порядку 10^{11}–10^{12}.

поділів. Еволюційно ці поділи мейозу виникли на основі мітозу, але з деякими видозмінами.

Перший поділ, або мейоз I, називається **редукційним**. Саме в ході мейозу I відбуваються найважливіші мейотичні події — редукція числа хромосом і рекомбінація генетичного матеріалу. У результаті мейозу I утворюються дві гаплоїдні дочірні клітини, кожна з яких генетично унікальна.

Другий поділ, або мейоз II, називається **екваційним**. Його процеси по суті аналогічні процесам звичайного мітозу. Кожна з двох гаплоїдних клітин, що утворилися в мітозі I, ділиться ще раз. У результаті сумарно утворюються чотири дочірні клітини. Вони гаплоїдні й несуть унікальні комбінації генетичного матеріалу.

Фази мейозу

Перед мейозом, в інтерфазі, відбувається реплікація ДНК. Отже, кожна хромосома на початку мейозу складається з двох сестринських хроматид — двох точних копій.

Кожний поділ мейозу поділяють на чотири фази — *профазу*, *метафазу*, *анафазу* і *телофазу*.

Безпосередньо за першим поділом мейозу проходить другий поділ. Між поділами немає вираженої інтерфази і не відбувається реплікація ДНК.

Запитання та завдання

1. Які події в ході мейозу спричинюють зменшення числа хромосом удвічі? **2.** Як ви вважаєте, на яких етапах мейозу можуть виникати помилки, що призводять до хромосомних мутацій? **3.** У чому полягає різниця між кросинговером і транслокацією? **4.** Чи можливі кон'югація і кросинговер між парою статевих хромосом X і Y? Чому?

§ 84. Біологічне значення мейозу. Порушення мейозу

Поміркуйте

Для чого потрібний мейоз? Чи достатньо для репродукції організмів тільки мітозу?

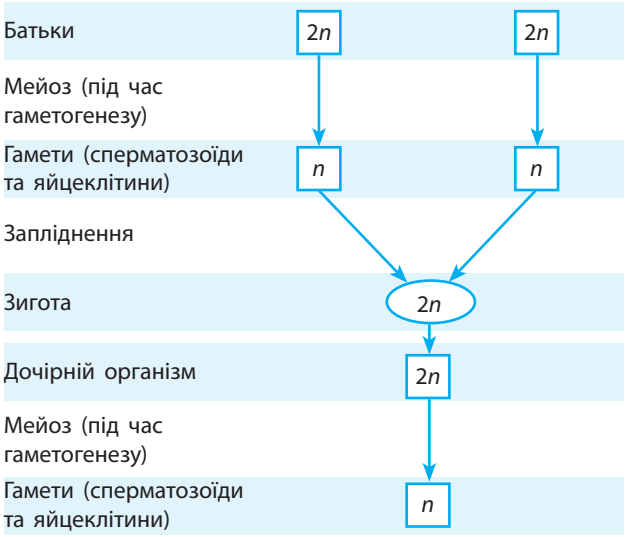
Згадайте

- Кросинговер
- Незалежне розходження хромосом в анафазі I

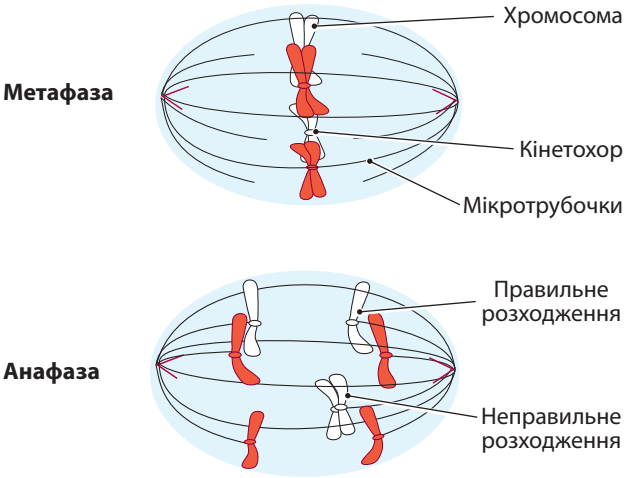
Біологічне значення мейозу у тварин і рослин

Біологічною функцією мейозу є **виробництво гамет** — гаплоїдних клітин, спеціалізованих для статевого розмноження. Після запліднення ядра гаплоїдних гамет (n) зливаються, утворюючи зиготу, і диплоїдний набір хромосом відновлюється ($n + n = 2n$). Таким чином, мейоз від покоління до покоління підтримує сталість хромосомного набору виду під час статевого розмноження (мал. 84.1).

Процеси, що відбуваються в ході мейозу, є основою **комбінативної мінливості** організмів. Рекомбінація генетичного матеріалу в мейозі відбувається на двох етапах: у профазі I (кросинговер) та анафазі I (незалежне розходження гомологічних хромосом). Так досягається перекомбінування генів батьків, що збільшує генетичну мінливість серед нащадків.



Мал. 84.1. Механізм збереження диплоїдного набору хромосом під час статевого розмноження

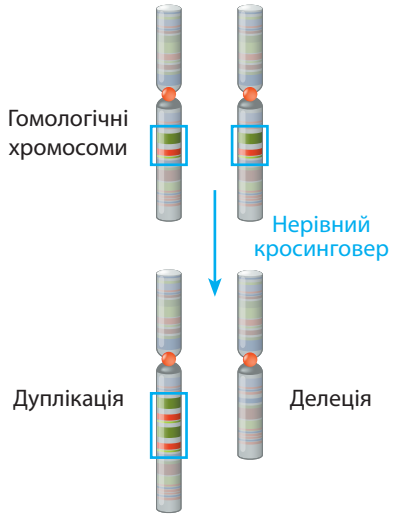


Мал. 84.2. Нерозходження хромосом в анафазі II

Рекомбінація генетичного матеріалу під час мейозу й статевого розмноження виявилася вигідним еволюційним надбанням. Вона збільшує різноманітність організмів набагато ефективніше, ніж мутації, які рідко відбуваються і не завжди корисні. Як наслідок, зростає еволюційна стійкість біологічного виду до змін середовища. Переважна більшість сучасних організмів використовують цю перевагу — розмножуються статевим шляхом (рослини, тварини, гриби) або мають у життєвому циклі стадії генетичної рекомбінації (кон'югація у бактерій).

Порушення мейозу

У ході мейозу можуть відбуватися різні порушення розподілу генетичного матеріалу, основним з яких є **нерозходження хромосом**. Це неправильний розподіл хромосом під час анафази, у результаті якого утворюються гамети з надлишком або нестачею хромосом (мал. 84.2). Нерозходження може статися



Мал. 84.3. Нерівний кросинговер



Лошак



Мул

Мал. 84.4. Стерильні міжвидові гібриди. Лошак — гібрид коня та ослиці. Мул — гібрид осла та кобили

як у першому, так і в другому поділі мейозу. Нерозходження хромосом є причиною таких хромосомних захворювань людини, як синдром Дауна (зайва 21-ша хромосома), синдром Тернера (наявна тільки одна статева хромосома — *X*), синдром Клайнфельтера (наявні три статеві хромосоми — *XXY*).

Ще одним порушенням мейозу є **нерівний кросинговер** у профазі I, який є результатом неправильної кон'югації гомологічних хромосом. У результаті нерівного кросинговеру виникають хромосоми з подвоєною або з відсутньою ділянкою. Гамети, що утворюються при цьому, є носіями хромосомних мутацій — дуплікацій або делецій (мал. 84.3).

До блокування мейозу призводять **порушення кон'югації хромосом** під час профази I. Через це безплідними є багато міжвидових гібридів. У міжвидових гібридів поєднуються хромосоми батьків, які не можуть попарно кон'югувати між собою з різних причин (у наборах батьків різне число хромосом, хромосоми розрізняються за структурою, суттєво різняться алелі).

Стерильними є міжвидові гібриди мул і лошак (мал 84.4). Стерильність гібридів зумовлена порушеннями мейозу через різне число хромосом у каріотипі батьків: у коней 64 хромосоми, а в ослів — 62. Відповідно, гібриди мають непарну кількість хромосом — 63, що не здатні до кон'югації та подальших процесів мейозу.

На кон'югацію хромосом впливають також великі хромосомні мутації, особливо інверсії та транслокації.

Ключова ідея

Біологічною функцією мейозу є утворення гамет. Утворення гаплоїдних гамет підтримує сталість хромосомного набору виду під час статевого розмноження. Рекомбінація генетичного матеріалу, що відбувається в ході мейозу, є основою комбінативної мінливості організмів.

Практична робота

Порівняльна характеристика мітозу та мейозу. Складання аплікаційних схем мітозу й мейозу

1. Розгляньте схеми, малюнки, мікрофотографії фаз мітозу й мейозу.
3. Послідовно порівняйте події, які відбуваються під час певних фаз мітозу й мейозу. Результат порівняння представте у вигляді таблиці.
4. Сформулюйте висновок.

Запитання та завдання

1. Чи може нормально відбуватися мейоз у поліплоїдів? **2.** Які способи ви можете запропонувати, щоб подолати порушення мейозу в міжвидових гібридів? **3.** Як би відбувалася еволюція, якби мейоз і статеве розмноження не виникли, а мітоз залишився б єдиним способом поділу еукаріотичних клітин?

§ 85. Амітоз. Старіння і загибель клітин

Поміркуйте

Складіть список з 5–6 прикладів структур живих організмів, які спочатку виникають, а потім редукуються в процесі їхнього життя.

Згадайте

- Мітоз
- Мейоз
- Клітинний цикл

Прямий поділ — амітоз

1841 року німецький біолог Роберт Ремак описав тип поділу клітини, якому 1882 року німецький цитогенетик Вальтер Флеммінг дав назву **амітоз**. Під час амітозу ядро інтерфазної соматичної клітини ділиться навпіл шляхом утворення перетяжки. У процесі амітозу не відбувається конденсації хроматину й утворення хромосом, не формується веретено поділу, хромосоми випадковим чином розподіляються між дочірніми ядрами.

Якщо не відбувається подальшого розподілу цитоплазми, клітина стає двоядерною, а після наступних амітозів — багатоядерною. Іноді амітоз завершується поділом цитоплазми. При цьому генетичний матеріал розподіляється між дочірніми клітинами здебільшого нерівномірно.

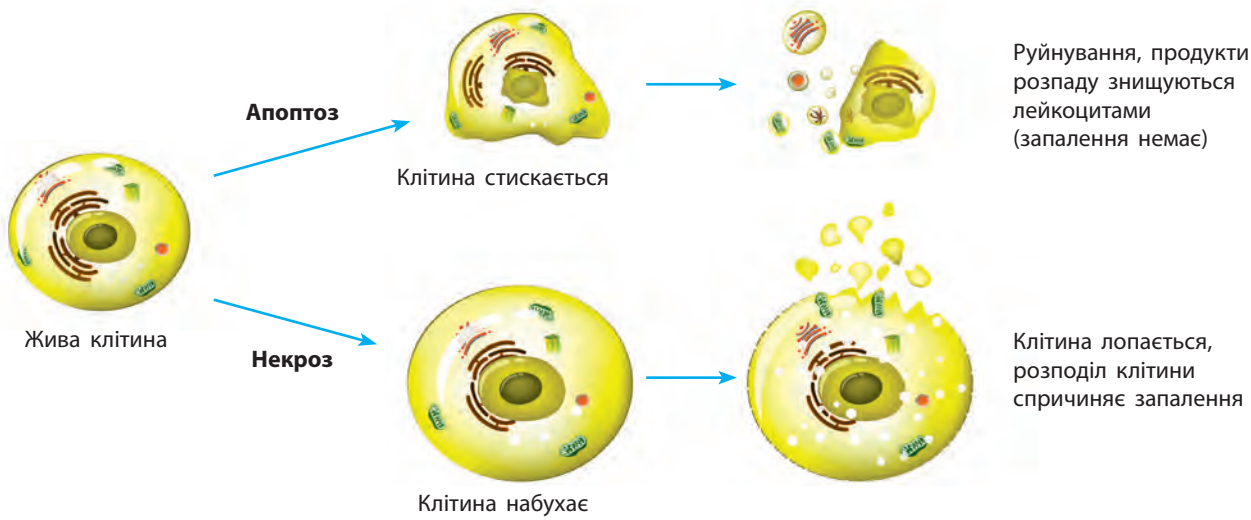
До недавнього часу була поширена думка, що поділ шляхом амітозу притаманний переважно старіючим, пошкодженим або відмираючим клітинам організму, наприклад зародковим клітинам ссавців, клітинам пухлин. Іноді амітоз описувався у нормально функціонуючих клітин, наприклад у високоспеціалізованих багатоядерних клітин печінки або поперечної мускулатури.

Сучасна цитологія вважає, що такого типу поділу не існує. Ефекти ж, які відносять до амітозу, є наслідком технічних помилок під час приготування цитологічних препаратів або ж властиві вмираючим клітинам — клітинам у стані апоптозу.

Старіння і загибель клітин

Клітини функціонують певний період часу, після чого вони старіють і гинуть. Загибель клітин відбувається двома способами — шляхом некрозу і шляхом апоптозу (мал. 85.1).

Некроз є випадковою загибеллю клітини від катастрофічної дії пошкоджувального чинника. Останнім може бути, наприклад, велика доза радіації або дія високої темпе-



Мал. 85.1. Процеси, що відбуваються під час апоптозу та некрозу

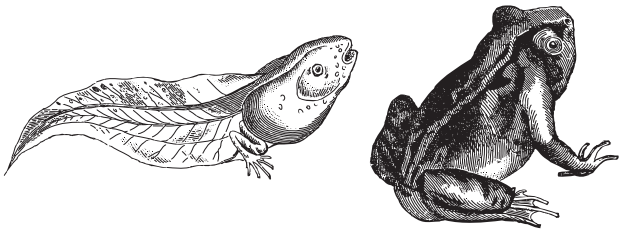
Порівняльна характеристика апоптозу та некрозу

Ознака	Апоптоз	Некроз
Активація	Активується спеціальними сигналами — фізіологічними або патологічними	Активується дією пошкоджувального чинника
Поширеність	Поодинокі клітини	Група клітин
Морфологія клітини	Зморщування клітини	Набухання клітини
Ядро	Конденсація хроматину, розпад ядра на фрагменти	Лізис ядра
Клітинна мембрана	Цілісність збережена	Цілісність порушена
Органели	Мітохондрії, ЕПР, апарат Гольджі інтактні	Мітохондрії набухають, ЕПР і АГ фрагментуються
Лізосоми	Інтактні	З лізосом вивільнюються ферменти
Руйнування клітини	Фрагментація з формуванням апоптотичних тілець	Лізис клітини
Запальна реакція	Відсутня	Зазвичай є

ратури. У клітині змінюється склад цитоплазми, порушується вибіркова проникність клітинної мембрани, пригнічується робота мітохондрій. Ферменти, звільнені з лізосом, пошкоджують внутрішньоклітинні структури. Клітина набухає, мембрана розривається і вміст клітини виходить назовні, що призводить до запалення.

Апоптоз є запрограмованою загибеллю клітини і зумовлений реалізацією відповідної генетичної програми. Однією з основних функцій апоптозу є знищення дефектних (пошкоджених, інфікованих) клітин. У дорослому організмі програмована загибель необхідна для заміни старіючих клітин на молоді. Також апоптоз бере участь у процесах заміщення одних структур організму іншими у ході онтогенезу (мал. 85.2).

Апоптоз запускається різними механізмами. Сигналами можуть бути, наприклад, зміна контактів з іншими клітинами, різка зміна обміну речовин, серйозне пошкодження внутрішньоклітинних мембран, розриви у дволанцюговій ДНК. У відповідь на сигнал активуються спеціальні гени — «кілери», які запускають програму самоліквідації клітини.



Мал. 85.2. Довгий хвіст пуголовка під час метаморфозу коротшає за рахунок загибелі клітин (апоптоз) і перетворюється на короткий хвіст дорослої жаби.

Під час апоптозу клітинне ядро розпадається на окремі фрагменти, клітина зменшується в об'ємі та фрагментується на апоптотичні тільця. Надалі апоптозні клітини швидко перетравлюються сусідніми клітинами або фагоцитуються макрофагами.

Ключова ідея

Амітоз — поділ еукаріотичної клітини без звичайних процесів, що контролюють рівний розподіл дочірніх хромосом (формування веретена, конденсація хроматину). Апоптоз і некроз — шляхи загибелі клітин, відповідно запрограмованої та випадкової.

Запитання та завдання

1. Наведіть аргументи, чому амітоз не є регулярним способом поділу клітин. **2.** Наведіть приклади запрограмованого клітинного апоптозу в живих організмів. **3.** У чому полягає еволюційна роль старіння і загибелі клітин багатоклітинного організму?

§ 86. Клітинні технології в біології та медицині

Поміркуйте

Успішні випадки генної терапії відомі вже понад 20 років. Але масовою ця технологія поки не стала. Чому?

Згадайте

- Генна терапія
- Біотехнології

Клітинні культури

Досягнення молекулярної та клітинної біології XX століття відкрили перспективи для створення принципово нових біомедичних технологій. Одним з напрямків, що сьогодні бурхливо розвиваються, є **клітинні технології**, які ґрунтуються на застосуванні *клітинних культур*.

Клітинні культури є клітинами певної тканини, які отримано від мікроорганізмів, рослин або тварин, що вирощуються в штучних умовах на поживному середовищі (мал. 86.1). Клітинні культури набули широкого застосування в різних галузях біології і медицини.

Галузі використання клітинних культур

• **Наукові дослідження.** Клітинні культури широко застосовуються в наукових дослідженнях як модельні об'єкти. На них досліджують механізми клітинного поділу і диференціювання, взаємодію клітин із середовищем, процеси адаптації, старіння, злоякісної трансформації та ін.

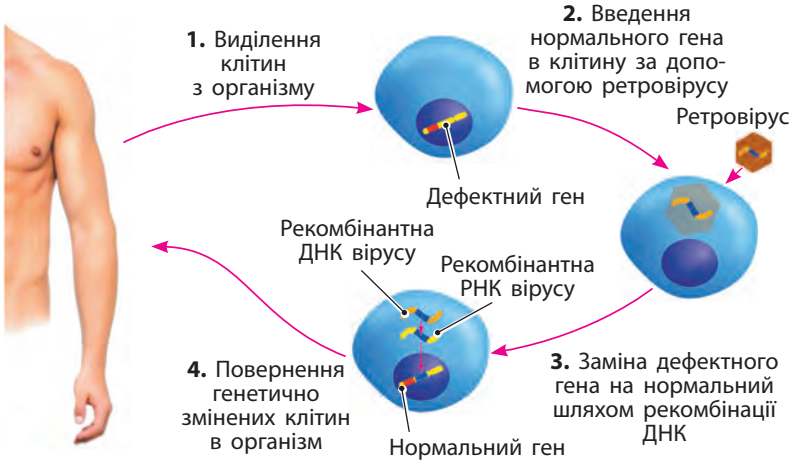
• **Біотехнологія.** У біотехнології клітинні культури використовуються для виробництва вакцин і біологічно активних речовин. Мікробіологічна промисловість сьогодні використовує тисячі штамів мікроорганізмів, що вирощуються в культурі. Вони синтезують антибіотики, інтерферон, гормони, ферменти, вітаміни, незамінні амінокислоти, кормові білки. Так, гриби і бактерії синтезують антибіотики (пеніцилін, стрептоміцин, еритроміцин тощо); сінна паличка — фермент амілазу; кишкова паличка — амінокислоти; пивні дріжджі — вітаміни групи В. Культури рослинних клітин є джерелом токсинів, гербіцидів, регуляторів росту, алкалоїдів. Клітини тварин і людини продукують гормони (наприклад, клітини гіпофіза — ліпотропін і соматотропін). Створено культури клітин тварин, які продукують моноклональні антитіла та широко застосовуються для діагностики захворювань.

• **Медицина.** Культури клітин використовуються у діагностиці та лікуванні спадкових захворювань, регенерації та заміщенні клітин, тканин і органів (замісна клітинна терапія).

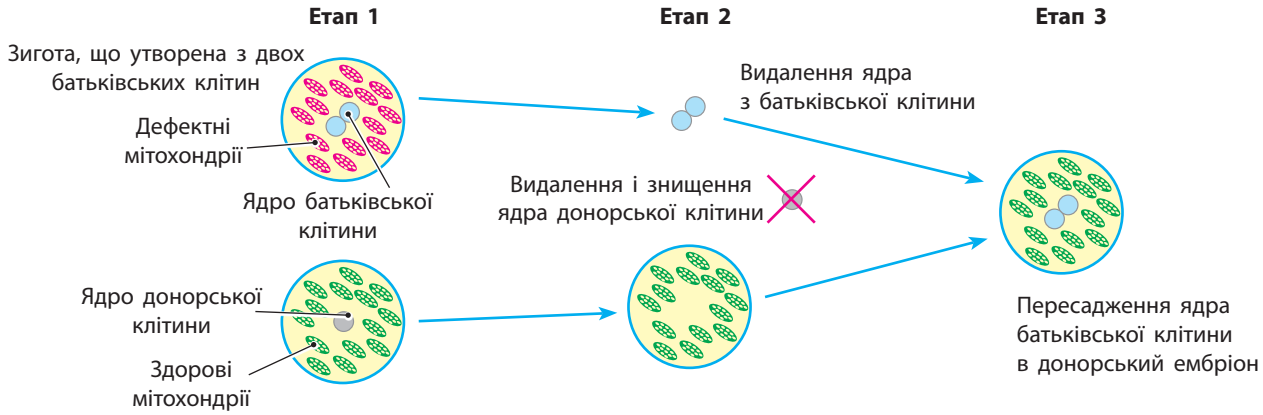
Замісна клітинна і тканинна терапія. Стовбурові клітини людини використовують



Мал. 86.1. Клітини вирощують зазвичай у пластикових флаконах, планшетах або чашках Петрі, у спеціальному поживному середовищі, за контрольованих температури, вологості та рівня вуглекислого газу



Мал. 86.2. Етапи генної терапії



Мал. 86.3. Схема створення «ембріона від трьох батьків»

як трансплантаційний матеріал. Зокрема, клітини кісткового мозку використовують для трансплантації під час терапії лейкозів і променевої хвороби. У хірургії для лікування великих опіків або хронічних виразок для трансплантації широко використовують епідерміс, вирощений поза організмом.

Генна терапія (лікування спадкових захворювань). Клітини вилучають з організму пацієнта, генетично модифікують, а потім вводять назад в організм (мал. 86.2). Цей метод особливо корисний у лікуванні захворювань крові, оскільки клітини крові можна досить легко вилучити і ввести назад.

• **Фармакологія.** Культури клітин і тканин людини та тварин застосовують як тест-системи для вивчення властивостей нових фармакологічних препаратів, а також для прогнозування безпеки їх застосування.

• **Рослинництво.** На основі клітинної культури можна розмножувати рослини (клональне мікророзмноження) або проводити їх селекцію в культурі.

Клітинна інженерія

Клітинна інженерія — це конструювання клітин нового типу на основі їх культивування, гібридизації та реконструкції.

Під час **гібридизації** штучно об'єднують різні клітини з утворенням гібридного геному. Гібриди широко застосовують як у наукових дослідженнях, так і в біотехнології. За допомогою гібридних клітин, отриманих від клітин людини й миші, картували гени в хромосомах людини. Гібриди між пухлинними клітинами і лімфоцитами здатні необмежено довго ділитися і, подібно до лімфоцитів, можуть виробляти антитіла.

Клітинна реконструкція пов'язана зі створенням життєздатної клітини з окремих фрагментів різних клітин (ядра, цитоплазми, хромосом тощо). Зокрема, метод пересадки ядер соматичних клітин у яйцеклітини дозволяє зробити численні генетичні копії організму — *клони*.

Цей же метод був використаний для створення «ембріона від трьох батьків» (мал. 86.3). Дана технологія розроблена для лікування мітохондріальних захворювань. У результаті дитина отримує ядерні гени від обох батьків та мітохондріальну ДНК від третьої особи.

Перша у світовій практиці дитина з мітохондріальною ДНК третьої людини народилася в Мексиці у квітні 2016 року. Другий випадок народження дитини з генетичним матеріалом від трьох батьків відбувся в січні 2016 року в Україні.

Ключова ідея

Клітинні культури є клітинами певної тканини. Їх отримують від мікроорганізмів, рослин або тварин, що вирощуються в штучних умовах на поживному середовищі. Клітинні культури набули широкого застосування в різних галузях біології та медицини.

Запитання та завдання

1. Обговоріть тему клонування з точки зору його потенційних можливостей і проблем. **2.** Чи хотіли б ви клонувати себе? Чи хотіли б ви клонувати свого собаку (кота)?

§ 87. Репродукція організмів

Поміркуйте

Складіть перелік з 5–7 видів живих організмів вашого регіону, для яких є властивим і нестатеве, і статеве розмноження.

Згадайте

- Розмноження
- Рослини
- Спадкова інформація
- Тварини
- Гриби

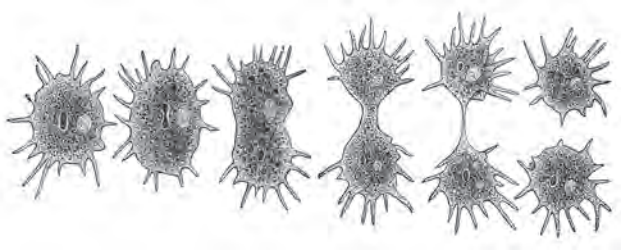
Репродукція живих організмів

Репродукція — це здатність живих організмів до самовідтворення, утворення ними нащадків, які є засобом збереження виду і забезпечують безперервність їхнього існування. Здатність до самовідтворення — це одна з ключових ознак живого, яка відрізняє живі організми від неживих систем.

Репродукція живих організмів відбувається у формі розмноження, яке здійснюється у різні способи. Слід відзначити, що здатність до репродукції мають не тільки клітинні організми, але й такі неклітинні форми життя, як віруси.

Форми розмноження живих організмів

Основних форм розмноження живих організмів існує кілька. У першу чергу розрізняють *статеве* (під час якого утворюються статеві клітини) і *нестатеве* (під час якого статеві клітини не утворюються) розмноження.



Мал. 87.1. Нестатеве розмноження одноклітинних організмів

Як окрему форму розмноження можуть розглядати *вегетативне* розмноження, виокремлюючи його з нестатевого. У такому випадку нестатевим вважають розмноження, під час якого утворюються спеціалізовані структури (спори, гемули тощо). А вегетативним вважають розмноження, під час якого такі структури не утворюються, а для розмноження використовуються звичайні соматичні органи (у планарії або гідри — частини тіла, у морських зірок — промені тощо).

Нестатеве розмноження

Нестатеве розмноження — утворення нового організму з однієї або групи клітин вихідного материнського організму, в ході якого не утворюються статеві клітини і не відбувається статевий процес. У цьому випадку в розмноженні бере участь тільки одна батьківська особина, що передає свою спадкову інформацію дочірнім організмам (мал. 87.1).

Цей спосіб розмноження поширений в усіх групах живих організмів і є вихідним способом розмноження для клітинних форм. Суттєвою перевагою нестатевого розмноження є те, що в цьому варіанті продукувати нових нащадків можуть усі особини, тоді як у випадку статевого розмноження на це здатні тільки особини жіночої статі.

Статеве розмноження

Статеве розмноження — тип розмноження, за якого утворюються спеціалізовані статеві клітини і відбувається статевий процес. Статеве розмноження спостерігається у представників більшості систематичних груп рослинного і тваринного світу (мал. 87.2).

За статевого розмноження утворення нового організму зазвичай відбувається за участю двох батьківських організмів, але у випадку гермафродитизму статевим шляхом може розмножуватися й одна особина. Під час статевого розмноження відбувається злиття статевих клітин — гамет. Таким чином, новий організм отримує спадкову інформацію від обох батьків або перекомбіновану інформацію лише одного батьківського організму.



Мал. 87.2. Статеве і нестатеве розмноження хламідомонади

Біологічне значення різних способів розмноження живих організмів

Біологічне значення різних способів розмноження живих організмів має як схожі, так і відмінні аспекти. Безумовно, будь-яке розмноження є засобом передачі спадкової інформації наступним поколінням. Воно дозволяє зберігати генетичну інформацію виду тривалий час (для деяких видів — навіть десятки мільйонів років). Крім того, розмноження є засобом збільшення кількості особин виду, що дозволяє йому зберігати сталу зону існування, а за можливості, розширювати свій ареал.

Відмінні риси різних форм розмноження пов'язані з особливостями цих процесів. Якщо статеве розмноження забезпечує високий рівень мінливості нащадків (за рахунок комбінативної мінливості), то нестатеве розмноження вимагає набагато менших витрат ресурсів організму.

Часто процес репродукції може бути способом реагування організму на зміну умов середовища. Так, дерева, які були уражені захворюваннями і перебувають на межі загибелі, починають інтенсивно формувати плоди, направляючи всі залишки ресурсів на розмноження. А от у ситуації, коли організм має значні шанси на виживання (наприклад, в умовах посухи для тих самих дерев), він, навпаки, може гальмувати репродукцію (дерева скидають квітки і плоди, на які їм не вистачає вологи).

! Ключова ідея

Здатність до репродукції — це одна з головних властивостей живих організмів. Репродукція відбувається шляхом розмноження різними способами — статевим, нестатевим або вегетативним.

ПР Практична робота

Типи та способи розмноження організмів

1. Розгляньте малюнки із зображенням різних типів (статеве чи нестатеве) та способів (брунькування, поліембріонія тощо) розмноження або скористайтеся тими, що подано в електронному додатку.
2. Складіть порівняльну характеристику цих типів і способів розмноження та представте її у вигляді таблиці.
3. Сформулюйте висновок.

? Запитання та завдання

1. Що таке репродукція? **2.** Які існують форми розмноження? **3.** Зробіть порівняльний аналіз різних форм розмноження живих організмів.

§ 88. Нестатеве розмноження

Поміркуйте

Множинний поділ дозволяє отримувати з однієї клітини більше нащадків, ніж за умов звичайного бінарного поділу. Чому ця форма нестатевого розмноження не витіснила звичайний поділ у живих організмів?

Згадайте

- Розмноження
- Спори
- Регенерація
- Мітоз
- Бруньки

Способи нестатевого розмноження

Нестатеве розмноження — утворення нового організму з однієї або групи клітин вихідного материнського організму, в ході якого не утворюються статеві клітини і не відбувається статевий процес. У цьому випадку в розмноженні бере участь тільки одна батьківська особина, що передає свою спадкову інформацію дочірнім організмам. Нестатеве розмноження трапляється у різних груп живих організмів і представлено декількома основними типами.

У разі *простого поділу* клітини утворюються дві дочірні клітини, удвічі дрібніші за материнську. При цьому органели материнської клітини більш-менш рівномірно розподіляються між ними.

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.

Здатність до поділу (*фрагментації*) у деяких видів тварин дуже значна. Наприклад, багатощетинковий черв додекацерія може розпадатись на окремі сегменти. Кожен з них на передньому кінці починає відновлювати передній кінець тіла, а на задньому — хвостовий. Згодом ці відновлені ділянки відокремлюються від материнського сегмента і перетворюються на самостійні дочірні особини.



Мал. 88.1. Брунькування гідри

У деяких одноклітинних тварин (наприклад, споровиків) формуються спори — утвори, оточені щільною оболонкою. Такого ж типу спори утворюють і деякі бактерії (відмінністю є те, що спори бактерій утворюються всередині клітини). Вони не є формою нестатевого розмноження, оскільки слугують лише для переживання несприятливих періодів і поширення.

Клонування

Одним з способів нестатевого розмноження є клонування. **Клонування** — це отримання природним шляхом або штучно кількох генетично ідентичних особин з одного організму.

Для проведення клонування у таких складних організмів, як ссавці, було створено нову технологію. За цією технологією із соматичних клітин організму ссавця виділяють ядро і поміщають у цитоплазму яйцеклітини, ядро якої перед тим вилучають або руйнують. Цитоплазма клітини в цьому випадку стимулює поділи, і клітину, яка почала ділитися, поміщають у матку самки. Після чого вона вже розвивається нормальним для ссавців способом. Першим успішним клонуванням за такою методикою було клонування овечки Доллі 1996 року.

Значення нестатевого розмноження

У деяких груп організмів нестатеве розмноження є єдиним способом розмноження. У видів, здатних до розмноження нестатевим шляхом, можуть розмножуватися особини, які за тих чи інших причин опинилися ізольованими від інших. Нестатеве розмноження є більш енергетично вигідним — організмам не треба витрачати ресурси на формування двох статей, з яких нащадків залишає лише одна.

Основні типи нестатевого розмноження

Тип нестатевого розмноження	Характеристика типу розмноження	Організми, які використовують цей тип розмноження
Поділ	З однієї клітини шляхом мітозу утворюються дві або кілька дочірніх клітин, кожна з яких стає новим організмом. Якщо в результаті поділу утворюються дві дочірні особини, то такий поділ є *простим*, а якщо кілька — то *множинним*	Одноклітинні організми (бактерії, амеби, інфузорії). Простий поділ відбувається в амеби протея та інфузорії-туфельки, а множинний — у малярійного плазмодія (збудника малярії)
Брунькування	На тілі дорослої особини утворюється випинання — брунька, з якого потім і формується нова особина	Трапляється як в одноклітинних (дріжджі), так і у багатоклітинних (гідра, коралові поліпи) організмів (мал. 88.1)
Фрагментація	Розділення тіла багатоклітинного організму на дві або більше частин, кожна з яких утворює нову особину. Як варіант фрагментації можна розглядати невпорядкований поділ, коли організм ділиться на кілька нерівних за розміром частин	Водорості, гриби, лишайники, плоскі й кільчасті черви, голкошкірі
Розмноження спорами	Розмноження відбувається спорами — спеціалізованими клітинами, що утворюються в материнському організмі. Деякі спори мають джгутики, за допомогою яких вони здатні активно пересуватись у вологому середовищі	Водорості, спорові рослини (мохи, хвощі, папороті), гриби
Розмноження з утворенням спеціалізованих багатоклітинних структур	Розмноження відбувається за допомогою спеціалізованих багатоклітинних структур, що утворюються в материнському організмі (гемули, статобласти тощо)	Лишайники, губки, мохуватки

Види з короткими життєвими циклами завдяки цим формам розмноження за незначний проміжок часу можуть значно збільшувати свою чисельність. Крім того, за нестатевого або вегетативного розмноження нова особина, зазвичай, розвивається швидше, ніж за статевого.

У результаті нестатевого розмноження дочірні особини за набором спадкової інформації здебільшого є точними копіями батьків. Людина використовує цю особливість у розмноженні культурних рослин, підтримуючи з покоління до покоління властивості певних сортів.

ПР Практична робота

Нестатеве розмноження — брунькування дріжджів

1. Розведіть у теплій воді невеликий шматочок дріжджів. Нанесіть піпеткою 1–2 краплі води з клітинами дріжджів на предметне скло. Накрийте накривним склом і видаліть надлишки рідини фільтрувальним папером.
2. Розгляньте мікропрепарат за допомогою мікроскопа. Серед дріжджових клітин знайдіть ті, що брунькуються. Вони мають на одному з полюсів невеликий горбик — бруньку, що містить ядро. Схематично замалюйте кілька клітин, які брунькуються і не брунькуються.
3. Сформулюйте висновок.

! Ключова ідея

У випадку нестатевого розмноження статеві клітини не утворюються і статевий процес не відбувається. Цей спосіб розмноження потребує від організмів менше витрат, ніж статеве розмноження, але дає суттєво менше різноманіття нащадків.

? Запитання та завдання

1. Які переваги й недоліки має нестатеве розмноження порівняно зі статевим? **2.** На конкретному прикладі поясніть, як відбувається розмноження шляхом фрагментації. **3.** Використовуючи додаткові джерела, складіть список видів тварин, для яких застосовувалася технологія клонування.

§ 89. Вегетативне розмноження та його використання

Поміркуйте

Спеціалізовані органи виконують свою функцію більш ефективно, ніж неспеціалізовані. Чому ж тоді в природі так поширене вегетативне розмноження, яке здійснюють неспеціалізовані органи?

Згадайте

- Рослини
- Органи
- Гриби
- Живці

Вегетативне розмноження

Вегетативні органи рослин виконують функцію не лише живлення, але й вегетативного розмноження (мал. 89.1). Гриби також активно використовують фрагменти свого тіла (грибниці) для репродукції шляхом вегетативного розмноження (мал. 89.2).

Не в усіх рослин здатність до вегетативного розмноження розвинена однаково добре. Крім того, навіть для одного виду здатність до вегетативного розмноження у різних органів рослини буде відрізнятися. Але цей спосіб репродукції є дуже пошире-



Мал. 89.1. Вегетативне розмноження рослин за допомогою різних вегетативних органів

Поширені види вегетативного розмноження в природних умовах

Вид розмноження	Особливості виду розмноження	Рослини, які розмножують таким способом
Бульбами	Бульби утворюються з потовщених підземних пагонів і розташовуються на інших підземних пагонах — столонах	Картопля, топінамбур, цикламен
Цибулинами	Цибулина є підземним вкороченим пагоном з м'ясистими листками, які містять поживні речовини. У деяких рослин дрібні цибулини можуть утворюватися як видозмінені бруньки в пазухах листків або навіть у суцвіттях (часник)	Цибуля, часник, лілія, тюльпан
Кореневищами	Кореневище є підземним багаторічним пагоном, який накопичує поживні речовини і може мати великі розміри	Пирій повзучий, м'ята перцева
Вусами	Вуса — це повзучий довгий пагін, який може вкорінюватися на досить значній відстані від материнської рослини	Суниці, полуниці
Виводковими бруньками	Виводкові бруньки формуються таким чином, що вони здатні відокремлюватися від материнської рослини і вкорінюватися. Вони часто розташовані на листках материнської рослини для забезпечення свого розсіювання на більшу відстань. Також вони можуть утворюватися в пазухах листків та суцвіть	Каланхое, адіантум, аспленіум

Поширені види вегетативного розмноження в умовах агрокультури

Вид розмноження	Особливості виду розмноження	Рослини, які розмножують таким способом
Відсадками	Відсадка здійснюється шляхом пригинання нижніх пагонів і засипання їх ґрунтом. Через деякий час засипана ділянка пагону вкорінюється	Чорна смородина, аґрус
Живцями	Метод заснований на регенераційних властивостях окремих органів рослин: пагонів, коренів, листків. Фрагмент вегетативного органа відокремлюється від материнської рослини і поміщається у водний розчин, де формує кореневу систему. Після її формування живець висаджують у ґрунт. Залежно від використаного вегетативного органа розрізняють листкові, кореневі й стеблові живці	Фікус, фіалка, червона і чорна смородина, аґрус
Щепленням	Метод заснований на відділенні пагона або бруньки від однієї рослини (прищепи) і його пересадження на іншу рослину (підщепу). У деяких випадках підщепа і прищепа можуть належати до різних видів	Яблуні, груші, вишні, сливи

ним. Він дозволяє розмножуватися в умовах, коли статевий спосіб розмноження через несприятливі умови середовища є недостатньо ефективним або взагалі неможливим. Тому в багатьох рослин існують спеціальні пристосування певних органів для розмноження вегетативним шляхом.

Пристосування до вегетативного розмноження в природних умовах

Вегетативне розмноження рослин у природних умовах часто здійснюється за допомогою спеціалізованих структур, які утворюються вегетативними органами рослини.

Пристосування до вегетативного розмноження в умовах агрокультури

Вегетативне розмноження є гарним способом забезпечити репродукцію, коли є потреба в збереженні унікального сполучення генів у генотипі особини. Тому цей спосіб розмноження рослин і грибів активно використовують в агрокультурі.

Гриби вирощуються в агрокультурі на різноманітних субстратах. Для печериці використовують кінський гній, а для гливи — будь-які відходи з високим вмістом целюлози (відходи деревопереробних підприємств та сільського господарства). Після дезінфекції субстрату його інокулюють міцелієм відповідного гриба, вносячи фрагменти міцелію всередину субстрату.



Мал. 89.2. Ризоморфи — спосіб вегетативного розмноження гриба

Ключова ідея

За умови вегетативного розмноження організми здійснюють самовідтворення за допомогою органів і частин тіла, для яких розмноження не є основною функцією. Але це не заважає як поширенню вегетативного розмноження в природі, так і його активному використанню людиною.

Запитання та завдання

1. Які існують способи вегетативного розмноження? **2.** Чому перед внесенням міцелію гриба в субстрат його бажано стерилізувати? **3.** Які особливості рослин дозволяють їм легше, ніж тваринам, здійснювати вегетативне розмноження?

§ 90. Статеве розмноження і статевий процес

Поміркуйте

У яких організмів у життєвому циклі наявний статевий процес, але відсутнє статеве розмноження?

Згадайте

- Розмноження
- Статевий процес
- Стать
- Статеві клітини

Стать

Стать — це сукупність ознак, які забезпечують статеве розмноження й відрізняють чоловічих і жіночих особин одного виду. Особини різної статі продукують у процесі розмноження різні типи гамет, що забезпечує збільшення генетичного різноманіття їхніх нащадків.

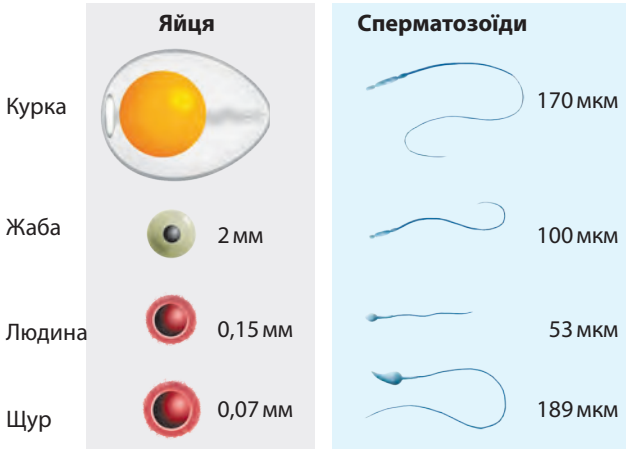
Між собою особини різної статі різняться за первинними й вторинними статевими ознаками. **Первинні статеві ознаки** — це анатомо-морфологічні особливості організму, які забезпечують утворення відповідних гамет і запліднення. До первинних статевих ознак відносять статеві залози, статеві провідні шляхи, зовнішні статеві органи. **Вторинні статеві ознаки** — це анатомо-морфологічні особливості організму, що відіграють певну роль у процесах розвитку організму й регуляції фізіологічних процесів, які в особин різної статі відбуваються по-різному.

У тварин існує досить багато способів визначення статі майбутньої особини. Вона може визначатися як під впливом зовнішніх умов (наприклад, у крокодилів стать залежить від температури, за якої дозрівали яйця), так і генетично (з допомогою статевих хромосом або іншим способом).

Статеве розмноження

Статеве розмноження — тип розмноження, за якого утворюються спеціалізовані статеві клітини і відбувається статевий процес. Статеве розмноження спостерігається у представників більшості систематичних груп рослинного і тваринного світу. За умови статевого розмноження утворення нового організму зазвичай відбувається за участю двох батьківських організмів (у випадку гермафродитизму статевим шляхом може розмножуватися й одна особина). Під час статевого розмноження відбувається злиття статевих клітин — гамет чоловічого і жіночого організму. Таким чином новий організм несе спадкову інформацію обох батьків.

Статеві клітини мають удвічі меншу кількість хромосом. Це є наслідком мейотичного



Мал. 90.1. Чоловічі й жіночі статеві клітини у різних представників хребетних

Найбільш поширені типи статевого розмноження

Тип розмноження	Особливості будови статевих клітин
Ізогамія	Чоловічі й жіночі гамети здатні до руху та мають однакову форму й розмір
Анізогамія	Чоловічі й жіночі гамети здатні до руху, вони мають схожу форму, але різний розмір (жіночі більші за розміром)
Оогамія	Чоловічі й жіночі гамети мають різну форму й розмір. До руху здатні лише чоловічі гамети

поділу, який може відбуватися як у процесі формування статевих клітин, так і до нього. Крім того, статеві клітини відрізняються від соматичних і за співвідношенням об'ємів цитоплазми й ядра. У результаті злиття двох гамет кількість хромосом у клітині, що утворилася — зиготі,— збільшується у два рази, тобто відновлюється, причому одна половина всіх хромосом є батьківською, інша — материнською.

Живі організми утворюють статеві клітини двох типів: жіночі — яйцеклітини і чоловічі — сперматозоїди (мал. 90.1). Згідно з Міжнародною гістологічною номенклатурою, термін «сперматозоїд» слід застосовувати лише для позначення рухливих чоловічих гамет, а як загальну назву чоловічих статевих клітин слід використовувати термін «сперматозоон».

Різниця у будові жіночих і чоловічих статевих клітин є основою для одного з варіантів класифікації типів статевого розмноження.

У випадку оогамії особини чоловічої статі утворюють велику кількість дрібних гамет, які мають дуже обмежений запас поживних речовин, але здатні до руху. Особини жіночої статі утворюють відносно невелику кількість великих гамет, які мають значний запас поживних речовин, але не здатні рухатися. Така спеціалізація дозволяє, з одного боку, забезпечити нащадків достатнім для розвитку запасом поживних речовин, а з іншого — ефективно здійснювати пошук гамет, сформованих особиною іншої статі.

Поліембріонія

Особливим способом розмноження організмів, який виник на основі статевого способу розмноження, є поліембріонія.

Поліембріонія — це процес розвитку кількох зародків з однієї заплідненої яйцеклітини. Поліембріонія досить поширена серед різних груп тварин (війчасті та кільчасті черви, деякі членистоногі, риби й ссавці). Як постійне явище вона притаманна деяким комахам (наприклад, їздцям) і ссавцям (наприклад, броненосцям). У людини у разі поліембріонії народжуються монозиготні близнята, які мають ідентичний набір спадкової інформації.

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

Статевий процес

Статевий процес не завжди пов'язаний з процесом розмноження. Так, в інфузорій статевий процес відбувається шляхом кон'югації, коли вони обмінюються спадковим матеріалом мікронуклеусів. Але розмноження при цьому не відбувається (кількість особин залишається незмінною).

Найбільшою перевагою статевого способу розмноження є суттєве збільшення генетичного різноманіття нащадків внаслідок комбінації батьківських генотипів. Це сприяє виживанню виду у випадку змін умов існування, хоча і потребує витрат значних ресурсів унаслідок утворення двох статей.

! Ключова ідея

У випадку статевого розмноження утворюються статеві клітини й відбувається статевий процес. Хоча статевий процес може відбуватися і без статевого розмноження. Цей спосіб розмноження потребує від організмів більше витрат, ніж нестатеве розмноження, але дає суттєво більше різноманіття нащадків.

ПР Практична робота

Розв'язування задач на тему «Гаметогенез, значення мейозу в процесі гаметогенезу, кількісні зміни генетичного матеріалу»

1. Диплоїдна клітина містить 8 хромосом. У процесі мейозу між гомологічними хромосомами однієї пари відбувся обмін ділянками. Скільки типів гамет (за якістю хромосом, що входять до складу цих клітин) утвориться в результаті мейозу?
2. Кількість хромосом соматичної клітини зеленої жаби дорівнює 26. Визначте, який набір хромосом мають сперматоцити другого порядку, сперматозоїди, а також клітини пуголовка. Відповідь поясніть.

? Запитання та завдання

1. Які переваги надає живим організмам статеве розмноження? **2.** Які недоліки у статевого розмноження порівняно з нестатевим? **3.** Використовуючи додаткові джерела, знайдіть кілька прикладів, коли мійотичний поділ не пов'язаний з гаметогенезом.

§ 91. Гаметогенез

Поміркуйте

Чи можуть гамети мати однаковий розмір? Чому?

Згадайте

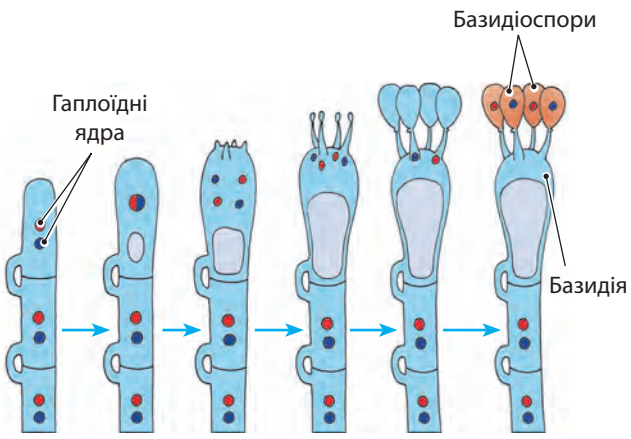
- Розмноження рослин
- Розмноження грибів
- Статеве розмноження

Гаметогенез у грибів

Процес утворення статевих клітин називають **гаметогенезом**. Гамети утворюються в статевих залозах або спеціалізованих клітинах.

Серед грибів гаметогенез властивий не всім групам. У *хітридіомікотових* та *оомікотових*, наприклад, гамети утворюються в спеціальних спорангіях або гаметангіях (оогоніях та антеридіях). Гамети, що утворюються, можуть бути однаковими (при ізогамії) чи різними (при гетерогамії) за розміром. Серед них також поширений варіант, коли одна з гамет є великою й нерухомою, а інша — маленькою й рухливою (оогамія).

У *базидіоміцетів* (їхніми представниками є шапинкові гриби) та *аскоміцетів* (до них належать трюфелі, дріжджі та пеніцили) гаметогенез відсутній. У результаті статевого процесу в них утворюються мейоспори (мал. 91.1).



Мал. 91.1. Утворення мейоспор у базидіоміцетів

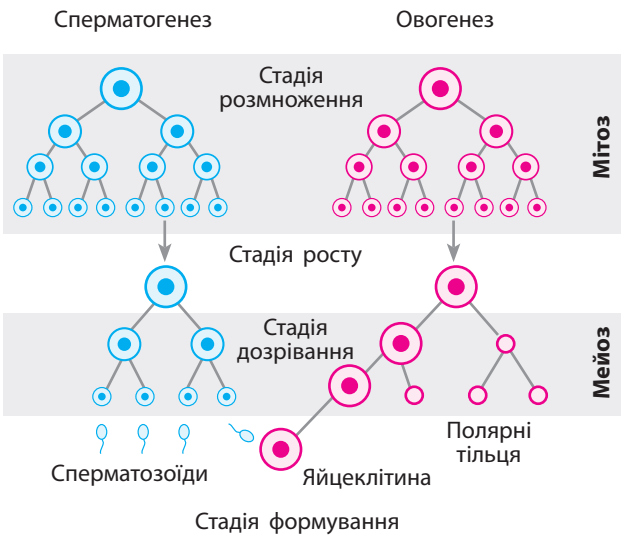
Мейоспори, які утворюють гриби, мають однаковий розмір. У базидіоміцетів формуються базидіоспори, які розташовані на спеціальній структурі — *базидії*. В аскоміцетів формуються аскоспори, які розташовані всередині іншої структури — *аска*.

В обох випадках процес починається зі злиття двох гаплоїдних ядер, які розташовані в клітині гриба (це характерна риса обох цих груп грибів). Після цього відбувається мейотичний поділ, який завершується утворенням чотирьох гаплоїдних клітин. У базидіоміцетів вони зазвичай розміщуються на базидії і потім відділяються від неї та поширюються. В аскоміцетів після завершення мейотичного поділу кожна зі спор ділиться ще раз мітотично. Таким чином в аску розміщується по вісім спор, які потім виходять з нього і поширюються.

Гаметогенез у рослин

Утворення статевих клітин у рослин можна розглянути на прикладі квіткових рослин. У них воно складається з двох етапів — спорогенезу і гаметогенезу.

Спорогенез у квіткових рослин відбувається в пиляках (*мікроспорогенез*, у результа-



Мал. 91.2. Гаметогенез у ссавців

Стадії гаметогенезу тварин

Зона	Сперматогенез	Овогенез
Розмноження	У сперматогенній тканині в результаті мітозу утворюються численні клітини — сперматогонії ($2n$)	В оогенній тканині формується велика кількість клітин — оогоній ($2n$)
Росту	Сперматогонії трохи збільшуються, і з кожної клітини розвивається сперматоцит I порядку, здатний до редукційного поділу	Переходячи в зону росту, оогонії починають інтенсивно збільшуватися в розмірах та накопичують поживні речовини у вигляді зерен жовтка. Вони перетворюються на ооцити I порядку
Дозрівання та формування	У процесі 1-го поділу мейозу утворюються 2 сперматоцити II порядку, а потім у 2-му поділі 4 гамети — сперматиди (n). Усі 4 клітини, однакові за розміром, дозрівають і утворюють 4 сперматозоїди	Ооцит I порядку ділиться мейозом нерівномірно. Після 1-го поділу утвориться 1 велика клітина — ооцит II порядку, в яку переходять усі поживні речовини, і 1 дрібна клітина — первинне полярне або напрямне тільце, де є лише ядро й відсутня цитоплазма. Після 2-го поділу мейозу з ооцита II порядку утвориться знову 1 велика клітина — яйцеклітина і 1 вторинне напрямне тільце. З первинного напрямного тільця утворяться 2 дрібних вторинних напрямних тільця. Таким чином, під час овогенезу з кожної вихідної клітини утворюються 1 велика яйцеклітина (n) і 3 напрямних тільця (n), що гинуть. Полярні тільця слугують тільки для рівномірного розподілу хромосом під час мейозу

ті якого утворюються мікроспори) і маточці (*мегаспорогенез*, у результаті якого утворюються макроспори). У процесі мікроспорогенезу з однієї диплоїдної клітини утворюється чотири гаплоїдні мікроспори. Кожна з них ділиться мітотично й утворює пилкове зерно, яке містить два спермії.

У процесі мегаспорогенезу з однієї диплоїдної клітини також утворюється чотири мегаспори. Але тільки одна з них утворює зародковий мішок. Інші три відмирають. Мегаспора тричі ділиться мітотично і утворює вісім клітин. Одна з них стає яйцеклітиною, а дві зливаються і утворюють диплоїдну центральну клітину зародкового мішка.

Гаметогенез у ссавців

Гаметогенез у тварин можна розглянути на прикладі ссавців. У ссавців структурами, в яких відбувається гаметогенез, є їхні статеві залози — сім'яники та яєчники. Гаметогенез відбувається послідовно у трьох зонах, які виділяють у залозах, і закінчується формуванням гамет (мал. 91.2). Розрізняють сперматогенез (процес утворення чоловічих статевих клітин) та овогенез (процес утворення жіночих статевих клітин).

Ключова ідея

Гаметогенез — це процес утворення статевих клітин. Він відбувається в спеціалізованих статевих органах або спеціальних клітинах. Гамети різних типів можуть мати як однаковий, так і різний розмір.

Практична робота

Вивчення стадій гаметогенезу на постійних препаратах сім'яників та яєчників, таблицях, малюнках

1. Розгляньте постійний мікропрепарат зрізу сім'яника ссавця. Знайдіть сперматозоїди на різних стадіях розвитку в розрізах сім'яних канальців. Замалюйте побачене та зробіть позначення.
2. Розгляньте постійний мікропрепарат зрізу яєчника ссавця. Знайдіть фолікули різного ступеня зрілості й розгляньте їх. Замалюйте побачене та зробіть позначення.
3. Сформулюйте висновок.

Запитання та завдання

1. Які особливості має утворення мейоспор у базидіоміцетів та аскоміцетів? **2.** Які відмінності від гаметогенезу грибів має гаметогенез ссавців? **3.** Які переваги дає рослинам утворення лише однієї яйцеклітини з чотирьох мегаспор?

§ 92. Статеві залози. Гаметогенез у людини

Поміркуйте

Чому радіаційне випромінення легше уражає гамети людини, ніж її соматичні клітини?

Згадайте

- Тварини
- Ссавці
- Розмноження
- Статеві клітини

Статеві залози і статеві клітини

Статевими залозами у людини є яєчка (у чоловіків) і яєчники (у жінок). **Яєчка** — овальні парні статеві залози, що містяться поза черевною порожниною у шкірному мішку (мошонці). Вони належать до залоз змішаної секреції: зовнішня функція — це утворення сперматозоїдів, а внутрішня — виділення гормону тестостерону. Під час статевого дозрівання у сім'яних каналах яєчок утворюються чоловічі статеві клітини — сперматозоїди.

Яєчники — це парні статеві залози мигдалеподібної форми. У них утворюються й дозрівають жіночі статеві клітини — яйцеклітини. Також яєчники утворюють статеві гормони, такі як естрадіол і прогестерон. До черевної порожнини яєчники прикріплені кількома зв'язками. Розмір яєчника становить 3 × 2 × 1 см, а важить він близько 7 г.

Чоловічими статевими клітинами є **сперматозоїди**. Це рухливі клітини, які мають три відділи — головку, шийку і хвіст. У хвості містяться спеціальні білки, які забезпечують рух сперматозоїда. А в шийці зосереджені мітохондрії, що виробляють енергію, яка використовується для руху. Головка клітини містить ядро зі спадковим матеріалом і спеціальну органелу — акросому. Вона потрібна для того, щоб сперматозоїд міг подолати оболонки яйцеклітини під час запліднення: ферменти, які містяться в акросомі, цю оболонку розчиняють.

Жіночими статевими клітинами є **яйцеклітини**. Яйцеклітина набагато більша, ніж сперматозоїд. Вона містить поживні речовини, які забезпечують перші поділи майбутнього зародка, і не має джгутика. Спадковий матеріал яйцеклітини міститься в ядрі. Зовні її оточують спеціальні оболонки, які утворюються під час розвитку яйцеклітини в яєчнику. Вони перешкоджають проникненню в яйцеклітину більш ніж одного сперматозоїда та сприяють вкоріненню зародка в слизову оболонку матки.

Сперматогенез у людини

Сперматогенез — це процес розвитку сперматозоїдів у людини. Він відбувається в сім'яних канальцях чоловічої статевої залози — сім'янику. Процес сперматогенезу складний, він завершується в період статевої зрілості утворенням сперматозоїдів — зрілих чоловічих статевих клітин, здатних до запліднення. Повному дозріванню передує мейотичний поділ, у результаті якого в ядрі статевої клітини залишається половина хромосом (23 замість 46).

Розрізняють чотири періоди сперматогенезу: розмноження, ріст, дозрівання й формування (мал. 91.2). У період розмноження сперматогонії (первинні чоловічі статеві клітини) кілька разів діляться шляхом мітозу. У період росту утворені клітини збільшуються в розмірах, а їхні ядра проходять першу фазу (профазу першого поділу) мейозу. У результаті вони стають сперматоцитами першого порядку. У період дозрівання проходять наступні фази мейозу, й утворюються сперматоцити другого порядку (після першого поділу) і сперматиди (після другого поділу). З одного сперматоциту першого порядку утворюються спочатку два сперматоцити другого порядку, а потім чотири сперматиди. Під час періоду формування сперматиди перетворюються на зрілі чоловічі статеві клітини — сперматозоїди.

Овогенез у людини

Овогенез — це процес розвитку яйцеклітин. Процес розвитку яйцеклітин пов'язаний з ростом і розвитком первинних фолікулів, розміщених у корковому шарі яєчника. Первинний фолікул складається з незрілої

яйцеклітини, оточеної шаром епітеліальних клітин і сполучною тканиною.

У першу (фолікулярну) фазу менструального циклу починається ріст одного або кількох первинних фолікулів, але стадії повного дозрівання досягає зазвичай один фолікул; інші зазнають регресу. Процес дозрівання фолікула за 28-денного менструального циклу вкладається в 14 днів (за 21-денного — у 10–11 днів).

Розрізняють такі періоди овогенезу: розмноження, росту, дозрівання і формування. У період розмноження відбувається збільшення кількості оогоніїв (первинних жіночих статевих клітин) шляхом мітотичних поділів. У період росту поділ оогоніїв припиняється, і вони утворюють ооцити першого порядку. Ооцити заглиблюються в тканини яєчника, вкриваються оболонками й утворюють фолікули. У кінці періоду росту в ооциті відбувається накопичення жовтка. Протягом періоду дозрівання відбувається два поділи мейозу, в результаті яких у ядрі статевої клітини залишається половина хромосом (23 замість 46). Після першого поділу утворюються ооцит другого порядку й перше полярне тільце, а після другого — зріла яйцеклітина і друге полярне тільце. Полярні тільця не беруть участі у процесах розмноження і руйнуються. Таким чином, на відміну від сперматогенезу, під час овогенезу з однієї вихідної клітини утворюється лише одна повноцінна зріла гамета, але вона має великий розмір і достатньо поживних речовин для перших стадій ембріонального розвитку.

Вплив різних факторів на гаметогенез

Процес утворення гамет у людини залежить від генетичних, гормональних та інших факторів. Тип гаметогенезу у людини регулюється чотирма генами, три з яких (O, T, Tif) розташовані на X-хромосомі, а один (R^{tif}) — на Y-хромосомі. Ген O відповідає за овогенез, а T — за сперматогенез. Ген Tif блокує роботу гена T, що дозволяє працювати гену O. Те, який з цих генів буде працювати залежить від гена R^{tif}, локалізованого на Y-хромосомі. За наявності в клітині Y-хромосомі ген R^{tif} блокує ген Tif. У такій ситуації працює ген T і організм виробляє сперматозоїди. Після початку продукування гамет тонку регуляцію цього процесу організм здійснює гормонально за допомогою ендокринної системи.

Але на гаметогенез можуть впливати й інші фактори. Вкрай негативно на цей процес впливають алкоголь, паління і вживання наркотичних речовин, а також деякі фактори середовища (радіаційне випромінення, певні хімічні речовини тощо). Ці фактори можуть порушувати процес формування сперматозоїдів, що стає причиною їх недостатньої рухливості й безпліддя. Крім того, ці фактори суттєво підвищують кількість мутацій в статевих клітинах, що також погано відбивається на їхній життєздатності й підвищує ризик народження дітей зі спадковими вадами.

Деякі інфекційні захворювання, наприклад паротит, порушують сперматогенез і призводять до безпліддя в чоловіків.

! Ключова ідея

Статевими залозами людини є яєчка (у чоловіків) і яєчники (у жінок). У них відбуваються процеси утворення статевих клітин: у яєчках — сперматогенез, а в яєчниках — овогенез. На ці процеси можуть негативно впливати різні фактори, такі як паління, алкоголь, наркотичні речовини, радіаційне випромінення тощо.

ПР Практична робота

Відмінність сперматогенезу та овогенезу у людини

1. Розгляньте схему розвитку сперматозоїдів і яйцеклітини людини.
2. Укажіть процеси, які відбуваються під час сперматогенезу й овогенезу, та представте їх у вигляді таблиці.
3. Знайдіть риси відмінності між цими процесами, та поясніть біологічне значення цих відмінностей.
4. Сформулюйте висновок.

? Запитання та завдання

1. Наведіть спільні та відмінні риси сперматогенезу та овогенезу. **2.** Алкоголізм може бути причиною мутацій у будь-яких клітинах організму. Але мутації, які виникають у гаметах, вважаються одними з найбільш небезпечних. Чому? **3.** Складіть перелік дій, які у повсякденному житті допоможуть знизити ризик пошкодження статевих клітин в організмі людини.

§ 93. Еволюція статевого розмноження

Поміркуйте

Чому після втрати здатності до статевого розмноження живі організми часто починають розвивати у себе аналоги цього процесу?

Згадайте

- Форми розмноження
- Трансформація
- Трансдукція
- Кон'югація

Обмін генетичною інформацією до появи еукаріотів

Статеве розмноження є характерною рисою еукаріотів. Основна задача статевого розмноження — забезпечення рекомбінації спадкової інформації. Але можливість обмінюватися генетичною інформацією виникла задовго до їхньої появи.

До появи клітинних форм життя горизонтальний переніс генів скоріше за все був домінуючим способом передачі спадкової інформації. І лише після появи клітин передача інформації від предків до нащадків стала переважати. Але прокаріотичні форми життя продовжували обмінюватися спадковою інформацією між собою. Для цього вони використовували такі способи, як трансдукція (за допомогою фагів), трансформація (поглинаючи молекули ДНК із середовища) і кон'югація (обмінюючись ДНК через спеціальні вирости — пілі). Для обміну інформацією за допомогою кон'югації використовувалися невеликі кільцеві молекули ДНК — плазміди.

З появою еукаріотів процеси обміну спадковою інформацією не припинилися, але ускладнилися, бо різко збільшилася кількість генів у геномі. Гени тепер розташовувалися в декількох хромосомах, і навіть просте відтворення геному становило складну проблему. Вирішити її вдалося шляхом виникнення такого процесу, як мітоз. А для підсилення можливості рекомбінації спадкового матеріалу виник процес мейозу і розвинулося статеве розмноження.

Переваги і недоліки статевого розмноження

Чому живі організми з такою наполегливістю намагаються здійснювати обмін генетичним матеріалом? Хоча навіть на рівні бактерій такий обмін вимагає суттєвих витрат ресурсів організму. А на рівні багатоклітинних організмів, які здійснюють статеве розмноження, ситуація виглядає ще гіршою. Наявність особин двох статей означає, що нащадків буде залишати тільки одна з них — жіноча. Відповідно і нащадків буде вдвічі менше, ніж в організмів, які розмножуються нестатево (наприклад, поділом).

Але статеве розмноження має і переваги. І саме ці переваги роблять його успішним у конкуренції з нестатевим розмноженням.

Деякі переваги статевого розмноження:

• Швидке виникнення нових генетичних комбінацій. Якщо дві особини мають по одній корисній мутації, то вже частина їхніх нащадків першого покоління буде мати обидві ці мутації у своєму геномі за рахунок комбінативної мінливості. За нестатевого розмноження доведеться чекати, поки друга мутація не виникне незалежно.

• Швидке вилучення шкідливих мутацій з популяції. Якщо дві особини мають по одній шкідливій мутації, то вже частина їхніх нащадків першого покоління буде мати обидві ці мутації у своєму геномі за рахунок комбінативної мінливості. Така особина матиме низькі шанси на виживання, що дозволить вилучити шкідливі мутації з популяції.

• Статеве розмноження дозволяє підтримувати достатньо високий рівень гетерозиготності, що сприяє виживанню особин в умовах мінливості навколишнього середовища.

Еволюція способів визначення статі

Після виникнення статевого розмноження в еукаріотів важливим було питання способів визначення статі (мал. 93.1). Найпростішим і, ймовірно, найдавнішим способом було визначення статі залежно від умов розвитку організму. Зараз такий спосіб використовують, наприклад, червоподібна тварина боне-



Бонелія — зовнішні умови



Бджола — плоїдність



Дрозофіла — спеціальні статеві хромосоми

Мал. 93.1. Представники організмів з різними способами визначення статі

лія і крокодили. У бонелії стать залежить від місця розвитку особини, а у крокодилів від температури середовища, в якому відбувається розвиток.

Більш складним стало визначення статі за допомогою спеціальних генів, яке поступово стало причиною утворення статевих хромосом. Такий варіант використовують ссавці (жіночі хромосоми XX, а чоловічі XY) і метелики (жіночі хромосоми ZW, а чоловічі ZZ). Подальша еволюція цього механізму стала причиною повної редукції меншої з хромосом і появою варіантів X0 і Z0 в тих же групах тварин.

Випадки редукції статевого розмноження

Слід відмітити, що недоліки статевого розмноження все одно становлять певну проблему для живих організмів. І в процесі еволюції неодноразово спостерігалася ситуація з редукцією такого способу розмноження. Деякі види тварин повністю або частково переходили до партеногенезу (дафнії), у багатьох рослин розвинувся апоміксис (нечуйвітер), а багато представників грибів взагалі втратили здатність до статевого розмноження (плісняві гриби з груп аскоміцетів та базидіоміцетів).

Але потреба в рекомбінації генетичного матеріалу все одно присутня. І цим організмам доводиться використовувати інші способи рекомбінації. Так, один з видів коловерток перейшов до рекомбінації за допомогою горизонтального переносу генів, а серед грибів поширився так званий парасексуальний процес.

Під час парасексуального процесу відбувається злиття двох вегетативних клітин гіфів грибів з гаплоїдними ядрами. Ці ядра зливаються, утворюючи диплоїдне ядро, в якому може відбуватися мітотичний кросинговер. Потім відбувається процес гаплоїдизації, коли протягом кількох поділів ядро втрачає хромосоми, стаючи в результаті гаплоїдним. Як і у випадку статевого процесу, під час парасексуального процесу відбувається рекомбінація генетичного матеріалу двох батьківських організмів і утворюються нові варіанти геномів. Але в цьому процесі відсутні мейотичні поділи. Парасексуальний процес у грибів відкрив англійський та італійський генетик Г. Понтекорво 1956 року.

! Ключова ідея

Статеве розмноження пройшло тривалий шлях еволюції. Існує багато варіантів цього розмноження. Воно має як недоліки, так і переваги, завдяки чому дуже поширене серед живих організмів.

ПР Практична робота

Вивчення будови статевих клітин тварин та зміни їхньої будови у процесі еволюції

1. Розгляньте під мікроскопом постійні мікропрепарати сперматозоїдів та яйцеклітин. Установіть ознаки подібності та відмінності цих клітин для різних груп тварин.
2. Замалюйте сперматозоїд та яйцеклітину ссавця та позначте їхні частини.
3. Сформулюйте висновок.

? Запитання та завдання

1. Деякі еукаріотичні організми (наприклад, дріжджі) мають плазміди. Але у більшості еукаріотів їх немає. З чим це може бути пов'язано? **2.** Які переваги має хромосомне визначення статі порівняно з тим, що залежить від умов розвитку? **3.** Використовуючи додаткові джерела, складіть список способів, за допомогою яких живі організми забезпечують рекомбінацію свого спадкового матеріалу у випадку відсутності статевого розмноження.

§ 94. Запліднення

Поміркуйте

Як здійснюється запліднення у червоних водоростей, гамети яких не мають джгутиків?

Згадайте

- Статевий процес
- Рекомбінація
- Комбінативна мінливість

Форми запліднення

Заплідненням називають процес з'єднання (злиття) зрілої чоловічої і жіночої статевих клітин, у результаті якого утворюється одна клітина (*зигота*), що є початком нового організму. Існує багато форм запліднення, на які його поділяють залежно від того, яку з характеристик процесу було обрано. Так, запліднення, ділять на *штучне* (здійснюється людиною) та *природне* (без участі людини). А залежно від місця, де воно відбувається, розрізняють *зовнішнє* (поза організмом) і *внутрішнє* (в організмі) запліднення.

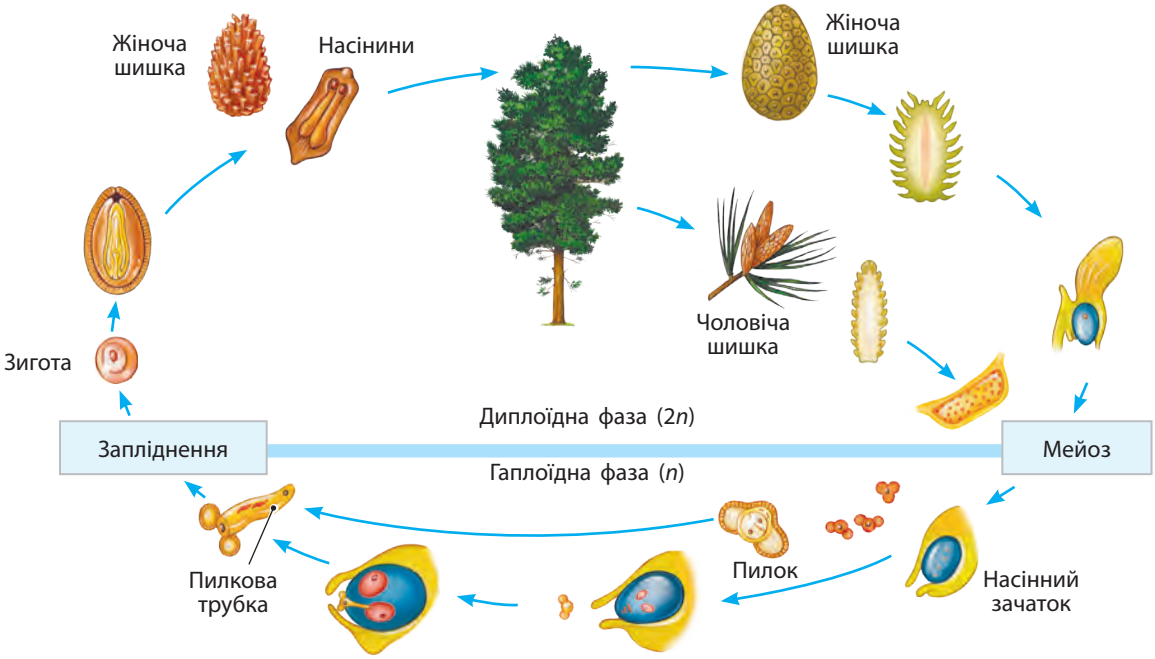
Запліднення у водоростей та спорових рослин

У водоростей і спорових рослин запліднення відбувається шляхом злиття гамет тільки у водному середовищі. Тому для розмноження цим рослинам потрібна крапельно-рідка вода, навіть якщо вони ростуть на суходолі.

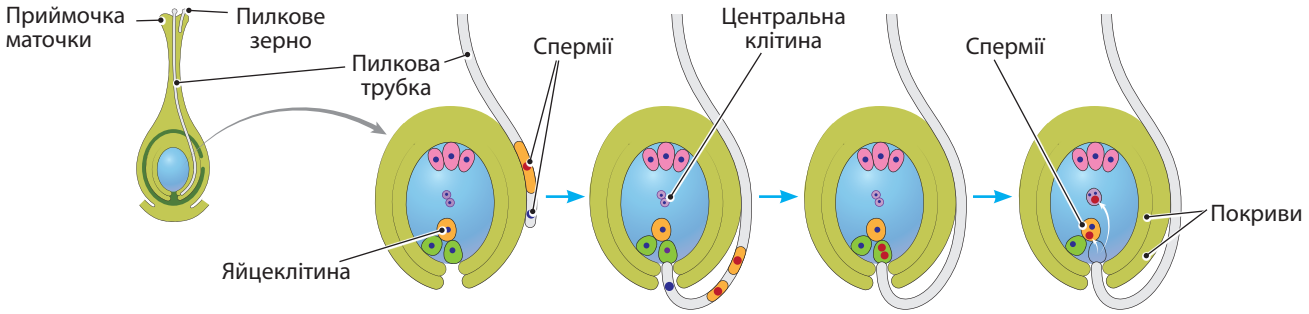
Розміри гамет, що беруть участь у такому заплідненні, можуть бути як однаковими, так і різними. У більшості випадків одна або обидві гамети є рухливими, і їхня зустріч відбувається без особливих проблем. Але в деяких випадках (наприклад, у червоних водоростей) джгутики у гамет відсутні. Тому цим рослинам довелося виробляти більш складну систему запліднення.

Запліднення у голонасінних рослин

Запліднення у голонасінних рослин від крапельно-рідкої води не залежить. Це дозволило голонасінним успішно поширитися у сухих місцях існування і стати одними з найбільш успішних груп наземних організмів.



Мал. 94.1. Запліднення у голонасінних рослин



Мал. 94.2. Процес подвійного запліднення у квіткових рослин

У голонасінних спермії не мають джгутиків. До жіночої шишки вони потрапляють з пилком, який переносить вітер. Після потрапляння пилка до шишки з нього виростає пилкова трубка, яка і транспортує безджгутикові спермії до місця розташування яйцеклітини. У процесі запліднення у голонасінних бере участь лише один спермій (мал. 94.1).

Подвійне запліднення у квіткових рослин

Квіткові рослини, як і голонасінні, є насінними рослинами. І після запліднення у них також утворюються насінини. Але процес запліднення квіткових є більш досконалим. У них утворюються квітки і має місце **подвійне запліднення**.

Початок процесу у квіткових дуже схожий на голонасінних. Пилок теж повинен потрапити на іншу рослину (у перехресноза-пильних видів). Але він потрапляє на спеціальну структуру — приймочку маточки, і там вже проростає, утворюючи пилкову трубку. По цій трубці два спермії (як і у голонасінних) транспортуються до зародкового мішка, у якому один зі спермії зливається з яйцеклітиною, утворюючи зиготу (мал. 94.2).

І тут уже починаються відмінності від процесу запліднення у голонасінних. У заплідненні бере участь другий спермій. Він зливається з центральною клітиною насінного зачатка, яка утворюється шляхом злиття двох гаплоїдних клітин. Таким чином, після злиття зі спермієм центральна клітина стає триплоїдною. З неї потім розвивається *ендосперм*.

Така система запліднення є більш раціональною. Вона дозволяє утворювати насінину й ендосперм тільки після запліднення. А от у голонасінних ендосперм та насінина розвиваються завжди. Незалежно від того, чи було запліднення, чи ні.

Запліднення у тварин

У тварин запліднення буває двох видів: зовнішнє і внутрішнє (мал. 94.2). Зовнішнє запліднення часто використовують мешканці водойм. А мешканці суходолу частіше використовують внутрішнє запліднення. Зовнішнє запліднення є найбільш простим варіантом запліднення у тварин і еволюційно з'явилося першим.

Перевагою зовнішнього запліднення є те, що воно не потребує утворення в організмі спеціалізованих структур для введення сперми в тіло самки. Але шанси на зустріч яйцеклітини зі сперматозоїдом за такого варіанта запліднення є меншими.

Багато водних мешканців також використовують внутрішнє запліднення. І це не лише вторинноводні тварини (наприклад, кити), предки яких жили на суходолі й розмножувалися за допомогою внутрішнього запліднення. Наприклад, представники хрящових риб «винайшли» внутрішнє запліднення незалежно від інших груп хордових тварин.

Ключова ідея

Запліднення є процесом, результатом якого є утворення зиготи внаслідок злиття двох гамет. Воно може відбуватися як усередині організму (внутрішнє запліднення), так і в навколишньому середовищі (зовнішнє запліднення). Людина в сільському господарстві широко використовує штучне запліднення.

Запитання та завдання

1. За допомогою додаткових джерел з'ясуйте, як відбувається запліднення у червоних водоростей. **2.** Чому наземні тварини надають перевагу внутрішньому заплідненню? **3.** Яким чином може відбуватися внутрішнє запліднення без особистого контакту самця і самки? Поясніть на конкретних прикладах.

§ 95. Особливі форми розмноження

Поміркуйте

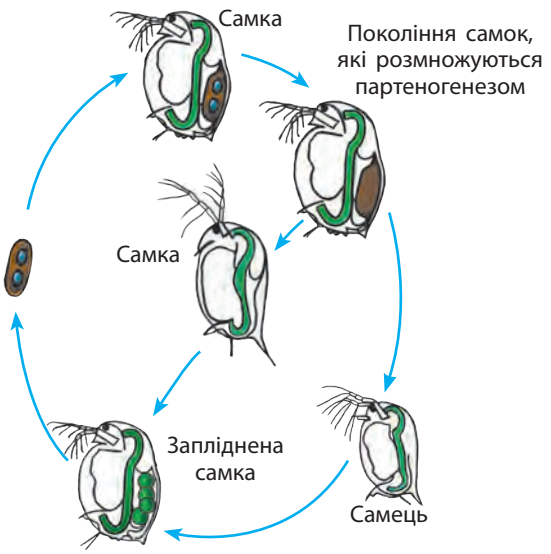
Чому можуть порушуватися закони успадкування ознак, встановлені Г. Менделем?

Згадайте

- Розмноження
- Нестатеве розмноження
- Статеве розмноження

Партеногенез

Партеногенез — це розвиток нового організму з незапліднених 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 — палочники та прямокрилі). В інших видів, наприклад у ящірок, існують роздільностатеві та партеногенетичні популяції. У життєвому циклі попелиць і дафній закономірно чергуються покоління, які розмножуються статевим способом і партеногенетично (мал. 95.1). У бджіл з незапліднених яєць шляхом партеногенезу утворюються самці, а із запліднених виходять самки.



Мал. 95.1. Партеногенез у життєвому циклі дафній

Партеногенез за своїми особливостями займає ніби проміжне положення між нестатевим і статевим способами розмноження. З одного боку, новий організм розвивається зі спеціалізованої статевої клітини — яйцеклітини, з іншого — розвитку дочірньої особини не передує запліднення.

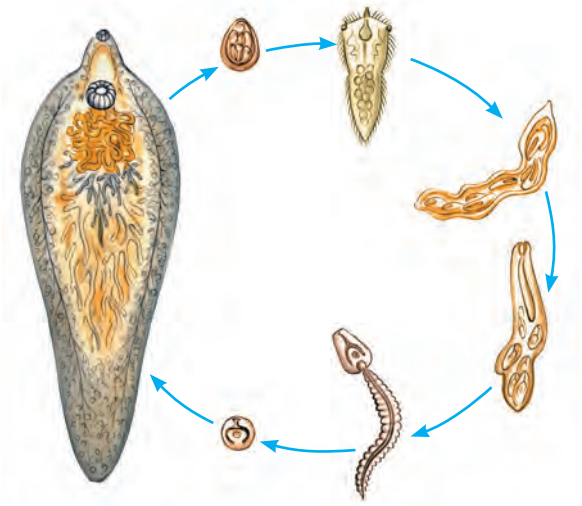
Педогенез

Педогенез є одним з варіантів партеногенетичного розвитку. У випадку педогенезу розвиток зародка починається ще на личинкових стадіях розвитку батьківських особин. Педогенез відомий для паразитичних плоских червів (мал. 95.2), його також виявили в деяких гіллястовусих ракоподібних і цілого ряду комах (представників жуків, метеликів, двокрилих тощо).

У деяких випадках личинки, які починали розвиватися шляхом педогенезу, починали відігравати роль ендопаразитів і вбивали материнську особу ще до свого вилуплення.

Апоміксис

Апоміксис — це спосіб розмноження без статевого процесу, але зі збереженими статевими органами. Апоміксис можна вважати вторинним нестатевим розмноженням, бо предкові форми організмів апоміктів розмножувалися статевим шляхом.



Мал. 95.2. Педогенез у життєвому циклі паразитичного плоского черва



Мал. 95.3. Рослина нечуйвітер розмножується шляхом апоміксису, має квіти, але для формування насінин запилення не потрібне



Мал. 95.4. Аксолотль — личинка амбістоми, здатна до розмноження

Апоміксис має дві найбільш поширені форми: партеногенез (який було докладно описано вище) і апогамію. **Апогамія** — це процес утворення зародка із клітин статевого покоління (у квіткових із гаплоїдних клітин зародкового мішка, у папоротей — із клітин заростка). Ще одним варіантом апогамії є адвентивна ембріонія, в процесі якої зародок розвивається із соматичних клітин. Зародок, який утворюється в результаті адвентивної ембріонії, є диплоїдним та ідентичним за генотипом материнській особині.

Апоміксис поширений серед квіткових рослин (мал. 95.3). Його знайшли у представників більш ніж сорока родин квіткових. Шляхом апоміксису розмножуються цитрусові, папороті, злаки, айстрові та інші рослини.

Неотенія

Неотенія є способом розмноження деяких тварин, за якого вони мають можливість розмножуватися не в дорослому стані, а на стадії личинки. У цьому випадку в личинки до стадії дорослої особини розвивається лише статева система, а всі інші системи залишаються незмінними. Неотенія трапляється у представників земноводних, комах, ракоподібних, червів,

Неотенія зазвичай має пристосувальне значення. Частіше за все це явище спостерігається в тих випадках, коли личинки і дорослі тварини живуть у різних середовищах. Якщо в середовищі, де живуть дорослі особини, умови стають неприйнятними для проживання, стає вигідним розмножуватися на стадії личинки.

Класичним прикладом неотенії є аксолотль — личинка амбістоми (одного з видів саламандр) (мал. 95.4). У результаті дослідження вдалося з'ясувати, що затримка перетворення аксолотля на дорослу особину викликана нестачею гормону щитоподібної залози — тироксину.

! Ключова ідея

Особливі форми розмноження виникають як пристосування до специфічних, часто важких, умов існування. До них відносять такі способи розмноження, як партеногенез, педогенез, неотенія, апоміксис.

ПР Практична робота

Форми розмноження організмів

1. Приготуйте мікропрепарат цвілевого гриба мукора. Знайдіть гіфи гриба, його спорангії та спори. Замалюйте мукор, позначте гіфи, спорангії та спори гриба.
2. Розгляньте гербарії вищих спорових та насінних рослин. Знайдіть їхні органи розмноження (спорангії та квітки). Замалюйте схему подвійного запліднення квіткових рослин і вкажіть елементи, які позначено на малюнку.
3. Порівняйте форми розмноження грибів, спорових та насінних рослин. Результати представте у вигляді таблиці.
4. Сформулюйте висновок.

? Запитання та завдання

1. Чому розмноження шляхом партеногенезу є вигідним для живих організмів? **2.** Які переваги має життєвий цикл такого типу, як у дафнії, з чергуванням статевого і партеногенетичного розмноження? **3.** Людину інколи називають прикладом неотенії. Доведіть чи спростуйте це твердження.

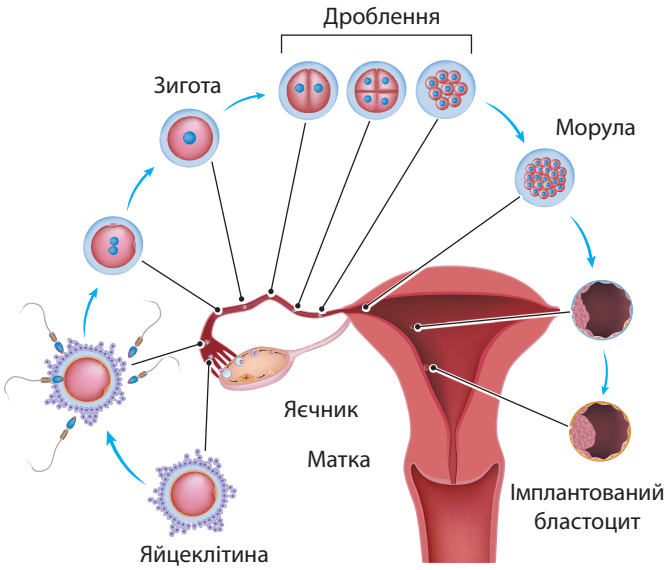
§ 96. Запліднення у людини

Поміркуйте

Чому запліднення у людини можливе не на всіх стадіях менструального циклу?

Згадайте

- Розмноження
- Оогамія
- Гамети
- Зигота



Мал. 96.1. Процес запліднення у людини і початкові стадії ембріонального розвитку

Запліднення у людини

Заплідненням у людини, як і в інших живих організмів, називається процес з'єднання (злиття) зрілої чоловічої (сперматозоїд) і жіночої (яйцеклітина) статевих клітин, у результаті якого утворюється одна клітина (зигота), що є початком нового організму (мал. 96.1).

Люди є представниками ссавців, і тому запліднення у них внутрішнє — воно відбувається в організмі жінки. У заплідненні беруть участь чоловіча (спрематозоїд) та жіноча (яйцеклітина) гамети. Запліднення зазвичай відбувається в матковій трубі. У цьому процесі виділяють кілька етапів.

Причини порушення процесів запліднення у людини

Причини порушення процесів запліднення можуть бути різноманітними. Їх виникнення може бути пов'язане із проблемами в організмі як чоловіка, так і жінки.

Проблеми в організмі чоловіка, які можуть бути причиною порушення процесів запліднення:

• ендокринні порушення, які стають причиною загибелі сперматозоїдів або перешкоджають їх утворенню;

• інфекційні захворювання (паротит, бруцельоз, захворювання, які передаються статевим шляхом);

• утворення пухлин у яєчках (як доброякісних, так і злоякісних);

• розширення кровоносних судин у яєчках (варікоцеле), через яке температура ста-

Етапи запліднення у людини

Етап	Процеси, які відбуваються
Пенетрація	Подолання сперматозоїдом зовнішніх оболонок яйцеклітини — блискучої оболонки та променистого вінця. Для їх подолання використовуються спеціальні ферменти, розташовані на поверхні та в акросомі гамет. Але ферментів одного сперматозоїда недостатньо для подолання оболонок. Тому запліднення можливе тільки за наявності достатньої кількості сперматозоїдів
Кортикальна реакція	Після проникнення одного зі сперматозоїдів усередину яйцеклітини відбувається виділення назовні специфічних ферментів, які роблять неможливим проникнення в яйцеклітину інших сперматозоїдів
Утворення зиготи	Ядра гамет зливаються всередині яйцеклітини, утворюючи зиготу

тевих залоз підвищується понад 34 °С, що спричиняє загибель сперматозоїдів;

• вроджені аномалії розвитку статевих залоз;

• розлад сексуальних функцій (часто мають психологічні причини);

• запалення простати (різної природи);

• вплив зовнішніх фізичних або хімічних факторів, які пошкоджують клітини статевих залоз (радіаційне опромінення, токсичні сполуки тощо).

Проблеми в організмі жінки, які можуть бути причиною порушення процесів запліднення:

• ендокринні порушення, які стають причиною порушення розвитку і дозрівання яйцеклітин;

• порушення прохідності маткових труб після травм, абортів або інфекційних захворювань, що перешкоджає процесу запліднення;

• вроджені аномалії розвитку статевих залоз;

• гінекологічні захворювання;

• інфекційні захворювання (бруцельоз, захворювання, які передаються статевим шляхом);

• імунологічні порушення.

Особливості репродукції людини

Існування людини, як і будь-якого іншого біологічного виду, є можливим тільки у випадку, коли буде відбуватися процес репродукції (розмноження) з появою особин нових поколінь. Репродукція у людини є складним процесом, на який може впливати велика кількість факторів. Ці фактори можуть бути *небіологічними* (фізичні фактори, токсичні речовини тощо), *біологічними* (захворювання, травми, порушення обміну речовин) або соціальними.

Соціальна складова відіграє у репродукції людини надзвичайно важливу роль. Саме соціальні фактори сильно впливають на рішення людини щодо народження дитини та кількості дітей у родині. Умови життя людських родин теж багато у чому формуються під впливом соціально-економічних факторів. А це впливає як на психологічний стан людей, так і на стан їхнього здоров'я. Недостатнє харчування, постійна стресова ситуація, невпевненість у майбутньому можуть стати причиною розладів у роботі репродуктивної системи і виникненні безпліддя.

Способи контрацепції

Виходячи з особливостей процесу утворення гамет та запліднення у людини було створено багато способів контрацепції (запобігання вагітності), які дозволяють ефективно регулювати процес репродукції у людини.

Методи контрацепції можна поділити на кілька груп:

• природні методи (різними способами визначають період, що є сприятливим для запліднення, коли слід уникати статевих стосунків);

• механічні (бар'єрні) методи (не допускають контакту сперматозоїдів та яйцеклітини шляхом створення механічного бар'єру за допомогою презерватива, діафрагми, маточного ковпачка тощо);

• гормональні методи (шляхом прийому гормональних препаратів перешкоджають процесу овуляції або закріпленню заплідненої яйцеклітини в матці);

• хімічні методи (за допомогою спеціальних препаратів перешкоджають потраплянню сперматозоїдів у матку);

• внутрішньоматкові засоби (розміщені в матці засоби шляхом механічної та хімічної дії перешкоджають закріпленню яйцеклітини);

• хірургічні методи (шляхом хірургічної операції роблять процес запліднення неможливим).

! Ключова ідея

Для людини, як представника ссавців, є характерним внутрішнє запліднення. На цей процес можуть впливати різні фактори, як внутрішні, так і зовнішні. Шкідливий вплив деяких факторів може стати причиною порушення процесу запліднення і безпліддя.

? Запитання та завдання

1. Які фактори можуть перешкоджати заплідненню у людини? **2.** Чому запліднити яйцеклітину може тільки один сперматозоїд? **3.** Складіть список профілактичних заходів, яких слід дотримуватися, щоб запобігти порушенню процесів запліднення у людини.

§ 97. Стать у людини

Поміркуйте

Чи можливе виникнення гермафродитизму у людини?

Згадайте

- Стать
- Статеві хромосоми
- Статеві залози
- Статеві гормони
- Первинні та вторинні статеві ознаки

Механізми визначення статі

Як ви вже знаєте, у людини головну роль у визначенні статі майбутньої особини відіграють статеві хромосоми. Наша спадкова інформація зосереджена головним чином у ядрі клітин нашого тіла і представлена там у вигляді 23 пар хромосом (кожна хромосома представлена двома екземплярами) — спеціальних тілець, до складу яких входять білки та ДНК. Тобто всього кожна клітина нашого організму містить 46 хромосом. Лише в гаметах хромосом не 46, а 23. У них кожна хромосома представлена лише в одному екземплярі. 22 пари хромосом у чоловіків і жінок однакові. Ці хромосоми називають **аутосомами**. А от хромосоми останньої пари у чоловіків і жінок відрізняються (це так звані **статеві хромосоми**). У жінок статеві хромосоми представлені двома великими Х-хромосомами, а у чоловіків є одна велика Х-хромосома й одна маленька Y-хромосома. Маленька Y-хромосома містить мало спадкової інформації, але виконує дуже важливу функцію. Саме ця хромосома «вмикає» програму розвитку чоловіків. Без її наявності розвиток організму чоловіка неможливий.

Оскільки жіночі клітини мають у своєму ядрі лише Х-хромосоми, то й у гаметах жіночого організму будуть знаходитися лише статеві хромосоми цього типу. Тобто за цією ознакою всі жіночі гамети будуть однакові. Під час утворення ж чоловічих гамет одна половина з них отримає Х-хромосому, а інша — Y-хромосому. Тобто за цією ознакою чоловічі гамети будуть двох типів.

Стать майбутньої дитини визначається в момент запліднення. Якщо з яйцеклітиною злився сперматозоїд, який має Х-хромосому,

Первинні статеві ознаки людини

У жінок	У чоловіків
Внутрішні статеві органи	
• Яєчники • Маткові (фаллопієві) труби • Матка • Вульва • Піхва	• Сім'яники • Сім'явивідні протоки • Передміхурова залоза
Зовнішні статеві органи	
• Соромітні губи • Клітор	• Мошонка • Пеніс

Деякі вторинні статеві ознаки людини

У жінок	У чоловіків
• Добре розвинені молочні залози • Менша кількість волосся на тілі • Відсутність волосся на підборідді • Трикутна форма волосся на лобку • Менша талія, коротший, ширший таз, широкі стегна • Жирова тканина накопичується головним чином навколо стегон	• Нерозвинені молочні залози • Більша кількість волосся на тілі: волосся на верхній губі, на підборідді, часто на грудях, животі, передпліччях і гомілках, деколи також на руках, стегнах, сідницях, плечах • Вузькі стегна • Жирова тканина накопичується головним чином навколо плечового пояса

то народиться дівчинка. А якщо сперматозоїд мав Y-хромосому, то народиться хлопчик (мал. 97.1).

Втім, організм людини є складною системою, і формування первинних та вторинних статевих ознак, а також статевої ідентичності, відбувається на кількох рівнях. Важливу роль тут відіграє робота гормональної системи і вища нервова діяльність.

Гермафродитизм у людини

Гермафродитизмом називають наявність в однієї особини і чоловічих, і жіночих статевих залоз. У більшості випадків таке явище є характерним для безхребетних тварин, а у хребетних трапляється рідко (найчастіше у риб). У ссавців гермафродитизм виникає внаслідок певних спадкових аномалій або порушення розвитку.

У людини розрізняють два види гермафродитизму — істинний та хибний. Загальна частота гермафродитизму — приблизно 1 випадок на 2000 народжень. Але майже всі вони належать до хибного гермафродитизму. Істинний гермафродитизм трапляється дуже рідко.

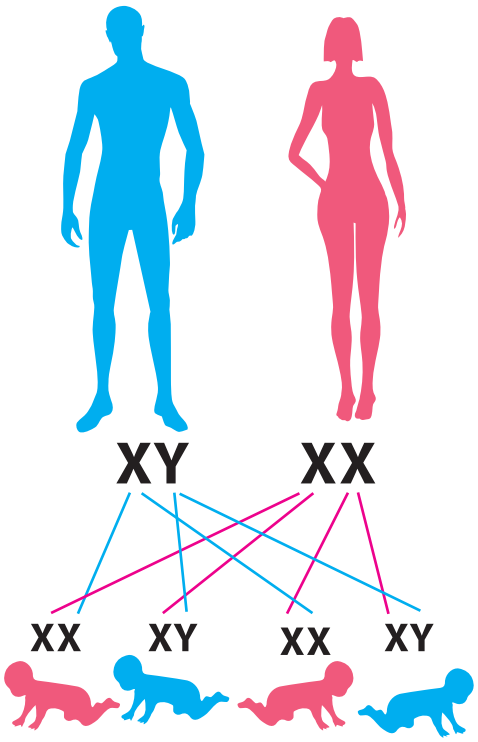
У разі *істинного* гермафродитизму в людини формуються і чоловіча і жіноча статеві залози, які здатні виробляти гамети, а в будові статевих органів є як жіночі, так і чоловічі риси. Такий варіант можливий, наприклад, у випадку мозаїцизму, коли одна частина клітин організму має хромосоми XX, а інша — XY.

У випадку *хибного* гермафродитизму статеві залози сформовані правильно за жіночим або чоловічим типом. Але статеві органи несуть ознаки обох статей. Це може бути наслідком дисбалансу статевих гормонів.

Ґендер у людини

Ґендер — це соціально-біологічна характеристика, через яку визначаються поняття «чоловік» і «жінка», психосоціальні та соціокультурні ролі чоловіка й жінки як особистостей, а також психолого-біологічні особливості, на які впливає стать. Фактично ґендер є соціальним конструктором, який визначає соціальну стать людини. Термін ґендер запропонував американський психоаналітик Роберт Столлер у кінці 1960-х років.

На відміну від біологічної статі, ґендер є набором соціальних самоідентифікацій, які можуть як збігатися з біологічними особливостями людини, так і суперечити їм. Ґендерні відмінності формуються у процесі соціалізації — навчання ролі чоловіків та жінок від народження протягом життя, хоча найбільш інтенсивно цей процес відбувається до віку статевої зрілості.



Мал. 97.1. Механізм визначення статі у людини

Ключова ідея

Людина належить до організмів із хромосомним типом визначення статі, яка визначається парою статевих хромосом. Але сам механізм формування статі складний і відбувається на кількох рівнях. Тому біологічна стать у людини не завжди може співпадати з її соціальною статтю. Саме тому для людини і було сформовано поняття ґендеру.

Запитання та завдання

1. Яку стать будуть мати люди з каріотипами XXX, XYY, XXY, XXYY? **2.** Які особливості гермафродитизму роблять його незручним для поширення серед ссавців? **3.** Чому самовизначення статі у людини може не співпадати з її хромосомним набором?

§ 98. Онтогенез багатоклітинних організмів

Поміркуйте

Якщо перешкодити потраплянню насінин бур'янів на город і видаляти їхні паростки, то все одно протягом кількох років бур'яни на ньому будуть виростати. Чому?

Згадайте

- Розвиток
- Характерні риси тварин
- Характерні риси рослин

Періоди онтогенезу рослин

Як вам відомо, **онтогенез** — це індивідуальний розвиток організму від моменту його зародження (статевим чи нестатевим способом) до смерті. Онтогенез поділяють на кілька періодів. Хоча загальна послідовність подій в онтогенезі живих організмів є схожою, ці періоди відрізняються для різних систематичних груп. Так, дуже різноманітними є варіанти онтогенезу у водоростей. У них часто трапляються складні життєві цикли. У наземних рослин різноманітність варіантів онтогенезу не така велика. Найбільшою наземною групою рослин є квіткові рослини. У них виділяють чотири основні періоди онтогенезу: латентний, прегенеративний, генеративний і постгенеративний.

Періоди онтогенезу тварин

Онтогенез тварин зазвичай поділяють на два головні періоди — ембріональний і постембріональний. **Ембріональний період** (ембріогенез) триває від моменту запліднення до народження (виходу з яйцевих оболонок). **Постембріональний період** триває від моменту народження до смерті тварини. Постембріональний розвиток тварин може бути *прямим* або супроводжуватися перетворенням — *метаморфозом*.

Тривалість життя живих організмів

Тривалість життя живих організмів починає визначатися від моменту виникнення зиготи, поділу клітини або відділення зародка від материнського організму у випадку

Періоди онтогенезу покритонасінних рослин

Період	Коли починається	Що відбувається
Латентний	Від моменту відділення насінини від материнської особини	Насінина перебуває в стані спокою
Прегенеративний	Від моменту проростання зародка	Ріст рослини й накопичення нею поживних речовин
Генеративний	Від моменту початку формування генеративних органів	Генеративні органи функціонують. Рослини квітнуть і плодоносять
Постгенеративний	Від моменту закінчення функціонування генеративних органів до загибелі рослини	Процеси відмирання починають переважати над процесами новоутворення

Етапи постембріонального розвитку ссавців

Етап	Коли починається	Що відбувається
Ювенільний	Від моменту народження	Ріст і розвиток організму
Зрілість	Від моменту настання статевої зрілості	Утворення і ріст нових органів не відбувається. Обмін речовин збалансований. Відбувається розмноження тварин
Старіння	Від моменту, коли процеси відмирання починають переважати над процесами новоутворення, до загибелі тварин	Відбуваються зміни, які знижують його адаптаційні можливості

вегетативного розмноження. Закінченням життя вважають момент загибелі особини або її поділу з утворенням нових особин. Максимальна тривалість життя у тварин і рослин у різних видів суттєво відрізняється.

Максимальна тривалість життя деяких видів тварин

Назва виду	Тривалість життя, роки
Гренландська акула	400
Гренландський кит	211
Галапагоська черепаха	177
Людина	122,5
Гриф-індичка	118
Голий землекоп	30
Періодична цикада	17
Мураха (королева)	15
Пацюк	3
Муха дрозофіла	0,1 (30 днів)

Максимальна тривалість життя деяких видів рослин

Назва виду	Тривалість життя, роки
Сосна остиста	4 800
Секвоядендрон	2 300
Дуб звичайний	1 500
Ялина європейська	400
Морква	2
Кріп	1

Максимальна тривалість життя залежить від багатьох чинників. Це і певні генетичні параметри, і умови навколишнього середовища (сприятливі умови подовжують життя), і різноманітні випадкові події (виверження вулкана, падіння метеорита тощо). У різних систематичних груп організмів фактори, які найсильніше впливають на тривалість життя, можуть різнитися. Хоча такі параметри, як розмір (більші в середньому живуть довше) та інтенсивність обміну (швидкий обмін зазвичай скорочує життя) є актуальними практично для всіх груп.

Як приклад генетичної зумовленості тривалості життя можна згадати наземні рослини, яких поділяють на однорічні, дворічні й багаторічні. І належність до однієї з цих груп є видоспецифічною ознакою.

Рекордсменом з тривалості життя серед хребетних вважають гренландську акулу, яка може доживати до 400 років. Цей вид має всі характерні ознаки, які пов'язані зі здатністю до тривалого життя. Це тварини великих розмірів, інтенсивність обміну речовин у них є низькою, темпи росту і статевого дозрівання дуже низькі (статевої зрілості доводиться чекати 150 років).

Майже завжди у складі систематичних груп є види-винятки, які за тривалістю життя суттєво різняться від решти представників групи. Це пов'язано з особливостями їхньої біології та екології. Наприклад, голі землекопи є представниками гризунів і живуть до 30 років. А більшість представників їхнього ряду з аналогічним розміром тіла живуть не більше ніж 3 роки.

! Ключова ідея

Онтогенез — це індивідуальний розвиток організму від моменту його зародження до смерті. Хоча послідовність подій в онтогенезі будь-яких багатоклітинних організмів є схожою, кожна з великих систематичних груп організмів відрізняється від інших своїми особливостями онтогенезу.

ПР Практична робота

Спостереження та опис комах на різних стадіях розвитку

1. Розгляньте малюнки стадій життєвого циклу комах з повним та неповним перетворенням. Укажіть назви цих стадій та поясніть, яку роль вони відіграють у життєвому циклі комахи.
2. Розгляньте колекції, фотографії, малюнки комах. Установіть тип розвитку, який притаманний цим комахам.
3. Сформулюйте висновок.

? Запитання та завдання

1. Поясніть значення для рослин і тварин різних періодів у їхньому онтогенезі. **2.** Життєвий цикл із метаморфозом у комах потребує суттєвої перебудови організму в один із періодів життя. Чому ж такий тип життєвого циклу є дуже поширеним?

§ 99. Ембріональний розвиток. Дроблення

Поміркуйте

Чим клітини одноклітинних організмів відрізняються від клітин багатоклітинних організмів?

Згадайте

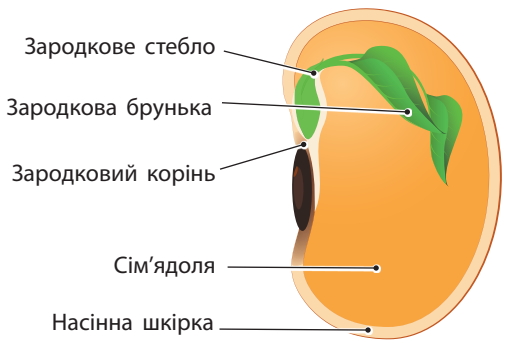
- Зигота
- Ембріон
- Органели клітини

Ембріогенез. Зигота і дроблення

У спорових рослин формування організму починається від моменту проростання спори без утворення зародка. У насінних рослин зародок формується під час утворення насінини. Після цього він певний час перебуває у стані спокою до початку проростання (мал. 99.1).

У багатоклітинних тварин розвиток зародка починається від моменту запліднення. Після проникнення сперматозоїда в яйцеклітину і злиття їхніх ядер утворюється одноклітинний зародок — зигота,— яка починає ділитися. Подальші напрями поділу зиготи й особливості розвитку зародка значною мірою визначаються особливостями цитоплазми яйцеклітини, у певних зонах якої накопичуються відповідні комплекси білків та РНК (явище ооплазматичної сегрегації).

Ряд послідовних мітотичних поділів зиготи називають **дробленням** (мал. 99.2). Під час дроблення передсинтетичний період інтерфази майже відсутній, тому клітини, що утворюються,— *бластомери* — мають дедалі меншу кількість цитоплазми порівняно з яйцеклітиною. Через високу швидкість дроблення синтез білка не відбувається, і бластомери використовують білки, накопичені в цитоплазмі яйцеклітини. Уже на стадії бластули зовні однакові бластомери можуть мати певну спеціалізацію і, залежно від свого просторового розташування, визначати формування тих чи інших зародкових листків (ефект презумптивних зон).

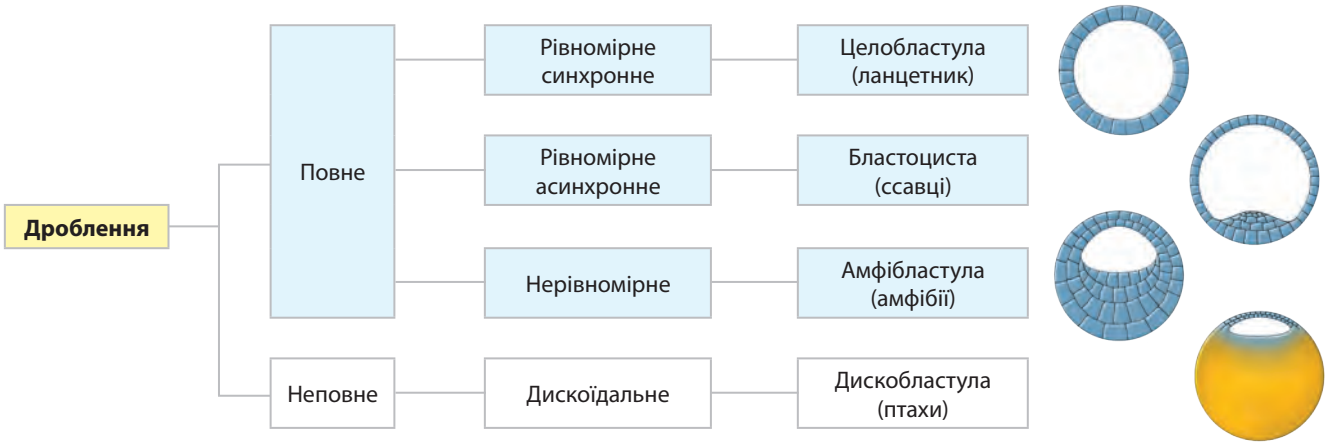


Мал. 99.1. Розташування зародка в насінині квасолі

Характер дроблення значною мірою залежить від кількості жовтка, запасеного в цитоплазмі яйцеклітини. Жовткові гранули перешкоджають просуванню веретена поділу до полюсів клітини й утворенню перетяжки, тому у тварин з великою кількістю жовтка (плазуни, птахи) *дроблення неповне*: ядра з відособленими ділянками цитоплазми зосереджуються біля одного полюса клітини, а протилежний полюс заповнений жовтком. Яйцеклітини, що мають незначну кількість жовтка або не мають його взагалі (ссавці, плоскі черви), піддаються *повному дробленню*. Розрізняють рівномірне та нерівномірне дроблення. За *рівномірного* дроблення бластомери однакові. За *нерівномірного* дроблення бластомери відрізняються за формою і розмірами.

Ооплазматична сегрегація та презумптивні зони

Як було вказано вище, однакові зовні бластомери у складі бластули вже мають певну спеціалізацію, залежно від свого просторового розташування. Ця спеціалізація визначається ще на рівні зиготи і, навіть, під час утворення яйцеклітини. Основою цього є те, що цитоплазма зиготи в різних своїх зонах містить різні набори біологічно активних компонентів (сигнальних білків, РНК, рибосом тощо). Формування таких зон розпочинається ще на стадії утворення яйцеклітини і має назву **ооплазматичної сегрегації**. А зони клітини, відмінні за набором біологічно активних речовин і компонентів, називаються **презумптивними зонами**.



Мал. 99.2. Формування типів бластул хордових тварин

Під час дроблення зиготи й утворення бластомерів генетично ідентичні дочірні ядра виявляються оточеними частинами цитоплазми з різних презумптивних зон. Взаємодія генетичного матеріалу ядер з регуляторними речовинами відповідних зон цитоплазми запускає відповідні механізми регуляції активності ядерних генів. Це стає причиною формування спеціалізації зовні ідентичних бластомерів.

Тотипотентність бластомерів

Характерною рисою бластомерів, які утворюються в результаті дроблення, є їх тотипотентність. **Тотипотентність** — це здатність клітин багатоклітинного організму давати початок новому окремому організму.

Тотипотентними часто є клітини рослин. Тому отримати культуру тканин рослини не дуже складно. А от з клітинами тварин складніше. Більшість клітин тварин надто спеціалізовані й не можуть дати початок новому організму. Але тотипотентність притаманна бластомерам зародка тварин. Отже, з бластомерів тварин можна утворювати нові організми.

Саме ця властивість є основою утворення монозиготних близнюків. У випадку, коли бластомери після одного-двох поділів розходяться один від одного, кожен з них може утворити окремий організм. Такі організми називають монозиготними близнюками, оскільки вони утворені з однієї зиготи. Основна особливість таких близнюків — генетична ідентичність (вони мають однакові геноми).

Бластула. Типи бластул хордових

Період дроблення завершується формуванням **бластули**. У типовому випадку бластула складається з шару бластомерів, які оточують щільним кільцем порожнину — *бластоцель*. Залежно від типу дроблення з яйцеклітин хордових тварин формуються різні типи бластул (мал. 99.2)

Ключова ідея

Ембріональний розвиток (ембріогенез) у насінних рослин відбувається в процесі формування насінини, а у багатоклітинних тварин — від утворення зиготи до моменту народження. Першим етапом ембріогенезу тварин є формування бластули.

Практична робота

Вивчення етапів ембріогенезу хордових тварин

1. Розгляньте мікропрепарат дроблення яйця жаби. Замалюйте побачене. Підпишіть назви клітин.
2. Вивчіть на мікропрепаратах, муляжах, схематичних малюнках стадії ембріогенезу ланцетника. Замалюйте побачене і зробіть підписи.
3. Укажіть відмінності дроблення від звичайного поділу клітин, ураховуючи, що обидва процеси відбуваються шляхом мітозу.
4. Сформулюйте висновок.

Запитання та завдання

1. Чому ооплазматична сегрегація є важливою для тварин? **2.** Чому в птахів і ссавців утворення бластули не може відбуватися однаково? **3.** Чому у тварин клітини менш схильні до тотипотентності, ніж у рослин? **4.** Дія яких факторів може сприяти народженню монозиготних близнюків?

§ 100. Гаструла. Зародкові листки

Поміркуйте

Які групи тварин не утворюють під час свого розвитку третій зародковий листок — мезодерму?

Згадайте

- Дроблення
- Бластула
- Гаструла
- Систематичні групи тварин

Гаструляція

Наступна після утворення бластули стадія ембріонального розвитку називається **гаструляцією**, а зародок на цій стадії — **гаструлою.** Гаструла в більшості багатоклітинних тварин формується під час вгинання (інвагінації) частини стінки бластули всередину бластоцелі.

Іншими способами утворення гаструли є імміграція, епіболія та деламінація. У випадку *імміграції* деякі клітини бластули мігрують у бластоцель і утворюють внутрішній шар клітин. Утворення гаструли шляхом імміграції поширено серед представників губок та кишковопорожнинних. Трапляється вона і в деяких представників голкошкірих. Відкрив цей спосіб гаструляції наш земляк І. І. Мечников.

У процесі *епіболії* дрібні клітини одного кінця зародка обростають ззовні навколо великих клітин другого кінця. У такий спосіб утворюється гаструла у представників риб. Найбільш докладно вона досліджена на прикладі класичного лабораторного організму — рибки даніо-реріо.

У процесі *деламінації* клітини діляться паралельно поверхні бластули, утворюючи при цьому два шари. Шляхом деламінації утворюється гаструла у людини та багатьох інших ссавців. Також гаструляція може здійснюватися шляхом поєднання кількох із цих способів.

Зародок на цій стадії складається з двох шарів клітин — **зародкових листків:** зовнішнього — *ектодерми*, і внутрішнього — *ентодерми*. Унаслідок вгинання утворюється порожнина — *гастроцель* (гастральна порожнина) і отвір, яким вона сполучається з навколишнім середовищем — *бластопор* (первинний рот).

Бластоцель розміщена між енто- та ектодермою. У неї проникають бластомери, що дають початок третьому зародковому листку — *мезодермі*.

Зародкові листки і диференціація тканин. Органогенез

Зародкові листки дають початок тканинам і органам ембріонів, що розвиваються:

- з *ектодерми* формуються зовнішній епітелій, шкірні залози, поверхневий шар зубів, рогових лусок, нервова система;
- похідними *ентодерми* є епітелій середньої кишки, епітелій дихальної системи, травні залози;
- клітини *мезодерми* розвиваються в м'язову й сполучну (зокрема, кісткову та хрящову) тканини, канали органів виділення, кровоносну і, частково, статеву системи.

Процес формування органів з певних комплексів клітин ембріона називається **органогенезом** (мал. 100.1).

За основними напрямами ембріонального розвитку тварин, які розвиваються з тришарових зародків, поділяють на дві великі групи — первинноротих і вторинноротих. У *первинноротих* (молюски, членистоногі тощо) ротовий отвір у процесі розвитку формується на місці бластопору, а у *вторинноротих* (голкошкірі, хордові тощо) — на іншому кінці тіла (на місці бластопору в них формується анальний отвір).

Стовбурові клітини

Термін «стовбурова клітина» увів у науку вчений О. О. Максимов 1908 року. Досліджуючи процеси кровотворення, він дійшов висновку: у нашому організмі протягом усього життя зберігаються недиференційовані клітини, які можуть перетворюватися на лімфоцити та інші спеціалізовані клітини сполучної тканини й крові.

На ранніх стадіях розвитку ембріона клітини неспеціалізовані. Вони отримали назву



Мал. 100.1. Органогенез із зародкових листків у людини

стовбурових, тому що розташовані біля основи стовбура уявного генеалогічного дерева клітин, яке вінчає корона з різних спеціалізованих клітин. На відміну від звичайних клітин, призначених виконувати чітко визначені функції в організмі, стовбурові клітини в процесі розвитку мають можливість набувати спеціалізації.

Стовбурові клітини розмножуються шляхом поділу, як і всі інші клітини. Відмінність полягає в тому, що вони можуть ділитися необмежено, а зрілі клітини зазвичай мають обмежену кількість циклів поділу. Тому говорять, що стовбурова клітина здатна до *проліферації*, тобто до тривалого розмноження й репродукції великої кількості клітин.

Стовбурові клітини здатні до *диференціювання* — процесу необоротної спеціалізації. Сили, що дають поштовх початку диференціювання, можуть бути як внутрішніми, так і зовнішніми. Внутрішні сигнали управляються генами клітини, а зовнішні — хімічними речовинами, які виділяють інші клітини, фізичним контактом із сусідніми клітинами, а також деякими молекулами навколишнього середовища. В усіх випадках ці впливи мають по суті «інформаційний» характер, а не фізичний, хімічний чи характер середовища.

У результаті клітинного поділу зі стовбурових клітин виникають материнська й дочірня клітини. Материнські використовують для самопідтримання популяції, а дочірні або перетворюються на камбіальну клітину, або безпосередньо диференціюються. Стовбурова клітина зберігає властивості ранніх ембріональних клітин — плюрипотентність, а камбіальна цю здатність утрачає й утворює лише регіональні структури. Таким чином, камбіальні клітини забезпечують відновлення втрачених клітин відповідних тканин і органів.

! Ключова ідея

Утворення гаструли — важливий етап ембріогенезу тварин, під час якого формуються зародкові листки — ектодерма (зовнішній) і ентодерма (внутрішній). На наступному етапі відбувається формування третього листка — мезодерми (середнього). Із цих зародкових листків формуються органи й системи органів організму.

ПР Практична робота

Вивчення похідних зародкових листків

1. Розгляньте схеми стадій ембріогенезу, гістогенезу та органогенезу хордових тварин.
2. Установіть відповідність між зародковими листками та органами, які з них формуються.
3. Складіть таблицю, в якій укажіть, з яких зародкових листків формуються відповідні органи.
4. Сформулюйте висновок.

? Запитання та завдання

1. Чим гаструла відрізняється від бластули? **2.** Як можна використати властивості стовбурових клітин у медицині? **3.** Складіть перелік структур, які утворюються з кожного із зародкових листків під час ембріогенезу людини.

§ 101. Провізорні органи. Регуляція онтогенезу

Поміркуйте

Чому зародки амфібій, рептилій і ссавців схожі між собою на ранніх стадіях ембріогенезу?

Згадайте

- Ембріональний розвиток
- Розвиток з метамофозом
- Живонародження

Провізорні органи

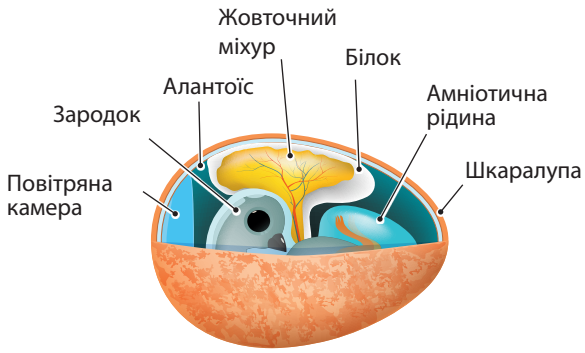
Провізорні органи — це органи, які виникають у зародків і личинок тваринних організмів і функціонують тимчасово до закінчення відповідного періоду розвитку. До таких органів відносять черевні кінцівки у личинок комах, зябра, ротові придатки та хвіст пуголовків земноводних, зародкові оболонки рептилій, птахів і ссавців (мал. 101.1).

Основне призначення провізорних органів — забезпечення життєдіяльності організму до періоду формування органів, які функціонують у дорослих особин.

Провізорні органи часто формуються в організмів, для яких є характерним розвиток з метаморфозом. У таких випадках місце існування дорослих особин і личинок часто різняться, що потребує різних пристосувань до життя у відповідному середовищі. Так, дорослі особини багатьох амфібій (наприклад, ропух) живуть на суходолі, а личинки — у воді. І тому органи дихання вони використовують різні. У личинок це зябра, а у дорослих особин — легені. У метеликів гусінь пересувається по твердому субстрату, а імаго літають у повітрі. Тому черевні кінцівки для гусені є цілком зручним пристосуванням.



Мал. 101.1. Провізорними органами пуголовка є хвіст, ротові придатки й зябра



Мал. 101.2. Зародкові оболонки у яйці птахів

Амніоти та анамнії

Як ви вже знаєте, хребетних тварин поділяють на дві великі групи — анамнії та амніоти. І такий поділ зумовлено особливостями їхнього розвитку. А назва груп виникла від назви одного з провізорних органів. В **амніот** під час ембріогенезу формуються так звані зародкові оболонки — *амніон*, *хоріон* і *алантоїс* (мал. 101.2). В анамній ці оболонки відсутні. До анамній відносять круглоротих, риб і земноводних. Амніотами є рептилії, птахи й ссавці.

Виникнення зародкових оболонок в амніот було пов'язано з пристосуванням до життя на суходолі. Основною їхньою функцією стало забезпечення розвитку зародка всередині яйця (або організму матері у ссавців).

Регуляція розвитку. Ембріональна індукція

Регуляція ембріогенезу виникає як наслідок взаємодії частин зародка між собою та з навколишнім середовищем. Вплив навколишнього середовища на процеси розвитку дуже добре видно на прикладі формування зародків у яйцях тварин. У багатьох видів комах та рептилій температура навколишнього се-

редовища зумовлює швидкість формування нового організму. А в деяких випадках вона може позначатися на особливостях будови організму. Наприклад, у крокодилів температура середовища, в якому розвиваються їхні яйця, визначає стать майбутньої особини.

Взаємодія частин зародка між собою є причиною так званої **ембріональної індукції**. Суть цього явища полягає в тому, що у певних ділянках зародка функціонують так звані клітини-організатори. Ці клітини виділяють певні сигнальні молекули, які й викликають диференціацію прилеглих клітин у відповідні органи та тканини. Якщо такі клітини-організатори вилучити або перенести в іншу частину зародка, то розвиток звичайних клітин цієї зони зародка піде зовсім іншим шляхом.

Прикладом організації процесів розвитку в ембріонів хордових є процес **нейруляції** — утворення нервової пластинки і її замикання у нервову трубку. Він є одним із ключових етапів ембріогенезу всіх представників цієї групи. Зародок на стадії нейруляції називають **нейрулою**. Розвиток нервової трубки у цьому процесі визначають спеціальні речовини — **морфогени**. Саме ці речовини визначають, який з кінців нервової трубки є переднім (з нього утворюється головний мозок), а який — заднім.

Гомеозисні гени

Регуляція процесів онтогенезу здійснюється на рівні геному організму шляхом активації тих чи інших комплексів генів. Наступною ланкою регуляції є організмовий рівень, на якому вона здійснюється на рівні обміну сигналів між клітинами й тканинами. Сигнальні молекули можуть бути гормонами, а можуть розміщуватися на поверхні клітинної мембрани і інформувати клітини про їхнє оточення, що може спрямовувати розвиток клітин у потрібному напрямку.

Ключова ідея

У тварин для забезпечення життєдіяльності організму на ранніх стадіях розвитку можуть формуватися провізорні органи (плацента ссавців, хвіст і зябра пуголовків тощо), які потім редукуються. Процес ембріонального розвитку відбувається в певному порядку й підпорядкований певним законам.

Головну роль у формуванні зародка відіграють так звані **гомеозисні гени (*hox*-гени)**, що кодують активатори відповідних генів-мішеней під час ембріонального розвитку. Це велика родина генів, спільною рисою яких є наявність регіону зі 180 пар основ (так званий гомеобокс), що формує специфічну амінокислотну послідовність, яка відповідає за специфічне зв'язування білкової молекули з ДНК.

Hox-гени з'явилися у предків багатоклітинних тварин ще до їх розділення на радіально-симетричних та двобічносиметричних. Вони відповідають за формування просторової орієнтації під час розвитку зародка (формується вісь голова-хвіст), порядок формування органів і тканин у часі тощо.

Ембріологічні закономірності

Ембріологічні процеси відбуваються не хаотично, а у певному порядку. Більш того, вони підпорядковуються певним законам, які було відкрито в ході досліджень.

Одним з основних законів ембріології є біогенетичний **закон Геккеля — Мюлера**. Цей закон стверджує, що індивідуальний розвиток (онтогенез) будь-якого організму є стислим повторенням історичного розвитку (філогенезу) виду, до якого цей організм належить.

ПР Практична робота

Вивчення будови яйцеклітини птаха

1. Розгляньте вміст сирого курячого яйця. Знайдіть яйцеклітину (жовток). На його поверхні знайдіть зародок, який має вигляд диска.
2. Дослідіть білкову оболонку (білок). За допомогою лупи знайдіть білкові канатики (халази).
3. Розгляньте шкаралупу, спробуйте пінцетом відтягнути підшкаралупову оболонку. Біля тупого кінця яйця відшукайте повітряну камеру.
4. Замалюйте яйцеклітину птаха та підпишіть її складові.
5. Сформулюйте висновок.

Запитання та завдання

1. Складіть список провізорних органів однієї із систематичних груп тварин за власним вибором. **2.** Чи можуть бути у птахів інші провізорні органи, крім зародкових оболонок? **3.** Чому гомеозисні гени протягом тривалого часу майже не змінюються?

§ 102. Ембріональний розвиток людини

Поміркуйте

Навіщо зародку людини потрібна пуповина?

Згадайте

- Ембріогенез
- Гаструла
- Бластула
- Зародкові листки

Ембріональний період розвитку людини

Ембріональний (зародковий) період триває від моменту утворення зиготи до народження дитини (мал. 102.1). У цей період з однієї клітини формуються всі тканини й системи органів організму.

Зародковий розвиток людини має декілька етапів: дроблення, утворення зародкових листків і оболонок, утворення тканин (гістогенез) і органів (органогенез). Через чотири-п'ять днів після запліднення одношаровий зародок з порожниною всередині потрапляє до порожнини матки. Після цього він занурюється в її слизову оболонку й прикріплюється до неї. Цей процес називається **імплантацією**.

Починається **ембріональний період** внутрішньоутробного розвитку. Спочатку формуються три зародкові оболонки і три зародкові листки. Зародкові оболонки утворюються із частини клітин зародка. Зовнішня оболонка має ворсинки з капілярами, через які зародок живиться й дихає. Внутрішня оболонка тонка й прозора, вона утворює міхур, порожнина якого заповнена плідною рідиною, що захищає зародок від механічних ушкоджень. Зовнішня й середня оболонки беруть участь в утворенні плаценти разом зі слизовою оболонкою матки.

На 10–14-й день після запліднення клітини зародка розщеплюються на зародкові листки, з яких потім утворюються всі органи й тканини.

Плодом називають організм, починаючи від 9-го тижня внутрішньоутробного розвитку й до моменту народження. Плід має своє навколишнє середовище, яке складається із зародкових оболонок, навколоплідних вод і пуповини. **Пуповина** — це шнуроподібний орган, що відходить від плаценти і з'єднує плід з материнським організмом.

Дроблення та гаструляція у людини

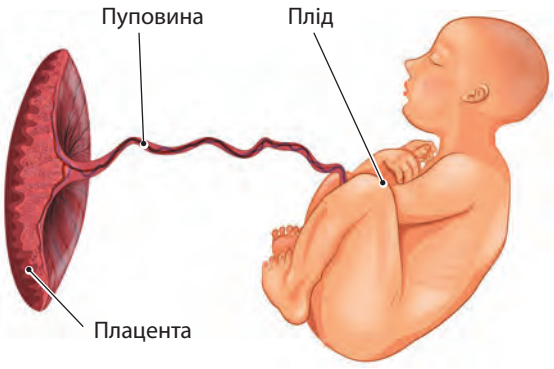
Тип дроблення, яке відбувається у людини,— повне асинхронне. Внаслідок дроблення зиготи людини утворюється морула, яка за розмірами відповідає зиготі. Гаструляція у людини складається з двох фаз. Під час першої фази утворюється два шари клітин. Потім відбувається формування позазародкових структур (у тому числі хоріону). Після чого розпочинається друга фаза, протягом якої формується третій шар клітин у зародку.

Плацента людини

Плацента людини є органом, який забезпечує постійний зв'язок між організмами матері й плоду (мал. 102.2). Вона складається з двох частин — материнської і плодової. Материнська частина формується слизовою оболонкою матки. Плодова частина



Мал. 102.1. Ембріональний розвиток людини



Мал. 102.2. Плацента людини



Мал. 102.3. Наслідки дії талідоміду

утворюється хоріоном — однією із зародкових оболонок. Крім забезпечення плода поживними речовинами і виведення продуктів обміну, плацента виконує ще одну функцію. Вона маскує плід від розпізнавання імунною системою матері, що дозволяє уникнути імунологічного конфлікту (бо клітини плоду містять 50 % генів батька, на які може реагувати імунна система матері).

Під час пологів після виходу плоду відбувається процес відторгнення плаценти від стінки матки. Зазвичай він займає 15–30 хвилин. Після відторгнення плаценти поверхня матки заживає протягом кількох тижнів.

Критичні періоди розвитку. Тератогенез

Дія шкідливих речовин під час розвитку плода становить особливу небезпеку. Це пов'язано з тим, що за короткий період ембріонального розвитку в організмі утворюється велика кількість нових органів та систем. Під час їх формування навіть найменший негативний вплив може призвести до порушень, що матимуть тяжкі наслідки. Такі періоди, коли формування систем і органів іде з найбільшою швидкістю, називають **критичними**.

Під час критичних періодів зародок і плід особливо уразливі до дії негативних факторів. Основних критичних періодів у розвитку зародка людини три. Перший — перші три місяці вагітності, другий — 15–20-й тиждень, третій — 28–34-й тиждень.

Саме тому багато медичних препаратів мають обмеження щодо застосування їх під час вагітності. Якщо не дотримуватися таких застережень, то це може призвести до непередбачуваного результату. Так, у середині XX ст. застосування вагітними безпечного для дорослих снодійного препарату талідоміду призвело до народження дітей з редукованими кінцівками (мал. 102.3). Таке явище, коли у результаті порушення ембріогенезу формуються аномалії організму, називають **тератогенезом**.

Вам уже відомо про вплив паління та алкоголю на всі системи органів дорослої людини. А для плода ці шкідливі звички можуть призвести до дуже важких наслідків. Продукти, які містяться в тютюновому диму, небезпечні для дорослого організму, а під час вагітності вони можуть спричинити пошкодження плаценти або викликати передчасні пологи. Алкоголь впливає на розвиток нервової системи і може призводити до народження дітей із психічними порушеннями.

Ключова ідея

Під час ембріонального розвитку людини з єдиної клітини формуються органи й тканини людського організму. Забезпечення розвитку зародка організм матері здійснює за допомогою спеціального органу — плаценти. В ембріогенезі виділяють критичні періоди, коли формування органів та систем відбувається з найвищою швидкістю.

Запитання та завдання

1. Як відбувається ембріогенез людини? **2.** Навіщо потрібна плацента? **3.** Дія яких факторів може стати причиною тератогенезу?

§ 103. Сучасні методи ембріології. Репродуктивна медицина

Поміркуйте

Навіщо вчені створюють химерні організми?

Згадайте

- Ембріогенез
- Здоров'я
- Стовбурові клітини
- Захворювання

Ембріотехнології. Стовбурові клітини

Мабуть, наймолодшим напрямком сучасної медицини можна вважати клітинні технології, в яких клітини є джерелом необхідних структур, наприклад пухлинних антигенів під час вакцинотерапії. Але використовувати клітину можна не тільки як джерело будь-яких субстанцій, а й для регенеративної медицини.

Особливий інтерес викликають технології, засновані на стовбурових клітинах. Здатність до необмеженого поділу і до перетворення на різні типи клітин (так звана **плюрипотентність**) робить їх ідеальним матеріалом для трансплантаційних методів терапії. Найбільш доступними вважаються стовбурові клітини дорослого організму. Однак реальний потенціал їх диференціювання ще слабо вивчений.

Потрапляючи в організм під час трансплантації, стовбурові клітини продовжують ділитися й самі знаходять місце, де їхня допомога найпотрібніша. Ця здатність стовбурових клітин отримала назву хоумінга. Отже, **хоумінг** — це здатність клітин до міграції в «потрібне місце» — «рідний» орган і тканину (у свою стовбурову нішу) або в ділянку ушкодження.

Надзвичайно привабливі для використання в медицині є ембріональні стовбурові клітини (ЕСК) людини: з них можна отримувати будь-які типи клітин організму. Властивості ембріональних стовбурових клітин і механізми, які в них діють, роблять їх подібними до трансформованих, ракових клітин. Саме тому так важливо сьогодні вивчати характеристики саме ембріональних клітин.

Ембріональні стовбурові клітини отримують з внутрішньої клітинної маси бластоцисти на перших стадіях розвитку ембріона, коли він ще не імплантував у стінку матки. Саме з клітин внутрішньої клітинної маси в подальшому розвивається цілий організм.

Ще недавно кількість ліній ЕСК людини, доступних для вивчення, було невелике. Зараз їх стало набагато більше, але труднощі методів дослідження й висока вартість роботи з ними ще обмежують коло дослідників. Не менші обмеження на дослідження в області ембріональних клітин людини накладає етична сторона.

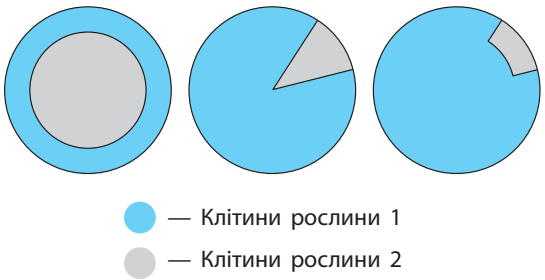
Незважаючи на дебати про етичність роботи з ЕСК людини, очевидно, що питання полягає вже не в тому, чи варто проводити дослідження в області ЕСК людини, а в тому, як будуть проводиться дослідження в цій області. За останні роки у великій кількості країн уже прийнято закони, які дозволяють дослідження ембріональних стовбурових клітин людини.

Химерні організми

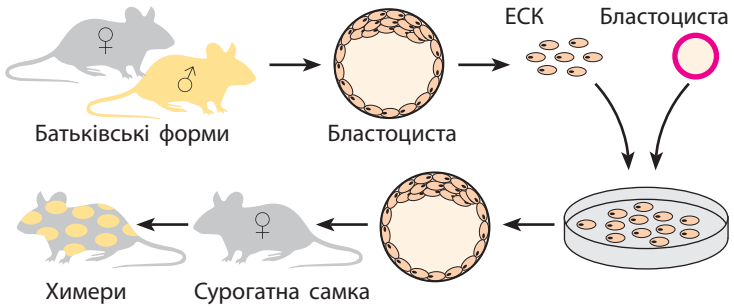
Химерами називають організми або їхні частини, що складаються з генетично різнорідних тканин. Уперше цей термін застосував німецький ботанік Г. Вінклер (1907 р.) для форм рослин, отриманих у результаті зрощення пасльону і томату. Надалі (1909 р.) Е. Баур, вивчаючи пеларгонію ряболисту, з'ясував природу химер. Розрізняють кілька типів химерних організмів:

- мозаїчні (гіперхимери) — генетично різні тканини утворюють тонку мозаїку;
- секторіальні — різнорідні тканини розташовані великими ділянками;
- периклінальні — тканини з різними генотипами лежать шарами один над одним;
- мерикліналні — їхні тканини складаються із суміші секторіальних і периклінальних ділянок.

Химери у рослин можуть виникати в результаті щеплень (мал. 103.1) і під впливом мутацій соматичних клітин, у тварин — за рахунок мутацій соматичних клітин, унаслі-



Мал. 103.1. Розташування клітин у химерних рослинах, які утворюються у результаті щеплення



Мал. 103.1. Утворення химерного організму у химерних мишей

док порушень ембріогенезу і як результат експериментів учених (мал. 103.2).

Компоненти химер можуть відрізнятися один від одного генами ядра, числом хромосом, генами пластид або мітохондрій. Химерні організми досить часто використовуються в наукових дослідженнях.

Принцип одержання химер зводиться головним чином до виділення двох чи більшого числа ранніх зародків і їх злиття. У тому випадку, коли в генотипі зародків, використаних для створення химери, є відмінності у ряді характеристик, удається простежити долю клітин обох видів.

За допомогою химерних мишей було, наприклад, вирішене питання про спосіб виникнення в ході розвитку багатоядерних клітин посмугованих м'язів. Вивчення химерних тварин дозволило вирішити чимало питань, і в майбутньому завдяки застосуванню цього методу з'явиться можливість вирішувати складні питання генетики й ембріології.

Репродуктивна медицина

Небіологічними та біологічними факторами, які можуть бути причиною порушення репродукції у людини, займається репродуктивна медицина.

Ключова ідея

Сучасні технології, які створюються на основі досліджень ембріогенезу, є дуже перспективними для медицини та біології. З їх допомогою можна створювати химерні організми, на прикладі яких вдається розкривати механізми взаємодії і диференціації клітин. Також вони покладені в основу репродуктивної медицини і вирішення проблеми безпліддя у людини.

Репродуктивна медицина — це галузь медицини, яка займається профілактикою, діагностикою та лікуванням безпліддя у людини. Вона базується на використанні найновіших розробок з ендокринології, хірургії, генетичної інженерії та інших галузей. Гарно відпрацьованими і популярними технологіями репродуктивної медицини є технології штучного запліднення — екстракорпоральне та інтракорпоральне запліднення.

Екстракорпоральне запліднення — це процес, під час якого відбувається запліднення яйцеклітини поза межами організму людини (так зване «запліднення в пробірці»). Вперше таке запліднення було застосовано 1978 року у Великій Британії. Екстракорпоральне запліднення може здійснюватися у тих випадках, коли через захворювання чоловіка або жінки неможливе запліднення природним шляхом (непрохідність маткових труб, пошкодження сім'яних протоків тощо).

Інтракорпоральне запліднення — це процес, під час якого відбувається запліднення яйцеклітини безпосередньо в організмі людини шляхом штучного введення сперми до матки за допомогою спеціального катетера. Його використовують у деяких випадках чоловічого безпліддя та в ситуації, коли має місце імунологічне безпліддя (через агресивну атаку імунною системою жінки сперматозоїдів).

Запитання та завдання

1. Які завдання вирішують ембріотехнології? **2.** Навіщо потрібно створювати химерні організми? **3.** Які проблеми можуть виникати під час проведення штучного запліднення?

§ 104. Постембріональний розвиток. Життєві цикли

Поміркуйте

Складний життєвий цикл комах з повним перетворенням потребує наявності стадії лялечки, на якій комахи є більш вразливими. Які переваги їх складного життєвого циклу компенсують цю незручність?

Згадайте

- Постембріональний розвиток
- Життєвий цикл
- Імаго
- Личинка

Постембріональний розвиток тварин

Постембріональний розвиток — період онтогенезу після народження або виходу із зародкових оболонок до настання статевої зрілості. У цей період відбуваються ріст і розвиток організму, диференціювання тканин і органів. Регуляція постембріонального розвитку здійснюється за допомогою гормонів. Суттєво впливати на розвиток можуть умови існування (температура середовища, наявність поживних речовин тощо).

Постембріональний розвиток тварин може бути прямим або супроводжуватися перетворенням — метаморфозом (мал. 104.1). За умови **прямого розвитку** новонароджені тварини мають усі основні риси організації дорослої особини й відрізняються меншими розмірами і недостатньо розвиненими статевими залозами. У цьому випадку постембріональний розвиток зводиться до росту й досягнення статевої зрілості.

У випадку **розвитку з перетворенням** з яйця виходить личинка, зазвичай влаштована набагато простіше за дорослий організм. Але вона має спеціальні личинкові органи, які відсутні в дорослому стані.

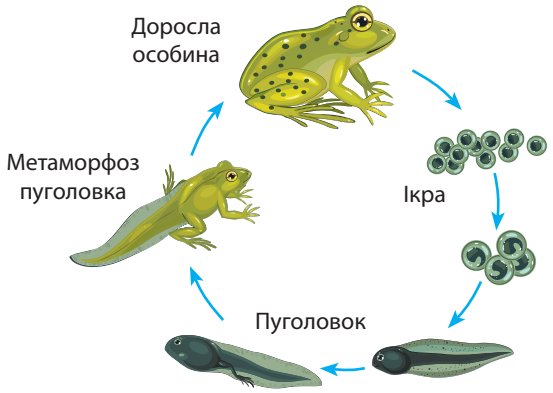
У багатьох комах личинка схожа на дорослу комаху; зміни в організації супроводжуються в основному поступовим розвитком крил. У цьому випадку говорять про **розвиток з неповним перетворенням** (мал. 104.2).

В інших комах личинка червоподібна і не схожа на імаго ні зовнішнім виглядом, ні внутрішньою будовою, ані способом живлення. Тому перехід від личинкової стадії до імаго здійснюється через стадію лялечки. У цьому випадку говорять про **розвиток з повним перетворенням** (мал. 104.3).

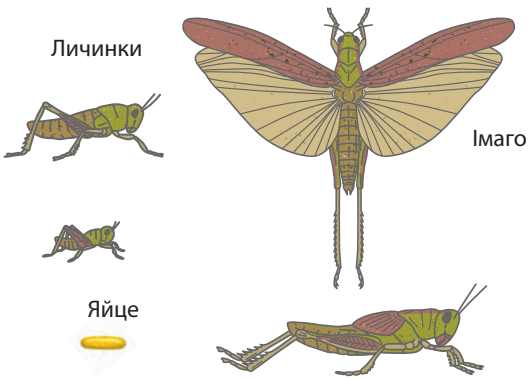
Життєвий цикл

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

Тривалість життєвого циклу в різних організмів може бути різною. Наприклад, у бак-



Мал. 104.1. Розвиток амфібій зазвичай відбувається з метаморфозом



Мал. 104.2. Розвиток комахи з неповним перетворенням

терій 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 розмножуватися лише на 30–40-му, риба білуга — на 12–18-му роках життя.

Тривалі життєві цикли спостерігаються 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.

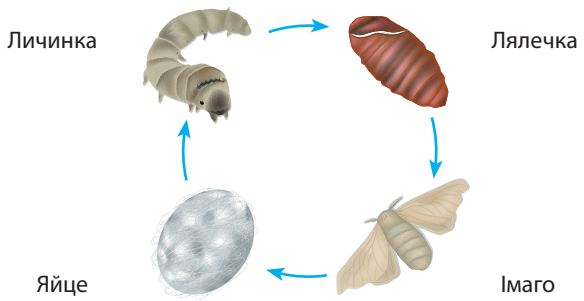
Прості й складні життєві цикли

Розрізняють прості й складні життєві цикли. **Простий життєвий цикл** — це цикл, у якому всі покоління не відрізняються одне від одного. Прості життєві цикли характерні для гідри, 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 в інших (папоротеподібні, хвощеподібні, плауноподібні, голонасінні, покритонасінні) — нестатеве.

У тварин складні життєві цикли теж не є рідкісними. Так, у життєвому циклі багатьох найпростіших (форамініфери, споровики) і кишковопорожнинних відбувається закономірне чергування поколінь, які розмножуються статевим і нестатевим способами.

Наприклад, нестатеве покоління медузи аурелії — поліпи — розмножується 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.



Мал. 104.3. Розвиток комахи з повним перетворенням

В інших тварин (наприклад, у плоских червів — сисунів, у деяких членистоногих — попелиць, дафній) у життєвому циклі чергуються покоління, які розмножуються статевим способом і партеногенетично.

Чергування поколінь, які розмножуються статевим способом і партеногенетично, має важливе біологічне значення для тих організмів, які мешкають у мінливих умовах середовища і не можуть переживати 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.

Чергування поколінь, які розмножуються різними способами (статевим і нестатевим, статевим і партеногенетично), збільшує мінливість, яка забезпечує здатність виду жити в різних умовах середовища й швидко реагувати на їхні зміни.

Ключова ідея

Постембріональний розвиток живих організмів може бути прямим або проходити з метаморфозом. Він є складовою життєвого циклу організму. Залежно від особливостей будови представників різних поколінь життєві цикли можуть бути складними й простими.

Запитання та завдання

1. Складіть перелік з трьох-п'яти видів організмів вашої місцевості, для яких є властивими прямий і непрямий розвиток. **2.** Навіщо потрібен метаморфоз? **3.** Які переваги й недоліки порівняно з простим життєвим циклом має складний цикл?

§ 105. Індивідуальний розвиток людини

Поміркуйте

Якою може бути причина того, що однакові періоди постембріонального розвитку у чоловіків і жінок не завжди співпадають за віком?

Згадайте

- Постембріональний розвиток
- Особливості розвитку ссавців
- Тривалість життя різних організмів

Індивідуальний розвиток людини

Індивідуальний розвиток людини поділяється на ембріональний і постембріональний періоди. Ембріональний період було розглянуто в попередніх параграфах.

Постембріональний період — це період життя людини після народження (мал. 105.1). Його можна розділити на кілька етапів, тривалість яких відрізняється у чоловіків та жінок.

У житті людини виділяють такі вікові періоди:

• *Період немовляти* (перші 10 днів): відбувається перебудова організму, що зумовлена адаптацією до життя поза організмом матері. Руйнуються структури, пов'язані з обміном речовин через плаценту.

• *Грудний період* (10 днів — 1 рік) характеризується найвищими в постембріональному періоді темпами росту й розвитку всіх систем органів, а також зміцненням опорно-рухового апарату, формуванням великої кількості умовних рефлексів.



Мал. 105.1. Постембріональний розвиток жінок

• *Раннє дитинство* (1–3 роки): спостерігаються високі темпи росту й розвитку всіх систем органів; початок самостійних активних рухів; перехід на харчування дорослою їжею; розвиток молочних зубів; початок використання мовлення. У кінці періоду темпи росту вповільнюються.

• *Перше дитинство* (4–7 років): уповільнюються темпи росту; відбувається активне накопичення інформації про навколишній світ; формуються вміння та навички, необхідні для самостійної життєдіяльності; розвиваються постійні зуби.

• *Друге дитинство* (8–12 років у хлопчиків, 8–11 років у дівчаток): відносно невисокі темпи росту; продовжується активне накопичення інформації про навколишній світ та формування вмінь і навичок, необхідних для самостійної життєдіяльності.

• *Підлітковий період* (13–16 років у хлопців, 12–15 років у дівчат): початок періоду статевого дозрівання; різке збільшення темпів росту; суттєві гормональні перебудови в організмі; початок функціонування статевих систем.

• *Юнацький період* (17–21 рік у хлопців, 16–20 років у дівчат): завершення періоду статевого дозрівання; зменшення темпів розвитку та закінчення росту тіла.

• *Зрілий вік* (перший період — 22–35 років у чоловіків, 21–35 років у жінок): найбільш продуктивний період життя; розвиток здібностей досягає найвищого рівня, робота всіх систем організму є найбільш ефективною.

• *Зрілий вік* (другий період — 36–60 років у чоловіків, 36–55 років у жінок): дуже продуктивний період; досить високі фізичні можливості поєднуються з багатим досвідом і дозволяють досягати найвищих результатів. У кінці періоду спостерігається поступове згасання функцій репродуктивної системи.

• *Похилий вік* (61–74 роки у чоловіків, 56–74 роки у жінок): стан організму суттєво залежить від особливостей способу життя,

яке людина вела в попередні періоди. Репродуктивні функції у чоловіків продовжують згасати, у жінок припиняються взагалі.

• *Старечий вік* (75–90 років): в організмі відбуваються структурні, функціональні та біохімічні зміни, які значною мірою обмежують його можливості.

• *Долгожительство* (більш ніж 90 років): в організмі тривають структурні, функціональні та біохімічні зміни, які обмежують його можливості.

Особливості статевого дозрівання людини

Статеве дозрівання людини є надзвичайно важливим процесом. Він відбувається у дівчат у період від 9 до 16 років, а у хлопців — від 11 до 18 років. У цей період відбувається формування вторинних статевих ознак і розпочинається функціонування статевої системи.

Під час статевого дозрівання в організмі відбуваються не тільки фізіологічні зміни. Суттєво змінюється поведінка. Значною мірою на це впливає коливання рівня гормонів внаслідок перебудови тіла. Але також важливе значення мають інстинктивні програми поведінки. Це, наприклад, є однією з причин так званого «важкого віку», коли програми поведінки батьків і дітей можуть змушувати їх частіше конфліктувати.

Тривалий період статевого дозрівання є важливим для людини іще з однієї причини. За такий довгий період підліток може набути великої кількості знань. Це пов'язано з тим, що людина значну частину потрібних навичок отримує через другу сигнальну систему від інших представників свого виду.

Захворювання, що передаються статевим шляхом

У період статевого дозрівання людина може розпочинати статеві відносини. Це природний процес, але він може бути пов'язаний з ризиком отримання захворювань, які передаються статевим шляхом. Організм людини не виробляє імунітету до цих захворювань, тому навіть після одужання людина може знову на них захворіти. Найкращим способом боротьби із цими захворюваннями є дотримання заходів профілактики.

Захворювання, що передаються статевим шляхом, можуть спричинятися: найпростішими (трихоманоз), бактеріями (гонорея та сифіліс), вірусами (генітальний герпес, СНІД), мікроскопічними грибами (кандидоз). Статевим шляхом можуть передаватися й деякі паразитарні інфекції, наприклад педикульоз.

Старість і теорії старіння

У людини відносно тривалий період старіння. Якщо більшість ссавців після припинення роботи репродуктивної системи дуже швидко гинуть, то у людини (особливо у жінок) цей період є досить тривалим. Подібні особливості онтогенезу тісно пов'язані зі специфікою біології людини, її значною соціальністю та великим значенням позаспадкової передачі інформації, яка необхідна наступним поколінням.

Існує кілька теорій, які пояснюють явище старіння. Молекулярні теорії старіння розглядають його як результат накопичення з віком в організмі дефектних молекул білків. Інші теорії вважають, що причиною старіння є зміни генетичного апарату клітин. А теорії аутоінтоксикації пояснюють старіння як результат руйнування імунних властивостей і боротьби тканин в організмі. Ще одна теорія розглядає процес старіння як наслідок вичерпання адаптаційних можливостей організму. Згідно з адаптаційно-регуляторною теорією, старіння є закономірним етапом розвитку організму, а сам процес старіння розпочинається ще на стадії зародка.

Ключова ідея

Індивідуальний розвиток людини включає ембріональний та постембріональний періоди. Постембріональний період, у свою чергу, поділяється на кілька періодів, кожному з яких притаманні характерні особливості біологічних процесів.

Запитання та завдання

1. Чому тривалість періоду до початку розмноження у людини набагато більший, ніж у інших ссавців зі схожим розміром тіла? **2.** Яка теорія старіння видається вам найбільш обґрунтованою? Поясніть свою точку зору. **3.** Які чинники можуть впливати на тривалість періодів життя людини?

§ 106. Ріст і розвиток живих організмів

Поміркуйте

Чи можуть комахи рости безперервно й необмежено? Чому?

Згадайте

- Властивості живих організмів
- Ріст
- Розвиток
- Старіння

Ріст клітин

Ріст клітин живих організмів може відбуватися з різною швидкістю. Ця швидкість залежить від особливостей будови самої клітини (клітини прокаріотів діляться швидше) та умов зовнішнього середовища.

Межі росту клітин також можуть бути різними. У більшості випадків клітини ростуть тільки до певного розміру, і цей розмір є невеликим. Але в деяких випадках ріст клітини може бути практично необмеженим. Такий ріст часто спостерігається у грибів, які здатні утворювати гігантські багатоядерні міцелії.

У людини розмір більшості клітин невеликий. І тільки аксони нейронів можуть досягати значних розмірів.

Наслідком росту та збільшення числа клітин у результаті їхнього поділу в багатоклітинних тварин є розростання їхніх тканин. Під час ембріонального розвитку таким чином здійснюється формування нових структур організму.



Мал. 106.1. Диференціація клітин під час утворення клітин крові

Розвиток клітин

Поділ еукаріотичних клітин (у тому числі клітин людини) у більшості випадків здійснюється шляхом мітозу. Після поділу частка утворених клітин може бути різною. На ранніх стадіях ембріогенезу людини клітини після поділу знову діляться. Пізніше починається диференціація клітин і здатність до поділу зберігають лише деякі з них. Такі клітини, що зберігають здатність до поділу і залишаються недиференційованими, називають стовбуровими клітинами.

Диференціація клітин — це процес утворення спеціалізованих клітин, які отримують певні риси будови, що дають їм можливість виконувати потрібні функції з високою ефективністю (мал. 106.1). Досягається диференціація клітин за рахунок регуляції роботи генів. Геном клітини в цілому залишається незмінним, але активно працює в ньому лише певний комплекс генів. Диференціація клітин в організмі людини є необоротним процесом.

Обмеженість та періодичність росту організмів

Безпосередньо після народження в більшості багатоклітинних організмів іде період росту. Ріст — це процес збільшення розмірів і маси особини за рахунок збільшення кількості клітин або їх розтягування. Розрізняють обмежений і необмежений типи росту. За **обмеженого типу** ріст організму припиняється після досягнення певного віку (більшість ссавців, комах, птахів). За **необмеженого типу** росту особини ростуть упродовж усього життя (молюски, риби, рослини).

Для організмів з необмеженим ростом часто спостерігається уповільнення темпів росту з віком. Наприклад, у малих крокодилів після народження (виходу з яйця) темпи їхнього росту є високими протягом двох-трьох років, після чого темп росту вповільнюється, але не зупиняється. Дорослі особини виростають лише на кілька сантиметрів за рік. Але через велику тривалість життя

(до 80 років і більше) розмір гребенястого крокодила може досягати 7 метрів.

Процесу росту властива періодичність (сезонна, добова тощо) — переривчастий ріст. Так, у рослин помірних широт ріст узимку припиняється, а навесні — поновлюється. Період тимчасового фізіологічного спокою в розвитку називають *діапаузою*. Діапауза характеризується різким зниженням інтенсивності метаболізму клітин. Вона властива комахам, багатьом хребетним. У деяких ссавців північних широт діапауза відбувається в зимовий час (ведмеді, соні, байбаки) і називається *гібернацією* (сплячкою). Діапауза комах може тривати від декількох годин до декількох років.

Періодичність росту є характерною ознакою представників членистоногих. Це пов'язано з особливостями будови їхнього організму. Він вкритий жорстким зовнішнім скелетом і тому не може змінювати свої розміри. Таким чином, ріст цих тварин стає можливим тільки у період линьки (мал. 106.2), коли зовнішні покриви ще не затверділи й можуть розтягуватися.

Швидкість та характер росту організмів

Швидкість росту живих організмів може бути різною. Вона визначається як особливостями біології конкретного виду, так і умовами середовища. Наприклад, швидкість росту дитинчат у ссавців є суттєво більшою, ніж швидкість росту дитинчат у рептилій такого самого розміру. А на швидкість росту гусені суттєво впливає середня температура повітря, яка для періоду росту може бути різною у різні роки.

Характер росту у різних живих організмів також може відрізнятися. Якщо ріст усіх частин тіла здійснюється рівномірно й пропорції тіла в результаті залишаються без змін, то такий тип росту називають **ізометричним**. Ізометричний тип росту є характерним для багатьох риб. Якщо ж у процесі росту різні частини тіла ростуть з різною швидкістю, і, як результат, пропорції тіла з часом змінюються, то має місце **алометричний** тип



Мал. 106.2. Ріст комахи в період линьки

росту. Саме такий тип росту характерний для людини. Це добре видно, якщо порівняти пропорції тіла новонародженого, дитини і дорослої людини. У новонароджених довжина голови становить 1/4, у семирічної дитини — 1/7, а у дорослої людини — 1/8 довжини їхнього тіла.

Ключова ідея

Ріст і розвиток клітин у багатоклітинних організміх регулюються генетично. Ріст самих живих організмів може бути безперервним або періодичним, обмеженим або необмеженим.

Практична робота

Періодичність росту луски риби

1. Розгляньте за допомогою лупи луску трьох різних видів риб, знайдіть концентричні кільця, кожне з яких відповідає одному року життя риби. Визначте вік риб.
2. Поясніть, чи можна за річними кільцями визначити умови, в яких жили риби.
3. Сформулюйте висновок.

Практична робота

Періодичність росту дерев'янистих рослин

1. Розгляньте зрізи стебел різних дерев'янистих рослин. Знайдіть деревину й річні кільця.
2. Зверніть увагу на розміри й колір річних кілець. Укажіть, чим зумовлена поява річних кілець у деревині.
3. Поясніть, чи можна за річними кільцями встановити умови, в яких жили рослини.
4. Сформулюйте висновок.

Запитання та завдання

1. Якими можуть бути межі росту клітини? **2.** Що таке диференціація клітин? **3.** Чому для ракоподібних можливий тільки періодичний тип росту? **4.** Виберіть один із видів тварин і складіть список факторів, які можуть впливати на швидкість росту цієї тварини. **5.** Чому розмір голови людини відносно розміру її тіла від народження до завершення росту організму зменшується?

§ 107. Регуляція та проблеми росту і розвитку

Поміркуйте

Гібереліни є гормонами, що регулюють ріст рослин. Але вперше їх виділили з паразитичних грибів. Навіщо грибам ці гормони?

Згадайте

- Регуляторні системи
- Типи росту
- Поділ клітин

Регуляція росту в рослин

Для регуляції росту свого організму рослини використовують фітогормони. **Фітогормони** — це хімічні речовини, що виробляються в рослинах і регулюють їхній ріст і розвиток. Утворюються переважно в тканинах, що активно ростуть, на верхівках коренів і стебел.

До фітогормонів зазвичай відносять ауксини, гібереліни й цитокініни, а іноді й інгібітори росту, наприклад абсцизову кислоту. На відміну від тваринних гормонів, фітогормони менш специфічні й часто діють у тій самій ділянці рослини, де утворюються.

Фітогормони є органічними речовинами з невеликою молекулярною масою, які утворюються в малих кількостях в одних частинах багатоклітинних рослин і діють на інші їх частини як регулятори й координатори росту і розвитку. Фітогормони здійснюють біохімічну регуляцію — найважливішу систему регуляції онтогенезу в багатоклітинних рослин. Порівняно з гормонами тварин специфічність фітогормонів виражена слабше, а діючі концентрації, як правило, вищі.

Регуляція росту у тварин

Найбільшу роль у регуляції процесів росту у тварин відіграє ендокринна система, яка здійснює цей процес за допомогою гормонів. Суттєво впливати на ріст тварин можуть і зовнішні фактори та конкретні особливості генотипу окремих особин (спадкові захворювання, унікальні сполучення алелів тощо).

Вплив на ріст організму людини ендогенних і екзогенних факторів

На ріст організму людини може впливати велика кількість факторів. Ці фактори поділяють на дві великі групи – екзогенні (зовнішні) та ендогенні (внутрішні). До *екзогенних факторів* відносять характер харчування, захворювання, рівень фізичних навантажень, дію шкідливих факторів (алкоголь, паління, споживання наркотиків) тощо. *Ендогенними факторами* є спадковість, стадія онтогенезу, індивідуальні особливості обміну речовин, рівень гормонів, психологічний стан тощо.

Дуже важливим позитивним чинником, що впливає на ріст і розвиток людини, є правильне харчування, яке задовольняє потреби в речовинах та енергії. Ці потреби визначаються такими факторами, як маса тіла, вік, рівень рухової активності людини. Очевидно, що коли людина споживає надто багато їжі, то маса її тіла збільшиться, а за недостатньої кількості їжі маса зменшиться. Якщо в їжі буде замало або забагато певних речовин, то в людини може порушитися обмін речовин, що призведе до погіршення стану здоров'я. Щоб запобігти цьому, слід дотримуватися норм збалансованого харчування та підтримувати енергетичний баланс організму.

Значний негативний вплив на ріст і розвиток людини здійснюють паління, вживання алкоголю та наркотичних речовин. Ці негативні звички стають причиною порушення цілого ряду фізіологічних процесів і можуть суттєво уповільнювати або порушувати процеси росту.

Від періоду онтогенезу людини суттєво залежить інтенсивність процесів росту. Найбільш інтенсивно ріст людини відбувається в дитячому й підлітковому віці. Найбільший приріст у довжину спостерігається в перші два роки життя. Наступні періоди інтенсивності росту — 7–8 років та в період статевого дозрівання. Ріст кісток людини в довжину припиняється у 22–24 роки.

Проблема гіподинамії

Нормальний ріст і розвиток організму людини можливий лише за достатньої рухової активності, повноцінного харчування і стабільної діяльності залоз внутрішньої секреції. Недостатня рухова активність — одна з найпоширеніших проблем сучасності. Порушення функцій організму внаслідок обмеженої рухової активності називають *гіподинамією*. Вона призводить до низки негативних наслідків, які впливають не тільки на опорно-рухову, але й на інші системи органів людини.

Наслідки гіподинамії:

- дистрофія (зменшення, послаблення) скелетних м'язів;
- послаблення сили скорочень серця й тонусу судин;
- зниження інтенсивності обміну речовин та енергії;
- порушення кровообігу й атеросклероз;
- погіршення перетравлення й засвоєння їжі;
- послаблення імунітету;
- емоційна нестійкість.

Порушення процесів росту клітин в організмі людини

Найбільшою загрозою для організму людини є ситуація, коли клітина втрачає контроль над своїми поділами і починає інтенсивно ділитися. Такі порушення стають причиною виникнення пухлин різної природи. Такі пухлини поділяють на дві великі групи — доброякісні й злоякісні.

Доброякісні пухлини — це новоутворення в організмі, що зумовлені неконтрольованим але обмеженим розмноженням клітин, які не поширюються в сусідні тканини (не здатні до інвазії) та віддалені органи (не утворюють метастази).

За структурою доброякісні пухлини схожі на тканини, з яких вони виникли. Ступінь їхньої диференціації суттєво вищий, ніж у клітин злоякісних пухлин. Доброякісні пухлини зазвичай ростуть повільно й обмежені сполучнотканинною капсулою. Вони не викликають болю, але можуть порушувати роботу органів, а в деяких випадках здатні перетворюватися на злоякісні пухлини.

Різноманітність доброякісних пухлин є високою. Їх класифікують за типом тканини, з якої вони утворилися.

Злоякісні пухлини — це новоутворення в організмі, що зумовлені необмеженим і неконтрольованим розмноженням клітин, які поширюються в сусідні тканини (здійснюють інвазію) та віддалені органи (утворюють метастази). Щодо злоякісних пухлин часто використовують термін *ракова пухлина* або *рак*. Цей термін запропонував Гіппократ, який описав пухлину, що зовнішньою формою була схожа на краба або рака завдяки місцевим метастазам, які проникали у сусідні тканини.

Характерними ознаками злоякісних пухлин є такі:

- швидкий неконтрольований ріст;
- проникнення в сусідні тканини з утворенням місцевих метастазів (інвазії);
- переміщення окремих клітин пухлини лімфатичними та кровоносними судинами у віддалені органи й тканини (утворення метастазів);
- отруйна дія на весь організм завдяки виробленню клітинами пухлини токсинів;
- фізичне виснаження, зменшення маси тіла;
- наявність механізмів «уникання» уваги імунної системи організму;
- наявність великої кількості мутацій у клітинах пухлини;
- низький рівень диференціації клітин пухлини;
- втрата здатності клітин до апоптозу;
- інтенсивне утворення кровоносних судин у пухлині.

Ключова ідея

Регуляцію процесів росту й розвитку в живих організмах зазвичай здійснюють різноманітні хімічні сполуки. Наприклад, фітогормони у рослин або гормони у тварин. На ці процеси суттєво впливають різноманітні фактори як середовища, так і самого організму.

Запитання та завдання

1. Як регулюється ріст рослин? **2.** Які фактори можуть шкідливо впливати на ріст організму людини? **3.** Чи можуть особливості будови та життєдіяльності тканини вплинути на ризик розвитку пухлини? Чому?

§ 108. Регенерація

Поміркуйте

Яке значення для процесів регенерації в людини має її транспортна система?

Згадайте

- Самовідтворення
- Твірні тканини
- Поділ клітин

Регенерація у живих організмів

Регенерація — це здатність живих організмів відновлювати свої пошкоджені або втрачені структури. Вона є однією з фундаментальних властивостей живих організмів, хоча й проявляється у різних організмів різною мірою. Якщо одні організми можуть самовідновитися навіть після дуже сильних пошкоджень (гідри, планарії тощо), то інші здатні до регенерації незначною мірою (нематоди).

Регенераційні властивості різних груп живих організмів різняться між собою. У більшості випадків підвищення рівня організації та ускладнення будови організму погіршують його здатність до регенерації. Так, планарія регенерує краще, ніж пуголовок жаби, а пуголовок жаби — краще, ніж людина. Але ця закономірність не є всеохоплюючою. Особливості біології деяких груп суттєво погіршують можливості регенерації організмів, які до них належать. Наприклад, нематоди і коловертки практично неспроможні до регенерації, а більш складні за будовою ракоподібні регенерують дуже ефективно.

Гарна здатність до регенерації притаманна багатьом представникам жалких (кишковопорожнинних), плоских та кільчастих червів, голкошкірих та деяких інших груп. Але найкращою можна вважати здатність до регенерації у губок. Представники цієї групи здатні відновити цілий організм з купки окремих клітин, на які його розділили, продавивши крізь сітчасту тканину.

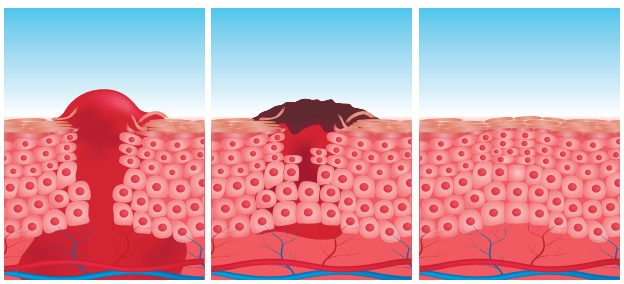
Регенераційні здатності людини

Регенераційні властивості організму людини не є найвидатнішими, але все ж таки розвинені достатньо сильно. На рівень регенераційних властивостей впливає те, що людина є високорозвиненим видом зі складною поведінкою. А в процесі еволюції регенераційні властивості таких видів зменшувалися. Це було пов'язано з тим, що добре розвинена нервова система значно знижувала ризик отримання пошкоджень, для ліквідації яких і була потрібна регенерація.

Найкраще у людини регенерують клітини епідермісу та їхні похідні (мал. 108.1), такі як волосся та нігті. Непогано регенерує кісткова тканина, що дозволяє успішно зрощувати переломи. Печінка теж має здатність до регенерації і може відновлюватися після пошкоджень. Найскладніше в організмі людини регенерувати нервовій тканині. Тривалий час вважали, що нервова система взагалі не може регенерувати. Та згодом було встановлено, що нервова система таки може утворювати нові нейрони (хоча процес цей повільний і складний) та формувати нові синоптичні з'єднання.

Форми регенерації

Розрізняють дві форми регенерації — внутрішньоклітинну та клітинну. **Внутрішньоклітинна регенерація** відбувається всередині клітин за рахунок молекулярних механізмів. Результатом цієї форми регенерації є відновлення потрібних клітині органел та молекулярних структур. Відновлюватися



Мал. 108.1. Регенерація пошкодженого епідермісу у людини

можуть хлоропласти, мітохондрії, комплекс Гольджі, ендоплазматична сітка, рибосоми, вакуолі тощо.

Клітинна регенерація відбувається на рівні організму за рахунок поділу клітин, що дозволяє повністю або частково відновлювати тканини й органи. Так, регенерація стає потрібною після травм, захворювань, загибелі частини клітин унаслідок отруєння тощо. Залежно від задач, які вирішує в організмі людини процес регенерації, розрізняють фізіологічну й репаративну регенерацію.

Фізіологічна регенерація

Фізіологічна регенерація призначена для відновлення структур організму, які зазнають пошкоджень у ході нормальних фізіологічних процесів. Цей тип регенерації у багатьох живих організмів (у тому числі й людини) відбувається протягом усього життя. Наприклад, за рахунок фізіологічної регенерації відбувається постійна зміна епітелію кишкового тракту та покривного епітелію; цей самий процес є основою оновлення еритроцитів крові, час існування яких досить обмежений через відсутність ядра в клітині, тощо.

Але існують структури, у яких оновлення шляхом клітинного поділу є неможливим. Наприклад, вузькоспеціалізовані клітини, такі як нейрони. У цих випадках регенерація відбувається шляхом поступової заміни органел (є внутрішньоклітинною).

Репаративна регенерація

Репаративна регенерація розпочинається у випадку пошкодження або загибелі структур організму, які не є наслідком нормальних фізіологічних процесів. Такі пошкодження виникають у результаті захворювань або травм. У цьому випадку звичайна фізіологічна регенерація суттєво підсилюється і стає репаративною.

Репаративна регенерація може бути повною і неповною. У випадку повної регенерації пошкоджена тканина повністю замінюється новою і пошкодження зникає безслідно. У випадку неповної регенерації відновлення функцій відбувається за рахунок навколишніх тканин, а саме місце пошкодження заповнюється сполучною тканиною, яка формує рубець.

Патологічна регенерація

У деяких випадках у процесі регенерації будова та функції організму відновлюються з порушеннями. Таку регенерацію називають **патологічною**. Вона може відбуватися, якщо умови, в яких регенерація проходить, не є нормальними. Наприклад, організм не отримує достатньо поживних речовин, наявні порушення рівня гормонів або нервової регуляції, пригнічені імунні реакції, спостерігається гіповітаміноз тощо.

У випадку патологічної регенерації відновлення може затримуватися. Спостерігається виникнення виразок, несправжніх суглобів, колоїдних рубців тощо.

Саме наслідком патологічної регенерації є розростання щільної сполучної клітини замість нормальної шкіри на місці глибоких опіків.

Ключова ідея

Регенерацію поділяють на внутрішньоклітинну (відбувається всередині клітини) і клітинну (відбувається на рівні організму). Залежно від задач, які вирішує в організмі людини процес регенерації, розрізняють фізіологічну й репаративну регенерацію.

ПР Практична робота

Вивчення типів регенерації

1. Розгляньте фотографії та малюнки із зображеннями процесів регенерації органів або організмів.
2. Визначте типи регенерації.
3. Укажіть, як можна пояснити неоднакову здатність до регенерації у різних видів тварин.
4. Сформулюйте висновок.

? Запитання та завдання

1. На конкретному прикладі поясніть, як відбувається неповна репаративна регенерація. **2.** Чому татуювання нанести відносно легко, а вивести надзвичайно складно? **3.** У яких випадках ризик патологічної регенерації може різко зрости? Для підготовки відповіді використовуйте додаткові джерела інформації.

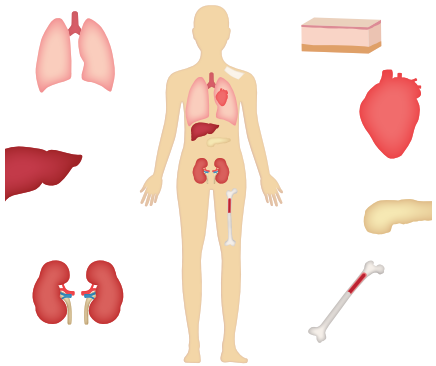
§ 109. Трансплантація органів

Поміркуйте

Які органи тіла людини найлегше піддаються трансплантації та чому?

Згадайте

- Згадайте
- Імунітет
- Геном
- Регуляція



Мал. 109.1. Органи людини, які часто стають об'єктом трансплантації

Технологія трансплантації та її проблеми

Трансплантація — це пересадка реципієнту органа або тканини, які були взяті з організму донора. Пересаджувані органи й тканини називають *трансплантатами*. Трансплантація виконується хірургічними методами.

Сучасна медицина може успішно здійснювати трансплантацію багатьох органів і тканин людини: серця, нирки, кісткового мозку, легень, печінки, волосся, шкіри тощо (мал. 109.1). У випадку, коли в організм людини поміщають не живі органи й тканини, а їхні механічні або електронні аналоги, такі штучні аналоги називають *імплантами*, а сам процес **імплантацією**.

Основною проблемою трансплантації є подолання **імунного бар'єру**. Будь-які чужі органи й тканини імунна система організму розпізнає й починає атакувати, намагаючись знищити чужорідні клітини. Це стає причиною загибелі й відторгнення трансплантатів. Для попередження цього процесу лікарям доводиться пригнічувати в пацієнта роботу

Види трансплантації

Залежно від походження трансплантата виділяють кілька видів трансплантації.

Вид трансплантації	Особливості виду трансплантації
Аутотрансплантація	Реципієнт є донором для самого себе. Цей метод широко використовують у випадках пересадки шкіри (особливо у випадку опіків, коли шкіру з непошкоджених ділянок пересаджують на пошкоджені) та кісткового мозку
Ізотрансплантація	Донором стає людина, повністю ідентична за геномом до реципієнта. Це можливо в тому випадку, коли донор і реципієнт є монозиготними близнюками. Така трансплантація може застосовуватися для пересадки будь-яких органів
Аллотрансплантація	У ролі донора виступає людина з генотипом, відмінним від генотипу реципієнта. Цей варіант застосовується найчастіше, бо його найлегше реалізувати практично. Для подолання проблем з імунною системою підбирають трансплантати, найбільш схожі за набором антигенів на органи донора
Ксенотрансплантація	Донором є не людина, а тварина іншого виду. Крім проблем із відторгненням трансплантата, ця технологія вимагає урахування моральних та соціальних аспектів, бо використання таких трансплантатів може суперечити моральним чи релігійним переконанням донора
Клітинна інженерія та клонування	Ця технологія передбачає вилучення потрібних клітин з організму самого пацієнта і вирощування з них потрібних органів та тканин методами клітинної інженерії

імунної системи за допомогою спеціальних препаратів. Але таке пригнічення становить суттєву загрозу для здоров'я, бо організм людини стає уразливим для різноманітних патогенних організмів.

Принципи біологічної етики

Трансплантація тканин і органів робить актуальною проблему біоетики — моральних аспектів застосування цих технологій. Основні принципи біоетики, яких бажано дотримуватися для недопущення етичних проблем, запропонували американські вчені Т. Л. Бічамп і Дж. Ф. Чілдрес (1985 р.).

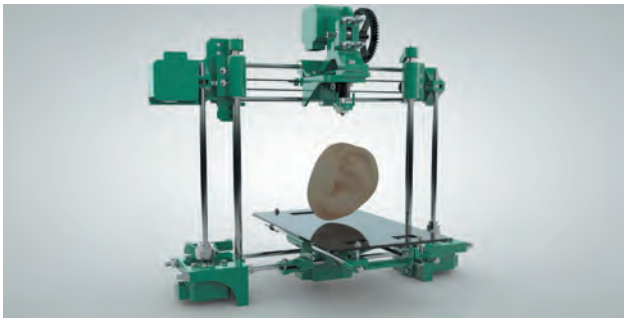
Принципи біоетики:

- принцип автономії (індивід має право розпоряджатися своїм здоров'ям);
- принцип «не зашкодь» (вимагає мінімалізації шкоди за медичного втручання);
- принцип блага (лікар зобов'язаний здійснювати дії, спрямовані на покращення стану пацієнта);
- принцип справедливості (вимагає рівного ставлення до всіх пацієнтів і рівного доступу до ресурсів для медичної допомоги).

Використання 3D-друку у відтворенні тканин та органів

На початку 2000-х років було розпочато створення технології **3D-біопринтингу**. Ця технологія передбачає створення об'ємних моделей органів та тканин живих організмів на клітинній основі з використанням методів **3D-друку**.

Перший вдалий експеримент з 3D-друком було проведено 2006 року, коли для кількох пацієнтів надрукували сечові міхури з клітин, утворених стовбуровими клітинами самих пацієнтів. Зараз технологія 3D-друку людських органів проходить стадію клінічних випробувань та експериментальних досліджень. Поки що вона не впроваджена



Мал. 109.2. Відновлення хрящів людського вуха є однією з найбільш гарно відпрацьованих методик 3D-друку людських органів

у широку медичну практику. Успішні дослідження з 3D-друку та наступної трансплантації надрукованого органа було проведено для сечового міхура, хрящів носа та вух, шкіри, кісток тощо (мал. 109.2).

У наш час термін «біопринтинг» використовують для позначення кількох різних технологій біодруку. Залежно від обраної технології друк тканин і органів на біопринтері може здійснюватися з використанням фоточутливого гідрогелю, спеціальної рідини або порошкового наповнювача. Наявність кількох різних технологій пов'язана з тим, що організм людини містить різні типи тканин, кожна з яких потребує особливих умов 3D-друку.

Перший комерційний біопринтер було створено 2014 року. Він не призначений для створення органів для трансплантації. Але тканини й органи, які можна виготовити з допомогою цього приладу, використовують фармацевтичні компанії. Вони випробовують на таких надрукованих органах свої нові препарати. Це суттєво прискорює аналіз препаратів на безпечність та здешевлює їхнє виробництво і впровадження.

Ключова ідея

Трансплантація — це пересадка реципієнту органа або тканини з організму донора. Існує кілька видів трансплантації. Важливим аспектом технології трансплантації є моральний, пов'язаний з можливим виникненням етичних проблем. Тому використання цієї технології потребує дотримання принципів біоетики.

Запитання та завдання

1. На конкретному прикладі поясніть, чому під час трансплантації органів навіть від найближчих родичів можливо виникнення проблем з їхнім приживленням. **2.** Чому треба розробляти й розвивати технології 3D-друку людських органів? **3.** У яких випадках раціонально використовувати ксенотрансплантацію, враховуючи дуже сильну реакцію імунної системи на антигени інших організмів? Для підготовки відповіді використовуйте додаткові джерела інформації.

Основні положення теми «Репродукція та розвиток організмів»

Типи нестатевого розмноження

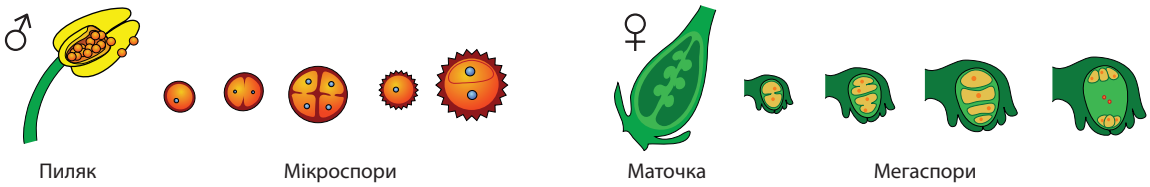
Тип	Характеристика
Поділ	Розділення материнської клітини на дві та більше дочірніх
Брунькування	Утворення нового індивіду з випину (бруньки) на тілі материнської особини
Фрагментація	Розділення тіла багатоклітинного організму на дві або більше частин
Розмноження спорами	Утворення спор — клітин та їхніх груп (у грибів), що пристосовані для поширення й відтворення материнської особини
Розмноження з утворенням спеціалізованих багатоклітинних структур	Утворення багатоклітинних структур, що пристосовані для поширення й відтворення материнської особини (гемули, статобласта, ізидії тощо)
Вегетативне розмноження	Утворення нових особин з вегетативних органів тіла (звичайних пагонів і коренів, бульб, цибулин, кореневищ, вусів тощо)

Типи статевого розмноження

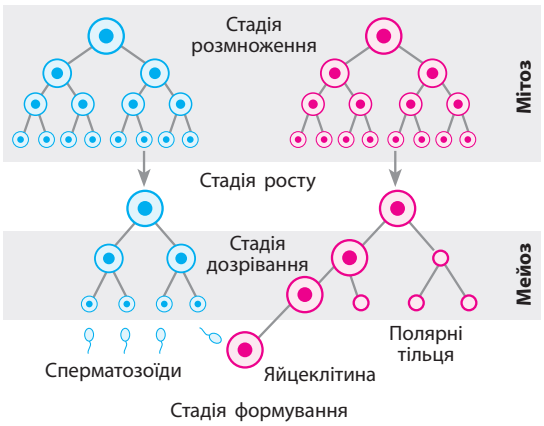
Тип розмноження	Особливості будови статевих клітин
Ізогамія	Чоловічі й жіночі гамети здатні до руху та мають однакову форму й розмір
Анізогамія	Чоловічі й жіночі гамети здатні до руху, вони мають схожу форму, але різний розмір (жіночі більші за розміром)
Оогамія	Чоловічі й жіночі гамети мають різну форму й розмір. До руху здатні лише чоловічі гамети



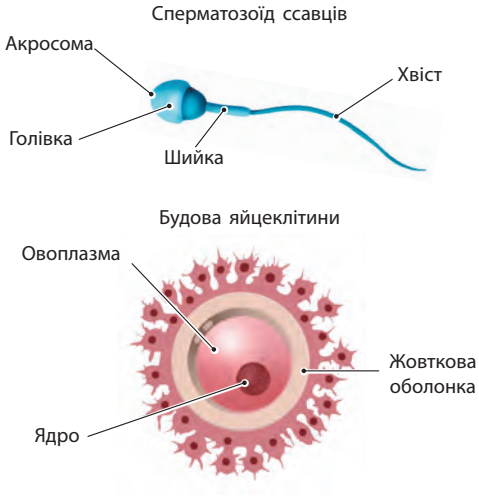
Гаметогенез у квіткових рослин



Гаметогенез у ссавців



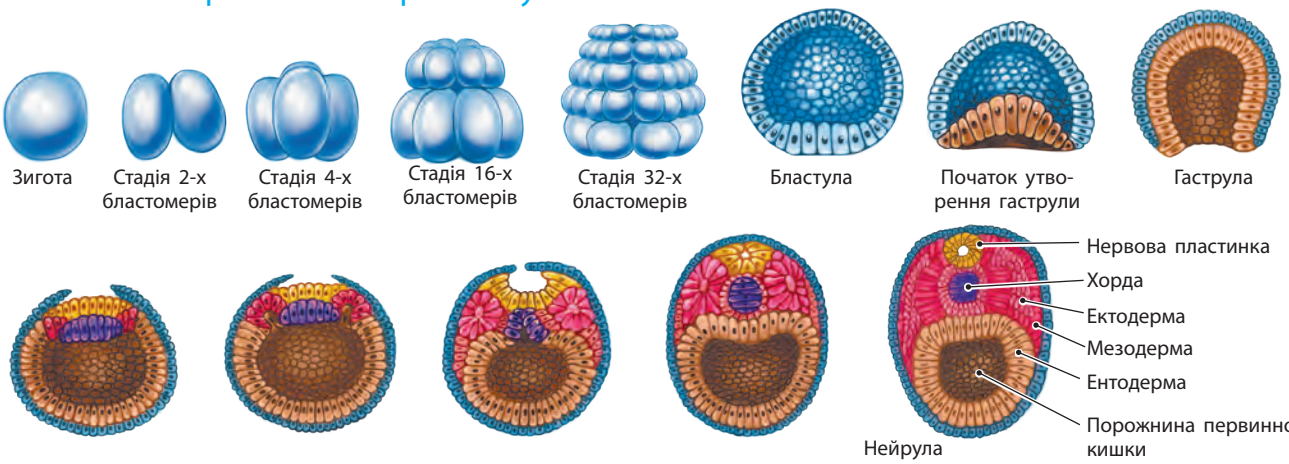
Гамети тварин



Особливі форми розмноження

Тип	Звідки з'являється новий індивід
Партеногенез	З незапліднені яйцеклітини
Педогенез	Із тканин зародка материнської особини
Апогамія	Із гаплоїдних клітин статевих органів (але не гамет)
Адвентивна ембріонія	Із соматичних клітин статевих органів
Неотенія	Зі статевих клітин материнської особини, що дозрівають на стадії личинки

Етапи ембріонального розвитку



Завдання до теми «Біорізноманіття»

Завдання для індивідуальної роботи

1. Класифікуйте й визначте систематичне положення в системі органічного світу одного із запропонованих видів: мухомор червоний, ведмідь бурий, пшениця тверда.

2. Складіть характеристику однієї із запропонованих груп організмів: віруси, бактерії, археї, еукаріоти.

3. Складіть характеристику за видовими критеріями одного із запропонованих видів: лось, горобець польовий, лисиця, колорадський жук, білий гриб, мукор, дуб звичайний, картопля, шипшина, сосна звичайна.

4. Поясніть, як різні види природокористування можуть вплинути на стан генетичного, видового та екосистемного біорізноманіття. Представте свою відповідь у вигляді презентації.

5. Створіть презентацію на одну з тем, вибравши вид, поширений у вашому регіоні, та зробіть доповідь з використанням цієї презентації:

а) Вид-космополіт на території України;

б) Реліктовий вид на території України.

Завдання для роботи в групах

6. Складіть порівняльну характеристику двох груп організмів та представте її у вигляді презентації. Групи організмів для порівняння: одноклітинні й багатоклітинні еукаріоти, археї і бактерії, голонасінні й покритонасінні, первинноротi й вторинноротi.

7. Створіть презентацію «Історія інвазії», у якій опишіть інвазію кількох видів на нову територію (кожний член групи описує інвазію окремого виду), та зробіть доповідь із використанням цієї презентації. Інвазія може бути як пов'язаною з діяльністю людини, так і відбуватися без антропогенного впливу.

Теми навчальних проектів

1. Здійснення оцінки стану місцевої водойми методами біоіндикації (за макрофітами та макрозообентосом).

2. Виявлення та моніторинг поширення інвазійних рослин, безхребетних тварин на території місцевих екосистем.

3. Вивчення стану інтродуцентів у зелених насадженнях населеного пункту, мікрорайону, навчального закладу.

4. Вивчення основних груп одноклітинних та колоніальних водоростей місцевих водойм.

5. Оцінка стану повітря даної місцевості методами ліхеноіндикації.

Завдання до теми «Обмін речовин і перетворення енергії»

Завдання для індивідуальної роботи

1. До яких наслідків для людини може призвести нестача в раціоні сполук Феруму? Як можна запобігти такій нестачі? Складіть відповідні рекомендації та представте їх у вигляді презентації.

2. Складіть схеми енергетичного обміну для клітин — представників фотоавтотрофних, хемоавтотрофих і гетеротрофних організмів. Складіть перелік рис схожості для всіх трьох типів клітин і особливих рис кожного з цих варіантів.

3. Після споживання алкогольних напоїв вміст етанолу в крові людини спочатку зростає, а потім поступово знижується. Поясніть, яким чином організм людини знижує вміст етанолу в крові й чому в різних людей цей процес відбувається з різною швидкістю. Складіть перелік негативних наслідків підвищеного вмісту етанолу в крові людини. Свої висновки та їхню аргументацію представте у вигляді презентації.

4. Виберіть кілька сортів мінеральної води і проаналізуйте їхній склад, указаний на етикетках. Сформулюйте й обґрунтуйте рекомендації щодо вживання цих сортів води для людей з різними порушеннями обміну речовин чи захворюваннями травної або видільної систем (за вашим вибором). Представте ваші результати у вигляді презентації.

5. Складіть правила поведінки в умовах високогір'я (за умови низького парціального тиску кисню) та подайте їх у вигляді презентації.

Завдання для роботи у групах

6. Складіть порівняльну характеристику різних груп токсичних сполук (токсикантів і токсинів) та подайте її у вигляді презентації (кожний учасник групи має презентувати одну з груп сполук).

7. Розробіть кілька стратегій правильного харчування для різних умов фізичного та емоційного навантаження (кожний учасник групи має презентувати одну зі створених стратегій).

Завдання до теми «Спадковість і мінливість»

Завдання для індивідуальної роботи

1. Обґрунтуйте твердження про те, що генотип людини є цілісною інтегрованою системою. Свої висновки та їхню аргументацію представте у вигляді презентації.

2. У тропічних лісах Африки живуть дві групи пігмеїв — племен, представники яких мають низький зріст. Аналіз геному представників однієї з цих груп виявив, що їхній низький зріст забезпечує комплекс генів, кожний з яких має мутантний варіант, відмінний від варіанта цього гена у людей нормального зросту. Аналіз геному іншої групи пігмеїв виявив, що цей комплекс генів у них точно такий, як і у людей з нормальним зростом, і мутантних варіантів генів не містить. Запропонуйте та обґрунтуйте гіпотезу, яка пояснює цей факт, та представте свою відповідь у вигляді презентації.

3. Складіть родоводи людей, які проілюструють основні типи успадкування ознак (повне та неповне домінування, кодомінування, аутосомно-рецесивне та аутосомно-домінантне, зчеплене, зчеплене зі статтю), та представте їх у вигляді схем.

4. Використовуючи конкретні приклади, порівняйте моногенне та полігенне успадкування ознак у людини. Представте свою відповідь у вигляді презентації.

5. Використовуючи конкретні приклади, складіть порівняльну характеристику різних способів визначення статі та подайте її у вигляді презентації.

Завдання для роботи у групах

6. Проаналізуйте позитивні та негативні аспекти профілактики й терапії спадкових захворювань людини, результати подайте у вигляді презентації.

7. Складіть перелік чинників, які зумовлюють зміну генетичного складу популяції, та покажіть особливості їхньої дії на конкретних прикладах (кожний учасник групи має презентувати один із чинників).

Теми навчальних проектів

1. Генетичний моніторинг у людських спільнотах.
2. Скринінг-програми для новонароджених.
3. Генотерапія та її перспективи.

Завдання до теми «Репродукція та розвиток організмів»

Завдання для індивідуальної роботи

1. Поясніть, чому після пошкоджень шкіри на ній можуть утворюватися рубці (шрами)? Чи може людина позбутися шрамів? Свої висновки та їхню аргументацію представте у вигляді презентації.

2. Чи погоджуєтеся ви з твердженням, що максимальна тривалість життя людини вже досягнута і можна підвищувати лише середню тривалість життя людини? Аргументуйте свою точку зору.

3. Тварини, які мають велику тривалість життя, виробили низку механізмів, які попереджають розвиток у них онкологічних захворювань. Складіть перелік таких механізмів, зробіть та аргументуйте прогноз щодо можливості їхнього застосування у профілактиці онкологічних захворювань людини. Представте свою відповідь у вигляді презентації.

4. Поясніть, як впливає спосіб життя на формування людського організму та репродуктивне здоров'я. Складіть переліки факторів, які позитивно й негативно впливають на них. Представте свою відповідь у вигляді презентації.

5. Складіть характеристику вірусів, віроїдів і пріонів та подайте її у вигляді презентації.

Завдання для роботи у групах

6. Проаналізуйте біологічні та соціальні аспекти регуляції розмноження людини та подайте свою точку зору на цю проблему у вигляді презентації.

7. Складіть список типів росту живих організмів та покажіть їхні особливості на конкретних прикладах і за єдиною схемою (кожен учасник групи має презентувати один із типів росту).

Предметний покажчик

3D-біопринтинг 227
3D-друк 227
β-окиснення жирних кислот 86
SAR 29
X-хромосома 132, 202
Y-хромосома 132, 202

Абіотичний компонент 4
Австралійське царство 40
Автоліз 73
Автотрофи 53
Аеробне дихання 84
Акліматизація 42
Активний транспорт 54
Активний центр 80
Алантоїс 210
Алель дикого типу 124
Алель 124
Аллотрансплантація 226
Алометричний тип росту 221
Алостерична регуляція 81
Альбуміни 62
Альтернативний сплайсинг 89
Альфа-різноманіття 20
Амебозої 29
Амілоїди 160
Аміноацил-тРНК 90
Амітоз 178
Амніон 210
Амніоти 39, 210
Аморфеї 28
Ампліфікація 123
Амфібії 38
Амфібластула 207
Анаболізм 52
Анаеробне дихання 82
Аналіз результатів дослідження 12
Аналізуюче схрещування 125
Анамнії 38, 210
Анафаза 171
Анеуплоїдія 172
Анізогамія 188
Антенний комплекс 94
Антипорт 54
Антоцеротові 31
Антропогенетика 147
Антропогенно-змінене середовище 6
Апогамія 199
Апоміксис 195, 198
Апопласт 57
Апоптоз 179
Арктогея 40
Археї 24, 26
Археплатиди 29
Асгардархеї 28
Асиміляція 52
Аски 190
Аскоспори 190
Аутосоми 202
Аутотрансплантація 226
Аутофагоцитоз 73

Багатоклітинні тварини 36
Базидіальні гриби 34
Базидії 190
Базидіоспори 190
Бактерії 24, 26
Бактеріородопсин 98
Бактеріофаг 153
Бактеріохлорофіл 98
Безкисневий (аноксигенний) фотосинтез 98
Безпліддя 201
Безхлорофільний фотосинтез 98
Безщелепні 38
Бета-різноманіття 20
Білатеральна симетрія 36
Білки 48
Бінарний поділ 162
Біогеографія 21
Біологічна етика 227
Біологічна індикація, або біоіндикація 22
Біологічна номенклатура 14
Біологічна система 4
Біологічна цінність продукту харчування 50
Біологічне різноманіття, або біорізноманіття 20
Біологія 2
Біорізноманіття 20
Біотичний компонент 4
Біохімічний метод 146
Біоценоз 4
Бластомери 206
Бластоциста 207
Близнюковий метод 146
Бродіння 83

Варіаційна крива 141
Варіаційний ряд 141
Вегетативне розмноження 182, 186
Везикулярний транспорт 55
Взаємодія алелів 128
Вид 18
Види-двійники 19
Видоутворення 145
Визначення статі 194
Відділи-кандидати 25
Відсадка 187
Вікова структура популяції 142
Віріон 152
Віроїди 161
Властивості живого 3
Внутрішнє запліднення 197, 200
Внутрішньоклітинна регенерація 224
Внутрішньоклітинне травлення 72
Ворсинки 76
Вроджений імунітет 156
Вставні категорії 17
Вторинні лізосоми 73
Вторинні статеві ознаки 188
Вторинноротi 37, 208
Вуглеводи 48

Гамети 165, 182
Гаметогенез 190
Гаметофіт 30
Гамма-різноманіття 20
Гаплоїдний набір хромосом 165
Гаструляція 208, 212
Гелікази 119
Гемізигота 124, 133
Гемоглобін 64
Гемолімфа 60
Гемофілія 149
Гемоціанін 65
Гемула 185
Ген 120, 124
Генеалогічний метод 146
Генеративний період 204
Генеративні мутації 138
Генетика людини 146
Генетика 122
Генетична карта хромосоми 131
Генетичне консультування 149
Генетичний код 90
Гени, зчеплені зі статтю 132
Генна терапія 181
Генні захворювання 149
Генні мутації 139
Геном 121
Геномні захворювання 148
Геномні мутації 139
Генотип 124, 134
Генофонд 143
Географічне (алопатричне) видоутворення 145
Гермафродитизм 203
Гетерогаметна стать 132
Гетерозигота 124
Гетерозис 136
Гетероплоїдія 139

Гетеротрофи 53
Гібрид 125
Гібридологічний аналіз 125
Гідатоди 109
Гідробактерії 27
Гідролімфа 60
Гінкгові 32
Гіперосмотична осморегуляція 106
Гіподинамія 223
Гіпоосмотична осморегуляція 106
Гіпотеза походження вірусів 158
Гіпотеза 8
Гістони 130
Гіфи 34
Глікогенез 102
Гліколіз 82
Глобуліни 62
Гнетові 32
Голантарктичне царство 40
Голарктичне царство 40
Голівка сперматозоїда 192
Головохордові 38
Голозойне живлення 70
Голонасінні рослини 32
Гомеозисні гени 211
Гомеостаз 6, 52
Гомогаметна стать 132
Гомозигота 124
Горизонтальне перенесення генів 159
Гормони 222
Грибоподібні організми 34
Грудний період 218
Група зчеплення 130
Гуморальна регуляція 7
Гутація 109
Ґендер 203

Давні бактерії 27
Дальтонізм 149
Дводольні 33
Дезамінування амінокислот 87
Денатурація 92
Детритофаги 70
Дигібридне схрещування 125
Дизиготні близнюки 146
Диплоїдний набір хромосом 165
Дисертація 12
Дисиміляція 52
Дискобластула 207
Диференціація клітин 220
Диференціація тканин
Дифузія 54
Дихальні пігменти 64
Діапауза 221
Діафоретики 29
ДНК-технології 143
Доброякісні пухлини 223
Довгожительство 219
Домен 24
Домінантні мутації 138
Домінування 128
Дослідження 10
Дрейф генів 144
Дроблення 206, 212
Друге дитинство 218

Екваційний поділ 175
Екзогенні фактори 222
Екзон 120
Екзоцитоз 55
Екологічне (симпатричне) видоутворення 145
Екологічне прогнозування 23
Екологія 2
Екосистема 4, 40
Екскавати 28
Екскрети 104
Екскреція 104
Експеримент 8
Екстракорпоральне запліднення 215
Ектодерма 208
Електроннотранспортний (дихальний) ланцюг 84
Елементарні фактори еволюції 144
Елонгація 90
Ембріогенез 206
Ембріональна індукція 211
Ембріональний період 204, 212, 218
Ембріональний розвиток 212
Ембріональні стовбурові клітини (ЕСК) 214
Ембріотехнології 214
Ембріофіти 30
Емпіричні дослідження 8
Ендеміки 41
Ендогенні фактори 222
Ендомітоз 173
Ендосперм 197
Ендоцитоз 55
Енергетична цінність продукту харчування 50
Енергетичний обмін 52
Ентодерма 208
Епістаз 135
Еуархеї 27
Еукаріоти 24

Живець 187
Живлення 70
Життєвий цикл вірусу 154
Життєвий цикл клітини 166
Життєвий цикл 216

Завдання дослідження 10
Загальний моніторинг 22
Закон Геккеля — Мюлера (біогенетичний закон) 211
Закон незалежного комбінування спадкових ознак 127
Закон однотипності гібридів першого покоління 127
Закон розщеплення спадкових ознак у нащадків гібрида 127
Закон Харді — Вайнберга 144
Закон чистоти гамет 126
Закони Г. Менделя 126
Залишкове тільце 73
Запліднення 196, 200
Зародкові листки 208
Зародкові оболонки 39
Зародок 206, 212
Захворювання, що передаються статевим шляхом 219
Збалансоване харчування 50
Зворотна транскрипція 118
Зворотне схрещування 125
Зелені залози 105
Зигота 196, 200, 206
Злоякісні пухлини 223
Зовнішнє запліднення 197
Зовнішнє травлення 75
Зрілий вік 218
Зрілість 204
Зчеплені гени 130
Зябра 66

Ізогамія 144, 188
Ізометричний тип росту 221
Ізотрансплантація 226
Імплант 226
Імплантація 226
Імунний бар'єр 226
Інвазійний вид 42
Інвазія 42
Інвентаризація 22
Індуковані мутації 138
Ініціація 90
Інкубаційний період 156
Інтервал варіювання 141
Інтерфаза 166
Інтракорпоральне запліднення 215
Інтродукований вид 42
Інтродукція 42
Інтрон 120
Істинний гермафродитизм 203

Капсид 152
Капсомер 152
Капське царство 40
Карбгемоглобін 64
Карбоксигемоглобін 64
Каріокінез 170
Каріотип 131, 164
Катаболізм 52, 82
Квітка 33
Кисневий (оксигенний) фотосинтез 98
Кладистика 16
Клітинна інженерія 181, 226

Клітинна регенерація 225
Клітинне дихання 82
Клітинний транспорт 54
Клітинні культури 180
Клонування 184
Кодомінування 128
Кодон 90
Кодуюча ділянка 120
Комбінативна мінливість 136, 176
Комплементарність 134
Кон'югація бактерій 163
Кон'югація гомологічних хромосом 174
Кон'югація 136, 194
Контрацепція 201
Конференція 13
Концепція виду 19
Копрофаги 71
Кортикальна реакція 200
Космополіти 41
Кофактори 80
Критерії життя 2
Критерій виду 19
Критичні періоди розвитку 213
Кров 60
Кровоносна система 60
Кросинговер 131, 174
Кросоверна гамета 131
Ксенотрансплантація 226
Ксилема 58

Латентний період 204
Легені 67
Листопад 109
Личинка 210
Лізосоми 72
Ліпіди 48
Ліпогенез 103
Ліпопротеїни 62
Локіархеї 28
Локус 124

Макросистематика 25
Макрофільні рослини 31
Мальпігієві трубочки 105
Математична обробка даних 9
Маточка 191
Матричний синтез 88
Мегаспора 191
Медична генетика 147
Мезодерма 208
Мейоз 174, 194
Менструальний цикл 193
Мета дослідження 10
Метаболізм 52
Метаболічна інженерія 113
Метаболічний шлях 80
Метагеномний аналіз 25
Метаморфоз 216
Метанефридії 104
Метафаза 171
Метод білкового електрофорезу 143
Методи генетики 123
Міграція 144
Мікроворсинки 77
Мікроспора 191
Мікрофільні рослини 31
Міксотрофи 53
Мінливість 123
Міоглобін 64
Мітоз 170
Міцелій 34
Множинний алелізм 128
Множинний поділ 184
Моделювання 9, 146
Модифікації 140
Модифікаційна мінливість 140
Молекулярно-генетичні маркери 123
Моніторинг 22
Моногенна ознака 134
Моногібридне схрещування 125
Монографія 12
Монозиготні близнюки 146, 207
Моносомія 139
Монофілетичний таксон 16
Морфогени 211
Муковісцидоз 149
Мутагенні фактори 139
Мутаційна мінливість 136
Мутація 138, 144

Набутий імунітет 156
Направлений фактор 145
Насінина 32, 206
Насінні рослини 32
Наука 8
Наукова теорія 8
Науковий звіт 12
Наукові твори 12
Наукометрична база даних 13
Неалельні гени 134
Нейрула 211
Нейруляція 211
Некодуюча ділянка 120
Некроз 178
Некрофаги 70
Ненаправлений фактор 145
Необмежений ріст 220
Неогея 40
Неотенія 199
Неотропічне царство 40
Неповне домінування 128
Неповне дроблення 207
Нервова регуляція 7
Нерецензовані твори 12
Нерівний кросинговер 177
Нерозходження хромосом 176
Неспадкова мінливість вірусів 137
Неспадкова мінливість 136
Несправжні гриби 35
Нестатеве розмноження 182, 184
Нефрони 105
Нециклічний потік електронів (Z-схема) 95
Нирки 105
Норма реакції 140
Нотогея 40
Нуклеїнові кислоти 48
Нуклеосома 168

Об'єкт дослідження 10
Обмежений ріст 220
Обмін речовин 52
Однодольні 33
Окисне фосфорилювання 85
Оксигемоглобін 64
Онтогенез 204
Онтогенетична мінливість 136
Оогамія 188
Оогенез 191, 193
Оогоній 191
Ооцит 191
Оперативний моніторинг 22
Оперон 120
Опістоконти 29
Опосередкований зв'язок 4
Органогенез 208
Ортомітоз 173
Осморегуляція 106
Осмос 56
Осмотичний тиск 56
Осмотрофне живлення 71

Палеогея 40
Палеотропічне царство 40
Папороті 31
Паразитичне живлення 71
Парасексуальний процес 195
Парафілетичний таксон 16
Партеногенез 195, 198
Пасивний транспорт 54
Патент 12
Патологічна регенерація 225
Педогенез 198
Пенетрація 200
Первинні лізосоми 72
Первинні статеві ознаки 188
Первиннороті 37, 208
Період немовляти 218
Періодичний ріст 221
Перше дитинство 218
Печіночники 31
Пиляк 190
Підлітковий період 218
Піноцитоз 55
Плазма крові 62
Плазмодії 35
Планування дослідження 10
Пластичний обмін 52, 88

Плауни 31
Плацента 212
Плевромітоз 173
Плейотропія 129
Плече хромосоми 131
Плід 212
Повне домінування 128
Повне дроблення 207
Подвійне запліднення 33, 197
Поділ 184
Позаклітинне травлення 74
Позаядерна частина геному 121
Покривники 38
Покритонасінні рослини 32
Полегшена дифузія 54
Полігібридне схрещування 125
Поліембріонія 189
Полімерази 119
Полімеразно-ланцюгова реакція (ПЛР) 123
Полімерія 135
Полімерні гени 135
Поліплоїдія 139, 172
Полірибосоми (полісоми) 91
Поліфілетичний таксон 16
Популяційна генетика 143
Популяційні хвилі 144
Популяційно-статистичний метод 146
Популяція 142
Порожнинне травлення 76
Порушення запліднення 200
Порушення ко'югації хромосом 177
Постгенеративний період 204
Постембріональний період 204, 218
Постембріональний розвиток 216
Посттрансляційні модифікації 93
Похилий вік 218
Пребіотики 79
Прегенеративний період 204
Предмет дослідження 10
Представлення результатів дослідження 12
Препринт 12
Природжені вади 148
Природна система живого світу 14
Природне запліднення 196
Природне середовище 6
Природний добір 144
Пристінкове травлення 76
Пріони 160
Пробанд 147
Пробіотики 79
Проблема дослідження 10
Провізорні органи 210
Продукт реакції 80
Прокаріоти 26
Промотор 120
Пропорції тіла 221
Простий життєвий цикл 217
Протеоархеї 27
Протеосоми 73
Противірусні вакцини 157
Противірусні препарати 157
Протонефридії 104
Профаза 171
Процесинг РНК 88
Прямий зв'язок 4
Прямий розвиток 216
Псевдоплазмодії 35
Псилоти 31
Птахи 39
Пуповина 212

Радіальна симетрія 36
Радіальний (близький) транспорт 57
Раннє дитинство 218
Реакційний центр 94
Регенерація 224
Регуляторна ділянка 120
Регуляторний центр 81
Регуляція 222
Редукційний поділ 175
Реінтродукція 43
Рекомбінація 194
Ренатурація 92
Репаративна регенерація 225
Реплікація 118
Репродуктивна медицина 215
Репродукція 182
Рептилії 39
Рецензовані твори 12
Рецесивні мутації 138
Риби 38
Рибосоми 91
Рибулозобісфосфаткарбоксилаза (*RuBisCo*) 97
Рівні організації життя 5
Ріст 220
Родовід 147
Розвиток з метаморфозом 210
Розвиток з неповним перетворенням 216
Розвиток з перетворенням 216
Розвиток з повним перетворенням 216
Розвиток 220
Розмноження бульбами 186
Розмноження виводковими бруньками 186
Розмноження вусами 186
Розмноження кореневищами 186
Розмноження спорами 185
Розмноження цибулинами 186

Саговникові 32
Сапротрофне живлення 70
Світлова фаза фотосинтезу 94
Секвенування ДНК 123
Середовище існування 6
Серповидноклітинна анемія 149
Сестринські хроматиди 170
Симбіотрофне живлення 71
Симпласт 57
Симпорт 54
Синдром Дауна 148
Синдром Едвардса 148
Синдром Кляйнфельтера 148
Синдром Лежена (синдром котячого крику) 148
Синдром Патау 148
Синдром Шерешевського — Тернера 148
Система 4
Систематика 14
Ситоподібні клітини 59
Ситоподібні трубки 59
Сібси 147
Сім'яник 191
Складний життєвий цикл 217
Слизовики 35
Соматичні клітини 165
Соматичні мутації 138
Спадкова мінливість вірусів 137
Спадкова мінливість 136
Спадкові захворювання 148
Спадковість 123
Сперматогенез 191, 192
Сперматогоній 191
Сперматозоїд 191, 192, 196, 200
Сперматоцит 191
Сплайсинг 89
Спонтанні мутації 138
Спорогенез 190
Спороутворення 163
Спорофіт 30
Спостереження 8
Справжні гриби 34
Справжні мохи 31
Справжні тварини 36
Ссавці 39
Старечий вік 219
Старіння 204
Старість 219
Статева структура популяції 142
Статеве дозрівання 219
Статеве розмноження 182, 188, 194
Статевий процес 182, 189
Статеві залози 192
Статеві клітини 189
Статеві хромосоми 132, 194, 202
Статобласт 185
Стаття 12
Стать 188
Стовбурові клітини 209, 214
Стрес 7
Субстрат реакції 80
Субстрати метаболізму 52
Субстратне фосфорилювання 82
Судини ксилеми 58

Судинні рослини 31
Сумчасті гриби 34
Суперкапсид 152

Таксон 16
Таксономічна ієрархія 17
Таксономія 14
Тези 13
Телофаза 171
Темнова фаза фотосинтезу 96
Темп росту 220
Теоретичні дослідження 8
Теорія мутацій 138
Теорія старіння 219
Тератогенез 213
Термінатор 120
Термінація 91
Терробактерії 27
Тільце Барра 148
Тільце 73
Топоізомерази 119
Тотипотентність 207
Трансдукція 137, 194
Транскрипція 88, 118
Трансляція 90, 118
Транспірація 58, 108
Трансплантація 226
Трансформація 137, 194
Трахеї 66
Трахеїди ксилеми 58
Трисомія 139
Тургорний тиск 56

Уніпорт 54
Успадкування,
залежне від статі 133

Фаготрофи 36
Фаготрофне живлення 71
Фагоцитоз 55
Факт 8
Фактори еволюції 144
Фауна 21
Фауністичні царства 40
Фенілкетонурія 149
Фенотип 124
Ферментативний каталіз 80
Ферменти 80
Фізіологічна регенерація 225
Філогенетика 17
Філогенетичне дерево 17
Фітогормони 222
Флоема 58
Флора 21
Флористичні царства 40
Фолдінг 92
Фоновий моніторинг 22
Форми життя 3
Фотоліз води 94
Фотосинтез 94
Фотосистеми I і II 94
Фототрофи 53
Фотофосфорилювання 95
Фрагментація 184

Харчова цінність
продукту харчування 50
Харчовий раціон 50
Хвіст сперматозоїда 192
Хвойні 32
Хвощі 31
Хемосинтез 100
Хемотрофи 53
Хибний гермафродитизм 203
Химерні організми (химери) 214
Хлорофіл 94
Хорда 38
Хордові 38
Хорея Гантінгтона 148
Хоріон 210
Хоумінг 214
Хребетні 38
Хроматида 131
Хроматин 168
Хромосома 130
Хромосомна теорія
спадковості 130
Хромосомні захворювання 148
Хромосомні мутації 139

Царства 40
Целобластула 207
Центральна догма
молекулярної біології 118
Центромера 131
Цикл Кальвіна 96
Цикл Кребса 84
Цикл трикарбонових кислот 84
Циклічний потік електронів 95
Цитогенетичний метод 146
Цитокінез 170, 172
Цитоплазматичні мутації 138

Частота алеля 145
Чергування поколінь 217
Чисельність популяції 142

Шаперони 92
Шийка сперматозоїда 192
Штучна система
живого світу 14
Штучне запліднення 196
Штучне середовище 6

Щеплення 187
Щільність популяції 142

Ювенільний етап 204
Юнацький період 218

Ядерна частина геному 121
Ядерні мутації 138
Яєчка 192
Яєчник 191, 192
Яйце 39
Яйцеклітина 191, 192, 196, 200



Іменний покажчик

Анья, Спанг 28
Аристотель 14

Бетсон, Вільям 122
Бовері, Теодор 130

Вайнберг, Вільгельм 143, 144
Виноградський,
Сергій Миколайович 100
Вілсон, Едвард Осборн 20

Гайдузек, Карлтон 161
Геккель, Ернст 2, 14, 211
Гершензон,
Сергій Михайлович 119

Жакоб, Франсуа 81

Івановський,
Дмитро Йосипович 152

Кальвін, Мелвін 96
Копленд, Герберт 15
Коренс, Карл 122
Коржинський,
Сергій Іванович 138
Кребс, Ханс Адольф 84
Крік, Френсіс 118

Лавджой, Томас 20
Ламарк, Жан Батист 2
Лінней, Карл 14

Мендель, Грегор 122, 126
Мітчелл, Пітер 85
Моно, Жак 81
Морган, Томас Хант 130
Мюлер, Фріц 211
Мюнхгаузен, Отто фон 14

Неккер,
Ноель Жозеф де 14

Понтекорво, Гвідо 195

Райт, Сьюал 143

Сайна, Едл 28
Саттон, Волтер 130
Столлер, Роберт 203

Уайттейкер Роберт 15
Уголєв,
Олександр Михайлович 77

Фішер, Рональд 143
Фріз, Хуго де 122, 138

Харді, Голфрі 143, 144
Холдейн, Джон 143

Чермак, Еріх 122
Четвериков,
Сергій Сергійович 143

Додаток до практичної роботи «Розрахунок основного обміну і власної добової витрати енергії, складання харчового раціону» (с. 51)

Калорійність деяких продуктів та вміст у них білків, жирів і вуглеводів

Продукт харчування	Кількість у 100 г продукту			
	ккал	білків, г	жирів, г	вуглеводів, г
Нежирна яловичина	123	20,6	3,5	0,6
Нежирна свинина	121	20,1	6,3	0,4
Курятина	124	20,0	4,5	—
Сало	924	0,3	100	—
Яйця (одне яйце 55 г)	86	7	6	0,3
Коров'яче молоко	36	3,6	0,1	5,1
Кисле молоко	62	3,3	3,3	4,2
Сир (нежирний)	88–98	17	0,1–1,2	4
Нежирний йогурт	50	3,4	1,7	5,2
Сир твердий (45 % жиру)	382	27,5	28,3	2,2
Вершкове масло	747	0,7	80	0,8
Сметана (30 % жиру)	300	2,7	30	3
Соняшникова олія	900	—	99,8	—
Кукурудзяні пластівці	362	8,7	0,8	78,1
Макарони	358	9,6	1	75,9
Манна крупа	326	11,3	0,7	71,6
Рис	360	7,5	1,9	77,4

Продукт харчування	Кількість у 100 г продукту			
	ккал	білків, г	жирів, г	вуглеводів, г
Цукор	408	—	—	99,8
Хліб житній	251	6,3	0,9	4,3
Сухарі	372	9,9	2,3	75,5
Білокачанна капуста	24	1,3	0,2	5,4
Картопля	76	2,1	0,1	17,1
Морква	42	1,1	0,2	9,7
Огірки	15	0,9	0,1	3,4
Томатний сік	19	0,9	0,1	4,3
Абрикоси	53	0,9	—	11,1
Банани	98	1,3	—	22,8
Груші	58	0,4	—	13,6
Мандарини	43	0,8	0,3	10,9
Персики	45	0,8	0,6	11,8
Смородина	57	1,4	9,4	13,9
Черешня	60	1,1	0,4	14,6
Яблука	60	0,4	—	13,3
Волоські горіхи	652	15	64,4	15,6
Фундук	668	12,7	60,9	18
Мед	303	0,64	—	75,4
Родзинки	267	2,3	0,5	66,2
Шоколад	542	4,5	29	63,1

Зміст

Знайомство з підручником 3

Тема 1. Вступ

§ 1. Біологія та екологія. Форми життя 4
§ 2. Біологічні системи. Рівні організації життя 6
§ 3. Середовище життя. Поняття гомеостазу 8
§ 4. Наука та науковий метод пізнання 10
§ 5. Принципи планування біологічного та екологічного дослідження та науковий метод пізнання 12
§ 6. Аналіз та представлення результатів наукових досліджень 14

Тема 2. Біорізноманіття

§ 7. Біологічна систематика 16
§ 8. Створення систем живих організмів 18
§ 9. Вид як базовий таксон сучасної систематики 20
§ 10. Біорізноманіття 22
§ 11. Дослідження біорізноманіття 24
§ 12. Сучасна система живого світу 26
§ 13. Прокаріотичні організми 28
§ 14. Сучасна систематика еукаріотів 30
§ 15. Наземні рослини 32
§ 16. Різноманітність насінних рослин 34
§ 17. Гриби та грибоподібні організми 36
§ 18. Тварини 38
§ 19. Анамнії та амніоти 40
§ 20. Екосистемне біорізноманіття 42
§ 21. Зміни біорізноманіття 44
Основні положення теми «Біорізноманіття» ..47

Тема 3. Обмін речовин і перетворення енергії

§ 22. Органічні та неорганічні сполуки, необхідні для організмів 48
§ 23. Потреба людини в речовинах і хімічних елементах 50
§ 24. Метаболізм 52
§ 25. Клітинний транспорт речовин 54
§ 26. Транспортна система рослин: симпласт і апопласт 56
§ 27. Транспортна система рослин: провідні тканини 58
§ 28. Транспорт речовин у тварин. Кровоносна система 60
§ 29. Транспорт речовин у плазмі крові 62
§ 30. Транспорт газів у кровоносній системі 64
§ 31. Надходження газів до організму тварин 66
§ 32. Надходження газів та поживних речовин до організмів рослин і грибів 68
§ 33. Типи гетеротрофного живлення 70
§ 34. Внутрішньоклітинне травлення 72
§ 35. Позаклітинне і зовнішнє травлення 74
§ 36. Порожнинне та пристінкове травлення 76
§ 37. Травлення в товстому кишечнику 78
§ 38. Ферменти. Регуляція метаболічних шляхів 80
§ 39. Анаеробні процеси енергетичного обміну 82
§ 40. Аеробне дихання 84
§ 41. Катаболізм жирних кислот, амінокислот і нітрогеновмісних основ 86
§ 42. Біосинтез білка. Транскрипція і процесинг іРНК 88
§ 43. Біосинтез білка. Трансляція 90
§ 44. Посттрансляційне дозрівання білків 92
§ 45. Фотосинтез. Світлова фаза 94
§ 46. Фотосинтез. Темнова фаза 96
§ 47. Фотосинтез у прокаріотів. Планетарне значення фотосинтезу 98
§ 48. Хемосинтез 100
§ 49. Утворення глікогену. Біосинтез ліпідів 102
§ 50. Виділення у тварин 104
§ 51. Осморегуляція 106
§ 52. Виділення у рослин 108
§ 53. Роль виділення у підтриманні гомеостазу 110
§ 54. Взаємозв'язок метаболічних шляхів 112
§ 55. Обмін речовин і енергії 114
Основні положення теми «Обмін речовин і перетворення енергії» 117

Тема 4. Спадковість і мінливість

§ 56. Шляхи передачі інформації в живих системах 118
§ 57. Гени й геноми 120
§ 58. Генетика як наука. Методи генетики 122
§ 59. Генетична термінологія. Типи схрещувань 124
§ 60. Закономірності успадкування. Закони Г. Менделя 126

§61. Взаємодія алелів. Множинний алелізм 128
§62. Хромосомна теорія спадковості. Кросинговер 130
§63. Генетика статі 132
§64. Генотип і взаємодія генів 134
§65. Мінливість ознак 136
§66. Мутації 138
§67. Модифікаційна мінливість 140
§68. Популяційна генетика 142
§69. Елементарні процеси еволюції. Видоутворення 144
§70. Генетика людини 146
§71. Спадкові захворювання та їх профілактика 148
Основні положення теми «Спадковість і мінливість» 151

Тема 5. Репродукція та розвиток організмів

§72. Будова вірусів 152
§73. Життєдіяльність вірусів 154
§74. Вірусні інфекції 156
§75. Віруси й еволюція 158
§76. Пріони й віроїди 160
§77. Репродукція прокаріотичних клітин .. 162
§78. Репродукція еукаріотичних клітин 164
§79. Життєвий цикл клітин. Інтерфаза 166
§80. Структурна організація хроматину 168
§81. Мітотичний поділ 170
§82. Цитокінез. Регуляція і порушення процесу мітозу 172
§83. Мейоз 174
§84. Біологічне значення мейозу. Порушення мейозу 176
§85. Амітоз. Старіння і загибель клітин 178
§86. Клітинні технології в біології та медицині 180
§87. Репродукція організмів 182
§88. Нестатеве розмноження 184
§89. Вегетативне розмноження та його використання 186
§90. Статеве розмноження і статевий процес 188
§91. Гаметогенез 190
§92. Статеві залози. Гаметогенез у людини 192
§93. Еволюція статевого розмноження 194
§94. Запліднення 196
§95. Особливі форми розмноження 198
§96. Запліднення у людини 200
§97. Стать у людини 202
§98. Онтогенез багатоклітинних організмів 204
§99. Ембріональний розвиток. Дроблення 206
§100. Гаструла. Зародкові листки 208
§101. Провізорні органи. Регуляція онтогенезу 210
§102. Ембріональний розвиток людини 212
§103. Сучасні методи ембріології. Репродуктивна медицина 214
§104. Постембріональний розвиток. життєві цикли 216
§105. Індивідуальний розвиток людини 218
§106. Ріст і розвиток живих організмів 220
§107. Регуляція та проблеми росту і розвитку 222
§108. Регенерація 224
§109. Трансплантація органів 226
Основні положення теми «Репродукція та розвиток організмів» 229

Узагальнюючі завдання за темами для індивідуальної й групової роботи 230
Предметний покажчик 232
Іменний покажчик 237
Додаток 237



Відомості про користування підручником

№ з/п	Прізвище та ім'я учня / учениці	Навчальний рік	Стан підручника	
			на початку року	в кінці року
1				
2				
3				
4				
5				

Навчальне видання

ЗАДОРОЖНИЙ Костянтин Миколайович

УТЄВСЬКА Ольга Михайлівна

«БІОЛОГІЯ І ЕКОЛОГІЯ (ПРОФІЛЬНИЙ РІВЕНЬ)»
підручник для 10 класу закладів загальної середньої освіти

Рекомендовано Міністерством освіти і науки України

Видано за рахунок державних коштів. Продаж заборонено

Редактор *І. Г. Шахова*. Технічний редактор *А. В. Пліско*.
Макет *Кожанова І. А*. Комп'ютерна верстка *А. О. Цибань*. Коректор *Н. В. Красна*.
Художнє оформлення *В. І. Труфен, А. О. Цибань*.

В оформленні підручника використано ілюстрації Д. В. Леонтьєва (7.1–7.5, 12.1, 14.2, 15.1, 18.2, с. 47, 25.1–25.3, 26.3, 27.2, с. 61, 32.1, 34.2, 34.3, 36.1, 36.2, 37.2, 40.2, 42.3, 44.2, 45.1, 47.3, 50.1, 51.1–53.1, с. 116, с. 117, 61.1, 62.2, 64.2, 67.1, 69.1, 69.2, 80.2, 80.3, 86.2, 89.1, 90.1, 91.1, 95.2, 99.2, 106.1, с. 229), а також зображення, розміщені в мережі Інтернет для вільного використання

Підписано до друку 23.07.2018. Формат 84×108/16.
Папір офсетний. Гарнітура Шкільна. Друк офсетний.
Ум. друк. арк. 25,2. Обл.-вид. арк. 24,2. Тираж 58726. прим. Зам. № 6007-2018.

ТОВ Видавництво «Ранок»,
вул. Кібальчича, 27, к. 135, Харків, 61071.
Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 5215 від 22.09.2016.
Адреса редакції: вул. Космічна, 21а, Харків, 61145.
E-mail: office@ranok.com.ua. Тел. (057) 719-48-65. Тел./факс (057) 719-58-67.

Надруковано у друкарні ТОВ «ТРІАДА-ПАК»,
пров. Сімферопольський, 6, Харків, 61052.
Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 5340 від 15.05.2017.
Тел. +38 (057) 703-12-21. E-mail: sale@triada.kharkov.ua

БІОЛОГІЯ і ЕКОЛОГІЯ 10

ПРОФІЛЬНИЙ РІВЕНЬ

Особливості підручника:

- Кожний параграф розташовано на одному розвороті
- Проблемні запитання — на початку кожного параграфа
- Подання матеріалу невеликими блоками
- Ключова ідея та компетентнісно орієнтовані завдання — у кінці кожного параграфа
- Теми навчальних проектів і завдання для індивідуальної та групової роботи за матеріалами усіх тем програми
- Узагальнення у кінці кожної теми
- Алгоритми виконання практичних робіт
- Таблиці, схеми, ілюстрації для унаочнення матеріалу
- Предметний та іменний покажчики
- Сучасний дизайн



Інтернет-підтримка дозволить:

- Здійснити онлайн-тестування за кожною темою
- Ознайомитися з додатковими матеріалами до уроків

ВИДАВНИЦТВО
РАНОК

ISBN 978-617-09-4362-0

Інтернет-підтримка
interactive.ranok.com.ua